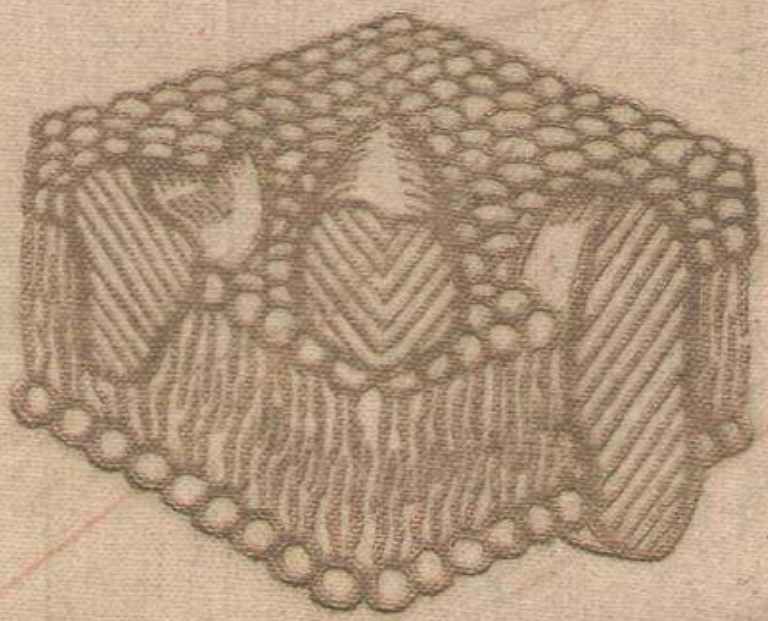
А. ИМОМАЛИЕВ
А. ЗИКИРЕЕВ

ЎСИМЛИКЛАР БИОХИМИЯСИ



28.С
Ч-880

СЎЗ БОШИ

Қишлоқ хўжалигининг турли соҳаларида ишлайдиган олим-агрономлар ўсимликлар биохимиясини яхши билиши катта аҳамиятга эга. Биологик химиянинг назарий асослари билан танишиш, аввало, ўқувчига ҳаётий процессларни материалистик нуқтаи назардан тушунишга ёрдам беради. Ундан ташқари, мазкур фандан олинган билимлар бошқа фанларни ўзлаштиришда ҳам жуда муҳимдир.

Қишлоқ хўжалигини химиялаштириш тобора авж олаётган ҳозирги даврда ўсимликлар биохимияси фани муҳим аҳамият касб этмоқда. Чунки ўсимликларни турли-туман касаллик ҳамда зараркунандалардан ҳимоя қилиш, ҳосилдорликни ва меҳнат унумдорлигини ошириш мақсадида қишлоқ хўжалигида кенг қўлланилаётган микроэлементлар, стимуляторлар, гербицидлар, дефолиантлар, десикантлар ва бошқа моддаларнинг ўсимликларга таъсири механизмини агрономлар жуда яхши билиши керак, бунга ўсимликлар биохимияси фани асосларини пухта ўрганиш орқали эришиш мумкин.

Ушбу дарслик авторларнинг «Ўсимликлар биохимияси» фанини ўқитиш тажрибалари асосида ёзилган. Унда ўсимликлар биохимиясига доир асосий маълумотлар билан бир қаторда, айрим ўсимликлар биохимияси ҳам тўлиқ ёритилган.

Қишлоқ хўжалик олий ўқув юртлари учун чиқарилган янги программага асосланиб ва биохимия соҳасида кейинги йилларда эришилган ютуқларни қисқача ёритиш ҳамда китобнинг биринчи нашридаги камчиликларни тўлдириш мақсадида ушбу иккинчи нашри тайёрланди. Китобнинг бу нашрини тайёрлашда биохимия соҳасида кейинги йилларда чоп этилган барча асосий адабиётлардан фойдаланилди.

Авторлар ушбу дарсликни нашрга тайёрлашда катта ёрдам берган Ленин мукофотининг лауреати, биология фанлари доктори, профессор Е. Ҳ. Тўрақуловга, биология фанлари доктори, профессор М. Валихоновга чуқур миннатдорчилик билдирадилар.

Дарслик ҳақидаги фикр ва мулоҳазаларингизни қуйидаги адресга юборишингизни илтимос қиламиз: *Тошкент-129, Навоий кўчаси 30, «Меҳнат» нашриёти.*

SAKI
KUTUBXONASI

КИРИШ

ЎСИМЛИКЛАР БИОХИМИЯСИНИНГ ПРЕДМЕТИ ВА УНИНГ ҚИШЛОҚ ХЎЖАЛИҚ МУТАХАССИСЛАРИ ТАЙЁРЛАШДАГИ АҲАМИЯТИ

Биологик химия, яъни биохимия биология фанининг энг муҳим соҳаларидан бири бўлиб, у тирик организмлар қандай химиявий моддалардан ташкил топганлигини ва улар ҳаётий процессларда қандай ўзгаришини текширади. Биохимия биология билан химияни бир-бирига боғловчи оралиқ фан ҳисобланади.

Маълумки, биология ҳаёт пайдо бўлиши ва ривожланиши қонуниятларини, ҳаётий ҳодисаларни ўрганади. Ҳаётий ҳодисалар эса фақат химия ва физика қонунлари асосида тушунтирилади. Биохимия фани тирик организмларда кечадиган химиявий процессларни ана шу қонунлар ёрдамида ўрганади. Демак, биохимия — ҳаёт химияси барча йирик-майда тирик организмлар химияси демакдир.

Табиий бирикмаларни ўрганиш борасида эришилган ютуқлар, ўсимликлар ва ҳайвонлар организмида кечадиган процессларни текширишда эришилган ютуқлар, тирик организмлардан ташкил топган химиявий моддаларни аниқлаш ва организмларда содир бўладиган химиявий процесслар қонуниятларини ўрганиш, шу билан бир қаторда, медицина, қишлоқ хўжалигининг ҳамда айрим саноат тармоқларининг тез ривожланиши туфайли вужудга келган баъзи муаммоларни ҳал қилиш заруряти биологик химияни алоҳида фан сифатида ажралиб чиқишига ва ривожланишига сабаб бўлди.

Ҳозирги замон биохимияси ўрганилаётган объектга қараб бир неча бўлимга бўлинади. Булардан энг муҳимлари ҳайвонлар, микроорганизмлар ва ўсимликлар биохимиясидир.

Ўсимликлар биохимияси: ўсимликларнинг химиявий таркиби; ўсимликлар таркибидаги хилма-хил химиявий бирикмаларнинг функционал аҳамияти ва уларнинг ўзаро алмашинувини; ҳар хил химиявий моддаларнинг ўсимликларга таъсири ва улар ҳаётидаги аҳамиятини ўрганади.

Ўсимликлар таркибидаги химиявий бирикмаларнинг хилма-хил (синтезланиш ва парчаланиш) реакциялар натижасида

ўзгариши *моддалар алмашинуви* ёки *метаболизм* деб аталади. Ҳаётий ҳодисалар асосан моддалар алмашинуви туфайли намоён бўлади. Шунинг учун ҳам ҳаётий ҳодисаларга хос бўлган барча хусусиятлар моддалар алмашинуви процесси билан чамбарчас боғлиқдир.

Моддалар алмашинуви процесси икки қисмдан, яъни анаболизм ва катаболизмдан иборат. *Анаболизм* процесси тирик организмларда моддаларнинг ҳосил бўлиши, яъни синтезланишини ўрганади. Бу процесс энергия сарфланиши ҳисобига амалга ошади. Энергия сарфланиши билан борадиган бундай реакциялар *эндергоник реакциялар* деб аталади. *Катаболизм* процесси эса тирик организмларда моддаларнинг парчаланишини ўрганади. Бу процессда углеводлар, липидлар каби бирикмаларнинг парчаланиши ҳисобига организмнинг энергияга бўлган талаби қондирилади. Энергиянинг ажралиши билан борадиган бундай реакциялар *экзергоник реакциялар* деб аталади.

Биохимия, моддалар алмашинуви процесси қонуниятларини ўрганиш, тирик организмлар ҳаёт фаолиятининг моҳиятини тушунтириш учун бир қатор фанларнинг, яъни органик, физик ва коллоид химия, физиология, биофизика, радиобиология, молекуляр биология ҳамда бошқа фанларнинг ютуқларидан фойдаланади. Бу эса ўз навбатида умумбиологик муаммоларни комплекс равишда ҳал қилишга имкон беради.

Биохимия фақат тирик организмларга хос бўлган умумбиологик қонуниятларни, моддалар алмашинуви процессларини ўрганиб қолмай, балки амалий биологиянинг кўпгина тармоқлари ривожланишига ҳам катта таъсир кўрсатади.

Ҳозирги вақтда биологиянинг турли соҳалари орасида биохимия алоҳида ўрин тутади. Чунки биологиянинг ҳар бир соҳасида биохимиявий методлардан, у эришган ютуқлардан фойдаланилади. Шунинг учун ҳам биология, қишлоқ хўжалиги ва медицина соҳаларидаги муҳим назарий масалаларни ҳал қилиш кўп жиҳатдан биохимия фанининг ривожланиш даражасига боғлиқ. Амалий аҳамиятга эга бўлган кўп масалаларни ҳал қилиш ҳам пухта биохимиявий текширишлар олиб бориш билан боғлиқ.

Халқ хўжалигининг турли соҳаларида, айниқса, ўсимликларнинг янги-янги навларини чиқаришда, уларнинг ҳосилдорлигини оширишда, сифатини яхшилашда, қишлоқ хўжалик маҳсулотларини қайта ишлайдиган саноатда ўсимликлар биохимиясининг аҳамияти йилдан-йилга ортиб бормоқда. Селекционер-ўсимликшуносларнинг деярли барча иши биохимиявий анализлар билан боғлиқ. Чунки улар янги чиқарилган навнинг фақат ҳосилдорлигини эмас, балки ҳосилининг сифатини ҳам билишлари шарт. Буларни билиш учун эса албатта, биохимиявий текширишлар олиб бориш зарур.

Экин экиб ўстиришдан асосий мақсад улардан маълум хи-

миявий моддалар, чунончи, оқсиллар, мойлар, крахмал, целлюлоза, шакар ва бошқа моддалар олишдан ҳамда шу моддалардан инсон учун озиқ-овқат ва саноат учун хомашё сифатида фойдаланишдан иборат. Агроном бирор экин экиб ҳосил етиштирар экан, у албатта, шу ўсимликларда моддалар ҳосил бўлиши қонуниятларини яхши билиши керак. Чунки ўсимликларда кечадиган моддалар алмашинуви процессларини билиш уларнинг ўсиши ва ривожланишини бошқаришга ёрдам беради.

Моддалар алмашинуви процессларини ўрганишда ўсимликлар биохимиясидан олинган билим катта аҳамият касб этади. Бу фан олдида турган энг муҳим ва қийин масалалардан бири ўсимликларда ва уларнинг айрим органларида кечадиган моддалар алмашинуви процессларини ва уларга таъсир этадиган турли ташқи факторларни (температура, ёруғлик, минерал озиқлар, химиявий препаратларни) ўрганишдан иборат. Ташқи шароит таъсирида ўсимликлар таркибидаги айрим химиявий моддалар миқдори ўзгариши мумкин. Масалан, қуруқ ва иссиқ иқлим шароитида етиштириладиган буғдой таркибида оқсил кўп бўлади. Жанубий районларда етиштириладиган мойли экинлар таркибидаги мой миқдори шимолий районлардагига нисбатан анча кўп бўлади ва ҳоказо.

Маълумки, минерал ўғитлар экинлар ҳосилдорлигини оширишда ва ҳосилнинг сифатини яхшилашда самарали ва тез таъсир қилувчи факторлардан ҳисобланади. Чунки ўсимликлардаги муҳим органик моддаларнинг таркибига қараб, моддалар алмашинуви процессларида улар катта роль ўйнайди. Шу билан бирга кўпгина озиқ элементлари ўсимликларда кечадиган ферментатив реакцияларда фаол иштирок этиб, уларнинг активлигини бошқаришда муҳим аҳамиятга эга бўлади. Демак, ўсимликлар ўсиши даврида минерал элементларнинг кўп ёки кам миқдорда берилиши моддалар алмашинуви процессига, бинобарин, ҳосилдорликка таъсир қилади. Шунинг учун ҳам минерал озиқланишнинг биохимиявий асосларини ўрганиш агроном-агрохимиклар учун муҳим аҳамиятга эга.

Шундай қилиб, ўсимликлар биохимияси ўсимликларнинг ривожланишини бошқариш, уларда турли-туман моддалар ҳосил бўлиши қонуниятларини ўрганиш, янги навлар яратишда, ҳар хил синтетик химиявий препаратлар ва минерал ўғитларнинг ўсимликларга таъсирини ўрганишда ва шу каби бошқа муҳим масалаларни ҳал қилишда олим-агрономларга яқиндан ёрдам берувчи фан ҳисобланади.

БИОХИМИЯ РИВОЖЛАНИШИНИНГ ҚИСҚАЧА ТАРИХИ

Инсон ўзининг амалий фаолиятида хилма-хил озиқ-овқат тайёрлашда, турли хил ичимликлар тайёрлашда, тери ошлаш ва бошқаларда қадим замонлардан биохимиявий процесслардан фойдаланиб келган. Бироқ фақат XIX асрда биохимия ало-

ида фан сифатида вужудга келди. Биохимиянинг ва хусусан ўсимликлар биохимиясининг ривожланишида совет ва чет эл олимларининг хизматлари каттадир. 1814 йилда Петербург университетининг профессори, академик К. С. Кирхгоф унаётган арпа донидан ажратилган шира таркибида крахмални шакаргача парчаловчи махсус модда борлигини исботлади. Унинг ана шу кашфиёти Россияда ўсимликлар биохимияси фанининг вужудга келишига замин бўлди. XIX асрнинг бошларида И. Берцелиус ва Ю. Либихлар такомиллашган бир қатор янги химиявий текшириш усулларини ишлаб чиқдилар. Либих бу усуллар ёрдамида ўсимликларнинг минерал моддалар билан озиқланишини аниқлашга муваффақ бўлди.

Россияда чоп этилган дастлабки биохимия дарслиги А. Ходиев томонидан 1847 йилда ёзилган бўлиб, унинг маълум қисми ўсимлик моддалари химиясига бағишланган эди. Бу китобда ўсимликларга хос бўлган крахмал, инсулин, лигнин, маннит, хлорофилл, пектин каби моддалар тўғрисида маълумот берилган эди.

Ўсимликлар биохимиясига оид бўлган дастлабки илмий китоблардан бири академик А. С. Фаминцининг (1835—1918) «Ўсимликларда моддалар ва энергия алмашинуви» асари эди. Фаминцин бу китобида моддалар алмашинуви процесси тирик организмларнинг зарур хусусияти эканлигини таъкидлайди. Шу билан бу процесснинг асосий йўлларини, яъни озиқланиш ва нафас олиш ўсимликлар билан ҳайвонларда умумийликка эга, деган фикрни баён этади.

Биохимиянинг турли бўлимларини, чунончи, оқсиллар ҳақидаги таълимот, ферментлар, витаминлар, нафас олиш ва бижғиш процесслари химиясини ўрганиш ва ривожлантиришда рус олимларининг хизматлари каттадир. Бу борада биохимия фанига асос солган олимлардан А. Я. Данилевский (1839—1923) алоҳида ўринда туради. У танлаб адсорбция қилиш йўли билан ферментларни ажратиб олиш усулини ишлаб чиқди. Биологик катализаторлар қайта таъсир қилиш хоссасига эга, деган фикрни биринчи бўлиб баён этди ва шунга асосланиб оқсилсимон модда — *пластеинларни* синтез қилди. Данилевский оқсилларни ташкил қилувчи структурали бирикмалар бир-бири билан пептид боғлар орқали бириккан деб тахмин қилган.

Мураккаб бирикмаларнинг, айниқса, оқсилларнинг структура тузилишини аниқлашда немис олими Э. Фишернинг (1852—1919) ишлари алоҳида аҳамиятга эга. У углеводлар, ёғлар, оқсилларнинг структура тузилишини аниқлаш устида кўпгина ишлар қилди. Аминокислоталар бир-бири билан пептид боғлар орқали бирикишини жуда кўп тажрибаларда аниқлади. Фишер сунъий йўл билан бир қатор полипептидларни синтезлаб олди.

Нуклеин кислоталарнинг кашф этилиши швейцар олими Ф. Мишер (1844—1895) номи билан боғлиқ.

А. Н. Бах

В. И. Палладин

XIX аср охирларида рус олимлари ўсимликлар биохимияси соҳасида кўп кашфиётлар қилдилар. М. С. Цвет (1872—1919) пигментларни ва уларга яқин бўлган табиий бирикмаларни ажратиш учун хроматография усулини ишлаб чиқди. Бу усул ёрдамида у хлорофиллни биринчи бўлиб хлорофилл *a* ва хлорофилл *b* га ажратди.

Витаминларнинг топилиши биохимиянинг ривожланишида айниқса катта аҳамиятга эга бўлди. Уларнинг кашф этилиши рус олими Н. И. Лунин (1854—1937) номи билан боғлиқ.

К. А. Тимирязев (1843—1920) ўсимликлар биохимиясининг мутлақо янги йўналиши — фотобиохимияга асос солган машҳур олимдир. У нозик ва мураккаб янги физикавий усулларни қўлланиш асосида фотосинтезнинг муҳим қонуниятларини аниқлашга муваффақ бўлди. Хлорофиллнинг физик-химиявий хоссаларини ўрганишга катта ҳисса қўшди.

Нафас олиш ва спиртли бижғиш процесслари механизмини пухта ўрганган олимлардан А. Н. Бах (1857—1946), В. И. Палладин (1859—1922) ва С. Костичев (1872—1931) ўсимликлар биохимиясининг ривожланишига улкан ҳисса қўшдилар. Бах нафас олиш химиясига оид муҳим тадқиқотлар олиб бориб, ўзининг бир қанча классик асарларида тирик организмлар таркибидаги органик моддаларнинг оксидланишида ҳамда нафас олиш процессларида эркин кислород иштирок этишини исботлаб берди. Палладин эса организмлардаги оксидланиш-қайтарилиш реакцияларининг моҳиятини аниқлади, нафас олиш процессида сув иштирок этишини исботлади ҳамда биологик оксидланиш процессида асосий реакция ҳисобланган водороднинг кўчишини кашф этди.

Д. Н. Прянишников (1865—1948) ўсимликларда азотли бирикмаларнинг алмашинуви ҳақидаги ҳозирги замон тушунчаларини яратди.

Мамлакатимизда Улуғ Октябрь революциясидан кейин илм-фаннинг ривожланиши учун зарур барча шарт-шароит яратиб берилди. Бу эса фаннинг барча йўналишларида, жумладан,

биохимия соҳасида ҳам жуда катта кашфиётлар қилинишига сабаб бўлди. А. Н. Опаринниинг ерда ҳаётнинг пайдо бўлиши назарияси (1930) В. А. Энгельгардтнинг тирик организмларни энергия билан таъминлашда АТФнинг роли тўғрисидаги кашфиёти (1930), А. Н. Белозёрский ўсимликлар таркибидаги ДНК ни аниқлаши (1936), А. Е. Браунштейн томонидан қайта аминланиш реакциясининг кашф этилиши (1937) шулар жумласидандир. Булар дунё миқёсида аҳамиятга эга бўлган классик кашфиётлар бўлиб, совет биология фанининг ифтихори ҳисобланади.

Ҳозир мамлакатимизда жуда кўп биохимиявий марказлар бўлиб, уларда биохимия фанининг турли соҳалари бўйича йирик тадқиқот ишлари олиб борилади. [redacted] Фанлар Академиясининг А. Н. Бах номидаги Биохимия институти, К. А. Тимирязев номидаги Ўсимликлар физиологияси институти шулар жумласидандир.

Ўсимликлар биохимиясининг ривожланишида А. Н. Опаринниинг (1892—1982) хизматлари катта. У ўсимликлар организмида кечадиган ферментатив процессларни мукаммал текшириш натижасида ўсимликлар хомашёсини сақлаш ва қайта ишлашнинг биохомиявий асосларини яратди.

Н. М. Сисакян (1907—1966) ўсимликлар биохимияси соҳасида етакчи олимлардан бири эди. У ўсимликлар ҳужайрасининг компонентларида, айниқса, пластидаларда кечадиган ферментатив процессларни ҳар томонлама ўрганиб, уларнинг функциясини аниқлашга салмоқли ҳисса қўшган. Унинг бир қатор илмий ишлари радиациянинг моддалар алмашинуви процессларига таъсирини ўрганиш билан боғлиқ бўлиб, бу ишлар космик биологияни ривожлантиришда алоҳида аҳамиятга эга бўлди.

А. Н. Опарин

[redacted] биохимиясининг йирик намояндаларидан яна бири А. Н. Белозёрскийдир (1905—1972). Биохимиянинг энг актуал соҳаларидан бири бўлган нуклеин кислоталар биохимиясининг ривожланиши унинг номи билан боғлиқ. У ўсимликлар оламида ДНК мавжудлигини аниқлади ва шу билан барча ҳайвонлар, ўсимликлар, микроорганизмлар ядросининг химиявий тузилиши бир-бириникига ўхшашлигини исботлаб берди.

Бактериялар, замбуруғлар, сувўтлар ва юксак ўсимликлар ДНКсининг нуклеотидли таркибини ўрганиш бўйича олиб борилган барча ишлар ҳозирги замон геносистематикасига асос

В. А. Энгельгардт

бўлди. Республикамизда биохимия фанини ривожлантиришда Белозёрскийнинг хизматлари каттадир.

Академик В. А. Энгельгардт (1894—1984) биохимиянинг муҳим соҳаларидан бири бўлган биоэнергетикага асос солган олимдир. У 1930 йилда оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланиш процессини кашф этди. Кейинчалик эса АТФ (аденозинтрифосфат кислота) барча тирик организмларни энергия билан таъминловчи универсал бирикма эканлигини исботлади. Энгельгардт кейинги вақтда биологиянинг янги йўналишларидан бири бўлган молекуляр биологияни ривожлантириш соҳасида жуда катта ишлар олиб борди.

А. Л. Курсанов, Я. В. Пейве, В. Л. Кретович, Ю. В. Ракитин, Б. Н. Стипаненко, В. Н. Букин, А. А. Красновский, А. М. Кузин, Б. П. Плешков, В. Г. Клименко, Н. Н. Назиров, Ю. С. Носиров, А. П. Иброҳимов ва бошқа кўпгина олимлар ўсимликлар биохимиясини ривожлантиришга катта ҳисса қўшдилар.

Республикамизда ҳам биохимия фани кенг кўламда ривожланиб бормоқда. Унинг турли соҳалари бўйича Тошкентда ва бошқа шаҳарларда ўтказилаётган жаҳон, иттифоқ ва регионал аҳамиятга эга бўлган съезд, конференция, симпозиумлар бунга яққол далил бўлади. Ўзбекистон Фанлар академияси қошидаги бир қатор илмий-текшириш институтларида ўсимликлар биохимияси соҳасида йирик тадқиқотлар амалга оширилмоқда. Энг кекса илм даргоҳи ҳисобланган Тошкент Давлат университетида ва бошқа олий ўқув юртларида махсус биохимия кафедралари мавжуд бўлиб, уларда ўсимликлар биохимиясининг янги йўналишлари бўйича мутахассислар тайёрлаш билан бирга қишлоқ хўжалиги ва саноатнинг айрим тармоқлари ривожланишига самарали таъсир кўрсатадиган йирик илмий-тадқиқот ишлари ҳам олиб борилмоқда.

Кейинги 20—30 йил ичида биохимия соҳасида мисли кўрилмаган ютуқларга эришилди. ДНК молекуласи структура тузилишининг аниқланганлиги (Уотсон-Крик модели) ва шу асосда ирсий белгилар наслдан-наслга ўтишининг исботланиши, оқсил биосинтези механизмининг тушунтириб берилиши, тирик организмларда энергия алмашинуви механизмининг кашф этилиши (хемиосмотик назария), кўпгина оқсиллар, ферментлар структура тузилишининг аниқланиши ва генларнинг сунъий йўл билан синтез қилиниши шулар жумласидандир. Бу кашфиётлар биологиянинг янги йўналишлари — молекуляр биология, биотехнология ва ген инженерияси фанларининг вужудга кели-

шига асос бўлди. Биохимия соҳасидаги ҳар бир кашфиёт ҳаётий ҳодисаларнинг моҳиятини янада чуқурроқ тушунтиришга имкон беради. Буни биохимиянинг ривожланиш тарихидан аниқ кўришимиз мумкин.

УСИМЛИКЛАР БИОХИМИЯСИНИНГ МЕТОДЛАРИ

Биохимия ўз ривожланишида ҳозирги даврга қадар экспериментал фан сифатида намоён бўлиб келмоқда. Бинобарин, биохимия соҳасидаги илмий тадқиқот ишларининг, тажрибаларнинг муваффақиятли бўлиши, аввало, тўғри танлаб олинган ва моҳирона қўлланилган усуллар билан аниқланади.

Биохимиявий тадқиқотларда қўлланиладиган усуллар вақтвақти билан ўзгартириб, янгилаб турилади. Биохимиянинг назарий ва амалий масалаларини ҳал қилишда хилма-хил усуллардан фойдаланилади. Буларга аналитик (физик, химиявий ва физик-химиявий), физиологик (айрим орган ёки улардан кесиб олинган қисмлар, гомогенат экстрактлар билан ўтказиладиган тажрибалар), вегетацион (ўсимликнинг ўсиши ва ривожланиши билан боғлиқ бўлган биохимиявий текшириш) усуллари ва бошқаларни кўрсатиш мумкин. Шу билан бирга биохимиянинг фақат ўзига хос бўлган усуллари ҳам мавжуд бўлиб, улардан энг муҳими ферментатив усулдир.

Химия ва физиканинг замонавий текшириш усуллари асримизнинг 50-йилларида шаклланган бўлиб, нишонланган атомлар, хроматография, электрофорез, спектрофотометрия, рентгенструктура анализи, электрон микроскопия, моддаларни гравитацион майдонда ультрацентрифуга ёрдамида ажратиш ва бошқалар биологик ҳодисаларга татбиқ этилиши туфайли биохимия фанида, айниқса, кейинги йилларда жуда катта ютуқларга эришилди. Мазкур усуллар ёрдамида ҳужайралар мураккаб тузилганлиги (микроканаллар тўплами, ядродан бошланиб, баъзан ҳужайра деворигача етиб борган эндоплазматик ретикулум, хилма-хил функция бажарувчи ҳужайра киритмалари ва органоидлар) ва ҳар бир ҳужайра органоиди махсус биохимиявий функция бажариши аниқланган.

Моддаларни анализ қилиш техникасини янада такомиллаштириш мураккаб аралашмаларни бир-биридан ажратишга ва уларнинг жуда ҳам кам бўлган миқдорини ҳам аниқлашга имкон берди. Бу эса хилма-хил макромолекулаларни ташкил қиладиган мономер бирикмаларнинг ковалент структурасини ўрганишга асос бўлди. Рентгенструктура методларининг ривожлантирилиши туфайли молекуляр оғирлиги унча катта бўлмаган оқсил ва нуклеин кислоталарнинг учламчи структураси моделини яратишга муваффақ бўлинди.

Радиоактив изотопларнинг ўсимликлар биохимиясида қўлланиши туфайли ўсимликлар таркибидаги у ёки бу элементнинг, ё бўлмаса таркибида шундай элемент тутувчи моддаларнинг тақдирини осонлик билан билиб олишга эришилди.

Моддаларни автоматик асбоб-ускуналар ёрдамида аниқлаш усуллари биохимия фанининг янада тез суръатлар билан ривожланишига самарали таъсир этмоқда. Аминокислоталар, нуклеин кислоталар таркибига кирадиган нуклеотидларни автоматик равишда аниқлайдиган анализаторлар шулар жумласидандир.

Ферментатив усуллардан амалий мақсадларда фойдаланиш муҳим аҳамият касб этмоқда. Ҳозир баъзи бир ферментларнинг активлигини аниқлаш йўли билан бўлажак ҳосилнинг сифати ёки миқдорини, ўсимликларнинг турли касалликларга чидамлилигини олдиндан айтиб бериш имкони мавжуд. Кейинги йилларда ем-хашакнинг биологик қийматини ошириш ва уларнинг химиявий таркибини яхшилаш мақсадида силослаш самарадорлигини оширишда ферментатив усуллар қўллана бошланди.

Юқорида қайд қилинган усулларни қўллаш туфайли юқори спецификлик табиатига эга бўлган айрим биологик ҳодисаларнинг моҳиятини аниқлашга киришилди. Булар ҳужайра мембраналарининг аҳамиятини, биологик системаларда энергиянинг тўпланиши ва сарфланиши механизмини, айрим ўсимликларнинг молекуляр азотни ўзлаштириш механизмини аниқлаш ва ҳоказолардир. Бу масалаларнинг ҳал қилиниши биохимиянинг ривожланишида янги-янги соҳаларни очилишига имкон беради.

ЎСИМЛИКЛАР БИОХИМИЯСИНИНГ ВАЗИФАЛАРИ

[redacted] XXVII с[redacted] қарорлари ва [redacted]нинг Озиқ-овқат программасининг ҳаётга татбиқ этилиши совет давлати олдида турган ва ҳал этилиши зарур бўлган муҳим масалалардан бири ҳисобланади.

Маълумки, бу Программа ва қарорларни амалга оширишда биология фани, шу жумладан, ўсимликлар биохимияси олдида жуда катта вазифалар турибди. Бу вазифалардан бири, аввало, оқсиллар полиморфизмига асосланган замонавий биохимиявий усулларни селекцион-генетик процессларда қўллашдан иборат. Чунки ўсимликларнинг муҳим белгилари ҳисобланган ҳосилдорлик, ҳосилининг сифати, ноқулай шароитга чидамлиликни ошириш оқсил блокларининг ўзгариши билан боғлиқдир. Фитогормонлар, пестицидлар ва бошқа моддаларнинг таъсир қилиш механизмини ўрганиш, ҳаво азотининг ўсимликлар томонидан ўзлаштирилиши процессининг молекуляр асосларини аниқлаш ҳам шулар жумласидандир.

Қишлоқ хўжалигини химиялаштириш янада авж олаётган ҳозирги даврда ҳосилнинг сифатини яхшилаш ва ўсимликларнинг потенциал ҳосилдорлигини ошириш билан боғлиқ бўлган минерал озиқаланишнинг биохимиявий асосларини ишлаб чиқиш биохимия фани олдида турган асосий вазифалардан бири ҳисобланади.

Кейинги йилларда партия ва ҳукуматимизнинг ғамхўрлиги ва олимларимизнинг меҳнати туфайли биологик тадқиқотларда бирмунча юксак натижаларга эришилди. Биология фанининг ҳаётий ҳодисаларни молекулалар даражасида ўргатувчи физик-химиявий йўналишдаги тармоқлари, шу жумладан, биохимия ҳам интенсив равишда ривожланди. Бу борада айниқса [redacted] Марказий Комитети ва [redacted] Министрлар [redacted] «Молекуляр биология ва молекуляр генетикани янада ривожлантириш ва уларнинг ютуқларидан халқ хўжалигида фойдаланиш» (1974) ҳамда «Физик-химиявий биологияни ва биотехнологияни янада ривожлантириш ва уларнинг ютуқларидан медицина, қишлоқ хўжалиги ва саноатда фойдаланиш» (1981, 1983, 1985) тўғрисидаги қарорлари муҳим аҳамиятга эга бўлди.

Бу қарорларда тирик организмлар физикаси ва химиясини янада чуқурроқ ўрганишга, биохимиянинг назарий проблемаларини кенг миқёсда ўрганишга катта аҳамият берилган. Шу билан бирга бу қарорларда биологиянинг бошқа соҳалари билан бир қаторда ўсимликлар биохимияси олдида турган ва ҳал қилиниши зарур бўлган бир қатор асосий проблемалар кўрсатиб ўтилган. Улар қуйидагилардан иборат:

ўсимликлар таркибида учрайдиган муҳим биологик полимерлар, оқсиллар, нуклеин кислоталар, липидлар, углеводлар, витаминлар, фермент бирикмалари ва бошқаларнинг структураси ва функциясини ўрганиш;

ўсимликларда моддалар ва энергия алмашинувини (оқсиллар, углеводлар, липидлар ва бошқаларнинг синтезланиши ва парчаланишини) ўрганиш, бу процессларда биологик актив моддаларнинг ролини аниқлаш, ўсимликларда кечадиган фотосинтез ва нафас олиш процесслари механизмини янада чуқурроқ ўрганиш;

атмосферадаги молекуляр азотнинг ўсимликлар томонидан ўзлаштирилиши механизмини ўрганиш ва шу асосда азотни биологик фиксация қилиш процессини интенсивлаштириш йўлларини қидириш;

ўсимликлар минерал ўғитларни юқори нормада ўзлаштиришига тўсқинлик қиладиган ички, физиологик ва биохимиявий факторларни аниқлаш ва шу асосда ўғитларнинг самарадорлигини ошириш йўлларини қидириш.

Юқорида қайд қилинган масалаларнинг ҳал қилиниши ҳаётий процессларнинг моҳиятини тушунишга ва шу орқали уларни бошқаришга имкон беради. Бу эса ўз навбатида қишлоқ хўжалигининг янада ривожланишига маълум даражада таъсир қилади.

БИРИНЧИ БЎЛИМ

СТАТИК БИОХИМИЯ

I боб. ОҚСИЛЛАР

Барча тирик организмларнинг таркибий қисмини ташкил этадиган бирикмаларнинг энг муҳими ва аҳамиятлиси оқсиллардир. *Улар ҳаёт фаолиятининг барча процессларида ҳал қилувчи* роль ўйнайди. Оқсиллар протеинлар деб ҳам аталади (proios — *грекча* бирламчи, муҳим демакдир):

Оқсилларнинг ҳаёт процессларидаги аҳамияти ҳақида [redacted] шундай деб ёзган эди: «Биз ҳаётни учратадиган ҳамма ерда ҳаёт бирон-бир оқсил модда билан боғлиқ эканини кўрамиз, шунингдек, парчаланиш процессида бўлмаган, бирон-бир оқсил модда учрайдиган ҳамма ерда биз истисносиз равишда ҳаёт ҳодисасини кўрамиз»[1].

Оқсиллар ҳар бир тирик организмнинг таркибий қисми ҳисобланади. *Ўсимликлар таркибида улар углеводлар, ёғлар ва* бошқа моддаларга нисбатан бирмунча кам бўлади. Шунга қарамасдан, улар ўсимликлардаги моддалар алмашинуви процессларида ҳал қилувчи роль ўйнайди.

Ҳаёт процессларига хос бўлган барча асосий хусусиятлар оқсилларда мужассамлашган:

а) оқсиллар ферментатив хусусиятга эга. Моддалар алмашинуви процессида борадиган барча химиявий реакциялар фақат ферментлар таъсирида катализланади;

б) оқсиллар бошқа моддалар билан биргаликда ҳужайра ва унинг органоидлари структурасини ташкил этиб, ҳужайранинг танлаб ўтказиш хусусиятини бошқаришда иштирок этади;

в) оқсилларга хос хусусиятлардан яна бири қисқарувчанликдир. Айрим оқсиллар, масалан, ҳайвонлар мускули ва мимоза ўсимлиги таркибидаги актин, миозин оқсиллари маълум бирикмаларда тўпланган химиявий энергияни механикавий энергияга айлантиради;

---

[1] [redacted] Анти-Дюринг, Уздавнашр, 1957 й., 103- бет.

г) тирик организмларда ҳимоя вазифасини бажарадиган ва яна бир қанча хусусиятларга эга бўлган оқсиллар ҳам бор. Оқсилларнинг ниҳоятда хилма-хил функция бажариши уларнинг химиявий тузилиши ниҳоятда мураккаб эканлигидан далолат беради. Ҳақиқатан ҳам, оқсиллар табиатда учрайдиган химиявий бирикмаларнинг энг мураккабидир.

Ўсимликларнинг барча органларида оқсил бўлади. У дуккакдош ўсимликларнинг уруғида айниқса кўп, вегетатив органларида 5—15% гача етади.

Оқсиллар юқори молекулали коллоид бирикма бўлиб, аминокислоталардан ташкил топган. Улар гидролизланганда аминокислоталаргача парчаланади. Оқсилларнинг элементар таркиби углерод, водород, кислород, азот ҳамда олтингугуртдан иборат. Улар таркибида баъзан фосфор ҳам учрайди.

1-жадвал

Оқсилларнинг элементар таркиби

Элементларнинг номи	Элементларнинг миқдори (% ҳисобида)
Углерод	55—56
Водород	6,5—7,3
Азот	15—17
Кислород	21—24
Олтингугурт	0—2,4

Оқсиллар таркибидаги азот миқдори доимий бўлиб, ўрта ҳисобда 16% ни ташкил қилади. Шунинг учун кўпинча текширилаётган маҳсулотлардаги (масалан, ем-хашак ва озиқлардаги) оқсил таркибидаги азот миқдорига қараб аниқланади. Бунинг учун оқсил таркибидаги азот миқдорини 6,25 га кўпайтириш кифоя. 100% оқсил таркибидаги азот 16% га тенг, демак, 100 : 16 = 6,25. Баъзи оқсиллар таркибида йод, мис, марганец каби металлар ҳам учрайди. Табиатда учрайдиган оқсиллар турли кўринишда, кўпчилиги коллоид ҳолда бўлади.

АМИНОКИСЛОТАЛАР

Аминокислоталар ёғ кислоталарнинг ҳосиласи бўлиб, улар таркибида карбоксил группа (—COOH) билан бир қаторда амин группа ($—NH_2$) ҳам бор.

NH_2 группа ҳамма вақт α-углерод атомидан ўрин олади. α-аминокислоталарнинг умумий формуласи қуйидагича:

$$H_2N—\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}—COOH$$

Бу формуладаги радикал ўрнида ҳар хил функционал группалар учрайди. Аминокислоталар шу функционал группаларга

қараб бир-биридан фарқ қилади. Шундай қилиб, функционал группаларнинг тузилиши органик оламда аминокислоталар турли-туман бўлишини таъминлайди.

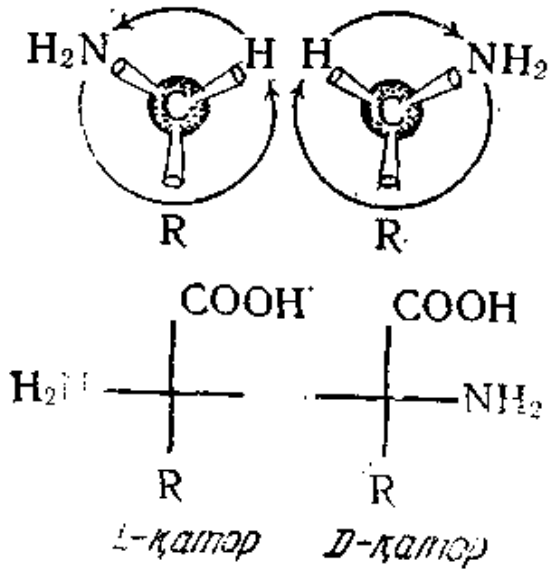
Аминокислоталар тузилишига кўра *алифатик* (очиқ занжирли) *ароматик* (ҳалқали) ва *гетероциклик* аминокислоталарга бўлинади. Шунингдек, улар физик ва химиявий хусусиятларига кўра *нейтрал, кислотали* ва *ишқорий* группаларга бўлинади. Бундан ташқари, аминокислоталар таркибида қўшимча функционал группалар тутишига қараб *дикарбон, диамин аминокислоталар, оксиаминокислоталар, олтингугурт тутувчи аминокислоталар* ва бошқа группаларга бўлинади.

Ҳозиргача ўсимликлар таркибида 150 дан ортиқ эркин аминокислота борлиги аниқланган. Лекин оқсиллар таркибида фақат 20 та аминокислота ва уларнинг иккита амиди учрайди. Оқсиллар таркибига кирадиган аминокислоталар 2- жадвалда келтирилган.

Аминокислоталарнинг оптик хоссалари

Аминокислоталарнинг энг муҳим хоссаларидан бири уларнинг оптик активликка эга бўлишидир. Энг оддий аминокислота ҳисобланган глициндан бошқа барча аминокислоталар молекуласида асимметрик углерод атомлари борлиги учун уларнинг сувли эритмаси қутбланган нур сатҳини ўнгга ёки чапга буради.

Оқсиллар таркибига кирадиган барча аминокислоталар L-қаторга мансубдир. L-қатордаги аминокислота қутбланган нурни буриш йўналишини эмас, балки молекуланинг фазовий жойлашишини кўрсатади. Аминокислоталар молекуласининг фазовий жойлашиши 1-расмда кўрсатилган.



1-расм. Аминокислоталарнинг фазовий шакли.

Аминокислоталар молекуласидаги *α*-углерод атоми билан боғланган водород, амин, радикал группа соат стрелкаси йўналиши бўйича (кузатувчига нисбатан) худди юқоридагидек тартибда кетма-кет жойлашган бўлса, бундай молекула ўнг қаторга мансуб бўлиб, D-ҳарфи билан ифодаланади. Худди шу группаларнинг фазовий жойлашиши соат стрелкаси йўналишига тескари бўлса, бундай молекула чап қаторга мансуб бўлади ва L-ҳарфи билан ифодаланади.

2-жадвал

Оқсиллар таркибига кирадиган муҳим аминокислоталар

Аминокислоталарнинг				Эслатма
группаси	номи	қискартирилган белгиси	формуласи	
1	2	3	4	5
Алифатик аминокислоталар				
Моноамин-монокарбон аминокислоталар	Глицин, аминоацетат кислота	Гли	$H_2N-CH-COOH$	Гликокол деб ҳам юритилади, ипак оқсилида кўп булади.
	Аланин, α-аминопропионат кислота	Ала	$H_2N-CH(CH_3)-COOH$	Биринчи марта ипак оқсили фиброиндан ажратиб олинган оқсиллар таркибида кўп тарқалган
	Серин, α-амино-β-оксипропионат кислата	Сер	$H_2N-CH(CH_2OH)-COOH$	Оқсиллар таркибида кўп учрайди, фосфосерин шаклида ҳам бўлади
	Треонин, α-амино-β-оксиметилпропионат кислота	Тре	$H_2N-CH(CH(CH_3)OH)-COOH$	Баъзи оқсиллар таркибида фосфорли эфир ҳолида учрайди

Эрмиз
KUTUBXONASI

давоми

1	2	3	4	5
	Валин, α-аминоизовалериан кислота	Вал	H_3C CH_3 CH H_2N — CH — COOH	Оқсиллар таркибида кам миқдорда учрайди
	Лейцин, α-аминоизокапронат кислота	Лей	H_3C CH_3 CH CH_2 H_2N — CH — COOH	
	Изолейцин α-амино-β-метилвалериан кислота	Илей	CH_3 H_3C CH_2 CH H_2N — CH — COOH	
Олтингугурт тутувчи аминокислоталар	Цистеин, α-амино-β-меркаптопропионат кислота	Цис	CH_2 SH H_2N — CH — COOH	Оқсиллар кислота иштирокида гидролизланганда цистинга айланади.

давоми

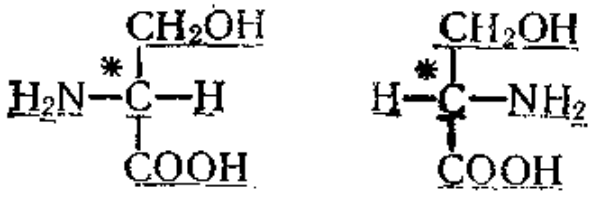
1	2	3	4	5
	Цистин, β, β-дитио-α-аминопропионат кислота	Цис—S— —S—Цис	CH_2-S- $\vert$ $H_2N-CH-COOH$ $-S-CH_2$ $\vert$ $H_2N-CH-COOH$	
	Метионин, α-амино-α-метилтиомой кислота	Мет	CH_2-S-CH_3 $\vert$ CH_2 $\vert$ $H_2N-CH-COOH$	
Кислотали ёки дикарбон аминокислоталар	Аспартат кислота	Асп	$COOH$ $\vert$ CH_2 $\vert$ $H_2N-CH-COOH$	Ўсимликлардан олинган турли хил оқсиллар таркибида учрайди. Унинг амиди ўсимликларда азот алмашинувида муҳим роль ўйнайди.
	Гулутамат кислота, α-аминоглутарат кислота	Глу	$COOH$ $\vert$ CH_2 $\vert$ CH_2 $H_2N-CH-COOH$	Биринчи марта буғдой оқсилидан олинган Унинг амиди ўсимликларда азот алмашинувида муҳим аҳамиятга эга.
Диамино- монокарбон ёки асосли аминокислоталар	Лизин, α ε—диамино капронат кислота	Лиз	NH_2 $\vert$ $(CH_2)_4$ $\vert$ $H_2N-CH-COOH$	

1	2	3	4	5
	Аргинин	Арг	NH_2 | C=NH | NH | $(CH_2)_3$ | H_2N—CH—COOH	
	Цикликаминокислоталар			
Ароматик ёки гомоциклик аминокислоталар	Фенилаланин, α-амино-β-фенилпропионат кислота	Фал	CH_2 H_2N—CH—COOH	
	Тирозин, α-амино-β-параоксифенилпропионат кислота	Тир	OH CH_2 H_2N—CH—COOH	

давоми

1	2	3	4	5
Гетероциклик аминокислоталар	Триптофон, α-амино-β-3—индолпропионат кислота	Три	C_6H_4—CH_2—CH(NH$_2$)—COOH	
	Гистидин, α-амино-имидозолилпропионат кислота	Гис	HC=C(N)—CH$_2$—CH(NH$_2$)—COOH; N, NH, CH	
Иминокислоталар	Пролин, пирролидин α-карбон кислота	Про	H_2C—CH_2; H_2C, CH—COOH; NH	
	Оксипролин, оксипирролидин α-карбон кислота	Опро	HO—HC—CH_2; H_2C, CH—COOH; NH	

L-қатордаги аминокислоталар қутбланган нур сатҳини ўнгга (+) ва чапга (—) буриши мумкин. Оқсил молекуласи таркибида учрайдиган 18 та оптик фаол аминокислотадан 10 таси қутбланган нур сатҳини ўнгга, 8 таси чапга бурувчи бўлиб, уларнинг ҳаммаси L-қаторга мансуб. Углеводларнинг оптик изомерларини аниқлашда глицерат альдегид молекуласи тузилишидан фойдаланилади (71-бетга қаранг). Аминокислоталарнинг оптик изомерларини аниқлашда эса қуйидаги L-серин молекуласи тузилишидан фойдаланилади.



L(-)-серин *D(+)-серин*

L-серин тузилишига ўхшаш бўлган барча аминокислоталар L-қаторга, D-серин тузилишига ўхшаш бўлган аминокислоталар D-қаторга мансуб. Оқсил таркибидаги аминокислоталар ва ўсимликлар таркибида эркин ҳолда учрайдиган аминокислоталарнинг кўпчилиги L-қаторга мансуб бўлади. Шунинг учун ҳам улар *табиий аминокислоталар* деб аталади.

Баъзи аминокислоталар (треонин, оксипролин, изолейцин, оксилизин) таркибида иккита асимметрик углерод атоми бўлиб, улар тўртта изомер ҳосил қилади.

D-шаклидаги аминокислоталар табиатда кам учрайди. Улар кўпинча тубан ўсимликлар, замбуруғлар ва бактерияларда топилган. Антибиотикларнинг кўпчилиги (грамицидин, актиномицин) таркибида ҳам D-шаклдаги аминокислоталар учрайди. Уларни ўсимликлар ўзлаштирмайди. L-шаклдаги аминокислоталарни эса яхши ўзлаштиради.

Аминокислоталарнинг амфотерлик хоссалари

Аминокислоталар таркибида кислота хусусиятига эга бўлган карбоксил группа (—COOH) ва ишқор хусусиятига эга бўлган аминогруппа (NH_2) бор. Сувли эритмаларда аминокислоталарнинг ҳар иккала функционал группаси диссоциланади. Бунда карбоксил группадан водород иони (протон) ажралади, амин группа эса уни бириктириб олади. Аминокислоталарнинг диссоциланган молекуласи қуйидаги кўринишда бўлади:

$$H_3^{+}N-\underset{}{\overset{R}{\overset{|}{C}}}H-COO^{-}$$

Бундай кўринишдаги аминокислоталар *биполяр ионлар* деб аталади.

Кислотали шароитда, яъни водород ионлари концентрацияси юқори бўлганда, аминокислоталарнинг карбоксил группаси кам диссоциланади. Натижада уларнинг молекуласи мусбат зарядга эга бўлади ва электр майдонида катион сифатида катодга томон ҳаракат қилади:

$$H_2N-\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}-COOH+H^+ \rightarrow H_3^+N-\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}-COOH$$

Ишқорий шароитда, бошқача айтганда, гидроксил ионлари концентрацияси юқори бўлганда, аминокислоталарнинг амин группаси кам диссоциланади. Натижада уларнинг молекуласи манфий зарядга эга бўлади ва анион сифатида анодга томон ҳаракат қилади:

$$H_2N-\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}-COOH+OH^- \rightarrow H_2N-\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}-COO^-+H_2O$$

Аминокислоталар бир вақтнинг ўзида ҳам кислота, ҳам асос хоссаларига эга бўлганлиги учун *амфотер бирикма* ҳисобланади ва шу сабабли ҳужайрада буферлик вазифасини бажаради.

Юқорида айтиб ўтилганидек, аминокислоталар молекуласи эритманинг pH га қараб катион, анион ёки нейтрал шаклга эга бўлади. Аминокислоталар молекуласининг шакли нейтрал бўлган водород ионлари концентрацияси уларнинг *изоэлектрик нуқтаси* (ИЭН) деб аталади. Турли хил аминокислоталарнинг изоэлектрик нуқтаси ҳар хил бўлади. Қуйидаги жадвалда оқсил таркибида учрайдиган аминокислоталарнинг изоэлектрик нуқтаси келтирилган.

3=жадвал

Аминокислоталарнинг изоэлектрик нуқтаси

Аминокислоталар	ИЭН	Аминокислоталар	ИЭН
Аланин	6,00	Лизин	9,74
Аргинин	10,76	Метионин	5,74
Аспарагин	5,41	Оксипролин	5,83
Аспарагин кислота	2,77	Пролин	6,30
Валин	5,96	Серин	5,68
Гистидин	7,59	Тирозин	5,66
Глицин	5,97	Треонин	6,16
Глутамин	5,65	Триптофан	5,89
Глутамин кислота	3,22	Фенилаланин	5,48
Изолейцин	6,02	Цистеин	5,07
Лейцин	5,98	Цистин	4,60

Аминокислоталар таркибидаги карбоксил группа амин группага нисбатан кўпроқ диссоциланади. Шунинг учун таркибида битта амин группа ва битта карбоксил группа бўлган аминокислоталарнинг сувли эритмалари кислотали характерга эга бўлади. Буларнинг изоэлектрик нуқтаси ҳам кислотали муҳитда бўлади. Диаминомонокарбон аминокислоталарнинг изоэлектрик нуқтаси эса ишқорий муҳитда бўлади.

Аминокислоталарнинг химиявий хоссалари

Аминокислоталарга хос бир қанча реакциялар мавжуд бўлиб, улар бу кислоталарни сифат ҳамда миқдор жиҳатдан аниқлашда кенг қўлланилади. Буларга қуйидаги реакциялар киради.

Аминокислоталарнинг нитрит кислота билан ўзаро таъсири. Бунда аминокислоталар таркибидаги бирламчи эркин амин группа нитрит кислота билан реакцияга киришиб, тегишли оксикислота ҳосил қилади ва эркин азот ажралиб чиқади:

$$H_2N-\underset{}{\overset{R}{\overset{|}{C}}}H-COOH + O=N-OH \rightarrow HO-\overset{R}{\overset{|}{C}}H-COOH + H_2O + N_2\uparrow$$

аминокислота нитрат кислота оксикислота сув азот

Бу реакция Ван-Слайк томонидан таклиф қилинган бўлиб, аминокислоталарнинг миқдори ажралиб чиққан азотга қараб аниқланади.

Формальдегид билан борадиган реакция. Аминокислоталар формальдегид билан реакцияга киришиб, метиллашган бирикмалар ҳосил қилади. Бу реакцияда аминокислотанинг амин группаси билан формальдегиднинг карбонил группаси ўзаро таъсир этади:

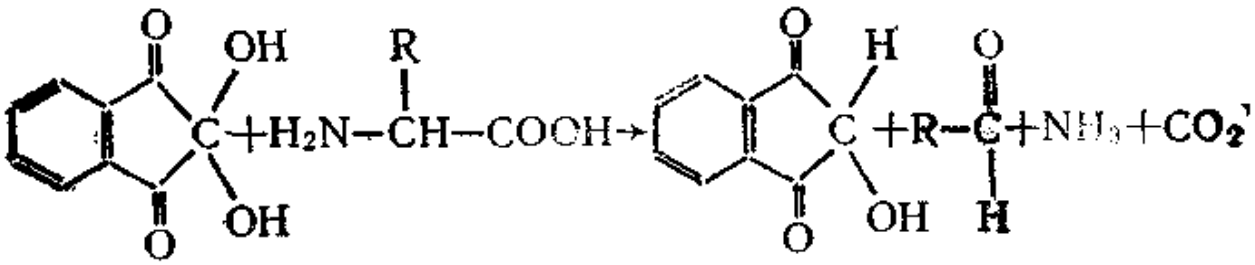
$$H_2N-\overset{R}{\overset{|}{C}}H-COOH + O=C\begin{matrix}H\\H\end{matrix} \rightarrow H_2C=N-\overset{R}{\overset{|}{C}}H-COOH + H_2O$$

аминокислота формальдегид метиллашган бирикма

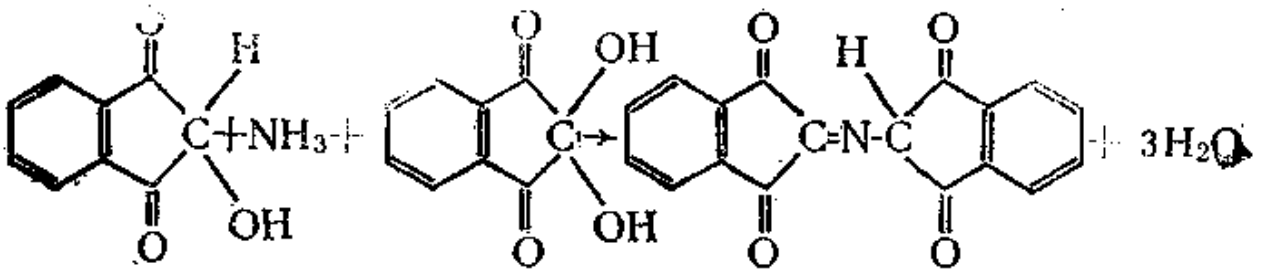
Бу реакция натижасида амин группа ўзининг ишқорий хусусиятини йўқотади. Карбоксил группа эса очиқ қолади. Шунинг учун метиллашган бирикма кислота хусусиятига эга бўлади. Бу бирикмадаги карбоксил группани ишқор билан титрлаш мумкин. Титрлаш учун кетган ишқор миқдори формальдегид билан боғланган амин группа миқдорига эквивалент бўлади. Аминокислоталарни Сёренсен усулида аниқлаш юқоридаги реакцияга асосланган.

Нингидрин реакцияси. Барча α-аминокислоталар нингидрин (трикетогидринденат) билан ўзаро реакцияга киришиб, кўк ёки

бинафша рангли бирикма ҳосил қилади. Нингидрин билан аминокислотанинг ўзаро таъсир реакцияси қуйидагича боради:



Реакция натижасида тегишли альдегид, аммиак, CO_2 ва қайтарилган нингидрин ҳосил бўлади. Қайтарилган нингидрин, аммиак яна бир молекула нингидрин билан реакцияга киришиб, кўк-бинафша рангли бирикма ҳосил қилади:



қайтарилган нингидрин *нингидрин* *кўк-бинафша ранги бирикма*

Бу реакция аминокислоталарни қогоз хроматографияси усули билан сифат ва миқдор жиҳатдан аниқлашда кенг қўлланилади. Аминокислоталар (пролин ва оксипролин) нингидрин билан тўқ сариқ рангли бирикма ҳосил қилади.

Юқоридаги реакциялардан ташқари, аминокислоталарга хос бўлган яна бир қанча химиявий реакциялар бўлиб, улар ҳам аминокислоталарни аниқлашда қўлланилади.

ОҚСИЛЛАРНИ АЖРАТИБ ОЛИШ

Ўсимликлар таркибидаги оқсилларнинг химиявий хоссаларини ўрганиш учун, аввало, уларни соф ҳолда ажратиб олиш керак. Оқсилларни соф ҳолда ажратиб олиш анча қийин. Чунки улар кўпгина химиявий реактивлар (кучли кислота, кучли ишқор, органик эритувчилар) таъсирида осонлик билан парчаланади. Бундан ташқари, оқсилларни ажратиб олиш процессида улар автолизга учраши (ўз-ўзидан парчаланиши) ҳам мумкин. Натижада оқсил ўзининг натив, бошқача айтганда, табиий хусусиятларини (эрувчанлиги, биологик активлиги ва бошқаларни) йўқотади. Оқсилларни денатурацияга учратмасдан ажратиб олиш учун эҳтиётлик билан ишлаш зарур. Бунинг учун, энг аввал, оқсилларни ажратиб олишнинг барча босқичлари иложи борича паст (0—5°) температурада ўтиши керак. Кўп ҳолларда қўлланиладиган эритувчининг музлаш даражаси энг яхши температура ҳисобланади.

Оқсилларни ажратишдаги зарурий шартлардан бири pH маълум даражада бўлишидир. Муҳит pH кўпинча нейтрал ёки ажратиб олинаётган оқсилнинг изоэлектрик нуқтасига яқин бўлиши керак. Шунинг учун натив ҳолдаги оқсилни ажратиб олишда кислота ва ишқорлардан фойдаланилмайди.

Оқсиллар икки йўл билан ажратиб олинади. Эрувчан оқсиллар (масалан, бирор эритувчи ферментлар) ёрдамида эритмага ўтказиш йўли билан ажратилади. Эритмайдиган оқсилларни соф ҳолда ажратиб олиш учун бошқа моддалар бирор усулда эритмага ўтказилади, оқсил эса қаттиқ фазада қолади (масалан, ипакдаги фиброин оқсили).

Оқсилларни биологик материаллардан тўлиқ ажратиб олиш учун тўқималарни ҳужайраларининг девори бузилгунча эзиш керак. Бунда турли асбоблар ишлатилади. Тўқималарни эзишда энг кўп қўлланиладиган асбоблардан бири турли хил гомогенизаторлардир. Уларда текширилаётган материал жуда катта (минутига 8000 мартагача) тезликда айланадиган ўткир пичоқлар ёрдамида майдаланади. Ўсимлик материалларини майдалашда бошқа усуллардан ҳам фойдаланилади. Майдаланган материалдан оқсиллар кўпинча тузларнинг 8—10% ли эритмаси ёрдамида ажратиб олинади. Оқсилларнинг кўпи тузли эритмаларда яхши эрийди.

Оқсилларни ажратиб олишда аммоний сульфат тузлари кўп ишлатилади. pH оқсиллар эрувчанлигига кучли таъсир қилишини ҳисобга олиб, тузлар буферли эритма шаклида ишлатилади. Туз эритмаларидан ташқари, сув, спиртли эритувчилар, кучсиз кислоталар, кучсиз ишқорлардан ҳам эритувчи сифатида фойдаланилади. Ўсимликларнинг вегетатив органларидан оқсил ажратиб олишда баъзан спирт-эфир аралашмаси ва фенол, ацетат кислота билан сув аралашмаси ҳам ишлатилади.

Майдаланган материал таркибидаги оқсилни эритмага ўтказиш кўп вақт талаб қилади. Бунда оқсиллар эритмага бутунлай ўтиши учун уни доим аралаштириб туриш керак. Эримайдиган оқсилларни тоза ҳолда ажратиб олишда унинг таркибидаги бошқа моддалар ҳам бирин-кетин ажратиб олинади. Ёғ ва ёғсимон моддалар ацетон, эфир, бензол ва бошқа органик эритувчилар ёрдамида, углеводлар эса формиат кислота ёрдамида ажратилади. Натижада чўкмада соф ҳолдаги оқсил қолади.

Эрувчан оқсилларни ўсимлик органларидан (уруғ, барг, мевалардан) соф ҳолда ажратиб олиш қийин. Чунки ўсимликлар тўқимасида турли оқсиллар бўлиб, эритмага ҳар қайси оқсилдан озми-кўпми ўтади. Улар турли усуллар билан бир-биридан ажратилади, натижада соф ҳолдаги оқсил ҳосил бўлади.

Соф ҳолдаги оқсил дастлаб 30-йилларда олинган. Ҳозир ўсимликлардан бир қанча соф оқсил ажратиб олинди. Оқсилларни фракцияларга ажратишда тузлар, органик эритувчилардан, электрофорез, хроматография, молекуляр элаш ва бошқа усуллардан фойдаланилади.

Оқсилларни туз эритмалари ёрдамида ажратиб олиш. Оқсилларнинг айримлари тузларнинг маълум концентрациядаги эритмасида чўкмага тушади, бошқалари эритмада қолади, Уларни турли тузлар ёрдамида чўктириш усули *оқсилларнинг тузланиши* дейилади. Эритмага маълум миқдорда туз қўшилса, оқсиллар алоҳида-алоҳида чўкмага тушади ва центрифуга ёрдамида ажратиб олинади. Уларни бундай йўл билан ажратишда кўпинча аммоний сульфат тузидан фойдаланилади. Чунки бу туз бошқа тузларга нисбатан сувда анча яхши эрийди. Масалан, нўхат унидан тайёрланган эритма аммоний сульфат билан чала тўйинтирилганда глобулинлар чўкмага тушади, қолган эритма туз ёрдамида ўта тўйинтирилса, альбуминлар чўкмага тушади.

Оқсилларни изоэлектрик нуқтада чўктириш, Оқсилларни бир-биридан ажратишда уларнинг изоэлектрик нуқтасидан ҳам фойдаланилади. Маълумки, оқсиллар изоэлектрик нуқтада энг кам эрувчан бўлади, муҳитнинг pH ни ўзгартириш билан у ёки бу оқсилни чўкмага тушириш мумкин, бошқа оқсиллар эса эритмада қолади.

Оқсилларни органик эритувчилар ёрдамида ажратишда метил ва этил спиртлардан кўп фойдаланилади. Бу усулда ажратиш процесси паст температурада (—5—10° да) олиб борилиши шарт. Чунки юқори температурада органик эритувчилар таъсирида оқсиллар денатурацияга учрайди.

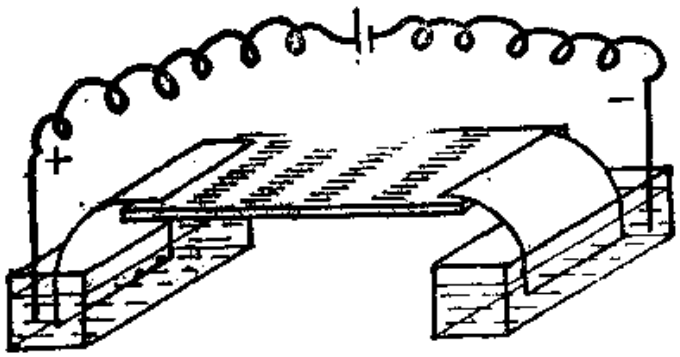
Оқсилларни ажратишда **адсорбцион хроматография** усули кўп қўлланилади. Бу усулда оқсиллар аралашмасини бир-биридан ажратиш ёки бошқа бирикмалардан тозалаш учун уларнинг эритмаси адсорбент тўлдирилган вертикал шиша колонка орқали ўтказилади. Адсорбент сифатида кальций фосфат, крахмал, целлюлоза ва унинг ҳосилалари, силикогель ва бошқа моддалар ишлатилади. Адсорбцияланган оқсиллар элюция (ювиш) йўли билан ажратиб олинади. Элюция учун турли концентрация ва pH га эга бўлган тузлар эритмасидан фойдаланилади. Элюатлар махсус асбоблар ёрдамида шиша пробиркаларга озоздан йиғилади. Шу йўл билан ажратиб олинган оқсиллар фракцияси аниқланиб, бир хил фракциядагилар бир-бирига қўшилади ва улардан соф оқсил олинади.

Оқсилларни ион алмашинувчи хроматография усулида ажратиш ҳам мумкин. Бу усулда ион алмашинувчи моддалар сифатида таркибида гидрофил группа бўлган бирикмалар, масалан, целлюлоза кўп ишлатилади. Оқсилларни ажратишда, одатда, ДЭАЭ-целлюлоза (анион алмашинувчи) ва КМ-целлюлоза (катион алмашинувчи) қўлланилади.

Ион алмашинувчи колонкалардаги боғланган оқсил аралашмаларини фракцияларга ажратиш учун pH ортиб (ёки камайиб) борувчи буфер эритмаларни колонка орқали ўтказиш керак.

Оқсилларни ажратишда **электрофорез усули** ҳам кенг қўл-

ланилади. Бу усул электр токи таъсирида эритмада оқсиллар ҳар хил тезликда ҳаракат қилишига асосланган (2- расм). Оқ-



2- расм. Электрофорез принципининг схемаси.

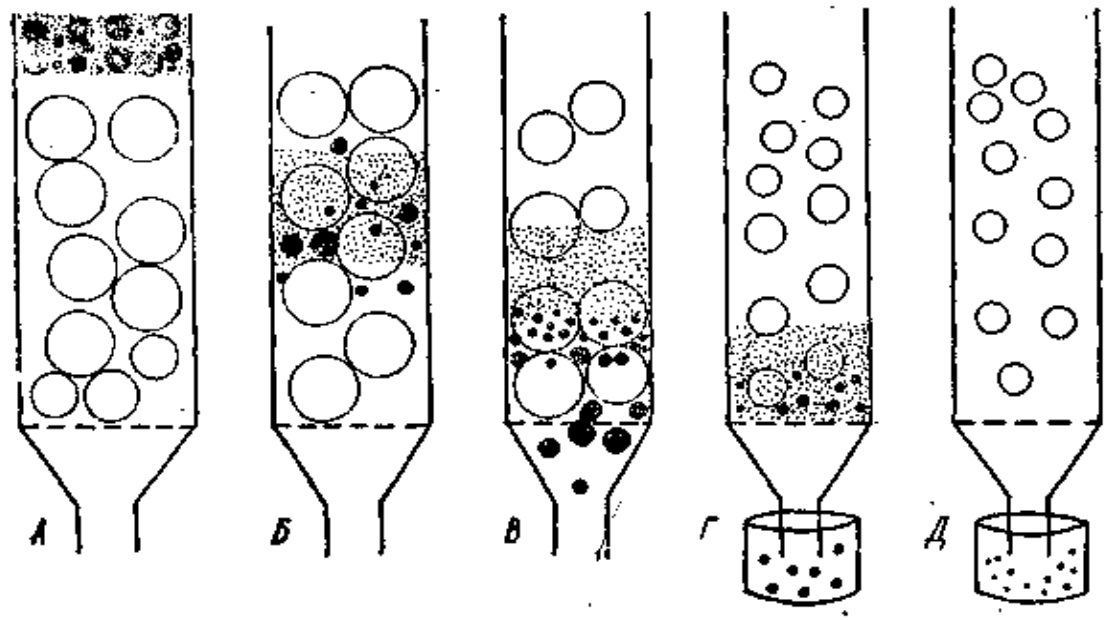
сил молекулалари электр зарядига эга бўлганлиги учун электр майдонида анодга ёки катодга томон ҳаракат қилади. Уларнинг ҳаракати таркибидаги заряд миқдорига пропорционал, яъни заряд қанча кўп бўлса, ҳаракат тезлиги ҳам шунча юқори бўлади. Молекулаларнинг шакли ва катталиги ҳам ҳаракат тезлигига таъсир қилади.

Оқсилларнинг ҳаракат тезлиги Тизеллиуснинг электрофоретик асбобида аниқланади. Ҳозирги вақтда электрофоретик ҳаракат тезлигини аниқлашда бошқа асбоблардан ҳам фойдаланилади. Бироқ улар анча мураккаб бўлганлигидан оқсилларни фракцияларга ажратиш кўп вақтни талаб қилади, қолаверса, текширилаётган материалдан ҳам кўп миқдорда олишга тўғри келади.

Кейинги йилларда қоғозда электрофорез қилиш усули кўп қўлланилмоқда. Бунда буфер эритма билан намланган фильтр қоғоз лента ларнинг иккала учи электродлар билан боғланган буфер эритмага туширилади. Қоғознинг ўртасига текширилаётган эритмадан нуқта ёки чизиқ шаклда бир неча томчи томизилади. Орадан бир неча соат ўтгандан кейин фильтр қоғоз олиниб қуритилади ва фуксин, азокармин, бромфенолблау бўёқлардан бирортаси билан бўялади. Қоғоз бўялгандан сўнг оқсил фракциялари доғ ёки чизиқ шаклида кўринади. Бу доғ ёки чизиқлар кесиб олинади ва бирор эритма билан ювиб, колориметрик усулда уларнинг миқдори аниқланади.

Қоғозда электрофорез қилишдан ташқари, яна қаттиқ асосли муҳитда электрофорез қилиш усуллари ҳам мавжуд. Крахмал, агар-агар, полиакриламид каби моддалардан қаттиқ асосли блоклар тайёрлаш мумкин. Бу моддаларда электрофорез қилинганда оқсиллар фракцияси бирмунча кўпаяди ва уларнинг чегараси кескин ва аниқ бўлади. Акриламид ва метиленбисакриламид сополимерларидан тайёрланган блокларда электрофорез қилиш усули айниқса яхши натижа беради.

Оқсил молекулаларининг йирик-майдалигига ва оғирлигига қараб ҳам уларни бир-биридан ажратиш мумкин. Бу усул *молекуляр фильтрлаш* ёки *гельфильтрация* усули деб аталади. Молекуляр фильтрлашда *сефадекс* деб аталадиган махсус моддалардан фойдаланилади. Қуруқ сефадексни сувда ёки бошқа бирор буфер эритмада бўктириб, сўнг колонкага тўлдирилади, ундан оқсил аралашмаси ўтказилади. Оқсиллар молекулаларининг йирик-майдалигига қараб, бирин-кетин колонкадан ўтади. Йирик молекулали оқсиллар сефадекс доналари ичига кира олмай, улар орасидан тез ўтиб кетади. Молекуляр оғирлиги кичик бўлган оқсиллар эса сефадекс доналари орасига кириб, уларда бир оз ушланиб қолади ва колонкадан энг охирида ўтади. Демак, оқсил молекулалари сефадекс тўлдирилган колонка орқали худди элакдан ўтгандай ўтади, лекин шуниси қизиқки, бу молекуляр элак орқали аввал йирик молекулалар ўтади. Молекуляр фильтрлаш усули 3-расмда схема шаклда кўрсатилган.



3-расм. Гельфильтрация принципи; ҳарфлар моддаларнинг ажралиш процессини ифодалайди.

ОҚСИЛЛАРНИ ТОЗАЛАШ

Юқорида айтилган усуллар билан ажратиб олинган оқсилларни тозалаш учун диализ, электродиализ, кристаллаш, қайта кристаллаш ва лиофиллаш[1] усулларидан фойдаланилади.

Оқсиллар диализ усулида турли хил тузлар ва кичик молекулали бирикмалардан тозаланади. Бу усулда улар махсус диализ қилувчи халтачаларга солиниб, оқар сувга узоқ вақт ботириб қўйилади. Диализ қилувчи халтачалар махсус материаллардан тайёрланади. Бу материаллар кичик молекулали бирикмаларни ва ионларни яхши ўтказадиган бўлиши керак.

[1] Лиофиллаш — вакуумда муз ҳолидаги сувни буғлатиб юбориш.

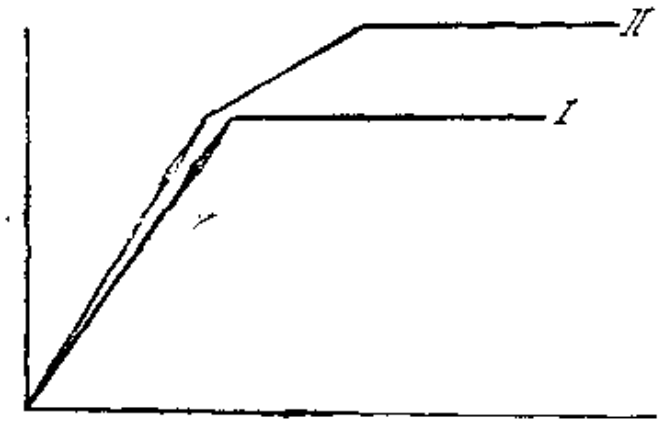
Ярим ўтказгич мембраналар сифатида *целлофан ва ҳайвонлар*нинг сийдик пуфагидан фойдаланилади. Диализ учун кўпинча целлофан халтачалар ишлатилади. Агар оқсиллар турли хил тузлар ёрдамида ажратиб олинган бўлса, улар таркибидаги тузлар диализ йўли билан тозаланади. Диализ узоқ вақт (24—72 соат) давом этади, шунинг учун уни паст температурада (0—2° да) олиб бориш керак. Чунки оддий шароитда оқсиллар денатурацияга учраши мумкин.

Оқсилларни тозалашда қўлланиладиган энг асосий усуллардан бири кристаллаш ва қайта кристаллашдир. Соф оқсилларнинг кўпи кристалланади, лекин бу кристалланиш уларнинг софлигини билдирмайди. Кўп оқсиллар аралашмаси ҳам кристалл ҳосил қилиши мумкин. Кристалл ҳолида олинган оқсиллар қайта кристалланса, уларнинг софлиги янада ортади.

Кристалл ҳолидаги оқсилни биринчи бўлиб 1926 йили Самнер (АҚШ) топган бўлиб, у уреаза ферменти эди. Кейинги вақтда оқсилларнинг жуда кўпи кристалл ҳолида ажратиб олинди.

Оқсилларнинг гомогенлигини аниқлашнинг яна бир усули уларнинг эрувчанлигига асосланган. Бунда тўйинган эритма ҳосил бўлгунча эритмадаги тоза моддaнинг миқдори эритувчи модда миқдорига тўғри пропорционал бўлади. Бу пропорционаллик тўйинган эритма ҳосил бўлгунча сақланади, холос, кейин модда эришдан тўхтайди.

Агар оқсилнинг эрувчанлиги қаттиқ фазадаги миқдорига боғлиқ бўлмаса, у гомоген ҳисобланади. Буни эрувчанлик графиги тузиб аниқлаш мумкин (4-расм). Маълум бир вақтдан кейин яна оқсил қўшилганда унинг эритмадаги миқдори ўзгармаса, бундай оқсил гомоген бўлади. Гомоген оқсил графикда битта эгилиш нуқтаси ҳосил қилади. Агар оқсил эрувчанлигининг эгри чизиқдаги эгилиш нуқтаси биттадан ортиқ бўлса, у аралашмалардан иборат эканлигини билдиради (графикда иккита синиқ чизиқ билан белгиланган).



4-расм. Эрувчанлик (гомогенлик) графиги:
I. Бир хил бирикма; II. икки хил бирикма аралашмаси.

Оқсилларнинг софлиги ҳамда гомогенлигини аниқлашда бир неча хил усул бир йўла қўлланади. Буларга юқоридагилардан ташқари, яна ультрацентрифуга, электрофорез, адсорбцион хроматография усуллари ва бошқалар киради.

Оқсиллар юқори молекулали органик бирикмалар бўлиб, уларнинг молекуляр массаси бир неча мингдан бир неча миллионгача етади. Уларнинг молекуляр массаси характерли белгиларидан бири ҳисобланади. Оқсилларнинг молекуляр массасини аниқлаш анча мураккабдир.

Молекуляр массаси кичик бўлган бирикмаларни аниқлашда қўлланиладиган эбулиоскопик (қайнаш температурасини ошириш) ва криоскопик (музлаш температурасини пасайтириш) усулларни оқсилларнинг молекуляр массасини аниқлашда мутлақо қўллаб бўлмайди.

Чунки, биринчидан, оқсил молекулалари йирик, иккинчидан, беқарор бўлади.

Молекуляр массаси 10000 га тенг бўлган оқсил сувли эритмасининг музлаш температурасини 0,1° га пасайтириш учун 1 л эритмага 5,5 кг оқсил қўшишга тўғри келади. Амалда бундай эритмани умуман тайёрлаб бўлмайди.

Эритманинг қайнаш температурасини ошириш усулида эса у қайнаш даражасига етмасданоқ оқсиллар денатурацияга учрайди. Шунинг учун оқсилларнинг молекуляр массасини аниқлашда махсус усуллардан фойдаланилади. Бу усуллардан энг кўп қўлланиладигани ультрацентрифугалаш усулидир.

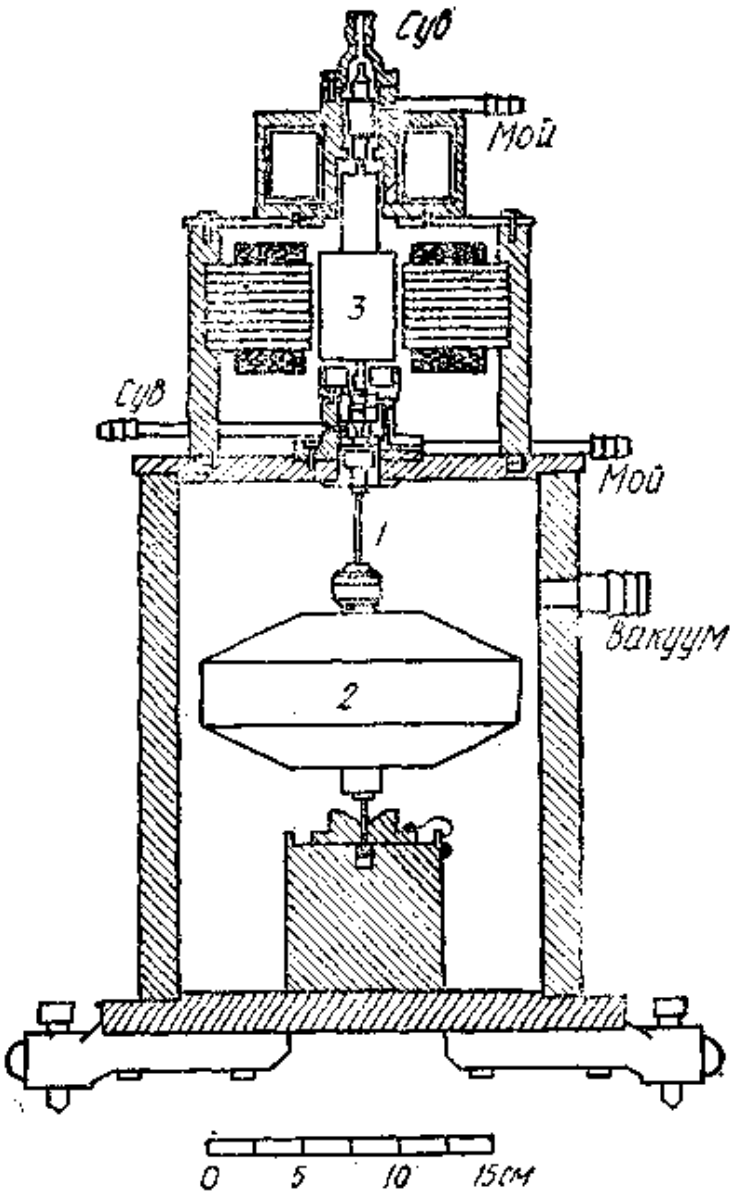
Ультрацентрифугани биринчи бўлиб 1925 йилда Швед олими Сведберг кашф этган. Бу асбобнинг ўқи минутига 100000 мартагача айланади. Бунда ҳосил бўладиган марказдан қочма куч ернинг тортиш кучидан 500000 марта ортиқ бўлади. Бундай кучли майдонда юқори молекулали оқсиллар тезда чўкмага тушади. Уларнинг чўкмага тушиш тезлигига қараб молекуляр массаси аниқланади.

Оқсилларнинг чўкмага тушиш тезлиги, аввало, эритмадаги заррачаларининг массасига боғлиқ. Шунинг учун эритманинг ва оқсил заррачаларининг солиштирма массасини яхши билиш керак. Моддалар чўкмага тушишида уларнинг шакли ҳам муҳим роль ўйнайди.

Оқсил заррачаларининг чўкиш тезлиги ротор идишидаги ёруғлик ўтказадиган горизонталь тирқиш орқали кузатиб борилади. Аввал оқсил заррачалари эритмада бир текис тарқалган бўлади, марказдан қочма куч таъсирида улар айланувчи ўқдан узоқлашади, натижада эритма билан чўкма ўртасида аниқ чегара ҳосил бўлади. Текширилаётган оқсил гомоген бўлса, битта чегара ҳосил бўлади. Агар эритмада молекулаларининг йирик-майдалигига қараб бир-биридан фарқ қиладиган икки хил оқсил бўлса, иккита чегара ҳосил бўлади. Бу чегаралар ультрацентрифугага ўрнатилган махсус оптик асбоблар ёрдамида аниқланади. Чегаранинг ҳаракат тезлиги қуйидаги формула билан ифодаланади (5- расм):

$$\frac{dx}{dt} = S w^2 x$$

бунда: x — заррачанинг айланиш марказидан узоқлиги; ω — бурчак тезлиги (рад. сек.); S — седментация константаси деб аталадиган доимий сон.



5-расм. Ультрацентрифуганинг схемаси.

Оқсиллар учун седментация константасининг қиймати $1 \cdot 10^{-13}$ дан $200 \cdot 10^{-13}$ гача бўлган оралиқда ётади. $1 \cdot 10^{-13}$ га тенг бўлган сон бирлик қилиб қабул қилинган. У *сведберг бирлиги* деб аталади.

Оқсилларнинг молекуляр массаси қуйидаги формулага мувофиқ аниқланади:

$$M = \frac{R \cdot T \cdot S}{D(1 - ve)}$$

бунда: M — молекуляр масса; R — универсал газ доимийлиги; T — абсолют температура; D — диффузия константаси; V — заррачанинг солиштирма ҳажми; e — эритманинг зичлиги;

Қуйидаги жадвалда баъзи оқсилларнинг ультрацентрифуга ёрдамида аниқланган молекуляр массаси келтирилган.

4- жадвал

Баъзи оқсилларнинг молекуляр массаси

Оқсиллар	Олинган ўсимлик	Молекуляр оғирлиги	Седментация константаси (сведберг бирлиги)
Глобулинлар	арпа		2,5
α- глобулин		29 000	6,2
β- глобулин		110 000	8,3
λ- глобулин		166 000	4,5
Альбумин	арпа	54 000	2,1
Проламин	буғдой	28 000	
Зеин	маккажўхори	51 000	1,9
Легумин	нўхат	330 000	12,6
Эдестин	канап (наша ўсимлиги)	310 000	12,8
Госсипулин-II	ғўза	100 000	8,2

Оқсилларнинг молекуляр массасини аниқлашда рентгеноструктура анализи, электрон микроскопия, оқсил эритмаларининг осмотик босими ва химиявий усуллардан ҳам фойдаланилади.

ОҚСИЛ МОЛЕКУЛАЛАРИНИНГ ШАКЛИ

Оқсилларнинг физик-химиявий ва биологик хоссалари уларнинг молекулалари шаклига ҳам боғлиқ. Оқсил молекулалари икки хил шаклда бўлади. Агар молекулалари толасимон тузилган бўлса, *фибрилляр оқсиллар* (fibrilla — тола) дейилади, Агар оқсил молекулалари юмалоқ ёки эллипс шаклда бўлса, *глобуляр оқсиллар* (globul — шар) дейилади.

Фибрилляр оқсилларга сочдаги кератин, ипакдаги фиброин, мускулдаги миозин оқсиллари мисол бўлади. Бу хилдаги оқсилларнинг кўпи сувда эримайди, балки бўкади. Фибрилляр оқсиллар молекуласи бутун полипептид занжир бўйлаб бир-бири билан кўндаланг водород боғлар орқали бирикади. Глобуляр оқсилларга сувда эрийдиган оқсиллар киради. Уларнинг кўпчилиги ферментлардан иборат. Ўсимликлар таркибидаги запас оқсиллар ҳам глобуляр оқсилларга киради. Глобуляр оқсиллар малекуласининг шакли узун ўқи ($б$) нинг кичик ўқи ($а$) га бўлган нисбати $\left(\frac{б}{а}\right)$ га қараб аниқланади. Қуйида баъзи оқсилларнинг шу нисбати келтирилган.

Зеин (маккажўхорида)	20,1
Глиадин (бўғдойда)	11
Каталаза	5,8
Уреаза	4,3
Эдестин	4,3

Бу сон қанча катта бўлса, оқсил молекулалари шунча чўзиқ шаклда бўлади. Оқсил молекулалари шартли равишда турли шаклларга бўлинади, шунинг учун глобуляр тузилишга эга бўлган оқсилларни фибрилляр шаклли оқсилларга киритиш мумкин (6- расм). Оқсил молекулаларининг шакли турли усулларда, чунончи, рентгеноструктура анализи, электрон микроскопия ёрдамида аниқланади.

6- расм. Оқсилларнинг шакли.

ОҚСИЛЛАРНИНГ АМФОТЕРЛИК ХОССАЛАРИ

Оқсил молекулалари таркибида эркин карбоксил ва амин группалар бўлганлиги учун улар ҳам аминокислоталар синфари амфотерлик хоссага эга бўлиб, ҳам асос, ҳам кислота сифатида диссоциланади. Сувли эритмаларда оқсил молекулалари биполяр ионлар (амифонлар) шаклида бўлади. Кислотали группаларнинг диссоциланиши натижасида эритмага H^+ ионлари ажралиб чиқади. H^+ ионлари NH_2 группа билан бирикиб, ионлашган оқсил молекулалари ҳосил қилади:

$$R\begin{cases}NH_2\\COOH\end{cases} \longrightarrow R\begin{cases}NH_3^+\\COO^-\end{cases}$$

биполяр ион

Оқсил эритмасига суюлтирилган кислота қўшилса, таркибидаги кислотали группаларнинг диссоциланиши камаяди. Демак, кислотали муҳитда оқсил молекулалари мусбат зарядга эга бўлади ва электр майдонида катодга томон ҳаракат қилади:

$$R\begin{matrix}NH_3^+\\COO^-\end{matrix} + HCl \longrightarrow R\begin{matrix}NH_3^+\\COOH^-\end{matrix} + Cl^-$$

Оқсил эритмасига ишқор қўшилганда эса унинг таркибидаги асосли группаларнинг диссоциланиши камаяди, бинобарин, ишқорий муҳитда оқсиллар ортиқча манфий зарядга эга бўлади ва электр майдонида анодга томон ҳаракат қилади:

$$R\begin{matrix}NH_3^+\\COO^-\end{matrix} + NaOH \longrightarrow R\begin{matrix}NH_2\\COO^-\end{matrix} + H_2O + Na^+$$

Шундай қилиб, муҳит pH ни ўзгартириш билан оқсил молекуласининг зарядини ҳам ўзгартириш мумкин экан. Бироқ маълум pH да оқсил молекуласи таркибидаги мусбат ва манфий зарядлар сони бир-бирига тенг бўлади. Натижада оқсил молекуласининг умумий заряди нолга тенг бўлиб, бундай молекулалар электр майдонида анодга томон ҳам, катодга томон ҳам ҳаракат қилмайди.

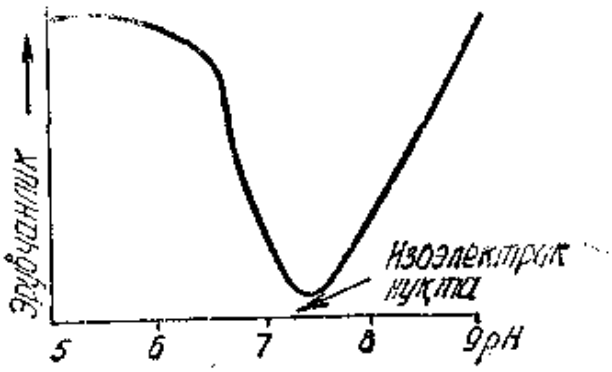
5-жадвал

Баъзи оқсилларнинг изоэлектрик нуқтаси

Оқсилларнинг номи	Олинган ўсимлик	ИЭН pH	Оқсилларнинг номи	Олинган ўсимлик	ИЭН pH
Глиадин	буғдой	4,0	Зеин	маккажўхори	6,2
Глобулин	картошка	4,2	Рибонуклеаза		9,4
Лейкозин	буғдой	4,5			
Эдестин	канап	5,5	Цитохром С		

Оқсил молекуласи таркибидаги мусбат ва манфий зарядлар йиғиндиси нолга тенг бўлган муҳит pH оқсилларнинг *изоэлектрик нуқтаси* деб аталади. Кўп ўсимликлар оқсилининг изоэлектрик нуқтаси кучсиз кислотали муҳитда бўлади. Оқсилларнинг изоэлектрик нуқтаси уларнинг ўзига хос кўрсаткичларидан ҳисобланади.

Эритманинг pH изоэлектрик нуқтага тенг ёки унга яқин бўлганда оқсиллар ўта беқарор бўлади. Изоэлектрик нуқтада оқсиллар энг кам эрувчан бўлади. Уларнинг эрувчанлиги билан изоэлектрик нуқтаси ўртасидаги боғланиш 7-расмда келтирилган. Изоэлектрик нуқтада оқсилларнинг қовушқоқлиги ҳам жуда паст бўлади ва улар осонлик билан чўкмага тушади.



7-расм. Оқсилларнинг изоэлектрик нуқтаси.

3

ОҚСИЛЛАР ДЕНАТУРАЦИЯСИ

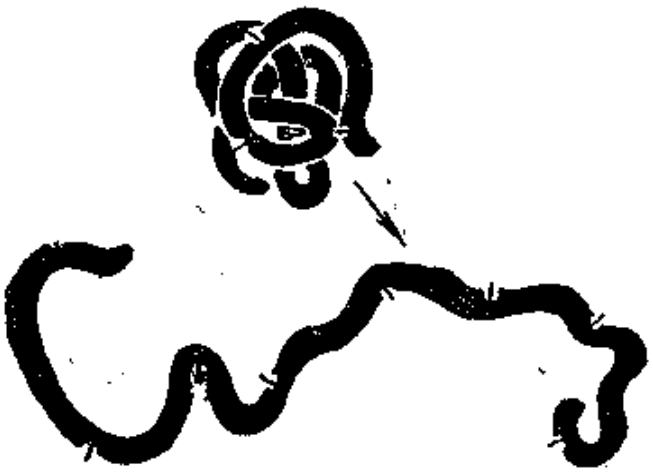
Оқсиллар турли таъсир натижасида ўзининг табиий хусусиятларини йўқотади. Бу ҳодиса *оқсиллар денатурацияси* деб аталади. Денатурация оқсилларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири. Ҳозирги замон тушунчаларига кўра, оқсиллар денатурацияси улар фазовий тузилишининг ўзгариши билан боғлиқ. Оқсил молекуласи конформациясининг ўзгариши билан унинг шакли, солиштирма оптик активлиги, ёруғликни ютиши, эрувчанлиги, электрофоретик ҳаракатчанлиги ва шунга ўхшаш бошқа физик-химиявий ва биологик хоссалари ҳам ўзгаради. Тухум оқсили иситилганда қотиб қолиши денатурацияга яққол мисолдир.

Денатурация натижасида оқсил молекуласининг фазовий структурасини белгилайдиган турли хил боғлар, асосан, водород ва дисульфид боғлар бузилади. Шу сабабли натив ҳолатдаги оқсил молекуласининг айрим қисмлари ва молекулалари орасидаги мустаҳкам структура ҳам маълум тартибдаги денатурация процессида ўзгаради (8-расм).

Денатурация ҳодисасини келтириб чиқарадиган факторлар орасида энг муҳими температурадир. Кўпчилик оқсиллар 45°—50° да денатурацияга учрайди. Ўта кислотали (pH<4) ва ўта ишқорий (pH>10) муҳитда деярли барча оқсиллар 37° да денатурацияга учрайди. Оқсиллар оғир металл тузлари, кислоталар, ишқорлар, ультрабинафша ва ионлаштирувчи нурлар таъсирида ҳам денатурацияга учрайди.

Оқсиллар денатурацияси ҳаётий процесларда муҳим аҳамият касб этади. Организмнинг қариши ундаги оқсилларнинг секин-аста денатурацияга учраши билан боғлиқ. Бирор ўсимликнинг уруғи маълум вақт ўтгандан кейин униш қобилиятини йўқотишига ҳам оқсиллар денатурацияси сабаб бўлади.

Оқсилларнинг қайтар денатурацияси ҳам ҳаётий процесларда катта аҳамиятга эга бўлиб, бунда уларнинг молекулалари бир шаклдан иккинчи шаклга ўтиб туради. Ферментларнинг актив ва ноактив ҳолатларда бўлиши қайтар денатурация ҳодисаси билан боғлиқ.



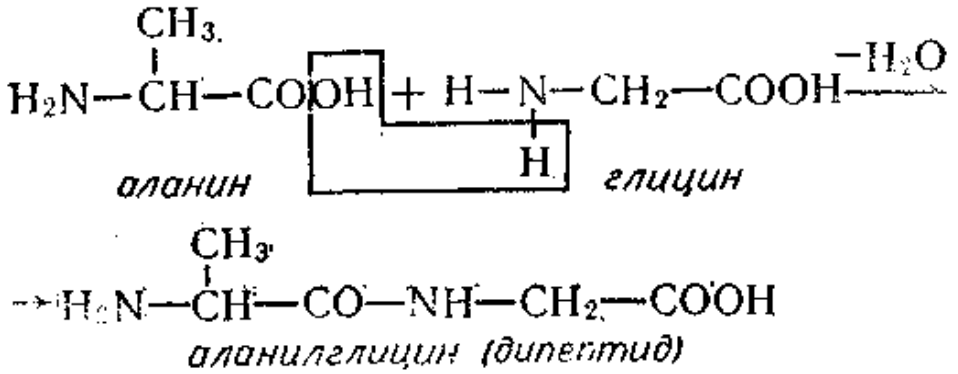
8-расм. Оқсиллар денатурацияси.

ОҚСИЛЛАР МОЛЕКУЛАСИДА ХИМИЯВИЙ БОҒЛАР

Оқсиллар молекуласида турли функционал группалар бўлган жуда кўп аминокислоталар қолдиғидан ташкил топган. Шунинг учун натив оқ-

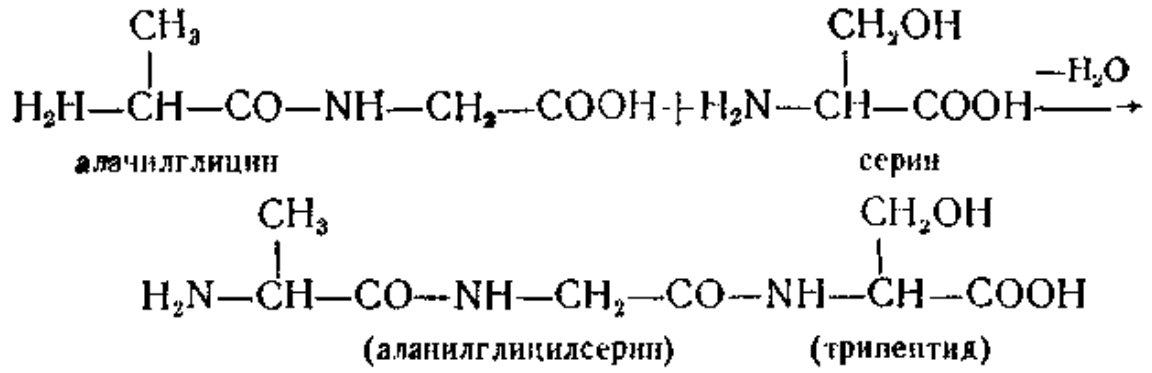
силлар молекуласи таркибида учрайдиган химиявий боғларни аниқлаш бирмунча қийин. Текширишлар натижасида оқсиллар молекуласида қуйидаги боғлар мавжудлиги аниқланган.

Пептид боғлар. Оқсиллар молекуласини ташкил этадиган аминокислоталар бир-бири билан *пептид боғлар* (—CO—NH—) орқали боғланган. Пептид боғлар бир аминокислотанинг карбоксил группаси иккинчи аминокислотанинг амин группаси билан ўзаро реакцияга кириши натижасида ҳосил бўлади. Бу реакцияда бир молекула сув ажралиб чиқади. Масалан, аланин билан глицин ўзаро реакцияга киришиши натижасида қуйидаги пептид боғ ҳосил бўлади:



Пептидлар таркибидаги аминокислота қолдиғининг сонига қараб *дипептид, трипептид, тетрапептид* деб аталади ва ҳоказо. Агар пептидлар жуда кўп аминокислоталардан ташкил топган бўлса, *полипептид* деб юритилади.

Дипептидлар таркибида эркин амин ва эркин карбоксил группа бўлганлиги учун улар яна бир ёки икки молекула аминокислота билан реакцияга киришиши мумкин:



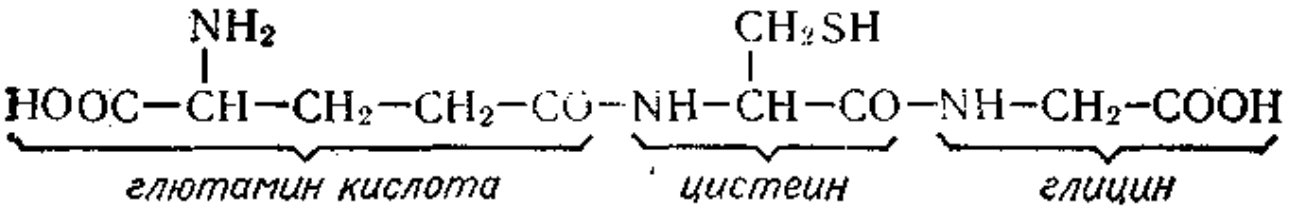
Худди шунга ўхшаш, трипептид яна бир молекула аминокислота, масалан, цистеин билан реакцияга киришишидан тетрапептид ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, ҳар қандай пептиднинг бир томонида эркин —NH_2 группа (N — учки аминокислота) ва иккинчи томонида эркин COOH группа (C — учки аминокислота) бўлади. Пептид боғларни ҳосил қилишда карбоксил группасини йўқотган амино-

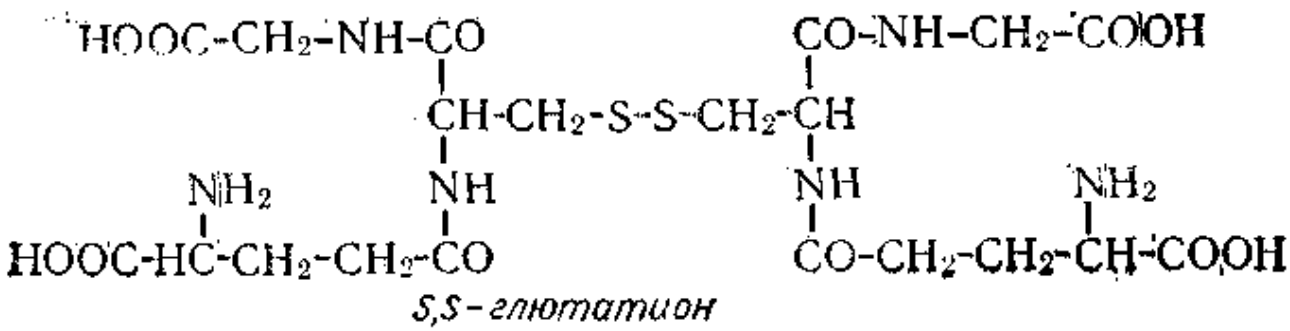
кислота *ил* қўшимчасини олади, карбоксил группаси ўзгармаган аминокислотанинг номи эса ўз ҳолича қолади. Масалан, аланилглицин, аланилглицилсерин ва ҳоказо.

Янги номенклатурага мувофиқ, пептидларнинг номи уларни ташкил қиладиган аминокислоталарнинг қисқартирилган ҳарфли белгилари билан ифодаланади. Чунончи, юқоридаги трипептид қуйидагича ифодаланади: Ала — Гли — Сер... ва ҳоказо.

Тирик организмларда эркин ҳолда жуда кўп пептидлар учрайди. Улар моддалар алмашинуви процессида муҳим аҳамиятга эга. Ҳозиргача тирик организмлардан 120 га яқин пептид ажратиб олинган бўлиб, уларнинг тузилиши, хусусиятлари, биологик активлиги ҳар томонлама ўрганилган. Буларга, аввало, ўсимликлардаги оксидланиш-қайтарилиш процессларида актив иштирок этадиган глютатион киради:



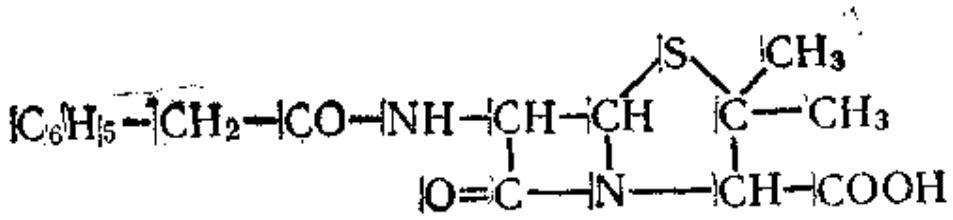
Бу формула глютатионнинг қайтарилган шакли бўлиб, у оксидланган шаклда ҳам учрайди:



Глютатион учта аминокислотанинг: глютамин кислота, цистеин ва глициннинг бирикишидан ҳосил бўлган трипептиддир. Улар барча ўсимликларда, айниқса, бугдой донида ва ачитқи замбуруғларида кўп учрайди.

Коферментнинг таркибий қисми ҳисобланган пантотен кислота ҳам муҳим пептидлардан ҳисобланади. У пантон кислота билан β-аланиннинг ўзаро бирикишидан ҳосил бўлади.

Кўпгина антибиотиклар (грамицидин, пенициллин ва бошқалар) ҳам пептид ҳисобланади:



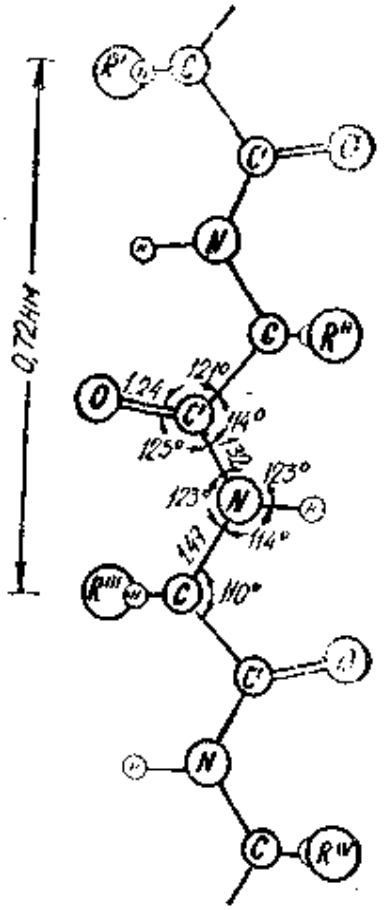
пенициллин

Машҳур рус биохимиги А. Я. Данилевский оқсил таркибидаги аминокислоталар бир-бири билан —HN—CO— боғ орқали бириккан деб тахмин қилган эди. Немис олими Э. Фишер Данилевский тахминига асосланиб, оқсил молекулаларининг тузилиши тўғрисидаги полипептид назарияни яратди. Оқсилларнинг тузилиши тўғрисидаги ҳозирги замон тушунчалари Фишернинг ана шу назариясига асосланган. Бу назарияга кўра, оқсил молекулалари ўнлаб, юзлаб аминокислота қолдиқларидан ташкил топган жуда катта полипептид занжирлардан иборат. Масалан, инсулин гормони — 51, рибонуклеза ферменти — 124, лизоцим ферменти — 129 та аминокислота қолдиғидан ташкил топган полипептид ҳисобланади.

Оқсил молекуласида пептид боғлар мавжудлиги кўпгина далиллар билан исботланган.

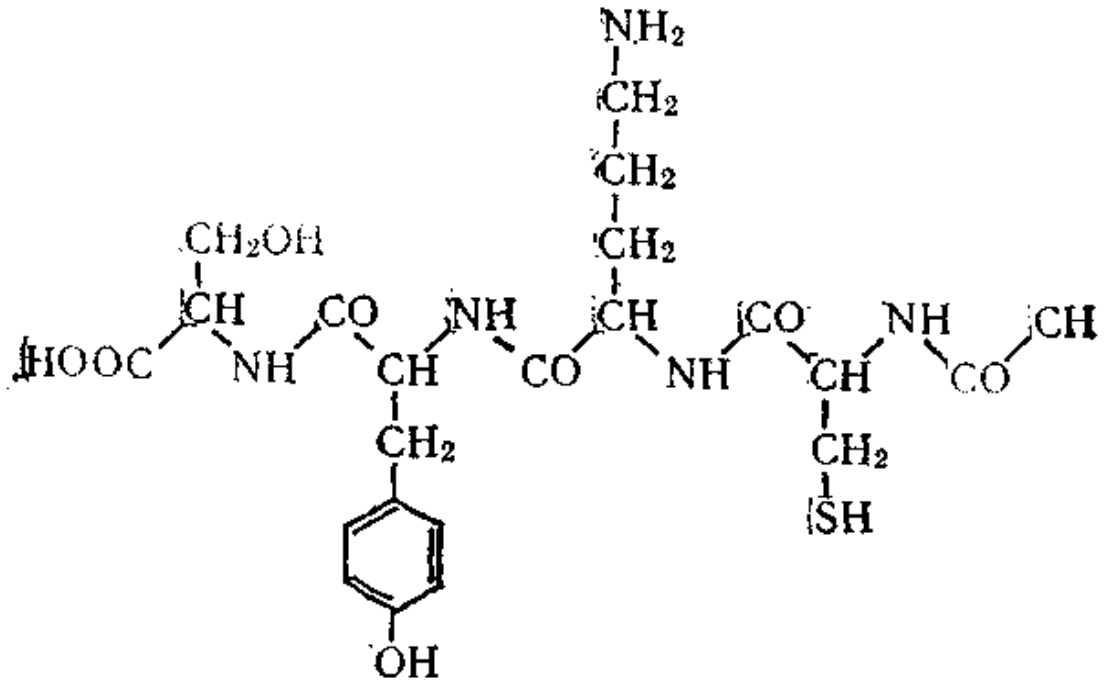
Пептид боғлар оқсил молекуласидаги асосий ва ковалент боғ бўлганлиги учун мустаҳкам боғ ҳисобланади. Бу боғлар α-амино группа билан ёнма-ён турган карбоксил группадан ҳосил бўлганлиги учун полипептид занжирнинг асосини қайта-қайта келадиган бир хил —CO—NH — группа ташкил қилади. Полипептид занжирдаги бу группалар бир текисликда жойлашган. Уларнинг ёйиқ конфигурацияси, яъни фазовий жойлашиши 9-расмдаги схемада кўрсатилган.

Ҳар хил оқсилларнинг полипептид занжирлари бир-биридан *R* — радикалларнинг характерига қараб фарқ қилади. Бу радикаллар полипептид занжирнинг атрофини ўраб олган, улар турли химиявий хоссаларга эга. Буларга ароматик углеводородли радикаллар (фенилаланин, тирозин), гетероциклик радикаллар (пролин, триптофан) киради. Кўп аминокислоталарнинг радикаллари эркин амин (лизин, аргинин), эркин карбоксил



9-расм. Полипептид занжирнинг ёйилган конфигурацияси.

(глутамат кислота), гидроксил (серин, треонин), тиол (цистеин), амид (аспарагин, глутамин) ва бошқа функционал группалардан ташкил топган. Ёнбош радикалларга эга бўлган полипептид занжирнинг тахминий схемаси қуйидагича:



Оқсиллар молекуласи таркибидаги бу функционал группалар ва радикаллар уларнинг реакцияга киришиш қобилиятини янада оширади.

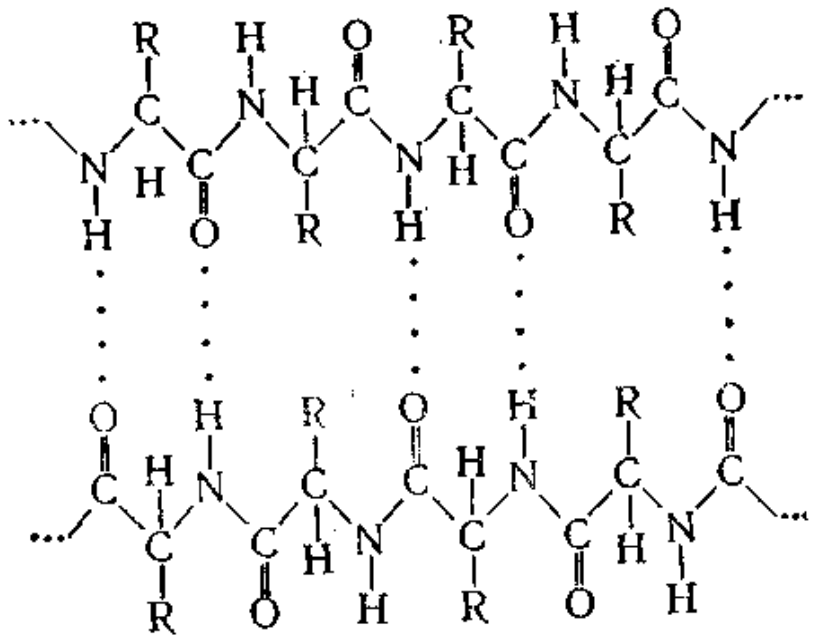
Водород боғлар. Оқсил молекулаларининг айрим қисмлари ва полипептид занжирлар бир-бири билан водород боғлар орқали ҳам бирикади. Водород боғлар пептид боғларга нисбатан кучсизроқ бўлса ҳам, лекин уларнинг сони кўплигидан оқсил молекулаларининг тузилишида муҳим аҳамиятга эга. Водород боғлар, одатда O, N, C каби электрманфий атомларга эга бўлган бирикмаларда ҳосил бўлади. Сув, спирт ва шу каби бирикмалар структурасида водород боғлар кўп учрайди. Бу моддаларнинг молекулалари водород боғлар ёрдамида мустаҳкам бирикмалар — *ассоциациялар* ҳосил қилади. Сув молекулаларининг ўзаро яқинлашуви натижасида ҳосил бўладиган водород боғларни қуйидагича ифодалаш мумкин:

Поляр группада жойлашган водород атомининг ядроси (протон) ёнма-ён турувчи бирорта электр манфий атомга вақтинча бирикади ва унинг электрон конфигурацияси қўшни атомнинг бир жуфт электрони билан тўлдирилади. Агар электрон ўз ҳаракати давомида вақт-вақти билан гоҳ бир атомга, гоҳ бошқа атомга бирикиб турса, ҳар иккала манфий атом ўртаси-

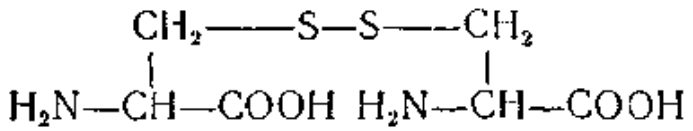
да кучсиз боғ ҳосил бўлади. Бундай боғ *водород боғлар* деб аталади.

Водород боғлар энергияси ҳаддан ташқари кам бўлади, албатта, шунинг учун ҳам бир оз қиздирилса узилиб кетади. Маълумки, оқсиллар ўта беқарор модда бўлиб, кўпинча кучсиз қиздириш таъсирида ўзининг бошланғич биологик хусусиятларини йўқотади, яъни денатурацияга учрайди. Бундай таъсир, одатда, оқсил таркибидаги пептид ва сульфид боғларни ўзгартирмайди. Бинобарин, оқсиллар таркибида уларнинг асосий структурасини ташкил қилувчи ковалент боғлардан ташқари, яна бошқа боғлар ҳам бўлади. Бундай боғларга ўз хусусиятлари билан оқсилларнинг денатурация ҳодисасини тушунтиришга имкон берадиган водород боғлар киради.

Оқсиллар молекуласидаги водород боғлар бир полипептид занжир ичидаги ёки полипептид занжирлар орасидаги —NH— ва —CO— группалар ўртасида ҳосил бўлади. Иккита полипептид занжир ўртасидаги водород боғлар қуйидагича ифодаланади.

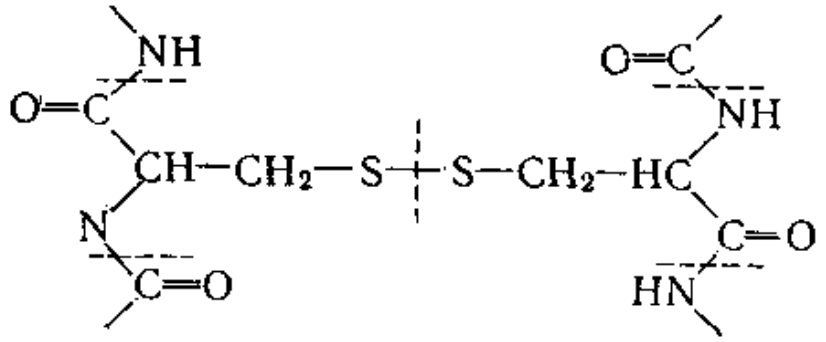


Дисульфид боғлар. Оқсил молекуласининг реакцияга киришиш қобилияти кўп жиҳатдан таркибидаги эркин актив группаларнинг бўлишига боғлиқ. Масалан, оқсил молекуласини ташкил қиладиган полипептид занжир таркибидаги цистеин аминокислотаси дисульфид боғлар туфайли полипептид занжирларнинг маълум қисмида ёки улар орасида *дисульфид кўприкчалар* ҳосил қилиш хусусиятига эга:



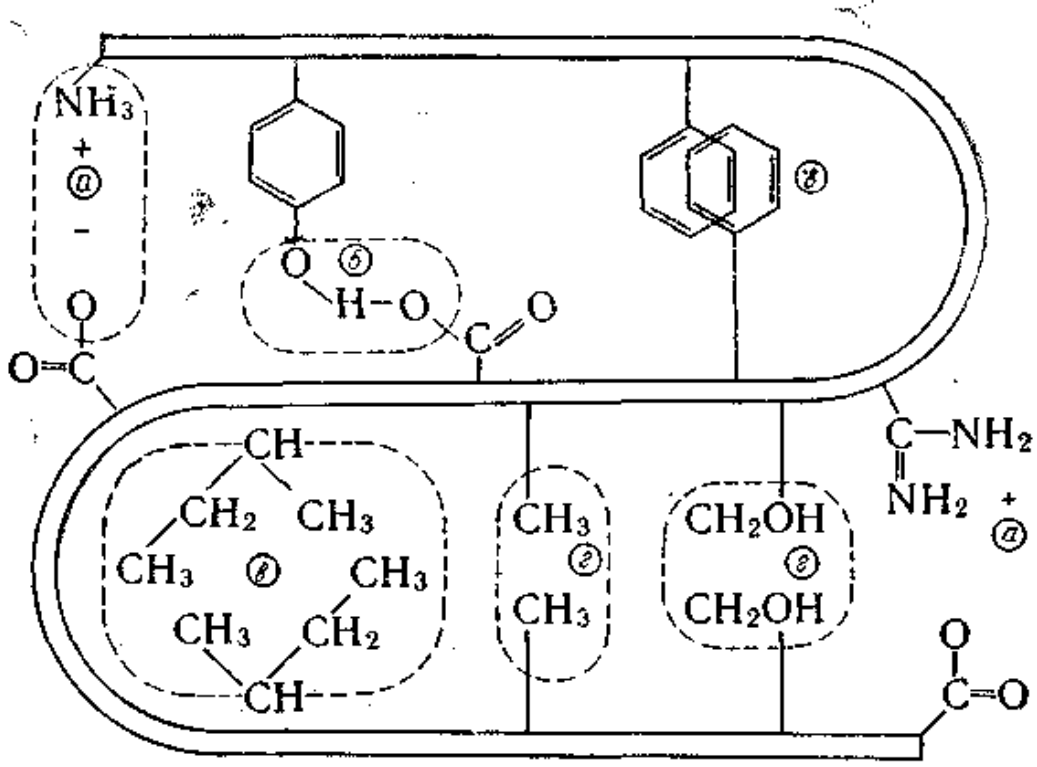
Бундай цистинли дисульфид боғлар кўп оқсиллар таркибида учрайди. Чунончи, инсулин молекуласида 3 та, рибонуклеа-

зада 4 та дисульфид боғ бор. Дисульфид боғлар оқсил молекуласидаги ковалент боғлардан ҳисобланади. Қуйида полипептид занжирларнинг маълум қисмидаги дисульфид боғлар схема шаклида кўрсатилган.



Дисульфид боғлар SH-группалардаги водород атомининг ажралиб чиқиши туфайли ҳосил бўлади. Кўпчилик оқсиллар учун дисульфид боғлар муҳим структуравий фактор бўлиб ҳисобланади. Чунки улар полипептид занжирларнинг мустаҳкам фазовий конфигурациясини ҳосил қилишда алоҳида роль ўйнайди. Дисульфид боғларнинг парчаланиши қайтарилган SH-группаларнинг ҳосил бўлишига боғлиқ бўлиб, унда оқсил молекуласи ўзининг табиий хусусиятларини йўқотади.

Оқсиллар молекуласи таркибида юқорида айтилган асосий боғлардан ташқари, яна ион боғлар, поляр бўлмаган боғлар ва шунга ўхшаш бир қатор қўшимча боғлар ҳам бўлади. 10-расмда оқсиллар молекуласида учрайдиган ана шундай боғлар кўрсатилган.



10-расм. Оқсиллар молекуласида учрайдиган бошқа боғлар.

ОҚСИЛЛАР СТРУКТУРАСИ

Оқсиллар молекуласи жуда йирик бўлганлиги учун уларнинг структура тузилиши ҳам бирмунча мураккаб. Уларнинг тузилиши тўғрисида энг характерли белгисига қараб ҳам аниқ *тушунча ҳосил қилиб бўлмайди. Шунинг учун оқсиллар молекуласини* ўрганиш уларнинг структура тузилиши бир неча соҳалардан иборат деган тушунчага асосланилган. Бу соҳалар оқсиллар молекуласининг структурасини маълум даражада сақлаб туришдаги таъсири билан бир-биридан фарқ қилади.

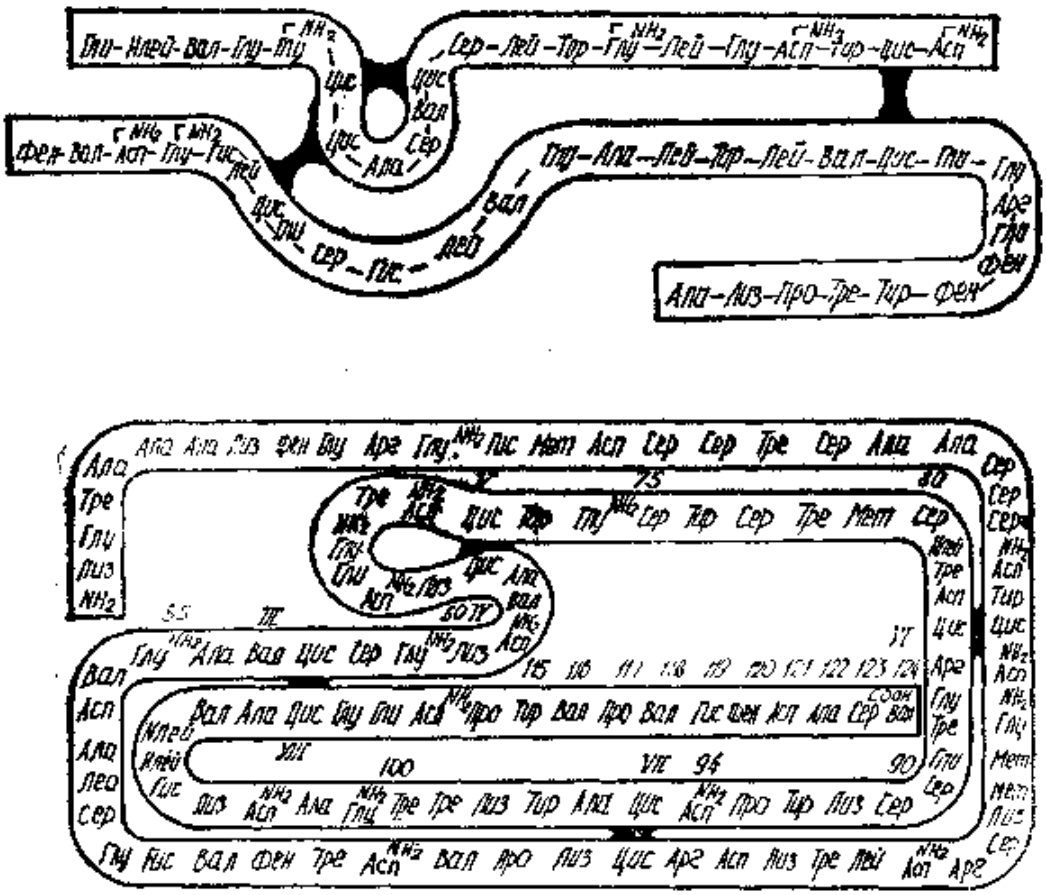
Оқсил молекуласида тобора мураккаблашиб борадиган бирламчи, иккиламчи, учламчи ва тўртламчи структуралар мавжуд. Бир структурадан иккинчисига кетма-кет ўтиш *йўли билан оқсил* молекуласининг умумий конформацияси тўғрисида тушунча ҳосил қилиш мумкин. Оқсил молекуласининг тўрт соҳаси тўғрисидаги тушунчани биринчи марта Линдерстром-Ланг таклиф этган. Қуйида шу соҳаларнинг ҳар бири билан алоҳида-алоҳида танишамиз.

Оқсилларнинг бирламчи структураси

Оқсиллар молекуласини ташкил қиладиган бир ёки бир неча полипептид занжирдаги аминокислоталар қолдиғининг кетма-кет жойлашиш тартиби оқсилларнинг *бирламчи структураси* дейилади. Турли оқсиллар улардаги аминокислоталарнинг таркиби билан бир-биридан фарқ қилганлиги учун уларнинг бирламчи структураси ҳам ҳар хил бўлади. Буни 11-расмдан кўриш мумкин.

Оқсилнинг бирламчи структураси аниқ бўлса, унинг тўлиқ химиявий формуласини ёзиш мумкин. Ҳозиргача 20 дан ортиқ оқсилнинг бирламчи структураси аниқланган. Оқсил молекуласини ташкил қилувчи аминокислоталар сони кўп бўлганлиги учун улардан ҳар бирининг мазкур молекулада тутган ўрнини аниқлаш анча қийин. Ҳар бир полипептид занжирда эркин NH_2 — группага эга бўлган N — учки ва эркин COOH — группага эга бўлган C — учки аминокислоталар бўлади. Қолган *аминокислоталар бир-бири билан пептид боғлар ҳосил қилади.*

Оқсилларнинг бирламчи структурасини аниқлаш оқсил биосинтезини, ферментларнинг таъсир қилиш механизмини ва ҳужайрадаги моддалар алмашинуви процессларини ўрганишга катта ёрдам беради. Бир қатор аномал оқсилларнинг бирламчи структурасини ўрганиш баъзи оғир ирсий касалликлар табиатини аниқлашга имкон беради. Масалан, нормал гемоглобин оқсилнинг Про-Глу-Глу-Лиз тартибда жойлашган аминокислоталари Про-Вал-Глу-Глу-Лиз тарзида ўзгариши оғир ирсий касаллик ҳисобланган ўроқсимон камқонликни келтириб чиқаради.

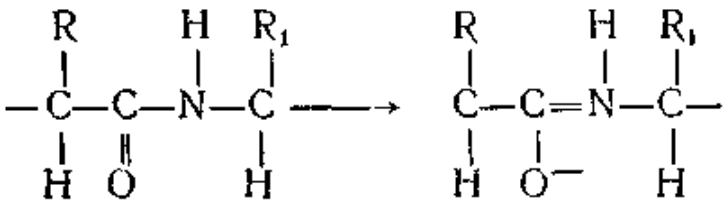


11-расм. Баъзи оқсиллар (инсулин, рибонуклеаза)нинг бирламчи структураси.

Демак, оқсилларнинг биологик хусусиятлари, энг аввало, уларнинг бирламчи структурасига боғлиқ экан. Ҳозирги вақтда уларнинг бирламчи структураси махсус автоматик асбобларда аниқланади ва шу асосда баъзи бир оқсиллар химиявий йўл билан синтез қилинмоқда.

Оқсилларнинг иккиламчи структураси

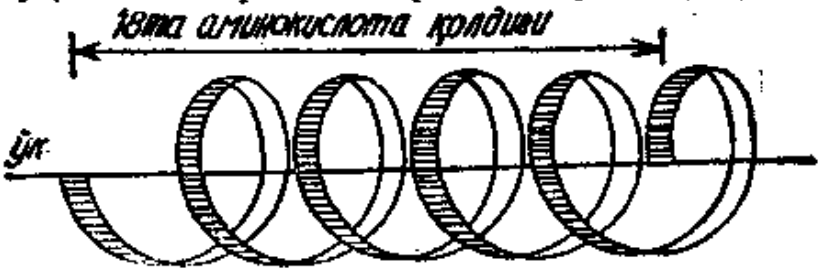
Оқсил молекулалари бир хил молекуляр оғирликка эга бўлган чизиқли полимерлар молекулаларига нисбатан анча зич жойлашган бўлади, чунки оқсил молекулаларининг маълум қисми спираль шаклда тузилган. Спираль ўрамлари водород боғлар орқали бир-бирига тортилиб туради. Натижада пишиқ ва мустаҳкам структура ҳосил бўлади. Водород боғлар туфайли ҳосил бўладиган полипептид занжирнинг спираль конфигурацияси *оқсилларнинг иккиламчи структураси* дейилади. Пептид боғлар полярланиши натижасида водород боғлар ҳосил бўлади:

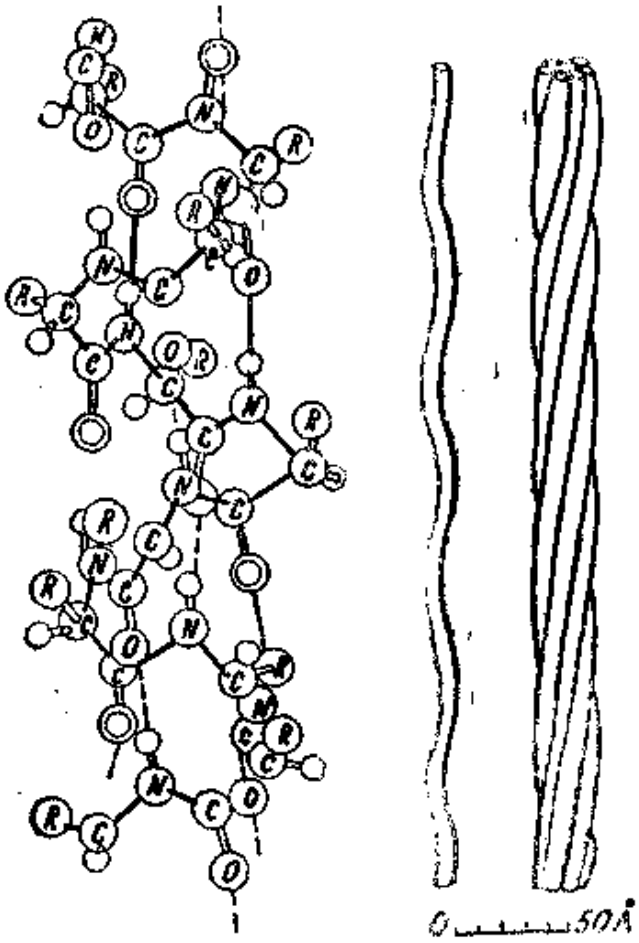


Полярлашган пептид группалар спиралнинг қўшни ўрамларидаги пептид группалар билан иккитадан водород боғ ҳосил қилиш хусусиятига эга.

Водород боғлар икки хил структура ҳосил қилади. Агар полипептид занжирлар тўла равишда узунасига тортилган ва ҳар бир занжирни бириктирувчи водород боғлар билан турғунлашган бўлса, қаватли характерга эга бўлган β-структура ҳосил бўлади. β-структурадаги водород боғлар ёнма-ён турган иккита занжирнинг NH— ва CO — группалари ўртасида ҳосил бўлади. Бундай структуралар асосан ипак оқсилларида топилган.

Водород боғлар бир полипептид занжир ичидаги ҳар хил группалар ўртасида ҳам ҳосил бўлади. Бундай боғлар туфайли полипептид занжир спираль шаклда бўлади. Полипептид спиралнинг муҳим хилларидан бири α-спиралдир (12-расм).





12-расм. Оқсилларнинг спираль структураси.

Полинг ва Кори кўпгина текширишларга асосланиб, α-спиралнинг қуйидаги хусусиятларга эга бўлган фазовий конфигурациясини туздилар. Бу винт резьбасини эслатувчи спиралнинг ҳар бир ўрами 36 та аминокислота қолдиғидан ташкил топган бўлиб, беш ўрамда 18 та аминокислота жойлашади. Бунда 18-аминокислота қолдиғи, 1-аминокислота қолдиғи ётган текисликда бўлади. α-спиралдаги ҳар бир аминокислота қолдиғининг карбонил группаси ўзидан кейинги тўртинчи аминокислота қолдиғининг имин группаси билан водород боғлар ҳосил қилади. Бу водород боғлар спираль конфигурацияни турғунлаштириб туради.

Кўп оқсиллар молекулаларида водород боғлар мунтазам равишда жойлашишига қарамасдан, спиралли қисмлар билан бир қаторда спираль бўлмаган қисмлар ҳам учрайди. Оқсил молекуласидаги спираль структуранинг бузилишига сабаб бўладиган бир қанча факторлар бор. Булардан бири — пролин (унда аминогруппа йўқ) водород боғлар ҳосил қилишда иштирок этмаслигидир. Шунинг учун пролин бор жойда водород боғларнинг мунтазам жойлашиш схемаси бузилади ва натижада спираль ҳосил бўлмайди. Спираль шаклнинг бузилишига яна бир сабаб, цистеин қолдиқлари орасида дисульфид «кўприкча»лар ҳосил бўлишидир. Агар бир полипептид занжир ичида ёнма-ён турган цистеин қолдиқлари бўлса, спираль конфигурация бузилади.

Шундай қилиб, оқсил молекулаларини ташкил қиладиган полипептид занжирларда спираль қисмлар билан бир қаторда спираль бўлмаган қисмлар ҳам учрайди.

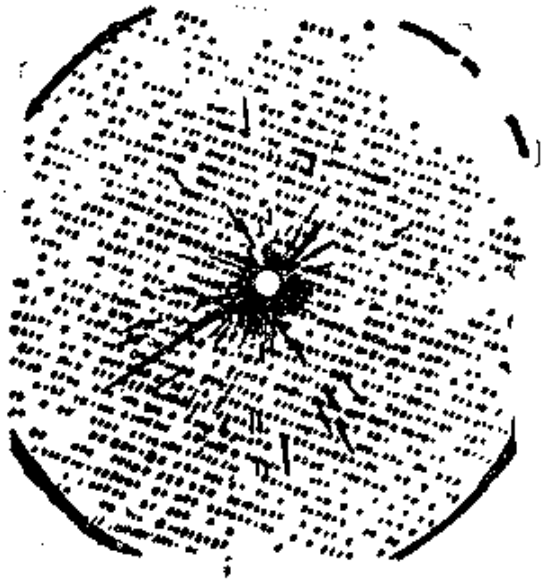
Оқсилларнинг учламчи структураси

Спираль тузилган полипептид занжирлар ҳар хил куч таъсирида фазода маълум шаклни олишга ҳаракат қилади. Оқсиллар молекуласининг ҳажми шаклини, яъни уларнинг фазовий конфигурациясини белгиловчи уч ўлчамли (бўйи, эни, баландлиги) бундай структуралар оқсилларнинг *учламчи структураси* дейилади.

Ҳар бир оқсил ўзига хос учламчи структурага эга бўлиб, унинг биологик активлиги шу фазовий структурага боғлиқ бўлади. Бинобарин, оқсилнинг биологик функциясини аниқлаш учун, аввало, унинг учламчи (фазовий) структурасини билиш керак.

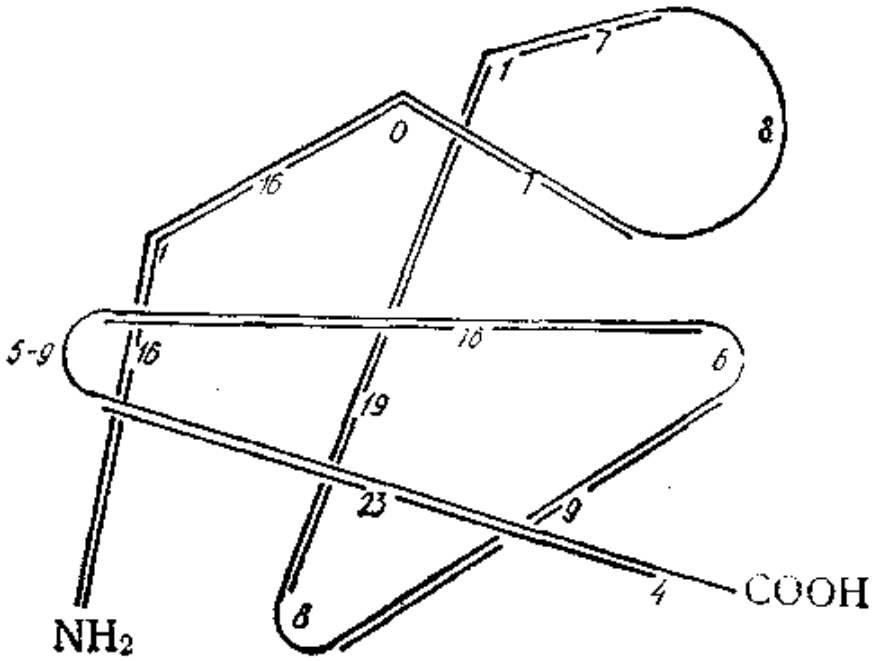
Кейинги йилларда оқсилларнинг учламчи структурасини аниқлаш учун рентгеноструктура анализи усули кенг қўлланилмоқда. Бу усул рентген нурларини дифракция қилиш хусусиятига асосланган. Оқсиллар рентгенограммасини олиш учун маълум талабларга жавоб берадиган кристалл препаратлар бўлиши

шарт. 13-расмда миоглобин оқсилининг дифракцион манзараси кўрсатилган. Ушбу рентгенограммадаги қора доғлар ёки дифракцион максимумлар оқсил структураси тўғрисида маълумот беради. Дифракцион максимумларни аниқлаш ҳаддан ташқари мураккаб бўлганлиги учун электрон-ҳисоблаш машиналаридан фойдаланилади. Инглиз олимлари Д. Кендрью ва М. Перуцлар[1] миоглобин ва гемоглобин оқсилларининг структура тузилишини мазкур усулда аниқлашга муваффақ бўлдилар. Ҳозир рибонуклеаза, лизоцим, химотрипсин, папаин каби оқсилларнинг учламчи структураси ҳам аниқланган (14-расм).

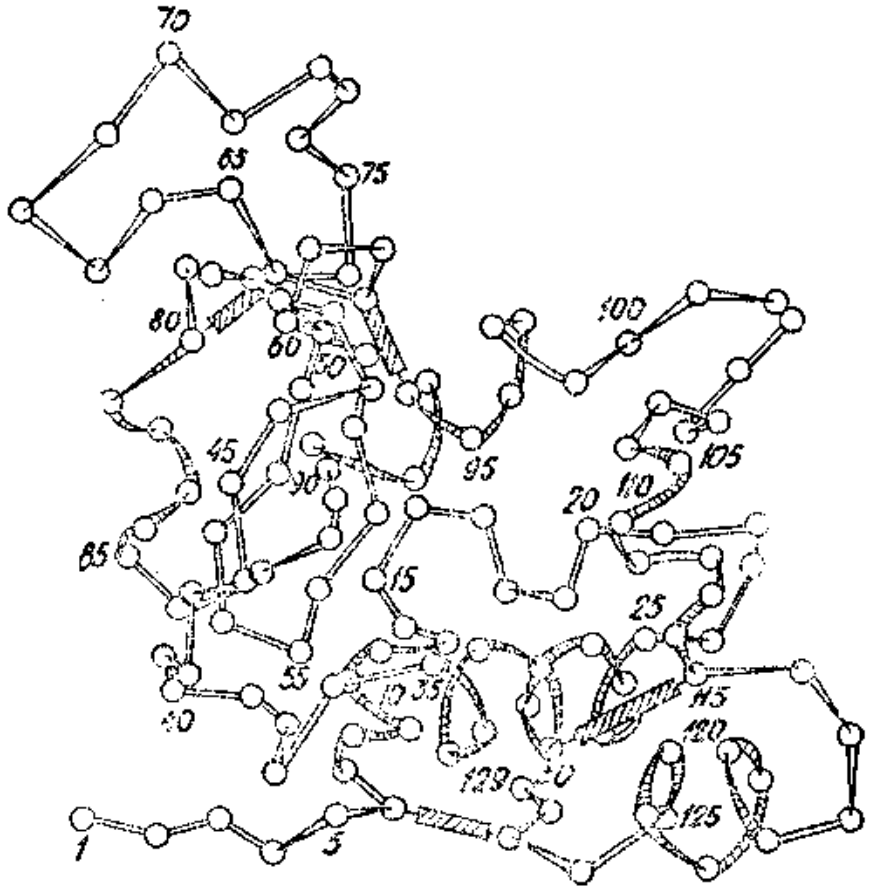


13-расм. Миоглобин оқсилининг дифракцияси.

Оқсил молекуласи учламчи структурасининг ҳосил бўлишида бир қанча химиявий боғлар иштирок этади. Булардан энг муҳими дисульфид боғдир. Кўп оқсиллар полипептид занжирининг маълум қисмларидаги цистеин қолдиқлар бир-бири билан мустаҳкам боғ ҳосил қилади. Натижада полипептид занжирлар маълум ҳолдаги глобуляр шаклга кириш га интилади. Бироқ учламчи структура ҳосил бўлишида дисульфид боғлар-



[1] Д. Кендрью ва М. Перуц бу кашфиётлари учун 1962 йилда Нобель мукофоти билан тақдирланганлар.



14- расм. Оқсиллар учламчи структураси.

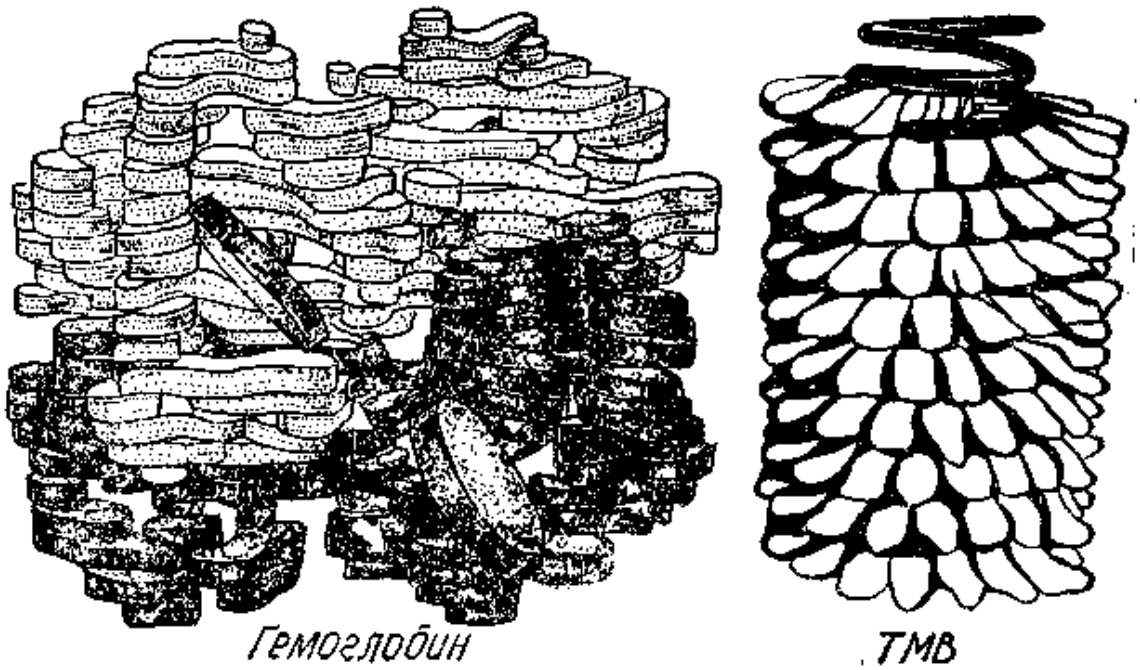
нинг бир ўзи кифоя қилмайди. Чунки кўпчилик глобуляр оқсиллар таркибида дисульфид боғлар жуда кам бўлади. Бинобарин, оқсиллар учламчи структурасининг ҳосил бўлишида бошка кучлар иштирок этиши керак. Бундай кучлар гидрофоб ва гидрофиль группаларнинг ўзаро таъсири натижасида ҳосил бўлади.

Полипептид занжирлар глобуляр шакл ҳосил қилишида гидрофиль аминокислота қолдиқларининг энг кўп қисми сувли муҳитга, гидрофоб аминокислота қолдиқлари эса молекуланинг ички, сувсиз қисмига томон ҳаракат қиладиган даражада ўралишга интилади. Бунинг натижасида оқсил молекулалари юзасида қутбли химиявий группалар жойлашса, молекуланинг ички томонида қутбланмаган группалар жойлашади. Шундай қилиб, юқорида айтилган кучлар таъсирида полипептид занжир натив оқсилга хос бўлган юмалоқ шаклга ўтгандан сўнг бошқа кўпгина химиявий боғлар ёрдамида янада турғунлашади.

Оқсилларнинг тўртламчи структураси

Кўп оқсиллар молекуласи иккита ва ундан ортиқ алоҳида полипептид занжирнинг ҳар хил боғлар ёрдамида ўзаро бирикишидан ҳосил бўлади. Оқсиллар молекуласи тузилишидаги бу

соҳа *тўртламчи структурани* ташкил қилади. Тўртламчи структура ҳосил бўлишида иштирок этадиган полипептид занжирларнинг ҳар бири ўзига хос бирламчи, иккиламчи ва учламчи структурага эга бўлиб, у *кичик бирлик* деб аталади. Кўпгина оқсилларнинг молекуласи бир неча кичик бирликлардан ташкил топган. Масалан, гемоглобин оқсили тўртта кичик бирликдан, тамаки мозаикасининг вируси (ТМВ) ни ташкил қиладиган мураккаб оқсил 2200 та кичик бирликдан ташкил топган. Умуман, молекуляр оғирлиги 50000 дан катта бўлган ҳар қандай оқсилнинг молекуласи кичик бирликлардан ташкил топган дейиш мумкин (15- расм).



15- расм. Оқсилларнинг тўртламчи структураси.

Оқсил молекуласининг тўртламчи структураси ҳосил бўлишида иштирок этадиган майда бўлакчалар бир хил ва ҳар хил бўлиши мумкин. Чунончи, гемоглобин оқсили бир хил, иккита α- ва иккита β-полипептид занжирдан ташкил топган.

Оқсил молекуласини ташкил қиладиган майда бўлакчалар ҳар хил физик ва химиявий таъсир натижасида диссоциланиши мумкин. Бу процесс қайтар процесс бўлиб, диссоцилланган майда бўлакчалар маълум шароитда қайтадан яна бирикади. Диссоциланиш-ассоциланиш процесси ёрдамида оқсил молекуласини ташкил қиладиган майда бўлакчалар сонини аниқлаш мумкин. Оқсилларнинг ферментатив хусуситлари уларнинг тўртламчи структурасига боғлиқ бўлади.

Тўртламчи структура ҳосил бўлишида оқсиллар молекуласида учрайдиган барча химиявий боғлар иштирок этади. Булар водороя, дисульфид, электростатик ва гидрофоб боғлар бўлиши мумкин. Оқсилларнинг тўртламчи структураси муҳим функ-

ционал аҳамиятга эга. Агар улар молекуласини ташкил қиладиган майда бўлакчалар ўз вазиятини ўзгартирса, оқсил функциясининг ўзгаришига ҳам сабаб бўлади.

ОҚСИЛЛАР КЛАССИФИКАЦИЯСИ

Усимлик оқсилларининг биринчи классификациясини 1897—1924 йилларда америкалик олим Осборн ва совет олимлари А. В. Благовешчинский, В. Г. Клименколар тузган эдилар. Бу классификацияни тузишда оқсилларнинг баъзи физик ва химиявий хусусиятлари (эрувчанлиги, молекуляр оғирлиги) асос қилиб олинган. Ундан ташқари, оқсил молекуласида бошқа бирикмалар бўлиши ҳам ҳисобга олинган.

Барча оқсиллар иккита катта группага: оддий оқсиллар, ва мураккаб оқсилларга бўлинади. Оддий оқсиллар *ҳақиқий оқсил* деб ҳам аталади, чунки улар фақат аминокислоталардан ташкил топган. Мураккаб оқсиллар таркибида аминокислоталардан ташқари, оқсил табиатига эга бўлмаган бошқа моддалар ҳам бўлади. Буларга оддий металл атомларидан тортиб, то катта молекуляр оғирликка эга бўлган мураккаб моддаларгача киради, улар баъзан *простетик группалар* деб аталади.

Оддий оқсиллар

Оддий оқсилларга альбуминлар, глобулинлар, проламинлар, глютелинлар, гистонлар ва протаминлар киради.

Оддий оқсиллар ҳар хил эритувчиларда эриш хусусиятига қараб бир-биридан фарқ қилади.

Альбуминлар. Бу группага кирадиган оқсиллар дистилланган сувда ва тузларнинг кучсиз эритмасида яхши эрийди. Тўйинган тузли эритмаларда, масалан, аммоний сульфат тузининг тўйинтирилган эритмасида чўкмага тушади. Сувли эритмалар иситилганда ҳам осонлик билан чўкма ҳосил қилади.

Альбумин группасига кирадиган оқсиллар кўп тарқалган бўлиб, ўсимликлар донида запас ҳолда учрайди. Бўғдой, арпа, сули донидан олинган *лейкозин*, нўхат ва бошқа дуккакли ўсимликларда учрайдиган *легумелин* ва бошқаларни альбуминларга мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Ўсимликлар баргидан, поясидан ва бошқа қисмларидан оз миқдорда альбумин топилган.

Глобулинлар дистилланган сувда эримайди. Тузларнинг кучсиз эритмасида яхши эрийди. Глобулинларни ажратиб олишда кўпинча ош тузи ёки аммоний сульфатнинг 10% ли эритмасидан фойдаланилади. Глобулинларни тузли эритмалардан ажратиб олиш учун эритмага кўп сув қўшилади ёки у диализ қилинади. Натижада соф глобулинлар чўкмага тушади.

Глобулинлар ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган оқсиллардан ҳисобланади. Улар ўсимликлардаги запас оқсиллардир. Глобулинларга нўхат донидаги *легумин*, ловиядаги *фазеолин*, маккажўхоридаги *маизин*, каноптаги *эдестин* ва бошқалар киради. Мойли ўсимликлар донининг мойи ажратиб олингандан

кейин қоладиган кунжарада кўп миқдорда оқсил бўлади, улар ҳам глобулинларга киради.

Проламинлар. Бу оқсилларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири 70% ли этил спиртда эришидир. Проламинлар ўсимлик оқсиллари бўлиб, фақат бошоқли ўсимликлардан ажратиб олинган. Бу оқсиллар таркибида пролин аминокислотаси кўп (14% га яқин) бўлганлиги учун проламинлар деб аталади. Проламинлар таркибида глутамат кислота ҳам кўп бўлади. Бироқ, шунга қарамасдан, проламинлар кислотали хоссага эга эмас, чунки глутамат кислота таркибидаги эркин карбоксил группа амин группа билан алмашинган бўлади. Бугдой ва сули донидаги *глиадин*, арпа донидаги *гордеин*, маккажўхори донидаги *зеин* ва бошқа оқсиллар проламинларга киради.

Глютелинлар ўсимлик оқсили ҳисобланади, улар донли ўсимликлар таркибида учрайди. Кучсиз ишқорий эритмаларда эрийди. Глютелинларни соф ҳолда ажратиб олиш қийин бўлганлиги сабабли улар яхши ўрганилмаган. Бугдой донидан олинадиган *глютенин*, шоли донидан олинадиган *оризенин* бу оқсилларга мисол бўлади.

Протаминлар. Булар фақат ҳайвонлар организмида учрайдиган оқсиллардир. Балиқларда айниқса кўп бўлади. Протаминларнинг молекуляр оғирлиги унча катта эмас, 10000 атрофида бўлади. Шунинг учун улар ҳақиқий оқсилларга кирмайди. Протаминлар таркибида кўпинча ишқорий аминокислоталар, аргинин, лизин ва гистиднлар бўлади.

Гистонлар. Ишқорий характерга эга бўлган бу оқсиллар, асосан, ҳужайра ядросида нуклеин кислоталар билан бирга учрайди. Гистонлар организмнинг ривожланишида ва ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишида муҳим аҳамиятга эга.

Мураккаб оқсиллар

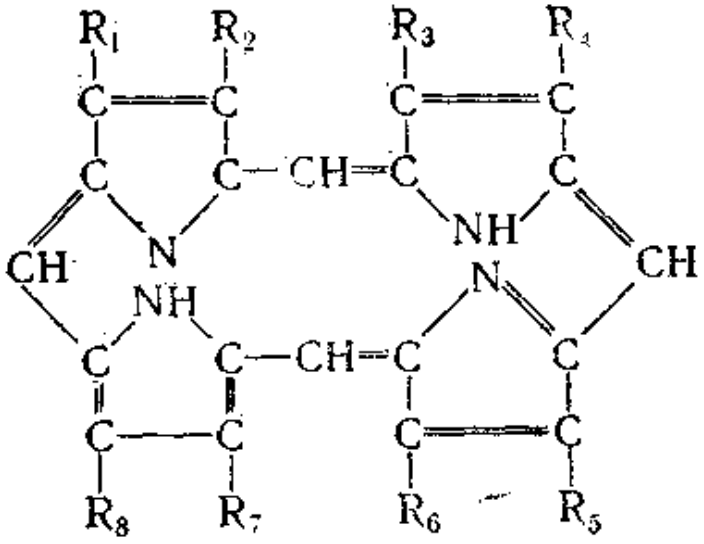
Мураккаб оқсиллар, яъни протеидлар таркибида, юқорида қайд қилинганидек, оқсил билан бир қаторда, оқсил характерига эга бўлмаган бирикмалар ҳам бўлади. Мураккаб оқсиллар, оқсил бўлмаган бирикмалар характерига қараб нуклеопротеинлар, липопротеинлар, хромопротеинлар, гликопротеинлар, фосфорпротеинлар металлопротеинларга бўлинади.

Хромопротеинлар. Оддий оқсил билан рангли бирикмалардан (пигментлардан) ташкил топган бу оқсиллар таркибида ҳар хил простатик группалар учрайди. Бундай бирикмаларга порфирин, каротин, изоаллоксазин ҳосилалари ва ҳоказолар киради.

Хромопротеинлар биологик актив бирикмалар ҳисобланади. Улар организмдаги фотосинтез, кислород ташилиши, оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида ва ўсимликлар атмосферадаги эркин азотни ўзлаштиришида муҳим роль ўйнайди.

Порфирин ҳосиласи билан магний хлорофиллни ташкил қилади. Хлорофилл оқсил билан ҳосил қилган комплекс (хромо-

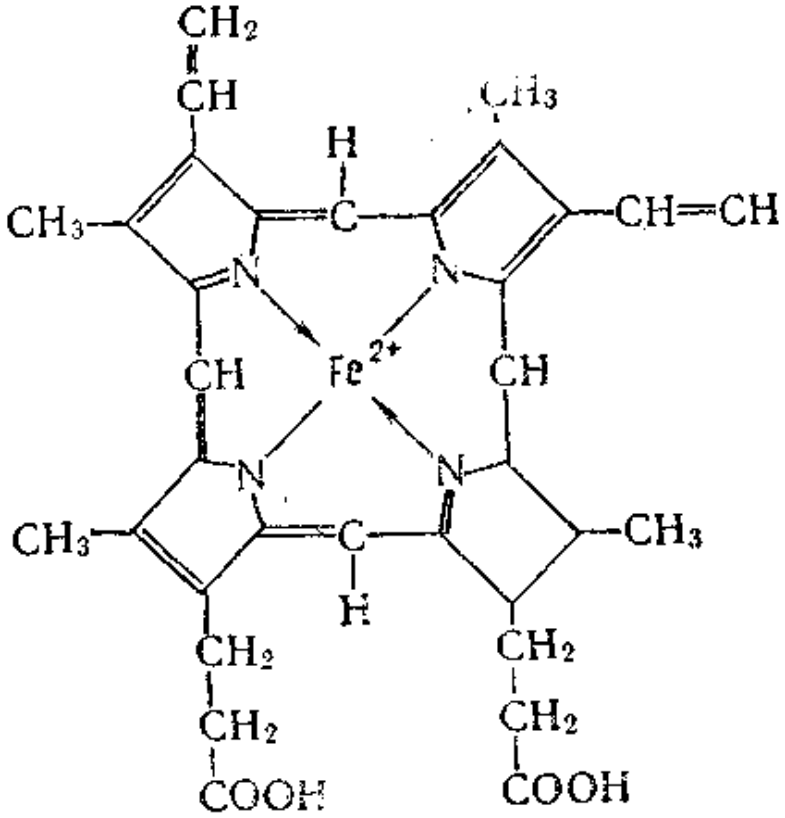
протеин) ўсимликларнинг фотосинтетик фаолиятида катта роль ўйнайди. (...- бетга қаранг):



порфирин

Порфирин ҳамда темирдан ташкил топган ҳосилалар гемоглобин, цитохромлар ва нафас олишда иштирок этадиган бир қанча бошқа ферментлар асосини ташкил қилади. Таркибида икки валентли темир бўлган порфирин ҳалқа *гем* деб аталади.

Кейинги йилларда дуккакли ўсимликлар дони таркибида қондаги гемоглобинга ўхшаш оқсил борлиги аниқланган. *Леогоглобин* деб аталадиган бу оқсилнинг асосини ҳам гем ташкил қилади. Ўсимликлардаги гемоглобинга ўхшаш оқсиллар молекуляр азот ўзлаштирилишида алоҳида аҳамиятга эга.



гем

Оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида иштирок этадиган флавопротеин ферменти оқсил билан изоаллоксазин ҳосиласидан ташкил топган (133- бетга қаранг).

Ўсимликларнинг фотосинтетик аппаратидаги яшил хромопротеинлар яхши ўрганилмаган. Ўсимликлардан хлоропластин, голохром каби бир қанча хромопротеинлар ажратиб олинган. Лекин уларнинг функцияси яхши аниқланмаган. Голохром хлоропластларнинг ламеллаларини ҳосил қилишда иштирок этади, деб тахмин қилинади.

Липопротеинлар. Булар оқсиллар билан липидларнинг бирикишидан ҳосил бўлган мураккаб бирикмалардир. Липопротеинлар ҳужайра мембраналари ва ламеллар системаларнинг тузилишида алоҳида аҳамиятга эга. Улар икки хил тузилган. Бир хил тузилган липопротеинлар сувда яхши эрийди. Чунки молекулаларининг устки қисми оқсиллардан иборат бўлиб, ички қисмида липидлар жойлашган. Иккинчи хил тузилган липопротеинлар эса органик эритувчиларда яхши эрийди. Булар молекулаларининг устки қисмини липидлар ташкил қилиб, ички томонида оқсиллар жойлашган бўлади.

Металлопротеинлар. Бу мураккаб оқсиллар таркибидаги простатик группани ҳар хил металл (Fe, Cu, Mg) атомлари ташкил қилади. Металл атомлари бевосита оқсиллар билан бириккан бўлади.

Металлопротеинларга, асосан, ферментатив хусуснятга эга бўлган оқсиллар киради. Буларга таркибида темир атомини тутадиган каталаза, пероксидаза, цитохромлар, таркибида мис атомларини тутадиган аксорбатоксидаза, фенолоксидаза ва бошқалар мисол бўлади.

Гликопротеинлар. Углевод хусуснятига эга бўлган бирикмалар билан оқсиллардан ташкил топган мураккаб бирикмалар *гликопротеинлар* дейилади. Гликопротеинлар таркибидаги углеводлар юқори молекулали бирикма ҳолида бўлади. Улар гидролиз қилинганда галактоза, гексозаминлар, глюкоуронат кислота ва бошқаларга парчаланади. Индивидуал гликопротеинлар гидролиз қилинганда эса юқоридаги бирикмалардан айримларигина учрайди. Гликопротеинлар таркибидаги углевод билан оқсил мустаҳкам боғ ҳосил қилиб бириккан бўлиб, оқсил қисми юқори температурада ивитилгандан сўнг уни ажратиб олиш мумкин. Гликопротеинлар, асосан, ҳайвонлар ва ўсимликларда учрайди.

Нуклеопротеинлар оқсил ва нуклеин кислоталарнинг бирикишидан ҳосил бўлган мураккаб бирикмадир. Нуклеопротеинлар барча тирик организмлар ҳужайрасининг таркибида учрайди ва ядро ҳамда цитоплазманинг ажралмас қисми ҳисобланади. Оқсил билан нуклеин кислота ўзаро ион боғлар орқали бириккан бўлиши керак. Чунки нуклеопротеин таркибидаги оқсил кўп миқдорда катионларга эга бўлади. Нуклеин кислоталар таркибида эса анион группалар кўп.

II боб. НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАР

Нуклеин кислоталар юқори молекулали бирикмалар бўлиб, жуда катта молекуляр оғирликка эга. Тирик организмлардаги ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтиши, оқсиллар биосинтези каби ҳаётий муҳим процесслар нуклеин кислоталарнинг фаолияти билан боғлиқ. Шунинг учун ҳам кейинги йилларда нуклеин кислоталарни ўрганишга алоҳида эътибор берилмоқда.

Нуклеин кислоталарни 1869 йили швейцариялик олим Фридрих Мишер аниқлаган. Бу кислоталар биринчи марта ҳужайра ядросидан ажратиб олинганлиги сабабли нуклеин (нуклеус — ядро) деб аталган.

Нуклеин кислоталар гидролиз қилинганда пурин ва пиримидин типидаги азотли асосларга, пентоза ва фосфор кислотагача парчаланади. Нуклеин кислоталар таркибидаги углеводлар хусусиятига кўра, дезоксирибонуклеин (ДНК) ва рибонуклеин (РНК) кислоталарга бўлинади.

Нуклеин кислоталар тез ўсаётган ва ривожланаётган органларда кўп бўлади. Масалан, ёш ўсимликлар баргида ва поясининг ўсиш нуқтасида нуклеин кислоталар кўп учрайди. Шунингдек, донинг муртагида, гулнинг чангдонида, илдиз учларида ҳам нуклеин кислоталар кўп бўлади. А. Н. Белозёрский маълумотларига кўра, ўсимликларнинг нуклеин кислоталар кўп бўлган органлари қуйидагилардир (қуруқ массасига нисбатан процент ҳисобида): кўкнорининг уруғпалласи (4,6—6,2%); кедр ёнғоғининг мағзи (6,8%); буғдой донн мағзи (7,9%). Кўп ўсимликларнинг барги ва поясида нуклеин кислоталар, одатда, 0,1—1% гача бўлади.

Нуклеин кислоталар ўта кислоталилик хусусиятга эга, кўп қисми оқсиллар билан бириккан ҳолда бўлади. Бу кислоталарни ажратиб олишда, аввало, улар билан оқсил орасидаги боғларни узиш керак. Бунинг учун бир қанча усуллардан фойдаланилади. Ҳозир нуклеин кислоталарни фенол ёрдамида ажратиб олиш усули кенг қўлланилмоқда. Бу усул оқсилларни денатурацияга учратувчи моддалар иштирокида (масалан, до-

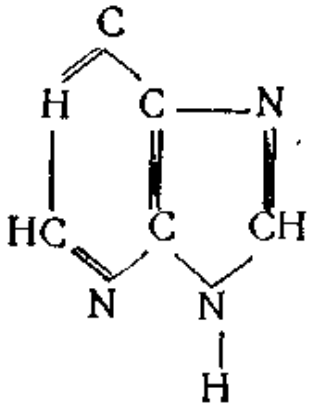
децилсульфат натрий иштирокида ёки юқори температура таъсирида) олиб борилади. Бунда денатурацияга учраган оқсил фенол қисмга, нуклеин кислота эса сувли қисмга ўтади. Кейин нуклеин кислота этил спирт ёрдамида чўкмага туширилади.

НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАРНИНГ ХИМИЯВИЙ ТАРКИБИ

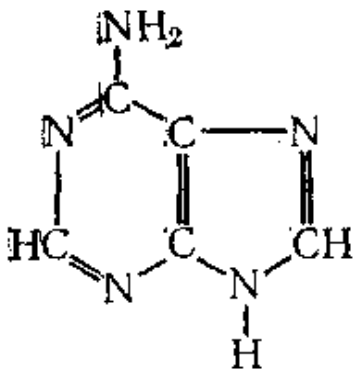
Нуклеин кислоталар ўзига хос ферментлар, кислоталар, ишқорлар ва бошқа химиявий бирикмалар таъсирида оддий структура бирликларига парчаланади. Бу структура бирликларига азот асосларидан пурин ва пирамидин асослар, углевод компонентларидан рибоза ва дезоксирибоза ҳамда фосфат кислота киради.

Пурин асослари

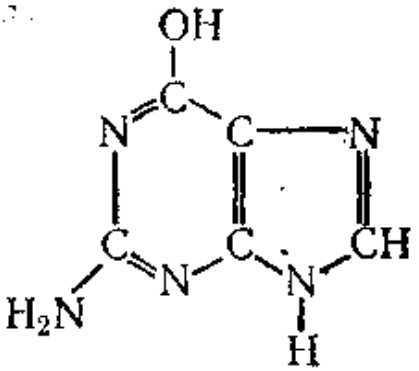
Нуклеин кислоталар таркибида икки хил пурин асослари, яъни аденин ва гуанин учрайди. Бу бирикмалар молекуласи пиримидин ва имидазол ҳалқасидан ташкил топган пуриннинг ҳосилалари ҳисобланади:



пурин



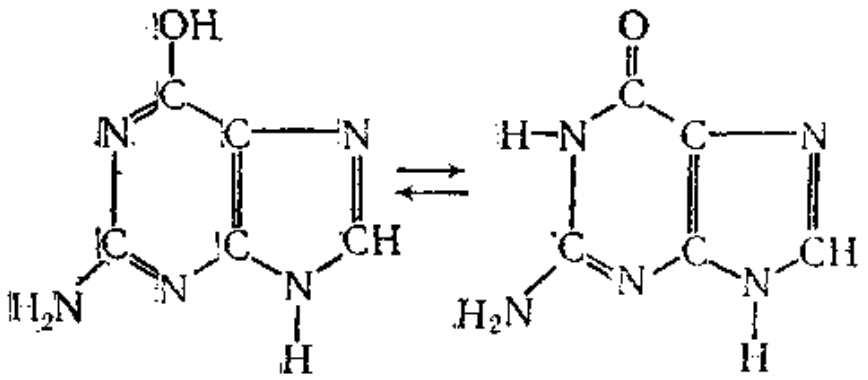
аденин (6-аминопурин)



гуанин (2-амино-6-оксипурин)

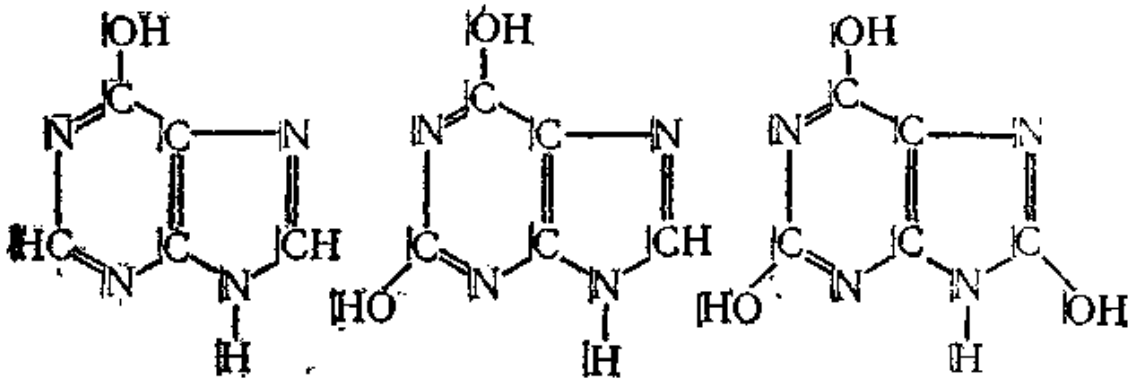
Бу бирикмалар ўсимликлар таркибида эркин ҳолда ҳам учрайди. Масалан, чой, хмель (қулмоқ) ва бошқа ўсимликлар

таркибидан аденин топилган. Пурин асослари ҳар хил таутомер шаклларда учрайди:



енол шакли *кетон шакли*

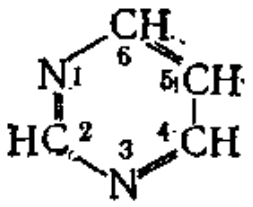
Юқорида айтиб ўтилган асослардан ташқари, яна бир қанча бирикмалар: гипоксантин (6-кетопурин), ксантин (2,6-дикетопурин), урат кислота (2,6,8-трикетопурин) ҳам пурин ҳосилалари ҳисобланади:



гипоксантин (6-оксипурин) *ксантин (2,6-диоксипурин)* *урат кислота (2,6,8-триоксипурин)*

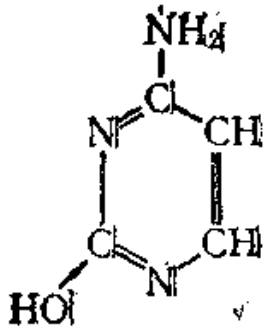
Пиримидин асослари

Пиримидин асосларининг ҳаммаси пиримидин бирикма ҳосиласидир:

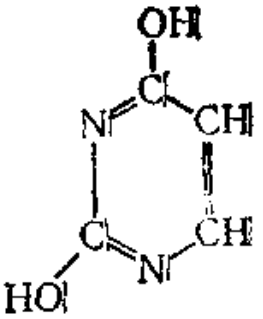


пиримидин

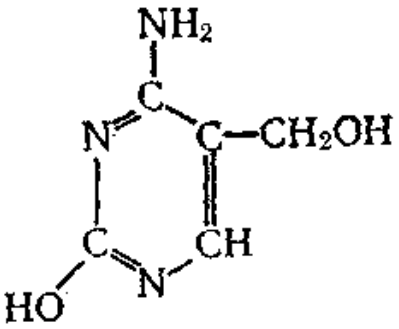
Нуклеин кислоталар таркибида пиримидин асосларидан цитозин, урацил, тимин, 5-метилцитозин учрайди.



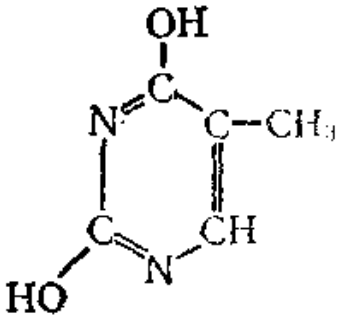
цитозин (2-окси-6-амино-пиримидин)



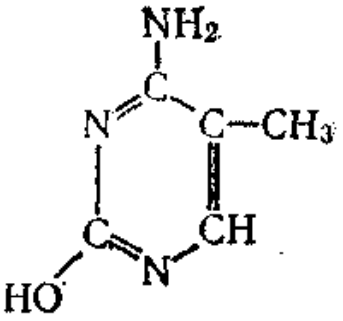
урацил (2-6-диокси-пиримидин)



5-оксиметилцитозин

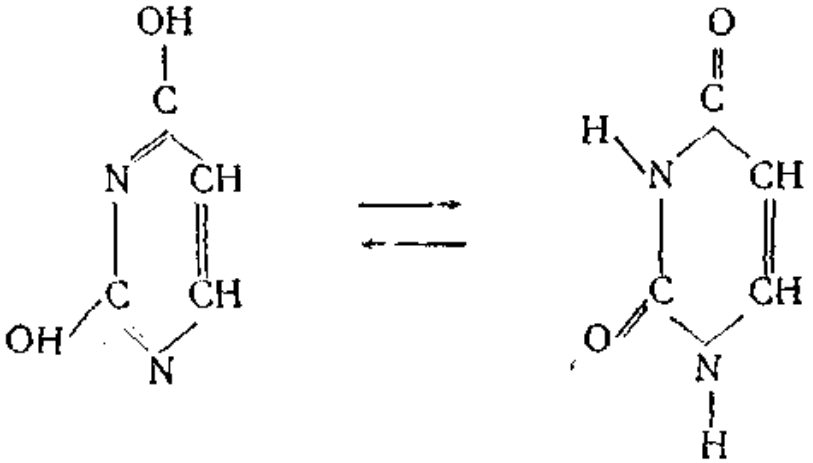


тимин (5-метилурацил)



5-метилцитозин

Пиримидин асослари ҳам пурин асослари каби енол ва кетон шаклларда учрайди:



енол шакли — кетон шакли

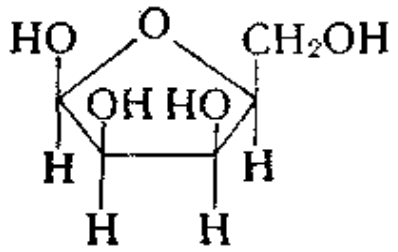
урацил

5-метилцитозин ва бошқа баъзи пиримидин асослари нуклеин кислоталар таркибида кам учрайди. Шунинг учун улар *минор асослар* деб аталади.

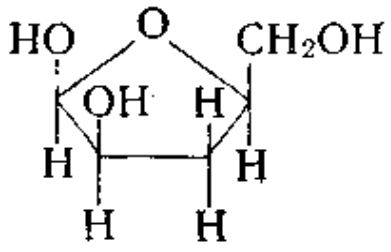
Цитозин ҳар иккала типдаги нуклеин кислоталар таркибида, урацил фақат РНК таркибида, тимин ДНК таркибида учрайди.

Углевод компонентлари

Нуклеин кислоталар таркибига кирадиган углевод компонентларига пентозалардан D-рибоза ва 2-D-дезоксирибоза киради. Ҳар иккала шакар ҳам фуран шаклда бўлиб, β-конфигурацияга эга:



рибоза



дезоксирибоза

Рибоза ва дезоксирибоза нуклеин кислоталар таркибида учрайдиган ягона углевод эмас. Баъзи манбалардан ажратиб олинган нуклеин кислоталар таркибида оз бўлса ҳам бошқа углеводлар, чунончи, глюкоза учрайди.

Юқорида айтилганидек, нуклеин кислоталар рибонуклеин кислота ва дезоксирибонуклеин кислота типида учрайди. Булар химиявий тузилишига кўра бир-бирига ўхшайди ва фарқи ҳам бор.

НУКЛЕОЗИДЛАР

Азот асослар билан углевод компонентларининг бирикишидан ҳосил бўлган бирикмалар *нуклеозидлар* деб аталади.

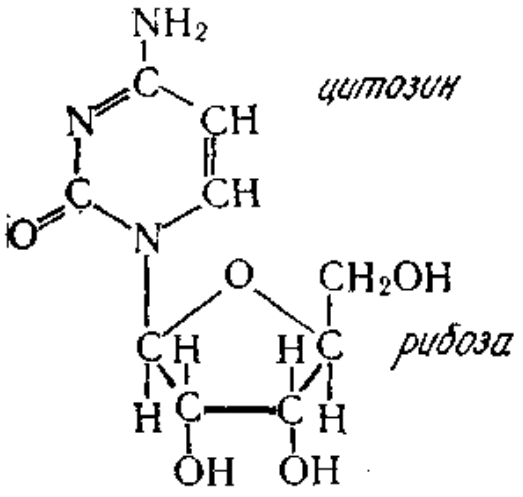
Пурин асослари ҳосил қилган нуклеозидлар «озин» қўшимчасини олади. Масалан, аденозин, гуанозин ва ҳоказо. Дезоксирибоза билан бирикишдан ҳосил бўлган нуклеозид эса *дезоксиаденозин, дезоксигуанозин* деб аталади.

Пиримидин асослари ҳосил қилган нуклеозидлар эса «идин» қўшимчасини олади: уридин, тимидин ва ҳоказо.

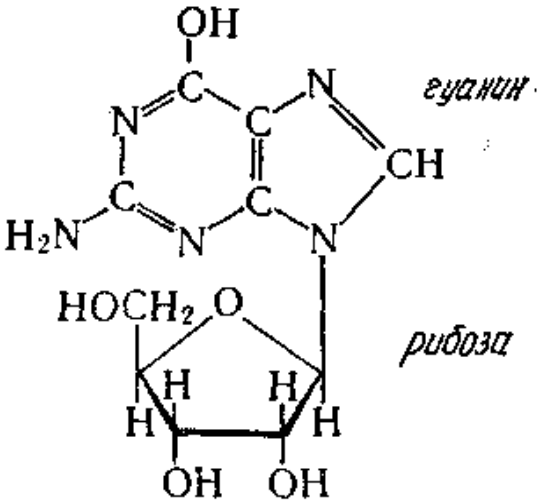
Нуклеозидларни ҳосил қилувчи азот асослари ва углеводлар бир-бири билан гликозид боғлар орқали бирикади. Бунда гликозид боғ углевод компонентларининг биринчи C — атоми билан пирамидин асосидаги учинчи N — атоми ва пурин асосидаги тўққизинчи N — атоми орқали бириккан бўлади.

Гликозид боғлар кислоталар таъсирида осонлик билан пар-

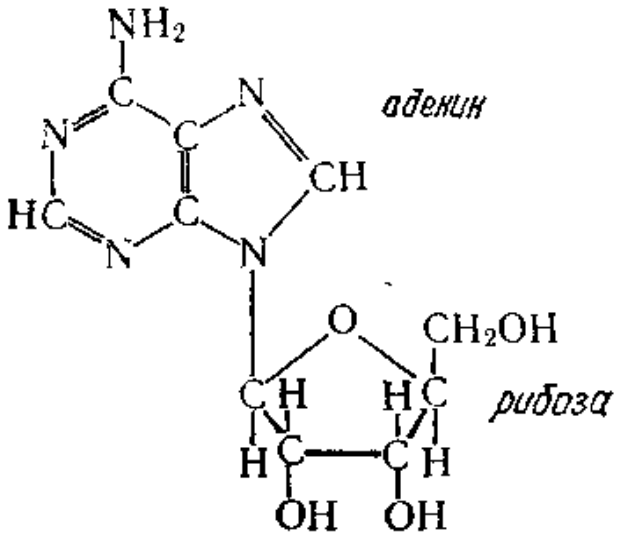
чаланади, ишқорий шароитда эса бирмунча турғун бўлади. Қуйида баъзи нуклеозидларнинг тузилиши кўрсатилган:



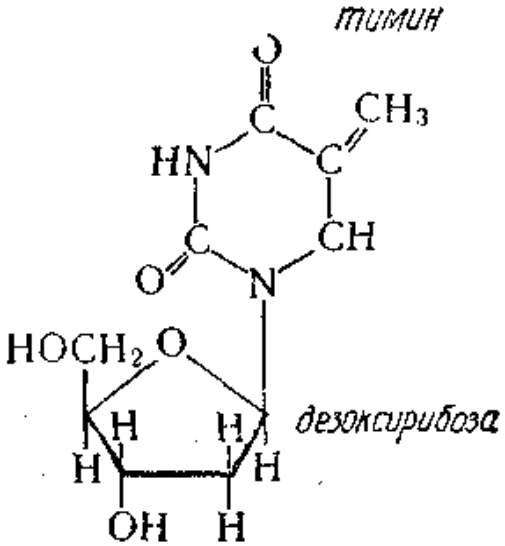
цитидин
(3-β-D-рибофуранозидцитозин)



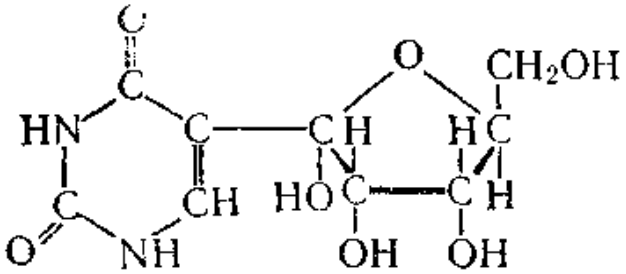
гуанозин
(9-β-D-рибофуранозидгуанин)



аденозин
(9-β-D-рибофуранозидаденин)



тимидин
(3-β-D-дезоксирибофуранозидтимин)

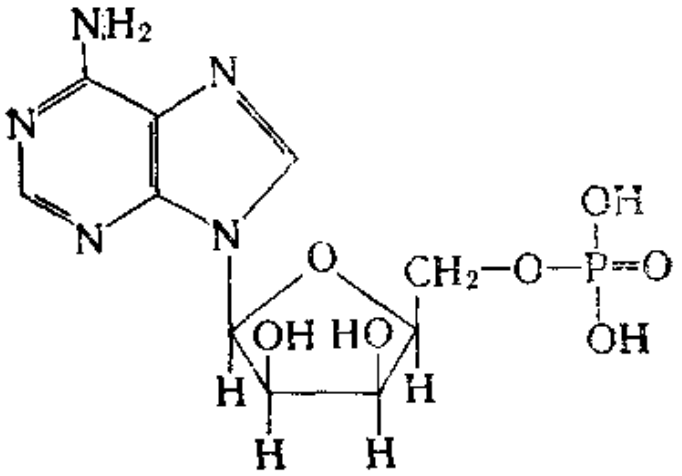


псевдоуридин
(5-β-D-рибофуранозидцитозин)

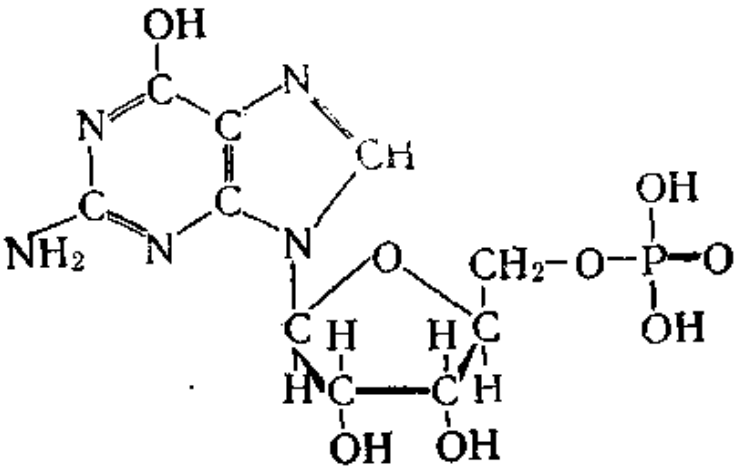
Нуклеозидларга бир молекула фосфат кислота қўшилса, янада мураккаброқ бирикмалар — *нуклеотидлар* ҳосил бўлади. Нуклеин кислоталарни ишқорлар ёрдамида гидролиз қилиш орқали нуклеотидлар олиш мумкин.

Нуклеотидлар таркибидаги бирикмалар қуйидаги тартибда жойлашган: пурин ёки пиримидин асоси — углевод компоненти — фосфат кислота. Нуклеотидларнинг номи улар асосининг номига кислота сўзини қўшиш билан ҳосил қилинади. Масалан, аденилат кислота, гуанилат кислота ва ҳоказо. Кўпинча эса нуклеотидларнинг номи нуклеозид сўзига фосфат сўзини қўшиш билан ҳам ҳосил қилинади: аденозин-3-фосфат, аденозин-5-фосфат, гуанозин-3-фосфат ва ҳоказо.

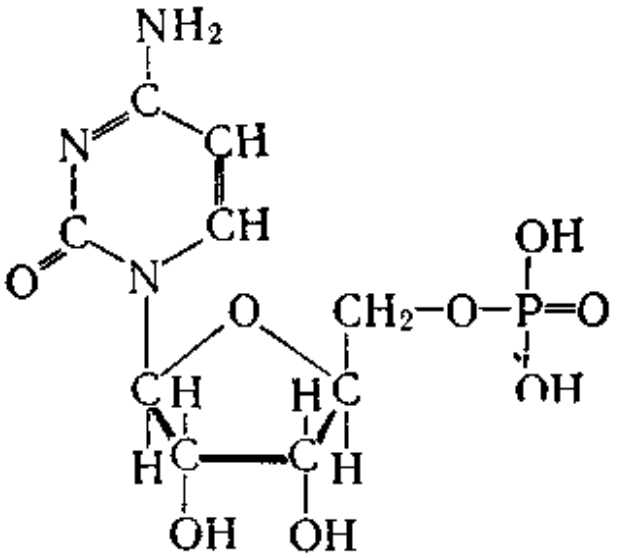
Нуклеотидлар нуклеин кислоталар молекуласини ташкил қиладиган элементлар бирлик ҳисобланади. Улар қуйидагича тузилган:



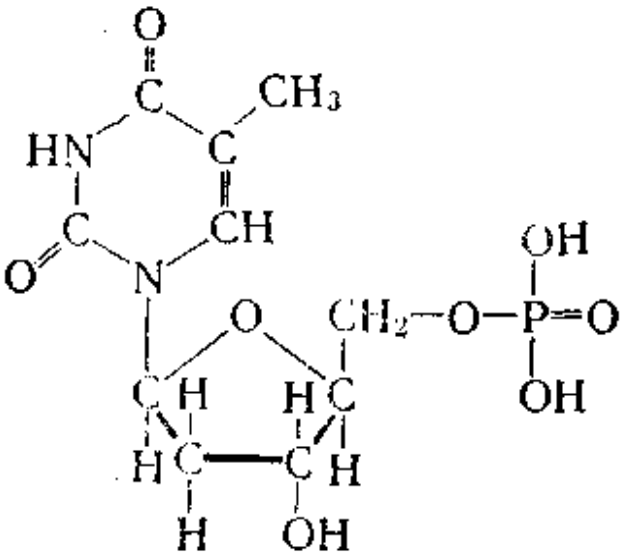
аденилат кислота (АМФ)



гуанилат кислота (ГМФ)



цитидилат кислота (ЦМФ)



тимидилат кислота (ТМФ)

Бошқа нуклеотидлар ҳам юқоридаги нуклеотидларга ўхшаш тузилган. Таркибида рибоза тутувчи нуклеотидлар *рибонуклеотид*, дезоксирибоза тутувчи нуклеотидлар *дезоксирибонуклеотид* деб аталади. Қуйидаги жадвалда ДНК ва РНК таркибига кирадиган нуклеотидлар ва уларнинг қисқартирилган белгиси кўрсатилган.

6-жадвал

ДНК ва РНК таркибидаги нуклеотидлар

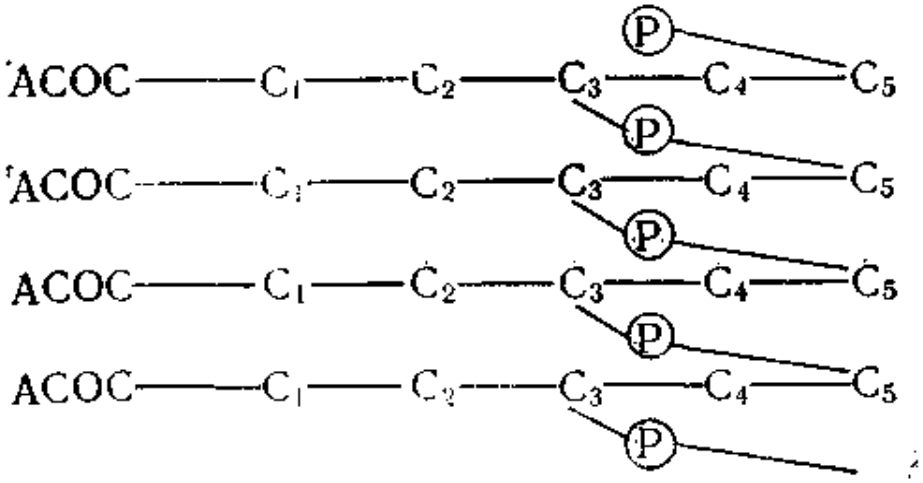
Асослар	РНК таркибидаги нуклеотидлар	ДНК таркибидаги нуклеотидлар	Қисқартирилган белгилари
Аденин	Аденилат кислота	Дезоксиаденилат кислота	А
Гуанин	Гуанилат кислота	Дезоксигуанилат кислота	Г
Цитозин	Цитидилат кислота	Дезоксицитидилат кислота	Ц
Урацил	Уридилат кислота	Дезокситимидилат кислота	У
Тимин			Т
5-метилцитозин	5-метилцитидилат кислота		МЦ

Баъзи нуклеотидлар фосфорланиши, бошқача айтганда, бир ёки икки молекула фосфат кислота бириктириб олиши натижасида ди- ва трифосфонуклеотидлар ҳосил бўлади. Булар *энергияга бой бирикмалар* деб аталади, чунки гидролиз қилинганда кўп энергия ажралиб чиқади.

НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ

Нуклеин кислота молекулалари нуклеотидларнинг полимерланиши натижасида ҳосил бўлган полинуклеотидлар занжиридан иборат. Бу кислоталарнинг ҳар бир турига хос бўлган юзлаб, минглаб мононуклеотид ўзаро бирикиб, жуда йирик полинуклеотид занжирлар ҳосил қилади. Шундай қилиб, нуклеин кислоталар химиявий тузилишига кўра, полирибонуклеотидлар (РНК) ва полидезоксирибонуклеотидлар (ДНК) дан иборат.

Нуклеин кислоталар молекуласидаги нуклеотидлар қолдиғи бир-бири билан фосфат кислота воситасида бириккан. Фосфат кислота ҳар доим бир нуклеотид таркибидаги рибоза (дезоксирибоза)нинг учинчи С — атоми билан, иккинчи нуклеотид таркибидаги рибоза (дезоксирибоза)нинг бешинчи С — атоми билан боғланган бўлади. Буни қуйидаги схемадан кўриш мумкин:



Полинуклеотид занжирдаги нуклеотидлар қолдиғининг кетма-кет боғланишидаги ўзига хос хусусият шуки, рибозанинг иккинчи углерод атоми фосфат кислота билан эфир боғ ҳосил қилмайди. Демак, РНК да ҳам ДНК да ҳам фосфат кислота фақат 3 ва 5-углерод атомлари билан боғланади. ДНК ва РНК молекулаларида тармоқланиш кузатилмайди.

Нуклеин кислоталарнинг молекуляр оғирлигига қараб, таркибидаги нуклеотидлар сони ҳар хил бўлади. Агар нуклеотиднинг ўртача молекуляр массаси 330 га тенг бўлса, йирик молекулали ДНК нинг поликонденсация коэффициенти бир неча ўн мингга тенг бўлади. Юқори молекулали РНК нинг поликонденсация коэффициенти ҳам бир неча мингга тенг. Масалан, молекуляр

оғирлиги 2 миллионга тенг бўлган РНК $\frac{2\,000\,000}{800} \approx 6\ 600$ та нуклеотид қолдиғидан иборат. Кичик молекулали РНК нинг молекулалари 60—120 та нуклеотиддан ташкил топган бўлади.

ДНК нинг тузилиши

Вирус ва бактериялардан ташқари, барча тирик организмлардаги ДНК ҳужайра ядросида жойлашган. Ҳужайра органоидларида — хлоропласт ва митохондрийларда ҳам озроқ ДНК бўлиши кейинги йилларда аниқланди. Хлоропластлардаги ДНК физик хоссаларига ва нуклеотидли таркибига кўра ядродаги ДНК дан фарқ қилади. Ҳужайралар таркибидаги ДНК миқдори тирик организмларнинг физиологик ҳолатига эмас, балки ҳужайралардаги хромосомалар сонига (наборига) боғлиқ.

ДНКнинг молекуляр массаси жуда катта бўлиб, бир неча ўн миллиондан юз миллионгача етади. ДНК тирик организмларда ирсий белгиларни сақлаш ва наслдан-наслга ўтказиш функциясини бажариши ҳар томонлама исботланган. ДНКнинг нуклеотидли таркиби, яъни унинг бирламчи структураси ҳар хил манбалардан ажратиб олинган ДНК да яхши ўрганилган. ДНК молекуласида азот асосларидан аденин, гуанин, цитозин, тимин, углевод компонентларидан дезоксирибоза ва фосфат кислота бўлади.

ДНК таркибидаги нуклеотидларнинг ўзаро муносабати маълум қонуниятларга бўйсунади. Бу қонуниятларни дастлаб америкалик олим Чаргафф аниқлаган бўлиб, Чаргафф қоидаси деб аталади. Бу қонда қуйидагича:

1. Аденининг моляр миқдори тиминнинг моляр миқдорига ёки уларнинг нисбати 1 га тенг:

$$A = T \text{ ёки } \frac{A}{T} = 1$$

2. ДНК таркибидаги гуанининг моляр миқдори цитозиннинг моляр миқдорига ёки уларнинг нисбати 1 га тенг:

$$Г = Ц \text{ ёки } \frac{Г}{Ц} = 1$$

3. ДНК даги пурин асослари йиғиндиси пиримидин асослари йиғиндисига тенг:

$$A + Г = T + Ц \quad \text{ёки } \frac{A + Г}{T + Ц} = 1$$

4. Пурин ва пиримидин асосларининг олтинчи углерод атомидаги амин ва кето группалари бир-бирига тенг:

$$Г + T = A + Ц \text{ ёки } \frac{Г + T}{A + Ц} = 1$$

5. ДНК таркибидаги гуанин ва цитозиннинг моляр концентрацияси йиғиндисининг аденин ва тиминнинг моляр концентрация-

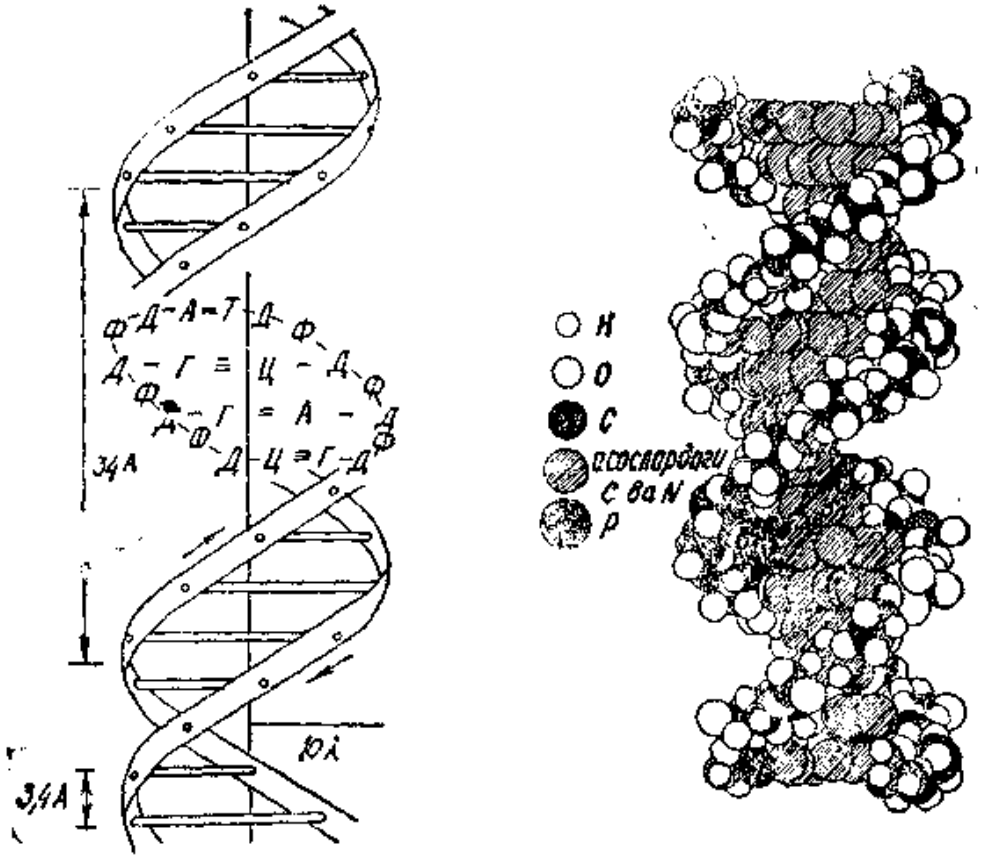
си йиғиндисига бўлган нисбатан $\frac{Г+Ц}{А+Т}$ ўзгарувчан бўлади. Ҳайвонлар, ўсимликлар ва микроорганизмлар ДНК сидаги бу нисбат ҳар хил бўлганлиги учун у тур *спецификлиги коэффициенти* деб аталади.

Баъзи турлар ДНК сидаги аденин билан тиминнинг йиғиндиси гуанин билан цитозиннинг йиғиндисидан ортиқ ёки спецификлик коэффициенти бирдан кичик бўлади. Бундай ДНК АТ типга киради. Бошқа турга кирадиган организмларда эса аксинча, гуанин билан цитозиннинг йиғиндиси аденин билан тиминнинг йиғиндисидан ортиқ ёки спецификлик коэффициенти бирдан катта бўлади. Бундай ДНК ГЦ типга мансуб бўлади. Баъзан нуклеотидлар сони тенг бўлган ДНК лар ҳам учрайди.

АТ типдаги ДНК барча ҳайвонларга, ўсимликлар ва кўпчилик микроорганизмларга хос. ГЦ типдаги ДНК ҳайвонлар билан юксак ўсимликларда бутунлай учрамайди, аммо микроорганизмларда, айниқса, бактерияларда кенг тарқалган.

Турли систематик группаларга мансуб бўлган организмлар ДНК сининг нуклеотидли таркиби ўзгариб туради. Сувўтлар, замбуруғлар, айниқса, бактерияларда спецификлик коэффициенти 0,45 дан 1,80 гача ўзгаради. ДНК нинг спецификлик коэффициенти систематик белгилардан бири бўлиб хизмат қилади.

1953 йили Д. Уотсон ва Ф. Крик ДНК нинг химиявий тузилиши, Чаргафф қоидалари ва Уилкинснинг рентгеноструктура



16-расм. ДНК нинг модели ва схемаси.

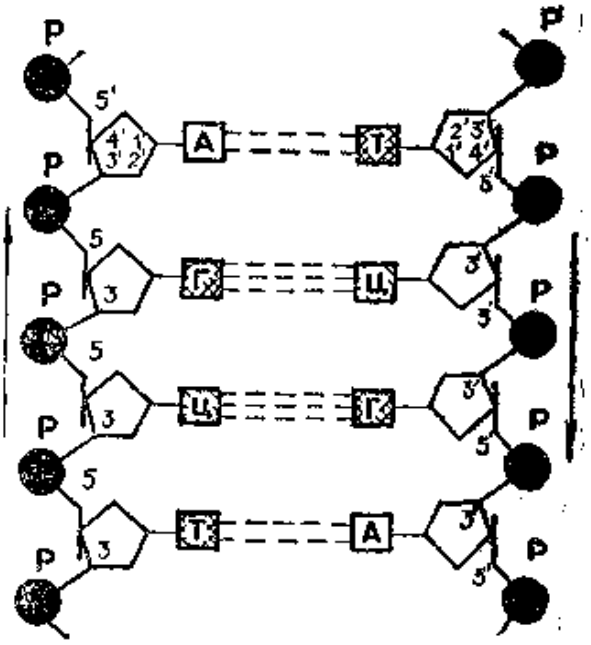
анализи маълумотларига асосланиб, ДНК нинг структура моделини яратдилар. Бу моделга асосан ДНК молекуласи қўш спираль ҳосил қилувчи иккита полинуклеотид занжирдан ташкил топган. Ҳар иккала занжир битта умумий ўққа эга бўлиб, диаметри 20 Å га тенг. Нуклеотидлар қолдиғи бир-бирига нисбатан 36° бурчак ҳосил қилиб жойлашган. 360° тенг спиралнинг бир айланаси ёки ўрами 10 та нуклеотид қолдиғидан ташкил топган. Спиралнинг бир ўрами орасидаги масофа 34 Å га тенг бўлиб, ҳар бир нуклеотид 3,4 Å ни эгаллайди (16-расм).

Полинуклеотид занжирларнинг пентозафосфат группалари спиралнинг ташқи томонида, азот асослари эса ички томонидан жойлашган. Агар полинуклеотид занжирлардаги пентоза билан фосфат кислота ўртасидаги боғ ҳисобга олинса, унда занжирлар бир-бирига нисбатан тескари йўналган бўлади (17-расм).

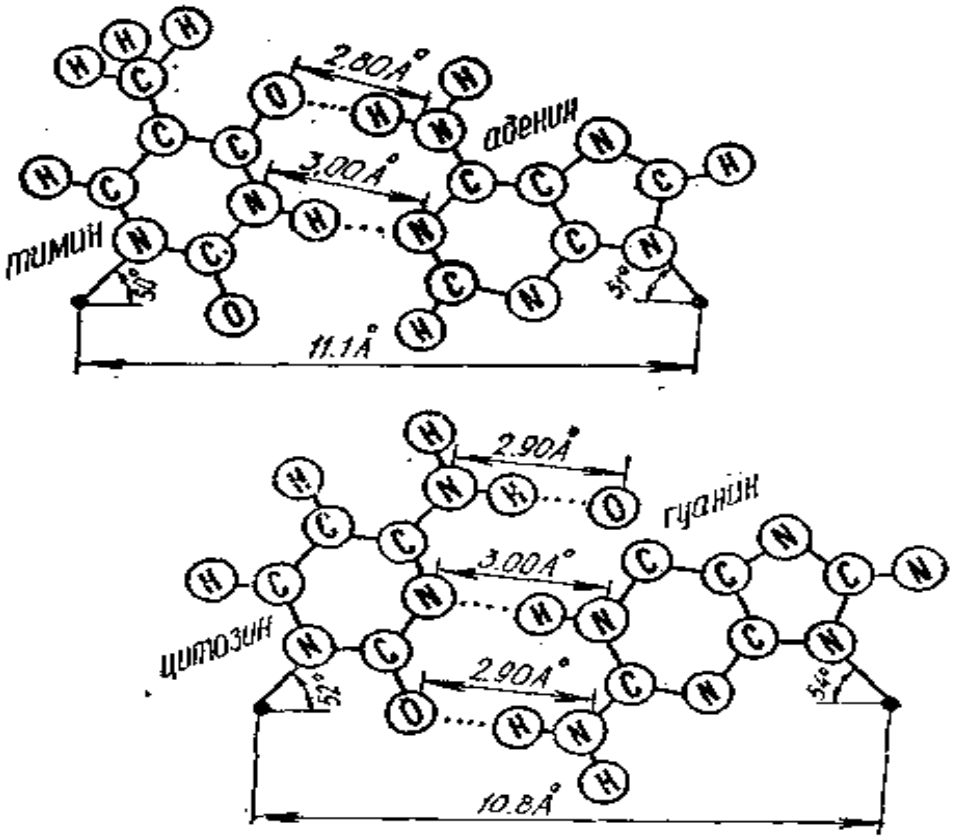
Юқорида айтилганидек, ДНК молекуласидаги барча азот асослари қўш спиралнинг ички қисмида бир-бирига қатъий равишда мос келадиган жуфт асослар ҳосил қилган ҳолда жойлашади. Жуфт асослар ҳосил бўлиши водород боғлар узунлиги билан аниқланиб, ҳар доим битта пурин ва битта пиримидиндан иборат бўлади. Бунда аденин билан тимин иккита водород боғ ҳосил қилиб бирикса, гуанин билан цитозин ёки 5-метилцитозин учта водород боғ ҳосил қилиб бирикади (18-расм).

ДНК молекуласидаги аденин миқдори ҳар доим тимин миқдорига тенг ва гуанин миқдори цитозин миқдорига тенг бўлади. Бу ўз навбатида Уотсон ва Крикнинг структура назариясига Чергафф қоидаларига мос эканлигини кўрсатади.

ДНК нинг бир занжиридаги нуклеотидларнинг кетма-кет келиши иккинчи занжирдаги нуклеотидларнинг кетма-кетлигини таъминлайди ёки улар бир-бирини тўлдирувчи бўлади. Масалан, бир занжирдаги нуклеотидлар АТГТЦ тартибда бўлса, бошқа занжирдаги нуклеотидлар ТАЦАГ тартибда бўлади. Шунинг учун ДНК молекуласи иккита комплементар ёки бир-бирини тўлдирувчи занжирдан ташкил топган деб қаралади. ДНКнинг тузилишидаги бу хусусият ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишида ва оқсилнинг биологик синтезида муҳим аҳамиятга эга.



17-расм. ДНК нинг тескари (антипараллель) занжирлари.



18-расм. ДНК молекуласидаги водород боглар.

Рибонуклеин кислоталар

Рибонуклеин кислоталар ҳужайранинг ҳамма қисмида учрайди. Лекин уларнинг асосий қисми рибосомаларда тўпланган. Ҳужайра таркибида учрайдиган РНК лар молекуласининг массаси, химиявий тузилиши ва функциясига қараб бир-бирдан фарқ қилади. Ҳужайрада асосан уч хил РНК учрайди.

1. Ҳужайрадаги РНК нинг 80% га яқинини рибосома РНК (р-РНК) ташкил қилади. Рибосома РНК ҳужайранинг махсус органоиди — рибосомаларда тўпланган. Р-РНК нинг молекуляр массаси анча катта бўлиб, 1,5—2 млн га тенг ва 4000—6000 мононуклеотид қолдиғидан ташкил топган. Р-РНК ҳужайрада оқсиллар билан бириккан ҳолда учрайди.

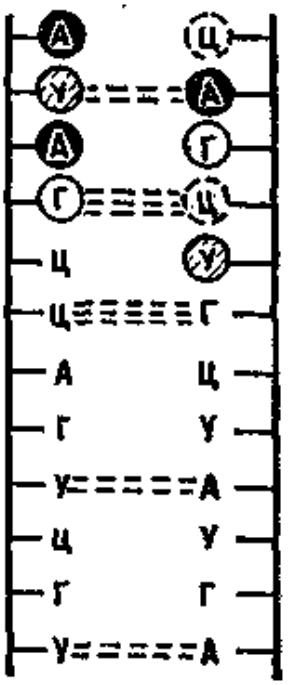
2. РНК нинг иккинчи тури эрувчан РНК (s-РНК) ёки транспорт қилувчи РНК (т-РНК) деб аталади. Бу умумий РНК нинг 15% га яқинини ташкил қилади. Эрувчан РНК айрим аминокислоталарни оқсил синтез қилинадиган жойга ташиш вазифасини бажаради. Ҳар бир аминокислотанинг ўзига хос т-РНК си бор. Т-РНК ларнинг молекуляр массаси анча кичик (25000—35000 атрофида) бўлиб, улар 60—90 мононуклеотид қолдиғидан ташкил топган.

3. РНК нинг учинчи тури информацион РНК (и-РНК) ёки воситачи РНК (т-РНК) дейилади. И-РНК ядрода синтез қилинади. Унинг нуклеотидли таркиби ядродаги ДНК нуклеотидли таркибининг аниқ нусхаси ҳисобланади. Бу РНК ДНК молекуласидаги информацияни оқсил синтез қилинадиган жойга — рибосомаларга олиб боради. Шунинг учун ҳам у информацион РНК деб аталади. И-РНК мавжудлигини 1957 йилда совет олимлари А. Н. Белозёрский ва А. С. Спирин айтиб ўтган эдилар. Лекин у фақат 1960 йилга келиб аниқланди. И-РНК умумий РНК нинг 5% ни ташкил этади. И-РНК нинг молекуляр массаси 1 миллионга яқин бўлиб, уларнинг нуклеотидли таркиби молекуляр массасига қараб ҳар хил бўлади.

РНКнинг тузилиши. Рибонуклеин кислоталар (РНК)нинг химиявий тузилиши ДНК га ўхшаш, фақат РНК таркибида тимин ўрнида урацил ва дезоксирибоза ўрнида рибоза учрайди. Ундан ташқари, РНК молекуласи таркибида оз миқдорда бўлса-да, псевдоурацил, 5-метилцитозин, 1-метилгуанин учрайди.

РНК молекуласи битта полинуклеотид занжирдан ташкил топган бўлиб, унинг фазовий конфигурацияси анча беқарор бўлади. РНК молекуласи полинуклеотид занжирларининг баъзи қисмлари бир-бирига яқин келиб, ўзаро водород боғлар билан бирикади ва спираль структура ҳосил қилади. Бу структуралар РНК типларига қараб ҳар хил шаклда бўлади.

Кейинги йилларда молекуляр массаси унча катта бўлмаган айрим т-РНК ларнинг бирламчи ва иккиламчи структураси аниқланди. Т-РНК ларнинг полинуклеотид занжири бир неча ўнлаб нуклеотид қолдиғидан ташкил топган бўлиб, ҳар доим эркин фосфат кислотаси бўлган гуанозин қолдиғи билан бошланади. Т-РНК ларнинг молекуласи, одатда, иккита — цитидин фосфат ва адеин фосфат (ЦЦА) дан ташкил топган стандарт группа билан тугайди. Булар орасида эса маълум шаклда бўлган т-РНК молекуласининг қолган нуклеотид қолдиқлари жойлашади (19-расм).

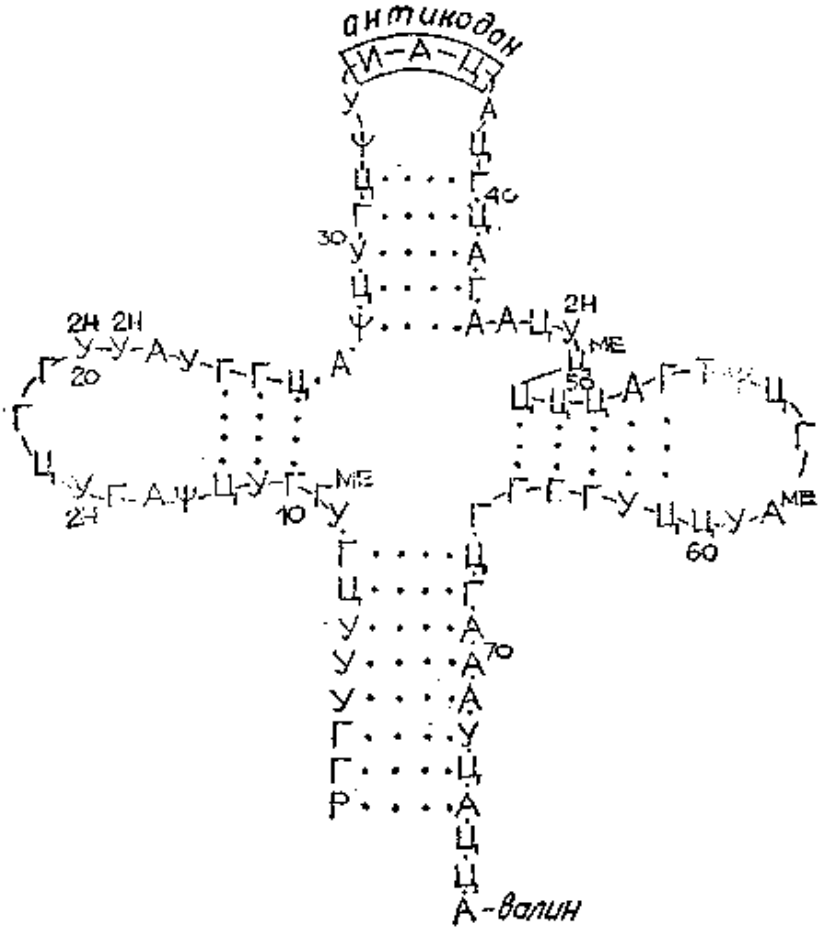


19-расм. РНК молекуласидаги водород боғлар.

Ҳозиргача ачитқи замбуруғлардан олинган бир қанча т-РНК молекулаларининг бирламчи ва иккиламчи структураси аниқланган. Булардан бири оқсил синтез қилинадиган жойга аланин аминокислотасини ташийди ва аланинли т-РНК деб аталади. Бу т-РНК ни Холли (АҚШ) топган.

Ҳозирги вақтда барча аминокислоталар т-РНК сининг бирламчи структураси аниқланган. СССРда бу соҳада академик Баев раҳбарлигида иш олиб борилган. Улар томонидан дастлаб аниқлан-

ган т-РНК валинли т-РНК бўлган. Унинг структура тузилиши 20-расмда келтирилган. Ҳарфлар билан полинуклеотид занжирдаги рибонуклеотид қолдиқлар белгиланган. Пунктир чизиқлар эса комплементар асослар ўртасидаги водород боғларни билдиради. Валинли т-РНК таркибидаги бундай комплементар қисмлар бир-биридан анча узоқ жойлашган. Масалан, молекула бошидаги 1—7-нуклеотид молекуланинг охирида жойлашган 67—73-нуклеотидга комплементардир. Булар водород боғлар орқали бирикиши туфайли т-РНК нинг «беда баргини» эслатувчи мураккаб конфигурацияси ҳосил бўлади.



20-расм. Валинли т-РНК нинг структураси.

РНКнинг бошқа турлари, масалан, юқори молекулали рибосома — РНК ва информацион — РНК бошқача структура тузилишга эга. Бу РНК ларнинг молекуласида спираллашган қисмлар билан бир қаторда спираль бўлмаган қисмлар ҳам учрайди. Спириннинг кўрсатишича, эритманинг ион кучи, температураси ва бошқа факторларга қараб, РНК нинг макромолекулалари ҳар хил структурага эга бўлиши мумкин. Ҳужайрада РНК оқсил билан бириккан ҳолда бўлади. Шунинг учун унинг натив конфигурациясини ўрганиш бирмунча қийин.

Рибонуклеин кислоталарнинг оқсил биосинтезидаги аҳамияти билан алоҳида танишамиз.

III боб. УГЛЕВОДЛАР

Углеводлар ўсимликлар оламида кўп тарқалган органик бирикмалардан бўлиб, улар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга. Улар ўсимликлар таркибий қисмининг 80—90% ни ташкил қилади. Углеводлар фотосинтез процессининг асосий маҳсулидир. Улар ўсимликлар нафас олиши процессида парчаланганда, кўп энергия ажралади. Бу энергия тирик организмларда содир бўладиган турли-туман синтез реакцияларида сарфланади.

Углеводлар ҳаётий процессларда муҳим роль ўйнайдиган бирикмалар — оқсиллар, нуклеин кислоталар ва ёғлар ҳосил бўлишида алоҳида аҳамиятга эга. Углеводларнинг кўпчилиги ўсимликларда запас модда сифатида тўпланади. Масалан, пахта толасини, каноп пўстлоғини, асосан, целлюлоза ташкил қилади. Улар илдизида, бошқа илдизмеваларда ҳам запас модда сифатида кўп тўпланади.

Углеводлар С, Н, О атомларидан ташкил топган бўлиб, улар таркибидаги водород ва кислороднинг ўзаро нисбати худди сув молекуласиникига ўхшаш, яъни 2 : 1 бўлади. Углеводларнинг таркиби умумий $C_m H_{2n} O_n$ ёки $C_m (H_2O)_n$ формула билан ифодаланади. Лекин кейинги текширишлар баъзи углеводларнинг тузилиши юқоридаги умумий формулага мос келмаслигини кўрсатади. Масалан, рамноза деб аталадиган шакар $C_6H_{12}O_5$) таркибидаги водород ва кислороднинг нисбати бузилган. Бундан ташқари, кўпинча шакарлар таркибида бошқа элементлар ҳам учрайди. Чунончи, аминошакарлар таркибида азот бўлади.

Углеводлар химиявий тузилишига кўра, кўп атомли спиртларнинг альдегиди ёки кетони ҳисобланади. Бу синфга мансуб бирикмалар турли хусусиятларга эга; улар сувда эрийдиган ва эримайдиган моддалар, кичик ва катта молекуляр массага эга бўлган бирикмалар, қайтарувчилик хусусиятига эга бўлган ва эга бўлмаган бирикмалардир ва ҳоказо.

Углеводлар тузилиши ва хусусиятларига кўра икки катта группага: 1) *оддий углеводлар,* яъни *моносахаридлар;* 2) *мураккаб углеводлар,* яъни *полисахаридларга* бўлинади. Полисахаридлар иккита кичик группани ташкил қилади. Булар унча

катта молекуляр массага эга бўлмаган олигосахаридлар ва ҳақиқий полисахаридлардир. Моносахаридлар билан олигосахаридлар кўпинча шакарлар деб аталади.

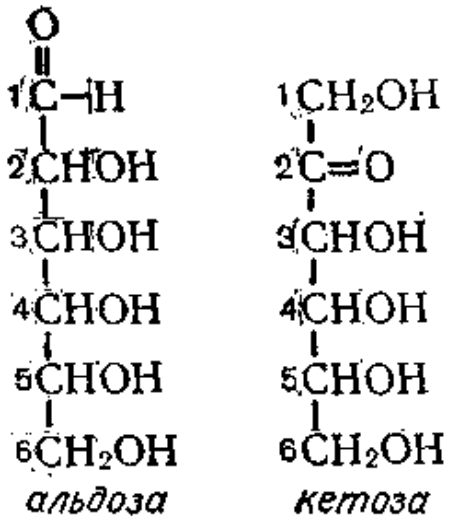
ОДДИЙ УГЛЕВОДЛАР

Оддий углеводлар гидролизланганда углеводларга хос хусусиятларни сақловчи янада кичик бирикмалар ҳосил бўлмайди. Шунинг учун улар моносахаридлар деб ҳам аталади. Моносахаридлар таркибида кетон (=C=O) ва альдегид $\left(-C\begin{matrix}\diagup O \\ \diagdown H\end{matrix}\right)$ группа билан бир қаторда спиртли (— окси) группалар ҳам мавжуд.

Таркибида альдегид группа бўлган моносахаридлар *альдозалар,* кетон группа бўлган моносахаридлар *кетозалар* деб аталади. Альдозаларни ифодалашда *«оза»* қўшимчасидан, кетозаларни ифодалашда *«улоза»* қўшимчасидан фойдаланилади. Айрим моносахаридлар таркибидаги углерод занжирининг узунлигига, яъни углерод атомларининг сонига қараб фарқ қилади. Чунончи, уч углеродли бирикмалар — триозалар, тўрт углеродли бирикмалар — тетрозалар, беш углеродли бирикмалар — пентозалар, олти углеродли бирикмалар — гексозалар ва ниҳоят, етти углеродли бирикмалар — гептозалар деб аталади. Углеродларнинг номи асосий сонларнинг грекча номидан фойдаланиб тузилган.

МОНОСАХАРИДЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ

Моносахаридлар таркибидаги карбонил группанинг жойлашишига қараб икки хил изомер, яъни альдоза ва кетоза изомерини ҳосил қилади:

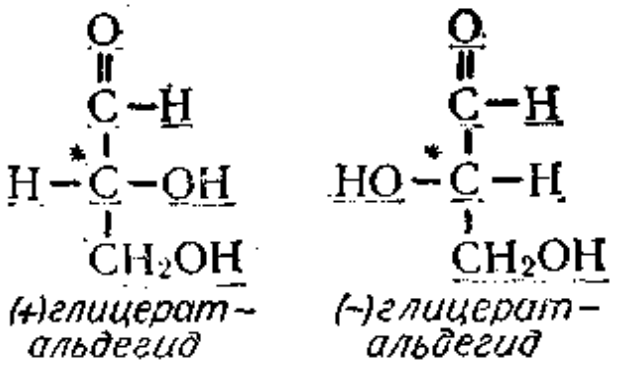


Карбонил группа биринчи углерод атомида, альдегид группа иккинчи углерод атомида бўлса, кетон группа ҳосил қилади.

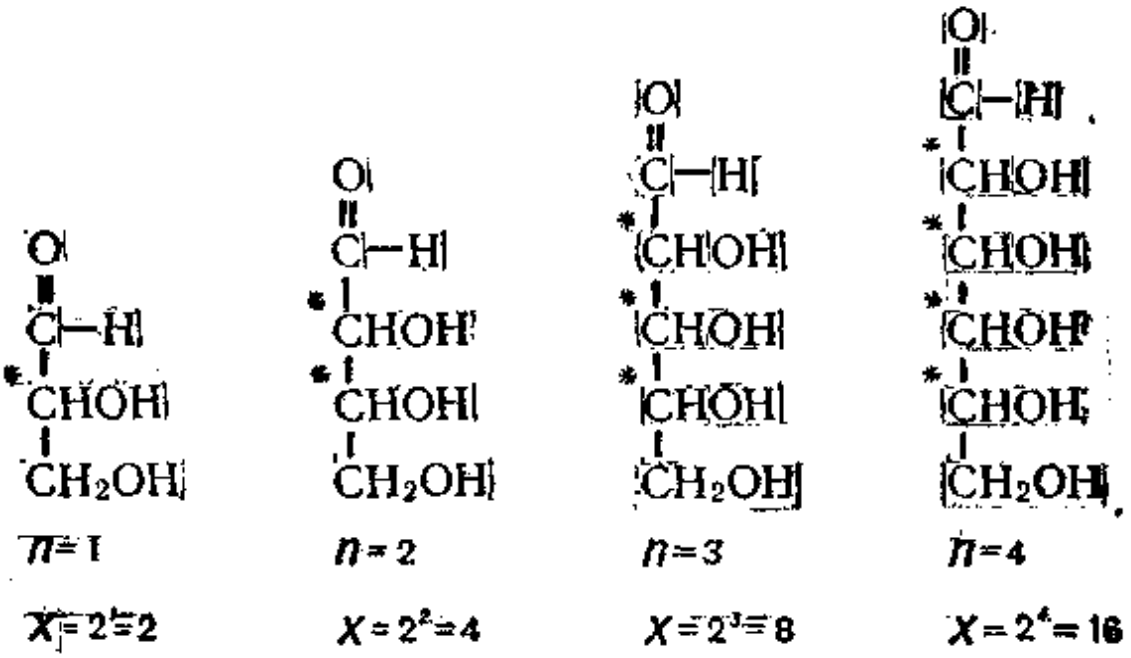
Моносахаридлар молекуласида асимметрик углерод атомлари бор. Таркибида асимметрик углерод атомлари бўлган молекулалар оптик жиҳатдан актив бўлиб, қутбланган нур сат-

ҳини ўнгга ёки чапга буриш хусусиятига эга. Моносахаридлар бу жиҳатдан ҳам изомерлар ҳосил қилади.

Энг оддий моносахарид ҳисобланган глицерат альдегид молекуласида битта асимметрик углерод атоми бўлиб, у иккита, яъни ўнгга (+) ва чапга (—) бурувчи изомер ҳосил қилади:



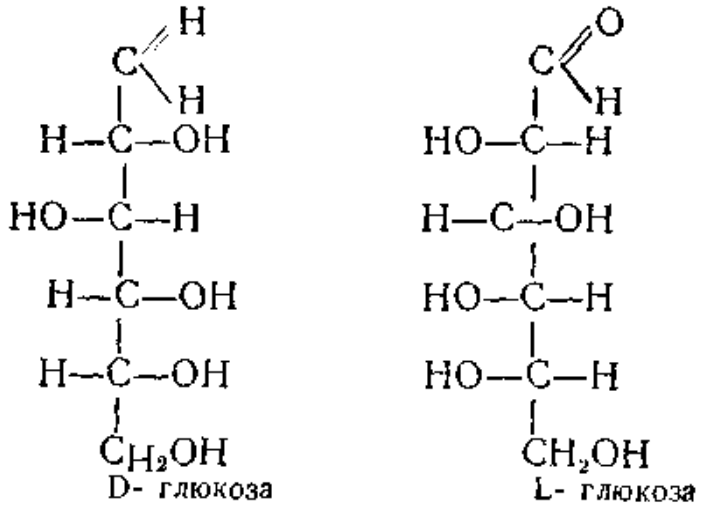
Асимметрик углерод атоми билан ҳосил бўладиган изомерлар сони ўртасида математик боғланиш бўлиб, $yx—2^n$ формула билан ифодаланади. Бу формуладаги: x—ҳосил бўладиган изомерлар сони n—асимметрик углерод атомларининг сони:



Юқоридаги формулага кўра, альдогексозаларнинг 16 та изомери бор. Булардан бир группаси ёки саккизтаси асосий шакл бўлса, иккинчи группаси ёки қолган саккизтаси уларнинг аксидир.

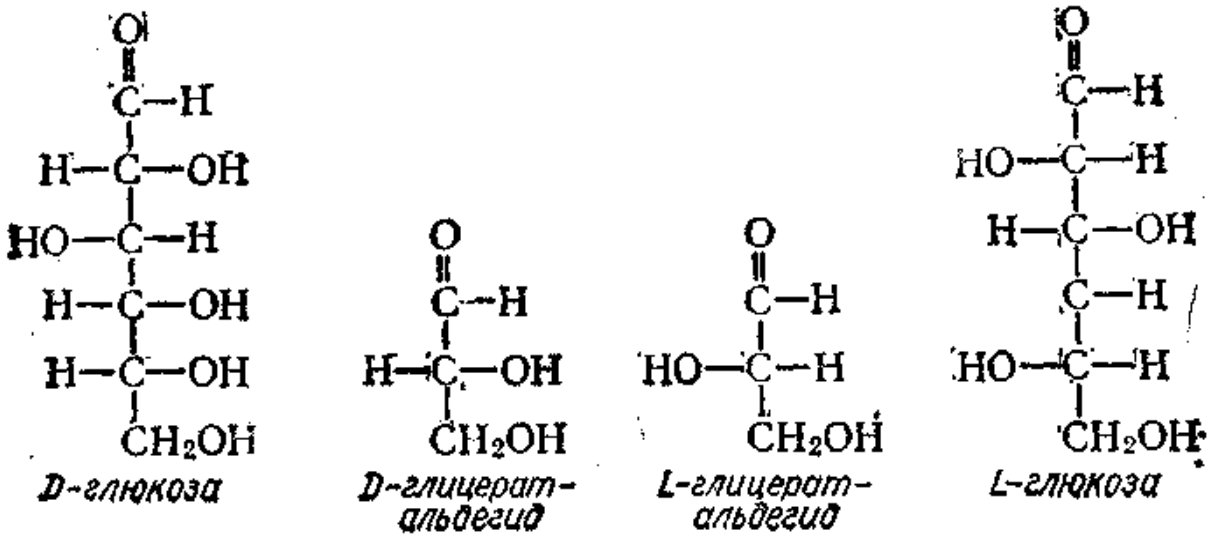
Моносахаридлар изомерларининг фазовий конфигурациясини аниқлаш муҳим биологик аҳамиятга эга бўлиб, ферментларнинг специфик таъсирига боғлиқ. Моносахаридлар бу жиҳатдан ўнг (D) ва чап (L) қаторга мансуб бўлади. Изомерларнинг ўнг ёки чап қаторга мансублиги уларнинг қутбланган нур юзасини ўнгга ёки чапга буриш хусусиятига қараб эмас, балки карбонил (альдегид ёки кетон) группадан энг узоқда жойлашган асимметрик углерод атомидаги H — ва OH — группаларнинг жой-

лашишига қараб белгиланади. Агар углерод занжири жойлаштирилганда альдегид ёки кетон группа юқорида бўлса, унда D-қаторга мансуб бўлган углеводларнинг охирги асимметрик углерод атомидаги группа ўнг томондан, L-қаторга мансуб бўлган углеводларнинг OH — группаси чап томондан жой олади. Қуйида, масалан, D- ва L-глюкозаларнинг формуласи келтирилган:



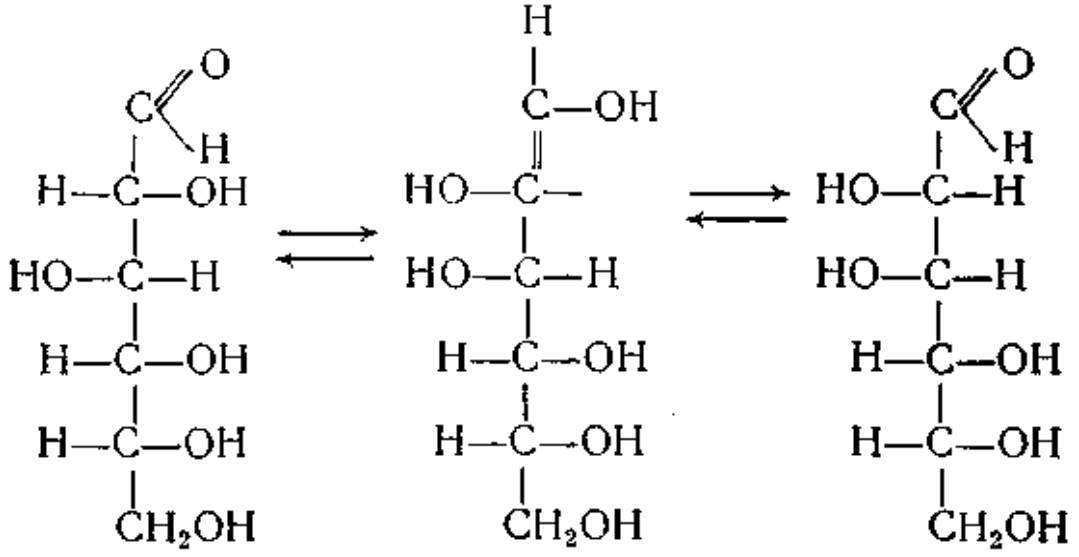
Бу формуладан L-глюкоза D-глюкозанинг акс тасвири эканлиги кўриниб турибди. 5-углерод атомидаги группаларнинг жойлашиши эса уларни классификациялашда муҳим белги бўлиб ҳисобланади. 5-углерод атомидаги группаларнинг ўрни бевосита алмаштириб қўйилса, D-глюкозадан L-глюкоза эмас, балки мутлақо бошқа бирикма ҳосил бўлади.

Моносахаридлар молекуласидаги охирги асимметрик углерод атоми группаларининг бундай жойлашиши D-ёки L-глицерат-альдегиднинг асимметрик углерод атомидаги группаларининг жойлашишига мос келади. Бунинг учун моносахаридлар қайси қаторга мансублигини аниқлашда кўпинча глицератальдегиднинг структура тузилишидан ҳам фойдаланилади. Буни қуйидаги формуладан кўриш мумкин:

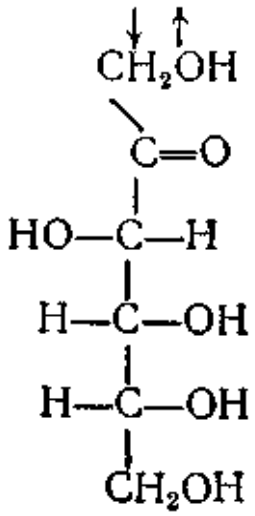


Глицерат альдегиднинг L ёки D-қаторга мансублиги тажрибада аниқланган. Табиатда учрайдиган моносахаридлар аксари ҳолларда D-қаторга мансуб бўлади. Ўсимликлар фақат D-қаторга мансуб моносахаридларни ўзлаштиради ва синтез қилади.

Моносахаридларнинг кето шакллари (кетон ёки альдегид группалардаги карбонил кислород) кўпинча енол шаклга (қўшбоғ ҳосил қилувчи углерод атомидаги гидроксил группа) ўтиб туради. Бундай ўзгаришлар натижасида бир хил моносахариддан иккинчи хил моносахарид ҳосил бўлади. Буни қуйидаги схемадан кўриш мумкин:



глюкоза енидол шакл манноза



D- фруктоза

Моносахаридларнинг альдегид ва кетон шакллари ҳамма вақт ҳам альдегид ёки кетонларга хос реакцияга киришмайди. Масалан, альдегидларга хос бўлган фуксин сульфит кислота билан реакцияга кирмайди. Моносахаридларнинг бу хусусияти улар бошқа шаклларда ҳам учрашидан далолат беради. Моносахаридларнинг ҳалқали шакллари борлиги ҳақидаги фикрни биринчи марта москвалик профессор А. Колли 1870 йилда айт-

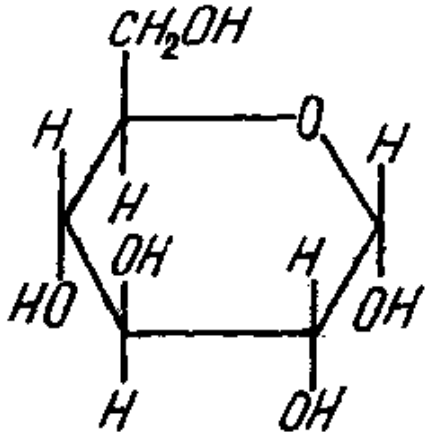
ган эди. Кейинчалик немис олими Б. Толленс ўз тажрибаларида бу фикрнинг тўғрилигини тасдиқлади.

Моносахаридларнинг ҳалқали шакллари улар таркибидаги альдегид группа билан бирор ОН — группа ўртасида ҳосил бўладиган ярим ацеталь боғлар туфайли вужудга келади. Ярим ацеталь ва ацеталь боғлар, одатда, альдегидлар билан спиртлар орасида борадиган реакциялар натижасида ҳосил бўлади.

Глюкоза молекулаларидаги ярим ацеталь боғлар альдегид группа билан 4 ёки 5-углерод атомидаги ОН — группа ўртасида ҳосил бўлади. Шу билан бир қаторда ҳосил бўлган кислород кўприги 5 ва 6 аъзоли ҳалқани туташтиради.

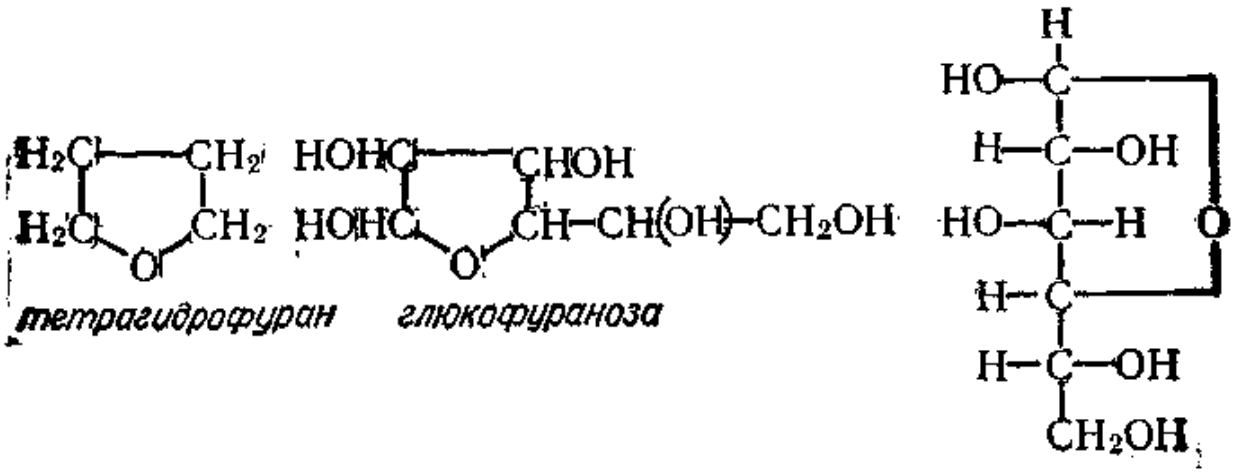
Юқорида айтилган йўл билан ҳосил бўлган олти аъзоли ҳалқа тетрагидропиран ҳосиласи бўлиб, глюкозанинг пиран шакли деб аталади.

Пироноза шаклларни ёзишда В. Хеуорснинг перспективада кўринадиган формулаларидан фойдаланилади:



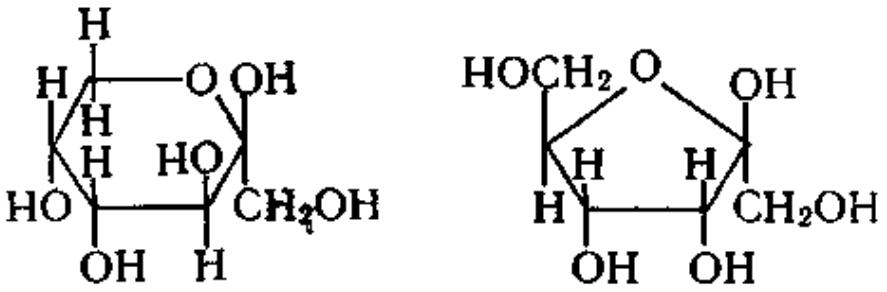
α - глюкопираноза

Гексозалар олти аъзоли ҳалқалар билан бир қаторда беш аъзоли ҳалқалар ҳам ҳосил қилади. Бундай ҳалқалар тетрагидрофуран ҳосилалари бўлиб, *глюкозанинг фуран шакли* дейилади. Гексозалар *фураноза* номи билан аталади:



тетрагидрофуран *глюкофураноза*

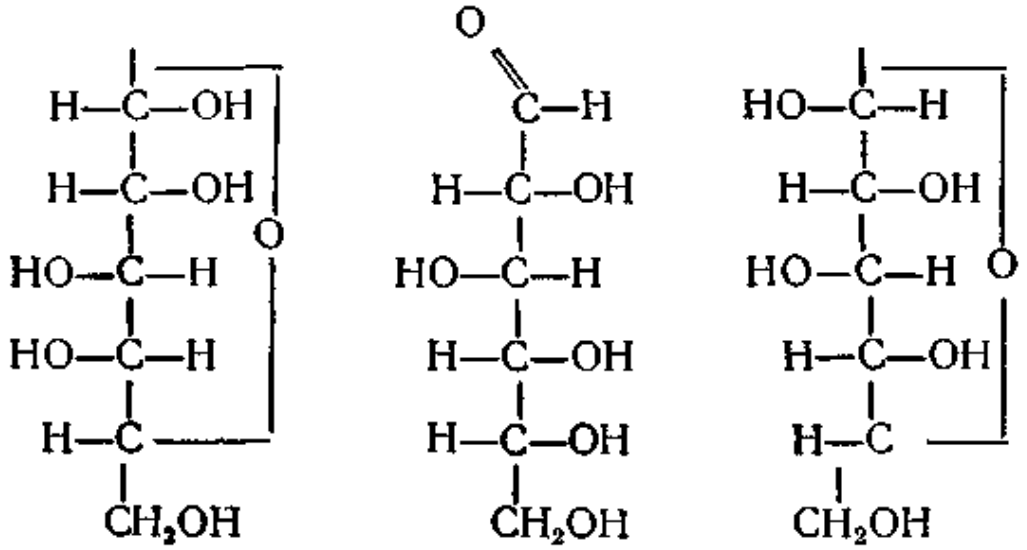
Фруктозанинг перспектив формулалари қуйидаги кўринишда бўлади:



D-фруктопираноза *D-фруктофураноза*

Табиатда учрайдиган моносахаридларнинг аксарияти пираноза шаклида бўлади. Айрим ҳолларда муҳим аҳамиятга эга бўлган баъзи моносахаридлар, чунончи, кетозалар фураноза шаклида ҳам учрайди.

Моносахаридлар ҳалқали шаклда бўлгани учун таркибидаги асимметрик углерод атомларининг сони яна биттага ортади. Бу, ўз навбатида, иккита янги оптик изомерни — α ва β-шаклларни ҳосил қилади. Биринчи углерод атомидан OH — группа ўнг томонда жойлашса α-шакл, чап томонда жойлашса β-шакл дейилади. Бу OH — группа гликозид гидроксили деб ҳам аталади:



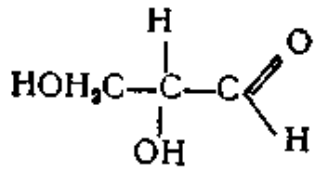
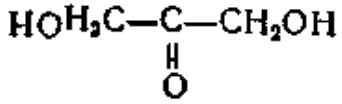
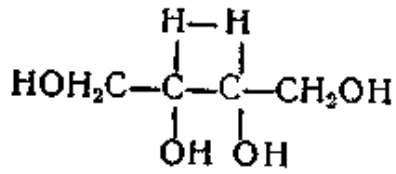
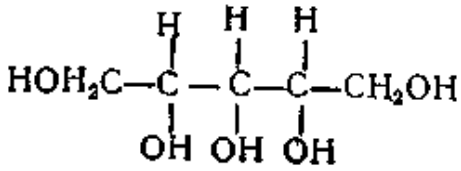
α- D- глюкоза D- глюкоза β- D- глюкоза

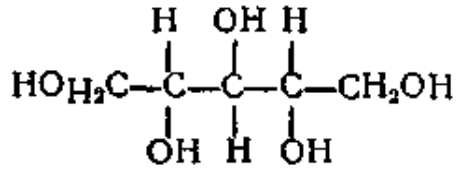
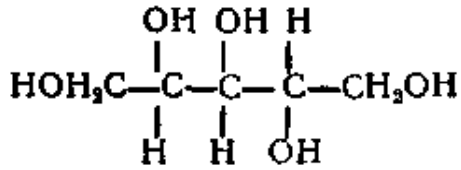
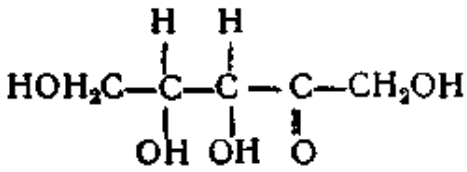
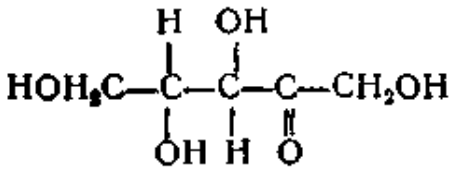
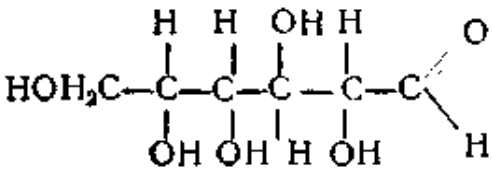
Моносахаридларнинг сувли эритмаларида бир вақтнинг ўзида уларга хос бўлган ҳамма шакллар учраши мумкин. Масалан, глюкоза эритмасида унинг ҳалқасиз альдегид шакли ва барча ҳалқали шакллар α ва β-глюкопироноза ҳамда α ва β-глюкофураноза учрайди. Лекин уларнинг миқдори ҳар хил бўлиши мумкин.

Юқоридаги мисолда энг кўп миқдорда (64%) β-глюкопираноза учрайди. Глюкозанинг очиқ альдегид шакли 0,024% ни ташкил қилади.

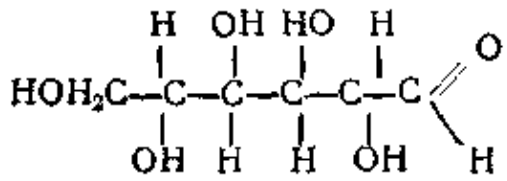
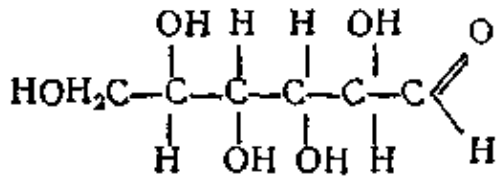
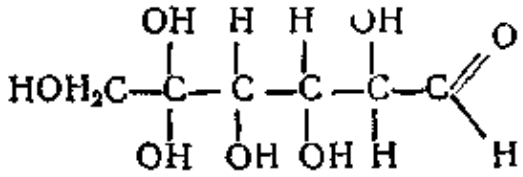
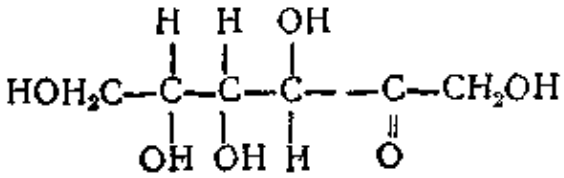
7-жадвал

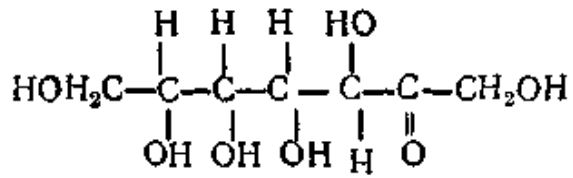
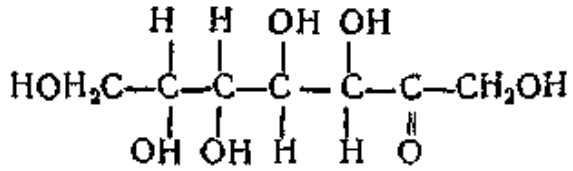
Биологик аҳамиятга эга бўлган моносахаридлар

Моносахаридлар	Формуласи	Тарқалиши
Триозалар **D-глицерат альдегид**		Бу бирикмаларнинг фосфорли эфирлари моддалар алмашинуви процессларида ҳосил бўладиган оралиқ маҳсулот ҳисобланади
Диоксиацетон		
Тетрозалар D-эритроза		
Альдопентозалар D-рибоза		Рибозанинг фуран шакли РНК ва баъзи коферментлар таркибида учрайди. Унинг 5-фосфатли эфири эса моддалар алмашинуви процессларида ҳосил бўладиган оралиқ маҳсулот ҳисобланади

1	2	3
D-ксилоза		Ксиланлар таркибида α-D-ксилопиранозалар шаклида учрайди
L-арабиноза		Нина баргли дарахтларнинг ёғочлигида эркин ҳолда учрайди. Елим ва гемицеллюлозалар таркибига киради
Кетопентозалар D-рибулоза		Бу моддаларнинг 5-фосфатли эфири моддалар алмашинувида ҳосил бўладиган оралиқ маҳсулот ҳисобланади
D-ксилулоза		
Альдогексозалар D-глюкоза		Ўсимликлар оламида энг кўп тарқалган моносахарид. Эркин ҳолда мевалар ширасида учрайди. Фосфат кислотанинг эфирлари сифатида полисахаридлар ва гликозидлар таркибида учрайди. Фақат пиран шаклда бўлади

Давоми

1	2	3
D-галактоза		Эркин ҳолда печакгулдошлар мевасида учрайди. Кўпинча полисахаридлар ва гликозидлар таркибига киради.
L-галактоза		Баъзи полисахаридлар таркибида, масалан, елимда пиран шаклда топилган.
D-манноза		Эркин ҳолда топилмаган. Маннанлар ва елимлар таркибида кўп тарқалган
Кетогексозалар D-фруктоза		Ўсимликлар таркибида учрайдиган ягона кетогексоза, эркин ҳолда мевалар ширасида кўп бўлади. Сахароза ва полисахаридлар таркибига киради. Фосфат кислота билан ҳосил қилган эфирлари моддалар алмашинуви процессида ҳосил бўладиган маҳсулотлардан ҳисобланади.

1	2	4
Гептулозалар D-седогептулоза		Эркин ҳолда семизўтдошлар оиласига кирадиган ўсимликлар баргидан топилган
D-маннногептулоза		Эркин ҳолда авакадо ўсимлиги мевасидан топилган

Моносахаридларнинг ҳалқали шакллари уларга хос бўлган яна бир хусусиятни вужудга келтиради. Кристалл ҳолдаги моносахаридлар фақат ҳалқали шаклда бўлади. Кристалл ҳосил бўладиган шароитга қараб, моносахарид ё α-шаклга ёки β-шаклга эга бўлиши мумкин. Масалан, глюкозанинг сувли эритмасидан кристалл олинса, α-шакл ҳосил бўлади. Пиридинда эриган глюкозадан эса α-шакл ҳосил бўлади.

Соф ҳолдаги α-глюкоза сувда эритилган вақтда аввал шу бирикмага хос бўлган нурни солиштирма буриш даражаси (+112,2°) га тенг эканлигини кузатиш мумкин. Бироқ вақт ўтиши билан бу сон кичрайиб боради. Маълум вақт ўтгандан кейин турғун ҳолат (52,5°) га тенг бўлади. Худди шунга ўхшаш, β-D-глюкоза аввал +17,5° бўлса, маълум вақтдан кейин +52,5° га тенг бўлади. Моносахаридларнинг бу хусусияти *мутoратация* дейилади. Муторатация ҳодисаси моносахаридларнинг турли шакллари ўртасидаги мувозанат ҳолатни ифодалайди.

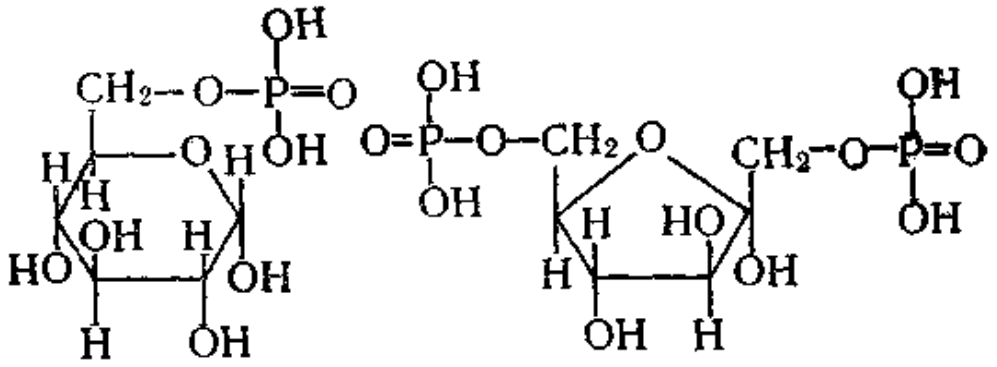
Усимликлардан топилган муҳим моносахаридлар ҳақидаги маълумотлар қуйидаги жадвалда келтирилган.

Шуни таъкидлаш керакки, табиатда учрайдиган барча моносахаридлар D-қаторга мансуб бўлади. Моносахаридлар ўсимликлар таркибида эркин ҳолда камдан-кам учрайди. Улар, асосан, моносахаридларнинг бошқа ҳосилалари сифатида ва полисахаридлар шаклида учрайди.

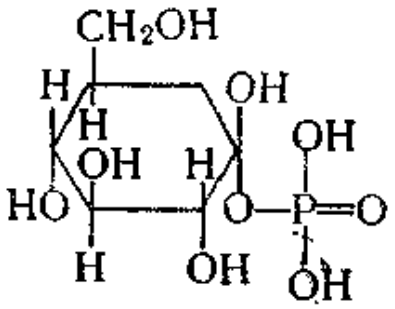
МОНОСАХАРИДЛАРНИНГ ҲОСИЛАЛАРИ

Шакарларнинг фосфорли эфири

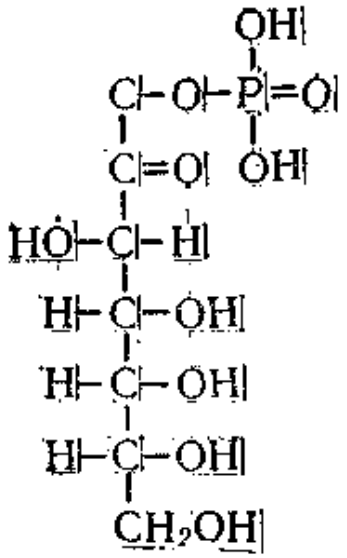
Моносахаридлар кислоталар билан реакцияга киришиб, мураккаб эфирлар ҳосил қилади. Бу эфирларнинг кўпчилиги моддалар алмашинуви процессида муҳим аҳамиятга эга. Моносахаридларнинг фосфат кислота билан ҳосил қилган фосфорли эфирлари айниқса катта аҳамиятга эга бўлиб, уларга қуйидаги бирикмалар киради:



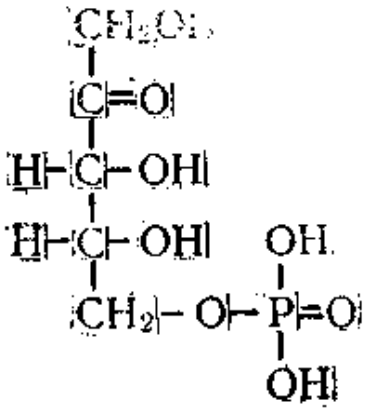
глюкопираноза-6-фосфат *фруктофураноза-1,6-дифосфат*



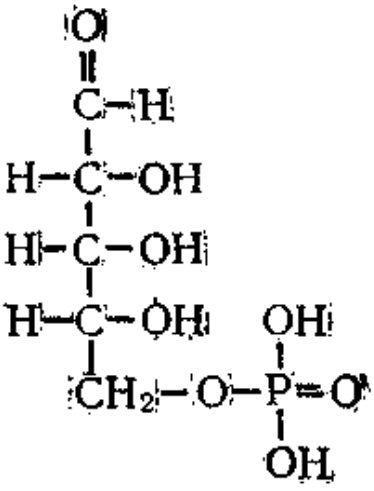
глюкоза-1-фосфат



седогептулоза-1-фосфат



рибулоза-5-фосфат



рибоза-5-фосфат

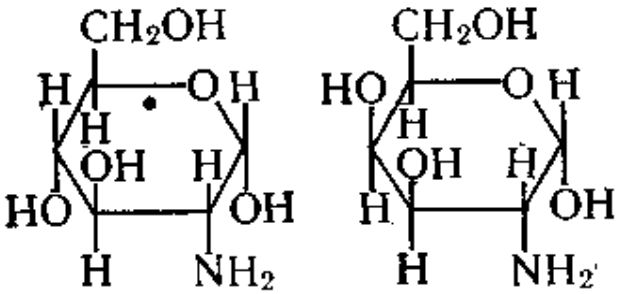
Бу бирикмалар ўсимликларда борадиган биохимиявий процессларда актив иштирок этади. Моносахаридларнинг фосфорланиши углеводлар парчаланишининг биринчи босқичи ҳисобланади. Моносахаридлардан бошқа янада мураккаброқ углеводлар ҳосил бўлиши ҳам шу процесс билан боғлиқ.

Шундай қилиб, моддалар алмашинувининг фотосинтез, нафас олиш, ачиш каби муҳим процесслари ва сахароза, крахмал, целлюлоза синтез қилиниши шакарларнинг фосфорли эфирларига боғлиқ бўлади.

Аминошакарлар

Аминошакарлар моносахаридлар ҳосиласи бўлиб, таркибида бирор гидроксил группа ўрнида амин группа тутади. Аминошакарлар кўпроқ полисахаридлар таркибида учрайди. Уларни кислотали гидролиз қилиш йўли билан ажратиб олиш мумкин. Аминошакарнинг энг муҳим вакилларидан бири бўлган глюкозамин ва галактозамин ҳайвонлардан ҳамда замбуруғлардан

ажратиб олинган. Бу аминошакарлар хитин ва мукополисахаридлар таркибида бўлади:



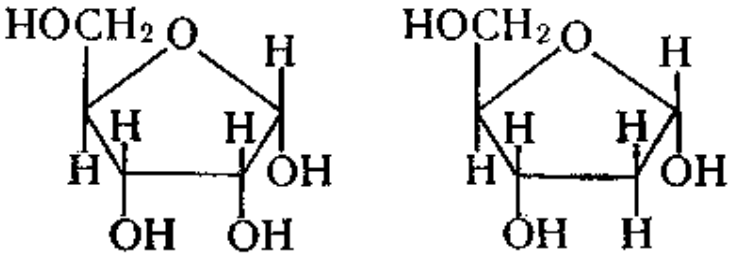
глюкозамин *галактозамин*

Кўп табиий аминошакарлар альдозаларга мансуб бўлиб, амин группаси иккинчи углерод атоми билан бирикади.

Аминошакарлар жуда кам учраганлиги сабабли уларни аниқлаш анча қийин. Улар айниқса юксак ўсимликлар таркибида жуда кам.

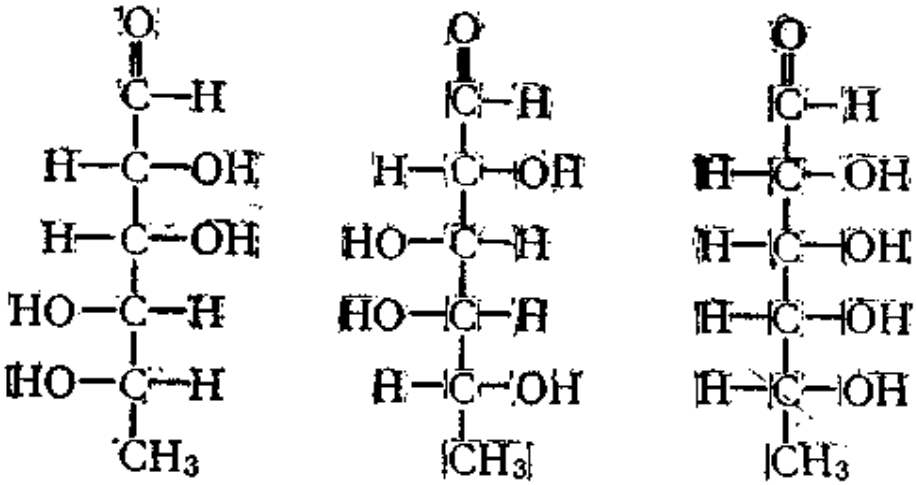
Дезоксишакарлар

Кислород атомини йўқотган моносахаридлар дезоксишакарлар деб аталади. Дезоксишакарларнинг муҳим вакилларидан бири дезоксирибозадир. Бу бирикма асосан ДНК таркибида учрайди:



α-D-рибоза *α-D-дезоксирибоза*

Ўсимликлар таркибида яна вексозалар ҳосиласи ҳисобланган дезоксишакарлар ҳам учрайди. Қуйида энг муҳим дезоксишакарларнинг формуласи келтирилган:



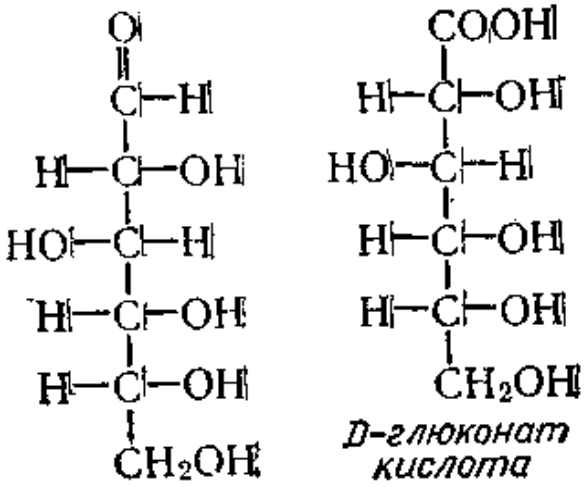
рамноза *фукоза* *дигитоксоза*

Бу шакарлар метилпентозалар деб ҳам аталади. Дезоксишакарлар кўпинча гликозидлар таркибида учрайди. Масалан, рамноза кварцетрин таркибида кўп бўлади.

Дезоксишакарлар ўсимликлар таркибида кўп тарқалган бўлиб, елим ва шилимшиқ моддалар таркибида ҳам учрайди.

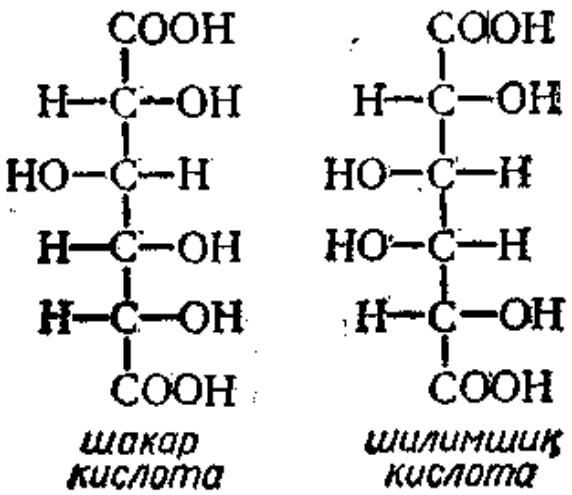
Шакар кислоталар

Моносахаридларнинг оксидланиши натижасида шакар кислоталар ҳосил бўлади. Моносахаридлар оксидланиш шароитига қараб турли маҳсулотлар ҳосил қилади. Масалан, D-глюкоза бромли сув ёрдамида оксидланганда, альдегид группа карбоксил группагача оксидланиб, D-глюконат кислота ҳосил бўлади:



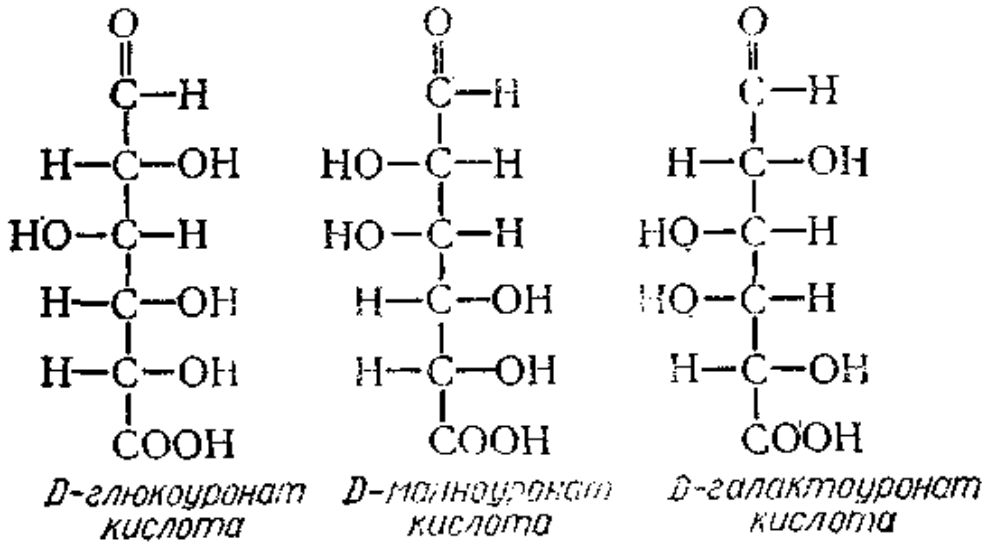
D-глюкоза *D-глюконат кислота*

Биохимиявий нуқтаи назардан глюконат кислотанинг фосфорли эфири муҳим аҳамиятга эга. У нафас олиш процессида оралиқ маҳсулот ҳисобланади. Кучли кислоталар, чунончи, нитрат кислота таъсирида бирламчи спирт группа ҳам оксидланади. Бунинг натижасида D-глюкозадан икки асосли шакар кислота ҳосил бўлади. D-галактозадан эса шакар кислотанинг изомери ҳисобланган шилимшиқ кислота ҳосил бўлади:



шакар кислота *шилимшиқ кислота*

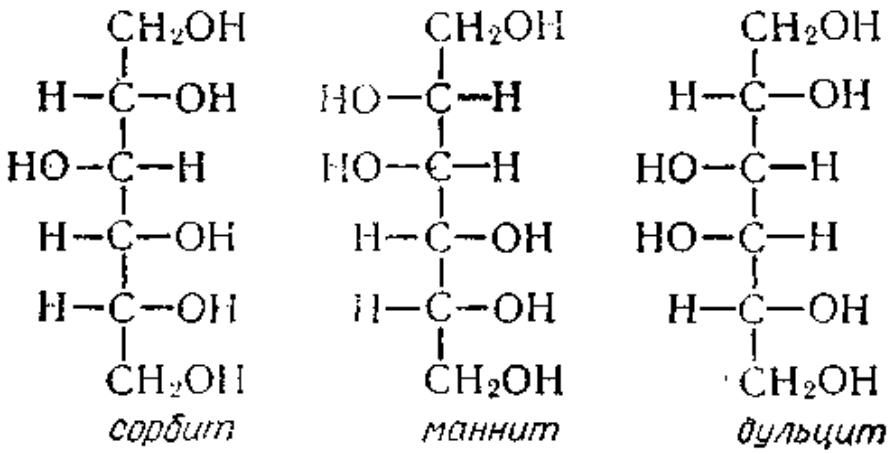
Агар моносахаридларнинг олтинчи углерод атомидаги спирт группа оксидланса, урон кислоталар ҳосил бўлади. Масалан, глюкозадан глюкоуронат, галактозадан галактоуронат ва маннозадан манноуронат кислоталар ҳосил бўлади:



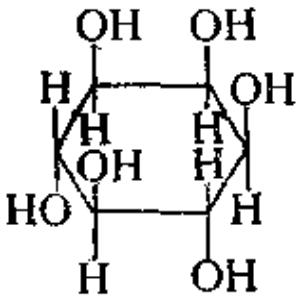
Ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган урон кислоталар муҳим аҳамиятга эга. Улар пектин моддаларда ва баъзи бир мураккаб полисахаридлар таркибида учрайди. Урон кислоталар гексозалардан пентозалар ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади. Масалан, глюкозанинг бевосита оксидланиш реакциясида фосфоглюкоуронат кислота декарбоксилланади (CO_2 ни ажратади) ва натижада фосфорибоза ҳосил бўлади.

Шакарли спиртлар

Моносахаридларнинг қайтарилиши натижасида шакарли спиртлар ҳосил бўлади. Ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган шакарли спиртлардан бири сорбитдир. Маннит ва дульцит сингари шакарли спиртлар ҳам кўп тарқалган. Булар глюкоза, манноза ва галактозанинг қайтарилиши натижасида ҳосил бўлади:



Шу билан бирга ўсимликлар таркибида олти углеродли ҳалқали спиртлар — инозитлар ҳам бўлиб, улардан мезоинозит муҳим аҳамиятга эга:



мезоинозит

МУРАККАБ УГЛЕВОДЛАР

Гидролизлаш натижасида оддий углеводларгача парчаланадиган бирикмалар *мураккаб углеводлар,* яъни *полисахаридлар деб* аталади. Булар кислоталар ёки ферментлар иштирокида гидролизланади.

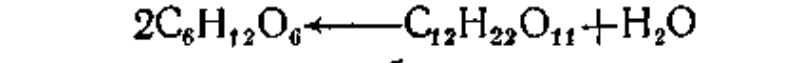
Барча полисахаридлар оддий углеводларнинг ангидридлари ҳисобланади, улар икки ва ундан ортиқ моносахарид молекуласидан бир ёки бир неча сув молекуласи ажралиб чиқиши натижасида ҳосил бўлади. Мураккаб углеводларга ҳар хил хусусиятларга эга бўлган бирикмалар киради ва улар икки кичик группага бўлинади.

Шакарсимон мураккаб углеводлар, *яъни* ***олигосахаридлар.*** Бу бирикмалар хусусиятига кўра оддий углеводларга яқин туради. Масалан, улар сувда яхши эрийди. Кўпинча ширин таъмга эга бўлиб, осонлик билан кристалл ҳосил қилади. Олигосахаридларнинг молекуласи унча кўп бўлмаган (*олигос* — кичик, кўп эмас демак) оддий моносахаридлардан ташкил топган. Бу бирикмалар молекуласини ташкил қиладиган моносахаридлар сонига қараб дисахаридлар, трисахаридлар ва ҳоказоларга бўлинади. Усимликларда, асосан, дисахаридлар кўп тарқалган.

Полисахаридлар юқори молекулали мураккаб углеводлар бўлиб, уларнинг молекулалари моносахаридларнинг жуда кўп қолдиғидан ташкил топган. Улар сувда эримайди ёки коллоид эритма ҳосил қилади. Полисахаридлар, одатда, таъмсиз бўлади ва ҳақиқий кристаллар ҳосил қилмайди. Қуйида мураккаб углеводларнинг хусусиятлари ва айрим вакиллари билан танишамиз.

Дисахаридлар

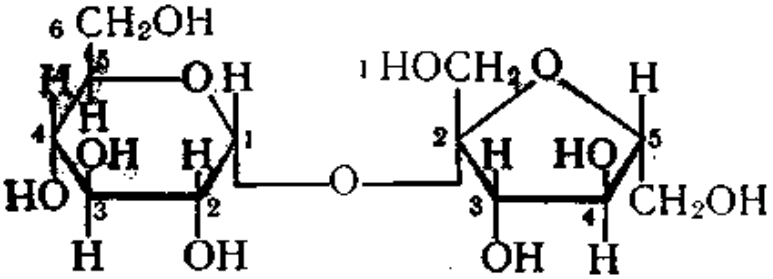
Иккита моносахарид молекуласидан бир молекула сув ажралиб чиқиши натижасида дисахарид ҳосил бўлади:



$$2C_6H_{12}O_6 \longleftarrow C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$$

Дисахаридлар кислоталар билан қиздирилганда ёки тегишли ферментлар таъсирида моносахаридларгача парчаланади.

Сахароза. Ўсимликлар оламида энг кўп тарқалган ва кўп учрайдиган дисахаридлардан бири сахарозадир. Сахароза асосий эрувчи запас углевод ҳисобланади. У бир молекула β-D-фруктофураноза ва бир молекула β-D-глюкопиранозадан ташкил топган:

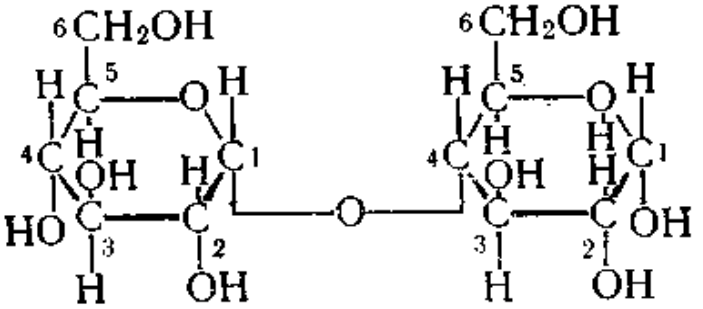


сахароза

Сахароза (қамиш шакари ёки қанд лавлаги шакари)нинг умумий формуласи $C_{12}H_{22}O_{11}$ бўлиб, у одам ва ҳайвонлар учун тўйимли озиқ сифатида муҳим аҳамиятга эга. Сувда яхши эрийди. Осонлик билан кристалл ҳосил қилади. Сахарозанинг эриш температураси 160—186°. Сувли эритмалардаги нурни буриш даражаси 66,5. Сахарозани ташкил қиладиган моносахаридлар ўзаро 1,2 боғ орқали, яъни глюкозанинг 1-углерод атоми билан фруктозанинг 2-углерод атоми орқали бириккан. Унда эркин гликозид гидроксил группа йўқ. Шунинг учун у Троммер реакциясига киришмайди ва Феллинг суюқлигини қайтармайди. Сахароза кислота билан қиздирилса ёки унга сахароза ферменти таъсир эттирилса, глюкоза ва фруктозагача парчаланади. Сахароза саноат миқёсида қанд лавлаги ҳамда шакарқамишдан олинади. Шакарқамиш республикамизнинг жанубий районларида кўплаб етиштирилади.

Мальтоза. Ундирилган дон шакари деб ҳам аталади. Чунки у дон униб чиқиши даврида крахмалнинг парчаланишидан ҳосил бўлади. Мальтоза кам миқдорда бўлса ҳам кўп ўсимликлардан топилган. Крахмал гидролизланганда осонлик билан мальтоза ҳосил бўлади. Кўп олимлар шунга асосланиб, мальтоза ўсимликларда in vivo шароитда эркин ҳолда учрамайди деб тахмин қиладилар. Мальтоза икки молекула α-D-глюкопиранозадан ташкил топган бўлиб, 1,4-боғ орқали бириккан.

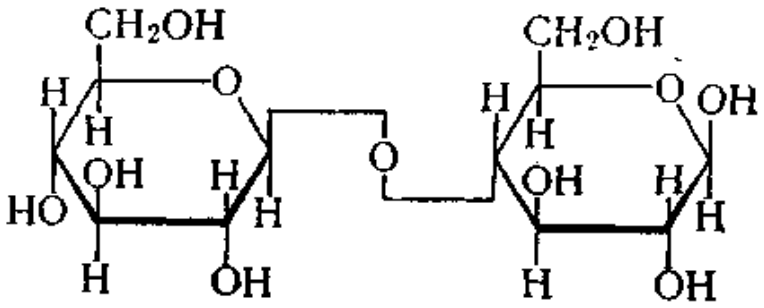
Глюкозанинг иккинчи молекуласидаги эркин глюкозид гидроксил группа очиқ бўлганлиги сабабли мальтоза қайтарувчи хусусиятига эга бўлади:



мальтоза

Мальтоза фермент иштирокида гидролизланиб, икки молекула глюкоза ҳосил қилади.

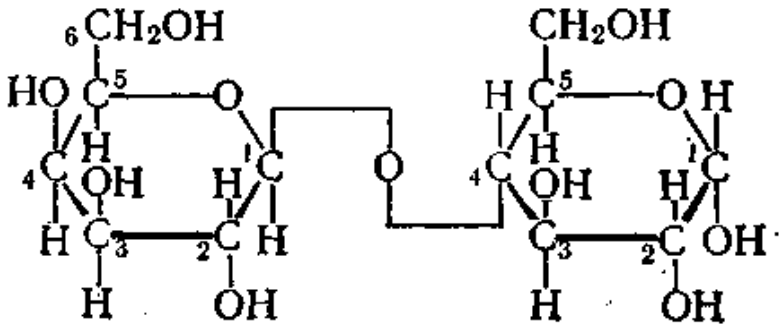
Целлобиоза. Целлобиоза целлюлоза гидролизланганда ҳосил бўладиган дисахариддир. У баъзи дарахтлар ширасида эркин ҳолда учрайди. Целлобиоза ҳам, худди мальтоза каби, иккита глюкоза молекуласидан ташкил топган. Улар орасидаги боғ 1,4 ҳолатда бўлиб, биринчи глюкозанинг 1-углерод атоми, иккинчи глюкозанинг 4-углерод атоми билан бирикади.



целлобиоза

Целлобиоза таркибида эркин гликозид гидроксил бўлганлиги сабабли у қайтарувчилик хусусиятига эга. Гидроксил группасини йўқотган глюкоза β-ҳолатда бўлганлиги учун мальтозадан фарқ қилади. Целлобиозани парчалайдиган фермент — целлобиоза анча кенг тарқалган бўлиб, кўп ўсимликлардан топилган.

Лактоза. Лактоза сут таркибида кўп учрайди. Шунинг учун у *сут шакари* деб ҳам аталади. Лактоза юксак ўсимликлар таркибида жуда кам учрайди. Баъзи ўсимликлар чангдонидан ҳам топилган. Лактоза глюкоза ва бир молекула D-галактозадан ташкил топган. Бу моносахаридлар галактозанинг 1-углерод атоми билан глюкозанинг 4-углерод атоми орқали бириккан. Лактоза таркибидаги глюкозада эркин гликозид гидроксил бўлганлигидан қайтарувчилик хусусиятига эга:

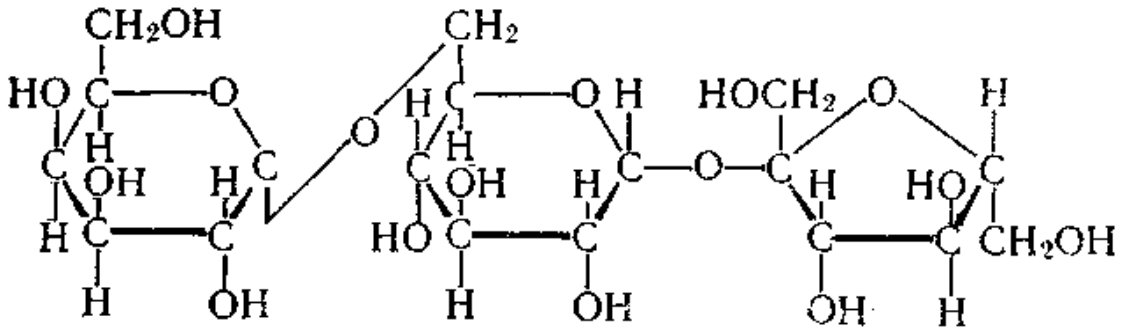


лактоза

Ўсимликлар таркибида лактозани парчаловчи галактозидаза ферменти кўп бўлади. Бу фермент таъсирида лактоза глюкоза ва галактозагача парчаланади.

Трисахаридлар

Ўсимликлар таркибида бир қанча трисахаридлар борлиги аниқланган. Булар ичида энг кўп тарқалгани раффинозадир. Раффиноза айниқса чигит ва қанд лавлаги таркибида жуда кўп бўлади. Раффиноза D-фруктоза, D-глюкоза, D-галактоза молекулаларидан ташкил топган. Раффиноза қайтарувчилик хусусиятига эга эмас. Кислоталар билан қиздирилганда бир молекула глюкоза, бир молекула галактоза ва бир молекула фруктоза ҳосил қилиб парчаланади:



раффиноза

Сахароза ферменти таъсирида раффинозадан бир молекула фруктоза ажралиб чиқади ва меллобиоза дисахариди ҳосил бўлади. Галактозидаза ферменти таъсирида эса бир молекула галактоза ажралиб чиқади ва сахароза ҳосил бўлади.

Олимлар фикрича, раффиноза запас модда ҳисобланади. Моддалар алмашинуви процессида раффинозадан ажралиб чиққан галактоза тез сарфланиб кетса керак, чунки ўсимликларда эркин галактоза тўпланмайди. Раффиноза ўсимликларнинг уруғи ва илдизмеваси етилиши даврида кўп тўпланади, улар униши даврида эса тез йўқолади. Ҳозир кўп йиллик ўсимликлар таркибидаги раффиноза миқдори билан температуранинг пасайиши орасида маълум боғланиш бўлиши керак, деб тахмин қилинмоқда. Кўп олимлар ўсимликларнинг совуққа чидамлилик хусусиятини раффинозанинг алмашинуви билан изоҳлайдилар.

Полисахаридлар

Полисахаридлар юқори молекуляр бирикмалар бўлиб, молекуляр массаси бир неча мингга, ҳатто миллионгача етади. Улар таъмсиз бўлиб, сувда эримайди ёки коллоид эритма ҳосил қи-

лади, шунинг учун ҳам ўсимликлар таркибида кўп тўпланади. Кислоталар ёки ферментлар билан гидролизланганда, олигосахаридлар билан моносахаридларга парчаланади.

Юқори молекуляр полисахаридларни, айниқса тарқоқ тузилганларини, ўрганиш анча қийинчилик туғдиради. Лекин шунга қарамасдан, кўп полисахаридларнинг — крахмал, целлюлоза ва бошқаларнинг тузилиши яхши ўрганилган.

Бир хил моносахаридлардан ташкил топган полисахаридлар *гомополисахаридлар* деб аталади. Агар полисахаридлар таркибида турли маннозалар (моносахаридлар) бўлса, улар *гетерополисахаридлар* дейилади. Гетерополисахаридлар таркибида баъзан бошқа моддалар (аминокислоталар, ёғлар, оқсиллар) ҳам учрайди.

Гомополисахаридлар таркибидаги маннозанинг табиатига қараб ҳар хил бўлади. Масалан, глюкозалардан ташкил топган (глюканлар, крахмал, гликоген, целлюлоза ва бошқалар), фруктозалардан ташкил топган — полифруктозанлар (инулин ва бошқалар) бўлади. Галактоуронат кислоталар қолдиғидан пектин моддалар ҳосил бўлади.

Гетерополисахаридларга гемицеллюлозалар, елим ва шилимшиқ моддалар, мукополисахаридлар киради. Полисахаридларнинг биологик аҳамияти катта. Уларнинг кўпи (масалан, крахмал, гликоген ва бошқалар) ўсимликлар ва ҳайвонлар организмидаги запас озиқ бўлиб ҳисобланади. Баъзи полисахаридлар (целлюлоза) таянч ва ҳимоя вазифасини бажаради, яъни структура элементлари таркибига кириб, уларнинг мустаҳкамлигини таъминлайди. Бир қанча полисахаридлар (елим, шилимшиқ моддалар)нинг физиологик аҳамияти ҳозиргача аниқ эмас. Улар кўпинча ўсимликларнинг зарарланган жойида ҳосил бўлганлиги учун ҳимоя вазифасини бажарса керак, деб тахмин қилинади.

Барча полисахаридлар бир хил химиявий тузилган дейиш мумкин. Чунки уларнинг ҳаммаси полигликозидлардан таркиб топган. Полисахаридлар суюлтирилган кислоталар ёки ферментлар таъсирида осон парчаланади. Улар ишқор таъсирида гидролизланмайди. Шуниси қизиқки, полисахаридлар, масалан, крахмал ва целлюлоза ферментлар иштирокида гидролизланса, улардан дисахаридлар (мальтоза ва целлобиоза), кислоталар иштирокида гидролизланганда эса моносахаридлар (D-глюкоза) ҳосил бўлади.

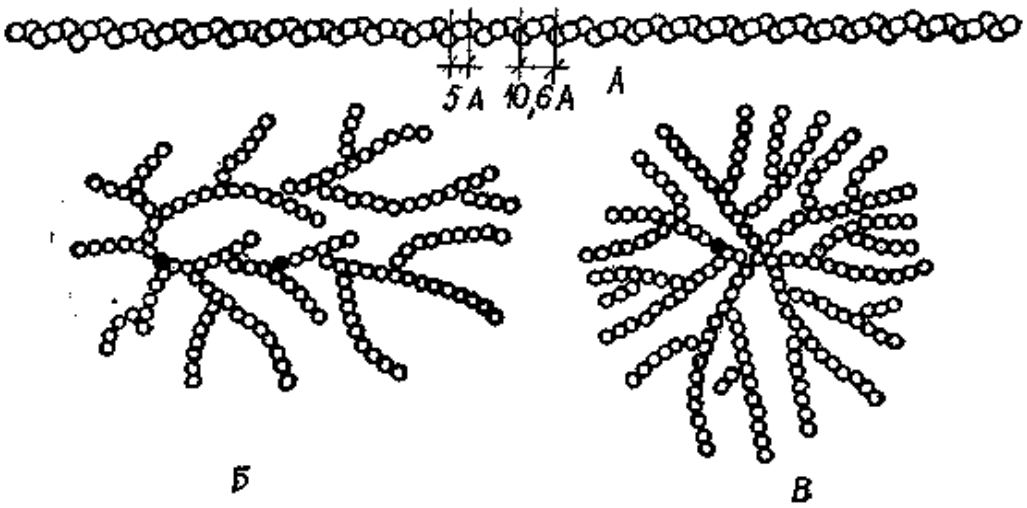
Крахмал. Крахмал ўсимликлар танасида энг кўп тўпланадиган ва энг муҳим полисахаридлардан ҳисобланади. У ўсимликлар донида айниқса кўп бўлади. Масалан, гуруч ва маккажўхорида 80% гача, буғдойда 60—70%, картошкада 20% гача крахмал бўлади.

Ҳамма ўсимликларда — сувўтлардан то юксак ўсимликларгача фотосинтез процессида хлоропластларда ҳосил бўладиган углеводлар бевосита крахмалга айланади, Умуман, крахмал

фотосинтез процессида ҳосил бўладиган ягона углевод бўлиб, уни йод таъсирида аниқлаш мумкин.

Крахмал ўсимликлар ҳужайрасида доначалар шаклида учрайди. Ҳар хил ўсимликларнинг крахмал доначалари йирикмайда ва турли шаклда бўлади. Крахмал доначалари юмалоқ, тухумсимон ва нотўғри шаклда бўлади. Уларнинг катталиги 2 мкм дан 170 мкм гача бўлиб, ўзига хос қатламлардан тузилган.

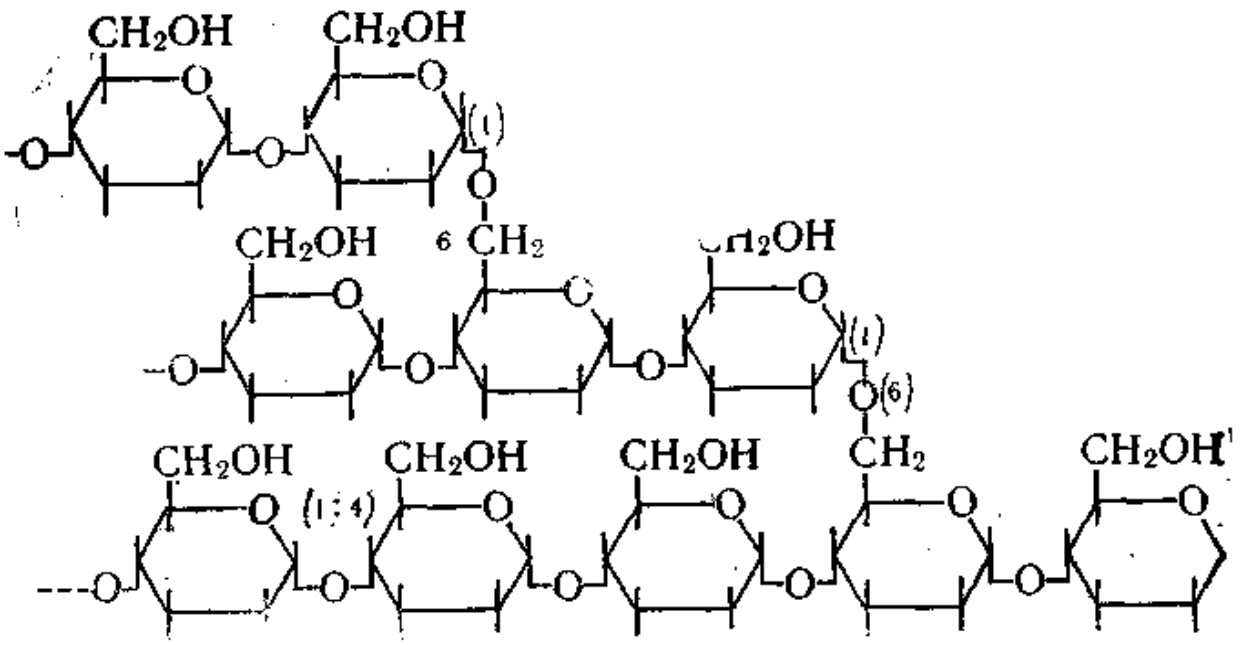
Крахмал доначалари совуқ сувда шишса-да, лекин эримайди. Агар сув иситилса, маълум температурада крахмал елими деб аталадиган коллоид эритма ҳосил бўлади. Крахмал икки хил бирикмадан, яъни амилоза ва амилопектиндан ташкил топган. Ҳар иккала бирикма бир-биридан ферментатив, физик-химиявий хоссалари билан фарқ қилади. Амилоза иссиқ сувда яхши эрийди. Шунинг учун уни осон ажратиб олиш мумкин. Амилозанинг молекуляр массаси 10000 дан 100000 гача бўлса, амилопектиннинг молекуляр массаси 50 мингдан 1 миллионгача етади. Крахмал таркибидаги амилоза 15—25% ни, амилопектин 75—85% ни ташкил қилади. Амилоза ва амилопектин молекулаларининг структура тузилиши 21-расмда кўрсатилган.



21-расм. Амилоза ва амилопектин:

а — амилоза; *б* — амилопектин; *в* — гликоген (ҳар бир ҳалқача глюкоза қолдиғини билдиради).

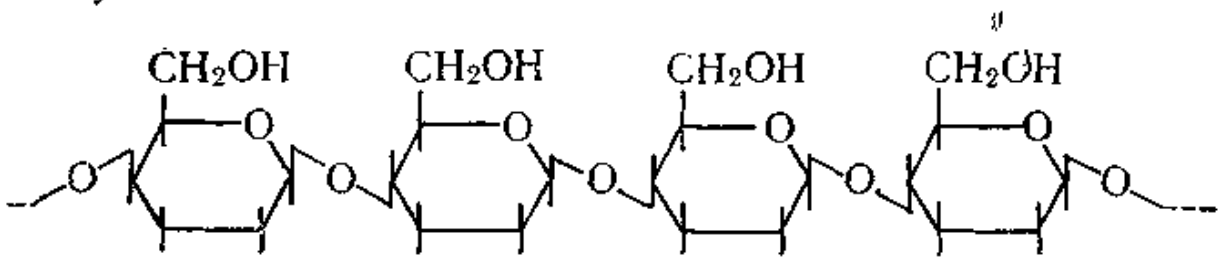
Амилопектин таркибида 0,1 дан 0,8% гача фосфат кислота бўлади. Амилопектин йод таъсирида бинафша ҳамда қизғиш-бинафша рангга киради. У глюкопиранозаларнинг тарқоқ занжирларидан ташкил топган. Занжирнинг тарқоқ бўлмаган қисми 25—30 та глюкоза қолдиғидан иборат бўлиб, худди шунча узунликдаги тарқоқ қисмлар билан алмашиниб туради. Амилопектин молекуласида глюкоза қолдиқлари 1- ва 4-углерод атомлари орқали бириккан бўлади. Шу билан бир қаторда 1- ва 6-углерод атомлари орқали боғланиш ҳам мавжуд:



амилопектин

1,6-боғлар фақат тармоқланган қисмда оулади. Глюкозанинг қолган молекулалари 1,4-боғ орқали боғланган. Амилопектин таркибидаги тармоқланиш доимий эмас. Шунинг учун ҳам амилопектиннинг молекуласи асосий занжирга эга бўлмаган полисахарид занжирлар тўпламидан иборат десак ҳам бўлади.

Амилоза йод таъсирида кўкаради. Унинг таркибида 0,03% гача фосфор бўлади. Амилоза молекуласи ҳам глюкопираноза қолдиқларидан ташкил топган бўлиб, улар 1,4-боғ орқали боғланган. Амилоза молекуласи тармоқланмаган бўлиб, қуйидагича тузилган:



Формуладан кўриниб турибдики, бу молекула тўғри чизиқли узун ипсимон занжир ҳосил қилади. Бундай занжирларнинг бир нечтаси бириккан ҳолда бўлади. Кейинги вақтларда амилозани чўктиришда Н — бутанол, Н — амилспиртлардан фойдаланилмоқда. Ҳар хил ўсимликлардан олинган крахмал таркибидаги амилоза билан амилопектиннинг нисбати турлича бўлади. Ўсимликнинг ўсиш шароитига қараб, крахмал таркибидаги амилоза билан амилопектиннинг миқдори ўзгариши мумкин.

Крахмал бир оз қиздирилса, унинг молекуласи бирмунча кичик молекуляр массага эга бўлган декстринларгача парчаланади. Декстринлар сувда яхши эрийди. Шунинг учун бундай крахмал *эрувчан крахмал* деб аталади. 10% ли сульфат кислота

қўшиб қиздирилса, крахмалнинг декстринларга парчаланиши айниқса тезлашади. Крахмал кислота билан қайнатилса D-глюкозагача парчаланади. Йирик молекулали декстринлар йод иштирокида қизғиш рангга киради. Қичик молекулали декстринлар эса аксинча, ранг бермайди. Крахмалнинг парчаланишини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин:

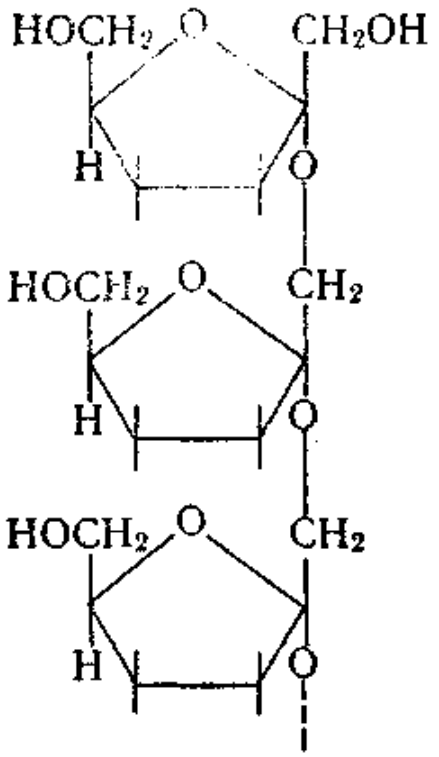
Эримайдиган крахмал эрувчан крахмал амилодекстрин (йод таъсирида кўк рангга киради) эритродекстрин (йод таъсирида қизил рангга киради) ахродекстрин (йод таъсирида ранг бермайди) мальтодекстрин мальтоза глюкоза.

Декстринларнинг ҳаммаси ҳам сувда яхши эрийди. Декстринлар ҳосил бўлиши билан эркин глюкозид группалар ҳам кўпайиб боради ва уларда қайтарувчилик хусусияти пайдо бўлади.

Крахмал ферментлар таъсирида парчаланишини биринчи марта рус олими Кирхгоф аниқлаган. Крахмал амилаза ферменти таъсирида мальтозагача парчаланади. Амилаза ферменти унаётган арпа таркибида кўп бўлади.

Гликоген. Гликоген, яъни ҳайвон крахмали деб аталадиган полисахарид одам ва ҳайвонлар организмида запас озиқ модда сифатида учрайди. Бироқ у замбуруғлар ва маккажўхори дони таркибидан ҳам топилган. Иссиқ сувда коллоид эритма ҳосил қилади. Крахмалга ўхшаб йод таъсирида қизғиш-бинафша ва бинафша рангга киради. У кислота ва ферментлар таъсирида D-глюкозагача парчаланади.

Бу полисахарид D-глюкопираноза қолдиқларидан ташкил топган бўлиб, улар 1,4-боғлар орқали, тармоқланган жойларда эса 1,6-боғлар орқали бирикади.

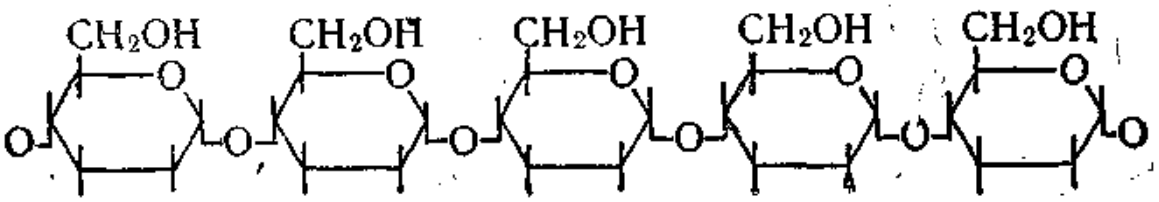


Гликоген тузилиши ва хусусиятларига кўра амилопектинга ўхшайди. Унинг сувда осон эриши молекуласидаги занжирлар амилопектинникига нисбатан бирмунча қисқа эканлигини ва тармоқлар кўплигини кўрсатади. Гликоген молекуласидаги кучли тармоқланиш шаклининг доирага ўхшаш бўлишига олиб келади. Шундай қилиб, гликоген молекуласи амилопектинга нисбатан анча зич жойлашган. Унинг таркибида ҳам фосфат кислота бўлади.

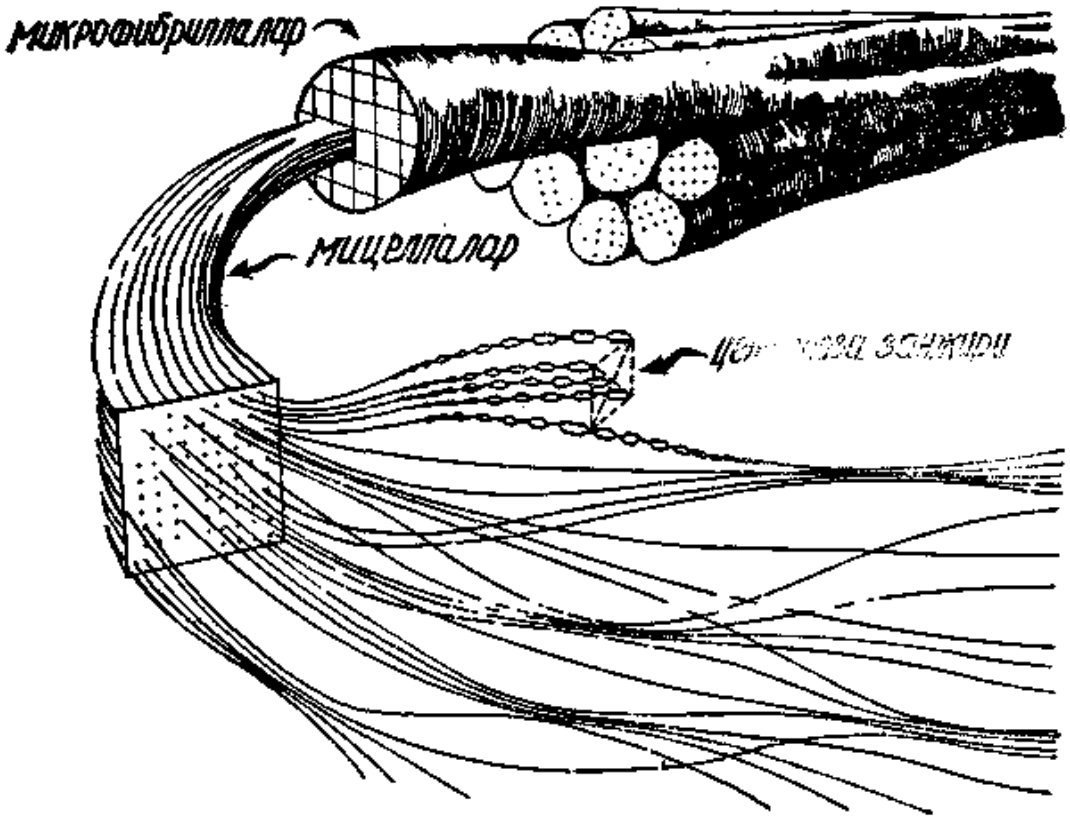
Инулин. Инулин ўсимликлар таркибида запас модда сифатида учрайди. Тузилишига кўра крахмал билан гликогенга ўхшайди. У картошкагул ва кўксағиз таркибидан кўп топилган. Одам ва ҳайвонлар организми инулинни яхши ўзлаштиради. Инулин кислоталар билан гидролизланганда фруктофуранозагача парчаланади. Инулин молекуласи таркибидаги фруктоза бир-бири билан 1,2-боғлар орқали боғланган бўлиб, қуйидагича тузилган.

Ўсимликлар таркибида махсус инулаза ферменти бўлиб, унинг таъсирида инулин фруктозагача парчаланади. Инулин унча катта бўлмаган молекуляр вазнга эга; у 35—42 та фруктоза молекуласидан ташкил топган. Инулин таркибида бир оз миқдорда глюкоза ҳам борлиги аниқланган.

Целлюлоза. Целлюлоза ўсимликлар таркибида кўп бўлиб, улар ҳужайраси деворининг асосини ташкил қилади. Ўсимликлар баргининг 15—30%, ёғочининг 50% целлюлозадан иборат. Зиғир толаси ва каноп поясида 60—70% гача целлюлоза бор. Пахта толасининг деярли 90% целлюлозадан иборат. Бу бирикманинг номи ҳам ҳужайранинг тузилишида муҳим роль ўйнашини билдиради (целлюлоза — ҳужайра демакдир). Целлюлоза молекуласини ташкил қиладиган глюкоза қолдиқларидаги кислород кўприкча бир қолдиқнинг биринчи углерод атоми билан кейинги қолдиқнинг тўртинчи углерод атомини боғлайди. Демак, целлюлоза тузилишига кўра амилазага ўхшаш, лекин молекуласи таркибидаги 1,4 боғ β-шаклда. Амилазада эса бу боғ α-шаклда бўлади. Целлюлоза молекуласининг маълум бир қисми қуйидаги кўринишда бўлади:

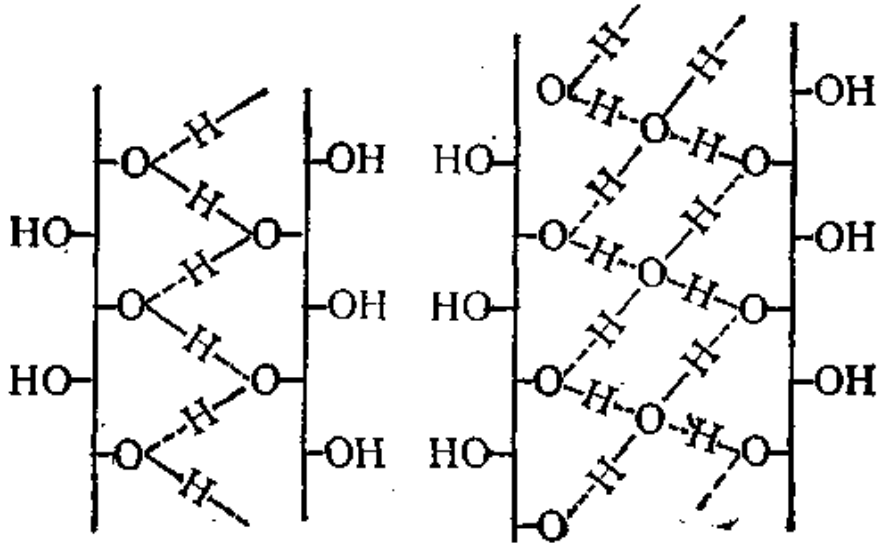


Целлюлозанинг молекуляр массаси аниқ эмас. У турли манбаларда турлича ифодаланган. Целлюлоза молекуласидаги глюкоза қолдиқларининг сони ўртача 3000 дан 110000 гача бўлиб, бу уларнинг молекуляр массаси 300000 дан 1000000 гача бўлишини ифодалайди (22- расм).



22-расм. Толанинг структура тузилиши.

Целлюлоза молекулалари эркин ҳолда учрамайди. Улар бир-бири билан бирикиб мицеллалар, яъни 50—100 Å га тенг бўлган иплар боғлами ҳосил қилади. Мицеллалар эса диаметри 250Å га тенг бўлган микрофибриллаларни ҳосил қилади. Уларни электрон микроскопда кўриш мумкин. Микрофибриллалар ўзаро бирикиб, йўғонлиги 2000Å бўлган фибриллаларни ташкил қилади. Целлюлоза толалари худди шундай фибриллалардан ташкил топган. Мицелладаги целлюлоза молекулалари



23-расм. Целлюлозадаги водород боғлар.

бир-бири билан водород боғлар орқали бирикади. Буни 23-расмдан яққол кўриш мумкин.

Целлюлоза сувда эримайди. Айрим кислоталар таъсирида қисман гидролизланади. Ўсимликларнинг баъзилари ҳамда бактериялар таркибидан целлюлозани целлобиозагача парчаловчи целлюлоза ферменти топилган. Целлюлоза глюкозагача парчаланишида иккита фермент иштирок этади. Аввал целлюлоза целлюлоза ферменти таъсирида целлобиозагача парчаланади. Сўнгра целлобиоза целлобиаза ферменти иштирокида глюкозагача парчаланади.

Бошқа полисахаридлар сингари, целлюлоза молекуласида ҳам спиртли гидроксил группалар бўш бўлади (β-D-глюкопиранозанинг ҳар бир қолдиғидаги 2—3 ва 6-углерод атомларида). Бу гидроксил группадаги водород атоми ўрнига бошқа химиявий группалар бирикиши мумкин. Ҳосил бўладиган бирикмалардан энг аҳамиятлиси нитрат кислота таъсирида ҳосил бўладиган нитроцеллюлоза ва ацетат ангидрид таъсирида ҳосил бўладиган ацетил-целлюлозадир. Бу бирикмалар техникада целлюлозадан сунъий ипак, сунъий чарм, целлюлоза, портловчи моддалар олишда ишлатилади.

Кейинги йилларда аминокислоталар, оқсиллар, нуклеотидлар ва нуклеин кислоталарни ион алмашинувчи хроматография усулида ажратишда целлюлоза ҳосилаларидан кўп фойдаланилмоқда. Буларга кислота группали (катионит) карбоксиметилцеллюлоза (КМ-целлюлоза), асос группали (анионит) диэтиламинэтилцеллюлоза (ДЕАЕ-целлюлоза) киради. КМ-целлюлозани олишда монохлорацетат кислотадан фойдаланилади:

$$\underset{\text{целлюлоза}}{HO\ [C_6H_9O_4(ONa)]_x\ H} + \underset{\text{монохлорацетет}}{CH_2ClCOOH} \longrightarrow$$

$$\longrightarrow \underset{\text{карабоксиметилцеллюлоза}}{HO\ [C_6H_9O_4\ (OCH_2\ COOH)]_xH} + NaCl.$$

ДЕАЕ- целлюлоза пеллюлозага β- хлорэтилдиэтиламмоний хлорат таъсир эттириб олинади:

$$\underset{\text{целлюлоза}}{HO\ [C_6H_9O_4\ (OH)]_xH} + \underset{\beta\text{- хлорэтилдиэтиламмоний хлорат}}{x\ [ClCH_2CH_2—NH\ (CH_3)_2]Cl} + 2NaOH \longrightarrow$$

$$\longrightarrow \underset{\text{ДЕАЕ- целлюлоеа}}{HO\ [C_6H_9O_4—O—CH_2—CH_2—NH\ (CH_2CH_3)_2]_x\ H} + 2NaCl + 2H_2O$$

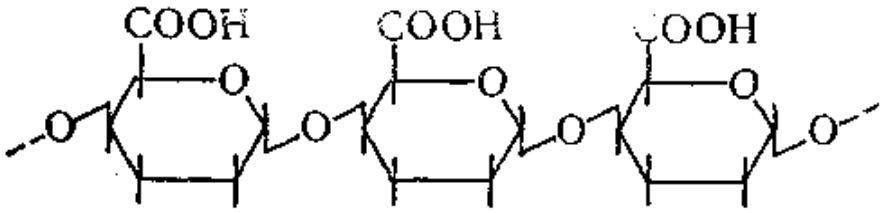
Гемицеллюлозалар. Бу бирикмалар ҳам, целлюлоза сингари, ҳужайралар девори таркибида учрайди. Улар сувда эримайди, лекин ишқорий эритмаларда яхши эрийди. Гемицеллюлозалар кўпинча ўсимликларнинг ёғочлигида кўп учрайди. Бу бирикмаларнинг молекуляр массаси бир неча мингни ташкил этади.

Гемицеллюлозалар кислоталар ёрдамида гидролизланганда глюкоза, галактоза, фруктоза, манноза ва бошқа моносахарид-

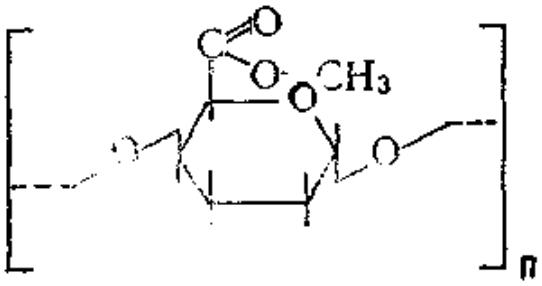
ларгача парчаланади. Ўсимликларнинг турига қараб ва турли қисмларида гемицеллюлоза таркибидаги бирор моносахаридниг миқдори ортиқ бўлиши мумкин, шунинг учун кўпинча улар маннанлар, галактанлар, ксиланлар ва пентозанлар деб аталади.

Пектин моддалар

Бу бирикмалар ҳам полисахаридлар синфига мансуб бўлиб, кўпинча меваларда, илдизмеваларда ва ўсимликлар поясида учрайди. Ўсимликларда пектин моддалар протопектин шаклида бўлади. Протопектин сувда эримайди. Ўсимликлар тўқимаси хлорид кислота билан ишлангандан сўнг пектин эрувчан ҳолатга ўтади. Пектин моддалар полигалактоуронат кислоталардан ташкил топган. Галактоуронат кислоталар қолдиғи 1,4-боғ орқали бириккан:



Пектин моддалар таркибидаги полигалактоуронат кислоталар қисман метилланган бўлади. У ҳолда галактоуронат кислота қолдиғи қуйидаги кўринишда бўлади:



Пектин моддалар эримайдиган пектин, эрувчан пектин, пектинат кислота, пектат кислотага бўлинади. Пектат кислота метил группаси бўлмаган полигалактоуронат кислоталардир. Уларнинг формуласи юқорида келтирилган.

Полигалактоуронат кислоталар карбоксил группаларининг бир қисми метилланган бўлса, улар *пектинат кислоталар* деб аталади. Эрувчан пектин таркибида метилланган группалар кўп бўлади. Эримайдиган пектинни пектинат кислотанинг кальцийли тузи дейиш мумкин. Эримайдиган пектин мевалар пишишида эрувчан пектинга айланади ва серэт қисмининг етилишига сабаб бўлади. Эрувчан пектин моддалар елимшак модда ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлганлиги учун озиқ-овқат саноатида кўп ишлатилади. Пектин моддалар таркибида метил группа бўлганлиги учун улар шундай хусусиятга эга.

Озиқ-овқат саноатида ишлатиладиган пектин моддалар манбаи олмадир. Кейинги йилларда кунгабоқар, тарвуз ва лавлагидан ҳам пектин моддалар олинмоқда. Мевалар етилаётганда эримайдиган пектин эрувчан пектинга айланиши илгаридан маълум бўлишига қарамай, ҳозиргача бу процессни тезлаштирувчи фермент топилмаган. Бу процесс фермент иштирокисиз боради, деган мулоҳазалар бор. Баъзи микроорганизмлар таркибида пектин моддаларни парчаловчи ферментлар бўлади. Масалан, зиғир пояси ивитиб қўйилганда, пектин моддаларнинг парчаланиши ҳисобига улар таркибидаги толалар ажралиб чиқади.

Елимлар ва шилимшиқ моддалар. Булар гетерополисахаридлар туркумига киради, парчаланганда галактоза, манноза, глюкоза, рамноза ва бошқа моносахаридлар ҳосил қилади. Булар сувда шишади ва қовушқоқ эритмалар ҳосил қилади. Бу моддаларга ўрик, олча, олхўри, бодом дарахтларининг шикастланган жойидан ажралиб чиқадиган елим мисол бўлади. Шилимшиқ моддалар эса зиғир, сули, беда ва себарга ўсимликлари уруғида кўп бўлади.

IV боб. ЛИПИДЛАР

Ўсимликларнинг барча қисмларида кўп тарқалган, сувда эримайдиган, аммо органик эритувчиларда — эфир, ацетон, бензол, хлороформ ва бошқаларда яхши эрийдиган табиий органик бирикмалар *липидлар* деб аталади. Липидлар юқори молекулали ёғ кислоталар ҳосиласи бўлиб, иккита асосий группадан ташкил топган. Булардан бири ҳақиқий липидлар бўлиб, ёғ кислоталар ва глицерин ҳамда бошқа бирикмалардан ташкил топган. Иккинчи группага эрувчанлигига кўра ёғларга ўхшаган бошқа бирикмалар кириб, псевдолипидларни ёки липоидларни ташкил қилади.

Липидлар химиявий таркиби, тузилиши ва организмдаги функциясига қараб қуйидаги группаларга: ёғлар, мумлар, фосфатидлар, гликолипидларга бўлинади.

Юқорида айтилган оддий ва мураккаб липидлар осонлик билан совунланади. Лекин табиий материаллардан ажратиб олинган липидларнинг умумий фракциясида липидларга ўхшаш эрувчанликка эга бўлган, бироқ совунланиш хоссасига эга бўлмаган моддалар ҳам учрайди. Буларга каротиноидлар, хлорофилл, ёғларда эрийдиган витаминлар ва стероидлар киради.

Ўсимликлар таркибидаги ёғ ва ёғсимон моддалар запас ҳолда тўпланиши ёки ҳужайранинг структура компонентларини ташкил қилиши мумкин. Запас ҳолдаги ва протоплазматик ёғлар ҳар хил биохимиявий вазифаларни бажаради.

Ёғлар, стероидлар ва фосфолипидлар ҳужайралар структурасини ҳосил қилишда ҳамда биохимиявий процессларда муҳим аҳамиятга эга. Мумлар биохимиявий нуқтаи назардан қараганда, юқоридаги бирикмаларга нисбатан бирмунча инерт ҳисобланади. Гликолипидлар ҳам ўсимликлар хлоропластидаги муҳим биохимиявий процессларда иштирок этса керак, деб тахмин қилинади.

ЁҒЛАР ВА МОЙЛАР

Ёғлар ўсимликлар таркибида жуда кўп бўлиб, аксарият запас модда сифатида учрайди. Ўсимлик ёғлари *мойлар* деб аталади. Мойлар ўсимликларнинг деярли ҳамма қисмида учрайди. Одатда, улар ўсимликларнинг вегетатив органларида мева ва

уруғидагига нисбатан бирмунча кам бўлади. Масалан, мойлар ўсимликлар баргида, илдизида улар қуруқ моддасининг 2% га яқинини ташкил этса, мева ва уруғлари 50% дан ҳам кўп бўлади. Ҳар хил ўсимликлар уруғи таркибидаги мой миқдори 9- жадвалда берилган.

8- жадвал

Ҳар хил ўсимликлар уруғи таркибидаги мой миқдори (қуруқ моддасига нисбатан % хисобида)

Ўсимликлар	Мой миқдори
Ерёнғоқ	40,2—60,7
Канакунжут	45,1—58,5
Наша ўсимлиги	30,0—38,9
Кунжут	46,2—61,0
Зиғир	36,8—49,5
Кўкнори	42,5—57,0
Ёнгоқ	60,0—74,0
Индов	38,0—49,5
Ғўза	17,2—28,3
Кунгабоқар	23,5—45,0

Мойлар қуйидаги умумий тузилишга эга:

$$\begin{array}{l} CH_2-O-CO-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_3 \end{array}$$

R_1 R_2 R_3 — ёғ кислоталарнинг радикаллари.

Ёғлар юқори молекулали ёғ кислоталарнинг уч атомли спиртлар (глицерин) билан ҳосил қилган мураккаб эфирларидир. Шу сабабли бундай тузилган ёғлар *триглицеридлар* деб ҳам аталади. Ёғларнинг физик-химиявий хусусиятлари глицерин билан эфир боғларини ҳосил қилувчи ёғ кислоталар табиати билан аниқланади. Ёғлар таркибидаги ёғ кислоталар хилма-хил бўлиб, улар сони йилдан-йилга ортиб бормоқда. Ёғлар таркибида учрайдиган ёғ кислоталар қолдиғи асосан шохланмаган жуфт углерод атомларидан иборат бўлиб, C_2 дан C_{22} гача боради. Шохланган ёки қисқа занжирли (C_6 дан кам бўлган) ёғ кислоталар ҳамда тоқ углерод атомларидан ташкил топган ёғ кислоталар ўсимликлар таркибида камдан-кам учрайди. Триглиеридларнинг таркибий қисмини ташкил қилувчи бирон-бир қисқа занжирли ёғ кислоталар шу пайтгача аниқланмаган. Бироқ замонавий ўта сезгир газли хроматография усули ёрдамида мойлар таркибидаги тоқ углеводли ёғ кислоталар аниқланган.

Мойлар таркибида учрайдиган барча ёғ кислоталар тўйинган ва тўйинмаган ёғ кислоталардан иборат. Ўсимлик мойлари-

да энг кўп учрайдиган ва жуда кўп тарқалган тўйинмаган ёғ кислоталарга олеинат, линолат ва линоленат кислоталар киради. Ўсимлик мойларининг дунё бўйича запасининг 60% дан кўпроғини олеинат, линолат кислоталар ташкил этиши аниқланган. Шунинг учун ҳам ўсимлик мойлари оддий шароитда суюқ бўлади. Ўсимликларда учрайдиган тўйинмаган ёғ кислоталар 9- жадвалда келтирилган.

Юқорида айтилган ёғ кислоталардан ташқари, баъзи ўсимликлар таркибида фақат шу ўсимлик мойлари учун хос бўлган камдан-кам учрайдиган ёғ кислоталар кўп миқдорда тўпланади.

9-жадвал

Ўсимлик мойлари таркибидаги тўйинмаган ёғ кислоталар

Кислоталар	Умумий формуласи	Структура формуласи
Пальмитилоленнат	$C_{16}H_{30}O_2$	$CH_3(CH_2)_5CH=CH(CH_2)_7COOH$
Олеинат	$C_{18}H_{34}O_2$	$CH_3(CH_2)_7CH=CH(CH_2)_7COOH$
Линолеат	$C_{18}H_{32}O_2$	$CH_3(CH_2)_3(CH_2CH=CH)_2(CH_2)_7COOH$
γ-линоленат	$C_{18}H_{30}O_2$	$CH_3(CH_2)_3(CH_2CH=CH)_3(CH_2)_4COOH$
Линоленат	$C_{18}H_{30}O_2$	$CH_3(CH_2—CH=CH)_3(CH_2)_7COOH$
Арахидонат	$C_{20}H_{32}O_2$	$CH_3(CH_2)_3(CH_2CH=CH)_4(CH_2)_3COOH$
Ацетэрукат	$C_{24}H_{46}O_2$	$CH_3(CH_2)_7CH=CH(CH_2)_{13}COOH$
Комеинат	$C_{18}H_{30}O_2$	$CH_3(CH_2)_5CH=CH—CH=C=(CH_2)_7COOH$
Микомицинат	$C_{13}H_{10}O_2$	$HC\equiv C—C\equiv C—CH=C=CH—CH=CH—$ $—CH=CH—CH_2—COOH$

Ўсимлик мойларида кўп учрайдиган тўйинган ёғ кислоталарга пальмитат ва лауринат кислоталар киради. Шу билан бирга ўсимликлар таркибида, қисман бўлса-да, эркин ҳолда учрайдиган ацетат, пропионат, мой кислота, валерианат ва бошқа кислоталар ҳам бўлади. Бу кислоталар 10- жадвалда келтирилган.

10-жадвал

Ўсимлик мойлари таркибидаги тўйинган ёғ кислоталар

Кислоталар	Умумий формуласи	Структура формуласи	Эриш температураси
Мой кислота	$C_4H_8O_2$	$CH_3—(CH_2)_2—COOH$	—5,3
Капронат	$C_6H_{12}O_2$	$CH_3—(CH_2)_4—COOH$	—4,0
Каприлат	$C_8H_{16}O_2$	$CH_3—(CH_2)_6—COOH$	+16,0
Капринат	$C_{10}H_{20}O_2$	$CH_3—(CH_2)_8—COOH$	+31,0
Лауринат	$C_{12}H_{24}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{10}—COOH$	+43,0
Миристинат	$C_{14}H_{28}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{12}—COOH$	+54,4
Пальмитат	$C_{16}H_{32}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{14}—COOH$	+62,9
Стеаринат	$C_{18}H_{36}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{16}—COOH$	+69,6
Арахинат	$C_{20}H_{40}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{18}—COOH$	+75,4
Бехенат	$C_{22}H_{44}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{20}—COOH$	+80,0
Лигноцерат	$C_{24}H_{48}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{22}—COOH$	+84,8
Церотат	$C_{26}H_{52}O_2$	$CH_3—(CH_2)_{24}—COOH$	+87,7

Масалан, хантал (горчица) ва индов (рапс) ўсимликлари мойида 40—50% га яқин эрук кислота учрайди. Қанакунжут ўсимлигининг мойи рицинат кислотага бой бўлади. Баъзи ўсимликлар таркибида учрайдиган ёғ кислоталар ҳалқали тузилишга эга.

Ўсимлик мойларини ташкил этувчи триглицеридлар бир хил ёғ кислоталардан ёки аралаш ёғ кислоталардан ташкил топган бўлади. Қуйида мойларни ташкил этувчи триглицеридлар формуласи берилган:

$$\begin{array}{l} CH_2-O-CO-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_3 \end{array} \qquad \begin{array}{l} CH_2-O-CO-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_2 \end{array} \qquad \begin{array}{l} CH_2-O-CO-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_3 \end{array}$$

Ўсимлик мойлари аксарият $R_1R_2R_3$ типдаги, яъни аралаш ёғ кислоталардан иборат триглицеридлардан ташкил топган. Аралаш ёғ кислотали мойларга пахта мойини мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Пахта мойида 40% линолат, 31% олеинат ва 20% пальмитат кислота бўлади. Баъзи мойлар таркибидаги ёғ кислоталар миқдори 11- жадвалда берилган.

11-жадвал

Баъзи мойлар таркибидаги ёғ кислоталар миқдори

Кислоталар	Пахта мойида	Ёғ кислота миқдори (% ҳисобида)		
		Кунгабокар мойида	Зигир мойида	Мамкажўхори мойида
Пальмитинат	20	—	12	15
Стеринат	2	9	12	15
Олеинат	31	39	19	24
Линолат	40	46	16	61
Линоленат	—	—	52	—

$R_1R_2R_3$ типдаги триглицеридлар ўсимликлар таркибида кам учрайди. Масалан, зайтун дарахтидан олинган мой 82% олеинат кислотадан ташкил топган, $R_1R_1R_1$ типдаги триглицеридлар эса ҳозиргача ўсимликлар таркибидаги мойлардан топилмаган.

Ҳозиргача 1300 хилдан ортиқ ёғ маълум бўлиб, улар таркибидаги ёғ кислоталар ва ҳосил қилган глицеридларининг турига қараб бир биридан фарқ қилади.

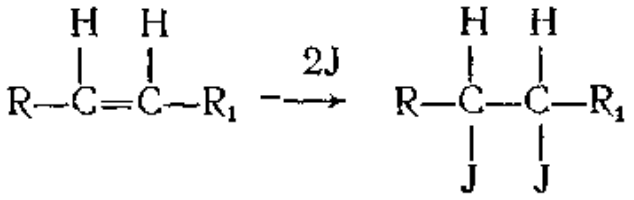
Ўсимлик мойлари соф триглицеридлардан иборат бўлмай, балки таркибида оз бўлса-да, бошқа бирикмалар ҳам учрайди. Мойларнинг 95—98% ни глицеридлар, 1—2% ни эркин ёғ кислоталар, қисман каротиноидлар ва витаминлар ташкил этади.

Ёғларни характерловчи бир қатор кўрсаткичлар бўлиб, уларнинг амалий аҳамиятга эга бўлган баъзи физик-химиявий хоссаларини ифодалайди. Буларга кислота, йод, совунланиш сонлари ва ёғларнинг эриш температураси киради.

Ёғларнинг кислота сони. 1 г ёғ таркибидаги эркин ёғ кислоталарни нейтраллаш учун сарфланган калий ишқорнинг миллиграмм миқдори билан ифодаланадиган сон *ёғларнинг кислота сони* деб аталади. Бу сон ёғнинг сифатини ифодаловчи муҳим кўрсаткичлардан бири ҳисобланади.

Одатда, ўсимлик мойлари таркибида жуда кам эркин ёғ кислоталар учрайди, бинобарин, уларнинг кислота сони ҳам кичик бўлади. Узоқ муддат сақланиб қолган ва хом уруғдан тайёрланган мойларда эркин ёғ кислоталар миқдори юқори ва демак, уларнинг кислота сони ҳам катта бўлади.

Ёғларнинг йод сони. 100 г ёғни бириктириб олган йоднинг грамм миқдори билан ифодаланадиган сон *ёғларнинг йод сони* деб аталади. Бу сон мойлар таркибига кирадиган ёғ кислоталарнинг тўйинмаслик даражасини ифодалайди. Йодни бириктириб олиш реакцияси қуйидагича боради:



Йод сони қанча катта бўлса, ёғ шунча суюқ бўлади. Одатда, суюқ ёғларни озиқ сифатида истеъмол қилиб бўлмайди. Лекин улардан турли бўёқлар, лок, олифа ва бошқалар тайёрлашда фойдаланилади. Баъзи ўсимликлар мойининг йод сони қуйидаги жадвалда берилган.

12-жадвал

Баъзи ўсимликлар мойининг йод сони

Мой манбаи	Йод сони
Арпа мойи	63
Пахта мойи	110
Соя мойи	130
Кўкнор мойи	146
Канап мойи	150
Зиғир мойи	174

Йод сони 85 дан кичик бўлган мойлар қуримайдиган, 130 дан катта бўлган мойлар яхши қурийдиган мой ҳисобланади.

Тропик мамлакатларда ўсадиган ўсимликлар мойининг йод сони кичик бўлиб, одатда, қаттиқ, аксинча, шимолий район-

ларда ўсадиган ўсимликлар мойи суюқ бўлиб, йод сони анча катта бўлади. Ўсимликларнинг ўсиш жойи жанубдан шимолга ўзгариб боришига қараб, улар мойининг йод сони ҳам ортиб боради. Масалан, Тошкент шароитида ўстирилган зиғирнинг йод сони 154 га тенг бўлса, Москвада 180 га, Архангельскда 195 га тенг бўлади.

1 *г* мой таркибидаги эркин ва боғланган ёғ кислоталарни нейтраллаш учун сарфланган калий ишқорининг миқдори *ёғларнинг совунланиш сони* деб аталади.

Мойлар химиявий жиҳатдан бирмунча турғун бирикма ҳисобланади. Лекин улар кислота ва ишқор таъсирида эфир боғларнинг узилиши ҳисобига осон парчаланиши натижасида эркин ёғ кислоталар ва глицерин ҳосил бўлади.

Мойлар узоқ вақт сақланганда тахир, қўланса ҳидли ва таъми ёмон бўлиб қолади. Улар ҳар хил ташқи факторлар, жумладан, сув, ҳаво ва ёруғлик таъсирида бузилади. Мойларнинг бузилиши натижасида ҳосил бўлган турли моддалар, масалан, альдегидлар, кетонлар ва баъзан ҳосил бўладиган мой кислоталар қўланса ҳидли ва тахир мазали бўлади.

Мойларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири тўйинмаган ёғ кислоталардаги қўш богга водород атомини бириктириш йўли билан борадиган гидрогенланиш реакциясидир:

$$\begin{array}{l} CH_2-O-CO-(CH_2)_7-CH=CH-(CH_2)_7-CH_3 \\ | \\ CH-O-CO-(CH_2)_7-CH=CH-(CH_2)_7-CH_3 \\ | \\ CH_2-O-CO-(CH_2)_7-CH=CH-(CH_2)_7-CH_3 \end{array} \xrightarrow{+3N_2}$$

$$\longrightarrow \begin{array}{l} CH_2-O-CO-(CH_2)_{16}-CH_3 \\ | \\ CH-O-CO-(CH_2)_{16}-CH_3 \\ | \\ CH_2-O-CO-(CH_2)_{16}-CH_3 \end{array}$$

Юқоридаги реакция натижасида суюқ мойлар қаттиқ мойларга айланади. Бу реакция, айниқса, суюқ ўсимлик мойларидан қаттиқ мойлар (маргарин) олишда кенг қўлланилади.

Мумлар

Мумлар оддий липидлар группасига мансуб бўлиб, юқори молекулар бир атомли спиртлар ва юқори молекуляр ёғ кислоталарнинг эфири ҳисобланади. *Церонлар* деб аталадиган мураккаб эфирлар мумлар асосини ташкил этади. Табиий мумлар таркибида юқорида кўрсатилган эфирлардан ташқари, оз миқдорда спирт, эркин ёғ кислоталар ва қисман тоқ карбон атомларидан иборат бўлган углеводородлар ҳамда қисман рангли ва хушбўй моддалар учрайди.

Мумлар олинишига қараб, ўсимлик, ҳайвон мумлари ва қазилма мумларга бўлинади. Булар, айниқса, ўсимликларнинг барги, меваси, новдалари ва танасида оз миқдорда бўлса-да, тез-тез учрайди ва юпқа қатлам ҳосил қилади. Кўп меваларнинг узоқ вақт бузилмасдан сақланиши ана шу мум қатламининг сифатига боғлиқ бўлади.

Мумлар ҳар хил рангдаги (кўпинча сариқ ва кўкимтир) қаттиқ моддалардир. Эриш температураси 30—90°. Мумлар таркибида мойларда учрайдиган оддий ёғ кислоталар билан бир қаторда, уларнинг ўзига хос бўлган юқори молекуляр ёғ кислоталар ва спиртлар ҳам борлиги аниқланган бўлиб, улар эркин ҳолда ва мураккаб эфирлар шаклида учрайди. Узум меваларидаги мум қатламида эркин пальмитинат кислота, юқори молекуляр спиртлардан энкопрал, церил, мерицил билан эфир ҳосил қилади. Бу мумлар таркибида цератинат кислоталар ҳам топилган. Жанубий Америкада ўсадиган баъзи пальма дарахти барглари да қалинлиги 3—5 мм гача етадиган мум қатлами бўлиб, у *карнауб муми* деб аталади. Бу мум, асосан церитинат-мерицил эфирдан иборат:

$$CH_3—(CH_2)_{24}—CO—O—CH_2—(CH_2)_{28}—CH_3$$

Унинг таркибида кўп миқдорда карнаубат-мерицил эфир ҳам учрайди:

$$CH_3—(CH_2)_{22}—CO—O—(CH_2)_{28}—CH_3$$

Карнауб муми сарғиш-кулранг бўлиб, асосан, ўсимликлар таркибидаги намни бугланиб кетишдан сақлайди.

Турли қазилмалар таркибидан, масалан, қўнғир кўмир ва торфдан монтан муми ажратиб олинган, бу мум, асосан, монтанат кислота $—CH_3—(CH)_{26}—COOH$ ва унинг эфирларидан иборат.

Мумлар ёруғлик, юқори температурага ва бошқа табиий таъсирларга чидамли бўлади. Улар мойларга нисбатан анча ёмон гидролизланади, шу сабабли узоқ сақланиши мумкин. Ўсимлик мумларининг биологик функцияси турли органларни сувсизланишдан ёки ортиқча намланишдан ва микроорганизмлар таъсиридан сақлашдан иборат.

Фосфатидлар

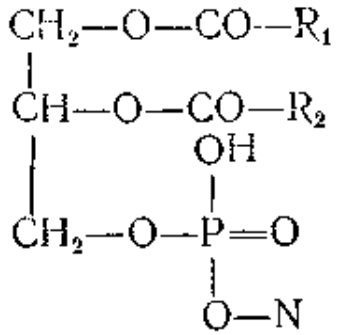
Фосфатидлар ҳам худди мойлар каби, юқори молекуляр ёғ кислоталарнинг кўп атомли спиртлар билан ҳосил қилган мураккаб эфири бўлиб, улар таркибида қўшимча равишда фосфат кислота қолдиғи ва асослар учрайди.

Фосфатидлар таркибида юқори молекуляр ёғ кислоталардан пальмитинат, стеаринат, линолинат, ленолат, арахидат ҳамда лигноглицерат кислоталар бўлиб, улар бир ёки икки молекула, фосфат кислота эса ҳар вақт бир молекула бўлади. Таркибида

икки молекула фосфат кислота тутувчи баъзи инозитфосфатидлар бундан мустасно. Фосфатидлар таркибида учрайдиган азотли бирикмалар ҳар хил бўлиши мумкин.

Фосфатидлар ёғсимон қаттиқ моддалар бўлиб, рангсиз, ҳавода тез қорайиб кетади, органик эритувчиларда яхши эрийди. Сув билан эмульсия ёки коллоид эритмалар ҳосил қилади. Фосфатидлар таркибида фосфат кислота бўлиши туфайли бу бирикмаларнинг реакцион қобилияти ёғларникига нисбатан анча юқори. Фосфатидлар оқсиллар билан бирикиб, липопротеин мембраналар ҳосил қилади. Бу бирикмалар ҳужайра ва унинг органоидларига моддалар ўтишини бошқариб туради. Ҳужайраларнинг баъзи органоидларида, масалан, хлоропластларда фосфатидлар кўп бўлади. Улар айниқса дуккакли ва мойли ўсимликлар уруғида кўп учрайди. Масалан, чигит таркибида 1,7—1,8% ни, нўхатда 1,0—1,1% ни, буғдойда 0,4—0,5% ни ташкил этади. Фосфатидлар экинлар уруғининг озиқ ва ем-хашаклик сифатини оширувчи моддалар бўлиб хизмат қилади. Ўсимликлар таркибида бир неча хил фосфатидлар учрайди. Таркибидаги спиртнинг характерига кўра, улар фосфоглицеридлар ва сфингофосфатидларга бўлинади.

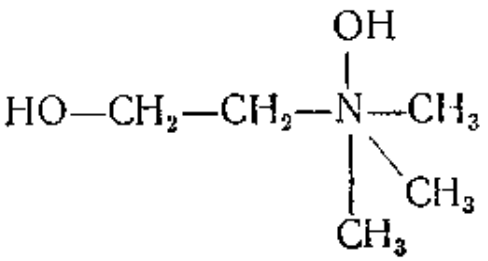
Глицерофосфатидлар. Бу фосфатидлар глицерин, юқори молекуляр ёғ кислоталар, фосфат кислота ва азот асосларидан ташкил топган бўлиб, қуйидаги умумий кўринишга эга:



R_1R_2 — ёғ кислоталар қолдиғи, N — азот асослари.

Фосфатидлар таркибидаги азот асосларининг характерига қараб лецитинлар, кефалинлар ва сфингофосфатидларга бўлинади.

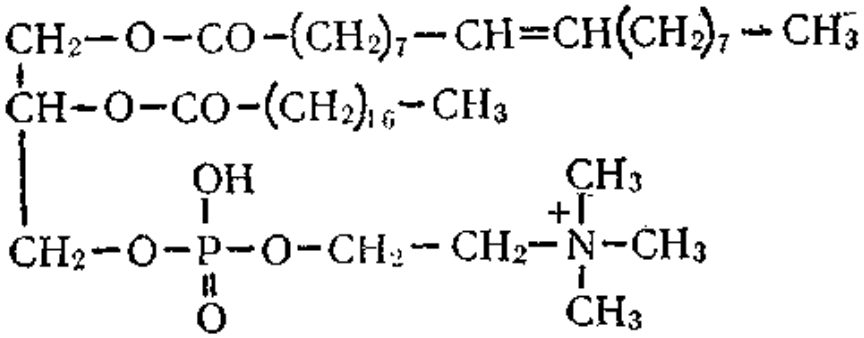
Лецитинлар ёки холинфосфатидлар. Булар ўсимликлар билан ҳайвонлар организмида энг кўп тарқалган фосфатидлардир. Улар таркибидаги азот асосини холин ташкил этади. Холин ўта ишқорий модда бўлиб, сувда ва спиртда яхши эрийди. У қуйидагича ифодаланади:



холин

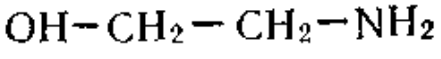
Холин тегишли ферментлар таъсирида таркибидаги метил группаларни бошқа бирикмаларга бериш туфайли моддалар алмашинуви процессида муҳим аҳамиятга эга. Кўпинча лецитин таркибидаги ёғ кислоталарнинг бири тўйинмаган, иккинчиси тўйинган кислоталар бўлади. Таркибидаги ёғ кислотанинг табиатига ва фосфат кислотанинг тутган ўрнига қараб холинфосфатидлар бир-биридан фарқ қилади. Фосфат кислота глицериннинг α- ёки β-карбон атомида жойлашишига қараб, улар α- ва β-лецитинларга бўлинади.

Кейинги йилларда ўтказилган текширишлар натижасида ўсимликлар таркибида фақат α-лецитинлар борлиги аниқланган. β-лецитинлар табиатда топилмаган. Лецитин қуйидагича тузилган:



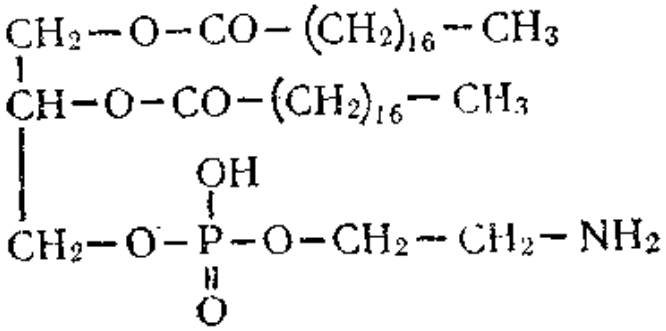
Лецитинлар тегишли фермент ёки ишқор таъсирида таркибий қисмларга ажралади.

Кефалинлар, яъни **коламинфосфатидлар** ҳам худди лецитинларга ўхшаш тузилган, фақат кефалинлар таркибида холин ўрнида этаноламин ёки коламин бўлади:



коламин

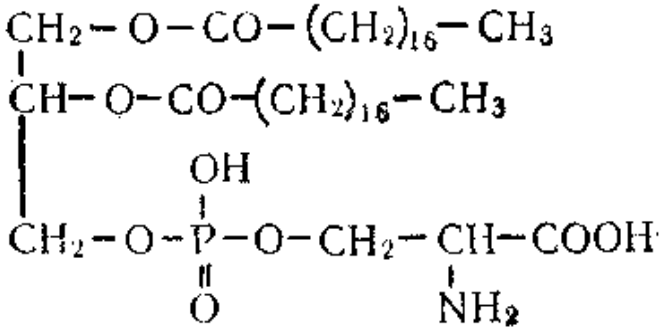
Кефалинлар қуйидагича тузилган:



кефалин

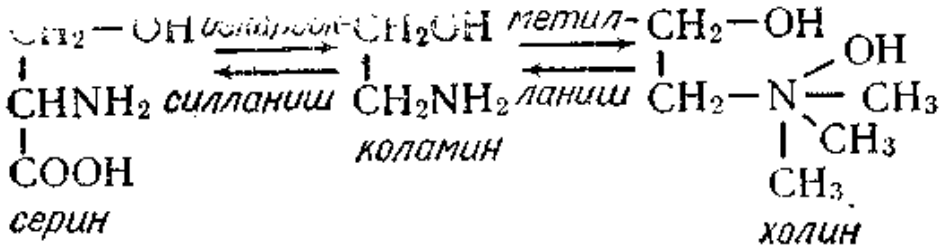
Кефалинлар ҳам табиатда кенг тарқалган, лекин ўсимликлар таркибида лецитинларга нисбатан кам учрайди.

Серинфосфатидлар таркибидаги азот асосини серин аминокислотаси ташкил этади:

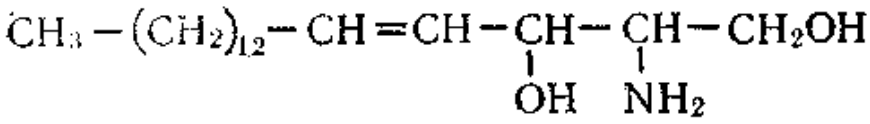


серинфосфатид

Серинфосфатидлар таркибида эркин карбоксил группа бўлиши улар бирмунча кислотали характерга эга эканлигини кўрсатади. Барча глицерофосфатидлар бир-бирига айланиб туради, чунки улар бир-биридан фақат азот асослари билан фарқ қилади, холос. Бу реакция қуйидагича боради:

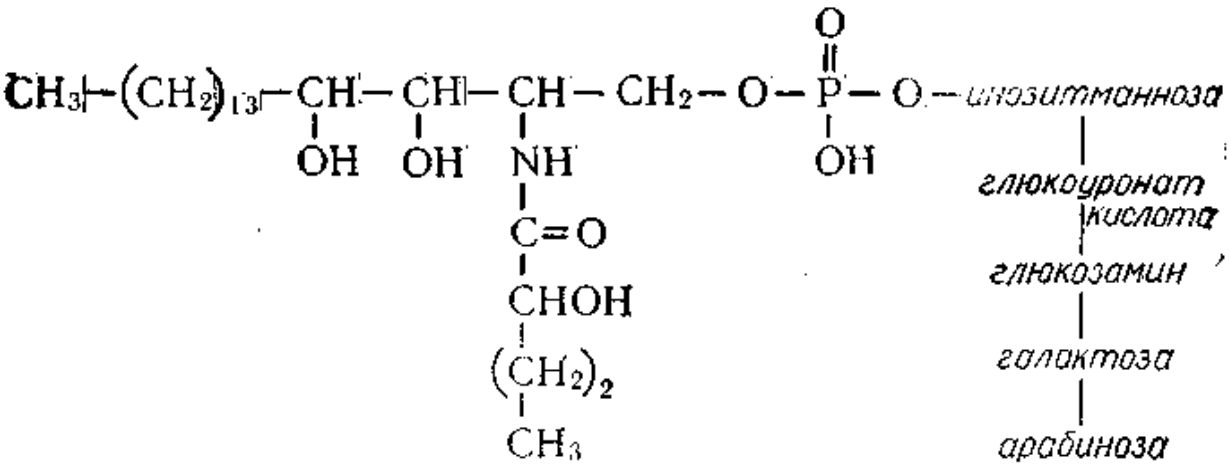


Сфингофосфатидлар. Булар таркибидаги юқори молекуляр ёғ кислота, икки атомли аминоспирт (сфингозин) билан пептид боғ орқали бириккан бўлади:



сфингозин

Баъзи бир ўсимликларнинг уруғида қуйидаги тузилишга эга бўлган сфинголипидлар борлиги аниқланган. Кўпинча улар фитосфинголипидлар деб аталади.

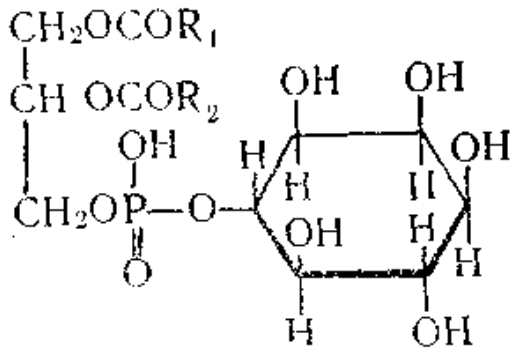


сфингофосфатид

Сфингофосфатидлар эфирларда эримайди, уларни ажратиб олишда ана шу хусусиятидан фойдаланилади. Ғўза чигитидан, бўғдой, зиғир донидан, кунгабоқар пистасидан, ерёнғоқ ва бошқа ўсимликлар мевасидан фитосфинголипидлар ажратиб олинган.

Инозитфосфатидлар. Фосфатидларга мансуб бўлган бу бирикмалар таркибида олти атомли ҳалқали спирт — инозит бўлади. Инозитфосфатидлар бошқа фосфатидларга ўхшаш бўлиб, фақат азот асоси ўрнида инозит бириккан бўлади.

Инозитфосфатидлар таркибидаги фосфат кислота сонига қараб, монофосфаинозит, дифосфаинозит ва ҳоказоларга бўлинади. Энг содда тузилган инозитфосфат қуйидаги кўринишда бўлади:

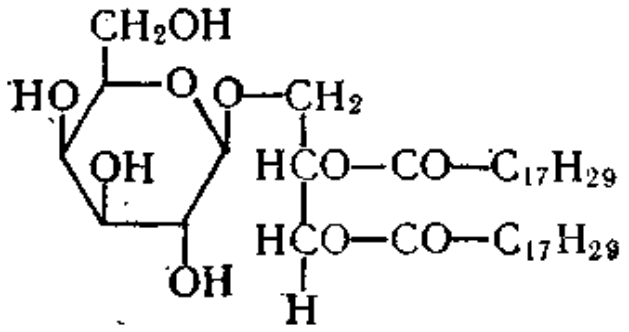


Инозитнинг бир неча хил изомери бўлганлиги сабабли, инозитфосфатларнинг тури ҳам кўп бўлиши керак, деб тахмин қилинади. Ўсимликлардан тузилиши бирмунча мураккаброқ бўлган бошқа инозитфосфатлар ҳам ажратиб олинган бўлиб, улар таркибида инозит ва ёғ кислоталардан ташқари, углеводородлар ҳам учраши аниқланган.

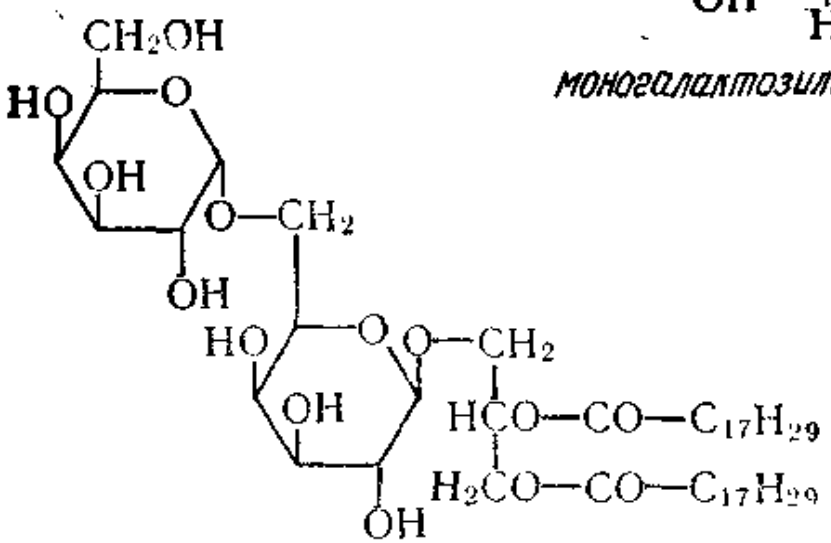
3 Гликолипидлар

Гликолипидлар мураккаб бирикмалар бўлиб, глицериннинг бирор шакар билан гликозид боғ орқали бириқиши туфайли ҳосил бўлади. Гликолипидлар фосфатидлар ва сфинголипидлардан фарқ қилиб, таркибида фосфат кислота ва азот асосларини тутмайди. Гликолипидлар барг тўқималарининг асосий липидли компоненти ҳисобланади. Хлоропластлардан ҳозиргача триглицеридлар топилмаган, фосфолипидлар эса ҳаддан ташқари кам учрайди. Ўсимликлар баргида гликолипидлар фосфатидларга нисбатан беш марта кўп бўлиши аниқланган.

Гликолипидларга мансуб бўлган асосий вакилларнинг химиявий тузилиши қуйидагича:

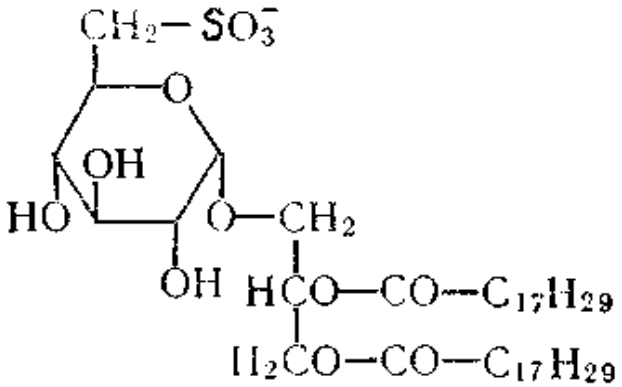


моногалактозилглицерид



дигалактозилглицерид

Хлоропластлар таркибидаги липидлардан таркибида олтингугурт тутувчи гликолипидлар ҳам ажратиб олинган:



ўсимлик сульфолипиди

Сульфолипидлар барглар тўқимасида кўп тарқалган, шунинг учун ўсимликлар фотосинтетик аппаратининг фаолиятида муҳим роль ўйнаса керак, деб тахмин қилинади. Бундан ташқари, гликолипидлар запас углеводлар вазифасини бажариши ҳам мумкин.

Ҳозиргача маълум бўлган ўсимлик гликолипидлари таркибида фақат галактоза шакари учрайди. Бироқ улар таркибида бошқа шакарлар учраши ҳам эҳтимолдан холи эмас.

V боб. ФЕРМЕНТЛАР

Табиатдаги барча тирик организмлар, шу жумладан, ўсимликлар ҳужайрасида, тўқималарида кечадиган ҳар хил химиявий реакциялар нисбатан паст температурада ва ниҳоятда катта тезликда боради. Масалан, оқсил, углевод ёки ёғларни лаборатория шароитида парчалаш учун уларга кучли кислота ёки кучли ишқор қўшиб, юқори температурада узоқ вақт қайнатиш керак. Ваҳоланки, тирик организмларда бу моддалар қисқа муддатда ҳамда паст температурада осонлик билан парчаланади. Организмларда фақат моддаларнинг парчаланиш реакцияси эмас, балки мураккаб моддалар ҳосил бўлиши ҳам осонлик билан амалга ошади. Чунки тирик организмлар таркибида химиявий реакцияларни тезлатадиган махсус катализаторлар бўлади. Оқсил табиатига эга бўлган бу катализаторлар *ферментлар* ёки *энзимлар* деб аталади.

Ферментлар баъзи хусусиятларига кўра бошқа катализаторлардан кескин фарқ қилади. Биринчидан, улар ниҳоятда самарали таъсир этиш хусусиятига эга. Оптимал шароитда (яъни паст температурада нормал босим ва маълум қийматга эга бўлган муҳитда) анорганик катализаторларга нисбатан жуда катта тезлик билан таъсир этади. Чунончи, водород пероксидни сув ва атом ҳолидаги кислородгача парчаловчи каталаза ферментининг таъсири шу реакцияни катализловчи темир ионларига нисбатан 10^{-8}—10^{-11} марта юқори. Иккинчидан, ферментлар специфик таъсир қилиш хусусиятига эга. Бошқача айтганда, ҳар бир фермент, одатда, фақат битта химиявий реакцияни ёки бир хил типдаги бир группа реакцияларни катализлайди. Масалан, сахароза ферменти фақат сахарозани парчалайди. Шунга ўхшаш дисахаридларга эса таъсир қилмайди. Анорганик катализаторлар бундай хусусиятга эга эмас. Учинчидан, ҳужайрадаги биохимиявий процесслар ферментлар ёрдамида қатъий равишда бошқариб турилади. Ферментларнинг бундай хусусияти уларнинг ажралмас муҳим хусусияти ҳисобланади. Тўртинчидан, ферментлар иштирокида катализланадиган реак-

циялар доираси бирмунча кенг бўлиб, улар тирик организмларда кечадиган оксидланиш-қайтарилиш, гидролиз, изомеризация, турли группаларнинг қўчиши ва шунга ўхшаш бир қатор реакцияларни катализлайди. Тирик организмларда кечадиган барча химиявий реакциялар амалда ферментлар иштирокида боради.

Инсон амалий фаолиятида, хомашёни қайта ишлаш ва озиқ-овқат тайёрлашда ҳар хил ферментатив процесслардан фойдаланиб келган. Нон ёпишда ачитқи замбуруғлардан, айниқса, Ўрта Осиёда кенг расм бўлган сумалак пиширишда унаётган буғдой донидан олинган ширалардан фойдаланиш кишиларга қадим замондан маълум бўлган. Аммо ферментатив процесслар фақат XVIII асрнинг иккинчи ярмидан илмий асосда ўрганила бошлади. 1814 йили Петербург Академиясининг ҳақиқий аъзоси К. С. Кирхгоф унаётган арпа донидан ажратиб олинган шира крахмални шакаргача парчалаш хусусиятига эга эканлигини биринчи бўлиб аниқлаган. Кирхгоф ўзининг бу кашфиёти билан ферментлар ҳақидаги фанга асос солган. Француз олимлари А. Пайен ва Х. Персо крахмални шакарга айлантирувчи моддани спирт ёрдамида чўкмага тушириб, уни кукун ҳолда ажратиб олишга муваффақ бўлдилар. Улар бу моддани *диастаза* (diastasa — бўлувчи, ажратувчи) деб атадилар. Шундай қилиб, А. Пайен ва Х. Персо ферментларни қуруқ эрувчан препарат шаклида ажратиб олиш мумкинлигини 1863 йилда биринчи бўлиб аниқладилар. Ўша вақтда унаётган арпа дони ширасидан ферментатив активликка эга бўлган қуруқ препаратлар олиниши ғоят муҳим аҳамиятга эга эди. Чунки бу биринчидан, ферментлар материал асосга эга эканлигини кўрсатса, иккинчидан, уларнинг таъсирини «ҳаётий куч» билан боғловчи виталистик тушунчаларга зарба берган эди.

Ферментларни ўрганиш соҳасида эришилган ютуқлар ачитқи замбуруғлар таъсирида бораётган ачиш ёки бижғиш процесслари билан боғлиқ. Фермент (fermentarum — ачиш) сўзининг луғовий маъноси ҳам шу процессларни ифодалайди.

XIX аср охирларида машҳур немис химиги Юстис Либих билан микробиология фанига асос солган буюк француз олими Луи Пастер ўртасида ачиш процессининг табиати тўғрисида жуда катта мунозара бўлган. Бу мунозарада ўша даврнинг кўпгина атоқли олимлари ҳам иштирок этганлар. Юстис Либих ва унинг ҳамфикрлари ачиш процессини тирик организмлардаги махсус химиявий моддалар (ферментлар) билан боғлаганлар ва уларнинг таъсири ҳужайранинг фаолияти билан боғлиқ эмас, деб тушунтирганлар.

Шуни айтиш керакки, бу фикр ўсимликлар билан ҳайвонлардан осонлик билан ажратиб олинадиган диастаза, инвертаза ва бошқа шулар каби эрувчан ферментларнинг мавжудлигига асосланган эди. Либих ҳужайрада крахмални шакарга айлантирадиган фермент бор экан, шакарни спиртгача ачитадиган

фермент ҳам албатта бўлади деб таъкидлайди. Бироқ у бу фикрни тажрибада исботлаб беролмади.

Луи Пастер ўз тажрибаларига асосланиб, ачиш процессини ачитқи замбуруғларнинг фаолияти билан боғлайди. У ферментларнинг таъсири ва хусусияти ҳужайра билан чамбарчас боғланган, уларни ҳужайрадан ажратиб бўлмайди, деган фикрни илгари сурган. Шуни ҳам айтиб ўтиш керакки, Луи Пастернинг ўзи ҳам турли йўл билан ачитқи замбуруғлардан ҳужайрасиз шира ажратиб олиб, спиртли ачиш процессини кузатмоқчи бўлган. Лекин унинг бу уринишлари натижасиз чиққан.

Ўша даврда ачитқи замбуруғларнинг фаолияти билан боғлиқ бўлган ва фақат тирик ҳужайраларда ўз таъсирини кўрсатадиган ферментлар «ташкил топган ферментлар» деб номланган. Бунга қарши, ўсимлик тўқималари ширасидан иборат бўлган ва ҳужайрадан ажратиб олгандан кейин ҳам ўз активлигини кўрсатаверадиган диастаза, инвертаза каби ферментлар «ташкил топмаган ферментлар» деб аталган. «Ташкил топмаган ферментлар»ни В. Кюнье (1878) энзим (грекча *эн зимон* — ачитқи ичида) деб аташни таклиф қилган.

Луи Пастер билан Юстис Либих ва уларнинг тарафдорлари ўртасидаги тортишув бир неча йиллардан кейин немис олими Э. Бухнер томонидан ҳал қилинди. У 1897 йили ачитқи замбуруғларни қум билан эзиб, 500 атмосфера босим остида сиқиш йўли билан ҳужайра эритмасини олишга муваффақ бўлди. Бу эритма таркибида тирик ҳужайралар бўлмаса ҳам, улар шакарларни ачитиш хусусиятига эга эди.

Шундай қилиб, ачитқи замбуруғлар фермент эмас, балки таркибида фермент тутганлиги учун шакарни спиртгача ачитиш хусусиятига эга эканлиги аниқланди. Бухнер бу тажрибаси билан Пастер ва Либих ўртасидаги тортишувга чек қўйди. Шу билан бирга ферментларни «ташкил топган» ва «ташкил топмаган ферментларга бўлиш ҳам ўз аҳамиятини йўқотди. Бухнернинг ишлари ферментларни ажратиб олишда ва тозалашда янги давр бошлаб берди.

Ферментлар ҳақидаги таълимотнинг кейинги ривожланиши физика ва коллоид химия фанлари эришган ютуқлар билан боғлиқ. Бунда ферментларни тозалаш усулларини такомиллаштиришга, уларнинг физик-химиявий хусусиятларини ўрганишга алоҳида эътибор берилди.

Оксидланиш-қайтарилиш процессларида иштирок этадиган ферментларни ўрганиш борасидаги тадқиқотларга асосланиб, асримизнинг бошларида А. Н. Бах ва В. И. Палладин оксидланиш процессларининг назарий асосларини яратдилар. Шунингдек, М. Михаэлис ва М. И. Ментенлар 1913 йили ферментатив реакциялар кинетикасини ишлаб чиқдилар.

XX аср бошларида немис олими Р. Вильштеттер ферментларни тозалаш ва уларнинг химиявий хоссаларини аниқлаш юзасидан жуда катта ишлар қилди. У ферментлар икки ком-

понентли моддалардир, деган самарали ғояни илгари сурди. Вильштеттер соф ҳолда ажратиб олган фермент препаратларининг активлиги соф бўлмаган ферментлар активлигига нисбатан мингдаб марта юқори эди. Вильштеттер ферментларни ҳаддан ташқари тозалаш натижасида улар таркибидаги у вақтда ҳали маълум бўлмаган қандайдир моддалар (коферментлар) нинг йўқолиши туфайли уларнинг активлиги пасайиб кетишини кузатган ва шу сабабли уларни батамом тозалаб бўлмайди, деган нотўғри фикрни айтган. Шу билан бирга у ферментлар оқсилларга ҳам, углеводларга ҳам мансуб эмас, балки улар аллақандай номаълум моддалардан иборат деб таъкидлайди.

1926 йили Б. С. Самнер биринчи бўлиб ўсимликлардан кристалл ҳолдаги фермент — уреаза олишга муваффақ бўлди. Кейинчалик Д. Х. Нортроп ҳайвонлар организмидан худди шундай ферментлар олди. Юқоридаги олимларнинг ишлари туфайли ферментлар оқсил табиатига эга эканлиги узил-кесил ҳал қилинди. Ҳозирги даврда ферментлар ҳақидаги таълимот биохимия фанининг муҳим ва энг тез ривожланаётган бўлимларидан бири ҳисобланади.

ФЕРМЕНТЛАРНИ АЖРАТИБ ОЛИШ ВА ТОЗАЛАШ

Тирик организмлар таркибида жуда кўп хилма-хил ферментлар бўлиб, улар ҳужайра ширасн ва ҳужайра органоидларида (ядро, митохондрий, хлоропласт, эндоплазматик тўрда) мужассамлашган. Ўсимликларнинг турли қисмларида ҳар хил миқдорда фермент бўлади. Улар унаётган уруғда ва донда айниқса кўп. Масалан, соя донида мочевинани парчалайдиган уреаза ферменти, картошка тугунагида крахмал синтезланишида иштирок этадиган фосфорилаза ферменти кўп учрайди.

Ферментлар ўта беқарор ва активлигини осон йўқотувчи бирикмалар ҳисобланади, шунинг учун уларни ажратиб олишда ва тозалашда махсус усуллар қўлланилади. Ҳар бир ферментни ажратиб олиш учун қайси усулни танлашда унинг ўзига хос хусусиятларини ҳисобга олиш керак.

Ферментларни ажратиб олиш ва тозалаш усулларининг барча босқичлари улар денатурацияга учрамайдиган шароитда олиб борилади. Паст температура, муҳит pH нинг доим бир хил бўлиши, оғир металл тузларининг бўлмаслиги ва ҳоказолар ана шундай шароит ҳисобланади.

Деярли барча ферментларни ажратиш учун аввало ўсимликлар тўқимаси ҳовончада ёки *гомогенизатор* деб аталадиган махсус асбобларда майдаланади. Бунда кўп ферментлар эритмага ўтиб кетади. Лекин бир қанча ферментлар тўқималар парчалангандан кейин ҳам эритмага ўтмаслиги мумкин, чунки улар ҳужайранинг структура тузилмалари ҳисобланган митохондрий, хлоропласт ва бошқа мембрана системалари билан боғланган бўлади. Боғланган бундай ферментларни ажратиш учун аввало структура тузилмаларини махсус усуллар билан

парчалаш керак. Структура тузилмалари бир қанча механик усуллар (қум, майдаланган шиша, қаттиқ нейтрал тузлар), қайта-қайта музлатиш ва эритиш, органик эритувчилар (этанол, бутанол, ацетон, глицерин ва бошқалар) таъсирида парчаланади.

Кейинги йилларда ҳужайра структураларини парчалашда кўпинча *детергент* деб аталадиган махсус моддалар ишлатилади. Детергентлар жуда катта юза активлигига эга бўлган моддалардир. Улар оз миқдорда ишлатилганда ҳам ҳужайранинг структура тузилмалари бузилиб кетади. Детергент сифатида тритон-х-100, натрий додецисульфат, дезоксихолат ва бошқа моддалардан фойдаланилади. Айрим ҳолларда, масалан, ҳаддан ташқари пишиқ бўлган ҳужайра структураларини парчалашда юқори частотали товуш ва ультратовуш тўлқинларидан ҳам фойдаланилади.

Ҳужайра, тўқималар ёки ҳужайранинг структура тузилмалари парчалангандан сўнг уларнинг таркибидаги ферментлар сув, буфер эритмалар, нейтрал тузларнинг эритмалари ёки органик эритувчилар ёрдамида экстракция қилиш йўли билан ажратиб олинади. Ажратиб олинган экстрактда ферментатив активликка эга бўлган оқсиллар билан бир қаторда, актив бўлмаган, чунончи структуравий оқсиллар ва бошқа кичик молекулали бирикмалар ҳам бўлади.

Ферментлар экстракти таркибидаги кичик молекулали бирикмаларни ажратиш учун *диализ усули* қўлланилади. Диализ ўрнига, кўпинча гель (сефадекс) орқали *фильтрлаш усули* ҳам қўлланилади. Экстракт таркибидаги фермент бўлмаган оқсилларни ажратишда эса таплаб денатурация қилиш усули яхши натижа беради. Борди-ю, ажратиб олинаётган фермент юқори температурага чидамли бўлса (масалан, рибонуклеаза ферменти 90° да ҳам активлигини йўқотмайди) эритмадаги бошқа оқсиллар термик денатурация йўли билан, яъни 50—70° да маълум вақтгача қиздириб чўкмага туширилади. Баъзан экстракт таркибидаги инерт оқсилларни кислотали муҳитда ҳам чўкмага тушириш мумкин.

Юқорида айтилган усуллар ёрдамида денатурацияга учратиб, чўкмага туширилган оқсиллар фильтрлаш ёки центрифугалаш усули билан ажратиб олинади. Кейин эритмадаги оқсилларни бирин-кетин чўктириш билан (унда оқсилларнинг турлича эрувчанлик хусусиятидан фойдаланилади) энг юқори ферментатив активликка эга бўлган фракция ажратиб олинади.

Кўп фермент препаратлари тузлар ёрдамида *фракцияларга ажратиш усули* билан гомоген ва кристалл ҳолда олинган. Бу усул оқсилларнинг маълум температурада, нейтрал тузларнинг концентрланган эритмаларида чўкмага тушиш хусусиятига асосланган. Мазкур усулда кўпинча аммоний сульфат тузидан фойдаланилади, чунки у сувда жуда яхши эрийди, ҳатто паст температурада ҳам унинг эрувчанлик хусусияти кам ўзгаради.

Ферментларнинг изоэлектрик нуқтасига яқин бўлган pH да эрувчанлик хусусиятининг камайиши уларни ажратиб олишда муҳим аҳамиятга эга. Чунки оқсил табиатига эга бўлган ферментлар ўз изоэлектрик нуқталарида беқарор бўлиб, осон чўкмага тушади.

Ферментларни тозалашда *танлаб адсорбилаш усули* ҳам қўлланилади. Мазкур усулда адсорбент (каолин, гидооксилапатит, кўмир ва бошқалар) ферментли эритмага қўшилади ёки махсус шиша колонкаларни адсорбент билан тўлдириб, ундан фермент эритмаси ўтказилади. Ферментларни танлаб адсорбилаш усули икки хил йўл билан амалга оширилиши мумкин: *бунда адсорбент инерт оқсилларни бириктириб олиб*, ферментларни эритмада қолдириши мумкин ёки ферментлар адсорбиланиб, эритмада инерт оқсиллар қолади. Ферментларни адсорбентдан ажратиш учун улар турли буферли эритмалар ёрдамида элюция қилинади.

Юқорида айтиб ўтилган усуллар ферментларни ажратиш ва тозалашда кенг қўлланилади. Бироқ бу усулларни ферментларни тозалашнинг сўнгги босқичларида қўллаш яхши натижа бермайди. Чунки эритмада ажратиб олинаётган фермент билан бир қаторда эрувчанлиги ва бошқа физик-химиявий хоссалари бир-бирига ўхшаш бўлган ҳар хил инерт оқсиллар ҳам бўлади. Ажратиб олинаётган ферментларни бу оқсиллардан тозалаш учун ион алмашинувчи хроматография ва электрофорез усуллари қўлланилади.

Ажратиб олинган ва тозаланган ферментнинг гомогенлиги ультрацентрифуга, хроматография, электрофорез, гель-фильтрация каби усуллар билан аниқланади. Ферментнинг гомогенлиги ҳар хил принципларга асосланган турли усуллар ёрдамида тасдиқланиши керак. Чунки баъзи ҳолларда ультрацентрифуга усулида гомоген деб топилган фермент, электрофорез усулида ҳар хил фракцияга ажралиши мумкин.

Ферментнинг тозалигига қараб, унинг активлиги ортиб боради ва гомоген фермент учун хос бўлган маълум ўзгармас максимал қийматга эга бўлади. Қайта кристаллаш натижасида олинган фермент активлигининг ўзгармаслиги ҳам унинг гомогенлигини ифодалайдиган белги бўлиб ҳисобланади.

ФЕРМЕНТЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ

Ферментларни соф ҳолда ажратиб олиш уларнинг химиявий табиатини аниқлаш имконини беради. Ферментлар оқсилларга мансуб бўлиб, юқори молекуляр коллоид бирикмалардир. Бинобарин, улар шу бирикмаларга хос бўлган барча хусусиятларга эга, яъни оқсилларнинг ярим ўтказувчи мембраналардан ўта олмаслиги, денатурацияга учраши ва эрувчанлигидаги ўзига хос хусусиятлари, коллоид эритмалар ҳосил қилиши фермент-

ларга ҳам хосдир. Ферментлар ҳам оқсиллар каби амфотер электролитлар бўлиб, pH қийматининг ўзгариши натижасида уларнинг коллоид заррачалари электр зарядига эга бўлади.

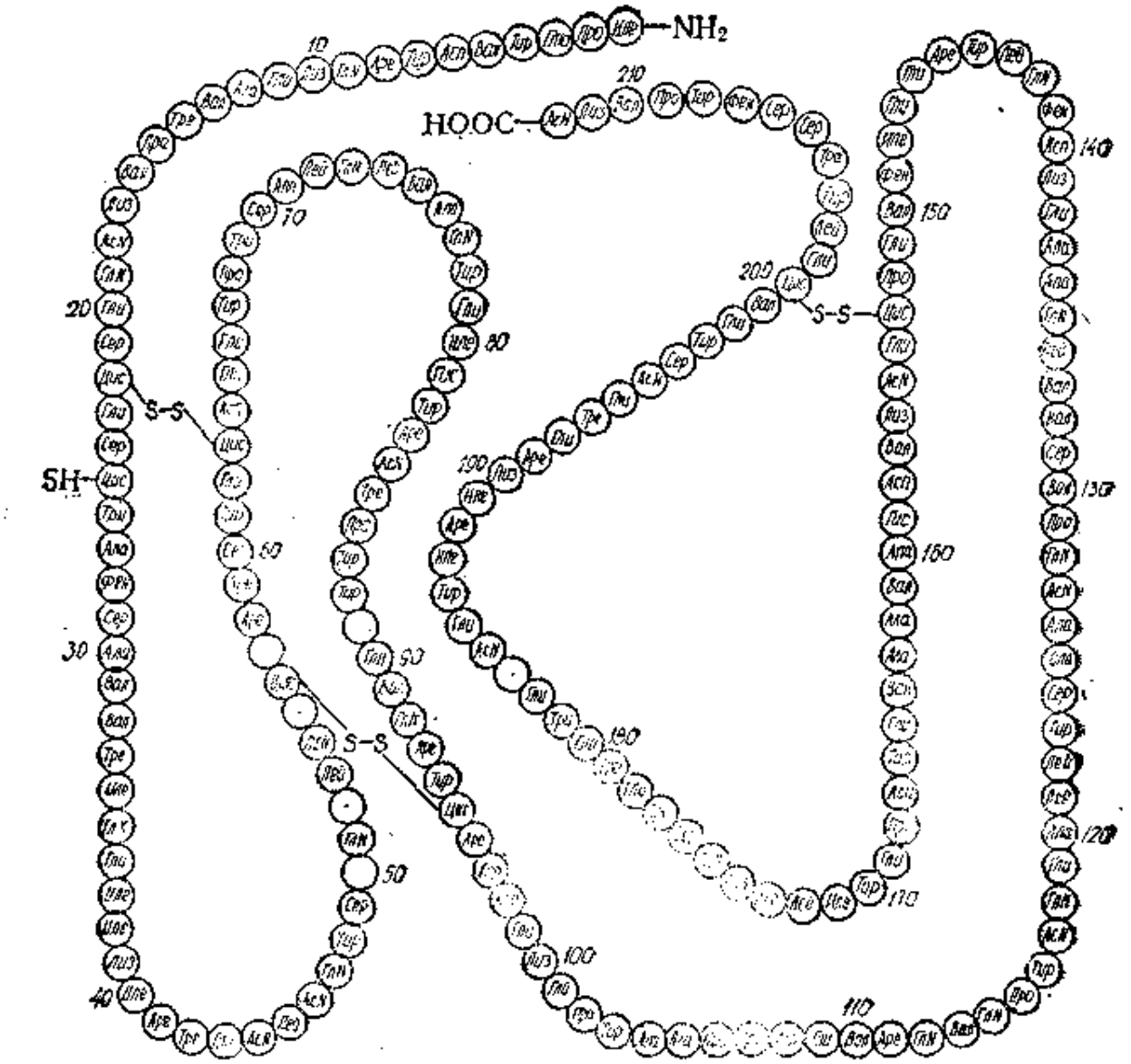
Ферментларнинг оқсилларга мансублигини исботловчи далиллардан бири, протеолитик ферментлар таъсирида улар активлигининг камайишидир. Ҳозиргача 100 дан ортиқ фермент кристалл ҳолда ажратиб олинган бўлиб, уларнинг ҳаммаси оқсиллардан иборат эканлиги тўла исботланган.

Кристалл ҳолдаги соф ферментлар ниҳоятда юқори ферментатив активликка эга ва улар активлигининг камайиши препаратлардаги оқсил миқдорининг камайишига боғлиқ. Оддий оқсиллардан, яъни фақат аминокислоталардан ташкил топган ферментлар *бир компонентли ферментлар* деб аталади. Агар ферментлар мураккаб оқсиллардан ташкил топган бўлса, яъни уларнинг таркибида аминокислоталардан ташқари, бошқа бирикмалар ҳам учраса, улар *икки компонентли ферментлар* деб аталади. Икки компонентли ферментларнинг оқсил қисми *апофермент*, оқсил бўлмаган қисми *кофермент* деб аталади. Одатда, кофермент оқсил қисмдан осон ажралади. Оқсил қисмдан ажратиб бўлмайдиган кофермент *простетик группа* деб аталади. Коферментларга турли металл ионлари, нуклеотидлар, витаминлар, гемин группа ва бошқа бирикмалар киради.

Икки компонентли ферментларга хос бўлган энг муҳим хусусиятлардан бири шундан иборатки, уларнинг оқсил қисми ҳам оқсил бўлмаган қисми ҳам айрим ҳолда олинганда ферментатив активликка эга бўлмайди. Улар фақат биргаликда, яъни комплекс ҳолда активликка эга бўлади.

Ҳар бир фермент маълум аминокислотали таркиби, аминокислоталарнинг кетма-кет жойлашиши ва маълум фазовий структураси билан бошқа ферментлардан ажралиб туради. Ҳозирги вақтда кристал ҳолдаги кўпчилик ферментларнинг аминокислотали таркиби аниқланган бўлиб, уларга папаин, лизоцим, рибонуклеаза, цитохром *с* ва бошқаларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин (24- расм).

Ферментларнинг молекуляр массаси турлича бўлиб, бир неча мингдан миллионгача етади. Табиатда молекуляр массаси унча катта бўлмаган (эллик мингдан кам бўлган) ўнлаб ферментлар борлиги аниқланган. Бироқ аксарият ферментларнинг молекуляр массаси ниҳоятда катта бўлиб, одатда, улар кичик бирликларнинг бир-бирига қўшилишидан ташкил топган. Кичик бирликлар кўпинча *протомерлар* деб аталади. Масалан, уреаза ферментининг молекуляр массаси 480 мингга тенг бўлиб, ҳар бири 60 минг молекуляр массага тенг бўлган 8 та протемердан иборат. Молекуляр массаси 252 мингга тенг бўлган каталаза ферменти 6 та протомердан ташкил топган. Глутамин кислотанинг оксидланиш реакциясини тезлаштирувчи фермент глутаматдегирогеназанинг молекуляр массаси бир миллионга яқин бўлиб, ҳар қайсиси 250 минг молекуляр массага тенг бўлган



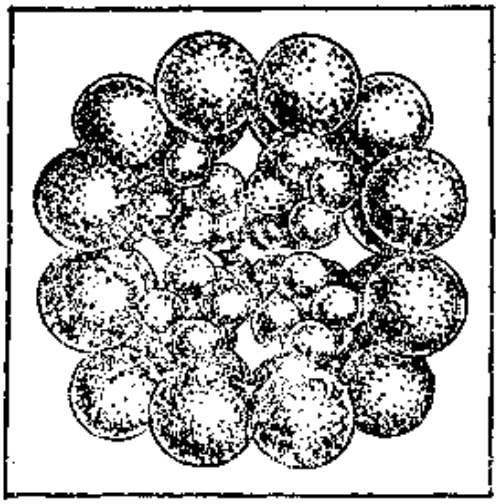
24-расм. Папаин молекуласининг бирламчи структураси.

4 та бўлакчадан иборат. Ўз навбатида, бу бўлакчаларнинг ҳар бири 6 та бирликдан ташкил топган.

Юқорида айтилган протомерлар бир-бирига қўшилиб *мультмерлар* ҳосил қилиши турлича бўлиб, улардан бири — пируватдекарбоксилаза ферментининг тузилиши 25-расмда кўрсатилган. Бу фермент ҳозиргача маълум бўлган фермент молекулалари ичида энг мураккаби ҳисобланади. Унинг молекуляр массаси 4,5 миллионга тенг бўлиб, 96 та протомернинг қўшишилишидан ҳосил бўлган.

Кичик бўлакчалардан ташкил топган ферментларнинг максимал активлигини фақат мультмер ҳолатда кўриш мумкин. Уларнинг протомерларга диссоциланиши эса фермент активлигининг кескин пасайишига, баъзи ҳолларда ўзига хос хусусиятининг ҳам ўзгаришига сабаб бўлади.

Мультмер ферментларнинг молекулалари шартли равишда А ва В белги билан ифодаланадиган икки хил типдаги кичик бирликдан ташкил топган деб фараз қилайлик. А ва В типдаги



25-расм. Пируватдекарбоксилаза ферменти протомерларининг жойланиш схемаси.

протомерларнинг ўзаро муносабатига қараб, улар бир неча хил изомерлар сифатида учрайди. Бу изомерлар кўпинча *изозимлар* деб ҳам аталади. Изозимлар ёки изоферментларнинг шакллари ҳар хил бўлиб, бир хил химиявий реакцияни катализлаш хусусиятига эга бўлади. Масалан, 4 хил кичик бирликдан ташкил топган фермент қуйидагича 5 та изомер ҳосил қилади:

I	II	III	IV	V
AAAA	AAAB	AABB	ABBB	BBBB

Бундай ҳодисани айниқса лактатдегидрогеназа ферментида яққол кўриш мумкин. Бу ферментнинг молекуляр массаси 140 мингга тенг бўлиб, ҳар бири 35 минг оғирликка эга бўлган 4 та протомердан иборат. I—V типдаги лактатдегидрогеназа ферментлари мускуллардан ва юракдан ажратиб олинганлиги учун шартли равишда *H* (heart — юрак) ва *M* (muscle — мускул) ҳарфи билан ифодаланади. Икки хил кўринишда бўлган бўлакчалар 4 тадан қилиб комбинацияланса, қуйидагича беш хил фермент ҳосил бўлади:

Лактатдегидрогеназа ферменти изомерларинине схемаси

Демак, изоферментларнинг молекулалари бир нечта полипептид занжирнинг қўшилишидан ҳосил бўлган йирик молекулалардан иборат экан.

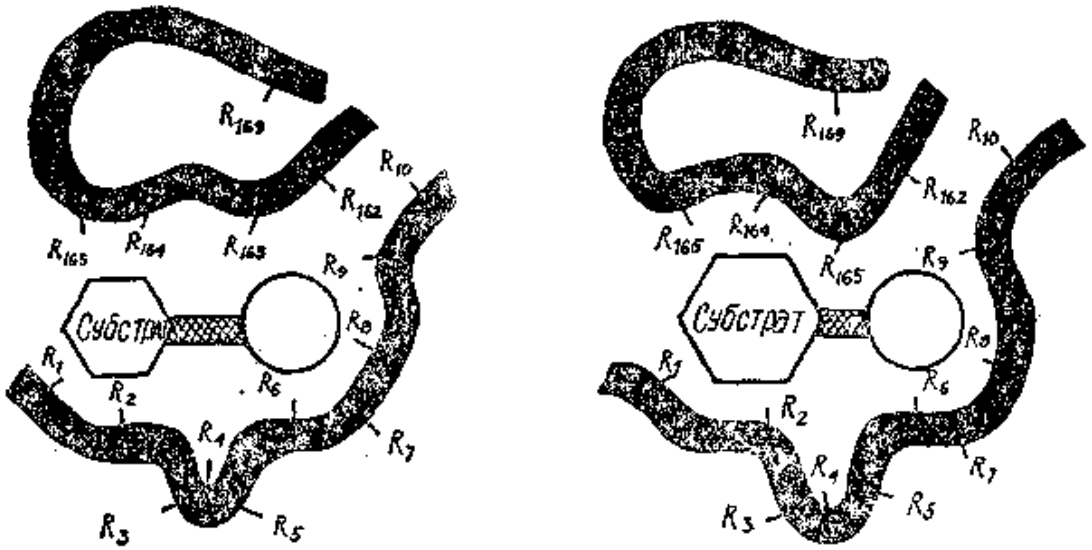
Ферментатив реакцияларда иштирок этадиган субстрат молекулалари уларни катализловчи фермент молекулаларига нисбатан бирмунча кичик бўлганлиги сабабли фермент билан субстратнинг ўзаро таъсирида фермент молекулаларининг ҳамма қисми эмас, балки *актив марказ* деб аталадиган маълум қисмигина иштирок этади. Демак, актив марказ бу фермент молекулаларининг субстратни бириктирувчи қисмидан иборат экан. Ферментларнинг каталитик активлиги ва спецификлиги ҳам шу актив марказга боғлиқ бўлади. Бинобарин, актив марказ маълум даражада мураккаб тузилган структурадан иборат бўлиб, субстрат молекуласи ёки ҳеч бўлмаганда унинг реакцияларда бевосита иштирок этувчи қисми билан ўзаро таъсир этиш ва яқинлашиш учун мослашган бўлиши керак. Бир компонентли ферментларнинг актив маркази уларнинг молекуласини ташкил қилувчи полипептид занжирларнинг турли қисмларида жойлашган аминокислоталар қолдиғидан иборат бўлади. Икки компонентли ферментларнинг актив маркази эса кофермент ёки простетик группа ҳамда уларга туташган аминокислоталар қолдиғидан ташкил топган бўлади. Демак, бир компонентли ва икки компонентли ферментларнинг актив марказини ҳосил қилишда, албатта, полипептид занжирлардаги маълум аминокислоталар қолдиғи иштирок этар экан. Бу аминокислоталар қолдиғи ичида цистеиннинг SH-группаси, серининг OH-группаси, дикаброн аминокислоталарнинг карбоксил группалари ва триптофаннинг индол группаси муҳим аҳамиятга эга.

Полипептид занжирдаги бошқа аминокислоталар қолдиғи актив марказ компонентларининг ўзаро жойлашишини таъминловчи структуравий асос бўлиб, улар ўзига хос специфик каталитик реакцияни самарали амалга ошириш вазифасини бажаради. Ферментнинг актив маркази полипептид занжирнинг буралиши ва маълум фазовий шаклда жойлашиши, яъни учламчи структура ҳосил бўлиши туфайли вужудга келади.

Бунда полипептид занжирнинг турли томонларида жойлашган аминокислоталар қолдиғи бир-бирига албатта яқин келиб, актив марказни ташкил қилишда иштирок этади. Бинобарин, бирон таъсир натижасида учламчи структуранинг ўзгариши актив марказни деформацияга учратади ва натижада ферментнинг каталитик активлигини пасайтиради. Фермент актив марказининг схема шаклдаги кўриниши 26-расмда берилган.

Ферментларнинг актив маркази улар молекуласининг жуда кам қисмини ташкил қилади. Ферментдаги актив марказнинг сони фермент молекулаларининг йирик-майдалигига қараб ҳар хил бўлиши мумкин. Одатда, бир актив марказга молекуляр массанинг 30000—80000 га тенг бўлган бирлиги тўғри келади.

Шуни таъкидлаб ўтиш керакки, ферментларнинг актив марказлари ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган. Ҳозирча баъзи бир фер-



26-расм Фермент актив марказининг схема шаклдаги кўриниши

ментлар актив марказларининг фазовий жойлашишигина аниқланган, холос.

Кейинги йилларда ўтказилган текширишлар натижасида кўп ферментлар иштирок этаётган метаболик процесслар маҳсули ҳисобланган кичик молекулали бирикмалар таъсирида шу ферментлар активлигининг ортиши ёки камайиши мумкинлиги аниқланган. Бунда юқорида айтилган кичик молекулали бирикмалар ферментнинг актив маркази билан бирикмай, балки «аллостерик марказ» деб аталадиган бошқа жойи билан бирикади. Бунинг натижасида актив марказнинг конфигурацияси ўзгариб, фермент активлигининг ортиши ёки камайиши кузатилади. Актив ҳамда аллостерик марказлар фермент молекулаларининг турли қисмларида жойлашган бўлади. Ферментлардаги бу марказларнинг жойлашишини аниқлаш уларнинг таъсир этиш механизмини ўрганиш имконини беради.

ФЕРМЕНТЛАРНИНГ ТАЪСИР ЭТИШ МЕХАНИЗМИ

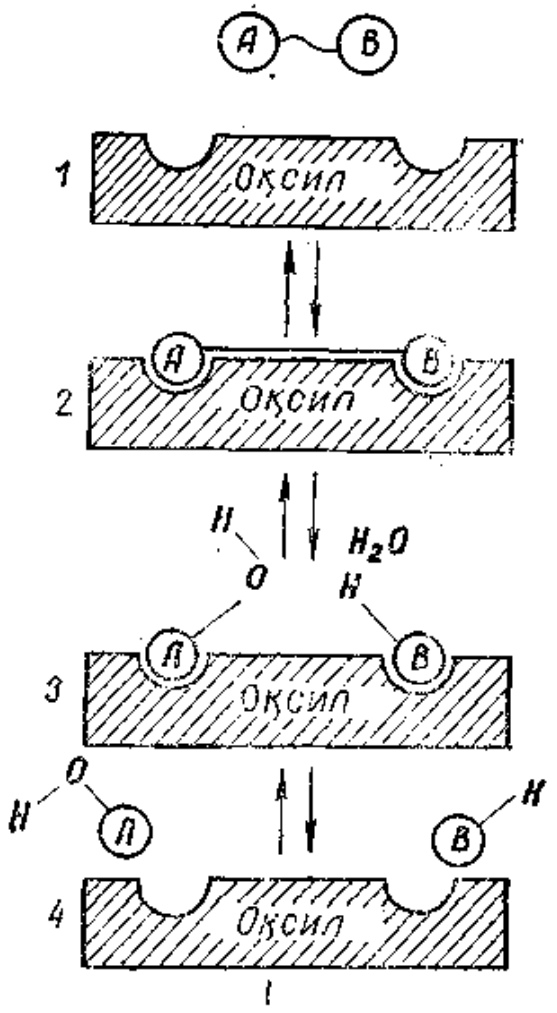
Ферментларнинг таъсир этиш механизмини тушунтиришда бир қанча назариялар бўлиб, уларнинг ҳаммаси ҳам ферментлар актив марказининг субстрат билан ўзаро бирикиши натижасида фермент-субстрат комплекси ҳосил бўлишига асосланган. Фермент-субстрат комплексининг ҳосил бўлиши реакцияда иштирок этаётган химиявий боғларнинг поляризацияси ва деформацияга учраши ёки электронларнинг ўрин алмашиниши туфайли ички молекуляр кучларни бўшаштиришга олиб келади. Бу эса ўз навбатида субстрат молекулалари активлигининг ортишига сабаб бўлади.

Фермент-субстрат комплексининг ҳосил бўлиши ва ўзгариши уч босқичдан иборат. (27-расм). Ферментатив реакциянинг биринчи босқичида субстрат молекулалари фермент билан ко-

валент ёки бошқа химиявий боғлар орқали ўзаро бирикади ва бирламчи оралиқ модда вужудга келади; иккинчи босқичда бирламчи оралиқ бирикма ўзгариб, битта ёки кетма-кет келувчи активлашган бир неча *комплекс ҳосил қилади; учинчи* босқичда эса реакция натижасида ҳосил бўладиган янги маҳсулот фермент молекуласидан ажралади. Бу босқичлар схема равишда қуйидагича ифодаланади:

$$E + S \underset{K_{-1}}{\overset{K_{+1}}{\rightleftharpoons}} ES \underset{K_{-2}}{\overset{K_{+2}}{\rightleftharpoons}} E + P.$$

Бу ерда: E — фермент; S — субстрат; ES — фермент-субстрат комплекси; P — ҳосил бўлган маҳсулот.

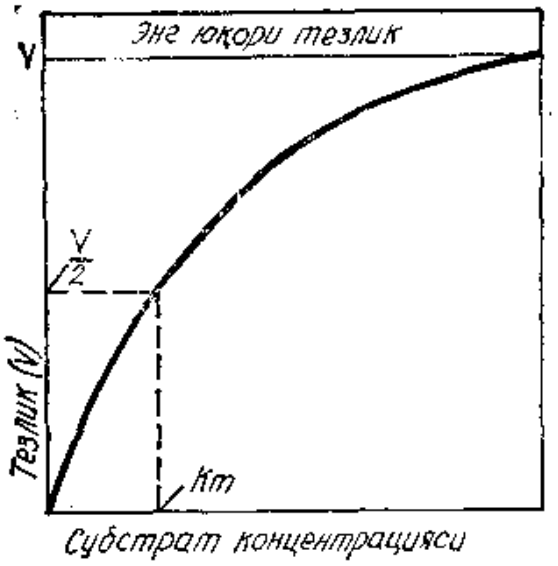


27-расм. Фермент-субстрат комплексининг босқичлари.

Реакциянинг биринчи босқичи, одатда, жуда тез боради. Фермент-субстрат комплекси (ES) кучсиз химиявий боғлар ҳисобига ва активацион энергия бирмунча паст бўлган шароитда ҳосил бўлади. Бунда субстрат молекулаларининг фермент билан стерик боғланиши ферментатив катализнинг юқори самарадорлигини таъминлаш учун етарли даражада бўлмайди.

Субстрат молекулалари ўзгаришининг иккинчи босқичи ковалент боғларнинг узилиши ва боғланиши билан боради. Бунда фермент-субстрат комплексидаги субстрат заррачалари қандайдир деформацияга учраши натижасида айрим химиявий боғларнинг мустаҳкамлиги ўзгаришига олиб келади. Бунинг натижасида энергетик тўсиқнинг даражаси бирмунча пасаяди ва фермент катализлаётган реакциянинг тезлиги бир неча баравар ортиб кетади.

Фермент-субстрат комплекси (ES) ҳосил бўлиши жуда тез бориши туфайли у ҳар доим E ва S билан мувозанатда бўлади. ES нинг E ва P гача парчаланиши эса нисбатан секин боради ва амалий жиҳатдан фермент-субстрат комплекси концентрациясига таъсир қилмайди, деган тахминга асосланиб, 1913 йилда Л. Михаэлис ва М. Ментенлар реакция тезлиги (V) ни субстрат концентрацияси (S) билан боғловчи тенгламани ишлаб чиқ-



28-расм. Ферментатив реакциянинг график шаклдаги ифодаси.

қанлар. Михаэлис ва Ментен тенгламасининг математик ифодаси қуйидагича:

$$v = \frac{v \cdot [S]}{K_m + [S]}$$

Бу ерда: v — ферментатив реакция тезлиги; S — субстратнинг концентрацияси; K_m — фермент-субстрат комплекси ҳосил бўлиш реакциясидаги диссоциланиш константаси (Михаэлис константаси).

Формуладан ферментатив реакция тезлигини шу фермент-субстрат системани характерловчи фақат иккита кўрсаткич: максимал тезлик (V) ва Михаэлис константаси (K_m) ёрдамида ифодалаш мумкин эканлиги кўриниб турибди.

Михаэлис-Ментен тенгламаси билан чизиладиган графикда экспериментал йўл билан олинган эгри чизиққа ўхшаш шакл (тенг ёнли гипербола) ҳосил бўлади. Бу эгри чизиқ 28-расмда келтирилган.

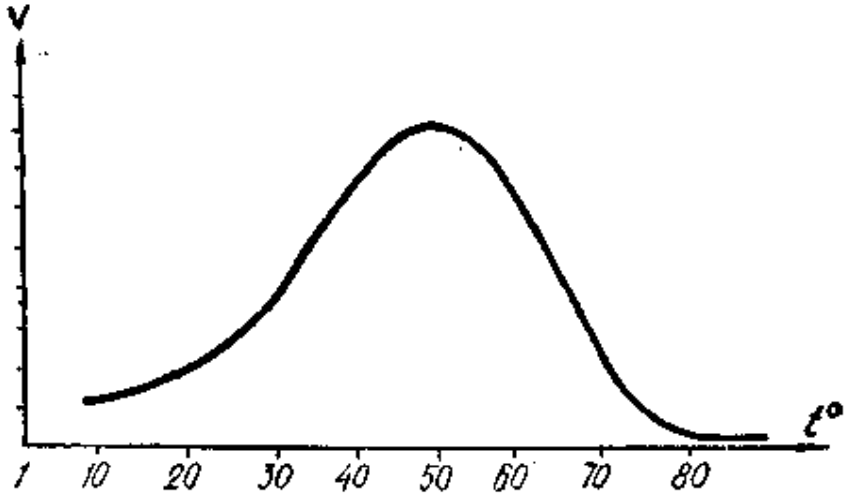
Демак, Михаэлис константаси реакция тезлиги (v) максимал тезлик (V) нинг ярмини ташкил қилган вақтдаги субстрат концентрациясининг қийматига тенг. Бу константа ферментатив реакцияларни ўрганишда муҳим аҳамиятга эга, чунки у фермент-субстрат комплексининг парчаланиш даражасини ифодалайди. Фермент-субстрат комплекси (ES) ҳосил бўлиши қанча юқори бўлса, Михаэлис константаси шунча кичик бўлади ва аксинча.

Шундай қилиб, ферментатив реакцияларда, аввало, фермент билан субстрат ўртасида беқарор оралиқ комплекс ҳосил бўлади. Бу комплекс ўта беқарор ва жуда тезлик билан парчаланиб кетиши туфайли уларни ажратиб олиш ва ўрганиш анча қийин. Бироқ шунга қарамасдан, оптик усуллар (масалан, спектрофотометрия) ёрдамида фермент-субстрат комплексининг мавжудлигини аниқлаш мумкин. Масалан, ўсимликларда кўп учрайдиган пероксидаза ферменти таркибида бўлган темир-порфирин простетик группа ультрабинафша спектрнинг маълум қисмидаги нурларни ютиш хусусиятига эга.

Пероксидаза субстрат билан қўшилгандан кейин нурни ютиши натижасида ҳосил бўлган эгри чизиқ ўзгаради. Реакция тамом бўлгач, спектр яна ўзининг аввалги ҳолатига қайтади. Фермент-субстрат комплекси ҳосил бўлишида молекуланинг ҳамма қисми эмас, балки актив марказ таркибига кирадиган маълум функционал группалар иштирок этади.

Юқорида айтиб ўтилганидек, ферментлар оқсил табиатли бирикмалар ҳисобланади ва шу сабабли оқсилларга хос бўлган барча хусусиятларга эга. Шу билан бирга фақат уларнинг ўзига хос бўлган бир қатор хусусиятлари ҳам бор. Булар ферментларнинг термолабиллиги, спецификлиги, муҳит pH нинг ўзгаришига нисбатан сезувчанлиги, активатор ва ингибиторларнинг таъсирига мойиллиги ва ҳоказолардир.

Ферментларнинг термолабиллиги. Одатда, температура кўтарилиши билан химиявий реакцияларнинг, шу жумладан, ферментлар ёрдамида катализланувчи реакцияларнинг тезлиги ҳам ортиб боради. Бироқ маълум температурада ферментлар қайтмас денатурацияга учраши туфайли активлигини йўқотади. Шу сабабли ферментатив реакцияларнинг тезлиги температуранинг кўтарилиши билан аввал ортиб боради, кейин эса маълум *температура оптимуми* деб аталадиган нуқтани ўтгандан сўнг кескин пасайиб кетади. Ферментларнинг активлигига температуранинг таъсирини график тарзда ифодаласак, у қуйидагича кўринишда бўлади (29- расм).



29- расм. Ферментатив реакция тезлигининг температурага боғлиқлигини ифодаловчи график.

График бўйича, ферментнинг каталитик активлиги маълум температурагача (50° гача) ортиб боради. Бунда температура ҳар 10° га ортганда, ферментатив реакция 2—3 баравар тезлашиши аниқланган. Температура 50° дан ошгандан сўнг, ферментатив хусусиятга эга бўлган оқсилларнинг денатурацияга учраши бирданига ортиб кетади ва натижада ферментнинг активлиги кескин пасаяди.

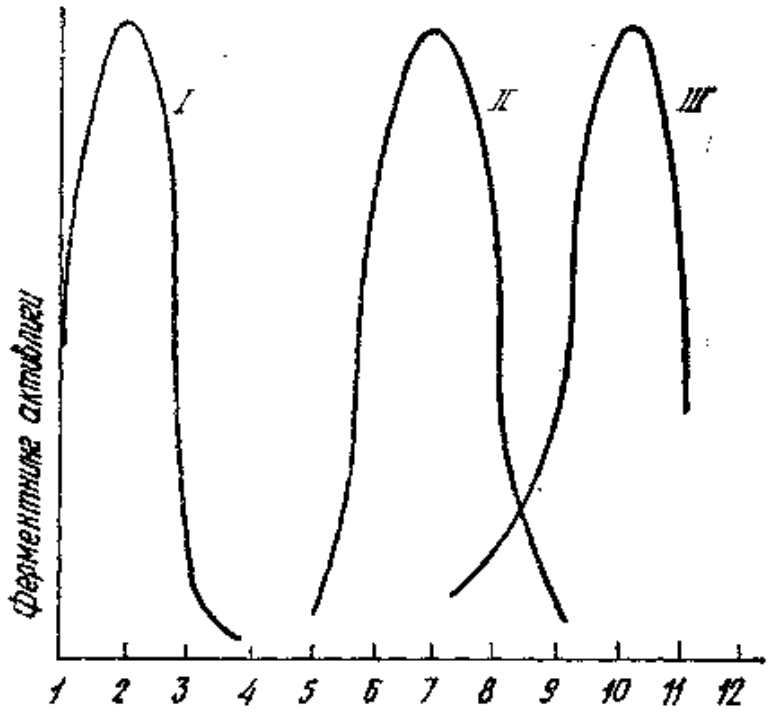
Ферментнинг каталитик активлиги максимал бўлган температура унинг *температура оптимуми* дейилади. Ҳар бир фермент муайян оптимал температурага эга. Ферментларнинг активлигини ўрганишдан олдин уларнинг активлиги энг юқори бўлган температурани аниқлаш керак. Ўсимликлар таркибидаги ферментларнинг температура оптимуми 40°—60° га тенг бў-

лади. Лекин баъзи ферментлар бундан мустасно. Масалан, оқсилларни гидролизловчи папаин ферментининг оптимал температураси 80° га тенг. Каталаза ферментининг оптимал температураси 0°—10° га тенг бўлиб, бундан юқори температурада ферментатив хусусиятга эга бўлган оқсил инактивацияга учрайди.

Ферментатив реакцияларнинг оптимал температураси (температура оптимуми) доимий эмас, у реакциянинг давом этиш вақтига қараб ўзгариб туради. Масалан, қисқа вақт ичида кечадиган химиявий реакцияларнинг температура оптимуми анча юқори бўлади. Паст (0° дан паст) температураларда ферментларнинг активлиги пасаяди ёки улар ўз таъсирини бутунлай тўхтатади. Бироқ бунда улар таркибида ҳеч қандай ўзгариш рўй бермайди, яъни денатурацияга учрамайди. Масалан, қиш фаслида температура нолдан паст бўлганда ҳам ўсимликларнинг ҳаёт фаолияти бутунлай тўхтамайди, аммо кескин равишда сусайиб кетади. Баҳорда эса кучаяди ва шу билан бирга улардаги фермент системаларининг активлиги ортади. Таркибида актив ферментлар тутувчи мева ва сабзавотларни, озиқ-овқат маҳсулотларини узоқ вақт давомида совуқ хоналарда ва махсус совиткичларда 0° дан паст температурада сақлаш мумкин. Чунки бундай шароитда улар таркибидаги ферментларнинг активлиги жуда паст бўлади ва улар бузилмасдан сақланади.

Муҳитнинг фермент активлигига таъсири. Ферментларга хос хусусиятлардан бири улар муҳит pH нинг ўзгаришини сезувчанлигидир, яъни ҳар бир фермент муҳит pH нинг маълум қийматида максимал активликка эга бўлишидир. Одатда, бу қиймат *pH оптимуми* деб аталади. Кўп ферментлар нейтрал шароитда максимал даражада актив бўлади. Баъзи ферментлар кучсиз кислотали ёки кучсиз ишқорий шароитда яхши таъсир кўрсатади. Ўша ишқорий ёки ўта кислотали шароитда таъсир этадиган ферментлар кам учрайди. Ҳозиргача маълум бўлган кўп ферментларнинг pH оптимуми аниқланган (30-расм).

Муҳит pH нинг ферментатив реакциялар тезлигига кўрсатадиган таъсири фермент молекулалари таркибида ионланиш хусусиятига эга бўлган жуда кўп функционал группалар мавжудлигига боғлиқ. Буларга карбоксил, гидроксил, сульфогидрил ва бошқа группалар киради. Муҳит pH нинг ўзгариши натижасида группаларнинг ионланиш даражаси ва шу билан бирга фермент молекулаларининг заряди ҳам ўзгаради. Бунда айниқса актив марказ таркибига кирадиган ёки унга яқин жойлашган функционал группаларнинг ионланиш хусусияти катта аҳамиятга эга. Ферментларнинг таъсир этиш характери кўпинча субстрат ва реакцияда иштирок этадиган бошқа моддалар хусусиятига ҳам боғлиқ бўлади. Чунки бу моддалар ҳам кучсиз электролитлар бўлиши мумкин ва шу сабабли ионланиш хусусиятига эга бўлади. Бинобарин, муҳит pH нинг ўзгариши бу моддаларга ҳам таъсир этади ва фермент активлигининг ўзгаришига сабаб бўлади. Шундай қилиб, ферментларнинг pH оп-



30-расм. Муҳит pH нинг фермент активлигига таъсири.

тимуми уларни характерловчи муҳим кўрсаткичларидан бири ҳисобланади.

Ферментларнинг активаторлари ва ингибиторлари. Ферментларнинг активлигига температура ва pH дан ташқари, реакцион муҳитда иштирок этаётган бир қатор химиявий моддалар ҳам таъсир кўрсатади. Реакцион муҳитда баъзи бир ионларнинг иштирок этиши фермент-субстрат комплекси ҳосил бўлишини тезлаштиради. Бунинг натижасида ферментатив реакциянинг активлиги ортади. Бундай моддалар *активаторлар* деб аталади. Шу билан бирга ферментатив реакцияларни катализловчи моддалар реакцияда бевосита иштирок этмайди. Одатда, активатор билан фермент ўртасида қандайдир бўш химиявий боғлар ҳосил бўлиши мумкин.

Активаторлик вазифасини кўпинча катионлар бажаради. Специфик активаторларга, Na^+, K^+, Rb^+, Cs^+, Mg^{++},Ca^{++}, Zn^{++}, каби металл катионлари киради. Баъзи ферментлар активлигига битта катион таъсир этса, бошқалари активлигига иккита ва ундан ортиқ катион таъсир кўрсатади. Масалан, липаза ферментининг активлиги Ca^{++} ёрдамида оширилса, аденозинтрифосфатаза ферментининг активлиги тўлиқ намоён бўлиши учун бир вақтнинг ўзида K^+, Na^+, Mg^{++}, Ca^{++} катионлари бўлиши керак.

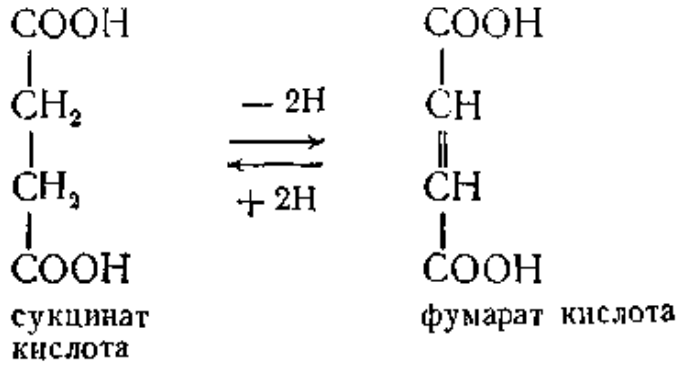
Бир хил ферментлар активлигини оширувчи моддалар бошқа ферментлар активлигига мутлақо таъсир этмаслиги ҳам мумкин. Кўпчилик катионлар бир-бирига ўхшаш таъсир қилади. Бир қатор ферментларнинг активлигини оширувчи Mg^{++} катионини кўп ҳолларда Mn^{++} билан алмаштириш мумкин. Бу

ҳодиса ионларнинг химиявий ўхшашлиги билан боғлиқ эмас, албатта. Масалан, Na^+ катиони химиявий жиҳатдан K^+ га яқин бўлишига қарамай, унинг ўрнини боса олмайди. Бу катионларнинг таъсир этиш механизми ҳар хил бўлиши мумкин. Кўп ҳолларда катионлар ферментнинг простетик группаси таркибига киради. Ундан ташқари, металл атомлари субстрат билан ферментни бир-бирига туташтирувчи кўприк вазифасини бажариши мумкин, бунда металл атоми субстратни актив марказ ёнида тутиб туради. Шу билан бирга, металл атомлари фермент-субстрат комплекси ҳосил бўлишини ёки ферментларнинг тўртламчи структураси ҳосил бўлишини осонлаштириш йўли билан ҳам ўз таъсирини кўрсатиши мумкин.

Анионлар ҳам бир қатор ферментлар активлигига таъсир этиши аниқланган. Масалан, амилаза ферментининг активлиги хлор аниони таъсирида анча ортади. Бу ферментнинг активлигига йод, бром анионлари ҳам таъсир этади. Фумараза ферментининг активлиги икки-уч валентли анионлар таъсирида ортиши аниқланган.

Ферментатив реакцияларнинг активлигини пасайтирувчи моддалар *ингибиторлар* дейилади. Ферментатив реакцияларнинг активлигини пасайтириш икки хил: конкурент (рақобатли) ва неконкурент (рақобатсиз) йўл билан амалга оширилади. Фермент активлигини рақобатли пасайтиришда реакция суръатини пасайтирувчи модда (ингибитор) субстрат рақиби ҳисобланади ва у фермент субстратни бириктириб оладиган жойга, яъни ферментнинг актив марказига бирикиб олади. Ингибитор тузилиши жиҳатдан фақат субстратга ўхшаш бўлгандагина рақобатли пасайтириш амалга оширилади.

Демак, ингибитор фақат ферментнинг актив маркази учун субстрат билан рақобатлашади. Фермент активлигини рақобатли пасайтириш қайтар характерда бўлиб, субстратнинг миқдори кўп бўлганда фермент-ингибитор комплексидан ингибиторни сиқиб чиқариши мумкин. Ферментатив реакциялар активлигини рақобатли пасайтиришга малонат кислотани мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бунда реакция қуйидагича боради:



Малонат кислота сукцинат кислотанинг гомологи бўлиб, ундан фақат битта метил группаси билан фарқ қилади, бироқ оксидланиш хусусиятига эга эмас. Агар реакцион муҳитга кўп

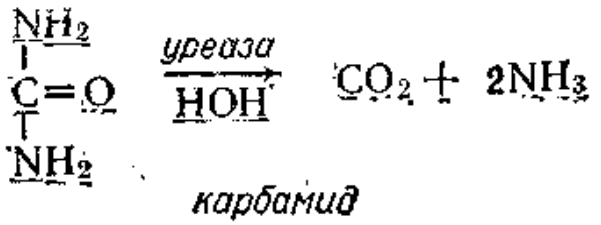
миқдорда малонат кислота қўшилса, реакция бутунлай тўхтайди. Борди-ю, шу реакцияга кўп миқдорда субстрат (сукцинат кислота) қўшилса, реакция яна давом этади.

Рақобатсиз ингибиторлар ферментларнинг актив марказига (яъни субстрат бирикадиган жойга) бирикмайди. Шунинг учун ферментнинг активлигини пасайтириш даражаси субстрат концентрациясига боғлиқ бўлмайди. Рақобатсиз ингибиторлар ферментатив реакциялар учун зарур бўлган актив группаларнинг субстратга нисбатан тутган ўрнини бузиши туфайли ва оқсил молекуласини деформацияга учратиш йўли билан ферментатив активликни пасайтиради.

Ферментатив реакцияларнинг активлигини пасайтирувчи моддалар (ингибиторлар)нинг таъсирини ўрганиш фақат назарий аҳамиятга эга бўлиб қолмай, балки катта амалий аҳамияти ҳам бор. Чунки кўп гербицидлар, инсектицидлар, дефолиантлар, стимуляторларнинг таъсири маълум фермент системаларининг фаолияти ёки улар активлигини бошқарувчи аппаратнинг бузилиши билан боғлиқ.

Ферментларнинг спецификлиги. Ферментлар тирик организмларда борадиган реакцияларни катализлайди, яъни уларнинг химиявий фаолиятини бошқариб туради. Ферментлар анорганик катализаторлардан фарқ қилиб, специфик таъсир қилиш хусусиятига эга. Уларнинг бундай спецификлиги тирик организмларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири ҳисобланади. Немис олими Эмиль Фишер иборaси билан айтганда, фермент субстратга калит қулфга тушгандек мос келиши керак. Фақат шунда у ўз таъсирини кўрсата олади. Айрим ферментлар спецификлик даражасига қараб бир-биридан тубдан фарқ қилади. Ҳозирги вақтда ферментлар спецификлигининг қуйидаги асосий турлари бор.

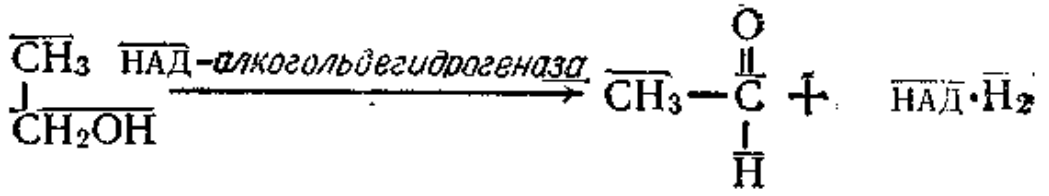
Абсолют спецификлик. Агар фермент фақат битта субстратнинг парчаланиш ёки ҳосил бўлиш реакциясини тезлаштирса, бунда у абсолют спецификликка эга бўлади. Бунга уреаза ферментини мисол қилиб кўрсатиш мумкин:



Бу фермент фақат битта модданинг — карбамиднинг карбонат ангидрид ва аммиаккача парчаланиш реакциясини катализлайди, холос. Уреаза ҳатто мочевина ҳосилаларига ҳам таъсир кўрсатмайди. Худди шундай абсолют спецификликка эга бўлган ферментларга аргиназа, сукцинатдегидрогеназа ва бошқа ферментларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

Абсолют группавий спецификлик. Бу типдаги ферментларнинг моҳияти шундан иборатки, улар бир-бирига ўхшаш тузил-

ган бирикмаларга таъсир этади. Бундай ҳолларда ферментатив реакциянинг тезлиги субстрат молекуласининг табиатига боғлиқ бўлади. Мисол учун алкогольдегидрогеназа ферментини кўриш мумкин:



Алкогольдегидрогеназа, асосан, этил спиртга таъсир этади, лекин тармоқланмаган занжирли юқори молекулалар бошқа спиртларга ҳам таъсир кўрсатиши мумкин. Мальтаза ферменти ҳам фақат мальтозани парчалаб қолмасдан, балки α-гликозид боғига эга бўлган бошқа шакарларни парчалашда ҳам иштирок этади.

Нисбий группавий спецификлик. Бундай спецификликка эга бўлган ферментлар субстрат структурасига бефарқ бўлиб, фақат улар таркибидаги химиявий боғлар типига қараб ўз таъсирини кўрсатади. Пептид боғларни гидролизловчи пептидаза ва эстераза сифатида таъсир этадиган трипсин ферменти нисбий группавий спецификликка мисол бўлади.

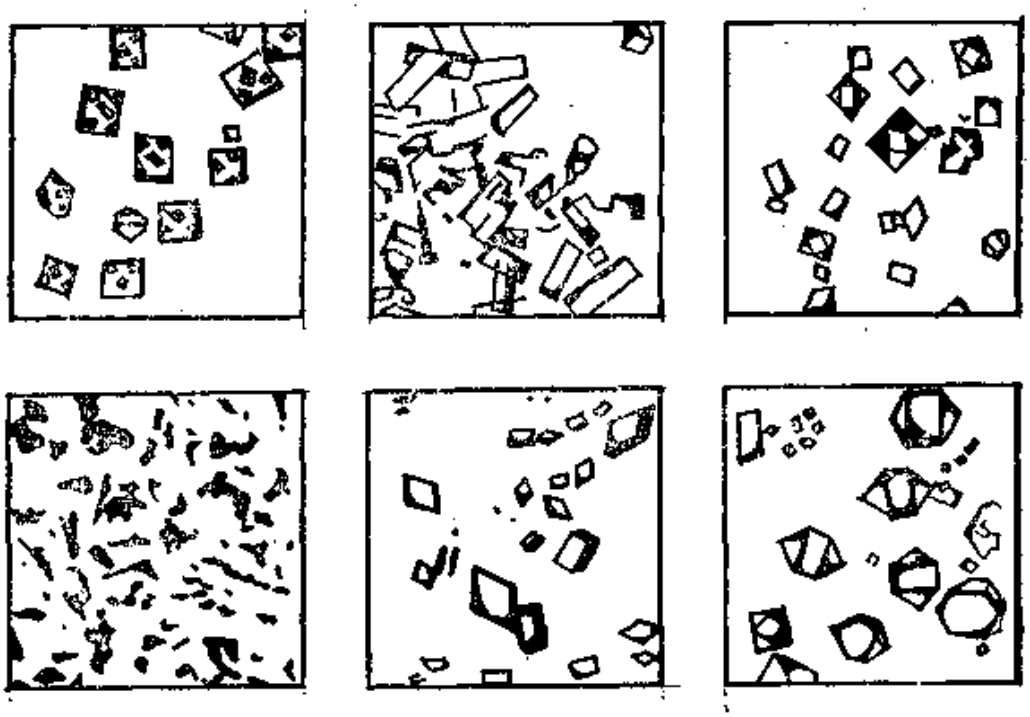
Стереохимиявий спецификлик. Бу типдаги спецификликни фақат оптик жиҳатдан актив бўлган моддаларда кузатиш мумкин. Маълумки, моддалар алмашинуви процессларида иштирок этадиган кўп табиий органик бирикмалар оптик жиҳатдан актив бўлади ва организмда бирон-бир стереоизомер сифатида учрайди. Агар реакцион муҳит икки хил изомердан ташкил топган аралашмадан иборат бўлса, стереохимиявий спецификликка эга бўлган фермент таъсирида фақат субстратнинг ярми парчаланади, холос. Масалан, протеолитик ферментлар, одатда фақат L-шаклдаги аминокислоталардан ташкил топган пептидларни парчалайди. D-шаклдаги аминокислоталарга эса таъсир этмайди. Худди шунга ўхшаш, лактатдегидрогеназа ферменти ҳам L-лактат кислотанинг оксидланиш реакциясини катализлайди, D-шаклдаги кислотага таъсир этмайди.

Ферментлар фақат L- ёки D-шаклдаги изомерларга эмас, балки цис-транс-изомерларга нисбатан ҳам спецификликка эга. Масалан, фумаратдегидрогеназа ферменти фақат транс-изомер ҳисобланган фумарат кислотага ўз таъсирини кўрсатади ва цис-изомер ҳисобланган малеинат кислотага таъсир қилмайди.

Шундай қилиб, ферментларнинг спецификлиги уларнинг энг асосий хусусиятларидан биридир. Ферментларнинг спецификлигини ўрганиш ферментатив реакциялар механизмини аниқлашда катта аҳамиятга эга.

Тирик организмларда борадиган ҳар қандай химиявий реакция битта фермент ёрдамида катализланади. Агар ҳайвонлар, ўсимликлар ва микроорганизмларда бир хил реакцияни катализловчи ферментлар ўз хусусияти билан бир-биридан фарқ қилишини ҳисобга олсак, табиатда мавжуд бўлган специфик индивидуал ферментларнинг умумий сони бир неча юз минг ва ҳатто миллионгача етиши ўз-ўзидан маълум. Шунинг учун ферментларни маълум тартибга солиш, яъни классификациялаш анча қийин.

Ҳозир 1000 дан ортиқ хилма-хил индивидуал ферментлар бўлиб, уларнинг сони тобора ортиб бормоқда. Дастлабки даврда ферментларга оддий ва ихтиёрий ном берилган ва бу ном уларнинг кўпчилигида ҳозиргача сақланиб қолган. Кейинчалик ферментларнинг сони ортиб борган сари уларга бошқача номлар бериладиган бўлди. Бунда фермент номи у таъсир қиладиган субстратнинг латинча номига «аза» қўшимчасини қўшиш билан ҳосил қилина бошланди. Масалан, сахарозани парчаловчи фермент сахароза, оқсилларни (протеинни) парчаловчи фермент протеиназа деб номланган ва ҳоказо (31-расм).



31-расм. Ўсимликлардан ажратиб олинган айрим ферментлар.

1961 йили Москвада Халқаро биохимия иттифоқи томонидан тузилган комиссия ферментлар классификацияси ва номенклатурасини ишлаб чиққан. Ферментларнинг бир-биридан фарқ қиладиган ўзига хос хусусиятларидан бири улар катализ қиладиган химиявий реакциялардир. Шу сабабли, комиссия таклиф

қилган классификацияга ферментнинг худди ана шу хусусияти асос қилиб олинган.

Янги классификацияда ферментлар катализ қилинувчи реакциялар турига қараб синфларга бўлинади. Ҳар бир фермент ўз номига эга бўлиб, бу ном субстратнинг номини ҳамда реакциянинг турини аниқловчи ва *«аза»* қўшимчасига эга бўлган сўздан иборат. Масалан, мочевинани гидролизловчи ферментнинг номи янги классификация бўйича *карбоамид-амидогидролазадир.* Кўпчилик субстратлар мураккаб тузилганлиги учун ферментларнинг номи ҳам ҳаддан ташқари узун бўлиб кетади. Шу сабабли янги классификацияда систематик номлар билан бир қаторда ишчи (тривиаль) номлар ҳам сақланиб қолган. Масалан, *карбоамид-амидогидролаза* ферментининг ишчи номи *уреазадир.*

Комиссия ферментлар классификацияси билан узвий боғлиқ бўлган номерация системасини ҳам ишлаб чиқди. Бу номерацияга кўра, ҳар бир фермент тўртта сондан иборат бўлган шифрга эга. Шифрдаги сонлар қуйидаги принципда тузилган.

Биринчи сон ферментлар асосий синфлардан қайси бирига тааллуқли эканлигини билдиради. Классификацияга мувофиқ, ферментларнинг ҳаммаси қуйидаги 6 та асосий синфга бўлинади:

1. Оксидоредуктазалар
2. Трансферазалар
3. Гидролазалар
4. Лиазалар
5. Изомеразалар
6. Лигазалар (синтетазалар)

Ҳар бир асосий синф ўз навбатида бир неча кичик синфга бўлинади.

Шифрдаги иккинчи сон ана шу кичик синфларни ифодалайди. Бу кичик синф оксидоредуктазаларда донорлардаги оксидланувчи группани (1=СН—ОН группа; 2-альдегид ёки кетон группа ва ҳоказо); трансферазаларда эса кўчирилувчи группани; гидролазаларда гидролизга учраган боғлар турини ифодалайди. Ҳар бир кичик синф ўз навбатида янада кичикроқ синфларга бўлинади.

Шифрдаги учинчи сон ана шу кичик синфларнинг синфчаларини билдиради. Бу синфчалар оксидоредуктазаларда реакцияда иштирок этувчи акцепторнинг турини ифодалайди (1=НАД ёки НАДФ, 2-цитохром, 3-кислород ва ҳоказо). Шундай қилиб, шифрдаги 3 та сон ферментнинг қайси турга мансублигини аниқ кўрсатади. Масалан, 1, 2, 3 — донори альдегид ёки кетон бўлган ва акцептори молекуляр кислород бўлган оксидоредуктаза эканлигини билдиради.

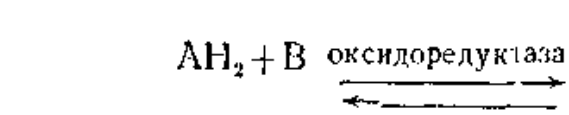
Шифрдаги тўртинчи сон синфчалардаги ферментларнинг тартиб номерини ифодалайди. Масалан, уреаза фермен-

тининг шифри 3.5.1 5. Охирги сон ферментнинг тартиб номери. Шундай қилиб, шифр ферментнинг рўйхатдаги ўрнини аниқ ифодалайди.

Оксидоредуктазалар

Оксидоредуктазалар организмларда борадиган ҳар хил оксидланиш қайтарилиш реакцияларини катализловчи ферментлардир. Бу реакциялар биологик оксидланишнинг асосини ташкил этади, бинобарин, улар нафас олиш ва ачиш процесслари билан ҳам боғлиқ.

Оксидланиш реакциялари субстратдан (донордан) водород атомлари ёки электронларни ажратиш билан, қайтарилиш реакциялари водород атомларини (электронларни) акцепторга бириктириш билан боради. Агар донорни *А* ҳарфи билан, акцепторни *В* ҳарфи билан ифодаласак, оксидланиш-қайтарилиш реакциялари қуйидаги умумий кўринишда бўлади:



$$AH_2 + B \underset{\longleftarrow}{\xrightarrow{\text{оксидоредуктаза}}} A + BH_2$$

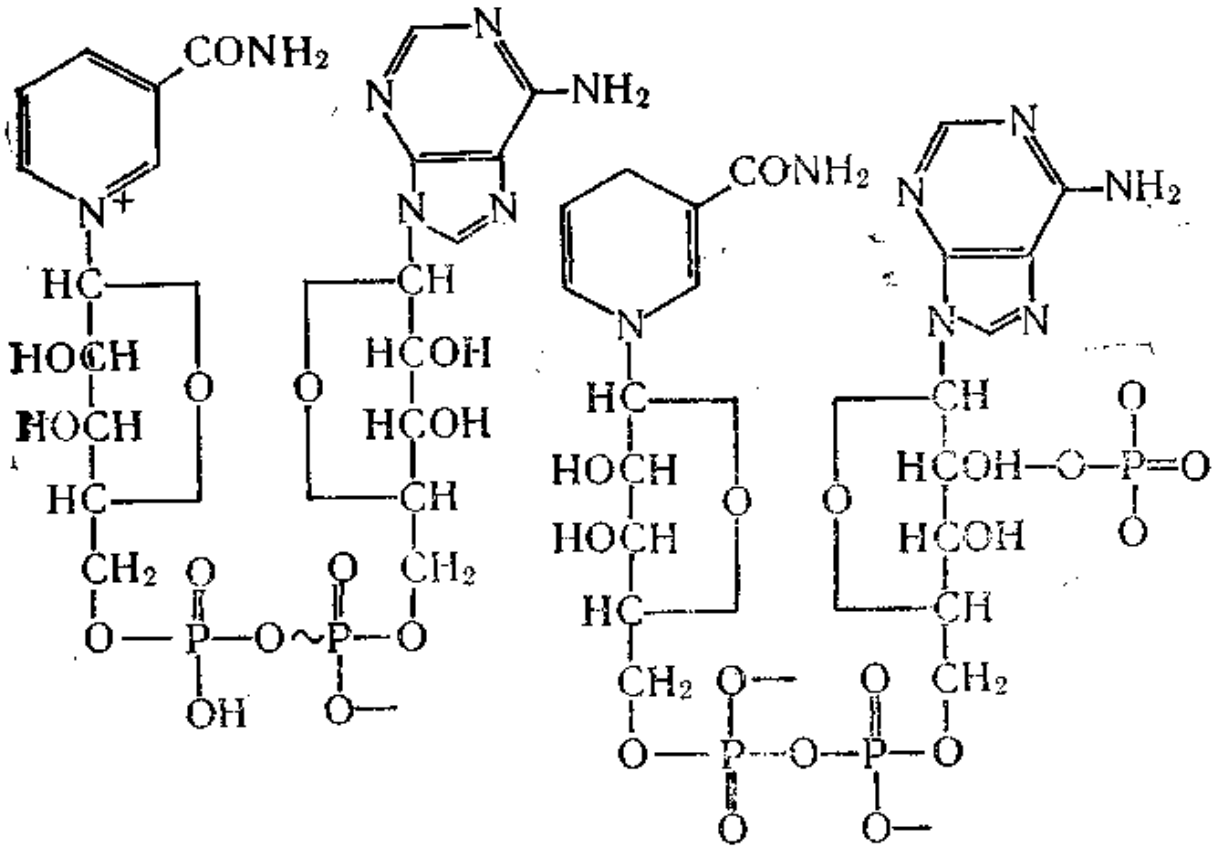
АН — водород донори, В — водород акцептори.

Оксидоредуктазаларга дегидрогеназалар, оксидазалар, цитохром-редуктазалар ва пероксидазалар киради. Булар таркибидаги специфик коферментлар ва простетик группалар билан бир-биридан фарқ қилади.

Дегидрогеназалар. Бирор модда молекуласидан (субстратдан) водород атомларини ажратиш (дегидрогенлаш) йўли билан борадиган жамики реакциялар дегидрогеназа ферментлари иштирокида катализланади. Водород атомлари ёки электронларни бевосита кислород атомига узатувчи ферментлар аэроб *дегидрогеназалар* ёки *оксидазалар* деб аталади. Анаэроб дегидрогеназалар водород атомларини ёки электронларни молекуляр кислородга узатмай, балки бошқа оралиқ акцепторларга беради. Таркибидаги коферментлар характерига қараб, уларни никотинамидли ва флавинли дегидрогеназаларга бўлиш мумкин.

Никотинамидли дегидрогеназалар. Бу ферментлар икки компонентли бўлиб, диализ қилинганда осонлик билан оқсил ва оқсил бўлмаган қисмга (коферментга) ажралади. Никотинамидли ферментларнинг актив группасини витамин РР (никотинат кислотанинг амиди) ташкил қилади. Бу ферментлар коферменти, асосан, иккита динуклеотиддан, яъни никотинамидадениндинуклеотид ёки НАД (эски номи дифосфопиридин нуклеотид — ДПН) ва никотинамид-адениндинуклеотид фосфат ёки НАДФ (эски номи трифосфопиридиннуклеотид — ТПН) дан иборат.

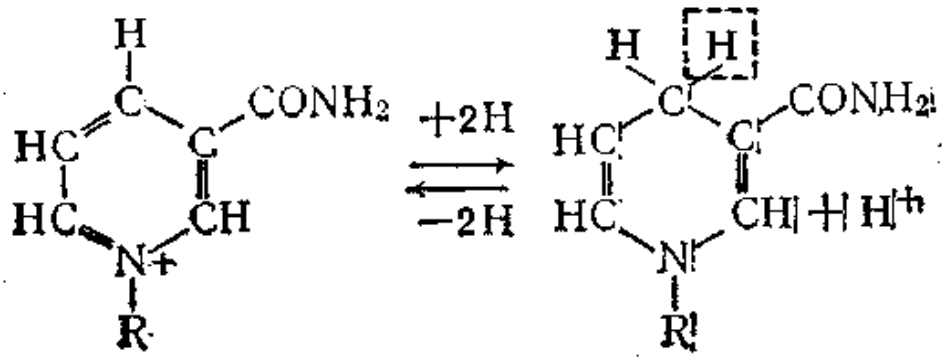
НАД иккита нуклеотиддан ташкил топган бўлиб, улардан бири никотинамид, D-рибоза фосфат кислотадан, иккинчиси



НАД НАДФ

аденозин-монофосфат кислотадан ташкил топган. НАДФ ҳам худди шундай тузилган, фақат унда бир молекула ортиқча фосфат кислота бўлиб, у рибозанинг иккинчи углерод атомига бириккан бўлади.

Водород атомининг кўчишида НАД нинг актив группаси ҳисобланган никотинат кислотанинг амиди муҳим аҳамиятга эга. Субстратдан ажратилган иккита водород атомининг биттаси, одатда, никотинамиднинг тўртинчи ҳолатидаги углерод атомига (C_4), иккинчи водороднинг электрони эса пиридин ҳалқадаги азотга кўчади ва бир вақтнинг ўзида ҳосил бўлган эркин протон реакцион муҳитга ўтади:



Реакцияни схема шаклда қуйидагича ифодалаш мумкин:

$$AH_2 + НАД^+ \rightleftarrows A + НАД{\cdot}H + H^+$$

Агар реакцион муҳитда нуклеотидлараро фосфат группадаги манфий зарядланган кислород протон (H^+) ни бириктириб олишини ҳисобга олсак, юқорида кўрсатилган формулани қуйидагича ифодалаш мумкин:

$$AH_2 + НАД^+ \rightleftarrows НАД{\cdot}H_2$$

Никотинамидли ферментлар турли субстратлардан (спиртлар, альдегидлар, дикарбон ва кетокислоталар, аминлар ва бошқа бирикмалардан) водород атомини ажратиб, бу бирикмаларни оксидлайди. Барча никотинамидли ферментлар анаэроб дегидрогеназалардир, яъни улар субстратдан олинган водород атомларини кислородга бермай, балки нафас олиш занжирида ўзига яқинроқ жойлашган ферментга ўтказади. Анаэроб дегидрогеназалар барча ўсимликлар ҳужайрасида учрайди. Қуйида шу ферментларнинг вакили бўлган алкогольдегидрогеназа (1.1.1.1.) билан танишамиз.

Ферментнинг систематик номи алкоголь-НАД-оксидоредуктазадир. У этил спиртни ацетатальдегидгача оксидлайди. Юқорида айтилганидек, ферментнинг актив қисмини НАД ташкил қилади:

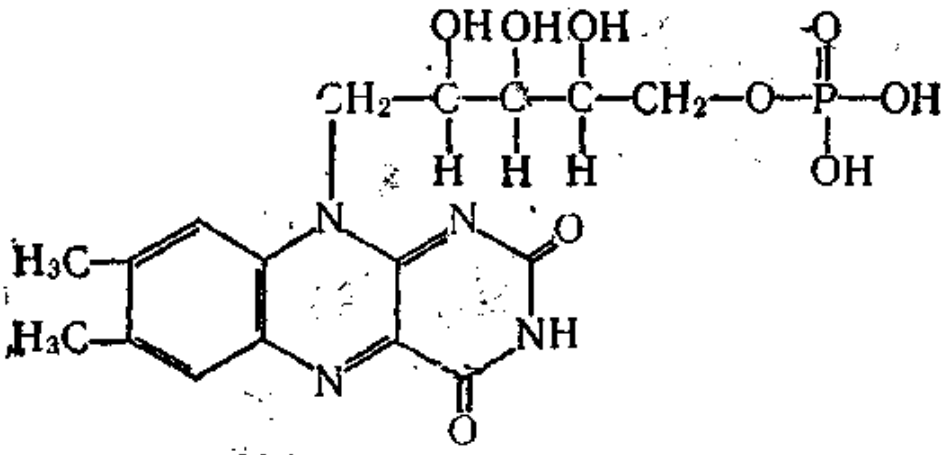
$$\underset{\text{этил спирт}}{CH_3{-}CH_2OH} \xrightleftharpoons{НАД^+} \underset{\text{ацетатальдегид}}{CH_3{-}C{<}^{O}_{H}} + НАД{\cdot}H_2$$

Бу реакция спиртли ачиш процессида муҳим аҳамиятга эга.

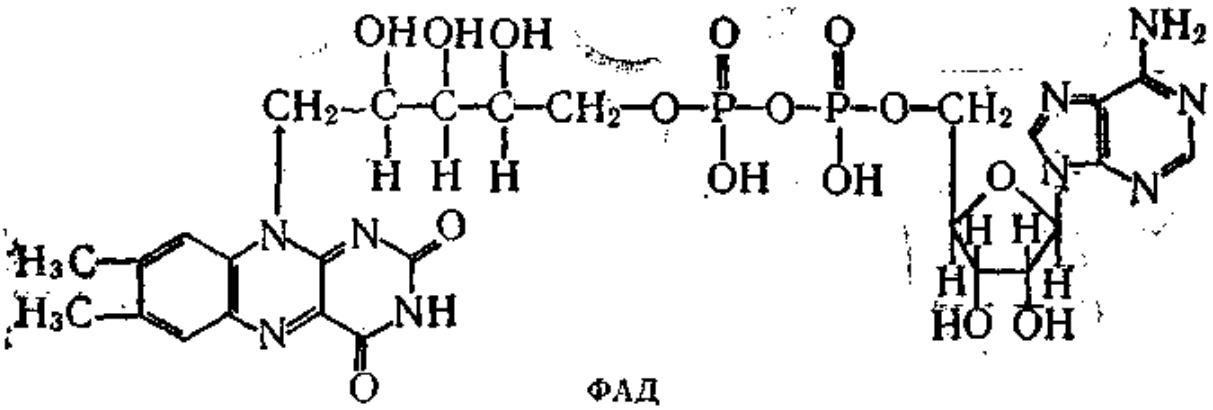
Флавинли ферментлар. Қайтарилган никотинамидли дегидрогеназалар ($НАД{\cdot}H_2$, $НАДФ{\cdot}H_2$) водород атомини флавинли ферментларга ўтказади. Флавинли ферментлар ҳам икки компонентли бўлиб, уларнинг актив қисмини B_2 витамин ёки рибофлавин ташкил этади. Ферментнинг актив қисми оқсил қисм билан мустаҳкам бириккан, бинобарин, диализ йўли билан уларни бир-биридан ажратиб бўлмайди. Шу сабабли бу ферментлар *флавопротеидлар* деб ҳам аталади.

Ҳозиргача 40 га яқин флавинли ферментлар аниқланган бўлиб, уларнинг актив қисмини флавинмононуклеотид (ФМН) ташкил этади. Бироқ кўпчилик флавинли ферментларнинг актив қисми флавинадениндинуклеотид (ФАД) дан иборат. Флавинли ферментларнинг асосий биологик функцияси қайтарилган никотинамидли ферментлардан водород атомини ёки электронларни қабул қилиб, нафас олиш занжирининг навбатдаги компоненти ҳисобланган убихинон (кофермент Q) га узатишдан иборат. Шу сабабли флавинли ферментлар нафас олиш зан-

жирида НАД ва убихинон орасида жойлашган. Баъзи бир флавинли ферментлар водород атомларини бевосита субстратдан қабул қилиб олиши мумкин. Масалан, сукцинат кислотанинг оксидланишида водород атомлари бевосита ФАД га кўчирилади:

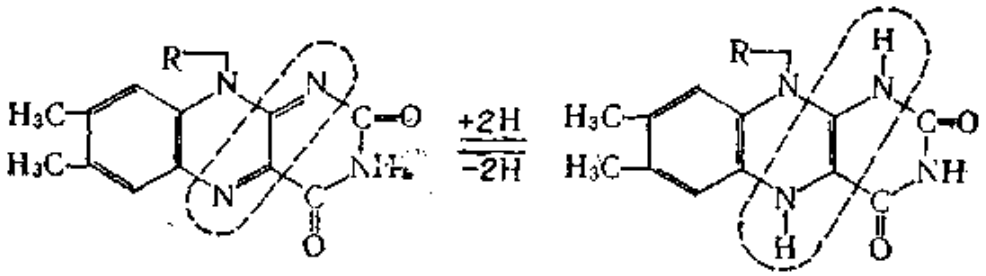


ФМН



ФАД

Рибофлавиннинг актив группаси изоаллоксазин ҳалқадан иборат бўлиб, у осонлик билан оксидланиб-қайтарилиб туради:

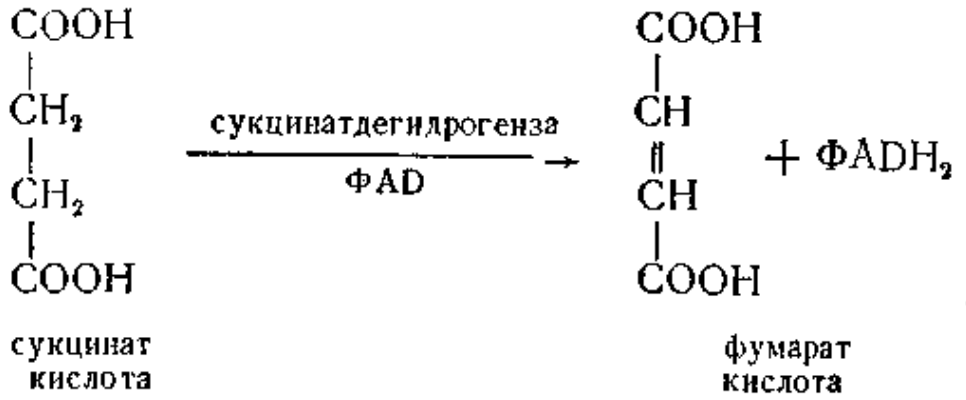


Бу реакцияда водород атомлари ҳалқадаги иккита азот атомига бирикади. Схемада азот атомига бириккан водородлар пунктир чизиқ билан кўрсатилган.

Флавинли ферментлар нафас олиш процессида асосан қайтарилган НАД·H_2 дан водород атомларини қабул қилиб олади, яъни никотинамидли ферментларни оксидлайди. Бу реакцияни схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

$$НАД \cdot H_2 + ФП \rightleftharpoons НАD + ФП \cdot H_2$$

Флавинли ферментлар сукцинат кислотанинг фумарат кислотагача оксидланиш реакциясини ҳам катализлайди. Бу реакция сукцинатдегидрогеназа ферменти (1.3.99.1) иштирокида тезлашади:



Цитохром система. Флавинли ферментлар билан эркин кислород ўртасида яна бир оралиқ ферментлар группаси — *цитохром система* мавжуд. Цитохромлар биринчи марта Д. Кейлин томонидан аниқланган. Барча цитохромлар икки компонентли ферментлар бўлиб, простетик группа (темирпорфирин ҳалқа) нинг специфик оқсил билан бирикишидан ҳосил бўлган.

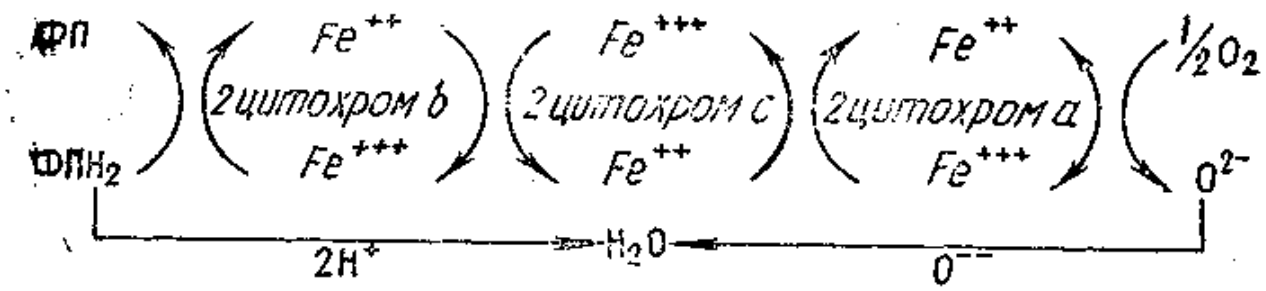
Ҳозиргача 20 га яқин цитохром аниқланган бўлиб, ҳар бир хилдаги цитохром ёзма лотин ҳарфи *a*, *b*, *c* ва *d* билан ифодаланади ва тегишли тартиб номерга эга (b_1, b_2, b_3 ва ҳоказо). Бу цитохромларнинг кўпчилиги кристалл ҳолда олинган.

Энг яхши ўрганилган цитохромлардан бири цитохром *c* дир. Бу ферментнинг молекуляр массаси 13000 га тенг. Цитохром *c* нинг гемини группаси оқсил қисм билан мустаҳкам боғ ҳосил қилади.

Цитохромлар оксидланган ва қайтарилган шаклларда учрайди ва осонлик билан бир-бирига ўтиб туради. Бунда улар таркибидаги темирнинг валентлиги ўзгариб, икки ва уч валентли ҳолатларда бўлади.

Цитохром система қайтарилган флавопротеидлардан водород атомларини қабул қилмайди, лекин водород атомларидан ажралган электронларни қабул қилиш хусусиятига эга. Бунинг натижасида оксидланган цитохромлар қайтарилган шаклга ўтади. Цитохром таркибидаги уч валентли темир атомлари икки валентли темир атомларига айланади. Электронлар цитохром система орқали ўтиб, кислород атоми билан бирикади ва активлашган кислород ҳосил бўлади. Ўз навбатида, активлашган кислород протон (H^+) билан бирикиб, сув ҳосил қилади. Демак, цитохром система водород акцептори эмас, балки электронлар акцептори ҳисобланади. Барча цитохромлар ичида молекуляр кислород билан реакцияга киришадигани цитохром a_3 дир. Шунинг учун ҳам у цитохром системанинг энг охиридан ўрин олган ва *цитохромоксидаза* деб аталган.

Цитохром системадаги цитохромлар қуйидаги кўринишда жойлашган бўлади:



Цитохромлар фақат нафас олиш эмас, балки фотосинтез процессида ҳам муҳим аҳамиятга эга.

Пероксидаза ва каталаза. Бу ферментлар ҳам оксидазалар синфига мансуб. Ҳар иккала ферментнинг актив қисмини таркибида темир атоми тутувчи гем ташкил қилади ва улар гемопротеиндардан иборат бўлади.

Пероксидаза (1.11.1.7) водород пероксид ёрдамида ҳар хил органик бирикмаларнинг оксидланишини катализловчи ферментдир. Бу фермент, айниқса, ўсимликлар таркибида кўп учрайди. У субстратдан олинган водород атомларини водород пероксидга кўчиради:

$$R\begin{matrix}H\\H\end{matrix} + H_2O_2 \xrightarrow{\text{пероксидаза}} R + 2H_2O$$

ё бўлмаса, водород пероксидни парчалаб, атом ҳолдаги актив кислород ажратади:

$$H_2O_2 \xrightarrow{\text{пероксидаза}} H_2O + O$$

Бу реакцияда, одатда, кислород эркин ҳолда ажралиб чиқмайди, у бошқа бирикмаларни, асосан, фенолларни оксидлаш учун сарфланади.

Каталаза (1.11.1.6) водород пероксиднинг сув ва молекуляр кислородгача парчаланишини катализловчи ферментдир.

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{каталаза}} 2H_2O + O_2$$

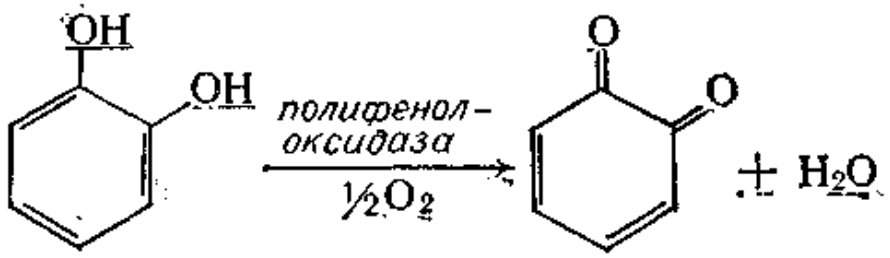
Каталаза тирик организмлар таркибидан топилган энг биринчи фермент ҳисобланади. Унинг физиологик роли ҳали жуда аниқ эмас. Оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида ҳосил бўладиган водород пероксид тирик организмлар учун заҳарли ҳисобланади. Бу модда каталаза ферменти иштирокида парчаланиб, зарарсизлантириб турилади. Ундан ташқари, каталаза ферменти фотосинтез процессида ҳам иштирок этса керак, чунки яшил ўсимликларда унинг активлиги бирмунча юқори бўлади.

Оксидазалар. Водород атомларини бевосита ҳаводаги эркин кислородга кўчирувчи аэроб дегидрогеназалар *оксидазалар* деб аталади. Бу ферментларнинг фаолияти туфайли сув ёки водород пероксид ҳосил бўлиши мумкин.

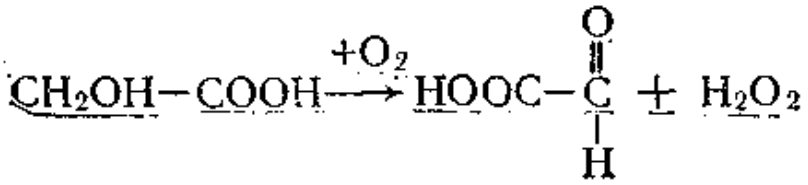
Ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган полифенолоксидаза ферменти (1.10.3.1) ни оксидазаларга мисол қилиб кўрсатиш мумкин. У ҳар хил фенолар (гидрохинон, пирокатехин, ошловчи моддалар)нинг оксидланиш реакцияларини, яъни юқорида кўрсатилган моддалардан протон ва электронларнинг кислородга кўчирилиш реакциясини катилизлайди. Полифеноллар оксидланиши натижасида хинон бирикмалар ва қорамтир рангли моддалар хосил бўлади. Масалан, олма ёки картошка кесилса, кесилган жой қорайиб қолади. Бу полифенолоксидаза ферментининг таъсири натижасидир.

Полифенолоксидаза ферменти ўсимликларнинг нафас олиш процессида муҳим аҳамиятга эга. В. И. Палладин назариясига кўра, полифенол-хинон система ўсимликларда нафас олиш процессида турли органик бирикмаларнинг оксидланишида оралиқ модда сифатида муҳим аҳамият касб этади. Бу процессда полифенолоксидаза ферментининг иштирокини қуйидагича ифодалаш мумкин:

Пирокатехининг хинонгача оксидланишини полифенолоксидаза ферментига мисол қилиб кўриш мумкин:



Ҳаводаги эркин кислород билан бевосита реакцияга киришувчи аэроб дегидрогеназаларга гликолатоксидаза (1.1.3.1) ферменти ҳам киради. Бу фермент биринчи марта П. А. Колесников томонидан ўсимликлардан топилган. Реакцияда гликолат кислота глиоксалат кислотагача оксидланади ва водород пероксид ҳосил қилади:



Бу фермент икки компонентли бўлиб, простетик группаси флавинмононуклеотид ҳисобланади.

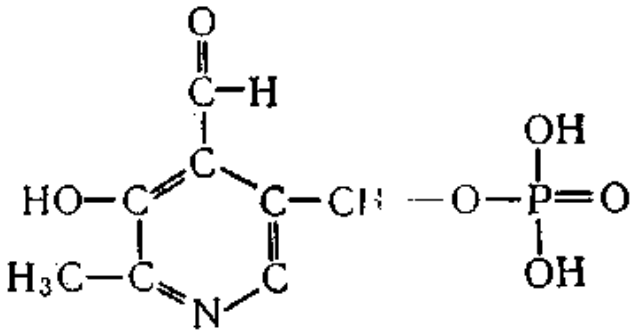
Трансферазалар

Трансферазалар маълум атомлар группасининг бир бирикмадан иккинчи бирикмага кўчишини таъминловчи ферментлардир. Бу ферментлар иштирокида катализланадиган реакциялар қуйидаги умумий схема билан ифодаланади:

$$R-A+R^1-B \rightleftharpoons R-B+R^1-A$$

Трансферазалар энг катта синфни ташкил этади, ҳозиргача уларнинг 450 дан ортиқ индивидуал тури аниқланган: кўчирилаётган группаларнинг турига қараб, булар аминотрансферазалар, фосфотрансферазалар, гликозилтрансферазалар, бир углеродли қолдиқлар (метил, формил) нинг кўчиришини таъминловчи трансферазалар ва бошқаларга бўлинади. Трансферазаларнинг кўпи фақат кофермент иштирокида каталитик активлигини кўрсатади, аммо коферментнинг характери кўчирилувчи группа томонидан белгиланади. Масалан, амин группаларнинг кўчиришда пердоксаль фосфат, шакарлар қолдиғининг кўчишида нуклеотидлар, бир углеродли қолдиқларнинг кўчишида тетрагидрофолат кислота кофермент бўлиб хизмат қилади.

Аминотрансферазалар трансферазалар синфининг муҳим группасини ташкил этади ва α-аминокислоталар амин группасининг α-кетокислоталарга кўчиши реакцияларини катизлайди. Бу реакциялар *трансаминлаш* ёки *қайта аминланиш* реакциялари деб ҳам аталади. Трансаминазалар икки компонентли ферментлар бўлиб, уларнинг актив қисмини пиридоксаль фосфат ташкил қилади. Бу фосфат кислота қолдиғи билан бириккан B_6 витаминнинг ҳосиласидир:



пиридоксальфосфат

Аминотрансфераза ферментининг таъсир этиш механизми яхши ўрганилган. Бу фермент иштирокида борадиган қайта аминланиш реакцияси 1937 йили совет олимлари А. Е. Браун-

штейн ва М. Т. Крицман томонидан очилган. Аминотрансфераза ферментлари барча тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда ҳам топилган.

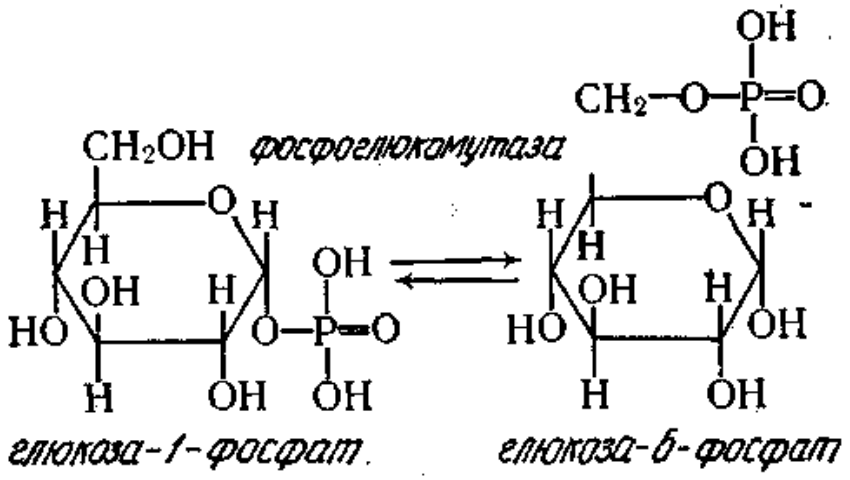
Фосфотрансферазалар фосфат кислота қолдиқларининг кўчиш реакцияларини катализлайди. Бу ферментлар тирик организмларнинг ҳаёт фаолиятида жуда муҳим аҳамиятга эга. Чунки булар иштирокида катализланувчи реакцияларда инерт ҳисобланган бир қанча органик бирикмалар химиявий жиҳатдан юқори активликка эга бўлган ва осонлик билан реакцияга киришадиган моддаларга айланади, Бу кичик синфга мансуб бўлган барча ферментлар, одатда, фосфат кислотанинг донори сифатида АТФ ёки бошқа нуклеозидтрифосфатлардан фойдаланади ва *киназалар* деб ҳам аталади.

Гексоза ва аденозинтрифосфат кислотадан гексозафосфатлар ҳосил бўлишини катализловчи фермент *гексокиназа* (2.7.1.1) деб аталади:

$$\text{АТФ} + \text{глюкоза} \xrightarrow{\text{гексакиназа}} \text{глюкоза-6-фосфат} + \text{АДФ}$$

Гексокиназа ферменти кенг тарқалган бўлиб, аксари ўсимликлар таркибида кўп учраши аниқланган. Ачитқи замбуруғлардан кристалл ҳолдаги гексокиназа ажратиб олинган.

Баъзи фосфотрансферазалар фосфат кислота қолдиғининг кўчишида АТФ ёки бошқа нуклеозидфосфатларнинг иштирок этишини талаб қилмайди. Бунга глюкоза-6-фосфатнинг глюкоза-1-фосфатга айланиш реакциясини катализловчи фермент фосфоглюкомутаза (2.7.5.1) ни мисол қилиб кўрсатиш мумкин:

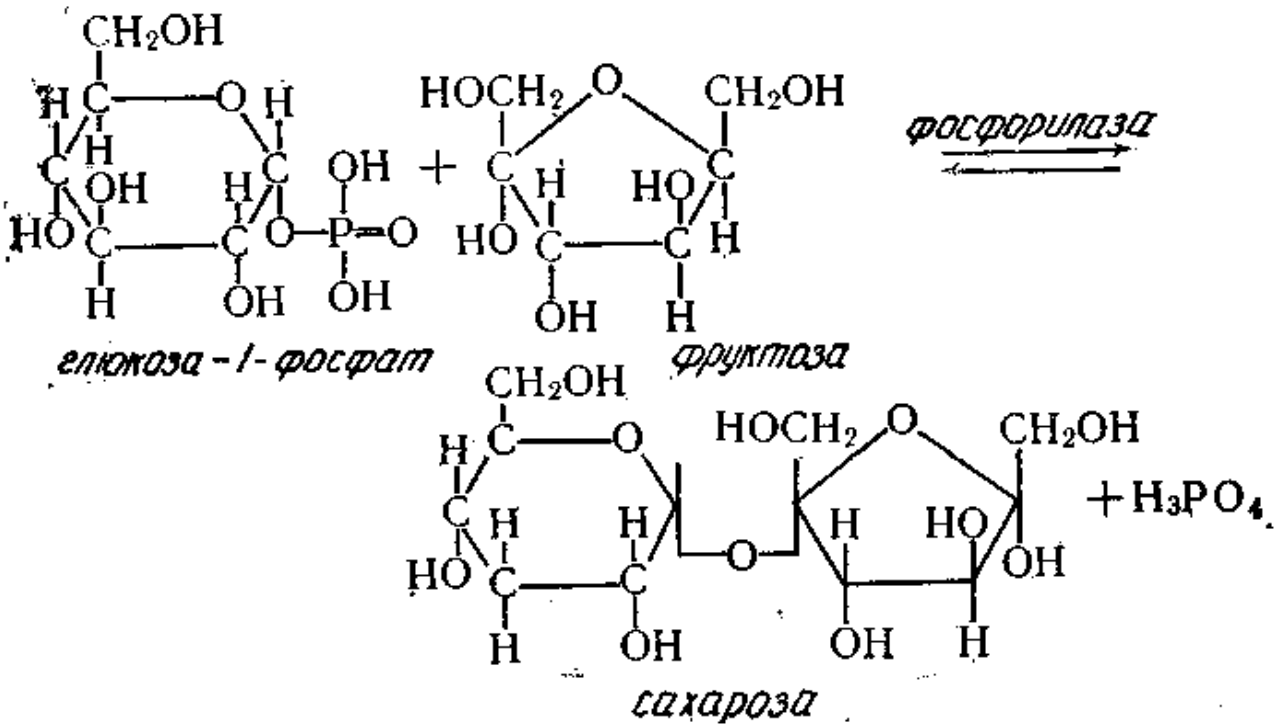


Фосфотрансферазаларга рибонуклеин кислоталарнинг парчаланишини тезлаштирадиган рибонуклеаза (2.7.7.16) ферменти ҳам мисол бўлади. Бу ферментнинг структура тузилиши тўла ўрганилган.

Гликозилтрансферазалар моносахаридлар қолдиғининг бошқа бирикмаларга кўчиш реакцияларини таъминловчи ферментлар ҳисобланади. Бу ферментлар ўсимликларда олигосахарид-

лар билан полисахаридларнинг синтезланиш реакцияларини катализлайди. Кўпинча бу группага кирадиган ферментлар *фосфорилазалар* деб ҳам аталади.

Сахароза ҳосил бўлишида фосфорилаза ферменти глюкопираноза қолдиғининг фруктоза молекуласига кўчишини таъминлайди. Реакция қуйидагича боради:



Ацилтрансферазалар ацетат кислота қолдиғи ва бошқа карбон кислоталар ацил қолдиқларининг кўчиш реакцияларини катализлайди. Мазкур ферментлар икки компонентли бўлиб, уларнинг актив қисмини коэнзим А (...-бетга қаранг) ташкил қилади. Ферментнинг актив группасида SH-группа бўлганлиги ва бу группага ацил қолдиғи бирикиши сабабли коэнзим А қисқача қилиб HS-K_0A деб ифодаланади. Ацил-K_0A қуйидагича ҳосил бўлади:

$$CH_3-COOH + HS-K_0A \xrightarrow{АТФ} CH_3-\underset{\underset{O}{\|}}{C}\sim S-K_0A + АМФ + H_2P_2O_7$$

Реакция кўп миқдорда энергия талаб қилади. Бу энергияни улар АТФ ҳисобидан олади. Ацилтрансферазалар тирик организмларда кўп учрайди, ҳозиргача 20 га яқин тури топилган.

Трансферазалар синфига мансуб бўлган ва оқсиллар, ёғлар, углеводлар алмашинувида актив иштирок этадиган бошқа ферментлар ҳам бор, улар тегишли бобларда ўрганилади.

Гидролазалар

Гидролазалар мураккаб органик бирикмаларнинг сув ёрдамида парчаланиш реакцияларини катализлайди. Улар қуйидаги умумий кўринишга эга бўлган реакцияларни тезлаштиради:

$$R-R^1 + H_2O \rightleftarrows R-OH + R^1-H$$

Бу ферментлар субстратнинг ички молекуляр боғларини узиш йўли билан ўз таъсирини амалга оширади. Гидролизга учраган субстрат характерига қараб, бу ферментлар бир неча группага бўлинади. Бу группаларнинг асосийлари эстеразалар, пептидазалар, глюкозидазалар, амидазалардан иборат бўлиб, булар ҳам ўз навбатида яна бир неча группачага бўлинади. Ҳозиргача 18 га яқин гидролаза ферментлари аниқланган.

Эстеразалар мураккаб эфир боғларнинг гидролизланиш реакцияларини катализлайди. Бу ферментлар ичида энг муҳими карбон кислота эфирларини гидролизловчи липаза (3.1.1.3.) ферментидир.

$$\begin{array}{l} CH_2-O-CO_2-R_1 \\ | \\ CH-O-CO-R_2 \\ | \\ CH_2-O-CO-R_3 \end{array} \xrightarrow[HOH]{\text{липаза}} \begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOH + \\ | \\ CH_2OH \end{array} \quad \begin{array}{l} R_1-COOH \\ R_2-COOH \\ R_3-COOH \end{array}$$

$R_1R_2R_3$ — тегишли ёғ кислоталар қолдиғи.

Ўсимликларда липазалар кенг тарқалган бўлиб, ёғлар алмашинуви кўп жиҳатдан шу ферментлар фаолиятига боғлиқ. Липаза ўсимликлар уруғида ва донида айниқса кўп бўлади ва хусусиятларига қараб бир-биридан фарқ қилади. Масалан, канакунжут уруғидан ажратиб олинган липаза ферментининг эрувчанлик даражаси жуда паст, бошоқли ўсимликлар донидан ажратиб олинган липаза эса сувда яхши эрийди. Ҳозиргача липаза тоза ҳолда олинмаган ва у мураккаб оқсил (липопротеин) деб тахмин қилинади.

Бу группадаги ферментларга барча яшил ўсимликларда кўп тарқалган хлорофиллаза (3.1.1.14) ҳам киради. Бу фермент спиртли эритмаларда хлорофилл таркибидаги фитол группани спирт қолдиғи билан алмаштиради:

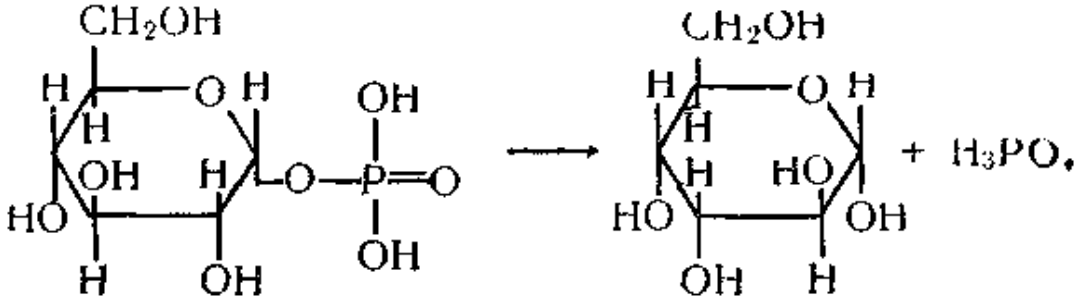
$$R-COO\cdot C_{20}\cdot H_{39} + C_2H_5OH \xrightarrow[\text{хлорофиллаза}]{} R-COO\cdot C_2H_5 + C_{20}H_{39}OH$$

Хлорофиллаза ферментининг pH оптимуми 5,9 га тенг. Бу фермент айниқса май ва сентябрь ойларида энг актив таъсир кўрсатади.

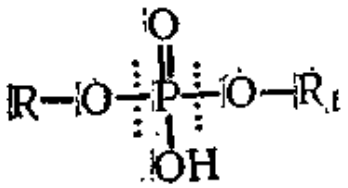
Фосфат кислотанинг мураккаб эфирларини гидролизловчи фосфатаза ферменти ҳам эстеразаларнинг муҳим вакилидир.

Фосфатазалар таъсир қилаётган субстратнинг характерига қараб 3 группага бўлинади.

Монофосфатазалар. Глицерофосфат, глюкоза-6-фосфат, рибоза-5-фосфат, седогептулоза-7-фосфатни ва фосфат кислотанинг шуларга ўхшаш моноэфирларини гидролизлайди:



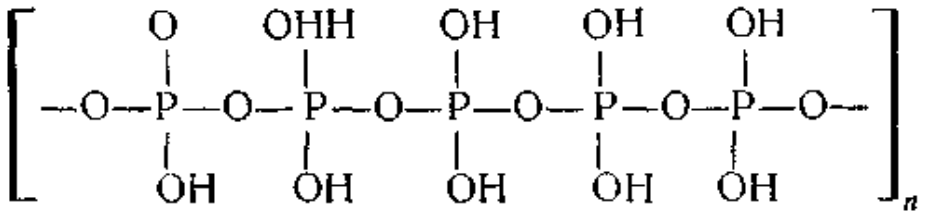
Дифосфатазалар. Бу ферментлар фосфат кислотанинг диэфирларини гидролизлайди:



Рибонуклеин кислоталарни гидролизловчи рибонуклеаза (3.1.4.9) ва дезоксирибонуклеин кислоталарнинг парчаланишини катализловчи дезоксирибонуклеаза (3.1.4.5) ферментлари дифосфатаза ферментларининг муҳим вакиллари ҳисобланади.

Полифосфатазалар. Бу группага мансуб бўлган ферментлар полифосфат бирикмаларидан фосфат кислота ажралиши реакцияларини катализлайди.

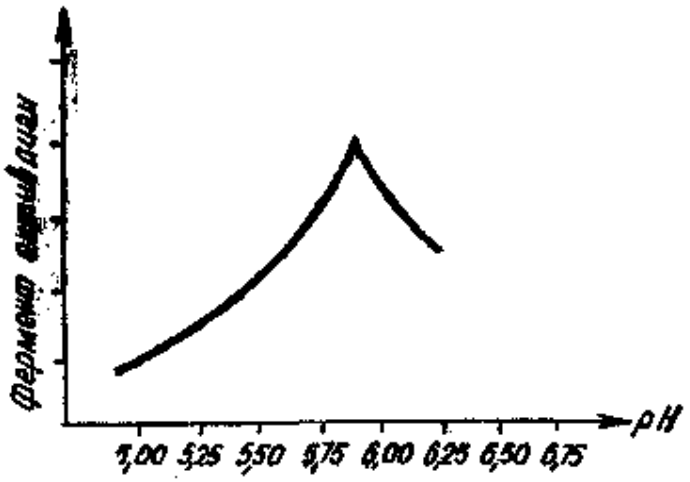
Кўпчилик тубан организмлар, кейинги йилларда эса юксак ўсимликлар, жумладан, ғўза таркибида ҳам анорганик табиатга эга бўлган макроэргик бирикмалар — полифосфатлар борлиги маълум бўлди. Бу бирикмалар таркибидаги фосфат кислоталар сони 2 дан 500 тагача етади ва у қуйидагича кўринишда бўлади:



Бу бирикмалар полифосфатаза ферментлари таъсирида гидролизланади. АТФни гидролизловчи аденозинтрифосфатаза (3.6.1.3) ферменти ҳам полифосфатазаларга мансуб.

Фитаза (3.1.3.8) ферменти ҳам полифосфатазаларга мансуб бўлиб, инозитфосфат кислотанинг Са — Mg ли тузи ҳисобланган фитиндан фосфат кислота ажралиши реакцияларини катализлайди.

Ўсимликларнинг ҳар хил қисмларида учрайдиган фосфатаза ферментлари ҳар хил муҳитда кўрсатадиган таъсирига караб, «ишқорий фосфатазалар» (pH оптимуми 8 дан юқори) ва «нордон фосфатазалар» га (pH оптимуми 6 дан паст) бўлинади (32-расм).



32-расм. Ғўза баргидаги „нордон фосфатаза" активлигининг муҳит pH га боғлиқлигини ифодаловчи график.

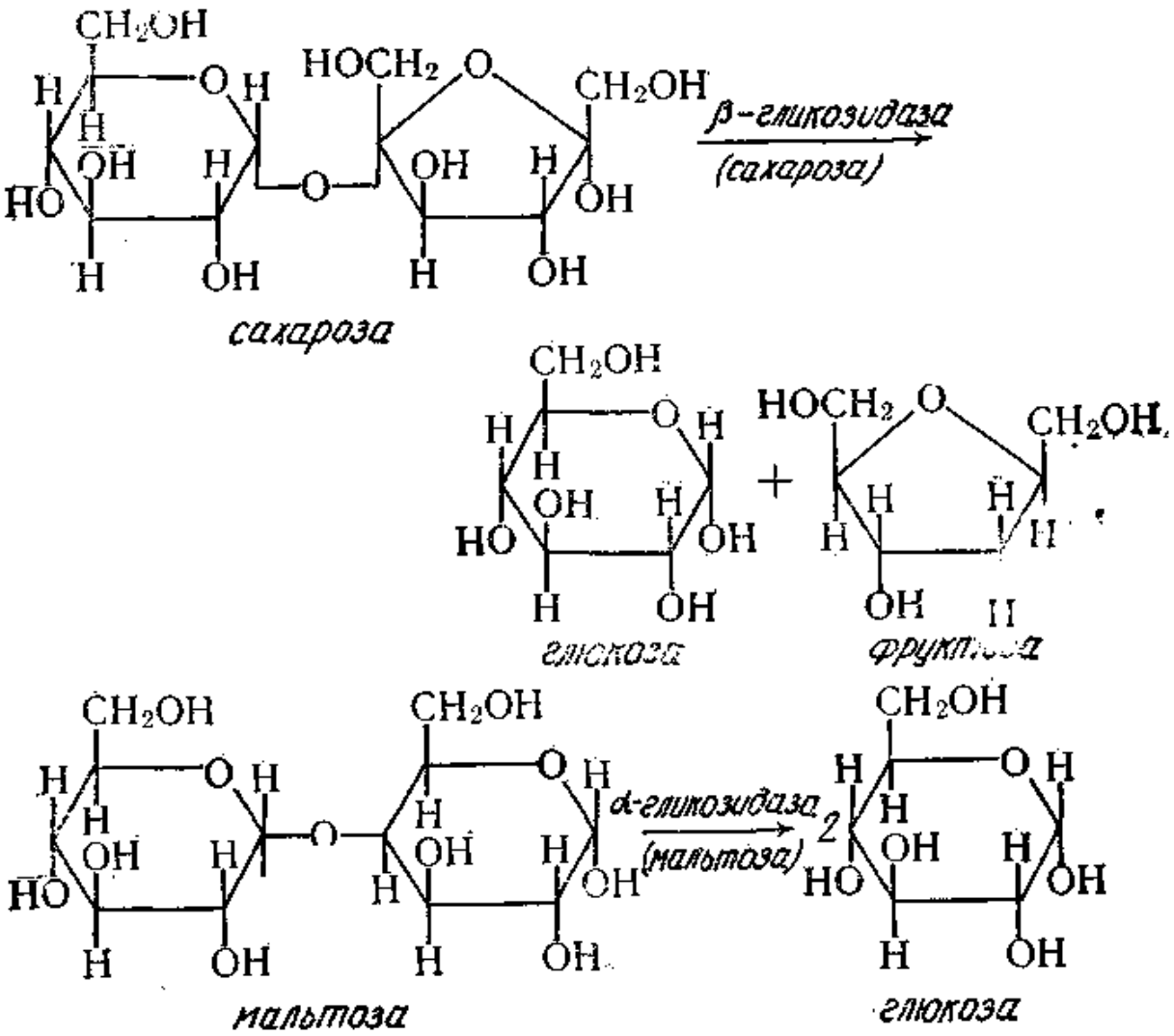
Ғўзанинг ҳар хил органларида ҳар иккала фосфатаза борлиги аниқланган бўлиб, уларнинг активлиги шароит ўзгаришига боғлиқ. Масалан, фосфор етишмайдиган ўсимликларда фосфатаза ферментларининг активлиги юқори бўлади.

Ўсимликларда моддалар ва энергия алмашинувида фосфатаза ферментлари фавқулодда муҳим аҳамиятга эга. Чунки энергетик жиҳатдан аҳамиятли ҳисобланган фосфорли бирикмалар, айниқса, шакарларнинг фосфорли эфирлари, АТФ ва бошқаларнинг турли хил синтетик процессларда иштирок этиши фосфатаза ферментларининг фаолиятига боғлиқ.

Гликозидазалар. Бу ферментлар ҳар хил гликозидларнинг, ди-, три- ва полисахаридларнинг гидролизланиш ва синтезланиш реакцияларини катализлайди. Гликозидаза ферментлари ўсимликларда кенг тарқалган бўлиб, уларни ўсимликларнинг турли қисмларида учратиш мумкин. Бу ферментлар ўта фазовий спецификликка эга, яъни улар ҳар бир моддaнинг фазовий изомерига қараб таъсир кўрсатади. Шунга кўра уларни α-гликозидаза β-гликозидаза ферментларига ажратиш мумкин.

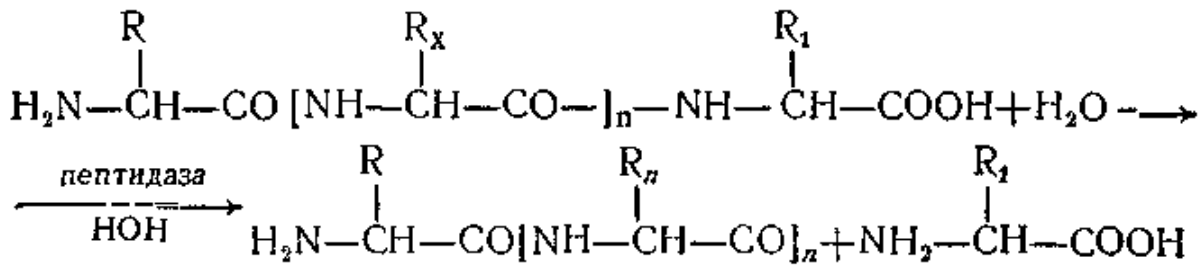
Олигосахаридларга таъсир этувчи гликозидазаларга α-гликозидаза ёки мальтаза (3.2.1.20) ни ва β-гликозидаза (3.2.1.21) ни мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бу ферментлар мальтоза ва сахарозанинг гидролизланиш реакцияларини катализлайди.

Полисахаридларга таъсир этадиган ферментларнинг муҳим вакили амилазалардир. Бу ферментлар крахмалнинг мальтозагача парчаланиш реакцияларини катализлайди. Ўсимликларда амилазанинг бир неча хили топилган бўлиб, энг кўп учрайдиган β-амилазадир (3.2.1.2). Бу фермент дони ўсимликлари уруғи униши даврида айниқса кўп бўлади ва кўпинча ўсимлик амилазаси деб аталади. Картошкадан ажратиб олинган β-амилаза ферментининг молекуляр массаси 152000 га тенг, оптимуми pH=4—5 атрофида. Бу фермент крахмал ва шунга ўхшаш полисахаридларнинг α-1,4-гликозид боғларини гидролизлаш реакцияларини катализлайди. Ўсимликлардаги бошқа полиса-



харидлар (целлюлоза, инулин, гемицеллюлоза ва бошқалар) тегишли глюкозидаза ферментлари таъсирида гидролизланади.

Пептидазалар. Бу ферментлар оқсиллар ва полипептидларнинг гидролитик парчаланиш реакцияларини катализлайди:



Демак, пептидазалар —CO—NH— боғларнинг парчаланиш реакцияларини катализлайди. Шу сабабли бу ферментлар янги классификация бўйича *пептид — гидролазалар* деб аталади.

Барча пептидазалар пептид боғларнинг гидролизланиш реакцияларини катализласа-да, лекин уларнинг бирортаси ҳам ҳамма пептидларни парчалайвермайди. Чунки пептидазалар ҳам маълум спецификликка эга бўлиб, бу хусусият парчаланадиган

пептид боғ атрофида жойлашган химиявий группаларнинг табиатига боғлиқ. Баъзи ферментлар ўз таъсирини кўрсатиши учун уч томонда жойлашган карбоксил ва амин группаларнинг иштирок этишини талаб қилмайди, бунга қарши ўлароқ, бошқа ферментларнинг таъсири учун албатта эркин учки группалар иштирок этиши зарур. Шунга кўра, пептидазалар иккита асосий группага бўлинади:

Эндипептидазалар пептид занжирининг марказий қисмига таъсир этиб, оқсил молекуласини бир неча бўлакчаларга парчалайди. Бу ферментларга пепсин, трипсин, хемотрипсин, папаин ва бошқалар киради.

Пепсин (3.4.4.1) протеолитик ферментлар вакили бўлиб, ошқозон ширасининг асосий ферменти ҳисобланади. Бу ферментни кристалл ҳолда олиш мумкин. Ферментнинг pH оптимуми 1,2—1,5 га тенг.

Папаин (3.4.4.10) протеиназа ферментларига мансуб бўлиб, ўсимликлар таркибида учрайди. Бу фермент қовундарахт (Carica papaya) мевасининг сутсимон ширасидан олинади. Папаин кристалл ҳолда ажратиб олинган ва унинг аминокислотали таркиби аниқланган. Папаин ферменти 220 та аминокислота қолдиғидан ташкил топган бўлиб, молекуляр массаси 20700 га тенг.

Экзопептидазалар полипептид занжирнинг ўртасида жойлашган пептид боғларга таъсир қилмайди. Улар асосан эркин карбоксил группа томонидан ёки эркин амин группа томонидан учки аминокислоталарни бирин-кетин парчалаш йўли билан таъсир кўрсатади. Бу ферментларга карбоксипептидаза, аминопептидаза ва дипептидазалар киради.

Амидазалар. Бу ферментлар амидларнинг гидролитик парчаланиш реакцияларини катализлайди. Реакция натижасида аммиак ва кислоталар ҳосил бўлади.

$$R—CO—NH_2+H_2O \xrightarrow{\text{амидаза}} R—COOH+NH_3$$

Энг муҳим амидазаларга уреаза, аспарагиназа, глютаминаза, аргиназа ва пурин асосларини дезаминловчи ферментларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

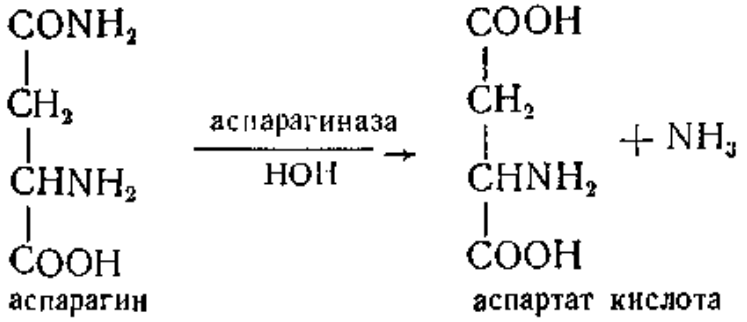
Уреаза (3.5.1.5) кристалл ҳолда олинган энг биринчи фермент ҳисобланади. Бу фермент дуккакли ўсимликлар таркибида айниқса кўп бўлиб, улар дони қуруқ моддасининг 0,15% ни ташкил қилади. Бу фермент таъсирида мочевина карбонат ангидрид ва аммиаккача парчаланади.

$$C\begin{cases} NH_2 \\ =O \\ NH_2 \end{cases} \xrightarrow[\text{нон}]{\text{уреаза}} CO_2+NH_3$$

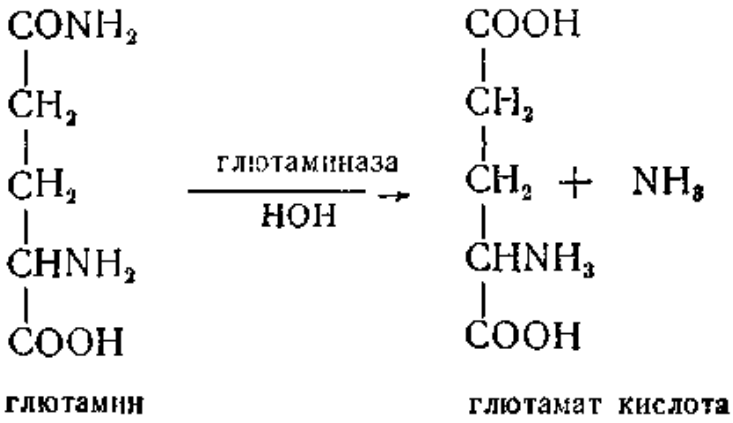
Уреаза абсолют спецификликка эга ва фақат мочевинага таъсир қилади. Ферментнинг аминокислотали таркиби ўрганил-

ган бўлиб, таркибида кўп миқдорда сульфгидрил группалар бўлиши аниқланган. Молекуляр массаси 480 мингга тенг.

Аспарагиназа (3.5.1.1) ва глютаминаза (3.5.1.2) ферментлари аспарагин ва глютаминнинг гидролизланиш реакцияларини катализлайди. Аспарагиназа таъсирида аспарагин аммиак ва аспартат кислотагача парчаланади.

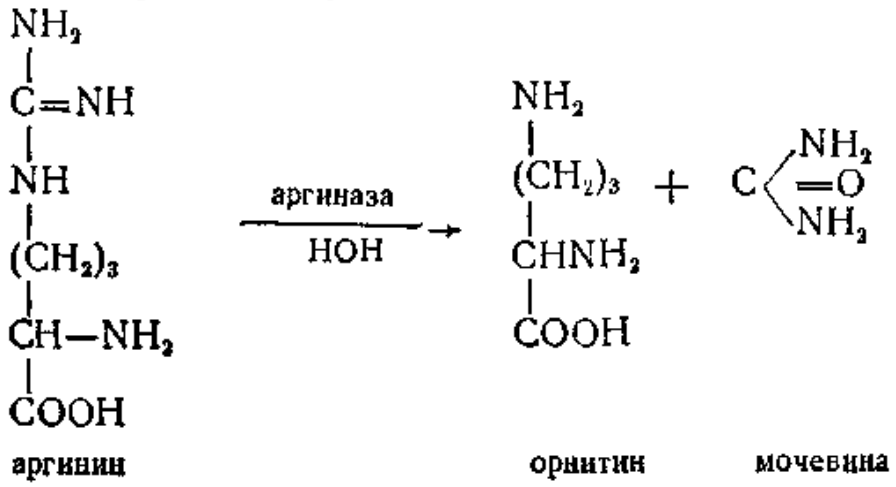


Глютаминаза таъсирида глютамин аммиак ва глютамат кислотагача парчаланади:



Бу ферментлар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга, чунки улар моддалар алмашинувининг муҳим оралиқ маҳсулотлари ҳисобланган дикарбон аминокислоталар амидларининг ўзгариш реакцияларини катализлайди.

Аргиназа (3.5.3.1) ферменти аргининнинг орнитин ва мочевинагача парчаланиш реакциясини катализлайди:



Субстратдан сув иштирокисиз маълум группаларнинг ажралишини катализловчи ферментлар лиазалар синфини ташкил қилади. Бу ферментларнинг фаолияти туфайли ё қўш боғлар ҳосил бўлади ёки маълум группалар қўш боғларга бирикади. Бу синфга турли реакцияларни катализловчи бир қатор ферментлар киради. Буларнинг баъзилари сув молекуласининг ажралишини катализлайди (гидратазалар), бошқалари карбонат ангидриднинг ажралишини катализлайди. (декарбоксилазалар). Фруктозадифосфатни икки молекула фосфатриозага парчаловчи альдолаза ферменти ҳам шу синфга киради.

Альдолаза (4.1.2.13) ҳайвонлар билан ўсимликлар тўқимасида кўп учрайдиган фермент ҳисобланади. Бу фермент углеводлар алмашинувида муҳим аҳамиятга эга. Альдолаза олти углеродли бирикма бўлиб, фруктоза-1,6-дифосфатнинг фосфодиоксиацетон ва фосфоглицерин альдегидгача парчаланиш реакциясини катализлайди.

Декарбоксилазалар табиатда кенг тарқалган. Улар аминокислоталар ва кетокислоталарнинг декарбоксилланиши реакцияларини катализлайди. Аминокислоталарнинг декарбоксилланиши натижасида карбонат ангидрид ва тегишли аминлар ҳосил бўлади. Бу реакцияни схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

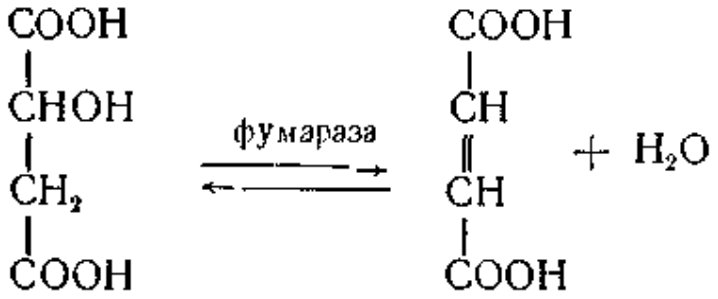
$$H_2N-\overset{\overset{\displaystyle R}{|}}{CH}-COOH \xrightarrow{\text{декарбоксилаза}} H_2N-CH_2-R+CO_2$$

Кетокислоталарнинг декарбоксилланиш реакцияси натижасида тегишли альдегид ёки кетонлар ҳосил бўлади:

$$\underset{\text{оксалоацетат кислота}}{\begin{array}{c} COOH \\ | \\ C=O \\ | \\ CH_2 \\ | \\ COOH \end{array}} \xrightarrow{\text{оксалоацетатдекарбоксилаза}} \underset{\text{пируват кислота}}{\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ C=O+CO_2 \\ | \\ COOH \end{array}}$$

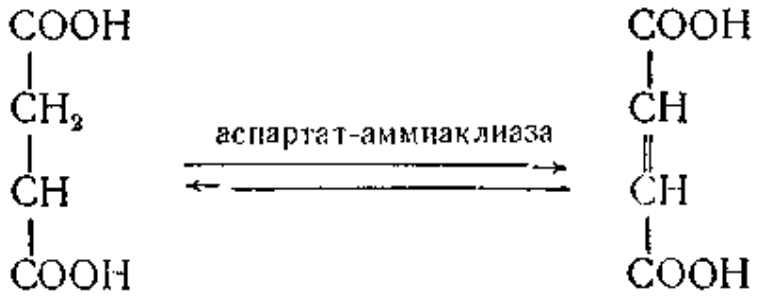
$$\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ C=O \\ | \\ COOH \end{array} \xrightarrow{\text{пируватдекарбоксилаза}} \underset{\text{ацетат альдегид}}{CH_3-C\begin{matrix} \diagup O \\ \diagdown H \end{matrix}} + CO_2$$

Гидратазаларга малат кислотадан фумарат кислота ҳосил бўлиши реакцияларини катализловчи фумаратгидратаза (4.2.1.2) ферментини мисол қилиб кўрсатиш мумкин:



малат кислота фумарат кислота

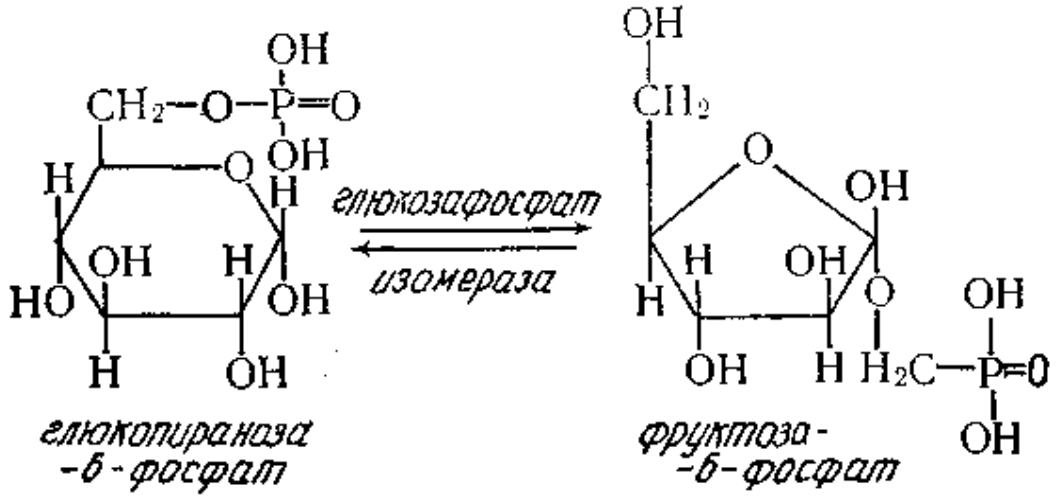
Аспартат-аммиаклиаза (4.3.1.1) ферментини углерод-азот-лиазаларга мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бу фермент аммиакни бириктириш ва ажратиш реакцияларини катализлайди:



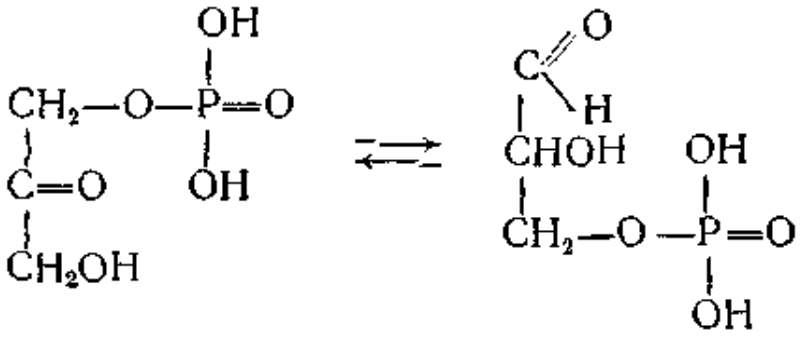
аспартат кислота фумарат кислота

Изомеразалар

Мазкур синфга кирадиган ферментлар ҳар хил органик бирикмаларнинг изомерланиш реакцияларини катализлайди. Реакция натижасида водород, фосфат, ацил ва бошқа атом группалари молекулалараро ўрин алмашинади. Қуйида изомерланиш реакцияларига мисол келтирамиз. Глюкозафосфатизомераза (5.3.1.9) глюкоза-6-фосфатнинг фруктоза-6-фосфатга айланиш реакциясини катализлайди. Бу реакция қайтар характерга эга бўлиб, ўсимликларда жуда осонлик билан амалга ошади:

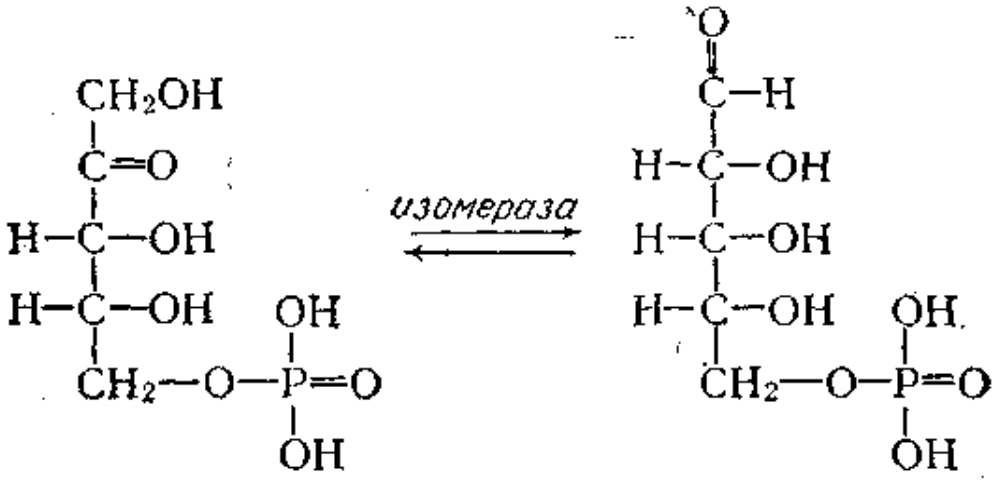


Триозафосфат-изомераза (5.3.1.1) ферменти ачиш процессида катта роль ўйнайди, у 3-фосфоглицерин альдегид билан фосфодиоксиацетоннинг ўзгариш реакцияларини тезлаштиради:



фосфодиоксиацетон — 3- фосфоглицерин альдегид

Углеводороднинг пентозафосфат цикли орқали оксидланишида рибулоза-5-фосфат ҳосил бўлади. Бу бирикма махсус изомераза таъсирида рибоза-5-фосфатга айланади:

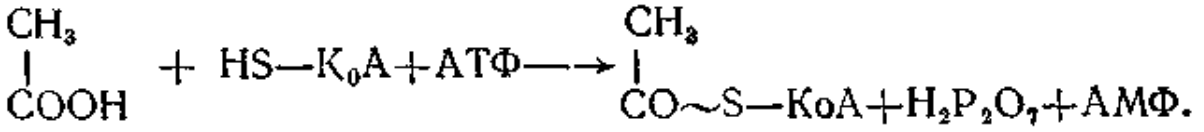


рибулоза-5-фосфат — *рибоза-5-фосфат*

Лигазалар (синтетазалар)

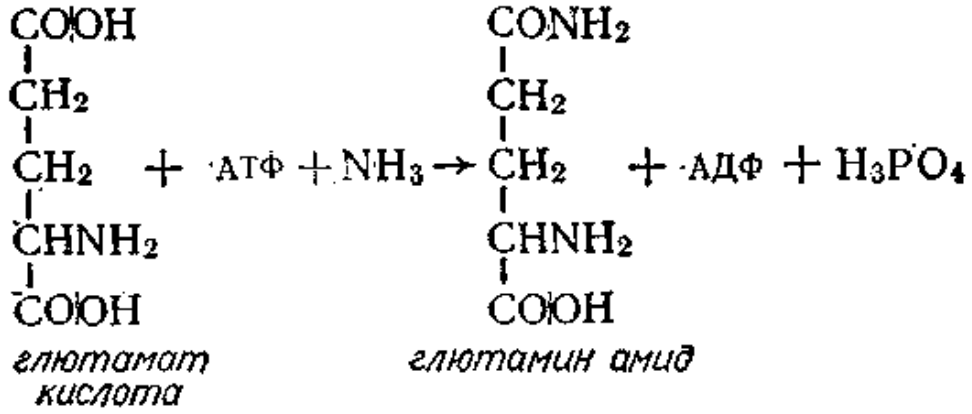
Аденозинтрифосфат ёки шунга ўхшаш нуклеозидтрифосфатлар энергияси ҳисобига оддий молекулалардан мураккаб бирикмалар ҳосил бўлиши реакцияларини катализловчи ферментлар *лигазалар (синтетазалар)* деб аталади.

Лигазаларга ацетат-КоА-синтетаза (6.2.1.1) ферментини мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бу фермент ацетат кислотанинг актив ҳолдаги ацетил-КоА га айланишини катализлайди:

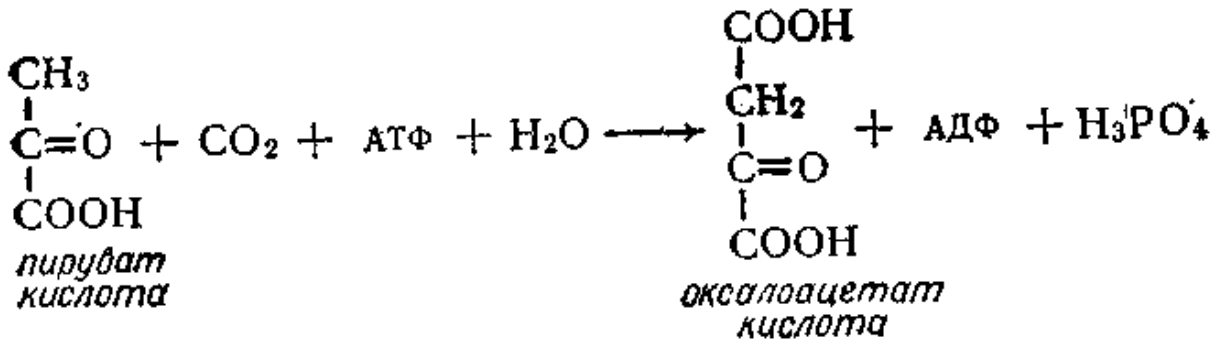


ацетат кислота — ацетил-КоА — дифосфат

Глютаминсинтетаза (6.3.1.2) ферменти аммиакнинг глютамин кислотага бирикишидан глютамин амид ҳосил бўлиши реакциясини катализлайди:



Худди шу йўл билан аспарагин ҳосил қилувчи фермент *аспаргин-синтеза* деб аталади. Пируваткарбоксилаза (6.4.1.1) ферменти пируват кислота ва карбонат ангидриддан оксалоацетат кислота ҳосил бўлишини тезлаштиради:



Синтетаза ферментлари оқсиллар, нуклеин кислоталар, ёғлар ва бошқа мураккаб органик бирикмалар ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга.

ФЕРМЕНТЛАР АКТИВЛИГИ ВА УНИ ЎЛЧАШ УСУЛЛАРИ

Ўсимликларнинг турли қисмларида ферментлар бор-йўқлиги, одатда, специфик ферментатив реакцияларга, яъни маълум субстратнинг парчаланган миқдорига ёки ҳосил бўлган маҳсулот миқдорига қараб аниқланади. Масалан, унаётган арпа дони шираси таркибида амилаза ферменти бор ёки йўқлиги, унинг крахмални мальтозагача парчалаш хусусиятига қараб аниқланади.

Ҳар бир фермент, аввало, ўзининг ферментатив активлиги билан фарқ қилади, бу активликни аниқлаш учун ферментатив реакциялар тезлиги ўлчанади. Ферментатив реакциянинг тезлиги температура, муҳит pH ва субстратга ҳамда ҳосил бўлаётган маҳсулот концентрациясига боғлиқ бўлганлиги учун фер-

ментнинг активлиги стандарт, яъни оптимал шароитда ўлчанади.

Ферментлар активлигини 25° да аниқлаш керак. Бу температура Халқаро биохимиклар иттифоқининг ферментлар бўйича комиссияси томонидан тавсия қилинган. Бошқа ҳолларда қандай температурада тажриба олиб борилганлиги аниқ кўрсатилиши керак. Бошқа шартлар, яъни pH қиймати, субстратнинг концентрацияси оптимал бўлиши керак.

Ферментатив реакцияларнинг тезлиги реакция давомида бир хил бўлмайди. Одатда, реакциянинг бошланғич тезлиги сўрмунча юқори бўлиб, вақт ўтиши билан аста-секин пасайиб боради. Субстрат концентрациясининг камайиши, реакция натижасида ҳосил бўлган маҳсулотнинг таъсири ҳамда реакция давомида ферментнинг қисман инактивацияга учраши ферментатив реакция тезлигининг пасайишига сабаб бўлади. Бу факторлар таъсирини йўқотиш учун, одатда, фақат реакциянинг бошланғич тезлиги ўлчанади, холос. Чунки бу даврда юқоридаги факторлар таъсир кўрсатмайди.

Ферментатив реакциянинг бошланғич тезлигини ўлчаш йўли билан текширилаётган эритмадаги ферментнинг миқдорини аниқлаш мумкин.

Оптимал шароитда бир минутда бир микромоль субстратнинг ўзгаришини таъминловчи фермент миқдори ҳар қандай ферментнинг бирлиги[1] қилиб қабул қилинган ва бу катталик *E* ҳарфи (русча единица сўзининг бош ҳарфи) билан ифодаланади.

Агар ферментатив реакциянинг бошланғич тезлигини, бинобарин, фермент активлигини аниқласак, унда шу ферментнинг ёки фермент препаратининг солиштирма активлигини ҳам ҳисоблаш мумкин бўлади.

Фермент препаратининг тозалиги кўпинча унинг солиштирма активлик қиймати билан характерланади. Фермент препаратининг солиштирма активлиги 1 мг оқсил миқдорига тўғри келадиган фермент бирликлари билан ифодаланади. Агар ферментнинг молекуляр массаси аниқ бўлса, молекуляр активлигини аниқлаш мумкин. Молекуляр активлик ферментнинг бир молекуласи бир минутда ўзгартирган субстрат молекуласининг сони билан ифодаланилади.

Химиявий усулда ферментнинг активлиги ферментатив реакциялар натижасида ҳосил бўладиган маҳсулотнинг ортиб бориши ёки субстрат миқдорининг камайишини аниқлаш йўли билан ўлчанади. Реакция маҳсулоти ёки субстрат миқдори ҳар хил усулда аниқланади, булардан энг кўп қўлланиладигани

---

[1] Ферментлар бўйича Халқаро комиссия кейинги йилларда янги бирлик қабул қилган. Бу бирлик *катал* (қисқача *кат*) деб аталади. Бир катал 1 моль субстратни 1 секундда ўзгартирувчи фермент миқдорига тенг.

калорометрик усулдир. Калорометрик усулнинг моҳияти шундан иборатки, текширилаётган эритмага специфик реагентлар қўшилганда, улар рангли бирикмалар ҳосил қилади. Бирикмалар рангининг тўқ ёки оч бўлишига қараб, текширилаётган моддаанинг миқдори тўғрисида хулоса чиқарилади.

Ферментатив реакцияларнинг тезлигини аниқлашда кўп қўлланиладиган усуллардан бири спектрофотометрик усул бўлиб, у субстрат ёки реакция маҳсулоти томонидан спектрнинг маълум қисмидаги ёруғлик нурларининг ютилиш хусусиятига асосланган. Маълум тўлқин узунлигидаги ёруғлик ютилишининг ўзгаришига қараб, камайиб кетаётган субстратнинг ёки ҳосил бўлаётган маҳсулотнинг миқдорини аниқлаш билан ферментнинг активлиги тўғрисида маълумот олинади.

Спектрофотометрик усул бир қатор афзалликларга эга бўлиб, улар ёрдамида ўтказиладиган тажриба кўп вақт талаб қилмайди, сезгирлик даражаси бирмунча юқори бўлган ҳамда жуда кам миқдордаги материаллардан фойдаланишга имкон беради. Ундан ташқари, бу усул ёрдамида ферментатив процессларни узлуксиз кузатиш мумкин.

Кейинги йилларда оксидланиш-қайтарилиш реакцияларини катализловчи ферментларни ўрганишда спектрофотометрик усуллардан кўп фойдаланилмоқда. Бу ферментнинг коферменти ҳисобланган НАД, НАДФ, ФАД, ФМН, цитохромларнинг оксидланган ва қайтарилган шакллари спектрнинг ҳар хил қисмидаги нурларни ютиш хусусиятига эга. Масалан, НАД ва НАДФ нинг қайтарилган шакли тўлқин узунлиги 340 мм га тенг бўлган нурларни ютади, оксидланган шакли эса бундай хусусиятга эга эмас. Никотинамидли ферментлар активлигини аниқлаш НАД ва НАДФ нинг юқорида айтилган хусусиятидан фойдаланилади.

Газлар ҳосил бўлиши ва ютилиши билан борадиган ферментатив реакцияларда манометрик усуллардан кўп фойдаланилади. Бу усуллар ёрдамида оксидланиш реакциялари (карбонат ангидрид чиқиши)ни, мочевинанинг парчаланиш реакцияси (аммиак ва карбонат ангидрид чиқиши)ни ва бошқаларни аниқлаш мумкин. Бироқ бунда газсимон моддаларнинг ажралиб чиқиши ёки ютилиши билан борадиган реакцияларни ўрганиш билан чекланилмайди. Бу усул ёрдамида инкубацион суюқликнинг кислотали бўлиши билан боғлиқ реакцияларни ҳам ўрганиш мумкин. Агар реакцион муҳитга бикарбонат буфер қўшилса, маълум шароитда ҳосил бўладиган кислота, бикарбонат буфердан эквивалент миқдоридаги карбонат ангидрид газини сиқиб чиқаради ва бу газни манометрик усул билан ўлчаш мумкин бўлади.

Ферментлар активлигини манометрик усулда аниқлашда Варбург аппаратидан фойдаланилади. Бунда ҳар бир конкрет шароит учун мос келадиган тегишли конструкциядаги Варбург аппарати идишларидан фойдаланиш мақсадга мувофиқдир.

Булардан ташқари, ҳозирги вақтда ферментларнинг активлигини аниқлаш учун хроматографик, полярографик, поляриметрик ва бошқа усуллардан ҳам кенг фойдаланилмоқда.

ФЕРМЕНТЛАРНИНГ ҲУЖАЙРАДА ЖОЙЛАШИШИ

Барча организмлар, жумладан, ўсимликлар ҳужайраси ҳам мураккаб тузилган бўлиб, улар хлоропласт, митохондрий, рибосома ва бошқа ҳужайра киритмалари ҳамда органоидлардан ташкил топган. Кейинги йилларда фракцияга ажратиб центрифугалаш, электрон микроскопия каби замонавий усулларни қўлланиш туфайли муайян органоидлар ўз навбатида янада мураккаброқ тузилганлиги маълум бўлди. Ҳужайранинг ҳар бир органоиди липопротеин мембрана билан ўралган бўлиб, ферментлар ана шу «бўлим» ёки компартмент ичида таъсир кўрсатади. Демак, ҳужайрадаги ферментлар тартибсиз равишда, бутун ҳужайра бўйлаб тарқалмасдан, маълум структура асосида, яъни мембраналарда боғланган ҳолда учрайди.

Барча ҳужайралар учун умумий бўлган процессларда иштирок этадиган ферментларни ҳар хил ҳужайраларда учратиш мумкин. Аммо ихтисослашган ҳужайраларда фақат шу ҳужайраларнинг функцияси билан боғлиқ бўлган ферментлар учрайди. Худди шунга ўхшаш ҳужайраларнинг ҳар бир органоиди ҳам маълум бир биохимиявий функцияни бажарганлиги учун улар таркибида фақат шу функция билан боғлиқ бўлган айрим ферментлар ёки ферментлар системаси мужассамлашган бўлади.

Митохондрийларда, асосан, энергияга бой бўлган бирикмаларни ҳосил қилиш реакцияларини катализловчи ферментлар, яъни Кребс цикли, электронларнинг кўчиши ва АТФ ҳосил бўлиши билан боғлиқ бўлган ферментлар жойлашган. Ундан ташқари, митохондрийларда кейинги йилларда ДНК, РНКларнинг мавжудлигини аниқлаш бу организмларда оқсиллар биосинтезида иштирок этадиган ферментлар бўлишини ҳам тақозо этади.

Хлоропластларда углеводларнинг ҳосил бўлиши билан боғлиқ бўлган фермент системалар ҳамда Қуёш энергиясини бевосита химиявий боғлар энергиясига айлантириш реакцияларини катализловчи ферментлар мужассамлашган. Гликолиз процессида иштирок этадиган ферментлар ҳужайранинг эрувчан фракциясида (гиалоплазмада) аниқланган. Бироқ улар ҳужайра мембраналари билан қандайдир бўш боғлар орқали бириккан ва гомогенизациялашда бу боғлар узилиб кетса керак, деб тахмин қилинади.

Турли хил гидролаза ферментлари лизосомалар ёки вакуолалар таркибида бўлиб, улар ҳар хил органик бирикмаларнинг парчаланиш реакцияларини катализлайди.

Оқсиллар биосинтези билан боғлиқ бўлган ферментлар рибосомаларда, нуклеин кислоталар ҳосил бўлишини катализловчи ферментлар ядрода жойлашган. Шундай қилиб, ҳужайранинг айрим органоидларида мужассамлашган фермент системалар бир-бири билан боғлиқ бўлган бир қанча реакцияларнинг амалга ошишини таъминлайди.

Ферментларнинг деярли барчаси ҳужайра ичида бўлиб, ҳужайраларарo бўшлиққа ёки ташқи муҳитга чиқмайди. Лекин кейинги йиллардаги текширишларга кўра, ҳайвонлар, микроорганизмлар ва ўсимликлар бир қатор ферментларни ташқи муҳитга чиқариш ва уларни ўзгартириш қобилиятига эга.

VI боб. ВИТАМИНЛАР

Тирик организмларнинг ҳаёт фаолияти учун зарур бўлган ва одатда, ўсимликларда ҳосил бўладиган турли хил химиявий тузилган кичик молекулали бир группа органик бирикмалар *витаминлар* деб аталади. Витаминлар озиқ-овқат маҳсулотларининг таркибий қисми ҳисобланади, лекин асосий озиқ моддаларга — оқсиллар, углеводлар, ёғларга нисбатан ҳаддан ташқари кам миқдорда талаб қилинади. Озиқ моддалар таркибида витаминлар бўлмаслиги моддалар алмашинуви процессининг бузилишига сабаб бўлади, бу эса ўз навбатида, организмни оғир касалликларга дучор қилади ва ҳатто ўлимга олиб келади.

Витаминлар специфик биологик катализаторлар — ферментлар таркибига кириб, уларнинг актив қисмини ташкил этади. Кейинги йилларда, витаминлар ўсимликлар ҳаётида ҳам муҳим аҳамиятга эга эканлиги ҳар томонлама текшириб кўрилди. Проф. К. Е. Овчаров аниқлашича, витаминлар ўсимликлар ҳаётида иккинчи даражали маҳсулотлар эмас, балки уларнинг ўсиши ва ривожланишида актив иштирок этадиган муҳим биологик моддалардир.

Витаминларни 1880 йилда Н. И. Лунин кашф этган. У бир қатор тажрибалари асосида ҳайвонларнинг (оқ сичқон) нормал ҳаётини таъминловчи оқсиллар, углеводлар, ёғлар ва минерал моддалардан ташқари, яна қандайдир номаълум, лекин ҳаёт учун зарур бўлган органик моддалар мавжуд, деган хулосага келди. Витаминлар ҳақидаги таълимотни ривожлантиришда голландиялик врач Х. Эйкман олиб борган кузатишлар ҳам катта аҳамиятга эга бўлди. У ўша вақтда овқат учун фақат оқланган гуручни истеъмол қилувчи Шарқий ва Шарқи-жанубий Осиё халқлари орасида кенг тарқалган бери-бери (полиневрит) касаллигининг сабаби, оқланган гуруч таркибида қандайдир ҳаётий муҳим моддалар етишмаслигидан деган хулосага келди. Кейинчалик Лунин ва Эйкман тажрибаларини Германияда Степп, Англияда Гопкинс қайта текшириб, Луниннинг фикри тўғри эканлигини тасдиқладилар. Гопкинс озиқ моддалар таркибида етишмайдиган номаълум моддаларни *қўшимча факторлар* деб аташни таклиф этди.

1911 йилда поляк олими Казимир Функ шоли кепагидан кристалл ҳолдаги биологик актив модда ажратиб олишга муваффақ бўлди. Бу модда жуда оз миқдорда ҳам бери-бери ка-

саллигини даволашда яхши натижалар берди. Ажратиб олинган модда таркибида амин группа тутувчи органик бирикма бўлиб, у аминларга хос баъзи бир химиявий хоссаларга эга бўлган. Шунинг учун Функ бу бирикмаларни *витаминлар,* яъни таркибида азот тутувчи ва ҳаёт учун зарур моддалар деб атади (vita — ҳаёт, vitamin — яъни ҳаёт аминлари демакдир). Кейинчалик бу термин озиқ моддалар таркибида учрайдиган барча қўшимча факторлар учун қўлланиладиган бўлди. Текширишлар натижасида бу қўшимча факторларнинг кўпчилиги таркибида амин группа ва умуман азот тутмаслиги аниқланган бўлса-да, витамин сўзи биологияда ва медицинада мустаҳкам сақланиб қолди.

Витаминлар ҳақидаги таълимотнинг бундан кейинги ривожланиши айрим витаминларнинг кашф этилиши ва уларнинг химиявий тузилишини ўрганиш, биологик ва физик-химиявий хусусиятларини аниқлаш, саноат миқёсида ишлаб чиқариш мақсадида химиявий йўл билан синтез қилиш имкониятларини қидириш ва бошқалар билан характерланади.

Витаминларнинг биокаталитик роли, уларнинг алмашинуви, тўқималарда тақсимланиши ҳамда организмнинг ҳолатига қараб, уларнинг физиологик активлигини ўзгартириш ва ўсимликларда ҳосил бўлиши ҳамда тўпланишини ўрганишда совет олимлари бениҳоя катта ҳисса қўшдилар. Айниқса А. В. Палладин, А. Л. Курсанов, В. Н. Букин, Л. А. Черкес, Р. В. Чаговец, К. Е. Овчаров каби олимларнинг ишлари диққатга сазовордир. Витаминларни ўрганиш борасида дастлаб уларнинг ҳар бирига шу витамин етишмаслиги натижасида ҳосил бўлган касалликнинг номи берилган. Бунда тегишли касаллик номига *анти* олд қўшимчаси қўшиб номланган. Масалан, рахит касаллигини даволовчи витамин *антирахитик,* қон оқиш касаллигини даволовчи витамин *антигеморрагик витамин* деб аталган.

1913 йилда Мак-Коллум ҳайвонлар нормал ўсиши учун уларга ёғларда эрувчи махсус «А» фактор зарурлигини аниқлади. Кейинчалик бу фактор *А витамин* деб аталди. Шундан сўнг барча витаминлар кашф этилиш таркибига қараб, латин алфавитининг бош ҳарфлари: А, В, С, D ва ҳоказо билан ифодаланадиган бўлди. Ниҳоят, витаминларнинг химиявий тузилиши маълум бўлгандан сўнг уларга химиявий номлар ҳам бериладиган бўлди. Ҳозиргача ўттиздан ортиқ витамин аниқланган бўлиб, улар эрувчанлигига қараб икки группага: *сувда эрийдиган* ва *ёғларда эрийдиган витаминларга* бўлинади.

СУВДА ЭРИЙДИГАН ВИТАМИНЛАР

Аскорбат кислота (С витамин)

Озиқ-овқат таркибида С витаминга бой бўлган маҳсулотлар етишмаса ёки бутунлай бўлмаса, одам ва баъзи ҳайвонларда цинга (лавша) касаллиги пайдо бўлади. 1920 йилда бу касал-

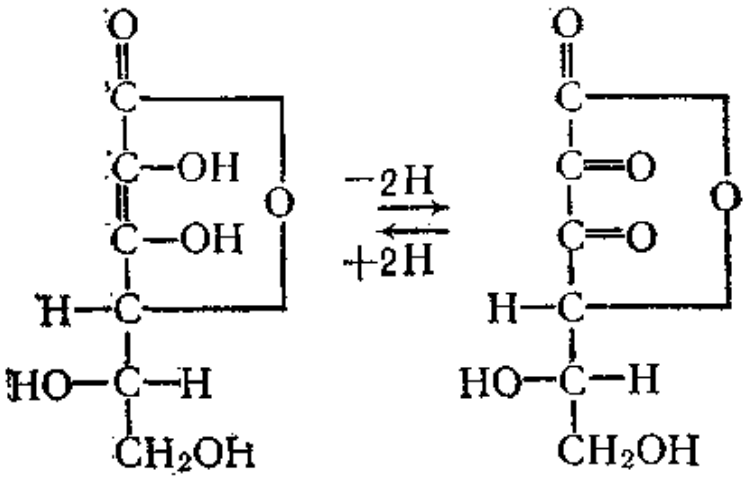
ликка даво бўладиган органик бирикма ажратиб олинди ва у *С витамин* деб аталди. 1928 йилда таниқли венгер олими Сент-Дьердьи буйрак усти безидан ва апельсиндан $C_6H_8O_6$ эмпирик тузилишга эга бўлган нордон модда ажратиб олди ва уни *гексоуронат кислота* деб атади. Кейинчалик С витамин билан гексоуронат кислота тузилишига кўра бир-бирига ўхшаш эканлиги аниқланди ва 1932 йилда Дьердьи билан Хэворт бу бирикмани аскорбат кислота (скорбутга қарши) деб аташни таклиф қилдилар.

Аскорбат кислота табиатда кенг тарқалган бўлиб, барча ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмларнинг тўқима ҳамда органларида учрайди. Одам, маймунлар ва денгиз чўчқалари организмида аскорбат кислота синтез қилинмайди, шу сабабли улар С витаминни тайёр ҳолда озиқ билан истеъмол қилиши керак.

Аскорбат кислота рангсиз кристалл моддадир. У нордон бўлиб, сувда яхши эрийди, лекин органик эритувчиларда эримайди. Химиявий тузилишига кўра, углеводларга яқин бўлиб, сорбит спиртининг оксидланган ҳосиласи ҳисобланади. Аскорбат кислота кислородсиз муҳитда узоқ вақт сақланади. Бироқ ҳавода ёки эритмаларда (айниқса ишқорий эритмада) осонлик билан парчаланиб кетади. Юқори температура ва оғир металл тузлари (Fe^{+++}, Cu^{++}) таъсирида аскорбат кислотанинг парчаланиши тезлашади. Кислотали муҳитда у парчаланмайди. Аскорбат кислота таркибида эркин карбоксил группа тутмайди, унинг кислотали хусусияти иккинчи ва учинчи карбон атомидаги водородни осонлик билан ажратувчи диеноль группаларга боғлиқ.

Аскорбат кислота тирик организмларда борадиган оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида фавқулодда муҳим аҳамият касб этади.

У осонлик билан ўзидан иккита водород атомини ажратиб, дигидроаскорбат кислотага айланади ва аксинча:

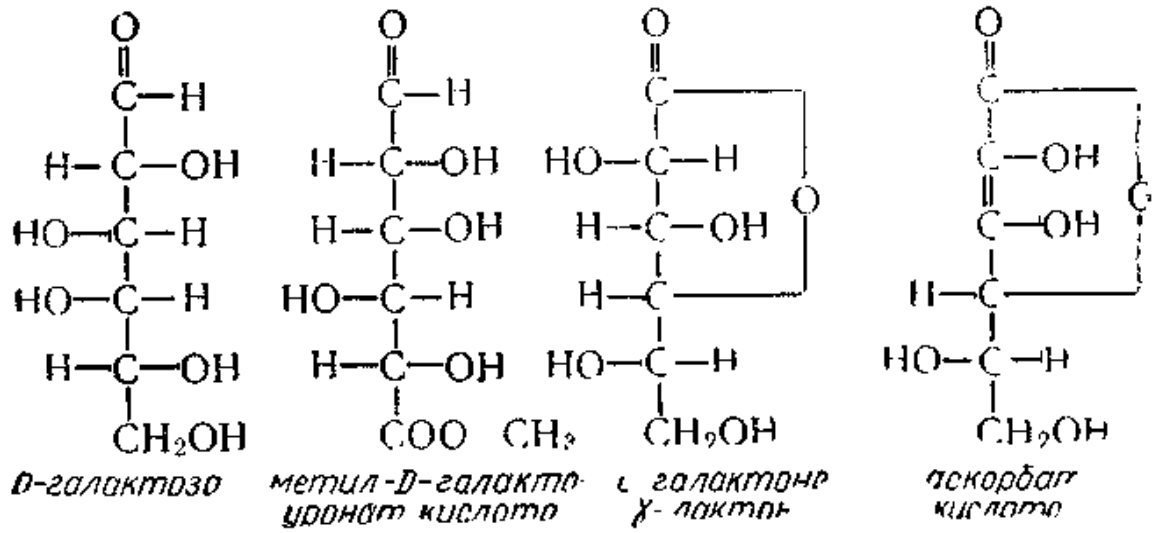


L-аскорбат кислота *дигидроаскорбат кислота*

Дигидроаскорбат кислота ҳам аскорбат кислота каби физиологик жиҳатдан актив бўлиб, цинга касаллигидан сақлайди. Бу кислота кўпинча оксидланган шаклда учрайди. У бир қатор оксидланиш процессларида водородни кўчирувчи оралиқ модда бўлиб хизмат қилади.

Ўсимликларда аскорбат кислота, асосан, гексозалардан ҳосил бўлади ва бунда улар таркибидаги углерод занжирлари ўзгармасдан қолади деб тахмин қилинади. Аскорбат кислота ҳосил қилувчи бирдан-бир гексоза D-глюкоза ва D-галактоза ёки уларнинг тегишли урон кислоталари бўлиши мумкин.

L-аскорбат кислотанинг D-галактозадан ҳосил бўлишини қуйидагича ифодалаш мумкин:



Аскорбат кислота ўсимликларда бир қатор носпецифик ферментлар таъсирида оксидланиши мумкин. 1930 йилда Сент-Дьердьи ўсимликларда аскорбат кислотани оксидловчи аскорбат оксидаза (1.10.3.3) ферменти борлигини аниқлаган, бу фермент аскорбат кислота ҳаво кислороди ёрдамида оксидланишини катализлайди.

Аскорбатоксидаза специфик таъсир кўрсатиш хусусиятига эга бўлиб, фақат аскорбат кислотанинг оксидланиш реакциясини катализлайди, холос.

Ўсимликлар ўсиши ва ривожланишининг ҳар хил даврида аскорбат кислота миқдори турлича бўлади. Бу кислота ўсимликларнинг яшил қисмларида, ёш барглари ва пишмаган меваларида кўп бўлади. Қуйидаги жадвалда баъзи ўсимликлар таркибида учрайдиган аскорбат кислота миқдори келтирилган.

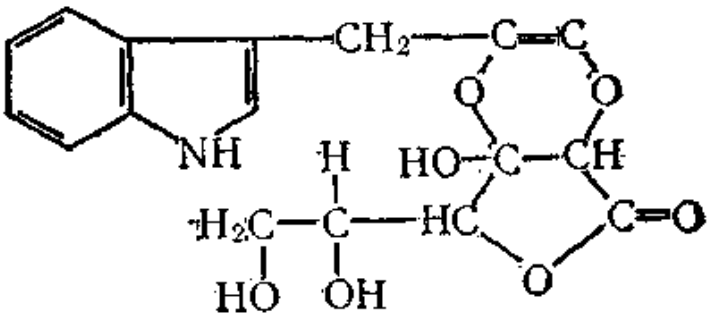
Ўсимликларнинг меваси ва уруғи лишиб етилган сари таркибидаги С витамин миқдори камайиб боради. Масалан, 100 г яшил нўхат таркибида 40 мг С витамин бўлса, яхши пишган шунча нўхат таркибида у 16,4 мг гача камайиб кетади. Картошка, редиска, шолғом каби илдизмевалар етилиши билан таркибидаги витамин миқдори ҳам камаяди. Беда гуллашидан ол-

Баъзи ўсимликлар таркибидаги аскорбат кислота миқдори
(100 г/мг ҳисобида)

Ўсимликлар	Кислота миқдори	Ўсимликлар	Кислота миқдори
Олма (меваси)	10—35	Картошка	10—40
Лимон	30—60	Помидор	40—60
Апельсин	100—140	Укроп	100—135
Олхўри	300—350	Қизил қалампир	100—400
Наъматак	1000—4500		

дин баргларида С витамин энг кўп бўлади, кейин эса камайиб кетади.

Баъзи ўсимликлар таркибида эркин аскорбат кислота билан бир қаторда унинг боғланган шакли — аскорбиген ҳам учрайди. Бу бирикма аскорбат кислотанинг индолли ҳосиласи бўлиб, тахминан қуйидагича тузилган:



аскорбиген

Аскорбиген молекуласи билан аскорбат, триптофан ва индолилацетат кислота ўртасида боғлиқлик борлиги аниқланган. Уруққа аскорбат кислота ва индолилацетат кислота таъсир эттириб экилса, униб чиққан ўсимликлар таркибида аскорбиген миқдори ортиқ бўлиши аниқланган. Лимон дарахтнинг қаламчалари аскорбат кислота ва индолилацетат кислота билан ишланганда, қаламчаларнинг илдиз олиши бир неча баравар тезлашган. Шу сабабли аскорбиген физиологик актив модда бўлса керак, деб тахмин қилинади.

Биофлавоноидлар (Р витамин)

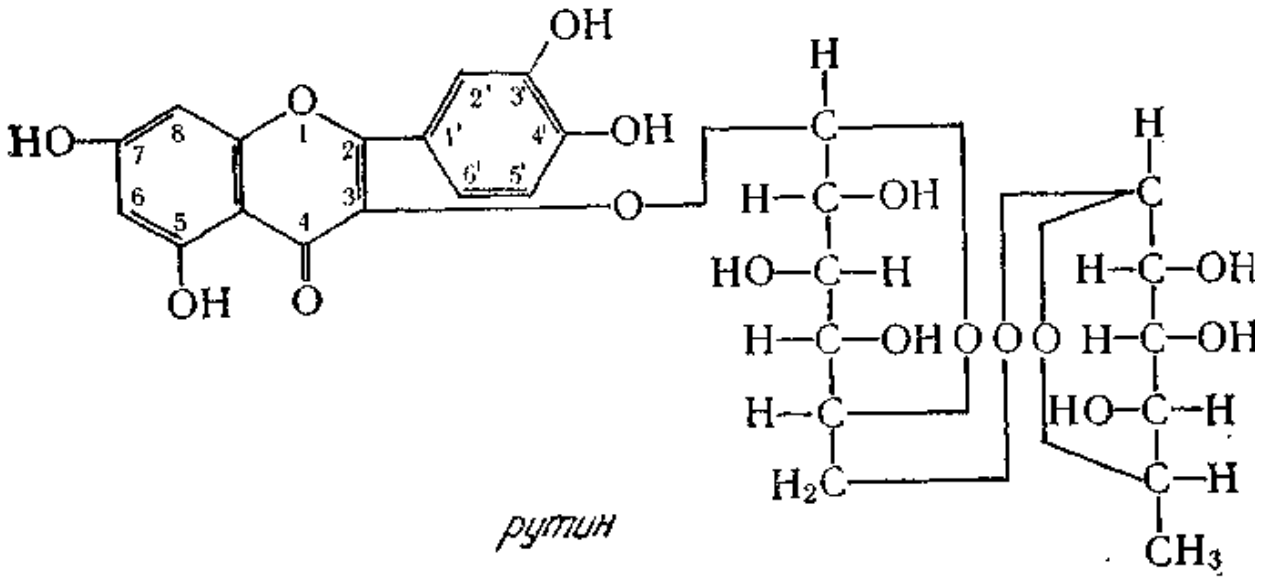
Сент-Дьерьди ўсимликлардан С витамин ажратиб олиш процессида у билан бирга қон томирларини мустаҳкамлашда иштирок этувчи қандайдир бошқа фактор ҳам мавжудлигини аниқлаган эди. Кейинчалик цитрус ўсимликларнинг мевасидан ажратиб олинган бу фактор *цитрин* деб аталган. Бу модда

қон томирларининг ўтказувчанлик хусусиятини мустаҳкамлагани учун Р витамин (permeability — ўтказувчанлик) ёки *ўтказувчанлик витамини деб* ҳам аталадиган бўлди.

Илгари цитрин, Р витамин, C_2 ёки C_3 витамин, ўтказувчанлик фактори каби ҳар хил номлар билан аталган витаминлар ҳозир *биофлавоноидлар* деган умумий ном билан юритилади.

Р витамин хусусиятига эга бўлган моддаларга ўсимликлар оламида кенг тарқалган бир қанча бирикмалар киради. Бу бирикмалар химиявий жиҳатдан бир-бирига яқин тузилган бўлиб, ҳаммасининг асосини флавон (192-бетга қаранг) ҳалқаси ташкил этади. Р витамин группасига мансуб бўлган бирикмаларнинг химиявий жиҳатдан тоза бўлган препаратлари сариқ ёки сарғиш рангли, сувда ёмон эрийдиган бўлади.

Ўсимликлар мевасида кўп учрайдиган ва Р витамин хусусиятига эга бўлган бирикмалардан рутин алоҳида аҳамиятга эга. У глюкорамноза қолдиғи ва кварцитиндан ташкил топган глюкозид ҳисобланади:



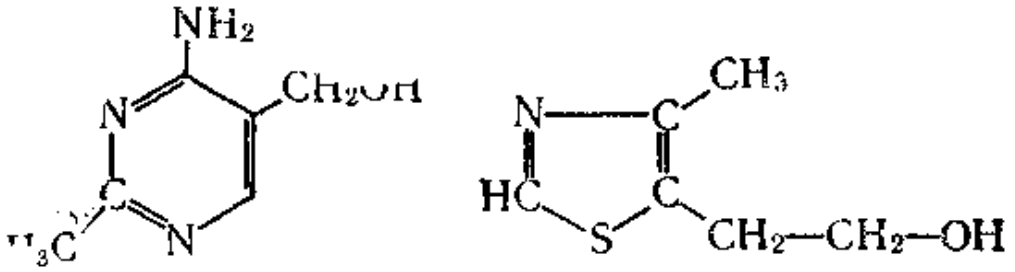
Рутин

А. Л. Курсанов ва М. Н. Запромётовлар чой ўсимлигининг баргларидан юқори витаминлик хусусиятига эга бўлган рутин ажратиб олганлар. Р витамин наъматак, қизил қалампир, смородина, узумда ва бошқа меваларда ҳам кўп миқдорда учрайди. Р витамин оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида иштирок этиши билан организмда биолгик оксидланиш процессларининг нормал боришини таъминлашда муҳим аҳамиятга эга деб қаралади.

Р ва С витаминлар организмда ўзаро бир-бирига боғлиқ равишда таъсир этиши аниқланган.

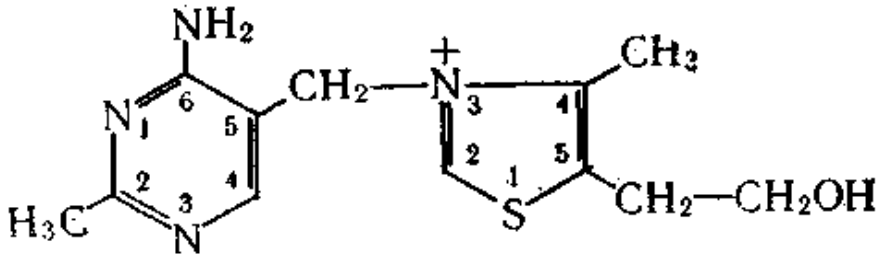
Витаминлар ҳақидаги таълимотнинг ривожланишида тиамин алоҳида ўрин тутади. Чунки у поляк олими К. Функ томонидан кристалл ҳолда ажратиб олинган энг биринчи витаминдир. Организмда B_1 витамин етишмаслиги бери-бери (полиневрит) касаллигини келтириб чиқаради.

Тиамин молекуласи тиазол (4-метил-5-оксиэтилтиазол) ва пиримидин (2-метил-5-оксиметил-6-аминопиримидин) ҳосилаларидан ташкил топган:



2-метил-5-оксиметил-6-аминопиримидин *4-метил-5-оксиэтилтиазол*

Бу витамин таркибида олтингугуртли (тио) группа ва аминогруппа тутганлиги учун *тиамин* деб аталган. Тиаминнинг химиявий тузилиши 1937 йилда Вильямс томонидан аниқланган ва у химиявий йўл билан синтез қилиниб тўлиқ тасдиқланган. B_1 витамин қуйидагича тузилган:

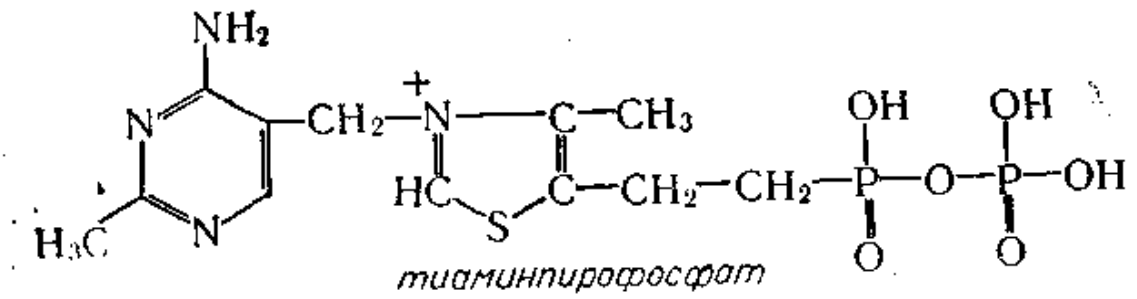


B_1 витамин

Тиамин аччиқ таъмли, рангсиз кристалл бўлиб, сувда яхши эрийди. Органик эритувчиларда эримайди. B_1 витаминнинг нордон муҳитдаги (pH=3,0) эритмалари бирмунча барқарор бўлиб, юқори температура (140°) да ҳам активлигини йўқотмайди. Нейтрал ва айниқса ишқорий эритмаларда тиамин осон парчаланиб кетади. У оксидланганда тиохром деб аталадиган бирикмага айланади. Бу бирикма ультрабинафша нурлар таъсирида тўқ-кўк флуоресценцияга эга бўлиб, ундан тиаминни миқдорий жиҳатдан аниқлашда фойдаланилади.

B_1 витамин ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмларда борадиган углеводлар алмашинувида алоҳида аҳамиятга эга. Чунки бу бирикма пироузум кислотанинг декарбоксилланиш реакциясини катализловчи фермент — декарбоксилазанинг актив қисмини ташкил этади.

Пируваткарбоксилаза ферментининг актив қисми тиаминнинг фосфорли эфири ҳисобланган тиаминпирофосфатдан иборат:



Тиаминпирофосфат фақат пируват кислотанинг декарбоксилланиш реакциаларида эмас, балки α-кетокислоталарнинг ҳамда айрим аминокислоталарнинг декарбоксилланиш реакцияларида ҳам иштирок этади. Бундан ташқари, тиаминпирофосфат липоат кислота билан бирга пироузум кислотанинг оксидланиши билан борадиган парчаланиш реакциясини катализлайдиган пируватдегидрогеназа ферментининг актив қисмини ҳам ташкил қилади.

Организмда углеводородларнинг парчаланиши натижасида кўп миқдорда ҳосил бўладиган пируват кислота юқорида кўрсатилган пируваткарбоксилаза ферменти таъсирида ацетат альдегид ва карбонат ангидридгача парчаланиб туради. Мабодо, организмда B_1 витамин етишмаса ёки умуман бўлмаса, пируват кислотанинг декарбоксиланиш реакцияси секинлашади, натижада унинг тўқималардаги миқдори ортиб кетади. Пируват кислота нерв системасига таъсир этувчи кучли заҳар бўлганлиги учун периферик нерв системасининг яллиғланишига сабаб бўлади ва полиневрит касаллигини келтириб чиқаради.

Тиамин фақат ўсимликлар ва баъзи микроорганизмлар танасида ҳосил бўлади. Одам организмида тиамин синтезланмайди. У тайёр ҳолда ўсимлик ёки ҳайвон маҳсулотларидан тайёрланган озиқ-овқат орқали қабул қилинади. Ўсимликлар билан озиқланадиган ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш йўлида B_1 витамин синтез қиладиган жуда кўп микроорганизмлар бўлади. Шунинг учун бу ҳайвонлар танасида ҳам B_1 витамин кўп бўлади.

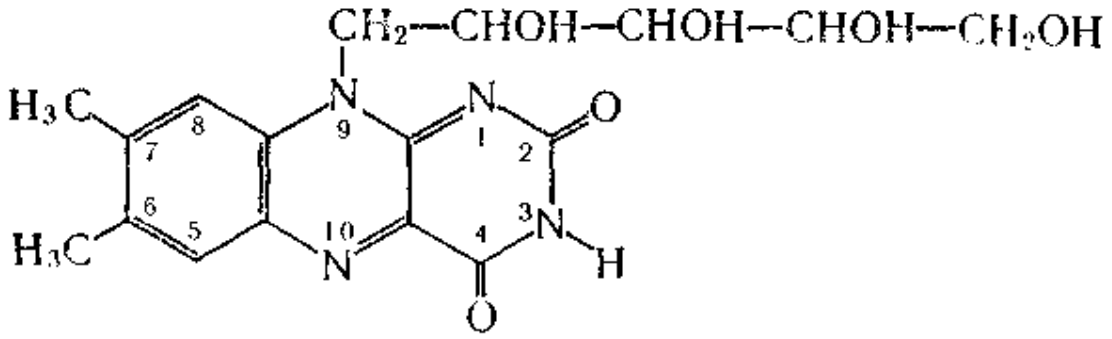
B_1 витамин табиатда кенг тарқалган бўлиб, асосан озиқ-овқат маҳсулотларида, оқланмаган гуруч, кепакли ун ва ундан тайёрланган нонда ҳамда оқишоқда кўп бўлади. Ачитқи ва пиво замбуруғлари B_1 витаминга айниқса бой бўлади.

Рибофлавин (B_2 витамин)

B_2 витамин сувда эрийдиган В витаминлар группасига киради. 1933 йилда Р. Кун сигир сутидан ва тухумдан *лактофлавин* ҳамда *овафлавин* деб аталадиган тўқсариқ-яшил товлана-

диган кристал моддалар ажратиб олган. Каламушларда ўтказилган тажрибаларда бу моддалар ҳайвонларнинг ўсиши учун зарур эканлиги аниқланган. B_2 витамин етишмаса, организм ўсишдан тўхтайди. Кейинчалик бошқа манбалардан ҳам лакто ва овафлавинларга ўхшаш бирикмалар ажратиб олинган. Бу бирикмаларнинг оксидланган шакли сариқ рангли (flavs — сариқ) бўлганлиги ва таркибида беш карбонли рибитол спирт тутганлиги учун улар *рибофлавинлар* деб аталадиган умумий ном билан аталади.

Рибофлавин молекуласининг асосини изоаллоксазин ҳалқа ташкил қилади. B_2 витамин 6- ва 7-углерод атомларида метил группа тутувчи ва 9-углерод атоми орқали кўп атомли спирт-рибитол билан бирикган изоаллоксазин ҳосиласи ҳисобланади:



рибофлавин

B_2 витамининг соф препарати тўқ сариқ рангли кристалл модда бўлиб, таъми аччиқ. Рибофлавин беқарор бирикма бўлиб, ёруғлик таъсирида ва ишқорий муҳитда қайнатилганда осон парчаланиб кетади.

Бироқ нейтрал ва кислотали муҳитда бирмунча барқарор бўлади.

Рибофлавиннинг фосфат кислота билан ҳосил қилган бирикмаси *флавинли ферментлар* деб аталадиган, оксидланиш-қайтарилиш реакцияларини катализлайдиган бир қатор ферментлар таркибига киради. Флавинмононуклеотид (ФМН) ва флавинаденинднинуклеотид (ФАД) флавинли ферментларнинг кофактори ҳисобланади. Бу ферментлар нафас олиш занжирида $НАДН_2$ ва $НАДФН_2$ ёки бошқа субстратлардан водород атомининг цитохром системага ёки молекуляр кислородга кўчишини таъминлайди. Ундан ташқари, бу ферментлар органик кислоталар, аминокислоталар ва бошқа бирикмаларнинг оксидланиш реакцияларини катализлашда ҳам иштирок этади. Шу сабабли B_2 витамин етишмаслиги натижасида моддалар алмашинувининг бузилиши оксидланиш-қайтарилиш процессларининг сусайиб кетиши билан боғлиқ бўлса керак, деб тахмин қилинади.

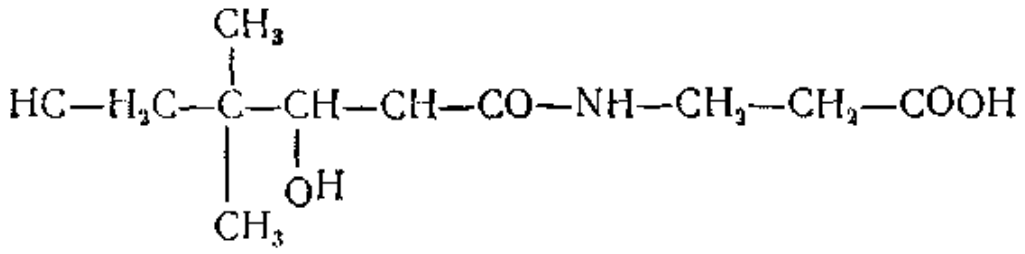
B_2 витамин ўсимликлар ва ҳайвонлар организмида кенг тарқалган. У айниқса ачитқи замбуруғлар, сут ва гўшт маҳсулотлари таркибида кўп бўлади. B_2 витамин фақат ўсимликлар ва баъзи микроорганизмлар танасида синтезланади. Рибофлавин айниқса ўсимликларнинг ёш қисмида кўп учрайди. Баъзи ўсимликлар таркибида, масалан, қуйидаги миқдорда B_2 витамин бўлади (100 г/мг ҳисобида):

Сабзавотларда	0,03—0,1
Буғдой мағзида	1,5—6
Буғдой келагида	0,8—1
Янги меваларда	0,1—0,2
Пиво ачитқиларида	5
Хамиртурушларда	3

Инсон B_2 витаминни сут, сабзавотлар, буғдой ва бошқа ғалалар маҳсулотидан олади.

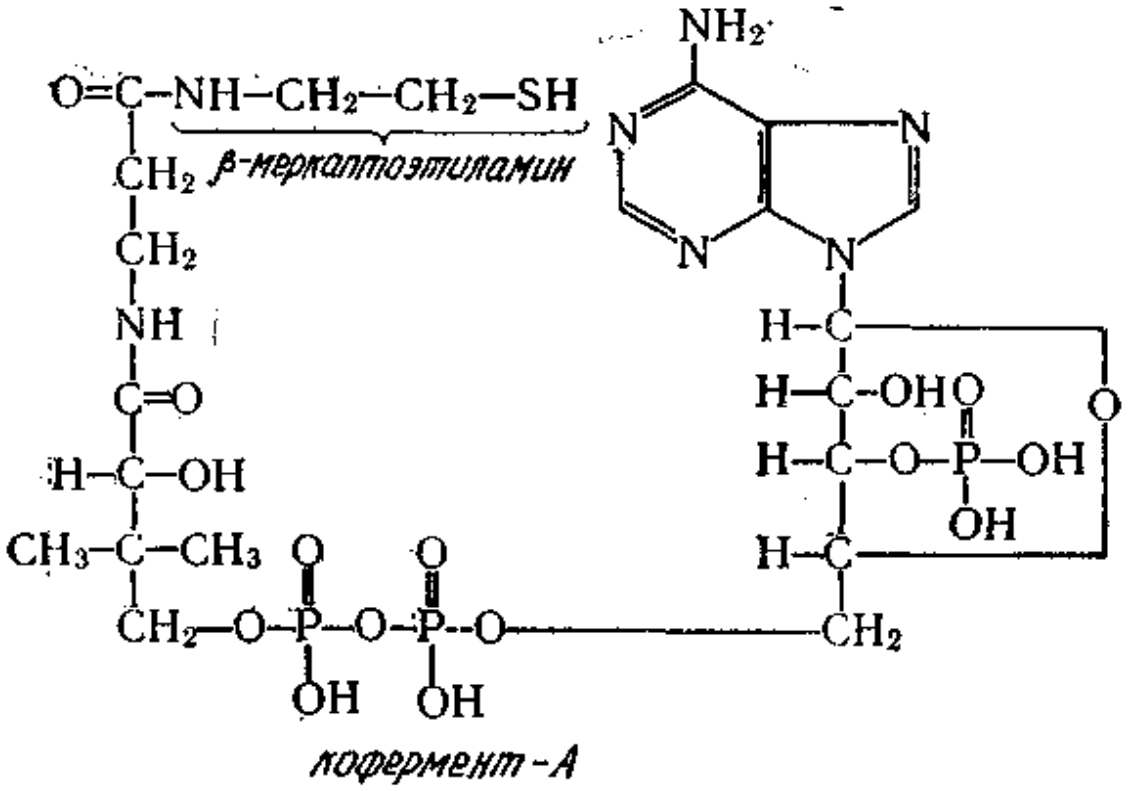
Пантотенат кислота (B_3 витамин)

Пантотенат кислота етишмаса, организм ўсишдан тўхтайди, дерматит касаллиги, жун, соч ва патларнинг оқариши ҳамда ички аъзолар касалликлари ва бошқа белгилар пайдо бўлади. Бу витамин 1933 йили топилган бўлиб, кейинчалик унинг химиявий тузилиши ҳам аниқланган. Пантотенат кислота қуйидагича тузилган:



Бу бирикма ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмлар танасида учраганлиги учун унга *пантотен* (pantos — ҳамма ерда) деб ном берилган. Пантотенат кислота қовушқоқ, оч сариқ рангли мойсимон модда бўлиб, сувда яхши эрийди. Бу кислота беқарор ва осонлик билан оксидланади, кислота ҳамда ишқорлар таъсирида гидролизланади.

Пантотенат кислотанинг боғланган шакли муҳим аҳамиятга эга бўлиб, бундай шакллардан бири 1945 йилда Липман томонидан кашф этилган кофермент-А дир:



Кофермент-А ҳужайраларда ёғ ҳосил бўлиши ва парчаланиш реакцияларида ҳамда углеводлар ва ёғларнинг ўзаро алмашинуви учун зарур бўлган реакцияларни амалга оширишда иштирок этадиган ферментларнинг актив қисмини ташкил этади. Ундан ташқари, кофермент-А Кребс циклида, органик кислоталар алмашинувида, аминокислоталар, оқсиллар ва бошқа бирикмалар алмашинувида ҳам актив иштирок этади.

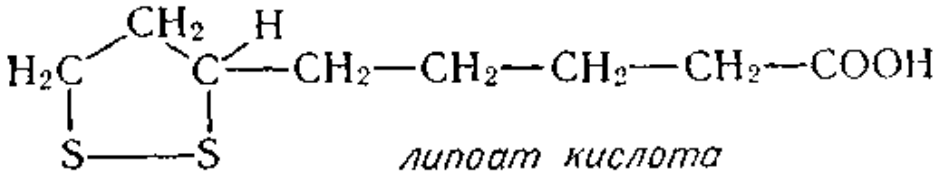
Пантотенат кислотанинг функцияси хилма-хил бўлиб, бошқа витаминлар билан ҳам боғлиқ. У ўсимликларнинг яшил қисмларида кўп миқдорда учрайди.

Липоат кислота

Бир қатор тажрибаларда сутни ачитувчи бактериялар ва бошқа микроорганизмларнинг ўсиши учун ацетат кислота зарурлиги аниқланган. Пиво ачитқичларидан олинган экстрактлар эса бу микроорганизмларнинг ўсишини жадаллаштирган. Шу сабабли экстрактлар таркибидаги номаълум ўстирувчи модда ацетат ўрнини босувчи фактор деб аталади. Кейинчалик бу фактор ўсимликлар ва ҳайвонлар организмида ҳам мавжудлиги аниқланган.

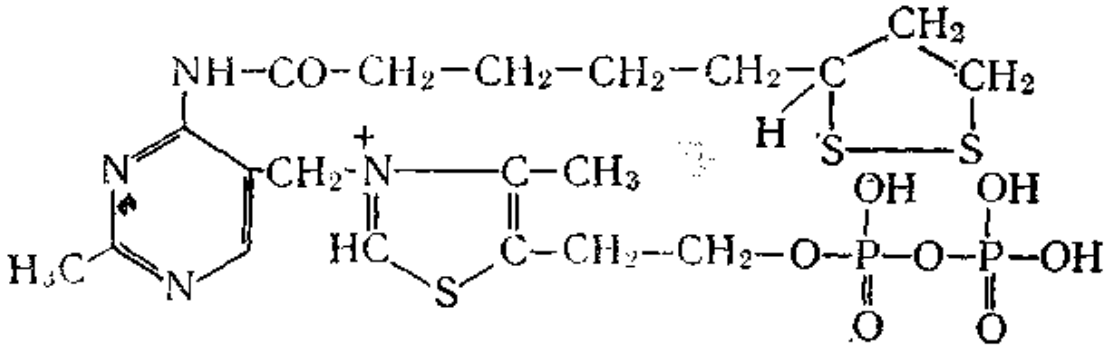
1951 йилда Рид бу моддани кристалл ҳолда ажратиб олган ва липофиллик хоссага эга бўлганлиги учун уни *липоат кислота* деб атаган.

Липоат кислота октан-6, 8-дитиолат ёки 6,8-димеркаптаоктанат кислотанинг циклик дисульфиди ҳисобланади:

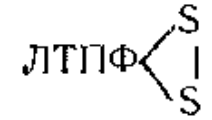
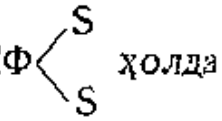


липоат кислота

Липоат кислота органик эритувчиларда яхши, сувда эса бирмунча ёмон эрийди. У тирик организмларда моддалар алмашинувида алоҳида аҳамиятга эга. Бу бирикма тиаминпирофосфат билан биргаликда α-кетокислоталарнинг оксидланиши билан борадиган бир қатор декарбоксилланиш реакцияларини катализловчи ферментларнинг актив қисмини ташкил этади. Бу кофактор липотиаминпирофосфат (ЛТПФ) деб ҳам юритилади:



липотиаминпирофосфат (ЛТПФ)

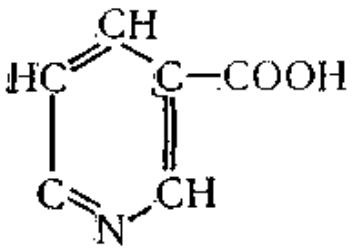
Юқорида келтирилган кофакторнинг оксидланган шакли ЛТПФ  , қайтарилган шакли ЛТПФ  ҳолда ёзилади, одатда, каталитик цикларда оксидланган ва қайтарилган шаклларда учрайди.

Липоат кислота электронлар акцептори ва ацил группаларни кўчирувчи сифатида намоён бўлади. Унинг ҳар иккала кўчирувчилик функцияси бир вақтда синхрон равишда амалга оширилади. Липоат кислота фотосинтез процессида ҳам иштирок этса керак, деб тахмин қилинади.

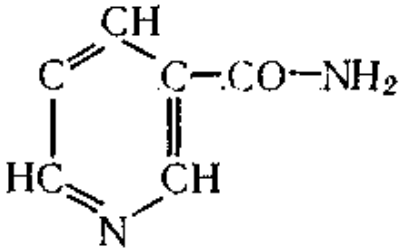
Никотинат кислота ва никотинамид (B_5 ёки PP витамин)

Шоли кепагидан ва ачитқи замбуруғларидан 1913 йилда К. Функ, кейинчалик эса бошқа олимлар ҳам кристалл ҳолдаги модда ажратиб олиб, у никотинат кислота эканлигини аниқладилар. Функ бу моддани бери-бери касаллигини даволашда қўллаб кўриб, бу касалликка ҳеч қандай таъсир кўрсатмаслигини аниқлади. 1937 йилда бу модда витаминлик хусусиятига эга эканлиги аниқланди ва у пеллагра касаллигининг

олдини олишда ҳамда уни даволашда қўллана бошланди. Никотинат кислота B_5 ёки *PP витамин* деб ҳам аталади. Бу итальянча prevent ve pellagra сўзларининг бош ҳарфлари бўлиб, *пеллагранинг олдини олувчи* деган маънони англатади. Кейинги йилларда никотинат кислота ниацин, унинг амиди никотинамид деб аталадиган бўлди:



никотинат кислота (ниацин)



никотинат кислотанинг амиди (никотинамид)

Никотинат кислота оқ кристалл модда бўлиб, таъми нордон, сувда яхши эрийди. У иссиққа чидамли, қайнатилганда ва қиздирилганда биологик хусусиятларини йўқотмайди. Ёруғлик, ҳаво ва ишқорлар таъсирига чидамли. Никотинамид ҳам худди шундай хусусиятга эга.

Никотинат кислота тирик организмлардаги моддалар алмашинуви процессларида ниҳоятда муҳим аҳамиятга эга. Никотинамид оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида актив иштирок этувчи бир қатор муҳим бирикмалар (НАД, НАДФ)нинг таркибий қисми ҳисобланади.

Ўсимликларда никотинат кислота триптофандан ҳосил бўлади, деб тахмин қилинади. Шу сабабли пеллагра касаллиги таркибида триптофан кам учрайдиган оқсиллар, масалан, маккажўхори уни истеъмол қилинганда пайдо бўлади. Никотинат кислота ва унинг амиди ўсимликларда кўп тарқалган. Қуйида баъзи ўсимликлар таркибидаги никотинат кислота миқдори келтирилган:

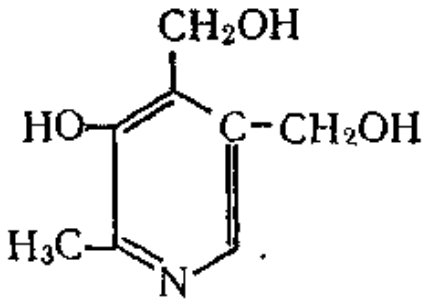
мг/г ҳисобида

Сабзидан	0,3
Нўхатда	2,4
Арпада	4,7
Буғдойда	6,0
Оқланмаган гуручда	9,9
Сабзавотларда	0,21—0,55

Пиридоксин (B_6 витамин)

B_6 витамин етишмаслиги организмда оқсил ва аминокислоталар алмашинувининг бузилишига сабаб бўлади ва натижада *дерматит* деб аталадиган тери касаллиги пайдо бўлади. Кейинги йилларда бу витамин етишмаслиги натижасида организмда ли-

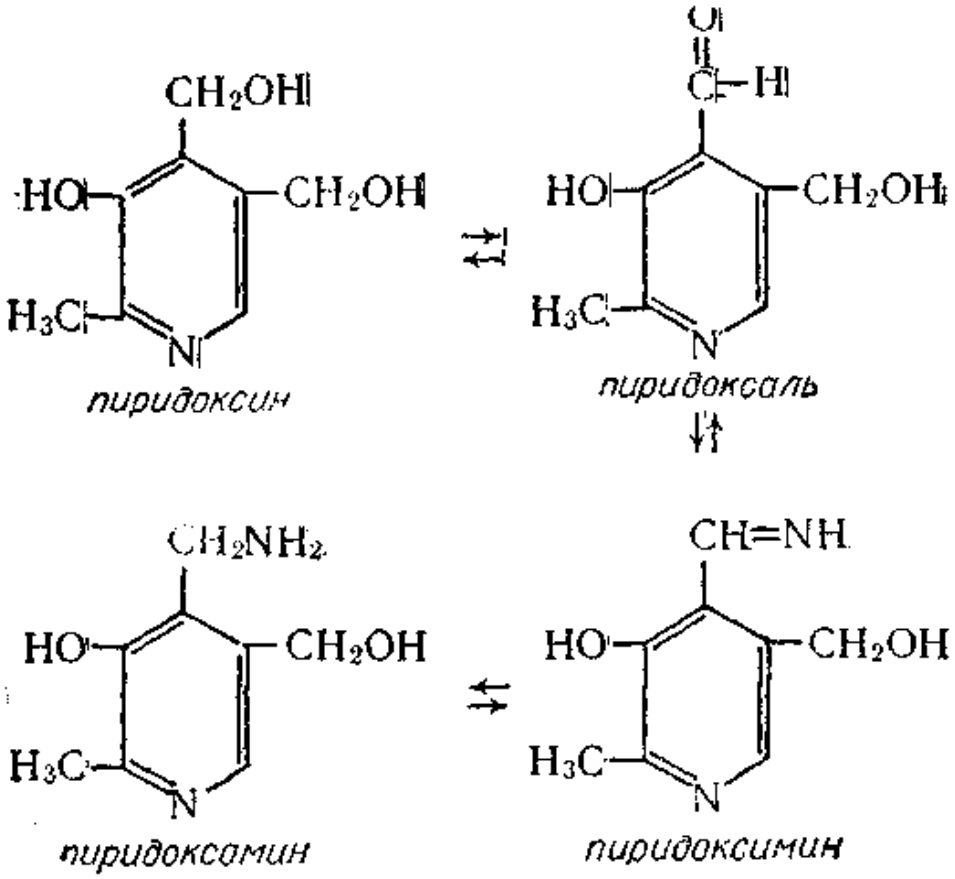
лидлар алмашинуви ҳам бузилиши аниқланган. Пиридоксин пиридиннинг ҳосиласи бўлиб, қуйидагича тузилган:



пиридоксин

Соф ҳолдаги пиридоксин оқ кристалл модда бўлиб, сувда яхши эрийди. Кислота ва ишқорлар таъсирига чидамли, лекин ёруғлик таъсирида осон парчаланиб кетади.

Пиридоксин организмда осонлик билан пиридоксальгача оксидланади ва аминлар билан реакцияга киришишидан пиридоксиннинг аминли ҳосилалари пайдо бўлади:



Бу бирикмаларнинг ҳар бири витаминлик хусусиятига эга. Чунки улар организмда шу витаминнинг фаолияти билан боғлиқ бўлган химиявий реакцияларда иштирок этадиган пиридоксальфосфатга айланиши мумкин. Пиридоксальфосфат аминокислоталарнинг қайта аминланиш реакциясини катализловчи ферментларнинг таркибий қисмини ташкил этади. Қайта аминланиш реакциялари механизмини ва ундаги B_6 витаминнинг

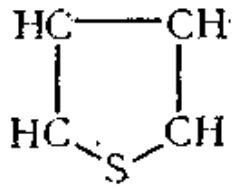
ролини совет олими Браунштейн пухта ўрганган. Шу билан бирга B_6 витамин аминокислоталарнинг декарбоксилланиш реакцияларида иштирок этувчи ферментларнинг ҳам актив қисмини ташкил қилади.

B_6 витамин ачитқи замбуруғлари, оқланмаган гуруч, буғдой таркибида кўп учрайди.

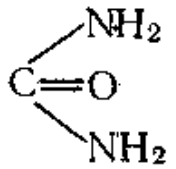
Биотин (Н витамин)

Биотин (bios — ҳаёт) барча микроорганизмларнинг нормал яшаши учун зарур бўлган моддадир. У табиатда кенг тарқалган бўлиб, ўсимликлар ва микроорганизмлар танасида синтез қилинади. Бу витамин етишмаса, бутун организм қипиқлашади, соч тўкилади, танада яллиғланувчи қизариш, тирноқларнинг шикастланиши кузатилади. Баъзан хом тухум кўп истеъмол қилинганда ҳам юқоридаги белгиларга эга бўлган дерматит касаллигини кузатиш мумкин. Чунки тухум оқида авидин гликопротеиди бўлиб, у биотин билан бирикиб, биотин-авидин комплекси ҳосил қилади. Бу комплекс сувда эримайди, ичак орқали сўрилмайди. Натижада биотиннинг витаминлик хусусияти йўқолади.

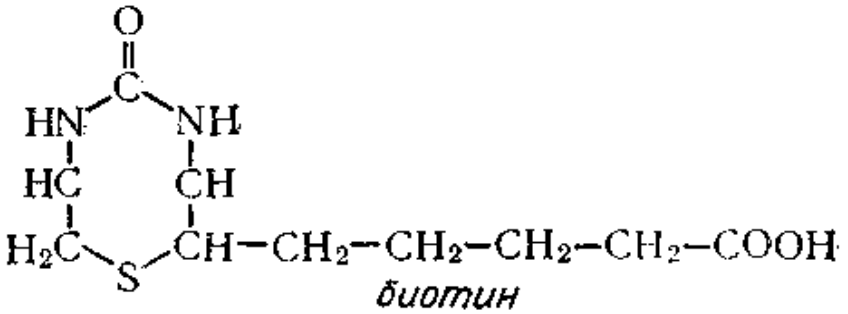
Биотин гетероциклик тузилишга эга бўлган монокарбон кислота бўлиб, тиофен ҳалқа, карбамид ва валериан кислота қолдиқларидан ташкил топган:



тиофен



мочевина



биотин

Биотин рангсиз кристалл модда бўлиб, сувда яхши эрийди. Молекуляр кислород ва сульфат кислота таъсирига чидамли, лекин ишқорлар, водород пероксид, бромли сув, нитрат ва хлорид кислоталар таъсирида парчаланиб кетади. У моддалар алмашинувининг оралиқ реакцияларини катализловчи бир қанча ферментларнинг актив қисмини ташкил қилади. Биотиннинг каталитик функцияси карбонат ангидридни активлаштиришдан

иборат. У пируват, α-кетоглутарат ва бошқа кетокислоталарнинг карбоксилланиш ва декарбоксилланиш реакцияларида актив иштирок этади. Шу билан бирга биотин липидлар ҳосил бўлиши реакцияларини ҳам тезлатувчи кофактор ҳисобланади.

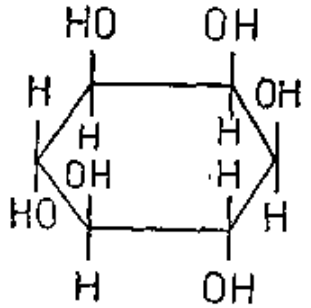
Ўсимликларда биотин асосан барглларда ҳосил бўлади. Қуйида баъзи ўсимликлар баргидаги биотин миқдори келтирилган (мкг/г):

Алоэ	1,00
Қарам	0,89
Қизилқуйруқ	0,76
Қунгабоқар	0,67
Қоқиўт	0,59
Отқулоқ	0,39
Кўкнор	0,39
Пиёз	0,38
Беда	0,32

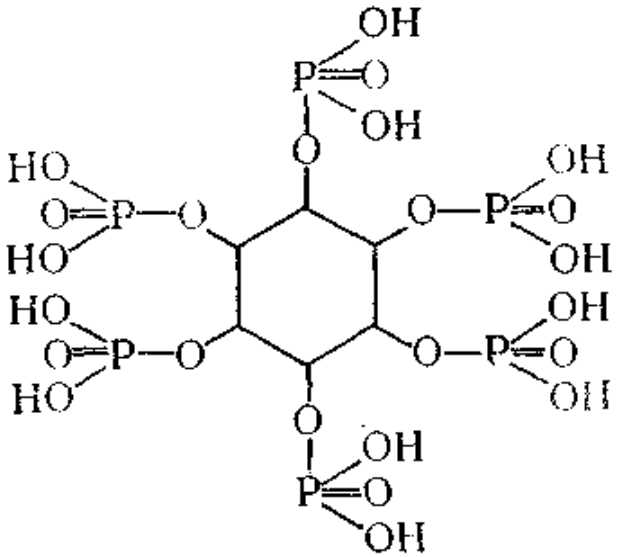
Инозит

Инозит ҳам, биотин каби, баъзи микроорганизмларнинг ўсиши учун зарур бўлган моддадир. У етишмаса, организм ўсишдан тўхтайди ва жун, соч тўкилиб кетади.

Инозитнинг бир неча изомери бўлиб, шулардан фақат мезоинозит витаминлик хусусиятига эга:



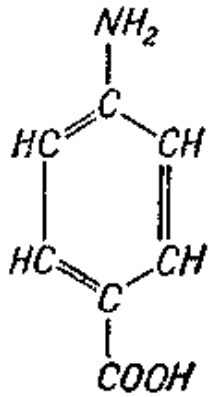
Мезоинозитнинг тўлиқ фосфорланган шакли фитин кислотадан иборат бўлиб, унинг кальций-магнийли тузи *фитин* деб аталади. У қуйидагича тузилган:



Фитин ўсимликлар таркибида, айниқса ,чигитда кўп учрайди. Ўсимликларда фитин фосфат кислота ва инозит манбаи бўлиб ҳисобланади. Инозит ўсимликларнинг яшил қисмларида ҳосил бўлади, кейинчалик эса уруғи ва донида тўпланади. Чигит униши даврида унинг таркибидаги фитин миқдори камайиб кетади, пишиш даврида эса яна кўпаяди.

Пара-аминобензоат кислота

Бу модда турли манбалардан ажратиб олинган бўлиб, унинг витаминлик хусусияти 1936 йилда Фишер томонидан аниқланган. Пара-аминобензоат кислота микроорганизмларнинг ўсиши учун зарур. У қуйидагича тузилган:



пара-аминобензоат кислота

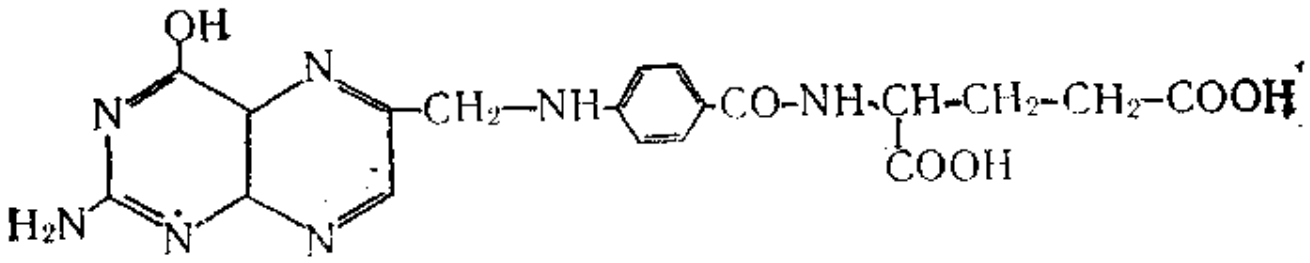
Пара-аминобензоат кислота рангсиз кристалл ҳолда бўлиб, сувда, спирт ва эфирда эрийди. Қиздирилганда парчаланмайди.

Усимликларда пара-аминобензоат кислота боғланган шаклда учрайди. Бу бирикма озиқ-овқат таркибида кўп. У моддалар алмашинувида ҳар томонлама таъсир этиш хусусиятига эга. Бу кислотанинг эфир шаклидаги ҳосилалари анестетиклар бўлиб, улар нерв системасига таъсир этиш хусусиятига эга. Сульфамидли ҳосилалари эса микробларнинг ўсишини тўхтатади, бинобарин, антивитаминлик хусусиятига эга. Парааминобензоат кислота витаминлик хусусиятига эга бўлган бошқа актив кислоталар таркибида учрайди.

Фолат кислота

Сутни ачитувчи айрим бактериялар сунъий муҳитда ўсиши учун қандайдир модда зарурлиги бир қатор тажрибаларда аниқланган. Бундай модда исмалоқ барглaридан топилган, у кислотали хоссага эга бўлганлиги учун *фолат кислота (folium* — япроқ) деб аталган. Кейинчалик у ҳайвонлар жигаридан ва ачитқи замбуруғларидан ҳам топилган. Фолат кислота етишмаса, асосан, камқонлик касаллиги пайдо бўлади.

Фолат кислотанинг ҳосилалари кўп бўлганлиги учун химиявий тузилишига қараб уларнинг ҳар бирига тегишли ном берилган. Фолат кислота ёки *п*-тропилглутамат кислота қуйидагича тузилган:



фолат кислота

Демак, фолат кислотанинг таркибини пара-аминобензоат ва глутамат кислоталар қолдиғи ҳамда пурин асосларининг ҳосиласи бўлган птеридин ташкил қилади. Фолат кислота сариқ рангли кристалл модда бўлиб, унинг ҳар бир молекуласи 2 молекула кристалланган сув тутади. Сувда ёмон эрийди, ҳаво таъсирига чидамли, лекин узоқ вақт ёруғлик таъсир эттирилса, парчаланиб кетади.

Тирик организмлар таркибида фолат кислотанинг ўзи эмас, балки таркибида 3 тадан 7 тагача глутамат кислота қолдиғи тутувчи ҳосилалари учрайди. Фолат кислотанинг ҳар хил ҳосилалари турли физиологик активликка эга бўлади.

Фолат кислота организмда муҳим биохимиявий процессларда иштирок этади. У трансформилланиш (формил қолдиқларининг кўчиши), трансметилланиш (метил ва оксиметил группаларнинг кўчиши) реакцияларини катализловчи ферментларнинг актив қисмини ташкил этади. Бу реакцияларда фолат кислота ўз активлигини қайтарилган шаклда, яъни 5, 6, 7, 8-тетрагидрофолат кислота (ТГФК) сифатида кўрсатади. Каталитик процессларда ТГФКнинг 5-ва 10-азот атоми муҳим аҳамиятга эга.

Фолат кислота баъзи пурин асослари ва аминокислоталар биосинтезида муҳим роль ўйнайди. Турли-туман сабзавот ва мевалар фолат кислотанинг асосий манбалари ҳисобланади. Қуйида баъзи ўсимликлар таркибидаги фолат кислота миқдори келтирилган (мкг/г):

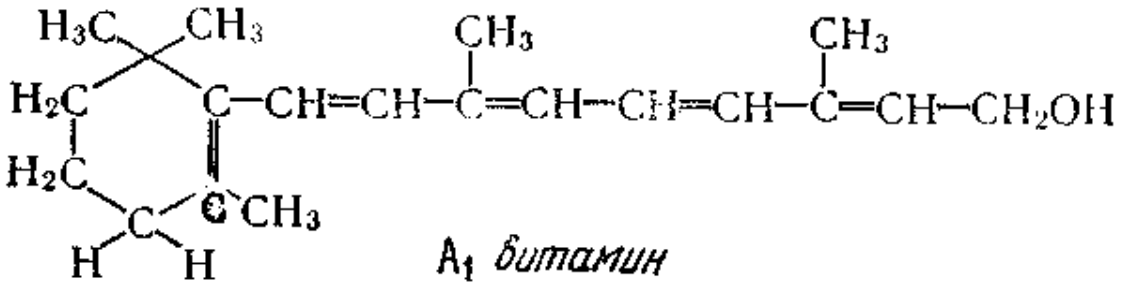
Исмалоқ	5,8
Карам	4,0
Петрушка	2,8
Узум	3,3
Олма	3,3
Тарвуз	0,9

Ретинол (А витамин)

Бу бирикмаларнинг витаминлик хоссаси 1909 йилда Степп томонидан аниқланган. У сунъий парҳез устида ўтказган тажрибаларида ҳаёт процессларининг нормал бориши учун ёғларда эрийдиган қандайдир А фактор зарур деган хулосага келди. Озиқ-овқат таркибида бу фактор етишмаслиги натижасида организм ўсишдан тўхтайди ва вазни енгиллашади. Шу билан бирга бу факторнинг етишмаслиги ўзига хос бир қатор касалликларни ҳам келтириб чиқаради. Масалан, тери ва шилимшиқ парда қуруқлашиши натижасида организмга касаллик туғдирувчи микроблар ўтиб, дерматит, бронхит ҳамда нафас йўлларининг яллиғланиши каби касалликларни қўзғатади. Бундан ташқари, кўз ҳам шикастланиб, ғира-шира ёруғликда кўрмайдиган (шабкўр) бўлиб қолади.

А витамин химиявий структурасига кўра, ўсимликлар оламида кенг тарқалган каротиноидларга яқин туради. Бироқ у фақат ҳайвонлар тўқимасида ва улардан тайёрланган озиқ-овқат маҳсулотларида учрайди, холос.

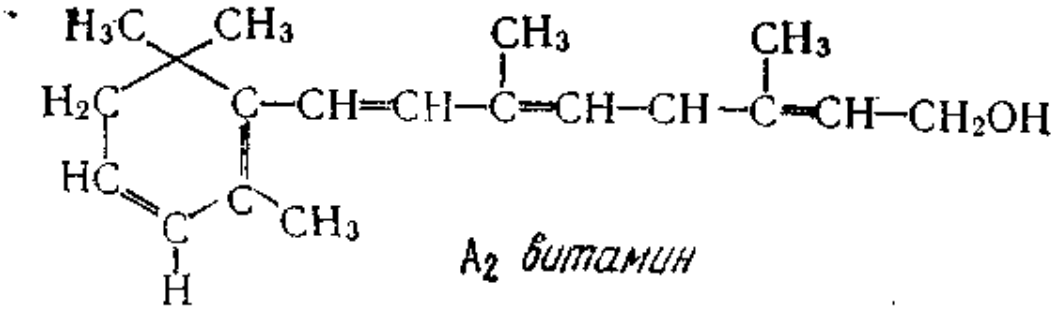
А витаминнинг бир нечта изомери бўлиб, улардан энг кўп тарқалгани A_1 витаминдир:



A_1 *витамин*

A_1 витамин таркибида спиртли группа тутувчи β-каротин молекуласининг ярмидан иборат. Демак, бир молекула β-каротиндан (185- бетга қаранг) 2 молекула A_1 витамин ҳосил бўлар экан.

A_2 витамин нонон ҳалқада қўшимча равишда яна битта қўшбоғ тутади:



A_2 *витамин*

А группага мансуб бўлган витаминлар оч сариқ рангли кристалл моддалардир. Улар сувда эримайди, ёғларда ва органик эритувчиларда яхши эрийди. Бу бирикмалар беқарор бўлиб, ёруғликда ва ҳавода осон оксидланади. Кислородсиз муҳитда эса юқори температурага (120° га) чидамли бўлади. Тирик организмлар тўқимасида А витамин ацетат ва пальмитинат кислоталарнинг мураккаб эфирлари шаклида учрайди. Боғланган шаклдаги А витамин бирмунча барқарор бўлиб, запас ҳолда ҳам тўпланиши мумкин.

А группага мансуб витаминлар оксидланиш-қайтарилиш процессларида актив иштирок этади, деб тахмин қилинади. Чунки улар пероксидлар ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлиб, бошқа бирикмаларнинг оксидланишини тезлаштиради. Лекин А витаминларнинг асосий функцияси кўз қорачиғида борадиган химиявий реакцияларга боғлиқ.

Ҳайвонлардан олинадиган озиқ-овқат маҳсулотлари А витаминнинг асосий манбаидир. Аммо ўсимликларнинг яшил қисмлари, баъзи илдизмевали сабзавотлар ҳам А витамин манбаи ҳисобланади. Чунки ўсимликлар таркибида А витамин ҳосил қилувчи провитамин ҳисобланган каротин кўп бўлади.

Баъзи ўсимликлар таркибидаги каротин миқдори (100 г/мг)

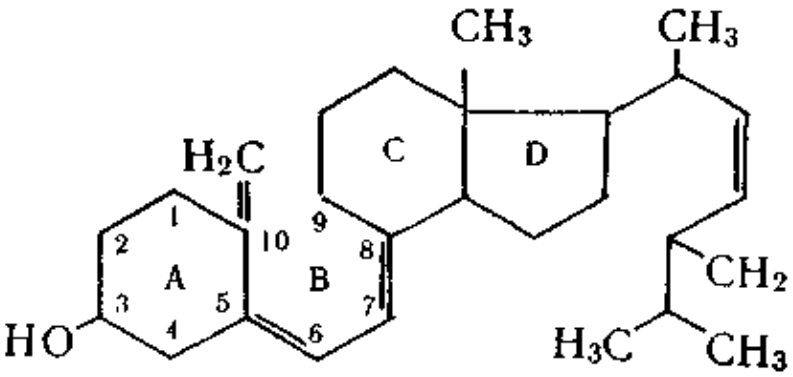
Қизил сабзи	5—10
Исмалоқ	5—15
Петрушка	6,5—10
Сариқ маккажўхори дони	2—3
Беда пичани	2—4
Ўрик	5—16
Кўк пиёз	1,3—5,9
Неъматак	4,1—6,7

Кальциферол (Д витамин)

Кальциферолнинг кашф этилиши унинг рахит касаллигининг олдини олиш ва даволаш хусусиятига боғлиқ. Тажрибалар асосида балиқ мойи фақат шабкўрлик касаллигини эмас, балки рахит касаллигини ҳам даволашда яхши натижа бериши аниқланган. Бироқ балиқ мойини узоқ вақт қиздириш йўли билан таркибидаги А витамин парчалаб юборилгандан сўнг унинг антирахитик хусусияти ўзгармай қолиши маълум бўлган. Бу кузатишлар балиқ мойи таркибида А витаминдан ташқари, юқори температура таъсирига чидамли бўлган яна бошқа витамин ҳам бор, деб тахмин қилишга асос бўлган. Кейинчалик у D витамин деб аталган.

1931 йилда D витамин сунъий йўл билан ҳам синтезлаб олинди. Ҳозирги вақтда унинг бир нечта изомери бўлиб, улар структура тузилишига кўра бир-бирига ўхшаш бўлса-да, лекин ҳар хил биологик активликка эга. Табиатда кўп тарқалган ва биологик активлиги энг юқори бўлган витаминлар D_2 ва D_3 дир.

Булар ўсимликлар таркибида учрайдиган стероллар ҳосиласидир:



D_2 витамин (эргокальциферол)

Эргостерол ва холестерол D_2 ва D_3 витаминларнинг провитамини ҳисобланади.

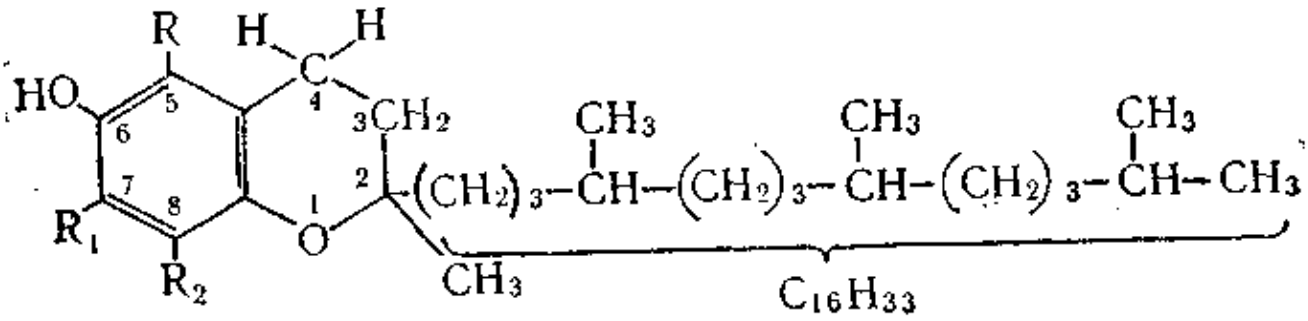
D группага кирадиган витаминлар рангсиз кристаллардан иборат бўлиб, сувда эримайди, лекин мойларда ва органик эритувчиларда яхши эрийди. Бу витаминлар ҳайвонлар организмида учрайди. Ўсимликлар таркибида учрайдиган стероллар ультрабинафша нурлар таъсирида D витаминга айланади.

Организмда D витамин етишмаса, рахит касаллиги пайдо бўлади. Чунки суяк тўқималарида фосфор ва кальций алмашинуви, ошқозон-ичак йўлларида кальций ва фосфорнинг сўрилиши бузилади ва бир қатор органик бирикмаларнинг фосфорли эфирлари ҳосил бўлади, деб тахмин қилинади.

Токоферол (Е витамин)

Организмнинг кўпайиши процессини бошқаришда муҳим аҳамиятга эга бўлган бу витамин дастлаб бўғдой муртаклари мойидан ажратиб олинган бўлиб, α- ва β-токоферол, кейинчалик чигит мойидан ҳам ажратиб олиниб γ-токоферол (грекча токос — авлод, феро — ташийман) деб аталган.

Озиқ-овқат таркибида ҳар учала кўринишдаги токоферол учрайди. Улардан α-токоферол энг юқори биологик активликка эга. У қуйидагича тузилган:



α-токоферол

α-токоферол мураккаб спирт бўлиб, циклик бирикма ҳисобланган триметилгидрохинон ва фитолдан ташкил топган. Токофероллар рангсиз мойсимон модда бўлиб, мойларда ва органик эритувчиларда яхши эрийди. Химиявий жиҳатдан бирмунча барқарор, лекин ультрабинафша нурлар таъсирида парчаланиб кетади.

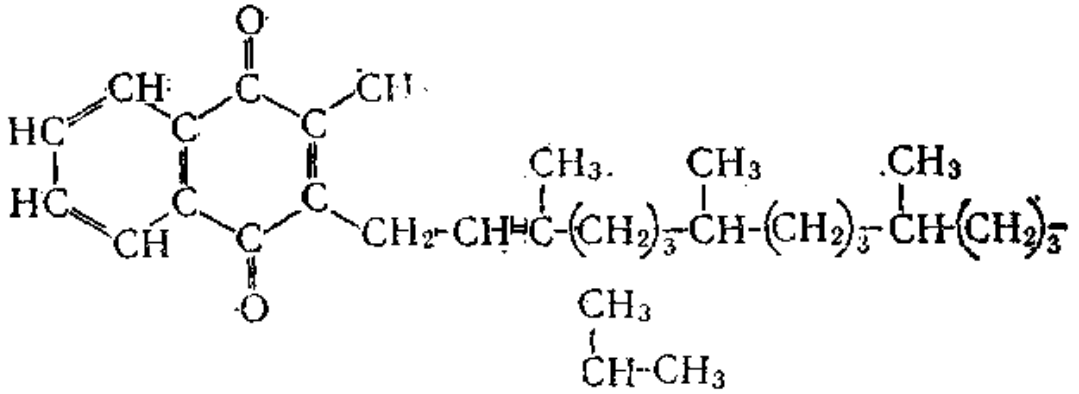
Ҳайвонлар организмида Е витамин етишмаса, оқсиллар, ёғлар ва углеводлар алмашинуви бузилади. Бу, ўз навбатида, улар жинсий органларининг шикастланишига ва кўпайиш қобилиятининг йўқолишига сабаб бўлади. Бундан ташқари, Е витамин кўпгина бирикмаларни оксидланиб кетишдан сақлайди ва антиоксидантлар сифатида ишлатилади.

Токофероллар ўсимликлар таркибида, айниқса, уларнинг яшил қисмларида ҳамда уруғ муртагида кўп бўлади. Баъзи ўсимликлар (мойи) таркибидаги Е витамин миқдори (мг ҳисобида) қуйидагича:

Исмалоқ	15—30
Петрушка	4—50
Бугдой мойи	100—500
Маккажўхори мойи	70—250
Пахта мойи	100

Филлохинонлар (К витамин)

Бу модда 1929 йилда Дам томонидан жўжаларда холестерин алмашинувини ўрганиш процессида аниқланган. Қоннинг нормал ивиши учун зарур бўлган бу фактор *коагуляция витамини* ёки К витамин номини олган. Ҳозирги вақтда К группага мансуб барча бирикмалар филлохинонлар деб аталади. К витаминлик хоссага эга бўлган актив препарат 1939 йилда беда экстрактидан ажратиб олинган ва унга K_1 витамин деб ном берилган. У қуйидагича тузилган:



K_1 витамин

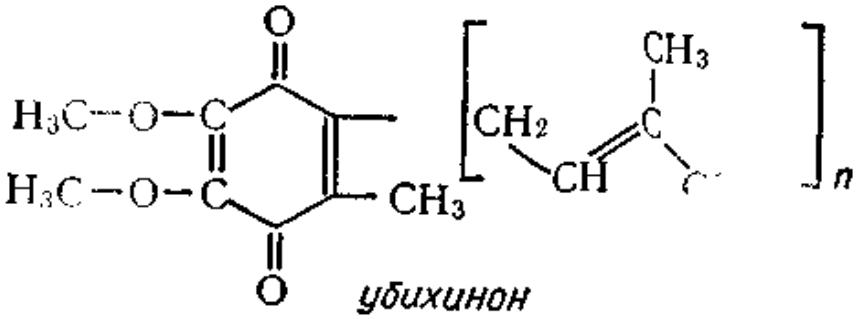
К группага мансуб витаминлар нафтохинонлар ҳосиласи бўлиб, ёнбош занжир эса хлорофилл таркибига кирувчи юқори молекулали алифатик спирт — фитол қолдиғи ҳисобланади.

К группага кирадиган витаминлар ўсимликларда кенг тарқалган. Улар айниқса беда, исмалоқ, карам баргларида кўп бўлади. Бу витамин оксидланиш-қайтарилиш процессларида, айниқса, фотосинтетик фосфорланиш процессида, электронларнинг кўчирилишида оралиқ бирикма сифатида иштирок этади.

Убихинон (Q витамин)

Ёғларда эрийдиган витаминларнинг бу группаси яқинда кашф этилган бўлиб, тузилиши ва функциясига кўра Е ва К витаминларга яқин туради. Убихинон ҳайвонлар ёғидан ажратиб олинган. Бу бирикма тирик организмларда кўп тарқалган бўлиб, ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмлар танасидан топилган.

Убихинонлар бензохиноннинг ҳосиласи бўлиб, жуда кўп изопреноид қолдиқлардан ташкил топган ёнбош занжирга эга:



убихинон

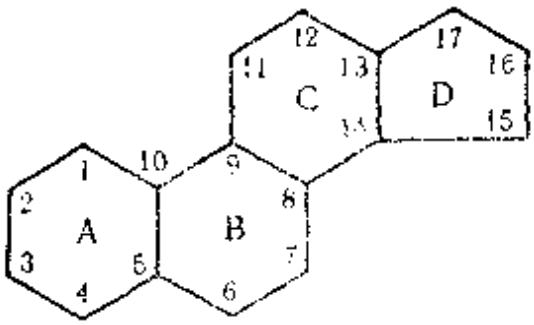
Ёнбош занжирдаги изопреноид қолдиқларнинг сони 6 тадан 10 тагача бўлади. Убихинонлар оксидланиш-қайтарилиш процессларида актив иштирок этади. Улар нафас олиш процессида электронларнинг кўчирилишини таъминловчи оралиқ бирикмалар ҳисобланади. Убихинонлар нафас олиш занжирида флавинли ферментлар билан цитохром система оралиғида жойлашган. У оксидланган ва қайтарилган шаклларда учрайди. Убихинонлар, асосан, митохондрийларда жойлашади. Улар ўсимликларда кенг тарқалган бўлиб, оксидланиш-қайтарилиш процесслари тез борадиган тўқималарда кўп учрайди.

VII боб. ЎСИМЛИКЛАРДА УЧРАЙДИГАН БОШҚА МОДДАЛАР

СТЕРОИД ВА ИЗОПРЕНОИДЛАР

Стероидлар

Стероидлар мураккаб тузилган бўлиб, молекуласи тўртта ҳалқанинг бир-бирига қўшилишидан ҳосил бўлган. Бу ҳалқаларнинг учтаси фенантрен ҳосиласи ҳисобланган пергидрофенантренни ташкил қилса, биттаси циклопентандан иборат. Бу ҳалқалар бир-бири билан қўшилиши натижасида циклопентанпергидрофенантрен ҳосил бўлади. Барча стероидлар шу бирикманинг ҳосилаларидир:

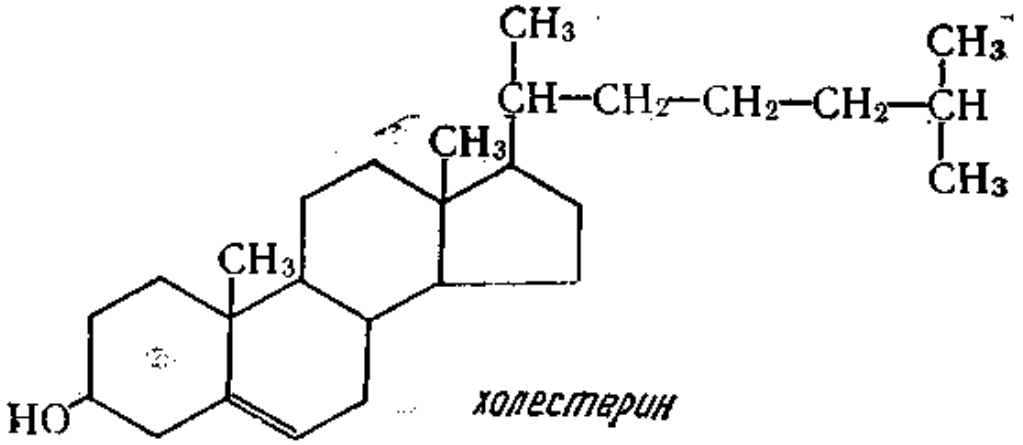


циклопентанопергидрофенантрен

Бироқ стероидлар ҳосил бўлиши юқорида кўрсатилган фенантрен бирикмаси билан боғлиқ эмас. Улар тирик организмларда изопреноидларнинг ҳалқаланиши (цикллашиши) натижасида ҳосил бўлади.

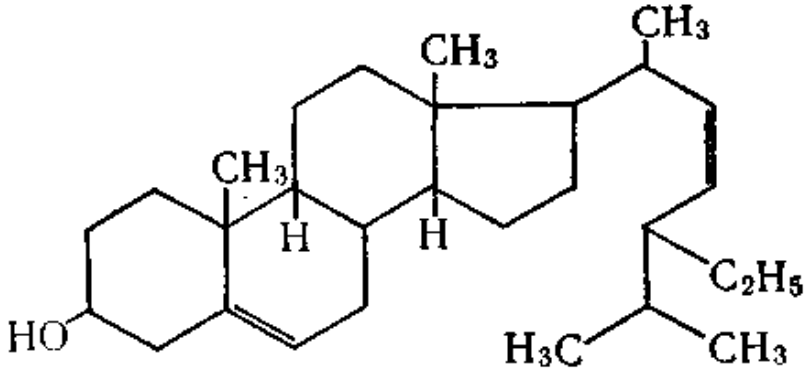
Стероидларга *стероллар* деб аталадиган юқори молекуляр спиртлар ва уларнинг мураккаб эфирлари ҳисобланган *стеридлар* ҳам киради. Ундан ташқари, баъзи сапогенинлар, алкалоидлар, гликозидлар ва гормонлар ҳам стероидлар группасига мансуб. Стероидлар, асосан, ҳайвонлар организмида учрайди. Кейинги вақтларда бу бирикмаларнинг кўпи ўсимликлардан ҳам ажратиб олинган.

Стероидларга мансуб бўлган ва ҳайвонлар организмида кўп тарқалган холестерин, кейинги йилларда ўсимликлар гулининг чангдонида, ловиянинг уруғпалла баргларида ва картошкада ҳам бўлиши масса-спектроскопия усулида аниқланган.

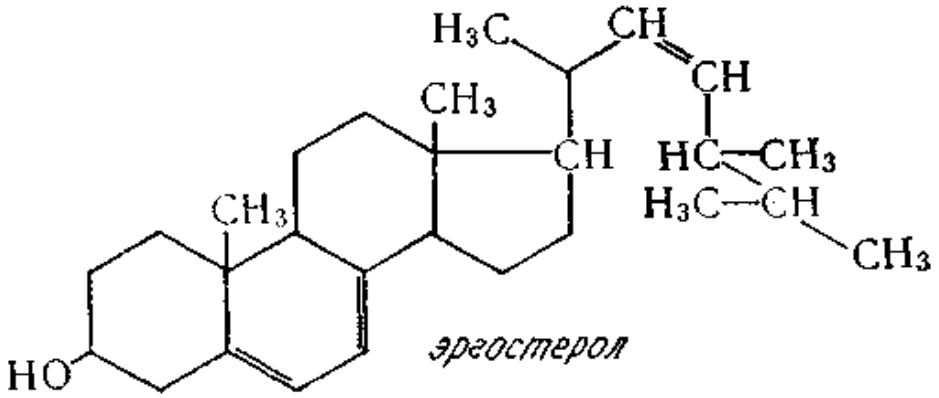


холестерин

Ўсимликлар таркибидан холестеринга ўхшаш бошқа бирикмалар — фитостеринлар ҳам топилган. Масалан, бугдой донида эргостерол, соя донида стигмастерол учрайди:



стигмастерол



эргостерол

Стероидлар оқсиллар билан мураккаб комплекс ҳосил қилиб, моддалар алмашинувини бошқаришда муҳим аҳамиятга эга бўлган ҳужайра мембраналарининг тузилишида иштирок этади. Кейинги йилларда тўпланган маълумотларга кўра, стероидлар ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш процессларида муҳим аҳамиятга эга. Ўсимликларнинг баргидан ажратиб олинган аралашмали мойлар экстракти баъзи ўсимликларнинг гуллаши ва мева тугишини тезлаштириши аниқланган.

Изопреноидлар ва уларнинг ҳосилалари ўсимликларга хос бўлган бир қатор табиий бирикмалар группасини ташкил этади. Улар ўсимликлар оламида анча кенг тарқалган. Бу группага мансуб бўлган бирикмаларнинг асоси беш углеродли қолдиқлардан иборат бўлиб, улардаги углерод атомлари худди изопрен молекуласидагидек жойлашган. Ўсимликлардан эркин ҳолдаги изопрен олинмаган. Бироқ улар таркибида бир қанча шохланган занжир ҳосил қилувчи беш углеродли бирикмалар учрайди:

$$CH_2=\overset{\overset{\displaystyle CH_3}{|}}{C}-CH=CH_3$$

изопрен

Изопреноидларга эфир мойлар, смолалар (қатрон), камфора, каучук, фитол, каротиноидлар ва шуларга ўхшаш жуда кўп хилма-хил моддалар киради. Қуйидаги жадвалда изопреноидлар синфига мақсуб бўлган асосий группалар келтирилган.

14-жадвал

Изопреноидлар классификацияси
(Боннер бўйича)

Синфлар	Формуласи	Айрим вакиллари	Оксидланган ҳосилалари
Изопрен	C_5H_8	эркин ҳолда учрамайди	изопентенилпирофосфат
Монотерпенлар	$C_{10}H_{16}$	эфир мойлар, мирцен	спиртлар, альдегидлар, кетонлар
Сесквитерпенлар	$C_{15}H_{24}$	эфир мойлар, смолалар, фарнезен	спиртлар, кетонлар
Дитерпенлар	$C_{20}H_{32}$	эфир мойлар, смолалар, C_{20} — терпенлар	фитол, витамин А, смолали кислоталар
Тритерпенлар	$C_{30}H_{48}$	сквален	стериллар, сапонинлар
Тетратерпенлар	$C_{40}H_{64}$	каротинлар, фитоин	ксантофиллар
Политерпенлар	$(C_5H_8)_n$	каучук, гутта	

Терпенлар. Эфир мойлар

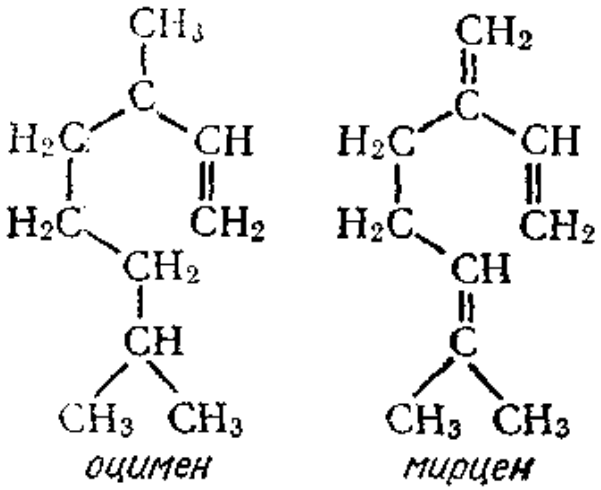
Кўпчилик ўсимликлар ўзидан хушбўй ҳид тарқатиш хусусиятига эга. Бундай ҳидни *эфир мойлар* деб аталадиган ва таркибида 5, 10, 15, 20 та углерод атоми бўлган бирикмалар тутувчи моддалар тарқатади. Эфир мойлар, одатда, махсус ҳужайралар ёки ҳужайралар тўпламида ҳосил бўлади. Бундай ҳужайралар бутун ўсимлик бўйлаб диффузия ҳолда тарқалган

айрим без ҳужайраларидан ёки кўпинча барг ва пояни қоплаб оладиган безли тукчалардан иборат. Бундай ҳолларда эфир мойлар ҳужайраларда бир ёки бир неча томчи сифатида тўпланади. Масалан, қарағай дарахтидан ажратиб олинадиган смола дарахт пўстлоғидаги смола йўлларини қоплаб олган ҳужайраларда ҳосил бўлади.

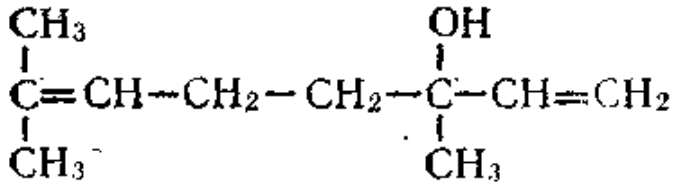
Одатда, эфир мойлар ўсимликларнинг бирор органида — барги, пўстлоғи ёки меваларида тўпланган бўлади. Кўпинча уларни ажратиб олиш учун улар тўпланган ўсимлик органлари тилинади ва махсус йўл ҳосил қилинади. Бошқа вақтда эфир мойларни ажратиб олишда уларнинг эрувчанлигига асосланилади. Эфир мойлар сувда эримайди, лекин уларни органик эритувчилар (спирт, бензин) ёки сув буғлари ёрдамида осонлик билан ажратиб олиш мумкин. Цитрус ўсимликлар таркибидаги эфир мойларни пресс билан сиқиб олиш мумкин. Қимматбаҳо эфир мойларни ажратиб олиш учун анфлераж усулидан фойдаланилади. Бу усул уларнинг қаттиқ ёғларда эриш хусусиятига асосланган. Бунда эфир мойи олинаётган гулнинг гултожбарглари ёғдан тайёрланган пластинкалар устига териб қўйилади. Бир неча кундан сўнг эфир мойлар ёғ пластинкаларга ўтиб қолади. Кейин улар органик эритувчилар ёрдамида ажратиб олинади.

Эфир мойлар таркибида жуда кўп ҳар хил моддалар бўлиб, ўсимликларнинг хушбўй ҳиди ҳам кўп жиҳатдан шу моддаларга боғлиқ. Буларга терпенлар, сесквитерпенлар, дитерпенлар ва уларнинг ҳосилалари, органик сульфидлар ва меркаптанлар, индол ва антрил кислоталарнинг эфирлари ҳамда нормал углеводородлар (масалан, гептан) киради. Бироқ эфир мойлар таркибида миқдор жиҳатидан оддий терпенлар энг кўп учрайди.

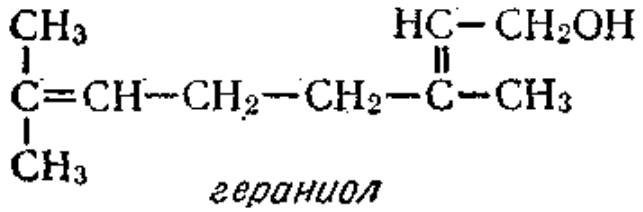
Монотерпенлар. Оддий монотерпенлар асосан иккита изопрен қолдиғидан ташкил топган бўлиб, алифатик ва ҳалқали монотерпенларга бўлинади. Алифатик терпенларга мирцен ва оцимен киради:



Алифатик монотерпенларнинг муҳим ҳосиласи ҳисобланган бирламчи спирт — гераниол ва линалоол диққатга сазовордир:



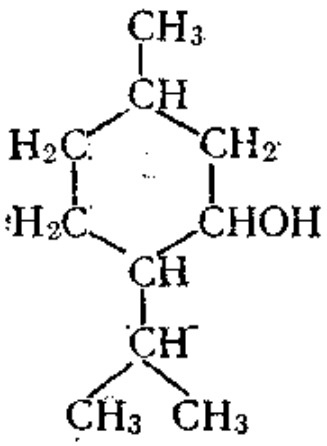
линалоол



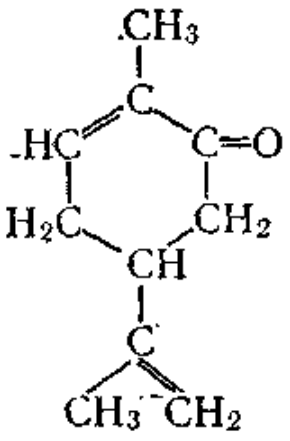
гераниол

Гераниол спирт атир таркибидаги эфир мойларнинг энг асосий қисмини ташкил қилади. Линалоол эса ялпиз таркибидаги эфир мойларда кўп учрайди. Юқоридаги кўриб ўтилган мирцен ва оцимен монотерпенлар гераниол дегидратацияга учраши натижасида ҳосил бўлади, деб тахмин қилинади. Умуман, кўпчилик оддий ва мураккаб терпенлар ҳосил бўлиши гераниол спирт орқали боради.

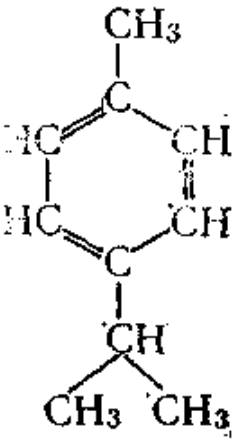
Циклик (ҳалқали) монотерпенларни ҳосил бўлиши ҳам гераниол спиртга боғлиқ. Лекин бу реакцияни катализловчи ферментлар ҳали аниқланмаган. Циклик монотерпенларнинг бир қатор муҳим ҳосилалари бўлиб, уларга ялпиз мойи таркибидаги ментол, укроп ва зира мойи таркибидаги карбон моддаларини мисол қилиб кўрсатиш мумкин:



ментол

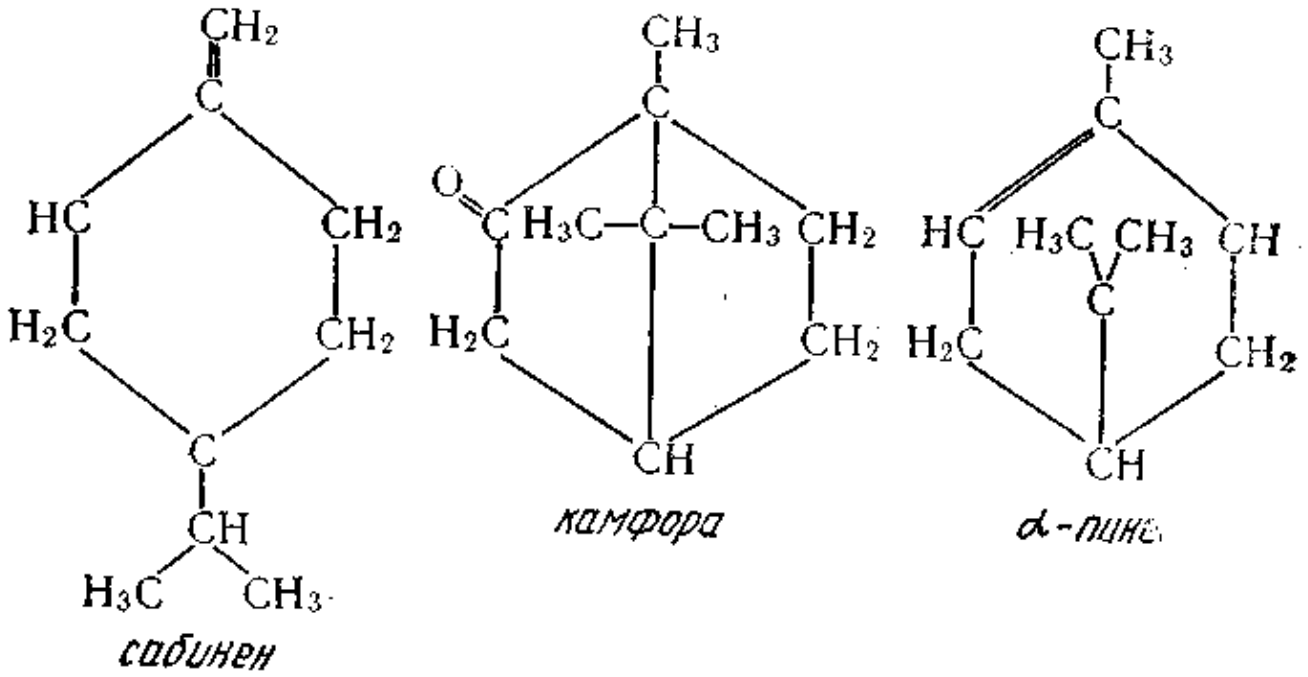


карвон



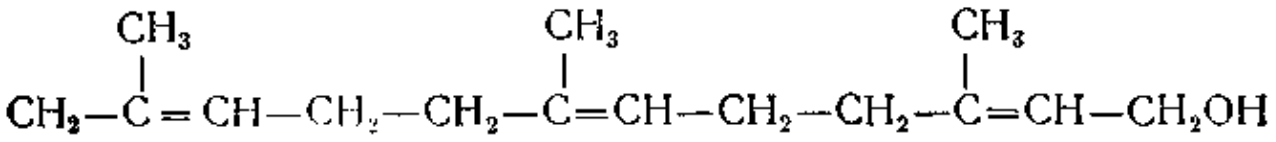
цимол

Ҳалқали монотерпенлар группасига бициклик тузилган бирикмалар ҳам киради. Сабинен, камфора, пинен уларнинг энг муҳим вакилларидир. Улар нинабаргли дарахтлар мойи таркибида кўп учрайди:



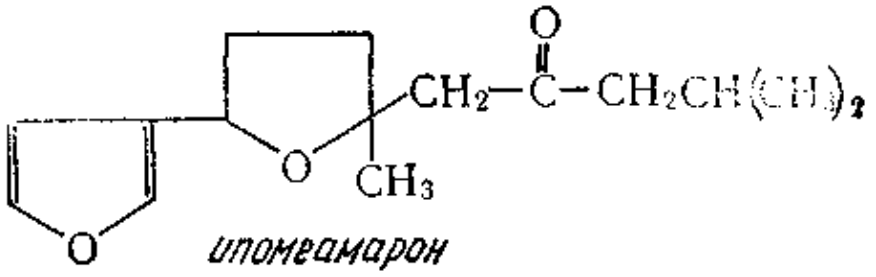
Камфора, айниқса, шувоқ таркибида кўп тўпланади. Бу ўсимлик Ўрта Осиё чўлларида ўсади.

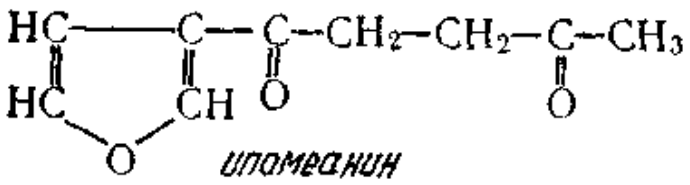
Сесквитерпенлар. Бу бирикмалар учта изопрен қолдиғидан ташкил топган бўлиб, эфир мойлар таркибида нормал ҳолатда ҳамда оксидланган ва қайтарилган ҳар хил ҳосилалар шаклида учрайди. Табиатда кенг тарқалган сесквитерпенларга фарнезол мисол бўлади:



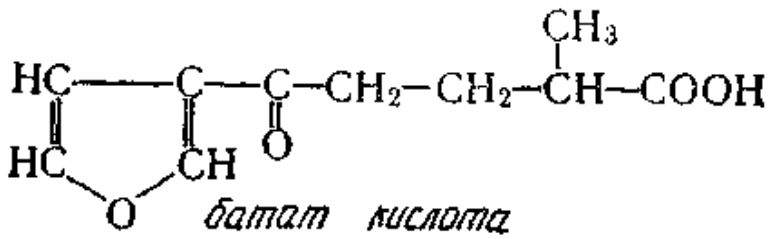
фарнезол

Кўпчилик сесквитерпенлар моно- ёки полициклик бирикмалардир. Булардан гваякол, ипомеамарон, ипомеанин ва батат кислота кўп учрайди:



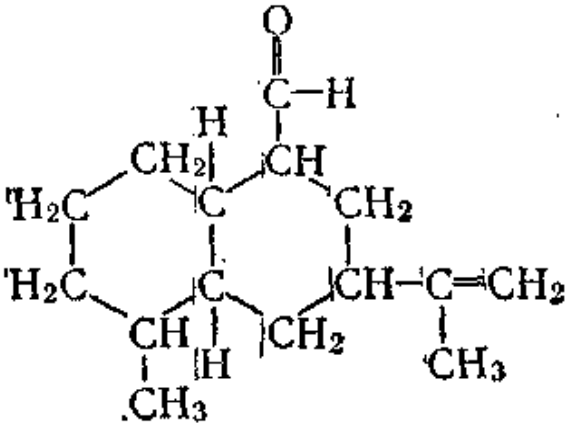


ипомеанин



батат кислота

Ипомеамарон ва тузилишига кўра унга яқин бўлган ипомеанин ва батат кислота замбуруғ билан зарарланган батат (ширин картошка) ўсимлигида кўп тўпланади. Ипомеамарон замбуруғларга токсин (заҳар) сифатида таъсир қилади. Л. В. Метлицкий ва бошқалар картошкадан замбуруғларга токсин сифатида таъсир этадиган бир қанча сесквитерпенлар ажратиб олганлар. Булардан энг муҳими картошканинг Любимец навидан ажратиб олинган любиминдир:

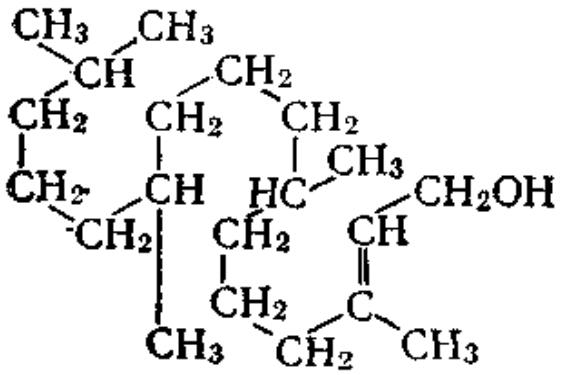


любимин

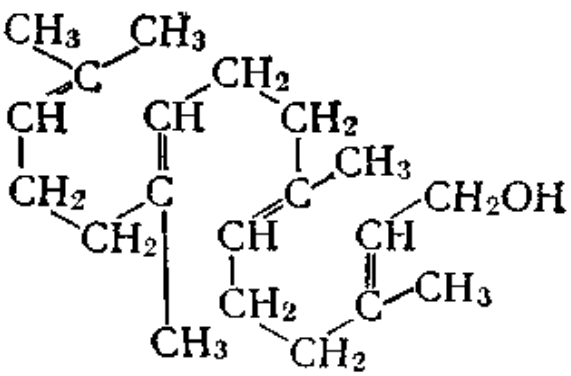
Мазкур бирикмалар ўсимликларнинг ҳар хил замбуруғларга чидамлилигини ифодалайдиган факторлардан бири бўлиб хизмат қилади, уларни фитоалексинлар группасига киритиш мумкин. Ўсимликларда сесквитерпенлар ҳосил бўлиши фарнезил пирофосфатга боғлиқ.

Дитерпенлар. Барча дитерпенлар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга. Булардан энг муҳимлари хлорофилл таркибига кирадиган фитол, А витамин ва ўсимликлар ўсишида иштирок этадиган гиббереллиндир. Булардан ташқари, ўсимликлардан ажраладиган бальзам ва смола таркибида ҳам бир қатор дитерпенлар учрайди. Дитерпенларни геранилгеранол

(фарнезол) бирикмалар ҳосиласи деб қараш мумкин. Фитол геранилгеранолнинг қайтарилган ҳосиласидир:



фитол



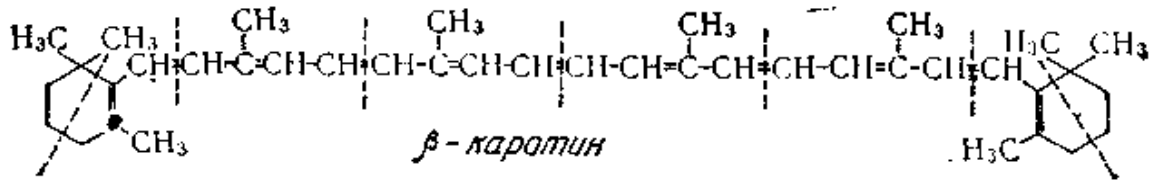
геранилгеранол

Каротиноидлар

Каротиноидлар ёки тетратерпенлар ва уларнинг ҳосилалари ўсимликларнинг барча қисмларида учрайди. Уларнинг ранги сариқ ва қизил бўлганлиги учун кўпинча *сариқ пигментлар* деб ҳам аталади. Бу группани ташкил этувчи моддаларнинг номи сабзидаги сариқ пигмент β-каротин номидан олинган. Каротиноидларга хос хусусиятлардан бири улар таркибида жуда кўп қўш боғ мавжудлигидир. Каротиноидларнинг изопреноидли асоси марказий симметрия нуқтасига эга бўлганлиги учун улар икки молекула дитерпенларнинг бирикишидан ҳосил бўлган, деб тахмин қилинади.

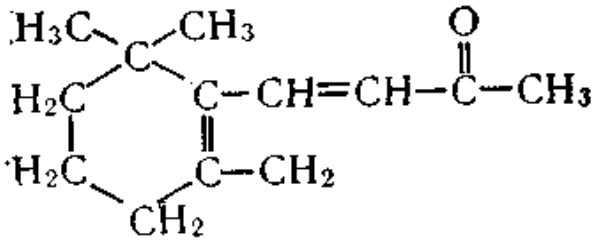
Каротиноидлар икки группага: тўйинмаган углеводородлардан иборат бўлган каротинлар ва уларнинг кислородли ҳосилалари ҳисобланган ксантофилларга бўлинади.

Каротинлар. Табиатда кенг тарқалган каротиноидларга β-, α-каротинлар, ликопин ва лютеинлар киради. Булардан энг кўп учрайдигани β-каротиндир. β-каротин ўсимликларнинг яшил қисмларида, айниқса, сабзида кўп бўлади:



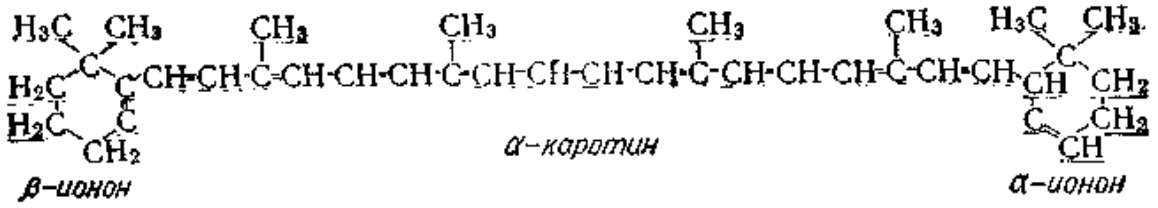
β-каротин

β-каротин таркибида иккита β-ионон ҳалқа бўлиб, каротинларнинг карбон атомларини номерлашни ана шу ҳалқадан бошлаш керак:

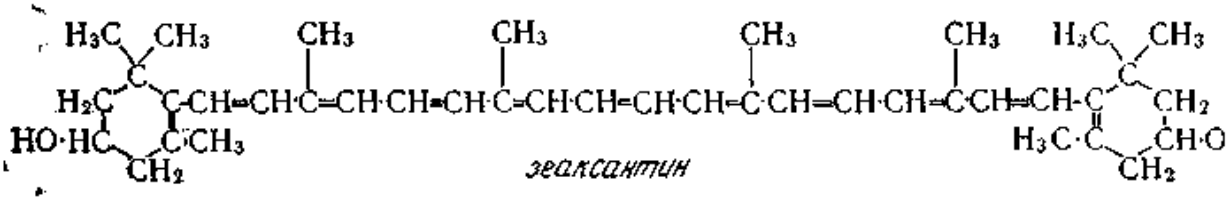


β-ионон ҳалқа

α-каротин таркибида битта α-ионон ҳалқа ва битта β-ионон ҳалқа бўлади:

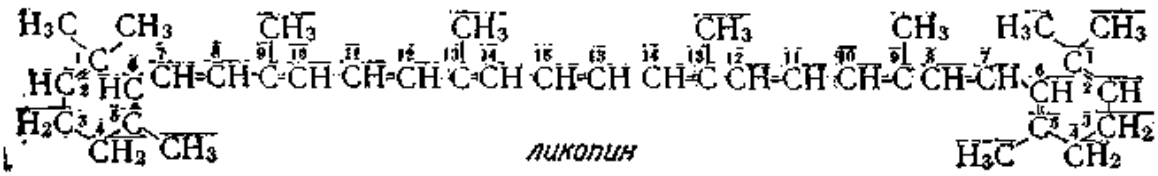


Ликопин помидорнинг пишган мевасидаги асосий каротиноид ҳисобланади. Бошқа каротиноидлар ликопининг ҳосиласи ҳисобланади. Ликопин қуйидагича тузилган:



Каротинлар А витамин ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга.

Ксантофиллар. Оксидланган каротинлар ёки ксантофиллар ўсимликларнинг барги, гули, меваси ва куртакларида учрайдиган сариқ пигментларнинг асосий таркибий қисмини ташкил этади. Масалан, баргларда учрайдиган ва асосий ксантофил ҳисобланган лутеин худди α-каротинга ўхшаш структурага эга бўлиб, ҳар қайси учки томондаги ҳалқада қўшимча равишда гидроксил группалар тутади. Бошқа ксантофиллар, масалан, маккажўхори донида учрайдиган зеаксантин ва кўпчилик ўсимликлар таркибида бўладиган виолаксантинлар ҳам ионон ҳалқаларидаги оксидланган группаси билан фарқ қилади:



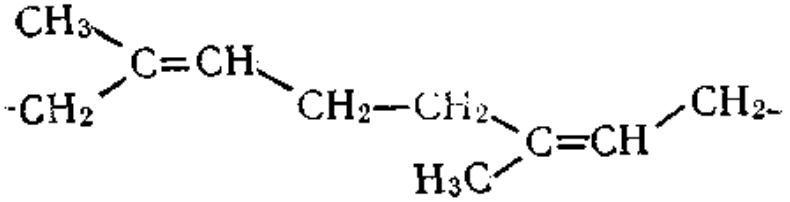
Ксантофилларнинг гидроксилли ҳосилаларидан ташқари, эфирлар, кетонлар ва оксикетонлар каби ҳосилалари ҳам бор. Масалан, жийда гулида учрайдиган сариқ пигмент — эленин лутеининнинг дипальмитинат эфири ҳисобланади. Қизил қалампирда учрайдиган капсорубин эса таркибида иккита гидроксил ва иккита кетон группа тутувчи ксантофилдир.

Каротиноидларнинг ўсимликлардаги физиологик аҳамияти хилма-хил, лекин улар ҳозиргача аниқ ўрганилмаган. Бу бирикмалар фотосинтез, нафас олиш, ўсиш ҳамда фототропизм ҳодисаларида муҳим аҳамиятга эга бўлса керак, деб тахмин қилинади.

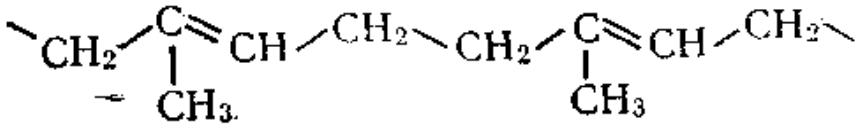
Каучук ва гуттаперча

Каучукнинг полиизопреноидли молекулалари шохланмаган занжир шаклида бўлиб, 500—5000 тагача ва ундан ҳам кўп изопрен қолдиқлардан ташкил топган ва молекуляр оғирлиги 60000 дан 350000 гача етади.

Гуттаперча молекулалари каучукка нисбатан кичик бўлиб, улар таркибида 100 тагача изопрен қолдиқ бор. Каучук молекулаларидаги қўш боғлар бутунлай цис-конфигурация ҳолатида, гуттаперчада эса транс-конфигурация ҳолатида бўлади:



қўш боғли полиизопрен занжирнинг цис-ҳолати (каучукда)



қўш боғли полизопрен занжирнинг транс-ҳолати (гуттаперчада).

Юксак ўсимликларнинг 2000 га яқин тури каучук ҳосил қилиш хусусиятига эга, лекин булардан фақат баъзиларини каучук олинадиган ўсимликлар деб аташ мумкин. Айниқса сутламадошлар, тутдошлар, мураккабгулдошлар оиласига мансуб ўсимликларнинг каучук ҳосил қилиш хусусияти анча юқори. Сутламадошлар оиласига кирадиган бразилия гевеясининг сутсимон ширасидан табиий каучук олинади. Бу дарахт тропик мамлакатларда ўсадиган каучукли ўсимлик бўлиб, табиий каучукнинг 90% ана шу ўсимликдан олинади. Гуттаперча эса тропик иқлимда ўсадиган гутта дарахтидан олинади. Мамлакатимизда табиий каучук мураккабгулдошлар оиласига мансуб бўлган кўксағиз ва товсағиз ўсимликлардан олинади. Бу ўсимликлар таркибида 20—27% гача каучук бўлади.

ФЕНОЛ БИРИКМАЛАРИ

Феноллар ўсимликлар оламида кенг тарқалган хилма-хил моддаларни ўз ичига оладиган катта группани ташкил қилади. Таркибида битта ёки бир нечта гидроксил группа тутувчи ароматик ёки бензол ҳалқа бўлиши феноллларга хос умумийликдир.

Барча фенол бирикмалари фенол (C_6H_5OH)нинг ҳосилалари ҳисобланади. Бензол ҳалқада иккита ва ундан ортиқ гидроксил группа тутувчи бирикмалар *полифеноллар* деб аталади.

Яқин вақтгача фенол бирикмалари моддалар алмашинувининг охирги маҳсулоти, яъни ўзига хос чиқинди сифатида маълум эди. Бироқ кейинги йилларда олиб борилган тадқиқотлар натижасида улар (лигниндан ташқари) ҳужайрада содир бўладиган моддалар алмашинувининг актив метаболитлари эканлиги тўла исботланган. Фенол бирикмаларини, айниқса, чой ва ток ўсимликлари таркибида учрайдиган катехинларни ҳар томонлама ўрганишда академик А. Л. Курсанов, М. Н. Запромётов ва С. В. Дурмишидзеларнинг хизмати катта.

Фенол бирикмалари нафас олиш (кофермент Q) ва фотосинтез (пластихинон) процессларида водород атомининг кўчирилишида иштирок этади. Ўсимликлар ўз танасида тўпланадиган феноллардан запас модда сифатида фойдаланиши аниқланган.

Полифенол бирикмалари фитонцидлик хусусиятига эга бўлиб, ўсимликларнинг замбуруғ ва бактериялар қўзғатадиган касалликларга чидамлилигини (иммунитетини) оширади. Булар ўсимликларнинг ўсиш процесси бошқарилишида ҳам актив иштирок этади. Гул, мева, барг ва поя ларнинг табиий ранги полимер феноллар ҳисобланган флавоноидли пигментларга боғлиқ.

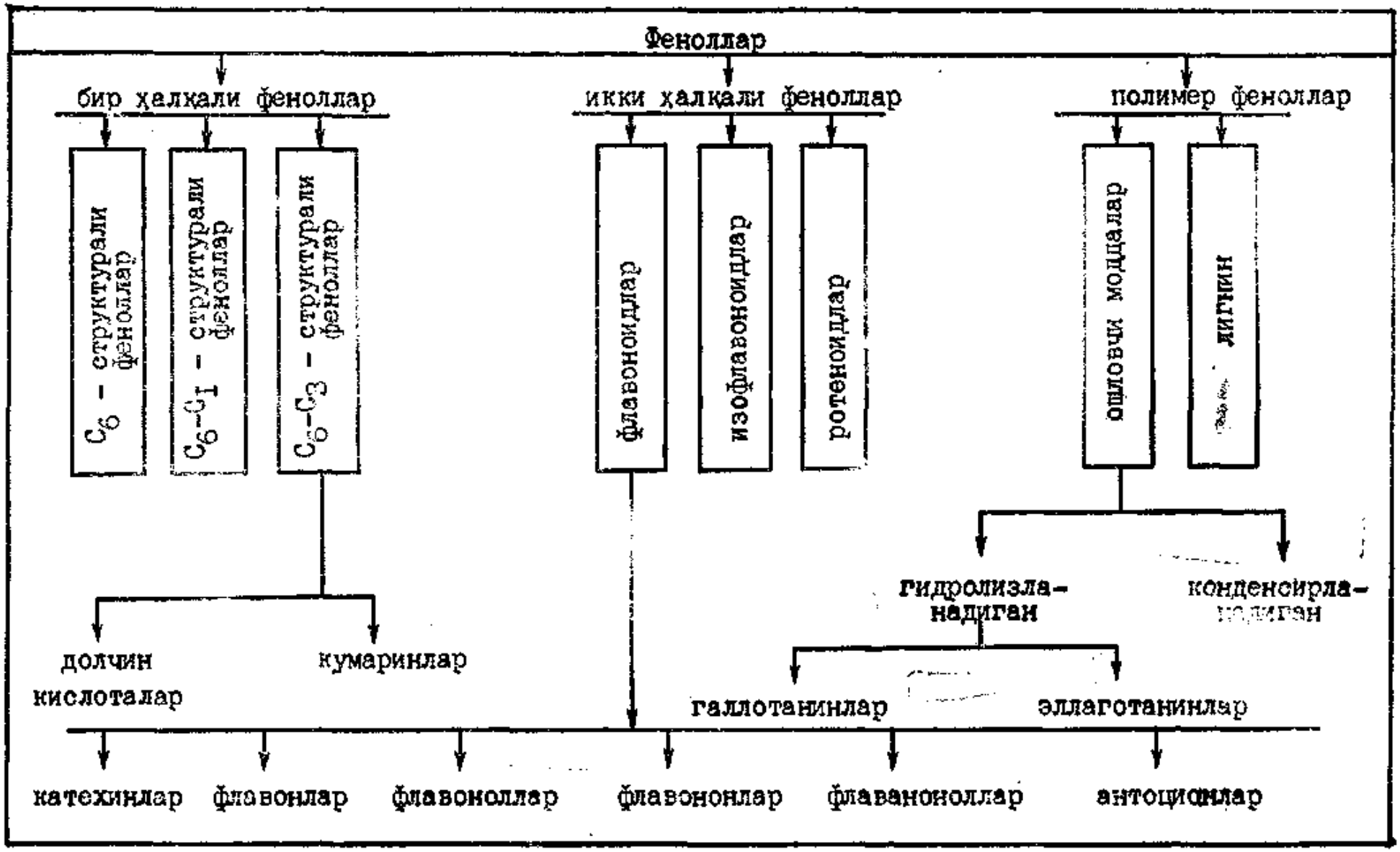
Ўсимликларнинг турли орган ва тўқималарида учрайдиган фенол бирикмалари фақат миқдор жиҳатдан эмас, балки сифат жиҳатдан ҳам бир-биридан фарқ қилади. Чунки уларнинг ҳар хил биохимиявий процесларда иштирок этиши тузилиши ва полимерланиш даражаси билан аниқланади. Кўпчилик оддий фенол бирикмалари осонлик билан оксидланади ва моддалар алмашинувида актив иштирок этади. Шунинг учун ҳам улар аксарият биохимиявий процесслар энг актив борадиган барг, гуллардаги ва ўсиш нуқтасидаги тўқималарда мужассамлашган бўлади. Фенол бирикмаларининг полимерлари эса биохимиявий жиҳатдан бирмунча инерт бўлиб, асосан, қопловчи ва ўсишдан тўхтаган тўқималарда учрайди.

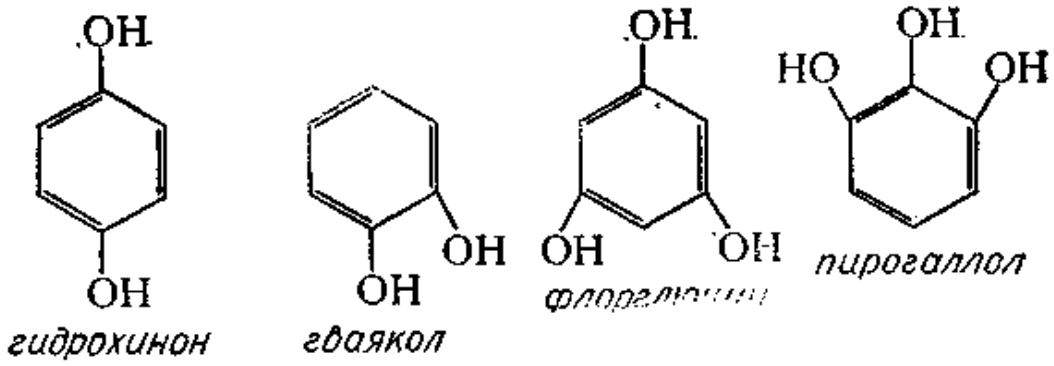
Барча фенол бирикмалари таркибидаги ароматик (бензол) ҳалқанинг сонига қараб учта асосий группага: бир ҳалқали феноллар, икки ҳалқали феноллар ва полимер фенол бирикмаларига бўлинади. 190-бетда фенол бирикмалари классификацияси берилган.

Бир ҳалқали феноллар (монофеноллар)

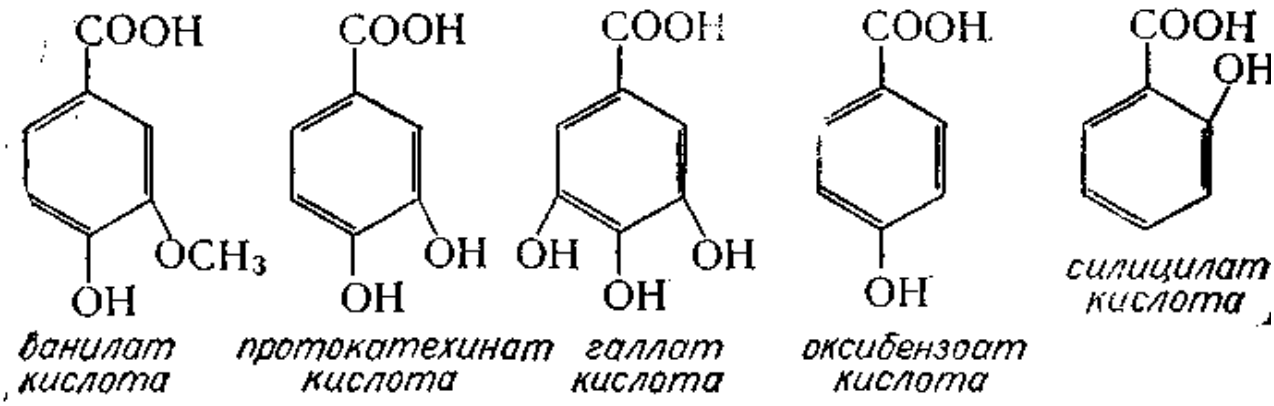
Монофенолларнинг ҳосилалари ҳисобланган оддий ароматик бирикмалар ўз навбатида бир неча группага бўлинади. Бу группаларда C_6 — структура тузилишига эга бўлган бирикмаларга гидрохинон, гваякол, флорглюцин, пирогаллол киради:

Фенол бирикмалари классификацияси /Л.В.Метлицкий бўйича/

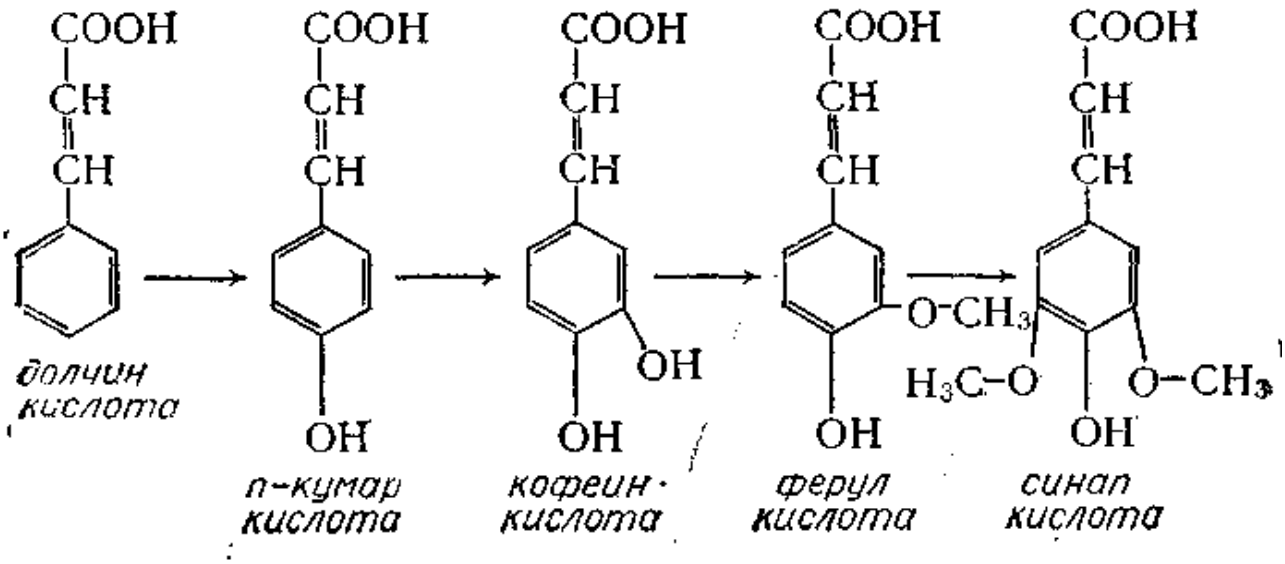




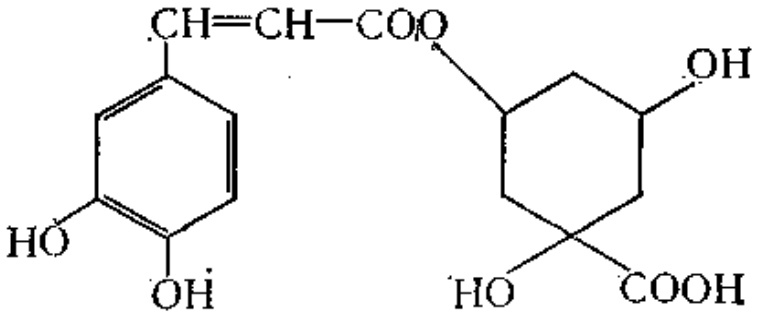
Бу бирикмалар ўсимликлар таркибида эркин ҳолда учрамайди. C_6—C_1— структурали бирикмаларга (C_6 — олтита углеродли бензол ҳалқа, C_1 — битта углерод атомидан иборат бўлган ёнбош занжир) фенилкарбон кислоталар ва уларнинг ҳосилалари — протокатехат, ванилат, галлат, оксибензоат, салицилат кислоталар киради:



C_6—C_3 — структурали бирикмалар долчин кислота ва уларнинг ҳосилаларидан иборат бўлган группага ва кумаринларга бўлинади. Долчин кислоталарнинг энг кўп тарқалган ҳосилаларига *п*-кумар ва кофеин кислоталар ва уларнинг метиллашган ҳосилалари — ферул ҳамда синап кислота киради:

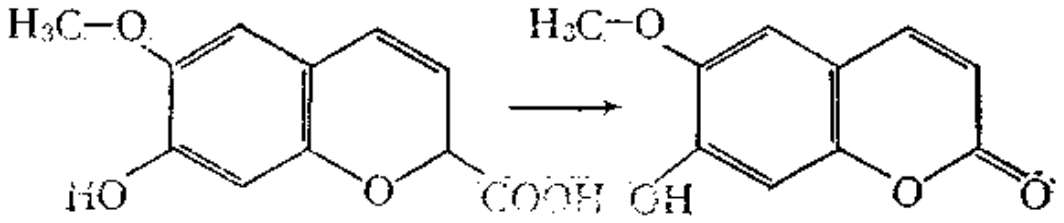


Юқоридаги кислоталар таркибида фенолли гидроксил ва карбоксил группалар бўлганлиги учун улар бир-бири билан ўзаро реакцияга киришиб, депсидлар деб аталадиган мураккаб эфир типидаги бирикмаларни ҳосил қилади. Ўсимликлар таркибидаги барча долчин кислоталар депсидлар сифатида учрайди. Бундай бирикмаларга хлороген кислотани мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бу бирикма кофеин ва хинна кислоталардан ташкил топган:



хлороген кислота

Кумаринлар долчин кислоталарнинг лактонлари ҳисобланади. Масалан, кумарин о-оксидолчин кислотанинг, скополетин эса о-оксиферул кислотанинг лактони ҳисобланади:



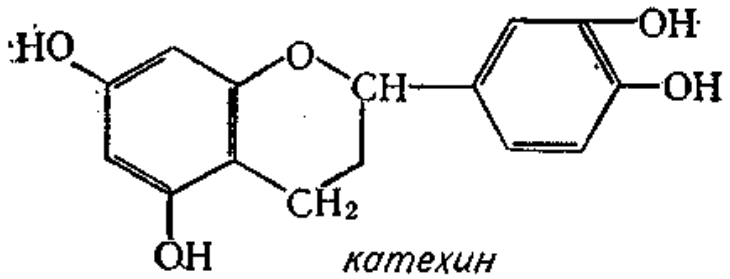
о-ферул кислота *скополетин*

Кумаринлар кўлгина ўсимликлар таркибидан топилган. Улар айниқса қашқарбеда ва қизил томир (Asperula humifusa) да кўп учрайди. Кумариндан пичан ёки похол ҳиди келади.

Икки ҳалқали феноллар

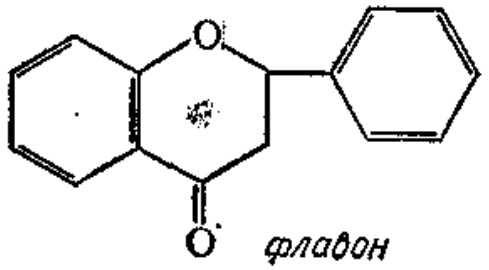
Бу группага мансуб бирикмалар таркибида иккита ароматик ҳалқа бўлиб, ҳар хил моддаларни ўз ичига олади. Икки ҳалқали феноллларнинг барчаси C_6—C_3—C_6— структура тузилишга эга ва флавоноидлар, изофлавоноидлар ҳамда ротеноидларга бўлинади. Икки ҳалқали феноллларнинг аксарияти флавоноидларга мансуб бўлиб, улар табиатда энг кўп тарқалган полифеноллар ҳисобланади. Флавоноидлар таркибидаги уч углеродли боғловчи фрагментнинг структураси ва молекуланинг оксидланиш даражасига қараб улар қуйидаги группаларга: катехинлар, флавонлар, флавононлар, флавоноллар, флавонолларга, антоцианларга бўлинади.

Катехинлар ошловчи моддаларнинг таркибий қисмини ташкил қилади. Бу бирикмалар флавоноидлар ичида ўта қайтарилган бирикмалар ҳисобланади. Катехин осонлик билан оксидланиб, турли рангга киради. Масалан, чой қора, қизил ва сариқ рангда бўлиши улар баргидаги катехинларнинг оксидланиш даражасига боғлиқ. Катехинлар бир неча шаклда учрайди:



катехин

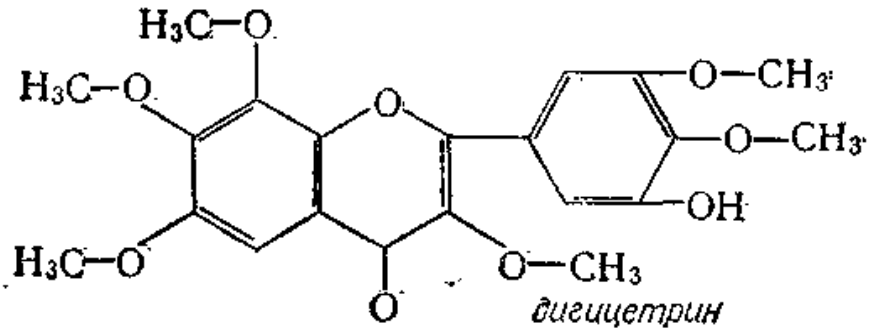
Флавонлар ва флавоноллар ўсимликларда кўп тарқалган бўлиб, асосан икки хил флавон — апигенин ва лутеолин кўпроқ учрайди. Флавон айниқса наврўзгулдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлар баргида унсимон оқ юпқа қатлам ҳосил қилади. Флавонлар фил суяги ранги ва оч сариқ рангда бўлиб, бошқа пигментларга нисбатан ранг бериш хусусияти кам:



флавон

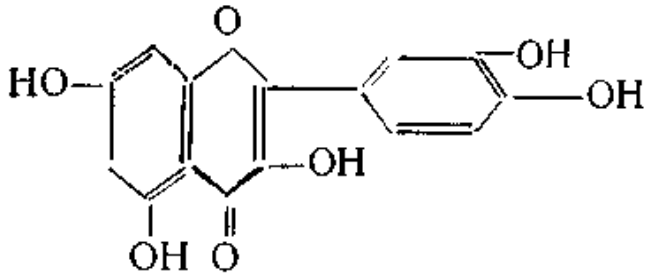
Деярли тўлиқ гидроксилланган дигицетрин ҳам флавонларга мансуб бўлиб, асосан, ангишвонагулда учрайди.

Табиатда флавоноллларнинг метиллашган хилма-хил ҳосилалари учрайди. Лекин улар ўсимликлар таркибида кўп бўлмайди:



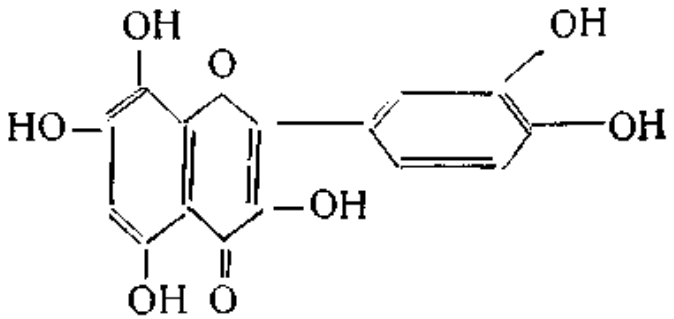
дигицетрин

Флавоноллар кўпинча антоцианидлар билан бирга учрайди. Буларга кемферол, кварцетин ва мирицетин киради. Флавоноллларга 6- ва 8-углерод атомларида қўшимча равишда гидроксил группалар тутувчи ва кемферол, кварцетинга хос бўлган сариқ рангга нисбатан янада тўқроқ рангли бирикмалар ҳам киради. Ўсимликлар гулининг ранги кўп жиҳатдан ана шу бирикмаларга боғлиқ бўлади:



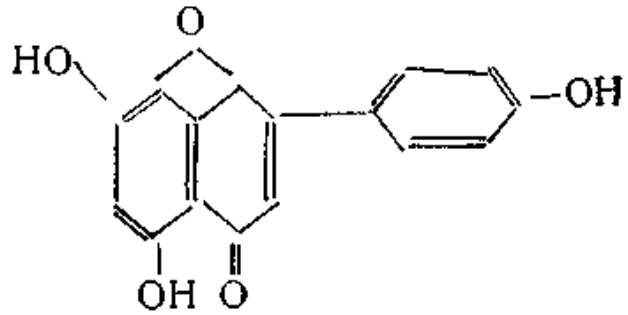
кверцетин

Буларга наврўзгулдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликларнинг ва рододендрон ўсимлигининг асосий ранг берувчи моддаси ҳисобланган кверцетагетин ва госсипиум хирзутум туркумига мансуб бўлган ғўза гулларидаги госсипетин 8-оксикверцетин киради:



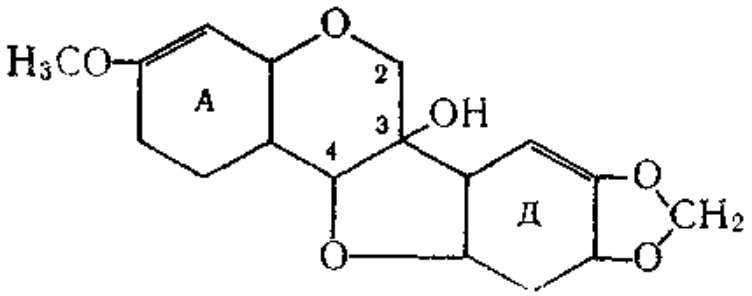
госсипитин

Флавононлар ва флавононоллар бошқа флавоноидларга нисбатан кам тарқалган рангсиз бирикмалардир. Булар флавон ва флавоноллларнинг қайтарилган маҳсули бўлиб, ўсимликларда кучли оксидланган флавоноидларнинг ҳосил бўлишида иштирок этади, деб тахмин қилинади. Чунки флавононларга мансуб бўлган нарингенин структура тузилишига кўра ўсимликларда кенг тарқалган апигенинга яқин туради:



нарингенин

Изофлавонлар ўсимликларда камдан-кам учрайди. Улар фақат дуккакдошлар оиласига мансуб бўлган баъзи ўсимликлардан топилган. Масалан, гениста (Genista) ўсимлиги барглaридан олинган генистин изофлавонларга мансуб. Ўсимликлар иммунитетида муҳим аҳамиятга эга бўлган моддаларнинг кўпчилиги изофлавонли тузилишга эга. Масалан, фитоалексин (223-бет) ҳисобланган пизатин шундай бирикмаларга мисол бўлади:

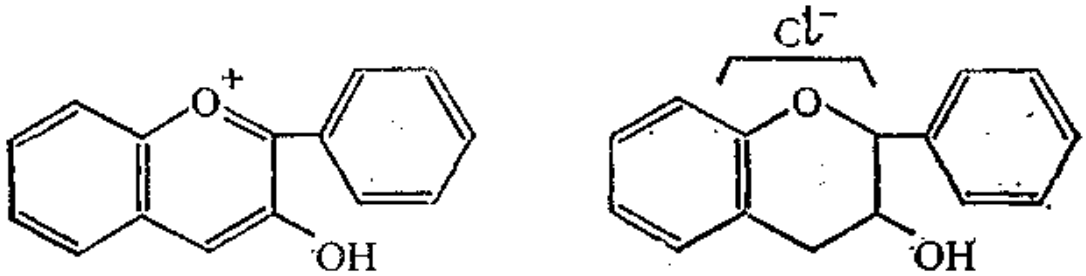


пизатин

Антоцианлар гул ва мевалар таркибида учрайдиган муҳим пигмент ҳисобланади. Антоцианлар гликозидлар бўлиб, уларнинг агликонлари *антоцианидинлар* деб аталади. Антоцианлар сувда яхши эрийди, лекин агликонлар эримайди.

Антоцианлар бинафша рангда бўлади, K, Na^+, Fe^{++} ионлари билан бирикиб, *зангори* ёки кўк ранг, кислоталар, масалан, фосфат кислота билан бирикиб қизил ранг ҳосил қилади. Демак, ўсимликлар тўқимаси ёки ҳужайранинг pH ўзгарса, антоцианлар ҳам ўз рангини ўзгартиради. Антоцианлар барча юксак ўсимликлар таркибида учрайди, улар асосан ранг бериш хусусиятига эга.

Антоцианларнинг тузилишидаги ўзига хос хусусият шундан иборатки, уларнинг ишқан ҳалқасидаги кислород эркин валентликка эга. Бироқ кислород ёки углерод атомининг қайси бири эркин мусбат зарядга эга эканлиги аниқланмаган, шу сабабли кўпинча антоцианларнинг молекуласи нейтрал шаклда тасвирланади:

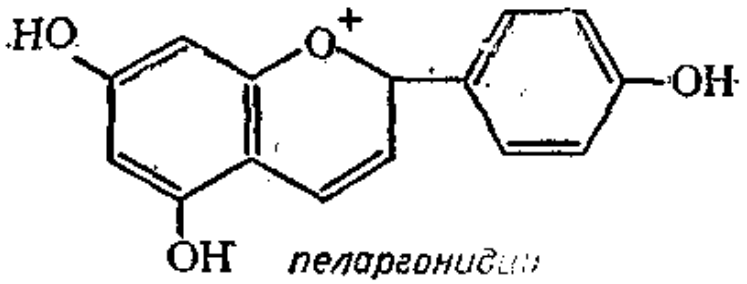


оддий шакл *нейтрал шакл*

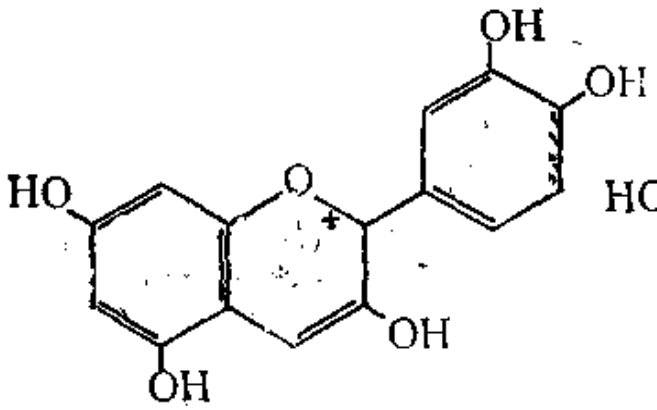
Антоцианлар ўз молекуласидаги эркин мусбат заряд туфайли кислотали эритмада катион сифатида намоён бўлади ва кислоталар билан туз ҳосил қилади. Ишқорий шароитда эса улар анион сифатида асослар билан туз ҳосил қилади. Муҳит pH нинг ўзгаришига қараб, антоцианларнинг ранги ҳам ўзга-

ради. Антоцианлар кислотали муҳитда оч, тўқ қизил, сарғиш, бинафша ранг, кўкимтир бўлади. Маълумки, ғўза гули вақт ўтиши билан рангини сариқ тусдан қизил-гунафша рангга ўзгартиради. Бу гултожибарглар ҳужайраси ширасининг pH кислотали томонга ўзгарганлигини ифодалайди.

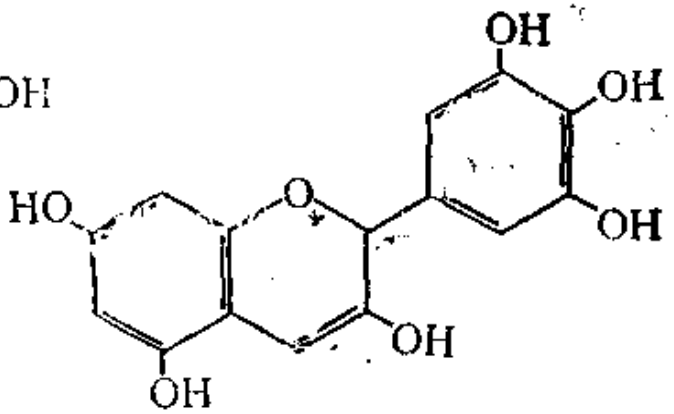
Муҳим антоцианларга қизил рангли пеларгонидин, малина рангли цианидин, қизғиш рангли дельфинидин ва уларнинг метилли эфирлари — пионидин, петунидин ва мальвидинлар киради:



пеларгонидин

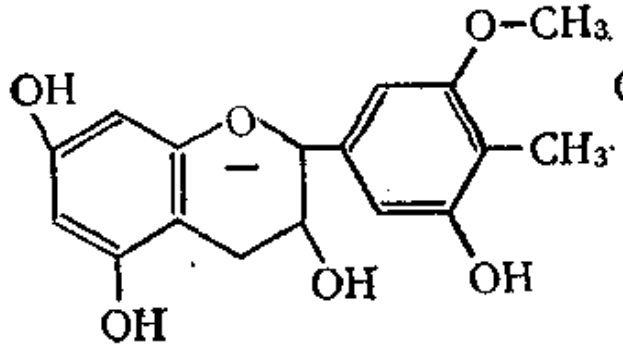


цианидин

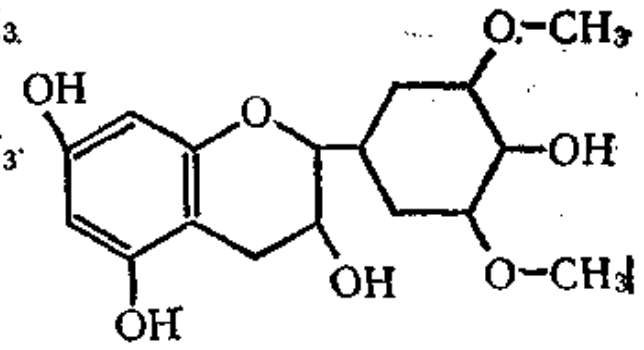


дельфинидин

Антоцианлар молекуласида гидроксил группалар сонининг ортиб бориши кўк рангнинг интенсивлигини оширади, метоксил группалар эса қизил ранг интенсивлигини оширади:



пионидин



мальвидин

Полимер фенол бирикмалари

Ошловчи моддалар. Ўсимликлар таркибида *ошловчи моддалар* ёки *таннинлар* деб аталадиган бирикмалар кўп учрайди. Булар молекуляр массаси 500 дан 3000 гача бўлган полиокси-

фенол бирикмаларнинг гетероген группасидан иборат. Хом тери ана шу моддалар билан ошланса, сув ва бактерияларга чидамли бўлган пишиқ ва эластик ҳолатга келади. Шунинг учун улар ошловчи моддалар деб ҳам юритилади. Ошловчи моддалар сувда ва спиртда яхши эрийди. Улар ўсимликларнинг барги ва танасидаги ғурра ва шишларда кўп тўпланади.

Ошловчи моддалар кўп ўсимликларнинг, жумладан, эман, акация, оққайин, каштан, тол каби дарахтлар пўстлоғида, шовул, ровоч ва занжовул каби ўсимликлар илдизида кўп тўпланади. Улар таркибидаги фенол ҳалқалар типига ва уларнинг ўзаро боғланишига қараб икки группага бўлинади.

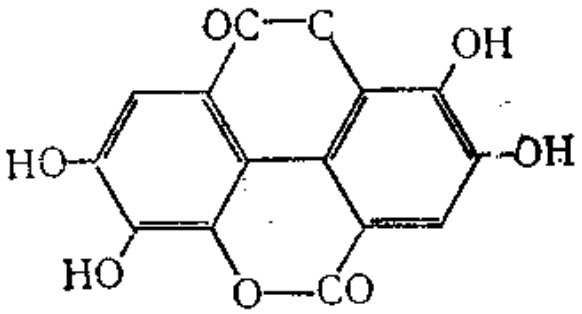
Гидролизланадиган ошловчи моддалар. Булар кислота, ишқор ва фермент (танин ацилгидролаза) лар таъсирида осон гидролизланиб, углеводлар (глюкоза) ва галлат кислота ҳосил қилади.

Гидролизланмайдиган ёки конденсирланадиган ошловчи моддалар таркибида оз миқдорда углеводлар бўлади, минерал кислоталар таъсирида эримайдиган аморф бирикмалр — флобафенлар ҳосил қилади. Гидролизланмайдиган ошловчи моддалар лейкоантоцианлар ёки катехинларнинг полимерлари ҳамда шу флавоноидларнинг сополимерлари бўлиши мумкин.

Гидролизланадиган ошловчи моддалар таркибидаги бирикмаларнинг характерига қараб, галлатаннинлар ва эллаготаннинларга бўлинади. Галлатаннинлар гидролизланганда фенол бирикма ҳисобланган галлат кислота ва углевод компоненти бўлган глюкозага ажралади. Буларга пистадошлар оиласига мансуб бўлган тотим дарахти баргларидан ва эман дарахти новдаларидан олинадиган хитой ва турк галлатанини киради.

Галлатаннин таркибидаги глюкозанинг ҳар бир молекуласига 9—10 тагача галлат кислота қолдиғи бириккан бўлиб, шулардан ярми бирон м-оксигруппа орқали дипсид боғлар билан боғланган. Галлатаннинлар таркибидан ди- ва тригаллат кислоталар ажратиб олинган. Баъзи бир галлатаннинларда эса тетра ва пентагаллилоглюкоза учрайди.

Эллаготаннинлар гидролизланганда сариқ рангли эллат кислота ҳосил бўлади. Бундай кислота анор ва пишмаган ёнғоқ пўстида кўп бўлади:



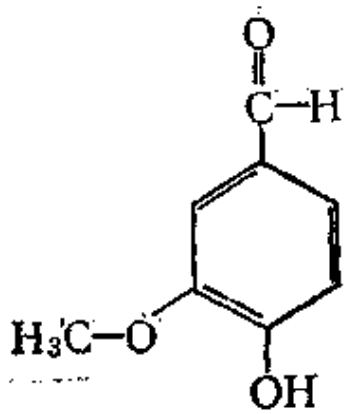
эллат кислота

Ошловчи моддаларнинг ҳар иккала группаси ҳам барча ўсимликларда кўп тарқалган. Бироқ ўсимликларнинг айримларигина кўп миқдорда ошловчи модда тўплайди. Ўсимликларнинг турли қисмларидан ажратиб олинган ошловчи моддалар миқдор ва сифат жиҳатдан бир-биридан фарқ қилади. Бундан ташқари, ўсимликларнинг ёшига ва фаслнинг ўзгаришига қараб, таркибидаги ошловчи моддалар миқдори ўзгариб туради. Ўсимликлар қариган сари улар миқдори ортиб боради. Масалан, 8 дан 71 ёшгача бўлган каштан дарахти таркибидаги ошловчи моддалар миқдори 1,36% дан 10,7% гача ортган. Бундай моддалар мавсум давомида тўхтовсиз ҳосил бўлиб туради ва ўсимлик органларининг қаришига қараб полимерланади. Хом меваларда кичик молекулали ошловчи моддалар кўп бўлиб, улар пишиши процессида полимер ҳолатга ўтади.

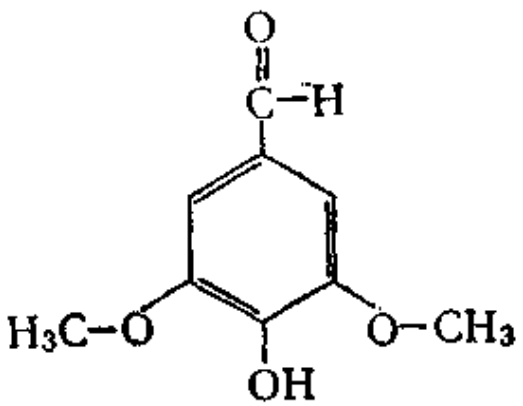
Ошловчи моддалар ўсимликлар ҳаётида катта аҳамиятга эга. Улар кўпинча замбуруғлар билан бактерияларнинг ўсишини тўхтатиш хусусиятига эга. Демак, улар ўсимликларнинг патоген микроорганизмларга қаршилик кўрсатиш хусусиятини оширади.

Лигнин ўсимликлар ёғочлигининг асосий таркибий қисми ҳисобланади. Кўп дарахтлар ёғочлик қисмининг 22—35% лигниндан иборат. Лигнин мураккаб фенилпропаноид полимер бўлиб, унинг кўп қисми гемицеллюлоза билан боғланган бўлади. Ёғочлик минерал кислоталар билан ишланганда, таркибидаги целлюлоза билан гемицеллюлоза эриб, ажралиб чиқади, лигнин эса ўзгармай қолади. Лигнин сувда, органик эритувчиларда ва кислоталарда эримайди. Фақат ишқорлар, бисульфит ва сульфит кислоталар таъсирида қисман парчаланади ва эритмага ўтади.

Лигнин ишқорий нитробензол билан оксидланганда ванилин, сиренальдегид ҳосил бўлади. Бу бирикмалар лигниннинг 45% га яқин қисмини ташкил қилади:

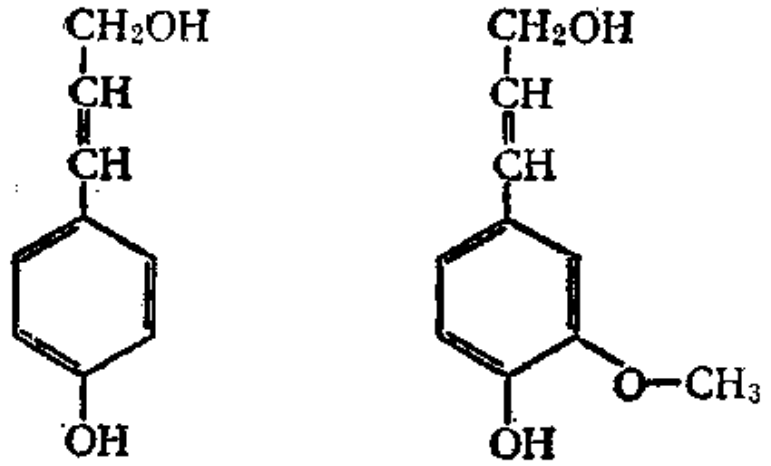


ванилин



сирен альдегид

Булардан ташқари, лигнин таркибида конферил спирт, оксидолчин спирт ва баъзи кислоталар ҳам учрайди:



оксидолчин спирт *конферил спирт*

Лигнин таркибида 30—35% гача полисахаридлар борлиги аниқланган, лекин уларнинг ўзаро боғланиши маълум эмас.

ОРГАНИК КИСЛОТАЛАР

Органик кислоталар ўсимликлар таркибида учрайдиган бошқа муҳим бирикмалар — углеводлар ва оқсиллар каби жуда кенг тарқалган моддалар ҳисобланади. Улар ўсимликларнинг ҳамма қисмида: уруғи, барги, илдизларида, гулида ва меваларида учрайди. Нордон мевалар таркибида органик кислоталар эркин ҳолда ва қисман нордон тузлар сифатида учрайди. Баъзи ўсимликлар баргида, масалан, ровоч, отқулоқнинг баргларида ва поясида эркин органик кислоталар ёки уларнинг нордон тузлари кўп тўпланади. Ўсимликларнинг турли қисмларида учрайдиган органик кислоталар миқдори бир хил эмас. Уруғда улар 0,5% га яқин бўлса, барг ва меваларда 8—12% ни ташкил қилади. Улар айниқса ловия дони, тамаки барги, лимон меваси таркибида кўп тўпланади.

Органик кислоталар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга. Улар углеводородлар, ёғлар ва оқсилларнинг оксидланиш реакцияларида оралиқ бирикмалар сифатида иштирок этади. Шу билан бирга, органик кислоталар, аминокислоталар, алколоидлар ва бошқа бир қатор бирикмалар ҳосил бўлишида ҳам актив иштирок этади. Нафас олиш процессида ҳосил бўлган органик кислоталар аммиакни бириктириб олиб, аминокислоталар ҳосил қилади. Мойлар ҳосил бўлиш реакцияси ҳам органик кислоталар билан боғлиқ. Барча ёғларнинг 90% га яқини юқори молекуляр ёғ кислоталардан иборат. Шундай қилиб, углеводлар, оқсиллар ва ёғлар алмашинуви органик кислоталар орқали амалга ошади ва ўзаро боғланиб туради.

Муҳим биологик пигментлар — гемоглобин ва хлорофилл синтез қилинишида органик кислоталар актив иштирок этади.

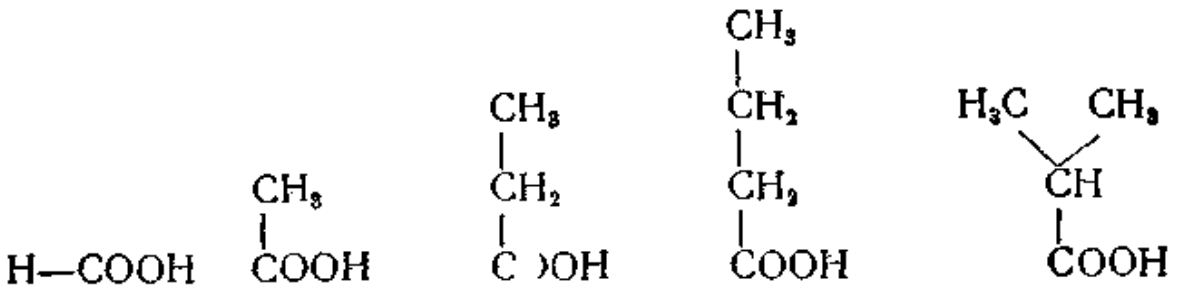
Кўпгина физиологик актив моддалар: С витамин, табиий ўстирувчи моддалар — ауксинлар, гиббереллинлар ҳам органик кислоталарга киради. Органик кислоталар нафас олиш процессида ўсимликларнинг барча қисмида ҳосил бўлади. Ўсимликларнинг яшил баргларида фотосинтез процессида ҳам баъзи органик кислоталар ҳосил бўлиши кейинги йилларда олиб борилган текширишларда аниқланган. Шундай қилиб, органик кислоталар ҳақиқатда ҳам ўсимликлар оламида жуда муҳим аҳамиятга эга бўлган бирикмалар ҳисобланади.

Алифатик органик кислоталар

Ўсимликлар таркибида учрайдиган органик кислоталар химиявий тузилишига ва хоссаларига кўра ҳар хил бўлади. Булардан алифатик, яъни ҳалқасиз органик кислоталар энг кўп тарқалган ва ҳар томонлама яхши ўрганилган.

Кребс циклидаги органик кислоталардан олма ва лимон кислоталар ўсимликлар оламида энг кўп тарқалган бўлиб, улар ҳар вақт биргаликда учрайди. Таркибида бундай кислоталар тутмайдиган бирор ўсимлик бўлмаса керак. Ўсимликлар таркибида учрайдиган кислоталарнинг асосий қисми ҳам ана шу иккала кислотага тўғри келади. Кребс циклидаги сукцинат, фумарат, аконит ва бошқа кислоталар бирмунча кам бўлади. Пируват, кетоглутарат, оксалоацетат каби кетокислоталар метаболик жиҳатдан актив бўлганлиги сабабли жуда кам миқдорда учрайди. Қуйида ўсимликлар оламида кўп тарқалган ва муҳим аҳамиятга эга бўлган баъзи органик кислоталар билан танишамиз. Бу кислоталар химиявий тузилишига кўра бир асосли, икки асосли ва уч асосли кислоталарга бўлинади. Ҳар бир группа ичида альдо ва кетокислоталар бор.

Бир асосли кислоталар. Бу группага формиат (чумоли), ацетат (сирка), пропионат, бутират, изомой ва изовалерианат кислоталар киради:



формиат кислота — ацетат кислота — пропионат кислота — бутират кислота — изомой кислота

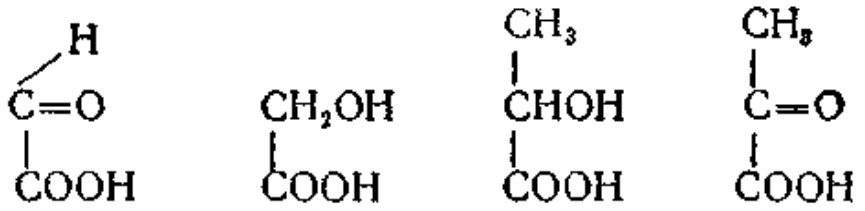
Формиат кислота ҳар хил меваларда, нинабаргли дарахтлар баргида ва қичитқитиканда топилган.

Ацетат кислота деярли барча ўсимликларда учрайди. Солдатенков маълумотига кўра, бошоқли ўсимликлар дони тар-

кибидаги органик кислоталарнинг 75% ни ацетат кислота ташкил этар экан. Ўсимликлардаги учувчан кислоталарнинг асосий қисми ана шу кислотага тўғри келади. Бу кислота моддалар алмашинуви процессида муҳим аҳамиятга эга ва пируват кислотанинг декарбоксилланиши ва ёғларнинг β-оксидланиши натижасида ҳосил бўлади.

Мой кислота кўп ўсимликлар таркибида эркин ёки бириккан ҳолда учрайди. Эркин мой кислота қўланса ҳидли бўлади. У, асосан, мой ҳосил қилувчи ачиш процессида ҳосил бўлади.

Бир асосли кислоталарга таркибида гидроксил ва карбонил группа тутувчи глиоксилат, гликолат ва лактат (сут) кислоталар ҳам киради.

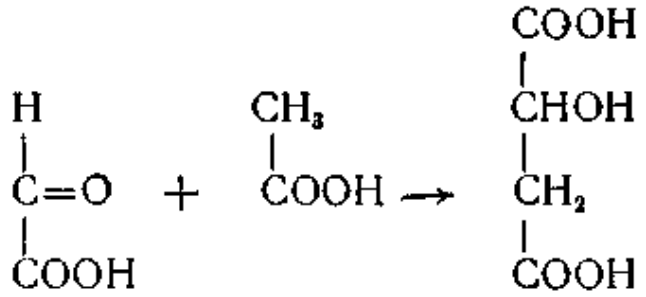


глиоксилат гликолат лактат пируват

Глиоксилат ўсимликларда кенг тарқалган оддий альдокислота бўлиб, кўпчилик моддаларнинг синтезланишида актив иштирок этади. Гликолат ёки оксиацетат кислота кўпчилик ўсимликларда, масалан, ғўра узумда ва шакарқамиш барглари да кўп учрайди. Гликолат кислота фотосинтез процессида ҳосил бўлиши аниқланган. Маълум шароитда ўзлаштирилган карбонат ангидриднинг 90% га яқин қисми гликолатга айланиши аниқланган. Гликолат кислота билан глиоксилат кислота ўзаро боғлиқ бўлиб, бир-бирига айланиб туради. Тамаки ўсимлигининг барглари дан глиоксилат кислотани гликолат кислотагача қайтарувчи фермент кристалл ҳолда ажратиб олинган. Гликолат кислотани глиоксилат кислотагача оксидловчи фермент ҳам ўсимликлардан топилган. П. А. Колесников бу кислоталарнинг ўзаро муносабатини қуйидагича ифодалашни таклиф қилган:

Ўсимликларда бундай циклнинг мавжудлиги органик кислоталар алмашинувида муҳим аҳамиятга эга.

Глиоксилат кислота ацетат кислота билан реакцияга киришиб, малат кислота ҳосил қилади:

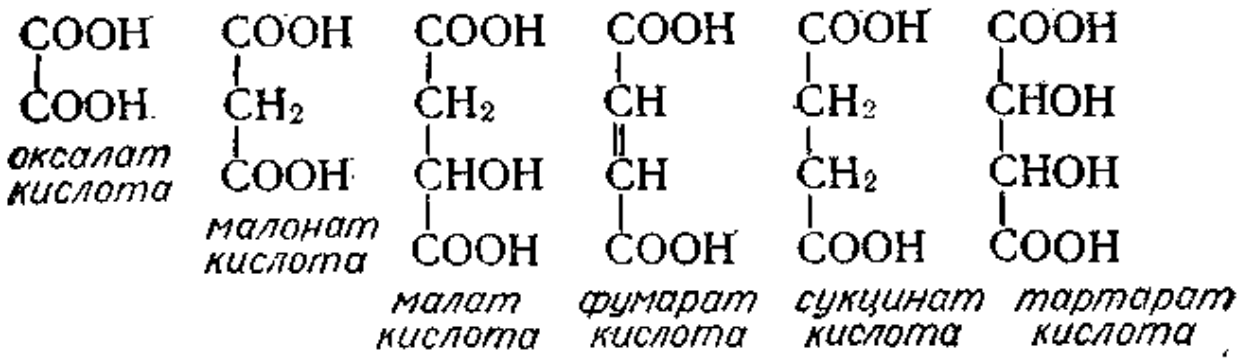


глиоксилат кислота ацетат кислота малат кислота

Пируват кислота юқори метаболик активликка эга бўлган кислота ҳисобланади. Шу сабабли ўсимликлар таркибида жуда ҳам кам учрайди. Пируват кислота моддалар алмашинувининг оралиқ маҳсули бўлиб, углеводларнинг парчаланишидан ҳосил бўлади.

Лактат кислота бир қатор ўсимликлардан топилган бўлиб, айниқса, малина баргларида кўп тўпланиши аниқланган. Бу кислота ўсимликларнинг анаэроб нафас олиш процессида ҳосил бўлади.

Икки асосли кислоталар. Ўсимликларда кўп тарқалган икки асосли органик кислоталарга оксалат, малонат, малат, сукцинат, фумарат, тартарат кислоталар киради:



оксалат кислота *малонат кислота* *малат кислота* *фумарат кислота* *сукцинат кислота* *тартарат кислота*

Оксалат кислота энг оддий дикарбон кислота бўлиб, ўсимликларда, оз миқдорда бўлса-да, кўп тарқалган. Бу кислота баъзи ўсимликларда, масалан, отқулоқ, исмалоқда 10—16% гача тўпланади. Одатда, оксалат кислота кўпинча кам эрийдиган кальцийли туз сифатида учрайди. Ўсимликларнинг баъзи органларида оксалат кислота кристалл ҳолда тўпланади ва улар қуруқ моддасининг анчагина қисмини, баъзи серсув, серэт ўсимликларда (масалан, суккулентларда) 50% га яқинини ташкил қилади. Исмалоқ таркибида бу кислоталар кўп миқдорда бўлишига қарамай, унинг ширасн нейтрал муҳитга яқин бўлган реакцияни беради. Бу эса кислоталарнинг кўп қисми

нейтрал тузлар шаклида эканлигидан далолат беради. Бошқа ҳолларда оксалат кислота эркин ҳолда учраб, ўсимликлар ширасини кислотали қилиб юборади. Масалан, бегония ўсимлигидан олинган ширанинг pH-2 га тенг.

Малонат кислота дуккакли ўсимликлар таркибида кўп учрайди. Ловия ўсимлигининг поясида бу кислота миқдор жиҳатдан асосий кислота ҳисобланади. Оз миқдорда бошқа ўсимликларда ҳам топилган. Агар ловиянинг поясида малонат кислота бир текис тарқалганда эди, ҳосил бўлган эритмадаги малонатнинг концентрацияси 0,2 М га тенг бўлар эди. Бу, ўз навбатида, тўқима ва ҳужайраларда содир бўладиган оксидланиш процессларининг активлигини пасайтириб юборар эди. Чунки малонат кислота оксидланиш процессларининг муҳим ферменти ҳисобланган сукцинатдегидрогеназанинг ингибитори хисобланади.

Сукцинат кислота кўпчилик ўсимликларда, масалан, смородина, олча, гилос ва бошқа данакли мевалар ғўрасидан топилган. Оз миқдорда спиртли ачиш процессида ҳам ҳосил бўлади. Пиёзда, унинг барглари да сукцинат кислота бошқа кислоталарга нисбатан кўпроқ учраши аниқланган,

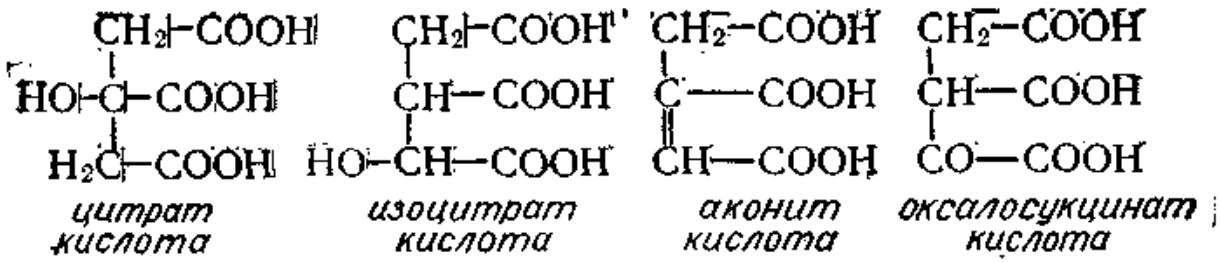
Малат кислота ўсимликлар оламида энг кўп тарқалган кислота бўлиб, кўпчилик мевалар, масалан, олча, олхўри, олма ва бошқалар таркибидаги кислоталарнинг асосий қисмини ташкил қилади.

Бу кислота айниқса жанубий кенгликда тарқалган ўсимликлар мевасида кўп бўлади. Бошоқли ва дуккакли ўсимликлар донида ҳамда барглари да учрайди. Малат кислота тамаки баргида 6,5% гача, серсув ва серэт баргли ўсимликларда 8—10% гача тўпланади. Моддалар алмашинуви процессларида, айниқса, ўсимликларнинг минерал ўғитлар билан озиқланишида муҳим аҳамиятга эга. Бу кислота ўсимликлар илдизи ўзлаштирган минерал тузлар катионларини биринчи бўлиб нейтраллайди. Малат кислота мазали бўлиб, инсон организми учун зарарсиз.

Тартарат кислота айниқса ток баргида малат кислота билан бирга учрайди. Тартарат кислота узум ширасини ачитиш йўли билан ёки вино ишлаб чиқаришда ҳосил бўладиган чиқиндилардан эркин ҳолда ажратиб олинади. Бу кислотачинг тўрт хил изомери бўлиб, ўсимликларда асосан икки хил изомери: D-вино кислота (тартарат) ва D-узум кислота (рацемик кислота) учрайди.

Фумарат кислота кунгабоқар поясида ва унинг бошқа органларида кўп тарқалган бўлади. Баъзи ўсимликлар таркибидаги умумий кислотанинг 50% дан ортиғи фумарат кислотага тўғри келади. Бу кислота юксак ўсимликларда аспартат кислота ҳосил бўлишида оралиқ модда сифатида иштирок этади.

Уч асосли кислоталар. Бу кислоталарнинг муҳим вакиллари цитрат, изоцитрат, аконит ва оксалосукцинат ҳисобланади:



Цитрат кислота худди малат кислота каби ўсимликларда кўп тарқалган бўлиб, цитрус ўсимликлар меваси таркибидаги кислоталарнинг асосий қисмини ташкил этади. Лимон таркибидаги қуруқ модданинг 9% цитрат кислотага тўғри келади. Академик О. С. Содиқов маълумотига кўра, ғўза барглари да лимон кислота бирмунча кўп бўлиб, ундан саноат миқёсида лимон кислота тайёрлаш мумкин экан.

Изоцитрат кислота кўпроқ серсув ўсимликларда учрайди. Маймунжон мевалари таркибидаги органик кислоталарнинг 50% дан ортиғини изоцитрат кислота ташкил қилади. Бу кислота углеводлар ва органик кислоталар алмашинувида муҳим аҳамиятга эга бўлган оралиқ модда ҳисобланади.

Аконит кислота шақарқамиш таркибида учрайдиган асосий органик кислотадир. Маккажўхори, буғдой ва арпанинг ёш майсаларида бошқа кислоталарга нисбатан кўпроқ учрайди. Табиатда бу кислотанинг цис-изомери кўп тарқалган бўлиб, аконит кислота алмашинувида иштирок этувчи аконитаза ферменти ҳам шу изомерга мослашган. Ўсимликларда аконит кислота аввал транс-шаклда ҳосил бўлиб, кейинчалик цис-шаклга айланади, деб тахмин қилинади. Чунки табиий ҳолда транс-шаклдаги аконит кислота кўпроқ учрайди.

Ўсимликлар таркибида юқорида танишилган алифатик органик кислоталардан ташқари, яна бир қатор камдан-кам учрайдиган кислоталар: урон кислоталар, ароматик кислоталар ҳам учрайди.

ГЛИКОЗИДЛАР

Барча моносахаридлар ва олигосахаридларнинг юқори реакцион қобилиятга эга бўлган гидроксил группаси бирон-бир углевод табиатига эга бўлмаган модда билан ўзаро реакцияга киришиши натижасида ҳосил бўладиган бирикмалар *гликозидлар* ёки *гетерогликозидлар* деб аталади. Бу группага кирадиган бирикмаларнинг химиявий табиати турлича бўлиб, умумийлиги фақат ҳаммаси ҳам шакарларнинг ва кўпинча моносахаридларнинг ҳосиласи бўлишидир. Гликозидлар таркибидаги углевод табиатига эга бўлмаган моддалар *агликонлар* ёки *генинлар* деб аталади. Агликон сифатида турли спиртлар, ароматик бирикмалар, таркибида олтингугурт тутувчи моддалар, стероидлар, полифеноллар ва пигментлар учрайди.

Ўсимликларда гликозидлар кўп тарқалган. Баъзи ўсимликларда кўп учрайдиган гликозидлар қуйидаги жадвалда берилган.

15-жадвал

Баъзи ўсимликлар таркибидаги гликозидлар миқдори

Ўсимликлар	Органи	Асосий гликозидлар	Гликозидларнинг ўртача миқдори (қуруқ моддасига нисбатан % ҳисобида)
Оқ себарга	барги	цианоген гликозид	0,0005—0,013
Оқжўхори	"	" "	0,001—0,518
Бодом	мағзи	" "	2,50—3,00
Ловия	дони	" "	0,0009—0,28
Ангишвонагул	барги	дигитоксин	0,25—0,55
Строфант ўсимлиги	уруғи	строфантин	3,00—7,70
Камелина	"	сапонинлар	0,05—10,00

Гликозидлар кўпинча аччиқ ва ўзига хос ҳидли бўлади. Уларнинг бу хусусиятидан озиқ-овқат саноатида фойдаланилади. Масалан, қора хартол уруғи таркибида учрайдиган синиргин горчицага хос бўлган ҳидли ва аччиқ таъмли бўлади. Кўпчилик меваларнинг мағзи, масалан, бодом, шафтоли, ўрик мағзи аччиқ ва ўзига хос ҳидли бўлиши улар таркибидаги амигдалин гликозидига боғлиқ. Таркибида амигдалинга ўхшаш заҳарли бирикма тутувчи гликозидлар *цианоген гликозидлар* деб аталади.

Кўпчилик гликозидлар шифобахш хусусиятга эга ва улар медицинада кенг қўлланилади. Гликозидлар, асосан, юрак касалликларини даволашда қўлланилгани учун улар *юрак гликозидлари* деб ҳам аталади. Баъзи гликозидлардан бўёқ саноатида ҳам фойдаланилади.

Гликодизлар таркибидаги моносахарид α- ёки β-шаклда бўлишига қараб, ҳидли α- ва β-гликозидларга бўлинади. Табиатда гликозидлар асосан β-шаклда учрайди. Ўсимликлар таркибида гликозидларни гидролиз қилувчи *β-гликозидаза* ферментлари кўп тарқалган .Бироқ шунга қарамасдан, глюкозид ҳосил қилувчи олигосахаридлар ўсимликларда эркин ҳолда учрамайди. Агликонлар гликозидли ҳосилаларининг биологик аҳамияти аниқланган эмас. Бу ҳосилаларнинг эркин агликонлардан афзаллиги уларнинг яхши эриши бўлса керак, деб тахмин қилинади. Яхши эрийдиган гликозидли ҳосилалар агликонларнинг ўсимликлар танаси бўйлаб ҳаракатини енгиллаштиради. Ундан ташқари, гликозидли ҳосилаларда агликон таркибидаги актив группалар ёпиқ бўлиши ҳисобига уларнинг заҳарли хусусиятлари ҳам камаяди ва натижада агликонларнинг ўсимлик органларида тўпланиши ва бошқарилиши осонлашади.

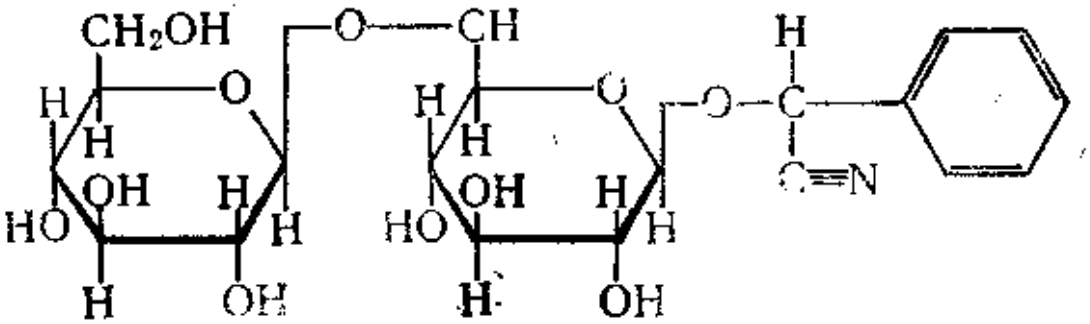
Ўсимликлар таркибида учрайдиган гликозидларни ўрганиш муҳим аҳамиятга эга. Чунки кўпчилик гликозидлар медицина-

да, саноатнинг баъзи тармоқларида ишлатилади. Кўпчилиги инсон ва ҳайвонлар истеъмол қиладиган ўсимликларнинг турли қисмларида тўпланади.

Цианоген гликозидлар

Ўсимликлар оламида ва айниқса раъногулдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлар таркибида цианоген гликозидлар кенг тарқалган. Уларнинг агликонлари нитриллар ёки цианид кислотанинг эфирларидир. Цианоген гликозидларнинг ферментатив гидролизи моносахарид ва агликонга парчаланиш билан тугамайди. Ўз навбатида агликон ҳам парчаланиб, кучли заҳарли модда ҳисобланган цианид кислота ҳосил қилади. Қуйида цианоген гликозидларнинг айримлари билан танишамиз.

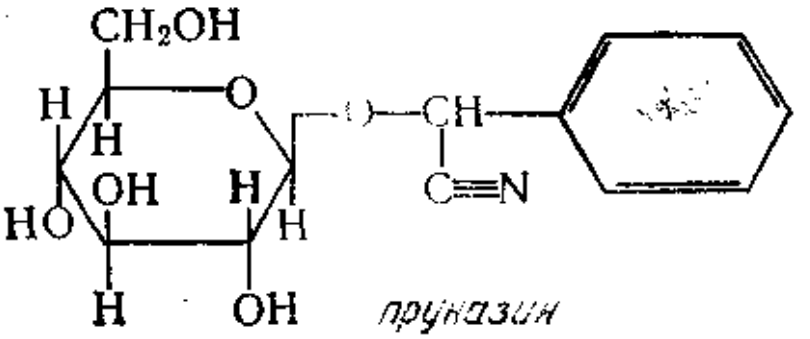
Амигдалин гликозиди иккита β-глюкозадан иборат бўлган гентабиоза дисахариди, бензоат альдегид ҳамда цианид кислотадан ташкил топган:



амигдалин

Аччиқ бодом, ўрик, шафтоли, олхўри, олча ва бошқа данакли мевалар мағзи таркибида амигдалин кўп тарқалган. У кислоталар ва β-гликозидаза ферменти таъсирида глюкоза, бензоат альдегид ва цинид кислотагача парчаланади. Аччиқ бодом кўп истеъмол қилинса, таркибидаги амигдалин ошқозон-ичак йўлларида парчаланиб, цианид кислота ҳосил қилади, натижада организм заҳарланади. Аччиқ бодом таркибида амигдалин ва уни гидролизловчи эмульсин ферменти бир вақтда бўлгандагина одам ва ҳайвонлар заҳарланади.

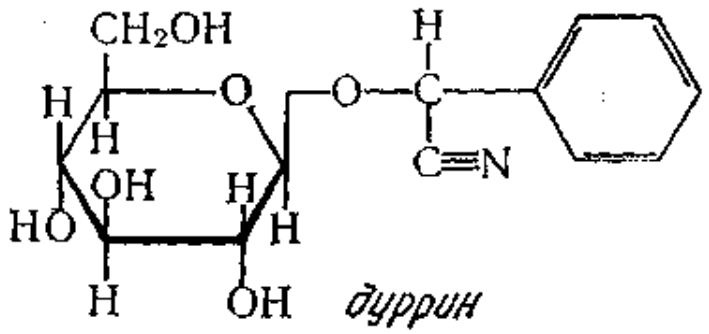
Пруназин тузилиши жиҳатдан амигдалинга ўхшаш бўлиб, глюкоза, бензоат альдегид ва цианид кислота қолдиқларидан ташкил топган.



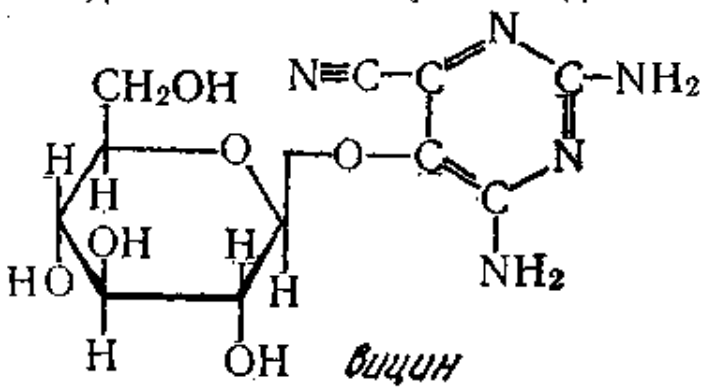
пруназин

Пруназин шумурт ва бошқа мевали ўсимликлар таркибидан топилган. Маржондарахт ва смородинанинг барглари да пруназиннинг изомери ҳисобланган самбунагрин учрайди.

Дуррин гликозиди оксибензоат алдегид, цианид кислота ва глюкоза қолдиқларидан ташкил топган. У оқжўхори таркибида кўп бўлади:



Вицин дуккакдош ўсимликлардан ловия ва вика дони таркибида учрайдиган гликозид бўлиб, гидролизланганда глюкоза, дивицин ва цианид кислотагача парчаланади:

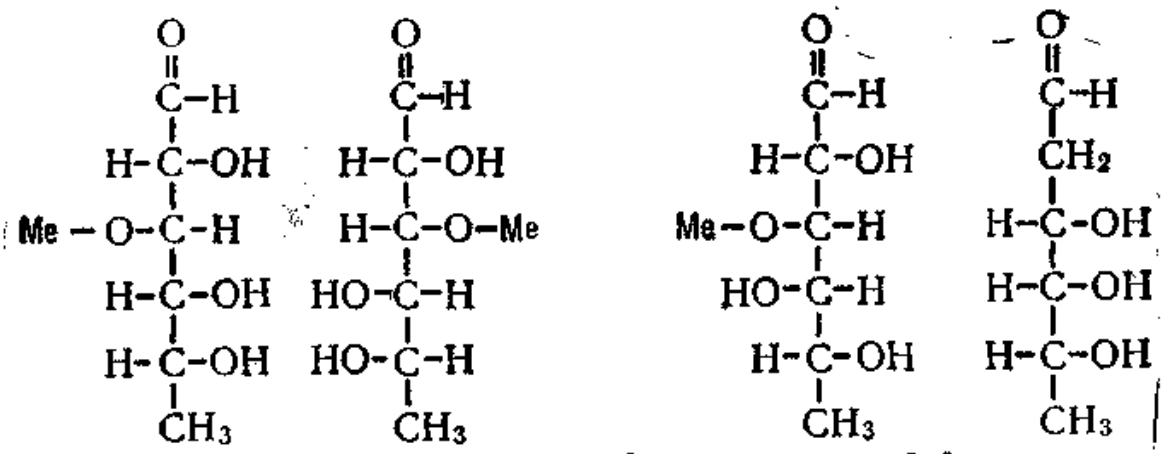


Юқорида таърифланган цианоген гликозидлар барча ҳайвонлар учун заҳарли эканлиги исботланган. Оқ себарга, оқжўхори ва бошқа ўтларнинг кўк майсалари (барралари) да цианоген гликозидлар кўп бўлади. Шу сабабли бу ўсимликларни еган ҳайвонлар заҳарланиши мумкин. Маълум шароитда, масалан, қурғоқчилик, об-ҳавонинг тез-тез ўзгариб туриши ва тупроқда азот кўпайиб кетиши натижасида кўп ўсимликларда ва айниқса, уларнинг ўсаётган ёш қисмларида эркин цианид кислота ҳосил бўлади. Бу эса ўз навбатида кўп чорва моллари нинг заҳарланишига сабаб бўлади. Беданинг кўпчилик турида, вика ва зиғирда, баъзан бўзтикан, бўтакўз, пахтатикан, сутлама, қамиш, олабўта, зуптурум каби ўтларда ҳам цианид кислота бўлиши аниқланган.

Юрак гликозидлари

Ўсимликлардан олинадиган бир қатор гликозидлардан юрак касалликларини даволашда фойдаланилади. Айниқса ангишвонагул, строфант (Strophanthus), скалла (Scylla) каби ўсим-

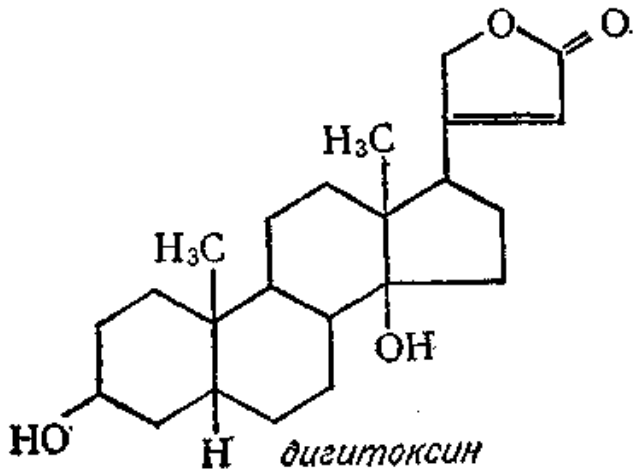
ликлар юрак гликозидлари олинадиган асосий манба ҳисобланади. Умуман, юрак гликозидлари 11 оилага мансуб бўлган ўсимликларда учраши маълум. Бу гликозидларнинг агликонлари, одатда, физиологик актив бирикмалар бўлиб, юрак фаолиятини тезлаштирувчи стеринлардир. Мазкур агликонлар кўпинча камдан-кам учрайдиган моносахаридлардан ташкил топган ди-, три-, тетра- ва ҳатто пентасахаридлар билан бирикиб, гликозидлар ҳосил қилади. Юрак гликозидлари таркибида учрайдиган ва одатда, табиатда кам тарқалган моносахаридларнинг баъзи бирлари қуйида келтирилган:



D-теветоза *L-акофриоза* *D-дигиталоза* *D-дигитаксоза*

Юрак гликозидлари ҳосил бўлишида 20 дан ортиқ углерод компонентлари иштирок этиши аниқланган. Бироқ улардан фақат глюкоза, рамноза ва фукозалар ажратиб олинган бўлиб, кўпчилик моносахаридлар ҳозиргача аниқланмаган.

Юрак гликозидларининг агликонлари ҳар хил тузилган. Масалан, ангишвонагулдан ажратиб олинган агликон 23 та карбон атомидан ташкил топган стероид бўлиб, ёнбош занжири беш ҳадли ҳалқа ҳосил қилади. Бу стероидлар *карденолидлар* деб аталади:

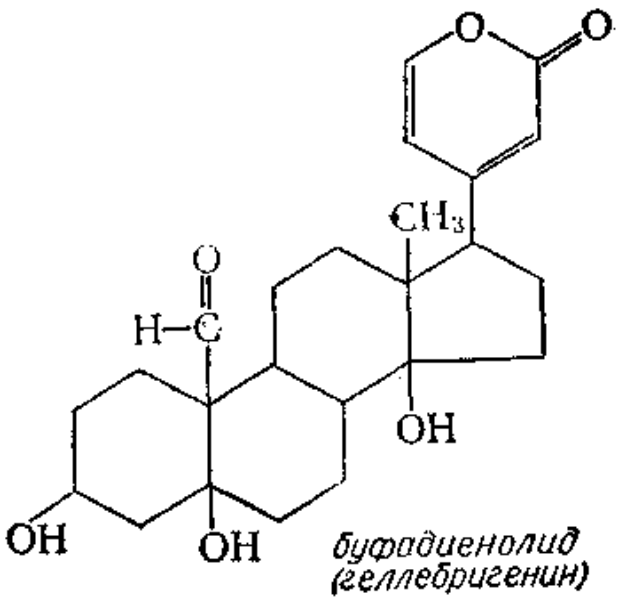


дигитоксин

Урта Осиёда ўсадиган кўпгина ўсимликлар таркибидан ҳам бир қатор юрак гликозидлари ажратиб олинган. Улардан олиторизид, корхорозид ва апобиозидлар ҳозирги вақтда саноат миқёсида ишлаб чиқарилмоқда ҳамда шифобахш дори-дармон сифатида медицинада кенг қўлланилмоқда.

Гликозидларнинг баъзи агликонлари 24 та карбон атомидан ташкил топган стероидлар бўлиб, *буфадиенолидлар* деб аталади.

Уларнинг ёнбош занжирида тўйинмаган иккита боғ бўлиб, олти аъзоли лактон ҳалқа ҳосил қилади:



буфадиенолид (геллебригенин)

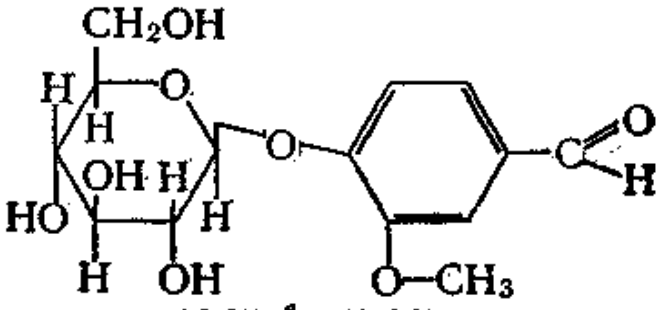
Ўсимликлар таркибидаги юрак гликозидларининг миқдори иқлим ва экологик шароитга боғлиқ, масалан, ангишвонагулда гликозидлар миқдори биринчи йили ортиб боради, иккинчи йилги вегетация даврида эса камайиб кетади. Новда ва поянинг учки қисмларида жойлашган барглларда гликозид миқдори энг юқори бўлади. Улар айниқса гул, хом мева ва уруғда кўп бўлади.

Юрак гликозидлари сувда совунга ўхшаш кўпик ҳосил қилиш хусусиятига эга. Сапонинлар деб аталадиган стероидли гликозидлар ҳам сувда кўпик ҳосил қилади, лекин улар юрак фаолиятини тезлаштирувчи гликозидларга кирмайди. Сапонинлар сувда яхши эрийдиган, заҳарли аморф модда бўлиб, кучли кўпикланувчи эритмалар ҳосил қилади. Улар гидролизланган агликондан ташқари, глюкоза, арабиноза ва метилпентозалар ҳосил қилади.

Бошоқли ғалла экинлари орасида ўсадиган рандак уруғининг заҳарли бўлиши таркибидаги сапонинларга боғлиқ.

Ўсимликлар таркибида учрайдиган бошқа гликозидлар

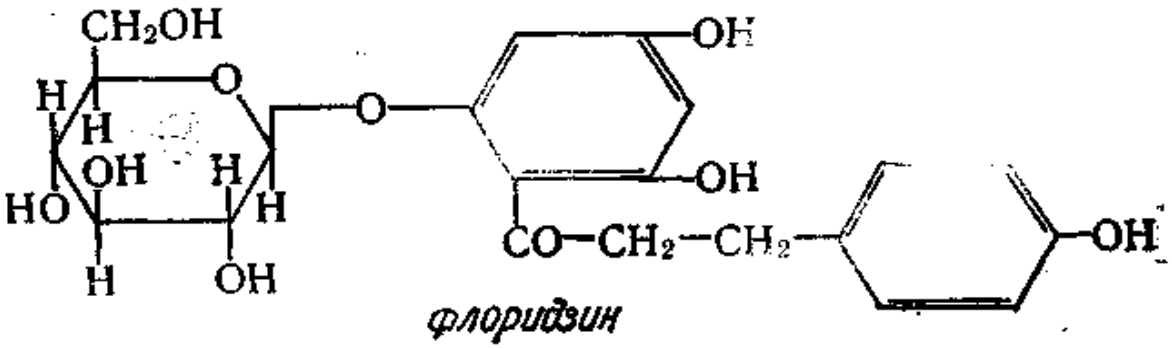
Глюкованилин ваниль ўсимлиги меваларида учрайди. Глюкованилин β-глюкозидаза ферменти таъсирида глюкоза ва ароматик альдегид — ванилинга парчаланади:



глюкованилин

Ванилин қимматбаҳо хушбўй модда бўлиб, озиқ-овқат ҳамда парфюмерия саноатида кўп ишлатилади.

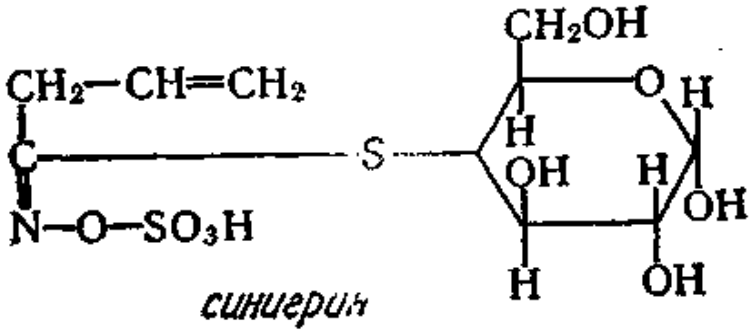
Флоридзин баъзи дарахтлар, масалан, олма, олча, нок илдизида учрайди. У глюкоза ва полиоксикетон ҳисобланган флоретин қолдиғидан ташкил топган. Флоретиннинг ўзи флоглюцин ва оксифенилпропионат кислотадан ташкил топган:



флоридзин

Флоридзин ҳайвонлар организмига киритилганда, буйрак тўқималарининг глюкозани ўтказиш хусусиятини оширади, натижада қонда глюкоза миқдори камаяди (гипогликемия) ва унинг сийдик билан чиқиб кетишини тезлаштиради (глюкозурия). Флоридзин фосфорилаза ферментининг ингибитори ҳам ҳисобланади.

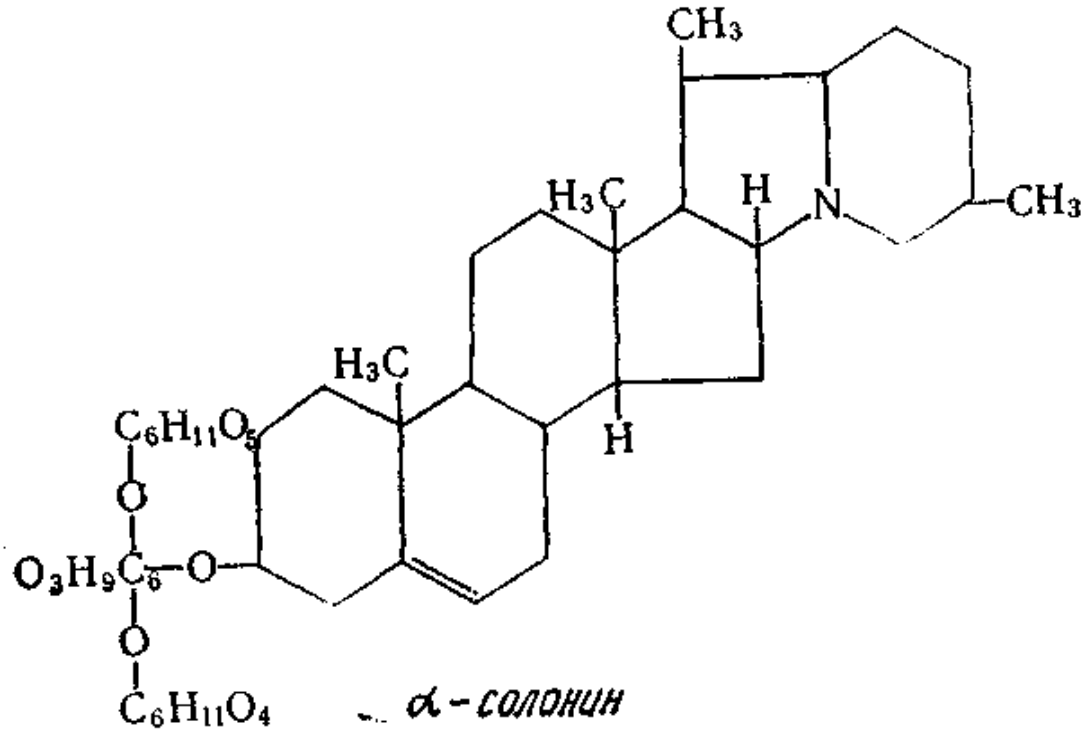
Синигрин гликозиди хартол уруғида ва ерқалампирнинг илдизида учрайди, таъми аччиқ. Синигрин таркибида олтингугурт тутувчи гликозидларга киради. У қуйидагича тузилган:



синигрин

Синигрин фермент таъсирида парчаланиб, глюкоза, сульфат кислота ва эфир-хартол мойлари ҳосил қилади.

Солонинлар картошка поясида, тугунагида ва унаётган кўзчаларида ҳамда томатдошлар оиласига мансуб бошқа ўсимликлар таркибида кўп учрайди. Бу гликозидлар гликоалкалоидлар деб ҳам юритилади. Чунки уларнинг агликони алкалоиддан иборат. Бу гликозидларнинг агликони солонидин бўлиб, углевод қисми ди-трисахаридлардан иборат:



α-солонин

Моносахаридларнинг табиати ва сонига қараб, солонинлар α, β-солонинларга бўлинади. α-солонин таркибида галактоза, глюкоза ва рамноза, β-солонин таркибида галактоза ва глюкоза, γ-солонин таркибида галактоза бўлади.

АЛКАЛОИДЛАР

Алкалоидлар фақат ўсимликларда учрайдиган гетероциклик органик бирикмалар бўлиб, таркибида асос хоссасига эга бўлган азот атоми тутади. Алкалоидлар физиологик жиҳатдан ўта актив бирикмалар бўлганлиги сабабли, одам ва ҳайвонлар организмига кучли таъсир кўрсатади. Кўп алкалоидлар заҳарли моддалардир.

Алкалоидлар (арабча algali — ишқор демак) кислоталар билан реакцияга киришиб, туз ҳосил қилади. Ўсимликларда алкалоидлар, асосан, малат, тартарат, цитрат ва бошқа кислоталарнинг тузлари сифатида учрайди. Кўпчилик алкалоидлар махсус реактивлар — фосфовальфрамат, фосфомолибдат, пикринат, дубиль кислота ва бошқалар ёрдамида чўкмага тушириладi. Эркин ҳолдаги алкалоидлар сувда эримайди, аммо органик эритувчиларда яхши эрийди.

Кўпчилик алкалоидлар халқ хўжалигининг турли тармоқларида, жумладан, медицина, ветеринария, қишлоқ хўжалигида ва бошқа соҳаларда кўп ишлатилади. Айниқса улар медицинада катта аҳамиятга эга бўлиб, узоқ вақтлар давомида асосий шифобахш дори-дармон сифатида ишлатиб келинган. Алкалоидлар инсон организмига кучли таъсир қилиши туфайли юрак-қон томир, асаб, ошқозон-ичак ва бошқа касалликларни даволашда ишлатилади. Турмушда баъзи бир алколоидлар (кофеин, никотин)дан инсон организмини тетик ва бардам тутувчи ҳамда ҳушёр қилувчи моддалар сифатида фойдаланилади. Айрим алкалоидлар (анабазин, никотин) қишлоқ хўжалигида сўрувчи ва кемирувчи ҳашаротларга қарши курашда ишлатилади.

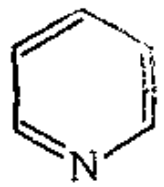
Яқингача алкалоидларнинг ўсимликлар ҳаётидаги роли аниқ эмас ва улар «ўсимликлар чиқиндилари» деб қисобланар эди. Лекин кейинги йилларда ўтказилган тажрибалар натижасида алкалоидлар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга бўлган бирикмалар эканлиги аниқланди. Улар ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш процессида турли функцияларни бажаради. Улар, айниқса, ўсимликларнинг актив метаболик процесслар бораётган қисмларида, поя ва баргларида кўп бўлади. Ўсимликларнинг қуриб қолган қисмларида амалда учрамайди. Вегетация даврининг охирида алкалоидлар запас органларда, уруғ ва донда ҳамда илдизда тўпланади. Совет олими А. П. Орехов алкалоидлар химияси асосчиларидан бири бўлиб, кўп ўсимликлардан бир қатор янги алкалоидлар ажратиб олишга муваффақ бўлган. Бу алкалоидларнинг кўпи (анабазин, сальсолин, платифиллин ва бошқалар) кенг миқёсда қўлланилмоқда. Алкалоидларни ўрганиш ишлари республикамизда ҳам кенг миқёсда олиб борилмоқда. Бу борада, айниқса, ЎзССР Фанлар академияси қошидаги Ўсимлик моддалари химияси институтида катта ишлар қилинмоқда. Академик С. Юнусов бошчилигида турли ўсимликларнинг ҳар хил органларидан 415 та алкалоид ажратиб олинган бўлиб, шулардан 222 таси фанда маълум бўлмаган янги алкалоиддир. Бу алкалоидларнинг 206 тасининг химиявий тузилиши ҳам аниқланган. Бироқ ҳали ўрганилмаган ўсимликлар жуда кўп. СССР да ўсадиган 20 мингга яқин ўсимлик туридан фақат 4000 га яқини таркибида алкалоид борйўқлиги аниқланган, холос.

Ўсимликлар таркибида учрайдиган баъзи алкалоидлар

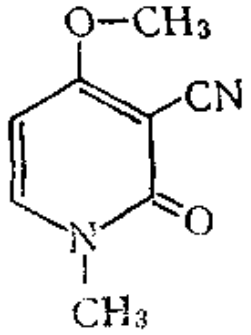
Алкалоидлар химиявий тузилиши жиҳатидан хилма-хил бирикмалар бўлганлиги учун уларни маълум бир тартибга солиш қийин. Ҳозирги вақтда улар молекуласининг асосини ташкил қилувчи гетероциклнинг характерига ёки ажратиб олинган ўсимликнинг турига қараб бир-биридан фарқ қилинади.

Алкалоидлар таркибидаги гетероцикларнинг характерига қараб қуйидаги группаларга бўлинади.

Пиридин ҳосилалари. Бу бирикманинг ҳосиласи — рициния канакунжут уруғидан ажратиб олинган алкалоид бўлиб, ўсимликларнинг ўсаётган ёш қисмларида кўп миқдорда учрайди:



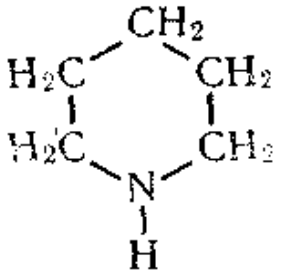
пиридин



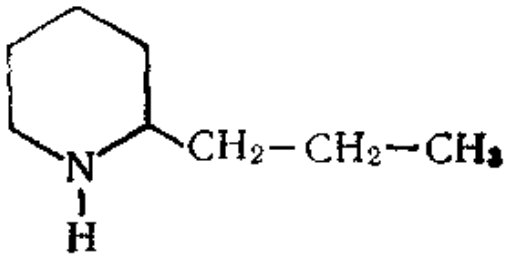
рицинин

Канакунжутда рицинин никотин кислотадан ҳосил бўлади. Бунда никотин кислотанинг карбоксил группаси циан группага айланади. Никотин кислота ҳосил бўлиши аниқ ўрганилмаган. Бироқ бу процессда глицерин ва сукцинат кислота муҳим роль ўйнаса керак, деб тахмин қилинади.

Пиперидин ҳосилалари:



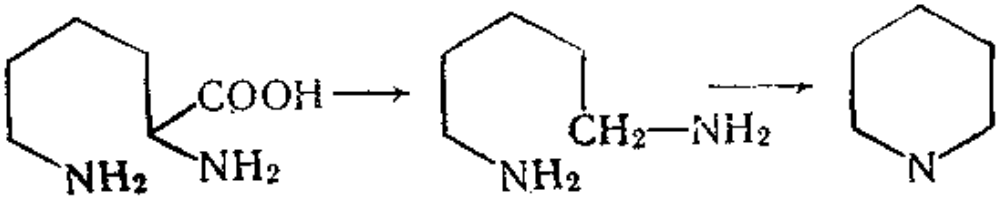
пиперидин



кониин

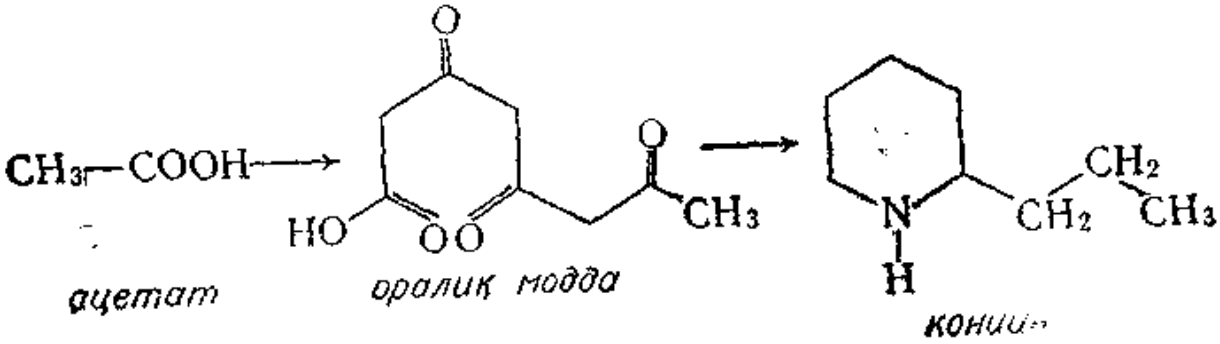
Кониин алкалоиди соябонгулдошлар оиласига мансуб бўлган занглоя ўсимлигидан олинган. Ўсимлик таркибида кўп миқдорда алкалоидлар бўлганлиги сабабли, уни еган чорва моллари заҳарланиб, нобуд бўлади. Бу ўсимликда пиперидин ҳосилалари ҳисобланган бошқа алкалоидлар ҳам учрайди.

Пиперидин ҳалқаси қуйидаги реакциялар натижасида ҳосил бўлади:

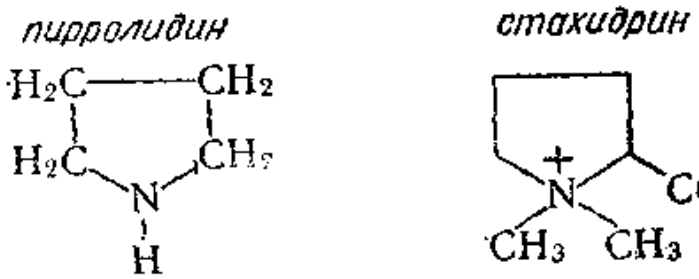


лизин *кадаверин* *пиперидин*

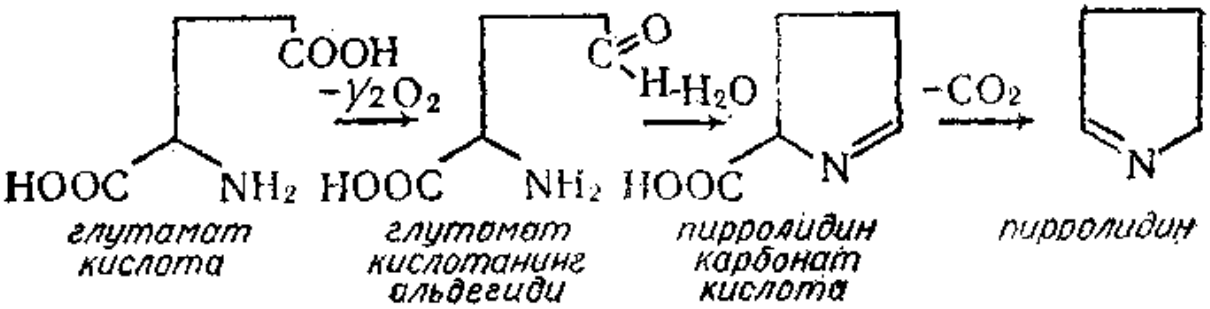
Бироқ коннинга ўхшаш алкалоидларнинг пиперидин ҳалқаси бошқача йўл билан, яъни гипотетик тўғри чизиқли полиацетил занжирдан ҳосил бўлиши аниқланган:



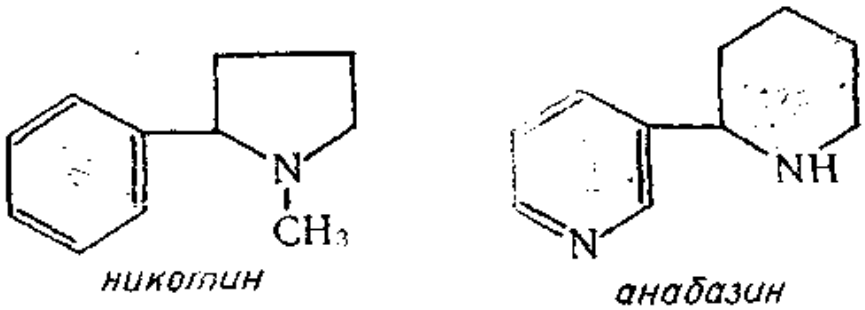
Пирролидин ҳосилалари:



Стахидрин алкалоиди лабгулдошлар оиласига мансуб бўлган тоғ қуддуси ўсимлигидан олинган. У Ўзбекистонда ўсадиган айрим ўсимликлар илдизида 1—2% гача бўлади. Стахидрин каби алкалоидларнинг пирролидин ҳалқаси глутамат кислотадан ҳосил бўлади:



Пиридин ва пиперидин ҳосилалари. Кўпчилик алкалоидларнинг асосини бир нечта гетероциклик ҳалқа ташкил қилади. Масалан, никотин алкалоиди пиридин ва пирролидин ҳалқадан, анабазин пиридин ва пиперидин ҳалқадан ташкил топган:

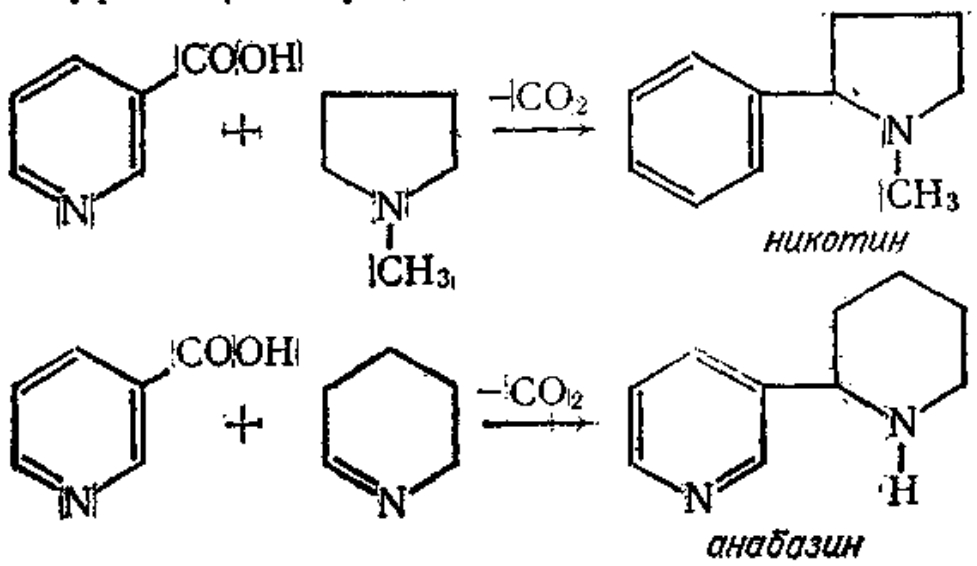


Никотин алкалоиди қадимдан маълум бўлиб, тамаки таркибида кўп бўлади (баргида 10% гача етади). Никотин марказий ва периферик нерв системаларига таъсир қилувчи кучли

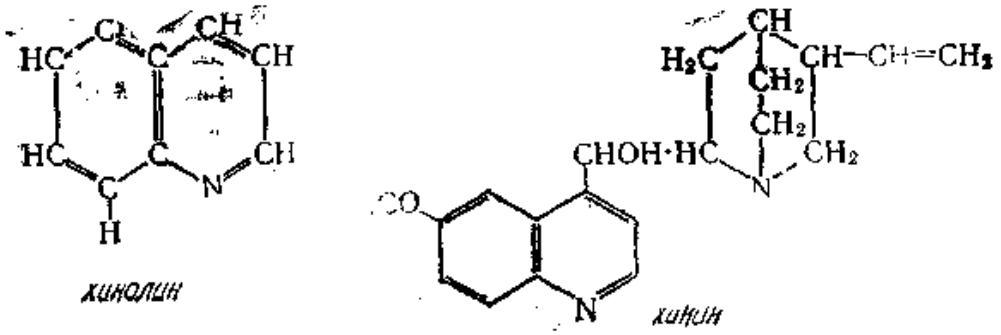
заҳарли модда ҳисобланади. Шунинг учун у медицинада ишлатилмайди. Қишлоқ хўжалик зараркунандаларига ва баъзи чорва молларида учрайдиган тери касалликларига қарши курашда яхши натижалар беради.

Анабазин алкалоиди Ўрта Осиёда кенг тарқалган шўрадошлар оиласига мансуб бўлган қирқбўғим ўсимлигидан ажратиб олинган. У одам организмига никотинга ўхшаш таъсир кўрсатади. Қишлоқ хўжалигида санчиб-сўрувчи зараркунандаларга қарши курашда яхши натижа беради.

Никотин ва анабазин ўсимликлардаги никотин кислота Δ'-пиперидин ва Δ'-пирролидин ҳалқалари билан конденсирланиши туфайли ҳосил бўлади:

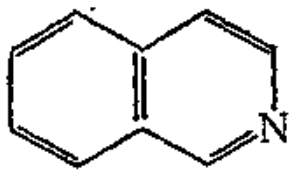


Хинолин ҳосилалари. Хинин бу группага кирадиган алкалоидларнинг муҳим вакили ҳисобланади:

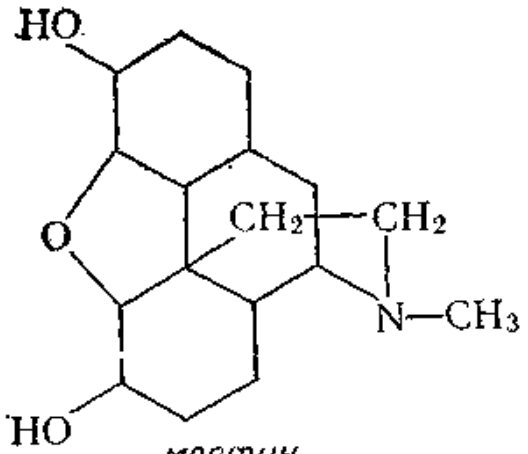


Хинин хин дарахти пўстлоғида учрайдиган алкалоидлар ичида энг кўп миқдорда бўлиб, кўпинча қуруқ моддасининг 15—20% ни ташкил қилади. Хинин алкалоиди медицинада безгак касаллигини даволашда ишлатилади.

Изохинолин ҳосилалари. Бу группага мансуб бўлган барча алкалоидлар кўкнордошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлардан олинади. Уларнинг ҳаммаси изохинолин ҳалқага эга:



изохинолин

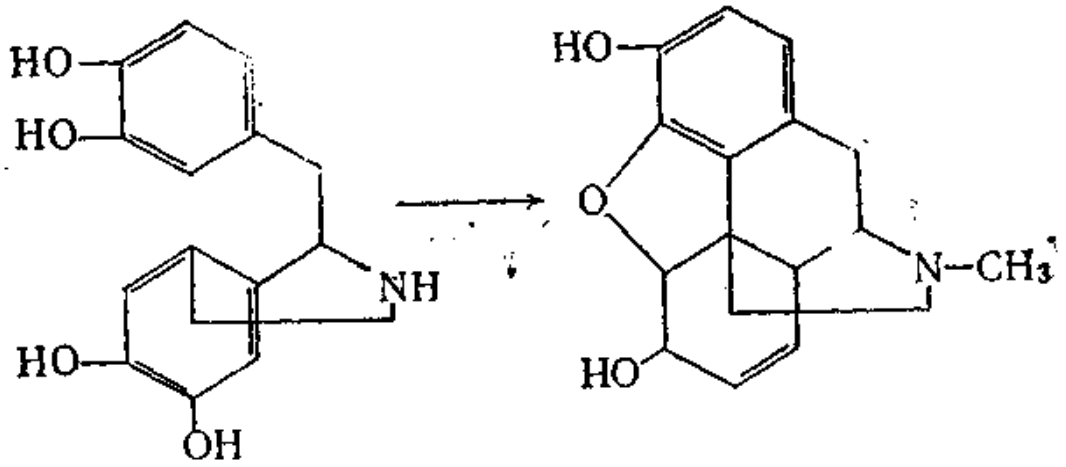


морфин

Қўкнор ўсимлиги таркибидаги барча алкалоидлар унинг хом меваларидаги сутсимон ширадан ажратиб олинади. Қуритилган сутсимон шира афъюн (опиум) дейилади. Опиум таркибида 15—20%, баъзан эса 25% гача алкалоид бўлади. СССР да кўкнор, асосан, Ўрта Осиё республикаларида ва хусусан, Қирғизистонда экилади. Кўкнор таркибида морфиндан ташқари, наркотин, папаверин, кодеин ҳам учрайди.

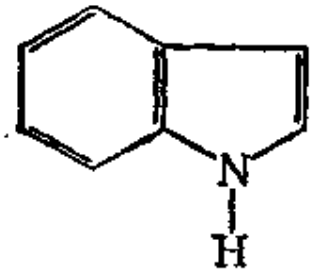
Бу группага мансуб бўлган энг оддий алкалоид пеллотин бўлиб, у тирозин ва ацетат кислотадан ёки шуларга ўхшаш бошқа бирикмалардан ҳосил бўлади. Нишонланган C^{14} углеродли тирозин билан ўтказилган тажрибаларда ҳақиқатда ҳам радиоактив пеллотин ҳосил бўлган. Кўкнор ўсимлиги 2-C^{14} тирозин билан тупроқ орқали озиқлантирилганда, 2 молекула тирозин (ёки шунга ўхшаш бирикма) кодеин, тебаин, морфин ва папаверин таркибига ўтиши аниқланган. Бу группага мансуб алкалоидлар ҳосил бўлишида норлауданозолин бирикмаси муҳим аҳамиятга эга.

Морфиннинг биосинтези норлауданозолиннинг иккита ароматик ҳалқаси оксидланиб бирикиши туфайли амалга ошади. Тебаин, кодеин ва папаверин ҳам худди шу йўл билан ҳосил бўлади:

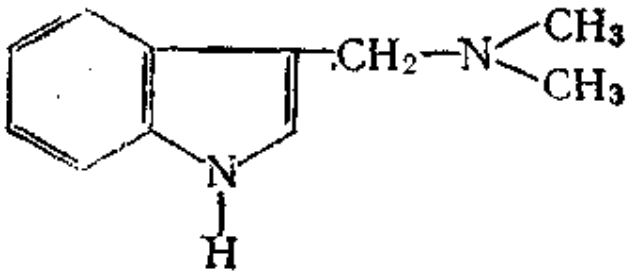


норлауданозолин *морфин*

Индол ҳосилалари. Бу группага кирадиган алкалоидларнинг молекуляр тузилиши хилма-хил бўлиб, бошқа алкалоидлардан фарқ қилади. Уларнинг асосини ташкил этадиган индол ҳалқа кўпинча қайтарилган шаклда бўлади ва таркибида қўшимча битта азот атоми тутади:



индол

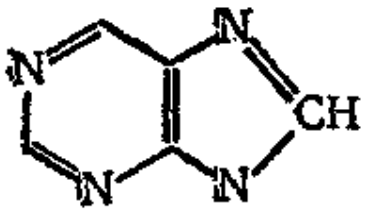


донаксин

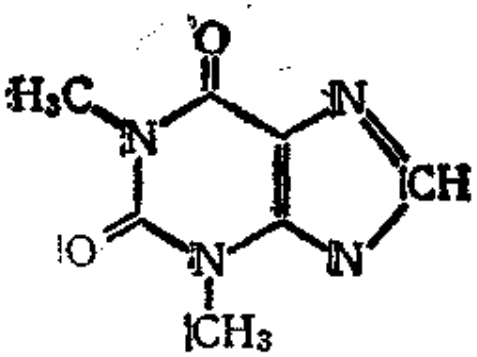
Индолли алкалоидларнинг ядроси триптофан ёки триптамин орқали ҳосил бўлиши нишонланган атомлар билан ўтказилган тажрибаларда тасдиқланган.

Индол ҳосилаларига бирмунча мураккаб тузилган кураре типидаги алкалоидлар ҳам киради. Булар Жанубий Америкада ўсадиган баъзи ўсимликлар таркибида учрайди. Кураре ҳаддан ташқари кучли заҳар бўлиб, асаб системасига таъсир этади.

Пурин ҳосилалари. Чой баргида ва кофе донида учрайдиган кофеин, теобромин каби алкалоидларнинг асоси пуриндан ташкил топган:



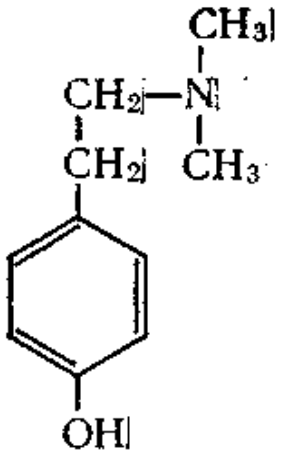
пурин



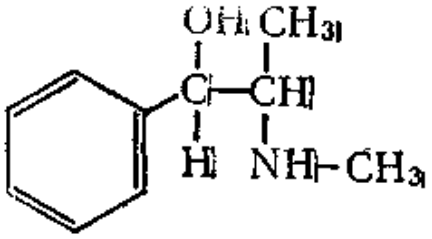
кофеин

К о ф е и н марказий нерв системасини қўзғатувчи ва юрак фаолиятини кучайтирувчи дори сифатида ишлатилади.

Кўпчилик алкалоидлар таркибида гетероциклик ҳалқалар бўлмайди, улар таркибида азот ҳам ҳалқада эмас, балки ёнбош занжирда жойлашган бўлади. Бу алкалоидларга горденин, эфедрин ва бошқалар киради:



горденин



эфедрин

Горденин биринчи марта арпа ўсимталаридан ажратиб олинган. Бошқа ўсимликларда, масалан, ширач (Eremurus) да ҳам учрайди.

Эфедрин қизилча (Ephedra) ўсимлигининг ҳар хил туридан ажратиб олинган.

Юқорида танишилган алкалоидлардан ташқари, гетероциклик бирикмалар ҳосиласи ҳисобланган яна бир қатор алкалоидлар ҳам бор.

Уларнинг ҳосил бўлишида аминокислоталар муҳим аҳамиятга эга эканлиги айрим синтезланиш реакциялари маълум бўлди. Кўпчилик алкалоидлар таркибидаги метил группалар ҳам аминокислоталардан кўчирилиши аниқланган. Метионин, ацетат кислота, формальдегид, серин, гликолат каби бирикмалар метил группанинг манбаи бўлиб хизмат қилади.

Ўсимликлар таркибида алкалоидлар бўлиш-бўлмаслиги экологик, географик ҳамда бошқа шароитга боғлиқ. Улар таркибидаги алкалоидлар сифати ва миқдорининг ўзгариши, асосан, шу ўсимликлар ўсаётган тупроқ шароитига боғлиқ. Ўсимликларнинг айрим қисмларидаги алкалоидлар миқдори уларнинг вегетация даврига қараб ўзгаради. Масалан, тамаки уруғида алкалоидлар учрамайди. Ўсимлигининг ўсиши ва ривожланиши даврида эса барглари да никотин тўпланади, айниқса, гуллаш даврида у энг кўп бўлади. Минерал ва органик ўғитлар, ҳаво температураси ва намлиги ҳамда бир қатор бошқа факторлар ҳам ўсимликлар таркибида алкалоидлар тўпланишига ижобий таъсир кўрсатади.

ФИТОГОРМОНЛАР

Кўп ҳужайрали организмларнинг ҳаёт фаолияти бир қатор регулятор (бошқарувчи) системаларнинг ўзаро муносабати натижасида бошқарилиб туради. Бу системага ҳужайра, тўқима, орган ва яхлит организмни бошқарувчи регуляторлар группаси киради. Бундай мураккаб бошқариш системасини ўзаро бирбирига боғлашда худди ҳайвонлардагидек, юксак ўсимликлар-

да ҳам, гормонлар хусуснятига эга бўлган бирикмалар муҳим аҳамиятга эга бўлади. Ўсимликларнинг бутун ҳаёти, яъни уруғланган тухум ҳужайранинг ривожланишидан то организм қаришигача бўлган барча процесслар фитогормонлар иштирокида бориши ҳар томонлама ўрганилган.

Фитогормонларга, яъни ўстирувчи моддаларга ўсимликларнинг ўсиш процесси регуляциясида иштирок этадиган бир қатор органик бирикмалар киради. Бу бирикмаларга хос бўлган асосий хусусиятлар қуйидагилардир. Биринчидан, фитогормонлар ўсимликларнинг ёш баргида, поя ёки илдизининг ўсувчи қисмларида ҳосил бўлиб, уларнинг бошқа қисмларига, яъни ўсиш процесслари актив бўлган жойларга кўчирилади; иккинчидан, фитогормонлар ўсимликларда ҳаддан ташқари кам миқдорда ҳосил бўлади ва жуда паст концентрацияда таъсир кўрсатади; учинчидан, фитогормонларнинг таъсири бирон-бир химиявий процессни тезлатиш билан чегараланмай, балки улар бир қатор химиявий процессларни бошқаришда иштирок этади.

Фитогормонлар ўсимликларда ҳужайраларнинг бўлиниши, тўқималар дифференцияси ва эмбриогенез процессларида актив иштирок этади. Улар ўсимликлар ҳаёт фаолиятидаги асосий процесс ҳисобланган ферментлар ҳосил бўлиши, нафас олиш, фотосинтез, илдиздан озиқланиш, моддаларнинг кўчирилиши ва тўпланиши каби процессларга таъсир этади. Ўсимликларнинг ўсишини бошқарувчи ҳозиргача маълум бўлган (регулятор) моддалар қуйидаги группаларга бўлинади:

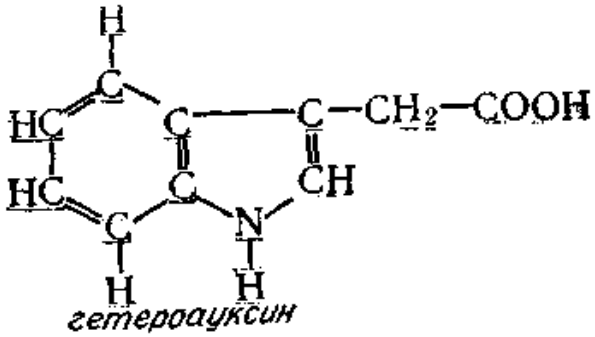
Табиий фитогормонлар: ауксинлар, гиббереллинлар, цитокининлар.

Табиий ингибиторлар: фенол бирикмалар, этилен, абсцизинлар (дорминлар).

АУКСИНЛАР

Ўсимликлар ноки ва илдизининг ўсаётган учки қисмида ҳосил бўлиб, уларнинг ўсишини активлаштирадиган, асосан, индол табиатли бир группа химиявий моддалар *ауксинлар* деб аталади. Ауксинларнинг кашф этилиши Ч. Дарвиннинг (1880) бошоқли ўсимликлар колеоптилининг ўсиш қонуниятларини ўрганиш юзасидан олиб борган кузатишлари билан боғлиқ (колеоптиль — бошоқли ўсимликларнинг биринчи найсимон барги). Агар ўсаётган поянинг учки қисми кесиб ташланса, унинг ўсиши бирданига сусайиб кетиши, шу кесиб олинган қисми қайтадан ўз жойига улаб қўйилса, ўсиши, тикланиши аниқланган. Бу тажрибаларда ўсимликларнинг ўсувчи учки қисмида ҳужайраларнинг ўсишига таъсир қиладиган қандайдир моддалар ҳосил бўлади, деган хулосага келинган. Кейинчалик бу моддалар *ауксин* деб аталган. Ўсимликларда кенг тарқалган ауксин β-индолин-3-ацетат кислотадир (ИАК). Бу бирикма кўпинча *ге-*

тероауксин деб ҳам аталади. Гетероауксиннинг химиявий структураси аниқланган бўлиб, у қуйидагича тузилган:



гетероауксин

Гетероауксин ўсимликларнинг барча қисмларида учрайди. У ўсимликлар пояси ва илдизининг ўсувчи қисмида ҳосил бўлиб, кейинчалик бошқа жойларига тарқалади. Гетероауксин бошқа ауксинларга нисбатан яхши ўрганилган бўлиб, кўпинча ўсимликлар таркибида учрайдиган асосий ауксин ҳисобланади.

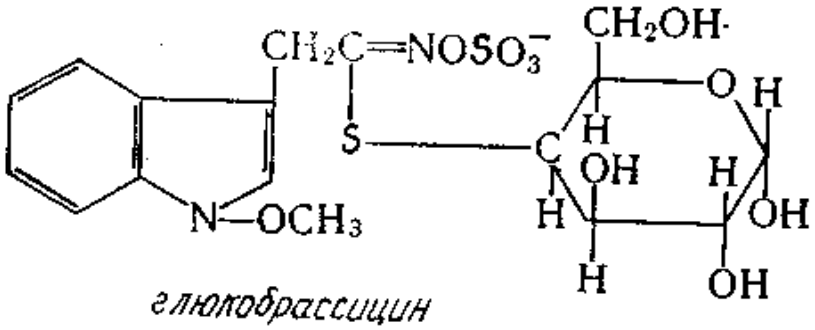
Ауксинлар ўсимликларда бир қатор муҳим физиологик процессларга таъсир қилади. Улар илдиз метаболизмининг фаолиятини тезлаштиришда, ёнбош куртакларнинг ўсишини тўхтатишда, бошоқдош ўсимликлар колеоптилининг узайиши ва эгилиши процессида, меваларни тўкилиб кетишдан сақлашда ва шунга ўхшаш бошқа хилма-хил процессларда иштирок этади. Ю. В. Ракитин маълумотига кўра, ўсимликларда ҳосил бўладиган ауксинлар пластик моддаларнинг ўсимлик бўйлаб ҳаракатланишини ва тақсимланишини бошқаришда муҳим аҳамиятга эга экан.

Ауксинларнинг ўсимликларга кўрсатадиган таъсири нуклеин кислоталар, оқсиллар ва ферментлар, мураккаб углеводлар ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Аммо бундай боғланиш характери ва синтезланаётган ферментларнинг табиати аниқланган эмас.

Ауксинлар ферментлар активлигининг бошқарилишида иштирок этиши мумкин, деб тахмин қилинади. Ауксинларнинг ферментлар активлигига кўрсатадиган таъсири бевосита уларнинг учламчи ва тўртламчи структурасини ўзгартириш туфайли, ё бўлмаса, ҳужайралардаги липопротеид бирикмаларга ҳамда полифермент системаларга таъсир этиш йўли билан амалга оширилади.

Ўсимликлар таркибида ауксинлар эркин ва боғланган ҳолда учрайди. Лекин фақат эркин ҳолдаги ауксинлар уларнинг ўсишига таъсир этади. Ўсимликлар таркибидаги эркин гетероауксин пероксидаза, фенолоксидаза ёки ауксиноксидаза ферменти таъсирида оксидланиш йўли билан парчаланади. Ауксиноксидаза ёки ИАК-оксидаза ферментини Д. Боннер нўхат ўсимлигидан ажратиб олган. Гетероауксин фермент таъсирида оксидланади ва индолил-карбонат, индолилальдегид, метиленоксиндол, оксиаминацетат каби бирикмалар ҳосил бўлади.

Боғланган ауксинлар ўсимликларда запас модда сифатида тўпланади. Ўсимликлардан боғланган ҳолда учрайдиган гетероауксиннинг бир қатор ҳосилалари ажратиб олинган. Булардан баъзилари қуйида келтирилган:



глюкобрассицин

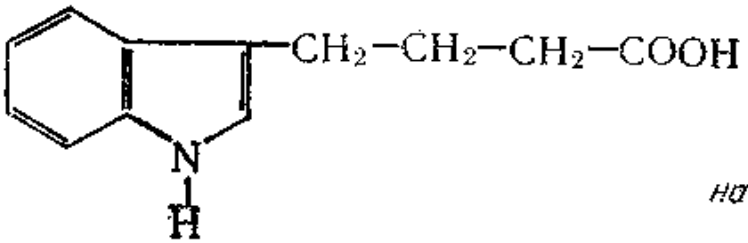
Боғланган ауксинларнинг физиологик аҳамияти аниқланган эмас. Бу бирикмалар эркин ауксинлар резерви ҳисобланади ва ўсиш процесслари бир меъёрда сақланиб туриши учун фойдаланилади.

Бундан ташқари, боғланган гетероауксинлар ортиқча ауксиннинг заҳарли таъсирини йўқотувчи табиий бирикмалардир, деб ҳам тахмин қилинади.

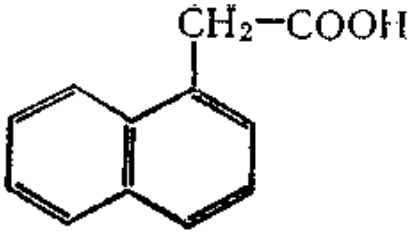
Гетероауксин ўсимликларда триптофан аминокислотанинг оксидланиши натижасида ҳосил бўлади. Гетероауксин юксак ўсимликларда, асосан, индолилпируват кислота орқали ҳосил бўлиши аниқланган. Баъзи ўсимликларда у триптамин орқали ҳам ҳосил бўлади. Ўсимликларда гетероауксин ҳосил бўлишида иштирок этадиган барча оралиқ бирикмалар топилган.

Ҳозирги вақтда гетероауксин қишлоқ хўжалигида ҳар хил ўсимликлар қаламчаси илдиз олишини тезлаштиришда қўлланилмоқда. У айниқса цитрус ўсимликларда яхши натижа бермоқда.

Кейинги йилларда гетероауксинга ўхшаш биологик активликка эга бўлган бир қатор синтетик бирикмалар топилган бўлиб, улар ҳам ўсимликларнинг илдиз олишини тезлаштиради. Булардан энг муҳимлари индолилмой кислота ва нафтилацетат кислотадир:



индолилмой кислота



нафтилацетат кислота

Гетероауксин, нафтилацетат кислота ва бошқа ўстирувчи моддалар носпецифик таъсир кўрсатиш хусусиятига эга, яъни

улар паст концентрацияда —10^{-12} —10^{-4} М да ўстирувчи сифатида, юқори концентрацияда —10^{-3} —10^{-2} М да ўсишни тўхтатувчи сифатида намоён бўлади.

ГИББЕРЕЛЛИНЛАР

Гиббереллинлар тузилишига кўра бир-бирига жуда яқин бўлган, дитерпеноид табиатли тетрациклик карбон кислоталардан иборат. Бу бирикмалар ҳам, худди ауксинлар каби, юқори биологик активликка эга бўлиб, ўсимликларнинг ўсишида фавқулодда муҳим аҳамиятга эга бўлган фитогормонлар ҳисобланади.

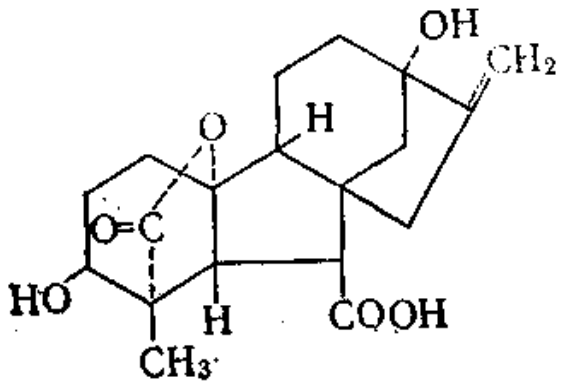
Гиббереллиларнинг кашф этилиши япон олимлари Куросава, Ябута ва Сумикиларнинг шолининг «баканая» (шум поялар) касаллигини ўрганиш юзасидан олиб борган тадқиқотлари билан боғлиқ. Бу касалликка учраган шоли ўсимликларининг бўйи соғлом ўсимликларникига қараганда ҳаддан ташқари узайиб кетади. Бундай касалликни шоли ўсимликларида паразит ҳолда яшайдиган фузариум замбуруғининг конидия стадиясида ҳосил бўладиган ва *гибберелла* деб аталадиган шакли туғдиради.

Кристалл ҳолдаги соф гиббереллин биринчи марта фузариум замбуруғидан ажратиб олинган ва унга *гиббереллин А* деб ном берилган. Кейинчалик ажратиб олинган гиббереллинларнинг тегишли тартиб номери бўлиб, гиббереллин A_2, A_3, A_4, A_5 ва ҳоказо белгилар билан ифодаланадиган бўлган.

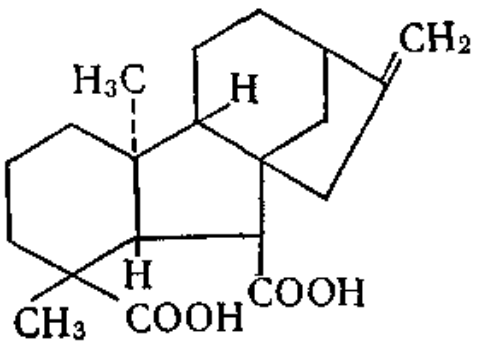
1956 йилда юксак ўсимликлар тўқималаридан биринчи марта гиббереллин ажратиб олинган. Кейинчалик улар ўсимликларнинг турли қисмларида — илдизида ва гулида ҳам борлиги аниқланган.

Ҳозир гиббереллинлар, шубҳасиз, ўсимликлар ҳужайрасида ҳосил бўладиган табиий фитогормонлар эканлиги тўлиқ исботланган.

Юксак ўсимликлардан ва замбуруғлардан ажратиб олинган гиббереллинларнинг сони 40 тага яқин бўлиб, улар йилдан-

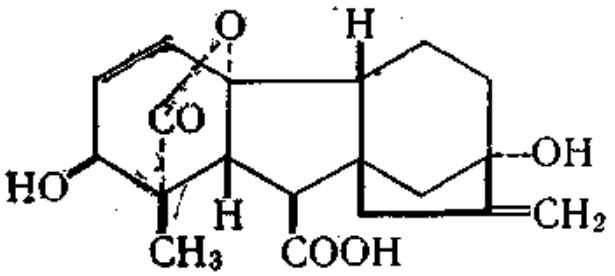


C_{19} -*гиббереллинлар*



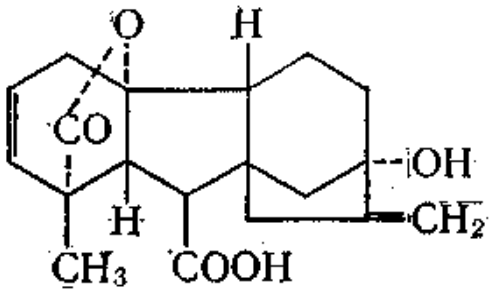
C_{20} -*гиббереллинлар*

йилга кўпайиб бормоқда. Барча гиббереллинларни икки группага бўлиш мумкин. Булардан бири 19 та углерод атомига эга бўлган (C_{19}) қайтарилган гиббереллинлар, иккинчиси 20 та углерод атомига эга бўлган (C_{20}) ҳақиқий гиббереллинлардир. 35-расмда юксак ўсимликлардан ажратиб олинган баъзи гиббереллинларнинг структура формуласи келтирилган. Булардан энг активи A_3 ёки гиббереллат кислотадир.

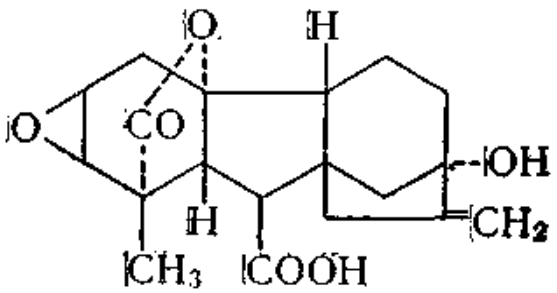


гиббереллин A_3 (гиббереллат кислота)

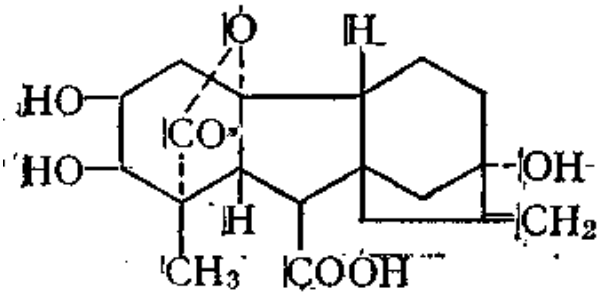
Гиббереллинлар ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланиш процессларининг турли томонига таъсир кўрсатади. Улар ўсимликлар пояси бўйига ўсишида катта аҳамиятга эга. Уларнинг бундай хусусияти айниқса бир паллали ўсимликларга мансуб бўлган бошоқдошлар оиласи вакилларида яққол кўринади. Гиббереллин ўсимликларнинг паст бўйли (карлик) шаклларини ҳам бўйига ўстириб юборади. Шу билан бирга улар ўсимликларнинг гуллаш ва мева тугиш процесслари бошқарилишида ҳам актив иштирок этади. Масалан, ёруғсевар ўсимлик бўлган нашагул гуллаши учун узун кун керак. Агар унга гиббереллин таъсир эттирилса, қисқа кун шароитида ҳам гуллайди. 30-йиллар бошида совет олими академик М. Х. Чайлахян ўсимликлар ривожланишининг гормонал назариясини ишлаб чиқди ва уларнинг гуллашига таъсир этадиган махсус гормонлар — *флоригенлар* мавжудлиги тўғрисидаги ғояни илгари сурди. Бироқ бу моддалар узоқ вақтгача ўсимликлардан топилмагани учун бу назария гипотеза бўлиб қолди.



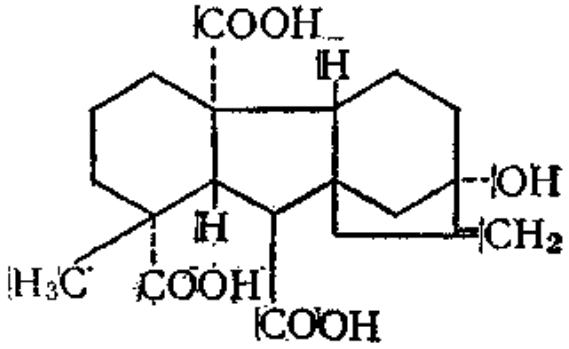
гиббереллин A_5



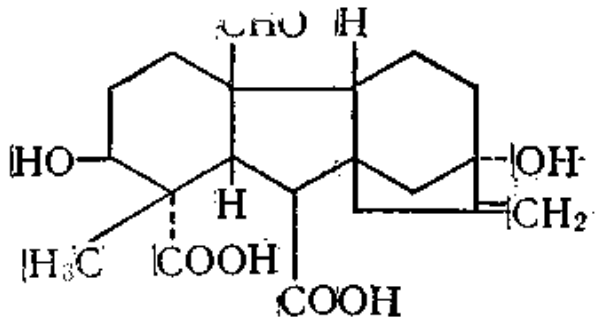
гиббереллин A_6



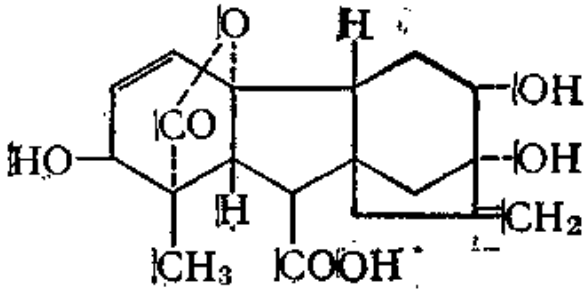
гиббереллин A_8



гиббереллин A_{17}



гиббереллин A_{23}



гиббереллин A_{32}

Гиббереллинлар гормонал хусусиятининг кашф этилиши флориген назариясини тасдиқловчи жиддий далиллардан бири бўлди. 1957—1960 йилларда М. Х. Чайлахян флориген назариясини янада ривожлантириб, флоригенлар икки компонентли бирикмалар деган гипотезани яратди. Бу гипотезага кўра, флориген икки хил бирикмадан иборат бўлган комплекс бўлиб, гиббереллин типидаги модда ва гипотетик антезинлардан иборат экан. Бу гипотеза ўсимликларнинг гуллаши учун узун кун талаб қилиши сабабини тушунтириб берди. Чунки узун кун шароитида ўсимликларнинг гуллаши учун зарур бўлган гиббереллинлар ҳосил бўлар экан. Гиббереллинлар ёрдамида ўсимликларда яна бир қатор ўзгаришларни кузатиш мумкин.

Гиббереллинларнинг ўсимликларнинг ўсиш ва ривожланишига таъсири уларнинг ўсимликлар организмида борадиган моддалар алмашинуви процессига таъсири билан узвий боғлиқдир. Гиббереллинлар, аввало, ўсимликларда борадиган биохимиявий процессларни ўзгартиради. Улар таъсирида фотосинтез процесси жадаллашади ва нафас олиш интенсивлиги ортади. Шу билан бирга кўпчилик гидролитик ферментларнинг, айниқса, α-амилаза ферментининг фаолияти бирмунча кучаяди. Гиббереллин таъсирида оқсил ва углеводлар алмашинуви ҳам ўзгаради.

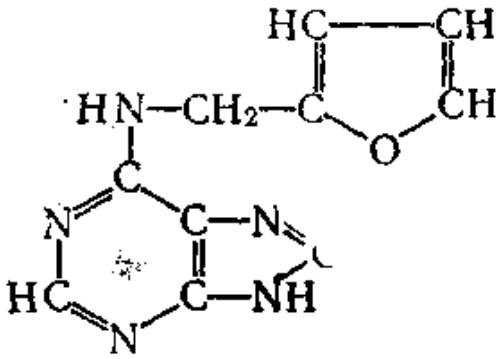
Ўсимликларда гиббереллинлар кислота сифатида эркин ҳолда ва ҳар хил моддалар билан боғланган ҳолда учрайди. Бу моддалар кичик молекулали бирикмалар, оқсиллар ва углеводлар бўлиши мумкин.

Гиббереллинлар ўсимликшуносликда кўп қўлланилмоқда. Улар кучли физиологик фаолиятга эга бўлганлиги учун кўпинча эритма ҳолда ишлатилади. Гиббереллинлар сувда ёмон эриганлиги учун аввал этил спиртда эритилиб, кейин сув билан аралаштирилади.

Улар кучсиз: 0,0001—0,01% концентрацияда ишлатилади, асосан, ўсимликларга пуркалади.

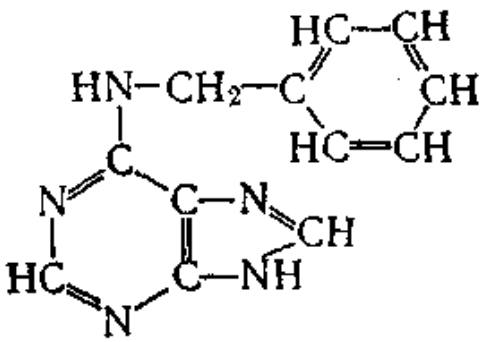
ЦИТОКИНИНЛАР

Ўсимликлар ҳужайрасининг бўлинишини жадаллаштирувчи, қаришга ва уруғнинг тиним давридаги процессларга таъсир кўрсатувчи ҳамда ўсишнинг бошқа томонлари бошқарилишида иштирок этадиган бир қатор органик бирикмалар *цитокининлар* деб аталади. Уларни 1955 йилда америкалик олим Скуч биринчи бўлиб кашф этган. Кейинчалик бу бирикмалар кристалл ҳолда ажратиб олинган ва 6-фурфуроламинопурин эканлиги аниқланган:



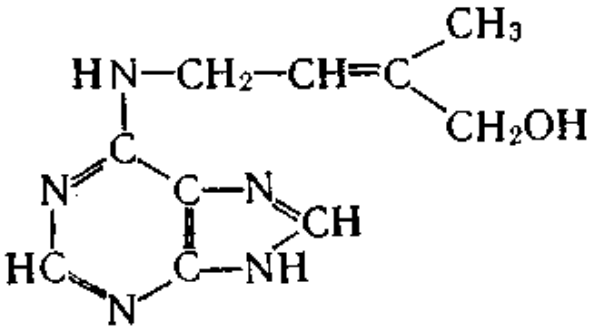
кинетин

Кейинчалик кинетиннинг бир қатор ҳосилалари синтез қилинган. Бу бирикмалар барчасининг таркибида физиологик актив қисм ҳисобланган аденилат сақланиб қолган. Фавқулодда актив цитокининларга 6-бензиламинопурин киради:



6-бензиламинопурин

1964 йилда маккажўхори донидан табиий цитокинин — зеатин ажратиб олинган. У қуйидагича тузилган:



зеатин

Юқори физиологик активликка эга бўлган цитокининларнинг кашф этилиши билан ўсимликларнинг ўсишини бошқариш имконияти янада ортди. Цитокининлар ўсимликлар ҳужайрасининг бўлиниши процессларини жадаллаштириши билан бир қаторда, бошқа процессларда ҳам актив иштирок этади. Улар ўсимликларнинг ўсишдан тўхтаган органларидаги моддалар алмашинуви процессларининг бошқарилишида иштирок этади. Академик А. Л. Курсанов ва О. Н. Куласваларнинг цитокининлар билан олиб борган тажрибаларида бу бирикмалар ўсимликлар баргини қаришдан сақлаш, яъни сарғайиб кетаётган барглари қайтадан яшил рангга киритиш хусусиятига эга эканлиги аниқланган. Цитокининлар билан ишланган тамаки барглари оқсил ва нуклеин кислоталар ҳосил бўлиши тезлашади, хлорофилл миқдори ортади. Кинетин билан ишланган жойга ҳар хил моддалар ва айниқса аминокислоталар кўчирилиши тезлашади. Цитокининлар таъсир кўрсатиши учун, албатта, бошқа фитогормонлар ёки қўшимча равишда ауксин ё бўлмаса ауксин ва гиббереллин иштирок этиши керак.

Кўпчилик цитокининлар баъзи т-РНКлар таркибига минор асос сифатида киради. Шу сабабли кининларнинг таъсири оқсил ва нуклеин кислоталар алмашинуви билан боғлиқ деб қаралади.

Маълумки, табиий цитокининлар илдизда ҳосил бўлиб, ўсимликлар ширасининг ҳаракати билан юқорига кўтарилади. Шу билан бирга уларнинг куртаги ва ёш барглари ҳосил бўлиши ҳам эҳтимолдан холи эмас. Табиий цитокининлар кокос ёнғоғининг сутида, ривожланаётган олма ва олхўри мевалари таркибида кўп миқдорда учрайди. Уларнинг таъсир қилиш характери концентрациясига боғлиқ. Ҳар бир процесс учун оптимал концентрация мавжуд бўлиб, бунда цитокининлар энг актив таъсир кўрсатиш хусусиятига эга бўлади.

Табиий кининларнинг химиявий тузилиши, ўсимликларда ўзгариши ва биосинтези каби масалалар ҳали охиригача ҳал қилинмаган.

Маълумки, этилен ўсимликлар тўқимасининг ҳаёт фаолиятида ҳосил бўладиган табиий бирикма бўлиб, ауксинлар таъсирида активлашадиган бир қатор метаболик ва шакл ҳосил қилиш процессларининг фаолиятини сусайтиради.

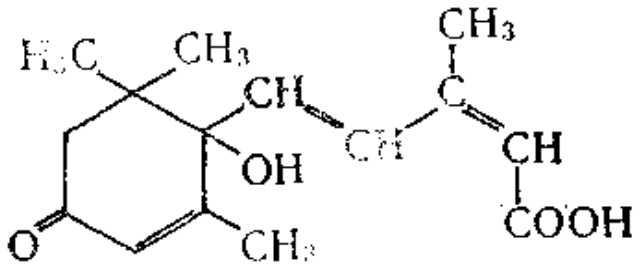
Ю. В. Ракитин табиий этиленнинг ўсимликлардаги физиологик аҳамиятини ҳар томонлама ўрганиб, у меваларнинг пишишида иштирок этадиган гормон деган фикрни илгари сурган. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда бу фикр тўғрилиги исботланган.

Этилен ўсимликларнинг барча вегетатив қисмларига таъсир кўрсатади. У меваларнинг пишишини тезлаштиради, мева ҳамда барглариниг тўкилишига таъсир этади. Шу билан бирга этилен таъсирида поя ва илдизларнинг бўйига ўсиши тўхтайди. У баъзи ўсимликларнинг, масалан, ананаснинг гуллашини тезлаштиради.

Этилен айниқса ўсимликлар гулида кўп ҳосил бўлади. Унинг ҳужайра метаболизмига кўрсатадиган таъсири аниқ эмас. Этилен таъсирида ўсимликларда оқсил ва РНК ҳосил бўлишининг тезлашиши аниқланган. Шу билан бирга этилен гулбанд ва мевабандлар тўқимаси ҳужайралари деворининг компоненти ҳисобланган целлюлозалар ва пектин моддаларни гидролизловчи ферментлар ҳосил бўлишини тезлаштирса керак, деб тахмин қилинади. Бироқ ферментлар миқдорининг ортишини мембраналарнинг ўтказувчанлик хусусияти билан боғлаш ҳам мумкин. Этилен таъсирида мембрананинг ўтказувчанлик хусусияти ортади ва натижада муҳитга ферментнинг ўтиши ҳам осонлашади. Этилен таъсирининг молекуляр механизми ҳали аниқ эмас.

АБСЦИЗИНЛАР

Ўсимликларнинг тиним даврига ўтиши *дорминлар* (dormancy — тиним) деб аталадиган табиий ингибиторларнинг тўпланиши билан боғлиқ. Ўсимликлар баргининг тўкилиши эса *абсцизинлар* (abscission — тўкилиш)нинг фаолияти билан боғлиқ. Абсцизинлар ва дорминлар соф ҳолда ажратиб олингандан кейин ҳар иккала бирикма ҳам бир хилда тузилганлиги аниқланган:



абсцизат кислота (дормин)

Бу бирикмалар биринчи марта ғўзанинг хом кўсакларидан ажратиб олинган. Абсцизинлар ўсишни тўхтатувчи табиий бирикмалар бўлиб, фенолли ингибиторларга нисбатан жуда кучсиз концентрацияларда таъсир кўрсатади. Улар ўсимликларнинг ўсишини сусайтиришда, уруғларнинг унишини тўхтатишда, хом мева ва барглариниг тўкилишини тезлаштиришда, узун кун ўсимликларининг секин гуллашида иштирок этади. Абсцизинлар, айниқса, ўсимликларнинг қариётган органларида кўп миқдорда тўпланади. Улар нуклеин кислоталар ва айниқса ДНК синтезини сусайтиради. Бироқ улар таъсирининг молекуляр механизми ҳали аниқланмаган.

Абсцизинлар ўсимликлар таркибида осонлик билан ноактив формага ўтади. Шунинг учун улардан дефолиант ёки гербицид сифатида фойдаланиш мумкин бўлмаса керак, деб тахмин қилинади.

ФИТОНЦИДЛАР ВА ФИТОАЛЕКСИНЛАР

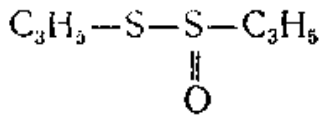
Кўпчилик юксак ўсимликлар таркибида баъзи бактериялар ва бошқа микроорганизмларнинг ўсишини, кўпайишини тўхтатувчи ва ҳатто уларни нобуд қилувчи махсус антибиотик моддалар бўлади. Бу антибиотикларни биринчи бўлиб совет олими Б. П. Токин аниқлаган ва уларга *фитонцид* (Phyton — ўсимлик, coedere — ўлдириш) деб ном берган. Фитонцидлар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга бўлган моддалар ҳисобланади ва улардаги табиий иммунитет ҳосил қилувчи фактор бўлиб хизмат қилади. Кўпчилик учувчан фитонцидлар ўсимликларни зараркунанда ҳашаротлардан сақлайди. Бошоқдош ўсимликлар дони унаётганда ажралиб чиқадиган фитонцидлар уларни тупроқдаги микроорганизмлар таъсирида чириб кетишдан сақлайди.

Фитонцидлар, айниқса, пиёз, чеснок таркибида, эвкалипт, терак, оққарағай дарахтлари таркибида кўп бўлади. Бир қатор ўсимликлар фитонцидлик хусусиятга эга бўлган газсимон моддалар ишлаб чиқаради. Масалан, акация, зирк, эман дарахтларининг барги микроорганизмларни нобуд қилувчи гексанол альдегид чиқаради.

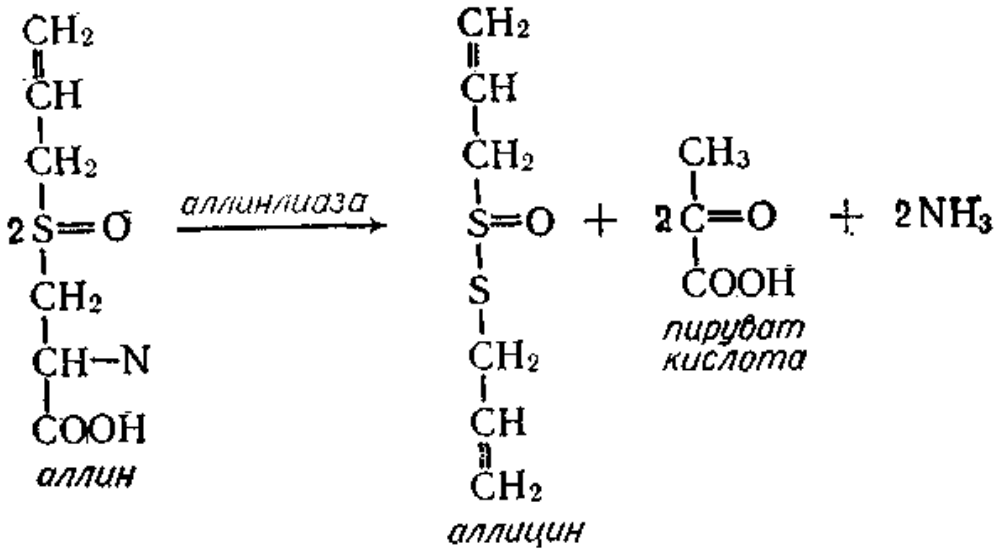
Турли авлодга мансуб бўлган ўсимликлар фитонцидлик активлиги билан бир-биридан фарқ қилади. Ҳатто бир ўсимлик айрим орган ва тўқималарининг активлиги ҳам турлича бўлади. Масалан, редиска уруғида учрайдиган рафанин унинг баргида ва илдизмеваси да бўлмайди. Қанд лавлагида учрайдиган бетаин фақат илдизмеваси нинг учки томонида тўпланган бўлади. Фитонцидлар баъзи тубан ўсимликларда, масалан, лишайникларда ҳам учрайди.

1944 йилда чеснокдан аллицин деб аталувчи антибиотик модда ажратиб олинган. Бу рангсиз мойсимон суюқлик бўлиб, сувда ёмон эрийди, бироқ спиртда ва органик эритувчиларда

яхши эрийди. Аллициннинг 1 : 25000 марта суюлтирилган эритмаси бактерияларнинг ўсишини тўхтатади. У терини қичитади, қўланса ҳидли бўлади. Аллициннинг структура формуласи қуйидагича:

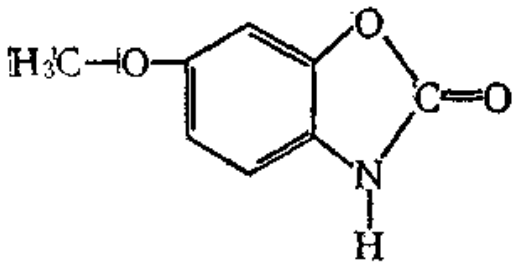


Аллицин чеснок таркибида учрайдиган аллин аминокислоталардан ҳосил бўлади. Бу процесс аллинлиаза ферменти иштирокида катализланади:



Кўп ўсимликлар таркибида уларни турли микроорганизмлардан ва зараркунанда ҳашаротлардан ҳимоя қилувчи махсус моддалар бўлади. Бу моддаларнинг кўпчилиги фенол табиатига эга бўлган бирикмалардир. Айниқса хлороген кислота, бензоат, оксибензоат, кофеинат каби бир ҳалқали фенол кислоталар бир қатор замбуруғларнинг ўсишини тўхтатувчи моддалар ҳисобланади.

Маккажўхори ва буғдой ўсимликларидан уларнинг ўзига зарар етказувчи бир қатор микроорганизмларнинг ривожланишини тўхтатадиган модда ажратиб олинган. У қуйидагича тузилган:



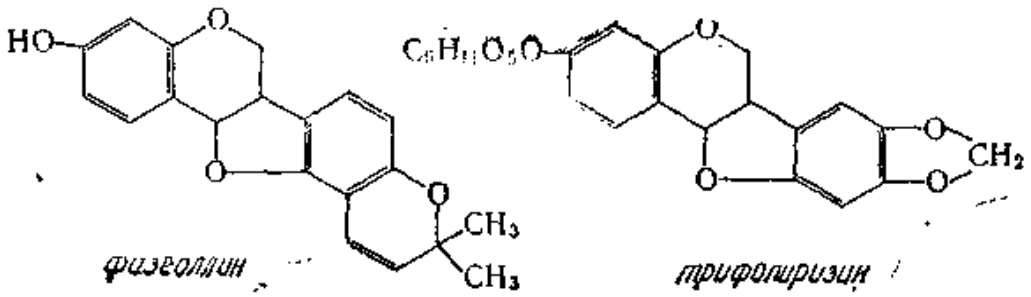
6-метоксибензоксазалинон

Ўсимликларда фитонцидлар ҳосил бўлиши доимий ҳодиса эмас, яъни организмнинг ривожланиш шароитига боғлиқ бўлади. Тўқималарнинг фитонцидлик активлиги айниқса улар механикавий шикастланганда энг юқори бўлади, ундан кейин эса пасая боради. Фитонцидлар носпецифик таъсир кўрсатиш хусусиятига эга. Масалан, пиёз ва чеснок фитонцидлари хилма-хил микроорганизмларни, шу жумладан, бу ўсимликларга зарар етказмайдиган микроорганизмларни ҳам нобуд қилади. Фитонцидларнинг ўсимликлар иммунитетидаги роли аниқ ўрганилмаган.

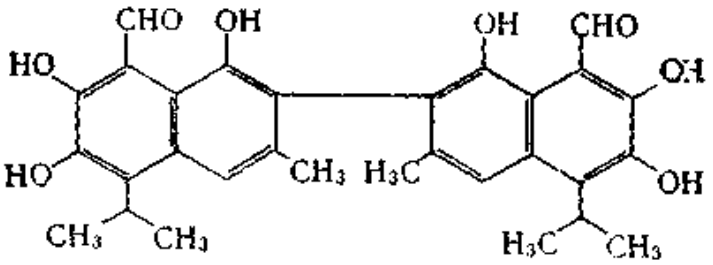
Кейинги йилларда ўсимликлар иммунитетида муҳим аҳамиятга эга бўлган бир қатор кичик молекулали мураккаб органик бирикмалар аниқланган. Ўсимликларда касаллик қўзғатувчи патоген микроорганизмларнинг фаолиятини тўхтатувчи бу бирикмалар *фитоалексинлар* (фито — ўсимлик, алексо — ҳужумни қайтариш демакдир) деб аталади. Фитоалексинлар бир қатор хусусиятлари билан фитонцидлардан фарқ қилади. Аввало улар фақат юксак ўсимликларда ҳосил бўладиган моддадир. Одатда, фитоалексинлар, асосан, касаллик қўзғатувчи патоген микроорганизмлар зарарлаган ўсимликлар тўқимасида кўп миқдорда ҳосил бўлади. Бироқ патоген агентларнинг метаболитлари фитоалексинлар ҳосил бўлишида бевосита иштирок этмайди, улар фақат бу специфик бирикмаларнинг синтезланишини жадаллаштирувчи модда сифатида намоён бўлади, холос.

Фитоалексинлар фақат патоген агент ёки унинг споралари таъсирида эмас, балки шу микроорганизмлар ўстирилган муҳит (масалан, дистилланган сув) таъсирида ҳам ҳосил бўлиши кузатилган. Демак, фитоалексинларнинг ҳосил бўлишини жадаллаштирадиган модда паразитнинг спораси ёки унинг мицелласи ҳужайралари томонидан ташқарига чиқарилади. Фитоалексинларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири, улар қисман бўлса-да, специфик таъсир кўрсатиш характерига эга бўлишидир.

Фитоалексинлар химиявий табиатига кўра изофлавоноидлар, сесквитерпенлар ва мураккаб полипептидларнинг ҳосилалари ҳисобланади. Изофлавоноидларга мансуб бўлган фитоалексинлардан бири бўлган пизатиннинг тузилиши билан юқорида танишган эдик. Ҳозиргача 20 га яқин фитоалексинларнинг химиявий тузилиши аниқланган бўлиб, улардан баъзилари қуйида келтирилган:



фазеоллин *трифолиризин*



госсипол

Кўпчилик фитоалексинлар полифенол табиатига эга бўлиб, асосан, дуккакдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлардан ажратиб олинган.

Госсипол ва унинг ҳосилалари ғўза тўқималарида вилт касаллигини туғдирувчи вертициллиум замбуруғини таъсир эттириб ажратиб олинган. Госсипол оксидланган 15 углеродли иккита занжирнинг бирикишидан ҳосил бўлган моддадир ($C_{30}H_{30}O_8$). Одатда, госсипол замбуруғ билан зарарланмаган нормал ғўза тўқималарида ҳам учрайди, шунинг учун уни фитоалексинлар группасига киритиш бирмунча шубҳа туғдиради. Аммо замбуруғ билан зарарланган ғўза тўқималарида госсипол миқдори бир неча марта ортиб кетади. Ундан ташқари, ғўзанинг госсиполсиз навлари ҳам мавжуд бўлиб, уларда госсипол фақат замбуруғ таъсирида ҳосил бўлиши аниқланган. Фитоалексинлар ғўзанинг вилт касаллигига чидамлилигини оширишда муҳим аҳамиятга эга.

ДИНАМИК БИОХИМИЯ

VIII боб. ФОТОСИНТЕЗ БИОХИМИЯСИ

Қуёш нури таъсирида ўсимликларнинг яшил баргларида карбонат ангидрид билан сувдан мураккаб органик бирикмалар ҳосил бўлиши *фотосинтез* деб аталади. Фотосинтез процесси ер юзида қуёш энергиясини химиявий энергияга айлантирувчи бирдан-бир восита бўлиб ҳисобланади. Бу процессда ҳосил бўладиган органик бирикмалар тирик организмлар учун, биринчидан, энергия манбаи бўлса, иккинчидан, янги, янада мураккаб тузилган органик моддалар ҳосил бўлиши учун материал ҳисобланади. Шу билан бирга фотосинтез процессида атмосферага эркин кислород ҳам ажралиб чиқади. Фотосинтез қуйидаги тенглама билан ифодаланади:

$$6CO_2+12H_2O \xrightarrow[\text{хлорофилл}]{\text{ёруғлик}} C_6H_{12}O_6+6O_2+6H_2O$$

Фотосинтез процесси механизмини ўрганиш ҳам назарий, ҳам амалий жиҳатдан катта аҳамиятга эга. Чунки экинлар ҳосилдорлигини ошириш шартларидан бири фотосинтез процесслари интенсивлигини ошириш билан боғлиқ.

Фотосинтез муҳим биологик процесс бўлиб, ер юзидаги ҳаётнинг асосини ташкил этади. Ҳаётий процесслар учун зарур энергиянинг ҳаммаси фотосинтез туфайли қуёшдан олинади.

Климент Аркадьевич Тимирязев фотосинтез процессини ўрганишга жуда кўп вақтини, билими ва куч-қувватини сарфлаган буюк рус олимидир. У ўзининг классик асарлари билан фотосинтез назариясини ишлаб чиқишга катта ҳисса қўшган. Тимирязев қуёш нурининг таъсир этиш механизмини биринчилар қатори тўла равишда тушунтириб бериш билан бир вақтда, яшил пигментлар — хлорофилл ўсимликлар ҳаётида жуда катта аҳамиятга эга эканлигини ҳам исботлаб берди. «Ер юзини энергия билан таъминловчи қуёш ва биз ҳаёт деб атайдиган органик оламнинг фаолиятини бир-бирига боғловчи оралиқ звено ўсимликлар ёки уларга хос бўлган хлорофилл доначаларидир. Ўсимликларнинг космик аҳамияти ҳам ана шундадир»,— деб ёзган эди у.

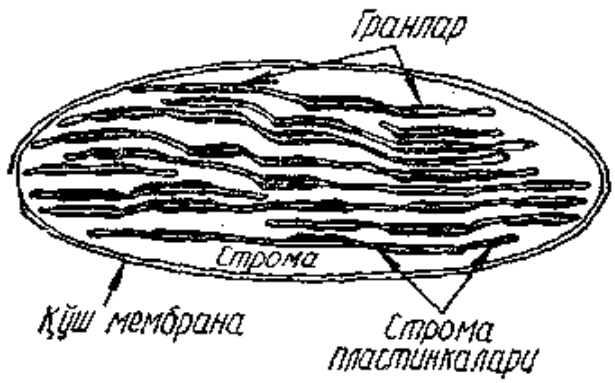
Совет ва чет эл олимларидан А. Н. Бах, Н. Н. Теренин, Т. Н. Годнев, А. А. Красновский, А. А. Ничипорович, В. Б. Евстигнеев, А. Байер, Ван-Ниль, Д. Арнон, М. Кальвин ва бошқалар ҳам фотосинтез процесси биохимиясини ўрганишга катта ҳисса қўшганлар. Шуни таъкидлаш керакки, Блэкман фотосинтез процесси ёруғда ва қоронғида борадиган реакциялардан иборат эканлигини аниқлагандан (1905) сўнг унинг биохимияси ўрганила бошлаган.

Фотосинтез процессларида борадиган химиявий реакцияларни ўрганишдан аввал шу процесслар кечадиган ҳужайра органоидларининг тузилиши ва пигментларнинг хусусияти билан танишамиз.

ХЛОРОПЛАСТ

Юксак ўсимликларнинг фотосинтетик системаси хлоропластларда мужассамлашган. Ҳар бир ҳужайрада 50—100 га яқин хлоропласт бўлади. Ҳужайралардаги хлорофилл хлоропластларда тўпланган. Шунинг учун ҳам хлоропластлар яшил рангда бўлади. Уларнинг асосий функцияси ёруғлик энергиясини ўзлаштириб, уни химиявий боғлар энергиясига айлантиришдан иборат. Ҳозирги вақтда хлоропластлар тўла қимматли биологик структуралар эканлиги аниқланган. Улар ҳужайранинг бошқа органоидлари ва киритмалари иштирокисиз фотосинтез процессида борадиган барча реакцияларни амалга оширади. Маълумки, сувнинг фотодиссоциаланиши, молекуляр кислород ажралиб чиқиши, энергияга бой бирикмалар ҳосил бўлиши ва карбонат ангидрид асосида мураккаб органик моддалар ҳосил бўлиши ана шундай реакциялардир. 33-расмда хлоропластнинг структура тузилиши кўрсатилган.

Хлоропластлар қўш қаватли мембрана билан ўралган бўлиб, уларнинг химиявий таркиби оқсил (80%) ва липидлардан (20%) иборат. Хлоропласт мембраналарини ташкил қилувчи оқсилларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири таркибида гидрофоб (липофиль) группага эга бўлган аминокислоталар кўплигидир. Бундай оқсиллар липидлар билан бирикиб, юқори функционал активликка эга бўлади. Хлоропластлар таркибидаги оқсилларнинг кўп қисми ферментлардан иборат.

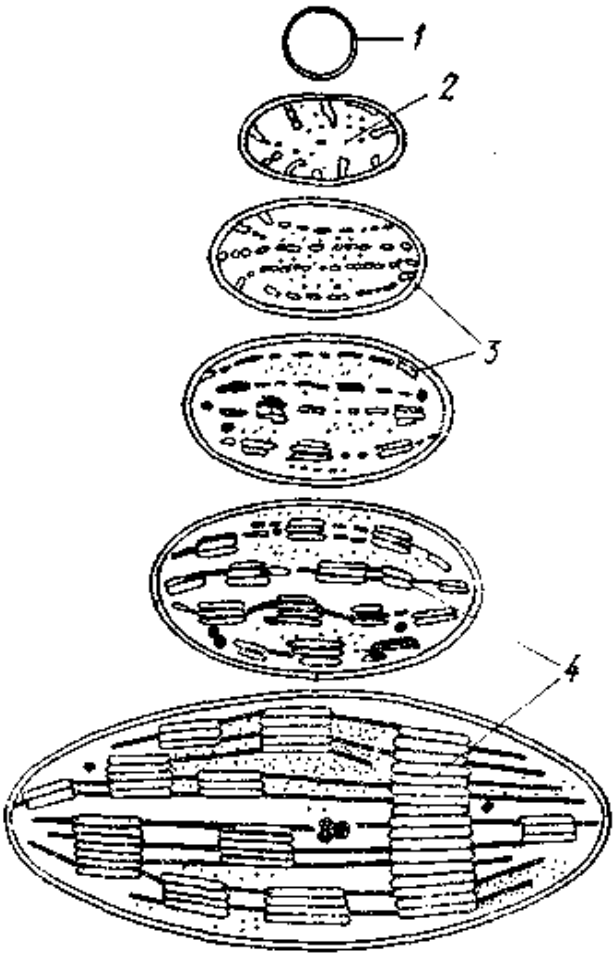


33-расм. Хлоропластнинг структура тузилиши.

Хлоропластларнинг ички тузилиши жуда мураккаб, яъни ички қисмида суюқ модда бўлиб, у *строма* (матрикс) деб аталади. Хлоропластларда ламелляр сис-

тема ҳам мавжуд. Ламелляр система жуда кўп мембраналар тўпламидан иборат. Иккита мембрананинг учлари бир-бири билан қўшилиб, доирасимон кўринишда бўлган структуралар ҳосил қилади, булар *гран* деб аталади. Кейинги йилларда гранлар *тилакоид* деб юритилмоқда.

Барча ўсимликлар хлоропластининг структура тузилиши бир хил дейиш мумкин. Лекин уларнинг йириклиги, шакли, ламеллалар сони турли ўсимликларда турличадир. Хлоропластлар ўсиш нуқтаси ва барг меристемаси ҳужайраларидаги кичик органеллаларнинг ривожланишидан ҳосил бўлади (34- расм).



34-расм. Хлоропластлар ҳосил бўлиши:
1,2 — протопластидалар; *3* — ламеллалар ҳосил бўлиши; 4 — гран ва стромаларнинг шаклланиши.

Хлоропластлар таркибида учрайдиган пигментлар асосан хлорофилл ва каротиноидлардан ташкил топган. Хлорофилл миқдори каротиноидларга нисбатан анча кўп. Хлорофиллар порфирин бириқмалар бўлиб, улар таркибида магний бор.

Юксак ўсимликларнинг хлорофили асосан хлорофилл *a* ва хлорофилл *b* дан иборат. Хлорофилл *a* нинг формуласи 235- бетдаги схемада кўрсатилган:

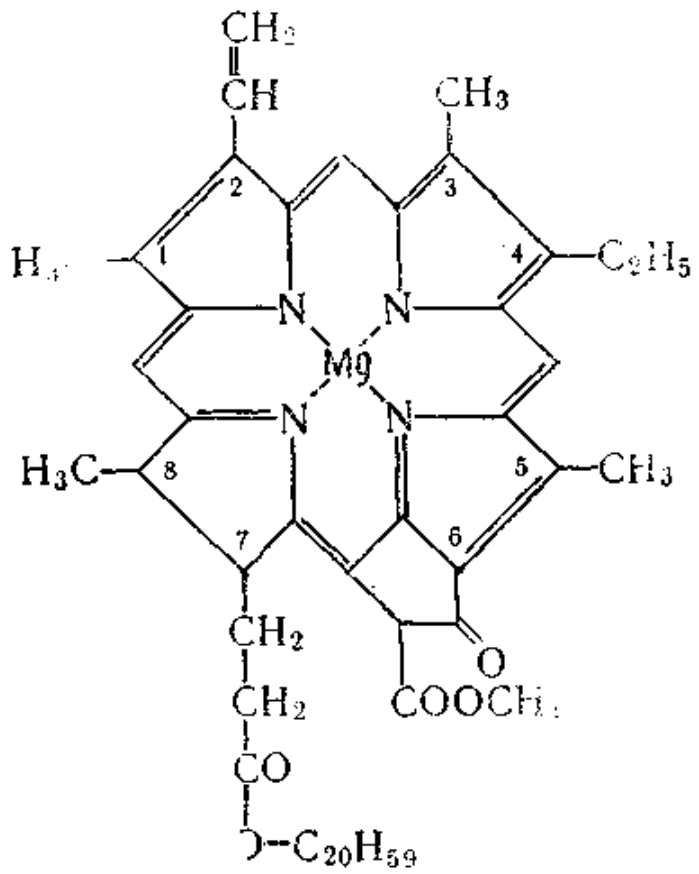
К. А. Тимирязев, М. С. Цвет, Р. Вильштеттер, Ю. Рабинович ва бошқалар ўз ишларида хлорофиллнинг хусусиятларини яхши ўрганганлар.

Хлорофилл хлоропластда оқсил ва липидлар билан бирикиб, комплекс бирикма ҳосил қилади. Хлорофилл *a* барча фотосинтетик организмлар учун умумий ҳисобланган ягона пигментдир. Ёруғлик хлорофилл *a* томонидан ютилганда, фотосинтез процесси яхши бориши аниқланган. Хлорофилл *b* ва бошқа каротиноидларнинг вазифаси унча аниқ эмас.

Каротиноидлар хлорофиллни ёруғлик таъсирида парчаланиб кетишдан сақлайди, деб тахмин қилинади. Фотосинтетик реакциялар учун зарур энергия хлорофилл *a* томонидан ютилади. Қолган пигментлар ютган энергиясини кейинчалик хлорофилл *a* га беради. Хлорофилл ютган энергиясини реакция давомида бошқа моддаларга узатади ва ўзи дастлабки ҳолатга

қайтади. Бу реакцияларда хлорофилл фақат энергия ютувчи ва уни бошқа моддаларга узатувчи сифатида иштирок этмайди. Балки унинг таркибида катта биохимиявий ўзгаришлар ҳам содир бўлади. Тимирязев хлорофилл сенсибилизаторлик хусусиятига эга эканлигини ва у фотохимиявий реакцияларда оксидланган ва қайтарилган шаклларда учрашини биринчи бўлиб тажрибада аниқланган. Совет олимлари Н. Н. Теренин, Т. Н. Годнев ва А. А. Красновскийлар хлорофиллнинг оксидланиш-қайтарилиш хусуситларини ҳар томонлама ўрганган.

Фотосинтез процессининг умумий реакциясини шартли равишда иккига: *ёруғда борадиган реакциялар*, яъни фотохимиявий реакциялар ва *ёруғлик талаб қилмайдиган реакцияларга бўлиш мумкин*. Бу ҳар иккала реакция ҳам хлоропластлар структурасига боғлиқ. Юксак ўсимликлардан ажратиб олинган хлоропластлар устида олиб борилган тажрибалар, фотохимиявий реакциялар ва уларга боғлиқ бўлган электронларнинг кўчиш реакциялари хлоропластларнинг ламеллаларида боради. Карбонат ангидридни ўзлаштириш билан боғлиқ бўлган ва ёруғлик талаб қилмайдиган реакциялар хлоропластларнинг строма қисмида боради.



хлорофилл а

ЁРУҒДА БОРАДИГАН ФОТОСИНТЕЗ РЕАКЦИЯЛАРИ

Фотосинтез процессининг муҳим хусусиятларидан бири карбонат ангидриднинг қайтарилиши натижасида органик бирикмалар ҳосил бўлишидир. Лекин ўсимликларда учрайдиган бу органик бирикмаларнинг ҳеч бири ёруғлик таъсирига бевосита боғлиқлиги ҳозиргача аниқланмаган. Ўсимликлар таркибидаги органик бирикмаларнинг ҳаммаси маълум даражада бирламчи фотохимиявий реакцияларда ҳосил бўлган моддалар иштирокида қоронғида синтезланади.

Ёруғда борадиган фотосинтез реакцияларида ҳосил бўладиган бирламчи турғун моддалар қайтарилган никотинамид-адениндинуклеотидфосфат (НАДФ·H_2) ва аденозинтрифосфат (АТФ)дир. Бу моддалар қоронғида карбонат ангидридни ўзлаштириш билан боғлиқ бўлган реакцияларда муҳим аҳамиятга эга. Шунинг учун Арнон НАДФ·H_2 билан АТФни *ўзлаштирувчи фактор (ассимиляцион фактор) деб атаган.*

Ёруғда борадиган фотосинтез реакцияларида НАДФ·H_2 ва АТФ ҳосил бўлиши билан бир вақтда молекуляр кислород ҳам ажралиб чиқади.

Хилл реакцияси

Фотосинтез процессини хлоропластларда текшириш бутун баргдагига нисбатан анча осон ҳисобланади. Чунки ажратиб олинган хлоропластлар ҳужайрада содир бўладиган моддалар алмашинуви процессининг мураккаб реакцияларидан холи бўлади. Лекин ажратиб олинган хлоропластларда фотосинтез процессининг айрим реакцияларини амалга ошириш узоқ вақтгача яхши натижа бермади. 1937 йили Р. Хилл ажратиб олинган хлоропластларда электронларнинг маълум акцепторлари иштирокида кислород ажралиб чиқишини тажрибада аниқланган. У электронларнинг акцептори сифатида темирнинг комплекс тузларидан фойдаланган. Бу реакцияда уч валентли темир қайтарилиб, икки валентли темирга айланади. Реакциянинг умумий схемаси қуйидагича:

$$2H_2O + 4Fe^{+++} \xrightarrow[\text{хлоропласт}]{\text{ёруғлик}} 4Fe^{++} + O_2 + 4H^+$$

Бу реакция *Хилл реакцияси* ёки *хлоропластлар реакцияси* дейилади. Кейинчалик бу реакцияларда акцептор сифатида бошқа моддалардан ҳам фойдаланиш мумкинлиги аниқланган. Хилл ўз тажрибаларида CO_2 дан оксидловчи кофактор сифатида фойдалана олмаган ва бу реакцияда CO_2 иштирок этмайди, деган хулосага келган. Шу сабабли кўп вақтгача фотосинтез процесси билан Хилл реакциясининг ўзаро боғлиқлиги тўғрисидаги масала ечилмай келаётган эди. Чунки водороднинг сунъий акцепторларидан ҳеч бири қайтарилган ҳолда CO_2 ни

қайтаришда иштирок этолмайди. Бу масала 1956 йилда Арнон томонидан ҳал қилинди. У ўз тажрибаларида нишонланган C^{14} атомларидан фойдаланиб, хлоропластларда CO_2 ўзлаштирадиган махсус ферментатив аппарат мавжудлигини ҳосил бўлган маҳсулотларга қараб аниқлаган. Арнон бу реакцияларда Хилл қўлламаган бир қатор кофакторлардан фойдаланиб, юқоридаги масалани ҳал қилди. Бу кофакторлардан бири НАДФ бўлиб, унинг қайтарилиши хлоропластлардаги махсус фермент-фотосинтетик пиридиннуклеотид-редуктазанинг (ФПНР) иштирок этишини тақозо қилади:

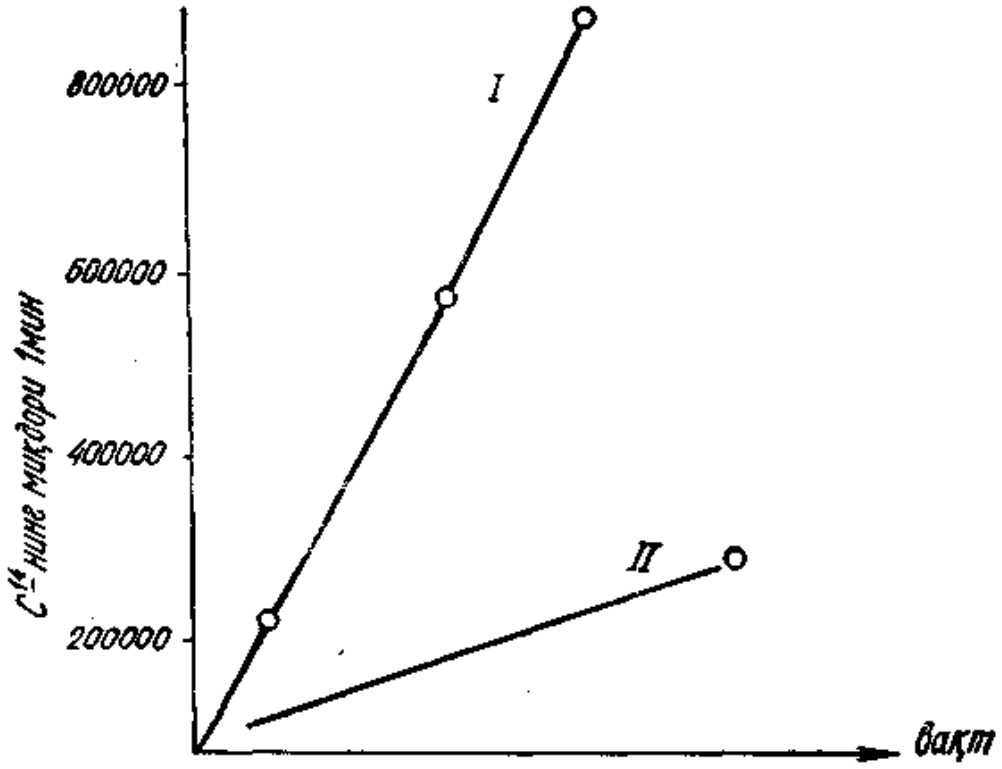
$$НАДФ^{+} + H_2O \xrightarrow[\text{хлоропласт}]{\text{ёруғлик}} НАДФ \cdot H_2 + {}^{1}/_{2}O_2$$

Хилл реакциясининг ўзига хос хусусиятларидан бири ёруғлик энергиясини химиявий энергияга айлантириш бўлса, иккинчиси бу реакцияда ажралиб чиққан кислород манбаи CO_2 эмас, балки сув эканлиги нишонланган H_2O^{18} ёрдамида исботланган. Бу реакцияни турли ўсимликлардан (исмалоқ, дуккакли ўсимликлар, қанд лавлаги ва бошқалардан) ажратиб олинган хлоропластларда кўриш мумкин. Бироқ ҳамма ўсимликлардан фотохимиявий жиҳатдан актив бўлган хлоропластлар ажратиб олиш қийин. Бунга ўсимликларнинг ҳужайра ширасидаги фотохимиявий реакцияларнинг ингибиторлари ҳисобланган бирикмалар (сапонин, таннин, госсипол)нинг кўп миқдорда учраши сабаб бўлса керак. Бундай ўсимликлардан актив хлоропласт ажратиб олиш учун юқоридаги бирикмалар таъсирини йўқотувчи моддалар қўшиш керак. Масалан, ғўза барглардан хлоропласт ажратиб олиш учун тайёрланган эритмаларга альбумин оқсили қўшилади. Ҳозирги вақтда Хилл реакциясидан баргнинг ёки хлоропластларнинг фотосинтетик фаолиятини кўрсатувчи белги сифатида фойдаланилади (35-расм).

Фотосинтетик фосфорланиш

Фотсинтез қобилиятига эга бўлган организмларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири қуёш энергиясини бевосита химиявий энергияга айлантиришидир. Химиявий энергия фотосинтетик организмлар ҳужайрасида энергияда бой бўлган фосфат боғлар сифатида АТФда тўпланади.

Ўсимликлар хлоропластида ёруғда АДФ ва анорганик фосфатдан АТФ синтезланиши *фотосинтетик фосфорланиш* деб аталади. Фотосинтетик фосфорланиш процесслари, оксидатив фосфорланишдан бирмунча фарқ қилиб, кислород иштирок этишини талаб қилмайди. Бу, биринчидан, хлоропластларда борадиган фотосинтетик фосфорланишни митохондрийларда борадиган оксидатив фосфорланишдан алоҳида ўрганишга ёрдам берса, иккинчидан, хлоропласт ва митохондрийларда АТФ синтезланишининг баъзи босқичлари турли фермент системалар иштирокида боради, деб фараз қилишга имкон беради.



35-расм. Исмалоқдан ажратиб олинган хлоропластларда CO_2 нинг ўзлаштирилиши:

I — ёруғда; II — қоронғида.

Фотосинтетик фосфорланиш процессини 1954 йилда Арнон (АҚШ) кашф этган. Ўсимликлар хлоропластида кечадиган бу процессни умумий тарзда қуйидаги формула билан ифодалаш мумкин:

$$n \cdot АДФ + n \cdot Р_{анорг.} \longrightarrow АТФ$$

Фотосинтетик фосфорланиш процессида АТФ ҳосил бўлиши турли типдаги реакцияларга боғлиқ бўлиб, улар бир-биридан реакцияда иштирок этувчи кофакторлари ва реакция натижасида ҳосил бўладиган маҳсулотлар билан фарқ қилади.

Фотосинтетик фосфорланиш реакциялари икки асосий типга: циклик (ҳалқали) фотосинтетик фосфорланиш ва циклик бўлмаган (ҳалқасиз) фотосинтетик фосфорланишга бўлинади. Фотосинтетик фосфорланиш реакцияларининг бундай бўлиниши бу процессда электронлар маълум система бўйлаб ташилиши (кўчиши) хусусиятига боғлиқ.

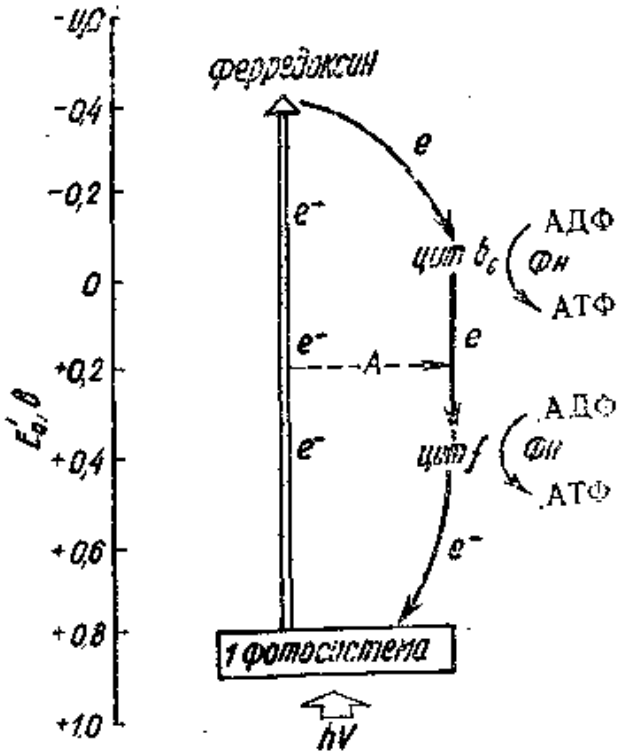
Циклик фотофосфорланиш

Бу процессда биохимиявий жиҳатдан самарали ҳисобланган барча ёруғлик АТФ синтезланиши учун сарфланади. Циклик фотофосфорланиш реакциясининг тенгламаси юқорида ифодаланган фотофосфорланиш реакциясининг умумий формуласига мос келади. Бу реакция анаэроб шароитда боргани учун кис-

лород иштирок этишини талаб қилмайди. Реакция давомида кислород ютилмайди ҳам, ажралиб чиқмайди ҳам.

Циклик фотофосфорланиш реакцияларида қуёшнинг ёруғлик энергиясини ютган хлорофилл қўзғалган ҳолатга ўтади. Бундай ҳолатдаги хлорофилл молекуласи электронлар донори сифатида юқори энергетик потенциалга эга бўлган ташқи қаватдаги электронларни чиқариб юборади. Натижада хлорофилл молекуласи мусбат зарядга эга бўлиб қолади. Электрон маълум *электрон ўтказувчи* система орқали кўчирилиб, мусбат зарядга эга бўлган ва шу туфайли электроннинг акцептори сифатида намоён бўлган аввалги хлорофилл молекуласига қайтади. Шундай қилиб, электрон босиб ўтган йўл ҳалқани (циклни) ташкил қилади. Бу йўлнинг маълум қисмларида электроннинг энергияси ферментатив системалар иштирокида АТФ синтезланиши учун сарфланади. Циклик фотофосфорланиш процессида электрон босиб ўтадиган йўл 36- расмда кўрсатилган.

Циклик фотофосфорланиш процессида ёруғлик таъсирида қўзғалган хлорофилл молекуласидан ажралган электронларнинг кўчишида бир қатор кофакторлар иштирок этади. Булардэ флавинмононуклеотид (ФМН), K_3 витамин, феназинметасульфат (ФМС) ва бошқа бирикмалар мисол бўлади. Турли хоссага эга бўлган бундай моддаларнинг фотофосфорланиш процессларида электронлар кўчишида иштирок этиши уларнинг оксидланиш-қайтарилиш хусусиятига боғлиқ. ФМН ва K_3 витамин хлоропластлардан топилганлиги сабабли улар in vivo шароитидаги фотофосфорланиш реакцияларининг иштирокчиси, деб тахмин қилинади. Шу сабабли улар физиологик кофакторлар деб ҳам юритилади. Д. Арноннинг фикрича, in vivo шароитида иштирок этадиган муҳим кофакторлардан бири ферредоксин оқсили ҳисобланади.



36- расм. Циклик фотофосфорланиш схемаси:

A — электроннинг экзоген акцептори (Арнон бўйича).

Циклик фотофосфорланиш процесси электронлар маълум цикл ҳосил қилиб кўчишига боғлиқ. Агар электронлар шу йўлдан бошқа томонга чалғитиладиган бўлса, унда фосфорланиш реакцияси тўхташи аниқланган. Хлоропластларда циклик фотофосфорланиш реакциялари мавжуд-

лигини ферроцианид билан ўтказилган тажрибаларда яққол кўрсатиш мумкин. Маълумки, ферроцианид электронларнинг актив акцептори ҳисобланади. Агар хлоропластлар суспензиясига ферроцианид қўшилса, фосфорланиш реакцияси тўхташи аниқланган. Бу модданинг қайтарилган шакли — ферроцианид эса ҳеч қандай натижа бермаган. Демак, ферроцианид электронлар оқимини ўзига тортиб, уларнинг ҳалқа орқали ўтишини бузади ва фосфорланиш реакцияси тўхташига сабаб бўлади. НАДФ ҳам, худди ферроцианид каби, циклик фосфорланиш реакциясини секинлаштиради. Юқоридаги тажрибалар хлоропластларда ҳақиқатда ҳам циклик фотофосфорланиш реакциялари мавжудлигини кўрсатувчи далиллардан бири ҳисобланади.

Электронларнинг электрон ўтказувчи занжир орқали кўчишида яна бир қатор кофакторлар — цитохромлар ва пластихинон оқсиллари иштирок этиши аниқланган. Булар устида кейинроқ тўхталамиз.

Циклик бўлмаган фотофосфорланиш

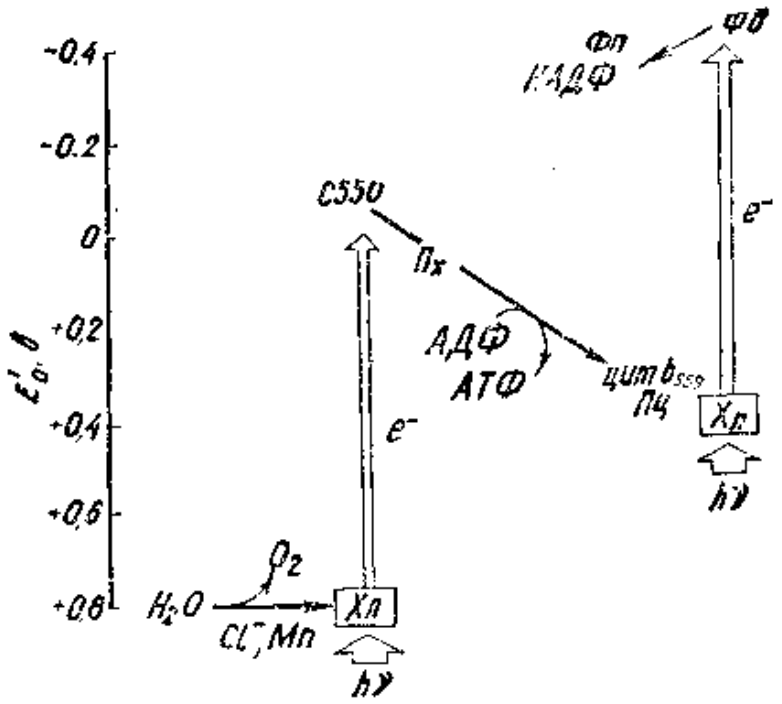
Бу фотофосфорланиш реакцияси фақат яшил ўсимликларга хосдир. Фотофосфорланиш процессининг бу типи фотосинтезнинг муҳим томонларидан бирини ташкил қилади. Чунки циклик бўлмаган фотофосфорланиш реакциясида АТФ ҳосил бўлиши билан бир қаторда, НАДФ қайтарилади ва молекуляр кислород ажралиб чиқади. Бу процесс қуйидаги тенглама билан ифодаланади:

$$2\,НАДФ^{+} + 2\,АДФ + 2P_{анорг} + 4H_2O \xrightarrow{ёруғлик} 2\,НАДФ{\cdot}H_2 + 2\,АТФ + O_2 + 2H_2O$$

Реакция натижасида ҳосил бўладиган АТФ, НАДФ·H_2 ва O_2 нинг стехиометрик миқдори 1 : 1 : 1 нисбатда бўлади. Демак, CO_2 қайтарилиши учун керакли «ўзлаштирувчи фактор»лар циклик бўлмаган фотофосфорланиш процессида ҳосил бўлар экан. Циклик бўлмаган фотофосфорланиш процессида иштирок этадиган электроннинг кўчиш йўли бирмунча мураккабдир.

Ёруғлик таъсирида қўзғалган хлорофиллдан ажралиб чиққан электрон яна шу хлорофиллнинг ўзига қайтмайди. Балки у НАДФнинг қайтарилишида иштирок этади. Мусбат зарядланган хлорофилл молекуласи ўзининг аввалги ҳолатига қайтиши учун электронни сувнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган гидроксил группадан олади.

Ҳозирги тушунчаларга кўра, циклик бўлмаган фотофосфорланиш реакцияларида иккита пигмент система иштирок этиши аниқланган. Бу процесс схема равишда 37-расмда кўрсатилган. Бунда I пигмент система 680—690 ммк узунликдаги нурларни ютувчи хлорофилл α дан иборат бўлиб, ёруғлик спектрининг узун тўлқинли қизил нурларини ютиш хусусиятига эга.



37- расм. Циклик бўлмаган фотофосфорланиш реакцияси.

II пигмент система эса 670 ммк узунликдаги нурларни ютувчи хлорофилл *a*, хлорифилл *b* ва бошқа пигментлардан иборат бўлиб, ёруғлик спектрининг қисқа тўлқинли нурларини ютиш хусусиятига эга.

Икки фотохимиявий системанинг ўзаро таъсири натижасида АТФ, НАДФ·H_2 ҳосил бўлади ва молекуляр кислород ажралиб чиқади. II пигмент система томонидан ютилган ёруғлик энергияси электронлар донори ҳисобланган *ZH* билан акцептор. *У* ўртасидаги оксидланиш-қайтарилиш реакцияларининг боришини таъминлайди. Юқоридаги *ZH* ва *Y* моддаларнинг табиати номаълум. *ZH*-донор ўзидаги электронни *Y* акцепторга узатади (*Z* — кучли оксидловчи модда ҳисобланади) ва натижада ўзи оксидланади.

Кучли (+0,8 дан катта) оксидланиш-қайтарилиш потенциалга эга бўлган *ZH*-донор ўз электронини йўқотгач, сув молекуласидан электронларни қабул қилиб, ўзининг аввалги ҳолатига қайтади. Сувнинг парчаланиши натижасида молекуляр кислород ажралиб чиқади.

Y-акцептор электронни қабул қилгач, қайтарилади. Кейинчалик ўзидаги электронни пластихинонга осонлик билан узатиб, оксидланади. Қайтарилган пластихинон цитохром *f* ни оксидлайди. Бу реакцияда энергиянинг бир қисми АТФ ҳосил бўлишига сарфланади. Қайтарилган цитохром *f* I пигмент система учун электронларни берувчи, яъни донор сифатида намоён бўлади. I пигмент система томонидан ютилган ёруғлик энергияси қайтарилган цитохром *f* дан электронларнинг юқори манфий потенциалга (—0,44 дан — 0,7 гача) эга бўлган *X* моддага кўчишини таъминлайди. *X* модданинг табиати ҳам номаълум.

Фотофосфорланиш реакциялари механизми

Фотофосфорланиш реакцияларида АТФ ҳосил бўлиш механизми тўғрисида ҳозиргача аниқ маълумот йўқ. Бу реакциялар механизмини аниқлашда ҳам, нафас олиш процесси билан боғлиқ бўлган фосфорланиш реакцияларидаги каби, оралиқ макроэргик маҳсулотлар ҳосил бўлади, деб тахмин қилинади. Агар электрон ўтказувчи занжирнинг фосфорланиш билан боғлиқ бўлган қисмида оксидланиш — қайтарилиш реакциялари натижасида энергияга бой $X—Y$ бирикма ҳосил бўлади, деб фараз қилсак, унда АТФ ҳосил бўлиши учун икки хил имконият мавжуд.

$$\text{I.}\quad X\sim Y + P_{анорг} \rightarrow X\sim P + Y$$

$$X\sim P + АДФ \rightarrow АТФ + X$$

$$\text{II.}\quad X\sim Y + АДФ \rightarrow X\sim АДФ + Y$$

$$X\sim АДФ + P_{анорг} \rightarrow АТФ + X$$

Фотофосфорланиш реакцияларида АТФ ҳосил бўлиш механизмини кўрсатувчи I ва II реакцияларнинг бир-биридан фарқи кучли энергияга бой бўлган $(X\sim Y)$ бирикманинг фосфат кислота билан турлича бирикишидадир.

Ферроцианиднинг қайтарилиши билан боғлиқ бўлган фотофосфорланиш реакцияларини арсенат ёрдамида тўхтатиш АДФ иштирок этишини талаб қилади. Шунга асосланиб, аввало $X\sim Y$ бирикма АДФ билан реакцияга киришади ва $X\sim АДФ$ бирикма ҳосил бўлади, деб тахмин қилинган эди. Лекин кейинчалик нишонланган P^{32} ёрдамида ўтказилган тажрибаларда $X\sim Y$ бирикма фосфат кислота билан реакцияга киришиб, $X\sim P$ бирикма ҳосил қилиши аниқланди.

Фотофосфорланиш реакциялари учун керакли барча компонентлар ва нишонланган P^{32} иштирокида хлоропластлар қисқа вақт давомида ёруғда инкубацияга қўйилган. Кейин қоронғида АДФ қўшилганда ҳосил бўлган АТФ таркибида нишонланган P^{32} топилган. Демак, ёруғда маълум миқдорда $X\sim P^{32}$ бирикма ҳосил бўлган ва у қоронғида АДФ билан реакцияга киришиб, АТФ ҳосил қилган. Реакция аксинча олиб борилганда, яъни аввал АДФ, кейин фосфат кислота қўшиб инкубация қилинганда, АТФ ҳосил бўлмаган.

Юқоридаги тажрибаларга асосланиб, бирламчи бирикма $X\sim P$ бўлади ва шунинг учун АТФ ҳосил бўлиши I реакциялар асосида боради, деб айтиш мумкин.

Фотофосфорланиш процесси механизмини П. Митчелнинг хемиосмотик гипотезасига асосланиб тушунтириш ҳам мумкин. Бу гипотезага кўра, фотофосфорланиш процессида АТФ ҳосил бўлиши ёруғлик таъсирида хлоропластларда электронлар оқими

туфайли вужудга келадиган H^+ ионлар ҳаракатига боғлиқ. Агар ёритилган хлоропластларда электронлар оқими циклик характерга эга бўлган шароит яратилса, ташқи муҳитдаги H^+ ионлари уларнинг мембранаси орқали унинг ичига ўта бошлайди. Натижада хлоропластлар ичидаги pH кислотали бўлади. Худди шу йўл билан хлоропластлар мембранасининг ташқи ва ички муҳити ўртасида pH градиенти (трансмембрана градиенти) ҳосил бўлади. Бу градиент АТФ ҳосил қилиш учун етарли даражада бўлган электрохимиявий потенциали вужудга келтиради. Бинобарин, мазкур гипотезага кўра, ёруғлик таъсирида ҳосил бўладиган макроэргик бирикма $(X \sim Y)$ қандайдир химиявий модда эмас, балки pH нинг трансмембрана градиенти билан боғлиқ бўлган хлоропластнинг юқори энергетик ҳолатидир. Лекин шуни таъкидлаб ўтиш керакки, ҳар иккала гипотеза ҳам электронларнинг кўчиши процессида АДФ дан қандай қилиб АТФ ҳосил бўлишини аниқ тушунтириб бераолмайди.

Фотофосфорланиш реакциялари механизмини ўрганишнинг муҳим хусусиятларидан бири электронларнинг кўчишида иштирок этадиган оралиқ моддалар табиатини аниқлашдир. Электронларнинг кўчишида иштирок этадиган оралиқ моддаларга пластихинон, пластоцианин, цитохром *f* ва ферредоксин киради. Буларнинг кўпчилиги соф ҳолда ажратиб олинган ва оксидланиш-қайтарилиш потенциаллари ҳамда бошқа хусусиятлари яхши аниқланган.

Ёруғлик талаб қилмайдиган фотосинтез реакциялари

Ёруғда борадиган фотосинтез реакцияларида ҳосил бўладиган «ўзлаштирувчи фактор» — АТФ ва НАДФ·H_2 карбонат ангидриддан углеводлар ҳосил бўлишида иштирок этади. Ўсимликларнинг CO_2 ўзлаштириши ёруғликни талаб қилмайди ва қоронғида осонлик билан боради.

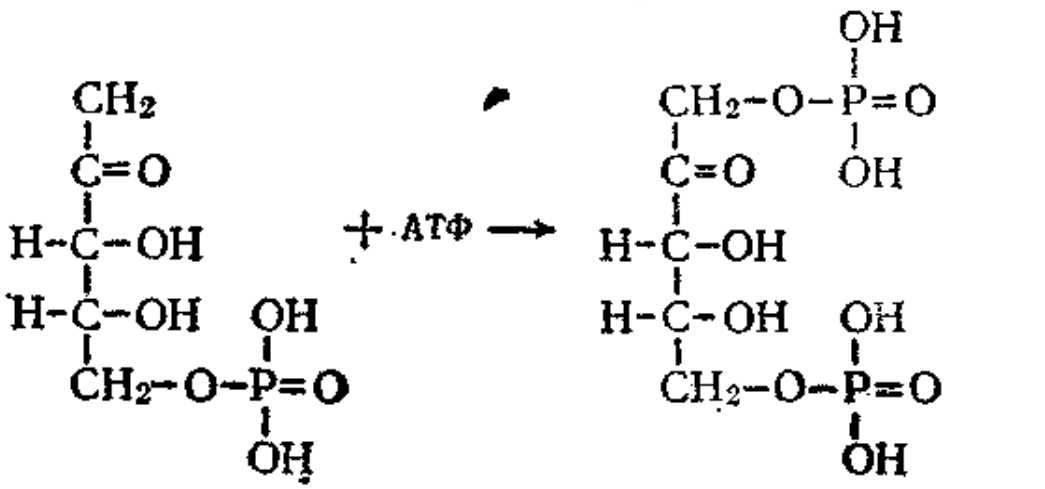
Фотосинтез процессида қоронғида борадиган реакциялар мавжудлигини инглиз олими Блэкман 1905 йили аниқлаган. Кейинчалик Арнон ва бошқа олимлар ўз тажрибаларида сувўтлар ва ажратиб олинган хлоропластлар қисқа муддат ичида ёритилгандан сўнг, қоронғида CO_2 ўзлаштиришини кузатганлар. Карбонат ангидридни ўзлаштириш билан боғлиқ бўлган қоронғида борадиган реакциялар тўғрисида фақат биохимиянинг энг янги усулларини қўллаш натижасида батафсил маълумотлар олинган. Бундай усуллардан бири радиоактив углерод атомларидан фойдаланишдир. Нишонланган C^{14} атомлари ёрдамида фотосинтез процессида яшил ўсимликлар ўзлаштирган CO_2 нинг йўлини ва ҳосил бўладиган оралиқ маҳсулотларни аниқлаш мумкин. Фотосинтезда ўзлаштирилган CO_2 дан қандай қилиб углеводлар ҳосил бўлишини аниқлаш анча қийин. Чунки бу процессда турли-туман оралиқ моддалар ҳосил бўлади. Бу моддаларнинг кўпчилиги миқдор жиҳатдан жуда кам

бўлади. Бундан ташқари, улар химиявий жиҳатдан ҳам бир-бирига ўхшаш. Шунинг учун уларни ажратиб олиш анча қийин. Ҳосил бўлган оралиқ радиоактив моддаларни бир-биридан ажратишдек мураккаб аналитик масала икки томонлама: хроматография ва радиоавтография усулини қўллаш билан ҳал қилинган.

Юқоридаги усулларни қўллаб, карбонат ангидрид ўзлаштирилиши натижасида ҳосил бўладиган бирламчи турғун модда фосфоглицерат кислота эканлиги аниқланган. Фосфоглицерат кислота рибулозадифосфатнинг карбоксилланиши натижасида ҳосил бўлади. Бу реакция анча мураккаб бўлиб, АТФ иштирок этишини талаб қилади.

Карбонат ангидрид ўзлаштирилишида АТФ ва НАДФ•H_2 нинг аҳамияти

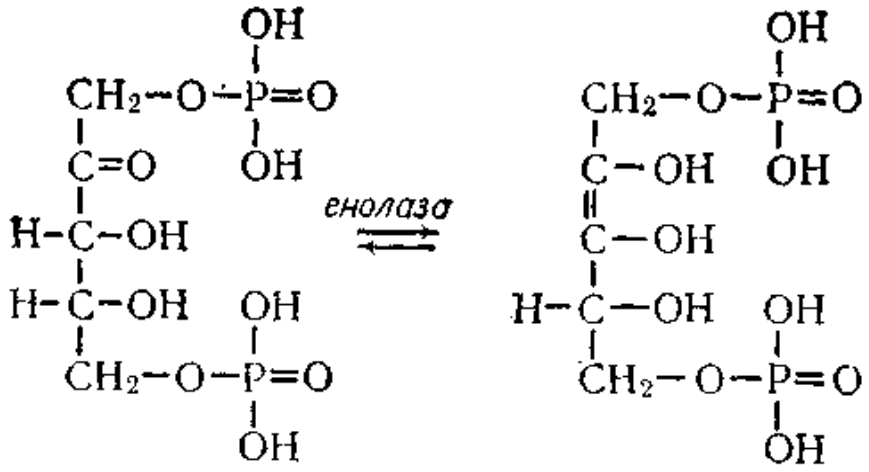
Қоронғида борадиган реакцияларда карбонат ангидрид углеводларгача қайтарилади. Лекин у ўта оксидланган модда бўлганлигидан углеводларгача қайтарилишида маълум миқдор энергия сарфланиши керак. Бу энергияни улар фотосинтез процессининг ёруғлик реакцияларида ҳосил бўлган АТФ дан олади. Кальвин назариясига мувофиқ, карбонат ангидриднинг акцептори рибулоза-1,5-дифосфатдир. Рибулоза-1,5-дифосфат рибулоза-5-фосфатнинг АТФ ҳисобига фосфорланиши натижасида ҳосил бўлади:



рибулоза-5-фосфат *рибулоза-1,5-дифосфат*

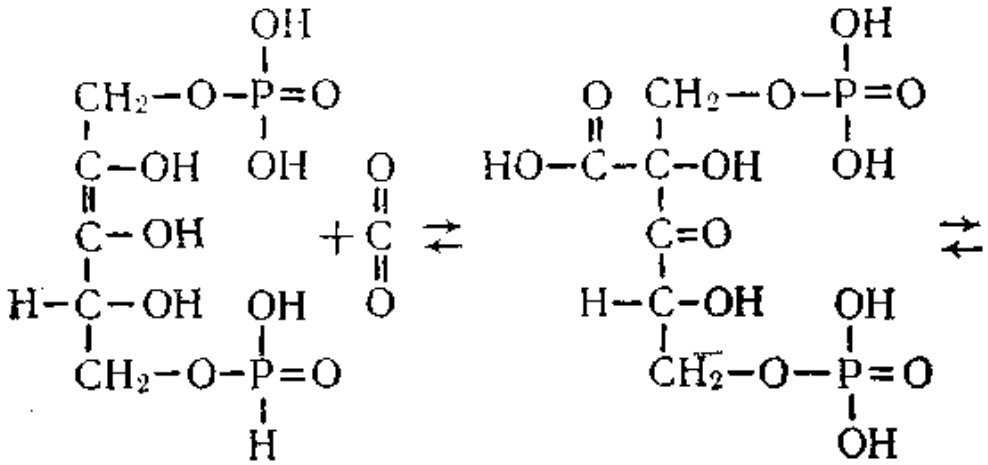
Реакция натижасида ҳосил бўлган рибулоза-1,5-дифосфат юқори реакцион хусусиятга эга бўлади, шунинг учун у CO_2 ни бириктириш ҳисобига осонлик билан карбоксилланади.

Рибулоза-1,5-дифосфат реакциялари механизми яхши ўрганилган. Аввало бу бирикма енол шаклга ўтади:

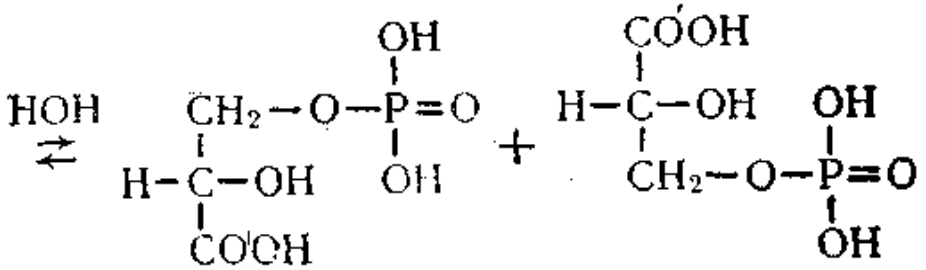


рибулоза-1,5-дифосфатнинг кетон шакли *рибулоза-1,5-дифосфатнинг енол шакли*

Рибулоза-1,5-дифосфатнинг енол шакли карбонат ангидридни бириктириши натижасида олти углеродли беқарор оралиқ модда ҳосил бўлади. Бу модда бир молекула H_2O ни бириктириши натижасида дарҳол парчаланади ва 3-фосфоглицерат кислота ҳосил бўлади:

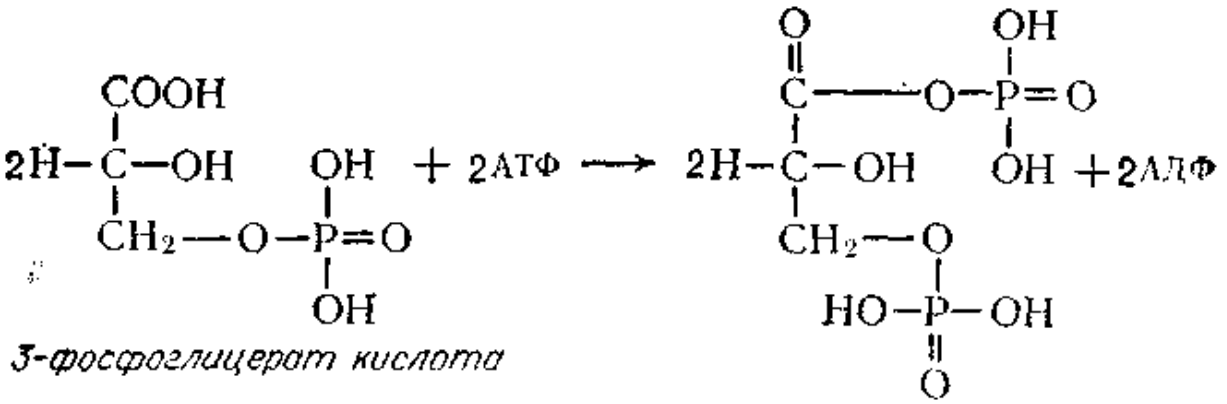


рибулоза-1,5-дифосфат *оралиқ модда*

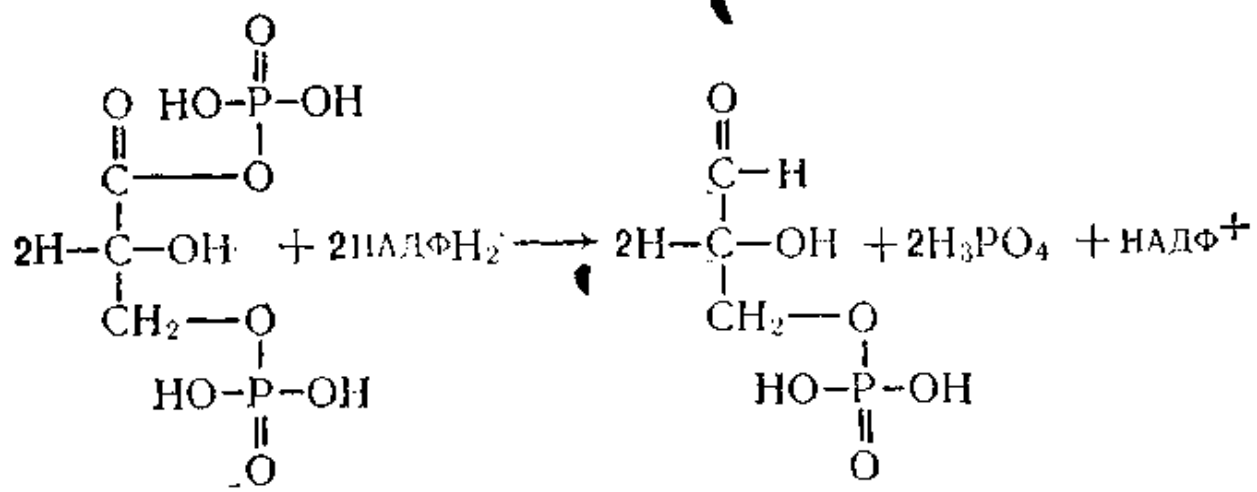


3-фосфоглицерат кислота

Демак, рибулоза-1,5-дифосфатнинг карбоксилланиши натижасида 3-фосфоглицерат кислота ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган 3-фосфоглицерат кислота 1,3-дифосфоглицерат кислотага айланади. Бу процессда яна бир молекула АТФ сарфланади:



Бу реакцияда ҳосил бўлган 1,2—дифосфоглицерат кислота юқори реакцион хусусиятга эга бўлганлигидан осонликча реакцияга киришади. Ферментатив реакция натижасида 1,3-дифосфоглицерат кислотадан 3-фосфоглицерин альдегид ҳосил бўлади. Бу реакцияда циклик бўлмаган фотофосфорланишда АТФ билан бир қаторда ҳосил бўлган НАД·H_2 ҳам иштирок этади. Реакция триозафосфатдегидрогенеза ферменти иштирокида катализланади:

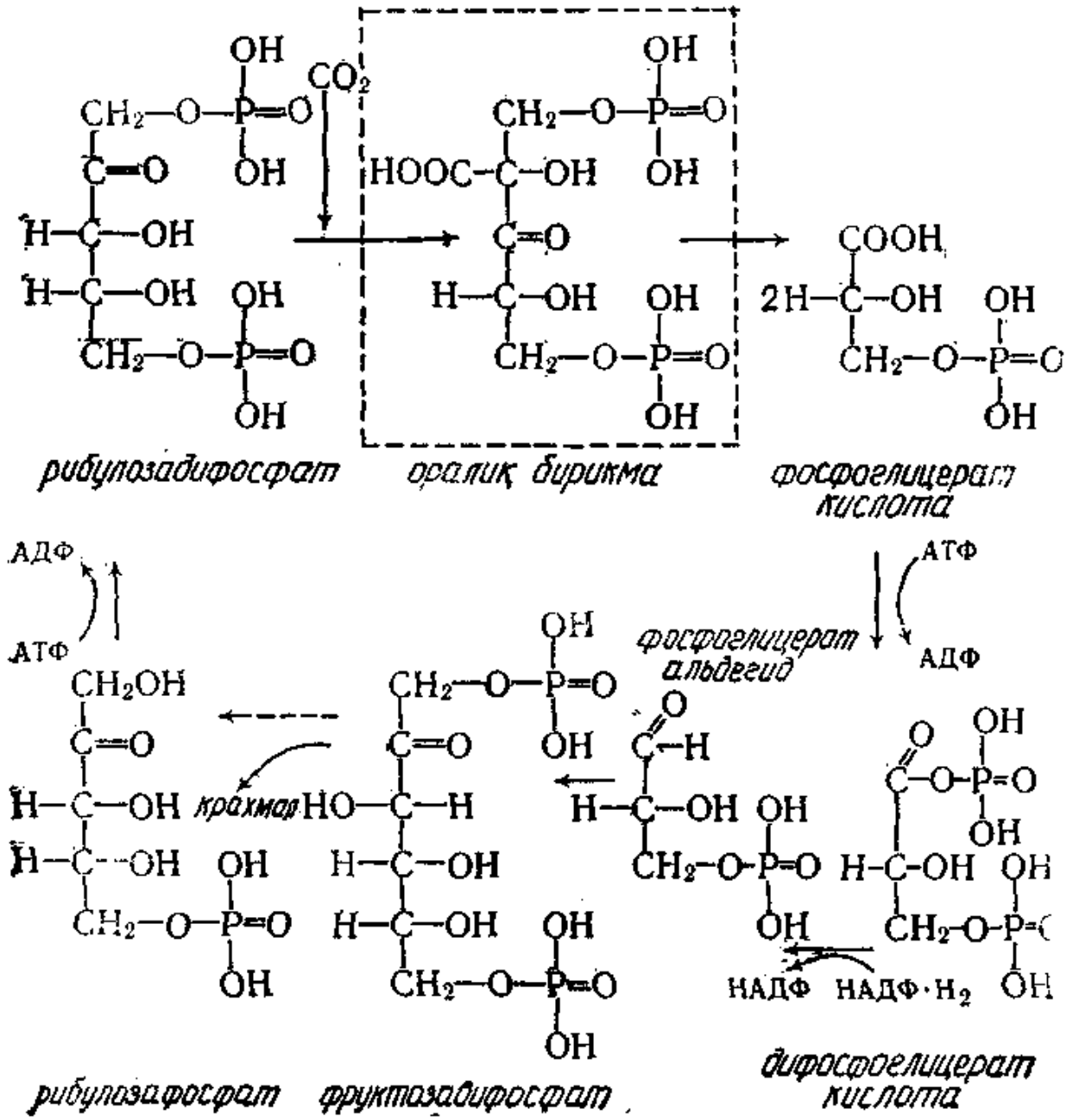


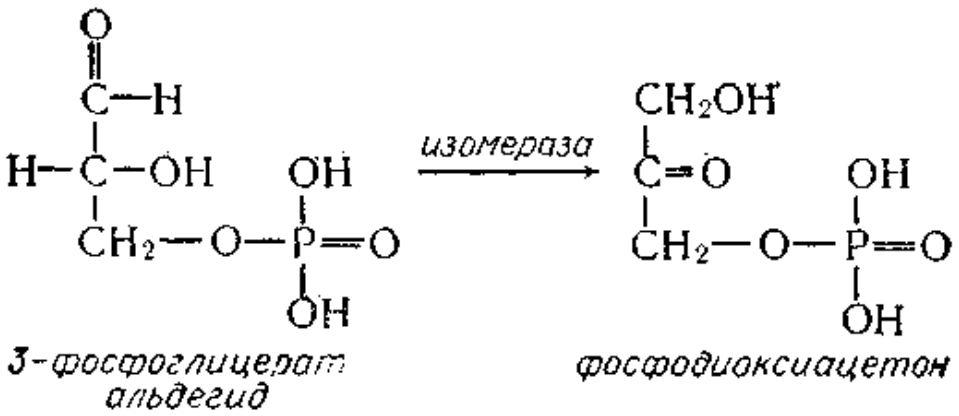
Бу реакция карбонат ангидриднинг углеводларгача қайтарилиш циклининг бирдан-бир қайтарувчи босқичидир. Юқоридаги реакциялар фотосинтез процессининг ёруғда ва қоронғида борадиган реакциялари бир-бирига боғлиқлигини кўрсатувчи далилдир. Карбонат ангидрид қайтарилишидаги бошқа реакциялар фотосинтез процессига хос эмас. Улар углеводлар алмашинувидаги бошқа реакциялар билан боғлиқ бўлиб, нафас олиш, гликолиз, пентозафосфат циклларда бориши мумкин. Кальвин назариясига мувофиқ, рибулозадифосфат ва CO_2 дан фосфоглицерат кислота ҳосил бўлиши циклик характерга эга. 40-расмда CO_2 ўзлаштириш билан боғлиқ бўлган қоронғида борадиган фотосинтез реакциялари кўрсатилган.

Фотосинтез процессида углероднинг йўли

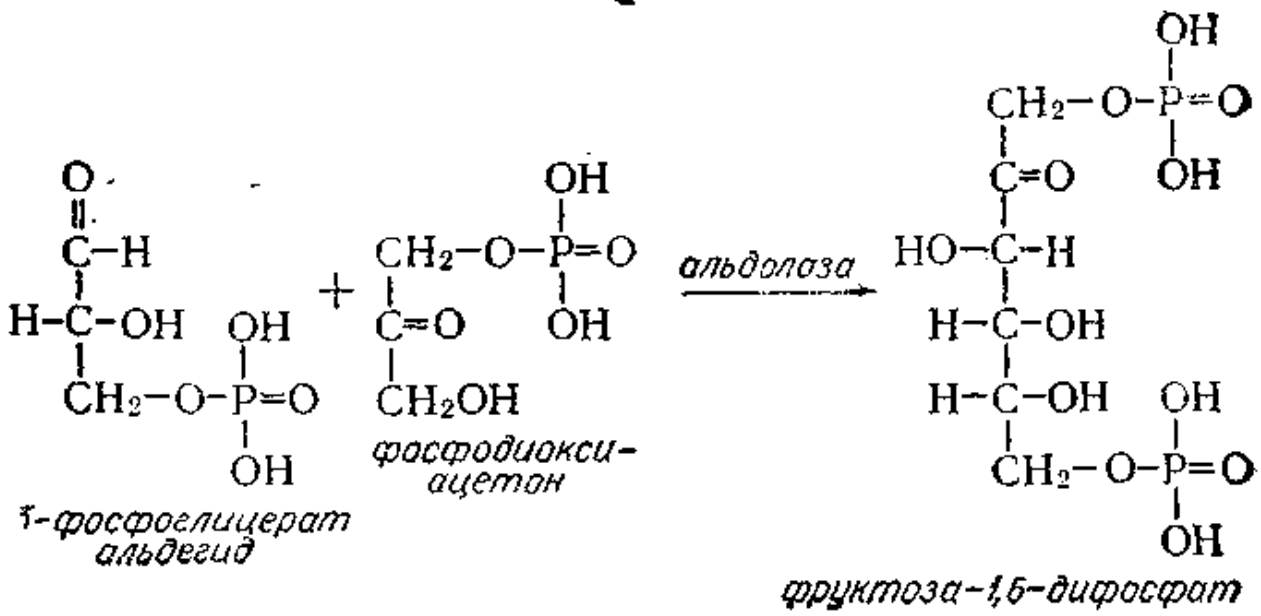
Фотосинтез процессида карбонат ангидридни ўзлаштириш билан боғлиқ бўлган реакциялар циклли бўлади. Бу циклдаги углероднинг йўлини қуйидаги реакцияларда кўрсатиш мумкин.

Кальвин томонидан радиоактив углерод — C^{14} атомлари ёрдамида ўтказилган тажрибаларда CO_2 бириктирувчи модда — рибулоза-1,5-дифосфат эканлиги аниқланган (*3-реакция*). Карбонат ангидридни бириктириш натижасида ҳосил бўлган оралиқ модда парчаланиб, 2 молекула 3-фосфоглицерат кислота ҳосил қилади (*4-реакция*). Реакциянинг кейинги босқичларида 3-фосфоглицерат кислотадан 3-фосфоглицерат альдегид ҳосил бўлади. Циклнинг навбатдаги реакциясида 3-фосфоглицерат альдегид изомерланиб, фосфодиоксиацетон ҳосил қилади. Бу реакцияни триозафосфатизомераза ферменти катализлайди.

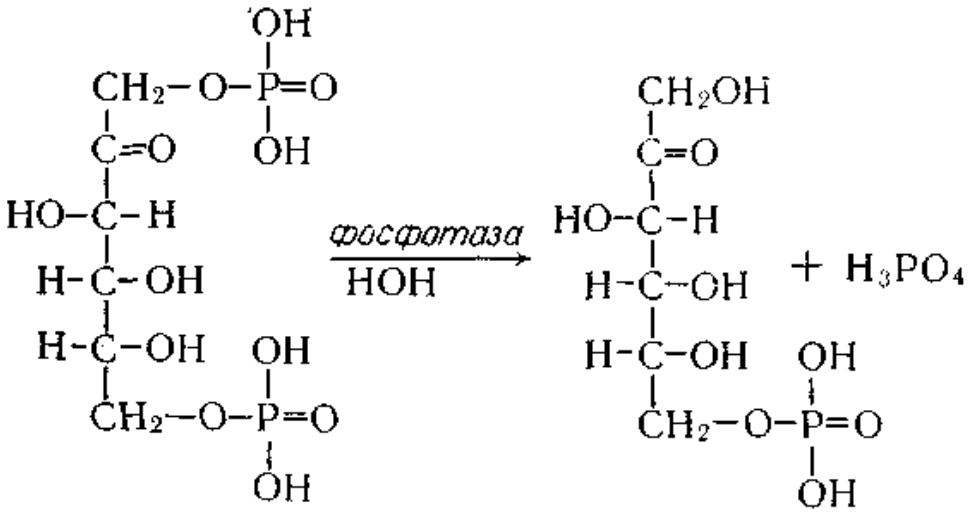




Альдолаза ферменти иштирокида борадиган навбатдаги реакцияда юқоридаги иккала триоза конденсирланади ва натижада бир молекула гексоза-фруктоза-1,6-фосфат ҳосил бўлади.

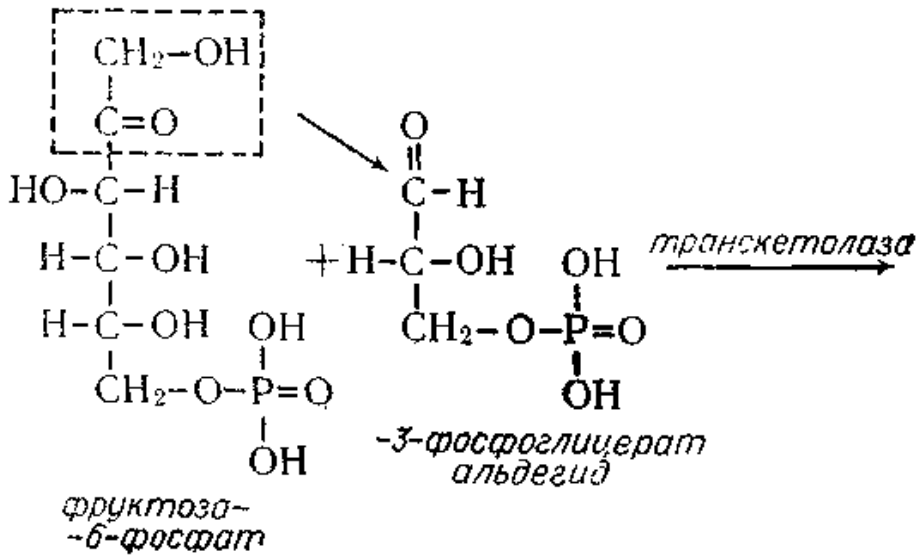


Кейинги реакцияда фосфатаза ферменти иштирокида фруктоза-1,6-дифосфатдан бир молекула фосфат кислота ажралиб чиқади. Бунинг натижасида фруктоза-6-фосфат ҳосил бўлади. Реакцияда бир молекула сув ҳам иштирок этади:

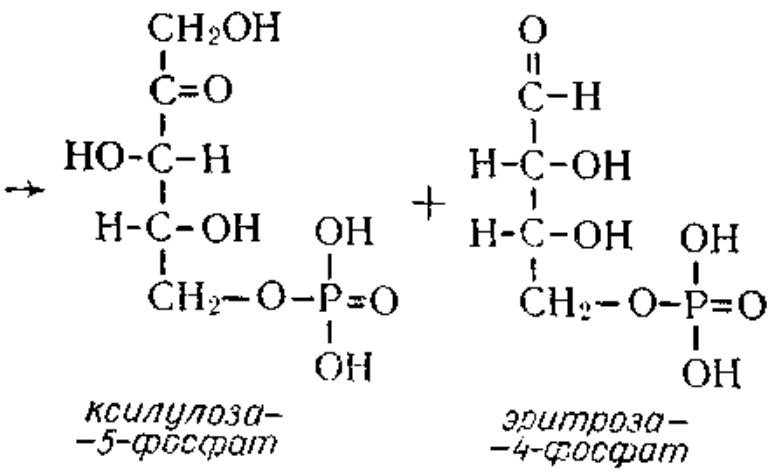


фруктоза-1,6-дифосфат *фруктоза-6-фосфат*

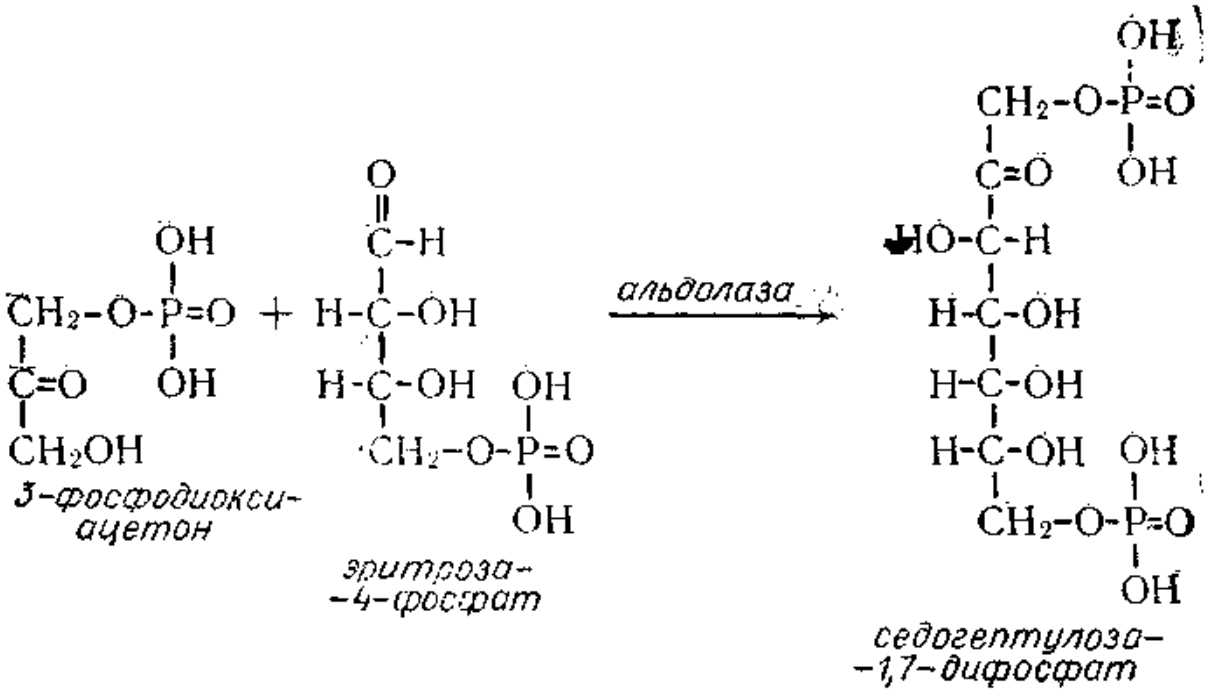
Циклнинг навбатдаги босқичида тўрт углеродли эритроза ва беш углеродли ксилоза шакарлари ҳосил бўлади. Бу моддалар *6-реакцияда* ҳосил бўлган 3-фосфоглицерат альдегидга *9-реакцияда* ҳосил бўлган фруктоза-6-фосфатнинг икки углеродли группаси ўтиши натижасида ташкил топади. Реакцияни транскетолаза ферменти катализлайди. Бу фермент икки углеродли группаларнинг бир альдолозадан иккинчисига кўчирилишини таъминлайди. Реакциядаги кўчирилувчи маҳсул ҳар доим кетон группа ҳисобланади:



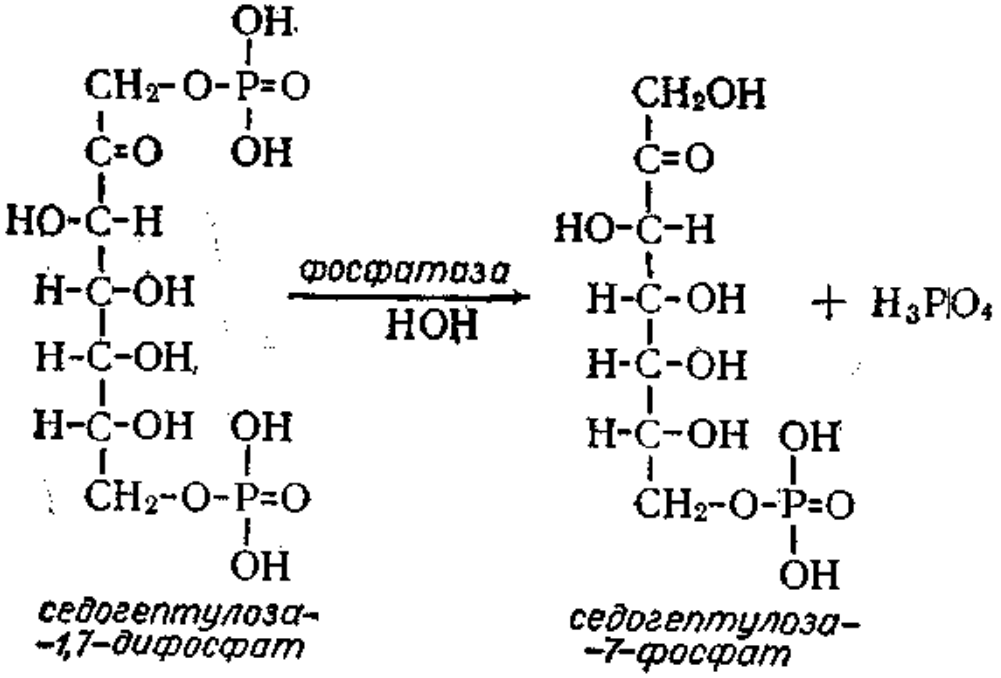
фруктоза-6-фосфат *3-фосфоглицерат альдегид*



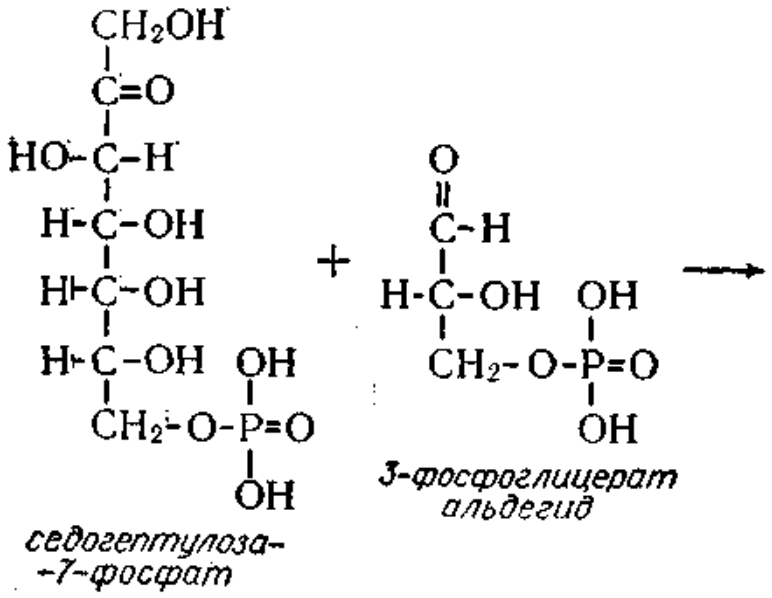
Эритроза-4-фосфат билан фосфодиоксиацетон альдолаза ферменти иштирокида конденсирланади. Натижада 7 углеродли бирикма — седогептулоза-1,7-фосфат ҳосил бўлади:

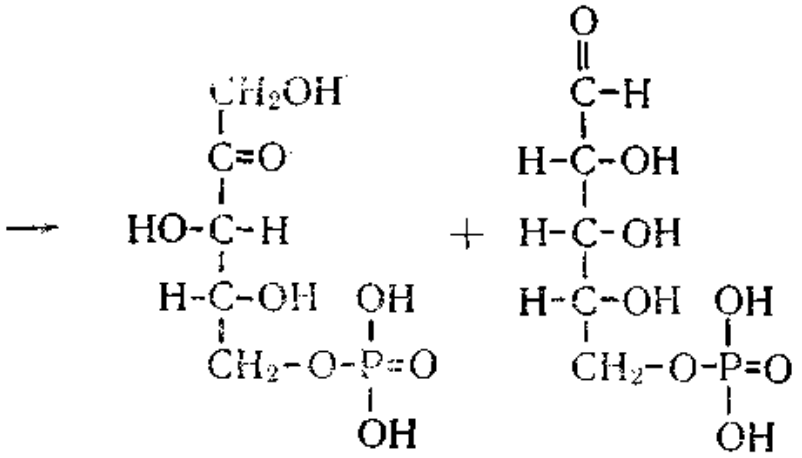


Юқоридаги реакция натижасида ҳосил бўлган седогептулоза-1,7 дефосфатдан тегишли фосфатаза таъсирида ва сув иштирокида бир молекула фосфат кислота ажралиб чиқади. Натижада, седогептулоза-7-фосфат ҳосил бўлади.

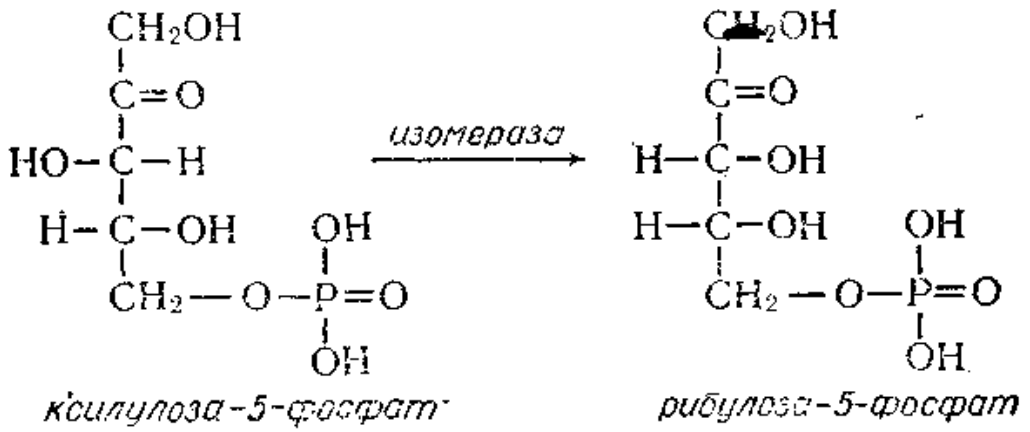


Кейинги реакцияда транскетолаза ферменти иштирокида седогептулоза-7-фосфат, бир молекула 3-фосфоглицерат альдегид билан реакцияга киришади, натижада икки молекула 5-углеродли бирикма, рибоза-5-фосфат, ксилулоза-5-фосфат ҳосил бўлади:

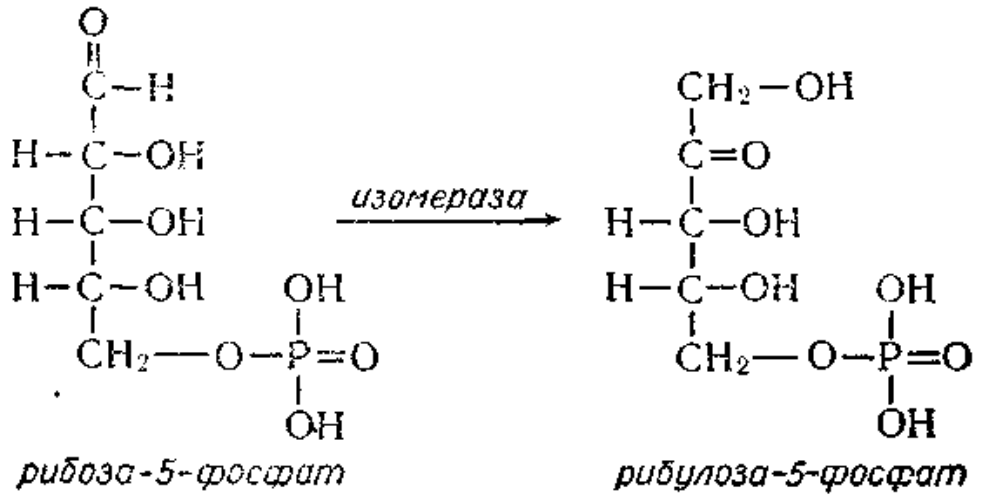




Ксилулоза-5-фосфат ксилулозафосфатизомераза ферменти иштирокида рибулоза-5-фосфатга айланади.



Рибоза-5-фосфат эса фосфорибоизмераза ферменти иштирокида рибулоза-5-фосфатга айланади:



Рибулоза-5-фосфатнинг фосфорланиши натижасида (*1-реакция*) рибулоза-1,5-дифосфат ҳосил бўлади. Карбонат ангидрид ўзлаштириш циклида рибулоза-5-фосфат катализаторлик вазифасини бажаради, дейиш ҳам мумкин. Шунинг учун бу бирикма доим янгидан ҳосил бўлиб туриши керак. Рибулоза-5-фосфат асосан углеводларнинг бевосита оксидланиши циклида ҳосил бўлади. Фотосинтез процессида ҳосил бўладиган биринчи барқарор модда — фосфоглицерат кислота ҳисобланади. Агар бир молекула CO_2 ўзлаштириш учун 3 молекула АТФ ва 2 молекула НАДФ·H_2 сарфланса, унда 1 молекула фосфоглицерат кислота ҳосил бўлиши учун 9 молекула АТФ ва 6 молекула НАДФ·H_2 сарфланади.

$3CO_2$+3=рибулозафосфат+9АТФ+6НАДФ·H_2+$5H_2O$→3-рибулозафосфат→1 фосфоглицерат+9АДФ+6НАДФ+$8H_3PO_4$ ёки $3CO_2$+9АТФ+6НАДФ·H_2+$5H_2O$ → фосфоглицерат+9АДФ+ +$8H_3PO_4$+6НАДФ.

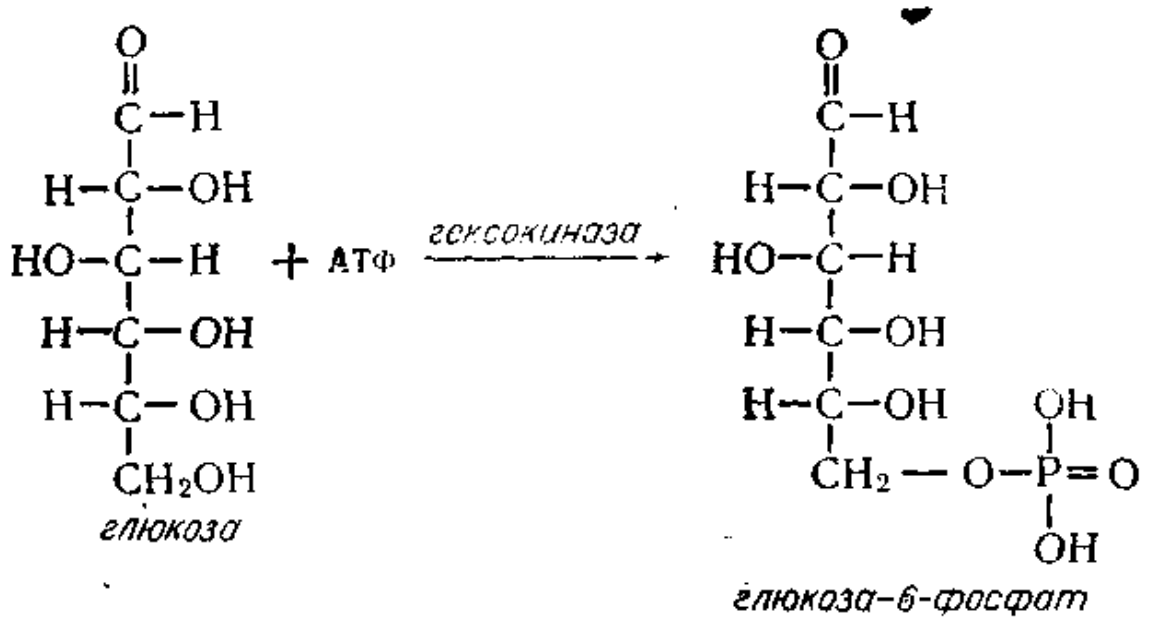
Карбонат ангидриднинг қайтарилиши билан боғлиқ бўлган барча реакцияларни катализловчи ферментлар ўсимликлардан топилган. Бу эса углероднинг қайтарилиши билан боғлиқ бўлган циклнинг мавжудлигини билдиради. Фотосинтез процессида ҳосил бўладиган асосий маҳсулотлар миқдори ва таркиби ўсимликнинг физиологик ҳолатига ва теварак-атроф муҳитга боғлиқ. Кўпчилик ҳолларда ўзлаштирилган CO_2 углеводлар сифатида тўпланади.

IX боб. УГЛЕВОДОРОДЛАР АЛМАШИНУВИ

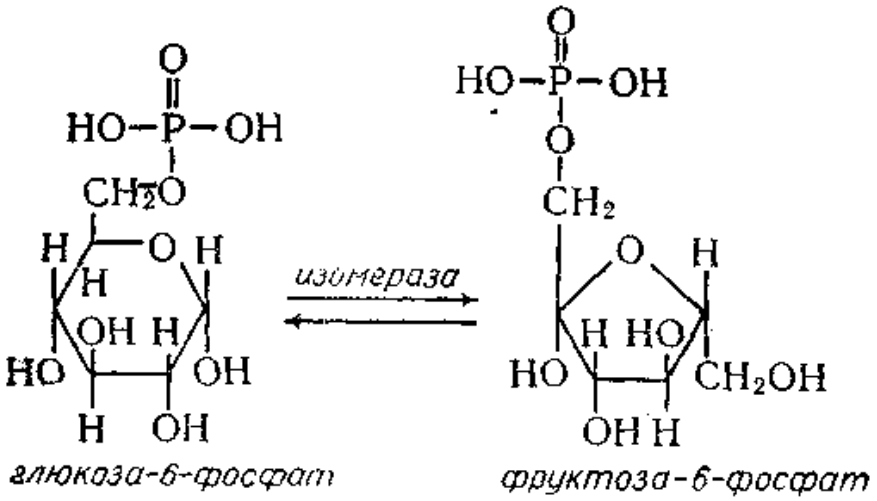
МОНОСАХАРИДЛАР АЛМАШИНУВИ

Ўсимликлар таркибидаги моносахаридлар осонлик билан бири иккинчисига айланиб туради. Дастлабки маълумотларга кўра, моносахаридлар фақат химиявий йўл билан, яъни енолланиш реакцияларида ўзаро алмашинади. Бундай алмашинув тегишли ферментлар иштирокида бориши ҳозирги вақтда ҳар томонлама ўрганилган ва тажриба йўли билан исботланган. Турли ўсимликлардан бу реакцияларни тезлаштирувчи бир қатор ферментлар ажратиб олинган.

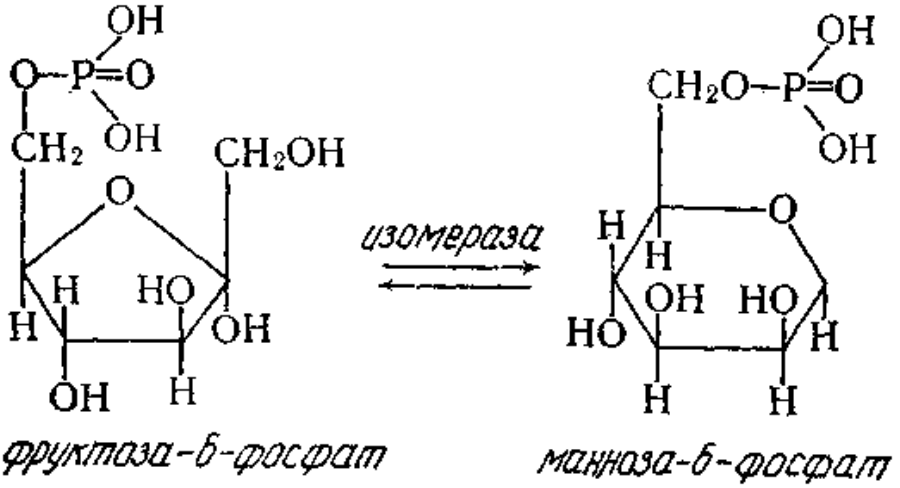
Моносахаридлар алмашинувида уларнинг фосфорли эфирлари алоҳида аҳамиятга эга. Эркин моносахаридлар фосфорланиши туфайли ҳосил бўладиган фосфорли бирикмаларнинг реакцион хусусияти анча юқори бўлади. Шунинг учун улар осонлик билан реакцияга киришади. Моносахаридлар АТФ билан ўзаро реакцияга киришиши натижасида фосфорланади. Бу реакция гексокиназа ферменти иштирокида боради:



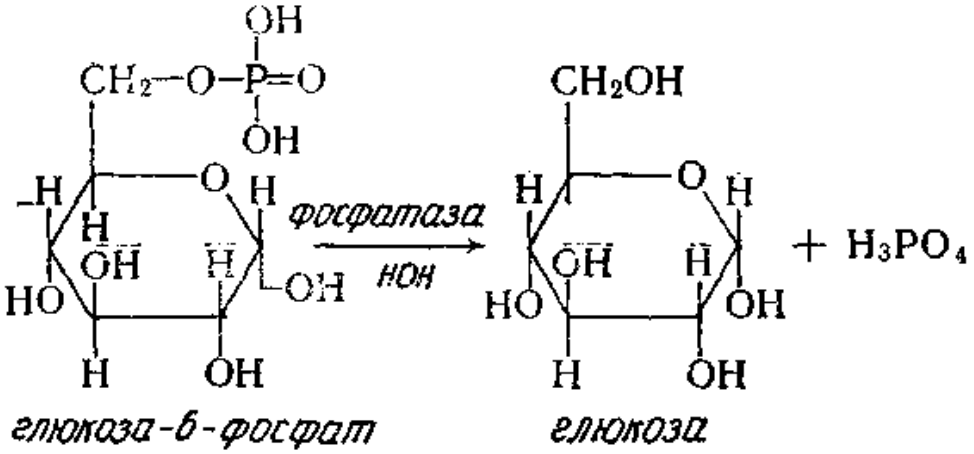
Глюкоза-6-фосфат глюкозафосфатизомераза ферменти таъсирида фруктоза-6-фосфатга айланади:



Глюкозадан манноза ҳосил бўлишида фруктоза-6-фосфат иштирок этади. Бу реакция туфайли глюкозадан ҳосил бўлган маннозафосфат изомераза ферменти иштирокида манноза-6-фосфатга айланади:

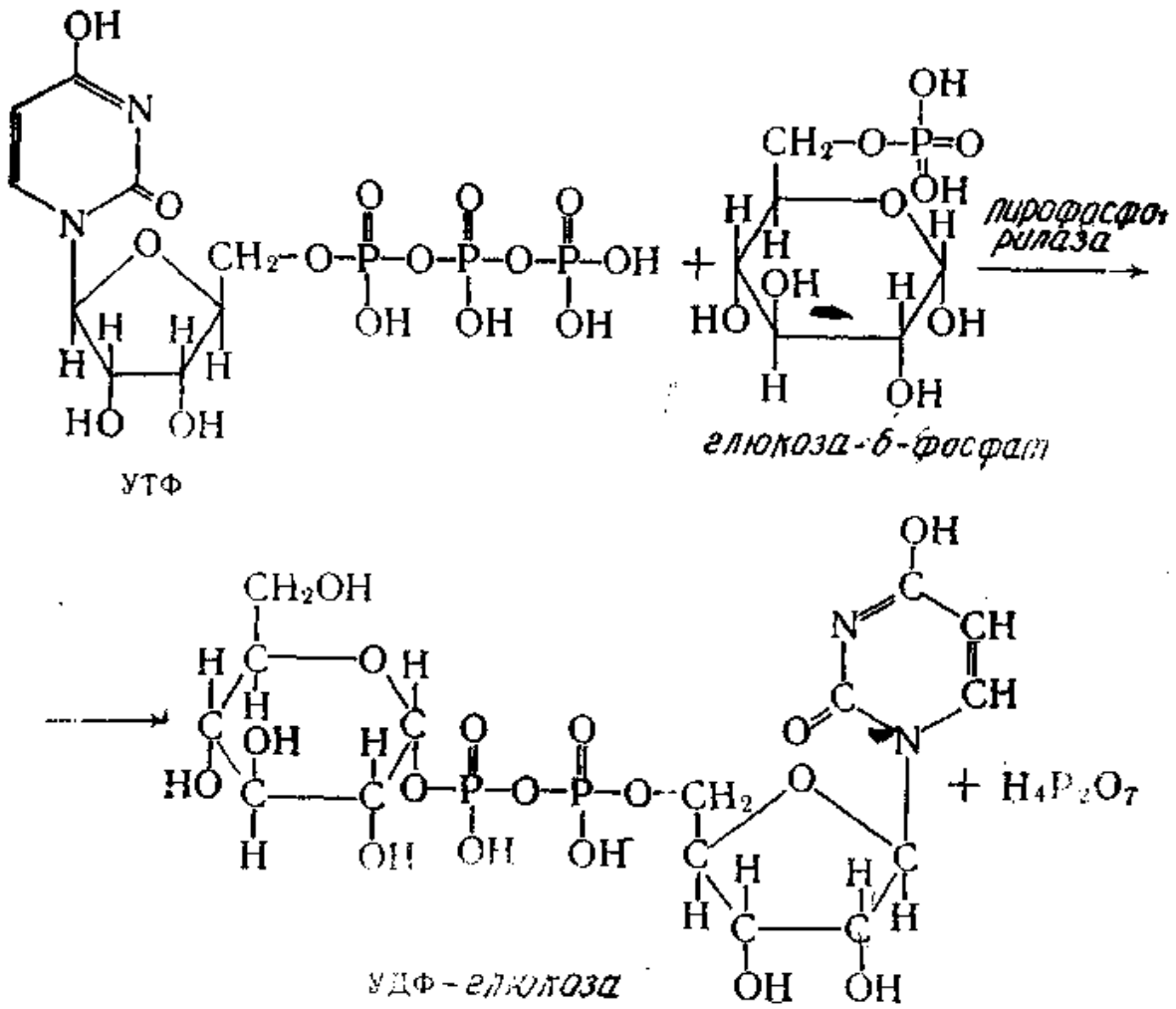


Моносахаридларнинг фосфорли бирикмаларидан эркин моносахаридлар ҳосил бўлиш процесси ўсимликларда кўп учрайдиган фосфатаза ферменти иштирокида боради. Глюкоза-6-фосфатдан глюкоза хосил бўлиши реакцияси қуйидагича боради:



Бошқа фосфорли бирикмалардан эркин моносахаридлар ҳосил бўлиши реакцияси ҳам худди юқоридаги усулда боради.

Моносахаридлар алмашинувида шакарларнинг нуклеотидли ҳосилалари ҳам актив иштирок этади. Нуклеотид ҳосилаларидан УДФ-глюкоза кўп реакцияларда иштирок этади. У қуйидаги реакция натижасида ҳосил бўлади:

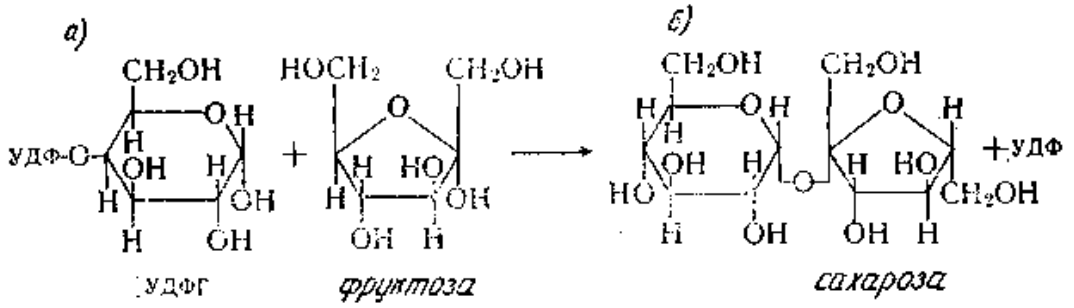


УДФ-глюкоза моносахаридлар ҳосил бўлишида ва ўзаро алмашинувида алоҳида аҳамиятга эга. У бошқа моносахаридлар алмашинувида ҳам муҳим роль ўйнайди.

Шакарлар нуклеин кислоталарнинг ҳамма азотли асослари (аденин, гуанин, цитозин, тимин, урацил) билан бирикиши мумкин. Масалан, глюкоза ҳамма азотли асослар билан бирикиб, нуклеотидли бирикмалар ҳосил қилади. Булардан УДФ-глюкоза гликоген синтезланишида АФД-глюкоза эса крахмал синтезланишида иштирок этади.

Ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган ва моддалар алмашинувида катта роль ўйнайдиган дисахаридлардан бири сахарозадир. Сахароза ўсимликларда фотосинтез процессининг маҳсули сифатида тўпланиб, улар таркибидаги асосий эрувчан углеводлардан ҳисобланади.

Сахароза ҳосил бўлишида ҳам, моносахаридлар алмашинувидаги сингари, шакарларнинг нуклеотидли ҳосилалари иштирок этади. Бу реакцияда УДФГ даги гликозил қолдиқ моносахаридга ёки унинг фосфорли эфирларига кўчади. Бу реакциялар махсус ферментлар иштирокида тезлашади. Сахарозанинг УДФ-глюкоза (УДФГ) ва фруктозадан синтезланиши тубандагича боради:



Реакцияни катализлашда глюкозилтрансфераза ферменти иштирок этади. Бу фермент ўсимликлардан ажратиб олинган. Сахароза ўсимликларда УДФ-глюкоза ва фруктоза-6-фосфатдан ҳам ҳосил бўлади. Қанд лавлаги баргидан бу реакцияни тезлаштирувчи фермент топилган. Бу реакция қуйидагича кечади:

УДФ-глюкоза + фруктоза-6-фосфат $\rightleftharpoons$ УДФ + сахароза-6-фосфат

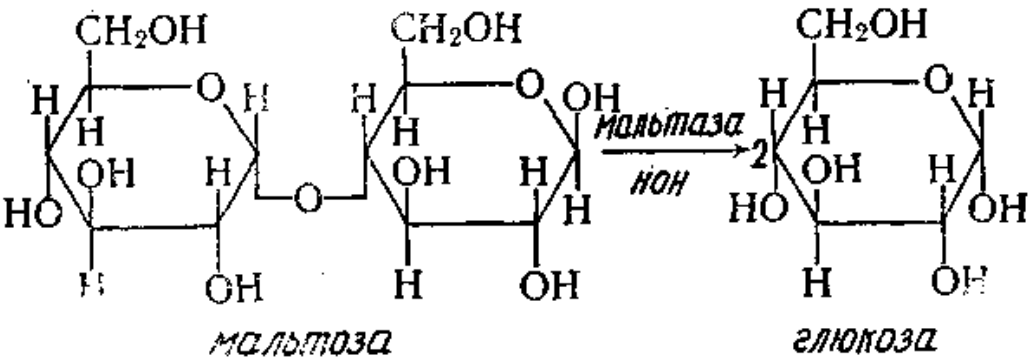
Сахароза-6-фосфат $\rightarrow$ сахароза + H_3PO_4

УДФГ бошқа дисахаридлар синтезланишида ҳам иштирок этади.

Дисахаридлар гидролазаларга мансуб бўлган дисахараза ферментлари таъсирида парчаланади. Дисахараза ферментлари монозаларнинг тузилишига, уларнинг бошқа монозалар билан ҳосил қилган глюкозид атоми боғлари характерига нисбатан мутлақо спецификликка эга.

Ўсимликлар таркибида α-глюкозидаза, β-глюкозидаза, α-галактозидаза, β-галактозидаза, β-фруктозидазалар ва бошқа дисахараза ферментлари учрайди.

α-глюкозидаза дисахаридлардаги α-d-глюкоза молекуласи ҳосил қилган боғларни парчалайди. Бу глюкозидаза мальтозани парчаловчи, мальтаза ва сахарозани парчаловчи сахараза ферментлари мисол бўлади. Мальтаза ферменти таъсирида мальтоза глюкозагача парчаланади:

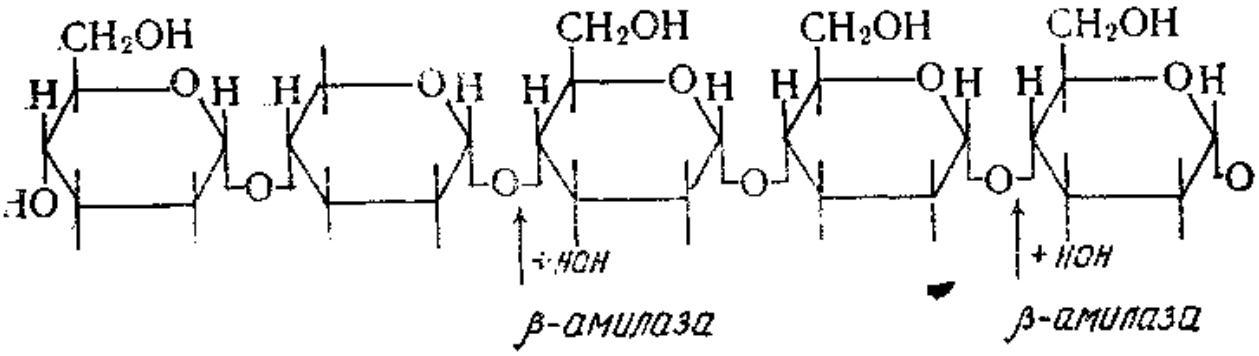


ПОЛИСАХАРИДЛАР АЛМАШИНУВИ

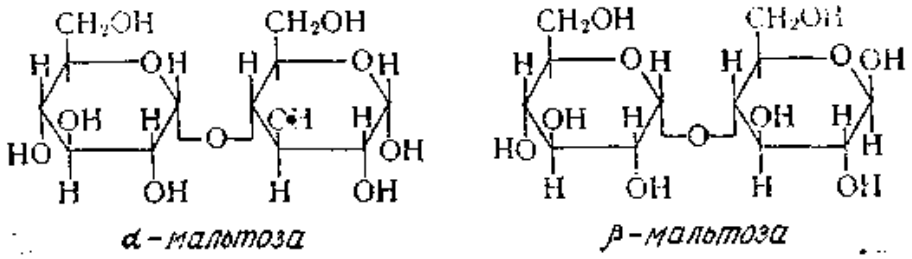
Крахмал

Крахмал гидролазалар синфига мансуб бўлган ферментлардан фосфорилаза ва амилаза таъсирида парчаланади. Крахмалнинг декстринларгача ва кейин мальтозагача парчаланиши α- ва β-амилаза ферментлари иштирокида боради.

β-амилаза турли хил ўсимликлардан кристалл ҳолида ажратилиб олинган. β-амилаза амилозани қайтарувчилик хусусиятига эга бўлмаган томонидан 1,4-боғларини парчалаш йўли билан гидролизлайди. Натижада мальтоза ҳосил бўлади:



β-амилаза таъсирида парчаланган крахмалдан β-мальтоза ҳосил бўлади:

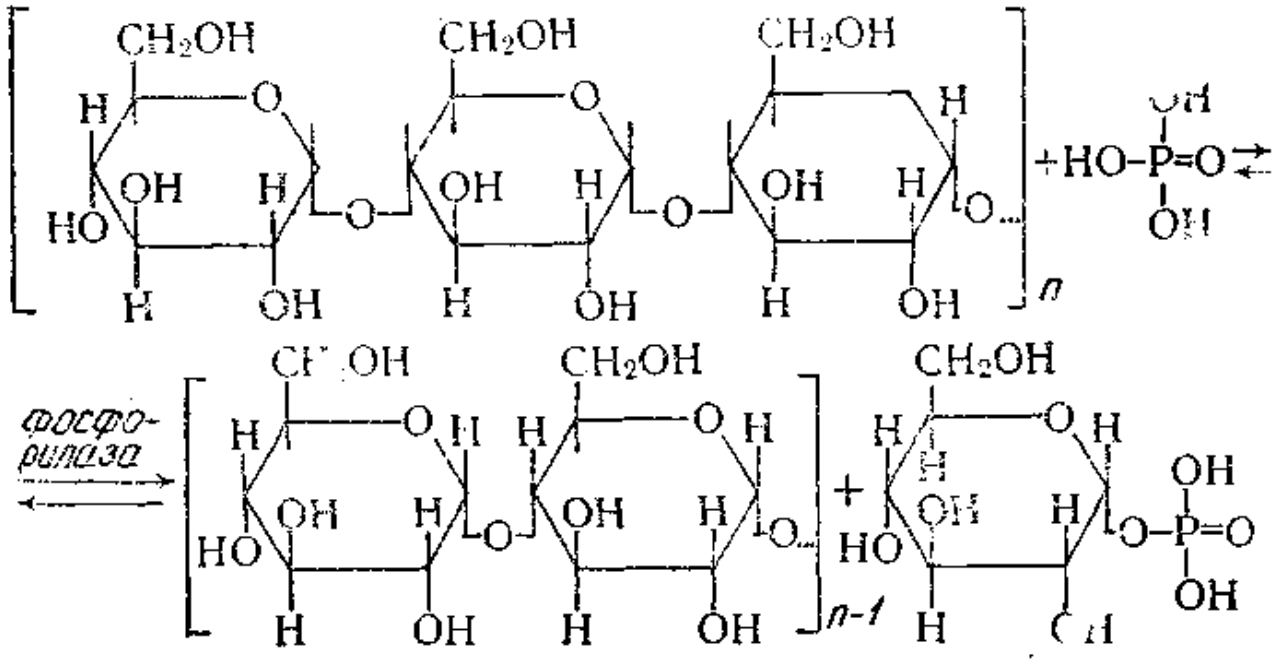


β-амилаза амилопектин молекуласини фақат тармоқланган жойигача парчалайди. Демак, β-амилаза 1,6-боғларни парчалаш хусусиятига эга эмас. Шунинг учун амилопектинлар β-амилаза таъсирида қисман парчаланиб, β-мальтоза билан бир қаторда декстринлар ҳам ҳосил қилади.

α-амилаза ҳам кўпчилик ўсимликларда учрайди. У ғалла ўсимликларининг унаётган уруғида айниқса кўп бўлади. α-амилаза амилоза ва амилопектин таркибидаги 1,4-боғларни парчалайди.

Крахмал тўлиқ парчаланишида бу ферментлардан ташқари, яна изоамилаза ферменти ҳам иштирок этади. Бу фермент крахмал (амилопектин) молекуласи таркибидаги 1,6-боғларни парчалайди. Мазкур ферментнинг ўсимликлардан олинган аналоги *R-фермент* деб аталади. R-фермент асосан изоамилазага ўхшаш таъсир кўрсатади, у картошкадан ҳамда дуккакли ўсимликлардан ажратиб олинган.

Демак, крахмалнинг тўла парчаланиши α- ва β-амилаза ҳамда R-фермент таъсирида боради. Крахмал парчаланишида яна бир фермент — фосфорилаза ҳам иштирок этади. Фосфоролиз реакциясида крахмалдан ажралган моносахарид қолдиғи бир молекула фосфат кислота билан реакцияга киришиб, глюкоза-1-фосфат ҳосил қилади. Фосфорилаза ферменти қуйидагича таъсир кўрсатади:



Ушбу фермент бундан 30 йил илгари Кори ва унинг ходимлари томонидан топилган. У гликозилтрансферазалар синфига мансуб бўлиб, полисахарид молекуласининг қайтарувчилик хусусиятига эга бўлмаган томондаги гликозил қолдиқни фосфат кислотага кўчиради. Фосфорилаза ферменти таъсирида фақат 1,4-боғлар парчаланади, холос. Демак, амилопектин тармоқланиш нуқтасигача (1,6-боғ бўлган жойгача) фосфоролизга учрайди.

Фосфоролиз процесси ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга. Бу процессда запас крахмалнинг кўп қисми фосфорилаза ферменти иштирокида глюкоза-1-фосфатга айланади.

Маълумки, крахмал 1,4-боғлар билан боғланган амилоза ва 1,4-ҳолда 1,6-боғлар билан боғланган, тармоқланган молекулали амилопектиндан ташкил топган. Ҳар иккала бирикма тузилиши жиҳатидан бир-биридан фарқ қилади. Шунинг учун улар ҳосил бўлишида ҳам фарқ бор.

Крахмал ҳосил бўлишида бир қанча ферментлар иштирок этади, шулардан бири юқорида танишилган фосфорилаза ферментидир. Фосфорилаза қайтар таъсир кўрсатиш хусусиятига эга бўлиб, глюкоза-1-фосфат молекулаларидан 1,4-боғга эга бўлган амилоза молекуласини ҳосил қилади. Бу фермент таъсирида амилоза ҳосил бўлиши учун унга озроқ «хамиртуруш», бошқача айтганда, амилаза ёки амилопектин қўшиш керак. Чунки крахмал in vivo шароитида тайёр полисахарид молекуласининг ўсиши ҳисобига синтезланади. «Хамиртуруш» сифатида тетрасахаридлар ҳам қўшиш мумкин. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда фосфорилаза ферменти кўпинча крахмалнинг парчаланишида иштирок этиши маълум бўлди. Крахмал синтезланиши процесси эса шакарларнинг нуклеотидли ҳосилаларидан АДФ-глюкоза ва УДФ-глюкозалар иштирокида боради. Бу реакциялар трансглюкозидаза ферментлари иштирокида катализланади. Реакция қайта-қайта такрорланиши натижасида полисахарид ҳосил бўлади.

Кўп ўсимликларда, чунончи, маккажўхори, шоли ва бошқаларда крахмал ҳосил бўлишида АДФ-глюкоза иштирок этиши аниқланган. Крахмал молекуласида тармоқланган 1,6-боғлар ҳосил бўлишида иштирок этувчи Q-фермент картошкадан ажратиб олинган. Кейинчалик Q-фермент бошқа ўсимликлардан ҳам ажратиб олинди. Q-фермент ва фосфорилаза ферменти таъсирида тармоқланган табиий крахмал ҳосил бўлмай, фақат амилопектин ҳосил бўлади. Ҳозир крахмал молекуласининг ҳосил бўлишида фосфорилаза, Q-фермент, АДФГ ва УДФГ-трансглюкозидаза ферментлари иштирок этса керак, деб тахмин қилинмоқда.

Фотосинтез процессида ўсимликларнинг кўпчилигида ҳосил бўлган углеводлар бир жойдан иккинчи жойга сахароза сифатида кўчишини юқорида айтиб ўтган эдик. Шунинг учун сахароза билан крахмалнинг ўзаро алмашинуви муҳим аҳамиятга эга. Сахарозанинг крахмалга айланишини тубандаги схемадан яққол кўриш мумкин:

$$\text{Сахароза} \xrightarrow[\text{АТФ ёки УТФ}]{\text{инвертаза}} \left[\begin{array}{c}\text{АДФГ}\\ \text{ёки}\\ \text{УТФГ}\end{array}\right] \xrightarrow[\text{тетаза}]{\text{крахмалсин-}} [\text{крахмал}]$$

Фотосинтез процессида ҳосил бўладиган АТФ нинг бир қисми АДФГ орқали крахмал ҳосил бўлишида иштирок этади, деган тахмин бор.

Ўсимликларда борадиган моддалар алмашинуви процессларида углеводлар муҳим аҳамиятга эга. Аввало бу бирикмалар ҳужайра ва тўқималарда содир бўладиган барча синтетик реакцияларни энергия билан таъминловчи асосий манбаълардан бири ҳисобланади. Шубҳасиз, углеводларнинг карбонат ангидрид ва сувгача парчаланиши натижасида уларда тўпланган химиявий энергия ажралиб чиқади ва энергияга бой бўлган махсус бирикмаларнинг — АТФ нинг макроэргик боғларида тўпланади. Бироқ углеводларнинг тирик организмларда бажарадиган вазифаси фақат уларга энергия етказиб бериш билан чегараланиб қолмайди. Уларнинг парчаланишида бир қатор оралиқ бирикмалар ҳосил бўлиб, бу бирикмалар тирик организмларда учрайдиган бошқа органик моддаларнинг асосини ташкил этадиган ёғ кислоталар, аминокислоталар ва бошқа бирламчи маҳсулотлар манбаи ҳамдир.

Ўсимликлар таркибида учрайдиган барча полисахаридлар ва олигосахаридлар бир қатор ферментлар иштирокида аввал моносахаридларгача парчаланади. Ҳосил бўлган моносахаридларнинг реакцион қобилияти анча паст бўлиб, кейинги алмашинув реакцияларида иштирок этиши учун уларни маълум миқдордаги энергия билан таъминлаш керак. Бунга эркин моносахаридларни энергияга бой бўлган бирикмалар билан реакцияга киритиб, фосфорли эфирлар ҳосил қилиш туфайли эришилади. Эркин моносахаридларнинг фосфорланиш реакциялари уларнинг парчаланишидаги муҳим босқичлардан бири ҳисобланади. Бунда реакцион қобилияти жиҳатдан моносахаридларга нисбатан бирмунча актив бўлган фосфорли эфирлар ҳосил бўлади ва шу сабабли бу реакциялар кўпинча *активлаштириш реакциялари* деб ҳам аталади.

Моносахаридларнинг фосфорли эфирлари, хусусан, глюкоза-6-фосфат ҳужайра ва тўқималарда икки хил йўл билан парчаланади. Биринчи хил парчаланиш икки босқичдан иборат бўлиб, аввал, глюкоза-6-фосфат иккита уч углеродли бирикма — пируват кислотагача парчаланади. Бу процесс кислородсиз шароитда боради ва *анаэроб парчаланиш* ёки *гликолиз* деб аталади. Гликолизда жуда кам энергия ажралиб чиқади. Иккинчи босқичда эса пируват кислота карбонат ангидрид билан сувгача тўлиқ парчаланади. Моносахаридлар парчаланишининг бу босқичи фақат кислородли шароитда борганлиги учун *аэроб парчаланиш* ёки *ди-трикарбон кислоталар цикли* деб аталади. Чунки пируват кислотанинг карбонат ангидрид ва сувгача парчаланишида бир қатор оралиқ моддалар, ди- ва трикарбон кислоталар иштирок этиб, уларнинг бир-бирига айланиши ҳалқадан иборат. Глюкоза-6-фосфатнинг биринчи йўлда парчаланиши иккита уч углеродли бирикма ҳосил бўлиши билан бор-

ганлиги учун бу йўл кўпинча *дихотомик парчаланиш* деб ҳам аталади.

Глюкоза-6-фосфатнинг иккинчи хил парчаланиши унинг оксидланиши билан бевосита боғлиқ. Бунда глюкоза-6-фосфатдан бир молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқиши туфайли беш углеродли бирикмалар — пентозалар ҳосил бўлади. Шунинг учун бу хилдаги парчаланиш кўпинча *пентозафосфат цикли* ёки *углеводларнинг апотомик парчаланиши* деб аталади.

Ўсимликлар таркибидаги углеводларнинг анаэроб парчаланиши (гликолиз)

Яшил ўсимликлар фақат оддий кислородли шароитда эмас, балки ҳавосиз шароитда ҳам карбонат ангидрид ажратиб чиқариш хусусиятига эга эканлиги XIX асрнинг бошларидаёқ маълум эди. Кейинчалик Луи Пастер ўз тажрибаларида ўсимликлар тўқимаси анаэроб шароитда карбонат ангидрид ажратиши билан бир вақтда спиртли бижғиш процессининг маҳсулоти ҳисобланган бир қатор бирикмалар тўплаш хусусиятига ҳам эга эканлигини аниқлади. Пастер яшил ўсимликлардан карбонат ангидрид ажралиб чиқиши микроорганизмларнинг иштирок этишига боғлиқ бўлмай, балки бевосита ўсимликлар тўқимасида борадиган процессларнинг натижаси эканлигини исботлаб берди.

Ўсимликларнинг анаэроб нафас олиш процессини совет олими академик С. П. Костичев ҳар томонлама ўрганган. Моносахаридларнинг анаэроб шароитда парчаланиши ҳар хил организмларда турлича бўлади. Одам ва ҳайвонлар организмида моносахаридларнинг анаэроб парчаланиши сут кислота ҳосил бўлиши билан тугайди. Ўсимликлар ва микроорганизмларда бу процессда этил спирт ҳосил бўлади:

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3-CH_2OH + 2CO_2$$
этил спирт

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3-CHOH-COOH$$
сут кислота

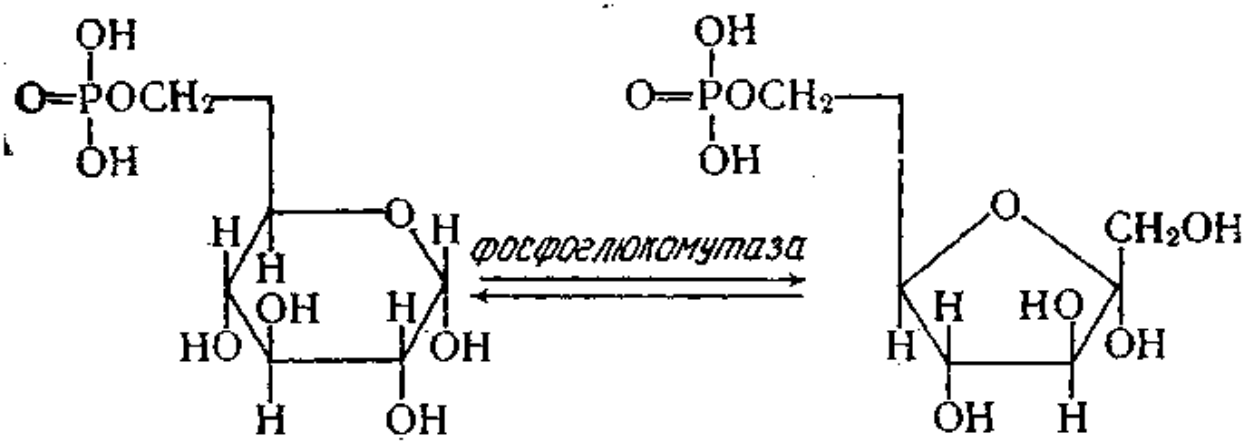
Углеводларнинг анаэроб шароитда парчаланишини ўрганишга совет ва чет эл олимларидан В. И. Палладин, Л. А. Иванов, С. П. Костичев, Я. О. Парнас, А. Н. Лебедев, А. Гарден, К. Нейберг, Г. Эмбден, О. Мейргоф ва бошқалар катта ҳисса қўшганлар. Бундай парчаланиш *гликолиз* деб ҳам аталади. Гликолиз процессида иштирок этадиган барча ферментлар ўсимликлардан топилган ва кўпчилиги соф ҳолда ажратиб олинган. Шу билан бирга бу процессда ҳосил бўладиган барча оралиқ маҳсулотлар ўсимликлар ҳужайраси ва тўқималаридан кристалл ҳолда ажратиб олинган. Гликолиз процеесси бир неча босқичдан иборат:

1. Гликолизнинг биринчи босқичида глюкоза фосфорланади ва глюкоза-6-фосфатга айланади. Бу реакция гексокиназа ферменти иштирокида катализланади:

$$\text{Глюкоза} + \text{АТФ} \xrightarrow{\text{гексокиназа}} \text{глюкоза-6-фосфат} + \text{АТФ}$$

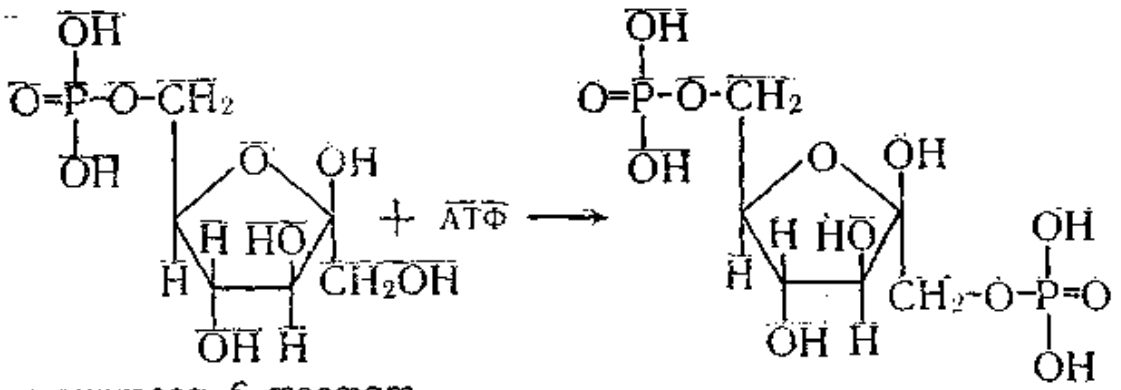
Глюкоза-6-фосфат ўсимликлар тўқимасида бошқа йўл билан ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Крахмал ва шунга ўхшаш таркибида глюкоза тутувчи полисахаридлар фосфат кислота билан реакцияга киришиши туфайли ҳам глюкоза-6-фосфат ҳосил бўлади. Бу процесс ўсимликларда кўп учрайдиган фосфорилаза ферменти иштирокида боради.

2. Глюкоза-6-фосфат изомерланиб, фруктоза-6-фосфатга айланади. Реакция фосфоглюкомутаза ферменти иштирокида тезлашади:



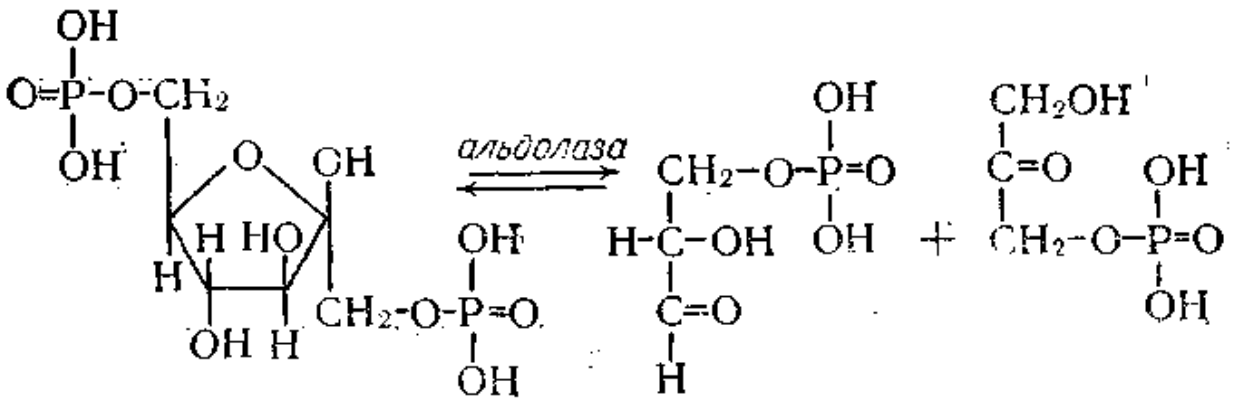
глюкоза-6-фосфат фруктоза-6-фосфат

3. Навбатдаги реакцияда фруктоза-6-фосфат яна бир марта фосфорланади ва фруктоза-1,6-дифосфатга айланади. Реакция фосфофруктокиназа ферменти иштирокида катализланади ва бир молекула АТФ сарфланади:



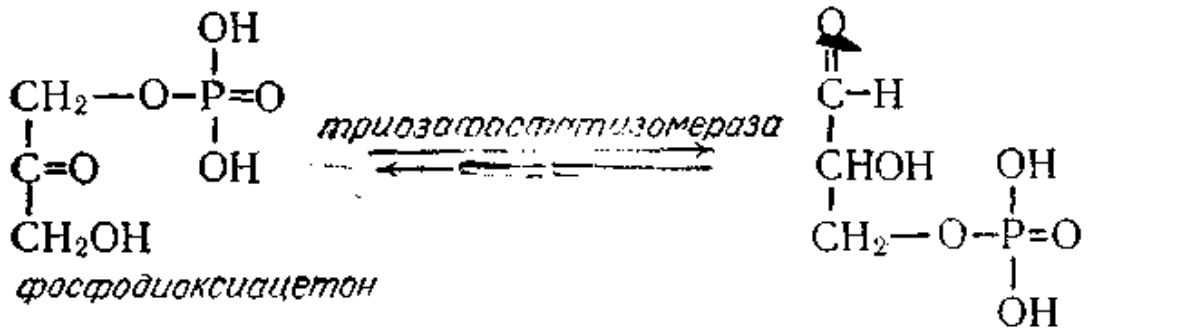
фруктоза-6-фосфат фруктоза-1,6-дифосфат

4. Ҳосил бўлган фруктоза-1,6-дифосфат альдолаза ферменти иштирокида иккита триозафосфат-3-фосфоглицерин альдегид билан фосфодиоксиацетонга парчаланади:



фруктоза-1,6-дифосфат *3-фосфоглицерин альдегид* *фосфодиоксиацетон*

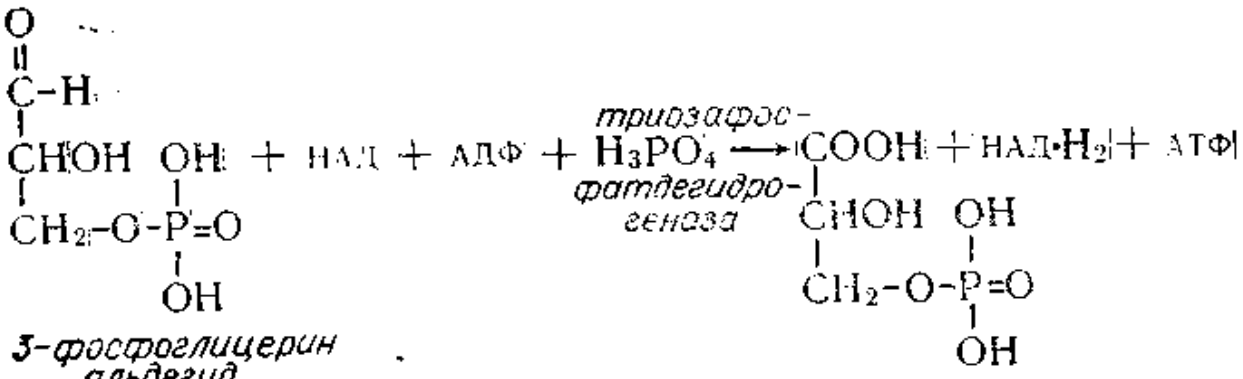
5. Юқоридаги реакцияда ҳосил бўлган фосфодиоксиацетон ҳужайраларда тўпланмасдан, триозафосфат-изомераза ферменти иштирокида ҳар доим 3-фосфоглицерин альдегидга айланиб туради:



фосфодиоксиацетон *3-фосфоглицерин альдегид*

Бундан кейинги реакцияларда фақат 3-фосфоглицерин альдегид иштирок этганлиги учун унинг миқдори доим камайиб туради, бу эса реакция кўпроқ ўнг томонга қараб кетишидан дарак беради. Бинобарин, фруктоза-1,6-дифосфатнинг бир молекуласидан икки молекула 3-фосфоглицерин альдегид ҳосил бўлади, деб ҳисоблаш мумкин.

6. Навбатдаги реакцияда 3-фосфоглицерин альдегид оксидланиб, 3-фосфоглицерат кислотага айланади. Бу гликолизнинг асосий реакцияларидан бири бўлиб, унинг умумий кўриниши қуйидагича:



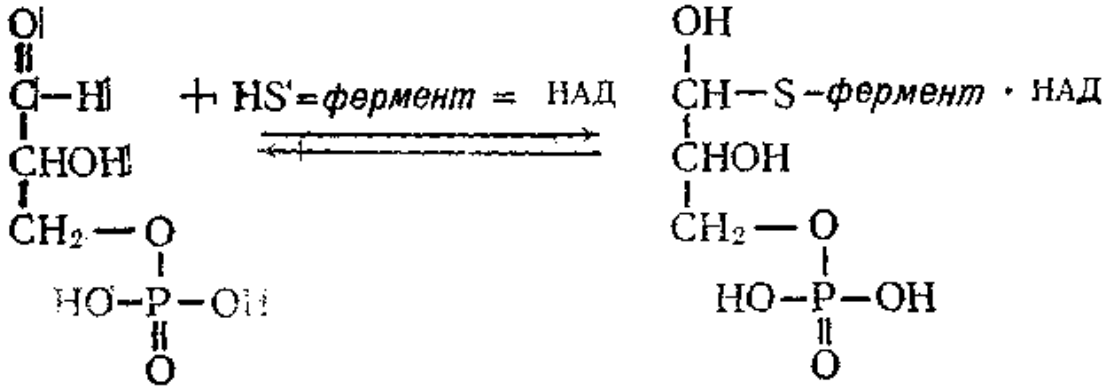
3-фосфоглицерин альдегид *3-фосфоглицерат кислота*

Юқоридаги реакция тенгламасидан маълум бўлишича, бу реакцияни катализловчи триозафосфатдегидрогеназа ферментининг актив қисмини НАД ташкил қилади. Усимликларда бу ферментнинг актив қисми сифатида НАДФ ҳам иштирок этиши мумкин. Шу билан бирга реакцияда АДФ ва фосфат кислота ҳам қатнашиб, 3-фосфоглицерин альдегиднинг оксидланиши натижасида ажралиб чиққан энергиянинг АТФ га айланишида иштирок этади.

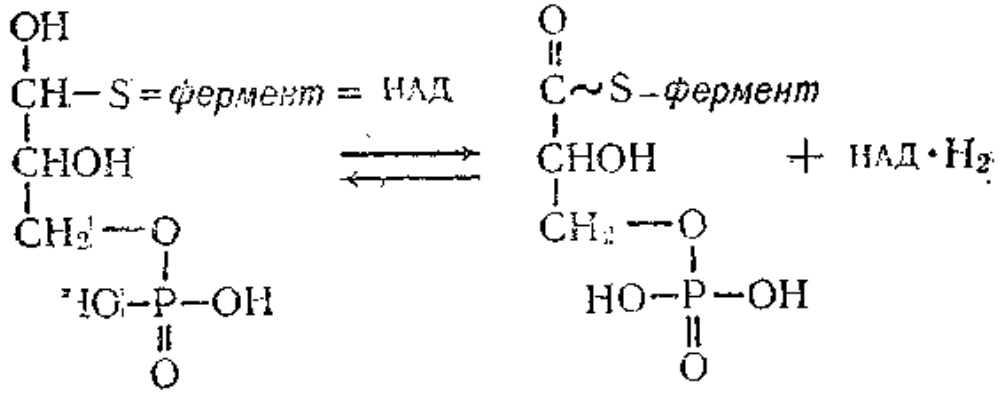
3-фосфоглицерин альдегиднинг оксидланиши бир неча босқичдан иборат. Реакциянинг биринчи босқичида триозафосфатдегидрогеназа ферментининг бирорта триптофан қолдиғи билан НАД ўртасида комплекс ҳосил қилади:

$$НАД^{+} + HS{-}фермент \rightleftharpoons HS{-}фермент - НАД$$

Ҳосил бўлган НАД-фермент комплекси фосфоглицерин альдегид билан ўзаро реакцияга киришади. Бунда фосфоглицерин альдегид ферментнинг HS-группаси билан бирикади:



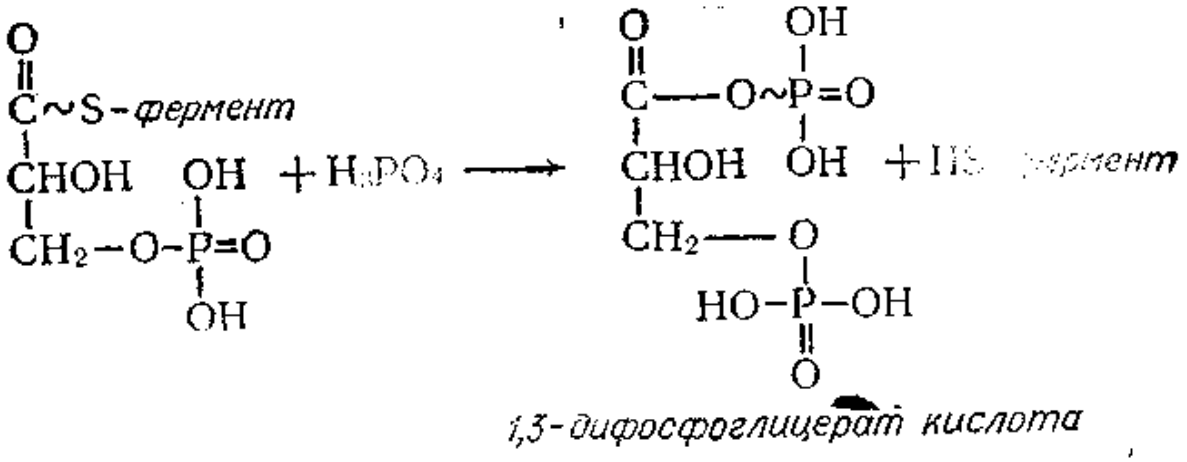
Кейинчалик бу комплекс дегидратацияланиши натижасида фосфоглицерин альдегиднинг иккита водород атоми ферментнинг актив қисми ҳисобланган НАД ёки НАДФ га кўчади:



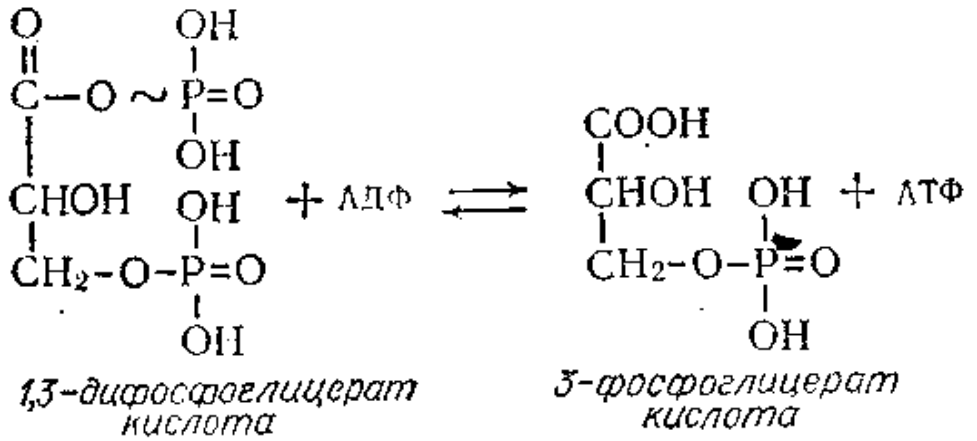
Дегидратация реакциясида НАД ёки НАДФ қайтарилади. Бундан ташқари, 3-фосфоглицерат кислота билан цистин қолдиғи орқали ацилланган фермент ҳосил бўлади. Бу комплекс таркибида энергияга бой бўлган C~S боғ бор. Бу боғ альдегид

группа кислотали группагача оксидланиши натижасида ҳосил бўлади.

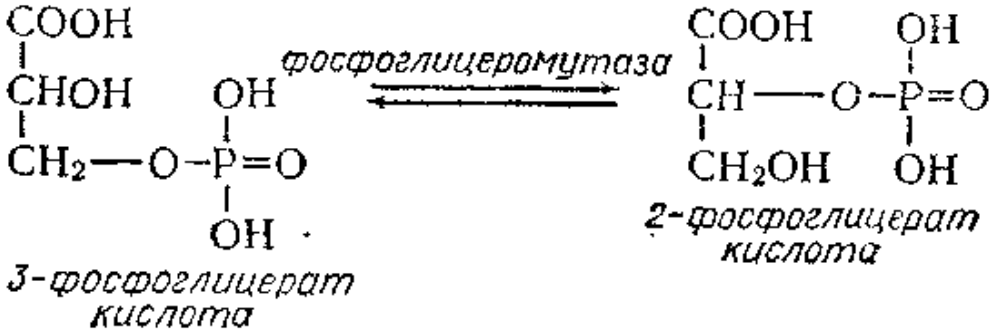
Реакциянинг навбатдаги босқичида ацил-фермент фосфоролизга учрайди. Бунда ацил-фермент билан фосфат кислота ўрин алмашинади, натижада макроэргик карбоксифосфатга эга бўлган 1,3-дифосфоглицерат кислота ҳосил бўлади ва SH-фермент ажралиб чиқади:



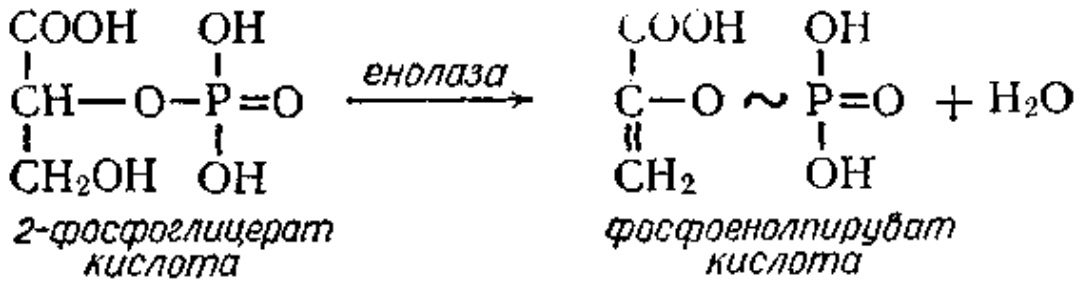
Реакциянинг кейинги босқичида 1,3-дифосфоглицерат кислота АДФ билан қайта фосфорланиш реакциясига киришиб, АТФ ва 3-фосфоглицерат кислота ҳосил қилади. Бу реакция фосфоглицераткиназа ферменти иштирокида катализланади:



7. Гликолизнинг навбатдаги реакциясида 3-фосфоглицерат кислота фосфоглицеромутаза ферменти иштирокида изомерланиб, 2-фосфоглицеромутаза ферменти иштирокида изомерланиб, 2-фосфоглицерат кислотага айланади:

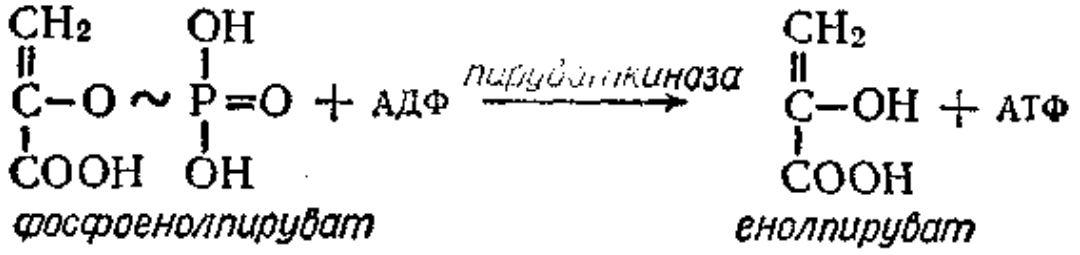


8. Навбатдаги реакцияда 2-фосфоглицерат кислота бир молекула сув ажратиши ҳисобига фосфопируват кислотанинг енол шаклига айланади. Реакция енолаза ферменти иштирокида катализланади:

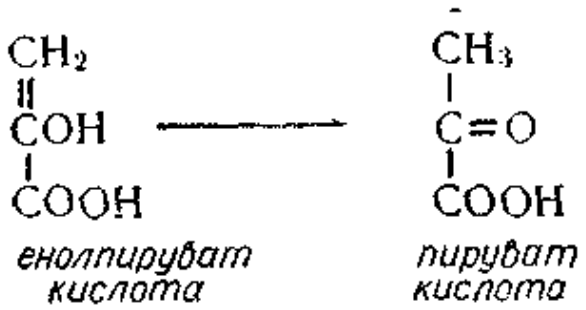


Юқоридаги реакция энергетик нуқтаи назардан маълум аҳамиятга эга. Чунки енолланиш реакцияси натижасида ички молекуляр энергиянинг қайтадан тақсимланиши туфайли энергияси кам бўлган эфир боғ энергияга бой бўлган фосфат боғга айланади.

9. Фосфоенолпируват кислота пируваткиназа ферменти иштирокида ўзининг энергияга бой бўлган фосфат группасини АДФ га кўчиради ва АТФ ҳосил бўлади. Реакция натижасида енол шаклдаги пируват кислота ҳосил бўлади:



10. Енолпируват кислота ўз-ўзидан пируват кислотага айланади:



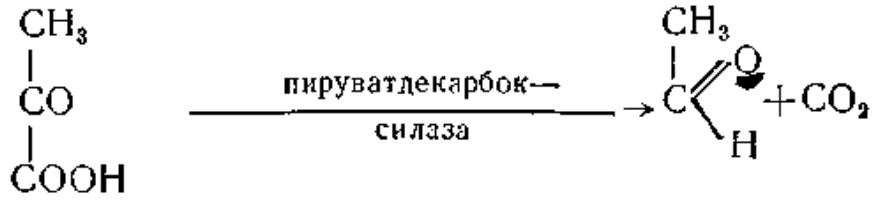
Шундай қилиб, углеводлар анаэроб парчаланишининг биринчи босқичи пируват кислота ҳосил бўлиши билан тугайди.

Юқоридаги барча (1—10) реакцияни қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:

$$\text{Глюкоза} + 4\text{АДФ} + 4H_3PO_4 + 2\text{НАД}^+ \longrightarrow$$
$$\longrightarrow \underset{\text{пируват кислота}}{2CH_3CO{-}COOH} + 4\text{АТФ} + 2\text{НАД}\cdot H_2$$

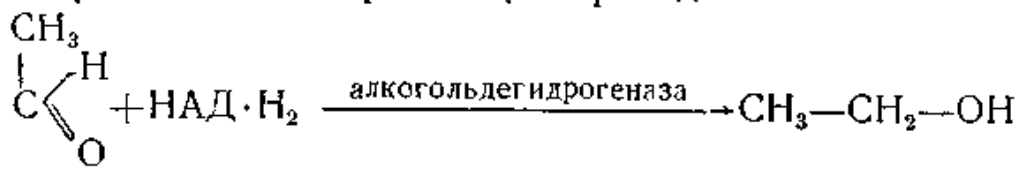
Демак, бир молекула гексоза анаэроб парчаланиши натижасида икки молекула пируват кислота ҳосил бўлар экан. Шу билан бирга энергияга бой бўлган бирикмалар, яъни 4 молекула АТФ ва икки молекула қайтарилган НАД·H_2 ёки НАДФ·H_2 ҳамда моддалар алмашинувида муҳим аҳамиятга эга бўлган бир қатор оралиқ бирикмалар ҳам ҳосил бўлади. Лекин гексозаларнинг анаэроб парчаланишида икки молекула АТФ сарфланганлиги учун ҳақиқий энергетик ютуқ иккита АТФга тенг бўлади. Мабодо, анаэроб парчаланиш процесси крахмалдан бошланса, унда уч молекула АТФ ҳосил бўлади. Гликолизнинг юқорида келтирилган схемаси ачитқи замбуруғлар ҳамда ҳайвонлар тўқимасида ўтказилган тажрибалар асосида ишлаб чиқилган. Бироқ, айтиб ўтганимиздек, кейинги йилларда тўпланган маълумотлар бу схемани юксак ўсимликлар тўқимасида борадиган процессларда ҳам шубҳасиз қўллаш мумкинлигидан далолат беради.

Боннернинг кўрсатишича, гексозаларнинг анаэроб шароитда пируват кислотагача парчаланишини, яъни гликолиз процессида унча тоза бўлмаган ўсимлик препаратларида осон кузатиш мумкин. Бу процессда ҳосил бўладиган пируват кислотанинг тақдири турлича бўлиб, унинг характери ва йўналиши, аввало, ҳужайра ва тўқималар шароитига боғлиқ. Агар ўсимликлар тўқимаси ва ҳужайраларида кислород етарли бўлмаса, анаэроб нафас олиш процессида пируват кислота аввалги реакциялар натижасида ҳосил бўлган НАД·H_2 ёрдамида этил спиртгача қайтарилади ва карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Бу процесс кўпинча *ачиш* деб аталади. Реакция икки босқичдан иборат бўлиб, аввал пируват кислота пируватдекарбоксилаза ферменти иштирокида ацетальдегид ҳосил қилади:



пируват кислота ацетальдегид

Ҳосил бўлган ацетальдегид алкогольдегидрогеназа ферменти иштирокида этил спиртгача қайтарилади:



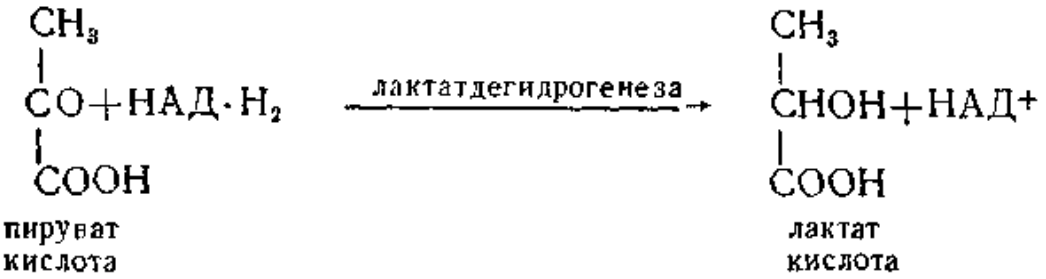
ацетальдегид этанол

ёки $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3—CH_2—OH + 2CO_2$

Ўсимликларда ацетальдегид ва этил спирт ҳосил бўлиши ҳар томонлама ўрганилган. Улар айниқса олма, шафтоли, апельсин, хурмо ва бошқа дарахтларнинг етилаётган мевасида кўп учрайди. Ю. В. Ракитин маълумотига кўра, етилаётган мева-

ларнинг 100 грамми таркибида 0,3 дан 1,9 мг гача ацетальдегид тўпланар экан. Спиртли бижғиш процесси тенгламасига кўра, 1 моль CO_2 ажралиб чиқиши 1 моль этил спирт ҳосил бўлишини талаб қилади. Микроорганизмларда борадиган спиртли бижғиш процессида бу нисбат сақланади. Бироқ юксак ўсимликлардан ажралиб чиқаётган карбонат ангидрид миқдори этил спиртга нисбатан кўп бўлади. Бу ўсимликларнинг тўқималарида глюкозанинг бир қисми лактат кислота ёки бошқа бирикмалар ҳосил қилиб парчаланишидан дарак беради.

Бир қатор микроорганизмларда ва умуртқали ҳайвонларнинг мускул тўқимасида борадиган гликолиз процессида пируват кислотадан, асосан, лактат кислота ҳосил бўлади. Пируват кислотанинг лактат кислотагача қайтарилиши НАД·H_2 иштирокида амалга ошади, бу процесс лактатдегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади:

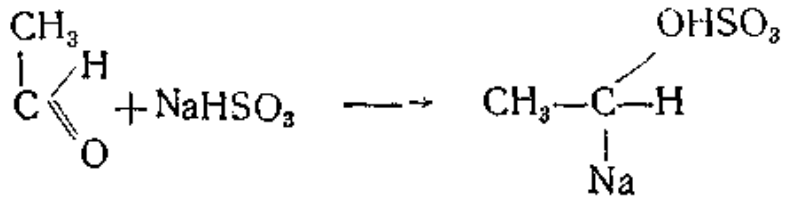


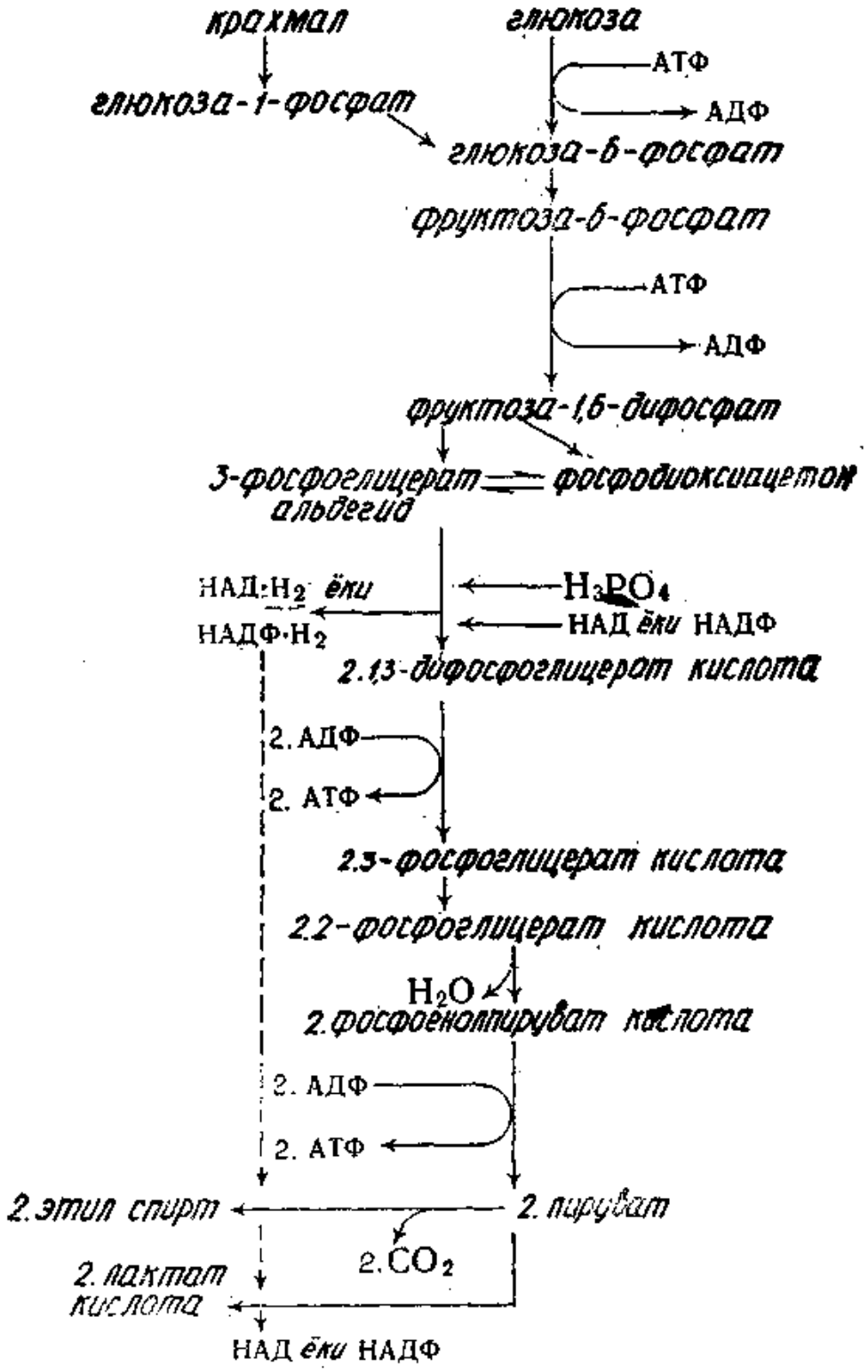
Бу реакция юксак ўсимликларда ҳам боради. Чунки бир қатор ўсимликларда, масалан, картошка, сабзида ва дуккакли бошқа ўсимликларда анаэроб шароитда лактат кислота ҳосил бўлиши аниқланган. Баъзи ўсимликлар таркибида реакцияни катализловчи лактатдегидрогеназа ферменти ҳам борлиги аниқланган (38- расм).

Пируват кислота алмашинуви

Гликолиз процессида ҳосил бўладиган пируват кислота анаэроб шароитда парчаланиб, асосан лактат кислота ва этанол ҳосил қилади. Бироқ пируват кислота моддалар алмашинуви процессида бошқа бирикмалар ҳам ҳосил қилади ва углеводлар, ёғлар ва оқсилларнинг ўзаро алмашинувини бир-бирига боғлашда муҳим аҳамиятга эга.

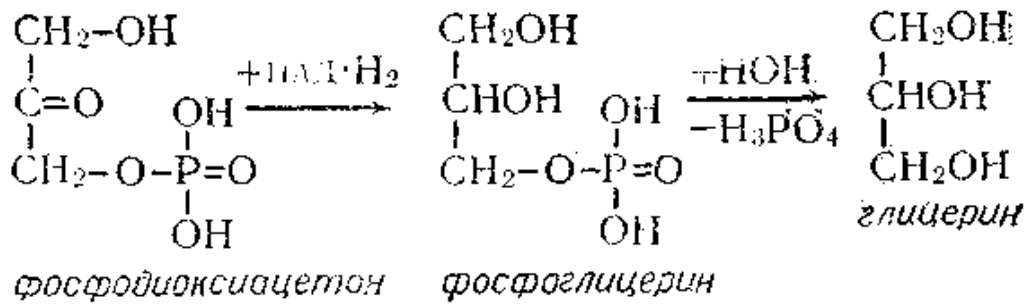
Юқорида танишилган спиртли бижғиш процессида ҳосил бўлган ацетальдегид этанол эмас, балки шароитга қараб, бошқа йўл билан глицерин ҳосил қилиши мумкин. Бунинг учун ацетальдегидни бирор реактив, масалан, натрий бисульфит билан реакцияга киритиб, қайтарилган НАД·H_2 нинг таъсири йўқотилади:





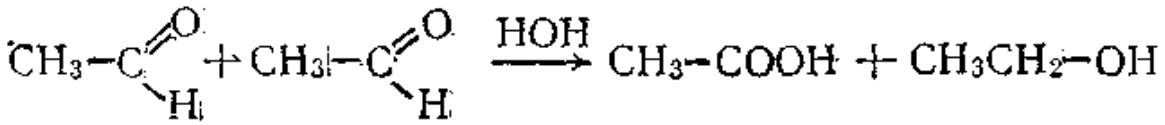
38-расм. Гликолизнинг схемаси

Бундай шароитда ацетальдегид этанолгача қайтарилмайди, аксинча, унинг ўрнига фосфодиоксиацетон ҳосил бўлиб, у ўз навбатида фосфоглицерингача қайтарилади:



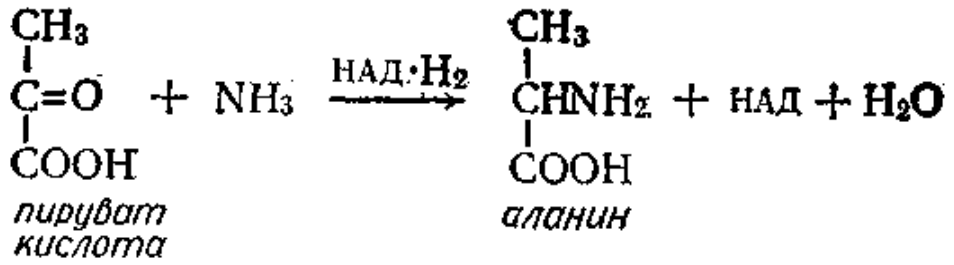
Фосфоглицерин фосфатаза ферменти иштирокида глицерингга айланади ва бир молекула фосфат кислота ажралиб чиқади. Демак, бижғиш процессининг бошқача йўлида глюкозадан бир томондан ацетальдегиднинг натрий бисульфит билан ҳосил қилган комплекси ва карбонат ангидрид, иккинчи томондан глицерин ҳосил бўлар экан. Одатда, бу процессда АТФ ҳосил бўлмайди.

Пируват кислотанинг декарбоксилланиши натижасида ҳосил бўладиган ацетальдегид ишқорий шароитда НАД·H_2 ёрдамида қайтарилмайди ва дарҳол спирт ҳосил қилмайди. Аксинча, у бошқа ацетальдегид билан реакцияга киришади ва натижада бир молекула ацетальдегид ацетат кислотагача оксидланади, иккинчиси эса этанолгача қайтарилади:



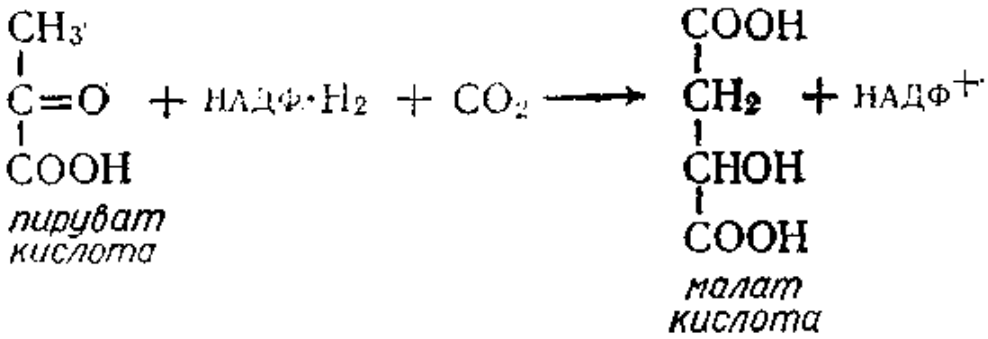
Бу процессда ҳам худди юқоридаги реакциядаги каби, ацетальдегид водороднинг акцептори бўлмайди. НАД·H_2 ўзининг водородини фосфодиоксиацетонга узатади. Натижада фосфоглицерин ҳосил бўлиб, у кейинчалик глицерингга айланади. Бинобарин, ишқорий шароитдаги бижғиш процессида спирт билан бир қаторда, ацетат кислота ва глицерин ҳосил бўлар экан. Ацетат кислота ва глицерин ўз навбатида ёғ ва липид ҳосил қилувчи бирламчи моддалар ҳисобланади. Шунинг учун пируват кислота ёғлар билан углеводларнинг ўзаро алмашинувини боғловчи бирикмадир.

Пируват кислота углеводлар ва оқсилларнинг ўзаро алмашинувида ҳам актив иштирок этади. Чунки пируват кислота, бир томондан, аминокислоталарнинг дезаминланиши натижасида ҳосил бўлиб, кейинчалик углеводлар ҳосил бўлишида иштирок этади. Иккинчи томондан, углеводларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган пируват бевосита аминланиш реакцияси туфайли аминокислоталар ҳосил қилишда иштирок этади:

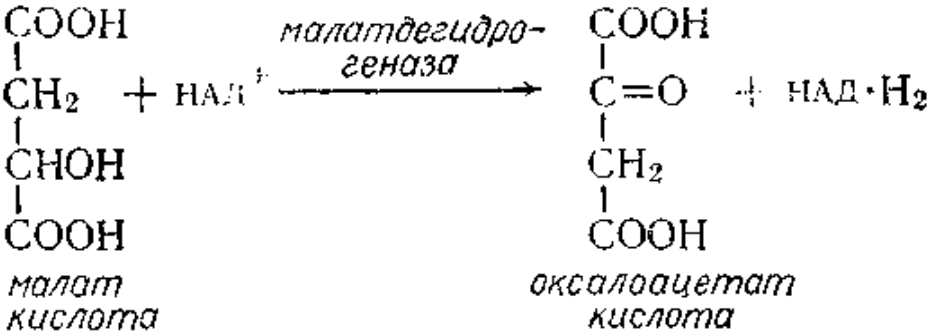


Маълум шароитда пируват кислотадан углеводлар, глюкоза ва крахмал ҳосил бўлиши мумкин, яъни углеводларнинг анаэроб парчаланиш реакцияси қайтар хусусиятга эга эканлиги кузатилади. Пируват кислотадан глюкоза ҳосил бўлиши *глюконеогенез* деб аталади. Глюконеогенез реакциялари глюколизнинг тескариси бўлиб, фақат уларнинг учта реакцияси қайтар хусусиятга эга эмас. Шунинг учун бу реакциялар қуйидагича боради.

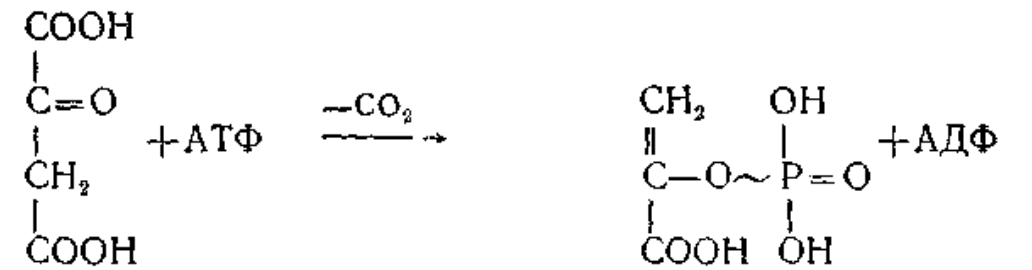
1. Фосфоенолпируватнинг пируват кислотага айланиши қайтмас реакция ҳисобланади. Шунинг учун пируват кислота аввал махсус фермент ёрдамида карбоксилланади ва малат кислотага айланади.



Кейинги реакцияда малат кислота малатдегидрогеназа ферменти иштирокида оксалоацетат кислотага айланади:



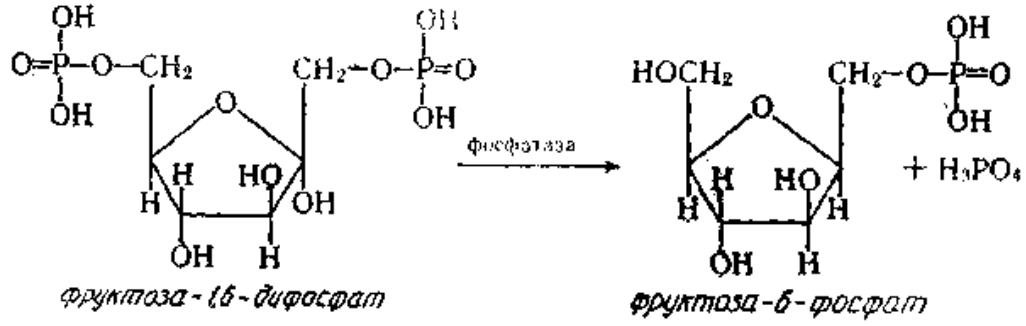
Оксалоацетат кислотанинг декарбоксилланиши натижасида фосфоенолпируват ҳосил бўлади. Бу реакцияда АТФ кислота иштирок этади ва унинг ҳисобига енолпируват фосфорланади:



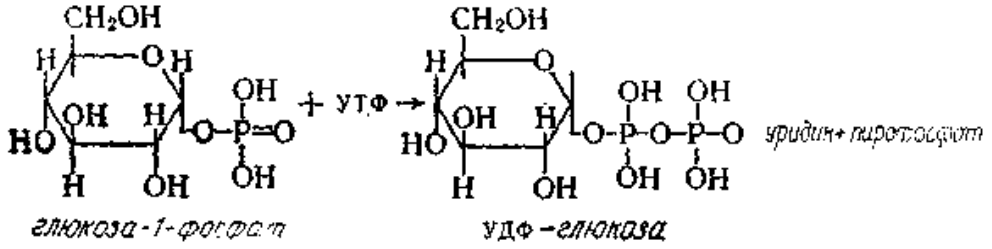
оксалоацетат кислота фосфоенолпируват кислота

Кейинги реакцияларда фосфоенолпируват кислотадан фруктоза-1,6-фосфат ҳосил бўлади.

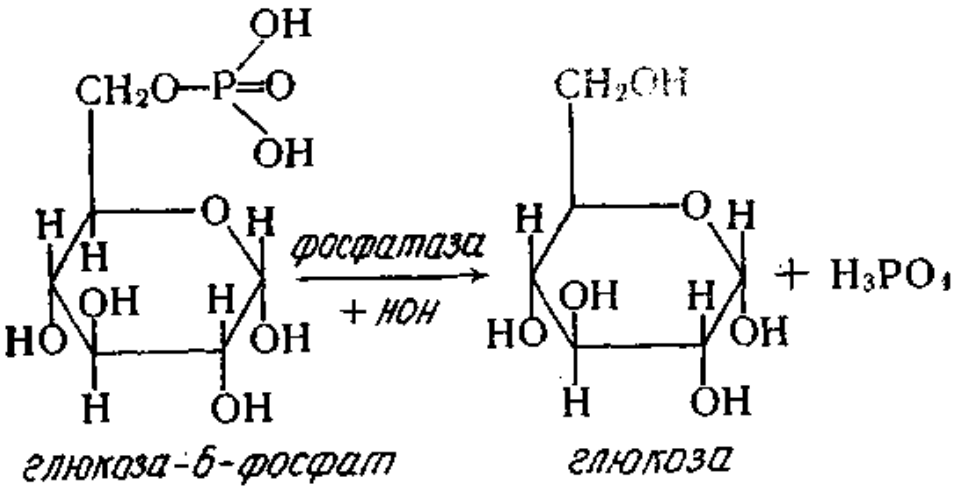
2. Фруктоза-1,6-дифосфат гидролитик йўл билан парчаланиб, фруктоза-6-фосфат ва фосфат кислота ҳосил қилади. Кейинги реакцияларда эса фруктоза-6-фосфатдан глюкоза-6-фосфат ҳосил бўлади:



3. Глюкоза-1-фосфатдан крахмал ҳосил бўлиши оралиқ маҳсулот сифатида УДФ-глюкоза ҳосил бўлишини талаб қилади:



Ҳосил бўлган УДФ-глюкоза крахмал синтезланишида иштирок этади. Глюкоза-6-фосфатдан глюкоза ҳосил бўлишида фосфатаза ферменти иштирок этади ва натижада глюкоза ҳамда фосфат кислота ҳосил бўлади:



Пируват кислота аэроб шароитда тўлиқ равишда карбонат ангидрид ва сувгача парчаланади. Бу процессни қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:

$$\begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CO + 2\,{}^1/_2\,O_2 \rightarrow 3CO_2 + 2H_2O \\ | \\ COOH \end{array}$$

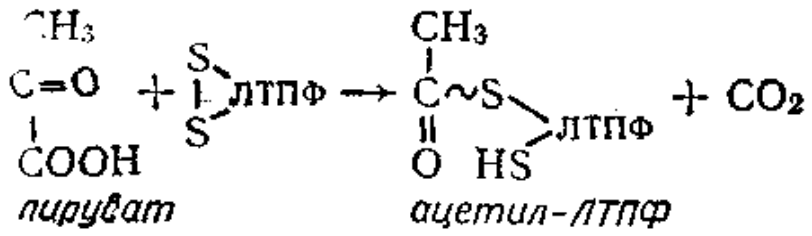
пируват кислота

Бироқ пируват кислотанинг аэроб оксидланишини кўрсатувчи юқоридаги умумий тенглама бу процесснинг характери ва йўналишини тўлиқ ифодалайди. Пируват кислота тўлиқ равишда карбонат ангидрид ва сувгача парчаланиши учун аввал у оксидланиш билан боғлиқ бўлган декарбоксилланиш реакциясига киришиб, активлашган бирикма-ацетил-КоА ҳосил қилади. Мазкур реакцияда иштирок этувчи фермент мураккаб тузилган бўлиб, унинг актив қисмини НАД, триаминпирофосфат, липоат кислотанинг амиди ва коэнзим-А ташкил қилади. Шунинг учун бу фермент бир вақтнинг ўзида дегидрогенланиш реакциясини ҳам амалга оширса керак. Реакция қуйидаги умумий кўринишга эга:

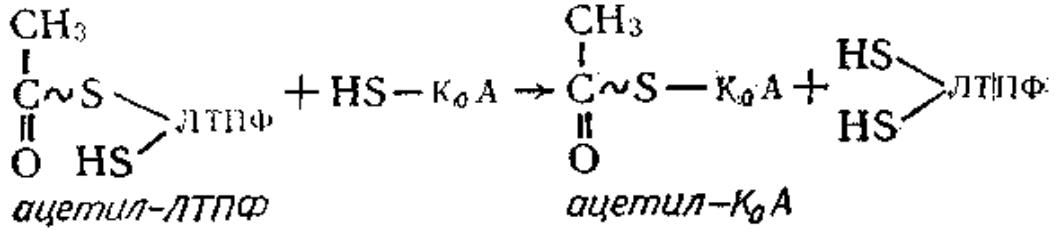
$$\begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CO + НАД^+ + HS-K_oA \\ | \\ COOH \end{array} \longrightarrow \begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ C \sim S-K_oA + НАД \cdot H_2 \\ \| \\ O \end{array}$$

пируват кислота ацетил-КоА

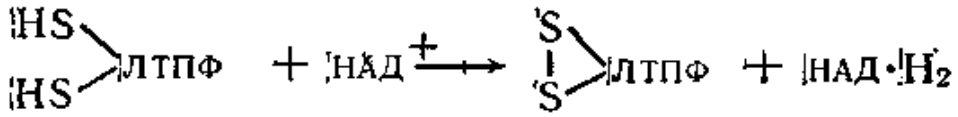
Бу реакциянинг механизми мураккаб бўлиб, бир неча босқичдан иборат. Аввал пируват кислота липотиаминпирофосфат (ЛПТФ) билан бирга реакцияга киришади. Одатда, ЛТПФ оксидланган ва қайтарилган шаклларда учрайди. Реакция натижасида карбонат ангидрид ажралиб чиқади ва макроэргик боғга эга бўлган ацетил ЛТПФ ҳосил бўлади:



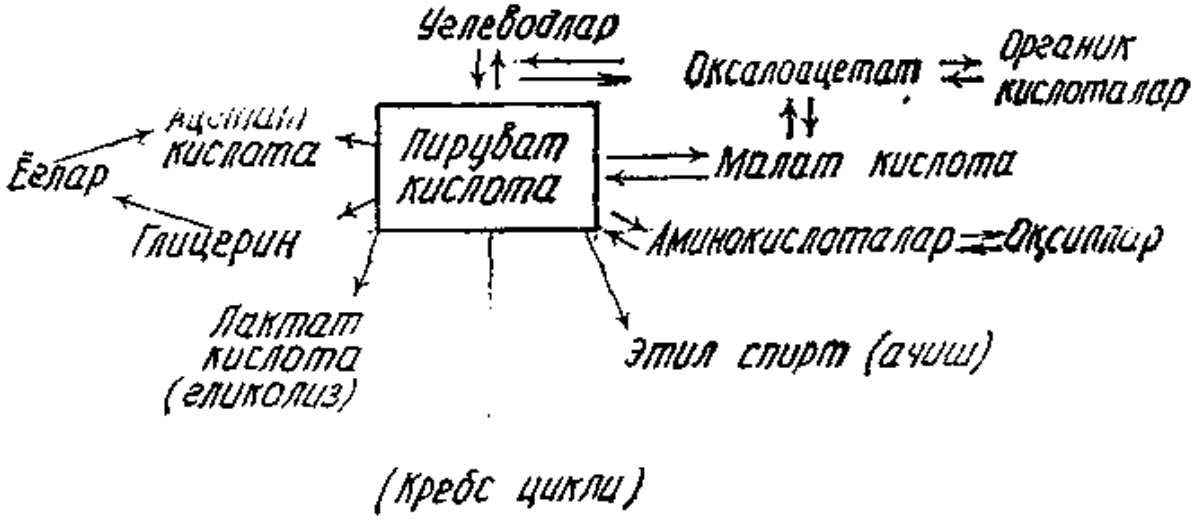
Юқоридаги реакция натижасида ҳосил бўлган бирикма коэнзим-А билан реакцияга киришиб, ацетил-КоА ни ташкил қилади ва ЛТПФ тўлиқ равишда қайтарилади:



Реакция охирида қайтарилган ЛТПФ липоатдегидрогеназа ферменти иштирокида оксидланади. Бу ферментнинг актив қисмини НАД ташкил қилади:



Шу сабабли юқорида келтирилган реакциянинг умумий тенгламасида водород акцептори сифатида НАД иштирок этган. Кейинги реакцияларда (Кребс циклида) активлашган ацетил-КоА тўлиқ равишда карбонат ангидрид билан сувгача парчаланади (39- расм).



39- расм. Пируват кислота алмашинуви.

Шундай қилиб, пируват кислота анаэроб шароитда лактат кислота, этил спирт ҳосил қилиш билан парчаланса, аэроб шароитда карбонат ангидрид билан сувгача парчаланади. Ундан ташқари, пируват кислота углеводларнинг ўзаро алмашинувида муҳим аҳамиятга эга бўлиб, умумий моддалар алмашинуви процессида ҳам асосий ўринлардан бирини эгаллайди. Чунки пируват кислота орқали аминокислоталар, оқсиллар, ёғлар, органик кислоталар ўзаро бир-бири билан боғланган бўлади.

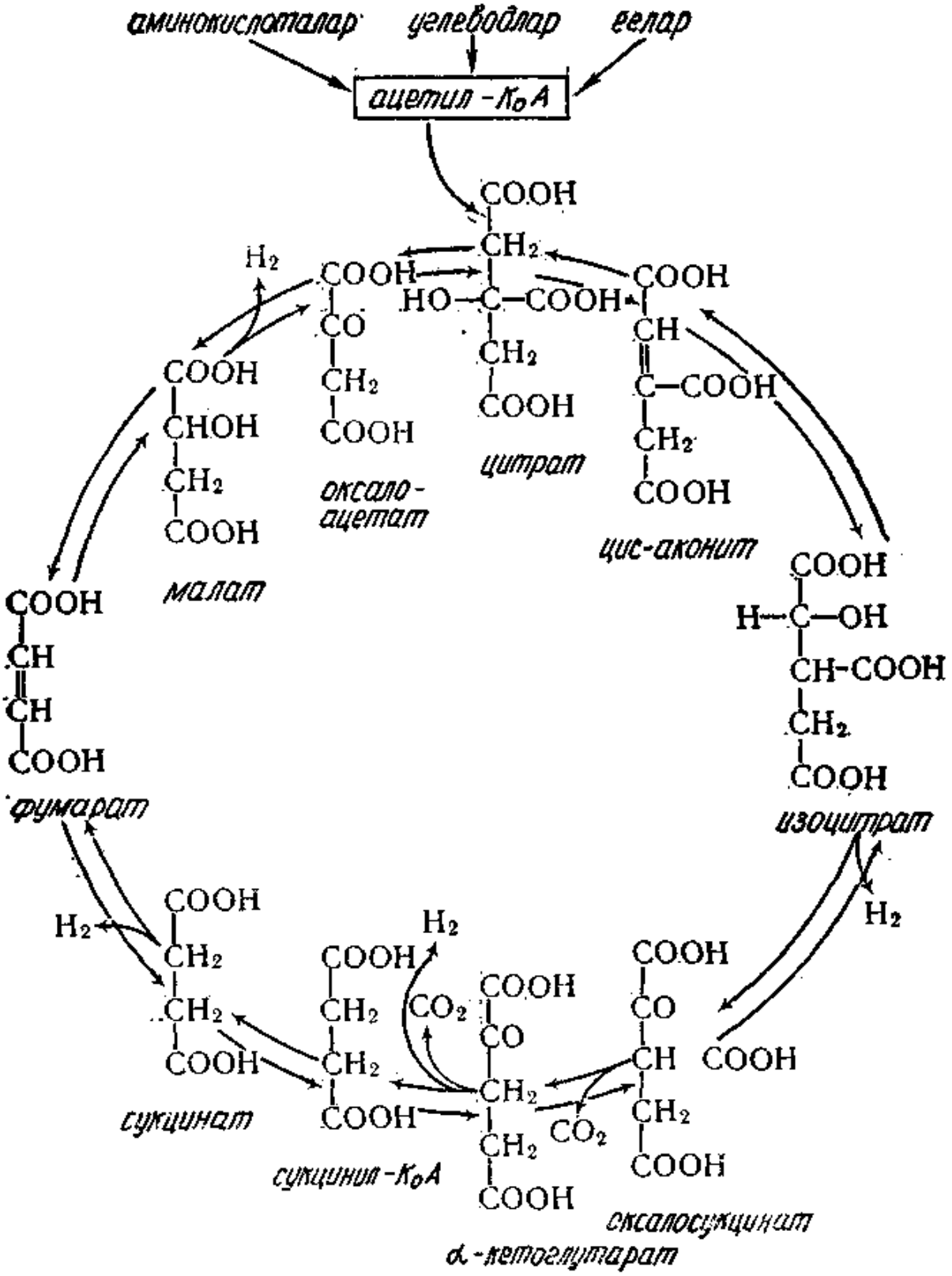
Цитрат кислота цикли (Кребс цикли)

Пируват кислота аэроб шароитда тўлиқ оксидланиши учун аввал активлашган бирикма ацетил-КоА га айланади. Ҳосил бўлган бу бирикманинг кейинги тақдири моддалар алмашинуви процессларида муҳим аҳамиятга эга бўлган органик кислоталар алмашинувига боғлиқ бўлади.

Тирик организмларда, хусусан, ўсимликлар таркибида органик кислоталар кўп бўлганлиги учун улар алмашинувини ўрганишга алоҳида аҳамият бериш керак. Тунберг ўсимликлар таркибида органик кислоталарнинг аэроб оксидланишида иштирок этадиган бир қатор дегидрогеназа ферментлари мавжудлигини аниқлаган ва шунга асосланиб, органик кислоталарнинг алмашинуви циклдан иборат деган гипотезани яратган. 1930 йилларда Сент-Дьердьи мускул тўқималаридан тайёрланган қийманинг нафас олишини ўрганиш устида олиб борган тажрибаларида дикарбон кислоталардан сукцинат, фумарат, оксалоацетат ва малат кислоталар жуда кам миқдорда бўлса-да, нафас олиш процессини бир неча баравар тезлатишини, яъни каталитик таъсир қилиш хусусиятига эга эканлигини аниқлаган. Сент-Дьердьи кашфиётининг муҳимлиги тирик организмларда бу реакцияларни катализловчи дегидрогеназа ферментлари мавжудлигини аниқлаганлигидадир. Кейинчалик Кребс цитрат кислота билан кетоглутарат кислота ҳам нафас олиш процессига каталитик таъсир этишини аниқлаган. У оксалоацетат билан пируват кислотадан цитрат кислота ҳосил бўлишини аниқлагандан сўнг, Сент-Дьердьининг дикарбон кислоталар цикли тўлдирилиб, бирмунча ўзгартирилган ҳолатда ди- ва трикарбон кислоталар (цитрат кислота) цикли ёки Кребс цикли деб аталадиган бўлди. Ўсимликлардан Кребс циклида иштирок этувчи барча оралиқ бирикмалар ва бу реакцияларни катализловчи фермент системалар топилган (40-расм).

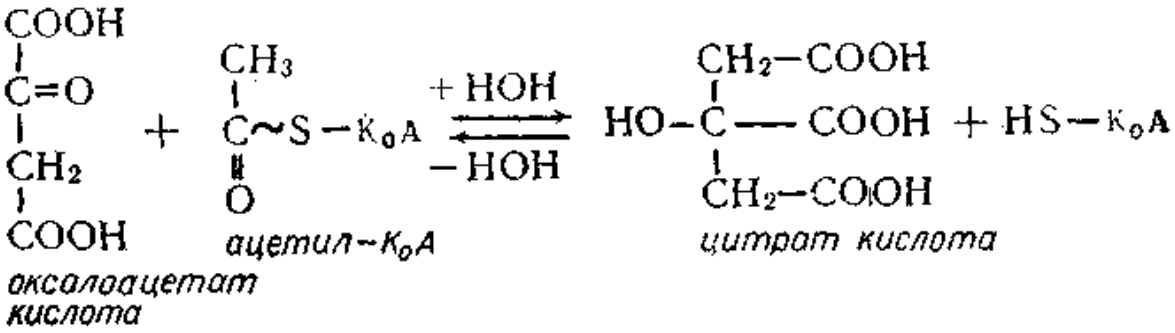
Кребс циклининг айрим реакциялари

Кребс циклининг биринчи босқичида ацетил-КоА оксалоацетат кислота билан ўзаро реакцияга киришиб, цитрат кислота ҳосил қилади. Бу реакцияни катализловчи фермент кристалл



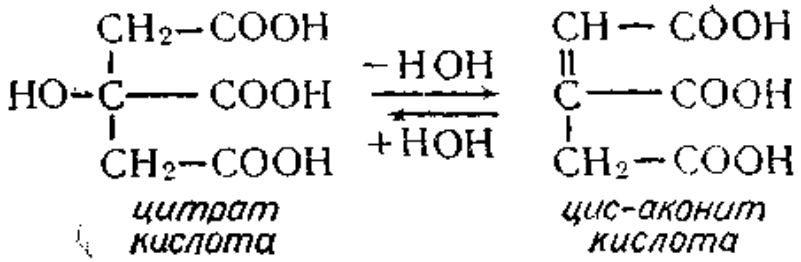
40-расм. Цитрат кислота цикли.

ҳолда ажратиб олинган бўлиб, конденсатловчи ёки *цитратсинтетаза* ферменти деб аталади. Реакция энергияни ютиш билан боради ва ацетил-КоА таркибидаги макроэргик боғда тўпланган энергия ҳисобига амалга ошади:

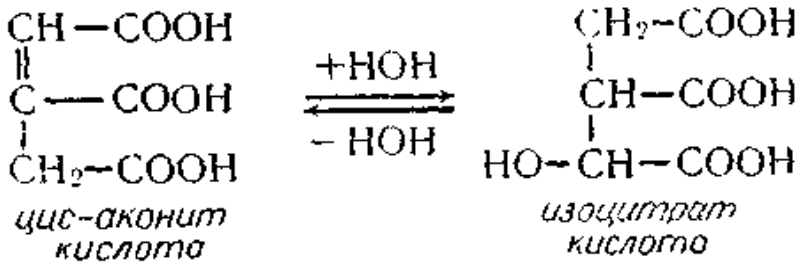


Бу реакция қайтар характерга эга бўлиб, унинг мувозанати ўнгга, яъни цитрат кислота ҳосил қилиш томонга силжиган бўлади. Цитрат кислота ҳалқанинг муҳим маҳсулотларидан бири ҳисобланади. Шунинг учун бу процесс *цитрат цикли* деб ҳам аталади.

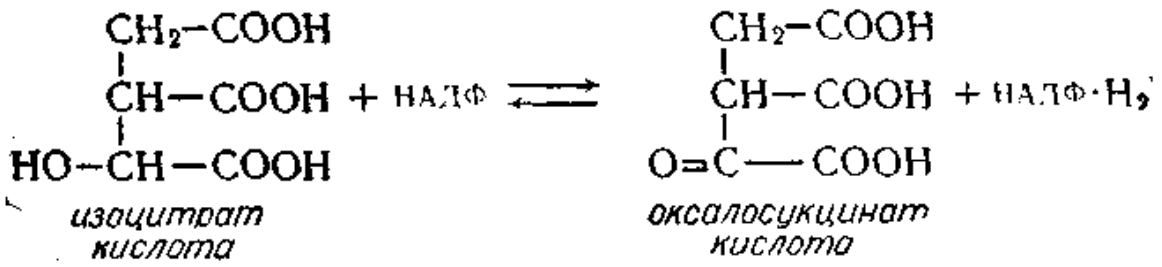
Навбатдаги рееакцияда ҳосил бўлган цитрат кислота дегидратацияланади ва цис-аконит кислота ҳосил қилади. Бу реакция аконитаза ферменти иштирокида катализланади:



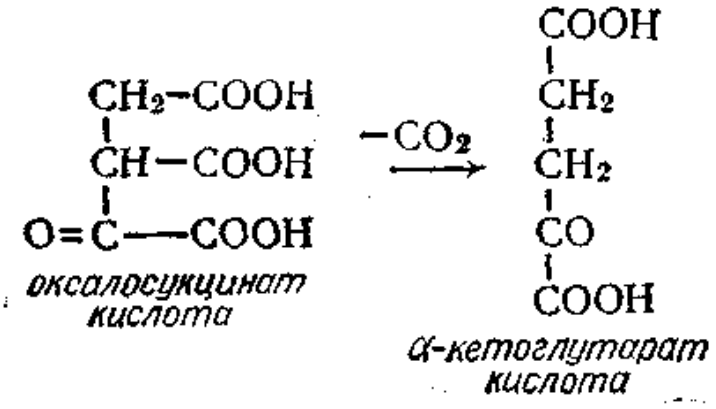
Қейинги реакцияда цис-аконит кислота яна бир молекула сув бириктириб, изолимон кислотага айланади. Бу реакция ҳам аконитаза ферменти иштирокида тезлашади:



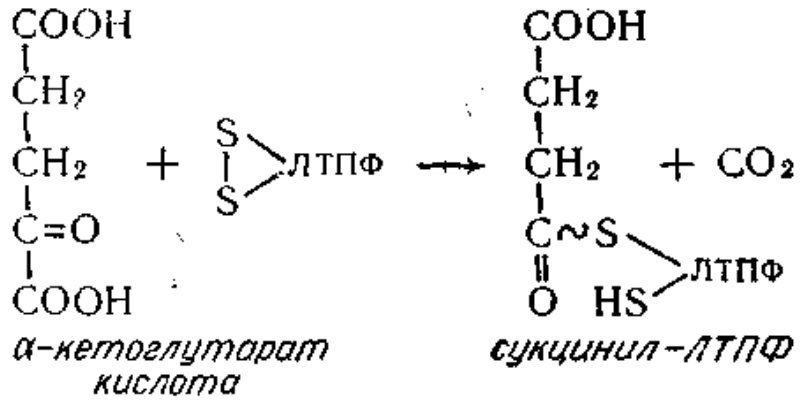
Навбатдаги реакцияда изоцитрат кислота дегидратацияга учраб, оксалосукцинат кислотага айланади. Бу реакция изоцитрат-дегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. Ферментнинг актив қисмини НАДФ ташкил қилади:



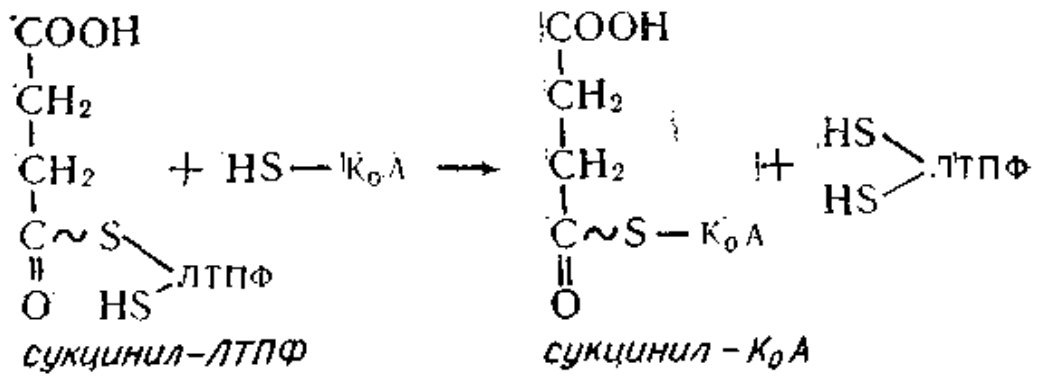
Кейинги реакцияда оксалосукцинат кислота декарбоксилланиб, α-кетоглутарат кислотага айланади:



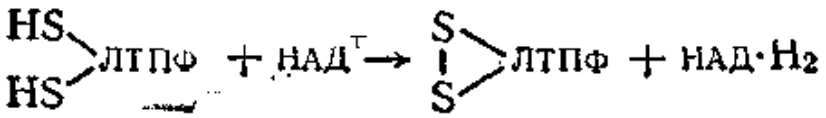
Юқоридаги реакция туфайли ҳосил бўлган α-кетоглутарат кислота яна декарбоксилланади. Бу процессе пируват кислотанинг оксидланиши билан борадиган декарбоксилланиш реакциясига ўхшаш бўлиб, бир неча босқичдан иборат. Бу реакцияда ҳам ферментнинг актив қисмини ЛТПФ, НАД, КоА ташкил қилади. Реакциянинг биринчи босқичида сукцинил-ЛТПФ ҳосил бўлади:



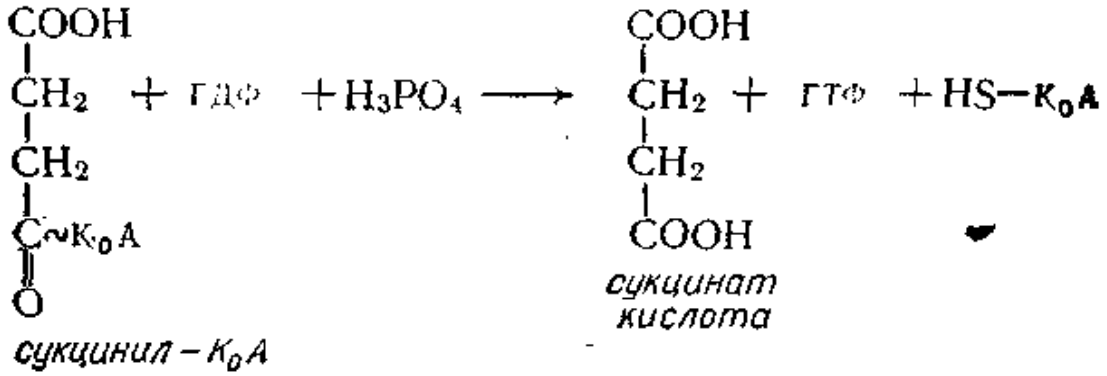
Навбатдаги реакцияда юқоридаги комплекс кофермент-А бирикма билан реакцияга киришади, бунда ЛТПФ қайтарилади ва сукцинил-КоА ҳосил бўлади:



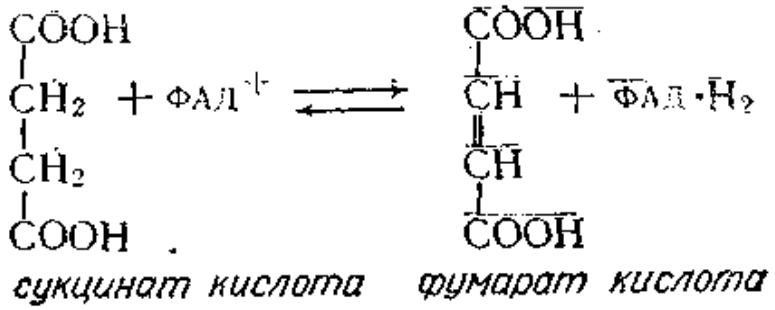
Кейинги реакцияда қайтарилган ЛТПФ *липоатдегидрогеназа* ферменти иштирокида оксидланади:



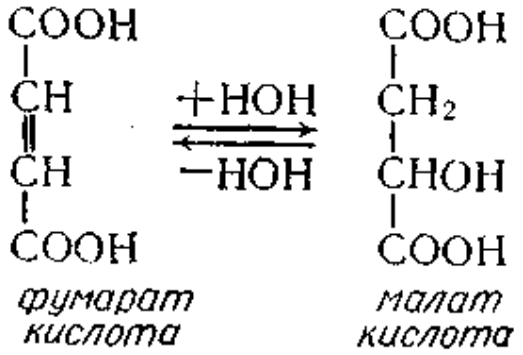
Энергияга бой бўлган сукцинил-КоА бир молекула фосфат кислота ва ГДФ билан реакцияга киришади. Реакция натижасида ГТФ ва сукцинат кислота ҳосил бўлади. Шу билан бирга кофермент-А қайтарилади:



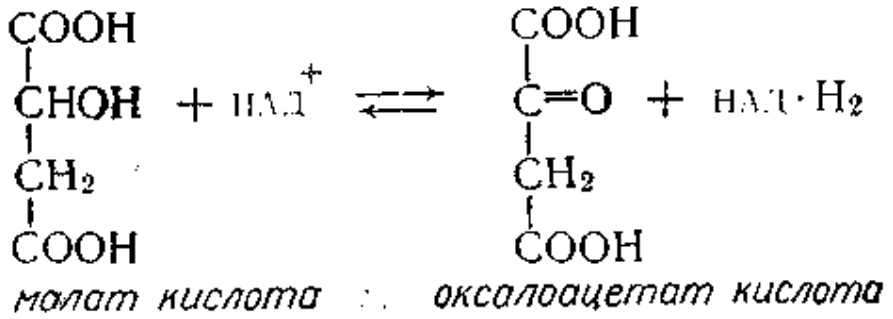
Сукцинат кислота оксидланиб, фумарат кислотага айланади. Бу реакция тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда жуда кўп тарқалган сукцинатдегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. Ферментнинг актив қисмини ФАД ташкил қилади.



Циклнинг навбатдаги реакциясида фумарат кислота бир молекула сув бириктириб, малат кислотага айланади. Бу реакция фумараза ферменти иштирокида тезлашади:



Ҳосил бўлган малат кислота малатдегидрогеназа ферменти иштирокида оксалоацетат кислотага айланади. Ферментнинг актив қисмини НАД ташкил қилади:



Шундай қилиб, юқорида кўриб ўтилган реакцияларда оксалоацетат кислотанинг янгидан ҳосил бўлишида ацетил қолдиқлар карбонат ангидрид билан сувгача парчаланади. Циклнинг ҳар бир айланишида бир молекула ацетил-КоА реакцияга киришиб, икки молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Демак, цикл тўхтовсиз ишлаб туриши учун ҳар вақт ацетил-КоА оксидланиб туриши керак.

Кребс цикли фақат углеводларни эмас, балки бошқа бирикмаларни ҳам оксидлашда актив иштирок этади. Липидларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган ёғ кислоталар оксидланиш реакцияси туфайли ацетил-КоА га айланади. Демак, ёғларнинг парчаланиши натижасида ажралиб чиқадиган энергия ҳам Кребс цикли орқали метаболик энергияга айланади. Оқсиллар парчаланишида ҳосил бўладиган аминокислоталарнинг алмашинуви натижасида, асосан глутамат, аспартат ва аланин аминокислоталар ҳосил бўлади. Буларнинг дезаминланиши натижасида ҳосил бўладиган кетокислоталар ҳам Кребс циклида тўлиқ оксидланади.

Циклнинг асосий функцияси ацетил-КоА ёки циклда иштирок этадиган бошқа бирикмаларни ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлган барча моддаларни карбонат ангидрид билан сувгача парчалаш эмас, балки шу моддаларда мужассамлашган химия-

вий энергияни АТФ молекуласи шаклида тўпланган метаболик энергияга айлантиришдан иборат. Кребс циклида бевосита энергияга бой бўлган бирикма — АТФ ҳосил бўлмайди. Цикл-нинг *оксидланиш реакцияларида*, асосан, қайтарилган коферментлар — НАД·H_2, НАДФ·H_2 ва ФАД·H_2 ҳосил бўлади. Кейинчалик бу бирикмалар электрон ўтказувчи система орқали эркин кислород ёрдамида оксидланиши туфайли уларда тўпланган энергия АТФ шаклидаги метаболик энергияга айланади.

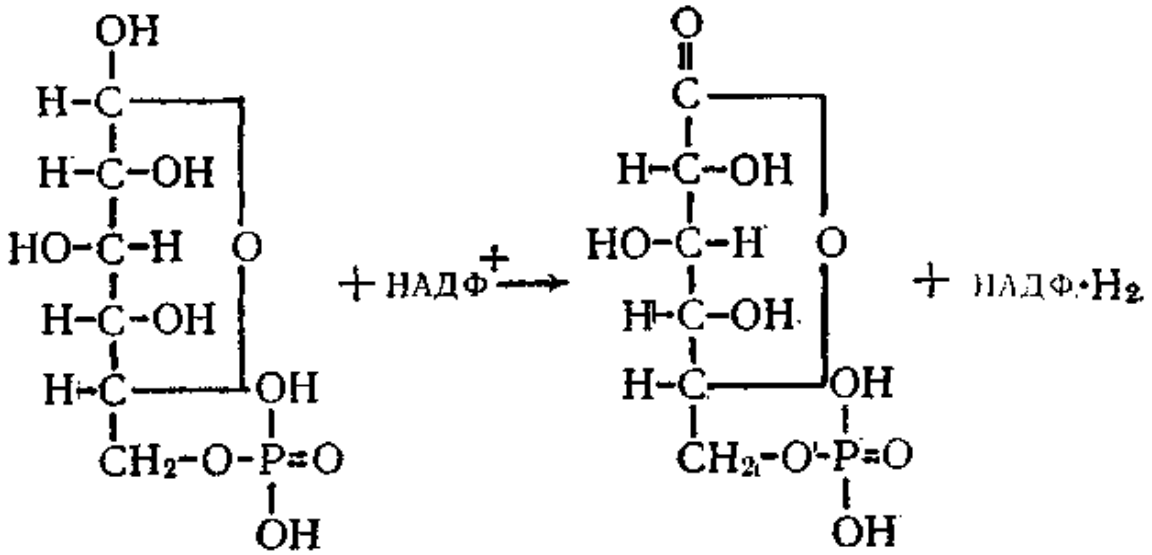
Кребс циклининг кўпгина оралиқ маҳсулотлари бир қатор синтетик реакцияларда иштирок этади. Аспартат, глутамат ва аланин аминокислоталар кетоглутарат, оксалоацетат ва пируват кислоталарнинг бевосита аминланиши ёки қайта аминланиши реакцияларида ҳосил бўлади. Юқорида келтирилган аминокислоталар бирламчи аминокислоталар бўлиб, кейинчалик улар оқсиллар синтезида иштирок этувчи барча аминокислоталарнинг ҳосил бўлишида иштирок этади. Шу билан бирга глутамат ва аспартат кислоталар пурин ҳамда примидин асосларини ҳосил қилишда ҳам актив иштирок этади. Бинобарин, нуклеин кислоталар биосинтези ҳам кўп жиҳатдан Кребс циклидаги маҳсулотларнинг алмашинувига боғлиқ. Ундан ташқари, ҳужайра ва тўқималар фаолиятида муҳим аҳамиятга эга бўлган порфирин ҳалқалар ҳосил бўлиши Кребс циклининг актив маҳсулоти ҳисобланган сукцинил-КоА орқали амалга ошади. Ҳужайра ва тўқималарда ёғлар синтезланиши ҳам Кребс цикли билан узвий равишда боғлиқ. Бинобарин, углеводлар, органик кислоталар, ёғлар, аминокислоталар ва оқсиллар ҳамда нуклеин кислоталар ўртасидаги ўзаро муносабат Кребс цикли орқали амалга ошади.

Глюкоза-6-фосфатнинг апотомик парчаланиши (пентозафосфат) цикли

Углеводларнинг гликолитик йўл билан пируват кислота ҳосил қилиб оксидланиши, уларнинг парчаланишидаги асосий йўл ҳисобланади. Шу билан бирга барча тирик организмларда, жумладан, юксак ўсимликларда ҳам гексозаларнинг яна бир муҳим йўл билан оксидланиши аниқланган. Бу йўл 30—40-йилларда совет олими В. А. Энгельгардт ва чет эл олимлари О. Варбург, Ф. Лиман, Ф. Диккенслар томонидан кашф этилган бўлиб, кўпинча углеводларнинг *бевосита оксидланиши* ёки *фосфоглюконат* йўл деб ҳам аталади.

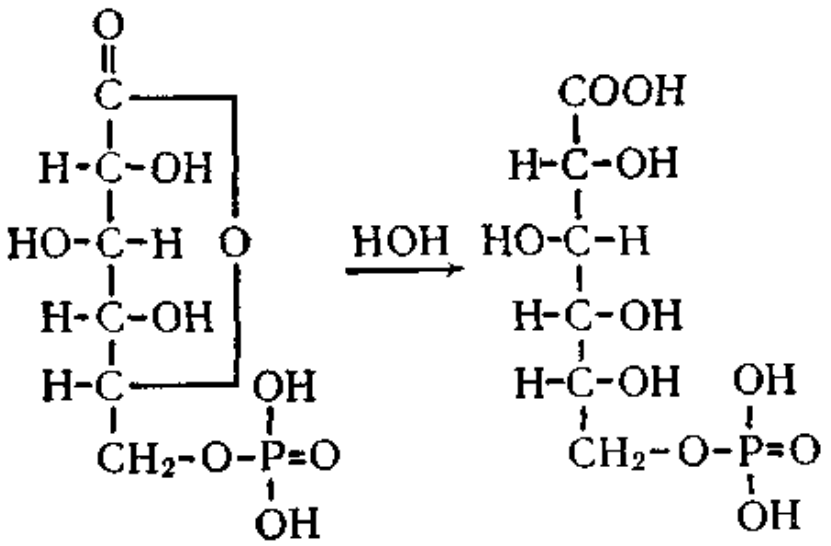
Пентозафосфат циклида ҳам, худди гликолизга ўхшаб, оксидланувчи бирламчи маҳсулот глюкоза-6-фосфат ҳисобланади. Бироқ бу циклда у фруктоза-6-фосфатга айланмайди ва АТФ ёрдамида иккинчи марта фосфорланмайди. Шу сабабли глюкоза-6-фосфат бевосита оксидланиш йўли билан парчаланади. Пентозафосфат цикли ҳам анча мураккаб процесс бўлиб, изчиллик билан борадиган бир қатор реакциялардан иборат.

Циклнинг биринчи босқичида глюкоза-6-фосфат оксидланиб, 6-фосфатглюколактон кислота ҳосил қилади. Бу реакцияни катализловчи глюкоза-6-фосфатдегидрогеназа ферменти ўсимликлар тўқимасида жуда кенг тарқалган бўлиб, моддалар алмашинуви процессида катта аҳамиятга эга. Ферментнинг актив қисмини НАДФ ташкил қилади:



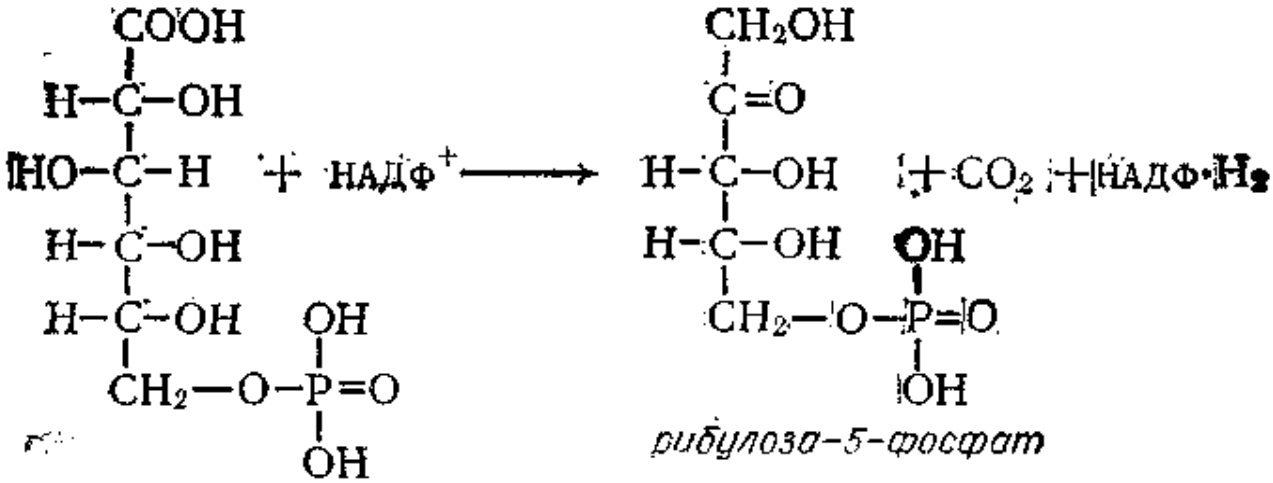
глюкоза-6-фосфат *6-фосфоглюколактон кислота*

6-фосфоглюколактон кислота глюколактоназа ферменти иштирокида гидролизланиб, 6-фосфоглюконат кислотага айланади:

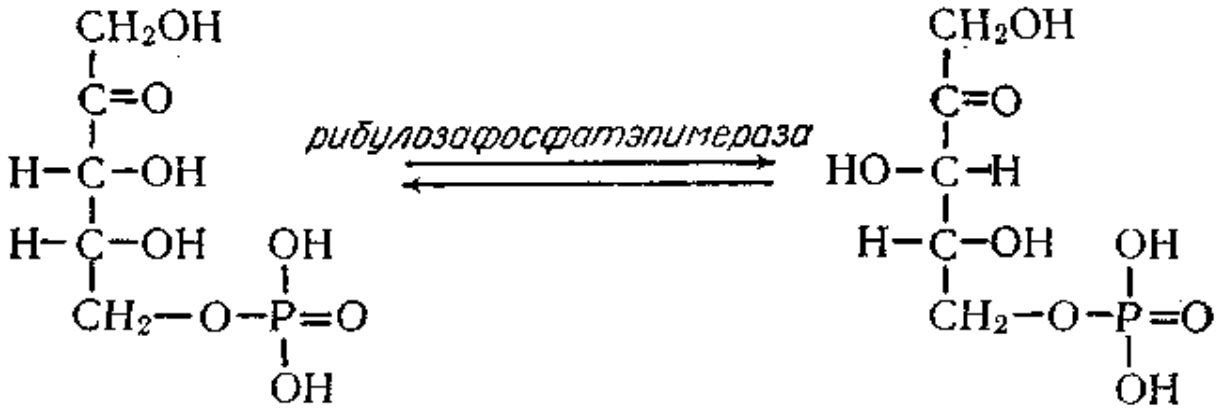


6-фосфоглюколактон *6-фосфоглюконат*

Кейинги реакцияда оксидланиш йўли билан борадиган декарбоксилланиш туфайли фосфоглюконат кислотадан пентозафосфат ҳосил бўлади. Реакция натижасида бир молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқади ва бир молекула НАДФ қайтарилади. Бу реакция фосфоглюконатдегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади:

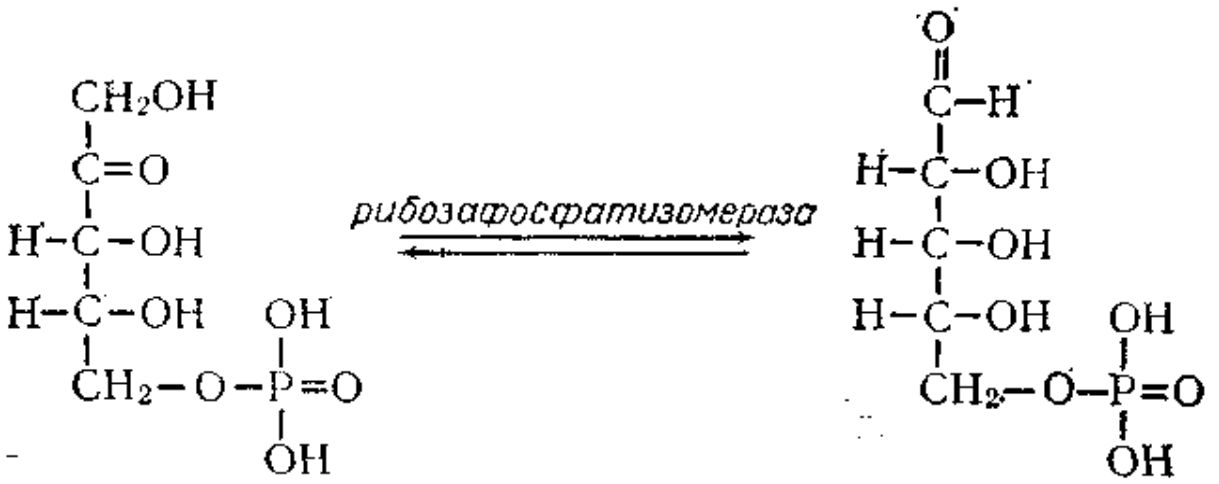


Навбатдаги реакцияда рибулоза-5-фосфат изомерланиб, қисман рибоза-5-фосфатга ва қисман ксилулоза-5-фосфатга айланади. Бу реакцияларнинг ҳар бири айрим-айрим фермент иштирокида катализланади:

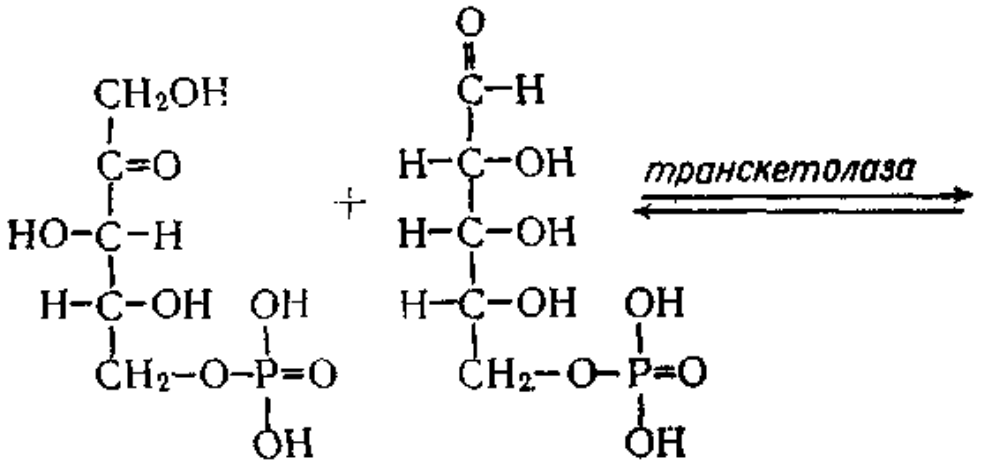


Фақат битта карбон атомидаги конфигурацияга қараб бирбиридан фарқ қиладиган шакарлар *эпимерлар* деб аталади.

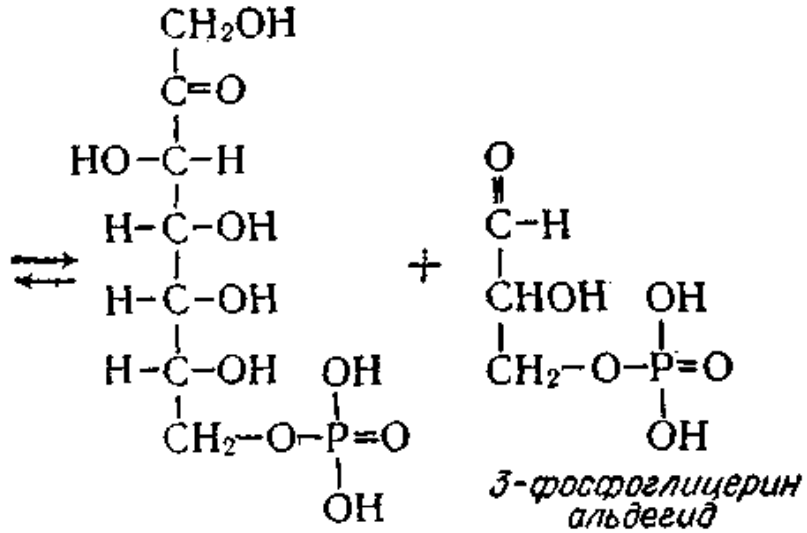
Эпимерларнинг ўзаро алмашинувини катализловчи ферментлар эса *эпимеразалар* дейилади:



Кейинги реакцияларда ксилулоза-5-фосфатнинг охирги иккита карбон атоми рибоза-5-фосфатга кўчади. Бу реакция транскетолаза ферменти иштирокида катализланади. Реакция натижасида седогептулоза-7-фосфат ва 3-фосфоглицерин альдегид ҳосил бўлади:



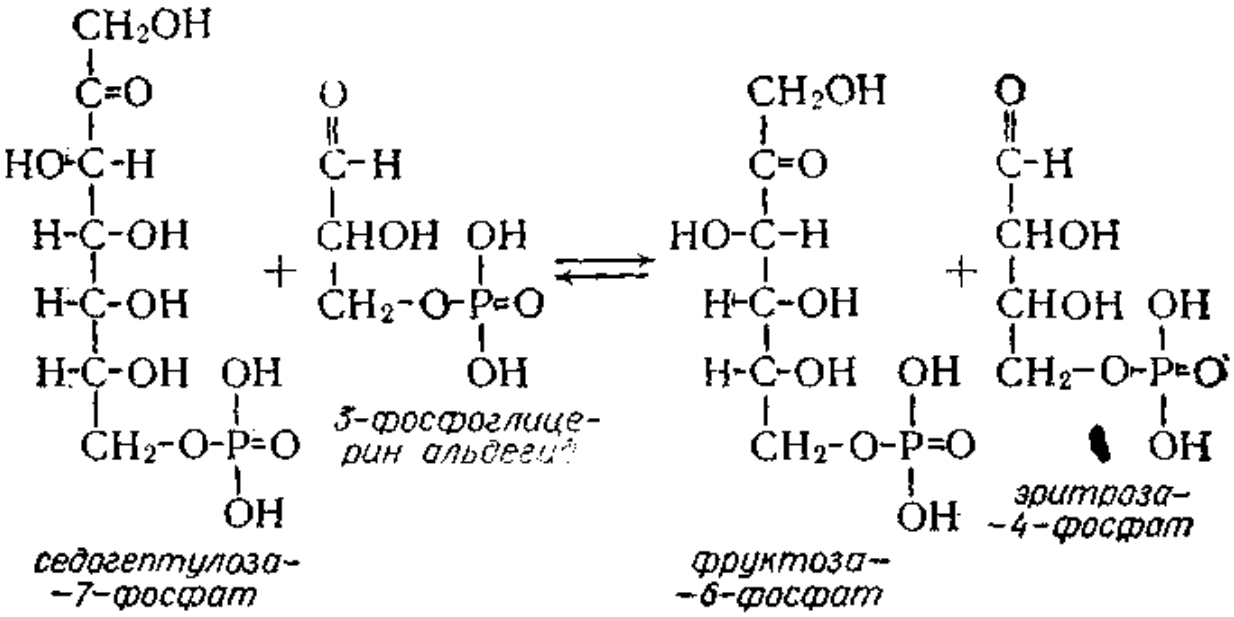
ксилулоза-5-фосфат рибоза-5-фосфат



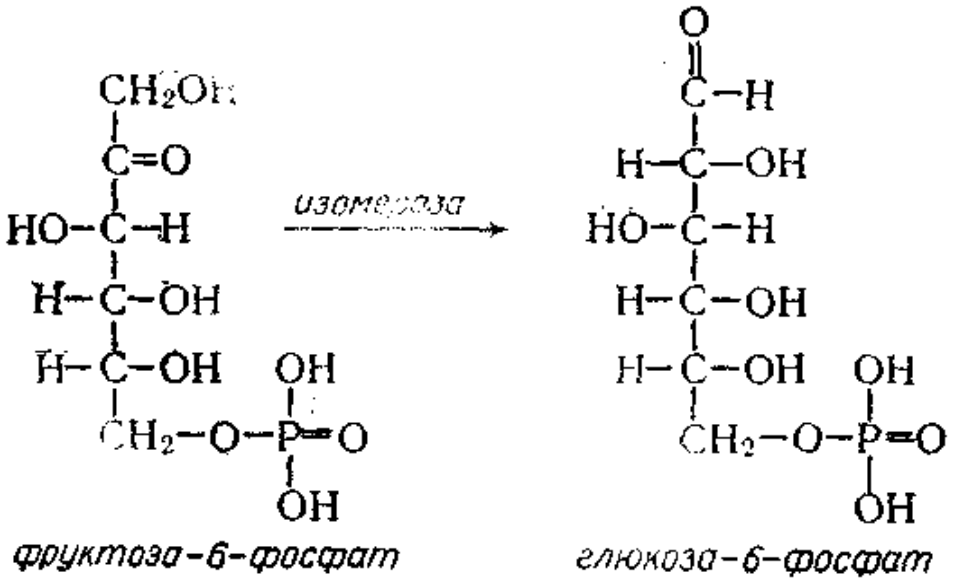
3-фосфоглицерин альдегид

седогептулоза-7-фосфат

Юқоридаги реакция натижасида ҳосил бўладиган бирикмалар ўзаро реакцияга киришади ва янги маҳсулотлар; фруктоза-6-фосфат ва эритроза-4-фосфат ҳосил бўлади:



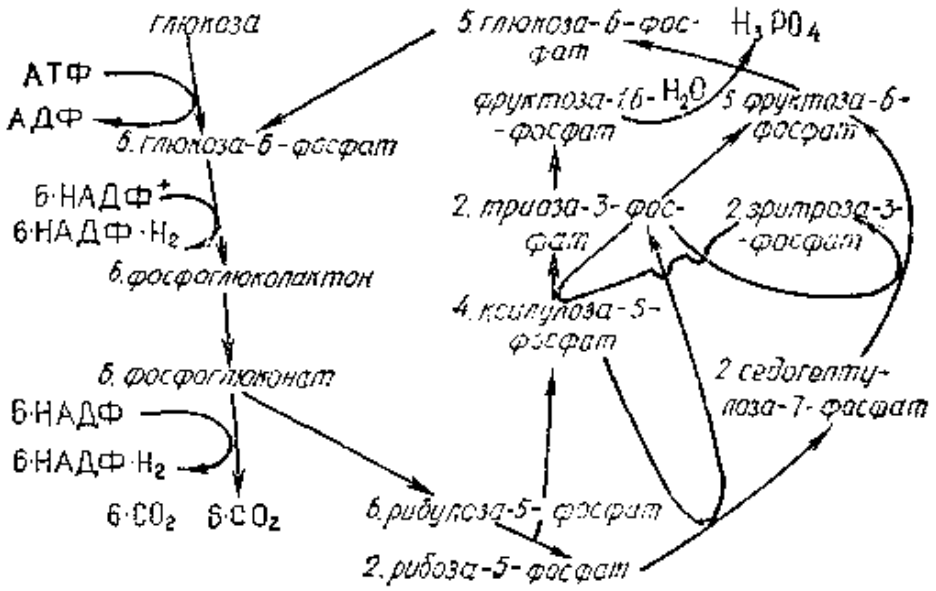
Ҳосил бўлган кенлулоза-5-фосфат эритроза-4-фосфат билан ўзаро реакцияга киришиб, яна фруктоза-6-фосфат ва 3 фосфоглицерин альдегид ҳосил қилади. Худди шунга ўхшаш бошқа яна бир қатор реакцияларда ҳам фруктоза-6-фосфат ҳосил бўлади. Масалан, икки молекула триозафосфат ўзаро реакцияга киришиши туфайли фруктоза-1, 6-дифосфат ҳосил бўлади. Бу бирикма фосфатаза ферменти иштирокида фруктоза-6-фосфатга айланади. Юқоридаги реакцияларда ҳосил бўлган фруктоза-6-фосфат изомерланиб, глюкоза-6-фосфат ҳосил қилади:



Агар пентозафосфат циклига олти молекула глюкоза-6-фосфат кирса, шундан фақат бир молекуласи карбонат ангидридгача тўлиқ парчаланади. Қолган тўрттаси шаклан ўзгарган ҳолда, яъни фруктоза-6-фосфат сифатида циклдан чиқади. Ундан ташқари икки молекула триозафосфат ҳосил бўлиб, улар

ҳам кейинчалик фруктоза-6-фосфатга айланади. Пентозафосфат циклининг схемаси 41-расмда яққол ифодаланган. Умумий реакцияси қуйидагича ифодаланади:

$$6\,\text{глюкоза-6-фосфат} + 12\,\text{НАДФ} \longrightarrow 6\,CO_2 + 12\,\text{НАДФ}\cdot H_2 + H_3PO_4 + 5\text{-глюкоза-6-фосфат}$$



41-расм. Пентозафосфат циклининг схемаси.

Бинобарин, олти молекула глюкоза-6-фосфатдан бир молекуласи 6 CO_2 гача тўлиқ оксидланар экан, бунда 12 НАДФ·H_2 қайтарилади. Кейинчалик, қайтарилган кофакторлар нафас олиш процессида оксидланиб, ўзидаги энергияни АТФ ҳосил қилишга сарфлайди. Бир молекула НАДФ·H_2 электрон ўтказувчи система орқали оксидланганда, уч молекула АТФ синтезланади. Демак, глюкоза-6-фосфат пентозафосфат цикли орқали оксидланганда ажралиб чиқадиган энергия 36 молекула АТФ ни ташкил қилади (12 НАДФ·H_2×336). Шундай қилиб, углеводларнинг ҳар иккала йўлда оксидланишида ҳам тахминан бир хил энергия ажралиб чиқар экан.

Пентозафосфат циклида ҳосил бўладиган оралиқ маҳсулотлар моддалар алмашинувининг бошқа томонлари билан чамбарчас боғлиқдир. Чунки бу процессда ҳосил бўладиган пентозалар тирик организмларда фавқулодда муҳим аҳамиятга эга бўлган бирикмалар — нуклеин кислоталар ҳосил бўлишида актив иштирок этади. Ундан ташқари, циклда ҳосил бўладиган рибулоза-5-фосфат қоронғида борадиган фотосинтез реакцияларида ҳам иштирок этади. Бу бирикмалар карбонат ангидриднинг акцептори ҳисобланади.

Пентозафосфат цикли ўсимликларда кўп тарқалган. Бу процессларни катализловчи барча ферментлар ўсимликлардан топилган. Шу билан бирга циклнинг барча оралиқ маҳсулотлари ҳам ажратиб олинган.

X боб. БИОЛОГИК ОКСИДЛАНИШ

Юксак ўсимликларда содир бўладиган барча синтез реакцияларини энергия билан таъминлайдиган муҳим манбалардан бири уларнинг аэроб, яъни кислородли нафас олишидир. Бу процессда кислород ёрдамида мураккаб органик бирикмалар оксидланиши туфайли кўп миқдорда энергия ажралиб чиқади. Маълумки, ўсимликларнинг махсус нафас олиш органлари бўлмайди, улар тўқима ёки ҳужайралари орқали нафас олади. Ҳужайра ва тўқималарда мураккаб органик бирикмалар махсус фермент-системалар иштирокида кислород ёрдамида оксидланиб, сув билан карбонат ангидридгача парчаланиши *биологик оксидланиш* деб аталади.

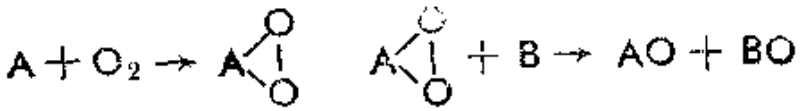
Тирик организмларда борадиган оксидланиш реакцияларини дастлаб XVIII асрнинг охирларида француз олими Лавуазье ўрганган. У оддий ва миқдорий жиҳатдан асосли бўлган бир қатор тажрибаларида нафас олиш ва ёниш процесслари нинг ўхшашлигини исботлаб берган. Нафас олишда ҳам, худди ёниш процессидагидек, ҳаводан кислород ютилади ва бир вақтнинг ўзида карбонат ангидрид ажралиб чиқади.

Лавуазье ўз тажрибаларига асосланиб, нафас олиш жуда ҳам секинлик билан борадиган ёнишдир, деган хулосага келган. Шуни таъкидлаб ўтиш керакки, нафас олиш билан ёниш процессларининг ўхшашлигини фақат реакцияга киришувчи моддаларни ва реакция охирида ҳосил бўладиган маҳсулотларни ҳамда ажралиб чиққан энергияни ҳисоблаш йўли билан кузатиш мумкин. Аммо тирик организмларда углеводлар, ёғлар, оқсиллар ва бошқа органик бирикмаларнинг «ёниши» сувли муҳитда ва нисбатан паст температурада бориши нафас олиш процессининг қандайдир ўзига хос бўлган томонлари мавжуд эканлигидан далолат беради. Организмдан ташқарида, худди шундай шароитда, юқорида қайд қилинган органик моддалар ҳаводаги молекуляр кислород билан деярли реакцияга киришмайди. Бу эса тирик организмларда ҳаводаги инерт ҳолатдаги молекуляр кислородни органик бирикмалар-

ни оксидлаш хусусиятига эга бўлган актив ҳолатга айлантирувчи қандайдир механизмлар мавжуд деб тахмин қилишга асос бўлди. Шу муносабат билан ўтган асрдаёқ оксидланиш процессида молекуляр кислород актив ҳолатга келишини тушунтирувчи бир қатор назариялар пайдо бўлган. Булардан совет олими А. Н. Бахнинг пероксид назарияси алоҳида аҳамиятга эга.

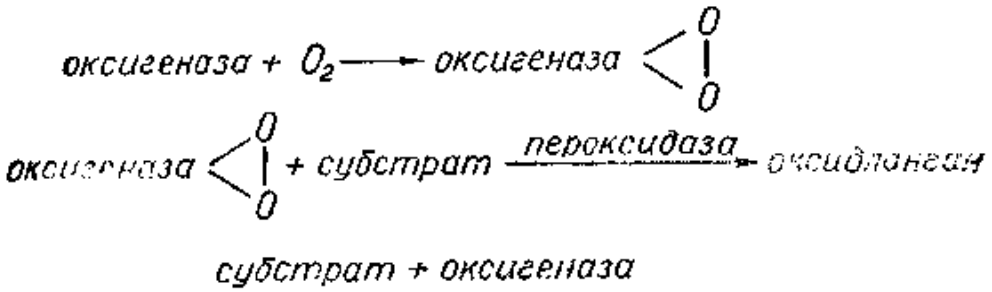
А. Н. БАХНИНГ ПЕРОКСИД НАЗАРИЯСИ

Бу назарияга кўра, тирик организмлардаги оксидланиш процессларида пероксид бирикмалар муҳим аҳамиятга эга. А. Н. Бах фикрича, атмосферадаги инерт ҳолатдаги молекуляр кислород оксидланувчи моддалар билан реакцияга киришиши учун таркибидаги қўш боғнинг фақат биттаси узилиши кифоя қилади. Осонлик билан оксидланувчи моддаларнинг молекуляр кислород билан тўқнашуви натижасида кислород таркибидаги битта боғ узилиб, оксидланаётган модда билан бирикади. Шундай йўл билан ҳосил бўлган пероксид таркибидаги кислород кучсиз боғ орқали бирикканлиги сабабли у актив ҳолатда бўлади ва молекуляр кислород таъсирида оксидланмайдиган моддаларни оксидлаш учун фойдаланиш мумкин бўлади. Пероксид назариясини схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:



А — осонлик билан оксидланувчи модда; *В* — молекуляр кислород ёрдамида оксидланмайдиган модда.

Бинобарин, пероксидлар ҳосил қилиш хусусиятига эга бўлган моддалар активланган кислородни бошқа моддаларга узатиши мумкин. Кейинчалик Бах пероксид назариясига асосланиб, биологик оксидланиш механизмларини ҳам тушунтириб берди. Биологик оксидланиш процессида молекуляр кислород осонлик билан оксидланувчи тўйинмаган органик бирикмалар билан реакцияга киришиб, пероксидлар ҳосил қилади. Бу моддаларни Бах *оксигеназалар* деб атаган. Оксигеназаларга ўсимликлар тўқимасида кўп тарқалган турли-туман химиявий бирикмалар, жумладан, полифеноллар, фосфатидлар, терпенлар, ёғлар ва бошқа моддалар киради. Оксигеназалардаги активлашган кислород оксидланаётган субстратга кўчади. Бах фикрича, бу процессда пероксидаза ферменти муҳим аҳамиятга эга бўлиб, оксигеназадаги активлашган кислород субстратга шу фермент ёрдамида кўчади. Биологик оксидланиш механизмини оксигеназа ва пероксидаза ферментлари ёрдамида қуйидагича ифодалаш мумкин:



Бахнинг пероксид назарияси ўсимликларда содир бўладиган бир қатор оксидланиш процесслари механизмини тушунтиришга имкон берди. Пероксид назариясининг муҳим томони шундаки, бу процесс бир қатор ферментатив реакциялар иштирокида амалга ошади. Шундай қилиб, Бах назарияси бўйича биологик оксидланиш реакцияларида кислородни актив ҳолга келтириш муҳим аҳамиятга эга.

Бироқ бу назарияни анаэроб, яъни кислородсиз нафас олиш процессининг механизмини тушунтириб бера олмади. Бу масала кейинчалик В. И. Палладин ишларида ривожлантирилди.

В. И. ПАЛЛАДИННИНГ НАФАС ОЛИШ НАЗАРИЯСИ

Биологик оксидланиш процесси механизмини ўрганишда, айниқса, рус олими В. И. Палладиннинг ишлари муҳим аҳамиятга эга бўлди. У ўсимликлар оламида *нафас олиш пигментлари* ёки *хромогенлар* деб аталадиган, ароматик табиатга эга бўлган бирикмалар кўп тарқалганлигини аниқлаган. Палладиннинг янги назариясига кўра, хромогенлар молекуляр кислороднинг оксидланаётган субстратга кўчишини таъминламайди, балки бу субстратдаги водородни ўзига бириктириб олади ва кейинчалик уларни молекуляр кислородга узатади. Буни схема равишда қуйидаги тенгламалар билан ифодалаш мумкин:

$$1.\ C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 12R = 6CO_2 + 12RH_2$$

$$2.\ 12RH_2 + 6O_2 = 12R + 12H_2O$$

Бу реакцияларнинг биринчи нафас олиш процессининг анаэроб, иккинчиси аэроб босқичини ифодалайди. Биринчи реакциядан маълум бўлишича, нафас олишнинг анаэроб босқичида молекуляр кислород иштирок этмайди. Бу реакцияда дегидрогеназа ферментлари иштирокида субстратдан водород атомларини қабул қилиб олувчи хромогенлар (RH_2) катта аҳамиятга эга. Иккинчи реакцияда молекуляр кислород иштирок этиб, хромогенларни нафас олиш ферментлари (R) гача оксидлайди ва улар яна водород атомларининг акцептори сифатида намоён бўлади. Демак, Палладин назариясига кўра, биологик оксидланиш процессида кислороднинг субстратга бирикиши эмас, балки субстратдан водород атомларининг ажралиши, яъни уларнинг активлашиши муҳим аҳамиятга эга.

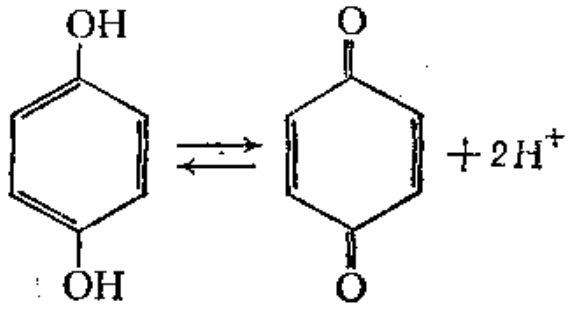
Шундай қилиб, биологик оксидланиш тўғрисидаги ҳозирги замон тушунчалари Палладиннинг водородни активлаштириш назарияси билан Бахнинг кислородни активлаштириш назариясига асосланган. Бу назариялар кейинчалик Х. Виланд, О. Варбург, Д. Кейлин, Тунберг ва бошқа олимларнинг ишларида янада ривожлантирилди.

ОКСИДЛАНИШНИНГ МОҲИЯТИ

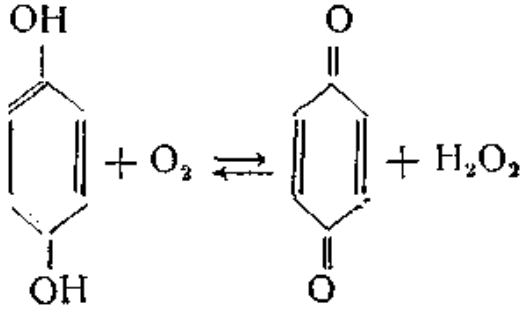
Оксидланиш-қайтарилиш реакциялари учун хос бўлган асосий хусусият электронларнинг кўчишидир. Моддалар оксидланганда таркибидан электрон ажралади, қайтарилганда эса электрон бириктириб олади. Баъзи оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида электрон ажралиши, водород атомини ажратиш йўли билан амалга ошади. Оксидланиш реакцияси ҳар вақт қайтарилиш реакцияси билан боғлиқ бўлиб, бу процесс қайтар характерга эга. Чунки бундай реакцияларда оксидланувчи моддадан *ажралган электрон қайтарилаётган моддага* кўчади. Оксидланиш процессига қуйидаги химиявий реакцияларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин:

1. Водород атомларининг ажралиши ёки дегидрогенланиш реакцияси:

$$RH_2 + A \longrightarrow R + AH_2 \quad \text{ёки}$$



2. Акцепторлик вазифасини бажарувчи кислород иштирокида борадиган реакциялар:



3. Баъзи металл атомлари электронларининг бевосита ажралиши билан борадиган реакциялар:

$$Cu \longrightarrow Cu^{+} + e^{-}$$

$$Fe^{++} \longrightarrow Fe^{+++} + e^{-}$$

$$Mn \longrightarrow Mn^{++} + 2e^{-}$$

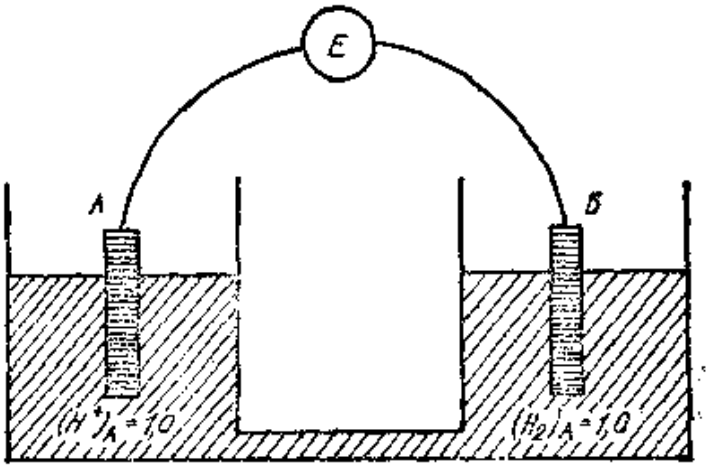
Электрон берувчи моддалар *донор*, қабул қилувчи моддалар *акцептор* деб аталади. Донор билан акцептор биргаликда *оксидланиш-қайтарилиш системасини тишкил* этади. Ҳар қандай оксидланиш-қайтарилиш системаси ўз потенциали қийматига кўра, оксидловчи ёки қайтарувчи сифатида намоён бўлади.

ОКСИДЛАНИШ-ҚАЙТАРИЛИШ ПОТЕНЦИАЛИ

Оксидланиш-қайтарилиш системасига эга бўлган, яъни оксидланиш-қайтарилиш реакциялари амалга ошадиган муҳитда, албатта, электронлар кучланиши (электронларнинг бир моддадан иккинчи моддага кўчиши) мавжуд бўлади. Ана шу кучланишни миқдор жиҳатдан ифодаловчи катталик системанинг *оксидланиш-қайтарилиш потенциали* деб аталади. Оксидланиш-қайтарилиш потенциали системанинг электр потенциали бўлганлиги учун уни электрометрик усулда ўлчаш мумкин. Оксидланиш-қайтарилиш системалари потенциалини аниқлашда, одатда, стандарт сифатида потенциали нолга тенг бўлган нормал водород электродидан фойдаланилади. Газсимон водород (H_2) бир атмосфера босим остида концентрацияси 1,0М (pH=0) тенг бўлган H^+ ионлари билан мувозанатда бўлгандаги водород электродларининг потенциали шартли равишда нолга тенг деб қабул қилинган. Ҳар қандай электроднинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалини (нормал водород электродига нисбатан) 42-расмдаги схемада кўрсатилгандек аниқлаш мумкин.

Электродлар ўртасидаги потенциаллар фарқи потенциометр асбобида ўлчаниб, *вольт билан ифодаланади*. Водород электроди билан ҳар қандай электроднинг оксидланиш-қайтарилиш потенциали ўртасидаги фарқ Нернст формуласи бўйича аниқланади.

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



42-расм. Нормал водород электроднинг схемаси.

Бунда: E—оксидланиш-қайтарилиш потенциали; E_0—стандарт потенциал; R—газ доимийлиги (1,98 кал/моль С°); T—абсолют температура (К°); n—кўчаётган электронлар сони; F—фарадей сони (96500 кулонга тенг); $C_{оксид.}$—оксидланган модданинг концентрацияси; $C_{қайтар.}$—қайтарилган модданинг концентрацияси; 16-жадвалда ўсимликлар нафас олиши процессида иштирок этадиган баъзи муҳим оксидланиш-қайтарилиш системаларининг нормал потенциаллари келтирилган. Нормал оксидланиш-қайтарилиш потенциалларининг қиймати кўпинча pH=0 да эмас, балки pH=7 да аниқланади. Бундай потенциаллар E_0 билан ифодаланади. Водород ионларининг бирикиши ёки ажралиши билан борадиган оксидланиш-қайтарилиш реакцияларининг электродли потенциаллари муҳит pH га боғлиқ бўлади. Масалан, водород электроднинг потенциали pH=0 га тенг бўлганда $E_0=0$ бўлади. pH=7 да эса $E_0=0{,}42$ га тенг. Чунки $E_0=0$ бўлганда Нернст формуласи қуйидагича кўринишда ифодаланади:

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

30° да $2{,}3\cdot R\,T/n\cdot F$ нинг қиймати 0,06 га ($n=1$) тенг бўлади. Бинобарин, pH=7 учун $E_0=0{,}06\times7=0{,}42$ $в$ га тенг эканлиги ўз-ўзидан маълум.

16-жадвал

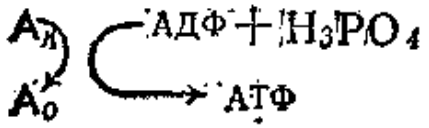
Энг муҳим оксидланиш-қайтарилиш системаларининг нормал потенциали (E_0, pH=7)

Оксидланиш-қайтарилиш системаси	E_0, $в$
Водород электроди	0,420
НАДФ·H_2/НАДФ$^+$	—0,324
НАД·H_2/НАД$^+$	—0,320
Малат/оксалоацетат	—0,160
ФМH_2/ФМН$^+$	—0,122
Флавопротеид қайт./оксид.	—0,060
Цитохром *в* қайт./оксид.	—0,040
Сукцинат/фумарат	—0,03
Цитохром *с* қайт./оксид.	+0,260
Цитохром *а* қайт./оксид.	+0,290
Сув/кислород	+0,810

Оксидланиш-қайтарилиш системаларининг потенциал қиймати электрон оқимининг йўналишини ифодалайди. Қуйидаги жадвалдан маълум бўлишича, кислород энг катта мусбат потенциал қийматга эга бўлиб, ўзидан юқорида турган барча моддаларни оксидлайди.

ОКСИДЛАНИШ ВА ФОСФОРЛАНИШ

Нафас олиш процессида юқори энергетик потенциалга ва қайтарувчилик хусусиятига эга бўлган ҳар хил мураккаб органик бирикмаларнинг оксидланиши натижасида уларда мужассамлашган химиявий энергия ажралиб чиқади. Бу энергиянинг бир қисми иссиқлик энергияси сифатида тарқалиб кетса, қолган қисми махсус бирикмаларнинг фосфорланиши туфайли уларда метаболик энергия сифатида тўпланади. Оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланиш процессида оксидланиш реакциясининг энергияси ҳисобига АДФ фосфорланиб, АТФ га айланади. Оксидланиш билан фосфорланиш процесслари орасида ўзаро боғланиш мавжудлигини 1930 йилда акад. В. А. Энгельгардт кашф этган. Бу процессни схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

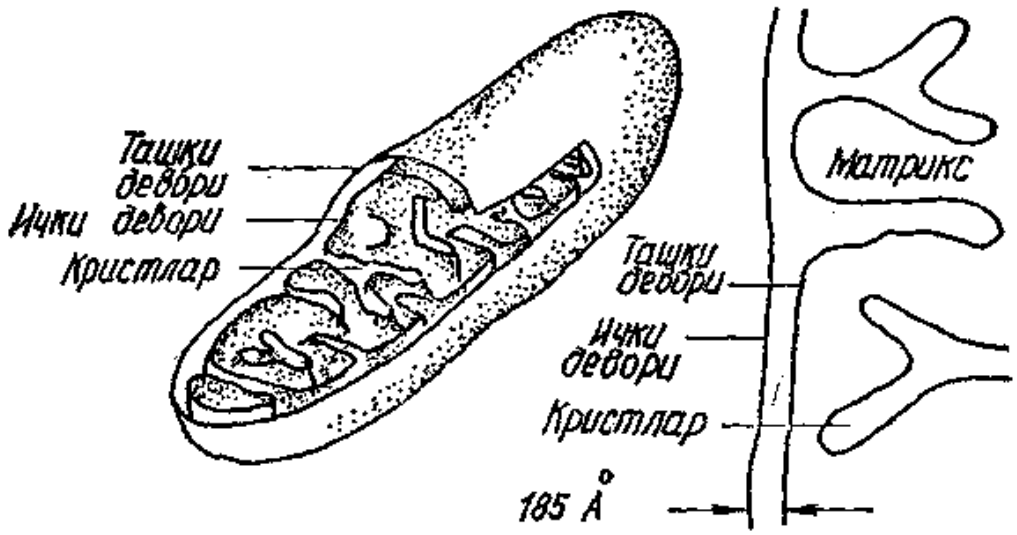


Бунда: $A_к$—реакцияга киришаётган моддaнинг қайтарилган шакли; $A_о$—шу моддaнинг оксидланган шакли.

Оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланиш реакцияларида қайтарилган модда ёки водород атомининг донори сифатида бир неча хил табиий бирикмалар иштирок этиши мумкин. Ана шу қайтарилган моддaнинг табиатига қараб, оксидланиш ва фосфорланиш икки асосий типга бўлинади. Булардан қайтарилган модда (схемадаги $A_к$) вазифасини маълум метаболитлар, яъни тегишли оксидланиш ферментларининг субстратлари бажарганлиги учун бу процесс *субстрат фосфорланиш* деб аталади. Субстрат фосфорланишда қайтарилган модда сифатида 3-фосфоглицерат альдегид, пируват ҳамда кетоглутарат кислоталар иштирок этади. Тирик организмларни энергия билан таъминлашда субстрат фосфорланишнинг аҳамияти унча катта бўлмасада, кислородсиз шароитда бу процесснинг аҳамияти катта. Субстрат фосфорланиш мембрана системалар билан боғлиқ бўлмаганлиги учун уни тегишли ферментлар, субстратлар ва коферментларни тутувчи гомоген эритмаларда кузатиш мумкин. Шу сабабли бу процессни катализловчи фермент системалар ҳужайраларнинг эрувчан қисмида жойлашган, деб ҳисобланади.

Оксидланиш ва фосфорланишнинг иккинчи типида бевосита нафас олиш занжирида иштирок этувчи фермент ёки унинг коферменти қайтарилган модда вазифасини бажарганлиги учун бу процесс нафас олиш занжиридаги фосфорланиш ёки қисқача қилиб *оксидатив фосфорланиши* деб аталади. Бу процесс бирмунча мураккаб бўлиб, ҳужайраларнинг махсус структураларида, яъни митохондрийларда содир бўлади. Қуйида митохондрий билан қисқача танишамиз.

Митохондрий (грекча митос — ип, хондрий — донадор демак) аэроб нафас оладиган барча ҳужайраларнинг, жумладан, ўсимликлар ҳужайрасининг цитоплазмасида жойлашган мураккаб органоид бўлиб, у донадор ёки ипсимон шаклда. У кўпгина ҳайвонлар ва ўсимликлар тўқимасидан ажратиб олиниб пухта ўрганилган. Митохондрийларнинг йирик-майдалиги, шакли ўзгарувчан бўлиб, одатда, ўз функционал ҳолатига, ҳужайраларнинг турига, ажратиб олиш ва фиксация қилиш усулларига боғлиқ. Ўсимликлардан ажратиб олинадиган митохондрийлар кўпинча юмалоқ ёки сфера шаклда бўлади (43-расм). Ўсимликлар ҳужайрасида митохондрийлар сони бирмунча кам бўлиб, 15—20 тадан 100—200 тагача етади. Уларнинг ички тузилиши электрон микроскопда тўлиқ ўрганилган.



43-расм. Митохондрийнинг схематик тузилиши.

Ҳар бир митохондрий иккита мембранадан ташкил топган. Булардан бири уни ташқи томондан ўраб олган ташқи мембрана бўлса, иккинчиси унинг бўшлиғида жуда кўп қатлам ҳосил қилувчи ва *кристлар деб* аталадиган ички мембранадир. Митохондрий бўшлиғи *матрикс* деб аталадиган қуюқ модда билан тўла бўлади. Митохондрийнинг иккала мембранаси ҳам худди элементар мембранага ўхшаб, ҳар томондан оқсил молекулалари билан ўралган икки қават липид қатламдан иборат. Митохондрийларда 30% липидлар ва 50% оқсил моддалар бўлади.

Бир қатор усулларни қўллаш туфайли митохондрийлардаги фермент системаларнинг жойлашиши аниқланган. Ҳар бир митохондрийнинг ташқи мембранасида моноаминооксидаза, ацил-КоА-синтетаза ва бошқа ферментлар бўлади. Ички мем-

оранасида эса нафас олиш занжирининг компонентлари ва оксидатив фосфорланиш процессида иштирок этадиган фермент системалар мужассамлашган. Флавопротеидлар, цитохромлар ҳамда АТФ синтетаза ферментлари шулар жумласидан бўлиб, ички мембранадаги оқсилларнинг 25%ни ташкил этади. Ички мембранадаги умумий оқсилнинг қолган қисми ферментатив активликка эга эмас, у мембрананинг липидлари билан биргаликда структура функцияларини бажаради. Кребс цикли ва ёғ кислоталарнинг оксидланиши билан боғлиқ бўлган фермент системалар асосан матриксда учрайди.

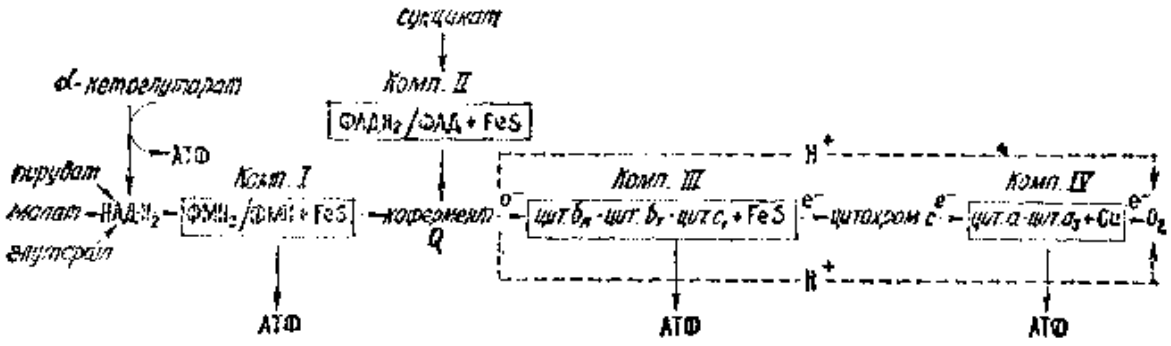
Кейинги йилларда митохондрийларнинг ички мембранасида махсус элементар заррачалар мавжудлиги аниқланган. Улар электронларни кучайтирувчи системалар ферментларидан иборат бўлиб, маълум моляр нисбатдаги НАД·H_2 дегидрогенеза, флавопротеидлар, b, c_1, c, a ва a_3 цитохромларни ўз ичига олади. Бу заррачаларда ферментлар маълум тартибда жойлашган бўлиб, электронларнинг бир ферментдан иккинчисига ва энг охирида кислородга узатилишини таъминлайди. *Нафас олиш ансамбллари* деб аталадиган элементар заррачалар митохондрийнинг юзаси бўйлаб бир текис жойлашган. Митохондрийларнинг нафас олиш интенсивлиги улар таркибидаги нафас олиш ансамбларининг сонига боғлиқ бўлади.

Ўсимликлар митохондрийсини биринчи марта 1951 йилда Боннер учаётган мош майсаларидан ажратиб олган. Ҳозир ўсимликлар митохондрийсини ажратиб олишнинг бир қанча стандарт усуллари борлигига қарамай, кўп ўсимликлардан, жумладан, ғўзадан функционал жиҳатдан актив бўлган митохондрийларни ажратиб олиш бирмунча қийин. Чунки ғўза таркибида госсипол ва шунга ўхшаш фенол бирикмалар миқдори кўп бўлиб, улар актив митохондрийларни ажратиб олишга халақит беради.

НАФАС ОЛИШ ЗАНЖИРИ

Ҳужайрада кечадиган нафас олиш процессининг моҳияти қайтарилган субстратдан ажралган водород атомларини (электронларни) бир қатор оксидланиш-қайтарилиш ферментлари ёрдамида кислородга узатиб, сув ҳосил қилишдан иборат. Бу процессни катализловчи, маълум тартибда мунтазам равишда жойлашган ферментлар тўплами нафас *олиш занжири* деб аталади. Ҳозир ўсимликлар митохондрийси нафас олиш занжирининг асосий компонентлари тўлиқ аниқланган. Бу компонентларга НАД-дегидрогеназа, флавопротеид, иккита цитохром c, учта цитохром b ва цитохром a_2 киради. Нафас олиш занжиридаги компонентларни шартли равишда икки қисмга бўлиш мумкин. Буларнинг бир қисми водород атомларини кўчирувчи қисм бўлиб, никотинамидли ва флавинли ферментлардан ташкил топган. Иккинчи қисми эса электронларнинг

кўчишини таъминлаб, цитохром *b*, *c*, a_3 ва электронларнинг акцептори ҳисобланган кислороддан иборат. Нафас олиш занжири 44-расмда схема равишда кўрсатилган бўлиб, унда оксидланиш-қайтарилиш системалари тегишли ферментлар, коферментлар ва простетик группалар ёрдамида ифодаланган. Занжирдаги компонентларнинг бундай тартибда жойлашиши уларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалларига боғлиқ. Занжирнинг бошланиш қисмида жойлашган НАД-дегидрогеназа энг пастки потенциалга, яъни — 0,320 *в* га (энг юқори манфий потенциал қийматга) эга бўлса, занжирнинг охирида жойлашган кислород энг юқори оксидланиш потенциалига (энг юқори мусбат потенциал қийматга), яъни +0,810 *в* га эга.



44-расм. Нафас олиш занжири (субстратлардан водород атомларини ажратиб олиш ва АТФ ҳосил бўлиш нуқталари стрелка билан кўрсатилган).

Нафас олиш занжирининг водород атомлари билан таъминловчи универсал донори вазифасини НАД·H_2 бажаради. Мабодо, ҳужайрада оксидланиш реакциялари натижасида НАДФ·H_2 ҳосил бўлса, улар махсус ферментатив реакция ёрдамида НАД·H_2 га айланади:

$$НАДФ\cdot H_2 + НАД^+ + \rightleftarrows НАДФ^+ + НАД\cdot H_2$$

Бу реакция трансгидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. Инглиз олими П. Митчеллнинг фикрича, юқоридаги реакция нафас олиш занжиридаги қўшимча звено бўлиб, улар орасида ҳали маълум бўлмаган янги фосфорланиш нуқтаси жойлашган.

Қайтарилган НАД·H_2 ўзидаги водород атомларини флавинли ферментларга узатади. Флавинли ферментлар билан цитохромлар ўртасида электрон кўчирувчи яна бир компонент — кофермент-G бор. Кофермент -G флавинли ферментдаги водород ҳисобига қайтарилади ва кейинчалик электронларни цитохромларга узатади, протонлар эса муҳитга чиқарилади. Кейинги босқичларда электронларни кўчирувчи модда сифатида цитохром *b*, c_1, *c*, *a* ва a_3 лар иштирок этади. Электронларнинг кўчишини цитохромоксидаза ниҳоясига етказади. Бу фермент цитохром *a* ва цитохром a_3дан иборат бўлиб, электрон ва про-

тоннинг кислородга кўчиш реакциясини катализлайди. Сукцинат кислотанинг оксидланиши натижасида ажралиб чиқадиган водород атомининг йўли бошқачароқ бўлиб, НАД-дегидрогеназа ферменти иштирокисиз у бевосита флавинли ферментларга кўчади.

Водород атомлари ва электронларнинг кўчишида ҳамда фосфорланиш процессида иштирок этадиган фермент системаларни ўзида тутувчи нафас олиш занжири митохондрийларда жойлашган. Занжирга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири, уларнинг липопротеин мембраналар билан боғлиқ бўлишидир. Бу ферментлар митохондрийлар мембраналарга парчаланган вақтда ҳам липопротеин мембраналар билан боғлиқ ҳолда бўлади. Агар липопротеин мембраналардан липидлар ажратиб олинса, уларнинг ферментатив хусусияти ҳам йўқолади. Бинобарин, нафас олиш занжирининг структура тузилишида липидлар муҳим аҳамиятга эга экан. Нафас олиш занжирида водород атомларининг кўчишида иштирок этадиган бошқа параллел йўллар устида кейинроқ алоҳида тўхталамиз.

Нафас олиш занжиридаги компонентларнинг қайтарилиш даражаси

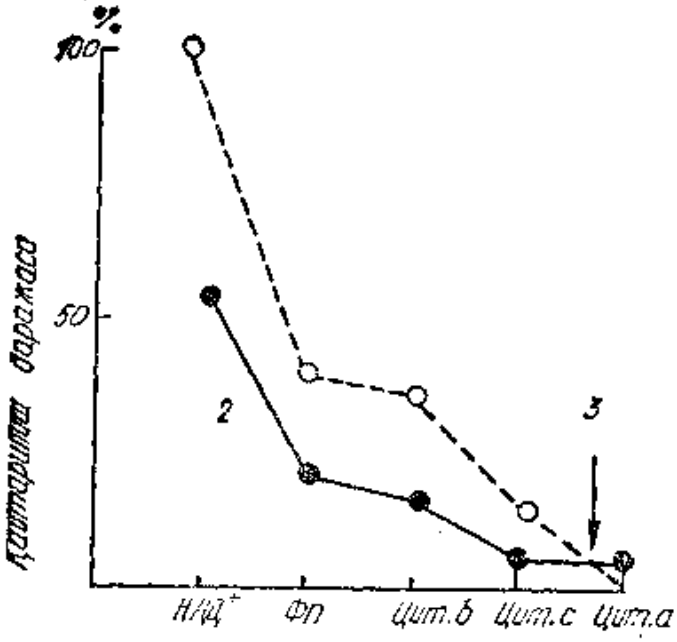
Америкалик олим Чанс митохондрийларда борадиган оксидланиш реакцияларини ўрганиб, нафас олиш занжири турли ҳолатларда бўлишини аниқлаган. Бу ҳолатлар нафас олиш билан боғлиқ бўлган факторлар табиатига, оксидланиш тезлигига ва компонентларнинг оксидланган ҳамда қайтарилган шаклларига қараб бир-биридан фарқ қилади.

Нафас олиш занжиридаги компонентларнинг оксидланиш-қайтарилиш даражаси, яъни шу компонентлар қайтарилган шаклининг қайтарилган ва оксидланган шакллари йиғиндисига бўлган нисбати реакцияда иштирок этаётган субстрат, кислород ва АДФ концентрациясига боғлиқ, яъни:

$$\text{қайтарилиш даражаси} = \frac{\text{қайтарилган шакл}}{\text{қайтарилган шакл} + \text{оксидланган шакл}}$$

Чанс юқорида мисол қилиб келтирилган моддаларнинг концентрациясини тегишли равишда ўзгартириш йўли билан нафас олиш занжири 5 хил барқарор (стационар) ҳолатда бўлишини аниқлаган. Митохондрийларнинг барқарор ҳолатларида нафас олиш занжири компонентларининг қайтарилиш даражаси ҳар хил бўлади. Масалан, 2-ҳолатда барча компонентлар оксидланган шаклда, 5-ҳолатда қайтарилган шаклда бўлади.

Актив ҳолатда (3-ҳолат) НАД-флавопротеид, цитохром, цитохром *b* ва цитохром *c* лар оксидланган, цитохром *a* эса қайтарилган шаклда бўлади. Фаолиятсиз ҳолатда (4-ҳолат) цитохром *a* оксидланган ва ундан олдинда турган барча ком-



45-расм. Кесишиш нуқтаси:
1 — тўртинчи ҳолат; *2* — учинчи ҳолат; *3* — кесишиш нуқтаси.

понентлар қайтарилган шаклда бўлади. Агар нафас олиш занжири компонентларининг актив ҳолат билан фаолиятсиз ҳолатдаги қайтарувчилик даражасини график равишда ифодаласак, цитохром *a* билан цитохром *c* ўртасидаги чизиқлар ўзаро кесишишини кузатамиз. Нафас олиш занжиридаги бир компонентнинг оксидланган шаклга, бошқасининг қайтарилган шаклга ўтиш даври *кесишиш нуқтаси* деб аталади (45-расм). Занжирдаги оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланиш нуқтаси ана шу кесишиш нуқтасига тўғри келади. Бундай кесишиш нуқталари нафас олиш занжирининг бошқа қисмларида, чунончи, НАД билан ФП ва цитохром *b* билан цитохром *c* ўртасида ҳам бўлиши бир қатор ингибиторлар (азид, цианид, антимицин) қўллаш йўли билан аниқланган.

Митохондрийлардаги барқарор ҳолатлар характеристикаси

(Чанс бўйича)

Ҳолатлар	Субстратнинг концентрацияси	АДФнинг концентрацияси	Кислороднинг концентрацияси	Ҳолатлар
1	паст	—	юқори	—
2	паст	юқори	юқори	субстрат етишмаган ҳолат
3	юқори	юқори	юқори	актив ҳолат
4	юқори	—	юқори	фаолиятсиз ҳолат
5	юқори	юқори	—	анаэроб ҳолат

Нафас олиш занжиридаги фосфорланиш (оксидатив фосфорланиш)

Кребс циклида оксидланувчи бирикмалардан ажралган водород атомлари нафас олиш занжири орқали кислородга кўчиши натижасида ҳосил бўладиган энергия ҳисобига АДФ ва фосфат кислотадан АТФ синтезланиши нафас олиш занжиридаги *фосфорланиш* ёки *оксидатив фосфорланиш* дейилади. Нафас олиш занжиридаги фосфорланиш процессини 1939 йили

совет олимлари В. А. Белицер ва Е. Т. Цибаковалар кашф этганлар. Улар ўз тажрибаларида ҳужайра томонидан ютилган кислороднинг ҳар бир атоми ҳисобига икки молекула фосфат эстерификация қилинишини, яъни икки молекула АТФ синтезланишини аниқлаганлар.

Ушл вақтда маълум бўлган гликолиз процессида кечадиган субстрат соҳасидаги фосфорланишда фақат бир молекула АТФ ҳосил бўлганлиги учун юқоридаги тажриба ҳужайрада янги типдаги фосфорланиш мавжуд эканлигини кўрсатди. Белицер фосфорланишнинг бу янги типи водород атомлари (электронлар)нинг нафас олиш занжири орқали кислородга кўчиши билан боғлиқ, деган хулосага келган. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда оксидатив фосфорланиш процесси митохондрийларда бориши ва бир жуфт водород атоми (электронлар) нафас олиш занжири орқали кўчганда уч молекулагача АТФ ҳосил бўлиши аниқланган.

Фосфорланиш эффективлиги ва Р/О нисбат

Оксидатив фосфорланиш процессини миқдор жиҳатдан ифодаловчи катталик Р/О коэффициенти бўлиб, у АТФ ҳосил қилиш учун сарфланган фосфор атомлари миқдорининг митохондрийлар томонидан ютилган кислород атомлари миқдорига бўлган нисбатини билдиради. Р/О қийматни аниқлаш учун ажратиб олинган митохондрийли муҳитга оксидланувчи бирор субстрат қўшилади. Нафас олиш занжиридаги фосфорланишнинг максимал эффективлиги, яъни Р/О 3 га тенг эканлиги тажрибалар асосида аниқланган. Р/О нисбатнинг қиймати оксидланиш реакциясида иштирок этадиган субстратнинг характерига боғлиқ. Қулай шароитда НАД·Н ёки НАДФ·Н иштирокида оксидланувчи субстратнинг, масалан, малат кислотанинг Р/О коэффициенти 3 га тенг бўлади, яъни митохондрий томонидан ютилган ҳар бир кислород атоми ҳисобига уч молекула фосфор эстерификация қилиниб, уч молекула АТФ ҳосил бўлади. Субстрат сифатида сукцинат кислота олинганда Р/О нисбат 2 га ва электронларнинг сунъий донори сифатида аскорбат кислота қўшилганда 1 га тенг бўлиши аниқланган. Митохондрийларда оксидланаётган субстрат α-кетоглутарат кислота бўлса, унда Р/О нисбат 4 га тенг бўлади. Булардан уч молекула АТФ нафас олиш занжиридаги фосфорланишда ҳосил бўлса, биттаси α-кетоглутарат кислотанинг сукцинил-КоА га айланишидаги субстрат фосфорланишида ҳосил бўлади.

Фосфорланиш нуқталарини аниқлаш

Нафас олиш занжиридаги фосфорланиш нуқталарини, яъни энергияга бой бўлган бирикмаларни ҳосил қилувчи қисмларни аниқлашда Р/О нисбат, нафас олиш занжиридаги компонент-

ларнинг қайтарувчилик даражаси ва оксидланиш-қайтарилиш потенциаллари қийматидан фойдаланилади. Нафас олиш занжиридаги фосфорланишда Р/О нисбат 3 га тенг бўлиши бу занжир орқали бир жуфт водород ёки электронлар кислородга кўчганда занжирнинг учта нуқтасида фосфорланиш реакцияси содир бўлишидан дарак беради. Бу нуқталар схема шаклида қуйидагича ифодаланади:

$$\text{НАД}\cdot H_2 \rightarrow \text{ФП} \rightarrow (Q_{10}) \rightarrow \textit{цит.в} \rightarrow \textit{цит.с} \rightarrow \textit{цит.а} \rightarrow \textit{цит.}a_3 \rightarrow O_2$$

1- нуқта *2- нуқта* *3- нуқта*

Маълумки, нафас олиш занжири орқали қайтарилган НАДнинг оксидланиши натижасида уч молекула АТФ, сукцинат кислотанинг оксидланишида эса икки молекула АТФ ҳосил бўлади. Флавопротеидлар иштирокида борадиган реакциялардан кейинги босқичлар барча субстратлар учун бир хил бўлганлиги сабабли НАДнинг оксидланиши билан боғлиқ бўлган учта фосфорланиш нуқтасидан бири флавопротеиддан олдин жойлашган бўлиши керак. Қолган иккита нуқта эса цитохром билан кислород ўртасидан ўрин олади. Ўз электронларини фақат цитохром *с* га узатиш хусусиятига эга бўлган аскорбат кислотанинг оксидланишида Р/О нисбат 1 га тенг ва бу нуқта цитохром *с* билан кислород ўртасида жойлашади. Шундай қилиб, НАД, сукцинат ва аскорбат кислоталарнинг оксидланиши нафас олиш занжирида камида учта фосфорланиш нуқтаси борлигини кўрсатади. Булардан бири НАД билан флавопротеид, иккинчиси флавопротеид ва цитохром *с* ҳамда охиргиси цитохром *с* дан кейинда жойлашган.

Митохондрийлардаги оксидланиш ва фосфорланиш процесси ўзаро боғлиқлиги туфайли муҳитда АДФ ва фосфат кислота бўлмаслиги занжирнинг фосфорланиш нуқталари жойлашган қисмларида нафас олишнинг секинлашишига сабабчи бўлади.

Митохондрийларнинг фаолиятсиз ҳолатдан (4- ҳолат) актив ҳолатга (3- ҳолат) ўтишида бир хил компонентларнинг оксидланишини ва бошқаларнинг қайтарилишини кузатиш мумкин. Занжирдаги компонентларнинг бундай шаклларда учраши улар фосфорланиш нуқталарига нисбатан ҳар хил жойлашганлигига боғлиқ. 4- ҳолатда фосфорланиш нуқталарида АДФ етишмаслиги туфайли электронларнинг занжир орқали кўчиши тўсқинликка учрайди. Ана шу нуқтадан олдин жойлашган компонентлар оксидланиши қийинлашгани учун улар қайтарилган шаклда бўлиши керак, нуқтадан кейин жойлашган компонентлар эса, аксинча, қайтарилиши қийин бўлгани учун оксидланган шаклда бўлиши керак.

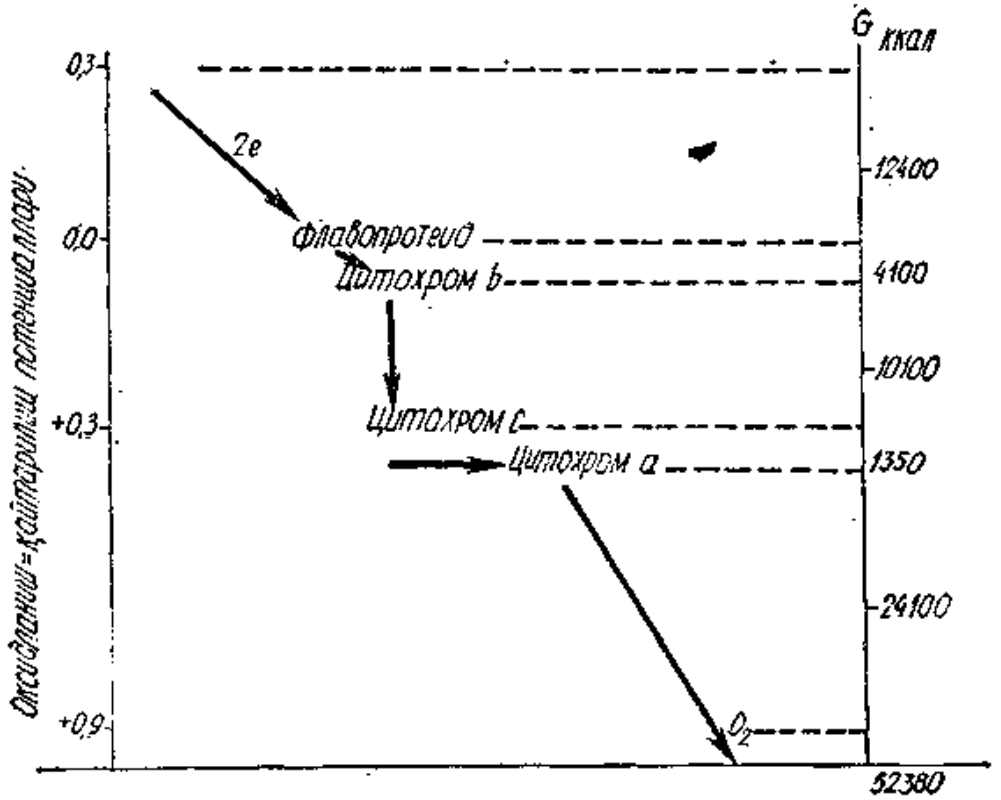
АДФ қўшилиши натижасида (3- ҳолатга ўтиш) занжирнинг тўсилган қисми очилади ва фосфорланиш нуқтасида электрон-

ларнинг кўчиши тезлашади. Бу ўз навбатида нуқтадан олдинги компонентларнинг оксидланишига ва нуқтадан кейинги компонентларнинг қайтарилишига сабаб бўлади. 3- ва 4-ҳолатлардаги турли компонентларнинг қайтарилиш даражасини солиштириш йўли билан нафас олиш занжиридаги фосфорланиш нуқталарини аниқлаш мумкин.

Баъзан фосфорланиш нуқталарини аниқлашда нафас олиш занжиридаги компонентларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциаллари қийматидан ҳам фойдаланилади.

Физиологик ҳолатларда АТФ молекуласидаги пирофосфат бог гидролизланиш реакциясининг эркин энергияси тахминан 9 ккал/мол га тенг. Бинобарин, нафас олиш занжирида АТФ ҳосил бўлиши учун оксидланувчи ва қайтарилувчи компонентлар ўртасидаги эркин энергия фарқи 9 ккал/мол дан катта бўлиши керак. Нафас олиш занжирида қайтарилган НАД·H_2 билан кислород ўртасидаги эркин энергиянинг ўзгариш қиймати 52 ккал га тенг. Бу эса занжирда 5 та фосфорланиш нуқтаси борлигини ёки бўлмаса, 5 моль АТФ ҳосил бўлиши мумкинлигини кўрсатади.

Аммо занжирдаги айрим компонентлар, масалан, флавопротеид билан цитохром *b* ва цитохром *c* билан цитохром *a* ўртасидаги эркин энергия қийматининг фарқи 9 ккал-мол дан кам бўлганлиги учун улар орасида фосфорланиш реакцияси ҳам бормайди (46-расм).



46- расм. Нафас олиш занжиридаги компонентларнинг термодинамик характеристикаси.

Термодинамика нуқтаи назардан қаралганда, фосфорланиш нуқталари фақат НАД·H_2 ва флавопротеид, цитохром *b* ва цитохром *c* ҳамда цитохром *a* ва кислород ўртасида бўлиши мумкин.

Оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланишни ажратиш

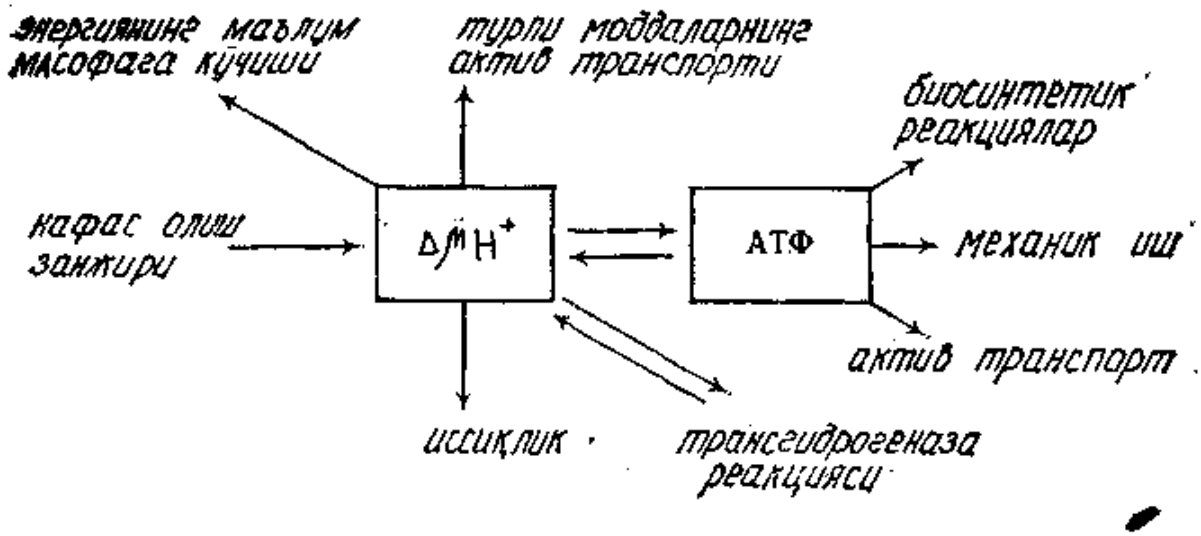
Митохондрийларда содир бўладиган оксидланиш ва фосфорланиш процесслари бирмунча беқарор бўлиб, улар орасидаги боғланишни бир қатор химиявий моддалар ёрдамида ажратиш мумкин. Бунда митохондрийлар актив нафас олишига қарамай, фосфорланиш процесси, яъни АТФ синтезланиши тўхтаб қолади. Оксидланиш ва фосфорланиш процессларини бир-биридан ажратувчи химиявий бирикмалар *ажратувчи моддалар* деб аталади. Уларга 2,4-динитрофенол, тўйинмаган ёғ кислоталар, гербицидлардан 2,4-Д-пентахлорфенолят, дефолиантлардан бутифос ва бутилкаптакс ва бошқа кўпгина бирикмалар киради. Ажратувчи моддаларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири улар таркибида ҳаракатчан H^+ ионлари мавжудлиги бўлса, иккинчидан, гидрофоб муҳитда, яъни органик эритувчиларда эришидир.

Оксидатив фосфорланиш процесси механизмини ўрганишда кўпинча ажратувчи моддалардан фойдаланилади. Баъзи химиявий бирикмалар ҳам оксидланиш, ҳам фосфорланиш процессини сусайтиради. Бундай бирикмалар *оксидатив фосфорланиш ингибиторлари* деб аталади.

Нафас олиш занжирида ҳосил бўладиган энергиянинг сарфланиши. Нафас олиш процессида ажралиб чиққан энергия асосан АТФ ҳосил бўлиши учун сарфланади. Бироқ АТФ синтезланиши электронлар кўчиши билан боғлиқ бўлган бирданбир процесс эмас. Митохондрийларда борадиган бир қатор процесслар АТФ энергияси ҳисобига эмас, балки электронларнинг кўчиши натижасида ажралиб чиқадиган энергия ҳисобига амалга ошади. Буларга ҳар хил ионларнинг митохондрийларга актив кўчиши, электронларнинг нафас олиш занжирида тескари томонга йўналиши, трансгидрогеназа реакциялари ва митохондрийлар ҳажмининг ўзгариши киради. Бу процесслар-нинг ҳаммаси ўсимликлар митохондрийсида ҳам бориши аниқланган (47-расм).

Оксидатив фосфорланиш механизми

Нафас олиш занжиридаги фосфорланиш процессининг молекуляр механизми, яъни оксидланиш реакциялари натижасида ажраладиган энергиянинг макроэргик боғларда тўпланиш механизми ҳанузгача аниқланмаган. Аммо бу процесснинг механизмини тушунтириш мақсадида жуда кўп гипотезалар ишлаб чиқилган. Булардан бири химиявий боғланиш гипоте-



47-расм. Нафас олиш занжирида ҳосил бўладиган энергиянинг сарфланиш йўллари.

заси бўлиб, 1946 йилда Ф. Липман томонидан таклиф қилинган. Кейинчалик Слейтер, Ленинжер, Ларди каби олимлар бу гипотезани янада ривожлантирдилар.

Химиявий боғланиш гипотезаси электронлар нафас олиш занжири орқали кўчишида ажралиб чиқадиган химиявий энергия бевосита номаълум оралиқ моддалар (*Х—У*) нинг химиявий энергиясига айланади, деган гояга асосланган. Бу механизмни схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

Водороднинг кўчиши: $AH_2 + B + X \rightleftarrows A + BH_2 - X$

$BH_2 \sim X + У \rightleftarrows X \sim У + B$

Фосфорланиши: $X \sim У + P_A \rightleftarrows У \sim P_A + X$

$У \sim P_A + АДФ \rightleftarrows АТФ + У$

Реакциянинг умумий кўрининги:

$$AH_2 + B + АДФ + P_A \rightleftarrows A + BH_2 + АТФ$$

$$X \sim У \underset{\text{модда}}{\overset{\text{ажратувчи}}{\rightleftarrows}} X + У$$

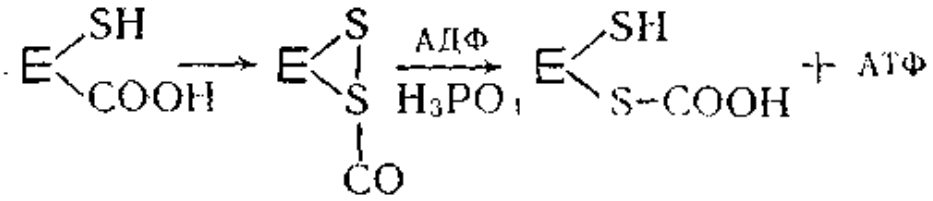
Бунда: AH_2, A, BH_2, B—оксидланган ва қайтарилган моддалар; P_A—анорганик фосфат; X ва *У*—энергияга бой бўлган номаълум оралиқ моддалар.

Схемадан маълум бўлишича, водород атомларининг (электронларнинг) кўчиши ва фосфорланиши айрим-айрим бўлган иккита реакциядан иборат. Биринчи реакция, яъни водород атомларининг кўчиши муҳитда анорганик фосфат иштирок этишини талаб этмайди. Бинобарин, гипотезада кўрсатилган умумий оралиқ модда таркибида АДФ ҳам, фосфат кислота ҳам бўлмайди. Шунинг учун нафас олиш занжирининг компонентларидан бири (AH_2) бошқа бир компонент (B) билан яна бир

номаълум модда (X) иштирокида реакцияга киришганда В моддани BH_2 гача қайтаради. Бир вақтнинг ўзида BH_2 модда билан X модда ўртасида энергияга бой бўлган боғ, $BH_2 \sim X$ бирикма ҳосил бўлади. Бу бирикма яна бир номаълум модда (У) билан реакцияга киришиб, $X \approx У$ макроэргик оралиқ бирикма ҳосил қилади. Водород (электрон) нафас олиш занжири бўйлаб кўчишини тўхтовсиз равишда амалга ошириш учун $X \sim У$ оралиқ макроэргик бирикма парчаланиб, доим X ва У моддалар ҳосил қилиб туриши керак. Одатда, бунга юқорида келтирилган фосфорланиш реакцияси ёки ажратувчи моддаларни қўллаш туфайли эришилади (302-бетга қаранг).

Химиявий боғланиш гипотезаси ҳақиқатда ҳам оксидланиш ва фосфорланиш механизмининг бир қатор номаълум томонларини тушунтириб беради. Бироқ бу гипотеза асосини ташкил этувчи номаълум химиявий бирикмалар шу вақтгача соф ҳолда ажратиб олинмаганлиги ва улар ҳақиқатда ҳам мавжудлигини исботловчи далиллар йўқлиги бошқа гипотезалар келиб чиқишига сабаб бўлган.

Механик-химиявий (конформацион) боғланиш гипотезаси. Бу гипотезага кўра, оксидланиш реакциясида ажралиб чиқадиган энергия аввал механик энергияга айланади, сўнгра химиявий энергия сифатида АТФ да тўпланади. Бейер фикрича, митохондрийларда борадиган оксидланиш ва фосфорланиш процесслари электронлар кўчишида иштирок этадиган ферментларнинг конформацион ўзгариши ёрдамида бир-бирига боғланган бўлади. Бунда оксидланиш натижасида ҳосил бўладиган энергия ферментнинг кучланган конформациясини (фермент молекуласининг зичланишини) вужудга келтиради. Кейинчалик фермент ўз ҳолига қайтиши натижасида кучли энергияга бой бўлган бирикма ҳосил бўлади:



Бейер ҳам кучли энергияга бой бўлган бирикма мавжудлигини тан олади, аммо бу бирикма нафас олиш занжири билан $BH_2 \sim X$ кўринишида боғланган эмас, деб таъкидлайди.

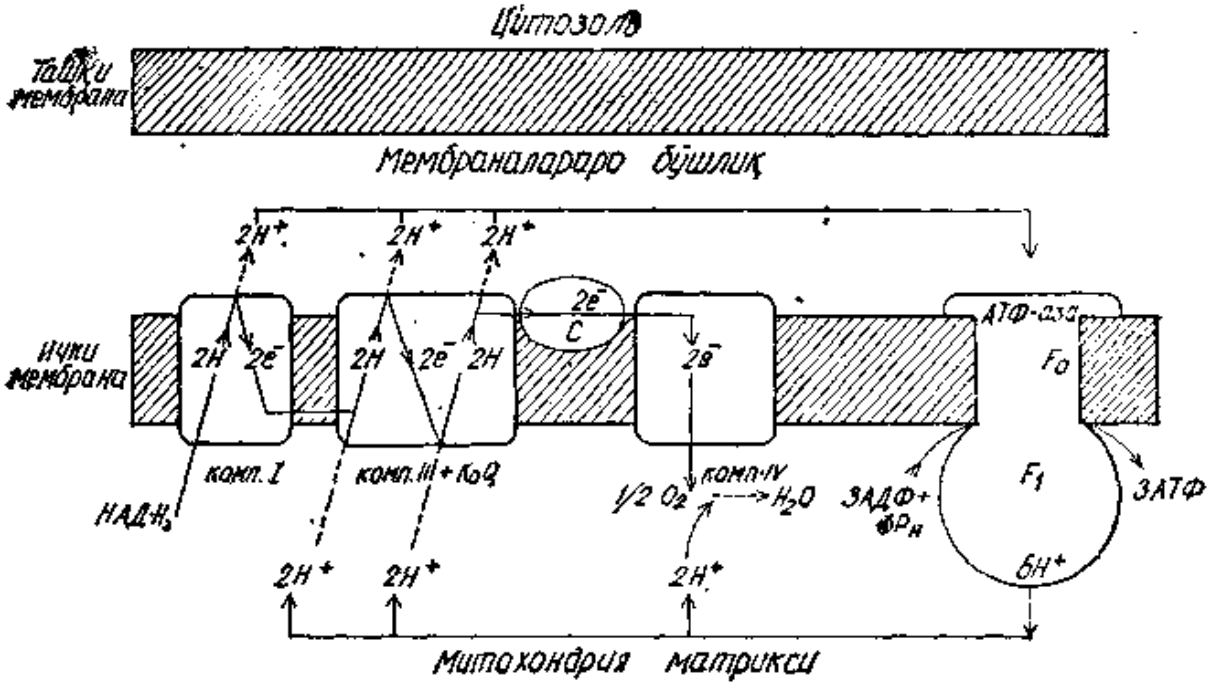
Америкалик олим Грин фикрича, оксидланиш натижасида ажралиб чиқадиган энергия бевосита митохондрийларнинг ички мембранасини энергияга бой бўлган янги конформацион ҳолатга ўтказади. Мембрана аввалги ҳолига қайтиши натижасида эса конформацион энергия химиявий боғлар энергиясига айланади. Аммо бу гипотеза ҳам худди химиявий гипотеза каби оксидланиш натижасида ажралиб чиқадиган энергиянинг тўпланиш механизмини аниқ тушунтириб бера олмайди.

Хемиосмотик боғланиш гипотезаси. Оксидланиш ва фосфорланиш процессларини ўзаро боғловчи, энергияга бой бўлган номаълум бирикмалар ажратиб олинмаганлигини ва уларнинг мавжудлигини исботловчи далиллар йўқлигини ҳамда бу процесслар фақат структураси бузилмаган мембраналарда содир бўлишини ҳисобга олиб, инглиз олими П. Митчел ўзининг хемиосмотик боғланиш гипотезасини яратди. Бу гипотезага кўра, оксидланиш ва фосфорланиш процесслари митохондрийнинг ички мембранасида ҳосил бўладиган водород ионларининг электрохимиявий потенциали орқали бир-бири билан боғлангандир.

Митчел схемаси бўйича нафас олиш занжиридаги водород атомининг таркибий қисми ҳисобланган протон билан электроннинг тақдири ҳар хил бўлиб, H^+ ионлари мембрананинг ташқи томонига чиқарилади. H^+ ионлари мембрананинг ташқи томонида тўпланиши ички томонида манфий зарядлар кўпайишига сабаб бўлади ва мембрананинг икки юзасида ионларнинг электрохимиявий градиентини, яъни протон потенциалини (ΔMH^+) ҳосил қилади. Мембрананинг ташқи томонида протонлар тўпланиши нафас олиш процессида осмотик иш бажарилишини ифодалайди. Кейинчалик протон потенциали ҳисобига АДФ ва анорганик фосфатдан АТФ синтезланади, яъни химиявий иш бажарилади. Шу сабабли Митчел бу процессни тушунтирувчи гипотезани *хемиосмотик гипотеза* деб атади. Демак, оксидланиш ва фосфорланиш процессларини бир-бирига боғловчи куч қандайдир номаълум бирикмалар эмас, балки протон потенциал ($\Delta\mu H^+$) экан. Бу гипотеза бир қатор шартларни бажаришни талаб қилади. Биринчидан, митохондрийнинг ички мембраналари протонларни ўзидан ўтказмаслик хусусиятига эга бўлиши керак. Иккинчидан, бу мембраналарда протонларнинг кўчиши билан боғлиқ бўлган электрон-транспорт системаси мавжудлигидир. Учинчидан, мембраналар бошқа ионларни ҳам ташувчи системаларга эга бўлиши керак. Тўртинчидан, мембраналар қайтар хусусиятга эга бўлган H^+—АТФаза ферментига эга бўлиши керак.

Агар мембраналар структураси бирон-бир таъсир натижасида бузилса, протон потенциали ҳосил бўлмайди ва нафас олиш кучайиб кетади. Ажратувчи моддаларнинг таъсири (302-бет) ҳам худди шу мембраналар структурасининг бузилиши билан боғлиқ бўлади.

Оксидатив фосфорланиш процессида НАД·H_2нинг оксидланиши митохондрийнинг ички мембранасида бошланади. Протонлар билан электронлар бу мембранани уч марта кесиб ўтиб, охири O_2 билан реакцияга киришади ва H_2O ҳосил қилади. Оксидатив фосфорланишнинг гипотетик схемасига кўра (48-расм), мембраналараро бўшлиққа ўтган $6H^+$нинг иккитаси НАД·H_2га мансуб бўлиб, қолган $4H^+$ митохондрий матриксидаги H_2O ҳисобига олинади.



48-расм. Митчел гипотезасини тушунтирувчи схема.

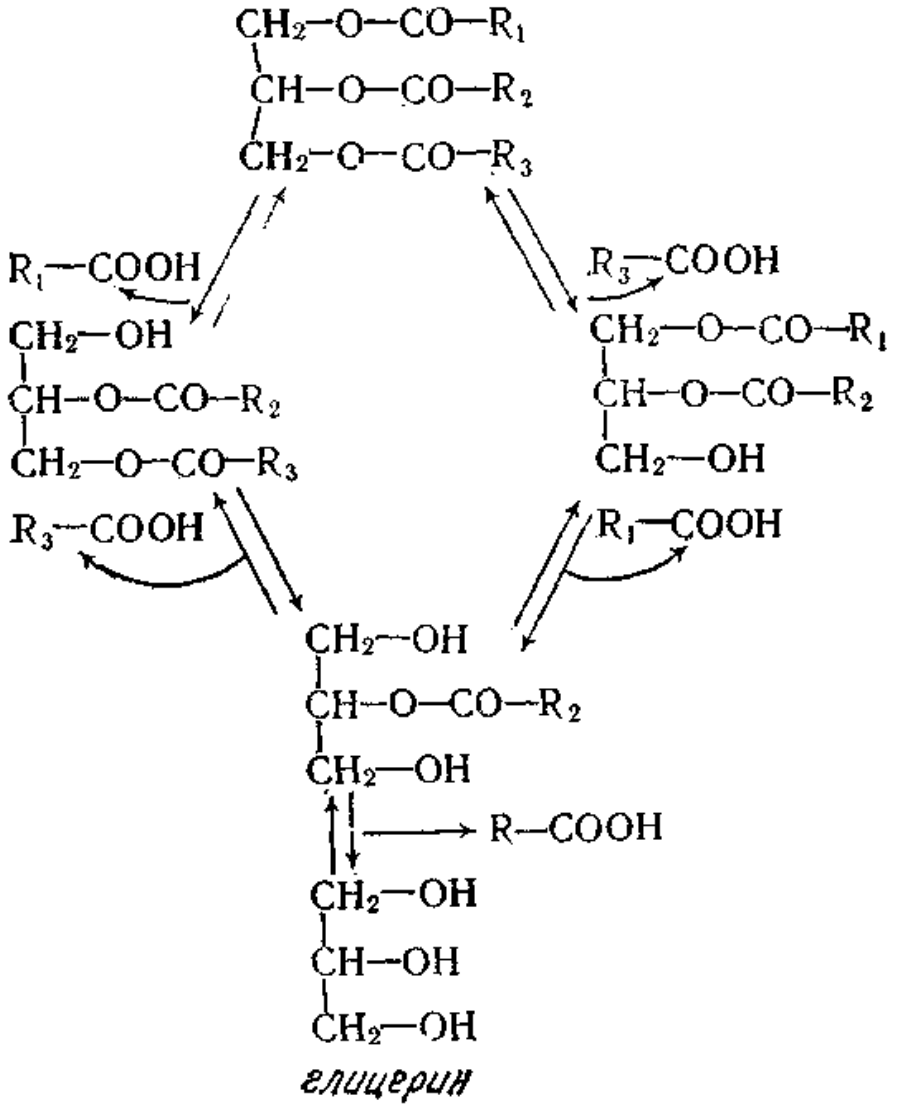
Юқорида қайд қилинганидек, мембраналарда протон—АТФаза (Н+—АТФаза) ферменти мавжуд бўлиб, бу фермент фақат Н+ионлари АТФ энергияси ҳисобига мембраналараро бўшлиққа кўчишни таъминламайди, балки улар тескари йўналишда кўчишни ҳам амалга оширади ва АТФ синтезлайди. Протон-АТФаза ферменти протон потенциал ҳосил қилувчи барча мембраналарнинг универсал компоненти ҳисобланади. Бу ферментлар АТФ билан боғлиқ бўлган бошқа ферментлардан, яъни плазматик мембраналардаги Na+,K+—АТФаза ёки эндоплазматик ретикулумдаги Са++—АТФаза ферментларидан кескин фарқ қилади. Протон—АТФаза ферментини электрон микроскопда кузатиш мумкин. У қўзиқорин шаклида бўлиб, „устунча" қисми (F_o) ички мембрана ва қисман мембраналараро бўшлиққа жойлашган бўлса, „қалпоқча" қисми (F_1) матрикс томонда бўлади. АТФнинг гидролизланиши ёки синтезланиши „қалпоқча" томонда амалга оширилса, протонларнинг кўчиши унга тескари бўлган томонда „устунча" ёрдамида бажарилади. Протон-АТФаза комплекси 10 га яқин полипептид занжирдан ташкил топган оқсилдир. Протон потенциали ҳосил қилувчи мембраналарда АДФ ва анорганик фосфордан АТФ синтезланиши механизми аниқланган эмас. Баъзи гипотезаларга кўра, бу процесс мембраналардаги конформацион ўзгаришларга боғлиқ, деб тахмин қилинади.

Мембраналарда оксидланиш ва фосфорланиш процессларини бир-бирига боғловчи протон потенциаллари фақат АТФ синтезланиши учун сарфланмай, балки бевосита энергетик манба сифатида ҳам фойдаланилади (47-расмга қаранг). Бу

эса ҳужайралардаги химиявий энергия фақат АТФ сифатида намоён бўлади, деган фикр нотўғри эканлигини кўрсатади. Ҳақиқатда ҳам, ҳужайранинг энергияга бўлган талабининг ярмидан кўпроғи протон потенциали ҳисобига қондирилади. Шу сабабли В. П. Скулачёв ҳужайралар энергияни икки хил шаклда: химиявий шаклдаги АТФ ва электрохимиявий шаклдаги протон потенциали сифатида ишлатишини исботлаб берди. Шу билан бирга ҳужайранинг калий-натрий градиенти протон потенциалини сақлаб турувчи буфер вазифасини бажаришини ҳам кўрсатди.

МОЙЛАР (ТРИГЛИЦЕРИДЛАР)НИНГ ПАРЧАЛАНИШИ

Триглицеридларга бой бўлган мойли ўсимликлар уруғининг унишида улар таркибидаги липидлар жуда тезлик билан камайишини кузатиш мумкин. Шу билан бирга бу даврда липаза ферментининг активлиги ҳам энг юқори бўлади. Ўсимлик мойлари, аввало, липаза ферменти иштирокида гидролизланиб, ёғ кислоталар ва глицерингача парчаланади. Липазанинг таъсири бир неча босқичли бўлиб, триглицеридлар аввал диглицеридларга, сўнгра моноглицеридларга ва ниҳоят ёғ кислоталар ҳамда глицеринга парчаланади. Липаза иштирокида катализланувчи реакция қайтар таъсир этиш хусусиятига эга бўлса-да, лекин физиологик шароитда бу йўл билан ёғ ҳосил бўлиш эҳтимоли камроқ. Мойларнинг липаза таъсирида парчаланишини схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

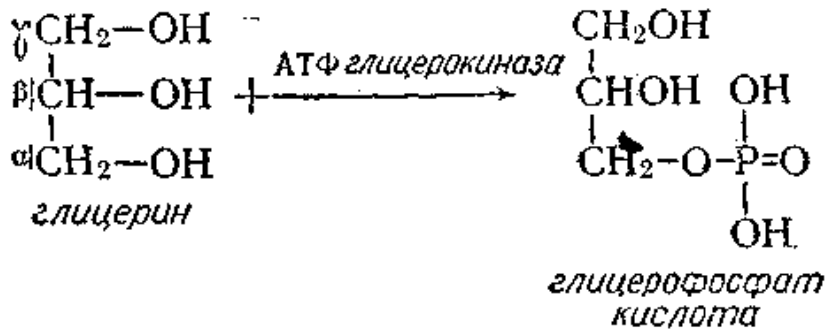


Бундай реакция натижасида ҳосил бўлган глицерин ва ёғ кислоталарнинг кейинги парчаланишидан ҳосил бўлган охирги маҳсулот бир хил, яъни карбонат ангидрид билан сув бўлса-да, лекин улар ҳар хил йўл билан парчаланади.

Глицериннинг оксидланиши

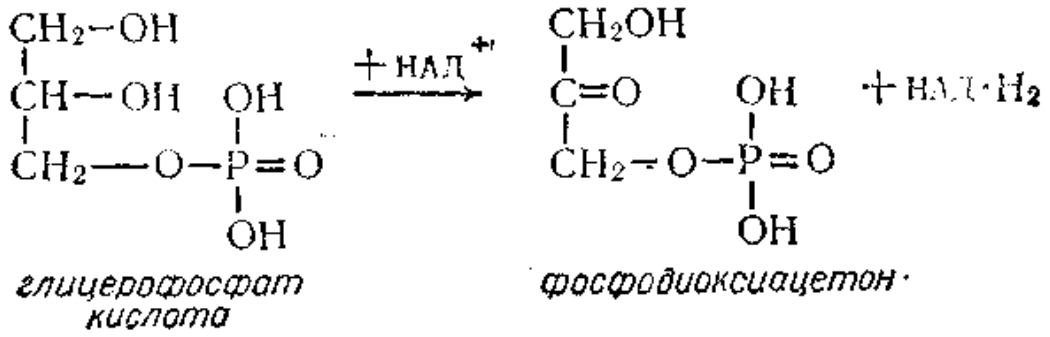
Глицериннинг парчаланиш йўли канакунжут ва ерёнгоқ ўсимлигининг уруғпалласидан тайёрланган ширада ҳар томонлама ўрганилган. Нишонланган C^{14} атомлари билан ўтказилган тажрибаларда глицерин, биринчидан, эрувчан шакарлар ҳосил бўлишида иштирок этса, иккинчидан, тўлиқ равишда оксидланиб, карбонат ангидрид билан сувгача парчаланади.

Глицериннинг парчаланиши унинг фосфорланишидан бошланади. Глицерин таркибидаги гидроксил группаларнинг реакцион қобилияти ҳар хил. Четдаги α- ва α'- гидроксил группаларнинг реакцион қобилияти β-гидроксил группага нисбатан бирмунча юқори бўлади. Шу сабабли фосфорланиш реакциясига, аввало, четдаги гидроксил группалар киришади. Реакцион тегишли фосфотрансфераза ферменти иштирокида катализланади:

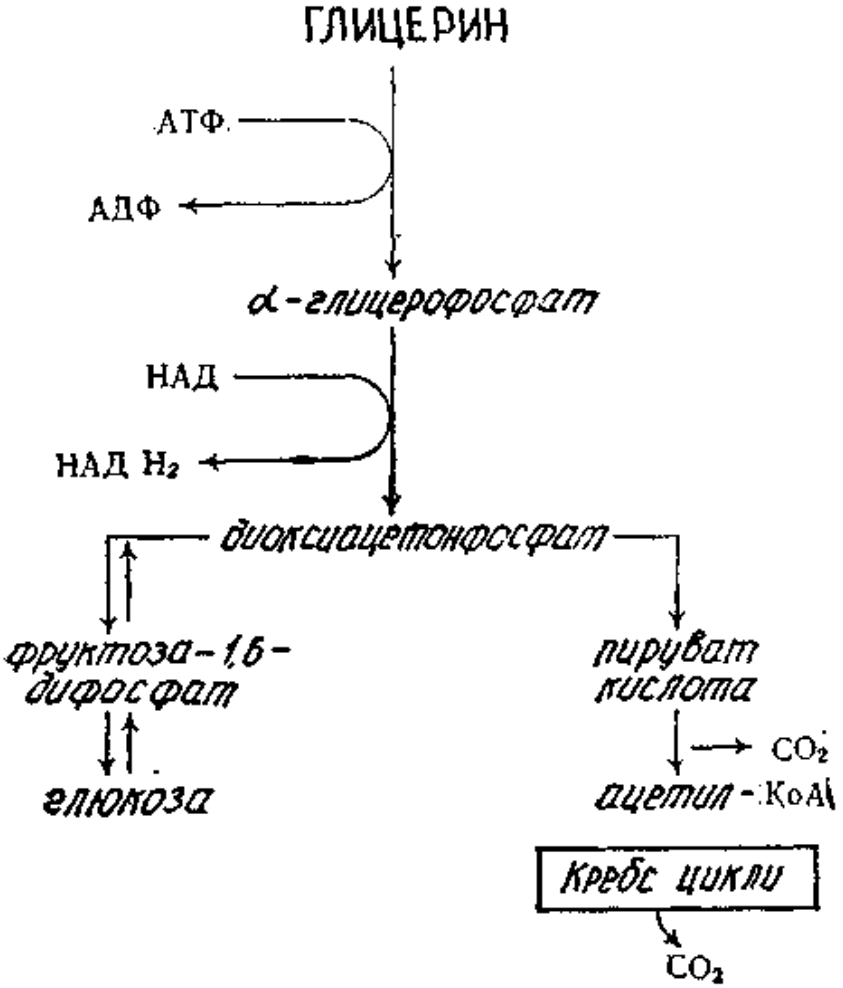


Демак, глицериннинг оксидланиш реакциялари эркин глицериндан эмас, балки унинг мураккаб эфири бўлган фосфоглицерат кислотадан бошланар экан.

Юқоридаги реакция натижасида ҳосил бўлган глицерофосфат кислота мойлар қисмаи қайта синтезланиши учун сарфланади. Бироқ унинг асосий қисми фосфодиоксиацетон ҳосил қилиш йўли билан оксидланади:



Кейинги реакцияларда фосфодиоксиацетон фосфоглицерат альдегидга айланиб, гликолиз процессида пируват кислота ҳосил қилади. Пируват кислота алмашинуви натижасида ацетил-КоА ҳосил бўлиб, у Кребс циклида сув билан карбонат ангидридгача парчаланади. Бошқа йўлда эса фосфодиоксиацетоннинг икки молекуласи конденсирланиб, фруктоза-1,6-дифосфат ҳосил қилади. Глицериннинг парчаланишини умумий тарзда қуйидагича ифодалаш мумкин (49-расм).



49-расм Глицериннинг парчаланиши.

Ёғ кислоталарнинг оксидланиши

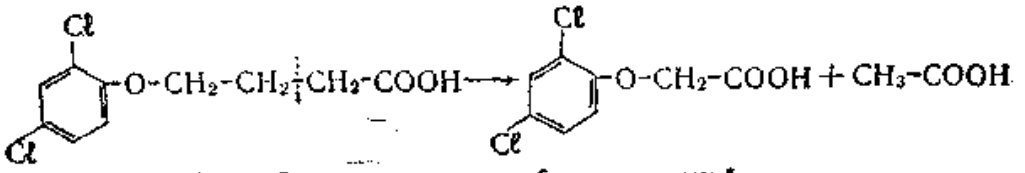
Триглицеридларнинг гидролизланиши натижасида ҳосил бўладиган ёғ кислоталарнинг оксидланиш йўли билан парчаланиши универсал биохимиявий процесс бўлиб, барча тирик организмларда бир хилда боради. Бу процессни катализловчи ферментлар митохондрийларда мужассамлашган. Ёғ кислоталар α- ва β-оксидланиш йўли билан парчаланади.

β-оксидланиш. Ёғ кислоталарнинг оксидланиш механизми тўғрисидаги ҳозирги замон тушунчалари Кнооп томонидан 1904 йилда таклиф қилинган гипотеза асосида яратилган. Кнооп ҳайвонлар организмидаги табиий ёғ кислоталар алма-

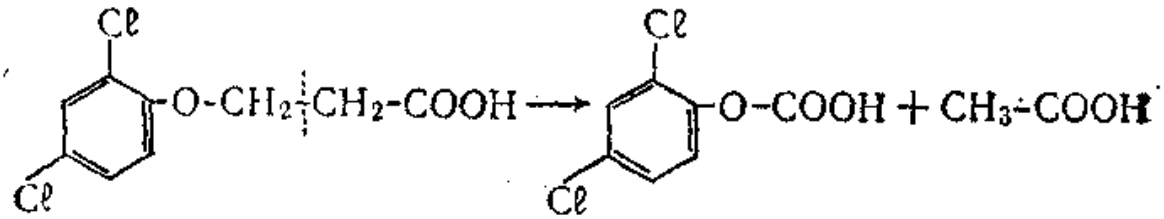
шинувини ўрганиш юзасидан ўтказган тажрибаларида бу кислоталар мунтазам оксидланиши туфайли улардан бирданига камида икки углеродли бирикма ажралиб чиқишини ва натижада занжирдаги углерод атомларининг сони иккитага камайишини кузатган. Бу процессда ҳар доим карбоксил группага нисбатан β-ҳолатда жойлашган углерод атоми оксидланади:

$$R-\overset{\delta}{CH_2}-\overset{\gamma}{CH_2}-\overset{\beta}{CH_2}-\overset{\alpha}{CH_2}-COOH$$

Шунинг учун бу процесс ёғ кислоталарнинг *β-оксидланиши* деб аталади. Усимликларда ёғ кислоталарнинг β-оксидланиш йўли билан парчаланишини биринчи марта Грейс кузатган. Грейс тажрибаларининг принципи ва у қўллаган усуллар худди Кноопнинг ҳайвонлар устида ўтказган тажрибаларига ўхшайди. Грейс ω-фенил ёғ кислотанинг ўстирувчилик фаолияти унинг ёнбош занжирининг узунлигига боғлиқ эканлигини аниқлаган. Масалан, ω- (1-нафтил) алканлкарбон кислоталарнинг беш хил ҳосиласи ўсимликлар қаламчасининг илдиз олишини тезлаштириш хусусиятига эга эканлиги текширилганда, фақат ёнбош занжирда жуфт углерод атомларини тутувчи бирикмаларгина илдиз ҳосил қилиши маълум бўлган. Ёнбош занжирда тоқ углерод атомларини тутувчи бирикмалар эса бундай биологик активликка эга эмас. Грейснинг бу тажрибалари ўсимликларда ёғ кислоталар β-оксидланиш йўли билан парчаланишини исботлаб берди. Чунки жуфт углеродли ёнбош занжирларнинг β-оксидланиши натижасида ацетат кислота ва биологик жиҳатдан актив бўлган бирикма ҳосил бўлади. Тоқ углеводли ёнбош занжирларнинг β-оксидланишида эса биологик актив модда ҳосил бўлмайди:



жуфт углеродли ёнбош занжирга эга бўлган бирикма — *биологик актив модда*



тоқ углеродли ёнбош занжирга эга бўлган бирикма — *биологик ноактив модда*

Кейинги йилларда Грин, Очао, Ларди, Ленинжер ва бошқаларнинг бир қатор тажрибаларида ёғларнинг β-оксидланиш назарияси ҳар томонлама ўрганилди ва узил-кесил тасдиқланди. Шу билан бирга бу тажрибаларда ёғ кислоталарнинг β-оксидланишида илгари номаълум бўлган бир қатор янги маълумотлар ҳам олинди. Чунончи, бу реакцияларда эркин ёғ кислоталар эмас, балки уларнинг активланган ҳосиласи иштирок этиши аниқланди. Ундан ташқари, оксидланиш реакциясининг барча босқичларини катализловчи ферментлар топилди ва соф ҳолда ажратиб олинди. Реакция натижасида ажралиб чиқадиган икки углеродли бирикма ацетат кислота эмас, балки ацетил-КоА эканлиги ҳам аниқланди.

Ҳозирги вақтда ёғ кислоталарнинг оксидланиш процесси ва унинг айрим реакциялари ҳар томонлама ўрганилган. Оксидланиш реакцияларида иштирок этадиган барча оралиқ моддалар кофермент-А билан боғланган бўлади. Бинобарин, ёғ кислоталар алмашинувидаги КоА нинг аҳамиятини углеводлар алмашинувидаги фосфат кислотанинг аҳамиятига ўхшатиш мумкин. Чунки углеводлар парчаланиш реакцияларида иштирок этиш учун фосфорлангани каби, ёғ кислоталар ҳам парчаланишдан аввал КоА ёрдамида активлашиб, кофермент—А нинг ҳосиласига айланиши керак. Оксидланиш процессининг биринчи босқичида эркин ёғ кислота кофермент-А ва АТФ билан ўзаро реакцияга киришиб, ёғ кислоталарнинг энергияга бой бўлган ацилли ҳосилаларини синтезлайди:

$$R-CH_2-CH_2-COOH + \text{АТФ} + HS-K_oA \rightleftarrows$$

$$\rightleftarrows R-CH_2-CH_2-C(=O)\sim S-K_oA + H_4P_2O_7 + \text{АМФ}$$

активланган ёғ кислота

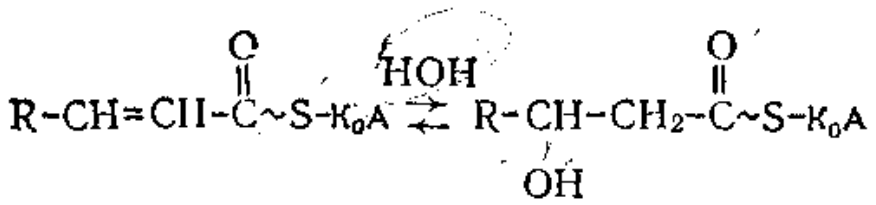
Реакция ацил-КоА-синтетаза ёки тиокиназа ферменти иштирокида катализланади.

Бундан кейинги реакцияда активлашган ёғ кислота дегидрогенланади. Бу реакция таркибида ФАД коферментини тутувчи дегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. Реакцияда ёғ кислотанинг иккинчи ва учинчи углерод атомидан иккита водород чиқиб кетиши туфайли тўйинмаган ёғ кислотанинг КоА ли ҳосиласи таркиб топади:

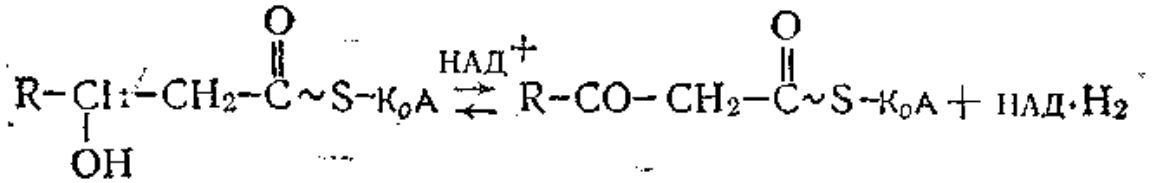
$$R-CH_2-CH_2-C(=O)\sim S-K_oA \overset{\text{ФАД}}{\rightleftarrows} R-CH=CH-C(=O)\sim S-K_oA + \text{ФАД}\cdot H_2$$

Бу реакцияни катализловчи фермент ёғ кислота таркибидаги углерод атомининг сонига қараб ҳар хил бўлади.

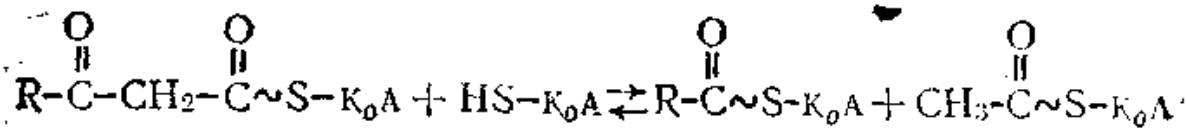
Навбатдаги реакцияда тўйинмаган ёғ кислотанинг ҳосиласи бир молекула сув бириктириши натижасида тегишли β-оксикислота ҳосил қилади:



Бу реакция тегишли гидролазалар иштирокида катализланади. Сувни бириктириш қўш боғ орқали амалга оширилганлиги учун қўш боғ шартли равишда — *ен* ва ацетил радикал — *оил* қўшимчаси билан ифодаланади. Бу реакцияни катализловчи ферментлар *еноил-КоА-гидратазалар* деб аталади. Юқорида ҳосил бўлган оксикислота яна дегидратацияга учрайди ва кетокислотага айланади. Реакцияни катализловчи ферментлар *β-окси-ацил-КоА-дегидрогеназалар* деб аталади. Уларнинг актив қисмини НАД коферменти ташкил этади. Водород карбоксил группага нисбатан жойлашган углерод атомидан ажралади:



β-оксидланиш процессининг сўнгги босқичида β-кето-ацил-КоА ёғ кислотанинг оксидланиши натижасида ажралиб чиқадиган энергия ҳисобига яна бир молекула КоА ни бириктириб олади. Бу реакция натижасида бошланғич ёғ кислотадан икки углеродли бирикма ацетил-КоА сифатида ажралиб чиқади ва қолган ёғ кислота эса яна КоА билан бириккан ҳосила пайдо қилади:



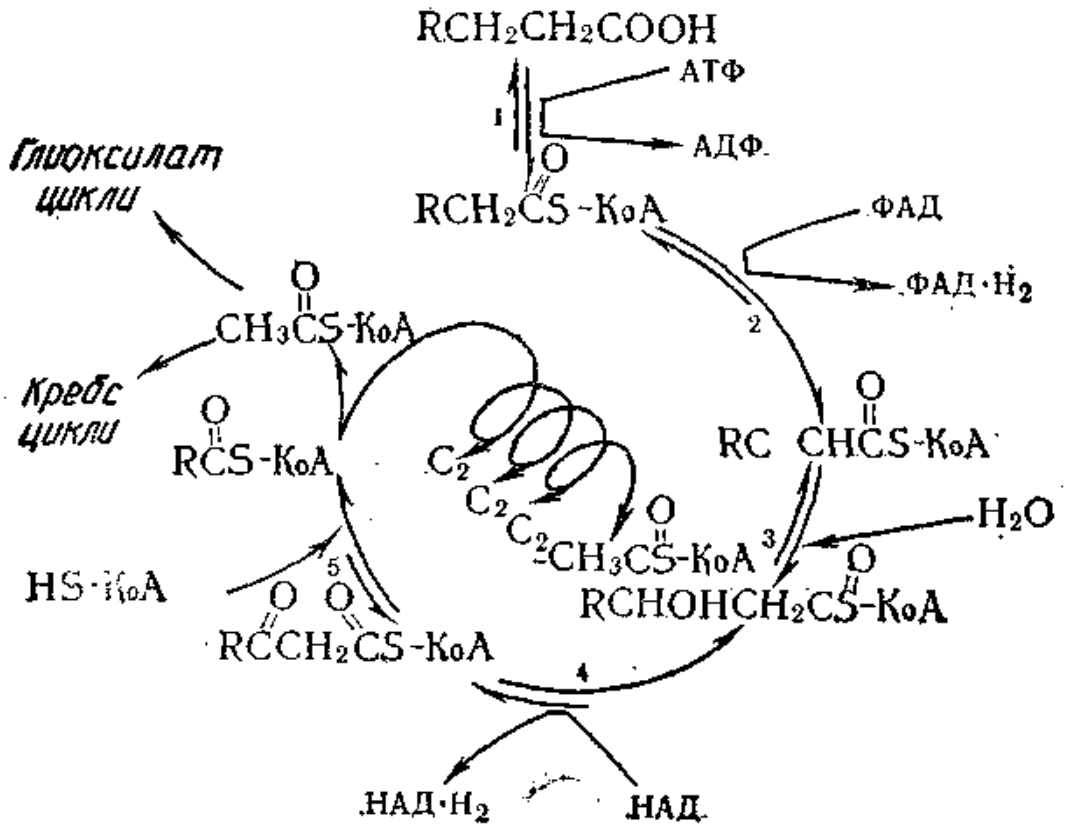
Бу реакция кето-ацил-КоА-тиолаза ферменти иштирокида катализланади. β-оксидланиш реакцияси натижасида ёғ кислота иккита углерод атомига камаяди ва яна қайтадан бошланғич реакцияга киришиб, парчаланишда давом этади. Демак, ёғ кислоталарнинг β-оксидланиши натижасида улар фақат активланган ацетил-КоА ҳосил қилар экан.

Ёғларнинг β-оксидланиши туфайли ҳосил бўлган ацетил-КоА Кребс циклида карбонат ангидрид ва сувгача парчаланади ёки глиоксилат циклида иштирок этиб, углеводлар ҳосил қилади. Бу реакцияларда КоА ажралиб чиқади ва яна янги ёғ кислота билан реакцияга киришади. Ундан ташқари, ацетил-КоА моддалар алмашинувининг турли реакцияларида иштирок этиши мумкин.

β-оксидланиш реакциясининг энергетикаси. Юқорида айтилганидек, ёғ кислоталарнинг β-оксидланиш процесси митохонд-

рийларда боради. Чунки бу процессни катализловчи барча фермент системалар мана шу органоидларда мужассамлашган. Бинобарин, ёғ кислоталарнинг β-оксидланиши натижасида ажралиб чиқадиган энергия АТФ ҳосил қилувчи манба бўлиб хизмат қилиши табиийдир.

Ёғ кислоталарнинг β-оксидланишида ажралиб чиқадиган ацетил-КоА билан бир вақтда бир молекула қайтарилган НАД ва бир молекула қайтарилган ФАД ҳам ҳосил бўлади. Қайтарилган бир молекула НАДнинг нафас олиш занжири орқали оксидланишида 3 молекула АТФ ва қайтарилган бир молекула ФАДнинг оксидланишида 2 молекула АТФ синтезланади (50- расм). Бинобарин, β-оксидланиш процессида бир молекула ацетил-КоА ҳосил бўлиши билан бир вақтда 5 молекула АТФ ҳам синтезланар экан. Ацетил-КоАнинг Кребс циклида CO_2 ва H_2O га тўлиқ парчаланишида 12 молекула АТФ ҳосил бўлади. Демак, β-оксидланиш процессида бир молекула ацетил-КоА ҳосил бўлиши ва унинг тўлиқ парчаланиши натижасида ҳаммаси бўлиб, 17 молекула АТФ синтезланади. Юқори молекулали ёғ кислоталарнинг, масалан, пальмитинат кислотанинг тўлиқ β-оксидланишида 9x17-153 та АТФ ҳосил бўлади. Бундан битта АТФ реакциянинг бошланишида ёғ кислотанинг активлашиши учун сарфланган бўлади.



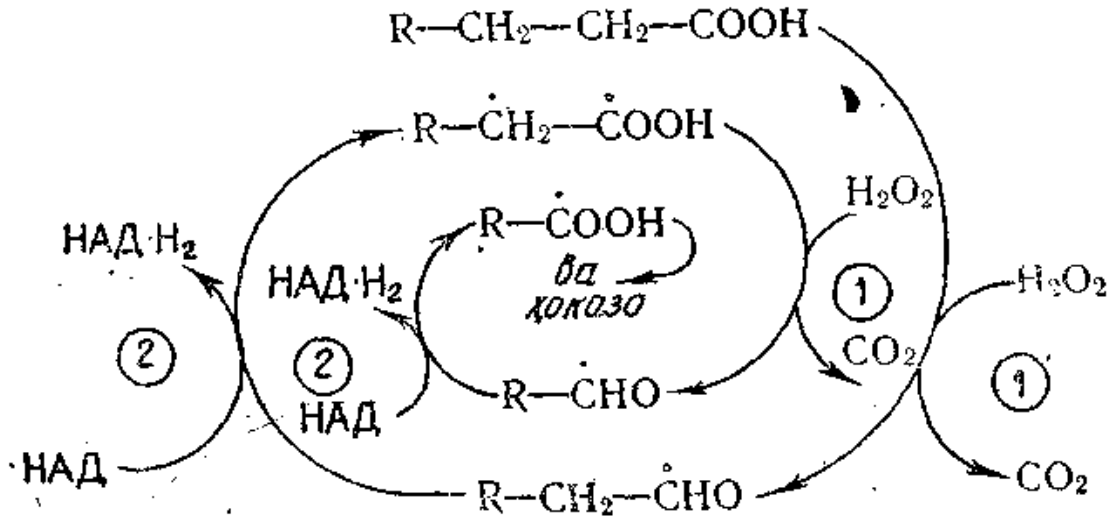
50-расм. Ёғ кислоталарнинг β-оксидланиши.

α-оксидланиш. Ўсимликларда ёғ кислоталар бошқача, яъни қўшимча йўл билан ҳам оксидланади. β-оксидланишдан кескин фарқ қиладиган бу йўл билан фақат таркибида 13—18 та углерод атоми тутувчи юқори молекуляр ёғ кислоталар оксидланади. Бундан ташқари, ёғ кислоталарни олдиндан актив ҳолга келтириш талаб қилинмайди. Бу процессда ҳар доим ёғ кислотанинг α-углерод атоми оксидланиб, карбоксил группаси CO_2 сифатида ажралиб чиқади ва шунинг учун *α-оксидланиш* деб аталади.

α-оксидланиш процесси фақат иккита асосий ферментатив реакциядан иборат. Бу реакцияларнинг биринчисида юқори молекуляр ёғ кислоталар водород пероксид билан реакцияга киришиб, уларнинг альдегиди ва карбонат ангидрид ҳосил қилади. Реакция махсус пероксидаза ферменти иштирокида катализланади:

$$R{-}CH_2{-}CH_2{-}COOH + H_2O_2 \xrightarrow{\text{пероксидаза}} R{-}CH_2{-}C{<}^{O}_{H} + CO_2 + 2H_2O$$

Бу реакцияни катализловчи пероксидаза ўз таъсирини кўрсатиши учун водород пероксид бўлиши керак. Ўсимликларда водород пероксид гликолатоксидаза ферменти иштирокида ҳар вақт ҳосил бўлиб турарди (51-расм).



51-расм. Ёғ кислоталарнинг α-оксидланиши.

Иккинчи реакцияда юқори молекуляр ёғ кислоталарнинг альдегиди оксидланиб, яна ёғ кислота ҳосил қилади. Бу реакция альдегид-дегидрогеназа ферменти иштирокида тезлашади:

$$R{-}CH_2{-}C{<}^{O}_{H} \xrightarrow[\text{НОН}]{\text{НАД}^+} R{-}CH_2{-}COOH + \text{НАД}\cdot H_2$$

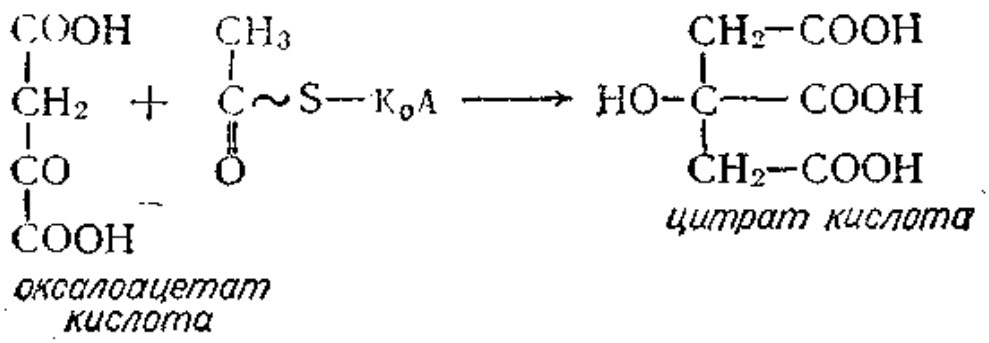
α-оксидланиш процесси ерёнғоқ ва кунгабоқар ўсимликларининг унаётган уруғида аниқланган. Бундай процесс улар баргининг тўқималарида ҳам бориши кейинчалик маълум бўлди.

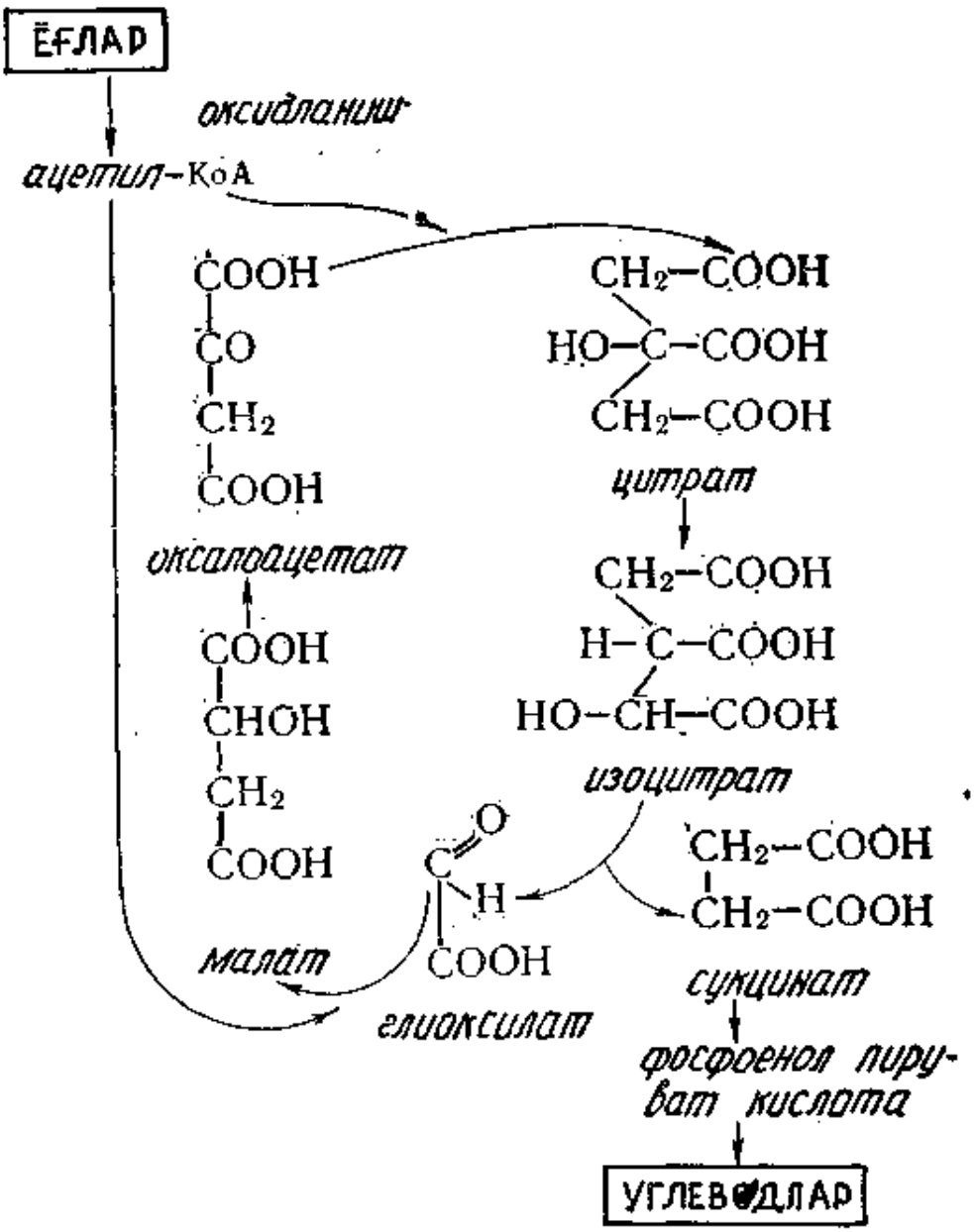
α-оксидланиш реакциясида лауринат кислота ва кичик молекуляр ёғ кислоталар оксидланмаслиги аниқланган. Бу процесснинг ўсимликлар учун аҳамияти тўлиқ маълум эмас. α-оксидланиш билан β-оксидланиш реакциялари биргаликда амалда ошиши натижасида табиий ёғ кислоталардан органик кислоталар ва бошқа бирикмалар ҳосил бўлиши мумкин, деб тахмин қилинади. α-оксидланиш процесси энергетик нуқтаи назардан қараганда, β-оксидланишга нисбатан унча самарали эмас. Чунки α-оксидланишнинг ҳар гал такрорланишида бир молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқади ва шу билан бирга бир молекула қайтарилган НАД ҳосил бўлади. Қайтарилган НАДнинг нафас олиш занжирида оксидланиши туфайли 3 молекула АТФ синтезланади. Бинобарин, ёғ кислотадан бир молекула CO_2 ажралиб чиқиши 3 молекула АТФ га тенг, холос. β-оксидланишда эса бир молекула икки углеродли бирикма ажралиб чиқиши натижасида 17 молекула АТФ ҳосил бўлади.

Глиоксилат цикли

Юксак ўсимликларда ва бир қатор микроорганизмларда баъзан ёғлардан ёки икки углеродли бирикмалардан (ацетил-КоАдан) углеводлар ҳамда ҳужайранинг бошқа компонентлари ҳосил бўлиб туради. Чунончи, мойли ўсимликлар уруғининг униши даврида ёғлар тез камайишини ва шу билан бирга эрувчан углеводлар, хусусан, сахароза миқдори ортиб боришини кузатиш мумкин. Аммо бу процесснинг механизми яқин вақтгача аниқланмаган эди.

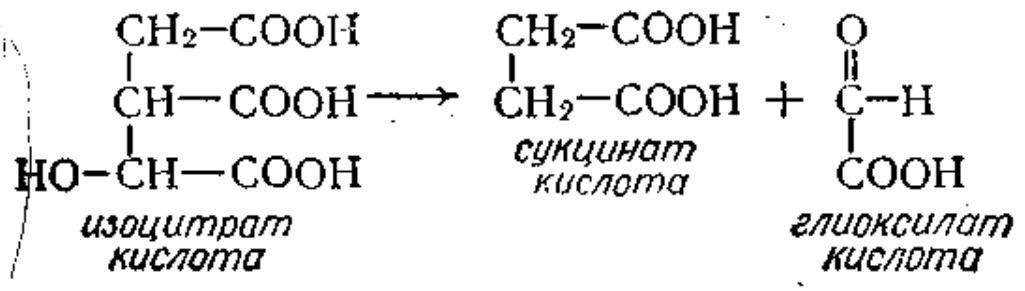
1957 йилда Коренберг ва Кребслар ёғларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган ацетил-КоА фақат Кребс цикли орқали сув ва карбонат ангидридгача парчаланиш реакциясида эмас, балки бошқа йўл билан ҳам алмашинувини кашф этдилар. Бу йўлда ацетил-КоА дан глиоксилат кислота ҳосил бўлганлиги учун у *глиоксилат цикл* деб аталади. Циклнинг схемаси 52-расмда келтирилган. Бу циклнинг бошланғич реакциялари худди Кребс циклидагига ўхшаш бўлади. Глиоксилат циклида ҳам ацетил-КоА билан оксалоацетат конденсирланиб, цитрат кислота ҳосил қилади:



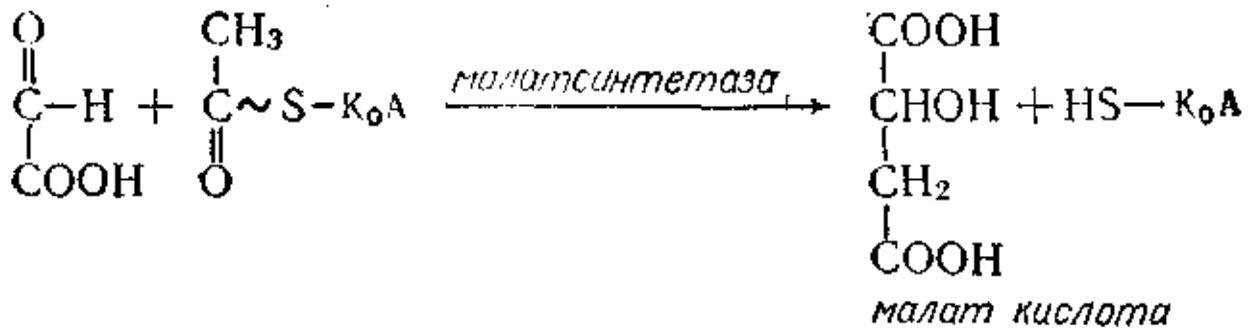


52-расм. Глиоксилат циклининг схемаси.

Кейинги реакцияда цитрат кислота аввал цис-аконит кислотага, кейин эса изолимон кислотага айланади. Глиоксилат циклининг Кребс циклидан асосий фарқи изолимон кислотанинг парчаланишидадир. Глиоксилат циклида изолимон кислота сукцинат ва глиоксилат кислота ҳосил қилиш билан парчаланади. Бу реакция изоцитратлиаза ферменти иштирокида катализланади:

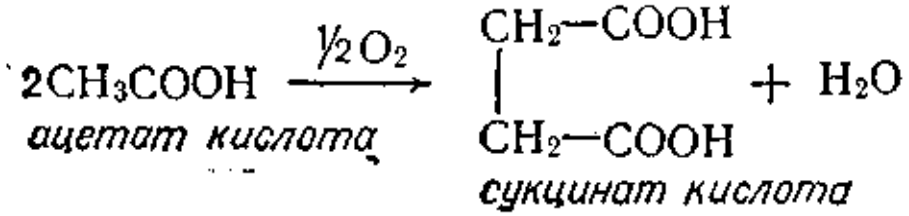


Реакцияда ҳосил бўлган сукцинат кислота бир қатор оралиқ реакцияларда иштирок этиб, кейинчалик эрувчан шакарлар ҳосил қилади. Глиоксилат кислота эса яна бир молекула ацетил-КоА билан реакцияга киришиб, малат кислота ҳосил қилади:



Бу реакция малат-синтетаза ферменти иштирокида катализланади. Циклнинг сўнгги босқичида малатдегидрогеназа ферменти малат кислотани оксалоацетат кислотага айлантиради.

Глиоксилат циклидаги асосий ферментлардан изоцитратаза ва малатсинтетаза ҳайвонлар организмида учрайди ва шу сабабли уларда глиоксилат циклини амалга ошириб бўлмайди. Циклнинг бошқа реакциялари Кребс циклда иштирок этадиган ферментлар иштирокида катализланади. Циклнинг бир марта такрорланиши натижасида икки молекула ацетил-КоА оксидланади ва бир молекула сукцинат кислота ҳосил бўлади:



Бу циклнинг ўсимликлардаги асосий аҳамияти ёғларнинг парчаланиши натижасида вужудга келадиган ацетил-КоА дан сукцинат кислота ҳосил бўлишидир. Кейинчалик сукцинат кислота углеводлар синтезланишида иштирок этади.

Унаётган уруғлар таркибидаги липидларнинг парчаланиб тамом бўлиши билан циклни катализловчи ферментларнинг фаолияти ҳам сусайиб кетади ва натижада глиоксилат цикли ҳам тўхтайди. Тахминан шу даврда ўсимликларда фотосинтез процесси бошланади. Шундай қилиб, глиоксилат циклида ёғ кислоталарнинг оксидланиши натижасида ҳосил бўладиган ацетил-КоА углеводларга айланади.

Тўйинмаган ёғ кислоталарнинг парчаланиши

Ўсимликлар оламида тўйинмаган ёғ кислоталар жуда кўп тарқалган бўлишига қарамай, уларнинг алмашинуви тўғрисида аниқ маълумот йўқ. Тўйинмаган ёғ кислоталар таркибида қўш

боғлар кўп бўлиши уларнинг α- ва β-оксидланиш йўли билан парчаланишини бирмунча қийинлаштиради. Бироқ улар таркибида ноўрин жойлашган қўш боғларни енол-КоА-гидротаза ферментлари таъсирида ўзгартириб, оксидланиш реакциясида иштирок эттириш мумкин. Бинобарин, назарий жиҳатдан тўйинмаган ёғ кислоталарни ҳам β-оксидланиш йўли билан парчалаш мумкин экан. Лекин бу процесс ўсимликларда ўрганилмаган.

Ўсимликларда тўйинмаган ёғ кислоталар кўпинча липооксидаза ферменти иштирокида оксидланади. Бу фермент тўйинмаган ёғ кислоталар таркибидаги қўш боғларга бевосита кислород бирикиши реакцияларини катализлайди. Реакция натижасида гидропероксидлар ҳосил бўлади:

$$R-CH=CH-CH_2-CH=CH-\ldots COOH \xrightarrow{O_2}$$

тўйинмаган ёғ кислота

$$\longrightarrow \begin{array}{l} R-CH_2-CH=CH-CH=CH\ldots COOH \\ | \\ O-O-H \end{array}$$

гидропероксид

Бу бирикмалар ўта оксидланиш хусусиятига эга бўлиб, кейинчалик бошқа тўйинмаган ёғ кислоталарни ҳам оксидлашда иштирок этади. Кейин гидропероксидлар бирмунча ўзгариб, кетоҳосилалар пайдо қилади. Кетоҳосилалар эса β-оксидланиш реакцияларида осон иштирок этади.

Ёғ кислоталар ҳосил бўлиши

Ёғ кислоталар ферментатив оксидланиши йўлининг ҳар бир босқичи қайтар таъсир қилиш хусусиятига эга. Шу сабабли ёғ кислоталар ҳосил бўлиши ҳам β-оксидланиш процессида иштирок этадиган ферментлар иштирокида амалга оширилади, деб тахмин қилинган. Ҳақиқатда ҳам, β-оксидланиш процессининг бир қатор ферментлари ацетил-КоА дан мой кислота ҳосил бўлиш реакциясини катализлайди. Бироқ кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда ёғ кислоталар ҳосил бўлиш реакциялари бирмунча мураккаб эканлиги ва улар оксидланиш процессининг қайтар реакцияларидан тубдан фарқ қилиши аниқланган. Аввал ёғлар ҳосил бўлишида β-оксидланиш процессининг фақат тозаланмаган фермент системалари иштирок этиши маълум бўлди. Соф ҳолда ажратиб олинган ферментлар бу реакцияларни катализламас экан. Ёғлар ҳосил бўлишида муҳитда, албатта, CO_2, АТФ, Mg^{++} ва қайтарилган НАДФ иштирок этиши фавқулодда зарурлиги аниқланган. Шу билан бирга ёғлар ҳосил бўлишида иштирок этадиган махсус фермент системалар топилган ва соф ҳолда ажратиб олинган.

Ҳозирги вақтда бу ферментлар ҳужайра митохондрийларида ва цитоплазмасида эрувчан бирикма сифатида учраши кўрсатилган.

Ёғ кислоталар ҳосил қилувчи асосий манба ацетил-КоА ҳисобланади. Маълумки, бу бирикма углеводларнинг парчаланиши процессида ҳосил бўлади. Бундан ташқари, ёғларнинг β-оксидланишида ҳам кўп миқдорда ацетил-КоА ҳосил бўлади. Ҳужайра, тўқима ва органларда бу бирикма бевосита ацетат кислотадан хам ҳосил бўлиши мумкин:

$$CH_3{-}COOH + \text{АТФ} + HS{-}K_0A \xrightarrow{Mg^{++}} CH_3{-}CO{\sim}K_0A + \text{АМФ} + \text{пирофосфат кислота}$$

Ҳозирги вақтда ёғ кислоталар ҳосил бўлишида ацетил-КоА дан ташқари, яна малонат кислота иштирок этиши ҳам аниқланган. Малонат кислота, одатда, ацетил-КоА га эркин карбонат ангидрид бирикиши натижасида ҳосил бўлади:

$$\underset{\text{ацетил-}K_0A}{CH_2{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{\sim}S{-}K_0A} + CO_2 + \text{АТФ} + H_2O \longrightarrow$$

$$\longrightarrow \underset{\text{малонил-}K_0A}{HOOC{-}CH_2{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{\sim}S{-}K_0A} + \text{АДФ} + H_3PO_4$$

Бу реакция ацетил-КоА-карбоксилаза ферменти иштирокида катализланади. Ферментнинг актив қисмини биотин ташкил этади. Карбонат ангидридни активлаштириш учун зарур энергия эса АТФ ҳисобидан олинади.

Ёғ кислоталар ҳосил бўлишидаги кейинги реакцияларда малонил-КоА бир молекула ацетил-КоА билан бирикади. Бу реакцияда карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Реакция ацетоацетил-КоА-тиолаза ферменти иштирокида катализланади:

$$HOOC{-}CH_2{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{\sim}S{-}K_0A + CH_3{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{\sim}S{-}K_0A \xrightarrow{\text{тиолаза}}$$

$$\longrightarrow \underset{\text{ацетоацетил-}K_0A}{CH_3{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}CH_2{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{\sim}S{-}K_0A} + CO_2 + HS{-}K_0A$$

Юқоридаги реакциялар натижасида икки молекула ацетил-КоА оралиқ бирикма-малонил-КоА орқали активлашган янги бирикма, яъни ацетоацетил-КоА ҳосил қилади.

Навбатдаги реакцияда бу бирикма НАД·H_2 ёрдамида қайтарилади. Реакцияни ацетоацетил-редуктаза ферменти катализлайди:

$$CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A + НАДФ\cdot H_2 \xrightarrow{редуктаза}$$

$$\longrightarrow CH_3-CHOH-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A + НАДФ$$

оксибутирил-K_0A

Кейинги реакцияда енол-КоА-гидратаза ферменти иштирокида бир молекула сув ажралиб чиқади ва тўйинмаган бирикма кротинил-КоА ҳосил бўлади:

$$CH_3-\underset{OH}{\underset{|}{CH}}-CH_3-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A \xrightarrow{-HOH} CH_3-CH=CH-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A$$

кротинил-K_0A

Охирги реакцияда кротинил-КоА яна бир молекула НАДФ·H_2 ёрдамида қайтарилиб, бутирил-КоА га айланади:

$$CH_3-CH=CH-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A + НАДФ\cdot H_2 \longrightarrow$$

кротинил-K_0A

$$\longrightarrow CH_3-CH_2-CH_2-\overset{O}{\overset{\|}{C}}\sim S-K_0A + НАДФ^+$$

бутирил-K_0A

Демак, юқоридаги реакциялар натижасида актив ҳолдаги икки молекула ацетил-КоА дан тўйинган тўрт углеродли бирикма-бутирил-КоА ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган бутирил-КоА ўз навбатида янги ацетил-КоА билан юқоридагига ўхшаш реакцияга киришиши туфайли ёғ кислота занжири иккита углерод атоми ҳисобига узаяди. Занжир иккита углерод атомига узайиши учун икки молекула қайтарилган НАДФ бўлиши зарур. Бу цикл 16 ёки 18 улгерод атомига эга бўлган бирикма ҳосил бўлгунча давом этади.

Юқоридаги реакциялар такрорланишида ҳар доим ацетил-КоА эмас, балки малонил-КоА иштирок этади. Бунда, албатта, ҳар доим бир молекула карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Бинобарин, ёғ кислоталар синтезланишида ацетил-КоА ва карбонат ангидриддан малонил-КоА ҳосил бўлиш реакцияси фавқулодда муҳим аҳамиятга эга. Ёғ кислоталар ҳосил бўлиш реакцияларининг умумий тенгламаси қуйидагича:

$$8CH_3-CO\sim S-K_0A + 7CO_2 + 14\,НАДФ\cdot H_2 + 7АТФ \rightarrow$$
$$\rightarrow CH_3(CH_2)_{14}-COOH + 7CO_2 + 8HS-K_0A + 14\,НАДФ^+ +$$
$$+ 7АДФ + 7H_3PO_4 + 6H_2O$$

Ёғ кислоталар синтез қилувчи барча фермент системаларнинг асосий маҳсулоти сифатида доим пальмитинат кислота ҳосил бўлиши аниқланган. Ёғ кислоталар ҳосил бўлишида иштирок этадиган барча фермент системалар комплекс ҳолда учрайди ва ҳужайранинг липопротеин мембраналари билан боғланган бўлади. Бу ферментлар ёғ кислоталар ҳосил бўлиши реакцияларининг барча босқичларини бир вақтнинг ўзида амалга ошириш хусусиятига эга бўлади ва шу сабабли юқори *молекуляр ёғ кислоталарнинг синтетазалари* деган умумий ном билан аталади.

Тўйинмаган ёғ кислоталарнинг синтезланиши ҳали яхши ўрганилмаган. Тўйинмаган ёғ кислоталар тўйинган ёғ кислоталарнинг дегидрогенланиши натижасида ҳосил бўлиши бир қатор тажрибаларда аниқланган. Бу процессда кислород билан қайтарилган НАДФ иштирок этиши зарур.

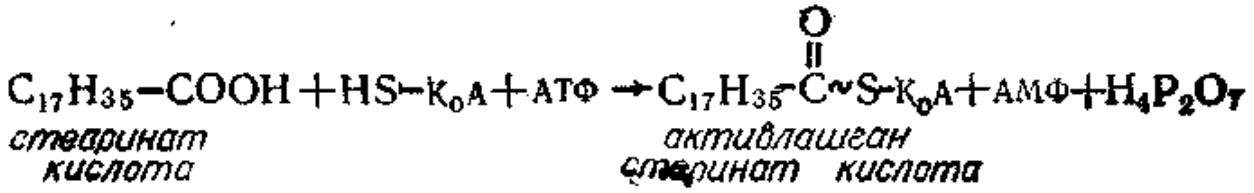
Ёғлар (триглицеридлар) ҳосил бўлиши

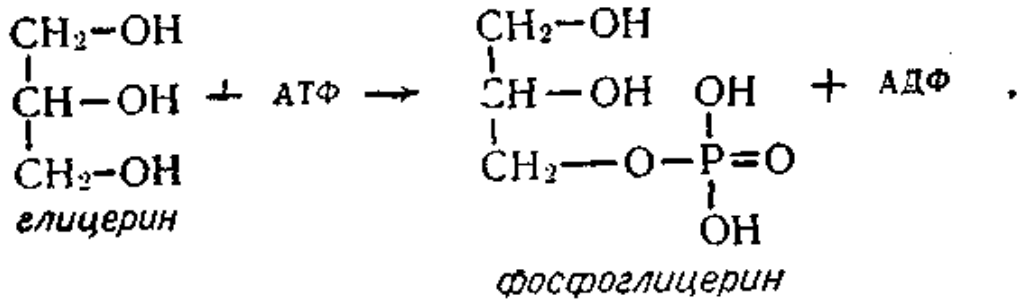
Барча тирик организмлар каби ўсимликлар ҳам ёғларга (мойларга) бой бўлади. Ёғлар сувда эримайди ва шу сабабли улар ўсимлик бўйлаб ҳаракат қила олмайди. Шунинг учун ўсимликларнинг ҳар бир орган ва тўқималарида ёғ ҳосил бўлиши керак. Ёғлар ҳосил бўлишини пишаётган уруғ ва меваларда кузатиш мумкин. Бу процессни ўсимликларда биринчи бўлиб совет олими С. Л. Иванов ўрганган.

Ўсимликларда ёғлар асосан углеводлардан ҳосил бўлади. Бироқ бу процесс бирмунча мураккаб бўлиб, аввал углеводлар кўпгина оралиқ реакцияларда бошқа бирикмаларга айланади. Бу реакцияларда, биринчидан, ёғ ҳосил бўлиши учун зарур бўладиган энергия ажралиб чиқса, иккинчидан, ёғларнинг таркибий қисми ҳисобланган бирикмалар ҳосил бўлади. Бу бирикмалар ёғ ҳосил бўлишида иштирок этадиган фермент системалар таъсирида ҳужайра ва тўқималарда ёғларга айланади.

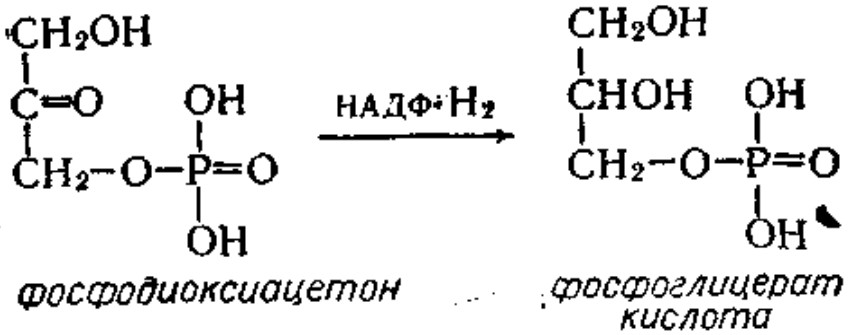
Ёғ ҳосил қиладиган фермент системалар, асосан, микросомаларда ва митохондрийларда мужассамлашган. Кейинги йилларда бу фермент системалар ҳужайранинг бошқа компонентларида, чунончи, хлоропластларда ҳам топилган. Бошқа бирикмалар каби, глицерин ва ёғ кислоталар ҳам актив ҳолга келмасдан туриб, бевосита реакцияга кириша олмайди. Триглицеридлар ҳосил қиладиган бирламчи маҳсулотлар ёғ кислоталар ва глицериндир. Ёғ кислоталар бевосита активлашган

шаклда учраши мумкин. Актив бўлмаган ёғ кислоталар АТФ ва КоА иштирокида актив ҳолга айланади:

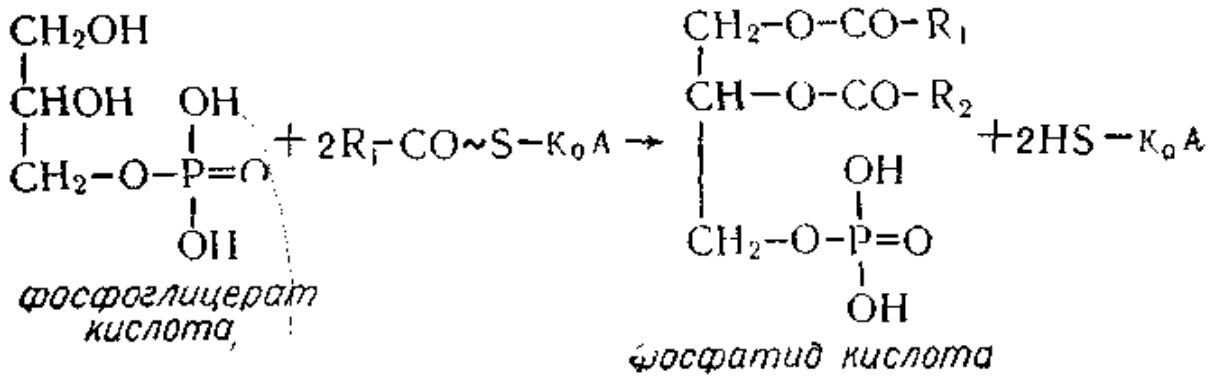




Иккинчи йўлда фосфодиоксиацетондан активлашган глицерин ҳосил бўлади. Бу реакцияда қайтарилган НАДФ·H_2 иштирок этади.

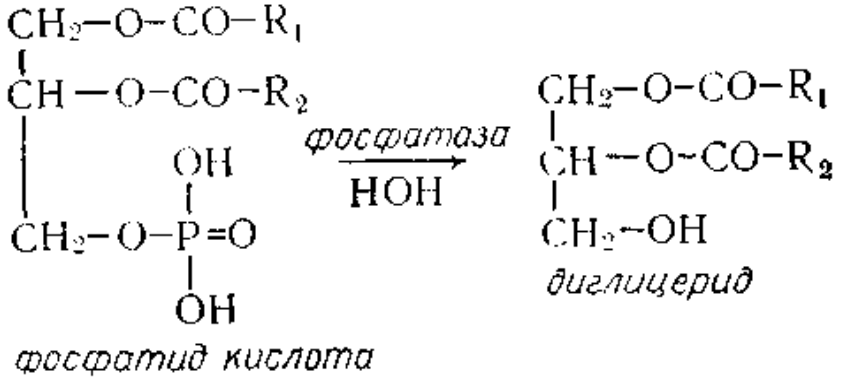


Юқоридаги реакциялар натижасида ҳосил бўладиган актив глицерин ва ёғ кислоталарнинг коферментли ҳосилалари осонлик билан реакцияга киришиб, фосфатид кислота деб аталадиган диглицерид фосфат ҳосил қилади:

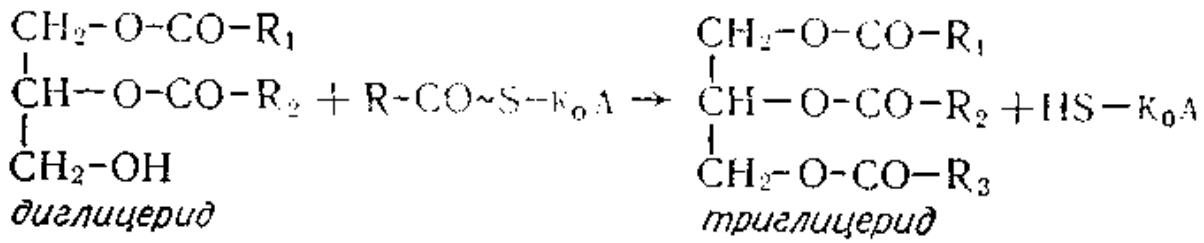


Фосфатид кислота ҳар хил мураккаб липидлар ҳосил бўлишида иштирок этадиган муҳим бирикма ҳисобланади.

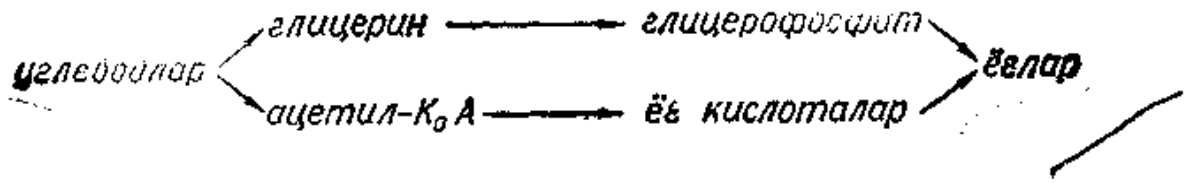
Триглицеридлар ҳосил бўлишидаги кейинги реакцияда фосфатид кислота фосфатаза ферменти иштирокида диглицерид билан фосфат кислотага парчаланади:



Навбатдаги реакцияда диглицерид яна бир молекула ёғ кислотанинг коферментли ҳосиласи билан реакцияга киришиб, ёғлар ҳосил қилади:



Шундай қилиб, ёғ ҳосил бўлишини қуйидаги умумий схема билан ифодалаш мумкин:

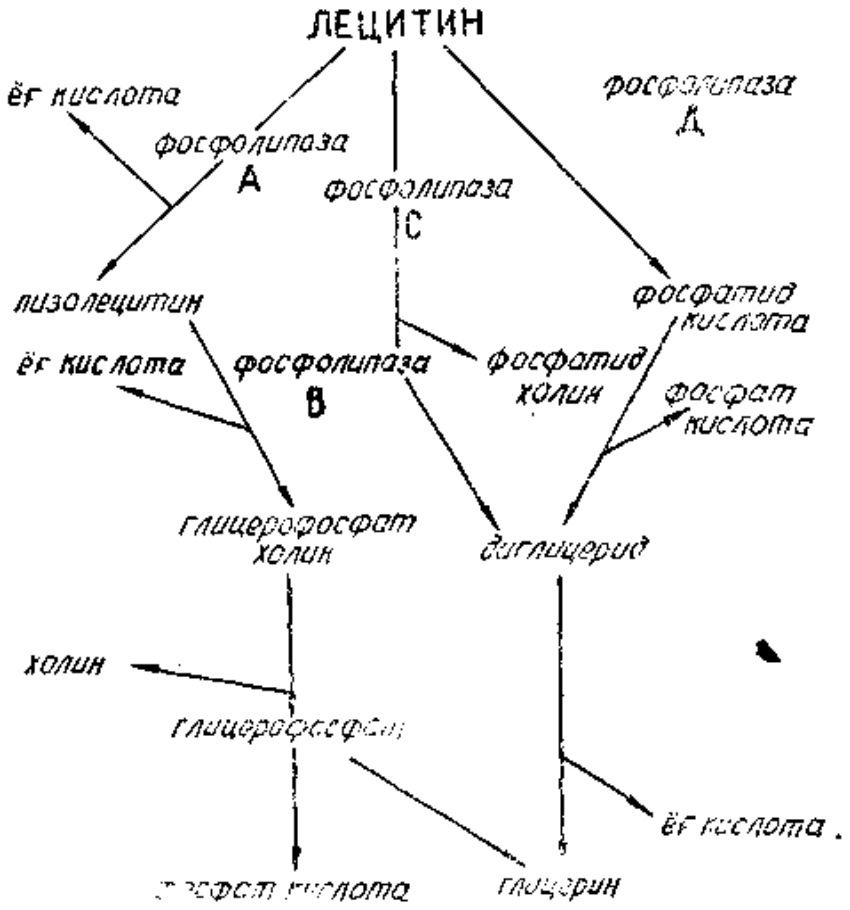


Фосфатидлар алмашинуви

Фосфатидларнинг парчаланиши. Ўсимликларда фосфатидлар уруғ униши даврида парчаланади, бироқ бу процесснинг механизми маълум эмас. Фосфатидлар парчаланишида *фосфолипазалар* деб аталадиган бир қатор ферментлар иштирок этиши аниқланган. Бу ферментлар иштирокида фосфатидлар таркибий қисмларга — юқори молекуляр ёғ кислоталар, фосфат кислота, азотли асослар ва глицерингача парчаланади. Фосфатидлар таркибидаги мураккаб эфирли боғларнинг парчаланишига кўра, фосфолипазалар тўрт группага бўлинади ва

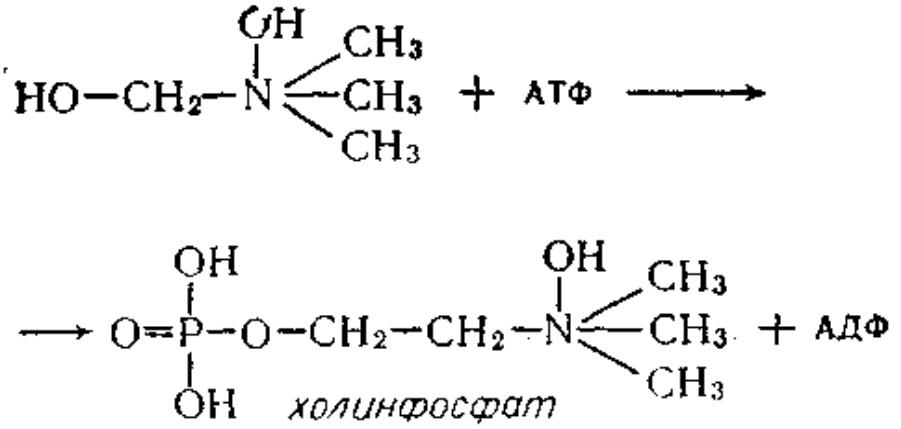
А, В, С, Д ҳарфлари билан ифодаланади. Бу ферментлар бир вақтнинг ўзида бир неча хил реакцияни катализлаши туфайли фосфатидлардан ҳар хил бирикмалар ҳосил бўлади. 53-расмда фосфатидлар (лецитин)нинг парчаланиши схема равишда кўрсатилган.

Фосфатидлар қандай йўл билан парчаланишидан қатъи назар, уларнинг охирги маҳсулоти глицерин, ёғ кислоталар, фосфат кислота ва азотли бирикмалардан иборат бўлади. Бошқа фосфатидлар, чунончи, кефалинлар, инозитфосфатидлар ҳам лецитинга ўхшаш йўл билан парчаланади. Ҳосил бўлган бирикмалар эса моддалар алмашинувида иштирок этиши мумкин.

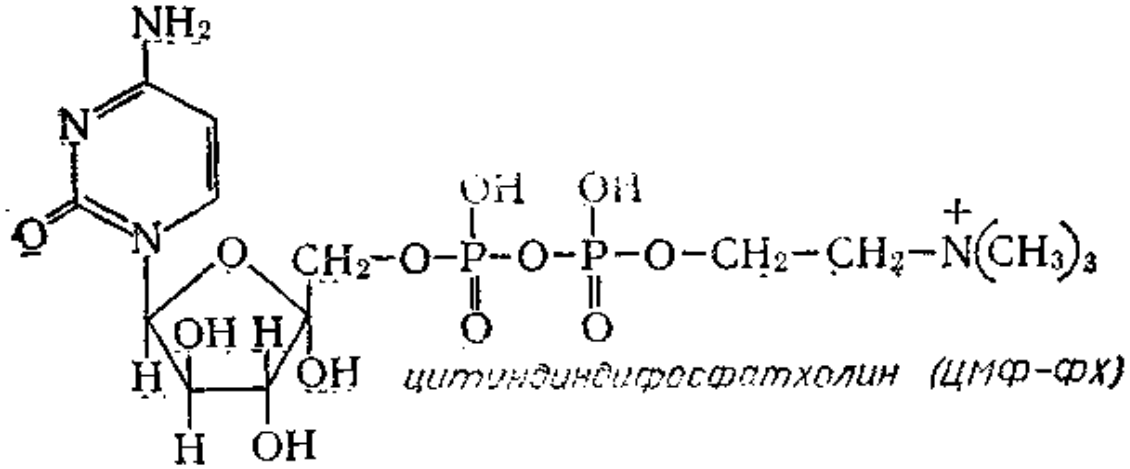


53-расм. Лецитиннинг парчаланиши.

Фосфатидлар ҳосил бўлиши. Фосфатидлар ҳосил бўлишидаги бошланғич реакциялар худди триглицеридлар биосинтезидагига ўхшаш бўлади. Бу реакцияларда аввал фосфатид кислота, ундан кейин диглицерид ҳосил бўлади. Кейинги реакцияларда эса диглицерид активланган азотли бирикма билан реакцияга киришади. Азотли бирикмаларни активлашда АТФ билан бир қаторда ЦТФ ва ЦДФ ҳам иштирок этади. Масалан, лецитин синтезланишида холин аввал АТФ билан реакцияга киришиб, холинфосфат ҳосил қилади:

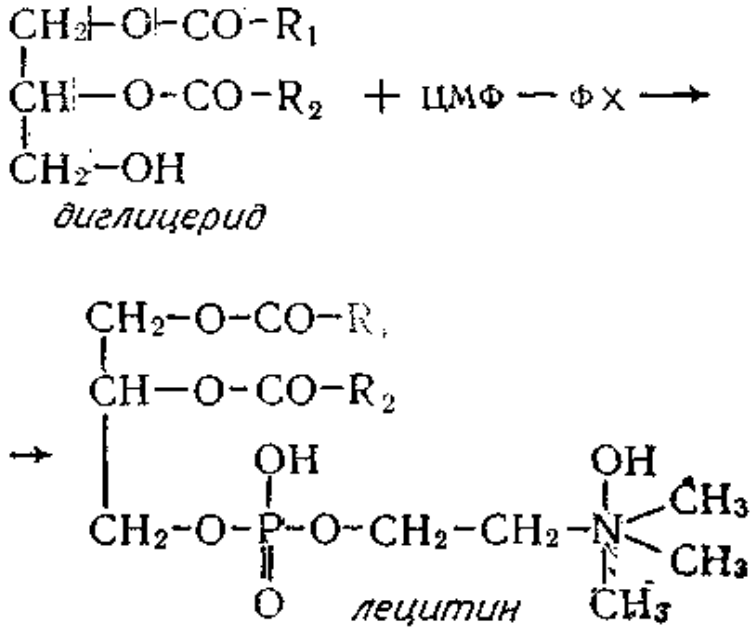


Кейин холинфосфат цитидинтрифосфат билан реакцияга киришиб, цитидиндифосфатхолин ҳосил қилади:



Бу бирикма қисқача қилиб ЦДФ-Х эмас, балки ЦМФ-ФХ шаклида ифодаланади. Чунки бунда холинфосфат группаси кўчганлиги яққол кўриниб туради.

Юқоридаги йўл билан активлашган холин диглицерид билан реакцияга киришиб, фосфатидлар ҳосил қилади:



Цитидинмонофосфат яна АТФ ёрдамида фосфорланиб, ЦТФ га айланади.

$$ЦМФ+АТФ \rightarrow ЦТФ+АМФ$$

Фосфатид-инозит ҳосил бўлиш йўли юқорида кўриб ўтилган йўлдан фарқ қилади. Бу реакцияда ЦТФ диглицерид билан реакцияга киришиб, ЦМФ-Ф-диглицерид ҳосил қилади. Бу бирикма бевосита инозит билан реакцияга киришиши туфайли фосфатид-инозит ҳосил бўлади. Барча фосфатидлар ҳосил бўлишида ҳам ЦТФ универсал кўчирувчи кофермент вазифасини бажаради.

XII боб. АЗОТЛИ БИРИКМАЛАР АЛМАШИНУВИ

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ МОЛЕКУЛЯР АЗОТ ЎЗЛАШТИРИШИ

Ўсимликлар ҳаётида бошқа химиявий элементларга қараганда азот алоҳида аҳамиятга эга. Чунки ҳаётий энг муҳим бирикмалар ҳисобланган оқсиллар, ферментлар, нуклеин кислоталар ва бошқа бир қатор бирикмалар азот тутувчи моддалардир. Маълумки, яшил ўсимликларнинг азотга бўлган талабини қондириш бирмунча мураккаб масала ҳисобланади. Барча юксак ўсимликлар молекуляр азотни бевосита ўзлаштира олмайди. Чунки молекуляр азот ўта турғун бўлиб, уни актив ҳолга келтириш учун жуда катта энергия сарфлаш керак.

Табиатда молекуляр азотни аммиаккача қайтарувчи кўпгина микроорганизмлар ва айрим ўсимликлар бор. Булар *азот ўзлаштирувчи организмлар* ёки *азотфиксаторлар* деб аталади. Бундай организмларга гетеротроф бактериялардан азотобактер, клостридиум, фотосинтетик бактериялардан родоспириллиум, айрим сувўтлар ва ризобиум авлодига кирадиган бактериялар билан дуккакдош ўсимликлар симбиозидан иборат бўлган системалар киради. Азотфиксаторлар планетамизда йилига бир неча миллион тонна эркин азотни қайтариб, аммиакка айлантиради.

Молекуляр азотнинг аммиаккача қайтарилиш процессининг механизми тўлиқ аниқланган эмас. А. Н. Бах ва Д. Н. Прянишниковларнинг таъкидлашича, молекуляр азот гидроксиламин орқали қайтарилади:

$$N_2+2H \longrightarrow HN{=}NH$$
$$2NH+2H_2O \longrightarrow 2NH_2OH$$

В. Л. Кретович молекуляр азот ўзлаштирилишида ва унинг қайтарилишида бевосита гидроксиламин иштирок этишини ўрганган ва исботлаб берган. У гидроксиламиннинг қайтарилишида алоҳида фермент, яъни гидроксиламин-редуктаза ҳам иштирок этишини кўрсатган.

В. Л. Кретович

Молекуляр азот аммиак орқали ўзлаштирилиши азотбактер устида ўтказилган тажрибаларда аниқланган. Агар азотобактер ўсаётган муҳитга нишонланган азотли аммиак қўшилса, молекуляр азотнинг қайтарилиши тўхтайди, аммиак эса ўзлаштирилади. Ўзлаштирилган аммиак таркибидаги нишонланган азот (N^{15}) микроб танасидаги айрим азотли бирикмалар орасида худди молекуляр азот ўзлаштирилгандагидек тарқалганлиги аниқланган.

Молекуляр азотнинг ўзлаштирилиши билан боғлиқ бўлган ферментатив реакцияларнинг моҳияти ва изчиллиги аниқланмаган бўлсада, баъзи азот ўзлаштирувчи бактерияларнинг ҳужайрасиз ширасида in vivo шароитда молекуляр азотнинг ўзлаштирилиш процессини кузатишга муваффақ бўлинди. Молекуляр азот ўзлаштирилишида пируват кислота иштирок этиши зарур. Пируват кислота энергияга бой бўлган АТФ синтезланиши учун материал ҳисобланади. Бу энергия азотнинг ўзлаштирилишида сарфланади. Шунингдек, пируват кислота қайтарилиш реакциялари учун зарур бўлган ҳамда активлашган молекуляр азотнинг аммиаккача қайтарилишида иштирок этадиган электронлар манбаи ҳам ҳисобланади.

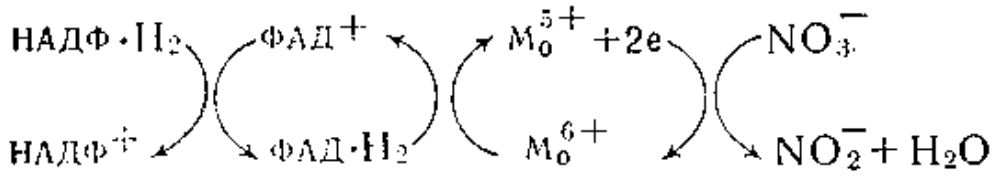
Молекуляр азотнинг ўзлаштирилиши механизмини ўрганиш электрон ташувчи ферментлардан ферредоксиннинг кашф этилишига сабаб бўлган. Азотнинг ўзлаштирилишида ферредоксин иштирок этиши муҳим аҳамиятга эга. У оксидланган пируват кислотадан электронларни қабул қилиб олади ва уларни активлашган азотга узатади. Демак, ферредоксин бу процессда воситачи модда сифатида иштирок этади.

Кейинги йилларда олиб борилган тадқиқотлар натижасида дуккакдош ўсимликлар таркибида гемоглобинга ўхшаш қизил пигмент борлиги аниқланган. *Легоглобин* деб аталадиган бу модда ҳам гемоглобинга ўхшаб, кислородни осонлик билан бириктириб олади. Легоглобинга ўхшаб, кислородни осонлик билан бириктириб олади. Легоглобин молекуляр азотнинг ўзлаштирилишида иштирок этса керак, деб тахмин қилинади.

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ НИТРАТЛАРНИ ЎЗЛАШТИРИШИ

Ўсимликларнинг кўпи нитратларни яхши ўзлаштиради. Нитратларнинг ўзлаштирилиши икки босқичдан иборат. Дастлаб нитратредуктаза ферменти нитратларнинг нитритларга айланиш реакциясини катализлайди, сўнгра нитритлар нитритредуктаза ферменти иштирокида аммиаккача қайтарилади.

Нитратредуктаза ферменти кўпчилик юксак ўсимликлар, замбуруғлар ва микроорганизмлар таркибида учрайди. Бу фермент ФАД ва молибден тутувчи металлофлавопротеиддан иборат. Нитратларнинг нитратредуктаза ферменти иштирокида қайтарилиши қуйидаги схемада ифодаланган:



Нитратредуктаза ферменти ўсимликлар нитрат ҳолдаги азотни ўзлаштиришида муҳим аҳамиятга эга. Кейинги йилларда молекуляр азотни ўзлаштиришда ва нитратларнинг қайтарилишида муҳим ҳисобланган молибден элементи кейинги йилларда ўсимликлар ҳосилдорлигини оширишда кенг қўлланилмоқда.

Нитритредуктаза ферменти нитритни гипонитритгача қайтаради. Бу реакцияларда ҳам флавинли фермент иштирок этади. Ҳосил бўлган гипонитрит гидроксиламингача қайтарилади. Бу процессда гипонитритредуктаза ферменти иштирок этади, деб тахмин қилинса ҳам, лекин у ўсимликлардан соф ҳолда ажратиб олинмаган.

Нитритларнинг аммиаккача қайтарилишида хилма-хил бирламчи электрон манбалардан, чунончи, қайтарилган НАДФ·H_2, H_2 ва фотосинтетик қайтарувчи моддалардан фойдаланилади. Нитритларнинг қайтарилишида ҳам ферредоксин оқсили электрон ўтказувчи модда сифатида муҳим роль ўйнайди. Қайтарилиш процессини схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

$$HNO_3 + \text{НАДФ}\cdot H_2 \longrightarrow HNO_2 + \text{НАДФ} + H_2O$$

нитрат *нитрит*

$$HNO_2 + \text{НАД}\cdot H_2 \longrightarrow H_2N_2O_2 + 2H_2O + 2\text{НАД}^+$$

гипонитрит

$$H_2N_2O_2 + \text{НАД}\cdot H_2 \longrightarrow NH_2OH + \text{НАД}^+$$

гидроксиламин

$$NH_2OH + \text{НАД}\cdot H_2 \longrightarrow NH_3 + \text{НАД}^+$$

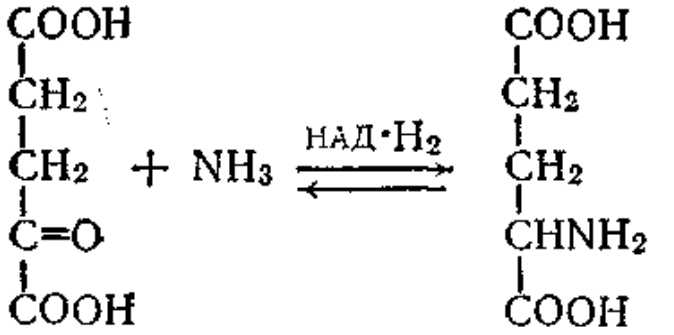
Аммиакни ўзлаштириш реакциялари

Молекуляр азот, нитрат ва нитритларнинг қайтарилиши натижасида ҳосил бўладиган аммиак ўсимликларда тўпланмай, аминокислоталар ҳосил бўлишида бевосита иштирок этади. Ундан ташқари, аммиак амидлар (аспарагин, глутамин)

синтезланишида орнитин ҳалқасидаги карбамоил фосфат ҳосил бўлишида, шунингдек, пиримидинлар синтезида ҳам иштирок этади.

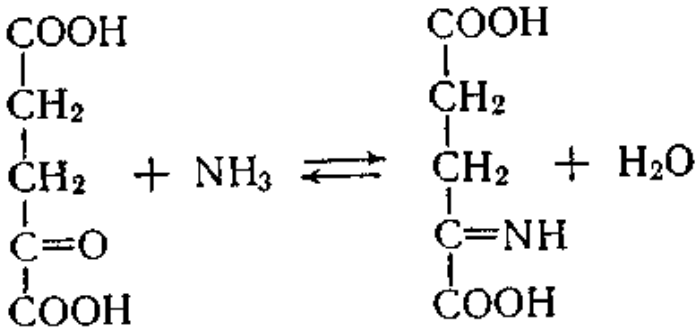
Бевосита аминланиш реакцияси

Ўсимликлар ва ҳайвонлар организмида аминокислоталар ҳосил бўлишининг асосий йўлларидан бири катокислоталарнинг бевосита аминланиш реакциясидир. Масалан, α-кетоглутарат кислота аммиак билан реакцияга киришиши натижасида глутамат кислота ҳосил бўлади:



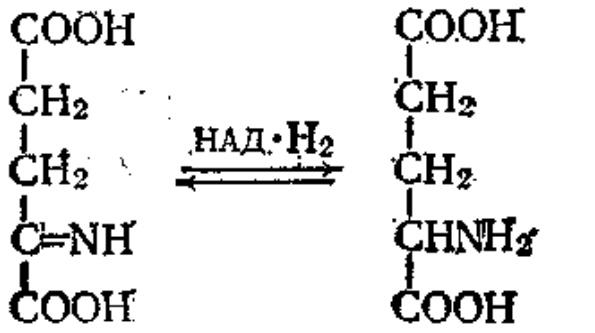
α-кетоглутарат кислота *глутамат кислота*

Бу реакция глутаматдегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. В. Л. Кретович, А. А. Бундель ва бошқа олимларнинг кўрсатишича, бу реакция икки босқичдан иборат. Реакциянинг биринчи босқичида иминокислота ва сув ҳосил бўлади:



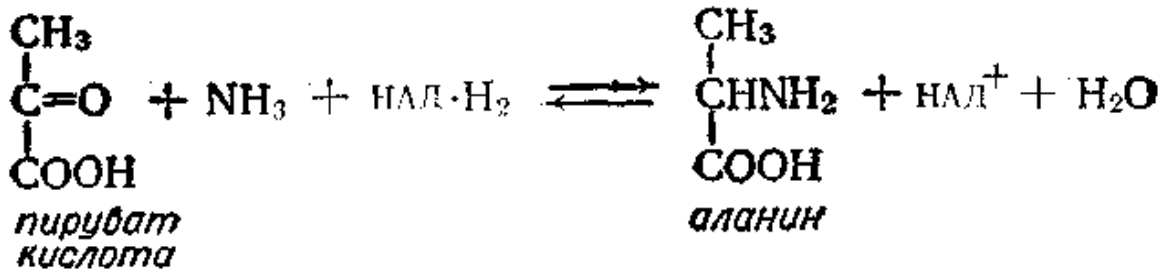
α-кетоглутарат кислота *иминокислота*

Кейин иминокислота НАДФ·H_2 ёрдамида қайтарилади, натижада аминокислота ҳосил бўлади:

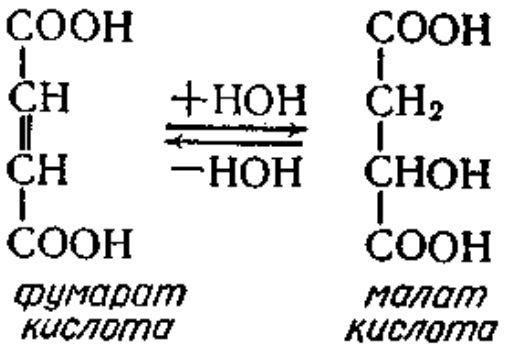


иминокислота *аминокислота*

Аланиндегидрогеназа ферменти иштирокида пируват кислота билан аммиак ўзаро реакцияга киришиб, аланин ҳосил қилади :



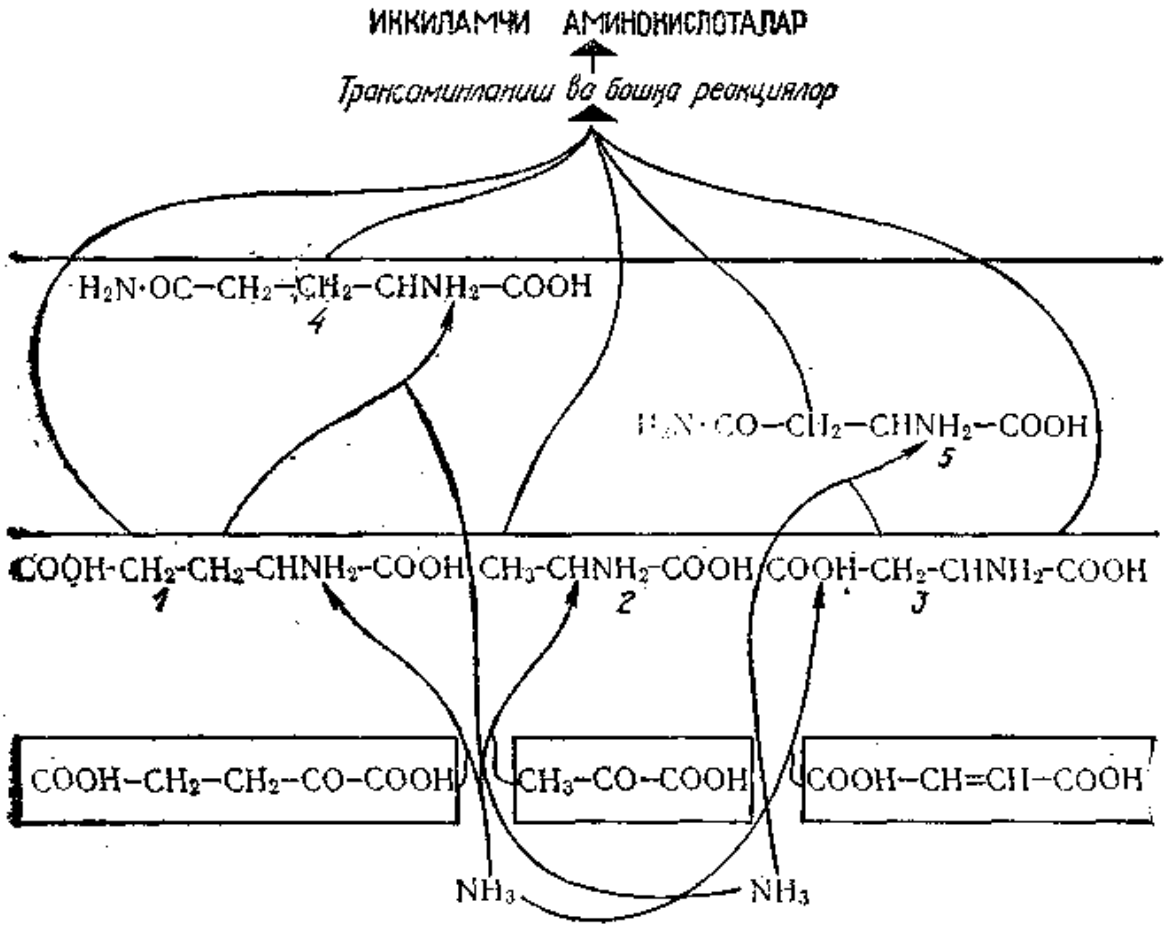
Аммиакнинг фумарат кислотага бирикишидан аспартат кислота ҳосил бўлади. Бу реакция аспартаза ферменти иштирокида катализланади:



Ҳар қандай кетокислотани бевосита аминлаш йўли билан исталган аминокислотани синтезлаш мумкин. Бироқ ўсимликлар таркибида аланиндегидрогеназа ва глутаматдегидрогеназа ферментидан бошқа ҳамма аминокислоталарнинг дегидрогеназалари жуда кам учрайди ва амалда аминокислоталар синтезланишида иштирок этмайди.

Шундай қилиб, табиатда амалий жиҳатдан бевосита аминланиш йўли билан фақат учта аминокислота — аланин, аспартат ва глутамат кислоталар ҳосил бўлади, холос. Қолган аминокислоталар шу учта аминокислотадан трансаминланиш реакцияси ёрдамида ёки бошқа йўл билан ҳосил қилинади (333- бетга қаранг). Шунинг учун аланин, аспартат, глутамат кислоталар бирламчи аминокислоталар, қолганлари иккиламчи аминокислоталар деб аталади.

Ўсимликлар ва ҳайвонлар организми аминокислоталарни синтезлаш қобилиятига қараб бир-биридан кескин фарқ қилади. Ўсимликларда жуда хилма-хил аминокислоталар синтезланади. Улар фақат оқсиллар таркибига кирадиган 20—22 та аминокислотани эмас, балки камдан-кам учрайдиган ва оқсиллар таркибига кирмайдиган жуда кўп аминокислоталарни ҳам ҳосил қилади. Ҳозиргача ўсимликлар таркибидан 150 дан ортиқ аминокислота топилган.



54-расм. Аминокислоталарнинг ўзаро алмашинуви (Кретович бўйича):

1,2,3 — бирламчи аминокислоталар; *4, 5* — иккиламчи аминокислоталар.

Ҳайвонлар организми, ўсимликлардан фарқ қилиб, барча аминокислоталарни синтезлай олмайди. Оқсиллар таркибига кирадиган аминокислоталардан фақат ярми ҳайвонлар организмида синтезланади. Ҳайвонлар организмида синтезланмайдиган аминокислоталар *алмашинмайдиган* ёки *зарурий* (эссенциал) *аминокислоталар* деб аталади. Бунинг акси, яъни ҳайвонлар организмида синтезланадиган аминокислоталар *алмашинадиган* ёки *зарур бўлмаган* (ноэссенциал) *аминокислоталар* дейилади.

Айрим оқсиллар таркибидаги аминокислоталарга қараб бир-биридан фарқ қилади. Организмнинг ўсиши ва ривожланиши даврида айрим оқсилларнинг аминокислотали таркиби бирмунча ўзгарувчан бўлади. Бунга ташқи факторлар, яъни иқлим шароити, географик муҳит, тупроқнинг унумдорлиги, минерал ўғитлар ва бошқалар таъсири сабаб бўлади.

Баъзи оқсиллар, масалан, буғдой, нўхат, соя, кунгабоқар дони ва пахта чигити таркибидаги альбумин ва глобулин оқсиллари таркибида деярли барча зарурий аминокислоталарни учратиш мумкин. Таркибида барча зарурий аминокислоталар бўлган бундай оқсиллар *тўла қимматли оқсиллар* деб аталади.

Алмашинадиган ва зарурий аминокислоталар

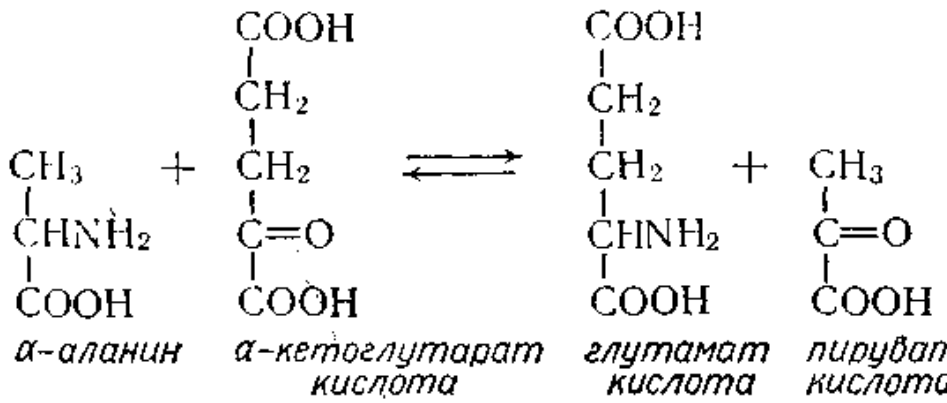
Зарурий аминокислоталар	Алмашинадиган аминокислоталар
Гистидин	Аланин
Лизин	Аспартат кислота
Триптофан	Глутамат кислота
Фенилаланин	Глицин
Метионин	Пролин
Треонин	Оксипролин
Лейцин	Тирозин
Изолейцин	Серин
Валин	Цистеин
Аргинин	Цистин

Бошқа оқсиллар, масалан, желатин, маккажўхори донида кўп бўладиган проламинлар таркибида кўпгина зарурий аминокислоталар, хусусан, лизин ва триптофан кам учрайди. Таркибида зарурий аминокислоталар учрамайдиган оқсиллар *қиммат сиз оқсиллар* деб аталади.

Агар чорва моллари озиғида зарурий аминокислоталардан бирортаси етишмаса, улар нормал ривожланмайди. Озиқ рационига етишмаётган ана шу зарурий аминокислоталар киритилса, организмнинг ўсиши нормаллашади. Шунинг учун ҳам чорвачиликни янада ривожлантиришда молларни синтетик аминокислотали озиқ билан боқиш катта аҳамиятга эга.

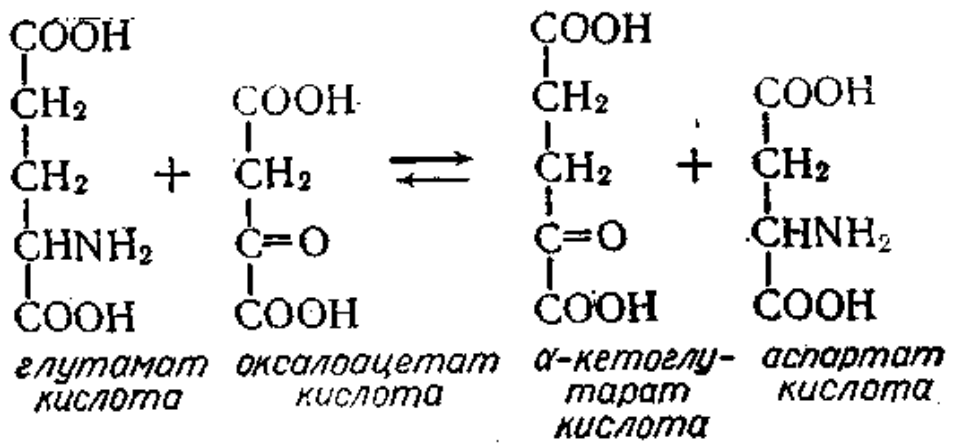
Трансаминланиш реакцияси

Аминокислоталарнинг кўпчилиги трансаминланиш реакцияси туфайли ҳосил бўлади. Барча ўсимликлар, ҳайвонлар ва микроорганизмларда аминокислоталар ҳосил бўлишининг универсал механизми ҳисобланган бу реакция совет олимлари А. Е. Браунштейн ва М. Г. Крицманлар томонидан кашф этилган. Трансаминланиш реакциясида аминокислотанинг амин группаси бирор кетокислотага тўлиқ равишда кўчади, реакциянинг *трансаминланиш* ёки қайта *аминланиш реакцияси* деб аталишининг боиси ҳам шу. Бунга аланин аминокислотаси билан кетоглутарат кислота ўртасида борадиган реакцияни мисол қилиб кўрсатиш мумкин:



Реакция қайтар характерга эга, яъни глутамат кислота билан пируват кислотадан қайтадан α-аланин ва α-кетоглутарат кислота ҳосил бўлади. Трансаминланиш реакциясида α-аминокислота донор сифатида иштирок этса, α-кетокислота акцептор сифатида иштирок этади. Бу реакцияга киришувчи моддалардан бири дикарбон аминокислотаси бўлиши шарт.

Ўсимликлардаги кўпчилик аминокислоталар, жумладан, оқсил таркибида учрамайдиган аминокислоталар ҳам трансаминланиши аниқланган. Ўсимликларда 30 га яқин аминокислота трансаминланиш реакцияси туфайли ҳосил бўлиши маълум. Трансаминланиш реакцияси глутамат ва оксалоацетат кислота ўртасида айниқса тез боради:

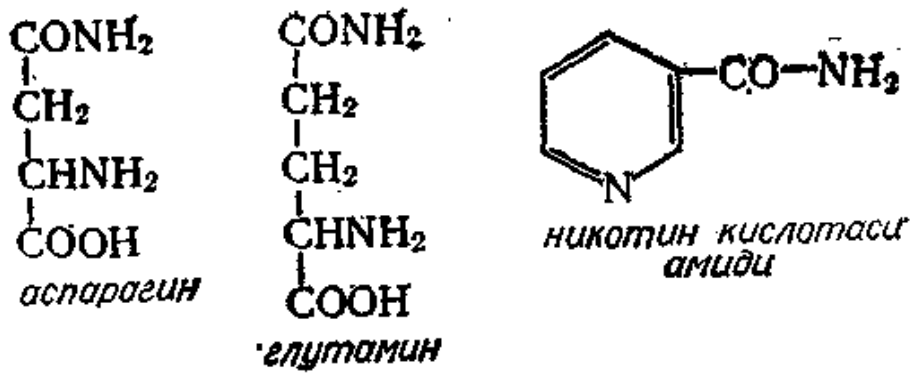


Трансаминланиш реакциясининг механизми жуда мураккаб. Бу реакция махсус ферментлар иштирокида боради.

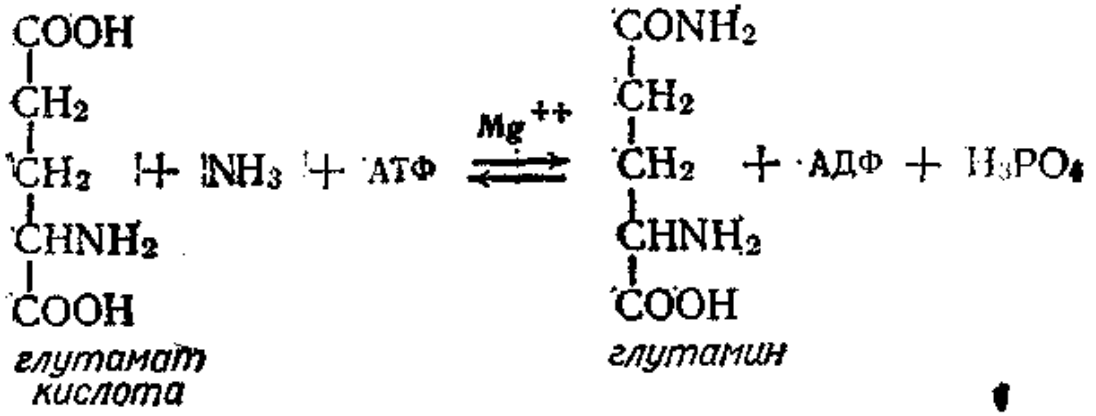
Кўпчилик аминокислоталар трансаминланиш реакциясида иштирок этса-да, уларнинг реакцияга киришиш тезлиги ҳар хил бўлади. Одатда, глутамат кислота, аланин, лейцин осонлик билан реакцияга киришади. Глицин, гистидин, метеонин, лизин каби аминокислоталарда трансаминланиш реакцияси қийинроқ боради. Трансаминланиш реакцияси қийин борадиган аминокислоталар алмашинмайдиган аминокислоталарга киради.

Амидлар ҳосил бўлиши

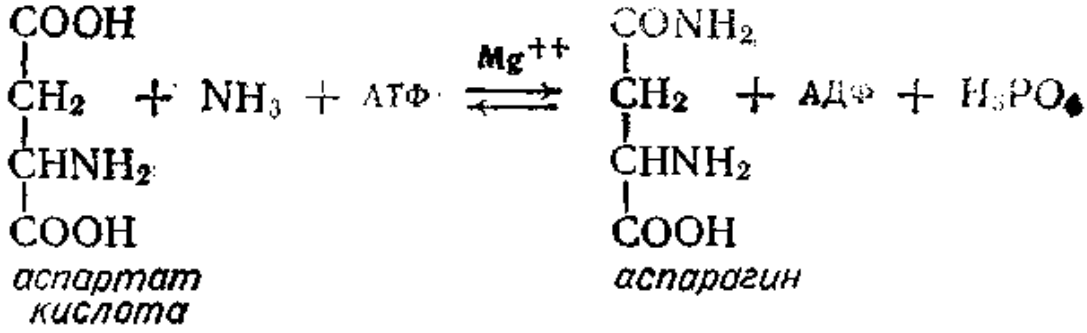
Аминокислота ёки бошқа кислоталарнинг карбоксил группасидаги — OH группа амин группа билан алмашиниши натижасида ҳосил бўладиган маҳсулотлар *амидлар* деб аталади. Ўсимликларда, айниқса, қоронғида унаётган уруғларда кўп миқдорда аспарагин ва глутамин амидлари ҳосил бўлади. Булардан ташқари, ўсимликлар таркибидан яна никотин кислотанинг амиди ҳам топилган. Аспарагин ва глутамин эса аспартат ва глутамат кислоталар ҳосиласи ҳисобланади:



Глутамат кислотага аммиак бирикиши натижасида глутамин кислота ҳосил бўлади. Бу реакция глутаминсинтетаза ферменти иштирокида катализланади. Реакция бориши учун Mg^{++} (ёки Mn^{++} юқори концентрацияда) ва АТФ иштирок этиши зарур:



Худди шу йўл билан аспартат кислотадан аспарагин ҳосил бўлади:

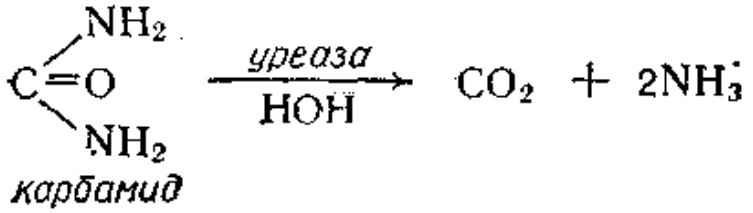


Ўсимликларда аспарагин ва глутамин кислоталар синтезланиши азот алмашинувининг энг муҳим ва актив процессларидан бири ҳисобланади. Ўсимликларда амидларнинг физиологик аҳамияти катта улар, биринчидан, ўсимликлардаги

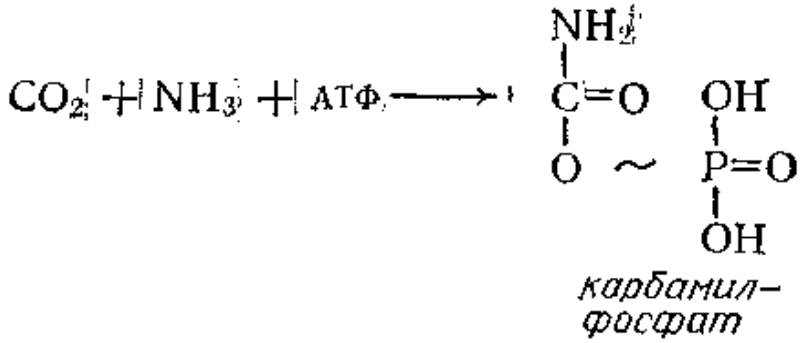
ортиқча аммиакни бириктириб олиш йўли билан унинг зарарли таъсирини йўқотади. Иккинчидан, амидларнинг аминогруппаси қайта аминланиш реакцияларида иштирок этади. Натижада ҳосил бўладиган кетоамидокислоталар гидролитик дезаминланиш реакциясига киришиб, кетоглутарат кислота ҳосил қилади; учинчидан, аспарагин ва глутамин ҳосил бўлиши дикарбон аминокислоталарни оксидланиб кетишдан сақлайди; тўртинчидан, аспарагин ва глутамин ўсимликлар танасидаги азотнинг ҳаракатчан шакли ҳисобланади. Демак, амидлар ўсимликлар ҳаётида муҳим аҳамиятга эга бўлган бирикмалар экан.

Орнитин ҳалқаси

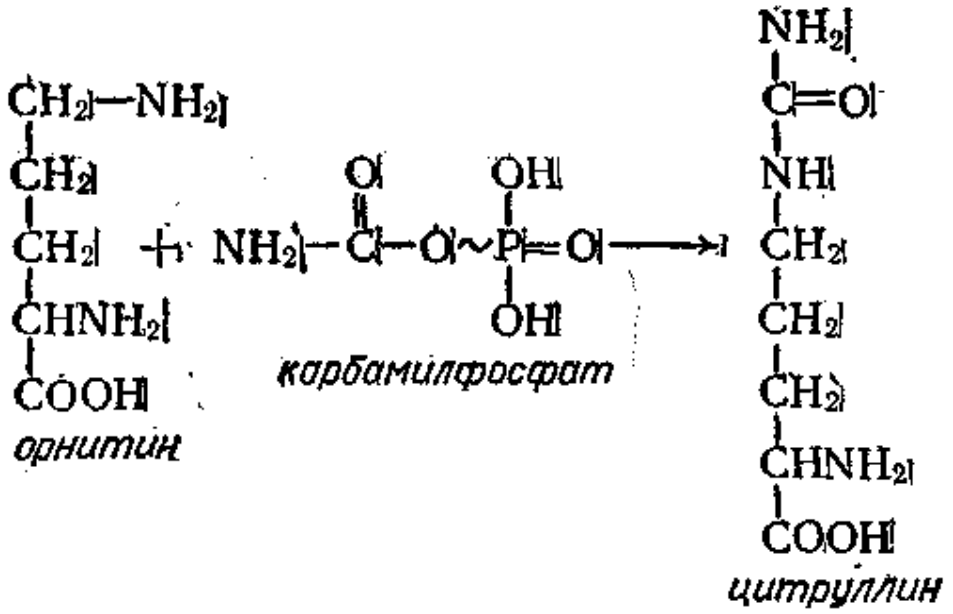
Ўсимликларда аммиакни йўқотиш йўлларидан яна бири карбамид ҳосил бўлишидир. Карбамид ўсимликлар ҳаётида аспарагин ва глутаминга ўхшаш аҳамиятга эга. У ўсимликлар учун заҳарли эмас, улар илдизи орқали яхши ўзлаштирилади. Карбамид таркибидаги азотдан ўсимликлар турли хил синтетик процесслар учун фойдаланади. Чунки улар таркибида уреаза ферменти бўлиб, у карбамиднинг парчаланишини катализлайди:



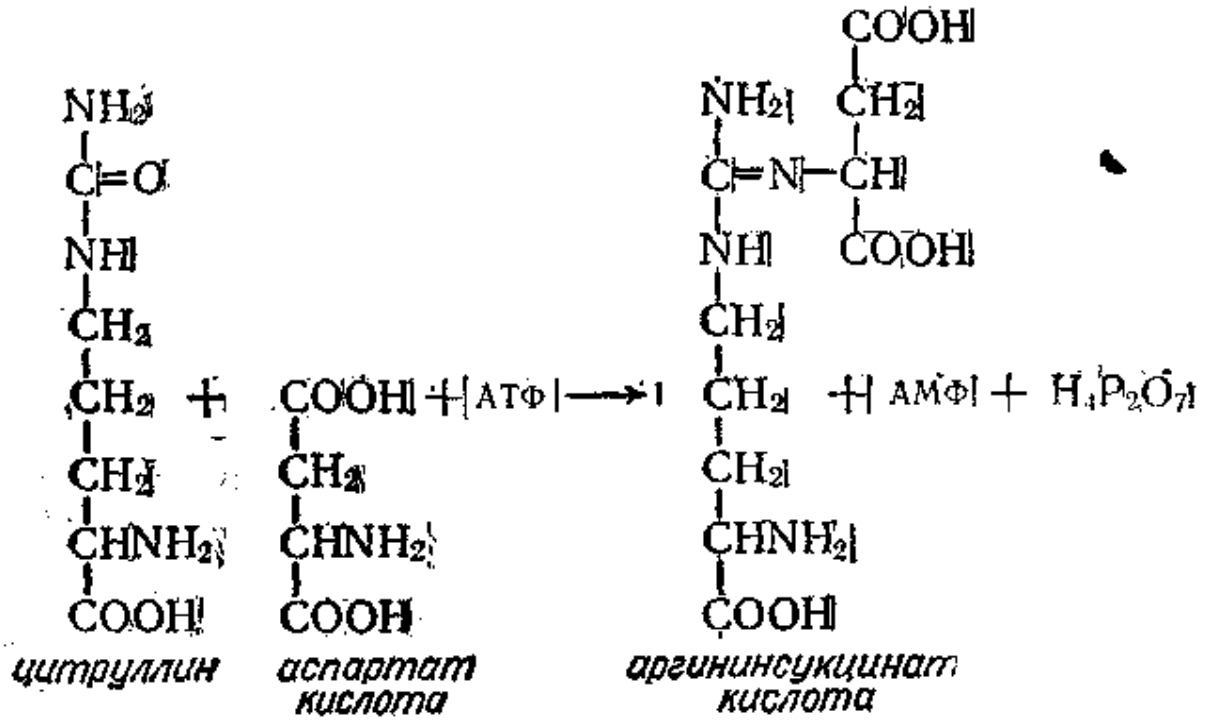
Карбамид ҳосил бўлишининг биринчи босқичида аммиак ва карбонат ангидрид АТФ билан реакцияга киришиб, карбамилфосфат ҳосил қилади:



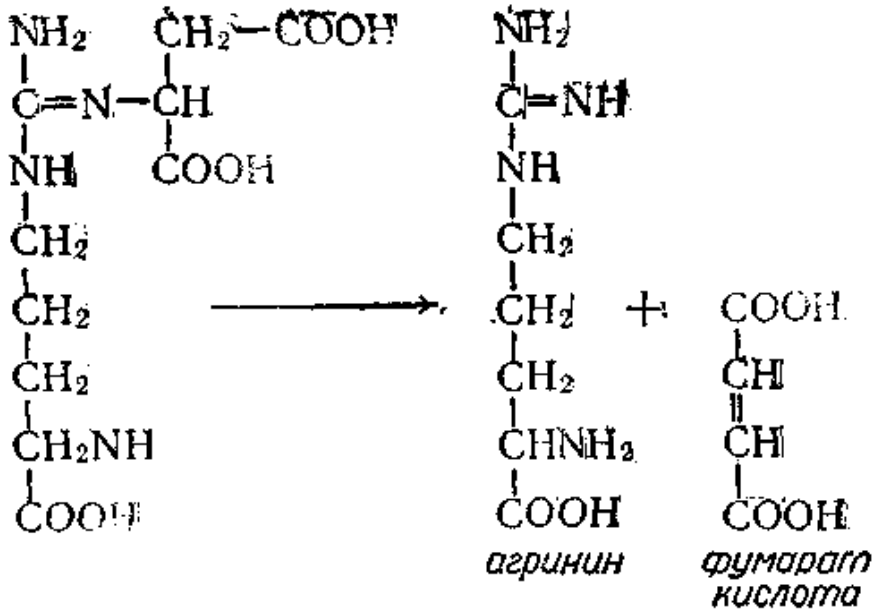
Карбамилфосфат орнитин аминокислотаси билан реакцияга киришиши натижасида цитруллин аминокислотаси ҳосил бўлади:



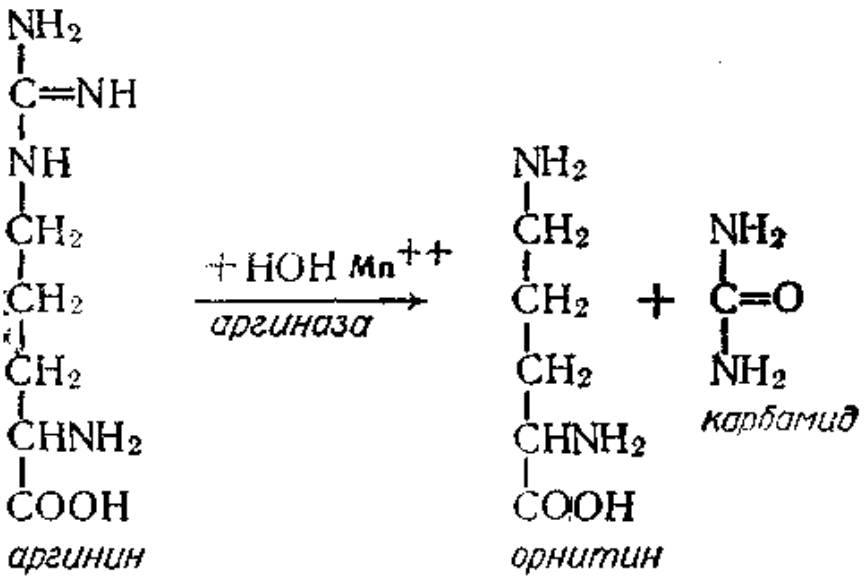
Реакциянинг иккинчи босқичида цитруллин аспартат кислота билан конденсирланиши натижасида аргининсукцинат кислота ҳосил бўлади. Бу реакция энергия сарфланишини талаб қилади ва АТФ иштирокида боради:



Аргининсукцинат кислота аргининлиаза ферменти иштирокида аргинин ва фумарат кислотагача парчаланади:



Аргинин аргиназа ферменти иштирокида орнитин ва карбамидга парчаланади:



Юқоридаги реакциялардан кўриниб турибдики, карбамид ҳосил бўлишида орнитин аминокислотаси яна ўзининг аввалги ҳолатига қайтади. Буни 55-расмдаги схемадан кўриш мумкин.

55-расм. Карбамид ҳосил бўлиши схемаси

Бироқ, орнитин ҳалқасида ҳар доим карбамид ҳосил бўлавермайди. Баъзи ўсимликларда аргинин кўп миқдорда тўпланишини кузатиш мумкин. Бошқа ўсимликларда эса кўпинча цитруллин тўпланади.

Дезаминланиш реакциясида аминокислоталар таркибидаги амин группанинг парчаланиши ҳисобига аммиак ва тегишли кетокислота ҳосил бўлади. Аминокислоталарнинг дезаминланиши кенг тарқалган ва муҳим реакциялардан ҳисобланади.

Дезаминланиш реакцияси тўрт хил йўл билан бориши мумкин:

1. Оксидланиш билан борадиган дезаминланиш реакцияси (оксидатив дезаминланиш). Бу реакцияда тегишли кетокислота ва аммиак ҳосил бўлади:

$$R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH - {}^1/_2O_2 \longrightarrow \underset{\text{кетокислота}}{R-CO-COOH} + NH_3$$

2. Қайтарилиш билан борадиган дезаминланиш реакциясида тегишли кислота ва NH_3 ҳосил бўлади:

$$R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH \xrightarrow{+2H} \underset{\text{органик кислота}}{R-CH_2-COOH} + NH_3$$

3. Гидролитик дезаминланиш реакциясида оксокислота ва аммиак ҳосил бўлади:

$$R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH \xrightarrow{+HOH} \underset{\text{оксокислота}}{R-CHOH-COOH} + NH_3$$

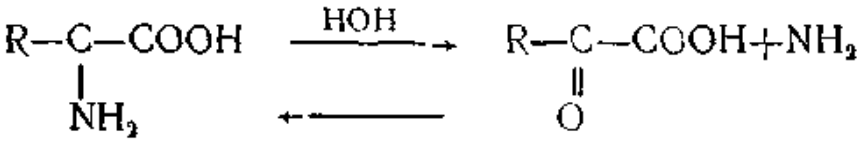
4. Молекулалар ичидаги ўзгариш ҳисобига борадиган дезаминланиш реакциясида тўйинмаган органик кислоталар ва аммиак ҳосил бўлади:

$$R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH \longrightarrow R-CH=CH-COOH + NH_3$$

Юқоридаги реакцияларнинг ҳаммаси организмларда содир бўлиши аниқланган. Бироқ аминокислоталар кўпинча оксидланиш йўли билан дезаминланади. Бу процесс икки босқичда боради. Реакциянинг биринчи босқичида аминокислотанинг оксидланиши натижасида иминокислота ҳосил бўлади. Реакция махсус ферментлар иштирокида боради. Уларнинг актив қисмини флавинли коферментлар ташкил этади:

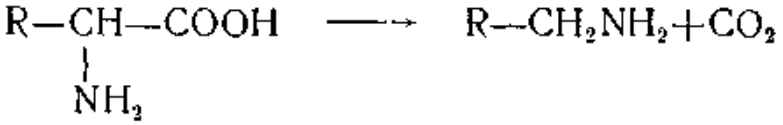
$$R-\underset{\underset{NH_2}{|}}{CH}-COOH \underset{\longleftarrow}{\xrightarrow{ФАД^+}} R-\underset{\underset{NH}{\|}}{C}-COOH + ФАД\cdot H_2$$

Реакциянинг иккинчи босқичида иминокислота гидролизланиб кетокислота ва аммиак ҳосил қилади:

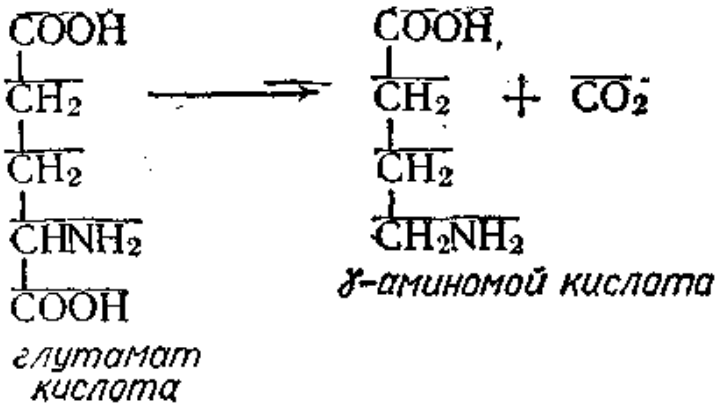


Декарбоксилланиш реакцияси

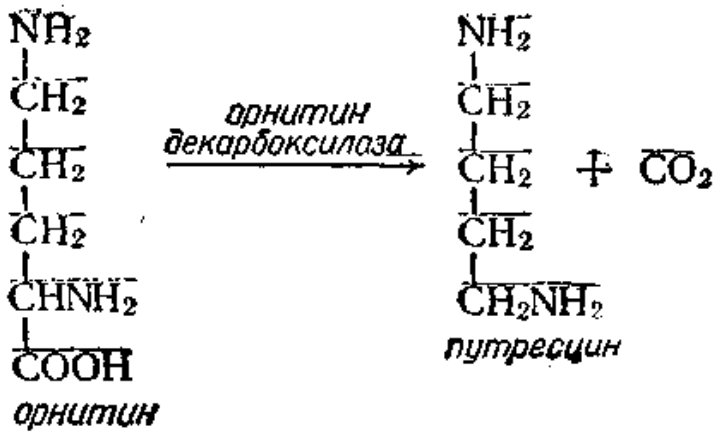
Декарбоксилланиш реакцияси натижасида аминокислоталарнинг карбоксил группаси карбонат ангидрид сифатида ажралиб чиқади. Натижада аминлар ҳосил бўлади:



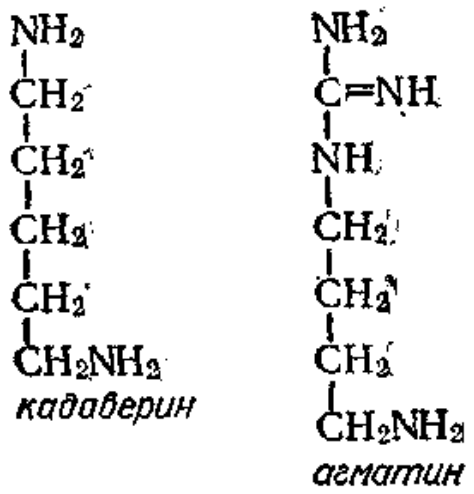
Декарбоксилланиш реакцияси ҳамма аминокислоталар учун хос бўлган махсус декарбоксилаза ферментлари иштирокида боради. Бир қатор декарбоксилаза ферментларининг актив қисмини пиридоксальфосфат ташкил этади. Юксак ўсимликларда кўп учрайдиган ва энг яхши ўрганилган фермент глутаматдекарбоксилазадир. Бу фермент глутамат кислотанинг декарбоксилланиш реакциясини катализлайди.



Декарбоксилланиш реакцияси натижасида ўсимликларда аксари ҳолларда аминлар ҳосил бўлади. Аминлар физиологик актив моддалар бўлганлиги учун *биоген аминлар* деб аталади. Масалан, орнитин аминокислотасининг парчаланишидан путресцин ҳосил бўлади:



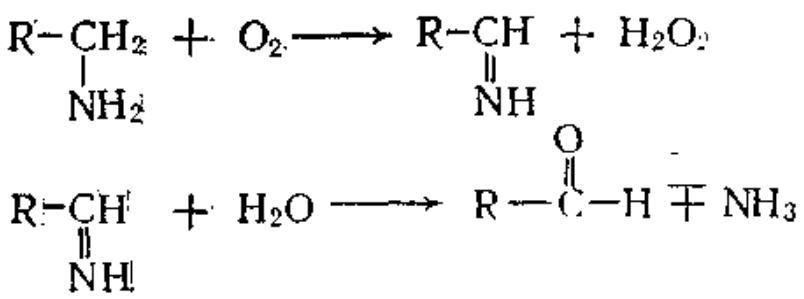
Монокарбон аминокислоталарнинг декарбоксилланиши туфайли тегишли аминлар ҳосил бўлади. Агар дикарбон аминокислоталар декарбоксилланса, монокарбон аминокислота ва карбонат ангидрид, лизин ва аргинин декарбоксилланса, кадаверин ва агматин ҳосил бўлади:



Аминлар заҳарли модда бўлиб, ўсимликлар билан ҳайвонларни заҳарлайди. Оқсил бирикмаларга бой бўлган моддаларнинг парчаланиши натижасида жуда кўп аминлар ҳосил бўлади. Ўсимликлардан ҳам, гарчи кам бўлса-да, аминлар топилган. Баъзи ҳолларда ўсимликлар таркибида кўп миқдорда аминлар тўпланади. Масалан, зиғир, арпа ва бошқа ўсимликлар калий етишмайдиган ерда ўстирилса, уларда путресцин тўпланиши кузатилган. Улар калий билан озиқлантирилганда, таркибидаги путресцин миқдори камайиб кетган. Калий етишмаганда кадаверин ҳам тўпланиши бир қатор тажрибаларда аниқланган.

Аминлар ўсимликларда фақат ноқулай шароитда тўпланади. Одатда, улар бир қатор реакцияларга киришиб, асосан

оксидланиш йўли билан бошқа моддаларга парчаланади. Улар моноаминооксидаза ферментлари иштирокида оксидланади:

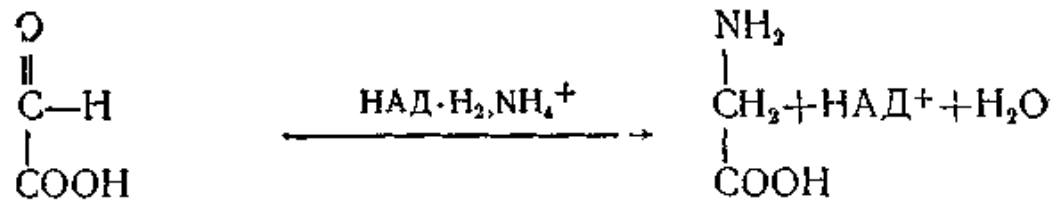


Ҳосил бўлган альдегидлар кейинчалик тегишли кислоталаргача оксидланиши мумкин. Ўсимликлар таркибидаги альдегидлардан бир қатор гетероциклик бирикмалар, чунончи, алкалоидлар синтезланади.

Айрим аминокислоталарнинг алмашинуви

Юқорида биз танишган қайта аминланиш, декарбоксилланиш ва дезаминланиш реакциялари барча аминокислоталар учун умумий ҳисобланади. Шу билан бирга ҳар бир айрим аминокислота учун хос бўлган бир қатор реакциялар ҳам бор. Айрим аминокислоталарнинг парчаланиши ва уларнинг бошқа бирикмалардан ҳосил бўлиши, моддалар алмашинуви процессидаги ўзаро алмашинув реакциялари ана шуларга киради. Кўпчилик аминокислоталарга хос бўлган реакциялар фақат кейинги йилларда бир қатор замонавий усулларни қўллаш туфайли аниқланган. Ўсимликларда аминокисоталар ҳосил бўлиш йўлини ва уларда иштирок этадиган фермент системаларни аниқлашда совет олими В. Л. Кретовичнинг ҳиссаси катта. Кретович ва унинг шогирдлари аминокислоталар алмашинувида иштирок этадиган жуда кўп номаълум фермент системаларни топганлар ва уларнинг кўпчилигини соф ҳолда ажратиб олганлар. Бу кашфиёт оқсиллар ва аминокислоталар алмашинувидаги бир қатор муаммоларни ҳал қилишга имкон берди. Қуйида баъзи аминокислоталарнинг алмашинуви билан танишамиз.

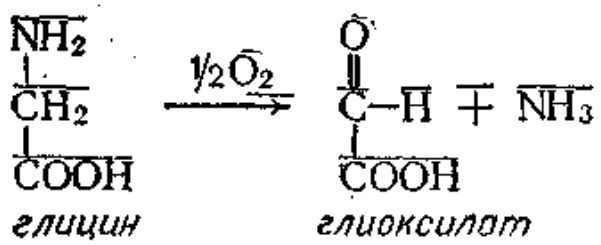
Глицин оқсил таркибида учрайдиган энг оддий аминокислота. У кўпчилик ўсимликларда фотосинтез процессининг бирламчи маҳсулоти сифатида ҳосил бўлиши аниқланган. Юксак ўсимликларда, айниқса, глиоксилат кислота кўп миқдорда тўпланадиган кунгабоқар ва канакунжут каби мойли ўсимликларда глицин глиоксилат кислотанинг бевосита аминланиши натижасида ҳосил бўлади:



Бактериялардан бу реакцияни катализловчи глициндегидрогеназа ферменти ажратиб олинган. Бундан ташқари, глицин глиоксилат кислотанинг бошқа аминокислоталар билан қайта аминланиши натижасида ҳам ҳосил бўлади. Юксак ўсимликларда ва хусусан буғдой ўсимлиги баргларида треонин аминокислотасидан глицин ҳосил бўлиши ҳам аниқланган. Бу реакцияни катализловчи треонинальдолаза ферменти соф ҳолда ажратиб олинган. Глицин яна серин орқали ҳам ҳосил бўлади.

Ўз навбатида, глицин бир қатор бирикмалар биосинтезида, чунончи, тетрапиррол ҳалқалари, пурин асослари, углеводлар ва глутатион ҳосил бўлишида актив иштирок этади.

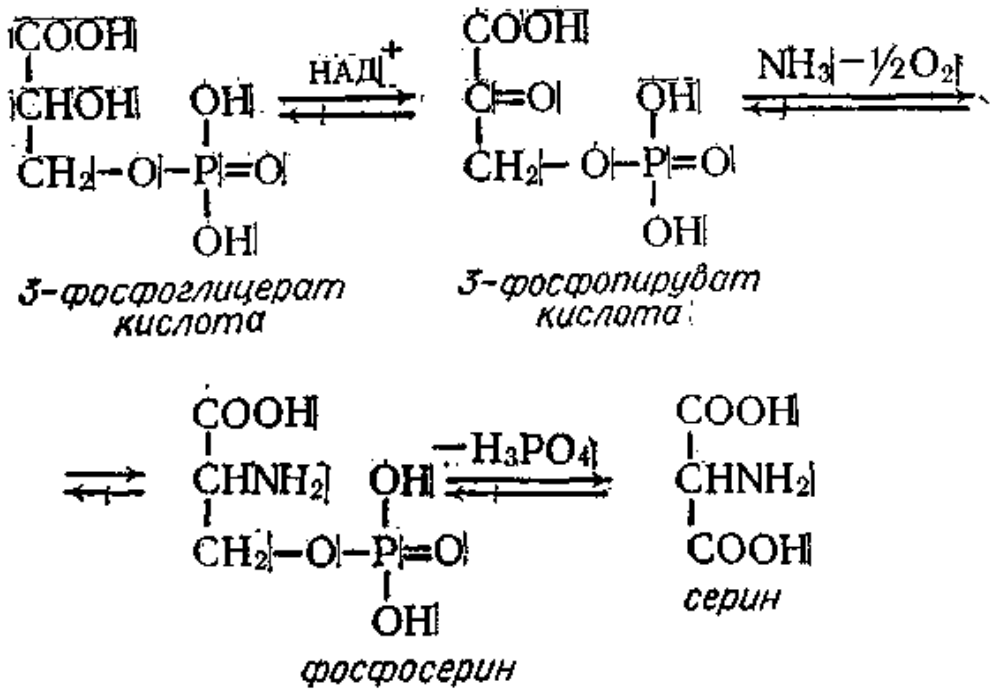
Глицин глициноксидаза ферменти иштирокида дезаминланиб, глиоксилат кислотага айланади ва аммиак ажралиб чиқади:



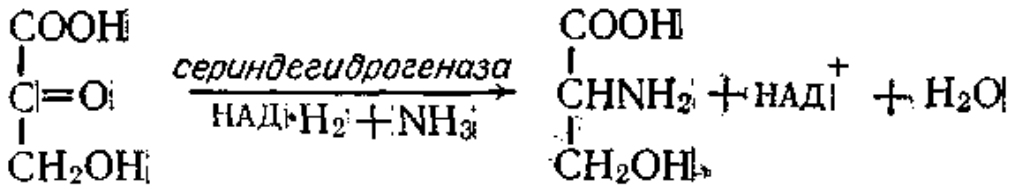
Серин. Серин бир қатор аминокислоталарнинг ўзаро алмашинувида муҳим оралиқ бирикма ҳисобланади. У барча тирик организмларда глицин ва бир углеродли бирикмалардан альдол типдаги конденсирланиш реакцияси орқали ҳосил бўлиши яхши ўрганилган. Ўсимликларда формиат кислота бир углеродли бирикма манбаи ҳисобланади. Бир углеродли бирикмалар эркин ҳолда бўлмай, тетрагидрофолат кислота билан бириккан ҳолда учрайди. Реакциянинг умумий кўриниши қуйидагича:

глицин+N,N=формил=ТГФК⇄серин+ТГФК

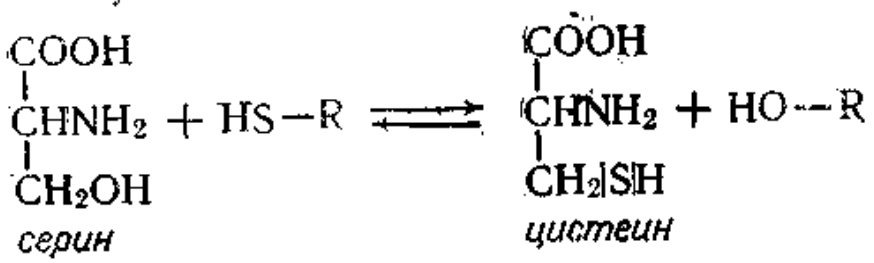
Серин фотосинтез процесси маҳсулоти ҳисобланган 3-фосфоглицерат кислотадан 3-фосфооксипируват кислота орқали синтезланиши аниқланган:



Серин бевосита эркин оксипируват кислотадан ҳам ҳосил бўлади. Бу реакция сериндегидрогеназа ферменти иштирокида катализланади. Ўсимликларда бу фермент мавжудлигини биринчи бўлиб В. Л. Кретович аниқлаган. Оксипируватдан серин ҳосил бўлиши бевосита аминланиш ҳамда қайта аминланиш реакциялари туфайли амалга ошиши мумкин:

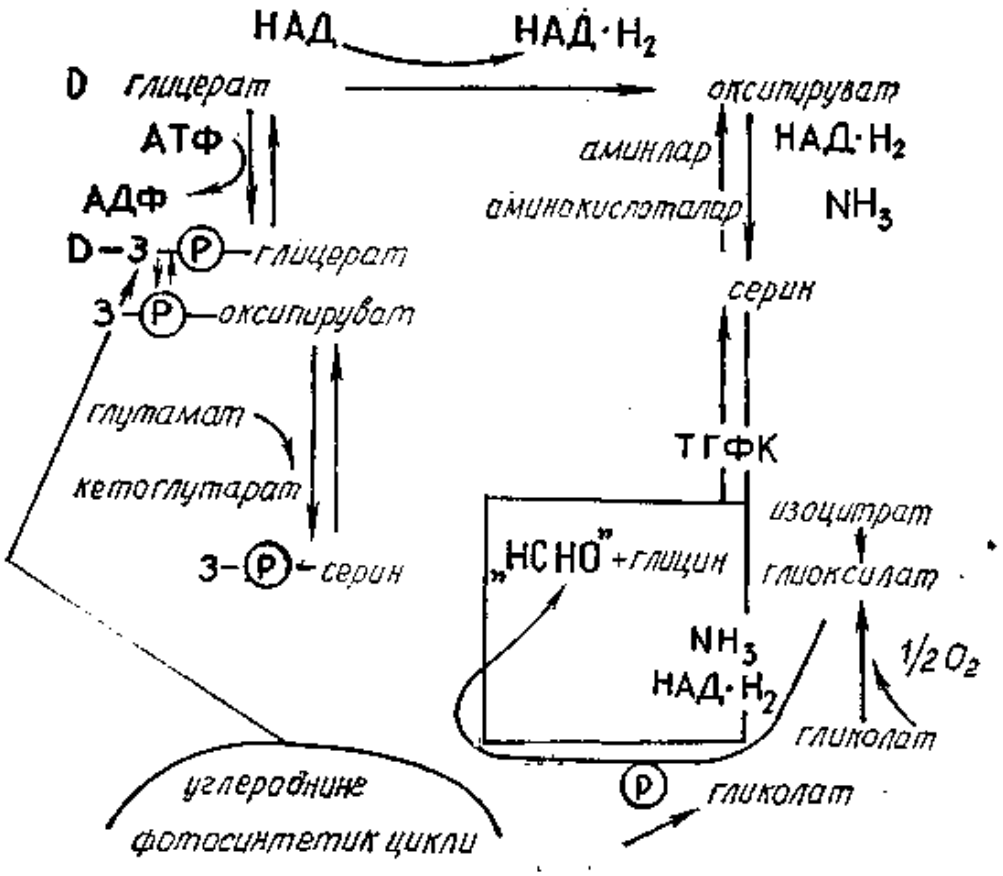


Серин бир қатор моддалар алмашинуви реакцияларида актив иштирок этади. У фосфатидлар ва фосфопротеидлар ҳосил бўлишида актив иштирок этади. Серин таркибидаги гидроксил группа сульфид группага алмашиниши натижасида цистеин ҳосил бўлади. Сульфгидриль группалар манбаи ҳар хил бўлиши мумкин:



Ўсимликларда серин ва глицин ҳосил бўлиш йўллари 56- расмда кўрсатилган.

Аланин. Бу аминокислота бир неча хил йўл билан ҳосил бўлади.



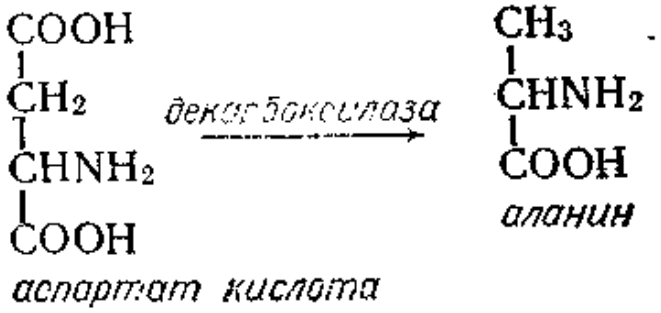
56-расм. Ўсимликларда глицин ва серин ҳосил бўлиши (Кретовичдан).

Чунончи, бир қатор организмларда пируват кислотани аланинга айлантирувчи трансаминаза ферменти топилган, яъни:

Пируват + аминокислота → l-аланин + кетокислота

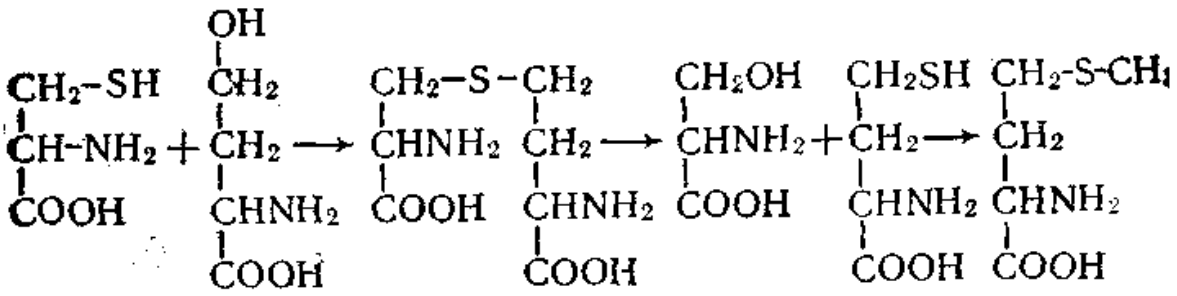
Юксак ўсимликларда глутамат кислота таркибидаги аминогруппани пируват кислотага кўчирувчи юқори активликка эга бўлган трансаминаза ферменти топилган. Ундан ташқари, аланиндегидрогеназа ферменти пируват кислотадан бевосита аминланиш реакцияси орқали аланин ҳосил бўлишини катализлайди. Бу ферментни В. Л. Кретович ва бошқалар бир қатор замбуруғлардан соф ҳолда ажратиб олганлар.

Ниҳоят, ҳозир аспартат кислотанинг декарбоксилланиши натижасида ҳам аланин ҳосил бўлиши аниқланган:



Усимликларда аланин бошқа аминокислоталарга қараганда бирмунча тез ҳосил бўлади.

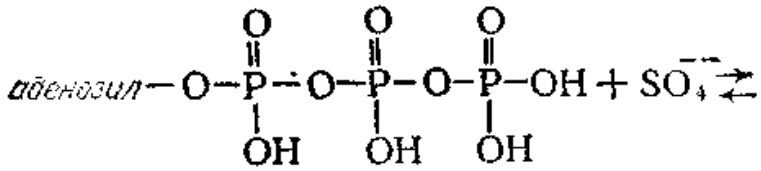
Метионин таркибида олтингугурт тутувчи аминокислота бўлиб, зарурий ёки алмашинмайдиган аминокислоталар группасига киради. Юксак ўсимликларда метионин қуйидаги реакциялар натижасида ҳосил бўлади:

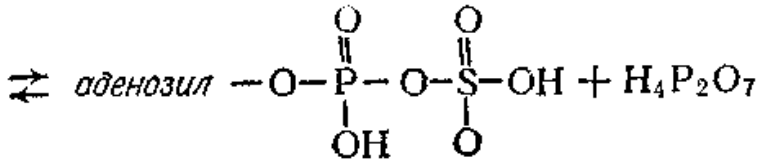


цистеин гомосерин цистотионин серин гомоцестин метионин

Юқоридаги реакциялар натижасида ҳосил бўлган гомоцистеин метилланиши натижасида метионин ҳосил қилади. Бунда метилл группалар манбаи сифатида кўпинча S-аденозилметионин иштирок этади.

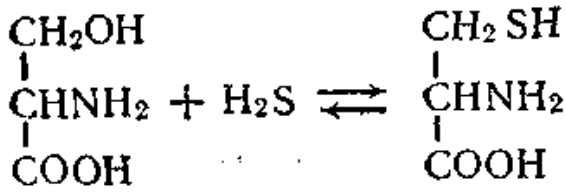
Цистин ва цистеин. Цистеин синтезланиши учун зарур бўлган олтингугурт манбаи анорганик сульфатлардир. Сульфатларни SH группагача қайтариш хусусияти фақат юксак ўсимликлар ва бир қатор микроорганизмларга хос. Ўсимликлар илдизи орқали ўзлаштирган сульфатлар таркибидаги олтингугурт цистеин, цистин ва метионинда учраши нишонланган атомлар ёрдамида аниқланган. Сульфатлар таркибидаги олтингугурт аминокислоталар ҳосил бўлишида фақат актив ҳолда иштирок этади. Олтингугуртни активлаштирувчи фермент кейинги йилларда ўсимликлардан ҳам топилган бўлиб, у аденилсульфат ёки «актив сульфат» ҳосил қилишда иштирок этади:





Ўсимликларда сульфатларнинг сульфитларгача қайтарилишини катализловчи фермент системалар аниқланмаган. Баъзи

замбуруғларда серин ва водород сульфитдан цистеин ҳосил қилувчи ферментатив система топилган:



Бу реакцияни катализловчи серинсульфатгидролаза ферментининг актив қисмини пиридоксал-5-фосфат ташкил этади. Бу фермент баъзи юксак ўсимликларнинг баргидан ҳам топилган. Бир қатор тажрибаларда ўсимликларда цистеин яна бошқа йўл билан ҳам ҳосил бўлиши аниқланган:

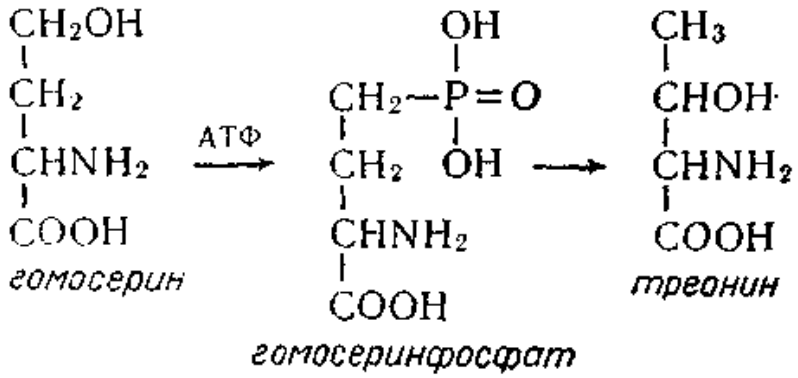
$$NaS\left(\text{ёки } CH_2SH\right) + O = \textit{ацетилсерин} \rightarrow \textit{цистеин} + \textit{ацетат}$$

Бу реакцияни серинсульфогидролаза ферменти катализлайди. О-ацетилсерин серинтрансацетилаза ферменти иштирокида ҳам ҳосил бўлиши мумкин:

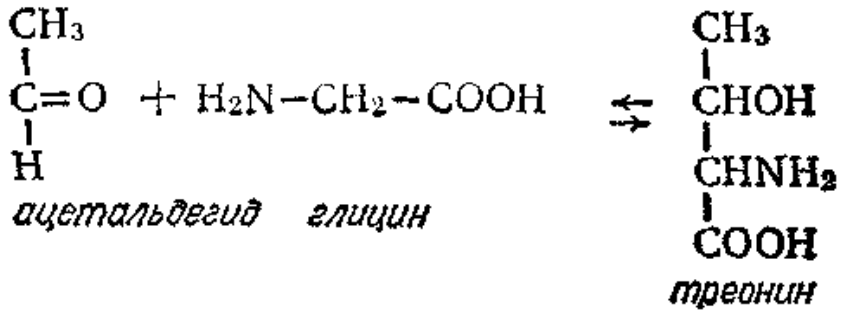
$$HS\text{-}\textit{ацетил} = K_0A + \alpha\text{=}\textit{серин} \rightarrow O\text{-}\textit{ацетил}\text{-}L\text{=}\textit{серин} + K_0A\text{-}SH$$

Цистеиннинг икки молекуласи оксидланиши натижасида цистин аминокислотаси ҳосил бўлади.

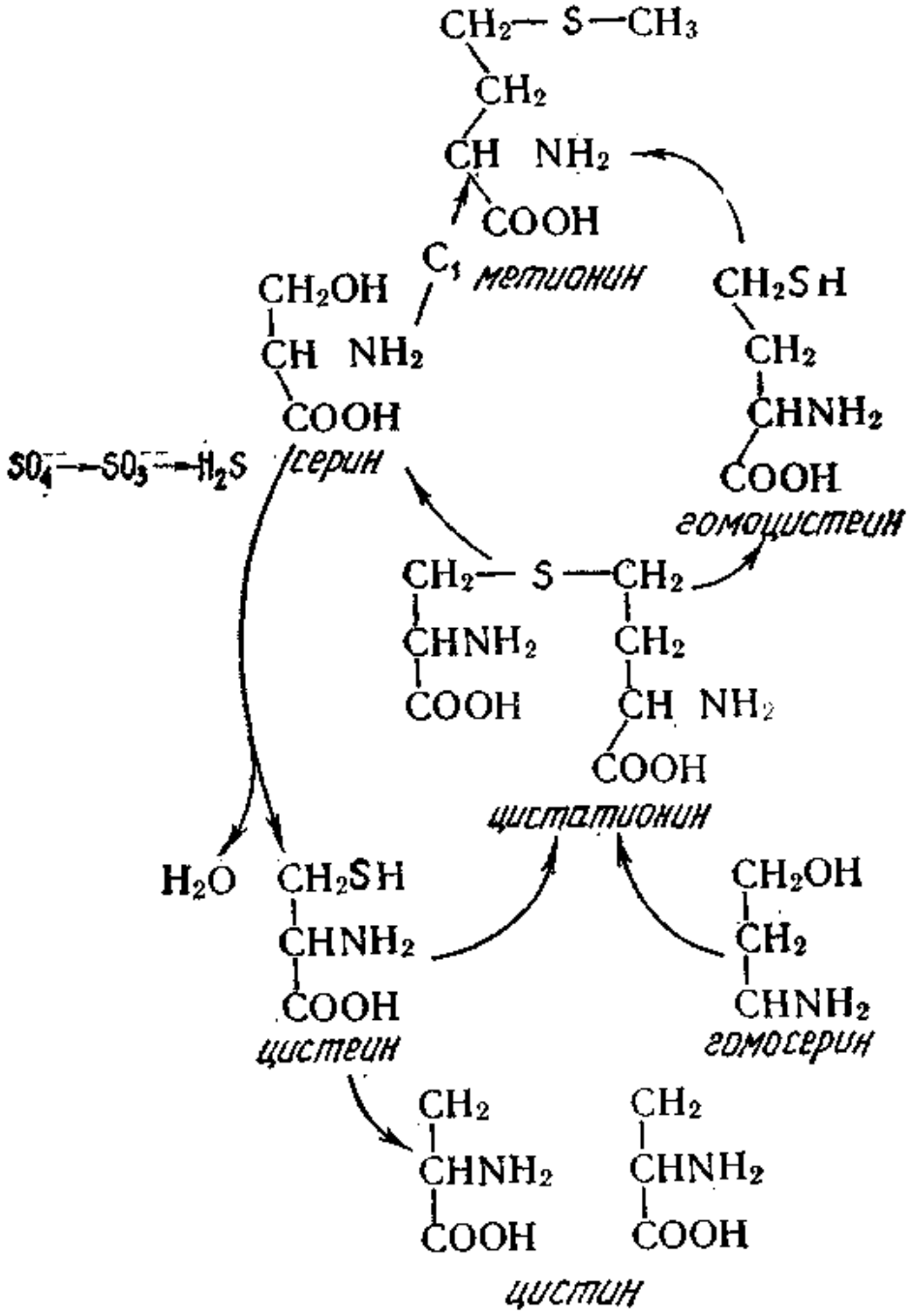
Треонин фақат ўсимликларда ва баъзи микроорганизмларда синтезланувчи алмашинмайдиган аминокислота. Ўсимликларда треонин қуйидаги реакция натижасида ҳосил бўлади:



Треонин яна қуйидагича йўл билан ҳам ҳосил бўлиши мумкин:

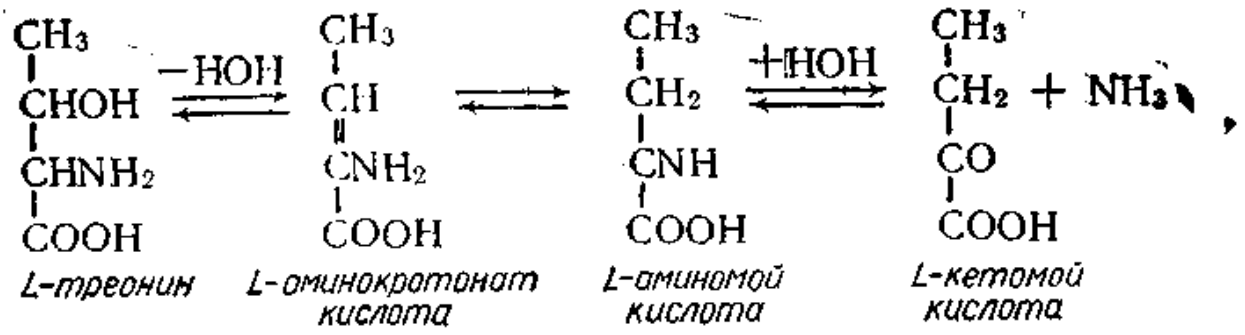


Бу реакция треонинальдолаза ферменти иштирокида катализланади. Треонинальдолаза кўпроқ парчаланиш реакцияларида иштирок этса керак, деб тахмин қилинади (57-расм).



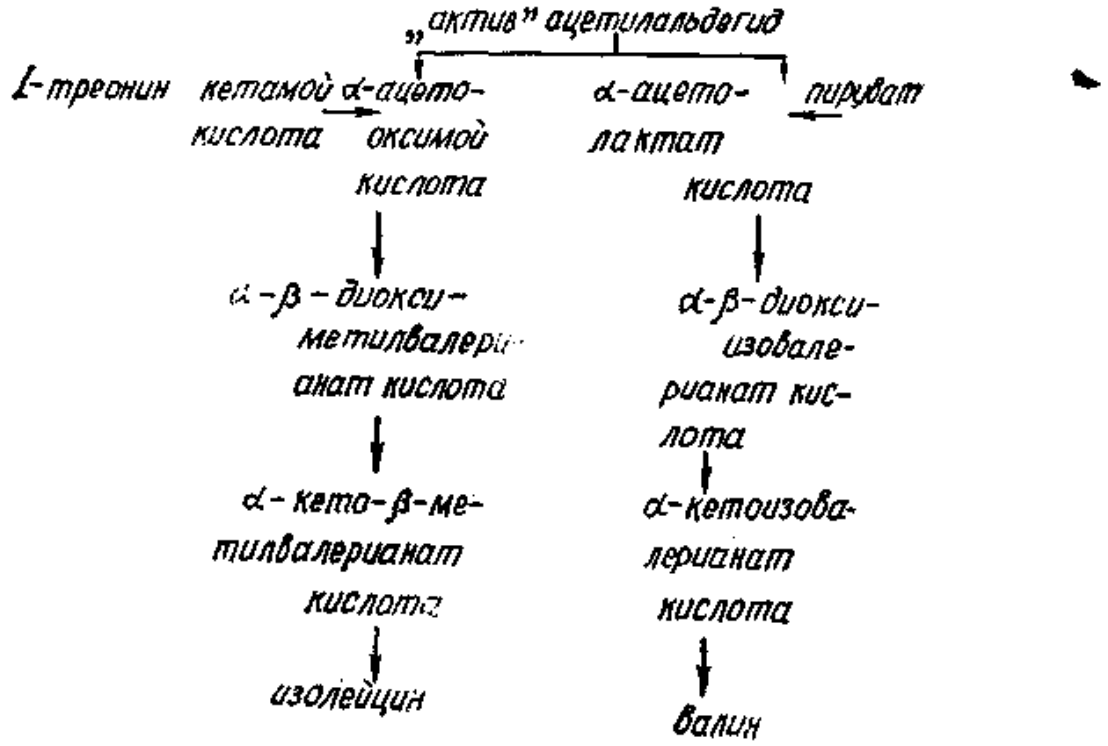
57-расм. Олтингугурт аминокислоталар алмашинуви.

В. Л. Кретович ва бошқалар бир қатор ўсимликларда L-треониндегидратаза ферменти мавжудлигини аниқлаганлар. Бу фермент треониннинг дегидратланиш реакциясини катализлайди:



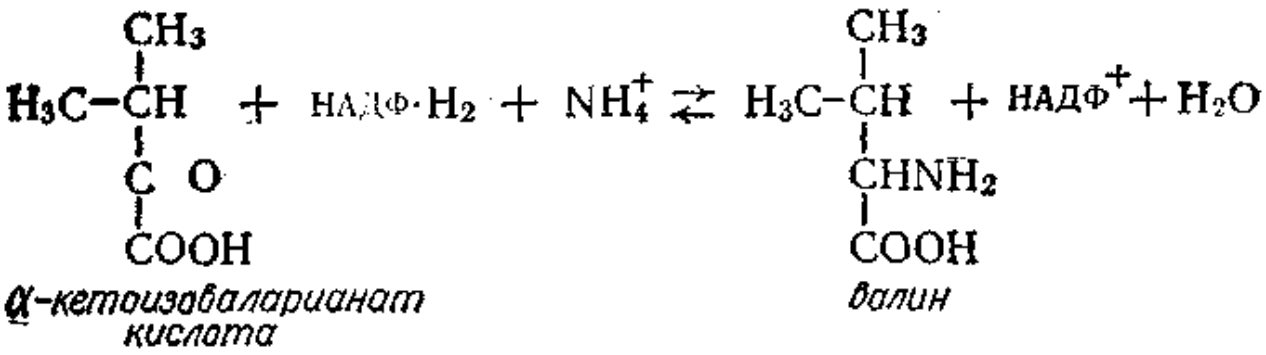
Бу ферментнинг изомери ҳам бўлиб, у треониннинг синтезланиш реакциясини катализлайди ва «биосинтетик» L-треониндегидратаза деб аталади.

Тармоқланган занжирли аминокислоталар. Бу группага мансуб бўлган аминокислоталарга валин, изолейцин ва лейцин киради. Уларнинг ҳаммаси ҳам алмашинмайдиган ёки зарурий аминокислоталар ҳисобланади. Тармоқланган занжирли аминокислоталар тармоқланмаган оддий бирикмаларнинг конденсирланиши натижасида ҳосил бўлади. Валин ва изолейцин ҳар хил бирикмалардан синтезланса-да, лекин уларнинг ҳосил бўлиш йўли бир-бирига жуда ўхшаш, ҳатто реакциянинг айрим босқичлари ҳар иккала аминокислота учун умумий ҳисобланган бир хил ферментлар иштирокида катализланади. Валин ва изолейцин ҳосил бўлиши 58-расмда схема равишда кўрсатилган. Ўсимликларда бу аминокислоталарнинг синтезланиши ва



58-расм. Ўсимликларда валин ва изолейцин ҳосил бўлиши.

уларни катализловчи фермент системалар асосан совет олимлари В. Л. Кретович ва З. С. Каган томонидан аниқланган. Шу билан бирга ўсимликларда валин тегишли кетокислоталарнинг бевосита аминланиш реакцияси орқали ҳам ҳосил бўлади. Бу реакцияни катализловчи валиндегидрогеназа ферменти ҳар хил ўсимликлардан топилган:



Шундай қилиб, ўсимликларда валин аминокислотаси фақат қайта аминланиш реакцияси орқали эмас, балки кетокислоталарнинг бевосита аминланиш реакцияси туфайли ҳам ҳосил бўлар экан. Валин ҳосил бўлишидаги бу йўлларнинг ўзаро нисбати аниқ эмас. Бу нисбат турли ўсимликлар учун ҳар хил бўлиб, одатда, уларнинг физиологик ҳолатига боғлиқ.

Бу группага мансуб бўлган яна бир аминокислота лейцин-дир. Лейцин валиннинг кетоаналоги ҳисобланган α-кетоизовалерианат кислотадан ҳосил бўлади ва изолейцин ҳосил бўлиш йўли билан боғлиқ эмас.

Ҳар хил усулларни қўллаш натижасида изолейцин қуйидагича ҳосил бўлиши аниқланган:

1. Ацетил-КоА + α-кетоизовалерианат кислота ⇄ β-карбоксикапронат.

2. β-карбокси-α-оксиизокапронат кислота ⇄ изопропилмалеинат кислота.

3. Изопропилмалеинат кислота ⇄ β-окси-β-карбоксиизокапронат кислота.

4. α-окси-β-карбоксиизокапронат кислота ⇄ β-изопропилоксалоацетат кислота.

5. β-изопропилоксалоацетат кислота ⇄ β-кетоизокапронат кислота.

6. α-кетоизокапронат кислота ⇄ лейцин.

Шундай қилиб, лейцининг углеродли занжири валиннинг кетоаналоги ҳисобланган α-кетоизовалерианат кислота орқали ҳосил бўлар экан.

Лизин. Маълумки, лизин ҳайвонлар ва одам организми учун зарур аминокислота ҳисобланади. Озиқ-овқат ва ем-хашаклар таркибидаги оқсилларнинг қимматсиз бўлиши уларда ана шу аминокислоталар етишмаслигидандир. Шунинг учун ўсимликларда бу аминокислотанинг ҳосил бўлишини ўрганиш

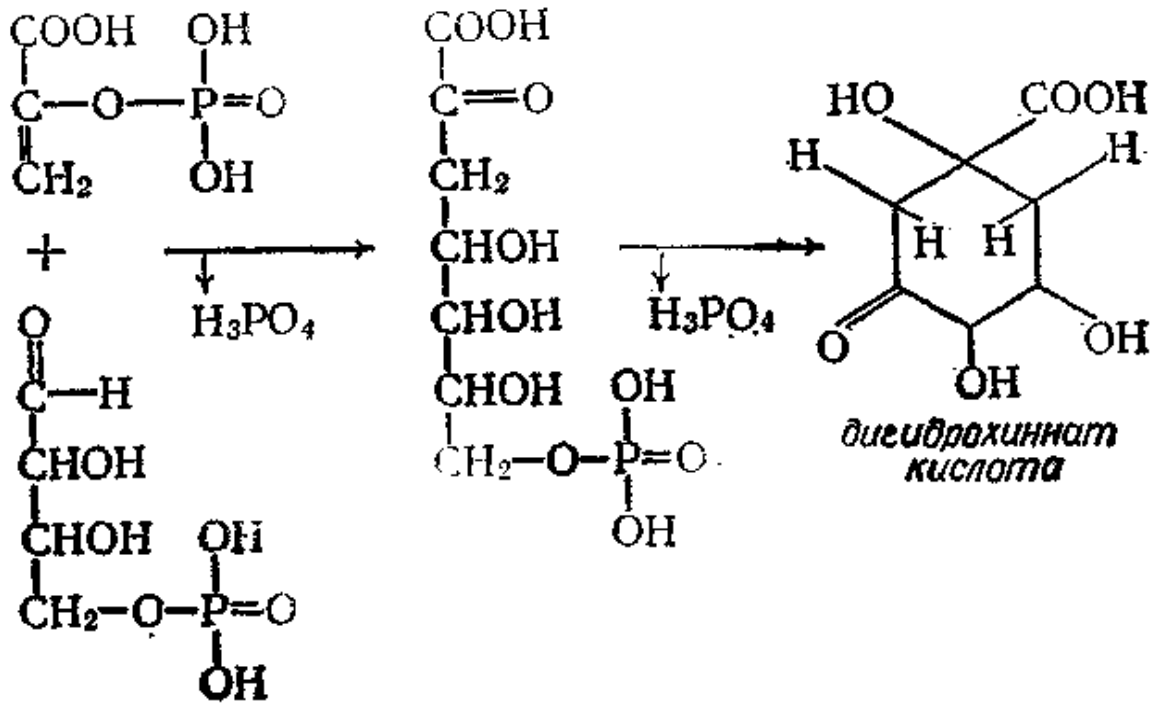
фақат назарий аҳамиятга эга бўлмасдан, балки амалий жиҳатдан ҳам муҳим ҳисобланади. Ўсимликларда лизин асосан икки йўл билан ҳосил бўлади, деб тахмин қилинади. Булардан биринчиси аминоадипинат кислота орқали, иккинчиси диаминопимелинат кислота орқали ҳосил бўлишидир.

Кейинги йилларда дони лизин аминокислотасига бой бўлган маккажўхори навларини яратишга катта аҳамият берилмоқда. Маълумки, кўп давлатлар аҳолиси маккажўхори донидан асосий озиқ маҳсулоти сифатида фойдаланади. Ундан ташқари, бу ўсимлик асосий ем-хашак манбаи ҳам ҳисобланади.

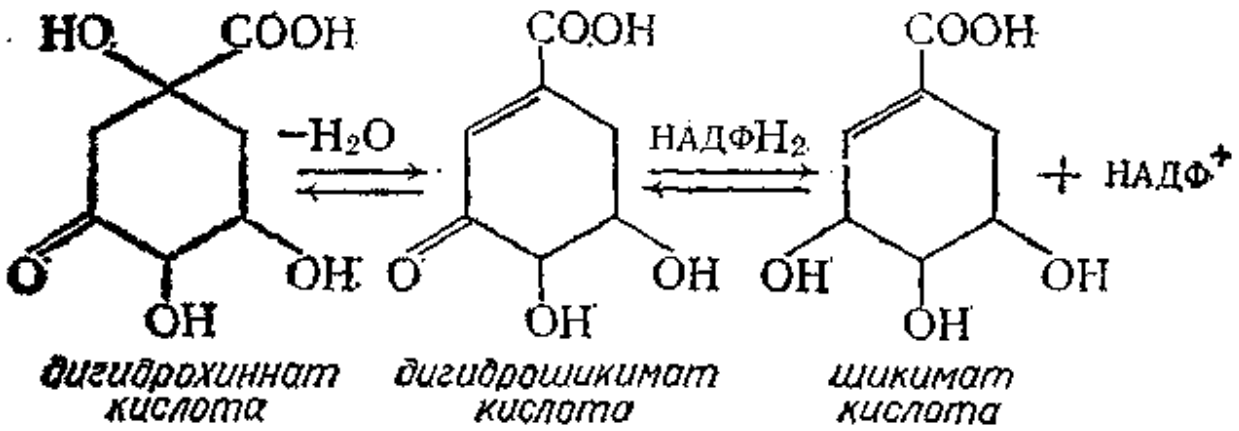
Бироқ маккажўхори оқсили таркибида лизин ниҳоятда кам бўлганлигидан унинг озиқлик қиймати ҳам паст бўлади. Бинобарин, лизинга бой бўлган янги навлар яратилиши катта аҳамиятга эга.

Ароматик аминокислоталар. Бу группага мансуб бўлган аминокислоталар биосинтези аввал уларнинг асосини ташкил этувчи бензол ҳалқа ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Ароматик бирикмаларнинг синтезланишини Дэвис аниқлаган.

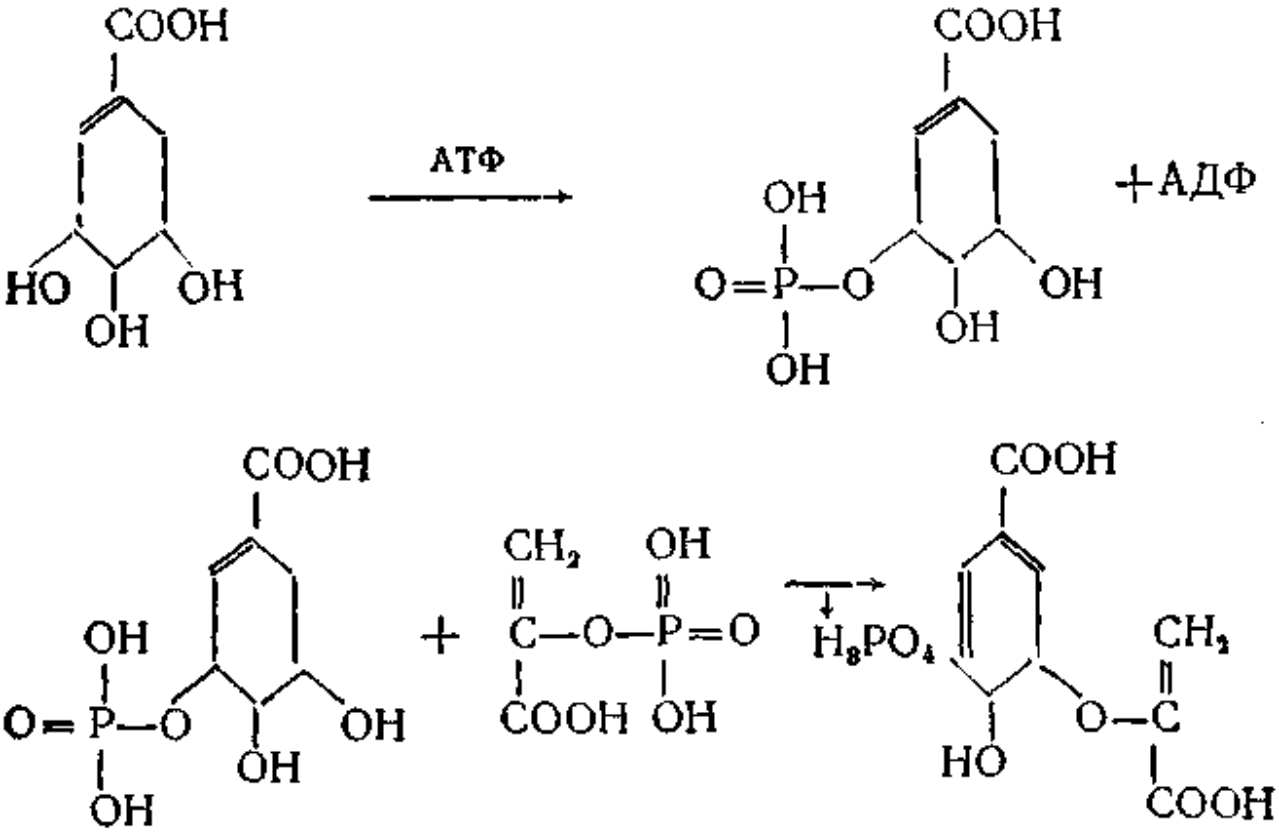
Фенилаланин, тирозин ва триптофан аминокислоталари ҳосил бўлишининг дастлабки босқичлари бир-бирига ўхшайди. Бу аминокислоталарнинг синтезланишидаги дастлабки маҳсулотлар фосфоенол-пируват ва эритроза-4-фосфат ҳисобланади. Ҳар иккала бирикма конденсирланиши натижасида етти углеродли модда — гептоза ҳосил бўлади, у навбатдаги реакцияда дигидрохиннат кислотага айланади:



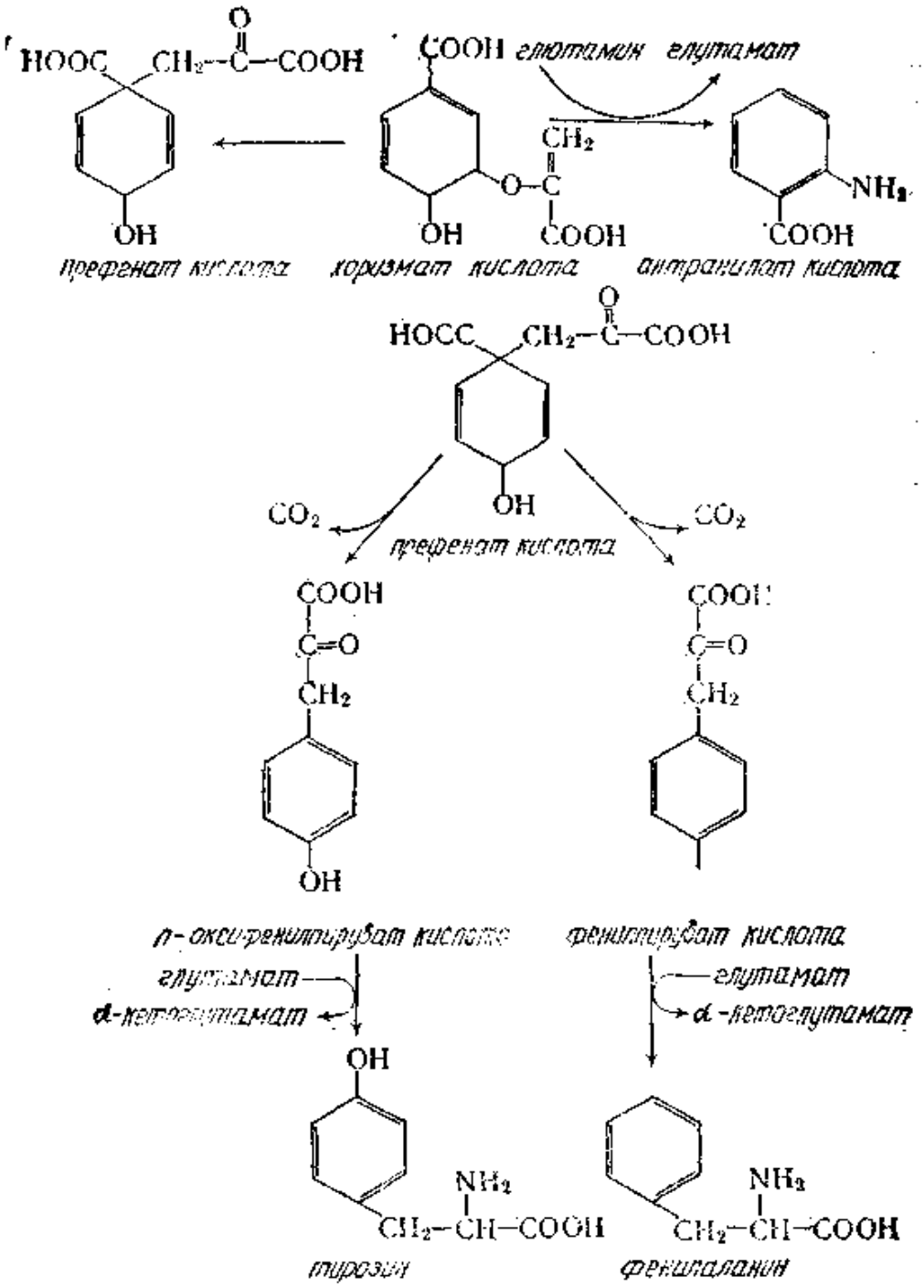
Кейин дигидрохиннат кислота шикимат кислотага айланади:



Шикимат кислота ароматик аминокислоталар ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга. АТФ иштирокида бу кислота шикимат-5-фосфатга айланади. Кейин шикимат-5-фосфат фосфоенолпируват билан конденсирланиб хоризмат кислота ҳосил қилади:



Ароматик аминокислоталар ҳосил бўлиш йўли хоризмат кислотадан бошлаб ажралади. Бир томондан, хоризматмутаза ферменти иштирокида хоризмат кислотадан фенилаланин ва тирозиннинг биосинтезида иштирок этадиган префенат кислота ҳосил бўлади. Иккинчи томондан, бу кислотадан триптофан биосинтезида иштирок этадиган антранилат кислота ҳосил бўлади:

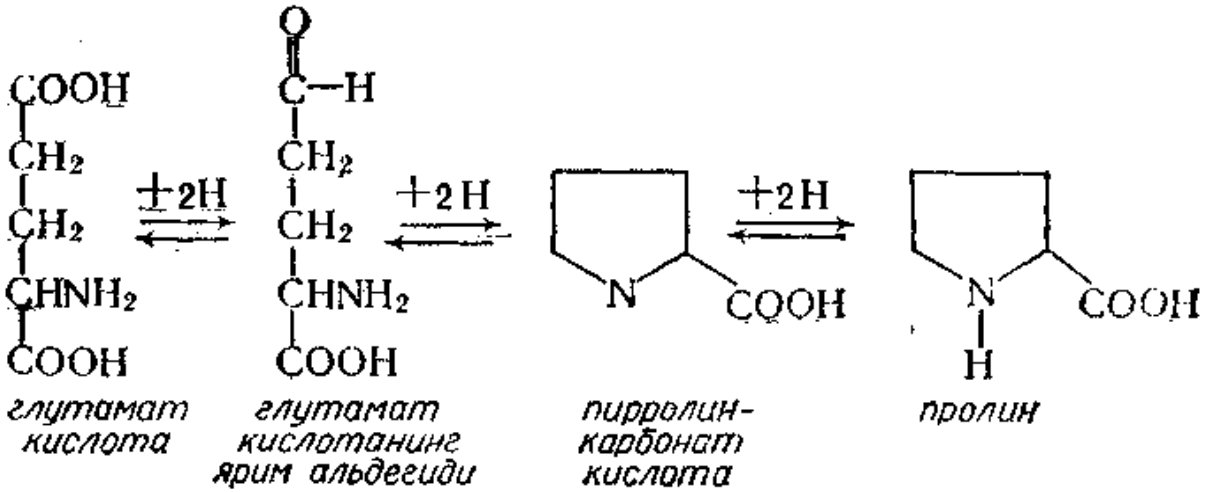


59-расм. Ўсимликларда тирозин ва фенилаланин ҳосил бўлиши.

Ўсимликларда префенат кислотадан ҳар хил йўл билан фенилаланин ва тирозин ҳосил бўлади. Префенат кислота префенатдегидратаза ферменти иштирокида фенилпируват кислотага, префенатдегидрогеназа ферменти иштирокида п-оксифенилпируват кислотага айланади. Ҳосил бўлган бирикмаларнинг қайта аминланиш натижасида тегишли аминокислоталар ҳосил бўлади. Бу реакцияларни катализловчи ферментлар бир қатор ўсимликлардан ажратиб олинган. Шундай қилиб, ўсимликларда ароматик аминокислоталар ҳосил бўлиши шикимат йўл билан амалга ошади (59- расм).

Юксак ўсимликларда триптофан бошқа йўл билан ҳосил бўлишини биринчи марта В. Л. Кретович ҳар томонлама исботлаб берган.

Пролин. Пролин ҳосил бўлишида глутамат кислота иштирок этиши бир қатор тажрибаларда аниқланган. Пролин таркибидаги пиррол ҳалқа қуйидагича ҳосил бўлади:



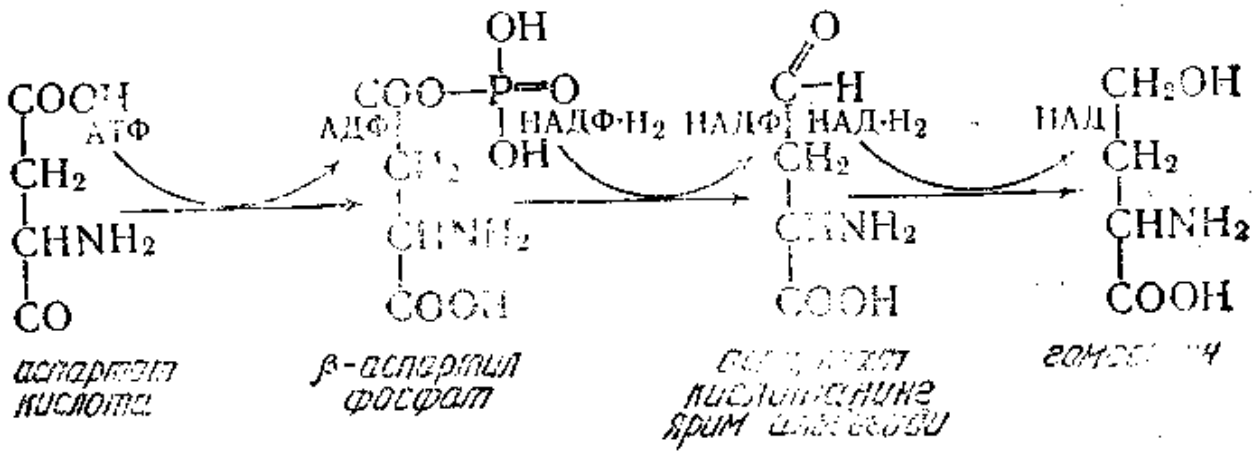
Оксипролин пролин орқали ҳосил бўлади. Бироқ бу реакцияда пролин актив ҳолда иштирок этиши керак. Юқорида биз танишган оқсил таркибига кирадиган аминокислоталардан ташқари, ўсимликларда оқсил таркибига кирмайдиган жуда кўп хилма-хил аминокислоталар ҳам синтезланади. Кейинги йилларда замонавий усулларни қўллаш туфайли аминокислоталарни аниқлаш ишлари тез ривожланмоқда.

β-Аланин ўсимликларда оз миқдорда учраса-да, лекин жуда кўп тарқалган аминокислота ҳисобланади. У бир қатор пептидлар таркибида учрайди. Пантотенат кислота, кофермент-А каби ҳосилаларнинг тирик организмларда ниҳоятда кенг тарқалиши β-аланин организмларда осон ҳосил бўлишидан дарак беради. β-аланин микроорганизмларда аспартат кислотанинг декарбоксилланиши натижасида ҳосил бўлади. Аммо ўсимликларда бундай йўл билан ҳосил бўлиши аниқланмаган. Ўсимликларда β-аланин пиримидин асосларининг парчаланишидан, хусусан, оротат кислотанинг парчаланишидан ҳосил бўлиши аниқланган:

Оротат кислота ⟶ уридин ⟶ урацил ⟶ дигидроурацил ⟶
⟶ кармабил ⟶ β-аланин ⟶ β-аланин

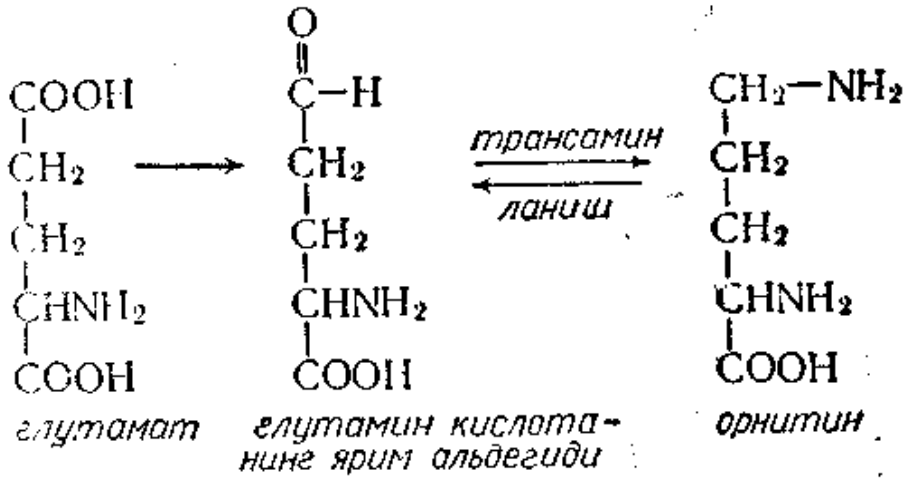
Гомосерин. Бу аминокислота треонин, метеонин, изолейцин ҳосил бўлишида оралиқ модда сифатида иштирок этса-да, лекин улар жуда кам миқдорда учрайди. Гомосерин, айниқса, унаётган ўсимликларда эркин аминокислота сифатида кўп учрайди. Пишган уруғ ва донда амалда учрамайди. Гомосерин

ўсимликларда ҳам, худди микроорганизмлардаги сингари, аспартат кислотадан ҳосил бўлса керак, деб тахмин қилинади:

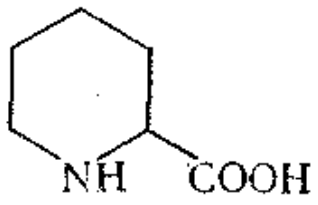


Ўсимликларда бундай йўлнинг мавжудлиги бу реакцияларни катализловчи ферментларни ажратиб олиш билан исботланган. Гомосерин ўсимликларда азот ҳаракатланишида иштирок этса керак, деб тахмин қилинади. Учдан ташқари, бу модда аспартат, треонин ва метионининг ўзаро алмашинувида ҳам актив иштирок этади.

Орнитин эркин ҳолда кўп ўсимликлар таркибида учрайди. У аргининнинг гидролитик парчаланиши натижасида ҳосил бўлади (328-бетга қаранг). Орнитин аммиакни заҳарсизлантиришда муҳим аҳамиятга эга. Бу аминокислота ўсимликларда бошқа йўл билан ҳам ҳосил бўлиши мумкин:



Пипеколинат кислота. Бу аминокислота пиперидиннинг ҳосиласи бўлиб, ўсимликларда кўп тарқалган. У айниқса дуккакли ўсимликларда кўп миқдорда учрайди:



пипеколинат кислота

Пипеколинат кислота лизин ҳосил бўлишида ва парчаланишида аминоадипинат кислота орқали ҳосил бўлади ва лизин алмашинувида оралиқ модда сифатида иштирок этади.

ОҚСИЛЛАР АЛМАШИНУВИ

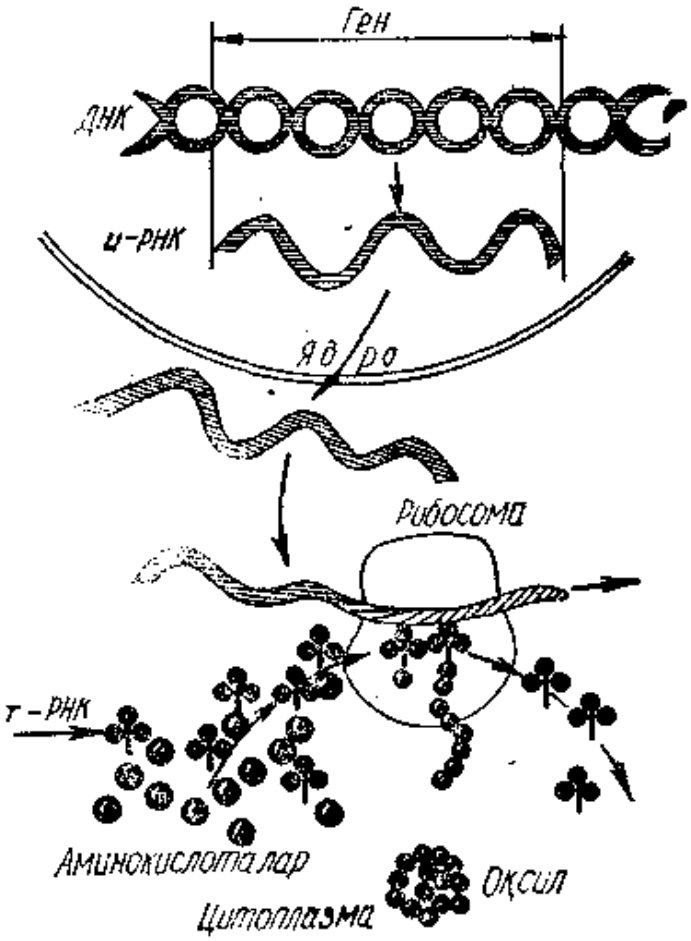
Тирик организмларда борадиган ҳар хил биохимиявий процесслар орасида оқсил бирикмаларнинг алмашинуви алоҳида ўрин эгаллайди. Моддалар алмашинуви аслида оқсиллар алмашинуви билан боғлиқ. Чунки оқсилларга хос бўлган бирор хусусиятнинг ўзгариши айни вақтда моддалар алмашинуви процессининг ўзгаришига ҳам сабаб бўлади. Шунинг учун оқсиллар алмашинувини ўрганиш катта аҳамиятга эга. Кейинги йилларда замонавий усулларни қўллаш туфайли юксак ўсимликларда оқсиллар алмашинувини ўрганиш ишлари анча ривожланди. Ўсимликлар аммоний тузларини ўзлаштиришини ва оқсилларнинг янгиланиб туриш тезлигини радиоактив изотоплар ёрдамида аниқлаш бўйича дастлабки тажрибаларни Р. Шунгеймер ўтказган. Бу тажрибалар юксак ўсимликларда оқсил моддалар тўхтовсиз ҳосил бўлиб ва янгиланиб туришини ҳамда бу процесс ўсимликларда ҳайвонлар организмидагига нисбатан бир неча марта тез боришини кўрсатди.

ОҚСИЛЛАР БИОСИНТЕЗИ

Маълумки, оқсиллар юқори молекуляр полимер бирикмалар бўлиб, уларнинг биологик функцияси, физик-химиявий хоссалари ҳамда фазовий конфигурацияси асосан аминокислоталарнинг полипептид занжирида тутган ўрни, яъни уларнинг кетма-кет жойлашиш тартиби билан аниқланади. Бинобарин, бундай молекулалар биосинтези олдидан белгиланган қандайдир қатъий план бўйича амалга ошиши шарт. Бу жиҳатдан оқсиллар биосинтези тирик организмларда борадиган барча биохимиявий процесслар ичида энг мураккаби бўлиб, унинг механизмини аниқлаш ҳозирги замон биология фани олдида турган ва ҳал қилиниши зарур бўлган муҳим масалалардан биридир. Бу масалаларнинг ҳал этилиши, ўз навбатида, бир қатор умумбиологик масалаларни, чунончи, ирсият ва ўзгарувчанлик қонуниятларини аниқлаш, организмларнинг ўсиш ва ривожланишини бошқариш, ҳар хил касалликлар сабабларини қидириб топиш ва уларни даволаш усулларини ишлаб чиқиш, физиологик актив моддаларнинг таъсир қилиш механизмини аниқлаш каби бошқа бир қатор масалаларни ечишга имконият яратди. Шунинг учун ҳам тирик организмларда оқсил ҳосил бўлиш йўлларини ўрганиш ва уларни аниқлаш жуда муҳим аҳамиятга эга.

Оқсиллар биосинтези илмий масала сифатида ўтган асрнинг 80-йилларида рус биохимиги А. Я. Данилевский томонидан ўртага ташланган эди. У биринчи марта протеолитик фер-

ментлар иштирокида оқсилсимон модда — пластеин синтезлашга муваффақ бўлган. Шу сабабли у оқсилларнинг ферментатив йўл билан парчаланиш реакциялари қайтар характерга эга ва тегишли шароитда бу реакция тескари йўналишда ҳам боради, деган ғояни илгари сурди. Бинобарин, оқсиллар протеолитик ферментлар иштирокида кичик молекулали пептидлар ёки айрим аминокислоталарнинг бирикиши туфайли ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Ҳақиқатда ҳам, кўпчилик олимлар Данилевский тажрибаларини такрорлаб, бир нечта аминокислотадан ташкил топган қисқа занжирли пептидлар синтез қилишга муваффақ бўлганлар. Кейинчалик бу тажрибаларнинг оқсил биосинтезига бевосита алоқаси йўқлиги аниқланган бўлса-да, лекин оқсиллар ҳосил бўлишида протеолитик ферментлар иштирок этади, деган ғоя яқин вақтгача ҳам ҳукм суриб келган. Бироқ, бу гипотеза полипептид занжирда аминокислоталарнинг ўзига хос тартибда жойлашиш характерини тушунтириб бера олмас эди. Шу сабабли XX асрнинг 50-йилларида оқсил биосинтези механизмини тушунтириш учун янги гипотеза ишлаб чиқилган. Бу гипотезага кўра, ҳар бир оқсил ўз матрицасига, яъни қолипига эга бўлиб, у янги ҳосил бўлаётган оқсил молекуласининг нусхаси деб қаралди. Матрица деганда, қайтадан синтез қилинаётган моддaнинг структурасини ҳосил қилишга сабаб бўладиган бирон-бир юқори молекуляр полимернинг (масалан, нуклеин кислотанинг) структураси назарда тутилади. Оқсил биосинтезида матрица сифатида нуклеин кислоталар ва хусусан, рибонуклеин кислоталар иштирок этади, деган ғояннинг вужудга келиши бу муаммонинг самарали ҳал этилишига имкон берди. Шубҳасиз, кейинги 20—25 йил ичида оқсил биосинтези муаммосини ҳал қилиш йўлида мисли кўрилмаган муваффақиятларга эришилди.



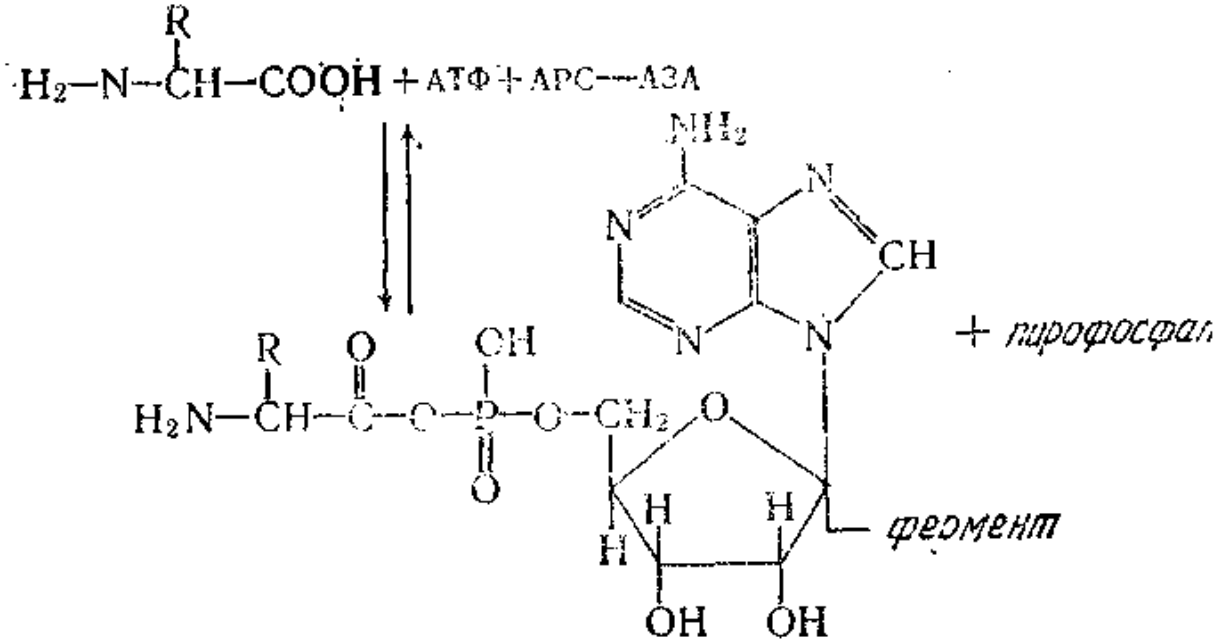
60-расм. Оқсил биосинтезининг умумий схемаси.

Оқсил биосинтези ўта мураккаб ва кўп босқичли процесс бўлиб, бунда хилма-хил фермент, системалар ва ҳар хил РНК-лар иштирок этади. Оқ-

сил биосинтезининг умумий механизми барча тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда ҳам бир хил бўлиб, қуйидаги асосий босқичлардан иборат. Дастлаб аминокислоталар махсус ферментлар иштирокида АТФ билан реакцияга киришиб активлашади. Сўнгра активлашган аминокислоталар транспорт РНКлар ёрдамида оқсил синтез қилинадиган жойга, яъни рибосомаларга кўчади. Бу процессининг учинчи босқичида транспорт РНКлар мунтазам равишда информацион РНКдаги тартиб бўйича жойлашади. Янги ҳосил бўлаётган оқсил молекуласидаги аминокислоталарнинг жойлашиш тартиби худди шу йўл билан таъминланади. Ниҳоят, тўртинчи босқичда оқсил молекуласи ўзига хос бўлган учламчи структурага эга бўлади. Албатта, бу босқичларнинг ҳар бири ўз навбатида мураккаб ва бир неча хил реакциялардан ташкил топган бўлади. Қуйида ана шу босқичларнинг ҳар бири устида алоҳида тўхталамиз (60-расм).

АМИНОКИСЛОТАЛАРНИНГ АКТИВЛАШИШИ ВА АМИНОЦИЛ-РНКЛАР ҲОСИЛ БЎЛИШИ

Юқорида айтилганидек, оқсиллар аминокислоталарнинг ўзаро пептид боғ ҳосил қилиб бирикиши натижасида ҳосил бўлади. Аммо аминокислоталар молекулалари химиявий жиҳатдан актив бўлмаганлиги учун улар оқсиллар биосинтезида бевосита иштирок эта олмайди. Биноварин, оқсил ҳосил бўлишида иштирок этадиган аминокислоталар аввал актив ҳолатга ўтиши керак. Улар АТФнинг энергияга бой бўлган пирофосфат боғлари ҳисобига активлашади. Бу процесда аминокислотанинг карбоксил группаси АТФ билан ўзаро реакцияга киришиб, аминоацилденилат бирикмалар ҳосил қилади ва пирофосфат ажралиб чиқади:



Юқоридаги реакция натижасида АТФ молекуласида тўпланган энергиянинг бир қисми янги ҳосил бўлган аминоацилладенилат бирикма молекуласига ўтади. Тўпланган энергия миқдори оқсил ҳосил бўлишида иштирок этадиган аминокислоталар ўртасида пептид боғлар ҳосил қилиш учун етарли даражада бўлади. Оқсил биосинтези процессидаги энергияга талаб шу йўл билан таъминланади.

Аминоацилладенилатлар ҳосил бўлиш реакциялари махсус ферментлар иштирокида катализланади, бу ферментлар активлаштирувчи ферментлар ёки *аминоацил-РНК-синтетазалар* деган ягона ном билан юритилади. Ҳар бир аминокислота ўз активлаштирувчи ферментига эга. Бинобарин, оқсил биосинтезида бир вақтнинг ўзида 20 та активлаштирувчи фермент иштирок этади. Юксак ўсимликларда 20 хил аминокислота бўлиб, уларни активлаштирувчи ферментларнинг барчаси топилмаган бўлса-да, бироқ кўпчилиги активлашиши кузатилган. Активлаштирувчи ферментлар мош, нўхат, исмалоқ каби ўсимликлардан ажратиб олинган. Кейинги йилларда бу ферментларнинг айримлари ғўзада ҳам топилган.

Оқсил биосинтезининг оралиқ босқичларини ўрганиш борасида ўтказилган тажрибаларда активлаштирувчи ферментлар бир вақтнинг ўзида яна бир муҳим вазифани — аминоацилладенилат бирикманинг кичик молекулали РНКлар ёки т-РНК билан бирикиш реакциясини ҳам катализлаши аниқланган. Шу боисдан бу группага кирувчи ферментлар ҳозир *аминоацил-т-РНК-синтетазалар* (АРС-аза) деб номланган.

Транспорт РНК лар активлашган аминокислоталарни ўзига бириктириб олади (акценторлик функцияси) ва улар оқсил синтезланадиган жойга — рибосомаларга кўчишини (транспортлик функцияси) таъминлайди. Бу турга мансуб бўлган РНКлар кичик молекулали бирикма бўлиб, асосан, эрувчан фракцияда учрайди. Шу сабабли булар эрувчан РНК (S-РНК) деб ҳам юритилади. Т-РНКлар ҳам худди активлаштирувчи ферментлар каби фақат маълум аминокислота билан бириқиш хусусиятига эга. Бинобарин, 20 хил аминокислота учун 20 та т-РНК мавжуд. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда т-РНК ларнинг сони бирмунча кўп эканлиги ва кўпчилик аминокислоталар иккита ва ундан ортиқ т-РНК ёрдамида ташилиши аниқланган. Ҳар бир т-РНК маълум аминокислотанинг ўзига хос бўлиб, нуклеотидли таркибининг мунтазамлиги билан бошқа т-РНКлардан кескин фарқ қилади. Т-РНКлар молекуласида структура жиҳатдан бир-биридан ажралган ва автоном ҳисобланган иккита актив қисм бор. Булардан бири *антикодон* деб аталадиган жуфтлашмаган учта нуклеотид қолдиғидан ташкил топган бўлиб, и-РНК даги комплементар асосларни (кодонни) аниқлаш хусусиятига эга қисмдир. Турли т-РНКлар антикодонидаги нуклеотидлар таркиби ва кетма-кетлиги ҳар хил бўлади. Иккинчиси эса специфик аминоацил-т-РНК-

синтетаза ферментларини аниқлашга муносабати бўлган қисмдир.

Т-РНК молекулалари орасида юқорида айтилган фарқлар билан бир қаторда улар учун хос бўлган умумий хусусиятлар ҳам мавжуд. Т-РНК ларнинг барчаси учун хос бўлган белгилардан бири уларни ташкил этувчи полинуклеотид занжирнинг бир томонида учта нуклеотиддан ташкил топган ЦЦА триплети (иккита цитозин ва битта аденозин) ҳамда иккинчи томонида гуанилат кислота мавжудлигидир. Т-РНКнинг акцепторлик функцияси, яъни аминокислоталарни бириктириб олиш хусусияти ана шу ЦЦА триплети ёрдамида амалга ошади.

Т-РНК таркибида рибосомани билиш учун жавоб берувчи қисм ҳам мавжуд бўлиб, у барча т-РНКлар учун бир хил, яъни Г—Т—У—Ц—Г шаклда тузилган.

1958 йилда Ф. Крик назарий мулоҳазаларга асосланиб, ўзининг «адапторлик гипотезаси»ни яратди. Унинг фикрича, полинуклеотид занжир билан полипептид занжир ўртасида оддий стерик мувофиқлик мавжуд эмас. Шунинг учун нуклеотидларнинг кетма-кет жойлашиши бевосита аминокислоталарнинг кетма-кетлигини ифодаламайди. Аминокислоталарнинг полипептид занжирда маълум тартибда жойлашиши адапторлар иштирокида амалга ошади. Адапторлик вазифасини т-РНКлар бажариши кейинчалик аниқланган. Бу адапторлар «нусха» вазифасини бажарувчи информацион РНК занжирининг маълум қисмларига комплементар бўлган асос группалар ёрдамида бирикади.

Адапторлик гипотезасидан келиб чиқадиган муҳим хулосалардан бири шуки, янгидан ҳосил бўлаётган оқсил молекуласидаги аминокислотанинг ўрни тўлиқ равишда шу аминокислотанинг ўзи билан эмас, балки адаптор молекуласи томонидан белгиланади. Бу цистеин аминокислотасини кўчирувчи т-РНК билан ўтказилган тажрибаларда аниқ кўрсатилган. Цистеин аминокислотасини кўчирувчи т-РНК билан бириктириб, цистеинил-т-РНК цис комплекси ҳосил қилинган, сўнгра т-РНКга бириктирилган цистеин химиявий йўл билан аланин аминокислотасига айлантирилган. Натижада аланил-т-РНК-цис комплекси ҳосил бўлган:

$$\text{т-РНК-CO-}\underset{\underset{\text{CH}_2\text{—SH}}{|}}{\text{CH}}\text{—NH}_2 \xrightarrow{H_2} \text{т-РНК-}\underset{\underset{\text{CH}_3}{|}}{\text{CO}}\text{—CH—NH}_2$$

цистеинил-т-РНК^цис *аланин-т-РНК^цис*

Ўзгартирилган бу комплекс оқсил синтезловчи системага қўшилганда, полипептид занжирнинг цистеин бирикадиган жойларига аланин бирикканлиги аниқланган. Утказилган тажриба натижасида оқсил молекуласидаги аминокислоталарнинг

тутган ўрнини ҳақиқатда ҳам т-РНК-лар белгилаши тўлиқ равишда исботланган. Шундай қилиб, т-РНК лар фақат аминокислоталарни ўзига бириктириб олиб, оқсил синтезланадиган жойга кўчирмай, балки уларнинг полипептид занжирда тутган ўрнини ҳам белгилаб бериш вазифасини бажаради. Тегишли т-РНК га бириктирилган аминокислота рибосомага кўчади.

Информацион РНК ва транскрипция процесси

Маълумки, оқсил тўғрисидаги информация, яъни ахборот ҳужайра ядросидаги ДНК да мужассамлашган бўлади. Оқсил биосинтезининг муҳим томонларидан бири ДНК даги ана шу информациянинг оқсил синтезланадиган жойга — рибосомаларга кўчишидир. Бироқ ДНК оқсил биосинтезида бевосита иштирок этмайди ва ўзидаги информацияни махсус рибонуклеин кислоталар воситасида узатади. Информацияни ДНК дан оқсил синтезланадиган жойга элтувчи РНК нинг бу тури *информацион* ёки *матрицали РНК* деб аталади. Бундай РНК мавжудлигини биринчи бўлиб, 1958 йилда совет олимлари А. Белозёрский за А. С. Спиринлар исботлаганлар.

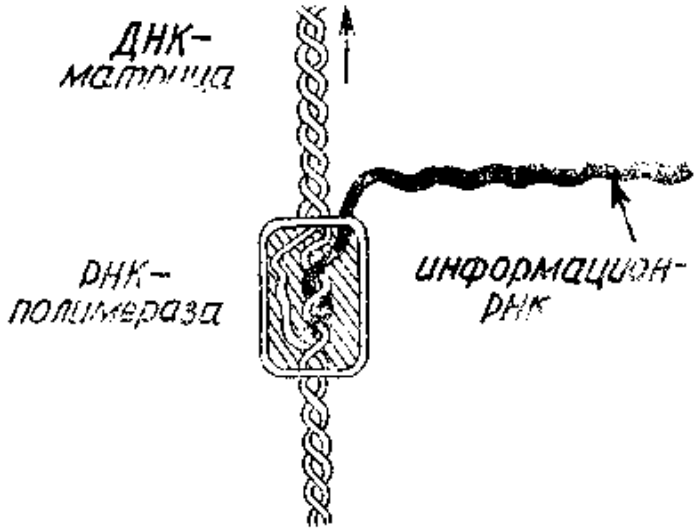
Информацион РНК га (қисқача и-РНК га) ҳос бўлган хусусиятлардан бири уларнинг метаболик жиҳатдан беқарор бўлиши, яъни тез синтезланиб, тез парчаланишидир. Шу билан бирга, и-РНК ҳужайрада кўп тўпланмайди, яъни жуда кам миқдорда бўлади. Иккинчидан, и-РНК молекуласидаги нуклеотид қолдиқларининг кетма-кетлиги ва миқдори ДНК нинг қўш занжирларидан бирининг маълум қисмидаги нуклеотид қолдиқларига тўлиқ равишда мос келади (ДНК молекуласидаги тимин ўрнига РНК молекуласида урацил ва ҳоказо бўлади).

И-РНК синтезланишида матрица сифатида ДНК нинг фақат битта полинуклеотид занжири иштирок этади. Ҳосил бўлган и-РНКнинг полинуклеотид занжири ДНКнинг нусха сифатида олинган занжирига қатъи равишда комплементар бўлади. Бунда ДНК да мужассамлашган оқсил молекуласидаги аминокислоталарнинг кетма-кетлиги тўғрисидаги информация тўлиқ равишда и-РНК га кўчади. Шу сабабли бу процесс *транскрипция* ёки *кўчириб олиш* деб аталади.

Информацион РНКнинг ДНК да синтезланиши тажриба йўли билан кўрсатилган. Бу процесс РНК-полимераза деб аталувчи махсус фермент иштирокида катализланади. Химиявий жиҳатдан и-РНКнинг синтезланиши ДНК молекуласининг синтезланишини эслатади (387- бетга қаранг), яъни АТФ, ГТФ, УТФ, ЦТР каби рибонуклеозидтрифосфатлардан нусха ДНК ва РНК-полимераза ферменти иштирокида полирибонуклеотид занжирлар ҳосил бўлади. РНК-полимераза ферменти иштирокида РНК синтезланиши транскрипция процессини акс эттириши

қуйидаги далиллар билан исботланган. Биринчидан, юқорида баён этилган реакция фақат нусха ДНК иштирокида амалга ошади. Агар муҳитда нусха ДНК бўлмаса, и-РНК ҳам синтезланмайди. Иккинчидан, синтезланадиган РНК нинг нуклеотидли таркиби муҳитга қўшилган нусха ДНКнинг табиати билан аниқланади. Одатда, бу процесс ҳужайра ядросида боради ва кўп жиҳатдан ДНК репликациясига (388-бетга қаранг) ўхшаб кетади. Чунки ҳар иккала ҳолда ҳам нусха ДНК қўш спиралларининг бир-биридан ажралиши кўзда тутилади. Бироқ транскрипция процессида РНК синтезланиши учун иккита спиралдан фақат биттаси нусха сифатида хизмат қилади.

ДНКнинг транскрипцияси билан репликацияси ўртасидаги фарқ шундан иборатки, репликация процессида бир-биридан ажралган полинуклеотид спираллар нусха сифатида фойдаланилгандан сўнг, улар ҳеч қачон бир-бири билан қайтадан қўш спираль ҳосил қилмайди. Ваҳоланки, транскрипция процессида кўчириб олинган РНК нусха ДНКдан чиққандан сўнг, ДНКнинг бир-биридан ажралган спираллари яна қайтадан бир-бири билан ўралиб қолади. Бу 61-расмдан яққол кўриниб турибди.



61-расм. Транскрипция схемаси.

Кейинги йилларда олиб борилган тажрибаларда и-РНК цитоплазмага эркин ҳолда эмас, балки оқсиллар билан бириккан ҳолда ўтиши аниқланган. Ўзига хос кўринишга эга бўлган бу заррачалар дастлаб академик А. С. Спирин томонидан аниқланган бўлиб, улар *информасомалар* деб номланган. Информасомалардаги оқсиллар и-РНК ни ҳужайра ичидаги рибонуклеаза ферменти иштирокида парчаланиб кетишдан сақлаб турса керак, деб тахмин қилинади. Бошқа бир тахминга кўра, бу оқсиллар и-РНК томонидан рибосомаларни аниқлашда иштирок этади, дейилади, чунки оқсилдан ажратилган и-РНК ўзининг нусхалик хусусиятини йўқотади. Совет олими Г. П. Георгиев и-РНК билан оқсиллардан ташкил топган заррачалар ҳужайра ядросида ҳам мавжуд эканлигини аниқлаган

ва унга *информафера* деб ном берган. Бу заррачалар и-РНК-нинг ядродан цитоплазмага кўчишини таъминласа керак, деб тахмин қилинади.

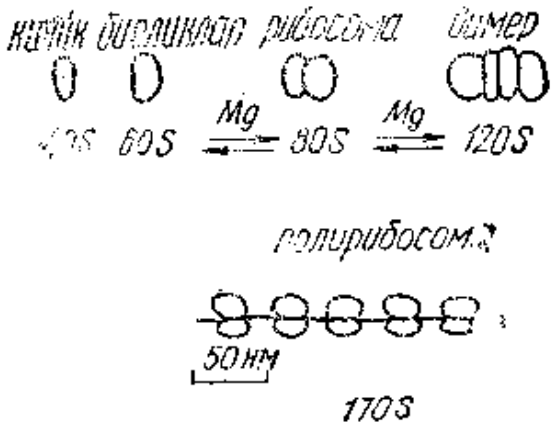
Шундай қилиб, ядродаги ДНК да ҳосил бўлган информацион РНК цитоплазмага ўтади ва у ерда рибосомалар билан бирикиб, оқсиллар синтезланишида нусха ёки матрица вазифасини бажаради.

Рибосома

Рибосомалар оқсиллар синтезланишида бевосита иштирок этадиган мураккаб рибонуклеопротеид комплексидан иборат бўлган муҳим органоид ҳисобланади. Ўсимликлар ҳужайрасининг ҳаёт фаолияти учун мутлақо зарур бўлган бу заррачалар ядро, хлоропласт, митохондрий ва цитоплазматик мембраналар таркибига киради. Улар баъзан ҳужайра цитоплазмасида эркин ҳолда ҳам учрайди. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда оқсил биосинтези фақат мембраналар билан боғланган рибосомаларда актив бориши аниқланган. Ўсимликлар ҳужайрасидаги рибосомалар сони турлича бўлиб, жадал ўсаётган қисмларида уларнинг миқдори энг кўп. Турли сабабларга кўра, оқсил синтезининг интенсивлиги паст бўлган тўқима ва ҳужайраларда эса рибосомалар миқдори ҳам кам бўлади.

Юқорида айтилганидек, рибосомалар асосан ҳужайра органоидларининг мембраналари билан бириккан ҳолда учрайди. Шунинг учун уларни ажратиб олишда мембраналар юза актив моддалар (масалан, дезоксихолат) ёрдамида парчаланади. Одатда, юза актив моддаларда липидлар эрийди ва натижада мембраналарнинг парчаланишига олиб келади. Кейинчалик бу эритмаларни узоқ вақт центрифугалаш йўли билан рибосомалар ажратиб олинади. Бунинг учун минутига 40000 марта ва ундан катта тезлик билан айланадиган роторли ультрацентрифугадан фойдаланилади. Ҳужайранинг барча компонентлари каби, рибосомаларни ажратиш ҳам албатта, совуқ шароитда 0—4° атрофида олиб борилади.

Барча рибосомалар таркибида РНК ва оқсил тутувчи бир қатор кичик бўлакчалардан, яъни кичик бирликлардан ташкил топган. Юксак ўсимликлардан, хусусан, нўхатдан ажратиб олинган рибосомаларнинг тузилиши 62-расмда кўрсатилган. Улар ясси, сфероид ва ҳоказо шакл-



62-расм. Нўхатдан ажратиб олинган рибосомаларнинг тузилиши

да бўлиб, бўйи 160 Å га ва диаметри 250Å га тенг. Седментация коэффициенти Сведберг бўйича 80 бирликка яқин бўлиб, молекуляр массаси 4,1—10^6 га тенг. Бошқа юксак ўсимликларнинг рибосомалари ҳам худди шундай тузилган бўлса керак, деб тахмин қилинади. Рибосомалар структурасининг яхлитлиги магний ионларининг паст концентрациясида (10^{-3}M) сақланиб туради. Агар магний ионларининг концентрацияси 10 марта орттирилса, рибосомалар бир-бири билан қўшилиб, қўш рибосомалар, яъни «димерлар» ҳосил қилади. Димерларнинг молекуляр массаси ҳам айрим рибосомаларникига нисбатан икки баравар ортиқ бўлади. Рибосомалар билан боғлиқ бўлган магний ионларининг концентрацияси камайтирилганда эса улар диссоциланиб, кичик бўлакчаларга ажралади. Масалан, 80S-рибосомалар иккита кичик бўлакчани, 60S ва 40S-рибосомаларни ҳосил қилади. Рибосомаларнинг диссоциланиши қайтар характерда бўлиб, муҳитдаги магний ионларининг миқдори нормаллаштирилганда, уларнинг яхлитлиги тикланади.

Юксак ўсимликларнинг рибосомалари ҳам бошқа манбалардан ажратиб олинган рибосомалар каби, 40—50% рибосомал РНК ва 50—60% оқсилдан ташкил топган. Шунинг учун рибосомалар кейинги вақтда *рибонуклеопротеид заррачалар* (РНП-заррачалар) деб ҳам аталадиган бўлган. Рибосомалар таркибига кирадиган оқсиллар анча мураккаб бўлиб, жуда кўп полипептид занжир (кичик бирлик)лардан ташкил топган. Ўсимликларда учрайдиган 80S-рибосомаларда 100 дан ортиқ полипептид занжир (оқсил молекулалари) учрайди. Ҳар бир полипептид занжирнинг ўртача молекуляр массаси 25000 га тенг. Рибосома оқсиллари ишқорий характерга эга. Бинобарин, бу оқсилларни ташкил этувчи аминокислоталар ичида лизин, аргинин каби асос характерига эга бўлган группалар тутувчи аминокислоталар миқдори юқори бўлади. Рибосома оқсилларида дикарбон аминокислоталар ҳам бирмунча кўп учрайди. Аммо бу аминокислоталарнинг тахминан ярмидан кўпроғи амидлар шаклида бўлади.

Рибосоманинг иккинчи асосий қисмини юқори молекуляр рибонуклеин кислоталар ташкил этади. Бу РНК лар рибосоманинг ҳар иккала кичик бўлакчасида учраб, бир қатор хусусияти билан бир-биридан фарқ қилади. Биринчи хил РНКнинг седментация коэффициенти 28S га тенг бўлса, иккинчисиники 18S га тенг. 28S—РНК 60S кичик бирликлардан, 18S—РНК-лар эса 40S-кичик бирликлардан ҳосил бўлади. 28S—РНКнинг молекуляр массаси 1,3 млн га яқин, 18S-РНКнинг молекуляр массаси эса 600 мингга тенг бўлади. Турли манбалардан ажратиб олинган рибосома РНКнинг нуклеотид таркиби ҳар хил бўлиб, Уотсон ва Крик томонидан таклиф қилинган ДНК моделини характерловчи комплементарлик қоидасига бўйсунмайди. Бу РНК таркибида гуанин ва аденин кўп миқдорда учрайди. Юксак ўсимликларнинг рибосомаларида седментация

константаси 5S га тенг бўлган янги рибосомал РНК ҳам топилган. Бу РНК нинг хусусиятлари ва тузилиши т-РНК никига ўхшаб кетади. Бироқ унинг функцияси ҳали аниқланмаган. Қуйидаги жадвалда ҳар хил манбалардан ажратиб олинган рибосомалар характеристикаси берилган.

17-жадвал

Рибосома манбаи	Седиментация константаси	Молекуляр оғирлиги	Диаметри	Оқсил (%)	РНК (%)
Нўхат майсалари	80	4 млн	280 Å	55	45
Оқ беда	80			46	54
Ачитқи замбуруғи	80	4,1 млн	280 Å	58	42

Кейинги вақтларда ўтказилган тажрибаларда рибосомалар фақат бир-бири билан бирикиб, занжир ҳосил қилгандагина активлиги намоён бўлиши аниқланган. Бу занжирлар *полисомалар* деб аталади. Кўпчилик олимларнинг фикрича, полисомалар информацион РНКнинг яхлит молекуласига бириккан рибосомалар группасидан иборат экан. Ҳақиқатда ҳам кўпчилик и-РНКлар битта рибосомага жойлашмайди. Масалан, тахминан 150 та аминокислотадан тузилган гемоглобин оқсилининг ҳар бир полипептид занжирини ифодаловчи и-РНК таркибида 450 та нуклеотид бўлади. Ҳар бир нуклеотиднинг тутган ўрни 3,4 Å га тенг бўлса, унда юқоридаги и-РНКнинг узунлиги 1500 Å га тенг бўлади. Агар рибосоманинг ўртача узунлиги 220—230 Å га тенг деб ҳисобласак, унда 1500 Å га тенг бўлган и-РНК да бир неча дона рибосома жойлашади. Бинобарин, боғланган рибосомаларнинг сони информацион РНК занжирининг узунлиги билан аниқланади. Рибосомалар билан информацион РНК занжири бир-бирига нисбатан ҳаракатда бўлади. Бунда ё рибосомалар и-РНК бўйлаб ҳаракатланади ёки и-РНК рибосомаларга нисбатан худди магнитофон лентасига ўхшаб ҳаракатланади. Ҳар бир рибосома битта полипептид занжирнинг шаклланишида иштирок этади. Полисомаларнинг мавжудлиги электрон микроскоп ёрдамида ҳам тасдиқланган.

Рибосомаларда оқсиллар ҳосил бўлиши (трансляция)

Рибосомалар оқсил биосинтезининг ҳақиқий марказлари бўлиб, бу заррачаларда юқорида баён этилган икки муҳим оқим, яъни генетик информация ва активлашган аминоацил-т-РНКлар оқими бир-бири билан учрашади. Оқсил биосинтези-

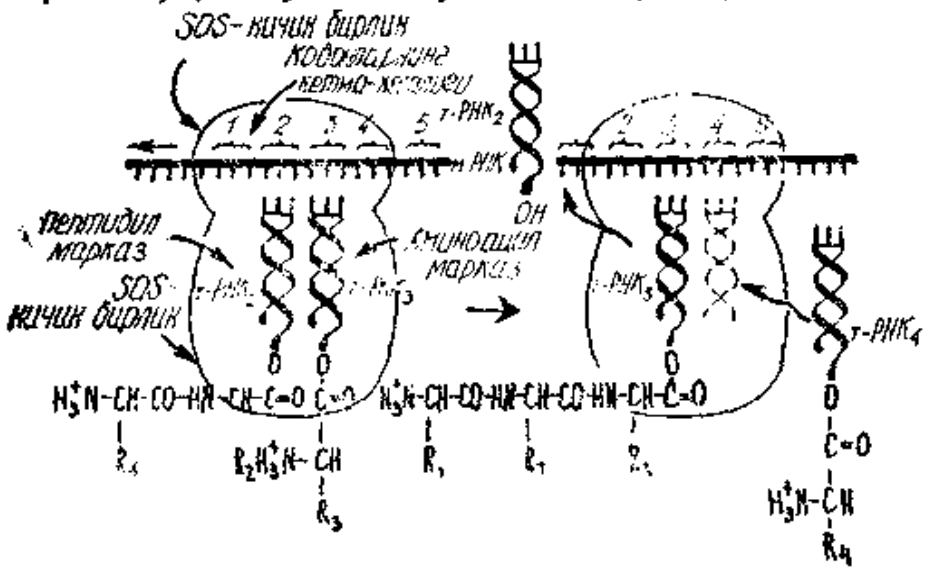
нинг охирги босқичи ҳисобланган ана шу процесс *трансляция* ёки *таржима қилиш* деб аталади. Чунки бунда и-РНК даги нуклеотидлар ёрдамида ифодаланган информация полипептид занжирлардаги аминокислоталарнинг кетма-кетлиги сифатида намоён бўлади, яъни оқсил синтези тўғрисидаги информация нуклеотидлар «тили»дан аминокислоталар «тили»га таржима қилинади.

Рибосомаларда оқсил молекуласининг ҳосил бўлиш процесси ўз навбатида учта босқичдан иборат бўлиб, уларга, *инициация* — пептид занжирларнинг бошланиши, *элонгация* — пептид занжирларнинг ўсиши ва *терминация* — янги ҳосил бўлган оқсил молекуласининг ажралиши киради. Битта оқсил молекуласи синтезланишида биринчи ва учинчи босқич фақат бир марта такрорланади. Иккинчи босқич, яъни полипептид занжирларнинг ўсиши эса умумий тушунча бўлиб, у бир неча босқични ўз ичига олади ва оқсил синтези процессида мунтазам равишда кўп марта такрорланади. Оқсил молекуласининг синтезланишида иштирок этадиган асосий босқичларнинг амалга ошиши учун и-РНК, аминоацил-т-РНК, рибосомалар, ГТФ ва АТФ талаб қилинади. Шу билан бирга, оқсил биосинтезида *бевосита иштирок* этадиган яна бир қатор бошқа факторлар ҳам мавжуд. Бу факторларга ферментатив хусуснятга эга бўлган специфик оқсиллар (F_1, F_2, F_3) киради ва улар аминоацил-т-РНК ва и-РНКнинг рибосомаларга кўчишини таъминлайди. Полипептид занжирларнинг ўсиши ҳам худди шундай оқсил табиатли факторлар (G, T) ёрдамида амалга ошади.

Оқсил биосинтези инициация комплекси ёрдамида амалга ошади. Бу комплекс рибосоманинг 30S-кичик бўлакчаси ва унга бириккан и-РНК ҳамда аминоацил-т-РНК ва бошқа оқсил факторлардан иборат. Бу комплекс ГТФ иштирокида рибосоманинг 50S-бўлакчаси билан бириккандан сўнг, полипептид занжир синтезлана бошлайди. Оқсил синтезида иштирок этаётган и-РНК нинг полинуклеотидли занжирдаги 5′ томони занжирнинг бошланишини, 3′ томони эса занжирнинг тугалланишини ифодалайди. Бир қатор тажрибаларда ҳар қандай полипептид занжирнинг синтезланишида унинг N — томонидаги бошланғич аминокислота сифатида махсус бирикма — метионин аминокислотасининг формилли (—CHO) ҳосиласи иштирок этиши аниқланган. Бу ҳосила АУГ кодони ёрдамида ифодаланади ва шунинг учун ҳар бир и-РНК ана шу кодон билан бошланиши керак. Метониндаги формил группанинг вазифаси аминокислотанинг NH_2 группасини ёпишдан иборат бўлиб, бунда полипептид занжирнинг ўсиши эркин COOH томонга қараб йўналган бўлади, яъни кейинги аминокислота полипептид занжирдаги COOH группа билан реакцияга киришади. Шу сабабли АУГ кодони полипептид занжирнинг бошланиши тўғрисидаги ахборотни билдиради. Кейинчалик АУГ кодон томонидан ифодаланган формилметионин аминокислотаси ёки

унинг формил группаси махсус гидролаза ферменти таъсирида полипептид занжирдан ажралади.

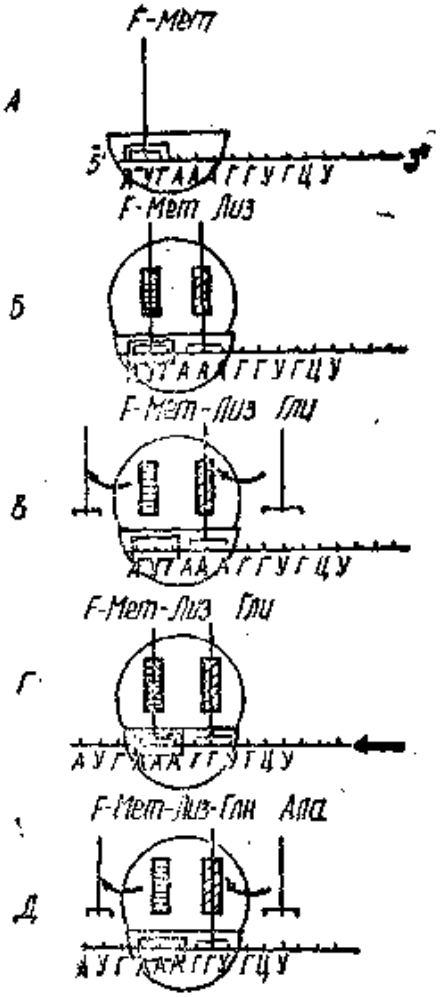
Полипептид занжирнинг ўсишида (элонгацияда) рибосоманинг 50S-бўлакчаси алоҳида аҳамиятга эга. Бу бўлакчада пептид боғларни ҳосил қилишда иштирок этадиган пептидсинтетаза ферментлари мавжуд. 50S-бўлакчага хос бўлган муҳим хусусиятлардан яна бири уларда т-РНКларни ўзаро боғловчи иккита марказнинг мавжудлигидир. Булардан бири аминоацил марказ бўлиб, унда аминокислотани ташувчи ва кодон-антикодони мос келадиган т-РНК жойлашади. Иккинчиси эса пептидил марказ бўлиб, у ерга т-РНК фақат аминоацил марказ орқали ўтиши мумкин (63-расм).



63-расм. Полипептид занжир синтезланишда аминокислоталар йиғилишиш процессининг схемаси.

Полипептид занжирнинг ўсиши рибосомаларнинг аминоацил марказига тегишли аминокислотага эга бўлган т-РНКнинг бирикиши билан бошланади (69-расм, *А*). Кейин эса бошланғич аминокислотага эга бўлган т-РНК пептидли марказга силжийди ва ўзи билан бирга и-РНК ни рибосома бўйлаб тортади. Натижада аминоацил марказ қаршисида янги кодон пайдо бўлади. Шундан сўнг бу марказни янги аминокислотага эга бўлган т-РНК эгаллайди (69-расм, *Б*). Бунинг натижасида пептидил марказдаги аминокислота COOH группасининг бевосита яқинида аминоацил марказдаги аминокислотанинг NH_2 группаси пайдо бўлади ва пептид боғларини ҳосил қилувчи ферментатив реакцияни амалга ошириш зарур бўлган ҳолат вужудга келади. Бу реакция натижасида биринчи аминокислотадаги т-РНК ажралади ва иккинчи т-РНК иккита аминокислотадан иборат бўлган пептид билан бириқиб қолади. Иккита аминокислотадан иборат т-РНК аминоацил марказдан пептидил марказга қараб силжийди ва у ердаги эркин т-РНКни сиқиб чиқаради (64-расм, *В*). Бу силжиш натижасида и-РНК яна рибосома бўйлаб тортилади ва аминоацил марказ

қаршисига учинчи кодон келади. Ўз навбатида, аминоацил марказга тегишли антикодонга эга бўлган аминоацил-т-РНК жойлашади (64-расм, Г). Кейин иккинчи пептид боғ ҳосил бўлади ва натижада трипептид учинчи т-РНК билан бирикиб қолади (64-расм, Д). Шу йўл билан мунтазам равишда кодон кетидан кодон келиши туфайли и-РНКнинг рибосома бўйлаб силжиши таъминланади ва и-РНК занжири рибосома томонидан тўлиқ равишда бошдан охиригача ўқилади. Бир вақтнинг ўзида аминокислоталарнинг мунтазам равишда бирин-кетин бирикиши туфайли и-РНК лаги хабарга мос келадиган полипептид занжир ҳосил бўлади.



64-расм. м-РНК нинг трансляция схемаси.

Оқсил молекулалари ҳосил бўлишининг охирги босқичида, яъни терминация процессида аминоацил марказда полипептид занжирининг тугалланишини ифодаловчи УАГ ва УАА кодонлар пайдо бўлади. Бу кодонлар «маъносиз» бўлиб, бирор аминокислотани ифодаламайди. Шунинг учун полипептид занжирдаги охирги т-РНКнинг эфир боғлари қандайдир ферментлар иштирокида узилади ва натижада рибосомадан тайёр ҳолдаги оқсил молекуласи ажралиб чиқади.

Генетик код

Оқсил молекуласини ташкил этадиган полипептид занжирдаги аминокислоталарнинг кетма-кетлиги ДНК молекуласидаги нуклеотидлар томонидан аниқланиши тўғрисида юқорида батафсил тўхталиб ўтган эдик. Бироқ бутунлай бошқача химиявий табиатга эга бўлган нуклеин кислотадаги тўрт хил нуклеотид қандай қилиб полипептид занжирни ташкил этувчи аминокислоталарнинг кетма-кетлигини аниқлай олади?

Умуман, бирон-бир маълумотни шартли белгилар ёрдамида ифодалаш, одатда, *кодлаш* ёки *код* деб аталади. Биологияда генетик информацияни, яъни оқсил молекулаларини ташкил этувчи 20 хил аминокислотани ДНК молекуласидаги 4 хил нуклеотид ёрдамида ифодалаш эса *генетик код* дейилади. Генетик код муаммосининг ҳал қилиниши аввало қайси нуклеотид ёки нуклеотидлар тўплами қандай аминокислотани ифодалаши мумкин, деган масалани ҳал қилишдан иборат.

ДНК молекуласидаги нуклеотидлар сони фақат тўртта бўлганлиги учун битта нуклеотид битта аминокислотани ифода эта олмаслиги (синглетли код) ўз-ўзидан маълум. Худди шунга ўхшаш, 2 та нуклеотиддан ташкил топган жуфт тўплам ҳам (дуплетли код) 20 та аминокислотани ифодалаш учун кифоя қилмайди. Шунинг учун 1953 йилда Гамов (АҚШ) генетик код учта нуклеотид тўпламдан (триплетли коддан) ташкил топган бўлиши керак, деган ғояни илгари сурди. Ҳақиқатда ҳам, бунда тўрт хил нуклеотид ёрдамида 64 та комбинация ҳосил қилиш мумкин. Бу эса 20 та аминокислотани ифодалаш учун етарли бўлмай, балки ортиб ҳам қолади.

1961 йилнинг бошларида инглиз олими Крик генетик код муаммосининг математик анализига асосланиб, код ҳақиқатда ҳам триплетли характерга эга, деган хулосага келган. Бинобарин, оқсил молекуласидаги ҳар бир аминокислотани ифодаловчи код триплетли бўлиб, у Крик ифодасига кўра *кодон* деб номланган.

1961 йили Москвада бўлиб ўтган биохимиклар Халқаро кенгашида М. Ниренберг (АҚШ) биринчи бўлиб код табиатини тажрибада исботлаганлигини қайд қилган. У ўз тажрибаларини оқсилни синтезловчи ҳужайрасиз системаларда олиб борган. Бу системаларда рибосома, т-РНК, оқсил таркибида учрайдиган барча аминокислоталар аралашмаси, барча зарур ферментлар, энергияга бой бўлган бирикмалар (АТФ, ГТФ) ва K^+, Mg^{++} ионлари бўлган. И-РНК ўрнига эса сунъий равишда синтезланган ва фақат уридилат кислотадан иборат бўлган полирибоуридилат полимери олинган. Бу и-РНК сунъий системага қўшилганда, рибосомаларда полифенилаланинли оддий полипептид синтезланган. Қизиғи шундаки, сунъий системада барча аминокислоталар бўлишига қарамай, фақат битта аминокислотадан, яъни фенилаланиндан ташкил топган полипептид синтезланган. Бу тажрибадан, агар аминокислотани ифодаловчи код триплетли бўлса, у ҳолда фенилаланин аминокислотаси УУУ триплети ёрдамида ифодаланади ёки белгиланади деган хулоса чиқарилди. Бу кашфиёт, биринчидан, оқсил синтезида и-РНК нинг интирок этишини исботлаб берган бўлса, иккинчидан, ҳар бир аминокислотани ифодаловчи нуклеотидлар тўплами триплетли характерда эканлигини кўрсатди.

Кейинчалик М. Ниренберг, С. Очао, Х. Маттеи ва Н. Кораналар тажрибаларида оқсил таркибида учрайдиган барча аминокислоталарни ифодаловчи триплетлар ҳам аниқланди. Бу тажрибалар натижасини Ф. Крик жамлади ва шу асосда генетик код луғати тузилди. Қуйидаги жадвалда ана шу луғат келтирилган.

Жадвалдаги 64 та триплетдан 61 таси «маъноли», яъни маълум аминокислотани ифодаловчи триплетдир. Қолган учтаси (УГА, ААУ, УАГ) аминокислоталарни ифодалай олмайди. Шунинг учун улар *маъносиз триплетлар* дейилади. Кейинги

18-жадвал

Генетик код лугати

Триплетнинг 1-ҳарфи	Триплетнинг 2-ҳарфи: У	Ц	А	Г	Триплетнинг 3-ҳарфи
У	УУУ, УУЦ — фенилаланин; УУА, УУГ — лейцин	УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ — серин	УАУ, УАЦ — тирозин; УАА, УАГ — „маъносиз" кодонлар	УГУ, УГЦ — цистеин; УГА — „маъносиз" кодон; УГГ — триптофан	У, Ц, А, Г
Ц	ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ — лейцин	ЦЦУ, ЦЦЦ, ЦЦА, ЦЦГ — пролин	ЦАУ, ЦАЦ — гистидин; ЦАА, ЦАГ — глютамин	ЦГУ, ЦГЦ, ЦГА, ЦГГ — аргинин	У, Ц, А, Г
А	АУУ, АУЦ, АУА — изолейцин; АУГ — метионин	АЦУ, АЦЦ, АЦА, АЦГ — треонин	ААУ, ААЦ — аспарагин; ААА, ААГ — лизин	АГУ, АГЦ — серин; АГА, АГГ — аргинин	У, Ц, А, Г
Г	ГУУ, ГУЦ, ГУА, ГУГ — валин	ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ — аланин	ГАУ, ГАЦ — асп. к-та; ГАА, ГАА — глу. к-та	ГГУ, ГГЦ, ГГА, ГГГ — глицин	У, Ц, А, Г

А-аденилат, Ц-цитидилат, Г-гуанилат, У-уридилат нуклеотидлар

вақтда бу триплетлар ҳам оқсиллар биосинтезида алоҳида аҳамиятга эга эканлиги аниқланган. И-РНК даги УАА ва УАГ триплетларга аминокислоталарни тутмайдиган т-РНКлар бирикади, Бу триплетлар полипептид занжирларнинг тугаллани-шини ва улар рибосомадан ажралишини ифодалайди. УГА триплети ҳам шунга ўхшаш вазифани бажарса керак, деб тахмин қилинади. Жадвалда келтирилган маълумотларга кўра, бир хил аминокислоталарни ифодаловчи триплетлар бир-бирига ўхшаш бўлади. Масалан, валин аминокислотасини ифодаловчи триплетларнинг барчаси ГУ дуплети билан бошланган. Худди шунга ўхшаш, аланинни ифодаловчи триплетлар ГЦ дуплети билан бошланган. Бундай ҳолларда код триплетлар ёрдамида ифодаланса-да, лекин аминокислотани ифодаловчи информация фақат бошланғич иккита нуклеотидда мужассамлашган бўлади. Аминокислоталар (триптофан ва метониндан ташқари) 2 тадан 6 тагача триплет ёрдамида ифодаланиши бир қатор тажрибаларда аниқланган. Битта аминокислотанинг

бир нечта триплет ёрдамида ифодаланиши генетик коднинг «аслидан ўзгариши» ҳодисаси деб аталади. Бу ҳодиса туфайли 64 та триплетнинг ҳаммаси оқсил биосинтезида иштирок этиши таъминланади. Генетик коднинг «аслидан ўзгариши» ҳодисаси маълум биологик маънога эга бўлса керак.

Генетик код универсал характерга эга. Турли хил организмлардан — энг оддий бактериялардан тортиб, то мураккаб тузилган юксак организмлардан олинган ҳужайрасиз шираларгача (ҳужайраларнинг табиатидан қатъи назар) полиуридилат полимери фенилаланин аминокислотасидан ташкил топган полипептид занжирнинг ҳосил бўлишини таъминлайди. Бу тажриба генетик код универсал характерга эга эканлигидан, яъни генетик код барча тирик мавжудотлар учун бир хил эканлигидан далолат беради. Шундай қилиб, генетик код қуйидаги характерли белгиларга эга.

Барча кодон учта нуклеотиддан (триплетдан) иборат. Енма-ён турган кодонлар бир-бирини қопламайди, яъни биринчи кодоннинг охирги нуклеотиди ундан кейинги кодоннинг бошланғич нуклеотиди бўла олмайди. Информация маълум нуқтадан бошланади. Бир хил аминокислоталарни ифодаловчи триплетлар бир-бирига ўхшайди. Барча тирик организмларнинг коддари кўпинча умумий ёки бир хил бўлади.

Оқсил биосинтезини бошқариш (регуляция қилиш)

Оқсил биосинтезини бошқариш масаласи ҳам муҳим биологик муаммолардан биридир. Маълумки, ҳужайрада бир вақтнинг ўзида жуда кўп ва хилма-хил оқсиллар синтезланади. Лекин улар турлича тезлик билан ҳосил бўлганлиги учун миқдор жиҳатдан бир-биридан жуда катта фарқ қилади. Ҳужайра фақат ўзи учун маълум бир вақт ичида зарур бўлган оқсилларигина кўплаб синтезлайди. Бу эса ҳужайрада оқсилларнинг танлаб синтезланишини таъминловчи махсус механизмлар мавжудлигини кўрсатади. Оқсил ҳосил бўлиши бир қатор ташқи ва ички факторлар таъсирида бошқарилиб туради. Микроорганизмлар билан ўтказилган тажрибаларда оқсил биосинтезини бошқариш механизмлари аниқланган. Оқсил синтезланишини бошқарувчи механизмлардан бири индукция ҳодисасидир. Индукция эффекти, яъни оқсил ҳосил бўлишининг тезлашиши махсус химиявий бирикмалар, кўпинча субстратлар ёки субстратга ўхшаш бирикмалар ёрдамида амалга ошади. Индукция ҳодисасини қуйидаги мисолда яққол кўриш мумкин. Баъзи бир таёқчасимон бактериялар таркибида галактозидаза ферменти тутса-да, глюкозали муҳитда, лактоза дисахаридини жуда кам парчалайди. Агар бактериялар фақат лактозадан иборат бўлган муҳитга кўчирилса, β-галактозидаза ферментининг активлиги бир неча минг марта ортади. Биноварин, ферментнинг (оқсилнинг) синтезланиши ҳам тезлашади.

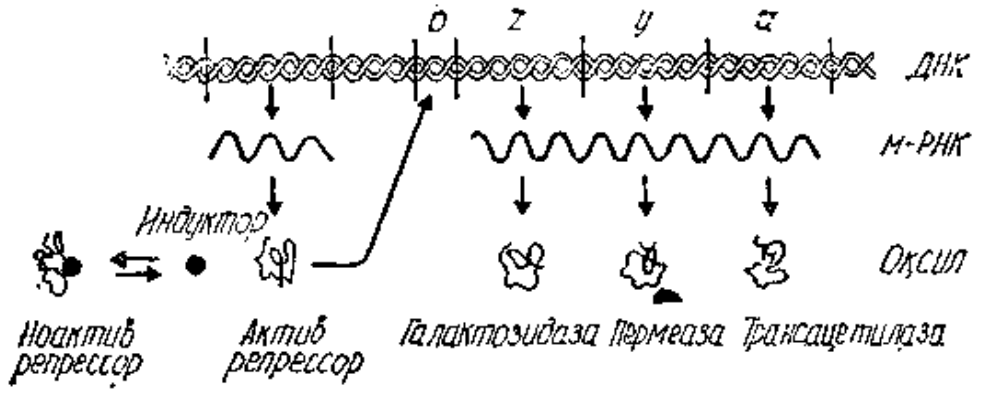
Лактаза ёки бошқа β-галактозидазалар каби ферментларнинг (оқсилларнинг) биосинтезини тезлаштирувчи моддалар *индукторлар* деб аталади.

Оқсил биосинтезини бошқаришда иштирок этадиган механизмлардан яна бири *репрессия* ҳодисасидир. Репрессия эффекти, яъни оқсил ҳосил бўлишининг секинлашиши (тўсқинлик қилиниши) шу оқсил (фермент) катализловчи реакциянинг маҳсулоти таъсирида амалга оширилади. Масалан, аргинин, триптофан, гистидин каби аминокислоталар ҳосил бўлишини катализловчи ферментлар биосинтези ана шу аминокислоталар таъсирида секинлашади. Худди шунга ўхшаш, фосфатаза ферменти таъсирида органик бирикмалар таркибидан анорганик фосфат ажралиб чиқади. Аммо анорганик фосфатнинг муҳитда кўп миқдорда бўлиши фосфатаза ферментининг синтезланишига тўсқинлик қилади. Юқорида қайд қилинган аминокислоталар ва анорганик фосфат каби ферментлар синтезланишига тўсқинлик қиладиган моддалар *корепрессорлар* деб аталади. Шуни таъкидлаш керакки, индукция ва репрессия ҳодисаси фақат микроорганизмларда эмас, балки юксак ўсимликларда ҳам кузатилган. Масалан, нитратредуктаза ферментининг синтезланиши нитратлар таъсирида тезлашади.

Оқсил биосинтезини бошқариш тўғрисидаги ҳозирги замон тушунчалари француз олимлари Ф. Жакоб ва Ж. Моно томонидан таклиф қилинган гипотезага асосланган. Бу олимларнинг фикрича, оқсил биосинтезини бошқарувчи индукция ва репрессия механизмлари ДНК молекуласи орқали назорат қилиб турилади. ДНК молекуласида функционал ва структура жиҳатдан хилма-хил бўлган жуда кўп оқсилларни ифодаловчи қисмлар (участкалар) мавжуд бўлиб, булар *генлар* деб аталади. Оқсил биосинтезида иштирок этадиган генлар бир неча хил группага бўлинади. Булардан бири оқсилларни ташкил қилувчи аминокислоталарнинг кетма-кетлигини ифодалаганлиги учун *структуравий генлар* дейилади. Структуравий генларнинг активлигини, яъни мазкур оқсил ҳосил бўлиши-бўлмаслигини бевосита назорат қилувчи генлар *оператор генлар* деб аталади. Оператор генлар функциясига мувофиқ, структуравий генлар билан ёнма-ён жойлашган бўлади. Одатда, битта оператор ген бир-бири билан боғлиқ бўлган бир нечта структуравий геннинг фаолиятини назорат қилади. Масалан, аргинин аминокислотаси биосинтезида иштирок этадиган барча генлар битта оператор ген ёрдамида назорат қилинади. Жакоб ва Моно структуравий генлар билан оператор генлар йиғиндисини *оперон* деб аташни таклиф этганлар.

ДНК таркибида структуравий генлардан ташқари, регулятор генлар ҳам мавжуд бўлиб, улар бошқа генлар фаолиятини бошқариб туради. Регулятор ген ўзи таъсир этадиган структуравий генлар ёнида бўлиши шарт эмас. У ҳатто бошқа хромосомада ҳам жойлашиши мумкин. Регулятор ген ўз таъсирини

бевосита эмас, балки оқсил табиатига эга бўлган *репрессор* деб аталадиган бирикма орқали кўрсатади. Агар регулятор генлар доим репрессорларни ҳосил қилиб турганида эди, оператор генлар ва бинобарин, структуравий генлар ҳам ўз фаолиятини бутунлай тўхтатиб қўяр эди. Шунинг учун репрессорлар маълум кичик молекулали метаболик моддаларни бириктириб олишига қараб, актив ёки ноактив шаклларда учрайди, деб фараз қилиш мумкин. Агар репрессорлар индукторлар, яъни субстратлар билан бирикса, ноактив шаклга айланади. Натижада ДНКнинг «тўсиб» қўйилган маълум қисми, яъни оператор ген очилади ва тегишли информацион РНК ҳамда оқсил синтез қилина бошлайди. Борди-ю, репрессор реакция маҳсулоти ҳисобланган корепрессорлар билан бирикса, унда актив ҳолатдаги репрессор ҳосил бўлади. Бундай актив репрессор оператор генни «тўсиб» қўйиши натижасида унинг фаолиятини тўхтатади ва структуравий генларда и-РНК ҳосил бўлишига йўл қўймайди. Натижада оқсил ҳосил бўлиши тўхтайди. Юқорида баён этилган фикрлар 65-расмда схема равишда берилган.



65-расм. Оқсил биосинтезини регуляция қилиш схемаси.

ОҚСИЛЛАРНИНГ ПАРЧАЛАНИШИ

Ўсимликлар ўсиши ва ривожланишида улар таркибидаги оқсил моддалар доим парчаланиб туради. Оқсилларнинг парчаланиши айниқса унаётган уруғ ва донда, қариётган ўсимлик органларида жадал равишда амалга ошади. Оқсиллар парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган аминокислоталар ва бошқа маҳсулотлар ўсимликлар учун зарур бўлган янги оқсилларнинг ёки турли хил азотли бирикмаларнинг синтезланишида иштирок этади. Оқсилларнинг янгиланиб туриши ўсимликларнинг физиологик ҳолатига боғлиқ. Масалан, ёш ўсимликларда оқсил таркибидаги азот 72 соат ичида тўлиқ янгиланиши, яъни аввал парчаланиб, сўнгра янгидан синтезланиши аниқланган. Қариётган тўқималарда эса 24 соат ичида фақат 1—3% оқсил янгиланади, холос. Бинобарин, ўсимликларнинг

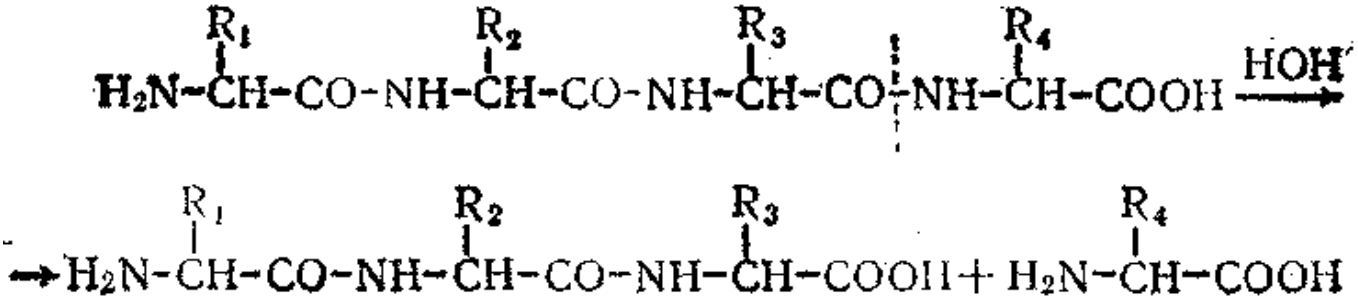
қариётган орган ва тўқималарида оқсилларнинг парчаланиш процесси жадал борар экан.

Оқсиллар бир неча хил йўл билан парчаланиши аниқланган. Оқсиллар специфик ферментлар иштирокида полипептидларни ҳосил қилиш, протеолитик ферментлар иштирокида аминокислоталар ҳосил қилиш ҳамда оксидланиш йўли билан парчаланади. Булардан энг муҳими оқсилларнинг протеолитик ферментлар иштирокида гидролизга учраб парчаланишидир. Протеолитик ферментлар ўсимликларнинг барча ҳужайра ва тўқималарида учрайди. Улар таъсирида оқсиллар аминокислоталаргача қисман ёки тўлиқ парчаланади. А. В. Благовещенскийнинг кўрсатишича, ўсимлик оқсиллари аввал протеиназа ферментлари иштирокида қисман парчаланиб, трихлорацетат кислота эритмасида чўкмайдиган полипептидлар ҳосил қилади. Сўнгра бу полипептидлар пептидаза ферментлари иштирокида аминокислоталаргача парчаланади. Ўсимликларда оқсилларнинг гидролитик йўл билан парчаланишини схема равишда қуйидагича ифодалаш мумкин:

Оқсиллар → протеиназалар → полипептидлар → пептидазалар → аминокислоталар.

Шундай қилиб, ҳар хил протеолитик ферментларнинг фаолияти туфайли оқсиллар гидролизланиши натижасида аввал хилма-хил пептидларнинг мураккаб аралашмалари, сўнгра эса эркин аминокислоталар аралашмаси ҳосил бўлади. Эркин аминокислоталар оқсил гидролизининг охирги маҳсулоти ҳисобланади.

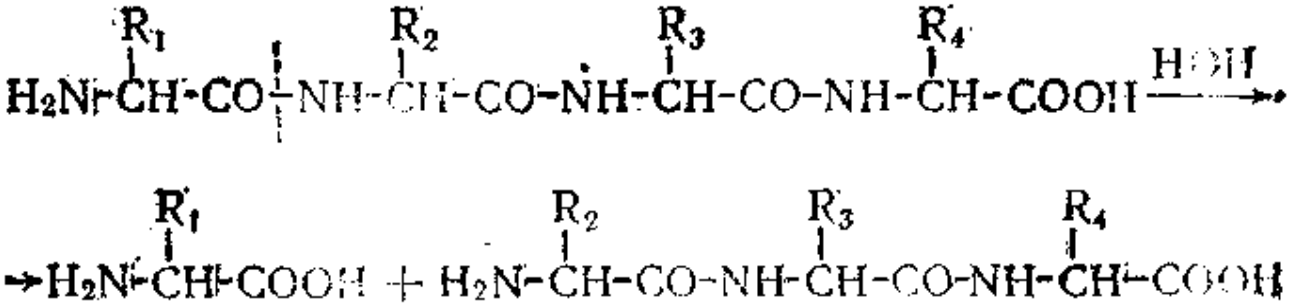
Оқсилларнинг гидролитик парчаланишида иштирок этадиган ферментлар таъсир этиш характерига кўра бир қатор группага бўлинади. Булардан бири экзопептидазалар бўлиб, улар аминопептидазалар, карбоксипептидазалар ва дипептидазаларни ўз ичига олади. Карбоксипептидаза ферменти юқори специфик таъсир қилиш хусусиятига эга бўлиб, оқсил молекуласини ташкил қилувчи полипептид занжирнинг эркин карбоксил группаси бўлган пептид боғини гидролизлайди:



Карбоксипептидаза таркибида рух атомлари тутувчи металлопротеиддир. Бу фермент эркин карбоксил группаларга эга бўлган пептид боғларга нисбатан ўзига хос таъсир кўрсатиш

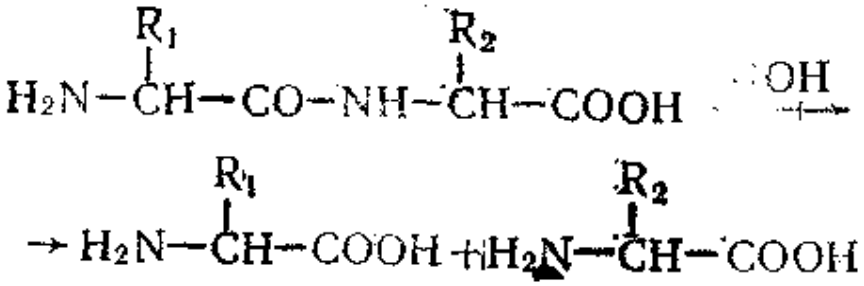
хусусиятига эга, яъни аксарият ароматик (фенилаланин, тирозин) ёки шохланган занжирли (лейцин, изолейцин) аминокислоталарга таъсир қилади. Полипептид занжирлар таркибидаги эркин карбоксил группага эга бўлган бошқа аминокислоталар гидролизи бирмунча қийин боради.

Аминопептидазалар полипептид занжирдаги эркин амин гидролизи бирмунча қийин боради.



Фермент магний ёки марганец ионлари таъсирида активлашади ва ҳар хил субстратларни парчалашда иштирок этади.

Дипептидаза ферментлари таркибида эркин карбоксил ва эркин амин группаларни тутувчи пептидларни, яъни дипептидларни парчалайди:



Демак, оқсиллар гидролитик парчаланиши учун юқоридаги ферментлар биргаликда таъсир этиши шарт.

Усимликлардан оқсилларни гидролитик йўл билан парчаловчи бошқа бир қатор ферментлар ҳам ажратиб олинган. Бу ферментлар эндопептидазалар группасини ташкил этади. Эндопептидазаларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири эркин SH группалар иштирокида энг юқори активликка эга бўлишидир. Ўсимликлардан ажратиб олинган дастлабки протеолитик фермент папаиндир. У жуда кенг субстратга специфик таъсир кўрсатиш хусусиятига эга, яъни хилма-хил пептид ва оқсилларни гидролизлайди. Папаин молекуласи битта полипептид занжирдан иборат бўлиб, таркибида учта дисульфид кўприкча ва битта сульфгидрил группа тутади. Ферментларнинг активлиги шу сульфгидрил группага боғлиқ.

Эндопептидазаларнинг муҳим вакилларидан яна бири фициндир. Фицин тутдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлардан ажратиб олинган. Фицин ҳар хил оқсилларни гидролизлашда иштирок этса-да, лекин таркибида аргинин тутувчи субстратларга нисбатан кўпроқ максимал активлик кўрсатади.

Усимликлардан ажратиб олинган бошқа эндопептидазаларга ананасдан олинган бромелин, латексдан олинган хемопапаин киради. Оқсилларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган аминокислоталарнинг бир қисми уларнинг янгиланиши учун сарфланса, қолганлари аминокислоталар алмашинувида иштирок этади.

НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАР АЛМАШИНУВИ

Нуклеин кислоталар тирик организмларнинг ҳаёт фаолиятида жуда муҳим аҳамиятга эга. Чунки тирик организмларда содир бўладиган моддалар алмашинувининг кўп масалаларини ҳал қилиш нуклеин кислоталар алмашинуви билан бевосита боғлиқдир. Оқсиллар биосинтези, биохимиявий жиҳатдан специфик бўлган белгиларнинг наслдан-наслга ўтиши, ҳужайра дифференциацияси, баъзи физиологик актив моддаларнинг таъсир қилиш механизмини аниқлаш ва бошқа бир қатор масалалар шулар жумласидандир. Шу сабабли нуклеин кислоталарнинг ҳосил бўлиш ва парчаланиш йўлини ўрганиш муҳим масалалардан биридир.

Нуклеин кислоталарнинг парчаланиши

Тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда ҳам нуклеин кислоталар махсус ферментлар таъсирида азотли асослар, углевод компонентлари ва фосфат кислотагача парчаланади. Аммо бу анча мураккаб процесс бўлиб, бир неча босқичдан иборат. Дастлаб нуклеин кислоталар нуклеаза ферментлари иштирокида деполимерланади. Юқори молекуляр нуклеин кислоталарнинг гидролитик парчаланишидан иборат бўлган бу процесс тетра-, три-, ди- ва мононуклеотидлар ҳосил бўлишига қадар давом этади. Полинуклеотид занжирларни гидролизловчи нуклеаза ферментлари фосфодиэстеразаларга мансуб бўлиб, нуклеотидлараро фосфодиэфир боғларнинг парчаланиш реакцияларини катализлайди. Барча нуклеазалар икки асосий группага бўлинади.

Нуклеин кислоталарнинг ички нуклеотидлараро боғларини парчаловчи нуклеазалар *эндонуклеазалар* деб аталади. Бу ферментлар иштирокида нуклеин кислоталар асосан кислоталарда эримайдиган кичик молекулали полипептид фрагментлардан тортиб, то мононуклеотидларгача парчаланади. Кўпинча бу группага кирадиган ферментлар *нуклеофосфодиэстеразалар* деб ҳам аталади.

Нуклеин кислоталарни ташкил этадиган полинуклеотид занжирларнинг бир томонидан мононуклеотидларнинг кетма-кет равишда ажралиш реакцияларини катализловчи ферментлар *экзонуклеазалар* деб аталади. Одатда, бу группага кирадиган ферментлар *фосфодиэстеразалар* деб ҳам аталади. Фосфо-

диэстеразалар иштирокида нуклеин кислоталар эркин нуклеотидларгача парчаланади.

Нуклеазалар ўзига хос таъсир этиш хусусиятига қараб икки группага: РНКнинг парчаланишини катализловчи рибонуклеаза ва ДНКнинг гидролизланишини катализловчи дезоксирибонуклеаза ферментларига бўлинади.

Рибонуклеаза (РНКаза). Ҳар хил манбалардан турли-туман шаклдаги рибонуклеазалар ажратиб олинган бўлиб, улардан энг яхши ўрганилгани ҳайвонлардан ажратиб олинган панкреатик рибонуклеазадир. Бу ферментнинг химиявий тузилиши тўла аниқланган. Панкреатик РНКаза РНК таркибидаги нуклеотидлараро боғларнинг ҳаммасига ҳам таъсир қилавермайди. У фақат баъзи бир хил нуклеотидлараро боғларни, яъни пиримидин-нуклеотиднинг 3-углерод атомидаги фосфат кислота қолдиғини, кейинги нуклеотиддаги рибозанинг 5-углерод атоми билан бириктирувчи боғнинг парчаланиш реакциясини катализлайди, холос. Реакция натижасида нуклеотид қолдиқлар ўртасидаги фосфодиэфир боғ узилади. Бинобарин, шу нуқтада полинуклеотид занжир узилиб, битта нуклеотид таркибидаги рибозанинг иккинчи ва учинчи углерод атомлари ўртасида фосфодиэфир боғ ҳосил бўлади.

Ўсимликлар билан микроорганизмлардан рибонуклеаза ферментининг бошқа хиллари ҳам топилган. Булардан энг муҳими аспергиллус замбуруғидан ажратиб олинган T_1 рибонуклеаза ферментидир. Бу фермент РНК таркибидаги 3-ГМФ ва 5-гидроксил группали қўшни нуклеотид ўртасидаги нуклеотидлараро боғни гидролизлайди, яъни РНКнинг парчаланиши гуанинли радикаллар бўйича амалга ошади. Натижада таркибида юзлаб ва ҳатто минглаб нуклеотид қолдиқларини тутган РНК молекуласи деполимерланади ва ундан жуда кўп олигонуклеотидлар ҳосил бўлади. Ўсимликлардан ажратиб олинган рибонуклеаза РНКни нуклеозид-5 монофосфатгача парчалайди. Бундай типдаги РНКаза кейинги йилларда ғўза ўсимлигидан ҳам ажратиб олинган.

РНКнинг рибонуклеаза ферментлари таъсирида парчаланиши кўп жиҳатдан унинг таркибий қисмига боғлиқ бўлади. Агар РНК таркибида минор асосларининг сони кўп бўлса, улар РНКаза ферменти иштирокида бирмунча қийин парчаланади. Цитоплазмада н-РНКларнинг РНКаза ферменти иштирокида парчаланмаслиги ҳам шу боисдан бўлса керак, деб тахмин қилинади.

Дезоксирибонуклеаза (ДНКаза). ДНК нинг парчаланиш реакцияларини катализловчи ДНКаза ферментлари кенг тарқалган бўлиб, уларнинг икки тури яхши ўрганилган. Иккала фермент ҳам эндонуклеазаларга мансуб. Биринчиси ДНК молекуласини 5-фосфомоноэфирларгача парчалайди. Иккинчисига мансуб бўлган ДНКаза таъсирида эса 3-фосфомоноэфирлар ҳосил бўлади. Ҳар иккала турдаги ферментлар иштирокида аввал

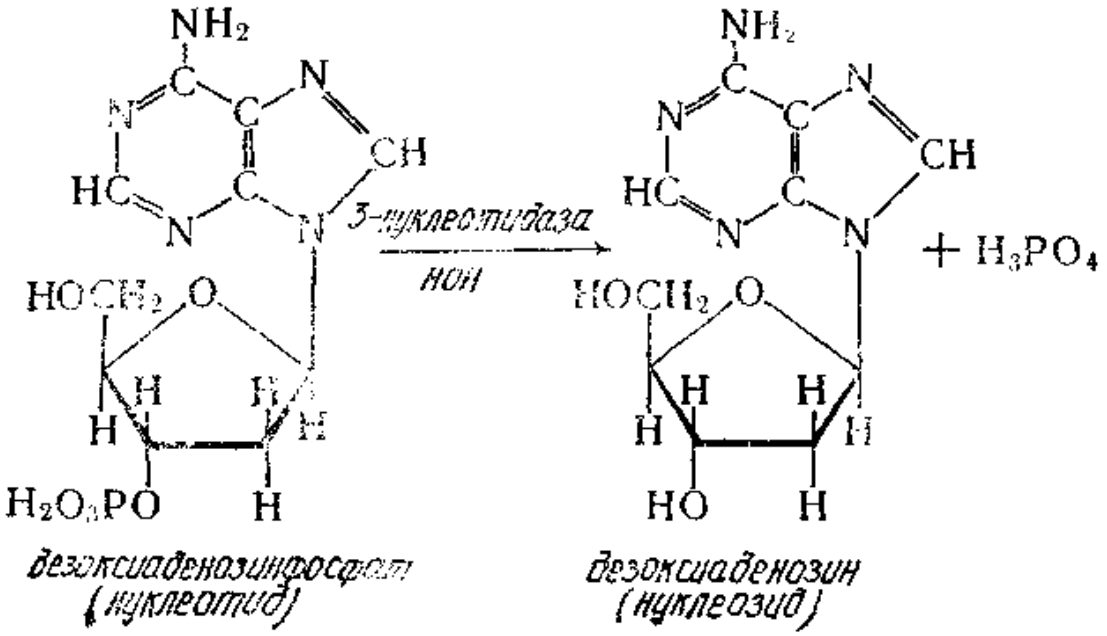
дезоксиолигонуклеотидлар ҳосил бўлади. Кейинчалик уларнинг парчаланиши натижасида эркин дезоксирибонуклеотидлар ҳосил бўлади.

Барча экзонуклеазалар ёки фосфодиэстеразалар иштирокида полирибонуклеотид ва полидезоксирибонуклеотидлар мононуклеотидларгача парчаланади. Бу ферментлар РНК ва ДНК ни полинуклеотид занжирнинг ёки бўлмаса эндонуклеаза ферментлари иштирокида улардан ҳосил бўлган олигонуклеотидларнинг учки томонида жойлашган нуклеотидларни гидролитик йўл билан бирин-кетин ажратиш реакцияларини катализлайди.

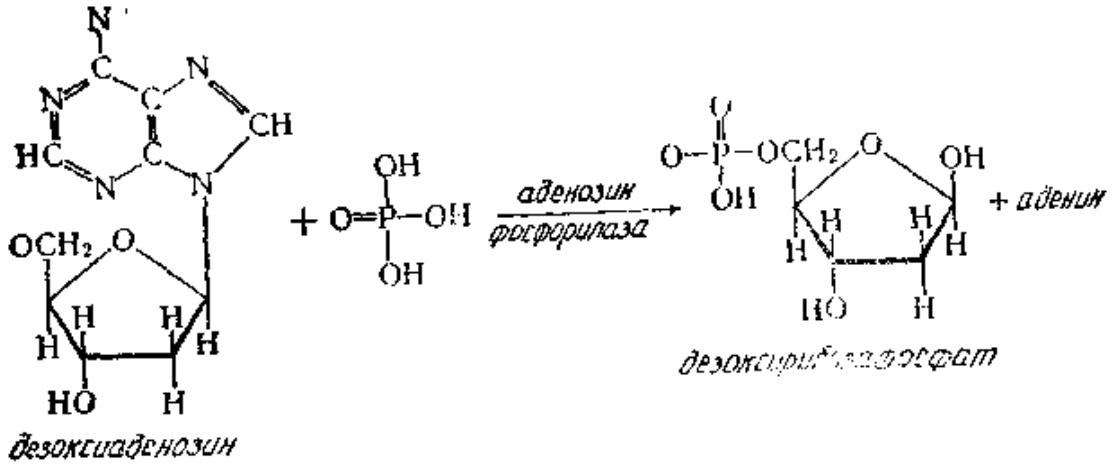
Шундай қилиб, ҳар хил нуклеаза ферментлари иштирокида нуклеин кислоталар мононуклеотидларгача парчаланади. Кейинги йилларда ўтказилган тажрибаларда нуклеин кислоталар юқорида кўрсатилган йўл билан парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган бирикмалар яна янги нуклеин кислоталар синтезланишида иштирок этиши аниқланган.

Нуклеотидлар билан нуклеозидларнинг парчаланиши

Нуклеаза ферментлари иштирокида ҳосил бўлган мононуклеотидлар яна парчаланади. Бунда, аввало, рибонуклеозидфосфат ва дезоксирибонуклеозид фосфат таркибидаги фосфат группалар бир қатор фосфатаза ферментлари иштирокида ажралади. Булар ичида ўзига хос таъсир кўрсатувчи, яъни фақат РНК ва ДНКнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлган нуклеотидлардан фосфат кислотани парчаловчи ферментлар ҳам мавжуд. Бундай ферментлар *нуклеотидазалар* деб аталади. Масалан, райграс ўсимлигидан 3-нуклеотидаза ферменти ажратиб олинган бўлиб, у рибозанинг 3-углерод атомига бириккан фосфат кислотани гидролизлайди:



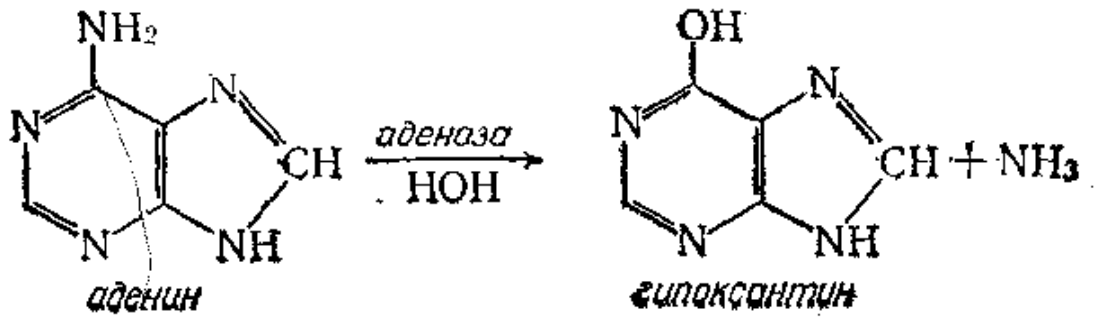
Реакция натижасида тегишли нуклеозид ва фосфат кислота ҳосил бўлади. Реакциянинг навбатдаги босқичида нуклеозид таркибидаги рибоза қолдиғи фосфат кислотага кўчади. Бу реакция ҳар бир нуклеозид тури учун специфик бўлган рибозилтрансфераза ферментлари иштирокида катализланади:



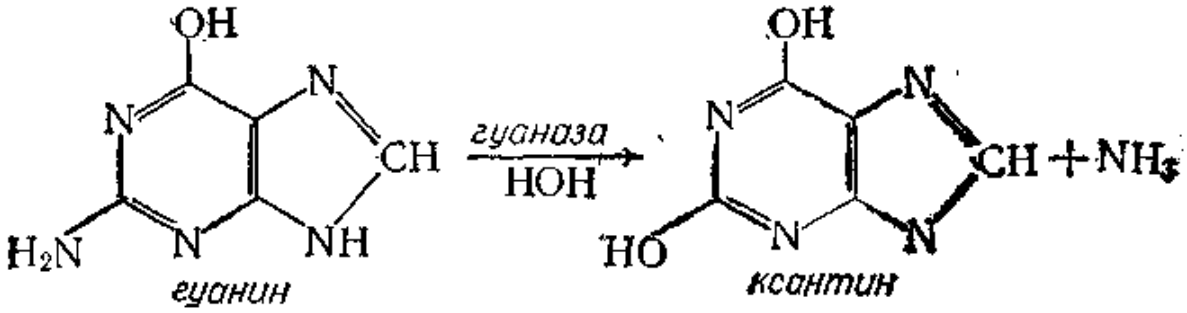
Демак, нуклеотидларнинг парчаланиши натижасида рибозафосфат ва азотли асослар ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган пентозафосфат кейинчалик моддалар алмашинувидаги ҳар хил реакцияларда иштирок этиши мумкин. У пентозафосфат цикли орқали карбонат ангидрид билан сувгача оксидланади. Азотли асослар эса яна бир қатор реакциялар туфайли оддий азотли бирикмаларгача парчаланади.

Пурин ва пиримидин асосларининг парчаланиши

Пурин асослари гидролитик дезаминаза ферментлари иштирокида парчаланиб, аммиак ва тегишли бирикмалар ҳосил қилади. Масалан, аденин аденаза ферменти иштирокида гипоксантин ҳосил қилади:

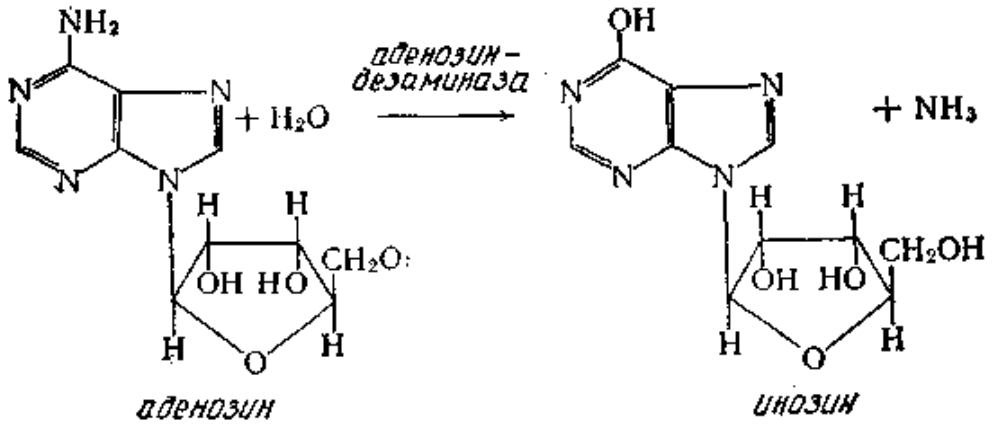


Гуанин эса гуаназа ферменти иштирокида ксантин ва аммиаккача парчаланади:

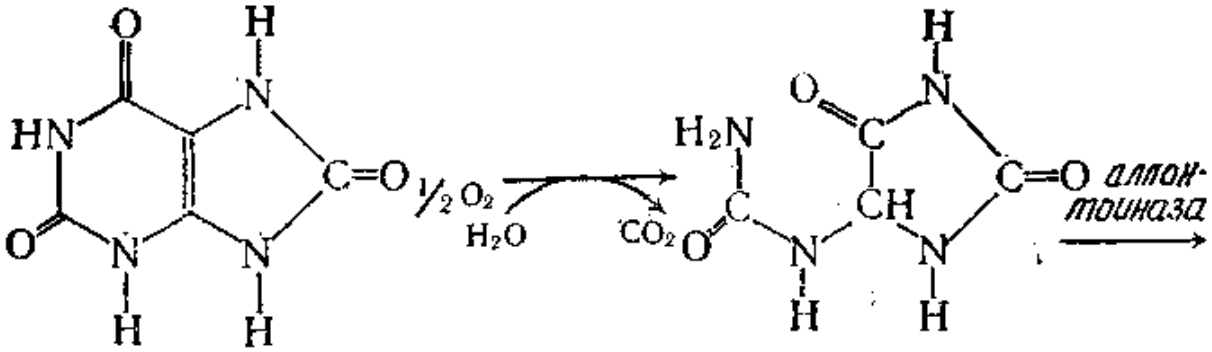


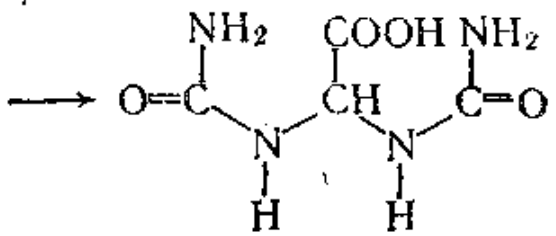
Гипоксантин ксантиноксидаза ферменти иштирокида ксантинга, ксантин эса ўз навбатида урат кислотага айланади.

Пурин асосларининг дезаминланиш реакцияси нуклеозидлар билан нуклеотидлар соҳасида ҳам амалга ошиши мумкин:



Кўп ўсимликларда пурин асосларининг парчаланиши туфайли аллонтоин ва аллонтоинат кислота ҳосил бўлади. Баъзи ўсимликларда бу бирикмалар запас ва транспорт қилувчи моддалар вазифасини бажарса керак, деб тахмин қилинади. Аллонтоинат кислота қуйидагича ҳосил бўлади:

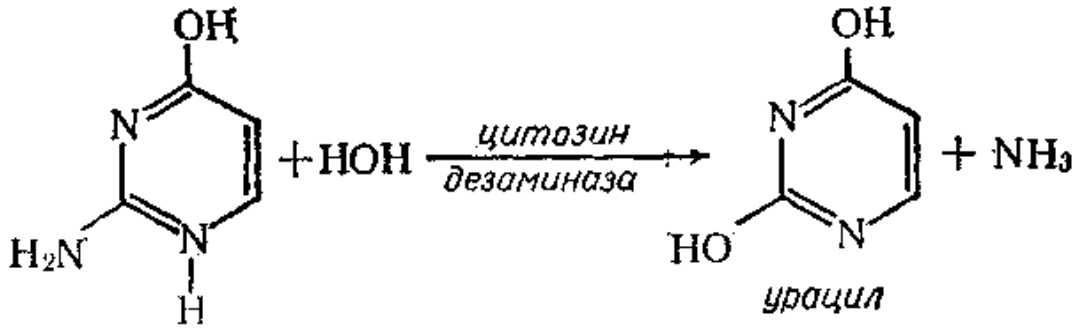




аллонтоинат кислота

Аллонтоин тамаки, бангидевона ўсимликларининг уруғи ва баргларида, қанд лавлаги илдизида ва бошқа ўсимликларда кўп учрайди. Аллонтоинат кислота аллонтоиназа ферменти иштирокида мочевина ва глиоксилат кислотагача парчаланади. Мочевина уреаза ферменти иштирокида аммиак ва карбонат ангидридгача парчаланади. Уреаза ферменти ўсимликларда кенг тарқалган, айниқса, унаётган соя ўсимлигида кўп учрайди. Урат кислота ва унинг парчаланишидан ҳосил бўладиган маҳсулотлар кўпчилик ўсимликлар учун асосий азот манбаи бўлиб хизмат қилади. Бундай ўсимликларга тамаки, нўхат, маккажўхори, хлореллани мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Урат кислотанинг парчаланиш реакциясини катализловчи барча ферментлар кўпчилик ўсимликлардан топилган.

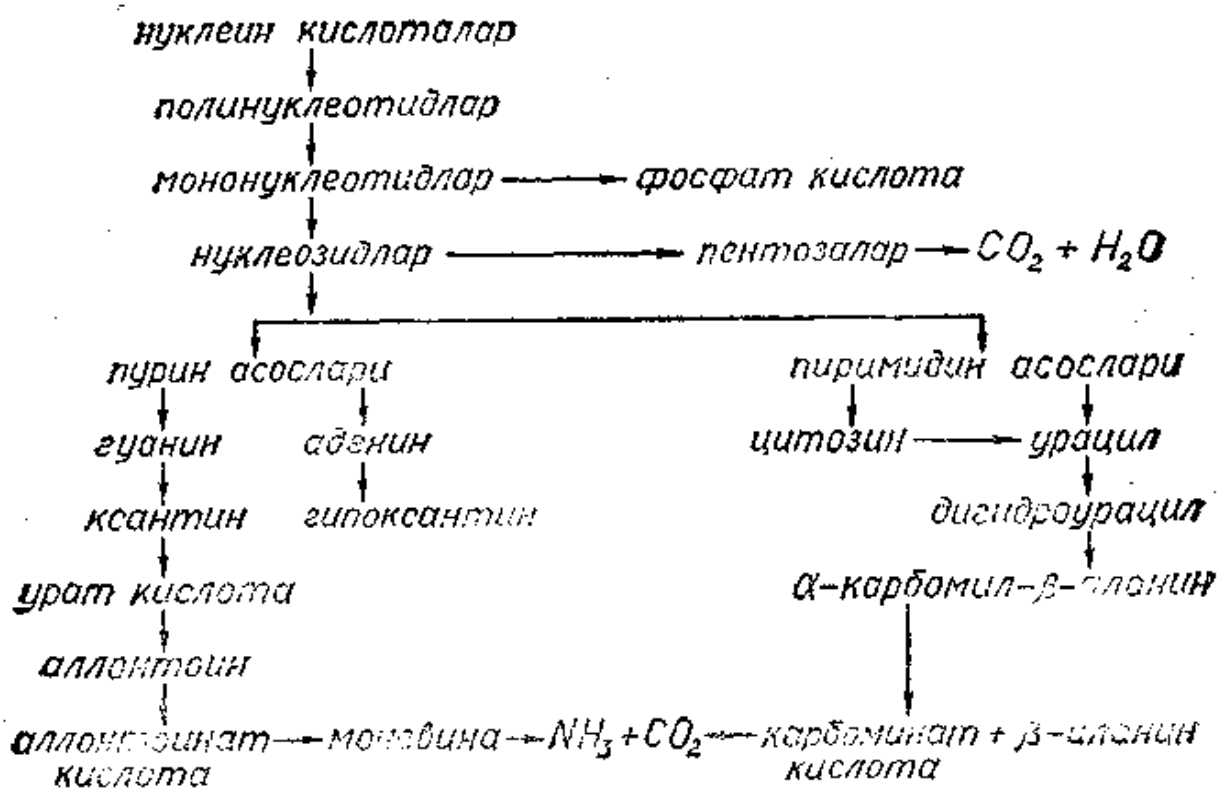
Пиримидин асосларидан цитозин билан 5-метилцитозининг гидролитик дезаминланиши натижасида ҳам урацил ва тимин ҳосил бўлади:



цитозин

Дезаминланган пиримидин асосларининг қайтарилиши натижасида дигидробирикмалар ҳосил бўлади. Масалан, урацил дигидроурацилга айланади. Ўз навбатида, дигидробирикмалардаги ҳалқа узилиб, тегишли уреидокислоталар ҳосил бўлади ва бир вақтнинг ўзида аммиак ҳамда карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Карбоминат кислота билан β-аланин пиримидин асослари парчаланишидаги охирги маҳсулот ҳисобланади.

Шундай қилиб, мураккаб тузилган нуклеин кислоталар тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда ҳам бир қатор ферментлар иштирокида оддий бирикмаларга, асосан, фосфат кислота, аммиак ва карбонат ангидридгача парчаланар экан. Шуниси қизиқки, қуйи организмларда нуклеин кислоталарнинг оддий бирикмаларгача тўлиқ парчаланишини таъминловчи барча фермент системалар мавжуд. Эволюцион поғонада анча юқорида жойлашган юксак организмларда эса пурин ва пиримидин асосларини парчалашда иштирок этадиган бир қатор ферментлар учрамайди, натижада уларда нуклеин кислоталар алмашинувидаги охирги маҳсулотлар сифатида мочевина, аллонтоинат кислота, аллонтоин ва урат кислоталар учрайди. Қуйида нуклеин кислоталар парчаланишининг умумий схемаси келтирилган:



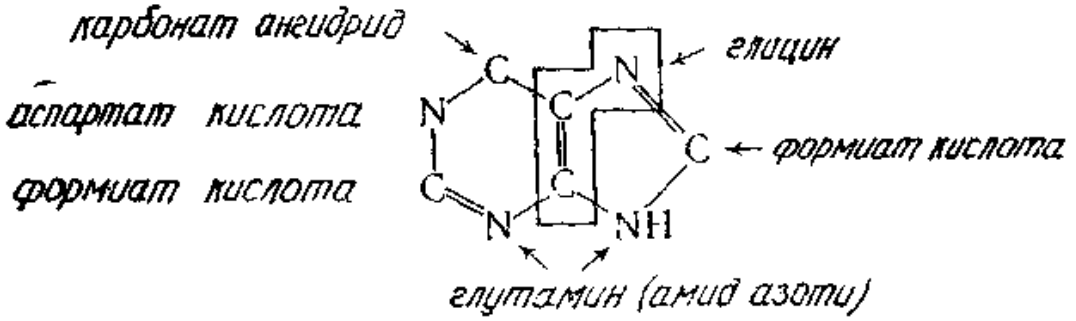
НУКЛЕИН КИСЛОТАЛАР БИОСИНТЕЗИ

Нуклеин кислоталар биосинтезини ўрганиш ҳужайра ва тўқималарида борадиган бир қатор процессларни ўрганиш билан боғлиқ. Бу процессларга пурин ва пиримидин асослари биосинтези, углевод компонентларининг ҳосил бўлиши ва шулар асосида айрим нуклеотидларнинг синтезланиши киради. Кейинчалик айрим нуклеотидлардан махсус ферментатив системалар иштирокида нуклеин кислоталар вужудга келади. Ўсимликлар ҳужайрасида нуклеотидларни ташкил қилувчи химиявий бирикмаларнинг барчаси етарли миқдорда бўлади. Қоронғида борадиган фотосинтез реакцияларида ва углеводларнинг апотомик парчаланишида рибоза ва дезоксирибоза ҳосил бўлади. Фосфат кислота эса ҳар хил бирикмалар таркибида учрайди ва нуклеотидлар ҳосил бўлиши учун доим вақт етарли даражада бўлади. Пурин ва пиримидин асослари тирик организмларда, жумладан, ўсимликларда ҳам бошқа бирикмалардан янгидан ҳосил бўлади.

Пуринли нуклеотидлар ҳосил бўлиши

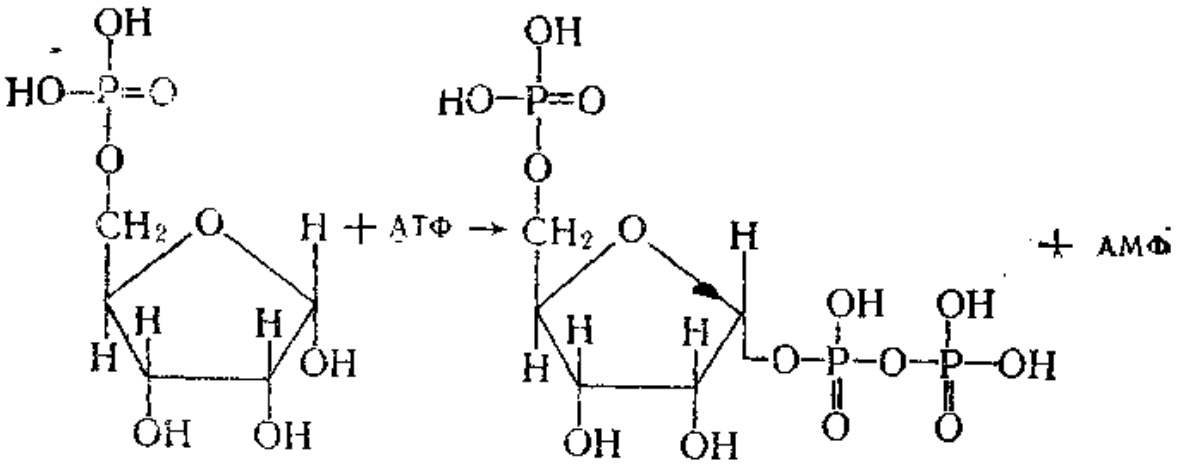
Деярли барча тирик организмлар пуринли бирикмалардаги ҳалқали системани янгидан синтезлаш хусусиятига эга. Пуринлар таркибига кирадиган ҳар бир атом манбаини аниқлаш биосинтезни ўрганиш борасидаги дастлабки муҳим ютуқлардан бири бўлди. Нишонланган атомларни қўллаш йўли билан ўтказилган тажрибаларда пурин ҳалқасини ҳосил қилишда глута-

мин, аспартат ва глицин аминокислоталар, формиат кислота ҳамда карбонат ангидрид иштирок этиши аниқланган. Пурин ҳалқасидаги атомлар манбаи қуйидаги схемада келтирилган:

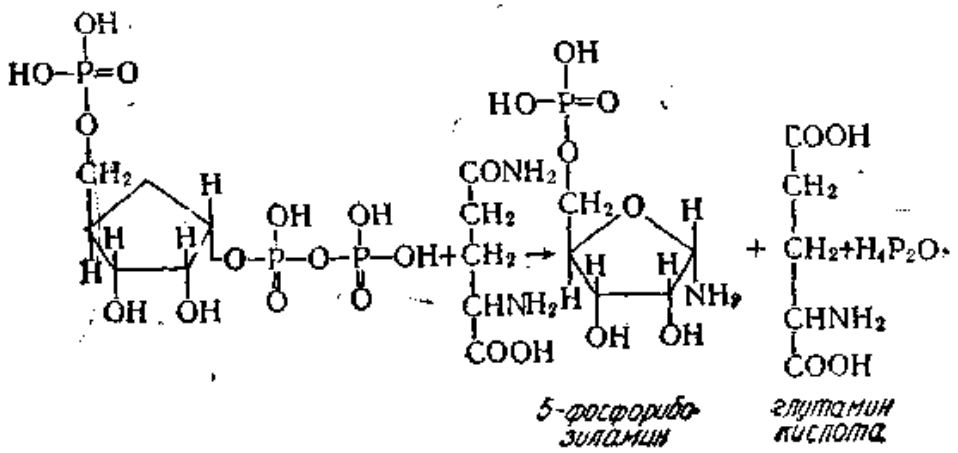


Пуринли нуклеотидлар ҳосил бўлишида таркибида тўлиқ пурин ҳалқаси тутувчи биринчи оралиқ модда инозинат кислота ҳисобланади. Қолган барча пуринли нуклеотидлар инозинат кислотадан ҳосил бўлади.

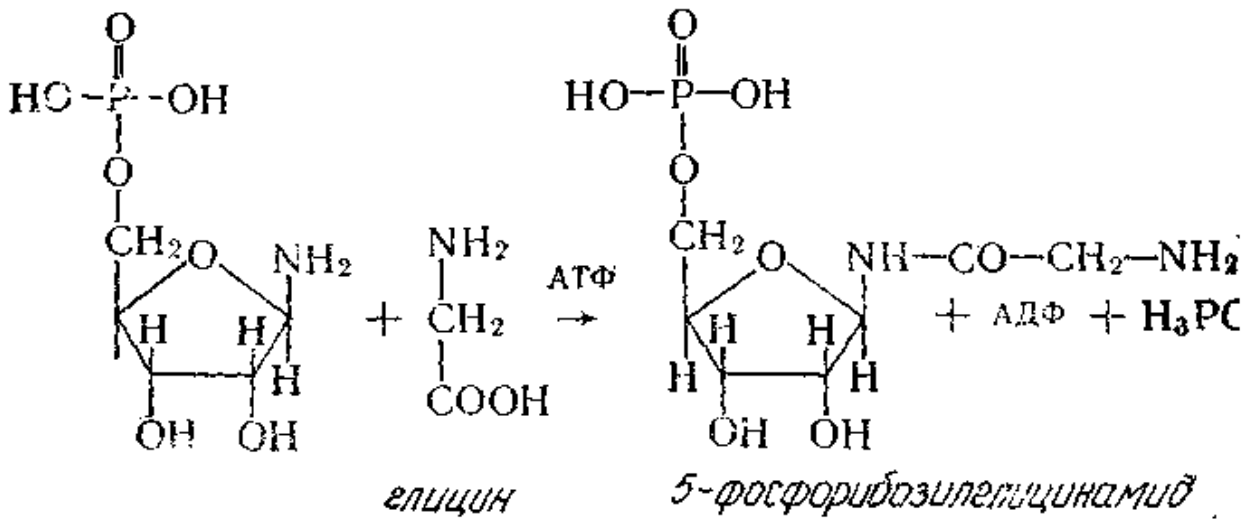
Пуринли нуклеотидлар ҳосил бўлиши рибоза-5-фосфат АТФ билан реакцияга киришиб, 5-фосфорибозил-1-пирофосфат ташкил топишидан бошланади:



Реакциянинг иккинчи босқичида 5-фосфорибозил-1-пирофосфат глутамин кислота билан ўзаро реакцияга киришиб, 5-фосфорибозиламин ҳосил қилади:



Навбатдаги реакцияда 5-фосфорибозил-1-амин глицин билан реакцияга киришиб, 5-фосфорибозилглицинамид ҳосил қилади. Бу реакция ҳам АТФ иштирокида боради:



Ҳосил бўлган 5-фосфорибозилглицинамид бир молекула формиат кислота билан реакцияга киришиб, формилглицинамидрибонуклеотид ҳосил қилади. Бу реакцияни катализловчи ферментнинг актив қисмини тетрагидрофолат кислота ташкил этади. Ҳосил бўлган модда глутамин амиди ёрдамида яна бир марта аминланади. Реакция АТФ иштирокида боради. Натижада ҳосил бўлган N-формилглицин амидин-рибонуклеотид пуринларнинг имидазол ҳалқасидаги барча структура компонентларини тутади. Бу бирикма АТФ иштирокида дегидратацияга учрайди ва имидазол ҳалқа ҳосил бўлади. Кейинги реакцияларда имидазол ҳалқада аспартат кислота, формиат ва карбонат ангидриддан пиримидин ҳалқа ташкил топади. Бу реакциялар бир қатор ферментлар иштирокида боради. Шундай қилиб, кетма-кет борадиган бир қатор реакциялар натижасида охири инозинат кислота ҳосил бўлади.

Инозинат кислотадан кейинчалик аденилат ва гуанилат кислоталар ҳосил бўлади. Аденилат кислота ҳосил бўлиши икки босқичдан иборат. Реакцияниг биринчи босқичида инозинат кислота аспартат кислота билан реакцияга киришиб, аденилсукцинат кислота ҳосил қилади. Бу реакцияниг муҳим ва ўзига хос бўлган томони энергияга бой бўлган кофактор сифатида ГТФдан фойдаланишдир. Шуни ҳам айтиб ўтиш керакки, гуанилат кислота синтезланишида, одатда, кофактор сифатида АТФ дан фойдаланилади. Бинобарин, ҳар иккала кофактор ўзининг миқдорини бошқариб туриш вазифасини ҳам бажариши мумкин экан. Чунки ГТФ нинг миқдори кўпайиб кетса, АТФ ҳосил бўлиши тезлашади ва аксинча АТФ миқдорининг ортиб кетиши кўпроқ ГТФ синтезланишига имкон яратади. Реакцияниг иккинчи босқичида аденилсукцинат кислота аденилат ва фумарат кислотагача парчаланади.

Инозинат кислотанинг гуанилат кислотага айланиши ҳам икки босқичдан иборат бўлиб, аввал инозинат кислота ксантилат кислотагача оксидланади. Бу реакцияда бир молекула НАД қайтарилади. Кейинчалик ксантилат кислота гуанилат кислотага айланади. Ксантилат кислота глутаминнинг амидли азоти ҳисобига амидланади. Реакция, юқорида айтганимиздек, АТФ иштирокида боради.

Нуклеин кислоталар ҳосил бўлишида бевосита иштирок этадиган нуклеозидтрифосфатлар монофосфатларнинг кетма-кет икки марта фосфорланиши натижасида ҳосил бўлади:

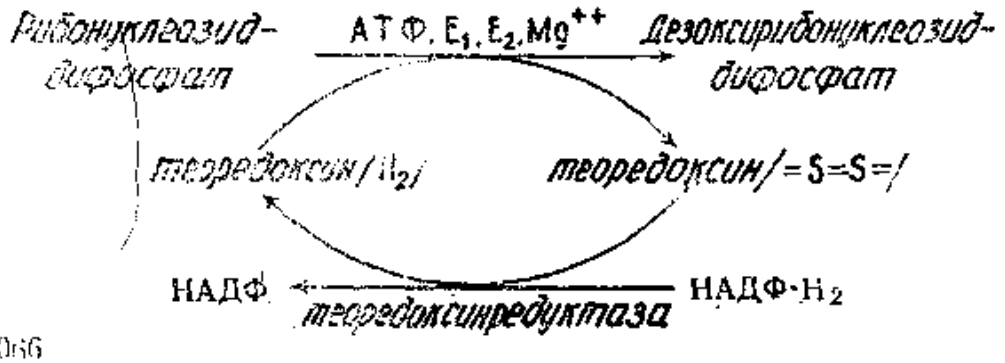
$$ГМФ + АТФ \longrightarrow ГДФ + АДФ$$

$$ГДФ + АТФ \longrightarrow ГТФ + АДФ$$

Бу реакцияларни катализловчи ферментлар пурин ёки пиримидин асосларига нисбатан специфик таъсир қилиш хусусиятига эга эмас ва аденин, гуанин, цитозин, урацил нуклеотидларнинг фосфорланишида иштирок этади. Албатта, бундай реакцияларда АТФнинг умумий миқдори камайиб кетади. Бироқ оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланиш процессида ҳар доим АТФ синтезланиб турганлиги учун унинг камайиши сезилмайди.

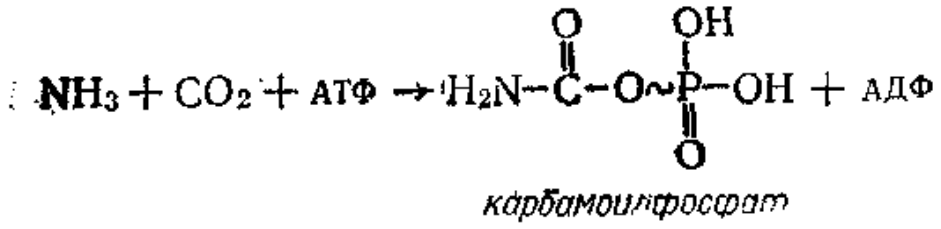
Юқорида баён этилган реакциялар пуринли нуклеотидлар ҳосил бўлишидаги асосий йўл ҳисобланади. Аммо пуринли нуклеотидлар яна бошқа реакциялар туфайли ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Масалан, эркин аденин фосфорибозилпирофосфат билан реакцияга киришиб, аденозинмонофосфат ва пирофосфат ҳосил қилади. Бу реакция нуклеотидпирофосфорилаза ферменти иштирокида катализланади.

Нуклеотидлар пурин асослари ва рибоза-1-фосфатдан ҳам ҳосил бўлади. Бунда аввал нуклеозидфосфорилаза ферменти таъсирида нуклеозидлар ҳосил бўлади. Кейинги реакцияда нуклеозидлар тегишли киназа ферментлари иштирокида нуклеотидларга айланади. ДНК ҳосил бўлишида иштирок этадиган дезоксинуклеозидтрифосфатларнинг синтезланиши рибонуклеотидлар таркибидаги углеводлар компонентининг қайтарилиши орқали амалга ошади. Рибонуклеотидлар фақат дифосфат сифатида қайтарилади. Реакция АТФ, қайтарилган НАД, НАДФ, иккита фермент ва сульфгидрил группага эга бўлган оқсил табиатли кофактор иштирокида амалга ошади. Реакцияни қуйидагича ифодалаш мумкин:

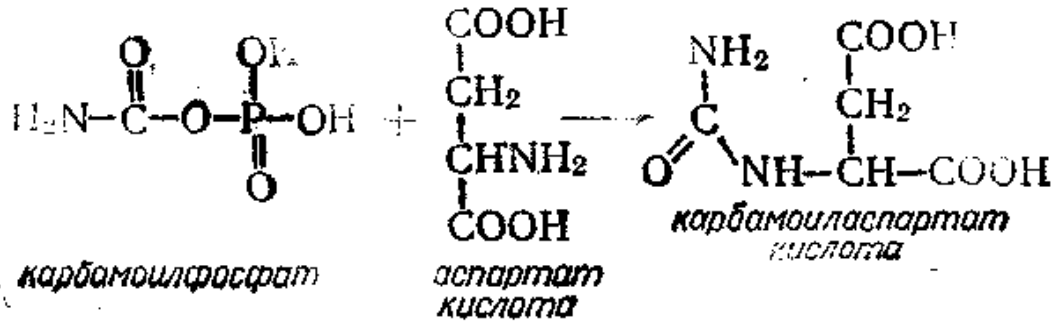


Пиримидинли нуклеотидлар ҳосил бўлиши

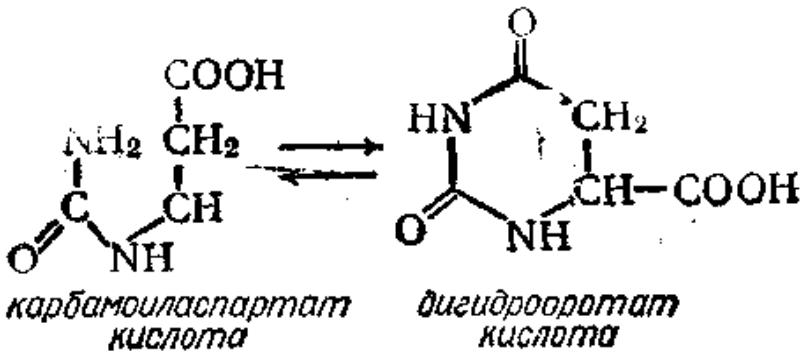
Пиримидин ҳосилаларининг гетероциклик ҳалқаси тузилишига кўра пуриннинг олти аъзоли гетероциклик ҳалқасига ўхшаса ҳам, лекин ҳосил бўлиш йўллари бир-биридан тубдан фарқ қилади. Пиримидин асос ҳосил бўлишида аспартат кислота ва карбамоилфосфат иштирок этади. Карбамоилфосфат ҳар хил йўл билан ҳосил бўлса-да, бироқ булардан энг муҳими унинг аммиак, карбонат ангидрид ва АТФ дан ҳосил бўлишидир:



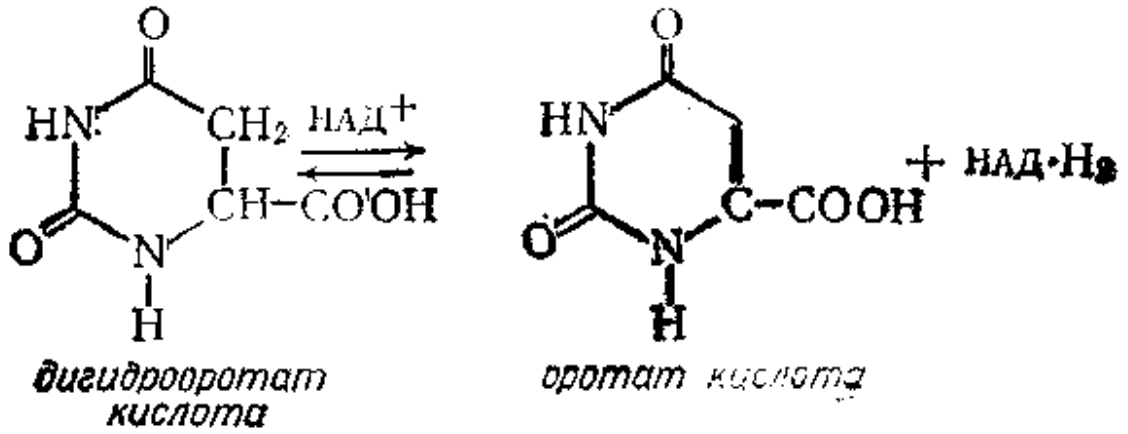
Пиримидин асос ҳосил бўлишининг иккинчи босқичида карбамоилфосфат аспартат кислота билан реакцияга киришиб, карбамоиласпартат кислота ҳосил қилади. Бу реакция аспартат-карбамоилтрансфераза ферменти иштирокида катализланади.



Карбамоиласпартат кислота циклодегидротация реакцияси туфайли циклик бирикма — дигидрооротат кислотага айланади. Реакция дигидрооратаза ферменти иштирокида тезлашади:



Кейинги реакцияда дигидрооротат кислота оксидланиб, оротат кислотага айланади. Реакцияни катализловчи ферментнинг актив қисмини НАД ташкил этади:



Юқоридаги реакция натижасида пиримидин ҳалқаси ҳосил бўлиши тугалланади. Навбатдаги босқичда оротат кислота фосфорибозилпирофосфат билан реакцияга киришиб, оротидин-5-фосфат ҳосил қилади.

Оротидин-5-фосфатнинг декарбоксилланиши натижасида уридин 5- фосфат ҳосил бўлади.

оротидин- 5- фосфат $\xrightarrow{-CO_2}$ уридин- 5- фосфат

Бошқа пиримидинли нуклеотидлар уридин-5-фосфатнинг ўзгариши туфайли ҳосил бўлади. Масалан, уридин-5-фосфатнинг аминланиши натижасида цитидин-5-фосфат ҳосил бўлади:

уридин- 5- фосфат $\xrightarrow{NH_3}$ цитидин- 5- фосфат

Пиримидинли нуклеозидмонофосфатларнинг фосфорланиши натижасида нуклеозидларнинг ди- ва трифосфорли эфирлари ҳосил бўлади. Юқорида айтилганидек, бу реакциялар АТФ иштирокида амалга ошади. Дезоксинуклеозидфосфатлар эса нуклеозидфосфатларнинг қайтарилиши туфайли ҳосил бўлади.

Пиримидинли нуклеотидлар ҳам, худди пуринли нуклеотидлар каби, эркин пиримидин асосларининг фосфорибозилпирофосфат билан бевосита реакцияга киришиши натижасида ҳосил бўлиши аниқланган.

ДНК биосинтези

ДНК молекуласига хос бўлган асосий хусусиятлардан бири генетик информация (ирсий белгилар)нинг наслдан-наслга ўтишини таъминлаш бўлса, иккинчиси уларнинг ўз-ўзидан кўпайишидир. Уотсон ва Крик яратган модель ДНКнинг ҳар иккала хусусияти қандай амалга ошишини тушунтириб берди.

ДНҚ молекуласи асосан ҳужайра ядросида мужассамлашган бўлиб, ҳужайра бўлиниши даврида унинг миқдори ўз-ўзидан икки баравар кўпаяди. Бу процесс *репликация* деб аталади. Репликация процессида ДНҚ нинг қўш спиралли молекуласини ташкил қилувчи иккита полинуклеотид занжир бир-биридан ажралади. Кейин уларнинг ҳар бири матрица сифатида намоён бўлади ва уларга нисбатан комплементар (тўлдирувчи) бўлган янги полинуклеотид занжирлар вужудга келади. Янги полинуклеотид занжирлардаги нуклеотидларнинг кетма-кет жойлашиши эски занжирдаги нуклеотидлар томонидан белгиланади. Шунинг учун ҳам эски занжирга комплементар, яъни тўлдирувчи бўлган янги занжир ҳосил бўлади. Кейин бу занжирлар бир-бири билан қўшилиб, ДНҚнинг янги молекуласини ҳосил қилади. Бинобарин, дастлабки битта ДНҚ молекуласидан айнан бир хил бўлган иккита ДНҚ молекуласи ҳосил бўлади.

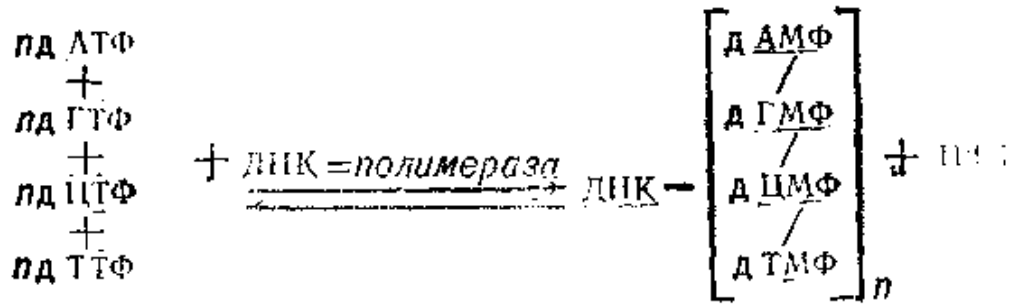
Юқорида баён этилган репликация процесси ярим консерватив характерга эга, яъни янгидан ҳосил бўлган ДНҚ молекуласидаги полипептид занжирнинг фақат биттаси синтезланади, иккинчиси эса тайёр ҳолда дастлабки ДНҚдан ўтади. Репликация процесси ярим консерватив характерда бўлиши бир қатор тажрибаларда нишонланган атомларни қўллаш йўли билан исботланган.

ДНҚ молекуласи репликация процессида ҳосил бўлишини Корнберг ўз тажрибаларида ҳар томонлама исботлаб берган. У 1957 йилда ДНҚ нинг нуклеозидтрифосфатлардан ҳосил бўлиш реакцияларини катализловчи ферментатив системани кашф этди. ДНҚ полимераза деб аталадиган бу фермент аввал бактериялардан, сўнгра юксак организмлар тўқимасидан ҳам ажратиб олинган. Бу фермент иштирокида катализланадиган реакция бир қанча ўзига хос хусусиятларга эга. Аввало реакция фақат нуклеозидтрифосфатлар иштирокида бориши аниқланган. Бунда, албатта, тўрт хил нуклеозидтрифосфат (ДАФТ, ДГТФ, ДТТФ, ДЦТФ) бўлиши шарт. Борди-ю, бирорта нуклеозидтрифосфат етишмаса, реакция бутунлай тўхтаб қолади. Бу эса ДНҚнинг синтезланишидаги ферментатив реакциялар ҳам комплементар асосларнинг специфик бирикишига асосланганлигидан далолат беради. Дифосфатлар ёки монофосфатлар иштирокида ДНҚнинг синтезланиш реакцияси амалга ошмайди.

Реакцияга хос бўлган иккинчи хусусият шундан иборатки, бу реакция, албатта, оз миқдорда тайёр ҳолдаги ДНҚ иштирок этишини талаб қилади. Бу ДНҚ реакцияда «нусха» вазифасини бажаради. Корнберг тегишли тажрибалар асосида янгидан синтезланган ДНҚ тайёр ҳолда олинган ДНҚ нинг нусхаси эканлигини аниқлаган. Демак, ҳосил бўлаётган ДНҚ таркибидаги нуклеотидларнинг кетма-кет жойлашиши реакцияда иштирок этаётган субстратлар (нуклеозидтрифосфатлар) ёки ДНҚ-полимераза ферментига боғлиқ бўлмайди ва фақат тайёр

ҳолда олинган нусха — ДНК томонидан белгиланади. Янгидан синтезланган ДНК табиий ДНК га хос бўлган барча хусусиятларга эга эканлиги аниқланган. ДНК синтезида магний ионлари ҳам иштирок этади.

ДНК синтезланишнинг умумий реакцияси қуйидагича:



д. АТФ ва бошқалар — дезоксирибонуклеозидтрифосфатлар.
д. АМФ — дезоксирибонуклеозидмонофосфатлар.
ФФ — пирофосфат.
пДНК — нусха сифатида олинган ДНК.

Демак, ДНК синтези тегишли дезокситрифосфатларнинг конденсатланиши туфайли амалга ошади, макроэргик боғларда тўпланган энергия эса занжирдаги нуклеотидлараро боғларни ҳосил қилиш учун сарфланади. Ҳужайрада ДНК янгидан ҳосил бўлишини қуйидагича тушунтириш мумкин. Аввал ҳужайрада мавжуд бўлган ДНК полимераза ферменти иштирокида нусха ДНК ҳолатига айланади. Кейин ана шу нусха ДНКнинг ҳар бир занжири ёнида нуклозидтрифосфатлардан бир вақтнинг ўзида иккита комплементар занжир синтезланади. Маълум вақтдан сўнг янги занжирлар эски занжир билан бирикади ва қўш спиралли структура ҳосил қилади.

1968 йилда Корнберг соф ҳолдаги фермент препаратларидан фойдаланиб ва нусха сифатида бактериофаг ДНК сини олиб, биологик жиҳатдан актив, яъни худди «тирик» фагдек таъсир этиш хусусиятига эга бўлган вирус (фаг) ДНК сини синтез қилишга муваффақ бўлди. Кейинги йилларда Корана худди шу усулни такомиллаштириб, ДНКнинг маълум қисмини, яъни бирон-бир белгини ифодаловчи генни синтезлашга эришди.

РНК биосинтези

Ўсимликлар ҳужайрасидаги РНК миқдори доимий эмас. У ҳужайра ва тўқималар турига, уларнинг ёши ва физиологик ҳолатига қараб ўзгариб туради. Ўсимликларнинг ўсиши ва ривожланиши даврида ёш ҳужайраларда РНК миқдори бирмунча юқори бўлади. РНК ҳам, худди ДНК каби, ядрода синтезланади. Рибонуклеозидтрифосфатларнинг поликонденсатланиш реакциясини катализловчи бир неча хил фермент системалар

топилган. Бу ферментлар реакцияларда фойдаланилаётган субстрат ва нусха ёки қолипнинг табиатига қараб бир-биридан фарқ қилади.

1955 йилда Очао ва Гринберг-Манаго бактериялардан рибонуклеозиддифосфатлардан РНК синтезловчи полирибонуклеотидфосфатилаза ферментини ажратиб олган. Кейинчалик бу фермент ўсимликларда ҳам мавжудлиги аниқланган. Фермент ўз таъсирини кўрсатиши учун реакцион муҳитда магний ионлари ва нусха сифатида оз миқдорда РНК иштирок этишини талаб қилади:

$$\begin{matrix} n\cdot\text{АДФ} \\ + \\ n\cdot\text{ГДФ} \\ + \\ n\cdot\text{ЦДФ} \\ + \\ n\cdot\text{УДФ} \end{matrix} \xrightleftharpoons{Mg^{++}} \text{РНК} - \left[\begin{matrix} \text{АМФ} \\ / \\ \text{ГМФ} \\ / \\ \text{ЦМФ} \\ / \\ \text{УМФ} \end{matrix}\right] + n\cdot H_3PO_4$$

Бу реакция натижасида ҳосил бўлган чизиқли сополимер таркибидаги мономерларнинг жойлашиш тартиби тасодифий бўлиб, мономерлар ўзаро 3-5-фосфодиэфир боғлар орқали боғланганлиги химиявий ва ферментатив йўл билан исботланган. Бироқ ҳужайрада юқоридаги фермент иштирокида ҳосил бўладиган полинуклеотид ҳеч қачон учрамайди. Айни вақтда бу ферментнинг ҳужайрада мавжудлиги у қандайдир муҳим вазифа бажаришидан дарак беради. Бу фермент ноўрин ҳосил бўлган РНК ларни парчалаш вазифасини бажарса керак, деб тахмин қилинади, чунки юқорида келтирилган реакциянинг мувозанати кучли равишда чапга, яъни РНК фосфоролизи томонга сурилган.

РНК ни ўзига хос равишда синтезловчи фермент 1959 йилда Вейсс томонидан топилган. Бу фермент ДНК-полимеразага ўхшаб, РНК нуклеозидтрифосфатларнинг полимерланиши туфайли ҳосил бўлади. Реакцияда барча тўрт хил нуклеозидтрифосфат иштирок этиши талаб қилинади. Бу реакциянинг ўзига хос томони шундаки, нусха сифатида РНК эмас, балки ДНК иштирок этади. Шундай қилиб, бу реакцияда РНК ДНК асосида ҳосил бўлади:

$$\begin{matrix} n\,\text{АТФ} \\ + \\ n\,\text{ГТФ} \\ + \\ n\,\text{ЦТФ} \\ + \\ n\,\text{УТФ} \end{matrix} \xrightleftharpoons{\text{ДНК}\ \ Mg^{++}} \text{РНК} - \left[\begin{matrix} \text{АМФ} \\ / \\ \text{ГМФ} \\ / \\ \text{ЦМФ} \\ / \\ \text{УМФ} \end{matrix}\right] + n\text{-пирофосфат}$$

Бу реакцияда ҳосил бўлган РНК нинг нуклеотидли таркиби ДНК молекуласининг нуклеотидли таркибига комплементар бўлади. Ҳосил бўлган полинуклеотид занжир қўш спиралли структура ҳосил қилади. ДНК молекуласида РНК синтезланиши процесси *транскрипция* деб аталади. Бу процессда асосан информацион РНК ҳосил бўлади.

ХУСУСИЙ БИОХИМИЯ

XIII боб. ҒЎЗА БИОХИМИЯСИ

Ғўза мамлакатимизда экиб ўстириладиган маданий ўсимликлар ичида энг муҳимидир. Аввало, ундан саноатнинг деярли барча тармоқлари учун қимматли хомашё ҳисобланган пахта толаси, чигитидан озиқ-овқат саноатида ва бошқа тармоқларда кўп ишлатиладиган пахта мойи олинади. Мамлакатимизда тайёрланадиган ўсимлик мойларининг асосий қисмини пахта мойи ташкил қилади. Чигитдан олинадиган кунжара чорва моллари учун оқсилга бой қимматли озиқ ҳисобланади. Госсиполдан тозаланган чигит унидан техникавий мақсадларда ва озиқ-овқат саноатида ҳамда медицинада ишлатиладиган оқсиллар ва бошқа жуда кўп химиявий моддалар олинади. Ғўза барглaридан турли-туман органик кислоталар олинади.

Ғўзапоя ва кўсак чаноқлари синтетик смолалар ва пластмассалар тайёрлашда кўп ишлатиладиган фурфурол манбаидир.

ЧИГИТНИНГ ХИМИЯВИЙ ТАРКИБИ

Чигит таркибида ҳар хил химиявий бирикмалар бўлиб, улардан энг муҳими ва кўп учрайдиганлари оқсил ва ёғлардир. Булардан ташқари, чигит таркибида камроқ бўлса-да, бошқа органик бирикмалар, чунончи, нуклеин кислоталар, углеводлар, витаминлар, пигментлар, фосфатидлар, фитогормонлар, фенол бирикмалар ва бошқа хилма-хил моддалар учрайди. Шу билан бирга, бир қатор минерал элементлар: фосфор, калий, магний, кальций, олтингугурт; микроэлементлардан: мис, рух, марганец, бор, кобальт ва бошқалар ҳам борлиги аниқланган. Қуйида чигит таркибида учрайдиган химиявий бирикмаларнинг энг муҳимлари устида тўхталиб ўтамиз.

Оқсиллар чигит таркибининг асосий қисмини ташкил этадиган муҳим химиявий моддалардир. Бошқа ўсимликлар уруғидаги каби, чигит оқсилларининг асосий қисмини ҳам альбуминлар, глютелинлар ва занас модда шаклидаги шуларга ўхшаш бошқа оқсиллар ташкил қилади. Чигит таркибида

учрайдиган оқсилларнинг миқдори ва ўзаро нисбати ўсимликнинг турига, навига, ўсиш шароити ва агротехника факторларига боғлиқ бўлади.

Альбуминлар чигит таркибидаги умумий оқсилнинг 12—15% га яқинини ташкил этади. Чигит таркибидаги альбуминларга мансуб бўлган соф ҳолдаги индивидуал оқсиллар ажратиб олинмаган. Баъзи маълумотларга кўра, чигит таркибидаги альбуминлар умумий оқсилнинг 40—45% ни ташкил этади (Ермаков, 1951).

Глобуланлар, одатда, нейтрал тузларни паст концентрацияда чўкмага тушириш йўли билан ажратиб олинадиган оқсиллар бўлиб, чигит таркибидаги оқсилларнинг асосий қисмини ташкил қилади.

Ғўзанинг ҳар хил навларидан ажратиб олинган глобулин оқсилларининг умумий миқдори турлича. Масалан, 108-ф навида тузли эритмаларда, сувда эрувчи оқсиллар миқдори ўрта ҳисобда 33,1% ни ташкил қилади, С-4727 навида унинг миқдори 40% га етади. Кейинги йилларда чигит таркибидаги глобулинлардан бир қатор индивидуал оқсиллар ажратиб олинган.

Глютелинлар ишқорларда эрувчи оқсиллар бўлиб, чигитда энг кам миқдорда учрайди. Мазкур оқсилларни соф ҳолда ажратиб олиш бирмунча қийин бўлганлиги учун улар яхши ўрганилмаган. Чигит таркибидаги глютелинлар тўғрисида ҳозиргача ҳам аниқ маълумотлар йўқ.

Чигит таркибидаги глютелинлар бир неча хил фракциялардан иборат бўлиб, ғўза навига қараб, бу фракциялар миқдор жиҳатдан бир-биридан фарқ қилади.

Гистонлар ҳам худди глютелинлар каби яхши ўрганилган эмас. Улар кўпинча мураккаб оқсиллар таркибида учрайди. Чигит таркибидаги гистонларни ўрганиш эндигина йўлга қўйилмоқда. Ғўза гистонлари ҳам бошқа ўсимликлардан олинган гистонлар каби, таркибида кўпроқ ишқорий аминокислоталар тутади.

Чигитдан турли эритувчилар ёрдамида ажратиб олинган айрим оқсил фракциялари кўпгина оқсиллар аралашмасидан иборат бўлади. Бу оқсилларни электрофорез усулида бир-биридан ажратиш мумкин. Ғўзанинг навига қараб, электрофоретик чизиқлар сони ва уларнинг ҳаракатчанлиги турлича бўлади. Тошкент навига мансуб бўлган альбумин ва глобулин оқсиллари электрофоретик чизиқларининг сони бошқа навлардаги худди шундай оқсилларникига нисбатан кўпроқ бўлади. Ион алмашувчи хроматография, фракцияларга ажратиб чўктириш, аналитик ультрацентрифуга ва бошқа усулларни қўллаш йўли билан бундай оқсил аралашмаларидан индивидуал оқсилларни ажратиб олиш мумкин.

Кейинги йилларда чигит таркибидаги глобулин оқсилларидан бир қатор индивидуал оқсиллар ажратиб олишга муваффақ бўлинган. Бу дастлабки индивидуал оқсил, ғўзанинг акала

навидан олинганлиги сабабли унга «Акалин А» деб ном берилган (Росси-Фанелли, 1964, АҚШ).

Шуни таъкидлаш керакки, ғўзадан ажратиб олинган индивидуал оқсилларнинг номлари бошқа ўсимликлар оқсиллари каби туркум номи билан аталмаган. Ундан ташқари, ҳар бир янги навдан олинган оқсилга шу навнинг номини бериш (масалан, акалин) кейинчалик ғўза оқсиллари номининг ҳаддан ташқари кўпайиб кетишига сабаб бўлиши ҳам мумкин. Шунинг учун ғўза чигитидан ажратиб олинадиган оқсилларни *госсипулинлар* деган умумий ном билан (Госсипиум туркумини билдирувчи) аташ таклиф қилинган (А. Иброҳимов ва бошқалар 1975). Шунга кўра, чигитдан ажратиб олинган 7S индивидуал оқсилга *госсипулин*-I ва аргининли глобулинга *госсипулин*-II деган янги ном берилган.

Юқорида номлари келтирилган оқсилларнинг барчаси глобулин оқсилларидан ажратиб олинган бўлишига қарамай, уларнинг физик ва химиявий хоссалари ҳар хил бўлади. Чунончи, «акалин А» оқсилининг молекуляр массаси 180 000 ва седментация коэффициенти 9,2S га тенг бўлса, госсипулин-II оқсилининг молекуляр массаси 100000 ва седментация коэффициенти 8,2S га тенг. Бу оқсиллар аминокислотали таркибига кўра ҳам бир-биридан фарқ қилади.

Чигитдан ажратиб олинган оқсилларнинг аминокислотали таркиби яхши ўрганилмаган. Айрим текшириш натижаларига кўра, чигит оқсили таркибида 20 га яқин аминокислота учрайди.

19-жадвалда чигитдан ажратиб олинган баъзи оқсиллар таркибидаги аминокислоталар миқдори берилган. Айрим оқсил фракциялари таркибидаги аминокислоталар бир-биридан миқдор жиҳатдан бирмунча фарқ қилиши жадвалдан кўриниб турибди. Гистонлар аминокислотали таркиби бўйича бошқа оқсиллардан ажралиб туради. Бу оқсилларнинг характерли хусусияти таркибида энг зарур аминокислота ҳисобланган лизиннинг кўп миқдорда бўлишидир. Ғўзанинг С-4727 навидан олинган гистонларда лизин миқдори энг юқори бўлиб, умумий аминокислоталарнинг 12—15% ни ташкил этади. Шу билан бирга, бу оқсиллар таркибидаги аланин, глицин каби гидрофил аминокислоталар миқдори ҳам бошқа оқсиллардагига нисбатан бирмунча юқори бўлади.

Альбуминлар таркибида дикарбон аминокислоталардан айниқса глутамат кислота кўп миқдорда учрайди. С-4727 навида бу аминокислота 28,25% ни ёки умумий аминокислотанинг қарийб $^1/_3$ қисмини ташкил этади. Альбуминлар таркибида олтингугуртли аминокислоталар кўп бўлиши уларга хос бўлган муҳим хусусиятлардан биридир.

Глобулинлар таркибида ҳам дикарбон аминокислоталар миқдори бирмунча юқори бўлади. Шу билан бирга, бу оқсиллар таркибида асосли аминокислоталардан аргинин миқдори

19- жадвал

Чигит таркибидаги баъзи оқсил фракцияларининг аминокислотали таркиби

(моль % ҳисобида. А. Иброҳимов ва бошқалар маълумоти)

Оқсиллар, аминокислоталар	Альбуминлар			Глобулинлар			Глютелинлар			Гистонлар		
	Мексиканум	Тошкент-1	С-4727	Мексиканум	Тошкент-1	С-4727	Мексиканум	Тошкент-1	С-4727	Мексиканум	Тошкент-1	С-4727
Лизин	4,81	5,00	5,62	2,87	2,91	2,90	4,96	4,70	4,50	5,22	10,17	12,15
Гистидин	1,95	1,79	2,02	3,00	2,92	3,04	1,91	2,00	1,85	3,21	2,66	1,76
Аргинин	6,17	6,36	7,92	3,65	8,48	12,20	5,88	6,22	6,00	4,92	5,46	5,82
Асп. кислота	9,05	8,70	8,35	10,00	10,95	11,15	9,24	8,50	8,50	10,19	10,19	10,40
Треонин	4,68	4,34	3,65	3,65	3,76	4,08	3,07	4,47	4,86	5,04	15,46	5,21
Серин	5,95	5,22	4,45	6,30	6,30	5,71	6,05	6,23	6,23	6,25	6,39	6,87
Глут кислота	21,40	23,2	28,25	19,90	18,90	25,50	13,05	12,40	13,42	12,22	11,60	11,76
Пролин	5,20	5,22	3,42	5,92	5,56	4,25	5,82	5,16	4,96	4,93	6,55	5,33
Глицин	6,98	6,80	6,58	7,15	7,15	7,30	4,16	7,25	7,97	7,85	8,12	9,20
Аланин	6,36	5,62	4,96	6,52	6,80	4,13	8,40	8,54	8,92	10,49	7,92	10,70
Цистеин	4,00	2,55	3,15									
Валин	4,60	4,29	3,55	5,50	4,45	3,32	6,42	6,32	6,20	9,75	5,94	5,85
Метионин	1,49	1,16	0,32	0,56	0,28	0,76				0,55	0,63	0,50
Изолейцин	4,84	3,92	3,17	3,85	3,97	2,68	5,55	5,40	5,35	3,43	4,07	2,96
Лейцин	7,36	6,75	5,75	8,40	8,42	6,11	11,70	12,05	11,83	6,86	8,26	6,47
Триозин	2,71	3,92	4,30	2,58	2,70	3,11	2,88	3,24	3,46	2,65	2,78	2,20
Фенилаланин	3,06	4,12	5,13	6,00	5,90	7,30	4,64	5,95	5,57	3,56	3,95	3,94

бошқа оқсиллардагига нисбатан кўпдир. Глютелинларда валин, лейцин, изолейцин каби гидрофоб аминокислоталар кўп учрайди ва аксинча олтингугуртли аминокислоталар жуда кам бўлади.

Ўсимликлар оқсилининг биологик қиммати одам ёки ҳайвонлар яхши ҳазм қиладиган тўла қимматли оқсиллар билан таққослаш орқали аниқланади. Оқсилларнинг қиммати, аввало, уларнинг аминокислотали таркибига ва айниқса зарурий аминокислоталар миқдорига боғлиқ бўлади. Бу жиҳатдан чигит оқсиллари бошқа ўсимликлар оқсилига нисбатан анча юқори туради. Шу сабабли кейинги йилларда чигит таркибидаги оқсиллар озиқ-овқат маҳсулоти сифатида кўп ишлатилмоқда. П. М. Жуковский маълумотига кўра, чигит таркибидан ажратиб олинган оқсил миқдори 1966 йилда дунё бўйича 4,3 млн тоннага етган. Н. Р. Иванов ва Н. Н. Қорсаковлар фикрича (1973), СССРда чигитдан ажратиб олинадиган оқсил миқдорини йилига 2—3 млн тоннага етказиш мумкин экан.

Ёғлар ва липоидлар чигит таркибида кўп миқдорда учрайдиган энг муҳим моддалардан биридир. Липоидларга фосфатидлар, стероллар, стериллар ҳамда ёғларда эрийдиган бошқа хилма-хил бирикмалар, чунончи, госсипол, каротиноидлар ва шунга ўхшаш пигментлар киради. Чигит таркибидаги (органик эритувчиларда эрийдиган) моддаларнинг асосий қисмини ёғлар ташкил этади.

Ғўза мамлакатимизда экиб ўстириладиган мойли ўсимликлар ичида энг муҳими бўлиб, кунгабоқардан кейин иккинчи ўринда туради. Мамлакатимизда етиштириладиган пахта ҳосилининг учдан икки қисми чигитга тўғри келади. Уруғлик фондини ҳисобга олмаганда, йилига 5 млн тоннадан ортиқ чигит мойи олиш учун қайта ишланади ва ундан 1 млн тоннага яқин мой олинади. Пахта мойи ҳам, бошқа мойли ўсимликлардан олинадиган мойлар каби, озиқ-овқатга ва техникавий мақсадларда ишлатилади.

Маълумки, ёғлар уч асосли спиртлар — глицерин ва ёғ кислоталарнинг мураккаб эфиридан иборат бўлган глицеридлар (триглицеридлар)дан ташкил топган. Пишиб етилган чигитдан олинган пахта мойи триглицеридларини гидролизлаш йўли билан улар таркибида тўйинган ёғ кислоталардан меристинат, пальмитинат, стеаринат ҳамда тўйинмаган ёғ кислоталардан олеинат, линоленат, пальмитолеинат кислоталар борлиги аниқланган, 20-жадвалда ҳар хил навларга мансуб бўлган ғўза чигитидан олинадиган пахта мойи таркибидаги ёғ кислоталар ва уларнинг миқдори берилган.

Шуни таъкидлаш керакки, жадвалда келтирилган маълумотлар тахминий бўлиб, ғўзанинг навига ҳамда ўсиш шароитига қараб, ёғ кислоталар миқдори ҳам ўзгариб туради.

Пахта мойи таркибида ҳам, бошқа ўсимликлар мойи таркибидаги каби, тўйинмаган ёғ кислоталар миқдори кўп бўлади.

20-жадвал

Ҳар хил навларга мансуб ғўза чигитидан олиналиган мой таркибидаги ёғ кислоталар ва уларнинг миқдори
(Л. Ермаков маълумоти)

Ғўза нави	Ёғ кислоталар (% ҳисобида)					
	пальмитинат	меристинат	стеаринат	олеинат	линоленат	тўйинган ёғли кислоталар йиғиндиси
108-Ф	25,2	1,0	2,5	17,4	53,1	28,7
С-4727	23,2	0,7	2,6	21,3	51,8	26,5
С-1769	22,4	0,9	2,8	20,9	48,9	29,2
Г. хирзутум	25,5	1,1	2,8	20,1	49,9	29,4

Кўпинча уларнинг йиғиндиси умумий ёғ кислоталарнинг 70% дан ортиғини ташкил этади. Шундан линоленат кислота 50% га яқин, олеинат кислота 20% га яқин бўлади. Тўйинган ёғ кислоталар ичида энг кўп миқдорда учрайдиган пальмитинат кислотадир. Триглицеридлар таркибида камроқ бўлса-да, бошқа кислоталар, чунончи, меристинат, пальмитолеинат кислоталар ҳам учрайди. Проф. А. Ермаков (1971) маълумотига кўра, озиқ-овқат саноати учун осон эрийдиган табиий қаттиқ мойлар ишлаб чиқаришда таркибида 40% га яқин тўйинган ёғ кислоталар бўлган пахта мойи зарур. Шунга кўра, ғўза селекциясида фақат чигит таркибидаги мой миқдорини ошириш эмас, балки таркибида кўп миқдорда тўйинган ёғ кислоталар тутувчи мойлар ҳосил қиладиган навларни яратиш устида ҳам илмий текшириш ишларини олиб бориш мақсадга мувофиқдир.

Пахта мойи триглицеридлар аралашмасидан иборат. Бу мойлар таркибидаги тўйинган ва тўйинмаган ёғ кислоталар ҳар хил триглицеридлар ҳосил қилади.

Р. Раҳмонов ва Т. Топиволдиевлар маълумотига кўра, пахта мойи таркибида 56 хилга яқин триглицеридлар учрайди. Улар таркибига кирадиган ёғ кислоталарнинг қисқартирилган номи билан аталади. Масалан, таркиби фақат пальмитинат кислотадан иборат бўлган триглерид-трипальмитат, пальмитат, олеинат, линоленат каби ҳар хил ёғ кислоталардан ташкил топган триглицерид эса тегишли равишда пальмитолеинат-линоленат деб аталади. Пахта мойида айниқса пальмитинат ва линоленат кислоталар билан боғлиқ бўлган триглицеридлар кўп миқдорда бўлади. Буларга линоленодипальмитинат, олеодипальмитинат, трилиноленат, пальмитиндилиноленат, олеодилиноленат каби триглицеридларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

Ёғларнинг кислота ва йод сони улар сифатини ифодаловчи муҳим кўрсаткичлардир. Маълумки, йод сони 100 г ёғ таркибидаги ёғ кислоталар билан бирикадиган йодни ифодалайди. Одатда, йод ёғ кислоталарнинг қўш боғлари билан реакцияга

киришади, бинобарин, йод сонининг қийматига қараб, ёғ таркибидаги қўш боғларнинг миқдорини ва шунга асосланиб, тўйинмаган ёғ кислоталар миқдорини ҳам аниқлаш мумкин. Йод сони қанча катта бўлса, ёғлар шунча суюқ бўлади ва осонлик билан оксидланади.

Пахта мойининг йод сони бошқа ўсимликлар мойиникига нисбатан анча кичик, яъни 104—120 атрофида бўлади. Чунки юқорида айтиб ўтилганидек, пахта мойи таркибида тўйинган ёғ кислоталар кўп бўлади. Шу билан бирга, мазкур мой таркибида фақат битта қўш боғга эга бўлган олеинат кислота миқдори ҳам анча юқори бўлади. Муҳитнинг ўзгаришига, ғўзанинг нави ва турига қараб, пахта мойининг йод сони ҳар хил бўлади.

Пахта мойининг кислота сони таркибидаги эркин ёғ кислоталар миқдорини ифодалайди. Одатда, яхши пишган чигитдан олинган пахта мойининг кислота сони жуда паст бўлади. Аксинча, пишмаган чигитдан олинган мойларнинг кислота сони анча юқори бўлади. Бунга сабаб шуки, пишмаган чигитда эркин ёғ кислоталар глицеринлар билан тўлиқ равишда бирикмаган бўлади. Эркин ёғ кислоталар кўп бўлган мойлар осонлик билан оксидланади ва тахир бўлиб қолади. Узоқ вақт давомида ноқулай шароитда сақланган чигит таркибидаги мойларнинг ферментатив парчаланиши натижасида ҳам эркин ёғ кислоталарнинг сони ортиб кетади. Бу эса чигитнинг униш қобилияти йўқолишига сабаб бўлади. Бундай ҳолатни, айниқса, жуда нам шароитда сақланган чигитда кузатиш мумкин.

Углеводлар. Ғўза ва бошқа мойли ўсимликлар таркибида ёғлар ва оқсиллар кўп, углеводлар бирмунча кам бўлади. Шу сабабдан ғўза чигити таркибидаги углеводлар бошқа ўсимликлар уруғидагига нисбатан етарли даражада ўрганилган эмас. Чигит мағзида углеводларнинг ҳаракатчан шакллари кўп миқдорда учрайди. Айниқса моно- ва дисахаридлар мағзидаги углеводларнинг асосий қисмини ташкил қилади. Чигит мағзидаги углеводлар ичида рафиноза трисахариди алоҳида ўринда туради. Унинг миқдори баъзан 10% гача етади. Рафиноза молекуласи глюкоза, фруктоза ва галактоза моносахаридларидан ташкил топганлигини яна бир марта эслатиб ўтамиз. Рафинозанинг ферментатив гидролизи икки йўл билан амалга ошади. Сахароза ферменти иштирокида рафинозадан фруктоза ажралиб чиқади ва меллабиоза ҳосил бўлади. Галактозидаза ферменти иштирокида эса рафиноза галактоза ва сахарозагача парчаланади. Рафинозани чигит мағзидан кристалл ҳолда ажратиб олиш мумкин бўлса-да, бироқ бу методик жиҳатдан бирмунча қийин иш ҳисобланади.

Чигит мағзида оз миқдорда бўлса-да (0,82% гача) крахмал учрашини Г. Я. Губанов (1960) аниқлаган. Бу жиҳатдан мойли ўсимликлар, хусусан, ғўза бошоқли ўсимликлардан тубдан фарқ қилади. Маълумки, бошоқли ўсимликлар уруғининг асосий қисмини крахмал ташкил этади.

21 - жадвал

Чигит таркибидаги ҳар хил углеводлар миқдори

(қуруқ моддага нисбатан % ҳисобида, Мирер маълумоти)

Углеводлар	Ғўза нави	
	114	9[illegible]
I группа: эрувчан углеводлар	7,28	7,90
II группа: декстринлар, пектин моддалар	0,41	0,65
III группа: крахмал	3,30	3,36
IV группа: гемицеллюлоза	2,15	2,17
V группа: целлюлоза	13,14	14,08

Чигит таркибида, айниқса, унинг қобиғида мураккаб углеводлардан целлюлоза, гемицеллюлоза, пентозанлар ва пектин моддалар кўп миқдорда учрайди. Пентозанлар гидролизланганда асосан ксилоза ва уронат кислотагача парчаланади. Пишган чигит пўстида бошқа моддаларга нисбатан целлюлоза кўпроқ бўлади ва пўст ҳосил қилувчи моддаларнинг 35—50% ни ташкил этади. Юқорида номлари айтилган мураккаб углеводлар чигит мағзида ҳам учрайди. Улар қисман бўлса-да, пахта толаси ҳосил бўлишида иштирок этади. Акад. Х. Усмонов ва бошқалар маълумотига кўра, пахта толасидаги целлюлоза миқдори ортиши билан бир вақтда пектин моддалар, пентозанлар ҳамда спирт ва эфир ёрдамида ажратиб олинадиган мураккаб углеводлар миқдори камайиб кетади. 22-жадвалда пахта толасининг химиявий таркиби берилган.

Госсипол. Ғўза ўсимлигига хос бўлган хусусиятлардан бири унинг турли қисмларида, жумладан, чигитида ҳам сариқ ранг

22-жадвал

Пахта толасининг химиявий таркиби

(Д. Тер-Аванесян маълумоти, 1973)

Тола таркиби	Қуруқ моддага нисбатан % ҳисобида		
	ўртача	энг кам	энг кўп
Целлюлоза	94,0	88,0	96,0
Оксил	1,3	1,1	1,[illegible]
Пектин моддалар	1,2	0,7	1,2
Кул	1,2	0,7	1,6
Қандлар	0,3		
Бошқа моддалар	1,4		

ли бирикма — госсипол бўлишидир. Госсипол чигит магзининг «госсипол безлари» деб аталадиган махсус қисмида тўпланади. Бу безларда госсиполдан ташқари, яна госсипурпурин ва госсифульвин пигментлари ҳам учрайди. Безлардаги госсипол миқдори 21—39% бўлса, госсипурпурин фақат 0,47—1,35% ни ташкил этади. Чигит умумий вазнининг 2—5% таркибидаги госсипол безларига тўғри келади.

Госсипол мураккаб полифенол бирикма бўлиб, таркибида жуда кўп альдегид ва гидроксил группалар тутади. Шунинг учун унинг реакцион қобилияти анча юқори ва ҳар хил моддалар билан реакцияга киришиш хусусиятига эга.

Чигит мой олиш учун қайта ишланганда таркибидаги госсиполнинг кўп қисми бошқа моддалар билан боғланиши ҳамда шакли ўзгариши туфайли унинг заҳарлилиги камаяди. Маълумки, чигитдан олинадиган кунжара чорва моллари учун оқсил моддаларга бой бўлган қимматли озиқ ҳисобланади. Бироқ кунжара таркибида госсипол бўлиши унинг озиқлик сифатини пасайтириб юборади. Таркибида 0,05% дан кўп госсипол бўлган кунжара ўта заҳарли ҳисобланади. Шунинг учун кунжара таркибидаги госсипол махсус усулларда ажратиб олинади ёки парчалаш йўли билан зарарсизлантирилади.

Ғўзанинг ҳар хил нави ва тури таркибида госсипол миқдори турлича бўлади (23- жадвал). Н. П. Ярош маълумотига кўра, хирзутум ва барбаденза туркумига мансуб бўлган ғўза навларида энг кўп бўлади. Барбаденза турида 1,51—2,35% ни ташкил этади.

Ғўзанинг ўсиш шароити чигит таркибидаги госсипол миқдорига катта таъсир кўрсатади. Айниқса, тупроқ намлиги унинг миқдорини кескин ўзгартириб юборади. Суғорилмайдиган (лалмикор) ерларда ўстирилган ғўза чигити таркибидаги госсипол 40—50% гача камайиши аниқланган. Минерал ўғитлар ҳам госсиполнинг миқдорига таъсир кўрсатади. Масалан, фақат азотли-фосфорли ўғитлар билан озиқлантирилган ғўза чигитида госсипол миқдори бирмунча камайган ва аксинча, азотли-фосфорли, калийли ўғитлар билан озиқлантирилган ғўза чиги-

23-жадвал

Ғўзанинг ҳар хил турлари таркибидаги госсипол миқдори

(Н. П. Ярош маълумоти)

Турлар	Намуна сони	Госсипол миқдори	Ўртачаси (%)
G. hirsutum	71	0,61—1,43	1,07
G. barbadense	22	1,51—2,20	1,88
G. herbaceum	24	0,19—0,69	0,40
G. asboreum	33	0,20—0,80	0,55

тида эса ошган. Р. Раҳмонов маълумотига кўра, радиоактив нурлар ҳам госсипол миқдорига таъсир кўрсатади. Масалан, чигит экиш олдидан кобальтнинг гамма нурлари билан 15 ва 50 минг рентген дозада нурлантирилса, янги ҳосил чигитида госсипол миқдори 100% гача ортади. Госсипол фақат чигитда тўпланмасдан, балки ғўзанинг бошқа қисмларида, чаноқчи, илдизи, пўстлоғида, поясида, кўсак чаноқларида, чанг найчалари ва чангида ҳамда бошқа қисмларида ҳам учрайди.

Госсиполнинг ғўза таркибидаги биологик функцияси аниқланган эмас. Академик О. Содиқов фикрича (1971), госсипол оксидланиш-қайтарилиш реакцияларида иштирок этиши мумкин. Ҳар хил турга мансуб ғўза навлари таркибидаги госсипол миқдорининг турлича бўлиши мазкур бирикма ҳам, худди бошқа ўсимликларда учрайдиган алкалоидлар каби, специфик модда эканлигидан далолат беради. Бу эса, ўз навбатида, госсиполсиз навлар чиқаришга имкон яратади. Пахта етиштириладиган бир қатор мамлакатларда кейинги йилларда ана шундай навлар чиқаришга муваффақ бўлинди.

Фосфорли бирикмалар. Чигит таркибида учрайдиган фосфорли бирикмалар ичида энг муҳим ва кўп миқдорда учрайдигани фитин ва ёғсимон модда ҳисобланган фосфатидлардир. Фосфатидлар асосан лецитинлар ва кефалинлар шаклида бўлиб, 1,5—2% ни ташкил этади. Чигитдаги фосфатидлар таркибида ҳам, худди пахта мойидагига ўхшаш тўйинмаган ёғ кислоталар кўп миқдорда бўлади. Фосфатидлар кўпинча бошқа моддалар билан боғланган ҳолда бўлади. Чигит таркибидаги фосфорли органик бирикмалардан энг муҳими фитин ҳисобланади. М. Валихонов ва бошқалар маълумотига кўра, унинг миқдори 2—4% гача етади ва қуруқ чигит таркибидаги умумий фосфорнинг 60—65% ана шу бирикмада мужассамлашган бўлади. Фитин чигит униши даврида муҳим аҳамиятга эга, яъни унинг фосфорга бўлган талаби шу модда туфайли таъминланади.

Минерал элементлар. Чигит таркибидаги кул ва минерал элементлар ўрта ҳисобда 3—5% ни ташкил этади. Шуни таъкидлаш керакки, ғўзанинг ўсиш шароитига, нави ва турига қараб, юқорида келтирилган кўрсаткич 2,8—7% гача ўзгариб туриши мумкин. Чигит таркибидаги минерал элементларнинг қуруқ модда вазнига нисбатан процент ҳисобидаги ўртача миқдори қуйидаги жадвалда берилган.

Демак, чигит таркибидаги минерал элементлар ичида энг кўп учрайдигани фосфор ва калий бўлиб, кўп ҳолларда кулнинг умумий миқдорига нисбатан қарийб 70% ни ташкил этади.

Ғўза таркибида учрайдиган бошқа химиявий моддалар. Ғўза таркибида юқорида баён этилган асосий химиявий бирикмалардан ташқари, унинг ҳаёт фаолиятида муҳим аҳамиятга эга бўлган яна бир қатор моддалар учрайди. Буларга органик кислоталар, ошловчи моддалар, витаминлар, ўстирувчи моддалар,

24-жадвал

Ғўзанинг ҳар хил қисмларидаги макро ва микроэлементлар миқдори

(М. Белоусов маълумоти)

Элементлар	Қуруқ моддага нисбатан % ҳисобида			
	чигит	тола	барг	поя
Фосфор	0,357	0,010	0,407	0,130
Олтингугурт	0,044	0,033	0,454	0,072
Кремний	0,010	0,051	1,180	0,132
Кальций	0,289	0,121	6,296	0,450
Магний	0,350	0,047	0,689	0,322
Калий	0,889	0,456	1,723	1,044
Натрий		0,173	0,521	0,341
Темир	0,006	0,014	0,316	0,069
Марганец	0,002	0,001	0,024	0,002
Бор	0,0002		0,003	0,0002
Мис	0,0004	0,00002	0,0002	0,001
Рух	0,001	0,0001	0,001	0,00006
Алюминий	0,001	0,003	0,031	0,019
Кул	3,8	1,8	21,9	6,9

флавоноидлар, пигментлар ва бошқа бирикмаларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Бу моддаларнинг кўпчилигини О. Содиқов ва шогирдлари ҳар томонлама ўрганганлар. Умуман, ғўзанинг ҳар хил қисмларидан 100 дан ортиқ индивидуал химиявий бирикмалар ажратиб олинган бўлиб, уларнинг кўпчилиги биринчи марта топилган моддалардир.

Органик кислоталар. Ғўзанинг ҳар хил қисмларида, айниқса, барглари да органик кислоталар анча кўп бўлади. Ғўзада кўп миқдорда учрайдиган ва энг кўп тарқалган органик кислоталарга цитрат ва малат кислоталар киради. Камроқ бўлса-да, оксалат, лактат, сукцинат, фумарат, пируват, глутарат кислоталар ҳам учрайди. Умуман, ғўза таркибида 17 хил органик кислота борлиги аниқланган.

Ғўза барглари да цитрат кислота 5—8% ни, малат кислота 3—4% ни ташкил этади. Бу кислоталардан халқ хўжалигининг турли тармоқларида, чунончи, озиқ-овқат, тўқимачилик, химия саноатида кенг миқёсда фойдаланилади. Яқин вақтгача цитрат кислота асосан микробиологик усулда ва қисман тамакидан олинар эди. Лекин бу усулларда лимон кислота олиш технологик жиҳатдан бирмунча қийин ва анча қимматга тушади. Шунинг учун ҳозир Янгийўл биохимия заводида ғўза барглари дан лимон кислота олинадиган янги цех қурилган.

Витаминлар. Ғўза витаминларга ҳам бой ўсимлик ҳисобланади. Текширишлар натижасида унинг таркибида Р витамин, рибофлавин, пантотенат кислота, биотин ва бошқа витаминлар борлиги аниқланган. Айниқса А витамин ҳосил қилувчи бирикма — каротин миқдори кўп бўлади. 1 г қуруқ барг таркибида

Вегетация даврида ғўза баргларида флавоноид моддалар тўпланиши динамикаси (О. Соликов ва бошқалар маълумоти)

Ривожланиш фазалари	Намуна олинган қисм	Ёши		Абсолют қуруқ моддага нисбатан %	
		108-Ф	5904-И	108-Ф	5904-И
Майсалаш	уруғпалласи	3	9	0,81	1,31
Симподиал шох ҳосил				1,48	1,09
килгунча	1—5-барг	42	57	1,58	0,84
Шоналаш		54	69	0,84	0,63
Гуллаш		77	89	0,83	0,69
Кўсаклаш	барглар	112	127	0,66	0,39
Пишабошлаган давр		126	157	0,68	0,37
Қийғос пишган даврда		140	172	0,64	0,22
Совуқ урганлан сўнг	гуллар	174	187	4,52	4,33

80 мкг дан 120 мкг гача каротин бўлади. Витаминлар ғўзанинг бошқа қисмларида, жумладан, чигитда, ғўзапояда ҳам учрайди. Чунончи, бир килограмм чигит таркибида 3,2—21,3 мг B_1 витамин, 1,1 мг B_2 витамин, 16—32 мг PP витамин бўлиши аниқланган. Чигит таркибида айниқса Е витамин кўп (0,15%) бўлади.

Флавоноидлар ва антоцианлар. Флавоноидлар ғўзанинг ёш барглари да кўп бўлиб, қариган барглар да анча камайиб кетади. Ғўза гулида барглардагига нисбатан 2—4 марта кўп бўлади. Ғўза гуллари 1—2 кун очилиб туришига қарамай, уларда антоцианлар ва флавоноид моддалар кўп тўпланади. Шу боисдан бу бирикмалар ўсимликлар (гуллар) ҳаётида қандайдир муҳим аҳамиятга эга бўлса керак, деб тахмин қилинади. Ғўза гуллари ва барглардан бир қатор флавоноид моддалар топилган. Булардан энг муҳимлари кварцетин-3-глюкозид, кварцетин-3-софрозид ва янги флавонол модда тибридиндир.

Ғўза антоцианлари асосан цианидинларнинг гликозидлари ҳисобланади. Булардан бири хризантаминдир. Бундан ташқари, ғўза гулларидан янги антоциан топилган бўлиб, унга госсипициапин деб ном берилган.

Ошловчи моддалар. Ғўза таркибида учрайдиган ошловчи моддалар миқдори унинг турига, ёшига, яшаш шароитига ва бошқа бир қатор факторларга боғлиқ. Бу моддалар катехинлар, галлокатехинлар ва уларнинг ҳосилалари йиғиндисидан иборат. Ғўзанинг турли органларидаги ошловчи моддалар миқдори 5—7% гача етади. Ғўза вегетацияси даврида ошловчи моддалар сифати бирмунча ўзгаришини кузатиш мумкин. Масалан, ёш кўсак ва чаноқларда учрайдиган ошловчи моддалар кўсак пишиб етилган даврга келиб камайиб кетади ва улар

ўрнига бошқалари ҳосил бўлади. Кўсаклар пишган даврда таркибидаги ошловчи моддаларнинг умумий миқдори кескин камайиб кетади.

ЧИГИТ ПИШИШИ ДАВРИДА СОДИР БЎЛАДИГАН ХИМИЯВИЙ ЎЗГАРИШЛАР

Чигит пишиши даврида кечадиган асосий биохимиявий процессларга оддий углеводлардан целлюлоза ва ёғлар ҳамда эркин аминокислоталардан оқсиллар ҳосил бўлиши киради. Шу билан бирга, бу даврда чигитда яна бир қатор мураккаб бирикмалар, чунончи, нуклеин кислоталар, фитин, госсипол, лигнин, рафиноза ва бошқа моддалар ҳам синтезланади.

Кўсаклар ривожланиш процессида уларда шаклланаётган чигитнинг вазни ортиб боради. Бунда чигит мағзи билан пўсти массасининг ўзаро нисбати кескин ўзгариши туфайли мағзнинг вазни пўстникига қараганда ортиқ бўлади. Чигит мағзи умумий вазнининг ортиши таркибидаги запас химиявий моддалар, асосан ёғлар ва оқсиллар миқдорининг ортиши билан боғлиқ. Чигит мағзининг шаклланишида таркибидаги ёғлар тахминан 25% га, оқсиллар 20% гача кўпайиши аниқланган (26-жадвал).

Чигит мағзида оқсил ва ёғлар тўпланиши чигит пишиши давридаги асосий процесслардан ҳисобланади. Гул чангланган-дан кейинги дастлабки кунларда шаклланаётган чигит мағзидаги умумий азотнинг кўп қисми оқсил таркибига кирмайдиган

26-жадвал

Ҳар хил ёшдаги кўсаклар чигити химиявий таркибининг ўзгариши

(Э. Лонзингер ва Р. Раскина маълумоти)

Кўсакнинг ёши (кун)	100 дона чигитнинг абсолют қуруқ вазни (г)	Чигитдаги (%)						
		мағиз	пўст	ёғ	оқсиллар	сувда эрийдиган моддалар	целлюлоза	кул
25	4,53			2,09	12,16	34,77	12,24	3,87
30	4,87			3,80	13,71	28,77	20,00	3,99
35	5,34			7,81	16,29	22,13		4,27
40	6,40	28,62	71,38	11,31	15,29	23,73	27,82	3,99
45	7,75	35,87	64,13	15,13	17,10	22,86	28,00	4,01
50	8,92	40,27	59,73	19,05	18,24	23,37	28,16	4,07
60	9,97	44,52	55,48	21,36	19,07	22,43	27,94	3,67
70	10,73	46,82	53,18	22,88	18,31	22,30	28,64	3,75
Очилган кўсак	11,73	51,33	48,67	23,17	19,60	27,26		3,59

27-жадвал

Чигит пишиши даврида вахта мойи таркибининг ўзгариши

(Р. Раҳмонов ва бошқалар маълумоти)

Кўсакнинг ёши (кунлар)	Ёғ миқдори	Йод соли	Ёғ кислоталар				
			М миристинат	П пальмитинат	С стеаринат	О олеинат	Л линолеат
5	аниқланмаган		1,91	27,86	1,70	25,48	23,27
10				29,18	0,59	12,98	22,59
15			1,0	33,18	1,01	20,26	37,19
23	18,58	112,57	0,81	21,79	1,47	22,28	53,69
26	29,33	104,10	0,71	26,53	1,61	21,70	49,06
30	34,36	105,88	0,92	23,73	1,29	25,38	48,67
35	40,75	103,42	0,98	26,13	2,27	22,16	48,45
40	41,65	104,73	0,46	25,06	2,12	23,42	48,92

азотга тўғри келади. Бу даврда эркин аминокислоталар таркибига кирадиган азот миқдори энг кўп бўлади. Кейинчалик кўсаклар очилиши даврида, айниқса, улар тўлиқ очилиб бўлган вақтда оқсил таркибига кирмайдиган азот миқдори камайиб кетади.

Р. Шодмонов (1968) маълумотига кўра, чигит мағзидаги оқсилларнинг асосий қисми чигит шаклланишининг дастлабки кунларида синтезланади. Оқсиллар миқдорининг ортиб боришини асосан кўсак 50 кунлик бўлгунча кузатиш мумкин. Ундан кейинги даврда уларнинг миқдори ўзгармай қолади.

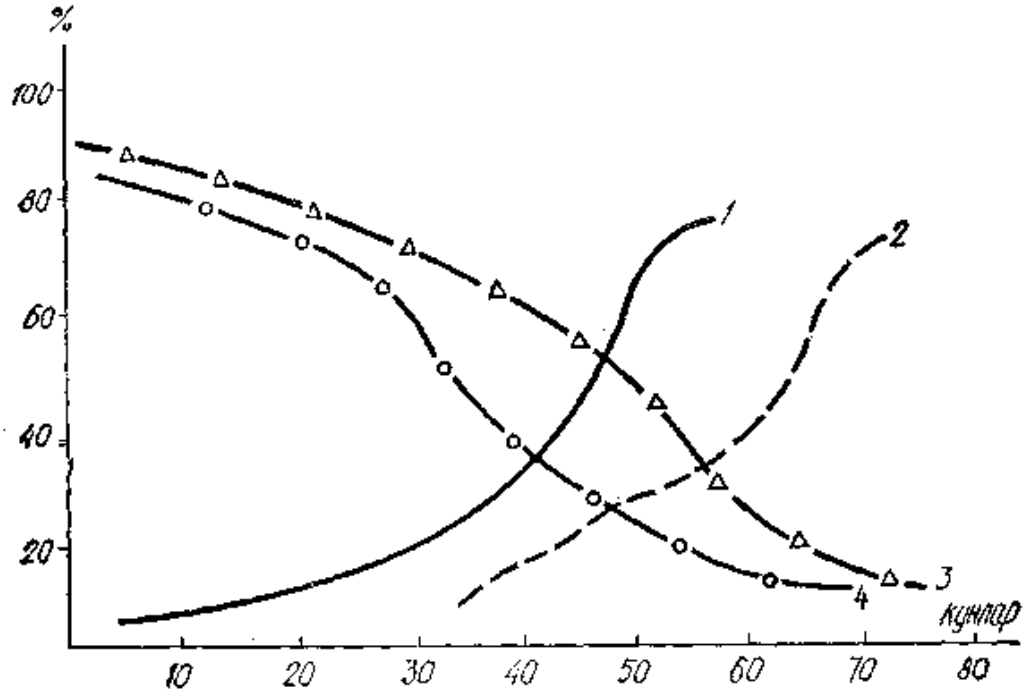
Чигит таркибида ёғлар синтезланиши ва тўпланиши гул чангланганда сўнг бошланиб, чигит тўлиқ пишгунча давом этади. Бироқ бу процесснинг тезлиги чигит ривожланишининг турли фазаларида ҳар хил бўлади. Гўза гуллаб бўлиши билан янги ҳужайралар ҳосил бўлиши ва чигит тўқималарининг ўсиши кузатилади. Бу давр ичида мойлар ҳосил бўлиши жуда секинлик билан боради.

Чигит шаклланишининг дастлабки кунларида тўйинган ёғ кислоталар кўп бўлади. Кейинчалик, кўсак 10—15 кунлик бўлганда эса тўйинмаган ёғ кислоталар, айниқса, линолат кислота ортиб кетади. Кўсак йириклашиб борган сари чигитдаги ёғ кислоталар миқдори сезиларли даражада ўзгармайди. Кўсак 20—25 кунлик бўлганда мой ҳосил бўлиш суръати тезлашади. Бу вақтда мойнинг асосий компонентлари ҳисобланган ёғ кислоталар ва триглицеридлар ҳосил бўлиши ва ўзаро алмашиниши тугалланади ҳамда уларнинг запас мойларга хос бўлган сифат таркиби турғун ҳолга келади. Мой тўпланиши кўсак 35—40 кунлик бўлгунча давом этади, кейинчалик жуда секинлик билан боради.

Шундай қилиб, чигитда мой ҳосил бўлиш процесси гул чанг-

ланган кундан бошланиб, кўсаклар тўлиқ пишиб етилгунча давом этади. Пишмаган чигитдан олинган пахта мойида эркин ёғ кислоталар кўп бўлиши туфайли, уларнинг кислота сони ҳам анча юқори бўлади. Кўсак пишиши вақтида эркин ёғ кислоталар миқдори камаяди, бинобарин, бундай мойларнинг кислота сони кичик бўлади. Масалан, Э. Лонзингер ва Р. Раскиналар маълумотига кўра, кўсакнинг етилиш даражасига қараб, яъни 30 кунлик кўсакда кислота сони 35,12; 45 кунликда 23,05; 60 кунликда 7,60; 70 кунликда 5,28 ва очилган кўсакларда 2,05 гача камаяди. Чигит пишиши даврида мойларнинг фақат кислота сони эмас, балки бошқа кўрсаткичлари ҳам ўзгаради.

Кўсак етилиши билан чигит таркибидаги сувда эрувчи моддалар, фитин, госсипол ва бошқа бирикмалар миқдори ҳам ортиб боради. Чигит таркибидаги фосфорнинг асосий қисми органик фосфор шаклида бўлиб, булар ичида фитин муҳим аҳамиятга эга. Фосфорнинг 60—65% ана шу бирикмада мужассамлашган бўлади. М. Валихонов маълумотига кўра, фитин чигит тўлиқ пишгунча тўпланаверади. Аммо чигит шаклланишининг дастлабки кунларида у жуда секинлик билан ҳосил бўлади. Фитиннинг асосий қисми чигит 50—70 кунлик бўлган даврда тўпланади. Госсипол тўпланиш динамикаси ҳам чигит ривожланишининг охирги даврига тўғри келади. Ғўзанинг 108-Ф навида госсипол энг кўп тўпланиши ғўза гуллагандан кейин 40-кунга тўғри келади. Бу даврда госсипол миқдори 1,0 процентдан 1,01 процентгача етади (66-расм).



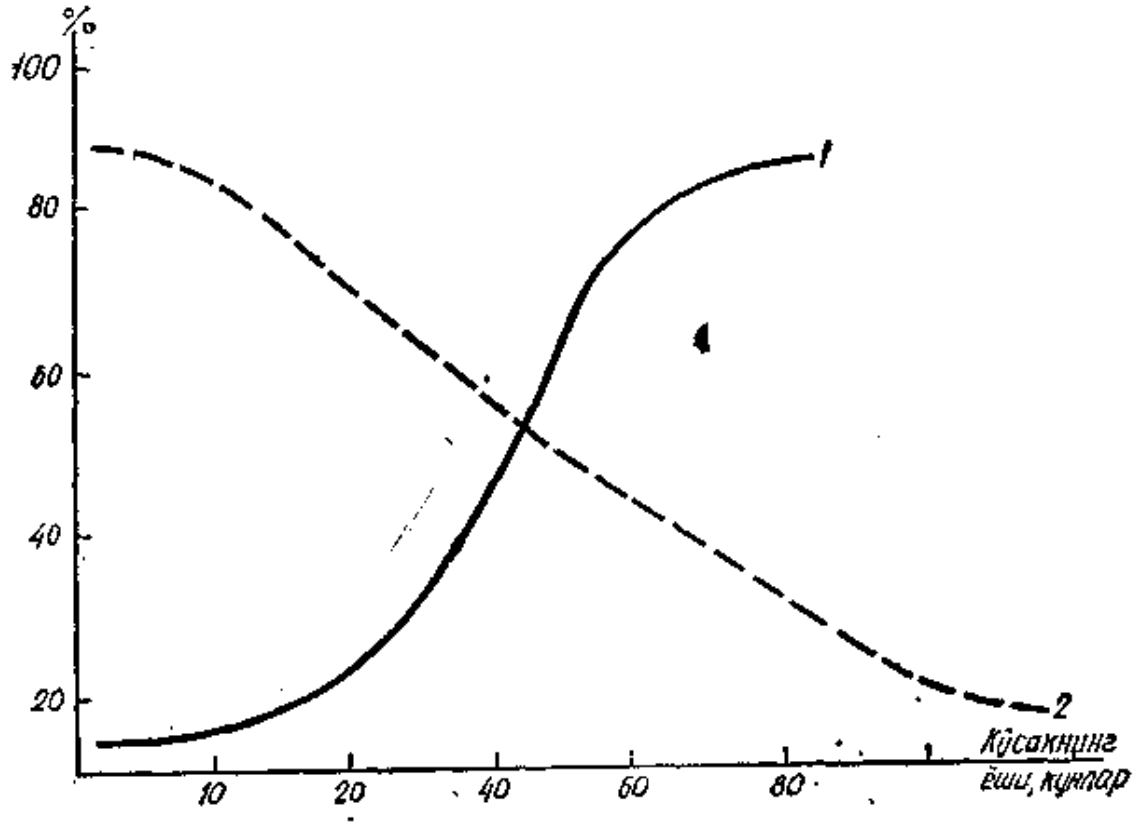
66-расм. Чигит пишиши даврида таркибидаги баъзи моддаларнинг ўзгариши:

1 — ёғлар; *2* — фитин; *3* — анорганик фосфат; *4* — углеводлар.

Кўсак йириклашиб борган сари ҳосил бўлаётган моддалар миқдор жиҳатдан ўзгаришини фақат чигит магзида эмас, балки пўстининг сиртида ривожланаётган толада ҳам аниқ кўриш мумкин. Бундай толада целлюлоза тўпланиши пахта пишиши давридаги муҳим биохимиявий процесслардан бири ҳисобланади. Маълумки, пахта толаси битта ҳужайрадан иборат бўлиб, у ғўза гуллаган кундан ҳосил бўла бошлайди. Аммо яқингача пахта толасида целлюлоза ҳосил бўлиш вақти ва тўпланиш динамикаси тўғрисида аниқ маълумотлар йўқ эди. Бу масала академик Х. Усмонов ва бошқалар томонидан ҳар томонлама ўрганилди ва ижобий ҳал қилинди. Улар маълумотига кўра, пахта толасида целлюлоза ғўза гуллагандан кейинги дастлабки кунларда пайдо бўлар экан. Бироқ ҳосил тугунчалари шаклланишининг дастлабки кунларида целлюлоза жуда секинлик билан тўпланади.

Бундан кейинги даврда, айниқса, кўсак 25—40 кунлик бўлганда, целлюлоза тўпланиш суръати ортади. Амалда толадаги целлюлозанинг 90—92% ана шу даврда тўпланади. Кейинчалик, кўсаклар очилгунча, целлюлоза тўпланиши яна секинлашади (67- расм).

Пахта толасида целлюлоза биосинтези бевосита глюкоза ва фруктоза ҳисобига амалга ошади. Бу нишонланган атомлар, радиохроматография усулларини қўллаш туфайли аниқланган. Шаклланаётган ёш ҳосил тугунчаларида дастлабки 5—25 кун



67-расм. Пахта толаси таркибидаги углеводларнинг ўзгариши:

1 — целлюлоза; *2* — моносахаридлар.

Пахта толаси таркибидаги углеводлар миқдори
(Х. Усмонов ва бошқалар маълумоти)

Кўсаклар ёши (кун)	Глюкоза (%)		Фруктоза (%)	
	вазни бўйича	импульслар сони бўйича	вазни бўйича	импульслар сони бўйича
5	45,07	44,62	52,87	50,99
10	46,24	43,78	51,95	51,22
15	48,59	46,40	49,37	48,96
20	48,46	47,57	49,30	49,51
25	47,68	47,83	49,11	49,30

ичида моносахаридлар ва хусусан глюкоза ҳамда фруктоза жуда кўп тўпланади (28-жадвал) . Кейинчалик, кўсаклар 25—35 кунлик бўлганда моносахаридлар миқдори кескин камайиб кетади. Бу эса пахта толасидаги целлюлоза фақат моносахаридлар ҳисобига ҳосил бўлишидан далолат беради.

Ҳар хил навларда целлюлоза тўпланиш динамикаси турлича бўлади. Одатда, эртапишар навларда, кечки навларга қараганда целлюлоза ҳосил бўлиши бирмунча барвақт тугалланиши кузатилган. Шунингдек, ғўза тупининг турли қисмида жойлашган кўсаклардаги целлюлоза миқдори ҳам ҳар хил бўлади. Масалан, 2—3-симподиал шохларда жойлашган кўсаклар, 8—9-симподиал шохларда жойлашган кўсакларга қараганда анча тез ривожланади. Вегетация даври охирида бу кўсакларнинг ривожланиши ўртасидаги фарқ йўқолиб кетса-да, пастки шохларда жойлашган кўсаклар таркибидаги целлюлоза миқдори юқорида жойлашган кўсаклардагига нисбатан анча кўп бўлади.

Чигит пўстида ҳам кўп миқдорда целлюлоза, гемицеллюлоза ва лигнин бўлади. Лигнин унинг тўқималарини механик жиҳатдан мустаҳкамлайди, лигнинли пўст сувни кам ўтказади. Чигит пўстининг химиявий таркиби ҳам унинг етилиш даражасига қараб бирмунча ўзгариб туради. Эрувчан моносахаридлар дастлабки даврда анча кўп бўлса ҳам, лекин пишиб етилган чигит пўстида жуда кам бўлади. Кўсак ривожланиши даврида гемицеллюлоза ва целлюлоза миқдори деярли ўзгармайди. Ёш чигит пўстида лигнин тахминан 25—17% ни ташкил этса, етилган чигитда 25% га яқин бўлади (29-жадвал).

ИҚЛИМ ШАРОИТИ ВА МИНЕРАЛ ЎГИТЛАРНИНГ ЧИГИТИНИНГ ХИМИЯВИЙ ТАРКИБИГА ТАЪСИРИ

Ғўза ўстирилаётган жойнинг иқлим шароити ва минерал ўғитлар уидаги моддалар алмашинуви процессларига, чигитнинг химиявий таркибига ва айниқса целлюлоза, ёғлар ҳамда

29-жадвал

Ҳар хил ёшдаги чигит пўстининг химиявий таркиби
(Г. Губанов маълумоти)

Кўсакларнинг ёши (кун)	Моддалар миқдори, (% ҳисобида)				
	эрувчан углеводлар	гемицеллюлоза	целлюлоза	лигнин	эфирда эрувчи моддалар
25	6,61	35,28	37,97	14,84	0,93
30	5,04	27,62	37,11	15,14	0,92
35	3,55	28,42	37,14	16,26	0,90
40	2,35	29,03	37,36	17,93	0,94
45	1,08	27,04	37,73	17,16	1,21
50	0,99	28,81	37,55	17,71	1,21
55	0,77	17,46	37,26	18,51	1,31
60	0,17	27,54	37,97	23,32	1,02
65	0,12	27,72	37,67	24,76	0,22
70	0,12	27,06	37,61	25,18	0,36

оқсиллар биосинтезига анча кучли таъсир кўрсатади. Иқлим шароити ҳар хил бўлган турли географик районларда етиштирилган ғўзада моддалар алмашинуви ҳар хил бўлиши тўғрисида жуда кўп маълумотлар олинган. Бу маълумотларга кўра, ғўза ўсаётган жойга, навнинг хусусиятларига ҳамда айрим йиллардаги об-ҳаво шароитига қараб, чигитдаги оқсил, ёғ ва бошқа моддаларнинг миқдори ва сифати бирмунча ўзгариб туриши аниқланган.

Чигит таркибидаги ёғ миқдорига иқлим шароити катта таъсир кўрсатади. Г. Губанов иқлими ҳар хил бўлган шароитда етиштирилган ғўза чигитидаги ёғ миқдорининг ўзгаришини аниқлаш устида жуда кўп тажрибалар олиб борган. Унинг маълумотига кўра, турли навларга мансуб бўлган ғўза чигити таркибидаги ёғ миқдори 21% дан 26% гача ўзариши мумкин экан.

Турли географик зоналарда олиб борилган тажрибаларда шимолий ва ғарбий районларда экилган ғўза чигити таркибидаги ёғ миқдори жанубий ва шарқий районларда экилган ғўза чигитидагига қараганда анча юқори бўлиши аниқланган. Чунончи, Тошкент атрофида экилган ғўза чигитидаги ёғ миқдори 42,20% бўлса, худди шу нав Туркманистоннинг Қорақалъа районида экилганда ёғ миқдори 38,3% гача камайиб кетганлиги аниқланган. Ғўзанинг ўсиш шароитига қараб, фақат чигит таркибидаги ёғнинг миқдори эмас, балки сифати ҳам ўзгаради. Шимолий районларда ўстирилган ғўза чигитидаги ёғ таркибида жанубий районларда экилган ғўза чигитидагига нисбатан тўйинмаган ёғ кислоталар кўпроқ ва уларнинг йод сони ҳам бирмунча катта бўлади. Масалан, Жанубий Африкада ўстириладиган госсипиум турига мансуб бўлган ғўза чигитидан олин-

ган ёғ таркибидаги линоленат кислота 37,12% ни ташкил этади ва унинг йод сони 91,75 га тенг бўлади, худди шу турга мансуб бўлган ва Ўзбекистонда ўстириладиган навлардан олинган мой таркибидаги линоленат кислота миқдори 53,1% бўлиб, унинг йод сони 112 га тенг. Шунга ўхшаш турли географик районларда ўстирилган ғўза чигитидаги оқсилнинг миқдори ва сифати ҳам турлича бўлади. Умуман, шимолий районларда ўстириладиган ғўза чигитидаги оқсил миқдори жанубий районларда ўстириладиган ғўза чигитидаги оқсилга нисбатан анча кам бўлади.

Ғўза чигити таркибидаги химиявий бирикмалар миқдорига ҳаво температураси, ёруғлик ва тупроқ намлиги ҳам катта таъсир кўрсатади. Ғўза ривожланишида айниқса температуранинг таъсири муҳим аҳамиятга эга. Чунки баргларда борадиган фотосинтез интенсивлиги, бинобарин, органик моддалар тўпланиши температурага бевосита боғлиқ бўлади. Ю. Носиров (1960) маълумотига кўра, ғўзада фотосинтез процесси бориши учун оптимал температура 30—35° бўлиши керак. Ана шунда пахта толаларида целлюлоза биосинтези ҳам жуда интенсив боради. Тунги паст температураларда целлюлоза ҳосил бўлиш процесси бирмунча секинлашади. Ғўзанинг асосий поясига яқин жойлашган кўсаклар толасининг тез ривожланиши фақат уларнинг яхши озиқланишига эмас, балки температурага ҳам боғлиқ бўлади. Ғўза тупининг четларида жойлашган кўсакларнинг суст ривожланиши, улар температура бирмунча паст бўлган шароитда ҳосил бўлганидан далолат беради.

Ғўзанинг акала ва пеимастер навлари толасининг ўсиши температурага боғлиқлиги қуйидаги жадвалда кўрсатилган.

Юқори температура таъсирида чигит таркибидаги ёғ миқдори камаяди ва унинг йод сони бирмунча паст бўлади. Аксинча, оқсиллар миқдори ортади.

Ғўзада борадиган биохимиявий процессларга ёруғлик ҳам таъсир кўрсатади. Итон ва Эгри тажрибаларида (1953)

30-жадвал

Ғўза толалари ўсишининг температурага боғлиқлиги
(Д. Тер-Аванесян маълумоти)

Кўсаклар ёши (кун)	15,6°С		21,1°С		26,6°С	
	акала	пеимастер	акала	пеимастер	акала	пеимастер
0—5	0,0	0,0	0,2	0,2	0,4	0,4
5—10	0,6	0,4	1,2	1,0	1,4	1,2
10—15	1,4	1,2	2,4	2,0	2,4	1,8
15—20	2,2	2,4	1,0	0,8	0,8	1,0
20—25	0,8	0,2	0,4	0,2	0,2	

ғўза гуллаётган даврда қуёш нури интенсивлиги камайса, поя, барг ва кўсакларидаги эрувчан шакарлар ва крахмал миқдорининг камайиб кетиши аниқланган. Ёруғлик даражасининг пасайиши фақат фотосинтез маҳсулотларининг ўзгаришига эмас, балки моддалар алмашинувининг бошқа томонларига ҳам сезиларли равишда таъсир кўрсатади. Масалан, соянда қолган барг ва кўсакларда органик фосфор миқдорининг камайиши ва аксинча, анорганик фосфор ортиши кузатилган.

Тупроқ намлиги ва суғориш режими ҳам чигит таркибидаги ёғ миқдорига маълум даражада таъсир кўрсатади. Суғориш сони оширилса, ғўза навига қараб ёғ миқдори —1—2,5% гача ортади. Тупроқда нам етишмаган шароитда кўсакларнинг етилиши бирмунча тезлашади. Бу ўз навбатида чигитда борадиган ҳар хил биохимиявий процессларнинг ўзгаришига сабаб бўлади. Тупроқда нам етишмаслиги чигитда ёғ ҳосил бўлиш процессининг анча эрта тугалланишига олиб келади ва унинг миқдорини бирмунча камайтиради. Тупроқ намининг 20% камайиши ғўза барглари сўлишига, ҳар хил химиявий бирикмалар тўпланиши секинлашишига ва гидролитик процесслар кучайишига сабаб бўлади. Н. Сисакян (1940) маълумотига кўра, крахмалнинг ва ҳатто дисахаридларнинг гидролизга учраши ҳам ғўза барглариниг сўлишини тезлаштирар экан.

Ғўза гуллаши даврида нам етарли бўлмаса, барглардаги фосфор миқдори, айниқса унинг органик шакллари, чунончи, шакар, фосфатлар, нуклеотидлар камайиб кетади. Аксинча, нам кўп бўлса, юқорида айтилган моддаларнинг тўпланиш процесси кучаяди. Ғўза қалин-сийрак экилганлиги, қаторлар йўналиши ҳам чигитдаги целлюлоза, ёғ ва оқсиллар миқдорига маълум даражада таъсир этади. Ғўза қатор ораларининг кенглиги нормал бўлган ва туплар унча қалин бўлмаган майдонларда етиштирилган пахта чигитидаги ёғ миқдори сезиларли даражада ортганлиги аниқланган (Г. Губанов, 1960).

Юқорида айтилганлардан ташқари, пахта ҳосилини оширишга ва чигитнинг сифатини яхшилашга имкон берадиган, самарали ва тез таъсир қиладиган факторлардан бири минерал ўғитлардир. Минерал ўғитлар ёрдамида ўсимликларда содир бўладиган моддалар алмашинуви процессининг йўналишини зарур томонга ўзгартириш йўли билан уларда турли-туман моддалар, чунончи, оқсиллар, ёғлар, шакарлар, витаминлар ва ҳоказоларни кўплаб ҳосил қилиш мумкин бўлади. Бинобарин, минерал ўғитлардан тўғри ва самарали фойдаланиб, ўсимликлардан фақат мўл ҳосил олишга эмас, балки ҳосилнинг сифатини яхшилашга ҳам эришиш мумкин экан.

Чигитнинг химиявий таркибига минерал ўғитларнинг таъсирини ўрганиш мақсадида кўп тажрибалар ўтказилган, азотли, фосфорли ва калийли ўғитлар чигитдаги ёғ ва оқсил миқдорига маълум даражада таъсир кўрсатиши аниқланган (31-жадвал).

Чигитнинг ёғлилигига айниқса фосфорли ва калийли ўғит-

31-жадвал

Минерал ўғитларнинг чигит таркибидаги ёғлар ва оқсиллар миқдорига таъсири.
(Г. Губанов маълумоти 1960)

Вариант	Ерга солинган ўғитлар (га/кг)			Қуруқ моддаларга нисбатан (%ҳисобида)		
	азотли	фосфорли	калийли	ёғлар	оқсиллар	Ёғларнинг оқсилларга нисбати (%)
1				44,26	34,25	1,30
2	150	150	100	39,98	38,84	1,03
3	250	150	100	36,12	41,60	0,88

лар кучли таъсир кўрсатади. Бу ўғитлар билан озиқлантирилган ҳар хил навларга мансуб бўлган ғўза чигитидаги ёғ миқдори тахминан 2—4% ортади. Азотли ўғитлар ҳосилдорликни оширади, шу билан бирга, улар таъсирида оқсил моддаларнинг синтезланиши тезлашади ва натижада чигит таркибида оқсиллар миқдори кўпаяди. Айни бир вақтда чигитдаги ёғ миқдори камаяди. Масалан, ўғит солинмаган ерда чигит мағзидаги ёғ миқдори 45,86% ни ташкил этса, ерга 200 га/кг азотли ўғит солинганда бу миқдор 39,2% гача камайганлигини кўриш мумкин (32-жадвал). Айниқса ғўза гуллаши даврида солинган ўғитлар чигитдаги ёғ миқдорига кескин таъсир кўрсатади. Бу даврда чигит таркибида ёғ энг кўп бўлади.

Кўсаклар шаклланиши ва етилиши даврида калийли ўғитлар муҳим аҳамиятга эга. Маълумки, бу даврда углеводлар ва бошқа органик бирикмалар барглардан кўсакларга қараб ҳаракатланади. Кўп йиллар давомида ўтказилган тажрибаларда

32-жадвал

Ерга солинган минерал ўғитларнинг С-460 нав пахта чигитидаги ёғ миқдорига таъсири
(Г. Губанов маълумоти)

Шоналаш ва гуллаш олдидан солинган ўғитлар миқдори (га/кг)	Чигит мағзининг вазни (%)	Ёғ миқдори (%)	
		мағзида	чигитида
Контрол (ўғитланмаган)	56,18	45,86	25,98
Азотли—200	58,96	39,[illegible]4	23,33
Фосфорли—250	56,74	46,76	26,43
Калийли—150	56,87	47,01	26,70
Азотли—200 Фосфорли—250 Калийли—150	59,69	43,53	26,06

кўсаклар шаклланиши давомида ғўзадаги углеводлар алмашинувига калийли ўғитлар катта таъсир кўрсатиши аниқланган. Агар калийли ўғитлар етарли бўлмаса, ғўза барглари да кўп миқдорда эрувчан углеводлар ва крахмал тўпланади. Натижада ҳосил тугунчалари ва кўсакларнинг ривожланиши сусаяди ва уларда ёг ҳамда целлюлоза ҳосил бўлишига салбий таъсир кўрсатади.

Шундай қилиб, биз юқорида танишган барча факторлар чигит таркибидаги химиявий моддалар миқдори ва сифатининг ўзгаришига сабаб бўлади.

XIV боб. ДОН ЎСИМЛИКЛАРИ БИОХИМИЯСИ

Дон ва дуккакли-дон ўсимликлари дунёда жуда кенг тарқалган бўлиб, улардан олинадиган дон маҳсулотлари асосан озиқ-овқат ва чорва моллари учун озиқ сифатида ишлатилади. Дон ва дуккакли-дон ўсимликларининг асосийлари буғдой, арпа, шоли, маккажўхори, нўхат, ловия, соядир.

Дон ва дуккакли-дон ўсимликлари ҳақиқий оқсил манбаи ҳисобланади. Дунё бўйича истеъмол қилинаётган оқсилнинг ярмидан кўпи шу ўсимликлардан олинади. БМТ нинг озиқ-овқат ва қишлоқ хўжалик бўйича махсус ташкилоти (ФАО) маълумотига кўра, бутун дунёда бир йилда 75—80 млн тонна оқсил тайёрланади. Шундан тахминан 50% и донли ўсимликлардан, 20% и дуккакли-дон ўсимликларидан олинади.

Чорвачиликда озиқ сифатида ишлатиладиган оқсилнинг сифати, таркиби муҳим аҳамиятга эга. Масалан, маккажўхорида оқсил етарли даражада, лекин унинг таркибида зарурий аминокислота ҳисобланган триптофан бўлмаганлиги учун қиймати пасайиб кетган. Бутун дунёга донғи кетган энг яхши совет буғдой навларининг ўзига хос хусусиятларидан бири улар таркибида оқсил кўп бўлиши ва улар зарурий аминокислоталарга бой бўлишидир.

Бинобарин, дон ва дуккакли ўсимликлар оқсил проблемасини ҳал қилишда, СССР Озиқ-овқат программасини бажариш билан боғлиқ бўлган масалаларни ҳал қилишда муҳим аҳамиятга эга. Маълумки, мамлакатимизда оқсилли маҳсулотлар, шу жумладан, ўсимлик маҳсулотлари ҳам етарли миқдорда тайёрланади. Бироқ чорва моллари учун тайёрланаётган ем-хашак таркибида оқсил етишмаслиги сезиларли даражададир. Бир озиқ бирлиги таркибида 100—120 г оқсил моддаси бўлиши керак. Ҳозирги вақтда тайёрланаётган ем-хашакда ўртача 85—90 г оқсил бор. Шунинг учун ҳам дон ва дуккакли-дон ўсимликларининг химиявий таркибини яхшилаш, улардаги оқсил ва аминокислоталар миқдорини кўпайтириш алоҳида аҳамиятга эга.

Дон таркибида хилма-хил химиявий бирикмалар учрайди. Уларга оқсиллар, углеводлар, липидлар, витаминлар ва турли-туман бошқа органик бирикмалар ҳамда минерал моддалар киради. Барча дон ўсимликлари химиявий таркибига кўра учта катта группага бўлинади.

Биринчи группага крахмалга бой бўлган ўсимликлар киради. Бугдой уларнинг энг асосий вакилидир. 1-жадвалдан маълум бўлишича, бугдой таркибида 70% углеводлар, шу жумладан, крахмал, шакарлар, гемицеллюлоза ва бошқалар учрайди. Шунингдек, бугдой таркибида 12—14% оқсил, 2% мойлар, 2% га яқин минерал элементлар (кул) бўлади.

Баъзи бир крахмалга бой донли ўсимликлар бугдойдан фарқ қилади. Масалан, маккажўхорининг айрим навлари таркибида 15% мой бўлади. Кейинги йилларда мамлакатимизда ҳам маккажўхорининг бундай навлари кўплаб майдонларга экилмоқда ва улар донидан қимматбаҳо маккажўхори мойи тайёрланмоқда.

Иккинчи группага мансуб дон ўсимликларида оқсил моддалар кўп бўлади. Булар асосан дуккакли-дон ўсимликлари бўлиб, соя, нўхат ва ловияни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

33- жадвалдан маълум бўлишича, соя донида 39% гача оқсил тўпланар экан. Ўзбекистонда экиб ўстириладиган навлари донида 50% гача оқсил тўплаш хусусиятига эга. Шу билан бирга соя донида кўп миқдорда мой ҳам тўпланади.

Дон ўсимликларининг учинчи группасини ташкил қилувчи экинлар донида кўп миқдорда ёғ тўплайди. Ўсимликнинг турига қараб ёғ миқдори 45—60% бўлади. Бу группага мансуб ўсимликларнинг муҳим вакилларидан бири кунгабоқардир. Кейинги йилларда мамлакатимизда кунгабоқарнинг мойга

33-жадвал

Дон ўсимликлар донининг ўртача химиявий таркиби (%)

(В. Л Кретович маълумоти)

Ўсимликлар	Сув	Оқсил	Ёғ	Углеводлар	Целлюлоза	Кул
Қаттиқ бугдой	14,0	12,0	1,7	68,7	2,0	1,6
Юмшоқ бугдой	14,0	13,8	1,8	66,6	2,1	1,7
Арпа	14,0	10,5	2,1	66,4	4,5	2,5
Маккажўхори	14,0	10,0	4,9	67,9	2,2	1,3
Шоли	12,0	7,3	2,0	63,8	10,4	5,2
Нўхат	14,0	23,0	1,2	54,1	4,7	2,4
Ловия	14,0	22,0	1,7	53,8	3,6	3,3
Соя	10,0	39,0	17,3	26,0	4,5	5,5
Кунгабоқар	12,0	16,0	3,4	30,0	2,0	5,5

бой бўлган кўпгина навлари яратилди. Қуйида дон таркибида учрайдиган химиявий бирикмалар билан батафсил танишамиз.

Оқсиллар. Дон ва дуккакли-дон ўсимликлари таркибидаги оқсил миқдори ҳар хил бўлади. У буғдойда 3,2% дан 25,4% гача (ўртача 13,5%), маккажўхорида 4,0—23,6%, шолида 5,4—10,4, нўхатда 20,4—35,7%, ловияда 17,0 -32% ни ташкил этади.

Дон таркибидаги оқсилларнинг бундай ўзгарувчанлиги ўсимликларнинг навига, агротехника шароитига ва бошқа факторларга боғлиқ. Масалан, қаттиқ буғдой навлари донида юмшоқ буғдой навларидагига қараганда оқсил анча бўлади. Ўсиш шароити, яъни жойнинг географик таъсири ҳам катта. Жанубий районларда ўстириладиган ўсимликлар донида шимолий районларда ўстириладиган ўсимликларникига қараганда анча кўп оқсил тўпланади.

Юқорида айтиб ўтилганидек, дон ўсимликларининг бир қисми, яъни дуккакли ўсимликлар оқсилга бой махсус группага ажратилган. Дуккакли-дон ўсимликлари донида бошоқли ўсимликларникига қараганда 2—3 баравар кўп оқсил бўлади. Дуккакли ўсимликлар донининг биологик қиммати бошқа ўсимликларникига нисбатан анча юқори. Агар сутнинг биологик қиммати 100 деб олинса, дуккакли ўсимликларники 75—85 га тенг бўлади. Баъзи олимларнинг кўрсатишича, сут билан соянинг биологик қиммати бир-бирига тенг экан. Шу сабабли донида кўп миқдорда оқсил бўлган дуккакли ўсимликлардан ҳозирги вақтда озиқ-овқат саноатида ва айниқса чорвачиликда оқсил манбаи сифатида кенг фойдаланилади. Масалан, люпин ўсимлиги донида 61% гача оқсил тўпланиши аниқланган. Соянинг республикамиз шароитида яратилган «Дўстлик», «Ўзбекистон» навлари донида 50—55% гача оқсил тўплаш хусусиятига эга эканлиги аниқланган.

Дуккакли ўсимликлар уруғида айниқса глобулинлар ва альбуминлар кўп тўпланади. Глютелинлар эса жуда кам миқдорда учрайди, проламинлар умуман топилмаган. Улардан оқсилларнинг ҳар хил группасига мансуб бўлган айрим оқсиллар тоза ҳолда ажратиб олинган. Буларга нўхат донидан олинган сувда эрувчи легумелин, кучсиз тузли эритмаларда эрувчи легумен ва вицилин, ловия уруғидан олинган тузли эритмаларда эрувчи фазеолинларни мисол қилиб кўрсатиш мумкин.

Айрим дуккакли ўсимликлар донидан заҳарли оқсиллар ҳам топилган. Соя донида соин деган оқсил бўлиб, у ўсишни тўхтатиш (ингибиторлик) хусусиятига эга. Соин қон эритроцитлари агглютинацияга учрашини (бир-бирига ёпишишини) кучайтиради. Унинг бу хусусияти қиздириш йўли билан йўқотилади. Кўпчилик дуккакли ўсимликлар донида протеолитик ферментларнинг ингибиторлари ҳисобланган оқсиллар учрайди. Бундай оқсиллар айниқса соя, нўхат ва мош таркибида кўпроқ бўлади. 35- жадвалда дуккакли ўсимликлар таркибида учрайдиган оқсилларнинг аминокислотали таркиби келтирилган. Дук-

34-жадвал

Дон ўсимликлари оқсилининг фракцион таркиби (%)

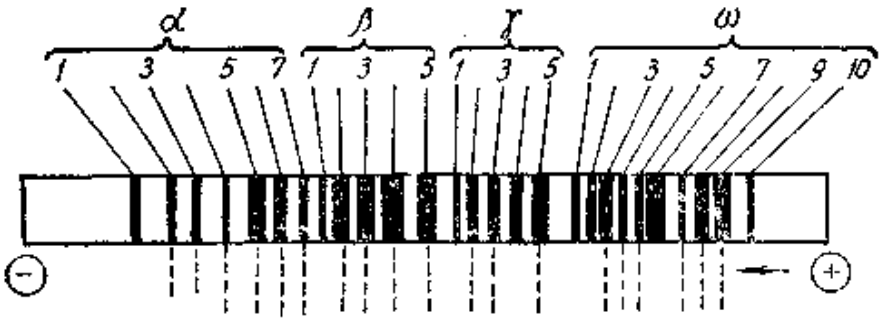
Оқсил фракциялари	Бугдой	Маккажухори	Шоли	Нўхат	Соя
Альбуминлар	2,0	17,9	10,57	9,6	7,5
Глобулинлар	5,0	13,3	8,14	85,7	65,5
Проламинлар	35,0	33,9	4,64	—	—
Глютенинлар	40,5	22,9	52,80	4,8	15,0

какли ўсимликлар донининг аминокислотали таркиби навлар ўртасида қисман фарқ қилса-да, бироқ жуда кўп умумийликка эга. Аввало бу оқсиллар таркибида зарурий аминокислоталар кўплигини таъкидлаш керак. Масалан, энг муҳим зарурий аминокислота ҳисобланган лизин миқдори 5,2—8,2% га тенг. Дон таркибида лейцин, изолейцин, валин, треонин ва фенилаланин аминокислоталари ҳам кўп бўлади. Айниқса аспарагин ва глютамин кислота кўп. Таркибида олтингугурт тутувчи аминокислоталар, хусусан, цистин ва метионинлар бирмунча кам бўлади. Таркибида зарурий аминокислоталар кўп бўлган дуккакли ўсимликлар оқсили озиқ-овқат маҳсулотлари тайёрлашда кўп ишлатилади.

Бошоқли ўсимликлар донидан ҳар хил группага мансуб бўлган оқсиллар топилган. Айниқса, улардан спиртда эрийдиган оқсиллар-проламинлар яхши ўрганилган. Уларнинг ўзига хос хусусиятлари шундан иборатки, таркибида глютамин кислота (46% гача) ва пролин (17% гача) аминокислоталари кўп бўлади. Проламинлар бир қанча оқсиллар аралашмаси бўлиб, турли усулларни қўллаш йўли билан улардан айрим оқсиллар ажратиб олинган. Бугдой ва жавдар донида учрайдиган проламинлардан — глиадин, арпадаги — гордеин, сулидаги — авенин, маккажўхоридаги — зеин шулар жумласидандир. Шоли донида проламинлар бирмунча кам бўлади.

Бугдой донидаги умумий оқсилнинг 20—40% ни глиадинлар ташкил қилади. Маккажўхори донидаги зеин умумий оқсилнинг 50% ни, сулидаги авенин эса 20—30% ни ташкил қилади. Бошоқли ўсимликлардаги проламинларнинг физик ва химиявий хоссалари жуда яхши ўрганилган. Бошоқли ўсимликлар дони таркибида кўп учрайдиган оқсиллардан яна бири кучсиз ишқорий эритмаларда эрийдиган глютелинлардир. Бугдойдан олинадиган глютенин, шоли донидан олинадиган орезнин буларга мисол бўлади (68- расм).

Орезнининг шоли донидаги миқдори шоли навларига боғлиқ. Масалан, СССРда кўп экиладиган Краснодар нави донида унинг миқдори 74,3% га етади.



68-расм. Бугдой глиадининг стандарт электрофоретик спектри (В. Г. Когарев бўйича).

Бошоқли ўсимликлар донида альбуминлар ва глобулинлар проламинларга қараганда кам бўлади. Альбуминларнинг бугдойдаги концентрацияси, одатда, умумий оқсилнинг 5—15% ни ташкил этади. Бундан, жавдар донн истисно бўлиб, унинг таркибида 35% гача альбуминлар учрайди. Глобулинлар барча бошоқли ўсимликларда альбуминларга қараганда кўпроқ бўлади.

Юқорида кўриб ўтилган оқсил группалари аминокислотали таркиби бўйича бир-биридан фарқ қилади. Проламинларда ва глютелинларда асосан глютамин кислота ва пролин аминокислоталари кўп учрайди. Лекин бу оқсиллар таркибида зарурий аминокислоталар ва хусусан лизин, триптофан кам бўлади. Аксинча, альбуминлар ва глобулинлар зарурий аминокислоталарга бой бўлиб, уларда лизин ва триптофан аминокислоталари проламинларга қараганда 8—10 марта кўп бўлади.

Шоли оқсиллари таркибида барча зарурий аминокислоталар бўлади. Бироқ шолининг ўсиш жойига ва навига қараб, уларнинг миқдори ўзгариб туради. Ўрта Осиё ва Узоқ Шарқ зоналарида етиштирилган шоли донн таркибидаги зарурий аминокислоталар миқдори анча юқори бўлади. Демак, шоли оқсиллари бугдой оқсилларидан фарқ қилиб, зарурий аминокислоталарга бой бўлади.

Б. П. Плешков маълумотига кўра, ҳар хил ўсимликлар донидаги оқсилларнинг аминокислотали таркиби ҳар хил бўлар экан. Агар арпа, бугдой, шоли донн оқсиллари таркибида зарурий аминокислоталар етарли даражада бўлса, маккажўхори оқсилларида бу аминокислоталар жуда кам бўлади. Бу эса маккажўхори оқсилнинг биологик қийматини анча пасайтириб юборади.

Кейинги йилларда маккажўхори оқсилнинг аминокислотали таркибини генетика асосида яхшилаш бўйича анча иш қилинди. 1963 йилда Нельсон ва Мертц (АҚШ) муҳим ирсий ўзгарувчанликнинг биохимиявий эффектини кашф этдилар. Ана шунга асосланиб, улар 2 та мутант: Опейк-2 ва Флоури-2 линияларини ажратиб олишга муваффақ бўлдилар. Бу мутант линияларга мансуб ўсимликлар донининг эндоспермаси таркибида чуқур ўзгаришлар содир бўлади. Опейк-2 гени дон таркибидаги умумий оқсил миқдорини ўзгартирмайди. Аммо лизин

аминокислотасини кам тутувчи зеин фракцияси ўрнига, лизинга бой бўлган альбумин, глобулин ва глютенин оқсил фракцияларини кўпайтиради. Флоури-2 гени эса дон таркибидаги метионин аминокислотасининг миқдорини оширади. Ҳозирги вақтда деярли барча мамлакатларда маккажўхорининг ҳар иккала мутант линиясидан фойдаланиб, лизинга бой навлари яратилган.

Бошоқли ва дуккакли ўсимликлар донининг ҳар хил қисмида оқсиллар миқдори турлича бўлади. Эндосперм, алейрон қобиқ, дон мағзи ва қобиғи таркибида учрайдиган оқсиллар миқдори ва сифати бўйича бир-биридан анча фарқ қилади. Оқсил моддаларнинг асосий қисми алейрон қобиғида тўпланган бўлади. Дон мағзи ҳам оқсилларга бой бўлади. Эндоспермида эса бошқа қисмлардагига қараганда анча кам бўлади.

Дон эндосперминнинг асосий қисмини крахмал ташкил этади. Дон мағзида оқсилларнинг миқдори тахминан 45% гача етади. Бу оқсиллар химиявий табиати, таркиби ва озиқлик қиймати бўйича эндоспермдаги оқсиллардан кескин фарқ қиладилар.

Буғдой донининг асосий оқсили — проламин ва глютелиндир. Улар умумий оқсилнинг 75% ни ташкил этади. Клейковинаси (елимсиак, ёпишқоқ моддаси)нинг асосий қисмини ҳам ана шу оқсиллар ташкил этади.

Клейковина. Кўпчилик маданий ва ёввойи бошоқли ўсимликлар дони таркибида клейковина бўлиши уларга хос хусусиятдир. Уни 1745 йилда Беккари кашф этган. Ўтган шу давр ичида клейковина ҳар томонлама ўрганилмоқда. Бироқ ҳозиргача ҳам унинг кўп хусусиятлари аниқ эмас.

35-жадвал

Дуккакли ўсимликлар умумий оқсилининг аминокислотали таркиби
(Е. Д. Казаков ва В. Л. Кретович маълумоти)

Аминокислоталар	Нўхат	Соя	Ловия	Хашаки дуккакли ўсимликлар
Цистин	1,80	1,39	3,12	1,39
Аргинин	8,35	8,73	7,27	8,51
Гистидин	2,68	3,03	3,16	3,75
Лизин	5,85	5,22	5,65	8,26
Лейцин	9,00	8,45	8,10	9,00
Изолецитин	4,54	5,10	5,00	5,68
Валин	3,87	5,63	4,86	4,62
Метионин	1,22	1,64	1,3	0,90
Фенилаланин	4,33	5,21	6,13	2,41
Триптофан	1,31	1,65	1,83	1,82
Аланин	3,67	4,47	4,9	4,74
Глицин	5,38	4,36	4,14	8,32
Серин	4,57	4,98	6,2	7,94
Аспарагин кислота	10,76	9,54	12,8	8,29
Глютамин кислота	16,51	17,53	15,25	8,15
Пролин	3,7	4,81	4,71	1,49
Тирозин	3,15	3,08	3,40	3,00

Клейковина ўрта ҳисобда 65% сув ва 30% оқсилдан иборат бўлади. Унинг таркибида оқсиллардан ташқари, яна бошқа моддалар ҳам бўлади. Булар углеводлар (10—15%), липидлар (2—8%) ва кул элементлари (0,5—2%) дир.

Клейковина оқсили мураккаб комплексдан иборат бўлиб, 2 хил оқсил фракциясидан, яъни глиадин (проламинлар) ва глютенин (глютелинлар)дан иборат. Клейковинанинг аҳамияти шундан иборатки, у хамирнинг стилишини (кўпчишини) таъминлайди. Хамирга қўшилган ачитқи замбуруғларининг (хамиртурушнинг) фаолияти туфайли карбонат ангидрид гази ажралиб чиқади ва клейковинани чўзади. Натижада хамирнинг ҳажми катталашади ва у кўпчийди. Ун таркибида клейковина қанча кўп бўлса, унинг сифати шунча юқори бўлади.

Буғдой донининг кучи таркибидаги клейковинанинг хусусиятларига боғлиқ. Бу жиҳатдан юмшоқ буғдой навлари уч группага: кучли, ўртача кучли ва кучсиз буғдойга бўлинади. Кучли буғдой таркибида камида 14% оқсил (қуруқ модда ҳисобида) ва 28% клейковина; ўртача кучли буғдой таркибида камида— 11% оқсил, 25% клейковина бўлиши керак. Кучсиз буғдой таркибида, одатда, оқсил бирмунча кам (8—10% атрофида), 20% клейковина бўлади. Баъзан кучсиз буғдой таркибида оқсил кўп бўлиши мумкин, лекин сифати унча яхши бўлмаганлиги учун буғдойнинг кучига таъсир қилмайди. Кучсиз буғдой унидан сифатли нон ёпилмайди. Шунинг учун унга кучли буғдой унини аралаштириб, сўнгра ишлатилади.

Қаттиқ буғдой таркибида, одатда, юмшоқ буғдойдагига қараганда оқсил кўп бўлса-да, лекин нон ёпилиш хусусиятлари анча паст бўлади. Қаттиқ буғдойлар уни асосан макарон тайёрлашда ишлатилади.

Дон ўсимликлари таркибида оқсиллардан ташқари, азот тутувчи яна бир қатор бирикмалар ҳам бўлиб, уларга эркин аминокислоталар ва уларнинг амидлари, эркин нуклеотидлар ва нуклеин кислоталар ҳамда баъзи бир табиий пептидлар киради. Масалан, глютатион трипептиди буғдой доларида 1,5—2% гача тўпланади. Буғдой донида оқсил таркибига кирмайдиган азот тутувчи бирикмалар умумий азотнинг тахминан 10% ни ташкил этади.

Углеводлар. Дон ўсимликларининг, яъни буғдой, арпа, жавдар, макажўхори, шоли ва бошқалар донининг асосий қисми углеводлардан ташкил топган. Масалан, буғдой донининг 75% углеводлардан иборат. Дон таркибида учрайдиган асосий углеводларга шакарлар, крахмал, целлюлоза, гемицеллюлоза, пентозанлар ва бошқалар киради.

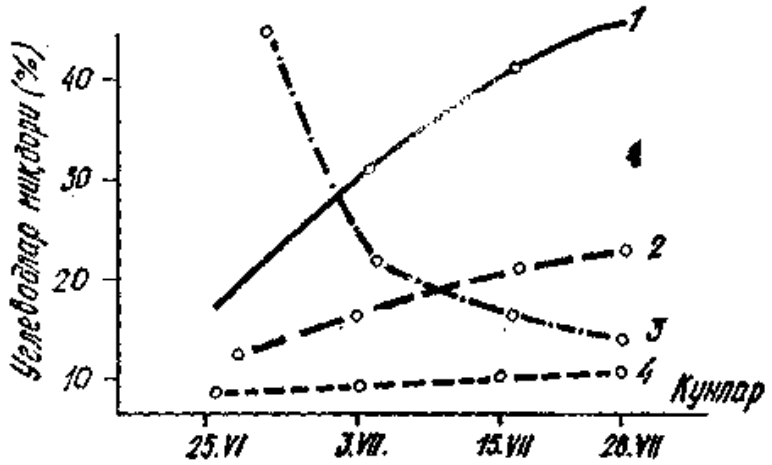
Шакарлар. Дон ўсимликлари таркибида шакарлар эркин ҳолда камдан-кам учрайди. Масалан, дон таркибидаги пентозалар кўп миқдорда пентозанлар сифатида учрайди. Пентозалар айниқса дон қобиғида, кепагида, маккажўхори сутида ва айрим доллар пўчоғида (кунгабоқар) кўп миқдорда бўлади.

Пентозанларнинг дон ўсимликларидаги миқдори ҳар хил бўлиб, Роменский маълумотига кўра, бугдой донида қуруқ моддаларга нисбатан 8,1% га тенг. Лекин улар донинг ҳар хил қисмида турлича тақсимланган бўлади. Масалан, дон эндоспермасида 2,72% ни, мағзида 9,74% ни ва алейрон қобиқ ҳамда дон қобиғида 36,65% ни ташкил этади. Пентозанларни одам организми ўзлаштира олмайди. Кўпинча улардан кондитер саноатида фойдаланилади. Айниқса маккажўхори сўтасидан кислотали гидролиз йўли билан ажратиб олинган ксилоза кўп ишлатилади.

Дон таркибида учрайдиган гексозалардан энг муҳими глюкоза ва фруктозадир. Глюкоза крахмал, целлюлоза ва бошқа жуда кўп полисахаридлар таркибида учрайди. Глюкоза ва фруктоза дон ўсимликларининг уруғи униши, дони пишиши даврида муҳим аҳамиятга эга. Тўлиқ пишиб етилган ва унмаган бугдой, жавдар, арпа донида глюкоза ва фруктоза миқдори жуда кам бўлади. Дон таркибида дисахаридлардан сахароза ва мальтоза учрайди. Унмаган қуруқ дон таркибидаги шакарларнинг асосий қисмини сахароза ташкил этади. Қуруқ дон таркибида мальтоза деярли учрамайди. Дон униши даврида у энг кўп бўлади.

Трисахаридлардан бошоқли ўсимликлар таркибида кўпинча рафиноза учрайди. Масалан, бугдой донининг мағзида қуруқ моддаларга нисбатан 4% дан 6,9% гача рафиноза учрайди.

В. Л. Кретович маълумотига кўра, дон ўсимликларининг дони мағзида кўп миқдорда шакар тўпланади. Донинг қобиғида ва алейрон қатламида шакарлар жуда кўп бўлади. Арпа донида ўртача 2—3% шакар, асосан сахароза ва бошқа олигосахаридлар бўлади. Нўхат ва ловия таркибидаги шакарлар миқдори 4% дан 7 % гача, соя да 4% дан 15% гача етади. Юқо-



69-расм. Жавдар дони етилиши даврида таркибидаги углеводларнинг ўзгариши (Е. Д. Казаков бўйича):

1 — крахмал; *2*—гемицеллюлоза; *3*— эрувчан шакарлар; *4* — целлюлоза.

рида кўрсатилганидек, улар асосан дон магизида мужассамланган бўлади. Жавдар ва буғдой донининг магзида 16—23% гача, маккажўхори донининг магзида 11% га яқин шакарлар борлиги аниқланган. Бу шакарлар сахароза, рафиноза ва қисман глюкоза ҳамда фруктозадан ташкил топган бўлади.

Дон ўсимликлари донининг магзида шакарлар кўп бўлиши, улар донинг ушшида муҳим физиологик ва биохимиявий вазифаларни бажаришидан дарак беради.

Крахмал биринчи группага мансуб бўлган дон ўсимликлари донининг асосий моддасидир. Буғдой, жавдар, сули донида крахмал миқдори 60—75% ни ташкил этади. Унинг миқдори арпада 50—60% га, маккажўхорида 60—80% га етади. Крахмал айниқса шоли донида кўп бўлади. Шоли дони (гуруч)да крахмал 86% гача тўпланади. Нўхатда ўртача 34%, ловияда 44%, сояда 3—5% крахмал бўлади.

Дон таркибидаги крахмал асосан доначалар шаклида учрайди. Уларнинг шакли ва йирик-майдалиги ўсимликлар турига қараб ҳар хил бўлади. Буғдой, жавдар ва арпа донидаги крахмал доначалари оддий тузилган, маккажўхори ва шоли донида мураккаб тузилган, яъни майда доначаларнинг бир бирига қўшилишидан ҳосил бўлган характерли қатламлардан иборат бўлади.

Маълумки, крахмал амилоза ва амилопектиндан ташкил топган. Буғдой ва маккажўхори донидаги крахмал 25% амилоза ва 75% аминопектиндан ташкил топган.

Целлюлоза. Целлюлоза ўсимликлар таркибида кўп учрайдиган полисахаридлардан бўлиб, асосан, донининг қобиғи, алейрон қатлами, ҳужайралар деворида учрайди. Дон ўсимликлари донида целлюлоза қуйидаги миқдорда учрайди. Буғдойда —3%, жавдарда —2,2%, арпада —8%, маккажўхорида —2,2%, шолида —9%, гуручда —1,2%, нўхатда —4%, сояда —3,8%, кунгабоқар пистасида —15% бўлади. Дон таркибидаги целлюлоза миқдори унинг йирик-майдалигига боғлиқ. Одатда, майда дон таркибида целлюлоза кўп бўлади.

Дон таркибидаги бошқа углеводлар. Дон ўсимликлари таркибида юқорида айтиб ўтилган асосий углеводлардан ташқари, яна бир қатор бошқа углеводлар ҳам учрайди. Булар маълум бир дон ўсимлиги учун хос бўлган углевод (гликоген) ёки дон ўсимлигида кенг тарқалган углеводлар (гемицеллюлоза, шилимшиқ моддалар) бўлиши мумкин.

Гликоген ўсимликларда кам учрайдиган полисахарид. У асосан ҳайвонлар организмига хос бўлган бирикмадир. Ўсимликлардан фақат маккажўхорининг айрим навлари донида учрайди.

Дон ўсимликлари донининг қобиғи, четки қисмларида гемицеллюлозалар кўп учрайди. Улар полифруктозидлар, пентозанлар, метилпентозанлар, полиуронидлардан ташкил топган бўлади. Буғдой ва жавдар донида 8—10% гемицеллюлоза, шу

жумладан, 5—8% пентозанлар бўлади. Гемицеллюлозалар гидролизланганда гексозалар ёки пентозаларгача парчаланади. Буғдой эндоспермасидан ажратиб олинган пентозанлар арабиноза, ксилоза, глюкоза, галактоза ва бошқалардан ташкил топган бўлади.

Буғдой ва жавдар донида айниқса полифруктозидлар кўп бўлади. Улар донинг пишиб етилишида, крахмал ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга. Масалан, буғдой ва жавдар дони пишишининг дастлабки фазаларида полифруктозидларнинг миқдори 35% гача кўпаяди. Донинг тўлиқ пишиш даври яқинлашган сари уларнинг миқдори камайиб боради ва 1,5—2% ни ташкил этади, тегишли равишда крахмал миқдори ортади.

Дон ўсимликлари дони таркибида шилимшиқ моддалар ҳам учрайди. Улар зиғир, сули, беда ва себарга донида айниқса кўп бўлади. Жавдар дони таркибида қуруқ модда ҳисобида 2,5—7,4% шилимшиқ моддалар бўлади. Улар, асосан, арабиноза, ксилоза ва бошқа моносахаридлардан ташкил топган. Улар сувда осонлик билан шишади ва фавқулодда қовушқоқ эритмалар ҳосил қилади. Жавдар донини қайта ишлашда (ун тайёрлашда) шилимшиқ моддалар катта аҳамиятга эга.

Липидлар ва ёғсимон моддалар. Дон таркибида бошқа бирикмалар билан бирга липидлар ва ёғсимон моддалар ҳам учрайди. Дон таркибидаги умумий липидларнинг 63—65% мойларга тўғри келади. Кўпгина дон ўсимликларининг донида кўп миқдорда мойлар тўпланади, шу сабабли улар мойли ўсимликлар группасини ташкил қилади. Қуйида дон ўсимликларининг дони таркибидаги мой миқдори процент ҳисобида берилган.

Ўсимликлар тури	Дон таркибидаги мой миқдори (%)
Буғдой	2
Нўхат	2
Шоли	3
Маккажўхори	3—15
Соя	20
Кунгабоқар	45

Мойлар, асосан, донинг мағзида ва алейрон қаватларида тўпланади. Буғдой, жавдар донида 14%, тариқда 23%, маккажўхорида 30% мой бўлади. Макажўхори донининг мағзи мой олинадиган ҳақиқий манба ҳисобланади. Бугдой, жавдар донининг алейрон қаватларида ёғ кўп бўлганлиги учун, улар кўпинча *мой қатлами* деб ҳам юритилади. Тариқ ва сули донида мой бирмунча кўп. Шунинг учун ҳам улардан тайёрланган ун ва оқишоқ узоқ сақланмайди ва ачиб қолиши мумкин. Бундай ҳодиса дон таркибидаги мойларнинг оксидланиши туфайли содир бўлади. Дуккакли ўсимликлар донида мой бирмунча камроқ бўлади, масалан, нўхатда 0,7—2,0% гача етади. Бироқ дуккакли ўсимликлар орасида донида жуда кўп мой тутувчи

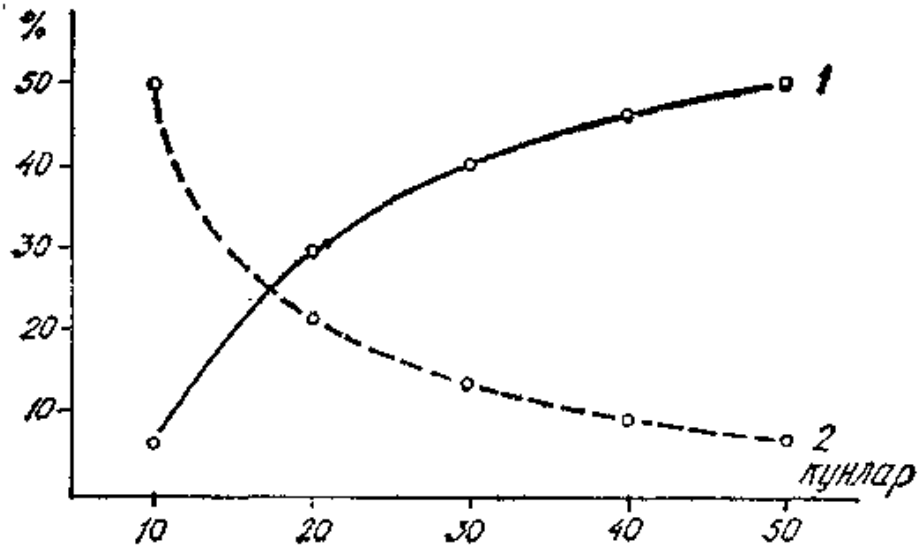
ўсимликлар ҳам бор. Соя ва ерёнғоқ донида ўрта ҳисобда 20 ва 48,9% мой борлиги аниқланган.

Дон ўсимликлари дони таркибида пальмитинат, олеинат, линоленат, линолат кислоталар учрайди. Аммо линолат ва олеинат кислоталар кўпроқ бўлиб, улар умумий мой кислоталарнинг 70 -85% ни ташкил этади. Оз бўлсада, бугдой, жавдар, арпа ва шоли донида фосфатидлар учрайди. Уларнинг миқдори ўртача 0,3 —0,6%га етади.

Доннинг ранги кўп жиҳатдан таркибидаги каротиноидларга боғлиқ. Каротиноидлардан энг муҳими каротиндир. Барча каротинлар сариғиш ёки сариқ-қизғиш рангда бўлади. Дондан тортилган сифатли унинг ранги улар таркибидаги каротиноидларга боғлиқ. Дон ўсимликларининг дони таркибида, юқорида айтиб ўтилган мойлар ва мойсимон моддалардан ташқари, яна мумлар, стероллар, гликолипидлар ва бошқа баъзи пигментлар ҳам учрайди.

Витаминлар. Дон ва дуккакли-дон ўсимликларининг озиқлик қийматини ифодалайдиган кўрсаткичлардан бири улар таркибидаги витаминларнинг миқдоридир. Дон ўсимликлари кўпчилик витаминларнинг асосий манбаи ҳисобланади.

B_1 витамин бугдой ва шоли кепагида, гуруч, бугдой ва жавдар донининг мағзида ва алейрон қаватида кўп миқдорда бўлади. Гуручни оқлаш вақтида ҳамда бугдойдан сифатли ун тортишда дон мағзи ва алейрон қавати қисман йўқотилади, шунинг учун ҳам оқланган гуруч ва сифатли ун таркибида витаминлар миқдори камайиб кетади. Одатда, кундалик истеъмол қилинадиган ун ва гуручли озиқ-овқатлар B_1 витаминга бўлган талабни тўла қондириши мумкин. B_1 витамин дон ўсимликлари дони таркибида қуйидаги миқдорда (1 граммда мг ҳисобида):



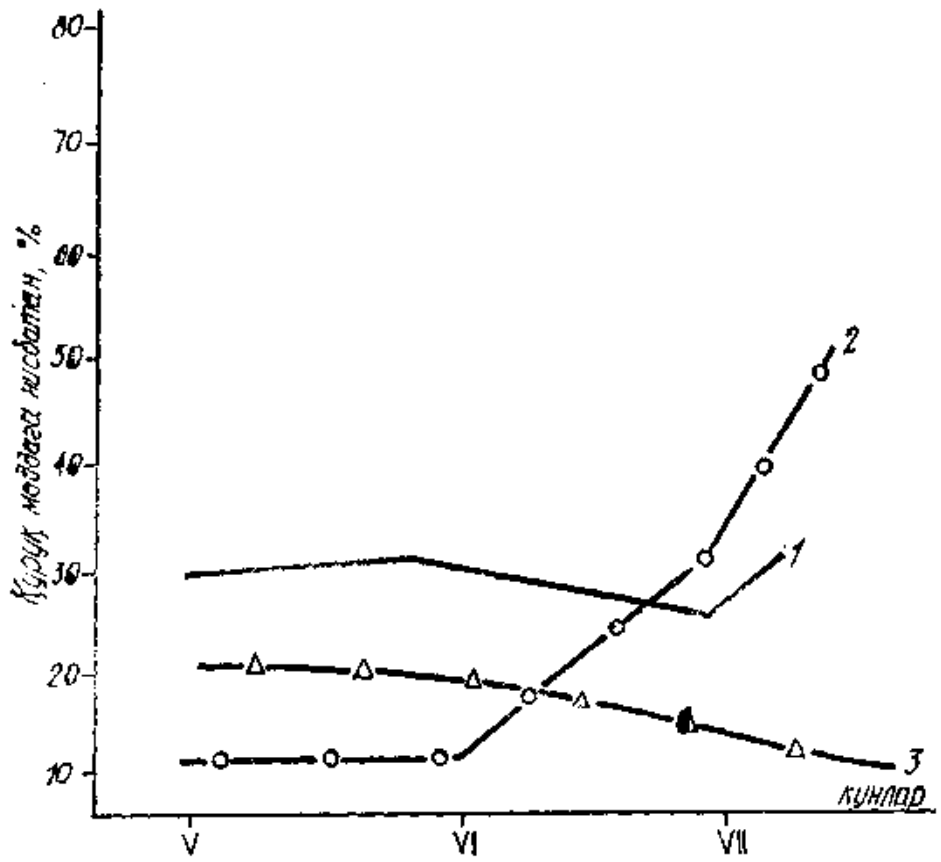
70-расм. Кунгабоқар дони таркибидаги крахмал ва мойларнинг ўзгариши:

1 — мойлар; *2* — крахмал.

тўпланади. Сугориладиган ерларда етиштириладиган мевалар таркибида қуруқ моддалар ва шакарлар камроқ бўлади.

Қишлоқ хўжалигида кенг миқёсда қўлланилаётган хилма-хил фитогормонлар, пестицидлар, минерал ўғитлар ҳам меваларнинг таъми ва хушбўйлигига таъсир кўрсатади. Шунинг учун уларнинг бу хусуснятлари айниб кетмаслиги учун минерал ўғитлардан тўғри фойдаланиш керак. Юқори нормада берилган азотли ўғитлар меваларнинг етилишини кечиктириб юборади, калийли ўғитлар эса мазасига ва хушбўйлигига ижобий таъсир кўрсатади.

Фитогормонлар ва фунгицидлар меваларнинг рангига таъсир қилади. Олма дарахтларига 2,4,5—ТП (трихлорфеноксиацетат кислота) пуркалганда, меваларнинг ранги чиройли бўлиши кузатилган. Фунгицидлардан ортофалтан ва манкоцеб таъсирида антоцианлар синтезланиши тезлашади, бироқ меваларнинг пишиш вақти узайиб кетади.



72-расм. Пишаётган ўрик таркибидаги углеводларнинг ўзгариши:

1 — моносахаридлар; *2* — сахароза; *3* — полисахаридлар.

XVI боб. САБЗАВОТЛАР БИОХИМИЯСИ

Сабзавотлар инсон учун зарур бўлган муҳим озиқ-овқат маҳсулоти ҳисобланади. Чунки улар витаминлар, органик кислоталар, минерал тузлар, хушбўй моддалар ва бошқа яна бир қатор химиявий моддалар манбаи ҳисобланади. Шу билан бирга улар таркибида қисман оқсиллар ва углеводлар ҳам учрайди. Баъзи сабзавотлар таркибида микроорганизмларнинг ўсишини тўхтатадиган антибиотик моддалар ҳам бор.

Турли хил сабзавотлар серсувлиги билан бир-биридан фарқ қилади. Масалан, картошкада сув умумий вазнининг 75% ни, бодрингда 95% ни ташкил этади. Қолган қисми, яъни 25% дан 5% гача қисми улар таркибидаги қуруқ моддаларга тўғри келади. Қуруқ моддаларнинг асосий қисмини углеводлар ташкил этади, қолган қисми эса оқсиллар, пектин моддалар, витаминлар, органик кислоталардан иборат. Сабзавотлар пишиб етилиши даражасига қараб, таркибидаги қуруқ моддалар миқдори ҳар хил бўлади. Яхши пишиб етилган сабзавотларда хомларидагига қараганда кўпроқ бўлади. Эртапишар навларда кечки

39- жадвал

Сабзавотларнинг ўртача химиявий таркиби
(% ҳисобида. С. Гребенский маълумоти)

Усимликлар номи	Сув	Оқсил	Ёғ	Целлюлоза	Шакарлар	Умумий углеводлар	Органик кислоталар	Кул моддалар
Лавлаги	87,6	1,6	0,1	0,9	6,3	9,6	0,47	1,0
Карам	92,2	1,4	0,2	1,0	3,5	5,3	0,20	0,75
Сабзи	88,2	1,2	0,3	1,1	7,5	9,3	0,10	1,02
Бодринг	96,1	0,7	0,1	0,5	1,8	2,7	—	0,44
Помидор	94,1	1,0	0,3	0,6	3,4	4,0	0,4	0,57
Картошка	77,8	2,0	0,1	0,4	0,9	19,1	0,20	0,0
Редиска	93,6	1,2	0,1	0,7	3,4	4,2	—	1,5

навлардагига қараганда кам бўлади. Сабзавотларнинг химиявий таркиби навига, иқлим ва тупроқ шароитига қараб бирмунча ўзгарувчан бўлади. 36-жадвалда баъзи сабзавотларнинг ўртача химиявий таркиби берилган.

Углеводлар. Сабзавотлар таркибидаги химиявий моддаларнинг энг кўп миқдори углеводларга тўғри келади. Уларнинг мазаси, консистенцияси (юмшоқ-қаттиқлик даражаси) ва бошқа бир қатор хусусиятлари таркибидаги углеводларнинг миқдори ва ўзгаришига боғлиқ. Ҳар хил сабзавотлар таркибидаги эрувчан углеводларнинг миқдори турлича, чучонча, лавлаги, сабзи, пиёз ва бошқа баъзи сабзавотларда сахароза 3,4—6,3% ни ташкил этади. Сабзавотлар таркибида эрувчан углеводларнинг таркиби ҳам ҳар хил бўлади. Карам, помидор, бақлажонда фруктоза ва глюкоза, лавлагида сахароза кўп бўлади. Сабзавотлар таркибида крахмал, целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектин моддалар ҳам учрайди. Целлюлоза фақат ўсимликлар ҳужайрасига хос бўлган пектин-целлюляр қобиқ ҳосил қилишда иштирок этади. Целлюлоза карам ва сабзида 1,0% ни, помидорда 0,9% ни ва пиёзда 0,8% ни ташкил этади. Сабзавотлар таркибида целлюлоза кўп бўлса, уларнинг сифати пасайиб кетади.

Кўп сабзавотлар пишиши даврида таркибидаги крахмал миқдори камайиб боради. Масалан, карамда 0,4—0,5%, помидорда 0,1—0,2% крахмал бор, сабзи ва бодрингда умуман бўлмайди. Аммо картошка бундан истисно. Таркибида крахмал кўп бўлиши жиҳатдан картошка бошқа сабзавотлардан тубдан фарқ қилади. Унинг таркибидаги крахмал миқдори ўртача 17,7% ни ташкил этади. Лекин навига, иқлим ва тупроқ шароитига қараб, таркибидаги крахмал миқдори ўзгариб туради. Эртапишар навлар таркибида ўрта ва кечпишар навлардагига қараганда бирмунча кам бўлади. Картошканинг турли қисмларида крахмал бир текисда тарқалган эмас. Кўзчалари кўп бўлган юқори қисмида пастки қисмидаги тўқималардагига қараганда 2—5% кам бўлади. Пўчоғида ҳам, одатда, жуда оз учрайди. Картошканинг йирик-майдалигига қараб ҳам крахмал миқдори ўзгариб туради.

Сабзавотлар пишиши даврида ва уларни қайта ишлаш ҳамда сақлаш вақтида пектин моддаларнинг аҳамияти катта. Пектин моддалар айниқса қанд лавлаги, сабзи ва помидорда кўп бўлади. Қанд лавлаги ва сабзида улар 2—2,5% ни ташкил этади.

Азотли бирикмалар. Кўп сабзавотлар таркибида азотли бирикмалар ўртача 1—2% ни ташкил этади. Буларнинг асосий қисми оқсилларга тўғри келади. Қамроқ қисми эса эркин аминокислоталар ва амидлардан иборат. Азотли бирикмаларнинг жуда кам қисми нуклеин кислоталар, глюкозидларга, таркибида азот тутувчи витаминларга тўғри келади. Умуман, сабзавотлар таркибида запас оқсиллар унча кўп эмас. Аммо

гектар ҳисобига олинадиган ҳосилдаги оқсил миқдори анча юқори бўлади Масалан, ўрта ҳисобда гектаридан 150—200 ц дан картошка ҳосили олинса, унинг таркибидаги оқсил 300—400 кг ни ташкил этади. Ваҳоланки, гектаридан 20—25 ц дон олинганда ҳам, таркибида 300—375 кг оқсил бўлиши аниқланган.

Бинобарин, картошка кам оқсилли сабзавот ҳисобланса-да, аммо гектар бошига тўпланадиган оқсил бўйича донли ўсимликлардан қолишмас экан. Картошка таркибидаги оқсиллар, асосан ,кучсиз эритмаларда эрувчан оқсиллар, яъни глобулинлар бўлиб, улар *туберинлар* деб аталади. Бу оқсиллар умумий оқсилнинг 70—80% ни ташкил этади. 20—30% эса ишқорларда эрувчан оқсиллардир. Картошкада спирт ёки сувда эрийдиган оқсиллар топилмаган. Бошқа сабзавотлар таркибида оқсил миқдори унча кўп эмас, масалан, гулкарамда 2,5%, сабзида 1,5% ва помидорда 0,6% ни ташкил этади. Сабзавотлар оқсили таркибида барча зарурий аминокислоталар бор. Бу жиҳатдан улар инсон озиқ-овқати таркибидаги оқсил балансида муҳим аҳамиятга эга бўлиши мумкин. Чунки картошка бошқа сабзавотларга қараганда кўп истеъмол қилинади. Картошка оқсили таркибида қуйидаги миқдорда зарурий аминокислоталар учрайди (100 г оқсилда грамм ҳисобида): лизин —9,5; метионин —1,7; фенилаланин —7,7; триптофан —2,4; треонин —4,5; валин —2,8; лейцин + изолейцин —11,7.

Сабзавотлар таркибидаги нуклеин кислоталар азотли бирикмаларнинг жуда кам қисмини ташкил этса-да, лекин моддалар алмашинуви процессларида уларнинг аҳамияти жуда катта. Ҳар хил сабзавотлар таркибида нуклеин кислоталар миқдори турлича бўлади. Ҳатто бир хил сабзавотларнинг турли қисмларидаги тўқималарнинг нуклеин кислоталари ҳам бир-биридан фарқ қилади. Чунончи, паренхима ва меристема тўқималаридаги нуклеин кислоталар миқдор жиҳатдан бир-биридан бирмунча фарқ қилади. Буни қуйидаги жадвалдан яққол кўриш мумкин.

40-жадвал

Баъзи сабзавотлар таркибидаги нуклеин кислоталар миқдори

(1 г қуруқ моддага нисбатан мг ҳисобида. Л. Метлицкий маълумоти, 1970)

Сабзавотлар	Меристема тўқимаси			Паренхима тўқимаси		
	РНК	ДНК	жами	РНК	ДНК	жами
Картошка	0,180	181	361	37	34	71
Сарымсоқ	3677	1220	4897	59	88	147
Пиёз	3917	1603	5530	327	128	455

Л. Метлицкий маълумотига кўра, бир хил сабзавотларнинг ҳар хил навларидаги нуклеин кислоталар миқдори ҳам ўзгариб туради. Чунончи, пиёзнинг Спасск нави таркибидаги нуклеин кислоталарнинг умумий миқдори 1 г қуруқ моддага нисбатан 2,503 мг ни ташкил этса, Грибовск навида бу кўрсаткич 3,809 мг га тенг. Шу билан бирга, сабзавотлар таркибида нуклеин кислоталар ҳосил бўлишида иштирок этадиган бирламчи моддалар, нуклеозидларнинг ди- ва трифосфатлари ҳам топилган.

Витаминлар. Сабзавотлар таркибида деярли барча витаминлар учрайди. Кобаламин ва кальциферол витаминлари бундан мустасно. Кўпчилик сабзавотларда С ва А витаминлар кўп миқдорда учрайди. Қуйидаги жадвалда баъзи сабзавотлар таркибидаги аскорбин кислота (С витамин) ва каротин (А витамин)нинг ўртача миқдори берилган.

41-жадвал

Баъзи сабзавотлар таркибидаги С ва А витаминларининг ўртача миқдори
(мг% ҳисобида)

Сабзавотлар	С	А	Сабзавотлар	С	А
Бақлажон	23	0,5—0,3	Укроп	150	5—10
Гулкарам	70	0,5—1,6	Саримсоқ	20	1—2
Оқбош карам	30	0,02	Сабзи	5	
Кўк пиёз	60	6,0	Редиска	20	
Қизил қалампир	250	10	Шолғом	20	
Петрушка	150	10	Турп	25	

С витамин айниқса қалампирда кўп бўлади. Агар кўк қалампирда ўрта ҳисобда 100 мг% бўлса, қизил қалампирда у икки баравар ортиб кетади. Ундан ташқари, С витамин петрушка, укропда ҳам анча кўп бўлади. Сабзавотларни узоқ сақлаш ёки консервалаш процессларида таркибидаги С витамин камайиб кетиши мумкин. Агар сабзавотлар совуқ хоналарда сақланса ёки консервалаш вақтида стериллаш процесси оксидловчи ферментларни инактивацияга учратадиган бирмунча юқори (130°) температурада ўтказилса, С витамин миқдори ўзгармаслиги аниқланган.

Ўсимликлар таркибида А витамин бевосита учрамайди, аммо унинг хусусиятига эга бўлган ва химиявий тузилиши унга яқин ҳисобланган каротин кўп бўлади. Каротинга бой ҳисобланган сабзавотлардан бири сабзи. Сабзининг турли навларида каротин миқдори турлича. Масалан, қизил сабзида сариқ сабзидагига қараганда каротин кўп бўлади. Сабзининг ўзак қисми

қанча кам бўлса, таркибидаги каротин миқдори шунча кўп бўлади. Узоқ вақт сақланган сабзи таркибидаги каротин миқдори унчалик ўзгармайди. Юқорида баён этилган витаминлардан ташқари, сабзавотлар таркибида яна B_1, B_2, E, PP, витаминлар, фолат, пантотенат кислоталар ва инозит учрайди.

Органик кислоталар. Сабзавотларнинг таъми кўпинча улар таркибидаги кислоталарга боғлиқ бўлади. Улар таркибида хилма-хил, чунончи, малат, цитрат, оксалат, ацетат, сукцинат ва ҳоказо кислоталар учрайди. Булар ичида энг кўп учрайдигани малат кислотадир. Кислотага бой бўлган сабзавотлардан бири шовул бўлиб, унинг таркибидаги кислота 2—1,5% ни ташкил этади. Бу ўсимликда, айниқса, оксалат кислота кўп бўлади. Картошка ва карамдаги органик кислоталар миқдори 0,2—0,5% га яқин бўлиб, уларнинг кўп қисмини малат ва цитрат кислоталар ташкил этади. Кўк пиёз таркибида учрайдиган органик кислоталарнинг асосий қисми сукцинат ва малат кислотага тўғри келади; пиёздаги умумий миқдори 0,1—0,2% дан ошмайди.

Сабзавотлар таркибидаги бошқа химиявий бирикмалар. Сабзавотлар таркибида юқорида айтилган моддалардан ташқари, жуда кам миқдорда бўлса-да, липидлар, фенол бирикмалар, эфир мойлар, рангли моддалар, гликозидлар ва шунга ўхшаш бошқа бирикмалар ҳам учрайди . Уларнинг хушбўй ҳиди ва таъми кўп жиҳатдан таркибидаги эфир мойлар ва бошқа бирикмаларга боғлиқ бўлади. Пиёз, саримсоқ, турп таркибида эфир мойлар бирмунча кўп бўлади. Улар сабзавотларга фақат ҳид ва таъм бериб қолмай, балки антибиотик хусусиятга ҳам эга. Шунинг учун эфир мойларга бой бўлган доривор ва хушбўй ўсимликлар фақат озиқ-овқатга эмас, балки микроорганизмларнинг ривожланишини тўхтатиш мақсадида ҳам ишлатилади.

Сабзавотларнинг ранги кўп жиҳатдан улар таркибидаги антоциан моддаларга боғлиқ. Антоцианлар сабзавотлар таркибидаги кислоталар миқдорига ва pH нинг қийматига қараб

42- жадвал

Пиёз ва саримсоқ тўқималаридаги эфир мойлар миқдори

(мг% ҳисобида)

Тўқималар	Пиёз навлари		Саримсоқ навлари	
	Москва	Сиасск	Грибовск	Тезпишар
Серэт пўсти	10	20	19	111
Пастки қисми	18	23	27	94
Учки қисми	19	29	29	132

ҳар хил рангда бўлади. Маълумки, сабзавотларнинг яшил ранги улар таркибидаги хлорофилл пигментига боғлиқ. Хлорофилл кўп бўлганлиги учун кўпинча бошқа пигментлар намоён бўлмайди.

Пишган помидор таркибида ҳар хил каротиноидлар учрасада, бироқ уларнинг қизил ранги асосан ликопин пигментига боғлиқ бўлади. Помидор пишиш даврида ликопин миқдори 35 марта ортади.

Каротиноидлар, айниқса, қалампирда кўп учрайди. Л. Метлицкий маълумотига кўра, қалампирдан каротин, капсантин, капсорубин, криптоксантин ва бошқа яна бир қатор каротиноидлар топилган. Булардан энг кўп учрайдигани капсантин бўлиб, қалампирнинг рангини асосан ана шу пигмент ифодалайди. Қизил қалампирдаги каротиноидлар миқдори кўк қалампирдагига нисбатан 35 марта ортиқ бўлади.

Сабзавотлар таркибида аччиқ таъмли бир қатор гликозидлар борлиги аниқланган. Чунончи, картошкадан салонин, қалампирдан капсалицин, ерқалампирдан синиргин, турпдан сульфорафен гликозидлари топилган.

Минерал элементлар. Сабзавотлар таркибида минерал элементлар ёки кул моддалар жуда кам миқдорда бўлиб, улар ҳўл массасининг 0,2—0,8% ни ташкил этади. Бодринг, карам, исмалоқ каби сабзавотлар минерал моддаларга бой бўлади. Аммо улар таркибидаги айрим минерал элементлар миқдор жиҳатдан бир-биридан анча фарқ қилади.

Сабзавотлар таркибидаги кул моддаларнинг 50% га яқини калий элементига тўғри келади. Масалан, бодринг ва картошкадаги умумий кул моддасининг миқдори 1% га яқин бўлган бир вақтда, калий миқдори тегишли равишда 0,5% ва 0,57% га тенг бўлади. Сабзавотлар таркибида организм учун зарур бўлган кальций, фосфор, магний, темир, хлор каби минерал элементлар ҳам анча кўп бўлади. Шу билан бирга турли микроэлементлар ҳам учрайди.

Сабзавотларнинг химиявий таркибига ташқи факторларнинг таъсири. Сабзавотларнинг химиявий таркиби етиштирилаётган жойнинг иқлим ва тупроқ шароитига боғлиқ бўлиб, уларнинг пишиши ва сақланиши даврида ўзгариб туради. Маълумки, сабзавотлар фақат пишиб етилганда эмас, балки хомлигида ҳам озиқ-овқат сифатида истеъмол қилинади. Шу боисдан улар ўсиши ва ривожланишининг турли даврларида содир бўладган химиявий ўзгаришларни текшириш йўли билан сифатини аниқлаш катта аҳамиятга эга. Кўп сабзавотлар таркибидаги қуруқ моддалар ва бир қатор химиявий бирикмалар миқдори уларнинг пишиш даражасига боғлиқ. Пишган помидор, бодринг, бақлажон ва шу каби сабзавотлар таркибидаги қуруқ моддалар миқдори пишмаган, хомларникига нисбатан 0,5% кўпроқ бўлади. Пишиб ўтиб кетган сабзавотлар таркибидаги қуруқ моддалар миқдори эса янада камайиб кетади. Органик

кислоталар миқдори сабзавотларнинг ўсиш ва ривожланиш даврида ортиб боради. Бироқ пишган сабзавотларда органик кислоталарнинг нисбий (процент) миқдори камайиб кетади. Бундай камайиш бошқа моддаларнинг ва биринчи навбатда шакар миқдорининг ортиши ҳисобига бўлади. Сабзавотлар пишиши даврида аскорбин кислота миқдори кескин ўзгаради. Масалан, қалампир техникавий етилиш давридан биологик етилиш (уруғининг пишиши) даврига ўтишида таркибидаги аскорбин кислота миқдори 50% дан кўпроқ ортганлиги аниқланган (А. Ермаков).

Баъзи физиологик актив бирикмалар таъсирида помидор таркибидаги қуруқ моддалар миқдори кўпайиши аниқланган. Масалан, Ю. Ракитин ўз тажрибаларида тупроқ-иқлим шароити турлича бўлган районларда 2,4-Д препарати таъсирида помидор таркибидаги қуруқ моддалар деярли 1% га ошганлигини аниқлаган. Сабзавотлар таркибидаги углеводлар ва айниқса шакар миқдорига тупроқ шароити кучли таъсир кўрсатади. Таркибида хлоридли ва сульфатли тузлар кўп бўлган тупроқларда ўстирилган пиёз ва картошка таркибидаги шакар анча камайиб кетади. Аксинча, редиска ва сабзида кўпаяди. Буни қуйидаги жадвалдан кўриш мумкин.

43-жадвал

Тупроқ шўрининг сабзавотлар химиявий таркибига таъсири

(В. Зуев маълумоти)

Тупроқдаги хлор концентрацияси	Шакар миқдори (% ҳисобида)		
	пиёзда	сабзида	редискада
0,005	12,82	4,46	0,50
0,012	12,40	5,12	0,55
0,016	11,20	5,24	0,62
0,029	8,68	5,44	0,63

Сабзавотлар таркибидаги шакар миқдорига иқлим ва об-ҳаво шароити ҳам таъсир кўрсатади. Жанубий районларда етиштириладиган сабзавотлар таркибида шимолий районларда етиштириладиганлардагига қараганда шакар кўп бўлади. Намгарчилик кам бўлган қуруқ ва иссиқ йилларда ҳам шакар анча кўпаяди.

Сабзавотлар сифатига айниқса минерал ва органик ўғитлар сезиларли таъсир кўрсатади, минерал ўғитлар таъсирида, аввало, қуруқ моддалар ва шакар миқдори ортади. Тажрибалардан маълум бўлишича, минерал ўғитларнинг оптимал дозаси сабзавотлар сифатига ижобий таъсир кўрсатади. Масалан,

минерал ўғитлар помидор таркибидаги витаминлар миқдорига қуйидагича таъсир кўрсатади:

	NK	NP	NK	NPK
Каротин	1,3	1,4	0,6	2,0
Аскорбин кислота	3,7	2,8	3,7	4,3

Сабзавотларга оптимал дозада солинган минерал ўғитлар улар таркибидаги шакар миқдорини қуйидагича: карамда 0,7—0,8%, сабзида 0,6%, қалампир ва бақлажонда 0,1—0,2% га кўпайтирган. Минерал ўғитлар дозаси ва ўзаро нисбати тўғри белгиланса, сабзавотлар таркибида бошқа моддалар ҳам кўп тўпланади.

Азотли ўғитлар ҳаддан ташқари кўп ишлатилганда, сабзавотлар таркибдаги шакар, витаминлар камайиб кетади. Фосфорли ва калийли ўғитлар ҳам сабзавотларнинг сифатини оширади. Сабзавотларнинг ҳосилдорлиги ва сифатининг яхши бўлиши кўп жиҳатдан микроэлементларга ҳам боғлиқ. Айрим микроэлементлар таъсирида қуруқ моддалар, шакар, оқсиллар ва витаминлар миқдори ортади.

XVII боб. ПОЛИЗ МЕВАЛАР БИОХИМИЯСИ

Полиз меваларга қовоқдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликлар меваси киради. Булардан Ўзбекистонда қовун, тарвуз, қовоқ ва бошқалар етиштирилади. Ўрта Осиё республикаларида полиз экинлари меваси ёзги асосий озиқ маҳсулотларидан бири ҳисобланади. Полиз меваларнинг озиқлик қиммати, аввало, улар таркибидаги шакар миқдори билан белгиланади. Шу билан бирга, уларнинг таркиби витаминлар ва минерал моддаларга ҳам бой бўлади. Ўзбекистонда етиштириладиган қовун-тарвуз таркибидаги шакар миқдори жиҳатдан дунёда биринчи ўринда туради.

Полиз мевалар таркибида 85—92% сув бўлиб, қолган қисми қуруқ моддаларга тўғри келади. Қовун-тарвузнинг ейиладиган қисми (эти)даги асосий моддалардан бири эрувчан шакарлар бўлиб, улар қуруқ моддасининг 90% дан ортиғини ташкил этади. Баъзи полиз мевалар, масалан, Ўрта Осиёда етиштириладиган турли нав қовоқ таркибидаги қуруқ моддалар миқдори 25% гача етади. Полиз мевалар таркибида оз миқдорда бўлса-да, азотли бирикмалар, органик кислоталар,

44-жадвал

Полиз меваларнинг ўртача химиявий таркиби

(ҳўл моддага нисбатан % ҳисобида)

Экинлар	Қуруқ моддалар	Эрувчан углеводлар			Крахмал	Целлюлоза	Каротин, (мг%)	Аскорбин кислота (мг%)
		моносахаридлар	сахароза	жами				
Қовун	10,5	3,8	6,8	10,6	0,11	0,05	—	10
Тарвуз	9,8	5,6	3,7	9,0	0,22	2,1	0,05	7
Қовоқ	15,5	2,26	5,42	7,68	6,00	0,31	15	50—60

витаминлар ҳам учрайди. Қуйидаги жадвалда баъзи полиз меваларнинг химиявий таркиби берилган.

Полиз мевалар этидаги химиявий моддаларнинг асосий қисми углеводларга тўғри келади. Бу бирикмаларнинг аксарияти глюкоза, фруктоза ва сахароза каби эрувчан шакарлардан иборат. Турли полиз мевалар таркибидаги эрувчан углеводлар миқдори ҳар хил бўлади. Қовун таркибида сахароза кўп бўлиши билан бошқалардан фарқ қилади. Унинг таркибидаги шакарларнинг 50% дан кўпроғи сахарозага тўғри келади, қолган қисми глюкоза ва фруктозадан иборат.

Ўзбекистоннинг турли районларида етиштириладиган қовун таркибидаги эрувчан шакарлар миқдори 6—12% га, баъзи навларда 15—18% гача етади. Тарвузда, аксинча, моносахаридлар кўп бўлиб, сахароза эрувчан углеводларнинг учдан бир қисмини ташкил этади, холос. Қовоқда эрувчан углеводлар, асосан, фруктоза ва сахарозадан иборат бўлади.

Полиз мевалар таркибида мураккаб углеводлардан крахмал, целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин моддалар учрайди. Крахмал қовун ва тарвуз таркибида кам бўлади, лекин улар пишгандан кейин деярли йўқолиб кетади. Қовоққа хос бўлган муҳим хусусиятлардан бири таркибида кўп миқдорда крахмал тўпланишидир. Ўрта Осиёда етиштириладиган қовоқ навларида крахмал анча кўп тўпланади.

Крахмалдан бошқа барча полисахаридлар полиз меваларнинг ҳужайра девори таркибига ҳам киради. Ҳар хил полиз мевалар таркибидаги пектин моддалар миқдори ва фракцион таркиби бўйича бир-биридан анча фарқ қилади. Қовун ва қовоқда пектин моддалар 0,1—0,4% ни ташкил этса, хўраки тарвузда у 1,2—2% га, хашаки тарвузда ҳатто 15% гача етади. Қовун таркибидан ажратиб олинадиган пектин моддалар бошқа мевалар таркибидаги пектин моддаларга нисбатан пектиолитик ферментлар иштирокида тез парчаланади. Агар қовундаги пектин моддалар пектиолитик фермент иштирокида 24 соатда тўлиқ равишда галактоуронат кислотага парчаланса, хашаки тарвуздагилар шу шароитда 240 соатда парчаланиши аниқланган.

Гемицеллюлозалар пектин моддаларга нисбатан камроқ ўрганилган. Улар айниқса хашаки тарвузда кўп бўлиб, қуруқ моддасининг 15—19% ни ташкил этади. Гемицеллюлоза ҳам қисман бўлса-да эрийди. Целлюлоза бошқа полисахаридларга нисбатан анча турғун модда ҳисобланади. Унинг миқдори хўраки тарвузда 1—2% бўлса, хашаки тарвузда 17—21% гача етади. Қовунда целлюлоза ва гемицеллюлоза миқдори бошқа полиз мевалардагига нисбатан кам бўлади. Бу эса, ўз навбатида, қовун этининг юмшоқлигини оширади ва ипсимон толалар бўлмаслигини таъминлайди. Полиз мевалар таркибида ҳар хил витаминлар ҳам учрайди. Хўраки тарвуз таркибида С, B_1, B_2 витаминлар ва каротин борлиги аниқланган. Қовоқ аскор-

бин кислота ва каротинга бой бўлади. Унинг баъзи навларидан ҳатто саноат миқёсида витамин олиш ҳам мумкин. Қовун таркибида аскорбин кислота тарвуздагига нисбатан анча кўп бўлади. Узбекистонда етиштириладиган қовунлар таркибидаги С витаминнинг ўртача миқдори 8—12 мг% ни ташкил этади. Баъзи навлар мевасида эса 34—35 мг% гача етади.

Полиз мевалар таркибидаги углеводлар уларнинг ҳар хил қисмларида турлича тақсимланган. Масалан, шакар қовуннинг этида пўстидагига нисбатан 4—6 марта кўп. Пўсти пектин моддалар ва целлюлозага бой бўлади. Уч томонида банди томонидагига нисбатан шакар кўп бўлади. Тарвузнинг марказий қисмида шакар кўп. Банди томонида эса жуда кам бўлади (45- жадвал).

Уруғнинг химиявий таркиби. Полиз мевалар уруғи ҳам бошқа ўсимликлар уруғи каби оқсиллар, ёғлар ва ёғсимон моддаларга бой бўлади. Шу билан бирга, улар таркибида эрувчан углеводлар, целлюлоза, эркин аминокислоталар, амидлар, ёғ кислоталар, кул моддалар ва бошқа бирикмалар ҳам учрайди.

Қовун уруғининг 25—33% ни мойлар ташкил этади. Бу мойларнинг сифати анча юқори бўлиб, таркибига кўра улар зайтун мойидан қолишмайди. Қовун уруғи таркибидаги мойларнинг миқдори ва сифати уруғни сақлаш вақтига қараб ўзгариб туради. Янги олинган уруғ таркибидаги мой миқдори дастлабки ойлар ичида қисман кўпайиши кузатилади. Аммо узоқ сақланган уруғдаги мойлар гидролизга учраши натижасида сифати ёмонлашади ва миқдори камайиб кетади.

45- жадвал

Полиз меваларнинг ҳар хил қисмларида углеводларнинг тақсимланиши

(З. Корейша маълумоти)

Меванинг қисмлари	Қуруқ моддалар (%)	Ҳўл мевага нисбатан (%)			Қуруқ моддаларга нисбатан (%)	
		моносахаридлар	сахароза	жами	пектин моддалар	целлюлоза
Қовун						
Учки қисми	13,4	4,4	7,7	12,1	1,4	2,7
Ўртаси	13,1	4,1	7,1	11,6	2,2	2,7
Банд қисми	12,6	3,8	5,3	9,2	2,2	2,7
Тарвуз						
Марказий қисми	12,1	4,9	6,9	11,8	1,2	1,6
Учки қисми	12,5	5,5	4,4	9,0	1,0	1,5
Ёнбош қисми	12,0	5,3	3,7	9,0	1,1	2,1
Банд қисми	10,0	4,1	4,1	8,8	0,9	2,2

Қовоқ уруғи таркибидаги мойлар ўз хусусиятига кўра қуримайдиган ёғлар группасига киради. Ёғларнинг қуриб қолмаслиги уларнинг таркибидаги арахинат ва рациолат ҳамда бошқа кислоталарга боғлиқ. Қовоқ уруғидаги мойлар таркибида пальмитинат, стеаринат, линолеат, арахинат кислоталар учрайди.

Полиз мевалар уруғидаги азотли моддалар ҳар томонлама ўрганилган. Қовун, тарвуз ва қовоқ уруғи таркибидаги азотли моддаларнинг кўп қисмини оқсиллар, оқсилларнинг асосий қисмини эса глобулинлар ташкил этади. Буни қуйидаги жадвалдан кўриш мумкин.

46- жадвал

Полиз мевалар уруғидаги оқсил моддаларнинг ўртача миқдори (% ҳисобида)

Экинлар	Умумий азот	Оқсил таркибидаги азот	Оқсил таркибидаги азотга нисбатан %		
			альбумин	глобулинлар	ишқорда эрийдиган оқсиллар
Қовун	11,2	9,61	4,6	91,7	4,7
Тарвуз	12,1	10,85	4,05	93	3,00
Қовоқ	12,5	10,9	6,40	90	3,6

Қовоқ уруғи оқсилларидан дастлаб кристалл ҳолда ажратиб олинган ва кукурбитин деб номланган глобулин оқсили яхши ўрганилган. Полиз мевалар оқсили таркибида барча зарур аминокислоталар борлиги аниқланган. Қовоқ оқсилларида айниқса таркибида олтингугурт тутувчи аминокислоталар кўп бўлади.

Полиз мевалар пишиши даврида химиявий ўзгаришлар. Ҳар хил полиз мевалар учун умумий бўлган хусусиятлардан бири улар пишиши даврида таркибидаги химиявий моддаларнинг ўзгаришидир. Бундай ўзгаришлар натижасида қовун, тарвуз ва бошқаларнинг эти юмшайди ҳамда мазаси ва хушбўйлиги ортади. Улар гуллагандан кейинги дастлабки даврда шаклланаётган мева ва баргида фарқ кам бўлади. Бундай меваларда хлорофилл, органик кислоталар, целлюлоза ва ошловчи моддалар кўп учрайди. Ўрта Осиёда етиштириладиган ва ҳар хил навларга мансуб бўлган қовунлар таркибида углеводлар тўпланиши ва алмашинуви олимлар томонидан яхши ўрганилган. Қовун пишиб етилиши даврида таркибидаги шакар миқдори ортиб боради. Чунончи, 10—15 кунлик қовун меваси-даги шакар миқдори 2—3% га тенг бўлса, яхши пишган қовунда 10—12% гача етади. Қовун таркибидаги шакарнинг асосий қисми сахарозадан иборат бўлади. Лекин сахароза қовун ри-

Қовун меваларининг пишиши давридаги химиявий ўзгаришлар
(Х. Ч. Бўриев маълумоти, 1982)

Мевалар ёши	Ҳўл моддага нисбатан (% хисобида)					
	қуруқ моддалар	умумий шакарлар	глюкоза	фруктоза	сахароза	аскорбат кислота
			Кўкча нави			
20	6,14	4,28	3,14	1,14	—	8,26
30	8,24	6,24	4,12	1,97	0,18	14,14
40	10,26	8,13	4,60	1,28	2,25	16,24
50	13,14	9,18	2,72	1,84	4,28	19,28
60	13,18	9,21	2,15	1,92	5,14	22,31
			Қуйбош нави			
20	7,44	5,23	3,23	2,00	—	4,84
30	9,13	7,01	3,58	2,00	0,43	6,83
40	10,18	8,23	3,64	2,41	2,18	8,49
50	14,21	12,18	3,71	1,19	7,28	10,83
60	16,31	13,10	3,62	1,86	7,62	12,81

вожланишнинг дастлабки кунларида деярли учрамайди. У фақат 30 кунлик қовунда пайдо бўлади ва тез вақт ичида ҳўл вазнининг 4—5% ни ташкил этади.

Қовун меваларининг пишиши давридаги химиявий ўзгаришлар қуйидаги жадвалда кўрсатилган.

Тарвуз меваларининг пишиши даврида содир бўладиган биохимиявий ўзгаришлар ҳар томонлама яхши ўрганилган. Тажрибалардан шу нарса маълум бўлдики, тарвузда қуруқ моддалар тўпланиши мевалари 40—50 кунлик бўлгунча давом этади. Масалан, ўртапишар Мелитополь навининг 20, 30 ва 40 кунлик меваларида тегишли равишда 34,26%, 46,1% ва 50,4% қуруқ моддалар тўпланган. Пишаётган тарвуз меваларида қуруқ моддалар миқдорининг ортиши билан улардаги намлик камайиб боради. Бу даврдаги муҳим ўзгаришлардан яна бири улар таркибида шакар моддасининг ортиб боришидир. Айниқса фруктоза кўп миқдорда учрайди. Масалан, тўлиқ етилган эрта ва ўртапишар тарвузларда уларнинг миқдори 3,54—4,15% гача етади. Тарвуз таркибидаги умумий шакарларнинг миқдори унча кўп бўлмаса-да (7,38—8,61), фруктоза шакари ҳисобига таъми анча юқори бўлади. Тарвуз меваларининг пишиши давридаги химиявий ўзгаришлар қуйидаги жадвалда кўрсатилган.

Қовоқ пишиши даврида таркибида углеводлар тўпланиши бирмунча бошқача бўлиб, эрувчан шакарлар билан бир қатор-

48- жадвал

Тарвуз меваларининг пишиш даврида химиявий ўзгаришлар

(Х. Ч. Бўриев маълумоти, 1976)

Мевалар ёши	Хўл моддага нисбатан (% хисобида)						аскорбат кислота (мг%)
	қуруқ моддалар	умумий шакарлар	глюкоза	фруктоза	сахароза	кислоталик	
Эртапишар нави							
15	6,60	5,39	3,73	1,48	0,18	0,05	3,19
20	7,43	6,51	3,38	2,46	0,67	0,08	4,07
30	9,01	7,90	2,03	3,80	2,07	0,11	5,67
40	10,13	8,81	2,16	3,71	2,94	0,11	6,73
50	10,98	8,89	1,31	3,69	3,89	0,11	7,78
60	10,89	8,61	1,03	3,54	4,04	0,11	7,73
Ўртапишар нави—Мелитополь 142							
15	5,34	4,33	3,0	0,89	0,44	0,05	2,56
20	6,28	5,12	2,15	2,08	0,89	0,08	4,06
30	9,16	8,06	2,70	3,92	1,44	0,08	6,27
40	9,65	8,29	1,78	4,14	2,37	0,11	7,39
50	9,80	8,47	1,34	4,15	2,97	0,11	7,83
60	9,33	7,38	0,79	3,59	2,70	0,11	7,99

да крахмал миқдори ҳам ортиб боради. Бу даврда ундаги шакарнинг умумий йиғиндиси бир хил даражада бўлади, лекин нисбати ўзгаради. Масалан, бир ҳафталик мева тугунчаларида моносахаридлар 1,77% ни, сахароза 0,25% ни ташкил этади. Пишган қовоқда эса улар миқдори тегишли равишда 0,66 ва 1,9% гача ўзгаради. Бир вақтнинг ўзида қовоқда крахмал миқдори 11% гача кўпаяди. Бинобарин, қовоқ таркибидаги моносахаридларнинг камайиши улар крахмал ҳосил бўлишида иштирок этишидан далолат беради.

Полиз меваларда шакар моддалар тўпланишига жой ва иқлим шароити катта таъсир кўрсатади. Турли географик зоналарда етиштириладиган полиз мевалар таркибидаги шакар миқдори турлича бўлади. Масалан, Тошкент атрофида етиштириладиган қовуннинг ичи қизил нави мевасида 11,7% шакар, шу жумладан, 5,9% сахароза тўпланса, Волгабўйи районида экилганда, шакар миқдори бор-йўғи 6,9%, сахароза 3,9% бўлган. Худди шунга ўхшаш, Ўрта Осиёда кенг тарқалган сершакар навлар Молдавияда экилганда, шакар моддалар кам тўпланиши кузатилган.

Маълумки, қовун тупроқ шароитига ўта талабчан бўлади. Ўзбекистонда етиштириладиган қовунларда шакар моддалар тўпланишига тупроқ шароити кучли таъсир кўрсатади. Қовуннинг кўп навлари фақат бўз тупроқли ерларда яхши ҳосил

беради; ер ости сувлар юза жойлашган ўтлоқ тупроқли ерларда ҳосилнинг сифати пасайиб, миқдори камайиб кетади. Бошқа навлардан эса, аксинча, ўтлоқ тупроқли ерларда ҳам сифатли мўл ҳосил олинади.

Қовун таркибидаги шакар моддалар миқдорига ернинг шўри ҳам таъсир кўрсатади. Шўрланиш даражаси юқори бўлган шўрхок ерларда қовун таркибидаги шакар миқдори 14% дан 6% гача камайган.

Минерал ўғитлар полиз мевалар ҳосилдорлигига ва шакар моддаси миқдорига ижобий таъсир кўрсатади. Органик ёки минерал ўғитлар солинган майдонлардаги полиз мевалар таркибида шакар моддаси бирмунча кўпайиши кузатилган. Шакар моддаси айниқса калийли ва фосфорли ўғитлар таъсирида кўпаяди. Бироқ шуни ҳам таъкидлаш керакки, ҳаддан ташқари кўп берилган азотли ўғитлар таъсирида полиз мевалар ҳосилдорлиги бирмунча ошса-да, лекин сифати ёмонлашиб кетади. Чунки азотли ўғитлар таъсирида ўсимликларнинг ўсиши тезлашади. Бу процессда углеводлар кўплаб сарфланганлиги учун уларнинг миқдори камайиб кетади. Ундан ташқари, азот элементи углеводлар билан бирикиб, азотли органик моддаларга айланади. Бу ҳам ўз навбатида ўсимликлардаги ҳаракатчан углеводлар концентрациясининг пасайиб кетишига сабаб бўлади. Агар азотли ўғитлар ерга меъёрида ҳамда фосфорли ва калийли ўғитлар билан аралаштириб солинса, уларнинг салбий таъсири йўқолади.

Азотли ўғитлар билан озиқлантирилган полиз экинлари мевасида нитратлар кўп миқдорда тўпланади. Нитратларнинг ўзи одам ва ҳайвонлар учун зарарли эмас. Бироқ улардан осонлик билан нитритлар ҳосил бўлиши мумкин. Одам организми учун ўта заҳарли ҳисобланган бу моддалар гемоглобин билан реакцияга киришиб, метгемоглобин ҳосил қилади. Натижада одам организми заҳарланади. Бу касаллик билан айниқса ёш болалар кўп касалланади.

Полиз мевалар таъмига суғориш режими ҳам таъсир этади. Тез-тез суғориладиган ёки ер ости сувлар юза жойлашган майдонларда етиштириладиган полиз мевалар таркибида шакар моддаси камайиб кетади.

Полиз мевалар сақланганда содир бўладиган химиявий ўзгаришлар. Полиз меваларни сақлаш вақтида ҳам, худди пишиш давридаги каби, уларда турли химиявий ўзгаришлар рўй беради. Маълумки, қовун, тарвуз ва қовоқнинг узоқ вақт сақланадиган қишки навлари бўлиб, уларни махсус жойларда 3 ойдан 7 ойгача сақлаш мумкин. Қишки навларни сақлаш даврида борадиган биохимиявий процесслар яхши ўрганилган эмас. З. Корейша маълумотига кўра, қовуннинг қишки навларида узоқ вақт давомида шакар моддаси камайиши кузатилмайди, аммо моносахаридлар билан дисахаридлар ўртасидаги нисбат ўзгариб, сахароза ортиб кетади. Маълум вақтдан кейин эса

сақланаётган қовун таркибидаги шакарларнинг умумий миқдори сезиларли даражада камаяди.

Узоқ вақт (4 ой) сақланган тарвузнинг шакар моддаси 7,6% дан 5,6% гача, сахароза 2,3% дан 1% гача камайганлиги кузатилган. Бу меваларни узоқ сақлаш вақтида улар таркибидаги қисман сувда эрийдиган пектин моддалар ва гемицеллюлозалар миқдори ҳам камаяди. Бу эса уларнинг юмшоқлигини оширади ва ипсимон толаларни камайтиради. Меваларни сақлаш вақтидаги шакар моддалар динамикаси, шубҳасиз, полисахаридлар алмашинуви билан узвий равишда боғлиқдир. Бинобарин, полисахаридлар гидролизланиши натижасида эрувчан шакарлар миқдори ортиши керак эди. Аммо сақланаётган полиз меваларда нафас олиш процесси интенсивлиги юқори бўлганлиги учун кўпгина эрувчан шакарлар бу процессда парчаланади, шунинг учун уларнинг миқдори ҳам анча камайиб кетади.

АДАБИЁТ

1. Дж. Боннер, Дж. Варнер. Биохимия растений, М., 1968.
2. А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер. Жизнь растения. М., 1983.
3. М. Диксон, Э. Уэбб. Ферменти. 3 том. М., 1982.
4. С. Дэгли, Д. Никольсон. Метаболические пути. М., 1973.
5. Е. Д. Казиков, В. Л. Кретович. Биохимия зерна и продуктов его переработки. М., 1980.
6. В. Л. Кретович. Основы биохимии растений. 1986.
7. В. Л. Кретович. Обмен азота в растениях. М., 1972.
8. К. Е. Овчаров. Витамины растений. 1964.
9. Б. П. Плешков. Биохимия сельскохозяйственных растений. 1980.
10. В. П. Скулачев. Аккумуляция энергии в клетке. М., 1969.
11. Ё. Тўракулов. Биохимия. Т., 1970.
12. Химия хлопчатника. А. Содиқов таҳрири остида. Т., 1959.
13. С. Ю. Юнусов. Алкалоиды. 2-нашри. Т., 1974.
14. А. П. Ибрагимов. Биосинтез белков и нуклеиновых кислот хлопчатника в онтогенезе. Т., 1986.
15. О. Содиқов. Хлопчатник — чудо растений. М., 1985.

МУНДАРИЖА

Сўз боши 3
Кириш 4
Ўсимликлар биохимиясининг предмети ва унинг қишлоқ хўжалик мутахассислари тайёрлашдаги аҳамияти 4
Биохимия ривожланишининг қисқача тарихи 6
Ўсимликлар биохимиясининг методлари 11
Ўсимликлар биохимиясининг вазифалари 12

БИРИНЧИ БЎЛИМ. СТАТИСТИК БИОХИМИЯ

I боб. **Оқсиллар** 14

Аминокислоталар 15
Аминокислоталарнинг оптик хоссалари 16
Аминокислоталарнинг амфотерлик хоссалари 22
Аминокислоталарнинг химиявий хоссалари 24
Оқсилларни ажратиб олиш 25
Оқсилларни тозалаш 29
Оқсилларнинг молекуляр массаси 31
Оқсил молекулаларининг шакли 33
Оқсилларнинг амфотерлик хоссалари 34
Оқсиллар денатурацияси 36
Оқсиллар молекуласидаги химиявий боғлар 36
Оқсиллар структураси 43
Оқсилларнинг бирламчи структураси 43
Оқсилларнинг иккиламчи структураси 44
Оқсилларнинг учламчи структураси 46
Оқсилларнинг тўртламчи структураси 48
Оқсиллар классификацияси 50
Оддий оқсиллар 50
Мураккаб оқсиллар 51

II боб. **Нуклеин кислоталар** 54

Нуклеин кислоталарнинг химиявий таркиби 55
Пурин асослари 55
Пиримидин асослари 56
Углевод компонентлари 58

Нуклеотидлар 58
Нуклеозидлар 60
Нуклеин кислоталарнинг тузилиши 62
ДНК нинг тузилиши 63
Рибонуклеин кислоталар 66

III боб. **Углеводлар** 69

Оддий углеводлар 70
Моносахаридларнинг тузилиши 70
Моносахаридларнинг ҳосилалари 80
Шакарларнинг фосфорли эфири 80
Аминошакарлар 81
Дезоксишакарлар 82
Шакар кислоталар 83
Шакарли спиртлар 84
Мураккаб углеводлар 85
Дисахаридлар 85
Трисахаридлар 88
Полисахаридлар 88
Пектин моддалар 96

IV боб. **Липидлар** 98

Ёғлар ва мойлар 98
Мумлар 103
Фосфатидлар 104
Гликолипидлар 108

V боб. **Ферментлар** 110

Ферментларни ажратиб олиш ва тозалаш 113
Ферментларнинг тузилиши 115
Ферментларнинг актив маркази 119
Ферментларнинг таъсир этиш механизми 120
Ферментларнинг хусусияти 123
Ферментлар классификацияси 129
Оксидоредуктазалар 131
Трансферазалар 138
Гидролазалар 141
Лиазалар 147
Изомеразалар 148
Лигазалар (синтетазалар) 149
Ферментлар активлиги ва уни ўлчаш усуллари 150
Ферментларнинг ҳужайрада жойлашиши 153

VI боб. **Витаминлар** 155

Сувда эрийдиган витаминлар 156
Аскорбат кислота (С витамин) 156
Биофлавоноидлар (Р витамин) 159
Рутин 161
Тиамин (B_1 витамин) 162
Рибофлавин (B_2 витамин) 164
Пантотенат кислота (B_3 витамин) 164
Липоат кислота 165
Никотинат кислота ва никотинамид (B_5 ёки PP витамин) . . . 166
Пиридоксин (B_6 витамин) 167
Биотин (Н витамин). 169
Инозит 170
Пара-аминобензоат кислота 171
Фолат кислота 171

Ёғларда эрийдиган витаминлар 173
Ретинол (А витамин) 173
Кальциферол (Д витамин) 174
Токоферол (Е витамин) 175
Филлохиноплар (К витамин) 176
Убихинон (О витамин) 177

VII боб. Усимликларда учрайдиган бошқа моддалар 178

Стероид ва изопреноидлар 178
Стероидлар 178
Изопреноидлар 180
Терпеноллар. Эфир мойлар 180
Каротиноидлар 185
Каучук ва гуттаперча 187
Фенол бирикмалари 187
Бир ҳалқали феноллар (монофеноллар) 188
Икки ҳалқали феноллар 191
Полимер фенол бирикмалари 195
Органик кислоталар 198
Алифатик органик кислоталар 199
Гликозидлар 203
Цианоген гликозидлар 205
Юрак гликозидлари 206
Усимликлар таркибида учрайдиган бошқа гликозидлар 209
Алкалоидлар 210
Усимликлар таркибида учрайдиган баъзи алкалоидлар 211
Фитогормонлар 217
Ауксинлар 218
Гиббереллинлар 221
Цитокининлар 224
Этилен 226
Абсцизинлар 226
Фитонцидлар ва фитоалексинлар 227

ИККИНЧИ БЎЛИМ. ДИНАМИК БИОХИМИЯ

VIII боб. Фотосинтез биохимияси 231

Хлоропласт 232
Ёруғда борадиган фотосинтез реакциялари 235
Хилл реакцияси 235
Фотосинтетик фосфорланиш 236
Циклик фотофосфорланиш 237
Циклик бўлмаган фотофосфорланиш 239
Фотофосфорланиш реакциялари механизми 241
Ёруғлик талаб қилмайдиган фотосинтез реакциялари. 242
Карбонат ангидрид ўзлаштирилишида АТФ ва НАДФ · H_2 нинг аҳамияти 243
Фотосинтез процессида углероднинг йўли 246

IX боб. Углеводородлар алмашинуви 253

Моносахаридлар алмашинуви 253
Дисахаридлар алмашинуви 256
Полисахаридлар алмашинуви 257
Крахмал 257
Углеводородларнинг парчаланиши 260
Усимликлар таркибидаги углеводларнинг анаэроб парчаланиши (гликолиз) 261
Пируват кислота алмашинуви 268

Лимон кислота цикли (Кребс цикли) 275
Кребс циклининг айрим реакциялари 275
Глюкоза-фосфатнинг анотомик парчаланиши (пентозафосфат цикли) 281

X боб. Биологик оксидланиш 287

А. Н. Бахнинг пероксид назарияси 288
В. И. Палладиннинг нафас олиш назарияси 289
Оксидланишнинг моҳияти 290
Оксидланиш-қайтарилиш потенциали 291
Оксидланиш ва фосфорланиш 293
Митохондрий 294
Нафас олиш занжири 295
Нафас олиш занжиридаги компонентларнинг қайтарилиш даражаси 297
Нафас олиш занжиридаги фосфорланиш (оксидатив фосфорланиш) 298
Фосфорланиш эффективлиги ва Р/О нисбат 299
Фосфорланиш нуқталарини аниқлаш 299
Оксидланиш билан боғлиқ бўлган фосфорланишни ажратиш . . 302
Оксидатив фосфорланиш механизми 302

XI боб. Липидлар алмашинуви 308

Мойлар (триглицеридлар)нинг парчаланиши 308
Глицериннинг оксидланиши 309
Ёғ кислоталарнинг оксидланиши 310
Глиоксилат цикли 316
Тўйинмаган ёғ кислоталарнинг парчаланиши 318
Ёғ кислоталар ҳосил бўлиши 319
Ёғлар (триглицеридлар) ҳосил бўлиши 322
Фосфатидлар алмашинуви 324

XII боб. Азотли бирикмалар алмашинуви 327

Усимликларнинг молекуляр азот ўзлаштириши 327
Усимликларнинг нитратларни ўзлаштириши 328
Аммиакни ўзлаштириш реакциялари 329
Бевосита аминланиш реакцияси 330
Трансаминланиш реакцияси 333
Амидлар ҳосил бўлиши 334
Орнитин ҳалқаси 336
Дезаминланиш реакцияси 339
Декарбоксилланиш реакцияси 340
Айрим аминокислоталарнинг алмашинуви 342
Оқсиллар алмашинуви 356
Оқсиллар биосинтези 356
Аминокислоталарнинг активлашиши ва аминоацил-т-РНКлар ҳосил бўлиши 358
Информацион РНК ва транскрипция процесси 361
Рибосома 363
Рибосомаларда оқсиллар ҳосил бўлиши (трансляция) 365
Генетик код 368
Оқсил биосинтезини бошқариш (регуляция қилиш) 371
Оқсилларнинг парчаланиши 373
Нуклеин кислоталар алмашинуви 376
Нуклеин кислоталарнинг парчаланиши 376
Нуклеотидлар билан нуклеозидларнинг парчаланиши 378
Пурин ва пиримидин асосларининг парчаланиши 379

Нуклеин кислоталар биосинтези 382
Пуринли нуклеотидлар ҳосил бўлиши 382
Пиримидинли нуклеотидлар ҳосил бўлиши 386
ДНК биосинтези 387
РНК биосинтези 389

УЧИНЧИ БЎЛИМ. ХУСУСИЯ БИОХИМИЯ

XIII боб. Ғўза биохимияси 392

Чигитнинг химиявий таркиби 392
Чигит пишиши даврида содир бўладиган химиявий ўзгаришлар . . 404
Иқлим шароити ва минерал ўғитларнинг чигитнинг химиявий таркибига таъсири 408

XIV боб. Дон ўсимликлари биохимияси 414

Доннинг химиявий таркиби 415
Дон пишиши даврида содир бўладиган химиявий ўзгаришлар . . 426
Иқлим шароити ва агротехника чора-тадбирларининг доннинг таркиби ва сифатига таъсири 428

XV боб. Мевалар биохимияси 431

XVI боб. Сабзавотлар биохимияси 438

XVII боб. Полиз мевалар биохимияси 446

На узбекском языке

ИМОМАЛИЕВ АБДУВАЛИ, ЗИКИРЯЕВ АБДУКАРИМ

БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Учебник для агрономических факультетов сельскохозяйственных вузов

Исправленное и дополненное второе издание

Ташкент—„Мехнат"—1987

Махсус редактор биология фанлари доктори, профессор *М. Валихонов*
Нашриёт редактори *Н. Иноятова*
Бадиий редактор *И. Куценкова*
Тех. редактор *Н. Жураева*
Корректорлар *М. Саидбоева, Б. Сандова*

ИБ № 282

Теришга берилди 11. 05. 87. Босишга рухсат этилди 13. 10. 87. Р 21003. Формати 60×90 1/16. № 1 қоғозга „Литературная" гарнитурада юқори босма усулида босилди. Шартли бос. л. 29,0. Шартли кр-отт. 29,63. Нашр. л 30,4. Тиражи 5000. Баҳоси 1 с. 50 т. Зак 3066.

„Меҳнат" нашриёти, 700129. Тошкент, Навоий, 30. Нашр № 150—86.

Ўзбекистон [redacted] Нашриёт, полиграфия ва китоб савдоси ишлари Давлат комитети Тошкент „Матбуот" полиграфия ишлаб чиқариш бирлашмасининг 1-босмахонасида босилди. Тошкент, Ҳамза кўчаси, 21

Имомалиев А., Зикирёев А.

У 88 Усимликлар биохимияси: Қишлоқ хўжалик ин-тларининг агрохимия ва агрономия фак. студ. учун дарслик.— 2 — тузатилган ва тўлдирилган нашри.— Т.: Меҳнат, 1986.—464 б.

Ушбу дарсликда умумий биохимия ва ўсимликлар биохимияси ҳақида маълумот берилган, ўсимликларнинг химиявий таркиби, оқсиллар, нуклеин кислоталар, ферментлар, углеводлар ва витаминларнинг структураси ҳамда функцияси батафсил ёритилган, экинларни зараркунанда ва касалликлардан ҳимоя қилишда ҳамда ҳосилдорликни оширишда ишлатиладиган ауксинлар, гибберелланлар, гербицидлар, дефолиантларнинг тузилиши ва хоссалари тўғрисида аниқ ва тўлиқ маълумот берилган. Ўсимликларда моддалар ва энергия алмашинувининг турли йўналишлари, фотосинтез ва нафас олиш механизми ҳар томонлама ёритилган. Ғўза ва бошқа экинлар биохимияси алоҳида бўлимда баён этилган.

Дарслик қишлоқ хўжалик институтларининг агрохимия ва агрономия факультети студентлари учун мўлжалланган. Ундан педагогика институтлари ва университетларнинг биология-тупроқшунослик факультети студентлари ҳам фойдаланишлари мумкин.

Биохимия растений.

ББК 41.2

«МЕҲНАТ» НАШРИЁТИ
1988 йилда ўзбек тилида қуйидаги китобларни чиқаради.

ТУХТАМИШЕВ Ч., БОҚИЕВ А., ҲАКИМОВ А. Мелиораторга маслаҳатлар.

МУМИНОВ О. М., ЛАПКИН К. И. Сабзавоткорнинг ён дафтари.

МУМИНОВ Ф. А., АЛИМОВ Р. А. Пахтачилик справочниги.

ҲАТАМОВ И. Ҳ. Экономика бўйича русча-ўзбекча луғат.

КОЛЛЕКТИВ Изланиш.

УРАЛОВ А. С., НАЗИЛОВ Д. Б., ТУРАҚУЛОВ Ш. Қишлоқ уйлари.

ЭГАМБЕРДИЕВ З., ЭГАМБЕРДИЕВА З. Табиат бағрида.

«МЕҲНАТ» НАШРИЁТИ
1989 йилда қуйидаги китобларни чиқаради.

ОЛИМЖОНОВ А. А. РАПО: финансланштириш проблемаси.

ҲОШИМОВ Ф. Агрохимия справочниги.
УМАРОВ Х. З., ТОШХЎЖАЕВ А. Т. Сабзавот экинларини ўғитлаш.

ГОРЕЛОВ Е. М., ЁРМАТОВА Д. Соя.
РАСУЛОВ А. Сабзавот ва полиз экинларини сақлаш.

МИРЗОҲИДОВ Ж., МИРЗОҲИДОВ У. Туркистон тоғлари ёнбағрида боғдорчилик.

ТУХТАЕВ Т., АЛИМАТОВ Л. Р. Атмосфера ва атроф муҳитни ҳимоя қилиш.