



М.Б. Ф.А.Ор.

ММКР

Поэзия
И. А. Ангелова.

1984 г.

Ассалы.

София

1985 г.

И.

М. В. ФЁДОРОВ

МИКРО- БИОЛОГИЯ

СССР Фанлар академиясининг
корреспондент аъзоси
Е. Н. Мишустин таҳрири остида
1963 йилда чиққан
русча 7-нашридан таржима

СССР Қишлоқ хўжалиги министрлигининг
қишлоқ хўжалиги олий ва ўрта таълим
бошқармаси қишлоқ хўжалиги институтларининг
агрономия факультетлари студентлари учун
дарслик сифатида тавсия этган

БИБЛИОТЕКА
Термезолага
госпединститута

„ЎҚИТУВЧИ“ НАШРИЁТИ
ТОШКЕНТ-1966



СУЗ БОШИ

Партиянинг XXII съездда қабул қилинган Программасида фаннинг қўлланилиши жамият ишлаб чиқарувчи кучларининг жуда тез ўсишида ҳал қилувчи фактор булиб бораётганлиги кўрсатиб утилди. Мамлакатимизда коммунизм қурилиши қишлоқ хўжалиги маҳсулотлари ишлаб чиқаришни шундай даражага кўтаришни кўзда тутадик, булар саноат ва аҳолининг барча талабларини тулиқ тامينлаши ҳамда тақсимлашнинг коммунистик формасига ўтиш имкониятини бериши керак.

Қишлоқ хўжалигини интенсивлаштиришда микробиология фани эришган ютуқлардан фойдаланиш, шубҳасиз, катта роль ўйнаши керак. Бу ўсимликшуносликка ҳам, чорвачиликка ҳам тааллуқлидир. Ўғитлардан, жумладан минерал ўғитлардан, рационал фойдаланиш, ерни азот билан бойитиш, ерга тўғри ишлов бериш усулларини топиш, ем-хашакларни тўғри сақлаш ва ҳоказолар микробиологияни кенг қўлланиш билан чамбарчас боғлиқдир.

Юқорида баён этилганларнинг ҳаммаси қишлоқ хўжалиги олий ўқув юртларида микробиология программаси ва курсини қўнг билан ўрганиб чиқишни талаб этади.

Профессор М. В. Фёдоровнинг «Микробиология» китоби фаннинг мана шу соҳасидаги энг яхши дарсликлардан биридир. Орамиздан бевақт кетган автор дарсликнинг олтинчи русча нашрини тайёрлашда кўп меҳнат сарф қилди. Китоб редактори текстларга бирор муҳим узгартиш киритмади ва фақат ферментлар систематикасига ҳамда микроорганизмларнинг чиринди моддалар ҳосил қилишига онд бирмунча эскирган бўлимларни қайта ишлади.

СССР Фанлар академиясининг корреспондент аъзоси *Е. Н. Мишустин*

6- НАШРИГА СЎЗ БОШИ

Автор дарсликнинг мазкур нашрини тайёрлашда микроорганизмлар тўғрисидаги фаннинг янги ютуқларини ҳисобга олди ва китобнинг текстига зарур қўшимча ҳамда тузатишлар киритди. Бундан ташқари, китобхонларнинг китобда материалларнинг жойланиш тартиби, ҳажми ва баён этилиш тартибининг тушунарли бўлишига оид таклиф ва истақлари ҳам ҳисобга олинди. Буларнинг ҳаммаси китобни қайта ишлашни, айрим ҳолларда эса текстни қайтадан ёзишни талаб этар эди. Бироқ автор китобнинг бу нашри тузилишига ҳам муҳим ўзгартиришлар киритгани йўқ. Ҳамма бўлимларда материаллар шундай танланганки, бунда студентлар микроорганизмларнинг морфологик хусусиятлари билангина эмас, балки улар иштирокида борадиган биохимиявий процессларнинг характери ҳақида ҳам аниқ тасаввурга эга бўладилар. Лекин бу процесслар ҳаддан ташқари хилма-хил. Бу ҳол микроорганизмларни тупроқда турли хил органик ва минерал моддаларнинг ўзгариб туришида муҳим иштирокчи қилиб қўяди. Бу процесслар маълум бир йўналишда бўлса, тупроқда ўсимликларнинг яхши ўсишини (ҳосил бериш томонга) таъминлайдиган шароит яратиш мумкин. Шунинг учун агротехника усулларини янада такомиллаштиришда тупроқ микроорганизмларининг ҳаёт фаолиятини ҳисобга олиш зарур, чунки булар фаолияти натижасида тупроқда ўсимликлар учун зарур озиқ моддалар тўпланadi. Шундай экан, бу процессларнинг йўналиши ҳар хил бўлиши мумкин. Шуниси жуда муҳимки, бунда агротехниканинг мувофиқ келадиган усуллари қишлоқ хўжалиги экинлари ҳосилини оширишга ва тупроқнинг ҳосилдорлигини сақташга ёрдам беради.

Тупроқдаги микробиологик процессларни бундай регуляция қилишга фақат қишлоқ хўжалиги мутахассислари микробиологиядан етарли билимга эга бўлганларидагина эришиш мумкин.

Мазкур китобда микроорганизмларнинг хусусиятлари ва уларнинг тупроқда кечадиган биохимиявий процесслардаги

ролини ҳар томонлама ёритувчи ҳозирги замон маълумотлари қисқача баён этилган.

Қишлоқ хўжалиги маҳсулотларини дастлабки ишлашда, уларни сақлашда ва консервалашда муҳим аҳамиятга эга бўлган микробиологик процессларга ҳам катта эътибор берилди. Бу ерда мазкур процессларни мақсадга мувофиқ йўналишда бошқариш мумкинлиги курсатилади.

Китоб агрономия, шунингдек агрохимия ва тупроқшунослик факультетларининг студентларига мўлжалланган. Агрономия факультетларининг программасига киритилган масалаларни ёритувчи асосий текст корпус (йирик ҳарфлар) билан, микробиологик процессларнинг химизми билан боғлиқ бўлган айрим қисмлар эса петит (майда ҳарфлар) билан берилган. Материалнинг бу қисми агрохимия факультетларининг студентлари учун зарур. Чунки уларда бу предмет учун кўпроқ ўқув соати ажратилган, бундан ташқари, улар бирмунча жиддий химиявий тайёргарликка эга. Ўз-ўзидан тушунарлики, агрономия факультетларининг микробиологияни бирмунча чуқур ўрганишга қизиқувчи студентлари ҳам бундан қўшимча материал сифатида фойдаланиши мумкин.

Автор

К И Р И Ш

1. МИКРОБИОЛОГИЯ ФАНИ ВА УНИНГ БОШҚА ФАНЛАР БИЛАН АЛОҚАСИ

Майда (кўзга кўринмайдиган) организмлар — микроблар, уларнинг тузилиши ва ҳаёт фаолиятини ўрганадиган фан *микробиология* дейилади. Микробиология — грекча бўлиб, *Μίκρος* — майда, *Βίος* — ҳаёт ва *Λόγος* — фан демакдир.

Организмларнинг бу группасига оддий бўлиниш йўли билан кўпаядиган бактериялар, энг майда вируслар ва бактериофаглар, шунингдек бактерияларга яқин турувчи микроорганизмларнинг айрим вакиллари (актиномицетлар ва баъзи замбуруғлар) киради. Морфологик хусусиятлари бирмунча хилма-хил бўлган бундай организмларни битта группага бирлаштиришга уларнинг фақат морфологик жиҳатдан яқинлиги эмас, балки ўстириш ва текшириш усулларининг умумийлиги ҳам сабаб бўлган.

Микробиология микроорганизмларнинг морфологиясини (цитологияси билан бирга), систематикаси ва физиологиясини ўрганади. Уларнинг ҳаёт фаолияти кечадиган умумий шароитни текширади ҳамда бизни ўраб турган табиатда турли хил моддаларнинг ўзгаришида микроорганизмларнинг ролини тушунтириб беради. Тупроқда ва табиатда борадиган биохимиявий ўзгаришларнинг кўп қисми умуман мана шу майда организмлар иштирокида бўлади. Тупроқда борадиган қайси бир процессни олмайлик, албатта тупроқ микрофлораси билан чамбарчас боғлиқ. Микроорганизмлар табиий тупроқ ҳосил бўлиш процессида, экин экиладиган ерларда, ерни ишлаш ва ўғит солиш ёки бошқа ҳамма агротехника тадбирлари (суғориш, зах ерлар сувини қочириш ва бошқалар) билан боғлиқ бўлган процессларда ва органик ўғитлар тайёрлаш, уларни сақлаш ҳамда ишлатиш процессларида ҳам жуда катта аҳамиятга эга.

Ҳозир тупроқ ҳолати ва унинг микрофлораси ўртасидаги мустақкам алоқа қатъий белгиланган. Шунинг учун, тупроқни ўрғанаётганда ундаги микроорганизмларнинг ҳаёт фаолиятини эътиборга олиш керак. Чунки тупроқ микроорганизмларининг хусусиятини уларнинг тупроқдаги ҳаёт фаолиятини ҳисобга олманган ҳолда ўрганиб бўлмайди. Шунинг учун микробиология тупроқшунослик фаши билан чамбарчас боғланган.

Бундай алоқани микробиология фаши билан органик ва минерал ўғитларнинг ўзгаришини ўрганувчи агрохимия фанлари ўртасида ҳам ўрнатиш мумкин. Ерга солинган органик ўғитлар тупроқ микроблари туфайли содир бўладиган процесслар натижасида ўзгаргандан кейингина ўсимликлар ўзлаштира оладиган ҳолга келиши ҳаммага маълум. Бошқа бир факт, ерга солинган минерал ўғитлар айни вақтнинг ўзида вужудга келган шароитда микроорганизмлар томонидан дастлаб ўзлаштирилмаган ва улар ҳосил қиладиган органик бирикмаларга айлантирилмагандагина бу минерал ўғитлар ўсимликлар илдизи орқали сингдирилиши мумкинлиги ҳам ҳаммага маълум эди.

Бу ерда микроорганизмларнинг ҳаёт фаолиятини ва ерга солинадиган ўғитлар тупроқда қандай шароитга дуч келишини билиш ҳамда уларнинг тупроқда кейинги ўзгаришини олдиндан кўра билиш агрономия учун биринчи даражали аҳамиятга эга.

Бундан ташқари, ўсимликларнинг илдиз системаси жуда хилма-хил микрофлора билан тўлиқ қопланган бўлиб, булар ўсимликлар илдизи ажратган маҳсулотни ўзлаштиради ва илдиз атрофида турли хил органик ҳамда минерал моддаларни ўзгартириб, ўсимликларнинг ўсиши ва озиқланишига катта таъсир кўрсатади. Бу микроорганизмлар, асосан бактериялар ва микроскопик замбуруғлар, «ризосфера» микрофлораси деб аталади. Ризосфера бактерия ва замбуруғларининг баъзилари, ҳатто ўсимлик илдизининг ичига кириб олиб, илдиз билан мустақкам алоқада бўлиши мумкин. Шу билан бирга, уларнинг баъзилари, масалан, тугунак бактериялари, дуккакли ўсимликлар билан симбиоз ҳолатда яшаб, уларнинг азот билан озиқланишини (атмосфера азотидан фойдаланиб) яхшилади ва катта фойда келтиради. Бошқалари эса, масалан, фитопатоген бактериялар ва замбуруғлар илдиз ҳужайраларини бузади ва ўсимликларнинг нормал ўсишига тўсқинлик қилиб, уларга катта зарар келтиради. Ризосфера замбуруғлари ўртасида симбиоз организмлар ҳам, паразит организмлар ҳам бор. Симбиоз замбуруғлар ўсимликнинг илдизи билан бирга микориза (замбуруғ илдиз) ҳосил қиладди. Бу замбуруғ илдиз ўсимликнинг озиқланишига ёрдам беради. Паразит фитопатоген замбуруғлар ўсимликларда турли хил касалликларни ҳосил қиладди. Бу замбуруғларнинг характерли хусусиятларини ёки бошқа микроорганизмларнинг ва улар қишлоқ хўжалигига фойда ёки зарар келтира оладиган шароитни

билиш агрономия учун жуда катта аҳамиятга эга. Агроном бу группага кирувчи организмларнинг хусусиятлари тўғрисида тўлиқ билимга эга бўлгандагина микроорганизмлар ҳаёт фаолиятини фойдала томонга, яъни қишлоқ хўжалиги экинларининг ҳосилини оширишга йўналтира олиши мумкин.

Агар ҳар гектар ердан таркибида 80 минг тонна атмосфера азоти тугган ҳаво кўтарилиб туришини ҳисобга олсак, бу азот ўсимликларга кам деганда миллион йилга етади. Буни ўсимликларга кўпинча азот етишмаслик факти билан солиштирсак, микроорганизмлар қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришида нақадар катта аҳамиятга эга эканлиги равшан бўлиб қолади. Атмосферадаги азот молекуляр ҳолда бўлганлигидан ўсимлик уни озик сифатида ўзлаштиришга қодир эмас. Бунинг оқибатида атмосферадаги азот миқдори билан ўсимликлар ўзлаштира оладиган азот миқдори ўртасида фарқ вужудга келади. Фақат баъзи бир тупроқ микроорганизмларигина бундай хусусиятга эга. Микроорганизмлар нобуд бўлгандан кейин тупроқда боғланган азот бирикмаларини қолдириб, ерни ўсимликлар учун муҳим бўлган элементга бойитади.

Агар боғланган азот запаси чимли-подзол тупроқли ерларда гектарига 5—6 тонна ва қора тупроқли (30 см чуқурликда ҳайдалган) ерларда гектарига 18—20 тонна борлигини ҳисобга олсак, чимли-подзол тупроқли ерларда ўсувчи қишлоқ хўжалиги экинларининг кўпи азот етишмаганлигидан кам ҳосил беради. Мўл ҳосил олиш учун эса ҳар гектар ерга 100 кг га етказиб азот солиш керак. Бундан маълумки, боғланган азотнинг барча формаларини ўсимликлар ўзлаштира олмас экан. Ўсимликлар тупроқ чириндиси таркибига кирувчи, тупроқдаги боғланган азот запасининг 99% га яқинини ўзида туғувчи мураккаб азот бирикмаларини умуман ўзлаштирамайди. Сапрофит бактериялар ва замбуруғларнинг минераллаштириш фаолияти натижасидагина мураккаб органик азот комплекси бирмунча содда бирикмаларга парчаланиб, мавжуд азот запаси секин-аста ўсимликлар ўзлаштира оладиган ҳолга келади. К. А. Тимирязев, ўсимликлар қуёш энергияси ҳисобига карбонат ангидридни ўзлаштириб ва ўз танасининг органик моддаларини синтезлаб, космик функцияни бажаришини ўз вақтида аниқ исботлаб берди. Сапрофит микроорганизмлар ҳам нобуд бўлган ўсимлик ва ҳайвон қолдиқларини парчалаб, ўсимликлар ўзлаштира оладиган карбонат ангидрид ва азот бирикмалари ҳосил қилиб жуда муҳим функцияни бажариши аниқланган. Мана шу микроскопик организмларсиз биологик жиҳатдан энг муҳим бўлган элементлар ер юзида айланиб юрмаган ва ерда ҳаёт ривожланиш томонга қараб тараққий этмаган бўлар эди.

Агар агроном микробиология масалаларини яхши билса ва микроорганизмлар ҳаёт фаолиятини қишлоқ хўжалиги экинлари ҳосилини оширишга йўналтира олсагина, юқорида айтиб ўтилган

масалаларни тўғри ҳал қилиши мумкин. Бундан, микробиология агрономия фанлари билан нақадар мустақкам боғлиқлиги ва бир қанча ишлаб чиқариш масалаларини ҳал этишда қандай асос эканлиги тушунарлидир.

Бироқ микробиологиянинг роли бу билан чегараланмайди. Микроорганизмлар катта аҳамиятга эга бўлиб, саноатнинг кўпгина тармоқларида: нон ёпишда, пиво пиширишда, вино тайёрлашда шунингдек, саноатда ацетон, бутил спирт, сут, лимон ва сирка кислоталар, техника жиҳатдан муҳим бўлган бошқа бир қанча маҳсулотлар олишда айниқса кўп ишлатилади. Микроорганизмлар ҳаёт фаолияти асосларини аниқ билиш юқорида айтиб ўтилган саноатлар асосидаги технологик процесслардан рационал фойдаланишнинг муҳим шарти эканлиги табиийдир. Бундай билим бўлмаса, микроорганизмлардан рационал фойдаланиб ва қишлоқ хўжалиги маҳсулотларини улар ёрдамида қайта ишлаб, керакли томонга йўналтириб бўлмайди.

Микроорганизмлар медицинада ҳам муҳим аҳамиятга эга. Ўз вақтида Пастернинг юқумли касалликлар устида олиб борган иши билан бошланган ва кейинчалик жуда кўп машҳур микробиологлар томонидан давом эттирилган медицина микробиологиясида шунчалик беҳисоб материал тўпландики, бу шубҳасиз, «... мана шу микроскопик, лекин шафқатсиз душман таъсирида бутун-бутун областлар халқларини қириб битирадиган ва қисқа вақт ичида юзлаб, минглаб одамларнинг ёстиғини қуритадиган хавфли эпидемия пайдо бўлишини кўрсатади. Кўринмайдиган бу душманга қарши кураш чораларини қидириш, қадимдан бактериология фанининг муҳим ва қизиқарли вазифаларидан бири ҳисобланиб келган. Бу соҳада эришилган ютуқлар ҳаммага маълум: булар медицина фанида янги давр очилганлигидан далолат берди ва жамиятдаги кўпчилик ўртасида микробиологияга қизиқиш уйғотишга ёрдамлашди. Шулар сабабли юқумли касалликларнинг табиати аниқланди, уларга қарши кураш чоралари белгиланди, ҳозирги замон шахсий ва умумий гигиенаси илмий жиҳатдан мустақкам асосланди, хирургия эса ўз мақсадларида дезинфекция ва стериллаш методларидан фойдаланди» (В. Л. Омелянский, «Основы микробиологии», 1917).

Энг муҳим антибиотиклар — пенициллин, стрептомицин, тетрацилин, биомицин ва бошқаларни ишлаб чиқариш ҳам тегишли микроорганизмлардан фойдаланишга асосланган.

Шу соҳадаги билимларимизнинг ҳаммасини бирма-бир айтиб ўтиш қийин, чунки кун сайин уларнинг сони ортиб бормоқда. Шунинг учун бизнинг кейинги вазифамиз бу фанни ҳар томонлама ёритишдангина иборат бўлмай, балки қишлоқ хўжалиги микробиологиясига оид бўлимларни тўла-тўқис ўрганиб чиқайдан иборат.

2. ҚИШЛОҚ ХУЖАЛИГИ МИКРОБИОЛОГИЯСИ РИВОЖЛАНИШИНИНГ ҚИСҚАЧА ТАРИХИ

Микроорганизмлар аввало танасининг жуда кичиклиги билан юқори ўсимлик ва ҳайвонлардан фарқ қилади. Микроорганизмларнинг кўпи кўзга мутлақо кўринмайди ва уларнинг мавжудлигини биз фақат оптик асбоблар тайёрлаш техникаси маълум ривожланиш даражасига етгандан кейингина билдик.

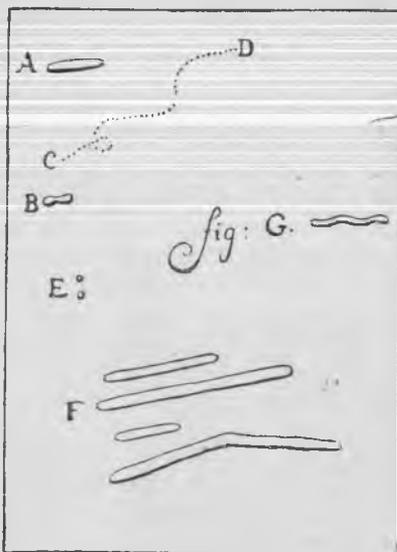
Микроскопик организмлар дунёси ҳақидаги дастлабки маълумотлар фақат XVII асрнинг тишларидан кейин маълум бўлди. Левенгук нарсаларни 160 марта катта қилиб кўрсатадиган оддий оптик асбоблар ясашга муяссар бўлди.

Бу асбоблар фокус масофалари унча узоқ бўлмаган фокусловчи линзалардан иборат эди.

Левенгук бундай «микроскоплар» ёрдамида тиш кири, ёмғир ва қудуқ сувлари ҳамда турли хил органик моддалар сувлар (настой) ни текшираётганда улар таркибида майда «тирик ҳайвончалар» борлигини кўрди. Уларнинг баъзилари, образли қилиб айтганда, «судаги чўртон балиқ сингари» ҳаракат қилар эди. Бу микроорганизмларнинг расми ва таърифи 1695 йилда нашр этилган «Тайны природы, открытые Антоном Левенгуком» деган китобда берилган (1-расм).

Булар тавсифий микробиологиянинг кейинги ривожланиши учун хизмат қилди. Шунинг учун, микроорганизмлар қўзғатувчи баъзи бир процесслар кишиларга бирмунча илгари, эҳтимол, қадимги дунёда маълум бўлган бўлса-да, микробиология фани XVII асрнинг иккинчи ярмидан ривожлана бошлаган, деб ҳисоблайдилар.

Буни, масалан, қатиқ ивитиш, хамир ошириш ҳамда узумдан мусаллас тайёрлаш мисолида кўриш мумкин. Фақат қимиз ва кефир тайёрлаш сирининг қадим замонлардан бошлаб кўпгина халқлар орасида авлоддан-авлодга берилишигина эмас, балки тошлардаги ва қадимги миср ёдгорликларидаги вино тайёрлашнинг барча технологиясини эслатувчи расмлар ҳам бундан



1-расм. Бактерияларнинг А. Левенгук томонидан 1863 йилда чизилган биринчи расми. Бунда тиш киридан олинган бактериялар тасвирланган

далолат беради. Мана шунга асосланиб, кишилар микробиологик процесслардан ўзларининг амалий фаолиятларида фойдаланишга аллақачон ўрганганлар деб ҳисоблаш керак, лекин улар кўп асрлар давомида бу процесслар қандай натижа беришини билмаганлар ва, шубҳасиз, уларни микроорганизмлар ҳаёт фаолияти билан боғламаганлар.

Микробиологиянинг биринчи ривожланиш даври, табиийки, фактли материаллар тўпланиш даври, яъни морфологик давр бўлган. Оптик асбоблар ихтиро қилингандан кейин микроорганизмларнинг шаклини ўрганиш осонлашди. Биринчи микробиологик ишлар асосан шунга қаратилди. Бироқ тадқиқотчилар бу оптик асбобларда микроскопик организмларнинг шаклини аниқлаш билангина чегараланиб қолдилар, чунки узоқ ўтмишда улар фойдаланган асбоблар ҳали такомиллашмаган эди. Шунинг учун ҳатто XVIII асрнинг биринчи ярмида ҳам микроорганизмлар тўғрисида маълумотлар жуда кам эди. Бунинг исботи учун қуйидаги фактни мисол қилиб келтириш мумкин. Уша замоннинг юқори ўсимликлар ва ҳайвонлар систематикаси билан яхши шуғулланган машҳур биолог К. Линней ҳам микроорганизмларнинг бир оз бўлса-да, кенгайтирилган систематикасини туза олмади. У ўзининг «Система природы» деган китобида микроорганизмларни *Chaos* деган умумий бир авлодга бирлаштирган ва, ҳатто, бу организмларни чуқур ўрганиш керак эмас, деб ҳисоблаган. Бундай қараш албатта микроорганизмларни чуқур ўрганишга имкон бермаган ва шу сабабли уларни ўрганиш иши анча секин борган. Тўпланган фактлар узоқ вақтгача тарқоқ ҳолда бўлган ва ўрганилаётган организмлар, уларнинг географик жиҳатдан тарқалиш кенглиги ҳамда табиий процесслардаги аҳамияти ҳақида аниқ тушунча бермаган.

XVIII асрнинг иккинчи ярмида машҳур рус тадқиқотчиси *Мартин Матвеевич Тереховский* микроорганизмларни ўрганиш ишига принципиал янгилик киритди.

Тереховский 1775 йилда Страсбург университетидида „*De Chao infusorio L*“ деган темада диссертация ёқлади, у турли хил органик эритмаларда учрайдиган ва микроскопда осон кўринадиган майда организмларнинг пайдо бўлиши ҳамда табиа-тини ўрганишни ўз олдига вазифа қилиб қўйди. Бунда у текширишнинг экспериментал (тажриба) методини биринчи марта қўлади ва шу билан бирга фақат микробиологиянинг кейинги ривожланиши учун эмас, балки унинг амалда қўлланиши учун ҳам асос яратди.

Микроскопда текширилаётган таначалар тирик эканлигини исботлаш учун Тереховский тажрибалар қилиб, уларга турли кучланишли электр токи, температура ва химиявий заҳарлар (сульфат кислота, сулема, нитрат кислота, афюн, ишқорлар) таъсир эттириб кўрди. У микробли эритмани ҳаво насоси жоми (колокол) остига қўйиб, микроблар нафас олиш учун ҳавога

эҳтиёж сезганлигини аниқлайди. Ниҳоят, у бу организмлар маълум чегарагача катталашиб (ўсиб), сўнгра бўлинишини аниқлади. Бу кузатишларнинг ҳаммаси «эритмада учрайдиган тирик мавжудотлар ҳақиқий майда ҳайвонлардир» деган хулоса чиқаришга асос бўлди.

Мана шуларга асосланиб, М. М. Тереховский микробиологияда тадқиқотнинг экспериментал методидан фойдаланишга асос солди, деб тўлиқ ишонч билан айтиш мумкин. Бу атоқли олим микробиология фанининг тўнғич олимларидан ҳисобланади. Лекин Тереховскийнинг иши принципиал жиҳатдан муҳим бўлишига қарамай, унчалик шуҳрат қозонмади ва тавсифий микробиология узоқ вақтгача тадқиқот ишларида экспериментал методдан кенг фойдаланмаган ҳолда ривожланди.

1786 йилда биринчи марта микроорганизмлар ҳақидаги маълумотларни системага солишга уриниб кўрилди. Лекин бу уришиш тўлиқ бўлмай, система масаласини узил-кесил ҳал қилиш учун яна 50 йил вақт зарур эди. Фақат 1838 йилда Эренберг ўзининг «Инфузории как совершенные организмы» деган китобида инфузориялар синфини 22 та оиллага бўлиб, шулардан учтасини микроорганизмлар группасига киритган. Бундай систематика, албатта, олдинга ташланган қадам бўлиб, тасодифан эмас, балки табиёт фанларининг кейинги ривожланишида, айниқса Дарвиннинг «Происхождение видов» китоби босилиб чиққандан кейин муҳим ўрин тутган солиштирма методни қўллаш натижасида келиб чиққан.

Микроорганизмларни, Тереховский бошлаб берганидек, экспериментал ўрганиш методи янада кенг қўллана бошладики, бу микробиологияда бутунлай тўнтаришга олиб келди. Бундай тўнтариш француз микробиологи Луи Пастернинг ишлари билан боғлиқ; унинг ишлари туфайли микробиология фани ривожланишининг иккинчи, яъни физикологик даврига асос солинди. Бу вақтга келиб, микроорганизмлар бир томонлама ўрганилмасдан, асосий эътибор уларнинг физиологик функциясини ва бизни ўраб турган ташқи муҳитдаги ҳаёт фаолиятини ўрганишга қаратилган эди. Микробларни ўрганишга бундай ёндашиш микробиология фанининг кейинчалик ривожланишида ҳал қилувчи аҳамиятга эга бўлди ва бу фанни амалиётда кенг қўлланиш йўлига олиб чиқди. Л. Пастер микроорганизмлар фақат ташқи кўриниши билан эмас, балки моддалар алмашинув хусусиятлари билан ҳам бир-бирдан фарқ қилишини ўз ишларида биринчи бўлиб кўрсатди. Моддалар алмашинувини бир-бирига солиштириб ўрганиш эса ер юзиде содир бўладиган турли хил химиявий процессларда микробларнинг тутган ролини тушунишга имкон беради.

Бу катта силжиш саноатнинг, айниқса, қишлоқ хўжалиги маҳсулотларини қайта ишлаш тармоғининг гуриллаб ривожланиши туфайли содир бўлди. Бу вақтга келиб вино ишлаб чиқа-

риш, пиво пишириш саноати ва ипакчиликни кенг ривожлантиришда уларнинг эффективлиги ва фойдалилигини ошириш учун ишлаб чиқариш усулларини рационализациялаш талаб этилар эди. Бироқ бу ишлаб чиқаришлар технологияси асосидаги биологик факторларни билмаслик, фақат ишлаб чиқаришнинг рационализация қилишга тўқинлик қилмасдан, балки, кўпинча, мутлақо англаб бўлмайдиган шароитнинг «тасодифий» инжиқлиги асорати остида қолдирар эди.

Шунинг учун табиийки, Луи Пастернинг биринчи ишлари саноат билан боғлиқ бўлган масалаларни ўрганишга бағишланган эди. Ачиш ва уни қўзғатувчилар, узум виноси (мусаллас) ва пиво «касалликлари», тут ипак қурти касалликлари ва бошқа масалалар унинг тадқиқотларида асосий масала эди. Бу тадқиқотлар давомида у микроскопик қўзғатувчилар бир-бирдан физиологик хусусиятлари билан фарқ қилишини ва шунинг учун уларни кейинчалик чуқур ўрганиш зарурлигини аниқлади. Буни ўрганиш натижасида фақат фаннинг назарий ютуқлари белгиланиб қолмай, балки жуда кўп хилма-хил амалий масалалар ҳам ҳал қилинди. Масалан, Пастернинг дастлабки ишлари вақтида винонинг табиати аниқланмаган турли хил «касалликлари» сабабли вино ишлаб чиқариш саноатида катта қийинчиликларга дуч келинар эди. Унинг текширишлари туфайли, бу касалликлар узум ширасида турушлар билан бирга ўки уларнинг ўрнида ҳосил бўладиган алоҳида микроорганизмлар таъсирида пайдо бўлиши маълум бўлди. Ишлаб чиқариш учун зарарли бўлган ана шу микроорганизмларни фақат узум шираси олишда тегишли режимни қўллаб ўки уни термик йўл билан ишлаб йўқотиш мумкин. Пастер суюқликларни термик ишлаш усулини ишлаб чиқди. Бу усул пастеризация дейилиб, спора ҳосил қилмайдиган микроорганизмларни нобуд қилади. Пастеризация қилинган узум ширасига туруш солингандан кейин тоза спиртли бижғиш процесси юз берган ва ҳамма вақт сифатли вино олинган.

Пастернинг бу хизматлари ҳозирги замон микробиологиясини янада ривожлантириш учун мустаҳкам база яратган ва қатор янгиликлар берган биохимиявий ишлар циклини ташкил этди. Бу ишлар асосида кейинчалик микробиологиянинг янги соҳаси саноат ўки техника микробиологияси ривожлана бошлади. Бу микробиология ҳар қандай мамлакатнинг қишлоқ хўжалиги системасида катта ўрин тутган бутун группа техник ишлаб чиқаришларнинг биохимиявий асосларини ўрганеди.

Луи Пастер одам ва ҳайвонларнинг бир қанча касалликларини ўрганиш устида ҳам кенг тадқиқот ишлари олиб борди. У айрим фактларга асосланиб, одам ва ҳайвонлар касалликларини ҳам микроорганизмлар қўзғатса керак, деб фараз қилган. Буни исботлаш учун у тут ипак қурти касалликларини ўргана бошлади ва тез орада бу касалликларни пайдо қилувчи микроскопик

организмларни топди. Маълум касалликнинг микробиологик табнати аниқлангач, унга қарши курашнинг рационал воситаларини ишлаб чиқишга киришиш мумкин эди. Лекин бу даврда олимлар онгида одам ва ҳайвонларда пайдо бўладиган касалликлар организмдаги қон ва сувнинг ўзгариши натижасида ҳосил бўлади ва қонда микроскопик қўзғатувчиларнинг ривожланиши билан ҳеч қандай боғлиқ эмас, деган фикр ҳали ҳам ҳукмронлик қилар эди.

Пастер қарашларининг ашаддий душманлари пайдо бўлди, шунинг учун, табиийки, уларни ишонтиришга аниқ далиллар топиш зарур бўлиб қолди. Бундай далиллар олиш учун у куйдирги касаллигини қўзғатувчилар устида қунт билан тажрибалар ўтказди. Асептиканинг барча қоидаларига амал қилган ҳолда, у стерилланган бульонга куйдирги касаллигидан ўлган ҳайвон қонидан бир томчи солган. Бир қанча вақтдан кейин бульон лойқаланиб қолиб, унда бактериялар борлигини аниқлаш осон бўлган. Пастер юқорида айтилган эҳтиётлик йўли билан, лойқаланиб қолган бульондан бир томчи олиб, стерилланган бульонли бошқа колбага солади. Бу колбада ҳам бактериялар ривожлангандан кейин ундан бир томчи олиб учинчи колбага солади ва ҳоказо. Бу ишни у 40 мартадан ортиқ такрорлагандан кейин, лойқаланган бульонли охириги колбадан бир томчи суюқлик олиб, уни ҳайвон териси остига юборди ва ҳайвон куйдирги касаллигидан ўлишини кузатди. Демак, худди шу бактериялар мазкур касалликни қўзғатувчилар эканлигига ҳеч қандай шубҳа қолмайди. Бироқ Пастер бунда ҳам касаллик қон ёки бульон (суюқлик)нинг заҳарли хусусиятлари эмас, балки бактериялар туфайли ҳосил бўлишини бошқаларга узил-кесил ишонтириш учун ишни охирига етказишга ҳаракат қилди. У узун найчадаги бактерияли суюқликни тиндириб қўйиб, найчанинг юқори қисмидаги суюқликдан олди ва уни ҳайвон танасига юбориб, у ҳеч қандай касаллик тугдирмаслигини, найча остидаги бактерияли қуйқумнинг бир томчиси эса ҳайвонни ҳатто ўлимга маҳкум этишини исботлади. Бу тажрибалардан кейин, куйдирги касаллигини махсус бактериялар қўзғатишига ҳеч кимда шубҳа қолмади.

Пастер худди шунга ўхшаш кузатишни товуқ вабоси касаллиги устида ҳам олиб борди. У, бу касалликни алоҳида микроблар қўзғатишини исботлабгина қолмай, балки лаборатория шароитида бу микробларни кўпайтириш (культураси) усулларини ҳам аниқлади. Пастер бу қўзғатувчини товуқ бульонида кўпайтириб, ҳар куни қайта-қайта кўпайтириш йўли билан уларнинг юқиш қувватини актив ҳолатда сақлаб келган. Бу микробнинг озгина дозаси соғлом товуқ терисига юборилганда, у 1—2 кундан кейин вабо касаллигидан ўлган.

Бу тадқиқотлар давомида у бир қанча вақтгача бу қўзғатувчидан мунтазам равишда фойдалана олмади ва шунинг учун

ажралиб чиқди. Бу фан тупроқда органик ва минерал моддаларнинг узгаришида ва қишлоқ хужалиги маҳсулотларини қайта ишлашда юз берадиган ҳар хил процессларни ўрганади. Қишлоқ хужалиги микробиологиясининг ривожланишида машҳур рус микробиологлари С. Н. Виноградский, В. Л. Омелянский, В. С. Буткевич, С. П. Костичев, Н. Н. Худяков ва бошқаларнинг илмий ишлари катта аҳамиятга эга бўлди.

Тупроқ микроорганизмларини ўрганиш тугунак бактерияларини ўрганишдан бошланди. М. С. Воронин узининг 1866 йилда босилиб чиққан ишида люпин ва ольха дарахтларининг илдизларидаги гуддаларда мустақил ҳаракатланувчи сон-саноксиз таёқчасимон микроскопик таначалар борлигини кўрсатди. Булар орасида фақат таёқчасимон ҳужайралар эмас, балки жуда шиши кетган, шохлай бошлаган формалар ҳам учраган. Воронин уларни фақат тугунакда топиш билан чекланиб қолмай, балки уларнинг мавжудлигини тугунакнинг ҳосил бўлиши билан боғлади. Бундай ҳулосага келиш тупроқ микробиологиясининг ривожланишида муҳим аҳамиятга эга бўлди, чунки у биринчи бўлиб, тупроқ микроорганизмлари билан ўсимликлар орасидаги ўзаро муносабатни тадқиқ қилиш масаласини қўйди.

Тупроқ микроорганизмлари билан ўсимликларнинг бирга яшаши тасодирий ҳол эмаслиги ҳам тез орада маълум бўлди.

1880 йилда Ф. М. Каменский ўсимликларнинг микориза замбуруғлари билан бирга яшашини аниқлади. У хлорофилсиз юқори ўсимлик — вертляница илдизининг анатомик тузилишини ўрганаётганда илдизининг ҳамма учлари ўсимлик учун ҳам муҳим аҳамиятга эга бўлган замбуруғ мицелийси билан бирмунча қалин қават ҳосил қилиб қопланганлигини аниқлади.

П. А. Костичев 1882 — 1885 йиллар орасидаги даврда купгина тупроқ замбуруғларини батафсил ўрганди. Бу замбуруғларга, улар чиринди моддалар ҳосил бўлишида иштирок этса керак, деб қаралар эди. У ўзининг дастлабки текширишларидаёқ турли тупроқларда ўсимлик қолдиқлари бир хил тезликда чиримайди ва уларнинг ҳар хил қисмлари турлича тезликда парчаланади, деган ҳулосага келди. П. А. Костичев ўсимлик қолдиқлари парчаланишининг биохимиявий табиатини тушунтириш учун замбуруғ ва бактериялар соф культурасининг ўсимликларга таъсири устида тажрибалар ўтказди. Бунинг учун у ўсимлик қолдиқларини сувли колбага солиб, колбани сув ҳаммомида бир неча марта қиздириб стериллайди ва қора тупроқли ерлардан олинган микроорганизмларнинг айрим культурасини колба ичига солади. Лекин бундай тажрибалар билан ҳам, шунингдек стерилланган ўсимлик қолдиғига ўзи ажратиб чиқарган бактериялар аралашмасини юқтириш билан ҳам чиринди кислота эритмаларига ўхшаш қорамтир маҳсулот ҳосил қилиб бўлмади. Фақат замбуруғнинг битта культураси тасодифан юққанда ўсимликнинг замбуруғ мицелийси ўраб олган массаси қорайиб қолган. Мана шунга асосланиб,

П. А. Костичев, тупроқда қорамтир маҳсулотларнинг ҳосил бўлишида тупроқ замбуруғлари фаол қатнашади, деган хулосага келди. Бу батафсил урганилган экспериментал ишларни рус олимларининг чиринди ҳосил бўлиш микробиологиясига бағишланган дастлабки ишларидан бири, деб ҳисоблаш мумкин.

Уқорида қайд қилиб утилган ишлар тупроқ микробиологиясининг ривожланишида янги давр яратган С. Н. Виноградскийнинг кейинги ишлари учун асос бўлди. Унинг олтингургут бактериялари (1887), сунгра темир бактериялари (1888) ва, ниҳоят, нитрификацияловчи бактериялар (1890) устида олиб борган ишлари катта илмий аҳамиятга эга бўлган натижалар берди. Виноградский нитрификацияловчи бактерияларнинг соф культурасини олишга ва улар органик моддалар бўлмаган муҳитда ривожлана олиши мумкинлигини ҳамда карбонат кислотанинг углероди ҳисобига уз танасининг таркибий қисмларини синтез қила олишини исботлади. Бу процесс учун улар аммиакнинг оксидланган нитрит кислотага ёки нитрит кислотанинг оксидланиб нитрат кислотага айланишида ҳосил бўладиган энергиядан фойдаланади.

Карбонат кислота ва сувдан органик модда синтезланишининг бу ўзига хос процесси х е м о с и н т е з деб аталади. Бу микроорганизмлар физиологияси соҳасида қилинган йирик кашфиётлардан бири ҳисобланади.

Тупроқ микробиологиясининг ривожланишида ҳам Виноградскийнинг ишлари катта аҳамиятга эга бўлди. У уз ишларида тупроқда эркин ҳолда яшовчи азот тупловчи бактериялар борлигини кўрсатди. 1894 йилда бу гурппадаги бактериялардан 1 г қанднинг бижвиши учун 2,5—3 мг атмосфера азотини ўзлаштирувчи анаэроб фиксатор — *Clostridium pasteurianum* ни топди.

Бу бактерия алоҳида ажратиб олингандан етти йил кейин Бейеринк тупроқ микрофлораси таркибидан атмосфера азотининг аэроб фиксатори — азотобактерни ажратиб олишга эришди. Бу бактерияларнинг тупроқда мавжудлиги агрономлар томонидан доим кузатиб борилган, лекин сабаби узоқ вақтгача аниқланмаган азот ҳосил бўлиш процессини изоҳлаб берди.

Кейинроқ бориб, азотли органик моддаларнинг тупроқда ўзгариш процесслари ҳам батафсил ўрганилди. Бу процессларнинг химизмини аниқлашда В. С. Буткевич бир қанча муҳим тадқиқотлар қилди. У азотли органик бирикмаларнинг парчаланиши натижасида тўпланадиган аммиак муҳитда углеводларнинг мавжудлиги билан чамбарчас боғлиқ эканлигини тушунтиришга муваффақ бўлди. Агар муҳитда углеводлар бўлмаса, микроорганизмлар углерод манбаи ва энергия берувчи материал сифатида оқсил моддалардан интенсив фойдаланади, оксидланган аминокислоталарнинг азотли қолдиқлари эса аммиак шаклида тўпланади. Углеводлар бўлса, оқсил моддалар камроқ сарфланади ва аммиакнинг тўпланиши кескин камайиб кетади, баъзан бутунлай

тўпланмайди. Бу қонуниятларни билиш қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқариши учун жуда муҳимдир, чунки бу, агар органик ўғитлар ерга экин экилмасдан бир оз олдин солинадиган бўлса, ҳосилга қандай таъсир этишини олдиндан аниқлаш имкониятини беради. В. С. Буткевичнинг яна бир энг муҳим хизмати шундаки, у микроорганизмларнинг органик кислота ҳосил қилишдаги химизмини аниқлади.

Бу даврда ҳам ўсимлик қолдиқлари билан бирга кўп миқдорда ерга тушадиган целлюлозанинг ўзгариши батафсил ўрганилди. Рус тадқиқотчилари Л. Попов ва В. Л. Омелянскийлар тупроқда анаэроб шароитда целлюлозани парчаловчи жуда кўп микрофлора борлигини исботлашга муваффақ бўлдилар. В. Л. Омелянский целлюлозани бижгитувчи иккига қузғатувчини ажратиб олиб, мазкур процесс давомида ҳосил бўладиган маҳсулотларни диққат билан химиявий текширди. Бу иш ҳозирга қадар шунга ўхшаш текширишлар учун намуна бўлиши мумкин. Целлюлозани парчаловчи бактериялардан ташқари, у азот тўловчи бактерияларнинг физиологияси ва тарқалишини ҳамда бошқа бир қанча масалаларни ҳам ўрганди. Ватанимиз микробиология фанининг ривожланишида В. Л. Омелянскийнинг 1909 йилда биринчи марта босилиб чиққан ва тўққиз марта қайта нашр этилган «Основы микробиологии» деган китоби катта аҳамиятга эга бўлди. Танланган материали ва баён этилиш усулига кўра, бу китоб жаҳон адабиётида умумий микробиология соҳасидаги энг яхши китоблардан бири, деб ҳисобланиши керак.

Целлюлозанинг анаэроб ва аэроб парчаланишини ўрганишда А. А. Имшенецкий, В. В. Первозванский ва бошқа бир қанча совет микробиологлари кўпгина янгилик яратдилар ҳамда оригинал ишлар қилдилар.

Шунингдек бошқа барқарор органик бирикмаларнинг, хусусан, углеводлар, ёғлар, қурум ва шуларга яқин бирикмаларнинг парчаланиши ҳам батафсил ўрганиб чиқилди. Бу соҳада В. О. Таусон кўп ишлар қилди. У ҳар хил тупроқдан ёғлар қатори ва ароматик қаторнинг турли-туман углеводородларини, шу билан бирга микроорганизмларга заҳарли таъсир этадиган углеводородларни бирмунча тез парчалайдиган специфик бактерияларни ажратиб олди. Булар орасида нефть, бензин, керосин, турли хил парафинларнинг углеводородлари ҳамда бензол, ксилол, кумол, фенантрен ва бошқа кўпгина моддалар бор эди. Буларнинг ҳаммаси специфик бактериялар учун яхши углерод манба ҳисобланади.

Углеводород бактерияларини кейинги ўрганиш давомида (В. С. Буткевич) уларнинг айримларидан ҳатто ёнувчи газлар ва нефть қидиришда биологик индикатор сифатида фойдаланиш мумкинлиги аниқланди. Тупроқда кечадиган бошқа микробиологик процессларнинг боришини тушунтириб беришда ҳам рус микробиологларининг хизмати муҳимдир. Жумладан, М. П. Кор-

сакова батафсил тадқиқотлар утказиб, денитрификацияловчи бактериялар ёрдамида нитратларнинг қайтарилиш процесси қандай оралиқ стадиялар орқали боришини ва бу процесснинг назарий асосини аниқлашга эришди. *С. П. Қостичев, В. Л. Омельянский* ва мазкур китоб авторининг хилма-хил ишлари туфайли атмосфера азотининг азотобактер ва бошқа тупроқ бактериялари томонидан тўпланиши химизми назариясига асос солинди.

С. П. Қостичев азотобактернинг атмосфера азотини тўплаш химизмини ўрганиш билан чегараланиб қолмади. У тупроқ шароитида азотобактернинг азот тўплашини батафсил ўрганиши ва баъзи тупроқларда бу микроорганизм ерни азотга бойитишдек муҳим функцияни бажаради, деган хулосага келди. Қостичев мана шунга асосланиб, бу микроорганизмдан ғалла ва сабзавот ўсимликлари учун бактериал ўғит сифатида фойдаланишни таклиф этди. Азотобактерин деб ном олган бу бактериал ўғит устида олиб борилган тажрибалар (*Шелоумова, Миненков, Образцова* ва бошқаларнинг ишлари) бу ўғит маълум шароитда маълум қишлоқ хўжалиги экинлари экилган ерларга солинганда ҳосил сезиларли даражада ортишини кўрсатди.

С. П. Қостичев ва ўқувчиларининг тупроқ биодинамикасини ўрганиш устида олиб борган текширишлари тупроқдаги микробиологик процессларни тушунишда кўп янгиликлар берди. Улар Чекка Шимолдан то жазирама жанубгача бўлган ерлардаги турли хил тупроқларнинг ҳаммасини текширдилар. Бу текширишлар давомида турли хил тупроқларда микробиологик активлик жуда турлича бўлиши ва бу ҳар хиллик микроорганизмлар таркибига ҳамда уларнинг ҳаёт фаолияти учун шу тупроқларда ҳосил бўлган шароитга боғлиқ эканлиги аниқланди. Бирор тупроқда микроорганизмларнинг ривожланишини белгилловчи асосий факторларни аниқлаш, мана шу ерларда ҳосилдорликни оширишга ёрдам берувчи агротехника тадбирларини бундан кейин ҳам тавсия этишга имкон беради.

Чиринди моддалар ва тупроқ структурасининг ҳосил бўлишида тупроқ микроорганизмларининг ролини тушунтиришда бир қанча совет олимлари (*И. В. Тюрин, М. М. Кононов* ва бошқалар)нинг ишлари натижасида қимматли материаллар олинди.

Микробиология фанининг ривожланишида микроорганизмларнинг экологиясини ўрганиш ҳам рус олимларининг ишлари билан боғлиқдир. Бунда *Б. Л. Исаченко, Е. Н. Мишустин, Н. М. Лазарев* ва бошқаларнинг ишлари биринчи ўринга қўйилиши керак.

Айрим группа микроорганизмларнинг тупроқдаги ролини ўрганиш ҳам қизиқарли натижалар берди. Тупроқ актиномицетларини муфассал ўрганган *А. Краинский* бу ишга асос солди. *Н. А. Красильников* бу масалани янада мукамал ишлаб чиққанлиги туфайли бу группа микроорганизмлар батафсил ўрганиб бўлинди, деб айтиш мумкин. *А. А. Имшенецкий* миксобактерия-

тўпланмайди. Бу қонуниятларни билиш қишлоқ хўжалигида чиқариши учун жуда муҳимдир, чунки бу, агар органик ўғитлар ерга экин экилмасдан бир оз олдин солинадиган бўлса, ҳосилга қандай таъсир этишини билганимиз.

лар группасини уларнинг ядро тузилишини текшириш билан бирга чуқур ўрганди.

Тупроқдаги ва ризосферадаги турли хил бактерияларнинг активлигини тушунишда Н. Н. Худяков, Н. Г. Холодный, В. С. Буткевич, Н. А. Красильников, Е. Ф. Берёзова, Я. П. Худяков ва бошқа кўп олимларнинг ишлари жуда муҳим аҳамиятга эга бўлди. Ниҳоят, сут кислота ҳосил қилиб ачиш процесси тушунчасига А. Ф. Войткевич ва ацетон-бутил ҳамда ацетон-этил ҳосил қилувчи бактериялар туфайли содир бўладиган процесслар тушунчасига В. Н. Шапошников кўп янгиликлар киритдилар (В. Н. Шапошников бу процесслар назариясини ишлаб чиққан).

Фақат мана шу қисқа-қисқа маълумотларга асосланиб, қишлоқ хўжалиги микробиологияси кейинги 60 йил ичида қандай ривожланганлиги ва уни такомиллаштиришда рус микробиологларининг улкан ютуқлари ҳақида хулоса чиқариш мумкин.

XX асрда микробиология фанининг авж олиб ривожланиши, албатта, тасодифий эмас эди. Бу даврда саноат ва қишлоқ хўжалиги жуда ривожланган ҳамда ижтимоий муносабатлар соҳасида ҳам катта ўзгаришлар рўй берган эди. Улуғ Октябрь социалистик революциясидан кейин саноат ва қишлоқ хўжалиги соҳасида олдинга сурилган янги проблемалар илмий фикрни турли йўналишда ривожлантирди, янги, бирмунча такомиллашган воситалар эса (жуда яхши конструкцияли микроскоплар, физик-химиявий анализларнинг аниқ методлари ва бошқалар) турли масалаларни тез ва аниқ ҳал қилишга имкон берди.

Мамлакатимизда фаннинг ривожланиши учун ниҳоятда қулай шароит мавжудлиги туфайли, микробиологиянинг бир қанча назарий ва амалий масалалар билан чамбарчас боғлиқ ҳолда янада ривожланишига ўз ҳиссаларини қўшган совет микробиологлари фахрли ўринни эгаллайдилар, деб ишонч билан айтиш мумкин.

КПССнинг улуғвор Программаси томонидан бизнинг қишлоқ хўжалигимиз олдига қўйилган янги улкан вазифалар микробиология фанининг янада авж олиб ривожланишини талаб қилади, бу эса қишлоқ хўжалигини янада ривожлантириш билан боғлиқ бўлган кўпгина масалаларни ҳал қилишда жуда катта аҳамиятга эга. Бироқ микробиология ҳам биология каби, умуман, фақат мичуринча йўналиш асосида, яъни табиат меҳнаткаш халқнинг манфаатларига мос равишда ижобий ўзгартирилган дагина муваффақиятли ривожланиши мумкин.

БИРИНЧИ ҚИСМ

МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ УМУМИЙ МОРФО- ЛОГИЯСИ, СИСТЕМАТИКАСИ ВА УМУМИЙ ФИЗИОЛОГИЯСИ

1 боб

БАКТЕРИЯЛАР МОРФОЛОГИЯСИ

1. БАКТЕРИЯЛАР, БАКТЕРИОФАГЛАР ВА ЭНГ МАЙДА ВИРУСЛАРНИНГ УЛЧАМИ

Бир ҳужайрали микробларнинг кули бактериялар группасига мансубдир. Бу группа организмлар табиатда жуда кенг тарқалган булиб, шаклининг соддалиги билан фарқ қилади. Бактериялар одатда шарча ёки кичкина таёқча (туғри ёки эгилган) шаклида бўлади. Улар жуда майда организмлардир. Масалан, шарсимон бактериялар ҳужайрасининг диаметри 1—2 μ (μ — микрон 0,001 мм га тенг) га яқинлашади; фақат уларнинг айримлари йирикроқ бўлади, масалан, *Thiophysa volutans* ҳужайрасининг кундаланг диаметри 18 μ келади.

Цилиндр шаклидаги бактериялар ҳам майда бўлади. Кўпчилик тупроқ бактериялари ҳужайрасининг узунлиги 1 дан 4 μ гача, қалинлиги эса 0,5 μ дан 1 μ гача етади. Бактерияларнинг бу группасида ҳам баъзан бирмунча йирик формалар учрайди. Масалан, олтингургурт бактерияси *Beggiatoa mirabilis* ҳужайраларининг кундаланг диаметри 50 μ гача етади. Жуда йирик таёқчасимон бактериялар билан бир қаторда ҳужайрасининг диаметри 0,3 μ га тенг бўлган ҳақиқий пигмейлар ҳам учрайди. Уларни ҳатто замонавий энг яхши микроскопларда ҳам кўриш мумкин.

Табиатда ультрамикроблар деб аталувчи яна ҳам майда микроблар учрайди. Бу бактериялардан ёруғлик микроскопларида кўринмайдиган бактерифаглар ва ҳар қандай

жуда майда филтрлардан ўта оладиган вируслар бирмунча муҳим аҳамиятга эга.

Машҳур рус микробиологи *Н. Ф. Гамалея* 1898 йилда оддий, микроскопда кўринадиган бактериялар қандайдир фактор таъсирида бузилишини ёки лизисга учрашини (эриб кетишини) аниқлади. 1917 йилда француз олими *Де' Эррель* бу лизис бактериофаглар деб аталувчи алоҳида «бактерия ютувчи» лар томонидан амалга ошишини аниқлади. Бактериофаглар культурага солингандан 8 соат ўтгач, бактериялар тулиқ эриб кетади. Модомики, бактериофаглар ўз хусусиятини сақлаб қолган ҳолда қайтадан тиклана олар экан, улар ультрамикроскопик тирик мавжудотлардир, деб тахмин қилинган. Уларнинг тирик эканлиги кейинчалик негатив пластинка усули билан исботланди. Бу усулга кўра, бактерияларнинг эриган культураси филтрати ёш дивентерия таёқчалари суспензияси билан аралаштирилади ва бу аралашма термостатда 37° температурада 1, 2, 3 ва 4 соат сақлангандан кейин Петри косачасидаги озиқли агарга солинади. Бунда филтрат бактерия суспензияси билан аралаштирилган заҳотиёқ солинган агарли косачадаги бактерияли юпка қаватда бактериясиз бир нечта очиқ жойлар қолган. Филтрат суспензияга аралаштирилгандан кейин бир соат ўтказиб солинган иккинчи агарли косачада очиқ жойлар бирмунча кўпроқ, учинчи ва тўртинчи агарли косачаларда эса (аралаштирилгандан кейин 2—3 соат ўтказиб солинган) жуда кўп бўлиб, бактериялар сира кўринмайди. Бу ҳодисани фақат шу билан исботлаш мумкинки, бактериофаг тирик бактериялар билан бирга 37° да сақланганда, у тез кўпая бошлайди ва агар юзасидаги бўш жойлар сонини орта боради.

Кейинги текширишлар бактериофаг асосан тирик бактериялар иштирокида кўпайишини ва жуда яшовчан эканлигини кўрсатди. Найча ичига солиниб, икки учи кавшарланган ва қоронғи жойда сақланган бактериофаг бир неча йилгача ҳам ҳаётчанлигини йўқотмаган. У юқори ва паст температураларга яхши чидайди.— 190° температурада ҳам яшайди, лекин 100° гача қиздирилганда нобуд бўлади. Бактериофаг нурли энергиядан ҳам таъсирланади. Микроскопда кўринадиган бактерияларни нобуд қиладиган нурлар бактериофагга ҳам таъсир этади (уни нобуд қилади). Бактериофаг эритмада узоқ вақт сақланса ёки эритма центрифугада айлантисан, у пробирка остига чуқади. Шунинг учун эритма ҳамма вақт гўё тиниқ бўлиб кўринса-да, бактериофагнинг концентрацияси идиш остига идишнинг юқори қисмидагига қараганда доим юқори бўлади. Химиявий заҳарлар кўринадиган бактерияларга қандай таъсир этса, бактериофагларга ҳам деярли шундай таъсир этади. Хусусан, эфир, ацетон, карбол ва оксалат кислоталар, формалин, антиформин ҳамда мис сульфат эритмаси бактериофагларни нобуд қилади.

Олтин (II)-хлорид эритмаси шимдирилган ва кейин формальдегид билан қайтарилган препаратдаги бактериофаглар улчанганда, уларнинг катталиги 0,035 — 0,1 микронга туғри келиши керак. Бунда, бактериофаглар оқсил молекулаларидан қанча катта, деган саволга қўйидагича жавоб бериш мумкин: молекуляр оғирлиги 160 минг келадиган казеин молекуласи 0,002 микронга, бактериофагнинг молекуласи эса 0,1 микронга тенг келади. Бундан куришиб турибдики, бактериофаг таркибига жуда кўп оқсил молекулалари кириши керак.

Ҳозирги вақтгача кўпгина патоген ва сапрофит бактерияларни эритувчи (ютувчи) бактериофаглар топилган. Буларнинг айримларидан бир қанча патоген бактерияларга қарши курашда кенг фойдаланилмоқда. Бактериофаглар жуда майда булганлигидан уларнинг морфологик тузилиши кам ўрганилган. Электрон микроскопда бактериофаг бош томони бир оз йўғонлашган (диаметри 50—100 $m\mu$ га яқин), узунчоқ шакли бўлиб (100—150 $m\mu$ кўринади (2-расм). У бактерия ҳужайраси юзасига сўрилиб кетиб, 15 минутдан кейин уни эритиб юборади. Бунда ҳужайранинг пўсти парчаланиб кетади ва протоплазмаси оқиб чиқади. Бу процесс натижасида бактериофаг заррачаларининг сони ўн марта кўпаяди.



2-расм. Бактериофагнинг электрон микроскопда куриниши

Актиномицетларни эритувчи **актинофаг** ҳам шакли жиҳатидан бактериофагга ўхшаб кетади.

Ультрамикроскопик организмларнинг бошқа бир группаси энг майда вируслар деб аталади.

Улуғ рус ботаник олими Д. И. Ивановский 1892 йилдаёқ тамакиннинг мозаика касаллигини текшириб, уни энг майда алоҳида микроблар — микроскопда кўринадиган бактерияларни тутиб қолувчи чинни филтёр ғовакларидан бемалол ута оладиган вируслар қўзғашини аниқлади. Кейинчалик, одамда, ҳайвонларда ва ўсимликларда турли касалликларни қўзғатувчи ана шундай вируслар топилди. Хусусан, улар қутуриш, чечак, безгак, энцефалит, чўчқа вабоси, товуқларда урчуқсимон саркома ва ўсимликларда турли хил мозаика касаллигини ва бошқа кўп касалликни қўзғатиши, гулларда пигмент ажралишида патологик ўз-

гаришларни вужудга келтириши аниқланди. Бу касалликларнинг кечиши ва уларни тузатиш мумкин булган барча усуллар микроскопда куринадиган бактериялар билан зарарланган кабидир, лекин бу касаллик қўзғатувчиларнинг ўзи ёритувчи микроскопда ҳам кўринмайди. Фақат жуда синчиклаб текшириш ва электрон микроскопда кузатиш бундай вирусларнинг бир қанча морфологик ва физиологик хусусиятларини аниқлашга имкон берди. Аввало, улар икки йилгача ўз активлигини сақлаши мумкинлиги (агарда музда сақланса) аниқланди. Химиявий заҳарлар уларга турлича таъсир қилади, лекин 50% ли спирт ҳам уларни тез нобуд қилмайди. Қуёш нури бактериялар ва бактериофагларга қандай таъсир қилса, бу энг майда вирусларга ҳам шундай таъсир этади. Лекин қўқ, сариқ ва қизил нурлар уларга қаттиқроқ таъсир этади. Бундай вируслар паст температурада нобуд булмайди, лекин турли хил вируслар юқори температурага турлича чидайди. Шунга кўра эса юқори температура улар учун хавфлидир. Уларнинг баъзилари 55° да, бошқалари эса фақат 90° да нобуд бўлади. Бу энг майда вируслар қуритилганда нобуд булмайди, аксинча, кейинчалик юқори температурага яхши чидайди. Бир қанча текширишларга кўра, бу микроскопик организмларнинг ўлчами қуйидагича ўзгариб туриши аниқланди (жадвалга қаранг).

Баъзи энг майда вирусларнинг ўлчами

Вируслар	Ўлчами (<i>т</i> _м ҳисобида)
Чечак вакцинаси вируси	125—200
Перипневмония "	125—175
Оқар сув "	125—175
Энцефаломиелит "	70—100
Оқсил касаллиги	8—20
Тамакининг мозайка касаллиги вируси	12×400

Энг майда вирусларнинг ўлчами 10 — 20 *т*_м келади. Баъзи оқсил моддаларнинг айрим молекулалари узининг ўлчамига кўра вирусларга яқин туради. Масалан, гемоцианин молекулалари (моллюскалар оқсили) нинг молекуляр оғирлиги 12 млн. бўлиб, ўлчами 22 *т*_м га тенг, яъни оқсил касаллиги вирусларидан катта. Молекуляр оғирлиги 15 — 20 мингга тенг булган оддий оқсилларнинг молекулалари вирусларникидан ҳам майда. Энг майда вирусларнинг характерли хусусияти шундаки, улар ўзи шикастлаган организмнинг тирик ҳужайралари ичида ўсади ва кўпаяди. Бундай ҳужайраларга жойлашиб олган вируслар тирик мавжудотнинг ҳамма хусусиятларига эга бўлади, ҳужайрадан ташқарида купгина вируслар ҳаёти сезилмайди. Баъзи олимлар

уларни улик нарсалар деб ҳисоблаганлар. Бироқ вируслар ривожланиши мумкин. Улар уз хусусиятларини узгартира олади ва узгартирилган ҳолда наслдан-наслга беради. Бу хусусиятлар фақат тирик организмларга хосдир. Улар хусусиятининг узгарувчанлигига кўра, асоси тирик, лекин узгарган ва кучи бушаштирилган вирусдан иборат вакцина (қутуриш, чечак ва бошқа вирус касалликлари вакцинаси) ишлаб чиқилди. Бундан ташқари, баъзи энг майда вируслар сунъий озиқ муҳитида ҳам ўса олиши аниқланди. Буларга қорамол перипневмонияси вирусини, оқар сувдан ажратиб олинган энг майда вирусларни киришиш мумкин.

Кўп вируслар «кристаллсимон» оқсилларга ўхшаб кетади. Масалан, тамакининг мозаика касаллиги вирусини кўрсатиш мумкин. Бу касаллик билан оғрига: тамаки баргидаги ширада вируслар кристалл ҳолда учрайди. Вирусларнинг кристалл ҳолда учрашини Стенли рентгенструктура анализи йўли билан ишотлади. Бунда кристаллсимон вирус оқсил хусусиятига эга бўлиб, унинг молекуляр оғирлиги 43 млн. га тенг эканлиги ҳам аниқланди. Бу вируслар молекуляр оғирлигининг шунчалик катта бўлиши модданинг алоҳида структура тузилишига эга эканлигини кўрсатади. Кристалллар гидролиз қилиб курилганда, таркибида турли аминокислоталар ҳамда нуклеин кислоталар борлиги аниқланди. Буларнинг мавжудлиги вирусларнинг оқсилга хос хусусияти борлигини билдиради. Бироқ бу молекулаларнинг улчами ҳаддан ташқари каттадир, улар молекуляр оғирлиги 30 минг келадиган ўсимлик оқсиллари молекуласидан ва молекуляр оғирлиги 30 — 75 мингга тенг бўлган ферментлар молекуласидан катта.

Кристалл ҳолдаги вирусларнинг энг асосий хусусияти шундаки, улар ўзига ўхшаш маҳсулларни тез ишлаб чиқариш қобилиятига эга. Ўсимлик организмга киритилган вирус оқсили тўрт ҳафта ичида миллион марта кўпайиб кетади. Синтез вақтидаги қандайдир химиявий процесс тирик ҳужайра протоплазмасидаги аминокислоталар, нуклеин кислоталарни ва, ҳатто, углевод ҳамда липоидларни кристалл ҳолдаги вируснинг ҳосил бўлиши ва кўпайишига тўхтовсиз сарфлаб туради. Бунда шу вирус шаклида киритилган мураккаб оқсилнинг атрофлама «кристалланишига» ўхшаш ҳодиса содир бўлади. Лекин бу кристалланиш билан тўйинган эритмадан химиявий моддаларнинг кристалланиши ўртасида ҳеч қандай умумийлик йўқ. Бу ерда фақат тўйинган эритмагина эмас, ҳатто, унинг бор-йўқлигини анализ қилиш учун сезиларли бирор нарса йўқ. Кристалланиш процессида модда синтезланади. Кристалл ҳолдаги вирусларнинг фақат тирик ҳужайра протоплазмасидагина мураккаб структурали шаклда пайдо бўлиши жуда қизиқарлидир.

Сунъий озиқ муҳитида ёки ўсимлик-ҳужайрининг майдаланган янги тўқималарида кристалл ҳолдаги вирусларнинг ҳосил бу-

лиши давом этмайди. Бу ҳолат, вирус оқсилларнинг кўплаб ҳосил бўлиши тирик ҳужайрадаги моддалар алмашинуви билан чамбарчас боғлиқ эканлиги тўғрисидаги тахминий фикрни тасдиқлайди. Бироқ вирус билан зарарланган ҳужайрада моддалар алмашинуви қандай бориши ҳали етарлича аниқлангани йўқ. Вируснинг паразит ҳаёт кечириши уз фермент системасининг йўқолишига ва моддалар алмашинувининг янги, ўзига хос формасининг пайдо бўлишига олиб келди, бу моддалар алмашинуви вирус шикастлаган ҳужайранинг фермент системасида содир бўлади.

Бактериофаг ва энг майда вирусларнинг топилиши ёритувчи микроскопда кўринадиган ва оддий тирик ҳужайраларга ухшаган бактериал формалардан ташқари, ҳужайра тузилишига ўхшамаган энг майда вируслар ва бактериофаглар борлигини кўрсатди. Бу кашфиётлар асосида ҳаётнинг чегараси тўғрисидаги фикр бутунлай узғариб кетди. Мавжуд ҳужайралар бу соҳада ҳаётнинг сунгги маҳсули ҳисобланмаса керак. Фақат табиатдаги энг майда вируслар ва бактериофагларнинг мавжудлигигина эмас, балки оддий (биологик) микроскопда кўринадиган бактерияларнинг микроскопда кўринмайдиган — кўринадиган бактерияларнинг энг майда формаларига ўтиши мумкинлиги бундан далolat бериб турибди. Бу ҳодиса Одюруа, Сукнев ва бошқа бир қанча тадқиқотчилар томонидан ўрганилган. Улар майдаланган ва бактериал филтрдан ўтказилган бактерия ҳужайраларининг нобуд бўлмаслигини аниқладилар. Филтрдан кўринадиган бактерияларнинг энг майдалари, яъни а в и з у а л ь формалари ўтиб кетади. Бактерияларнинг энг майда формалари маълум шароитда қайтадан микроскопда кўринадиган бактерияларга айланиши мумкин. Лекин бунинг учун баъзан кўп вақт сарф бўлади. Бунда одатда мазкур бактерияларнинг хусусияти анчагина узгаради, бу умумбиологик жиҳатдан қизиқарлидир.

Буларнинг ҳаммаси табиатда ҳаётнинг турли хил ҳужайрасиз формалари кенг тарқалганлигини ва уларнинг кейинчалик ўрганилиши амалий ҳамда назарий жиҳатдан муҳим аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади.

2. БАКТЕРИЯЛАРНИНГ ТАШҚИ КЎРИНИШИ

Шаклига кура бактерияларни учта асосий группага: 1) шарсимон бактериялар; 2) таёқчасимон ёки цилиндрсимон бактериялар ва 3) эгри-бугри бактерияларга бўлиш мумкин. Бу группалар орасида жуда кўп ва кўпинча сезилмайдиган оралиқ формалар ҳам бор.

Шарсимон бактериялар шакли жиҳатдан бирмунча содда тузилган. Улар алоҳида шариклар — к о к л а р (3-расм), бир-бири билан бирикиб, занжир ҳосил қилган шариклар — с т р е п т о к о к л а р (4-расм), ва, ниҳоят, шариклар тўрттадан бўлиб би-

риккан—тетракокклар (5-расм) ҳамда шариклар саккизтадан бўлиб бириккан — сарциналар (6-расм) шаклида учрайди.

Диаметрининг узунлиги билан фарқ қилувчи цилиндрсимон бактериялар (таёқчалар) бирмунча куп узгариб туради. Таёқчалар гоҳ тўғри, гоҳ эгилган, баъзан иккитадан ёки бутун занжир бўлиб бириккан, гоҳ калта, гоҳо жуда узун бўлади. Бактерия-

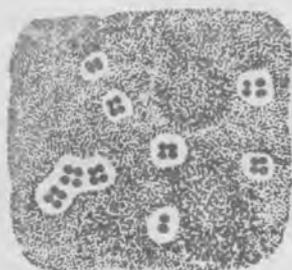


3-расм. *Micrococcus pyogenes*. Алоҳида кокклар — чанда. *Micrococcus roseus*. Коккларнинг иккитадан жуфтлашуви — ўнда (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

ларнинг турларини аниқлашда фақат уларнинг ташқи кўринишигина ишончли восита бўла олмайди; бунинг учун бактерияларнинг бошқа морфологик хусусиятларига, хусусан ҳужайра ичида турғун овал таначалар—споралар ҳосил қилишига ҳам эътибор бериш керак. Спора ҳосил қилмайдиган ҳамма таёқчасимон формалар бактерия (7-расм), спора ҳосил қиладиганлари эса бацилла деб аталади (8-расм). Ҳужайралар-



4-расм. *Streptococcus pyogenes*. Коккларнинг занжирсимон бирикиши (2000 марта катталаштириб кўрсатилган)



5-расм. *Micrococcus tetragenis*. Шарсимон ҳужайралари турптadan бўлиб бириккан тетракокклар (900 марта катталаштириб кўрсатилган)

нинг жуфтлашиши диплобактерия ёки диплобацилла, занжир бўлиб бирикиши стрептобактерия ёки стрептобацилла деб аталади.

Бактерияларнинг бир оз эгилган ҳужайрали — вибрионли (9-расм), жуда эгилган ҳужайрали — спириллали (10-расм) ёки узун спиралга ўшаб кўп марта буралган ҳужайрали — спирохетали (11-расм) формалари яна ҳам кўп ўзгаради.



6- расм. *Sarcina lutea*. Шарсимон ҳужайралари 8 та ёки ундан кўпроқ булиб кубик шаклида бириккан (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)



7- расм. *Bacterium kiliense*. Спорасиз таёқчасимон бактериялар (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)



8- расм. *Bacillus subtilis*. Спора ҳосил қилувчи таёқчасимон бактериялар—бациллалар. Ҳужайраларида спора-лар куришиб турибди (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)



9- расм. *Vibrio cholerae*. Вибрионнинг бир оз эгилган хили (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

Юқорида айтиб ўтилган бир ҳужайрали бактериялар билан бир қаторда табиатда субстратга ёпишиб яшовчи ёки суюқликда эркин сузиб юривчи кўп ҳужайрали колонияли ипсимон формалар ҳам учрайди (12- расм). Бу группага кўпгина олтигугурт ва темир бактериялари киради.

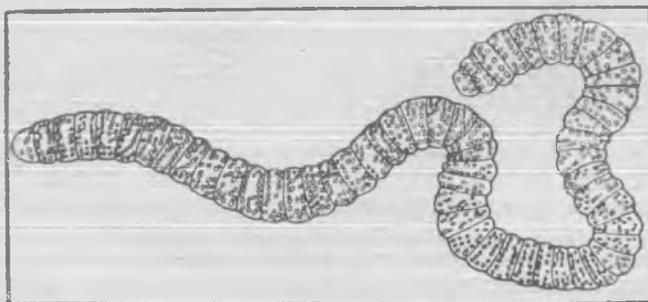


10- расм. *Spirillum volutans*. Спирилланинг кучли буралган хили (800 марта катталаштириб курсатилган)



11- расм. *Spirochaeta pallida* — жуда кучли буралган хили (1000 марта катталаштириб курсатилган)

Миксобактериялар бактерияларнинг алоҳида группасини ташкил этади. Булар ҳақиқий бактериялардан кескин фарқ қиладиган бир қанча хусусиятларга эга. Айниқса споралар тўпланадиган алоҳида мева таналар ҳосил қилиш хусусияти улар



12- расм. *Beggiatoa mirabilis*. Ипсимон бактерия (150 марта катталаштириб курсатилган)

учун хосдир. Ниҳоят, таёқча шаклидаги ёки ён ўсимтали ипсимон бир ҳужайрали микроорганизмлар ҳам бактерияларга киради.

Булар микобактерия (13-расм) ва коринебактерия номлари билан маълумдир. Бактериялар билан замбуруғлар ўртасидаги оралиқ организмлар — актиномицетлар



13- расм. *Mycobacterium hyalinum*. Шохловчи таёқчалари (100) марта катталаштириб курсатилган)



14- расм. *Actinomyces chromogenes*. Нурсимон замбуруғнинг микроскопда кўриниши (1000 марта катталаштириб курсатилган)

(14-расм) ипсимон тузилган бўлади. Микроорганизмларнинг юқорида айтиб ўтилган формалари уларнинг систематикасида тўлиқ ёритилган.

3. БАКТЕРИЯ ХУЖАЙРАСИНИНГ ИЧКИ ТУЗИЛИШИ

Бактерия хужайраси жуда майда бўлганлигидан унинг ички тузилишини ўрганишда бир қанча қийинчиликларга дуч келиниши табиийдир. Ҳақиқатан ҳам, микроскопда текшириш соҳасида катта ютуқларга эришилган бўлса-да, бактерияларнинг тузилишига оид кўпгина масалалар етарли ёритилмаганича қолмақда. Бунинг сабаби текшириш ишлари олиб борилмаганлигида, деб айтиб бўлмайди. Аксинча, бу ишга жуда кўп куч сарфланган, лекин тирик дунё мана шу энг майда вакилларининг ички тузилишини аниқ ўрганишдаги техник қийинчиликлар бу масалани тўлиқ ҳал қилиш имконини бермаган.

Ҳозир аниқланишича, бактерия хужайраси ташқи хужайра пўсти билан ўралган протопласта ва вакуоладан ҳамда протоплазма таркибида бўладиган турли хил қўшилмалардан ва айрим ҳолларда бўлиниб-бўлиниб кетган ядродан иборат бўлади.

А. Ташқи пўсти

Бактерияларнинг ташқи пўсти юпқа ва рангсиз бўлиб, фақат йирик формаларидагина уни микроскопда кўриш мумкин. Қолган ҳамма формаларида эса уларнинг шакли доим бир хил бўл-

гани учун пусти бор, деб қарашга ёки пусти курадиган қилиш учун қайта ишлашнинг сунъий усулидан фойдаланишга тўғри келади. Бунинг учун купинча бактериялар натрий хлориднинг 1—2% ли эритмасига солиб қуйилиб, ҳужайралари плазмоллиз ҳолатга келтирилади ёки улар буялади ва химиявий қайта ишланади.

Ташқи пуст фақат электрон микроскопда аниқ куринади (15-расм) ва протоплазманинг ташқи қаватидан осон фарқ қилинади. Капсулани формаларида, бундан ташқари, капсулани ҳам яхши куриш мумкин.

Айрим бактерияларнинг сиртқи қаттиқ пусти булганлигидан уларнинг шакли ўзгармайди (16-расм).

Бактериялар ташқи пустининг химиявий таркиби бир хил булмайди ва юқори ўсимликлар пустидан кескин фарқ қилади. Агар ўсимликлар пустида целлюлоза асосий қурилиш материали бўлиб ҳисобланса, бактериялар пустида эса бу модда мутлақо йўқ, улар азотсиз ва баъзи азотли моддалардан тузилган. Пустда учрайдиган азотсиз моддалар қаторига полисахаридлар ва липоидлар, азотли моддаларга эса оқсил



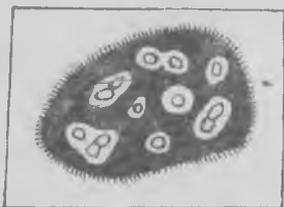
15-расм. *Bacillus mycoides*. Ҳужайрасининг тузилиши. Шилимшиқ қаватдан кейинги қора чизиқ ҳужайра пусти, пустан кейин цитоплазма мембранаси жойлашган. Сунгра цитоплазма келади (335000 марта катталаштириб курсатилган)



16-расм. *Bacillus mycoides*. Ҳужайралар плазмолизи вақтида ташқи пустининг куриниши (1000 марта катталаштириб курсатилган, А. Имшенецкийдан олинган)

моддалар, аминокислоталар ва бор-йўқлиги тула аниқланмаган бўлса ҳам, хитин киради.

Бактериялар ҳужайрасининг пўстида оқсил моддалар ва аминокислоталарнинг борлигини Қаминс ва бошқалар яқиндагина (1957) исботладилар. Улар *Lactob. bifidum* ҳар хил штаммининг ҳужайра пўсти гидролизатини анализ қилиб, таркибида аланин, глутамин кислота ва лизин борлигини аниқладилар. Гидролиз маҳсулотлари орасида аминокислоталардан ташқари, галактоза, глюкоза, глюкозамин (хитин таркибига кирса керак) ва бошқа баъзи бирикмалар ҳам топилган. Мазкур бактерияларнинг



17- расм. Капсулалари ҳужайраларнинг куриниши. Қора фон—тушь (1000 марта катталаштириб курсатилган)

айрим штаммларида оз миқдорда серин, глицин, треонин ва аспарагин кислоталар борлиги ҳам аниқланган. *Sarcina lutea*, *Bac. megatherium* ва *Bac. subtilis* ларнинг ҳужайра пўсти хроматография усулида анализ қилиб кўрилганда ҳам юқоридагига ўхшаш натижалар олинди. Бу бактериялар пўстининг гидролизатида *d*-валин ва *d*-глутамин кислота топилган. Баъзи бактерияларнинг пўстида кўч миқдорда аминокислоталарнинг глюкозаминлар билан ҳосил қилган бирикмаси

борлиги аниқланган. Бактериялар пўсти таркибига кирадиган оқсиллар молекуласи занжирининг учигади аминокислоталар сифатида кўпинча аланин ва глицин ҳамда камроқ аспарагин ва глутамин кислоталар учрайди.

Ҳаёт фаолияти процессида, айниқса углеводлар қуп ва оқсиллар кам бўлган муҳитда, айрим бактерияларнинг пўсти бўртиши ва шилимшиқланиши мумкин. Бунда пўстининг ташқи қавати дигридоқ, ёпишқоқ массага айланади ва пўстда углеводга яқин бирикмаларнинг ёки гидролизланганда оқсил ва қандга парчаланиб кетадиган глюкопротеидларнинг доим ва бир хил тупланиши ҳисобига капсула ҳосил қилади. Кўпинча капсулалар бактерия ҳужайрасининг ўзидан катта бўлади. Шунинг учун бундай ҳужайралар микроскопда қаралганда гўё нуқсонлидек бўлиб кўринади.

Бактериялар фуксин билан бўялиб, кейин тушь аралаштирилганда, капсулалар яхши кўринади. Ана шундай йўл билан тайёрланган препаратда *Azotob. chroococcum* бўлса ҳам, қора фонда ҳужайралар пушти рангда ва капсулалар бир-биридан яхши фарқ қиладиган, тиниқ бўлиб кўринади (17- расм).

Шилимшиқ ва капсуланинг ҳосил бўлиш тезлиги шароитга (озиқ муҳитига, бактерия ўстириш шароитига ва бошқаларга) боғлиқ ва баъзан бу жуда тез бориши мумкин. Қанд-шакар ишлаб чиқаришда тозаланмаган қуплаб лавлаги шираси махсус

стрептококк *Leuconostoc mesenteroides* (18- расм) нинг шилимшиқлари туплаמידан иборат қиёмга айланиб қолади.

Баъзан шилимшиқ капсула фақат ҳар бир ҳужайра яқинида алоҳида-алоҳида эмас, балки бир-бири билан боғланган тўда-тўда ҳужайралар атрофида ҳам ҳосил бўлади. Бактерияларнинг шилимшиқли бундай группаси зооглея деб аталади.

Ипсимон бактериялар пўстининг шилимшиқланиши, эҳтимол, озиқ муҳити таркибининг ноқулай бўлишига боғлиқ бўлмас-



18- расм. *Leuconostoc mesenteroides*. Чанда— капсуласиз ҳужайралари; унда— капсулалли ҳужайралари (1000 марта катталаштириб курсатилган.)

дан, балки бу морфологик мосланиш ҳисобланиб, мазкур турнинг ҳаётида муҳим роль уйнайди.

Масалан, *Thiothrix* оиласига кирувчи олтингугурт бактериялари ипининг бир учида шилимшиқ ёстиқча ҳосил бўлиб, ана шунинг ёрдамида бактериялар сув ости буюмларига ёпишади (19- расм).



19- расм. *Thiothrix nivea*. Ипининг учларида шилимшиқли ёстиқчалар кўриниб турибди (1000 марта катталаштириб курсатилган)

Б. Бактерия ҳужайрасининг протоплазмаси

Ташқи пўст ичида бактерия ҳужайрасининг протоплазмаси бўлиб, унинг устки қавати бирмунча қалин ва у ярим утказгич хусусиятига эга. Бу цитоплазматик мембранадан иборат. Мембрананинг бор-йўқлиги плазмолиз билан исботланади: Агар бактерия ҳужайраларини осмотик босими протоплазманинг осмотик боси-

мидан юқори бўлган эритмага солсак, протоплазма ташқи пўстдан ажралиб, сиқила бошлайди. Плазмолитиз ҳодисаси ҳам мембрананинг борлигидан дарак беради. Бунда бактерия ҳужайралари осмотик босими юқори бўлган эритмадан олиб, дистилланган сувга солинса, бактериянинг ташқи пўсти ёрилиб кетади ва протоплазма ҳужайрадан ташқарига чиқади-да, унинг бирор учидан шарсимон масса ҳосил қилади. Ҳужайра суспензияси электроки ўтишига қаршилик кўрсатиши учун бактерияларда цитоплазматик мембрананинг қалинлиги 30 А, турушларда 50 А бўлиши керак.

Модомики, мембрананинг асосий таркибий қисми йирик молекулали липоид-протеин комплексидан иборат экан, у 2—3 молекуляр қаватдан ташкил топган дейиш мумкин.

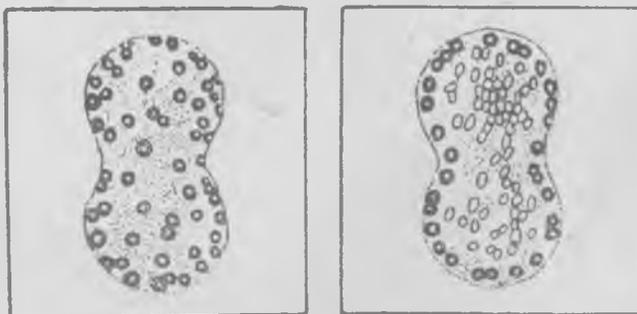
Цитоплазматик мембрана ичида протоплазманинг ўзи ёки, бошқача айтганда, турли қўшилмалли цитоплазма жойлашган. Ёш ҳужайраларда протоплазма ёруғликни ўтказиши жиҳатдан бир хил, кейинчалик эса унда микроскопда кузатганда осон кўринадиган вакуолалар пайдо бўлади. Цитоплазма физик-химиявий хусусиятига кура, микро ва макроструктураси аниқ ифодаланган мураккаб коллоид моддадир. Унинг сиртқи таранглиниши аниқ кўриниб туради. У сув билан аралашмаганлиги учун уни кам буртадиган коллоидларга киритиш керак. Бу коллоид системада доимий фаза сув, дисперс фаза эса турли химиявий моддаларнинг зарралари ҳисобланади. Цитоплазмадаги асосий химиявий комплекс — липоид-протеин ҳисобланади. Протоплазманинг хоссалари ана шу комплекснинг химиявий ва физик-химиявий хусусиятларига боғлиқ; бу комплекс оқсил ва липоидлардан иборат.

Цитоплазманинг оқсил моддалари таркибида аминокислоталар йиғиндисидан таркиб топган узун-узун полипептид занжирлари бор. Аминокислоталар сув ажралиши ҳисобига бир-бири билан бирикади. Бунда ҳосил бўлган занжирларнинг учи очиқ қолади, занжирларнинг ўзи эса эгрибугри кўринишда бўлади. СО ва NH группалар бу занжирнинг бошидан охиригача бир хил, радикаллар эса турли хил бўлиб, оқсил моддаларнинг хилма-хил хоссалари уларнинг хусусиятига боғлиқ. Оқсилнинг кислотали ёки асосли хоссалари таркибида қўшимча СООН ёки NH₂ группалар бўлган аминокислоталарга боғлиқ. Агар бу оқсил ўз таркибида кўп миқдорда иккита карбоксил группали (аспарагин ва глутамин кислотали) аминокислоталар тўтса, аминокислоталар конденсатланганда битта карбоксил группа бўш қолади, натижада оқсил кислота хусусиятига эга бўлади. Агар мазкур оқсил таркибида конденсатлангандан кейин ҳам битта аминокислотаси бўш қоладиган маълум миқдор диаминокислоталар бўлса, оқсил асос хусусиятига эга бўлади. Оқсил таркибида метил ёки фенил группа тутувчи аминокислоталар бўлса, у липофил хусусиятга (лейцин, фенилаланин), ён занжирда спиртли группа тутувчи аминокислоталар бўлса, гидрофил хусусиятга (серин, тирозин) эга бўлади. Ниҳоят, оқсил таркибида олтингугурт тутувчи аминокислоталарнинг бўлиши уларнинг оксидловчи-қайтарувчи шароитга тез берилиши ҳамда қўшни полипептид занжирдаги олтингугурт атомлари орасида кўприкчалар ҳосил бўлиш йули билан кейинчалик полимерланиши учун асос бўлади.

Цитоплазма химиявий комплексининг муҳим таркибий қисми липоидлар бўлиб, улар гидрофоб хусусиятга эга. Липоиднинг гидрофил группаларидан биттаси бўш қолиб, оқсилнинг ён занжиридаги гидрофил группалар билан алоқада бўлсагина, липоидлар билан оқсиллар ўзаро осонгина химиявий боғланади. Бўш гидрофил группаси бўлмаган липоидлар фақат оқсилларнинг ён занжиридаги липофил группалар билан бирика олади. Шунинг учун бириктиш имконияти (сони) қатъий чегараланган.

Бу маълумотларнинг ҳаммаси шуни кўрсатадики, цитоплазма структура элементларининг ҳосил бўлишида ўзининг ён занжирлари билан ўзаро ва цитоплазманинг бошқа таркибий қисмлари билан боғланган оқсил моддаларнинг полипептид занжири асос бўлади. Бунда ҳосил бўлган турлича алоқалар цитоплазмани ҳар хил ташқи факторлар таъсирига ўта сезувчан қилиб қўяди. Масалан, юқори температура липоид боғларни бузади, муҳит реакциясининг ўзгариши тузлар боғини, цитоплазмада оксидланиш-қайтарилиш шароитининг ўзгариши эса олтингургурт атомлари ўртасидаги кўприксимон боғни бузади, цитоплазма ичига кирадиган тузлар эса иккиламчи валентли боғларга таъсир этади.

Протоплазма тирик моддага хос бўлган хусусиятларга эга. Протоплазма озиқ моддаларни системали равишда тирик модданинг мураккаб ва специфик структурасига айлантириш йўли билан ўзининг ички тузилишини узлуксиз тиклаш қобилиятига эга. Химиявий таркиби маълум даражада ўзгариб туришига қарамадан, протоплазманинг кўриниши бактерия турларида нисбатан турғун бўлади. Озиқ моддалар ассимиляцияси процессида протоплазма теvarак-атроф муҳитнинг таркиби ва хоссаларига таъсир этиши мумкин, шу вақтнинг ўзида протоплазма ташқи муҳит таъсирига дуч келади ва шароитга қараб, гоҳ тез, гоҳ секин ўзини-ўзи тиклайди.



20- расм. *Thiophysa macrophysa*. Ҳужайраларида олтингургурт томчилари кўришиб турибди

Бактерия ҳужайрасининг протоплазмасида ҳам, асосан, запас озиқ моддалар функциясини бажарувчи турли хил қушилмалар: гранулёза, гликоген, ёғ, волютин, олтингургурт ва бошқалар учрайди. Булардан гранулёза ва гликоген азотсиз моддалар бўлиб, гидролизланганда *d*-глюкоза олинади, волютин эса азотли бирикмалар қаторига киради. Бу қушилмаларнинг ҳаммаси турли хил микроорганизмларда кенг тарқалган.

Бактерия ҳужайраларида маълум миқдорда ёғ булади. Баъзан ёғ ҳужайра қуруқ оғирлигининг 35—50% гача тупланади (углерод кўп, азот кам бўлган шароитда).

Ҳужайраларда қушилмалар сифатида кўпинча олтингугурт (олтингугурт бактерияларида суюқ томчи ҳолида, 20-расм) ва аморф оксалат кислота тузларининг оксалитлар деб аталувчи доначалари учрайди (21-расм). Томчи ҳолидаги олтингугурт ҳам запас озиқ моддаларга, оксалат кислотанинг тузлари эса углевод бирикмалари оксидланишининг охириги маҳсулотларига киради.



21- расм. *Chromatium Okenii*. Ҳужайраларида оксалитлар кўришиб турибди (Базаревскийдан олинган)

В. Бактерия ҳужайрасининг ядроси

Бактерия ҳужайрасининг ядроси микроскопда қидирилганда жуда камдан-кам ҳолдагина кўринади. Ҳужайра ядросини ёки ядро моддаларни топиш учун кўпинча ҳужайралар махсус усулда ишланади.

Ядро моддаларни топишда кўпинча Фельгеннинг тимонуклеин кислота борлигини кўрсатувчи рангли реакциясидан фойдаланилади. Бунда агар центрифугаланган бактерия ҳужайраларини 96% ли спиртда фиксирлаб, кейин 60° да 1*n* (нормаль) хлорид кислотада (5—10 минут) гидролиз қилинса ва кислотадан ажратиб олингандан кейин унга фельген реактиви (фуксин-сульфит кислотанинг рангсиз эритмаси) қушилса, гидролиз натижасида ажралиб чиққан альдегид группа билан фуксин-сульфит кислотанинг ўзаро таъсири натижасида тимонуклеин кислота иштирокида аралашма гунафша рангга киради. Реакция давомида фақат бактерия ҳужайралари бўлади, эритма эса рангсизлигича қолади. Нуклеин реакция бактерияларда ҳамма вақт яхши натижа беради.

Ядро моддалар ҳужайраларда тез кўпайиш вақтида ва ҳужайранинг қариши билан боғлиқ бўлган турли ўзгаришлар бошланиши вақтида бўлади. Бироқ бактерия ҳужайраларида тимонуклеин кислотани топиш осон бўлса ҳам, кўпинча ядрони кўриш қийин.

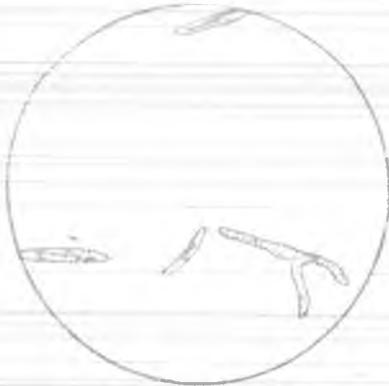
А. А. Имшенецкий фикрича, турли хил бактерияларнинг яд-

ро моддалари турли ҳолатда бўлади. Баъзиларининг ядро моддалари дисперс ҳолатда бўлиб, протоплазмадан ажралиб турадиган алоҳида доначалар ҳосил қилмайди (аралашган — диффуз ядролар). Бошқа турларининг протоплазмасида эса ҳужайрада айрим структуралар (тўрсимон қават, ўқ ип ва бошқалар) нинг ҳосил бўлишида қатнашувчи алоҳида хроматин доначалар учрайди. Учинчи хилларида булиниб-булиниб кетган хроматин доначалар ҳужайранинг бир ёки бир нечта жойида тўпланади ва шу йўл билан ядро протоплазмадан ажрала бошлайди. Шундай ҳулосага келиш мумкинки, энг содда тузилган бактерияларда ядро моддалар цитоплазмада диффуз ҳолда бўлса, анча мураккаб формаларида эса маълум структура ҳосил қилса керак.

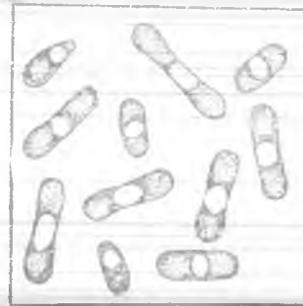
Имшенецкий маълумотларига қараганда, спора ҳосил қилувчи бактерияларда ядро моддалар диффуз ҳолда бўлади ва улар ҳаёт циклининг маълум стадиясида кўзга кўринадиган (яққол) структура ҳосил қилади. Яққол структуранинг ҳосил бўлиши спораларнинг шаклланиши ва етилиши вақтига, яъни протоплазманинг актив фаолияти ёки унинг тиним даври билан боғлиқ бўлган вақтга тўғри келади. Спириллалар ҳам алоҳида ядрога эга эмас ва улар ҳужайрасининг тузилиши бошқа бактериялар ҳужайрасининг тузилишидан фарқ қилмайди. Спора ҳосил қилмайдиган бактериялар, тузилишига кўра, спора ҳосил қилувчи бактериялар ва спириллалардан фарқ қилувчи айрим хусусиятларга эга бўлишига қарамай, алоҳида ядрога эга эмас. Фақат миксобактериялар группасидагина ядро маълум даражада ажрала бошлайди. Имшенецкий текширишларидан маълум бўлишича, бу группа айрим вакиллариининг ядроси диффуз ҳолда, бошқалариники эса полиморф ва, қатто, тўлиқ ажралган ҳолда бўлади. Биринчи группанинг вакили *Mucosoccus* дир. Бу бактерияларнинг актив фаолияти даврида ядроси диффуз ҳолда бўлиб, тиним даврида эса ядро моддалар бирмунча ажралади (дифференцияланади). Иккинчи группанинг вакили *Polyangium* дир. Бу бактериялар ҳаёт циклининг ҳамма фазаларида ядроси дифференцияланган бўлади, лекин унинг морфологияси турғун бўлмасдан, ҳужайранинг ривожланиш процессида бирмунча ўзгариб туради (22- расм). Фақат ҳужайранинг бўлиниши олдидан барча хроматин доначалар бир жойга тўпланади ва дифференцияланган ядро ҳосил қилади, бу ядро кейинчалик иккига бўлинади. Учинчи группага *Sorangium* ни киритиш мумкин. Унинг дифференцияланган ядролари ҳаётининг ҳамма даврида сақланади (23- расм). У асосий бўёқларда яшил рангга бўялади ва тимонуклеин кислота билан аниқ реакция беради. М. А. Пешковнинг сўнги маълумотлари, дифференцияланган ядро ҳақиқий бактериялар группасига кирувчи бир қанча формаларда ҳам бўлишини кўрсатди.

Ядро моддаларнинг химиявий табиати бирмунча мураккаб. Агар цитоплазма таркибининг асосий химиявий комплекси липид-протеин бўлса, ядро таркибида эса унинг ўрнида н у к л е о -

протеид комплекси бор. У иккита асосий компонентдан: 1) алоҳида оксилдан ва 2) тимонуклеин кислотадан иборат. Бир вақтлар, ядро моддалар таркибига жуда мураккаб оқсиллар ки- ради, деб тахмин қилинган эди, лекин кейинчалик улар гистон- лар деб аталувчи асосий оқсиллар группасига кириши аниқлан- ди. Уларнинг изоэлектрик нук- таси $pH=8,5$ га, ютиш доираси эса 2900 А га яқиндир.

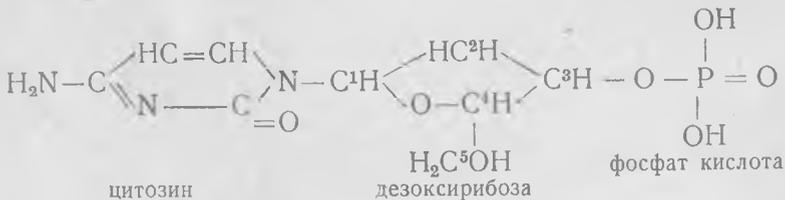


22- расм. *Polyangium fuscum*.
Полиморф ядроли хужайра- лари (1000 марта катталаш- тириб курсатилган,
А. Имшенецкийдан олинган)



23- расм. *Sorangium* sp.
Ядросининг неготивдаги ранги (1200 марта катта- лаштириб курсатилган,
А. Имшенецкийдан олинган)

Нуклеин кислотанинг химиявий табиати ҳам яхши ўрганил- ган. У гидролизланганда фосфат кислотага, пентозага ва пирими- дин ҳамда пурин типдаги органик асосларга ажралади. Бу би- рикмалардан аввал нуклеотидлар ҳосил бўлади, сунгра булар- дан эса тимонуклеин кислота олинади. Нуклеотидлардан бири (цитозиндезоксирибоза фосфат кислота нуклеотида) нинг струк- тураси қуйидаги схемада кўрсатилган:



Бактериялар ядросидаги тимонуклеин кислота таркибида турли асосли тўртта нуклеотид (аденин, гуанин, цитозин ва ти- мин) бўлиб, улар бир-бири билан фосфат кислота молекуласи во- ситасида бириккан.

Кўпчилик бактерияларда ядро аппаратининг алоҳида ҳолати ирсий хусусиятларнинг наслдан-наслга берилиши механизми би-

лан боғлиқ бўлган умумбиологик масалаларни ҳал қилиш учун ҳам қизиқарли материал беради. Кўп бактерияларда ядронинг диффуз ҳолда бўлиши¹ уларда ирсий хусусиятлар дифференцияланмаган ядросиз ҳам наслдан-наслга берилиши мумкинлигини кўрсатди.

4. ЗАМБУРУҒ ҲУЖАЙРАЛАРИНИНГ ТУЗИЛИШ ХУСУСИЯТЛАРИ

Микроскопик замбуруғларга бир ҳужайрали ва кўп ҳужайрали организмлар киради. Бир ҳужайралилар группасига, хусусан, туруш (дрожжи) лар киради. Туруш ҳужайралари пўст, протоплазма (қушилмалари билан) ва ядрога эга. Ҳужайраларининг ичидаги моддалар дастлаб бир хил, сўнгра эса уларнинг марказий қисмида вакуола ва гранулалар пайдо бўлади.

Туруш ҳужайраларининг протоплазмасидан центрифуга ёрдамида микросома деб аталувчи жуда кўп гранулалар ажратиб олиш мумкин. Бу гранулаларнинг катталиги 200тча яқинлашади. Улар таркибига оқсиллар, нуклеин кислота ва липоидлар киради. Булардан ташқари, протоплазма таркибида хондриосома деб аталувчи бирмунча йирик гранулалар ҳам учрайди. Тирик ҳужайра протоплазмасида узлуксиз давом этувчи бир қанча биохимиявий процесслар мазкур тузилмалар билан мустаҳкам боғлиқдир. Бу, ҳужайра юзасининг структураси унинг физиологик активлигида муҳим аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади.

Туруш ҳужайраларида вакуолалар ҳам яхши кўринади. Тирик ҳужайра микроскопда узоқ вақт кузатилса, вакуолалар узининг шакли ва кўринишини ўзгартириб туришини аниқлаш мумкин. Ҳужайралар бўлинаётганда улар она ҳужайра вакуоласидан ажралиб чиқади ёки янгидан ҳосил бўлади. Вакуола суюқлиги таркибида ҳар хил тузлар, шунингдек, жуда кам дисперсланган липоидлар, гликоген ва волютин бўлади. Буларнинг ҳаммаси бактерия ва туруш ҳамда моғор замбуруғлари ҳужайраларининг структура тузилишида катта фарқ борлигини кўрсатади. Туруш ва моғор замбуруғларининг протоплазмаси тузилишида бир қанча хусусиятлар борки, улар мазкур организмларни юқори ўсимлик ҳужайраларига яқинлаштиради. Шунинг учун туруш ва моғор замбуруғларининг ҳужайрасини ўрганаётганда бирмунча махсус текшириш усулларида фойдаланиш керак. Замбуруғ ҳужайраларининг тузилиши ҳақида бирмунча тулиқ маълумотлар кейинроқ берилади.

5. БАКТЕРИЯЛАРДА СПОРА ҲОСИЛ БУЛИШИ

Баъзи таёқчасимон бактериялар ривожланишининг маълум стадиясида ўз ҳужайраларида спора деб аталувчи юмалоқ ёки эллипс шаклдаги алоҳида таначалар ҳосил қилиши мумкин

¹ А. А. Имшенецкий. Строение бактерий. 1940.

(24-расм). Спора ҳосил бўлиши учун ҳужайра ичидаги ҳамма модда ёки протоплазманинг кўп қисми сарф бўлади. Спора ҳужайранинг А. А. Имшенецкий спороген зона деб атаган маълум бир қисмида протоплазманинг зичланиши натижасида ҳосил бўлади. Мана шу бошланғич қисмдан протоспора шаклланади ва кейинчалик махсус пўстга ўралиб, спорага айланади.



24-расм. *Bacillus mycoides*. Спора ҳосил бўлиши:

a — спороген зона; b — протоспора; c — етилган спора (1500 марта катталаштириб кўрсатилган, А. Имшенецкийдан олинган)

Бу процесларнинг ҳаммаси ярим соатдагина амалга ошади, лекин баъзида суткага ҳам чўзилади.

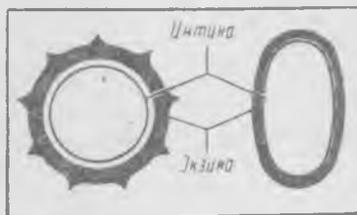
Спора ҳосил бўлгандан кейинги дастлабки даврларда анилин бўёқлар билан яхши бўялади, лекин етила борган сари зичлашиб, қийин бўяладиган бўлиб қолади. Бунга сабаб унда бўёқни кам ўтказувчи ташқи пўстининг бўлишидир, деб тушунтирадилар. Бироқ бундай нуқтаи назардан қараш ҳониқарли эмас, чунки ҳужайрадан ажралиб чиққан споралар бўялганда уларнинг ташқи пўсти яхши бўялади, лекин ҳужайранинг ички моддалари рангсизлигича қолаверади. Бу қизиқарли фактга асосланиб, спора ҳосил бўлиш процессида фақат қийин ўтказувчи пўст ҳосил бўлибгина қолмай, балки

спора протоплазмасининг физик-химиявий хоссаси ҳам кескин ўзгаради, деб тахмин қилиш мумкин. Қўйидагилар ҳам бундан далолат беради: *Bac. mycoides* нинг вегетатив ҳужайраларида қанча сув бўлса, спораларида ҳам шунча бўлади, лекин спораларнинг ферментатив активлиги вегетатив ҳужайраларникига нисбатан бир неча марта паст. Ферментлар активлигининг бунчалик пастлигига вегетатив ҳужайралардаги сувнинг кўп қисми эркин ҳолдалиги сабаб бўлса керак. Спораларда бу сув плазма коллоидлари билан боғланган бўлади. Шунинг учун споралар иссиққа чидамли бўлади, лекин ўзининг ферментатив активлигини йўқотади. Сувнинг кўп қисмининг боғланган ҳолатга ўтиши билан бирга, спора протоплазмасида сезиларли даражада кальций ва магний тўпланади, улар ҳам протоплазманинг иссиққа чидамлилигини оширади.

Споралар шаклланишида запас озиқ моддаларнинг бир қисми спора ҳосил бўлиш процессида сарфланадиган энергия манбаи сифатида сарфланади. Спора ҳосил қилувчи ҳужайраларда

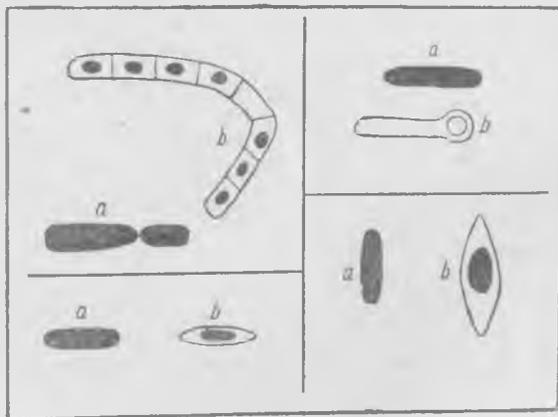
ҳаракатланиш қобилияти сақланиб қолса-да, лекин уларнинг урчиш қобилияти йўқолади. Шунинг учун бактерия ҳужайралари спора ҳосил қилиб бўлиб тезда эмас, балки секин-аста нобуд бўлади, деб қараш керак.

Мавжуд маълумотларга қараганда, спораларнинг пусти проплазма ҳисобига ҳосил бўлади ва икки қисмга булинади (25-расм). Спораларнинг ташқи пусти экзина деб аталади. Экзина ҳимоя функциясини бажаради ва ундан сув ҳамда сувда эриган моддалар жуда кам ўтади. Спораларнинг ички пусти интина деб аталади. Интина спораларнинг кейинги усишида муҳим роль ўйнайди. Унинг асосида янги вегетатив ҳужайра пусти ҳосил бўлади (26-расм).



25-расм. *Bacillus asterosporus*. Спорасининг схематик кундаланг кесими (жуда катта қилиб курсатилган)

Спорада сувнинг алоҳида ҳолатда бўлиши ва ташқи пўст моддаларни қийин утказганлиги туфайли споралар ташқи муҳитнинг турли факторларига (турли бациллалар ўртасида бу хусусда фарқ бўлишига қарамай,



26-расм. Бактерия ҳужайраларининг спора ҳосил қилгандан кейинги қурилиши:

a — вегетатив ҳужайралар; *b* — спорали ҳужайралар

жуда чидамли булади. Масалан, *Bac. cereus* нинг споралари 100° температурага $2\frac{1}{2}$ минут, *Bac. asterosporus* нинг споралари эса $7\frac{1}{2}$ минут, *Bac. subtilis* ники 180 минут, *Bac. mesentericus* нинг споралари — 380 минут, *Bac. tostus* ники ҳатто 1200 минут чидайди.

Спораларнинг индивидуал хусусиятларидан ташқари, уларнинг чидамлилиги ҳимоя функциясини бажарувчи ташқи пўстнинг ҳолатига ҳам боғлиқ. Турли рН муҳитда унинг коллоидлари вазифасини бажарувчи дисперсия даражаси ҳар хил, шу сабабли пўстнинг говаклиги ҳам турлича бўлади. Шундай экан спораларнинг термик таъсирга чидамлилиги ҳам ҳар хилдир. Қуйидаги жадвал бу қонуниятни тулиқ тасдиқлайди.

Муҳит рН турлича булганда *Bac. thermophilus* спораларининг юқори температурага чидамлилиги

Температура	1 мл муҳитдаги споралар сони	Спораларни нобуд қилиш учун кетадиган зарур вақт (минут ҳисобида)				
		рН=6,1	рН=5,3	рН=5	рН=4,7	рН=4,5
120	10 000	8	7	5	3	3
115	10 000	25	25	12	13	13
110	10 000	70	65	35	30	24
100	10 000	740	720	180	150	150

Bac. thermophilus спораларининг критик зонаси рН=5 га яқин бўлади. Водород ионларининг бундай концентрациясида спораларнинг чидамлилиги рН=6,1 дагига қараганда 2—4 марта кам бўлган.

Адабиётда тупланган материалларга асосланиб, спораларнинг термик таъсирга чидамлилиги улар пўстида липоид моддаларнинг бор-йўқлигига боғлиқ эмас, деб ҳисоблаш мумкин. Агар липоид моддалар спораларнинг температурага чидамлилигида аҳамиятга эга бўлса эди, споралар бензин, ацетон ёки амил спирт билан экстракция қилинганда уларнинг чидамлилиги узгариши керак эди. Аммо ёғсизлантирилган споралар ёғсизлантирилмаган споралар каби чидамлидир. Липоид моддалар фақат спораларнинг турли химиявий заҳарларга чидамлилигида аҳамиятга эга. Споралар химиявий заҳарларга ҳам вегетатив ҳужайраларга нисбатан кўп марта чидамлидир. Масалан, 5% ли карбол кислотада вегетатив ҳужайралар жуда тез нобуд бўлади, споралар эса 15 кунгача чидайди.

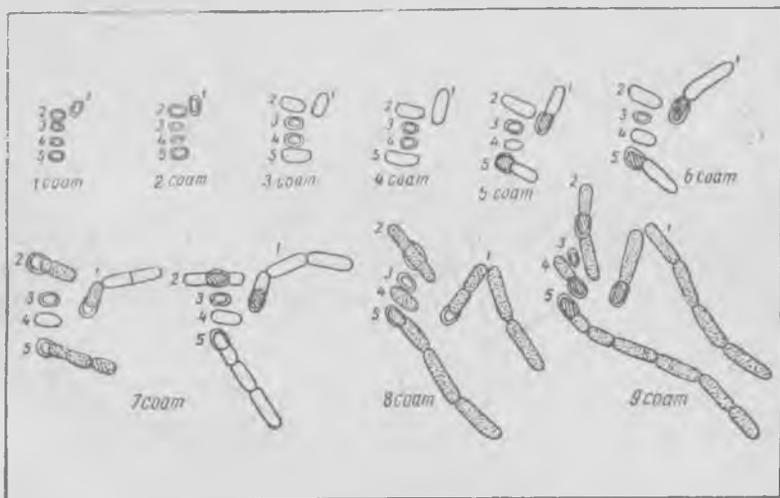
Ферментлар активлигининг пастлиги ва ташқи пўстнинг ёмон ўтказувчанлиги спораларнинг ташқи муҳит билан бўладиган моддалар алмашинувини чегаралаб қўяди ва яшаш қобилятини сақлаган ҳолда жуда узоқ вақт—ўн йиллаб, аҳтимол, юз йиллаб сақланиш имконини беради. Юқоридаги ҳолат ҳамда ҳужайралар ичида фақат биттадан спора ҳосил бўлишини, бактерияларнинг ташқи муҳитнинг ноқулай шароитга мослашуви деб ва уларнинг кўпайишида спораларнинг ҳеч қандай алоқаси йўқ деб қарашга асос бўлади.

Споралар фақат ноқулай шароитга чидамли бўлибгина қолмай, балки улар таъсирида яхши сақланади ҳам. Масалан, битта

хужайрадан етишган баъзи спора ҳосил қилувчи бактериялар баъзан спора бермайдиган қиз колониялар беради. Бу ҳодиса протоплазма тузилишининг қандай хусусиятлари билан боғлиқ эканлиги худди *Vibrio desulfuricans* фақат 40° дан юқори температурада спора ҳосил қилиши сабаби сингари ҳозиргача ба- тафсил аниқланган эмас.

Спора қулай шароитга тушиб қолганда уна бошлайди. Даст- лаб у буртади (солиштирама оғирлиги камайиб кетади) ва нурни яхши синдирмайди. Бу вақт спора деярли икки марта каттала- шади. Спора буртганлиги туфайли унинг ичидаги ферментлар активлашади ва ташқи пўст қисман гидролизланса ҳам керак. Кейинчалик бу пўст ёрилади ва ҳосил бўлган тешикдан ўсимта ташқарига чиқади (27- расм).

Еш ўсимтада дастлаб қўшимча моддалар (цитоплазматик ип- лар, липо-протеин таначалар ва қутб доначалари) бўлмайди, улар кейинроқ пайдо бўлади ва бактерия хужайралари нормал модда алмашинувига ўтади. Спораларнинг ўсиши вақтида бора- диган биохимиявий процесслар ҳозиргача тўлиқ ўрганилган эмас, лекин бу масала тезда ҳал бўлади. Баъзи бир бациллаларда фа-

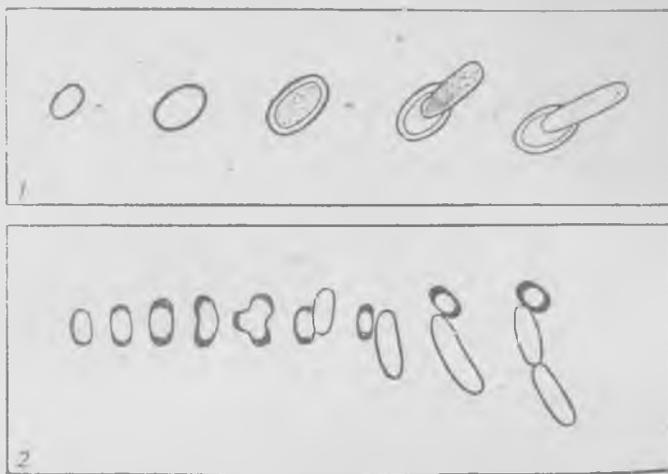


27- расм. *Bacillus sessilis*. Бир томчи гушт бульонидаги бешта споранинг микроскоп остида ўсиши. 9 соат кузатилган. Учинчи спора ўсмай қолган (1000 марта катталаштириб курсатилган)

қат ферментларгина актив ҳолатга тезда ўтмасдан, балки тўлиқ шаклланган бактерия хужайралари ҳам спорадан тез—40—50 минут ичида ажралади.

Споралар одатда қарама-қарши учларининг биридан, баъзи ҳолларда иккала учидан ўсади. Баъзан улар экваториал ўсади, яъни ўсимта споранинг ўртасидан узун ўқ чизиққа перпендику-

ляр равишда ўсиб чиқади. Жуда кам ҳолларда споралар қийшиқ ўсиб чиқади (28-расм). Бактерияларнинг спора ҳосил қилиш қобилияти мазкур турнинг турғун хусусиятлари жумласига кирсада, бироқ у абсолют турғун бўлмай, узғариб туради. Баъзи спора ҳосил қилувчи бациллалар маълум яшаш шароитида спора



28-расм. Спораларнинг ўсиш типлари:

1 — *Clostridium butyricum*—бир учидан ўсиши; 2—*Bacillus subtilis*—экваториал ўсиши (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

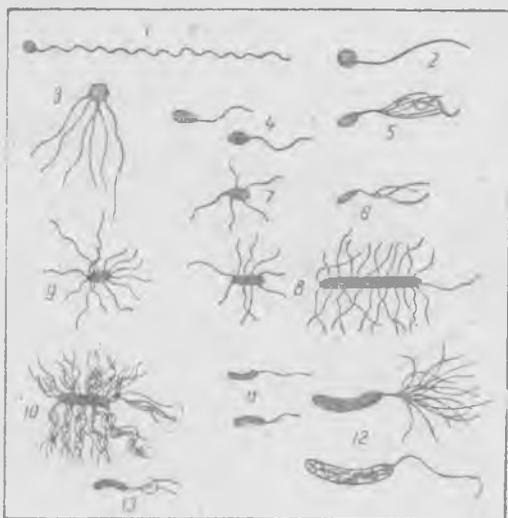
ҳосил қилмаслиги мумкин. Бу ҳодиса кўпинча ноқулай шароитда ва, хусусан, муҳитда заҳарли моддалар жўпайиб кетганда кузатилади. Натижада спора бермайдиган ва аспороген бактериялар деб аталадиган бутун бир авлод пайдо бўлади. Аспорогенлилик вақтинча ва доимий бўлиши мумкин. Спора ҳосил бўлиши тегишли бактерияларнинг ташқи муҳитнинг ноқулай шароитига чидашига ёрдам берса ҳам, улар спора ҳосил қилмайдиган бактерияларга nisbatan афзалликка эга эмас. Буни спора ҳосил қилувчи бактерия турларининг сони бизга маълум бўлган бактериялар турининг учдан бир қисмини ҳам ташкил этмаганлигидан билиш мумкин.

6. БАКТЕРИЯЛАРНИНГ ҲАРАКАТЛАНИШИ

Ҳаракатланиш ҳамма бактериялар учун хос умумий хусусият бўлмай, фақат айрим бактерияларгина эркин ҳаракатланади. Бактериялар хивчинлар деб аталадиган махсус органлари ёрдамида ҳаракатланади. Фақат спирохеталар танасининг ритмик тебраниши туфайли, миксобактериялар эса танасидаги шилимшиқнинг бўртиши ҳисобига ҳаракатланади (реактив ҳаракат).

Хивчинлар узун протоплазматик иплар бўлиб, плазмоллиз вақтида ҳужайранинг ичига тортилиб кетмайди. Хивчинлар жуда майда бўлганлигидан ва нурни муҳит билан бир хил синдириши туфайли бўялмаган ҳолда микроскопда кўринмайди. Шунинг учун уларнинг ички структурасини аниқлаш жуда қийин бўлган. Ҳозир аниқланишича, хивчинлар бошидан охиригача бир хил йўғонликда бўлиб, уларнинг диаметри бактерия ҳужайраси кўндаланг диаметрининг $\frac{1}{20}$ қисмидан ошмайди (0,02—0,05 μ га яқин). Хивчинлар электрон микроскопда яхши кўринади. Хивчинларнинг махсус структураси бўлмаса-да, улар эктоплазматик ўсимталар эканлиги кўп текширишлар натижасида аниқланган. Баъзан хивчинлар протоплазмадан чиқиш жойида фақат икки контурли бўлишини ва найсимон тузилганлигини кузатиш мумкин.

Хивчинлар ҳужайра протоплазмаси билан буш боғланган. Ҳаракатланувчи бактерияларнинг оддий механик силкиниши натижасида ҳам хивчинлар тушиб кетиши мумкин. Агар бу бактериялар ҳужайраларининг суспензияси центрифугаланса ёки энг



29- расм. Хивчинларнинг жойланиш типлари (схема):

1, 2, 4 ва 11 — монотрихалар; 5, 6, 12 ва 13 — лофотрихалар;
3, 7, 8, 9 ва 10 — перитрихалар

майда тешикли (бактериал) филтрлардан ўтказилса, хивчинлар одатда бутунлай йўқолади. Хивчинлар таркибига кирган химиявий моддаларнинг табиати кам ўрганилган, лекин улар трипсин таъсирида парчаланганлигидан оксил структурасига эга модда, деб тахмин қилиш керак.



30- расм. Препарат буюлгандан кейин хивчинларнинг кўриниши:

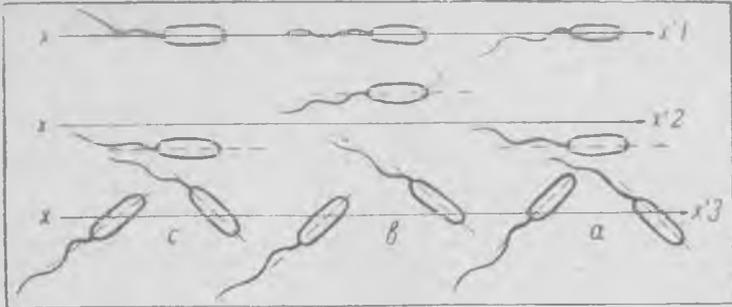
1 — монотрихалар; 2 — лопотрихалар;
3 — перитрихалар

Турли бактерияларда хивчинлар ҳар хил узунликда бўлади. Лекин уларнинг кўпчилигида бактерия танасининг узунлигидан ошмайди. Жуда камдан-кам ҳоллардагина хивчинларнинг узунлиги бактерия ҳужайрасининг узунлигидан ўн марта ортиқ бўлган ҳаракатланувчан формалар учрайди.

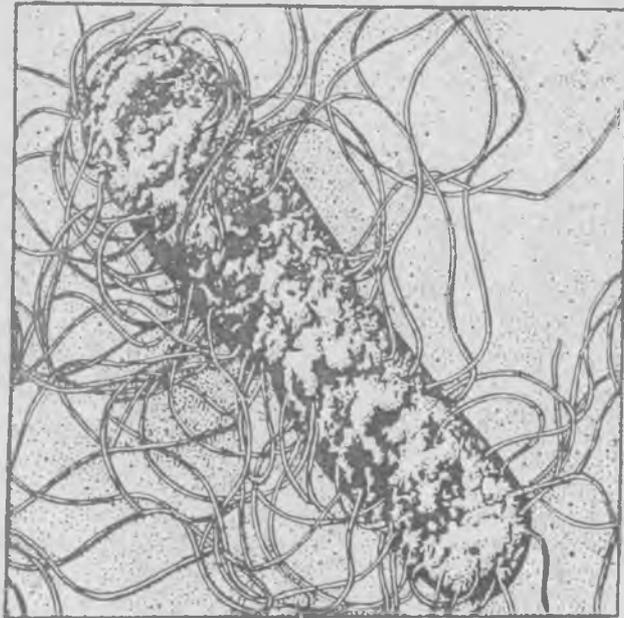
Хивчинлар жуда майда бўлганлигидан ёритувчи микроскопда уларни фақат махсус йўл билан ишлаб фиксация қилинган препаратда кўриш мумкин. Бунинг учун бирор бактерия препарати аввал кумуш тузи билан ишланади, сўнгра кумуш формальдегидда металл ҳолигача қайтариледи. Бунда хивчинлар йўғонлашиб, қора рангга киради ва микроскопда яхши кўринади (29- расм).

Бактерияларнинг хивчин ҳосил қилиш қобилияти озиқ муҳити таркибига ва культура шароитига бевосита боғлиқ. Бактерияларнинг эски культурасида ҳаракатланувчи ҳужайралар орасида кўпинча ҳаракатсизлари ҳам учраб туради. Хивчинларининг жойланиш тартибига қараб ҳаракатланувчи ҳамма бактериялар қуйидаги уч гурппага: 1) монотрихалар (битта қутб хивчини бор), 2) лопотрихалар (хивчинлари ҳужайранинг бирор учида тўп бўлиб жойлашган) ва 3) перитрихаларга (хивчинлари танасининг бутун юзасида жойлашган) бўлинади (30- расм).

Бактерияларнинг ҳаракатланиш типни улар хивчинларининг жойланишига боғлиқ. Хивчинлари ҳужайрасининг учида жойлашган бактериялар ҳамма вақт



31- расм. Хивчинларнинг ҳосил булиши ва бактерияларнинг ҳаракатланиш тури (схема)



32- расм. *Bacterium proteus*. Электрон микроскопта хивчинларнинг кўриниши (17900 марта катталаштириб курсатилган, Итерсондан олинган)

туғри, фақат баъзан енгил тебранма ҳаракатланади (31-расм). Перитрихалар мутлақо бошқача—ҳамма вақт тартибсиз ва юмалаб ҳаракатланади.

Мазкур типдаги ҳаракатлар хивчинларнинг жойланишига боғлиқлигини ультрамикроскопда яхши куриш мумкин (32-расм).

Хивчинлар букилганда қисқаради ва ҳужайрани айланишга ҳамда илгарилама ҳаракатланишга мажбур этадиган механик куч ортади. Бактерияларнинг уннга ва чапга тебранма ҳаракати хивчинларнинг ҳужайра юзасига жойланиш бурчагининг ўзгаришига боғлиқ.

Бактерияларнинг ҳаракатчанлиги бир қанча шароитга боғлиқ. Ҳаддан ташқари юқори ёки паст температура бактерияларнинг ҳаракатини секинлаштирибгина қолмай, балки баъзан бутунлай тўхтатиб қўяди. Наркотик моддалар, заҳарлар ва ҳужайра ҳаёт фаолиятида ажраладиган маҳсулотлар бактерияларга юқорида айтилгандек таъсир кўрсатади.

Турли бактерияларнинг ҳаракатланиш тезлиги ҳар хил бўлади. Уларнинг айримлари қулай шароитда ўз ҳужайрасининг катталигидан деярли ўн марта ортиқ масофага силжий олади.

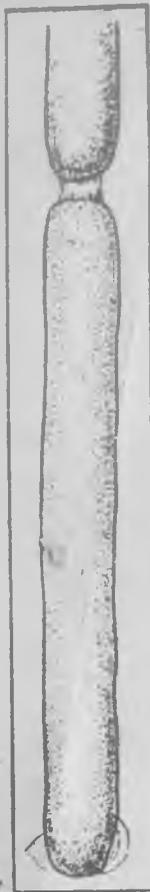
Вабо вибриони энг ҳаракатчан форма ҳисобланади. Ҳужайрасининг узунлиги $2\ \mu$ келадиган бу бактерия бир секундда $30\ \mu$ га яқин силжийди. Ҳаракатланувчи бактерияларнинг кўпчилиги эса бир секундда ўзининг ўлчамига яқин бўлган масофагагина силжийди.

Хивчинлар ҳаракатланувчи бактерияларнинг ривожланиши учун жуда зарур бўлган ҳаётий бир нарса ҳисобланмайди.

Агар озиқ муҳитига бактерияларнинг ўсишига таъсир этмайдиган, лекин хивчинларни парчалаб юборадиган бир озгина антисептик модда қўшилса, бактериялар нормал ривожлана берсада, хивчинлар ҳосил бўлмайди.

7. БАКТЕРИЯЛАРНИНГ КУПАЙИШИ

Бактериялар ҳужайраларининг оддий иккига булиниши йули билан купаяди. Одатда ҳужайранинг уртасида тусиқ пайдо бўлади. У ҳужайрани иккига ажратади ва иккита янги ҳужайра пайдо бўлади (33-расм). Фақатгина миксобактериялар юқоридаги қоидадан мустаснодир. Улар бошқача йул билан, яъни маҳсус тусиқ ҳосил қилмасдан, ипга ухшаб қайтадан чузилиш йули билан купаяди (34-расм). Ҳақиқий бактерияларда тусиқ албатта, тез эмас, балки аста-секин ривожланиш натижасида ҳосил бўлади. Аввал тусиқ ҳужайранинг деворида усиқлар шаклида пайдо бўлади, сўнгра ҳужайранинг ички томонига ҳалқасимон силжиб кириб, уни иккига ажратади. Бактериялар препарати электрон микроскопда қаралганда тусиқнинг ҳосил бўлиши яхши кўринади. Диплококк ва стрептококклар бундай микроскопда



33- расм. Бактериялар (*Bac. tyucoides*) да тўсиқнинг пайдо булиши. Электрон микрорасм (19000 марта катталаштириб курсатилган)

қаралса, ҳатто ҳужайра пустидан иборат бўлган алоҳида ҳужайраларни бир-бири билан боғловчи кўприкчаларни куриш мумкин. Ҳужайралар узил-кесил ажралиб бўлгандан кейин тўсиқлар батамом жипслашади.

Агар таёқчасимон бактериялар бўлингanda бир хил улчамдаги иккита ҳужайра ҳосил бўлса, изоморф булиниш деб аталади. Агар қиз ҳужайралар ҳар хил улчамда бўлса, гетероморф булиниш деб аталади (35-расм). Гетероморф булиниш анча кам учраб, фақат озик кам муҳитда ўсувчи бактерияларнинг эски культурида кузатилади.

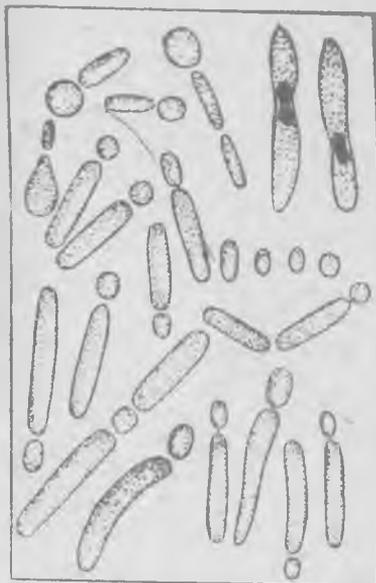


34-расм

34-расм. *Bacillus cereus*. Ҳужайралари ингичкалашиб бориб булинишидаги кетма-кет стадиялар. Электрон микрорасм (Жонсондан олинган)

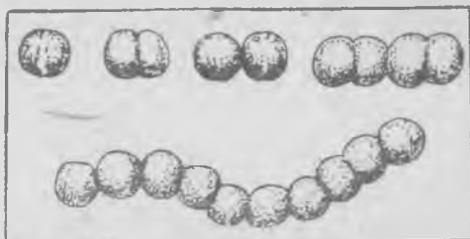
Агар ҳужайрани бўлувчи тўсиқ ҳужайра учларининг бирига яқин жойда ҳосил бўлса, культурада таёқчалар билан бирга майда ҳужайралар ҳам пайдо бўлади. Бу ҳужайралар туртбурчак шаклдан овалга, сўнгра эса шарсимон шаклга ўтади. Ана шу майда шариклар алоҳида шилимшиқ иплар ёрдамида бир қанча вақтгача ҳужайраларга боғланиб туради, сўнгра улар-

дан ажралди. Кейинги 2—3 соат давомида кокксимон турлари узлуксиз узайиб, яна қайтадан мазкур организмнинг бошқа вегетатив ҳужайраларидан фарқ қилмайдиган таёқчасимон бактерияга айланади.



37-расм. Бактерияларнинг гетероморф бўлиниши (2000 марта катталаштириб курсатилган, (А. Имшенецкийдан олинган))

Шарсимон бактерияларнинг бўлинишида тўсиқларнинг кетма-кет жойлашуви ҳар хил. Улар битта, ўзаро перпендикуляр бўлган иккита ёки учта текисликда кетма-кет ҳосил бўлиши мумкин. Тўсиқлар доим битта текисликда жойлашса, занжирсимон ҳужайралар тўплами (стрептококклар, 36-расм); тўсиқлар ўзаро пер-



36-расм. Шарсимон бактерияларда тўсиқларнинг битта текисликда жойлашуви

пендикуляр иккита текисликда кетма-кет жойлашса, тетракокклар (37-расм) ва, ниҳоят, мазкур тўсиқлар ўзаро перпендику-



37-расм. Шарсимон бактерияларда тўсиқларнинг ўзаро перпендикуляр иккита текисликда жойлашуви



38-расм. Шарсимон бактерияларда тўсиқларнинг ўзаро перпендикуляр учта текисликда жойлашуви

ляр учта текисликда жойлашса, пакетча ёки *цибул* (*Sarcina*) шаклдаги ҳужайралар тўплами ҳосил бўлади (38-расм). Бўлинишнинг бундай усули деярли доимий бўлиб, шарсимон бактериялар систематикасида муҳим роль ўйнайди.

Цилиндрсимон бактерияларда бўлувчи тўсиқлар, одатда узун уққа перпендикуляр жойлашган бўлади. Фақат камдан-кам ҳолларда спиралсимон буралган формаларида (масалан, спирохеталарда) бундай тўсиқлар узун уқ бўйлаб жойлашиши мумкин.

Бактерияларнинг кўпайиш тезлиги бир қанча шароитга боғлиқ бўлиб, жуда турли-туман бўлиши мумкин. Агар зарур шароитнинг барчаси мавжуд бўлса, бактериялар жуда тез кўпаяди. Муҳитда мос келадиган озик моддалар ва турнинг ривожланиши учун мувофиқ температура мавжуд бўлса, муҳитнинг реакцияси оптимал, аэроб бактериялар учун кислород мўл бўлса ва бошқалар мавжудлигида ҳужайралар ҳар 20—30 минутда қайтадан бўлиниб туриши мумкин.

Агар бактериялар ҳар 20 минутда қайтадан бўлиниб туради, десак, улчами 1—2 м ли бир дона бактерия ҳужайрасидан қисқа вақт ичида жуда кўп бактерия олиши мумкин. Масалан, ҳужайралар ҳар 20 минутда бўлиниб турса, 24 соатда мазкур бактериянинг 72 генерацияси (авлоди) олинган ва $2^{72} = 472 \cdot 10^{19}$ дона ҳужайра ҳосил бўлган бўлар эди. Агар 1 миллиард дона бактерия ҳужайралари 1 миллиграмм келса, $472 \cdot 10^{19}$ дона ҳужайра 4720 тоннани ташкил этади. 24 соат ичида шунча кўп тирик модда ҳосил бўлган бўлар эди.

Агар маълум бир неча кунда ҳосил бўлган бактериялар сонини олиб қарасак, шундай катта рақамлар ҳосил бўладики, ҳатто уларни ҳисоблаш ҳам қийин. Бироқ бу рақамларнинг ҳаммаси фақат кўрғазма материал сифатида аҳамиятлидир. Улар бактериялар шунчалик тез кўпайиши мумкин эканлигини кўрсатади, холос. Ҳақиқатда эса табиатда бирор бактериянинг узоқ вақт давомида тўсиқсиз кўпайиши учун шароит йўқ.

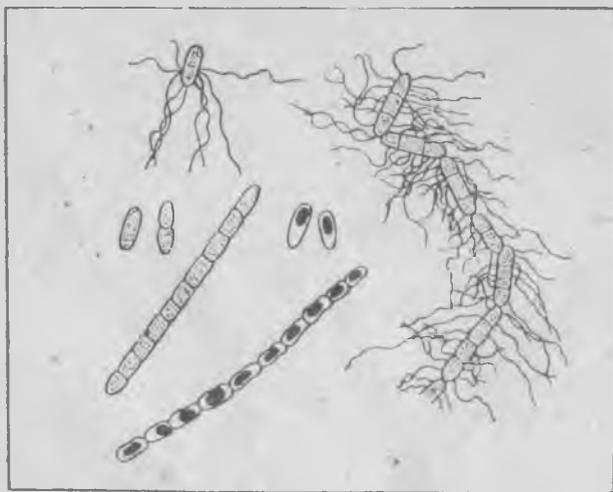
Кўпайишнинг бундай тез бориши бактериялар учун муҳим биологик аҳамиятга эга. Тез кўпайиш мазкур турнинг ер юзида сақланиб қолишига таъсир кўрсатади. Бактерияларда бирор ҳимоя мосламаси йўқлигидан улар тезда қирилиб кетиши керак эди, лекин уларнинг ҳаддан ташқари тез кўпайиши бунга йўл қўймайди. Ноқулай шароит бошланиши билан, табиийки, улар жуда кўплаб қирилиб кетади, лекин мазкур бактериянинг бирор ерда сақланиб қолган бир неча ҳужайраси шароит яхшиланиши билан тез кўпайиб, янги ҳужайраларнинг улкан массасини ҳосил қилади. Булар ер юзининг катта қисмига қайтадан тарқалади. Озик-овқатнинг етишмаслиги, моддалар алмашинуви зарарли маҳсулотларининг таъсири, уларнинг ривожланиши учун ноқулай бўлган температура ва уларнинг турли хил тубан организмларга ем бўлиши ва бошқалар бактерияларнинг кўпайишини кескин тўхтатиб қўувчи сабаблардир.

Сўнгги вақтларгача, бактериялар фақат оддий бўлиниш йўли билан кўпаяди, уларда кўпайишнинг бирмунча мураккаб процесслари бўлмайди, деб ҳисоблаб келинган. Бироқ, баъзи тадқиқотчилар бактериялар оддий ж и н с и й йўли билан ҳам кўная-

ди, деб тахмин қиладилар. Бу оддий жинсий процессни улар конъюнкция деб атадилар. Бунда алоҳида ҳужайралар ён ўсимталари ёрдамида ёки бир-бирига бевосита яқинлашиш йўли билан бирикади. Конъюнкциядан кейин ҳужайраларда алоҳида гонидиялар ҳосил булади, булар ёки бевосита кўпайишга хизмат қилади, ёки олдиндан эндоспораларга айланади. Бироқ бундай ҳулоса чиқаришга тажриба асослари жуда кам. Айрим илмий ишларда гўё конъюнкция стадиясида бўлган ҳужайраларнинг яқинлашувини кўрсатувчи микрорасмлар берилган. Лекин ҳужайраларнинг яқинлашуви уларнинг қушулуви деган гап эмас, шунинг учун бу расмлар кам ишонарлидир. Бир қанча бактериялар культурасида майда ҳужайраларнинг пайдо бўлиши ҳам (жинсий кўпайиш тарафдорлари бу ҳужайраларни гонидиялар деб қабул қилганлар) уларда жинсий процесснинг мавжудлигини исботлай олмайди. Майда ҳужайралар гетероморф бўлиниш натижасида ҳосил бўлиши мумкин ва жинсий процессга ҳеч қандай алоқаси йўқ. Шунинг учун бактерия ҳужайралари оддий жинсий йўл билан ҳам кўпайиши мумкинлигини тан олиш учун ҳозир етарли асос йўқ. Улар ёки тўсиқ ҳосил қилиб ҳужайранинг бўлиниши йўли билан, ёки миксобактериялардаги каби, ҳужайранинг иккита қиз ҳужайрага айланиши йўли билан кўпаяди.

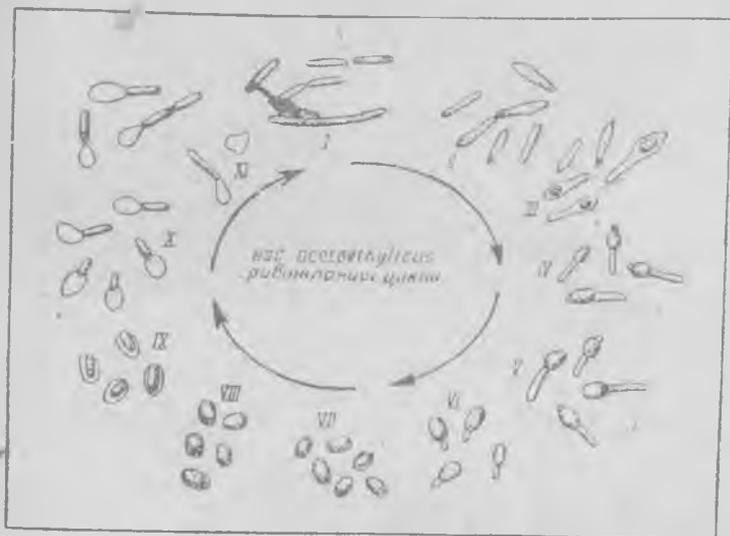
8. БАКТЕРИЯЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Бактерияларнинг ривожланишида кўпинча р и в о ж л а н и ш ц и к л и деган умумий тушунча асосида бир қанча стадияларни кузатиш мумкин. Мисол тариқасида пичан таёқчаси деган бактерия *Bac. subtilis* ни олиш мумкин. У ёш вақтида хивчинлари



39- расм. *Bacillus subtilis*. Ривожланиш цикли (схема)

кўп, озиқли эритмада (пичан қайнатмасида) серҳаракат бўлади, сўнгра хивчинларини ташлайди ва жуда тез кўпая бошлаган ҳолда секин-аста узун занжирга айланади. Бир қанча вақтдан кейин занжир алоҳида ҳужайраларга ажралади ва бу ҳужайраларнинг ҳар бири ривожланишнинг дастлабки циклини янгидан такрорлайди (39- расм). Бундай циклни кўп марта такрорланишидан кейин ҳужайралар ичида споралар ҳосил бўла бошлайди. Бунда ҳужайранинг пўсти шилимшиқланиб йўқолиб кетади ва эркин спора қолади. Қўлай шароит мавжуд бўлиши билан спора қай-

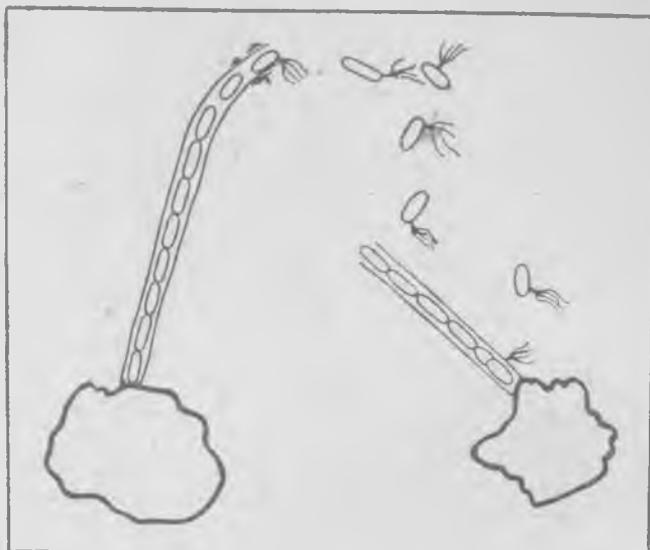


40- расм. *Bacillus acetoeoethylicus*. Ривожланиш цикли (схема, Чумакдан олинган)

тадан униб чиқади. У сезиларли даражада бўртади ва унинг бир томонида (бир учида) ёки ўртасида ёриқ ҳосил бўлиб, у ердан ўсимта чиқади. (Ўсимта ўсиб нормал ҳолатга етади (бактерия етилади) ва ривожланишнинг юқорида баён этилган стадиясини ўтгандан кейин, бактерия қайтадан ҳаракатчан бўлиб қолади. *Bac. acetoeoethylicus* да (40- расм), ипсимон бактерияларда (41- расм) ҳамда бошқа бактерияларда алоҳида ривожланиш циклини кузатиш мумкин.

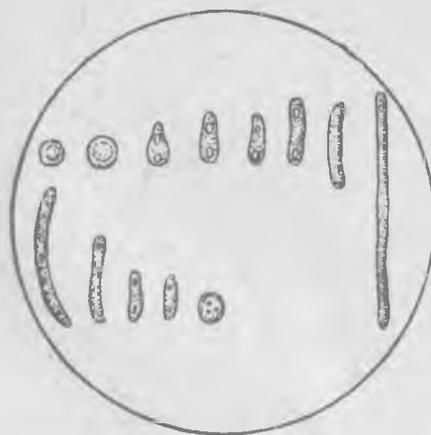
Миксобактерияларнинг ривожланиш цикли бирмунча мураккаб. Тиним даврига кирган ҳужайра стадиясида улар овал шаклда бўлиб, бактерия спораларини эслатади. Улар қўлай шароитга тушиб қолса, секин-аста чўзилади ва жуда тез бўлиниб, кўплаб таёқчасимон ҳужайралар ҳосил қилади (42- расм). Шилимшиқ ҳосил бўлиши сабабли турли рангли (қизил, сариқ, жигар ранг ва ҳоказо) ўзига хос тузилмалар пайдо бўлади (43- расм). Булар

шилимшиқ замбуруғларнинг мева танасига ўхшаганлиги учун мева таналар деб аталган. Шилимшиқ мева таналар ҳосил бўлаётган вақтда таёқчалар қайтадан тиним ҳолатидаги шаклга ўтади. Бунда улар бўлинишдан тўхтайдди, ҳужайралари



41- расм. *Cladothrix dichotoma*. Ривожланиш цикли (схема)

секин-аста қисқаради ва қалин пўст билан қопланиб, бактерия спораларига ўхшаб қолади. Бу вақтда шилимшиқ қуриб қолади ва мева таналар тўкилиб кетиб, тиним давридаги ҳужайралар ҳавога тарқалади. Бир қанча миксобактерияларда барча ривожланиш цикли 7—10 кунда, баъзилари (*Chondromyces*) да эса 3—5 ҳафтада ўтади.



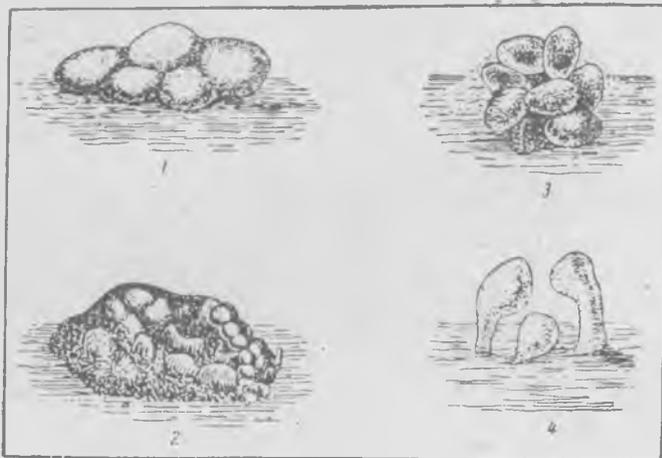
42- расм. *Mucosoccus guber*. Ривожланиш цикли (схема)

Бактерияларда ривожланиш циклининг мавжудлиги баъзи тадқиқотчиларни ҳамма бактериялар полициклик ривожланади, деган фикрга олиб келди ва циклогения деб аталувчи антиэволюцион назариянинг шаклланиши учун асос бўлиб хизмат қилди.

Бу назарияга мувофиқ, ривожланиш стадиясини ўтиш процессида биринчи содда тузилган бактерия ҳу-

жайрақари секин-аста такомиллашган формаларга ўтади. Циклогенистлар бактерияларнинг такомиллашган формалари ичида гонидангия деб аталувчи жуда йирик шарсимон ҳужайралар борлигини кўрсатадилар.

Бактериялар ривож анишининг энг сўнги босқичига етганда қайтадан структураси секин-аста соддалашиб борадиган бир қанча стадиядан иборат регрессив фазага ўтади. Циклогенистлар мана шунга асосланиб, гуё бактерияларнинг уз хусусиятларини кейинги авлодда мустаҳкам сақлаб қолувчи янги группачаларини олиб бўлмайди, деб ўйлайдилар.



43-расм. Миксобактерияларнинг шилимшиқ таналари:

1 — Polyangium; 2 — Chondromyces; 3 — Polyangium fuscum; 4 — Myxococcus

Уларнинг фикрича, ташқи факторлар бактерияларнинг ирсий хусусиятларини ўзгартира олмайди. Ташқи факторлар фақат уларнинг бир босқичдан иккинчи босқичга ўтиши учун шароит яратиб беради. Агар шундай нуқта назардан қарайдиган бўлсак, бактерияларнинг тури ўзгармайди ва эволюция йўқ, деб тан олишга тўғри келади. Бактерияларнинг ўзгарувчанлигига бундай ёндашиш фанга хилофдир. Биологиядаги мичуринча назария ташқи муҳитнинг турли хил факторлари таъсирида организмлар ҳар хил хусусиятларининг ўзгаришига жуда кўп мисоллар келтиради, бу хусусиятлар эса ирсий жиҳатдан янада мустаҳкамланади ҳамда турғун ҳолда кейинги авлодга берилади.

Бундан ташқари, циклли стадия мутлақо исботланмаган, деб ҳисоблаш керак. Бактерияларнинг жуда йирик ҳужайралари кўпая олиб, мустақил формалар сифатида яшаб кетган ҳоллар микробиологияда учрамаган. Шунинг учун циклогенистларнинг бактериялар тури ўзгармас, деган идеялари эволюция принципига хилоф бўлиб, мутлақо асоссиздир. Бу фикрлар ҳақиқатга тўғри келмаганлиги ва микробиологиядаги идеалистик концепциялардан бири бўлганлиги учун таг-томири билан тугатилиши керак.

А. Имшенецкийнинг таркибида юқори концентрацияли тузлар бўлган озиқ муҳитида ҳосил бўладиган энг йирик ҳужайралар тузилишини ўрганиш юзасидан олиб борган чуқур текширишлари бундай ҳужайраларнинг ҳосил бўлиши бактерияларнинг ҳаёт цикли билан боғлиқ эмаслигини кўрсатди. Кўпинча улар дегенератив характерга эга бўлиб, кўпгина бошқа тадқиқотчиларнинг кўрсатишига қараганда ҳам, турли хил ноқулай шароит таъсирида пайдо бўлади. Бунда структуранинг прогрессив мураккаблашуви кузатилмайди. Шунинг учун, айрим циклли стадия алоҳида яшай олиши мумкин,

дейишга ҳеч қандай асос йўқ. Юқориди айтилганлар ва бошқа кўп фактлар циклогения назариясини илмий жиҳатдан рад этади, чунки бу назария охирида бактерияларнинг ёпиқ доирада ривожланишига асосланади, бунда ўзгарувчанликка ўрни қолмайди. Шубҳасизки, бактериялардаги ўзгарувчанлик ҳодисасида биз организмларнинг умумий табиатини кўзатамиз, бу нарса организмларнинг эволюция процессида доим такомиллашиб бориши ва ташқи муҳит шароитига боғлиқлигида намоён бўлади.

И б о б

БАКТЕРИЯЛАР СИСТЕМАТИКАСИ

1. БАКТЕРИЯЛАРНИНГ ОРГАНИЗМЛАР СИСТЕМАСИДА ТУТГАН ЎРНИ ВА УЛАРНИНГ ЎЗГАРУВЧАНЛИГИ

Бактерияларнинг морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятлари ҳақида жуда кўп маълумотлар бўлишига қарамай, уларнинг организмлар системасида тутган ўрни аниқ белгиланган деб бўлмайди. Бу ноаниқлик шундан келиб чиқадики, бактерияларнинг турига характеристика бериш жуда қийин бўлиб, бунда фақатгина уларнинг морфологик белгиларига асосланиб бўлмайди. Бундан ташқари, бактериялар орасида мустақил турларнинг бўлиши масаласининг ўзи микробиология ривожланишининг турли даврларида турлича ҳал қилинган. Ўтган асрнинг 70- йилларида, масалан, иккита йўналиш маълум эди. Уларнинг биттаси мономорфизм деб аталди. Мономорфизм бактерияларнинг доимийлиги билан фарқ қилувчи ва бири-биридан аниқ ажралган турлари бор, деган тушунчага асосланади. Иккинчи йўналиш — полиморфизм, яъни полиморфизм бактериялар турининг бири-биридан шунчалик кескин фарқ қилишини ҳисобга олмади. Полиморфизм тарафдорлари, культура шароитига кўра, бактериялар ўзининг морфологик ва физиологик хусусиятларини кескин ўзгартириши мумкин, деб тахмин қилганлар. Бу масалани ҳал қилиш учун тадқиқотчилар турли хил тажрибалар қилиб кўрдилар, лекин ҳар икки йўналиш тарафдорлари ўзларининг фикрлари билан ҳақсиз бўлсалар-да (чунки улар тур масаласини унинг пайдо бўлишидаги тарихий шароитдан ажратиб қўйганлар), бу фаннинг кейинги ривожланишига ёрдам берди. Тажрибалар натижаларининг ҳар хил бўлиши бу вақтда текшириш методининг мукамаллашмаганлигига боғлиқ. Уша вақтда битта ҳужайрадан бактерияларнинг тоза культурасини олиш методи ҳали номаълум эди. Тадқиқотчилар тўла ишончли бўлмаган материалдан фойдаланиб, ўз тажрибаларидан нотўғри хулосалар олдилар. Натижада бактериялар бир формадан иккинчи формага осонгина ўтади (ҳатто бу ҳодиса мутлақо содир бўлмаса ҳам), деган

таассурот пайдо бўлди. Фақат Р. Кох томонидан қаттиқ муҳитда бактерияларнинг тоза культурасини олиш усули ишлаб чиқилгандан кейингина анча ишончли маълумотлар олина бошлади.

Бактерияларнинг тоза культурасини қунт билан урганиш натижасида, улар орасида ҳам бир-биридан аниқ фарқ қилувчи турлар борлиги маълум бўлди. Шу сабабли ҳужайра шаклининг ёки физиологик функциясининг нормал ҳолатдан бир оз бошқачалиги мноморфистларнинг янги тур ёки тур хилини аниқлаши учун етарли асос бўлган. Шунга асосан, купинча бир турнинг ичида жуда кўп тур хиллари бўлган (масалан, ичак таёқчаси бактерияларининг 240 га яқин тур хили борлиги баён этилган). Буларнинг ҳаммаси турларни фақат стабиллаштирибгина қолмай, балки уларнинг ўзгармаслиги туғрисидаги тушунчанинг пайдо бўлишига сабаб бўлди. Бироқ бундай тушунча ҳақиқатга туғри келмас эди. Бактериялар озиқ муҳити таркибига боғлиқ ҳолда ва турли хил физик, химиявий ва биологик факторлар таъсирида ўзининг хусусиятларини осонгина ўзгартира олиши аниқланди. Ҳаёт шароити уларда қандайдир таъсир қолдиради ва, агар улар табиатда узоқ вақт яшаб қолса, бунда микроорганизмлар унга адаптация ҳосил қилади ҳамда янги тур ҳосил бўлиши учун шароит яратади. Масалан, иқлим факторларининг узоқ вақт таъсири натижасида микробларнинг географик группачалари¹ пайдо бўлади. Булар наслдан-наслга ўзгаришсиз бериладиган маълум белгилар комплексига эга бўлади. Ташқи муҳит организмга ҳар томонлама таъсир қилганидан, географик группачалар бир қанча хусусиятлари билан бир-биридан фарқ қилади. Бактерияларнинг температура шароитига мослашуви аниқса осон бўлади. Масалан, шимол денгизлари ва тупроқларида яшовчи бактериялар 10° температурада яхши ривожланади. Бактериялар эритмаларнинг осмотик активлигига ҳам шунчалик осон мослашади. Денгиз бактериялари эритмада маълум осмотик босим ҳосил қилувчи бир оз миқдорда туз бор муҳитда яхши ривожланади. Бактериялар ташқи муҳитнинг бошқа факторларига ҳам ана шундай осон мослашади, натижада ҳосил қилган хусусиятларини наслдан-наслга барқарор берувчи янги группачалар пайдо бўлади. Булиниш процесси ва янги группачаларнинг ҳосил бўлиши табиий шароитда узлуксиз давом этади. Агар ҳосил бўлган янги группачалар бирмунча ҳаётчан бўлса, табиийки, сақланиб қолади ва дастлабки (бошланғич) формаларни секин-аста сиқиб чиқаради. Бактериялар организмнинг хилма-хил хусусиятлари ўзгариши мумкин: ҳосил бўладиган колонияларнинг ташқи формаси ёки типигина эмас, балки ундан муҳим бўлган белгилари ҳам нисбатан осон ўзгаради. Масалан, *Bac. mycoides*

¹ Е. Мишустин. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий, 1947.

ни азот кўп бўлган муҳитда ўстириб, ўз хусусиятларини кейинги авлодларда барқарор сақловчи аспороген группачалар ҳосил қилиш мумкин.

Бактериялар колонияси структурасининг ўзгарувчанлиги диссоциация деб аталади. Бу она ва қиз колонияларни бир-бирига солиштириб ўрганиш натижасида кашф этилган. Қиз колониялар қаттиқ озиқ муҳитида асосий колониядан усимталар кўринишида ҳосил бўлади. Бунда баъзи колонияларнинг юзаси силлиқ, бошқалариники эса ғадир-будур бўлишини кўриш мумкин. Уларнинг бу хусусиятидан диссоциация ҳодисаларини шартли белгилашда фойдаланилган. Силлиқ колониялар шартли равишда *S* билан (инглизча *smooth* — силлиқ сўзидан олинган), бурмали колониялар эса *R* билан (инглизча *rough* — ғадир-будур сўзидан олинган) белгиланади. Иккала вариация морфологик хусусиятлари билан ҳам, биохимиявий хоссалари билан ҳам бир-биридан фарқ қилади.

Микроорганизмлар физиологик хоссаларининг ўзгарувчанлиги тўғрисида адабиётда жуда кўп материал тўпланган. Бу ўзгаришлар улар культурасининг ташқи фактор таъсири остида ўзгариши процессида ҳам кўринади. Масалан, бактерияларнинг муайян субстратга мослашуви процессида бир озиқ манбаи иккинчи озиқ манбаи билан алмаштирилса, уларда янги ферментатив хусусиятлар пайдо бўлиши ҳодисаси кўп учраб туради. Бундай ўзгаришлар адаптив характерга эга бўлиб, организмнинг озиқ моддага кўрсатган реакцияси билан боғлиқ. Крахмалдан фойдаланмайдиган бактериялар крахмалли шароитда кўпайтирилса, баъзан, амилаза ҳосил қила олувчи тур хилларини етиштириш мумкин. *Bact coli* нинг сахарозани бижғитмайдиган 36 та штамми узоқ вақт сахарозали муҳитда ўстирилганда унинг тўққизта штаммини мазкур углеводни бижғитишга «ўргатиш»га эришилди. Шундай усул билан бошқа микроорганизмларнинг адаптив культуралари ҳам ҳосил қилинган. Турушларнинг тегишли формалари, масалан, галактоза, мелибиоза ва бошқа шакарларни бижғитишга ўргатилди (Кудрявцев ва бошқалар). Шунинг учун бактерия организмларнинг ирсий хусусиятлари теварак-атроф муҳити таъсирида ўзгариб туриши қатъий аниқланган деб ҳисоблаш мумкин. Бактерия организмлар бўлинади ва янги вариантлар ҳосил қилади. Ана шу янги формалар анча мослашган формалар каби кейинчалик яшаб кетиши ва мустақамланиши мумкин, айниқса бактерияларда ташқи муҳитнинг турли хил факторларига нисбатан адаптив формалар осон ҳосил бўлади. Бироқ Н. А. Красильников ишларидан маълум бўлишича, бактерияларнинг ҳар қандай биохимиявий хусусиятлари ҳам бир хил осонликда ўзгармас экан. Н. А. Красильников турли хил тупроқлардан ажратиб олинган спора ҳосил қилмайдиган бактерияларнинг 200 та штаммидан желатинани суюлтириш хоссасига эга бўлган битта

ҳам штамм ажратиб ола олмади. Бу хосса уларда илгари бўлмаган. Бундан фарқли улароқ, бирон шакарни бижғитиш ёки нитратларни қайтариш хусусиятига эга бўлган формалар осонлик билан ҳосил қилинди (200 та культурадан 50 таси шакарларни бижғитиш хусусиятини осонгина ўзгартирди).

Бактерияларнинг группачалари кўпинча ташқи факторнинг алоҳида таъсири натижасида ҳосил бўлади. Лекин бу қобилият ҳамма бактерияларда бир хил эмас ва у организмнинг хусусиятларига боғлиқ бўлади. Ташқи факторнинг таъсири вақтида организмнинг ички қисмида ташқи муҳитнинг таъсирига адекват бўлган ўзгаришлар рўй беради. Бу ўзгаришлар фақат ўсиш ва кучли ассимиляция даврида содир бўлади. Бу вақтда ҳужайра протоплазмасида янги тирик протоплазманинг ҳосил бўлиши билан боғлиқ ҳолда бирмунча тез ўтувчи биохимиявий ўзгаришлар рўй беради. Бактерия ҳужайралари ўсиш ва кўпайишдан тўхтаб, тиним даврига кирганда, улар хусусиятларининг ўзгариши бирмунча қийинлашади.

Жуда кўп текшириш натижалари бактериялар ташқи таъсирларни жуда яхши сезишини ва, асосан, интенсив кўпайиш даврида ўзгаришларга осон учрашини кўрсатди. Шунинг учун янги плазма ҳосил бўлишига тўсқинлик қилувчи ҳар қандай фактор одатда ўзгарувчанликдан устун туради. Бу қонуниятларни билиш бактериялар табиатини хоҳлаган йўналишда ўзгартириб, янги, бирмунча қимматли формаларини олиш учун қудратли восита бўлиб хизмат қилади. Шунинг учун микробиологларнинг вазифаси микроорганизмлар табиатини мамлакатимиз халқ ҳўжалиги манфаати йўлида тўлиқ фойдаланишга имконият берадиган йўналишда ўзгартиришни ўрганишдан иборат.

Бактериялар турини аниқлашда турли хил белгилар группасидан фойдаланишга тўғри келади. Бу эса ишни мураккаблаштириб ва сермеҳнат қилиб юборади. Бу мазкур масалани ҳал қилиб бўлмайди, деган гап эмас, албатта. Бактерияларнинг кўп турлари етарлича тўлиқ характеристикага эга ва яхши эътибор берилса, улар тўғри аниқланиши мумкин. Бактерияларда жинсий процесс аниқ белгиланмаган ва систематика учун ундан фойдаланиш мумкин эмас.

Ҳаммага маъқул бўлган номенклатурага кўра, бактерияларнинг ҳар бир турига икки сўздан иборат ном берилган: авлоднинг номи учун бош ҳарф билан ёзиладиган от (*Bacterium*, *Bacillus* ва бошқалар) ва турнинг номи учун эса кичик ҳарф билан ёзиладиган бирор сифат (*agilis*, *chroococcum* ва бошқалар) олинади. Модомики, бактерияларда уларни тубан сув ўтлари ва тубан замбуруғлар билан яқинлаштирувчи белгилар бор экан, бактерияларнинг ҳар хил группалари турлича пайдо бўлганлиги тамомила равшандир. Лекин

бу масаланинг узил-кесил ҳал булиши учун янги фактлар талаб этилади. Бу соҳада совет микробиологлари (Н. А. Красильников, В. Н. Шапошников ва бошқалар) катта иш қилдилар.

2. БАКТЕРИЯЛАР ТУРИНИ АНИҚЛАШДА ФЙДАЛАНИЛАДИГАН БЕЛГИЛАР

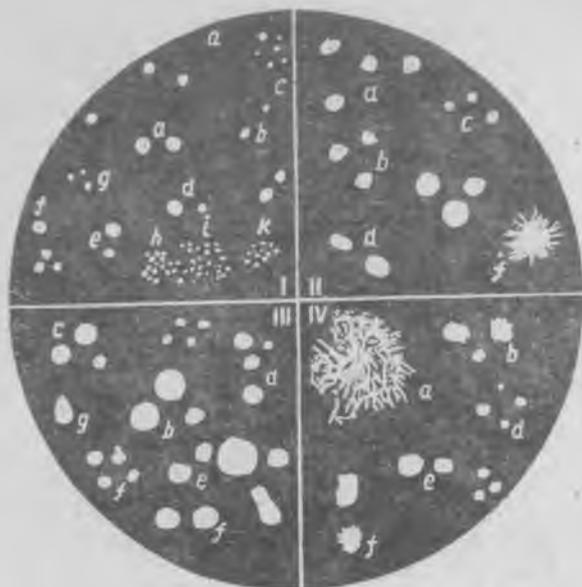
Бактерияларнинг ташқи тузилиши соддалигидан уларни амалда соф морфологик классификацияга ажратиш мумкин эмас. Шунинг учун морфологик белгилар билан бир қаторда бошқа белгилардан ҳам фойдаланишга тўғри келади. Булар орасида културада намоён бўлган ва физиологик белгилар муҳим аҳамиятга эга.

Морфологик белгиларидан, одатда: ҳужайранинг шакли ва ўлчами (цилиндрсимон шакллиларда, бундан ташқари, таёқча учининг шакли), ҳаракатланишга лаёқатлиги ва хивчинланиш тури ҳамда спора ҳосил қилиш қобилиятидан фойдаланилади. Шунингдек ҳужайра протоплазмасининг тузилиш хусусиятлари билан боғлиқ ҳолда бактерияларни Грам усулида бўйш методидан ҳам фойдаланилади.

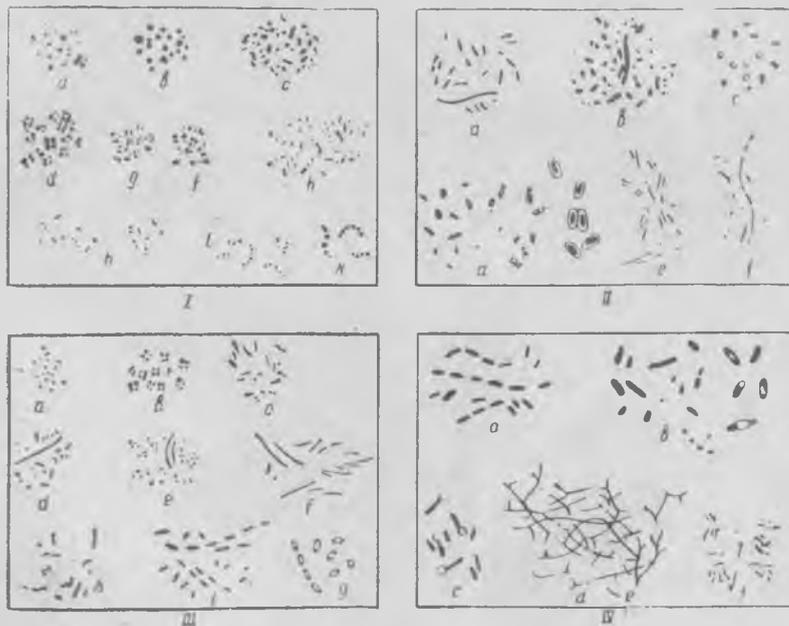
Културада намоён бўлган белгиларидан: 1) гушт-пептон бульонида ўсиш характеридан (парда, лойқа, чукма ҳосил булиши); 2) гушт-пептонли агарда ўсиш характеридан: Петри косачасидаги колонияларнинг типи (44- ва 45-расмлар), колония четларининг характери ва унинг тузилиши (46-расм), колониянинг ранги, шунингдек кўп агарда ўсиш характеридан (47-расм); 3) гушт-пептонли желатинада ўсиш характеридан Петри косачасидаги колонияларнинг типи ва нина учиди олиб ўтқазилганда желатинани суюлтириш қобилиятидан (48-расм) фойдаланилади.

Физиологик белгиларидан: 1) бактерияларнинг: а) углероднинг ва б) азотнинг турли хил манбаларига муносабатидан (хусусан, оқсил, пептон, аминокислоталар, аммиакли ва азотли тузлардан ҳамда атмосферадаги молекула ҳолдаги азотдан); 2) озиқ субстратида тўпланувчи алмашинув маҳсулотлари характеридан (органик кислоталар, спиртлар, углеводдорлар, газлар ва бошқалардан) фойдаланилади.

Бундан ташқари, денитрификациялаш активлиги (нитрат ва нитритлар бор озиқ муҳитида молекуляр азотни ажратиш) ва молекуляр кислородга муносабати ҳам аниқланади. Агар қаттиқ озиқ муҳитига нина учиди олиб ўтқазилган бактериялар фақат юза қаватда ўсса, демак ўрганилаётган бактериялар а э р о б; агар улар эмланган жой бўйлаб ўсса, факультатив а н а э р о б; агар озиқ муҳитининг энг тагида ўсса, облигат а н а э р о б ҳисобланади (49-расм).

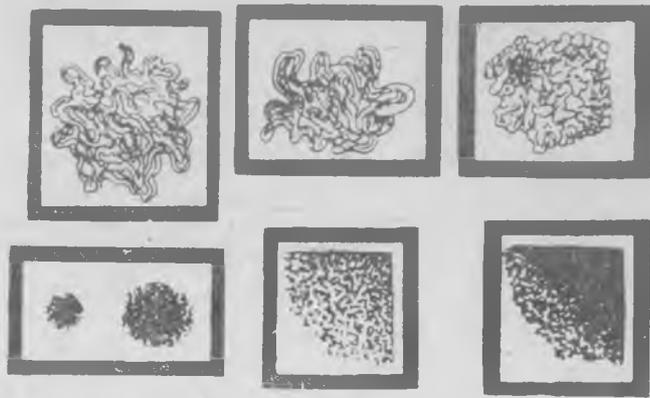


44-расм. Турли бактерияларнинг гушт-пептонли агардаги колонияси (Петри косачасида)

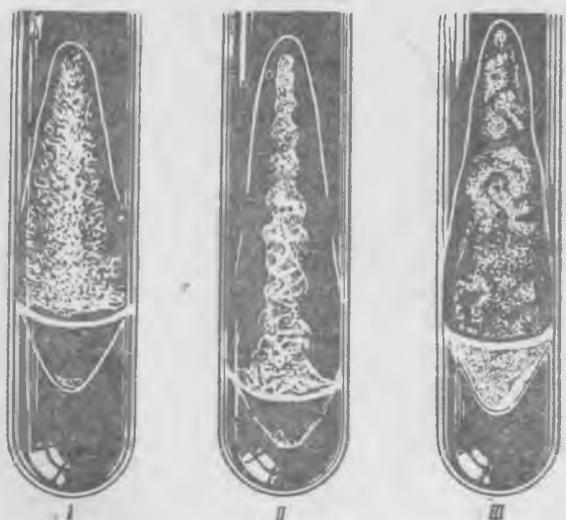


45-расм. 44-расмда ифодаланган Петри косачасида ҳосил қилган бактерияларнинг микроскопик кўриниши

дан а
узлуви



46-расм. Турли бактериялар ҳосил қилган колониялар-
четининг тузилиши

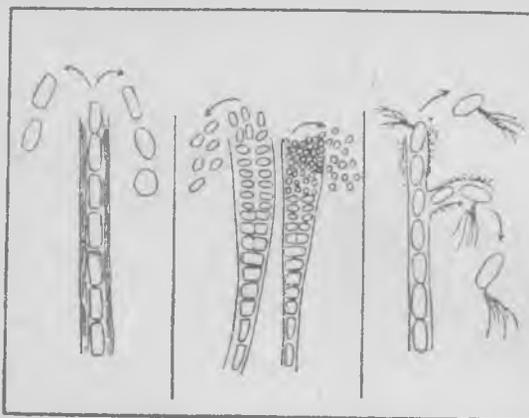


47-расм. Кўп агарда ҳар хил бактерияларнинг
ўсиши. I — *Bac. mycoides*; II — *Bac. vulgatus*;
III — *Bact. vulgare*

роҳ бӯшлиққа томон йўналган бўлмайди; натижада узум ғужумига ўхшаш ҳужайралар тўдаси ҳосил бўлади.

II. *Bacteriaceae* оиласи. Бу оиллага спора ҳосил қилмайдиган цилиндрсимон (таёқчасимон) шаклдаги бактериялар киради. Ҳужайраларининг қалинлиги 0,5—1 μ атрофида бўлади, узунлиги эса қалинлигидан 1—6 марта катта. Ҳужайралари хивчинли (ҳаракатчан) ва хивчинсиз (ҳаракатсиз) бўлиши мумкин. Бу оиланинг биттагина *Bacterium авлоди* бор. Бу авлод вакиллариининг ҳужайралари цилиндрсимон бўлиб, спора ҳосил қилмайди. Грам усулида бўялганда баъзи турлари натижа бермайди. Спора ҳосил қилмайдиган бу бактериялар тупроқда кенг тарқалган бўлиб, унда бир қанча муҳим процессларни (нитрификация, денитрификация ва бошқаларни) вужудга келтиради.

III. *Desmobacteriaceae* оиласи (ипсимон бактериялар). Бу оиллага кирувчи микроорганизмлар одатда кўп ҳужайрали бўлиб, ҳужайралари бир-бири билан уланиб узун ип ҳосил қилади. Иплар кўпинча умумий ғилоф билан қопланган бўлиб, темир бактерияларининг ана шундай ғилофида темир (III)-гид-



50-расм. Ипсимон бактерияларда гонидиялар ҳосил бўлиши (схема). Чандан унгда: *Chlamydothrix*, *Crenothrix*, *Cladothrix*

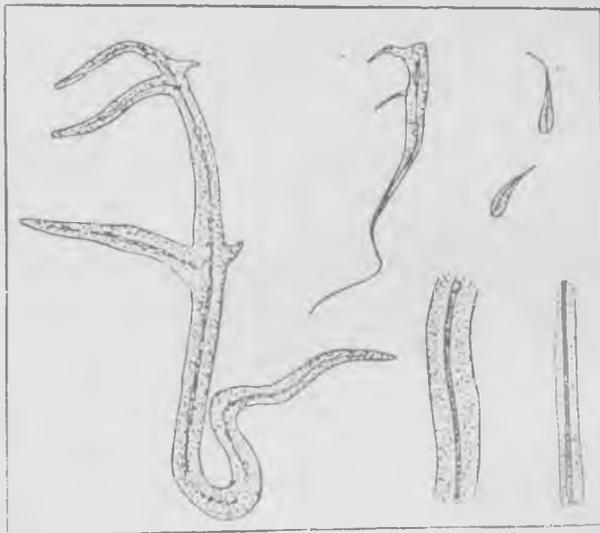
роксид ёки марганец гидроксид тўпланиши мумкин. Бу иплар шохламайди. Улардан айримларининг (олтингугурт бактерияларининг) бир учи шилимшиқлашган ёстиқчага айланган бўлиб, бактериялар ана шу ёстиқча ёрдамида сув ости буюмларига ёпишади (19-расмга қаранг).

Ипсимон бактериялар гонидиялар — ипининг охириги ҳужайраларидан ҳосил бўладиган алоҳида овалсимон (баъзан ҳаракатчан) таначалар ёрдамида кўпаяди (50-расм). Баъзи бактерияларнинг гонидияларида ён хивчинлар тўплами бўлиб, улар

тез ҳаракатлана олади. Сув ости буюмларига ёпишиб олиб, улар ўсмайди, оддий бўлиниш йули билан янги ип ҳосил қилади ва ривожланишининг дастлабки циклини такрорлайди.

Бу оиллага қуйидаги авлодлар киради ва уларнинг вакиллари олтингугурт ва темирнинг табиатда ўзгаришида фаол қатнашади.

1. *Beggiatoa авлоди*. Уzun иплари одатда эркин сузувчи ёки сув ости буюмларига ёпишган бўлади. Ипининг ҳужайраларида деярли ҳамма вақт суyoқ олтингугурт томчилари бўлади. Булар водород сульфиднинг сульфат кислотагача оксидланишида оралиқ маҳсулот сифатида ҳосил бўлади (12-расмга қаранг).



51-расм. *Leptothrix ochraceae*. Бактерия иплари бор филофи

2. *Thiothrix авлоди*. Бу бактериянинг иплари шилимшиқлашган ёстиқчалари ёрдамида сув ости буюмларига бириккан бўлади. Бактериялар ипининг юқори қисмида ҳосил буладиган ҳаракатчан гонидиялари билан кўпаяди. Булар ҳам водород сульфидни сульфат кислотагача оксидлайди (19-расмга қаранг).

3. *Leptothrix авлоди*. Ипларининг кўп қисми сохта дихотомик шохланмаган, лекин қалингина қини бор. Булар ипининг бошқа ҳужайралари билан алоқасини йўқотган ва қиндан чиққан охириги ҳужайралари ёрдамида кўпаяди (51-расм). Бу авлодга кирувчи бактериялар темир (II)-оксид тузларини темир (III)-оксид тузларигача оксидлайди ва филофда кейинчалик кўл рудалари чўкиндиларини ҳосил қилувчи темир (III)-гидроксид тузлайди.

4. *Crenothrix авлоди*. Бу авлод вакиллари гонидиясининг шарсимон бўлиши билан олдинги авлодлардан фарқ қилади. Гонидиялари ипнинг юқориги учининг кенгайган қисмида ҳосил бўлади. Бу бактериянинг иплари бир учи билан сув ости буюмларига ёпишган бўлади. Булар ҳам темир (II)-оксидни темир (III)-гидроксидгача оксидлайди.

5. *Cladothrix авлоди*. Бу авлодга кирувчи микроорганизмлар узун ип шаклида бўлиб, ипининг йўғонлиги 1—5 μ келади. Улар сохта дихотомик шохланади (52-расм) ва ғилофи шилимшиқланганда ипининг юқори қисмидан чиқувчи ҳаракатчан гонидиялари ёрдамида кўпаяди (50-расмга қаранг). Гонидиялар суюқликда бир қанча вақт сузиб юргандан кейин, сув ости буюмларига ёпишади ва бўлиниш йули билан яна дастлабки формага айланади. Иисимон бактериялар турли сув ҳавзаларида ва тупроқда кенг тарқалган.



52-расм. *Cladothrix dichotoma*. Сохта дихотомик шохланиш

IV. *Spirillaceae оиласи*. Бу оилага спиралга ўхшаб буралган цилиндрсимон бактериялар киради, булар камдан-кам ҳолларда занжир ҳосил қилади, лекин жуфт-жуфт бўлиб бириккан ҳужайраларни учратиш мумкин. Булар асосан спора ҳосил қилмайдиган организмлардир. Улар икки авлодга бўлинади.

1. *Vibrio авлоди*. Бу авлодга кирувчи бактериялар қисқа, вергулга ўхшаб бир оз эгилган ҳужайрали бўлиши билан характерланади. Улар асосан, битта қутб хивчини ёрдамида ҳаракатланади.

2. *Spirillum авлоди*. Вибрионлардан фарқли ўлароқ спиралларнинг ҳужайралари узун, бирмунча қалин ва спираль ёки штопорга ўхшаб кучли эгилган бўлади. Кўпинча улар ҳужайрасининг бир учидан хивчинлар тўдаси бўлади.

V. *Spirochaetaceae оиласи*. Бу оилага жуда узун ва ингичка ҳужайрали формалар киради. Улар ҳужайраларининг узунлиги энидан 5—200 марта ортиқ. Ҳужайралари узун спиралга ўхшаб кўп марта буралган. Бу оилага, асосан касаллик кўзгатувчи бактериялар (захм, қайталама тиф ва бошқаларни кўзгатувчилар) киради.

VI. *Bacillaceae оиласи*. Бу оилага бирмунча узун цилиндрсимон формадаги, спора ҳосил қилувчи бактериялар киради. Улар Грам бўёғида яхши бўялади. Ҳаракатчан ҳужайраларида

399977

живчинлар асосан перитрихиал типда жойлашган. Бу оиланинг фақат битта *Bacillus* авлоди бор. Бу авлод вакиллари ҳужайраларининг эни 1 микронга яқин. Спора ҳосил қилгандан кейин, ҳужайралари ўртасидан йўғонлашиб урчуқсимон форма (*Clostridium*) ёки учидан шишиб, ноғора чўпи (*Plectridium*) ҳосил қилиши мумкин. Бациллалар группаси табиатда кенг тарқалган ва азотли ҳамда азотсиз моддаларни турлича ўзгартирадиган жуда кўп бактерияларни ўз ичига олади.

Б. Мухобacteriales тартиби

Бу тартибга ривожланиш цикли анча мураккаб бўлган микроорганизмлар киради. Уларнинг айримлари эса, бундан ташқари, дифференциаллашган ядрога эга. Миксобактериялар ҳаракатчан бўлса ҳам, лекин қаттиқ озиқ муҳитида секин силжийди ва субстрат юзасида судралаётгандек туюлади. Уларнинг актив ҳаракатчанлиги реактив характерга эга. Улар ажратиб чиқарадиган шилимшиқ бўртади ва ҳужайрани олдинга итаради. Бошқа бактериялардан фарқли ўлароқ, буларда қаттиқ ташқи пўст бўлмайди, шунинг учун улар плазмолизга учрамайди. Улар тўсиқ ҳосил қилмасдан, балки ҳужайраларининг ингичкалашиши йўли билан кўпаяди. Бу белги ҳам уларни оддий бактериялардан фарқ қилдиради. Қаттиқ озиқ субстратида ўсаётганда улар одатда рангсиз, лекин баъзан муҳит юзасига тез тарқалиб кетувчи пушти, сарғиш ёки тўқ сариқ рангли ғубор ҳосил қилади. Ривожланиши давомида улар миксомицетларнинг мева танасига ўхшаш алоҳида шилимшиқ ажратади. Бу бактерияларнинг турли формалари целлюлозани ва бошқа мураккаб органик бирикмаларни (аэроб шароитда) жуда тез парчалайди. Миксобактерияларнинг кўпчилиги ранги, мева танасининг шакли ва ҳужайраларининг ўлчами билан бир-биридан фарқ қилади. Булар битта оилага бирлаштирилган.

Мухобacteriaceae оиласи. Бу оилага кирувчи барча миксобактериялар тўртта авлодга бўлинади.

1. *Muxococcus* авлоди. Бу авлод вакиллариининг мева танаси рангсиз ёки оч пушти рангда бўлиб, катталиги 1000 μ гача боради. Унда узунлиги 4 μ дан 7 μ гача бўлган таёқчалар бўлади (53-расм).

2. *Polyangium* авлоди. Булар вакиллариининг мева танаси қизил-жигар рангда бўлиб, улар 1000 μ гача катталикдаги бир хил бўлакчалар шаклида ҳосил бўлади. Бу мева таналар ичида узунлиги 3 μ дан 4 μ гача бўлган таёқчалар учрайди (54-расм).

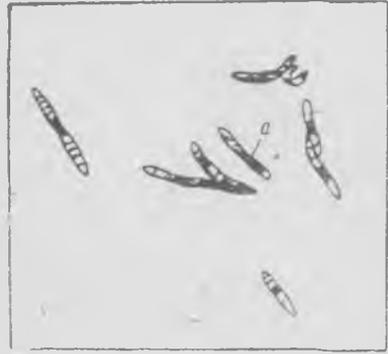
3. *Chondromyces* авлоди. Бу авлод вакиллариининг мева танаси оч сариқ рангда, диаметри 200 μ дан 1000 μ

гача бўлади. Цисталардаги таёқчаларининг узунлиги 2 μ дан 3 μ гача етади (55-расм).

4. *Sorangium авлоди*. Булар силлиқ, пушти, сариқ ёки жигар рангга бўялган шилимшиқ колониялари билан характерланади. Тоза (соф) культурасида мева таналар ҳосил бўлмайди. Тирик ҳужайраларида нурни синдирувчи йирик танача-



53-расм. *Mucococcus rubescens*. Вегетатив ҳужайралари (1250 марта катталаштириб кўрсатилган)



54-расм. *Polyangium fuscum*. Булиниш стадиясидаги ҳужайралари (1300 марта катталаштириб кўрсатилган, А. Имшенецкийдан олинган)



55-расм. *Chondromyces aurantiagus*. Узун оёқчали мева таналари (120 марта катталаштириб кўрсатилган)

лар учрайди. Бўялган препаратларда ядро структуралари осон кўринади.

Кўпчилик миксобактериялар гўнгда, чириётган ёғочда, тўкилган баргларда ва тупроқда учрайди. Уларни табиатда кенг тарқалган ва бир қанча органик моддаларнинг (айниқса, целлюлозанинг) парчаланишида фаол қатнашувчи бактериал организмларга киритиш керак.

В. Actinomycetales тартиби

Бу тартибга шохлаш хусусиятига эга бўлган таёқчасимон ёки ипсимон ҳужайрали микроорганизмлар киради. Буларнинг айримлари жуда шохланган бўлиб, споралар билан кўпаяди. Бу тартиб бир нечта оилага бўлинади:

1. *Actinomycetaceae* оиласи. Бу оилага тупроқда кенг тарқалган нурли замбуруғлар ёки актиномицетларнинг *Actinomyces avлоди* ва унга яқин бўлган *Proactinomyces avлоди* киради.



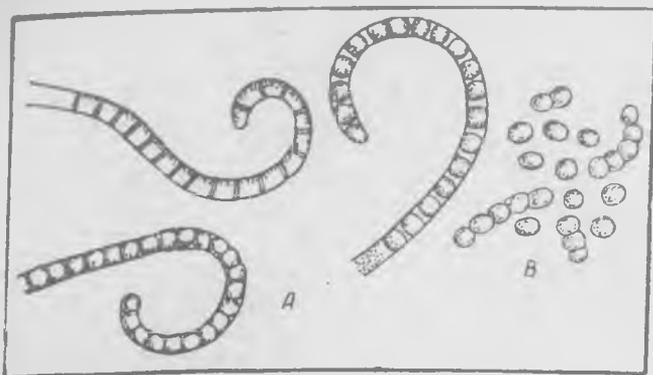
56- расм. Актиномицетнинг мицелийси

Actinomyces avлоди вакилларининг асосий белгиси уларнинг бир ҳужайрали шохланган мицелий шаклида ўсишидир (56-расм). Мицелийси икки қисмга бўлинган бўлади: Бир қисми озиқ субстратига кирган бўлиб, иккинчи қисми эса субстрат устида ҳаво мицелийси шаклида кўтарилиб туради. Бу мицелий ипларининг учларида конидиялар (споралар) ҳосил бўлади. Бу конидиялар кўпайиш учун хизмат қиладди ва уларни ҳосил қилувчи гифадан осонгина ажралиб

чиқади (57-расм). Кўпгина актиномицетлар турли хил пигментлар ишлаб чиқаради, шунинг учун улар пушти, қизил, оч яшил, қўнғир ва қора рангга бўялган бўлади. Қаттиқ озиқ муҳитида актиномицетлар зич колония ҳосил қиладди. Актиномицетларнинг споралари қулай озиқ субстратига тушиб қолса, ўсиб янги мицелий ҳосил қиладди (58-расм).

Кўпгина актиномицетлар тупроқдаги турли хил моддаларнинг ўзгаришида фаол қатнашади. Уларнинг айиримлари тупроқда запас тўпланишига сабабчи бўлади. *Actinom. chromogenes* пептонли муҳитда хинон ($C_6H_4O_2$) ҳосил қиладди ва чиринди моддалар ҳосил бўлишида иштирок этиши мумкин.

Ҳамма актиномицетлар типик аэроб, яъни микроаэрофилл организмлар бўлиб, 32—37° температурада яхши ривожланади. Улар орасида бирмунча юқорида температурада ўсувчи фор-



57-расм. А — актиномицетларда спора ҳосил бўлиши; В — споралари (1200 марта катталаштириб курсатилган)

малар ҳам учрайди. Уларнинг споралари юқори температурага жуда чидамли бўлиб, 120° гача қиздиришга ҳам бардош беради.



58-расм. Актиномицетлар мицелийсининг умумий тузилиш характери. Мицелий типлари:

а — узун гифали мицелий; в — муайян озиқ муҳитининг ўзидаги қисқа гифали мицелий (синтетик агарда, 100 марта катталаштириб кўрсатилган)

Баъзи актиномицетлар патоген хусусиятга эга бўлиб, одам ҳамда ҳайвонларда оғир касалликларни (масалан, актиномикозаларни) қўзғатади. Бу касаллик туқима ва суякларни бутунлай

ишдан чиқаради (*Actinom. bovis* қўзғатади). Актиномицетларнинг қолган группаси зарарсиз бўлиб, табиатда кенг тарқалган. Булардан айримлари (*Actinom. griseus*) қимматбаҳо антибиотиклар (стрептомицин) ҳосил қилади ва медицинада ишлатиладиган антибиотик моддалар олиш учун ҳозир улардан sanoатда кенг фойдаланилмоқда.

Proactinomyces авлоди. Проактиномицетлар бир қанча белгилари билан типик актиномицетлардан фарқ қилади. Ривожланишининг дастлабки даврларида уларнинг мицелийси ипсимон тузилишда бўлади. Бироқ кейинроқ бориб, алоҳида иплари ёки барча мицелийсининг ички қисмида кундаланг тўсиқлар ҳосил бўлади ва улар ёрдамида таёқчасимон элементларга ажралади.

Кейинчалик таёқчасимон элементлар бир неча марта бўлиниши ва секин-аста коккларга айланиши мумкин.

Баъзи проактиномицетлар унча яхши ривожланмаган ҳаво мицелийси ҳосил қилади. Унда мева шохчалари пайдо бўлади, улар қисмларга бўлиниш йўли билан споралар ҳосил қилади. Актиномицетлардан фарқли ўлароқ, проактиномицетлар колонияси қаттиқ озиқ муҳитида хамирсимон консистенцияга эга бўлади. Проактиномицетлар колониясининг ранги ҳам актиномицетларники сингари хилма-хилдир.

II. *Micromonosporaceae оиласининг* битта *Micromonospora авлоди* бор. У қуйидаги белгилари билан характерланади. Мазкур авлоднинг вакиллари озиқ муҳитида актиномицетларнинг мицелийси каби яхши ривожланган мицелий ҳосил қилади. Булар мицелийсида тўсиқ бўлмайди. Бироқ бу организмлар ҳаво мицелийси ҳосил қилмайди.

Микромоносפורоз юмалоқ шаклдаги споралар (конидиялар) дан кўпаяди. Споралар субстрат мицелийси (конидиябандлар) нинг калта ўсиқлари учидан ҳосил бўлади. Ҳар бир конидиябандда биттагина спора ҳосил бўлади. Микромоносפורалар мицелий бўлақчаларидан ҳам кўпайиши мумкин, албатта.

Микромоносפורалар колонияси актиномицетлар колониясига ўхшайди ва кўпинча таркибида пигментлар бўлади.

III. *Mycobacteriaceae оиласи* иккита авлодни ўз ичига олади.

1. *Mycobacterium авлоди*. Бу бактериялар ривожланишининг дастлабки даврларида ҳаракатланиш органларидан айрилган типик таёқча кўринишида бўлади. Оддий таёқчасимон бактериялардан фарқи шундаки, булар нотўғри, кўпинча, қийшиқ кўринишга эга. Бу бактериялар бирмунча узун ёки калта занжир ҳосил қилиши мумкин, лекин ҳақиқий мицелий ҳосил қилмайди. Ёш ҳужайралари кўпинча шохлайди, бу хусусият оддий бактерияларда бўлмайди.

Микобактерияларнинг эски культурасида ҳужайралар қисқариб, кокксимон шаклга киради. Бу ҳодиса таёқчаларнинг бўли-

ниб, коккларга айланиши натижасидир. Кокксимон ҳужайралар ҳар хил группаларга бирлашиши мумкин.

Микобактериялар колониясининг қуюқлик даражаси хамирга ўхшаш бўлади. Кўпинча улар олачипор кўринишда ҳам бўлади.

Микобактериялар фақатгина бўлиниб эмас, балки куртакланиб ҳам кўпая олади. Баъзи микобактериялар ҳужайраларида 2—4 тадан спора ҳосил бўлади. Лекин бу споралар ташқи ноқулай таъсирларга бардош бера олмайди.

2. *Mucosoccus avloidi*. Микококкларнинг ҳужайралари ҳар хил ўлчамли, нотўғри шакли ва юмалоқдир. Бу оддий коккларда кузатилмайди. Баъзи микококклар ён ўсимтали таёқчасимон шаклга ўтади.

Микококклар бўлиниш ва куртакланиш йўли билан кўпаяди. Булар културада намоён бўлган белгилари билан микобактериялардан фарқ қилмайди. Микобактериялар ва микококклар тупроқда кенг тарқалган бўлиб, сапрофит микроорганизмларга кирази ва турли хил органик бирикмаларнинг парчаланишида муҳим роль ўйнайди. *Mycromonospora* авлоди вакиллари тупроқда бирмунча кам учрайди.

III б о б

ТУПРОҚДА УЧРАЙДИГАН БОШҚА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ КИЧИК СИСТЕМАТИКАСИ

Бактериялар группаси атрофимиздаги муҳитда учрайдиган хилма-хил микроорганизмларнинг фақат бир қисминигина ўз ичига олган.

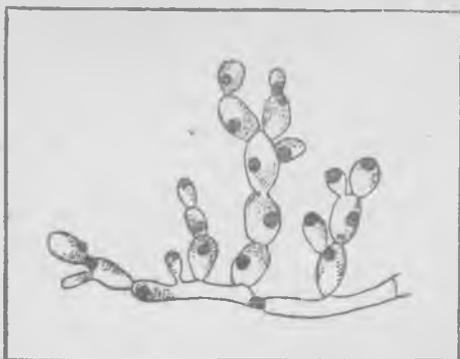
Бактериялардан ташқари, тупроқда турли хил органик ва минерал моддаларнинг ўзгаришида фаол қатнашувчи бошқа микроорганизмлар ҳам қишлоқ ҳўжалиги учун муҳим аҳамиятга эга. Буларга тупроқ замбуруғларининг кўп сонли вакиллари (пўланак замбуруғлари, микориза замбуруғлари, турушларни) ҳамда тупроқ *Protozoa* лари ва тупроқ сув утларини киритиш мумкин. Мазкур микроорганизмлар билан қисқача таништириш агрономларни биология жиҳатдан тайёрлашнинг зарур элементиدير.

1. ЗАМБУРУҒЛАР (FUNGI)

Кўпчилик замбуруғларнинг характерли хусусияти шундаки, улар г и ф а деб аталувчи шохланган ип шаклида ўсади. Булар замбуруғнинг мицелий деб аталувчи вегетатив танасини ҳосил қилади. Замбуруғ танасининг бундай тузилганлиги унинг ташқи муҳитга тегиб туриш юзасини ҳаддан ташқари ошириб юборади. Бу ҳол замбуруғни табиатдаги бир қанча органик бирикмалар-

нинг узгаришида актив иштирокчи қилиб қўяди. Баъзи замбуруғларнинг гифалари оидия деб аталган қисқа ҳужайраларга бўлиниши мумкин. Оидиялар замбуруғларнинг вегетатив купайиши учун хизмат қилади. Худди шундай функцияни туруш замбуруғлар группаси учун жуда характерли бўлган куртاكلанувчи мицелий ҳам бажаради (59-расм).

Замбуруғларнинг жинсиз купайиши алоҳида споралар ёки конидиялар ҳосил қилиш йўли билан бориши мумкин. Ҳосил



59-расм. *Endomyces*. Куртакланувчи мицелийси (Л. Курсановдан олинган)

бўлиш типига қараб, споралар эндоген спораларга (моғор замбуруғларида спорангий ичида ҳосил бўлади) ва экзоген споралар ёки конидияларга бўлинади. Кейингилари вертикал стеригмалар учидан ҳосил бўлади. Замбуруғлар жинсий йўл билан ҳам кўпайиши мумкин. Бунда чккита ҳужайранинг қўшилишидан зигоспоралар (моғор замбуруғларида), аскоспоралар (халтали замбуруғ-

ларда) ва базидиоспоралар (базидияли замбуруғларда) ҳосил бўлади.

Замбуруғлар бир қанча морфологик ва физиологик белгиларига кўра бешта синфга: 1) архимицетлар, 2) фикомицетлар, 3) аскомицетлар, 4) базидиомицетлар ва 5) такомиллашмаган замбуруғларга бўлинади. Бу микроорганизмларнинг ҳаммаси булиб 70 мингдан ортиқ тури маълум.

Қишлоқ ҳўжалиги микробиологияси учун фикомицетлар, аскомицетлар ва базидиомицетларнинг айрим вакилларигина муҳимдир.

А. Phycomyces (фикомицетлар) синфи

Бу синфга табиатда жуда кенг тарқалган бир ҳужайрали моғор замбуруғлари (*Micoraceae*) оиласи киради. Моғор замбуруғлари жуда тармоқланган битта ҳужайрадан иборат шохланган мицелий ҳосил қилади, ундан учидан спора билан тўлган шарсимон спорангийли мева ҳосил қилувчи гифалар ажралиб чиқади (60-расм). Спорангий ҳосил бўлишида спорангий бандининг учи шарсимон булиб шишади ва тўсиқ билан ажралади. Бундан кейин спорангий протоплазмаси бир не-

ча минг овалсимон спораларга бўлинади, унинг пўсти эса сув ва ҳатто, нам ҳаво таъсирида асосида «ёқача» қолдириб, осонгина ёйилиб кетиш хусусиятига эга. Бунда споралар пўстдан ажраллади ва ўсиб янги мицелий ҳосил қилади. Фикомицетлар жинсий кўпайганда зигоспора ҳосил бўлади.

Б. Ascomycetes (халтали замбуруғлар) синфи

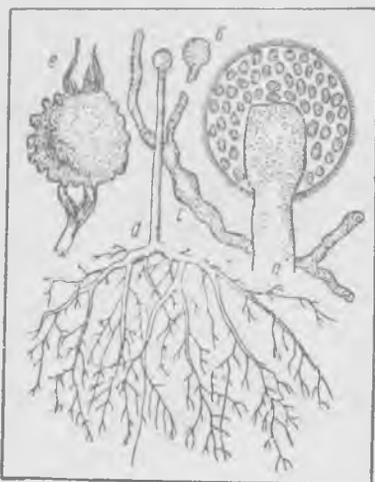
Бу синф иккита тартибга:
1) *Protascales* (бошланғич халтали замбуруғлар) ва 2) *Plectascales* (мураккаб халтали замбуруғлар) га бўлинади.

Protascales тартиби. Бу тартибга туруш замбуруғлари киради. Буларнинг ҳужайралари овалсимон, бактерияларникига нисбатан анча йирик бўлиб, кўпинча диаметри 8—10 микронга етади.

Турушлар бўлиниш ёки куртакланиш йўли билан вегетатив кўпаяди. Куртакланиб кўпайишда ҳужайранинг бирор жойида тез катталашиб борувчи шиш пайдо бўлади. Бу шишдан кейин янги ҳужайра ҳосил бўлади. Озиқланиш ва ўсиш шароити туруш учун қулай бўлаверса, бу процесс такрорлана беради (61-расм).

Туруш замбуруғларининг айрим вакиллари куртакланмасдан, балки оддий бўлиниш йўли билан кўпаяди. Бунда ҳужайранинг ўртасида пайдо бўлган тўсиқ уни иккига бўлади. *Schizosaccharomyces pombe* нинг ҳужайралари калта ип ҳолида чўзилиши мумкин. Мана шу иплар кейин алоҳида тўсиқлар ёрдамида бир нечта ҳужайраларга бўлиниб кетади (62-расм).

Туруш замбуруғларининг жинсий кўпайиши аскоспора ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Озиқ субстрати камайиб кетганда ва муҳитнинг аэрация шароити яхши булганда аскоспоралар осон пайдо бўлади. Аскоспоралар юмалоқ шаклда бўлиб, силлиқ пўст билан ўралган. Улар уруғланмасдан, партеногенез йўли билан ҳосил бўлади. Дастлабки жинсий процесс фақат айрим турушларда (*Saccharom. Ludwigii* ва *Saccharom. octospora*) рўй бериб, бунда ҳужайра ва ядролар бир-бирига қўшилади. Копуляция вақтида ёнма-ён турган ҳужайралар ўсимталар ҳосил қилади. Бу ўсимталар секин-аста бир-бирига яқинлашади. Ҳужайралар қўшилганда орадаги тўсиқ эриб кетади ва натижа-

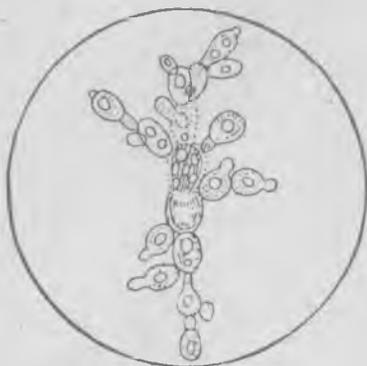


60-расм. *Mucor mucedo*:

a — спорангийсининг кесмаси; *b* — ўсаётган спораси; *c* — етилган спорадан ўсаётган мицелийси; *d* — спорангийли замбуруғ; *e* — зигоспораси

да ҳосил бўлган канал орқали ҳужайралар моддаси қўшилиб кетади.

Ҳужайралар қўшилгандан кейин, қанча спора ҳосил бўлаган бўлса, шунчага бўлинади. Одатда ҳужайрада 4 — 8 та спора

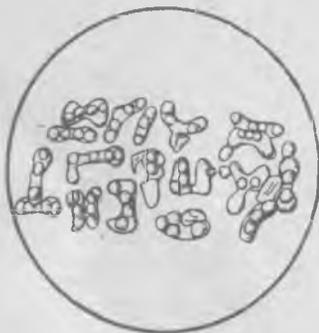


61- расм. *Saccharomyces*. Куртакла-
ниши (750 марта катталаштириб
курсатилган)



62- расм. *Schizosaccharomyces*.
Ҳужайраларнинг бўлиниши
(1000 марта катталаштириб
курсатилган)

ҳосил бўлади (63- расм). Бир хил ёшдаги ҳужайралар қўшилган-
лиги сабабли копуляция процесси и з о г а м и я деб аталади. Би-



63- расм. Винотурушларда ас-
коспоралар ҳосил булиши
(1000 марта катталаштириб
курсатилган)



64- расм. *Willia anomala*. Споралар-
нинг ўсиши (1000 марта катталашти-
риб курсатилган)

роқ турушлар орасида ҳар хил ёшдаги ҳужайраларнинг қўши-
лиш ҳоллари ҳам учраб туради. Бу процесс г е т е р о г а м и я деб
аталади. Гетерогамия, масалан, *Willia* авлодида учрайди.

Қулай шароитда туруш замбуруғлари споралари бир қанча тиним давридан кейин ўса бошлайди. Улар халта ичидалигидаёқ буртади, пустина ёриб ташқарига чиқади ва ўсиб, куртаклай бошлайди (64-расм).

Турушларнинг систематикаси уларнинг бир қанча морфологик ва физиологик белгиларига асосланиб тузилган ва қисқача қуйидаги тартибда бўлиши мумкин.

1. *Saccharomycetaceae* оиласи. Бу оиллага куртакланиб ёки бўлиниб кўпаяувчи ва 1 — 4 спорали (баъзан 12 та спорали) халта ҳосил қилувчи бир ҳужайрали замбуруғлар киради.

1. *Schizosaccharomyces* авлоди. Бу турушлар бўлиниб ёки спора ҳосил қилиб кўпаяди. Халтасида копуляциядан кейин ҳосил бўлган 4—8 та спора бўлади. Споралари битта оддий пўст билан уралган.

Қолган турушлар бўлинмай, куртакланиб ва спора ҳосил қилиб кўпаяди. Уларни 11 та авлодга бўлади-лар. Булардан амалий аҳамиятга эга бўлган биттасинигина кўрсатамиз.

2. *Saccharomyces* авлоди. Бу авлодга турушларнинг саноятда кенг қўлланидиган энг муҳим вакиллари киради (65-расм). Қандларни бижғитишига қараб бу авлод бир нечта гурпуга бўлинади. Биринчи гурпуга мальтоза, сахароза ва глюкозани бижғитувчи формалар киради. Бунга техника жиҳатдан муҳим бўлган турушлар: винотуруш (*Saccharom. cerevisiae*, II гурпу), хамиртуруш (*Saccharom. cerevisiae*, XII гурпу) ва бошқалар киради.

II. *Non-saccharomycetaceae* оиласи. Бу турушлар куртакланиб кўпаяди, лекин спора ҳосил қилмайди.

1. *Torula* авлоди. Ҳужайралари юмалоқ шаклда бўлади (66-расм). Баъзи турлари пушти рангли (пушти рангли турушлар) ва қора рангли (қора рангли турушлар) пигмент ҳосил қилади. Бу авлоднинг турлари табиатда жу-да кенг тарқалган.



65-расм. *Saccharomyces cerevisiae*



66-расм. *Torula* (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

2. *Mycoderma* авлоди. Озиқ муҳити юзасида пишиқ бурмали парда ҳосил қилади. Ҳужайралари чўзиқ ва тўртбурчак шаклида бўлади (67-расм).

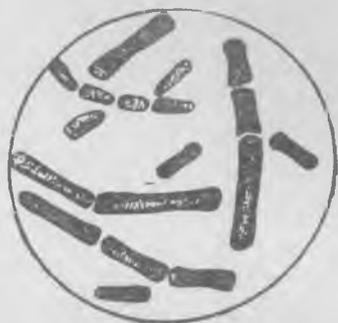
Бу замбуруғларга турушсимон организмлар деб аталадиган ҳамда табиатда бирмунча кенг тарқалган замбуруғлар (*Oidium*, *Monilia* ва *Endomyces*) киради. *Oidium lactis* (68-расм) анча диққатга сазовордир, чунки

У сут, қатиқ маҳсулотларида ва тузланган сабзавотларда тухтовсиз ривожланиши ва сут кислота билан озиқланиб, уларнинг кислоталилигини пасайтиради. Бу микроорганизм силосда ёки тузланган бодринг ва қарам сувда жуда кўп ривожланиб, ҳамма вақт улар кислоталилигининг пасайишига ва маҳсулотнинг бузилишига сабаб бўлади. *Oidium lactis* нинг овалсимон ҳужайралари



67- расм. *Mycoderma vini* (800 марта катталаштириб кўрсатилган)

куртакланиб кўпайиши мумкин, бу хусусияти билан улар оддий турушларга ўхшайди. Овалсимон ҳужайралари билан бирга уларда мицелийнинг бўлиниб кўпайувчи узун иллари ҳосил бўлади.



68- расм. *Oidium lactis* (850 марта катталаштириб кўрсатилган)

Бир қанча тадқиқотчилар мазкур организмларни турушларга яқин турувчи такомиллашмаган замбуруғларга киритадилар.

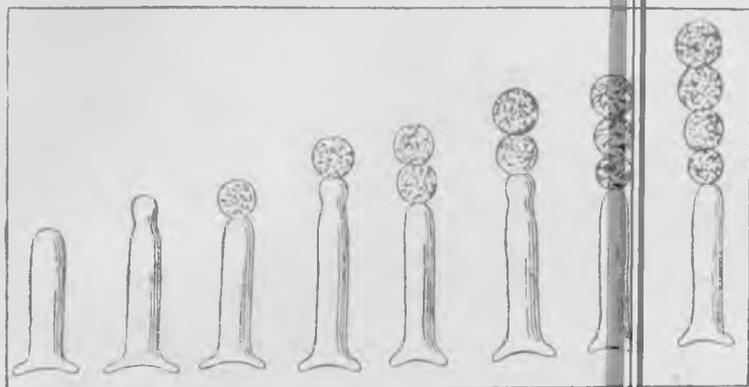
Турушлар ва турушсимон организмлар табиатда жуда кенг тарқалган бўлиб, тупроқда, сувда, ҳавода, мева ва резавор-меваларда доимо учрайди, ҳамма жойда бир қанча органик моддаларни минераллаштиради.

Plectascales тартиби. Бу тартибга табиатда кенг тарқалган моғор замбуруғларининг *Aspergillaceae оиласи* киради. Бу оилага ўлик органик қолдиқларда сапрофит ҳолда яшовчи замбуруғлар киради. Буларнинг мицелийси кўндаланг тўсиқлар билан кўп сондаги ҳужайраларга бўлинган, улар ҳам вегетатив, ҳам жинсий йўл билан кўпаяди. Вегетатив кўпайиш конидия бандларнинг ҳосил бўлиши билан боғлиқ. Конидия бандларнинг учидан конидиялар деб аталадиган спора ҳосил қилувчи стеригмалар (69- расм) бор.

1. *Aspergillus авлоди*. Бу авлодга кирувчи замбуруғлар конидия бандининг шаклига кўра, кўпинча лейкасимон конидиялар қаторини ҳосил қилади (70- расм). Конидиялар шарнинг радиуси бўйлаб жойлашиб, лейкадан қуйилаётган сув оқимини («лейкасимон замбуруғ» деган ном ҳам шундан келиб чиққан) эслатади. *Aspergillus* ҳар хил турларининг конидиялари турлича рангга бўялган ва кўпинча майин тукчалар билан қоп-

ланган бўлади. *Asp. niger* нинг конидиялари қора рангга, *Asp. glaucus* ники эса оч яшил рангга буялган.

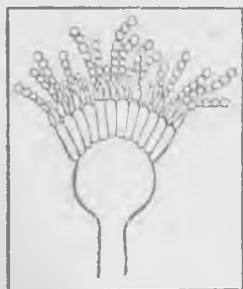
2. *Penicillium авлоди*. Бу авлодга киритчи замбуруғлар бармоқсимон замбуруғлар деб аталади, чунки қўл бар-



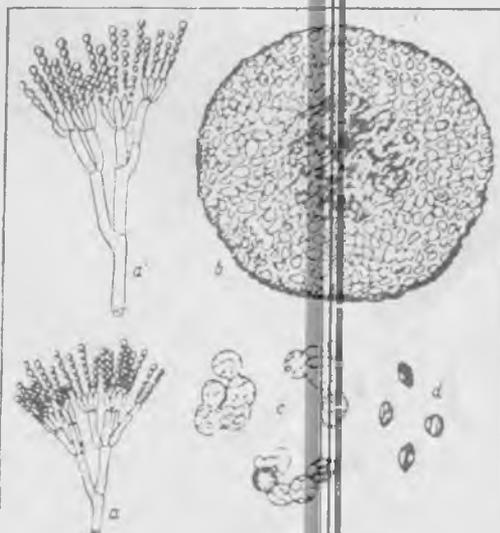
69-расм. *Aspergillus niger*. Стеригмалари учиди конидияларнинг ҳосил бўлиши (схема)

моқларини эслатувчи ҳалқасимон шохланган конидия банди учиди конидиялар ҳосил қилади (71-расм).

Моғор замбуруғларининг иккала авлоди табиатда жуда кенг тарқалган бўлиб, турли хил органик моддаларнинг минераллашишида муҳим роль уйнайди. Уларнинг баъзи

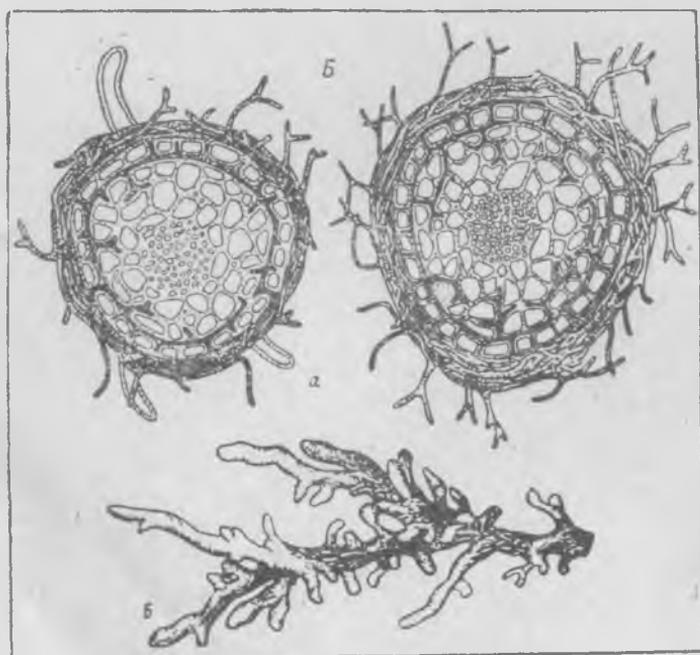
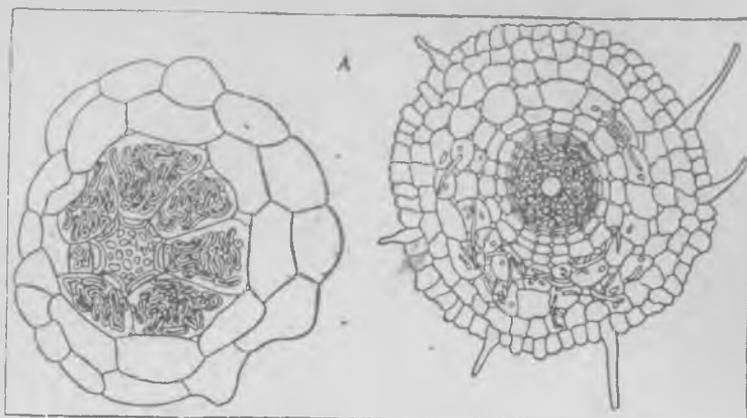


70-расм. *Aspergillus niger*. Спорали бошчаси



71-расм. *Penicillium glaucum*:

a — бармоқсимон шохланган конидия бандида конидиялар ҳосил бўлиши; *b* — мева танаси; *c* — занжирсимон жойлашган халталари; *d* — зооспоралар



72-рас.м. А. Эндотроф микориза. Илдизчасининг кундаланг кесими. Унинг ҳужайраларида замбуруғ мицелийси куришиб турибди. Б. Экто-троф микориза: -

а — четан илдизи; б — дубнинг майда илдизи

турларидан техникада кенг фойдаланилади. Масалан, *Asp. niger* дан саноатда шакардан лимон кислота олишда; *Penic. glaucum* дан пишлоқнинг айрим сортларини тайёрлашда. *Penic. nota um* ва *Penic. chrisogenum* дан эса пенициллин антибиотигини олишда фойдаланилади.

В. Fungi imperfecti (такомиллашмаган замбуруғлар) синфи

Такомиллашмаган замбуруғларнинг вакиллари тупроқда доимо учрайди. Булардан *Phoma* ҳамда *Fusarium*, *Cladospo-rium* ва бошқа авлодларга кирувчи замбуруғлар муҳим қизиқиш уйғотади. *Phoma* авлодига кирувчи замбуруғлар кўпинча верескгулли ўсимликлар билан симбиоз ҳолда яшаб, уларнинг илдизларида эндотрофмикориза ҳосил қилади (72-расм). Замбуруғ гифалари илдизнинг сиртки ҳужайраларида тупланиб, ўша ерда углерод билан таъминланиб туради.

Азотли озиқни замбуруғлар атмосфера азотидан фойдаланиб мустақил оладилар. Эҳтимол, замбуруғлар ўзлаштираган атмосфера азотининг бир қисмидан ўсимликнинг илдизлари ҳам фойдаланиши мумкин. Натижада улар симбиоз ҳолда яшай бошлайди, бунда ўсимлик одатда ўзи тупроқдан оладиган боғланмаган азотсиз ҳам ҳаёт кечириши мумкин. Ана шу хусусиятига кўра, верескгулли ўсимликлар азот кам ерларда ҳам ўса олади.

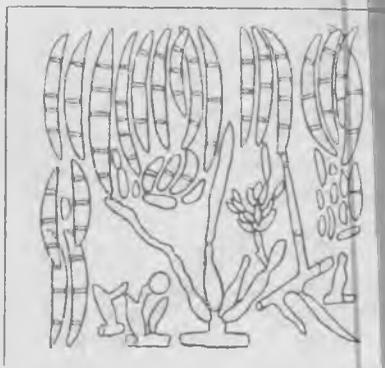
Микориза кўпгина қуруқлик ўсимликларида, жумладан, қишлоқ ҳўжалиги экинларида ҳосил бўлади. Унинг ҳосил бўлишида турли систематик группалардаги замбуруғлар иштирок этади. Улар ўсимликларга маълум фойда келтиради, лекин атмосфера азотини ўзлаштирмайди.

Hyphomycetales тартибининг қуйидаги формалари кўпроқ қизиқиш туғдиради.

1. *Fusarium авлоди*. Бу авлодга кирувчи замбуруғлар кўпинча ўсимликларни шикастлантиради ва конидияларининг алоҳида шакл-

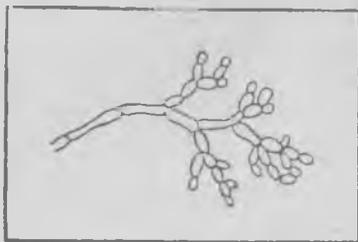
далиги билан характерланади. Конидиялари оддий ўроқсимон эгилган ва тўсиқлар билан бир неча қисмларга бўлинган (73-расм) бўлади. Улар ҳалқасимон тармоқланган пушти рангдаги конидияли бандда ривожланади. Бу замбуруғларнинг айрим формалари бир қанча ўсимликларнинг ўсишини кескин тезлаштирувчи гиббереллин кислота ҳосил қилади. Ҳозирги вақтда ана шу кислотадан ўсимликларнинг ўсишини тезлаштирувчи модда сифатида фойдаланилмоқда.

2. *Cladospo-rium* ва *Botrytis авлодлари* спора ҳосил қилиш аппаратларининг алоҳида шаклда бўлиши билан *Fusarium* авлодидан кескин фарқ қилади (74- ва 75-расмлар). Бу замбуруғларнинг вакиллари тупроқда кенг тарқалган од-

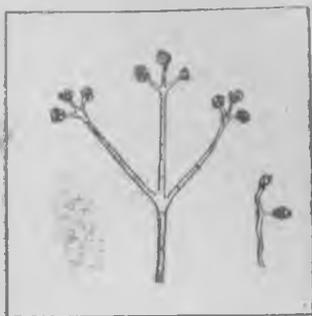


73-расм. *Fusarium oxysporum*. Уроқсимон конидиялари кўриниб турибди.

дий сапрофитлар булиб, ундаги бир қанча органик моддаларнинг парчаланишида иштирок этади. Бундан ташқари, *Botrytis cinerea* сақланаётган қанд лавлаги уюмини чиритиб, шу билан қишлоқ хўжалигига катта зарар етказади.



74- расм. *Cladosporium herbarum*. Спорали ипининг бир қисми



75- расм. *Botrytis vulgaris*. Конидия бандли ипининг бир қисми

Г. Basidiomycetes (базидияли замбуруғлар синфи)

Бу синфнинг вакиллари юқори базидияли замбуруғларга киради. Булардан пўкак замбуруғлар (*Polyporaceae*)га кирувчи *Merulius* ҳамда *Boletus* авлодлари бирмунча диққатга сазовордир.

1. *Merulius* авлоди. Бу авлод вакилларида *Merulius lacrymans*, яъни уй замбуруғи табиатда кенг тарқалган. Бу замбуруғ ёғочларни тез ишдан чиқаради ва ёғочдан қурилган уй-жой ва бошқа биноларга катта шикаст етказиши мумкин. Мазкур замбуруғнинг мицелийси ёғочга ўтиб, дастлаб пахтага ўхшаш оқ тўплам ҳосил қилади. Тўпламнинг юзаси сарғиш ёки оч пушти рангли доғлар ва сувга ўхшаш томчилар билан қопланган (*lacrymans* — йиғловчи деган ном ҳам шундан келиб чиққан). Замбуруғ йўғонлиги бир неча миллиметр ва узунлиги бир неча метр бўлган узун ип ҳосил қилиши мумкин. У ривожланиш процессида ёғочни бузадиган алоҳида ферментлар ишлаб чиқаради. Ёғочда кундаланг ёриқлар пайдо бўлиб, осонгина кукунланганидан бўлиб қолади. Бу замбуруғ камдан-кам ҳолда мева тана ҳосил қилади. Ёғочни мицелий бузади. Замбуруғ таъсирида ёғоч карбонат ангидрид, сув (бузилган ҳамма ёғочнинг 50% гача) ва қандайдир торфсимон маҳсулотларга парчалангани, буларнинг химиявий табиати ҳанузгача тўлиқ аниқланмаган. Замбуруғнинг ривожланиши учун ёғоч 30% дан 60% гача нам бўлиши керак.

2. *Boletus* авлоди. Юқори замбуруғларнинг бу авлоди шляпа кўринишидаги юмшоқ серэт тана ҳосил қилиши билан ажралиб туради. Шляпанинг ички томонида спора ҳосил қи-

лувчи найсимон аппарат жойлашган бўлади. Бу авлоднинг кўп турлари ейиш мумкин бўлган замбуруғлар сифатида бизга маълум (оқ замбуруғ, маслёнок, подберёзовик, подосиновик ва бошқалар). Буларнинг ҳаммаси кенг тарқалган тупроқ сапрофитлари бўлиб, кўпинча дарахтлар илдизи билан микориза ҳосил қилади. *Boletus elegans* тилоғочда микориза ҳосил қилиб, мана шу дарахт ўсадиган ерлардагина учрайди. *Boletus luteus* қарағай ва арча дарахтларини зарарлайди ва мазкур дарахтлар тарқалган ерларда учрайди. Умуман, *Boletus* авлодидаги замбуруғларнинг маълум зот дарахтлар илдизиди микориза ҳосил қилиш қобилияти, уларнинг фақат муайян тур дарахтлар яқинида ўса олиш табиий хусусиятини тушунтиради.

Одатда кўпчилик ўсимликларнинг тармоқланган илдизи учларининг замбуруғ гифалари билан бирлашиши микориза деб аталади. Анатомик тузилишига кўра, эктотроф микориза (ташқи микориза) ва эндотроф микориза (ички микориза)га бўлинади. Эктотроф микоризада замбуруғ гифалари ўсимлик илдизларига фақат қисман киради ва пўстлоқ паренхимаси ҳужайралари орасида тарқалади. Асосан улар илдизини ташқи томондан ўраб олиб, унинг атрофида алоҳида ғилоф ҳосил қилади. Бунда кўпинча илдиз туклари нобуд бўлади. Бунда сув ва озиқ моддалар замбуруғнинг мицелийси орқали шитмилади. Бундай ҳодиса бир қанча дарахт зотларида (тилоғоч, қайрағоч, арча ва бошқаларда) жуда кўп учрайди. Бунда замбуруғнинг илдизининг ички ҳужайраларидаги гифалари углеродли озиқни бевосита ўсимликдан, ташқи гифалари эса тупроқда кенг тарқалиб, ундан турли минерал бирикмаларни, жумладан, чириндини аммонификациялаб, ҳосил бўлган азотли моддаларни олади. Натижада ўсимлик билан замбуруғ ўртасида маълум ҳамкорлик пайдо бўлиб, иккала организм яхши ривожланиши мумкин. Бундан ташқари, замбуруғ билан ўсимлик ўртасида ўсиш учун ёрдам берадиган турли типдаги қўшимча факторлар узаро алмашилиб туради. Шунга кўра, ўзига хос симбиоз пайдо бўлади ва илдизларида микориза содир бўлганлигидан дарахтларнинг ҳосили жуда ортади.

Қуйида келтирилган жадвалдаги Баранея маълумотларидан ҳам бу ҳақда хулоса чиқариш мумкин.

Микориза замбуруғининг дуб кўчатлари ривожланишига таъсири

Ўсимликнинг ривожланиш кўрсаткичи	Кўчатлар	
	микоризали	микоризасиз
Ер усти қисмининг узунлиги (см)	35,5	17,5
Ер усти қисмининг оғирлиги (г)	17,0	3,1
Илдизларининг оғирлиги (г)	11,0	4,5
Барглариининг сони	42,0	12,0
Умумий барг юзаси (см)	591,0	98,0

Микоризали ўсимликлар илдизларида замбуруғ булмаган муайян ўсимликларга қараганда анча яхши ривожланади. Шунинг учун ҳозир экиладиган дарахтлар уруғини ўзига хос микориза замбуруғлари билан атайин дорилаш тавсия этилади. Бу замбуруғларнинг бир қисми тоза ҳолда олинган. Бу тадбир чўлларда ўрмон барпо этишда ва ихота дарахтлари экишда муҳим аҳамиятга эга.

Эндотроф микоризада шу нарса характерлики, замбуруғ мицелийси фақат пўстлоқ паренхимаси ҳужайралари орасида тарқалмасдан, балки, одатда, уларнинг ичига ҳам киради. Пўстлоқ паренхимаси ҳужайралари ҳаётчан бўлиб, ўзига кирган мицелийни ҳазм қилиб юборади. Бунда замбуруғ гифалари илдизнинг атрофида мустаҳкам гилоф ҳосил қилмайди ва шу сабабли илдиз тукчалари сақланиб қолади. Эндотроф микориза одатда ўт ўсимликларда учрайди.

2. ТУПРОҚ СУВ УТЛАРИ

Тупроқда замбуруғлар билан бирга жуда кўп яшил, кўк-яшил ва диатом сув ўтлари учрайди. Тупроқ мана шу организмларнинг бир қисми учун тасодифий яшаш жойи ҳисобланади, қолган қисми эса фақат тупроқда ривожланишга мослашган. Тупроқ юзасида, шунингдек 30 см чуқурликдаги ҳайдаладиган қатламда ҳар 1 га ишланган ерда 100 мингга яқин сув ўтлари ҳужайраси бўлади. Кўпинча ҳайдалган ернинг юзаси, ҳатто яшил ғубор билан қопланади ва сув ўтларининг ҳаддан ташқари кўплигидан «гуллагандек» туюлади. Халқ таъбирига кўра, бундай ҳодиса рўй берганда ҳамма вақт ҳосил кўп бўлар экан. Бу таъбир тўғри кузатишларга асосланган. Сув ўтлари тупроқда жуда кўп бўлса, уни углеводлар билан бойитади ва унда азот тўпловчи бактерияларнинг ривожланишини тезлаштиради. Азот тўпловчи бактериялар тупроқни азот билан бойитиши ва қишлоқ ҳўжалиги экинларининг ривожланиши учун шароитни яхшилаши мумкин. Бундан ташқари, сув ўтларининг жуда яхши ривожланишининг ўзи тупроқда азот запаси борлигининг муҳим кўрсаткичидир.

Сув ўтлари турининг таркиби бирмунча ўзгариши мумкин, лекин тупроқда кўпинча яшил, кўк-яшил ва диатом сув ўтларининг қўйидаги вакиллари учрайди.

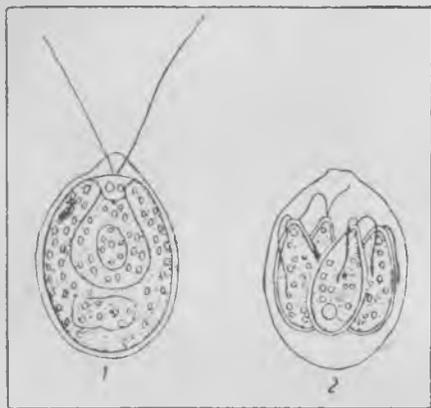
A. Chlorophyceae (яшил сув ўтлари)

Бу группага бир ҳўжайрали ва кўп ҳўжайрали сув ўтлари киради. Булар ҳаммасининг ҳўжайралари яшил рангга буялган бўлиб, ичида хлорофилл доначали алоҳида хромоатофори бор.

I. *Chlamydomonadaceae* оиласи. Хламидомонада (*Chlamydomonas*) бу оиланинг типик вакилидир. У бир ҳужайрали ҳаракатчан форма бўлиб, жинсиз йул билан кўпаяди (76- расм).

Кўпайиш вақтида ҳужайралари хивчинларини йўқотади ва протопластини бир неча (2 тадан 8 тагача) қисмга бўлинади. Ҳар қайси қисм қайтадан пўст ва иккитадан хивчин ҳосил қилиб, зооспорага айланади. Шу зооспора янги ҳужайра ҳосил қилади. Булар жинсиз кўпайиши билан бирга жинсий йул билан ҳам кўпаяди. Хламидомонадалар нам тупроқли ерларда кўплаб ривожланиб, яшил тус ҳосил қилади. Баҳорда улар, аynиқса, кўплаб ривожланади.

II. *Pleurococcaceae* оиласи. Бу оиланинг вакили — *Pleurococcus* нам ёғочларнинг турли қолдиқларида, дарахтлар танасининг пастки қисмида тарқалган. Ўзаро перпендикуляр учта текисликда булиниб кўпаявчи, пластинкасимон хроматофорли (77- расм), бир ядроли юмалоқ ҳужайрадан иборат.



76- расм. *Chlamydomonas*:

1 — вегетатив кўпая оладиган индивиди; 2 — турғатта ҳужайрага бўлиниб кўпайиши



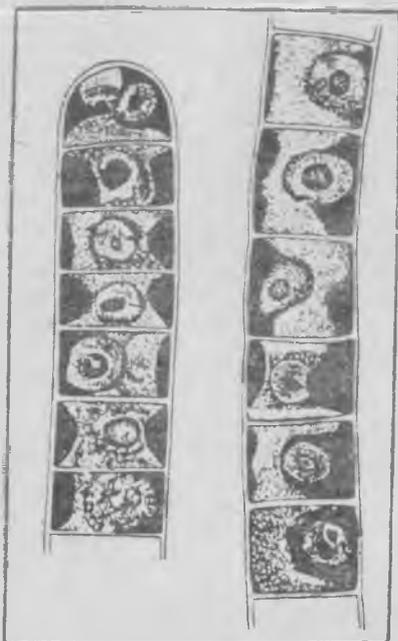
77- расм. *Pleurococcus*.

Булингандан кейинги ҳужайралари

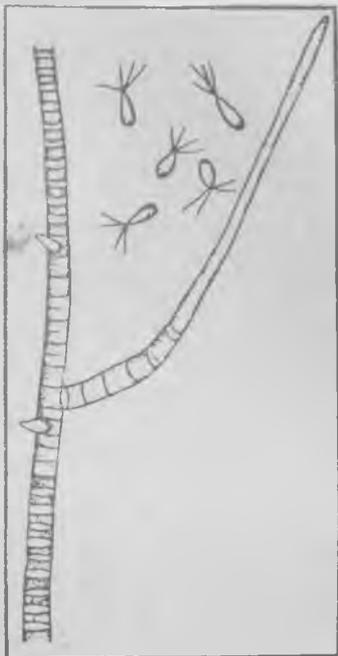
III. *Ulothrichaceae* оиласи. Бу оиланинг вакили — *Ulothrix* (78- расм) ипсимон шаклда бўлиб, махсус ризоидлари ёрдамида субстратга ёпишиб туради. Ҳужайраларида ядро, пластинкасимон хроматофор бўлиб, кўпинча усти қалин пўст билан ўралган. *Ulothrix* ҳаракатчан зооспоралар билан кўпаяди. Зооспоралари субстратга ёпишиб ўсади ва янги ип ҳосил қилади. Бу сув ўти нам тупроқ юзасида жуда кўплаб ўсади.

IV. *Chaetophoraceae* оиласи. *Stigeoclonium* бу оиланинг типик вакили ҳисобланади (79- расм). У аynиқса салқин жойдаги суви қуриб қолган зах тупроқда кўп ривожланади. Ҳужайраларининг тузилишига ва кўпайиш усулига кўра *Ulothrix* га жуда ўхшайди.

Турли хивчинли сув ўтларининг вакилларида бири бўлган *Botrydium* ҳам худди шундай шароитда жуда кўплаб ривожланиши кузатишган (80- расм). Унинг танаси ер усти (яшил пуфакча) қисмга ва тупроққа кирган рангсиз ризоидларга бўлинса ҳам, бироқ хлорофилл доначалари ва ядроси кўп булган битта ҳужайрадан иборат. Агар *Botrydium* ёмғирда қолса, яшил пуфакчасидан зооспоралар ҳосил бўлади. Бу зооспоралар кўлмакнинг четига тўпланади ва улардан оддий сув ўти етилади. Ҳаво қуруқ



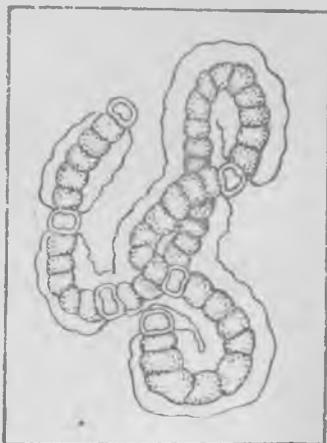
78-расм. *Ulothrix tenuissima*. Ипининг бир қисми ўртача катталаштириб кўрсатилган



79-расм. *Stigeoclonium*. Зооспоралари ташқарига чиққан ипининг бир қисми



80-расм. *Botrydium*. Ризоидли яшил пуфакчаси (бир оз катталаштириб кўрсатилган)

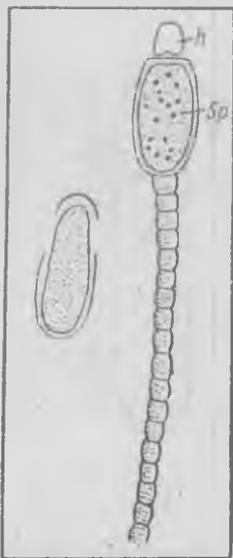


81-расм. *Nostoc commune* (ўртача катталаштириб кўрсатилган)

келганда аксинча ҳолатни кўриш мумкин: сув ўтининг ер усти қисми массаси ризоидларга оқиб тушади ва қурғоқчиликка жуда чидамли бир қанча цистага бўлиниб кетади. Тупроқ намланганда цисталар қайтадан оддий ҳужайраларга айланади.

Б. Суанорфусеае (кўк-яшил сув ўтлари)

Бу организмлар ҳам тупроқда кенг тарқалган. Улар, айниқса, сернам жойларда кўп учрайди. Баъзан баҳорда бу сув ўтлари ҳаддан ташқари кўпайиб кетганлигидан, ер кўк-яшил ғубор билан сезиларли даражада қопланади. *Nostoc* (81- расм) чигал иплар билан тулган йирик шарсимон колония ҳосил қилади. *Anabaena* ҳам ипсимон шаклда, лекин унинг иплари алоҳида-алоҳида бўлиб, уларда вегетатив ҳужайралар билан бирга споралар ҳам бор (82- расм). Споралар оддий вегетатив ҳужайралардан ривожланади, яъни вегетатив ҳужайралар катталашади, запас моддалар билан тулади ва қалин пўст билан ўралиб, спорага айланади. Споралар қуруқликка жуда чидамли. Қулай шароитга тушганда улар усади ва янгидан сув ўтининг типик иплини ҳосил қилади. Сув ўтларининг айримлари (*Nostoc muscorum* ва бошқалар) атмосфера азотини узлаштириб, ерни боғланган азотга бойитади.



82- расм. *Anabaena*:

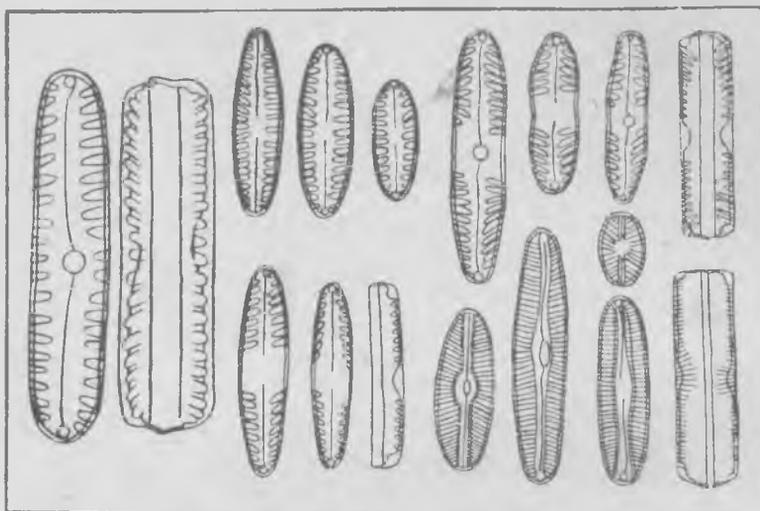
h — гетероцистаси; *sp* — спора-
раси; *чанда* — спораларнинг
стиллиши

В. Diatomeae (диатом сув ўтлари)

Бу сув ўтларининг вакиллари ҳам тупроқда кўп учрайди. Булар икки палла (чаноқ)дан иборат косачасининг борлиги билан бошқа сув ўтларидан кескин фарқ қилади. Уларда қўнғир пигментлар (диатомип) кўплигидан хроматофори қўнғир рангга бўялган бўлади. Диатом сув ўтлари оддий бўлиниш ёки зооспоралар ҳосил қилиш йули билан кўпаяди. Жинсий кўпайганда иккита ҳужайраси бир-бири билан қўшилади. *Pinnularia* ва *Navicula* бу синф сув ўтларининг типик вакили ҳисобланади (83- расм). Ҳужайралари бўлинаётганда паллалар сурилади, хроматофорлар паллалар томонга жойлашади, ядро ва протопласти икки қисмга бўлиниб, иккита янги ҳужайра ҳосил қилади. Ҳар бир қиз ҳужайрада битта ядро, битта хроматофор ва она ҳужайранинг битта палласи бўлади. Иккинчи паллани эса бўлиниб бўлгандан кейин қиз ҳужайраларнинг ўзи ҳосил қилади. Кейинчалик хроматофор иккига бўлиниб, нормал шаклга киради. Янгидан ҳосил бўладиган палла ҳамма вақт она ҳужайра палласи бўлиб қолаверади, шунинг учун кетма-кет бўлиниш натижасида ҳужайралар майдалашиб кетиши мумкин. Улар жинсий процесс натижасида қўмтупроқли пўсти бўлмайдиган ауксоспоралар ҳосил қилиш йули дастлабки формасини тиклайди.

Ерда яшовчи сув ўтларининг ҳар қандай типини ҳам тупроқда нам кўп бўлишини талаб қилади, шунинг учун уларнинг ривожланиши сезиларли ўзгариб туради. Об-ҳаво нам бўлганда бу организмларнинг жуда кўпайиб кетишини, қурғоқчилик бўлганда эса улар деярли бутунлай йўқолиб кетишини ёки тиним ҳолатга ўтишини кўриш мумкин. Бу сув ўтларининг кўп вакилларида, ҳатто, қурғоқчиликка чидашнинг алоҳида усуллари пайдо бўлган. Масалан, *Bctrydium* нинг протоплазмаси ризоидларга оқиб тушиб, чидамли цисталарга айланади; бошқа яшил сув ўтларининг эса танаси қурғоқчиликка жуда чидамли бўлган қалин пўстли ҳужайраларга бўлинади.

Ҳаракатчан диатом сув ўтлари тупроқнинг юқори қисми қуриб қолганда ернинг бирмунча чуқур ва нам қаватларига ўтиб кетади. Бундан ташқари, кўпчилик тупроқ сув ўтларининг протопласти қурғоқчиликка жуда чидамли бўлиб, тупроқ қуруқ ҳолда (лабораторияда) ҳатто ўн йиллаб сақланса ҳам ҳаётчанлигини йўқотмайди. Бундай физиологик мослашув яшаш шароити яхшиланиши биланоқ уларнинг куплаб ривожланишига имкон беради.



83- расм. *Navicula* (ҳар хил тури)—тупроқ диатом сув ўтлари (1000 мартага яқин катталаштириб кўрсатилган)

Тупроқда борадиган биохимиявий процессларда сув ўтларининг аҳамияти жуда муҳимдир. Аввало улар тупроқни фотосинтез процессида карбонат ангидридни ўзлаштириш натижасида синтез қиладиган органик бирикма билан тўлдиради. Улар нобуд бўлгандан кейин қоладиган ҳужайранинг органик моддалари анча тез парчаланadi ва бошқа тупроқ микроорганизмлари, жумладан азот тўпловчи бактерияларнинг шиддатли ривожланишига сабаб бўлади. Сув ўтлари фотосинтез процессида ерни фақат органик модда билан эмас, балки кислород билан ҳам бойитади. Кислород тупроқда аэроб микроорганизмларнинг ривожланиши учун муҳим аҳамиятга эга ва бу микроорганизмлар, ўз навбатида, табиатда органогенлар (водород, углерод, кислород, азот)нинг анча тез айланишига имкон беради. Бундан ташқари, сув ўтлари азотли бирикмаларнинг ўзгаришида актив иштирок этади. Улар ернинг юза қаватларида ривожланиб, осон ўзлаштириладиган азотли бирикмалардан фойдаланади ва уларни ўз танасининг органик бирикмасига айлантириб, ювилиб кетмайдиган, лекин ўсимликлар вақтинча ўзлаштира олмайдиган азотга айлантиради.

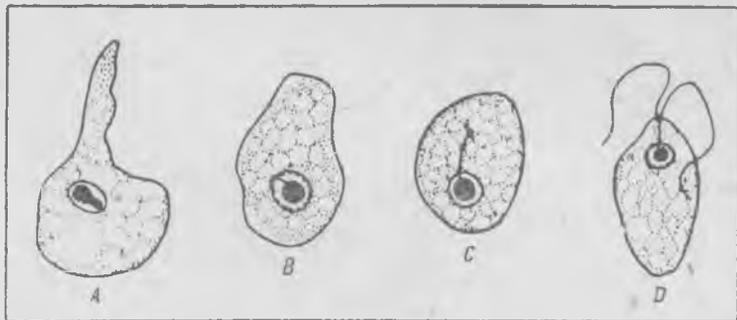
Кўк-яшил сув ўтларининг айримлари атмосферадан молекуляр ҳолдаги азотни ўзлаштириб, тупроқни боғланган азот билан бойлатади. Улар томонидан ўзлаштирилган азот унча кўп бўлмаса ҳам, бироқ тупроқдаги боғланган азот бирикмалари балансида маълум аҳамиятга эга бўлиши мумкин. Буларнинг ҳаммаси тупроқдаги биохимиявий процессларда сув ўтлари муҳим аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади ва тупроқ биодинамикасини урганишда улар ҳисобга олиниши зарур.

3. ТУПРОҚ PROTOZOA ЛАРИ

Сув ўтларидан ташқари, тупроқда *Protozoa* деган умумий ном билан аталадиган энг содда ҳайвон организмларнинг вакиллари ҳам кенг тарқалган. Улар тупроқда топилганига анча вақт бўлган, лекин циста стадиясига осонгина ўтиши туфайли уларнинг роли жуда чегаралангандек эди. Фақат бир қанча тажриба муассасаларида олиб борилган кўп тадқиқотлар бу организмларнинг тупроқ процессларидаги маълум ролини кўрсатиб берди.

Бу микроскопик организмларнинг тупроқда учта асосий группаси бор.

1. *Rhizopoda* (илдизоёқлар) группаси. Бу группанинг типик вакили амёба ҳисобланади. У псевдоподийлари ёки сохта оёқлари ёрдамида ҳаракатланади. Унинг пусти бўлмайди, шунинг учун псевдоподийлар танасининг исталган жойида осон ҳосил бўлади. Илдизоёқлар кўпинча чириётган баргчи қоплаган шилимшиқда ҳамда нам тупроқда ва лойқаларда учрайди. Амёбанинг илдизоёқлари яланғоч бўлиб, у ўз шаклини ўзгартира олади. *Negleria* гоҳ йирик псевдоподийли амёба кўринишида, гоҳ икки хивчинли шаклда учрайди (84-расм). У бактериялар жуда кўп бўлган ифлос сувларда яшайди ва фақат амёба стадиясида кўпаяди.



84-расм. *Negleria gruberi* (турли ривожланиш стадиясида):

А, В, С — амёба стадияси; Д — икки хивчинли стадияси

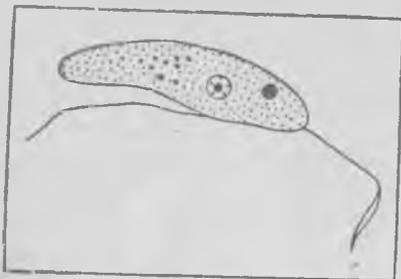
2. *Flagellata* (хивчинли инфузориялар) группаси. Энг содда ҳайвонларнинг бу вакиллари ташқи томондан пишиқ плазма пусти билан қопланган бўлиб, битта ёки бир нечта хивчинлари бор. Инфузория сувда ана шу хивчинлари ёрдамида ҳаракатланади. Уларнинг баъзилари яшил, бошқалари рангсиз бўлади; фақат органик моддалар кўп бўлган сувда ривожланади.

Хивчинли инфузорияларнинг кўпи алоҳида ҳужайралар шаклида яшайди, лекин уларнинг ичида шилимшиқ билан боғланган унча катта бўлмаган колония ҳосил қилувчи организмлар ҳам учрайди.

Улар ҳужайрасининг узунасига бўлиниши йўли билан кўпаяди. Ноқулай шароитда қалин пўстли цисталар (85- расм) ёки тиним даврига кирган ҳужайралар (споралар) ҳосил қилиши мумкин, бу ҳужайралар қайтадан ўсиб, дастлабки шаклини эгаллайди. Энг содда организмлар мазкур синфининг вакили 86- расмда ифодаланган. Бу *Bodo ovatus* эркин яшовчи форма бўлиб, кўпинча ифлос сувларда ёки нам тупроқларда учрайди.

3. *Ciliata* (киприкчали инфузориялар). Булар танасининг сиртида жуда кўп хивчинлари бор. Улар фақат оғиз тешиги орқали озиқланади.

Оғиз тешигидан кейин содда қизилўнғач ва орқа чиқарув тешиги жойлашган. Баъзи киприкчали инфузорияларнинг пўстида майда таначалар (трихоцисталар) жойлашган бўлиб, ҳайвон таъсирланганда улардан



85- расм. Flagellata. Цисталари



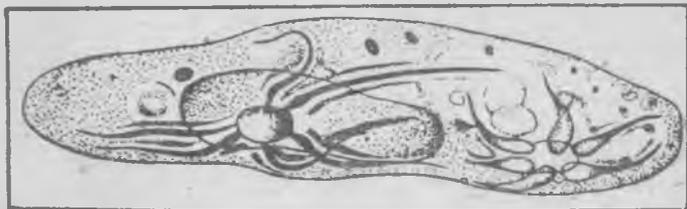
86- расм. *Bodo ovatus* (жуда катта-лаштириб кўрсатилган)

ингичка ип отилиб чиқади. Протоплазманинг массаси донадор, ярим суяқ, доимо айланма ҳаракатда бўлади. Протоплазмада озиқ булақчалари бор озиқ вакуоласи ҳамда ядро аппарати учрайди.

Киприкчали инфузориялар чучук ва денгиз сувларида ҳамда сернам тупроқларда яшайди. Сувда улар ё сузиб юради, ё алоҳида поячаларда ўтроқ ҳаёт кечирилади. Улар майда бактерияларни оғиз олди киприкчалари ёрдамида оғзига киритиб овқатланади. Ноқулай шароитда улар циста ҳосил қилиши мумкин; бўлиниб ёки жинсий йўл билан кўпаяди.

Парамеция (туфелька) 20° температурада 24 соат ичида икки марта бўлиниши ва тўртта янги индивид бериши мумкин. Кўпинча кўндаланг ва камданкам ҳолда узунасига бўлинади.

Paramecium (туфелька, 87- расм) ва *Colpoda* (тенг киприкчали инфу-

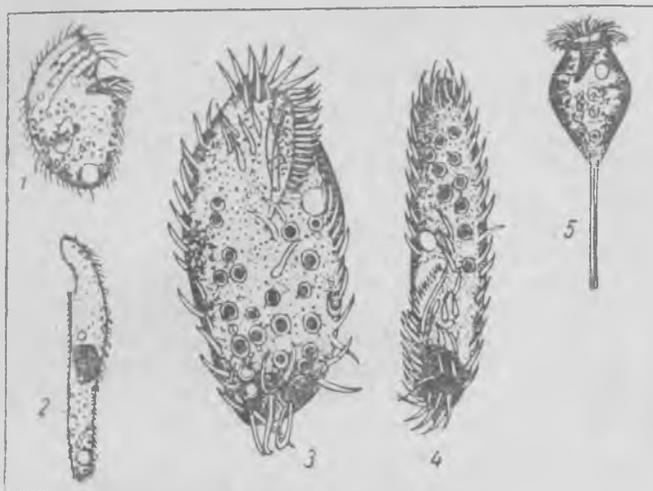


87- расм. *Paramecium*

зориялар), шунингдек, *Balantidium*, *Pleurothricha* ва *Ganostomum* (турли киприкчали инфузориялар, 88- расм) инфузориялар мазкур группасининг типик вакиллари дидир.

Protozoa нинг ҳар хил турлари тупроқда кенг тарқалган ва кўпайтириш усули билан ҳисоблаб кўрилганда, гўнг солинган ерда жуда кўп, 1 г тупроқда тахминан 100 минг — 1 миллион дона ҳужайра топилади (Николюк).

Ташқи муҳитнинг кўп факторлари *Protozoa* ларнинг ҳаёт фаолиятига жуда қаттиқ таъсир қилади. Бунга аэрация шароити, органик моддаларнинг миқдори, температура ва рН киради. Намлик етишмаса ва температура паст бўлса, кўпчилик *Protozoa* лар цистага айланиб, деярли активлашмайди. Цисталик стадиясида улар тупроқдаги процессларда жуда кам роль ўйнайди.



88- расм. Киприкчали инфузорияларнинг вакиллари:

1 — *Colpoda steinii*; 2 — *Balantiophorus elongatus*; 3 — *Pleurothricha grandis*; 4 — *Ganostomum affine*; 5 — *Vorticella microstoma*

Энг содда ҳайвонлар тупроқда кечадиган процессларда турли-туман аҳамиятга эга бўлиб, биринчи навбатда, улар бактериялар билан овқатланиб уларни йўқ қилади. Бу ҳолат баъзи тадқиқотчиларни, энг содда ҳайвонларнинг тупроқда бўлиши ернинг ҳосилдорлигига зарарли таъсир қилиши мумкин, деган хулосага олиб келди. Шунинг учун ҳам улар доим махсус стериллашни таклиф қилдилар, бунда энг содда ҳайвонлар кўплаб нобуд бўлади. Бошқа тадқиқотчилар эса тупроқдаги бактериялар сони энг содда ҳайвонлар жуда кўп бўлганда ҳам камаймаслигига асосланиб, бактерияларнинг ўзгариб турувчи шароитда кўплаб нобуд бўлиши, уларнинг кейинги йил кўпайиши учун асос яратади ва энг содда ҳайвонлар еб йўқотган ўрни тўлади, деб тахмин қиладилар. Лекин бу масала узил-кесил ҳал бўлмаган бўлса-да, бироқ мазкур микроорганизмлар муҳим роль ўйнашига шакшубҳа йўқ. Энг содда ҳайвонлар бактериялар билан овқатланиб, уларни физиологик актив ҳолатда сақлаб туради ва шу билан бирга уларнинг органик қолдиқларни тез минераллаштиришига ижобий таъсир кўрсатади.

ФЕРМЕНТЛАР ВА УЛАРНИНГ МИКРООРГАНИЗМЛАР ҲАЁТ ФАОЛИЯТИДАГИ АҲАМИЯТИ

1. ФЕРМЕНТЛАРНИНГ ХИМИЯВИЙ ТАБИАТИ

Турли хил ферментлар микроорганизмлар ҳаёт фаолиятида жуда катта аҳамиятга эга. Улар таъсирининг характерига кўра органик катализаторга ўхшайди. Ферментатив реакцияларда бошланғич таъсир (фермент) ҳам тегишли реакцияни тезлаштиради. Лекин ўзи ҳосил бўлаётган маҳсулотлар таркибига эквивалент миқдорда кирмайди ва реакцияда сезиларли даражада сарflanмайди ҳамда дастлабки хусусиятини йўқотмайди. Ферментлар барча организмлар ҳаёт фаолиятида муҳим роль ўйнаганлиги сабабли улар анча вақтдан бери текшириб келинади, лекин фақат кейинги ўн йилликдагина бир қанча маълумотлар тўпландики, булар асосида мазкур бирикмаларнинг химиявий табиати етарлича тўлиқ аниқланди. Бу имконият бир қанча ферментларни соф кристалл ҳолда олиш билан боғлиқ бўлган. 1926 йилда Сёмнер биринчи марта кристалл уреазанинг актив препаратини топди ва бу фермент оқсил модда эканлигини исботлади.

Кейинчалик пепсин, трипсин ва бошқа бир қанча гидролитик ферментларнинг кристалл ҳолдаги препаратлари топилди. Буларнинг ҳаммаси ҳам кристалл ҳолдаги оқсил эканлиги аниқланди. Ана шуларга асосланиб, ферментлар — бу оқсил моддалардир, деган фикр тасдиқлана бошлаган. Бироқ кейинги бирмунча муфассал текширишлар ферментлар қаторида оқсилдан ташқари иккинчи компонент ҳам бўлишини кўрсатди. Масалан, кўпчилик бактерияларнинг ҳужайрасидан водородни активлаштиришда иштирок этувчи ва сариқ нафас олиш ферменти деб аталган фермент ажратиб олинган. Бу ферментнинг химиявий табиати ўрганилганда дастлаб, унинг таркибига флавин, фосфат кислота ва пентоза кириши аниқланган. Бу маълумотлар асосида флавинни химиявий йўл билан бевосита фосфорлаб, сариқ нафас олиш ферментига ўхшаш, лекин каталитик хусусиятларга эга бўлмаган модда олинди. Бунда рибофлавин каталитик хусусият ҳосил қилиши учун яна битта компонент талаб қилади, чунки турушлардан ажратиб олинган фермент препаратиде рибофлавин билан бирга оқсил ҳам учрайди, деган гумон пайдо бўлди. Натижада сариқ нафас олиш ферменти икки компонентдан иборат эканлигини исботлашга муваффақ бўлинди. Бундай тартиб бошқа бир қанча ферментлар учун ҳам ҳослиги аниқланган. А к т и в ё к и п р о с т е т и к г р у п п а деб аталган биринчи компонент сифатида флавин (сарик нафас олиш ферментида) ёки темир-порфи-

рин (гемин ферментда), ёки пиридин (козимазада), ёки аденин (фосфор ташувчи ферментда), ёки тиамин (карбоксилазада) ва бошқа баъзи бирикмалар иштирок этиши мумкин. Коллоид ташувчи деб аталадиган иккинчи компонент сифатида ҳамма вақт специфик оқсиллар иштирок этади.

Ана шунга асосланиб, ҳамма ферментлар ҳозир иккита асосий ва оқсил типигаги коллоид ташувчи бўлган ферментлар — протеинларга ва 2) таркибида алоҳида протетик группа ва оқсил типигаги коллоид ташувчи бўлган ферментлар — протейдларга бўлинади.

Биринчи группада ферментларнинг группачаси ҳам бўлиб, уларнинг активлиги оқсил таркибида бирор металл атомининг борлигига боғлиқ. Иккинчи группа эса албатта икки компонентли бўлади. Шу билан бирга, бу компонентларнинг ҳар қайсиси қандай функцияни бажаради, деган табиий савол туғилади. Жуда кўп тадқиқотчилар актив ёки протетик группа фермент реакцияларида бевосита иштирок этишини кўрсатиб ўтдилар. Ҳар бир актив группада одатда оксидланган ҳолатдан қайтарилган ҳолатга осонгина ўта оладиган оддий алоҳида актив группачалар мавжуддир. Геминларда темир атоми ана шундай группача ҳисобланади. Темир атоми қайтарилиб «ферро \rightleftharpoons ферри» ҳолатига ўтишда молекуляр кислороднинг активлашишига асосланади. Дегидрогеназаларнинг (дегидразаларнинг) активлиги ҳам «пиридин \rightleftharpoons дигидропиридин»га ёки «флавин \rightleftharpoons дегидрофлавин»га қайталаб ўтишига асосланган. Бундай ўзгаришда водород, кислород атомлари ёки электронлар алмашилиб туради.

Флавин, пиридин, аденин ва тиаминлар нуклеотид шаклидагина тегишли ферментларда актив группа бўла олади. Бу заруриятнинг бўлишига сабаб шуки, оқсил билан актив группа ўртасида диссоциланмайдиган бирикмалар фақат шундай формадагина ҳосил бўлиши мумкин. Бироқ ҳатто нуклеотид шаклида олинган протетик группа ҳам тегишли ферментли реакцияни мустақил ҳосил қила олмайди. Унинг бир ўзи кам активдир, чунки протетик группанинг оксидланиш-қайтарилиш потенциали оксидловчи субстратнинг дегидрогенланиши учун етарли бўлмайди. Қуйидаги маълумотларга асосланиб, бунга ишониш осон. Флавин-нуклеотиднинг оксидланиш-қайтарилиш потенциали $E_h = -230 \text{ mv}$ га тенг. Сут кислотанинг оксидланиш потенциали ана шундай юқори бўлса, уни дегидрогенлаш мумкин бўлмас эди, чунки «сут кислота \rightleftharpoons пируозум кислота» системасининг оксидланиш-қайтарилиш потенциали $E_1 = -160 \text{ mv}$ га тенг. Флавин-нуклеотид ўзининг коллоид ташувчиси — оқсил билан бириккандагина унинг оксидланиш потенциали $E_h = -60 \text{ mv}$ гача кўтарилади ва сут кислотанинг дегидрогенланиши тамомила мумкин бўлиб қолади. Бундан шундай хулоса чиқариш керакки, *актив группа каталитик функцияни бажариши*

учун коллоид ташувчи сифатидаги оқсил билан бирикиши керак.

Бундай ҳолатда коллоид ташувчи қандай функцияларни бажаради? Кейинги текширишлар шуни кўрсатдики, актив группанинг коллоид ташувчи билан бирикиши, биринчидан, ферментнинг реактив қобилиятини оширади, иккинчидан, таъсирининг спецификлини аниқлашга ёрдам беради. Маълумки, протетик группа специфик эмас, оқсил ташувчи эса жуда специфик, чунки у фақат ўзининг протетик группаси билангина эмас, балки реакциянинг специфик иштирокчиси ёки «шериги» билан ҳам бирикиб, уларни яқинлаштиради ва улар орасидаги реакцияни осон амалга ошадиган ҳолатга келтиради.

Ниҳоят, коллоид ташувчи оксидланиш-қайтарилиш потенциалининг даражасини белгилайди, бинобарин, фермент реакциялари икки қарама-қарши йўналишда ҳам бориши мумкин экан. Бунинг аҳамиятини, масалан, дегидрогеназалар ҳосил қиладиган ферментли реакциянинг бориши мисолида осон тушунтириш мумкин:

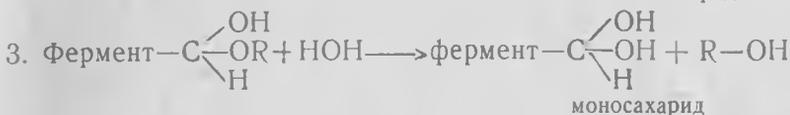
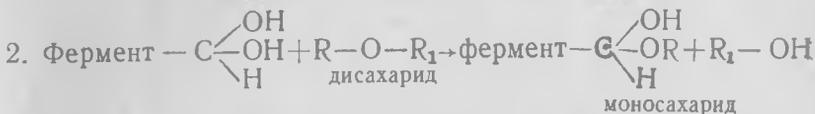
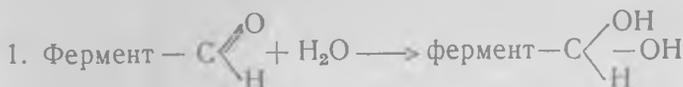
1. $R-H_2$ (оксидловчи субстрат) + дегидрогеназа \longrightarrow дегидрогеназа $-2H + R$ (оксидланган субстрат);

2. Дегидрогеназа $-2H +$ водород акцептори \longrightarrow дегидрогеназа + акцептор $-H_2$.

Реакциянинг биринчи фазасида фермент оксидловчи функциясини бажаради. У оксидланаётган моддадан водородни тортиб олади. Реакциянинг иккинчи фазасида эса у қ а й т а р у в ч и функциясини бажаради ва тегишли акцепторни қайтаради. Фермент ана шу иккита қарама-қарши функцияни оксидланиш-қайтарилиш потенциалининг даражаси бир хил бўлган шароитда бажара олмайди. Биринчи ҳолатда фермент оксидлаш потенциалининг даражаси иккинчи ҳолатдагига нисбатан анча юқори бўлиши керак. Бу потенциалнинг даражаси эса коллоид ташувчига боғлиқ. Шунинг учун эътироф этиш керакки, бир ферментнинг ўзи реакциянинг турли фазаларида ҳар хил оксидланиш-қайтарилиш потенциалига, демак, турли хил коллоид ташувчига ҳам эга бўлиши керак.

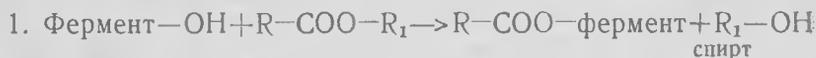
2. ФЕРМЕНТЛАРНИНГ ТАЪСИР ЭТИШ МЕХАНИЗМИ

Ферментлар таъсирининг активлаштирувчи механизми жуда узоқ вақтгача номаълум бўлиб келган, ҳозир ҳам бу процессларнинг бориши ҳақидаги тушунчамиз анча чегараланган. Фақат бир нарса шубҳасиздир: турли ферментларнинг каталитик таъсир этиш механизми, эҳтимол, ҳар хилдир, чунки у актив группанинг химиявий табиатига, айниқса, унинг актив группачасига боғлиқ. Қ а р б о г и д р а з а л а р қ а т о р и учун бу механизмни қуйидаги умумий схема кўринишида бериш мумкин:



Бу реакциянинг биринчи этапи ферментнинг гидратланиши ҳисобланиб, бу процесс альдегид группанинг полигидроксил группага ўтиши билан бирга боради. Бунинг кетидан ферментнинг субстрат билан ўзаро таъсир этапи бошланади. Бунда углевод тўла гидролизланади.

Эстеразларнинг таъсири ҳам худди шундай амалга ошади. Улар ҳам актив альдегид группа тутади ва қуйидаги схемага мувофиқ эфирларнинг парчаланишини амалга оширади:



Протеазаларнинг таъсир этиш механизми бирмунча кам ўрганилган. Бироқ бунда ҳам фермент таркибига эркин SH группа киришини аниқлаш мумкин бўлди. Бу группанинг мавжудлиги шу билан исботланадики, оксидловчилар таъсирида ферментдан водороднинг иккита атоми ажратиб олинади ва у RS—SR группа ҳосил қилиб инактивлашади. Агар мана шундай активмас ферментга яна водород киритилса, унинг активлик хусусияти қайтадан тикланади. Шунга асосланиб, SH группа оқсилнинг парчаланишида бевосита иштирок этади, деб ҳисоблаш керак эди. Бироқ бундай имкониятни исботловчи аниқ маълумотлар ҳозирчалик йўқ. Протеолитик ферментлар жуда специфик бўлганлигидан бундай маълумотлар олиш ҳам қийин.

Водород, кислород ёки фосфор алмашилишида иштирок этувчи икки компонентли ферментларнинг таъсир этиш механизми анча яхши ўрганилган. Водородни сарфловчи ферментлар (дегидрогеназалар) учун уни реакцияларнинг қуйидаги цикли шаклида кўрсатиш мумкин¹.

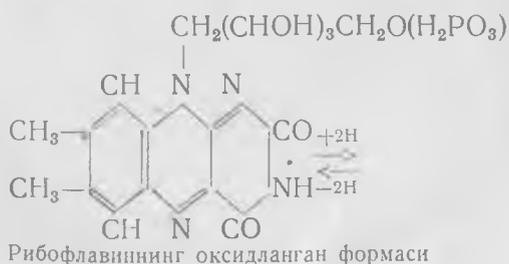
¹ Шартли белгили пиридин асосида муайян ферментда протетик группалар функциясини бажарувчи пиридин-нуклеотид тушунилади. Протеин₁ ва протеин₂ — бу оксидланиш-қайтарилиш потенциали турлича бўлган иккита коллоид ташувчидир.

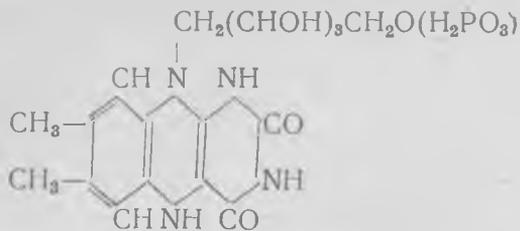
1. $R - H_2 + [(пиридин) - протеин_1] \rightarrow R + [(пиридин - H_2) - протеин_1]$.
2. $[(Пиридин - H_2) - протеин_1] \rightarrow (пиридин - H_2) + протеин_1$.
3. $(Пиридин - H_2) + протеин_2 \rightarrow [(пиридин - H_2) - протеин_2]$.
4. $[(Пиридин - H_2) - протеин_2] + акцептор \rightarrow [(пиридин - H_2) - протеин_2] + акцептор - H_2$.
5. $[(Пиридин) - протеин_2] \rightarrow (пиридин) + протеин_2$.
6. $(Пиридин) + протеин_2 \rightarrow [(пиридин) - протеин_1]$.

Кетма-кет бўладиган оралик реакциялар натижасида оқсидланувчи субстратнинг водороди тегишли акцепторга беради ва уни тиклайди, фермент эса қайтадан оқсидланган ҳолатга ўтади ҳамда бу процессни қайтадан яна такрорлаши мумкин.

Процесснинг оралик босқичларида ферментнинг гурпу (пиридин — нуклеотид) дастлаб оқсидланиш потенциали нисбатан юқори бўлган биринчи фермент оқсил билан бирикади ва субстратни дегидрогенлайди (1). Простетик гурпу водород билан бирикиб, оқсидланиш потенциали юқори бўлган оқсил билан ўхшашлик хусусиятини йўқотади ва ундан эркин ҳолда ажралиб чиқади (2). Шундан кейин у оқсидланиш потенциали паст бўлган иккинчи фермент оқсил билан бирикади (3) ва оқсидланган субстратдан ажралиб чиққан водородни акцепторга беради (4). Бу реакцияда простетик гурпу дастлабки ҳолига қайтади, иккинчи фермент оқсил билан алоқасини йўқотади (5) ва қайтадан биринчи фермент оқсил билан бирикади (6). Натижада фермент ҳам дастлабки ҳолатга келади ва реакцияларнинг ҳамма цикли қайтадан такрорланиши мумкин.

Пиридин типдаги дегидрогеназалар характерли хусусияти билан фарқ қилади. Улар ўзидаги водородни молекуляр кислородга бера олмайди. Уларнинг функцияси маълум субстратни дегидрогенлаш ва ўзидаги водородни иккиламчи дегидрогеназаларга беришдан иборат, булар эса бир қанча оралик звенолар орқали уни активлашган кислородга беради.





Рибофлавиннинг қайтарилган формаси

Бирламчи дегидрогеназалар ўз функциясини оксидланиш-қайтарилиш потенциали нисбатан паст ($E_h = -350 \text{ mV}$ га яқин бўлган) шароитда бажаради, бу вақтда иккиламчи дегидрогеназаларнинг оксидланиш потенциали $E_h = -100 \text{ mV}$ га тенг бўлади. Иккиламчи дегидрогеназаларнинг актив группаси рибофлавиндан иборат бўлиб, юқорида кўрсатилган схемага мувофиқ у оксидланган шаклдан қайтарилган шаклга ўтиши мумкин.

Флавин дегидрогеназалар икки типда бўлади: биринчи типнинг простетик группаси рибофлавиндан, иккинчисиники эса адеинфлавиндинуклеотиддан иборат. Бу дегидрогеназаларнинг иккинчи группаси биринчисидан шу билан фарқ қиладики, бунда унинг қайтарилган простетик группаси ички томондан молекуляр кислород билан оксидланиши мумкин, бу вақтда қайтарилган флавинонуклеотид молекуляр кислород билан оксидланмайди.

Флавин дегидрогеназалар группасидан: 1) қайтарилган кодегидраза II (трифосфопиридин-нуклеотид) нинг дегидрогенланишини тезлатувчи «с а р и қ н а ф а с о л и ш ф е р м е н т и»; 2) цитохром С ни бевосита қайтарувчи цитохром р е д у к т а з а в а 3) қайтарилган кодегидраза I (дифосфопиридин-нуклеотид) нинг дегидрогенланишини тезлатувчи д и а ф о р а з а ф е р м е н т л а р и э н г я х ш и ў р г а н и л г а н. Бу дегидрогеназаларнинг ҳаммаси турли микроорганизмлар таркибида доим учрайди ва оксидланиш процессларида актив иштирок этади. Кислород билан нормал нафас олишнинг бир қисми цианидларга чидамли бўлиб қолганлигидан, оксидланиш реакцияларида ана шу дегидрогеназалар билан бирга бошқа ёрдамчи водород ташувчилар ҳам иштирок этади, деб тахмин қилиш керак. Улар тегишли дегидрогеназалардан водородни қабул қилиб олиб, кейин ички томондан молекуляр кислород билан оксидланса керак. Бу хилдаги оралик ташувчиларга, эҳтимол, цитохром В ни киритиш мумкин. У секин бўлса ҳам, молекуляр кислород билан реакцияга киришади.

Дегидрогеназаларнинг каталитик активлиги жуда юқори, баъб шуки, улар жуда қисқа вақт ичида қайтарилиши ва ... мумкин. Масалан, алкогольдегидраза ва

триозофосфатдегидраза 20° температурада бир минутда ана шундай процессни 20 минг мартага яқин такрорлайди. Бу ана шундай ферментнинг бир моли бир минутда тегишли субстратнинг 20 минг молини ўзгартириши мумкинлигини кўрсатади. Ферментлар ҳужайра протоплазмасида жуда оз миқдорда бўлса ҳам, кенг кўламда тез бўладиган химиявий ўзгаришлар ҳосил қилишини ҳам ана шу активлик билан тушунтириш мумкин.

Ниҳоят, яна бир муҳим фактни келтириш мумкин. Дегидрогеназалар ва оксидазалар протоплазма структураси билан чамбарчас боғланган. Шунинг учун улар эндоферментлар группасига киритилади. Гидролитик ферментлар эса одатда протоплазма структураси билан боғланмаган бўлиб, ҳужайрадан ташқарига осон ажралиб чиқади, шунинг учун булар эктоферментлар группасига киради.

Микробиологияга оид адабиётда, айниқса чет эл адабиётида, ферментлар кўпинча қуйидаги икки группага бўлинади.

1. Конститутив ферментлар. Булар микроблар ривожланаётган муҳитда ферментлар таъсир этадиган специфик моддалар бор-йўқлигидан қатъи назар плазмада учрайдиган ферментлардир.

2. Адаптив ферментлар. Микроблар муайян ферментлар парчаланган маълум моддалар иштирокида ривожланаётгандагина улар плазмасидан топиладиган ферментлардир.

Ферментларнинг юқоридаги тартибда бўлишини жуда аниқ деб бўлмайти. Микробларнинг барча ферментлари ҳужайрада ташқи муҳит таъсирида пайдо бўлган, мана шу маънода ҳам улар адаптивдир. Шу вақтнинг ўзида улар конститутив ҳамдир, чунки уларнинг иши ирсий мустаҳкамланган белги ҳисобланади. Бироқ бу белгининг наслдан-наслга мустаҳкамланиб бориш даражаси турлича, айримларида кучли ёки турғун, бошқаларида эса бўш бўлади.

3. ФЕРМЕНТЛАР КЛАССИФИКАЦИЯСИ

Ферментларнинг характерли хусусияти улар таъсирининг спецификлигидир. Крахмал фақат диастаза иштирокида қандга айланади, целлюлоза фақат целлюлаза таъсирида гидролизланади. Турли хил дисахаридлар (мальтозалар, сахарозалар) ҳам турли ферментлар таъсирида гидролизланади.

Ферментларнинг классификацияси ва номенклатураси уларнинг спецификлигига мувофиқ тузилади. Ҳаммага маъқул бўлган номенклатурага кўра, гидролитик ферментларнинг номи улар парчалаган моддаларнинг номига «аза» қўшимчаси қўшиб айтилади. Масалан, крахмални гидролизловчи фермент амилаза (*amylum* — крахмал сўзидан олинган), мальтозани гидролизловчи фермент мальтаза деб аталади ва ҳоказо. Фақат органик моддаларни кучли парчаловчи ферментларга уларнинг таъсири

характерига кура, дегидрогеназалар, оксидазалар ва ҳоказо деб ном берилади.

Микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти учун энг муҳим бўлган ферментларнинг асосий группалари қуйида қисқача тасвирланади.

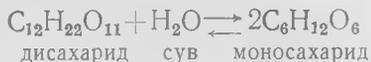
А. Гидролазалар

Бу группага полисахаридлар, дисахаридлар, ёғлар ва оқсил моддаларни гидролизловчи ферментлар киради. Гидролазалар химиявий табиатига кура, асосан, бир компонентли ферментлар бўлиб, диссоциловчи алоҳида простетик группа тутмайди. Бу ферментларнинг молекуласи фермент активлигига эга бўлган специфик оқсил молекуласидир. Бу ферментларнинг баъзилари соф кристалл ҳолда олинган ва уларнинг оқсиллик табиати тула аниқланган. Уларнинг фермент активлиги оқсил молекуласининг алоҳида структурасига боғлиқ. Бу молекуланинг ён занжирларида одатда актив группалар (ОН, SH, СНО ва бошқалар) бўлиб, тегишли модданинг гидролизи ана шулар ёрдамида амалга ошади.

Гидролазалардан биз қуйидаги ферментларни кўриб чиқамиз.

1. **Дисахаридларни гидролислаб, гексозалар ҳосил қилувчи ферментлар.** Булар монозалардан дисахаридларни синтез қила олиши мумкин.

Гидролиз реакцияси қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:



Ҳар бир дисахарид ажралади ва алоҳида фермент ёрдамида тўпланadi. Булардан баъзиларини кўрсатиб ўтамиз:

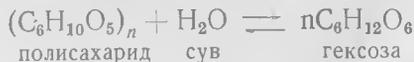
сахараза (инвертаза) шакарқамиш шакарини глюкоза ва фруктозага парчалайди;

мальтаза мальтозани икки молекула глюкозага ажратади;

лактаза сут шакарини глюкоза ва галактозага гидролизлайди;

целлобиаза целлобиозани икки молекула глюкозага парчалайди.

2. **Полисахаридлар (крахмал, клетчатка ва бу группанинг бошқа бирикмалари) ўзгаришига ёрдам берувчи ферментлар.** Муайян бирикмалар гидролизланганда дисахаридлар ёки моносахаридлар ҳосил бўлади. Мазкур процесс учун қуйидаги схематик тенгламани келтириш мумкин:



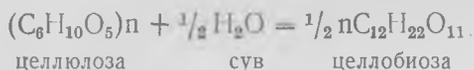
Ферментларнинг кўриб чиқиладиган группасидан қуйидагилар билан танишамиз.

Амилаза (диастаза) крахмални бирмунча оддий углеводларга айлантиради. Икки хил амилаза бор. α -амилаза крахмални гидролизлаб, асосан декстрин ва қисман мальтоза ҳосил қилади; амилаза сулакда, овқат ҳазм қилиш суюқлигида, галла-нинг униб чиққан донида, моғор замбуруғларида ва бошқа микробларда учрайди. β -амилаза таъсирида крахмалдан асосан мальтоза ва қисман юқори молекулали декстринлар ҳосил бўлади. Бу фермент дуккаклилар, галла донида ҳамда баъзи микроблар таркибида учрайди.

Амилаза оқсилга ўхшаш бир компонентли фермент булиб, соф препарат ҳолида ажралиб чиқади.

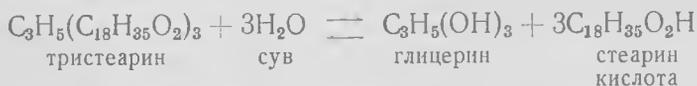
Гемицеллюлазалар гемицеллюлозаларни гидролизлаб моносахаридларга айлантиради. Илгари, гемицеллюлозалар ўсимликлардаги моддалар алмашинувида иштирок этмайди, деб тахмин қилинган. Бироқ анча кейинги текширишлар, гемицеллюлозалар углеводларнинг ҳаракатчан формаси эканлиги тўғрисидаги хулосага олиб келди.

Целлюлаза (цитаза) целлюлозани гидролитик парчалаб, целлобиоза дисахаридини ҳосил қилади. Бу дисахарид кейин тегишли фермент таъсирида глюкозага айланади. Целлюлозалар таъсирини қуйидаги тенглама билан кўрсатиш мумкин:



3. Мураккаб эфирларни ўзгартирувчи ферментлар (эстеразалар). Эстеразаларга қуйидаги ферментлар киради.

Липаза ёғларни глицерин ва эркин ёғ кислоталарга қуйидаги тенглама бўйича парчалайди. Бунда тристеариннинг ажралиш реакцияси кўрсатилган:



Агар тристеарин эмас, балки бошқача кислота таркибли ёғлар гидролизга учраса, стеарин кислота ўрнига бошқа кислоталар ҳосил бўлади.

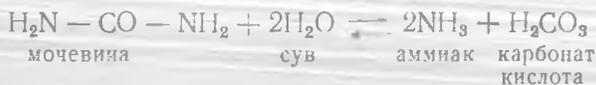
Пектаза (пектин-эстераза) полигалактурон кислота ва метил спиртнинг мураккаб эфирлари бўлган пектинли моддаларни гидролитик парчалайди. Пектазалар таъсирида метил спирт полигалактурон кислотадан ажралиб чиқади.

Фосфатазалар фосфат кислота мураккаб эфирларининг ўзариши билан боғлиқ бўлган ферментлардир. Бу ферментларнинг бир хили—**монофосфатазалар** фосфат кислотанинг моноэфирларини, масалан, глицерофосфат, глюкозофосфат ва бошқаларни гидролизлайди. Иккинчилари—**дифосфатазалар** фосфат кислота-

нинг диэфирларини, масалан, диглицеринфосфат эфирларни парчалайди.

4. Амидлар ва аминокислоталарни парчаловчи ва синтезловчи ферментлар. Амидларни гидролизловчи ферментлар амидазалар деб аталади.

Бунга, масалан, мочевиани аммиак ва карбонат ангидридга қуйидаги тенглама бўйича парчаловчи *уреаза* киради.



Бошқа амидазалар бошқача бирикмаларни парчалайди. Масалан, *аспарагиназа* аспарагиндан аммиак ва шунга ухшашларни ажратади.

Аминокислоталарнинг аминогруппаси ҳам ферментлар таъсирида ажралган бўлиши мумкин. Илгари, аминокислоталарнинг парчаланишини катализацияловчи ферментлар *дезаминазалар* деган умумий ном билан аталган эди. Мазкур процесс турли (гидролиз, оксидланиш ва шунга ўхшаш) йўл билан бориши мумкинлиги ва фермент комплекси таъсирига боғлиқлиги энди бизга маълум.

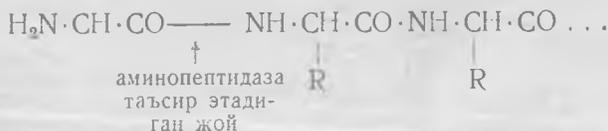
5. Оқсил ва полипептидларнинг гидролитик парчаланишини катализацияловчи ферментлар (протеазалар). Бу ферментлар оқсилларнинг пептид боғларини қуйидаги тенглама бўйича узади:



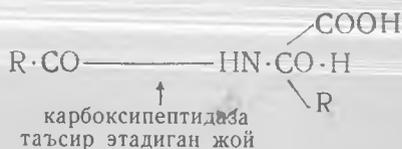
Протеазалар оқсилларнинг синтезланишида ҳам иштирок этади. Улар одатда оқсилнинг гидролитик парчаланишини катализацияловчи протеиназаларга ва дипептидлар ҳамда полипептидларни гидролизловчи пептидазаларга бўлинади.

Протеиназаларга ошқозоннинг шилимшиқ пардасидан ажралиб чиқадиган *пепсин*, бузоқ ширдониди бўладиган *ширдон* ферментлари ва бошқалар киради. Кўпчилик микроорганизмларнинг протеиназалари бу ферментларга ўхшайди. Бир қанча протеиназалар кристалл ҳолдаги оқсил препаратлар кўришишида ажратиб олинган.

Пептидазалар таъсири ниҳоятда спецификдир. Масалан, аминопептидаза полипептидларни пептиднинг эркин аминогруппа тутган учиди пептид боғли жойидан гидролизлайди:

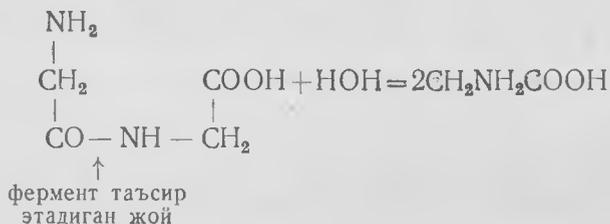


Бошқа бир фермент — *карбоксивептидаза* полипептидларда эркин карбоксил группа билан бир қаторда турган пептид боғини парчалайди:



Дипептидаза ферменти пептидларда бир вақтнинг ўзида энма-эн эркин аминогруппа ҳам, эркин карбоксил группа ҳам бўлган пептид боғларинигина парчалайди.

Масалан, глицил-глицин дипептидини пептидаза ферменти икки молекула гликоколга ажратади:



Б. Оксидловчи-қайтарувчи ферментлар

Мазкур группага нафас олиш процессида водород ва кислороднинг кўчишини тезлаштирувчи турли хил ферментлар киради. Урганилаётган группага водородни органик модданинг бир молекуласидан иккинчи молекуласига кўчирувчи дегидрогеназалар ва молекуляр кислородни активлаштирувчи ҳамда уни органик бирикмаларнинг бир молекуласидан иккинчи молекуласига кўчирувчи оксидазалар киради.

Дегидрогенизация реакцияси схема равишда қуйидагича ифодаланиши мумкин:



Водород берувчи А модда водород донатори деб, водород қабул қилувчи В модда эса водород акцептори деб аталади. Водород бир молекуладан иккинчисига фермент — оралиқ водород ташувчи ёрдамида кўчади.

Фақат маълум субстратларга таъсир этувчи кўпгина специфик дегидрогеназалар мавжудлиги аниқланган. Уларнинг номи оксидланган модданинг химиявий табиати билан аниқланади. Масалан, этил спиртни дегидрогенловчи фермент алкоголь дегидрогеназа, лимон кислотани дегидрогенловчи фермент эса цитрикодегидрогеназа деб аталади ва ҳоказо.

Дегидрогеназалар икки группага бўлинади.

Бирламчи (анаэроб) дегидрогеназалар субстрат билан ўзаро алоқада бўлиб, ундан водородни тортиб олади. Бироқ улар водородни ҳаво кислородига бера олмайди, уни бошқа акцепторларга (бошқа дегидрогеназаларга, хинонсимон бирикмаларга, цитохром системага ва ҳоказоларга) беради.

Дегидрогеназалар қаторининг актив группаси кофермент козимаза ҳисобланади. У сут кислотали ва спиртли бижғишда муҳим роль ўйнайди. Козимаза бирор специфик оқсил билан бирикади ва маълум органик бирикмалардан водородни тортиб олувчи дегидрогеназани ҳосил қилади. Тикланган (қайтарилган) козимаза (дегидрокозимаза) анаэроб шароитда ўзининг водородини муайян химиявий бирикмаларга бера олади. Масалан, спиртли бижғишда бу водород сирка альдегидни этил спиртгача қайтаради, сут кислотали ачишда эса у пирозум кислотани сут кислотага айлантиради.

Иккиламчи (аэроб) дегидрогеназалар водородни бирламчи дегидрогеназалардан бошқа (полифенолоксидаза ва цитохром) ситемаларга ҳамда молекуляр кислородга кўчиради. Бунга, энг аввал, актив группаси таркибида рибофлавин (витамин В₂) бўлган фермент киради. Бу ферментлар *флавопротеидлар* деб аталади. Флавопротеид табиатли фермент — с а р и қ н а ф а с о л и ш ф е р м е н т и энг яхши ўрганилган.

Бирламчи ва иккиламчи дегидрогеназаларнинг ўзаро таъсирини гексозомонофосфатнинг оксидланиши мисолида кўрсатиш мумкин. Анаэроб дегидрогеназа гексозомонофосфатдан водородни тортиб олиб, уни фосфоглюкон кислотага айлантиради. Дегидрогеназа томонидан бириктирилган водород сариқ нафас олиш ферментига берилади, бу фермент кейин уни ҳаво кислородига беради. Бу мисол микроблар ҳужайрасида кечадиган биохимиявий процесслар кўп босқичли эканлигини кўрсатади.

Юқорида айтиб ўтилгандек, флавин ферментларнинг қайтарилган формалари ўзидаги водородни фақат кислородга эмас, балки полифенолоксидаза ёки цитохром системага ҳам беради. Булар билан қуйида танишамиз.

Аэроб дегидрогеназалар *оксидазалар* деб аталади, булар учун водород акцептори бўлиб ҳаво кислородининг ўзигина хизмат қилиши мумкин. Оксидазаларга монофенолларни оксидловчи монофенолоксидазалар ҳамда дифенол ва трифенолларга таъсир этувчи полифенолоксидазалар мисол бўла олади.

Полифенолоксидаза, бир томондан, қайтарилган флавин дегидрогеназалар (ва бошқалар) ўртасида оралиқ звено бўлса, иккинчи томондан, ҳаво кислороди ролини ўйнайди. Бундай оралиқ звено шу сабабли зарурки, ҳамма дегидрогеназалар ҳам ўзи тўплаган водородни бевосита ҳаво кислородига бера олмайди.

Цитохром система оксидазаларга киради ва полифенолоксидаза бажарадиган функцияни бажариши мумкин. У облигат-анаэроб бактериялардан ташқари, ҳамма микроорганизмларда учрайди.

Цитохром система цитохромлардан ҳамда молекуляр кислородни активлаштирувчи цитохромоксидаза ферментидан иборат бўлиб, қайтарилган цитохром ана шунинг ёрдамида оксидланади.

Унтдан ортиқ турли хил цитохромлар борлиги аниқланган. Уларнинг ҳаммаси—протеидлардир. Протеидларнинг актив группаси гемин ҳисобланиб, у хоссалари ва тузилиши жиҳатдан қон гемоглобинининг простетик группасига яқин туради. Цитохромлар оксидланганда ва қайтарилганда улардаги темирнинг валентлиги ўзгаради, яъни оксидланганда темир (II)-оксиддан темир (III)-оксидга ўтади.

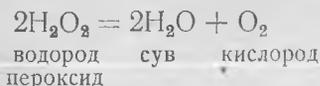
Цитохромларнинг таъсири жуда спецификдир. Улар акцептор ролини ва электрон ташиш хизматини ўтади. Оксидланган цитохром қайтарилган дегидрогеназанинг водород атомидан электронни тортиб олади. Натижада водород атомлари H^+ ионларига айланади, цитохромдаги темир эса уч валентлидан икки валентлига ўтади. Водород атомидан тортиб олинган электрон кейин кислород атомига берилади, бунда ионлашган водород атоми кислород билан бирикиб, сув ҳосил қилиш хоссасини ортиради.

Қайтарилган цитохромлар ўз-ўзидан молекуляр кислород билан оксидланмайди, балки актив группасида гемин тутувчи цитохромоксидаза ферменти ёрдамида оксидланади.

Пероксидаза—молекуляр кислород билан таъсирлашмайдиган оксидловчи ферментдир. Лекин водород пероксид ёки органик пероксиднинг кислородини активлаштира олади. Хужайрада пероксид бирикмалар баъзи оксидазаларнинг таъсири натижасида ҳосил бўлиши мумкин. Пероксидаза органик моддаларнинг (масалан, полифенолларнинг) пероксид бирикмалар билан оксидланишини осонлаштиради. Бу ферментнинг актив группаси геминдан иборат.

Турушлар таркибида цитохром пероксидазалар бўлиб, улар водород пероксид ёрдамида цитохромнинг фақат қайтарилган формасини специфик оксидлайди.

Оксидловчи-қайтарувчи ферментлар группасига *каталазани* киритиш керак, бу фермент таъсирида водород пероксид сув ва молекуляр кислородга парчланади:



Каталаза—оқсил ва таркибида гемин комплекси бўлган актив группадан иборат икки компонентли ферментдир. Специфик

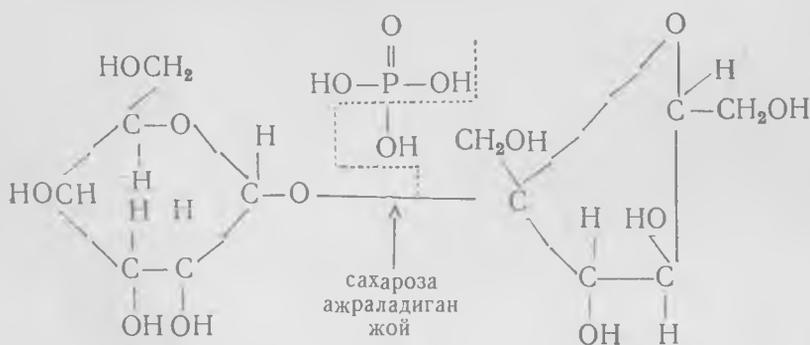
алмашинувида, айниқса бижғиш ва нафас олиш процессларида жуда катта аҳамиятга эга. Аденозинтрифосфат ва аденозиндифосфат энергияга жуда бой бўлган макроэргик боғга эга. Бу моддалар гидролизланганда ҳар бир грамм-молекула парчаланган фосфат ҳисобига 8000—12000 кал иссиқлик ажралиб чиқади.

Фосфат кислота билан аденозин ўртасидаги аденил кислота (аденозин монофосфат) формасидаги боғланиш оддий типда бўлиб, бу бирикмалар, гидролизланганда ҳар бир грамм-молекула парчаланган фосфат ҳисобига 2000 кал иссиқлик ажралиб чиқади.

Фосфат группалар тегишли ферментлар таъсирида макроэргик боғли бирикмалардан (тегишли энергия билан бирга) бошқа бирикмаларга кўчади. Бунда ҳосил бўлган фосфат кислотали бирикмалар, масалан, глюкозофосфат ёки фруктозофосфат дастлабки глюкоза ва фруктозага нисбатан моддалар алмашинувидаги кейинги ўзгаришларга бирмунча мойил ва қобилиятлидир.

Ўрганилаётган ферментлар группасига, шунингдек, метил, сульфгидрил ва бошқа химиявий группаларнинг кўчишига ёрдам берувчи ферментлар ҳамда ди-ёки полисахарид ва анорганик фосфатларнинг ўзаро таъсир этиб, глюкоза-1-фосфат ҳосил қилишини тезлаштирувчи ферментлар — ф о с ф о р и л а з а л а р ҳам киритилиши керак.

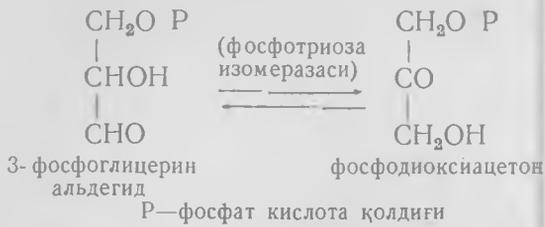
Фосфорилазалар таъсирини сахарозанинг фосфорланиш реакциясидан билиш мумкин:



Г. Изомерловчи ферментлар (изомеразалар)

Бу группага кирувчи ферментлар моддалар алмашинувида муҳим роль уйнайдиган турли хил органик бирикмаларнинг изомерланишини тезлаштиради.

Изомеразаларнинг таъсирини бижғишнинг оралиқ маҳсулоти ҳисобланган фосфотриозаларнинг ўзгариши мисолида кўрсатиш мумкин:

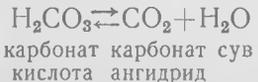


Шу группага кирувчи оксоизомераза ва фосфоглюкомутазалар нафас олиш ва бижғишнинг дастлабки стадияларида шакларлар фосфат эфирларининг ўзгаришини тезлаштиради.

Д. Парчаловчи ферментлар (лиазалар)

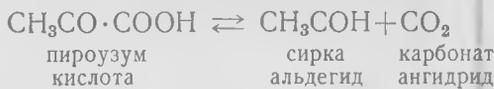
Бу группа ферментлари моддаларнинг сув ёки фосфат кислота қолдиғини бириктирмасдан парчаланишини тезлаштиради. Улар сув, аммиак, карбонат ангидрид ва шунга ўхшашларни ажратиб, углерод атомлари ўртасидаги боғни узади.

Парчаловчи ферментлар группасига карбонат кислотани карбонат ангидрид ва сувга ажратувчи карбонат ангидраза ни ҳам киритиш керак:



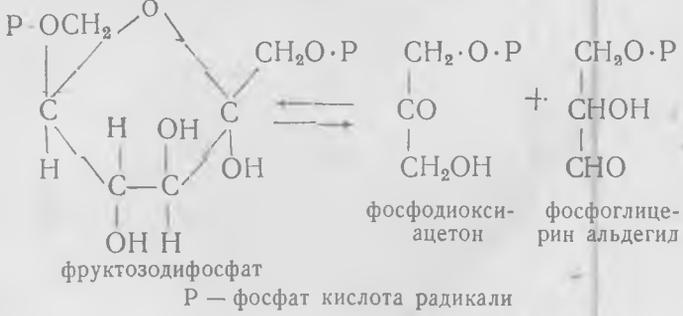
Карбонат ангидраза ўзида рух тутувчи оқсилдир.

Пироузум кислотадан карбонат ангидриднинг ажралиши карбоксилазалар таъсирида амалга ошади:



Карбоксилазанинг актив группаси фосфат кислотанинг иккита қолдиғи билан бириккан витамин В₁ (тиамин) дан иборат.

Ниҳоят, фруктозодифосфатнинг фосфородиоксиацетон ва фосфоглицерин альдегидга ажралишини тезлаштирувчи фермент — альдолазани қайд қилиш мумкин:



Е. Синтезалар (лигазалар)

Микроб ҳужайрасининг ферментлари ҳужайрадаги органик бирикмаларнинг парчаланиши ва қайта қурилиши процессларини ҳам, ҳужайра компонентларининг синтез процессини ҳам тезлаштиради. Синтез маълум шароитда юқорида айтиб ўтилган ферментлар томонидан амалга оширилган бўлиши мумкин. Бироқ синтетик процесслар ҳосил қилувчи специфик ферментлар ҳам мавжуддир. Булар синтезага ёки лигаза деб аталади.

Глютаминсинтеза ферменти таъсирида глютамин кислота ва аммиакдан глютамин синтезланиши процессини синтезалар ҳосил қилган синтетик реакцияга мисол қилиб келтириш мумкин. Глютамин синтезининг биринчи стадиясида глютаминсинтеза ферменти билан аденозинтрифосфатнинг ўзаро таъсири қуйидаги схемага мувофиқ боради.



Бундан аденозинтрифосфат (АТФ) фосфат кислота қолдиғини йўқотиб, аденозиндифосфат (АДФ) га ўтиши кўриниб турибди.

Кейин фермент-фосфат комплекси глютамин кислотани активлаштиради, натижада фосфат кислотанинг макроэргик боғи бўлган қолдиғи (P) глютамин кислотанинг карбоксил группасига бирикади:



Глютамин синтезининг кейинги стадиясида фосфат кислота қолдиғи аммиак билан урин алмашинади ва натижада амид группа ҳосил бўлади:



У б о б

МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ОЗИҚЛАНИШ ПРОЦЕССИ

1. МИКРОБ ҲУЖАЙРАСИГА ОЗИҚ МОДДАЛАРНИНГ КИРИШИ

Қўпчилик микроорганизмларнинг бир ҳужайрали бўлиши улар озиқланишининг характерли хусусиятини ҳам белгилайди. Озиқ моддаларнинг улар организмга кириши ва ҳаёт фаолияти маҳсулотларининг ажралиб чиқиши танасининг бутун юзаси орқали содир бўлиши мумкин, шунинг учун мазкур процесс жуда тез боради, бу эса ташқи муҳит билан ҳужайра ўртасидаги моддалар алмашинувининг тез боришини таъминлайди. Бу алмашинув иккита асосий процесдан: 1) ташқи муҳитдан ўсиш учун зарур бўлган озиқ моддаларни олиш ва улардан ҳужайра-

нинг янги таркибий қисмини синтезлаш; 2) ҳаёт фаолиятининг сунгги маҳсулотларини ташқи муҳитга чиқаришдан иборат. Бу процессларнинг биринчиси одатда *озиқланиш* деб аталади.

Микроорганизмлар танасига озиқ моддалар бутун гана юзаси орқали диффузияланиш ёки адсорбция билан ишлаш билан киради. Бу процессларнинг тезлиги турли факторлар катта таъсир кўрсатади. Булардан ҳужайра ичунинг атрофидаги озиқ моддалар концентрациясининг ҳар хиллиги ҳамда плазма пўстининг бу моддаларнинг ўтказиши ва уларнинг ҳужайра протоплазмасида мураккаб биохимиявий ўзгаришларга учраш қобилияти айниқса катта аҳамиятга эга. Фақат мазкур шароит қулай бўлгандагина озиқ моддалар тез қабул қилинади ва микроорганизмлар жуда тез ўсади.

Ўсиш процессида ҳосил бўлган янги тирик протоплазманинг тузилиши учун микроорганизмлар ташқи муҳитдан жуда кўп озиқ моддалар олиши керак. Бу озиқ моддалар маълум миқдорий нисбатда ва муайян сифатли ёки, аниқроғи, аниқ химиявий структурали бўлиши керак. Буни қуйидаги жадвалда келтирилган микроорганизмлар ҳужайра моддасининг химиявий таркиби ҳақидаги маълумотлардан кўриш мумкин.

Микроорганизмлар ҳужайра моддасининг элементар таркиби
(қуруқ моддага нисбатан % ҳисобда)

Элементларнинг номи ва уларни ҳисобга олиш формаси	Бактериялар	Турғилар	Моғор замбуруғлари (спорали мицелийси)
Углерод	50,4	49,4	47,9
Азот	12,3	12,1	5,24
Водород	6,78	6,7	6,7
P ₂ O ₅	4,95	3,4	4,85
K ₂ O	2,41	2,1	2,81
SO ₃	0,29	0,1	0,11
Na ₂ O	0,07		1,12
MgO	0,82	0,42	0,38
CaO	0,89	0,33	0,39
Fe ₂ O ₃	0,08	0,05	0,16
PiO ₂	0,03	0,0	0,04

Юқоридаги жадвалда микроорганизмлар ҳужайрасида бирмунча кўп учрайдиган энг муҳим элементларгина қайд қилинган, холос. Булардан ташқари, улар ҳужайрасининг таркибида юқоридаги элементларга нисбатан кам, лекин, микробларнинг физиологик фаоллиги учун зарур бўлган бир қанча бошқа элементлар ҳам доим учрайди. Булар микроэлементлар: бор, молибден, марганец, рух, мис, бром, йод ва бошқалардир. Бу маълумотларнинг ҳаммаси шуни кўрсатадики, микроорганизмлар юқоридаги озиқ элементлар йиғиндиси мавжуд бўлган

ва бу элементлар улар ўзлаштира оладиган шаклда бўлган муҳитдаги нормал ривожлана олиши мумкин. Турли хил бирикмаларнинг микроблар учун қулайлиги уларнинг химиявий структураси, микроб ҳужайраси ичига кира олиш ва унда кейинги ўзгаришларга учраш қобилиятига кўра аниқланади.

Ҳар хил моддаларнинг химиявий тузилиши билан уларнинг микроорганизмлар тирик ҳужайрасига кира олиш қобилияти ўртасида мустаҳкам алоқа борлиги турли хил усуллар (осмотик, химиявий, мембрана усуллари ва бошқалар) ёрдамида аниқланган. Ионларга ажралмайдиган углеводородлар ва бошқа бирикмалар одатда ҳужайрага жуда тез киради, агар органик бирикманинг молекуласи аминогруппа, оксигруппа ёки карбоксил группа (қутбий группалар) ҳам тутса, бунда ҳужайрага кира олиш қобилияти кескин ўзгаради. Бундай группалар қанча кўп бўлса, органик бирикмаларнинг ҳужайрага кириши шунча қийин бўлади. Масалан, битта спирт группаси бўлган этил спирт иккита спирт группали этиленгликолга нисбатан ҳужайрага бирмунча осон киради. Учта спирт группали глицерин эса ҳужайра ичига шунчалик секин кирадики, ҳатто, қисман плазмолиз ҳосил қилиши мумкин. Олти атомли спирт (маннит) ва таркибида оксигруппа ҳамда альдегид ёки кетон группалар (шакарлар) тутувчи олти углеродли бирикмалар ҳужайрага яна ҳам қийин киради.

Органик кислоталар группасида ҳам худди юқоридагидек ҳолат кузатилади. Битта карбоксил группали ёғ кислоталар тегишли оксикислоталарга нисбатан, бир асосли кислоталар икки асосли кислоталарга нисбатан бирмунча осон киради ва ҳоказо. Дастлабки вақтларда, ҳатто, минерал тузлар тирик ҳужайрага кира олмайди, деб ҳисоблари эдилар. Фақат кейинчалик, ишқорий ва ишқорий-ер металлларнинг тузлари ҳужайрага сезиларли тезликда кириши аниқланди.

Бу ҳодисаларни изоҳлаш учун ярим ўтказувчан плазма қобилиги мозаик структурали бўлиши мумкин.

Бунга асосан плазманинг пўсти липоид-протеин таркибли бўлиб, липоид ва протеин молекулалари бирикмасидан иборат. Бундай ҳолда протеинли юза сув ва унда эриган моддаларни, липоидли юза эса липоидларда эрийдиган моддаларни ўтказиши. Шунинг учун пўстининг ҳар қанча юмшаши, унинг протеин фазасининг ҳар қанча бўртиши плазма пўсти фильтрацион ўтказувчанлигининг ортишига сабаб бўлади.

Фильтрациядан ташқари, ҳужайрага озиқ моддаларнинг киришида алмашинувчи адсорбция жуда муҳим аҳамиятга эга. Микроорганизмлар ҳужайраси юзасининг электр заряди озиқ эритмадаги қарама-қарши зарядли ионларни адсорбланиши аниқланган. Муҳит реакцияси бунда жуда муҳим фактор ҳисобланади, чунки заряднинг миқдори ва белгисини курсатади. Агар муҳит реакцияси протоплазма коллоид системасининг изо-

электрик нуқтасига нисбатан кислотали бўлса, ҳужайра юзасининг заряди мусбат, реакция муҳити ишқорий бўлганда эса манфий ҳисобланади. Озиқ субстратининг рН аниқ бўлганда ҳужайра билан ташқи муҳит ўртасида алмашинув адсорбцияси процесслари бошланади, натижада тегишли озиқ моддалар ҳужайра ичига кира бошлайди. Бу адсорбция алмашинув процессида H^+ ва HCO_3^- ионларининг ишқорик этиши билан боғлиқ. Булар нафас олиш процессида тираж ҳужайраларда узлуксиз ҳосил бўлиб туради ва ҳужайралардан ташқи муҳитга ҳам узлуксиз ажралиб чиқади. Бу ионлар протоплазманинг сиртқи пардасига тўпланади ва унинг муваққат компонентлари бўлиб, бошқа катионлар ҳамда анионларга айланина олади.

Микроорганизмлар ҳужайрасининг элементи таркибига асосланиб, турли хил микроорганизмлар яхши ўсиши мумкин бўлган озиқ муҳитининг химиявий таркиби ҳақида ҳам хулоса чиқариш мумкин. Уларнинг ҳужайралари таркибига кирувчи ҳамма элементлар, эҳтимол, озиқ муҳитида бўлса керак. Буларнинг бирортаси етишмаса ҳам, микроорганизмлар мутлақо ўсмайди ёки жуда сезиларсиз даражада ўсадики, бу тўғрида гапириб ўтиришнинг ҳожати йўқ. Ҳатто илгари фақат биокатализаторлар деб ҳисобланган микроэлементлар ҳам, аслида, муҳим озиқ элементлари ҳисобланади, лекин микроорганизмлар учун нисбатан кам зарур бўлади. Буни қўшидаги тажрибадан билиш мумкин: агар тўлиқ таркибли озиқ муҳити руҳдан яхшилаб тозаланса, бунда *Aspergillus niger* колбада ўз мицелийсининг фақат 0,5 мг га яқин қуруқ модда ҳосил қилади. Шу муҳитга бир оз руҳ қўшилса, оғирлиги бир вази грамм келадиган замбуруғ пардаси ўсиб чиқади. Мана шундай ҳолатда ҳужайра моддасининг синтези ун минг мартагача тезлашади. Бунга сабаб шуки, руҳ ҳам бошқа бир қанча микроэлементлар каби фермент оқсиллар таркибига киради ва протоплазманинг нормал физиологик активлиги бусиз содир бўлмайди.

Микроорганизмлар қуруқ моддасининг тахминан 50% ни ташкил этувчи барча озиқ элементлари ичидан углерод, албатта, энг муҳим аҳамиятга эга. Бу элемент микроблар ҳужайрасида учрайдиган барча органик бирикмалар таркибига киради. У бир қанча химиявий хусусиятларга эга бўлиб, тирик протоплазманинг кўп хусусиятлари ҳам ана шунга боғлиқ. Маълумки, углерод кислотод, водород, азот ва олтингугурт билан бирикиши мумкин ва бундан ташқари ўзаро боғлари орқали ёки кислотод, олтингугурт ва азот боғлари орқали бир-бири билан боғланган углерод атомларининг узун занжирли занжир бириктириш ҳосил қилади. Узун углерод занжирли моддалар протоплазманинг ҳаёти учун муҳим бўлган бирикмалар—оқсил моддаларнинг асосини ташкил этади. Шунинг учун, биринчи навбатда, микроорганизмларнинг углеродли озиқланиш манбалари билан танишиш керак.

2. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ТУРЛИ МАНБАЛАРДАН УГЛЕРОД УЗЛАШТИРИШИ

Микроорганизмларнинг турли хил углерод манбаларига бўлган муносабати жуда спецификдир. Углерод минерал бирикмаларининг энг оддий формаларини — карбонат кислотани ўзлаштира оладиган бактерия турлари билан бир қаторда, углеродни фақат мураккаб органик бирикмалардангина ўзлаштира оладиган бактериялар ҳам мавжуд. Фойдаланадиган углерод манбаларига кўра, барча микроорганизмлар қуйидаги физиологик группаларга: 1) углеродни карбонат кислотадан ўзлаштирувчи автотроф микроорганизмларга; 2) углеродни тайёр органик бирикмалардан ўзлаштирувчи гетеротроф микроорганизмларга ва 3) углеродни тайёр органик бирикмалардан ўзлаштирувчи, лекин ўзининг алмашинувига карбонат кислотани ҳам қўша оладиган оралиқ гетеротроф микроорганизмларга бўлинади.

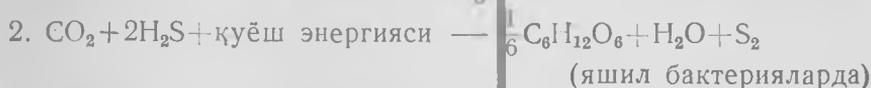
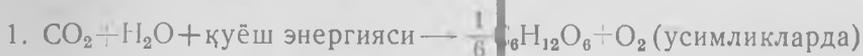
А. Фотоавтотроф ва хемоавтотроф бактериялар

Автотроф бактериялар углеродни ўзлаштириш типига кўра яшил ўсимликларни эслатади. Улар энергия ҳосил қилмайдиган карбонат кислотани ўз танасининг энергия ҳосил қилувчи органик бирикмасига айлантиради. Бундай процесс, албатта, ташқи энергиядан фойдаланилгандагина содир бўлиши мумкин, чунки карбонат ангидриднинг органик бирикмаларга айланиши эндотермик процесс бўлиб, албатта, ташқи энергиянинг сарфланишини талаб қилади.

Улар бундай энергия манбаи сифатида ё қуёш энергиясидан (фотосинтез) ёки баъзи бир минерал моддаларнинг оксидланишидан ҳосил бўлган химиявий энергиядан (хемосинтез) фойдаланади.

Фотосинтезни ҳужайра протоплазмасида хлорофилл типдаги пигментлар бўлган рангли бактерияларгина олиб бориши мумкин. Яшил ва қирмизи ранг олтингугурт бактериялари ана шулар жумласига киради. Яшил бактериялар ҳужайрасида хлорофилл, қирмизи ранг бактериялар ҳужайрасида химиявий таркиби жиҳатдан каротиноидлар (ликопин группаси) га яқин турувчи алоҳида пигмент бактериопурпурин ва ҳавода оксидланганда хлорофиллга яқин маҳсулот ҳосил қилувчи яшил пигмент бактериохлорин бўлади. Баъзи тадқиқотчилар бактерияларнинг яшил пигментини йккита яшил пигмент α ва β дан иборат прохлорофилл деб белгилайдилар. Бактериохлориннинг ютиш спектри яшил ўсимликлар хлорофилининг ютиш спектрига яқин туради. Водород сульфид ва ёруғлик мавжуд шароитда ривожланишга муҳтож бўлган, лекин кислород ажратмайдиган рангли олтингугурт бактерияларида

фотосинтез шу пигмент ёрдамида амалга ошади. Буларда карбонат кислотанинг ўзлаштирилишидаги химиявий процесснинг бо-риши, эҳтимол, усимликлардаги фотосинтез процессига ўхшайди ва фақат карбонат кислотанинг қайтарилиши учун сарфланган водород манбаи жиҳатдан усимликлардан фарқ қилади. Агар яшил усимликларда водород донатори сув ҳисобланса (сув фотолизи натижасида ҳосил бўлган), яшил ва қирмизи ранг олтингугурт бактерияларида эса водород сульфид донатор бўлиб хизмат қилади. Иккала ҳолда ҳам охириги натижа бир хилда бўлади. Бу процессларнинг умумий оҳемасини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



Қирмизи ранг олтингугурт бактерияларида водород сульфид одатда қуйидаги тенгламага мувофиқ сульфат кислотагача оксидланади:



Хемосинтез бир қанча рангсиз бактериялар томонидан амалга оширилади, лекин уларнинг сони унча кўп эмас. Буларга: 1) нитрификацияловчи бактериялар; 2) рангсиз олтингугурт бактериялари; 3) тион бактериялари; 4) водород бактериялари ва 5) темир бактериялари ки-ради. Бу мутлақо физиологик процессни 1888 йилда машҳур рус микробиолог С. Н. Виноградский нитрификацияловчи бактерияларда аниқлаган. Виноградский текширишлари шуни кўрсатадики, мажкур бактериялар ҳужайрасида бир-бирига боғланган икки процесс боради. Бунда 1) аммиак нитрит кислотагача (ёки нитрит кислота нитрат кислотагача) оксидланади ва 2) карбонат кислота органик бирикмаларгача қайтарилади. Бу реакцияларнинг бирга боришини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



Бундай ҳолда бир моль аммиакнинг оксидланиши учун икки атом кислород сарфланиши керак эди, лекин текширишлар ҳақиқатда кислороднинг 2,89—0,08 атоми сарф бўлишини кўрсатди. Аммиакнинг нитрит кислота ва сувгача тўлиқ оксидланиши учун уч атом кислород сарф бўлиши керак эди:

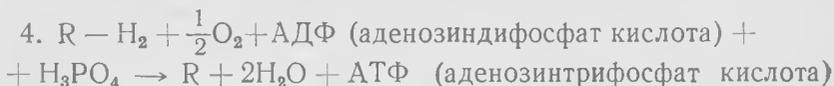


Бу оксидланиш процессига кислороднинг учтадан кам атоми сарфланганлиги сабабли, эҳтимол, карбонат ангидриднинг параллел қайтарилиши аммиакнинг водороди туфайли амалга ошса керак, бу эса иккала процесснинг бирга боришини курсатади. Бироқ бу боғланиш тулиқ бўлмай, аммиакнинг бир қисми карбонат ангидриднинг параллел ўзлаштирилишисиз оксидланади.

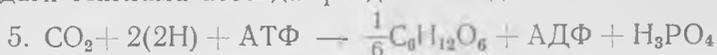
Виноградский текширишлари шуни курсатдики, карбонат ангидриднинг бир вақтда борадиган қайтарилиш реакциясида фойдаланилган аммиакнинг ҳар йкки моли ҳисобига 28 моль аммиак фойдасиз оксидланади. Бу бактериялар энергиядан шунчалик кам фойдаланиши бир вақтда борадиган реакциянинг жуда мураккаб ўтиши ҳамда оксидланишга химиявий энергия ва водородни кўчирувчи қатор ферментли системаларнинг иштироки билан боғлиқ бўлса керак, деб тушунтирилади.

Оксидланишда ҳосил бўладиган химиявий энергиянинг карбонат ангидриднинг қайтарилишига берилиш механизми ҳалигача етарли ўрганилмаган, бироқ бу механизм реакцияда макроэргик фосфат боғлар тугувчи бирикмаларнинг иштирок этишига боғлиқлигини кўрсатувчи маълумотлар бор.

Уларнинг иштирокини қуйидаги схема билан курсатиш мумкин: субстрат водородининг сувгача оксидланишида ажралиб чиққан энергия дастлаб макроэргик фосфат боғлари шаклида мустаҳкамланади:



Карбонат ангидриднинг органик бирикмаларгача қайтарилишида эса макроэргик боғлар энергияси синтез процессида қуйидаги тенглама асосида фойдаланилади:

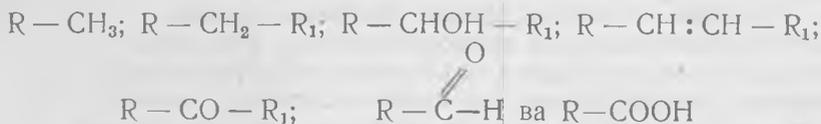


Бошқа хемоавтотроф бактерияларда ҳам хемосинтез процесси худди шу тарзда амалга ошади, фақат карбонат ангидриднинг қайтарилиши учун энергия манбаи сифатида водород сульфиднинг сульфат кислотагача ёки водороднинг сувгача, ёки темир (II)-оксид тузларининг темир (III)-оксид бирикмаларигача, ёхуд олтингургуртнинг тио- ($Na_2S_2O_3$) ва тетра ($N_3S_4O_6$) бирикмаларининг сульфат кислотагача оксидланиши хизмат қилади. Карбонат ангидрид мана шу процесслар натижасида ажралиб чиққан химиявий энергия ҳисобига ўзлаштирилади. Оксидланиш энергиясининг карбонат ангидриднинг қайтарилишига сарфлапиши бу ҳолда ҳам реакцияда макроэргик фосфат боғларнинг иштирокида амалга ошади. Бу процессларнинг ҳаммаси табиатда жуда кенг тарқалган бўлиб, углероднинг ўзгаришида муҳим

аҳамиятга эга. Фотоавтотроф ва хемоавтотроф бактериялар ўзига хос жуда хилма-хил физиологияли бўлиб, катта умумбиологик аҳамиятга эга. Бундан ташқари, улар қишлоқ хўжалиги учун ҳам муҳим аҳамиятга эга, чунки ерда нитрат ва сульфатларнинг тўпланиши юқоридаги бактерияларга боғлиқ.

Б. Гетеротроф микроорганизмлар

Гетеротроф микроорганизмлар углеродни фақат тайёр органик бирикмалардан ўзлаштиради. Лекин турли хил органик бирикмалар жуда кўплигидан гетеротроф микроорганизмлар ичида бир қанча специфик группалар борки, улар углеродни фақат маълум органик бирикмалардангина олади. Химиявий структурасига кўра, барча органик моддаларни қўйидаги асосий типларга бўлиш мумкин:



Бу группаларнинг ҳар бири маълум реактив хусусиятга эга. Углерод атомлари тўлиқ қайтарилган ва молекуласида тўйинмаган боғлар бўлмаган бирикмаларнинг реактивлик хусусияти паст бўлади. Молекуласида қисман оксидланган валентликка эга бўлган углерод атомлари бор органик бирикмаларнинг реактивлик хусусияти бирмунча юқори. Карбонил группалар тугувчи органик бирикмалар химиявий реакцияга яна ҳам осон киришади. Органик бирикмалар турли группасининг бу хусусиятлари уларнинг микроорганизмлар учун углерод манбаи сифатида ўзлаштирилишига ҳам муҳим таъсир этади. Қам реактивлик хусусиятга эга бўлган тўйинган бирикмалар (масалан, углеводородлар) углеводород микроорганизмларнинг физиологик группасига кирадиган микроорганизмларнинг баъзи формалари томонидангина ўзлаштирилиши мумкин. Ўзида тўйинмаган боғлар ёки қисман оксидланган валентли углерод атомлари тутган, бирмунча юқори реактивлик хусусиятга эга бўлган органик бирикмалар жуда кўп гетеротроф микроорганизмлар учун яхшигина углерод манбаи бўлиб хизмат қилади. Органик моддалар таркибида қисман оксидланган валентли углерод атомлари қанча кўп бўлса, у турли микроорганизмлар томонидан шунча осон ўзлаштирилади, бунга ҳеч бўлмаганда унинг сувда эрувчанлик билан боғлиқ бўлган физик-химиявий хусусияти ҳам халақит бермаслиги керак, албатта. Шу сабабдан турли хил шакарлар ҳамда кўп атомли спиртлар ва оксикислоталар кўпчилик гетеротроф микроорганизмлар учун энг яхши углерод манбаи ҳисобланади.

Баъзи гетеротроф микроорганизмлар тайёр органик бирикмалар ҳисобига ривожланиши билан бирга ўзининг алмашинувига

яна карбонат кислотани ҳам қушиши мумкин. Бу қизиқ ҳодисани ХХ асрнинг 20-йилларида рус тадқиқотчиси А. Ф. Лебедев кашф этган. Бу модда моддалар алмашинувида фойдаланилади, масалан, пропион кислота ҳосил қилувчи бактериялар пирозум ва карбонат кислоталардан қуйидаги схемага мувофиқ каҳрабо-кислота ҳосил қилиши мумкин:



Каҳрабо кислотанинг ана шундай йўл билан ҳосил бўлишининг туррилиги «нишонланган» углерод атоми (C^{13}) ёрдамида аниқланган. Агар субстратга нишонланган углеродли бикарбонат солинса, бунда ассимиляцияланган нишонланган углероднинг ҳаммаси каҳрабо кислотанинг карбоксил формасида учрайди.

Углеродли бирикмаларнинг ўзгариши процессида карбонат кислотанинг қушилиши микроорганизмлар учун муҳим аҳамиятга эга. Бу ҳақда қуйидаги маълумотларга қараб хулоса чиқариш мумкин: микроорганизмлар аминокислоталар синтезлаши учун ҳар хил узунликдаги углерод занжирли кетокислоталар зарур, булар углероднинг дастлабки манбаи (масалан, углеводлар) нинг парчаланиши ҳисобига ҳосил бўлиши эса ҳамма вақт асосан анаэроб шароитда бўлавермайди. Шунинг учун карбонат кислотанинг юқорида кўрсатилган синтетик процессларга жалб этилиши аминокислоталарни уч атом углеродли кетокислоталардан тўрт атом углеродли кетокислоталар занжирига ўтишига имкон беради. Бу кислоталардан кейинчалик аминокислоталар осонгина синтезланади. Ҳосил бўлган аминокислоталар фақат оқсилнинг синтезланиши учунгина эмас, балки қайта аминланиш процесси учун ҳам сарфланади. Бу ҳолат гетеротроф микроорганизмларнинг карбонат кислотани ўзлаштиришга мослашувини ва уни узининг асосий метаболизмига қўшиб олиш сабабларини тушунишга имкон беради. Бироқ гетеротроф микроорганизмларнинг автотроф микроорганизмлардан фарқи шундаки, улар карбонат кислотани карбонил группадан юқори бирикмагача қайтармайди, ҳақиқий автотроф организмлар эса ундан исталган даражада қайтарилган органик бирикмалар синтезлай олади.

Гетеротроф микроорганизмларнинг турли хил органик бирикмаларга бўлган муносабатининг спецификлиги табиатда углероднинг айланиши учун муҳим аҳамиятга эга. Бу ҳақда қуйидаги маълумотларга қараб хулоса чиқариш мумкин: агар барча микроорганизмлар турли хил органик моддаларга бир хилда муносабатда бўлганда эди ва буларнинг баъзилари бу моддаларни осон парчалаганда, бошқалари эса мутлақ парчаламаганда эди, атмосферадаги карбонат ангидрид шаклидаги барча углерод жуда тез вақтда табиатда айланиш циклидан чиқиб кетган булар эди. Маълумки, атмосферадаги карбонат ангидрид ер юзидаги

атмосферанинг ҳажми бўйича атиги 0,03% ни, оғирлигига кўра эса 600 биллион тоннага (углерод бўйича) яқин қисмини ташкил этади. Ер юзидаги ўсимликлар ҳар йили тахминан 60 биллион тонна карбонат кислотани ёки 20 миллион тонна карбонат кислотанинг углеродини сарфлаганлигидан, бу газ бир томонлама фойдаланилганда, бир неча йил ичида атмосферада ҳеч қолмаган булар эди. Фақат углероднинг атмосферага карбонат ангидрид шаклида узлуксиз қайтиб туриши ана шу фалокат эҳтимолнинг олдини олади. Модомики, бу бирикманинг умумий маҳсулотида микроорганизмларнинг солиштирма оғирлиги жуда катта экан (улар бир йилда ҳар гектар ерда 7 млн. литрга яқин карбонат ангидрид ўзлаштиради), бу ҳар қандай органик бирикмаларнинг улар томонидан парчаланишида муҳим аҳамиятга эга. Уларнинг углерод манбаига бўлган муносабатининг спецификлиги ҳар қандай органик бирикмаларнинг улар томонидан карбонат ангидридгача парчаланиши имкониятини беради ва углероднинг ер юзида узлуксиз айланишини таъминлайди.

3. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ТУРЛИ МАНБАЛАРДАН АЗОТ УЗЛАШТИРИШИ

Микроорганизмларнинг азот манбаига бўлган муносабати ҳам жуда спецификдир. Азотни организмнинг фақат мураккаб оқсил моддаларидан оладиган формалар (патоген бактериялар) билан бирга, ҳатто, атмосферадаги молекуляр азотни ўзлаштирувчи микроорганизмлар (азот тупловчи бактериялар) ҳам мавжуддир. Бу ҳолатнинг ўзи ҳам азот манбаига бўлган муносабатига кўра, микроорганизмларни бир қанча физиологик гуруҳларга бўлишга мажбур этади. Бироқ бу бўлиш шартли бўлади, чунки булар орасида турли хил азот манбаларида ривожланишга лаёқатли бўлган формалар учрайди. Масалан, азотни пептон, аминокислота, аммиакли тузлар ва нитрат кислота тузлари ҳамда цианли бирикмалардан (агар субстратда кам миқдорда учраса) оладиган моҳор замбуруғлари ана шундай формалардир.

Азот манбалари микроорганизмларнинг ривожланиши учун муҳим аҳамиятга эга. Булар бўлмаса, оқсил моддалар синтезланмайди, оқсиллар бўлмаганда эса тирик ҳужайранинг протоплазмаси ҳам шаклланмаслиги мумкин. Чунки турли хил микроорганизмлар мана шу юқори молекуляр бирикмаларни мураккаблик даражаси турлича бўлган дастлабки маҳсулотлардан фойдаланиб синтезлаши мумкин, бунда синтез учун қандай манбалардан фойдаланишига кўра, микроорганизмларни одатда иккита асосий гуруҳга бўладилар.

1. Оқсил моддаларни азотнинг минерал манбалари ёки мочевина типидagi органик азотнинг содда формалари ҳисобига синтезловчи *аминоавтотроф* микроорганизмлар.

2. Энг оддий азот манбаларидан бир қанча аминокислоталар синтезловчи, лекин ўзича бирорта ёки бир нечта аминокислота синтезлай олмайдиган *аминогетеротроф* микроорганизмлар. Шунинг учун ҳам булар аминокислоталарни тайёр ҳолда олади. Булар орасида фақат тайёр оқсил моддаларда (патоген бактериялар) ёки пептонларда (сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар) ривожлана оладиган формалар мавжуд.

Бу группаларнинг ҳар бири ҳам, ўз навбатида, бир қанча специфик группачаларга бўлинади. Масалан, биринчи группада аммиакли, нитрат кислота тузларидаги азотдан яхши фойдаланадиган ва атмосферанинг молекуляр азотини ассимиляцияловчи формалар бўлиши мумкин. Иккинчи группада организмнинг мураккаб оқсил моддаларидаги азотдан (бунда улар паразитлик қилади) ёки пептонлардан ва аминокислоталар аралашмасидан фойдаланадиган формалар бўлади. Бу иккала ҳолатда ҳам оқсил, эҳтимол, дастлаб полипептид ва аминокислоталаргача парчаланadi ва фақат шундан кейингина микроорганизмлар томонидан ўзлаштирилади.

Автотроф микроорганизмлар бир қанча минерал манбалардаги ёки энг оддий органик бирикмалардаги азотдан фойдаланганда дастлаб уни аммиак формасига айлантиради, сунгра эса ундан аминокислотани синтезлашда фойдаланади.

Бу ҳолларнинг ҳаммасида ҳам аминокислоталар синтези учун аммиак сарфланишига қарамасдан, бир қанча аминокислотавторф микроблар тайёр аммиакли тузларда ривожлана олмайди, чунки улар физиологик кислотали тузлардир.

Кўпгина манбалар азотнинг дастлаб аммиакка айланишига микроб ҳужайраси таркибидаги азотнинг қайтарилган — NH_2 ва — NH группалар ҳолатида учраши сабаб бўлса керак. Қайтарилган формадаги азот тутувчи аммиакдан юқорида қайд қилинган группаларни тутувчи азотли органик бирикмаларни синтезлаб олиш осон бўлса керак.

Протоплазманинг оқсил моддалари таркибидаги азотнинг роли жуда катта, чунки худди шу элемент уларни анча реактив қилади. Азотда бу хусусиятнинг пайдо бўлишига сабаб шуки, у инерт бўлганлигидан турли хил бирикмалар таркибига кириши қийин, лекин улардан осонликча ажралиб чиқади, шунинг учун у юқори реактивлик хусусиятига эга. Агар оқсилнинг тузилишида углероднинг иштирок этиши мана шу бирикмалар молекуласининг мураккаблиги ва катталигини белгиласа, улар таркибида азотнинг иштирок этиши эса, бу молекулалар қанча оғир бўлса, уларга шунча кўпроқ реактивлик беради.

Буларнинг ҳаммаси шунинг кўрсатадики, бирор бирикманинг озиқлик қиммати фақат унинг химиявий табиати ёки бошқа моддалар билан химиявий бирикиш хусусияти ҳамда ҳосил бўладиган химиявий энергия миқдори билангина эмас, балки бошқа бир қанча факторлар билан ҳам аниқланади. Шунинг учун микро-

организмларнинг озиқланишини озиқ эритма билан тирик ҳужайра протоплазмаси ўртасидаги мураккаб муносабатнинг натижаси, деб тушунмоқ керак.

4. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ КУЛ ЭЛЕМЕНТЛАРИНИ УЗЛАШТИРИШИ

Микроорганизмларнинг кул элементларига талаби унча катта эмас. Ун миллиардлаб бактерия ҳужайраларини куйдирганимизда бир миллиграммга яқин кул тушишининг ўзиёқ бу ҳақда ҳулоса чиқаришга kifоя қилади. Лекин кул элементларисиз ҳам улар ўса олмайди. Микроорганизмларнинг ўсиши учун ана шу группадаги элементлардан қуйидагилар энг муҳим аҳамиятга эга.

Олтингугурт оқсил моддалар таркибига киради ва азотга ўхшаб, фақат қайтарилган ҳолатда — SH ва —S—S— группа кўринишида учрайди.— SH группа юқори реактивлик хусусиятга эга бўлиб, дегидрогенланиш процессига учраши мумкин. Бу оксидланиш процессида у —S—S— группага ўтади, натижада олтингугуртнинг икки атомидан иборат кўприкча билан ўзаро боғланган бирмунча мураккаб ва жуда реактив бирикма ҳосил бўлади. Бу бирикмаларнинг яна гидрогенланиши — SH группанинг қайтадан ҳосил бўлишига ва кўприкчанинг узилишига сабаб бўлади. Кейинроқ кўрсатиб ўтиладиган бундай типдаги боғланишлар микроб ҳужайраси протоплазмасининг оксидланиш-қайтарилиш потенциалини регуляция қилишда энг муҳим аҳамиятга эга. Сульфат кислота тузлари кўпчилик микроорганизмлар учун олтингугуртнинг универсал манбаи бўлиб хизмат қилади, булар ассимиляция процессида қайтарилди ва олтингугурт тутувчи аминокислоталар синтезида фойдаланилади. Олтингугуртнинг оксидланган формасидан фойдаланишни яхши кўрадиган микроблардан ташқари, унинг қайтарилган бирикмалари ва, ҳатто, элементар олтингугуртдан ҳам фойдаланадиган формалар бор. Олтингугурт ва тион бактерияларини шулар жумласига киритиш мумкин. Фақат паразит бактериялар орасидагина минерал бирикмалар таркибидаги олтингугуртдан фойдалана олмайдиган бактерия формалари бор. Булар гайёр сульфгидрил группа (—SH) тутувчи мураккаб органик моддалар (оқсиллар) бор муҳитдагина ривожлана олади.

Фосфор протоплазманинг бир қанча муҳим органик бирикмалари (нуклеин кислоталар, турли хил фосфолипидлар ва шунга ўхшашлар) таркибига киради ва у булмаса, микроорганизмлар ривожлана олмайди. Фосфор олтингугурт ва азотдан фарқ қилиб, тирик ҳужайранинг органик моддалари таркибида фақат оксидланган ҳолатда — энг юқори оксид P_2O_5 формасида учрайди. Шунинг учун углерод билан ҳеч қачон бевосита бирикмайди, балки у билан фақат кислород ва азот атомлари орқали боғланади. Кўпинча бу боғлар фақат энергия сарфланиши ҳисобига

ҳосил булади. Шунинг учун фосфорнинг бир қанча органик бирикмалари тирик ҳужайраларда оксидланиш процесларида ажралиб чиқадиган энергия аккумулятори (энергия йиғувчи) сифатида фойдаланилади. Аденозиндифосфат ва аденозинтрифосфат кислоталар ана шундай типдаги бирикмалардир. Улар тирик ҳужайраларда энергия алмашинувида жуда катта роль ўйнайди. Бундан ташқари, фосфор протоплазманинг субмикроскопик структурасини белгиловчи бир қанча муҳим ҳаётий бирикмалар таркибига киради. Нуклеопротеидлар, фосфолипидлар ва кўпгина икки компонентли ферментларнинг простетик группаларини ана шундай типдаги бирикмаларга киритиш мумкин. Шунинг учун микроорганизмлар ҳаёт фаолиятида фосфорнинг роли жуда катта эканлигига ҳеч қандай шак-шубҳа йўқ.

Бир қанча органик бирикмаларнинг ҳосил бўлишида фосфор фақат энг юқори оксид — P_2O_5 шаклида иштирок этганлигидан, унинг оксидланган бирикмаларидан энг яхши фойдаланилади. Ортофосфат кислотанинг ҳар хил тузлари фосфорнинг энг яхши манбаи ҳисобланади.

Калий микроорганизмларнинг нормал ривожланиши учун зарур элемент бўлиб, натрий ҳам, рубидий ҳам унинг ўрнини боса олмайди. Калийни бошқа элементлар билан алмаштириб бўлмаслигини баъзи авторлар унинг радиоактивлик хоссаларига боғлайдилар, лекин бу хоссаларнинг микроорганизмлар физиологик фаолиятидаги конкрет аҳамияти етарлича ўрганилмаган. Фақат шу нарса маълумки, калий углеводларнинг ўзгаришида ва ҳужайра моддасининг синтезида муҳим роль ўйнайди, чунки калий билан таъминланмаган муҳитда яшаган моғор замбуруғлари калий кўп бўлган муҳитдаги моғор замбуруғларига нисбатан анча кўп (1 г мицелий ҳисобига) оксалат (шовул) кислота ҳосил қилади.

Магний ҳам микроорганизмларнинг ривожланиши учун зарур элемент. У яшил ва қирмизи ранг олтингургурт бактерияларидаги хлорофилл таркибига киради ва бир қанча ферментлар (гексокиназа, пептидаза, изоцитрикодегидраза, карбоксилаза ва бошқалар) нинг активатори ҳисобланади, айрим ҳолларда эса улар таркибига кириб, фермент оқсиллар билан комплекс бирикмалар (энолаза ва фосфоглицеромутаза) ҳосил қилади. Магнийнинг кўп қисми ҳужайраларда ион ҳолатда ёки кам барқарор органик бирикмалар таркибида учрайди. Бу ҳақда кислотали экстракция *Aspergillus niger* пардасидаги барча магнийнинг 97% ни чиқариб юборишидан ҳам хулоса чиқариш мумкин. Шуниси қизиқки, нейтрал муҳитда ўсувчи замбуруғлар пардасида магний кўп учрайди. Кислотали муҳитда замбуруғлар мицелийсидаги магнийнинг миқдори кам деганда икки марта камайиб кетади. Магний сульфат тузи ва унинг бошқа тузлари магний манбаи ҳисобланади.

Кальцийнинг юқорида айтиб ўтилган элементлардан фарқи шундаки, микроорганизмларнинг ўсишида у қанчалик зарур

эканлиги ҳанузгача узил-кесил аниқланмаган. Бир қанча маълумотларга қараганда, кальций могор замбуруғларининг мицелий-си таркибида озроқ учраса ҳам, уларнинг ўсиши учун зарур бўл-маса керак. Агар замбуруғлар кальций қўп бўлган муҳитда ўсса, уларнинг мицелийсида айниқса қўп кальций тўпланади. Шунга асосланиб, кальций синтез процесларининг анча сермаҳ-сул ўтишига ёрдам беради, деб фараз қилиш мумкин эди. Айниқ-са адабиётда ҳам кальций ионларининг аденозинтрифосфатаза ва сукциндегидраза ферментларига кучли активлаштирувчи таъ-сир кўрсатиши тўғрисида маълумотлар бор эди. Бироқ муфассал текширишлар шуни кўрсатдики, кальций иштирокида мицелий оғирлигининг ортиб бориши унда ҳужайра структура элементла-рининг эмас, балки фақат кальций оксалатнинг тўпланиши нати-жасида юз беради.

Кальций баъзи бактериялар (масалан, азотобактер) нинг ўси-ши учун бирмунча зарур бўлса ҳам, унинг ортиқча дозаси зар-рарли таъсир этади, чунки протоплазма оқсилларини қисман коагуллаши ва уларнинг коллоид ҳолатини ўзгартириши мумкин. Кальцийнинг сувда эрийдиган тузлари кальций манбаи ҳисоб-ланади.

Темир организмга жуда кам миқдорда керак бўлса ҳам, шуб-ҳасиз, зарур озиқ элементлари қаторига киради. Унинг зарурли-ги шу билан шарҳланадики, у геминлар таркибига киради, гемин-лар эса маълумки, бир қанча ферментларнинг протетик груп-паси (геминли фермент, цитохромлар) ҳисобланади. Шунинг учун темир бўлмаса, аэроб нафас олувчи микроорганизмларнинг ок-сидловчилик активлиги жуда паст бўлиб, улар фақат ортиқча на-фас олиш билан чегараланади. Цианидлар ва углерод оксиднинг аэроб нафас олишга салбий таъсири, худди оксидловчи фермент-лар таркибига кирувчи темир атомларининг ана шу моддалар ёрдамида боғланишига асосланган.

Темирнинг мавжудлиги могор замбуруғларининг минерал азотнинг ҳар хил шаклини ўзлаштиришига таъсир этиши ҳақида ҳам маълумотлар бор. Бу микроорганизмлар аммиак азотидан яхши фойдаланади, лекин темирга бой муҳитда ўсганда нитрат-лар азотидан муваффақиятли фойдалана бошлайди. Темир суль-фат тузи ва темирнинг бошқа тузлари темир манбаи ҳисобла-нади.

Микроэлементлар. Бу группадаги элементлардан бор, молиб-ден, рух, марганец, кобальт, никель, мис, йод, бром, ванадий ва бир қанча бошқа элементларни эсга олиш kifоя. Бу элементлар озиқ эритмасида жуда оз миқдорда бўлса ҳам, микроорганизм-лар ҳаёт фаолиятини кучли даражада активлаштиради. Бундай таъсир шу билан исботланадики, юқорида айтиб ўтилган бир қанча микроэлементлар фермент оқсиллар синтезида иштирок этади. Ҳозир бир қанча ферментлар специфик оқсилларнинг мис билан (полифенолоксидаза, лактаза, аскорбин кислота оксидаза-

си ва бошқалар), рух билан (карбоангидраза) ва баъзи бир бошқа металллар билан бирикмаси эканлиги аниқланган деб айтиш мумкин. Бундан ташқари, жуда кўп ферментлар (турли хил фосфатазалар, пептидазалар, дегидрогеназалар, альдолаза, эндолаза ва бошқалар) марганец, рух, кобальт ва темир ионлари билан активлашади. Шунинг учун мана шу элементлардан бирортасининг бўлмаслиги микроорганизмлар ҳаёт фаолияти тезлигини пасайтиради. Бу тўғрида қуйидаги маълумотлардан хулоса чиқариш мумкин: агар муҳит тегишли элементлардан яхшилаб тозаланса, микроорганизмларнинг ўсиши жуда секинлашиб кетади. Масалан, рухдан яхшилаб тозаланган озиқ муҳитида *Aspergillus niger* замбуруғи деярли ривожланмайди, бир оз рух қўшилганда эса мицелийсининг қуруқ оғирлиги ҳаддан ташқари (20 000% ва ундан ҳам кўп) ортиб кетади. Бошқа микроорганизмларга мис, бор ва молибден худди шундай таъсир эттирилганда ҳам бир хил натижа олинган. Бор ва молибден азот фиксацияловчи (азот тўпловчи) микроорганизмлар (азотобактер, тугунак бактериялари ва бошқалар) ҳаёт фаолиятида айниқса катта аҳамиятга эга.

Ана шу маълумотларга асосланиб, кўпчилик микроэлементлар микробларнинг озиқланиши учун мутлақо зарур, дейиш муқаррардир, лекин улар жуда оз миқдорда бўлиши керак. Бу элементларнинг тегишли минерал тузлари ҳамда таркибида қўшимча сифатида бирор микроэлемент тутган бошқа озиқ элементларининг минерал тузлари микроэлементлар манбаи ҳисобланади.

Қулнинг металл элементлари протоплазма коллоид ҳолатининг регуляциясида (бошқарилишида) ҳам муҳим аҳамиятга эга. Коллоид эритмага электролитлар киритилиши туфайли ундаги мувозанат ўзгаради ва коллоид заррачалари зарядининг камайиши ёки кўпайиши-ҳисобига бу электролитлар уларни муаллақ ҳолатдан чўктириши ёки, аксинча, коллоид эритмада кўпроқ дисперсиялаши мумкин. Ҳаёт фаолиятининг хилма-хил процесслари протоплазмадаги коллоид системаларнинг барқарорлигига чамбарчас боғлиқлигидан, протоплазмада ион ҳолатда бўладиган металл элементларни мазкур процессларнинг муҳим регулятори деб қараш керак.

Шуни эсда тутиш керакки, микроорганизмларнинг нормал ривожланиши учун минерал тузларнинг ҳар бири алоҳида эмас, балки аралашма ҳолда талаб этилади. Минерал тузлар бўлмаган озиқ муҳитида ўстирилган микроблар жуда ҳам суст ривожланган ва бир қанча вақтдан сўнг нобуд бўлган.

Алоҳида олинган ҳар бир туз, плазма пўстининг ўтказувчанлигини оширади ва қисман ҳужайра ичига кириб, плазма коллоидлари ҳолатини қайтмайдиган даражада ўзгартирса керак. Бир қанча тузларнинг биргаликдаги таъсири ҳужайра пўстини зичлайди, бу пўст эса кейинчалик тузларнинг ҳужайра ичига ки-

ришига тўсқинлик қилади. Бу билан, эҳтимол, бир хил тузларда иккинчи хил тузларнинг заҳарли таъсирига қарши ҳимояланиш хусусияти пайдо бўлади.

5. ЎСИШНИНГ ҚУШИМЧА ФАКТОРЛАРИ (ВИТАМИНЛАР)

Микроорганизмларнинг нормал ривожланиши учун юқорида танишилган элементлар билан бир қаторда яна ўсишнинг қушимча факторлари, деб ата- лувчи моддалар ҳам керак. Буларга асосан витаминлар киради. Турли хил микроорганизмлар бу бирикмаларга турлича муносабатда бўлади. Уларнинг баъзилари бу моддалар бўлмаган муҳитда ҳам яхши ривожлана олади (масала- н, автотроф бактериялар); бошқалари учун улар ўсиш стимулятори бўлиб хизмат қилади, учинчи хиллари учун эса озиқ муҳитининг мутлақо зарур таркибий қисми ҳисобланади. Бу моддалар турли хил ўсимликлар ва ҳайвон- лар ҳамда микроорганизмлар томонидан синтезланади. Шунинг учун улар ўсим- лик ва ҳайвон туқималари таркибида кенг тарқалган бўлиб, лекин жуда кам миқдорда учрайди. Шунга кўра, уларни тоза ҳолда ажратиб олиш жуда қи- йин. Масалан, 4 мг б и о т и н олиш учун 20 кг тухум саригини қайта ишлаш- га ва экстракция учун 200 литрдан ортиқ 50% ли ацетондан фойдаланишга тўғри келади. Бунда ҳосил бўлган препарат жуда юқори активликка эга бў- либ, бу жиҳатдан тухум саригидаги дастлабки активлигидан 400 минг марта ортиқдир. Агар шу препарат тоза кристалл ҳолида олинадиган бўлса, бунда сарфланган 250 кг тухум саригидан 1,1 мг модда ҳосил бўлади, лекин бу даст- лабки формасига нисбатан 3 млн. марта кўп активликка эга. Ҳозирги вақтда микроорганизмларнинг нормал ҳаёт фаолияти учун зарур бўлган ўсишнинг қушимча факторлари группаси қуйидаги бирикмалардан иборат, деб ҳисоб- лаш мумкин.

1. Витамин В₁, яъни тиамин (пиримидин ва тиазолнинг ҳосиласи).
2. Витамин В₂, яъни лактофлавин.
3. Витамин В₃, яъни пантотен кислота.
4. Витамин В₄, яъни холин.
5. Витамин В₅, яъни козимаза (никотин кислотанинг амиди + рибоза + фосфат кислота + аденил кислота).
6. Витамин В₆, яъни пиридоксин.
7. Витамин В₇, яъни биотин.
8. Витамин В₈, яъни инозит.
9. Витамин В₉, яъни фоли кислота.
10. Витамин В₁₀, яъни пара-аминобензой кислота.
11. Витамин С, яъни аскорбин кислота.
12. Витамин В₁₂, (рибонуклеин кислотанинг синтези учун зарур).
13. Витамин К (бир қанча микроорганизмларнинг ўсиши учун зарур).

Бу витаминларнинг ҳар бири микроб ҳужайраси ҳаётида қандайдир биохимиявий функцияни бажаради. Кўп ҳолларда булар ферментларнинг водо- родот атомининг, фосфат кислота қолдиғи ёки СН₃ группа ва ҳокazo- ларнинг кучишида иштирок этадиган актив группаларидир. Бу билан вита- минлар алмаштириб бўлмайдиган бир қанча моддалардан, масалан, алоҳида биохимиявий функцияни бажармайдиган ва фақат оқсил моддаларнинг син- тези процессида фойдаланиладиган баъзи бир аминокислоталардан фарқ қилади.

Баъзи витаминлар микроорганизмлар ҳаётида фақат биохимиявий функ- цияни бажармасдан, балки нуклеопротеидларнинг синтезланиши учун ҳам сарфланади. Шунинг учун, табиийки, витаминларнинг ҳужайра протоплаз- масида бўлмаслиги, моддалар алмашинувининг бузилишига сабаб бўлади ва ҳужайралар ўсмайди. Булар ҳар қандай микроб ҳужайраси таркибига кирса ҳам, бироқ ҳамма микроорганизмлар ҳам витаминларни тайёр ҳолда олишга эҳтиёж сезмайди. Бунинг сабаби шундаки, зарур витаминларни улар мустақил синтез қила олади. Фақат уларнинг синтезловчи хусусияти сусайиб қолган

ҳоллардагина озиқ муҳитига битта витамин ёки барча витаминлар албатта қушиб юборилади, натижада, улар микроорганизмларнинг ўсишини бирмунча тезлаштириб, катта фойда беради. Агар муайян микроорганизмда бирор витамин синтезлаш хусусияти умуман бўлмаса, унинг культураси табиий муҳит фақат мана шу витамин билан таъминлаб турилгандагина яшай олади.

Баъзи микроорганизмларнинг бирор витаминга бўлган талаби яққол ифодаланганлигидан муҳитда шундай бирикмалар борлигини билиш учун улардан биологик индикатор сифатида ҳам фойдаланиш мумкин. Витаминларни аниқлашнинг турли хил микробиологик усуллари микроорганизмларнинг ана шу хусусиятига асосланади. Масалан, турушларнинг турли хилларидан (биотин, тиамин, инозит ва пиридоксин) аниқлаш учун) ва бошқа баъзи замбуруғлардан, шунингдек сут кислота ҳосил қилувчи бактериялардан фойдаланилади. Тегишли микроорганизмларнинг «ҳосили» одатда муҳитда бирор витамин бор-йўқлигини билдирувчи курсаткич ҳисобланади. Бу «ҳосил» микроскоп остида туғридан-туғри ёки нефелометр ёрдамида ҳисобланади.

Индикаторлик функциясидан ташқари, баъзи микроорганизмлар ўз ҳужайраларида бирор витаминдан маълум миқдорда тўплаб, синтетик функцияни ҳам бажариши мумкин. Бу хусусияти саноатда улардан тегишли витаминни биологик синтезлашда фойдаланиш имконини беради. Масалан, озиқ-овқат ва ем-хашак турушлари фақат оқсил моддаларинигина эмас, балки витаминларнинг барча комплексини ҳам етказиб беради. Барда ацетонбутилли бижгишдан кейин рибофлавин концентрати сифатида, азотобактер культураси эса комплекс витамин препарати сифатида фойдаланилади ва ҳоказо.

Юқорида қайд қилинганларнинг ҳаммаси шунини курсатадики, микроорганизмларнинг ўсишидаги қўшимча факторларни ўсиш процессидаги катализаторлар, деб қараш керак эмас. Бу бирикмалар микроорганизмларга жуда оз миқдорда зарур бўлиб, улар турли хил ферментлар системасини синтез қилиш учун сарфланади ва ўсишга фақат бевосита таъсир этади. Лабораторияда турли хил микроорганизмлар билан амалий иш олиб боришда доим мана шу ҳолатни ҳисобга олиш керак.

VI б о б

НАФАС ОЛИШ ПРОЦЕССЛАРИ ВА МИКРООРГАНИЗМЛАР ҲАЁТ ФАОЛИЯТИДА УЛАРНИНГ АҲАМИЯТИ

1. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ АСОСИЙ НАФАС ОЛИШ ТИПЛАРИ

Микроб ҳужайрасига сўрилувчи озиқ моддалар у ерда жуда мураккаб синтетик ўзгаришга учрайди, энг аввал протоплазма таркибига киради. Углеводлар, ёғлар, аминокислота ва оқсил моддалар синтези ташқи энергиясиз амалга ошмайди, шунинг учун ҳужайра протоплазмасида микроорганизм ҳаёт фаолияти учун зарур бўлган химиявий энергия ажратиб чиқарадиган процесслар доим содир бўлиб туради. Қўп текширишлар шунини курсатадики, микроорганизмлар ҳаёт фаолиятининг турли йўналишлари орасида бу энергия қўйидагича нисбатда тақсимланади: ҳужайра моддаларининг аэроб микроорганизмлар томонидан синтез қилиниши процессига ажралиб чиққан энергиянинг 50%, қолган қисми эса ҳаёт фаолиятини нормал тутиб туришга сарфланади ва иссиқлик ҳамда ёруғлик кўринишида йўқолиб кетади.

Ҳар бир организмга хос нафас олиш типи муайян процессга хизмат қилувчи ферментлар йиғиндисига боғлиқ. Модомики, турли хил микроорганизмларда улар турлича экан, бу микроорганизмларнинг нафас олиш типи ҳам анча кўп бўлади. Мутлақо табиийки, улар бир-биридан фақат оксидланишнинг охириги маҳсулоти билангина эмас, балки мазкур процессда иштирок этувчи водород акцепторларининг химиявий табиати билан ҳам фарқ қилади. Шунинг учун нафас олиш типларини классификациялашда фақат фарқ қиладиган элементларнигина эмас, балки умумий ва бир хил бўлган элементларни ҳам топиш керак. Дарҳақиқат, улар қандай типда нафас олмасин, ҳамма организмлар таркибида доимо дегидрогеназа ферментлари учрайди. Ана шу фактдан биринчи умумий хулоса чиқариш мумкин: дегидрогеназалар оксидлаётган моддадан водороднинг чиқиб кетиши — ҳар қандай микроорганизмда содир бўладиган оксидланиш процессининг мажбурий этапидир. Процесснинг бу фазаси амалга ошишидаги фарқ уларда фақат дегидрогеназалар процессга аралашган этап билан боғлиқ. Агар оксидланиш процесси оксидланаётган субстратнинг углерод атомлари занжири узилмасдан илгари амалга ошса, процесс бевосита субстрат водородининг чиқиб кетиши билан бошланиши мумкин. Масалан, глюкозанинг оксидланиб глюкоза кислотасига, этил спиртнинг сирка кислотасига ёки кахрабо кислотанинг фумар кислотасига айланиши процесслари ана шундай процессдир. Булар субстрат дегидрогенланишга таянган ҳолда бошланган оксидланиш процессларига мисол бўла олади. Агар оксидланиш аввал углерод атомлари занжирининг узилиши билан бирга борадиган бўлса, бунда дегидрогеназалар оксидланаётган субстрат ўзгаришининг анча кейинги этапларида реакцияга киришади ва водородни энди парчаланишнинг оралиқ маҳсулотларидан чиқариб юборади. Бунда оксидланиш процессининг бориши анча мураккаблашади, лекин водороднинг чиқиб кетиш фазаси бу ерда ҳам ўз кучида қолади. Бу фаза минерал субстратнинг (аммиак, нитратлар, водород сульфид ва ҳоказоларнинг) оксидланишида ҳам ўз кучини сақлайди, лекин бу ҳолатда гидролиз процесси ҳам бир вақтда боради. Фақат темир (II)-оксиднинг темир (III)-оксидга ўтишигина бу ҳолатдан мустасно бўлиши эҳтимол, чунки бу процесс фақат электронларнинг кўчиши билан боғлиқ. Бироқ бу истиснолик водороднинг чиқиб кетишини оксидланиш процессларидаги умумий ҳодиса, деб тушунишга имкон берадиган умумий қондани ҳеч қандай чегараламайди:



Дегидрогеназа чиқариб юборган водород кейинчалик бирор акцепторга берилиши керак. Акс ҳолда оксидланиш процесси тугалланмай ва энергияси фойдаланилмай қолади. Водороднинг кўчирилиши баъзи ҳолларда бевосита дегидрогеназалар, бош-

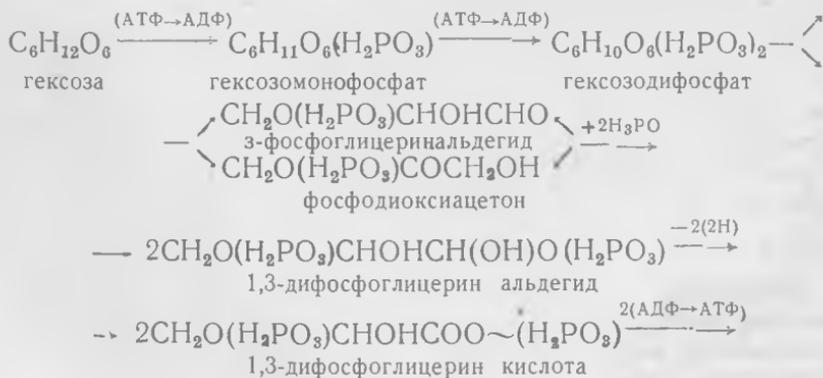
қа вақтда эса бир қанча оралиқ ташувчилар орқали амалга оширилади. Чиқариб юборилган водород акцепторга анаэроб нафас олишда бевосита, аэроб нафас олишда эса оралиқ ташувчилар орқали ўтади. Бу типда нафас олишда водород ёниб (оксидланиб), сув ва водород пероксидга айланади. Оксидланиш процессининг иккинчи этапини қўйидаги умумий схема билан ифодалаш мумкин:

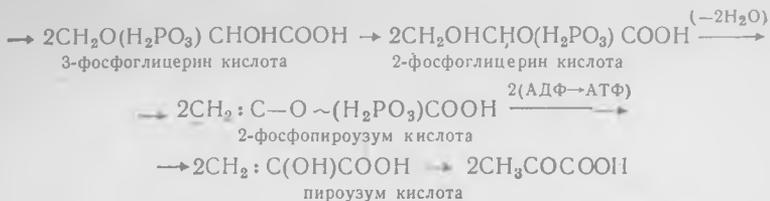


Нафас олиш типлари ўртасидаги асосий фарқ мана шу иккинчи этапдан бошланади. Агар мазкур организм анаэроб типда нафас олса, бунда водород акцептори сифатида органик моддаларнинг тўйинмаган боғлари бор молекулаларидан фойдаланилади. Булар мазкур субстратнинг оксидланишидаги оралиқ маҳсулотларнинг дегидрогенланиши давомида ҳосил бўлади. Агар микроорганизм аэроб типда нафас олса, бунда молекуляр кислород водород акцептори бўлиб хизмат қилади. Бу нафас олиш типлари ҳар бирининг химизми қўйида кўриб чиқилади.

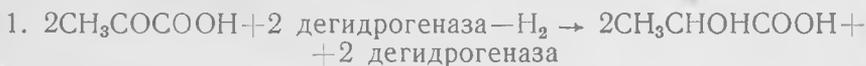
2. АНАЭРОБ НАФАС ОЛИШ ХИМИЗМИ

Анаэроб типда нафас олиш микроорганизмлар группасида кенг тарқалган бўлиб, асосан оксидланувчи субстрат сифатида углевод ва органик кислоталардан фойдаланишга асосланган. Углеводдан фойдаланишда улар аввал парчланади, бунда иккинчи даражали аҳамиятга эга бўлган турли хил ферментлар иштирок этади. Бу парчаланиш давомида оксидланувчи субстрат молекулаларининг водороднинг (уни ўз таркибига бириктириб олувчи) сўнгги акцепторлари кўринишида аста-секин қайта тузилиши билан боғлиқ бўлган кўпгина оралиқ маҳсулотлар вужудга келади. Ҳар хил типдаги бижғиш процессида оксидланаётган субстрат молекуласининг секин-аста соддалашиб боришининг умумий схемаси қўйида келтирилган:





Гексоза молекуласининг мана шу охемада кўрсатилгандек секин-аста содаллашиб ёбориш этаплари фосфофераза, оксоизомераза, дегидрогеназа, фосфоглицеромутаза ва энোлаза ферментларининг иштирокига боғлиқ ҳамда бижғиш процессларида бу бир типда боради. Булар орасидаги фарқ фақат пироузум кислотадан бошланади. Сут кислота ҳосил қилувчи гомоферментатив бактериялар ўз ҳужайраларида карбоксилаза ферменти тутмайди ва улар пироузум кислотани сирка альдегид ҳамда карбонат ангидридгача парчалай олмайди. Шунинг учун улар пироузум кислотадан водороднинг сунгги акцептори сифатида фойдаланади ва уни сут кислотагача қайтаради:



Турушлар ҳосил қиладиган спиртли бижғиш бу процесда бирмунча узоқ давом этади. Бу турушлар ўз ҳужайрасида карбоксилаза ферменти тутади ва шунинг учун пироузум кислотани қуйидаги тенгламага мувофиқ сирка альдегид ҳамда карбонат ангидридга парчалайди:



Бундай парчаланишда ҳосил бўлган сирка альдегид уларда водороднинг сунгги акцептори бўлиб хизмат қилади:



Муайян шароитда углеводларнинг оксидланиш-қайтарилиш процессида ўзгаришида охириги маҳсулот сифатида этил спирт ва карбонат ангидрид ҳосил бўлади.

Сут кислота ҳосил қилувчи гетероферментатив бактериялар ҳам ўз ҳужайраларида карбоксилаза ферменти тутади ва пироузум кислотани сирка альдегид ҳамда карбонат кислотага парчалай олади. Шунинг учун мана шу группа бактериялар култура-сида углеводларнинг оксидланиш процессида ўзгаришида ҳосил бўладиган охириги маҳсулот сифатида сут кислота, этил спирт, сирка кислота ва газлар тўпланади. Газсимон маҳсулотлар ичи-

да молекуляр ҳолда водород ҳам ҳосил бўлади, чунки оксидланиш процесси вақтида улар шунча кўп водород ажратиб чиқарадики, унинг бир қисми ўзига мувофиқ акцептор топа олмайди ва молекула ҳолида ажралиб чиқади.

Мой кислота ҳосил қилувчи облигат-анаэроб бактерияларда ҳам нафас олиш процесси худди шундай амалга ошади.

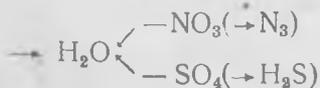
Анаэроб нафас олишнинг барча типларида углеводларнинг оксидланиш-қайтарилиш процессида ўзгаришида охириги маҳсулот сифатида ўзида ортиқча химиявий энергия тутувчи тегишли органик бирикмалар ҳосил бўлганлигидан кам энергия ажралиб чиқади. Буни спиртли бижғиш процесси мисолида ҳам аниқлаш осон. Глюкозанинг спирт ва карбонат ангидридга парчаланишида тахминан 10 — 12 минг кал энергияли иккита макроэргик фосфат боғи ҳосил бўлади. Энергиянинг мана шу қисмини турушлар ҳужайрасининг ҳаёт фаолияти процессларида фойдаланиш учун яроқли деб ҳисоблаш керак.

3. НИТРАТЛАР ВА СУЛЬФАТЛАР ҚИСЛОРОДИДАН ФОЙДАЛАНИШ АНАЭРОБ НАФАС ОЛИШ ХИМИЗМИ

Водород акцептори сифатида нитратлар ёки сульфатлар кислородидан фойдаланадиган микроорганизмларнинг анаэроб нафас олиши бирмунча мураккаб боради. Денитрификацияловчи ва десульфатфикацияловчи бактериялар ана шундай хусусиятга эга. Чунки бундай типда нафас олишда оксидланиш-қайтарилиш потенциали анча юқори ($E_h = +150\text{ mv}$) бўлган водород акцепторларидан фойдаланилади, бунда энди оралиқ водород ташувчиларга ҳамда нитратлар ва сульфатларнинг кислородини активлаштирувчи ферментларга эҳтиёж туғилади. Водород ташувчиларга бўлган эҳтиёжнинг сабаби шундаки, биологик системаларда оксидланиш-қайтарилиш потенциали бир-бириникига яқин бўлган моддаларгина ўзаро осон реакцияга киришади.

Муайян ҳолда оралиқ водород ташувчилар сифатида иккиламчи флавиндегидразалар ва баъзи бир дикарбон кислоталардан фойдаланилади. Бундан ташқари, нитратлар ва сульфатлар кислороди ҳам реакцияга киришиши керак. Бу реакцияни нитратаза ва сульфатаза деб аталадиган алоҳида ферментлар амалга оширади.

Нитратлар ва сульфатлардан водород акцептори сифатида фойдаланилгандаги оксидланиш процессини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин:

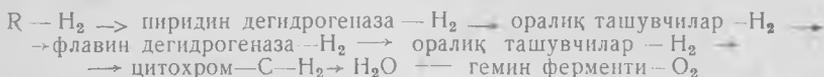


Субстратнинг сульфатлар кислороди ҳисобига оксидланиши десульфофикацияловчи бактериялар, нитратлар кислороди ҳисобига оксидланиши эса денитрификацияловчи бактериялар туфайли амалга ошади.

4. АЭРОБ НАФАС ОЛИШ ХИМИЗМИ

Аэроб нафас олиш анаэроб нафас олишдан шу билан фарқ қиладики, бунда водороднинг сўнгги акцептори сифатида молекуляр кислороддан фойдаланилади. Бунда қайтарилган пиридин дегидрогеназа ва активлаштирилган молекуляр кислороднинг оксидланиш потенциали ўртасидаги фарқ олдингига нисбатан янада юқори ($Eh = +600 mv$) бўлганидан водороднинг дегидрогеназадан ана шу акцепторга кўчишида яна ҳам кўп оралик ташувчилар иштирок этади.

Ферментлар тўпламига кўра, аэроб нафас олиш бир қанча кенжа типларга бўлинади. Баъзи микроорганизмларда оксидловчи ферментлар тўплами унча кўп бўлмайди ва субстратни оксидлаш механизми нисбатан содда. Бу хилдаги формаларга, масалан, оксидазалари асосан пероксидаза формасида учрайдиган бир қанча аэроб микроорганизмларни киритиш мумкин. Бундай ҳолда чиқиб кетган водород бир қанча оралик ташувчилар орқали кислородга ўтади ва кислород билан то водород пероксидгача оксидланади. Водород пероксид эса специфик субстратнинг оксидланиши учунгина сарфланади. Бошқа организмлар ҳужайраларида ўзида гемин ферменти ва цитохромлар тугувчи тўлиқ нафас олиш системаси бўлади. Тамомила табиийки, муайян ҳолда субстрат водородининг оксидланиш процесси бирмунча мураккаб бўлади ва бир қанча оралик звенолар орқали қуйидаги схемага мувофиқ ўтади:



Мазкур ҳолатда оралик водород ташувчиларнинг иштирок этиши нитратларнинг кислородидан фойдаланиб нафас олишдаги каби зарурият туфайли туғилади, лекин оксидланиш потенциаллари ўртасида жуда кескин фарқ бор.

Чиқиб кетган водороднинг реакцияга киришаётган система-лар оксидланиш-қайтарилиш потенциалининг аста-секин яқинлашиши билан бир оралик ташувчидан иккинчисига ўтиш изчиллигини қуйидагича тасвирлаш (ифодалаш) мумкин: водород пиридин дегидрогеназадан биринчи оралик ташувчига, яъни оксалат-сирқа кислотага узатилади. У водороднинг иккита атоми қабул қилиб, олма кислотага айланади:



Олма кислота \rightleftharpoons оксалат-сирка кислота системасининг оксидланиш-қайтарилиш потенциалли $E_h = -160 \text{ mv}$ га тенг.

Кейин водород биринчи оралиқ ташувчидан оксидланиш-қайтарилиш потенциалли $E_h = -60 \text{ mv}$ га яқин бўлган флавин дегидрогеназаларга берилади. Флавин дегидрогеназалардан водород яна оксидланиш потенциалли бирмунча юқори бўлган иккинчи оралиқ ташувчига ўтади. Оксидланиш процессининг бу звеносида ана шундай ташувчи сифатида фумар кислота, глутатион, цистин, аскорбин кислота ва бошқа бирикмалар фойдаланилиши мумкин. Мазкур системаларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалли қуйидаги катталикда: фумар кислота \rightleftharpoons қаҳрабо кислота ($E_h = +15 \text{ mv}$), глутатион (потенциали $2\text{GSH} \rightleftharpoons \text{GS} - \text{SG} = E_h + 60 \text{ mv}$), цистин \rightleftharpoons цистеин ($E_h = +80 \text{ mv}$), аскорбин кислота \rightleftharpoons дегидроаскорбин кислота ($E_h = +80 \text{ mv}$) булади. Водород фақат мана шу оралиқ ташувчилардан потенциалли $E_h = +260 \text{ mv}$ га тенг бўлган цитохромга берилиши ва кейин гемин ферменти (потенциали $E_h = 550, +600 \text{ mv}$) томонидан активлаштирилган молекуляр кислород билан сувгача оксидланиши мумкин. Мана шу босқичда оксидланиш процесси тугалланади ва водород тулиқ сувга айланади. Оксидланиш процессининг бундай бориши химиявий энергиянинг оз-оздан ажралиб чиқишини ва ундан бирмунча тулиқ эмас, балки микроорганизмлар ҳаёт фаолиятининг турли процессларида ҳам фойдаланиш имконини беради. Водороднинг сунгги акцептори сифатида молекуляр кислороддан фойдаланилганда субстрат оксидланишининг асосий йўли ана шундай бўлса керак. Бу процесснинг тезлиги фақат дегидрогеназа ва оксидаза ферментларининг активлигига эмас, балки ҳужайра протоплазмасида тегишли оралиқ водород ва кислород ташувчиларнинг мавжудлигига ҳам боғлиқ. Бу ташувчилар фақат активлаштирилган водород ва молекула ҳолидаги активлаштирилган кислороднинг оксидланиш-қайтарилиш потенциаллини секин-аста яқинлаштирибгина қолмай, балки анча муҳим бўлган иккинчи функцияни ҳам бажаради, яъни улар дегидрогеназа ва оксидазалар орасидаги фазовий узилишни йўқотади. Бу ферментлар протоплазма структураси билан мустаҳкам боғлиқ, деб ҳозирги вақтда аниқ айтиш мумкин. Улар протоплазманинг маълум структура юзасига бириккан бўлади ёки, биз учун тўғрироғи, мана шу структуранинг субмикроскопик бўлаги ҳисобланади. Бу ферментларнинг фақат простетик группаларигина бирмунча эркин бўлади ва протоплазманинг субмикроскопик структурасига кирувчи гоҳ у, гоҳ бу коллоид ташувчи билан боғланиши мумкин. Ҳужайра протоплазмасида дегидрогеназа ва оксидазанинг бундай локализациясида бумоддалар орасида ҳамма вақт фазовий узилиш бўлиши мумкин. Бундай узилишни, дегидрогеназалар ҳужайранинг бир томонига, оксидазалар эса иккинчи томонига маҳкамланиб олган, деб тушуниш керак эмас.

Протоплазма ҳар хил (гетероген) бўлганда улар ҳатто ёнма-ён жойлашиши мумкин, шунда ҳам бевосита бир-бири билан боғланмайди ҳамда бевосита ўзаро таъсирлашиш учун ҳам имконият бўлмайди. Бундай фазовий узилишни фақат протоплазма структураси билан боғлиқ бўлмаган ва протоплазма массасида кенг тарқалиб кетган (эркин) оралиқ ташувчилар ёрдамидагина йўқотиш мумкин. Юқорида қайд қилинган барча оралиқ ташувчилар бундай талабга жавоб беради. Улар иккита водород атоми бириктириб олиб, протоплазма структураси билан боғлиқ бўлмаган тегишли кислоталарга айланади ва ҳужайранинг ҳамма қисмида эркин айланиб юриб, бу кислоталарни ҳужайранинг қайтадан водородни бириктириб олиб, уларни кейинги ўзгариш циклига киритувчи тегишли дегидрогеназалар мавжуд бўлган қисмига олиб бориши мумкин. Бу фикрни исботловчи оддий мисолни олиб кўрайлик. Пиридин ва флавин дегидрогеназаларнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциали турлича бўлганлигидан улар протоплазманинг ҳар хил структура сиртларига бириккан. Булар орасида бевосита алоқа йўқ ва активлашган водороднинг пиридин дегидрогеназадан флавин дегидрогеназага ўтиши жуда қийин. Оксидланаётган субстратнинг молекуласи пиридин дегидрогеназа зонасига ўтиб, дегидрогенланса, юқорида айтилган дегидрогеназалар ўртасида боғланиш бўлмаслиги туфайли чиқиб кетган водород биринчи дегидрогеназадан иккинчисига ўта олмайди. Агар пиридин дегидрогеназа мавжуд қисмга оксалат-сирка кислота молекуласи тарқалса, у пиридин дегидрогеназадан водородни қабул қилиб олиб, олма кислотага айланиши мумкин. Олма кислота, ўз навбатида, протоплазманинг ҳамма қисмига тарқала бошлайди ва, хусусан, флавин дегидрогеназа жойлашган қисмига ўтади. Флавин дегидрогеназа олма кислотадан водородни тортиб олиб, уни қайтадан оксалат-сирка кислотага айлантиради ва бу кислота қайтадан юқоридаги циклни такрорлайди. Бу ўзгаришлар натижасида субстратнинг чиқиб кетган водороди бир дегидрогеназадан иккинчи дегидрогеназага (булар орасида тўғридан-тўғри боғланиш бўлмаслигига қарамасдан) ўтиб кетган бўлади. Водороднинг бундай йўллар билан ўтиб туриши, тирик протоплазманинг гетероген системаси учун, шубҳасиз, жуда муҳим аҳамиятга эга ва тирик ҳужайрада бўладиган оксидланиш процессларини текширишда бу тўлиқ ҳисобга олиниши керак. Оралиқ электрон ташувчилар ҳам худди шундай аҳамиятга эга, буларга, масалан, цитохромларнинг бутун группасини киритиш мумкин.

Баён этилганлардан маълумки, фазовий кўчирувчилар оксидланиш процессларида жуда катта роль ўйнайди. Ҳар қандай дегидрогеназа, агар протоплазма суюқлигида тегишли оралиқ ташувчилар бўлса, водородини кейинги оксидловчи звенога бера олади. Бунинг натижасида фақат оксидланиш реакцияси тезлиги ортмасдан, балки фақат маълум донатордан маълум акцеп-

торга водород бериш имконияти ҳам пайдо булади. Оралиқ водород ташувчилар бу функциялардан ташқари яна бир муҳим функцияни бажаради: улар оксидланиш натижасида ажраланиган химиявий энергиянинг макроэргик фосфат бослар шаклида тупланишига имкон беради, бу туғрида қуйида мукамал тухталиб утамыз.

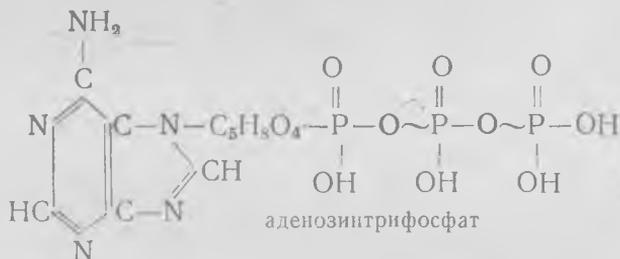
5. ОКСИДЛАНИШ ПРОЦЕССЛАРИДА АЖРАЛИБ ЧИҚАДИГАН ЭНЕРГИЯНИНГ ТУПЛАНИШИ ВА САРФЛАНИШИ

Оксидланиш процессида анчагина химиявий энергия ажралиб чиқади. Бу энергия организм ҳаёт фаолиятида турли хил процесслар учун сарфланади. Шунинг учун, бу энергиянинг вақтинча тупланишининг химиявий механизми қандай булади, деган табиий савол туғилади. Лекин бу процесснинг айрим деталлари ҳал бўлган, деб ҳисобланса ҳам, юқоридаги саволга ҳалигача узил-кесил жавоб топилганича йўқ. Хужайрада энергия ажралиб чиқиши ҳамда энергия сарфланиши реакцияларида иштирок этадиган бирикмалар бўлган тақдирдагина, оксидланиш реакциясида ажралиб чиқадиган энергия тирик хужайра томонидан фойдаланилишига ҳозир ҳеч қандай шубҳа йўқ. Бу факт қуйидаги тажриба маълумотлари асосида аниқланган, деб ҳисоблаш мумкин. Агар *Thiobacterium thiooxidans* олтингугуртни карбонат кислота иштирокисиз оксидласа, сўнгра олтингугурт оксидланмайдиган муҳитга (азот атмосферасига) қўйилса, бунда мазкур бактерия бир қанча вақтгача олтингугуртни оксидламаган ҳолда карбонат ангидридни ўзлаштиради. Бунини шу билан тушунтириш мумкинки, унинг оксидланишида ҳосил бўлган энергияни хужайра вақтинча тўплайди, сўнгра эса карбонат ангидридни ўзлаштиришда ундан фойдаланади. Мана шунга асосланиб, энергия ажралиб чиқадиган ва энергия қабул қилинадиган барча реакцияларда энергияни вақтинча тушлаш функциясини бажарувчи бирор химиявий воситачи иштирок этишига ишонч ҳосил қилиш керак. Фосфорнинг бир қанча органик бирикмалари оксидланиш процессларида ажралиб чиқадиган энергияни тушлаш қобилиятига эга эканлигини Липман (1941) исботлаган; бироқ уларнинг жуда кўпчилиги сувли эритмада ҳаддан ташқари беқарордир. Фақат аденозинтрифосфат кислотагина анча барқарор булади ва унинг ўзи энергияни вақтинча тушлаш функциясини бажаради.

Аденозинтрифосфат кислота водороднинг оксидланиши билан бирга борадиган ҳар қандай дегидрогенланишда синтезланиши мумкин, бироқ энергиянинг реакциянинг бир компонентидан иккинчи компонентига берилишининг химиявий механизми фақат турушларнинг 3-фосфоглицерин альдегидни 3-фосфоглицерин кислотагача оксидлаши мисолида яхши ўрганилган. Тажрибалар бу процесс анча мураккаб ўтишини ва цитохром системалар иш-

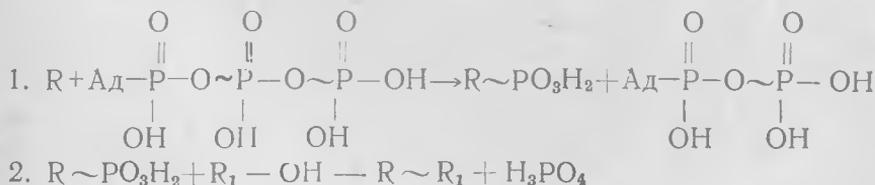
тирокига боғлиқлигини курсатди. Дастлаб, юқорида курсатилгандек, 3-фосфоглицерин альдегид аорганик фосфатни бириктириб олади ва 1, 3-дифосфоглицерин альдегидга айланади. Бу альдегиднинг фосфатланган шакли дегидрогенланади ва ундан ўз молекуласида макроэргик фосфат боғлари тутувчи 1, 3-дифосфоглицерин кислота ҳосил булади. Мана шундан кейингина макроэргик боғлар аденозиндифосфат кислотага ўтади ва уни аденозинтрифосфат кислотага айлантиради.

Оксидланаётган субстратга аорганик фосфат молекуласининг кириши ва макроэргик фосфат боғларининг ҳосил булиши ҳамда дегидрогенланишнинг бошқа процесслари ҳам худди шундай боради. Ҳозир маълум бўлишича, бу боғлар бир неча типда булиши мумкин. Хужайрадаги моддалар алмашинувида аденозинтрифосфат кислота типдаги бирикмалар энг муҳим аҳамиятга эга. Аденозинтрифосфатнинг структура формуласи қуйидагича:

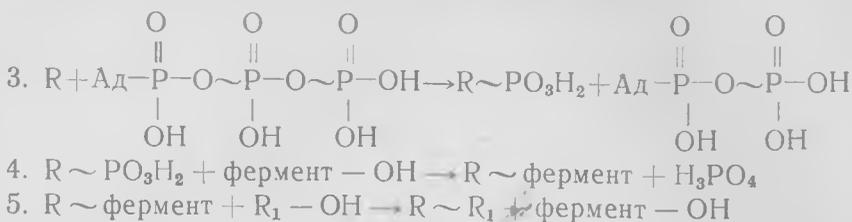


Ҳар бир макроэргик фосфат боғи тахминан 10 — 12 минг калория қийматига тенг. Бу боғ бир қанча фосфор-органик бирикмалар қатори учун бир хил аҳамиятга эга бўлганлигидан булар орасида $\sim\text{PO}_3\text{H}_2$ гурпуи алмашинадиган турли хил реакциялар содир булиши мумкин.

Фосфат боғларида тўпланган энергия кейинчалик турли хил синтетик процессларда ҳар хил йўл билан иштирок этади. Буларнинг иккитаси: 1) реакцияга киришувчи моддалар фосфат группировкасининг аденозинтрифосфат кислотадан узатилиши ҳисобига фосфатланиши ва 2) ферментсубстрат комплексининг худди шу аденозинтрифосфат кислота иштирокида дастлабки синтезланиши энг муҳим аҳамиятга эга. Ўзаро таъсирнинг биринчи типини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин:



Иккинчи ҳолда қуйидагича узаро таъсир булади:



Бу узаро таъсирлар натижасида термодинамика жиҳатдан мумкин бўлмаган реакция амалга ошадиган бўлиб қолади ва ўз-ўзидан содир булади.

Химиявий энергия энг тежамли сарфланиши учун у оксидланаётган субстратдан кам-қамдан кетма-кет ажралиб туриши керак. Бу кетма-кетлик ҳақиқатда ҳам амалга ошади, чунки оксидланиш процесси турли хил оралиқ реакцияларнинг ўтишига боғлиқ.

Оксидланиш натижасида ҳосил бўлган макроэргик фосфат боғлари формасидаги бир-бирига қушилиб кетган энергия жуда кўп чиқишига қарамасдан, унинг кўп қисми иссиқлик ҳолатида йўқолади. Агар иссиқлик чиқиб кетмаслиги учун культура яхшилаб бекитилган идишларда ўстирилса, буни осон кузатиш мумкин. Бунда идишлар ичидаги температура секин-аста кўтарилади. Микроорганизмлар нафас олганда чиқадиган иссиқлик ҳисобига чириётган органик материаллар уюмида ҳам (гўнг, ахлат, ҳўл пичан ғарами ва бошқа материалларда) температура кўтарилади. Температура дастлаб оддий мезофил бактерияларнинг физиологик фаолияти туфайли (40—50° гача), кейин эса термофил бактерияларнинг ривожланиши ҳисобига (60—70° гача) кўтарилади. Бу бактериялар тупроқда, гўнгда ва органик моддалар тўплами жуда тез парчаланаётган бошқа жойларда кенг тарқалган. Органик қолдиқларнинг ўз-ўзидан қизиб кетиши ҳамма вақт мезофил ва термофил бактериялар ҳаёт фаолиятининг натижаси ҳисобланади. Бу ҳақда қуйидаги тажрибадан хулоса чиқариш мумкин: нам пичаннинг ўз-ўзидан 70° гача қизиши учун унга фақат иккита бактерия: *Bact. coli* ва *Vac. calfactor* (минимуми 30°га ва максимуми 60° га яқин термофил бактерия) аралашмасини юқтириш kifоя.

Ўз-ўзидан қизишнинг сўнгги стадияси ҳатто ёниб кетишдир. 80° дан юқори температурада борадиган процесслар, албатта, микроблар ҳаёт фаолияти билан боғлиқ бўлмай, соф химиявий процесслар ҳисобланади. Бу химиявий процессларда аввал қуруқ ҳайдаш йўли билан ёнувчи газлар ҳосил булади, сўнгра эса оксидланишнинг каталитик процесслари натижасида бу газлар алангаланиб кетади. Ердан кесиб олинган торфнинг ўз-ўзидан ёниб кетиши ҳоллари кўп учрайди, шунинг учун унга қарши ку-

раш чораларини топиш биринчи даражали аҳамиятга эга. Ўз-ўзидан қизиётган уюмга жуда кўп кислород кириши, одатда, алангаланишни тезлаштиради. Бу шуни кўрсатадики, мазкур ҳодиса асосида, эҳтимол, темирнинг каталитик иштироқи билан боғлиқ бўлган оксидланиш процесси ётади.

Кўп микроблар энергиянинг бир қисмини иссиқлик шаклида йўқотиши билан бирга, эҳтимол, ёруғлик шаклида ҳам йўқотади. Нур сочувчи организмларнинг барча группаси мана шу хусусиятга эга. Бунга бактериялардан ташқари, баъзи замбуруғлар ва ҳайвонлар ҳам киради. Нур сочувчи бактериялар асосан аэроб организмларга киради ва уларнинг нур сочиши ҳар доим эркин кислороднинг мавжудлигига боғлиқ. Бу бактериялар кўпчилигининг NaCl га талаби катта, бу эса уларнинг денгизда яшовчи бактериялардан келиб чиққанлигини кўрсатади. Буларнинг ҳаммаси кескин фарқ қилувчи пептон бактериялар типига киради ва баъзилари ҳатто оқсилларда ҳам ўса олмайди. Бу бактерияларнинг нур сочиши улар танасида кислород билан интенсив оксидлана оладиган алоҳида фотоген моддаларнинг ҳосил бўлишига боғлиқ.

6. МИКРОБЛАР ҲУЖАЙРАСИ ПРОТОПЛАЗМАСИДАГИ МУҲИМ ОРГАНИК БИРИКМАЛАР БИОСИНТЕЗИНИНГ ХИМИЗМИ

Микроб ҳужайрасига кирган озиқ моддалар унда мураккаб биохимиявий ўзгаришларга учрайди, бу икки хил амалга ошади: озиқ моддаларнинг бир қисми тегишлича қайта ишлангандан кейин, микроорганизм ҳужайра моддаси таркибига кирувчи мураккаб органик бирикмалар синтези учун сарфланади, иккинчи қисми эса нафас олиш процессида бирмунча оддий бирикмаларгача (карбонат ангидрид ва сувгача) оксидланади ва ҳужайрадан ташқи муҳитга чиқариб юборилади.

Агар микроорганизм учун бир вақтнинг ўзида ҳам углерод, ҳам энергия манбаи бўлиб хизмат қилувчи органик бирикмалар мана шундай ўзгарса, юқорида кўрсатилган икки процесс ўртасидаги миқдорий нисбат микроорганизмнинг хусусиятига ва унинг ривожланиш шароитига боғлиқ ҳолда жуда кўп ўзгариши мумкин. Масалан, *Torula utilis* культурасида фойдаланилган глюкозанинг 70% га яқини ҳужайра моддасининг синтези учун сарфлангани, 30% га яқини эса карбонат ангидридгача оксидланганлиги аниқланган.

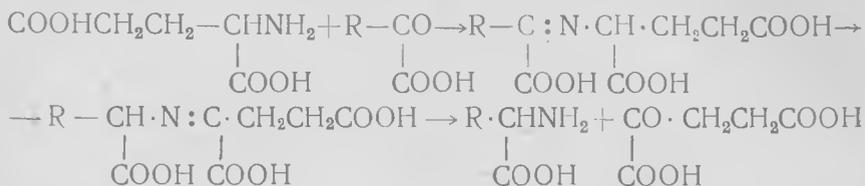
А. Аминокислоталар ва оқсил моддалар биосинтези

Оқсил синтези учун турли хил аминокислоталар талаб қилинади, булар эса ўз навбатида, микроорганизмлар ҳужайрасида аммиак билан тегишли кетокислоталарнинг ўзаро таъсири

натижасида ҳосил бўлади. Бу ўзаро таъсир аминланиш деб аталади ва қуйидаги схемага мувофиқ боради:



Оксалат-сирка кислота ва α -кетоглютар кислота типидagi дикарбон кетокислоталар айниқса осон аминланади, улар кейин қуйидаги умумий схемага мувофиқ амалга ошадиган қайта аминланиш процессида иштирок этиши мумкин:



Бу реакциянинг бориши давомида аминогруппанинг кучиши аминоферазалар ёки трансминазалар деб аталадиган ферментлар ёрдамида амалга ошади.

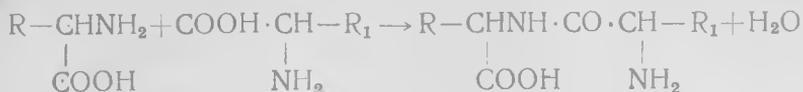
Куп бактерияларда (*Bact. coli*, *Azotobacter*, *Streptococcus* ва бошқалар) қайта аминланиш қобилияти борлиги аниқланган, лекин бирмунча батафсил текширишлар мазкур процесснинг активлиги муҳитда пиридоксал ва пиридоксаминнинг мавжудлигига боғлиқ эканлигини кўрсатди. Мана шунга асосланиб, мазкур бирикмалар қайта аминланиш процессида аминогруппани ташиш функциясини бажаради, деб тахмин қилинади (Снелл, 1945).

Кейинчалик бактерияларнинг қуритилган препаратлари ёрдамида турли хил аминокислоталар аминогруппа ҳосил қилувчи донатор эканлиги аниқланди. Бу аминокислоталарга аспарагин кислота, валин, лейцин, триптофан, тирозин, фенилаланин, метионин ва бошқаларни киритиш мумкин. Бироқ қайта аминланишнинг биосинтетик функцияси ҳужайранинг умумий метаболизмида ҳали ҳам етарлича аниқланмаган ва, эҳтимол, аввал тахмин қилинганга нисбатан кам аҳамиятга эга.

Аминланиш ва қайта аминланиш процесси давомида α -аминокислоталар ҳосил бўлади. Оқсилли моддаларда эса ҳамма вақт α -аминокислоталар билан бирга ўз таркибида қўшимча азот ёки олтингугурт атомлари тутувчи аминокислоталар ҳам бўлади. Масалан, триптофан, аргинин, лизин, цистин ва бошқалар ана шундай кислоталардир. Бу аминокислоталар анча мураккаб йўл билан синтезланади.

Аминокислоталардан кейин оқсил моддалар синтезланади. Турли хил аминокислоталар амин ва карбоксил группалар ёрдамида ўзаро таъсирлашади. Бу ўзаро таъсир натижасида

дипептидлар, сунгра полипептидлар ва оқсил моддалар ҳосил булади:



Ҳосил булган полипептидларнинг ён занжирларида жойлашган турли хил радикаллар (R, R₁, R₂ ва бошқалар) уларга тегишли реактивлик хусусият беради.

Ён занжирларида қандай группалар жойлашганлигига қараб, полипептидлар ҳар хил хусусиятга эга булади. Агар ён занжирларида моноаминокислоталарнинг диаминокислоталар билан уз-аро таъсири натижасида ажралиб қолган эркин —NH₂ группалар булса, ҳосил булган полипептид ишқор хусусиятига, дикарбон аминокислоталар синтези процессида иштирок этиш ҳисоби-га эркин карбоксил группалар қолса, ҳосил булган полипептид кислота хусусиятига эга булади. Юқорида қайд қилинган барча синтез процессларида энергия сарфланади (эндотермик реакция), бунда микроб ҳужайралари протоплазмасида бу процесс билан боғлиқ ҳолда турли хил оксидланиш процесслари амалга ошади. Бунда организмга кирган озиқ моддалар ва протоплазманинг баъзи структура элементлари оксидланиб, карбонат ангидрид ва сувга ўхшаш оддий моддаларга айланади. Мана шулар организмни синтез процесси учун ҳамда протоплазмани актив ҳолатда тутиб туриш учун зарур энергия билан таъминлайди.

Энергиянинг бир процессдан иккинчи процессга узатилишида одатда ўз молекуласида макроэргик фосфат боғлари тутувчи органик бирикмалар (аденозинтрифосфат кислота) оралиқ ташувчи сифатида хизмат қилади. Бу боғлар энергияси осон ажралиб чиқади ва синтез процесслари учун фойдаланилиши мумкин.

Микроорганизмлар томонидан доим синтезланадиган бошқа азот тутувчи бирикмаларга таркибида пурин ва пиримидин типдаги органик асослар, пентоза (*d*-рибоза) ва фосфат кислота булган нуклеин кислотани кўрсатиш керак. Бу бирикмалардан нуклеотидлар ҳосил булади. Нуклеотидлар фақат нуклеин кислота таркибига эмас, балки бир қанча ферментларнинг простетик группаси таркибига ҳам киради.

Б. Липоидлар ва уларга яқин бирикмалар биосинтези

Липоидлар синтезланиши учун юқори молекуляр ёғ кислоталар ва спиртлар (глицерин ва бошқалар) зарур. Бу ёки бошқа бирикмалар углеводлардан осонгина ҳосил булади. Бироқ микроорганизм, масалан, бирдан-бир углерод манбаи сифатида сирка кислота тузларида ўсса, у келиб чиқиши жиҳатидан углерод билан боғлиқ булмаган маҳсулотлардан ҳам шу бирикмаларни синтезлаши мумкин. Углеводлардан глицерин ҳосил булиш про-

Глицерин ёки бошқа спирт билан юқори молекуляр ёғ кислоталарнинг кейинги ўзаро таъсири (липаза ферменти иштирокида) натижасида ҳар хил типдаги ёғлар ва уларга яқин бўлган бирикмалар ҳосил бўлади:



Микроорганизмларнинг ҳужайра моддаси таркибига кирувчи органик бирикмалар мазкур группасининг синтези ана шу билан тугалланади.

Микроорганизмлар ҳужайра моддасининг энг муҳим компонентлари биосинтезининг асосий йўли ана шундайдир. Бу мураккаб процессларнинг кўпгина деталлари ҳанузгача етарлича аниқланмаган, лекин фаннинг жуда тез ривожланиши бу масалаларни ҳам яқин келажакда ҳал қилиш имкониятини беради.

VII б о б

МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ҲАЁТ ФАОЛИЯТИ ВА РИВОЖЛАНИШИГА ТАШҚИ ФАКТОРЛАРНИНГ ТАЪСИРИ

Микроорганизмларнинг ривожланиши ва ҳаёт фаолиятининг тезлиги теварак-атроф муҳити билан чамбарчас боғлиқ. Мана шу шароит мазкур микроорганизм учун қанча қулай бўлса, у шунча тез ривожланади ва шу билан унинг ҳаёт фаолияти шунча юқори бўлади.

Ташқи муҳитнинг ҳар бир факторига бўлган муносабатига кура, микроорганизмларнинг ривожланиш тезлигини белгиловчи учта кардинал нуқта олиш мумкин. Агар мазкур факторнинг таъсири минимумига етса, микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти жуда секин боради. Бу факторнинг таъсири ортиб, оптимумгача кўтарилса, микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти жуда тез боради. Кейин факторнинг кучи максимумга кўтарилса, микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти бутунлай тўхтаydi.

Ташқи муҳитнинг микроорганизмлар ривожланишига катта таъсир қилувчи ҳамма факторларини учта асосий группага: 1) физик, 2) химиявий ва 3) биологик группага бўлиш мумкин. Физик факторлардан — намлик, сувда эриган моддалар концентрацияси, температура ва ёруғлик; химиявий факторлардан — муҳит реакцияси ва ундаги оксидланиш-қайтарилиш шароити; биологик факторлардан эса биологик актив моддалар (антибиотиклар, витаминлар ва бошқалар) энг муҳим аҳамиятга эга.

1. НАМНИНГ ТАЪСИРИ

Микроб ҳужайрасининг 85%и сувдан иборат ва унинг барча ҳаёт фаолияти ҳам муҳитда нам булишига боғлиқ. Кўп озиқ моддалар аввал сувда эримасдан ҳужайра ичига кира олмайди ва, натижада, ҳужайра яшай олмайди. Намнинг бўлиши микробларнинг ўсиш стадиясидаги вегетатив ҳужайраларига (улар орасида бу соҳада бирмунча фарқ бўлса ҳам) айниқса катта таъсир қилади. Микробларнинг баъзилари нам етишмаслигига ёмон чидайди, бошқалари эса, аксинча, анча чидамли бўлиб, қуриган ҳолатда ҳам узоқ вақтгача сақланиши мумкин. Ниҳоят, учинчи хил микроблар қуриган ҳолда ҳаётчанлигини ҳатто ўн йилгача сақлаши мумкин. Бактериялар ва турли хил замбуруғларнинг споралари янада чидамли бўлади. Улар қуриган ҳолда бир неча ўн йиллаб сақланиши мумкин. Бироқ турли микроорганизмларнинг вегетатив ҳужайралари қуруқликка қанчалик чидамли бўлмасин, қуриган ҳолда улар фаолиятсиздир, намликнинг бўлмаслиги уларнинг озиқланишига тўсқинлик қилади, шундай экан, улар ўсмайди ва ривожланмайди. Бундай ҳолатда улар фақат сезиларли ҳаёт фаолиятсиз сақланади. Шунинг учун тупроқда, ундаги намнинг миқдорига қараб, турли хил микроорганизмларнинг ривожланиш тезлиги жуда ўзгариб туради. Ерда умумий нам сифмининг 60%ига яқин нам бўлгандагина микроорганизмлар учун энг қулай шароит яратилади. Бундай шароитда ҳатто, энг намсевар микроорганизмлар ҳам, бошқа шароит тўсқинлик қилмаса, жуда тез ривожланади. Энг намсевар тупроқ бактериялари қаторига, жумладан, азот тўпловчи (азотобактер ва тугунак бактериялари) бактериялар киради, лекин улар учун ҳам энг қулай шароит тупроқ умумий нам сифмининг 40—80% ўртасида бўлади.

Ернинг нам билан қанчалик таъмиёланганлигига қўра, ундаги умумий микробиологик активлик катта ўзгаришларга учрайди. Фақат нам етарли бўлгандагина микробиологик активлик максимумгача кўтарилади ва ердаги биохимиявий процесслар жуда тез бориши мумкин. Нам етишмаганда микробиологик активликнинг доимо пасайиб кетиши кузатилади, ер қатқалоқ бўлганда эса бундай процесслар бутунлай тўхтайтиди.

Маҳсулотлар қуришиб сақланганда ҳам худди шундай ҳолат юз беради. Қурилган балиқ, гўшт, сабзавот ва меваларда етарли миқдорда нам бўлмаганлигидан микроорганизмлар озиқлана олмайди ва, натижада, бу маҳсулотлар бузилмайди. Нам етишмаганда микроб ҳужайраси суюқлиги билан уни ўраб турган ташқи муҳитнинг осмотик босими ўртасидаги фарқ йўқолади ва у озиқлана олмайди.

Ҳар бир маҳсулотнинг критик намлиги бўлиб, бунда микроорганизмлар ривожланишдан тўхтайтиди. Бу микроорганизмлар ўзлаштира олмайдиган «боғланган» сувнинг миқдорига боғлиқ.

Шуни эса тутиш керакки, бактериялар фақат етарлича нам бўлган моддаларда уса олади, моғор замбуруғлари эса жуда оз миқдордаги нам билан ҳам қаноатланади. Бу, кўп замбуруғлар ҳужайраларидаги осмотик босимнинг бактерия ҳужайраларидагига нисбатан анча юқори бўлишига боғлиқ (қуйига қаранг).

Қуритилган маҳсулотлар устидаги бактерия ва замбуруғларнинг кўпи узоқ вақтгача, айримлари ўн ва ундан ортиқ йилгача сақланади. Шунинг учун қуритилган маҳсулотларнинг ҳар қандай намланиши билан микробиологик фаолият тез активлашади ва маҳсулот тез бузилади. Кўпинча мевалар, сабзавотлар, замбуруғлар, балиқ, гушт ва баъзан тухум, сут ҳамда бошқа баъзи маҳсулотлар қуритилади. Ўз-ўзидан маълумки, дон, ун, крупа (ёрма), макарон маҳсулотлар, қуритилган нон ва бошқа баъзи маҳсулотлар ҳам қуритилган ҳолда сақланади. Қуритилган маҳсулотлардаги бактериялар сони турлича бўлиши мумкин ва бу маҳсулотнинг турига ҳамда уни сақлаш усулига боғлиқ. Қуритилган бир грамм балиқда бир неча миллион, шунча қуритилган сабзавотда эса кўпинча, ҳатто, бир неча ўн миллион бактерия бўлиши мумкин.

2. СУВДА ЭРИГАН МОДДАЛАР КОНЦЕНТРАЦИЯСИНИНГ ТАЪСИРИ

Эритмадаги турли хил моддаларнинг концентрацияси ҳам микроорганизмларнинг ривожланишига катта таъсир этади. Уларнинг юқори концентрацияси ҳужайра атрофида физиологик қуруқлик ҳосил қилади, чунки бунда сув (булса ҳам) микроорганизм ҳужайраси ичига кира олмайди. Уларнинг ҳужайралари сувини чиқариб, плазмолизга учрай бошлайди ва озиқ моддалар ҳужайра ичига кира олмаганлигидан ташқи муҳит билан нормал модда алмашинув тўхтайтиди. Бироқ эритмадаги тузларнинг юқори концентрацияси микроорганизмларни тез нобуд қилмайди. Микроорганизмлар ҳужайраларининг протоплазмаси юқори ўтказувчанликка эга бўлганлигидан, улар ташқи муҳитдаги осмотик босимнинг ўзгаришига мослашиши мумкин. Мана шундай шароитда ҳужайра суюқлигида, ҳатто минерал тузлар (агар улар ҳужайрага кирса) ёки протоплазма ортиқча моддаларининг гидролизланиши ҳисобига ҳосил бўлган осмотик актив моддалар тўпланиши мумкин. Бунда ҳатто, микроорганизмларнинг осморегуляцияга бўлган алоҳида лаёқати ҳақида ҳам гапириш мумкин.

Микроорганизмларнинг ҳужайра суюқлигида тузлар илҳож борича кўп тўпланганлигидан унинг осмотик босими баъзан жуда юқори кўтарилиб кетиши мумкин. Адабиётда мавжуд маълумотларга кўра (Е. Мишустин), турли хил микроорганизмларда ҳужайра суюқлиги осмотик босимининг максимал ўлчами

қуйидаги катталikka: моғор замбуруғларида 220 атм га, тупроқ бактерияларида 50—80 атм га тенг булади. Қурғоқчилик районларида тупроқ эритмасининг осмотик активлиги, ҳатто 80 атм га етганда ҳам аммонификация процесслари бўлиши мумкинлиги, эҳтимол, шу билан исботланади. Бироқ ҳамма микроорганизмлар ҳам шунчалик юқори осмотик босимга бир хил осонликда мослаша олмайди. Масалан, Урта Осиёнинг баъзи шўрхок ерларида нитрификацияловчи бактериялар энди нитрификация процессини амалга ошира олмайди.

Тузлар юқори коцентрациясининг фаолиятни тўхтатувчи таъсиридан одам амалда ҳам фойдалана бошлади. Унга асосланиб, кўпгина озиқ маҳсулотлари (балиқ ва гўшт) NaCl нинг кучли эритмасида консервланади. Кўп чиритувчи бактериялар (*Proteus vulgaris*, *Bac. mesentericus*) жуда сезгир булиб, NaCl нинг 5 — 10% ли эритмасидаёқ ривожланишдан тўхтайтиди. Бунга асосан тузнинг 5 — 10% концентрацияли эритмаси баъзи маҳсулотларни консервалаш учун етарли бўлар эди, лекин амалда анча ишончли натижага эришиш учун кучли концентрацияли эритмалар ишлатилади. Гўшт 30% ли, балиқ эса 20% ли NaCl билан тузланади. Кўп маҳсулотлар (гўшт ва балиқ) туз эритмаси билан ёки қуруқ тузнинг ўзи билан тузланади. Биринчи усулда маҳсулотлар ош тузининг маълум концентрацияли эритмаси билан ишланади, иккинчи усулда эса улар идишга жойланаётганда қуруқ туз сепиб ишқаланади. Консервалашдаги бу усулнинг асоси шундан иборатки, тузнинг кучли эритмалари юқори осмотик босимга эга ва бактериялар танаси атрофида физиологик қуруқлик ҳосил этиб, кўп чиритувчи бактерияларнинг ривожланишига йўл қўймайди.

Бактерия ва замбуруғлар ҳужайраси суюқлигининг осмотик активлиги ташқи эритманинг осмотик активлигидан паст бўлади, бу эса бактерия ҳужайраларини плазмолизга олиб келади. Натрий хлорид эритмаларининг осмотик активлиги юқори. Масалан, бу тузнинг бир процентли эритмаси 6,1 атм, калий нитратники — 4,5 атм, глюкозаники — 1,2 атм, қамиш шакарининг шундай эритмаси эса фақат 0,7 атм осмотик босим ҳосил қилади. Одатда балиқ тузлашда ишлатиладиган 15 — 20% концентрацияли ош тузи эритмасининг осмотик босими 90 — 120 атм га етади. Бактериялар ва, ҳатто, замбуруғлар ҳужайрасининг суюқлиги албатта бунга тенг кела олмайди. Ҳақиқатда ҳам, тузнинг мана шу кучли эритмалари тузланган маҳсулотни ҳам бирмунча ўзгартиради: озиқ моддаларнинг ва сувининг бир қисмини, албатта, йўқотади. Бироқ бу камчиликка қарамасдан, турли хил озиқ маҳсулотларини тузлаш консервалаш воситаси сифатида кенг қўлланади.

Кўпчилик бактериялар эритмада натрий хлорид бор-йўқлигига жуда сезгир бўлади. Масалан, эритмада бу тузнинг 2% бўлса, ичак таёқчаларининг ривожланишини сусайтиради, 6—8% эса ривожланишини тамомила тўхтатиб қўяди. Натрий хлориднинг

10% ли эритмасида кўпчилик чиритувчи таёқчасимон бактерияларнинг, 15% ли эритмасида эса чиритувчи коккларнинг ҳаёти тўхтайдди. Овқатдан заҳарланишнинг хавфли қўзғатувчиси *Bac. botulinus* нинг ривожланиши эритмада 6% натрий хлорид бўлганда тўхтайдди.

Фақат намакобда ривожланувчи специфик бактерияларгина тузнинг 25% ли эритмасида, тузланган балиқнинг ўзига хос касаллиги — фуксинни қўзғатувчи (*Serratia salinaria*) эса ҳатто тузнинг тўйинган эритмаларида ҳам ўсиши мумкин.

Ош тузнинг консервалаш таъсирига ташқи муҳит жиддий таъсир этади. Масалан, муҳитда 14% натрий хлорид бўлса, эритманинг $pH=2,5$ бўлса, турушлар ривожланишдан тўхтайдди. $pH=7$ бўлганда эса мазкур тузнинг 20% ли эритмаси шундай таъсир кўрсатади. Турли эритмалардан фойдаланганда ана шуларни ҳисобга олиш зарур. Бундан ташқари, доим эса тутиш керакки, улар фақат бактерияларнинг ривожланишини тўхтата олади, лекин уларни нобуд қилмайди. Айрим чиритувчи бактериялар ҳатто тузга тўйинган эритмаларда ҳам ўз ҳаёт фаолиятини узоқ вақтгача сақлайди. Масалан, *Proteus vulgaris* шунга ўхшаш эритмаларда уч ҳафтача, *Bact. coli* эса, ҳатто, олти ҳафтагача ҳаётчанлигини йўқотмайди. Тузли эритмалар *Bac. botulinus* токсинини ўзгартирмаслигини билиш муҳимдир. Шунинг учун бузилган балиқ ёки гўшти ҳеч қачон тузламаслик керак.

Эритманинг юқори осмотик активлигини ҳосил қилиш учун натрий хлориддан ташқари, шакардан ҳам кенг фойдаланилади (70% ва ундан ҳам юқори концентрация ҳосил қилиш учун). Бундай концентрацияли эритмада микроорганизмларнинг ривожланиши жуда пасайиб кетади, лекин мутлақо тўхтаб қолмайди. Шунинг учун пиширилган мураббо кўпинча туруш замбуруғлари ва бошқа микроорганизмларнинг ривожланиши натижасида бузилиб қолади. Уларни оғзи маҳкам бекитилган идишларда пастеризация қилиб ва устидан эритилган парафин қуйиб маҳкамлаб сақлаш мумкин. Бу усул, асосан, резавор-мева ва меваларни консервалашда, улардан мураббо, повидло, желе ва бошқа маҳсулотлар тайёрлашда қўлланади.

3. ТЕМПЕРАТУРАНИНГ ТАЪСИРИ

Микроорганизмларнинг теварак-атроф муҳит температурасига бўлган муносабати жуда катта қизиқиш тугдиради, чунки температура фақат бирор микроорганизмнинг ривожланиш тезлигинигина эмас, балки унинг ривожланиш имкониятини ҳам белгилайди. Ҳар бир организмнинг ҳаёт фаолияти муайян температура чегарасига эга, лекин одатда бу чегарадан чиқиб кетади. Температуранга боғлиқлик, одатда, учта кардинал нуқта би-

лан: минимум, оптимум ва максимум билан ифодаланеди. Минималдан паст температурада мазкур организм яшай олмайди, оптимал температурада организм жуда тез ривожланади; максимал температурада эса микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти тугайди. Бу кардинал нуқталар турли хил микроорганизмлар учун ҳар хилдир.

Оптимал температурага муносабатига кўра, барча микроорганизмлар уч группага бўлинади.

Биринчи группанинг температура оптимуми 20° га яқин бўлади. Булар психрофил микроорганизмлардир. Буларга асосан шимолий денгизларда ва шимол тупроқларида яшайдиган микроорганизмлар киради. Бу микроорганизмлар 0° дан $+25-30^{\circ}$ гача бўлган температура шароитида ривожлана олади, баъзан улар нолдан паст температурада ҳам жуда секинлик билан ўсади.

Иккинчи группанинг температура оптимуми $20-35^{\circ}$ бўлади. Бу группа микроорганизмлар учун температура 3° дан то $45-50^{\circ}$ атрофида ўзгариб туради. Булар мезофил микроорганизмлар деб аталиб, купчилиги ҳамма жойда тарқалган бактерия ва замбуруғлардир.

Учинчи группанинг температура оптимуми $30-60^{\circ}$ дан юқори бўлади. Улар термофил микроорганизмлар деб аталади. Термофил микроорганизмлар 80° гача бўлган температурада ҳам ривожлана олади.

Микроорганизмларнинг юқорида гапириб ўтилган группалари бир қанча оралиқ группалар орқали ўзаро боғланган, бу оралиқ группа микроорганизмлари паст температурада ҳам, нисбатан юқори температурада ҳам яхши ўсади. Улар психротолерант ва термотолерант микроорганизмлар деб аталади.

Юқори ва паст температуралар микроорганизмларга бир хил таъсир этмайди. Юқори температура улар учун ниҳоятда ҳалокатлидир, чунки бунда плазманинг коллоид ҳолати жуда ўзгариб кетади (ивиб қолади ҳамда ферментлар активлиги бузилади). Шунинг учун температура максимумдан ортиб кетганда микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти кескин тўхтаб қолади. Температура қанча юқори кўтарилса, микроорганизм шунча тез нобуд бўлади. Масалан, спорасиз бактериялар 60° температурада 30 минутдан кейин, 70° да 10—15 минутдан кейин, $80-100^{\circ}$ да эса 0,5—1 минутдан кейин нобуд бўлади.

Бактерияларнинг юқори температура таъсирида нобуд бўлиш тезлиги улар ҳужайрасидаги сувнинг миқдорига боғлиқ. Сув қанча кам бўлса, оқсилнинг коллоид эритмалари шунча чидамли бўлади, шу билан бирга, ҳужайра юқори температуранинг нобуд қиладиган таъсирига шунча кўп қаршилиқ кўрсатади. Ҳужайраларида эркин сувни кам тутувчи бактериялар спорасининг юқори температурага беқийс даражада чидамлилиги ана шу билан

исботланади. Эҳтимол, бу ерда таркибида турли миқдорда сув тутган товуқ тухуми оқсиллини қиздирганда кузатилган ҳодисанинг ўзгинасини кўриш мумкин. Товуқ тухуми оқсили 56 — 57° да ивиб қолади. Мана шу оқсилнинг ўзи, дастлабки миқдорига нисбатан 25% сув тутса, 74—80° да ивийди. Агар сувнинг миқдори дастлабки миқдорига нисбатан 90% гача камайса, оқсил фақат 145° да ивийди.

Бактерияларни йўқотишнинг иккита асосий усули юқори температуранинг нобуд қилиш таъсирига асосланган. Биринчи усул п а с т е р и з а ц и я деб аталади, бунда бактерияларнинг вегетатив ҳужайралари бутунлай қирилиб кетади, лекин споралари ҳаётчанлигини йўқотмайди. Пастеризация қилинганда суяқлик 30 минут давомида 70° гача иситилади, бунда фақат спора ҳосил қилмайдиган бактериялар нобуд бўлади. Ҳар қандай маҳсулотни тўлиқ консервалаш учун у с т е р и л л а н а д и, бунда бактериялар ҳам, уларнинг споралари ҳам нобуд бўлади. Кўпинча автоклавда 120° гача иситиб, 30 минут давомида бир марта ёки Кох сув қайнатгичида 100° гача иситиб, ҳар 24 соатда 3 марта стериллаш усули қўлланади.

Температуранинг минимум томонга ўзгариши, максимум томонга ўзгаришига нисбатан унча хавфли эмас. Масалан, температура оптимумдан (оптимум 35°) 7° кўтарилса, *Aspergillus niger* мицелийсининг ҳосили бир неча юз марта камайиб кетади, температура оптимумдан 15° пасайиб кетганда (20° бўлганда) эса ҳосил атиги 12 марта камайган. И с с и қ л и г и д а к о н с е р в а л а ш юқори температуранинг нобуд қилувчи таъсирига асосланган. Бунда маҳсулот автоклавда иситиб қайта ишланганда, бактериялар ва уларнинг споралари бутунлай нобуд бўлади. Лекин эритманинг рН, тузнинг концентрацияси, маҳсулотдаги ёғнинг миқдори ва бошқа факторлар бактерия спораларининг юқори температурага чидамлилигига таъсир этади, ҳатто, энг сифатли ишланган консерваларда ҳам банканинг айрим қисмларида қолдиқ микрофлора сақланиб қолади. Стерилланмаган банкалардаги маҳсулотлар узоқ сақланмаса ҳам тез бузилади. Буларнинг ҳаммаси қайси микрофлора ҳаётчан ҳолда сақланганлигига боғлиқ. Агар идишда анаэроб бактерияларнинг бижғиш процессини ҳосил қиладиган споралари қолган бўлса, консервалар бузилган ҳисобланади. Улар банкани ёриб юборади (агар бижғиш процессида бактериялар газ ажратиб чиқарса) ёки консерва ачиб қолади (агар бижғиш процессида бактериялар газ ҳосил қилмай, кислота ажратиб чиқарса). Агар идишда аэроб бактерияларнинг ҳаётчан споралари қолган бўлса, бунда банкаларда кислород бўлмаганлигидан улар ривожлана олмайди ва консерва ҳеч қандай ўзгармайди. Бундай консервалар ҳам тўлиқ стерилланган консервалар каби узоқ сақланади.

Консерваларга қанча вақт термик ишлов беришни энг чидам-

ли спораларга қараб мулжаллаш зарур. Буларга, биринчи навбатда, термофил бактерияларнинг споралари киради. Уларнинг баъзилари 115° температурага 1,5 соат чидай олади; фақат 120° температура уларни ярим соатдаёқ нобуд қилиши мумкин. Агар техника шароити ва маҳсулотнинг химиявий таркиби имкон берса, консерваларни 120° температурада стериллаш мақсадга мувофиқдир.

Паст температура бактерияларни нобуд қилмайди, фақат уларни вақтинча қотириб қуюди. Ана шунинг учун ҳам улар паст температурага жуда чидамли бўлади.

Баъзи бактериялар, ҳатто,—190° температурага ҳам чидайди.

Айниқса бактерияларнинг споралари жуда чидамли бўлади. Улар суюқ ҳаво температурасида (—190° да) ярим йил ва ундан кўпроқ вақт турса ҳам ўсиш хусусиятини йўқотмайди. Моғор замбуруғларининг споралари —190° температурада икки ҳафта, —253° температурада эса уч кун турса ҳам ўсиш хусусиятини йўқотмайди.

Муҳитнинг намлиги, реакцияси, сувда эриган ҳар хил тузларнинг концентрацияси — буларнинг ҳаммаси бактерияларнинг музлаб қолишга чидамлилигига муҳим таъсир этади. Бир хил шароитда уларнинг чидамлилиги камайиб кетади, бошқа шароитда эса, аксинча, ортиб кетади. Бу ҳақда муҳитга шакар қўшилганда (концентрацияси 20% гача) бактерияларнинг паст температурага бирмунча чидамлилигини кузатган Ф. Чистяков маълумотларидан хулоса чиқариш мумкин. Бактерияларнинг паст температурага чидамлилигига сувда эриган нейтрал тузлар ёки эрувчан шакарлар типидagi диссоциланмайдиган органик бирикмалардан ташқари, муҳит реакцияси ҳам бирмунча таъсир этади. Масалан, агар муҳит реакцияси кислотали ($pH=4,8-5$) бўлса, музлатилганда, бир қанча бактериялар тез нобуд бўлади. Маҳсулотларни музлатиб сақлашнинг икки усули: совитилган ҳолда ва музлатилган ҳолда сақлаш паст температуранинг салбий таъсирига асосланган.

Совитилган ҳолда сақланганда температура ҳамма вақт маҳсулот ҳужайра ширасининг музлаш нуқтасидан юқори температура билан белгиланади. Масалан, гўштнинг мускул шираси — 0,8 — 1,2° да, балиқнинг мускул шираси — 1,5—1,8° да, меваларнинг шираси эса, ҳатто,—1,8—2,3° да ҳам музлаб қолади. Ана шунга мувофиқ мазкур маҳсулотлар 0—минус 1° да сақланиши керак. Бу шароитда микроорганизмларнинг ривожланишини тўхтатувчи фактор паст температура ҳисобланади. Лекин кўпгина микроорганизмлар фақат 0° дагина эмас, ҳатто нолдан паст температурада ҳам сезиларли даражада ривожлана беради, бундай сақлашда бактерия ва замбуруғларнинг ҳаёт фаолиятини бутунлай тўхтатиб бўлмайди. *Pseudomonas fluorescens* ва *Micrococcus* нинг айрим турлари ва бошқа бир қанча бактериялар —5°

да ҳам, турушлар эса — 8° да ривожланиши мумкин, лекин жуда секин ривожланади.

Температуран — 10 — 15° гача пасайтириш ва шу билан бир вақтда намликни ҳаво умумий нам сифимининг 75 — 80% гача камайтириш йўли билангина бактерия ва замбуруғларнинг ривожланишини бутунлай тўхтатиш мумкин. Температура бундай пасайтирилганда муз кристаллари ҳосил бўлиши натижасида маҳсулот сувсизланиб қолади. Шунга кура, микроорганизмларнинг ривожланиши учун қушимча қийинчилик туғилади. Бунда фақат сувли фазада кечадиган озиқланиш процесслари ва биохимиявий реакциялар амалга ошмайди. Температура шундай пасайтирилганда маҳсулотларни музлатилган ҳолда сақлаш мумкин бўлади. Гўшт ва балиқларни сақлашда бундай усул старлича ишончли ва кенг тарқалган усулдир.

Лекин бу усул ҳам камчиликлардан холи эмас: маҳсулотда муз кристаллари ҳосил бўлиши натижасида унда катта механик ва физик-химиявий ўзгаришлар содир бўлади. Маҳсулотнинг музи эриганда қимматли озиқ моддалар тутувчи шираси жуда тез ажралиб чиқа бошлайди. Мана шу ширада микроорганизмлар жуда тез кўпаяди. Маҳсулотлар музлатилганда микроорганизмлар нобуд бўлмайди, улар фақат анабиотик, фаолиятсиз ҳолатга ўтади. Шунинг учун улар маҳсулотларни тез бузиши мумкин. Бундан, гўшт ёки балиқ дарров қайта ишланиб, овқатга ишлатиладиган тақдирдагина уларни эритиш керак, деган хулоса чиқади. Акс ҳолда бу маҳсулотлар тез бузилиб қолиши турган гап.

4. ҲАР ХИЛ НУРЛАРНИНГ ТАЪСИРИ

Қуёш нури ва нур энергияларининг бошқа турлари ҳам микроорганизмларнинг ривожланишига катта таъсир кўрсатади. Бу таъсир бевосита ва билвосита бўлиши мумкин. Бевосита таъсир нурларнинг микроб ҳужайраси протоплазмасига таъсирига, билвосита таъсир эса озиқ субстратининг химиявий ўзгаришига боғлиқ.

Қисқа тўлқинли ва фотохимиявий таъсири кескин ифодаланган қуёш нурининг (тўлқин узунлиги 200—300 $m\mu$ бўлган ультраунафша қисми) ёруғлик нури энг кучли таъсир этади. Булардан ташқари, рентген нурлари (тўлқин узунлиги 0,005—1 $m\mu$ бўлган электромагнит нур), γ -нурлар (қисқа тўлқинли рентген нурлари), β -заррачалар ёки катод нурлари (юқори тезликдаги электронлар), γ -заррачалар ва нейтронлар ҳам катта активликка эга. Бу нурларнинг бактерицидлик ёки стериллаш таъсир даражаси ютилган нур энергиясининг миқдорига боғлиқ. Модомики, *Bact. coli* нинг сувли суспензияси γ -нурлар билан ишланганда нобуд бўлган ҳужайраларнинг сони суспензиянинг

қуюқлигига боғлиқ бўлмас экан, бу нурлар ҳужайраларни муҳитда заҳарли моддалар ҳосил қилиб эмас, балки бевосита ўлдиради, деб тахмин қилиш керак. Лекин айрим ҳолларда муҳитнинг химиявий хусусиятлари ҳам бир вақтда ўзгариши мумкин, бироқ бу ўзгаришлар иккиламчи характерга эга ва уларни бирор йўл билан йўқотиш мумкин.

Кўпчилик бактерияларнинг споралари ва вегетатив ҳужайралари нурларнинг таъсирини бир хил сезади. Фақат уларнинг баъзилари нурдан бирмунча бошқача таъсирланади. Ҳатто бактерияларнинг айрим штаммлари ўртасида ҳам бу соҳада анчагина фарқ бўлади.

Нур энергиясининг нобуд қилиш таъсири механизми анча мураккаб. Ультрагунафша нурлар таъсир этганда, тўлқин узунлиги 260 *mμ* бўлганда максимум ютиш қобилиятига эга бўлган нуклеин кислоталар каби моддалар ёруғлик квантини ютиши кузатилади. Рентген нурлари, γ -нурлар ва β -заррачалар таъсир этганда эса тез ҳаракатланувчи электронлар билан протоплазма компонентларининг тўқнашуви рўй беради; бу, ўз навбатида, ионизацияга олиб келади. Натижада, эҳтимол, гидроксил радикаллари типига ўхшаш қандайдир юқори реактив группачалар ҳосил бўлади. Ана шу группачалар ҳужайра протоплазма-сида турли хил қўшимча реакциялар ҳосил қилиб, уларни нобуд қилади. Модомики, нурлар бир қанча ферментли системаларни инактивлаштирар экан, каталаза эса HS группа тутувчи ферментларни ҳимоя қилар экан, улар инактивацияси нур таъсир этаётган микроорганизмлар ҳужайралари протоплазмасида водород пероксид ҳосил бўлишига боғлиқ, деб тахмин қилиш керак.

Нур энергиялари ҳосил қиладиган химиявий ўзгаришлар нурланишнинг қанча давом этишига ва тегишли нурларнинг ютилиш тезлигига пропорционалдир. Диаметри 3—10 μ ли бактерия ҳужайрасини тешиб ўтувчи ультрагунафша нурлар бактерияларни ҳамда 10 минут нурлантирилганда (тўлқин узунлиги 292 *mμ* бўлганда) моғор замбуруғларининг спораларини нобуд қилади. Муҳитга ёруғда ялтирайдиган бўёқ (эозин, эритрозин ва бошқалар) қўшилганда нурли энергиянинг таъсири ортади, бу ҳодиса ф о т о д и н а м и к э ф ф е к т деб аталади.

Микроорганизмларнинг ривожланишига ультрақисқа радио тўлқинлари ҳам катта таъсир қилади. Лекин уларнинг таъсир қилиш табиати юқорида айтилган нурларникидан мутлақо фарқ қилади. Муҳит орқали ўтаётганда улар кучли иссиқлик эффекти билан бирга юқори частотали ток ҳосил қилади. Шунинг учун нурланаётган жисмининг ҳажми ва айрим қисмлари қизийди. Масалан, стаканда сув бўлса, 2—3 секунддан кейин у қайнайди, агар унга бирор модда қўшилган бўлса, бунда қизиш қўшилган модданинг тузилишига ва унинг диэлектрик доимийсига боғлиқ бўлади.

Сув, сут ва бошқа маҳсулотларни стериллашнинг баъзи усуллари турли хил нурларнинг микроорганизмларга таъсирига асосланган.

5. БОСИМ ВА МЕХАНИК ТЕБРАНИШЛАРНИНГ ТАЪСИРИ

Микроорганизмлар босим ва механик тебранишларга жуда чидамлидир. Босимнинг ҳатто жуда юқори кутарилиши ҳам бактерияларга кам таъсир этади. Хлопин ва Таман маълумотларига кўра, кўпчилик бактериялар бир неча минг атмосфера (3000 атм) босимга (агар мазкур босимда узоқ вақт турмасанига) чидаши мумкин. Лабораторияда олиб борилган текширишлардан ташқари, табиатдан ҳам баъзи мисолларни келтириш мумкин, бу мисоллар ҳам бактерияларнинг босимга нисбатан чидамлилигини кўрсатади. Масалан, бактериялар денгизнинг 9 км чуқурлигидан ҳам топилган, бу ерда босим 900 атм га яқин.

Бактерияларнинг ҳар хил турлари механик тебранишларга турлича муносабатда бўлади. Агар механик тебранишлар кучли ва тез-тез бўлиб турса, бактерияларни нобуд қилиши мумкин, агар улар кучсиз ва кам такрорланса, бунда, ҳатто, бактерияларнинг ривожланишини тезлаштиради. Механик тебранишларни яхши сезувчи бактериялардан *Bac. megatherium* ни ва мана шундай таъсирга чидамли бўлган турлардан эса *Pseudomonas fluorescens* ни кўрсатиш мумкин. Умуман, табиий шароитда оқар сувларда яшовчи ҳаракатчан бактериялар бундай фактор таъсирига анча чидамли бўлади.

6. ВОДОРОД ИОНЛАРИ КОНЦЕНТРАЦИЯСИНИНГ ТАЪСИРИ

Муҳитдаги водород ионларининг концентрацияси ҳам микроорганизмларнинг ривожланишига катта таъсир қилади. Водород ионларининг ҳақиқий концентрациясини белгилаш учун, одатда, рН шартли белги қилиб қабул қилинган. Бу эритмадаги водород ионлари концентрациясининг мусбат ишора билан олинган манфий ўнли логарифмидир. Муҳитнинг нейтрал реакцияси $pH = 7,07$ га тенг келади. Бу сондан кичик бўлган барча қийматлар муҳитнинг кислотали эканлигини кўрсатади ва мазкур кўрсаткичнинг сон билан ифодаси қанча кичик бўлса, муҳит шунча кислотали бўлади. Бу кўрсаткичнинг 7,07 дан катта бўлган барча қийматлари муҳитнинг ишқорий эканлигини кўрсатади ва унинг сон билан ифодаси қанча катта бўлса, муҳит шунча ишқорий бўлади. Ўзида микроорганизмлар тутган муҳитнинг ҳар хил қисмларида водород ионларининг концентрацияси бир хил эмас. Масалан, бактерия ҳужайрасининг юзаси ва муҳитнинг асосий массаси ўртасида бу соҳада сезиларли фарқ бор. Бунга сабаб шуки, ҳужайра амфолитларида электр зарядлари мавжуд бўлиб, улар ҳужайра яқинида ва унинг ички қисмида электр

потенциали фарқини ҳосил қилади. Агар муҳитнинг рН ҳужайра амфолитларининг изоэлектрик нуқтасидан ортиб кетса, бунда улар манфий зарядга эга бўлади. Мана шу зарядлар потенциални пасайтиради ва водород ионларини тортиб олиб, ҳужайра яқинидаги рН ни камайтиради. Потенциаллар айирмасининг ҳар бир 50 *mV* қийматига тўғри келадиган рН силжиши бир бирликка етади.

Муҳитда электролитларнинг мавжудлиги потенциалнинг ўзгаришига сабаб бўлади ва ҳужайра юзасидаги рН нинг қийматига таъсир этади.

Уларнинг бундай таъсири шу билан белгиланадики, масалан, натрий ионлари водород ионларини қисман сиқиб чиқариши ва шу билан бирга рН нинг ўзгаришига сабаб бўлиши мумкин.

Водород ионлари концентрациясининг микроорганизмларга таъсири бевосита ва билвосита бўлиши мумкин. Биринчи ҳолда сўз рН нинг маълум бир чегарасида борадики, мазкур микроорганизмлар мана шу чегара атрофида ривожланишга мувофиқлашган бўлади. Маълумки, микроорганизмларнинг баъзи хиллари ишқорий муҳитда, бошқалари эса кислотали муҳитда яхши ривожланади. Бу микроорганизмларнинг кўпчилиги кислота ёки ишқор типдаги моддалар ажратиш билан муҳит рН ни қисман регуляция қилишга ҳам қобилиятли, лекин бу регуляциянинг масштаби унча катта эмас. Фақат айрим ҳоллардагина у катта ўлчамларга етади (уробактериялар, сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар ва баъзи моғор замбуруғлари). Озиқ муҳитининг таркиби ва олдиндан унга мосланиш бундай ҳолатда муҳим аҳамиятга эга. Масалан, *Bact. coli* пептонли гушт бульонида рН=4,5 дан то 9 гача бўлган оралиқда бир хилда яхши ривожланади, углерод ва азот манбаи сифатида сут кислотанинг аммонийли тузи бор синтетик муҳитда эса рН юқоридаги миқдорда бўлганда бактерия ўсса ҳам, бироқ бу кўрсаткич энг кучли кислотали бўлса, ўсиш даражаси жуда пасайиб кетади.

Водород ионлари кенцентрациясининг билвосита таъсири уларнинг муҳитнинг тегишли компонентларига таъсирига боғлиқ. Бу компонентлар диссоциацияси эса кўпинча рН нинг миқдорига боғлиқ. Муҳит таркибида кучсиз кислоталар бўлса, улар кислотали муҳитда кам диссоциланади, лекин нейтрал муҳитда уларнинг тузлари кучли диссоциланган бўлади. Бунинг натижасида уларнинг микроб ҳужайраси протоплазмаси ичига кириши кескин ўзгаради, шунга кўра ундаги моддалар алмашинуви тезлиги ҳам ўзгаради. Кислотали ва нейтрал маҳсулотлар ҳосил бўлиши билан борадиган бир қанча бижғишларда кислоталарнинг диссоциланиш даражаси ҳам уларнинг кейинги парчаланишига, демак, бижғишга катта таъсир қилади. Нейтрал муҳитда, агар кислоталарнинг тузлари кучли диссоциланган бўлса, нейтрал маҳсулотлар ҳосил бўлмасдан кислоталар тупланади.

Водород ионлари озиқ муҳити компонентларидан ташқари, микроорганизм ҳужайра моддаларининг компонентлари билан ҳам доим алоқада бўлиб туради. Бу ҳақда қуйидаги маълумотлардан хулоса чиқариш мумкин: кислотали реакцияда ($pH=5$) ёки ишқорий реакцияда ($pH=8$) бўлган *Bact. coli* нинг ювиб тозаланган ҳужайралари суспензиясида реакция нейтрал томонга қараб секин-аста силжийди. Бу процесс эритмада $pH=7$ га мувофиқ келадиган реакция тикланмагунча давом этаверади. Мана шунга асосланиб, ҳужайра ичида ва уни ўраб турган муҳитда водород ионларининг концентрацияси бир хил эмас ва бу фарқ фақат ташқи муҳитга кислотали реакцияни ишқорий томонга, ишқорий реакцияни эса кислотали томонга қараб узгартирувчи моддалар ажралиши ҳисобига секин-аста йўқолади.

Аминокислоталарнинг декарбоксилазалари кислотали муҳитда, дезаминазалари эса ишқорий муҳитда анча актив бўлгани учун мазкур ҳодисанинг асоси худди шу ферментларнинг активлигига боғлиқ. Аминокислоталарнинг декарбоксилланиши натижасида ишқорий хусусиятларга эга бўлган ва кислотали реакцияни ишқорий томонга силжитувчи аминлар ҳосил бўлади, аминокислоталарнинг дезаминланиши натижасида эса ишқорий реакцияни кислотали томонга узгартирувчи органик кислоталар ҳосил бўлади. Мана шу процессларда аминокислоталар сарф бўлади, улар ўз навбатида, протоплазманинг ҳолатини ўзгартиради ва ҳужайранинг ҳаёт фаолиятини йўқотади. Кўпчилик микроорганизмлар ташқи муҳитнинг ноқулай таъсирини худди мана шу усулда сезади. Фақат жуда кислотали муҳитда (баъзан кислоталилиги $pH=1$ га етади) ҳам ҳаётчанлигини йўқотмайдиган, кислотага чидамли бактериялар бундан холидир. Бактерияларнинг бундай чидамлилиги кислоталарнинг ҳужайра ичига киришига тўсқинлик қилувчи кам ўтказувчан цитоплазма пўстининг мавжудлигига боғлиқ бўлиши мумкин.

Шуни эсдан чиқармаслик керакки, муҳитдаги водород ионларининг концентрацияси микроорганизмдаги моддалар алмашинувига ҳам муҳим таъсир кўрсатади. Буни кўп бижғиш процессларининг бориши ҳақидаги маълумотлар билан исботлаш мумкин. Масалан, $pH=4$ бўлганда этил спирт ва карбонат ангидрид ҳосил бўлишига олиб келувчи спиртли бижғиш процесси кечади. $pH=7$ бўлганда эса спирт ва карбонат ангидриддан ташқари, сирка кислота ҳам ҳосил бўлади. Ацетон-бутилли бижғишда ҳам худди шундай ҳолат кузатилади. Буларнинг ҳаммаси, муҳитдаги водород ионларининг концентрацияси микроорганизмларнинг ривожланишига ҳам, уларнинг физиологик активлигига ҳам катта таъсир этувчи муҳим фактор эканлигини кўрсатиб турибди. Озиқ-овқат маҳсулотлари ва ем-хашакни консервацияда (маҳсулотларни сиркалашда, сабзавотларни тузлаш ва ем-хашакни силослашда) бу ҳодисадан кенг фойдаланилади.

Машиналар (зиравор қушиб сиркаланган сабзавотлар) тайерлаш муҳит кислотали реакциясининг тормозлаш таъсирига асосланган. Бу реакцияни ҳосил қилиш учун одатда сирка кислота ишлатилади. У кучли диссоциланувчи ва деярли зарарсиз органик кислота ҳисобланади. Сирка кислотанинг эритмадаги концентрацияси 1—2% бўлса, у чиритувчи бактерияларнинг ривожланишини тўхтатади, агар бирмунча юқори дозада (5—6%) бўлса, ана шу бактерияларни тез нобуд қилади. Фақат бактерия споралари мазкур концентрацияга узоқ вақт чидайди. Моғорлар ҳам юқори дозадаги сирка кислотага жуда чидамли бўлади. Уларнинг баъзилари эритмада 10% сирка кислота бўлганда ҳам ривожлана беради. Чунки уларнинг ривожланиши одатда сирка кислотадан углерод манбаи сифатида фойдаланиш билан боғлиқ, шунинг учун муҳитнинг кислоталилиги тезда пасайиб кетади ва секин-аста чиритувчи бактерияларнинг ривожланиши учун имконият туғилади. Бундан қутулиш учун, одатда таркибида 5—6% сирка бўлган сиркаланган маҳсулотларни берк идишда сақлаш зарур. Бунда кислород бўлмаганидан моғор замбуруғлари ҳамда турушсимон организмлар (*Oidium lactis*) яшай олмайди ва маҳсулот узоқ сақланади.

Мева ва сабзавотларни тузлаш йўли билан консервалаш муҳит кислотали реакциясининг тормозлаш таъсирига асосланган. Бу ҳолда сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар туфайли содир бўладиган бижғиш процессида тупланиб борувчи сут кислота дастлабки консерваловчи ҳисобланади (қуйига қаранг).

Шуни эслатиб ўтиш зарурки, муҳит кислоталилигининг пасайишига микроорганизмлар бир хилда чидай олмайди. Масалан, $pH=4,7$ га яқин бўлганда кўпчилик чиритувчи бактериялар ривожланишдан тўхтади. Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар учун минимум $pH=4,0$ га яқин, кўпчилик моғор замбуруғлари эса ҳатто pH бирмунча паст бўлганда ҳам ёмон ўсмайди.

7. ОКСИДЛАНИШ-ҚАЙТАРИЛИШ ПОТЕНЦИАЛИ ВА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Муҳитдаги оксидланиш-қайтарилш шароити ҳам микроорганизмларнинг ривожланишига ва физиологик активлигига катта таъсир кўрсатади. Ҳозирги вақтда мазкур шароитни миқдор жиҳатдан баҳолаш учун шартли кўрсаткич қилиб gH_2 дан фойдаланилади. Мана шу кўрсаткич атмосфера таркибида бўлган эритмадаги молекуляр водород босимининг тескари ишора билан олинган манфий логарифмидир. Масалан, молекуляр водород (H_2) нинг босими бир атмосферага, яъни бошқача қилиб айтганда, 10^{-25} атм га тенг бўлган эритмада gH_2 нолга тенг бўлади. Водороднинг босими 10^{25} атм бўлган эритмада эса $gH_2=25$ га тенг. gH_2 эритмадаги молекуляр водород концентрациясининг манфий логарифми бўлганлиги учун, унинг сон ифодаси қан-

чалик кам бўлса, муҳитдаги водород концентрацияси шунча ошади ва ундаги қайтариш шароити шунча кучли ифодаланади. Оксидланиш-қайтарилиш потенциаллини бошқариб, фақат айрим группа микроорганизмларнинг ривожланишини тезлатиш ёки чегаралаб қўйишдан ташқари, уларнинг физиологик активлигини ва, ҳатто, улар томонидан ҳосил қилинадиган ўзгаришларнинг характерини ҳам кенг қўламда ўзгартириш мумкин.

Ташқи муҳитнинг мана шу факторига муносабатига қараб, барча микроорганизмлар учта асосий группага: 1) катта оксидланиш потенциаллида ривожланувчи аэроб микроорганизмлар, 2) кичик оксидланиш потенциаллида ривожланувчи анаэроб микроорганизмлар ва 3) ҳам катта, ҳам кичик потенциалли муҳитда ривожланувчи факультатив анаэроб микроорганизмларга бўлинади. Аэроб микроорганизмлар ўз ҳужайраларида нафас олиш ферментларининг бутун бир системасини тутуди ва оксидланиш процесслари давомида водород акцепторлари сифатида молекуляр кислороддан фойдаланади. Анаэроб микроорганизмлар эса ўз ҳужайраларида геминли ферментлар тутмайди ва шунинг учун водород акцептори сифатида молекуляр кислороддан фойдалана олмайди. Микроорганизмларнинг нафас олишига асосланган оксидланиш процесслари пиридин ва флавин дегидрогеназалар иштирокида амалга ошади. Улар водород акцептори сифатида тўйинмаган боғли органик бирикмалар молекулаларидан фойдаланади. Агар молекуляр кислород муҳитда кўпроқ учраса, у ана шу группа микроорганизмларнинг баъзи вакиллари учун жуда заҳарлидир. Молекуляр кислороднинг бундай таъсири бундан 100 йил муқаддам Пастер томонидан кашф этилган бўлса ҳам, лекин узоқ вақтгача тўлиқ изоҳлаб берилмади. Фақат кейинчалик, анаэроб микроорганизмлар муҳитда водород пероксид бор-йўқлигига жуда таъсирчан эканлигини аниқлашга муваффақ бўлинди.

Водород пероксиднинг 0,0003—0,0004% га тенг концентрацияси анаэроб микроорганизмларни ўсишдан тўхтатади, лекин унинг концентрацияси 0,15% дан ошганда аэроб микроорганизмларга таъсир этмайди. Бундан ташқари, аэроб микроорганизмлар ҳужайраси протоплазмасида махсус каталаза ферменти мавжуд бўлиб, у водород пероксидни бузади, анаэроб микроорганизмларда эса фермент бўлмайди. Бу бирикма анаэроб бактериялар ҳужайраларида флавинли ферментлар активлаштирган водороднинг молекуляр кислород билан (юқори парциал босимда) ўзаро таъсири натижасида доимо ҳосил бўлиб турганидан, табиийки, водород пероксиддан таъсирланувчи ва ўз ҳужайраларида каталазалар тутмайдиган мана шу микроорганизмлар уша бирикмадан заҳарланади.

Оксидланиш-қайтарилиш потенциаллининг облигат анаэроб микроорганизмлар ривожлана оладиган юқори чегараси $r_{H_2} = 12$

га, факультатив анаэроб микроорганизмлар ривожлана оладиган чегараси эса $\text{rH}_2=20$ га яқин бўлади. Қуйи чегараси эса ҳар иккала типдаги микроорганизмлар учун $\text{rH}_2=0$ га яқин бўлади. Муҳит рН нинг нейтрал нуқтадан кислотали ёки ишқорий томонга силжиши оксидланиш потенциалининг анаэроб микроорганизмлар ривожлана оладиган чегарасини ҳам ўзгартириб юборади. Аэроб микроорганизмлар анаэроб микроорганизмлардан фарқ қилиб, муҳитдаги молекуляр кислороднинг ҳар хил концентрациясида ривожлана олиши мумкин, бу концентрация мана шу газнинг энг қуйи чегарасидан бир атмосферадан ҳам юқори булган парциал босимигача ўзгариб туради.

Оксидловчи индикаторлар ёрдамида аэроб микроорганизмлар учун оптимал оксидланиш-қайтарилиш потенциалини аниқлаш, бу микроорганизмлар жуда хилма-хил rH_2 да ривожлана олиши мумкинлигини кўрсатадики, И. Работнова (1957) тажрибаларидан аниқланишича, азотсиз муҳитда $\text{rH}_2=29,6$ бўлганда, худди шу муҳитга гидросульфит ($0,033\% \text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$) қўшилганда ва $\text{rH}_2=23,9$ бўлганда ҳамда аскорбин кислота ($0,1\%$) қўшилганда $\text{rH}_2=20,2$ бўлганда азотобактернинг ҳужайралари максимум миқдорда кўпайган.

Бошқа аэроб микроорганизмлар билан олиб борилган тажрибалардан ҳам худди шундай натижалар олинган. *Vac. subtilis* учун rH_2 нинг ўзгариш чегараси $10-20$ га, актиноциетлар учун $20-28$ га, турушлар учун эса $10-30$ га тўғри келади ва ҳоказо. Аэроб микроорганизмлар ривожланганда муҳитдаги оксидланиш потенциаллари доим жуда пасайиб кетади, чунки улар эриган кислородни ютади ва унда қайтарилиш хусусиятига эга бўлган маҳсулотларни тўплайди.

Адабиётда мавжуд маълумотларга кўра, муҳитнинг потенциали микроб ҳужайраси ичидаги потенциалга кам таъсир этади. Эҳтимол, ҳужайрада уни оксидланиш-қайтарилиш потенциалнинг кескин ўзгаришидан ҳимоя қилувчи қандайдир буферлар мавжуд бўлади. Агар қандайдир оксидловчи моддалар ҳужайра ичига кирса, уларнинг оксидловчи таъсирига ҳужайра ичи муҳити учун типик бўлган чегарада rH_2 ни белгилувчи тегишли буфер механизмлар қарши таъсир кўрсатади. Шунинг учун оксидловчилар миқдори фақат ҳужайра ичи буфер системаси ҳажмидан ошиб кетган вақтдагина уларнинг нобуд қилувчи таъсири кузатилади.

8. ЗАҲАРЛИ МОДДАЛАРНИНГ ТАЪСИРИ

Кўпчилик химиявий бирикмаларнинг заҳарли таъсири амалий ва назарий жиҳатдан катта аҳамиятга эга бўлади. Анорган бирикмалардан турли хил оғир металлларнинг тузлари, хусусан, симобнинг тузлари (сулема), кумушнинг тузлари (кумуш нитрат), қурғошиннинг тузлари ва ҳоказолар кучли таъсир кўр-

сатади. Бу тузлар концентрацияси 0,1—0,2% (1 : 1000 ва 1 : 500) бўлганда бактерияларнинг вегетатив ҳужайралари бир неча минут ичида нобуд бўлади. Тузлар концентрацияси 0,01% (1:10 000) ва, ҳатто, ундан паст бўлганда ҳам баъзан бактериялар тез нобуд булиши кузатилади. Бундай заҳарларга бактериялар спораси бирмунча чидамли бўлади. Улар бирмунча юқори концентрацияга анча вақт бардош бера олади. Бу чидамлиликка споралар ташқи пустининг тузларни кам ўтказиши сабаб бўлиб, шу тузларнинг заҳарли таъсири протоплазманинг физиологик ҳолатига таъсири билан боғлиқлигини кўрсатади. Одатда оғир металлларнинг тузлари протоплазманинг оқсил моддаларини ивитади ва улар билан биргаликда сувда эримайдиган альбуминатлар ҳосил қилади. Бунинг натижасида протоплазманинг тузилиши бузилади ва ҳаёт фаолияти нормал ҳолда бормайди. Хлорли оҳак (1 : 1000), хлор (1 : 1000 000), водород пероксид, озон, перманганат, перхлорат ва бошқалар микроорганизмларнинг ривожланишига тахминан худди юқоридагидек, айрим ҳолларда эса ундан ҳам қаттиқ таъсир қилади. Улар заҳарли таъсирининг табиати, ҳужайра протоплазмасидаги нобуд қилувчи оксидланиш процессларига боғлиқ бўлса керак. Улардан фарқ қилиб, сульфит ангидрид ва сульфит кислота тузлари ҳужайрадаги оксидланиш процессларига кўрсатадиган таъсиридан ташқари, гидролитик ферментларнинг альдегид группасини боғлаши ва ферментларнинг актив ишини бузиши мумкин.

Протоплазмага таъсир этиш табиати бошқача бўлса ҳам, водород сульфид, углерод (II)-оксид, цианли ва роданидли бирикмаларнинг заҳарлилиги анча кучлидир. Бу моддалар оксидловчи ферментлар (темир ва рух) таркибига кирувчи оғир металлларни осон боғлайди ва шу билан бирга уларни ишдан чиқаради. Агар нафас олиш ферментлари инактивланган бўлса, нормал нафас олиш мумкин бўлмай қолади, бунинг натижасида ҳужайранинг ҳаёт фаолияти ҳам тўхтайдди. Углерод (II)-оксид икки валентли темирни боғлайди ва оксидланувчи катализининг биринчи этапини, цианли тузлар эса уч валентли темирни боғлайди ва оксидланувчи катализининг бошқа этапини заҳарлайди. Уларнинг заҳарли таъсири 0,01 дан 0,001 моль гача концентрацияда намоён бўлади.

Кўп органик бирикмалар ҳам бактериялар учун жуда заҳарлидир. Буларга, биринчи навбатда, ёғлар ва ароматик бирикмалар қаторининг спиртларини киритиш мумкин. Этил, пропил, бутил ва амил спиртлар ва уларнинг изомерлари бир-биридан заҳарлидир. Спиртларнинг заҳарли таъсирининг табиати уларнинг сиртқи активлигига ва ҳужайра протоплазмаси ичига осонгина кириш хусусиятига боғлиқ. Спиртлар сиртқи активликка эга бўлганлиги сабабли протоплазманинг мицеляр юзасида танланиб адсорбиланади ва шу билан бирга протоплазманинг нормал

ишини бузади; хусусан, улар нафас олиш ва азот тўплаш процессларининг нормал боришини издан чиқаради, чунки бу процесслар протоплазманинг структура юзаси билан чамбарчас боғлиқ бўлади.

Карбол кислота номи билан маълум булган ароматик спирт-фенол ҳам бактериологик амалиётда кенг миқёсда ишлатилади. Бактерияларнинг вегетатив ҳужайралари фенолнинг 3—5% ли эритмасида жуда тез нобуд бўлади, споралари (*Vac. anthracis*) эса 5% ли концентрациясига икки ҳафтагача чидай олади. Крезол ҳам шундай заҳарлидир. Крезолнинг совунлар билан аралашмаси (лизол) дан одатда юзаки дезинфекция қилиш учун фойдаланилади. Формальдегид ҳам жуда заҳарли, бунинг таъсири шунга боғлиқки, у аминокислота ва пептидларнинг амин группалари билан узаро таъсирлашади ва ҳужайранинг физиологик фаолиятини бузиб, уларни боғлайди.

Бактериялар ҳаёт фаолиятининг маҳсуллари ҳам анча заҳарлидир. Ҳаммага маълумки, сут кислотанинг кўпайиб кетиши туфайли сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар секин-аста нобуд бўлади. Бу кислотани мазкур бактерияларнинг ўзи ҳаёт фаолияти давомида ишлаб чиқаради. Ем-хашакни силослаш ёки сабзавотларни тузлаш вақтида сут кислота ҳосил қилувчи формаларнинг алмашинуви ана шу билан изоҳланади. Бижғишнинг бошқа маҳсулотлари: мой кислота, бутил спирт, ацетон, этил спирт ва бошқалар ҳам микроорганизмларга худди шундай таъсир кўрсатади.

Бир қанча бирикмаларнинг микроорганизмлар ривожланишини тормозловчи таъсиридан озиқ-овқат саноатида фойдаланилади, яъни улар озиқ-овқат маҳсулотларига қўшилади. Мана шу моддалар (антисептиклар) дан рационал фойдаланиш мақсадида уларни бактериялар учун заҳарли, одам учун эса заҳарсиз қилиб танлаб олиш керак. Бироқ бундай антисептиклар ҳозирчалик йўқ. Буларнинг ҳаммаси одам учун ҳам маълум даражада заҳарли, бу эса улардан амалда фойдаланишни бирмунча чеклаб қўяди. Шунинг учун фақат оз миқдордаги антисептиклар консервантлар сифатида ишлатилади. Резавор-мева сувларини, янги мева ва резавор-меваларни консервалаш учун, масалан, сульфит кислота ва унинг тузларидан фойдаланилади. Булар одам учун ҳам анча заҳарли ҳисобланади, лекин уларнинг бир афзаллиги бор, яъни маҳсулотларни одатдагича қайнатиб ёки сульфит кислотани водород пероксид билан сульфат кислотагача оксидлаб, улардан осонгина халос бўлиш мумкин, ҳосил бўлган сульфат кислота эса кейинчалик бўр билан ҳам нейтралланиши мумкин. Бу соҳада водород пероксиддан фойдаланиш яна ҳам қулай бўлар эди, у микрофлорага таъсир қилгач, ўз-ўзидан бузилади, лекин унинг кам чидамлилиги консервалашда кенг фойдаланишга имкон бермайди. А. Войткевич ва Р. Давидов маълумотларига кўра, ундан фақат сутчилик

хўжаликларида сутнинг сақлаш ва ташишга чидамлилигини ошириш учун бир оз фойдаланилади.

Гўшт ва балиқларни дудлаш ҳам антисептикларнинг бактерияларга нобуд қиладиган таъсирига асосланган. Дудланаётган вақтда маҳсулотларга учувчан бирикмалар: хусусан, таркибида формальдегид, феноллар, смолалар ва бошқалар тутувчи дуд сингдирилади. Совуқ дудланганда дуднинг фақат антисептик хусусиятларидан фойдаланилади, иссиқ дудланганда эса юқоридагига қўшимча қилиб, маҳсулотлар баъзан 100° дан ҳам ортиқ температурада термик қайта ишланади. Маҳсулотлар (гўшт ва балиқлар) аввал тузлангандан кейингина дудланади, бунда туз ҳам маҳсулотларнинг чидамлилигини оширишга ёрдам беради, айниқса дуд маҳсулотлар ичига жуда қийинлик билан киради. Дудланган маҳсулотларда ҳаётчан бактериялар (*Proteus vulgaris* ва бошқалар) нинг топилиши худди шу билан тушунтирилади.

Озиқ-овқат маҳсулотлари юзасида турли микроорганизмлар тез ривожланиши туфайли улар бузилибгина қолмай, балки микроблар ишлаб чиққан турли хил токсинлар (заҳарлар) тупланиши мумкин. Ана шундай маҳсулотлардан одам заҳарланади. Заҳарланишлар ичида энг хавфлиси *Bac. botulinus* нинг ривожланиши билан боғлиқ бўлган ботулизм ҳисобланади. *Bac. botulinus* ҳаракатчан калта таёқча (0,8×2,5 μ) бўлиб, озиқ муҳити танламайди, лекин батамом анаэроб шароитда оқсил субстратида яхши ривожланади. У ҳаёт фаолияти процессида мой кислота, карбонат ангидрид, водород сульфид ҳосил қилади. Бундан ташқари, у алоҳида токсин ишлаб чиқаради ва уни ташқи муҳитга ажратади. *Bac. botulinus* оддий сапрофит бўлса-да, инфекция ҳосил қилмайди, лекин у ажратиб чиқарган токсин жуда катта таъсир этувчи кучга эга. Бу заҳар бир миллиметрнинг миллиондан бир бўлаги ҳам лаборатория ҳайвонларини ўлдиради. Одам учун мазкур заҳарнинг бирмунча юқори дозалари хавфли ҳисобланади ва улар ҳам граммнинг юз мингдан бир улуши билан ўлчанса керак.

Bac. botulinus дан ташқари, *Colithyphus* группасидаги бактериялар организмлар сабабли ҳам овқатдан заҳарланиш мумкин. Булар патоген формалар бўлиб, бундан ташқари, алоҳида токсинлар ишлаб чиқаради. Улар одам организмни заҳарлайди ва қусиш, ич кетиш ҳамда бошқа касаллик аломатларини ҳосил қилиб, ичакларга қаттиқ таъсир этади. Кўпгина микроорганизмлар муҳитга ажратиб чиқарадиган *антибиотиклар* (пенициллин, стрептомицин ва бошқалар) ҳам микроорганизмларга катта таъсир кўрсатади. Пенициллинни 1925 йилда Флеминг Петри қосчасидаги стафилококклар культурасининг ўсишини кузатаётганда топган. Мазкур культура четки инфекция-яшил моғор билан касалланган бўлиб, бу моғор идишдаги стафилококкларнинг ўсишига ҳар хил йўл билан тўсқинлик қилар эди.

Бу моғор колонияси яқинида стафилококklar мутлақо ривожланмаган. Петри косачасини кузатаётганда моғор агарли муҳитга ажратиб чиқарадиган қандайдир модда стафилококklarнинг усишига халақит бераётганлигини кузатиш мумкин эди. Бу моддани узоқ вақтгача соф ҳолда ажратиб олиш мумкин бўлмади. Фақат 1940 йилга келиб, у эфирли эритмадан соданинг сувли эритмасига осон утиши ва ундан алоҳида вакуум аппаратларда -40° да қуритиш йўли билан қуруқ препарат олиниши аниқланди. Пенициллиннинг концентрацияси жуда паст (1:2 000 000) бўлса ҳам, у стрептококklarнинг, стафилококklarнинг, пневмококklarнинг, гонококklarнинг ва газ гангренаши бактерияларининг ривожланишини тўхтатади. Ҳатто энг чидамли стафилококklar мазкур модда миллион марта суюлтирилганда ҳам ривожланишдан тўхтайдди. Бироқ пеницилдиндан таъсирланувчи бактериялар билан бирга мазкур модда ҳеч қандай таъсир қилмайдиган формалар топилган. Масалан, дизентерия ва қорин тифи таёқчалари ва бошқа кўп грамманфий бактериялар ана шундай бактерияларга киради.

Деярли пенициллин билан бир вақтда муҳитга *Bac. brevis* томонидан ажратиб чиқариладиган иккинчи антибиотик модда ҳам топилган. Бу модда тиротрицин деб аталди. Бироқ анча муфассал текширишлар мазкур маҳсулот энг камида иккита компонентдан: грамицидин ва тиротрициндан иборат эканлигини кўрсатди. Иккала компонент ҳам кристалл полипептидлар (уларнинг умумий формуласи $C_{74}H_{105}O_{13}N_{15}$) бўлиб, танлаб таъсир этиш хусусиятига эга. Булар одам ёки ҳайвонларнинг тирик ҳужайраларига сезиларли таъсир этмайди, лекин жуда кам дозада бўлса ҳам, йиринг ҳосил қилувчи стрептококк ва пневмококklarни нобуд қилади. Тиротрициннинг бу хусусияти, ундан медицинада яраларни даволаш учун кенг фойдаланиш имконини беради. 1942 йилда Г. Ф. Гаузе ва М. Г. Бражникова культурасида грамицидин С (совет грамицидини) деб аталган антибиотик модда тўпловчи тупроқ бактериясини ажратиб олишга муваффақ бўлди. Бу модданинг бактерицидлик хусусиятлари ҳам анча юқори бўлади. Унинг 1 миллиметрдаги концентрацияси 0,01 мг бўлса, йиринг ҳосил қилувчи стафилококklarни, стрептококklarни ва пневмококklarни нобуд қилади. Бу модданинг химиявий тузилиши анча оддий бўлиб, гидролиз қилинганда 5 та аминокислота: 1-орнитин, 1-пролин, 1-валин, 1-лейцин ва *d*-фенилаланин ҳосил бўлади.

Тахминан худди шу вақтда *Actinomonas antibioticus* культурасидан актиномицин ажратиб олинган. Бу модда жуда мураккаб эканлиги маълум бўлди. Унинг химиявий таркиби қуйидаги умумий формула $C_{41}H_{58}O_{11}N_8$ билан ифодаланиши мумкин. Бунинг кегидан актиномицетин, микромоноспорин ва, ниҳоят, стрептомицинлар

(*Actinomyces griseus* культурасидан) ажратиб олинди. Кейинги иккита антибиотик жуда катта қизиқиш туғдиради, чулки улар фақат граммусбат эмас, балки грамманфий бактерияларга ҳам тамомила бактерицидлик билан таъсир этади. Стрептомицин айниқса кучли антибиотик ҳисобланади. У ҳайвон ва одамларга кам таъсир этади, лекин жуда кўп бактерияларнинг, шу жумладан *Mycobacterium tuberculosis* нинг ҳам ривожланишини кескин сусайтиради. Шу нарса қизиқки, *Actinom. griseus* анча оддий озиқ муҳитида уса олишига қарамасдан, гўшт экстракти тутувчи мураккаб муҳитдагина стрептомицин ҳосил қилади. Бу шунни кўрсатадики, стрептомицин ҳосил бўлиши учун мураккаб органик субстрат талаб қилинади. Ҳозирги вақтгача турли номда тавсифланган жуда кўп (уч мингдан ортиқ) ҳар хил антибиотик моддалар ажратиб олинганлиги ва ўрганилганлигини батафсил тўхтамасдан, айтиб ўтиш мумкин. Улар фақат турли хил микроорганизмлар томонидан ҳосил қилиниши билан эмас, балки бошқа микроорганизмларга танлаб таъсир этиши билан ҳам бир-биридан фарқ қилади. Уларнинг таъсир этиш механизми шунга асосланганки, баъзилари бактерия ҳужайраларининг бўлиниш процессларини бузади, бошқалари микроб ҳужайралари метаболизми процессларини ўзгартиради, витаминлардан фойдаланишга тўсқинлик қилади, айрим ферментлар билан рақобатлашади, нафас олиш процессларини бузади, пероксидлар ҳосил бўлишига, ҳужайралар лизиси (эриб кетиши)га ёрдам беради, сиртнинг кенгайишига қарши таъсир кўрсатади ва ҳоказо. Уларнинг таъсир этиш механизми ҳозирчалик мукамал ёритилган эмас, шунинг учун ҳам бу масалани узил-кесил ҳал этиш қийин, айниқса, антибиотикларнинг таъсир этиш доираси биологик объектлар билан боғланган. Шунга кўра, бактериялар антибиотиклар таъсирига учраганда буларда мазкур антибиотикларга чидамли қилувчи механизм пайдо бўлиши ҳам мумкин.

9. ОЗИҚ-ОВҚАТ МАҲСУЛОТЛАРИНИ САҚЛАШДА БИОХИМИЯВИЙ ПРОЦЕССЛАРНИНГ АҲАМИЯТИ

Озиқ-овқат маҳсулотлари ва ем-хашакларнинг ҳаммасида микроорганизмлар учун яхши озиқ бўла оладиган турли хил органик моддалар бўлади. Шунинг учун ҳам улар турли хил бактерия ва замбуруғларнинг таъсирига учрайди, бу эса мазкур маҳсулотларнинг бузилишига олиб келади. Маҳсулотлар узоқ вақт сақланганда уларнинг бузилишига ферментатив характердаги биохимиявий процесслар тегишли таъсир кўрсатиши мумкин бўлса ҳам (агар маҳсулотларни дастлабки ишлашда уларнинг ферментатив комплекси бузилмаса), бундай бузилишда микроорганизмлар асосий роль ўйнайди. Шунга кўра, бир қанча қишлоқ хўжалиги маҳсулотларини яхши сақлаш асосан

уларда борадиган турли хил биохимиявий процессларни бошқариш (регуляция қилиш)га боғлиқ. Ҳар хил маҳсулотларни сақлашда ана шу регуляция турлича амалга ошади. Масалан, янги мева ва сабзавотлар микроорганизмлар юқишига қарши табиий иммунитетга эга ва уларнинг ўзи турли хил бактерия ҳамда замбуруғларнинг зарарли таъсирига қарши тура олади. Улар тез нафас олади, намлик буғлатиб туради ва кўпинча этилади. Мана шундай маҳсулотларни сақлашда фақат уларнинг ҳаётчанлигини нисбатан паст, яъни органик моддалар тез сарф бўлмайдиган даражада сақлаб туриш талаб этилади. Шунинг учун биноми тоза тутиш, унинг температураси ва намлигини бир хилда сақлаш ва зарарланган мева ёки сабзавотларни олиб ташлаш керак, чунки инфекция кўпинча механик шикастланиш натижасида ҳосил бўлган ўлик ҳужайралар мавжуд бўлган жойдан бошланади. Мева ва сабзавотлардаги биохимиявий процесслар энергиясини камайтириш ёки уларда микроорганизмларнинг ривожланиш тезлигини пасайтириш зарурияти туғилганда, одатда етакчи фактор сифатида температурадан фойдаланилади. Шу мақсадда температура 4—5° гача пасайтирилади ва узоқ муддатгача шу даражада сақланади.

ИККИНЧИ ҚИСМ
МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ХУСУСИЙ
ФИЗИОЛОГИЯСИ

Биринчи бўлим

**МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ТАРКИБИДА АЗОТ
БЎЛМАГАН ОРГАНИК МОДДАЛАРНИ ЎЗГАРТИРИШИ**

VIII б о б

БИЖҒИШ ПРОЦЕССЛАРИ

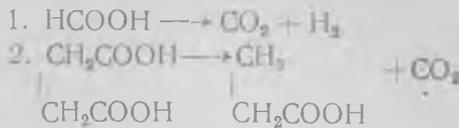
**1. ҲАР ХИЛ БИЖҒИШ ПРОЦЕССЛАРИДА ҲОСИЛ БУЛАДИГАН
УМУМИЙ ОРАЛИҚ МАҲСУЛОТЛАР**

Микробларнинг ҳаёт фаолияти асосида кечадиган барча биохимиявий процессларни, уларнинг мураккаблашиб боришига қараб, тартиб билан ўрганиш мақсадга мувофиқдир. Бироқ уларни физиологик классификациялашда қайси процессни: энергия алмашинувини асос қилиб олиш керакми ёки озиқланиш усулини асос қилиб олиш керакми, деган савол туғилиши муносабати билан, катта қийинчиликлар туғилади. Иккала ҳолда ҳам процессларнинг аста-секин мураккаблашиб боришини кўрсатувчи маълум бир схема белгилаб олиш мумкин, бироқ бундай схема одатда шартли бўлади. Протоплазманинг таркибий қисмлари синтезини амалга оширадиган ва уни актив ҳолда сақлаб турадиган энергетик процесслар микроорганизмлар ҳаётида энг муҳим аҳамиятга эга бўлганлигидан, уларни физиологик классификациялашда ана шу процессларга асосланиш тўғридир. Қуйидаги анаэроб бижғиш процесслари кўпинча аэроб оксидланиш процессларига нисбатан бирмунча содда тарзда амалга ошганидан, гапни ана шу процесслардан бошлаш маъқул.

Органик кислоталарнинг анаэроб йўл билан парчаланиб, карбонат ангидрид ҳосил қилишини бижғишнинг энг оддий типи, деб эътироф этиш керак. Масалан, чуқоли кислотанинг *Bact. formicum*, шунингдек қаҳрабо ва олма кислоталарнинг *Bact. gracile* таъсирида парчаланиши ана шундай бижғиш турига кирди-

Чумоли кислота билан каҳрабо кислота юқоридаги бактериялар таъсирида қуйидаги охири маҳсулотларга парчаланеди:

Кислота эритма



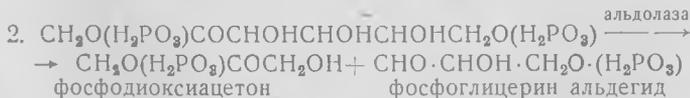
Карбоксил водородининг актив ҳолга келиши ва унинг асос радикалига ўтиши бижғишнинг иккинчи хилига сабаб бўлади. Шунинг учун бижғишнинг худди шу хилини энг оддий бижғишлар жумласига киритиш мумкин, органик моддаларнинг анаэроб йўл билан парчаланишидек бирмунча мураккаб процесслар ана шу оддий бижғиш процессларидан секин-аста келиб чиққан. Уларнинг тараққиёти, чамаси, ҳар хил йўл билан борган ва, пировард натижада, углеводларнинг анаэроб йўл билан парчаланишига олиб келганки, ҳозир мавжуд микроблар шу процессни жуда кенг қўламда амалга оширади.

Бактерияларда глицерин кислотани сирка кислота билан чумоли кислотага парчалай олиш хусусиятининг ҳосил бўлиши процессининг мураккаблашувидаги биринчи босқич ҳисобланиши мумкин.

Процессининг мураккаблашувидаги иккинчи босқич, олти углеродли гексоза занжирини икки молекула триозага парчалай олиш хусусиятининг юзага чиқиши билан боғлиқ бўлса керак. Парчаланишнинг бу хили процессда энди бир қанча ферментлар иштирок этишини талаб этади. Бу ферментларнинг таъсири натижасида гексоза икки молекула пироузум кислотага ажралади. Бундай парчаланишнинг кейинги процесслари ҳар хил типдаги бижғишда амалда бир хил боради, уларни қуйидаги умумий схема билан ифодалаш мумкин. Аввал гексоза молекуласига аденозинтрифосфат кислотанинг фосфат кислота қолдиғи бирикади, натижада гексозомонофосфат ҳосил бўлади. Гексозомонофосфат кейин аденозинтрифосфат кислотанинг яна битта молекуласи билан узаро таъсир қилади ва қуйидаги тенгламага мувофиқ гексозодифосфатга айланади:



Фосфоферазалар деб аталадиган ферментлар бу реакцияда катализатор сифатида иштирок этади. Олти углеродли гексоза занжири фосфат кислотанинг иккита қолдиғини бириктириб олгандан кейин бирмунча беқарор бўлиб қолади ва альдолаза ёки зимогексоза ферменти уни қуйидаги тенгламага мувофиқ икки қисмга бўлади:

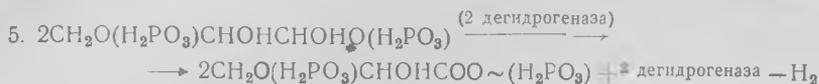


Альдолаза таъсирининг моҳияти водородни туртинчи углерод атомидан учинчи углерод атомига ўтказишдан иборат эканлиги шу тенгламадан курииб турибди. Бундай парчаланишда глицерин альдегид билан диоксиацетоннинг фосфорли эфирлари ҳосил бўлади. Аммо бижғиш яна давом этганда фақат фосфоглицерин кислота ҳосил бўлганлигидан (бу кислота фақат фосфоглицерин альдегиддан ҳосил бўла олади), тегишли бижғиш процессларига сабаб бўладиган микроорганизмларда фосфодиоксиацетонни фосфоглицерин

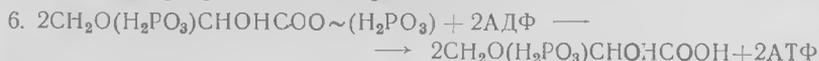
альдегидга айлантирадиган фермент борлигини исботлаш мумкин бўлди. Бу фермент оксоизомераза деб аталади. Унинг функциясини қуйидаги тенглама билан ифодалаш мумкин:



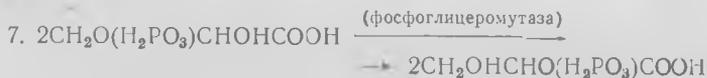
Бу реакция натижасида гексозадан икки молекула фосфоглицерин альдегид ҳосил бўлади, булар кейин, фосфат кислотани бириктириб олгандан сунг, дегидрогеназа (козимаза) ферменти иштирокида оксидланиш-қайтарилиш реакциясига киришади. Бунда қуйидаги тенгламага мувофиқ икки молекула дифосфоглицерин кислота ҳосил бўлади:



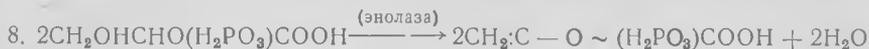
Шу хилда оксидланишда ҳосил бўладиган макроэргик фосфат боғлари кейин аденозиндифосфат кислотага ўтади:



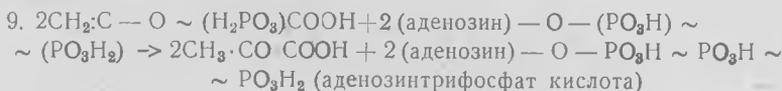
Фосфоглицерин кислота эса кейин фосфоглицеро мутаза ферменти таъсирида изомерланади. Бунда учинчи углерод атомидан қолган фосфат кислота қолдиғи қуйидаги тенгламага мувофиқ, иккинчи углерод атомига ўтади:



Шундан кейин энолаза ферменти таъсирида 2- фосфоглицерин кислота энол фосфо пирозум кислотага айланади:



Бу стадияда яна фосфат кислота қолдиғи ажралиб чиқиб, аденозиндифосфат кислотага ўтади ва, бунда, қуйидаги тенгламага мувофиқ, аденозинтрифосфат кислота ҳосил бўлади:



Кейинги реакцияларда аденозинтрифосфат кислотадан фосфат кислота яна гексозага ўтади ва қайтадан гексозодифосфат ҳосил бўлиши мумкин.

Юқорида тасвир этилган реакциялар цикли натижасида гексоза молекуласи парчаланиб, икки молекула пирозум кислота ҳосил бўлади, икки жуфт водород атоми эса пиридин дегидрогеназа билан бирикади. Бижғиш яна давом этар экан, бу икки атом водород бирор акцепторга бирикади ва бижғишда ҳосил бўладиган охириги маҳсулотлар таркибига киради ёки муҳитда етарли миқдорда водород акцепторлари бўлмаса, молекуляр ҳолда

ажралиб чиқади. Бижғишнинг барча типларида пирозум кислота худди шу схемага мувофиқ ҳосил бўлади. Бу кислотанинг кейинги ўзгаришларигина қушимча фермент тўпламига боғлиқ бўлиб, ҳар хил йул билан боради. Баъзи ҳолларда пирозум кислота тўғридан-тўғри водород акцептори сифатида сарф бўлса (сут кислотали ачиш), бошқа ҳолларда аввал сирка альдегид билан карбонат ангидридга парчалангандан кейин сарф бўлади (спиртли, мой кислотали ва бошқа бижғиш хиллари).

2. СУТ КИСЛОТАЛИ ТИПИК (ГОМОФЕРМЕНТАТИВ) АЧИШ

Углеводлар бижғишининг анча оддий хилларидан бири қадимдан маълум бўлган сут кислотали типик ёки гомоферментатив ачишдир, деб ҳисоблаш керак. Афтидан, одам чорвачилик билан шуғуллана бошлагандан кейин дастлабки вақтлардаёқ сутнинг ачиши ҳодисасини билган-у, лекин бу процесснинг сабабларини била олмаган. Фақат ўтган асрнинг 60-йилларида Луи Пастер қатиқдан алоҳида микроб топди, бу микроб спиртли бижғишга сабаб бўладиган микробдан шаклан фарқ қилар эди. Уша бактериянинг соф культураси йигирма йилдан кейин-



89- расм. *Streptococcus lactis*:
чанда — стрептококк формаси (800 марта), *унгда* — таёқча формаси (1000 марта катталаштириб курсатилган)

гина ажратиб олинди ва *Streptococcus lactis* деб аталди. Ҳозирги вақтда, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг бир неча авлодга кирадиган кўп вакиллари тавсифланган.

1. *Streptococcus авлоди*. Булар спора ҳосил қилмайдиган майда бактериялар бўлиб, шимолий кенгликларда сутнинг табиий равишда ачиб қолишига сабаб бўлади. Улар ёш культураларда типик стрептококк шаклида бўлади ва Петри косачасидаги агарли муҳитда ўстирилганда четлари силлиқ, нуқтасимон колониялар ҳосил қилади, 30—35° температурада энг яхши ри-

вожланади. Бу бактериялар глюкоза, галактоза, лактоза ва мальтозани осонгина бижғитиб, фақат сут кислота ҳосил қилади. *Streptococcus lactis* бу авлоднинг типик вакилидир (89-расм). Бу бактерияларнинг актив группачалари оптимал температурада сутни 10—12 соатдан кейин, кам актив группачалари эса бир кеча-кундуздан кейин ивитади; казеин билан желатинани улар кам гидролизлайди. Муҳитда 0,8—1% га яқин сут кислота тўплайди.



90- расм. *Lactobacterium bulgaricum*. Колонияси четидан олинган нусха-препарати (1000 марта катталаштириб курсатилган)



91- расм. *Lactobacterium acidophilum*. Колонияси четидан олинган нусха-препарати (1200 марта катталаштириб кўрсатилган)

2. *Lactobacterium* авлоди сут кислота ҳосил қилувчи таёқчасимон ҳужайралари бактерияларни ўз ичига олади. Булғор таёқчаси ёки *Lactob. bulgaricum* деб аталадиган жуда кенг тарқалган сут кислота ҳосил қилувчи бактерия шу авлодга кирди (90- расм). Бу бактерия 40° га яқин температурада яхши ривожланади ва сут зардоби қўшилган агарда ўралишиб кетган пахта толаларига ўхшаш колониялар ҳосил қилади. Бу бактериянинг ҳужайралари бирмунча йирик бўлиб, узун ўқи бўйича ҳисоблаганда 5—20 μ га тенг келади. Бу форма ҳам кўп учрайди ва жанубий районларда сутнинг табиий равишда ачиб қолишига сабаб бўладиган типик бактерия, деб ҳисобланиши мумкин. Булғор таёқчаси сут шакарини осон бижғитади, аммо мальтозани бижғитмайди ва шу билан сут кислота ҳосил қилувчи бошқа бир қанча бактериялардан катта фарқ қилади. Бир замонлар бу таёқчадан И. И. Мечников ишакдаги чиритувчи микрофлорани камайтириш учун фойдаланишни таклиф этган эди, бироқ бирмунча кейинги текширишлардан, бу бактерия хийлагина (3% гача) концентрацияли эркин сут кислотага чидашига қарамай, ишакда яшаб қолмаслиги маълум бўлди. Юқорид айтиб утилган мақсадлар учун ҳозир сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг *Lactob. acidophilum* деб аталадиган таёқчасимон бошқа культураси таклиф этилади (91- расм). Бу бактерия

одам ва ҳайвонларнинг ичак суюқлигидан осон ажратиб олинади ва олдинги бактериядан фарқ қилиб, ичакда яшаб кета олади. У бир қанча белгиларига кўра, булғор таёқчасига жуда яқин туради, лекин юқорироқ (40° га яқин) температурада яхши ривожланади. *Thermob. cereale* ҳам булғор таёқчасига яқин туради. Бу бактерия ҳам спора ҳосил қилмайдиган узун таёқча шаклида бўлиб, температура оптимуми 45° га яқин, у завод миқёсида сут кислота олишда кенг фойдаланилади. Бу бактерия нейтрализаторлар қўшилмаган субстратда 2,2%, нейтрализаторлар қўшилган субстратда эса 10% гача сут кислота тўплайди. *Lactob. casei* бу формалардан фарқли ўлароқ, сут кислота ҳосил қилувчи мезофил бактериялар жумласига киради



92- расм. *Bacterium cucumeris fermentati*.
Занжир ҳолида жойлашган калта таёқчалари

ва 30° га яқин температурада яхши ривожланади. У олдинги бактерияларга нисбатан анча секин ўсади ва оптимал температурада сутни 3—5 суткадагина ачитади. Шунинг учун сутнинг табиий равишда ачиб қолишида бу бактерия ачишнинг бирмунча кейинги босқичларидагина пайдо булади. *Lactob. plantarum* ҳам табиатда кенг тарқалган бўлиб, *Bact. cucumeris fermentati* ҳам шунга киради (92- расм). Бу бактерия калта таёқчалар шаклида бўлиб, карам ва бодринг намақобидан осон ажратиб олинади. У қамиш шакарини осон бижғитади ва

бодринг ҳамда карам тузлашда кенг ишлатилади. Ўсимлик қолдиқлари юзасида жуда кўп учрайди ва тегишли ишлов бериш шароитида уларни ачитиб қўяди.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг юқорида айтиб ўтилган барча хиллари тегишли шакарларни бижғитганда, фақат сут кислота ҳосил қилади ва шунинг учун улар сут кислота ҳосил қилувчи типик ёки гомоферментатив бактериялар деб аталади. Уларнинг ҳаммаси спора ҳосил қилмайдиган, ҳаракатсиз таёқчалар бўлиб, Грам усулида мусбат бўялади ва азотли озиққа жуда талабчан бўлади. Таркибида азот минераллар шаклида бўладиган синтетик муҳитда бу бактериялар кўпчилигининг ўса олмаслиги азотли озиққа шу тариқа талабчан бўлишига боғлиқдир. Улар азот манбаи сифатида фақат азотли органик бирикмалар (аминокислоталар ёки оқсиллар) дан фойдаланади. Оқсилни қаттиқ гидролиз қилиш йўли билан

олинган ва оқсилли моддалар ҳосил қилишга керакли ҳамма аминокислоталар мавжуд бўлган аминокислоталар аралашмаси ҳам, масалан, баъзи ҳолларда булғор таёқчасининг ривожланишига ярамай қолади. Бу — оқсил гидролизланганда тирозиннинг парчаланиб кетишига боғлиқ бўлса керак, тирозин булмаса, булғор таёқчаси ўса олмайди. *Thermob. cereale* азотли озиққа янада кўпроқ муҳтож. Бу бактерия ҳатто пептонли муҳитда ҳам кам ўсади. В. Н. Шапошников ва А. Я. Мантейфелнинг текширишларидан маълум бўлишича, бу бактериянинг ривожланиши учун оқсил типдаги азотли моддалар керак. Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар муҳитда азотдан ташқари, қўшимча ўсиш факторлари бўлишига ҳам жуда муҳтождир. Хусусан, витамин В₂ (лактофлавин) уларнинг физиологик активлиги учун жуда муҳим аҳамиятга эга.

Углерод манбаи ва бижғишга энергия берадиган материал сифатида улар моносахаридлар (глюкоза, галактоза, левулёза ва бошқалар) ва дисахаридлар (лактоза, сахароза ва мальтоза) дан фойдаланади. Бу бактериялар полисахаридларни (крахмални) бижғитмайди.

Улар тегишли ферментлар тўпламига эга бўлганда, моносахаридларни парчалаб, сут кислота ҳосил қилади. Бу бактериялар туфайли амалга ошадиган бижғишни қуйидаги охири тенглама билан ифодалаш мумкин:



Шакарнинг сут кислотага айланиши икки молекула пирозум кислота ва аввал пиридин дегидрогеназага бирикадиган икки жуфт водород атоми ҳосил бўлгунча давом этади ва юқоридаги схемага мувофиқ боради.

Бу бактериялар ҳужайраларининг протоплазмасида карбоксилаза ферменти йўқлиги сабабли пирозум кислота энди парчалана олмайди ва бирдан-бир водород акцептори ўрнида сарф бўлиб, қуйидаги тенгламага мувофиқ сут кислотагача қайтарилади:



Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар учун бу процесснинг аҳамияти шундаки, улар анаэроб шароитда яшаганда ҳаёт фаолияти учун зарур эркин энергияни ана шу процессдан олади.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ҳар хил турлари культурасида турлича миқдорда сут кислота тўпланади. *Lactob. bulgaricum* культураларида энг кўп (3,2%) сут кислота тўпланса, *Thermob. cereale* культураларида бир оз камроқ (2,2%) ва *Streptococcus lactis* (0,8—1%) билан *Lactob. plantarum* культураларида (1%) жуда кам тўпланади. Сут

кислотанинг тўпланиши нейтрализаторлар иштирокида жуда кучаяди. Чунончи, сутда нейтрализатор ролини қисман казеин (дикальций-казеинат) бажарадиган бўлса, куп миқдорда сут кислота тўпланиши мумкин, чунки бу кислота казеиндан кальцийни ажратиб олиб, нейтралланади. Бунда казеин ивийди (сут кислота 0,5% га етганда) ва қуйқа шаклида чўкади.

Бундай ачиш жуда турли соҳаларда кенг қўлланадиган бўлди, лекин у сут ҳужалигида простокваша тайёрлаш, қаймоқларни ачитиш, кефир ва қимиз тайёрлаш (спиртли бижғиш билан биргаликда), сут кислота олиш ва сабзавотларни тузлаш ҳамда ем-хашакни консервалаш учун айниқса куп тадбиқ этилмоқда.

3. СУТ КИСЛОТАЛИ ТИПИКМАС (ГЕТЕРОФЕРМЕНТАТИВ) АЧИШ

Сут кислотали типикмас ачишга ичак таёқчаси *Bact. coli* (93- расм) ва унга яқин турадиган *Bact. lactis aërogenes* деб аталадиган организм сабаб бўлади. Бу бактериялар калта таёқчалар шаклида бўлиб, Грам усулида бўялмайди ва полиморфизмга мо-



93- расм. 1— *Bacterium coli*. Агардаги колониясидан олинган тоза культураси (800 марта катталаштириб курсатилган); 2— *Lactobacterium pentoaceticum*. Учи юмалоқлашган калта таёқчаларни (1000 марта катталаштириб курсатилган)

йил бўлади. Шунинг учун битта культуранинг ўзида узун таёқчаларни ҳам, калта таёқчаларни ҳам топиш мумкин. Ичак таёқчаси ёш пайтида ҳаракатчан бўлса, *Bact. lactis aërogenes* эса ҳаракатсиз бўлади. Бу бактериялар шакарларни бижғитар экан, сут кислота билан бирга бошқа бир қанча маҳсулотлар ҳам ҳосил қилади, шунинг учун улар таъсирида амалга ошадиган бижғиш гетероферментатив бижғиш деб аталади. Ичак таёқчаси, хусусан, гўшт-пептонли муҳитларда ўстирилганда *Bact. lactis aërogenes* дан фарқли улароқ, деярли ҳамини индол ҳосил қилади. *Bact. pentoaceticum* бижғиш процессида ҳосил қиладиган маҳсулотларининг табиатига кўра, уларга анча

яқин туради. Бу бактерия учлари тўмтоқ калта таёқчадан ($0,6 \times 1,6—2,5 \mu$) иборат. Грам усулида мусбат бўялади ва фақат гексозаларни эмас, пентозаларни ҳам осон бижғитиб, сут кислота билан сирка кислота ҳосил қилади.

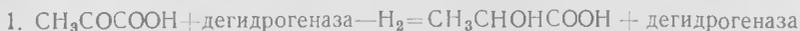
Сут кислота ҳосил қилувчи типикмас бактерияларнинг ҳаммаси факультатив анаэроблар жумласига киради, лекин муҳитда углеводлар бўлса, улар анаэроб шароитда ривожланаверади. Аэроб шароитда эса бошқа органик бирикмалар ҳисобига ҳам ривожлана олади. Улар азот манбаларига ҳам унча талабчан эмас. Бу бактериялар оқсил ёки пептон типидagi мураккаб органик бирикмалар азотидангина эмас, балки аммиак типидagi минерал бирикмалар азотидан ҳам яхши фойдаланади.

Сут кислота ҳосил қилувчи гетероферментатив бактериялар углеводларни бижғитар экан, турли миқдорда тупланадиган бир қанча бирикмалар ҳосил қилади. Буларнинг энг асосийлари қуйидаги схема равишдаги тенгламада кўрсатилган:

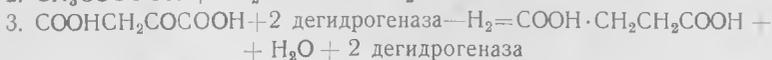


Бижғиган шакардан 40% га яқин сут кислота, 20% га яқин каҳрабо кислота, ҳар бири тахминан 10% дан этил спирт ва сирка кислота ҳамда 20% га яқин газ ҳосил бўлади. Баъзан газлар камроқ ҳосил бўлади ва улар ҳисобига муҳитда бир оз чумоли кислота туланади. Бижғиш процессида шунча хилма-хил маҳсулотларнинг ҳосил бўлиши бу хилдаги бижғишнинг сут кислотали типик ачишга қараганда анча мураккаб боришини кўрсатади. Бу мураккаблик мазкур группа бактерияларининг ҳужайраларида карбоксилаза ферментининг мавжудлигига боғлиқ, шунинг учун бу бактериялар пирозум кислотани сирка альдегид билан карбонат кислотага парчалай олади. Бироқ бу фермент бижғишнинг оралиқ стадияларида ҳосил бўладиган пирозум кислотанинг ҳаммасини парчаламайди, чунки муҳитда этил спирт ва сирка кислота билан бир қаторда, сут ва каҳрабо кислоталар ҳам туланади. Шунинг учун пирозум кислота бу ўринда бирмунча хилма-хил ўзгаришларга учрайди.

Сут кислота водороднинг дегидрогеназадан қуйидаги тенгламага мувофиқ туғридан-туғри акцепторланиши ҳисобига пирозум кислотадан ҳосил бўлса керак.



Каҳрабо кислота пирозум кислотанинг карбонат ангидрид билан узаро таъсири ва кейин қуйидаги тенгламага мувофиқ дегидрогеназадан водороднинг акцепторланиши натижасида ҳосил бўлади:



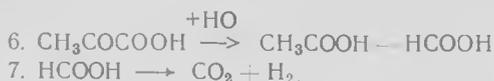
Сирка кислота билан этил спирт сирка альдегиддан ҳосил бўлади, сирка альдегид, ўз навбатида, карбоксилаза ферменти таъсирида пирозум кислотадан ҳосил бўлади:



Альдегидаза ферментининг сирка альдегидга яна таъсири натижасида қуйидаги маҳсулотлар ҳосил бўлади:



Газсимон маҳсулотлар (карбонат ангидрид ва водород), эҳтимол, чумоли кислотадан ҳосил бўлади, бу кислота, ўз навбатида, пирозум кислотадан қуйидаги тенгламага мувофиқ ҳосил бўлади:



Бу хилдаги бижғишда газлар ҳосил бўлиши культуранинг анаэроб шароитига боғлиқ, холос. Авторнинг Г. Бондаренко ва Г. Переверзева билан бирга олиб борган текширишларидан маълум бўлгандек, лоақал нитратлар қўшиш ҳисобига бўлса-да, муҳитда оксидланиш потенциали ортганда, газсимон маҳсулотлар чиқиши жуда камайиб кетади ёки бутунлай тўхтайдди. Муҳитда газлар ўрнига ортиқча чумоли ва каҳрабо кислоталар ҳамда этил спирт ҳосил бўлади.

Сут кислота ҳосил қилувчи гетероферментатив бактерияларнинг айрим вакиллари гексозаларнигина эмас, балки пентозаларни ҳам тез бижғита олади. Масалан, *Bact. pentoaceticum* ана шундай хусусиятга эга. Пентозалар бижғиганда, қуйидаги тенгламага мувофиқ, сут кислота билан сирка кислота ҳосил бўлади:



Бундай типдаги парчаланиш тупроқда ўсимлик қолдиқларининг минерал моддаларга айланишида муҳим аҳамиятга эга, чунки уларнинг таркибига хийла миқдорда пентозалар кириши, булар эса гидролизланганда тегишли пентозаларни ҳосил қилиши маълум. Турли ўсимлик қолдиқлари юзасида учрайдиган сут кислота ҳосил қилувчи гетероферментатив бактерияларнинг табиатда кенг тарқалганлиги тупроқдаги ўсимлик қолдиқларининг минерал моддаларга айланиши процессида ўша бактериялар туйфайли юзага келадиган сут кислотали гетероферментатив ачиш муҳим аҳамиятга эга, деб тахмин қилишга имкон беради.

4. СУТ КИСЛОТА ҲОСИЛ ҚИЛУВЧИ БАКТЕРИЯЛАРНИНГ АМАЛДА ИШЛАТИЛИШИ

А. Сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг сут ҳужалигида ишлатилиши

Сут ҳужалигида сутни ивитиб, хилма-хил маҳсулотлар тайёрлашда сут кислота ҳосил қилувчи типик бактериялар кенг ишлатилмоқда. Бу бактериялар ўз ҳаёт фаолияти процессида сут кислота ҳосил қилади ва шу тариқа сутдаги казеинни чиритувчи бактериялар таъсирида парчаланишдан сақлайди.

Маълумки, сут таркибида сут шакари, казеин ва ҳар хил минерал тузлар бор. Шунинг учун сут хилма-хил микроорганизмларнинг ривожланиши учун жуда қулай муҳит ҳисобланади, бундай микроорганизмлар сутда ҳамisha жуда кўп бўлади. Соғиб олинган сутда ҳам бир оз бактериялар бўлади (1 мл сутда 300—400 та ҳужайра), лекин уларнинг асосий қисми сутга соғиш процессида тушади. Сут ифлосланишининг асосий манбаи ҳайвоннинг яхши тозаланмаган елини ва териси, соғиш аппаратлари ва сут соғиладиган идишлардир. Ишлаб чиқаришдаги санитария-гигиена шароити ёмон бўлса, ифлослантирадиган уша манбалар 1 мл сутда неча юз минглаб бактерия ҳужайралари бўлишига олиб келади. Шунинг учун сут соғиб олишга боғлиқ ҳамма нарсаларнинг озода бўлишини, шунингдек, сут идишлари ва соғиш аппаратларини яхшилаб ювиш ва буғлашни, янги соғилган сутда микроорганизмларни камайтиришнинг асосий воситаси деб ҳисоблаш керак.

Кейинчалик эса, сут қандай температурада сақланаётганлигига қараб, бактерия ҳужайраларининг сони ҳар хил миқдорда кўпайиб боради. Агар сут ноль градус температурада сақланса, 48 соат мобайнида ундаги бактериялар сони кўпайиш у ёқда турсин, аксинча, деярли икки баравар камайиб кетади. Сут бирмунча юқорироқ температурада сақланганда эса бактериялар жуда кўпайиб кетади. 30° да бактериялар айниқса тез кўпаяди. Бу ҳолда сут сақлаб қўйилган биринчи 24 соатда бактерия ҳужайраларининг сони деярли 400 баравар кўпайиб кетади. Модомики шундай экан, сут ноль градусли температура шароитида сақланганда нима учун ундаги бактериялар камаяди, деган табиий савол туғилади.

Мазкур ҳодиса температурага боғлиқ бўлмасдан, балки янги соғилган сутнинг бактерицидлик хоссаларига боғлиқ эканлиги чуқур текширишлардан маълум бўлди, ҳайвон организми бактерияларни ё улдирадиган, ёки уларнинг ривожланишини тўхтаб қўядиган алоҳида ҳимоя моддалари ишлаб чиқарадиган бўлганидан, сут елинда эканлигидаёқ бактерицидлик хоссаларни касб этади. Сутдаги бактерицидлик даврининг бош-

ланишига худди ўша моддалар сабаб бўлади. Сут соғиб олингандан кейин қанча тез совитилса, ундаги бактерицидлик фаза шунча узоқ давом этади.

Янги соғилган сут микрофлораси одатда иккита асосий гурпуага бўлинади: 1) нормал ва 2) аномал микрофлора. Нормал микрофлорага, энг аввал, сут шакарини бижғитиб, сут кислота ҳосил қилиш хоссасига эга бўлган сут кислота ҳосил қилувчи ҳар хил бактериялар (стрептококклар ва таёқчалар) киради. Сутни секин ачитиб, бир оз миқдор сут кислота, учувчан кислоталар, спирт ва газсимон маҳсулотлар ҳосил қиладиган бактериялар гурпуаси буларга яқин туради. Шу гурпуага типик ичак таёқчаси (*Bact. coli*) ва *Bact. lactis aerogenes* ҳам киради. Ичак таёқчаси сутга гўнган тушади ва одам ҳамда ҳайвонлар ичаги микрофлорасининг характерли вакили ҳисобланади, *Bact. lactis aerogenes* эса бошқа йўл билан ҳам пайдо бўлиши мумкин. Шу иккала тур бактерияни ўринсиз бактериялар жумласига киритиш керак, буларнинг сутда кўп бўлиши сутнинг санитария қоидаларига хилоф шароитда соғиб олинганини кўрсатади.

Сут микрофлорасида сут кислота ҳосил қилувчи бактериялардан ташқари, мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар ҳам доим бўлади. Булар ҳам сут ёмон санитария шароитида соғиб олингандагина унга тушади. Бу бактерияларнинг манбаи тупроқ ва гўндир. Бундай бактериялар сут пастеризация қилинганда ҳам нобуд бўлмайдиган анча чидамли споралар ҳосил қилгандан, пастеризация қилинган сутдан маҳсулотлар тайёрлашда хийлагина зарар етказиши мумкин.

Ниҳоят, сут микрофлораси таркибида чиритувчи бактериялар ҳам доим бўлади, уларнинг сони баъзан янги соғилган сут микрофлорасининг 90—95% ни ташкил қилади. Бу бактериялар сут шакарини бижғитмайди, аммо оқсил моддаларни парчалаб, аминокислоталар, аммиак ва бошқа бир қанча маҳсулотлар ҳосил қилади. Бундай сут тахир ва қўланса ҳидли бўлади. Сутда учрайдиган чиритувчи бактериялар орасида аэроб бактериялар ҳам (пичан таёқчаси, флуоресценция қиладиган бактериялар), анаэроб бактериялар ҳам (*Bac. putrificus* ва бошқалар) бор. Бу бактериялар муҳитнинг кислотали реакциясига сезгир бўлмаганда эди, уларнинг ҳаммаси ўзининг ривожланиши учун сутда жуда қўлай шароит топган булар эди. Улар сут кислотага нисбатан сезгир бўлганлиги туфайли сут сақлаб қўйилган дастлабки вақтдагина, сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар уни ҳали ачитмаган пайтдагина ривожланади.

Сутнинг аномал микрофлорасига сут маҳсулотининг алоҳида камчиликларига сабаб бўладиган хилма-хил микроорганизмлар киради. Улардан, масалан, сутга «совун» ҳиди берадиган *Bact. lactis saponacei* ни, *Torula amara* ни, сутнинг тахир бўлиб қолишига сабаб бўладиган ҳар хил чиритувчи бактерияларни, сутга тегишли ранг берадиган пигментли бир қанча бактерияларни айтиб ўтиш мумкин. Масалан, *Pseudomonas pyocyanea* нинг кўпайишидан кўк ранг, *Chromob. prodigiosum* нинг кўпайишидан қизил ранг, *Bact. synxantum* нинг кўпайишидан эса сариқ ранг ҳосил бўлади ва ҳоказо. Сутда баъзи бактерияларнинг жуда кўпайиб кетиши натижасида унда шилимшиқсимон консистенция (*Micrococcus Freudenreichii*) ҳосил бўлиши мумкин. Сут безида баъзи бактерияларнинг зўр бериб ривожланиши эса сут химиявий таркибининг ўзгаришига, хусусан, унда сут шакари камайиб, тузлар миқдорининг кўпайишига олиб келади. Бундай сут тахир-шур мазали бўлиб қолади. Бу хилдаги процессни *Streptococcus mastitidis* кўзгатади, деб ҳисоблаш керак, булар мастит касалликларига сабаб бўлади.

Сут ҳар хил муддат давомида сақланганда микрофлора таркибида ҳосил бўладиган ўзгаришлар характерини А. Войткевичнинг илмий асаридан олинган қуйидаги жадвал маълумотларидан кўриш мумкин.

Сут сақлаб қўйилганда микрофлораси таркибининг ўзгариши

Сақланган вақти (соат)	Бактериялар сони (минг ҳисобида)	Бактерияларнинг турли группалари (% ҳисобида)		
		сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар	ичак таёқчаси группалари	чиритувчи бактериялар
3	195,6	6,2	7,6	86,2
12	4 750,0	5,1	1,8	93,1
24	59 000,0	37,4	5,1	57,5
36	528 000,0	90,2	5,0	4,8
48	1 023 000,0	94,6	3,1	2,3
60	934 000,0	96,1	3,0	0,9
72	687 000,0	95,4	2,3	2,3
80	420 000,0	96,3	1,1	2,6

Сут эндигина сақлаб қўйилганда ундаги жами бактерияларнинг 86,2% чиритувчи бактериялар улушига тўғри келса, 36 соат ўтгандан кейин эса чиритувчи бактериялар 4,8% гача камаяди. Бу вақтда бутун микрофлоранинг 90% ни энди сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар эгаллайди. Бу ўзгаришлар бирданига амалга ошмайди, албатта. Биринчи фазада ҳамма бактерия группалари гуё бир-биридан мустақил ҳолда ривожланади ва чиритувчи бактериялар устун туради. Иккинчи фазада чиритувчи бактерияларни тупланаётган сут кислота камайтира бошлайди. Учинчи фазада, чиритувчи бактериялардан ташқари, ичак таёқчаси группаси ҳам камая бошлайди. Бу фазада сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар бутунлай устунлик қилади. Ниҳоят, тўртинчи фазада турлар алмашина бошлайди ва сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар аста-секин нобуд бўла бошлайди. Шунинг учун сутдаги бактерияларнинг умумий сони жуда камайиб кетади ва, бундан ташқари, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг стрептококк формалари сут кислотага анча чидамли бўлган таёқчасимон формалари билан алмашинади. Улар билан бир қаторда ачиган сутнинг юзасида баъзи замбуруғ организмлар (турушлар, сут моғори ва бошқалар) ҳам пайдо бўлади, булар сутнинг кислоталилик даражасини ўзгартириб, сутга ўзига хос таъм беради.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг мана шу барча хусусиятлари сутдан простокваша, қаймоқдан эса сметана олишда улардан фойдаланишга сабаб бўлди. Иккала ҳолда ҳам процесс бир хилда боради. Ачишнинг бошланғич фазасида чиритувчи бактериялар, кейинги фазасида эса сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар зўр бериб кўпаяди, сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар амалда қолган ҳамма бактерия группаларини сиқиб чиқаради. Процесснинг биринчи фазасида простокваша-

нинг сифатини бузадиган маҳсулотлар юзага келиши мумкин булганидан, сутни олдин пастеризация қилиш тавсия этилади. Пастеризация қилинган ва сут кислота ҳосил қилувчи тегишли бактериялар (*Streptococcus lactis*) нинг соф культураси билан ивтилган сут жуда яхши мазали простокваша бўлади. Мечников простоквашасини (лактобациллинни) тайёрлашда стерилланган сутга булғор таёқчасининг соф культураси ва *Streptococcus lactis* нинг хушбуй ҳид берадиган группаси юқтирилади. Ацидофил простоквашани тайёрлашда эса сутга ацидофил таёқча ёки унинг сут стрептококки билан аралашмаси юқтирилади.

Ацидофил простокваша пиширилган ёки стерилланган сутдан тайёрланади. Унга ацидофил таёқчанинг соф культураси юқтирилади ва у температураси 37—40° булган термостатга қўйилади. Шу культура сутда купайганда анча қаттиқ ва бир текис ивиқ ҳосил бўлади. Ацидофил таёқча билан тайёрланган простокваша ацидофил ин деб аталади. Ҳозир ацидофил сут чорвачиликда кенг ишлатилади, чунки уни ҳайвонлар рационига қўшиш ёш молларнинг ўсишига яхши таъсир кўрсатади. Ацидофил таёқча ҳаёт фаолиятида ҳосил бўладиган маҳсулотлар билан организмни аста-секин заҳарлайдиган чиритувчи бактерияларнинг ичакда купайишига қаршилиқ кўрсатиш билангина чекланиб қолмай, балки турли хил ичак касалликларига сабаб бўладиган бактерияларнинг ривожланишига ҳам тўсқинлик қилади. Ацидофил сутнинг асосий қиммати ҳам шунда.

Сутни ачитиб, простоквашадан ташқари, бошқа маҳсулотлар ҳам тайёрланади, бунда сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг бошқа турларидан фойдаланилади. Масалан, кефир билан қимизни шундай маҳсулотлар жумласига киритиш мумкин. Кефир тайёрлаш учун сут аввал илиқ сувга солиб ивтилган кефир «доналари» билан ачитилади. Бу доналар тўқимаси сут кислота ҳосил қилувчи таёқчалар, чиритувчи бактериялар ва *Torula* авлодига кирадиган, тўғридан-тўғри сут шакарини ачита оладиган туруш ҳужайраларидан иборат. Сут кефир учун ачитилганда иккита процесс: сут кислотали ва спиртли бижғиш процесслари бирга боради. Температурани ўзгартириш йули билан бу процессларни бошқариш мумкин. 20° дан юқорироқ температурада сут кислотали ачиш, 15° дан пастроқ температурада эса спиртли бижғиш кучли боради. Ачиш натижасида кефир—қуюқ, хуштаъм ва бир оз нордон, газланган суюқлик ҳосил бўлади. Кучли кефирда 1% спирт ва 1% га яқин сут кислота бўлади.

Қимиз тайёрлашда бия сути алоҳида томизғи («кор», «қаттиқ») билан ачитилади. Бу томизғида сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар ва турушлар бўлади. Ўша организмлар ривожланганда (20—32° температурада) 2% га яқин спирт ва 1% дан кўпроқ сут кислота тўпланади. Бир қанча бошқа ичимликлар,

масалан, куранга билан мацун ҳам сутдан шу тариқа тайёрланади.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар мой ишлаб чиқаришда ҳам хийлагина катта роль ўйнайди. Ачиган қаймоқдан олинган сарийғ янги қаймоқдан олинганга қараганда анча узоқ сақланишини ёғ пиширувчилар аллақачоноқ пайқаган.

Яхши сметана олиш учун қаймоқ «томизғи» ёки табиий туруш билан ачитилмай, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг соф культураси билан ачитилади. Мой ишлаб чиқариш амалиётида сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг аъло сифатли сметанадан ажратиб олинган қуруқ ва суюқ культуралари ишлатилади.

Новвойчилликда ҳам сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар жуда муҳим роль ўйнайди. Нордон қора нон ёпишда хамиртуруш (бир бўлак эски хамир) ишлатилади, унда *Thermob. cereale* га яқин турадиган сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар ва турушлар бўлади. Хамирнинг ошишига асосий сабаб спиртли бижғишдир, ноннинг нордон таъми эса асосан, сут кислотали ачишга боғлиқ. Ачишнинг шу хили хамирда мой кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг кўпайишига ҳам тўсқинлик қилади.

Ниҳоят, сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар сут кислотата ишлаб чиқаришда ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бу кислота ундириб янчилган арпа, буғдой экстракти ёрдамида шакар моддалари кўпайтирилган крахмалдан олинади. *Thermob. cereale* ёрдамида шакарнинг 15—18% ли эритмаси 50° га яқин температурада бижғитилади. Ҳосил бўлаётган сут кислотани бириктириб олиш учун оз-оздан бўр қушилади.

Б. Ем-хашакни силослашда сут кислота ҳосил қилувчи бактериялардан фойдаланиш

Янги пичанни силос қилиш жуда катта хўжалик аҳамиятига эга. Ем-хашакни консервалашнинг бу усули сершира ўсимликларни ҳар қандай об-ҳаво шароитида ҳам ўриб олишга ва шу тариқа ёғингарчилик кўп бўладиган пайтларда пичан ўрилганда нобудгарчилик бўлмаслигига имкон беради. Силос қилинганда ем-хашакда озиқ моддалар пичан қилиб қуритилгандагига қараганда кўпроқ сақланиб қолади, чунки силос қилинганда ўсимликнинг энг яхши озиқ бўладиган барглари ва гуллари тўкилиб кетмайди. Крахмал эквивалентига қараб ҳисоб қилинадиган бўлса, ем-хашак қуритилганда унинг тўйимлилиги 50% камайиши мумкин, ҳолбуки, силос қилинганда эса бу нобудгарчилик 5—10% дан ортмайди.

Силос қилиш хўжаликда ҳеч қандай фойдасиз йўқолиб кетиши мумкин бўлган ўсимлик қолдиқлари (картошка ва лавлаги поялари, кунгабоқар қолдиқлари ва бошқалар)ни ҳам ем-хашак

урнида ишлатишга имкон беради. Силос қилиш натижасида талайгина хўжалик қолдиқлари, ҳатто бурган ҳам, ҳайвонлар хуш кўриб ейдиган ва уларнинг организмга яхши таъсир қиладиган ем-хашакка айланади. Соғин сигирларнинг озик рационига силос қилинган ем-хашак қўшиб берилганда улар анча кўп сут бериши аниқланган.

Силос қилинган ем-хашак мана шундай талай афзалликларга эга бўлгани учун мамлакатимизда ҳар йили неча-неча миллион тонналаб сершира ем-хашак силос қилинадиган бўлди (силос қилиш соҳасида СССР жаҳонда биринчи ўринда туради).

Ем-хашакни консервалашнинг бу усули қадим замонлардаёқ маълум эди. Бир қанча маълумотларга кўра, қадимги Мисрда ҳам шу усулдан фойдаланилган, деб тахмин қилиш керак.

Силос қилинаётган массада кислота ҳосил қилувчи типик ва типикмас бактериялар кўпайиши натижасида н о р д о н с и л о с л а р ҳосил бўлади, лекин силос қилинадиган материал босиб қўйилгандан кейинги биринчи даврда унда жуда хилма-хил микрофлора тараққий этади. Мана шу даврда микроорганизмларнинг ҳар хил группалари ўртасида кучли рақобат боради. Силосга кислород яхши кириб турадиган бўлса, унда чиритувчи бактериялар кўпайиши мумкин, муҳит анаэроб бўлганда эса сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар кўпая олади. Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар кўпаядиган бўлса, биринчи 2 — 3 кундаёқ устун бўлиб қолади, бунда сут кислота билан сирка кислота тўпланади. Шу туфайли силос аста-секин ачий бошлайди ва рН муайян қийматга етгандан кейин бошқа бир қанча микроорганизмлар ривожланишдан тўхтади. Яхши силос бўлган ем-хашакда қуруқ масса оғирлигининг 6 — 8% миқдориди ёки ҳўл силос оғирлигининг 1,5 — 2% миқдориди кислота тўпланиши мумкин. Шу миқдорнинг асосий қисми сут кислотага тўғри келади, бироқ сут кислота билан бирга сут кислотали типикмас ачишда ҳосил бўладиган сирка кислота ҳам ҳаминша учрайди.

Силослашнинг яхши натижа бериши биринчи галда сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг яхши ривожланишига боғлиқ. Агар бу бактериялар яхши ривожлана олмаса ва сут кислота етарли миқдорда тўпланмаса, чиритувчи бактериялар туфайли оқсилнинг парчаланиш процесслари содир бўлади; натижада қўланса ҳидли маҳсулотлар ҳосил бўлиб, ем-хашак молга бериш учун яроқсиз ҳолга келиб қолади. Эрувчи шакарлар етишмаса-ю, крахмал мўл-кўл бўлса, чиритувчи бактериялар билан бир қаторда мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар ҳам кўпайиши мумкин. Бу ҳолда ем-хашак тахир бўлиб қолади ва уни ҳайвонлар истар-истамас ейди. Сут кислота моносахаридлар (глюкоза, фруктоза) ва дисахаридлар (сахароза, мальтоза) бижғигандагина ҳосил бўлганидан унинг тўпланиши биринчи галда ўсимлик массасида ана шу шакарларнинг нечоғли кўплигига боғлиқ. Бу қонуният ўсимликларнинг силосланишини аниқлашда

ҳам муҳим аҳамиятга эга. Шу мақсадда усимликларда ҳақиқатда қанча шакар борлиги ва шакар минимуми аниқланади. Силосланаётган массадаги рН нинг 4 — 4,5 гача пасайишига кифоя қиларли сут кислота ҳосил эта оладиган энг кам қанд миқдори қанд минимуми деб аталади.

Зубрилин усулида шакар минимуми қуйидагича аниқланади. Озгина эзилган усимлик массаси индикатор (метилрот) иштирокида рН=4—4,5 га тенг бўлгунча сут кислотанинг 0,1 н эритмаси билан титрланади ва силосланадиган массанинг рН=4—4,5 бўлиши учун қанча кераклиги титрлаш учун сарфланган ҳамда 1,7 коэффициентга кўпайтирилган сут кислота миқдорига қараб ҳисоблаб топилади. Шу шакар миқдори шакар минимуми деб аталади. Титрлаш билан бир вақтда текшириляётган усимликлардаги ҳақиқий шакар миқдори ҳам аниқлаб борилади. Ҳақиқий шакар миқдори шакар минимумидан кўпроқ бўлиб чиқса, усимлик яхши силосланади. Агар ҳақиқий шакар миқдори кам бўлса, усимлик силосланмайди. Ҳақиқий шакар миқдори шакар минимумига тенг бўлганда эса усимликлар анча қийинлик билан силосланади. Бу қонуниятлар одатда амалда тула-тукис исботланади. Уларни билиш фақат айрим усимлик турларининг эмас, балки ҳар хил усимликларнинг миқдорий нисбатларда олинган аралашмаларининг ҳам қай тариқа силосланишини олдиндан анча аниқ мўлжаллашга имкон беради. Шакар минимумини аниқлаш осон бўлганлигидан силослаш шароитида ҳам ундан фойдаланиш маъқул. Шакар минимуми ва усимликдаги ҳақиқий шакар миқдорининг аҳамиятини А. Зубрилин, В. Харченко ва Е. Мишустинларнинг қуйидаги жадвалда келтирилган маълумотларидан аниқлаш мумкин.

Шакар минимуми, усимликлардаги ҳақиқий шакар миқдори ва усимликларнинг силосланиши

Усимликларнинг силосланишига кўра группаларга бўлиниши	Усимликлар	Шакар минимуми (қуруқ моддага нисбатан % ҳисобида)	Ҳақиқий шакар миқдори (қуруқ моддага нисбатан % ҳисобида)
I — яхши силосланадиган усимликлар	Маккажухори	3,4—5,4	12,0—13,8
	Оқ жухори	5,0	15,6—17,8
	Топинамбур	4,0—9,4	19,1—23,5
	Кунгабоқар	10,3—12,2	14,3—14,8
II — қийинлик билан силосланадиган усимликлар	Нўхат	8,1	9,6
	Донник	5,8—6,16	6,4—6,7
	Вика	4,3—5,2	5,7—6,6
	Себарга	4,5	5,7
III — силосланмайдиган усимликлар	Беда	5,5	3,9
	Соя	4,7—6,0	3,3—4,4
	Картошка палаги	3,6	2,5

Усимлик массаси микрофлорага бой бўлади. Микроорганизмларнинг асосий қисми силосга усимликлар билан бирга тушади, усимликларнинг юзасида ҳаминша кўп миқдорда микроорганизмлар учрайди ва усимликларнинг эпифит микрофлорасини ҳосил қилади. Шу микрофлоранинг 40% га яқини *Bact. herbicola* га, 40% га яқини *Pseudomonas fluorescens* га, 2% га яқини спора ҳосил қилувчи бактерияларга, 2% га яқини *coli-aërogenes* группасига ва тахминан 10% сут кислота ҳосил қилувчи бакте-

рияларга тўғри келади. Ўсимликлар ўсиб турган вақтда эпифит микрофлора уларга зарар етказмайди ва асосан ўсимлик ҳаёт фаолияти процессида чиқарадиган органик ва минерал моддалар ҳисобига улар юзасидагина ривожланади. Эпифит микрофлора ҳужайраларининг сони биринчи галда ўсимликнинг ҳолатига боғлиқ эканлиги шундан далолат беради. Бироқ бу бактерияларнинг ҳаммаси фақат ўсимлик ўриб олингунча унга зарар етказмайди. Ўриб олингандан кейиноқ хилма-хил микроорганизмлар, хусусан чиритувчи бактериялар зўр бериб кўпая бошлайди. Ўсимликларни силослашдан мақсад, ўша бактерияларнинг ривожланишини силос қилинаётган массада тўпланадиган сут кислота таъсири билан аста-секин тўхтатиб қўйишдан иборат.

Силоснинг етилиш процессида бир неча фаза тафовут қилинади, бу фазалар устун бўлиб турган микрофлоранинг таркиби жуда хилма-хил бўлиши билан таърифланади. Биринчи фаза аралаш микрофлоранинг зўр бериб ривожланиши билан таърифланади, бу микрофлора ўсимликлар ҳужайраларидан атрофдаги муҳитга диффузия йўли билан аста-секин чиқиб турадиган эрувчан органик бирикмалар билан озиқланади. Диффузия йўли билан чиқиб турадиган моддаларнинг асосий қисмини эрувчан шакрлар ташкил этади, бу моддаларни сут кислота ҳосил қилувчи хилма-хил бактериялар бижғитади.

Силоснинг етилишидаги иккинчи фаза сут кислота ҳосил қилувчи типик бактерияларнинг зўр бериб кўпайиши ва кўпаяб сут кислота тўпланиши билан таърифланади. Спора ҳосил қилмайдиган чиритувчи бактерияларнинг кўпи бу фазада нобуд бўлади, спора ҳосил қилувчи формалари эса спора стадиясига ўтади. Кейинчалик сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар формалари ҳам аста-секин алмашина бошлайди. Аввал сут кислота ҳосил қилувчи кокклар, кейин эса шу бактерияларнинг таёқчасимон формалари (*Lactob. plantarum* ва бошқалар) кўпаяди.

Силос тўла етиладиган учинчи фазада сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар нобуд бўла бошлайди, чунки гарчи бу организмлар сут кислотага бошқа бактериялардан кўра анча чидамли бўлса ҳам, унинг юқори дозаси уларнинг ўзи учун зарарли бўлади. Процесснинг қандай боришига ва силосда ривожланадиган микрофлоранинг хилига қараб, тегишли нуқсонлар пайдо бўлади. Агар ўсимликлар массаси буш ва ёйиқ қилиб босилган бўлса, аралаш микрофлора ривожланадиган фаза чўзилиб кетади. Бу ҳолда оксидланиш процессларига шакр ортиқча сарф бўлади ва сут кислота кам тўпланади. Бундан ташқари, силоснинг буш қилиб босилиши температуранинг хийла кўтарилишига сабаб бўлади, бу ҳол, ўз навбатида, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларга ёмон таъсир қилиши ва уларни активмас ҳолга тушириб қўйиши мумкин.

Агар ўсимлик массаси силосланаётганда тупроқ билан жуда ифлосланиб кетса, унда мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар

жуда кўпайиб кетади, бу бактериялар ривожланиш даврида, хусусан силосда кислоталар кам бўлса, сут кислота ҳосил қилувчи бактериялардан устунлик қилиши мумкин. Мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар ўз ҳаёт фаолияти натижасида мой кислота тўплайди, шунинг учун силоснинг мазаси тахир бўлади. Ниҳоят, силосланадиган масса яхши бекитилмаган ва унга ҳаво кислороди кириб турадиган бўлса, могор замбуруғлари зур бериб кўпая бошлайди. Улар сут кислотанинг карбонат ангидридгача оксидланишига сабаб бўлади, силосланаётган массанинг кислоталилигини пасайтиради ва шу тариқа чиритувчи бактерияларнинг кўпайиши учун имконият яратади. Бактерияларнинг зур бериб кўпайиши силосланаётган ем-хашакнинг химиявий таркибида хийла ўзгаришлар юзага келишига, хусусан, аста-секин кислоталарга айланадиган шакларнинг камайишига олиб келади. Мавжуд маълумотларга кўра, бирикмаларнинг бу группалари ўртасида бевосита боғланиш бор, қуйидаги жадвалда келтирилган маълумотларни кўздан кечириб, бу боғланишни пайқаш осон.

Маккажухори силосида углеводлар миқдорининг ва кислота тўпланиб боришининг ўзгариши

Силос бостирилган кунлар	Намлик (% ҳисобиди)	Ширасининг рН	Глюкозага айлантириб ҳисоблангандаги қандлиги (% ҳисобиди)	Сут кислотага айлантириб ҳисоблангандаги титрланувчи кислоталиги (% ҳисобиди)	Учувчан кислоталар (сирка кислота, % ҳисобиди)	Этил спиртга айлантириб ҳисоблангандаги спирт (% ҳисобиди)
0	63,0	5,9	8,55	0,563	0,035	0,017
1	64,6	6,5	6,83	0,907	1,181	0,283
2	65,8	4,6	4,38	2,557	0,600	0,263
3	65,7	4,4	4,35	3,421	0,743	0,409
5	60,3	4,02	3,12	4,548	0,988	0,409
7	64,0	4,0	2,15	4,829	0,936	0,525
11	64,7	4,0	1,47	5,534	0,972	0,611
16	64,7	4,0	1,41	5,028	0,978	0,569
30	64,1	4,0	1,58	6,396	1,092	0,632
88	65,8	3,9	1,30	—	1,394	0,762
132	67,9	3,8	1,69	7,216	1,250	0,901

Углеводларга бой ўсимлик массасидан тайёрланган силоснинг кислоталилиги жуда тез ортиб бориши таъриба натижаларидан маълум. Учинчи кунгёқ рН=4,4 гача пасаяди, титрланадиган кислоталилик эса 3,5% гача ортади (қуруқ силос оғирлигига нисбатан).

Силос кейинчалик етилишида кислоталилиги 8,4% гача ортади. Кислоталиликнинг шу тариқа кескин ортиши силос босилган биринчи кундаёқ чиритувчи бактериялар флорасини тамомила нобуд қилади ва шу тариқа силоснинг яхши чиқишига имкон

туғдиради. Бироқ силос қилинадиган массада сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар таъсирида бижғий оладиган шакарлар етарли миқдорда бўлгандагина шундай булади. Шакарлар кам бўлса, кислоталар унчалик тез туплана олмайди, шунга кўра, силос, пировард натижада, унча яхши чиқмаслиги мумкин.

Силослаш вақтида углеводлар билан бир қаторда азотли моддалар ҳам бирмунча ўзгаришларга учрайди. Ўсимлик микроорганизмлари ва ферментлари таъсирида протеинлар гидролизланиб, пептонлар, аминокислоталар ва ҳатто бир оз миқдор аммиак ҳосил бўлади. Бироқ, аммиак нотўғри етилаётган силосдагина пайдо бўлади.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ўсишини тезлаштириш учун силосланаётган масса температурасини 25 — 30° атрофида сақлаб туриш маъқул (совуқ силослаш). Ем-хашак тез босилиб, зич қилиб прессланса, кислород кирмаслиги туфайли ундаги температура баланд кўтарилмайди (25 — 30° бўлади); совуқ силослаш деб ана шунга айтилади. Силосхоналарда, уюмлаб қўйиб, ер устида силос босишда ва ҳоказоларда бу усулдан фойдаланилади.

Кейинги муҳим фактор силосланаётган массанинг рН дир. рН муайян қийматда бўлгандагина сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар бошқа бактериялардан, хусусан чиритувчи бактериялардан устун ҳолда ривожланади; бу ҳол пировард натижада процесснинг тўғри тугалланишига ва силоснинг сифатли бўлиб чиқишига олиб келади.

Бактерияларнинг турли группалари ўртасида бўладиган кураш натижаларини олдиндан белгилаб бера оладиган воситалардан қуйидагиларни кўрсатиб ўтиш мумкин:

1) силосланадиган массага сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг тоза культурасини олдиндан юқтириш;

2) силосга баъзи химиявий моддаларни қўшиш. Силосланадиган массада сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар етарлича бўлмаса, биринчи чора жуда муҳимдир. Бунда сунбий йўл билан соф культура киритиш кислоталар ҳосил бўлиш муддатини қисқартиради ва нобоп микрофлоранинг нобуд бўлишини тезлаштиради.

Силосланадиган массага юқтириш учун сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ҳар қандай культураси ярайвермасдан, балки бижғиш пайтида учувчан кислоталар билан газлар ҳосил қилмайдиган ва ҳар хил шакарларни бижғита оладиган культураларигина ярайди. Яроқли культуралар тариқасида *Lactob. plantarum* типидagi бактериялар тавсия этилади. Бу бактерияларни картошка ёки лавлагини палагининг 20% ли қайнатмасида, ё бўлмаса бошқа ўсимлик муҳитларида кўпайтириш мумкин.

Қайнатма филтрлангандан кейин, унга бирор бактериянинг соф культураси юқтирилади ва иссиқ жойда 1—2 кун сақланади.

Силосланадиган массанинг ҳар тоннасига бактерияли қайнатмадан 7 л дан 10 л гача қўшилади.

Сут кислота ҳосил қилувчи бактериянинг соф культурасини қўшиш бир қанча ҳолларда яхши натижа беради, буни қуйидаги жадвал маълумотларидан билиш мумкин (Е. Н. Мишустиндан олинган).

Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар ачитқисининг силос сифатига таъсири

Силоснинг тури	Сут кислота (% ҳисобида)	Сирка кислота (% ҳисобида)		Мой кислота (% ҳисобида)	
		эркин	боғланган	эркин	боғланган
Бактерия культураси қўшилмаган картошка палаги	0,92	0,3	0,37	0,0	0,12
Бактерия культураси қўшилган картошка палаги	1,25	0,22	0,34	0,0	0,0
Бактерия культураси қўшилмаган соя	0,75	0,65	0,53	0,0	0,0
Бактерия культураси қўшилган соя	0,82	0,63	0,54	0,0	0,05

Силосланган ем-хашак сут кислотани парчалайдиган моғор замбуруғлари таъсиридан эҳтиёт қилинса, кислоталар тўпланишига кўра, у узоқ вақт сақланиши мумкин. Силос озиклик аҳамиятини йўқотмагани ҳолда етти йилгача сақланганлиги маълум, шунда баъзан унинг таъми яхшиланган ҳам.

Силоснинг сифатига ош тузи яхши таъсир кўрсатади, ош тузи унга силос қилинадиган ем-хашак оғирлигининг 0,1 — 0,5% миқдоридида қўшилади. Кам сув ем-хашакларни силос қилганда ош тузи айниқса фойдалидир. Туз усимликдан шира чиқишини тезлаштиради ва шу тариқа микрорганизмларнинг ривожланиши учун яхши шароит туғдиради. Бундан ташқари, у силос таъмини ҳам яхшилайди: тузланган ем-хашакни моллар анча хуш кўриб ейди.

Ош тузи билан бир қаторда хлорид кислота билан сут кислота ҳам ишлатилиши мумкин. рН ни 4,2 гача пасайтирувчи кислотали ҳар хил буфер аралашмаларни қўшиш энг яхши натижалар беради. Лекин бу усул бизда ҳали кенг расм бўлмаган.

И с с и қ с и л о с л а ш. Бунда силосланадиган масса аста-секин ва буш босилганда иссиқ таъсирида силосланади. Агар усимлик массаси кўпи билан 1 — 1,5 м қалинликда босилса ва зичланмасдан 1 — 2 кун қолдирилса, унда температурани 45 — 50° гача оширадиган микробиологик ва ферментатив процесслар авж олади. Агар қизиган қатламга тахминан шундай қалинликда янги усимлик массаси босилса, у уз тазйқи билан пастки қат-

ламни зичлаштиради, ундан ҳавони чиқариб, аэроб процесларни тўхтатиб қўяди. Шундай қилиб, силослаш жойи бутунлай тўлгунча, усимлик массасини қатлам-қатлам қилиб жойлайвериш мумкин.

Авваллари, юқори температура микробларни нобуд қилиб, ферментларнинг фаолиятини тўхтатиб қўяди, шунга кўра силос ширин бўлиб қолади, деб тахмин қилинар эди. Бироқ, кейинчалик иссиқ силослаш йўли билан консервалаш ҳам тегишли миқдорда кислоталар тўпланишига сабаб бўладиган сут кислотали ачишга боғлиқ эканлиги аниқланди. Силослашнинг бу усулида ем-хашакнинг озиқлик қиммати совуқ силослашдагига қараганда анча пасайиб кетади. Шунинг учун бу усул кам қўлланади. Иссиқ силослашда тўпланадиган кислоталарнинг асосий қисми ҳам сут кислота (силос массасининг 1,3—1,7%) билан сирка кислота (0,3% дан 1% гача)дан иборат бўлади. Бироқ масса нормал даражада қизиган ва температураси кўпи билан 50° бўлган ҳолдагина ўша кислоталар ўртасида шундай нисбатлар юзага келади. Температура бирмунча юқори бўлганда, учувчан кислоталарнинг процент миқдори одатда кўпайиб кетади ва сирка кислота билан бирга мой кислота ҳосил бўлади.

В. Сабзавотларни тузлаш

Бодринг билан карамни тузлаш — уларни консервалашнинг кенг тарқалган усулидир. Сабзавотчилик хўжалиги тез кенгайиб бораётган экан, бу усул тобора катта аҳамият касб этмоқда.

Мазкур ҳолда консервалайдиган модда сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар ҳаёт фаолияти натижасида ҳосил бўладиган сут кислотадир. Сабзавотларни тузлашда *Lactob. plantarum* номи билан маълум бўлган сут кислота ҳосил қилувчи микроб — спорасиз калтагина (1,6—1,8×0,5—0,8 μ) таёқча ҳаёт фаолияти туфайли сут кислота юзага келади. Бижғиш вақтида бу бактерия сут кислота ҳосил қилади, сут кислота кўп деганда 0,9 — 1,2% тўпланади.

Бодрингнинг тузланиш процесси уч даврга: 1) бошланғич; 2) ўрта ва 3) охири даврларга бўлинади. Бошланғич даврда шакар моддалар диффузия йўли билан бодрингдан намакобга ўтади ва сут кислотали ачиш процесси бошланади. Бу вақтда сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар билан бир қаторда бодринг билан бирга намакобга тушган талайгина бошқа бактериялар ҳам ривожланади.

Иккинчи даврда фақат сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ривожланиши давом этади ва сут кислота муайян концентрацияга қадар яна тўпланиб боради. Сут кислота концентрацияси юқори бўлганлигидан учинчи даврда сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ривожланиши ҳам сусаяди; энди маҳсулот асосан консерваланган бўлиб қолади. Кейинчалик маҳсу-

лотни сут кислотани парчалайдиган микроблардан эҳтиёт қилиш зарур, холос. Бундай бактериялар (*Oidium lactis* нинг оқ пардаси) намакобда ёки унинг юзида ривожланадиган бўлса, сут кислотанинг концентрацияси пасайиб кетиб, чиритувчи бактериялар ривожлана бошлайди.

Тузланадиган бодрингга ҳам, ем-хашакни силос қилишдаги каби, олдиндан сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг соф культурасини қўшиш сут кислота тўпланиш процессини тезлаштиради ва бошқа микробларнинг ривожланиш имкониятини чеклаб қўяди. Шунинг учун маҳсулот табиий равишда тузланганда гига қараганда хуштаъмроқ бўлиб етилади, бодринг қаттиқ карсиллайдиган булади. Ферментация тезлашиб, сут кислота кўпроқ тўпланади, бу ҳол тузлаш процесси учун мувофиқ келмайдиган микрофлора ривожланадиган биринчи бижғиш даврининг қисқаришига сабаб бўлади.

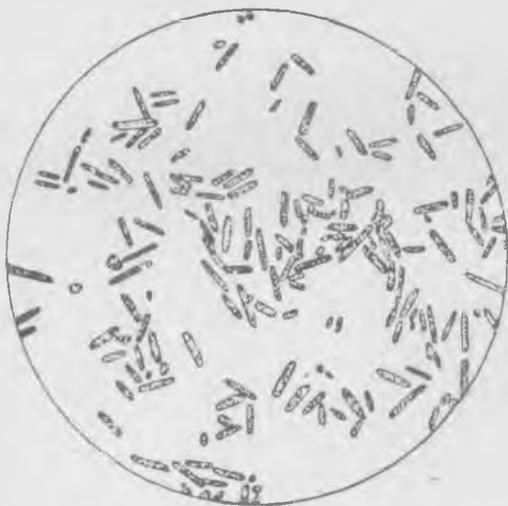
Карам тузлашда ҳам худди шунга ўхшаш ҳодисалар юз беради. Карам бошлари туғралиб ёки бутунлигича солинган катта-катта бочкаларда ҳам сут кислотали ачиш бошланиб, анчагина (1% га яқин) сут кислота тўпланишига сабаб бўлади. Тўпланган кислота чиритувчи бактерияларнинг ривожланишига тўсқинлик қилади ва карамни чиришдан сақлайди.

Карам ва бодринг тузлашда ҳам ош тузи ишлатилади. Унинг концентрацияси кенг доирада ўзгариши мумкин, бироқ ош тузи концентрациясининг, Бомэ маълумотига кўра, 6—7° бўлиши (бир тонна карамга 25—30 кг га яқин), кўпинча энг мос келади. Туз солишнинг, афтидан, иккита аҳамияти бор. Биринчидан, туз маҳсулотнинг таъмини яхшилайти ва, иккинчидан, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ривожланиши учун қулай шароит туғдиради. Иккинчи ҳолда туз, равшанки, билвөсита таъсир кўрсатади. Сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар тузга (нисбатан паст концентрациясига) бирмунча бефарқ бўлади. Бироқ тузланаётган маҳсулотлар туз иштирокида ширасини ва, хусусан, шакарини тез ажратади, чунки туз тузланаётган сабзавот ҳужайраларининг плазмөлизга учрашига сабаб бўлади. Шакарларнинг эритмага тез диффузияланиб чиқиши эса сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ривожланишига ва сут кислота тўпланишига қулай шароит яратади.

5. ПРОПИОН КИСЛОТАЛИ БИЖҒИШ

Пропион кислотали бижғиш типик бўлмаган сут кислотали бижғишга ўхшаб кетади. Бу ҳодиса пропион кислота ҳосил қилувчи алоҳида бактерияларнинг ҳаёт фаолияти туфайли содир бўлади, бу бактериялар сут ва сут маҳсулотларида, шунингдек тупроқ микрофлорасида жуда кўп учрайди. Физиологик хусусиятларига кўра, бу бактериялар шартсиз анаэробларга киради. Улар агарда ўстирилганда унинг юзасида колониялар ҳосил

қилмайди, юқа агар қатламида эса мутлақо ўсмайди. Улар 14 дан 35° гача температурада энг яхши ўсади. Ташқи шаклига кўра, бу бактериялар Грам усулида бўяладиган ҳаракатсиз таёқчалардир. Уларнинг ривожланиши учун оқсил типидаги органик азотли бирикмалар, аминокислоталар туплами ва ҳоказолар керак. Бу бактериялар сут кислотани ва баъзи гексозаларни осон бижғитади ҳамда нейтрал муҳитда яхшироқ ўсади. Стерилланган сутда ўстирилганда (бундай сутда казеин қисман нейтрализатор ва буфер ролини ўйнайди) улар анчагина пропион кислота тўплай олади. А. Ф. Войткевичнинг текширишларига кўра, бу бактерияларнинг баъзи турлари 30° да 20 кун ўстирилганда 1,5% гача кислота тўплайди. Ҳар хил микрофлорага эга бўлган стерилланмаган сутда уларнинг кам ривожланиши, афтидан, шунга боғлиқки, секинлик билан купайганда аввал *Streptococcus lactis* билан, кейин эса *Lactob. casei* билан рақобат қилишга чидай олмайди.

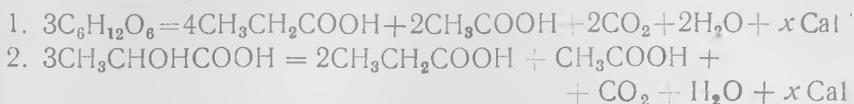


94-расм. *Bacterium acidipropionici*. Йўгонлашган жойлари бор шохланган таёқчалари. Агарли культурадан олинган препаратининг тушъ фонида куриниши (1000 марта катталаштириб курсатилган)

Пропион кислотали бижғишнинг энг кучли қўзғатувчиси *Bact. acidipropionici* дир. Бу — спора ҳосил қилмайдиган калтагина таёқча бўлиб, кўпинча занжир ташкил қилади (94- расм). Бундан ташқари, пропион кислота ҳосия қилувчи бактерияларнинг бошқа формалари ҳам тасвирланган. Улар энергия берувчи материал сифатида айрим шакарлар ва сут кислота тузларидан фойдаланади; улар азотни оқсил моддалардан олади.

Пропион кислотали бижғишнинг охирги маҳсулотлари пропион ва сирга кислоталар, шунингдек карбонат ангидрид ва сувдир.

Бижғиш қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:



Бижғиш химизми бундан олдинги процесслардагига ўхшашдир.

Пишлоқ (сир) пиширишда пропион кислота бактерияларидан фойдаланиш. Пропион кислота ҳосил қилувчи бактериялар ҳам сут хўжалигида кенг ишлатилади. Матълумки, пишлоқ (сир) тайёрлаш бир қанча микробиологик процессларга асосланган бўлиб, сут кислотали ачиш ва пропион кислотали бижғиш шу процесслар орасида жуда муҳим ўринни эгаллайди. Сир массасини тайёрлаш процессидаёқ у турли бактерияларга бойиб боради, сир массаси зардобдан ажратилганда у бир талай бактерияларни ўзига «адсорбилаб» олади. Кўпгина текширишларга кўра, сир массаси қозондан олинганда унинг ҳар бир грамидаги бактериялар сони доим бир неча юз миллионни ташкил этади. Шунча миқдордаги микрофлора сир массаси тайёрлашга ишлатиладиган сут микрофлорасига деярли бутунлай боғлиқ. Агар 1 мл сутда 10—15 миллионта бактерия бўлган бўлса, сир массасининг ҳар бир грамида камида 100—150 миллионта бактерия бўлади, бу сир массасида микроорганизмларнинг анча кўплигини кўрсатади. Сутнинг дастлабки «етилиши» сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар группасининг зўр бериб ривожланиши билан бирга давом этганидан, сир таркибида ҳам улар энг кўп бўлади.

Сут микрофлорасининг бошқа вакилларида сирга рангли микрококклар ва сут кислота ҳосил қилувчи типикмас бактериялар деярли ҳамиша тушади. Сут кислота ҳосил қилувчи типикмас бактериялар кўпинча сирнинг баъзи нуқсонларига, хусусан етилишининг бошланғич даврида қаварчиб чиқишига сабаб бўлади. Шу микроблар билан бир қаторда сирга сутдан пропион кислота ҳосил қилувчи бактериялар ҳам доим тушади, сир баъзи навларининг (масалан, совет сири, рус-швейцария, голланд сирларининг) етилишида шу бактерияларнинг иштирок этиши жуда муҳимдир. Сутдан ташқари ачитқи томизғиси ва бактериал томизғи ҳам сир учун микрофлора манбаи бўлиб хизмат қилиши мумкин.

Пастеризация қилинган сут ишлатилганда шу микроб манбалари сирга микрофлора етказиб берадиган асосий қисм бўлиб қолади.

Ачитқили сирлар тайёрлаш техникаси одатда қуйидагилардан иборат бўлади: 1) сутга ачитқи томизғиси солиб, сир масса-си ҳосил қилиш; 2) зардобни олиб ташлаш (қозонда пишириш

ва пресслаш); 3) тузлаш ва 4) сирни етилтириш. Сир пресслангандан кейин кучли намакобда (24% гача) бир неча кун давомида тузланади. Бунда параказеин (дикальцийказеин) букади, бу ҳол сирнинг юмшаб қолишига сабаб бўлади. Сир тузлангандан кейин температураси 18—22° ва намлиги 80—90% бўлган ачитиш хонасига қўйилади. 10—14 кундан кейин сирда ачиш процесси бошланади, бу 8—10 ҳафта давом этади. Ачиш тезлиги сирни ҳар хил температурали хоналарга кўчириш йўли билан идора этилади.

Сир массаси қозонда пиширилаётганда сут кислотали ачиш процесси кучайиб, талайгина сут кислота тупланади, бу кислота параказеиндан ажралиб чиққан кальций билан бириккан бўлади. Пресслаш вақтида зардобнинг асосий қисми, у билан бирга сут шакари ва сут кислотанинг асосий қисми ҳам чиқиб кетади. Шунинг учун ачитиш хонасида сут кислотали ачиш процесси амалда деярли бормайди. Унинг ўрнига сирда пропион кислотали бижғиш процесси бошланади, бунда сут кислотанинг тузлари пропион ва сирка кислоталарга айланади, шунга кўра сир ўзига хос хушхур таъмли бўлади. Бундан ташқари, пропион кислотали бижғишда карбонат кислота ҳосил бўлади ва «кўзчалар» юзага келади. Карбонат ангидрид аста-секин ажралаётганда олдин сир массасида эриши мумкин; кейин сир массаси маълум даражада тўйингандан сўнг, газ ҳолида ажралади ва бутун сир массаси бўйлаб бир текис тарқалган кўзчалар пайдо бўлишига олиб келади. Карбонат ангидрид мой кислотали бижғиш ёки сут кислотали типикмас ачишдаги каби анча тез ҳосил бўлганда эди, «кўзчалар» нотекис ҳосил бўлиб, сирнинг етилмай қолишига ва қаварчиб чиқишига сабаб бўлар эди.

Сирда кўзчалар ҳосил бўлиши сир етилгандан 2—2½ ой ўтгач тугайди. Шу вақтга келиб, асосий ачиш процесслари ҳам амалда тугалланади. Бироқ, сир батамом етилиши учун яна узоқ вақт сақланиши керак, шу вақт ичида казеин секин-аста протеолизга учраб боради. Етилган сирда барча казеиннинг деярли 2/3 қисми парчаланиб, пептонлар, аминокислоталар ва қисман аммиак ҳосил қилган бўлади. Оқсилнинг шу тариқа кўп парчаланишини бактериал протеолитик ферментлар таъсирига боғлаб изоҳлашга ҳаракат қилинмоқда, лекин бу ҳодисанинг асл сабаби нимада эканлиги ҳозирча тўла тушунтириб берилмаган. Сир етилишининг бошланғич даврида протеолиз процесси, афтидан, ачитқи ферментлари, кейинги даврларида эса сут кислота ҳосил қилувчи бактериялар (асосан *Lactobact. casei*) таъсирида юзага келади.

Микроблар фаолияти туфайли сирда учрайдиган камчиликлардан унинг қаварчиб қолишини кўрсатиб ўтиш керак. Сир етилишининг бошланғич даврида қаварчидиган бўлса, бунга, афтидан, *coli-aerogenes* группаси бактерияларининг купайиши сабаб бўлади; кейинги даврларда эса сир *Bact. putrificus*

типидаги бактериялар ҳаёт фаолияти туфайли қаварчийди. Сирнинг нормал етилишини таъминлашнинг энг яхши воситаси сутни ачитувчи бактерияларнинг соф культурасидан фойдаланишдир. Сирни ичак таёқчаси туфайли қаварчишдан сақлаш учун сир массасига бир озгина нитрат ёки нитритлар қўшилади. Улар шу бактерияларнинг ҳужайраларидаги карбоксилаза ферментининг фаолиятини бўғиб қўяди ва газлар (карбонат ангидрид) ажралишини тўхтатиб, сирни қаварчишдан сақлайди.

6. АЦЕТОН-ЭТИЛЛИ БИЖҒИШ

Ацетон-этил бижғишга спора ҳосил қилувчи факультатив анаэроб бактериялар сабаб бўлади, бу бактериялар 1904 йилда *Vac. macerans* деган ном билан тавсифланган эди. Кейинчалик бактериялар шу группасининг яна бир вакилини ажратиб олишга муваффақ бўлинди, унга *Vac. acetoethylicus* деган ном берилган эди. Аввал бу бактериялар бир-бирига қарама-қарши қўйилган. Кейинчалик эса уларнинг умумий хоссалари кўп эканлиги маълум бўлди ва, шу тариқа, улар битта турга киритилди. Бу тур *Vac. acetoethylicus* деб аталадиган бўлди.

Ацетон-этил ҳосил қилувчи бактериялар узунлиги 4 μ дан 10 μ гача бўлган таёқчалардир. Улар Грам усулида бўялмайди ва ҳужайраларида гранулёза тўтмайди. Ривожланишининг айрим стадияларида спора ҳосил қилади. Споралари одатда ҳужайранинг бирор учиди жойлашган бўлади (40-расмга қаранг). Бу бактерияларнинг физиологик хусусиятларидан, азот манбаларига унча муҳтож бўлмасдан (бу — уларнинг аминоквототрофлигига боғлиқ), биотинга жуда талабчан бўлишини эслатиб ўтиш кифоя.

Ацетон-этил ҳосил қилувчи бактериялар углерод ва бижғиш учун керакли энергия берувчи материал сифатида турли углеводлардан фойдаланади. Улар углеводларни бижғитиб, этил спирт, ацетон, сирка кислота, карбонат ангидрид ва водород ҳосил қилади. Ҳосил бўладиган этил спирт билан ацетон миқдори бирмунча ўзгармас бўлиб, углеводлар бижғиганда 2,5 : 1 ёки 3 : 1 нисбатга туғри келади. Бу бижғишни қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



Бу процесснинг бошланғич стадиялардаги химизми юқорида айтиб ўтилган бижғиш процесслари билан бир типда борса, бирмунча кейинги стадияларда ўзига хос хусусиятларга эга бўлиб қолади. Бу хусусиятлар шунга боғлиқки, муайян, бактерияларнинг ривожланишида, Н. Иерусалимский маълумотларига кўра, иккита фаза кузатилади: 1) мос келадиган озиқ муҳитларида тахминан 20 соатга чўзиладиган ва кислоталар тўпланиши билан давом этадиган ўсиш фазаси ҳамда 2) етуклик

ф а з а с и, тупланган кислоталар бу фазада яна бижғиб, а ц е т о н ҳосил қилади.

Ацетон-этилли бижғиш амалий жиҳатдан маълум даражада диққатга сазовордир ва, бундан ташқари, табиий шароитда кўп учрайди. Чунки крахмал, дисахаридлар, моносахаридлар ва усимлик қолдиқлари таркибига кирадиган бошқа бирикмалар шу тариқа бижғишга учраши мумкин.

7. МОЙ КИСЛОТАЛИ БИЖҒИШ

Мой кислотали бижғишнинг биохимиявий табиатини 1861 йилда Луи Пастер аниқлаган эди, лекин мой кислотанинг ўзи 1914 йилдаёқ кашф этилган, бу кислотани шакардан ҳосил қилиш рецепти эса 1843 йилдан маълум эди. Пастер бу хилдаги бижғиш молекуляр килородли шароитда ривожлана олмайди-ган алоҳида бактерияларнинг ҳаёт фаолияти туфайли содир бўлишини аниқлашга муваффақ бўлди.

Мой кислотали бижғиш процессини қўзғатувчилар табиатда кенг тарқалганлиги кейинги текширишлардан маълум бўлди. Бу бактериялар тупроқда, гўнгда, ифлос сувда, сутда, сирда ва ҳоказоларда жуда кўп учрайди. Улар ҳар хил тупроқларда айниқса кенг тарқалган. Намуна учун олинган тупроқларнинг 90% часида, одатда, шу бактериялар бўлади. Бу бактерияларнинг энг муҳимлари қуйидагилардир.

1. *Clostridium Pasteurianum* мой кислота ҳосил қилувчи типик бактерия бўлиб, атмосфера азотини ўзлаштириш хусусиятига эга. У калта таёқча ҳолида бўлади ва спора ҳосил қилгандан кейин дуксимон шаклга киради (95- расм).

2. *Clostr. felsineum* ташқи шакли жиҳатдан юқорида айтилган бактерияга яқин туради, лекин пектиназа ферменти борлиги ва пектин моддаларни бижғита олиши билан ундан фарқ қилади.

3. *Clostr. butylicum* ташқи шакли жиҳатдан юқоридаги бактериялар билан бир хил, лекин углеводларни бижғитиб, бутил спирт ҳосил қилиши билан улардан фарқ қилади (96- расм).

4. *Clostr. butyricum* углеводларни бижғитиб, мой кислота ҳосил қилади, ammo морфологияси жиҳатдан юқоридаги бактерияларга яқин туради (97- расм).

Мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар хивчинлари перитрихал жойлашган ҳаракатчан таёқчалар бўлиб, катталиги 3 μ дан 12 μ гача боради. Хужайраларининг протоплазмасида қўшилмалар сифатида г р а н у л ё з а бор, шунга кўра, улар йод таъсирида тўқ кўк ранга бўялади. Бу группанинг ҳамма бактериялари спора ҳосил қилади. Споралари цилиндр ёки эллипс шаклда бўлиб, узунлиги 1 μ дан 1,6 μ гача ва эни 0,8 μ гача етади. Хужайралари спора ҳосил қилгандан кейин дук ёки ноғора чўп кўринишига эга бўлади.



95-рasm. *Clostridium Pasteurianum*



96-рasm. *Clostridium acetobutylicum*.
Спораларга айланадиган узун таёқчалари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган, В. Шапошниковдан олинган)



97-рasm. *Clostridium butyricum*.
Таркибида гранулёза бор дуксимон хужайралари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)

Мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар о б л и г а т а н а э р о б л а р бўлиб, 1 л ҳавода 20 мг дан 30 мг гача кислород бўлгандагина яхши ўсади. Улар углеродни углеводлардан, сут кислота билан пирозум кислотадан, маннит ва глицериндан олади; азотни жуда хилма-хил азотли бирикмалар: пептон, аминокислоталар, аммиакли тузлардан, баъзилари эса ҳатто атмосфера азотидан олади. 30—40° уларнинг ривожланиши учун энг қулай температура ҳисобланади. Споралари қисқа муддатли (1—2 минут давомида) қайнатишга чидай олади. Улар қулай органик бирикмаларда ривожланар экан, уша бирикмаларни бижғитиб, қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ мой кислота, карбонат ангидрид ва водород ҳосил қилади.



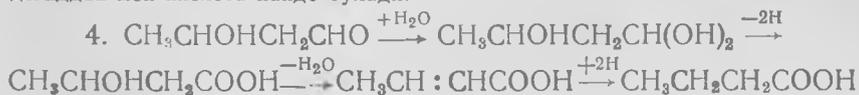
Бу бижғиш давомида мой кислотадан ташқари, талайгина миқдорда сирка кислота ҳам ҳосил бўлади. Реакция кислотали томонга ўтганда (рН=5,5 гача борганда) эса кўп миқдорда бутил спирт билан ацетон туллана бошлайди.

Пирозум кислота ҳосил бўлгунча, мой кислотали бижғиш химизми юқорида айтиб ўтилган бижғишлар билан бир типда бўлади. Кейинги ўзгаришларигина бошқачароқ шаклда кечади. Аввал пирозум кислотадан сирка альдегид ҳосил бўлади. Кейинчалик эса ундан альдоль ҳам юзага келади, альдоль кейин мой кислотага айланади.

Сирка альдегид карболигаза ферменти таъсирида қуйида кўрсатилган тенгламалардан бирига мувофиқ конденсатланиб, альдоль ҳосил қилади:



Мой кислотали бижғишда альдоль конденсатланишининг биринчи типи, афтидан, энг катта аҳамиятга эга, бу процесс β-оксимой кислота альдегиди ҳосил бўлишига олиб келади, кейин қуйидаги схемага мувофиқ шу альдегиддан мой кислота пайдо бўлади:



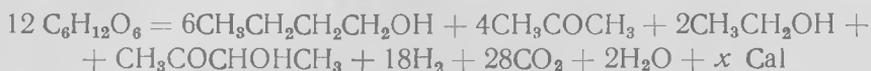
Мой кислотали бижғиш процессида сирка альдегиднинг конденсатланиши муҳим аҳамиятга эга эканлиги юқорида келтирилган тенгламалардан кўриниб турибди. Сирка альдегиднинг конденсатланиши натижасида тўрт углеродли бирикма — мой кислота ҳосил бўлади. Шу процесс бўлмаганда эди, сут ва пирозум кислоталар (шунингдек глицерин) мой кислотага айлана олмас эди, ҳолбуки, мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар бу бирикмаларни осонгина бижғитиб, мой кислота ҳосил қилади.

8. АЦЕТОН-БУТИЛЛИ БИЖҒИШ

Мой кислотали бижғиш процессида мой кислота билан бир қаторда бошқа маҳсулотлар ва асосан талайгина миқдорда бутил спирт ҳам ҳосил бўлади. Бижғиш *Clostr. acetobutylicum*

бактерияси туфайли юзага келадиган бўлса, кейинги текширишлардан маълум бўлишича, муҳитнинг кислотали ёки нейтраллигига қараб, бу бактерия мой кислотали бижғишга ҳам, ацетон-бутилли бижғишга ҳам сабаб бўла олади. Нейтрал муҳитда (буғр иштирокида) бижғишнинг асосий маҳсулоти мой кислота ҳисобланади, бутил спирт билан ацетон эса қўшимча маҳсулотлар сифатида кам миқдорда ҳосил бўлади. Кислотали муҳит ($pH=5,5$) да эса бутил спирт билан ацетон бижғишнинг асосий маҳсулотлари ҳисобланади, мой кислота эса қўшимча маҳсулот сифатида ҳосил бўлади.

Бу бижғишнинг охириги натижасини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:

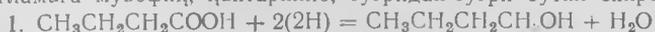


Мазкур бижғиш давомида занжирида учта ва тўртта углерод тутадиган моддалар ҳосил бўлганлигидан, уларнинг пайдо бўлиш химизми қандай экан, деган савол туғилади.

Бу саволга ҳозир жуда қониқарли жавоб олинган. В. Н. Шапошников ва бошқаларнинг текширишларидан маълум бўлишича, мазкур бижғишда икки фаза кузатилади: 1) кислоталилик фазаси, бу фазада бактериялар зўр бериб кўпаяди ва муҳитда мой ҳамда сирка кислоталар тўпланади; 2) ацетон-бутилли фазаси, бу фаза давомида кислоталилик пасайиб, ацетон, бутил ва этил спиртлар зўр бериб тўпланади. Процессни бошқариш шароитига қараб, бижғишнинг гоҳ бир фазасини, гоҳ иккинчи фазасини сусайтириш ва қандай бўлмасин бирор хил маҳсулотни муҳитда кўпроқ тўплаш мумкин.

Иккинчи фазада сирка кислота ацетонга, мой кислота эса бутил спиртга айланади. Қуйидаги фактлар шуни кўрсатади: агар бижғитиладиган субстратга сирка кислота қўшилса, ацетон кўп чиқади (назарий йўл билан ҳисоб қилинган миқдорнинг 72% га етади), агар мой кислота қўшилса, шунга мувофиқ бутил спирт чиқиши кўпаяди. Шунга асосланиб, ацетон ҳақиқатан ҳам сирка кислотадан, бутил спирт эса мой кислотадан ҳосил бўлади, деб эътироф қилиш керак.

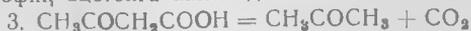
Ацетон-бутилли бижғиш химизми мой кислотали бижғиш химизми билан бир хил. Мой ва сирка кислоталарнинг кейинчалик бутил спирт билан ацетонга айланиши алоҳида йўл билан боради, холос. Мой кислота, чамаси, қуйидаги тенгламага мувофиқ, қайтарилиб, тўғридан-тўғри бутил спиртга айланади:



Сирка кислота эса аввал сирка альдегид билан ўзаро таъсирлашиб, ацетон-сирка кислота ҳосил қилади:



Ацетон-сирка кислота кейин декарбоксилланади ва қуйидаги тенгламага мувофиқ ацетонга айланади:



Ацетон, бутил ва этил спиртлар қимматли маҳсулотлар бўлиб, техникда кўп ишлатилади, шунинг учун бижғишнинг бу хили ацетон билан бутил спирт олишда саноатда кенг расм бўлган.

Мой кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг табиатда кенг тарқалганлиги бир қанча органик моддаларнинг (углеводлар, спиртлар ва органик кислоталарнинг) анаэроб шароитда парчаланиш процесларида уларнинг жуда муҳим иштирокчи бўлиб қолишига сабаб бўлади. Органик қолдиқлар (ахлат, гўнг ва ҳоказолар) тупламларида, шунингдек, тупроқда доимой кислотали бижғиш процесси бўлиб туриши шундан далolat беради. Мой кислота ҳар хил органик моддаларнинг анаэроб йўл билан парчаланишида кенг кўламда ҳосил бўладиган маҳсулотдир.

9. ПЕКТИН МОДДАЛАРНИНГ МОЙ КИСЛОТАЛИ БИЖҒИШИ

Ўсимлик қолдиқларининг минералларга айланиш тезлиги, улар ҳужайраларини мустаҳкамлаб, тўқималарга айлантирадиган пектин моддаларнинг парчаланишига маълум даражада боғлиқ. Ана шу ҳужайраларо моддалар сувда эримайди ва ҳар қандай ўсимлик қолдиқларида анчагина миқдорда бўлади. Улар олмада (масалан, антоновка нав олмада) ва бошқа меваларда айниқса кўп бўлади, бу мевалардан совитилганда лиқилдоқ массалар ҳосил қиладиган ва кондитер саноатида (мармелад, пастила ва бошқалар тайёрлашда) кўп ишлатиладиган мева экстрактлари олинади.

Ҳужайраларо моддалар биринчи марта 1824 йилда ажратиб олинган эди. Лиқилдоқ масса ҳосил қилиш хусусиятига қараб, бу моддалар пектин моддалар деб аталди (грекча *pektus* — лиқилдоқ деган сўздан олинган). Бу моддаларнинг химиявий табиати узок вақтгача унча аниқ бўлмади келди ва фақат аста-секин батафсил таърифлаб берилди. Ҳозир ўсимлик тўқимасининг сувда қайнатилганда, арабан ва пектин кислотага (кислотанинг кальцийли ёки магнийли тузларига) гидролизлана оладиган ўзгармас моддаси пектин деб аталади. Гидролизланган пектин гидратопектин деб юритилади. Пектин гидролизланганда 65% га яқин гидратопектин ва 35% га яқин арабан (арабиноза ангидриди) ҳосил бўлади. Гидратопектиннинг асосий таркибий қисми — пектин кислота мураккаб тузилган. Унинг асосий скелетини тетрагалактурон кислота ҳосил қилади. Пектин кислота таркибига, бундан ташқари, арабиноза, галактоза, сирка кислота ва метил спирт киради. Специфик ферментлар таъсирида пектин кислота таркибий қисмларга тўла парчаланаяди.

Пектин протопектиназа ферменти билан гидролизланганда метил спирт ва мураккаб кислоталар комплекси ҳосил бўлади:



Пектиннинг пектиназа ферменти таъсирида тўла гидролизланиши натижасида эса қуйидаги маҳсулотлар ҳосил булади:



Таркибида пектиназа бўлган, пектин моддаларнинг мой кислотали бижғишига сабаб бўладиган бактериялар анча узун (бўйи 10—15 μ ва эни 0,8 μ) таёқчалар бўлиб, шарга ўхшаш йўғон тортган учларида эндоспоралар ҳосил қилади, пектинлар, глюкоза ва крахмални бижғитади, аммо целлюлозани бижғита олмайди. Бу бактерияларни Бейеринк *Clostridium pectinovorum* (98-расм) деган ном билан тавсифлаган эди. Улар облигат анаэроблар жумласига киради ва пектин моддаларни бижғитиб, мой ҳамда сирка кислоталар, водород ва карбонат ангидрид ҳосил қилади; бундан ташқари, бижғишнинг тегишли шароитида бутил спирт билан ацетон ҳам ҳосил бўлади.



98-расм. *Clostridium pectinovorum*. Уччида спораси бор таёқчалари (1500 марта катталаштириб курсатилган)



99-расм. *Clostridium felsineum* (1000 марта катталаштириб курсатилган)

Пектин моддаларнинг бижғишига сабаб бўладиган иккинчи кўзгатувчи узун пояли нашадан ажратиб олинган ва *Clostr. felsineum* деб аталган (99-расм). У ҳаракатчан граммусбат бактерия бўлиб, ҳужайраларида гликоген бор. Пектинли бижғишга сабаб бўладиган бошқа бактериялардан фарқ қилиб, бу бактерия, бирмунча юқори температурада ҳам ривожлана олади. Ташқи кўриниши жиҳатдан йирик таёқчалар бўлиб, споралар ҳосил қила олади ва мутлақо анаэроб шароитда ривожлана олади.

Пектиннинг ферментлар таъсирида гидролизланиши натижасида энергия ажралмайди. Шунинг учун юқорида айтиб ўтилган бактериялар гидролиз натижасида ҳосил бўлган маҳсулотларнинг баъзиларини кейинчалик ё мой кислотали, ёки ацетон-бутилли бижғиш типида бижғитади. Галактоза ва арабиноза шундай маҳсулотлар жумласига киради. Арабиноза бижғиганда фақат мой кислота билан карбонат ангидрид, галактоза бижғиганда эса мой кислота ва карбонат ангидрид билан бир қаторда водород ҳам ҳосил бўлади:



Пектинли бижғишдан амалда кенг фойдаланилади. Зиғир ва толали ўсимликларни сувда ивитиш шу процесга асосланган.

10. ЗИҒИРНИ СУВДА ИВИТИШДА МОЙ КИСЛОТА ҲОСИЛ ҚИЛУВЧИ БАКТЕРИЯЛАРДАН ФОЙДАЛАНИШ

Толали ўсимликлар (зиғир, наша, жут, кендир ва бошқалар) га биринчи ишлов беришда мой кислота ҳосил қилувчи бактериялардан, хусусан уларнинг пектин моддаларни бижғитадиган хилларидан фойдаланилади. Улардан фойдаланишнинг зарурлиги шундан келиб чиқадики, йиғиришга кетадиган целлюлоза толалари пўстлоқ паренхима тўқимасининг ҳужайралари ҳамда ёғочлиги билан маҳкам боғланган бўлади. Паренхима бўкиб, айрим ҳужайраларга ажраладиган бўлгандагина, уларни ўсимликнинг шу қисмларидан ажратиб олиш мумкин.

Бу эса, ўз навбатида, ҳужайраларни цементлаб, тўқималарга айлантирадиган пектин моддаларни парчалашни талаб этади. Шундан кейингина пояни механик равишда ишлаш — титиш йўли билан луб толаларини ёғочликдан ажратиб олиш мумкин.

Пектин моддаларни парчалаш учун сувда ёки шудрингда ивитиш усули қўлланади. Биринчи процесс пектинни парчаловчи анаэроб бактерияларнинг биохимиявий активлигига, иккинчиси эса баъзи аэроб бактериялар ва моғор замбуруғларининг активлигига асосланган. Табиий равишда сувда ивтилганда пектин моддаларнинг парчаланишида бир қанча организмлар иштирок этади. Минервин текширишларига кўра, бу процессни иккита алоҳида фазага: 1) экстрактив моддаларнинг бижғиши (кўпikli бижғиш) ва 2) пектин моддаларнинг ҳақиқий бижғиши фазаларига бўлиш мумкин. Биринчи процесс ивтилгандан 2—3 соат кейин бошланади ва 12—13 соатдан кейин жуда авжга чиқади. Бу процесс зўр бериб газлар (CO_2 ва H_2) ҳосил бўлиши билан давом этади, шунинг учун ҳам кўпikli бижғиш деб аталган. Бу вақтда суюқликда жуда кўп майда кокklar ва ичак таёқчаси ҳамда *Pseudomonas fluorescens* га ўхшай-

диган, таёқчасимон спора ҳосил қилмайдиган бактериялар пайдо бўлади. Пектин моддаларнинг ҳақиқий бижғиши вақтида эса спора ҳосил қилувчи анаэроб таёқчалар (*Clostridium pectinovorum*) нинг ривожланиши кузатилади.

Кўпikli бижғиш вақтида ичак таёқчаси группасига кирадиган бактериялар ривожланганлигидан, бижғиётган суюқликда мой ва сирка кислоталар билан бир қаторда сут кислота ҳам бўлиши мумкин. Бижғиш стадиясининг бошида сут кислота мой кислотанинг 50% ни, процесснинг охирида эса 5—10% ни ташкил этиши мумкин. Сут кислота миқдорининг камайиб кетишига сабаб шуки, мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар уни ачиғиб, мой кислотага айлантиради.

Бижғишнинг шу турларида пектинни парчаловчи бактерияларнинг соф культураларидан, хусусан *Clostr. pectinovorum* дан фойдаланиш яхши натижа беради. Тола стерилланган шароитда ивитилганда, табиий равишда ивитилгандан ёмонроқ бўлиб чиққанлиги учун аввалига унча қониқарли натижалар олинмаган бўлса-да, ивйтиш муддатлари жуда қисқарди. Стерилланмаган шароитда, аммо соф культура қўшиб ивйтиш 120 соат ўрнига, фақат 100 соат давом этди, шу муҳитдаги бошқа организмлар билан соф культура қўшилганда эса ҳатто 83 соат давом этди.

Толанинг ёмонлашувига сабаб экстрактив моддаларнинг бижғиши бўлиб чиқди. Стерилланган шароитда улар шу муҳитдаги бошқа микроорганизмлар туфайли бижғимасдан, *Clostr. pectinovorum* туфайли бижғиган ва қўшимча мой кислота тўплаган, бу ҳол процесснинг кейин боришига тўсқинлик қилган. Зиғир яхшилаб қайнатилгандан кейин ундаги пектин моддаларнинг бижғиши устида ўтказилган кузатишлар ҳам шуни тасдиқлайди. Бундай шароитда сифатли тола чиққан; бундан, зиғир яхши ивйтиш учун пектин моддаларни батамом парчалайдиган табиий микроорганизмлар ассоциацияси бўлиши керак, деган хулоса чиқариш мумкин.

Маркованинг яқиндаги текширишларига қура, шу муҳитдаги бошқа микрофлорада кислоталар тузини (хусусан, мой кислоталар тузини) бижғиш-тадиган бактериялар жуда кўп учрайди. Бу бактерияларнинг мой кислотани бижғитиши шу кислотанинг камроқ тўпланишига сабаб бўлиб, *Clostr. pectinovorum* га пектин моддаларни тула парчалаш учун имкон бериши эҳтимолга жуда яқин. Азотли моддалар қўшилганда ҳам зиғирнинг ивйтиш сезиларли даражада яхшиланади. Муҳит реакциясини идора эта оладиган азотли моддалар айниқса яхши таъсир кўрсатади. Масалан, аммоний карбонат ана шундай хоссага эга. Ивитиладиган суюқликка пектинли бижғишга сабаб бўладиган кучли қўзғатувчилар қўшилса ҳам ивитишнинг хийла тезлашганлиги (20% га яқин) маълум бўлди. Шунинг учун зиғир ва толали бошқа ўсимликлар биринчи марта ишланадиган заводларда бундай бактериялар ҳозир кўп ишлатилади.

Кендир ивитилганда ҳам худди шундай процесслар бўлади, бироқ у анча қийинлик билан ивийди. Бактерияларнинг кендирга секин таъсир қилишини И. А. Макринов унда микроб таъсирига кам бериладиган мумсимон ва смоласимон моддалар борлиги билан исботлайди. Бижғишнинг энг кучли қўзғатувчилари иккита бактерия: спора ҳосил қилмайдиган овал шаклдаги микроб ва спора ҳосил қилувчи таёқчадир.

Каноп ивитилганда пектинли бижғишга *Bac. cannabis* сабаб бўлади. Биохимиявий хусусиятларига қура, бу бактерия *Clostr. felsineum* га жуда яқин туради; бижғишнинг охириги маҳсулотлари тариқасида бу бактерия мой кислота (асосий маҳсулот), валериан кислота (мой кислотадан икки баравар кам), этил спирт, карбонангидрид ва водород ҳосил қилади.

Сунъий ивйтиш процессида органик моддаларга бой бўлган кўп миқдор ивйтиш суюқлиги ҳосил бўлади. Бу суюқликни табиий сув ҳавзаларига

тушириш уларнинг ифлосланишига сабаб бўлиши мумкин. Шунинг учун уни ё органик қўшимчалардан тез тозалаш усулини топиш, ёки қайта тиклаб, зифирни ивйтиш учун бошқатдан ишлатиш жуда зарур бўлиб қолади. Равшанки, иккинчи йўл мақсадга энг мувофиқдир.

В. Минервин томонидан ишлаб чиқилган, ивйтиш суюқлигини анаэроб йўл билан қайта тиклаш усули бу суюқликдан ивйтиш учун яна 30 мартагача фойдаланиш имконини беради.

Қайта тиклаш алоҳида ҳовузда амалга оширилади, бу ерда суюқлик учувчан органик моддалар тузларини бижгитиб, карбонат ангидрид ва метан ҳосил қиладиган бактериялар таъсирига учрайди. Бу тузлар ивйтиш давомида пектин моддалар бижғишининг охириги маҳсулоти сифатида тупланиб боради ва ивиш процессини қўзғатувчиларнинг нормал ривожланишига тўсқинлик қилади. Бу тузларни йўқотиш бир қанча қулайлик туғдиради: ивиш шаронти яхшиланади, ивиш муддати икки баравар қисқаради, ивителиш суюқлигини чиқариб ташлаш эса 10 марта камаяди.

11. ЦЕЛЛЮЛОЗАНИНГ АНАЭРОБ ЙЎЛ БИЛАН ПАРЧАЛАНИШИ

Целлюлоза тупроққа ва сув ҳавзаларига жуда кўп тушиб турганидан бу модданинг анаэроб йўл билан парчаланиши умумбиология нуқтаи назаридан муҳим аҳамиятга эга. Мавжуд маълумотларга кўра, ер юзидаги организмлар таркибида учрайдиган умумий углерод массаси 700 биллион тоннага яқин миқдорга тенг келади. Тупроқ ва торфларда 1500 биллион тоннадан ортиқроқ углерод бор. Агар углерод массасининг деярли ярмиси целлюлозага тўғри келади, деб ҳисобласак, бу модданинг ер юзидаги массаси қанча эканлигини тасаввур қилиш осон. Бунинг устига, унинг ўсимликлар таркибида йил сайин кўпайиб бориши ҳам ўсимликлар қуруқ оғирлигининг 50% га яқинлашиб қолади. Шунинг учун табиатда целлюлозанинг парчаланиш процесслари ер юзида углероднинг айланишида жуда муҳим аҳамиятга эга.

Целлюлоза парчаланишининг биохимиявий табиати биринчи марта ўтган асрнинг 50-йилларидаёқ пайқалган эди. Рус тадқиқотчиси Л. Попов целлюлозали моддалар (дарё балчиғи) бижғиганда, метан билан водород ажралиб чиқишини аниқлади. Гўннинг анаэроб шароитда бижғиши текширилганда ҳам шунга ўхшаш маҳсулотлар топишган. Шундан кейин Гоппе-Зейлер филтер қозони дарё балчиғи бактериялари ёрдамида уй температурасида бижгитиб, жуда узоқ вақт (тўрт йилга яқин) сақлаганда, бу қозон метан билан карбонат ангидридга айланишини аниқлади. Бироқ В. Л. Омелянскийнинг ўтган аср охириларида ўтказган йирик текширишларигина бу процессларни анча тўла тушунтириб берди. У целлюлоза анаэроб йўл билан парчаланганда иккита бактерия иштирок этишини аниқлашга муваффақ бўлди. Бу бактерияларнинг бири целлюлозанинг бижғиш маҳсулотлари орасида талайгина водород ҳосил қилса, иккинчиси кўпгина метан ҳосил қилади. Биринчи бактерияни Омелянский *Bac. cellulosaе hydrogenicus* деб атаган (100-расм). Бу бактерия узун (10 — 12 μ) таёқчалардан иборат. Ҳужайрасининг

бирор учида споралар ҳосил қилади. Бунда ҳужайранинг учи думбайиб чиқади ва бактерия ноғора чўпи шаклига киради.

Иккинчи хил бактерия *Bac. cellulosaе methanicus* деб аталди. У морфологик жиҳатдан олдингига ўхшайди, лекин анча кичикроқ бўлади. Бу бактерия ҳам спора ҳосил қилади ва шаклан ноғора чўпига ўхшайди (101-расм).



100-расм. *Bacillus cellulosaе hydroge-nicus*: *чанда*—ёш ҳужайралари; *урпада*—ноғора чўпи шаклидаги таёқчалари; *унгда*—споралари (1000 марта катталаштириб курсатилган)



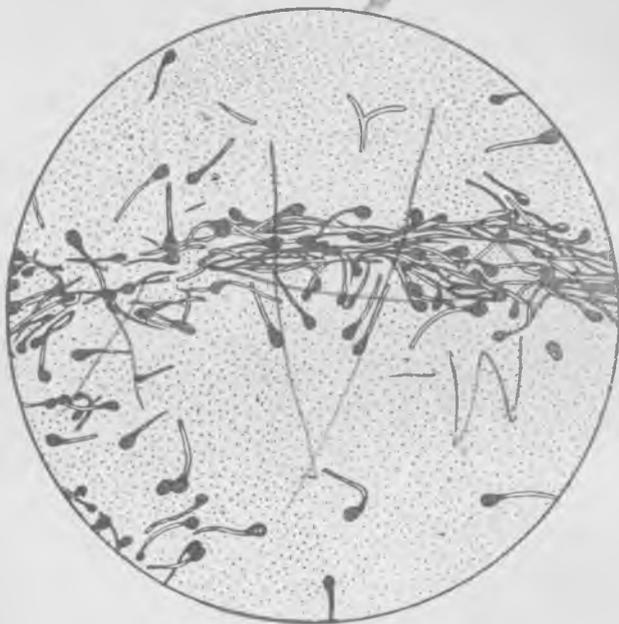
101-расм. *Bacillus cellulosaе methanicus*: *чанда*—ёш ҳужайралари; *урпада*—ноғора чўпи шаклидаги таёқчалари; *унгда*—споралари (1000 марта катталаштириб курсатилган)

Бу бактерияларни бир-биридан ажратиш турадиган энг муҳим фарқлардан бири улар спораларининг униш тезлигидир. Метанли бижғиш бациллаларининг споралари водородли бижғиш бактериялари спораларига қараганда анча тез унади. Шунинг учун целлюлозали муҳитга инфекцион материал юқтирилганда олдин метанли бижғиш бациллалари ривожлана бошлайди. Бу вақтда водород бациллаларининг споралари ҳали тинч ҳолатда бўлади.

Агар метанли бижғиш бошлангандан кейин, колба 75° гача 15 минут қиздирилса, метан ҳосил қилувчи бактериялар нобуд бўлади. Водородли бижғиш қўзғатувчиси эса бундай иссиқдан шикастланмайди, чунки унинг споралари бу вақтда ҳали унмаган бўлади. Бу усул такрорланганда, водород ҳосил қилувчи бациллаларни бирмунча соф ҳолда ажратиш олиш имкони туғилади. Ҳозир шу бациллаларнинг иккала хили *Bac. Omelianskii* деган ном билан бир турга бирлаштирилган.

Юқорида айтиб ўтилган ва 30—35° температурада целлюлозанинг бижғишига сабаб бўладиган бактериялар билан бир қаторда бирмунча юқори температурада ривожланадиган целлюлоза парчаловчи бактериялар ҳам табиатда учрайди. Масалан, ҳайвонларнинг экскрементидан *Bac. cellulosaе dissolvens* ни (102-расм) ажратиш олишга муваффақ бўлинди. Бу бактерия целлюлозани 35—50° температурада энг яхши парчалайди. У 100° температурага 50 минут чидай оладиган овал споралар ҳосил қилувчи узун (12 μ га яқин) таёқчадир. Уни эрувчи углеводларда (глюкоза, фруктоза, галактоза, арабиноза, манноза ва бошқаларда) ўстириш бўлмайди. Лекин у целлюлозада яхши ўсади ва уни бижғитиб, мой, сирка кислоталар, этил спирт, карбонат ангидрид ҳамда водород ҳосил қилади.

Бундан ташқари, от гунгидан *Clostr. thermocellum* ни ажратиб олишга муваффақ бўлинди. Бу бактерия 60—65° да целлюлозани бижғитиб, учувчан кислоталар (асосан сирка кислота) ва этил спирт ҳосил қила оладиган, спора берувчи кичкинагина (0,5 × 0,4 μ) факультатив анаэроб таёқчадир. Ҳосил бўладиган учувчан кислоталар бижғиган целлюлозанинг 56% ни, спирт эса 10% ни ташкил этади. Бижғиган целлюлозанинг қолган қисми газларга тўғри келади.



102- расм. *Bacillus cellulosae dissolvens*. (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)

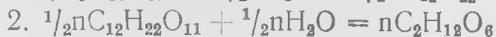
Автор, В. В. Первозванский, Чельцова ва бошқалар ҳам целлюлозани бижғита оладиган термофил бактериялар культурасининг шунга ўхшаш типини текширдилар.

Целлюлозанинг бижғишини текшириш юзасидан олиб борилган юқоридаги ишларнинг кўпи фақат термофил бактерияларнинг тозаланган культуралари устида ўтказилган. А. А. Имшенецкий уларнинг тоза культурасини ажратиб олди, у целлюлозани парчаловчи бактерияларнинг морфологик характеристикасини ёритишга, шунингдек уларнинг физиологияси тўғрисида мукамал маълумотлар беришга муваффақ бўлди. Аввало, целлюлозани парчаловчи термофил бактериялар бошқа бактериялар би-

лан симбиоз ҳолда яшагандагина ривожлана олиши маълум бўлди. Чамаси, муайян муҳитда бўлган микрофлора муҳитнинг оксидланиш-қайтарилиш потенциалини пасайтиради ва уни анаэроб бактерияларнинг ривожланиши учун зарур мураккаб органик бирикмалар билан бойитади. Бу бактериялар культураларида целлюлоза гидролизи маҳсулотлари ҳам, бижғиш маҳсулотлари ҳам топилиши кейинчалик маълум бўлди.

Шу маълумотларга, шунингдек бошқа бир қанча тадқиқотчиларнинг маълумотларига асосланиб, целлюлоза бижғишдан олдин целлобиоза ёки глюкозагача гидролизланади, деб ҳисоблаш керак. Чунончи, целлюлозада ривожланаётган бактерияларнинг баъзи культуралари толуол билан ишланганда, озиқли эритмада Фелинг суюқлигини қайтарадиган моддалар ҳосил бўлади. Бу моддалар кейинроқ ажратиб олинди ва глюкозага ўхшаш деб ҳисобланди. Глюкоза доимо тўпланавермасдан, бактериялар нобуд қилингандан кейингина тўпланади ва унинг тўпланиши, афтидан, шунга боғлиқки, целлюлоза ферменти боягидек ишлов берилгандан кейин ўз активлигини ҳали сақлаб қолади, глюкозанинг парчаланишида иштирок этадиган ферментлар эса инактив ҳолга келади.

Бактерия культуралари йодоформ билан ишланганда ҳам шунга ўхшаш маълумотлар олинган. Йодоформ таъсирида бижғиш процесси тўхтаб қолган, суюқликда эса глюкоза билан целлобиоза тўпланган. Целлюлозанинг парчаланишида бу моддаларнинг қайси бири олдин ҳосил бўлишини аниқлаш учун бактерияларга йодоформ таъсир эттириб, уларнинг ривожланиши тўхтатилган ва кейин культура 67° температурада сақланган. Бундай шароитда суюқликда фақат целлобиоза топилган, холос, бу, целлобиоза ферменти активлигининг йўқолишига боғлиқ бўлса, ажаб эмас (бу фермент целлобиозани глюкозагача парчалайди). Бу маълумотлар глюкозанинг парчаланишида иккита фермент (целлюлаза билан целлобиоза) иштирок этади, целлюлоза эса шу ферментлар таъсирида глюкозагача гидролизланади, деб тахмин қилишга имкон беради:

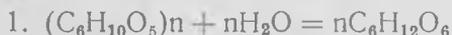


А. А. Имшенецкийнинг илмий асарида целлюлозанинг олдин глюкозагача парчаланишига ишончли далиллар келтирилган. У целлюлозани парчаловчи бактерияларнинг соф культураси ривожланаётган целлюлозали озиқ субстратини текширар экан, парчаланган целлюлозанинг 40 дан 70% гачаси эрувчан шакрлар ҳолида бўлишини аниқлади.

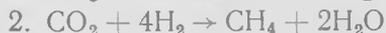
Целлюлозанинг водород ажралиши билан давом этадиган парчаланиш процесси целлюлозанинг водородли бижғиши деб аталади. Бижғишнинг бу хилида ҳаммиша мой ва сирка кислоталар, карбонат ангидрид ҳамда водород ҳосил

булади. Ҳосил буладиган кислоталарнинг узаро нисбати анча кенг доирада узгариб туриши мумкин. Лекин уртача қуйидаги миқдорларга тўғри келади: бир молекула мой кислотага 1,7 молекулага яқин сирка кислота тўғри келади. Карбонат ангидрид билан водород ҳосил булган кислоталарнинг тахминан $\frac{1}{2}$ қисмини (оғирлигига нисбатан) ёки парчаланган целлюлозанинг $\frac{1}{3}$ қисмини ташкил этади. Ҳосил буладиган газлар ҳажмининг $\frac{1}{2}$ қисми карбонат ангидридга ва $\frac{1}{2}$ қисми водородга тўғри келади.

Целлюлозанинг метанли бижғишида газсимон маҳсулотлар кўпроқ ҳосил булади. В. Л. Омелянский маълумотларига кўра, уларнинг миқдори парчаланган целлюлоза оғирлигининг тахминан ярмини ташкил этади. Бундан ташқари, мой кислота билан сирка кислота ўртасидаги нисбат ҳам кўп даражада ўзгариб туради. Бу ҳолда бир молекула мой кислотага 9 молекула сирка кислота тўғри келади. Газлар ўртасидаги нисбат ҳам ўзгариб туради. Карбонат ангидридга барча газлар ҳажмининг атиги $\frac{1}{3}$ қисми, метанга эса $\frac{2}{3}$ қисми тўғри келади. Муҳит реакциясига қараб, бу нисбатлар кескин ўзгариши мумкин. Масалан, ишқорий реакцияда кислоталар кўп ҳосил бўлса, кислотали реакцияда кўпроқ газлар чиқиши кузатилади. Бундан ташқари, водородли бижғишда доим бир оз миқдор этил спирт ҳам ҳосил бўлади. Ҳосил буладиган охириги маҳсулотлар миқдори доимий бўлмаганлигидан бижғишнинг бу хиллари одатда умумий схема билан ифодаланади, холос. Целлюлозанинг водородли (2) ва метанли (3) бижғишини ифодаловчи шундай схема қуйидаги шаклда кўрсатилади:



Бироқ метанли бижғиш учун мана шундай схема ҳам жуда шартлидир, чунки метан, афтидан, ёки сирка кислотанинг парчаланиши ҳисобига, ё бўлмаса, карбонат ангидриднинг молекуляр водород билан қайтарилиши ҳисобига иккиламчи тартибда ҳосил бўлади:



Метан шу йўллардан бири билан ҳосил бўлади, деб ҳисобланадиган бўлса, афтидан, целлюлоза соф ҳолда метанли бижғимайди, деб тан олишга тўғри келади. Айрим ҳолларда метан целлюлозанинг водородли бижғиш маҳсулотларидан кейинчалик ҳосил бўлади, холос. Бироқ, бу масаланинг узил-кесил ҳал этилиши учун яна қўшимча маълумотлар керак.

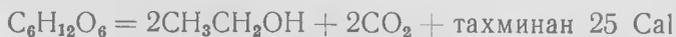
Турли анаэроб бактериялар туфайли содир бўладиган асосий бижғиш процесслари юқорида куриб утилган турли типлар билан тугалланади. Булардан ташқари, баъзи замбуруғлар углеводларни анаэроб шароитда парчалаши мумкин. Аммо улар, одатда, аэроб шароитда яхши ривожланади. Масалан, моғор замбуруғлари билан турушлар шундай хоссаларга эга. Анаэроб шароитда улар углеводларнинг спиртли бижғишига сабаб бўлади.

12. СПИРТЛИ БИЖҒИШ

Углеводларнинг спиртли бижғишига турушлар (*Saccharomyces*, 61-расмга қаранг), шунингдек баъзи бактериялар (*Sarcina ventriculi*) ва моғор замбуруғларининг алоҳида вакиллари сабаб бўлади. Бу хилдаги бижғишнинг асосий қўзғатувчилари турушлардир. Улар углеводларни (моно ва дисахаридларни) бижғитиб, этил спирт билан карбонат ангидрид ҳосил қилади. Азот манбаи сифатида пептон, аминокислоталар ва баъзан аммиакли тузлардан фойдаланади. Муҳит кучсиз кислотали ($\text{pH}=4-6$) бўлганда улар энг яхши ривожланади ва эритмада 15—17% гача спирт туپлайди.

Турушларнинг ҳужайраларида нафас олиш ферментларининг жуда мураккаб комплекси бор. Шунинг учун улар кислотадан маҳрум қилинган муҳитда ривожланар экан, ўз ҳаёт фаолияти учун энергияни спиртли бижғиш ҳисобига олса, кислород билан таъминланган муҳитда ривожланганда эса одатдагича кислород билан нафас олиш ҳисобига энергия олади, бунда қайси субстратдан фойдаланаётган бўлса, ўша субстратни карбонат ангидрид билан сувгача оксидлайди.

Турушлар туфайли юзага келадиган спиртли бижғишда гексоза молекуласи қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ спирт билан карбонат ангидридга парчаланади:



Бироқ бу тенглама процесснинг охирига натижасини кўрсатади, холос, унинг бориши эса бундан беқиёс даражада мураккаб. Кўп текширишлардан маълум бўлгандек, бижғишнинг ҳамма хилларида қандай умумий оралиқ маҳсулотлар юзага келганлиги юқорида кўрсатиб ўтилган бўлса, бижғиш процессининг бу хилида ҳам худди ўша маҳсулотларнинг ўзи ҳосил бўлади.

Спиртли бижғиш процессининг боришида одатда икки давр кузатилади: 1) индукцион ва 2) стационар давр. Индукцион даврда пирозум кислотадан ҳосил бўладиган спирка альдегид водород акцептори сифатида фойдаланилмай қолади. Шунинг учун пиридин дегидрогеназалар томонидан чиқариб

юборилган водородни глицерин альдегид бириктириб олади ва у глицерингача қайтарилади. Бунинг натижасида бижғиётган суюқликда глицерин, сирка альдегид ва карбонат ангидрид тўпланади.

Муҳитда бир оз миқдор сирка альдегид тўплангандан кейин фосфоглицерин альдегид молекулаларининг водород акцепторлари ўрнида сарф бўлиши билан борадиган реакция тўхтайди ва стационар бижғиш деб аталадиган иккинчи фаза бошланади. Бу фазада водородни энди сирка альдегид қабул қилади ва шунга кўра, қуйидаги тенгламага мувофиқ зўр бериб этил спирт тўпланади:



Спиртли бижғишда мана шу реакция асосий ҳалқани ташкил этади. Глицерин бижғишнинг энг бошланғич даврларидагина тўпланганлигидан, жуда кам миқдорда чиқади ва спиртли бижғишнинг қўшимча маҳсулоти бўлиб ҳисобланади, холос. Агар муҳитга сирка альдегидни бириктириб оладиган сульфитлар киритилса, глицерин чиқиши кескин кўпаяди ва глицеринли бижғиш деб аталадиган процесс бошланади ва у қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:



Спиртли бижғишнинг шаклан ўзгарган бу типи техникада жуда муҳим аҳамиятга эга бўлиб, турушлар ёрдамида шакардан глицерин ҳосил қилиш асосида ётади.

Агар спиртли бижғиш нормал шароитда борса (сульфитлар қўшилмасдан), асосий охириги маҳсулотлар сифатида, юқорида келтирилган тенгламага мувофиқ, этил спирт билан карбонат ангидрид ҳосил бўлади.

Бижғиш вақтида ажралиб чиқадиган энергия турушларга анаэроб шароитда ривожланиш имконини беради.

Бижғишган субстратда этил спирт билан бир қаторда сивуш мойлари деб аталадиган юқори молекуляр спиртлар ҳам топилади. Уларнинг юзага келиши, турушлар томонидан азот манбаи сифатида фойдаланиладиган аминокислоталарнинг парчаланишига боғлиқ бўлиб, қуйидаги умумий схема билан ифодаланиши мумкин:



Ҳосил бўлган аммиакдан турушлар оқсил синтез қилиш учун фойдаланади, юқори молекуляр спиртлар эса бижғиш суюқликда тўпланиб боради.

Спиртли бижғишдан техникада ғоят кенг кўламда фойдаланилади: виночилик, пиво пишириш, ароқ тортиш ва нон ёпиш шу процессга асосланган. Шу корхоналарда ишлатиладиган ту-

рушлар устки ва пастки бижғиш турушларига бўлинади. Устки бижғиш турушлари шу билан таърифланадики, улар шиддатли бижғишга сабаб бўлади, пастки бижғиш турушлари эса энг бошданоқ идиш тубига чуқиб тушади ва секин бижғишга сабаб бўлади. Ароқ тортиш ҳамда нон ёпишда ишлатиладиган турушларнинг кўпи устки бижғиш турушларига киради (*Saccharomyces cerevisiae*, II ва XII группачалари); пиво пиширишда эса пастки бижғиш турушлари ишлатилади.

Бу корхоналардан фарқли ўлароқ, виночиликда турушлар бунчалик муҳим роль ўйнамайди. Бу ўринда шинни (сусло)нинг сифати ҳал қилувчи фактор ҳисобланади. Винонинг асосий қисми, одатда, узум ғужумлари сиртида бўладиган тасодифий турушлар ёрдами билан шиннининг ўз-ўзидан бижғиши натижасида ҳосил бўлади. Сўнги вақтда виночиликда ҳам турушларнинг соф культураси кенг ишлатиладиган бўлди. Булардан фойдаланилганда, узум шираси анча тез бижғийди, чунки соф культура билан бирга талай миқдорда актив туруш ҳужайралари ҳам солинади. Узум ғужумларида бўладиган туруш ҳужайралари эса ҳар хил муддат давом этадиган «инкубация даври»ни ҳам ўтиши керак, бу, табиийки, узум ширасидаги шакарларнинг турушлар таъсирида бижғиш муддатини узайтиради. Бундан ташқари, соф культураларда кўпгина шакари бор ширани бижғита оладиган ва муҳитда бирмунча юқори концентрацияда спирт бўлишига чидай оладиган туруш группачаларидан ҳам фойдаланилади. Шу туфайли доимий микрофлоранинг ривожланиши сусаяди ва вино хуштаъм, хушбўй бўлиб чиқади.

Турушларнинг соф культураларидан газли винолар ишлаб чиқаришда фойдаланиш айниқса муҳимдир, бу ўринда турушларнинг спирт билан карбонат ангидридга чидамли группачалари талаб қилинади. Бундан ташқари, соф культуралар тўла бижғий олмаган виноларни қўшимча бижғитишда, виноларни иккинчи марта бижғитиш йўли билан яхшилаш ва мева ҳамда резавор-мева винолари тайёрлашда ҳам ишлатилади. Сўнги ҳолда ҳар қайси резавор-мева учун тегишли туруш группачалари танлаб олинади. Кейинги вақтда виночиликнинг бу соҳаси жуда кенг тараққий этди ва жуда хилма-хил резавор-мева шираларидан юқори сифатли винолар ишлаб чиқарилмоқда.

Новвойчиликда спиртли бижғишдан хамирни ошириш ва кўпчителиш учун фойдаланилади, чунки бижғишнинг бу тури кўп миқдорда карбонат ангидрид ажралиши билан бирга боради. Бижғиган ҳар бир килограмм шакардан 255 л дан кўпроқ карбонат ангидрид ҳосил бўлади. Нон ёпиладиган температурада бу ҳажм деярли икки баравар ортади, шунинг натижасида хамир яна кўпроқ кўпчийди ва нон ғовак-ғовак бўлиб чиқади.

Ароқ тайёрлаш саноатида галла донлари ёки картошка крахмали асосий хом ашё бўлиб хизмат қилади. Крахмал солод (ундирилган дон) амилазаси таъсирида мальтозагача гидролиз-

ланади. Картошкани шу тариқа ишлаш натижасида талайгина микроорганизмларнинг ривожланиши учун мос ва озиқ моддалар кўп муҳит ҳосил бўлади. Спиртли бижғиш учун бирмунча қулай шароит юзага келтириш мақсадида ўша муҳитга турушларнигина эмас, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларни ҳам қўшишга тўғри келади. Шунга кура, чиритувчи ва мой кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг ривожланиши чекланади ва ўша муҳитдаги углеводлар спиртли бижғиш ҳодисасига учрайди. Ҳозир этил спирт олиш учун, масалан, целлюлозанинг кислотали гидролизатлари, сульфидли эритмалар ва овқатга ишлатилмайдиган шунга ўхшаш ҳам ашёдан ҳам кенг фойдаланилмоқда.

Пиво пишириш саноатида турушларнинг группачалари бирмунча муҳим аҳамиятга эга, чунки пивога алоҳида таъм ва ҳид берадиган моддалар ҳосил бўлиши ўша группачаларга боғлиқдир. Шунинг учун пиво заводларида узоқ вақтгача турушларнинг аралаш культуралари ишлатиб келинган, бу культуралар ҳар бир завод учун хос бўлган бактериялар тўпламидан иборат эди. Эндиликда эса пиво пишириш саноати ҳам алоҳида танлаб олинган турушларнинг соф культураларидан фойдаланиш асосида ишламоқда. Шундай турушлардан фойдаланилганда, пиво жуда сифатли бўлиб чиқади.

IX. б о б

ОКСИДЛАНИШ ПРОЦЕССЛАРИ

Аэроб оксидланиш процесслари анаэроб бижғиш процессларидан шу билан фарқ қиладики, оксидланадиган субстратнинг активлашган водороди бу ўринда молекуляр кислородга узатилади ва у кислород таъсирида ёниб, сувга айланади. Бижғиш процессида эса водород тўйинмаган боғли бирор органик молекулага бирикади ва ўша молекулани тегишли маҳсулотгача қайтаради. Қайтарилган бу бирикмалар муҳитда бижғишнинг охириги маҳсулотлари сифатида кўп миқдорда тупланади ва дастлабки органик модданинг чала ёнишига сабаб бўлади. Ҳосил бўладиган тўйинмаган молекулалар миқдори оксидланадиган моддадан чиқадиган жами водородни бириктириши учун айрим ҳолларда камлик қилиб қолади. Бунда водороднинг муҳитдаги босими ортиб кетади ва бир қисми молекуляр шаклда ажралиб чиқади (мой кислотали бижғишда, сут кислотали типикмас ачишда ва ҳоказоларда). Субстратнинг анаэроб оксидланишида эса водород акцепторларининг етишмаслиги кузатилмайти, чунки муҳитда доим етарли миқдорда молекуляр кислород бўлади. Бундай шароитда процесснинг тезлиги молекуляр кислородни активлашда иштирок этадиган ҳужайранинг фермент аппаратига боғлиқ бўлиши мумкин, холос. Агар микроб

ҳужайрасида водород билан кислородни актив ҳолга келтиришда иштирок этадиган нафас олиш ферментларининг тўплами бекаму кўст бўлса, органик модда жуда тез оксидланади. Микроб ҳужайрасида нафас олиш ферментларининг тўплами тўла бўлмаса, органик моддалар анча секин оксидланади ва кўпинча чала оксидланиш маҳсулотлари ҳосил бўлиши билан давом этади.

Оксидланиш процесслари кўздан кечирилар экан, уларни ҳам тобора мураккаблашиб борадиган тартибда қараб чиқиш маъқул бўлар эди. Бироқ бу проблемани ҳал қилишда катта қийинчиликлар туғилади, чунки микроорганизмлардаги оксидлаш аппаратининг қай тариқа аста-секин такомиллашиб борганини кўрсатиб бера оладиган ҳеч бир ному нишон табиатда сақланиб қолган эмас. Шунинг учун қўйида баён этиладиган материал замонавий аэроб оксидланиш процессларини уларнинг тарихий эволюциясини ҳисобга олмаган ҳолда классификация қилади, холос.

1. МОЛЕКУЛЯР ВОДОРОДНИНГ ОКСИДЛАНИШИ

Бижғиш билан нафас олиш процесслари ўртасида оралиқ ўринни эгаллайдиган энг оддий оксидланиш типи — молекуляр водороднинг сувгача оксидланишидир.

Оксидланишнинг бу хилига водородни оксидловчи бактериялар сабаб бўлади. Бу бактериялар 1906 йилдаёқ соф культура ҳолида ажратиб олинган эди, улар табиатда кенг тарқалган бактериялар бўлиб чиқди. Уларнинг бири *Bact. pantotrophum*, иккинчиси эса *Bact. oligocarbohilium* деб аталди. Булар майда (1,2 — 1,5 μ), спора ҳосил қилмайдиган таёқчалар бўлиб, фақат аэроб шароитда ривожланади ва органик манбалар сифатида углероддан ҳам, карбонат ангидриддан ҳам фойдалана олади. Бу бактериялардан ташқари, водородни *Bac. hydrogenes* ва бошқа бир қанча бактериялар қўйидаги тенгламага мувофиқ оксидлайди:



Оксидланишнинг бу хилида карбонат ангидрид қўйидаги схемага мувофиқ иштирок этади:



Реакциянинг бошланғич даврларида водород, афтидан, карбонат кислота билан ўзаро таъсир қилади ва унинг қайтарилишига боғлиқ маҳсулотларни ҳосил қилади, кейин молекуляр кислород бу маҳсулотларни сувгача оксидлайди. Карбонат ангидриднинг қайтарилишига боғлиқ булган дастлабки маҳсулот сифатида формальдегид ҳосил бўлиши аниқланган, шунга кура, муҳитда органик углерод етишмай қолганда, бу бактериялар карбонат кислотадаги углеродни ҳам ўзлаштириши мумкин, лекин бу процесс ўша бактериялар учун мутлақо шарт эмас. Водородни оксидловчи бактериялар умуман табиатда ва қисман тупроқда муҳим роль ўйнайди. Турли биологик процесслар давомида ҳосил бўладиган водород ўша бактериялар иштирокида сувгача оксидланади.

2. УГЛЕВОДОРОДЛАРНИНГ ОКСИДЛАНИШИ

Углеводородлар барқарор органик бирикмалар группасига киради ва баъзи микроорганизмлар таъсири билангина оксидлана олади. Бу процесснинг актив иштирокчиларидан бири спора ҳосил қилмайдиган майда таёқча бўлиб, *Bact. methanicum* деб аталади. Бу бактерия метанни қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ оксидлайди:



Оксидланишнинг шу хилига, чамаси, метаннинг дегидратланиши сабаб бўлади, бунинг натижасида аввал этан, сўнгра этилен ҳосил бўлади. Этилен этил спирт ва сирка кислотага боғлиқ оралиқ даврларни ўтгандан кейин оксидланиб, карбонат ангидридга айланади. *Bact. methanicum* культураларида сирка кислота ҳосил бўлишидек факт метаннинг шу йўл билан оксидланишини исбот этиши мумкин. Бу бактерия учун метан энергия манбаи бўлибгина қолмасдан, балки бактерия ўз танасидаги органик моддаларни тузадиган материал бўлиб ҳам хизмат қилади.

Ёғлар қаторидаги бошқа углеводородлар (пропан, бутан, гексан ва бошқалар) ҳам шунга ўхшаш йўл билан оксидланади. Уларни муайян бактерияга яқин турадиган формалар оксидлайди, оксидланиш натижасида карбонат ангидрид билан сув ҳосил бўлади:



Бу бактерияларнинг ҳаммаси амалий жиҳатдан муҳим аҳамиятга эга, чунки В. С. Буткевич ҳамда ҳамкорларининг текширишларига кўра, ёнувчан газлар билан нефтни микробиологик усулда разведка қилишда шулардан фойдаланиш мумкин. Кўмир конлари атмосферасини метандан тозалаш учун ҳам шу бактериялардан фойдаланилса, ажаб эмас.

Метан билан этандан ташқари, ёғлар қаторида бирмунча узун углерод атомлари занжирига эга бўлган углеводородлар (нефть, бензин, керосин, хилма хил парафинларнинг углеводородлари ва бошқалар) ҳам бактериялар иштирокида оксидланиши мумкин. Ягона углерод манбалари сифатида углеводородлардан фойдалана оладиган хилма-хил бактерияларни В. О. Таусон ва бошқа тадқиқотчилар тупроқдан ажратиб олганлар. Углеводороднинг ўзгаришидаги дастлабки давр бу ўринда ҳам унинг аввал тўйинмаган бирикмага, сўнгра спирт, альдегид ва кислотага айланиши бўлса, ҳеч ажаб эмас. В. О. Таусоннинг текширишлари жуда хилма-хил углеводородлар специфик бактерия ҳамда замбуруғлар учун углерод манбаи бўлиб хизмат қила олишини кўрсатиб берди. Бактериялар группасидан ёғлар-

ни парчалайдиган бактериялар билан микобактериялар (*Mycob. albus* ва бошқалар), шунингдек гексан, октан ва парафиндан углеводни ўзлаштира оладиган *Bact. aliphaticum* углеводородларни энг тез парчаловчилардир.

Бу бактерияларнинг культураларида парафин мўл сарф бўлади, бу ҳол, чамаси, парафиннинг кўп иссиқ чиқариш хусусиятига боғлиқ. Ўсиб чиқаётган микроорганизмнинг қуруқ оғирлиги кўпинча сарфланган парафин оғирлигининг 50% ни ва ҳатто 70% ни ташкил этади.

Углеводородларнинг оксидланишидан ҳосил бўладиган оғирги маҳсулотлар карбонат ангидрид билан сувдир, лекин оралиқ маҳсулотлар сифатида спиртлар, органик кислоталар ва тўйинмаган углеводородлар ҳам топилади. Шунга асосланиб, тўйинган углеводородларнинг оксидланиш процесси дегидрогенланишга ва тўйинмаган бирикмалар ҳосил бўлишига боғлиқ, деб ҳисоблаш керак, ўша тўйинмаган бирикмалар кейинчалик оксидланар экан, кетобирикмалар, органик кислоталар ва оксидланишнинг бошқа маҳсулотлари ҳосил бўлади.

Бу процессларнинг кетма-кет боришини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин:

Тўйинган углеводородлар → *тўйинмаган углеводородлар*
→ *спиртлар* → *кетобирикмалар* → *ёғ кислоталар* → *карбонат ангидрид ва сув.*

Бу процессларнинг ҳаммаси аэроб микроорганизмлар таъсирида содир бўлади ва кислород сарфланиши билан боғлиқ. Шунинг учун улар шамол яхши тегиб турадиган жойда ёки муҳитда ўша оксидланиш процесслари учун кислород бера оладиган моддалар бўлганда энг шиддатли ўтади. Кислород бера оладиган шундай моддалар жумласига нитратлар билан сульфатлар киради, буларнинг иштирокида углеводород бактериялари эркин кислород бўлмаса ҳам оксидланиш процессини юзага чиқариши мумкин.

Парафин қаторидаги углеводородлар, очиқ занжирли тўйинмаган углеводородлар, юқори спиртлар, юқори ёғ кислоталар, ёғлар ва мумлар юқорида баён этилган оксидланиш процессларига учраши мумкин. Гидроксил ва карбоксил группалар тутган бирикмалар бу процессларга ҳаммадан осонроқ берилади.

3. ЁҒЛАР ВА ЁҒЛАР ҚАТОРИГА КИРАДИГАН ЮҚОРИ МОЛЕКУЛЯР КИСЛОТАЛАРНИНГ ОКСИДЛАНИШИ

Хилма-хил ёғлар таркибига кирадиган юқори молекуляр ёғ кислоталар ҳам шунга ўхшаш йўл билан оксидланади. Ёғларда бу кислоталар глицерин (ва бошқа спиртлар) билан эфирли бирикмалар ҳолида бўлади ва ўсимлик ҳамда ҳайвон қолдиқлари билан бирга тупроқ ҳамда сув ҳавзаларига кўплаб тушиб туради. Ёғ парчаланишининг энг кучли иштирокчиси *Pseudo-*

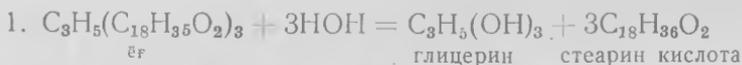
monas fluorescens дир (103-расм). Бу бактерия кўкимтир пигмент ҳосил қилади ва спора ҳосил қилмайдиган майда таёқча ҳолида бўлади. Бундан ташқари, ёғнинг парчаланишида *Pseudomonas pyocyanea*, *Chromobact. prodigiosum* лар ва *Actinomyces*



103-расм. *Pseudomonas fluorescens*. Агардаги колониясидан олинган соф культура

ҳамда *Mycobacterium* нинг кўпгина турлари иштирок этади. Улар ёғни глицерин ва ёғ кислоталарга парчалабгина қолмасдан, балки ҳосил бўлган ёғ кислоталарни карбонат ангидрид билан сувгача оксидлайди ҳам. Ёғ ҳамда ёғ кислоталарнинг парчаланишида замбуруғлардан *Oidium lactis* (суғ моғори), моғор замбуруғларининг ҳар хил турлари (*Aspergillus*, *Penicillium* ва бошқалар) иштирок этади.

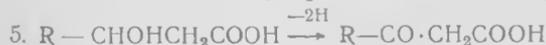
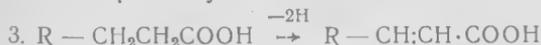
Ёғ парчаланишининг биринчи босқичи — унинг липаза ферменти ёрдамида қўйидаги тенгламага мувофиқ содир бўладиган гидролизидир:



Ёғ гидролизланганда ҳосил бўладиган глицерин кейин тез оксидланади, ёғ кислоталар эса жуда секин оксидланади ва шунинг учун аввал субстратда тупланиб қолади. Бироқ, кейинчалик бу бирикмалар ҳам қўйидаги тенгламага мувофиқ, карбонат ангидрид ва сувгача (жуда секин бўлса-да) оксидланади:



Бу хил оксидланиш химизми ҳали унча аниқ эмас, бироқ, афтидан, оралиқ стадияда кетокислоталар ҳосил бўлиши билан боғлиқ, чунки олеин кислотанинг оксидланишида оралиқ маҳсулот сифатида кетостеарин кислота топилган эди. Шунга асосланиб, ёғ кислоталарнинг оксидланиш процесслари уларнинг дегидрогенланишига боғлиқ бўлиб, қўйидаги оралиқ маҳсулотлар орқали ўтади, деб тахмин қилиш мумкин:



Бу процесс натижасида ёғ кислотанинг углеродли занжири икки атомга қисқаради. Процесс кўп марта такрорланадиган бўлса, пировард натижада шу барқарор органик бирикмалардаги углерод атомлари ҳамма занжирининг тўла оксидланишига олиб келади.

Юқори молекуляр ёғ кислоталар ёмон эрийдиган ва қийин оксидланадиган бўлганидан, уларнинг оксидланиш процессининг

ўзи секин боради. Муҳитда 1 э ёғ бўлганда ҳатто ёғни энг тез парчалайдиган микроорганизмлар ҳам 30 кун мобайнида атиги 70 мг га яқин ёғни парчалайди.

4. ЭТИЛ СПИРТНИНГ ОКСИДЛАНИБ, СИРҚА КИСЛОТАГА АЙЛАНИШИ

Бу процесснинг биохимиявий табиатини биринчи марта Пастер 1862 йилда аниқлаган эди. У ачиб қолган узум виноси ёки пиво юзида ҳар доим ҳосил бўладиган пардани микроскопда текширар экан, унда таёқчасимон бактерияларни топди ва уларни *Mycoderma aceti* деб атади.

Лекин *Mycoderma aceti* сирқа кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг учта мустақил тури (*Acetobact. Pasteurianum*, *Acetobact. Kützingianum*, *Acetobact. aceti*) дан иборат эканлиги кейинги текширишлардан маълум бўлди. Сирқа кислота ҳосил қилувчи бактерияларни кейин яна текшириш натижасида сирқа кислотали бижғишда актив иштирок этадиган яна бир қанча турлар ажратилди.

Бу бактерияларнинг энг муҳим вакиллари қуйидаги турлар ҳисобланади.

1. *Acetobact. aceti* — спора ҳосил қилмайдиган калтагина ҳаракатсиз таёқча бўлиб, анча узун занжирлар ҳосил қилади (104-расм). Йод таъсирида сариқ рангга бўялади ва спиртнинг бирмунча юқори концентрациясига (11% га яқин) чидай олади. Спирт оксидланаётган вақтда муҳитда 6% га яқин сирқа кислота туплайди. Бу бактерия кўпинча пивода ривожланади. Унинг ўсиши учун оптимал температура 34° дир. Бирмунча юқори (40°) температурада ноксимон шишлари бор чўзиқ ип ҳосил қилади.

2. *Acetobact. Pasteurianum* (105-расм) — бу ҳам калтагина таёқча бўлиб олдинги бактерияга жуда яқин туради. Бироқ йод таъсирида кук рангга бўялиши ва бўрмали қуруқ парда ҳосил қилиши билан ундан фарқ қилади.



104-расм. *Acetobacterium aceti*. Занжирсимон бўлиб жойлашган таёқчасимон ҳужайралари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)



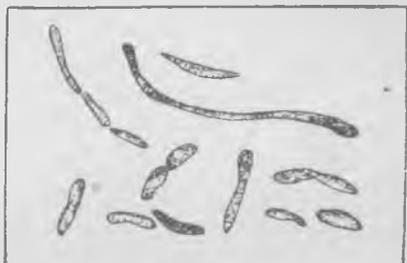
105-расм. *Acetobacterium Pasteurianum*. Занжирсимон бўлиб жойлашган калта таёқчалари

3. *Acetobact. orleanense* (106- расм)— жуда пишиқ парда ҳосил қилади ва кўпинча узум виносининг кучсиз эритмаларида ривожланади. Бу бактерия ривожланганда ҳам суюқлик тамомила тиниқлигича қолаверганидан узум виносидан сирка тайёрлашда бу бактериядан кенг фойдаланилади (французча усул). Юқори температурада деярли узун иплар ҳосил қилмайди. Спиртнинг бу бактерия ривожлана оладиган максимал концентрацияси 10% дан 12% гачадир, сирка кислотанинг максимал концентрацияси эса 9,5% га тўғри келади.

4. *Acetobact. xylinum* (107- расм)— баъзан маълум қалинликда бўладиган тоғайсимон пардалар ҳосил қилади. Йод ва сульфат кислота таъсирида кўк рангга бўялади (гемицеллюлозага хос реакция). Спирт оксидланганда 4,5% га яқин сирка кислота тўплайди. Тўпланган сирка кислотани яна оксидлаши, яъни карбонат ангидрид билан сувгача оксидлаши мумкин. Чой кваси деб аталадиган алоҳида ичимлик тайёрлашда кўпинча турушлар билан бирга ишлатилади.



106- расм. *Acetobacter orleanense*. Нормал ва айниган ҳужайралари (1000 марта катталаштириб курсатилган, Фурмандан олинган)



107- расм. *Acetobacter xylinum*. Айниган ҳужайралари (1000 марта катталаштириб курсатилган)

5. *Acetob. schutzenbachii* — нисбатан узун таёқчадан иборат. Эски культураларигина сидирга ва мўрт парда ҳосил қилади. Муҳитда 11,5% га яқин сирка кислота тўплай олади ва шунинг учун жадал усулда (немисча усул) сирка тайёрлашда ишлатиладиган энг муҳим форма ҳисобланади. Унинг парда ҳосил қилишга унча мойил эмаслигидан, ишлаб чиқаришда шу тариқа фойдаланилганки, бактериялар бук дарахти қириндисиде ўстирилганда шу қириндига анча қаттиқ ёпишиб ўсади.

Этил спиртнинг шу бактериялар таъсирида оксидланиши де-гидрогенланиш йўли билан амалга ошади ва қуйидаги умумий схемага мувофиқ боради:



Муҳитда етарли миқдорда спирт бўлса, сирка кислота ҳосил қилувчи бактериялар уни фақат сирка кислотагача оксидлайди; шу тариқа оксидланишда анча кам энергия ажралиб чиқади.

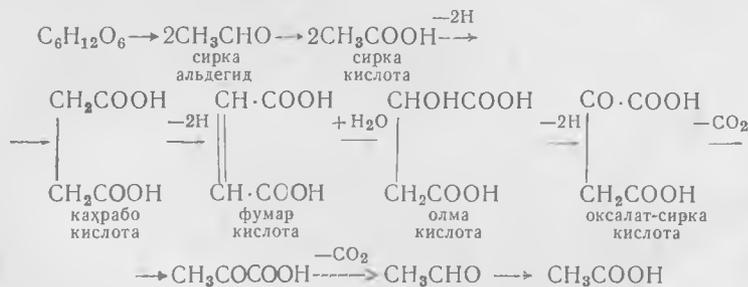
Шунинг учун бу бактериялар, одатда, кўп миқдор этил спиртни қайта ишлайди. Бу хусусият сирка кислотали бижғишни сиртдан қараганда оддий бижғиш процессларига ухшатиб қўяди. Бироқ, шу ўхшашликка қарамасдан, сирка кислотали бижғиш типик аэроб оксидланиш процессидир, чунки сирка кислотани шу кислотани ҳосил қилувчи бактериялар яна карбонат ангидрид билан сувгача оксидлайди, ҳолбуки ҳақиқий бижғиш маҳсулотлари кейинчалик оксидланмайди.

Техникада сирка ишлаб чиқариш сирка кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг этил спиртни оксидлашига асосланган. Техникада сирка тайёрлашнинг французча усули деган усулдан фойдаланилади, бунда дастлабки материал сифатида кучсиз узум виноси ишлатилади, бижғиш процессининг ўзи эса $\frac{2}{5}$ қисми илитилган сирка ва $\frac{3}{5}$ қисми вино билан тўлдирилган ясси чанларда (тоғораларда) олиб борилади. Шу аралашма юзида *Acetobact. crleanense* пардаси ҳосил бўлади. Спирт оксидланиб бўлгандан кейин чандан 10% суюқлик тушириб олинади, унинг ўрнига эса яна шунча вино қўшилади.

Сирка тайёрлашнинг жадал ёки немисча усулида дастлабки материал сифатида суюлтирилган спирт ишлатилади. Бижғиш эса бук қириндилари тўлдирилган цилиндрсимон ёки конуссимон бочкаларда олиб борилади. Бу идишларнинг юқорисидан ва тубларидан бир талай тешик очилади, оксидланадиган спирт шу тешиклардан оқиб тушиши мумкин. Уста-уст жойлаштирилган бир қанча шундай аппаратлар орқали секинлик билан утказиладиган суюлтирилган спирт эритмаси улардан ўтиш вақтидаёқ сирка кислотагача оксидланишга улгуради, чунки ҳамма вақт унга шамол яхши тегиб туради.

5. МОҒОР ЗАМБУРУҒЛАРИНИНГ УГЛЕВОДЛАРНИ ОКСИДЛАБ, КАҲРАБО ВА ФУМАР КИСЛОТАЛАР ҲОСИЛ ҚИЛИШИ

Ҳар хил моғор замбуруғлари ҳам оксидланиш процессларида актив иштирок этади. Улар углеводларни оксидлаганда субстратда хилма-хил органик кислоталар тўпланади. Агар оксидланиш процесси, масалан, моғор замбуруғлари туфайли содир бўлса, чала оксидланиш маҳсулотлари сифатида талайгина миқдорда каҳрабо ва фумар кислоталар тўпланади. В. С. Буткевич ва М. В. Фёдоров маълумотларига кўра, улар қуйидаги умумий схемага мувофиқ углеводлардан ҳосил бўлади:



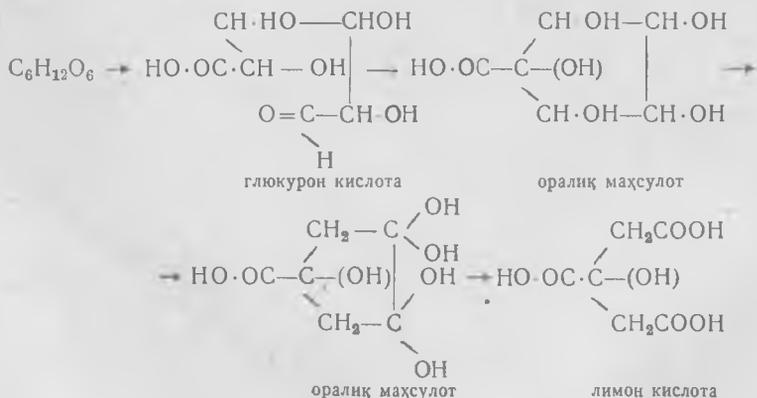
ва кейин яна бир қанча оралиқ маҳсулотлардан ўтиб, CO_2 ҳамда H_2O гача оксидланади.

Шу оксидланиш процессларида парчаланиш процессларигина эмас, балки энергия ажралиб чиқиши билан бирга давом этадиган синтез процесслари ҳам муҳим ўринни эгаллайди. Шу типдаги процессларнинг аниқланиши улар микроорганизмларнинг ҳужайраларида аминли бирикмалар синтезланишида ҳам иштирок этса керак, деб ҳисоблашга асос бўлди. Масалан, аспарагин кислота синтези, автор маълумотларига кўра, фумар кислота ва аммиак ҳисобига содир бўлади. Бу ҳол микроорганизмлардаги углеводлар ва оқсиллар алмашинуви ўртасида мустақкам алоқа борлигини кўрсатади ва умуман фанда муҳим аҳамиятга эга ҳисобланади. Бундан ташқари, моғор замбуруғларининг углеводларни оксидлаш процесслари амалда муҳим аҳамиятга эга. Ҳозир саноатда фумар кислота ҳосил қилишда шу процесслардан кенг фойдаланилмоқда.

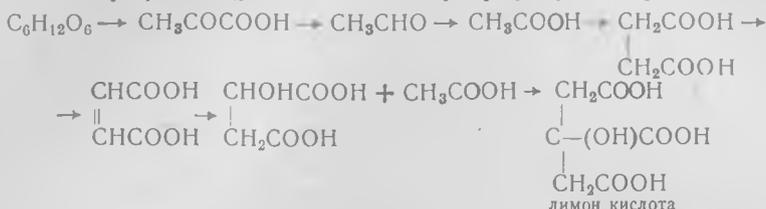
6. ПУПАНАҚ ЗАМБУРУҒЛАРИНИНГ УГЛЕВОДЛАРНИ ОКСИДЛАБ, ЛИМОН ВА ОКСАЛАТ КИСЛОТАЛАР ҲОСИЛ ҚИЛИШИ

Aspergillaceae оиласига кирадиган пўпанак замбуруғлари (*Asp. niger*) углеводларни оксидлаб, лимон ва оксалат кислоталар ҳосил қилади. Бу оксидланиш процессининг химизми ҳозирги вақтгача узил-кесил аниқланган эмас. Баъзи тадқиқотчилар олдин олти аъзоли гексоза занжири узилиб, сирка альдегид ҳосил бўлади, шу альдегиддан синтез йули билан ён занжирида бир атом углерод тутган олти аъзоли янги лимон кислота занжири юзага келади, деб тахмин қиладилар. Вошқалари углерод атомлари занжири узилмасдан ҳам шакар молекуласи лимон кислотага айлана олади, деб ҳисоблайдилар. Иккинчи нуқтан назарни В. С. Буткевич қўллаб-қувватламоқда.

Буткевич маълумотларига кўра, лимон кислота гексозадан қуйидаги йул билан ҳосил бўлади:



Замбуруғларнинг хин кислотада ўса олиши ва шакардан лимон кислота пайдо қила олиши ўртасида боғланиш борлигининг В. С. Буткевич томонидан аниқланиши шу схема учун асос бўлди. Бошқа нуқтаи назарга қараганда эса бу процесс қуйидаги схемага мувофиқ бориши керак:



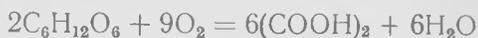
Бу схемаларнинг иккаласини ҳам ҳозирча исботланган, деб ҳисоблаб бўлмайди, уларнинг шакардан лимон кислота ҳосил бўлишига боғлиқ химизми ҳамон бирмунча ноаниқ бўлиб келмоқда. Реакцияда иштирок этадиган карбонат ангидрид ҳисобига пирозум кислотанинг карбоксиллана олиши мазкур масалани ҳал этишни янада қийинлаштириб қўймоқда.

Пўпанак замбуруғлари культураларида хийлагина миқдорда кислота тўпланиши шакардан лимон кислота олиш учун улардан техникада фойдаланишга имкон беради. Лимон кислота сўнгги вақтларгача лимондан олиб келинди, унда 7% дан 9% га яқин лимон кислота бўлади (ҳўл бғирлигига қараб ҳисоблаганда). Бироқ бу кислота лимонда бирмунча кам бўлганлиги туфайли уни шу йўл билан олиш мақсадга унча мувофиқ эмас. Шунинг учун могор замбуруғларидан шу мақсадларда техникада фойдаланиш усуллари энг олдин бизда — СССР да (В. С. Буткевич, С. П. Костичев ва бошқалар), сўнгра чет элда ҳам ишлаб чиқилди.

В. С. Буткевич усулида лимон кислота олиш учун олдин *Asperg. niger* пардаси 20% ли шакар эритмасида (бу эритмага минерал тузлар ва 0,3% NH_4NO_3 қўшилган бўлади) 30—32° температурада ўстирилади. Мана шундай озиқ муҳитида икки кундан кейиноқ бурмали сидирға замбуруғ пардаси ҳосил бўлади. Шундан кейин ўша парда тагидаги озиқ эритмаси қўйиб олинади, замбуруғнинг пастки юзаси қайнаган сув билан ювилади ва парда тагига қайнатилган тоза шакар эритмаси (20%) қўйилади. Ана шундай шароитда лимон кислота тез ҳосил бўла бошлайди ва шакарнинг оксидланиш процесси тўрт кунда бутунлай тугалланади. Чиқадиган лимон кислота ишлатилган шакарнинг 50—60% ни ташкил этади ва озиқли суюқлик ҳажмининг 9—10% га этади. Кислота субстратдан ажратиб олиниб, тозаланади ва техникада хилма-хил мақсадлар учун ишлатилади. Ҳозир чуқурликда лимон кислота олиш усули муваффақиятли ишлаб чиқилмоқда; бу усулга кура, моддалар ферментерларда бижғитилади.

Пўпанак замбуруғлари культураларида лимон кислота билан бир қаторда баъзан талай миқдорда (асосан субстрат ишқорий реакцияда бўлса) оксалат кислота ҳам ҳосил бўлади.

Бу кислотанинг ҳосил бўлиш химизми ҳам ҳозирча аниқ эмас, аммо процесснинг дастлабки босқичлари бошқа органик кислоталар ҳосил бўлишига ўхшайди ва худди ўша оралиқ даврлар орқали ўтади, деб тахмин қилинмоқда. Бироқ кислота шу йўл билан ҳосил бўлганда эди, бир молекула глюкозадан фақат бир молекула оксалат кислота ҳосил булар эди. Ҳолбуки, гексоза молекуласидан уч молекулагача оксалат кислота ҳосил бўла олиши Чесноков, шунингдек Мельникова текширишларида кўрсатиб берилди:



Шунинг учун биохимиявий йўл билан шакардан оксалат кислота ҳосил бўлиши тўғрисидаги масалани яна текшириш зарур.

7. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ЦЕЛЛЮЛОЗА ВА У БИЛАН БИРГА УЧРАЙДИГАН МОДДАЛАРНИ ОКСИДЛАШИ

Целлюлозанинг аэроб йўл билан оксидланиш процесси тупроқда ниҳоятда муҳим аҳамиятга эга. Бу процесс бундан 50 йилдан ортиқ вақт олдин, целлюлозанинг (фильтр қоғознинг) Петри косачасида парчаланиши кузатиб борилган пайтда кашф этилган эди. Тупроқ кесакчалари қоғоз устига тушганда, қоғоз сариқ доғлар билан қопланиб, аста-секин парчаланadi. Ҳа жойларда ё калта таёқчалар, ёки кокклар топилади. Кейинги текширишлар давомида целлюлозани парчалайдиган бир қанча бактерияларнинг соф культураси ажратиб олинди. Булар орасида олдин *Spirochaeta cytophaga* деб аталган, кейин С. Н. Виноградский *Cytophaga Hutchinsonii* деб бошқа ном берган бактерия активлиги билан айнақса ажралиб қолди.

Бироқ А. Имшенецкий ва Л. Солнцеванинг кейинги текширишлари бу микроорганизмнинг тузилиши ва ривожланиш тарихи миксококклар группаси учун типик эканлигини кўрсатиб берди, шунга кўра, бу микробга *Muxococcus Hutchinsonii* деган янги ном берилди. Бу бактерия экин экиладиган ерлар тупроғида кенг тарқалган бўлиб, целлюлозани парчалайдиган миксобактериялар группасига киради. У целлюлозали муҳитлардагина ривожланади. Бошқа углеводлар унга углеродли озиқ берадиган манба ўрнида хизмат қила олмайди. Муҳитга лоақал 0,3% глюкоза қўшилганда ҳам миксококк кўпаймай қолади ва целлюлозанинг парчаланиши тўхтайд.

Бу бактериянинг вегетатив ҳужайралари 0,3—0,4 $\mu \times 4,5$ —6 μ келади ва бир оз букилган бўлади (108-расм). Бактерия ҳужайрасининг ўрта қисмида ҳосил бўладиган белбоғча ёрдами билан кўпаяди. Натижада учлари ўткир иккита қиз ҳужайра юзага келади. Целлюлоза шу бактерия таъсирида аввал кучсиз (0,05% ли) метил кўки эритмаси билан бўялиш хоссасини касб этади, сўнгра эса бир процентли сода эритмасида қиздирилганда, осон

эриб кетадиган сариқ шилимшиқ массага айланади. Бу бактериядан ташқари, *Cytophaga* нинг яна бир нечта тури тавсифланган эди (109-расм), булар ҳужайраларининг катта-кичиклиги ва целлюлозанинг парчаланишидан ҳосил буладиган маҳсулотларнинг бўялишига қараб бир-биридан фарқ қилади.

Бошқа группа бактерияларидан қуйидаги турлар целлюлозанинг парчаланишида энг актив иштирок этади.



108-расм. *Mucococcus* (*Cytophaga*) *Hutchinsoii*. Целлюлозада устирилган культураси (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

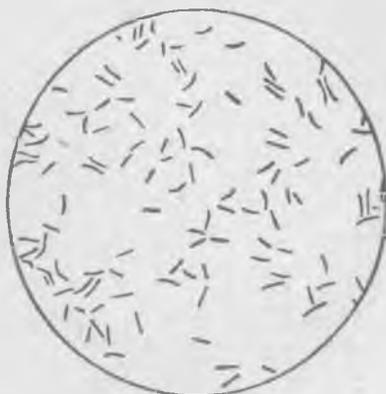


109-расм. *Cytophaga aurantiaca*. Целлюлозада устирилган культураси (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

1. *Cellvibrio*. Бу бактериянинг ҳужайралари узун, бир оз қайрилган бўлиб, шаклан у таёқчаларга ўхшайди, учлари юмалоқ тортган, учларида хивчинлари бор (110-расм). *Cellvibrio* нинг



1

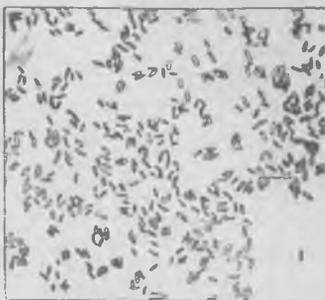


2

110-расм. 1 — *Cellvibrio ochraceae*; 2 — *Cellv. flavescens*. Целлюлозада устирилган культураси (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

баъзи турлари қоғозда ривожланганда яшил ёки сариқ пигмент ҳосил қилади. Аини вақтда целлюлоза тегишли рангга бўялади.

2. *Cellfalcicula*. Хужайралари таёқчасимон, уткир учли бўлиб, бир томонида жойлашган хивчинлари бор. Улар кўпинча



111- расм. *Cellfalcicula viridis* (чанда) ва *Cellf. fusca* (унгда). Ёш культураси (1000 марта катталаштириб курсатилган, Виноградскийдан олинган)

уроқсимон ёки дуксимон кўринишда бўлади. Хужайраларининг узунлиги аён-аёнда 2 μ дан ортиқ бўлади (111- расм). Бу бактерия филтър қоғозда ривожланганда, қоғоз яшил рангга бўялиб,

шилимишқланади ва қуруқ оғирлигининг 25—50% ни йўқотади. Бунда ҳосил бўладиган шилимишқ қолдиқ метилен кўки билан яхши бўялади ва 2,5% ли сода эритмасида қиздирилганда эриб кетади.



112- расм. *Trichoderma Koningi*:

a — замбуруғ гифалари; *b* ва *c* — конидиябанди; *d* — конидиялари

Целлюлозанинг парчаланishiда бактериялардан ташқари, проактиномицетлар, актиномицетлар ва замбуруғларнинг айрим вакиллари (*Botrytis*, *Trichoderma* ва бошқалар, 112- расм) иштирок этади.

Анаэроб бактериялар целлюлозани қандай йўл билан парчаласа, аэроб бактериялар, актиномицетлар

ва замбуруғлар ҳам уни худди шундай йўл билан парчалаши аниқланган, деб ҳисоблаш мумкин. Аввал улар целлюлозани гидролизлайди, кейинчалик эса карбонат ангидрид билан

сுவгача оксидлайди. Целлюлоза толаси ҳамиша ҳам фелинг суюқлигини қайтара берадиган бўлмаганлигидан, бу процесс давомида коллоид табиатли юқори молекуляр органик кислоталар — урон кислоталар деб аталадиган моддалар ҳам пайдо бўлади, деб ўйлаш керак. Булардан ташқари, кўпинча бирмунча оддий оксикислоталар ҳам ҳосил бўлади, бу кислоталар кейин карбонат ангидрид билан сувгача оксидланади.

Бу процессларнинг боришини схема равишда қуйидаги қўри-нишда ифодалаш мумкин:

1. $(C_6H_{10}O_5)_n + \frac{1}{2}nH_2O = \frac{1}{2}nC_{12}H_{22}O_{11}$
2. $\frac{1}{2}nC_{12}H_{22}O_{11} + \frac{1}{2}nH_2O = nC_6H_{12}O_6$
3. $nC_6H_{12}O_6 + xO_2 \rightarrow R - CHONCOOH + CO_2 + H_2O + xCaI$
4. $R - CHONCOOH + xO_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + xCaI$

Целлюлоза парчаланишининг оралик босқичларида эрувчан шакарлар ва органик кислоталар ҳосил бўлиши муҳим аҳамиятга эга, чунки бу маҳсулотлар бошқа тупроқ бактериялари, жумладан, азот тўпловчи бактериялар (азотобактер ва клостридиум) учун яхши озиқ бўлиб хизмат қилади. Шунинг учун таркибида анчагина целлюлоза бор органик ўғитлар тупроққа солинганда, азот тўпловчи бактерияларнинг зўр бериб ривожланиши ва уларнинг атмосфера азотини кўплаб тўплаши кузатилади.

Тупроқ бактериялари билан замбуруғлар целлюлозадан ташқари, пентозанлар, пектин моддалар ва лигнинни ҳам оксидлай олади.

Пентозанлар ўсимлик тўқималари ҳосил бўлишида доимо целлюлоза билан бирга бўлади ва шу тўқималарда хийла миқдорда учрайди. Буларни бир қанча микроорганизмлар қуйидаги тенгламага мувофиқ карбонат ангидрид билан сувгача осон оксидлайди:

1. $(C_5H_8O_4)_n + H_2O = nC_5H_{10}O_5$
2. $C_5H_{10}O_5 + 5O_2 = 5CO_2 + 5H_2O + xCaI$

Пентозанлар гидролизида ҳосил бўладиган пентозалар аэроб бактериялар (*Bac. asterosporus* ва бошқалар) ҳамда замбуруғлар (*Mycor. stolonifer*) таъсирида оксидланишдан ташқари, сут кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг баъзи турлари (*Lactob. pentoaceticum*) таъсирида ҳам бижғиб, сут ва сирка кислоталар ҳосил қилиши мумкин.

Пектин моддалар ҳам ҳар хил аэроб микроорганизмлар таъсирида оксидланади. Улар аввал галактурон кислота, галактоза, арабиноза, ксилоза, сирка кислота ва метил спиртгача гидролизланади. Кейин эса аэроб бактериялар ¹ (*Bac. subtilis* ва бошқалар) ҳамда замбуруғлар (*Mycor stolonifer*) иштироки

билан карбонат ангидрид ва сувгача ҳам оксидланади. Анаэроб бактериялар таъсирида мутлақо парчаланмайдиган галактурон кислотанинг ҳам юқорида айтиб ўтилган микроорганизмлар таъсирида 90—95% ти оксидланади. Зиғир ва толали бошқа ўсимликларнинг шудринг билан намланишида пектин моддаларнинг парчаланиши худди шу микроорганизмларнинг оксидлаш активлигига боғлиқ. Намланишнинг бу номи зиғирни кузда ўт устига ёйиб қўйиб ишлаш усулидан олинган, бунда шудринг луб материални доим нам тутати ва унда моғор замбуруғлари билан аэроб бактерияларнинг ривожланишига йўл очади. Температура паст бўлганлигидан шудрингда намланиш бирмунча секин боради ва жуда сифатсиз тола олинади, агар намланиш ўз вақтида пировардига етказилса, тола зарур талабларга мос келадиган бўлиб чиқади.

Л и г н и н ёғочланган ўсимлик тўқимаси таркибига киради ва мураккаб ҳамда барқарор бирикмадан иборат бўлади. Қўпчилик микроорганизмлар лигнинни парчалай олмайди. Фақат баъзи замбуруғлар ва бактерияларгина парчалаш хусусиятга эга.

Лигнинни парчалашда иштирок этадиган замбуруғлардан *Merulius lacrymans* («уй замбуруғи») ни кўрсатиб ўтиш мумкин. Ёғочга бу замбуруғ кўпинча четидан юқа бошлайди. Унинг таъсирида лигноцеллюлоза карбонат ангидрид билан сувга (умумий ёғоч массасининг 50% га яқин) ва қандайдир гуминсимон маҳсулотларга парчаланади. Уй замбуруғи кўпинча иморат ёғочларига зарар етказиб чиритади ва тамомила ишдан чиқариб қўяди. Замбуруғ одатда мицелийси воситаси билан юқади.

Лигнин парчаланишининг биохимиявий йўли аниқ маълум эмас. Лекин Чапек хонаки замбуруғ мицелийсини қум билан аралаштириб эзиб ва уни кейин ажратиб олиш йўли билан лигнинни эритувчи ферментларни топишга муваффақ бўлди. Микроорганизмлар таъсирининг биринчи стадияси ферментлар иштирокида ўша модданинг гидролизланиши, кейинчалик эса карбонат ангидрид билан сувгача оксидланиши бўлса, ажаб эмас. Бироқ бу процессларнинг ҳаммаси анча секин боради, чунки лигнин микроб таъсирига жуда яхши чидайти. Бундан ташқари, ўша модда протеинлар билан ўзаро химиявий таъсирлашганда (ишқорий эритмада) улар билан бирикиб, лигнин-протеин комплекслари деб аталадиган мураккаб комплекслар ҳосил қилиши мумкин. Бу комплекслар ҳам микроб таъсирига жуда яхши чидайти. С. Ваксман фикрига қўра, лигнин-протеин комплекси ўз хоссалари жиҳатдан тупроқ чириндисига яқин туради.

Уй замбуруғидан ташқари, лигнинни *Mycor chlamyosporus racemosus* деган замбуруғ ва баъзи бактериялар зўр бериб парчалайди. Шу замбуруғ таъсирида ёғоч 84% целлюлозадан иборат бўлган лиқилдоқ сарғиш массага айланади. Ёғочнинг шилимшиқланиш ҳодисаси кўпинча тропик ўрмонларда учрайди.

8. АРОМАТИК ҚАТОР БИРИКМАЛАРИНИНГ ОКСИДЛАНИШИ

Специфик микроорганизмлар ароматик қатор бирикмаларини ҳам зўр бериб оксидлайди. В. О. Таусон ва бошқалар бензол, толуол ва ксилолни оксидлаган *Bact. bensoli* ҳамда бензол, толуол, ксилол, этилбензол, кумол ва цимолни оксидлаган *Bact. toluolicum* нинг соф культураларини ҳар хил тупроқлардан ажратиб олишга муваффақ бўдилар. Таусон ўша бирикмаларнинг оксидланиши мумкин эканлигини ўзи ишлаб чиққан «диффузия оқими» усули ёрдами билан анча аниқ қилиб белгилаб берди. Бу бактериялардан ташқари, фенол, метакреозол ва нафталинни оксидлай оладиган бактериялар ҳам тупроқдан ажратиб олинган. Булар орасида *Mycobacterium* ва *Bacillus* авлодларига кирадиган вакиллар ҳам бор эди. Кейинги текширишларда кўп ядроли ароматик бирикмаларни, масалан, фенантрен билан антраценни оксидлайдиган бактериялар ҳам топилди.

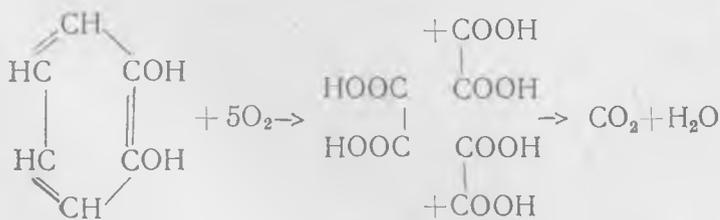
Бу бирикмаларнинг оксидланиши сувли эритмада амалга ошади ва ҳаво яхши тегиб турадиган шароитда энг тез боради. Айни вақтда оралиқ маҳсулотлар тўпланмайди ва оксидланиш карбонат кислота ҳамда сув ҳосил бўлишигача давом этади.

Бундай бирикмаларнинг оксидланиш химизми туғрисида ҳозирча аниқ маълумотлар йўқ, лекин олдин ён занжир оксидланиши аниқланган. Фенантрен оксидланганда, чамаси, қўш боғ бор жойдаги ўрта ядро узилади ва оксибензил спирт ҳосил бўлади (тахмин қилинишича), бу спирт кейин салицил альдегидга, салицил кислота ва пирокатехинга айланади.

Оксибензол ҳосилалари яна парчаланар экан, ҳалқа узилади ва кейинчалик карбонат ангидрид билан сувгача оксидланадиган туғри занжирли бирмунча содда бирикмалар ҳосил бўлади.

Юқорида айтиб утилган бирикмалар билан бир қаторда хиң, бензой ва галла кислота типидаги ароматик кислоталар ҳам осон оксидланади. Улар оксидланганда ҳам оралиқ маҳсулотлар тўпланмайди ва процесс карбонат ангидрид ҳамда сув ҳосил бўлиши билан тугалланади. Ароматик бирикмаларнинг қай тариқа очиқ занжирли бирикмаларга айланиши ҳозирча унча аниқ эмас.

Ҳалқа қўш боғ бор жойдан икки хил тарзда: маҳсулот қисман ва тўла-тўқис оксидланган ҳолда узилиши мумкин. Агар фақат қисман оксидланиш ҳодисаси содир бўлса, оралиқ маҳсулот сифатида мукон кислота ҳосил бўлиши мумкин, борди-ю процесс тўла-тўқис оксидланиш билан давом этадиган бўлса, бензол ҳалқаси узилиб, оксалат кислота ҳосил бўлади, кейин бу кислота карбонат ангидрид билан сувга айланади:



пирокатехин

уч молекула оксалат кислота

Сунгги йул ҳақиқатга анча яқин бўлиб кўринади, чунки В. С. Буткевич *Aspergillus niger* культураларида хин кислота пирокатехин стадияси орқали оксидланишини кўрсатишга муваффақ бўлди. Шу хилдаги оксидланишда муҳитда оксалат кислота ҳам топилади.

Кўпгина ароматик бирикмалар микроорганизмлар учун кучли заҳар бўлса-да, улар таъсирида барибир осон оксидлангани учун бактериялар типик антисептикларни ҳам (булар муҳитда кам концентрацияда бўлса) оксидлай олади, деб ҳисоблаш керак. Шунинг учун органик бирикмаларнинг мазкур группаси табиатда тўпланмайди.

9. УГЛЕРОДНИНГ ТАБИАТДА АЙЛАНИШИДА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ АҲАМИЯТИ

Ер юзиде органик моддалар дастлаб яшил ўсимликлар томонидан синтез қилинади, яшил ўсимликларнинг ўзи эса синтез ишида углерод (карбонат ангидрид) ва азот (аммиакли тузлар ёки нитрат тузлар) нинг минерал формаларидан фойдаланади. Шунинг учун бу энг муҳим бирикмалар тупроқ билан ҳавода доим керакли миқдорда бўлиб туриши зарур. Углеродли бирикмалар ер юзиде муайян ўзгаришлар циклига учраб тургандагина шундай бўлиши мумкин.

Ер юзидаги турли органик бирикмаларнинг ўзгаришида микроорганизмлар актив иштирок этади ва улардаги углеродни карбонат ангидридгача оксидлайди, карбонат ангидрид қайтиб атмосферага ўтади ва яшил ўсимликлар учун углеродли озиқ манбаи бўлиб хизмат қилади. Карбонат ангидрид барг пластинкасининг яшил хлоропластларида қайтадан жуда мураккаб органик бирикмаларга айланади. Қуёш нурлари битмас-туганмас энергия манбаидир. Бу энергия яшил ўсимликларга энергия бериши жиҳатдан қиммати бўлмаган карбонат ангидридни ғоят катта қимматга эга бўлган моддалар: углеводлар, оқсиллар, ёғлар ва бошқа органик бирикмаларга айлантириш учун имкон беради. Бу процесс организмлар дунёси учун ниҳоятда муҳим аҳамиятга эга бўлиб, иккита шароит мавжуд бўлганда: 1) ер юзига қуёш энергияси келиб турганда ва 2) яшил барглр карбонат ангидрид билан етарли таъмин этилганда содир бўлади. Биринчи шарт мудом бажарилиб туради, иккинчиси эса ҳайвонлар, ўсимликлар ва микроорганизмларнинг минераллаштирувчи активлиги билан ердаги вулканлар активлигига боғлиқ бўлади.

Органик моддалар ўсимликлардаёқ парчалана бошлайди, ўсимликларда улар оддий минерал бирикмалардан (карбонат ангидрид билан сувдан) кўплаб синтез ҳам қилинади. Парчланиш нафас олиш процессларида юзага чиқади ва органик бирикмаларнинг молекуляр кислород билан оксидланишига боғлиқ бўлади. Бироқ ўсимликларда синтез процесслари парчланиш процессларидан анча устун туради.

Ҳайвонлар организмда органик моддалар анча кенг куламда парчаланиб боради, усимликлар қолдиғи бунда бирдан-бир химиявий энергия манбаи бўлиб хизмат қилади. Ҳайвонлар ўз танасидаги органик бирикмаларни минерал моддалардан мустақил равишда туза олмайди ва тайёр органик озиқдан фойдаланишга мажбур бўлади. Кўпчилик ҳайвонлар ўз тана температурасини сақлаб туриш ва танасини механик ҳаракат қилдириш учун керакли эркин энергияга муҳтож бўлганлигидан, нафас актларида бир талай органик бирикмаларни оксидлайди. Айни вақтда ҳам оксидланишнинг охириги маҳсулоти сифатида карбонат ангидрид ҳосил бўлади, бу — унинг атмосферадан камаядиган миқдорини бир қадар тўлдириб туради. Бироқ ер юзида фақатгина усимликлар билан ҳайвонлар бўлганда эди, вақти келиб атмосферадаги карбонат ангидриднинг ҳаммаси органик бирикмалар таркибига ўтиб қолиши мумкин эди. Органик бирикмаларнинг ҳаммаси ҳайвон организмларнинг озиқланиши учун яроқли бўлавермагани учун ҳам шундай ҳолат юз бериши муқаррар бўлиб қолар эди. Целлюлоза билан лигниндан ҳайвонлар мутлақо фойдаланмайди, ваҳоланки, бу моддалар усимликларда (урмонларимиздаги дарахтларда) жуда кўп миқдорда (улар қуруқ оғирлигининг 50% га яқин) бўлади. Бундай шароитда ўша моддалар ер юзида талай миқдорда тўпланиб қолган ва углерод айланишини бузган бўлар эди.

Моддомики, бундай ҳодиса содир бўлмас экан, унинг бирдан-бир сабаби шуки, табиатда органик моддаларнинг минералларга айланишида микроорганизмлар ҳам фаол иштирок этади. Улар ўз ҳаёт фаолияти процессларида жуда хилма-хил органик моддаларни, жумладан целлюлоза билан лигнинни ҳам парчалайди ва углеродни карбонат ангидрид шаклида атмосферага яна қайтариб чиқаради. Уларнинг парчалош хусусияти, усимлик ёки ҳайвонларникига қараганда, бир неча барабар кучлироқ. Бу — уларнинг ҳаддан ташқари тез кўпайишига ва ҳаддан ташқари хилма-хил тарзда озиқланишига боғлиқ. Микроорганизмларнинг ҳар бир физиологик группаси муайян органик бирикмаларни парчалошда иштирок этади, лекин микробларнинг физиологик группалари жуда кўп бўлганлигидан улар амалда ҳар қандай органик моддаларни парчалайверади. Микробларнинг ҳар бири ўз таъсири жиҳатдан тор доирада ихтисослашган-у, лекин умумий тарзда улар ҳамма органик моддаларнинг парчоланиш процессларига сабаб бўлади. Худди ана шу хусусиятлар ер юзидаги органик моддаларнинг парчоланишида микроорганизмларни ғоят муҳим агент қилиб қўяди. Бирор сабабга кўра, микробларнинг ҳаёт фаолияти сустлашиб қолгундай бўлса, чала парчаланган қолдиқлар муқаррар суратда тўплана бошлайди, масалан, ботқоқликларда торф ҳосил бўлиш процессларида шундай ҳодиса кузатилади. Шунинг учун, табиий шароитда органик модданинг биохимиявий йўл билан минералларга

айланишида микроорганизмларнинг биринчи ўринда туришига шак-шубҳа йўқдир.

Бу процесда одам ҳам катта роль ўйнайди, у ишлаб чиқаришда: фабрика қозонларида, паровозларда ва ичдан ёнар двигателларда торф, тошқумир ва нефть ёқади. Бироқ бунда чиққан карбонат ангидриднинг бир қисми карбонатлар ҳосил бўлишига доим сарфланиб турганидан, муҳим аҳамиятга эга бўлган яна бир нарса борки, органик қолдиқлар ҳар қанча зўр бериб минералларга айланганда ҳам, углероднинг асосий массаси ўзгаришлар циклига қайтиб кела олмайди. Бу нарса вулканлар отилиб чиққанда, газ оқимларида, балчиқ тўпламларида ва ҳоказоларда муттасил карбонат ангидрид чиқиб туришига боғлиқ. Шу туфайли ер пўстлоғидаги минерал углерод запаслари билан атмосферадаги карбонат ангидрид запаслари ўртасида бир қадар боғланиш юзага келади. Углероднинг ўзгариш цикли мана шу билан тугайди.

Турли табиий муҳитлардаги углероднинг миқдор кўрсаткичлари қуйидаги кўринишда ифодаланиши мумкин: тупроқда 400 миллиард тоннага яқин, торфларда 1100 миллиард тоннага яқин, атмосферада 600 миллиард тоннага яқин, гидросферада 16400 миллиард тоннага яқин ва, ниҳоят, ер юзида яшаб турган тирик организмларда 600 — 700 миллиард тонна углерод бор. Ер юзидаги яшил ўсимликлар ҳар йили 60 миллиард тоннага яқин карбонат ангидридни ёки 20 миллиард тоннага яқин карбонат кислота углеродини сарфлайди, атмосферада эса 600 миллиард тонна карбонат ангидрид бўлганлигидан, атмосфера шу газ билан муттасил тўлиб турмаганда эди, қисқа вақт ўтгандан кейин бу газ йўқолиб кетган ва ўсимликлар ривожланишдан тўхтаган бўлар эди. Шунинг оқибатида ҳайвонлар билан одамлар ҳам яшай олмаган бўлар эди. Органик моддаларнинг микроорганизмлар туфайли минералларга айланиши углеродни карбонат ангидрид шаклида атмосферага қайтариб чиқаради ва ҳаётнинг янада ривожланиши учун асос яратади. Уларнинг муҳим умумбиологик аҳамияти ҳам худди ана шунда.

ИККИНЧИ БЎЛИМ
**МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ТАРКИБИДА АЗОТ
 БУЛГАН ОРГАНИК МОДДАЛАРНИ ЎЗГАРТИРИШИ**

Х б о б

**ТАРКИБИДА АЗОТ БУЛГАН ОРГАНИК МОДДАЛАР
 АММОНИФИКАЦИЯСИ**

1. ТАБИАТДА АЗОТ ЎЗГАРИШЛАРИНИНГ УМУМИЙ ЙУНАЛИШИ

Табиатда азот запаслари жуда кўп. Биринчидан, ерда яшаб турган организмлар таркибида талай миқдорда азот бор. Агар шу организмлардаги умумий углерод миқдори тахминан 700 миллиард тоннани ташкил этса, улардаги умумий азот миқдори кам деганда 10 — 25 миллиард тоннага етиши керак. Ер юзидаги яшил ўсимликлар йил сайин тахминан 20 миллиард тонна углеродни карбонат ангидрид шаклида истеъмол этадиган бўлса, ўсимликларнинг янги ҳужайра моддасини синтез қилишига ҳаракатчан ва сингадиган бирикмалар кўринишидаги азотдан бир миллиард тоннадан бир ярим миллиард тоннагача керак бўлади.

Шунча азот бутун ер юзининг 30 сантиметрли тупроқ қатламида жойлашган шу элемент запасининг 3 — 5% га тўғри келади.

Ҳар хил тип тупроқлардаги ҳақиқий азот миқдори анча кенг доирада ўзгариб туради; 30 сантиметрли қатламдаги азот миқдори тахминан қуйидагича:

Турли хил тупроқларнинг ҳайдаладиган қатламидаги азот миқдори

Тупроқ типлари	Чиринди	Азот	30 сантиметрли қатламдаги азот запаси (кг/га ҳисобида)
	% ҳисобида		
Қумоқли подзол тупроқ (Архангельск области)	3,64	0,205	6150
Қумоқли подзол тупроқ (Смоленск области)	3,45	0,186	5580
Қумоқли қора тупроқ (Воронеж области)	11,04	0,524	15720
Гилли қора тупроқ (Оренбург области)	9,88	0,440	13200
Каштан тупроқ (Қозоғистон ССР)	2,01	0,117	3510
Торфли утлоқ тупроқ (Ленинград атрофи)	85,8	2,32	69600

Шундай қилиб, тупроқнинг барча хилларида ҳам амалда катта-катта азот запаслари бор. Бироқ унинг асосий қисмидан ўсимликлар фойдалана олмайди. Чиринди парчалангандан кейингина (бунда азот минерал бирикмалар шаклига ўтади) азотни бирор хил экин истеъмол қилади. Азот торфларда айниқса кўп бўлади. Бироқ у олдин минералларга айланмас экан, ўсимликлар бу запасдан ҳам фойдалана олмайди, микро-организмларнинг ривожланиши учун шaroит ноқулай бўлганлигидан, азотнинг минералларга айланиши жуда қийинлашиб қолади. Ботқoқликлар қишлоқ хўжалиги мақсадлари учун аста-секин ўзлаштирилиб, торф ўғит сифатида фойдаланилган тақдирдагина шу азот запасининг бир қисми хўжалик доирасига кириши мумкин.

Атмосферадаги азот запаслари яна ҳам каттадир. Ҳар гектар тупроқ устидаги ҳаво устунида 80 минг тоннага яқин молекуляр азот бор. Шунча азот ҳеч бўлмаганда, миллион йил давомида яхши ҳосил олиб туришни таъминлаб берган бўлар эди. Шундай бўлса ҳам, кўпинча азот етишмай қолганлигидан экинлар жуда кам ҳосил беради. Бунинг сабаби шуки, таркибида азот бўлган бирикмаларнинг фақат кичик бир қисми ўсимликлар ўзлаштира оладиган шаклда бўлади. Атмосферадаги молекуляр азотгина эмас, балки тупроқдаги боғланган азотнинг талайгина шакллари ҳам ўсимликлар учун азот манбаи бўла олмайди. Чунончи, ҳайвонлар ва ўсимликларнинг қолдиқлари билан бирга тупроққа тушадиган оқсилли моддалар азоти, тупроқ чириндиси-нинг азоти ва азотнинг бошқа кўпгина шакллари бу мақсад учун ярамайди. Бу мураккаб бирикмалар олдин ўзлаштиришга бирмунча қулай азот тутувчи бирикмалар шаклига кириши керак, шундан кейингина уларни ўсимликлар ўзлаштириши мумкин. Органик азотнинг шу тариқа ўзгариб, минерал азотга айланиши а м м о н и ф и к а ц и я деб аталади. Бу процесс хилма-хил бактериялар, актиномицетлар ва мoғор замбуруғларининг ҳаёт фаолияти натижасида содир бўлади.

Табиатда таркибида азот бўлган моддаларнинг ўзгаришидаги иккинчи давр а м м и а к н и н г о к с и д л а н и б, олдин нитрит, кейин эса нитрат кислотага айланишидир. Бу процесс н и т р и ф и к а ц и я деб аталади ва нитрификацияловчи алоҳида бактериялар туфайли содир бўлади. Тупроқда нитратларнинг ҳосил бўлиш тезлиги аэрацияга боғлиқ: тупроқда ҳаво нечоғли осон алмашилиб турадиган бўлса, нитратлар шунча кўп ҳосил бўлади, лекин айни вақтда таркибида азот бўлган органик моддаларнинг минералларга айланиш процесси ҳам кучли бориши керак.

Тупроқда таркибида азот бўлган моддалар ўзгаришининг учинчи даври нитратларнинг молекуляр азотгача қайтарилиши билан боғлиқ. Бу давр д е н и т р и ф и к а ц и я деб аталади. Қишлоқ хўжалиги учун зарарли бўлган бу процесс денитрифи-

кацияловчи бактериялар ҳаёт фаолияти туфайли юзага чиқади ва талайгина азотнинг нобуд бўлишига олиб келади.

Табиатда азот ўзгаришининг туртинчи ҳалқаси атмосфера азотининг тупроқ микроблари (тугунак бактериялар, азотобактер, *Clostridium Pasteurianum* ва бошқалар) томонидан фиксация қилиниши (тупланиши) дир. Қулай шароит бўлганда тугунак бактерияларни дуккакли ўсимликлар билан симбиоз ҳолда яшаб, дуккакли экинлар майдонининг ҳар гектарида йилига 100 кг дан 400 кг гача атмосфера азотини туплаши мумкин. Эркин яшайдиган азот тўпловчи бактериялар ўзи яшаб турган ҳар гектар тупроқда 50 килограммгача атмосфера азоти туплайди. Ана шу барча микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти натижасида тупроқ атмосфера ҳисобига азот билан қисман бойийди.

Юқорида баён этилганлардан кўришиб турибдики, азот тувчи моддаларнинг ўзгариш циклида процесслар табиатда биз учун фойдали томонга қараб бориши ҳам, фойдасиз томонга қараб бориши ҳам мумкин. Шунинг учун агрономнинг вазифаси — тупроқдаги микробиологик процессларни фойдали томонга, яъни экинларнинг ҳосилини ошириш томонга қаратиб йўналтиришдан иборат бўлиб қолади. Агроном тупроқдаги микробиологик процесслар хусусиятини ва қандай шароит бўлганда шу процесслар қишлоқ хўжалиги учун керакли йўналишда боришини билсагина, бу вазифани муваффақият билан ҳал қила олади.

2. ТАРКИБИДА АЗОТ БЎЛГАН ОРГАНИК МОДДАЛАР АММОНИФИКАЦИЯСИ

Ўсимлик ва ҳайвон қолдиқларида жуда кўп миқдорда азот тувчи органик моддалар доим бўлади. Шу муносабат билан уларнинг минералларга айланиши ўсимликларнинг азот билан озиқланиши учун муҳим аҳамиятга эга. Бу процесс давомида аммиак тупланиб борганидан, у аммоенификация деб аталган. Таркибида азот бўлган органик бирикмалар аммоенификацияси талайгина микроорганизмлар таъсирида содир бўлади ва хилма-хил охириги маҳсулотлар ҳосил қилади.

А. Мочевина, кальций цианамид, сийдик ва гиппур кислоталар аммоенификацияси

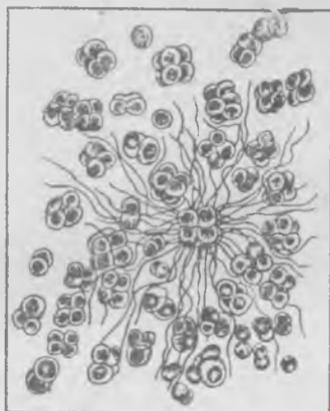
Мочевина аммоенификациясига алоҳида уробактериялар группаси сабаб бўлади, бу бактерияларни 1862 йилдаёқ Пастер кашф этган эди. У ўша бактерияларни парчаланган сийдикдан топди. Бу процессда *Coccaceae* ва *Bacillaceae* оилаларига кирадиган бир қанча бактерияларнинг иштирок этиши кейинги текширишларда аниқланди. Мочевина парчаланшининг энг кучли қўзғатувчиси *Bac. probatus* деган ном билан юритиладиган таёқчасимон бактериядир (113- расм). У перитрихал равишда жойлашган хивчинли ҳужайралардан иборат; бу бактерия эндоспоралар ҳосил қилади. 1 л эритмада

140 г гача мочевинани парчалай олади. Уробактерияларнинг шу авлодга кирадиган бошқа турлари ҳам шунга ўхшаш хоссаларга эга.

Шарсимон бактериялар оиласидан *Planosarcina ureae* мочевинани энг тез парчалайдиган бактериядир. Бу бактерия 1 л эритмада 30 г гача мочевинани парчалай олади. Унинг кубчалари кўпинча узун-узун жуда кўп ҳивчинлар билан қопланган шарсимон 4—8 та ҳужайрадан иборат бўлади (114-расм). Булардан ташқари, мочевинани парчалайдиган бошқа микроорганизмлар ҳам тавсифланган (*Urobacillus psychrocarcticus* ва бошқалар), булар муҳитда натрий хлорид бўлганда яхши ўсади.



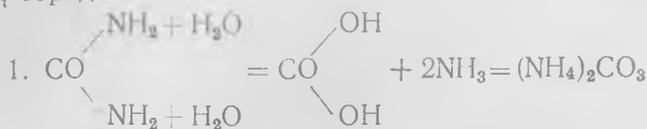
113-расм. *Urobacillus Pasteurii* (Вас. probatus). Спорали таёқчасимон ҳужайралари (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)



114-расм. *Planosarcina ureae*. Шарсимон ҳужайралардан ташкил тонган кубчалари (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

Уробактериялар кескин ишқорий реакцияли муҳитдагина яхши ривожланадиган аэроб микроорганизмлар группасига киради. Улар углеродли озиқ ўрнида жуда хилма-хил органик бирикмалардан (турли органик кислоталар, хусусан лимон, олма, қаҳрабо ва сирка кислоталар тузларидан, шунингдек моносахаридлар, дисахаридлар, декстрин ва крахмалдан) фойдаланади. Улар таркибида оксидланмаган углерод атоми бор органик кислоталар (сирка ва қаҳрабо кислоталар) тузларини айниқса осон оксидлайди (Е. Н. Мишустин маълумотларига кўра). Бу бактериялар азот манбаи сифатида аммиакли тузлардан ёки мочевина гидролизланганда ҳосил бўладиган эркин аммиакдан фойдаланади. Мочевина таркибида, азот билан бир қаторда, углерод ҳам бўлса-да, уробактериялар бу углероддан фойдалана олмайди, чунки углерод кучли оксидланган шаклда бўлади ва мочевина гидролизланганда карбонат ангидрид курунишида ажралиб чиқади.

Мочевинанинг бу бактериялар таъсирида парчаланиш хизми жуда содда бўлиб, унинг дезаминланишидан иборатдир, бу процесс уреаза ферменти таъсирида қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:



Шу процесс давомида ҳосил бўладиган аммоний карбонат тузи кейинчалик қуйидаги тенгламага мувофиқ аммиак билан карбонат ангидридга парчланади:



Уреаза ферменти кўпинча уробактерия ҳужайраларидан ташқарида учраганидан, мочевианинг парчаланиш процесси бу бактериялар учун, афтидан, экологик аҳамиятга эга, холос, лекин бу процесс бир қадар физиологик аҳамиятга эга бўлиши ҳам мумкин. Масалан, мочевианинг ўша бактериялар филтрати таъсирида парчаланмасдан, тирик культуралари таъсирида зўр бериб парчаланиши шундан далолат беради. Мочевинада 47% азот бор. Шунинг учун у маълум бўлган ҳамма азотли ўғитлар орасида энг концентранган ўғит ҳисобланиши керак. Мочевина фақат синтетик йўл билан олинмасдан, балки организмда азотли бирикмалар ўзгаришининг охириги маҳсулоти сифатида ҳайвонлар билан одамдан ҳам кўп миқдорда ажралиб туради. Катта ёшли одам бир суткада 30 г дан ортиқ мочевина ажратади. Ер юзидаги барча одамлар сонига ҳисоб қилинадиган бўлса, бир кеча-кундузда чиқариладиган мочевина азоти 15 минг тоннадан кўпроқ, жами ҳайвонлар дунёси ҳисобга олинганда эса 150 минг тоннадан кўпроқ бўлади. Бу — йилига 50 миллион тоннадан кўпроқ мочевиани ёки 20 миллион тоннадан кўпроқ мочевина азотини ташкил этади. Уробактериялар мочевиани парчалаб, аммиак ҳосил қилмаганда эди, шунча азотдан ўсимликлар фойдалана олмаган бўлар эди.

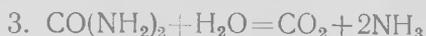
Азотли ўғит сифатида кальций цианамид ҳам кўп ишлатилади. Бу модда ўсимликлар билан ҳайвонларда бўлмайди ва тупроққа фақат сунъий ўғит тариқасида тушади. Бу модда махсус заводларда чуғланган кальций карбид устидан ҳаво азоти оқимини ўтказиш йўли билан осонгина ҳосил қилинади. Бироқ тупроқда кальций цианамиднинг парчаланиш процесслари бўлмаганда эди, шундай муҳим азотли ўғитдан ўсимликлар фойдалана олмаган бўлар эди, кальций цианамиднинг парчаланиш процесслари соф химиявий реакцияларга ҳам, уробактериялар таъсирига ҳам боғлиқ. Кальций цианамид аввал қуйидагича соф химиявий ўзгаришга учрайди:



Шу реакция давомида ҳосил бўладиган цианамид турли катализаторлар (Са, Мп ва Fe оксидлари) таъсирида кейин мочевинаяга айланади:

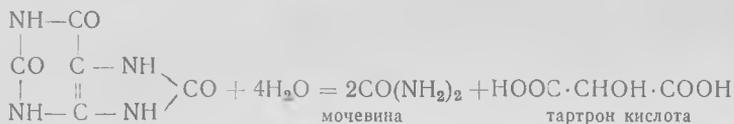


Ана шундан кейингина мочевианинг келгуси ўзгаришларида уробактериялар қўшилади ва узи парчалаб, аммиак билан карбонат ангидрид ҳосил қилади:



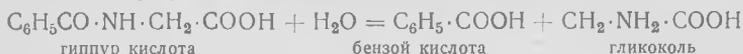
Мана шу ўзгаришларнинг ҳаммаси учун маълум вақт керак бўлади. Шунинг учун, Ю. Бородулина маълумотларига кўра, уробактериялар ва нитрификацияловчи бактерияларнинг ривожланишига тўсқинлик қилувчи кальций цианамид ерга экин экишдан 1—2 ҳафта олдин солинади. Бундан кечроқ солиш ўсимликларга ёмон таъсир кўрсатиши мумкин.

Одам ва ҳайвонлар сийдигида сийдик кислота ҳам бўлади. Бу кислотанинг парчаланишига бир қанча микроорганизмлар сабаб бўлади ва бу процесс қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ боради:



Гидролиз давомида ҳосил бўладиган мочевиная кейин уробактериялар таъсирида аммиак ва карбонат ангидридга парчаланаяди. Сийдик кислота уни парчалайдиган бактериялар учун бир вақтнинг ўзида ҳам углерод, ҳам азот манбаи бўлиши мумкин. Зарур минерал тузлар қўшилган сийдик кислотада яхши ривожланадиган бактерияларнинг бир неча тури (*Bacillus* оиласига кирадиган турлар) тавсифланган.

Гиппур кислота ҳам аммонификацияловчи турли аэроб бактериялар таъсирида парчаланаяди. Бу кислота ўша бактериялар таъсирида қуйидаги тенгламага мувофиқ гликоколь ва бензой кислотага ажралади:



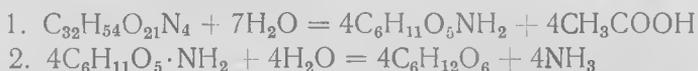
Гликоколь кейин парчаланиб, аммиак билан сирка кислота ҳосил қилади, сирка кислота, ўз навбатида, аста-секин карбонат ангидрид билан сувгача оксидланади.

Б. Хитин аммонификацияси

Хитин кўпгина микроорганизмлар ҳужайра پوستининг таркибига, шунингдек ҳашаротлар, қисқичбақасимонлар ва баъзи бошқа ҳайвонлар косачасининг таркибига киради; у жуда чидамли органик бирикмалар жумласидандир. Хитин химиявий табиатига кўра, азот тутувчи мураккаб полисахаридлар группа-

сига киради. Организмлар нобуд бўлгандан кейин хитин тупроққа, сув ҳавзалари ва бошқа табиий муҳитларга тушади. Микроорганизмларнинг ривожланиши учун шароит ноқулай бўлса, хитин неча миллион йиллаб деярли узгармаган ҳолда сақланиб қолади. Юқори миоценга тегишли қуңғир кўмирлардан хитин ажратиб олинганлиги шундан далолат беради, бу кўмирлар, геологларнинг маълумотларига қараганда, ер тагида 25 миллион йил чамаси ётган. Агар, шароит микроорганизмларнинг ривожланиши учун қулай бўлса, хитин анча тез парчаланиб кетади.

Бир қанча текширишлардан маълум бўлгандек, хитиннинг парчаланишига спора ҳосил қилмайдиган кичкинагина перитрихал таёқча сабаб бўлади, бу бактерия *Bact. chitinovorum* деб аталади. Бу бактерия углерод ва азот манбаи сифатида хитиндан осон фойдаланади. Унинг ҳужайралари таркибида хитин азот ферменти бўлади, бу фермент иштирокида хитин гидролизланиб, аммиак ва эрувчан шакарлар ҳосил қилади. Хитин гидролизи давомида бундай маҳсулотлар ҳосил бўлиши шу билан исботланадики, хитинни парчалайдиган бактериялар культурасига мой кислота ҳосил қилувчи бактерия юқтирилганда, той кислота ҳосил қилувчи бактерияларнинг зўр бериб ривожланиши ва кучли мой кислотали бижғиш бошланиши кузатилади. Агар хитин гидролизланиб, шакарлар ҳосил қилмаганда эди, мой кислотали бижғиш содир бўлмас эди, чунки мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар бундай чидамли бирикмани парчалай олмайди. Хитин гидролизи икки даврда ва қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ боради:



Гидролизинг биринчи даврида глюкозамин билан сирка кислота ҳосил бўлса, иккинчи даврида глюкоза билан аммиак ҳосил бўлади.

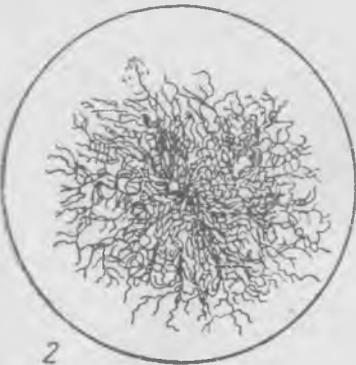
Глюкоза билан сирка кислота углерод манбалари, аммиак эса азот манбаи бўлиб хизмат қилади.

Bact. chitinovorum дан ташқари, хитинни парчалай оладиган яна бир қанча бактериялар (*Bact. chitinophilum* ва бошқалар) ҳамда актиноицетлар тавсифланган. Бу бирикманинг тупроқда парчаланиши муҳим аҳамиятга эга, чунки унинг таркибида кўп миқдорда азот бўлади.

В. Оқсил моддалар аммонификацияси

Оқсил моддалар барча организмлар протоплазмасининг асосини ташкил этади. Улар нобуд бўлган ўсимлик, ҳайвон ва микроорганизмлар қолдиқлари билан бирга тупроққа кўплаб тушади. Бу бирикмаларнинг парчаланишида аммонификацияловчи (чиритувчи) алоҳида бактериялар, шунингдек актино-

замбуруғлар иштирок этади. Шу микроорганизм-
ларнинг барчаси табиатда жуда кенг тарқалган, шунинг учун
хийвон ва усимликлар қолдиқларининг оқсили ҳамма тупроқ ва
сув ҳавзаларида парчаланиб туради. Тупроқда аммонификация-
ловчи бактерияларнинг спора ҳосил қилмайдиган хиллари ҳам,



115-расм. *Bacillus mycoides*:

1 — спора ҳосил қилиш олдида хужайралари-
нинг кўриниши (1000 марта катталаштириб
кўрсатилган); 2 — агардаги колониялари (та-
бий катталиги).

спора ҳосил қиладиган хилла-
ри ҳам кўплаб учрайди. Бироқ,
биринчи группа, яъни спора ҳо-
сил қилмайдиган бактериялар
энг кўп бўлади.

Энг кўп текширилган аммо-
нификацияловчи бактериялар-
дан қуйидагиларни айтиб ўтиш
мумкин.

Аэроб бактериялар. 1. *Bac.*
mycoides жуда кенг тарқалган
тупроқ бактериясидир. У кич-
кинагина таёқча (1,6—3,6 μ)
ҳолида бўлиб, овал шаклли ва
ҳар хил катталиқдаги спора-
лар ҳосил қилади (115-расм).
Унинг хивчинлари бутун тана-
си атрофига жойлашган. Қат-
тиқ озиқ муҳитларида замбу-
руғ мицелийсига ўхшаш коло-
ниялар ҳосил қилади (унинг
mycoides — замбуруғсимон де-
ган номи ҳам шундан олинган).

2. *Bac. mesentericus* (кар-
тошка бацилласи) бундан ол-
динги бактерияга жуда яқин
турадиган форма. У хивчинла-
ри перитрихиал жойлашган
кичкинагина (1,5—5 μ) таёқча
бўлиб, кўпинча занжир ҳосил
қилади. Оқсил аммонифика-
циясида актив иштирок этади-
ган *Bac. megatherium* ҳам шун-
га ўхшаш хоссаларга эга
(116-расм).

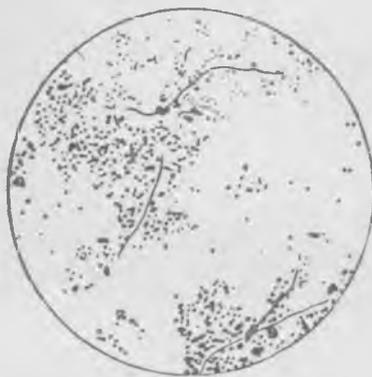
3. *Bac. subtilis* ёки пичан таёқчаси табиатда жуда кенг тар-
қалган бўлиб, кучли оқсил аммонификациясига сабаб бў-
лади. Бу бактерия учлари юмалоқлашган калтагина ҳаракат-
чан таёқчадир (8-расмга қаранг). Ривожланишининг маълум
стадиясида овал споралар ҳосил қилади. Углеводлар ва пептон
иштирокида ацетон, сирка альдегид ва β -оксимой кислота ҳо-
сил қилади.

4. *Pseudomonas fluorescens* — спорасиз калтагина (1—2 μ) таёқча бўлиб, муҳитга ажралиб чиқадиган яшил пигмент ҳосил қилади (103-расм). Ҳужайрасининг учиди бир нечта хивчинлари бор. Тупроқда, ризосферада ва ўсимликлар юзасида доим учрайди.

5. *Chromob. prodigiosum*, яъни ажойиб қон таёқчаси (117-расм), ҳужайраларидан теварак-атроф муҳитга ажралиб чиқадиган қизил пигмент ҳосил қилади. Бу бактериянинг қаттиқ озиқ муҳитидаги колониялари қон доғларига ўхшаб кетади, уларнинг нон ёки бошқа маҳсулотларда пайдо бўлишини дин-



116-расм. *Bacillus megatherium*. Четлари юмалоқланган таёқчаси-мон ҳужайралари (1000 марта катталаштириб курсатилган)



117-расм. *Chromobacterium prodigiosum*. Калта таёқчалари ва узун иплари (1000 марта катталаштириб курсатилган)

га боғлаб, ўрта асрларда бу ҳодиса жинлардан ва шаккоқларнинг ёвуз ниятидан келиб чиқади, деб ҳисоблар эдилар. «Энг муқаддас» инквизиция бундай «шаккоқлар»ни гулханда ёқиб, руҳини «қутқарар» эди. Оқсил моддаларнинг парчаланишида актив иштирок этадиган ана шу беэиён бактерия туфайли неча-неча минглаб кишилар ўз ажалидан олдин ўлиб кетди.

Факультатив-анаэроб бактериялар. 1. *Proteus vulgaris* жуда полиморф бўлиб, хилма-хил таркибли озиқ муҳитларида ривожланар экан, шакли ва катта-кичиклигини кескин ўзгартириб туради. Унинг афсонавий тангри Протей номи билан *Proteus* деб аталиши шу хусусиятига боғлиқ. Гомер ўзининг машҳур Одиссеясида шу тангри қиёфасини ғалати қилиб ўзгартира олишини тасвирлаган эди. Бу спора ҳосил қилмайдиган, перитрихиал равишда жойлашган хивчинлари бор таёқчадир. Ҳужайраларининг узунлиги 1,6 μ дан 4 μ гача етади (118-расм); табиатда жуда кенг тарқалган. Оқсилни парчалаганда, кучли ишқорий реакция юзага келтиради ва водород сульфид билан индол ҳосил

К
Ш
ар
ан
ча-
тда
лод-
си-
ўли-
й ол-
лдан

казени
нда)

казени
глюкоз

1,71
2,04
1,80
1,00

килади, углеводларда ўсганда эса уларни бижғитиб, газлар ($\frac{1}{3}$ қисми карбонат ангидриддан ва $\frac{2}{3}$ қисми водороддан ташкил топган газлар) ҳамда органик кислоталар вужудга келтиради.

2. *Bact. coli*, яъни ичак таёқчаси ҳам оқсилнинг парчаланишида актив иштирок этади. Одам ва хайвонлар ичаги микрофлораси таркибида доим учрайди: ахлат массалари билан бирга тупроқ ва сув ҳавзаларига тушади.



118-расм. *Proteus vulgaris*. Узун ва қисқа таёқчалари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)



119-расм. *Bacillus putrificus*. Соф культураси (800 марта катталаштириб кўрсатилган)

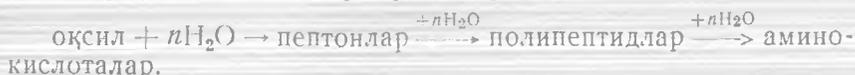
Анаэроб бактериялар. 1. *Bac. putrificus* спора ҳосил қиладиган кичкина таёқчадир (119-расм). Спора ҳосил қилгандан кейин ҳужайралари ноғора чўни кўринишига киради. Углеводларни бижғитмайди, оқсилларни эса мутлақо анаэроб шартда парчалаб, жуда кўп газлар ҳосил қилади.

2. *Bac. sporogenes* углеводларни ҳам бижғита олиши билан бундан олдинги бактериядан фарқ қилади. Оқсилни парчалаганда талайгина водород сульфид ҳосил қилади. Тупроқ билан гўнгдан осон ажратиб олинади ва сиртдан овалсимон спорали майда таёқчага ўхшаб кўринади.

Оқсилни парчалайдиган бошқа микроорганизмлар. Бактериялардан ташқари, актиномицетлар билан ҳар хил замбуруғлар ҳам оқсил моддаларнинг парчаланишида фаол иштирок этади. Лекин уларнинг аммонификациялаш активлиги ҳар хил даражада ифодаланган бўлади. Кислоталарни кам ҳосил қиладиган ёки бутунлай ҳосил қилмайдиган замбуруғларда (*Penicillium*, *Mucor mucedo*), В. С. Буткевич маълумотларига кўра, аммиак тўпланиши, унинг концентрацияси муайян даражага етгандан кейин тўхтайтиди. Кислота ҳосил қиладиган замбуруғлар культурасида эса аммиак кўпгина миқдорда тўпланади.

Оқсил молекуласининг парчаланиши аммонификацияловчи

микроорганизмлар томонидан ташқарига чиқариладиган протеаза ферментлари (эктопротеазалар) ёрдамида гидролизланишдан бошланади. Эктопротеазалар ҳосил қиладиган бактерияларнинг ҳаммаси табиий оқсилларга туғридан-туғри таъсир кўрсатиши мумкин. Бу ферментларни ишлаб чиқармайдиган бактериялар эса табиий оқсиллар билан озиклана олмайди. Улар учун оқсил гидролизининг эрувчан маҳсулотлари: пептонлар ёки аминокислоталар қўл келади, холос. Оқсил қуйидаги умумий схемага мувофиқ гидролизланади:



Бу процесс давомида ҳосил бўладиган аминокислоталар кейин диффузиланиб, бактерия ҳужайраси ичига ўтади ва унда дезаминланади, бунда аммиак ва тегишли углеродли радикал ҳосил бўлади. Дезаминланиш процесси қуйидаги тенгламалардан бири билан ифодаланади:

1. $\text{R} - \text{CHNH}_2\text{COOH} + \text{H}_2\text{O} = \text{R} - \text{CHONCOOH} + \text{NH}_3$
2. $\text{R} - \text{CHNH}_2\text{COOH} + \text{O}_2 = \text{R} - \text{COOH} + \text{CO}_2 + \text{NH}_3$
3. $\text{R} - \text{CHNH}_2\text{COOH} + 2\text{H} = \text{R} - \text{CH}_2\text{COOH} + \text{NH}_3$
4. $\text{R} - \text{CHNH}_2\text{COOH} + \text{H}_2\text{O} = \text{R} - \text{CH}_2\text{OH} + \text{CO}_2 + \text{NH}_3$

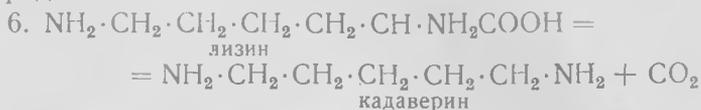
Аминокислоталар дезаминланганда, аммиак билан бир қаторда, органик кислоталар ва спиртлар ҳам ҳосил бўлишини шу тенгламалардан кўриш мумкин. Оқсилнинг парчаланиш маҳсулотлари орасида чумоли, сирка, пропион, мой, валериан кислоталар ва ёғ қаторидаги бошқа кислоталар, шунингдек, юқори молекуляр спиртлар топилишининг сабаби ҳам ана шунда. Бу кислоталарнинг кейинги тақдири бактерияларнинг тури ва оқсил парчаланаётган шароитга қараб ҳар хил бўлади.

Агар процесс аэроб шароитда содир бўлса, ҳосил бўладиган кислоталар батамом оксидланиши ва пировард натижада карбонат ангидрид билан сувга айланиши мумкин. Бу ҳолда микроорганизмлар оқсил заррачасидан ўзи ўзлаштира оладиган барча химиявий энергия запасини чиқариб олади. Борди-ю, оқсил анаэроб шароитда парчаланса, ёғ кислоталар тўла оксидлана олмай қолади. Бу ўринда улар ё ўзгармаган ҳолда тупланади, ёки улардан спиртлар ҳосил бўлади, ё бўлмаса, уларнинг баъзилари (сирка, мой кислоталар ва бошқалар) парчаланиб, карбонат ангидрид билан метан ҳосил қилади. Хусусан оқсил анаэроб шароитда парчаланганда аминокислоталар бевосита қайтарилиб, углеводородларга айланиши ҳам мумкин. Бу — қуйидаги тенгламага мувофиқ амалга ошади:

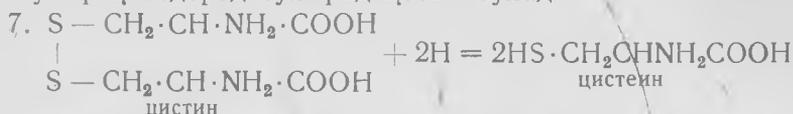


Оқсил моддалар таркибида моноаминокислоталар билан бир қаторда ҳаммиша диаминокислоталар ҳам бўлади, буларнинг

парчаланishi, ди аминлар ёки птомаинлар ҳосил бўлишига олиб келади, бу процесс диаминокислоталарнинг декарбоксилланиши ҳисобига юзага келади ва қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:

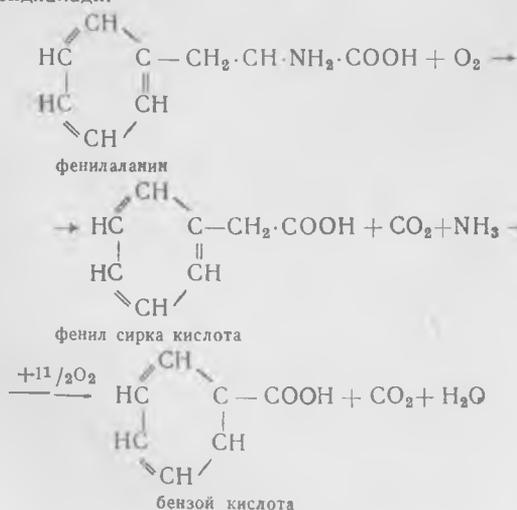


Аминокислоталар таркибида, яна олтингугурт ҳам бўлса, у одатда водород сульфид ёки меркаптанлар шаклида ажралиб чиқади. Цистин парчаланганда, қуйидаги схемага мувофиқ водород сульфид ҳосил бўлади:



Аммонификацияловчи-бактерияларнинг жуда кўпчилиги оқсиллар ёки пептонларда ривожланганда водород сульфид ҳосил қилади. Уларнинг баъзилари, бундан ташқари, водород сульфид ҳосилаларини — метилмеркаптан (CH_3SH) ёки чириётган оқсилга қўланса ҳид берадиган бошқача меркаптанларни ҳам юзага келтиради.

Оқсил гидролизланганда ёғлар қаторининг аминокислоталари билан бирга ароматик қаторга кирадиган аминокислоталар ҳам доим ҳосил бўлади. Буларнинг кейинги ўзгариши ҳам муҳим аҳамиятга эга, чунки улар оқсил парчаланшининг яна бир қанча характерли маҳсулотларини ҳосил қилади. Масалан, фенилаланиндин бензой кислота, тирозиндан — фенол, триптофандин эса скатол билан индол ҳосил бўлади. Фенилаланин қуйидаги схемага мувофиқ оксидланади:



Оқсил молекуласи микроорганизмлар таъсирида парчаланганда ҳосил бўладиган асосий маҳсулотлар ана шулардир. Бу процесс давомида жуда хилма-хил маҳсулотлар ҳосил бўлса-да, бироқ уларнинг кўп қисми аэроб шароитда карбонат ангидрид билан сувгача батамом оксидланади. Камроқ қисми (аммиак, водород сульфид, фосфат кислота) эса кейинчалик оксидланмайди, лекин ривожланаётган микроорганизмлар ўз танасининг оқсил моддаларини (аммиак, фосфат кислота ва бошқаларни) тузиш учун улардан фойдаланиши мумкин.

Аминокислоталарнинг радикаллари микроб ҳужайрасидаги барча органик моддалар (оқсиллар, ёғлар, углеводлар ва бошқалар) нинг тузилиши учун, аммиак эса фақат азотли моддалар синтези учун фойдаланилганидан, парчаланаётган оқсилдан ажраладиган углерод билан азот бир текис сарфланмай қолади, бу ҳол аммиак тўпланишига сабаб бўлиши мумкин.

Парчаланаётган моддада углерод билан азот муайян нисбатда бўлган тақдирдагина, аммиак тўпланиши мумкинлиги ҳозир аниқланган. Агар шу нисбат бузилса (масалан, муҳитга азотсиз моддалар қўшилганда), аммиак сарфи кўпайиши ва шу тариқа у кам тўпланиши мумкин. Углерод билан азотни микроорганизмлар 25:1 нисбатда сарфлаши тажриба маълумотларидан маълум.

Бундай нисбат қуйидаги сабабларга кўра юзага келади. Бактерияларнинг химиявий таркибида улар қуруқ оғирлигининг 50% углеродга ва тахминан 10% азотга тўғри келади. Бундан, бактерияларнинг ҳужайра моддасида углерод билан азотнинг ўзаро нисбати 5:1 га тенг эканлиги кўриниб турибди. Бироқ, углерод ҳужайра моддасининг синтезланишига ишлатилишидан ташқари, нафас олиш вақтида оксидланиш процессларига ҳам сарф бўлганлигидан, углерод сарфланиши шунга яраша кўпаяди. Аэроб микроорганизмлар истеъмол қилинган углероднинг тахминан 20% ни ҳужайра моддаси синтез қилишга, 80% га яқинини эса нафас олиш процессларига сарфлашни тажриба текширишлари кўрсатиб берди. Демак, микроорганизмларнинг бутун ҳаёт фаолиятида сарфланадиган углерод билан азотнинг ўзаро умумий нисбати 25:1 га тенг бўлади. Агар парчаланаётган моддалар $C:N=25:1$ бўлса, азотнинг ҳаммасини микроорганизмлар ўз танасини синтез қилишга сарфлайди ва аммиак тўпланмай қолади. Борди-ю, шу нисбат 25:1 дан катта бўлса, микроорганизмларга азот ҳатто етишмай қолади ва улар азотни тупроқ эритмасидан ўзлаштира оладиган азотли бирикмалар шаклида юта бошлайди. Углероднинг азотга нисбати 25:1 дан кам (масалан, 10:1 ва ҳоказо) бўлгандагина, микроорганизмлар ўзлари парчалаётган моддадаги ҳамма азотни истеъмол қила олмай қолади, шунга кўра, ортиқча азот муҳитда аммиак шаклида муқаррар тўпланади. Парчаланаётган оқсилга угле-

водлар қўшилганда аммиак чиқиши ҳамиша камайиб кетишини шу билан тушунтириш мумкин.

Аммиак тўпланиши учун шу қонуниятларнинг қандай аҳамияти борлигини Ваксманнинг қуйидаги жадвалда келтирилган маълумотларидан билиб олиш осон.

Озиқ муҳитидаги C:N нисбатининг *Aspergillus niger* культурида аммиак тўпланишига таъсири

Пептоннинг концентрацияси (% ҳисобида)	Шакарнинг концентрацияси (% ҳисобида)	Муҳитдаги C:N	Ҳосил бўлган NH ₃		Мицелийсининг оғирлиги (г ҳисобида)	
			пептоннинг 2% ли эритмасининг 100 миллилитрида, (мг ҳисобида)		5 кунда	15 кунда
			5 кунда	15 кунда		
2	0	3,2:1	44,8	73,08	0,20	0,36
2	1	5,0:1	40,74	50,68	0,28	0,93
2	3	8,0:1	14,14	36,54	1,30	3,27
2	5	11,0:1	1,26	33,04	1,50	5,22
2	∞	35,0:1	0,0	0,0	1,62	11,21

Замбуруғ бирдан-бир органик модда сифатидаги пептонда ривожланганда бир талай аммиак ажратиб чиқаради; эритмага шакар қўшилиб, углерод билан азотнинг ўзаро нисбати катталаштирилганда, аммиак кам тўпланиб, замбуруғ пардасининг оғирлиги ортади.

Углеводлар тупроқ бактериялари культураларида аммиак тўпланишига ҳам шу хилда таъсир кўрсатади, буни қуйидаги жадвал маълумотларидан билиш мумкин.

Муҳитга глюкоза қўшилса, тупроқ бактериялари культураларида аммиак ҳамма вақт тўпланади. Бунинг сабаби шуки, оқсилдаги азотнинг кўп қисми бактерияларнинг ўз танасини қуриш учун кетади. Чиндан ҳам, агар *Bac. subtilis* культураларида глюкозасиз муҳитда 2,008 қисм парчаланган казеинга 43 мг аммиак азоти тўпланган бўлса, глюкозали муҳитда парчаланган 1,804 қисм казеинга 38,2 мг тўпланиши керак булар эди. Ҳақиқатда эса 11,9 мг га яқин азот тўпланган. Қолган азот бактериялар ҳужайра моддасининг синтези учун сарфланган. Бироқ микроорганизм энергия манбаи сифатида оқсилдан кўпроқ фойдаланадиган бўлса, бу қониданинг истисноси бўлиши мумкин. Масалан, *Trichoderma* номли замбуруғ целлюлозани парчалай олмади, ҳам оқсил, ҳам целлюлозали муҳитда ривожланганда кўпроқ оқсилдан

Аммонификацияловчи бактериялар культураларида аммиак тўпланишига углеводларнинг таъсири

Бактерияларнинг номи	Тўпланган N—NH ₃ (мг ҳисобида)		Сарфланган казеин (г ҳисобида)	
	казеин	казеин + глюкоза	казеин	казеин + глюкоза
<i>Proteus vulgaris</i>	13,6	2,6	2,058	1,716
<i>Bac. megatherium</i>	25,0	10,5	2,035	2,046
<i>Bac. subtilis</i>	43,0	11,9	2,008	1,804
<i>Bac. mycoides</i>	64,9	14,3	1,406	1,001

фойдаланади ва углерод билан азотнинг узаро нисбати 25 : 1 дан анча катта бўлганда ҳам, аммиак ажратиб чиқаради. Шунинг учун, органик азотнинг аммиак азотига айланиш тезлиги куздан кечирилар экан, органик бирикманинг шакли ва ундаги углерод ҳамда азотнинг узаро нисбатини ҳисобга олиш билан бир қаторда, уша бирикмага таъсир қиладиган микроорганизмнинг типини ҳам назарда тутиш керак. Органик бирикмаларнинг парчаланишида жуда хилма-хил микроорганизмлар иштирок этадиган тупроқ шароитидагина ҳаракатчан азот тупланишига оид юқорида кўрсатилган қонуният бутунича сақланиб қолади, буни ҳар хил ўсимли қолдиқларини компостлашда ҳаракатчан азотнинг тупроқда тулланишини текширган бир қанча авторларнинг маълумотларидан билиш мумкин (14 кг тупроққа 0,6 г органик азот солинган, жадвалга қаранг).

Ҳар хил ўсимлик қолдиқлари солинганда тупроқда минерал азот тулланиши

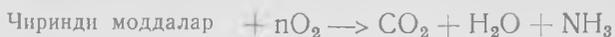
Тупроққа қўшилган органик қолдиқларнинг тури	Органик қолдиқлардаги N (%) ҳисобида)	Қўшилган органик қолдиқларнинг оғирлиги (г ҳисобида)	Органик қолдиқлардаги C : N	Тупроқда тулланган минерал азот (HNO ₃ , мг ҳисобида)
Ўғит солинмаган тупроқ	—	—	—	946,6
Сули илдизи	0,45	133,3	100 : 1	207,4
Тимофеевка	0,62	93,8	71 : 1	398,4
Маккажухори	0,79	75,9	60 : 1	570,6
Беда	1,71	35,1	26 : 1	924,4
Ҳайвоннинг қуритилган қони.	10,71	5,6	4,2 : 1	1751,1

Жадвал маълумотларидан: органик моддада углерод билан азотнинг узаро нисбати нечоғли кичик бўлса, тупроқда минерал азот шунча кўп тулланиши кўриниб турибди ва, аксинча, углерод билан азотнинг узаро нисбати нечоғли катта бўлса, микроорганизмлар танасини тузиш учун тупроқ эритмасидан шунча кўп минерал азот сарф бўлади. Шу қонуниятларни билган ҳолда, ерга экин экишдан олдин қандай органик ўғит солинса, қўшимча миқдорда ҳаракатчан азот тулланишини ва у ҳосилга яхши таъсир қилиши мумкинлигини олдиндан билиш мумкин.

Г. Микроорганизмларнинг чиринди моддаларни аммонификациялаши

Боғланган азотнинг асосий қисми тупроқда чиринди моддалар деб аталадиган моддалар шаклида бўлади. Улар ҳар қандай тупроқда ҳам жуда кўп миқдорда учрайди. Чунончи, бир гектар чимли-подзол тупроқли ернинг ҳайдаладиган қатламида чиринди миқдори 100 — 120 тоннани, қора тупроқли ерда эса ҳатто 300 тоннани ташкил этади. Чириндида 5% азот бўлганда тупроқ органик моддаларидаги умумий азот миқдори подзол тупроқли ерларда 6 тоннага ва қора тупроқли ерларда 15 тоннага яқинлашади.

Тупроқ чириндиси таркибига кирадиган моддаларнинг химиявий табиати хилма-хилдир. Шунинг учун уларнинг турли компонентлари ҳам ҳар хил тезликда парчаланadi. Я. Никитинскийнинг текширишларидан маълум бўлишича, масалан, гумин кислотага айрим турдаги микроорганизмлар юқтирилганда, у лаборатория тажрибаси шароитида жуда қийинлик билан парчаланadi. Бирдан-бир углерод манбаи сифатида гумин кислотага эга бўлган озиқ муҳитларига тупроқ бактерияларининг ҳар хил группалари бор тупроқ бўтқаси юқтирилган тақдирдагина парчаланиш тезлиги кўп даражада ортади. Бироқ ҳар хил микроорганизмлар аралашмаси бўлганда ҳам тупроқдаги чиринди моддалар ҳар ҳолда анча секин парчаланadi. Бир қанча маълумотларга кўра, муътадил иқлим шароитида йил мобайнида тупроқ чириндиси умумий запасининг 1% дан 3% гача қисми парчаланadi, холос. Тупроқ чиринди моддаларининг энг муҳим фракциялари таркибига углерод билан азот 10:1 нисбатда кирганидан, шу моддалар микроорганизмлар таъсирида парчаланганда азотнинг бир қисми, албатта, эркин ҳолда қолади ва аммиак шаклида тўпланади. Бу парчаланишнинг боришини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин.



Бу моддалар етарлича тезлик билан парчаланиб борганда эди, ўсимликлар тупроқдаги азот запаслари ҳисобига азотли озиқлар билан осон таъминланган бўлар эди. Бироқ микроорганизмлар таъсирида уларнинг бирмунча секин парчаланиши, тупроқ азотидан фойдаланиш имкониятини жуда чеклаб қўяди. Шунинг учун чиринди моддаларнинг парчаланишини тезлаштирадиган ҳар хил агротехника усулларидан фойдаланиб, тупроққа таъсир кўрсатишга тўғри келади. Бу усуллар орасида тупроққа яхши ишлов бериб, унинг аэрациясини яхшилаш, тупроқни қисман стериллаб, чириндисининг микроблар таъсирида парчаланишга чидамлилигини пасайтириш энг катта аҳамиятга эга.

Учинчи бўлим
**МИНЕРАЛ МОДДАЛАРНИНГ МИКРООРГАНИЗМЛАР
ТАЪСИРИДА ЎЗГАРИШИ**

Х I б о б

НИТРИФИКАЦИЯ ПРОЦЕССЛАРИ

Тупроқда аммонификация процесслари натижасида ҳосил бўладиган аммиакли тузлар унда кейин яна оксидланиб, нитрат кислота тузларига айланади. Аммиак оксидланиб, оралиқ босқич — нитрит кислота стадияси орқали нитрат кислотага айланадиган бу процесс нитрификация деб аталади. Бу процесс ўтган асрнинг 70-йилларида кашф этилди ва қишлоқ хўжалигида жуда муҳим аҳамиятга эга бўлган, жуда кенг тарқалган тупроқ процессларидан бири бўлиб чиқди. Аммиак оксидланишининг биохимиявий табиати 1877 йилдаёқ исбот этилган бўлса-да, бу процессга сабаб бўладиган бактерияларнинг соф культурасини узоқ вақтгача олиб бўлмади.

Машҳур рус микробиологи С. Н. Виноградский (1888—1890) бу вазифани ҳал қилди. У ўзининг классик текширишлари билан фақат нитрификациянинг моҳиятини аниқлашдан ташқари, узидан олдинги тадқиқотчиларнинг шу процессни қўзғатувчи микроорганизмлар соф культурасини ажратиш олиш йўлида нима сабабдан иши юришмаганини ҳам кўрсатиб берди. Олтингургурт бактерияларининг органик моддаларга салбий муносабатда бўлиши Виноградскийга илгаридан маълум эди. У шунга асосланиб, балки муҳитдаги ортиқча органик модда нитрификацияловчи бактерияларнинг ривожланишига тўсқинлик қилар, деб тахмин қилди. У мана шу тахминига асосланиб, аммиакнинг соф минерал озиқ эритмаларида оксидланишини текшира бошлади ва бундай шароитда нитрификацияловчи бактериялар яхши ривожланишини аниқлади. Муҳит жуда ҳам электив бўлганлиги туфайли аввал ўша микроорганизмларнинг аралаш культурасини олиш, кейин эса уларни соф культура ҳолида ажратиш мумкин бўлди.

Виноградский текширишларидан олдин, нитрификация процессига аммиакли тузларни нитрат кислотагача оксидловчи микроорганизмларнинг бир тури сабаб бўлади, деб тахмин қилинади. Бироқ Виноградский бу процесс икки группа микроорга-

низмларнинг кетма-кет таъсири натижасида *S. arctica*) ажра-фазада ўтишини аниқ белгилаб берди: олдин аммиак турларнинг нитрит кислотатагача оксидланади, нитрит кислота эса ҳужайра-сидланиб, нитрат кислотатага айланади.

С. Н. Виноградский аммиакнинг оксидланиб, нитрит кислотатага айланишига бир неча тур бактериялар сабаб булади, деб ўйлади. У ўша бактерияларни учта авлодга: *Nitrosomonas*, *Nitrosocystis* ва *Nitrosospora* авлодларига киритди. *Nitrosomonas* авлодининг вакиллари овал шаклда бўлиб, айрим ҳолларда шарчага ўхшаб қолади ва ҳаракатчан бўлади, уларнинг битта узун хивчини бор (120- расм); *Nitrosom. japonensis* ҳужайрасининг диаметри 0,6 μ булгани ҳолда, хивчинининг узунлиги 30 μ га етади. *Nitrosomonas* нинг ҳар хил турлари тупроқда жуда кенг тарқалган бўлиб, ҳужайраларининг катта-кичиклиги ёки шакли, шунингдек муҳитнинг актив реакциясига муносабати билан бир-биридан фарқ қилади.

Виноградский *Nitrosomonas* нинг юмалоқ шаклда ва бирмунча кичик (1,5 μ дан 3 μ гача) бўладиган бешта тур хилини (a, b, c, d ва e) тафовут қилади. Булингандан кейин ҳужайралари аён-аёнда жуфт-жуфт ёки занжирча бўлиб бириккан ҳолда қолади.

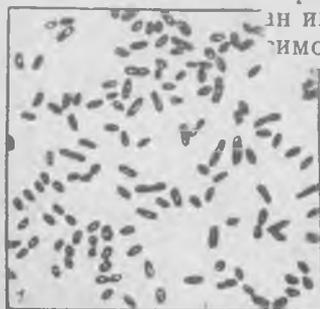
a тур хили ўғон таёқча (1,5 μ дан 3 μ гача) шаклида учрайди ва магний карбонатдан кура, бор иштирокида яхши ривожланади (оптимальный pH=7,6).

b тур хили олдинги хилига ўхшайди, бироқ ҳужайрасининг кичикроқ бўлиши билан ундан фарқ қилади ва pH=8—9,2 бўлганда энг яхши ривожланади.

c тур хили ингичка таёқчадан иборат (эни 1 μ ва бўйи 2,5 μ). Бу таёқча pH=7,4—8,8 бўлганда яхши ривожланади. d тур хили шаклан эллипсга ўхшайди ва pH = 7,4 — 7,8 бўлганда яхши ривожланади.

e тур хили шаклан ҳужайраларининг диаметри 1,2 μ булган типик коккларга ўхшайди ва pH=8,6—8,8 бўлганда энг яхши ривожланади.

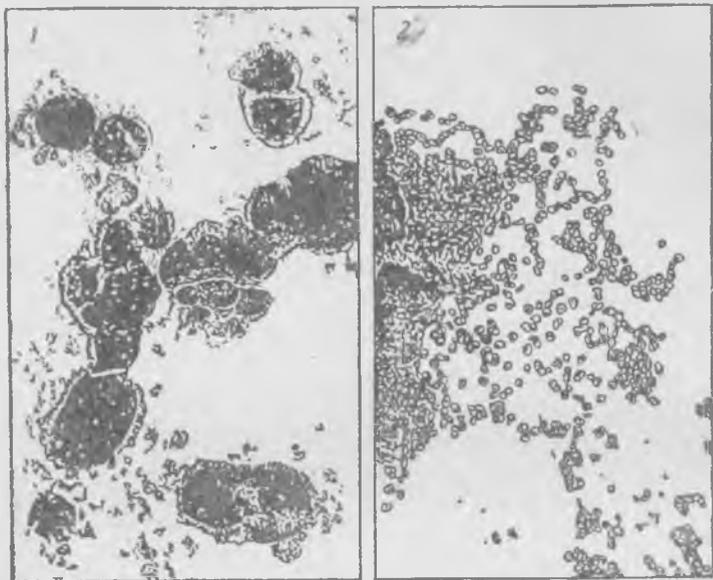
Виноградский *Nitrosocystis* авлодига зооглея ҳосил қила оладиган микроорганизмларни киритди, зооглеялар умумий капсула билан ўралган бўлиб, капсуласининг ичида диамет-



120- расм. Nitrosomonas:

1 — a тур хили; 2 — b тур хили;
3 — c тур хили

уладиган коклар туради. Виноградский маъра, бу бактерияларнинг колониялари бутун бир л циклини ўтади. Ҳужайралар олдин зооглеяларга, булар кейинчалик бир-бирига ёпишиб, йирик тўплам-
МИНЕ бил қилади. Колониялар қариган (эскирган) сайин нча пишиқ парда ажратади ва гуё цистага айланади (расм). Бироқ А. Имшенецкийнинг сўнги текширишлари



121- расм. Nitrosocystis:

1 — ҳужайраларнинг тўплами; 2 — ҳужайраларнинг дисперс ҳолати (1000 марта катталаштириб кўрсатилган, Виноградскийдан олинган)

шуни кўрсатдики, тупроқ бўлакчалари атрофидаги гелъ силикат пластинкаларда баъзан, ҳақиқатан ҳам, цисталари бор нитрификация зоналари юзага келади, лекин цисталарнинг шакли ва тузилиши миксобактерияларнинг мева таналарига тўла мувофиқ келади. Шунинг учун Имшенецкий бу цисталар нитрификацияловчи бактерияларга бевосита боғлиқ эмас, деб ҳисоблайди. Уша жойларда миксобактерия (*Sorangium symbioticum*) ривожланишидан олдин типик нитрификатор—*Nitrosomonas* ривожланади. Бу бактерия тўплаган органик модда миксобактерияларнинг ривожланиши учун, афтидан, углерод манбаи бўлади. Чамаси, шу формалар ўртасида бир неча марта қайта ўстириш давомида сақланиб қоладиган ўзига хос симбиоз бор. Имшенецкийнинг бу маълумотлари табиатда алоҳида *Nitrosocystis* авлоди борлиги шубҳали эканини кўрсатади.

Nitrosospira авлоди Виноградский томонидан Пастер институти паркининг ишланмаган ери тупроғидан (*Nitrososp.*

Brie) ва Янги Ер ороли тупроғидан (*Nitrososp. arctica*) ажратиб олинган икки турни ўз ичига олади. Бу турларнинг иккаласи ҳам тўғри спираль шаклда бўлиб (122- расм), ҳужайраларининг узунлиги ҳар хил (15—20 μ келадиган узун таёқчадан тортиб коккларгача бўлади). Спиралга ўхшаб буралган иплар билан бир қаторда доим калта таёқчалар ва кокксимон формалари ҳам учрайди. Эски культураларда зооглеяларнинг ажралишидан ҳосил бўлган ультрамикроскопик доначаларни топиш мумкин, булар тасбеҳга ўхшаб жойлашган бўлади. Уша доначалар янги озиқ субстратига кўчирилса, янгидан типик культуралар ҳосил қилади. Зооглеялар пайдо бўлишини Виноградский муҳит шароитининг ўзгариши билан боғлиқ, деб ҳисоблайди ва улар мазкур турнинг сақланиши учун муҳим аҳамиятга эга, деб ўйлайди. *Nitrosospira* асосан ишланмаган ерларда ривожланади ва у ерда нитрификация процессини амалга оширади.

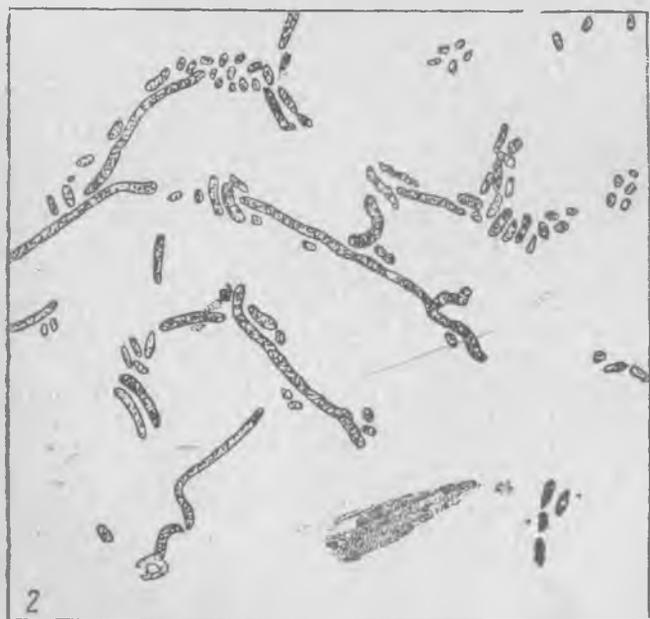
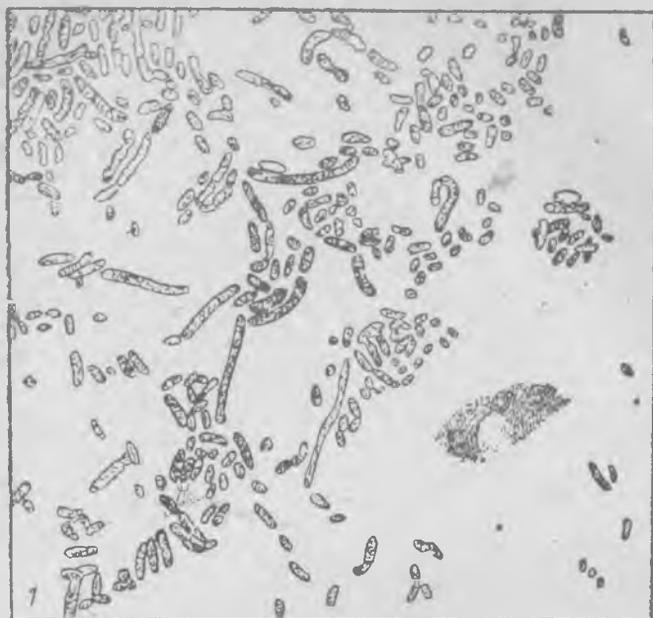
Нитрит кислотанинг оксидланиб, нитрат кислотага айланишига Виноградский *Nitrobacter* деб атаган бактерия ҳаёт фаолияти сабаб бўлади. Виноградский бу бактерияни ҳар хил тупроқдан ажратиб олган ва ҳар доим ҳам уни бир хил ҳолда топган. Қирқ йилгача бу бактерия нитрит кислотани оксидлаб, нитрат кислотага айлантира оладиган бирдан-бир формадир, деб ҳисоблаб келинди, лекин кейинчалик Виноградский Е. Виноградская билан биргаликда бу организмга яқин турадиган яна бир неча турни ажратишга муваффақ бўлди.

Nitrobacter авлодига кирадиган бактериялар кремнийли гел бор пластинкаларда сариқ доғлар кўринишида ривожланади. Улар майда таёқчалардан (буйи 1 μ , эни 0,5 μ ; 123- расм) иборат бўлади. Булар билан бир қаторда зооглея ва цисталар ҳосил қилувчи формалар ҳам учраши мумкин. Бу формалар нитрит пластинкаларда жуда секин ривожланади ва аста-секин парда билан ўралиб боради. Сидирға парда ҳосил қиладиган таёқчасимон формаларни Виноградский *Bactoderma* авлодига, кокксимон формаларни эса *Microderma* авлодига киритади (124- расм). *Bactoderma* ва *Microderma* авлодлари шу вақтгача ҳали етарлича текширилмаганлигини айтиб ўтиш керак.

Nitrobacter группасига кирадиган микроблар ҳам соф минерал субстратларда яхши ривожланади ва карбонат ангидриддан фойдаланиб, ўз танасининг органик моддаларини синтез қила олади. Булар органик моддаларга нисбатан бирмунча кам сезгир бўлгани ҳолда, аммиакли тузларга ниҳоятда сезгирдир. 1 литрда 5 мг аммиак бўлиши ҳам шу микробларнинг нитрит кислотани оксидлашини секинлаштириб қўяди.

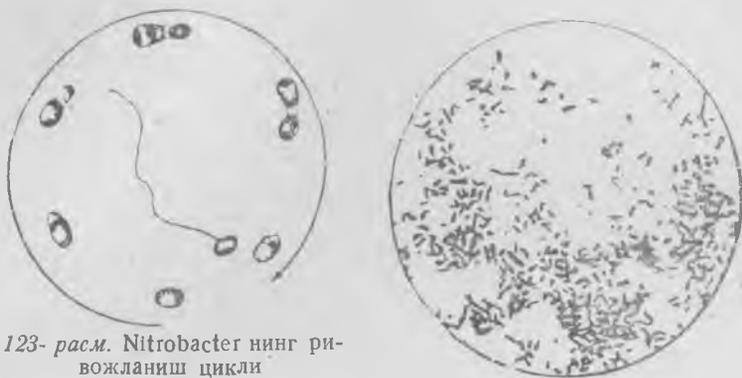
Нитрификациянинг биринчи фазаси аммиакнинг оксидланиб, нитрит кислотага айланишидан иборат бўлиб, қуйидаги умумий тенгламага мувофиқ боради:



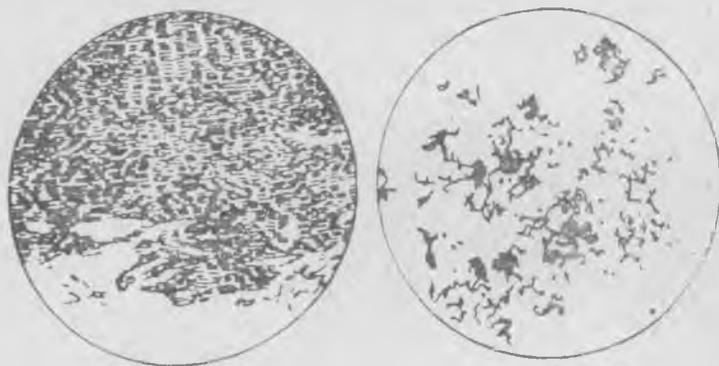


122- расм. 1 — *Nitrosospira* Brie; 2 — *Nitros. arctica* (1000 марта катталаштириб кўрсатилган, Виноградскийдан олинган)

Бироқ бу тенглама процесснинг охирги натижаси тўғрисида тасаввур беради, холос, ҳақиқатда эса бу процесс анча мураккаб. Аммиакнинг ундан ҳосил бўладиган нитрит кислотага қараганда кўпроқ миқдорда эритмадан йўқолиб кетиши шундан дало-



123- расм. Nitrobacter нинг ривожланиш цикли



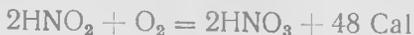
124- расм. 1 — Nitrobacter; 2 — Bactoderma; 3 — Microderma (1000 марта катталаштириб курсатилган, Виноградскийдан олинган)

лат беради. Чамаси, шу оксидланиш процесси давомида оксидланишнинг қандайдир оралиқ маҳсулотлари ҳосил бўлади. Бундай маҳсулотлар гидроксилламин (NH_2OH), гипонитрит кислота (HNO) ва диоксиаммиак эканлиги бирмунча батафсил текширишлардан маълум бўлди. Шунинг учун уша оксидланиш процессининг боришини схема тарзида қуйидаги реакциялар цикли билан ифодалаш мумкин:

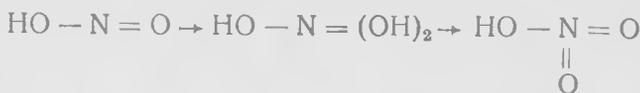


Оксидланишда нитрификацияловчи бактерияларнинг ривожланиши ва улар карбонат ангидриддан углеродни ўзлаштириши учун асос бўладиган энергия ажралиб чиқади. Оксидланган аммиак азоти билан қайтарилган карбонат кислота углероди ўртасидаги нисбат, Виноградский маълумотларига кўра, 35 : 1 га тўғри келади.

Нитрификациянинг иккинчи фазаси нитрит кислотанинг оксидланиб, нитрат кислотага айланишидан иборат бўлади ва қуйидаги тенгламага мувофиқ боради:



Оксидланиш химизми бу ўринда ҳам олдингига ўхшашдир. Оралиқ стадияда нитрит кислота гидрати ҳосил бўлиб, кейин у нитрат кислотага айланади:



Нитрификацияловчи бактериялар культураларида аммиак ёки нитрит кислотанинг оксидланиши билан бир қаторда карбонат ангидрид қайтарилиб ҳам боради. Ажралиб чиқадиган энергиянинг тахминан 7% ана шу бир вақтда борадиган реакцияга сарф бўлади. Шунинг учун оксидланган азот билан қайтарилган углероднинг ўзаро нисбати процесснинг иккинчи фазасида 135 : 1 га тўғри келади.

Нитрификацияловчи бактериялар органик моддаларга салбий муносабатда бўлади, бу моддалар бошқа бактерияларнинг кўпчилиги учун нечоғли катта озиқлик аҳамиятига эга бўлса, уларнинг секинлаштирувчи таъсири шу қадар кескин сезилади. Минерал эритмага жуда кам концентрацияда (0,025%) пептон ёки глюкоза қўшилганда ҳам, бу бактерияларнинг ривожланиши сусаяди, ўша моддалар бирмунча кўпроқ концентрацияда (0,2%) қўшилганда эса улар ривожланишдан тамомила тўхтади.

Органик бирикмаларнинг тормозловчи таъсири ҳужайранинг ўсиши ва нафас олишида бир хилда акс этмайди. Ҳужайранинг ўсиши глюкоза концентрацияси 0,001 моль бўлгандаёқ секинлашиб, 0,01 мольга етганда, тамомила тўхтаб қоладиган бўлса, бактерия ҳали бутунлай нормал нафас олишда давом этади. 0,06 моль (1,08% га тенг) концентрациягина нафас олиш энергиясини 40% камайтиради.

Амидобирикмаларга келганда, натижа бошқача бўлиб чиқади. Минерал озиқ муҳитига мочевина қўшиш ҳужайранинг ўсиниғина эмас, балки нафас олишини ҳам секинлаштириб қўяди. 0,025 мольга тенг концентрацияда нафас олиш 27%, 0,1 моль концентрацияда эса ҳатто 77% сусаяди. Аспарагин ҳам худди шундай натижани беради. Эритмада шу моддадан 0,005 моль

бўлганда, нафас олиш 34%, 0,01 моль бўлганда эса 70% сусаяди.

Нитрификацияловчи бактерияларнинг органик моддаларга салбий муносабатда бўлишининг сабаби биринчи қарашда номаълумдек кўринади. Бироқ нафас олиш ақтларида бу бактериялар минерал бирикмаларни (NH_3 ва HNO_2 ни) оксидлашга мослашганлиги ва, афтидан, органик моддаларни оксидлашга кам лаёқатланганлиги назарга олинадиган бўлса, бояги ноаниқлик осонгина барҳам топади. Органик моддалар эса оксидланмасдан туриб, тирик протоплазманинг таркибий қисмларига айлана олмайди ва протоплазманинг нормал ишига тўсқинлик қилади, холос. Буларнинг ҳаммаси нитрификаторларнинг жуда ҳам мослашганлигидан далолат беради.

Е. Н. Мишустин сапрофит бактериялар ривожланганда ва олдин аммиакка айланадиган органик азот бирикмалари ҳисобига баъзи ҳолларда бир оз миқдорда нитратлар ҳосил бўлишини топди. Аммиакнинг нитрит кислотагача оксидланиши процесси бу бактериялар учун, афтидан, энергия берувчи манба сифатида аҳамиятга эга бўлмайди ва карбонат кислотадан углеродни ўзлаштиришда ундан фойдаланилмайди.

Кейинги вақтларда баъзи тадқиқотчилар муҳитда хийлагина концентрацияда органик моддалар бўлганда ҳам ривожланиб, аммиак ёки нитрит кислотани оксидлай оладиган нитрификаторларни топганликларини маълум қилдилар. Бу хилдаги кузатишлар ҳозирги пайтга келиб анча кўпайиб қолди ва улар нитрификацияловчи бактерияларнинг специфик хоссаларини бирмунча чеклайдигандек бўлиб кўринади. Бироқ ана шу маълумотларнинг ҳаммаси яна аниқлик киритилишини талаб қилади, чунки, бояги бактерияларнинг соф культураларини олиш анча қийин. Тадқиқотчининг қўлида *Nitrosomonas* нинг анча тоза культуралари булар экан, азотли органик бирикмаларнинг нитрит ёки нитрат кислотагача оксидланишини кузатиш билан бир қаторда, муҳитга оз миқдорда органик моддалар (углеводлар, органик кислоталар) қўшилганда, нитрификация процессининг рўй-рост сусайиб қолишини ҳам осонгина аниқлаш мумкин (О. Ульянова, 1955).

Бироқ нитрификацияловчи бактерияларнинг органик моддаларга нисбатан ғоятда сезгир бўлиши фақат суюқ культуралар учун характерлидир. Бу бактериялар тупроқда ривожланганда, бундай ҳодиса кузатилмайди. Кўпчилик ҳолларда органик модда нитрификация процессини сусайтириш у ёқда турсин, балки сезиларли даражада кучайтиради ҳам. Бу ҳодисанинг сабаби шуки, нитрификация процесси фақат сувда эрийдиган ва нитрификацияловчи бактерияларнинг ҳужайрасига ўта оладиган органик моддага боғлиқ. Бу хилдаги моддалар тупроқда ҳеч қачон кўп миқдорда бўлмайди. Бундан ташқари, тупроқда нитрификацияловчи бактериялар билан бир қаторда, органик мод-

даларни истеъмол қиладиган ва шу тариқа юқоридаги бактерияларнинг ривожланиши учун қулай шароит туғдирадиган кўпгина бошқа бактериялар ҳам ривожланади. Бироқ бу масалаларнинг ҳаммаси яна бирмунча батафсил текширишлар утказишни талаб қилади.

1. ТУРЛИ ХИЛ ТУПРОҚЛАРДА СОДИР БЎЛАДИГАН НИТРИФИКАЦИЯ ПРОЦЕССИНИНГ ТЕЗЛИГИ

Нитратлар — тупроқда бўладиган азотли органик моддаларнинг минералларга айланишида ҳосил бўладиган охириги маҳсулотдир. Шунинг учун тамомила табиийки, қайси тупроқда чиринди моддалар зўр бериб оксидланадиган бўлса ёки гўнг билан бирга тупроққа тушган, ё бўлмаса, экин экилгандан кейин тупроқда қолиб кетган органик қолдиқлар шиддатли равишда минералларга айланадиган бўлса, уша тупроқларда нитратлар энг кўп тупланади. Бироқ бу процесснинг олдин аммиак оксидланиб нитрит кислотаса, сунгра нитрат кислотасага айланиши билан боғлиқ бўлган охириги даври бир қанча шароитга боғлиқ. Минералларга айланиш процессининг тезлигини шу шароит белгилаб беради.

Нитрификацияловчи бактериялар суюқ культура шароитида ривожланганда, органик моддаларга жуда сезгир бўлишига қарамасдан, тупроқдаги шу органик моддалар нитрификация процессини тормозламай, балки кучайтириши ҳам мумкин эканлигини энг олдин кўрсатиб ўтиш керак. Бунинг сабаби шуки, биринчидан, нитрификация процесси фақат сувда эрийдиган органик моддага боғлиқ, бу модда эса тупроқда деярли ҳеч қачон кўп миқдорда бўлмайди; иккинчидан, тупроқда нитрификацияловчи бактериялар билан бир қаторда, органик моддалар истеъмол қиладиган ва шу тариқа ернинг айрим қисмларини органик моддаларнинг хийлагина дозасидан тозалайдиган жуда кўп бошқа бактериялар бор; учинчидан, нитрификацияловчи бактерияларнинг ўсиши ва оксидлаш активлиги органик модда таъсирида бир хилда сусаймайди. Бундан ташқари, аммиак тирик нитрификацияловчи бактериялар таъсиридагина оксидланмасдан, балки уша бактериялар атрофдаги муҳитга ажратиб чиқарадиган оксидловчи ферментлар таъсирида ҳам оксидлана олиши эҳтимолдан холи эмас. А. Имшенецкий ва ҳамкорларининг ўша бактериялар ҳужайрасиз препаратлари устида олиб борган текширишлари туфайли бу тахминни ҳақиқатга яқин, деб ўйлаш мумкин бўлиб қолди. Ташланди сувларни биологик йўл билан тозалашда ишлатиладиган «актив балчиқ»нинг таъсири устидаги кузатишлар ҳам шунинг тахмин эканлигини кўрсатади. Аммиак актив балчиқ билан доим бир хил тезликда оксидланиб боради ва унинг шу тариқа оксидланиши дастлабки концентрациясига боғлиқ бўлмайди. Бу ҳам нитрификация процессида оксидловчи ферментларнинг иштирок этиши мумкинлигини кўрсатади. Бироқ, актив балчиқда бир талай нитрификацияловчи бактерияларнинг бўлиши (улар кўпинча 1 мл да бир неча миллиардгача етади) ҳар ҳолда оксидловчи ферментларнинг кам активлигидан далолат беради. Шунинг учун тупроқ муҳитида ҳам бирламчи нитрификация тирик нитрификацияловчи бактериялар ажратадиган оксидловчи ферментлар туфайли эмас, балки асосан шу бактерияларнинг ўзи туфайли амалга ошади, деб ҳисоблаш керак.

Нитрификациянинг иккинчи фазасига, органик моддadan ташқари, аммиак концентрацияси ҳам катта таъсир кўрсатади, аммиакнинг тормозловчи таъсирини Виноградский билан Омелянскийлар аниқлаган. Бироқ бу таъсир суюқ культура шароитидагина расмана кўринади. Тупроқда аммиак адсорбланган ҳолатда бўлади ва сусайтирувчи таъсир кўрсата олмайди. Шунинг учун *Nitrobacter* ҳосил бўладиган нитрит кислотани тезда оксидлаб, нитрат кислотасага айлантиради.

Тупроқ реакцияси ҳам нитрификация процессига катта таъсир кўрсатади. Нитрификацияловчи бактерияларнинг ҳар хил турлари уз ҳаёт фаолия-

тини турларда рН да юзага чиқаради ва шунга яраша хилма-хил типдаги тупроқларда учрайди. Нитрификацияловчи бактерияларнинг ривожланиши учун энг қулай рН доираси ҳар қалай 6,2 билан 9,2 орасида бўлади. Лекин бу бактерияларнинг ҳар хил турлари рН бирор томонга қараб ўзгарганда ҳам турли даражада активлик кўрсатади. Кислота муҳитли пластинкаларда (рН=6 бўлганда) бу бактериялар деярли ривожланмайди. Табиий шароитда нитрификация кислотали тупроқларнинг бирмунча нейтрал реакцияли микрорезоналаридагина амалга ошиши эҳтимолга жуда яқин.

Нитрификацияга учрайдиган материалнинг химиявий таркиби ҳам нитрификация процессига кучли таъсир кўрсатади. Тупроқда таркибда азот бўлган органик бирикмалар аммонификацияси нечоғли тез борса, аммиакнинг кейин оксидланиб, нитрат кислотага айланиши ҳам шу қадар шиддат билан боради. Тупроқ эритмасида эркин ҳолатда бўладиган аммиак билан бир қаторда тупроқ цеолитларига ютилган аммиак ҳам нитрификацияга учрайди. Сузда эрийдиган аммиак жуда кам, ютилган аммиак эса кўп миқдорда бўладиган ҳолларда, тупроққа ютилган аммиак айниқса тез оксидланади.

Ҳар хил турдаги нитрификацияловчи бактерияларнинг физиологик хусусиятлари ва ташқи муҳитнинг турли факторларига муносабати шу бактерияларнинг тарқалишини ҳам тупроқдаги азот режими белгилаб бериши керак, деб ҳисоблашга имкон беради. С. Н. Виноградский маълумотларига қўра, *Nitrosomonas* нинг энг актив группачалари азотга, хусусан, аммиакли тузларга бой тупроқларда (ҳайдаладиган ерларда, актив балчиқ ва ҳоказоларда) кенг тарқалган. Азот кам бўладиган тупроқларда, масалан, қўриқ ерларда эса *Nitrosospira* учрайди.

Аммиакнинг оксидланиб, нитрит кислотага, кейин эса нитрат кислотага айланиши молекуляр кислород иштирокида борганидан, муҳит аэрацияси муҳим аҳамиятга эга, лекин оксидланиш тезлиги кислороднинг парциал босимга боғлиқ бўлмайди ҳам. Кислород концентрацияси ҳар хил бўлганда, ҳар бир килограмм тупроқда ҳосил бўладиган нитрат кислота фарқи жуда арзимас даражада бўлишидек қадимдан маълум факт шунга боғлиқ. Тупроқ ҳавосида 6% кислород бўлганда, 1 кг тупроқда маълум вақт оралигида 199 кг нитрат кислота юзага келадиган бўлса, кислород 21% бўлганда атиги 225 мг, яъни боягидан бир оз ортиқроқ нитрат кислота пайдо бўлади. Нитрификациянинг тупроқ юза қатлами билан чекланиб қолмасдан, маълум чуқурликка ҳам тарқала олишининг сабаби шу.

Ўсимликлар билан банд бўлган ерларда тупроқ аэрациясининг таъсири кучлироқ бўлади, чунки бундай ерларда кислородни микроорганизмларгина эмас, балки ўсимликларнинг илдиз системаси ҳам истеъмол қилади. Шундай ҳолларда тупроқнинг физик структураси, демак, уни ишлаш усуллари ҳам нитрификациянинг активлиги учун жуда муҳим бўлиб қолади. Шунинг учун чиринди-карбонатли тупроқларни ҳисобга олмаганда, чимли-подзол тупроқли зоналарда нитрификация активлиги, хусусан табиий шароитда, ерга ишлов берилмаган пайтда жуда кам бўлади. Ишланадиган ерларда эса мазкур процесснинг активлиги одатда жуда ортади. Чимли-подзол тупроқларнинг бу хусусияти осон ажралиб чиқадиган азотнинг камчилигига ҳам, нитрификация процессининг шиддатига ҳам таъсир кўрсатувчи бир қанча бошқа шароитга боғлиқ. Хусусан, нитрификаторлар кўпинча кислотали тупроқларда топиладиган эрувчан алюминий тузларига нисбатан жуда сезгир бўлади. Ишланган торфли ерларга оҳак солинганда нитрификация активлиги айниқса ортади.

Қора тупроқли ерларда нитрификация устки қатламларда ҳам энг кучли боради ва чуқурлик ортган сари аста-секин сусаяди, лекин кучли қора тупроқли ерларда нитрификация 50 см ва ундан чуқурроқ жойгача етади. Афтидан, нитрификация материали камчил бўлганлиги учунгина бундай ерлар тупроғида нитратлар тулланиши чекланади, чунки нитрификацияловчи бактериялар бундай тупроқларда етарли миқдорда бўлади, шунга қўра улар тупроқда ҳосил бўладиган аммиакдан анча кўп аммиакни оксидлай олиши

мумкин эди. Шунинг учун бундай тупроқли ерларда аммонификациянинг кучайиши, доим нитрификациянинг кучайишига ҳам олиб келади.

Шуртоб ва шурхок ерларнинг нитрификация активлиги, бир қанча текширишларга кўра, анча паст бўлади. Уларни ишлаш мелиорация ва нитрификация активлигини кўп даражада оширади. Сахро-дашт зонасидаги тупроқларда эса асосан нам йўқлиги туфайли нитрификация сусайиб қолади. Шунинг учун бундай тупроқли ерлар суғорилганда тупроқдаги процесслар жуда активлашиб кетади. Уларни ишлаш ва суғориш микробиологик активликни, жумладан нитрификация процессини ҳам кўп даражада кучайтиради.

Тупроқни юмшатиш нитрификация процесси шиддатига каттагина таъсир кўрсатишини нитрификацияловчи бактерияларнинг кислородни анча кўп истеъмол қилиши билан тушунтириш мумкин. Кўпчилик ҳолларда, тупроқ юмшатиладиган кейин унда нитратлар миқдори 5—10 баравар кўпаяди (Н. С. Соколов). Тупроқни ишлаб узоқ вақт юмшоқ ҳолда сақланадиган қилиш унда талай миқдорда нитрат кислота тузлари тупланишини таъминлаб бериши кўп йиллик текширишларда аниқланган ва амалда исботланган.

Намлик шароити (умумий нам сифимнинг 40—70%), тупроқ реакцияси (нейтрал ёки кучсиз ишқорий реакцияли), температура (25—35°) шароити қулай бўлганда, нитрификация процесси шу қадар шиддатли борадики, тупроқдаги минерал азотнинг асосий қисми нитратлар шаклида бўлади. Азот режими актив бўладиган тупроқларда бир йилда ҳосил бўладиган нитратлар ҳар 1 га тупроқда 100 мг га ёки нитрат кислотага айлантириб ҳисобланадиган бўлса, гектарига 0,3 тоннага етиши мумкин (Лебедянец маълумотига кўра). Шунча миқдордаги нитрат кислота ўсимликларни азотли озик билан таъминлабгина қолмасдан, балки қийин эрийдиган минерал тузларга (хусусан, кальций фосфатларга) ҳам катта таъсир кўрсатади ва уларни анча эрийдиган ҳолатга келтириб, кўпроқ сингадиган қилиб қўяди. Нитрификациянинг шу хусусияти уни хўжаликда жуда қимматли қилиб қўяди, бироқ баъзи камчиликлари ҳам бор. Бу камчиликлар шунга боғлиқки, нитратлар яхши эрийдиган бўлганидан тупроқда силжий бошлайди ва маълум шароитда тупроқ сувларига дуч келганда ювилиб кетиши мумкин. Бундан ташқари, аэрация етарли бўлмаса, денитрификацияловчи бактериялар таъсирида улар яна қайтарилиб, молекуляр азот ҳосил қилиши ҳам мумкин. Мана шу процессларнинг ҳаммаси тупроқда анчагина азотнинг йўқолиб кетишига сабаб бўлади, қуйидаги жадвал маълумотларидан бунга ишонч ҳосил қилиш мумкин. Бу жадвалда Ротамстед тажриба станциясида (Англияда) ўтказилган кўп йиллик тажриба материаллари келтирилган.

Денитрификация ва нитратларнинг ювилиб кетиши натижасида тупроқдан азот йўқолиши (бир акр ерга фунт ҳисобида)

Тупроқдаги азот баланси	Азот кўп ва гўнг солинган (ҳар йили 14 тоннадан) ер	Азоти кам ва кам ўғитланган ер
Тажриба бошида тупроқдаги азот	4340	2720
50 йил ичида ўғит билан солинган азот	10140	340
50 йилдан кейин қутиладиган азот	14480	3060
50 йилдан кейин тажриба охирида топилган азот	5950	2590
Тупроқда йўқолган азот	8530	470
50 йил ичида ҳосил билан олинган азот	2500	750
50 йил ичида йўқолган соф азот	—6030	+ 280
Ҳар йили йўқоладиган азот	— 123	+ 6

Бу маълумотлар, тупроқдаги азотли моддалар нечоғли тез ўзгарса, тупроқда азот шунча кўп йўқолиб кетишини кўрсатиб турибди. Бу нобудгарчилик

гўё интенсив ишлаб чиқаришга сарфлангандек бўлиб кўринади, чунки бундай ерларда қишлоқ хўжалиги экинларининг ҳосили ҳам бир неча барабар ортади. Айни вақтда ўсимликларнинг ўсиш шароити нечоғли қулай бўлса, азот шунча кам нобуд бўлишини, лекин азот нобудгарчилиги, чамаси, ҳеч қачон барҳам топмаслигини эсда тутиш мумкин.

Шудгор ерларда нитратлар кузда кўпинча йўқолиб кетади. Буни ривожланаётган кузги экинлар сарф қилиб қўяди, деб тушунтириб бўлмайди. Бунда биологик процесслар бораётган бўлиши ҳам мумкин, турли тадқиқотчилар буни кўп марта аниқлаганлар. Бундай ҳолларда минерал азотнинг органик шаклга ўтиши, ўсимликлар вегетацияси даврида нитратлар йўқолиб кетсагина, ҳосилга сезиларли зарар етказиши мумкин. Борди-ю, шудгор ерларда тупроқ микроорганизмлари нитратлар азотини кузда органик шаклга айлантирса, бунда уларни ювилиб кетишдан сақлаб қолади, холос. Микроорганизмлар нобуд бўлгандан кейин, уларга ютилган азот қайтадан минералларга айланади ва экиладиган экинлар учун яна озиқ бўлиб хизмат қила олади.

Нитратлар ҳар хил тупроқларда бир хилда ювилиб кетмайди. Масалан, азот запаслари кўп бўладиган қора тупроқли ерларни ишлаш, нитрификацияни жуда кучайтирадиган ва ўсимликларни азотли озиқ билан таъминлайдиган энг муҳим восита бўлгани билан, талайгина азот йўқолишига олиб кела олмайди, чунки тупроқ кам намлангандан нитратларнинг ювилиб кетиши жуда қийин бўлиб қолади. Чиринди запаси кам бўладиган ва кучли ёғингарчиликлар натижасида осон ювилиб кетадиган подзол ва энгил қум тупроқли ерларда нитратларнинг ювилиб кетиш хавфи анча кўп бўлади. Нитрификация кучайганда азот нобудгарчилигини камайтириш учун ерга органик ўғитлар солиш керак.

XII б о б

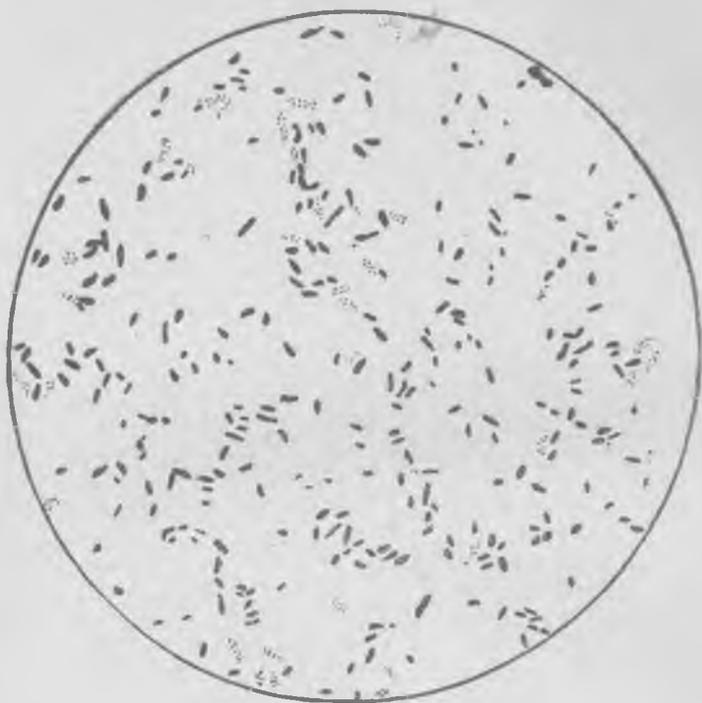
ДЕНИТРИФИКАЦИЯ ПРОЦЕССЛАРИ

Нитратларнинг бирмунча қайтарилган бирикмалар (нитритлар, гипонитрит кислота, аммиак, таркибида азот бўлган органик бирикмалар ва ҳоказолар) ҳосил бўлишига олиб келадиган ҳар қандай қайтарилиш процесслари, кенг маънода, денитрификация деб аталади. Тор маънода, денитрификация деганда, нитратларнинг охириги маҳсулот сифатида молекуляр азот ҳосил қиладиган қайтарилиш процесслари тушунилади. Микробиологик маънода, денитрификация нитратларнинг сўнгги типда қайтарилишидан иборат. Бу тип, ўз навбатида, бевосита ва билвосита денитрификацияга бўлинади, чунки ниҳоятда хилма-хил процесслар натижасида нитратлардан молекуляр азот ҳосил бўлиши мумкин. Бевосита денитрификацияда нитратлар денитрификацияловчи алоҳида бактериялар группасининг ҳаёт фаолияти туфайли қайтарилса, билвосита денитрификацияда фақат аминокислоталар билан нитрит кислота ўзаро таъсир этади, бунинг натижасида ҳам молекуляр азот ҳосил бўлади.

1. БЕВОСИТА ДЕНИТРИФИКАЦИЯ

Бевосита денитрификация тупроқ, гўнг ва сув ҳавзаларида жуда кўп тарқалган денитрификацияловчи бактериялар ҳаёт фаолияти туфайли содир бўлади. Бу бактериялар асосан қуйидагилардан иборат.

1. *Bact. denitrificans* хивчинлари перитрихиал равишда жойлашган, спора ҳосил қилмайдиган майда таёқчадир (125-расм). У факультатив анаэроблар жумласига киради ва нитритларни молекуляр азотгача қайтаради. Бошқа бактериялар (масалан, *Bact. coli*) билан бирга ривожланганда нитратларни ҳам молекуляр азотгача қайтара олади.



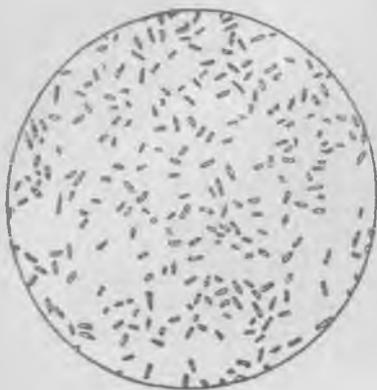
125- расм. *Bacterium denitrificans*. Майда таёқчалари (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

2. *Achromobacter Stutzeri* ҳам майда (бўйи 0,3 μ ва эни 0,5 μ) таёқча ҳолида бўлиб, кўпинча занжир ҳосил қилади (126-расм). Грам усулида бўялмайди, агарли муҳитларда типик колониялар вужудга келтиради, сутни ивитади ва шакарни бижғитиб, газлар ҳосил қилади. Пептонли муҳитларда ўсганда, водород сульфид ҳосил қилади. Анаэроб шароитда нитратларни қайтаради.

3. *Pseudomonas fluorescens* ҳужайралари таёқчасимон бўладиган бактериядир. У ҳаракатчан бўлади ва атрофдаги муҳитга ажралиб чиқиб, ўша муҳитни сарғиш-яшил ранга бўяйдиган яшил пигмент ҳосил қилади. Грам усулида бўялмайди ва

фақат температура паст бўлганда ёки муҳитда фосфатлар етишмаганда пигментларни яхши чиқаради. Нитратларни жуда тез қайтариб, молекуляр азот ҳосил қилади.

4. *Pseudomonas pyocyanea* (127-расм) юқоридаги формага жуда яқин туради, нитратлар билан нитритларни молекуляр азотгача қайтаради. Кўк тусли пигментлар ҳосил қилади ва муҳитни кўк-яшил рангга бўяйди.



126- расм. *Achromobacter Stutzeri*.
Калта таёқчалари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)



127- расм. *Pseudomonas pyocyanea* (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

Бу бактерияларнинг ҳаммаси тупроқда жуда кенг тарқалган, бироқ бошқа табиий субстратларда, масалан, гўнгда, турли сув ҳавзаларида, ўсимликларнинг юзаси ва илдизларида ҳам учраши мумкин. Уларнинг кўпчилиги фақат нитратларни нитритлар билан аммиаккача қайтарибгина қолмасдан, балки уларни молекуляр азотгача қайтаради. Улар углерод манбаи сифатида углеводлар, турли органик кислоталарнинг тузлари ва баъзи спиртлардан яхши фойдаланади. Денитрификацияловчи бактериялар ишқорий муҳитда энг яхши ривожланади. Улар ҳужайрасининг протоплазмасида нафас олиш ферментларининг тўла системаси ва, бундан ташқари, нитратлар кислородини активлаштирувчи ферментлар бор. Улар анаэроб шароитда ривожланганда, нитратлар кислородидан водород акцептори сифатида фойдаланади. Шунинг учун ҳам бу бактерияларнинг культураларида, қайтарилган нитратлар миқдори билан оксидланган органик бирикмалар миқдори ўртасида қонуний нисбат бўлади. М. Қорсакова маълумотларига кўра, оксидланган ҳар 100 мг глюкоза ҳисобига 300 мг га яқин калий нитрат қайтарилади. Нитратлар аста-секин қайтарилиб боргани туфайли муҳитда қисман қайтарилиш маҳсулотлари тўпланади, буни қуйидаги жадвал маълумотларидан билиш мумкин.

Pseudomonas fluorescens культураларида нитратларнинг аста-секин қайтарилиб бориши

(М. Корсакова маълумотларидан олинган)

Тажрибаларнинг тартиб номери	Тажрибанинг давом этиш муддати (соат ҳисобида)	Эритманинг рН	Нитритлар азоти (мг ҳисобида)	Нитратлар азоти (мг ҳисобида)	Молекуляр азот (мг ҳисобида)	Ҳисобга олинган жами азот (мг ҳисобида)
1	—	7,2	13,2	0,1	0,0	13,3
2	24	7,4	10,5	1,7	0,0	12,2
3	28	7,4	9,5	2,5	0,0	12,0
4	32	7,4	8,5	3,3	0,0	11,8
5	36	7,4	6,8	5,0	0,0	11,8
6	48	7,8	0,0	6,6	1,2	7,8
7	56	8,6	0,0	0,7	2,4	3,1
8	72	8,6	0,0	0,0	11,5	11,5

Денитрификация процессида нитратлар қайтарилишининг оралиқ маҳсулотлари юзага келиши жадвалдан кўриниб турибди, бу маҳсулотлар субстратда гийла миқдорда тупланadi. Олдин нитрит кислота, сўнгра гипонитрит кислота ва пировард натижада молекуляр азот ҳосил бўлади. Бу процесснинг кетма-кет боришини қуйидаги схема билан ифодалаш мумкин:



Бироқ бу кетма-кетлик нитратлар қайтарилишининг бевосита механизмини ёритиб бермайди. Жуда кўп маълумотларга асосланиб, бу процесс оксидланаётган субстратдан водороднинг чиқиб кетиши ва кейин, қуйидаги тенгламага мувофиқ, унинг нитрат кислороди билан бирикишига боғлиқ, деб тахмин қилиш керак:

1. $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 12$ дегидрогеназа \rightarrow
 $\rightarrow 6\text{CO}_2 + 12$ дегидрогеназа $- 2\text{H}$
2. 12 дегидрогеназа $- 2\text{H} + \approx 4 - \text{NO}_3 \rightarrow 12$ дегидрогеназа $+$
 $+ 12\text{H}_2\text{O} + 2\text{N}_2 + x \text{Cal}$

Бу оксидланиш процесси давомида денитрификацияловчи бактерияларнинг анаэроб шароитдаги бутун ҳаёт фаолияти учун асос бўлиб хизмат қиладиган энергия ажралиб чиқади.

Нитратларнинг *Thiobacterium denitrificans* таъсирида қайтарилиши бир оз бошқача тарзда боради, чунки бу ҳолда сульфат кислотага айланадиган олтингурут кислотадан акцептори бўлиб хизмат қилади. Нитратларнинг шу бактерия таъсирида

қайтарилишини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



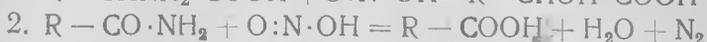
Бу процесс давомида ажралиб чиқадиган талай миқдордаги энергия *Thiob. denitrificans* га карбонат кислотадан углеродни ўзлаштиришга имкон беради. Шу хусусият бу бактерияни типик автотрофлар жумласига киритишга асос бўлади; бу бактериянинг тупроқ ва сув ҳавзаларида кенг тарқалганлиги табиатдаги, хусусан сув муҳитидаги денитрификация процессларида унинг фаол иштирок этишини кўрсатади.

Нитратларнинг молекуляр азотгача қайтарилиши анаэроб шароитда айниқса осон амалга ошади. Шунинг учун аэрация ёмон ва нам кўп бўлганда, тупроқдан азот жуда кўп йўқолиб кетади. Тупроқ тўла нам сифимигача тўйинганда денитрификация доим сезиларли даражада кучаяди. Аэрациядан ташқари, тупроқ реакцияси ҳам денитрификацияга катта таъсир кўрсатади. Захарованинг текширишларига кўра, масалан, рН=7—8,2 бўлганда *Achromob. Stutzeri* нитратларни энг тез қайтаради. рН=6,1 дан ортиқ бўлгандаги кислотали реакциялар денитрификацияни секинлаштиради ва, ҳатто, тўхтатиб қўяди. Ишқорий реакциялар эса бу процессни кучайтирса-да, аммо маълум чегарагача кучайтиради. рН=8,2 бўлганда процесс энди сезиларли даражада секинлашиб қолади. рН=9,6 бўлганда эса тамомила тўхтайтиди.

Денитрификация процесси учун нитратлардан ташқари, азотсиз органик моддалар ҳам зарур эканлиги юқорида келтирилган мисоллардан кўриниб турибди. Кўп тадқиқотчилар шунга асосланиб, кам чириган органик қолдиқлар ерга солинганда кучли денитрификация процесси кузатилади, деб тахмин қилганлар. Бироқ бундай фикр етарли даражада асосланган, деб бўлмайди. Ерга шундай қолдиқлар солинганда, нитратлар ҳақиқатан ҳам йўқолиб кетади, лекин улардаги азот молекуляр шаклга ўтмасдан, микроорганизмлар томонидан ҳужайра моддаси синтези учун ишлатилади ва фақат вақтинча ўсимликлар фойдалана олмайдиган бўлиб қолади. Ўсимликлар ўзлаштира оладиган органик бирикмаларнинг денитрификацияловчи бактериялар учун қандай аҳамиятга эга эканлиги қора тупроқли ерлар мисолида осон аниқланади. Тупроқ органик моддаларга бой ҳамда денитрификацияловчи бактериялар кенг тарқалган бўлишига қарамадан, бундай ерларда, одатда нитратлар кўп тўпланади. Бундай аҳволнинг сабаби шуки, қора тупроқли ерлардаги органик моддаларнинг асосий қисми тупроқ чириндисидан иборат бўлади, бу чириндини денитрификацияловчи бактериялар энергия берувчи модда ўрнида ишлата олмайди.

2. БИЛВОСИТА ДЕНИТРИФИКАЦИЯ

Билвосита денитрификация натижасида ҳам тупроқдан азот йўқолиши мумкин. Бу ҳолда нитрит кислота билан аминли ёки амидли бирикмалар ўртасида соф химиявий реакция содир бўлади. Бу реакция қуйидаги тенгламалар билан ифодаланadi.



Микроорганизмларнинг бу процесдаги роли, ҳақиқатан ҳам, билвосита бўлиб, нитритлар (кўпинча нитратлардан) ва аминли бирикмалар (асосан оқсил моддаларнинг парчаланиши ҳисоби-га) ҳосил бўлишидан иборат. Шунинг учун нитратларни нитритларгача қайтарадиган ёки оқсил моддаларни парчалаб, аминокислоталар ва амидокислоталар ҳосил қиладиган хилма-хил бактерияларнинг жуда кўп турлари билвосита денитрификацияга сабаб бўлади. Уларнинг бир-бири билан ўзаро таъсири эса соф химиявий йўл билан боради ва шу бактерияларнинг ҳаёт фаолияти учун ҳеч қандай аҳамияти бўлмайди. Тупроқдаги азотли моддалар ўзгарганда доим аминли бирикмалар (аммиак ҳам бу реакцияга учрайди, лекин бунда реакция анча секин боради) ва нитрит кислота ҳосил бўлганидан, билвосита денитрификация талайгина азотнинг йўқолишига сабаб бўладигандек кўринар эди. Бироқ, аслида бундай эмас. Бу—реакциянинг кислотали шароитда бориши тенгламасидан ҳам кўриниб турибди; модомики шундай экан, камдан-кам ҳолда кислотали реакцияга эга бўладиган ўзлаштирилган ерларда билвосита денитрификация унча авж ололмайди.

XIII б о б

ТУПРОҚДА ЭРКИН ЯШОВЧИ БАКТЕРИЯЛАРНИНГ МОЛЕКУЛЯР АЗОТ ТУПЛАШИ

1. БИОЛОГИК ЙЎЛ БИЛАН МОЛЕКУЛЯР АЗОТ ТУПЛАНИШИНING ҚИШЛОҚ ХЎЖАЛИГИ УЧУН АҲАМИЯТИ

Атмосфера азотининг биологик йўл билан тупланиши боғланган азот бирикмаларининг умуман табиатдаги ва хусусан қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришидаги балансида жуда муҳим аҳамиятга эга. Бунинг аҳамияти шунга боғлиқки, яшил усимликларнинг бирортаси ҳам (баъзи кўк-яшил сув ўтларини ҳисобга олмаганда) бевосита атмосфера азоти билан озиқлана олмайди. Ваҳоланки, азотнинг асосий қисми худди атмосферанинг ўзида тупланган. Агар тупроқдаги боғланган азот запасла-

ди. Азот ана шундай дозаларда солинса, ўсишининг дастлабки даврларида, тугунак бактериялари атмосфера азотини ҳали ўзлаштирмаётган пайтда ўсимликлар азот билан таъминланиб туради.

Хилма-хил ташқи факторлар билан бир қаторда тугунак бактерияларининг ўз хусусиятлари ҳам муҳим аҳамиятга эга. Улар орасида актив группачалар ҳам, активмас группачалар ҳам учраши мумкин. Бу ҳодиса аллақачоноқ сезилган эди. Нўхатга тугунак бактерияларининг ҳар хил культуралари юқтирилганда, турли штаммлари ҳосилга турлича таъсир кўрсатиши аниқландан. Дуккакли ўсимликларга актив ва активмас группачалар аралашмаси юқтирилганда, янада муҳим натижалар олинган. Айни вақтда ўсимлик илдизларига бактерия культураларининг қайси бири биринчи бўлиб ўтса, ўша культуранинг, актив ёки активмас бўлишидан қатъи назар, ўсимликда кўпроқ учрашини аниқлашга муваффақ бўлинди. Бу факт қишлоқ хўжалиги учун муҳим аҳамиятга эга. Чунки у, ўсимликка тугунак бактерияларининг жуда кўп атмосфера азоти тўплай оладиган «кучли» группачасини юқтириш муҳим эканлигини кўрсатади.

Қандайдир бирор дуккакли ўсимлик узоқ вақтдан бери экилмай келган ёки мутлақо экилмаган ерларда нитрагин ишлатиш айниқса мақсадга мувофиқдир. Бироқ препарат етарли миқдорда ва ундаги бактериялар жуда актив бўлса, уни тегишли дуккакли ўсимлик яқингача экиб келинган ерларда ҳам ишлатиш керак. Гарчи бундай ерларда керакли тугунак бактериялари бўлиши мумкин бўлса-да, уларнинг активлиги сунъий препаратдаги бактериялар активлигидан паст чиқиб қолиши мумкин. Бу эса катта аҳамиятга эга, чунки тугунак бактерияларининг дуккакли ўсимлик илдиз системасига биринчи бўлиб кирган ҳар қандай группачаси амалда унга бошқа группачалар ўтишига йўл қўймайди.

Тугунак бактериялари ҳаёт фаолиятининг кўлами академик Д. Н. Прянишников томонидан келтирилган рақамлардан маълум: «Қалий ва фосфор билан ўғитланган 1 га себарга йилига 150—160 кг азот бериши (себарга хашагидаги азотни ҳам, илдиз қолдиқларидаги азотни ҳам қўшиб ҳисоблаганда) мумкин, деб ҳисобласа бўлади. Беда 4 марта ўрилганда, себаргага қараганда икки баравар кўп азот бера олади, шунинг учун ҳам 1 гектардаги беда суғорилиб, суперфосфат билан ўғитланганда йилига 300 кг гача азот бириктира олади, деб ҳисоблаш мумкин. Люпин йилига 160—170 кг азот бера олади». Бир йиллик дуккакли ўсимликлар (нўхат, хашаки ловия ва ҳоказолар) ҳар гектар ерда 80—100 кг дан азотни бирикмага айлантира олади. Шунинг назарда тутиш керакки, бир йиллик ва кўп йиллик дуккакли ўсимликларнинг биологик хусусиятларига кўра, тўпланган азот уларнинг илдизлари билан ер усти қисмлари ўртасида ҳар хил тақсимланади. Кўп йиллик дуккакли ўсимликларда ҳосил

Йиғиладиган вақтда азотнинг тахминан $\frac{1}{3}$ қисми илдишларда қолади. Бир йиллик дуккакли ўсимликларда азотнинг асосий қисми ер устидаги массасига ўтади ва ҳосил билан бирга даладан олиб кетилади. Шунинг учун бир йиллик дуккакли ўсимликлардан куплаб фойдаланилганда, В. Н. Прянишников кўрсатиб ўтгандек, азотни гунг билан бирга далага қайтариб туриш тўғрисида ҳам ўйлаш зарур. Бу, деҳқончиликда куп йиллик дуккакли ўсимликлардан фойдаланилганда ҳам, катта аҳамиятга эга, албатта.

XV боб

ОЛТИНГУГУРТ, ФОСФОР ВА ТЕМИР БИРИКМАЛАРИНИНГ ЎЗГАРИШИ

1. ВОДОРОД СУЛЬФИД ҲОСИЛ БЎЛИШИ

Олтингугуртнинг асосий қисми тупроққа ўсимлик ва ҳайвон қолдиқлари билан бирга тушади. Ўша қолдиқлар парчаланганда, олтингугурт одатда водород сульфид шаклида ажралиб чиқади. Бу бирикманинги ҳосил бўлиши, таркибида олтингугуртли аминокислоталар (цистин, цистеин, метионин) бўладиган оқсил-



144-расм. *Spirillum desulfuricans* (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)

ли моддаларнинг парчаланishiга боғлиқ. Уларнинг чиритувчи бактериялар таъсирида парчаланишидан водород сульфид ҳосил бўлади. Бу процессларнинг биохимиявий йўли юқорида тасвирланган эди.

Водород сульфид ҳосил бўлиши сульфат, сульфид ва гипосульфит кислоталар тузларининг қайтарилишига боғлиқ бўлиши ҳам мумкин. Уларнинг қайтарилишига десульфификацияловчи (сульфат редуциялайдиган) алоҳида бактериялар группаси сабаб бўлади. Бу группанинги асосий дир. Бу бактерия дастлаб *Spirillum* авлодига киритилган бўлса-да, лекин бир оз буралган, шаклан вибрионга ўхшайдиган кичкина таёқча бўлиб чиқди (144-расм). Бундан ташқари, десульфификацияловчи бактерияларнинг яна бир қанча хиллари тавсифланган, улар ҳозир: *Vibrio*

ДУККАКЛИ ҮСИМЛИКЛАР БИЛАН СИМБИОЗ ҲОЛДА ЯШАЙДИГАН ТУГУНАК БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ МОЛЕКУЛЯР АЗОТ ТУПЛАШИ

1. ТУГУНАК БАКТЕРИЯЛАРИ

Дуккакли ўсимликларнинг азотли озиққа алоҳида муносабатда бўлишини агрономлар қадимданок пайқаганлар, бироқ бу ҳодисаларни тушунтириб бериш борасида қилинган дастлабки уриниш 1838 йилга тўғри келади, холос. Буссенго таркибида жуда кам бириккан азот бўлган муҳитларда себарга билан нўхат ўстириб, яхши ҳосил олди ва дуккакли ўсимликлар атмосфера азотини ўзлаштира олади, деб тахмин қилди. Бироқ у 20 йилдан кейин, ғалла билан дуккакли экинлар устида ўз тажрибаларини такрорлар экан, бунинг аксини аниқлади, на ғалла ва на дуккакли ўсимликлар молекуляр азотни ўзлаштира олмайдиган бўлиб чиқди. Иккала тажриба натижаларида бундай фарқ бўлишига сабаб шуки, иккинчи марта тажрибалар бирмунча аниқ вазиятда олиб борилган. Буссенго қумдаги азотли бирикмаларнинг сўнги қолдиқларини йўқотишга ҳаракат қилиб, қумни қиздирди, бунда у яшашга қобилиятли бўлган бактериял флорани ҳам нобуд қилаётганлигини мутлақо ҳаёлига келтирмади. Дуккакли ўсимликларнинг атмосфера азотини ўзлаштира олиши ҳақидаги масала шундай тафовутлар натижасида бир неча йилгача ҳал бўлмаганича қолаверди.

1888 йилдагина Гельригель билан Вильфарт дуккакли ва дуккаклимас ўсимликлар устида олиб борган тажрибаларида ўша тафовутларнинг сабабини аниқладилар. Улар қумни ва шу қумда етилган сули ҳосилини анализ қилиб, тажриба охирида азот миқдори тажриба бошидагига қараганда кам бўлганлигини аниқладилар. Нўхат билан қилинган тажрибада тамомила бошқача натижа олинди. Бу ўсимлик билан қилинган ҳамма тажрибаларда азот тажрибанинг охирида бошидагига қараганда кўп бўлиб чиқди. Баъзи идишлардаги қўшимча азот 1,24 г ни ташкил этди. Улар шунга асосланиб, дуккакли ўсимликлар атмосфера азоти билан озиқланиши мумкин ва тупроқ олдин қиздирилмаган (стерилланмаган) бўлсагина, ўсимликлар бу хусусиятини намоён қилади, деган хулосага келдилар. Улар стерилланмаган тупроқда ўстирилаётган дуккакли ўсимликларнинг илдизида доим тугунаклар ҳосил бўлишини, стерилланган шароитда ўстирилган ўша ўсимликлар илдизида эса ҳеч қачон тугунаклар бўлмаслигини шу текширишлар давомида аниқладилар. Дуккакли ўсимликларнинг илдизидаги тугунакларда бактериялар яшаши ўша текширишлардан анча илгари маълум

Тупроққа органик уғитлар солинганда азотобактернинг атмосфера азотини туплаш унумдорлиги

Тажриба вариантлари	Ҳар бир идишдаги умумий ҳосил (% ҳисобида)				Уч йил мобайнида ҳосил билан олиб кетилган азот (г ҳисобида)	Уч йил мобайнидаги азот баланси (г ҳисобида)
	1-йили	2-йили	3-йили	3 йилда		
Ўғитланмаган ва азотобактер юқтирилмаган контрол тажриба . . .	100,0	100,0	100,0	100,0	0,369	-0,465
Похол кукуни (гектари-га 30 т)	8,2	268,0	148,0	97,7	0,386	-0,474
Похол кукуни + азотобактер	7,2	300,6	173,2	110,8	0,446	-0,112
Похол кукуни + бор	27,2	372,8	220,4	144,9	0,599	-0,252
Похол кукуни + бор + азотобактер	49,3	385,0	270,0	170,4	0,652	+0,040
Минерал азот (NaNO ₃ , гектарига 300 кг) . . .	190,0	130,0	131,9	166,0	0,812	-0,736

ловчи бактериялар углерод манбаи билангина эмас, балки фосфор, калий ва кальций манбалари билан ҳам таъминланган бўлса, оптимал ҳаво-сув режими юзага келтирилсагина, улар унумли ишлаши мумкин. Комплекс шароитгина бу бактерияларнинг унумли ривожланишига ёрдам беради ва кўп азот тупла-нишини таъминлайди.

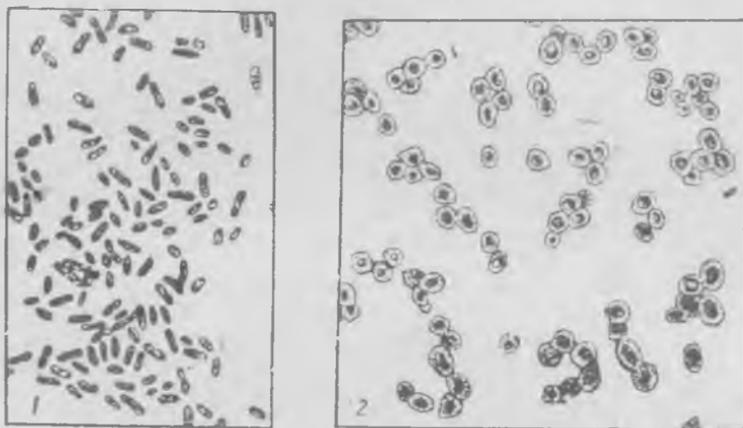
Бундан ташқари, азотобактер группачаси хусусиятларининг ўзи ҳам катта аҳамиятга эга. Азотобактерин тайёрлашда атмосферадан анчагина азот туплаш билангина чекланиб қолмай, балки уни қисман муҳитга чиқара оладиган актив группачалардан ҳам фойдаланиш керак. Фойдаланиладиган группачада ўстирувчи моддалар ҳосил қилиш хусусияти ҳам расмана ифодаланган бўлиши муҳимдир. Қурғоқчилик бўладиган районлар шароитида сўнгги хусусият ниҳоятда муҳим ҳисобланади. Ўстирувчи моддаларнинг ўсимликка таъсири натижасида ўсимлик илдизи тезроқ узаяди ва қуриётган тупроқ қатлаидан тез чиқиб олади; шунга кўра, бактерия юқтирилган ўсимлик майсаси нам билан яхши таъминланади. Натижада ўсимлик яхши ривожланади ва бирмунча юқори ҳосил беради.

Юқорида айтиб утилган шарт-шароитга амал қилган ҳолда, уруғларга азотобактер юқтириш кўп экинлар учун фойдали бўлиши мумкин. Фосфор ва калий билан ўғитланган, аэрация яхши бўлган тупроқларда азотобактерини айниқса самаралидир. Кислотали тупроқларда азотобактеринни ишлатиш кам натижа беради, бу ҳолда ерга олдин оҳак солиш керак. Ерга азотли минерал ўғитларни кўп солиш ҳам препаратдан олинадиган натижага салбий таъсир қилади. Шунинг учун азотли ўғитларни фақат муайян дозаларда азотобактерин билан бирга қўшиб ишлатиш мумкин.

тез-тез қайтадан экиб турилса ва бирмунча паст температурада ўстирилса, донатор структурали нормал ҳужайраларни анча узоқ вақт сақлаб туриш мумкин.

Азотобактернинг физиологик хусусиятлари ҳам ҳар томонлама текширилган.

Азотобактер узлаштира оладиган углерод манбаларини текшириш, бу бактериянинг анча кенг доирадаги органик моддалардан фойдалана олишини кўрсатиб берди, ўша моддалар орасида ҳар хил углеводлар, спиртлар ва асосан органик кислоталар муҳим аҳамиятга эга. Аэроб шароитда азотобактер юқорида кўрсатилган бирикмаларнинг кўпида, жумладан ароматик қаторнинг органик кислоталарида ҳам яхши ривожланади. Азото-



129- расм. *Azotobacter vinelandii*:

1 — таёқчасимон вегетатив ҳужайралари; 2 — 1- номерли штаммининг бутанол қўшилган силикат гелда ривожланиши. Олтинчи кун. Цистага айланмасдан тўп-тўп бўлиб қолган ҳужайралари

бактер бензой кислотада яхши ўсишини, оксибензой кислотадан ҳам фойдалана олишини С. Н. Виноградский текширишлари кўрсатиб берди. Азотобактернинг ёғлар қаторига кирадиган кислоталарда (сирка ва мой кислоталарда) ва микроорганизмлар таъсирида целлюлоза аэроб ҳамда анаэроб шароитда парчаланганда доим ҳосил буладиган оксикислоталарда ўса олиши айниқса муҳим аҳамиятга эга. Унинг ўсиши учун углерод манбаидан ташқари, фосфор, калий, кальций, олтингургурт, магний ва бошқа бир қанча ишқорий элементлар манбалари керак. Айрим микроэлементлар, хусусан молибден билан бор ҳам муҳим аҳамиятга эга.

Агар узлаштириш мумкин булган бириккан азот манбаларни булса, азотобактер шу манбалардан озиқланади, бундай манбалар булмаса, у атмосферадаги молекуляр азотдан фойдаланади. Ана шу уникаль физиологик процессни ёритиб беришга бағиш-

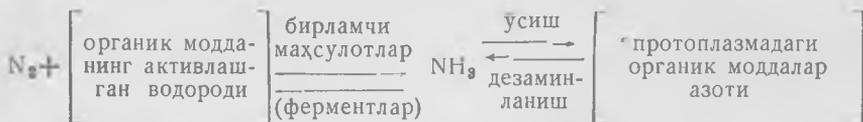
лаб жуда кўп ишлар қилинган эди, бироқ бу процесснинг тафсилотлари ҳозиргача унча аниқ эмас. Бу ўринда асосий қийинчилик шундаки, азот молекуласи жуда инерт бўлади. Унинг инертлиги молекуласида ҳар бири 57 кал га тўғри келадиган учта боғ билан узаро боғланган иккита азот атоми ($N \equiv N$) борлигига боғлиқ. Бу боғларни бирор йўл билан узиш керак бўлади.

Бу масала эндигина текшириладиган вақтда, яъни молекуляр азот қандай шароитда сув билан реакцияга кириша олиши ҳали номаълум бўлган пайтда, атмосфера азотининг гидроксимамин ёки аммоний нитрит стадияси орқали гидролитик боғланиши тўғрисидаги гипотезалар анча кенг тарқалган эди:

1. $N_2 + 2H_2O = NH_4NO_2$
2. $N_2 + 3H_2O = NH_2OH + NH(OH)_2$

Бироқ кейинчалик, молекуляр азот гидролизининг жуда қийин эканлиги ва бу газнинг муҳитдаги босими ғоят юқори (1×10^{61} атм) бўлгандагина гидролизланган шаклда озгина миқдорда азот олиниши аниқлангандан кейин, азотобактер гидролитик йўл билан атмосфера азотини боғлай олмаслиги равшан бўлиб қолди. Албатта, бу масала устидан кейин яна иш олиб борилганда (Блом, 1928), шу қийинчиликни четлаб ўтишга уриниб кўрилди: молекуляр азот гидролизиди таркибиди темир атоми бўлган каталитик агент иштирок этади, деб фараз қилинди. Бироқ бу уриниш ҳам беҳуда бўлиб чиқди.

Азотобактернинг молекуляр азот тўплаш химизми тўғрисидаги масалани ҳал қилишдаги иккинчи йўналиш шу процесс давомида молекуляр азот актив водород ва аммиаккача қайтарилди, деган тахминга асосланган. Бундай тахмин азотобактер культураларида углерод манбаи ҳали тугамасданоқ, бир оз миқдорда аммиак топилишига қараб асослаб берилган эди. С. П. Костичев (1926) шунга асосланиб, бу микроорганизм атмосфера азотини қуйидаги схемага мувофиқ тўплайди, деб фараз қилди:



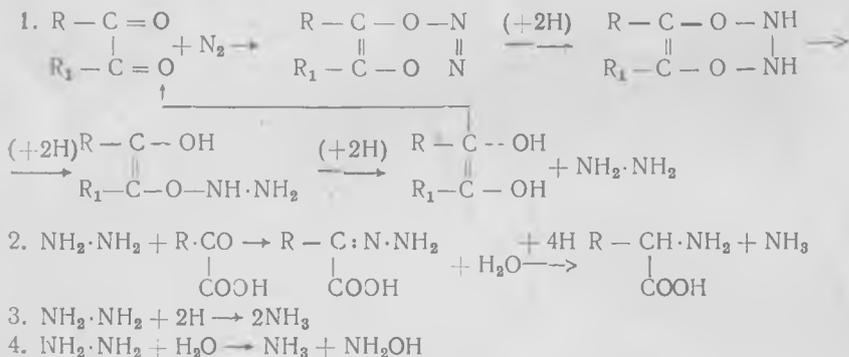
Шунга ўхшаган схемани С. Н. Виноградский (1933) ҳам ишлаб чиққан эди. Уларнинг асосий фарқи фақат шундан иборат эдики, Костичев фикрига кўра, азот азотобактер ҳужайрасидан ташқарида қайтарила олади, Виноградский фикрига кўра эса азот шу микроб тирик ҳужайраларининг протоплазмасида қайтарлиши мумкин. Бир-бирига жуда яқин турган бу гипотезалар хусусида қуйидаги эътирозларни билдириш мумкин. Аввало, процесс юқорида айтилган йўл билан борганда эди, аммиак бирламчи синтез процессида ҳосил бўлар эди; лекин кўпчилик авторларнинг кейинги текширишлари, аммиакнинг биринчи галда ҳосил бўлиши эҳтимолдан узоқ эканлигини кўрсатиб берди. Бундан ташқари, молекуляр азотнинг аммиаккача қайтарилиши учун водороднинг активлиги етишмаслиги ҳам кейинчалик маълум бўлди. Азот молекулалари ҳам атомар ҳолга келгунча активлашган тақдирдагина активлашган водород у билан узаро таъсир эта олган бўлар эди. Шунинг учун Виноградский азотобактер ҳужайраларида молекуляр азотни активлаштирадиган нитрогеназа ферменти бўлади, деб қўшимча тахмин ҳам қилди. Бироқ қуйидаги фактлар бу тахминнинг аксини кўрсатади: агар азотобактер ҳужайраларида ҳақиқатан ҳам нитрогеназа бўлганда эди, активлашган азот молекуляр водород билан ҳам реакцияга кириша олган бўлар

эди, ваҳоланки, жуда кучсиз концентрациялардаги молекуляр водород ҳам азотобактернинг азот туплашини сусайтириб қўйиши аниқ кўрсатиб берилди. Шунинг учун молекуляр азотнинг нитрогеназа ферменти билан активлашуви ҳақидаги масала ҳам, худди азотобактер ҳужайраларида шу фермент бўлади, деган масала сингари, салбий маънода ҳал қилиниши керак. Мана шу маълумотларга таяниб, азотобактернинг молекуляр азотни қайтариш йули билан бириктириб олиб, азот тулланишининг дастлабки маҳсулоти сифатида аммиак ҳосил қилишини ҳам етарлича асосланган деб ҳисоблаб бўлмайди.

Бу мураккаб масалани алоҳида йўллар билан ҳал қилиш керак. Шу йўллар азотобактер физиологияси устида авторлар томонидан неча йиллар мобайнида олиб борилган батафсил текширишларда маълум бўлиб қолди. Бу текширишлар давомида қўлга киритилган маълумотларга асосланиб, азотобактернинг молекуляр азот туплаш химизми тўғрисида янги гипотеза яратилди, бу гипотеза ҳужайра протоплазмаси билан маҳкам боғланган алоҳида фермент системаси иштироки билан амалга ошадиган оксидланиш-қайтарилиш процессига асосланган. Шунинг учун бу ферментни азотобактер ҳужайраларидан ажратиб олмасдан туриб, унинг химиявий табиатини аниқлаш алоҳида текшириш усулларини талаб этади. Шундай усул тариқасида авторлар ва ферментнинг структура группаларини тирик ва кўпаяётган азотобактер ҳужайраларида блокировка қилиш (функцияларини тўхтатиб қўйиш) усулидан фойдаланди. Блокировка қилувчи тегишли моддалар таъсирининг спецификлиги муайян микробнинг энергия берувчи моддадан нечоғли кўп фойдаланишига ва азот тулланиш шиддатига ўша моддаларнинг қандай таъсир қилишига қараб аниқланди. Агар блокировка қилувчи муайян модда углерод манбаидан фойдаланиш тезлигига таъсир қилмай, азот тулланишини кескин суратда сусайтирадиган бўлса, унинг сўнгги процессга таъсири специфик экан, деб айтиш ва азот тулловчи фермент таркибида блокировка қилувчи мазкур модда билан боғланадиган структура группа бор, деб хулоса чиқариш мумкин бўлади.

Аввал бу фермент таркибида карбоксил группа борлигини аниқлашга муваффақ бўлинди, чунки уни оғир металл тузлари билан блокировка қилиш осон эди. Тажрибалар азот тулловчи фермент оғир металлларнинг тузлари таъсирида кучли инактивлашувини ва бу ҳол азотнинг кам тулланишига сабаб бўлишини кўрсатди. Енгил металл тузлари худди шундай концентрацияларининг таъсири текшириб кўрилганда эса азот тулланиши ўзгармади. Шунга асосланиб, атмосфера азотини туллашда карбоксил группа тўғридан-тўғри иштирок этмайди, деб хулоса чиқарилди. Кейинчалик амин группани (альдегидлар билан нитритларни) блокировка қилувчи моддалар ишлатилганда, азот тулловчи ферментда бу группа ҳам борлиги аниқланди. Бироқ муҳитга бор ва молибден кислоталар қўшиш йули билан олиб борилган тажрибалар азот тулланишида амин группа ҳам бевожуб иштирок этмаслигини кўрсатди, чунки блокировка қилувчи

моддалар азот тўпланиш процессини сусайтириш у ёқда турсин, балки, аксинча, жуда кучайтиради ҳам, ниҳоят азот тўловчи фермент таркибида эркин карбонат группа борлиги ҳам блокировка қилувчи тегишли моддалар (фенилгидразин, гидроксилмин ва бошқалар) ёрдамида аниқланди. Муҳитга оз-оздан альдегидлар қўшилганда тўпланган азотнинг анчагина қисми субстратда йиғилиб борганидан, атмосфера азотини бириктиришда карбонил группа бевосита иштирок этади, деб хулоса чиқарилди. Музлатилган азотобактер ҳужайралари устида олиб борилган кейинги тажрибалар муҳитга аскорбин кислота ва қисман оксидланганда иккита карбонил группа ҳосил қиладиган баъзи бир бошқа моддалар қўшилса, инактивлашган ҳужайралар атмосфера азотини яна зўр бериб тўплаш хусусиятига эга булишини кўрсатиб берди. Шунга асосланиб, азот тўплаш процессида азот тўловчи фермент таркибига кирадиган иккита карбонил группа иштирок этади ва процесс қуйидаги схемага мувофиқ боради, деб хулоса чиқарилди:



Азот тўловчи ферментнинг химиявий структурасидан реакцияда иштирок этадиган карбонил группаларигина бу схемада кўрсатилган. Бироқ бу ферментнинг таркиби жуда мураккаб бўлиб чиқди ва унда простетик группа (унинг таркибига 2 та карбонил группа киради) билан бир қаторда коллоид ташувчи ҳам бўлиб, унинг функциясини алоҳида оқсил бажаради. Простетик группа оксидланган бўлсагина, молекуляр азот билан ўзаро таъсир қилади. Реакциянинг охириги даврида эса бу группа қайтарилган ҳолатга ўтади ва ўз активлигини йўқотади. Простетик группа азот тўлаш процессида яна иштирок эта олиши учун у ё активланган кислород ёки оксидловчи-қайтарувчи потенциали тегишли миқдорга етадиган бирор бошқа оксидловчи таъсирида қайтадан оксидланиши керак. Простетик группа азот атомларининг қисман оксидланишига сабаб бўлганлигидан, азот тўловчи ферментни нитроген оксид азда деб аташ керак.

Процесс шу тариқа борганда азот молекуласининг активлашига ташқаридан жуда кам энергия сарф бўлади. Кетокислоталарнинг гидразинли ҳосилалари эса кейин актив водород билан қайтарилиб, аминокислоталарга айланади, булар азотобактер ҳужайралари протоплазмасининг оқсилли моддалари синтезига сарф бўлади. Шунинг учун атмосфера азоти тўпланиши билан азотобактер ҳужайралари сонининг ортиши орасида бевоқиф боғланиш кўзга ташланади. Азотобактер гидразинларни ўзлаштира олади, деган маълумотлар, шунингдек тўпланган азот билан фойдаланиладиган энергия берувчи моддадаги химиявий энергия запаси ўртасида миқдорий боғланишлар борлиги атмосфера азотининг шу йўл билан тўпланишини қўшимча равишда тасдиқлайди (ҳар 1 ккал химиявий энергия запаси ҳисобига 2 мг га яқин атмосфера азоти тўланади). Шуниси ҳам борки, бу боғланиш нафас олиш билан азот тўпланишининг бир-бирига алоқадор эканлигидан далолат беради ва бу процессларнинг ўзаро боғланганлигини кўрсатади. Ниҳоят, бу схема молекуляр водород (у карбонил группани қайтаради), карбон (II) оксид (карбонил группани бириктиради), юза актив моддалар (булар адсорбиланган азот молекуласини коллоид ташувчи юзасидан сиқиб чиқаради) нима сабабдан азот тўпланишига ёмон таъсир кўрсатишини ва сунгги вақтгача номаълум бўлиб келган бошқа кўпгина фактларни осон тушунтириб беради. Бу муҳим физиологик процесснинг химизми, афтидан, ана шундай.

Азотобактер культураларида тўпланадиган азот миқдори 1 г оксидланган глюкоза ҳисобига 9 мг дан 18 ва ҳатто 20 мг гача бўлади. Муҳитда бор ва молибден кислоталар бўлганда азот тўпланиши жуда тезлашади, чунки бу кислоталар азот тўловчи ферментдаги протетик группанинг оксидлаш активлигини кучайтиради. Азотобактернинг табиатда кенг тарқалганлиги ва азот тўplash активлигининг анча юқори эканлиги, умуман табиатда ва хусусан қишлоқ ҳўжалигида бу бактериянинг муҳим аҳамиятга эга эканлигини кўрсатади.

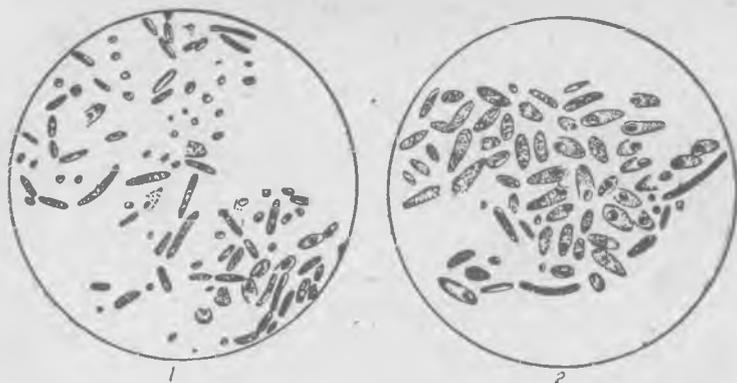
3. CLOSTRIDIUM PASTEURIANUM НИНГ МОЛЕКУЛЯР АЗОТ ТўPLAШИ

Азотобактердан ташқари, бошқа баъзи тупроқ бактериялари ҳам атмосфера азотини тўплаш олади. Булардан *Clostr. Pasteurianum* энг катта аҳамиятга эга, унинг соф культурасини С. Н. Виноградский 1893 йилда ажратиш олган эди. Молекуляр азот тўplash процессини биринчи бор ўрганиш учун ўша культура дастлабки объект бўлиб хизмат қилди. Бу бактерияни ажратиш олиш учун Виноградский таркибида азотли бирикмалар бўлмайдиган озик муҳитдан фойдаланиб, электив культура усулини қўллади. Шундай муҳитга озгина тупроқ солинганда, муҳитда мой кислотали бижғиш амалга ошган, шунда Виноградский пастеризация қилиш ва қайта экиш йули билан учта бактерияни ажратиш олишга муваффақ бўлди. Уларнинг

иккитаси оддий аэроб сапрофитлар, учинчиси эса молекуляр азотни бириктира оладиган мой кислота ҳосил қилувчи бактерия бўлиб чиқди. Худди шу бактерия *Clostr. Pasteurianum* деб аталган.

Бу бактерия облигат анаэроблар жумласига киради ва мутлақо кислород бўлмаганда ривожлана олади. У атмосфера азоти билан озиклангани учун, ҳавога муҳтож ва шу билан бир вақтда кислороднинг заҳарли таъсиридан сақланиши зарур бўлганидан табиий шароитда бошқа сапрофит бактериялар билан симбиоз ҳолда ривожланади. Уша бактериялар муҳитдан кислородни ютиб, *Clostr. Pasteurianum* спораларининг униб чиқиши учун шароит тугдиради. Споралар униб, бактерия молекуляр азотни ассимиляция қила бошлагандан кейин (ва қисман муҳитни азот билан бойита бошлагандан кейин) муайян муҳитдаги бошқа бактерияларнинг ривожланиши учун ҳам яхши шароит туғилади.

Clostr. Pasteurianum спора ҳосил қилувчи микроорганизмдир. Вегетатив ривожланиш даврида ҳужайраларининг шакли таёқчасимон, споралар ҳосил қилгандан кейин эса дуксимон бўлади (130-расм). Етилган спораси учлари бирмунча юма-лоқлашган учбурчак кўринишидаги лиқилдоқ капсула билан ўралган. Бу капсула микроорганизмнинг характерли хусусиятидир.



130- расм. *Clostridium Pasteurianum*:

1 — таёқчасимон ҳужайралари кўп бўлган ёш культураси; 2 — спора ҳосил қилиш стадияси, дуксимон ҳужайралари бор (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

Бу бактерия баъзи шароитда ўстирилганда ҳар хил инволюцион формалар ҳосил қилади. Ёш ҳужайралари протоплазмаси гомоген бўлади ва йод таъсирида сариқ рангга бўялади. Спора ҳосил қилишдан олдин унда гликоген билан гранулёза пайдо бўлади. Шунинг учун ҳужайралари қизил-қўнғир ёки бинафша ва тўқ кўк рангга бўяла бошлайди. Уларнинг шу тариқа ранг олиши аввал алоҳида доначаларга боғлиқ бўлади, кейин эса, спо-

роген модда турадиган учки қисмини ҳисобга олмаганда, бу ранг протоплазма бўйлаб тарқалади.

Clostr. Pasteurianum молекуляр азотни бириктириши учун мой кислотали бижғиш энергия манбаи бўлиб хизмат қилади. Бижғиган ҳар бир грамм шакар ҳисобига бу бактерия 2 мг дан 3 мг гача молекуляр азотни ўзлаштиради. Бироқ субстратда азот кам бўлган ҳолдагина бу процесс амалга ошади. Бактерия аммиакли тузлар билан мўл-қўл озиқланадиган бўлса, мутлақо азот ўзлаштирмайди.

Бу бактериянинг атмосфера азотини бириктириш химизми тўғрисида маълумотлар жуда кам. Виноградский оралиқ маҳсулот сифатида аммиак ҳосил бўлади, деб тахмин қилган эди, бироқ у реакциянинг шу тариқа боришини кўрсатадиган бевосита далиллар келтиргани йўқ. *Clostr. Pasteurianum* билан азотобактернинг боғланган азотнинг ҳар хил манбаларига, шунингдек молекуляр азот тўпланишини сусайтирадиган турли моддаларга бир хил муносабатда бўлишини кўрсатадиган маълумотларни автор сўнги вақтлардагина қўлга киритган. Шунга асосланиб, ўша бактерияларнинг молекуляр азотни бириктириш химизми бир хил бўлади, лекин бу бактерияда кўриладиган облигат анаэробiosis мазкур процесснинг қандай боришини аниқлашни жуда қийинлаштириб қўяди, деб тахмин қилинган. Азот тупловчи ферментдаги простетик группанинг оксидланган ҳолатга қай тариқа ўтишини аниқлаш айниқса қийин, бу группа оксидланган ҳолатга ўтгандагина атмосфера азотини бириктиришда иштирок эта олади. Бу масалани ҳал қилиш учун яна катта қўшимча ишлар олиб бориш талаб этилади.

Clostr. Pasteurianum ҳам анча муҳим функцияни бажаради. Бу тўғрида лоақал шунга қараб фикр юргизиш мумкинки, рўй-рост азот тўплайдиган тупроқларнинг кўпида азотобактер бўлмайди. Бундай тупроқларда шу процесснинг кластридиум ёки атмосфера азотини тупловчи, лекин ҳозирча бизга номаълум бўлган бошқа микроблар ҳаёт фаолияти туфайли амалга ошиши ҳақиқатга жуда яқин.

4. БОШҚА ТУПРОҚ БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ МОЛЕКУЛЯР АЗОТНИ БИРИКТИРИШИ

Молекуляр азотни бошқа тупроқ бактериялари ҳам (гарчи уларнинг азот тўплаш активлиги унча кучли бўлмаса-да) бириктириши мумкин. Улар орасида *Azotomonas insolita* жуда диққатга сазовордир. Бу бактерия шаклан 0,6 — 1,2 μ × 0,6 — 1,8 μ келадиган кичик таёқчадан иборат. Таёқчаларининг катталиги озиқ муҳитининг таркибига ва культура шароитига қараб ўзгариб туради. Бу бактерия углерод манбаи ўрнида кўпгина углеводлардан (гексозалар, пентозалар, дисахаридлар ва баъзи полисахаридлардан), шунингдек глюкозидлардан, органик кислоталар ва спиртлардан фойдаланади. Азотнинг боғланган формаларига нисбатан жуда специфик муносабатда бўлади ва рН=4,5 дан 8,8 гача бўлганда яхши ўсади. Бу бактериянинг азот тўплаш активлиги сарфланган ҳар 1 г глюкоза ҳисобига 10—12 мг

га етади. Муҳитга молибден қўшилганда азот тўпланиши сезиларли даражада кучаяди.

Azotomonas fluorescens ни Н. А. Красильников тупроқ микрофлораси таркибидан ажратиб олган (131- расм). Бунинг ҳужайралари ҳам шаклан таёкчасимон бўлиб, катталиги $0,6-0,8 \mu \times 2-5 \mu$ келади. Таркибида боғланган азот бўлган минерал муҳитларда ҳам, бундай азот бўлмаган минерал муҳитларда ҳам яхши ўсади. Муҳитни оч яшил рангга бўяйди. Углерод манбаи ўрнида шакарлар, спиртлар ва органик кислоталардан фойдалана олади. Азотсиз муҳитларда сарфланган ҳар 1 г глюкоза ҳисобига 5—10 мг атмосфера азоти туплайди.



131- расм. *Azotomonas fluorescens*:

1 — ёш культураси; 2 — ўша культуранинг уч кундан кейинги кўриниши (1500 марта катталаштириб кўрсатишган)

Бошқа бир қанча тупроқ бактериялари ва актиноциетлар ҳам атмосфера азотини тўплай олади, бироқ буларнинг шу хусусияти жуда суст ифодаланган бўлади. Улар жуда кам (1 г сарфланган шакар ҳисобига 1—2 мг) азот тўплайди. Бироқ булар ҳам тупроқнинг азот балансига катта таъсир кўрсатиши мумкин, чунки улар хилма-хил тупроқларда кўп учрайди. Автор Т. Калининская билан биргаликда битта микобактерияни ажратиб олишга муваффақ бўлди. Бу микобактерия аралаш культураларда ўсганда сарфланган 1 г шакар ҳисобига 10—12 мг атмосфера азоти туплайди.

5. ТУПРОҚ ЗАМБУРУҒЛАРИ ВА СУВ УТЛАРИНИНГ АТМОСФЕРА АЗОТИНИ УЗЛАШТИРИШИ

Атмосфера азотини бириктириш процессларида тупроқ замбуруғларининг иштирок этиши ҳали кам текширилган, лекин уларнинг баъзилари хусусида бирмунча аниқ маълумотлар ҳам бор. Масалан, *Phoma* нинг баъзи турларида, шунингдек тупроқларда (асосан ўрмон тупроқларида) доим учрайдиган ва уларда азот тўпловчи вазифасини бажарадиган *Macrosporium*, *Cladosporium* ҳамда бошқа баъзи замбуруғларда бу хусусият бирмунча сезиларли бўлади.

Айрим сув ўтлари ҳам тупроқнинг азот билан бойишида муҳим аҳамиятга эга. Масалан, ҳайдалган далалар тупроғи сув ўтларининг яшил губори билан қопланадиган йилларда ҳосилнинг анча юқори бўлишини сезган қишлоқ хўжалиги мутахассисларининг кузатишлари шундан далолат беради. Бироқ бу кузатишлар ҳосилнинг ошишида сув ўтларининг қандай аҳамияти борлигини аниқ белгилаш имконини бермайди. Бу масалани ҳал қилиш учун ўша организмларнинг соф культуралари билан тажрибалар қилиб кўриш

зарур бўлди. Бундай тажрибаларни П. С. Коссович ўтказган, бироқ улар салбий натижалар берди ва яшил сув ўтларининг молекуляр азотни ассимиляция қила олиши ҳақидаги масала салбий ҳал қилинган. Бироқ кейинги текширишлар яна ижобий натижалар берди ва шу масала қайтадан қараб чиқиш ҳамда аниқлаш учун яна ўртага қўйилди. Маълумотларнинг бу тарихқа хилма-хиллиги шунга боғлиқки, тажрибалар учун ўша организмларнинг жуда тоза культураларини олиш керак, чунки сув ўтлари ҳужайраларини ўраб турадиган лиқилдоқ қаватда азотобактер сингари азот тўпловчи микроорганизмлар бўлиши мумкин. Шу қаватга азотобактернинг ривожланишини ҳамда молекуляр азот тўплашини таъминлаб бера оладиган маннит, пентозалар, гликоген ва бошқа азотсиз бирикмалар диффузияланиб ўтади. Ана шуларнинг ҳаммаси сув ўтларининг азот тўплаш активлиги ҳақидаги масалани ҳал қилишни қийинлаштириб қўяди. Бироқ замонавий текшириш усуллари, хусусан тажрибаларда оғир азот (N^{15}) дан фойдаланиш, бир қанча кўк-яшил сув ўтлари (*Nostoc muscorum* ва бошқалар) нинг соф культураларда ҳам ҳақиқатда атмосфера азотини тўплашини жуда аниқ қилиб белгилаш имконини берди. Булар тўплайдиган молекуляр азот миқдори кам бўлса-да, лекин умуман табиатда ва хусусан тупроқда муайян ҳақмиётга эга.

6. АЗОТОБАКТЕРНИНГ БАКТЕРИАЛ ҲИТ — АЗОТОБАКТЕРИН СИФАТИДА ИШЛАТИЛИШИ

Азотобактердан ҳитловчи бактериал препарат сифатида фойдаланиш борасида дастлаб 1912 йилда уриниб кўрилган. Бироқ шу соҳада кенг текширишлар фақат 1926 йилдан бошланди. Ўша вақтда С. П. Костичев Қримнинг ёлғиз тамаки экиладиган Жанубий соҳилидаги тупроқларнинг азот баланси тўғрисидаги назариясини майдонга ташлаган эди. С. П. Костичев шу тупроқлардаги микроорганизмлар ҳаёт фаолияти туфайли талайгина бириккан азот қўшилиб туришини аниқлади ва буни азотобактер фаолиятининг натижаси деб ўйлади. Шунга асосланиб, бу микроорганизмни сунъий йўл билан тупроққа солиш ва тупроқда унинг ривожланиши учун қўлай шароит яратишга қарор қилинди. Шу қарор ерга ҳит қилиб солинадиган, «азотобактерин» деб аталадиган бактериал препаратнинг ишлаб чиқарилишига ҳам сабаб бўлди. Аввал азотобактериннинг торфли препарати тайёрланди, кейин унинг тупроқли препарати, гелли препарати ва, ниҳоят, агарли препарати таклиф этилди. Бу препаратларнинг ҳар қайсисида азотобактернинг яшашга қодир бўлган ҳужайраларидан муайян миқдорда бўлиши керак, экинлар (ғалла, илдизмева ва тугунакмевалар, сабзавотлар ва бошқалар) уруғига шу ҳужайралар юқтирилади. Ҳозирги вақтда азотобактерин бактериал ҳит заводларида кўплаб тайёрланади ва қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришида анча кенг қўлдан ишлатилади. Уни ишлатиш усули анча оддий. Экинга мўлжалланган уруғлар қўёшдан пана қилинган жойда тоза ерга тукилади ва 1 кг уруғқа $\frac{1}{4}$ стакан сув ҳисобида намланади ҳамда ҳар бир уруғ порциясига юқтириш учун мўлжалланган азотобактерин билан обдан аралаштирилади. Уруғлар аралаштирилгандан кейин сеялмага жойланади ва экилади, та-

шиш вақтида уларни офтобдан пана қилиш керак. Азотобактерин картошкага юқтириладиган бўлса, уруғлик картошка сув билан намланади, кейин азотобактериннинг 1 гектарга мулжалланган порцияси анчагина дала тупроғи билан аралаштирилади ва бу аралашма бир гектарга экиладиган уруғлик картошкага сепилади.

Азотобактерин юқтириш натижасида ҳосилнинг ошиши тез узгаради, лекин баъзан 10% га етади ва, ҳатто, бундан ҳам анча ортиқ бўлади. Азотобактеринни ишлатишда тупроқда ва бактерия юқтирилаётган ўсимликлар ризосферасида азотобактериннинг ривожланиши учун қулай шароит булиши муҳимдир.

Азотобактерин арзонлиги, уни тайёрлаш осон ва ишлатиш қулай бўлганлиги туфайли қўшимча агротехника тадбири сифатида маълум диққатга сазовордир.

Бу препаратда бошланғич таъсир кўрсатувчи модда хилма-хил ташқи муҳит таъсирларига дуч келадиган тирик организм бўлганлигидан, азотобактериннинг фойдали хоссалари имкони борича тўлароқ намоён бўлиши учун энг қулай шароитни қандай қилиб вужудга келтириш мумкин, деган асосий савол туғилади. Биринчи шарт — азотобактерни ҳам, униб чиқаётган экинни ҳам минерал ўғит билан баравар таъминлаб туришдан иборат. Бир қанча авторларнинг текширишларидан маълум бўлгандек, азотобактериннинг фойдаси минерал ўғитлар дозасига жуда боғлиқ бўлади. Фосфор айниқса муҳимдир. Тупроқда фосфорли бирикмалар етарли миқдорда бўлмаса, азотобактерин кутилган натижани бермайди, баъзан эса ҳосилни камайтириб юборади ҳам.

Бу ҳодиса шунга боғлиқки, солинган азотобактер ўсимликлар илдизида ривожланади ва фосфор билан озиқланишда ўсимлик рақибни булиб қолади. Азотобактер фосфат кислотани биологик йўл билан мустаҳкамлайди ва ўсимликни фосфорли озиқдан қисман маҳрум қилади. Тамомила табиийки, бундай шароитда ўсимлик анча кам ҳосил беради. Тупроқ шароити, хусусан тупроқнинг актив реакцияси ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бир қанча маълумотларга кўра, тупроқ кислоталилигини унда азотобактериннинг тарқалиши ва яшаб кетишини чеклаб қўядиган энг муҳим факторлардан бири, деб ҳисоблаш керак. Е. Н. Мишустин ва М. И. Семёнович, масалан, тупроқнинг кислоталилиги азотобактерни инактивация қилишини кўрсатиб беришга муваффақ бўлдилар. Азотобактериннинг актив группачаси кислоталилик хоссаларига эга бўлган тупроққа (тузнинг водород кўрсаткичи 4—5 га яқин бўлган тупроққа) солинса, бирмунча қисқа вақтдан кейин у активмас ҳолатга ўтиб, оддий кремнийли пластинкаларда ўсмай қўяди. Активмас азотобактер культураси молекуляр азот тўплаш хусусиятининг жуда пасайиб кетганлиги билан таърифланади ва тупроқда боғланган азот бирикмалари бўлгандагина ривожлана олади.

Бошқа тадқиқотчилар (М. В. Фёдоров, Г. Ф. Блинков) ҳам худди шундай маълумотларни қўлга киритган. Улар азотобактер боғланган азот билан озиқланганда атмосфера азоти билан озиқлангандагига кўра бирмунча кенг рН доираларида ривожланишини аниқлашга муваффақ бўлдилар. Муҳитнинг водород кўрсаткичи (рН) 6 дан паст бўлганда, азотобактер фақат боғланган азот ҳисобига ўсади.

Тупроқнинг кислоталигидан ташқари, бошқа шароити ҳам катта аҳамиятга эга. Мишустин билан Семёнович илмий асариди Сума тажриба станциясининг қора тупроқли қўриқ ерларида азотобактер йўқлиги тўғрисида маълумотлар келтирилган. Бу тупроқлар реакцияси азотобактернинг ривожланиши учун жуда қулай бўлса-да, қўриқ ерлар тупроғида азотобактерни топиб бўлмайди. Аммо экин экилган қўшни майдонларда азотобактер ҳаддан ташқари кўп бўлади. Азотобактер ўғитланган ерларда ҳам, ўғитланмаган ерларда ҳам бир хилда яхши ўсавергандан, унинг қўриқ ерлар тупроғида бўлмаслиги тупроқ реакциясига ҳам, унда озиқ моддаларнинг етишмаслигига ҳам боғлиқ эмас. Чамаси, тупроқнинг физик хусусиятлари, хусусан кислород билан етарлича таъминланиб турмаслиги мазкур ҳолда тормозловчи фактор бўлади. Юқорида номлари айтилган авторларнинг Носов тажриба станциясида структурасиз тупроқларда азотобактер тарқалганлиги устидаги кузатишлари ҳам бу фикрнинг тўғрилигини исботлаши мумкин. Бу тупроқларга гўнг ва минерал ўғитлар мўл қилиб солинганда ҳам азотобактер ҳосил бўлмайди. Бундан, азотобактериндан фойдаланилганда, тупроқнинг физик хоссаларини ҳам ҳисобга олиш керак, деган хулоса чиқади. Органик ўғитлар, хусусан гўнг ҳам, тупроқда азотобактернинг ривожланишига жуда яхши таъсир кўрсатади. Азотобактернинг намга талабчан эканлигини ва тупроқда нам кам бўлганда ривожланмай қолишини ҳам айтиб ўтиш керак. Азотобактернинг таъсири препарат тайёрлаш учун қандай штаммлар ишлатилганига ҳам боғлиқ. Қора тупроқмас зона Деҳқончилик институтининг тажрибаларига кўра, штаммларни, улар қандай манбалардан ажратиб олинганлигини назарда тутмасдан, нотўғри танлаш, препаратнинг етарлича натижа бермаслигига сабаб бўлади. Мазкур хўжаликнинг тупроқ-иқлим шароити азотобактер култураси дастлаб ажратиб олинган район шароитига нечоғли яқин бўлса, препаратнинг таъсири шу қадар кўп бўлади. Бироқ бу ўринда ҳам фақат азотобактернинг қандай манбадан олинганига асосланиш ярамайди; атмосфера азотини актив равишда тўплай оладиган штаммни танлаш зарур. Муҳитга юқтириш учун ишлатиладиган азотобактер штаммлари кучли азот тўплаш хусусиятига эга бўлган тақдирдагина юқори ҳосил олиши мумкин. Штамм ажратиб олинган район шароити шу штамм ишлатиладиган район шароитига шунчаки тўғри келиб қолар, деб умид қилиш ярамайди.

Азотобактернинг экинлар ризосферасида яшаб кетиши учун биологик факторлар, хусусан унинг ризосфера бактериялари билан ўзаро муносабати ҳам катта аҳамиятга эга. Бир қанча экинлар ризосферасида специфик бактериялар азотобактернинг ривожланишига тўсқинлик қилади. Бундай ҳодиса ризосфера бактерияларининг ўсимликлар илдизидан ажралиб чиқадиган моддалардан тез фойдаланишига ва, бундан ташқари, азотобактернинг ривожланишига тўсқинлик қиладиган ўз ҳаёт фаолияти маҳсулотларини атрофдаги муҳитга ажратиб чиқаришига боғлиқ.

Мана шуларнинг ҳаммаси ерга солинадиган азотобактернинг мураккаб вазиятга дуч келишидан ва хилма-хил факторлар унинг ривожланишига ҳамда яшаб кетишига таъсир кўрсатишидан далолат беради. Тупроқда шу микроорганизм ўзлаштира оладиган углерод манбалари бўлган тақдирда, лоақал биринчи 2—3 ой мобайнида, унинг зўр бериб ривожланишига имкон туғилади.

Шунинг учун қулай агротехника фони яратишда ўсимликларнинг илдизидан ажралиб чиқадиган моддалар азотобактернинг ризосферада ривожланиши учун етарли бўлади, деган фикр билан чекланиб қолмасдан, биринчи галда ўша факторни ҳисобга олиш керак.

Азотобактернинг тупроқда яшаб кетишини текшириш билан бир қаторда азот тўплаш активлигини текширишда ҳам уни углеродли озиқ билан таъминлаш муҳим эканлиги маълум бўлади. Азотобактер тупроққа тушгандан кейин маълум вақт ўтгач, азот тўплаш активлиги аниқланадиган бўлса, у сезиларли даражада пасайиб кетганлиги маълум бўлади. Органик ўғитлар билан ўғитланмаган ерда активликнинг шу тариқа пасайиши янада сезиларли бўлади.

Азотобактернинг азот тўплаш активлиги учун тупроқ углерод манбалари билан таъминланган бўлиши муҳимлигини авторларнинг тупроққа органик ўғитлар билан бирга азотобактер солиб ўтказган тажрибалари кўрсатиб берди, ўша тажрибаларнинг натижалари қуйидаги жадвалда келтирилган.

Органик ўғит тажрибанинг биринчи йилида ҳосилни камай-тирмаганда эди, олинган натижа тамомила қониқарли бўлар эди. Бироқ бу ҳолда ҳосил шу қадар камайиб кетадики, амалий шароитда бунга чидаб бўлмайди ва туғилган қийинчиликларни йўқотиш йўлини ахтариш керак бўлади. Бу ўринда икки имконият бўлиши мумкин: 1) далани органик ўғит солинган ҳолича ҳайдаб қуйиш; 2) шундай майдонга тупроқдаги ҳаракатчан азотга унча боғлиқ бўлмаган экинлар экиш. Дуккакли экинлар шундай хоссаларга эга. Шунинг учун дуккакли экинлар экилганда, биринчи йили ҳосил камаймайди, кейинги йиллар эса анча кўпаяди. Азотобактердан қишлоқ хўжалиги ишлаб чиқаришида рационал фойдаланиш проблемасини ҳал қилиш йўлини ана шундан қидириш керак. Ўз-ўзидан равшанки, азот тўп-

булганлигидан (М. Воронин), тугунак бактериялари азот тўплай олади, деб хулоса чиқариш муқаррар бўлиб қолди. Бу хулоса дуккакли ўсимликларнинг азот билан озиқланишини билиб олиш учун муҳим аҳамиятга эга бўлди.

Дуккакли ўсимликлар тугунагидаги бактерияларни Бейеринк (1888) соф культура ҳолида ажратиб олди ва олдин *Bac radicola* деб, кейин эса *Bact. radicola* деб атади (синоними *Rhizobium*). Шу бактерияларни ажратиб олиш учун у нўхат барглариининг аспарагин (0,25%) ва желатина (7%) қўшилган қайнатмасидан тайёрланган муҳитдан фойдаланди. Шу муҳитда йўғонлиги 1 μ ва узунлиги 4—5 μ келадиган таёқчалардан иборат колониялар ҳосил бўлган. Уларнинг баъзилари шохланганга ўхшар эди. Колонияларда булар билан бир қаторда узунлиги 0,9 μ ва йўғонлиги 0,2 μ келадиган майда таёқчалар ҳам учрар эди.

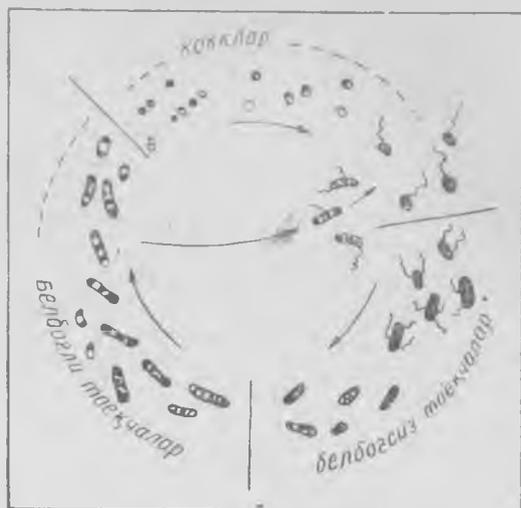
Тугунак бактериялари муайян ривожланиш циклини бошидан кечириши кейинги текширишларда аниқланди. Ёш тугунакларда бу бактериялар спора ҳосил қилмайдиган майда ҳаракатчан таёқчалар кўринишида бўлади (132-расм). Тугунак ривожланган сайин улар хивчинларини йўқотиб, ҳаракатланмайдиган ҳолатга ўтади ва уларда вакуолалар пайдо бўлади. Натижада улар белбоғли таёқчалар кўринишига киради; бундай таёқчалар тўғри ва шохланган бўлади. Шохланган формалари бактероидлар деб аталади ва кўпичча тугунак кесмаси микроскопда қаралганда кўринади. Улар сунъий культураларга шакарлар ва оз миқдорда органик кислоталар қўшилганда тез ҳосил бўлади. Фосфатлар қўшилганда эса ҳаракатчан формалари тез ҳосил бўлади. Бактероидлар коккларга ажралиши мумкин, булар ўз навбатида ҳаракатчан таёқчаларга айланади. Шунинг учун, бактероидлар бактерияларнинг шакли ўзгарган формалари, деб қарашдан воз кечиш керак. Бу бактерияларнинг шохланган формаси ўсиш формаларидан бири бўлиб, ҳеч қандай патологик хусусиятга эга эмас (133-расм).

Тугунак бактерияларининг қуйидаги вакиллари энг муҳим ҳисобланади.

Rhizobium trifolii себарга илдизларида тугунаклар ҳосил қилади. Агардаги колониялари шилимшиқ бўлиб, юзага ёйилиб кетади. Ҳужайралари 0,6 μ \times 2—3 μ катталиқда, ҳаракатчан ва қийшиқ бўлади (134-расм). Шакарларда ривожланганда органик кислоталар ҳосил қилади. Себарга тугунак бактерияларининг ҳар хил штаммлари тупроқларда кенг тарқалган.

Rhizobium japonicum соя илдизларида тугунаклар ҳосил қилади. Ҳужайралари ҳаракатчан бўлиб, битта хивчини бор. Деярли шакли ўзгарган формалар ҳосил қилмайди.

Rhizobium phaseoli (135-расм) ловия илдизларида тугунаклар ҳосил қилади. Кўпгина муҳитларда яхши ўсади, лекин



132- расм. *Bacterium (Rhizobium) radicicola*. Ривож-
ланиш цикли (схема)



133- расм. Бактерондларнинг ҳар хил типн (схема)

гүшт-пептонли агарда ўсганда кўпчиган, шакли ўзгарган таланина формалар юзага келтиради. Дуккакли агарда ва синтетик муҳитларда колониялари жуда ўсиб кетади.

Rhizobium meliloti беда ва қашқарбеда илдиэларида тугунаклар ҳосил қилади. Қаттиқ синтетик муҳитларда силлиқ оқ ёки кул ранг-оқ колониялар юзага келтиради, булар



134-расм. *Rhizobium trifolii*. Шохланиб кетган инволюцион хужайралари (800 марта катталаштириб кўрсатилган)



135-расм. *Rhizobium phaseoli*. Учлар юмалоқлашган калта таёқчалари

муҳитида бир текис тармоқланади. Кам шилимшиқ ҳосил қилади ёки бутунлай ҳосил қилмайди. Хужайралари ҳаракатчан бўлиб, катталиги $0,6-0,7 \mu \times 1-2 \mu$ келади. Шакли ўзгарган формалари бўлмайди (136-расм). Бошқа тугунак бактерияларидан фарқ қилиб, гүшт-пептонли агарда яхши ривожланади.

Rhizobium leguminosarum нўхат, хушбўй нўхат, ёввойи нўхат, бурчоқ ва нут илдиэларида тугунаклар ҳосил қилади. Дуккакли агарда яхши ривожланади ва юзага ёйилиб кетган шилимшиқ колониялар беради. Гүшт-пептонли агарда азотсиз синтетик муҳитда ё ўсмайди, ёки жуда суст ўсади. Хужайралари ҳаракатчан бўлиб, учларида жойлашган хивчинлари бор, катталиги $0,7 \mu \times 2,5 \mu$ келади (137-расм).

Rhizobium lupini люпин илдиэларида тугунаклар ҳосил қилади. Азотсиз муҳитда анча суст ўсади, гүшт-пептонли агарда эса мутлақо ўсмайди. Колониялари пастасимон кўрсаткичли системага бўлади. Хужайралари ҳаракатчан бўлиб, учларида жойлашган хивчинлари бор, катталиги $0,6 \mu \times 5-7 \mu$ келади (138-расм). Деярли шакли ўзгарган формалар ҳосил қилмайди.

Тугунак бактериялари тупроқдаги бошқа микроорганизмларга қарши ўлароқ, асосан дуккакли ўсимликлар ўсади. Хужайралари жойларда учрайди. Бироқ уларнинг макони тугунаклар билан

гина чекланмайди, улар тупроқда мустақил ҳолда ҳам яшаши мумкин. Кўп йиллар давомида дуккакли экинлар экилмаган ерлар тупроғидан ҳам бир қанча ҳолларда тугунак бактерияларининг анча актив группачаларини ажратиб олишга муваффақ бўлинган.



136-расм. *Rhizobium meliloti*. Вакуболари бор шохсимон ҳужайралари (бактероидлар)



137-расм. *Rhizobium leguminosarum*. Шохланиб кетган чузиқ ҳужайралари



138-расм. *Rhizobium lupini*

Тупроқда тугунак бактериялари узоқ вақт сақланиб қолиши билан бир қаторда, қулай шароит бўлганда ва бошқа рақиблар бартараф этилганда анча тез ривожланиши ҳам мумкин. Шунинг учун стерилланган тупроққа бу бактериялар юқтирилганда, 7—15 кундан кейиноқ ҳар грамм тупроқдан неча юз миллионлаб бактерия топиш мумкин бўлади.

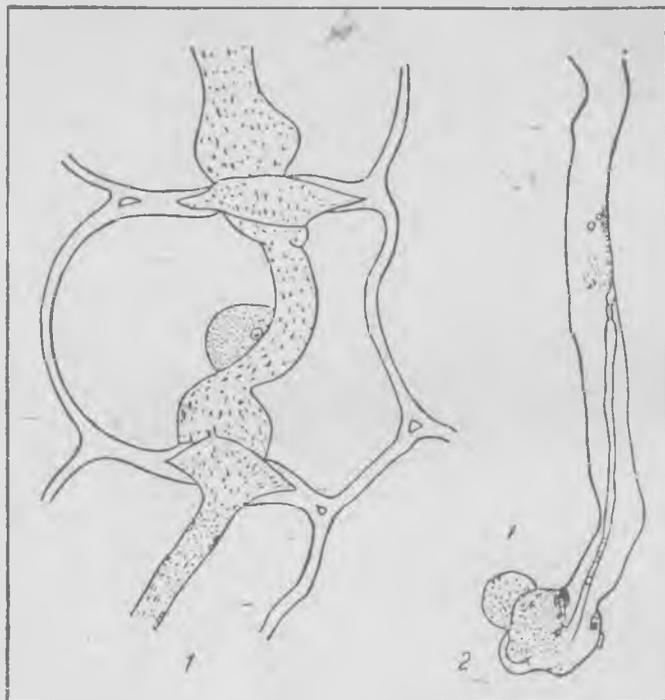
Бироқ стерилланган тупроқлар устида олиб борилган текшириш натижаларини стерилланмаган тупроқлардаги туғунак бактерияларининг ҳаёт фаолиятига тўла-тўқис тадбиқ этиш ярамайди. Кўпгина кузатишлар шуни кўрсатадики, бир томондан, *Bact. coli* билан *Bac. mesentericus* ўртасида, иккинчи томондан, туғунак бактериялари ўртасида расмана антагонизм бор. Бу ҳол уларнинг стерилланмаган тупроқларда ривожланишида жиддий аҳамиятга эга.

Туғунак бактериялари тупроқда ҳаракатчан таёқчалар ва бактероидлар стадиясида ривожланади. Тупроқ намлиги, температураси ва зичлиги қўлай бўлганда, бу бактериянинг ҳаракатчан формалари 24 соатда 2,5 см га яқин тезлик билан силжий олади.

Туғунак бактерияларининг дуккакли ўсимликлар илдизига кириш усулини бир қанча тадқиқотчилар ўрганганлар. Улар бу бактериялар кўпинча илдиз туклари орқали илдизга киришни кўрсатиб бердилар. Афтидан, дуккакли ўсимликларнинг илдизидан ажралиб чиқадиган моддалар бу бактерияларга хемотаксис йўли билан таъсир этади ва уларни илдиз системасига жалб қилади. Хемотаксис йўли билан юзага чиқадиган бу таъсирни баъзи тадқиқотчилар эрийдиган углеводларга боғлиқ деб ҳисобласалар, бошқалари илдиздан чиқадиган кислоталарга (олма кислотага) боғлиқ деб ҳисоблайдилар. Тажрибалар қумли культураларда олиб борилганда, дуккакли ўсимликлар илдизидан чиқадиган моддалардан ташқари, глюкоза ёки кам дозада қўшилган азотли моддалар ҳам туғунакларнинг ҳосил бўлишини тезлатишини сезиш мумкин. Авторнинг кузатишларига кўра, аспарагин кислота, аспарагин, сули сомони экстракти ва глюкоза ҳам туғунаклар ҳосил бўлишини тезлаштиради. Туғунакларнинг ривожланишига тупроқ аэрацияси ҳам катта таъсир кўрсатади. Аэрация ёмон бўлганда, туғунаклар суғи ривожланади ва ўсимлик яхши ўсмайди. Илдизлар ҳаво билан яхши таъминланиб турганда эса қумли культуралар шароитида ҳам, сувли культуралар шароитида ҳам туғунаклар зўр бериб ривожланади.

Бактериялар аввал илдиз тукига, унинг энг учига ёпишиб олади ва тез кўпайиб, шу билан бирга ҳужайра деворини юмшатиб боради, илдиз тукининг учига яқин жойида ўралишиб қолиши, аслида, шундан далолат беради. Ҳужайра деворининг бактерияларга тақалиб турган жойи улар таъсирида эриб кетиши ҳам мумкин. Бироқ бу тўғрида ҳали аниқ маълумотлар йўқ. Бактериялар илдиз туки ичига киргандан кейин тўпланиб, инфекцион ип деб аталадиган юмшоқ ип ҳосил қилади (139-расм), бу ип ҳужайра девори орқали илдизнинг ичига киради. Илдизнинг шу жойга тақалиб турган ҳужайралари аввал тез кўпайиб, жуда кўп майда ҳужайралар ҳосил қилади, дастлабки туғунак худди шу ҳужайралардан иборат бўлади. Бу майда

ҳужайралар ичига бактериялар киргандан кейин, улар бўлинишдан тухтайди ва жуда йириклаша бошлайди. Фақат илдининг баъзи жойларидаги ҳужайраларгина инфекциясиз қолади ва бўлинишда давом этади. Натижада тугунак чўзилиб кетади. Бактериод тўқима ҳосил бўлгандан кейин тугунаклар ичига марказий цилиндр перикамбийсидан тола-томирлар тутами кира



139- расм.

1 — инфекцион ип бор дуккакли усимлик илдининг ҳужайралари; 2 — тугунак бактерияларининг илдиэ тукчаси орқали дуккакли усимлик илдиэига утиши

бошлайди. Кейин тугунакка ксилема билан флоэманинг шохчалари киради. Ксилема шохчалари тугунак пардаси ёнига, флоэма шохчалари эса бактериод тўқима ёнига жойлашади; томир тутамлари тугунак ичида тармоқланади.

Тугунакларнинг ривожланиш тарихига асосланиб, улар уч йул билан ҳосил бўлади, деб ҳисоблаш мумкин.

1. Бактериялар меристема ҳужайрасига ўтадиган инфекцион иплар воситаси билан юқади, бактериод тўқима шу меристемадан ҳосил бўлади. Бу тип дуккакли усимликларнинг кўпчилигида учрайди ва одатда нормал тип деб белгиланади.

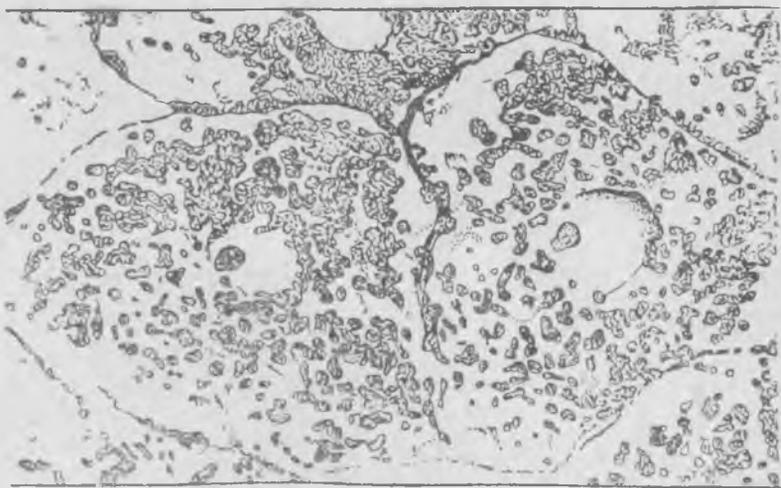
2. Инфекция асосан интерцеллюляр зооглеялардан юқadi. Бу тип сераделлада учрайди.

3. Бактероид тўқима бактерия юққан ҳужайраларнинг бўлиниши натижасида ҳосил бўлади (140-расм). Бу тип люпин учун характерли.



140- расм. Люпин илдизидаги тугунак бактериялари бўлингanda унинг ҳужайраларида шу тариқа тарқалади

Инфекцион ип айрим ҳужайраларга ажралиб, бу ҳужайралар тугунакдаги бактериоид тўқимани бутунлай тўлдира бошлаган вақтда (141-расм), бактерияларнинг бактериоидлар стадиясига ўтиши кузатилади. Кузда тугунаклар (142-расм) яна пар-

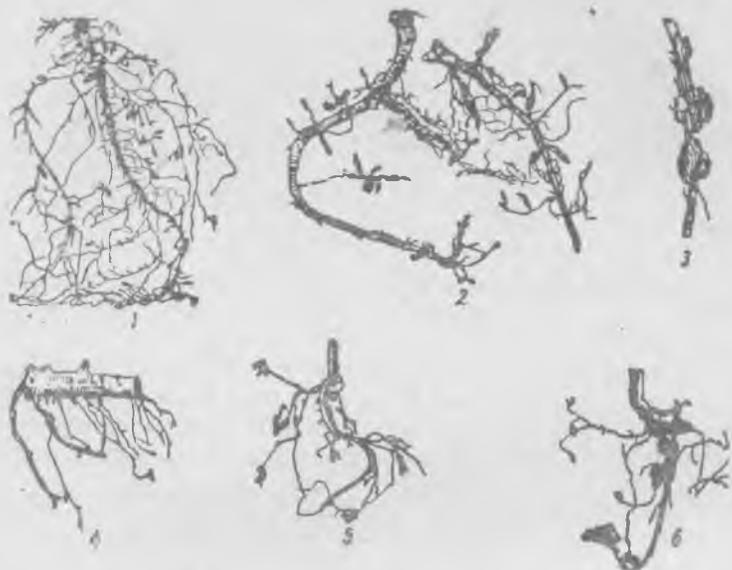


141- расм. Тугунак бактериялари билан тулган люпин тугунаги ҳужайралари (микротомда олинган кесма)

чаланadi ва бактериялар қайтадан тупроққа тушади, бу ҳол уларнинг бир қанча бўгинларда кўпайишини таъминлайди.

Бактериялар тугунакнинг бўртиб турган ҳужайра тўқимасини ўраб олган тола-томирлар тутами орқали дуккакли

Ўсимликлар билан боғланади. Шу томирлар орқали шакар ва бошқа озиқ моддалар ўсимликдан тугунаклардаги бактерияларга етиб боради. Бактериялар синтез қилган азотли бирикмаларнинг бир қисми ҳам бошқа озиқ моддалар билан бир қаторда тугунаклардан ўша томирлар орқали ўсимликка ўтади.



142- расм. Дуккакли ўсимликлар:

1 — себарга; 2 — эспарцет; 3 — люпин; 4 — ловия; 5—беда; 6 — нўхатиниң тугунакли илдизлари

Азотга ёлчимай, заифлашиб қолган ўсимликларга тугунак бактериялари айниқса осон, минерал азот сероб бўлган ерларда гуркираб ўсган ўсимликларга бирмунча қийин юқади. Шунга асосланиб, тугунак бактериялари дуккакли ўсимликларнинг паразитидир, деб тахмин ҳам қилинган эди. Бироқ кейин олиб борилган бирмунча батафсил текширишлар бактериялар ҳамма вақт ҳам активлик кўрсатавермаслигини, баъзан ўсимликлар уларни тугунак ҳужайралари ичида эритиб юбора олишини кўрсатиб берди. Бактерияларнинг эришидан ҳосил бўладиган маҳсулотларни ўсимликлар, афтидан, озиқ сифатида ишлата олганидан юқоридагига зид фикр, яъни бактериялар эмас, балки дуккакли ўсимликларнинг ўзи бактерияларнинг паразитидир, деган фикр билдирилди.

Бироқ тугунак бактериялари билан дуккакли ўсимликлар орасидаги ўзаро муносабат характери, афтидан, анча мураккаб. Ҳозирча, дуккакли ўсимликлар бактерияларнинг ҳужайраларида қайтадан ишланиб, молекуляр азот тўпланиши натижасида

қисман азотли бирикмаларга айланадиган азотсиз органик моддалар (шакар) ва минерал тузларни тугунак бактерияларига етказиб бериши аниқланган. Уша бирикмаларнинг бир қисмини бактериялар ўз танасининг оқсилли моддаларини тузиш учун ишлатса, қолган қисми кейин дуккакли ўсимликлар ўзлаштирадиган моддалар кўринишида бактерия ҳужайраларидан ажралиб чиқади.

Баъзи ҳолларда тугунак бактерияси тугунак ичида бактероидлар ҳосил қилмайди, азотни ўзлаштирамайди ва гўё ўсимликда паразитлик қилиб яшайди. Бундай ҳол муҳитда бор элементининг йўқлиги ёки унда боғланган азот бирикмаларининг ортиқча бўлишига боғлиқ. Бор бўлмаганда илдизнинг найчалли системасидан тугунакка борадиган толасимон иплар сўст ривожланади ёки бутунлай ривожланмайди. Бундай ҳолда бактериялар илдизда бўлгани билан шакарларни кам олади ва етарли миқдорда таркибида азот бўлган бирикмалар синтез қила олмай қолади, натижада ўсимликлар бириккан азотни ё бутунлай олмайди ёки кам олади.

Бундан ташқари, бор бўлмаганда бактерияларнинг ривожланиши хийла ўзгаради. Улар таёқчасимон шаклини сақлаб қолади ва бактероидларга айланмайди. Тугунак ҳосил бўлишининг дастлабки давларида юқори ва тубан организмлар ўзаро муносабатларининг нобоп характерда бўлиши қийинчилик туғдиради ва бактериялар ўсимликда паразитлик қилиб яшайди, деган фикрга олиб келади. Бундай аҳвол шу билан янада мушкуллашадикки, баъзан тугунак бактерияларининг тугунак ичида эриб кетишини кузатиш мумкин. Бу хилдаги лизис ўсимликлар тўқималарида бўладиган қандайдир бирикмалар таъсирида ҳам, илдиз ва, ҳатто, поя тўқималарида учрайдиган бактериофаглар таъсирида ҳам бориши мумкин. Ҳақиқатан ҳам, О. Н. Швецова бактериофаг баъзан ўсимликка бактериялар билан бирга кира олмаслигини кўрсатишга муваффақ бўлди. Бактериялар эса бактериофаг иштирокида ҳам ўсимликка осон ўтади ва жуда кўп тугунаклар ҳосил қилади.

Шундай қилиб, бактериялар билан дуккакли ўсимликларнинг ўзаро муносабати паразитизмга ёки симбиозга асосланганлиги масаласи ҳали тамоман аниқланган эмас. Бир қанча кузатишлар бу масала кўпроқ симбиозга асосланганлигини исботлайди. Дуккакли ўсимликлар ўзлаштирадиган азотнинг ўсимлик фақат тугунак бактерияларини эритганда оладиган азотдан бирмунча кўп бўлиши ҳам худди шунинг далилидир.

Тугунаклардан азот дуккакли ўсимликка унинг турли ривожланиш фазаларида ҳар хил тезликда ўтади. Ўсимлик гуллаши олдидан ва гуллаш даврида тугунаклардан энг кўп азот ўтиши кузатилади. Азот тугунак билан дуккакли ўсимлик ўртасида миқдор жиҳатдан тахминан қуйидагича тақсимланади: тўпланган азотнинг 75% ва, ҳатто, бундан кўпроғи ўсимлик таркибида

бўлса, 25% га яқини тугунакларда қолади. Азотнинг шу қадар кўп ўтишини тугунакдан дуккакли ўсимликка кирадиган таркибда азот бор моддаларнинг тез диффузияланишига боғлиқ. деб ўйлаш керак, лекин бу моддаларнинг химиявий табиати шу вақтгача ҳали аниқ маълум эмас.

Тугунак бактерияларининг молекуляр азот тўплаш химизми ҳам шу вақтгача узил-кесил аниқланган, деб бўлмайди. Бу бактерияларнинг соф культураларда атмосфера азотини тўплай олиши ҳам аниқ исботланган эмас. Баъзи тадқиқотчилар шу тахминни тасдиқлайдиган маълумотлар келтирса, бошқалари, аксинча, уни инкор этади. Бироқ тугунак бактерияларининг соф культураларда азот тўплай олиши шубҳа туғдирадиган бўлса, дуккакли ўсимлик тугунаги ичида эса азот тўплай олиши аниқланган. Уша бактериялар бу процессни қандай амалга оширади, деган масала ечилмай қолади, холос. Тадқиқотчиларнинг бир қисми, атмосфера азотининг тугунак ичида тўпланиши гидролитик йўл билан боради, деб ҳисоблайди (Виртанен). Аспарагин кислотасига айланадиган оксалат-сирка кислота айна вақтда ҳосил бўладиган гидроксилламин акцептори бўлиб хизмат қилади. Шунинг учун тугунак бактерияларининг молекуляр азотни симбиотик равишда тўплашида дуккакли ўсимликларнинг аҳамияти асосан оксалат-сирка кислота ҳосил қилишдан иборат бўлиб қолади.

С. Н. Виноградский тугунак бактерияларининг азот тўплаш химизмини тушунтириш учун бошқача йўлни таклиф этади. У уша бактерияларнинг ҳужайраларида молекуляр азот актив водород билан қайтарилади ва дастлабки маҳсулот тариқасида аммиак ҳосил бўлади, деб тахмин қилади. Бу фикрини у шу билан асослайдики, янги ва қуритилган тугунакларда аммиак ҳосил бўлишини топиш мумкин.

Бироқ Виноградскийнинг бу фикрини М. П. Корсакова маълумотларига мувофиқ деб билиш қийин. М. П. Корсакова янги тугунакларни анализ қилишга асосланиб, уларда аммиак ҳам, аминокислоталар ҳам бўлмаслигини кўрсатиб беришга муваффақ бўлди. Ўсимликларнинг тугунак бактериялари ҳисобига азот билан озиқланиш процесси, афтидан, бактерияларнинг ҳаёт фаолияти процессида келиб чиқадиган, лекин аминокислоталар билан аммиакдан бошқачароқ табиатга эга бўладиган қандайдир бошқа азотли моддалар иштирокида содир бўлади. Шунинг учун атмосфера азотининг на гидролитик йўл билан, на қайтарилиш йўли билан бирикишини исботланган деб бўлмайди, шунга кўра, бу процессни тушунтириб бериш учун бошқа йўллар ахтариш керак.

Билвосита далилларга асосланилганда, атмосфера азотини тўплаш химизми азотобактерда қандай бўлса, тугунак бактерияларида ҳам худди шундай бўлади, деб ҳисоблаш керак эди. Тугунак бактерияларининг турли ингибиторлар ва молекуляр азот

реакцияга халақит беради, чунки кислороднинг парциал босими юқори бўлганда, сариқ нафас олиш ферментининг қайтарилган шакли ўз водородини сезиларли тезлик билан молекуляр кислородга бера бошлайди. Шунинг учун кислороднинг юқори концентрациялари тугунак бактерияларининг азот тўплашини сусайтириб қўяди.

Азот тўпланиши дастлабки маҳсулотлари қайтарилишининг охириги даври уларнинг гидразинга айланиши ва кейин кетокислоталар билан ўзаро таъсир қилишидир, кетокислоталар яна қайтарилишидан аминокислоталар, кейин эса оқсил моддалар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, тугунак бактерияларининг симбиотик йўл билан молекуляр азот тўплашига доир фактларнинг ҳаммаси, бу процессни ўша бактериялар азотобактер культураларига хос схемага мувофиқ амалга оширади, деган фикрнинг тўғрилигини кўрсатади.

Тугунак бактериялари атмосфера азотини тўплаш процессини бажариш учун азотсиз органик моддаларга муҳтож бўлади. Улар углерод манбаи ўрнида глюкоза, левулёза, раффиноза, мальтоза, галактоза, арабиноза, маннит, декстрин, ксилоза, глицерин, этил спирт ва бошқа баъзи органик моддалардан фойдалана олади.

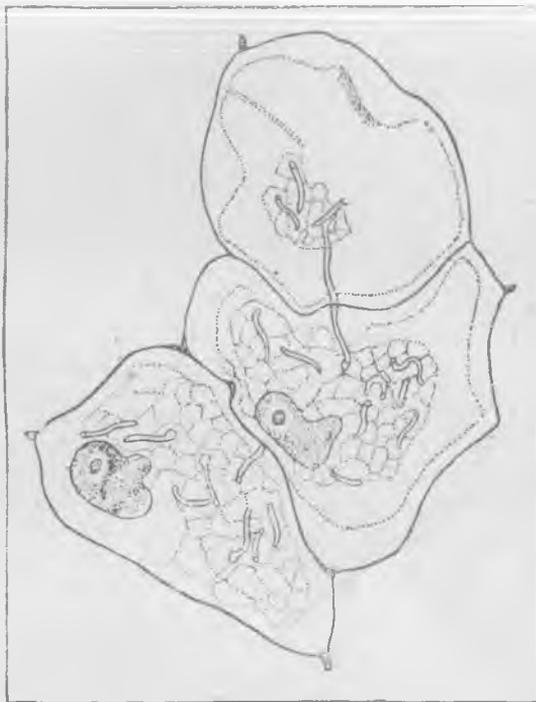
Улар юқорида айтилган углерод манбаларининг ҳар қандайини ҳам оксидлаб, молекуляр кислороддан фойдаланади ва шу билан бирга атмосфера азотини тўплайди.

Хулоса қилиб айтганда, тугунак бактерияларида ҳар хил дуккакли ўсимликларга нисбатан расмана ифодаланган спецификлик борлигини айтиб ўтиш керак. Бу бактерияларнинг айрим тур хиллари ҳар қандай дуккакли ўсимликда ҳам тугунаклар ҳосил қила олмайди ва муайян турлардагина ўсишга мослашган бўлади. Бир қанча маълумотларга кўра, уларни қуйидаги гуруппаларга бўлиш керак: 1) нўхат, ёввойи нўхат, чина ва бурчоқ бактериялари, 2) люпин ва сераделла бактериялари, 3) беда ва қашқарбеда бактериялари, 4) ловия бактериялари, 5) соя бактериялари, 6) нут бактериялари, 7) себарга бактериялари ва ҳоказо. Булар тугунаклар ҳосил қилиш ва азот тўплаш активлиги жиҳатидан ҳам бир гуруппа ичида бир-биридан кескин фарқ қилади.

Дуккакли ўсимликлар қишлоқ хўжалигида жуда катта аҳамиятга эга, чунки тугунак бактериялари борлиги туфайли улар атмосфера азотидан фойдаланади ва шу тариқа тупроқни боғланган азот билан бойитади. Дуккакли ўсимликлардан кейин экилган ғалла ҳосили анча кўпаяди, баъзан дуккаклилар экилмаган ерлардан олинган ҳосилга қараганда 100% ва бундан ҳам кўпроқ ортади.

2. МОЛЕКУЛЯР АЗОТНИ СИМБИОЗ ЙУЛИ БИЛАН ТУПЛАШДА ИШТИРОҚ ЭТАДИГАН БОШҚА МИКРООРГАНИЗМЛАР

Дуккакли ўсимликлардан ташқари, ҳар хил систематик группаларга кирадиган бошқа ўсимликлар ҳам азот тўпловчи микроорганизмлар билан симбиоз ҳолда яшаш мумкин. Атмосфера азотини микроорганизмлар билан симбиоз ҳолда тўплай оладиган дуккаклимас ўсимликларнинг тури ҳозир тахминан 200 га етади. Бу ўсимликлар *Eleagnus*, *Casuarina*, *Myrica*, *Alnus*, *Cortaria* ва доказо авлодларига киради. Шу ўсимликларнинг ҳаммаси даракт ва бута ўсимликлар жумласидандир. Шунинг учун азот узлаштирувчи симбиотик ўсимликлардан дуккакли ўсимликлар қишлоқ хўжалигида энг катта аҳамиятга эга.



143- расм. Ольха илдизи ҳужайраларидаги тугунак бактериялари

Азот тўпловчи симбиотик ўсимликларнинг юқорида санаб чиқилган группасидан ольха (*Alnus*) нинг азот тўпловчи бактериялар билан бирга яшаш энг яхши текширилган. Бу ўсимлик илдизларида тугунаклар бўлишини ўтган асрнинг 70-йилларидаёқ Воронин топган эди, бироқ ўша тугунакларда бўладиган организмларнинг табиати анча узоқ вақтгача номаълум бўлиб келди. Аввал уларда алоҳида замбуруғ *Schinzia alni* бўлади, деб тахмин қилинган, бироқ кейинчалик унинг замбуруғ эмас, балки тугунак бактерияларига яқин турадиган симбиотик бактерия эканлигини исбот этишга муваффақ бўлинди (143-расм). Бу бактерия шакли ва ҳар хил бўёқларга муносабати билангина тугунак бактерияларидан фарқ қилади. Бу бактерия ольха тугунакларига кўп бўлади ва атмосфера азотини узлаштира олади. Қуйидаги

фактлар шундан далолат беради. Азотли ўғитлар солинмаган, лекин ольха тугунакларидан олинган бактерия юқтирилган стерилланган ерда ольха кўчатлари яхши ривожланади. Ерга шундай тугунаклар моддаси юқтирилмаган бўлса, кўчатлар ёмон ўсади ва азотга рўй-рост ёлчимади. Азот ўзлаштирувчи бошқа ўсимликларнинг микроб-симбионтлари бактерияларгина эмас, балки микроскопик замбуруғлар ва актиномицетлар ҳамдир. Улар ҳали яхши текширилмаган.

Баргларида гўдалар ҳосил бўладиган тропик ўсимликлар учрайди, улар *Rubiaceae* ва *Dioscoreae* оиласига киради. Уша гўдалардан тугунак бактерияларига яқин турадиган ва углерод манбаи сифатида 2% ли гуммиарабик тутадиган 200 мл муҳит ҳисобига 5—6 мг атмосфера азоти тўплай оладиган бактериялар топилган. Агар уруғларни стериллаш йўли билан баргларида бактерияли гўдалар бўлмайдиган ўсимликлар етиштирилса, бундай ўсимликлар гўдалари бор ўсимликларга нисбатан ёмон ривожланади.

3. ТУГУНАК БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ БАКТЕРИАЛ ПРЕПАРАТ — НИТРАТ СИФАТИДА ИШЛАТИЛИШИ

Тугунак бактериялари хилма-хил группачаларга кирганидан ва тупроқда чекланган тарзда тарқалганидан дуккакли ўсимликлар мазкур ерга биринчи марта экилганда, ўзига хос бактерияларни баъзан тупроқдан топа олмаслиги ҳам мумкин. Бундай бактериялар бўлмаса, дуккакли ўсимликлар худди бошқа ўсимликлар сингари яшайди, яъни тупроқдаги ўзи ўзлаштира оладиган азотли моддалар билан озиқлана бошлайди.

Кўп тажрибалар тупроққа тугунак бактериялари солинганда ҳосил ортиши мумкинлигини кўрсатиб берди. Шунинг учун қишлоқ хўжалигида махсус бактериал препарат—нитрагин ишлатиладиган бўлди. Бироқ бу препаратни ишлатишдан олинган дастлабки натижалар нотайин бўлиб чиқди ва препаратни тайёрлаш ҳамда ишлатиш усуллари такомиллаштириш учун кейин кўп меҳнат сарфлаш керак бўлди. Муваффақиятсизликлар аввало препаратнинг сифатсизлигига боғлиқ эди. Препаратда актив тугунак бактериялари ҳаддан ташқари кам эди.

Бизда нитрагин 1912 йилдаёқ пайдо бўлган. Аввал уни тажриба экинларига ишлатиш билангина чекланилди. Улуғ Октябрь революциясидан кейингина нитрагин кенг кўламда ишлатиладиган бўлди. Ҳозир у миллион гектарлаб ўлчанадиган катта-катта майдонларда ишлатилмоқда.

Нитрагин тайёрлаш техникаси жуда осон. Аввал катта ҳажмли махсус ферментаторлардаги озиқ муҳитида (муҳитда 1% шакар бўлади) тугунак бактериялари култураси ўстирилади. Тугунак бактериялари дуккак қайнатмасидан ташқари, беда, себарга, нўхат ва бошқа бир қанча ўсимликлар хашаги қайнатмасида ҳам яхши ўсади. Тугунак бактерияларининг соф културасини кўпайтириш билан бир вақтда субстрат ҳам тайёрланади, бу бактериялар ишлаб чиқаришда фойдаланилгунча шу субстратда яшаши керак. Одатда кўзлари 3—5 миллиметрли элакдан ўтказилган стерилланган тупроқ шундай субстрат ўрнида ишлатилади.

Тупроқ стериллангандан кейин унга тугунак бактерияларининг соф культураси юқтирилади. Тупроқли ҳар бир бутилкага 20—30 мл бактерияли суюқлик солинади ва бутилка 5 кундан 8 кунгача 25—30° температурали термостатга қўйилади. Шу вақт ичида тугунак бактериялари стерилланган тупроқда кўпаяди. Уларнинг титри 1 г да 100 миллионга етгандан кейин препарат тайёр ҳисобланади. Ҳозир қуруқ нитрагин тайёрлаш устида иш олиб борилмоқда.

Нитрагинни ишлатиш усули жуда осон бўлиб, асосан қуйидагилардан иборат: унинг 1 гектарга мўлжалланган порцияси экин экиладиган кун ичида ҳар 10 кг майда уруққа (беда, себаргага) ёки ҳар 20 кг йирик уруққа (нўхат, ловия, вика, люпин ва ҳоказоларга) 200 мл ҳисобидан тоза сув билан аралаштирилади. Ҳосил бўлган бўтқа уруққа пуркалади ва уруғлар яхшилаб аралаштирилади. Уруғлар бир оз қуригандан кейин экишга тайёр бўлади. Бу ишларнинг ҳаммаси офтобдан пана жойда бажарилади; ишланган уруғлар имкони борича тез экилади.

Нитрагиннинг нечоғли яхши натижа бериши тупроқ шароитига боғлиқ. Қислотали ерларда ($pH=5,5$ ва бундан паст бўлганда) тугунак бактериялари анча тез, одатда бир неча йил ичида нобуд бўлиб кетади ва ерга қўшимча равишда бактерия юқтириш зарур бўлиб қолади. Бундай чора яхши натижа беради. Нейтрал реакцияли ерларда тугунак бактериялари бирмунча яхши сақланади, бироқ бундай ерларга ҳам, айниқса тугунак бактерияларининг актив группачалари ишлатилганда, юқтирилган микроб яхши таъсир этади. Нитрагин юқтириш натижасида ҳосил анча ортади, буни қуйидаги жадвал маълумотларидан кўриш мумкин.

Оммавий тажрибалар маълумотларига кўра, нитрагин қуйидагича таъсир кўрсатади

Экин	Ҳисобга олинган қисми	Нитрагин таъсирида ортиши		Ҳисобга олинган тажрибалар сони
		гектардан центнер ҳисобида	% ҳисобида	
Нўхат	Кўк массаси	12,9	14,0	36
	Дони	1,4	18,4	
Вика	1,6	20,5	99
	Хашаги	11,8	25,8	
Люпин	Дони	3,1	50,0	50
	Кўк массаси	46,0	36,9	
Себарга	Хашаги	12,9	38,0	7
	9,9	32,6	
Беда	9,9	32,6	29
Ясмиқ	Дони	1,0	16,1	67
Соя	1,3	14,8	82
	Кўк массаси	8,1	19,4	

Бу препарат, агар унда актив тугунак бактериялари бўлса ва тупроқ-иқлим шароити дуккакли ўсимликларнинг ўсиши учун қулайлик қилса, шак-шубҳасиз, жуда катта таъсир кўрсатади.

Бироқ бирга яшайдиган организмлар бир-бирига мос қилиб танлаб олингандагина, тугунак бактериялари дуккакли ўсимликлар билан бирга яшаб, яхши унум бериши мумкин. Адабиётда, шу тариқа бирга яшаш учун тугунак бактериялари штаммлари билан дуккакли ўсимликлар навларини бир-бирига тўғри келадиган қилиб танлаб олиш муҳимлигини кўрсатадиган маълумотлар бор.

Тўғри агротехника шароитида нитрагин ўсимликларнинг умумий ҳосилини оширибгина қолмай, ундаги азот миқдорини, шунингдек илдиз қолдиқларидаги азот миқдорини ҳам хийла кўпайтиради. Шунинг учун дуккакли ўсимликлардан кейин экиладиган экинлар нитрагин солинган ерда анча юқори ҳосил беради. Янги ўзлаштирилаётган, илгари мазкур дуккакли ўсимликлар экилмаган ерларда ҳосил айниқса сезиларли ортади.

Минерал ўғитларни, асосан кальцийни нитрагин билан қўшиб солиш, ер кислотали бўлса, ҳамиша нитрагин таъсирининг анча ортишига олиб келади. Фаленск тажриба станциясининг маълумотларига кўра, ўғит солинмаган, лекин бактерия юқтирилган нўхат ҳосили 36%, қўшимча равишда фосфор билан калий солинганда (гектарига таъсир этувчи моддадан 60 килограмм ҳисобидан) 40,5%, оҳак ҳам қўшилганда эса 56,4% ортган. Ерда таркибида азот бўлган минерал бирикмалар анчагина бўлса, фосфорли ва калийли ўғитлар солиш айниқса муҳимдир. Бундай ерларда дуккакли ўсимликларнинг илдизларида тугунаклар кам пайдо бўлади ва бу ўсимликлар ерни азот билан бойитиш ўрнига ундаги таркибида азот бўлган минерал моддалардан зўр бериб ўзи фойдалана бошлайди. Ўсимликларни қўшимча равишда фосфор ва калий билан таъминлаш йўли билангина бу аҳволдан қутулиш мумкин. Кислотали ерларга оҳак солиш янада катта аҳамиятга эга. Кислоталилик йўқолиши туфайли тугунак бактерияларининг ҳаёт фаолияти учун қулай шароит туғилади ва улар дуккакли ўсимликлар илдиз системасига анча тез ўтади, бу ҳол кўп тугунаклар пайдо бўлишига ва ҳосилнинг ошишига олиб келади.

Дуккакли ўсимликларга нитрагин юқтириш, эрувчан азотли бирикмалар бирмунча кам бўладиган ерларда энг яхши натижа беради. Бундай ерларга қай тарзда бўлмасин, кўплаб азотли ўғитлар солиш кўпинча ортиқча бўлибгина қолмасдан, балки зарар ҳам келтиради, чунки эрувчан азотли бирикмалар тугунаклар сонини камайтириб юборади. Минерал азот дозалари катта бўлса, тугунаклар пайдо бўлиши ва тугунак бактерияларининг атмосфера азотини туплаши тамомила тўхталиб қолиши ҳам мумкин. Бироқ азот кичик дозаларда (норманинг ярмига яқин) солинса, аксинча, атмосфера азотининг ўзлаштирилиши кучая-

ва *Sporovibrio desulfuricans* деган икки турга бирлаштирилади. Булар ҳар хил спирт ва органик кислоталарда (аспарагин ёки аммиакли тузлар бўлганда) яхши ривожланади ва аэрация шароити ёмон бўлганда сульфатни зўр бериб қайтаради. Сульфатларнинг қайтарилиш химизми органик модда дегидрогенланганда ҳаракатчан водород шакллари ҳосил бўлишига боғлиқ ва денитрификацияга ўхшатиб, қуйидаги йиғинди тенглама билан ифодалаш мумкин:



Бу процесда ҳам бирламчи, ҳам иккиламчи дегидрогеназалар иштирок этади. Сульфатларнинг қайтарилиши учун углеводлар ўрнига органик кислоталар, углеводородлар ёки бошқа органик бирикмалар водород етказиб берадиган бўлса, ўша моддалар билан сульфатлар ўртасидаги миқдорий нисбатлар ўзгаради, лекин процесс химизми ўзича қолаверади ва водороднинг сульфатлар кислотоди билан қуйидаги схемага мувофиқ бириктириб олинишига боғлиқ бўлади:



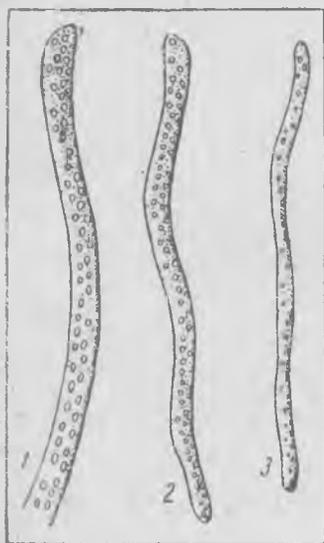
Ҳар бир даврда оксидланаётган органик моддан иккита водород атоми бириктириб олинади ва сульфат кислотоди таъсирида сувгача оксидланади. Айни вақтда сульфат кислотодини йўқотиб, водород сульфидгача қайтарилади. Бу процесларнинг ҳаммаси тупроқда ва сув ҳавзаларида муҳим аҳамиятга эга, чунки улар ҳайвон ва ўсимликлар учун заҳарли бўлган водород сульфид тўпланишига олиб келади. Узоқ ишланмай туриб қолган ёки сув тўпланган ерда водород сульфид тўпланса, унда ўсаётган ўсимликлар тез нобуд бўлади. Агар водород сульфид сув ҳавзасида шу тариқа тўпланадиган бўлса, унда сув ўсимликлари билан ҳайвонлари яшай олмайди. Бундай ҳодиса табиатда кўп учрайди. Баъзи кўллар, кўрфазларда ва ҳатто очиқ денгизда маълум чуқурликда (Қора денгизда 200 м чуқурликда) шу қадар кўп водород сульфид тўпланадики, у ерда яшовчи юқори организмларнинг ҳаёти ё қийинлашиб қолади, ёки улар бутунлай нобуд бўлади.

Бундай жойларда организмларнинг бемалол ривожланиши учун водород сульфиднинг кейин сульфат кислотাগача оксидланиши энг муҳим аҳамиятга эга. Бунда водород сульфиднинг заҳарли хоссалари йўқолибгина қолмасдан, балки шу бирикма таркибига кирадиган олтингургурт ўсимликлар ўзлаштира олмайдиган шаклдан ўзлаштира бўладиган сульфат тузлари шаклига ўтади. Водород сульфид табиий шароитда алоҳида олтингургурт бактериялари ва тион бактериялари

группасининг ҳаёт фаолияти таъсирида шу тариқа узлуксиз оксидланиб туради. Бу бактериялар фақат водород сульфиднигина эмас, балки олтингугуртнинг қайтарилган бир қанча бирикмаларини, шунингдек элементар олтингугуртни ҳам оксидлайди.

2. ОЛТИНГУГУРТ БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ ВОДОРОД СУЛЬФИДНИ ОКСИДЛАШИ

Олтингугурт бактерияларининг хилма-хил турлари жуда кўп тавсифланган. Ҳозирги вақтда улар иккита катта группага: 1) рангсиз ва 2) рангли олтингугурт бактерияларига бўлинади. Рангсиз бактерияларга диаметри 8 μ дан 50 μ гача бўлган, эркин сузиб юрадиган узун ип шаклида ўсувчи *Beggiatoa*



145- расм. Олтингугурт бактериялари. Чандан уннга: *Beggiatoa alba*, *Beggiatoa media*, *Beggiatoa minima*

пигментдан: бактериохлорин деган яшил ва бактериозеритрин деган қизил пигментдан иборат эканлиги аниқланди. Бу пигментлар бактерия протоплазмасида диффуз ҳолда тарқалган.

Бактериопурпуриннинг ютиш спектри хлорофиллнинг ютиш спектридан анча кескин фарқ қилади. Хлорофилл спектрининг қизил нурларини (В ва С чизиқлари ўртасидаги) ютса, бактериопурпурин энг четдаги қизил ва яхши нурларни ютади.

Тўқ қизил олтингугурт бактериялари икки йўл билан: хемосинтез ва фотосинтез йўли билан органик модда синтез қилади.

(145- расм) билан *Thiothrix* нинг ҳар хил турлари киради. *Thiothrix* лар ҳам узун ип шаклида ўсади, лекин ҳаракатсиз ҳолда ҳаёт кечириши билан *Beggiatoa* лардан фарқ қилади. Уларнинг иплари махсус шилимшиқ ёстиқчалари ёрдамида сув остидаги буюмларга ёпишиб олади (19- расмга қаранг).

Бир ҳужайрали бактерияларнинг бир қанча турлари ҳам рангсиз бактериялар жумласига киради. Улардан *Thiophysa*, *Thiospirillum* ва бошқа бактерияларни кўрсатиб ўтиш мумкин (146- расм).

Иккинчи группани тўқ қизил олтингугурт бактериялари ташкил этади. Уларнинг ҳужайраларида алоҳида пигмент — бактериопурпурин бўлади. Шу пигмент уларга ҳар хил товладиган қизил ранг бериб туради. Бироқ бу пигментни анча мукамал текшириш натижасида унинг лоақал иккита

Бироқ фотосинтезда, афтидан, органик модда синтез қилишгина эмас, балки кислород олиш ҳам аҳамиятга эга бўлади. Бу бактерияларнинг муҳитда анчагина водород сульфид бўлганда ривожлана олиши, уларнинг тамомила деярли анаэробик шароитда ҳаёт кечири олишини кўрсатади, шуниси ҳам борки, уларда моддаларнинг физиологик алмашинуви водород суль-

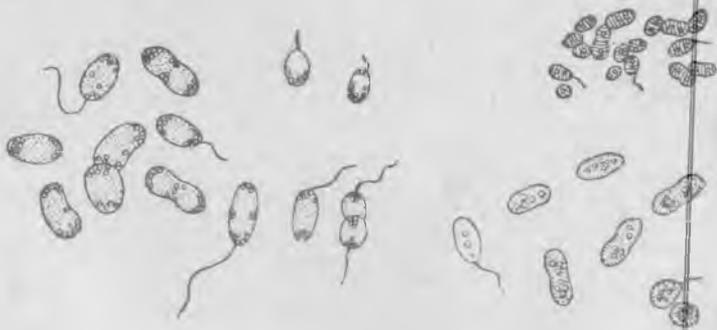


146- расм. Бир ҳужайрали олтингугурт бактерияларининг ҳар хил турлари:

1 — *Bac. thiogenes*; 2 — *Bac. bovista*; 3 — *Spirill. bipunctatum*; 4 — *Spirill. granulatum*

фиднинг оксидланиши учун кислород сарф этиш билан боғлиқ. Чамаси, бундай шароитда фотосинтез уларда кислород манбаи бўлиб ҳам хизмат қилади.

Thiorodaceae оиласига киритиладиган шу бактериялардан *Chromatium okenii* ни кўрсатиб ўтиш мумкин (147- расм); унинг ҳужайралари овал шаклда бўлиб, буйи 10—15 μ ва эни 5 μ



147- расм. *Chromatium*. Ҳар хил турлари (1500 марта катталаштириб кўрсатилган)

келади. Анчагина узун битта хивчини бор; бундан ташқари, *Thiodiction* ни ҳам курсатиб ўтиш мумкин.

Тўқ қизил олтингургурт бактерияларида томчи суюқлик ҳолидаги олтингургурт қўшилмалари бўлади. Олтингургуртдан маҳрум бўлиб, водород сульфидни сульфат кислотагача оксидлай олмайдиган ва *Athiorodaceae* оиласига киритиладиган тўқ қизил бактерияларни юқоридаги бактериялардан фарқ қилиш керак. Бу бактериялар водород сульфидни оксидлаш у ёқда турсин, балки муҳитда органик модда бўлгандагина яхши ривожланади. Шунга кўра, фотосинтез улар учун ҳал қилувчи аҳамиятга эга булмасдан, ўзининг ҳаёт фаолиятига зарур эркин кислород олишнинг бир йўли сифатидагина муҳимдир.

Олтингургурт бактериялари табиатда кенг тарқалган. Улар олтингургурт манбаларида, қулмак сувларда ва бошқа бир қанча муҳитларда доимо учрайди. Улар тупроқда ҳам анча кенг тарқалган. Бу микроорганизмлар кўпчилигининг оммавий ривожланиши учун иккита газ: кислород билан водород сульфид бўлиши зарур. Шунинг учун табиий шароитда уларни доимо водород сульфид ҳосил бўлиб турадиган ва шу билан бир қаторда бемалол кислород келиб турадиган жойлардагина учратиш мумкин. Бу бактерияларнинг ривожланиши учун кислороднинг босими 15 мм симоб устунига (75 мм ҳаво босимига), водород сульфиднинг босими эса 0,8 мм га (900 мл ҳавога 1 мл H_2S ҳисобида) тенг бўлган шароит жуда қулайлиги учун, сув ҳавзаларида ёки узун цилиндрлардаги сунъий культураларда улар суюқликнинг юзасида эмас, балки иккала газнинг парциал босими оптимал концентрацияга тўғри келадиган чуқурликда ривожланади.

Бактериал пластинканинг пайдо бўлишини олтингургурт бактерияларининг кислород ва водород сульфидга нисбатан шу тариқа ўзига хос муносабатда бўлиши билан тушунтириш мумкин, ўша пластинкада бактерияларнинг юқорига ва пастга қараб ҳаракат қилишини аниқлаш осон (кислород ва водород сульфид олиш учун).

Олтингургурт бактериялари водород сульфидни икки даврда оксидлайди. Аввал улар водород сульфидни олтингургуртгача оксидлайди, олтингургурт ҳужайралар протоплазмасида ярим суюқ томчи ҳолида тўпланади. Оксидланишнинг бу стадиясини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



Олтингургуртнинг томчи шаклида тўпланиши бу бактериялар учун шу қадар характерлики, уларни аниқлашда фарқ қиладиган белги бўлиб хизмат қилиши ҳам мумкин. Бироқ олтингургурт ҳар қандай шароитда ҳам шу тариқа тўпланавермасдан, муҳитда водород сульфид мўл-кўл бўлгандагина шундай тўпланади. Олтингургурт бактерияларининг ипи водород сульфид бўлмаган

сувга тушиши билан олтингургурт аста-секин оксидланиб, сульфат кислотага айланади ва ҳужайралардан йўқола боради. Бу ҳол шундан дарак берадики, биринчидан, олтингургурт бу бактериялар ҳужайрасида энергия берувчи материал запаси ўрнини босади ва, иккинчидан, бу хилдаги оксидланиш процесси ўша бактерияларда нафас олиш ролини ўйнайди. Олтингургурт оксидланганда ҳосил бўладиган сульфат кислота карбонат тузлари билан нейтралланади ва сульфат тузлари кўринишида ташқарига ажралиб чиқади (кўпинча CaSO_4 шаклида). Шунинг учун муҳитда карбонатлар бўлиши — олтингургурт бактерияларининг оксидлаш активлиги учун зарур шартдир.

Оксидланишнинг иккинчи фазасини қуйидаги умумий тенглама билан ифодалаш мумкин:



Оксидланиш процессининг айрим ҳалқаларида водороднинг бир қисми карбонат ангидридга ўтиши ҳам мумкин. Карбонат ангидрид айна вақтда органик моддагача қайтарилади, бу моддалар кейин олтингургурт бактериялари протоплазмаси таркибий қисмларининг тузилишига сарф бўлади.

Олтингургурт бактерияларининг карбонат ангидридни ўзлаштира олиш хусусиятига Виноградский ҳам эътибор қилган эди, у олтингургурт бактериялари органик моддалар тарзимас миқдорда бўладиган муҳитда ривожлана олишини пайқашга муваффақ бўлди. Бироқ шу бактерияларнинг соф культуралари ажратиб олингандан кейингина, аниқ далиллар қўлга киритилди. Ўша бактериялар физиологиясини ўрганиш чиндан ҳам улар хемосинтез йўли билан карбонат ангидриддан углерод ассимиляция қила олишини кўрсатиб берди.

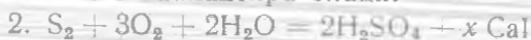
3. ТИОН БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ ВОДОРОД СУЛЬФИД, ОЛТИНГУГУРТ ВА УНИНГ ТИО- ҲАМДА ТЕТРАБИРИКМАЛАРИНИ ОКСИДЛАШИ

Табиатда олтингургуртни, тиобирикмалар ($\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$) ни, тетрабирикмалар ($\text{Na}_2\text{S}_4\text{O}_6$) ни ва водород сульфидни ҳужайралар ичида элементар олтингургурт тупламасдан, сульфат кислотагача оксидлайдиган бактерияларнинг катта группаси учрайди. Булар тион бактериялари деб аталади.

Улар шўр ва чучук сув ҳавзаларида, шунингдек тупроқда жуда кенг тарқалган. Бу группанинг асосий вакили *Thiobacillus thioparus* дир. У жуда ҳаракатчан, спора ҳосил қилмайдиган кичкинагина ($3 \times 0,5 \mu$) таёқча бўлиб, қуйидаги тенгламага мувофиқ тиобирикмаларни оксидлайди ва сульфатлар билан олтингургуртга айлантиради:



Бундан ташқари, шу бактерия эркин олтингугуртни оксидлаб, сульфат кислотага айлантира олади:



Тетрабирикмалар оксидланганда тенглама куйидаги кўри-нишда бўлади:



Органик бирикмалар иштирокида шу бактерия ривожланмай, карбонат ангидридни ассимиляция қила оладиган бўлганидан, уни автотроф микроорганизмлар қаторига киритадилар. Уша бирикмаларнинг оксидланиш химизми, афтидан, олтингугурт бактерияларининг олтингугуртни оксидлаш химизмига ўхшайди. Сульфофикацияда юзага келадиган сульфат кислота ўсимликлар ўзлаштира оладиган шаклдаги олтингугурт бирикмалари ҳосил бўлишини таъминлаш билан бир қаторда тупроқда қийин эрийдиган бир қанча фосфатларнинг эришига сабаб бўлади ва шу йўл билан ўсимликлар ўзлаштира оладиган фосфор бирикмалари миқдорини ҳам кўпайтиради.



148-расм. *Thiobacterium thiooxidans* (Ваксмандан олинган)

Элемент ҳолидаги олтингугурт ҳам сульфофикацияга учраши мумкин. Элемент ҳолидаги олтингугуртнинг тупроқда оксидланиши кислотали ерларда ҳам, ишқорли ерларда ҳам учрайдиган бактериялар таъсирида амалга ошади. Кислотали ерларда олтингугурт *Thiobacterium thiooxidans* (148-расм) туфайли, ишқорли ерларда эса *Thiobact. B.* туфайли оксидланади.

Бу микроорганизмлар, одатда, ўз танасининг органик моддаларини карбонат ангидрид ҳисобига тузиш хусусиятига эга бўлган автотроф бактериялар группасига киради. Бунинг учун зарур энергияни улар олтингугуртнинг оксидланиш процессида олади. Бироқ улар билан бир қаторда тупроқда олтингугуртни оксидлайдиган яна шундай бактериялар ҳам учрайдики, буларнинг гетеротрофлар группасига мансуб эканлиги шак-шубҳа туғдирмайди (*Bac. subtilis* ва бошқалар). Лекин сўнгги группа микроорганизмлари олтингугуртни секин ва кам оксидлайди.

4. ФОСФОР БИРИКМАЛАРИНИНГ ЎЗГАРИШИ

Фосфор бирикмаларининг ўзгариши анча содда бўлиб, асосан икки процесдан: 1) органик фосфорнинг минералланиши ва 2) фосфат тузларининг кам эрувчан шаклдан кўп эрувчан шаклга ўтишидан иборат.

Органик фосфорнинг минералланиши чиритувчи микроорганизмлар (*Bac. megatherium* ва бошқалар) таъсирида амалга ошади ва одатда фосфат кислотанинг органик бирикмалардан гидролитик йўл билан қуйидаги схемага мувофиқ ажралиб чиқишидан иборат бўлади:

1. Нуклеопроteid → нуклеин → нуклеин кислота →
→ нуклеотидлар → H_3PO_4
2. Лецитин → глицерофосфат эфирлари → H_3PO_4

Органик фосфорнинг парчаланиши натижасида фосфат кислота ҳосил бўлади. Бу кислота тупроқдаги асослар билан тез бирикади ва одатда қийин эрийдиган, демак, ўсимликларнинг озикланиши учун кам ярайдиган кальций, магний ва темир тузларига айланади. Бу тузларнинг озиклик сифати эрувчанлигига боғлиқ бўлганлигидан, уларнинг эришига ёрдам берадиган ҳар бир процесни тупроқ унумдорлигини оширишда катта аҳамиятга эга бўлган ижобий процесс, деб ҳисоблаш керак.

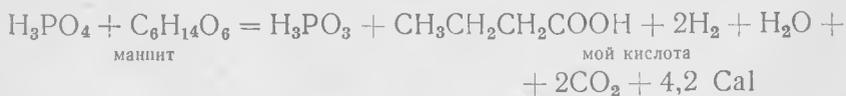
Фосфатларнинг тупроқда эриши ёки, кўпинча, бошқача қилиб айтганда, *фосфат кислотанинг чиқиб кетиши* кислоталар ҳосил бўлиши билан бирга давом этадиган хилма-хил биохимиявий процеслар натижасида содир бўлади. Бу процеслар орасида асосий ўринни кислота ҳосил қилувчи ҳар хил бактерияларнинг ҳаёт фаолияти эгаллайди. Фосфатларнинг эришига локал нитрификацияловчи бактерияларнинг нечоғли катта таъсир кўрсатишини А. Н. Лебедевцев (Шатил тажриба станцияси) ва Соболев (Тимирязев номидаги Қишлоқ хўжалиги академиясининг тажриба даласи) тажрибаларидан билиш мумкин, бу тажрибалар ҳайдалган далада нитрификация процеслари натижасида ҳосил бўладиган нитрат кислотанинг бир неча центнер фосфоритни кальций монофосфатга айлантира олишини кўрсатиб берди. Шуниси ҳам борки, нитрификацияловчи бактериялар кислота ҳосил қила оладиган ва фосфоритни эрита оладиган бирдан-бир микроорганизмлар эмас. Тион бактериялари, олtingургут бактериялари ва бошқа бир қанча микроорганизмлар ҳам худди шундай хусусиятга эга. Доим тупроқда яшайдиган *Bac. mucoides* сингари организмлар ҳам оқсилнинг қучли аммонификациясига сабаб бўлади ва айни вақтда жуда кўп карбонат ангидрид ажратиб чиқариб, фосфатларнинг эришида фаолроқроқ эта олади. Мана шу процесларнинг ҳаммасини қуйидаги тенгламалар билан ифодалаш мумкин:

1. $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 + 4\text{HNO}_3 = \text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + 2\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$
2. $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 + 2\text{H}_2\text{SO}_4 = \text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 + 2\text{CaSO}_4$
3. $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 + 2\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} = 2\text{CaHPO}_4 + \text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$

Ҳайдалма қатламнинг бир гектарида вегетация даврида ҳосил бўладиган умумий карбонат ангидрид миқдори 7,5 млн. литр бўлганлигидан, ҳар килограмму тупроққа йил мобайнида 2,5 л карбонат ангидрид тўғри келади. Бундай миқдор карбонат ангидрид қийин эрийдиган минерал тузларнинг, жумладан фосфатларнинг эрувчанлигига ҳам таъсир этмай қолмайди.

К. Рудаков маълумотларига кўра, тупроқ бактериялари бирига боғлиқ биохимиявий реакциялар давомида фосфат тузларининг қайтарилишида ҳам иштирок этиши мумкин. Уларнинг шу тариқа қайтарилиши анаэроб шароитда содир бўлади ва водород фосфидгача давом эттирилиши мумкин. Бу хилдаги қайтарилиш кучи жуда ортиқ бўлиши мумкин. Рудаков тажрибаларида 3 кун давомида 50% га яқин фосфат кислота фосфид ва гипофосфид кислоталаргача ҳамда 1% га яқин фосфат кислота водород фосфидгача қайтарилган.

Гўнг чириганда ҳам фосфат кислота анча сарф бўлади. Яковлев тажрибаларида бу кислотанинг сарфи умумий фосфат миқдорининг 22,3% га етган (гўнг 85% нам бўлганда). Фосфат кислотанинг шу тариқа сарф бўлишини тадқиқотчилар кўпинча водород фосфид (PH_3)нинг ҳосил бўлишига боғлайдилар, бироқ бевосита текширишларда шу қайтарилиш маҳсулотини бирор марта ҳам топиб бўлмади. Бундай ҳодисани, фосфат кислота тўғридан-тўғри қайтарилганда, кислороднинг ҳар бир атомига 77,4 кал энергия сарфлаш зарурлиги билан тушунтириш мумкин. Биронта ҳам органик модда реакцияга киришган битта кислород атомига шунча энергия бера олмайди, модомики шундай экан, фосфат кислота бевосита қайтарилганда биронта ҳам органик модда кислород акцептори бўла олмайди. Шунга асосланиб, фосфатларнинг қайтарилиши микроорганизмлар сабаб бўладиган бошқа оксидланиш-қайтарилиш процесслари натижасида содир бўлади, деб ўйлаш мумкин. Рудаковнинг фикрига кўра, фосфатлар, масалан, мой кислотали бижғишда қуйидаги тенгламага мувофиқ оксидланиши мумкин:



Термохимиявий жиҳатдан қараганда, бундай процесслар бўлиши мумкин ва, афтидан, фосфатларнинг биохимиявий йўл билан қайтирилишига худди шу процесслар сабаб бўлади.

5. ФОСФОРОБАКТЕРИН УЎТИ ВА УНИНГ ҚИШЛОҚ ХУЖАЛНГИДА ИШЛАТИЛИШИ

Органик фосфор бирикмаларига (нуклеин кислоталар, лецитин ва бошқаларга) бой бўлган тупроқларда фосфорнинг чиқиб кетишини куцайтирувчи бактериялар (*Bac. megatherium*) препарати фосфоробактерин деб аталади. Масалан, шимолдаги торфли тупроқлар ва ҳар хил қора тупроқлар ана шундай тупроқлар қаторига киради.

Қуп текширишлар фосфорнинг органик бирикмалардан минерал шаклга айланиши хилма-хил тупроқ микроорганизмларининг ҳаёт фаолияти натижасида юзага чиқа олишини кўрсатиб берди, ўша микроорганизмлар органик бирикмаларни парчалаб, улардан фосфат кислота ажратади. Бу микроорганизмлар орасида Р. Менкина органик моддага бой бўлган қора тупроқли ердан соф культура ҳолида ажратиб олган ва органик фосфор бирикмаларини анча тез парчалайдиган бактерия хийла актив бўлади. Бу бактерия 50% га яқин фосфорни лецитиндан ва 86% фосфорни нуклеин кислотадан ажратиб олади. У спора ҳосил қилувчи таёқча (149-расм) *Bac. megatherium* (*var. phosphaticum*) га яқин бўлиб чиқди.



149-расм. *Bacillus megatherium* (1000 марта катталаштириб кўрсатилган)

Лаборатория текширишларида бу бактерия тупроқдаги органик бирикмалардан талайгина фосфат кислота ажратди. Худди мана шу ҳолни бактерия препарати — фосфоробактерин сифатида ишлатишга асос бўлди.

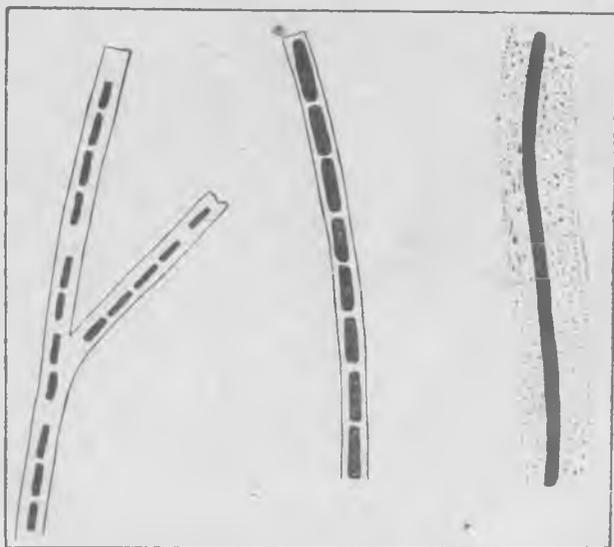
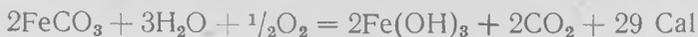
Бу препарат заводларда бактерияларни катта-катта ферментерларда ўстириш йўли билан олинади. Ҳосил қилинган бактерия массаси тўлдиргич билан аралаштирилади (тўлдиргич сифатида қуруқ каолин қуқуни ишлатилади) ва 35—40° да ҳавода қуригилади. Тўғри тайёрланган фосфоробактеринда фосфорорганик бирикмаларни минералларга айлантирувчи бактерияларнинг барқарор титри юзага келтирилган бўлиши керак. Сифатли қуруқ препаратнинг ҳар грамида яшашга қобилиятли бўлган камида 200 млн. бактерия ҳужайралари бўлиши лозим. 1 гектар экин майдонига 250 г препарат солинади.

Фосфоробактеринни ишлатиш усули ҳам қийин эмас. У олдин озгина сувга аралаштирилади ва уруғлар ҳосил бўлган бўтқа

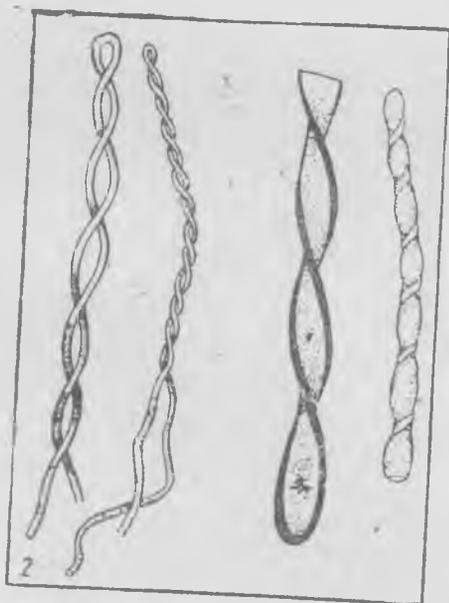
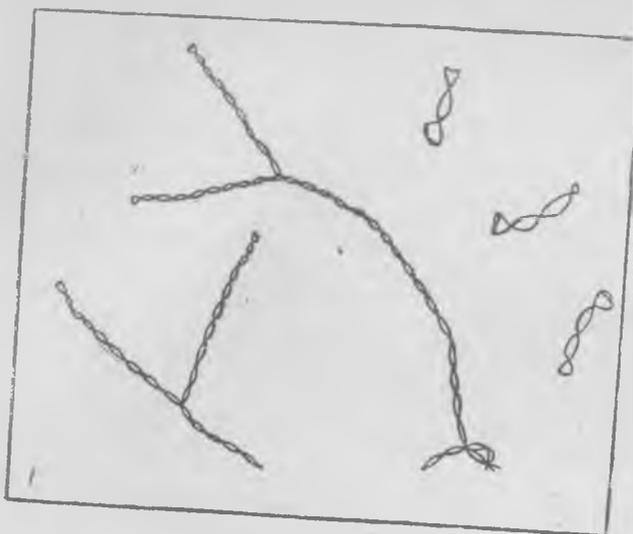
билан ишланади. Органик фосфор бирикмаларига бой тупроқли ерларда ўтказилган текширишлар бу бактериал ўғитнинг сезиларли даражада таъсир қилишини кўрсатиб берди. Бироқ натижа ҳамма вақт ҳам бир хил булиб чиқвермайди. Қора тупроқли ерларда ғалла экинларидан олинadиган қўшимча ҳосил гектарига 1 ц дан 2—3 ц га етган. Кузги, шунингдек баҳори экинлардан энг кўп қўшимча ҳосил олинган. Кислотали подзол тупроқли ерларда фосфоробактерин натижа бермади. Бу препаратнинг нечоғли яхши натижа беришига органик ўғитлар фони катта таъсир кўрсатади. Қишлоқ хўжалиги микробиологияси институтининг маълумотларига кўра, ер гўнг билан ўғитланганда ва юқори агротехника билан ишланганда препаратнинг таъсири сезиларли даражада кучаяди.

6. ТЕМИР ВА МАРГАНЕЦ БИРИКМАЛАРИНИНГ ЎЗГАРИШИ

Икки валентли темир ва марганец тузларининг оксидланиб, уч валентли бирикмаларга айланишини ҳам табиатда кенг тарқалган процесслар жумласига қўшиш керак. Бу процессга темир бактериялари деб аталган алоҳида микроорганизмлар гуруппаси сабаб бўлади. Улар атрофдаги муҳитдан темир карбонатнинг сувда эрийдиган тузларини ютади ва қуйидаги тенгламага мувофиқ темир (III)-гидроксидга айлантиради:

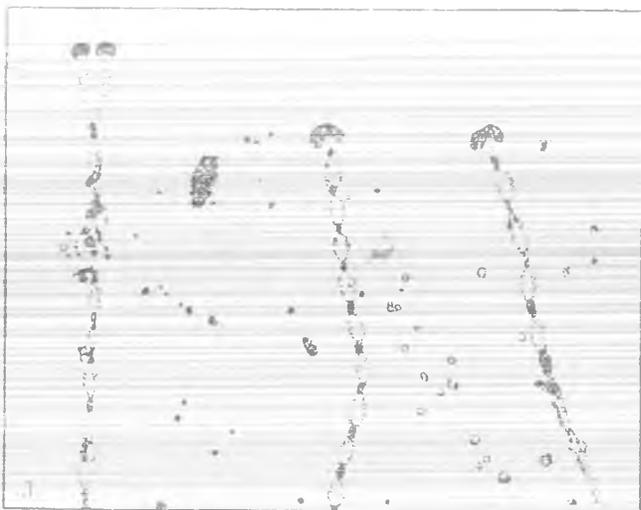


150- расм. Темир бактериялари. Чандан унгда: *Cladothrix dichotoma*; *Crenothrix ferruginea*, *Chlamydothrix ochraceae*



151-рас.м. Темир бактериялари:

1 — *Gallionella ferruginea* (хужайраси бўлишидаги кетма-кет стадиялар ва „шоҳча“ли пуча пучалари; „шоҳча“ларнинг учига хужайралар бор. (Хилсдэйдан олинган); 2 — *Gallionella* ва *Spirophyllum ferrugineum*



151- расм. Темир бактериялари (давони):
3- *Gallionella major*

Бу хилда оксидланишда ажралиб чиқадиган энергиядан шу бактериялар карбонат ангидридни ассимиляция қилиш учун фойдаланади.

Бу бактериялар группасидан *Leptothrix*, *Crenothrix* (150-расм), *Chlamydothrix* ва *Cladothrix* энг муҳим аҳамиятга эга. Улар умумий шилимшиқ қин билан уралган узун-узун иплар шаклида ўсади. Уларда темир гидроксид шилимшиқ қинларда тўпланади ва бактериялар нобуд бўлгандан кейин ботқоқ ҳамда кўл рудалари пайдо бўладиган материал бўлиб хизмат қилади. Икки валентли темир тузларининг оксидланишида ипсимон бактериялардан ташқари, бир ҳужайрали формалар ҳам иштирок этади, булардан *Gallionella* ва *Spirophyllum* (151-расм) энг кўп тарқалган. Буларнинг биринчиси учлари шпилькага ўхшаб ўралишиб кетган цилиндр ип шаклида бўлса, иккинчиси ясси, спиралга ўхшаб буралган лентадан иборат бўлади.

Н. Г. Холодный маълумотларига кўра, ўша иплар темир гидроксиддан иборат, темир бактерияларининг тирик ҳужайралари эса ипларнинг учидан жой олади, холос. Улар қавариқ томони билан сувдан икки валентли темир тузини ютса, ботиқ томони билан эса буралган иплар шаклига кирадиган темир гидроксидни ажратиб чиқаради.

Темир бактериялари (*Leptothrix*) нинг физиологик хусусиятларини Виноградский батафсил текширган эди. У бу микроорганизмларнинг автотроф микроорганизмлар қаторига киришини ва органик моддалар бўлмаган муҳитда ривожлана олишини кўрсатиб беришга муваффақ бўлди. Бироқ бошқа тадқиқотчилар ўша бактерияларнинг баъзилари темирсиз органик

хилма-хил бўлган минераллар киради. Бу минераллар тупроқнинг қаттиқ фазасини ташкил этади ва механик скелетини тасвиб қилади, бу механик скелетда ҳар хил йуналишдаги капилляр ва капиллярмас оралиқлар бўлади. Тупроқнинг суюқ фазаси — сув ва унда эриган моддалар — худди шу оралиқларда туради. Бундан ташқари, тупроқда доим учинчи фаза — тупроқ ҳавосидан иборат газсимон фаза ҳам бўлади. Шу фазаларнинг ҳаммаси бирдек турмасдан аста-секин ўзгариб боради. Уларнинг ҳар бири микроорганизмларнинг ривожланишида муҳим аҳамиятга эга бўлганлигидан алоҳида-алоҳида кўздан кечириш зарури тўғрисида бўлади. Бу обзорни тупроқнинг қаттиқ фазасидан бошлашимиз.

Ер үстлоғининг қаттиқ қатламида (литосферада) органикнинг деярли ярмиси (46,3%), Кларк маълумотларига кўра, кислородга ва чорагидан кунроғи (27,6%) кремнийга тўғри келади. Бошқа элементлар арзимайдиган миқдорда бўлади. Бундан, ернинг қаттиқ қатламида биологик жиҳатдан муҳим элементлар бирмунча кам бўлар экан ва улар бир томонлама сарфлангудек бўлса, ерда ҳаётнинг чексиз ривожланиш процессини таъмин қила олмаган бўлар эди, деган хулоса чиқади. Гарчи юза қатламларга яқинлашилган сайин уларнинг салмоғи рўй-рост ортиб бора-да, умумий миқдори, ҳар ҳолда, кам бўлиб қолаверади, буни 306-бетдаги жадвал маълумотларидан кўриш мумкин.

Шу маълумотларга асосланиб, микроорганизмлар билан ўсимликларнинг ривожланиши учун зарур элементларнинг ҳаммаси, ҳар қалай, тупроқда бўлади, деб ҳисоблаш мумкин. Гап уларнинг нечоғли яроқлилиги тўғрисидагина бўлиши мумкин. Микроорганизмлар билан ўсимликлар асосан сувда эрийдиган бирикмалардан фойдаланганлигидан, керакли элементлардан ҳар бирининг тупроқ эритмасидаги миқдори ва организмлар томонидан сарф этилган сайин эритмада уларнинг ўрни нечоғли тез тўлиб туриши билан танишиш керак.

Маълумки, тупроқ эритмаси икки ҳолатда: 1) тупроқдан осон ажраладиган эркин эритма ва 2) тупроқда маҳкам сақланиб турадиган бириккан эритма ҳолатида бўлади. Электролитлар концентрацияси ўзгарганда, бу шаклларнинг иккаласи ҳам бири иккинчисига айланиши мумкин бўлса-да, тупроқ коллоидларига бириккан абсолют сув миқдори тупроқнинг максимал гипроскопиклигидан 2 — 3 барабар ортиқ бўлиши мумкин.

Тупроқ эритмасининг иккала қисмидаги тузлар, шунингдек анионлар билан катионлар концентрацияси ҳам мутлақо бир хил эмас. Тупроқ билан маҳкам боғланган эритмада Cl ва NO_3 сингари анионлар манфий адсорбиланади. Шунинг учун тупроқ эритмасининг эркин қисмида уларнинг концентрацияси одатда бириккан қисмидагига нисбатан юқори бўлади. Катионлар қаторига келганда, тескари ҳодиса кузатилади, улар маҳкам бириккан эритмада кўп бўлади. Анионлар билан катионларнинг шу хусусиятлари тупроқдаги озиқ моддалар ўзгаришини мурак-

Баъзи тупроқларнинг химиявий таркиби (процент ҳисобида)

Тупроқ типи	Тупроқ минерал қисмининг таркиби								Миқдори	
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	CaO	MgO	K ₂ O	NH ₄ O	P ₂ O ₅	угле- род	азот
Ленинград областининг кучли подзоллашган тупроғи	76,1	13,4	4,3	0,7	1,1	3,0	1,2	0,10	2,2	0,17
Тамбов областининг се- миз қора тупроғи . . .	69,1	15,2	5,6	2,6	2,2	3,3	1,3	0,39	4,6	0,50
Чаквадан олинган қизил тупроқ	39,1	29,0	19,2	0,3	2,3	0,2	0,3	0,08	4,4	—

кабластиради ва улар запасини аниқлашни қийин ва удалаб бўлмайдиган қилиб қўяди, ҳолбуки, микроорганизмлар билан ўсимликларнинг ривожланиш тезлиги шу ўзгаришга боғлиқ.

Тупроқ эритмаси таркибида органик моддалар ҳам, минерал моддалар ҳам бўлади. Булар ўртасидаги нисбат жуда беқарор бўлиб, тупроқ типига ҳамда тупроқ намунаси олинган вақтга боғлиқ.

Тупроқдаги органик моддаларнинг сувда эрийдиган қисми чириңди моддаларнинг эрувчан шаклларидагина иборат бўлмай, балки бир қанча бошқа бирикмалардан ҳам иборат, бу бирикмалар микроорганизмлар ҳаёт фаолиятининг оралиқ маҳсулотлари бўлиши ҳам, ўсимлик қолдиқларининг эрувчан бирикмалари бўлиши ҳам мумкин.

Бу бирикмаларнинг ҳаммаси микроорганизмлар томонидан осон истеъмол қилинади ва миқдор ҳамда сифат жиҳатидан анча тез ўзгаради.

Тупроқда эриган ҳолатда бўладиган органик моддалар билан бир қаторда коллоид эритмалар (масалан, чириңди кислоталар) ҳосил қиладиган моддалар ҳам доим учрайди. Уларнинг тупроқдаги концентрацияси бир қанча сабабларга, хусусан эритмадаги электролитларнинг концентрацияси ва режимига боғлиқ.

Тупроқдаги органик моддалар ниҳоятда катта аҳамиятга эга. Улар бўлмаганда эди, тоғ жинслари ва уларнинг нурашидан ҳосил бўладиган маҳсулотлар унум бера оладиган тупроққа айланмаган бўлар эди. Органик моддалар тўпланиши туфайлигина биологик жиҳатдан қимматли бўлган элементлар тупроқда сақланиб қолади ва тупроқ бир қадар нам сиғдирувчан бўлади, шу хусусияти унинг агрономик хоссаларини таърифлаб беради. Она жинсининг устки қатламида дастлаб органик модда тўпланиши, афтидан, автотроф микроорганизмларнинг ривожланиши ҳисобига борган, сўнгра бу процессга яшил ўсимликлар ҳам қўшилган, улар нобуд бўлгандан кейин, танаси гетеротроф микроорганизмлар таъсирига учраган ва қисман минералларга айланиб, органик модда парчаланишининг охириги маҳсулотлари (карбо-

нат ангидрид билан сув) ни ҳосил қилган, қисман эса қайтадан ишланиб, микроб ҳужайраларининг янги мураккаб моддаларига айланган. Органик модданинг чала оксидланишидан ҳосил бўлган баъзи маҳсулотлар, шунингдек микроорганизмлар ажратиб чиқарадиган ва лизисга учраганда пайдо бўладиган моддалар тупроқ минерал комплекси билан доим узаро таъсир қилади ва пировард натижада чиринди вужудга келтиради, бунда чиринди ҳозир ер юзида учрайдиган ҳар хил тупроқларнинг юзига келиши учун шарт-шароит туғдиради. Уша тупроқ хиллари фақат минерал қисмининг таркиби билангина эмас, балки микроорганизмлар углерод ва азот манбаи ўрнида фойдаланадиган органик моддасининг сифати ва миқдори билан ҳам бир-биридан фарқ қилади.

Микроорганизмлар учун янада қулай бўлган углерод ва азот манбалари — тупроққа ҳар йили кўплаб тушиб турадиган янги ўсимлик қолдиқларидир. Бу қолдиқлар таркибида тегишли микроорганизмлар осон ўзлаштира оладиган гемицеллюлозалар, целлюлозалар, оқсил моддалар ва бошқа органик бирикмалар бўлади. Шунинг учун янги ўсимлик қолдиқларига бойитилган тупроқларда микроорганизмларнинг кўплаб ривожланиши кузатилади.

Юқорида баён этилганлардан тупроқ қаттиқ ва суюқ фазасининг химиявий таркиби унда микроорганизмларнинг ривожланиши учун жуда қулай, деган маъно келиб чиқади. Бир қанча микроорганизмларнинг кўп гуруҳлари (бактериялар, актиномицетлар, содда ҳайвонлар) тупроқ эритмасининг реакцияси қулай (нейтралга яқин) бўлган шароитдагина ривожлана олади.

Микроорганизмларнинг ривожланиши учун тупроқ эритмаси реакциясидан ташқари, шу эритманинг осмотик активлиги ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бу активлик микроорганизмлар ҳужайра ширасининг осмотик босимидан юқори бўлса, ҳужайрада плазмолизга учраб, нобуд бўлади. Кўпчилик микроорганизмлар ҳужайраларидаги осмотик босим 3—6 *атм* дан ошмайди (Е. Н. Мишустин) ва баъзиларидагина 16 *атм* га етади (қурғоқчилик бўладиган областлар тупроғида яшайдиган бактерияларда). А. Трофимов кўрсатиб бергандек, подзолли тупроқ эритмасининг осмотик босими 0,4—1,4 *атм* га тўғри келади ва шунга кўра, бундай тупроқ микроорганизмларнинг ривожланиши учун жуда қулай, деб ҳисоблаш мумкин. Қора тупроқли ерларда эса бу босим 2,5 *атм* га тўғри келгани билан, барибир, нормадан четга чиқмайди. Шўрхок ерлардагина осмотик босим юқори (12,4 *атм*) ва одатдаги бактериялар учун ноқулай бўлади, бироқ бундай тупроқли ерларда одатда ҳужайраларининг осмотик босими жуда юқори бўладиган микроорганизмлар ривожланади.

Шундай қилиб, тупроқ эритмасининг осмотик активлиги тупроқ микроорганизмларининг ривожланиши учун анча қулайдир. Тупроққа қаттиқ ва суюқ фазалар билан бир қаторда газсимон

фаза ҳам борлиги ҳисобга олинадиган бўлса, тупроқ муҳитининг микроорганизмлар учун аҳамияти янада ортади.

Тупроқнинг газсимон фазаси ёки тупроқ ҳавосининг таркибида карбонат ангидрид, азот ва кислород бўлади. Шулардан кислород ниҳоятда муҳим, чунки кислород бўлмаса, аэроб микроорганизмлар ривожлана олмайди. Тупроқнинг табиати, иқлим шароити ва йил фаслига қараб, тупроқ ҳавосининг таркиби анча ўзгариб туради. Бироқ тупроқ ҳавоси таркибида кислород доим кўп миқдорда топилади. Бу газнинг ўртача миқдори тупроқ ҳавоси ҳажмининг 7 — 8% га яқин бўлади ва тупроқ билан атмосфера ўртасида газлар зўр бериб алмашилиб турмаса, у гоҳо баъзи аэроб микроорганизмларнинг ривожланишини сусайтириб қўйувчи фактор бўлиб қолиши мумкин, чунки тупроқда кислородни биргина микроорганизмлар эмас, балки ўсимлик илдизлари ҳам истеъмол қилади.

Тупроқ ҳавосида учрайдиган хилма-хил газлар кислород, азот ва карбонат ангидридангина иборат эмас. Унда кўпинча бир оз миқдорда водород, метан ҳамда азот оксидлари ва бошқа бирикмалар ҳам бўлади, бироқ булар одатда микроорганизмлар ҳаёт фаолияти маҳсулоти бўлиб, кам миқдорда учрайди ва чекловчи фактор ўрнини боса олмайди.

Шундай қилиб, тупроқда микроорганизмлар ўзининг барча ҳаётий функцияларини амалга ошириш учун анча қулай шарт-шароит юзага келади. Тупроқ хусусиятларига кўра, температура ҳам унда қулай бўлади. Одатда ернинг микроблар энг кўп тупланадиган 10—20 см чуқурлигида тупроқ —6, —10° гача совийди. Ҳақиқатда ҳам, ҳар хил тупроқларда ва ҳатто биргина тупроқнинг ўзида намнинг нечоғли кўп-озлигига қараб, температура режимининг анчагина ўзгариб туриши кузатилади. Лекин ҳамма жойда микроорганизмларнинг ривожланиши учун шарт-шароит, афтидан, етарлича қулай бўлади ва қаҳратон қиш ойларида ҳам улар нобуд бўлмайди. Ёз ойларида, ҳайдаладиган қатламда температура 15 — 20° гача кўтарилганда эса уларнинг ривожланиши учун шароит қулай (оптимал) бўлади, деб ҳисоблаш мумкин.

Тупроқда микроорганизмларнинг ривожланиши учун ҳамма шарт-шароит мавжуд, шунинг учун унинг ҳар гектарида ўзига хос хусусиятларига кўра, миллиардлаб микроорганизм бўлади.

2. ТУПРОҚДА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ТАРҚАЛИШИ

Микроорганизмлар умуман табиатда ва қисман тупроқда кенг тарқалган. Уларни ер юзининг ҳар бир бурчагидан топиш мумкин. Чиритувчи бактериялар, мой кислота ҳосил қилувчи бактериялар ва нитрификацияловчи бактериялар, шунингдек актиномицетлар билан могор замбуруғларининг ҳар хил турлари тупроқда айниқса кенг тарқалган. С. Н. Виноградский ер юзи-

нинг жуда хилма-хил бурчакларидан олинган тупроқ намушаларини текширди ва ҳамма ерда бир-бирга яқин турадиган нитроз ва нитрат бактериялар хилларини топди. Бредеман ҳам мой кислота ҳосил қиладиган бактерияларни текширганда худди шундай натижани қўлга киритди.

Микроскоп остида санаш усули билан олинган маълумотларда кура, СССР тупроқларидаги микроорганизмлар сони
(Е. Н. Мишустиндан олинган)

Тупроқлар	Тупроқларнинг ҳолати	Микроорганизмларнинг умумий сони (млн. тисбида)	
		1 г тупроқда	1 мг тупроқ азотига тўғри келадиган сони
Подзол тупроқлар	Қуриқ ерлар	300—600	70 га яқин
Чимли-подзол тупроқлар	Қуриқ ерлар	600—1000	200 га яқин
	Ўзлаштирилган ерлар	1000—2000	250 га яқин
Қора тупроқлар	Қуриқ ерлар	2000—2500	600 га яқин
	Ўзлаштирилган ерлар	2500—3000	750 га яқин
Буз тупроқлар	Қуриқ ерлар	1200—1600	2000 га яқин
	Ўзлаштирилган ерлар	1800—3000	2400 га яқин

Ҳар хил тип тупроқлардаги микроорганизмларнинг умумий сони жуда ўзгариб туради, буни қуйидаги жадвалдан кўриш мумкин.

Жадвалда қуриқ ерларнинг А₁ қатламидаги ва ўзлаштирилган ерларнинг ҳайдаладиган қатламидаги, яъни ривожланиш учун энг қулай жойлардаги микроорганизмлар миқдорини кўрсатадиган маълумотлар келтирилган. Бу маълумотлар бир гектар ернинг ҳайдаладиган қатламига тўғри келадиган бактерия массасининг тирик вазнига айлантириб ҳисобланадиган бўлса, тахминан қуйидаги сонлар келиб чиқади: ўзлаштирилган чимли-подзол тупроқли ерларда 3,5 т, қора тупроқли ерларда 5,2 т ва буз тупроқли ерларда 5 т.

Шунча кўп микроорганизмлар тупроқнинг устки қатламларидагина учрайди. Бирмунча чуқур қатламларда улар анча кам бўлади, қуйидаги жадвал маълумотлари шунини тасдиқлайди.

Тупроқнинг анчагина чуқур қатламлари, хусусан қуйи қатламлари кучли подзоллашган чимли-подзол тупроқли ерлар тобора камроқ биоген бўлиб боради.

Турли тупроқларда бактерияларнинг группа таркиби ҳам бир хил эмас. С. Н. Виноградский табиий тупроқларда асосан кокксимон микроблардан иборат алоҳида аутотхтон микрофлора бор, деб тахмин қилган бўлса-да, лекин тупроқ бактериялари ассоциацияларида доим таёқчасимон микроблар ҳам бўлиши

Бактерияларнинг тупроқ қатламларида тарқалиши
(млн/га ҳисобида, С. Разумов ва Н. Ремезов дан олинган)

Генетик қатламлар	Чуқурлиги (см ҳисобида)	Ўртача подзолашган тупроқ (қуруқ ер тупроғи)	Чуқурлиги (см ҳисобида)	Ўртача подзолашган тупроқ (шудгор тупроғи)	Чуқурлиги (см ҳисобида)	Ўртача подзолашган тупроқ (ўрмон тупроғи)
A ₁	1—4,5	955,3	2—5	1086,0	0—2,5	2693,0
	4,5—7,5	852,9	10—15	932,4	2,5—5	2246,6
	7,5—11	565,9	—	—	5,8	1781,5
A ₁ —A ₂	11—15	402,6	—	—	9—12	782,6
A ₂	15—19	87,1	16—18	618,2	12—15	517,0
	19—23	71,0	20—22	382,5	16—20	355,9
A ₂ —B ₁	23—28	50,8	—	—	21—25	265,6

ҳозир аниқланган, деб ҳисоблаш керак. Уларнинг кўпчилиги спора ҳосил қилмайдиган ва тахминан 10—20% спора ҳосил қиладиган бактериялардир.

Бактериялардан ташқари, тупроқда актиномицетлар ҳам кенг тарқалган. Улар баъзан тупроқдаги умумий микроорганизмлар сонининг 30% ва ундан кўпроғини ташкил этади. Ҳақиқатда, бу рақамларга нисбатан бир қадар эҳтиёт бўлиш керак, чунки актиномицетлар жуда кўп спора ҳосил қилиши мумкин, пластинкалар усули билан ҳисоблаш вақтида бу споралар индивидуал организмлар ҳисобланади ва умумий ҳисобга кирилади. Шунинг учун тупроқда аниқ ривожланиб турган актиномицетлар сони ошиб кетиши мумкин. Тупроқдаги шарт-шароит нечоғли ноқулай бўлса, споралар шу қадар кўп бўлади ва уларнинг сони шу қадар ошиб кетади. Бироқ бу микроорганизмлар ҳам тупроқда кенг тарқалганлигига шубҳаланмаслик керак. Уларнинг ривожланиши ҳам бир қанча шароитга боғлиқ бўлади ва шунинг учун жуда ўзгариб туради. Тупроқ намлиги билан температураси булар учун айниқса муҳим аҳамиятга эга. Бу микроорганизмлар тупроқ бактерияларига нисбатан камроқ намсевар бўлганлигидан, тупроқда тўла нам сифимининг 20% га яқин нам бўлганда ҳам яхши ривожлана беради. Бундай намликда тупроқ бактериялари ривожланишдан тўхтайдди. Шунга кўра, тупроқ намлиги жуда камайиб кетадиган ёзги жазирама кунларда актиномицетлар бактерияларга қараганда анча кучли ривожланади. Тупроқда етарли миқдорда нам бўладиган баҳор пайтларида эса тупроқ бактериялари тез ривожланади. Кузнинг дастлабки ойларида, яъни тупроқ актиномицетлар углевод манбаи ўрнида фойдаланадиган талай миқдордаги лигнинлашган целлюлозали ўсимлик қолдиқлари (ўсимлик илдизлари, тўкилган барглари ва ҳоказолар) билан қайтадан бойиган вақтда улар яна зўр бериб ривожлана бошлайди ва кўпинча тупроқ микрофлорасининг деярли ярмисини ташкил этади.

Замбуруғлар ҳам хилма-хил тупроқларда жуда кенг тарқал-

ган. Уларнинг сони умумий микроблар сонининг 1—3% гача етиши мумкин. Лекин уларни ҳисоблаш усуллари етарли даражада аниқ бўлмаганлигидан турли тадқиқотчилар қўлга кiritган рақам материалларида анчагина фарқ бўлади.

Тупроқ типи, қатламларнинг қанчалик чуқурдалиги ва улар нечоғли ўзлаштирилганлигига кура, сон кўрсаткичлари жуда ўзгаради, лекин ҳар ҳолда юқори бўлиб қолаверади. Т. Халабуднинг Киев атрофидаги тупроқлардаги замбуруғлар сонини ҳисоблашга сид маълумотлари шу қоидани тасдиқлаши мумкин. У 4—5 см ли қатламда 1 г тупроқда 200 мингдан 700 минггача, 20—25 см ли қатламда эса 50 мингдан 100 минггача замбуруғ топди. Шу тупроқларда *Penicillium*, *Mucor*, *Trichoderma* ва *Cladosporium* нинг ҳар хил турлари кенг тарқалганлиги маълум бўлди.

1 г тупроқда неча миллиардлаб бактерия ва актиномицетлар ҳамда ярим миллиондан кўпроқ замбуруғларнинг бўлиши, тупроқнинг ниҳоятда биогенлигини кўрсатади. Унда учрайдиган микроорганизмларнинг тирик вази, юқорида кўрсатилгандек, 1 гектар ернинг ҳайдаладиган қатламига ҳисоб қилинганда, 3—5 т га етади.

Тупроқдаги микроорганизмларнинг роли уларнинг оғирлигидан кўра, тупроқ эритмасига актив таъсир этишига кўпроқ боғлиқ эканлиги ҳисобга олинандиган бўлса (микроорганизмларнинг тупроқ эритмасига таъсири ҳар гектар ерда одатда неча юзлаб минг квадрат метрга боради), микроорганизмларнинг тупроққа кўрсатадиган таъсири ҳаддан ташқари катта бўлади.

3. МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШ ТЕЗЛИГИГА ТУПРОҚ ТИПНИНГ ТАЪСИРИ

Тупроқ микроорганизмларининг активлиги уларнинг ҳаёт фаолиятига бевосита таъсир кўрсатадиган бир қанча шарт-шароитга тўғридан-тўғри боғлиқ. Бу шарт-шароитдан тупроқнинг органик моддалар билан нечоғли таъминланганлиги ва тупроқ эритмасининг реакцияси энг муҳим аҳамиятга эга. Тупроқдаги чиринди миқдори билан унда учрайдиган микроорганизмлар сони ўртасида бевосита боғланиш борлигини аниқлаш мумкин. Тупроқда микроорганизмлар кўп тарқаладиган чуқурлик ундаги чиринди қатламининг чуқурлигига боғлиқ. Чиринди қатлами бирмунча қалин бўладиган қора тупроқли ерларда, чиринди унча чуқурда бўлмайдиган подзол тупроқли ерлардагига қараганда, микроорганизмлар анча чуқурда тарқалган бўлади.

Ҳар хил тупроқларда учрайдиган микроорганизмларнинг сонини 312-бетдаги жадвал маълумотларидан билиш мумкин.

Жанубий бўз тупроқли ерларда микроорганизмлар энг кўп бўлса, шимолий торфли тупроқ ва подзоллашган тупроқли

Микроскоп остида санаш усули билан ҳисобланганда, тупроқнинг ҳар хил типлари таркибидаги микроорганизмлар сони
(млн. дона ҳисобида, Лазаревдан олинган)

Тупроқ тип	1 г тупроқдаги микроорганизмлар сони	1 мг тупроқ азотига тўғри келадиган микроорганизмлар сони
Торфли ботқоқлик	707	51
Ишланган торфли ботқоқлик	1003	65
Ишланган подзол тупроқ	441	153
Қора тупроқ, қуриқ ер	2409	630
Оддий қора тупроқ, қуриқ ер	1930	447
Жанубий қора тупроқ (буғдойзор)	3500	1020
Қора тупроқ (шудгор)	2694	730
Буз тупроқ (суғориладиган майдон)	1250	2347
Ишланмаган ва суғорилмайдиган буз тупроқ	1622	1978
Суғориладиган, пахта экиладиган буз тупроқ	1830	2232

ерларда энг кам бўлади. Шимолий подзоллашган тупроқли ерлардан чимли-подзоллашган тупроқли ерларга, қора тупроқ ва буз тупроқли ерларга ўтилар экан, микроорганизмлар сони рўй-рост ортиб боради ва улар тупроққа ажратадиган азот фонди, афтидан, тобора купаяди ҳамда суғориладиган буз тупроқли ерларда ўз ниҳоясига етади. Турли тупроқларда физиологик группалар таркибига кўра ҳам худди шундай тафовут кузатилади. Тупроқ шароити ривожланаётган микрофлорага маълум даражада таъсир кўрсатади. Бир типдаги тупроқдан бошқа типдаги тупроққа ўтилганда, тупроқ микрофлораси организмларининг сони жиҳатдан ҳам, ўзининг группа таркиби жиҳатдан ҳам жу-да ўзгаради.

4. МИКРООРГАНИЗМЛАР ВА ТУПРОҚНИНГ МЕХАНИК ТАРКИБИ

Тупроқнинг механик таркиби ҳам унда ҳар хил микроорганизмларнинг тарқалишига ва уларнинг физиологик активлигига катта таъсир кўрсатади. Н. Н. Худяков ва ҳамкорларининг ишлари билан ҳам шу нарса аниқланган эдики, бактерияларнинг бир қисми тупроқда «адсорбиланган» ҳолатда бўлади ва уларнинг адсорбиланиши даражаси тупроқнинг механик таркибига боғлиқ бўлади. Буни Е. Дианова ва А. Ворошилованинг текширишларидан ҳам билиш мумкин. Улар тупроқни текширар экан, тупроққа бактериялар кўплаб солинганда ҳам, баъзан микроскопнинг кўриш майдонида уларни топиб бўлмаслигини аниқладилар. Бунда адсорбцияни миқдор жиҳатдан аниқлаш учун пробиркадаги 5 г тупроққа текшириляётган бактериянинг бульонли культурасидан 1 мл ва 9 мл стерилланган сув қўшилади. Стерилланган сув солинган, лекин тупроқ солинмаган иккинчи порбирка билан ҳам худди шундай иш қилинди. Улар яхшилаб

аралаштирилиб, 10 минут тиндириб қўйилгандан кейин, иккала пробиркадан олиб Петри косачасидаги гушт-пептонли агарга экилади. Бир қанча вақтдан кейин колониялар санаб чиқилди ёки Виноградский усули билан миқдор анализи қилиш учун пробиркалардаги аралашмадан тўғридан-тўғри препаратлар тайёрланди. Олинган натижалар бактерияларнинг хилма-хил тўрларидан ҳар хил энергия билан ютилишини кўрсатиб берди. *Vas. mycoides* айниқса катта ютилиш процентига эга бўлиб чиқди. Бактериялар ҳаракатчанлигининг улар ютилиш даражасига таъсири кейинги текширишлардан маълум бўлди: тажрибаларда фойдаланилган бактериялар нечоғли ҳаракатчан бўлса, улар шунча кам ютилган.

Тупроқ заррачаларининг йирик-майдалиги тупроқда микроорганизмларнинг тарқалишига катта таъсир кўрсатишини янги текширишлар ҳам кўрсатади. Бу тамомила равшандир, чунки заррача атрофидаги микросферанинг физик-химиявий хусусиятлари тупроқ заррачаларининг йирик-майдалигига боғлиқ, улар эса, ўз навбатида, микроорганизмларнинг ривожланишига катта таъсир кўрсатади. Агар майда кўзли элакдан ўтказилган тупроқ агарли муҳитга экилса (Д. Новогрудский) ва термостатда бир оз сақлангандан кейин косачалар микроскоп остида қаралса, диаметри 10 м дан ҳам кичик бўлган энг майда заррачаларга микроорганизмлар деярли мутлақо ўрнашмаганлигини аниқлаш мумкин. Бундай заррачалар бир неча кунгача агарли муҳит юзасида стерил бўлиб қолаверади. Анча йирик (100—200 м) заррачалар эса биринчи 24 соат ичидаёқ микроорганизмларнинг яхши ривожланишига имкон беради.

Майда тупроқ агарли муҳитга солингандагина эмас, балки тегишли тупроқ фракцияларига ўстириш шишалари қушилганда ҳам (Холодный усулига кўра) шу қонуният рўй-рост аниқланади. Майда заррачали тупроқ фракциясига қушилган шишаларда битта-яримта бактерия ҳужайраларини кўриш мумкин, холос, лекин улар ҳамма кўриш майдонларида топилавермайди. Йирик заррачали тупроқда сақланаётган ўсиш шишаларида эса жуда кўп бактериялар билан замбуруғлар тўпланганлиги кузатилади. Йирик-майдалиги ҳар хил бўлган тупроқ заррачаларида замбуруғлар билан актиномицетлар тарқалганда ҳам шунга ўхшаш натижа келиб чиқади. Тупроқнинг механик таркиби билан унда микроорганизмлар ривожланиши ўртасида боғланиш бодлиги туфайли, кузатилаётган ҳодисаларнинг сабаби нима? Нима сабабдан бирмунча йирикроқ заррачаларда микроорганизмлар кўп учрайди? деган табиий савол туғилади.

Майда тупроқнинг ҳар хил фракциялари химиявий таркиби ва физик-химиявий хоссалари билан бир-биридан фарқ қилади. Тупроқ заррачалари нечоғли майдаланиб кетса, тупроқ массасини кесиб ўтадиган ҳаво бушлиқлари шунча камаяди ва тупроқ ҳавоси билан заррачалар сирти ўртасидаги нисбат шунча

ноқулай бўлиб чиқади. Бундан ташқари, йирик-майдалиги ҳар хил булган заррачалар юзасини қоплаб турадиган пардаларнинг хоссалари ҳам турлича бўлади.

Химиявий ва физик-химиявий табиатга эга бўлган шу хусусиятлар, афтидан, тупроқ заррачаларида микроорганизмлар миқдорининг ҳар хил бўлишини белгилайди ва мазкур тупроқнинг экологик хусусиятларини ифодалайди. Уша хусусиятларни ҳисобга олганда, микроорганизмлар айрим турларининг бирор хил тупроқда нима сабабдан кенг тарқалишини ҳам билиш мумкин. Микроорганизмларнинг муҳит экологик шароитига камроқ талабчан баъзи хиллари ҳар хил типдаги тупроқда анча кўп учраса, яшаш шароитига жуда талабчан бўлган бошқа хиллари маълум экологик шароитдагина тарқалади. Масалан, азотобактер қора тупроқли қуриқ ерларнинг бир қанчасида ривожлана олса ҳам, уларнинг баъзиларидагина учрайди, холос.

5. МИКРООРГАНИЗМЛАР ВА ТУПРОҚНИНГ ЮТУВЧИ КОМПЛЕКСИ

Тупроқнинг ютувчи комплекси ва алмашинадиган катионларнинг таркиби ҳам тупроқнинг ҳаво, сув ва озиқ режимиغا катта таъсир кўрсатади. Шунинг учун, тамомила табиийки, ютувчи комплекснинг миқдори тупроқ микробиологик активлигини ҳам кўп даражада белгилайдиган бўлади. Микроорганизмлар тупроқ заррачаларининг юзасида ривожлангани билан, улар танасини тузиш учун керакли озиқ моддаларни оладиган тупроқ эритмасининг таркиби уша организмларга катта таъсир кўрсатади. Алмашинадиган катионлар айниқса муҳим аҳамиятга эга, чунки тупроқ структураси уларнинг характерига кўп даражада боғлиқ. Тупроқда кальций билан магний кўп бўлса, унда коллоид комплекслар билан мустаҳкамланган структура агрегатлари осонлик билан юзага келади. Борди-ю, тупроқда калий, натрий ва аммиак кўп бўлса, унинг микроструктураси жуда майдалашиб кетади. Ундаги органик модда микроорганизмлар таъсирида парчланишга анча қулай бўлиб қолади ва улар томонидан минералларга осон айлантирилади.

Ерга тупроқнинг ютувчи комплексига бевосита таъсир кўрсатадиган ҳар хил ўғитлар солинганда, улар тупроқнинг микробиологик активлигига қандай таъсир кўрсатишини ҳисобга олиш керак. Масалан, микроорганизмларга унча қулай келмайдиган кальций гуматлар ҳосил бўлиши туфайли, алмашинадиган кальций чиринди моддаларнинг парчланишини секинлаштиради. Бироқ бу кальций ўсимлик қолдиқларидаги органик модданинг парчланишига бошқача таъсир кўрсатади. Тупроқ органик моддасига қарши улароқ, ўсимлик қолдиқлари кальций иштирокида шунинг учун тез парчланидики, эритмадаги рН микроорганизмларнинг ривожланиши учун қулай даражада сақланиб туради.

Бундан, тупроқ структураси ва ютилган асослар таркиби муҳим аҳамиятга эга, чунки улар микроорганизмлар жойлашган зоналарда рН нинг силжиш даражасинигина эмас, балки тупроқ эритмасида улар учун зарарли булган алюминий, марганец ва темир ионларининг пайдо бўлишини ҳам белгилаб беради, деган хулоса келиб чиқади. Мана шуларнинг ҳаммаси микроорганизмлар тупроқнинг ютувчи комплексига боғлиқ эканлигини ва қишлоқ хўжалигидаги мавжуд шароитда, хусусан ерга ҳар хил минерал ва органик ўғитлар солишда ютувчи комплекснинг таркибини ҳамда ютиш сифимини ҳисобга олиш кераклигини кўрсатади.

6. ТУПРОҚ БАКТЕРИЯЛАРИНИНГ ТАРҚАЛИШИГА ТАЪСИР ҚИЛАДИГАН ЭКОЛОГИК-ГЕОГРАФИК ФАКТОРЛАР

Микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти теварак-атроф муҳити билан чамбарчас боғланган, шунга кўра, бирор хил тупроқдаги экологик вазият тупроқ микроорганизмлари бирор формасининг ривожланишига жуда катта таъсир кўрсатади. Айрим тупроқларда учрайдиган микроорганизмларнинг сонидагина эмас, балки ҳатто бир тур доирасида ҳам сифат таркиби жиҳатдан фарқлар бўлишини Е. Н. Мишустиннинг батафсил текширишлари кўрсатиб берди. Микроорганизмларнинг тупроқ-иқлим шароитига мослашуви бир қанча морфологик, культурал ва физиологик хоссалари билан бир-бирдан фарқ қиладиган географик группачаларнинг ҳосил бўлишига олиб келди. Е. Н. Мишустин тупроқда кенг тарқалган микроорганизм *Bac. mycoides* нинг экологик группачаларини текширар экан, шу микроорганизмнинг тегишли формалари билан тупроқ типи ўртасида қонуний боғланиш бўлишини аниқлади. Кенг тарқалган тупроқ бактериялари группачаларининг муайян тупроқ типларига мослашувидан ташқари, тупроқ микроорганизмларининг бутун-бутун гуруҳлари ҳам ўша тупроқ типларига мослашганлиги кўзатилади. Масалан, спора ҳосил қилувчи бактериялар гуруҳида шу жиҳатдан катта фарқлар бор. Бу 316-бетдаги жадвалдан кўриниб турибди.

Тупроқнинг 1 г органик моддасига тўғри келадиган бациллалар сони ҳар хил тупроқ типларида жуда ўзгариши ва шимол тупроқларидан жануб тупроқларига ўтилган сайин тобора кўпайиб бориши юқоридаги маълумотлардан кўриниб турибди.

Экологик шароит спора ҳосил қилувчи бактерияларнинг таркибигагина таъсир кўрсатиб қолмай, балки спора ҳосил қилмайдиган бактериялар билан замбуруғларнинг доминант (устун) формаларига ҳам таъсир қиладди. Чунончи, целлюлозани парчалайдиган микроорганизмларда микроблар қуйидагича алмашилади. Е. Н. Мишустин маълумотларига кўра, тундра тупроқларида целлюлозани парчалайдиган замбуруғларнинг секин ўсадиган формалари устун туради. Буларга муҳит шароитига кам

Турли тупроқлардаги бактерияларнинг умумий сони ва спора ҳосил қилувчи ҳужайралар миқдори

(Е. Н. Мишустиндан олинган)

Тупроқ	1 г тупроқла (минг дона ҳисобида)		1 г органик моддада (минг дона ҳисобида)	
	бактерияларнинг умумий сони	спора ҳосил қилувчи ҳужайраларнинг умумий сони	бактерияларнинг умумий сони	спора ҳосил қилувчи ҳужайраларнинг умумий сони
<i>Тундралар</i>				
Қирғоқ буйи террасаси, усимликли қутб саҳроси	2400	0,200	30000	2,5
Қирғоқ буйи террасаси, йусунли ботқоқ	5000	0,170	33000	1
Полигонал қутб саҳроси	2900	5,400	24000	45
Тақир аралаш полигонал чала саҳро	450	1,000	22500	50
Барг-пояли мох ботқоғи	1000	8,900	5300	47
Ўтлар билан қопланган аллювиал тупроқ	700	6,700	9800	94
Даштга айланган ён бағир	1200	33,000	10800	300
<i>Ўрмон-тундра</i>				
Аралаш ўрмон	114	18	3400	550
Янги кесилган ўрмон	66	20	200	600
2 йилдан бери экин экилаётган далалар	300	110	17500	2700
7 йилдан бери экин экилаётган далалар	560	170	13000	4000
<i>Ўрмон зонаси</i>				
Соликамск тажриба даласи, утлоқ	500	80	16000	2,560
Ўша жой, ўғитланмаган дала, сули экилган	720	125	22000	3,750
Ўша жой, гўнг солинган дала, сули экилган	1400	310	38000	8,400
Москва атрофида, картошкadan кейин ўғитланмаган дала	440	230	15000	7,500
Москва атрофида, картошкadan кейин гўнг солинган дала	870	380	26000	11,500
<i>Дашт зонаси</i>				
Тошлоқ дашт, бўз ер	1200	530	13000	5,830
белазор	1500	600	17000	6,600
Аскания-Нова, қуриқ ер	2200	800	26000	9,600
шудгор	2600	1100	31000	13,000

Тупроқ	1 г тупроқда (минг дона ҳисобида)		1 г органик моддада (минг дона ҳисобида)	
	бактерияларнинг умумий сони	спора ҳосил қилувчи ҳужайраларнинг умумий сони	бактерияларнинг умумий сони	спора ҳосил қилувчи ҳужайраларнинг умумий сони
<i>Қуруқ дашт ва саҳролар</i>				
Боку атрофида, узлаштирилмаган қўнғир тупроқли, ер	700	260	34000	12,500
Боку атрофида, қўнғир тупроқли ер, пахта экилган	6300	1400	280000	63,000
Мирзачул, лалмикор ер	2200	650	112000	33,000
пахта экилган ер	8900	780	450000	40,000

талабчан бўлган замбуруғ *Dematium* ни, шунингдек такомиллашмаган ва пикнидияли замбуруғларнинг баъзи формаларини киритиш мумкин. Подзол тупроқли зоналарнинг, асосан, ўтлоқ ва ўзлаштирилган ерларнинг тупроғида *Mucosoccus*, *Polyangium* авлодига кирадиган миксобактериялар устун ҳолда ривожланади, лекин уларда режим анча қулай бўлганда *Cytophaga* ҳам учрайди.

Чўл зонасидаги тупроқларда *Cytophaga* ва *Cellvibrio* типидagi миксобактериялар зўр бериб ривожланади.

7. ТУПРОҚДАГИ МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ЎЗАРО МУНОСАБАТИ

Микроорганизмлар табиий шароитда мураккаб биоценоз, яъни бир-бири билан ҳам, юқори ўсимликлар билан ҳам муайян муносабатда бўладиган бирлик ҳосил қилади. Бу ўзаро муносабатлар жуда хилма-хил бўлиши мумкин. Лекин асосан қуйидаги тўртга типдан: 1) симбиоз; 2) метабиоз; 3) антагонизм ва 4) паразитизмдан иборат бўлади. Бу типларнинг ҳар бири ўз хусусиятларига эга бўлиб ё тўла, ёки қисман амалга ошади.

Симбиотик ўзаро муносабатлар тупроқ микроорганизмлари билан ўсимликлар орасида анча кўп учрайди. Тугунак бактериялари билан дуккакли ўсимликларнинг бирга яшаши ана шунга мисол бўла олади. Тугунак бактериялари дуккакли ўсимликдан углеродли озиқ ва минерал тузларни олади, бунинг ўрнига эса атмосфера азотидан фойдаланиб, ўзи синтез қилган азотли моддаларнинг бир қисмини ўсимликка беради.

Микориза замбуруғлари билан илдизида шу замбуруғлар яшайдиган ўсимликлар ўртасида ҳам шунга ўхшаш ўзаро муносабат юзага келади. Эктотроф микоризада замбуруғ ўзининг аммонификациялаш активлиги туфайли азотли моддалар

олишда ўсимликка ёрдам беради, унинг бу активлиги тупроқдаги азотли органик бирикмаларнинг илдиз юзаси ёнида парчаланishiга боғлиқ. Микотроф ўсимликлар илдиз ҳижайралари ширасининг химиявий таркибига оид маълумотлар бунга далил бўлиши мумкин. Уша ширада нитратларни ҳеч қачон топиб бўлмайди, лекин аммиакни топиш мумкин. Афтидан, илдизларида микориза бўлса, ўсимлик, замбуруғнинг аммонификациялаш активлиги туфайли ҳосил бўладиган аммиакни бевосита истеъмол қилади.

Микориза замбуруғлари тупроқдан фосфорли бирикмаларни олишда ҳам ўсимликка ёрдам беради. Микориза бўлмаганда, қарағай кўчатлари фосфорли озиққа ёлчимай қолишига, микориза замбуруғлари бўлганда эса бундай ҳодиса бўлмаслигига қараб ҳам шу тўғрида фикр юритиш мумкин.

Ўсимликларнинг қўшимча ўстириш факторлари билан таъминланишида ҳам микориза замбуруғлари жуда муҳим аҳамиятга эга. Масалан, орхидея илдизларида замбуруғ симбионтлари бўлмаса, жуда секин ривожланади; муҳитга ҳатто олдиндан нобуд қилинган замбуруғ мицелийси солинганда эса улар илдизларида замбуруғлар яшамаса ҳам одатдагича ривожлана бошлайди. Кейинги текширишлардан маълум бўлгандек, микориза замбуруғлари биос II типдаги ўстирувчи моддалар ажратиб чиқаради.

Ўсимлик билан микориза замбуруғи ўртасида ўстириш активаторларининг алмашилиши икки ёқлама характерга эга бўлади. Адабиётда ўсимликлар илдиз системаси ажратиб чиқарадиган ўстириш моддаларининг микориза замбуруғларига яхши таъсир қилиши тўғрисида ҳам маълумотлар бор. Масалан, Мелин ўрмон қийининг сувли экстрактларини текширар экан, уларнинг ҳаммасида тиаминга муҳтож замбуруғларнинг ривожланишини кучайтирувчи моддалар эриган ҳолда бўлишини топди.

Бироқ микориза замбуруғлари ўсимликларнинг ўсишига қулай таъсир кўрсатибгина қолмай, балки улар илдиз юзасида ривожланар экан, ўзи ҳам бир қадар фойдаланади: аввало у, барглардан илдизларга диффузияланиб ўтадиган углеводлар шаклидаги углеродли озиқ билан таъминланади. Замбуруғнинг зўр бериб ривожланишидан ташқари, сингадиган азот бир қадар камчил, аммо ёруғлик оптимал бўлган шароитда ўсадиган ўсимликларнинг жуда тез мўл-кўл микориза ҳосил қилишига қараб ҳам шу тўғрида фикр юритиш мумкин. Ўсимликлар зўр бериб азот билан таъминланганда ва фотосинтез сусайиб қолганда натижа аксинча бўлиб чиқади. Бундай шароитда микориза ҳосил бўлиши одатда жуда секинлашиб қолади.

Мана шуларнинг ҳаммаси микотроф ўсимлик ва у билан бирга яшовчи замбуруғ ўртасидаги ўзаро муносабатларнинг мураккаблигини кўрсатади. Ўсимликларнинг ўсиш шароитига қараб, микориза замбуруғлари фойдали симбионтлар бўлибгина қол-

май, потенциал паразитлар бўлиши ҳам мумкин. Уларнинг функцияси ўсимликларнинг ҳолатига боғлиқ бўлади ва хийда ўзгариб туриши мумкин.

Айрим замбуруғлар билан кўк-яшил сув ўтлари ўртасидаги ўзаро муносабатларни симбиознинг янада типик мисоли деб ҳисоблаш керак. Улар бир-бири билан шу қадар маҳкам боғланадики, пировард натижада янги ўсимлик организм ҳосил қилади, бундай организм л и ш а й н и к деб аталади. Гетеротроф замбуруғ атрофдаги муҳитдан минерал моддалар ва сув олади, сув ўти эса ҳаводаги карбонат ангидрид ҳамда замбуруғ нафас олиш процессида ажратиб чиқарадиган карбонат ангидриддан зўр бериб органик моддалар синтез қилади. Натижада иккала организм овқатни жуда тежаб сарфлайдиган ва ниҳоятда ноқулай шароитда ривожлана оладиган группа ҳосил қилади.

Микроорганизмлар билан ҳайвонлар ўртасида ҳам шунга ўхшаш ўзаро муносабатлар бўлади. Масалан, ёғоч, жун ва шунга ўхшашлар билан озиқлана оладиган ҳашаротлар илагининг алоҳида ҳужайраларида юқорида айтилган органик материалларни гидролиз қиладиган махсус бактериялар бўлади. Ҳашаротлар бу бактерияларни кўпинча наслдан-насла ўтказганидан, уларнинг ўша бактериялар билан табиатан симбиоз ҳолда бирга яшаши шак-шубҳа туғдирмайди.

Симбиоз ҳолдаги ўзаро муносабатлар микроорганизмлар ўртасида кўп учрайди. Бундай муносабатлар шу билан белгиланадики, баъзан бир микроб иккинчи микробнинг ҳаёти учун зарур бўлган бирор бирикмани (витами́нлар, аминокислоталар ва бошқаларни) ишлаб чиқаради. Бошқа ҳолларда микроорганизм иккинчи микроб ҳаёт фаолияти натижасида ҳосил бўладиган зарарли маҳсулотларни парчалаши ва шу туфайли унинг ривожланишини яхшилаши мумкин.

Бироқ тупроқ шароитида метабиоз энг кўп учрайди. Бу ҳолда бир тур микроорганизм иккинчи тур микроорганизмдан кейин ривожланади ва унинг ҳаёт фаолияти натижасида ҳосил бўлган маҳсулотлардан фойдаланади. Шунга кўра, галайгина процесслар, жумладан, органик модданинг минералларга айланиши ҳам анча тез боради.

Целлюлозани парчалайдиган бактериялар унинг парчаланish маҳсулотларини муҳитга чиқармаганда эди, азотобактер, масалан, целлюлозада бемалол ривожлана олмаган бўлар эди. Маълумки, азотобактерга азотсиз органик бирикмалар керак, лекин у целлюлозани ўзлаштириш хусусиятига эга эмас. Целлюлозани парчалайдиган бактериялар эса муҳитда тўпланадиган органик кислоталардан зарар кўради, бу кислоталар уларнинг ўша бирикмага таъсир қилиши натижасида ҳосил бўлади. Шунинг учун бу кислоталарнинг азотобактер томонидан сарфланишининг ўзи целлюлозани парчалайдиган бактерияларнинг янада ривожланиши учун анча қулай шароит туғдиради. Шу тариқа бирга

яшаш натижасида иккала микроорганизм ҳам қулай шароитда бўлади ва целлюлозани тез парчалайди. Нитрификацияловчи бактериялар группасида, яъни битта бактериянинг ҳаёт фаолияти натижасида ҳосил бўладиган маҳсулотлар (нитритлар) иккинчи бактериянинг озикланиши учун асосий материал бўлиб хизмат қиладиган бактериялар орасида, шунингдек тупроқ микрофлораси таркибига кирадиган талайгина бошқа микроорганизмлар группаларида ҳам худди шу хилдаги ўзаро муносабатлар учрайди.

Микроорганизмлар ўртасидаги антагонистик ўзаро муносабатлар ўша микроорганизмлар желатинали ёки агарли муҳитда бир-бирига яқин қилиб ўстирилганда кузатилади.

Bac. putidum нинг агарли пластинкадаги иккита штрихи орасида *Micrococcus pyogenes* ривожлана олмайди. Бундай антагонизм шунга боғлиқки, ўстириладиган бактерияларнинг бири атрофдаги муҳитга иккинчи бактериянинг ривожланишини тўхтатадиган бирор модда чиқаради. Шу хилдаги моддалар чиқиши аввал *Pseudomonas pyocyanea* (1899) культураларида, кейин эса бир қанча бошқа бактериялар (хусусан, *Bac. mesentericus*, *Bac. mycoides*, *Bac. subtilis* ва бошқалар) культураларида аниқланди. Бирор хил микроорганизмларнинг ривожланишини сусайтирадиган заҳарли моддаларни талайгина актиномицетлар билан замбуруғлар ҳам ажратиб чиқаради. Актиномицетлар ривожланган бир бўлак агар Петри косачасидаги *Bac. megatherium* юқтирилган агарга солинса, бунга ишонч ҳосил қилиш мумкин. Шу бўлакчалар атрофида стерил зона ҳосил бўлади.

Кўпгина микроорганизмлар бошқа микроорганизмларнинг ривожланишини тормозлайдиган заҳарли моддалар ишлаб чиқаради ва атрофдаги муҳитга ажратади; бундай моддалар антибиотиклар деб аталади. Ўша моддаларнинг умумий хусусияти танлаб таъсир қилишдир. Улар қайси микроорганизмлардан ажраладиган бўлса, одатда ўша микроорганизмлар учун кам заҳарли, лекин шу микроорганизмлар билан бир биоценозда яшаб турган бошқа микроорганизмлар учун жуда заҳарли бўлади. Масалан, *Penicillium notatum* ажратадиган антибиотик модда пенициллин қайси микроорганизм табиий шароитда у билан бирга яшаса, биринчи галда ўша микроорганизмни заифлаштиради. Ҳар хил кокклар ва баъзи бошқа бактериал организмлар ана шундай формаларга киради. Бу замбуруғ билан биоценоз ҳолда яшайдиган бактерия турлари эса (масалан, спора ҳосил қилувчи бактериялар) пенициллинга деярли сезгир бўлмайди. Бошқа антибиотикларда ҳам шунга ўхшаш хоссалар бор.

Микроорганизмлар орасида паразитизм анча кам учрайди ва, асосан, бактерияларнинг бактериофаглар, актиномицетларнинг актинофаглар ҳамда бир қанча замбуруғларнинг

миколитик бактериялар томонидан лизисга учраши (парчаланishi) ҳоллари билан чекланади.

Микроорганизмлар билан ўсимликлар орасида паразитизм анча кўп учрайди. Бу ҳолда фитопатоген бактериялар билан замбуруғлар ўсимлик илдиз системасини ёки пояси билан барглари шикастлантиради ва ҳар хил касалликларга сабаб бўлади. Бу касалликлар одатда ўсимликнинг нобуд бўлишига олиб келади. Паразитизмнинг бу ҳоллари фитопатология курсида ўрганилади.

8. ТУПРОҚ МИКРООРГАНИЗМЛАРИ ВА ОРГАНИК МОДДАНИНГ МИНЕРАЛЛАРГА АЙЛАНИШИ

Тупроқдаги ўсимлик ва ҳайвон қолдиқлари, шунингдек тупроқ органик моддасининг нечоғли тез парчаланishi бир қанча сабабларга боғлиқ. Микроорганизмларнинг активлигига тупроқ температураси, аэрация ва унинг актив реакцияси ёки оксидланиш-қайтарилиш потенциалигина эмас, балки микроорганизмлар учун озиқ бўладиган ҳар хил минерал элементларнинг ўзлаштириш учун нечоғли қулайлиги ҳам катта таъсир кўрсатади. Ана шу факторларнинг ҳаммаси мавжуд бўлгандагина, тупроқда парчаланish процесслари муайян тезликда боради. Бу тўғрида қуйидаги маълумотларга қараб фикр юритиш мумкин. Унумдорлиги турлича бўлган тупроқларда целлюлоза ҳар хил тезлик билан парчаланadi. Бу—ўша тупроқларда микроорганизмлар учун қулай бўлган азот бор-йўқлигига боғлиқ. Бирмунча унумдор тупроқларда целлюлозанинг тез парчаланishi сабаб шуки, бундай тупроқларда ажралиб чиқадиган азот тўпроқ учрайди. Ўсимлик массаси азотли моддаларга бой ёш ўсимликлардан иборат бўлса, у ҳам анча тез парчаланadi. Масалан, таркибида 1,7—2,5% азот бўлган ёш жавдар ўсимликлари етилган, 1—0,25% азот бўлганларига нисбатан анча тез парчаланadi. Кейинги ҳолда ҳосил бўладиган карбонат ангидрид (Ваксман маълумотларига кўра) ёш ўсимликлар вариантида ҳосил бўладиган карбонат ангидриднинг 60% идан ҳам ошмайди. Бундан ташқари, таркибида 1,7—2,5% азот бўлган ёш ўсимликлар парчаланганда аммиак тўпланади, азоти камроқ бўладиган қари ўсимликларнинг парчаланishiда бундай ҳодиса кузатилмайди. Буни ҳам қўяверинг, азот миқдори 1,7% дан кам бўлса, микроорганизмлар тупроқ эритмасидаги ўзлаштириладиган азотли моддаларни ҳам истеъмол қилади. Шунинг натижасида бу моддаларни ўсимликлар ўзлаштира олмай қолади. Бундай ҳодиса шунга боғлиқки, ўсимлик қолдиқларининг парчаланishi давомида микроорганизмларнинг ўзи ўсади ва танаси таркибига кирадиган ҳар хил органик моддалар синтез қилади. Оксидланган органик модда билан микроорганизмлар синтез қилган ҳужайра моддаси ўртасида қонуний нисбат бўлишини ҳам шу билан тушунтириш мумкин. Аэроб бактериялар билан моғор замбуруғларида бу

нисбат тахминан 80 : 20 га тенг бўлади (80% органик модда на-
фас олиш жараёнида оксидланса, 20% органик модда микроб
ҳужайраси органик моддасини тузиш учун сарфланади); ана-
эроб бактерияларда эса бу нисбат 95 : 5 га тўғри келади. Мана
шу мутаносиблик микроб массаси ҳар бир тонна органик мод-
дани парчалаганда кўпи билан қанча маҳсулот ҳосил бўлиши-
ни аниқлашга имкон беради. Аэроб микроорганизмларда бу
маҳсулот тахминан 200 кг тирик массага ёки 20—30 кг қуруқ
моддага барабар келади, унинг таркибида 2—5 кг азот ва
1—2,5 кг фосфат кислота бўлади.

Органик қолдиқлардаги азот миқдори 1,7—2% дан ошмай-
диган бўлса, микроблар ўз танасининг азотли моддаларини ту-
зиш учун ўша азотни батамом сарф қилади. Бу ҳолда атрофдаги
муҳитга аммиак ажралиб чиқмайди ва бутун парчаланиш про-
цесси бир шаклдаги азотли органик моддаларнинг иккинчи
шаклдаги моддаларга айланиши билан тамом бўлади. Парча-
ланаётган органик моддада азот миқдори юқорида айтилган миқ-
дордан кам бўлса, натижа янада ноқулай бўлиб чиқади. Бу
ҳолда аммиак ҳосил бўлиши у ёқда турсин, тупроқ эритмасидан
аммиак ютилиши кузатилади ва яшил ўсимликларнинг азот
билан озиқланиши учун қийинчилик туғилади. Шу хилдаги орга-
ник қолдиқлар батамом парчаланиб бўлгандан кейингина ўсим-
ликларнинг азот билан озиқланиш шароити яна яхшиланади,
чунки кейин нобуд бўлган ва азотга бой микроорганизмларнинг
ҳужайралари парчаланаяди. Бу хилдаги ўғитлар солинган бирин-
чи йилда ҳосил кескин камайиб кетишини, кейинги йилларда эса
аксинча, хийла кўпайишини шу билан тушунтириш мумкин. Туп-
роққа азоти камроқ бўлган сомон солинганда, биринчи йили ҳо-
сил контрол (ўғитланмаган) майдондагига кўра, доим кам бўла-
ди, чунки мазкур ҳолда тупроқ эритмасидаги ҳаракатчан азотни
микроорганизмлар бириктириб олади. Азот тўпловчи бактерия-
лар зўр бериб ривожлангандагина бу аҳвол бир қадар, шунда
ҳам жуда кам ўзгариши мумкин.

9. ТУПРОҚДА ЧИРИНДИ МОДДАЛАР ҲОСИЛ БЎЛИШИДА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ ИШТИРОҚИ

Тупроқ унумдор бўлиши билан тақир тошдан фарқ қиладики,
она жинс тупроққа айланиши учун бир қанча миқдор ўзгариш-
ларини мужассамлаштириши керак. Бу ўзгаришларнинг ҳамма-
си бир бўлиб, сифат белгисига, тупроқнинг асосий хоссасига,
унумдорликка айланади.

Азотни ҳисобга олмаганда, ўсимликларнинг озиқланиши
учун керакли ишқорий элементлар тоғ жинсларида маълум миқ-
дорда бўлади. Тупроқ ҳосил бўлиш процессида она жинс мине-
рал қисмининг трансформациясидан ташқари, ўша жинс азот

ва органик бирикмалар билан бойиб ҳам боради. Бу процесслар юқори ўсимликлар ва микроорганизмлар иштирокида амалга ошади.

Ўт ўсимликлар билан ўрмон ўсимликларидан ҳар йили тупроқ юзасига ва массасига талай миқдор ўсимлик қолдиқлари тушиб туради. Ўсимлик қолдиқларининг қуруқ вазни гектарига 10 т га етади ва ундан ҳам ошади. Ҳайвонлар дунёсидан ҳам маълум миқдорда, лекин анча кам органик масса тушиб туради.

Тупроққа тушадиган ўсимлик ва ҳайвон қолдиқларининг химиявий таркиби ниҳоятда хилма-хилдир. Булар орасида углеводлар, ёғлар, органик кислоталар, смолалар, мумлар ва бошқа моддалар бўлади. Ўсимлик тўқималарининг асосий таркибий қисми—азот тутмайдиган бирикмалардан ҳар ҳолда целлюлоза ва лигнин, азотли моддалардан эса оқсиллар ҳисобланади.

Тупроққа тушган органик бирикмалар унда қисман минералларга айланади. Лекин уларнинг кўпи мураккаб «чиринди» бирикмаларга айланади ва, кўпинча, гумус деб аталади. «Чиринди» ёки «гумус» деган термин билан бир-бирига яқин бўлган юқори молекуляр бирикмаларнинг бутун бир группаси белгиланади, бу бирикмаларнинг химиявий табиати ҳозиргача аниқ маълум эмас. Чиринди тупроқдаги бутун органик модда массасининг 85—90% ни ташкил этади. Унда 3—5% га яқин азот ва 0,27—1,45% фосфор бўлади. Чиринди микроблар таъсирига бирмунча чидамли бўлади ва минералларга аста-секин айланади, холос.

Ҳар хил тупроқлардаги чиринди миқдори жуда ўзгариб туради. Унинг таркиби тупроқ-иқлим шароитига қараб ҳам ўзгаради. Ялпи чиринди запаслари ва ундаги азот миқдори И. В. Тюрин (1949) материалларига асосан тузилган жадвалда кўрсатилган (324-бетга қараңг).

Тупроқда чиринди тўпланишини фойдали ҳодиса деб қараш керак. Чириндида катта-катта азот запаслари йиғилади. Булар кейин аста-секин минералларга айланиб, ўсимликларга озиқ бўлади. Чиринди ҳосил бўлмаганда эди, азот минерал бирикмаларининг талайгина қисми тупроқдан ювилиб, йўқолиб кетган бўлар эди. Маълумки, чиринди, бундан ташқари, тупроқнинг физик хоссаларини ҳам анча яхшилайти.

Умуман кенг маънода «гумус» ёки «чиринди» деганда, умумий тузилиш хусусиятларига эга бўлган бир-бирига яқин бирикмалар группаси тушунилади. Чиринди моддаларни органик химияда маълум бўлган бирикмалар синфининг биронтасига ҳам киритиб бўлмайди.

Ҳозирги вақтда тупроқ чиринди моддаларини қуйидаги тўрт группага: 1) гумин кислоталар; 2) гуминлар; 3) фульвокислоталар; 4) гиматомелан кислоталарга ажратиш расм бўлган. Генетик жиҳатдан ўзаро яқин бўлган бу моддалар молекулаларининг полимерланиш даражаси, дисперс бўлиши, турли суяқлик-

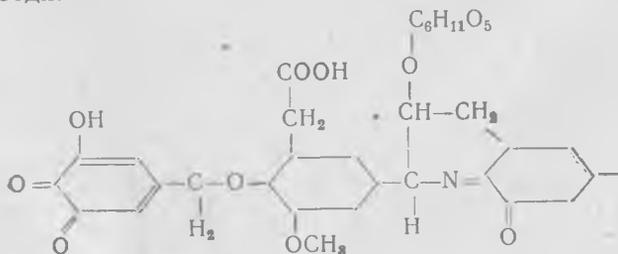
СССР тупроқларидаги чиринди ва азот запаслари
(га/т ҳисобида)

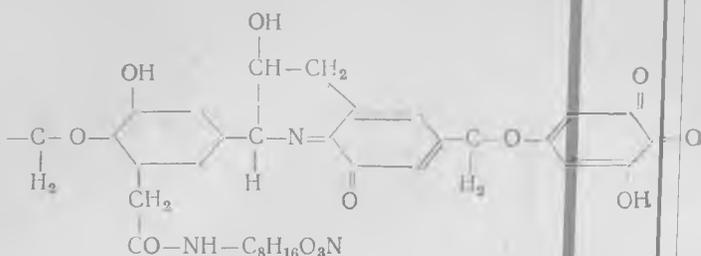
Тупроқлар группаси	Чиринди		Азот		0—50 см да туп- роқ чуқуридаги C ₁ N
	0—100 см да ли қатла- ми	0—20 см да ли қатла- ми	0—100 см да ли қат- ламини	0—50 см да ли қат- ламини	
Кучли подзоллашган тупроқлар	101	63	6,6	3,4	10,3
Ўртача подзоллашган тупроқлар	94	50	6,1	3,2	9,0
Кам подзоллашган тупроқлар	104	54	7,2	3,1	10,1
Кам подзоллашган кул ранг тупроқлар	175	—	9,4	5,6	10,7
Кам подзоллашган туқ кул ранг тупроқ- лар	296	—	14,0	6,6	10,3
Деградацияланган қора тупроқлар	452	132	25,2	7,0	11,0
Ишқорсизланган қора тупроқлар	549	192	26,5	9,4	11,8
Қалин қаватли қора тупроқлар	709	224	35,8	11,3	11,5
Оддий қора тупроқлар	426	137	24,0	7,0	11,3
Жанубий қора тупроқлар	391	93	17,0	6,3	8,6
Туқ тусли каштан тупроқлар	229	99	13,2	5,6	11,2
Туқ тусли бўз тупроқлар	128	—	11,8	3,8	8,2
Типик буз тупроқлар	83	—	7,5	2,5	8,4
Оч тусли бўз тупроқлар	67	—	6,4	2,3	7,8
Қизил тупроқлар	282	153	10,5	4,7	18,9

ларда ҳар хил эрувчанлиги ва ҳоказолар билан бир-биридан фарқ қилади.

Гумин кислоталарни чиринди бирикмали тупроқлар учун энг характерли деб ҳисоблаш мумкин (М. М. Кононова). Турли тупроқларда анча ҳар хил гумин кислоталар бўлади. Подзол тупроқлардан қора тупроқларга ўтилган сари улар мураккаблашиб боради. Қизил тупроқлардаги гумин кислоталар фульвокислота-ларга бирмунча яқин туради.

Гумин кислоталар юқори молекуляр полимер бирикмалардир. Уларнинг молекуляр оғирлиги тахминан 30000—50000 га тенг. Гумин кислоталар молекуласининг диаметри 80 билан 100 Å орасида ўзгариб туради. С. С. Драгунов гумин кислота молекуласи асосий ҳалқасининг қуйидаги тузилиш схемасини тақлиф этди:





Кўрииб турибдики, гумин кислота таркибиди фенол группаларига эга бўлган олти аъзоли бензол ҳалқалари бўлади. Ён занжирлар таркибиди углеводларнинг қолдиқлари, гидроксил ва карбоксил группалар, аминлар типидаги азотли бирикмалар ва ҳоказолар бўлиши мумкин.

Гумин кислоталар ишқорларда эрий олади ва кислота қўшилганда чўкмага тушади. Уларда 3—5% азот ва 53% дан 63% гача углерод бор. Кислота билан гидролиз қилинганда аминокислоталар ажратади.

Гуминларни гумин кислоталарнинг тупроқ минерал қисми билан маҳкам боғланган унумлари, деб ҳисоблаш мумкин. Улар ишқорларда эримайди.

Фульвокислоталар гумин кислотага яқин тупрадиган бирикмалардир. Лекин буларнинг молекуласи соддаров тузилган бўлади. Уларда 45% га яқин углерод ва 1—5% азот бор. Фульвокислоталар ишқорларда эрийди, бироқ кислоталар таъсирида чўкмага тушмайди. Улар тупроқларда катионлар билан бирикиб, ҳар хил даражада эрийдиган ва ҳаракат қиладиган комплекс бирикмалар ҳосил қилади.

Гиматомелан кислоталар фульвокислоталардан ҳам оддий тузилган бирикмалардир. Аналитик йўл билан улар гумин кислоталарнинг спиртда эрийдиган фракцияси тариқасида аниқланади. Гиматомелан кислоталарнинг таркибиди 60% га яқин углерод ва 4% азот бўлади.

Синтез процессларида ҳам, парчаланиш процессларида ҳам бир хил чиринди моддалар иккинчи хил чиринди моддаларга айланиши мумкин, деб ўйлаш керак.

Тупроқдаги чиринди моддаларнинг ҳосил бўлиш процесси ҳали ёритиб берилган эмас. Бу тўғрида ҳар хил тахминлар айтилган. Чунончи, 1914—1916 йиллардаёқ А. Г. Трусов, чиринди таркибиди ароматик бирикмалар борлигини асослашиб, лигнин, ароматик аминокислоталар ва ошловчи моддаларнинг хинонлар ҳосил қилиб оксидланиши чиринди кислоталар синтезида муҳим роль ўйнайди, деган тахминий фикрни айтган эди.

Кейин америкалик олим С. Ваксман, А. Г. Трусов фикрларига асослашиб, лигнин-протеин комплекси тупроқ чириндисининг

ядросидир, деган назарияни таърифлаб берди. Шу назарияга мувофиқ, чиринди ўсимлик қолдиқларидаги лигнин ва микроб ҳужайраларининг оқсилдан пайдо бўлади. Маълумки, лигнинни микроорганизмлар секин парчалайди ва, шунга кўра, чириётган ўсимлик қолдиқлари шу модда билан бирмунча бойийди. Тупроқда тупланадиган лигнин нобуд бўлган микроб ҳужайралари оқсили билан бирикади ва шу тариқа мураккаб чиринди бирикмаси комплекси юзага келади, деб ўйлаш мумкин.

С. Ваксман назариясини И. В. Тюрин қаттиқ танқид қилиб чиқди. И. В. Тюриннинг асосий эътирози, ўсимлик тўқималари таркибида биргина лигнин эмас, балки ҳар хил йўл билан ҳосил бўладиган полифеноллар типидagi ароматик бирикмалар ҳам бўлишига боғлиқ эди. Гумин кислоталар ҳосил бўлишида лигнинга боғлиқ бўлмаган ароматик бирикмалар иштирок этиши имконини инкор қилиб бўлмайди. Ўсимлик материалдан смола, ёғ ва мумлар ажратиб олингандан кейин, шунингдек кислоталар билан қайнатилгандан кейин қоладиган эримас қолдиқ амалда лигнин деб аталади. Бу қолдиқда, лигниндан ташқари, бир талай ошловчи бирикмаларга эга бўлган гидролизланмайдиган бошқа моддалар ҳам бўлади. Шундай қилиб, чиринди бирикмаларининг полифеноллари биргина лигниндан эмас, балки ошловчи моддалар, оқсиллар ва бошқа органик моддалардан ҳам юзага келиши мумкин. Лигнин-протеинатлар билан табиий гумин кислоталар ўртасида катта фарқ бўлишини кўрсатадиган маълумотлар ҳам бор.

Юқоридагиларга қўшимча қилиб шуни айтиш керакки, микроб синтез маҳсулотларида ароматик бирикмалар юзага келиши, шунингдек уларнинг ёғлар қаторидаги моддалардан биохимиявий йўл билан ҳосил бўлиши ҳам эҳтимолдан узоқ эмас. Шундай қилиб, ўсимлик қолдиқларидаги лигнинни чиринди таркибига кирадиган ароматик бирикмаларнинг бирдан-бир манбаи деб ҳисоблаб бўлмайди.

М. М. Кононова томонидан ҳам ривожлантирилган тушунчаларга кўра, ошловчи моддалар чиринди бирикмаларнинг циклик углерод группачалари учун осон фойдаланиладиган ва муҳим манбаларнинг бири бўлиб хизмат қилади. Чириндининг таркибида азот бўлган қисми микроблар туфайли юзага келиши мумкин. Ўша компонентлар ўртасидаги ўзаро таъсир микроорганизмлар ишлаб чиқарадиган оксидловчи ферментлар иштироки билан амалга ошади. Бу ўзаро таъсирнинг бориши қуйидаги схема билан ифодаланади:



Ҳосил бўлган конденсат барқарор бўлмайди ва кейинчалик зичлашиб қолади. Бунда, хусусан, ён занжирлар туташиб, циклик тузилишга эга бўлган барқарор бирикмалар ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган ароматик бирикмалар молекулаларнинг кейинги конденсацияси биологик ҳодисаларга қўйилган физик-химиявий процесслар туфайли кучайиши мумкин. М. М. Кононова фикрига кўра, ҳозиргина тавсиф этилган реакцияга ўхшаш реакциялар тупроқда чиринди бирикмалар ҳосил бўлишининг асоси ҳисобланади.

Биз ароматик бирикмаларни тупроқ микрофлораси синтез қилади, деб айтиб ўтган эдик, шунга кўра таъомидан равшанки, бу бирикмалар чиринди бирикмалар ҳосил бўлишида ҳам иштирок эта олади. Микроорганизмлар культураларида кўпинча ўз хоссалари жиҳатдан тупроқнинг чиринди бирикмаларига ўхшаб кетадиган туқ рангли маҳсулотлар йиғилиб қолиши, бир қанча микробиологлар (Е. С. Теппер, Е. Н. Мишустин ва О. И. Пушкинская ва бошқалар)нинг илмий асарларида кўрсатиб берилди. Бу моддалар углеводлардан ва ниҳоятда содда бошқа органик бирикмалардан синтез қилинади. Микроорганизмлар ҳаёт фаолиятининг шундай маҳсулотлари чиринди ҳосил бўлиш процессида муҳим аҳамиятга эга бўлади, деб тахмин қилишга ҳамма асос бор.

Чиринди ҳосил бўлишида микроорганизмларнинг қандай роль ўйнаши тўғрисида бошқа фикрлар ҳам айтилган эди. Чунончи, С. Н. Виноградский целлюлозани парчаловчи бактерия — *Cytophaga Hutchinsonii* нинг шилимшиқсимон моддалар (афтидан, оксигеллюлозалар) ҳосил қилишга диққатини жалб этди, бу моддалар микроб ҳужайраларининг автолиз натижасида юзага келадиган маҳсулотлар билан бирикиб, барқарор комплекс бирикмалар ҳосил қилган. С. Н. Виноградский чиринди синтезида шу хилдаги моддалар ҳам иштирок этиши мумкин, деб ҳисоблади.

К. И. Рудаков, чиринди ҳосил бўлишида «уропротеидлар», яъни полиуронидлар билан протеинларнинг комплекс бирикмалари муҳим аҳамиятга эга, деб тахмин қилган. Усимликлар илдизининг ҳужайралараро моддаси микроблар таъсирида гидролизланганда полиуронидлар ҳосил бўлиши, протеинларни эса микроблар синтез қилиши мумкин. К. И. Рудаков маълумотларига кўра, «уропротеидлар» микроорганизмлар таъсирига чидамли ва кучли даражада цементлаш хоссасига эга бўлади.

Шундай қилиб, чиринди ҳосил бўлиш процессининг кўпгина тафсилотлари ноаниқлигича қолмоқда. Лекин шак-шубҳа йўқки, тупроқ чириндиси мураккаб полициклик бирикма бўлиб, синтетик реакциялар натижасидагина юзага кела олади. Бу реакцияларнинг амалга ошишида ўсимлик ва микроб маҳсулотлари, шубҳасиз, иштирок этади. Шу билан бирга, ўша реакциялар-

нинг тезлашишида тупроқ микроорганизмларининг ферментлари катта роль уйнайди. Шунинг учун қайси органик моддаларда микробиологик процесслар шиддатли бораётган бўлса, уша моддаларда янгидан чиринди ҳосил бўлиши ажабланарли эмас.

10. МУСТАҲҚАМ СТРУКТУРАЛИ ТУПРОҚ ҲОСИЛ БЎЛИШИДА МИКРООРГАНИЗМЛАРНИНГ РОЛИ

Тупроқ чириндиси озиқ моддалар тўплашдан ташқари, яна бир жуда муҳим функцияни бажаради, яъни у тупроқ структурасининг мустаҳкамлигини белгилайди.

Тупроққа осон ҳаракатланувчи органик моддалар солинганда, микробиологик процессларнинг тупроқ структурасига кўрсатадиган таъсири айниқса сезиларли бўлиб қолади. Стерилланган шароитда парчаланиб қолган ҳодисасини текшириш шуни кўрсатдики, тупроқни агрегат қолга келтиришда бактериялар ҳам, замбуруғ ва актиномицетлар ҳам иштирок этиши мумкин. Кўпгина бактериялар тупроқни цементлай оладиган шилимшиқсимон моддалар ҳосил қилади. Замбуруғлар билан актиномицетлар эса ўз мицелийси билан тупроқни ураб олади ва заррачаларининг агрегат ҳолатга келишига сабаб бўлади. Шундан қилиб, ерга янги органик моддалар солиш тупроқнинг агрегат ҳолатини сезиларли даражада яхшилайдди.

Бироқ айтиб ўтилган микроорганизмлар таъсирида юзага келадиган тупроқ структураси узоқ сақланмайди ва анча тез бузилиб кетади. Қуйидаги фактлар шундан далolat беради. Тупроқ структураси бирор соф микроорганизм қўлтураси таъсирида яхшиланганда, тупроқ бактериялар аралашмасининг ривожланиши учун қулай шароитда яна сақлаб туриладиган бўлса, 30 кундан кейиноқ ундаги макроагрегатларнинг 60% дан 100% гача парчаланиб кетади. Бу усул билан юзага келтирилган структуранинг анча тез парчаланishiга сабаб шуки, тупроқ заррачаларини цементлайдиган бактерия шилимшиқлари билан микроорганизмларнинг мицелийси тупроқ микрофлораси таъсирида осонгина минералларга айланади. Агрегатларни сақлаб турадиган цемент йўқолиб кетгандан кейин, тупроқ бўлакчалари уваланиб кетади.

Аниқ сабабларга кўра, тупроқ бўлакчаларига микроорганизмлар таъсирига чидамли чиринди кислоталар таъсир этгандагина, мустаҳкам структурали тупроқ ҳосил бўлади. Коллоид чиринди моддалар кальций иони таъсирида коагуляцияга учраб, тупроқ бўлакчаларини цементлайди ва уларни сувга чидамли қилиб қўяди. Улар сув таъсирида парчаланмайди. Тупроқ структурасини юзага келтиришда иштирок этадиган чиринди бирикмалар фракцияси агрономияга оид адабиётда «актив чиринди» деб аталади.

Структура ҳосил бўлиш процессига юқори ўсимликлар, ал-

батта, таъсир кўрсатади, улар микроорганизмларни оқшиб билан таъминлашдан ташқари, илдиз системаси туфайли тупроқни бўлакчаларга бўлади.

Тупроқда мустаҳкам агрегатлар юзага келадиган процессларда чиринди бирикмалар ҳосил бўлишининг ўзинга эмас, балки тупроқнинг механик таркиби ҳам муҳим аҳамиятга эга. СССР Фанлар академиясининг Микробиология институтида олиб борилган текширишлардан (Е. Н. Мишустин) маълум бўлгандек, бўз тупроқли ерларда кўп йиллик ўтлар ўстирилганда, тупроқда майда дисперсли фракция нечоғли кўп бўлса, структурага шунчалик кучли таъсир кўрсатган. Бундан ташқари, кальций кам бўлган тупроқли ерларни оқаклаш структураси ҳосил бўлишига анчагина яхши таъсир кўрсатади. Шундай қилиб, тупроқ структурасининг ҳосил бўлишига ўсимликларнинг кўрсатадиган таъсири бир қанча факторларга боғлиқ, шунинг учун ўт-далали алмашлаб экиш системаси тарафдорларининг кўп йиллик ўтлар ҳамма типдаги тупроқ структурасини яхшилайди, деган қондасини хато деб ҳисоблаш керак. Кези келганда шунини айтиб ўтиш керакки, тупроқнинг яхши структурали бўлиши, шак-шубҳасиз, қимматли агрономик кўрсаткичдир. Бироқ структура қарор топмаган тупроқларда миқдорал ўғитлар таъсир кўрсатмаслиги ва бундай ерлардан яхши ҳосил олиб бўлмаслиги аниқланди.

Тупроқда чиринди моддалар ҳосил бўлишида ҳам, уларнинг парчаланишида ҳам тупроқ микроорганизмлари беқол иштирок этади. Шунинг учун ташқи муҳитнинг ўша микроорганизмларнинг ривожланишини кучайтирадиган ёки чеклаб қўядиган ҳар хил факторлари тупроқдаги чиринди миқдорда ҳам бевосита таъсир этади. Масалан, тупроқнинг вақт-вақти билан кўриб ва намланиб туришини (бунинг натижасида айрим тупроқ микроорганизмлари группасининг активлиги чекланиб қолади) шу факторлар жумласига киритиш мумкин. Баъзи тадқиқотчилар (Е. Н. Мишустин) фикрига кўра, қора тупроқли ерларда тупроқ ёзда қуриган вақтда, яъни тупроқ микроорганизмларининг ҳаёт фаолияти сусайиб, ферментатив активлиги ҳали анча юқори бўлган пайтда, чиринди тўпланиши учун энг қулай шароит юзага келади. Бошқа тадқиқотчилар (М. М. Кононова) фикрига кўра эса бу процесснинг тезлигини белгилайдиган муҳим фактор тупроқнинг қуриши эмас, балки, асосинча, етарли даражада намланиб туришидир. Кононова, ўзининг бу фикрини тасдиқлаш учун қуйидаги фактларни келтирди: 1) энг қулай намлик шароитида юзага келган қора тупроқли ерларда (қалин қаватли қора тупроқ ерларда) энг кўп миқдорда чиринди топилади ва 2) актив микробиологик фаолият билан характерланадиган, суғориладиган бўз тупроқли ерларда ҳам кўп йиллик ўтлардан кейин чиринди тез тўпланади. Бу иккала фикрнинг маълум асоси бор, чунки чиринди ҳосил бўлишида

микробиологик активликнинг ритмик равишда ўзгариб туриши, ҳақиқатан ҳам, муҳим аҳамиятга эга.

Тупроқ чириндиси тупроқда усимликлар учун зарур тегишли озиқ моддалар режимини сақлаб туришда ҳам катта аҳамиятга эга. Озиқ моддалар тупроқда уч ҳолатда: 1) органик бирикмалар ҳолида, 2) катионлари тупроқ коллоидларига ютилган тузлар ҳолида, 3) тупроқ коллоидларига ютилмаган ва органик моддалар таркибига кирмайдиган туз эритмалари ҳолида бўлиши мумкин.

Агар озиқ элементлар тупроқда минерал тузлар шаклида бўлса, ҳаддан ташқари ҳаракатчан бўлади ва осонгина ювилиб кета олади. Бу ҳол уларнинг тупроқдан йўқолиб кетишига, модомики шундай экан, усимликлар озиқланиш шароитининг ёмонлашувига ҳам олиб келади. Озиқ моддаларнинг бир қисми органик бирикмалар шаклида бўлса, бирмунча дуруст бўлади. Айни вақтда ювилиш процесслари унча ифодаланмайди. Бироқ яшил усимликлар органик бирикмаларни ўзлаштира олмайди. Уларнинг озиқланиши учун органик бирикмалар минерал тузларга айланиши керак. Бу микроорганизмлар ҳаёт фаолияти натижасида амалга ошади.

Тупроқдаги органик модданинг асосий қисми чиринди бирикмалар шаклида бўлади, унинг асосий компонентлари тупроқдаги микробиологик процессларнинг активлигини белгилаб берадиган температура, аэрация ва намликка қараб, ҳар хил тезликда парчаланadi. Бу факторлар тупроқда чириндига айланмаган органик бирикмаларнинг минераллашувида ҳам муҳим роль ўйнайди.

Тупроқ органик моддасидаги углерод билан азот ўртасидаги нисбат ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бу нисбат нечоғли катта бўлса, тупроқдаги органик модда шунча тез парчаланadi. Шунинг учун ерга азотли минерал ўғитлар солиш тупроқ органик моддасининг парчаланиш тезлигига таъсир этади.

11. ТУПРОҚ МИКРООРГАНИЗМЛАРИ ВА УНИНГ БИО-ОРГАНО-МИНЕРАЛ КОМПЛЕКСИ

Н. Лазарев ва ҳамкорларининг текширишлари тупроқда инерт ёки реликт қисм билан ҳаракатчан ёки био-органоминерал комплексни бир-бирдан тафовут қилиш кераклигини кўрсатиб берди; био-органоминерал комплекс дейилганда, доим узаро таъсир қилиб турадиган, тупроқ массасини юзага келтирадиган жами элементлар йиғиндиси тушунилади. Бунга тупроқ микроорганизмига эмас, балки органик ва минерал моддалардан ҳосил бўлган коллоид моддалар, шунингдек сувда эриган моддалар, шу ҳисобдан газлар ҳам киради. Тупроқнинг шу қисми жуда реактив бўлади ва тупроқ унумдорлиги биринчи галда ўша қисмга боғлиқ. Шунинг учун тупроқдаги био-органоминерал комплекснинг миқдорини билиш жуда муҳим. Улар тупроқдаги умумий азот миқдорига боғлиқ бўлганлигидан, Н. Лазарев текширишларига мувофиқ, $1л\ HCl$, $1л\ NaOH$ билан ишланганда ёки 25% ли H_2SO_4 билан гидролизланганда, эритмага ўтадиган нисбий азот миқдорига қараб, ҳар хил тупроқларни уч типга бўлиш мумкин. Биринчи типга кислота функциясига

эга, иккинчи типга аралаш функцияли ва учинчи типга ишқор функциясига эга тупроқлар киради. Кислота функциясига эга тупроқларда ишқорлар таъсири билан ажратиб олинadиган талайгина азотли моддалар (50—60%) ва сульфат кислота билан гидролизланадиган озроқ азотсиз моддалар (23—27%) булади. Аралаш функцияли тупроқларда эса ишқорлар билан ажратиб олинadиган фракция 30—40% ни, гидролизланадиган азотли моддалар эса 40—45% ни ташкил этади. Ниҳоят, ишқор функциясига эга тупроқларда ишқорлар билан ажратиб олинadиган азотли моддалар фракцияси 15—16% ни ташкил этади, сульфат кислота билан гидролизланадиган азотли моддалар фракцияси 50—60% ни ташкил этади. Кислота функциясига эга тупроқларга подзол тупроқлар, қизил тупроқлар ва ботқоқ тупроқлар киради. Буларда одатда бактериялар энг кам (1 мг азотга нисбатан ҳисоб қилинганда 50—150 млн.) булади. Аралаш функцияли тупроқларга қора тупроқлар, шўртоб, шўрхоқ тупроқлар ва чиринди-карбонатли тупроқлар киради. Буларда бактериялар анча кўп (1 мг азотга нисбатан ҳисобланганда, 630—1020 млн.) булади. Асос функциясига эга тупроқларга асосан қўнғир тупроқлар билан соғ тупроқлар киради. Бактериялар буларда энг кўп (1 мг азотга нисбатан ҳисобланганда, 1978—2443 млн.) булади. Қуйидаги жадвалда юқорида айтиб ўтилган тупроқ типларининг бир қанча хоссалари солиштириб кўрсатилган.

Ҳар хил типдаги тупроқ массаларининг характеристикаси
(В. Билинкинадан олинган)

Кўрсаткичлар	Кислота функциясига эга тупроқлар	Аралаш функцияли тупроқлар	Асос функциясига эга тупроқлар
Ишқор фракциясининг азоти (% ҳисобида)	51—61	29—40	15—16
Гидролизат фракциясининг азоти (% ҳисобида)	23—27	41—44	51—62
Ишқор фракциясининг фосфори (% ҳисобида)	67—78	42—52	36—37
Гидролизат фракциясининг фосфори (% ҳисобида)	12—15	26—40	32—33
α-гуматлар	Жуда кўп	Кўп	Кам
β-гуматлар	Йўқ	Жуда кўп	Кам
1 мг азотга нисбатан олинган микроорганизмлар сони (млн. ҳисобида)	50—150	630—1020	200—2300
Плазма азоти (% ҳисобида)	0,6—1,8	4,5—12	15—28
α-гуматлар минерализатори	50—400	50—10000	22000
β-гуматлар минерализатори	0—500	1000—10000	100 000
Азотобактер (1 г тупроқда минг дона ҳисобида)	0	1000	10 000
Нитрификаторлар (1 г тупроқда минг дона ҳисобида)	0—1000	10 000 —	100000 —
Целлюлозани парчалайдиган аэроб бактериялар	10—100	—100000 — 1000	—1000000 10 000

Био-орғано-минерал комплекс ниҳоятда мураккаб гетероген системадир. Бундан, у алоҳида микроразоналардан жой олган бирмунча соддароқ система-лардан иборат, тупроқ заррачалари ўша микроразоналар ўрнини болади, деб тахмин қилиш табиийдир. Н. Лазарев органик модданинг минералларга ай-

лаиши ва синтези процессининг стадиялари деб атаган уша оддий система-лар шартли равишда қунидаги асосий типларга бўлинади.

Биринчи система усимлик ва ҳайвон қолдиқларининг оқсилли моддаларига эга булган микрзоналардир. Уша бирикмаларнинг парчаланишида чиритувчи ёки, бошқача айтганда, зимоген микрофлора иштирок этади.

Иккинчи система парчаланмай қолган усимлик қолдиқларига эга бўлиб, азотга нисбатан кенг муносабатда бўладиган углеродли микрзоналардир. Уша қолдиқларнинг парчаланишида ҳар хил кокк ва замбуруғлардан иборат аутохтон А микрофлора иштирок этади. Бу зонада талайгина микроорганизмларга, жумладан аутохтон А микрофлорага ҳам заҳарли таъсир кўрсатадиган гумин кислоталар ҳосил бўлади. Натижада уша флора вакиллари нобуд бўлиб, автолизга учрайди, автолиз маҳсулотлари эса гумин кислоталар билан бирикади ва гумат комплекси (α -гуматлар) ҳосил қилади. Бундай комплекс подзол тупроқли ерларда яхши ифодаланган бўлади. Бироқ етарли даражада цементлайдиган хоссаларга эга эмас ва, шунга кўра, яхши структурали тупроқ ҳосил қилмайди.

Учинчи система чиринди моддалар ва уларнинг парчаланиш маҳсулотлари аутохтон Б микрофлора таъсирида зўр бериб минералларга айланадиган микрзоналардир. Аутохтон Б микрофлора деганда, Лазарев маҳсус аммонификацияловчи бактерияларни ва бир қанча бошқа микроорганизмларни тушунади (целлюлозани парчалайдиган бактерияларни ҳам шу гурпупага қиритиш жуда суноъий бўлиб, яхши асосланган эмас). Бу стадия бую тупроқли ва қўнғир тупроқли ерларда жуда яхши ифодаланган бўлади.

Тўртинчи система микроорганизмлар таъсирида қийин парчаланадиган барқарор гуматли (β -гуматли) микрзоналардир. Ишқорлар билан ишланганда эритмага утадиган α -гуматлар гумат билан оқсилга парчалана оладиган ва шу оқсил кейин аммонификацияловчи бактериялар таъсирида осонгина минералларга айлана оладиган бўлса, кальций сиқиб чиқарилгандан кейин тупроқдан сув билан ажратиб олинадиган β -гуматлар бундай парчаланишга учрамайди ва, шунга кўра, бу гумат комплекси тупроқда узоқ сақланади.

Учинчи системанинг авж олиши тупроқ унумдорлиги учун энг катта аҳамиятга эга. Бу система усимликларни зарур минерал озиқ билан таъминлайдиган тупроқ органик моддасининг зўр бериб минералларга айланиши билан таърифланади. Шунинг учун тупроқнинг куп даражада биогеи бўлиши (буни Лазарев умумий азотнинг микроорганизмлар плазмаси азотига булган нисбати деб ҳисоблайди) уша тупроқларнинг анча унумдор бўлишини ҳам белгилайди.

Иккинчи ва тўртинчи системалар тупроқда органик моддаларнинг куп миқдорда борлигини таърифлайди ва тупроқ эритмасидаги катионлар режими бошқарадиган тупроқ буфер хоссаларини белгилаб беради. Тупроқнинг структураси ва бошқа агрономик хоссалари тупроқда био-органоминерал комплекснинг нечоғли ривожланганлигига маълум даражада боғлиқ. Бир қанча тупроқларда (масалан, ботқоқланган тупроқларда) учинчи система кам ифодалаианлиги учун уларни узлаштиришда оҳак солиш билан бир қаторда уша системанинг ривожланишига ёрдам берадиган маҳсус ўғит препаратларини ҳам солиш мақсадга мувофиқдир.

Бундай препарат урнида АБМ (аутохтон Б микрофлора) деган ном билан аталадиган ўғит ишлатилади. Унинг ишлатилишига асосий сабаб шуки, чиринди моддаларни парчалаб, минерал бирикмалар ҳосил қиладиган микроорганизмларнинг экологик симбиози кислотали тупроқларда баҳорда унча ривожланмай қолади. Шунинг учун уша микроорганизмларни ерга солиш экинлар ҳосилини ошириши мумкин. Юқорида айтиб ўтилгандек, бу микроорганизмлар симбиозига аммонификацияловчи, денитрификацияловчи бактериялар, целлюлозани парчалайдиган азоб (миксобактериялар типидagi) бактериялар, нитрификацияловчи бактериялар, тион бактериялари ва бошқа баъзи бактериялар кирати.

АБМ препаратини тайёрлаш техникаси мураккаб эмас. Олдин керакли микроорганизмлар унумдор тупроқ қушилган гуматли муҳитда устирилади. Ҳосил булган бактерияларга азотобактер қушилади ва оҳат билан нейтраллаб парчаланган ботқоқлик торфига солинади. Бактериялар қутилиши учун торф 3 ҳафта давомида 20—30° температурада сақланади. 1 г торфда аэроб микроорганизмлар сони бир неча ўн миллионга етгандан кейин препарат тайёр ҳисобланади.

Бу уғит кукламда ерга бир текис сочиш йўли билан гектарига 250 кг дан солинади. Қишлоқ хўжалиги микробиологияси институтининг маълумотларига қура, чимли-подзол ва торфли тупроқли ерларда, ғалла экинларининг ҳар гектаридан 2—3 ц, картошканинг ҳар гектаридан 10 ц ва бундан ортиқ қўшимча ҳосил олинади.

XVII б о б

ТУПРОҚДАГИ МИКРОБИОЛОГИК ПРОЦЕССЛАРНИНГ ТЕЗЛИГИ ВА ТУПРОҚ ШАРОИТИ

1. ТУПРОҚНИ ИШЛАШНИНГ МИКРОБИОЛОГИК ПРОЦЕССЛАР ТЕЗЛИГИГА ТАЪСИРИ

Тупроқнинг физик ҳолати кўпчилик микроорганизмларнинг яхши ривожланиши учун муҳим аҳамиятга эга. Бу шунга боғлиқки, тупроқнинг ҳаво-сув режими яхшиланганда, озиқ моддаларнинг ажралиб чиқишига ёрдам берадиган ва шу тариқа ўсимликларнинг озиқланишини яхшилайдиган аэроб микроорганизмлар кучли ривожланади. Бироқ тупроқни ишлашнинг роли бу билан чекланмайди. Тупроқнинг айрим қатламларидаги микробиологик процесслар қувватига катта аҳамият берилган. Ҳақиқатан ҳам, янги тажриба маълумотлари кўрсатиб бергандек (Е. Н. Мишустин ва бошқалар), тупроқнинг ҳайдаладиган ҳар хил қатламларида турли микробиологик процесслар бўлиб туради. Шунинг учун тупроқни ишлашни фақат механик таъсир, деб бўлмайди. Тупроқни ишлаш тупроқ микрофлораси фаолиятини кескин суратда ўзгартиради. Тамомилан равшанки, тупроқни турли усуллар билан ишлаш тупроқ биодинамикасига ва ҳайдалма қатламдаги озиқ моддаларнинг ажралиб чиқишига ҳар хил таъсир кўрсатади. Е. Мишустин ва П. Жуковскаянинг қўлга киритган маълумотлари бунга яхши мисол бўла олади. Бу авторлар Москва атрофидаги ўзлаштирилган подзол тупроқли ерларда текшириш ўтказиб, ерни ишлашнинг қуйидаги усулларини синаб кўрдилар: 1) ерни 5 см чуқурликда юза юмшатиш; 2) ерни ағдармасдан қатлам-қатлам қилиб юмшатиш (бунда қатламлар 5 см дан қилиб кўчириб олинган бризентга солинган ва аралаштирилиб, яна олдинги тартибда жойлаб чиқилган); 3) ерни ағдариб, қатлам-қатлам қилиб юмшатиш (бу ҳолда ҳам худди олдингидек ишлов берилган, лекин қатламлар аралаштирилгандан кейин тескари тартибда жойланган); 4) 20 см чуқурликда ҳайдаш.

Ишлов берилгандан кейин ҳар сафар 30 кун оралатиб, тупроқ намуналари микробиологик анализ қилиб борилди. Анализларнинг натижалари ерни юза юмшатиш, микроорганизмлар тупроқнинг энг устки қатламида — 0—5 см ли қисмида зўр бериб ривожланишини кўрсатди (бу қатламда сапрофит бактерияларнинг умумий сони бошқа қатламлардагига қараганда 3—4 барабар кўп бўлади). Ерни ағдармасдан қатлам-қатлам қилиб юмшатиш микрофлорани бирмунча активлаштирган бўлса-да, бироқ айтарли даражага етгани йўқ.

Қатламлар ағдариб юмшатишда бошқача натижа олинди. Бу ҳолда тупроқнинг юзага чиқиб қоладиган пастки қатламида микроорганизмлар сони деярли уч барабар кўпайди. Шу хилда ишлов берилганда, ўз ўрнида қоладиган ўрта қатламда ҳам микроорганизмлар сони рўй-рост кўпаяди; улар, афтидан, озиқ моддаларнинг қисман аралашуви натижасида кўпаяди.

Нитрификацияловчи бактерияларнинг ривожланишида ҳам шунга ўхшаш ўзгаришлар кузатилган. Юза қилиб юмшатишдан ҳайдаладиган қатламдаги нитрификация қуввати 100% деб қабул қилинса, қатламлар ағдармасдан ишлатилгандан кейин бу қувват 102,4% ни, қатламлар ағдариб юмшатишдан кейин эса 158,9% ни ташкил этган. Бу маълумотлар, қатлам ағдарилганда олинган ижобий натижа, асосан, тупроқнинг олдин пастда турган қатламида тўпланган органик моддаларнинг зўр бериб минералларга айланишига боғлиқ эканлигини кўрсатади. Шунинг натижасида тупроқда ўсимликлар ўзлаштира оладиган озиқ моддалар кўпаяди ва ҳосил ортади. Тажрибаларда ерга ҳар хил усулда ишлов берилганда қуйидагича ҳосил олинган (ҳар гектаридан ζ ҳисобида): ер юза қилиб юмшатишда 11,9 (гектарга ҳисоблашда 100 м² ли пайкаллар олинган); ер қатламлари ағдарилмасдан юмшатишда 17,8; ер қатламлари ағдариб юмшатишда 30,6.

Ерни ишлаш усули тупроқ-иқлим шароитига қараб танланиши керак, уни Совет Иттифоқининг барча зоналари учун унификация қилиб бўлмайди. Масалан, Т. С. Мальцев кўрсатиб бергандек, яхши чиринди қатлами бўладиган қора тупроқли ерларни ағдармасдан чуқур қилиб ҳайдаш ва кейин ерни бороналаб юмшатиш ҳам ўсимликлар учун озиқ моддаларнинг етарли миқдорда бўлишини ва экинлар ҳосилининг кўпайишини таъминлайди. Ер шу тариқа ҳайдалганда бегона ўтлар йўқолиб, нам сақланиб қолади. Шунинг учун ерни ишлашнинг бундай усули мамлакатимизнинг бир қанча районларида хўжалик жиҳатдан катта аҳамиятга эга.

Ерга ишлов беришнинг ҳар қандай усулига баҳо беришда, биринчи галда ўша усулнинг тупроқ қатлами аэрациясига ва тупроқдаги оксидланиш-қайтарилиш потенциалининг даражасига қандай таъсир кўрсатишини ҳисобга олиш зарур. Ўша потенциал нисбатан паст бўлиб қолаверса ($Eh = +200$ мв га

яқин), тупроқда қайтарилыш процесслари устулик қила бошлайди ва тупроқ эритмасыда усимликларнинг заҳарланиб қолишига сабаб була оладиган миқдорда икки валентли марганец ва темир тузлари пайдо бўлишига олиб келади. Потенциал даражаси бирмунча кўтарилса-ю, бироқ $Eh = +300\text{ мВ}$ атрофида қолаверса, қайтарилыш процесслари (масалан, нитратларнинг молекуляр азот ҳосил қилиб қайтарилыши) ҳали ҳам давом этаверади ва қимматли озиқ моддаларнинг тупроқдан йўқолишига сабаб булади. Бу нарса тупроқда оксидланиш потенциаллини етарли даражада сақлаб туриш зарур эканлигини кўрсатади. Бироқ потенциалнинг жуда юқори бўлиши ҳам ўринсиз; Eh тахминан $+550, +650\text{ мВ}$ га тенг бўлганда сувда эримайдиган гидроксидлар шаклида эритмадан чўкиб тушадиган темир ва марганец тузлари деярли тамомила оксидланади. Шу сабабдан, усимликларнинг марганец ва темир билан озиқланиш шароити бузилади.

Ўзлаштирилган ерларда асосан аэроб шароит устун туради, анаэроб шароит эса, фақат айрим тупроқ бўлақчаларининг ичида, шунда ҳам уларнинг юзасида кислородни зўр бериб ютадиган аэроб микроорганизмлар ривожланган вақтда юзага келади. Шунинг учун ўзлаштирилган ерларда анаэроб бактериялар бирмунча кам булади: уларнинг сони тупроқ бактерияларининг умумий сонидан баъзан 10% ортиқ булади. Улар тупроқнинг ўзлари учун энергия берувчи материал бўлиб хизмат қиладиган органик моддалар мўл устки қатламларидагина бирмунча кўп булади.

Ерни ишлаш оксидланиш-қайтарилыш потенциалига катта таъсир кўрсатади. Ер ишланганда аэроб бактериялар, актиномицетлар ва моғор замбуруғларининг ривожланиши ҳамда уларнинг органик моддаларни минералларга айлантириши учун доим қулай шароит туғилади. Натижада тупроқ эритмасыда усимликлар ўзлаштира оладиган талайгина озиқ моддалар пайдо булади ва ҳосил кўпаяди. Ўтли қатлам тагида эса оксидланиш-қайтарилыш потенциали доим паст булади, органик моддаларнинг минералларга айланиши эса сезиларли даражада сўсайиб қолади. Шунинг натижасида чиринди тўпланиши кучаяди.

Ерни ишлаш нечоғли муҳим аҳамиятга эга бўлиб, усимликлар учун озиқ буладиган моддаларнинг ажралиб чиқишида иштирок этувчи айрим микроорганизм группалари активлигининг бунга қанчалық боғлиқ эканлиги юқорида айтылганлардан кўрииб турибди.

Бироқ ерга вақт-вақти билан органик моддалар солиб турмасдан уни ишлайвериш, тупроқда чириндининг камайиб кетишига сабаб бўлишини эсда тутиш керак. Чириндининг шу тариқа камайиши турли тупроқларда ҳар хил даражада етади, аммо ҳамма ҳолда ҳам тупроқдаги органик модда запаслари баланси етишмай қолади.

Бир қанча тадқиқотчиларнинг ҳисобига кура, ер шу тариқа ишланганда, биринчи 20 йил мобайнида тупроқдан йуқоладиган азот дастлабки миқдорининг 25% ни ташкил этади; кейин азот нобудгарчилиги бирмунча камаяди (кейинги 20 йилда 10%, кейин 7% бўлади ва ҳоказо).

2. УЎГИТЛАРНИНГ ТУПРОҚ МИКРОБИОЛОГИК АКТИВЛИГИГА ТАЪСИРИ

Ҳар хил ўғитлардан узоқ вақт фойдаланиш тупроқдаги микроорганизмлар активлигига катта таъсир кўрсатади. Масалан, Соликамск тажриба станцияси тупроқларига қараб, шу тўғрида фикр юритиш мумкин; бу ерларга органик ўғит ўрнида кўп йиллар мобайнида гектарига 30 т дан гўнг солиб келинган (тажриба давомидида ҳаммаси бўлиб гектарига 230 т дан гўнг солинган).

Тажриба бошлангандан кейин 10 йил ўтгач, Е. Мишустин билан В. Прокошев ўша тупроқлардаги бактериялар, замбуруғлар ва актиномицетларнинг умумий сонини аниқладилар (жадвалга қаранг).

Узоқ вақт гўнг солишнинг тупроқ микрофлорасига таъсири
(микроорганизмлар сони 1 г тупроқда минг дона ҳисобида келтирилган)

Тажриба вариантлари	Микроорганизмларнинг умумий сони		Бактериялар		Актиномицетлар		Моғор замбуруғлари	
	17. V	10. VIII	17. V	10. VIII	17. V	10. VIII	17. V	10. VIII
	Ўғит солинмаганда	1180	538	470	350	700	180	10
Гўнг солинганда	2550	1135	830	610	1700	510	20	16
Гўнгга оҳак қушиб солинганда	1933	1397	760	530	1200	850	23	17
Гўнгга NPK қушиб солинганда	1101	1205	366	540	700	640	35	25

Ерга мунтазам равишда гўнг солиб турилса, ундаги микроорганизмлар сони тахминан икки баравар ортади. Бунда бактерияларнинггина эмас, балки актиномицетлар билан моғор замбуруғларининг сони ҳам кўпаяди.

Шу тариқа тупроқ микроорганизмлари ҳамма группасининг ривожланиши учун қулай шароит юзага келади.

Минерал ўғитлардан узоқ вақт фойдаланиш ҳам тупроқ микроорганизмларининг ривожланишига яхши таъсир кўрсатади. Агар тупроқда янги усимлик қолдиқлари бўлса, минерал ўғитлар солиш микроорганизмларнинг ривожланишини тезлаштиради ва парчаланиш процессларини кучайтиради. Лекин туп-

роқда осоп парчаланадиган органик бирикмалар бўлмаса, минерал ўғитлар солиш, аксинча, ривожланаётган микроорганизмларни аста-секин камайтириб қўяди. Бу ҳодисанинг асосий сабаби тупроқ эритмаси актив реакциясининг узгаршидир, деб ҳисоблаш керак.

3. ТУПРОҚҚА ОҲАҚ СОЛИШНИНГ МИКРООРГАНИЗМЛАР РИВОЖЛАНИШИГА ТАЪСИРИ

Ерга химиявий ишлов беришнинг асосий усуллари тупроқдаги актив реакцияни микроорганизмлар билан ўсимликларнинг ривожланиши учун қулай бўлган томонга қараб узгартиришга мўлжалланган. Шу мақсадда кислотали тупроқларга оҳақ солинади ва ишқорий тупроқлар сульфификацияланади.

Кислотали тупроқлар ҳар хил сапрофит бактерияларнинг ривожланиши учун жуда ноқулай. Шунинг учун бундай тупроқли ерларга оҳақ солиш йўли билан реакцияни нейтрал томонга суриш умумий бактериялар сонига ҳам, уларнинг группа таркибига ҳам кўп даражада таъсир кўрсатади. Айни вақтда бактериялар сони деярли икки баравар кўпаяди. Нитрификацияловчи бактериялар группаси ва бошқа бир қанча группалар ҳам сезиларли даражада кўпаяди.

Кислотали тупроқли ерларга оҳақ солиш, азотобактернинг ривожланишига янада яхши таъсир кўрсатади. Бу микроорганизм, юқорида айтилгандек, тупроқ эритмаси реакциясига нисбатан жуда сезгир бўлади ва рН даражаси нейтрал зонага яқинлашадиган тупроқлардагина учрайди.

Кислотали подзол тупроқли ерларга оҳақ солиш — уларнинг биогенлигини ошириш ва шу тупроқлардаги микробиологик процесслар активлигини кучайтиришнинг кучли омилдир. Бу тadbир тупроқ эритмасида ўсимликлар учун озиқ бўладиган моддалар миқдорини кўпайтиради ва пировард натижада ҳосилни оширади.

Кучли ишқорий тупроқли ерларни химиявий йўл билан мегиорация қилишнинг муҳим фактори уларни элемент ҳолидаги олтингугурт билан ўғитлаб, сульфификациялашдир. Тупроқдаги тион бактериялари таъсирида олтингугурт сульфат кислотага айланади. Бу ҳол кучли ишқорий тупроқли ерлар реакциясини яхшилабгина қолмай, балки тупроқдаги қийин эрийдиган минерал бирикмаларнинг осон эрийдиган бирикмаларга айланишини ҳам енгиллаштиради. Қийин эрийдиган фосфатларнинг ажралиб чиқишида бу усул айниқса яхши натижа беради; ерга олтингугурт билан фосфоритни бирга солиш доим сувда эрийдиган фосфат кислота миқдорининг хийла ортишига сабаб бўлади. Бироқ ерни ўғитлашнинг бу усули ҳали унча расм бўлмаган. Бунинг сабаби шуки, олтингугурт бирмунча қиммат туради, реакцияни нейтрал томонга анчагина суриш учун эса ҳаддан ташқари кўп миқдорда олтингугурт талаб қилинади.

4. ТУПРОҚНИНГ СУВ БИЛАН ТАЪМИНЛАНИШ ДАРАЖАСИНИНГ МИКРОБИОЛОГИК АКТИВЛИҚКА ТАЪСИРИ

Микроорганизмларнинг ҳаёт фаолияти сувли муҳитда боради. Шунинг учун намнинг етарли миқдорда бўлиши тупроқда микроорганизмларнинг яхши ривожланиши учун зарур шартдир. Агар тупроқ намлиги максимал гигроскопикликка яқин бўлса, ҳамма бактерияларнинг ҳаёт фаолияти тўхтаб қолади, актиномицетлар билан моғор замбуруғларининг ҳаёт фаолияти эса давом этиб тургани билан жуда секин боради. Замбуруғлар билан актиномицетлар ҳали бир оз ривожланиб тура оладиган энг кам нам миқдори тупроқ максимал гигроскопиклигининг тахминан 80—95% га тўғри келади. Тупроқ намлиги ортиб борган сари эса тупроқ бактерияларининг ҳар хил группалари тиним ҳолатидан актив ҳолатга ўтиб боради ва зўр бериб ривожлана бошлайди. Намлик тупроқ тўла нам сифимининг 60% гача кўпайиб борганда, микробиологик процессларнинг активлиги ўз ниҳоясига етгунча тобора кучайиб бораверади. Намлик 60% дан юқори бўлгандагина айрим микробиологик процесслар активлиги аста-секин пасая бошлайди, бу — кислород етишмаслиги билан боғлиқ. Тупроқдаги сув билан ҳаво антагонистлардир, шунга кўра, намнинг ортиқча бўлиши доим кислород етишмай қолишига сабаб бўлади. Органик моддаларнинг минералларга айланишига сабаб бўладиган ҳар хил процесслар аэроб шароитда энг тез амалга ошганидан, тупроқда ортиқча нам бўлиши ёки унинг зичлашиб кетиши ўша процесслар учун ноқулай шароит туғдиради.

Ер суғорилганда микробиологик процессларнинг кучайиши, тупроқ органик моддасининг зўр бериб минералларга айланиши билан бирга давом этади. Қурғоқчилик бўладиган районларда суғоришнинг шу тариқа таъсир кўрсатиши Е. Н. Мишустиннинг Жанубий Қирғизистондаги қўнғир тупроқли ерлардан олган маълумотларидан кўришиб турибди (қўйидаги жадвалга қаранг).

Ишланадиган ва суғориладиган ерларда бактериялар сони суғорилмайдиган қўриқ ерлардагига қараганда 5—10 барабар кўп бўлади. Шунинг учун тупроқнинг нам билан таъминланганлиги ундаги микробиологик активликни белгилаб берадиган энг муҳим омилдир. Нам бир оз етишмай қолганда ҳам микробиологик процесслар сусаяди. Тупроқ жуда қуриб кетганда, намлиги гигроскопик нам сифимига яқинлашиб қолган вақтда эса тупроқдаги микробиологик процесслар деярли тамомила тўхтаб қолади.

Тупроқ ортиқча нам ёки жуда зичлашиб кетган бўлса, захоб ерларнинг сувини қочириш микробиологик процессларнинг жонланишига яхши таъсир кўрсатади. Суви қочирилган ерлар туп-

**Ишлов бериш ва суғоришнинг тупроқдаги бактериялар сонига
ва чиринди запасларига таъсири**

Тупроқ қатлами	Суғориладиган ва ишланадиган ер		Суғорилмайдиган қўриқ ер	
	чиринди (Кноп усулига кўра, % ҳисобида)	бактериялар сони (1 г органик моддада млн. дона ҳисобида)	чиринди (Кноп усулига кўра, % ҳисобида)	бактериялар сони (1 г органик моддада млн. дона ҳисобида)
A ₁	5,6	150	15,2	9
A ₂	2,8	45	8,8	10
A ₃	2,5	13	6,4	3

роғида микроорганизмларнинг умумий сони жуда кўпаяди, чунки тупроқнинг ҳаво-сув режими унда микроорганизмларнинг ривожланиши учун қулай бўлади.

**5. ТУПРОҚДАГИ МИКРОБИОЛОГИК ПРОЦЕССЛАРНИНГ
МАВСУМИЙЛИГИ**

Тупроқдаги микробиологик процесслар активлигининг йил фаслларига қараб хийла даражада ўзгариб туриши анча илгари ҳам сезилган. Гунг таркибида ерга солинган 100 қисм азотнинг 10 қисми баҳорда, 3 қисми ёзда, 5 қисми кузда ва 3 қисми қишда нитрат кислотага айланиши ўтган асрнинг охирларидаёқ курсатиб берилган. Бундан, тупроқдаги органик моддаларнинг минералларга айланиши баҳор ва кузда жуда кучаяди, деган хулоса чиқарилган. Европа, Африка ва Американинг ҳар хил тупроқларидаги нитрификация процесси тезлигини текширишда ҳам худди шунга ўхшаш натижалар қўлга киритилди. Тупроқ намлиги ёзда оптимал даражада қолаверган ҳолларда ҳам талайгина микробиологик процесслар (аммонификация, нитрификация ва ҳоказолар) активлигининг барибир бирмунча сусайиши кузатилган.

Шунга кўра, тупроқдаги микробиологик процессларнинг фасл сари ўзгариб туришига сабаб нима? деган табиий савол келиб чиққан. Бунга ҳар хил жавоб берилган. Баъзи тадқиқотчилар бундай мавсумийлик температуранинг ўзгаришига, тупроқ эритмаси актив реакциясининг ўзгариб туришига ва бошқаларга боғлиқ, деган фикр юритганлар. Бироқ тажриба маълумотлари бу фикрни тасдиқламади. Ўрта кенгликларда тупроқнинг ёзда қизиши оптимумдан ошмайди, бироқ микробиологик процессларнинг активлиги эса жуда пасайиб кетади. Талайгина тупроқларда актив кислоталилик даражаси йил мобайнида жуда оз миқдорда ўзгарадиган бўлиб чиқди, микробиологик процессларнинг мавсумийлиги эса шу тупроқларда ҳам осонгина аниқланди.

Тупроқни лаборатория шароитида оптимум даражада нам ҳолда сақлаш ҳам уша мавсумий ўзгаришларни курсатди.

Модомики шундай экан, айтиб ўтилган ҳодисаларнинг сабаби юқорида кўрсатилган факторларга боғлиқ, деб бўлмайди. Уларнинг сабаби, биринчи галда, микроорганизмларнинг ҳаёт фаолиятига, хусусан уларнинг ҳар хил заҳарли моддалар ҳосил қилишига боғлиқ, бу аллақачоноқ аниқланган. Пептонли озиқ муҳитига тупроқ экстракти қўшилганда, унинг сусайтирувчи таъсир кўрсатиши аниқланган. Е. В. Дианова ва А. А. Ворошилованинг тажрибаларида айниқса ишонарли далиллар қўлга киритилди.

Улар тупроқ экстрактини озиқ муҳитларига қўшиб, микроорганизмлар туфайли содир бўладиган айрим биохимиявий процесслар активлигини аниқладилар. Анализлар тупроқ экстракти, шунингдек тупроқдан сиқиб олинган эритмалар (экстракт йилнинг қайси фаслида тайёрланганлигига қараб) биохимиявий процесслар активлигига ҳар хил таъсир қилишини кўрсатиб берди. Ўша экстрактларнинг таъсирини мунтазам равишда кузатиб бориш натижасида тупроқ март ва сентябрь ойларида олингандагина экстрактлар пептоннинг парчаланишига ёрдам бериши аниқланди. Агар экстракт ёзда олинган тупроқдан тайёрланган бўлса, аксинча, бу процессни сезиларли даражада инактивлайди. Тупроқ экстрактлари глюкозанинг парчаланишига ҳам худди шундай таъсир кўрсатган. Июлда олинган тупроқлар экстракти расмана заҳарли хоссаларга эга бўлиб чиқди, август ва сентябрда олинган тупроқлар экстракти эса муайян процессни кучайтирган.

Ана шуларнинг ҳаммаси тупроқдаги микробиологик процессларнинг мавсумга кўра ўзгариб туришининг сабабларидан бири тупроқда қандайдир заҳарли моддалар тупланиши эканлигини кўрсатади.

Тупроқ микробиологияси соҳасида ҳозир қўлга киритилган маълумотлар шу фикрнинг тўғрилигини тамомила тасдиқлади. Ҳақиқатан ҳам, микроорганизмлар ҳар хил заҳарли моддалар ишлаб чиқаради. Бу моддалар орасида хилма-хил антибиотиклар муҳим ўрин тутди, улар тўғрисида юқорида батафсил гапириб ўтилган эди. Антибиотикларни доимо микроорганизмлар ишлаб чиқаради ва тупроққа ажратиб туради. Бироқ антибиотиклар тупроқнинг ҳар хил таркибий қисмлари билан ўзаро таъсир қилганидан ўз активлигини аста-секин йўқотиб боради. Шундай ўзаро таъсир бўлмаганда эди, тупроқ аллақачоноқ микроорганизмларнинг ривожланиши учун ноқўлай муҳитга айланиб қолган бўлар эди. Лекин ҳозирча бундай бўлгани йўқ, аммо тупроқнинг микробларга қаршилиқ кўрсатадиган баъзи хоссалари ҳар ҳолда қисман сақланиб келмоқда. Майда эланган тупроқни агарли озиқ муҳитларига экиш ва уларга кейин ҳар хил бактерияларни юқтириш йўли билан буни аниқлаш мумкин.

Тупроқнинг диаметри тахминан 0,125 мм ва бундан майда заррачаларида шундай хоссалар айниқса намоён бўлади. Олдин

қиздириш тупроқнинг микробларга қарши хоссаларини кескин пасайтириб юборганидан, бу хоссалар биологик тул билан юзага келган, деб ўйлаш керак.

Тупроқ кукунланиб кетганда микробиология активлигининг пасайиб кетиши ва майда бўлакли структура юзага келганда қайтадан кучайиши тупроқ заррачаларида микробларга қарши хоссалар борлигига боғлиқ.

Бир қанча патоген ва фитопатоген бактериялар, шунингдек тупроқда яшайдиган типик бактериялар жумласига кирмайдиган бошқа кўпгина бактерияларнинг тупроқда тез нобуд бўлишини ҳам, афтидан, тупроқнинг ўша хусусиятлари билан тушунириш керак.

Микробларга қарши ва заҳарли моддалар ҳар хил тупроқларда ва турли иқлим зоналарида бир хил миқдорда бўлмайди. Улар бирор хил микроорганизмларнинг нечоғли тез ривожланишига қараб, тупланиши ва йўқолиб кетиши мумкин. Тупроқ микроорганизмлари турларининг таркиби фақат тупроқ таркибига эмас, балки ўстирилаётган ўсимликлар турларининг таркибига ҳам боғлиқ бўлгандан, ўша ўсимликлар тупроқнинг антибиотик хоссаларига катта таъсир кўрсатади. Масалан, Н. А. Красильников маълумотлари шундан далолат беради, у себарга ва ўт аралашмалари ўсган ерларнинг тупроғи жавдар ўсган ёки экин экилмаган ерларнинг тупроғига қараганда стафилококк ва ичак таёқчасининг ривожланиши учун анча заҳарли эканлигини кўрсатиб беришга муваффақ бўлди. Чамаси, ўтлар антагонист микробларнинг ривожланишига ёдам беради, бу микроблар тупроққа юқорида айтилган бактерияларни сиқиб қўядиган ҳар хил антибиотик моддалар ажратиб чиқаради. Қуйидаги фактлар ана шу фикрнинг тўғрилигини кўрсатади. Тупроқ 100—120° гача қиздирилганда бактерияларга қарши хоссалари йўқолиб кетади, унга қайтадан тупроқ бактериялари юктирилганда эса ўша хоссалар аста-секин тикланиб боради. Бу хоссалар тупроқда ҳар хил антагонист микроорганизмларнинг ривожланишига боғлиқ, чунки улар стерилланмаган тупроқлардагина юзага чиқади. Тупроқнинг биологик «толиқиши» ҳам унда антибиотик моддалар тупланишига кўп даражада боғлиқ бўлиши ажаб эмас.

Тупроқдаги микробиологик процессларнинг мавсумийлигида биологик сабаблар билан бир қаторда химикатий ва физик-химиявий сабаблар ҳам маълум аҳамиятга эга. Бирор озиқ модда етишмаслиги туфайли тупроқ микроорганизмларининг ривожланиши учун унча ярамай қолгандек, тупроқда заҳарли моддаларнинг (ҳаракатчан алюминий ва бошқаларнинг) тупланиши ҳам микроорганизмларнинг ривожланиш кучини пасайтириб қўяди.

Баҳорда осон ўзлаштириш мумкин бўлган органик моддалар (аввалги йилдан қолган парчаланмаган ўсимлик қолдиқлари ва ҳоказолар) тупроқда доим анча кўп бўлади, шунинг учун

микроорганизмларнинг минераллаштирувчи активлиги худди баҳорда кучаяди. Ёзга бориб, ўша моддаларнинг аста-секин парчаланиши ва шу билан бирга тупроқда антибиотик моддаларнинг тулланиб бориши ёзда активликнинг пасайиб кетишига сабаб бўлади.

Кўзда ерга янги органик моддаларнинг тушиши ва микробларга қарши моддаларнинг ёз мобайнида инактивланиши микробиологик процессларнинг кўзда яна кучайишига олиб келади.

Тупроқдаги микроорганизмларнинг ривожланишида бирмунча актив давр билан унча актив бўлмаган давр, чамаси, шу тариқа алмашилиб туради.

6. ТУПРОҚНИ ҚИСМАН СТЕРИЛЛАШНИНГ ТУПРОҚ МИКРООРГАНИЗМЛАРИГА ВА ЭКИНЛАР ҲОСИЛИГА ТАЪСИРИ

Тупроқни қисман стериллаш тупроқ микроорганизмларига ва тупроқдаги озиқ моддаларнинг ҳаракатчанлигига катта таъсир кўрсатади. Бунга турли йўл билан эришилади, бироқ ерга ҳар хил антисептик моддалар солиш усули энг кўп қўлланади. Баъзи антисептиклар тупроқни соғломлаштирибгина қолмай, экинлар ҳосилини хийла оширади ҳам, қуйидаги жадвал маълумотлари шуни тасдиқлайди.

Хлорпикриннинг ботқоқланган туқ тус тупроқли ерларда ўсадиган зиғир ҳосилига таъсири

(Берёзова ва Горбуновдан олинган)

Тажриба вариантлари	Ҳосил (ҳар илшга нисбатан 2 ҳисобида, абсолют куруқ оғирлиги)	
	уруғи	пояси
Ўғитланмаган (контрол)	3,13	9,33
Хлорпикрин (1 кг тупроққа 0,2 г ҳисобида)	7,07	20,53
МРК	9,22	30,36
МРК + хлорпикрин (1 кг тупроққа 0,2 г ҳисобида)	10,02	30,48

Зиғирчилик институтининг энгил қумоқ тупроқли тажриба майдонида ўтказилган дала тажрибаларидан ҳам худди шундай натижалар олинган. Антисептик билан ишланган ердан қисман стерилланмаган ердагига қараганда икки барабар кўп сули ҳосили олинди.

Қисман стериллашнинг ҳосилга шу тариқа таъсир этиши, афтидан, шунга боғлиқки, тупроқ антисептик билан ишлангандан кейин микроорганизмлар сони кескин камайиб кетади, кейинчалик эса нобуд бўлган, спора ҳосил қилмайдиган бактериялар, сув ўтлари, содда ҳайвонларнинг чириши ва тупроқдаги ор-

ганик модданинг зур бериб парчаланиши ҳисобига тупроқ микрофлораси зур бериб ривожлана бошлайди.

Хлорпикрин солингандан кейин ҳар хил тупроқ типларида сувда эрийдиган органик моддалар миқдори кўпаяди, бу — микроорганизмларнинг кўплаб ривожланиши ва уларнинг органик моддаларни минералларга айлантириб, азотли минерал бирикмалар ҳосил қилиши учун қулай шароит туғдиради.

Текширишлардан маълум бўлгандек, антисептиклар аввал питратлар тўпланишини сусайтириб, аммиак тўпланишини кучайтиради. Афтидан, тупроқ қисман стерилланганда спора ҳосил қилмайдиган нитрификацияловчи бактериялар тез нобуд бўлади, орасида спора ҳосил қилувчи формалар кўп учрайдиган аммонификацияловчи бактериялар эса, аксинча, активлигини сезиларли даражада кучайтиради ва қўшимча миқдорда осон парчаланидиган органик моддалар олади. Антисептикларнинг шу тариқа таъсир кўрсатишини Е. Н. Мишустин маълумотлари тасдиқлайди. У тупроқдаги озиқ моддалар ўзлаштириш учун нечоғли қулайлигини кўрсатадиган биологик индикатор ўрнида *Aspergillus uiger* замбуруғидан фойдаланиб, антисептик солингандан кейин сувда эрийдиган органик модда миқдори нисбатда тез кўпайиб кетишини кўрсатиб берди.

Баъзи тупроқларда, масалан, қисман стериллашга айниқса тез бериладиган тупроқларда, антисептик солингандан 30 минут кейиноқ сувда эрийдиган органик модда фракциясининг кўпайишини пайқаш мумкин бўлган. Албатта, таъсир муддати шунча давом этганда, озиқ моддалар (асосан азот билан фосфор) микроорганизмлар туфайли чиқиб кетади, деб айтишга урин йўқ, чунки уларнинг шу даврдаги ҳаёт фаолияти тупроққа солинган антисептик таъсирида ҳали жуда суст ҳолда тураверади. Шунинг учун айрим антисептиклар тупроқдаги органик моддаларнинг ҳолатида муҳим химиявий ўзгиришлар келтириб чиқаради, хусусан, улар бир қисмининг сувли эритмага ўтишини кучайтиради, бу ҳол уларнинг микроорганизмлар таъсирига яна берилиши учун қулай қилиб қўяди, деб ўйлаш керак. Бироқ ҳар хил тупроқлар бунга турлича муносабатда бўлади: уларнинг баъзилари антисептик таъсирига осон бериб, бошқалари аксинча қийин бериледи. Кейинги ҳолда, чамаси, тупроқнинг органик моддалари тегишли антисептик таъсирига камроқ учрайди. Ҳар хил антисептикларни қўллашга тааллуқли маълумотлар ҳам худди шуни кўрсатади. Химиявий табиати актив бўладиган ва тупроқ органик моддаси билан ўзаро таъсир қилиб, оксидланиш ёки гидролизланиш процессини таъминлай оладиган антисептиклар (хлор, хлорли оҳак, формальдегид, сульфатли бирикмалар ва ҳоказолар) тупроқдаги органик моддалар билан ўзаро тез таъсир қила олмайдиган туйинган углеводородлар ва уларга яқин бирикмалар типидagi химиявий инерт антисептикларга қараганда ҳосилга одатда каттароқ таъсир кўрсатади. Уларнинг

ҳосилга яхши таъсир кўрсатиши, чамаси, биологик факторларга, хусусан тупроқдаги *Protozoa* га ва бошқа микроорганизмлар группасига ҳалокатли таъсир кўрсатишига кўп даражада боғлиқ, бу микроорганизмларнинг ҳужайра моддаси аммонификацияловчи бактерияларнинг ривожланиши учун кейинчалик яхши озиқ бўлади ва зўр бериб аммиак ҳосил қилишга материал беради.

Қисман стериллаш «толиққан» тупроқли ерлардан олинадиган ҳосилга ҳам яхши таъсир кўрсатади.

Маълумки, бир хил экин бир жойга муттасил экилаверса, тупроқ толиқиб қолади. Айни вақтда тўлиқ ўғит солиш ва тупроқ физик хоссаларини сақлаб қолишга қарамасдан, мазкур экиннинг ҳосили тобора камайиб бораверади, лекин худди уша ернинг ўзида бошқа экинлар яхши ҳосил беради. Зигир, беда, себарга, қанд лавлаги ва бошқа экинлар муттасил бир жойга экилаверса, кўпинча шундай ҳодиса кузатилади. Баъзи тадқиқотчилар бу ҳодиса тупроқдаги баъзи озиқ моддаларнинг бир томонлама сарфланишига боғлиқ, деб тахмин қилдилар, айни вақтда, одатда ўсимликка оз миқдорда керак бўладиган, аммо унинг нормал ривожланиши учун мутлақо зарур ҳар хил микроэлементларни кўрсатдилар. Бошқалари бу ҳодисани тупроқда заҳарли моддалар тўпланишига, учинчилари эса ўсимликларнинг илдиз системасида паразитлик қилиб яшайдиган микроорганизмлар тўпланишига боғлиқ, деб ўйлаганлар.

Тупроқ толиқишининг табиати шу пайтгача тула аниқланмаган, лекин у жуда мураккаб бўлиб, ҳар хил сабабларга кўра келиб чиққан. Ўзининг ҳаёт фаолияти маҳсулотлари билан ёки ўсимликлар илдиз системасида паразитлик қилиб яшаб, уларнинг ривожланишини сусайтириб қўядиган микроорганизмларнинг тупроқда тўпланиши, чамаси, бу ўринда асосий сабаблардан бири бўлади. Тупроқда жуда кўп паразит замбуруғлар ёки фитопатоген бактериялар тўпланиб қолса, табиийки, ўсимликлар қийин ўсади ёки мутлақо ўсмайди. Тупроқда ҳайвонлар дунёсининг паразит вакиллари тўпланганда ҳам худди шундай натижа келиб чиқади. Чунончи, лавлаги нематодаси — қанд лавлагининг энг хавфли паразити эканлиги қадимданоқ маълум. Унинг личинкалари қанд лавлаги илдизларига жойлашиб олади ва лавлагига ҳосилининг кескин камайиб кетишига сабаб бўлади.

Тупроқнинг толиқиши ундаги микроорганизмлар теваарак-атроф муҳитга ажратиб чиқарадиган ҳар хил заҳарли моддалар тўпланишига ҳам боғлиқ бўлиши мумкин. Турли иқлим зоналарида ва ҳар хил типдаги тупроқларда уша моддалар ҳар хил тезлик билан тўпланади. Шунинг учун бирор экинни ҳадеб эканлиги туфайли тупроқнинг толиқиб қолиш муддатлари ҳам ҳар хил бўлади.

Тупроқнинг толиқишига қарши курашнинг самарали чораси тупроқни ҳар хил антисептиклар билан қисман стериллашдир. Бу

усул фитопатоген бактериялар ва замбуруғларни тамомила деярли йўқотишга ва шу тариқа тупроқнинг ҳолатини яхшилашга имкон беради-ю, бироқ тупроқнинг толиқиши заҳарли алюминий, марганец ёки темир ионларининг тўпланишига боғлиқ бўлса, кўнгилдагидек натижа бермайди. Бу ионлар одатда озиқ элементларининг тупроқдан бир томонлама сарфланиши ва тупроқ эритмасининг сезиларли даражада кислотали реакция касб этиши туфайли тўпланади. Тупроқнинг толиқишига ундаги сийрак элементларнинг камайиб кетиши сабаб бўлган ҳолларда ҳам қисман стериллаш кам натижа беради. Бундай ҳолларда тупроқ ҳолатини яхшилаш мақсадида унга махсус ўғитлар солинади.

Органик моддаларга бой тупроқни қуритиш ҳам ҳосилнинг анчагина ортишига ёрдам беради. Кўпгина текширишлардан маълум бўлгандек, қуриқ ерлардан олинган ва қайта-қайта қуритилган тупроқларда энг яхши натижалар олинади. Бу ҳолда ҳосил 40% ва ундан ҳам кўпроқ ортади. Бунинг сабаби шуки, тупроқда ер намлангандан кейин ривожланадиган микроорганизмлар сони кўпайиши натижасида аммиак билан карбонат ангидрид кўпроқ ҳосил бўлади.

XVIII б о б

РИЗОСФЕРА МИКРООРГАНИЗМЛАРИ ВА ЎСИМЛИКЛАРНИНГ ЎСИШИ

1. РИЗОСФЕРА БАКТЕРИЯЛАРИ ВА УЛАРНИНГ ЎҚОРИ ЎСИМЛИКЛАР БИЛАН ЎЗАРО БОҒЛИҚЛИГИ

Ризосфера микроорганизмлари илдизлар юзасида ва ўсимлик илдизларига бевосита тақалиб турадиган тупроқда кўплаб ривожланади. Бир қанча тадқиқотчилар ҳар хил тур ўсимликларнинг илдиз системаси билан маҳкам алоқада бўладиган микроорганизмларнинг сифат таркиби анча фарқ қилишини ва илдиз яқинидаги ҳужайралар сони эса илдиздан бир оз наридаги ҳужайралар сонидан анча кўп бўлишини кўрсатиб беришга муваффақ бўлдилар. Масалан, Н. А. Красильниковнинг текширишларига қўра, маккажўхори, кўнғабоқар, соя ва бошқа экинлар ризосферасидаги микроорганизмлар сони контрол ерлардагига қараганда 5—10 баравар кўп бўлади.

Ўсимликларнинг ўсиш даврларига қараб, микроорганизмлар сонининг ўзгариб туришида ҳам муайян қонуният бор. Одатда ўсимликларнинг гуллаш даврида ризосферадаги микроорганизмлар сони энг кўп бўлади. Баъзи ўсимликларда иккинчи максимум ҳам кузатилади, бугдойда у поя чиқариш даврига, маккажўхорида эса бачки чиқариш даврига тўғри келади.

Совет ва чет эл тадқиқотчиларининг куп ишларига асосланиб, илдиз ёни микрофлорасининг асосий қисми *Pseudomonas* типигаги спора ҳосил қилмайдиган бактериялардан иборат, деб ҳисоблаш керак. Ризосфера бактериялари одатда ўсимликлар ривожланишининг дастлабки стадияларида ва гуллаш даврида энг куп топилади. Ўсимликларнинг етилиш даврида улар энг кам бўлади. Ҳосил йиғиб-териб олингандан кейин, илдизлардаги бактериялар сони қайтадан жуда кўпайиб кетади. Бироқ энди уларнинг асосий қисмини ризосфера бактериялари эмас, балки илдиз қолдиқларини чиритувчи бактериялар ташкил этади.

Ризосфера бактериялари сувли муҳитда ўстирилганда ҳам ўсимликларнинг илдизи юзасида жуда кўпайиб кетади. Авторлар (М. Фёдоров ва Г. Пантош, 1958) нинг текширишларига кўра, сувли муҳитда ва ерда ўстирилаётган бугдой илдизлари юзасидаги ризосфера бактерияларининг сони деярли бир хил бўлади. Сувда ўстириш шароитида илдиздан ажраладиган моддалар уларнинг ривожланиши учун бирдан-бир манба бўлиб хизмат қилганидан, илдиз юзасида ривожланадиган бактерияларнинг сифат ва миқдор таркиби ўша моддаларга боғлиқ. Айни вақтда шунини айтиб ўтиш муҳимки, сув культурасида микрофлоранинг ҳаммаси деярли илдизлар юзасида бўлади, озиқ муҳитидаги бактерияларнинг сони эса илдизлар юзасида ривожланаётган бактериялар сонининг миңдан бир улушидан ошмайди, лекин бундай шароитда ҳам уларнинг ривожланиш максимуми бошоқланиш фазасига туғри келади. Муҳитдаги минерал азот дозасини ошириш (Гельригель аралашмасидан 0,3 норма ўрнига бир норма азот солиш) ўсимликлар ҳосилининг анча ортишига ва илдизлар юзасида топиладиган бактериялар сонининг деярли икки баравар кўпайишига сабаб бўлади. Ўсимликлар зўр бериб органик модда синтез қилганда, илдиздан ажралиб чиқадиغان моддалар, афтидан, кўпаяди, худди шу моддалар ризосфера бактерияларининг жуда тез ривожланишини таъминлаб туради.

Бу маълумотлар бугдой ризосфераси бактерияларининг таркибидаги миқдор ўзгаришлари тупроқ хусусиятларига боғлиқ бўлмасдан, ўсимликнинг ривожланиш фазасига ва кучига боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Ўсимликларнинг ўсиш тезлиги билан илдизи юзасида ривожланаётган ризосфера бактерияларининг сони ўртасидаги боғланиш туғрисида бирмунча тўла тасаввурга эга бўлиш учун, бугдой ризосферасидаги бактериялар сонининг миқдор ўзгаришларини турли ривожланиш фазаларида ўсимликларнинг ер усти қисмида қуруқ модда тўпланиши билан солиштириб кўришга ҳаракат қилинди. Шу мақсадда ривожланишнинг турли фазаларида ўсимликлар ер усти массасининг қуруқ оғирлиги аниқланди ва илдизлари юзасида ривожланаётган ризосфера бактериялари сони билан солиштириб кўрилди. Бу солиштириш натижалари бугдой ризосфераси бактерияларининг сони муайян ривожланиш фазасида ер усти массаси қуруқ моддасининг нечоғли кўпайиб боришига яраша ўзгаришини кўрсатиб берди. Чунончи, турли шароитда ўстирилаётган бугдой ризосфераси бактериялари бошоқ тортиш фазасида энг кўп бўлади. Ўсимликда худди шу даврда қуруқ модда энг кўп тўпланади.

Равшанки, ўсимликда ҳаёт фаолиятининг ҳамма процесслари, жумладан ҳужайра моддаси синтез қилиш ҳам жуда шиддат билан борган. Ўша процесслар жуда шиддат билан борганда эса, афтидан, илдизлар орқали атрофдаги муҳитга органик моддалар чиқиши учун бирмунча қўлай шароит туғилади. Худди шу моддалар ризосфера бактериялари учун озиқ бўлади.

Ўсимликнинг етилиш даврига келиб, умумий физиологик фаолияти камайганда (маълум вақт ичида қуруқ массанинг кам тўпланганлиги шунини кўрсатади), илдиздан ажралаётган моддалар миқдори камайдими ва бу ҳол мазкур ўсимлик илдизида ривожланаётган ризосфера бактериялари сонининг камайишига сабаб бўлади. Агротехника фонини ўзгартириш (чимли-подзол туп-

қили ерларга минерал ўғитларни бекаму кўст қилиб қўшиш ёки сув куль-
расидаги азот дозасини ошириш) ўсимликнинг муайян ривожланиш фаза-
сига тўпланадиган органик модда миқдорини ва шу мувофиқ илдиждан
ажраладиган моддалар миқдорини ўзгартиради. Бунинг натижасида илдишлар
ҳисобида ривожланаётган ризосфера бактерияларининг ўсиши ҳам ўзгаради.
Агротехника фонида ризосфера бактерияларига бевосита таъсир эмас, балки турли
агротехника фонида ҳар хил тезлик билан ўсадиган ва шу хил миқдорда ор-
ганик модда синтез қиладиган ўсимлик орқали таъсир кўрсатади. Шунга
қара, илдиждан ажраладиган моддалар миқдори ҳам хил бўлади ва шу
моддалар ҳисобига маълум миқдор ризосфера бактериялари ривожлана олади.

Мазкур ҳолда гап ўсимликда тўпланадиган умумий муруқ модда масса-
сини туғрисида бормай, ўсимлик ривожланишининг муайян фазасида, хусусан
бир ривожланиш фазасини иккинчисидан ажратиб турладиган мuddат ичидан
муруқ массанинг туғрилиги тезлиги туғрисида бораётганини таъкидлаб ўтиш
зарур. Ўсимлик ривожланишининг тегишли фазасида органик модда нечоғли
тез синтез қилинса, афтидан, илдиш системаси орқали (ш.ч. чамаси, ўсимлик-
нинг бошқа қисмлари орқали) ажралиб чиқадиган «чиқиндилар» ҳам шунча
кўп бўлади. Уша чиқиндилар ҳисобида ризосфера бактерияларининг илдиш
юзасида ва эпифит бактерияларнинг эса ўсимликнинг бошқа юзаларида зўр
бериб ривожланиши учун имконият туғилади. Ризосфера микрофлораси-
нинг ривожланиш тезлиги гўё ўсимлик физиологик активлигининг функцияси,
хусусан фотосинтетик активлигининг функциясидир.

Типик ризосфера бактериялари ўсимликнинг илдишларидан
чиққан моддалардан фойдаланиб ривожланади ва гўё ўсимлик
ҳисобига яшайди. Бироқ бу — уша бактериялар ўз навбатида,
ўсимликнинг озикланиш режимига таъсир кўрсатмайди, деган
маънони билдирмайди. Уларнинг физиологик хусусиятларини
ўрганиш, уша бактериялар орасида барқарор азотли органик
бирикмаларни ҳам парчалайдиган актив аммонификатор-
лар ва нитратларни молекуляр азот ҳамда аммоний катионлар зўр
бериб қайтарадиган актив денитрификаторлар борлигини
кўрсатади. Бу бактериялар ўсимликларнинг озикланиш режими-
га таъсир кўрсатиши шак-шубҳа туғдирмайди.

Бирмунча батафсил текширишлар илдишлар юзасида ривож-
ланадиган бактериялар флораси ўсимликнинг озикланиш ре-
жимигагина эмас, балки ўсиш тезлигига ҳам таъсир этишини
кўрсатиб берди. Ризосфера бактерияларининг таъсир формалари
муҳитга устирувчи моддалар ажратиб чиқариб, ўсимликларнинг
ўсишини тезлаштиради, бошқалари ингибитор типидagi моддалар
чиқариб, уларнинг ўсишини, аксинча, секинлаштиради. Қишлоқ
хўжалигида алмашлаб экиш режалари тузилар экан, шу нарса
ҳисобга олиниши керак. Тегишли экинларни алма-гал экиш
йўли билан ердан самарали фойдаланишдан ташқари, унинг
ҳолатини яхшилаб бориш, тупроқда маълум ўсимликларнинг ри-
вожланишини сусайтирадиган бактериялар тўпланишига йўл
қўймаслик ҳам мумкин. Экинлар туғри алмашлаб экилганда ва
улар кейинги экинларга қандай таъсир кўрсатиши ҳисобга олин-
ганда, ерга барабар миқдорда ўғит солиш билан ҳосилни анча
ошириш мумкин.

Тупроқ микроорганизмлари ўсимликларнинг ўсишига нечоғли
хилма-хил таъсир кўрсатиши ва уша микроорганизмларнинг