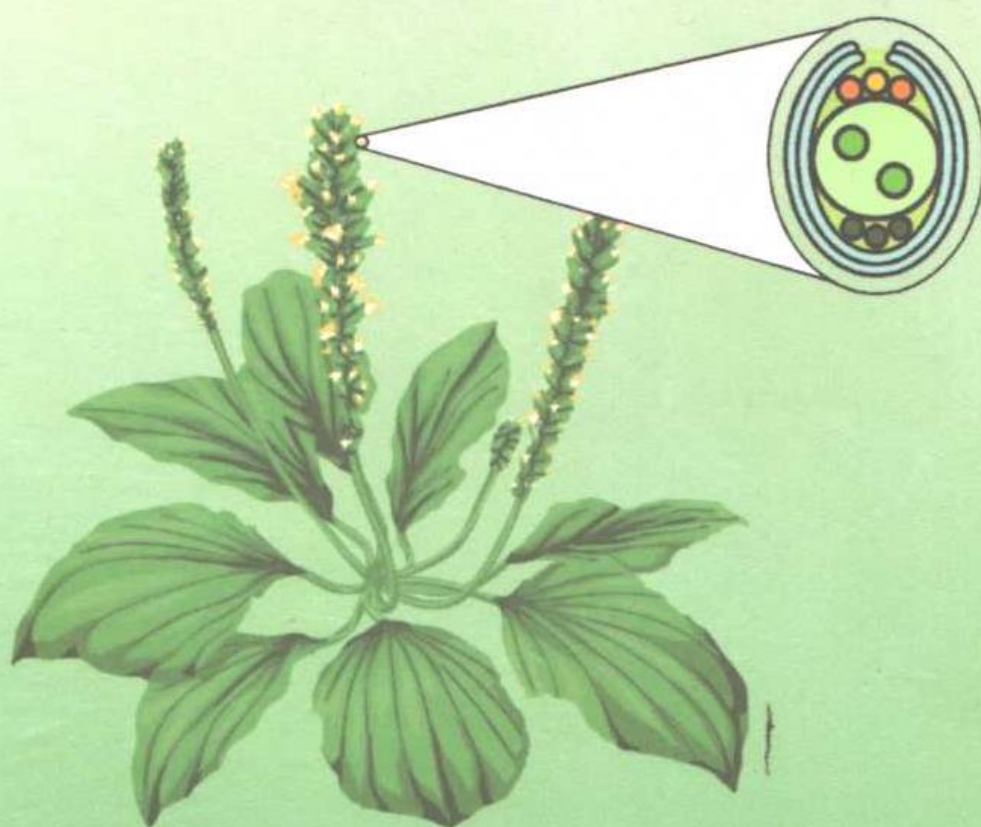


M.A.DAVIDOV, A.A.IMIRSINOVA

O'SIMLIKLAR SITOEMBRIOLOGIYASI



TOSHKENT

UO'K: 631.52(075)

KBK 28.53

D-13

D-13

**M.A.Davidov, A.A.Imirsinova. O'simliklar
sitoembriologiyasi. (O'quv qo'llanma). –T.:
«Fan va texnologiya», 2018, 224 bet.**

ISBN 978–9943–11–766–2

O'quv qo'llanmada o'simliklar sitoembriologiyasi fanining qisqacha rivojlanish tarixi, mikrosporogenez, otalik gametofitining tuzilishi, megasporogenez, urug'chi gametofitining rivojlanishi, changlanish, chang donasining unishi, chang nayining o'sishi, qo'sh urug'lanish, endospermning rivojlanishi, embriogenez, urug'langan tuxum hujayraning bo'linishi, poliembrioniya, apomiksis, sitoembriologiyaning asosiy tamoyillari haqida asosiy ma'lumotlar tegishli illyustratsiyalar bilan keltirilgan.

O'quv qo'llanma oliy oquv yurtlari talabalari hamda akademik litsey va kasb-hunar kollejlari o'qituvchilariga, shuningdek, ilmiy izlanuvchilar uchun mo'ljallangan.

UO'K: 631.52(075)

KBK 28.53

Mas'ul muharrir:

Sharobiddin Tojiboyev – biologiya fanlari nomzodi, professor.

Taqrizchilar:

A.A.Bekmuxamedov – biologiya fanlari nomzodi, dotsent;

X.U.Xalbekova – biologiya fanlari nomzodi, dotsent;

D.S.To'ychiyeva – biologiya fanlari nomzodi, dotsent.

***O'quv qo'llanma Farg'ona davlat universiteti ilmiy Kengashining
2017-yil 30-noyabrdagi 4-sonli yig'ilish qaroriga asosan chop etildi.***

ISBN 978–9943–11–766–2

© «Fan va texnologiya» nashriyoti, 2018.

СЎЗ БОШИ

Ёпиқ уруғлилар хусусан, гулли ўсимликларнинг эмбриологияси бўйича ҳозирга келиб катта ҳажмдаги маълумотлар тўпланган. Бу борада халқаро конференциялар ҳам ўтказилиб турилади. Эмбриолог олимлар томонидан микроспорогенез, макроспорогенез, чангланиш, чанг доналарининг униши, чанг найини ўсиши, қўшуруғланиш, унинг моҳияти, эндосперм ва муртакнинг ривожланиши, полиэмбриония, апомиксис ҳақида мумтоз монографиялар яратилган.

Эмбриологияда қўлга киритилган маълумотлардан гулли ўсимликларнинг систематикаси, филогениясига доир масалаларни ҳал этишда, генетика ва селекция ишларини амалга оширишда, инсон талабларига мос серхосил, зараркунанда ва касалликларга чидамли дурагай ўсимликларни олишда фойдаланиб келинмоқда. Ўсимликлар цитозембриологияси томонидан қўлга киритилган ютуқлар амалиётга тобора кўпроқ ва кенгроқ даражада тадбиқ этилмоқда.

Ўсимликлар цитозембриологияси бўйича етук малакали илмий даражага эга бўлган мутахассисларга ҳаётнинг ўзи талабларни қўймоқда. Ҳозирги кунгача бизга маълум бўлган ўқув адабиётлар орасида ўзбек тилида “Ўсимликлар цитозембриологияси” бўйича бу соҳага доир бирор ўқув қўлланма ёки дарслик яратилмаган.

Ушбу фан бакалавриятнинг биология йўналиши талабалари ўқув режасига 2015 йилдан бошлаб танлов фан сифатида киритилган. Ҳозирги кунда Фарғона давлат университети экология кафедраси олимлари томонидан ўсимликлар цитозембриологияси хусусан, Фарғона минтақасидаги “Қизил китоб”га киритилган бир қанча ўсимлик оила туркумлари турларининг эмбриологияси бўйича илмий изланишлар олиб борилмоқда.

Бу борада маълум муваффақиятларга эришилмоқда. Олиб борилаётган тажриба-тадқиқот натижаларимизга ҳамда илмий адабиётлардан олинган маълумотларга таянган ҳолда биология мутахассислигининг бакалаврият ва

магистрларига ўсимликлар цитоэмбриологияси фанини ўқув фани сифатида ўқитишни давр тақазо этмоқда.

Шу аснода қўлингиздаги ушбу ўқув-қўлланма яратилди. Қўлланмани яратишда ушбу фаннинг дарғалари томонидан тўпланган жуда катта маълумотларни жойлаштиришда услубий бардавомийликка риоя этдик.

Микроспорогенез, макроспорогенез, оталик ва оналик гаметофитларни ривожланиши изоҳланганидан сўнг, мазкур жараёнларни амалга ошиш тартиблари, полиэмбриония, апомиксис ҳодисалари изоҳланди. Қўлланмада эмбриолог олимлар олдида турган долзарб масалалар қисқача баён этилди. Ўсимликлар цитоэмбриологиясини изоҳлашда унга доир муҳим атамаларнинг изоҳи келтириб ўтилди.

Ўсимликлар цитоэмбриологияси бўйича мазкур ўқув қўлланмада микроспорогенез ва оталик гаметофитининг ривожланиши, макроспорогенез ва оналик гаметофитининг ривожланиши, чангланиш, чангнинг ўсиши ва чанг найининг ҳосил бўлиши, қўшуруғланиш ва унинг қонуниятлари, эндосперм ва муртакнинг ривожланиши, полиэмбриония ва апомиксисда рўй берадиган жараёнлар, систематика, генетика ва селекциядаги мунозарали масалаларни ҳал этишда цитоэмбриологик тадқиқотларнинг амалий аҳамиятини тушинтириш борасида илмий билимлар баён қилинди.

Ушбу ўқув қўлланма ҳақидаги фикр ва таклифларни муаллиф мамнуният билан қабул қилади.

Муаллиф

I БОБ. ЎСИМЛИКЛАР ЭМБРОЛОГИЯСИ ФАНИНИНГ ПРЕДМЕТИ, МЕТОДЛАРИ ВА АҲАМИЯТИ

Ёпиқ уруғли ўсимликларни ўрганишда эмбриология ва цитология тармоқлари бир-бири билан шу қадар боғланиб кетганки энди бу тармоқларни умумлаштириб цитоэмбриология деб айтиш мумкин. Шунинг учун ушбу қўлланма ўсимликлар цитоэмбриологияси деб номланган. Гулли ўсимликлар цитоэмбриологияси–антэкология фани билан чамбарчас боғлиқ ҳолда, ўсимликлар дунёсининг кўпайиш қонуниятларини ўрганади. Цитоэмбриология–ўсимликларда жинсий хужайраларнинг ривожланиши, оталаниш жараёни муртак ва эндосперма тараққиёти билан бир қаторда уруғ ва меванининг ҳосил бўлишини ҳам ўрганувчи ботаниканинг алоҳида шаклланган фан тармоғи ҳисобланади. Шу сабабли ўсимликлар цитоэмбриологияси фанини ўрганиш натижасида олинган назарий маълумотлар қишлоқ хўжалигида маданий ўсимликлар ҳосилдорлигини оширишдаги аҳамияти беқиёсдир.

Ушбу фаннинг мақсади гулли ўсимликлар дунёсида уруғ ҳосил бўлиш жараёнлари билан боғлиқ бўлган эмбрионал тараққиёт ва ривожланиш жараёнларининг қонуниятларини ўрганишдан иборат.

Ўсимликлар цитоэмбриологияси тарихий тараққиётда жинсий аъзоларнинг тараққий этиши, жинсий жараён натижасида муртак, эндосперм ва шу кабиларнинг шаклланишини ўрганиш натижасида юзага келган. У спорогенез, гаметофит ва гаметаларни шаклланиши, чангланиш ва уруғланиш, муртак, эндосперм ва уруғдаги бошқа элементларни ҳосил бўлиши бўйича кенг қамровли масалаларни ўз ичига олади.

Юксак ўсимликлар цитологияси ва эмбриологияси ҳақидаги дастлабки маълумотлар XVII асрнинг охирида, асосан Европа мамлакатларининг ботаниклари томонидан бошланиб, мустақил илмий йўналишга эга бўлган фан сифатида XIX асрнинг иккинчи ярмида шаклланган. Ўсимликлар цитоэмбриологиясини ўрганишда узок муддат давомида қўлланилган услуб бу – морфологик тавсифлашдир. XX асрнинг бошларига келиб, уни ўрнига қиёслаш, ундан кейин экспериментал услуб ривожланган. Ўсимликлар

цитозембриологиясини ўрганиш бўйича кенг қамровли илмий-тадқиқотлар ўтган асрнинг 60 йилларида бошланган.

Бу даврга келиб ўсимликларнинг цитозембриологияси чуқур тадқиқ этилди. Электрон микроскопдан фойдаланиш, биокимёвий, биофизикавий, цитокимёвий, автордиография услублари тадбиқ этила бошланди. Бу услублардан тўқима ва хужайраларни ўсимликдан ажратиб олиб, уларни лаборатория шароитида сунъий озикада ўстиришда қўлланилди. Шу билан бирга эмбриология бўйича илмий тадқиқотларнинг натижаларини унга турдош фанлар билан қиёслаб баҳо беришдаги нуқтаи назарлар ижобий ва ижодий томонга ўзгарди. Цитология, физиология, биокимё, генетика ва молекуляр генетикада қўлланиладиган услублар, бу соҳаларда эришилган янгиликлар, ютуқлар асосида умумий изланишлар йўлга қўйилди.

Бу ишлардан фойдаланган ҳолда ўсимликлар цитозембриологиясини тадқиқ этишда, янги йўналишлар шаклланди. Шунинг олдиндан таъкидлашимиз жоизки, ҳозирги кунга келиб ўсимликлар цитозембриологияси бўйича олиб борилаётган илмий тадқиқотлар натижасида кўплаб тармоқлар юзага келган. Ҳозирда улар тобора чуқурроқ даражада ўрганилмоқда. Ўсимликлар цитозембриологияси борасида олиб борилаётган барча тадқиқотларнинг тармоқ йўналишлари қуйидагилар ҳисобланади:

1. Назарий эмбриология йўналиши:

а) умумий; б) хусусий тармоқларни ўз ичига олади.

2. Амалий эмбриология йўналиши:

а) қиёсий; б) қишлоқ хўжалик экинлари бўйича олиб борилаётган тадқиқотларни ўз ичига олади.

Йўналишлардаги тармоқларни қисқача тавсифи қуйидагиларни ўз ичига олади:

Умумий эмбриология – чангдон, микроспора, оталик гаметофит, уруғкуртак, макроспора, оналик гаметофити, муртак ва эндосперм, уруғнинг бошқа қисмлари, шу билан бир қаторда гулдаги чангланиш ва уруғланиш шунингдек, апомиксис ва полиэмбриония ҳодисасини тадқиқ этади.

Хусусий цитозмбриология – маданий ва ёввойи ўсимликлар эмбрионал структураларининг тузилиши, ривожланиши ва вазифаларини ўрганади. Бунда олинган маълумотлар умумий эмбриологиянинг натижалари билан биргаликда эмбриологик қонуниятлар, ғоя ва назарияларни ишлаб чиқишнинг асоси бўлиб хизмат қилади, шунингдек ўрганилаётган ўсимликлар бўйича селекция ва генетика соҳасидаги ишларни олиб боришда манба ҳисобланади.

Қиёсий цитозмбриология – турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг эмбриологияси бўйича маълумотларни систематик ва филогенетик тузилишлар бўйича тадқиқотларда фойдаланиш мақсадида ишлар олиб боради.

Қишлоқ хўжалик цитозмбриология – қишлоқ хўжалик амалиётига боғлиқ ҳолда чанг донаси, унинг ҳаётчанглигини сақлаш, чанг найини ўсишига ташқи муҳит омилларини таъсирини ўрганиш, уруғланиш жараёнини бошқариш, муртакни лаборатория шароитида ўстириш, адвентив муртак, сунъий паренокарпия, чангчининг цитоплазматик стериллиги, апомиксис, мос келишлик ва мос келмасликни тадқиқ этиш, амфиплоидия каби бир қатор амалий аҳамият касб этадиган жараёнларни ўрганади. Бу тадқиқотлар бўйича олинган маълумотлардан эмбриологиянинг умумий қонуниятларига аниқликлар киритилишида ҳам фойдаланилади.

Ўсимликлар цитозмбриологиясини бошқа фанлар билан алоқадорлиги. Ўсимликлар цитозмбриологияси морфологиянинг бир тармоғи сифатида шаклланган. Кейинчалик бу ҳақда илмий маълумотлар тобора кўпайиб борган сари мустақил фан сифатида цитология, анатомия, физиология, биокимё, палеонтология ва бошқа бир қатор фанлар билан алоқадорлигини сақлаган ҳолда тобора кенгроқ, чуқурроқ тараққий этиб бормоқда.

Эмбриологиянинг ўзига хос томонлари шундан иборатки, у гулли ўсимликлар дунёсида уруғ ҳосил бўлиш жараёнлари билан боғлиқ бўлган эмбрионал тараққиёт ва ривожланиш жараёнларининг қонуниятларини микроскоп орқали кўриб тадқиқ этади. Бунда албатта цитологиядаги услублардан фойдаланилади. Ўсимликлар цитозмбриологияси меристема

тўқимасидан юзага келадиган, кейинчалик кескин ўзгаришларни ўзида ҳосил қилмайдиган тўқималарни ўрганади. Ўсимликлар цитозембриологиясини ўрганиш жараёнида физиологияда қўлланиладиган услублардан ҳам фойдаланилади. Кейинги 50 йил мобайнида генератив органларнинг физиологияси, чангчи ва чанг найини ўсиши, уруғланиш борасида олиб борилаётган илмий тадқиқотлар кўпаймоқда. Шу билан бирга ўсимликлар цитозембриологиясида физиологик, биокимёвий характердаги тадқиқотларга тобора эътибор кучаймоқда.

Ўсимликларнинг цитологияси фанидан бизга маълумки, спорогенез, гаметофит ва муртакни ривожланиши битта хужайрадан бошланади. Уруғланиш бу иккита хужайрани ўзаро мулоқоти ва ниҳоят уларни қўшилишидан иборат. Бу ўсимликлар цитозембриологиясига боғлиқ жараёнлар хужайра даражасида рўй беришини англатади.

Ўсимликлар эмбриологиясини цитология билан алоқадорлиги ҳақида айрим тадқиқотчилар эмбриологияни жинсий кўпайиш цитологияси деб қарайдилар. Бироқ бундай нуқтаи назар тўғри эмас, чунки уни ўзига хос вазифалари мавжуд, эмбриологлар уни муваффақиятли тарзда ҳал этишмоқда.

Ўсимликларнинг кўпайиши жинсий ва жинсиз, наслларни галланиши билан боғлиқ ҳолда содир бўлади. Ўсимликда рўй берадиган мейоз жараёнини ўрганишда эмбриологлар, цитологлар ва генетикларнинг қарашлари, нуқтаи назарлари ўзаро тўқнаш келадиган ягона жараён эмас. Ўсимликдаги жинсий хужайраларни ривожланиши, уларнинг қўшилиши ва кейинчалик зиготани ривожланиши ҳақидаги қонуниятлар тўғрисидаги билимлар эмбриологлар ва генетиклар учун ҳам бир хил даражада зарур.

Ўтган асрнинг 50 йилларида тараққий этиб ривожланган молекуляр биология билан эмбриология соҳасидаги муносабатлар ҳозирги кунга келиб, юксак даражага кўтарилиб бормоқда. Эмбриологияни муваффақиятли тарзда ривожланиб бориши, ДНКнинг тадқиқ этиш натижалари билан боғлиқлигини кўплаб мутахассислар таъкидлашмоқда. Бу борада мумтоз тадқиқотлар кўпайиб бормоқда. Ўсимликлар цитозембриологиясини ўрганиш борасида олиб

борилаётган илмий тадқиқотлар умумбиологик характердаги қонуниятларни ҳал этишда, хусусий ривожланишга оид ғояларни яратишда муҳим аҳамият касб этади.

Эмбриологияни ўрганиш борасидаги янгича ёндашувлар бу фаннинг таракқиётини, унинг мазмунини тобора оширмоқда. Морфологиянинг бир тармоғи деб қараб келинган эмбриология, энди ўсимликлардаги эмбриологик белгиларни тавсифлаб беришда аввало уруғланиш ва ривожланишнинг дастлабки босқичларидаги таълимотга, эмбриологик ривожланиш жараёнида ҳужайралар, тўқималар, органлар, организмлар орасидаги алоқадорликларни ўрганишга йўналтирилган таълимотга айланган.

Ўсимликлар цитоэмбриологиясини ўрганиш борасида олиб борилаётган тадқиқотлар нафақат назарий, шунингдек илмий-амалий аҳамиятга эга. Бу йўналишда олиб борилаётган илмий тадқиқотлар турли систематик ва филогенетик алоқаларни илмий асосланган ҳолда ҳал этиш имкониятларини ҳам яратади. Бунда ўсимликлар оламининг оддийдан мураккабга томон ривожланиш қонуниятларини очиб беришда асос бўладиган маълумотларни беради.

Эмбриологик тадқиқотларнинг натижалари ҳақидаги маълумотлар гаметогенез, уруғланиш, эмбриогенез, шунингдек, мос келмаслик ҳодисаси ва стерилликни олдини олиш, апомиксис, сунъий шароитда адвентив муртак ва партоногенетик мевалар олиш, сунъий озуқа муҳитида *in vitro* шароитида ўстириб, янги истиқболли формаларни олиш имкониятларини яратади.

Ёруғлик ёрдамида кўриладиган микроскоп ўсимликлар цитоэмбриологияси бўйича олиб бориладиган тадқиқотларнинг асосини ташкил қилади. Ҳозирги кунда уни компьютерга улаш орқали бу борада кўплаб янгиликлар қилиниб, фойдаланиш самарадорлиги оширилмоқда.

Фиксирланган ҳужайрани ўрганиш бир-бирини давомчиси бўлган бир қатор тадбирларни қўллаган ҳолда доимий препаратлар тайёрланиб, хоҳлаган вақтда ундан мунтазам фойдаланиш имкониятини берадиган услуб бўлиб ҳисобланади. Бу усулнинг қулайлик томони кўп бўлса ҳам, уни тайёрлаш

даврида қўлланилаётган рангли кимёвий бўёқлар хужайра тузилмаларининг ҳақиқий ҳолатини анча ўзгартиради. Шунга кўра, доимий препаратлардаги объектни тирик ўсимликдан вақтинчалик тайёрланган объект билан қиёслаб ўрганиш, тадқиқ этилаётган объект ҳақида тўлароқ маълумотлар олиш имконини беради.

Ўсимликлар цитоэмбриологиясида цитокимёвий таҳлил кўп томонлама услуб бўлиб, хужайрадаги моддаларнинг ўзига хослигини аниқлаш билан уларнинг хужайра қисмларида тўпланганлиги, тақсимланиши ҳамда алоҳида тузилмаларни метоболияда иштирокини ўрганишга имкон беради. Моддаларни цитокимёвий усул билан аниқлашда, модданинг хусусияти, фойдаланилаётган бўёқ ва бўялаётган тузилма муҳим ҳисобланади.

ДНКни бўяшда қўлланиладиган Фельген реакцияси мисол сифатида қаралганда, аввало кислота таъсиридаги гидролизда пуринлар ажралади. Дезоксирибоза альдегид гуруҳлари ҳосил бўлади. Бу гуруҳлар Шифф реактиви билан таъсирланиб, ДНК тўпланган жойда қизил ранг ҳосил қилади. Бўёвчи модда муайян миқдорда ранг беради.

Цитокимёвий реакциялар маҳсулотининг миқдори, цитофотометрик муайян тўлқин узунлигини ютиши билан аниқланади. Бу усул ДНК миқдорини аниқлашда кўп қўлланилади. Қизил рангга бўяладиган фуксин миқдори ДНК миқдорига тенг бўлади.

Хужайрада жамланган моддалардаги цитокимёвий реакцияларини цитофотомертия ёрдамида моддаларни маълум тўлқин узунлиқдаги спектр нурларининг ютиши орқали аниқланади. Модданинг миқдори ультрабинафша спектрдаги нурларни ютишига боғлиқ.

Цитоэмбриологияда ҳозирги кунда люминесцент (флуоресцент) микроскопия ҳам кўп қўлланилади. Бу усул кўплаб моддаларни қисқа тўлқинли нур билан нурлаганда ютилган нурларнинг энергияси ҳисобига қўзғалган ҳолга ўтишига асосланган. Люминесцент микроскопияда энергия манбаи сифатида мовий-сапсар ёки ультрабинафша нурлардан фойдаланилади.

Люминесценциянинг икки тури бўлиб, қисқа тўлқинли нур билан нурланганда табиий модда ўзини флуорисцентлигини, иккиламчисида эса ўрганилаётган модда флуорохромлар билан таъсирлангандаги люминесцентликни намоён қилади. Хужайранинг маълум тузилмалари флуорохромлар билан алоҳида рангга бўялиб, улар шу асосда фарқланади. Микдорий флуорометрия усулини қўллаб, хужайрадаги модданинг микдорига баҳо бериш мумкин.

Люминесцент микроспектрал таҳлил ёрдамида хужайрадаги нуклеин кислоталарнинг физикавий, кимёвий ҳолатларини аниқлашда фойдаланилади. Липидлар ва РНК ёки ацитилланган гистонларни турли усуллар билан ажратилгандан кейин нуклеин кислоталарни оксиллар ва липидлар билан қанчалик алоқадорлигини, ўрганилаётган ядродаги хроматинда уларнинг қандай тузилмавий ҳолатдалигини аниқлаш мумкин.

Хужайрадаги биополимерларни қаерда тўпланганлиги, уларни ҳосил бўлиш динамикасидаги жараёнларни автордиография услуби билан аниқлаш мумкин. Нишонланган радиоактив изотопларни хужайрага киритиб, уларни қайд этиш билан аниқланади.

Ўсимликдан ажратилган орган ёки уни бир қисми, тўқима ёки хужайрани алоҳида озикли муҳитда ўсиш усули билан уруғкуртак ёки муртак ўстирилиб, унда рўй бераётган жараёнлар ўрганилади. Бу усулни қўллаш билан уруғланиш, муртак ва эндоспермни уруғда ривожланиш жараёнларини тўла ҳолда ўрганиш имконияти яратилади. Бу усул муҳим амалий аҳамият касб этади. Айниқса, қишлоқ хўжалик экинларидан мўл ҳосил олишда, шунингдек оталик ва оналик организмларни чатиштиришда мос келмаслигини бартараф этишда самара беради.

Уруғкуртакни ферментлар ёрдамида мацерация усулида ўрганишда пектиназа ва цитаза хусусий таъсир этиб, хужайралараро ораликларни йўқотади ва хужайра протопластига таъсири бўлмайди.

Шундай қилиб, ҳозирда ўсимликлар цитоэмбриологиясини ўрганишда қўлланиладиган услублардан тўла фойдаланиб, эмбрионал тузилмаларни,

уларнинг фаолиятидаги ўзгаришларни тўла тарзда тадқиқ этишнинг кенг имкониятлари яратилган. Шуниси муҳимки, эмбриологияда фақат тавсифлаш эмас, миқдорий тадқиқотларнинг натижалари асосида математик таҳлил этиш ҳам йўлга қўйилган.

II Боб. ЎЗБЕКИСТОНДА ЎСИМЛИКЛАР ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯСИ ФАНИНИНГ ҚИСҚАЧА РИВОЖЛАНИШ ТАРИХИ

Ўрта Осиё, хусусан Ўзбекистон ҳудудида ўсаётган ёпиқ уруғли ўсимликлар цитоэмбриологияси бўйича кўплаб илмий-тадқиқот ишлари олиб борилган. Олимлар томонидан олиб борилган тадқиқот ишлари монография, рисола, дарслик, ўқув қўлланма, номзодлик ва докторлик диссертацияларида ўз акасини топган.

Дастлаб 1920 йилда ўсимлик турларининг анатомик ва эмбриологик тузилиши йўналишида П.А.Баранов раҳбарлигида илмий изланишлар олиб борилган. 1925 йилда бу йўналиш мустақил ҳолда микроскопик тадқиқот усулларида фойдаланилган ҳолатда, тубан ўсимликлар ва гулли ўсимликлар онтогенезини ўрганиш йўналишида илмий изланишлар амалга оширилган бўлиб, Марказий Осиёда ушбу йўналишда дастлабки анатомик ва эмбриологик тадқиқотлар амалга оширилган марказлардан бири сифатида қайд қилинган.

Ўсимликлар цитоэмбриологияси йўналишида гулли ўсимликлар оналик гаметофитларини эволюциясини ўрганишда ва ривожлантиришда П.А.Баранов самарали изланишлар олиб борган. Шунингдек, узум ўсимлиги гуллари эволюцияси, уларнинг турли типдаги стериллиги, клейстогамия тавсифлари П.А.Баранов, И.А.Райковалар томонидан ўрганилган. Ғўза ўсимлигининг морфологик-анатомик ва эмбриологик хусусиятларини ўрганиш бўйича йирик тадқиқотлар амалга оширилган. Бу йўналишдаги ишларнинг дастлабки босқичи ғўзанинг тузилиши ва ривожланиши бўйича "Атлас" тузиб чиқилиши билан боғлиқ бўлиб, бу атлас П.А.Баранов ва А.М.Малтсев таҳрири остида 1937 йилда инглиз, рус ва ўзбек тилида нашрдан чиқарилган. П.А.Баранов томонидан цитология, эмбриология, потологик ва эталогик анатомия, структуралар онтогенези ўқув қўлланма ва дарсликлар нашр қилган.

1950 йилларда И.А.Райкова Помир биологик станцияси ташкилотчиси ва Марказий Осиё бўйича уюштирилган кўплаб экспедициялар раҳбари сифатида қайд қилинади. Помир тоғларида чўл биоценозларининг келиб чиқиши, динамикаси ва эволюциясида, организмлар ҳаётида ноқулай ҳароратнинг роли,

маданий биоценозларни юқори тоғ шароитида яратиш масалалари ишлаб чиққан бўлиб, унинг 82 илмий ишини 49 таси Помир худудига бағишланган. Помир тоғининг Музқол тизмалари жанубий-шарқий қисми унинг номи билан номланган. Шунингдек И.А.Райкова ғўза генетикаси ривожланиши йўналишида изланишлар олиб борган. П.А.Баранов ва И.А.Райкова томонидан ўсимликшунослик йўналишида ҳам тадқиқотлар олиб борилган. 1961 йилда Л.А.Райкова томонидан онтогенетик усуллар асосида илмий изланишлар йўлга қўйилган.

1960 йилларда И.Д.Романов томонидан амалга оширилган изланишлар натижасида гулли ўсимликлар муртак халтасини ривожланиш типлари аниқланган, бу типларнинг эволюцияси ва филогенетик кўриниши тавсифлаб берилганлиги унинг бир қатор ишларида ўз аксини топган.

Палинология фани йўналишида И.Д.Романов раҳбарлигида ғалладошлар оиласи вакиллариининг гул чанги морфологияси ва эбриологияси ўрганишга доир тадқиқотлар амалга оширилган ва монография нашр қилинган.

1950 йилдан бошлаб эса генетик мутахассис – П.Б.Азизов, ўсимликшунос – А.И.Белов, Н.В.Ковалев, селекционер – А.Л.Автономов, генетик – Ф.М.Мауер кабилар иш олиб боришган.

Ф.М.Мауер “Ўзанинг келиб чиқиши ва систематикаси” номли монография муаллифи ҳисобланади. Унинг ғўза ўсимлигида олиб борган тадқиқотлари ғўза селекцияси мақсадларида бошланғич материал яратиш йўналишида давом эттирилган. Бунда микроскопия усулида бошланғич ғўза материали гибридларининг чангланиши, уруғланиши, муртак ва эндосперимнинг ривожланиши йўналишларида изланишлар олиб борилган. Бу тадқиқотларда чатишмаслик масаласи, ўсимлик турларида чанг морфологияси, микрофенология, йиллик ривожланиш цикли, гибридлаш ва гибрид ўсимликлар турларининг интродукцияси йўналишларини ривожлантирган.

З.М.Пашенко Ўзбекистоннинг энг йирик эмбриолог олималаридан бири ҳисобланиб ғўзанинг чангланиши, уруғланиши ва эмбриогенездаги ривожланшига радиациянинг таъсирини ўрганиш йўналишида тадқиқотлар

олиб борган. Ғўза эндоспермини митотик бўлинишида митознинг тўлқинсимон ривожланишини ёритиб берган.

Ўзбекистон ФА Батаника институтида 1962 йили академик Ж.К.Саидов ташаббуси билан “Анатомия ва цитоэмбриология” лабораторияси структуравий бирлик сифатида ташкил этилган. 53 йил мобайнида лабораторияда анатом ва эмбриологларнинг 4 авлоди ишлаган. Биринчи авлод: академик Ж.К.Саидов, б.ф.н., С.Ю.Рожановский, В.И.Коннычева, А.У.Убайдуллаев, А.Д.Несмеянова, Б.Н.Ниёзовларнинг асосий илмий йўналишлари экологик анатомия ва экологик эмбриологиядан иборат бўлган. Бу эса – чўл минтақаси асосий фитомелиорантлари ва хом-ашёбоп ўсимликларнинг амалий ҳудудий вазифаларини ҳал этишга катта ёрдам берган. Ж.К.Саидовнинг чўл яйловлари фитомелиорациясига бағишланган илмий ишланмалари учун Собиқ Иттифок Давлат мукофоти билан тақдирланган (1981).

Академик Ж.К.Саидов ва лаборатория фахрийлари раҳбарлиги остида иккинчи – авлод шаклланган. С.А.Пайзиева, А.А.Бутник, Р.Н.Нигманова, Ж.Ю.Турсунов, Л.А.Шамсувалиева, С.Алимухамедова, А.А.Ашурметов, Ю.Н.Калягин, Х.К.Каршибаев, Б.Норматовлар томонидан ўсимликларнинг ўзи ўсадиган табиий шароитда морфологик, анатомик, эмбриологик тадқиқотлар олиб борганлар. Бунда Қизилқум чўл станцияси тажриба майдони бўлиб хизмат қилган.

Шу даврда анатом ва эмбриологларнинг учинчи авлоди шаклланди. Т.Е.Матюнина, У.Н.Жапакова, К.А.Галимова, Т.Саидова, М.Х.Богдасарова, А.Т.Абдуллаева, С.Енгальчевалар фаолият олиб борди.

Лабораторияда турли йўналишлар пайдо бўлди ва ажралиб чиқди: цитология (Т.Бойқобилов), генетика (С.Атакузиев), *in vitro* экмаси (Е.М.Эркенова, Д.Атажанов), электрон микроскопия (Т.Е.Матюнина), карпология (У.Н.Жапакова). *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae* ва бошқа оила вакиллариининг диагностик белгилари ва мосланиш стратегияси, уруғ маҳсулдорлиги кўрсаткичини пастлиги билан боғлиқ бўлган генератив жараённинг хусусиятлари, мева структураси ва уруғ униш

биологияси, шўрланиш типи ва меъёрининг ўсимликнинг ўсиш ва ривожланишига ҳамда анатомик тузилишига таъсири чуқур ўрганилган.

А.А.Бутник «Адаптация анатомического строения сем. *Chenopodiaceae* Vent к аридным условиям» (1984), Д.Ю.Турсунов «Биология цветения и эмбриология сапониноносных видов сем. *Caryophyllaceae* Средней Азии» (1986), А.А.Ашурметов «Репродуктивная биология видов родов *Glycyrrhiza* L., *Meristotropis* Fisch. et Mey. и *Alhagi* Gagneb» (1987), Л.А.Шамсувалиева «Формирование структуры вегетативных и генеративных органов видов родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et Mey. в онтогенезе растений и в связи с галофактором» (1999); Х.К.Каршибаев «Семенное размножение бобовых в аридных условиях Узбекистана» (2001) мавзуидаги докторлик диссертациялари ҳимоя қилинди.

Ж.Турсунов (1986) Ўрта Осиёда кенг тарқалган, таркибида сапонин моддаси тутувчи чиннигулдошлар оиласига мансуб *Acanthophyllum* туркумининг 13 турини, *Gypsophila* туркумидан *G.Paniculata*, *G.perfoliata* ҳамда *Saponaria officinalis* туркумлари турларини репродуктив аъзоларининг ривожланиш жараёнларини батафсил ўрганган. Ўсимликларнинг ривожланиш жараёнларига экстермал шароитнинг таъсири, унинг гуллаш, чангланиш, уруғланиш, муртак ва эндоспермнинг эмбриологик жараёнларини содир бўлиши, шунингдек, уруғ ҳосил бўлиши ва унинг маҳсулдорлиги ҳақида батафсил маълумотларни келтирилган. Олиб борилган тадқиқотлар тур ўсимликларининг систематик ва филогенетик ривожланишдаги алоқадорлигини ҳам таҳлил этган. *Gypsophila*, *Acanthophyllum*, *Allochrusa* туркумларида жинс типи турличалиги, эркак ва урғочи бепуштлик механизмлари ўрганилган.

Мегаспорогенез, оналик гаметофитни ривожланиши, уруғчи ва чангчи гулларда икки жинсли гуллардаги каби содир бўлиши, уруғчи гулларни юзага келиши икки жинсли гулдаги андроцейнинг аста-секин стерилланиши билан рўй беришлигини аниқлаган. Ксеногамия, қисман гейтеногамия тарзда ўтиб, *Saponaria* туркумида чангланиш қатъий биотик-анемофилия тарзда рўй беришини кузатилган. Морфологик, эмбриологик, карпологик таҳлиллар

Gypsophila va *Saponaria* туркумларининг ўзаро яқинлиги, кўплаб белгиларга кўра *Acanthophyllum glandulosum* турини *Gypsophila* туркумига ўтказиш лозимлигини таъкидлаган. *Acanthophyllum* va *Allochrysa* туркумлари мустақиллиги, *Acanthophyllum* туркумининг эволюцияси урғочи археспорийнинг кўп хужайралидан бир хужайрали томон йўналганлигини аниқлаган.

Ўрганилган ўсимликларда вегетатив ва генератив органларнинг шаклланиши *Acanthophyllum* va *Allochrysa* туркумларида ксероморф омилларнинг таъсирида ўзига хос мослашув белгилари ҳосил бўлганлигини ёритиб берган ва илмий монография яратган.

О.Ашурметов (1987) ўзининг юксак даражадаги фундаментал тадқиқотлари билан ботаника ва биология фанининг равнақига катта ҳисса қўшган олим. Ўсимликлар генофондини сақлаш, ўсимликларнинг яшаш шароитига структурал, эмбрионал ва антропоэкологик мосланиш жараёнларининг боришини ўрганиш, ўсимликлар репродуктив биологияси, адаптация стратегияси ва эволюцияси билан боғлиқ ҳолда олиб бориш, натижада Марказий Осиё ўсимликларининг репродуктив органларининг эволюцион шаклланиш қонуниятларини яратган, ўсимликларда кам уруғ ҳосил бўлиш сабабларини ўрганиб, маҳсулдорликни ошириш томонларини кўрсатиб берган. Ботаника фанидаги бу хизматлари учун 1998 йилда халқаро «Репродуктив биология ва эмбриология» ассоциацияси ҳамда Россия ФА ва Россия ботаниклар жамияти томонидан таъсис этилган С.Г.Навашин медали билан мукофотланган.

Олий ўқув юртларида фойдаланиш учун «Ўсимликлар анатомияси ва морфологияси» (1991), «Биология фанидан тест синов саволлари» (1994), «Биология атамаларининг русча-ўзбекча қисқача луғати» (1995), «Ўсимликлар репродуктив биологияси» (1999-2004), «Полиз экинлари биологияси ва етиштириш технологияси» (2000), «Ўсимликлар эмбриологияси» (2002), «Ўсимликлар кўпайиш биологияси» (2003) каби қатор дарслик ва ўқув қўлланмалари чоп этган.

В.П.Печеницын (2008) томонидан олиб борилган тадқиқот натижаларига кўра Litiaceae оиласининг Lilioideae кенжа оиласига мансуб Tulipa туркумида 43 тур ўсимликларининг оталик ва оналик генератив органларининг ривожланиши ва уларнинг типларини атрофлича ёритиб берилган.

В.П.Печеницын мегаспора ядроларини жойлашиш хусусиятлари, муртак халтани ривожланишидаги меъёрий ҳолатдан четга чиқиш, кўш уруғланиш жараёнларини ҳар тамонлама ўрганиб, турлараро дуругайлашда ва дуругайлардаги кўш уруғланиш ва эрта эмбриогенез жараёнлари, муртак халтанинг ривожланиш типлари талқин этилиб уларнинг ўзаро алоқадорлиги тўғрисида ўз фикрларини янгича қараш билан баён этган.

Tilipa-туркумига мансуб ўсимликларнинг қиёсий ва тадқиқий ўрганиш натижасида хусусий томонлари билан бир қаторда лолаларни экспрементал шароитда морфогенезнинг дастлабки давридаги ривожланиш қонуниятлари, Tilipa туркуми ўсимликларидаги морфогенетик градиент, ҳаво ҳароратининг пастлиги, марфогенезни рўй беришида қонуний тарздаги ўзгаришлар билан рўй бериши, Leiostemones, Erioste mones кенжа туркуми турларида морфологик қонуниятларини тадқиқ этган.

Х.Қ.Қаршибоев (2001) Ўзбекистоннинг қурғоқчил ҳудудларида кенг тарқалган дуккакдошлардан Vexibia, Trigonella, Melilotus, Medicago, Trifolium, Psoralea, Halimodendron, Astragalus, Glycyrrhiza, Meristo-tropis, Onobrychis, Alhagi ва Vicia туркумларига тегишли 40 та турни уруғ ёрдамида кўпайишининг ўзига хос томонларини ёритиб берган.

Кўп йиллик турлар ўзаро бир-биридан уруғ ёрдамида кўпайиши, асосий кўрсаткичлари бўлган репродуктив стратегияси, репродуктив кўрсаткичлари ҳажми, диссеминация типлари, қаттиқ уруғлар миқдори, унувчанлиги ва уруғдан ҳосил бўлган наслнинг омон қолиши, уруғ банкини янгиланиши кабилар билан яққол фарқланиши, гуллаш поя ва тупгулларда акропетал равишда амалга ошиши, ўзига хос тузилиши ва очилиш механизми, уларнинг четдан чангланишга мослашганлиги, заҳира вариант сифатида автофилиянинг кузатилиши, чанг доналари ва уруғкуртакларни фертиллигини анча юқорилиги,

лекин тупроқ шўрланиши жудаям салбий таъсир этиши, уруғ маҳсулдорлиги, ўсимликлар ўсиш жойи, ёши, об-ҳаво ва эдафик факторлар таъсирида ўзгаришини ўрганган.

М.А.Миркомиллов (1977) *Allium* туркумига кирувчи (*Molium* Don секцияси) *A.Karatakensez* Rgl, *A.Allatenense* B.Fedtsch, *A.Tetissovir* Rgl, *A.Senubertii* ZUCC тур ўсимликларидаги микроспорогенезлигини аниқлаган.

Ўрганилган барча турларда етилган уруғкуртак тенуинуцелят, икки интегументли, амфитроп, оналик гаметофит *Allium* типдан иборат. Муртак ривожланиши *Onagrad* типда амалга ошиши, эндосперм нуклеар типда бўлишлигини, шунингдек, 2 турда полиэмбриония рўй бериши мумкинлигини аниқлаган.

Б.Норматов (1988) томонидан олиб борилган тадқиқот натижаларига кўра бир йиллик эспарцетларнинг гуллаш биологияси ва чангланиш жараёни, уруғчи ва чанг доначаларини ҳаётчанглиги, оталик ва оналик генератив органларини цитоэмбриологиясига доир тадқиқотлар натижасини систематика ва уруғчилик соҳасидаги тадқиқотлари орқали ёритиб берган.

III-БОБ. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ ВА ОТАЛИК ГАМЕТОФИТИНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

ЧАНГЧИНИНГ ТУЗИЛИШИ

Гулдаги чангчилар тўплами андроцей (andros – эркак, oikos - уй) деб аталади. Гулда биттадан (шойи гул) бир неча юзтагача (атиргул) чангчилар бўлиши мумкин. Чангчилар гулда 3-доирани ташкил қилади. Улар спирал ёки доира ҳолда жойланиши мумкин. Чангчилар сони ҳар бир оила ва туркумлар учун доимий бўлади.

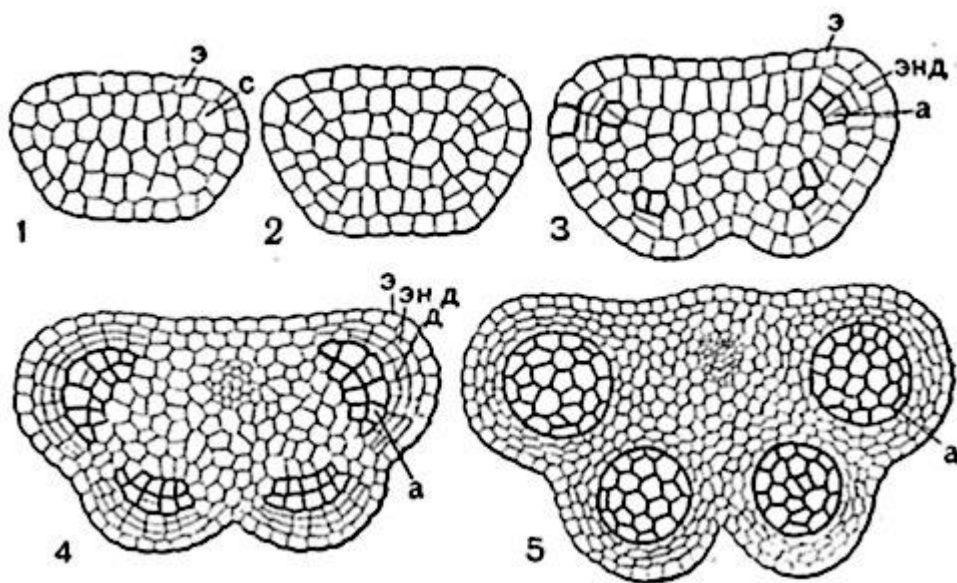
Гулдаги чангчилар ривожланишининг дастлабки даврларида гулкўрғон элементлари каби бўртма шаклда юзага келишидан бошланади. Бу бўртманинг ташқи қавати эпидермис ҳужайраларидан ва эпидермис остидаги меристема ҳужайралардан ташкил топган. Кейинчалик бу бўртмаларда чангдон (уялар) шаклланади (1-расм).

Чангдон кўпинча узунасига кетган ва кўп ҳолларда жуда ингичка бўлиб, гўё оталик ипининг давомидек бўлиб кўринадиган боғловчи билан бир-биридан ажралган иккита нимтадан иборат бўлади. Чангдон оталик ипига қўзғалмайдиган, гоҳо тебраниб турадиган бўлиб боғланган. Боғловчи қисмнинг чеккасида чангчилар табақалашиб, чангчи ипидан бошланадиган прокамбиал боғламларни ўрайдиган махсус ҳужайралар ҳосил бўлади, улар чангчиларни ривожланишида физиологик фаол вазифани бажаради. Чангдоннинг ҳар бир ярми ўсимликларнинг жуда кўпчилигида бўйига кетган тўсиқ билан иккита чанг хонаси ёки чанг халтасига бўлинади.

Археспорий. Чангчи ривожланишининг дастлабки даврларида ҳар бир уяда эпидермиснинг субэпидермал қаватида бир ёки бир нечта ҳужайра табақалашади. Улар бирламчи археспорийнинг ҳужайраларига айланади. Археспорий ҳужайраларнинг цитоплазмаси бир мунча қуюқ, донатор, вакуолалари кам бўлиб, ядроси ва ядрочалари катта бўлади. Турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда археспорий ҳужайраларининг сони турлича бўлиб, улар митоз бўлиниш йўли билан кўпаяди. Кейинчалик чангдон ривожланиши билан археспорий тангентал йўналишда тўсиқлар ҳосил қилиб,

париетал ҳужайралар ва археспорийнинг иккиламчи ҳужайраларини, яъни спороген тўқимани ҳосил қилади.

Чангдон девори. Эпидермис ҳужайралари ва унинг париетал қават ҳужайралари биргаликда чангдон деворини ҳосил қидади. Париетал қаватнинг ҳужайралари периклинал бўлиниб, икки қават ҳужайраларни ҳосил қилади. Улардан эпидермисга тақалиб тургани – ташқи, иккиламчи археспорий-спороген тўқима томондаги – ички қаватга айланади. Ташқи субэпидермал қаватнинг ҳужайралари кейинчалик фибриоз қаватга, яъни эндотецийга айланади. Унинг ҳужайраларини пўстида одатда фибриозли йўғонлашмалар ҳосил бўлиб, чанг доналари етилганидан кейин чангдон уяларини очилишига хизмат қилади. Ички қаватнинг ҳужайралари яна бир марта бўлиниши натижасида ўрта ва тапетум қаватлар ҳосил бўлади (1-расм).



1-расм. Чангдон уяларининг ҳосил бўлиши.

э – эпидермис; с – субэпидермал қават; Энд. – эндотеций; д – тапетум қават; а – археспорий;

Юқорида баён қилинганлардан шундай хулоса қилиш мумкинки, ёпиқ уруғли ўсимликларнинг кўпчилигида чангдон девори тўрт қават ҳужайралардан: эпидермис, эндотеций, ўрта ва тапетум қаватларидан иборат. Айрим ўсимликларнинг чангдон девори ўрта қават ҳужайраларининг бўлиниши натижасида бешинчи қават ҳам ҳосил бўлади. Биз юқорида чангдон деворини ҳосил бўлишини тавсифлаганимиздан ташқари бошқа йўллар билан шаклланишлари ҳам рўй беради.

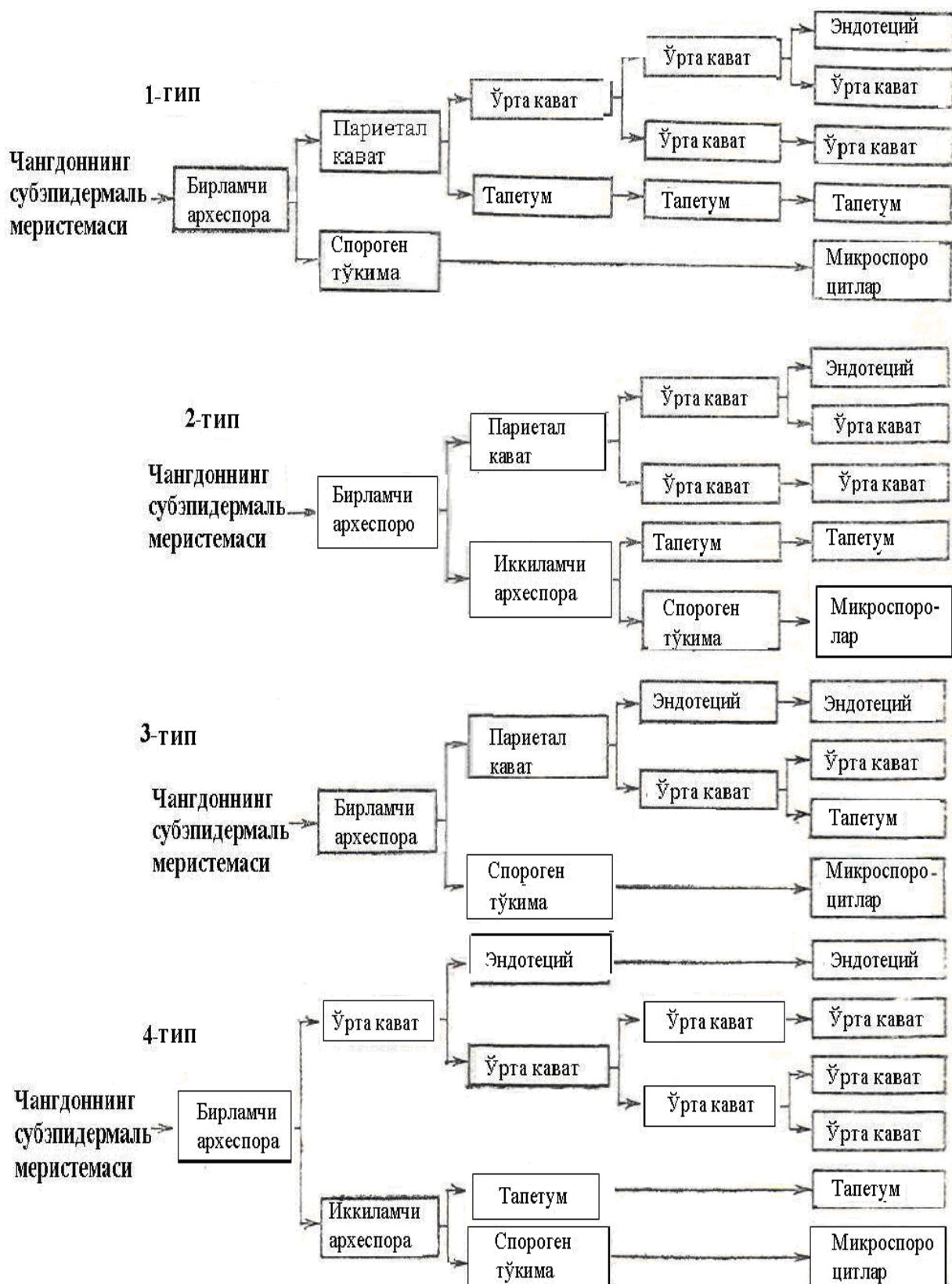


Схема-1. Гулли ўсимликларнинг микроспорогенез типлари (Батыгина ва бошқ.,1963).

Чангдон деворини шаклланишининг тўрт типи маълум бўлиб, улар қуйидагилар (схема-1):

1. Solonaceae оиласига мансуб ўсимликларда париетал қаватнинг табақалашуви марказдан қочма (центробеж) – йўналишда, тапетум-париетал қаватни ҳосиласи ҳисобланади.
2. Ranunculaceae оиласига мансуб ўсимликларда париетал қаватни табақалашуви марказдан қочма – центробеж йўналишда бўлиб, тапетум - иккиламчи археспорийнинг ҳосиласи ҳисобланади.
3. Ариасеае оиласига мансуб ўсимликларда париетал қаватни табақалашуви марказга интилиш – центростремил йўналишида бўлиб, тапетум-париетал қаватнинг ҳосиласи ҳисобланади.
4. Егисеае оиласига мансуб ўсимликларда париетал қаватни ривожланиши марказга интилиш – центростремил йўналишида бўлиб, тапетум – иккиламчи археспорийнинг ҳосиласи ҳисобланади.

Тапетум. Тапетум чангдон деворида археспорийга тақалиб турадиган хужайраларларнинг ички қавати ҳисобланиб, унинг хужайралари ўзаро плазмодесмалар орқали боғланган. Унинг хужайралари ривожланишнинг дастлабки даврида қуюқ цитоплазмали ва бир ядроли бўлади. Кейинчалик тапетум хужайраларида ядронинг бўлиниши рўй бериб, одатда цитокинез амалга ошмайди. Натижада унинг хужайралари икки ёки кўп ядроли хужайрага айланади. Кўп ядроли хужайраларда алоҳида ядроларнинг қўшилиши натижасида полиплоид ядроларни ҳосил бўлиши рўй беради.

Тапетум қавати хужайралари чанг доналарини озикланишида ва шаклланишида катта аҳамиятга эга. Чанг доналари бу қаватдаги озик моддалар билан озикланганлиги туфайли тапетум хужайралари парчаланиб йўқола бошлайди. Тапетум хужайраларини парчаланиш жараёни асосан икки типда: а) амёбоид ёки периплазмодий; б) безли ёки секретор равишда рўй беради. Тапетум хужайраларини амёбоид тип парчаланишида уни пўсти эрийди, протопластлари ўзаро қўшилиб чангдонни ичига киради. Безли типда тапетум пўстини чангдонга қараган томони эрийди, хужайралар ўзаро қўшилиб

яссиланади, уларнинг цитоплазмалари таркибидаги моддалар ҳосил бўлаётган чанг доналари томонидан ўзлаштирилади. Тапетумнинг қаватининг парчаланиши микроспоралар тетрадасини ҳосил бўлишидан бошланиб, икки хужайрали чанг донасини ҳосил бўлгунча бутунлай редукцияланиб кетади.

Тапетум чанг доналарининг пўстини, яъни спородермани ҳосил бўлишида асосий аҳамиятга эга. Уни спорополленин билан таъминлайди. Чанг донасини пўстига тапетум хужайраларидан молекуляр оғирлиги унчалик катта бўлмаган спорополленинга яқин тузилмадаги моддалар тушади, улар чанг донасининг пўстида полимерланиб тайёр озуқага айланади.

Чангдон деворини цитокимёси, ультра тузилиши. Тўла шаклланиб бўлмаган ёш чангдон деворидаги хужайраларининг ядросидаги ДНК, спороген тўқиманинг диплоид ядросидаги ДНКга ўзаро яқин бўлади.

Чангдон етила борган сари тапетум ядроларида ва микроспороцитлар мейоз бўлинишнинг лептотена-пахитена даврида ДНК миқдорини икки марта кўпайиши рўй беради. Уларнинг миқдори тапетумнинг ҳар бир икки ядроли хужайрасида 8С га етади. Тапетумдаги гистон оқсилларининг миқдорини ортиши ДНКнинг кўпайиши билан бирга рўй беради ва провард натижада ҳар бир ядрога 8С га етади.

Ядрога ДНК ва гистонли оқсилларни ҳосил бўлиши баробарида тапетум цитоплазмасида РНК ҳам тўпланиб боради. РНК синтезининг ортиши микроспороцитларда рўй берадиган бўлинишнинг профаза – I босқичидан бошланиб, унинг максимал даражадаги миқдори микроспораларнинг тетрада даврига тўғри келади.

Бундан шундай хулоса ҳосил қилиш мумкинки, тапетум ўзининг трофик вазифасини микроспороцитларни мейоз бўлиниши, шу билан бирга микроспораларнинг шаклланиши даврида бажаради. Бу даврда тапетум хужайраларининг ядроларидаги ДНК оқсиллар билан мустаҳкам боғланган бўлмайди. У диффуз ҳолдаги хроматин таркибида бўлади. Бу вақтда ДНКнинг физиологик фаоллиги юқори даражада эканлигини намоён қилади. РНК

таркибида фосфорли эркин гуруҳлар бўлиб, улар ҳам ҳужайраларнинг метоболитик фаоллигини таъминлайди.

Микроспораларнинг бир ядроли даврида тапетум ҳужайраларининг функционал фаоллиги камаяди. ДНК ва гистон оқсилларининг миқдори, тапетум ҳужайраларининг функционаллик фаолиятини анча пасайиши икки ҳужайрали чанг доналарини шакллана бориш даврида тўқиманинг функциясини пасайиши билан боғлиқ бўлади.

ДНК миқдорининг камайиши, чангнинг шакллана бориши билан боғлиқ ҳолда рўй беради ва ниҳоят уни осон гидролизланишига олиб келади. Ўрта қаватнинг ҳужайраларидаги гистон оқсилларининг миқдори чангдонни шакллана бориш даврида деярли ўзгармай қолади. Эпидермис ва уни остидаги эндотеций қаватнинг ҳужайраларида микроспороцитларнинг бўлинишидаги диплотена даврининг бошларида гистонли оқсилларининг миқдори анча 1-1,2 С гача камайиши рўй беради.

Чангдоннинг эпидермис, эндотеций ва ўрта қаватларнинг ҳужайраларида крахмал захира модда сифатида тўпланади. Тапетум ҳужайраларида липид ва крахмалнинг гидролизини таъминлайдиган ферментлар ҳосил бўлади.

Тапетум ҳужайраларини ультра тузилишида пластид, митохондрий, диктиосома, осмиофил глобулалар, рибосомалар ва эндоплазматик тўрнинг мавжудлиги аниқланган.

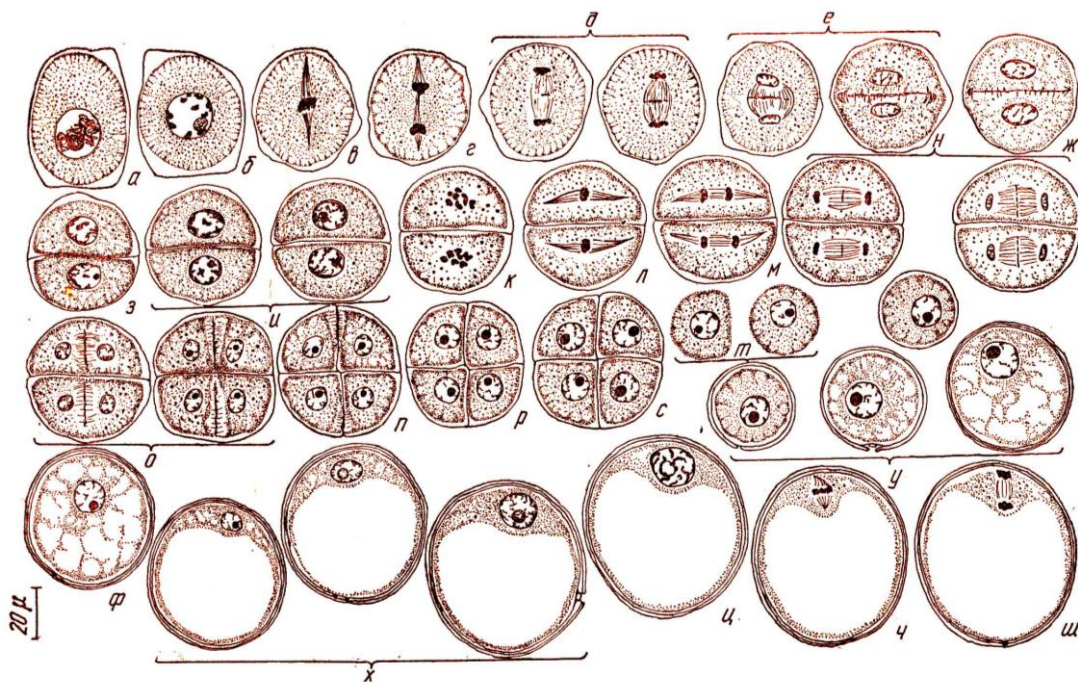
Тапетум ҳужайраларининг юзасида тапетиал парда мавжуд бўлиб, чангдон ҳосил бўлишининг дастлабки даврларида пардани устида проарбикуляр тана ҳосил бўлади, кейинчалик у орбикулага айланади. Уни Убища тана деб ҳам аталади. Тапетум ҳужайралари парчаланганда бу таначалар чангдон ичидаги микроспоралар тетрадасининг юзасида бўлади. Убища таначаси овал шаклга эга бўлиб, пўстида спрополленин тутати.

МИКРОСПОРАНИНГ ШАКЛЛАНИШИ

Чангдон деворининг тўрта қавати ҳосил бўлганидан кейин иккиламчи археспорий ҳужайраларининг митоз бўлиниши тўхтади. Шундан кейин

архейспорий хужайралари микроспороцитларнинг оналик хужайраларига айланади. Микроспороцитлар дастлаб бир-бирига ўзаро зич жойлашганлиги туфайли улар қиррали кўринади. Тиғиз цитоплазма энди хужайранинг ҳамма қисмини эгаллайди. Микроспороцитларда ДНКнинг оқсиллар, липидлар билан ҳосил қилган барқарор шакллари билан лабил метаболик фаолликка эгалари ҳам бўлади. Микроспороцитларнинг ядроларидаги РНК гетероген характерга эга бўлиб, хроматинда функционал фаолликка эга бўлмаган, шу билан бирга оқсиллар билан мустаҳкам бирикма ҳосил қилган РНК ҳам бўлади. Микроспороцитлар маълум муддат давомида ўсиб катталашади. Муайян ўлчамга етгандан кейин мейоз бўлинишни бошлайди (2-расм).

Микроспороцитларнинг мейоз бўлиниш даврида ҳажми катталашади. Бу ҳолат профазанинг бошланишидаги моддаларнинг синтезланиши ҳисобига рўй беради. Бу вақтда микроспороцитларнинг пўстида каллоза пайдо бўлади.



2-Расм. Маккажухори ўсимлигида микроспорогенез ва микроспораларнинг ривожланиши (Коробова, 1961): *а - з* микроспороцитларнинг I- мейотик бўлиниши, диада микроспораларининг ҳосил бўлиши; *и- с* микроспорацитларнинг II- мейотик бўлиниши; *т-х*- бир ядроли микроспораларнинг шаклланиши; *и-ш* микроспора ядросининг бўлиниши.

Каллоза дастлаб нуқтасимон кўринишда хужайраларнинг бурчакларида, кейин улар қисқа вақт ичида жуда кўпайиб кетади. Каллоза

микроспороцитларни турли омиллардан ҳимоялаш, молекуляр филтр, яъни алоҳида макромолекулаларни танлаб ўтказиш, микроспораларнинг етук ҳолда шаклланиш жараёнларида углеводлар билан таъминлаш вазифаларини амалга ошириш билан бирга каллозани ўзи экзина – чанг донасининг ташқи қаватини ҳосил бўлишида сарфланади.

Ушбу жараёнлардаги салбий ўзгаришлар меъёридаги чанг донасини ҳосил бўлмаслига сабаб бўлади.

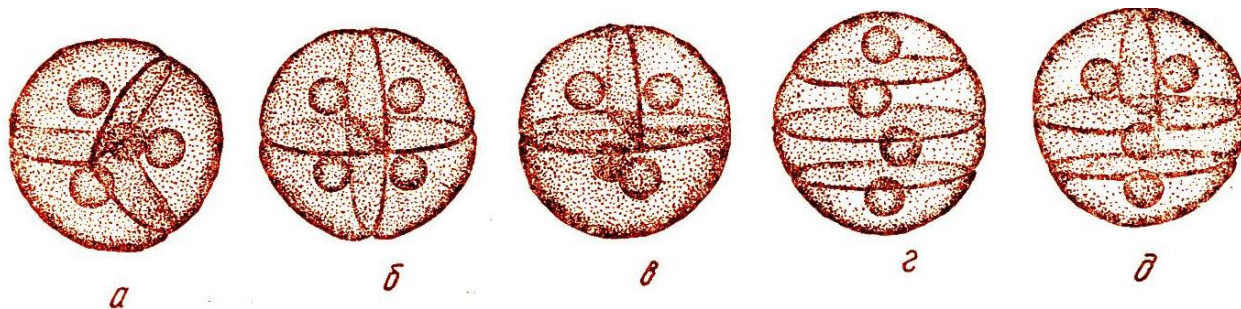
Каллоза ортиши билан микроспороцит протопластининг шакли ўзгараверади ва мейознинг биринчи бўлинишидаги метафазага келиб микроспоранинг бўлғуси тетрада кўринишини олади. Бу даврга келиб микроспороцитларнинг пўстлари бир биридан ажралиб, улар чангдон ичида эркин жойлашади.

Микроспороцитлардаги мейоз бўлинишнинг профаза даврида бир қатор ўзгаришлар содир бўлади. Биринчи бўлинишдаги профаза I нинг аввалида функционал фаоллик анча паст бўлса, профазанинг охирига келиб ҳужайрадаги алоҳида органоидларнинг фаоллиги анча ортади, бу эса микроспораларнинг тетрадасида метоболизмни ўзгаришига олиб келади. Бу фаоллик микроспораларда амалга ошадиган биосинтетик жараёнларга тайёргарлик кўриш билан боғлиқ. Бундай жараёнларнинг негизида макромолекула тузилишли нуклеин кислоталар ва оқсиллар бўлиб, улар хромосомаларни ҳосил қилиш ва ҳужайрани митоз бўлинишга тайёрлашдаги митотик аппаратни шакллантириш учун хизмат қилади. Шунингдек, микроспораларнинг табақаланабини таъминлашда иштирок этадиган тузилмаларни шакллантиришда ҳам муҳим аҳамият касб этади.

Мейознинг биринчи бўлиниши тугагандан сўнг кўдаланг тўсиқ билан ажралган иккита гаплоид ядро ҳосил бўлади (2-расм, *д-з*). Уларни ажратиб турган тўсиқ юпқа парда ҳолида бўлиб, кейинчалик уларда каллоза тўпланади. Шу тарзда юзага келган иккита ҳужайра-микроспораларнинг диадаси (2-расм, *и-о*) мейозни иккинчи бўлиниши натижасида тўртта ҳужайра-микроспораларнинг тетрадасини ҳосил қилади (2-расм, *п-с*). Тетрадаларни

ҳосил бўлишидаги нозик тўсиқ диадалардаги каби пайдо бўлади. Шундай қилиб, битта диплоид микроспороцитдан икки марта мейоз бўлиниши натижасида тўртта гаплоид микроспора ҳосил бўлади.

Микроспораларнинг тетрадасини ҳосил бўлиши икки тарзда: а) кетма кет ёки сукцессив; б) бир вақтда ёки симультан рўй беради.



3-расм. Микроспораларни тетрада жойланиши (Rodkiwicz 1973): а –тетраэдрик, б – изобилатериал, в–бутсимон, з –чизиксимон, д –Т–кўринишли.

Сукцессив тарзда микроспоралар тетрадасини ҳосил бўлиши микроспороцитдаги мейознинг ҳар бир бўлинишида ҳужайралараро кўндаланг тўсиқни ҳосил бўлиши ва аввал иккита, кейин тўртта микроспоралар юзага келиши билан характерланади.

Симультан тарзда микроспораларнинг тетрадасини ҳосил бўлиши мейознинг биринчи бўлинишида ҳужайралараро кўндаланг тўсиқ ҳосил бўлмайди. Ҳужайралараро тўсиқ мейознинг иккинчи бўлинишидан кейин ҳосил бўлади, шундай қилиб ҳосил бўлган тўртта микроспорада ҳужайралараро тўсиқ бир вақтда юзага келиши билан характерланади.

Микроспоралар тетрадада жуда кўп ҳолларда изобилатериал ёки тетраэдрик тарзда жойлашади. Микроспораларнинг чизикли ёки Т-симон жойланиши айрим ҳолларда рўй беради (3-расм).

Микроспоралар цитокимёси. Тетрада микроспоранинг ядросидаги ДНК метаболитик жиҳатидан фаол эмас, бундай ядролардаги хроматин зич кўринишда бўлиб, физиологик фаол бўлмаган ҳолга ўтган. Микроспораларни ҳосил бўлиш типи ўсимликлар систематикасида муҳим аҳамиятга эгаллигини кўплаб тадқиқотчилар таъкидлашади. Шунга қарамай микроспорани симультан

ёки сукцессив усулда ҳосил бўлиши ҳақидаги филогенетик баҳо беришда ягона фикр йўқ.

Бир гуруҳ тадқиқотчилар микроспораларни симультан типи сукцессив типга нисбатан анча содда ҳисоблаб, бу тип микроспорани ҳосил бўлиши фақат ёпиқуруғли ўсимликлардагина эмас, шунингдек очик уруғлилар, плаунлар, папоротниклар ва мохларда ҳам рўй беришини эътироф этишса, бошқа гуруҳ тадқиқотчилар симультан типда эркин микроспораларни ҳосил бўлиши прогрессив белги деб ҳисоблайди.

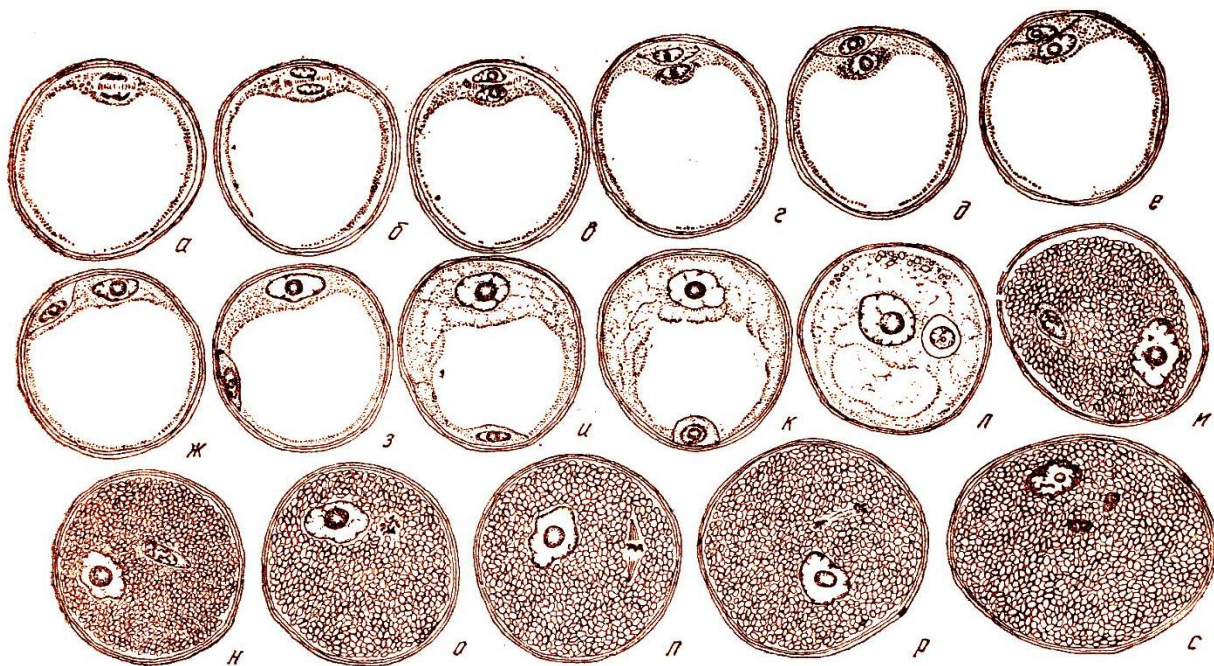
Учинчи гуруҳ тадқиқотчилар, микроспоранинг ҳосил бўлиш типи систематиканинг турли поғоналарида турлича рўй бериши мумкинлигини эътироф этиб, бир филогенетик йўналишнинг турли шохларида биринчи тип соддароқ, бошқасида иккинчиси рўй беради, деб ҳисоблайди.

Микроспораларнинг тетрадалари ҳосил бўлганидан кўп вақт ўтмай микроспороцитнинг каллозали хужайра пўсти эрий бошлайди. Каллоза тетрада хужайра пўстининг чеккаси –перифериясидан эрий бошлайди, аста-секин унинг ҳамма қисмини эгаллайди. Микроспоранинг пўсти эрий бошлаши билан унинг шахсий пўсти шаклланиши билан чанг донасига айланади (2-расм. m-y).

Чанг донасини пўсти шаклланиши билан бир вақтда микроспоранинг плазмолеммасини каллозали деворидан ажралиши рўй бериб, плазмолемма ва каллозали пўст орасида электрон шаффоф қисмлар пайдо бўлади, унинг юзаси тез катталашади ва чанг донасининг ташқи пўсти экзинанинг ҳосил бўлиши бошланади. Ички пўст интина, экзина ҳосил бўлиб бўлганидан кейин, пайдо бўлади. Интина ҳосил бўла бошлаганида, чанг донасининг цитоплазмасида кучли даражада вакуолланиш бошланиб, буни натижасида чанг донасининг ўлчами катталашади (2-расм. ϕ , x).

Бир ядроли чанг доналарини вакуолланиши оталик гаметофитни ривожланишида қонуний ҳолат ҳисобланиб, чанг донасини кейинги ривожланишдаги хусусиятларини белгилайди ва пировард натижада махсус хужайра–оталик гаметасини ҳосил бўлишини белгилайди. Чанг доналарини вакуолланиши аста-секин рўй беради. Дастлаб майда вакуолалар қўшилиб, битта

катта вакуолага айланади. Бунинг натижасида цитоплазманинг асосий қисми ядро билан биргаликда чанг деворининг пўсти томонига сурилади ва у ерда ядрони бўлиниши рўй беради (2-расм. *ц-ш*; 4- расм. *а-в*).



4-расм. Маккажухори чанг донасининг ривожланиши (Коробова, 1961): *а-е* –вегитатив ва генератив хужайраларнинг ҳосил бўлиши; *ж-м* –икки хужайрали чанг донасининг шаклланиши; *н-с* –чанг донасида спермиогенез даври.

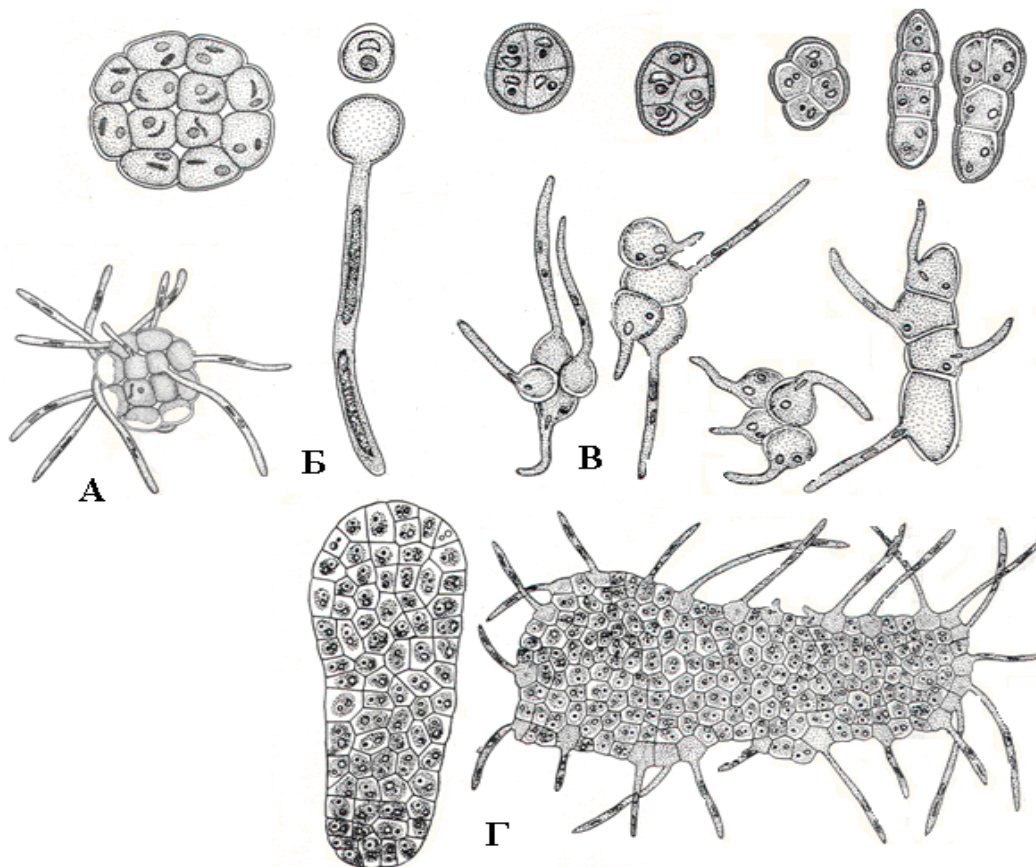
Вакуоланиш чангдон ривожланишида тапетал қават хужайраларининг парчаланиши билан бир вақтда содир бўлади. Бир ядроли чанг доналарини ядролари интерфазани дастлабки даврида метоболия жихатидан фаол бўлади. Уларнинг ядролари хроматинидаги ДНК нинг асосий қисми лабил ҳолатда, унинг унча кўп бўлмаган қисмигина оксиллар ва липидлар билан боғланганлиги туфайли фаол бўлади. Бу билан боғлиқ ҳолда интерфазанинг дастлабки даврида РНК синтези бошланади. Рибосома РНКси бошқа РНКлардан кўпроқ ҳосил бўлади. Бу РНКнинг асосий қисми айнан бир ядроли чанг доналарида кўп миқдорда синтезланади. Ядро бўлинганидан кейин 5S–РНК синтези кескин даражада пасаяди, вояга етган чанг доналарида 5S–РНК синтези рўй бермайди.

РНК синтези билан бир вақтда цитоплазма оксиллари ҳам жадал тарзда синтезлана бошлайди. Бир ядроли чанг доналари бўлинишининг G1 даври узоқ

давом этиши туфайли ДНК синтези интерфазанинг охирида бошланади. Гистонли оксилларнинг синтези ҳам интерфазани охирида, ДНК синтездан бироз кейинроқ амалга ошади. Гистонли оксилларнинг миқдори интерфазанинг охирида, чанг доналарида митоз бўлинишидан олдин ДНК миқдorigа тенг бўлади.

Оддий ва мураккаб чанглар. Одатда тетрадани ўраб турувчи микроспоранинг оналик хужайраси девори аста секин бўкади, шилимшиқланиб парчаланиши натижасида тетрада алоҳида чанг доналарига ажралади. Бироқ айрим ҳолларда микроспоранинг оналик хужайраси деворини сақланиб қолиши натижасида тетрада хужайралар бўлинмаслиги сабабли мураккаб чанг ҳосил бўлади. Турли оилаларда мураккаб чанглар ҳосил бўлиши доимий ва характерли ҳисобланиб, систематик аҳамиятга эга. Поддубная-Арнольди (1954) филогенетик нуқтаи назардан ўсимликларни самарадорлиги юқори бўлган кам миқдордаги мураккаб чанг доналари билан чангланишга мослашиши алоҳида чанг доналари билан чангланишга нисбатан прогрессив белги деб ҳисоблайди.

Айрим ёпиқ уруғли ўсимликлар Podostemonaceae ва Scheuchzeriaceae оилаларида тетрада иккита диадаларга ёки Typhaceae, Juncaceae, Ericaceae, Empetraceae, Aposenaceae, Nepenthaceae, Droseraceae, Orchidaceae оилаларда бир-бирига боғланган тетрада кўринишда бўлиши кузатилган. Мимозадошлар оиласининг вакилларида айрим ҳолатларда 8, 12, 16 ва 32 тадан иборат бир-бирига ёпишган мураккаб чанг ҳосил бўлиши ва ўзига хос висцин моддаси билан бир-бирига ёпишиб ёки Orchidaceae ва Asclepidaceae оилаларида чанг уюми-поллинний кўп миқдордаги чанг найларини ҳосил қилиши кузатилган. Биргина орхиддошлар оиласининг ўзида ҳам оддий ҳам мураккаб чанг доналари учрайди. Масалан, примитив *Cypripedium* турида оддий чанг доналари, нисбатан прогрессив турларида *Cattlea*, *Dendroium*, *Calanthe* тетрада кўринишдаги мураккаб чанглар бўлиши кузатилган. Бу оилада бундан ташқари мураккаб чангларнинг турли типлари кузатилган (5-расм).



5-расм. Шойи акация ва Орхиддошлардаги оддий ва мурккаб чанглар (Поддубная-Арнольди, 1954). А-*Cypripedium insignen*нинг ўсган ва ўсмаган оддий чанги; Б-*Acacia dealbat*анинг ўсган ўсмаган мурккаб чанглари; В-*calanthe veichil*нинг тетрадали ўсган ўсмаган чанги; Г-*Platanthera biofolla* ўсган ўсмаган чанглари ҳаммаси бир-бири билан қўшилиб поллин деб аталувчи умумий массани ҳосил қилган

ГЕНЕРАТИВ ВА ВЕГЕТАТИВ ҲУЖАЙРАЛАРНИНГ ҲОСИЛ БЎЛИШИ.

Бир ядроли чанг донасининг бўлиниши митоз усулида амалга ошади (2-расм. ц-щ; 4,а). Бўлиниш урчуқлари метафазада, чанг донасини пўстига нисбатан кўндаланг ҳолда жойлашади. Бўлиниш урчуғининг бир томони чанг донасининг пўсти яқинида, иккинчи томони цитоплазма юзасига яқин, вакуола ёнида жойлашади. Бўлиниш урчуғининг пўстига яқин кўндаланг жойлашганлиги туфайли ҳужайрани иккига бўладиган яссилик битта ҳужайра учун цитоплазманинг оз қисмини, цитоплазманинг қолган қисми иккинчи бошқа ҳужайрани ҳосил қилади (4-расм.б-г). Бунинг натижасида бир ядроли чанг донаси тенг қисмларга бўлинмаганлигидан турлича катталиқдаги иккита

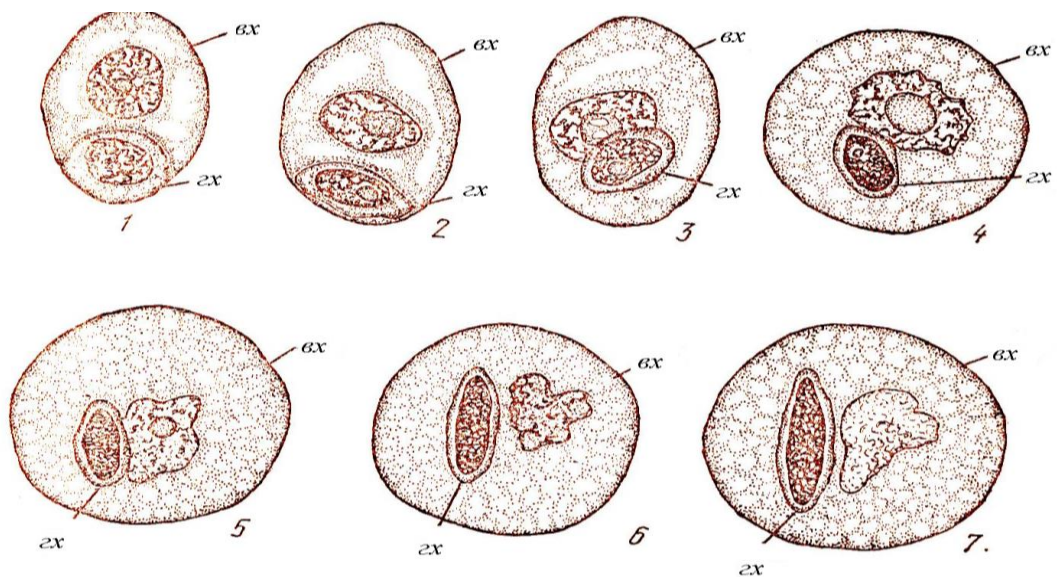
хужайра ҳосил бўлади. Кичкина хужайра генератив ёки сперматоген, катта хужайра эса вегетатив ёки сифоноген деб аталади (4-расм. д-е).

Генератив хужайранинг пўсти ҳосил бўлиши билан унда каллоза тўплана бошлайди. Бу жараёнда хужайрани чанг донасидаги ҳолати катъий белгиланади. Генератив хужайранинг пўстида каллоз қисқа вақт 12 соат мобайнида ҳосил бўлади. Бу даврда генератив хужайра юмалоқлана бошлайди, чанг донасининг пўстидан ажаралади, шундан сўнг каллоза йўқолади. Бу вақтда генератив хужайранинг пўсти вегетатив хужайранинг асл пўстидан ажралади (4-расм. ж-к).

Чанг донасини пўстидан ажралган генератив хужайра, унинг ўртасига ўта бошлайди. Унинг ҳаракати давомида юмалоқ кўринишдан, дастлаб овал, кейин чўзиқ кўринишга эга бўлади. Генератив хужайранинг ҳаракати ва уни чўзиқ шаклга келиши микронайлар воситасида рўй беради. Генератив хужайрани чанг донасини деворидан ажралишида микронайлар унинг пўсти яқинида зичлашади, бир-бирига параллел ҳолда генератив хужайрани ўқиға нисбатан ҳар томонидан ўрайди.

Чанг донаси ҳосил бўлишининг дастлабки даврида вегетатив ва генератив ядролар ўзаро кам фарқ қилади, улар юмалоқ бўлиб, Фельген реакциясини фаол, намоён қилади (6-расм.1).

Интерфазанинг бошланиш даврида вегетатив ва генератив ядроларда хроматин ингичка узун толалар кўринишида бўлади. Чанг донаси ривожланиб борган сари ядролар тузилмалари ўзгариб, ўзаро фарқланадиган ҳолға келади (6-расм.2). Генератив хужайра чанг донасини ўртасига сурилиши даврида ядродаги хроматин тифизлашади. Ядрони ўлчами кичиклашади ва у йўқола бошлайди. Вегетатив ядродаги ўзгаришлар аксинча, хроматинни сийракланиши билан содир бўлади. Вегетатив ядро аниқ шаклини йўқотади, хроматин иплар деконденсацияланиб, ядроча йўқолади (6-расм. 3-7). Чанг доналарининг ривожланиши тамаки, лилия, пиёз, традесканция каби айрим ўсимликларда вегетатив ва генератив хужайрани ҳосил бўлиши билан тугайди.



6-расм. Тамаки ўсимлигида чанг донасининг босқичма босқич ривожланиши (1-7)
(Банникова В.П., 1982) *zx* –генератив хўжайра, *vx* –вегетатив хужайра.

Етилган чанг доналари уруғчининг тумшукчасига тушганда, у ерда униб, чанг найини ҳосил қилгунга қадар икки хужайралигича қолади. Генератив хужайра чанг найига ўтгандан кейин бўлиниши натижасида иккита оталик гамета спермийлар ҳосил бўлади. Шунинг учун икки хужайрали чанг дейилади (6-расм,7).

Бошоқдошлар, амарантгулдошлар, мураккабгулдошлар каби бошқа оила вакилларида генератив хужайрани бўлиниши ва спермийларни ҳосил бўлиши чангдон ичида ҳосил бўлади (4-расм, *н-с*; 6, 1-8). Бундай ҳолатда оталик гаметофити уч хужайрали бўлиб, уч хужайрали чанг дейилади (4-расм, *с.*; 6, 9).

Вегетатив ва генератив хужайраларнинг ультратузилиши ўсимликнинг бошқа хужайраларидан фарқ қилмайди, лекин уларнинг цитоплазмаларидаги органеллаларнинг сони ва уларни ривожланганлик даражаси билан фарқ қилади (7-расм). Вегетатив хужайранинг цитоплазмасида донатор ва силлиқ эндоплазматик тўр яхши ривожланган бўлиб, ядро билан боғланган ва плазмолемма билан алоқада бўлиши, шунингдек пластидларнинг (лейкопластлар амилопластлар) яхши ривожланган ламеллари, диктиосомалар, митохондрийлар, лизосомалар, липид глобулалари ҳам кўплиги билан характерланади.

Генератив хужайранинг цитоплазмасида айрим органеллаларни сони, етарли даражада шаклланмаганлиги, пластидалар, заҳира моддалар озлиги

билан вегетатив ҳужайрадан фарқ қилади. Генератив ҳужайранинг пўстидан каллоза йўқолиб кетганидан кейин плазмолемма қолади ҳолос. Плазмолемма юзасида микронайлар жойлашади.

Вегетатив ва генератив ҳужайраларнинг цитокимёси. Чанг донаси ривожланиб бориш жараёнида бир қатор цитокимёвий ўзгаришларга учрайди, бу ҳолат вегетатив ва генератив ҳужайраларда бир хилда бўй бермайди. Чанг донасини етилиб, ривожланиб бориш жараёнида унинг ядросидаги нуклеин кислоталар ва оксилларнинг миқдорий ва сифат кўрсаткичлари ўзгариб боради ва ўзаро фарқ қилади.

Генератив ҳужайранинг ядросида ДНК синтези бўй бериб, чанг донасини етилиш даврига келганда унинг миқдори икки баробар ортади. ДНК икки босқичда синтезланади. Дастлабки босқич генератив ҳужайра чанг донасини марказига йўналаётган даврида амалга ошади. Бу даврда генератив ядро юмалоқлашади, ундаги хроматинлар ўзаро зич жойлашади, ядроча кичиклашади. Синтезнинг иккинчи босқичида генератив ҳужайранинг ядроси овал шаклидан чўзиқ кўринишга келади. Бу даврда ядроча йўқолади. Ядронинг кўриниши урчуқсимон ҳолга келганда ДНК синтези тўхтади.

Генератив ҳужайра ядросидаги ДНК синтези узоқ давом этади. Агар интерфазанинг давом этиши 100% белгиланганда (S)- синтез даври турли ўсимликларда 55-61% гача; (G₂) постсинтетик синтез тугагандан кейинги давр 29-33% гача; (G₁) пресинтетик қисқа давр ҳисобланиб 10-16% давом этади.

Вегетатив ҳужайранинг ядросидаги ДНК синтези ҳақида тадқиқотчилар турлича фикр билдирадилар. Бир гуруҳ олимлар ядрога ДНК миқдорининг ортиб боришини кузатмаганлар бошқалари эса ДНК миқдорини 2С гача ортганлигини кузатган.

Вегетатив ҳужайранинг ядросини ҳосил бўлиши биланок, ундаги РНК миқдори орта бошлайди. Чанг донасининг шаклланиш даврида РНКнинг жадал синтези бўй беради. Шуниси диққатга сазоворки, чанг донаси етилишининг турли даврларида РНК турлари ҳосил бўлади. Чанг донасининг икки ҳужайрали босқичида, вегетатив ядрога ядроча аниқ кўрина бошлаганда, рибосомал РНК

синтези жадал рўй беради, шунингдек хроматиндаги РНК сони ҳам ортади. Бу вақтда РНКни вегетатив ядродан цитоплазмага ўтиши кузатилади. Кейинчалик, вегетатив ядрога, ядроча ўлчами кичрайиши билан РНКнинг миқдори ядрочада ва ядрога камаяди, аксинча цитоплазмада РНК миқдори 50% га ортади.

Генератив хужайра ривожланишининг дастлабки даврларида ядрочада РНК миқдори кўп бўлади. Генератив хужайранинг ривожланиш жараёнида ядрочада эса РНК миқдори доимий камайиб боради. Генератив хужайра шаклланиши билан унинг ядросида РНК синтези тўхтайди ва ядроча кўринмай қолади.

Вегетатив хужайрада РНК синтези рўй бериши билан бир вақтда оқсил синтези ҳам бошланади. Вегетатив хужайрадаги оқсилнинг асосий қисми генератив ҳамда соматик хужайралардаги оқсилдан кимёвий жиҳатидан фарқ қилади. Вегетатив хужайрада асосан, нордон оқсиллар синтезланиб, гистонли оқсиллар синтези кузатилмайди ва уларнинг миқдори 1С га тенг бўлиб, ўзгармас бўлади.

Вегетатив хужайранинг ядросидаги ядрочани эриши, хромосомадаги оқсиллар миқдорини камайиши, цитоплазматик оқсилларнинг миқдори 72% гача ортиши кузатилган. Генератив хужайрада ДНК синтези билан бирга аргинин ва лизинга бой гистонли оқсиллар ва бошқа турдаги оқсиллар синтезланади. Ҳосил бўлаётган дезоксирибонуклеопроteidлар РНК синтезини барқарор тарзда рўй беришини таъминлай олмайди. Бунинг натижасида геномда фаоллик сусаяди.

Шундай қилиб, чанг донасидаги вегетатив ва генератив хужайраларнинг ядролари ва цитокимёси ўзаро фарқ қилади. Генератив хужайранинг ядросида хроматин анча зичлашган, ДНК сони ва асосий оқсиллар икки марта кўп бўлади. Вегетатив хужайранинг ядросидаги хроматин эса диффуз ҳолда тарқоқ, РНК ва нордон оқсиллар кўп синтезланади.

Вегетатив ва генератив хужайраларнинг вазифалари. Оталик гаметофитини ривожланиш даврида вегетатив ва генератив хужайраларнинг бажарадиган вазифаларида анча фарқлар кузатилади. Ҳозирги кунда генератив

хужайранинг асосий вазифаси аниқланган бўлиб, аммо спермийларни ҳосил қилиш, вегетатив ядронинг оталик гаметофитини ривожланишидаги вазифаси чанг найи ичида ўсишини таъминлашдан иборатлиги ҳанузгача тўлиқ исботланмаган.

Кўпчилик тадқиқотчилар, гулдаги чанг найини ўсишида вегетатив ядронинг аҳамияти катта эканлигини қайд этади. Бошқа тадқиқотчилар аксинча, бу жараёнда вегетатив ядронинг аҳамияти йўқлиги ва у атавик белги эканлигини эътироф этади.

Вегетатив ядро бўлинаётган генератив ядрони яқинида жойлашганлигидан сперматогенезда секретор-трофик вазифани бажаради. Вегетатив ядро чанг найи ўсиши давомида функционал фаол шунингдек, РНК ва оқсилларнинг синтезида иштирок этади.

Вегетатив ва генератив ядроларнинг ҳосил бўлганидан кейинги морфологик ва функционал жиҳатдан фарқлари бўйича мутахассислар орасида турлича нуктаи назарлар мавжуд. Бунда асосий фикр асимметрик бўлиниш урчуғини жойланиши ва маълум даражада эгилган фрагмопластни ҳосил бўлишига қаратилган бўлиб, бу жараён натижасида генератив ва вегетатив хужайралар цитоплазмаси турлича миқдорида бўлади.

Айрим мутахассислар вегетатив ва генератив хужайралардаги табақалашув цитоплазманинг миқдори ва айниқса, унинг сифатида, хусусан, ундаги РНК миқдорида боғлиқ дейишса, бошқа бир гуруҳ мутахассислар бу хужайраларнинг табақалашуви генератив ядродаги ДНК миқдорининг ортиши билан боғлиқ, деган фикрларга келишган. Ва ниҳоят, шундай нуктаи назар ҳам борки, табақалашувга олиб келадиган омил хужайралар орасидаги моддаларнинг алмашинуви ёки ҳар бир хужайранинг ядроси билан цитоплазмаси орасидаги моддаларнинг алмашинуви шу ҳолатга олиб келган деб ҳисоблашади. Генератив хужайранинг вегетатив хужайрага нисбатан ривожланиши фарқ қилиб, вегетатив хужайра тапетум хужайраларининг ҳисобига озиқланса, генератив хужайра эса вегетатив хужайранинг цитоплазмасида бўлганлигидан, унинг ҳисобига озиқланади.

Юқорида баён қилинган нуқтаи-назарларда яқдиллик йўқ, шу боисдан ҳозиргача ҳам вегетатив ва генератив ҳужайраларнинг ҳосил бўлиши ва ихтисослашиши бўйича муҳум бир фикрга келинмаган.

СПЕРМИОГЕНЕЗ

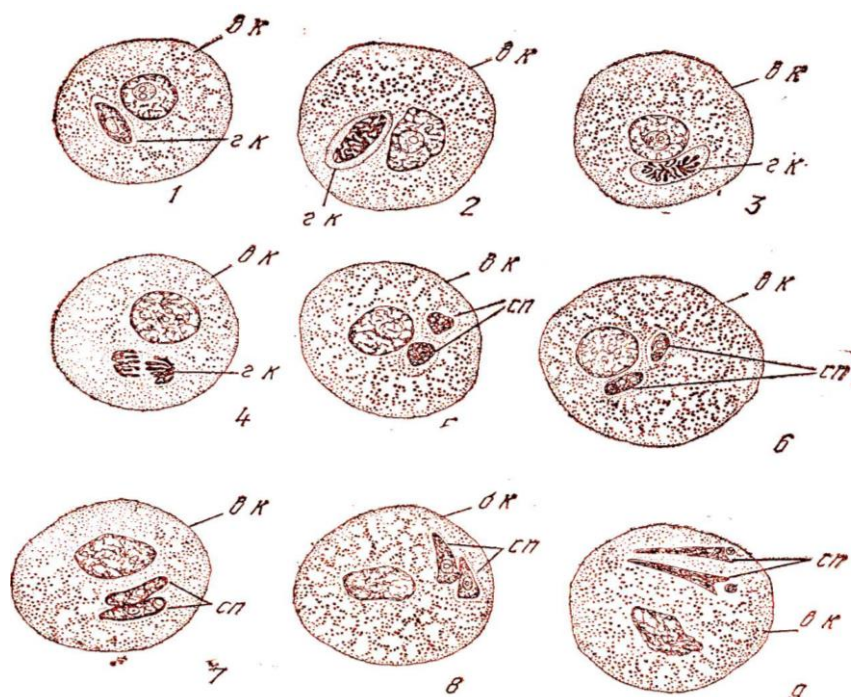
Спермийлар генератив ҳужайранинг чанг донасида ёки чанг найида бўлиниши натижасида ҳосил бўлади. Генератив ҳужайра чанг донаси ичида митоз бўлинса меъёрдаги ахроматин бўлиниш урчуғи ва метафазанинг экваториал пластинкаси юзага келади.

Генератив ҳужайра чанг найида бўлинишининг ўзига хос хусусиятлари мавжуд. Генератив ҳужайранинг бўлиниш характери чанг найининг диаметрига ва хромосомаларнинг узун-қисқалигига боғлиқ. Агар чанг найини ички юзаси кенг ва хромосомалар қисқа бўлса, генератив ҳужайранинг бўлинишида ахроматин урчуқ ва метафаза пластинкаси юзага келади. Аксинча, ахроматин урчуқ ва метафаза пластинкаси ҳосил бўлиши кузатилмайди, шунингдек хромосомалар тартибсиз жойлашади.

Ҳосил бўлган спермийлардаги ядролар дастлаб овал шаклига эга бўлиб, хроматин зич спираллашган бўлади, кейинчалик ядро чўзила бошлайди, хроматин бироз сийраклашиб, ядроча ҳосил бўлади. Кейинчалик спермийларнинг ривожланишида уларнинг шакли ўзгариши мумкин. Масалан, бошоқдошларга мансуб ўсимликларда спермийнинг бир томони ингичкалашиб нисбатан ўткирлашса, иккинчи учи ўз холича тўмтоқ қолиши аниқланган (6-расм). Тўмтоқ томонга ядроча сурилиб ўтади, у кейинчалик ядродан цитоплазмага ўтади. Спермийлар ядросидаги хроматин бу даврга келиб ўта спираллашади. Хроматиндаги ДНК оқсиллар билан мустаҳкам боғланган ҳолга ўтади. РНК билан боғланган нуклеопротеидлар ҳам бўлади.

Спермийлар ривожланишининг бошланғич даврида ядроларда ядрочаларни бўлиши, спермийлар митотик циклини тугалланиши ва уни интерфаза ҳолатига ўтаётганини англатади. Ядрочани спермийдан чиқиши, ядро хроматинларнинг спираллашиши, спермийлар ядроларининг бажарадиган вазифасига кўра, интерфаза ҳолатида эканлигини англаш мумкин.

Гулли ўсимликларнинг турли систематик гуруҳларига мансуб ўсимликларнинг турларида спермийлар шакли ва катта кичиклигига кўра фарқ қилади.



7-расм. Чанг доначаси спермиогенези Triticale (1-9) 6-расмда изоҳ келтирилган; сп-спермий.

Айрим ўсимликлар турларида спермий кичкина, бошқаларида бироз каттароқ, учинчиларида ундан ҳам каттароқ бўлиши кузатилган. Спермийлар шаклига кўра юмалоқ, эллипс, ўроқсимон, чувалчангсимон каби кўринишларда бўлади. Спермийлар ҳосил бўлишидан бошлаб етилгунга қадар, шакли ўзгариб боради. Одатда улар ҳосил бўлишининг бошланғич даврида юмалоқ ёки овал кўринишга эга бўлиб, ривожланиш даврining охирида эса, шу турнинг ўсимлигига хос шаклга киради.

Спермийларнинг хусусий цитоплазмасини мавжудлиги ёки уни бутунлай йўқлиги ҳақидаги масала узоқ йиллар давомида мунозарали бўлган. Шу боисдан бу борада кўплаб тадқиқотлар амалга оширилган. Бир қатор ўсимликлар арпа, лавлаг, ғўза маккажўхори спермийларини электрон микроскопларда ўрганишнинг натижаларига кўра, спермий ўзининг цитоплазмасига эгаллигини кўрсатган. Тузилишида генератив хужайранинг цитоплазмасидан фарқ қилмаслиги аниқланган.

Спермий генератив ҳужайранинг митоз бўлинишидан ҳосил бўлишига қарамай, у турлича сифат белгиларга эга эканлиги маълум бўлган. Бу борада биринчи бўлиб М.С.Навашин (1968) спермийларнинг турли сифатларга эгаллиги ҳақида фикр билдирган. У ҳар иккала спермий бир бирини айнан кўзгуда кўринганидай, худди ўнг ва чап қўл бармоқларини кўринишидай деб изоҳлаган. Спермийлар морфологиясидаги фарқларнинг ҳосил бўлиши, генератив ҳужайранинг бўлинишида яъни анафазада хромосомаларни ўзаро ажралишидан бошланади.

Кейинчалик, спермийлар морфологиясидаги фарқлар, сифат белгилари бўлган, ядронинг катталиги ва цитоплазманинг турлича миқдорда бўлиши аниқланди. Спермийлардаги фарқлар генератив ҳужайранинг ядросини бўлиниш даврида унинг бир томонига силжиган бўлиши, спермийларни биттаси цитоплазмадан кўпроқ қисмини олганлиги сабабли каттароқ кўринишга, иккинчиси эса кичикроқ бўлади. Генератив ҳужайранинг бўлиниши чанг найида рўй берса, олдинги спермий доимо кичик бўлиши кузатилган.

Чанг донаси пўстининг тузилиши. Чанг донасининг пўсти, микроспоралар тетрада ҳолида бўлган давридан бошлаб шакллана бошлайди. Чангдон уяларининг очилишига қадар, чанг донасининг пўсти тўла шаклланиб бўлади. Чанг донасининг пўсти ташқи экзина ва ички интинадан иборат. Интина ва экзина ўзаро тузилиши ва кимёвий таркибига кўра фарқланади.

Интина бир ва икки қаватли бўлиши мумкин. Интинанинг таркиби целлюлозадан иборат бўлиб, майда донаторлик ёки тўлқинсимонлиги билан характерланади, шунингдек гигроскопик нур синдириш хусусиятига эга.

Экзина бир неча қаватдан; ташқи-нақшли йўғонлашган сэкзина ёки эктэкзина, уни остидаги нақшсиз қалинлашган қават-нэкзина ёки эндэкзина ва интинага тақалиб турадиган мезина қаватларидан иборат. Экзина таркиби спорополленин ва лигниндан иборат.

Чанг донасининг экзина қаватида ариқчалар ва тирқишлар мавжуд бўлиб, уларни апертура дейилади. Улар чанг найининг ўсиш жойи ҳисобланади. Чанг донасидаги тирқишлар ва ариқчаларнинг сони ҳамда экзинадаги нақшли

ҳосилалар систематик белги ҳисобланади. Систематик жиҳатидан қуйи поғонадаги ўсимликларнинг чанг донасини экзина қаватида ариқчалар ҳосил бўлади. Систематик юқори поғонадаги ўсимликларнинг чанг донасидаги экзина қаватида тирқишлар ҳосил бўлиши билан фарқ қилади. Тирқишларларнинг сони турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда биттадан 40 тагача бўлиши мумкин. Примитив тузилишдаги бир ариқчали чанг доналар магнолиядошларга, прогрессив тузилишдаги бир тирқишли чанг доналар эса ғалладошларга мансуб ўсимликларда учрайди. Кўп тирқишли чанг доналари гулхайридошлар, амарантдошлар ва шўрадошлар оилаларига мансуб тур ўсимликларига хос ҳисобланади. Юксак ўсимликларнинг кўпчилигида уч тирқишли чанг доналари кўп тарқалган.

Чанг донаси ривожланишидаги аномал ўзгаришлар. Агар ўсимлик ўзи учун қулай бўлган шароитда ўсаётган бўлса, гибрид бўлмаса, фертил – ҳаётчан чанг доналари ҳосил бўлади. Ташқи муҳитнинг ўсимлик учун ноқулай бўлган омиллари – ҳаво ва тупроқ ҳароратини кескин ортиши ёки совиши, намликни оз-кўплиги, шунингдек ўсимликка таъсир этадиган кимёвий реагентлар, ионлашган нурлар, чанг доналарини бир меъёردа ривожланишини издан чиқаради. Бу ҳолат аввало чанг донасининг ҳосил бўлишининг дастлабки даври мейозда ҳамда кейинроқ генератив хужайранинг бўлиниши, спермийларнинг ҳосил бўлиш даврида ҳам содир бўлади.

Мейоз бўлинишдаги ўзгаришлар хромосомаларни кутбларга йўналишининг бир вақтда ва бир меъёردа рўй бермаслиги, айрим хромосомаларни цитоплазмада қолиши, бунинг оқибатида қўшимча кичкина - микроядроларни ҳосил бўлишига олиб келади. Буларнинг ҳар бири алоҳида хужайрага ўтиши натижасида тетрада ўрнида пентадалар, гексадалар, октадалар ва ш.к. ҳосил бўлади.

Аномал ўзгаришларнинг бошқа ҳолатларида бир хужайрада бир нечта ядро бўлганда кўп ядроли чанг донаси ҳосил бўлади. Бундай тарзда юзага келган чанг донаси одатда фертил бўлмайди. У ривожланишнинг дастлабки давларидаёқ ривожланмай йўқ бўлиб кетади. Камдан кам ҳолларда кўп ядроли

чанг донасида бир неча спремийлар ҳосил бўлса ҳам, бундай чанг донаси стерил сифатсиз бўлади. Бир қатор ҳолатларда генератив хужайранинг бўлиниши олдидан таъсир эттирилган ионланган нурларнинг катта дозаси унинг дегенерациясига сабаб бўлади.

Чанг донасини ривожланишидаги аномалия (ўзгариш)лар ташқи муҳитнинг ўсимлик учун ноқулай омилларининг таъсирига, шунингдек генетик сабаблар ҳам боғлиқ бўлиши мумкин. Кўп ҳолларда гибрид, полиплоид ва апомиктик ўсимликларда содир бўлади. Бу ҳолат мейоз бўлинишдаги хромосомаларнинг қайта тақсимланишидаги ўзгаришлар туфайли рўй беради.

Чанг донасини аномал шаклланиши чангдонни ривожланишидаги бузилишлар натижасида эркак стерилликда ҳам намоён бўлади. Бундай бузилишларнинг характери мазкур ўсимликнинг генотиби билан боғлиқ ва у чангдон уяларини очилмай қолиши натижасида чанг доналарида регенерация содир бўлиши ёки чангчи ипини дегенерацияси туфайли содир бўлади.

Стериллик чанг доналарида тетрада микроспора ҳосил бўлгандан кейин бошланиб, у синхрон-бардавом рўй бермаслигидан бошланади. Чанг доналарининг регенерациясига доир белгилар илгарироқ, бошқаларида кечроқ бошланади. Бир ядроли чанг доналарининг цитоплазмасида вакуоланиш кучайиб, майда вакуолалар бирлашмайди, цитоплазма кўпиксимон кўринишни ҳосил қилади. Бу ҳолатлар чанг донасининг фертиллигини йўқолишига олиб келади.

Оталик гаметофитнинг эволюцияси. Бу соҳанинг мутахассисларида иккита нуқтаи назар мавжуд. Бир гуруҳ тадқиқотчиларнинг фикрича, гулли ўсимликлардаги оталик гаметофит ўта редуцирланган антеридий ундаги иккита спермий сперматозоидларнинг гомологлариدير. Вегетатив хужайра ва чанг найи антеридий деворини гомологи деб ҳисоблайди.

Иккинчи нуқтаи назарга кўра, гулли ўсимликларнинг гаметофити ўта соддалашганки, уни антеридий билан таққослаш мумкин эмас. Хужайра ва ядронинг бўлинишлари оталик гаметофитнинг шаклланишида сақланиб, у икки марта бўлинади ҳолос. Бу бўлинишнинг биринчисида вегетатив ва генератив

хужайралар ҳосил бўлади. Иккинчи бўлинишда эса генератив хужайрадан иккита спермий ҳосил бўлади деган хулосага келишган.

Биз юқорида вояга етган оталик гаметофити икки ва уч хужайрали бўлишини, кузатдик. Улардан икки хужайралиси кўп учрайди. У ёки бу типдаги чангларни бўлиши кўплаб оилаларга мансуб ўсимликларда доимо учрайди. Шу боисдан у систематик белги сифатида қабул қилинган. Бироқ айрим оилаларга мансуб ўсимликларда ҳар иккала типдаги оталик гаметофитини учраши, филогенетик жиҳатидан икки хужайрали оталик гаметофит, примитив белги ҳисобланиб, уч хужайрали оталик гаметофит анча прогрессив дейилади, у тузилиши жиҳатидан юксак даражали ўсимликларга хос белги ҳисобланади.

МЕЙОЗ

Жинсий равишда кўпаядиган барча организмлар учун хужайранинг махсус типдаги бўлиниши яъни мейоз бўлиниш характерли ҳисобланади. Мейоз жараёнида хужайрадаги хромосомалар ва ДНК сонининг икки марта камайиши рўй беради. Мейоз бўлиниш уруғланиш жараёнида юзага келадиган хромосомаларнинг тўхтовсиз кўпайишини олдини олади.

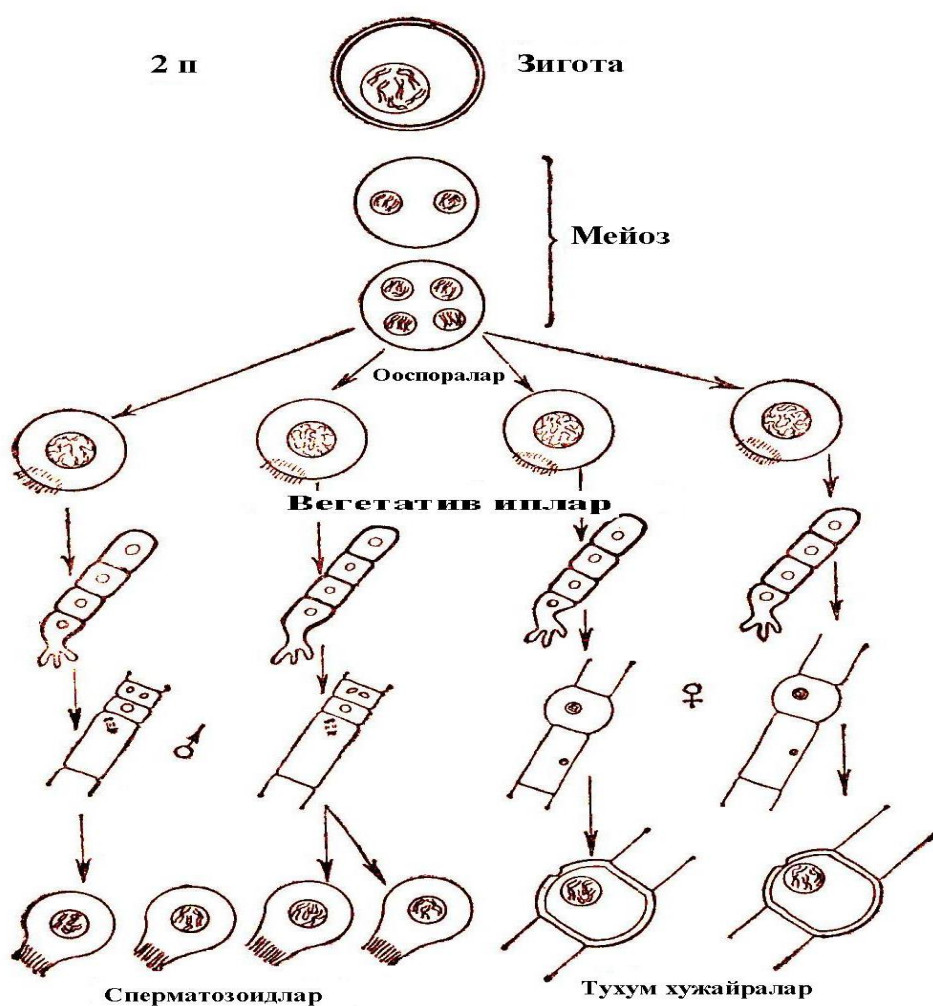
Юксак ўсимликлардаги мейоз бўлиниш гаметалар ҳосил бўлишига олиб келади. Ҳайвонларда мейоз жинсий хужайраларнинг етилиш давридаги бўлинишларда рўй беради. Мейоз бевосита давом этадиган ядродаги икки мартта бўлинишдан иборат. ДНК миқдорининг ортиши биринчи бўлинишда содир бўлади. Мейозда митоз бўлинишдагига нисбатан фарқлар ҳосил бўлади.

Бу: а) гомологик хромосомаларнинг конюгацияси; б) гомологик хромосомалар қисмлари билан ўзаро алмашилиши, яъни кроссинговер жараёни; в) хромосомалар сонининг камайиши; г) профазанинг биринчи бўлинишида транскрипция жараёнини фаол бўлиши; д) биринчи ва иккинчи бўлинишлар орасида S-босқичнинг йўқлиги; е) мейознинг икки марта бўлинишида ДНК синтезининг бир марта содир бўлиши билан характерланади.

Жинсий жараён орқали кўпаядиган организмлардаги гаметаларни ҳосил бўлиш даврида ва уруғланишида битта хужайрадаги хромосомаларнинг сони билан фарқланадиган галланиш кузатилади. Бу гаплоид сондаги хромосомали

хужайрага эга бўлган гаплофаза мейоз натижасида юзага келади ва диплоид сондаги хромосомали диплофазадир.

Бу фаза-даврларнинг қанча муддат давом этиши, турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда турлича бўлади. Сувўтларнинг жинсий усулда кўпайиши, мейозда гаплоид давр устунлик қилади. Гулли ўсимликларда эса диплоидлик ҳолат гапло даврдан устунлик қилади. Организмларда рўй берадиган мейоз жараёни характериға кўра уни уч типга: зиготали, гаметали, спорали типга ажратиш мумкин.



8-расм. Эдогониум кардиакум сувўтида сперматозондлар ва тухум хужайранинг ҳосил бўлиши. Мейознинг зиготали типи.

Мейознинг зигота типи. Мейоз бўлиниш уруғланиш рўй берганидан кейин зиготани биринчи бўлинишида амалга ошади. Мейознинг зигота типдаги бўлиниши, кўпчилик сувўтларга ва содда ҳайвонларга хос. Уларнинг ҳаётий

даврида гаплоид ҳолат кўп муддат давом этади. Яшил сувўтлардан *Oedugonium* туркумининг икки уйли ипсимон тузилган вакилларида оогам типда уруғланиш содир бўлади (8-расм).

Бу сувўтда эркак ва урғочи хужайралар алоҳида ипларда ҳосил бўлади.

Дастлаб хужайрада икки марта митоз бўлиниш рўй бериши натижасида сперматозоидлар ва тухум хужайра ҳосил бўлади. Сперматозоидлар яхши ривожланган хивчинли аппаратга эга, унинг ёрдамида ҳаракатланиб етилган тухум хужайра билан қўшилади. Бунинг натижасида юзага келган диплоид ядроли зигота мейоз тарзда бўлинади. Натижада тўртта гаплоид ооспоралар ҳосил бўлади. Улар тиним даврини ўтамай субстратга ўтириб униб, янги вегетатив ипга айланади. Бу тарзда ҳосил бўлган эдагоний ипларининг хужайраларида n миқдорда хромосомалар ва C миқдордаги ДНК бўлади.

Мейоз жараённинг бу типда рўй бериши гаметаларнинг қўшилиб зигота ҳосил қилганидан кейин кўп вақт ўтмай дастлабки ҳолат ҳосил қилганлиги туфайли мейознинг бирламчиси деб қараш мумкин.

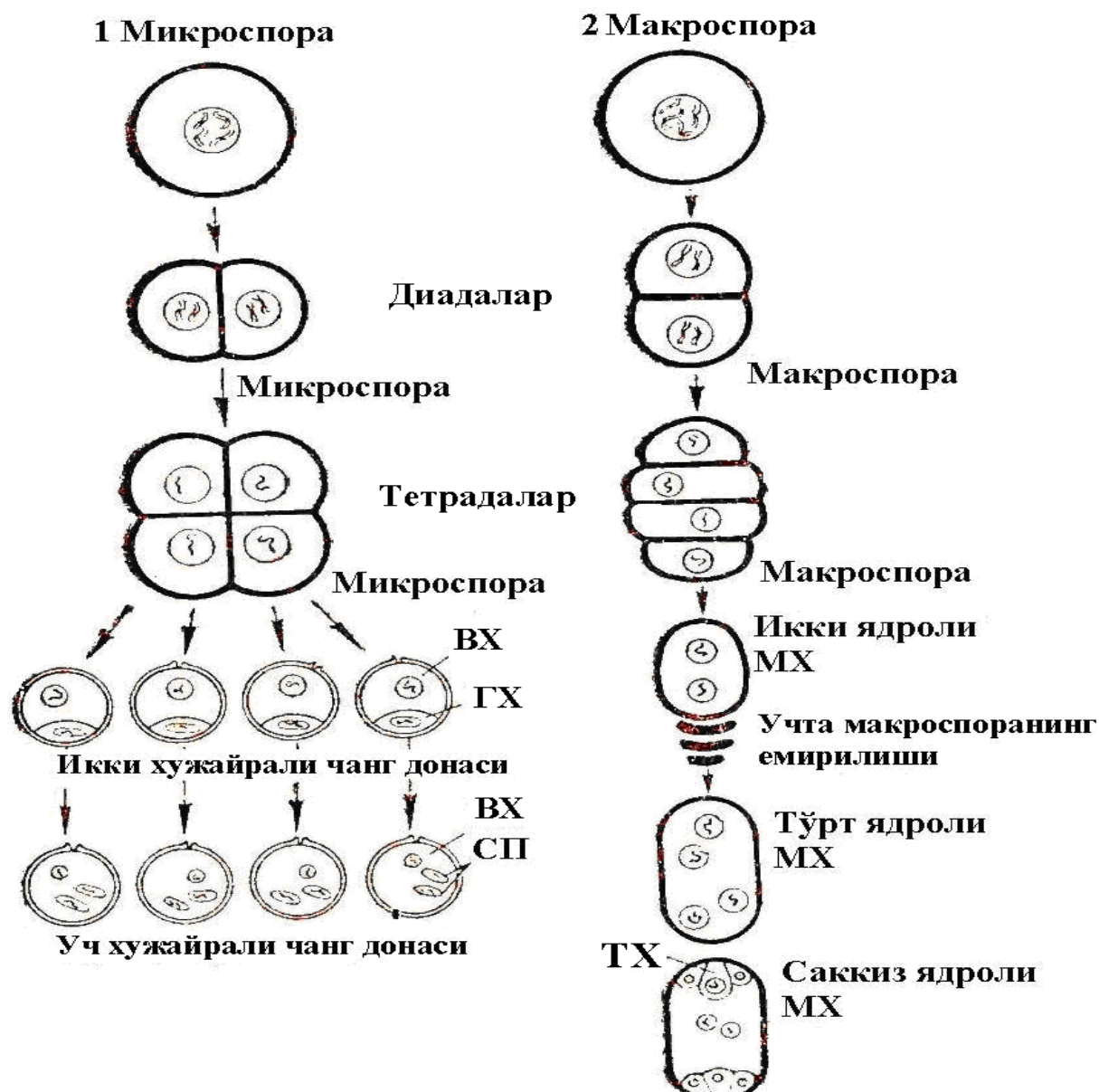
Мейознинг гамета типи. Бу типда бўладиган мейоз гаметаларни етилиш даврида амалга ошади. Гамета типдаги мейознинг бу типи кўп хужайрали ҳайвонларда шунингдек, айрим тубан ўсимликларнинг ривожланишида рўй беради (9-расм).

Ҳаётий давраси бу типдаги мейоз билан ўтадиган организмларда дипло давр устунлик қилади. Бу типдаги мейоз гаметогенезда (овогенез ва сперматогенезда), яъни эркак ва урғочи гаметаларни ҳосил бўлиш даврининг бир қисмида рўй беради. Эркак жинсий хужайраларнинг мейоз бўлиниши натижасида хромосомаларнинг сони билан фарқланадиган тўртта гаметалар ҳосил бўлади.

Урғочи жинсий хужайраларнинг мейоз бўлиниши натижасида битта катта тухум хужайра ва учта майда хужайралар-марказий таначалар ҳосил бўлади. Бу майда марказий таналар организмдаги жинсий жараёнда иштирок этмайди, шу боисдан улар йўқ бўлиб кетади.

Турли организмларда гапло ва дипло даврни давом этиши ва ривожланишида фарқлар мавжудлигига қарамай, уларда жинсий хужайралар – гаметаларни ҳосил бўлиши жуда ўхшаш ва бир қатор юксак даражада ихтисослашган ва аниқ ҳолдаги жараёнлардан иборат. Уларнинг ҳар бири аввалгисини давомли ва кейингисининг сабабчисидир.

Она хужайралар



10-расм. Гулли ўсимликларда чанг доналарининг (I) ва муртак халтанинг (II) ҳосил бўлиши. Спермийлар ва тухум хужайранинг ҳосил бўлиши. Мейознинг спори тип: Мх-муртак халта, вх-вегетатив хужайра, гх-генератив, сп-спермийлар, хужайра

Мейоз амалга ошадиган хужайралар одатда диплоид ($2n$) сондаги хромосомаларга эга бўлади. Шунга мувофиқ ҳолдаги ДНК сони ҳам ($2C$) тенг. Уруғланиш натижасида юзага келган диплоид ядрони таркибида иккита ота-

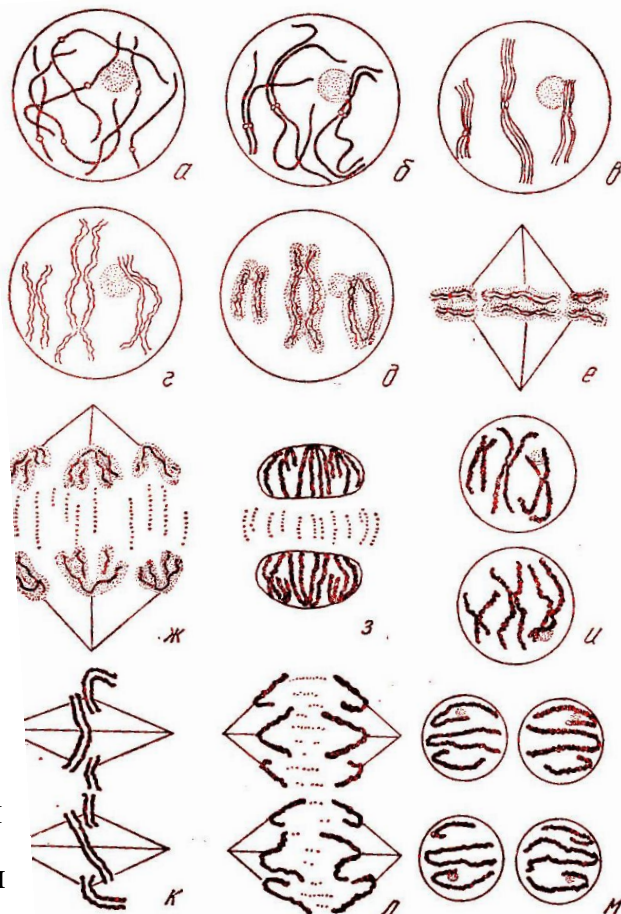
оналикни белгилайдиган хромосома бўлиб, шу боисдан ҳар бир хромосома ўзининг гомологига эга.

Мейоз бўлинишнинг биринчи S-даври меъёрда ўтади, унинг натижасида ДНК қўшалокланади. Шу боисдан одатда мейоз бўлинишида хужайралар $4C$, ДНК сони ҳам $4n$ миқдордаги хромосома тутади. Мейозда ҳам митоздаги каби асосан бир неча: а) профаза; б) метафаза; в) анафаза; г) телофаза даврлардан иборат символ қабул қилинган. Бу даврнинг орасида кескин чегара йўқ, шунинг учун мейоз бир-бирини давомли бўлган босқичлардан иборат ва одатда аста-секин рўй беради (10- расм). Мейоз бўлиниш икки марта бўлиниш даврлардан иборатлиги туфайли унда рўй берадиган жараёнларни

профаза I, метафаза I ва шу каби, иккинчи бўлинишда профаза II, метафаза II каби белгилаш қабул қилинган.

Мейоз бўлиниш жараёни қандай амалга ошиши ҳақида ҳар бир даврга доир хужайрада рўй берадиган ўзгаришларни баён қиламиз (11-12- расм).

Профаза I. Мейознинг биринчи бўлинишини бошлаб борадиган бу давр анча узоқ муддат давом этиши ва мураккаб жараёнларни рўй бериши билан бошқа даврлардан фарқланади. Профаза I даврида хромосомаларда махсус ўзгаришлар ҳосил бўлади. Бу ўзгаришлар рўй берадиган жараёнларни бешта: лептотена, зиготена,



пахитена, диплотена ва диакинез босқичларни ўз ичига олади. Бу беш босқичлардан ҳар бирида содир бўладиган жараёнлар бир – бирини

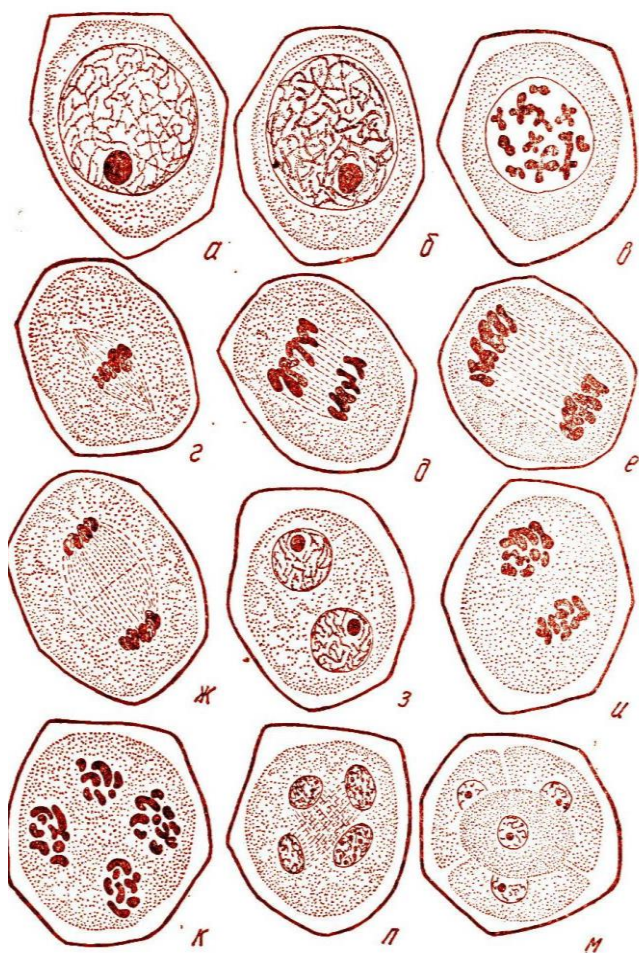
11-расм Мейоз бўлинишнинг кетма-кет босқичлари. (Sharp бўйича, 1943);

а-лептотена; б-зиготена; в-пахитена; г-диплотена; д-диокинез, е-метафаза I, ж- анафаза I, з-телефаза I, и-интеркинез, к-метафаза II, л-анафаза II, м-телефаза II.

тўлдириб боради.

Лептотена босқичи узун ингичка хромосома иплари борлиги билан характерланади. Лептотена босқичида хромосомалар қўшалокланган бўлади, бироқ ҳаммаси эмас. Шунинг учун лептотенада диплоид миқдордаги ($2n$) хроматидалар бўлиб, уларнинг умумий сони S-даврида кейинчалик $4n$ га тенг.

Лептотенада хромосомаларнинг жойланиши тасодифий, яъни сочилган ёки тўпланган ҳолда бўлиши мумкин. Улар ўзаро бирлашиб ярим ойсимон эгилган кўриниш ҳосил қилган хромосомалар ўзларининг теломералари билан ядро пўстига боғланган. Айрим ўсимликларда лептотенанинг охирида хромосомалар юмалоқлашган (синезис) кўринишни ҳосил қилади.



12-расм. Тамаки микроспороцитларидаги мейоз (Овсяникова, 1973);

а-ж-биринчи бўлиниш, з-м-мейознинг иккинчи бўлиниши.

Лептотена босқичининг маълум даврида ингичка хромосомаларда хроматинларнинг қўйиқланишидан хромомерлар пайдо бўлади, улар хромасомаларнинг узунаси бўйлаб жойлашади (12-расм, а). Бундай хромомерли жойларнинг сони, катталиклари ва уларнинг жойланиши ҳар бир хромосомалар учун ўзига хос бўлади.

Лептотенада кейинги мейоз учун энг муҳим характердаги жараён — гомологик хромосомаларнинг конъюгацияси бошланади.

Зиготена- босқичи гомологик хромосомаларнинг конъюгация (синапсис) босқичи бўлиб, бу жараён ўта аниқлиги ва ўзига

хослиги билан характерланади. Бу босқич мобайнида гомологик хромосомалар

ўзаро яқинлашади, натижада янги хромосомалар мажмуи бўлган бивалентлар ҳосил бўлади. Ҳар бир бивалент иккита гомологик хромосомадан иборат ва у тўртта хроматидга эга. Шундай қилиб, бивалентларнинг сони ядрога хромосомаларнинг гаплоид сонига тенг бўлади (11-расм, б).

Пахитена-босқичи профаза I нинг бир мунча узоқ давом этадиган даври. Бу босқичда гомологик хромосомалар тўла конюгациялашади, йўғонлашади, қисқаради (11-расм, в). Пахитена йўғон иплар ҳосил бўлиш даври ҳам дейилади. Конюгация шундай зич, тиғиз бўладики, йўғон пахитен хромосомаларнинг сони гаплоиддай кўринади. Ҳақиқатда эса бундай хромосома иккита гомологик хромосомаларнинг бирлашганидан иборат. Бу босқичда гомологик хромосомаларнинг ўзаро ўхшаш қисмлари ўзаро алмашишади. Мана шу ҳолатга кроссинговер дейилади. Кроссинговер туфайли бириккан генларнинг рекомбинацияси содир бўлади.

Диплотена-бу-қўш иплар босқичи. Мейознинг бу босқичида юзага келган гомологик хромосомалар энди бир-биридан итарила бошлайди, улар фақат айрим жойларда бириккан бўлади (11-расм, г). Хромосомаларнинг бир-биридан ажралиши ва узоқлашишида, бивалентларда, хромосомаларни чалкашган ва бириккан жойлари-хиазмалар яхши намоён бўлади. Узун хромосомаларда хиазмлар қисқа хромосомалардан кўп бўлади. Диплотена босқичида хромосомаларни қисман қисқариши ва тиғизланиши рўй бериши натижасида тўрт ипли тузилма аниқ намоён бўлади.

Диакинез-босқичи билан мейоз бўлинишнинг I босқичи якунланади. Бу босқич даврида хиазмлар сони камаяди, бивалентлар қисқаради (11-расм, д). Улар зичроқ кўринишга келади, гомологик хромосомалар терминал хиазмларга бирлашади. Хромосомалар бу босқичда ядро пўсти билан боғланишни узади.

Метофаза – I босқичи ҳужайра ядросининг пўстини парчаланишидан, ахроматин урчуғини юзага келишидан бошланади (11-расм, е). Бивалент хромосомалар урчуқ билан бирлашиб, экваторда жойлашади. Бу даврга келиб ядроча йўқолади. Центромерларнинг ўзаро узоқланиши кучаяди.

Анафаза I босқичи гомологик хромосомаларни урчуқнинг икки қарама-қарши учига йўналиши билан характерланади (11-рasm, ж). Гомологик хромосомаларнинг ҳар бири иккита хроматиддан ташкил топади.

Телофаза I босқичи охиргиси ҳисобланади. Бу даврга келиб ажралаётган гомологик хромосомалар йўналганлиги туфайли ҳар бир қутбда тоқ сондаги хромосомалар бўлади (11-рasm, з). Кейин ядронинг пўсти ва ядроча тикланади. Зич ҳолдаги хромосомалар энди сийраклашади, улар ўзининг шаклини сақлайди. Шу боисдан ҳар бири аниқ кўринади. Телофаза босқичини ниҳоясида цитокинез бошланади.

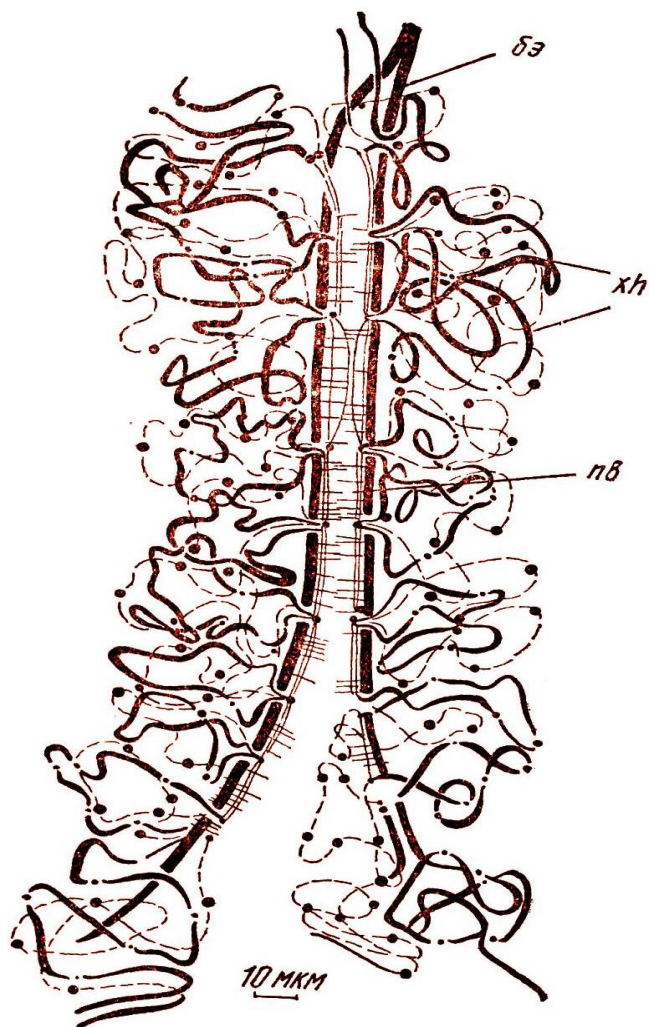
Ҳужайра ядросининг иккинчи мейоз бўлиниши қисқа вақтли интеркинез давридан сўнг, иккинчи бўлиниш митоз кўринишида амалга ошади. Иккинчи мейоз бўлинишдан олдин ДНК синтези амалга ошмайди. Профаза II кўп вақт давом этмайди. Хроматидлар центромералари билан бириккан ҳолда бир-бирларидан узоқлашади. Метафаза II, анафаза II ва телофаза II митоз бўлинишда қандай содир бўлса шундай кўринишда амалга ошади. Иккинчи мейотик бўлинишда $2C$ миқдордаги ДНК ва $2n$ сондаги хроматидли ҳужайралар бўлиниб, гаплоид ДНК ва хромосомали иккита ҳужайрани ҳосил қилади (11-рasm, и-м).

Шундай қилиб, мейоз бўлиниш жараёнида битта ҳужайрани икки марта бўлиниши натижасида тўртта гаплоид ҳужайра ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар бири ирсий тузилишига кўра ўзаро фарқланади.

Мейоз бўлиниш ўзига хос бир қатор хусусиятларга эга. Бу ўринда хромосомаларнинг конюгацияси ҳозиргача тўла қай тарзда бошқарилиб амалга ошиши ҳақида маълумотлар етарли эмас. Цитофотометрия, автордиография ва бошқа бир қатор усулларни қўллаб мейознинг профазасида қисман махсус ДНК ҳосил бўлиши (0,3%) аниқланган. ДНК нинг асосий қисмини синтезланиб бўлиши, мейоз бўлинишга киришиш олдидан рўй беради. Бизга маълумки, митоз бўлинишда ДНК интерфаза даврида синтезланади. Профаза I нинг зиготена даврида гомологик хромосомаларнинг конюгацияси ва ДНК синтези бир вақтда бошланиб, тенг тугайди. Айрим ҳолларда зиготена даврида ДНК

синтезини ингибитор таъсирида тўхтатилса, хромосомаларнинг конюгацияси ҳам тўхтайди. Бундан шундай хулоса қилинадики, зиготенадаги ДНК синтези гомологик хромосомаларнинг конюгацияланиши (синапсис) учун зарур. Бу ДНК гомологик хромосомаларни конюгацияда ўзаро таъсирланишини амалга оширишга имкон беради (13-расм).

Профаза I босқичининг лептотена даврини охирида, ҳар бир хромосоманинг юзаси бўйлаб оқсил табиатли боғламлар шаклланади. Зиготенада хромосомаларни боғловчи боғламларни ўзаро яқинлашуви туфайли синаптонемал мажмуа юзага келади. Зиготена охирида гомологлар бу боғлар ёрдамида бир бири билан зич боғланади. Морфологик жиҳатдан улар уч



13-расм. Лилия ўсимлигидаги синаптонемал комплекс (Moens, 1968, Богданов бўйича, 1975):

Ёэ- ён элементлар, хн-хроматин иплари, кт-кўндаланг толалар

қаватли белбоғ кўринишида бўлади. Бу мажмуа зиготена-пахитена ва диплотена даврида мавжуд бўлиб хиазмлардагина сақланади.

Гомологик хромосомани “таниб” конюгациясини амалга оширадиган иккинчи полимер бу оқсил ҳисобланади. Оқсил мейоз бўлинишнинг профаза босқичида ҳосил бўлади ва у мейознинг бир маромда амалга ошишида муҳим аҳамият касб этади. Гистонли оқсиллар мейозда ДНК синтездан кейин синтезланади.

Мейоз бўлинишнинг профаза I босқичини пахитена даврида оз бўлса ҳам геномнинг 0,1% миқдорида ДНК ҳосил бўлади. Диплотена даврида хромосомаларнинг транскрипцияси

фаоллашади. Бу босқич даврида ҳайвонларнинг кўпчилигида ва ўсимликларнинг айримларида хромосомалар “чироқ қалқон” кўринишига эга бўлади. Бивалентдаги ҳар бир гомолог кўплаб жуфт симметрик жойлашган жуфтлик тугунлар хромомералардан чиқади. Хромомерлар бу тиғизлашган хроматинларнинг кўш қисмларидан иборат тугунлари ҳисобланади. Бундай тугунлар шу жойда синтезланадиган кўп миқдордаги ахборот РНК тутади. Пахитена даврида ва айниқса, диплотенада фаол хромосомаларнинг бўлиши, профазадан бошлаб, РНК синтезини бутунлай тўхташи мейозни митоздан кескин ҳолда фарқлайди.

Чанг доналарини махсус кимёвий таркибли озиқли муҳит шароитида ўстириб, унда содир бўладиган мейоз бўлинишнинг физиологик ва биокимёвий хусусиятларини ўрганиш янги имкониятларни яратади. Микроспорацитларнинг ривожланиши чангдоннинг ривожланиши билан хусусан, унда нуклеин кислоталарнинг синтези орқали боғлиқлиги аниқланган.

IV- БОБ. МАКРОСПОРОГЕНЕЗ ВА ОНАЛИК ГАМЕТОФИТИНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Оналик гаметофитнинг тузилиши ҳақидаги дастлабки маълумотлар XIX асрнинг ўрталарида Гофмейстр (1849) тадқиқотларидан кейин пайдо бўлган. У биринчи марта ёпиқ уруғли ўсимликлардаги уруғкуртакнинг тузилишини тавсифлаб берган.

Уруғкуртакнинг морфологияси, эволюцияси, шаклланиши ва келиб чиқишига бағишланган кўплаб асарлар мавжуд (Я.С.Модилевский, 1963; И.Д.Романов 1971; Е.Н.Герасимова-Навашин 1971; В.А.Поддубная –Арнольди 1973; М.И.Савченко 1973; ва бошқ.). Бу асарларда ҳам оналик гаметофитининг ривожланиш типлари ҳақида кўплаб ҳар хил тасавурлар айтилган.

XX асрнинг ўрталарига келиб уруғчи гаметофитини ўрганишда электрон микроскопик (В.Родкиевич, 1973; J.Godineau 1971; W.Jonsen 1972; А.Чеботарь 1972 ва бошқ.), гистокимёвий (Н.Цингер, 1958; Н.Цингер, В.А.Поддубная Арнольди, 1959 ва бошқ.) ва цитокимёвий (В.И.Фурсов, 1964; В.П.Банникова, О.А.Хведынич, О.В.Овсянникова, 1978 ва бошқ.) усуллардан фойдаланган ҳолда тадқиқотлар олиб борилди. Бу тадқиқотларда уруғкуртакнинг асосий элементларини нозик тузилиши, вазифалари ҳақида батафсил маълумотлар келтирилган.

Уруғкуртак ўзининг ривожланишида бир қатор мураккаб тузилишдаги морфологик ва цитокимёвий ўзгаришларга учрайди. Уруғкуртак онтогенезининг бошланиши И.Д.Романов (1971) фикрича, макроспороцитнинг ривожланишидаги табақалашувидан бошланиб макроспорогенез жараёни ва гаметофитни ривожланиши узлуксиз жараён ҳисобланади.

ПЛАНЦЕТА ТИПЛАРИ

Уруғчи ёпиқ уруғли ўсимликлар гулининг муҳим органи ҳисобланиб, у гулнинг марказий қисмида жойлашади. Гулдаги уруғчилар тўплами гинецей деб аталади. Уруғчилар бир ёки бир неча шакли ўзгарган мевабаргча ёки карпеллалардан ҳосил бўлган. Уруғчи уч қисмдан тумшукча, устунча ва тугунчадан иборат. Уруғчининг асосий қисми тугунча бўлиб, унинг ички

қисмида ўсимлик турига қараб турли сонда уруғкуртаклар ҳосил бўлади ва ривожланади, уларнинг ҳар бирини ичида муртак халта, бошқача айтганда оналик гаметофити табақалашиб юзага келиши рўй беради. Уруғкуртаклар тугунча деворига бириккан жой плацента деб аталади. Планцеталар классификацияси А.Л.Тахтаджян (1948) томонидан батафсил ёритилган бўлиб, у плаценталарни иккита юза ва четки плаценталарга ажратади.

А. Юза ёки ламинал планцета

I. Юза-ён планцета: уруғкуртаклар мевабаргчанинг бўйлама юзасининг ён қисмида жойлашади.

II. Юза-ўрта плацента: уруғкуртаклар мевабаргчанинг орқа қисмида жойлашади.

Б. Чок бўйлаб плацента

III. Бурчакли плацента: Уруғкуртаклар мевабаргчанинг қорин чокининг қирралари бўйлаб жойлашади.

IV. Девор ёки париетал плацента: уруғкуртаклар мевабаргчанинг ички деворида чок бўйлаб узунасига жойлашади.

V. Эркин ёки устунчали плацента: уруғкуртаклар мевабаргчалардан ажралган марказий устунча атрофи бўйлаб жойлашади.

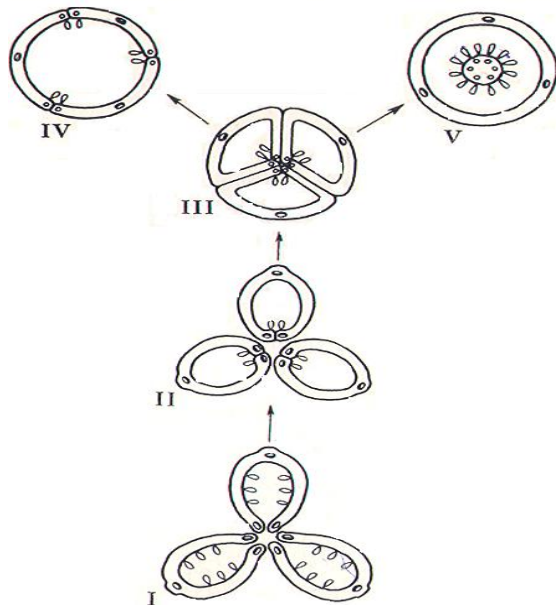
А.Л.Тахтаджян фикрича юза-ён планцета плаценталарнинг энг содда примитив типи ҳисобланиди. А.Л.Тахтаджян планцета ва уруғчининг эволюциясига доир янги классификациясига кўра уруғчининг тузилишида мевабаргчалар сонига қараб гинецейларни икки типга ажратилади. Апокарп гинецей-уруғчи ҳосил бўлишида битта мевабаргча иштрок этади ва энг содда примитив тип деб ҳисобланади. Бунда уруғчилар ўзаро бирикмай, кўпинча спирал ҳолда мустақил жойлашади. Апокарп гинецей магнолиядошларда, айиктовондошларда, дуккакдошларда ва бошқа оилаларда кенг тарқалган. Ценокарп гинецей эса икки ва ундан ортиқ мевабаргчанинг қўшилишидан ҳосил бўлади. Ценокарп гинецей типига мевабаргчаларнинг ўзаро қўшилиш даражалари ва уруғкуртакларнинг жойланиш тартибига кўра синкарп, паракарп ва лизокарп гинецейларга бўлинади. Синкарп гинецей – уруғчини ҳосил

қилаётган мевабаргчаларнинг фақат ён тарафлари қўшилиши натижасида юзага келади. Бунда уруғкуртак мевабаргчаларга қирраси бўйлаб бирикади. Бу типдаги гинецей кўпчилик бир паллали ўсимликларда учрайди. Паракарп гинецей – уруғчини ташкил қилган мевабаргчалар фақат қирралари билан туташади. Уруғкуртаклар эса деворнинг шу қиррали қисмида жойлашади.

Бу хилдаги гинецей кўкнори, қовоқ, бодринг, қовун ўсимликларида учрайди. Лизокарп гинецей-уруғчи ҳосил бўлишида қатнашган мевабаргчаларнинг ён томонлари қўшилиб ўсган синкарп гинецейдан ён деворларининг эриб кетиши ҳисобига юзага келади. Бу гинецейда уруғкуртаклар гинецей устинсимон ҳолда жойлашади. Бу типдаги гинецей семизакдошлар ва чиннигулдошларда учрайди. 14-расмда гинецей типларининг келиб келиб чиқиш йўллари схемаси тасвирланган. Уруғчи ва планцетанинг ўзаро муносабатини А.Л.Тахтаджян қуйидагича изоҳлайди.

Уруғчи типи
Апокарп-I ва II
Синкарп – III
Паракарп – IV
Лизокарп –V

Планта типи
юзали ва бурчакли
бурчакли деворли
эркин, марказий
(устунчали)



14-расм Гинеций ва плаценталарнинг асосий типлари (Тахтаджян 1945)

УРУҒКУРТАК ТУЗИЛИШИ

Гулдаги уруғчи тугунчасининг ривожланишини муайян босқичида унда бўртиқлар кўринишида уруғкуртакни юзага келиши билан бошланади. Уруғчининг тугунчасида бўртма пайдо бўлиши биланок дарҳол, унинг хужайралари орасида табақалашув бошланади. Плантада аввало уруғкуртакнинг марказий, ўрта қисми ҳосил бўлади, уни нуцеллус дейилади. Нуцеллус юпқа целлюлоза пўстли паренхима хужайраларидан иборат. Турли

систематик гуруҳларга мансуб ўсимлик турларида нуцеллус ривожланиши бир хил тарзда бўлмайди. Бир тур ўсимликларда у кучли даражада ривожланган-крассинуцеллят, бошқаларида эса суст даражада ривожлаган-тенуинуцеллят уруғкуртак ҳосил бўлади.

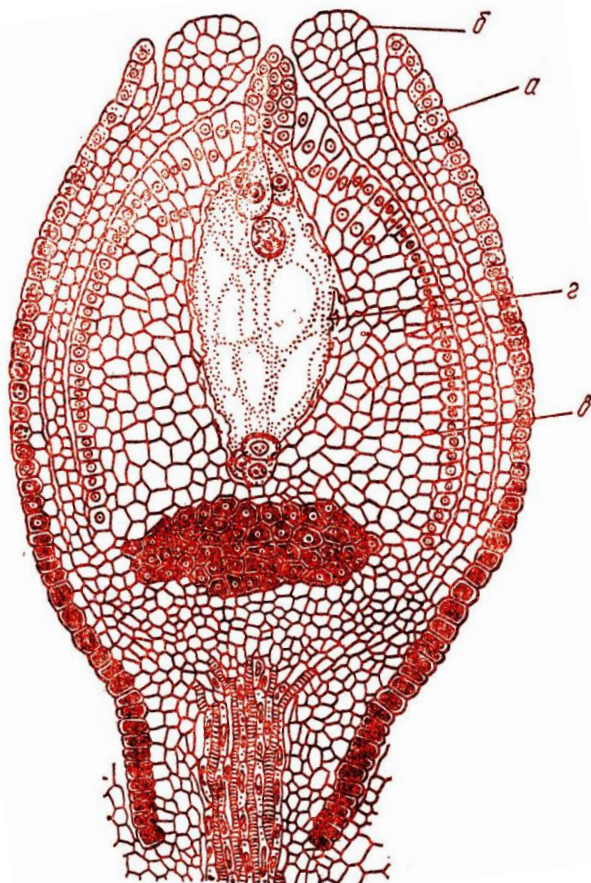
Уруғкуртакнинг қопламлари (интигумент) ҳам нуцеллус билан бир вақтда ривожлана бошлайди, улар ички ва ташқи интегументдан иборат.

Ўсимликларда интегументнинг юқори қисми уруғкуртакнинг учида қўшилиб ўсмай тирқиш-микропиле ҳосил қилади. Ўша жойдан муртак халтага борадиган чанг найлари ўтади. Микропиле одатда уруғкуртакнинг ички интегументида ҳосил бўлади. Айрим ҳолларда ташқи интегумент, баъзи ўсимликларда ҳар иккала интегументдан ҳосил бўлади. Уруғкуртакнинг юқори қисми микропилляр, унга қарама-қарши пастки қисми халазал

қисм деб юритилади (15-расм).

Уруғкуртак плацентага уруғбанд орқали бирикади. Уруғбанд тугунчадан озик моддаларни уруғкуртакка ўтказиш вазифасини ҳам бажаради. Айрим ўсимликларда масалан, ғалладошларда уруғбанд плаценти-халаза деб номланган ҳосила билан алмашган.

Ўпикуруғли ўсимликларнинг турли оилаларига мансуб туркумларни турларида уруғкуртакнинг шакли ва катталиклари ҳам бир хил эмас. У одатда юмалоқ, овал, чўзиқ каби кўринишларга эга. Микропилени плацентага нисбатан жойланиш ҳолатига кўра нуцеллуснинг ривожланиши, ўтказувчи тўқиманинг



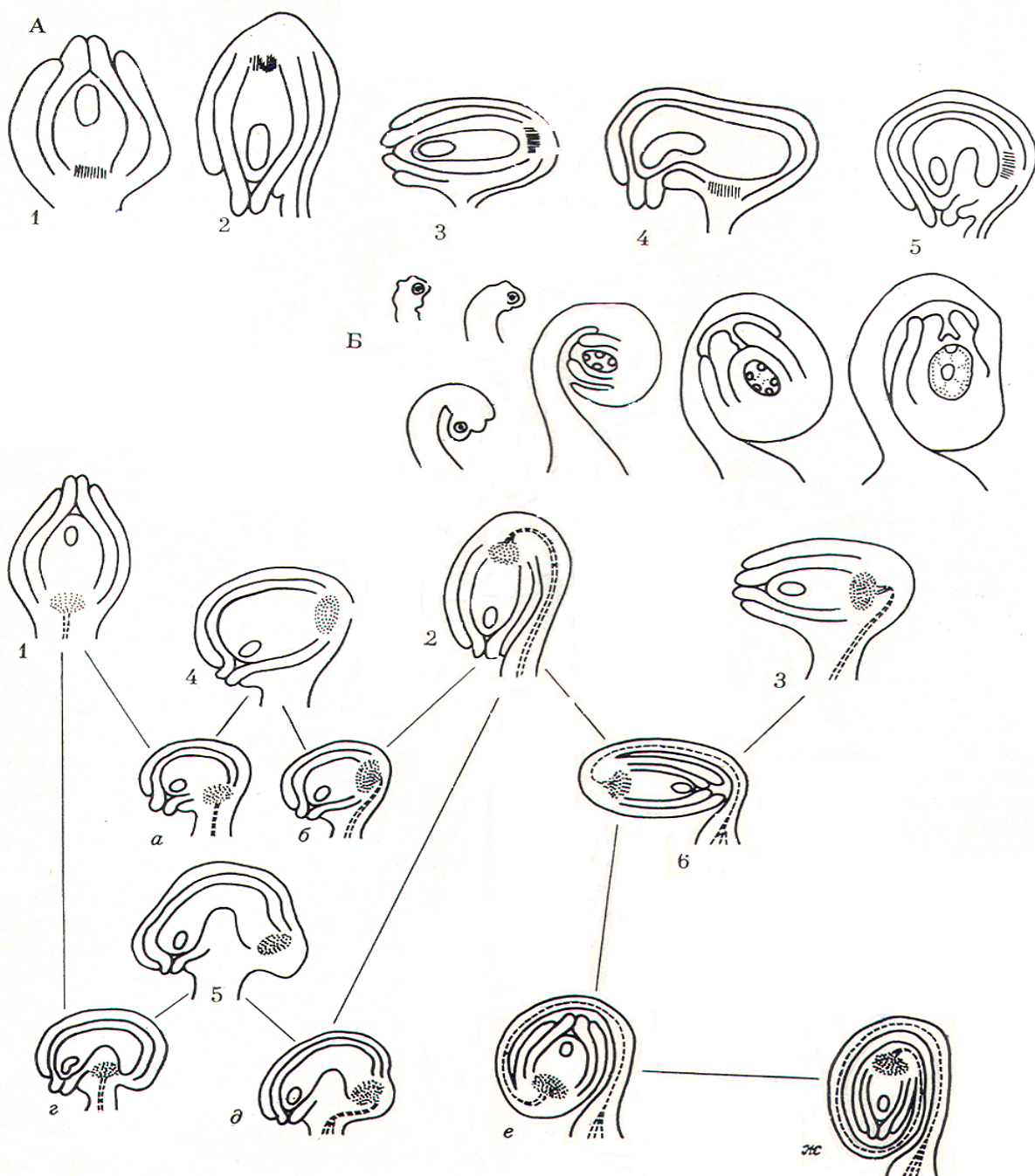
15-расм. *Polygonum corisrium* уруғкуртагининг кундаланг кесмаси (Савченко, 1973): а-ташқи интегумент, б-ички интегумент, в-нуцеллус, г- муртак халта.

тузилиши ва бошқа белгиларига кўра уруғкуртакни бир неча типларга бўлиб ўрганилади. М.И.Савченко, (1973) уруғкуртакни асосий иккита типга ажратади: а) ортотроп; б) анатроп.

Бу типларда рўй берадиган айрим ўзгаришлар туфайли гемитроп, кампилотроп, ортокамилотроп, орто-цирцинотроп, ана-цирцинотроп деб номланадиган ҳолатлар кузатилади (16-расм).

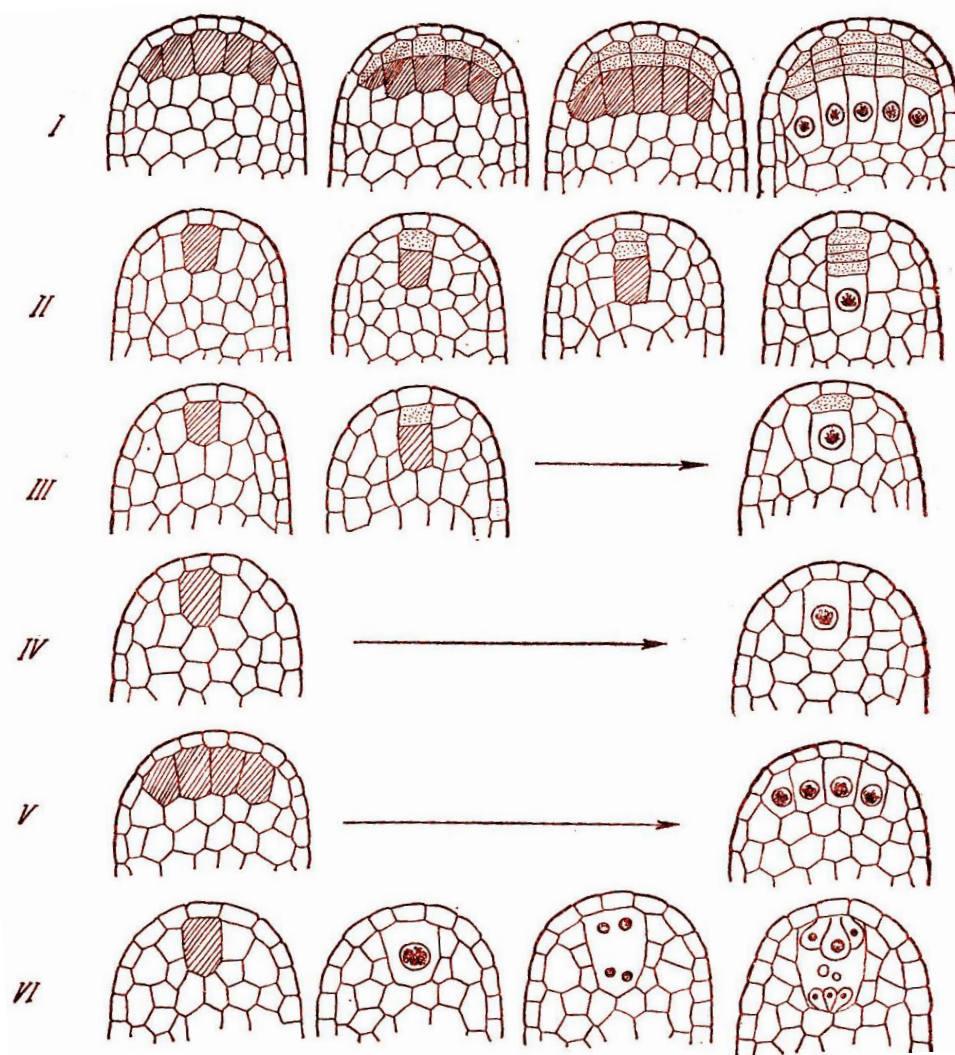
Уруғкуртакнинг биз қайд этган ҳолатларни ўсимликларни тарихий тараққиётида уруғкуртакдаги ўзгаришлар деб ҳисобланади. Бунда чанг донаси ҳосил қилган найнинг ўсишига ва уруғланишни оптимал даражада амалга ошишига йўналтирилган.

Тенуинуцелят уруғкуртакларда интегументнинг ички қаватини ташкил этган ҳужайраларидан кўп ҳолларда интегументал тапетум (эндотелий) ривожланиб, у муртак халтани ўрайди. Интегументал тапетум кутикула билан қопланган ичи қўйиқ цитоплазмали ва анча йирик ядроли ҳужайралардан ташкил топган. Интегументал тапетумнинг ҳужайраларида кутикулали пардани бўлишини айрим мутахассислар, муртак халтадан озиқ моддаларнинг келишига тўсқинлик қилади, деб ҳисоблашса, бошқалари бу парда секреторлик вазифани бажаради деган фикрни билдиради. Учинчилари интегументал тапетум муртак халта, муртак ва эндоспермни бир томондан, иккинчи томондан интегументнинг мувофиқлашган ҳолда ўсишини таъминлашда иштирок этади, деб ҳисоблайди. Шу боисдан у меристематик характерни сақлайди, тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра уруғланганидан кейин муртак ҳамда эндоспермни жадал равишда ривожланишида иштирок этади.



16-расм Уруғкуртак типлари. А – асосий (Goebel, 1933); 1- ортротроп ёки атроп, 2- анатроп, 3-гемитроп, 4-кампилотроп, 5-амфитроп; Б-цирцинотроп уруғкуртакнинг кетма-кет ривожланиш босқичлари *Plumbago capensis* (Haupt, 1934); В-турли типдаги уруғкуртакларнинг схематик боғлиқлиги, (Савченко, 1973); 1-5-А; расмнинг айнан ўзи; а- орто кампилотроп; б-ана-кампилотроп; г-орто-амфитроп; д-гипертроп; е-ана-амфитроп; ж-орто-цирцинотроп; з-ана-цирцинотроп.

Археспорий. Уруғкуртак ривожланишининг дастлабки босқичларида эпидермис остидаги нуцеллуснинг марказий қисмида унинг атрофидаги бошқа ҳужайралардан анча катталиги ва қуюқ цитоплазмага эгалиги билан фарқланадиган бир ёки бир нечта ҳужайра, бирламчи археспорий, соддарок айтганда археспориал ҳужайралар ҳосил бўлади.



17-расм Уруғчи археспориясининг типлари (схемаси).

Археспорийлар бир, икки, ва кўп ҳужайрали бўлиши мумкин. Археспориал ҳужайраларнинг сони ва уларнинг кейинги ривожланиб боришига кўра унинг олтига типи фарқланади (17-расм).

I тип. Археспориал ҳужайралар кўп микдорда ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар бири иккига бўлиниб қопловчи-эпидермис томонга қараган, иккинчиси спороген-нуцеллусга қараган иккита ҳужайрани ҳосил қилади. Қопловчи,

хужайралар яна бир неча марта бўлинади, спороген хужайралар макроспоранинг (макроспороцитнинг) оналик хужайраларини ҳосил қилади.

II тип. Битта археспорий хужайра табақалашади, у бўлиниб қопловчи (ўровчи) ва спороген хужайрани ҳосил қилади. Қопловчи хужайра бир неча марта бўлинади. Спороген хужайра макроспоранинг оналик хужайрасига айланади.

III тип. Битта археспориал хужайра табақалашади, у бўлиниб қопловчи ва спороген хужайраларни ҳосил қилади. Қопловчи хужайра кейинчалик бўлинмайди, спороген хужайра макроспоранинг оналик хужайрасига айланади.

IV тип. Битта археспориал хужайра табақалашади, у бевосита макроспоранинг оналик хужайрасига айланади.

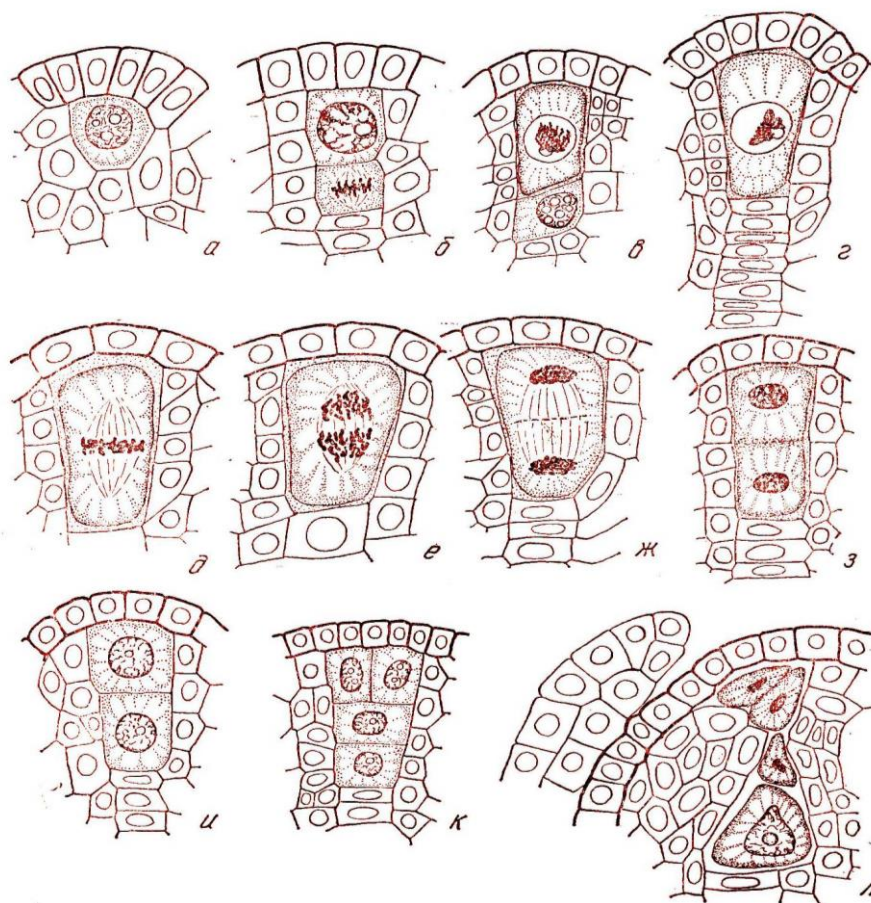
V тип. Бир неча археспориал хужайралар табақалашиб, макроспоранинг оналик хужайраларига айланади.

VI тип. Битта археспориал хужайра табақалашади, у муртак халтанинг оналик хужайрасига айланади.

Ҳозирги кунда археспорийнинг эволюцияси нуцеллус эволюцияси каби аста-секинлик билан редукцияланиб борган деб ҳисобланади. Археспорийдаги редукция иккита йўналишда: бир томондан археспорий хужайраларини сонини камайиши; иккинчи томондан хужайралар бўлиниш сонининг бирламчи археспориал хужайрадан муртак халтанинг оналик хужайраси ҳосил бўлишигача бўлган даврни қисқариши яъни қопловчи хужайраларнинг ҳосил бўлишининг чекланиши, ва археспориал хужайранинг бевосита макроспороцитнинг оналик хужайраларига айланиши ҳатто, муртак халтанинг оналик хужайрасини ҳосил қилади. Археспорийнинг редукцияси нуцеллус редукцияси билан боғлиқ бўлиб, одатда тенуинуцеллят уруғкуртакларда битта археспорий ҳосил бўлади.

МАКРОСПОРАНИ ШАКЛЛАНИШИ

Бугдойда макроспораларнинг юзага келиши ва уларни шаклланишини Батыгина (1974) қуйидагича изохлайди. Макроспораларнинг оналик хужайраларида икки марта мейоз бўлиниш рўй беради (18-расм а–к).

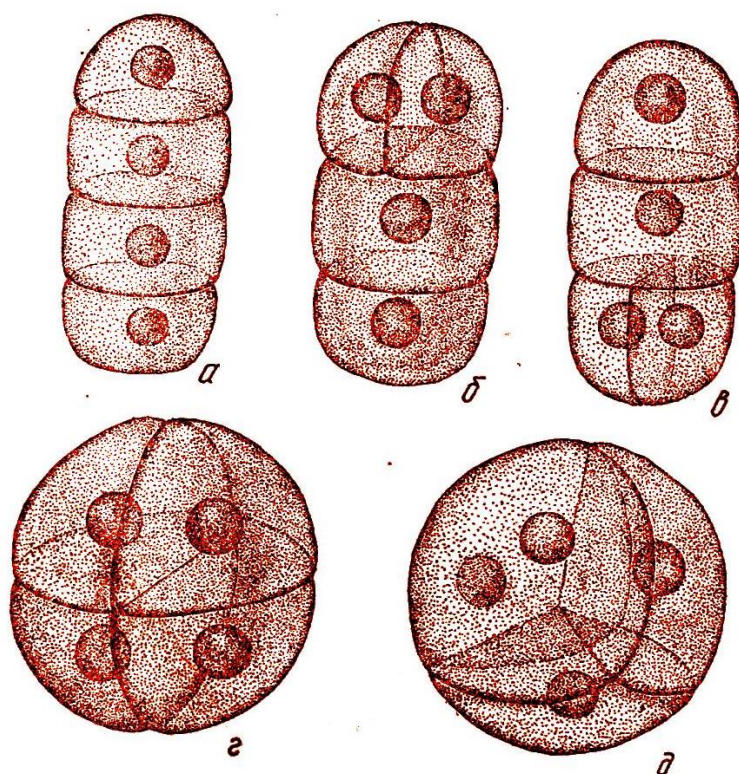


18-расм. Бугдойдаги макоспорагенез (Батыгина, 1974):

а-археспориал хужайра, *б* - макроспороцит, *в- з*- макроспорацитнинг I-мейотик бўлиниши, *и*-диада макроспор, *к*-тетрада макроспор, *л*-халазал макроспоранинг ривожланиши.

Биринчи мейоз бўлинишдан кейин макроспораларнинг диадаси (20-расм, и). Макроспораларнинг иккинчи бўлиниши натижасида макроспоралар тетрадаси ҳосил бўлади (20-расм, к). Уларнинг ҳар бири гаплоид сондаги хромосомаларга эга.

Макроспоралар тетрадасини ҳосил бўлишида уларнинг хужайралари орасидаги тўсиқлар турлича юзага келади. Тўсиқларнинг ҳосил бўлишига қараб макроспораларнинг жойланиши ҳам турлича бўлди. Макроспораларнинг тетрадада жойланиши беш типда: чизиксимон; Т-симон; тескари Т-симон; квадрат; тетраэдрик кўринишда бўлади (19-расм, а-д).



19-расм. Макроспораларнинг тетрадада жойланиш схемаси
а-чизиксимон, *б*-Т-симон, *в*-тескари Т-симон, *г*-квадрат, *д* – тетраэдрик.

Макроспорогенезда ҳам микроспорогенездаги каби хужайра пўстида каллоза тўпланади. Бир қатор мутахассисларнинг яқдил фикрларига кўра, пўстлар спороген хужайраларни унинг атрофидаги тўқималардан ажратиб туради.

Макроспораларнинг характерли хусусияти улардаги кутблиликни мавжудлигидир. Бу ҳолат макроспоранинг микропиляр ва халазал қисмидаги цитоплазманинг сифат жиҳатлари турличалиги билан изоҳланади.

Гулли ўсимликларнинг кўпчилигида макроспорогенез даврида тўртта макроспора ҳосил бўлади. Улардан халазал яъни энг тагидаги макроспора ўлчами катталашади ва муртак халтанинг оналик хужайрасига айланади (18-расм, л). Юқоридаги учта макроспоралар ҳалок бўлади.

Onagraeae оиласига мансуб туркум ўсимликларнинг ҳаммасида ва Asteraceae, Cucurbitaceae, Malvaceae ва Leguminosae оиласининг айрим туркумларининг турларида муртак халта юқориги микропиляр макроспорадан ривожланиб шаклланади. *Colchicium autumnale* ўсимлигида эса муртак халтани

юзага келтирадиган макроспора бошқа макроспоралардан анча катталиги билан фарқланади. Кейинчалик бу фарқ битта макроспорани ҳисобига озикланиши туфайли ортиб бориб, қолганлари эса ҳалок бўлади. Янги ҳосил бўлган макроспораларда ҳужайранинг протопласти меристематик ҳужайраларнинг протопласти каби тузилган бўлиб, эндоплазматик тўр унча ривожланмаган биттадан узун ва қисқа донатор тўрдан, кам миқдордаги митохондрия ва диктиосомалардан иборат бўлади.

Ўсишни бошлаган макроспорада цитоплазманинг такибий қисми ва пўстнинг барча қисмлари синтезланади. Бу жараёнда Гольжи аппарати, гиалоплазма рибосомалари ва ядро иштирок этади.

Кўп ҳужайрали археспорийда бир уруғкуртакнинг ўзида бир нечта макроспоралар ривожланиши мумкин, улардан муртак халталар шакллана бошлайди лекин, шунга қарамай, улардан биттаси етук даражагача етиб боради. Айрим ҳолатларда битта уруғкуртакда иккита муртак халта ҳосил бўлади.

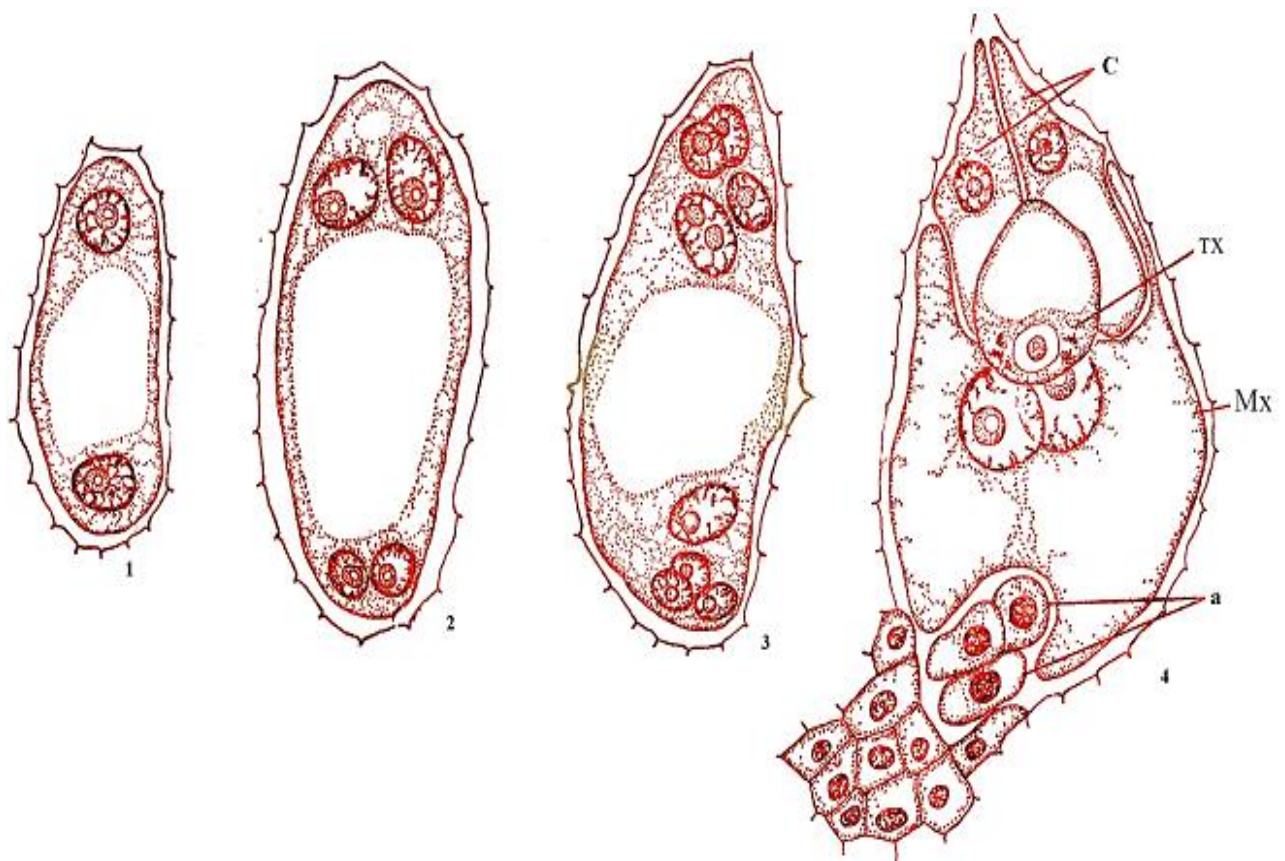
УРУҒЧИ ГАМЕТОФИТНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Polygonum-типдаги муртак халта халазал макроспоранинг ривожланишидан шаклланади. Макроспоранинг ядроси митоз бўлиниб, иккита ядрони ҳосил қилади, бу ядролар ҳужайранинг қарама-қарши қутбларига йўналади. Ҳужайранинг ўрта қисмида ядролар орасида вакуола пайдо бўлади (20-расм 1).

Кейин ҳар бир ядро яна бўлинади, натижада тўрт ядроли муртак халта шаклланади (20-расм, 2). Тўртта ядронинг ҳар бири яна бир марта бўлиниб, саккиз ядроли муртак халтани ҳосил қилади (20-расм, 3).

Шундай қилиб, навбатма-навбат уч марта бўлинишлар натижасида муртак халтанинг қарама-қарши қутбларида тўрттадан гаплоид ядролар юзага келади. Ҳар иккала гуруҳ ядролар катта вакуола билан ажралиб туради.

Муртак халтани шаклланиш жараёнида унинг ядроларида табақалашув жараёни рўй беради. Табақалашув анча илгари бошланиб, дастлаб у икки ядроли муртак халтада намоён бўлиб, уларда ДНК нинг тўпланиши турли даражада ифодаланади.



20-расм. Тамаки муртак халтасининг шаклланиши

1. Икки ядроли муртак халта, 2- тўрт ядроли, 3- саккиз ядроли, 4- шаклланган муртак халта, (с- синергид, т-тухум хужайра, мх-марказий хужайра, а-антиподалар).

Микропиляр ядрони хроматинида ДНК Фельген реакциясининг таъсирида ингичка узун иплар кўринишида ядро бўйлаб тарқалган. Халазал ядрода Фельген реакцияси ёрқин намоён бўлиб, ундаги хроматин иплар бир мунчага йўғон ва ядро бўйлаб ўзаро тигиз ҳолда ядрочага жуда яқин жойлашади.

Икки ядроли муртак халтада цитоплазма унинг қутбларида тўпланган ва у ипсимон кўринишида марказий вакуолани ўраб туради. Цитоплазма майда вакуолали бўлиб, кўп миқдорда РНК тутади. Тўрт ядроли муртак халтада халазал ва микропиляр қисмлардаги ядроларда ўзаро фарқлар кўп эмас. Микропиляр ядрода ДНК дона ва иплар кўринишда асосан ядро атрофида жойлашади. ДНКнинг ипсимон кўринишидаги озроқ қисми бутун ядро бўйлаб ядроча яқинида тарқалган.

Халазал ядрода хроматин зич чигаллашган иплар ҳолида, фақат ядро атрофида жойлашади. Ядроча атрофида оптик бўш қисм пайдо бўлади. Микропиляр қисмнинг цитоплазмасида анча йирик вакуолалар пайдо бўлади.

Цитоплазма ҳамда ядрочада кўп микдорда РНК бўлади. Саккиз ядроли муртак халтада фақат қутблардагина эмас, ҳар бир қутб чегарасидаги ядроларнинг орасида аниқ ифодаланган фарқлар мавжуд. Микропиляр қисмида уч типдаги ядро юзага келади. Микропилега яқин жойлашган иккита ядро ўлчамлари, анча кичик бўлиб, кейинчалик синергид ядроларига айланади. Улардаги ДНК донатор ва иплар кўринишида бўлади, шунингдек кўп ҳолларда ядронинг атрофида жойлашади.

Муртак халтанинг ўртарида бўлғуси тухум ҳужайранинг ядроси жойлашади. У олдинги ядролардан катталиги ва унда хроматинларни ядро бўйлаб бир текис тарқалиши билан фарқ қилади. Энг каттароқ ядро муртак халтанинг марказида жойлашиб, олдинги бошқа ядролардан тузилмаларини камлиги билан ажралиб туради. Ундаги ДНК ядро бўйлаб жойлашган ингичка иплар кўринишига эга.

Микропиляр ядро цитоплазмаси ўзини тузилишига кўра бир хил эмас: анча тигизроқ цитоплазма микропиле яқинида, кўпроқ вакуолалашган қисми эса юқори қутбий ядро атрофида бўлади. Цитоплазманинг бундай тартибда жойланиши кейинчалик тухум аппарати ва марказий ҳужайра орасида тўсиқ пайдо бўлшига мос келади.

Муртак халтани халазал қутбида келгусида антиподга айланадиган катталиги ва ядродаги тузилмалари бир хил бўлган учта ядро шунингдек, битта катта бўлғуси пастки марказий ядро жойлашган. Биринчи учта ядрода тигиз ҳолдаги иплар ва майда доналар ҳолида Фельген реакциясида яхши намоён бўладиган ДНК кўринади, улар ядро атрофида жойлашади, у хроматин ядроча билан алоқада бўлмайди. Йирик халазал ядродаги ДНКнинг намоён бўлиши, бошқа учта ядролардагига нисбатан анча сезиларсиз бўлиб, ДНК ингичка иплар ҳолида бутун ядро бўйлаб жойлашади.

Цитоплазманинг халазал томонида иккита зона кўринади. Халазалга яқин жойлашган цитоплазма анча қуюқ ва унда кўп сонли РНК тутади. Муртак халтанинг ўртасига яқин жойлашган вакуолалашган қисмидаги цитоплазмада РНК миқдори оз, ундан қуйида марказий ядро бўлиб, унинг катталиги юқориги марказий ядрога тенг.

Саккиз ядроли муртак халта ҳосил бўлганидан кейин қарама-қарши қутбларидаги ядролар орасидаги аниқ дифференциалашувдан сўнг, муртак халтанинг ҳамма қисмида ҳам муҳим жараён яъни ядролар ва еттита хужайранинг орасида тўсиқ ҳосил бўлиши бошланади (20-расм,4). Микропиляр қутбда учта тухум хужайра ва иккита синергиддан иборат тухум хужайра аппарати шаклланади.

Халазал қутбда учта антипод хужайраси ҳосил бўлади. Муртак халтанинг асосий қисмини марказий хужайра эгаллайди, у тухум хужайра аппарати ва антиподлар орасидаги ўринда жойлашади.

Муртак халта шаклланиб борган сари унинг ўлчами катталашади, хужайраларнинг дифференциалашув даврини бошланишига қадар сезиларли даражада катталашади. Муртак халтани катталашуви билан бир вақтда уруғкуртак ҳам ўсади. Бироқ унинг алоҳида тўқималари дегенерацияланиши мумкин. Зеро, муртак халтанинг ўсиши фақат ўсимликдан озик моддаларни, хусусан нуцеллус тўқималарини ўзлаштирилиши ҳисобига ҳам рўй беради.

Шу боисдан муртак халта ривожлана борган сари, унга яқин жойлашган нуцеллуснинг хужайралари аста-секин парчалана боради. Мураккабгулдошларга мансуб айрим ўсимликларда муртак халтанинг етилиш даврига келиб, нуцеллус бутунлай редукцияланиб кетиши мумкин. Бундай ҳолларда муртак халта интегументал тапетум яъни эндотелий билан чегараланиб қолади.

Эндотелий хужайралари муртак халтанинг ҳосил бўлиш даврига келиб, ультра тузилишида ўзгаришлар натижасида юқори даражада мураккаблашади. Донадор эндоплазматик тўр, кўп сонли диктиосомалардан иборат фаол Гольжи аппарати, кўп сонли эркин рибосомалар ва микронайлар бўлишига қарамай, бундай интегументал тапетум юксак секреторлик фаоллигини намоён қилади,

деб бўлмайди. Эндотелий ҳужайралари уруғкуртакнинг халаза қисмидан муртак халтага келаётган озиқ моддаларни интигументга ўтказишда барьер-тўсиқ вазифасини бажаради.

Polygonum типигаги муртак халтанинг морфологик тузилиши. Муртак халтани ташкил этган ҳужайралар шаклланиб бориш жараёнида турлича даражада дифференциалашуви уларнинг муртак халта тузилмасидаги турлича жойлашувига, шунингдек озиқланиш шароитларига боғлиқ бўлиб, морфологик жиҳатдан бу ҳолат ҳужайраларнинг катта-кичиклиги, уларнинг шакли ва тузилишларида ифодаланади.

Синергидлар. Муртак халтанинг микропиляр қисмидаги тухум аппаратнинг таркибига кирадиган иккита ҳужайра ҳисобланиб, улар микропиляр қисми билан микропилини яқинида жойлашади (20-расм, 4, с). Синергидларнинг микропиляр қисмида тишсимон ўсимталар ва ипсимон аппарат ҳосил бўлади. Синергид ядроси тишсимон ўсимталарнинг сатҳида бири-бирига симметрик жойлашади. Синергиднинг апикал қисми муртак халтанинг ички қисмига йўналган бўлиб, вакуола жойлашган бўлади. Синергидларнинг пўсти бир хил таркибли эмас. Микропиляр томони полисахарид таркибли зич пўст билан қопланган бўлиб, бошқа ўсимликларнинг ҳужайраларини пўсти каби бўлади. Синергиднинг апикал томонидаги пўсти юпқа плазмолеммадан иборат. Синергидлар уруғланиш жараёнида муҳим аҳамиятга эга, унинг вазифалари ҳам хилма – хил бўлиб, қуйидаги вазифаларни бажаради:

1. Чанг найини муртак халтага жалб этишда хемотропик моддалар ажратади;
2. Чанг найининг пўстини эритади;
3. Спермийларни тухум ҳужайра ва марказий ҳужайранинг орасига тушишини таъминлайди, бу эса уларни ҳужайрада аниқ жойланишига сабаб бўлади.

Тухум ҳужайра – одатда ноксимон кўринишга эга бўлиб, синергидлардан бироз пастроқда жойлашади. Унинг ядроси йирик, апикал қисмида цитоплазма, базал қисмида катта вакуола жойлашган (20-расм, 4, тх). Ғалладошларга мансуб ўсимликларда цитоплазманинг асосий қисми ядро билан бирга тухум

хужайранинг ўрта қисмида, майда вакуоласи чеккароқда жойлашади. Тухум хужайранинг пўсти соф пелликуладан иборат. Уруғланган тухум хужайрадан муртак ривожланади.

Марказий хужайра – қарама-қарши кутбларда қолган биттадан ядронинг муртак халта маркази томон силжиши ва ўзаро қўшилиши натижасида ҳосил бўлади (20-расм, 4, *мҳ*). Бу ядролар гоҳида уруғланиш жараёнигача қўшилмайди. Қўшилмаган ядроларни муртак халта марказида устма-уст ётиши кутб ядролари деб аталади. Марказий хужайранинг юқориги чегараси синергидларнинг тишсимон ўсимталаригача боради. Марказий хужайра тухум хужайра аппаратини деярли ҳамма томонини ўрайди. У кучли вакуолашган, цитоплазмасининг асосий қисми тухум хужайра аппаратидан антиподларга ўтадиган боғламларда жойлашган. Бу боғламнинг цитоплазмасида асосан тухум хужайра аппаратининг яқинида марказий ядро жойлашади, уни марказий хужайра ҳам дейилади. Марказий хужайранинг пўсти плазмолеммадан иборат. Уруғланганидан кейин ундан эндосперм ҳосил бўлди.

Антиподлар – муртак халтанинг қарама-қарши кутбдаги ядролардан ҳосил бўлади ва халазал қисмида жойлашади (20-расм, 4 а). Муртак халтанинг ривожланишини дастлабки даврида антиподлар учта бўлади. Айрим ўсимликларнинг муртак халтасида антиподларнинг сони 6 тагача, айримларида 8 тагача ва ундан ҳам кўп бўлади. Бошқоқдошлар оиласига мансуб ўсимликларда антиподларнинг сони 30 тага етиши мумкин. Хужайранинг пўсти полисахаридли плазмолеммадан иборат. Антиподларнинг хужайраларида майда вакуолалар мавжуд, ядро марказда жойлашган бўлиб, баъзи ҳолларда тухум хужайра ва синергидларга ўхшаб кетади. Лекин цитоплазмаси куюқ бўлиши ва тўқ рангга бўялиши, шунингдек ҳаётийлиги, сони, ўлчамлари, ҳар бир хужайрадаги ядроларининг сони ва хромосома тўплами билан ҳам фарқ қилади.

Антиподаларнинг муртак халтадаги аҳамиятини мутахассислар озиқ моддалар билан таъминлаш деб ҳисоблайдилар. Бу нуқтаи назар муртак халтанинг халазал қисмини юксак даражадаги метаболлик фаолиятининг гистокимёвий маълумотлари билан тасдиқлайдилар.

Муртак халта пўстининг мавжудлиги ҳақида мутахассисларни турли фикрлари мавжуд. Тадқиқотчиларнинг бир гуруҳи муртак халта ўз пўстига эга бўлиб, ривожланишнинг барча дарвларида, шунингдек етилган муртак ва эндосперм юзага келгунча сақланади, деб ҳисоблашади. Бу фикрнинг тасдиғи сифатида яхлит муртак халтани уруғкуртакнинг, тўқималаридан мацерация қилиш орқали ажратиб олиш мумкин, деб ҳисоблайдилар.

Айрим тадқиқотчиларнинг фикрича, муртак халтанинг пўсти ривожланишининг дастлабки даврларида пайдо бўлиб, муртак халта етила борган сари, у йўқолиб кетади. Ва ниҳоят, учинчи гуруҳ муаллифлар етилган муртак халта ўз пўстига эга эмас, уни ўраб турган уруғкуртак ҳужайраларини полисахаридли пўсти билан ажралган холос деб эътироф этади.

Муртак халтанинг ультра тузилиши. Ҳозирги кунда ғўза, каноп, маккажўхори, қоқиўт, арпа каби кўплаб ўсимликларнинг муртак халтасини ультра тузилишлари ўрганилган. Тўрт ядроли муртак халтадаги барча органоидлар муртак халтанинг она ҳужайрасидагига нисбатан анча ўзагаришларга учраганлиги аниқланган. Митохондрийларнинг сони ва уларни ўлчамлари ошганлиги, фаол диктиосомаларнинг сони ва ядро мембранасидаги пораларнинг сони ҳам ортганлиги натижасида рўй берган ўзгаришлар тўрт ядроли муртак халтани бир ядролига нисбатан фаоллигидан далолат беради.

Етилган муртак халтанинг ҳужайраларини ультра тузилишларида ҳам фарқ кузатилган. Бу уларнинг турли физиологик фаолликка эгалигидан далолат беради. Синергидлар юксак даражада табақалашган метаболлиги фаол ҳужайралар ҳисобланиб, уларнинг цитоплазмасида яхши ривожланган эндоплазматик тўр, митохондрий, пластид, лизосома, ёғ томчилари ва кўплаб диктиосомалар учрайди. Эндоплазматик тўр ва митохондрийлар асосан, ипсимон аппаратни яқинида жойлашади. Ядро ташқи пўстининг кўплаб жойларида эндоплазматик тўр билан боғланишларни ҳосил қилган.

Тухум ҳужайранинг метоболлик фаолияти сезиларсиз бўлиб, ҳужайра цитоплазмасида барча ҳужайраларга хос органоидлар тутишига қарамай, уларнинг сони синергидлардагидан кам бўлади. Бундан ташқари

цитоплазмадаги органоидларнинг ривожланганлиги ҳам юқори даражада эмас. Митохондрийлардаги кристалар яхши намоён бўлмаган. Рибосомалар полисомаларга жамланмаган, баъзан эндоплазматик тўр ҳам сезиларли даражада ривожланмаганлиги аниқланган.

Марказий хужайра цитоплазмасидаги органоидлар бошқа хужайраларни метаболлик фаоллигидан юқори. Унинг цитоплазмасида пластидлар мавжуд бўлиб, крахмал тутати, кристалари яхши намоён бўлган митохондрийлар кўп, донатор ва силлиқ эндоплазматик тўр сони кўп, рибосомалар полирибосомаларга жамланган. Марказий хужайранинг характерли белгиси диктиосомаларнинг сонини кўплиги ҳисобланади.

Антиподиал хужайралар фаол хужайралар белгисини намоён қилади. Уларнинг цитоплазмасида митохондрийлар, диктиосомалар, пластидлар ядро билан ўзаро боғланишни ҳосил қилган мустақил ёки эндоплазматик тўр билан боғланган рибосомалар кўп. Антипод хужайраларнинг ядроларида поралар ҳам талайгина. Хужайранинг пўстида плазмодесмалар мавжуд.

Муртак халтанинг цитокимёси. Муртак халтанинг цитокимёси ҳар томонлама ўрганилмаган. Асосан ДНК ва РНК тўпланишини Фельген ва Барше бўёғи ёрдамида ўрганилган. Муртак халтадаги антипод ядроси Фельген реакциясини аниқ намоён қилган. Ундан биров шиддатсиз бўлсада, етарли даражада аниқ реакцияни синергид ядролари ҳосил қилган.

Турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг тухум хужайрасидаги ядро таркибида ДНК намоёнлиги бир хил эмас. Шунга кўра тухум хужайраларда ДНКнинг намоён бўлиш даражаси уч гуруҳга бўлинади.

1. Бангидевона, тамаки ва бошқа ўсимликларнинг тухум хужайралари Фельген реакциясига ижобий кучли намоён бўлади. Уларнинг тухум хужайраларини ядроларидаги хроматин тузилмасида ДНК аниқ ифодаланган.

2. Буғдой, арпа, ғўза ва бошқа ўсимликлар тухум хужайраларида Фельген реакциясига ижобийлиги сезиларсиз намоён бўлган. Уларнинг ядроларида ДНК аниқ кўринмайди.

3. Кунгабоқар, скерда ва бошқаларнинг тухум ҳужайраларида Фельген реакцияси салбий, уларнинг ядроларида ДНК деярли намоён бўлмаган.

Марказий ҳужайра Фельген реакциясини жуда кам ёки салбий намоён қилган. Бу реакция натижасида мазкур муртак халтанинг марказий ҳужайра ядросида ДНК намоён бўлиши деярли рўй бермайди. Шу боисдан муртак халтадага тухум ҳужайрада Фельген реакцияси ижобий, марказий ядрога эса салбий ҳолати кузатилган.

Жинсий ҳужайраларнинг ядросида Фельген реакцияси намоён бўлиш ёки бўлмаслиги мутахассислар томонидан турлича талқин қилинган. Бу борада иккита нуқтаи-назар мавжуд бўлиб, улардан рангига кўра “йўқолиб қолган” ДНК тўпланган жойини ўзгартиради ва цитоплазмага ўтади. Ҳақиқатдан ҳам айрим ўсимликларнинг муртак халтасидаги тухум ҳужайранинг цитоплазмасида кўп миқдорда ДНК учрайди. Тухум ҳужайрадаги цитоплазмада ДНК, шунингдек кўп миқдордаги митохондрийларнинг мавжудлиги, унда ДНК бўлиши билан изоҳланади. Шу боисдан жинсий ҳужайраларнинг ядроларида Фельген реакциясини намоён бўлмаслиги ДНКнинг цитоплазмага ўтганлиги билан ифодаланади.

Мутахассисларнинг бошқа нуқтаи назарларига кўра, ижобий Фельген реакциясини намоён қиладиган ДНКнинг сезилмаслиги табиий зарурдай, чунки жинсий ҳужайралар етилаётганида, уларнинг ядроларини ҳажми ҳам анча ортади. Шу сабабли ДНК ядронинг бутун юзаси бўйлаб тақсимланади. Фельген реакциясини шу даражагача пасайиб, ДНКни аниқлай олмаслиги, бўялган материални яхши ифодаланиб, кўринмаслиги сабабли деган хулосага келинган.

Мутахассисларнинг кўпчилиги шу нуқтаи назарни эътироф этишади. ДНКнинг етарли даражада бўялиб, уни кўриш мумкин бўлган ҳолатга етмаганлиги ядрога дисперс ҳолда эмас, балки, унинг физикавий-кимёвий ўзгаришлар ҳосил қилгани билан ҳам изоҳланади.

РНК муртак халтанинг барча ҳужайраларида мавжуд бўлиб, тухум, синергид ва антипод ҳужайраларига нисбатан марказий ҳужайрада камлиги аниқланган.

Цитофотометрия усули билан помидор нўхат ва традесканция ўсимликларининг тухум хужайра ядросидаги ДНК миқдори аниқланганда, тухум хужайра ядросидаги ДНК миқдори нуцеллус хужайраларини ядросидаги ДНК миқдоридан икки ҳисса камлиги, унинг ДНКси гаплоид тўпламга тенглиги аниқланган. Бу усул билан уруғланмаган тухум хужайрада ДНК синтези рўй бермаслиги аниқланган.

Тухум хужайранинг ядросини ҳосил қилувчи тўрт ядроли муртак халтанинг микропиляр ядросида ДНК синтези интерфазанинг охирироғида бошланиб, унинг ҳосил бўлиш жараёни энг кўп вақт давом этади. Давом этиши бўйича кўпи G_1 -просинтетик, энг қисқаси G_2 - постсинтетик ҳисобланади.

Биофизик люминесцент спектрал микроскоп таҳлили ёрдамида ўрганилаётган ядронинг хроматинини физик-кимёвий ҳолати аниқланган. Унга кўра, муртак халтани ташкил қилган барча хужайраларнинг ядросидаги хроматин ўзининг тузилишига кўра фарқланади. Тухум хужайранинг Фельген ижобий реакцияси ядродаги хроматин ДНКсининг барқарор ҳолдаги тузилишга эга эканлиги, унинг асосий қисми оқсиллар билан мустаҳкам боғланиб зич гетерохроматин таркибига кириши, ДНКнинг кам қисмигина диффуз хроматинда бўлиши тухум хужайрани зарурий миқдордаги метаболитик фаоллик даражасини таъминлайди.

Марказий хужайранинг ядро ДНКси аксинча лабил тузилишидаги ҳолатни намоён қилади ва у диффуз ҳолдаги хроматин таркибига киради. Бу хроматин ядро мембранаси билан мустаҳкам алоқага эга.

Тухум ва марказий хужайрлар ядросидаги РНК миқдори ҳам ўзаро фарқланади. Тухум хужайранинг ядросида РНК кўп ва у ядрочада жойлашган бўлиб, хроматин тузилмалари билан лабил ҳолда боғланган оқсиллар билан кучсиз боғланган.

Тухум хужайра ядросидаги ДНКнинг асосий қисмини фаоллиги анча пастлиги туфайли ядро РНКси унинг ривожланиши жараёнида янги синтезланган эмас, балки ғамланган бўлса керак, деб тахмин қилинади.

Марказий ҳужайранинг ядросида РНК тухум ҳужайранинг ядросидан кам. У хроматиннинг ДНКсидаги каби лабил тузилма ҳолатида бўлади. РНКнинг унчалик кўп миқдорда бўлмаслиги марказий ҳужайра ядросидаги хроматиннинг диффуз тузилма ҳолатида бўлишига қарамай асл фаоллигига гувоҳ бўлмайди.

Синергид ва антипод ядроларнинг хроматинларини физик-кимёвий ҳолатлари анча ўхшашдир. Ҳар иккала ядро метаболитик жиҳатидан анча фаол ҳолатга эга. Улардаги ДНК барқарор ва лабил-фаол ҳолдаги тузилиш ҳолатида бўлади. Фарқи шундан иборатки, антипод ядросидаги ДНК, синергид ядроларидагидан метаболитик жиҳатидан анча фаолдир. Хроматиннинг барқарор ҳолда бўлишида оксиллар ва липидлар ҳам иштирок этади.

Синергид ва антипод ядроларида РНК кўп. Унинг бир қисми мустақил ҳолдагидан лабилликни намоён қилади. Шу билан бирга РНКнинг оксиллар билан мустаҳкам алоқадорликни ҳосил қилганлари ҳам бор. Уларнинг вазифалари ҳақида маълумотлар ҳозирча кўп эмас.

Юқоридалардан келиб чиқиб, хулоса қилиш мумкинки, уруғланишга тайёр бўлган муртак халтанинг ядроси, айниқса тухум ҳужайра ва марказий ҳужайранинг ядроси турли ҳолатларда бўлади.

Турли систематик гуруҳларга мансуб бўлган ўсимликларнинг ядроларини Фельген реакциясида бўялишидаги фарқлари, уларнинг хроматини турли тузилма ҳолатларида бўлганлиги билан изоҳлаш мумкин. Турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг марказий ҳужайраларининг ядросидаги хроматин физик-кимёвий ҳолатга кўра асосан ўхшашдир. Тухум ҳужайранинг ядросидаги хроматин фарқланиши зарур. Фельген салбий тухум ҳужайралардаги хроматинни ҳолати марказий ҳужайрадаги хроматин ҳолатига яқин деб ҳисобланади.

МУРТАК ХАЛТАЛАРНИНГ КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПЛАРИ

Polygonum типдаги муртак халта гулли ўсимликларнинг турли систематик гуруҳларига мансуб турларида аниқланган. Шунинг учун бу типдаги муртак халта барча гулли ўсимликларга хос, деб фараз қилинган.

Гулли ўсимликларда олиб борилган тадқиқотлар натижасида бошқа типлардаги муртак халталар бўлиши ҳам мумкинлиги аниқланган. Муртак халтанинг тузилиши ва ривожланишидаги хилма-хилликни, уларнинг эволюцияси бўйича бир қанча классификациялар тузилган, лекин улар орасида И.Д.Романов (1971) томонидан тузилган классификация тўлароқ ҳисобланиб, унга белги асос қилиб олинган. 1) муртак халтани ҳосил бўлишидаги макроспоралар сони; 2) макроспоранинг оналик ҳужайрасидан тухум ҳужайрани ҳосил бўлгунча бўлинишлар сони; 3) қутбийлик яъни етилган муртак халтада ядроларнинг жойланиши.

И.Д.Романов юқоридагиларга асосланиб, муртак халтанинг ривожланиши ва тузилишларини 13 тип ва 3 кенжа типга бўлади (21-расм).

Классификациянинг биринчи белгиси бўйича: муртак халтани ҳосил бўлишидаги макроспоралар сонига кўра барча типдаги муртак халталар уч катта гуруҳга бўлинади:

I. Моноспорали *Polygonum* ва *Oenothera* типлардаги муртак халта тетрада макроспоранинг битта ҳужайрасидан ҳосил бўлади.

II. Биспорали *Allium* типи ва *Podosternum* кенжа типларидаги муртак халта диада макроспоранинг битта ҳужайрасидан ҳосил бўлади.

III. Тетраспорали *Balsamia* типи, *Drusa* типи ва *Clentonia* кенжа типи билан, *Fritillaria*, *Plumbagella*, *Adoxa*, *Tulipa tetraphylla*, *Eriostemonas*, *Penae*, *Plumbago* типлари ва *Peperomia* типи *Acalypha* кенжа типи билан мансуб. Муртак халтанинг ҳосил бўлишида макроспора оналик ҳужайраси бўлингандан сўнг, тўртта кўндаланг тўсиқ билан ажралмаган ядролар олдинги I ва II-типлардаги каби диада ва тетрада макраспор ҳосил қилмай она ҳужайрада қолади ва кейинчалик улардан муртак халта ҳосил бўлади.

Муртак халталар типи	MOX	I бўлиниш	II бўлиниш	III бўлиниш	VI бўлиниш	V бўлиниш	Шакил- ланган муртак халта
Polygonum-тип							
Oenothera-тип							
Allium-тип							
Podostemum-кенжа тип							
Balsamita (Anthemis)-тип							
Drusa-тип							
Clentonia-кенжа тип							
Fritillaria-тип							
Plumbagella-тип							
Adoxa-тип							
Tulipa tetraphylla-тип							
Eriostemonas-тип							
Penaea-тип							
Plumbago-тип							
Peperomia-тип							
Acalupha lanceolata- кенжа тип							

21-расм. Муртак халталар классификацияси (Романов,1971).

Классификациянинг 2-3-типдаги белгиларига асосан муртак халтанинг ҳар бир катта гуруҳдаги муртак халтада юқорида қайд этилган типлар ва кенжа типларга ажратилган. Улар ўзаро бир-биридан муртак халтанинг ҳосил

бўлишидаги бўлинишлар сони, ўз тузилишидаги, яъни ҳужайраларнинг сони ва жойлашиши билан фарқланади.

Моно ва биспорали муртак халталар тузилиши ва ривожланишига кўра, деярли бир хил бўлиб, тухум ҳужайра ва антиподлар муртак халтанинг қарама-қарши кутбларида жойлашади.

Моноспорали саккиз ядроли Polygonum-типтаги муртак халта макроспоранинг оналик ҳужайрасидан бошлаб беш марта кетма-кет бўлинишдан кейин ҳосил бўлади. Муртак халта макспоралар тетрадасининг пастки ҳужайрасидан ривожланиб оналик гаметофитига айланади. Юқоридаги учта макраспора редукцияланиб кетади.

Биспорали саккиз ядроли Allium-типтаги муртак халта – макроспорани оналик ҳужайрасини диада макроспоранинг тўрт марта бўлинишидан ҳосил бўлади. Муртак халта диада макраспоранинг пастки ҳужайрасидан ривожланиб оналик гаметофитига айланади. Юқоридаги битта макраспора редукцияланиб кетади.

Тераспорали муртак халта ҳосил бўлиши ва тузилишига кўра энг кўп хилма-хилликни ҳосил қилган.

Тетраспорик муртак халталарнинг орасида энг оддийси Adoxa-тип муртак халта ҳисобланади. Бу саккиз ядроли муртак халта макроспоранинг оналик ҳужайрасини уч марта бўлиниши натижасида ҳосил бўлади.

Fritillaria – типтаги муртак халта катта қизиқиш ҳосил қилади. Уни ҳосил бўлишида ядроларни ўзига хос жойланиши кузатилади. Битта ядро муртак халтанинг юқорисида, қолган учтаси пастки қисмида жойлашади. Тўртта ядронинг ҳаммаси бир вақтда бўлинади. Муртак халтанинг юқори қисмида иккита гаплоид ядро, унинг пастки қисмидаги ядро шундай қўшиладики, иккита триплоид ядро ҳосил бўлади. Бу жараёнга “Карано-Бамбичион” феномени дейилади. Ядроларни бўлиниши ва қўшилиши натижасида иккиламчи тўрт ядроли муртак халта ҳосил бўлади. Ядрони тўртинчи марта бўлинишидан кейин саккиз ядроли муртак халта юзага келади.

Ундаги тухум аппарати ва юқориги марказий ядро гаплоид, антипод ва қуйи, пастки марказий ядро триплоид характерга эга.

Drusa-типидаги муртак халтани ривожланиб ҳосил бўлишида макроспоралардаги ядро *Fritillaria*-типидаги каби жойлашади. Бу ҳолатда пастки ядролар ўзаро қўшилмайди ва бунинг натижасида тўрт марта бўлинишдан кейин 16 ядроли муртак халта ҳосил бўлиб, унда 11 та антипод юзага келади.

Карано-Бамбичиони феномени *Polygonum*-типидаги муртак халтани ҳосил бўлишида ҳам рўй беради. Шунга боғлиқ ҳолда бу типдаги муртак халтада уч марта бўлинишдан кейин ҳосил бўлади. У тўртта ядро: иккита гаплоид ядро, тухум ҳужайра ва юқориги марказий ядролардан ҳамда триплоид ядро: антиподлар ва қуйи марказий ядродан иборат. Бу типдаги муртак халтада синергидлар ҳосил бўлмайди.

Биполяр муртак халталар орасида *Tulipa tetraphyllum*-типи ўзига хос тузилишга эгаллиги билан характерланади. Бундай типдаги муртак халта уч марта бўлинишдан кейин тухум аппаратида бешта ҳужайра антиподда битта ҳужайра ҳосил бўлади.

Униполяр муртак халталарнинг орасида *Fristemonas*-типи машҳур. У олдинги тип муртак халта билан ўхшаш бўлиб, ундан еттита тухум аппаратида саккизинчи марказий –ядро ҳужайраси мавжудлиги ва антипод ҳужайраларини ҳосил бўлмаслиги билан фарқланади. Тетраспорик муртак халталарга *Ренaea* ва *Plumbago*-типлари мансуб. *Ренaea*-типида муртак халта 16 ядроли. Ундаги тухум, антипода ва ён аппарат уч ҳужайрали бўлиб, марказий ядронинг ҳужайраси тўртта ядронинг ўзаро қўшилиши натижасида ҳосил бўлади.

Plumbago-типидаги муртак халта саккиз ядроли бўлиб, уч мартта бўлиниши натижасида ҳосил бўлади. Марказий ҳужайранинг ядроси тўртта ядронинг қўшилиши натижасида ҳосил бўлади. Қолган тўртта ядро тухум ҳужайра, антиподлар ва ён ҳужайраларнинг ядролари бўлиб ҳисобланади. *Plumbago*-типдаги ҳамда *Plumbagella*-типидаги муртак халталарда синергидлар ҳосил бўлмайди.

Полиполяр тетраспорали муртак халта *Perogonia*-типидаги кўринишда бўлиб, бу 16 ядроли муртак халта бўлиб тухум аппарат битта тухум хужайрага эга, марказий хужайранинг ядроси 8 та ядронинг ўзаро қўшилиши натижасида ҳосил бўлади. Қолган 7 та хужайра муртак халтанинг ёнида жойлашади.

Муртак халтанинг тузилиши ва ривожланишидаги бузилишлар. Муртак халтанинг ривожланишида табиий шароитда ўсимлик учун ноқулай об-ҳаво шароитлари шунингдек, ионлашган нурлар, кимёвий моддалар, юқори ёки паст ҳароратнинг таъсирида ҳам ўзгаришлар содир бўлиши мумкин. Муртак халтанинг бундай аномол-нуқсонли тарзда ривожланиши гаплоид, полиплоид ва гибрид дурагай ўсимликларда ҳам рўй беради. Таъсир этадиган салбий омиллар қандай бўлишига қарамай, улар стерил муртак халтани ҳосил бўлишига ёки уни етарли даражада ривожланмаслигига олиб келади. Муртак халтани ҳосил бўлишидаги ўзгаришлар унинг юзага келишини дастлабки даври макроспораларнинг мейоз бўлинишида ёки кейинроқ муртак халтадаги хужайраларни табақалашувлари амалга ошадиган даврларда ҳам содир бўлади.

Макроспорагенез жараёнидаги ўзгаришлар сабабли мейоз бўлинишда бивалентлар ҳосил бўлиши билан бирга поливалентлар ҳам юзага келади, бунинг натижасида турли хромосомалар сонига эга бўлган ядро ва микро ядро пайдо бўлади. Микро ядролар бир ёки бир нечадан макроспорага тушади, шу сабабли унда бир нечадан ядро бўлиб қолади. Баъзан макроспоранинг қўшимча хужайралари ҳам юзага келади. Қисман муртак халтадаги макроспораларнинг сони меъёридаги миқдордан ҳам кам бўлади.

Мейоз бўлинишнинг бузилиши, ўзгаришлари натижасида юзага келган макроспорадан ривожланаётган муртак халта одатда кўп ёки оз ядролиги туфайли у меъёридаги ҳолга эга эмас, бундай муртак халтада содир бўладиган табақалашувлар нотўғри рўй беради. Бунинг натижасида ҳосил бўладиган тухум ва антипод хужайралари мазкур ўсимликда меъёрдагидан фарқланади. Айрим ҳолларда муртак халтадаги ядролар табақалашмай қолганлиги сабабли ундаги ядролар тартибсиз ҳолатда кўринади.

Бир қатор ҳолатларда айниқса, гибрид ўсимликларда муртак халтани икки ва тўрт ҳужайрали босқичларида дегенерацияси рўй беради. Бу жараёнгача муртак халтани ривожланиши бир меъёрда рўй берган бўлса ҳам кузатилаверади. Муртак халтанинг дегенерацияси билан бир вақтда уруғ куртакда ҳам дегенерация содир бўлганлиги туфайли ўсимликда мева уруғининг ҳосил бўлиш миқдорлари камаяди.

Оналик гаметофитининг эволюцияси. Муртак халтанинг эволюциясига эътибор берилса, ёпиқ уруғли ўсимликларнинг 80% да *Polygonum* типдаги муртак халтанинг ҳосил бўлиши кузатилган. Бундай ҳолат эволюцияда энг оддий ва филогенетик жиҳатдан қадимги эканлиги ҳақида фикр билдириш имконини беради. Турларга бой *Papillonaceae*, *Scrophulariaceae* ва *Labiatae* оилалари ва ҳатто *Fagales*, *Juglandales* ва бошқа тартибларга мансуб ўсимликларда ҳам *Polygonum*-типдаги муртак халталарнинг ривожланиши аниқланган. Муртак халталарни ривожланишининг бошқа типлари анча кам учрайди ва филогенетик системани турли жиҳатларида тарқалган. Муртак халтанинг эволюцияси соддалашиб тез ривожланишга ўтган, яъни ядроларнинг сони ва археспорий ҳужайраларда бўлинишлар миқдори камайган.

Ҳақиқатда ҳам ёпиқ уруғли ўсимликлар муртак халтасини ҳосил бўлишида 3-5 марта бўлинишлар натижасида 4, 8 ва 16 та ядро юзага келади. Очик уруғлиларда 8-11 марта бўлиниш натижасида, 256-2048 та ядро юзага келади. Ҳозирги пайтга келиб, мутахассислар томонидан ёпиқ уруғли ўсимликларда муртак халтани юзага келиши ҳақида бир қатор назариялар мавжуд. Бу назарияларда ёпиқ уруғли ўсимликлар муртак халтаси билан очик уруғлилар орасида алоқадорликлар баён қилинади. Шунини қайд этиш лозимки, ҳозиргача мутахассислар томонидан ёпиқ уруғли ўсимликлардаги муртак халтани келиб чиқиши ҳақида олимлар томонидан яқдил қабул қилинган назария яратилган эмас.

Ёпиқ уруғлилардаги муртак халтанинг турли типлари И.Д.Романов (1971) фикрича, бир-бирига боғлиқ бўлмаган ҳолда мустақил тарзда ва параллел ҳолда юзага келган. Муртак халтанинг биргина типи масалан, *Adoxa Peperomia* ва

Drusa-типлари турли Polygonum ва Fritillaria – типлари аجدодлардан юзага келган бўлиши мумкин.

Ёпиқ уруғли ўсимликларда муртак халтани юзага келишидаги параллелизмни И.Д.Романов ўхшаш шароитда рўй берган ривожланиш билан изоҳлайди ва бу табиий танланиш жараёнидаги битта йўналиш натижаси деб ҳисоблайди.

Муртак халтанинг турли типларини юзага келиши В.П.Банникова, О.А.Хведынич маълумотларига (1982) кўра, ўсимликларнинг ташқи морфологик белгиларига боғлиқ бўлмайди. Морфологик белгилари ўхшаш туркум ва турлар муртак халталарининг типларига кўра фарқланмайдиган ўхшаш муртак халталарга эга. Битта туркумга мансуб ҳар хил тур ўсимликларда турли типдаги муртак халталар учрайди. Шунга қарамай, муртак халтанинг прогрессив типлари юксак даражада тузилган, систематик жиҳатдан юқори поғонадаги Apiaceae, Asteraceae ва Orchidaceae оилаларига мансуб ўсимликларда учрайди. Систематик жиҳатидан муртак халтанинг примитив-оддий тузилиши фақат Polygonim-тип оилаларининг ўсимликларида учрайди.

V-БОБ. ЧАНГЛАНИШ, ЧАНГНИ УНИШИ ВА ЧАНГ НАЙИНИНГ ЎСИШИ

Ўсимликлар оламининг жуда катта қисми учун янги организмни ҳосил бўлишида эркак ва урғочи гаметаларни уруғланиш жараёнида қўшилиши лозим. Бу ҳодиса амфимиксис деб номланади. Ўсимликларда уруғланиш содир бўлиши учун аввало чангланиш рўй бериши яъни, чанг доналарини уруғчининг тумшукчасига тушиши, чанг доналари униши, чанг найини ҳосил қилиши, спермийларни муртак халтага етиб бориши лозим. Мана шу жараённи қандай амалга ошишини биринчи марта Амичи (1824) томонидан ўрганилган.

ЧАНГЛАНИШ ТУРЛАРИ

Тадқиқотчи мутахассисларнинг олиб борган кузатув натижаларига кўра, ҳозирда чангланишнинг тўрт хил тарзда рўй бериши аниқлаган. Жумладан:

1. Автогамия – ўзидан чангланиш, бир гулнинг чанги шу гулдаги уруғчининг тумшукчасига келиб тушишига айтилади. Автогамия (autos - ўз-ўзидан, gamos – қўшилиш) деган маънони англатади.
2. Аллогамия ёки ксеногамия – четдан чангланиш, уруғчи тумшукчасига бошқа ўсимликнинг чанг донасини келиб тушишига айтилади. Ксеногамия (xenos – четдан) деган маънони англатади
3. Клейстогамия – яширин чангланиш очилмаган гулда уруғчининг тумшукчасига ўша гулнинг чангдонидаги чанг донасини тушишига айтилади. Клейстогамия (kleiston – ёпиқ, яширин) деган маънони англатади. Бунда чанг доналари уруғчининг тумшукчасига тўкилмайди, очилмаган чандондан уна бошлайди, у ердан чанг найи уруғчининг тумшукчасигача етиб келади. Шундан кейин уруғчининг устунчаси бўйлаб уруғкуртакка етиб боради.
4. Гейтеногамия – чангланиш бир уйли айрим жинсли ўсимликларда рўй беради. Бу хилдаги чангланишда уруғчи гуллар шу ўсимликнинг чангчи гулларидаги чанг доналари билан чангланади.

Гулли ўсимликларда четдан чангланиш – аллогамия, ўзидан чангланиш – автогамияга нисбатан кўп учрайди ва нисбатан прогрессив белги ҳисобланади.

Айрим олимлар фикрига кўра ўзидан чангланувчи гулли ўсимликлар ўзига хос боши берк ривожланиш деб қарайдилар. Ёпиқ уруғли ўсимликлардаги чангланишнинг бир хилидан иккинчи хилига ўтиш ҳодисаси ҳам ўзига хос ҳисобланади.

Мана шу ҳолатдаги чангланиш эволюция жиҳатдан катта аҳамиятга эга бўлиб, четдан чангланиш ўсимликда гетерозиготаликнинг даражасини орттиради, ўзидан чангланиш эса ўсимликларнинг ҳатто янги тур даражасида ҳосил бўлишини ҳам чеклашга олиб келади. Дастлабки ёпиқ уруғли ўсимликлар асосан четдан чангланишга мослашган деб ҳисобланади. Шу билан бирга четдан чангланиш шароити бўлмаган ҳолларда ўзидан чангланиш рўй берган. Бир қатор ўсимликларда четдан чангланишнинг ўзидан чангланиш билан алмашиши ташқи муҳит омиллари таъсирида, айниқса гуллаши охирлаб қолганда рўй беради.

Чанг доналарини бир ўсимликнинг гулидан иккинчи ўсимликнинг гулига ўтиши турли воситалар: шамол ёрдамида – анемофилия, сув оқими ёрдамида – гидрофилия, ҳашаротлар ёрдамида – энтомофилия, қушлар ёрдамида – орнитофилия, сут эмизувчилар ёрдамида – анималофилия, ҳатто чумолилар ёрдамида – мирмикфилия амалга ошади.

Чангланишларнинг қайси бир усули эволюцияда дастлабки эканлиги ҳақида бир гуруҳ тадқиқотчилар (Н.И.Кузнецов, 1936) шамол ёрдамида чангланишни бирламчи, бошқа гуруҳ тадқиқотчилар (А.Л.Тахтаджян, 1954, 1961, 1964, 1966, 1970, Имс, 1964; Н.В.Первухина 1970) фикрига кўра ҳашаротлар ёрдамида чангланиш бирламчи деган ғояни илгари сурганлар. Эҳтимол бирламчи ёпиқ уруғли ўсимликлар махсус чангланишга мослашмаган бўлиб, улар ҳайвонлар, қушлар, ҳашаротлар ҳамда шамол ёрдамида ҳам чангланишгандир. Динядошларга мансуб ўсимликларнинг репродуктив аъзоларининг тузилиши буни тасдиқлайди. Зеро, уларда шамол ҳамда ҳашаротлар ёрдамида чангланишнинг белгилари мавжуд. Чанг донасини уруғчи тумшукчасига тушишидаги ихтисослашув ҳозирги замондаги ёпиқ уруғли ўсимликлардагина юзага келган.

Дихогамия, протандрия, протогения ва гетеростилия. Гулли ўсимликларда ўз-ўзидан чангланмастлик ва четдан чангланиш учун қуйидаги мосланишлар мавжуд:

1. Дихогамия – чангчи ва уруғчининг турли вақтларда етилиши бўлиб, унинг икки шакли фарқланади:
 - а) протандрия – чангчининг чангчидан олдин етилиши;
 - б) протогения – уруғчининг чангчидан олдин етилиши.
2. Гетеростилия – айрим ўсимликларнинг гулларида чангчи ипи ва уруғчи устунчасининг узунлиги турлича бўлиб, бунинг натижасида чангдон ва уруғчи тумшукчаси турлича баландликда жойлашади. Гетеростилиянинг икки типи маълум.
 - а) диморф – агар гулнинг икки туркуми бўлса, улардан бирида уруғчи тумшукчаси узун, иккинчисида қисқа бўлади (Primula, Linum, Fagopyrum);
 - б) триморф – агар гулнинг уч туркуми бўлса, улардан бирида уруғчи тумшукчаси узун, яна бирида ўртача ва бошқа бирида қисқа бўлади (Lythrum, Oxalis).
3. Orchidaceae, Asclepiadaceae, Labiatae, Scrophulariaceae ва бошқа қийшиқ гулли оилалар вакиллариининг гулларидаги чангчи ва уруғчининг тузилиши механик жиҳатдан гулларнинг ўз-ўзидан чангланишига йўл қўймайди.
4. Ўз-ўзидан уруғлангандаги бепуштлиқ – айрим ўсимликлар жумладан, Secale, Brassica, Tarazacum kok-saghyt ларда ўз-ўзидан чангланганда уруғ ҳосил бўлмайди, Beta vulgaris да эса уруғланиш кузатилмайди, муртак ва эндосперм дегенерацияси юз беради.

ЧАНГ ДОНАСИНИ УНИШИ

Ташқи ва ички муҳитнинг қулай шароитлари юзага келиши билан чангдонда етилган чанг доналари, биз юқорида қайд этган усуллар билан уруғчининг тумшукчасига тушади ва у ерда уна бошлайди. Чанг донасининг

униши, уни бўкишидан цитоплазмадаги ҳаракатларни фаоллашуви билан бошланади.

Цитоплазманинг ҳаракати муҳим физиологик аҳамиятга эга, унинг таъсирида турли моддаларни тенг тақсимланиши рўй беради. Унаётган чанг донаси уруғчи тумшукчаси хужайралари билан мустаҳкам алоқада бўлади. Чанг донасини тумшукчага тегиши билан ўзаро фаоллашади. Бунда тумшукча липид ва фенол табиатли моддаларни ажратади. Уруғчи тумшукчасидан ажралган моддалар чанг донасини сув билан таъминлаб, уни бўкишига ва ундаги ферментларнинг фаоллашувига олиб келади.

Чанг доналари ҳам ўз навбатида суюқлик ажратади, уни таркибида турли хил ферментлар бўлиб, улардан крахмал парчаловчилари фермент алоҳида аҳамиятга эга. Чанг доналари айрим мой ва унда эриган каротин моддаларини ҳам ажратади. Суюқ моддаларни ажратмайдиган чанг донаси ўсмайди.

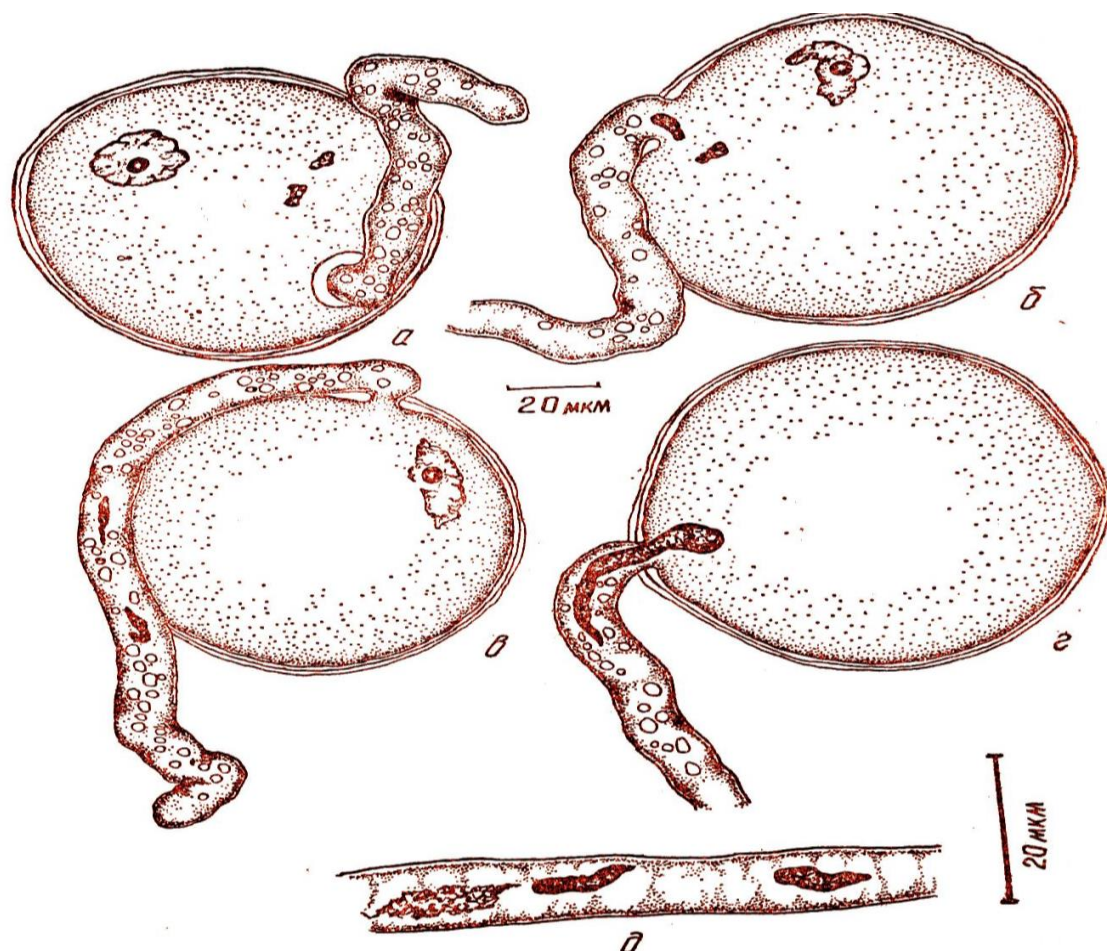
Чанг доналари ва уруғчи тумшукчаси орасидаги муносабатларда қайси бири бирламчи эканлиги ҳақида ҳозиргача ишонарли маълумотлар кам. Бир гуруҳ мутахассис – тадқиқотчиларнинг фикрича, уруғчи тумшукчасидаги сўрғичлар хемотропик фаолликнинг манбаи деб ҳисоблашади. Бошқа тадқиқотчилар эса чанг донасидан ажралган моддалар уруғчининг тумшукчасидаги сўрғичларни кўзгайди, фаоллайди деган фикр билдирадилар. Уруғчи тумшукчасининг хужайралари ва чангчи орасидаги ўзаро муносабатларнинг таъсиридан кейин чанг донаси ўса бошлайди. Бунда аввало, чанг донасининг ички – интина қаватидаги тирқишлардан бири кенгаяди, аста ўса бошлайди, унга чанг донасининг цитоплазмаси ўтади (22-23 расм).

Одатда ёпиқ уруғли ўсимликларнинг чанг донаси уруғчининг тумшукчасида ўсиш вақтида битта чанг найи ҳосил бўлади. Бироқ айрим систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда бу жараён натижасида бир неча чанг найи ёки тармоқланган битта чанг найи ҳосил бўлади.

Чанг униб найи ҳосил қилиш вақтида тузилиши ва функционал фаолиятида ўзгаришлар рўй беради. Бундай ўзгаришлар: гольжи аппаратини везикулалар ҳосил қилишини фаоллашуви, эндоплазматик тўрни тармоқланиши,

рибосомаларни полисомаларга жамланиши, рибосомал генларни фаоллашуви, рибосомал РНК синтезини ортиши, ахборот ва транспорт РНКнинг фаоллашуви кабиларда намоён бўлади.

Чанг донасининг генератив хужайраси бўлинишга тайёргарлик кўришида ва ўсаётган даврида оксилларнинг синтези бошланади, бу ҳолат етук чанг донларида узоқ муддатгача фаолиятда бўладиган ахборот РНК мавжудлигидан далолат беради.



22-рам. Маккажухори чанг донасининг ўсиши (Коробова, 1974):

а-чанг донасидаги спермийлар ва вегетатив ядро, *б*-чанг найидан спермийларнинг чиқиши, *в* –чанг найида спермийлар, *г*-вегетатив ядронинг чанг найига ўтиши, *д* –чанг найида спермийлар ва вегетатив ядро.

Ўзгаришлар фақат чанг донларида рўй бериб қолмасдан у билан бевосита тегиб турган уруғчининг тушукчаси хужайраларида ҳам рўй беради. Уларнинг хужайра девори ўтказувчанлиги ортади, ядронинг тузилиши ва катталигида

ўзгаришлар ҳосил бўлади. Чангланиш уруғчи тугунчасининг тумшук қисмидаги физиологик фаол моддаларни камайишига ҳам сабаб бўлади.

Селекционер олимларнинг тажрибалари шуни кўрсатадики, чангланишда иштирок этаётган чанг доналарининг сони олинадиган натижаларга таъсир кўрсатади. Уруғчи тумшукчасини оз миқдордаги чанг доналари билан чангланиши ижобий натижага олиб келмайди. Чангланиш муваффақиятли ўтиши учун шунча миқдордаги чанг доналари уруғчининг тумшукчасига сочилиши керакки, у муртак халтанинг сонидан бир неча баробар кўп бўлиши лозим.

Чанг найининг тузилиши, цитокимёси. Чанг найининг нозик тузилиши, уларни гисто ва биокимёвий хусусиятларини *in vitro* тажрибалари асосида ўрганилган. Уруғчининг устунча қисмида ўсаётган чанг найи яхши тадқиқ этилган. XX асрнинг 40-60 йилларида биринчи марта чанг донасини ўсиши *in vitro* усулида ўрганилган. Ўша даврлардан бери бу усул чанг найини ўрганишда етакчи бўлиб ҳисобланади. Тадқиқотларда чанг найини ўсадиган учки қисмини узунлиги 3-7 мм келиши аниқланган. Ўсадиган зона диктиосомаларнинг везикулаларига бой ва силлиқ мембранали эндоплазматик тўрға эга. Везикулалар ўзаро қўшилиб ўсувчи қисмининг қопловчисини ташкил қилади. Чанг найининг цитоплазмасида чанг донасини унишгача бўлган давридаги органеллалар бўлади. Чанг найининг учки қисмида пектин, гемицеллюлоза ва целлюлоза бирламчи мембранаси шаклланигандан кейин ҳосил бўлади. Чанг найининг ўсадиган қисми унинг бошқа жойларидан каллозали пўкак билан ажралиб туради.

Гистокимёвий таҳлилларининг натижалари шуни кўрсатадики, чанг донаси қандай органик ва ноорганик моддаларни тутган бўлса, чанг найида ҳам шунга яқин лекин, оксиллар ва аминокислоталарнинг миқдори чанг найида чанг донасидан озроқ. Гистокимёвий ва цитокимёвий реакциялар натижаларига кўра чанг найининг учки қисмини ёрқинлиги, шунингдек РНК концентрациясининг кўп қисмини бу зонада бўлиши унда ҳаётий жараёнлар жадал ўтишини тасдиқлайди.

Чанг найида РНК ва оқсил синтези биокимёвий тадқиқ этиб ўрганилган. Чанг донасининг ўсиши маълумки, РНК синтезига боғлиқ эмас, лекин чанг найининг кейинги ўсиши ва генератив ҳужайранинг бўлиниши ингибитор РНК таъсирида бошқарилади. Ўсаётган чанг найининг ҳужайраларида рибосомал РНКнинг уч тури (рРНК) 5, 8 ва 28S тури синтезланади. Бунда 5S седиментация коэффициентли рРНК бошқа РНКлардан кўп синтезланади.

Ўсаётган чанг найида ва чанг доналарида аниқланмаган рРНК тури синтезланади. Бу РНКнинг таҳлили шуни кўрсатадики, унинг седиментация кўрсаткич қиймати 35 S гача паст молекуляр оғирликларда бўлиши шунингдек ДНКга ўхшашлиги ахборот РНКнинг гетероген популяциясини ҳосил қилади.

Традесканция ўсимлигининг чанг доналарини сунъий озикда муҳитда ўстирилганда чанг найларида генератив ҳужайранинг бўлиниши учун зарур бўлган РНК синтези, дастлабки 2-3 соат мобайнида давом этади, кейин тўхтайтиди. Цитокимёвий тадқиқотлар РНК синтези фақат вегетатив ядродагина рўй беришини, генератив ҳужайранинг анча зичлашган хроматини РНК синтезида иштирок этмаслигини кўрсатган.

Чанг найида РНК синтезидан ташқари оқсил синтези ҳам амалга ошади, бу жараён чанг донасини униш даврида бошланади. Оқсил синтезланиши рибосомаларни фаол ҳолга келиши ва полисомалар ҳосил қилиши билан бошланади. Чанг найини ўса бориши билан оқсил синтезида иштирок этадиган рибосомаларнинг миқдори қуруқ ҳолдаги чанг донасига нисбатан 12% дан 46% гача чанг донасини унганидан 10 дақиқадан кейин 66% гача, 1-4 соат давомида ошиши кузатилган. Полисомаларни юзага келиши чанг донаси бўкканидан 10 дақиқадан кейин бошланади. Полисомаларни чанг найида ҳосил бўлиши ахборот РНК синтезланганидан кейин амалга ошади.

Генератив ҳужайранинг бўлиниши учун зарур бўлган оқсиллар чанг найи ўсишининг дастлабки 2 соатида синтезланади. Генератив ҳужайранинг бўлиниши якунида зарур бўладиган оқсиллар кейинги 2-3 соат давомида синтезланади. Шундай қилиб, чанг донасининг ўсиши 4-5 соатда РНК синтези ҳам, оқсилларнинг синтези ҳам тугалланади. Турли систематик гуруҳларга

мансуб ўсимликларда рўй берадиган чанг найининг ўсиш тезлиги албатта бир хил эмас, шу боисдан биз юқорида баён этганларимиз ҳам турлича тарзда рўй беради.

Генератив хужайра, спермий ва вегетатив ядроларнинг чанг найи бўйлаб ҳаракатлари ҳам ўзига хос тарзда амалга ошади. Генератив хужайра ва спермийлар чанг найи бўйлаб ҳаракати ҳақида тадқиқотчилар турли хил фикрда яъни чанг найида фаол ҳаракатда бўлади дейишса, иккинчи гуруҳлари, улар мустақил ҳаракатда бўлмайди, цитоплазманинг оқими билан боради деган фикр билдиришади. Ва ниҳоят, учинчи гуруҳ тадқиқотчилар генератив хужайра ва спермийлар чанг найида фаол ва фаол бўлмаган ҳолда ҳаракатланади деган хулосага келишган. Clivia ўсимлигининг генератив хужайра ва спермийлари сунъий озиқ муҳитида ўстирилгандаги ҳолати К.Ю.Кострюкова (1939) тадқиқотларида фаол ҳаракатланиш бор деган хулосага келган.

К.Стеффен (1953) Galanthus ўсимлигининг чанг доналари ва чанг найидаги генератив хужайра ва спермийларни ўрганиб, улар мустақил ҳолда амебоид тарзда ҳаракатланади, шу билан бирга цитоплазманинг оқимида ҳам бўлади деган фикрга келган.

Генератив хужайра ва спермийни чанг найидаги ҳаракатини ўрганиш учун микрокиносъемка усулида фойдаланилган. Бундай усулларни қўллаган олимларнинг хулосалари бир хил эмас. Н.Н.Полунина (1959) генератив хужайра ва спермий ҳаракати фаол деб таъкидласа, М.С.Навашин ҳамкасблари билан (1959) аксинча, фаол эмас деб ҳисоблайди.

Генератив хужайра бўлинаётган пайтда спермийлар ҳосил бўлгунча маълумки, ҳаракатдан тўхтайти. Ундан кейин тўла ҳолда шаклланган спермийлар ҳосил бўлганидан кейин ҳаракатни давом эттиради. Н.В.Балина (1974) генератив хужайранинг бундай ҳолатдаги фаол ҳаракатига АТФ ва цитоплазмадаги миозинга ўхшаш оқсиллар сабаб бўлади, деган хулосага келган.

Айрим тадқиқотчилар ғўза, лилия, амаралис, ўсимликларида генератив хужайра вегетатив ядро жойлашган жойда электрон зич фибрилляр

боғламларни аниқлаганлар. Бу маълумотларнинг асосида генератив ҳужайра ва вегетатив ядроларда уларни чанг найи бўйлаб ҳаракатига сабаб бўладиган локал қисқарувчи марказ бор, деган фикр билдирилади.

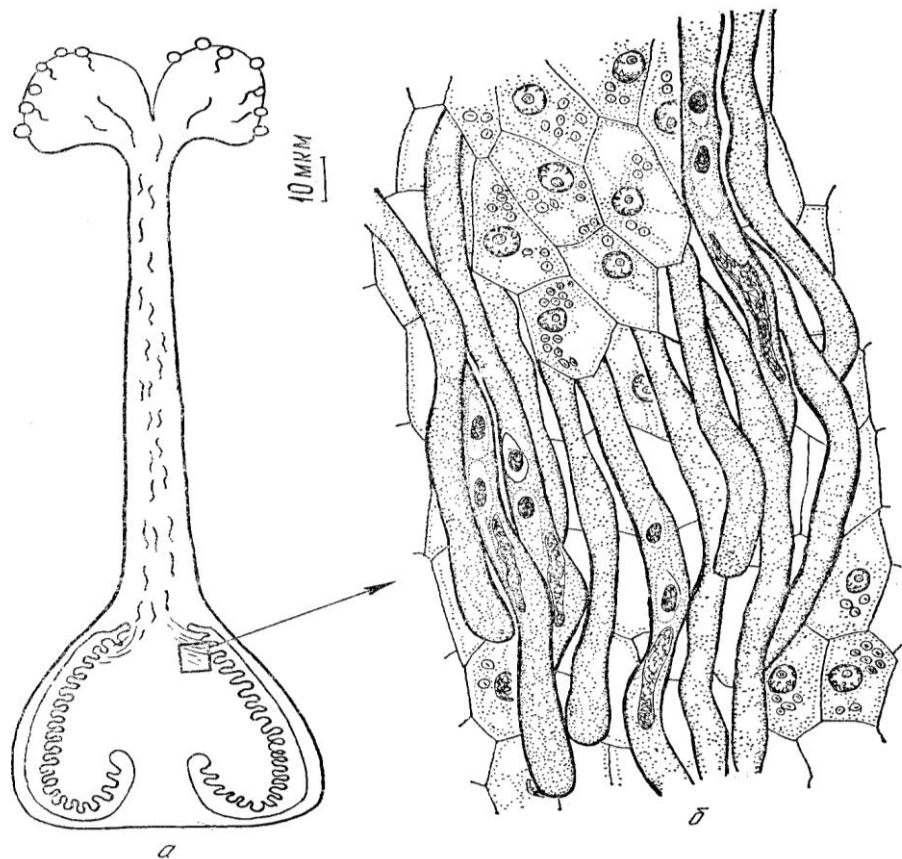
Н.С.Коробова (1977) генератив ҳужайра, спермий ва вегетатив ядро чанг найида соматик ҳужайралардаги ядрони, уни ўсиш ва ривожланиш натижаси деб ҳисоблайди. Геросимов-Навашина (1971) фикрича, ядро доимо ҳужайранинг динамик марказида жойлашади. Чанг найини охирги учи доимо найнинг бошқа қисмида каллоза пўкак билан ажралганлиги туфайли Н.С.Коробова уни алоҳида ҳужайра деб қараш лозимлигини таъкидлайди.

Шу боисдан генератив ҳужайра, спермийлар ва вегетатив ядрони бирига нисбатан маълум масофада жойланиши бу элементларнинг ҳужайрани динамик марказида бўлиши билан изоҳлайди. Чанг найи ўса бориши ва каллоза пўкакни юзага келиб ўсаётган зонани чанг найини эски жойларида ажратиш билан генератив ҳужайра, спермийлар ва вегетатив ядро, бу зонага ўтади ва яна унинг “динамик маркази”ни эгаллайди.

Шундай қилиб, спермийлар ва вегетатив ядрони чанг найи бўйлаб ҳаракати чанг найини бир томонга йўналишдаги кутбийлиги билан амалга ошади. Спермийлар ва вегетатив ядроларнинг чанг найи бўйлаб ҳаракати турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда ўрганилиш натижасида, бу масалага тобора кўпроқ ойдинлик киритилмоқда. Ўзбекистонлик эмбриолог мутахассисларнинг бу борада олиб бораётган илмий изланишлари айниқса алоҳида эътиборга молик.

ЧАНГ НАЙИНИНГ ЎСИШИ

Тумшукчага келиб тушган чанг маълум вақтдан кейин ўса бошлайди. Чанг найчаси аввал уруғчи устунчаси, кейин уруғкуртак қисмлари орқали муртак халта томон ўсиб кира бошлайди (23-расм).



23-расм. *Nicotiana glutinosa* планцета тўқимаси бўйлаб чанг найларининг ўсиши
(В.И.Банникова, 1982):

А-уруғчининг умумий кўриниши, б-планцета тўқимасида чанг найининг ўсиши

Чанг найи учки қисми билан ўсади. Чанг найининг учи, унинг бошқа қисмилардан физиологик фаоллиги, цитоплазмани қовушқоқлиги ва калинлашган пўстнинг бўлиши билан фарқланади. Чанг найининг учки калинлашган пўсти найни уруғчи қисмларидан ўтишида ҳимоя қилади, шунингдек ўсишида иштирок этадиган моддаларни синтезлайди.

Чанг найида ҳам чанг донасидаги каби цитоплазманинг фаол ҳаракат оқими чанг найининг пўсти яқинида рўй беради. Шу боисдан қарама-қарши икки оқим: чанг донасидан чанг найининг учига - юқорига йўналган ва аксинча, қарама-қарши йўналган оқим ҳосил қилади. Чанг найи бир маромда ўсмайди, унинг ўсиши дам-бадам силжиш орқали амалга ошади. Ўсаётган чанг найи билан устунча орасида мураккаб тарзда метаболик алоқалар рўй беради.

Уруғчининг устунчаси очик ва ёпиқ ҳолда бўлади. Очик устунчада чанг найи ўтиши учун махсус каналча мавжуд. Ёпиқ устунчада чанг найи хужайралараро бўшлиқлар орқали уруғкуртакка боради. Уруғланишдан олдин очик устунчани ташкил қилган хужайралар у бўйлаб чанг найини ўсиб

ўтишини таъминлашда иштирок этадиган алоҳида моддаларни ажратади. Ёпиқ устунчада чанг найини ўсиши хужайралараро ёки тўғридан-тўғри хужайрани ичидан ўтади. Устунча хужайраларнинг пўстини эриши чанг найининг ажратадиган экзоэнзималар ёрдамида амалга ошади.

Чанг найи уруғчининг устунчаси орқали ўтаётганида унда ўстирувчи гормонлар миқдори, ферментларнинг фаоллиги ва қандлар миқдори ортади. Чанг найи уруғкуртак жойлашган томонга йўналган ҳолда ўсади. Чанг найини маълум йўналишда ўсиб бориши хемотропизм дейилади.

Мутахассисларнинг таъкидлашларича, кальций ионлари универсал хемотропик омилга эга бўлиб, одатда унинг ионлари чанг донасини униши ва ўсишида муҳим аҳамиятга эга. Бир гуруҳ тадқиқотчилар кальций ионлари бўлмаса бошқа ҳеч қайси модда унинг ўсишини таъминлай олмаслигини эътироф этишса, иккинчи гуруҳ тадқиқотчилар хемотропизмни вужудга келишида алоҳида универсал омил йўқ ўсимликларнинг систематик жиҳатидан турли туркумларга мансублиги хемотропизмни турли омиллар таъсирида рўй беришини таъминлайди деб ҳисоблайди.

Чанг найи уруғчининг устунчаси бўйлаб ўсишида бор элементи ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бор элементи ўстирувчи стимулятор сифатида хужайра цитоплазмасидаги углеводларни алмашинувига таъсир қилади. Ўсаётган чанг найидаги пектин моддасини синтезида борнинг иштироки борлиги аниқланган.

Чанг найини ўсишида ички омиллардан ташқари ташқи физикавий ва кимёвий омиллар ҳам таъсир кўрсатиши аниқланган. Чанг найининг ўсишини стимулловчи моддаларга спиртлар, аминокислоталар, ауксинлар, каратиноидлар, кинетин, металлларнинг ионлари, қандлар, витаминлар ва ачитқиларнинг ажралмалари киради.

Физикавий омиллар орасида ҳароратни намлик билан биргаликдаги таъсири муҳим аҳамиятга эга. Одатда ҳароратни кўтарилиши ва намликни пасайиши маълум чегарагача чанг найининг ўсиши тезлаштиради ва аксинча, ҳароратни пасайиши билан намликни ортиши чанг найининг ўсишини секинлаштиради ёки бутунлай тўхтатади. Ўсимликларда чанг найини ўсиши

учун кулай ҳарорат гуллаш давом этаётганда 20-30⁰С, гуллаши кечроқ рўй берадиган ўсимликларда пастроқ ҳарорат мўътадил ҳисобланади.

Чанг найининг уруғчи устунчасидаги ҳаракат тезлиги турли систематик гуруҳга мансуб бўлган ёпиқ уруғли ўсимликларда турлича бўлади. Мураккабгулдошлар оиласига мансуб туркумларнинг айрим турларида чанг найи тезлиги, чангланиш рўй берганидан 20 дақиқадан сўнг муртак халтага етиб боришини лилиядошларга мансуб ўсимликларнинг туркумларига қиёслаганда, чанг найи муртак халтага 4 кеча кундуздан сўнг яъни, чангланиш рўй берганидан 96 соатдан кейин етиб бориши аниқланган.

Дарахтларнинг гулларидаги чанг найларини ўсиш тезлиги яна ҳам секин, у муртак халтага етгунча бир ойдан бир неча ойгача муддат ўтиши гуллаш ва чангланиш давридан то меваларни етилиб пишгунгача кўп вақт ўтишининг сабаби шундан иборат.

Чанг найининг уруғчи устунчасидаги ўсиш тезлиги оталик ва оналик гаметофитларининг ривожланганлик даражасига ҳам боғлиқ. Тўлиқ шаклланмаган муртак халтали уруғчини икки ҳужайрали чанг донаси билан чанглатилганга нисбатан муртак халтаси тўлиқ шаклланган уруғчини уч ҳужайрали чанг донаси билан чанглатилганда унинг ўсиш тезлиги юқорилиги кузатилади. Уруғчи устунчасидан ўтаётган чанг найи микропиле орқали муртак халтага киради. Бу ҳолдаги жараёнга порогамия дейилади ва у кўпчилик ёпиқ уруғли ўсимликларга ҳос.

Ёпиқ уруғли ўсимликларнинг кўпчилигида чанг найи муртак халтага микропиле орқали эмас, халаза томонидан киради. Бу ҳолат халазогамия дейилади. Бу ҳолатда чанг найи уруғкуртак бўйлаб тушади, интегументлар орқали унади пастдан нуцеллусга келади. Нуцеллус бўйлаб кўтарилиб уруғкуртакнинг юқори қисмидан муртак халтага киради.

Халазогамия биринчи марта Трейб (Treub), томонидан 1891 йили *Casuarina* туркумига мансуб бўлган ўсимликда аниқланган. Бир муддат кейинроқ шундай ҳодиса С.Г.Навашин, В.В.Финн (1894-1913) ва бошқа

олимлар томонидан *Betula*, *Juglans*, *Carylus*, *Astrya* ва бошқа туркум ўсимликларда ҳам кузатилган.

Ҳозирги кунда ўсимликлар цитоэмбриологиясида халазогамияни парогамиядан юзага келган иккиламчи ҳодиса деб қаралиб, у айрим гуруҳ ўсимликларга хос деб ҳисобланади.

Порогамия ва халазогамиядан ташқари айрим ўсимликлар учун чанг найи муртак халтага уруғкуртакнинг ён тарафидан, унинг тўқималари орқали ўсиб киришига мезогамия деб аталади. Бу ҳолатда чанг найи муртак халтага микропиле ва халазани орасидан, микропилега яқинроқ жойидан ўтиб киради.

VI-БОБ. ҚЎШУРУҒЛАНИШ

Ёпиқ уруғли ўсимликларда рўй берадиган қўш уруғланиш жараёни 1898 йили С.Г.Навашин томонидан кашф этилган. Бунда оталик ва оналик гаметофитларининг тузилиши ҳамда уруғланиш жараёнини ўрганишга бағишланган бир қатор тадқиқотлар сабаб бўлган. Биринчи марта очиқ уруғли ўсимликларда содир бўладиган уруғланиш жараёни Э.Страсбургер (Strasburger, 1886) томонидан тавсифланган. У спермий чанг найидан оналик гаметофитига ўтаётганда эриб кетади, шундан сўнг улардан биттаси тухум ҳужайранинг ядроси билан қўшилади деган хулосага келади.

Э.Страсбургерга қарши И.Н.Гарожанкин (1880) спермийлар чанг найида эримади, аксинча унинг учки қисмидаги тирқишидан чиқиб уларнинг биттаси тухум ҳужайрага киради ва унинг ядроси билан қўшилади деган фикрни илгари суради. И.Н.Гарожанкиндан кейин Э.Страсбургер ҳам худди шундай жараённи ёпиқ уруғли ўсимликларда кузатади. *Monotropa* *Hypopitys* ўсимлигида ҳосил бўлаётган иккита спермийдан биттаси тухум ҳужайранинг ядроси билан қўшилаётганини кузатиб, бу ҳодисани уруғланиш деб тавсифлайди, лекин иккинчи спермийнинг вазифаси номаълумлигича қолади. Л.Гиньяр (Guignard, 1886) ҳам *Cereus* ва *Lilium* ўсимликларида спермийлардан бирини тухум ҳужайра билан қўшилишини кузатган, лекин иккинчи спермий қандай жараёнда иштирок этишини аниқлай олмаган.

Шундай қилиб, И.Н.Гарожанкин, Э.Страсбургер, Л.Гиньяр тадқиқотларининг натижасида битта спермийнинг тухум ҳужайрани уруғлантиришдаги иштироки мутахассисларда яқдил фикрни ҳосил бўлишига олиб келган. Иккинчи спермийни тақдири ҳақидаги масалага С.Г.Навашин аниқлик киритди. Лилиядошлар оиласининг туркум ўсимликларида муртақ халтадаги тухум ҳужайрани уруғланишидан ташқари яна битта уруғланиш рўй беришида уруғчи томонидан марказий ядро, оталик гаметофит томонидан иккинчи спермий иштирок этиши маълум бўлди. Бу ҳодиса битта спермий тухум ҳужайранинг ядроси билан, иккинчи спермий марказий ядро билан қўшилиши қўшуруғланиш номини олди.

С.Г.Навашин кейинчалик *Delphinium*, *Helianthus*, *Rudbeckia* туркумларига мансуб *Ranunculaceae* ва *Asteracea* оилаларининг ўсимликларида қўш уруғланиш жараёнларини ўрганди. Олиб борилган илмий тадқиқотларига асосланиб, С.Г.Навашин “қўш уруғланиш барча ёпиқ уруғли ўсимликлар учун хос бўлган жараён бўлиб, меъёрдаги ҳолат” деб баҳолади. Ҳозирги кунга келиб С.Г.Навашин кашф этган қўш уруғланиш ҳодисаси 400 га яқин тур ўсимликларда ўрганилган.

Қўш уруғланиш жараёнини ўрганиш борасида Ўзбекистонимизнинг олимлари ҳам унинг айрим жабҳаларини ўрганишда муҳим ҳисса қўшдилар. Бир неча туркум ва турларга оид ўсимликларда қўш уруғланиш морфологияси бўйича И.Д.Романов М.А.Миркомиллов 1977; З.М.Пашенко 1973; Д.Ю.Турсунов, Т.Е.Матюнина 1983; Ж.Ю.Турсунов 1988; М.А.Давидов, Х.К.Каршибаев 2001; О.А.Ашурметов, Х.К.Каршибаев 2002; О.А.Ашурметов, Х.Ч.Буриев 2002; В.П.Пеценицын 2008 мумтоз даражадаги илмий тадқиқотлар олиб бордилар.

Қўш уруғланишни ўрганиш бўйича эришилган ютуқларга, муваффақиятларга қарамай ўсимликларнинг эмбриологиясини ўрганаётган тадқиқотчи олимлар олдида яна бир қатор вазифалар якунини топиш зарурлиги турибди.

СПЕРМИЙЛАРНИ МУРТАК ХАЛТАГА КИРИШИ

Спермийларни муртак халтага кириши ҳақида турлича тасаввурлар мавжуд. С.Г.Навашин *Lilium*, *Fritillaria*, *Delphinium*, *Helianthus* ва *Rudbeckia* туркумларига мансуб ўсимликлардаги уруғланиш жараёнини ўрганишда спермийлар чанг найининг маҳсулотлари билан бирга тухум хужайра ва марказий хужайра оралиғида кўп марта кузатган. Синергид хужайраларидан бири шикастлангани маълум бўлган. Бу маълумотларга асосланиб С.Г.Навашин синергидлар чанг найидаги маҳсулотларни йўлбошчиси бўлиб, спермийлар билан бирга тухум хужайра ва марказий хужайралар орасидаги “ёриқдан” ўтганидан кейин хужайраларга тақсимланади, деган хулосага келади. Кейинроқ турли ўсимликлардаги уруғланиш жараёнларини ёруғлик микроскопи

шунингдек электрон микроскоп ёрдамида ўрганиш бўйича олиб борилган кейинги тадқиқотлар натижаси бу фикр тўғри эканлигини тасдиқлаган.

Синергидларни муртак халтанинг тузилмасидаги ҳолати шундаки, чанг найи микропиледан ўтганидан кейин синергидларнинг биттаси билан бевосита таъсирда бўлиб, унга киради. Бу пайтда чанг найи бўкиши кузатилади. Синергидлар сув шимиши, ипли аппаратнинг шилимшиқли ғовак массага айланиши натижасида чанг найини ўзи орқали ўтишига имкон яратади. Синергидлар билан бевосита таъсирда бўлган чанг найи маҳсулотларини синергидларга тўкади. Синергиднинг апикал қисмини юпқа пўсти шикастланиши натижасида чанг найининг бир қисми, цитоплазмали спермий тухум ҳужайра ва марказий ҳужайранинг оралиғига ўтади.

Бу маълумотларга асосланиб С.Н.Навашин синергидлар ҳақиқатдан ҳам спермийларни тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра орасидаги “ёриқ” жойдан олиб ўтиш вазифани бажаради деган хулосага келган. “Ёриқ” бу – тухум ҳужайранинг апикал қисми билан марказий ҳужайра орасидаги жой ҳисобланиб, етук даражага етган тухум ҳужайрада одатда кўринмайди.

Чанг найининг цитоплазмаси ҳужайралараро бўшлиққа қўйилганда уни кенгайтиради у ерда спермийлар маълум муддат давомида бўлиб, кейинчалик тухум ва марказий ҳужайралар томонга ҳаракатланиши электрон микроскопда олинган маълумотлар ҳам тасдиқлаган.

Чанг найи шикастлаган синергидда вакуоланинг йўқолиши, цитоплазмани донатор ҳолга келиши, синергид ва вегетатив ҳужайраларининг ядролари редукцияланиши каби бир қатор ўзгаришлар кузатилган. Маълумки, бир қатор ўсимликларда синергидлардаги ўзгаришлар унга чанг найи киришидан олдинроқ рўй бера бошлайди. Чанг найи ўтмаган синергид маълум муддат давомида сақланади, баъзан у кўп ҳужайрали муртак ҳолида ҳам кузатилади.

Уруғланиш меъёрида амалга ошиши учун муртак халтага битта чанг найини кириши етарли бўлади. Бироқ, баъзи ҳолларда, айниқса чангланиш меъёридан ортиқ даражада рўй берганида муртак халтага бир нечта чанг

найини кириши кузатилади. Улар ўз маҳсулотларини иккинчи синергидга қўяди. Одатда қўшимча чанг найларининг спермийлари уруғланишда иштирок этмайди, улар тушган жойида аста-секин йўқ бўлиб кетади.

Кўп тадқиқотчилар уруғчи устунча тўқимаси ва муртак халтага кўп сондаги чанг найининг киришини муҳим омил эканлигини эътироф этиб, уруғланиш жараёнини бир меъёردа рўй беришини ва муртак ҳамда уруғнинг ривожланиш жараёнига катта ижобий таъсир кўрсатади деб ҳисоблайди.

Уруғланишда иштирок этадиган спермийларнинг хусусий цитоплазмасини мавжудлиги, муртак халтага тушганда уруғланишда иштирок этиши ёки иштирок этмаслиги ҳақида ҳозирги кунга қадар мунозарали мулоҳазалар мавжуд. Спермий муртак халтага кираётганда цитоплазмасини йўқотади, уруғланишда цитоплазмасиз ядрони ўзи иштирок этади, деган фикр тадқиқотчиларнинг орасида кенг тарқалган. Айрим олимлар ёпиқ уруғлилардаги уруғланишда фақат “соф” ядрони ўзи эмас, хужайра яхлит ҳолда иштирок этади, деган хулосага келган.

Спермий хужайраларини урғочи хужайрага кириши *Myosurus*, *Juglans*, *Plumbagella*, *Asclepias*, *Lilium*, *Arachis*, *Vallisneria*, *Impatens* туркумларига мансуб ўсимликларнинг турларида ва архидеядошларнинг қотирилмаган тирик тўқималарида кузатилган. Бу ўсимликлардаги уруғланиш жараёнида фақат тухум хужайра ва марказий хужайра ядролари билан спермийнинг ядроси қўшилади. Спермийларнинг цитоплазмалари тегишли хужайраларнинг цитоплазмалари билан қўшилиши рўй беради. Бу жараённи амалга ошиши *Vallisneria* ўсимлигида аниқ баён этилган.

Ғўза, арпа ва петунья маккажухори ўсимликларида уруғланиш жараёни электрон микроскоп ёрдамида ўрганилганда, спермий цитоплазмаси тухум хужайрада кўринмаганлиги сабабли, спермий цитоплазмаси парчаланиб кетаётган синергидда қолади, деган хулосага келинган.

Шундай қилиб, спермий цитоплазмасини уруғланишда иштирок этиши тўлиқ ечимини топмаганлиги учун яна тадқиқотлар олиб боришни талаб этади.

Лекин айрим тур ўсимликларда спермий тухум ҳужайра ва марказий ҳужайрага яхлит ҳужайра ҳолида киради, деган хулоса қилинади.

Уруғланиш жараёнидаги муҳим вазиятлардан бири спермийлар ва урғочи ҳужайралар (тухум ҳужайра марказий ҳужайра)нинг бир-биридан узоқлашиши ҳисобланади. Маълум мақсад йўналишидаги спермийларнинг жойларини ўзгартириши ва бунга сабаб бўладиган омиллар ҳақида ҳам мутахассис тадқиқотчиларнинг орасида яқдил фикр мавжуд эмас.

Тадқиқотчиларнинг бир гуруҳи спермийлар ҳаракати секин рўй беради, фақат цитоплазманинг оқимига қўшилиб кетади, деган фикр билдирса, бошқа гуруҳ олимлар спермийларнинг ташқи кўриниши чувалчангга ўхшашлигини инобатга олиб, спермийлар мустақил ҳолда ҳаракатланади деган фикрга таянадилар. Бу ўринда С.Г.Навашин лилиядошларга мансуб туркум ўсимликларидаги уруғланиш жараёнини ўрганганда чувалчанг кўринишдаги спермийларни кўрган. Бу билан спермий мустақил ҳаракатланади деган хулосага келган.

Кейинроқ *Phelipaea ramosa* ўсимлигида уруғланиш жараёнини ўрганганда юмалоқ шаклдаги спермийни кўриб бундай ҳолдаги спермий мустақил ҳаракатланмайди деган хулосага келган.

Ўша пайтда спермийни ҳаракатини изоҳлаб беришда С.Г.Навашин (1926) “Энантиоморфизм” ғоясини илгари сурган. Бу ғоянинг асосида жинсий ядроларнинг ривожланиш усули ётади. Муаллифнинг фикрича, бир жуфт спермийлар битта ядронинг митоз бўлиниши натижасида юзага келадиган ҳосила ҳисобланади. Ҳар бир ядродаги элементлар айнан бир хил кўзгуга қарагандай жойлашади. Бу тухум ҳужайра ядросига ва марказий ҳужайранинг марказий ядросига ҳам тегишлидир. Шундай қилиб, тухум ҳужайрага спермий тушганидан кейин, турлича тузилган тўртта ядродан иборат тузилма вужудга келади. Натижада С.Г.Навашин фикрича ҳар бир спермийнинг урғочи ҳужайранинг муайян ядросига томон ҳаракати содир бўлади.

Е.Н.Герасимова-Навашина спермийларнинг ҳаракатини изоҳлашда қўшуруғланишнинг “митотик ғоя”сини таклиф этади. Бу ғояга кўра, уруғланиш

жараёнини бориши хусусий қонуниятлар билан бирга, ҳужайранинг митоз бўлинишидаги умумий қонуниятлар асосида рўй беради, деган асослар бор. Бу ғоянинг асоси қуйидагилардан иборат:

1. Спермий генератив ҳужайрадан ҳосил бўлиш даврида ўзининг митоз бўлиниш даврини тўла тугатмай телофазада қолади.

2. Тухум ҳужайра ва марказий ҳужайраларнинг орасига келганда, улар бир биридан ҳудди митознинг анафаза-телофазасидагидай ажралишади. “Митотик ғоя”га кўра, урғочи ҳужайраларнинг ядроларини орасида “митотик майдон” бўлиб, у спермийларнинг ҳаракатини бошқариб тухум ҳужайранинг ва марказий ҳужайраларнинг ядроларини боғлайди. Бир биридан узоқлашган спермийлар кейинчалик ўзини ядрогай тутди – улар ҳужайранинг “динамик марказига” йўналади. Урғочи ҳужайранинг динамик марказида уларнинг ўзини ядроси бўлиб, улар билан спермий таъсирлашади.

“Митотик ғоя” мантиқлигига қарамай, унинг алоҳида ҳолатлари танқид қилинади. Хусусан, “митотик майдон” ҳақидаги тасаввур тўла асосланган эмас. Мутахассисларнинг электрон микроскопда олиб борган тадқиқотлари шуни кўрсатадики, муртак халтага чанг найи кираётган пайтда тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра бир-биридан ажралади, цитоплазмалари таркибига кўра анча фарқланади.

Шу боисдан уларнинг орасида “митотик майдон” мавжудлиги ҳақида тасаввур қилиш қийин, у спермийларни урғочи ҳужайрага томон йўналтирилган ҳаракатини таъминлаши ҳам мушкул. Бундан ташқари спермий муртак халтага телофаза босқичида келиши, спермийларнинг бир-биридан ўзаро узоқлашиши, хромосомалар ҳосилаларининг гуруҳларини митознинг анафаза-телофаза давридагиси билан бир хил бўлади, деб бўлмайди.

Кейинчалик, уруғланиш жараёнини ўрганиш натижасида олинган янги маълумотлар асосида митотик ғоя янгича талқин қилинди. Ғоянинг муаллифи спермийлар муртак халтага тушганида уч таркибли РНК тутди, улар ҳудди “чекловчи”, “ажратувчи” омил бўлиб ҳисобланиб, спермийларнинг бир-

биридан узоқлашувига имкон бермайди. Спермийлар РНК таркиблилардан ажралганидан кейин урғочи ҳужайра томон йўналади.

Урғочи ҳужайранинг ядроси ҳам спермийларга худди “ўзига танлаб тортадигандай” куч билан таъсир қилади. Бунинг натижасида битта спермий тухум ҳужайрага, иккинчиси марказий ҳужайрага тушади.

В.А.Дженсен (Jensen, 1972) ғўза ўсимлигида уруғланиш жараёнини электрон микроскопда ўрганиб, спермийларни урғочи ҳужайрага бориши ҳақида айрим таклифларни билдирган. Унинг тасаввурича, чанг найининг цитоплазмаси фавворадаги сувни айланиши каби синергидга қуйилади. Кейин спермийлар билан бирга синергиднинг апикал қисмидан чиқади. Спермийлар урғочи ҳужайралар билан ўзаро таъсирлашади. Тухум ҳужайра ва марказий ҳужайраларнинг плазмолеммали пўстлари спермийларни киришига тўсқинлик қилмайди. Чанг найининг синергидга қуйилиши натижасида улар орасидаги физик-кимёвий алоқа спермийнинг ҳаракатига олиб келади.

Н.С.Беляева (1977) қўшуруғланишни қуйидаги схемасини таклиф этган. Спермийларни синергидлардан чиқиш вақтида олдиндагиси тухум ҳужайранинг тортиш зонасига тушади ва унинг мембранаси билан ўзаро таъсирлашади, бундан кейин тухум ҳужайранинг тортишиш кучи тўхтайди. Спермий мембранани эритиб муртак халтага киради ва цитоплазманинг маълум йўналишдаги оқими орқали тухум ҳужайра ядроси билан ўзаро таъсирлашади. Иккинчи спермий тухум ҳужайранинг тортишиш кучини “сезмай” оқим билан марказий ҳужайранинг ядросига ўтади. Улар ўзаро бирлашганидан кейин марказий ҳужайранинг цитоплазмасидаги ҳаракат тўхтайди.

Шундай қилиб, спермийларнинг муртак халтадаги ҳаракати ҳақидаги бир қатор таклифлар ва ғоялар ҳақидаги масала ҳозиргача ҳам тўла тўқис якунига етган эмас. Бу борада турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликлардаги уруғланишни ўрганиш борасида олиб борилаётган илмий тадқиқотлар давом этиб, бу борада янги маълумотлар олинмоқда. Бу тадқиқотлар ҳозирги кунда фиксирланган материалда эмас, балки тирик намуналарда олиб борилиши янги натижаларни бермоқда.

ГАМЕТАЛАРНИНГ ҚЎШИЛИШИ

Уруғланиш жараёнида спермийларнинг тухум хужайра ва марказий хужайра ядролари билан қўшилишидаги ҳатти ҳаракатига кўра, Е.Н.Герасимова Навашин иккита асосий ва битта қўшимча уруғланиш типини фарқлашни таклиф этади (24-расм).

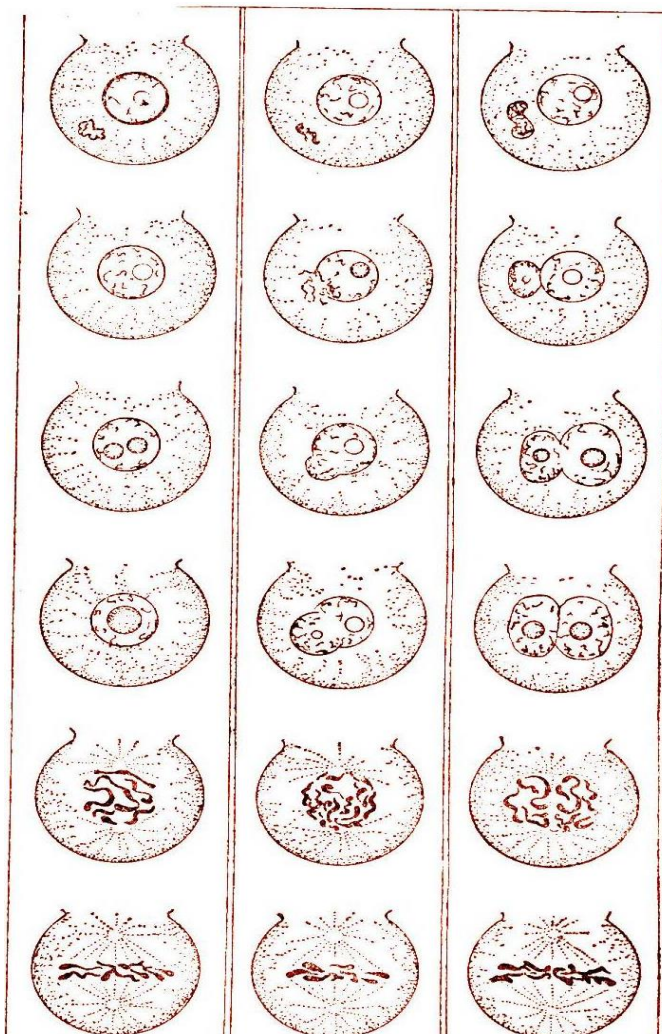
Асосий тип уруғланиш премитотик ва постмитотик типда содир бўлади. Премитотик типда гаметалярнинг ядроларини ўзаро қўшилиши зигота ва эндоспермнинг бирламчи ядроларини митоз бўлинишидан олдин рўй беради. Постмитотик типда ядроларнинг қўшилиши митоз бўлиниш жараёни бошланганидан кейин содир бўлади.

Премитотик тип уруғланиш.

Премитотик тип уруғланиш жараёни қандай содир бўлишини тамаки

(Nicotina) ўсимлиги мисолида кўриб чиқамиз. Тамаки ўсимлигининг чанг найи ўзидаги маҳсулотларни спермий ва вегетатив ядролар билан бирга синергидлардан бирига қўяди. Кейинчалик синергидларнинг апикал қисми орқали тухум хужайра ва марказий хужайра ядроларининг оралиғига ўтади (25-расм, а).

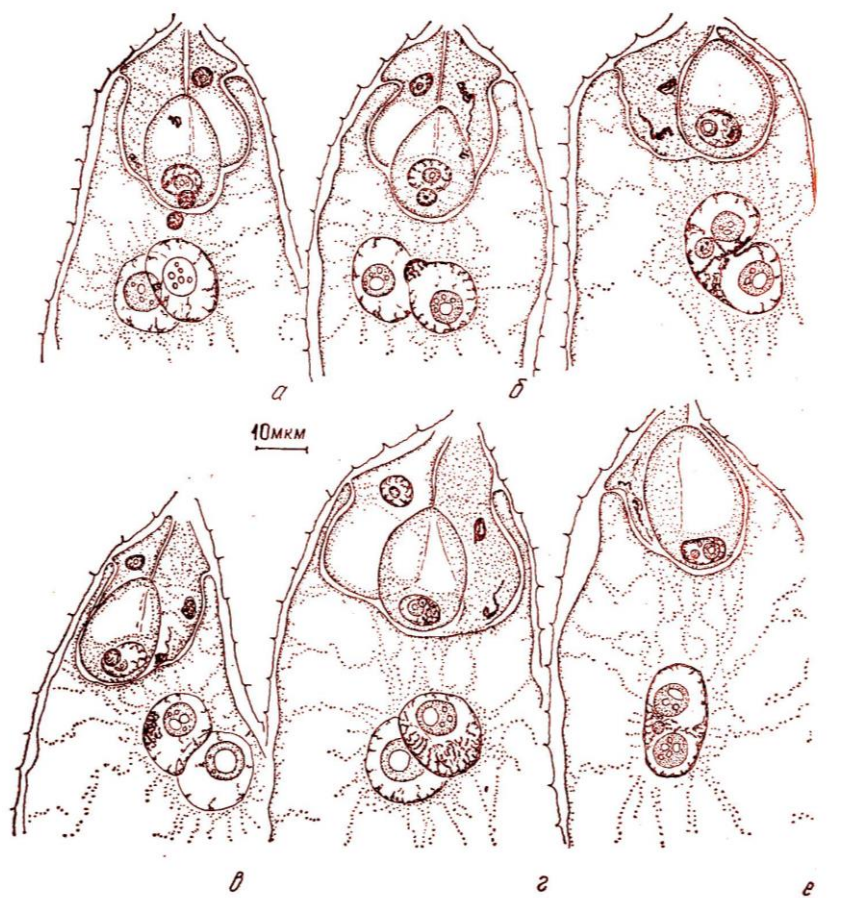
Бу вақтда спермийлар Фельген реакциясини намоён қилади. Улар зич тузилишдаги хроматин ипларидан иборат бўлади. Спермийлар синергидлардан ўтаётганда шакли овал яъни қовунсимон кўринишда бўлиб, муртак халтага тушгандан кейин тухум хужайра ва марказий хужайра ядролари билан



24-расм. Гулли ўсимликларнинг уруғланиш типлари (Г.Навашина бўйича).

А-премитотик, В-оралиқ, В-постмитотик

таъсирлашаётган вақтда спермийларнинг шакли юмалоқлашади. Спермийлардаги кейинги ўзгаришлар асинхрон тарзда амалга ошади.



25-расм. Тамаки ўсимлигидаги қўш уруғланиш.

а- спермийлар тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра ичида, *б-г*-спермийлар тухум ҳужайра ва марказий ҳужайраларнинг ядролари билан қўшилиши, *д- е*-уруғланган ва уруғланмаган марказий ҳужайралар ядроларини ўзаро қўшилиши, эндосперимнинг бирламчи ядросини ҳосил бўлиши.

Марказий ядроларнинг билан таъсирлашаётган спермийлардан бирининг тузилиши ва ўлчами тез ўзгаради. Спермийнинг ҳажми анча катталашиб, хроматини сийраклашади ва марказий ядрога ботиши билан унинг хроматин спирали ёзилиб, ядроча ажралади (25-расм, *б*).

Спермийни марказий ядроларнинг биттаси билан қўшилиши деярли тамом бўлаётган пайтда уруғланган ва уруғланмаган марказий ядроларни ўзаро қўшилиши бошланади (25-расм, *д, е*). Бунинг натижасида эндоспермнинг бирламчи ядроси ҳосил бўлади. Спермийдаги хромосомалар спиралининг ёзилиши Фельген реакцияси ёрқинлигини пасайиши билан бир вақтда содир

бўлади. Спермий марказий ядро билан тўла ҳолда қўшилган вақтда Фельген реакцияси салбий рўй беради.

Тухум ҳужайранинг ядроси билан таъсирда бўлган спермий узоқ муддат давомида дастлабки кўриниши ва тузилишини сақлайди. Унинг тухум ҳужайра ядроси билан қўшилиши, спермийнинг марказий ядро билан қўшилиши бошланишидан олдин рўй беради. Бунга тухум ҳужайра ядросидаги структуравий ўзгаришлар сабаб бўлади. Тухум ҳужайранинг хроматини тигиз яъни конденсирланган ҳолатдан анча диффуз ҳолатга ўтади, бу вақтда Фельген реакциясининг жадаллиги камаяди. Мана шундан кейингина спермийнинг тухум ҳужайра ядроси билан қўшилиши содир бўлади.

Спермийда бу пайтда юқорида тавсифлагандай қайта ўзгаришлар рўй беради, яъни уни ҳажми катталашади, хроматин спирали тўғриланади, ядроча ажралади. Спермийнинг тухум ҳужайранинг ядроси билан қўшилиши спермийни марказий ядро билан қандай қўшилган бўлса худди шундай тарзда, бироқ бир оз кейинроқ амалга ошади. Гаметаларнинг ўзаро қўшилиши амалга ошганидан кейин янги ҳужайра – зигота шаклланади. Ҳосил бўлган зигота ядросининг хроматини маълум муддат Фельген реакциясида намоён бўлмайди. Кейинроқ Фельген реакцияси жадаллашиб, ядро хроматини намоён бўла бошлайди, хромосомалар ўз шаклига эга бўлиб, зигота ядроси бўлинишга киришади.

Шундай қилиб, премитотик типдаги уруғланишда спермий тухум ҳужайра ва марказий ядролар билан қўшилиш жараёнида бир қатор ўзгаришларга учрайди. Бу ўзгаришлар ҳар иккала спермийда ҳам бир хил тарзда амалга ошади. Бу ўзгаришлар бир жуфт спермий доирасида бошланади ва у одатда бир вақтда содир бўлмайди. Спермийни марказий ядро билан қўшилиши тухум ҳужайра ядроси билан қўшилишидан илгари бошланиб, эртaroқ тугайди.

Уруғланишнинг премитотик тип жараёни гулли ўсимликларнинг кўпчилик турлари учун хос жараён ҳисобланиб умумий тарзда ўхшаш ўтади (26-расм).



26-расм. Спермийларни тухум ҳужайра ядроси ва марказий ҳужайра ядролари билан кетма-кет қўшилиш жараёни.

Бироқ турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда бу жараёни амалга оширишнинг айрим томонларида бир неча фарқлар бор. Асосий фарқ уруғланиш жараёнининг қанчалик тезликда содир бўлишида намоён бўлади.

Премитотик тип уруғланиш тамаки ўсимлигида 14 соат, буғдойда 5 соат давом этади. Премитотик тип уруғланишни қанча вақт давом этиши, тухум ҳужайранинг уруғланган вақтига боғлиқ. Агар турли ўсимликларнинг спермийлари муртак халтанинг марказий ядро билан ўзаро таъсирлашганидан кейин қанча тез қўшилса, уларнинг тухум ҳужайра ядролари билан бирлашиши турлича тарзда рўй беради. Бир ҳолатдаги ўзаро таъсирланишдан кейин спермийни тухум ҳужайра ядроси билан қўшилиши анча тез бошланади. Бошқа ҳолатда у кейинроқ рўй беради.

Бу ҳолатни ўрганиш шуни кўрсатадики, спермийни тухум ҳужайранинг ядроси билан бирлашишида Фельген реакцияси салбий ёки биров ижобийсини беради. Яъни, диффуз ёки унча ёзилмаган хроматин тутишини англатади. Фельген реакциясининг ижобийсини берадиган тухум ҳужайра ядролари ва тиғиз хроматинни тутган спермий, хроматинда ўзгаришлар содир бўлганидан кейин қўшилади. Фақат бу хроматин тузилишидаги ўзгаришлардан кейин унчалик тиғиз бўлмаган ҳолатга ўтади.

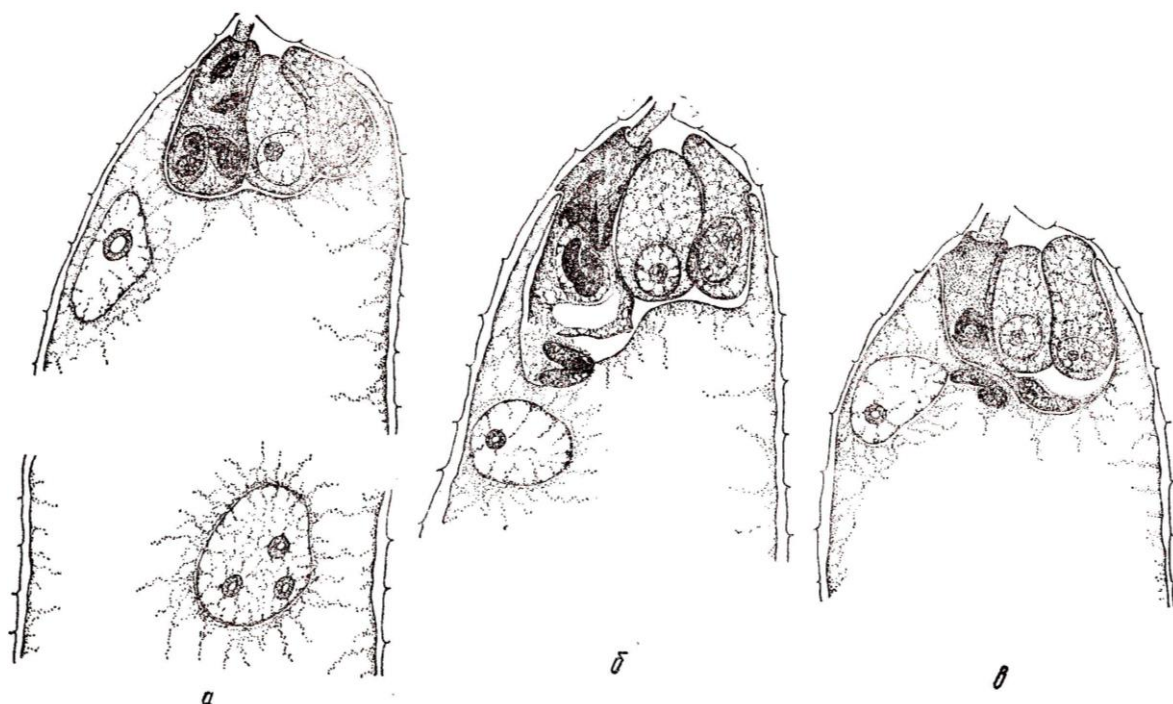
Юқорида баён қилинганлардан маълум бўладики, уруғланиш жараёни спермийни урғочи ҳужайра ядросига киришини тезлиги ва уни хроматинини

деспирализацияланиш диспер бузилиш тезлиги билан белгиланмайди. Аслида бу жараён кўпчилик ўсимликларда асосан ўхшаш тарзда амалга ошсада, асосан хроматиндаги ўзгаришларнинг қанчалик тез рўй бериши билан боғлиқ. Тухум ҳужайранинг ядросидаги хроматинни зичлик ҳолати қанчалик юқори бўлса, ундаги ядрони спермий билан қўшилиши шунчалик кеч рўй беради, уруғланиш жараёни узоқ вақт давом этади. Уруғланиш жараёнининг қанчалик муддат давом этиши ўзаро жуфтлашган ядролардаги ўзгаришларда ҳам намоён бўлади.

Бир турга мансуб ўсимликларда спермийнинг қўшилишига марказий ядроларнинг бирлашуви сабаб бўлади. Бунинг натижасида спермий марказий ҳужайранинг диплоид ядроси билан қўшилади. Иккинчи бир турдаги ўсимликларда спермий аввал марказий ядроларнинг биттаси билан қўшилади, уруғланган ва уруғланмаган марказий ядроларнинг ўзаро қўшилиши кейинроқ содир бўлади. Ва ниҳоят, учинчи тур ўсимликларда ҳар иккала марказий ядролар ва спермий бир вақтда қўшилади.

Постмитотик тип уруғланиш. Постмитотик типдаги уруғланиш жараёнини лилия туркумининг ўсимликларида рўй беришини кўриб чиқамиз (27-расм).

Чанг найчаси протопластидаги спермий ва вегетатив ядро муртак халтадаги синергидларнинг бирига қуйилади (27-расм, *а*). Кейин спермийлар синергидлардан тухум ҳужайра ва марказий ҳужайранинг оралиғига йўналади (27-расм, *б*). Бу даврда спермийлар чувалчангсимон кўринишга эга бўлиб, улар фельген реакциясида ёрқин ранг беради. Спермийларнинг шакли урғочи ҳужайрага тушаётганда ва уларнинг ядролари билан бевосита таъсирлашганда маълум муддат ўзгармайди (27-расм, *в*).



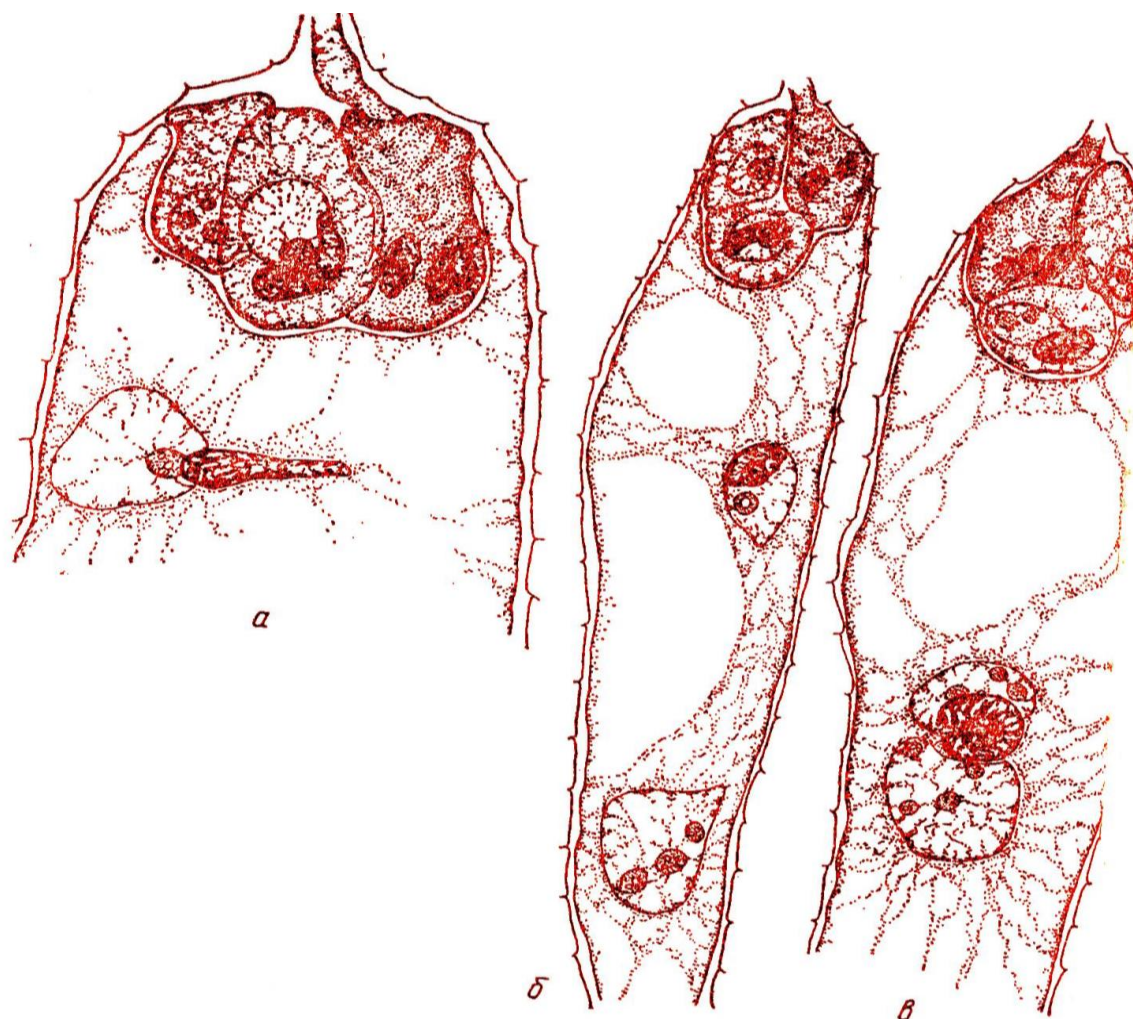
27-расм. Лилия ўсимлигидаги қўш уруғланиш.

а -синергидда спермийлар, *б*-синергиддан спермийларни чиқиши, *в*-спермийлардан бири марказий хужайрада, иккинчиси тухум хужайра атрофида бўшлиқда жойлашган.

Вақт ўтиб ҳар икки спермий катталаша бошлайди ва юмалоқлашади (28-расм, *в*; 29, *а*). Бу вақтда спермийларнинг хроматини тигиз ҳолдан сийрак ҳолга ўтади. Фельген реакцияси сусаяди, спермийлар ядросида ядроча пайдо бўлади. Бу жараёнда спермийларнинг ядролари тухум хужайра ядроси билан ўхшаш морфологик кўринишга эга бўлади (29-расм, *б*). Бунинг натижасида тухум хужайрада-зиготада ташқи кўриниши ўхшаш бўлган иккита ядро, марказий хужайрада учта ядро кўринади. Бўлинишдан олдин митознинг профаза даврида хромосомаларнинг шаклланиши ҳар бир ядрога алоҳида рўй беради (33-расм, *в,г*). Ядроларнинг бўлиниши митоз бўлинишининг профазадан метафазага ўтиш даврида, ядро пўстини эришидан кейин, хромосомалар метафазанинг умумий пластинкасини ҳосил қилганидан кейин рўй беради. Шу боис уруғланиш жараёнининг якунланиши митоз бўлиниш бошлангандан кейин содир бўлади. Бу типда ҳам спермийларни марказий хужайралар билан қўшилиши тухум хужайрага нисбатан тез рўй беради.

Постмитотик типдаги уруғланиш унча кўп бўлмаган ўсимликларда учрайди. Нима сабабдан икки типдаги уруғланиш содир бўлиши ҳақида ҳозирги кунгача аниқ, ишонарли маълумотлар йўқ. Е.Н.Герасимова-Навашина

фикрича, премитотик тип уруғланишда спермий билан таъсирлашадиган урғочи хужайра ядросининг пўсти эритиш хусусияти хромосомаларнинг таъсирида рўй беради.

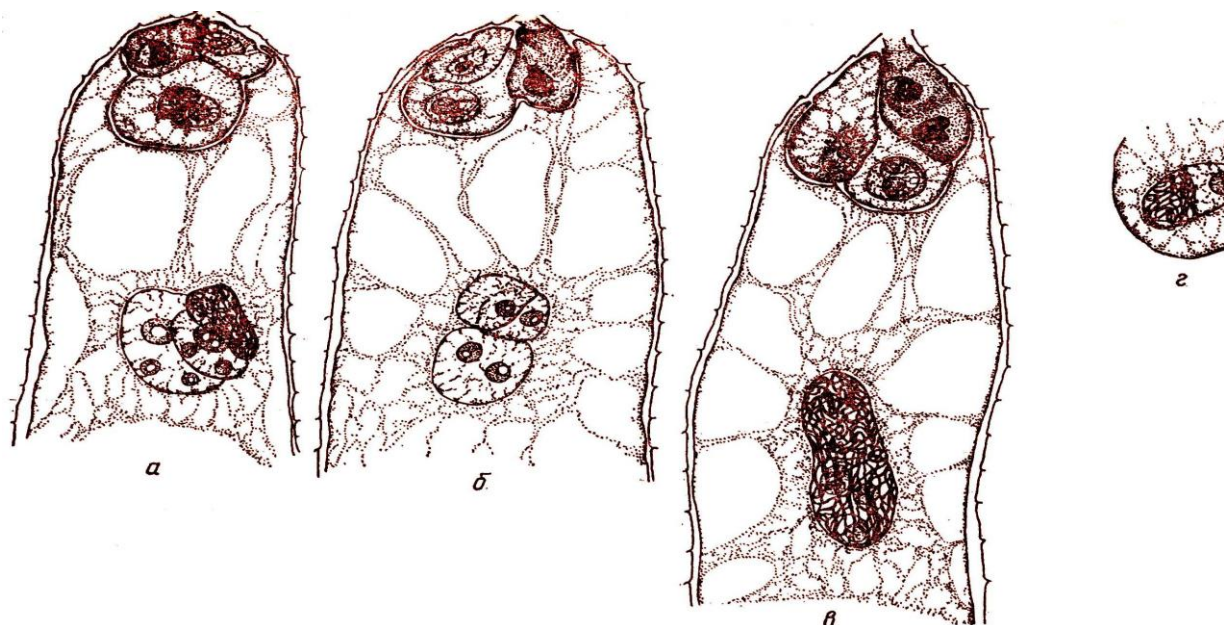


28-расм. Лилия ўсимлигидаги қўш уруғлиниш.

а- спермийларни тухум хужайра ядроси ва юқори қутб ядроси билан алоқада, *б*-устки қутб ядронинг спермий билан ҳаракати ва остки қутб ядросининг марказга, марказий ядрога ҳаракатланиши, *в*-устки ва остки қутб ядроларини сермий билан қўшилиши.

Уруғланишни постмитотик типда, спермий ўзининг хусусий пўстига эга бўлган вақтда урғочи хужайра ядросининг пўсти эримади. Электрон микроскопда олиб борилган тадқиқотлар шуни кўрсатдики, премитотик типдаги уруғланиш рўй берадиган ўсимликларда спермий тўла шаклланган хужайра ҳолида бўлиб, уларнинг хромосомалари ядро пўстини эритиш хусусиятини йўқотган.

Икки типдаги уруғланишнинг сабабларини аниқлаш учун қўшилаётган ядроларнинг хроматинларини физик-кимёвий хусусиятларини ёки ядролар мембранасини биокимёвий тадқиқ қилиш зарурлигини кўрсатади.



29-расм. Лилия ўсимлигидаги қўш уруғланиш.

А,б-спермий тухум хужайра билан қўшилишида хроматинини ўзгариши, синергидда, в- спермийларни чиқиши ва қутб ядролари профазада, г-зигота, спермий ядроси профазада.

Спермий хужайрани урғочи хужайрага кириш имкониятларини ҳам истесно қилмаслик лозим. Бунинг натижасида спермийлар ядросини атрофидаги хусусий цитоплазмаси ҳам уларни урғочи хужайранинг ядроси билан қўшилишига постмитотик тип уруғланишда қаршилик қилади. Бу билдирилган фикрлар қўшимча тадқиқотлар ўтказишни тақазо этади.

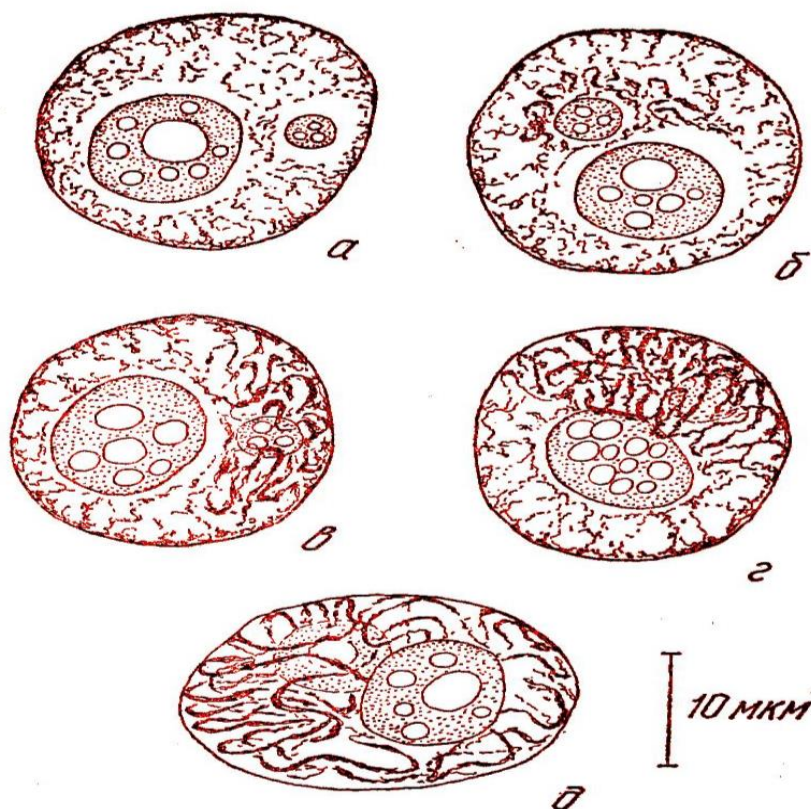
Ўсимликлар цитозэмбриологиясида уруғланиш жараёнини ўрганишда митотик цикл назарияси қўлланилади. Бу назариядан келиб чиққан ҳолда, эркак ва урғочи гаметалар уруғланишда, хроматинларнинг ҳолати турли структуравий тузилишига қарамай G1 (пресинтетик) босқичида киришади.

Эркак гаметанинг ядро хроматини урғочи гаметани ядро хроматинига қиёслаганда доимо анча зич ҳолда бўлади. G1 давридаги гаметалар ядроларининг ўзаро таъсиридан кейин, уларнинг хромосомаларини жойланишида сийраклашиш рўй беради. Кейин гаметалар митоз бўлинишнинг кейинги S (синтезланиш) босқичига ўтади. S – давр мобайнида ДНК молекуласининг редупликацияси-спирални ўзаро ажралиши, шунингдек РНК ва

айрим оксилларни синтези амалга ошади. Бу босқичнинг охирига келиб ҳар иккала гамета G2 постсинтетик босқичга ўтади ва у ерда митоз бўлинишга тайёргарлик ниҳоясига етади.

Премитотик тип уруғланишда эркак гаметани ядроси митотик даврнинг барча босқичлари урғочи гаметанинг ядроси ичига ўтади. Постмитотик тип уруғланишда эса ҳар иккала гаметадаги ядро бу даврнинг ҳамма босқичларида ўзаро таъсирлашиб турган ҳолда ҳам бир-биридан алоҳида ҳолда ўтади.

Эркак ва урғочи гаметалардаги хроматинлар уруғланиш жараёнида турлича ҳолатда бўлади. Спермий хроматини уруғланиш рўй берганидан кейин одатда бўлинишнинг биринчи босқичи профазага эртароқ ўтади. Бундай ҳолат зиготада ҳам эндоспермнинг бирламчи ядросида ҳам рўй беради (30-расм) ва у пре – ва постмитотик тип уруғланишларнинг ҳар иккаласига хос ҳодиса ҳисобланади.



30 расм. Тамаки марказий хужайра ядроси ва спермий хроматинининг асинхрон ҳаракати. а – уруғланган марказий хужайранинг ядроси, б – марказий хужайра ядрочаси ёнида спермия хроматингининг конденсацияси, в, г – спермийнинг профазага чиқиши, д – профаза даврида уруғланган марказий хужайранинг ядроси.

Бу жараёнга митотик давр назариясига асосланиб изоҳ бериб ўтамиз.

Биз ушбу китобимизни “Микроспорогенез, оталик гаметофитни ривожланиши” ва “Макроспорогенез, оналик гаметофитни ривожланиши”га оид қисмида митоз даврини давом этиши борасидаги маълумотларни келтирдик. Улардаги маълумотларни қиёслаш шуни кўрсатадики, юзага келаётган эркак ва урғочи гаметалар митотик даврда иштирок этиш даври билан фарқланади.

Шаклланиб юзага келаётган эркак гаметалар учун энг қисқа давом этадиган давр G1 ҳисобланади. Энг узоқ муддат давом этадиган давр S, давом этиши ўртача G2 ҳисобланади. Урғочи гаметаларни шаклланиб юзага келишида энг қисқа давр G2, энг узун давр эса S, G1 давр уларнинг орасида оралик ҳолатни эгаллайди.

Мантиқан гаметаларни ҳосил бўлишида митотик давр параметрларининг давомийлиги гаметаларнинг ўзида ҳам уруғланиш даврида сақланади. Шу билан боғлиқ ҳолда спермий гаметаларининг ўзаро таъсирида урғочи ядро гаметасидан тезроқ рўй беради. G1 даври спермийда урғочи гамета ядросидан қисқароқ муддат давом этади. Кейин спермий S даврига ўтади, унда ҳам урғочи гаметанинг ядросида S давр спермийдагилардан кечроқ бошланади. Буни натижасида G1 давр кўпроқ давом этади. Бунга боғлиқ ҳолда урғочи гамета ядросидаги S давр спермийда тугганидан кейин рўй беради. Бу даврда спермий хроматини ядроча атрофида яна тифизлашади ва спермий фельген реакциясини ёрқинроқ бўлган ҳолда намоён қилади. Урғочи ядронинг гаметалари бу даврда анча диффуз ҳолда бўлганидан фельген реакциясида унча ёрқин рангда бўлмайди.

Урғочи ядронинг гаметалари G2 даври эртароқ тугатади, бу вақтда спермий митоз бўлинишнинг профаза даврига киради. Унинг ядрочаси яқинида хромосомалар юзага келади. Урғочи гаметаларнинг ядросида хромосомаларнинг шаклланиши кейинроқ амалга ошади.

Эркак ва урғочи гаметаларнинг профазасини биринчи бўлинишида хромосомалар ўзаро анча фарқланади. Уларнинг спиралланишидаги фарқлар бир хил эмас. Спермийдаги хромосомалар тифизроқ спираллашган. Ҳар иккала

гаметаларнинг хроматинидаги фарқлар профазанинг охирида йўқолиб кетади. Бундай фарқлар эркак гаметада урғочи гаметадагидан давомлироқ бўлади.

Эркак ва урғочи гаметаларнинг фаолиятида содир бўладиган бир-бирини айнан такрорламайдиган қайта ўзгаришлар умумий биологик тарзда бўлади. Зеро у фақат ўсимликлар цитоэмбриологиясидагина эмас, балки ҳайвонларда рўй берадиган жараёнларда ҳам яққол намоён бўлган. Бу борада мутахассис тадқиқотчилар турли систематик гуруҳларда содир бўладиган биз юқорида баён этганларимизни ўрганиш, қиёслаш бўйича илмий ишларни олиб бормоқда.

Қўш уруғланиш жараёнини субмикроскопик даражада биринчи марта В.А.Дженсен ва Д.Б.Фишерлар (1967) томонидан ғўзада тавсифланган. Шундан сўнг бу каби тавсифлар арпа, маккажўхори каби кўплаб ўсимликларда олиб борилган. Илмий тадқиқотларда уруғланиш жараёнини ўрганиш натижасида яна қўшимча, аниқликлар киритилди. Хусусан чанг найининг очилиши ва ундан спермийларни чиқиши битта синергидда рўй бериши ўзининг яна бир бор тасдиғини топди. Синергидлардаги ипсимон аппарат чанг найини очилишини таъминлаши аниқланди.

Урғочи хужайранинг ядроси билан фақат спермий ядроси қўшилиши кўрсатиб берилди. Спермийнинг цитоплазмаси синергидларда қолиши яна бир бор тасдиқланди. Спермийларнинг цитоплазмаси тухум хужайра ва марказий хужайрада топилмади. Гаметаларнинг ядроларини бирлашиши бу ядроларнинг ўзаро таъсирлашувчи мембраналарнинг ўзаро қўшилишидан бошланиши маълум бўлди. Ядроларнинг орасида бир қатор кўприкчалар ҳосил бўлади, улар кенгая бошлайди ва ўрта қисмидан бошлаб чеккасигача қўшила бошлайди. Шу билан бир вақтда ядроларнинг орасидаги цитоплазмада жойлашган органеллалар чеккага сурила бошлайди. Ядроларнинг ўзаро қўшилишига қадар кўприклар сони ортади, иккала ядронинг мембраналари қўшилиши тутаганидан кейин спермий хроматини урғочи хужайранинг ядросига киради.

Шуни қайд этишимиз лозимки, қўш уруғланиш жараёнини электрон микроскопдан фойдаланган ҳолдаги тадқиқот натижалари ҳамда оддий микроскоплардан фойдаланиб бажарилган ишларнинг салмоғи етарли эмас.

Уруғланиш жараёни цитокимёси. Бўйича маълумотлар ҳозиргача етарли эмас. Бу мақсадлар учун асосан фельген реакциясидан фойдаланилган. Мутахассислар олиб борган илмий тадқиқотларда фельген реакциясидан ташқари Браше усулида бўйаш ҳам қўлланилган. Олинган маълумотлар асосан спермийдаги хроматинни ўзгариш ҳолатларига бағишланган бўлиб, турли систематик гуруҳларга мансуб туркум ўсимликларда улар анча бир типдалигини кўрсатади. Муртак халтага тушган спермий зич танача кўринишида бўлиб, фельген реакциясида ёрқин ранг беради.

Спермийлар урғочи ҳужайра ядролари билан қўшилиши жараёнида хроматин спиралини ёзилиши натижасида фельген реакциясини жадаллиги пасаяди ва салбий бўлиб қолади. Уруғланиш жараёнини Браше ранги ёрдамида ўрганиш шуни кўрсатадики, спермий муртак халтага тушаётганда у тўқ қизил рангда бўлиши, унда “РНК – компонентлар”ини бузилишидан дарак беради. Кейинроқ тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра оралиғидаги жойда бўлганида “РНК – компонентлар”дан озод бўлади ва бу бошланишида кўк яшил, кейин ёрқин яшил яъни, асосан ДНК – протеидлардан иборат бўлади. Спермий урғочи ҳужайранинг ядроси билан шундай ҳолатдаги ўзаро таъсирда бўлади.

Уруғланиш жараёнининг содир бўлишини қандай амалга ошиши люминецент микроскопда спектрал тахминлар билан ҳам ўрганилган. Бу билан спермийлар ва урғочи ҳужайранинг ядроларидаги хроматин ҳолатидаги ўзгаришларни ўрганиш мумкин. Тамаки ўсимлигини уруғланиш жараёнида тухум ҳужайра ва марказий ҳужайралардаги хроматинларининг физикавий-кимёвий ҳолати турлича тарзда ўзгаришлари ўрганилган. Бу ўзгаришлар энг аввало уруғланишда иштирок этадиган ядролардаги хроматинларнинг дастлабки ҳоссаси бир хил эмаслиги билан боғлиқ.

Тухум ҳужайранинг ядросида биз юқорида “Макроспорогенез, оналик гаметофитнинг ривожланиши” мавзусида баён қилганимиздай хроматин асосан тифизлашган, марказий ҳужайранинг ядросидаги хроматин эса диффуз ҳолда бўлади. Шунга боғлиқ ҳолда спермий билан таъсирлашганда хроматиннинг

тузилиши фақат тухум ҳужайранинг ядросида рўй беради ҳолос. Марказий ҳужайранинг ядросидаги хроматинда айтарли ўзгаришлар рўй бермайди.

Тухум ҳужайранинг ядросидаги ўзгаришлар ДНКни оксиллар билан камроқ боғланишига, бу эса тиғиз ҳолдаги хроматинни сийраклашига ва ДНК ва РНКни липидлар билан алоқани ортишига олиб келади. Бу ҳолатлар ядро мембранасидаги хроматиннинг конденсацияси натижасида рўй беради. Тухум ҳужайранинг хроматини шундай қилиб аста-секин тиғиз, конденсирланган ҳолатдан диффуз ҳолатга ўтади ва марказий ядронинг ҳужайрасидаги хроматинга ўхшаш бўлади. Тухум ҳужайранинг ядросидаги хроматинда мана шундай ўзгаришлар рўй берганидан кейин уни спермий билан қўшилиши содир бўлади.

Марказий ҳужайранинг ядросидаги хроматин спермий билан ўзаро таъсирлашганидан кейин ядро мембранаси билан алоқасини биров ортишидан ташқари ўзгаришларга учрамайди. Шу боисдан спермий тезда марказий ҳужайранинг ядросига киради.

Олинган маълумотлар шуни кўрсатадики, спермийнинг урғочи ҳужайранинг ядросига киришининг тезлиги бу ядродаги хроматиннинг дастлабки ҳолатига боғлиқ бўлади. Унинг урғочи ҳужайра ядросининг мембранасини спермий билан ўзаро алоқадорлик муносабатларига боғлиқ бўлиши, уруғланиш жараёнининг бориш тезлигига таъсир қилади.

Уруғланаётган ядроларга спермийларни киришидан кейинги даврларини ўрганиш, тадқиқ этиш шуни кўрсатдики, тухум ҳужайрада унинг ядросидаги ва спермий хроматинининг деконденсацияси яъни сийраклашишидан кейин аввал ядрода РНК сони ортади, кейин цитоплазмага ўтиши кучаяди.

Марказий ҳужайранинг ядросидан РНК цитоплазмага тухум ҳужайра ядросидагига нисбатан биров кейинроқ ўтади. Бу ҳолат марказий ҳужайра уруғлангунча, РНК миқдори камлиги билан боғлиқ. Марказий ҳужайранинг ядросида зарур миқдордаги РНК тўпланиши учун тухум ҳужайра ядросидан кўп вақт талаб қилади.

Гаметаларнинг ядроларини қўшилиши мобайнида уларнинг хроматинида нуклеин кислоталарни оксиллар билан алоқадорлиги тобора камайиб, липидли компонентлар эса ортиб боради. Пировард натижада репликация ва транскрипция жараёнлари учун замин ҳозирланади.

Ядроларда ДНК синтези тугаганида ДНК билан боғланган оксиллар билан боғланганлари пайдо бўла бошлайди. Бу билан спермий хроматинида тиғизланиш, конденсация амалга ошиши сабабли урғочи ядро хроматинидан илгари профаза даврига киради.

Оксиллар билан боғланган ДНК эндоспермининг бирламчи ядросида зигота ядросидан олдин намоён бўлади, бу ҳолат ядрони бўлинишга киришиши зигота ядросидаги билан қиёсланганда тезроқ бўлади.

Уруғланишнинг рўй бериши бўйича цитокимёвий маълумотлар ҳозирча унчалик кўп бўлмаса ҳам, бу усулни қўллаш бу жараённи қандай ўтиши борасидаги билимларимизни кенгайтиради, қўшимча маълумотлар билан бойитади. Уруғланиш жараёнини морфологияси, физиологиясини ўрганишда катта аҳамият касб этади.

Уруғланишни амалга оширишда гаметаларнинг ўзаро қўшилишини стимулловчи, унга йўналтирувчи ҳолат мавжудми? Гаметаларни ривожланиб боришида уларни бир-бири билан қўшилишига олиб келадиган ҳолатлар ҳақида эмбриологияга оид илмий мақола, ахборотлар кам. Мутахассис тадқиқотчиларнинг бу борада икки нуқтаи назарлари мавжуд бўлса ҳам улар бу борада тадқиқотларни олиб борадиган омилларга асосланган жавоб бўла олмайди.

Биринчи нуқтаи назар шундан иборатки, урғочи ҳужайранинг ядросига киритиладиган ДНК, уни бўлинишига ундайди. Иккинчи нуқтаи назарга кўра, урғочи ҳужайранинг фаол ҳолда бўлмаган ядроси чанг найи цитоплазмасини таъсирида тиним ҳолатдан чиқади ва у уруғланишдан кейинги ривожланишга туртки беради. Бироқ, чанг найининг махсулотлари тухум ҳужайрага ҳам, марказий ҳужайрага ҳам тушмайди, у синергидда хусусан урғочи ҳужайраларнинг орасида қолади. Шу боисдан унинг иштироки урғочи

хужайраларнинг ривожланишини стимуллашда ҳатто ядро гаметаларини қўшилишида ҳам иштироки йўқ бўлса керак деган фикр ҳосил бўлади.

Бизнингча, ядроларни ўзаро қўшилишига стимул-иктибосни бу ядроларнинг дастлабки ҳолатидаги фарқлар орасидан қидириш лозим. Зеро тухум хужайра ва спермий ядролари, марказий ядро ва спермий ядроларидаги дастлабки ҳолатида фарқлар бор. Бу тахмин ҳам бу борада қўшимча тадқиқотлар ўтказиш лозимлигига ундайди.

Қўш уруғланишнинг биологик аҳамияти. Маълумки, қўш уруғланиш ўсимликларнинг турли систематик гуруҳларига ҳос бўлган жараён ва у ёпиқ уруғли ўсимликлар оламини бошқа гуруҳлардан фарқлайдиган ўзига хос ғавқулотдаги ҳодиса ҳисобланади. Хўш қўш уруғланишнинг биологик жиҳатидан маъно-мазмун, моҳияти нимадан иборат деган ҳақли савол ўз-ўзидан пайдо бўлади. Бу саволга бу жараёни кашф этилганига юз йилдан ортиқ вақт ўтган бўлсада, мутахассислардан аниқ жавоб чиқмаган десак муболаға бўлмайди.

Бу ғавқулотда ҳодисани кашф этган С.Г.Навашин (1898) буни ўсимликлардаги одатий жинсий амалиёт, унинг натижасидаги эндоспермни шакли ўзгарган муртак ва у зиготадан ҳосил бўлган муртакни озикланишига хизмат қилади деб ҳисоблайди.

Э.Страсбургер марказий хужайра ядросини уруғланишини тухум хужайра қандай уруғланса у ҳам шундай уруғланади деб қарайди.

Р.А.Бринка ва Д.С.Купера (1947) ёпиқ уруғлилардаги қўш уруғланиш оналик гаметофитни кучли даражада редукциясига жавобан уни тўлдирувчидай ва эндоспермнинг дурагай тўқимадек фаоллаштиради деб ҳисоблайди ва шунга кўра у эндоспермни ҳосил бўлишида спермийни иштироки натижасида муртак очик уруғлилардагидек она ўсимлик томонидан эмас, балки гибрид тўқима томонидан озиклантиришини кўрсатиб ўтган.

Кайназой эрасининг тўртламчи давридан ҳозирги кунга қадар ёпиқ уруғлиларни ўсимликларни курраи заминимиз бўйлаб унинг турли экологик шароитларда барқ уриб, бошқа гуруҳ ўсимликларга нисбатан доминант ҳолда

ўсиши уларнинг ўзларига ҳос қўш уруғланишни ҳосил қилиши ва қўш ирсиятга эга эндоспермни юзага келиши қўш уруғланишнинг асл биологик моҳиятини белгилайди.

VII- БОБ ЭНДОСПЕРМНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Ёпиқ ўруғли ўсимликларда эндоспермни ҳосил бўлиши одатда учта ядронинг қуйдагича қўшилиш эхтимоли натижасида ҳосил бўлади.

1. Кўпчилик ҳолларда одатда устки (P_1) ва остки (P_2) қутб ядроларини қўшилиши иккиламчи ёки муртак халтасининг марказий ядросини (P_1+P_2) ҳосил қилади. Кейинчалик муртак халтага кирган спермийлардан sp бири иккиламчи ядро билан $(P_1+P_2)+sp$ қўшилиши натижасида эндоспермни бирламчи ядроси ҳосил бўлади.

2. Қутб ядролари ва спермийнинг қўшилиши бир вақтда юзага (P_1+P_2+sp) келади.

3. Спермий аввал устки қутб ядроси билан қўшилгандан сўнг оталанган қутб ядроси остки қутб ядроси билан қўшилади $(P_1+sp)+P_2$.

4. Спермий аввал остки қутб ядроси билан қўшилгандан сўнг оталанган қутб ядроси устки қутб ядроси билан қўшилади $(P_2+sp)+P_1$.

Қўш уруғланишдан кейин энг аввал муртак хатасидаги эндоспермнинг бирламчи ядроси бўлина бошлайди, чунки у цитоплазманинг қуюқ тўпламида жойлашади ва антиподлар тарафидан келаётган озуқа моддалардан кўпроқ фойдаланиш имкониятига эгадир. Марказий хужайра ядроси бир неча марта бўлингандан кейин эндосперм (эндо- ички, сперма- уруғ) деб аталувчи туқима ҳосил бўлади.

Ёпиқ уруғли ўсимликларнинг эндосперм туқимаси кариологик жиҳатдан ҳам хилма-хил бўлиб, турли ўсимликларнинг эпидермасидаги ядро ўзининг шакли, катта-кичиклиги билан эндоспермнинг ривожланиш ва шаклланиш давларида ўзгариб боради. Эндоспермнинг ядросини икки йўналишда: уларнинг хромосома тўплами ва эндоспермни етилиши жараёнида рўй берадиган ўзгаришлари ўрганилган.

Маълумки, эндоспермнинг бирламчи ядроси марказий хужайранинг ядроси спермий билан қўшилиши натижасида юзага келади. Бу ядрони юзага келишида муртак халтани ривожланиш типига кўра, *Olnothera* ўсимлигида битта, *Ререгота* ўсимлигида 14 та гача ядро иштирок этади. Шунга боғлиқ

ҳолда эндоспермнинг бирламчи ядросини плоидлиги 2 дан 15 та гача ўзгаради. Одатда эндосперм триплоид бўлади. Бу эса кўпчилик ёпиқ уруғли ўсимликларнинг *Polygonum* типдаги муртак халтасига тўғри келади.

Эндоспермнинг шаклланиш ва ривожланиш давларида унинг ядросини плоидлиги сезиларли даражада ўзгариши кўпинча муртак халтанинг халазал қисмда кузатилади. Полиплоид ядроларнинг ҳосил бўлишига эндомитоз раституцион ядроларнинг ҳосил бўлиши сабаб бўлади. Бу ҳар иккала ҳолатда эндосперм фавқулотда 384 ва 24576 плоидликларни юзага келишига олиб келади. Шунини алоҳида қайд этиш лозимки, эндоспермдаги ядрони полиплоидлиги унча кўп бўлмаган объектларда аниқланган. Шу билан бир вақтда ўрганилган кўплаб ёпиқ уруғли ўсимликларнинг эндоспермларида хужайра битта триплоид ядродан иборат.

Эндоспермнинг ривожланиш ва шаклланиш жараёнларидаги ядрода рўй берадиган ўзгаришларни кўплаб мутахассис тадқиқотчилар ўрганган. Эндоспермда биринчи митоз тарздаги бўлинишлар одатда меъёрида рўй беради. Кейинчалик, айниқса бир паллали ўсимликларда халазал қисмдаги ядрода меъёрдан ташқари ҳолатдаги – аномал бўлинишлар кузатилади. Аномал бундай бўлинишлар урчуқ ипларини ҳосил бўлишида, хромосомаларнинг ҳаракатини секинлашувида, хромосомаларни бир-бирига ёпишиб қолиши натижасида содир бўлади.

Меъёрий равишдаги бўлинишларнинг бузилиши нуклеар эндоспермни целлюляр эндоспермга ўтиш ҳолатида ҳам рўй беради. Бу ҳолат антипод яқинидаги ядрони парчаланишида ифодаланади. Бошқоқли ўсимликлардаги эндоспермни етилиш даврида хужайрада тўпланаётган крахмал доналарининг таъсирида ядро эзилади ва парчаланиб кетади.

Эндоспермнинг ультра тузилиши бўйича мутахассис тадқиқотчилар нуклеар эндосперм цитоплазмасида органоидлар камлигини, целлюляр эндоспермнинг ҳосил бўлишида унинг цитоплазмасида ҳар қандай ўсимликнинг хужайрасига хос органоидлар мавжудлигини аниқлаган.

Уруғни пишиб етилиш даврида эндосперм хужайраларида ҳар қандай ғамловчи хужайраларда ядронинг шакл ўзгариши, рибасомалар сонининг камайиши, эндоплазматик тўр, пластидлар, митохондрийларнинг мембраналарида ўзига хос ўзгаришлар содир бўлиши кузатилади. Алейрон қаватнинг хужайраларида биз юқорида қайд этган ўзгаришлар рўй бермай ундаги органоидлар ўз ҳолича қолади.

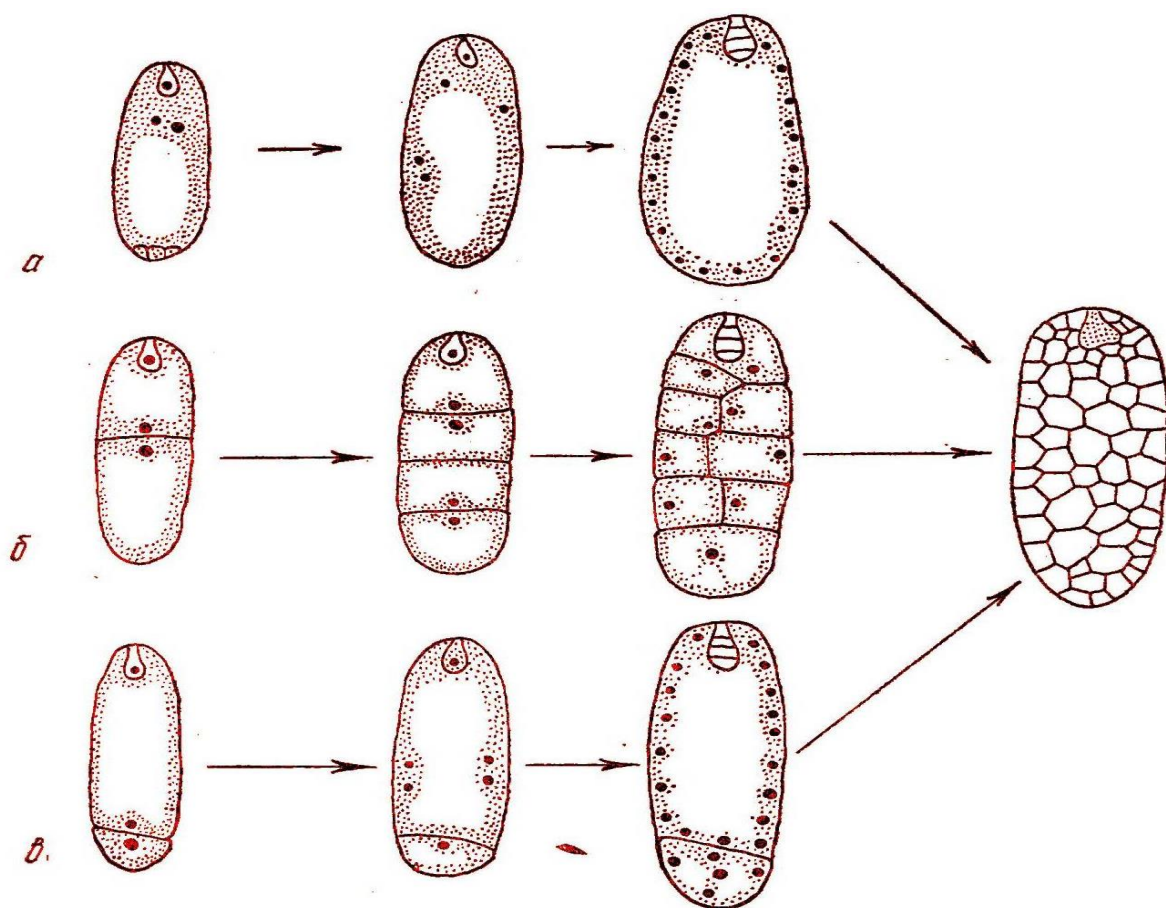
Эндосперм ривожланиши муртак ривожланиши билан параллел равишда ўрганилган. Эндосперм марфологияси, кариологияси, заҳира озиқ моддаларнинг гистокимёси, уруғни пишиб етилиш давридаги муртак ва эндосперм тўқимаси орасидаги ўзаро таъсирларнинг аниқ ифодаланган алоқалари, сунъий озиқ муҳити шароитида эндосперм ва уруғни униш давридаги ҳолатлари ўрганилган.

ЭНДОСПЕРМ ТИПЛАРИ

Эндоспермнинг қуйидаги 3 типи фарқланади: (31-расм).

1. Нуклеар эндосперм.
2. Целлюляр эндосперм.
3. Базаль эндосперм.

Ядроли ёки нуклеар эндосперм-эндоспермни бирламчи ядроси бўлинишида хужайра пўсти ҳосил бўлмайди, бунинг натижасида муртак халтанинг плазмасида алоҳида турадиган кўп миқдордаги эркин ядролар ҳосил бўлиши билан характерланади.



31-расм. Эндоспермнинг ривожланиш типлари (схема). (Rodkiwicz, 1973);
а-ядроли эндосперм, *б*-хужайрали эндосперм, *в*-Helobiae – тип.

Эндоспермнинг бу босқичидаги ривожланишида ҳосил бўлган ядролар муртак халтаси девори бўйлаб жойлашади. Ядроли эндоспермда ценоцит босқичи кузатилиб, ценоцитни ташкил қилган ядролар морфологияси, тузилиши ва хромосома тўплами билан одатда анча фарқланади. Бундай хилма-хил ядроларни ҳосил бўлишини сабабини Т.Ф.Петрова (1970) хроматиндаги агглютинация билан изоҳлайди. Агглютинация билан бир қаторда ядроларни қўшилиши, митотик урчуқларни бирлашиши ва хромосомаларни қайта тақсимланиши кузатилади.

Эндоспермда маълум миқдордаги ядролар ҳосил бўлганидан кейин, уларнинг орасида хужайра девори пайдо бўлади (36-расм, *в-д*; 38,*в*). Хужайра девори ҳосил бўлгунча алоҳида ядроларнинг сони айрим ўсимликларда 4 гача етса, бошқаларда уларнинг сони 2000 дан ортади.

Маълумотларига кўра, хужайра ядроларни бир-биридан ажратадиган тўсиқ деворларни ҳосил бўлишида гольжи аппарати муҳим аҳамият касб этади.

Нуклеар эндоспермда хужайра деворини ҳосил бўлиши муртак халтанинг микропиляр қисмидан, ёки халазал қисмидан, баъзан ён қисмларидан бошланиб, кейин марказга томон йўналади. Муртак халтадаги барча ядроларда тўлиқ хужайра девори ҳосил бўлмаслиги мумкин, шунинг учун алоҳида ядролар унинг ўртаси ёки халазал қисмида қолади.

Хужайрали ёки целлюляр эндосперм. Эндоспермнинг бирламчи ядросини бўлиниши хужайра пўсти ҳосил қилиниши билан боради. Бу типдаги эндосперм магнолия, кўнғироқгул, лабгудошлар, ва мураккабгулдошлар вакилларида учрайди. Хужайрадаги тўсиқларнинг юзага келиши турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда турлича тарзда рўй беради. Биринчи ва иккинчи кўндаланг тўсиқ қандай жойланишига кўра тўрт кўринишдаги хужайрали эндосперм фарқланади:

1. Биринчи тўсиқ кўндаланг, ундан кейин иккита ёш хужайрада узунасига тўсиқлар ҳосил бўлади.
2. Биринчи тўсиқ узунасига кейинги иккита ёш хужайрада кўндаланг тўсиқлар ҳосил бўлади.
3. Биринчи ва иккинчи тўсиқлар ўзаро кесишган ҳолда ўтади.
4. Биринчи тўсиқ қийшиқ ҳолда ўтади.

Базаль ёки Helobiae эндосперм – оралик тип ҳисобланиб биринчи марта Helobiae тарибининг турларида топилган. Бу тип асосан бир паллали ўсимликларда кенг тарқалган бўлиб, эндоспермнинг бирламчи ядроси биринчи бўлинишидан кейин хужайра тўсиғи ҳосил бўлади. Бу тўсиқ хужайрани иккита: катта-микропиляр ва кичик-халазал хужайраларга бўлади. Халазал хужайрада эндоспермни ривожланиши икки йўл билан: дастлаб эндосперм нуклеар типда, кейин целлюляр типда ёки бирданига целлюляр типда ривожланади. Муртак ва эндоспермнинг типлари ўзаро бир бирига боғлиқ бўлиб, қайси тур ўсимлиكنинг муртаги тез ривожланса ўша ўсимликларда ядроли эндосперм учрайди ва ядролар орасида тўсиқ муртак тўлиқ шаклланиш якунида пайдо бўлиши

кузатилади. Шунингдек муртаги секин ривожланувчи ёки тўлик шаклланмайдиган паразит, эпифит ва сапрофит каби ўсимликларда одатда хужайрали эндосперм учрайди ёки эндосперм бутунлай ҳосил бўлмайди.

Эндосперм ривожланиш жараёнини уч даврга ажратиш мумкин. Биринчиси эндосперм ривожланишининг дастлабки даврида ядролар ёки хужайралар сонининг кўпайиши билан боғлиқ.

Иккинчиси хужайрали босқичига ўтганидан кейин бошланиб, у хужайранинг турли қаватларини сезиларли даражадаги морфологик табақалашувлари билан боғлиқ.

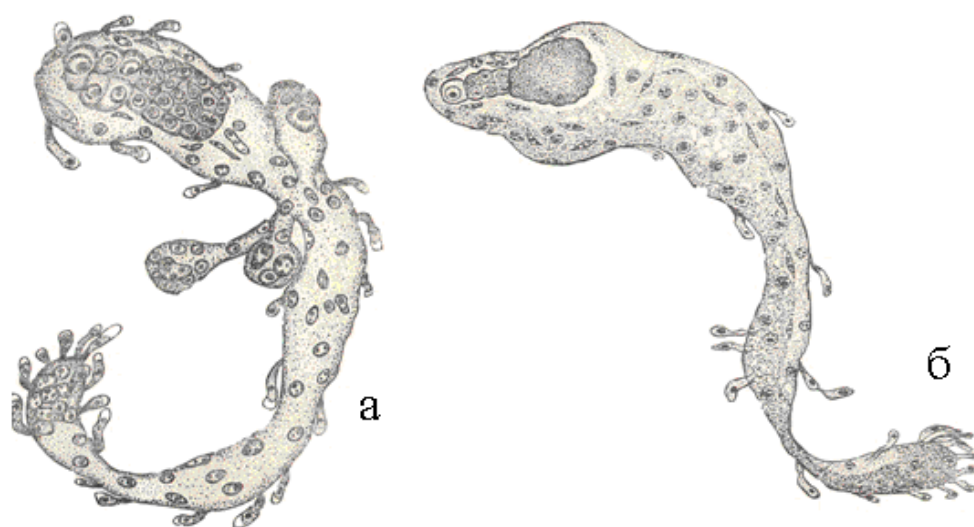
Учинчи давр озиқ моддаларни тўпланиши билан характерланади. Бу учала давр алоҳида ҳолда ривожланмай, бир-бирини давомчиси ҳолида рўй беради. Эндосперм хужайраларининг табақалашуви ва уларда озиқ моддаларни тўпланиши кўп ҳолларда бир вақтда содир бўлади.

Эндоспермал гаусторий. Helobie-эндосперм типдаги ўсимликлар эндоспермида турли кўринишдаги гаусторийлар (сўргичлар) ҳосил қилади. Унинг қуйи қисми ёки базал апарат одатда гаусторий вазифасини бажаради. Шунингдек баъзан ядроли эндоспермда ҳам гаусторий ҳосил бўлади. Гаусторий ва гаусторий кўринишдаги ҳосилалар хужайрали эндоспермда айниқса кўп учрайди. Улар муртак халтанинг юқори пастки хатто ён қисимларида турли туман кўринишда ҳосил бўлади. Эндоспермал гаусторий бошқа типдаги гаусторийлар каби муртаги тез етиладиган ўсимликларда она ўсимликнинг туқималаридан озиқ моддаларни сўрилишини ва моддалар алмашинуви самарадорлигини ошишида ёрдам беради.

Гаусторий ядроси эндосперм ядроси каби полиплоидлиги билан характерланиб тухтовсиз эндоцитоз бўлиниши натижасида реституцион ядроларда хромосома тўплами ортиб бориши кузатилади. Эндосперм ядроси ва эндосперм гаусториясидаги полиплоидликнинг мавжудлиги уларни юқори физиологик акивлигидан далолат беради. Гаусторий ядросининг хромосомалар тўплами эндосперм ядросининг тўпамидан ҳам кўп бўлиши кузатилган. Thesiumнинг иккита турида халазал гаустория ядроси 384 *n* Euphrasia

rostkoviana ва E.Minima турларида тўрт ядроли микропиляр гаусториянинг ядроси-768 *n* тўпламга, Pedicularis palustrisнинг тўрт ядроли микропиляр гаусториянинг ядроси-1536*n* тўпламга Melandrium pretenseнинг икки ядроли халазал гаусторияси 3072 *n*, Arum maculatumда эса халазал гаусториянинг биргина ядроси энг юқори 24576 *n*, тўпламга тенглиги кузатилган.

Турсунов Ж (1984) Ўрта Осиёнинг турли иқлим шароитида ўсувчи сапонин тутувчи чиннигулдошлар оиласининг 16 тур ўсимлигини барчасида кучли ривожланган халазал эндоспермал гаусторий ҳосил бўлишини ва турли туркумларда муртак ривожланишининг маълум босқичларда ҳосил бўлиши ўрганилган.



32-расм. а–*Acanthophyllum cyrtostegium*нинг ривожланаётган уруғдан ажратиб олинган муртак ва эндоспермал гаустория; б–*Acanthophyllum korolkovi*нинг шарсимон муртак давридаги эндоспермал ценоцит ва халазал гаусториянинг кўп сонли бир ядроли бармоқсимон ўсимталарининг кўриниши (Ж.Турсунов, 1984).

Жумладан, *Gypsophilla* ва *Saponaria* туркумларининг турларида уруғланишга қадар муртак халтанинг халазал гаусторийси ҳосил бўлиши, *Acanthophyllum Allochrysa* эндоспермал ценоцит даврида, *Allochrysa* ва *Saponaria* турларида халазал эндоспермдан ташқари муртак халтада 4-6 ядроли эндосперм даврида одатда битта, *Gypsophilla*да иккита, *Acanthophyllum*да эса биттадан тўрттагача, *A.krascheniknikovi*да микропиле қисмида ҳам ҳосил бўлиши *Acanthophyllum* ва *Allochrysa* турларида эса бир ядроли чанг найи кўринишидаги

ўсимталар ён эндоспермал гаусторийларда ҳам ҳосил бўлиши кузатилган (32-расм).

Эндосперм қисқа вақт 6-8 *Acantophyllum* туркумида бошқа турларида 8-10 кун давомида ривожланиётган муртак томонидан тамоман ўзлаштирилиб юборилади. Етилган уруғда эндосперм микропиле қисмидагина қалпоқча кўринишда сақланиб қолади.

Орхидеядошлар оиласининг вакилларида эса эндосперм бўлмаслиги улардаги характерли белгиси ҳисобланиб, кўпинча уларда муртак осилма сопининг пастки қисми ривожланиб гаусторийни ҳосил қилади. Қайсики гаусторий микропиле орқали уруғбандга кириб боради ва хатто планцетага ботиб кириши кузатилган. Бу гаусторийлар улар учун эндосперм ўрнини эгаллайди чунки улар атрофдаги ҳужайралардан озуқа моддаларни ўзлаштиради ва муртакка етказиб беради.

ЭНДОСПЕРМЛИ, ЭНДОСПЕРМСИЗ ВА ПЕРИСПЕРМЛИ УРУҒЛАР

Ёпиқ уруғлиларнинг эндосперми ҳали тўла даражада табақалашмаган ҳолдаги тўқима ҳисобланаиб, у ғалладошларга мансуб ўсимликларда аниқ ифодаланган. Ғалладошларнинг эндосперми ташқи периферик, периферик ости ва марказий қаватлардан ташкил топган бўлиб, периферик қаватнинг қалин пўстли кўйиқ цитоплазмали вакуоласиз ҳужайраларда оқсил танача кўринишида тўпланади. Бу қаватни алейрон қават деб аталади. Марказий қисм вакуолалашган йирик паренхиматик ҳужайралардан иборат. Ривожланишнинг кейинги даврида уларда крахмал тўпланади.

Эндоспермда турли қават ҳужайраларини ҳосил бўлиши айрим ёпиқ уруғли ўсимликларида ҳам кузатилган. Периферик қаватнинг аниқ табақалашishi *Solonaceae* оиласининг айрим ўсимликларида эпидермиснинг характерли белгиси бўлиб ҳисобланади. Эндоспермда захира озиқ моддаларнинг тўпланиши унинг морфологик табақалашуви тугаши биланок бошланади. Озиқ моддалар эндоспермнинг барча қатламлари бўйлаб тарқалиши одатда бир хил бўлади. Айрим туркум ўсимликларда эндоспермнинг

периферик – қисмида унинг ўрта қисмига нисбатан захира озик моддалар кўп тўпланади.

Эндосперм захира озик моддалар оксил, ёғ, крахмал ва қанддан иборат. Маълумки, оксиллар оксил танача кўринишида тўпланади. Хужайра вакуоласидаги оксилли таналар уруғнинг етилиш даврида унинг сувсизланиши натижасида тўпланади. Вакуоланинг ташқи четига яқин қисмида аввал кристаллоид, бирмунча кейин битта ёки бир неча глобоидлар ўзаро алоқада бўлади. Кристаллоид ва глобоид атрофида оксил таналарининг асосий массаси тўпланади.

Оксилли таналарнинг морфологияси турли систематик гуруҳ ўсимликларнинг уруғларидаги эндоспермда турлича кўринишларга эга. Одатда оксил таначаларини уч хили фарқланади: кристаллоидлар ва асосий массадан; глобоид ва асосий массадан; кристаллоид, глобоид ва асосий массадан иборат бўлади. Бошоқдошларнинг эндоспермида оксил алейрон қаватдан ташқари эндоспермнинг бошқа хужайраларида ҳам тўпланади. Бу оксил олдин томчи ҳолида пайдо бўлади, кейин улар ўзаро қўшилиб шарсимон кўринишга келади. Дон етила бориши вақтида оксилли шарлар крахмал доналари билан зичлашиб, боғламларга айланади ва крахмал доналарининг оралиғини эгаллайди.

Кўплаб турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг эндосперм хужайраларида оксилдан ташқари крахмал ҳам тўпланади. Бошоқдошларнинг оиласига мансуб ўсимликларнинг турли туркумларида крахмал эндоспермнинг марказий қисмини тўлдиради. Крахмал бирмунча йирик ва майда доналар кўринишида тўпланади. Шундай доналарнинг ўзаро нисбатлари эндосперм тузилишини белгилайди. Йирик донали эндоспермни кўпроқ тўпланиши шишасимон эндоспермни, майда донли эндосперм унсимон эндоспермни ҳосил бўлишига олиб келади.

Катта донали ва майда доналарнинг ҳосил бўлиши илгари тадқиқотчилар турлича талқин қилган. Йирик юмалоқ ва овал кўринишдаги крахмал доналари меъёридаги катталиқдаги пластидларда, майда донали крахмал кичкина пластидларда ҳосил бўлади, деб ҳисоблаганлар. Бу борада олиб борилган

электрон микроскопдаги тадқиқотлар шуни кўрсатдики, катта донали ва майда донали крахмал доналари битта пластидлардан ҳосил бўлар экан.

Ёпиқ уруғли ўсимликларнинг кўпчилик турларидаги уруғнинг эндоспермида ёғ катта ва кичик томчилар ҳолида тўпланади. Баъзан эндоспермда ёғ ва крахмал биргаликда тўпланади. Уруғ етила борган сари крахмал деярли ўзлаштирилади, натижада хужайраларда ёғ қолади. Бундай ҳолат биз мойли ўсимликлар деб атайдиган ғўза, соя, кунжут кабиларда рўй беради. Ниҳоят баъзи ўсимликларда озиқ моддалар билан тўлган ва перисперм деб аталадиган тўқима нуцеллус сақланиб қолади ва ўсади.

Периспермли уруғлар руянгулдошлар, чингулдошлар, занжабилгулдошлар, нилуфарсимонлар, қалампирсимонлар, шойигулдилар оилаларига кирадиган талайгина авлодларда учрайди. Одатда муртак халтанинг ривожланишида нуцеллус туқимаси тўлиқ редукцияланиб кетади, лекин айрим ўсимликларда у қисман сақланиб қолади ва уруғнинг захира озиқ моддаси-периспермга айланади. Айни вақтда бундай уруғларда перисперм ёки эндосперм ёки иккаласи баравар сақланиб қолади.

Уруғларда алоҳида озиқ эндосперм ёки перисперм туқималарини бўлиши примитив белги ҳисобланиб унинг йўқлиги билан боғлиқ ҳолда озиқ моддаларни муртакнинг уруғпаллаларда тўпланиши ва муртакнинг уруғдаги бошқа туқималарга оз миқдордаги тобе бўлиши прогрессив белги ҳисобланади.

Уруғда олиб борилган кўплаб биокимёвий тадқиқотларда ферментлар ва витаминлар каби турли туман физиологик жиҳатдан фаол моддалар тўпланиши аниқланган. Бу моддаларнинг турли туманлиги, уларнинг миқдори ва эндоспермда жойлашиши турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг уруғларида турлича бўлади.

Уруғда ҳосил бўладиган эндоспермнинг асосий вазифаси муртакни озиқ моддалар билан таъминлаш ва озиқлантиришдан иборатдир. Шу билан боғлиқ ҳолда бир гуруҳ ўсимликларда эндоспермидаги озиқ моддаларни муртак шаклланиш даврида тўла ёки қисман ўзлаштиради, унинг қолган қисмини уруғ унаётганда фойдаланади. Гулли ўсимликларнинг баъзи бир турларида уруғда

кўп эндосперм бўлиб, уруғнинг асосий қисмини эгаллайди. Бундай уруғлар бошоқли ўсимликлар, томатдошлар, соябонгулдошлар ва пиёздошлар оилаларига мансуб ўсимликларга хосдир.

Раънодошлар, ковокдошлар, мураккабгулдошлар, бутгулдошлар ва архиддошлар (салабдошлар) оиласининг туркумларидаги турларда уруғлар бутунлай эндоспермсиз бўлади. Эндоспермсиз уруғларда муртакнинг ўсиб ривожланиши учун зарур бўладиган озиқ моддалар муртакнинг уруғпаллаларида тўпланади.

Уруғдаги эндоспермнинг вазифаси фақат муртакни озиқлантиришни таъминлашдангина иборат эмас. Эндоспермнинг бирламчи ядроси зиготанинг ядросидаги каби ҳар иккала ота ва онанинг кўплаб ирсий белгиларини тутати. Бунинг таъсирида уруғкуртакнинг бошқа тўқималарига нисбатан муртак ривожланишининг дастлабки даврларида юқори аҳамиятга эга бўлади.

Эндоспермнинг табақалашуви муртакнинг ўсишига ҳам таъсир қилади. Маълумки, уруғда эндоспермнинг йўқлиги ёки унинг қисман бўлиши муртакни яхши ривожланишига олиб келмайди. Натижада у табақалашмаган ҳужайраларнинг тўпламидан иборат шарсимон кўринишга эга бўлади. Эндоспермни муртакнинг табақалашувидаги аҳамиятини ўрганишда муртакни сунъий озуқа муҳитда ўстириб, кўпайтириб ўрганиш тажрибалари катта аҳамият касб этади. Муртакни *in vitro* усулида ўстириш бўйича мутахассис тадқиқотчиларнинг тажрибалари натижа бермаган. Бу ҳолат уруғда эндосперми бўлмаган ўсимликларда рўй берган.

Икки ҳужайрали проэмбрио сунъий озиқ муҳитда меристематик ўсишни ҳосил қилган. Ҳужайраларнинг табақалашуви кузатилмаган. Лаборатория шароитида сунъий озуқа муҳитда плацетали уруғкуртак ўстирилиб, эндосперм шаклланиши учун етарли шароит яратилганда, меъёردаги шаклланган муртакли уруғ ҳосил бўлган. Шунга кўра *in vitro* шароитида муртакдаги табақалашув эндосперм ривожлангандагина амалга ошади. Муртакнинг физиологик фаол моддаларини таъсири ҳам бўлса керак.

УРУҒМУРТАК ВА ЭНДОСПЕРМНИНГ ЎЗАРО АЛОҚАЛАРИ

Муртак ва эндосперм ривожланар экан, албатта улар орасида ўзаро алоқалар амалга ошади. Бундай алоқалар анчагина мураккаб тарзда содир бўлади. Бу жараён муртак ва эндоспермнинг турли даврларидаги морфологик белгиларида аниқ намоён бўлади. Ёпиқ уруғлиларнинг жуда кўпчилиги турларида эндосперм муртакдан олдин ривожланиши аниқланган бўлиб, М.С.Яковлев (1950) эндосперм кўпроқ озиқ моддаларга эгалиги туфайли зиготага нисбатан илгарироқ бўлина бошлаб, бу унинг муртак халтада қулай ҳолатда жойлашганлиги туфайли озиқ моддани биринчи бўлиб олади, деб ҳисоблайди.

Е.Н.Герасимова-Навашина бир-бирини давомчиси бўлган, марказий ядроларни ўзаро ва спермий билан қўшилиши эндоспермнинг бирламчи ядросидаги физиологик фаоллиги туфайли рўй беради ва у бўлинишларнинг тезлигида ҳам намоён бўлади, деб ҳисоблайди.

Эндосперм ривожланишининг дастлабки даврларида муртакка нисбатан физиологик жиҳатдан анча фаол бўлади. Бу ҳолат унинг тўла даражада шаклланишида муҳим аҳамият касб этади. Уруғ етила борган сари эндоспермнинг фаоллиги сусайиб муртакнинг фаоллиги орта бошлайди. Эндосперм муртакнинг ҳаётий даврини бошланғич даврларидан бири деган фикрлар мавжуд. Муртак ва эндосперм орасидаги муносабатлар улар ўзаро яқин бўлган чегара жойларида аниқроқ ифодаланади. Бу жой шаффоф кўринишда бўлиб, унда эндоспермнинг парчаланаётган хужайра қолдиқлари ҳам кўринади. Эндосперм хужайралари муртакнинг таъсирида уни ўраган тўқималар томонидан ажраладиган моддалар туфайли парчаланади.

Нуклеар ёки целлюляр эндосперм типини қайси бири филогенетик жиҳатдан аҳамияти юқорироқ деган саволга мутахассисларнинг бир гуруҳи целлюляр эндосперм филогенияда соддароқ деб ҳисоблашса, иккинчилари нуклеар тип филогенияда юқори ўринда туради, деб ҳисоблайди. Бунда улар бу тип эндоспермни айрим жинсли ва бир паллали ёпиқ уруғли ўсимликларнинг *Polycarpaceae* оиласи вакилларида кенг тарқалган деган фикр билдиришади.

Айрим тадқиқотчиларнинг фикрларича, муртак типлари ва эндосперм орасида мустаҳкам алоқадорликлар мавжуд. Муртак тез ривожланадиган ўсимликларнинг уруғларида одатда нуклеар эндосперм бўлади, ундаги хужайралар муртак тўла ҳолда шаклланиб бўлганидан кейин кечроқ ҳосил бўлади. Муртакни ривожланиши секин содир бўладиган ўсимликларнинг уруғларида одатда целлюляр эндосперм ҳосил бўлади.

Мутахассис тадқиқотчиларнинг кейинги йилларда олиб борган тадқиқотлари асосида эндоспермнинг ривожланиши нуклеардан целлюляр типга томон ихтисослашиб борган деган хулосага келишган. Чунки систематик жиҳатидан юксак даражадаги тузилишларга эга бўлган ўсимликларда целлюляр типдаги эндосперм мавжудлиги билан характерланади.

Қайси типдаги эндосперм филогенияда прогрессив эканлигига қарамай, бу белги турли гуруҳ ўсимликларни характерлай олади. Зеро, нуклеар эндосперм барча *Monochlamydae* ўсимликларида, кўпчилик *Choripetalae* ва бир паллалиларда учрайди. Базаль эндосперм кўпчилик бир паллалилар таркибидан *Nimpheaceae* оиласига ва *Rosales* таркибидан *Saxifragaceae* оиласига ва *Cruinales* таркибидан *Linaceae* оиласига мансуб туркумларнинг турларига хос. Шу билан бирга, бу гуруҳларнинг ичида битта тартиб ва оилаларда эндоспермнинг битта типи, бошқаларда иккита ва фақат *Ranales* ва *Rosales* таркибларида эндоспермнинг ҳар учала типи учрайди.

Эндоспермнинг ривожланиш даврида аномал ўзгариш ҳам рўй беради. Аномал ўзгаришлар асосан ўсимлик ўсаётган шароитда ташқи муҳитдаги эндоспермни ривожланишига салбий таъсир этадиган омиллар, дурагайлар ва полиплоидияни ҳосил бўлиши билан рўй беради.

Бу уч хил сабаб туфайли эндосперм ривожланишидаги аномал ўзгаришлар натижасида уруғ етилишидаги жараёнларни қисман ёки бутунлай тўхтатишга сабаб бўлиши мумкин. Таъсири кам бўладиган ўзгаришларга эндоспермни ривожланиш тезлигига таъсир этадиган омилларни киритиш мумкин. Бундай ўзгаришларнинг натижасида муртак халтага озиқ моддаларнинг келиши ўзгаради, оқибатда муртак етарли даражада

ривожланмай қолиши ёки аксинча, меъёрмадаги эндоспермдан кучлироқ даражада ривожланишига сабаб бўлиши мумкин. Таъсири кучли бўладиган номутаносибликлар оқибатида эндосперм бутунлай ҳосил бўлмаслиги ёки тўла етилмаслиги мумкин. Баъзи ҳолларда унинг ҳужайралари ва ядросининг парчаланиши рўй беради. Бунинг натижасида уруғ nobуд бўлади. Уруғланиш рўй бермаса эндосперм ҳосил бўлмайди, ёки бирламчи ядрода бўлинишлар амалга ошмаслиги ҳам юқоридаги ҳолатга сабаб бўлади. Бу ҳолат кўпчилик ҳолларда тур ва турлараро дурагайлашда шунингдек, турли ноқулай омилларнинг таъсири туфайли содир бўлади.

Дурагайларда эндосперм ривожланишининг турли босқичларидаги ҳалокати модда алмашинувидаги номутаносиблик натижасида озик танқислиги рўй бериши мумкин. Эндоспермни тўла ҳолда ривожланмаслиги, меъёрида ривожланган уруғлардан ҳаётчанлигининг пастлиги билан ажралиб туради. Бундай уруғларда муртак етук ҳолга келмасдан олдин nobуд бўлиши натижасида тўла қимматли уруғ ва мевалар ҳосил бўлмайди.

VIII-БОБ ЭБРИОГЕНЕЗ. УРУҒЛАНГАН ТУХУМ ҲУЖАЙРАНИНГ БЎЛИНИШИ

Эмбриолог олимларнинг эмбриогенез жараёнини ўрганишдаги уринишлари бошқа йўналишдагиларга қиёслаганда озроқ. Шунга қарамай бундай тадқиқотларнинг аҳамияти беқиёс даражада катта. Эмбриогенез жараёнини, аввало унинг дастлабки даврларини ўрганиш ўсимликлар систематикаси, филогенезидаги муаммоли масалаларни ҳал этишда, ҳамда эмбриология олдида турган асосий масалалардан бири – тизимлиштириш жараёнларини ҳал этишда муҳим аҳамият касб этади.

Эмбриогенез бўйича XIX асрнинг ўрталарига келиб эмбриология соҳасида эришилган ютуқлар эмбрионал тип ривожланишларнинг классификацияси учун асос бўлди. Ривожланиб шаклланаётган муртакни морфологик хусусиятлари, эмбрионал типларнинг тавсифлари уларнинг классификациясига доир хорижда, республикамизда юқори даражада илмий-тадқиқот ишлари олиб борилган. Бу борада диққатга сазовор ишлар Р.Суэж (1948) томонидан амалга оширилган бўлиб, у ёпиқ уруғли ўсимликларнинг кўплаб турларида муртакнинг ривожланиши ва унга доир қонуниятларни аниқлаган.

Бир паллали ўсимликларнинг муртакини келиб чиқиши, яъни унинг ҳосил бўлиши ва ривожланиши эмбриогенезнинг асосий масалаларидан бири сифатида ҳозирги кунгача кўпчилик олимлар томонидан муҳокома қилиб келинмоқда. Бу борада кўплаб тадқиқотлар табақалашмаган муртакнинг морфологиясини ўрганиш билан бир қаторда муртакни ривожланиш даражалари ҳамда ўсимлик ўсаётган муҳитда уруғни етилиш давридаги алоқадорликларига шунингдек ўсимликларнинг филогенияси ҳам ҳисобга олинган.

Муртакни *in vitro* усулида ўстириб ўрганиш борасидаги илмий тадқиқотлар катта назарий ва амалий аҳамиятга бўлиб, дурагай муртакни кенг миқёсда тажрибада ўрганиш натижасида ғалладошларнинг ўзаро узоқ формаларида табиий шароитда ўсаётганларида олинмаган натижалар олинган.

Ўстириш усули селекционерларнинг олдида катта имкониятлар яратади. Бу усулда ўзаро чатишмаслик ва дурагай ўсимликларни олиш, мос келмаган ҳолларда ҳам чатиштиришни амалга ошириш имкониятлари яратилади. Муртакни сунъий озиқ муҳити шароитида ўстирилганда, унинг морфологик, физиологик ўзгаришлари ва ривожланишларини батафсил ўрганиш имкониятлари яратилади. Зеро бу ишлар илмий тадқиқотларни бошқариб бориладиган шароитда амалга оширилади.

Проэмбрионал босқич муртакни ҳосил бўлиши зиготани бўлинишидан бошланади. Бунинг учун зигота аввало тўлиқ даражада етилиши лозим. Етилиш учун унда бир қатор морфологик ва биокимёвий ўзгаришлар рўй бериши, натижада муртак халта анча катталашади. Зиготада тухум ҳужайрага нисбатан эндоплазматик тўрнинг мембраналари сони, Гольжи аппаратининг фаоллиги ошади, полисомалар вужудга келади.

Зигота симметрияга ўқига эга бўлиб, қутублилик қонунияти асосида ривожланади. Зиготадаги қутублилик ҳоссаси ўсимликлар ва ҳайвонлар учун характерли белги ҳисобланиб, унда аниқ ташқи морфологик ва ички физиологик қутбийлиги оқибатида юзага келади. Морфологик қутубийлиги унинг юқори қисмида нисбатан мўлроқ цитоплазмада – ядро унинг пастки оз қисмида цитоплазмада эса – вакуол жойлашган. Физиологик қутублилик моддаларнинг алмашинувидаги тезликда ифодаланади. Зиготанинг юқориги – апикал томонида моддалар алмашинуви жадалроқ, пастки – базаль қисмида эса секинроқ содир бўлади.

Зиготанинг биринчи бўлиниши кўндаланг тўсиқ ҳосил бўлиши билан амалга ошиши натижасида апикал, бошқача айтганда терминал ва базаль ҳужайралардан иборат икки ҳужайрали проэмбрио ҳосил бўлади. Кейинчалик апикал ва базал ҳужайралар бўлиниши натижасида бир устун қават ҳолида жойлашган ҳужайралар ҳосил бўлади. Шу қаватни ҳосил қилиб жойланиши кейинчалик муртак тўқималари ва органларини юзага келишидаги табақалашувда катта аҳамият касб этади.

Икки паллали ва бир паллали ўсимликларнинг муртагини ривожланишининг дастлабки босқичида улар ўзаро анча ўхшаш тузилган. М.С.Яковлеванинг фикрича, муртакнинг дастлабки яъни проэмбрио даври эмбрионал ривожланишининг энг консерватив босқичи ҳисобланади. Бу давр филогенетик жиҳатидан ўзаро узоқ бўлган ёпиқ уруғли ўсимликларда ҳам мутлоқ бир хил тарзда бўлади. Проэмбрио ривожланишининг тугалланиши шарсимон проэмбриода эмбриодермани юзага келиши билан бўлади. Ундан кейин муртакни шаклланиши бошланади ва унинг органларга табақалашуви билан тугайди.

ИККИ ПАЛЛАЛИ ЎСИМЛИКЛАР МУРТАГИНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

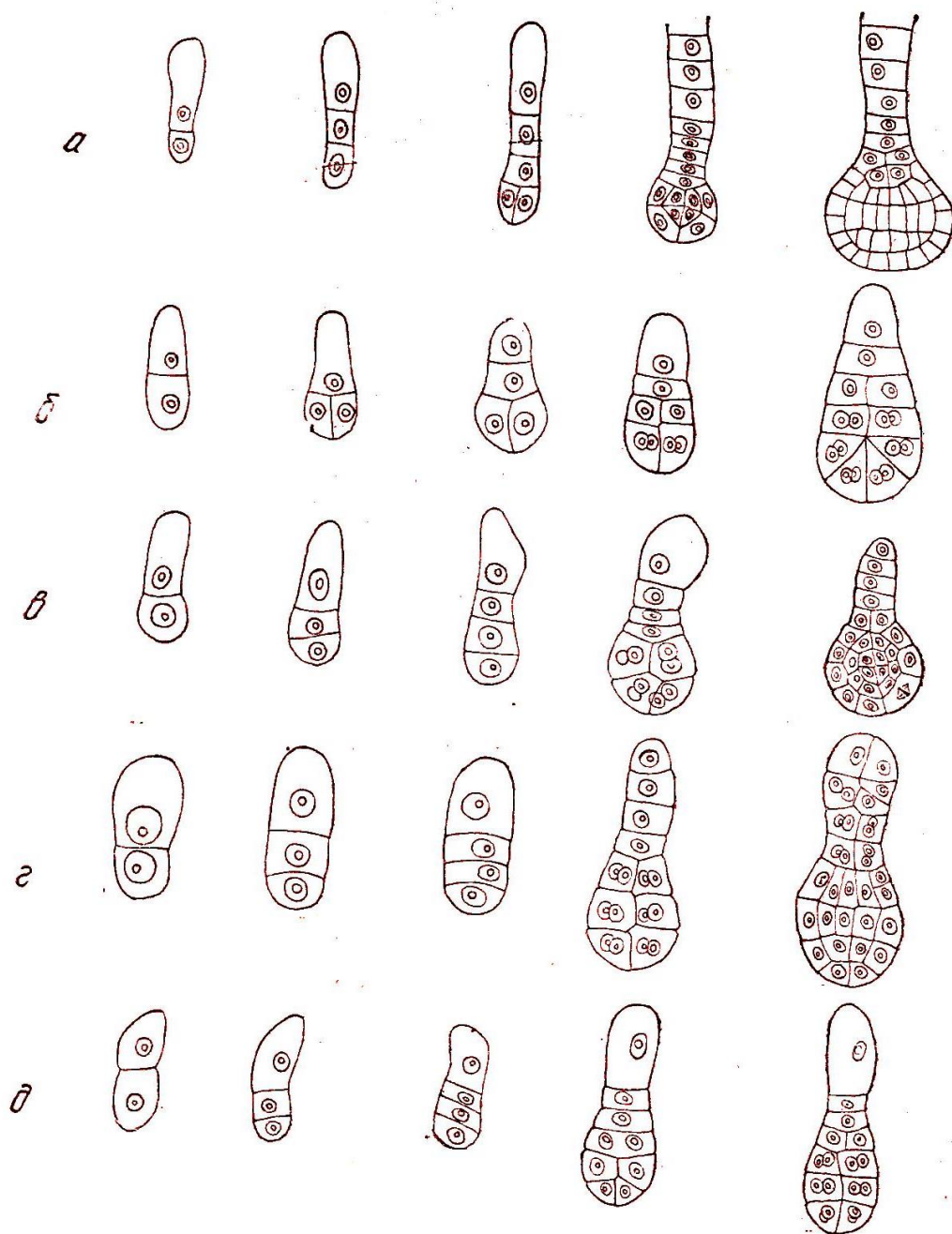
Гулли ўсимликлар муртаги тузилиши ва ривожланишида умумий ўхшашлик кўп бўлса ҳам, айрим томонлари билан бир-биридан фарқ қилади. Ўсимликлар цитоэмбриологияси фанида муртакнинг ривожланиш типлари бўйича турли хил классификациялар мавжуд. Бундай классификациялар дастлаб К.Шнарф томонидан (1929), кейин Р.Суэж (1938) ва Д.Джогансен (1950) томонидан таклиф этилган.

Бу классификациянинг асосига муртак халтанинг ривожланишларидаги тўрт хужайрали проэмбриони юзага келиши ва ундаги ҳар бир хужайрани муртакнинг асосий қисмларини юзага келишидаги иштироки туради.

К.Шнарф классификацияси Р.Суэж олган маълумотлар асосида яратди. У икки паллли ўсимликларда муртак ривожланишининг 5 хил типи учрашини кўрсатиб, уни учрайдиган оилалар номи билан атайди (33-расм):

Барча типлар учун умумий бўлган зиготани биринчи бўлинишидан кейин кўндаланг тўсиқни бир хилда ҳосил бўлиши натижасида апикал ва базал хужайралар ҳосил бўлади. Бу хужайралар кейинги ривожланишида муртак қисмларини ҳосил бўлишида иштирок этади.

Икки паллали ўсимликларнинг биз юқорида қайд этган бешта оиласига мансуб ривожланиш типларини қисқача баён қилиб чиқамиз.



33-расм. Муртакнинг ривожланиш типлари (Schnarf, 1929): *а*-Cruciferae типи; *б*-Asteraceae типи; *в*-Solanaceae типи; *г*-Chenapadiaceae типи; *д*-Caryophyllaceae тип

Cruciferae – типда тўрт хужайрали проэмбриони ҳосил бўлишида кўндаланг тўсиқ апикал хужайрада узунасига, базал хужайрада кўндалангига ҳосил бўлади. Муртакнинг асосий қисмлари бўлган уруғпалла, уруғпаллани остки қисми, поя ва илдиз бошланғичлари апикал (са) хужайрадан ривожланади. Базал (св) хужайрадан осилма соп ва гипофиз ривожланади (33-расм, *а*)

Asteraceae- типда апикал (са) хужайра узунасига. базал (св) хужайра кўндалангига бўлинади. *Cruciferae* типидан бу тип апикал ва базал хужайралар муртакнинг асосий қисмларини ривожланишида иштирок этиши билан фарқланади. Апикал (са) хужайрадан уруғпаллалар ҳосил бўлади. Уруғпалла ости, илдизча ва осилма соп базал (св) хужайрадан ҳосил бўлади (33-расм,б).

Solanaceae – типда проэмбриондаги апикал ва базал хужайралар ўзаро кўндаланг тўсиқлар билан ажралади. Муртакнинг асосий қисмлари апикал (са) хужайрадан ҳосил бўлади. Базал (св) хужайрадан фақат осилма соп ва гипофиз юзага келади (33-расм,в).

Chenopodiaceae – тип *Solanaceae* типдагидек базал ва апикал хужайра кўндалангига бўлинади, лекин ҳар иккаласи ҳам муртакнинг асосий қисмларини ҳосил қилишда иштирок этади (33-расм,г).

Caryophyllaceae – типда муртакнинг ҳамма қисмлари апикал (са) хужайрадан ҳатто осилма соп ҳам (са) хужайрадан ҳосил бўлади. Базал хужайра умуман бўлинмайди ва осилма соп таркибида қолади (33-расм, д).

Д.Джонгансен (1950) классификацияси К.Шнарф классификациясидан бир мунча фарқ қилиб, фақат икки паллалиларнигина эмас, балки бир паллали ўсимликларни ҳам қўшади. Унинг фикрича, муртакни ривожланиши жуда ўхшаш тарзда ўтади. Шу боисдан алоҳида ривожланиш тип сифатида ажратиш шарт эмас, деб ҳисоблайди.

Д.Джонгансен ҳар иккала гуруҳ ўсимликлар учун муртакни ривожланишини олти типга бўлади. К.Шнарф классификациясидан фарқи *Cruciferae* типини *Onagrad* тип сифатида ифодалайди ва янги *Piperad* тип атамасини қўшади. Муртакнинг ривожланиш типларини осонроқ тушиниш учун муртакнинг ривожланиш типларини қуйидагича ифодалайди.

I. Зигота узунасига тўсиқ билан бўлинади – *Piperad* тип.

II. Зигота кўндаланг тўсиқ билан бўлинади.

A. Терминал хужайра узунасига бўлинади.

1. Базал хужайра муртакнинг *Onagrad* типда ривожланишида иштирок этмайди ёки иштироки кам.

2. Базал ва терминал ҳужайралар мурткнинг Asterad тип ривожланишида бир хил даражада иштирок этади.

Б. Терминал ҳужайра кўндалангига бўлинади.

1. Базал ҳужайра муртак ривожланишида етарли иштирок этмайди.

а) базал ҳужайра бўлинмайди ва бир ҳужайралигича қолади.

б) базал ҳужайра икки ёки бир неча ҳужайрадан иборат Solanad типдаги муртакни ҳосил қилади.

2. Базал ҳужайра Chenopodiad тип муртакни ҳосил бўлишида у ёки бу даражада иштирок этади.

Onagrad – типни муртак ривожланишининг энг содда типи деб ҳисоблайди. Олти типнинг ҳар бирида Д.Джонгансен озми кўпми вариация – хилма-хилликларни ажратади. Улар қуйидагилар:

1. Piperad тип вариантлари: Balanospora, Scabiosa, Dendrophthoe.

2. Onagrad тип вариантлари: Capsella, Sonerila, Euphorbia, Myosurus, Lythrum, Alissum, Mentha, Veronica, Lotus, Trifolium, Catalpa, Ruta, Lilium, Heloniopsis, Juncus.

3. Asterad тип вариантлари: Erodium, Polygonum, Urtica, Lamium, Senerio, Oxalis, Muscari, Penarea.

4. Sordari тип вариантлари: Hyoscyamus, Nicotina, Physalis I. II. III Datura, Papaver, Sherardia, Linum, Hydnora.

5. Chenopodiad тип вариантлари: Chenopodium, Polemonium, Myosotis.

6. Caryophyllard тип вариантлари: Sagina, Vaccaria, Hypecoum, Corydalis, Sedum, Medicago, Myrio-Phyllum, Drosera, Fumaria, Ruppia, Sgittaria, Zannichellia, Aglaonema.

Д.Джонгансен маълумотларига кўра, энг кўп тарқалган Onagrad -типи 58 оилага мансуб филогенетик системанинг турли систематик гуруҳлардаги ўсимликларда тарқалган.

Энг кам тарқалган Piperad – типни 7 оилага мансуб туркум ўсимликларда учрайди. Келтирилган маълумотлар шуни кўрсатадики, бир оила ва тартибга

мансуб туркум ўсимликларда муртак халта ривожланишининг фақат битта типи эмас, икки, уч ва ҳатто тўртта типи учрайди.

К.Шнарф ва Д.Джонгансен келтирган муртак халта ривожланиш типларидан ташқари муртакнинг тараққий этишини М.С.Яковлев (1958) томонидан кашф этилган *Paleniaceae* типи ҳам мавжуд.

Paleniaceae типда зиготанинг биринчи бўлиниши ва кейинги бўлинишларидан юзага келган ядроларнинг орасидаги кўндаланг тўсиқ деворлар юзага келмайди, кўп ядроли ценецит ҳосил бўлади. Кейинчалик ядролар орасида хужайра девори юзага келади ва унинг айрим жойларида муртаклар шакллана бошлайди. Бу муртаклардан биттаси етук даражага етади, қолганлари парчаланиб кетади.

Қайси типда ривожланиш бўлмасин, муртак шар, юмалоқ кўринишга келганида табақаланиш бошланади. Муртакни асосий қисмида осилма соп яқинида гипофизиснинг хужайралари шакллана бошлайди. Кейинчалик илдиз пўстлоғи хужайраларининг бошланғичи ҳосил бўлади. Муртак гипофизиснинг қарама-қарши томонидан эпифиз хужайралари шакллана бошлайди. Унинг хужайраларидан эпидермис ва поя пўстлоғининг бошламаси юзага келади. Муртакнинг уруғпалла ҳосил бўладиган қисмида поя иштирок этади. Уруғпалланинг остида гипокотил яъни илдиз бўйни ва илдизни бошламаси табақаланиб юзага келади.

Муртакнинг ташқи табақалашувлари билан бир вақтда ички муртакнинг иккита тўқимаси: ташқи-туника ва ички-корпус асос юзага кела бошлайди. Туникадан кейинроқ эпидермис шаклланади. Корпус асос тўқимадан вояга етган ўсимликнинг марказий ўзак (цилиндр) ва пўстлоқ ҳосил бўлади.

Шарсимон кўринишдаги муртакни ривожланиш даврида унинг учки қисми аста-секин тиғизлашиб кейинроқ тез ўсиб ён қисмларга айланади. Бундай ҳолат муртакнинг ён қисмларида келгусида уруғпаллани ҳосил қиладиган бўртикларни пайдо бўлишига олиб келади. Уруғпалла аста-секин узая бошлайди, уларнинг орасида ўсиш нуқтаси шаклланади. Шу билан бир пайтда илдиз ҳам ўсади, унда илдиз ёпқичи ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, икки паллали ўсимликларнинг етилган муртагида қуйидаги: илдиз, илдиз қинчаси, уруғпалла ости (гипокаталь), уруғпаллалар ва уларнинг орасида ўсиш нуқтаси бўлади.

БИР ПАЛЛАЛИ ЎСИМЛИКЛАР МУРТАГИНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Бир паллали ўсимликларда муртак ривожланишининг бошланғич босқичи *Asteraceae* типни эслатади. Ривожланишнинг кейинги босқичлари ва айниқса, етилган муртак икки паллали ўсимликлардаги ҳеч қайси тип ривожланиши билан ўхшашлик белгиларини ҳосил қилмайди.

Бошоқли ўсимликлардаги муртакни ўзига хослиги улардаги қуйидаги белгилар билан фарқланади. 1) қалқон, 2) колеоптил, 3) эпибласт ва колеориза.

Бир типли ўсимликларда муртак қуйидагича ҳосил бўлади: зигота кўндаланг тўсиқ билан апикал ва базал ҳужайрага бўлинади. Апикал ҳужайра кейин узунасига, базал ҳужайра эса кўндалангига бўлинади. Бир неча мартта бўлинишлардан кейин апикал ҳужайрадан колеоптилнинг бир қисми ва уруғ палла ҳосил бўлади. Муртакнинг ягона йирик пластинка кўринишидаги уруғпалла барги қалқон дейилади.

Қалқон ёни ёрдамида муртак эндосперм тўқимасидан озик моддаларни шимади. Апикал ҳужайрадан эпибласт ҳам ҳосил бўлади. Эпибластни бир қатор мутахассис тадқиқотчилар ривожланмай қолган иккинчи уруғпалла деб ҳисоблашади. Бироқ кўпроқ эмбриолог олимлар эпибластни уруғпалла деб эмас, муртак асосидаги колеориза ёки қалқоннинг ўсимтаси ёхуд муртакни таги қийшайишидан юзага келган бўртма деб қарашади.

Базал ҳужайрадан поя бошламаси колеоптилни қолган қисми гипокатил илдизни ҳосил қиладиган бошлама колеориза ва осилма соп юзага келади. Бир паллали ўсимликлардаги етилган муртак қуйидаги органлардан: 1. қалқон, 2. колеоптиль ўрама барг, 3. биринчи баргчалар, 4. пояни юзага келтирадиган ҳосили, 5. гипокотил, 6. эпибласт, 7. битта ёки бир нечта ёпчи бўлган илдизчалар, 8. колеориза илдизчалар атрофдаги пардасимон ёпқичдан иборат (34-расм).



34-расм *Triticum aestivum* муртагининг тузилиши ва ривожланиши (Поддубная-Арнольдн, 1976): *а-е*- икки хужайрали, тўрт хужайрали, кўп хужайрали муртак; *ж-з*-уруғпалла ривожланишининг дастлабки босқичи; *и-м*-муртак қисмларининг ривожланиши; *н*-етилган муртак.

Етилган доннинг кўп қисмида эндосперм унинг бир учида муртак жойлашади. Бир паллали ўсимликларда муртакнинг келиб чиқиши ва унинг шаклланишини изоҳлаб бериш, эмбриогенез билан шуғулланаётган мутахассисларнинг олдида турган асосий масалалардан бири ҳисобланади.

Табиатда икки уруғ паллали ўсимликлар бир уруғ паллали ўсимликларга нисбатан кўп учрайди. Кўпчилик мутахассислар икки уруғ паллали ўсимликларни содда-примитив, бир уруғ паллали ўсимликларни эса юксак-прогрессив тип деб қарашади. Бир паллалиларни келиб чиқиши ҳақидаги ғояни тадқиқотчилар синкатилия яъни иккита уруғпаллани қўшилиб ўсиши ва гетерокатилия сифатида баён этишган. Бу ҳар иккала ғоялар орасида иккинчиси кенг қўлланила бошлаган.

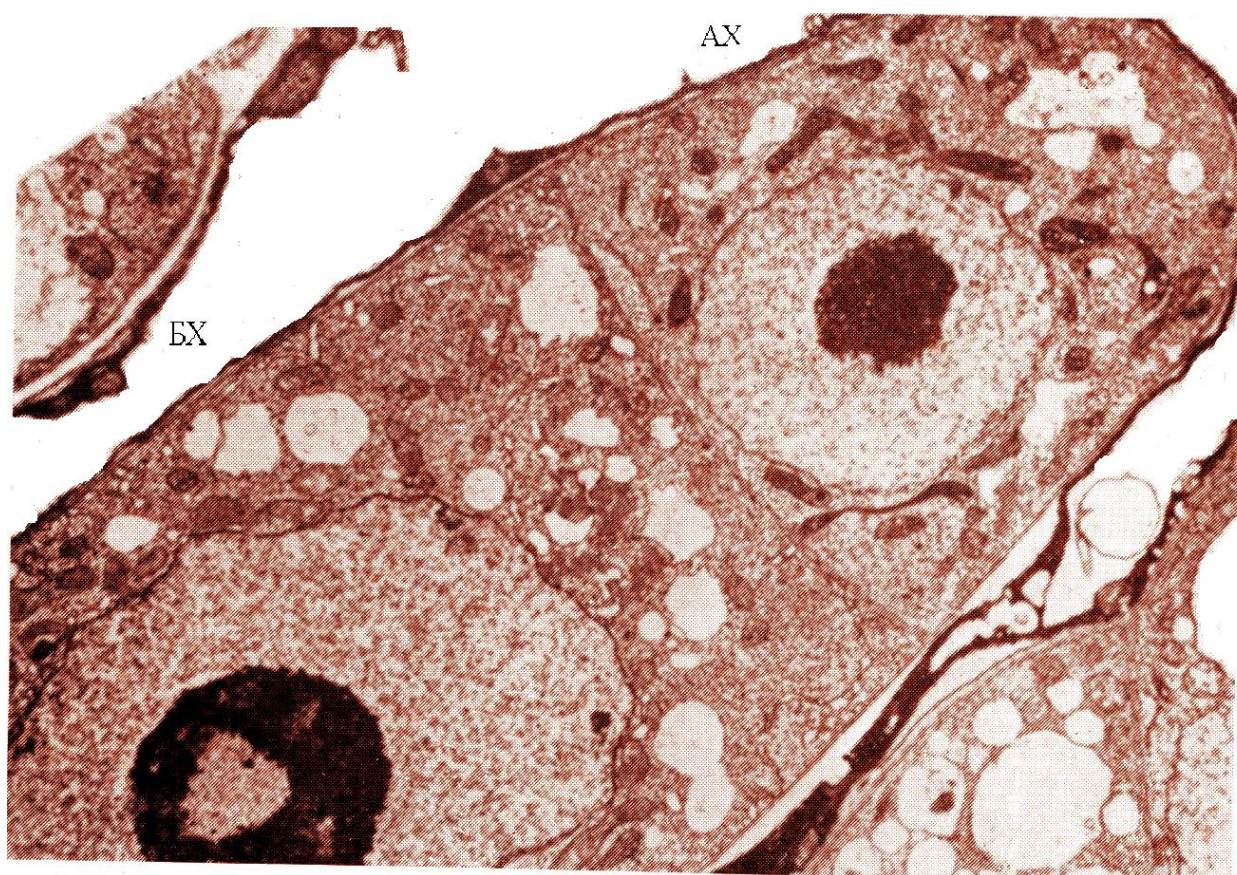
Шунга кўра, ҳозирда бир паллали ўсимликлардаги муртак иккита уруғпалладан биттасини ривожланмай қолишдан юзага келган, деб ҳисобланади. Ва ниҳоят, бир паллали ўсимликлардаги иккинчи уруғпалла ҳатто

ҳосил бўлмаган деган тасавурлар ҳам бор. Бу назарияни М.С.Яковлев (1971) ифодалаб, ривожланаётган муртакнинг учки қисмида иккита уруғпаллани ҳосил бўлишига олиб келадиган бошламани ўрнига бир паллали ўсимликларда битта уруғпалла ҳосил қилувчи муртак пайдо бўлади. Битта уруғпалла проэмбрионинг апикал қисмини ҳамма хужайраларидан ҳосил бўлади.

Муртак ультраструктураси. Муртакни ўрганиш асосан, оддий микроскоплар ёрдамида амалга оширилганлиги туфайли унинг ультратузилиши ҳақидаги маълумотлар етарли эмас. Проэмбриони юзага келишида унинг хужайраларида рибосомалар, митохондриялар, диктосома ва бошқа органоидларнинг сони ортганлиги кузатилган.

Проэмбрио хужайралари ҳам одатдаги меристема хужайраларининг тузилишидан фарқ қилмайди (35-расм). Етилган муртакларнинг хужайраларида уларнинг ультратузилишидаги фарқлар цитоплазмани айрим нозик тузилмаларини ўзгариши, бир қатор органеллаларнинг ички тузилишида хусусан лейкопластларда строма ва ламеллалар йўқолади. Митохондриялар бўккандай кўриниш ҳосил қилади. Хлоропластларда гранулалар йўқолади, эндоплазматик тўр майда пуфакчаларга бўлиниб кетади. Бундай ўзгаришлар етилган муртакларнинг ультратузилишида кузатилган. Муртакни етилиш даврида содир бўладиган ўзгаришлар аномал ўзгаришлар деб эмас, уларнинг сувсизланиши ўзида чидамликни ҳосил қилишидаги физиологик ўзгаришлар деб қаралади.

Эмбриолог мутахассислар томонидан муртакни биокимёвий томонлари ҳам ўрганилган. Муртак ривожланишининг дастлабки даврлари биокимёси ҳақида маълумотлар етарли эмас. Шунга қарамай муртакнинг ривожланишини дастлабки даврларида оксиллар синтези кузатилиши муртакни ўсиши, уни шаклланиши ва бўлинишида иштирок этади.



35-расм. Capsellанинг икки хужайрали муртаги (Schulz, Jensen, 1968);

БХ – базал хужайра, АХ – апикал хужайра

Ўсаётган муртакда кўп миқдорда нуклеин кислоталар ва аминокислоталарнинг борлиги аниқланган. Аминокислоталар муртак ривожланишида нафақат трофик вазифани шунингдек, муртакнинг ўсишида ва шаклланишида стимулловчи аҳамияти молик ҳисобланади.

Муртакнинг асосий органлари ҳосил бўлганидан кейин, одатда уруғпаллада қисман гипокотилда заҳира озиқ моддалар тўпланади. Кўпчилик ёпиқ уруғли ўсимликларнинг муртакларида заҳира озиқ моддалар сифатида оқсиллар, ёғлар, крахмал ва қандлар тўпланади.

Ёғ тутувчи муртаклар, крахмал тутувчи муртакларга нисбатан кўп учрайди. Муртакда ёғ ва крахмални тенг миқдорларда тўпланиш ҳоллари камдан-кам кузатилади. Кўпчилик муртакларнинг хужайраларида алколоидлар, ферментлар, провитаминлар, витаминлар ва бошқа физиологик фаол моддалар ҳам ҳосил бўлади. Турли туман витаминлар, ферментлар ва бошқа физиологик фаол моддаларни кўп миқдорларда бўлиши мазкур хужайраларда уруғнинг бошқа қисмидаги хужайраларга нисбатан ҳаётий жадал ривожланаётганлигидан

далолат беради. Уруғ етила борган сари уруғдаги физиологик фаол моддаларнинг миқдорлари камайиб боради, шунингдек, баъзи фаол моддалар боғланган ҳолга ўтади.

Алоҳидаланган ва алоҳидаланмаган муртаклар. яшил муртаклар. Одатда шаклланган уруғларда муртак алоҳида вазифаларни бажаришга мослашган органларидан иборат. Аниқ ифодаланган, органли муртаклардан ташқари, бир қатор гулли ўсимликларда кучсиз табақалашган ёки бутунлай табақалашмаган муртакли уруғлар ҳам учрайди. Бундай муртаклар ҳужайралар тўпламидан иборат бўлиб, ҳеч қандай табақалашув белгилари кузатилмайди

Қадимги гулли ўсимликларнинг (магнолиядошлар, лаврдошлар ва аралиядошлар) муртаги қисман органларга алоҳидаланганлиги уларнинг содда-примитив тузилишда эканлигидан далолат беради. Алоҳидаланмаган муртаклар эфемер, сапрофит, эпифит ва текинхўр ўсимликларда учраши бу гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг маълум шароитга мослашишидаги иккиламчи белги ҳисобланади. Органларга алоҳидалашмаган муртаклар Orchidaceae, Manotropaceae, Pralaceae ва бошқа оилаларга мансуб туркумларнинг турларида ҳам учрайди.

Гулли ўсимликларда сутсимон ва сарғиш рангли муртаклар кўп учрайди. Шу билан бирга кўпчилик оилаларнинг ўсимликларида ҳужайраларининг таркибида хлоропластлари бўлган яшил муртаклар ҳам учрайди (RS: муртакларнинг кўплаб белгиларини ўзида ифодалаган схема тузинг).

Шаклланган муртакларнинг айримлари яшил рангда, кўпчилиги сут рангида бўлади. Г.Я.Жукова ва М.С.Яковлевлар (1973) томонидан шаклланган муртаклар чуқур таҳлил этилиб, гулли ўсимликларни иккита: хлороэмбриофит ва лейкоэмбриофит гуруҳларига бўлган. Ҳозирги кунда гулли ўсимликларнинг 72 оиласидан 428 турга мансуб вакилларида яшил муртак мавжудлиги аниқланган.

Яшил рангли муртакларни Г.Я.Жукова ва М.С.Яковлев(1973)лар одатдаги ва электрон микроскоплар, хроматография, спектрометрия ёрдамида ўрганишлари натижаларига кўра, муртакнинг хлоропластлари баргларидаги

хлоропластлар билан ўхшашлиги ва муртакни яшил рангга кириши унда хлорофилларни тўпланиши билан боғлиқлигини, хлоропластларнинг таркибидаги пигментларнинг тўплами баргдаги пигмент билан бир хиллиги аниқланган.

Муртакдаги хлоропластларнинг электрон микроскопларда ўрганиш натижалари уларда юксак даражадаги табақалашув мавжудлигини кўрсатган. Улардаги тилакоидлар етарли даражада шаклланган ва улар эндоплазматик тўр билан боғланганлиги хлоропластларининг физиологик фаоллиги юқорилигидан далолат беради. Бу билан яшил муртаклардаги хлоропластлар мустақил ҳолда фотосинтез амалга ошира олиши ҳақидаги тахминларни тасдиқлайди. Яшил рангдаги муртакларнинг бўлишини бир гуруҳ тадқиқотчилар прогрессив белги деб ҳисоблайдилар.

Мутахассисларнинг фикрларича, муртак ўз ривожланишининг дастлабки даврларида фақат гетеротроф асл (она) тўқима ҳисоби билангина эмас, автотроф ҳолда фотосинтезни мустақил амалга ошириши ҳисобига ҳам озиқланиши ва захира озиқ модда тўплаши уни она ўсимликка боғланиб қолмай мустақиллигини ҳам таъминлайди, деб ҳисоблайдилар.

Бунга қарама-қарши нуқтаи назар, яшил муртакнинг бўлиши содда белги деб ҳисобланиб, мустақил тарзда фотосинтезни амалга ошириши, муҳитни ёритилиши билан боғлиқ. Яшил бўлмаган муртакда ўсимлик ҳужайраларидан озиқ моддаларни келиши зарур эмаслигини ифодалайди, деган фикр билдиришади.

МУРТАК НОРМАЛ РИВОЖЛАНИШИНИНГ БУЗИЛИШИ

Муртакдаги аномал ўзгаришлар юзага келиши ташқи муҳитнинг турли туман омилларининг таъсирида муртак тўлиқ меъёрида ривожланмайди. Бундай омилларга атроф-муҳитнинг юқори ёки паст ҳарорати, озиқ моддаларнинг етишмаслиги ёки меъёрдан зиёд бўлиши, ўзаро узоқ дурагайлаш; полиплоидия ҳодисаси; эмбриогенезни меъёрда рўй беришидаги физиологик мос келмасликлар уруғни қисман, ёки тўла ҳолда стериллигига олиб келади.

Гулли ўсимликларнинг кўпчилик турларида муртакни тўла тарзда ривожланмай қолиши билан бирга зиготани биринчи бўлиниш даврида юқори ҳароратнинг таъсир этиши натижасида кейинчалик тетраплоид ўсимлик юзага келади. Тетраплоид ўсимлик диплоид ўсимликдан морфологик белгиларини ўлчамли катталиги билан фарқ қилиб, қишлоқ хўжалик амалиётида алоҳида аҳамият касб этади.

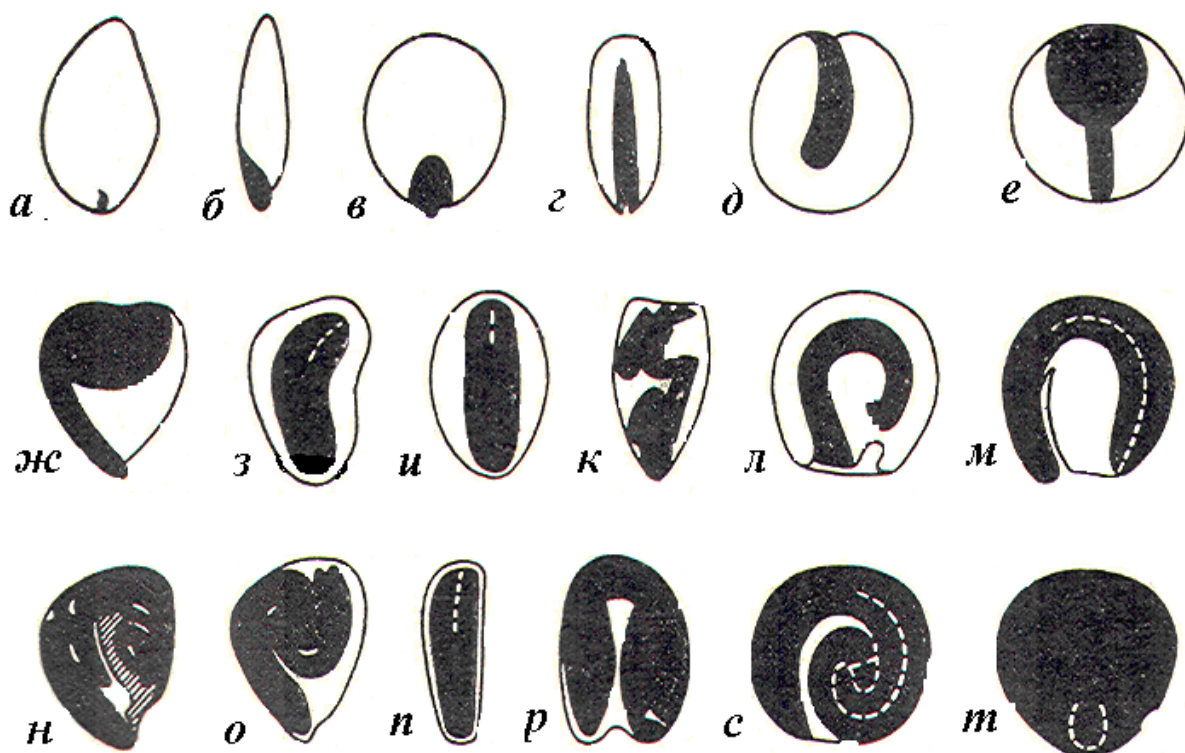
УРУҒ ВА МЕВАНИ ҲОСИЛ БЎЛИШИ

Муртак ва эндосперм ўса борган сари уруғкуртак ҳам катталашиб, уруғга айлана боради. Бу вақтга келиб уруғнинг пўсти ҳосил бўлади. Уруғнинг пўсти одатда уруғкуртакинг бир ёки иккала интигументида ҳамда нуцеллус ва эндоспермнинг қолдиқларидан шаклланади. Уруғнинг пўсти муртакни ташқи муҳитнинг ноқулай шароитидан ҳимоялайди ҳамда уруғни атроф-муҳитга тарқалишини таъминлайди.

Уруғ пўстининг уруғбанддан ажраладиган қисмида из ёки чок жойлашади. Уруғбанд уруғкуртак билан қўшилиб ўсиши натижасида юзага келади. Уруғнинг чивик-йўли изи яқинида микропиляр тешик жойлашади. Уруғ унаётганда муртак одатда микропиляр тешик орқали уруғдан ташқарига чиқади. Бу тешикдан аввал илдизнинг учки қисми барча ҳолатларда микропилега йўналган ҳолда жойлашади.

Муртакнинг шакли турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларнинг уруғларида турлича кўринишларга эга. Улар тамаки ўсимлигида тўғри, чиннигулда эгилган, чирмовукда спирал, буралган, қоқиўтда тақасимон шу каби бир қатор кўринишларга эга бўлади.

Гулли ўсимликларнинг муртаклари ҳам турлича ўлчамларда бўлиб, йирик муртакли уруғларда захира озиқ моддалар тўқималарида тўпланади. Бундай муртакли уруғлар униб ўсишида, бирор омилга боғлиқ бўлмай, мустақил ташқи муҳитнинг омилларига чидамли ниҳолларга айланади. Майда муртакли уруғлар унганда нозик ниҳоллар ҳосил қилади, унинг ўсиши эндосперм микдорига боғлиқ (36-расм).



36-расм Гулли ўсимликлар уруғидаги муртак ва озик моддаларнинг ўзаро нисбати:

а,б,в,г,д,л-бир паллали; е,ж,з,и,к,п,р,с,м-икки паллали; п,р,-перисперм,қолгани эндосперм. қора чизик- муртак шакли, оқ- озик модда

Муртаги шаклланмаган уруғлардаги табақалашув фақат она организмдан ажрагандан кейин, қулай шароитга тушганда уруғни ичида амалга ошади. Бундан истисно орхидеядошларда муртакни табақалашуви уруғни етилиш даврида кечади. Орхидеядошларда муртак уруғдан пуфаклар кўринишида чиқади, шу боисдан уларни муртак туганаклар ҳам дейилади. Муртак туганаклар кейин катталашиб, уларнинг пастки қисмида дастлаб сўрувчи илдизлар кейин бошқа илдизлар ҳосил бўлади. Унинг юқори қисмидан барглар ҳосил бўлади.

Ўсимликларда мевалар ҳосил бўлишида қуйидаги жараёнлар амалга ошишини кўрамиз. Уруғдаги уруғкуртакда қайта ўзгаришлар рўй бераётган бир даврда уруғчининг тугунчаси мевага айлана бошлайди. Мевани ҳосил бўлишида тугунча баъзан уруғчининг бўйин қисми, тумшукчаси сўлиб қолади.

Тугунчанинг деворидан мева эти ёки перикарп ҳосил бўлади. Перикарп уч қаватдан: ташқи – экзокарп, ўрта мезокарп ва ички эндокарпдан иборат.

Ҳамма мевалар ҳам уч қаватли бўлмаслиги мумкин. Мураккаб меваларда перикарп ҳосил бўлишида гулўрин ва гул ёнбаргчалар ҳам иштирок этади.

Мевалар иккита асосий гурӯҳга бўлинади. Меваларни физикавий ҳолатини ҳисобга олганда, улар хўл ва қуруқ меваларга бўлинади. Серсув, хўл меваларда перикарп юмшоқ этли тўқимадан иборат. Қуруқ меваларда перикарп ёғочлашган бўлади. Меваларнинг иккинчи бир классификациясида уларни одатда қуруқ меваларни чатнайдиган ва чатнамайдиганларга бўлинади. Меваларни очилиши ва уруғларни тарқалиши учун турли туман хусусий мосланишлар ҳосил бўлган. Уруғ ва меваларни ривожланиши ва тузилишларнинг бир қанча типлари мавжуд. Улар мазкур ўсимликнинг систематик белгиси бўлиб ҳисобланади.

ПАРТЕНОКАРПИЯ

Меваларнинг ҳосил бўлиш жараёнида ҳар доим бўлмаса ҳам айрим ўсимликларда партенокарпия ҳодисаси кузатилади. Маълумки, меванинг ҳосил бўлиши ва уруғни ривожланиши, уруғланиш жараёни амалга ошгандан кейин рўй беради. Баъзи ҳолларда мева уруғсиз, уруғкуртакни уруғланмаслиги сабабли, дегенерацияси натижасида ҳосил бўлади. Шу боисдан уруғсиз меваларни ҳосил бўлишига партенокарпия дейилади. Партенокарпия индуцирланган, бўлиши мумкин, бунда мевани ҳосил бўлиши учун чангланиш рўй бериши зарур ва индуцирланмаган мевани ривожланишида эса чангланиш шарт эмас. Ўсимликдаги барча гуллар уруғсиз мева ҳосил қилиши тўла партенокарпия, қисман гулларда уруғсиз меваларни ҳосил бўлиши чала партенокарпия дейилади.

Партенокарп мева ҳосил қиладиган ўсимликларни икки гуруҳга бўлиш мумкин. Биринчи гуруҳга мансуб ўсимликлар меъёрдаги муртак халта ҳосил қиладди, бироқ меваларни ҳосил бўлишида уруғкуртакнинг дегенерацияси рўй беради. Айрим ўсимликларда муртак халта ҳосил бўлгандан кейин, баъзи бирларида эса, уруғ ривожланиши бошлагандан кейин дегенерация рўй беради.

Иккинчи гуруҳ ўсимликларда уруғкуртак ривожланмаганлиги сабабли муртак халта умуман ҳосил бўлмайди ёки уруғкуртак муртак халта ҳосил бўлгунча нобуд бўлиши мумкин.

Партенокарпияни юзага келиши сабаблари ҳозирча тўла маълум эмас. А.Эрнст (1918) партенокарпияни келиб чиқишида дурагай ғояни илгари сурган. У бир қатор партенокарп ўсимликларда микроспорогенез ва макроспорогенез жараёнида чанг доналари ва муртак халтани ҳосил бўлишидаги аномал ўзгаришлар дурагайланишнинг оқибати деб ҳисоблайди. Бир гуруҳ олимлар партенокарп мевалар ирсий белгиларнинг таъсирида рўй беради деса, бошқалари ташқи муҳитнинг ноқулай омилларни таъсирида рўй беради, деб ҳисоблайдилар.

Ф.Густафсон (1947) гулда уруғланишдан кейин ҳосил бўладиган мева билан партенокарп мева орасидаги фарқни уруғчи тугунчасидаги ўстирувчи ауксин моддасининг миқдори билан боғлайди. Партенокарп ўсимликлар гулидаги уруғчининг тугунчасида етарли даражадаги ауксин гармони чангланишсиз мевани етарли даражада ривожланишини таъминлайди, холбуки бошқа ўсимликларда мевани ҳосил бўлиши учун зарур ауксин тугунчаси ўсаётган чанг найи орқали киради. Ф.Густафсон ғояси тажрибалар натижасида исботини топган. Бу тажрибаларда уруғчи тугунчасига ўстирувчи моддалар таъсир эттирилганда, уруғсиз мевалар олинган. Партенокарп меваларни уруғчининг тугунчасига чангнинг инъекция экстракти шунингдек, айрим кимёвий бирикмалар таъсир эттириб олиш мумкин. Партенокарпия узум, ошқовоқ, бодиринг, памидор шунингдек банан, ананас, анжир каби цитрус ўсимликларда ҳамда табиий ҳолда ўсадиган ўсимликларда ҳам аниқланган.

Турли навларга мансуб ўсимликлардаги меваларни уруғсиз бўлиши, хўжалик аҳамияти жиҳатидан муҳим қимматли белги ҳисобланиб, ноқулай шароитда гулда чангланиш, уруғланиш амалга ошмаганда ҳам ҳосил олиш имкониятини беради. Бундай уруғсиз партенокарп мевалар этдор, серсув ва маъзали бўлиб, озиқ сифатида истеъмол қилишда қулайлик яратади. Шу боисдан партенокарп меваларни сунъий усулда кўпайтириш амалий жиҳатидан

молик ҳисобланади. Партенокарпия борасидаги илмий амалий ишлар бўйича бир мунча ютуқларга эришилган бўлсада, бу борада тадқиқотлар давом этмокда.

IX-боб. ПОЛИЭМБРИОНИЯ

Гули ўсимликлар уруғида битта муртакнинг ривожланиши хос хусусият бўлиб ҳисобланади. Шунга қарамай уруғда айнан битта муртак ҳалтада бир нечта муртак ҳам учрайди. Бир нечата муртакли уруғни ҳосил бўлиши кўп муртаклилик, эмбриологияда полиэмбриония деб аталади. Полиэмбриония турли йўллар билан юзага келади. Унинг юзага келиши жинсий кўпайиш-амфимиксис ёки жинссиз кўпайиш-апомиксис йўли билан амалга ошади.

Полиэмбриония биринчи марта 1719 йилиёқ А.Левенгук томонидан апельсин ўсимлигида тавсифланган. Кейинроқ Э.Страсбургер (1878) уруғлардаги кўп муртаклиликнинг юзага келишини бир неча турларга мансуб ўсимликларнинг уруғларида аниқлаган. Ўсимликлар эмбриогиясини ўрганишнинг дастлабки даврларида полиэмбриония мутахассислар орасида кенг маълум бўлмаган эди. Қўшимча муртакнинг ҳосил бўлиши уруғнинг ривожланишидаги нуқсон деб ҳисобланган. Кейинчалик бу борада асосланган маълумотларнинг кўпайиши билан муртакнинг қўшимча равишда ҳосил бўлиши ва уларнинг юзага келишидаги асосий ҳолатларни ўрганила бошланди. Шунга кўра полиэмбриониянинг бир қатор классификация типлари тузила бошланди.

Ўсимликларнинг айрим туркумларида полиэмбриония турни сақлашда муҳим аҳамиятга моликлиги аниқланганидан кейин полиэмбриониядан селекцияда фойдаланила бошланди. Полиэмбрионияни ҳар томонлама ўрганиш натижасида гулли ўсимликларга нисбатан унинг очик уруғли ўсимликларда кўпроқ учраши шунингдек, филогенетик нуқтаи назардан турли бўғин вакилларида учраши каби турли сабаблар борлигини кўрсатади.

Қўшимча муртакларнинг ҳосил бўлиш усулларига кўра ҳақиқий ва сохта полиэмбриония фарқланади.

ҲАҚИҚИЙ ПОЛИЭМБРИОНИЯ

Ҳақиқий полиэмбрионияда қўшимча муртаклар битта муртак ҳалтанинг ичида ҳосил бўлади. Қўшимча муртаклар ҳосил бўлиш йўллари турлича бўлиб,

улар зигота, проэмбрион, осилма соп, муртак, синергид ва антиподлардан ҳам ҳосил бўлиши мумин.

Зиготадан қўшимча муртакни ҳосил бўлиши унинг бир меъёрда бўлинмаслиги натижасида ҳосил бўлади. Бу вақтда иккита ёки бир нечта қўшимча муртаклар юзага келади. Зиготадан қўшимча муртакни юзага келиши *Tulipa*, *Vincetoxicum*, *Erythronium* ва бошқа туркумларнинг турларига мансуб ўсимликларда аниқланган.

Проэмбриондан муртакни қўшимча равишда ҳосил бўлиши унинг апикал хужайрасини узунасига бўлиниши натижасида юзага келади. Бу жараёнда *Empetrum*, *Nymphaea* ва бошқа туркумларнинг тур ўсимликларида икки ёки ундан кўпроқ диплоид муртаклар ҳосил бўлади.

Проэмбриондан қўшимча муртаклар куртаклар каби, осилма соп хужайраларидан ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Ҳар икки ҳолатда ҳам муртаклар диплоид характерга эга бўлади. Биз баён этган ҳолатлар *Empetrum*, *Nymphaea*, *Calanthe* ва *Cumblidium* туркумларининг турларига хос.

Синергидлардан қўшимча муртакларни ҳосил бўлишида синергид уруғланмаган бўлса гаплоид, агар уруғланган бўлса *Iris*, *Lilium*, *Allium*, *Aconitum*, *Cupripedium*, *Mimosa*, *Santalum* ва бошқа туркумлардаги ўсимликларда диплоид муртаклар ҳосил бўлади.

Антиподлардан қўшимча муртак гаплоид ҳолда ҳосил бўлади. Чунки, антиподларда уруғланишни рўй бериши жуда камдан кам рўй берадиган ҳодиса бўлиб, у *Allium*, *Ulmus*, *Sedum*, *Rudbeckia* ва бошқа туркум ўсимликларнинг турларида аниқланган.

Қўшимча муртакларнинг ҳосил бўлиши муртак халтанинг таркибидаги хужайраларидан ташқари, атрофидаги хужайралардан ҳам ҳосил бўлиши мумкин.

Бундай муртаклар нуцеллус хужайрасидан ҳосил бўлганда нуцеллар эмбриония, интегумент хужайраларидан ҳосил бўлганида интегументал эмбриония дейилади. Ҳар иккала ҳолатда ҳосил бўлган муртак диплоид бўлади.

Шундай қилиб, ҳақиқий полиэмбрионияда қўшимча муртак ҳам диплоид, ҳам гаплоид бўлиши мумкин. Гаплоид характерли муртаклар уруғланмаган антипод ва синергидлардан ҳосил бўлади. Қолган барча ҳолатларда муртак қўшимча равишда ҳосил бўлганида диплоид тўпلامли хромосомага эга бўлади. Фарқи шундаки, зигота, проэмбрион, осилма соп, уруғланган синергид ва антипод ҳужайраларидан ҳосил бўлган муртаклар ота ва она хромосомаларига эга бўлади, шу билан бир вақтда интегумент ёки нуцеллус ҳужайраларидан ҳосил бўлган муртаклар фақат она ўсимликнинг хромосомаларига эга бўлади.

СОХТА ПОЛИЭМБРИОНИЯ

Сохта полиэмбриония ҳодисаси ҳар бир уруғда бир нечта муртак халта ёки ҳар бирида фақат биттадан муртак ҳосил бўлиши билан характерланади ва қуйидаги ҳолатларда рўй беради.

1. Икки ёки бир нечта уруғкуртак ўзаро қўшилиб ўсади, уларнинг ҳар бирини ичида ўз муртак халтаси ҳосил бўлиб, уруғланишдан кейин муртаклар юзага келади. Бундай жараён *Pyrus*, *Loranthus*, *Lepidium* ва бошқа туркум ўсимликларда кузатилади.

2. Битта уруғкуртак иккига ёки бир нечтага ажралади. Ажралган уруғкуртакларда муртак халталар ҳосил бўлиб, улардан муртак юзага келади. Бундай жараён *Orchis*, *Coffea*, *Iris*, *Gymnadenia* ва бошқа туркум ўсимликларда рўй беради.

3. Айнан битта уруғкуртакнинг ўзида меъёрида ҳосил бўладиган муртак халтадан ташқари аспорик муртак халталар ҳам юзага келади. Бу жараён *Artemisia*, *Helianthus*, *Calendula* ва бошқа туркум ўсимликларда рўй беради.

4. Бир уруғкуртакда бир нечтадан муртак халталар ҳосил бўлади. Ҳар бирининг ўз муртаги юзага келади. Бир нечта муртак халталар қуйидаги ҳолларда ҳосил бўлади: а) Кўп ҳужайрали археспорийдан бир нечта макроспоранинг оналик ҳужайраси ҳосил бўлади. Булардан бир нечта муртак халталар юзага келиши *Pyrethrum*, *Asperia* *Fragaria* каби ўсимликларда рўй беради. б) Ривожланаётган битта тетрадада битта эмас, балки бир нечта

макроспора юзага келади. Бундай жараён *Lilium*, *Causaria*, *Salix*, *Alchemilla* ва бошқа туркум ўсимликларда рўй беради.

Сохта полиэмбриония натижасида ҳосил бўлган барча уруғлардаги муртаклар ота ва она хромосомаларининг диплоид тўпламга ёки апоспорик муртак халтадан юзага келган бўлса фақат оналик хромосомасига эга бўлади.

М.С.Яковлев (1957) таклиф этган полиэмбриония типларини классификацияси, юқорида биз баён қилган классификациялардан моҳиятан фарқ қилади. У таклиф этган классификация полиэмбрионияда учрайдиган барча ҳолатлар ҳисобга олинганлиги туфайли энг тўлароғи ҳисобланади. Бу классификациянинг асосига генетик асос солинган бўлиб, генератив тузилмаларнинг тарихий тараққиётдаги ривож ҳам ҳисобга олинган. Бунга асосланиб М.С.Яковлев полиэмбрионияни учта асосий типга ажратади:

1. Гаметофит – архегониал;
2. Гаметофит – гаметами;
3. Гаметофит – спорофитли.

Гаметофит – архегониал полиэмбриония архегониал ўсимликларга хос бўлиб, у архегонийли, гаметами ва бластомерлиларга бўлинади. Гамето – архегониал полиэмбрионияда гаметофитда кўплаб архегонийларнинг бўлиши ва бир нечта тухум ҳужайра ва проэмбриони бластомерларининг бўлинишлари билан боғлиқ бўлмай, балки кўп муртаклилик нафақат кўп миқдорда архегоний ва тухум ҳужайрани ҳосил бўлиши шунингдек, зиготани майдаланиши, ундан янги муртаклар ҳосил бўлиши билан ҳам боғлиқ.

Гаметофит – гаметами полиэмбриония полиэмбриониянинг бир тури – гаметами ёки потенциал-гаметами яъни гамета бўлиши мумкин бўлган ҳолатни ўз ичига олади. Гаметафит-гаметами полиэмбриония оналик гаметофитнинг микропиляр ва ҳазал қисмларида қўшимча муртакни юзага келиши билан характерланади. Бу типдаги полиэмбрионияда муртак халтадаги тухум ҳужайрадан ташқари барча ҳужайралар муртак халта ҳосил қилиш хусусиятига эга.

Шуни айтиш лозимки, муртак халтанинг микропиляр ва халазал қисмидаги ҳужайралар муртак ҳосил қилишларида турлича имкониятларга эга. бўлиб, қўшимча муртаклар кўп ҳолларда синергид ҳужайраларидан камдан-кам ҳолларда антипод ҳужайраларидан ҳосил бўлади.

Гаметофит – гаметали полиэмбриония шунингдек, уруғкуртакдаги қўшимча муртак халталардаги муртаклар битта тетраданнинг иккита макроспорасидан ёхуд кўп ривожланаётган кўп ҳужайрали археспорийнинг кўп макроспорасидан юзага келиш ҳолатларида ҳосил бўлади.

Гаметафит – спорафитли полиэмбриония тўрт типдаги: зиготали, проэмбрионли, эмбрионли, нуцелляр – интегументли полиэмбрионияни ўз ичига олди.

Гаметофит – спорафитли полиэмбриония, зиготада рўй берадиган регенерация жараёнлари натижасида рўй беради. Бундай регенерация ривожланаётган муртакда, уруғкуртакнинг оналик ҳужайрасида ва зиготадан бластомерлар ҳосил бўлишида ёки муртак ва муртакдан қўшимча муртакларни ҳосил қилади.

Гаметофит – спорофит полиэмбрионияда қўшимча муртаклар нуцеллус ҳужайраларидан ва интегументни – адвентив эмбриония тарзда ҳосил бўлишига мансуб ҳисобланади. Адвентив полиэмбрионияга мойил ўсимликларнинг кўпчилик турлари кўп муртакли уруғ ҳосил қилиш хусусияти билан характерланади. Уларнинг ривожланиши икки йўл билан амалга ошиши мумкин.

1. Муртак халтадаги қўшуруғланишдан ҳосил бўлган зиготадан муртак ривожланади ва триплоид эндосперм шаклланади. Шу билан бир вақтда нуцеллус ёки интегументнинг ҳужайраларида соматит деб номаланадиган ҳужайралар ажрала бошлайди. Соматитлар уларни атрофидаги ҳужайралардан каттароқ бўлади.

Бу ҳужайралар кўп ҳолларда нуцеллус ёки интегументнинг микропиляр қисмида, баъзан латериал яъни ёнбошида, камдан-кам ҳолларда халазал қисмда жойлашади. Соматитлардан адвентив муртак юзага келади.

2. Муртак халтада кўшуруғланиш амалга ошмайди, тухум аппарати парчаланиб кетади, бироқ эндосперм ривожланади. Шу билан бир вақтда адвентив муртак ҳосил бўлади.

Адвентив полиэмбриония индуцирланган ва автоном гуруҳларга бўлинади. Автоном адвентив полиэмбриония жуда кам учрайди. Самоцитларни муртакда тегишли меъёрга ривожланиши учун муртак халтада эндосперм бўлишини тақазо этади.

Полиэмбриония тасодифий ва муқим яъни доимий бўлади. Доимий полиэмбриония кам учрайди. Орхидеялар, цитрус ўсимликларида полиэмбриония кўпроқ учрайди. Баъзи ҳолларда бир тур ўсимликда полиэмбриониянинг бир нечта типларини учратиш мумкин.

Полиэмбриония натижасида юзага келган муртакларнинг ҳаммаси ҳам ўсавермайди. Кўп ҳолларда улар қуриб қолади. Муртакнинг қуриб қолиши, улардаги табақалашув жараёнларини меъёр даражасида бўлмаганлиги ёки бундай жараёнлар тўла ҳолда бўлмаслиги туфайли рўй беради. Шу билан бирга ташқи муҳитнинг ноқулай омиллари таъсирида муртак тўла озиклана олмай қолади.

Шундай қилиб, полиэмбрионияда муртакларни эрта ҳалокати туфайли, уларнинг кўпчилиги экилган уруғларда ривожлана олмайди. Шунга қарамай, икки, уч, ҳатто тўртта бир хил ёки турли хромосомали муртакни айнан шу уруғларда эгизак ўсимликлари кўп ҳолларда унади.

Полиэмбрионияни юзага келиши ҳақида кўплаб мулоҳазалар қилинган. Мутахассисларнинг бир гуруҳини фикрларича, полиэмбриония озикланиш меъёридан ортиқ даражалигидан ёки ташқи омилларнинг бошқа бирор таъсиридан содир бўлади, деб ҳисоблашади. Айримлари полиэмбрионияни дурагайлашда дейишса, учинчи гуруҳ тадқиқотчилар бу ҳолат ирсий омиллар туфайли деб қарашади, тўртинчилари ўстирувчи гармонларнинг таъсири туфайли каби фикрларни билдиради.

Гулли ўсимликларда кўп муртакли уруғнинг ҳосил бўлиши, бир муртакли уруғга нисбатан қадимги-примитив белги ҳисобланади чунки, камроқ юксак

даражада ривожланган очик уруғлиларда полиэмбриония доимийлиги билан характерланади.

Ҳозирги кунга келиб, бир қатор ўсимликларда полиэмбрионияни сунъий равишда ҳосил қилиш мумкин. Масалан, буғдойнинг бошоғига парадихлорфенсирка кислота каби кимёвий бирикмаларни таъсир этиб, муртакларни қўшимча равишда ҳосил бўлишига эришиш мумкин.

Маккажўхори, лилия ўсимликларини ионлантирилган нурлар билан таъсирланган чанг доналари билан чанглатиб, уларда муртакни қўшимча равишда ҳосил бўлиш фоизини ошириш мумкинлиги аниқланган. Маккажўхорида чангланишни бироз кечиктириш ҳам кўп муртакликни, шу билан бирга гаплоид эгизак ўсимликларнинг сонини ортишига эришилган.

Полиэмбриония гаплоид, полиплоид, анеуплоид ўсимликларнинг янгиларини олиш манбаи бўлиб ҳисобланади. Бу ўсимликларнинг ҳаммаси селекция-генетик ишларда муҳим аҳамиятга эга. Шу боисдан полиэмбрионияга қизиқиш, уни янада чуқурроқ тадқиқ этиш, эмбриологияни тобора долзарб масалаларидан бири бўлиб қолмоқда.

Х-606. АПОМИКСИС

Гулли ўсимликларда жинсий ва вегетатив кўпайишдан ташқари апомиксис деб номланувчи кўпайиш ҳам мавжуд.

Апомиксис бу эркак ва урғочи гаметаларни кўшилиши билан боғлиқ бўлмаган, бироқ уруғ ёрдамидаги кўпайишдир. Апомиксис биринчи марта инглиз ботаниги Ж.Смит томонидан 1839 йили тиканли альхорния ўсимлигида аниқланган. Кейинчалик А.Браун (1860) ва Э.Страсбургерларнинг (1878) изланишлари, бу тур ўсимликда муртак халта яқинидаги соматик хужайралардан муртак ҳосил бўлишини аниқлаган. Муртак халта яқинидаги соматик хужайралардан юзага келган муртак ва муртак халтанинг ичига кириб, у ерда тўла етилишга эришган.

Кейинчалик бир қатор ўсимликларда уруғланмасдан муртак ҳосил бўлишининг бошқа хиллари ҳам аниқланган. Шунга қарамай, ўсимликлардаги апомиксис орқали кўпайиш истисно сифатида қаралган. XX асрнинг 30 йилларига келиб бу борада кўплаб илмий маълумотлар тўпланганидан кейин ўсимликлардаги кўпайишнинг бу тури ботаник олимлар томонидан тан олинган. Апомиксисни янада чуқурроқ ўрганишнинг натижалари ўсимликлардаги кўпайишнинг бу тури эволюция ва селекцияда катта аҳамият касб этиши аниқланган.

Апомиксис жинсий кўпайишдан келиб чиққан ва филогенетик жиҳатдан анча ёш белги бўлиб ҳисобланади. Шу боисдан апомиксис амфимиксис билан узвий боғланган. Ҳозирги кунга келиб, бу борада олиб борилган илмий тадқиқотларнинг натижалари шуни кўрсатадики, бирор оила ёки туркум ўсимликда фақат апомиктик кўпайишни ўзи учрайди ҳолос дейиш тўғри бўлмайди. Бир турга мансуб ўсимликнинг ўзида ҳам апомиксис ҳам амфимиксис биргаликда учрайди.

Ёпиқ уруғли ўсимликлар оилаларининг кўпчилигида апомиксиснинг турли кўринишлари аниқланган. Бир қатор олимларнинг бу борадаги илмий изланишларининг натижалари асосида апомиксиснинг тип классификациялари яратилган. Чунки улар, ўзларининг классификация типларини апомиксисни

морфологик ва эмбриологик белгиларига асосланиб яратишган. Бу ҳодиса рўй берадиган жараёнда генетик, физиологик ва биокимёвий хусусиятлар ҳисобга олинмаган. Апомиксисга боғлиқ терминлар ҳам анча мураккаб ва улар жуда кўп шунингдек тушуниб етиш ҳам қийин.

Биз қуйида апомиксисни баён этишда Поддубная – Арнольда (1976) қоидасига риоя этдик. Апомиксис типларини кетма-кетлик тартибда жойлаштирилиши, унинг жинсий кўпайишдан фарқланиш даражалари ва апомиктик кўпайиш эволюцияси босқичлари шунингдек, унинг вегетатив кўпайишга ўтишни белгилаш имкониятини яратади.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Партеногенез-бу уруғланмаган тухум ҳужайралардан муртакни юзага келиши ҳисобланади. Редукцияланган ва редукцияланмаган партеногенезлар фарқланади.

Редукцияланган партеногенез. Редукцияланган партеногенез бу – тухум ҳужайрадан гаплоид хромосомали муртак ҳосил бўлишига айтилади. У индуцирланган яъни, уруғланишдан кейин гаметаларни қўшилиши рўй бермаса ҳам муртакни ривожланиши амалга ошади.

Редукцияланган партеногенез ҳолатида гиногенез муртакни она хромосомалари орқали, андрогенез муртакни ота хромосомалари билан ҳосил бўлиши ҳам рўй беради. Гиногенезда чанг найи муртак халтага киради, бунда спермий парчаланиб уруғланиш амалга ошмайди. Шу сабабли муртак она хромосомаларининг тўпламига эга бўлади. Андрогенезда ҳам спермий тухум ҳужайранинг ядроси билан қўшилмайди, бироқ у фаолиятини уни ўрнига амалга оширади, чунки тухум ҳужайранинг ядроси парчаланиб кетган бўлади. Бундай тухум ҳужайрадан ота хромосома набори бўлган муртак ривожланади. Редукцияланган партеногенезни андрогенез типи ҳозирги пайтда тамаки, арпа, скерда каби ўсимликларда аниқланган.

Редукцияланган партеногенез тўла ҳолда стериллиги-сифатсизлиги билан характерланади, лекин, наслдан-наслга берилмайди ва тасодифий деб ҳисобланилади. Апомиксиснинг бу типи гулли ўсимликларнинг кўплаб

оилаларига мансуб туркумларда аниқланган. Бу тип апомиксис кўп ҳолларда турлараро ва тур ичида амалга ошириладиган чатиштиришлар натижасида аниқланган. Бу ҳодиса ўсимликларда юқори ва паст ҳароратда рўй берадиган уруғланишлар жараёнларида ҳам кузатилади.

Редукцияланган партеногенез дурагай ва полиплоидли ўсимликларда шунингдек четдан чангланадиган ўсимликларни ўзидан чангланиши содир бўлганида ҳам рўй беради.

Редукцияланган партеногенез ҳодисаси *Datura stramonium* ўсимлигининг уруғланиш жараёнида паст ҳарорат таъсирида аниқланган.

Редукцияланган партеногенез туфайли юзага келган гаплоид ўсимликлар диплоид ўсимликларга нисбатан органлари ва ҳужайра ўлчамининг кичиклиги ва деярли стериллиги - ҳаётчан эмаслиги билан характерланади.

Гаплоидларда чанг доналари ва муртак халтани ҳосил бўлишида одатда митоз бўлинишда бузилишлар рўй беради. Бунинг натижасида ҳаётчанг бўлмаган чанг доналари, муртак халта ҳосил бўлади ва улар ривожланишнинг турли босқичларида дегенерацияга учрайди. Жуда камдан кам ҳолларда гаплоидларда нормал, ҳаётчан чанг доналари ва муртак халта ҳосил бўлади.

Редукцияланмаган партеногенез. Редукцияланмаган партеногенез – бу муртакни диплоид хромосомали тухум ҳужайрадан ҳосил бўлишига айтилади. Редукцияланмаган партеногензда тухум ҳужайра, синергид, антипод ва марказий ҳужайра ядроларидаги хромосомалар диплоид тўпламга эга бўлиб, муртак халтанининг ҳосил бўлишида мейоз рўй бермаслиги билан характерланади.

Редукцияланмаган партеногенез асосан доимий ҳисобланиб, мева ҳосил қилишни тўла таъминлайди. Редукцияланмаган партеногенез натижасида юзага келган ўсимлик она ирсиятига хос бўлиб, ўзининг партеногенетик тарзда кўпайиш хусусиятини авлоддан-авлодга беради.

Редукцияланмаган партеногенез редукцияланган партеногенездан фарқланиб, у чангланишга боғлиқ эмас. Кўп ҳолатларда муртак ва эндоспермни ривожланиши *Alchemilla*, *Taraxacum* каби туркум ўсимликларда гуллашгача

ғунчалик давридан бошланади. Айрим *Poa*, *Potentilla* каби туркум ўсимликлардагина меъёридаги уруғ ҳосил бўлиши учун чангланиш ва бунинг натижасида ҳосил бўладиган чанг найини муртак халтага кириши ва муртак халтадаги иккиламчи ядро билан уруғланиши зарур бўлади.

Баъзан *Rudbeckia*, *Zephyranthus* туркумидаги ўсимликларда редукцияланмаган партеногенез ҳолатидаги чангланишда спермий тухум ҳужайрага тушиши мумкин ва унинг ядроси билан қўшилмай унинг ёнида ўзи мустақил бўлина бошлайди. Бунинг натижасида диплоид ядроли муртак билан гаплоид ядроли химер муртаклар ҳосил бўлади. Юқоридаги спермий ядролари билан диплоид тухум ҳужайранинг бўлиниш ҳолатини семигамия дейилади.

Псевдогамия билан боғлиқ бўлмаган ҳолдаги редукцияланмаган партеногенез Жцел (Juel) томонидан 1898 йили биринчи марта *Antennaria alpina* ўсимликда кейинчалик бошқа гулли ўсимликларда ҳам рўй бериши кузатилган. Редукцияланмаган партеногенезда сифатсиз чанг доналарини ҳосил бўлиши ва муртак халтани ҳосил бўлишида мейоз бўлиниш бўлмаслиги характерли белги ҳисобланади. Бунинг натижасида диплоид тухум ҳужайрали муртак халта ҳосил бўлади, ундан уруғланишсиз диплоид муртак юзага келади.

АПОГАМЕТИЯ

Апогаметия бу — муртакни тухум ҳужайрадан ташқари, оналик гаметофитнинг синергид ва антипод ҳужайраларидан ҳосил бўлиши билан характерланади. Гулли ўсимликларда бу ҳодиса кам рўй беради. Апогаметияни редуцирланган ва редуцирланмаган турлари мавжуд.

Редукцияланган апогаметия. Редукцияланган апогаметия-муртакнинг редукцияланган сондаги хромосомали синергид ва антиподлардан ҳосил бўлишига айтилади. Редукцияланган апогаметияни тахмин қилишларича, муртакни синергид ва антиподлардан ҳосил бўлишини фақат тухум ҳужайрани уруғланганидан кейин диплоид муртакдан юзага келади деб ҳисоблашади.

Гаплоид сондаги хромосомали муртаклар диплоид сондаги хромосомали муртаклардан кичиклиги билан фарқ қилади ва шу боисдан улар кўп ҳолларда

нобуд бўлади. Баъзи ҳолатларда гаплоид хромосомали ўсимликлар ҳам ҳосил бўлади.

Редукцияланмаган апогаметия. Редукцияланмаган апогаметия бу – муртакни редукцияланмаган сондаги хромосомали синергид ва антипода хужайраларидан ҳосил бўлишига айтилади. Редукцияланмаган апогаметия одатда редукцияланмаган партеногенез билан боғлиқ бўлиб, муртак халтада диплоид тухум хужайрадан уруғланмасдан ҳосил бўлган муртак билан бир қаторда синергид ва антиподлардан юзага келадиган диплоид муртаклар ҳам бўлади. Гулли ўсимликларнинг орасида редукцияланмаган апогаметия *Allium*, *Alchemilla*, *Hieracium*, *Tripsacum*, *Elatostema* ва бошқа туркум ўсимликларида учрайди.

АПОСПОРИЯ

Апоспория бу – муртак халтани нуцеллус хужайраларидан, халаза ва уруғкуртак интегументларининг редукцияланмаган хромосомали хужайраларидан ҳосил бўлишига айтилади. Апоспория гулли ўсимликларнинг бир нечта оилаларига мансуб туркумларида одатда *Asteraceae* оиласида кўп учрайди. Апоспорик муртак халталар нормал табақалашган 7 та хужайрадан иборат. Шунингдек меъёрида табақалашмаган 10, 12, 16 ва бошқа сондаги ядролардан таркиб топган бўлиши мумкин.

Апоспорик муртак халталарнинг кўпчилиги стерил бўлади. Айнан битта уруғкуртакда апоспорик муртак халталарнинг сони ўзгариб туради, улардан кўпчилиги ривожланишининг дастлабки даврларидаёқ нобуд бўлади. Шунга қарамай, бир қатор туркум ўсимликлардаги апоспорик муртак халталарда кўп хужайрали муртаклар ҳосил бўлиши аниқланган.

АДВЕНТИВ ЭМБРИОНИЯ

Адвентив эмбриония нуцеллус ва интегумент хужайраларидан-муртакнинг ҳосил бўлиш жараёнларини ўз ичига олади. Нуцеллус ва интегумент хужайраларидан ривожланган муртаклар, муртак халтани ичига ўтади ва у ерда тўлиқ шаклланади. Адвентив муртаклар амфимиксис йўли билан ҳосил бўлган муртакдан осилма сопнинг йўқлиги, тўлиқ

шаклланмаганлиги, табақалашувдаги номутаносибликлар ва симметрияни йўқлиги билан фарқланади. Уларни ривожланиб бориши вақтида бир қисми nobуд бўлади. Бироқ шунга қарамай, битта уруғкуртакда иккита, баъзан учта муртак пайдо бўлади. Бундай муртаклардан унган ниҳоллардан биттаси гаметаларни қўшилиши туфайли юзага келганлиги учун ота ва она организмнинг белгиларига эга бўлади. Қолганлари апомиктик ҳисобланиб, улар фақат она организмга ўхшаш бўлади. Айрим ҳолларда жинсий йўл билан ҳосил бўлган муртак nobуд бўлади ва унда фақат апомиктик ниҳоллар ривожланади.

Нуцеллус ва интегументал эмбриония ҳодисаси фақат гулли ўсимликларда учрайди. У доимий ёки ирсий, тасодифий ва ирсийланмайдиган бўлиши ҳам мумкин. Нуцеллус ва интегументал эмбриония ҳодисаси ирсийланмайдиган турига нисбатан ирсийланмайдиган тури ўсимликлар орасида кўп учрайди. Адвентив эмбриония индуцирланган чангланиш билан боғлиқ ва автоном чангланиш билан боғлиқ бўлмаган бўлади.

АПОМИКСИС РЎЙ БЕРИШИНING САБАБЛАРИ

Апомиксисдан селекция ва уруғчилик ишларида шунингдек, навларни яратишда уни рўй бериш сабабларини ўрганиш муҳим аҳамият касб этади. Ўсимликлардаги апомиксиснинг юзага келиши ҳақида бир нечта ғоялар ва назариялар ўртага ташланган.

Таклиф этилган дастлабки ғоялар бир томонлама характерга эга бўлиб, ҳақиқий воқеликдан узоқ бўлган. Кейинги тадқиқотларнинг натижасида анча такомиллашган ғоялар пайдо бўлган.

А.Эрнст 1918 йилда апомиксиснинг рўй беришини дурагайлаш назарияси билан изоҳлади. Бу назарияга мувофиқ, апомиктик кўпайиш бевосита узоқ дурагайлаш оқибатида стерил дурагайларни юзага келиши, ҳаётий фаолиятга эга бўлмаган тухум ҳужайрани ҳосил қилади. Натижада меъёрида рўй берадиган жинсий кўпайиш амалга ошмайди. Бироқ, шунга қарамай, ҳалок бўлаётган тухум ҳужайраларни ҳалокатга олиб келадиган гармонлар – некрогармонлар ҳосил қилади. Бу гармонлар редуцирланмаган, уруғланмаган

тухум ҳужайраларни ёки муртак халта атрофидаги соматик ҳужайраларнинг фаолиятини тезлатади деган хулосага келган.

А.Эрнестнинг дурагай назарияси маълум муддат давомида тан олинган бўлсада, кейинчалик тажрибалар орқали олинган дурагайларнинг жуда кўпчилиги апомиксисга эга эмаслиги аниқланганлиги дурагай ғоясини асоссизлигини кўрсатди.

Ҳозирги пайтда апомиксис ҳодисаси узоқ дурагайлаш натижасида кўп учраса ҳам, узоқ дурагайлашни апомиктик кўпайишга бевосита боғлиқ деб ҳисоблаб бўлмайди.

Эмбриологлар томонидан маъқулланган генетик назарияга кўра муҳим ўзгармас апомиксисни юзага келишида редукцион бўлинишни йўқлиги туфайли уруғланишсиз тухум ҳужайрадан муртакни, оналик гаметофитнинг соматик ҳужайраларидан эса эндоспермни ҳосил бўлиши бир ёки бир нечта рецессив генлар билан бошқарилади деган хулосага келишган.

Бу назарияга кўра, редукцияланмаган тухум ҳужайрани ҳосил бўлиши А генинг рецессив мутациясига боғлиқ бўлиб, редукцион бўлиниш мавжудлигини бошқаради, *a* гени редукцион бўлиниш рўй бермаслигини назорат қилади. Кейинчалик В гени мутацияси натижасида ривожланмайдиган тухум ҳужайра юзага келишини, рецессив *b* ген тухум ҳужайрани уруғлантормасликни таъминлайди. Доминант С ген борки, у тухум ҳужайраларнинг бўлинишини бошқаради. Рецессив *c* ген эса тухум ҳужайрани уруғланишсиз апомиктик муртак ҳосил бўлишини бошқаради.

Бу ғояни тарафдорлари жинсий йўл билан кўпаядиган ўсимликларнинг барчаси учта ААВВСС доминант генларга эга бўлиши, муҳим барқарор апомиксисни намоён қилишини, гомозигота ААввсс, ааВВсс, ААВВсс, ааВВСС каби генлар жамланмаси эса бепушт бўлиб, ўзи кабиларни ҳосил қилмайди, деган фикрни билдиришган.

Апомиксиснинг генетик назариясига асосан, табиатда апомиктик кўпайиш табиий танланиш натижасида аста-секин рўй беради. Табиий шароитда эса янги апомиктик формаларни пайдо бўлиши камдан-кам рўй

беради. Бундай ўсимликларни пайдо бўлиши учун муҳим барқарор апомиксиснинг пайдо бўлишини бошқарадиган ҳар учала (ааввсс) генларни ўзида жамлаган бўлиши керак. Бундай формали ўсимликларни пайдо бўлиши одатда узоқ дурагайлашга таъсир қилади, етарли даражада кескин ҳолда намоён бўла олиши эса бепушт дурагайларни ҳосил бўлишига олиб келади.

Бундай ўсимликлар барқарор ҳолда кўпая оладиган меъёр даражадаги уруғни ҳосил қилиш хусусиятини тиклайди. Шу билан бирга апомиктик ўсимликларда дурагайланиш самарасини сақлайди, шунингдек, уларнинг табиатда кенг тарқалишини таъминлайди. Шу боисдан узоқ дурагайланиш муҳим, барқарор апомиксисни тўридан-тўғри ягона сабабчиси эмас. Апомиксис орқали кўпайишни юзага келишида муҳим омил сифатида намоён бўлади ва кўплаб апомиктик формаларни келиб чиқишига сабабчи бўлади. Апомиксисни барқарор ҳолда пайдо бўлишига, полиплоидия орқали ҳосил бўлиши ҳам бирмунча аҳамиятга бўлиб, фертиллиги кам, кучли тараққий этган ўсимликлар ҳосил бўлади. Бундай ўсимликларда редуцирланмаган тухум хужайраларни ҳосил бўлиши ортади натижада ўсимликларда апомиктик ҳолда барқарор кўпайишга ўтиш имконини юқорилиги апомиктикларнинг кўпчилигини полиплоидлигини изоҳланади.

Шундай қилиб, апомиксисни тушунтиришдаги генетик назария апомиксисни дурагай назарияси ва полиплоидия фаразини инкор этмайди. Дурагайлаш ва полиплоидия барқарор апомиктик кўпайишни амалга ошишида муҳим шароит эканлиги тан олинади. Шу билан бирга апомиксиснинг генетик назарияси одатдаги шароитда апомиктик ривожлана олмайдиган маданий ўсимликларни тажриба тадқиқот йўли билан барқарор равишда апомиктик кўпая оладиган формалар олишнинг кенг имкониятларини яратади.

АПОМИКСИСДАН СЕЛЕКЦИЯДА ФОЙДАЛАНИШ

Маълумки, апомиктик йўли билан кўпаядиган ўсимликлар бир хил тузилиш, кўринишли авлодларни ҳосил қилмайди. Уларда гетерозисли ҳолати ва ота-она ўсимликдан биттасига ўхшашни юзага келтирмайди. Янги

апомиктик формалар юзага келганда ҳам, жинсий йўл билан пайдо бўлганларининг олдида устунликка эга бўлади.

Апомиксис туфайли авлодларга маълум даражада ўзгаришларга учрамаган ўсимликларни кўпайтириш ва у билан боғлиқ ҳолдаги гетерозис ҳодисасини мустаҳкамлаш селекцияда қўлланилаётган услубларни янада такомиллаштириш, аҳамиятини ошириш, яратилаётган навларнинг сифатини яхшилашда қўлланилади.

Селекцияда апомиксисдан фойдаланишнинг тўртта асосий йўналиши мавжуд:

1. Гаплоид апомиксисларни олишда истиқболли гамозиготали линияларни ажратиш, улардаги хромосомалар сонини икки карра кўпайтириш.

Четдан чангланадиган ўсимликларда ўзидан чангланишни мажбурий тарзда ўтказиб, ўзидан чангланадиган юксак гетерозисли линияларни олиш ҳозирги кунда селекцияда истиқболли ўсимликлар олиш имкониятларини яратди. Маккажўхори, сорга помидор ва бир қатор бошқа гетерозисли дурагай ўсимликларда ҳосилдорлик кескин даражада кўпайган. Бироқ юқори даражадаги гомозиготали линияларни олиш машаққатли меҳнат талаб этилади. Бундай машаққатли муаммоларни ҳал қилиш учун гаплоид апомиксисдан фойдаланилади. Гетерозигота хусусиятига эга бўлган дастлабки ўсимликдан, редукцияланган лекин уруғланмаган тухум ҳужайрадан гаплоид хромосома тўпламига эга ўсимликлар олинади. Олинган гаплоид тўпламли ўсимликлардан юқори гомозиготали линияларни тезроқ олиш имониятларини беради.

2. Бир маромда, доимий рўй берадиган апомиксисни ижобий хусусиятли гетерозис гибрид линияларини мустаҳкамлаш ва улардан сифатли орзон тан нархли уруғлар олишда фойдаланиш.

Ҳозирда кунда юқори ҳосилдорлиги билан ажралиб турадиган маданий ўсимликларнинг гетерозис дурагайлари мавжуд. Маҳсулот сифати ва юқори ҳосилдорлиги фақат биринчи авлод дурагайларда кузатилади. Шунинг учун уларнинг уруғларини дастлабки формаларини ҳар сафар сунъий тарзда чатиштириб олиш зарур. Бундай чатиштириш техник жихатдан қийинчиликлар

билан боғлиқ. Селекционерлар дурагай линияларни чидамлилиги ва юқори ҳосилдорлигини жинсий кўпайиш вақтида сақлаб қолиш ва мустаҳкамланиш борасидаги уринишлари ижобий натижа бермаган.

Маълумки, табиатда кўплаб тур ва тур хиллари борки, уларда аниқ намоён бўлган кучли дурагайлик мавжуд. Улар доимо апомиксис йўли билан кўпайгани туфайли уни қатъий равишда эҳтиёт қилади. Бундай ҳолат ястрибинка, кўнғирбош, маймунжон ўсимликларида аниқ намоён бўлади. Маданий ўсимликларда ҳам муҳим барқарор апомиксисни улардаги дурагайларнинг гетерозислик хусусиятларини мустаҳкамлаш мумкин. Бироқ, бу хусусиятларга эга бўлган маккажўхори, сарго каби ўсимликларда барқарор доимий ҳолдаги апомиксис йўли билан кўпайиш мавжуд эмас. Шунга кўра, ҳозирги кунда қўш линияли апомиксис - кўпаймайдиган дурагай ўсимликларда бу ҳодисани мустаҳкамлаш борасида илмий-тадқиқот ишлари олиб борилмоқда.

3. Юқори сифатли, гетерозис хусусиятли навларни яратишда апомиктик кўпайишни мустаҳкамлашда бардавом апомиксисдан фойдаланиш зарур. Зеро, бу маданий ўсимликлар туркум навларида апомиксис айниқса кучлироқ намоён бўлади. Селекциянинг бу кўринишидан амалда кенг жабҳаларда фойдаланиш учун четдан чангланадиган ўсимликлардан гречиха, сули, қанд лавлаги, буғдой ва бошқаларда яхши натижа беради.

Ҳозирги кунда буғдойни апомиксис кўпайтириш йўли билан гетерозис дурагай навлардан юқори ҳосил олинмоқда.

4. Насли сифатсизланаётган вегетатив купаювчи ўсимликларда бир маротаба апомиксис кўпайишни қўллаш орқали юқори сифатли белгиларини ёшартириш.

Апомиксиснинг бу усулидан фойдаланиш айрим ўсимликларда муртақ халтада кечадиган барча жараёнлардан шунингдек жинсий жараёндаги каби ҳужайраларни ёш ўзгаришидаги ихтисослашувини юзага келтириш қобилятидан воз кечтиришга асосланган. Бундай ҳодисанинг рўй бериш сабаблари ҳозиргача ҳам тўла ўрганилмаган. Шундай бўлсада, бу ёшартириш

усулидан лимон ва апельсин меваларининг сифат кўрсаткичларини яхшилашда фойдаланиб келинмоқда. Бу борада олма ва картошканинг навлари истиқболли бўлиб ҳисобланади. Уларда диплоид апомиксис олиш имкониятлари мавжуд.

Апомиксиснинг миқдорини ошириш учун уни амалга оширишга доир тегишли шароитларни яратиш зарур. Бундай шароит омилларига мейоз даврида хромосомалар сонининг редукциясини амалга оширмайдиган паст ҳарорат, кимёвий моддалардан колхицин ва уруғланишни амалга оширмайдиган ҳамда тухум ҳужайрани уруғланмасдан ривожланишни таъминлайдиган омиллар зарур. Бу омиллар қаторига, ионлашган нурлар билан чанг доналарини ярим летал ҳолга келтириш ва узоқ формаларни чанг доналаридан фойдаланиш кабилар киради. Комбинирланган яъни турли усулларни бир вақтда ташқи муҳит омилларини ҳам ҳисобга олган ҳолда қўлланилиши истиқболли натижа беради. Бу билан апомиктик муртакларни олишни енгиллашади.

Селекцияда апомиксисдан экспериментал тарзда фойдаланиш барвақт навларни олишда анча яхши натижалар беради. Бу усул апомиктик кўпайишни назорат этиб, бошқарадиган генларни олдиндан ажратиб олиш имкониятини беради.

АПОМИКСИС ЭВОЛЮЦИЯСИ

Апомиктик кўпайиш гулли ўсимликларнинг турли оила, туркум ва турларида кенг тарқалган. Шунга қарамай, ўсимликлар цитозембриологиясида рўй берадиган бу ҳодиса мутахассис тадқиқотчилар томонидан чуқур тадқиқ этилган деб бўлмайди. Шу боисдан апомиксисни эволюциядаги аҳамияти етарли ҳал этилмаган ва у мунозаралигича қолмоқда.

Тадқиқотчиларнинг кўпчилиги, апомиксисни эволюцияда прогрессив белги эканлигини рад этиб, апомиктик формалар тараққиётида боши берк кўчага кириб қолган, деб ҳисоблашади. Чунки, улар барқарор, муҳим апомиктик ирсий ўзгарувчанликни пасайтиради. Бунинг натижасида тез-тез рўй бериб турадиган ва баъзан кескин кўринишлардаги ўзгаришлар таъсирида апомиктик формалар муҳитнинг янги шароитларига етарли даражада тез мослаша олмаганликлари сабабли нобуд бўлади.

Апомиксисни эволюциядаги аҳамияти ҳақида С.С.Хохлов (1970-1973) бошқа нуқтаи назарни билдирган. У апомиктик йўл билан кўпайиш истиқболли йўналиш деб ҳисоблайди ва у келажакда жинсий кўпайишни ўрнига келади, деган фикрни билдиради. Апомиктик усулда кўпаядиган барча ўсимликларда биологик прогресснинг барча белгилари мавжудлиги, сониниг кўплиги уларни тобора кўпроқ кўпайиш имкониятларини ҳосил қилиши, кенг тарқалиш ареалларига эга бўлиши, бағоят даражадаги полиморфликни намоён қилади. Келгусида апомиксислар гулли ўсимликлардаги жинсий кўпайишнинг ўрнига келишига муҳим сабаблардан бири апомиктик кўпаядиган ўсимликлар табиатда гулли ўсимликларнинг истиқболли ва юксак даражали тузилган ғалладошлар ва мураккабгулдошлар оилаларида кенг тарқалганлигини асос қилиб олади.

В.П.Банникова О.А.Хведынич(1982) фикрича ҳозирги пайтда гулли ўсимликлардаги мавжуд апомиктик формаларни таҳлили шуни кўрсатадики, апомиксисни эволюцион нуқтаи назардан географик тарқалишини иккита ғоя асосида баҳолаб бўлмайди. Бироқ, бу ғоялардан бири – “боши берк кўча” ғояси ўзини автоном апомиксисга эга бўлган, ташқи муҳитда рўй берадиган кескин ўзгаришларда ўзларида уларга тез мослашишини ҳосил қила олмайдиган хусусиятни ҳосил қилгани учун уларнинг бир қисми реликт формаларга айланган ва улар қирилиб, кетиш чегарасига етиб келган.

Иккинчи, апомиксис кўпайишни истиқболли деб ҳисоблаган ғоя автоном апомиктикларга қўлланилади ҳолос. Улар ўзларида анча мустаҳкам ирсий ўзгарувчанликни ҳосил қилган. Бироқ, бундай кўринишдаги ирсий ўзгарувчанлик айрим тур ўсимликларидагина аниқланган. Бундан ташқари бардавом апомиктиклар ўзларининг дастлабки жинсий формаларидан ажралиб қолган, шунингдек, улар барча маълум апомиксис ёрдамида кўпаядиган формаларнинг жуда оз қисмини ташкил қилади. Табиатдаги ўсимликлар одатда апомиктик ва жинсий кўпаядиган турлардан иборат. Шундан келиб чиққан ҳолда, энг тўғри эволюцион нуқтаи назар сифатида апомиксисни амфимиксис билан алоқадорлиги туради.

Д.Ф.Петрова(1970) апомиксис ва жинсий жараёни ўзида жамлаган ўсимликлар бу кўпайиш бўйича устунликка олиб келадиган ҳоссаларга эга, деб ҳисоблайди. Улардаги барқарор апомиксис туфайли кўпайиши мавжудлиги, ҳар иккала тарзда кўпайишни биргаликда бўлишини таъминлаган ва уларни мустаҳкам сақлаган. Шу билан бир вақтда бундай апомиктикларни жинсий кўпаядиган формалар билан чатиштириш ирсий ўзгарувчанликни имкониятларини кенгайтиради ва эволюцияда мосланишларни тезлатади. Шу билан боғлиқ ҳолда апомиктик формалар янги экологик шароит ва муҳитларга ҳам кириб бориши мумкин, бундай шароитларда мослаша оладилар.

Жинсий кўпаядиган апомиктикларга яқин формаларни қисман ёки тўла йўқолиши уларни чатишиш имкониятларини қийинлаштиради, шу билан бирга апомиктиклардаги ирсий ўзгарувчанликни кескин пасайтиради. Зеро, апомиксис жинсий тарзда кўпайишни ўсимликлардан бутунлай чиқариб ташлай олмайди, унинг энг такомиллашган формалари жинсий кўпайишни сақланиб қолиш ва мавжудлиги билан боғлиқ. Шунга боғлиқ ҳолда апомиктик кўпайиш эволюцияда боши берк кўчага кириб қолган эмас, деб ҳисоблашга тўла асослар бор.

Апомиксис эволюция мобайнида турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда янгидан пайдо бўлиши, кенг тарқалишларга эга бўлиши, табиатда узоқ муддат давомида мавжуд бўлиши ва жинсий кўпайиш билан рақобатда бўлган ҳолда эволюция жараёни жадаллигига ижобий таъсир этиб эволюция самарадорлигини оширади.

XI-боб. ЦИТОЭМБИРОЛОГИЯНИНГ АМАЛИЙ ЖИҲАТЛАРИ.

Ўтган икки асрга яқин вақт давомида хориж олимлари ва республикамиздаги ўсимликлар цитоэмбриологияси соҳасидаги мутахассислар турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликларда бу жараёни ҳар томонлама ўрганганлар. Олиб борилган илмий тадқиқотлар чанг донаси, чанг найи ҳосил бўлаётган даврдаги пўстининг тузилиши, цитоплазманинг табиати, унинг асосий элементлари: спермийлар, вегетатив ядро тузилиши, шунингдек РНК ва оқсил синтези каби жараёнларни батафсил ўрганишга қаратилган.

Чанг найини *in vitro* усулида ўрганишда унинг ўсиш ва ривожланишида ҳароратнинг ва намликнинг таъсири, чанг доналари ўсаётган вақтдаги ўзаро алоқалар ҳамда бу жараёни тезлаширувчи омилларнинг муносабатларини кўп йиллар давомида олимлар ўрганган.

Ҳозирги кунга келиб, чанг доналарини униб ўсиши, чанг найини уруғчи тугунчасида ўсишини муффасал ўрганишда микроскоп техникасининг барча имкониятлари қўлланилган. Бу ўринда люминесценция, контраст микроскопия услублари ёрдамида чанг найини уруғкуртакгача етиб бориш жараёнларини тўла ҳолда тадқиқ этиш имкониятларига эга бўлинди. Мутаносиб ва номутаносиб чатишиш ҳолатларида чанг найини ўсишини ўрганиш назарий ва амалий аҳамият касб этди.

Чанг донаси ва чанг найини меъёрида ўсиши, уруғланиш жараёнини нормал кечишидаги муҳим омиллардан биридир. Бу жараён ташқи муҳитнинг ноқулай шароити, шунингдек бошқа омиллар таъсирида ҳамма вақт ижобий натижаларга олиб келмайди. Шу боисдан чанг найини ўсиш жараёнини босқичма-босқич ўрганиш, уларнинг ўсишида аномал ўзгаришларни тадқиқ этиш муҳим аҳамият касб этади.

Ўсимликларнинг серҳосил ёки бошқа бир қатор ижобий хусусиятларга эга бўлган истиқболли навларини яратишнинг кенг тарқалган усули бу – дурагайлашдир. Чатиштиришни самарали тарзда амалга оширишга тўсқинлик қиладиган бир қанча сабаблар бор. Улар қуйидагилар: 1) чатиштириладиган ўсимликларда чангланиш вақтларини тўғри келмаслиги ёки ота-она

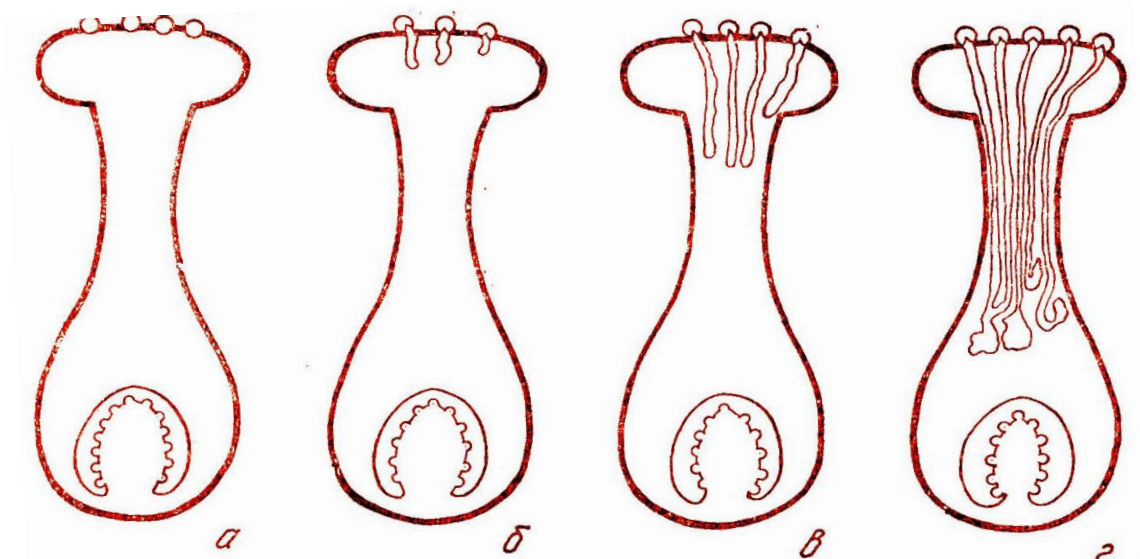
ўсимликларини ўзаро яқин жойларда бўлмаслиги; 2) чанг донасини унмаслиги; 3) чанг найини ўсишидаги рўй берадиган аномал ўзгаришлар.

I. Ўсимлик ўсаётган атроф-муҳит шароити ҳарорат, ва ёруғликни ўзгартириш орқали биринчи ноқулайликлар ота-она ўсимликларда рўй берадиган гуллаш вақтларини қисман яқинлаштириш имконини беради. Бу қийинчиликни бартараф этишда энг самарали усуллардан бири, чанг доналарини ҳаётчанлигини узоқ вақт сақлаб туришдир. Бу усул билан гуллаш давлари турли вақтларда рўй берадиган ва ҳатто турли географик минтақаларда ўсаётган ўсимликларда ҳам чатиштиришни амалга ошириш мумкин. Ҳозирги кундаги мавжуд ҳаво оқими билан чанг донаси бир минтақадан иккинчи минтақага, дунёнинг бир қисмидан иккинчи қисмига қисқа вақт ичида етиб боради.

Табиий шароитда чанг донаси бир неча кундан бир ҳафтагача ҳаётчанлигини сақлайди. Баъзи ўсимликларнинг чанг доналари бир неча соат ҳатто дақиқалар давомида ҳаётчанлигини сақлай олади ҳолос. Лаборатория шароитида чанг донасининг ҳаётчанлигини сақлаб, ҳаётий даврини узайтириш мумкин, чанг донасини сақлашнинг энг оддий усули эксикатордаги калций хлорид билан бирга сақлаб чанг доналарини ҳаётчанлиги 18 кундан 185 кунгача узайтириш мумкин. Кофе ўсимлигининг чанг донаси оддий ҳолда бир ҳафта, лабораторияда шароитида эса бир ойгача сақлаш мумкин бўлган.

Чанг доналарини сақлашда, сақланаётган жойнинг ҳаво ҳарорати ва унинг нисбий намлиги катта аҳамиятга эга. Олма ва гилос ўсимликларининг чанг доналарини ҳаво ҳарорати 2-8⁰С ва нисбий намлик 50% бўлганда, мос равишда 4,5 ва 5,5 йил давомида сақлаш имконияти бўлган. Маккажўхорининг чанг доналари изоляторда қуёш нури бевосита тушиб турганда 46⁰С ҳароратда ҳаётчанлиги 3 соат, сояда ҳаво ҳарорати 30⁰С бўлганда 30 соат давомида, ҳарорат 4-5⁰ С ва нисбий намлик 90% эса, 8-9 кун давомида сақлаш имкони бўлган. Ўсимликларнинг кўпчилик турларини чанг доналари ҳарорат 5-10⁰С ва ҳавони нисбий намлиги 25-50% бўлганда, уларни ҳаётчанлигини сақлаш учун

энг қулай шароит ҳисобланади. Кучли ёритилган жойларда чанг доналари кўп муддат сақланиб турмайди, аксинча тим-қоронғи шароит қулай ҳисобланади.



37-расм. Чанг найини ўсишидаги аномал ўзгаришлар:

а-чанг найининг ўсишдан тўхташи, *б*-ўсиши чекланган чанг найи, *в*-узун устунчали уруғчида қисқа устунчали ўсимлик чанг найининг ўсишдан тўхташи, *з*-чанг найининг учки қисмини пуфакча ҳосил қилиши, чанг найини 180 орқага қайтиши.

II. Чанг доналари гулдаги уруғчининг тумшукчасига тушганидан кейинги муҳим вазият бу тумшукча ва чанг донаси орасидаги муносабат ҳисобланади (37-расм, *а*). Чанг донаси уруғчининг тумшукчасига тушганидан кейин унинг таркибидаги ферментлар унинг унишини таъминлайди. Чанг донасининг ферментатив фаоллиги сабабларини асл маъноси ҳақида маълумотлар етарли эмас. Мавжуд ферментларнинг янгидан синтезланиши ёки таъсирининг камайиши туфайли рўй беради, деган фикрлар бор. Чанг донаси ва уруғчи тумшукчасидаги ўзаро муносабатлардаги аномал ўзгаришлар натижасида чанг донаси унмайди. Бундай ўзгаришларнинг сабаблари кўп. Бу жараёни амалга ошишида, ноқулай табиий шароит, физиологик ҳолат ёки чатиштирилаётган ўсимликларни генетик жиҳатдан мос келмаслиги асосий сабаблардан ҳисобланади.

Чанг донасини унишида муҳим омил бу- уруғчи тумшукчасининг сезувчанлиги ҳисобланади. Кўпчилик ўсимликларда уруғчи тумшукчасини чанг донасини сезиш даври қисқа бўлади. Чанг донаси ўз вақтида уруғчи тумшукчасига тушмаса, юқори самара бермайди. Ноқулай об-ҳаво шароитида

гулда чангланиш содир бўлишига қарамай, уруғчи тумшукчасини сезувчанлиги пасаяди ва чанг донаси униши пасаяди. Ўзидан ва четдан мос келмаслик, шунингдек узоқ турларни дурагайлашда, чанг доналари ва уруғчи тумшукчасининг тўқимаси орасидаги номутаносибликлар ҳам чанг донасини унишдан тўхташига ёки бутунлай ўсмаслигига олиб келади. Бундай ҳолатларда унмай қолган чанг доналарини сони чатишиш комбинацияларига мос ҳолда ортади.

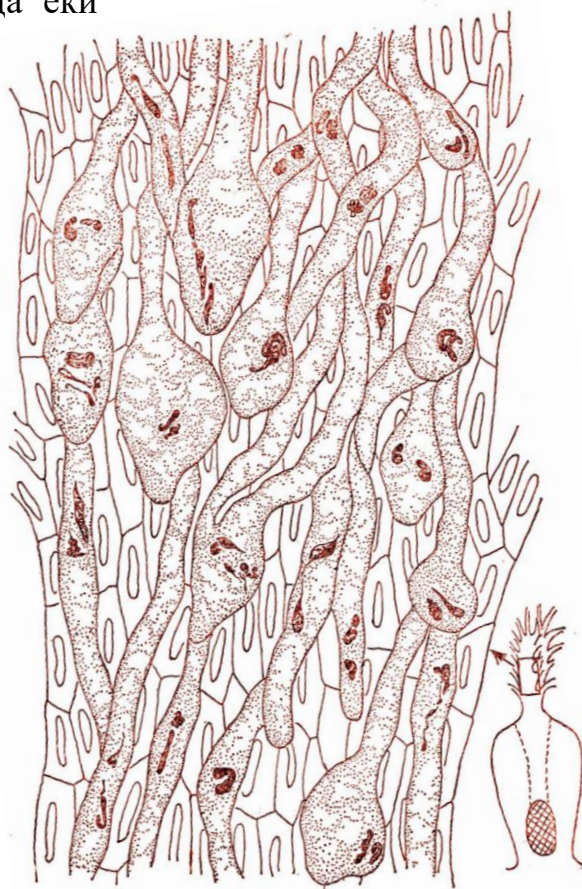
Спорофитликдаги номутаносибликда ёки

жуда узоқ формаларни чатиштирилганда ҳам чанг доналарини бутунлай ўсмаслиги кузатилади. Масалан, Арпани помидор, нўхат каби ўсимликларнинг чанг доналари билан чанглантирилса, чанг доналари шишиб ёрилиши шунингдек арпани буғдой билан чатиштирилганда чанг доналарининг фақат 2-3% ни униши кузатилган (38- расм).

Узоқ турларни дурагайлашда доимо унмайдиган чанг доналар маълум фоизни ташкил қилади. *Datura*

stramonium ўсимлигининг гулига *Solanaceae* оиласига мансуб

туркумларнинг чанг доналари билан чанглатилса, унинг 93% бошқа оила туркумларининг ўсимликларини гул чанги билан чанглатилса, унинг унувчанлиги 43% ни ташкил қилган. Мос келмайдиган турларни ўзидан чанглантиришда айнан юқоридаги ҳолат такрорланади. Уруғчининг тумшукчасидаги мос келмаслик, тумшукчада чанг доналарини ўсишини тўхтатадиган моддаларни тўпланиши билан рўй беради.



38-расм. Буғдой тумшукчасидаги арпанинг чанг найлари.

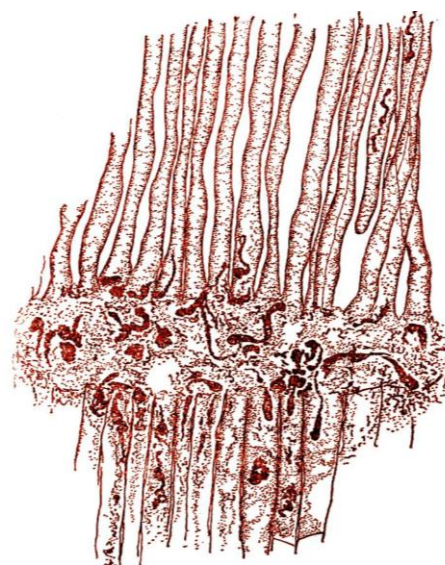
Маълумки, айрим ўсимликларнинг гулидаги уруғчи тумшукчаси кутикула билан қопланган. Кутикулани бу қавати чанг доналаридаги ферментларнинг таъсирида эрийди. Чангланишдаги мос келмаслик ҳолатларида чанг найи кутикула қаватдан ўта олмайди чунки, чанг донасидаги ферментлар фаол ҳолга келмаганлигидан кутинли қаватни эрита олмайди. Бутгулдошлар ва энотера ўсимлиги орасидаги мос келмаслик реакцияси уруғчи тумшукчаси сўрғичларидаги ингибирловчи яъни мос келмасликни таъминловчи моддалар таъсирида рўй бериши аниқланган. Оталик гаметофитни уруғчи тумшукчасининг тўқимаси орасидаги ўзаро алоқаларнинг аномал ўзгаришларни изоҳлашга оид кўплаб ғоя, назариялар мавжуд.

III. Чатиштиришдаги мос келмаслик турли ҳолатларда чанг найини уруғчи устунчасидан ўтиб бориш давридаги муносабатларда ҳам кузатилади. Уруғчи устунча қисмининг тузилиши ҳам чанг найини ўсишида катта аҳамиятга эга. Уруғчининг устунчаси ёпиқ бўлган ўсимликларда ўтказувчи тўқимада уруғчи устунчаси очик бўлган ўсимликларда эса гул тугунчасида номутаносибликлар юзага келади. Чанг найининг уруғчи устунчасидаги ҳаракатини секинлашиши, кейинчалик бутунлай тўхтаб қолиши чатиштириш вариантларидаги мос келмаслик ҳолатларида рўй беради. Ингибирланиб ўсишдан тўхтаган чанг найи тармоқланади ёки букилади, бу ҳолат унинг учки қисмида кучлироқ кузатилади (37, 2; 38 расм).

Чанг найининг учки қисмини бўкилиши ёки шишиб кетиш ҳолати биринчи марта *Datura* туркумининг турларида тавсифланган. Шундан бери аномал ўзгаришли чанг найларни ҳосил бўлиши, буғдой, маккажўхори, гречка, кано, беда ва бошқа кўплаб ўсимликларда узоқ турларни чатиштиришда кузатилган. Чанг донасининг ўсишида унинг учки қисмини 180°C ўзгариши аномал ҳисобланиб, буғдой, тамаки, помидор ва бошқа туркумлардаги турларни ўзаро дурагайлашларда кузатилган (37-2;-расм). Дурагайлашни мувоффақиятли, самарали ўтиши уруғчи устунча қисмининг узунлигига ҳам боғлиқ. Бир турга мансуб ўсимликларда бу ҳолатдаги нисбатлар бузилади. Уруғчининг устунчаси узун бўлган ўсимликларни, устунчаси қисқа бўлган

ўсимлик гул чанглари билан чанглангирилса, одатдаги ижобий натижа кузатилмайди. Аксинча, узун устунчали чанг найли ўсимликни устунчаси қисқа бўлган ўсимлик билан чатиштирилганда самарали бўлади (37-расм,в)

Одатда айнан битта чатиштиришнинг турли комбинациялари доирасида ҳам айрим чанг найларининг ўсмай қолиши ёки най узунлигини турли қисмларини ўсиши, баъзи ҳолларда ҳатто микропилега кириб ҳам ўсишдан тўхташи кузатилган. Бошқача айтганда, чанг найи бир хил устунча тўқимасида турли ҳолатларда ўсиши кузатилган. Бундан ташқари, шундай маълумотлар ҳам борки, уруғчи бўйин қисми чанг найи ўтиш даврида, унга нисбатан бир хил реакцияни намоён ҳам қилади. *Crepis capillaries* ва *Crepis tectorum* турларини ўзаро чатиштирилганда 30 дақиқадан кейин барча чанг найлар уруғчи бўйин қисмини тагига қуйилгани, атрофдаги хужайралар парчаланиши натижасида спермийлардан иборат масса ҳосил бўлган (39-расм).



39-расм *Crepis tectorum* чанг найларини *Crepis capillaries* устунчасидаги парчаланиши.

Ҳудди шундай уруғчи устунчасида чанг найининг ўсишини тўхтатадиган тўсиқ петуния ва тамаки ўсимликларини ўзаро чанглангирилганда ҳам кузатилган.

Бир қатор тадқиқотларда чанг найини ўсмай қолиши, бўртма ҳосил бўлиши каби аномал ўзгаришлардан ташқари спермий ва вегетатив ядрога ҳам нуқсонлар бўлиши кузатилган. Бунда спермий ва вегетатив ядролар бўртманинг терминал қисмига ўтиши, тузилишининг ўзгариши натижасида кучли бўялувчи танача кўринишида аста-секин парчаланиб кетиши кузатилган. Тамакининг узоқ формаларни дурагайлашда генератив хужайрада бўлиниш издан чиқиши кузатилган. Чанг найидаги генератив хужайранинг бўлинишини кузатиш тажрибадаги ўсимликдан кўпроқ вақт давом этганлиги, хромосомаларнинг кутбларга бир вақтда тортилмаслиги натижасида бир-биридан катталиги билан фарқланадиган хромосомалар

тўпламини ҳосил қилган. Генератив ядрони тўла ҳолда иккига ажралмаслиги натижасида хромосомаларнинг аглютинацияси ҳосил бўлади. Генератив ядролари ўзаро ажралмаган чанг найи ўсишдан тўхтади ва парчаланиб кетади.

Чанг донасининг униши ва чанг найининг устунча бўйлаб ўсиши ички ва ташқи муҳит омилларининг таъсирида бошқарилиб борилади. Эракак гаметофит ва уруғчи тугунчасининг тўқимаси орасидаги муносабатлардаги номутаносибликни изоҳлайдиган ғоя, мавжуд. Бу борада айрим тадқиқотчи мутахассислар номутаносиблик хромосомалар сонларининг нисбатларида деб изоҳлайдилар. Бироқ хромосомаларнинг сони бир хил бўлган ўсимликларни дурагайлашдаги фарқлар реципрок чатиштиришда ҳам кузатилган. Шу боисдан чанг донасини униши ва чанг найини ўсишида ҳал қилувчи омил бўлиб, хромосомаларнинг сони эмас, уруғчи тугунчасининг сифат ҳолатлари белгилайди.

Уруғланишга олиб келадиган ҳолатларда мос келмаслик жараёнларини ўрганган мутахассислар физиологик-биокимёвий нуқтаи назардан қаралганда моддаларнинг алмашинувидаги жараёнларда бардавомийликни чанг найида ва тўқималарда рўй бермаганлигида деб изоҳлайдилар. Бунинг натижасида озиқ моддаларнинг етишмовчилиги ёки уларни чанг найига етиб бормаслиги натижасида ўсишдан тўхтади. Ферментлар фаоллигида, нуклеин кислоталарнинг миқдоридаги фарқлар ҳамда оксилларнинг фракцияларидаги ўзгаришлари чанг найида рўй бериши мувофиқ келадиган ёки мувофиқ бўлмаган ҳолдаги чангланишларда содир бўлади.

Мувофиксизликни рўй бериши каллозани ва каллозали пўст ҳосилаларни ҳосил бўлиши билан ҳам содир бўлиб, бу ҳолатлар чанг найидаги моддалар алмашинуви жараёнларини бузилишига сабаб бўлади. Айрим тур ўсимликларнинг гул уруғчисини устунча қисмида чанг найини ўсишига тўсқинлик қиладиган моддалар ажратилиши ҳам аниқланган. Бундай моддалар чанг найини уруғчининг устунча қисмига тегиб таъсирланишнинг дастлабки даврларида рўй беради.

Мувофиксизликни изоҳлашда иммунологик ғоя, таклиф ҳам билдирилган. Аниқланишича, чанг донасидаги антиген устунча тўқимасидаги антитело билан таъсирланганда чанг найининг ўсишини тўхтадиган модда ажратади. Бу ғоя кўплаб мутахассислар тасдиқланган.

Чанг найининг ўсишдан тўхтатиши ҳақидаги иммунологик ғоя таклифларга кўра, ҳозирги кунда мос келмаслик бир неча тизимларга ажратилади. Уларнинг баъзилари учун умумий бўлиб, мос келмасликни одатда битта (S), қисман иккита (S ва Z) бўлаги шунингдек, кўплаб аллеллар бошқаради.

Мос келмасликнинг гаметофит тузилмасида, уруғчи устунча қисмининг тўқимасида иккита аллел ген, чанг донасида битта аллел ген бўлади. Уруғчи устунчасидаги аллел гендан бошқача аллел ген тутган чанг донаси унади, мос келмаслик реакциясини чанг донаси (гаметофит) генотиби томонидан бошқарилади.

Спорофит тузилмада мос келмаслик чанг донасининг униши оналик генотиби (спорофит) билан бошқарилиб турилади. Ўсимликдан олинган барча чанг доналари ўсаётганда шундай ҳолат рўй беради. Мос келмаслик тизимининг типлари ва чанг доналарини тузилиши орасида ижобий боғлиқлик аниқланган. Спорофит тузилмада мос келмаслик уч ҳужайрали чанг доналари бўлганида, гаметофитда эса бундай ҳолат икки ҳужайрали чанг доналарида кузатилади. Энотера туркумининг турлари мос келмасликнинг гаметофит тузилмаси мавжуд, унга асосан унаётган чанг донасининг қисман ўсаётган чанг найини ўсиши тўхтатилади. Бу нуқтаи назардан ўсимликларни спорофит ва гаметофитларга ажратиш шартли равишда олинади.

Чанг найининг ўсишини тўхтатиш фақат ирсий йўл эмас кўп ҳолларда модификациялашган таъсирлар орқали ҳам амалга ошади. Масалан, чатиштиришнинг натижалари, чатиштиришда иштирок этаётган ота-она ўсимликларининг ёши ва генератив органларига ҳам боғлиқ.

Ўсимликни вегетация даврини охирига келганда унинг ҳосилдорлиги ортишини қисман бўлсада кузатганмиз. Бу вақтга келиб ўсимликда уруғчи

гулларини кўпайиши билан бирга бепушт ўсимлик ҳам маълум миқдордаги уруғ ёки мевалар ҳосил қилади. Ғунча чангланса, чанг найлари ҳеч қандай тўсиққа дуч келмай муваффақиятли ўсади. Чанг донасининг ўсишини тўхтатиши, мос келмаслик ҳолати ғунчанинг ёшига тўғри пропорционал бўлиб, ғунчанинг ёши катталашиб бориши билан чанг донасини ўсишдан тўхталиш ҳолати ҳам ортади.

Чанг найининг ўсишига физиологик фаол моддалар ҳам ижобий таъсир кўрсатади. Бундай моддалар уруғчи ва чанг донаси орасидаги углеводлар алмашинувини маълум меъёрларда рўй беришини таъминлайди. Уруғчининг тугунчасига углеводлар ва бошқа органик бирикмаларнинг ўтиши чанг найининг ўсишини тезлаштиради.

Маълумки, ташқи муҳитнинг шароити чанг найининг ўсишига катта таъсир кўрсатади. Мевали дарахтларни узоқ формаларини дурагайлашда чангланиш вақти ва тажриба ўтказилаётган жойнинг метеорологик шароитлари чатиштириш натижасини белгилайди. Ўсишдан тўхташ реакциясининг жаддаллиги атроф муҳитнинг ҳарорати билан узвий боғлиқ. Ҳаво ҳарорати паст бўлган ҳолларда мос келмаган чанг найларининг ўсиши таъминланади. Аксинча, ҳаво ҳароратининг кўтарилиши чанг найидаги мос келмасликдаги ўсишни тўхтатишнинг дастлабки даврларига тўғри келади. Бундай ҳолат узоқ дурагайлашда ҳамда, бепушт ўсимликларни ўзидан чангланишида ҳам рўй беради.

Ҳаво ҳароратининг кескин даражада кўтарилиши чеклаш реакциясини пасайишига олиб келади. Мос келмасликни ўрганиш борасида олиб борилган тажрибаларнинг натижалари уни олдини олишда шунингдек, янги усулларни яратишда асқотади. Масалан, юқоридаги маълумотлардан келиб чиққан ҳолда уруғчи тумшукчаси ажратадиган моддалар чанг донаси унишини секинлаштиради. Шундай ҳолатнинг олдини олиш учун уруғчи тумшукчасидаги секретни ювиш ёки мос ҳолдаги уруғчи устунчасини мос келмайдиган уруғчига пайванд қилиш орқали амалга оширилади. Чанг донасининг унувчанлигини

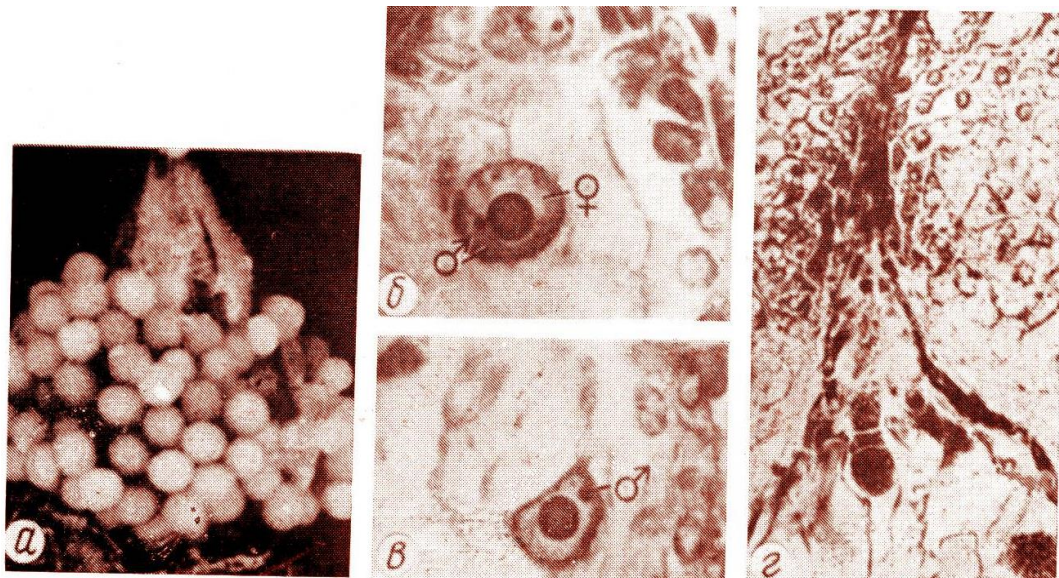
ошириш учун ҳаво намлигини ошириш ёхуд гулни ғунча даврида ёки гул деярли сўлиётган даврида чанглаш орқали амалга ошириш мумкин.

Мос келмасликни ўсимликни вегетация даврини охирида дурагайлаш, шунингдек паст ҳарорат, микроэлементлар таъсири, физиологик фаол моддалар, ионлашган нурлар каби таъсирлар кўрсатиш орқали бартараф этиш мумкин.

Масалан, *Trifolium* туркумини турлараро чатиштиришда уруғчининг тумшукчасига d-нафтосирка кислотани тегизиб қўйиш чанг донасини мувоффақиятли тарзда ўсишини таъминлайдиган моддаларнинг ҳосил бўлишига олиб келади. Бу кислотани олма билан нокни дурагайлаш даврида юқоридаги тарзда таъсир этиш натижасида олма гулининг уруғчи устунчасида чанг дончаларининг ўсиши тезлашган. Бунинг натижасида уруғланиш муваффақиятли тарзда амалга ошган.

Дурагайлашда мос келмасликни бартараф этишда гул уруғчисининг устунча қисми узун бўлган ўсимликни қисқа устунчали билан чатиштиришда устун устунчали уруғчини қисқартириш усули қўлланилади. Устунчаси кесилган она ўсимликнинг уруғчи тумшукчасига ота ўсимликнинг устунчаси пайванд қилинади ёки кесилиб суний ҳосил қилинган тумшукчага агар-қанд-желатинли модда қўйилади. Шу усул билан маккажўхори, бангидевона, бурчок помидор ва тамаки ўсимликларидаги мос келмасликни олди олиниб, тўла қимматли уруғлар олинган. Тугунча ичида чангланишни амалга ошириш йўли билан лолақизғалдоқ ва бошқа бир қатор туркум ўсимликларда чанг доналарини сувдаги аралашмасини уруғчи устунчаси кесилган тугунчага сепиш билан меъёрида ривожланган уруғ олиш мумкин.

Бу усул узоқ дурагайлашда ва ўзидан бепушт бўлган ўсимликларда мос келмаслик ҳолати уруғчининг тумшукчаси ёки устунчасида бўлган ҳолларда қўлланилади. Бундан ҳам самаралироқ усулни яъни уруғкуртак ва чанг доналарини сунъий озикга солиб, у ерда уруғланишни амалга ошириш билан кейинчалик соғлом уруғ олиш мумкин (40-расм).



40-расм. In vitro усулида уруғкуртакни уруғлантириш (Rangaswamy 1977).
 а- планцетали уруғкуртак, б,в-уруғланиш, г-муртак ва эндосперм.

Шуни таъкидлаш зарурки, биз юқорида қайд этган мос келмасликни бартараф этишда қўлланилган физиологик ва механик усуллардан фойдаланиб, сифатли уруғларни олиш ҳамда қисман бўлса ҳам ўзаро дурагайланадиган ўсимликларнинг турларида сифатли уруғлар олиш мумкин.

Ўсимликларни ўзаро чатиштиришда мос келмасликнинг олдини олишда генетик усуллардан ҳам фойдаланилади. Бундай усулларга полиплоид кам сонли хромосомага эга турларни тур ичида дурагайлаш мисол бўлади. Бир қатор ҳолатларда $2n \times 4n$ чатиштириш натижа бермайди. Она ўсимликда хромосомалар сонини икки карра кўпайтириш билан уруғ олиш мумкин. Хромосомаларнинг сони ўзгарганда чанг найи билан уруғчи тугунчасининг бегона тўқимаси орасидаги ўзаро жараёнлар меъёрлашади. В.П.Банникова(1982) маълумотига кўра бангидевона ўсимлигининг эркак тетраплоидли чанг найи диплоид ўсимликнинг тугунчасига етганида ёрилиб кетиши натижасида ҳеч қачон тугунчага етиб бормаган. Колхицин моддасинининг таъсири билан $2n \times 4n$ мос келмасликни бартараф этган. Бангидевона ўсимлигида колхицин қўлланилганда, эпидерсис қаватда хромосомаларнинг сони икки марта ошган, периклинал химералар олинган. Улар ўтказувчи тўқимани ҳосил қилади. Ота намунали тетраплоид чанг найлар уруғчи устунчасининг тетраплоид эпидермисли периклинал химераларида

ёрилмай яхши ўсиши кузатилган. Бир тур иккинчи тур билан чатишмаса, бундай мос келмасликни бартараф этишда оралик сифатида учунчи турдан фойдаланиш ҳам мумкин.

Чатиштириш сифатида “соф” навларни эмас, навлараро дурагайлардан фойдаланишда ҳам юқори натижа олинган. Дурагай гетерозис формаларни ота ёки она сифатида фойдаланиш бугдойнинг тур ичидаги чатиштиришда кўлланилганда уруғ маҳсулдорлиги ортган.

Ўсимликларни чатиштиришда чанг донасини ва чанг найини ўсаётган пайтида мос келмаслик яъни ўзаро чатишмасликни бартараф этишнинг кўплаб усуллари мавжуд. Шунга қарамай, чатишиш самарадорлигини ошириш мақсадида янги усулларни ишлаб чиқиш, мавжуд усулларни янада такомиллаштириш эмбриолог олимларнинг олдидаги муҳим масалалардан ҳисобланади.

Генетика-селекцияга доир тажрибаларни сунъий озик муҳитда чанг донасини униши ва чанг найини уруғчи устунчаси бўйлаб ўсишини ўрганишга доир тадқиқотларни лаборатория шароитида амалга ошириш, эмбриологиянинг муҳим тармоқларидан ҳисобланади. Лаборатория шароитида қатъий назорат остида олиб бориш, чанг найини ўсишидаги физиологик-биокимёвий тадқиқотлар бу тузилма ҳақида аниқ маълумотлар олиш учун асос бўлади. *In vitro* усулидан фойдаланишнинг амалий аҳамияти беқиёс бўлиб, бу усул ёрдамида чанг донасининг тузилиши, унинг ҳаётчанлигини узоқ муддат назорат этиш ҳамда гаплоид ўсимликлар олишга имкон беради.

Гулғунчадаги етила бошлаган чанг доналарини сунъий озуқа муҳитга экилганда, чанг доналари 4-5 кунда тўқ рангга киради. Бу даврда микроспоралар ёки чанг доналари муртакка айланишидаги мураккаб жараён рўй беради. 3-4 ҳафтадан, баъзан ҳатто бир неча ойдан кейин ўсимта, ниҳол пайдо бўлади. Бу ҳолат кўпинча бир ядроли чанг донасидан, баъзан икки хужайрали чанг донасидан ҳосил бўлади. Маълумки икки хужайрали чанг донасида генератив ва вегетатив хужайралар морфологияси ва вазифаларига кўра фарқланади.

Вегетатив ҳужайрада РНК ва оксил синтези жадал рўй бериши билан характерланса, генератив ҳужайрада метаболик жараёнлар кам фаолиятли, унда чуқур махсуслашув мавжуд. Чанг доналар лабораторияда махсус озик моддада *In vitro* усулида ўстирилганда кўпинча генератив ҳужайра нобуд бўлади, вегетатив ҳужайра эса бир неча марта бўлинишлардан кейин шарсимон кўринишли проэмбрионни ҳосил қилади. Бу жараён давом этиб табақалашув тобора ортиб муртакка айланади. Чанг донаси бир ҳужайрали бўлган тақдирда ҳам айнан шу жараён содир бўлади. Натижада юзага келган муртак ва ундан ривожланган ўсимлик ҳам гаплоид бўлади. Чунки улар редукцион бўлиниш рўй берган чанг донасидан юзага келган. Мана шундай типда муртакни ҳосил бўлишига андроген тип дейилади.

Андроген типда чангдон ва чанг доналарини лаборатория шароитида ривожланишини тамаки, бангидевона, қалампир, саллагул ва бошқа туркум ўсимликларида кузатилган. Баъзан дон муртак ҳосил қилмай гаплоид ҳужайралардан иборат каллус тўқимани ҳосил қилади. Бу морфогенезни тезлатиб гаплоид ўсимлик олиш мумкин.

Шундай қилиб, шу усулда шоли, помидор ва бошқа бир қатор қишлоқ хўжалик экинларнинг гаплоид ўсимликлари олинган. Бундай тажрибалар генетика-селекция ишларида гаплоид ўсимликларни олиш кейинчалик ўсимликларнинг янги навларини яратишда муҳим аҳамият касб этади.

УРУҒЛАНИШ

Узоқ формаларни дурагайлашда чанг найи уруғчи тугунчасидан муртак халтага кириб бориши ҳар доим ҳам муваффақиятни амалга ошмайди. Уруғланиш жараёнида сезиларли даражадаги оғишлар спермийни тухум ҳужайранинг ядроси билан қўшилишини секинлаштиради ҳамда қўшилиш жараёнидаги морфологик аномал ўзгаришларни ҳосил қилади.

Манбалардаги маълумотларга кўра *Nicotina rustica* ўсимлигида чангланиш меъёрида рўй берганидан 40-50 соатдан кейин, икки ҳужайрали проэмбрио ва кўп ҳужайрали эндосперм ҳосил бўлади. *N.rustica* ва *N.glutinosa* ўсимликлари

ўзаро турлараро чатиштирилганда, бу даврда спермий хроматинлари хали тухум ҳужайранинг ядросида бўлади.

Бир турга мансуб ўсимликлар ичида чангланиш рўй берганида спермийларни тухум ҳужайра ядроси ва марказий ядролар билан қўшилиши орасида ўзаро корреляция мавжуд. Сингамия жараёнига нисбатан уч ядрони бир вақтда қўшилиши, олдинроқ ва тезроқ рўй беради. *N.rustica* х *N.paniculata* ва *N.rustica* х *N.glutinosa* ўсимликларини турлараро чатиштирилишида спермийлар марказий ядро билан қўшилиши тухум ҳужайранинг қўшилишидан кечроқ амалга ошади. Масалан, *N.rustica* х *N.paniculata* ўсимликлари чангланишдан 38 ёки 44 соат ўтганидан кейин зигота ҳосил бўлганида ҳам спермийни марказий ядро билан қўшилиши ҳали тугаланмаганлиги кузатилган. Бундай чатиштиришларда муртак халтанинг айримларида спермий битта марказий ядро билан қўшилган бўлиб, иккинчиси уруғланмай қолган бўлади.

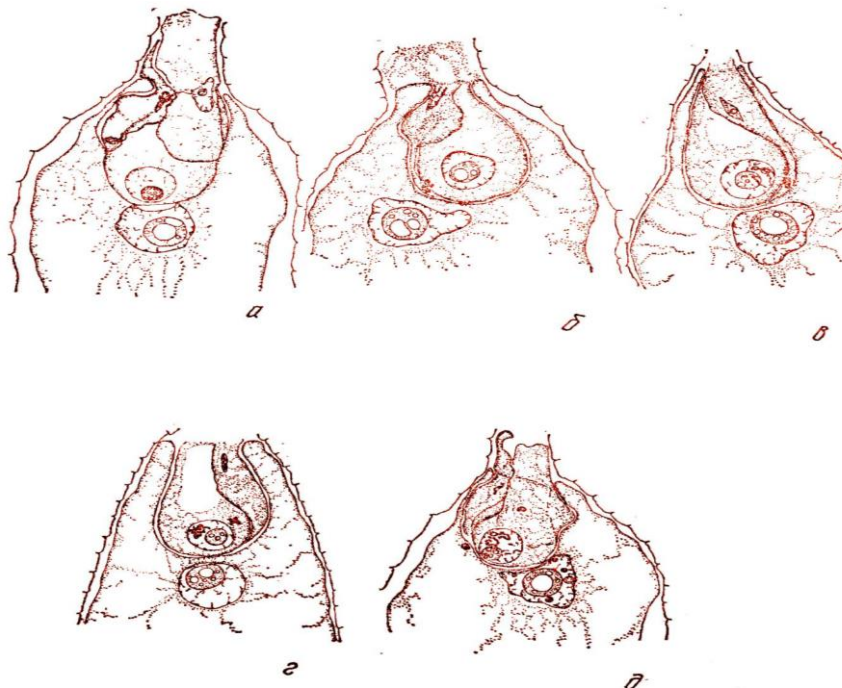
Уруғланган ва уруғланмаган марказий ядроларни ўзаро қўшилиши кейинчалик рўй бермайди. Зигота уруғланган ва уруғланмаган марказий ядролар митоз бўлинишга бир пайтда киришади.

Спермийни марказий ядро билан ўзаро қўшилишидаги морфологик ҳолат меъёр ҳолдагидан фарқ қилади. Тамаки ўсимлигида спермий хроматини сийраклашганлиги туфайли ядронинг анча қисмини эгаллайди. Узоқ формаларни дурагайлашда эса хроматин спермийни марказий ядро билан таъсирланган жойида тўпланади, спермий хромосомаларининг спиралида аста-секин аномал ўзгаришлар кузатилади, шунингдек спермийда хроматинни жич ҳолда жойланиши уруғланмаган ва уруғланган марказий ядроларни ўзаро қўшилиб бирлашувига сабаб бўлади.

Уруғланган ядролардаги аномал ўзгаришларга қарамай у бўлина бошлайди ва меъёрдаги уруғни ҳосил қилади. *N.rustica* х *N.paniculata* ва *N.rustica* х *N.glutinosa* чатишишларининг натижасида ҳосил бўлган дурагай уруғлар 50-55 ва 10-15% чангланган уруғкуртакларда рўй беради.

Сезиларли даражадаги аномал ўзгаришлар билан амалга ошган уруғланиш қисман рўй бериши ёки бутунлай рўй бермаслиги ҳам мумкин.

Бунда спермийлардан биттаси фақат тухум ҳужайра ядроси билан (41-расм, *д*) ёки марказий ядро билан қўшилади. Иккинчи спермий эса мос равишда цитоплазмада ёки бошқа урғочи ҳужайрасининг ядросида парчаланиб кетади (41-расм, *в*).



41-расм *Crepis tectorum* X *Crepis capillaries* турларини ўзаро чачиштиришида уруғланиш жараёнидаги номутаносибликлар.

а-синергидда спермийни тўхтаб қолиши, *б*-тухум ҳужайра ва марказий ҳужайра орасидаги бўшлиқда спермийни тўхтаб қолиши, *в*-спермийлардан бири тухум ҳужайра билан қўшилган, иккинчи спермий тухум ҳужайра в марказий ҳужайра орасидаги бўшлиқда тўхтаб қолиши, *г*-бирданига иккала спермийнинг тухум ҳужайрага кириши, *д*-спермийлардан бири тухум ҳужайра билан қўшилган, иккинчи спермий марказий ҳужайрада дегенерацияланиши.

Уруғланишда иштирок этмаётган спермийнинг хроматини анча тифизлашади улар пикнотикланади. Бошқа ҳолатларда парчаланиш дарҳол рўй бермайди. Марказий ядро билан ўзаро таъсирланган спермий митоз бўлиниш жараёнини тугатади, интерфаза даврига ўтади ва ядрочани ҳосил қилади.

Унинг парчаланиши кейинроқ содир бўлади. Спермийларнинг бир-бирдан меъёр даражасида ажралиб кетиши рўй берган ҳолатда уруғланиш бутунлай рўй бермайди. Бундай ҳолда ҳар иккала спермий урғочи ҳужайраларнинг ядроси билан таъсирланганидан кейин ёки цитоплазмани ўзида парчалана бошлайди.

Уруғланишнинг бутунлай рўй бермаслиги ҳар иккала спермий урғочи хужайраларнинг орасида қолиб кетиши ёки улар марказий хужайрага ўтиши натижасида содир бўлади. Бу барча ҳолатларда уруғланишда иштирок этмаган спермийларнинг хроматини ўта зичлашиб пикноз ҳолатга ўтади. Муртак халтани муайян сондаги аномал ўзгариши (10-70%) рўй беришига қарамай чатиштиришнинг ўрганилган комбинацияларида доимо дурагай уруғлар ҳосил бўлади.

Ҳозиргача мос келмасликни олдини олиш бўйича муайян услублар етарли даражада ишлаб чиқилмаган. Уруғланиш жараёнида она организмга паст ҳарорат ёки физиологик фаол моддаларни билвосита таъсир эттириш орқали маълум даражадаги уруғланган тугунчадан гибрид уруғлар олинмоқда. Бу ҳолатларда нафақат чанг доналарининг униши, чанг найини устунчада ўсишини яхшиланиши баробарида гаметаларнинг ўзаро қўшилиши ҳам мувофиқлашади.

ДУРАГАЙ МУРТАК ВА ЭНДОСПЕРМНИ ҲОСИЛ БЎЛИШИ

Илмий манбалардаги маълумотлар шунини кўрсатадики, унувчанлик хусусиятига эга бўлган дурагай уруғлар ўзаро яқин турларнинг чатишувлари натижасида ҳосил бўлади. Узоқ формалар ўзаро чатиштирилганда кўп ҳолларда, дурагай уруғларни ҳосил бўлишида аномал ўзгаришлар рўй беради. Гибрид уруғлардаги аномал ўзгаришлар уруғланиш жараёнидаги аномал ўзгаришлар натижасида ёки уни меъёрида амалга оширидан кейин рўй беради. Бугдой ва чиннигул ўсимликларини турлараро дурагайлашда уруғланишдан кейин, фақат тухум хужайранинг ривожланиши кузатиш мумкин.

Муртаксиз яхши тараққий этган эндоспермли уруғлар бугдой, тамаки ва ғўза ўсимликларида кузатиш мумкин. Бироқ шундай ҳолатларда ҳам муваффақиятли амалга оширилган уруғланиш, тўлиқ қимматли дон олишнинг муваффақиятини белгиламайди. Дурагай уруғларни юзага келиш жараёнидаги аномал ўзгаришлар дурагай бўлмаганларга қиёсланганда аввало ривожланиш жараёнларини тезлашиб кетганлиги ёки бу жараённи орқада қолаётганлигида намоён бўлади. Дурагай уруғларининг ривожланиши, дурагай бўлмаган уруғларнинг ривожланишидан орқада қолиши ўсимликлар оламида кенг

тарқалган ҳодисадир. Бундай ҳолатни ғўза, маккажухори, буғдойни, арпа, беда, тамаки каби ўсимликлар билан турлараро ва туркумлараро чатиштиришда кузатилган.

Дурагай муртак ва эндоспермнинг ривожланишидаги тўхталиш сезиларсиз ёки анча сезиларли тарзда бўлиши мумкин. Сезиларсиз тарзда рўй берадиган ривожланиш натижасида тўлиқ шаклланган уруғлар ҳосил бўлади. Иккинчи ҳолатда муртак ва эндоспермнинг ривожланиши бутунлай тўхтайди. Дурагай уруғларнинг ривожланишидаги тўхталишлар ёки бутунлай ривожланмай қолиши, муртакнинг тузилишидаги ёки муртак халта атрофидаги тўқималарнинг ўзгаришлари таъсирида рўй беради. Маълумки, бундай ўзгаришлар уруғнинг онтогенезини барча даврларида рўй бериб туради.

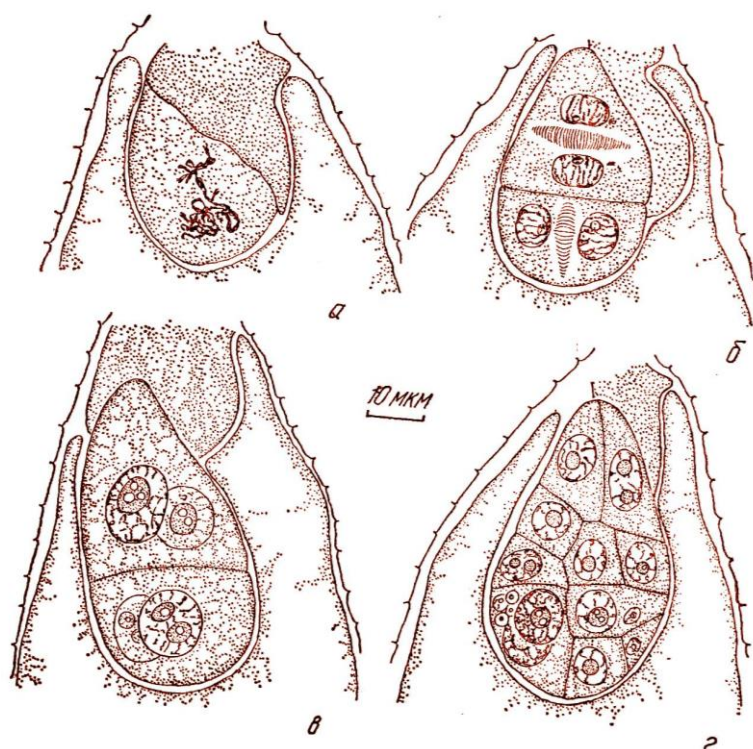
Муртакни шаклланишидаги дастлабки аномал ўзгаришлар зиготанинг биринчи бўлинишидаёқ рўй беради. Буғдойни сули билан, арпани сули билан, бангидевонани тур ичидаги дурагайлашларида, тамаки ва бошқа экинларнинг зиготасини биринчи бўлинишида аномал ҳолатлар рўй бериши кузатилган. Бундай ҳолатларда баъзи ўсимликларда икки-уч ҳужайрали проэмбрионал даврда ривожланишдан тўхтайди (26-расм, а)

Дурагай муртак ва эндоспермни ривожланишидаги аномал ўзгаришлар проэмбрио ҳужайралари орасидаги тўсиқларни нотўғри ҳосил бўлиши натижасида ҳам рўй беради. *Izis tenax* ва *I. tenuis* ўзаро чатиштиришдаги комбинацияда назоратдаги ўсимликка нисбатан базал ҳужайра терминал ҳужайрадан олдинроқ бўлинади.

Терминал ҳужайра ўз навбатида кўндаланг тўсиқни ўрнига узунасига тўсиқ ҳосил қилади. Арпа ўсимлигини сули билан чатиштирилганда, базал ҳужайрадаги кўндаланг тўсиқ, ўрнига перпендикуляр тўсиқ ҳосил бўлади. Қиёсланаётганда икки ҳужайрали проэмбрио ўрнига икки ядроли бўлиши кузатилган (42-расм, в).

Бундай чатиштиришда митоз бўлинишнинг кейинги йўналишларида ҳам аномал ўзгаришлар кузатилган.

Митоз бўлинишда хромосомаларни тортилишида кечикиш ёки хромосомаларнинг бирор қисмини тушиб қолиши ҳам рўй беради. Бунинг натижасида муртакда катта ядролар билан бир қаторда кўп миқдорда ҳажми турлича бўлган микроядролар сони кўпаяди (42-расм, *г*). Саккиз кунлик муртакда микроядроларнинг сони кескин камаяди, янги микроядролар ҳосил бўлмайди. Дастлабки пайдо бўлганлари парчалана бошлайди. Бу тарздаги чатиштиришда сифатли муртаклар ҳосил бўлмайди.



42-расм. Арпа ва сўлининг гибрид муртағни ривожланишида митоз бўлинишда ҳам хужайра тўсиқларини ҳосил бўлишида ҳам аномал ўзгаришларнинг кузатилиши.

а-зиготадаги аномал митоз, *б*-муртакдаги хромосомаларни ортда қолиши, *в*-икки ядроли хужайраларни ҳосил бўлиши, *г*-гибрид муртақдги йирик ядролар ва микро ядроларни ҳосил бўлиши.

Бироқ турлича тарзда амалга оширилган чатиштиришларда уруғни юзага келишини дастлабки даврларидаги муртак асл, она формаларидагидан фарқ қилмайди. Унда рўй берадиган аномал ўзгаришлар эмбриологик табақалашувлар даврига тўғри келади. Шунга ўхшаш натижалар буғдой ва арпани, сули ва тарикни турлар ва туркумлараро ҳамда ғўза ва тамакини реципрок чатиштиришда, ерёнғоқ, каноп, ошқовоқ каби экинларнинг турли навларини дурагайлашда кузатилган.

Бундай тарздаги чатиштиришларда дурагай муртаклар жадал ўсади ва шарсимон ёки ноксимон кўринишни ҳосил қилади. Кейинчалик одатда муртакда табақалашув рўй бермайди. Бундай муртакларнинг хужайралари кучли вакуоллашган бўлиб кейин дегенерациялашади. Улар дурагай бўлмаган муртаклардан фарқланиб, тиниқ бўялган таначалар хужайраларидагина бўлади. Рибонуклеопроteidлардан иборат эргастик таналарнинг бундай қайта тақсимланиши муртакда метаболик жараёнларнинг бузилганлигидан далолат беради.

Чатиштиришнинг баъзи ҳолларида органогенез рўй беради. Бу даврда ҳам аномал ўзгаришлар кузатилиши мумкин. Бошоқли экинлардаги органогенез даврида кўп ҳолларда муртакнинг қалқонида икки паллали ўсимликларда уруғпаллаларда аномал ўзгаришлар рўй беради. Бошоқдошларнинг муртагидаги қалқонни нуқсонлиги шунингдек, сўрувчи эпителийнинг тўлиқ ривожланмай қолишида кузатилади. Икки паллали ўсимликларнинг муртаклари қийёслангандагига нисбатан уруғпалла барглари меъёридан ортиқча узунасига ўсиб кетиши ёки аксинча, улардан биттаси тўла ривожланмай қолиши ассиметрик тузилишли муртакнинг ҳосил бўлишига сабаб бўлади. Муртак ривожланишидаги бундай аномал ўзгаришлар каноп, ғўза ўсимликларининг турли турларини чатиштиришда ҳам рўй беради.

Дурагай эндоспермни юзага келишидаги аномал ўзгаришлар, муртакдаги каби ривожланишини дастлабки даврида кўзга ташланади ва у онтогенезнинг барча давларида намоён бўлади.

Масалан, тамаки ўсимлигининг ҳар хил турларини шунингдек, арпани сули билан чатиштирилганда эндоспермнинг бирламчи ядроси бўлинмайди ёки ниҳоясига етмаган митоз бўлинишлар содир бўлади. Эндоспермнинг бир-икки ядроли даврида ривожланиш тўхтайди.

Дурагай эндоспермни ривожланиши дурагай бўлмаган эндоспермни ривожланишидан сезиларли даражада орқада қолади. Масалан, арпани сули билан чатиштирилганда бир ёки икки кундан кейин бир қатор муртак халталарда иккита ёки учта ядро ҳосил бўлади. Арпа ўсимлиги

чанглатилганидан бир кун кейин эндоспермда 32 та ядро бўлади, икки кун ўтгач хужайра юзага келади.

Ядроли эндоспермдаги аномал ўзгаришлар аввало митоз жараёни меъёрида рўй бермай унинг ўрнига эндомитоз ёки амитозни рўй бериши, митозни якунига етмаслиги билан ифодаланади. Шу билан бирга кўп ядрочали катта ядронинг ҳосил бўлиши, кўп қутбли бўлиниш урчуқларини ҳосил бўлиши, хромосомаларни қутбларга тортилиши, хромосомаларнинг бир хил миқдорда бўлмаслиги, шунингдек эндосперм ядроларини ўзаро қўшилиши кузатилади. Бунинг натижасида эндосперм ядроси хромосома тўпламининг ортиши, шакли ва катталикларида фарқ кузатилади (42-расм).

Гигант катта ядро билан бирга микроядролар ҳам ҳосил бўлади. Юмалоқ ёки овал шаклдаги ядролар билан бир қаторда гантелсимон, тармоқланган, анча чўзилган кўринишлардаги ядролар ҳосил бўлиши буғдойни сули билан, буғдойни арпа билан ва шунга яқин бошқа турлар билан чатиштириш натижасида рўй беради (43-расм).



43-расм. Арпа ва сўли гибрид эндоспермдаги ядроларнинг фақланиши.
а, б, к - гигант ядролар, *г, д* - йирик чўзиқ ядролар, *ж* - гантелсимон ядро, *в, е, и* - микроядро, *з* - ядролар орасида кўприклар ҳосил бўлиши.

Турли комбинациядаги олиб борилган чатиштиришлар натижсида аномал ядроларнинг ҳосил бўлиши билан параллел равишда эндосперм хужайраларида

тўсиқ, деворни ҳосил бўлишининг кечикиши баъзан қисман ёки бутунлай ҳосил бўлмаслик каби ҳолатлар узоқ дурагайлашда кенг тарқалган. Хужайрадаги кўндаланг девор тўла ҳосил бўлмаган ҳолларда уни юзага келиши тартибли тарзда бўлмайди. Бунинг натижасида алоҳида катта хужайралар, уларда кўплаб ядролар ҳосил бўлади. Хужайрали эндоспермни ҳосил бўлиши дурагай уруғларни тўла қимматли тўқимани ташқи, периферик қисмларида табақалашувлар ҳамда унда захира озиқ моддаларни тўпланиши билан боғлиқ бўлади.

Ғалладошларнинг донида алейрон қаватни ҳосил бўлишидаги аномал ўзгаришлар натижасида алоҳида хужайралар гуруҳи ҳосил бўлиши ёки бутунлай ҳосил бўлмаслиги мумкин. Алейрон қаватни табақалашуви рўй берса, унинг топографияси яъни кўриниши анча ўзгаради ва у муртак ҳамда эндосперм оралиғида жойлашади. Бундай ҳолат меъёр ҳолатида ҳеч қачон кузатилмайди. Дурагай ядроли эндоспермнинг хужайрали босқичидаги иккинчи фарқловчи белги бу – захира озиқ моддаларнинг йўқлигидир. Уруғда эндосперм ҳосил бўлишининг бузилиши ёки озиқ моддалар тўпланмаслиги натижасида тўлиқ ривожланган пуч уруғлар ҳосил бўлади.

Ўсимликларни узоқ формаларини чатиштиришда, эндоспермни хужайрали типидagi ривожланишида, унинг ҳосил бўлиш даврида ҳам аномал ўзгаришлар кузатилган. Бунда турли тўпламдаги ядроларни юзага келиши ва хужайраларнинг орасидаги кўндаланг тўсиқни пайдо бўлишидаги ўзгаришлар туфайли кўп ядролилиқ ҳосил бўлади (42-расм).

Хужайраларнинг сони, уларнинг ўлчамлари одатда дурагай эндоспермда дурагай бўлмаган ҳолатдагига нисбатан кичиклиги билан фарқ қилади. Уруғнинг шаклланиш даврида дурагай эндоспермдаги майда хужайралар бири-бирдан узоқлашади, улардаги ядро парчаланиб дегенерация бошланади.

Тамаки ўсимлигининг турлараро дурагайлашда, уруғланиш жараёнида рўй берадиган ўзгаришлар дурагай эндоспермни ривожланиши билан узвий алоқадорлиги бор. Спермийни марказий ядроларнинг фақат биттаси билан қўшилиши, эндоспермни кейинги ривожланишида сезиларли аномал

ўзгаришлар рўй беради. Уруғланган ва уруғланмаган марказий ядро бир пайтда бўлина бошлайди. Бунинг натижасида диплоид ва гаплоид ядроли эндосперм ҳосил бўлади. Агар бу ядроларнинг бўлиниши цитокинез орқали рўй берса, унда кўп ҳужайрали мозаик эндосперм ҳосил бўлади. Дурагай эндоспермни кўп қисмини диплоид ядроли катта ҳужайралар, оз қисмини гаплоид ядроли анча майда ҳужайралар эгаллайди.

Дурагай эндоспермни ҳосил бўлишида ҳужайралар орасидаги деворларни пайдо бўлиш даврида ҳам аномал ўзгаришлар натижасида муртак халтанинг маълум жойларидагина ҳужайралар ҳосил бўлиб, бошқа жойларида эса кўндаланг тўсиқлар пайдо бўлмайди. Натижада муртак халтанинг бу жойида гаплоид ядроли бўлади. Уруғнинг етилиш даврида “целлюляр-нуклеар” эндоспермда дегенерация юзага келади.

Дурагай эндосперм ривожланишида митоз бўлинишдаги цитокинезни секин рўй бериши натижасида кўп ядроли ҳужайралар ва ценоцит тузилмаларнинг пайдо бўлиши, шунингдек ҳужайралардан иборат қаватни табақалашуви ва заҳира озиқ моддаларнинг тўпланиш жараёнларини анча секинлашуви билан намоён бўлади.

Чатиштиришда турлараро мос келмаслик муртак ва эндоспермдаги патологик ўзгаришлар билангина эмас у гинецейнинг соматик тўқималарига ҳам таъсир қилиши кузатилган. Бунда уруғкуртак қоплагичларининг ички эпидермаси ҳам ўзига хос ўзгаришларга учрайди. Бўлинишлар туфайли ва ҳужайраларининг катталашиши ҳисобига эндотелийнинг ёйилиб кетиши биринчи марта бангидевона ўсимликларини турлараро чатиштириш даврида тавсифланган. Эндотелийни ёйилиб кетиши ҳозирги кунда гулхайридошлар, канопошлар, дуккакдошлар тоmatдошлар ва бошқа бир қатор оила ўсимликларининг узоқ формаларини чатиштирилганда кузатилган.

Ўсимликни авлод ҳосил қилишида жинсий кўпайишнинг аҳамияти бекиёс. Айнан у тўлиқ, тўла қимматли уруғни ҳосил қилишида муҳим роль ўйнайди. Ўсимлик томонидан қанчалик кам озиқ моддалар ўзлаштирилса, дурагайларнинг ривожланишини эмбрионал босқичидаги дегенерацияси

шунчалик кўп бўлади. Шу сабабли эволюция жараёнида турлар, туркумларда ҳосил бўлган тўла етилмаган уруғ ва донлар уруғланиш натижасида ҳосил бўлган бўлса ҳам ҳаётчанглиги кам бўлади.

Шундай қилиб, шуни таъкидлаш зарурки, дурагай уруғларни ривожланиш даврида уни асоси бўлиб ирсий сабаблар ётади. Бу жараёнларни рўй бериши ҳақида мутахассисларнинг мунозараларига асосий сабаб эмбриологик ва физиологик ва биокимёвий тадқиқотларни хилма-хиллигидир. Бу илмий тадқиқотлар натижасида олинган маълумотлар, дурагай уруғларни шаклланиш босқичларида мос келмасликни олдини олиш бўйича услубларни белгилашни тақозо этади. Бундан ташқари бу илмий-тадқиқотлар хулосаларни асослашга яъни муайян чатиштиришларда мос келмасликни бартараф этишга йўналтирилган усуллардан фойдаланиш ва ундан қатъий тарздаги табақалашувларни амалга оширишда қўллашни талаб этади. Мос келмасликни бартараф этишда физиологик усуллар, қисман мос келадиган турларни чатиштиришда ирсий, генетик усуллардан эса узоқ турларни дурагайлашда фойдаланиш самара беради.

Тўлиқ, тўла қимматли дурагай уруғлар олишнинг бир қатор услублари бор. Уларнинг асосийлари қуйидагилардир: ажратиб олинган дурагай муртакларни сунъий озик муҳитида ўстириш; бир ўсимликнинг муртагини иккинчи ўсимликнинг эндоспермига ўтказиш; чатиштириладиган ўсимликларда олдиндан пайвандлашни таъминлаш; чатиштириладиган она ўсимликка физиологик фаол моддалар билан таъсир этиш ва бошқалар.

Баён қилинган усулларнинг энг самаралиси ажратиб олинган муртакларни *in vitro* усулида ўстиришдир. Муртакни ривожланишини турли даврларида ажратиб олиш ва сунъий озик муҳитида ўстириш билан буғдой, арпа, шоли, дуккакли ва таматдошлар оиласига мансуб ўсимликларнинг айрим турларини дурагайлари олинган. Шуниси муҳимки, бундай тажрибалар олиб борилиши, эмбриологик текширувчилар натижалари асосида дурагай ва дурагай бўлмаган муртакларни дастлабки даврларидаги ўхшашлик ва

фарқларни қиёслаш имконини беради. Етилмаган дурагай уруғларни *in vitro* усули билан ўстирилганда илгари маълум бўлмаган уруғлар олинган.

Шундай қилиб, эмбриологик тадқиқотларда олинган маълумотлар мавжуд услубларни қўллашда баҳолаш, мос келмасликни бартараф этиб, сифатли уруғлар олишда қўлланилади.

ДУРАГАЙ ЎСИМЛИКЛАР

Узоқ формаларни чатиштириш натижасида олинган дурагайлар ўсимликларнинг янги навларини яратишда қимматли дастлабки материал бўлиб, хизмат қилади. Дурагай ўсимликлар ўзларининг ёввойи формаларидан фарқли ўлароқ, касаллик ва зараркунандаларга чидамли шунингдек, атроф-муҳитнинг ноқулай шароитларига бардош бериш хусусиятларига эга бўлади.

Селекцияда дурагай ўсимликлардан фойдаланишда муртақ ривожланишини дастлабки даврларида қуриб қолиши, ҳосилдорлигини камлиги ёки дурагайларнинг тўла бепуштлиги яъни уруғ ва мева бермаслиги каби бир қатор қийинчиликлар мавжуд.

Ҳозирги пайтда ҳужайра ва тўқималарни сунъий озикда, лаборатория шароитида ўстириб каллус ҳужайра ва ривожланишнинг дастлабки даврида қуриб қолаётган дурагай ниҳоллардан регенерант яъни қайта тикланадиган ўсимликларни олиш орқали ана шу қийинчиликлар бартараф этилмоқда.

Юқоридаги қийинчиликни бартараф этиш учун кўп меҳнат талаб этилади. Маълумки, дурагайлардаги ҳосилдорликни камлиги кўп ҳолларда мейоз бўлиниш жараёнларида рўй берадиган аномал ўзгаришлар билан боғлиқ. Мейоздаги ўзгаришларнинг салмоғига қараб чатиштирилаётган турлар ҳақида фикр билдириш мумкин. Чатиштирилаётган турлар филогенетик жиҳатидан қанчалик узоқ бўлса, дурагайлардаги мейоз жараёни шунчалик меъёридан кўпроқ оғушлар билан рўй беради.

Мутахассисларнинг кейинги тадқиқотларидан маълумки, мейоз жараёнида рўй берадиган аномалиялар билан дурагайлардаги ҳосилдорликни камлиги орасидаги корреляция ҳар доим ҳам рўй беравермайди. Бепуштликка олиб келадиган баъзи ҳолатлардаги ўзгаришлар ривожланишнинг кейинги

босқичларида яъни чанг доналарининг ва муртак халтани ҳосил бўлиш даври, муртак ва эндоспермни пайдо бўлишида рўй беради.

Бепуштлик, мева уруғларни ҳосил бўлмаслигини бартараф этишда бепушт дурагайлардаги храмосомалар сонини икки карра ошириб амфидиплоидлар олиш; дурагайларни ота-оналарининг биттаси билан чатиштириш; дурагайни учинчи тур ўсимлик билан чатиштириш каби айрим усуллардан фойдаланилади. Серҳосил ўсимликларнинг сонини кўпайтириш учун дурагайларнинг авлодлари ичида учраб қоладиган юқори ҳосилдорлиги юқори тупларни танлаш ва уларни кўпайтириш лозим.

Бепушт дурагайларни вегетатив йўл билан кўпайтириш орқали сақлаб қолиш мумкин. Шу тарзда олинган бепушт дурагайларни кўпайтириш учун ҳужайра ва тўқима *in vitro* усулида сунъий озикда кўпайтирилади. Бундай ҳолда дурагай ўсимликнинг поясидан каллус тўқима олинади ва унда куртак ҳосил бўлиши таъминланади. Бу куртактан ўсимлик юзага келади ёки дурагай ўсимликда ҳосил бўлган куртакни ажратиб олиб сунъий озик муҳитда ўстирилади. Шу усулда уч, тўрт ой ичида битта ўсимликдан мингдан ортиқ клон материал олиш мумкин.

Вегетатив бепушт ўсимликни кўпайтириш бўйича ишларни амфидиплоид даражасида етказиб бепуштликни бартараф этилади. Бироқ олинган амфидиплоидларнинг ҳосилдорлиги кам бўлади, бу албатта уларда рўй берадиган мейоз бўлинишдаги аномал ўзгаришларнинг таъсирида содир бўлади. Шунинг учун узоқ дурагайлардаги бепуштликни бартараф этишда гаплоидлик, полиплоидия ва мутант формалар олиш муҳим вазифалардан ҳисобланади.

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯНИНГ ГЕНЕТИКА ВА СЕЛЕКЦИЯДАГИ

АҲАМИЯТИ

Гаметогенез, чангланиш ва уруғланиш, эмбриогенез, уруғ ва мевани ривожланишидаги ўзига хос қонуниятларни тадқиқотчилар ўрганиши натижасида бу жараёнлардаги ўзгаришларни рўй беришини аниқлаш мақсадида тажрибалар ўтказилган.

Чангланишни сунъий равишда амалга ошириб, тўла қимматли сара уруғларни олиш борасидаги биринчи уринишлар қадим замонлардан бошланган. Кейинчалик экспериментал тадқиқотларнинг кўлами кенгайган. XVIII асрнинг иккинчи ярмига келиб биринчи марта узок дурагайлашнинг назарий томонлари ҳақида фикрлар пайдо бўла бошлаган.

Ҳозирги кунга келиб, уруғланиш жараёнида чанг донасининг униши ва унинг ўсиши, уруғланиш жараёни, узок дурагайлашда муртак ва эндоспермни ривожланиши ҳолатлари ҳақида кенг қамровли маълумотлар тўпланган. Бу тарқоқ материаллар бир қатор монографиялар ва катта ҳажмдаги ишларда умумлаштириб жамланган. Бу ишлар ўсимликлардан дурагайларни олишда узок формаларни чатиштиришда рўй бериб турадиган мос келмасликларни олдини олиш мақсадида тажрибаларни қўйиб ўрганишда асос бўлиб хизмат қилади.

Генетик-селекция ишларини йўлга қўйишда қимматли хусусиятларга эга бўлган буғдой, маккажўхори, шоли, арпа, қанд лавлаги, ғўза, мевали ва мевали цитрус каби қишлоқ хўжалик ўсимликларини Мадилевский ва бошқа Бейлис-Выривая, Зайковская ва бошқалар, Поддубная Арнольди, Батыгина, Чеботар, Банникова шунингдек ўзбекистонлик таниқли эмбриолог олима Руми (1974) батафсил ўрганиб катта ҳисса қўшдилар.

Эмбриологик тадқиқотларнинг кўпчилигида гаметаларнинг ривожланиши, чанг донасининг униши, ўсиши, чангланиш ва уруғланиш, муртак ва эндоспермни шаклланишига ташқи муҳитнинг ноқулай таъсирлари генератив органлардаги эмбриологик жараёнларга салбий таъсир кўрсатади, пировард натижада ҳосилни камайишига ва аксинча, табиий шароитни қулай келиши юқори ҳосил имконини беради. Шундай қилиб, гулли ўсимликлар цитоэмбриологиясининг олдида турган асосий масалаларни ҳал этишда ва генетика ва селекция ишларини йўлга қўйишда қуйидагиларни ҳисобга олиш зарур: тадқиқот олиб борилаётган тажриба ишларини табиий тарзда рўй беришидан ўзгартириш мумкин бўлган шароитларни яратиш; эмбриологик ривожланишида аномал ўзгаришларга сабаб бўладиган ташқи ва ички ноқулай

омиллар таъсирини ўрганиш; ривожланишнинг табиий жараёни бузилган тақдирда уни асл ҳолига келтириш шароитларини яратиш. Олинган маълумотлардан ўрганилаётган жараёнларни мақсадга йўналтирилган ҳолга мос келмаслик ва бепуштликни олдини олиш, хўжалик жиҳатидан қимматли, хусусиятли навларни олишда фойдаланилади.

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯНИНГ АМАЛИЙ ТАМОЙИЛЛАРИ

Гулли ўсимликлар цитоэмбриологияси соҳасида олинган маълумотлар эмбриологияни фан сифатида тараққий этишидагина эмас, бошқа фан тармоқлари систематика, генетика ва селекциянинг ривожланиши учун ҳам муҳим ҳисобланади.

XIX асрнинг ўрталаридаёқ эмбриологик белгилардан ўсимликларнинг систематикасида фойдаланиш мумкинлиги ҳақида дастлабки фикрлар билдирилган. XX асрнинг бошларига келиб, чангдон, оталик ва оналик гаметофитлар, муртак ва эндоспермнинг тузилиши ва тараққий этиши ҳақида кўплаб маълумотлар тўпланган. Бунинг асосида эмбриологик хусусиятлардан ўрганилаётган ўсимликларнинг тур, туркум, оилалар орасидаги қариндошлик алоқаларини аниқлаш имкониятлари пайдо бўлди. Ҳозирги кунга келиб, эмбриологик белгилар ўсимликлар систематикаси ва филогениясида катта аҳамиятга эга.

XIX асрда амалга оширилган дурагайлаш бўйича олиб борилган тажрибалар XX асрга келиб қўлами кенгайди. Эмбриология бўйича олинган илмий тадқиқотларнинг натижалари генетика ва селекцияда муҳим ва зарурлиги кўрсатиб ўтилди. Ўсимликлар цитоэмбриологиясига экспериментал тадқиқотларни тадбиқ этилиши бу маълумотлардан янада кенгроқ фойдаланиш имкониятлари яратилди. Бугунга келиб генетика-селекция ишларини йўлга қўйишда базавий маълумотлар бўлиб қолди.

Ботаникада соҳасида қиёсий-эмбриологик тадқиқотларни тадқиқ этишнинг асосчиси Ф.Гофмейстер йўсиннамолар, қирққулоқнамолар ва очик уруғли ўсимликларнинг индивидуал ривожланиши юксак ўсимликлардаги каби генетик умумийликка эгалигини аниқлади.

Э.Страсбургер 1878), И.Н.Гарожанкин (1880), С.Г.Навашин(1951) А.Л.Тахтаджян(1966-1970), ХохловС.С.(1970)В.А.Поддубная-Арнолди(1976),), Е.Л.КордюмГ.И.,Глущенко(1976), Н.С.Беляева(1977)лар юксак ўсимликларнинг турли бўлимлари, оила, туркум ва турларнинг филогенияси ва эволюциясига доир қиёсий эмбриологик тадқиқот ишларини олиб бордилар. Бир қатор монографиялар ва таҳлилий ишларда эмбриологиянинг қиёсий маълумотлари ўсимликлар систематикаси, филогенезига доир масалаларни ҳал этишда муҳим аҳамият касб этган.

Бу борада республикамизнинг эмбриологик олимлари Ж.Ю.Турсунов (1988),К.Каршибаев(2001), О.А.Ашурметов,Х.К.Қаршибоев(2002), В.П.Печеницын(2008) ҳам ўзларининг муносиб ҳиссаларини қўшганлар. Олинган кўплаб маълумотлар шуни кўрсатадики, чангдон девори, унинг тузилиши, хусусан тапетум қавати, тетрада, микроспораларнинг ҳосил бўлишининг хусусияти, оталик гаметофити, уруғкуртак, оналик археспорияси, оналик гаметофити, чанг найини уруғчи устунчасидан ўтиш типлари, уруғланиш, муртак ва эндоспермнинг ривожланиши таксономик аҳмиятга эга.

Эмбриологик белгиларнинг мажмуини К.Шнарф “Эмбриологик диаграмма” деб атаган ва ўсимликларнинг систематикаси ва филогениясида ҳисобга олиниши зарурлиги инобатга олинган. Биз юқорида келтирган эмбриологик белгиларни тадқиқ этиб ўрганишда қайсиларни бирламчи-примитив, қайсилари иккиламчи-прогрессив тузилишда эканлигини аниқлаш муҳим ҳисобланади. Буни аниқлашда у ёки бу белги иккинчисини бошқа нуқтаи назардан бутунлай қарама-қарши бўлиб, чиқиши мумкин. Бу, масалан, чангдон деворининг тапетум қавати типлари, эндоспермни ўзига хос ривожланиши ва микроспораларни ҳосил бўлишини қиёслаганда намоён бўлади. Шунга қарамай, бошқа эмбриологик белгиларнинг аҳамиятида эмбриолог олимларнинг орасида яқдил фикр бор.

Гулли ўсимликларнинг барча эмбриологик белгилари қиёслаганда оналик гаметофит ва уруғланиш диққатга сазовор ҳисобланади. Кўпчилик мутахассисларнинг эътироф этишларича айнан шу белгилар гулли

Ўсимликларнинг келиб чиқишини монофилитик характердалигини белгилайдиган тасаввур ҳосил қилади.

Оналик гаметофитининг келиб чиқиши гулли ўсимликларнинг келиб чиқиши билан узвий боғлиқ бўлиб, унинг келиб чиқиши ҳақида бир қатор назариялар мавжуд. Бу ғоялардан баъзи бирлари, гулли ўсимликларнинг муртак халтаси очиқ уруғлиларнинг оналик гаметофитини гамологи деб ҳисоблайди. Гулли ўсимликларда муртак халтани келиб чиқиши эмбриологларнинг орасида кенг тарқалиб тан олинган ғоялардан бири архегониял ғоя ҳисобланиб, бу ғоя XX асрнинг бошларида илгари сурилган бўлса ҳам ҳозиргача мутахассисларнинг фикрини ўзига тортиб келади.

Бу ғояга кўра гулли ўсимликларнинг саккиз ядроли муртак халтаси иккита архегоний типини саговниклар ёки нинабарглилардагидай биттаси юқорида иккинчиси пастки қисмида жойлашади. Тухум ҳужайра, иккита синергидлар ва юқorigи марказий ядро тухум ҳужайрага, иккита бўйин ҳужайрага ва юқorigа архегонийнинг қорин канал ҳужайраси ядросига мос келади. Учта антиподлар ва қуйи марказий ядро, тухум ҳужайрага иккита бўйин ҳужайра ва архегонийнинг қуйи қорин томонидаги ядросига мос келади.

Гулли ўсимликлардаги Polygonum-тип муртак халта бу ғояга кўра бирламчи, примитив ҳисобланиб қолган барча типлар- 16 ва 4 ядролилар - иккиламчи ҳосила ҳисобланади ва улар архегонийларнинг сони билан фарқланади. 16 ядроли муртак халтада тўртта архегоний бўлган ҳолда, 4 ядроли муртак халтада битта архегоний мавжудлигини мулоҳаза қилиб, гулли ўсимликлар очиқ уруғли ўсимликлардан келиб чиққан деган хулосага келиш мумкин.

Гулли ўсимликларда муртак халтани келиб чиқишидаги Гнет назариясига кўра, у очиқ уруғли ўсимликларнинг оналик гаметофитига мос деган хулосага келиш мумкин. Унга кўра, Gnetum туркумига мансуб ўсимликларда муртак халтанинг тузилиши ва ривожланиш типини гулли ўсимликлардаги муртак халтанинг ривожланиш типига мос, ўхшаш бўлиб, муртак халтани юқори қисмидаги ҳамма ҳужайралар тенг қийматли ва уларнинг ҳар бири ривожланиб,

муртакни ҳосил қилиши мумкин. Гулли ўсимликлар ва Gnetum туркумининг турлари: 1) муртак халтанинг моно-, би- ва тетраспорали бўлиши, 2) муртак халтадаги ядроларнинг сони камайиб бориши, бу ҳолат гулли ўсимликларда яққолроқ намоён бўлиши, 3) архегонийнинг йўқлиги, 4) озик тўқима – эндоспермни ривожланиши уруғланиш рўй бергунча тўхтаб туриши, унинг ривожланишига ядроларнинг қўшилиши туртки бўлиши, характерли ўхшаш белгилар ҳисобланади .

Муртак халтанинг архегониал ва Гнет назария асосида келиб чиқишини айрим мутахассислар танқид қилишган. Уларнинг фикрича, Гнет назарияси орқали гулли ўсимликлар муртак халтасидаги синергидларни мавжудлиги ва уруғланишдан кейин эндосперм ҳосил бўлишини изоҳлай олмаслиги шунингдек муртак халта типларининг тузилиши ва келиб чиқишидаги оғишларни тушунтира олмаслигидир.

Муртак халтани келиб чиқиши ҳақида Е.Н.Герасимова-Навашина оригинал назарияни таклиф этган. Унинг назарияси кўра, муртак халта ва қўш уруғланишнинг келиб чиқиши асосида хужайра фаолиятида умумий қонуниятлар ҳосил бўлиб, бу қонуниятлар натижасида моддалар алмашинувининг махсус ихтисослашиши таъсирида гулли ўсимликлар генератив органларининг онтогенезини тарихий тараққиёт натижасидаги ривожланишининг таъсирида рўй берган. Бу назарияга мувофиқ, гулли ўсимликлар гаметофити тарихий тараққиёт даврида ривожланиш даврининг қисқарганлиги туфайли архегонийдан ажралиб қолган, деб ҳисобланади.

Я.С.Модилевскийнинг (1953) фикрича, моно-, би- ва тетраспорали муртак халталарнинг келиб чиқиши умумий характерга эга. Уларни юзага келиши ва пайдо бўлиш вақтлари фарқ қилса ҳам, улар умумий типнинг тенг қимматли вариантлари бўлиб ҳисобланади. Бу фикр бир оилага мансуб туркум ўсимликлар ёки ҳатто айнан битта турга мансуб уруғкуртакларда ҳам моно-, би- ва тетраспорали муртак халталар учрайди. Бу назарияга кўра, муртак халталарнинг типлари бир хил филогенетик аҳамиятга эга эмас.

Муртак халтанинг Polygonum типи асосий, бирламчи деб қаралиб, муртак халтанинг ривожланиши борасидаги бошқа типлар иккиламчи, ҳосила, ва улар муртак халта асосий типининг вариантлари деб қаралади.

Гулли ўсимликлардаги муртак халта эволюция жараёнида узоқ йиллар давомида бир қатор ўзгаришларга учраган ва янги белгиларни ҳосил қилган. Шунинг учун муртак халта ва кўш уруғланиш сифат жиҳатидан эволюция жараёнида фақат гулли ўсимликлардагина ўзига хос хусусиятли фарқлар юзага келган. Унинг гомологи бошқа гуруҳ ўсимликларда шу жумладан, очик уруғлиларда ҳам ҳозирча топилгани йўқ.

Эволюция жараёнида гулли ўсимликлардаги онтогенез шу даражада қисқардики, бу даврда архегонийларнинг ҳосил бўлиш имконияти қолмади. Гулли ўсимликларнинг қадимги аجدодлари зич тўқимали ўсимтани ўта редукцияланганлиги сабабли архегоний ҳосил бўладиган хусусиятни йўқотган бўлиши керак. Шундай қилиб, муртак халта ва кўшуруғланишнинг келиб чиқиши ҳақида кўплаб ғоя ва назариялар мавжуд бўлсада, бу масала тўла ҳал бўлган деб бўлмайди. Етарли даражада ҳал қилиш учун қиёсий эмбриология соҳасидаги маълумотларни ҳамда қазилма ҳолдаги, қадимий геологик даврда ривожланган ўсимликлар ҳақида маълумотларни етарли даражада эмаслиги деб кўплаб мутахассис тадқиқотчилар фикр билдирадилар.

Гулли ўсимликларда оталик гаметофитни келиб чиқиши ҳақидаги масала кўплаб илмий мақола ва ахборотлар, таниқли мутахассисларнинг турли илмий анжуманлардаги маърузаларида муҳокамалар қилинган. Баъзи бир тадқиқотчиларнинг фикрларига кўра, гулли ўсимликлар ва очик уруғли ўсимликларнинг оталик гаметофитлари орасидаги ўхшашликни ўрганиш қийинчилик туғдирмайди. Гулли ўсимликларда оталик гаметофити кучли даражада редукцияланган бўлиб, ўсимтасиз битта антеридий ва иккита спермийдан иборат бўлиб қолган. Очик уруғли ўсимликларнинг юксак даражада тузилган турларида ўсимта 1-3 та хужайрадан иборат ҳолос. Шунинг ҳисобга олган ҳолда, гулли ўсимликларнинг оталик гаметофити очик уруғлиларнинг қайсидир қадимги аждодини оталик гаметофитидан проталиал

хужайраларни соддалашуви ва редукцияланиши натижасида юзага келган, деб ҳисоблашади.

Бошқа бир гуруҳ тадқиқотчилар ёпиқ уруғли ўсимлар оталик гаметофитнинг вегетатив хужайрасини хужайра ўсимтаси каби, генератив хужайрани эса кучли редукцияланган антеридий деб қарашади. Алтернатив нуқтаи назар ҳам борки, унга кўра гулли ўсимликларнинг оталик гаметофити ўта кучли даражада редукцияланганки, унинг натижасида антеридий бутунлай ҳосил бўлмай қолган.

Бу юқорида қайд этилган қимматга эга бўлган бир қатор белгилардан ташқари бошқа бир қатор эмбриологик белгиларга қуйдагиларни: микроспорангий деворини шаклланиш типлари ва тетрада микроспорларнинг ҳосил бўлиши; оталик гаметофитнинг типлари; уруғкуртак ва оналик археспорий типлари; эмбриогенез ва эндоспермиогенез типлари ва бошқа айрим белгиларни кўрсатиш мумкин. Эмбриологик белгиларнинг таҳилига доир кўплаб илмий ишлар мавжуд, шунга қарамай бу тадқиқотлар филогенетик баҳолаш масаласи мунозаралигича қолмоқда. Масалан, илмий адабиётларда келтирилган маълумотларга кўра, тетрада микроспораларнинг ҳосил бўлиш типлари, уруғкуртакнинг иккита типидан қайси бир примитивлиги, уруғкуртак ва унинг интегументларини келиб чиқиши ва табиати, нуклеар ёки целлюляр эндоспермларнинг филогениясида қайси бири примитив, ёки прогрессив эканлиги, ҳозирги вақтда ҳам бир-бирини инкор этадиган ғоя ҳисобланади.

Эмбриологик белгиларнинг жуда кўпчиликларига филогенетик баҳо беришда мутахассисларнинг орасида дунёқарашлар борасида анчагина келишилмовчиликлар бўлса ҳам, ҳозирги пайтга келиб ёпиқ уруғли ўсимликларнинг эволюциясидаги эмбриологик белгиларни филогенетик баҳолашда умумий тенденция мавжуд.

Бу ҳақдаги маълумотлар В.А.Поддуная-Арнольди асарида жамланган. Юксак ўсимликларнинг эволюциясида гаметофитни доимий редукцияланиши ва спорофитни тараққий этиб бориши билан рўй берган, деб ҳисобланади. Уруғкуртак типлари, гаметофитлар ва эндоспермнинг кучли даражада

ривожланганлиги, ҳужайраларни кўп марта бўлинишининг рўй бериши, узоқ муддат давомида ривожланиши экологик омилларга яхши мослашмаганлиги бирламчи-примитив белги ҳисобланади. Турли тадқиқотчи мутахассисларнинг маълумотларига мувофиқ: икки интигументли крассинуцеллятли тўғри уруғкуртак, кучли ривожланган нуцеллус, ўровчи ҳужайралар, кўп ҳужайрали урғочи археспорий, Polygonum – тип муртак халта, порогамия, тугунчада кўп сонли уруғкуртаклар, гаусторийларнинг йўқлиги, эндоспермли уруғ ва айниқса периспермли, такомиллашмаган муртак, икки ҳужайрали чанг донаси, апомиксиснинг рўй бермаслиги ва шу кабилар бирламчи, примитив белгилар ҳисобланди.

Аксинча, бир интигументли тенуинуцелятли тескари уруғкуртак, яхши ривожланмаган нуцеллус, қопловчи ҳужайраларнинг йўқлиги, бир ҳужайрали археспорий, турли муртак халталарнинг меъёрида эмаслиги, турли типдаги гаусторийларнинг мавжудлиги, уруғчи тугунчасида уруғкуртаклар сонининг озлиги, эндосперм ва периспермсиз уруғнинг бўлиши, муртакни эгилганлиги, юмалоқлиги, яхши такомиллашганлиги, чанг донасини уч ҳужайрадан иборатлиги, апомиксисни мавжудлиги ва шу каби бир қатор белгилар иккиламчи прогрессив белги ҳисобланади.

Турли эмбриологик белгиларнинг маълум йўналишдаги эволюцияси улардаги соддалашувлар тез, қисқа вақтда ривожланишни ҳамда муҳит шароитларига яхши мослашишлар имкониятини берган.

Шундай қилиб, биз юқорида баён қилган эмбриологик белгилар систематик ва филогенетик алоқаларни белгилашда муҳим белги бўлиб ҳисобланади. Шу билан бир вақтда эмбриологик белгиларнинг таксономик аҳамияти мутлоқ абсолют эмас. Систематика ва филогенияга алоқадор масалаларни ҳал этишда эмбриологик белгилардан фойдаланишда бир оз чекланишлар ҳам мавжуд. Эмбриологик белгиларни қўллашдаги чеклашлар у ёки бу содда примитив ёки истикболли белги деб баҳолашда кўплаб мунозарали саволлар пайдо бўлади. Эмбриологик ва морфологик белгиларнинг эволюциясига мувофиқ ривожланишни йўқлиги ҳам муҳим томонлардан

ҳисобланади. Муайян гуруҳ ўсимликларнинг ичида ёки битта турга мансуб ўсимликларда бир пайтнинг ўзида ҳам примитив ҳам прогрессив белгилар бўлади. Бундан ташқари морфологик белгилари примитив бўлган гулли ўсимликларда прогрессив белгиларнинг учраши ёки буни бутунлай акс ҳолати бўлиши мумкин.

Шундай қилиб, битта эмбриологик белгини тузилиши ва ривожланишига қараб, турли гуруҳ ўсимликлар орасидаги қариндошлик алоқалари ҳақида фикр юритиш, мулоҳазалар қилиш мумкин эмас. Эмбриологик белгиларнинг бир қанчаси бошқа белгилар билан олинганда таксономик бирликлар орасидаги систематик ва филогенетик алоқаларнинг ишончли белгиси, критерийси бўлиши мумкин. Шунга қарамай, қиёсий эмбриологиянинг маълумотлари систематиклар учун муҳим бўлиб ҳисобланади.

ХОТИМА.

Биз юқорида баён қилган микроспорогенез, макроспорогенез, чангланиш, уруғланиш чанг донасини униши, чанг найини ўсиши, қўш уруғланиш, эндосперм ва муртакни ривожланиши, полиэмброния, апомиксис ва эмбриологиянинг амалий аҳамияти ҳақидаги маълумотларни таҳлил қилган ҳолда, шу соҳа мутахассислари олдида ечилмаган масалалар борлигига амин бўлдик.

Китобда келтирилган маълумотлар ҳозиргача олиб борилаётган эмбриология соҳасидаги илмий-тадқиқотларнинг натижалари ўсимликдаги репродуктив органларнинг морфологиясига доир ишлар билан бир қаторда, эмбриологик тузилмалар, уларни ривожланишидаги функционал ўзгаришлар борасидаги илмий-тадқиқот ишлари олиб борилган, лекин етарли эмас.

Тўқимани сунъий озикда ўстириш, чангдон, микроспоралар ва оналик гаметофитни ўрганишда электрон микроскопия, биокимёвий ва цитокимёвий усуллардан самарали фойдаланилмоқда. Бу борадаги ютуқлар аввало ўрганиладиган объектни қулайлиги, айтиб ўтилган тузилмаларни етарли миқдорда олиниши билан ҳам аҳамиятлидир. Шунга қарамай эмбриологиянинг бу бўлимлари бўйича ҳали етарли даражада ҳал қилинмаган масалалар бор.

Ҳозирги кунга келиб, оталик гаметофитни ҳосил бўлиши, уни ривожланишининг умумий йўналиши анча тўлиқ ҳолда ўрганилган бўлсада вегетатив ва генератив ҳужайраларнинг табақалашув жараёни, спермийларнинг тузилиши ва вазифалари, хусусиятлари, вегетатив ядрони аҳамияти борасидаги фикрларда қарама-қаршилиқлар мавжуд. Чанг донаси ва уруғчи орасидаги ўзаро муносабатларда қайсиниси бирламчи-ю, қайсиниси иккиламчи эканлиги ҳақидаги масала ҳам ҳозирча мутахассислар орасида ҳал бўлгани йўқ.

Чанг найини уруғчининг устунча қисмида ўсиши ҳақидаги маълумотлар ханузгача тўлақонли ўрганилмаган, десак муболаға бўлмайди. Чанг найини уруғчи тугунчасини бўйин қисмида ўсиш даврида ўзаро муносабатларининг механизмлари ҳақида ҳам етарли даражада аниқликлар берилмаган. Чанг найининг тузилиши ҳақидаги тасвирлар ҳам илмий тадқиқотларда етарли эмас.

Кейинги эмбриологик тадқиқотлар ҳақидаги илмий маълумотлар шуни кўрсатадики, ёпиқ уруғлиларнинг спермийси ўзининг митотик даврини телофаза босқичида қолмасдан тугатади. Шу билан бир вақтда ядрочани ёки уни ядродан чиқишини аниқланмаслиги ва унинг хроматинини кучли даражада тифизлашганлигига қараб, спермий ўзига хос алоҳида диффуз ҳолатда бўлиши мумкин, деб ҳисобланади.

Спермийларнинг бундай ҳолатда бўлишининг сабаблари ҳали тўла аниқлангани йўқ. Хроматиннинг анча тифизлашуви ҳамда ядрочани кўринмай қолиши спермий ядросининг фаоллигини камайтириши, унинг геномида фаоллик пасайганлигидан далолат беради. Геномнинг бузилиши ҳақидаги, у қандай тарзда содир бўлади, бу масала эмбриологлар олдида очиқлигича қолмоқда. Геномнинг бузилиши оталик гаметофитнинг ривожланишини қайси даврида рўй беради. Бу номаълумлигича қолмоқда. Бу борада бир неча хил тахминлар мавжуд, улар қуйидагилар: бузилишлар мейоз бўлинишнинг биринчиси ёки иккинчисида; мейоз бўлинишларнинг рўй бериш даврида содир бўлади. Кўпчилик ўсимликларнинг гаплоид формаларини бир ҳужайрали чанг донасидан олиш биринчи тахминни тасдиқлайди.

Оталик гаметофитнинг морфологияси эмбриологлар томонидан яхши ўрганилган. Шунга қарамай, урғочи жинсий ҳужайранинг ривожланишидаги кетма-кетлик ҳақида маълумотлар кўп эмас. Тухум ҳужайрани ҳосил бўлиши уни етилиши қайси жараёнлар орқали рўй беради. Бу ҳақда маълумотлар ҳозирча кам. Бу борада электрон-микроскопия бўйича кўп ишлар амалга оширилган бўлса ҳам, уруғланиш бошланишида тухум ҳужайра қандай физиологик ҳолатда бўлиш масаласи ҳозирда очиқ турибди.

Муртак халта цитокимё жиҳатидан ҳали кам ўрганилган. Бу борада илмий-тадқиқот ишлари етарли эмас. Тухум ҳужайралардаги ДНК аниқланмаслиги ёки уни яхши намоён бўлмаслиги кўпчилик ёпиқ уруғлиларга хос хусусиятдир. Шунга қарамай, фелген реакциясида белги бермаслигининг сабаблари аниқ эмас. Муртак халта тузилмасидаги ҳужайраларнинг ўзаро

муносабатлари ва муртак халтани она организми билан бўладиган муносабатлари ҳақида ҳам маълумотлар кам, улар тўла ўрганилмаган.

Ёпиқ уруғли ўсимликларнинг тухум ҳужайраларида зич ҳолдаги хроматин ва ДНК мавжудлиги, унинг тузилишидаги ҳолатлар тухум ҳужайранинг ядроси ва геномида метоболик жараёнларнинг пастлигидан далолат беради. Шунга қарамай буни қандай рўй бериши, эркак ва урғочи гаметаларнинг геномларини фаолиятини пастлиги, оналик гаметофитнинг ривожланишини қайси босқичида геномнинг бузилиши содир бўлиши ҳақида ҳам кўп нарса ойдин эмас.

Уруғланиш жараёнларини ўрганиш борасида маълумотлар кўп бўлса ҳам бу соҳада ҳал этилмаган масалалар эмбриолог олимлар олдида турибди. Уруғланиш жараёнида спермийларни муртак халтадаги ҳаракати уларни урғочи ҳужайралар томонига силжиши, гаметаларнинг ўзаро таъсирланиши ва бирлашиши ҳақидаги фикрлар мунозаралигича ва қарама-қаршилигича қолмоқда. Уруғланишнинг икки типда мавжудлиги, унинг сабаблари, спермий цитоплазмасини уруғланиш жараёнида иштирок этиши тўлиқ очилмаган.

Уруғланишда кўшилаётган гаметаларнинг цитокимёси ҳақида маълумотлар бир нечта тадқиқот натижаларида бор ҳолос. Шу боисдан уруғланиш даврида гаметаларнинг хроматинларидаги қайта тузилишларни қандай амалга ошиши, урғочи ва эркак гаметаларда нуклеин кислоталарнинг қачон ҳосил бўлиши, уруғланишни митотик цикли ҳақидаги ҳозирги замон тасаввурлари ҳақидаги масала ҳам кам ўрганилган. Эркак ва урғочи гаметаларни уруғланишнинг турли босқичларида ҳужайралараро ва ядролараро ўзаро таъсирланишлар ҳақида кам маълумотларга эгамиз. Спермийларни уруғ муртакка тушиши ва уларни урғочи ҳужайраларга кириб бориши, ядроларни ўзаро таъсирлашиб, кейин гаметаларни қўшилишининг муайян ҳолатлари ҳақида бизнинг маълумотларимиз ҳали етарли эмас.

Уруғларни илмий жиҳатидан ўрганилганда, эмбриологлар ҳал бўлмаган масалаларга ёки бир қатор қийинчиликларга, муаммоларга дуч келадилар. Уруғларнинг етилишидаги муҳим босқичлардан муртак ва эндоспермни юзага

келишининг дастлабки давридаги асинхронлик, муртакни эндосперм билан ўзаро муносабатлари, эндоспермни муртакни такомиллашиб боришидаги аҳамияти, муртак-эндосперм тузилмасининг муртак атрофидаги тўқималар билан алоқадорликлари ҳақидаги тасаввурларда мунозара, бахслар уруғни тузилишидаги мураккабликлар билан боғлиқ. Шу аснода у физиологик махсуслашувлар билан узвийлик ҳам бор.

Шуни қайд этиш лозимки, гаметаларнинг ҳосил бўлиш даврида, уларни уруғланишига тайёргарлиги, уруғланиш жараёни, муртакни кейинги ривожланиши, уруғни емирилиб боришида ҳужайралараро муносабатлар ҳали етарлича ўрганилмаган.

Ривожланишнинг дастлабки босқичларида гаметофит ва гаметаларни юзага келишида, уруғланиш пайтида бу ўзаро муносабатлар амалга ошади, албатта алоҳида ҳужайра даражасида рўй беради. Ривожланишнинг кейинги даврларига келиб, ўзаро алоқадорликларга энди тўқималар ва ҳатто яхлит организм ҳам жалб қилинади. Янги шаклланаётган организм – уруғ она организми муносабатлари юзага келади. Айнан муносабатлардаги ана шу иерархияни маълум режа асосида, бир мақсадга йўналтирилган даражада ўрганиш зарур.

Биз юқорида санаб ўтган эмбриология соҳасида олиб борилиши лозим бўлган илмий-тадқиқотларнинг йўналишларини яқин йиллар давомида бажариш, ҳал этишни белгиладик. Гаметогенез ва уруғланишнинг универсал қонуниятини тадқиқ этиб ўрганиш принципиал аҳамиятга эга. Зеро, айнан шу жараёнлар тараққиётнинг кейинги йилларини белгилайди. Бундай тадқиқотларнинг орасида гамета ва зиготани меъёрида ва потологиядаги морфологияси борасидаги ишлар муҳими ҳисобланади.

Уруғланиш жараёнини ўрганиб, уни бошқариш борасидаги илмий-тадқиқотлар кучаяди. Бу жараёнга ташқи муҳит омилларининг, кимёвий моддалар ва ионлашган нурларнинг таъсирини ўрганиш борасидаги илмий изланишлар ортади. Ўзидан чангланиш, четдан чангланиш, дурагайлаш, полиплоидия, ЦМС ва апомиксис жараёнларнинг тузилмавий ва биокимёвий

ўзига хосликларини аниқлаш ҳам муҳим вазифалардан ҳисобланади. Бу тадқиқотлар натижасида олинган маълумотлар серпуштлик, кўп ҳосиллик муаммоларини ҳар томонлама ва чуқур ўрганишда асқотади.

Энг муҳим, ҳал қилувчи муаммолардан бири эмбриогенез бўлиб қолаверади. Бу ҳозирги замон биологиясининг муҳим йўналишларидан табақалашув билан узвий боғлиқ. Зиготани биринчи марта бўлиниши ва майдаланиш жараёни албатта ўрганилади. Эмбрионал жараёнларни ҳужайра даражасида ўрганиш ҳамма ҳужайраларга ҳос умумий қонуниятларни уларни эмбрионал махсуслашувлари ҳам алоҳида ўрганилади. Шунга боғлиқ ҳолда ҳужайра ва тўқималарни табақалашув сабаблари ва механизмларини ўрганиш ҳам заруриятдир.

Эмбриологик тадқиқотларни таҳлил этишда миқдорий усулларни қўллаш, маълумотларни математика нуқтаи назардан ўтказиб баён қилишга эътибор кучаяди. Эмбриологик тадқиқотларда амалий тадқиқ этиш масалалари ҳам четда қолмайди. Эмбриологик тадқиқотлар натижасида олинган маълумотлар чатиштиришларда мос келмаслик ва бепуштликни олдини олиш ва уни бартараф этишда қўллаш имкониятларини яратади.

Сунъий партеногенез ва партенокарпия бўйича янгича ёндошувларга қаратилган ишлар кўпаяди. Тўқима, муртак ва уруғ куртакни организмдан ташқарида, сунъий озикда ўстириб ўрганиш борасида олиб борилаётган ишлар янгича услубларда такомиллаштирилган ҳолларда давом эттирилади. Бунинг натижаси сифатида янги қимматли хусусиятларга эга бўлган ўсимлик навлари олинади.

Эмбриология соҳасида муҳим бўлган муаммоларни муваффақиятли ҳал этишда янги услублардан фойдаланиш, мавжудларини такомиллаштириш билан бирга техник жиҳатидан излаб, аниқ маълумотлар олишга мўлжалланган жиҳозлар ҳам талаб этилади. Бунинг учун эмбриология тадқиқотлари ўтказиладиган илмий лабораторияларни электрон микроскопия, цитофотометрия, люминесцент микроскопия, автрорадиография, ҳужайра ва

тўқималарни организмдан ажратиб олиб ўстириш борасида таъминлаш ишларини амалга ошириш ҳам муҳим вазифалар сарасига киради.

Юқорида баён қилиб қайд этилган вазифаларни фақат эмбриологияни ўзини биладиган мутахассисни ўзи эмас, балки биокимё, биофизика, генетика, молекуляр биология асосларини эгаллаган мутахассислар ҳал қиладилар. Улар эмбриологияда қўлланилаётган услубларни яхши ўзлаштирган бўлишлари ҳам зарур.

Мундарижа

	Сўз боши	3
I-боб.	Ўсимликлар эмбриологияси фанининг предмети, методлари ва аҳамияти	5
II-боб.	Ўзбекистонда ўсимликлар цитоэмбриологияси фанининг қисқача ривожланиш тарихи	13
III-боб	Микроспорогенез ва оталик гаметофитининг ривожланиши	20
	Чангчининг тузилиши	20
	Микроспорани шаклланиши	25
	Генератив ва вегетатив хужайраларнинг ҳосил бўлиши.	32
	Спермиогенез	38
	Мейоз	43
IV- боб.	Макроспорогенез ва оналик гаметофитининг ривожланиши.	54
	Планцета типлари.	54
	Уруғкуртак тузилиши.	56
	Макроспорани шаклланиши	61
	Уруғчи гаметофитнинг ривожланиши.	64
	Муртак халталарнинг классификация типлари.	74
V-боб.	Чангланиш, чангни униши ва чанг найининг ўсиши	82
	Чангланиш турлари.	82
	Чанг донасини униши.	84
	Чанг найининг ўсиши.	90
6-боб.	Қўшуруғланиш	95
	Спермийларни муртак халтага кириши.	96
	Гаметаларнинг қўшилиши.	102
VII- боб	Эндоспермнинг ривожланиши	117
	Эндоспермнинг типлари	119
	Эндоспермли, эндоспермсиз ва периспермли уруғлар.	124
	Уруғмуртак ва эндоспермнинг ўзаро алоқалари.	128
8-боб	Эбриогенез. Уруғланган тухум хужайранинг бўлиниши	131
	Икки паллали ўсимликларнинг ривожланиши	133
	Бир паллали ўсимликлар муртагининг ривожланиши	138
	Муртак нормал ривожланишининг бузилиши.	143
	Уруғ, мевани ҳосил бўлиши.	144
	Партенокарпия.	146
9-боб.	Полиэмбриония	149
	Ҳақиқий полиэмбриония.	149
	Сохта полиэмбриония.	151
10-боб	Апомиксис	156
	Партеногенез.	157
	Апогаметия.	159
	Аспория.	160
	Адвентив эмбриония	160
	Апомиксис рўй беришининг сабаблари.	161
	Апомиксисдан селекцияда фойдаланиш.	164
	Апомиксис эволюцияси	167
11-боб.	Эмбриологиянинг амалий жиҳатлари.	170
	Уруғланиш.	182
	Дурагай муртак ва эндоспермни ҳосил бўлиши.	185
	Дурагай ўсимликлар.	193
	Гулли ўсимликлар цитоэмбриологиясини генетика ва селекциядаги аҳамияти	194
	Гулли ўсимликлар цитоэмбриологиясининг амалий тамойиллари.	196
	Хотима.	204
	Фойдаланилган адабиётлар	210

Автогамия

Авторадиография-биополимер моддаларни хужайранинг қаерида тўпланганлиги, ҳосил бўлиш динамикаси жараёнларини ўрганиш усули.

Адвентив полиэмбриония- муртак қўшимча равишда интегументдан ҳосил бўлиш жараёни. Адвентив полиэмбриония индуцирланган ва автоном гуруҳга бўлинади.

Адвентив эмбриония-уруғкутак интегументларидан ёки муртак халта хужайраларидан уруғланмасдан муртакнинг ҳосил бўлиши.

Алейрон қават- ғалладошлар оиласига мансуб ўсимликларнинг донидаги эндоспермнинг периферик қисмида оқсил таначалар тўпланадиган қават.

Алло-(гр. Аллос-бошқа, бегона)

Аллогамия- (*алло...+...гамия*): 1)бир гулнинг бошқа гулдан чангланиши,жумладан, бошқа ўсимликнинг гулидан(четдан чангланиш). Икки уйли ўсимликларда мажбурий ходиса. 2) бир хужайрали содда организмларнинг гаметалар популяциясини турли индивидларга ҳослиги

Амебид парчаланиш- гулли ўсимликлар чангдон девори тапетум қавати хужайраларининг парчаланиш типи. Хужайраларнинг пўстлари эриши натижасида протопластлар қўшилиб амёбид кўринишни ҳосил қилади.

Анафаза I- хужайра ва ядроси бўлинишининг учинчи фазаси. гомологик хромосомаларни қарама-қарши қутубларга тортилиши . Бу даврда гомологик хромосомаларнинг ҳар бири иккита хроматиддан ташкил топади.

Андроген тип- бир ядроли чанг донасидан муртакни униб табақалашуви натижасида гаплоид ўсимликни ҳосил бўлиш типи.

Андрогенез-юнон.андрос-эркак +...генез- редуцирланган партеногенез ҳолатида муртакни ота хромосомаларни набори билан ҳосил бўлиши.

Анемофилия-юнон.*анемос*-шамол, *филео*-ҳоҳламоқ.ўсимликни шамол ёрдамида чангланиши,деярли барча ғалладошлар,қиёқдошлар ва мутадил иқлимда ўсувчи кўпчилик дарахтлар

Антиподлар-ёпиқ уруғли ўсимликлар муртак халтасининг халазал қисмида жойлашган хужайралар одатда учта баъзан 6.8 та бошоқдошлар оиласига мансуб айрим турларда 30 тагача етадиган полисахарид пўстли муртак халтани озик билан таъминлайдиган хужайралар.

Апертура- чанг донасини экзина қаватидаги ариқча ва тирқишлар.

Апогаметия- урғчи **гаметофитининг синергид** ва антиподан хужайраларидан муртакни ҳосил бўлиши.

Амфимиксис- юнон.*амфи*-икки томондан, *миксис*-аралаштириш.яъни янги организмни ҳосил бўлишида эркак ва урғочи жинсий гаметаларни ўзаро қўшилиши.

Апоспория-юнон.*апо*- апомиксис ходисасида хромосомаларининг сони редуцирланмаган нуцеллуснинг бир неча хужайралари, халаза ва уруғмуртакнинг қопламасидан ҳосил бўлиш жараёни.

Архегониал ғоя- ёпиқ уруғли ўсимликларнинг саккиз ядроли муртак халтаси иккита археганий типни саговниклардагидай биттаси юқоридаги иккинчиси пастда жойлашади. Тухум хужайра, иккита синергидлар юқоридаги поляр хужайрадаги иккита **бўйин** хужайрага ва юқорини археганийнинг қорин томонидаги ядрога мос келади деган (Parsch 1907) ғояси.

Археспорий- уруғмуртакнинг ривожланишини дастлабки даврларида **нуцеллуснинг** остида уни атрофидаги хужайралардан анча катталиги ва қўйиқ цитоплазмаси мавжудлиги билан фарқланадиган битта ёки бир нечта хужайралар; чангчининг ривожланишида хужайраларни цитоплазмаси қўйиқ, вакуолалари кам ва ядрочаси катта спороген тўқима.

Археспорий типлари- археспорий хужайраларининг сонига кўра олти типда ривожланиши.

- ўсимликлар эмбриологиясига оид доимий препоратларни тайёрлаш даврида қўлланиладиган айрим бўёқ моддалар.

Атавик белги- чанг донасидаги вегетатив ядрони айрим мутахасисларнинг фикрига ҳеч қандай вазифа бажармай, ативик белги ҳалос деб ҳисоблашлари.

Б

Базаль эндосперм- ядросини бўлиниши натижасида битта катта-микрופилар, иккинчиси кичик-халазал хужайрани юзага келиши билан ҳосил бўладиган эндосперт.

секреторли парчаланиши- чанг донасининг озикланиши ҳисобига тапетумни парчаланиш типни. Бунда тапетум пўстини чангдонга қараган тамони эрийди,

хужайралар яссилланади, цитоплазмалари хосил бўлаётган чанг доналарини тамонидан фойдаланилади.

Бивалент- мейоз бўлимининг профаза I босқичини зиготена даврида гомологик хромасомаларнинг ўзаро яқинлашиб янги хромасомалар мажмуини хосил қилган ҳолати.

Г.

Гаметаларнинг премитотик қўшилиши- уруғланишнинг содир бўлишида гаметалар ядроларини зигота ва эндоспермнинг бирламчи ядроларини биринчи марта бўлинишдан олдин қўшилиши.

Гаметаларни постмитотик қўшилиши- уруғланишни содир бўлишида гаметалар ядроларини урғочи хужайра ва спермий ядролари билан митоз бўлиниши жараёни бошланганидан кейин қўшилиши.

Гаметогенез- организмларнинг ривожланиши давридаги олгенез ва сперматогенез жараёни.

Гаплофаза- жинсий жараён орқали кўпаядиган организмларда гаметаларни хосил бўлишида битта хужайрадаги гаплоид сондаги хромосомалар бўлган фаза.

Гейтеногамия- бир уйли айрим жинели ўсимликларда урғочи гулни шу ўсимликдаги эркак гулнинг чангдонларидаги чанг доналари билан чангланиши.

Гидрофилия- гулдаги чанг доналарини уруғининг тумшукчасига сув оқими ёрдамида ўтиши.

Гиногенез- редуцирланган партеногенез ҳолатида муртакни она хромосомаларининг набири билан хосил бўлиши; бунда чанг нам муртак ҳалтага киради. Спермий парчаланганлиги туфайли уруғланиш амалга ошмайди, шу сабабли муртак она хромосомаларнинг наборнига эга бўлади.

Гипокатил- бируруғпаллагиларни келиб чиқишини иккита уруғпалладан биттаси ривожланмайқолишидан юзага келган деган.

Глобоид- уруғ эндоспермидаги оқсил доналари: турли систематик гуруҳларги мансуб ўсимликларнинг эндоспермида глобоидларнинг марфологияси турлича бўлади.

Д

Диакинез- мейоз бўлинишининг профаза I босқичини нихоясидаги хромосомаларда бириккан жой-хажмларини камайган, терминал хажмларга бирлашган, хромосомаларни ядро пўстидан боғланиши узулган босқичи.

Диплотена- мейоз бўлинишининг профаза I босқичидаги тўртинчи гомологик хромосомаларни бир биридан узоқлаша бошлаган, бивалентларда боғланган жой-хажмлар яхши намоён бўлган даври.

З

Зигота типда бўлиниш- сувўтларнинг кўпчилиги ва энг содда хайвонларда уруғланишда юзага келган зиготада унинг биринчи бўлинишида рўй берадиган бўлиниши, унинг натижасида организмнинг хаётида гаплоид давр устунлик қилади.

Зиготена-мейоз бўлинишнинг профаза I босқичини лептотенадан кейинги гомологик хромосомаларни конюгацияси рўй берадиган (синапсис) босқичи.

И

Интегумент- уруғкуртакни устидан ўраган ички ва ташқи қават.

Интегументал тапетум- уруғкуртакнинг ички қаватини ташкил этган хужайралардан хосил бўлган, муртакхалтани ўрайдиган тапетум.

Интегументал эмбриония- муртак халтада муртакни қўшимча равишда уни атрофидаги хужайра центегументдан диплоид муртакни хосил бўлиши жараёни.

Интерфаза- хужайрада бўлиниш тугагандан кейин уни иккинчи марта бўлинишини бошлагунгача ўтган вақт.

Интина- чанг динасининг майда донадолик ёки тўлқинсимон, гигроскопик, нурни синдириш хусусиятли ички девори.

К

Каллоза- гулдаги чанг донасини пўстида бўладиган микроспораларни турли салбий омиллардан химояловчи; макромалекулаларни танлаб ўтказадиган. Углеводлар билан таъминлашда иштирок этадиган, экзинани шаклланишда сарфланиб кетадиган модда.

Карона- бомбичкани феномениурғочи гаметогенезни муртак халтани *Fritillaria* типига хосил бўлишида муртак халтани пастки қисмидаги ядрони бўлиниши ва уларни ўзаро қўшилишида иккита триплонд ядрони хосил бўлиш жараёни (58-бет)

Клейстогамия- очилмаган гулда уруғчининг тумшукчасига ўзидаги чанг донасини тушиши. Чанг доналари чангдандаёқ унади, чанг найи уруғчининг тумшукчасига ёйиб у ердан уруғчининг бўйинчаси орқали уруғмуртаккача ёпиб боради.

Колеориза- бир паллалилардан бошоқли ўсимликларнинг етилган муртагидаги илдизчалар атрофини ўраган пардасимон ёпқич.

Крассиндцелят нуцеллус- юзага келиши фаол тарзда рўй берадиган нуцеллус.

Кроссинговер- мейоз бўлимининг профаза I босқичининг пахитена даврида гомологик хросомаларнинг ўхшаш жойларида ўзаро алмашинувларни рўй бериш жараёни. Кроссинговернинг ирсий оқибатида бўлиб бириккан генларнинг рекомбинацияси содир бўлади.

Л

Липтотена- мейоз бўлимининг профаза I давридаги дастлабки босқич. Диплону (2 п) микдордаги хроматидларнинг умумий сони кейинчалик S-давридаги 4 пга тенг, хромасомалари сочилган ёки тўпланган ҳолда бўладиган даври.

Люминесцент микроскопия- моддаларни қисқа тўлқинли нур билан нурланганда қўзғалган ҳолга ўтишига асосланган микроскопия. Нурланиш энергияси шимилиш энергиясидан кам бўлишига боғлиқ.

М

Марказий хужайра- муртак халтадаги энг катта, пўсти плазмалеммадан иборат, уруғланганидан кейин ундан эндосперм ҳосил бўладиган хужайра.

Макроспораларнинг жойланиши- макроспорогенезда макроспораларнинг тетрадада линияли, Е-симон, Е-симонга қараган, квадрат ва тетрада холида жойланиши.

Мезогамия- чанг найини уруғчи тугунчасининг бўйин қисмидан ўтиб муртак халтага микропиле ва халаза орасидан ўтиб кириши.

Мезокарп- меванинг ўрта қавати.

Мейоз- жинсий йўл, билан кўпаядиган организмларда хужайранинг алоҳида типдаги кўпайиш усули, натижада ДАК ва хромосомаларнинг сонини икки марта камайиши рўй беради.

Мейознинг зигота типи- зиготани мейоз тарзда бўлиниши; бундай типдаги бўлиниш сувўтларнинг кўпчилигига хос; бўлиниш натижасида тўртта гаплонд характердаги споралар ҳосил бўлади.

Майознинг спора типи- кўп хужайрали хайвонлар, соддагилар ва айрим тубан ўсимликларда содир бўладиган, хаётий даври диплоид ўтадиган организмлардаги мейоз; бу типдаги мейозда гаметогенез яъни эркакча урғочи гаметаларнинг ҳосил бўлиши рўй беради.

Метофаза I- мейоз бўлинишининг профаза I дан кейинги босқичи. Ядро пўстининг йўқ бўлиши, ахроматик урчукни юзага келишини бошланиши билан характерланиб бивалент хромосомалар урчук яссилигининг ўртасида жойланиши билан характерланади.

Микропиле- уруғкуртакни ўраган парда-интегуменини ўзаро қўшилиб ўсмаганлигидан юзага келган, муртакхалтага чанг найлари ўтадиган очиклик. Микропилени одатда нуцеллуснинг ички қаватини ҳосил қилади.

- уруғ бўкиб унишни бошлаганда чунинг пўстидаги илдиз чиқадиган тешик.

Микропиляр қисм- уруғкуртакнинг юқори қисми.

Микропиляр ядро- урғочи гаметафитни ривожланишда ядрони муртакхалтанинг микропиляр қисмида жойланиши.

Микроспораларни билатериал жойланиши- микроспораларни тетрадада тетраэдрик кўринишда камдан кам бир қаторда ва Т-холда жойланиши.

Микроспоралар тетрадаси сукцессив хосил бўлиши- микроспороцитдаги мейознинг ҳар бир бўлинишида хужайралар аро нозиктўсиқни ҳам хосил бўлиб аввал иккита кейин, тўртта микроспоралар хужайраларини юзага келиш жараёни.

Микроспораларнинг тетрадасини симультан хосил бўлиши- хужайралараро кўндаланг тўсиқ майознинг биринчи бўлинишида хосил бўлмай, икки ядроли хужайралари орасидаги тўсиқ мейознинг иккинчи бўлинишидан кейин юзага келиши билан тўртта микроспорани бир вақта пайдо бўлиш жараёни.

Мирмекодилия- гулдаги чанг доналарини уруғчининг тумшукчасига чумолиларнинг иштирокида ўтиш.

Митотик майдон- “митатик ғоя”га асосан урғочи ядроларнинг орасидаги спермийларнинг ҳаракатини йўналтирадиган, тухум хужайра ва марказий хужайраларнинг ядролари қўшилиши амалга ошадиган майдон.

Митотик ғоя- Е.Н Герасимова Навошина 1947 йили таклиф этган қўш уруғланишдаги ғоя. Уни асосида уруғланишни унга хос қонунлар эмас. Хужайранинг митоз усулида бўлинишдаги умумий қонуниятлар бошқаради дейилган ғоя.

Муртак халтанинг типлари- бу қуйидагилар: Palydonum-mun; Oenothera tip; Allium mun; Podostemum-mun; Balsamita-tip; Drusa-mun; Clentonta-mun; Frutillaria-tip; Plumbagella-mun; Adoxa-mun; Tulipa tetraphulla-mun; Eriastemanes-mun; Penaea-mun; Plumbado-mun; Peperamin-mun; Acalupha lancaolata-кенжа тип.

Муртакхалта классификацияси- турли систематик гуруҳларга мансуб туркум ўсимликларнинг ривожланиши ва тузулишидаги турли туманлик. Бу моноспарат муртакхалта; биспорали муртак халта ва тетраспорали муртакхалта.

Муртак туганаклар- орхидеядошлар оиласига мансуб ўсимликларнинг уруғдан пуфакчалар кўринишдаги чиқиши.

Н

Некрогорманлар- аномиксис жараёни бузулишига сабаб бўладиган тухум хужайраларни ҳалок бўлиши даврида улар ажратадиган гормонлар.

Нуклеар эндосперм- уни ядросидан юзага келадиган ядрони бўлинишида хужайралараро тўсиқ хосил бўлмаганлиги, буни натижасида муртак халтанинг

плазмасида алохида турадиган кўп миқдордаги ядролари бўлганлиги билан характерланадиган эндосперм.

Нуцеллус- уруғкуртакнинг ривожланишини дастлабки даврида плацентада биринчи бўлиб юзага келадиган **клетчатка** юпқа пўстли паренхима хужайраларидан ташкил топган марказий қисм.

Нуцелляр эмбриония- муртак халтада муртакни қўшимча равишда уни атрофидаги хужайралар нуцеллусдан диплоид муртакни ҳосил бўлиши жараёни.

О

Орнотофилия- гулдаги чангдоналарини уруғчининг тумшукчасига кушларнинг иштирокида ўтиши.

Ойнасимон эндосперм- йирик донали крахмални тўпланишидан ҳосил бўлган эндосперм.

П

Партеногенез- ўсимликларда уруғланмаган тухум хужайрадан муртакни юзага келиши.

Партенокарпия- меваларини уруғсиз ҳосил бўлиши. Партенокорпия чангланиши содир бўлиши билан индуцирланган ва чангланиш амалга ошмасдан индуцирланмаган бўлади.

Пахитена- мейоз бўлинишининг профаза I босқичини бирмунча узоқ вақт давом этадиган гомологик хромосомаларни тўла ҳолда конюгацияси содир бўлиши натижасида уларни йўғонлашган, калталашган даври.

Перикарп- меванинг ички қавати, уни **экзокари** ҳам дейилади.

Периплазмодий парчаланиш- ц. Амебоид парчаланиши.

Пикнатикланиш- уруғланишда иштирок этмаган спермийдаги хроматинни ўта тифизлашган ҳолати.

Плацента- гулдаги уруғчи тугунчасида уруғкуртак ҳосил бўладиган жой.

Плацентохалаза- уруғкуртакда уруғбандни ўрнидаги калта хосилга.

Полиэмбриония- уруғда бир нечта муртакни хосил бўлиши.

Пошэмбриониянинг ирсий асоси- бу ходисани М.Сояковлева таклифича: 1) гаметафит- архегониял; 2) гаметофик-гаметали; 3) гаметофит-спорофитли эканлиги.

Порогамия- уруғчининг бўйин қисмидан ўтаётган чанг найини микропиле орқали муртак халтага кўриш жараёни.

Поляр ядро- урғочи гаметофитни ривожланиб шаклланишида муртак халтанинг катта жойини эгаллаган марказий хужайрага тушадиган иккита ядро.

Проэмбрио- зиготани биринчи бўлинишидан кейин унда хосил бўлган иккита ўзаро фарқ қиладиган базан хужайралар.

Профаза I- майоз бўлинишнинг бошқаларидан мураккаб ва кўпроқ муддат давом этадиган бешта; лептотена, зиготена, пахитена, диплатена ва диакинез даврларидан иборат босқичи.

Р

Редуцирланган апогаметия- апомиксис ходисасида муртакни редуцирланган сондаги хромосомали синергид ва антипорлардан хосил бўлиш жараёни.

Редуцирланган партеногенез- тухум хужайрадан муртакни гаплоид сондаги хромасомали холда хосил бўлиши.

Редуцирланмаган апогаметия- аномиксис ходисасида муртакни редуцирланмаган сондаги хромосомали синергид ва антиподлардан хосил бўлиши.

Редуцирланмаган партеногенез- апомиксис ходисасида муртакни диплоид хромосомали тухум хужайрадан хосил бўлиши.

Рубчик- уруғни пўстида уруғ, уруғбанддан ажраладиган жойдаги қолдиқ.

С

Семигамия- аполиксис ходисасида редуцирланмаган партеногенез вақтида спермий ядроларини диплоид тухум хужайраларида бўлиниши.

Синапсис- мейоз бўлинишининг профаза I босқичини зиготена даврида гомологик хромосомаларнинг конъюгацияланиш даври.

Синергидлар- муртакхалтанинг микропиляр қисмидаги тухум аппаратнинг тартибига кирадиган иккита хужайра.

Синаптонемал мажмуа- мейоз бўлинишнинг профаза I босқичини зиготена даврида хромосомаларнинг юзаси бўйлаб жойлашган оқсил табиатли боғламлар орасида боғ ҳосил бўлишидан юзага келган мажмуа.

Синезис- мейоз бўлинишнинг профаза I босқичини липтотена даврини охирида хромосомаларни юмолашган ҳолатни ҳосил қилган даври.

Синкатилия- бируруғпаллаларни келиб чиқишини иккита уруғпаллани ўзаро қўшилишидан юзага келган деб изоҳланадиган.

Сомацит- полиэмбриония ходисасининг гаметофит-спорофитли типдаги адвентив полиэмбрионияда нуцеллус ёки интегументдан ажраладиган катта хужайралар, улардан адвентив муртак ҳосил бўлади.

Соха полиэмбриония- битта уруғдан бир нечта муртак халталарни, уларнинг ҳар бирида биттадан муртакни бўлиш ходисаси.

Спермиогенез- чанг донаси хужайраларнинг ҳосил бўлиш жараёни.

Спермийларнинг марфологияси- спермийлар ташқи кўринишидан етук даражага етганида юмалоқ, эллипс, уроксимон, чувалчангсимон каби марфологияга эга.

Спородерма- гулли ўсимликларнинг гулида ҳосил бўладиган чанг донасининг пўсти.

Спорополленин- гулдаги чанг донасини пўстини шаклланишда фойдаланиладиган **тапетумдан** келадиган молекуляр оғирлиги унча катта бўлмаган модда.

Стериллик- чанг донасини уруғлантиришда иштирок этолмаслик хусусияти.

Секзина- чанг донасини ташқи экзина қаватининг нақшли устки қисми.

Т

Тапетум- чангдан деворининг археспорийни яқинидаги ички қавати.

Тапетал парда- гулдаги чанг донасининг пўстини устидан қоплаган юпқа парда.

Телофаза I- мейоз бўлинишнинг охирги босқичи. Бу даврда ажралаётган хромосомалар кутбларга етади, ядронинг пўсти ва ядроча ҳосил бўлади, тиғиз хромосомалар ёзилиб аниқ ифодаланадиган кўринишга келади, цитокинез бошланиши билан характерланади.

Тенуинуцеллят нуцеллус- юзага келиши фаол даражада рўй бермайдиган нуцеллус.

Тетрада- битта диплоид микро спорацитдан мейознинг икки марта бўлиниши натижасида ҳосил бўладиган тўртта гаплоид микроспоралар.

Тетраплоидлик- муртакни ривожланишнинг дастлабки даврида зиготани биринчи бўлиниш вақтида унга юқори ҳаракат таъсири натижасида юзага келадиган ҳолат.

Туника- муртакни ташқи тамонидан қоплаган бир қатор хужайралардан иборат қават.

Тухум хужайра- муртак ҳалтадаги ядрони катта цитоплазмасининг асосий қисми асосан апикал қисмида жойлашган пўсти пелликуладан иборат уруғланганидан кейин ундан муртак юзага келади.

У

Убиша тана- гулдаги чанг донни пўстини ривожланиш даврининг бошланишида пўсти устидан қоплаган нозик пардадаги танача. Тапетум хужайралари парчаланганда бу таначалар чангдан ичида ва микроспоралар тетрадаларининг устида бўлади. Пўстида спорополленин мавжуд.

Умумий эмбриология- чангдан микросфера, эркак гаметофит, уруғкуртак, микросфера, урғочи гаметофий, муртак, эндосперм каби уруғнинг бошқа қисмларини, шу билан бирга гулдаги чангланиш ва уруғланишни, аполиксис ва полиэмбриония жараёнларини тадбиқ этадиган назарий эмбриологиянинг йўналишларидан бири.

Унсимон эндосперт- майда донаги крахмални тўпланишидан ҳосил бўлган эндосперм.

Уруғбанд- қ. Финицулюс

Ў

Ўсимликларнинг эмбриологияси- ўсимликларнинг юзага келишини дастлабки босқичларида ривожланишнинг рўй бериш қонуниятларини ўрганадиган битаниканинг алоҳида шаклланган фан тармоғи.

Қ

Қалқон – бошоқли ўсимликлардаги муртакдаги апикал хужайрани бирнеча марта бўлинишидан кейн ҳосил бўлган тирик пластинкасимон кўринишли ҳосила.

Қиёсий эмбриология- турли систематик гуруҳларга мансуб ўсимликлар бўйича олинган эмбриология соҳасидаги маълумотларни систематика ва филогенетик тадқиқотларда қиёслаш мақсадида ўрганадиган фан тармоғи.

Қишлоқ хўжалик эмбриологияси- қишлоқ хўжалик амалиётига боғлиқ ҳолда чанг донаси унинг фаолиятини сақлаш; муртак, чанг **қайини** ўсишга ташқи муҳит омилларининг таъсирини ўрганиш, уруғланиш сунъий равишда бошқариш, муртакни лабораторияда ўстириш, сунъий партенокарлия, чангчининг цитоплазматик стерилиги, аполиккис, амфиплоидия каби бир қатор амалий аҳамият касб этадиган тамонларини ўрганади.

Қўш уруғланиш- битта спермийнинг тухум хужайрасининг ядроси билан, иккинчи спермийни поляр ядро билан қўшилиш жараёни.

Х

Халазагамия- чанг найини уруғчи тугунчасининг бўйин қисмидан ўтиб муртак халтага микропиле орқали эмас, халозодан кириши.

Халазал қисм- уруғкуртакнинг пастки қисми.

Халазал ядро- ургочи гаметофитни ривожланишда ядрони муртакхалтанинг халазал қисмида жойланиши.

Хақиқий полиэмбриония- муртакни қўшимча равишда битта муртак халтачанинг ичида ҳосил бўлиши. У зиготадан, проэмбриодан, муртакдан спермид ва антиподлардан ҳосил бўлади.

Хемотропизи- уруғланишга йўналган чанг найини муртак халта жойлашга уруғкуртакка тамон ҳаракати.

Хиазмслар- мейоз бўлинишнинг профаза I босқични охириги диплотена даврида гамологик хромосомаларни бир биридан узоқлашатишда уларни чалкашган ва бириккан жойлари. Узун хромосомаларда хиазмлар калталаридагидан кўп бўлади.

Химер муртаклар- апомиксис ходисасидаги редуцирланмаган партеногенез жараёнида дипломад ядроли хужайралари билан бир қаторда гаплоид ядролари ҳам бўлган муртаклар.

Хромомерлар- мейоз бўлимининг профаза I босқичини лептотена даврида ингичка хромосомаларда хроматинларни қўйиқланишдан юзага келган хромосомаларни қўйиқланишдан узунаси бўйлаб жойлашаган таналар. Уларнинг сони, катталиклари ва жойланишлари ҳар бир хромосома учун ўзига хос ҳисобланади.

Хромасомалар- мейоз бўлинишнинг профаза I босқичини диплотена даврида тигизлашган хроматинларни қўша қисмидан юзага келган тугунлар; уларда шу жойда синтезланадиган кўп миқдордаги ахборот РАК бўлади.

Хромасомаларнинг аглютинацияси- чанг найини уруғни тугунчасига кириб боришида генератив ядрони тўла ажралиши рўй бермасдан бир тўп массани ҳосил қилиши. Чанг найи ўсишдан тўхтаб парчаланиши рўй беради.

Хусусий эмбриология- қишлоқ хўжалигида экиб ундан юқори ҳосил олишга мўлжалланган ўсимликлар ҳамда табиатда ўсаётганларнинг эмбрионал тузулмаларнинг тузулиши, тараққий этиши ва вазифаларини ўрганадиган фан.

Э

Экзина- чанг донасининг ташқи нақшли ва йўғонлашаган (сэкзина) нақшлари йўғон қалин ўрта (нэкзина) ва интенага тақалиб турадиган (мезина) қавати.

Экзокарп- қ. Перикарп

Экзоэнзимлар – чанг найини муртак халтага кириб боришда ёпиқ бўйинга орқали ўтаётган ўтказувчи тўқима хужайраларнинг пўстини эритадиган чанг найини учидаги қалинлашган қисм ажратадиган ферментлар.

Эмбриодерма- шарсимон проэмбриодаги бир қават хужайралардан иборат пўсит.

Эмбриологик диаграмма- К.Ш нарф бўйича ўсимликларнинг систематикаси ва филогениясига доир масалаларни ҳал этишда қуйидаги белгиларни ҳисобга олиниши; 1) **микросмеранчий** пўстини тузилиши; 2) тетрадалар микроспораларнинг; 3) эркак гаметофит; 4) уруғкуртак; 5) урғочи археспарий; 6) урғочи гаметофитни ҳосил бўлиши; 7) чанг найини уруғи бўйин қисмидан ўтишини типлари; 8) муртак ва эндоспермнинг ривожланиши.

Эндекарп- меванинг ички қавати

Эндосперм- қўшуруғланиш рўй берганидан кейин эндоспермнинг бирламчи ядроси бир неча марта бўлинишлардан кейин юзага келадиган тўқима.

Эндотеций- қ. Интегументал тапетум

Эндотеций- қ. Фибраз қават

Энтомофилия- гулдаги чанг доналарини уруғчининг тумшукчасига хашоратларнинг таъсирида ўтиши.

Энантиоморфизм- С.Г. Навашин тамонидан 1926 йили илгари сурилган жинсий ядроларни ривожланиш усули бўлиб, бир жуфт спермийлар битта ядрони митоз бўлиниши натижасида юзага келган ходиса бўлиб ҳисобланади. Ҳар бир ядродаги элементлар кўзгуда қарагандагидай жойлашади. Энантиоморфлик- иккала спермийнинг ойнакда кўринганидай ўхшаш кўринишга худди ўнг ёки чап қўл тангаларини кўринишдайлиги.

Эпибласт- бир паллали ўсимликлардан бошоқларидаги куртак асосидаги коллеориза ёки қалқоннинг ёхуд муртак тагидаги дўмпайма.

Эркак гаметофит- гулли ўсимликларнинг гулдаги чангининг қутисида ётилган кўп микдордаги чанг доналари.

Ф

Фертиллик- чангдонида хосил бўлган доналарини уруғлантириш қобилиятига эгаллиги.

Фиброз қават- чангдан деворининг ташқи ёки субэпидермал хужайраларидан юзага келадиган қават.

Финикулюс- уруғкуртакни плацентага бирикадиган қисми.

Флуороромлар- табиий объектнинг лютиноесцентлик хоссасини аниқлади унга таъсир этиладиган моддалар.

Ц

Цитофотометрия- цитокимёвий реакцияларнинг маҳсулотини миқдорий усулда аниқлаш усули. Ютилган нурнинг миқдори модданинг миқдорига тенг бўлади.

Я

Яшил муртак- мустацил ҳолда фотосинтезни амалга ошираладиган, хужайраларида хлоропластлари бўлган муртак.