

426.2

1991

X-43/1

BEGALI XOLIQNAZAROV

# INDIVIDUAL RIVOJLANISH BIOLOGIYASI



**O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI OLIY VA O'RTA MAXSUS  
TA'LIM VAZIRLIGI**

**TERMIZ DAVLAT UNIVERSITETI**

**Begali Xoliqzazarov**

# **INDIVIDUAL RIVOJLANISH BIOLOGIYASI**

**1-kitob  
(E m b r i o l o g i y a)**

Oliy va o'рта maxsus ta'lim vazirligi tomonidan oliy o'quv yurtlarining  
“Biologiya” ta'limi (5420100) yo'nalishi talabalari uchun o'quv  
qo'llanma sifatida tavsiya etilgan

**O'zbekiston Yozuvchilar uyushmasi Adabiyot jang'armasi nashriyoti  
Toshkent-2006**

**Begali Xoliqazarov:** Individual rivojlanish biologiyasi. 1-kitob (Embriologiya). O'quv qo'llanma. O'zbekiston Yozuvchilar uyushmasi Adabiyot jamg'armasi nashriyoti, T.: 2006. 368 - bet.

Ushbu o'quv qo'llanma biologiya ta'limi yo'nalishi talabalari uchun mo'ljallangan namunaviy dasturga muvofiq yozilgan bo'lib, unda individual rivojlanish biologiyasi fanining mazmuni, bo'limlari, tarixi, embrionni o'rganish usullari, jinsiy bezlar va hujayralarning tuzilishi, taraqqiyoti, urug'lanishi, embrional va postembrional rivojlanish qonuniyatlari bayon etilgan. O'quv qo'llanmadan tibbiyot, veterinariya ixtisosligi talabalari ham foydalanishlari mumkin.

**Ma'sul muharrir:** **Sh.X.Xurramov**  
Biologiya fanlari doktori,  
professor

**Taqrizchilar:** **O.Mavlonov**  
Biologiya fanlari doktori,  
professor;  
**F.Muxslimov**  
Biologiya fanlari nomzodi,  
dosent.

© O'zbekiston Yozuvchilar uyushmasi  
Adabiyot jamg'armasi nashriyoti, 2006.

## SO'Z BOSHI

Individual rivojlanish biologiyasi organizm ontogenezi qonuniyatlarini o'rganadi. Bu fan XX asrning 70-80- yillarida eksperimental embriologiya, molekulyar biologiya, genetika, sitologiya, biokimyo va boshqa fanlar yutuqlari asosida paydo bo'ldi.

Individual rivojlanish biologiyasi fanining asosiy vazifasi taraqqiy etayotgan organizmda sodir bo'ladigan makro - va mikromorfologik, fiziologik-biokimyoviy, molekulyar va genetik jarayonlarni o'rganish va bu jarayonlarga ta'sir etadigan omillar va mexanizmlarni aniqlash, ulardan veterinariya hamda tibbiyot amaliyotida foydalanishdan iborat. Keyingi yillarda bu sohada olib borilgan ko'plab ilmiy - tadqiqot ishlari tufayli embrion va organizmning ontogenezi to'g'risidagi bilimlar yanada chuqurlashmoqda va kengayimoqda. Bu bilimlarni umumlashtirgan holda yagona o'quv adabiyoti yaratish murakkab muammo bo'lib qolmoqda. Individual rivojlanish biologiyasi bo'yicha yaratilgan darslik va o'quv qo'llanmalar (B.P. Tokin, 1987, K.G. Gazaryan, L.V. Belousov, 1983, I.K. Solihboyev, 1988, 1992 va boshqalar) ancha eskirdi va soni kamayib qoldi. Bundan tashqari, bu darajalik va o'quv qo'llanmalar turli yo'nalishlarda yaratilgan. Ularni imkon darajada umumlashtirib, mazkur o'quv qo'llanmasi yozildi.

Ushbu o'quv qo'llanmasi 2 kitobdan iborat bo'lib, 1- kitobda embrional va postembrional rivojlanishning umumiy qonuniyatlarini ma'lum ketma-ketlikda, asosan umurtqali hayvonlar misolida yoritib berishga harakat qilindi. 2 - kitob esa sistematik guruhlar bo'yicha hayvonlarning individual rivojlanishiga bag'ishlanadi.

Mazkur o'quv qo'llanmani tayyorlashda Termiz davlat universiteti zoologiya kafedrasining mudiri, professor Sh.X Xurramov, dosentlar A. Qulmamatov, K. Eshnazarov, katta o'qituvchi E.Saidovalarning yordamlari katta bo'ldi. Muallif ularga o'z minnatdorчилигинi bildiradi.

Ushbu o'quv qo'llanmasi o'zbek tilida birinchi marta tayyorlanganligi tufayli ayrim kamchiliklar va nuqsonlardan holi bo'lmasligi tabiiydir. Shuning uchun o'quv qo'llanma haqidagi taklif va mulohazalarni muallif minnatdorчилиlik bilan qabul qiladi.

## KIRISH

Individual rivojlanish biologiyasi fani zigota hosil bo'lishidan organizmning tabiiy o'limigacha bo'lgan davrining umumiy qonuniyatlarini o'rganadi.

Embriologiya fani zigotadan embrion rivojlanib tug'ilguncha bo'lgan davrda sodir bo'ladigan biologik jarayonlarni o'rganadi. Embriologiya grekcha embryo - kurtak, murtak, embrion, logos - fan, ta'limot degan ma'noni bildiradi. Zigota grekcha zygotes - birga qo'shilgan, degan ma'noni bildiradi. Jinsiy hujayralarning o'zaro qo'shilib, bitta hujayra hosil qilishi zigota hisoblanadi.

Ontogenez zigota hosil bo'lishidan tabiiy o'limgacha bo'lgan davrni o'rganadi.

Demak, embriologiya fani organizm rivojlanishining bir qismini, ya'ni embrional rivojlanish qismini o'rgansa, individual rivojlanish biologiyasi fani ontogenezning hamma qismini o'rganadi. Shunga ko'ra, individual rivojlanish biologiyasi fani embriologiya faniga nisbatan ancha keng ma'nodagi fandır.

Individual rivojlanish biologiyasi fani 1975 yildan boshlab universitetlarning biologiya ixtisosligida alohida fan sifatida o'qitila boshlandi. Bu nom esa yaqinda paydo bo'ldi. Ilgarilari bu fan "Umumiy embriologiya", "Hayvonlar embriologiyasi", "Solishtirma embriologiya" deb nomlanar edi.

Keyingi yillarda bu fanni "Ontogenez biologiyasi", "Ontogenetika", "Individual rivojlanish biologiyasi", "Rivojlanish fiziologiyasi", "Rivojlanish biologiyasi", "Taraqqiyot biologiyasi" nomlari bilan atash tavsiya etilmoqda. Bu nomlarning ko'pchiligi individual rivojlanishning ayrim tomonlarini o'z ichiga olganligi uchun hozircha "individual rivojlanish biologiyasi" atamasi ko'pchilik o'quvchilarga tushunarli bo'lmoqda.

Bu fan eksperimental embriologiya, molekulyar biologiya, genetika, sitologiya fanlarining yutuqlari asosida paydo bo'ldi. Individual rivojlanish biologiyasi fanining vazifasi organizmlarda sodir bo'ladigan morfologik, fiziologik, biokimyoviy, genetik jarayonlarni o'rganish, taraqqiyotni boshqarish omillari va mexanizmlarini aniqlashdan iborat. Chunki bu fan sintetik xarakterga ega bo'lib, ana shu fanlar yutuqlari asosida ontogenezning umumiy qonuniyatini yaratadi va uni boshqarish yo'llarini ishlab chiqadi. Ontogenezni boshqarish veterinariya, tibbiyot fanlari uchun muhim ahamiyatga ega bo'lib, yangi nav, zot va shtammlar yaratish uchun muhim ma'no hisoblanadi. Bundan tashqari, gen va hujayra injeneriyasi asosida irsiy materialni o'zgartirish va yangi formalar yaratish mumkin.

**Bo'limlari.** Bu fan ikkita bo'limdan iborat.

I. Embriologiya, embrion taraqqiyotini o'rganadi. Bu bo'lim ham ikkita sohaga bo'linadi.

**1. Umumiy embriologiya-** embrion rivojlanishining umumiy qonuniyatlarini o'rganadi va bir qancha tarmoqlarga bo'linadi:

a. **Tasviriy embriologiya.** U qadimdan ma'lum bo'lib, embrionning tuzilishini o'rganadi, ya'ni tasvirlaydi.

b. **Solishtirma embriologiya** - turli sistematik guruhlar embrional rivojlanishini bir-biriga solishtirib o'rganadi va tegishli umumbiologik qonuniyatlarni yaratadi.

v. **Ekspirimental embriologiya** - embrion rivojlanishini yoki uning ma'lum davrlarini tajribalar asosida o'rganadi.

g. **Teratologiya** embrion - rivojlanish davrida sodir bo'ladigan buzilishlarni o'rganadi.

d. **Biokimyoviy embriologiya** - embrion rivojlanish davrida sodir bo'ladigan biokimyoviy jarayonlarni o'rganadi.

e. **Evolusion embriologiya** - embrionning kelib chiqishi va evolyusiyasini o'rganadi.

yo. **Ko'payish biologiyasi** - gametalar hosil bo'lishi, ko'payish mexanizmi kabi jarayonlarni o'rganadi.

**2. Xususiy embriologiya-** ma'lum bir sistematik guruhga mansub hayvonlar yoki o'simliklarning embrion rivojlanishini o'rganadi, odam embriologiyasi, sut emizuvchilar embriologiyasi, qushlar embriologiyasi shular jumladandir.

**II. Individual rivojlanish biologiyasi** fanining ikkinchi bo'limi embrionning tug'ilishidan tabiiy o'lingacha bo'lgan davrini sitologiya, gistologiya, anatomiya, fiziologiya va boshqa biologiya fanlari nuqtai nazaridan o'rganadi.

### **Individual rivojlanish biologiyasi fanining tarixi**

Jinsiy hujayralardan yirik organizmlar qanday paydo bo'ladi? Bu savolga javob izlash eramizdan ancha oldin boshlangan.

Murtakni o'rganishga oid dastlabki ma'lumotlar hindlarning eramizdan oldingi VII asrda yozilgan "Hayot kitobi" nomli asarida bayon etilgan, ya'ni rivojlanish murtakdan boshlanadi, deb tushuntirilgan.

Aristotel (er.av. 384-322) murtakni o'rganishga birinchi bo'lib kirishdi. U ko'plab hayvonlarning embrionini, jumladan, tovuq tuxumini har xil rivojlanish bosqichlarida ochib, tovuq embrioni yuragi, akula, karakatisa rivojlanishini, asalarida partenogenezni, odam embrionini o'rgandi. Bularning hammasi tarixiy ahamiyatga ega bo'lmasa-da, fan taraqqiyoti uchun muhimi ahamiyatga ega bo'ldi.

Gipokrat (er.av.460-377) ning "ikki urug'lik" nazariyasigako'ra, embrion

urug'ochi va erkak jinsiy hujayralarining o'zaro qo'shilishidan hosil bo'ladi (ammo o'sha davrda jinsiy hujayralar noma'lum edi). Uning fikricha, embrion tuxumdan birdaniga hosil bo'ladi. Bu fikrlar preformizm nazariyasi holda shakllanib, XVII-XVIII asrlarga kelib hukmron bo'ldi. Preformizm lotincha prae-oldin, forma- shakl degan ma'noni bildiradi. Bu nazariyaga ko'ra, urug'langan tuxum hujayrada oldindan tayyor holdagi organizm kichiklashtirilgan holda joylashtirilgan bo'ladi. Tuxum hujayra urug'langandan keyin faqat o'sadi, ya'ni kattalashadi. Bu nazariyaning XVII-XVIII asrlardagi tarafdorlari A. Levenguk, V. Garvey, Ya. Svammerdam, M. Malpigi, A. Galler, Sh. Bonne va boshqalardir. Bu nazariya tarafdorlari ham ikki guruhga bo'linadi:

1. Animalkulistlar - hosil bo'ladigan organizm spermatozoidda joylashgan, tuxum hujayra uning taraqqiy etishiga turtki beradi, deb ta'kidlaydilar.

2. Ovistlar - paydo bo'ladigan organizm tuxum hujayrada kichiklashtirilib joylashtirilgan bo'lib, spermatozoid uning taraqqiy etishiga ozuqa bo'ladi, deb ta'kidlaydilar.

Bu nazariya tarafdorlari odam shakli kichiklashtirib ishlangan tuxum va urug' hujayralar rasmini ham chizgan (1-2-rasmlar).

Jumladan, Gallerning fikricha, Momo havoning tuxumdonida 300 mlrd odam kichiklashtirilib joylashtirilgan.

Preformizm nazariyasiga qarama-qarshi bo'lgan epigenez nazariyasini birinchi marta Aristotel ishlab chiqdi. Epigenez grekcha epi - keyin, genesis - kelib chiqish, degan ma'noni bildiradi. Bu nazariyaga ko'ra, tirik organizmlar urug'langan tuxum hujayraning strukturasis elementlaridan rivojlanish davomida hosil bo'ladi. Bu ikki nazariya o'rtasidagi kurash biologiya fani taraqqiyotiga ijobiy ta'sir etdi va ko'plab yangi nazariyalar paydo bo'ldi.

1600-1604 yillarda D. Fabrisiy tovuq va odam embrioni rivojlanishini o'rgandi va rasmini chizdi.

1652 yilda V. Garvey "hamma tiriklik tuxumdan boshlanadi", deb aytdi. O'sha vaqtda R. de Graaf tuxumdonida tuxum xaltasini ko'rdi va unda tuxum bo'lishini aytdi. Ya. Svammerdam XVII asr o'rtalarida baqa tuxumi rivojlanishini o'rgandi, birinchi marta hasharotlarda metamorfozni kuzatdi.

1677 yilda student L. Gamm va A. Levenguk o'zlarini mikroskop yaratib, sut emizuvchilar spermatozoidini ko'rdilar.

1672 yilda M. Malpigi tovuq embrioni rivojlanishini o'rgandi va rasmini chizdi. 1688 yilda F. Redi tiriklik o'z-o'zidan paydo bo'la olmasligini tajriba yo'li bilan isbotladi.

Embriologiya fanining rivojlanishida K.F. Volf (1734-1794) katta hissa qo'shgan. Volf 1734 yilda Berlinda tug'ilgan va o'sha yerda tibbiyot ma'lumotini

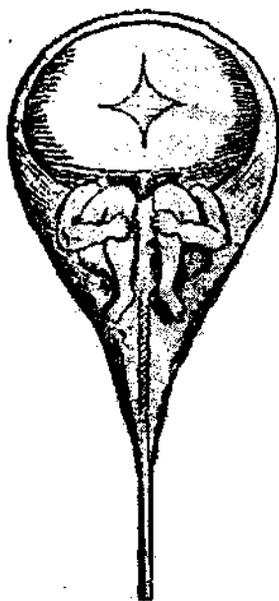


1-rasm. Ovistlarning dunyoqarashi bo'yicha organizmlarning paydo bo'lishi. Yupiterning tuxumdan har xil tirik organizmlarni chiqarib yuborishi (D.Nidkem, 1947 bo'yicha).

olgan. 1767 yilda Peterburgga ko'chib kelgan va keyinchalik Peterburg fanlar akademiyasining akademigi darajasiga ko'tarildi. Volf zamonaviy embriologiyaning asoschisidir. U tovuq embrionida ovqat hazm qilish va nerv sistemasi rivojlanishini o'rgandi.

Embriologiya tarixida 1759 yil muhim sana hisoblanadi. Shu yili Volf 26 yoshida "Rivojlanish nazariyasi" nomli dissertasiyasida preformizmni tanqid qilib, epigenez nazariyasini yoqlab chiqdi. U birinchi marta o'simliklar metamorfozi haqida yozgan. Volf kuzatishlariga ko'ra, ichak va nerv sistemasi embrion rivojlanishining dastlabki davrlarida plastinkasimon, keyinchalik naynimon ko'rinishda bo'ladi. Volf shakl hosil bo'lish qonuniyatlarini ham aniqladi.

1764 yilda Volfning "Regenerasiya nazariyasi" asari bosilib chiqdi. Unda rivojlanish asosida ovqatlanish, o'sish va organlarning paydo bo'lishi yotadi, deb ko'rsatilgan. Volf tomonidan bunday ta'limotning yaratilishi fanda katta yutuq bo'ldi. Ammo uning ta'limoti preformizm nazariyasining ta'siri tufayli tan olinmadi. Volf hayotligida uning nazariyasini nemis olimi I.F.Blyumenbax



2-rasm. Animalkulistarning dunyoqarashi bo'yicha organizmlarning paydo bo'lishi. Spermatozoidning ichida juda kichik, ko'zga ko'rinmas organizmlar joylashganligini tasavvur etishi (D.Nidtem, 1947 bo'yicha).

(1752-1840) yoqlab chiqdi. Uning fikricha, har qanday yangi organning (jumladan, o'simliklardagi bo'rtmalar) paydo bo'lishi preformizm nazariyasi bilan bog'liq emas. Blyumenbax organizm shaklining boshqarilishi o'sish bilan bog'liq emasligini aniqladi.

Epigenetik nazariya barcha olimlar dunyoqarashini o'zgartirdi. Natijada, agar har qanday jon yangidan paydo bo'lsa, umuman tirik jonning o'zi qachon, qayerda va qanday qilib kelib chiqqan, degan savol tug'ildi. Shu sababli XIX asrda Germaniyada naturfilosofiya oqimi paydo bo'ldi. Bu oqim biologiyaning, embriologiyaning rivojlanishiga ancha to'sqinlik qildi.

F. Shelling (1775-1854) o'z ta'limotida tabiat hodisalarining birligini aytadi. U organik dunyoning kelib chiqishida hamma tirik jon oddiy bir formadan tashkil topganini aytib, to'g'ri fikrlaydi, lekin hamma narsaning kelib chiqishini xudoga bog'laydi.

L. Oken (1779-1851) hayotni dengizdan kelib chiqqanligini aytdi, lekin dunyoni xudo yaratgan, deb ta'kidlaydi.

Shellingning shogirdi D. M. Velianskiy (1774-1847) Rossiyada naturfilosofik fikrlarni rivojlantirdi. U ichki va tashqi organlarning o'zaro o'xshashligini o'rganadi. Uning ham fikrlari afsonaviy, fantastik xarakterga ega edi.

Naturfilosofiya oqimiga F. Engels "Bu fanda fantastika ko'p, lekin hozirgi ilohof bo'lmagan tabiatshunoslardan ko'p emas", deb baho bergan.

Peterburg fanlar akademiyasining ikki akademigi - X. Pander va K. M. Ber o'z tadqiqotlari bilan embriologiyani "chuqur uyqu" dan uyg'otdilar.

Kristian Ivanovich Pander (1794-1865) - rus embriologi, paleontologi, geologi, Peterburg fanlar akademiyasi akademigi. Pander va Volf ishlari asosida Ber o'z tadqiqotlarini olib borgan. Ch. Darvin Panderni o'zining o'limishdoshi deb atagan. Chunki Pander birinchi bo'lib qazilma holdagi va hozirgi hayvonlar formalarining o'zaro o'xshashligini aniqlagan. Pander 1817 yilda embrion varaqlarining ahamiyatini aniqladi va unda uchinchi qavat bo'lishini aytdi. Uning fikricha, ustki qavat seroz, ostki qavat shilimshiq, ular o'rtasida qonli qavat ham bo'lishi kerak. Shunday qilib, u embrion varaqlari to'g'risidagi nazariyaga asos soldi. Shuning bilan birga, har bir qavatdan organlar hosil bo'lishini ham aytib berdi. U tovuq embrionining taraqqiyotini o'rganib, shunday xulosalarga kelgan.

K. M. Ber (1792-1876) ilmiy embriologiyaning asoschisidir. Ber 1792 yilda Estoniyaning Estland guberniyasida tug'ilgan. Vatanida medisina ta'limotini olgach, Germaniyaga ketgan. U yerda hayvonlar solishtirma anatomiyasidan ma'ruzalar o'qigan. 1828 yilda Peterburg fanlar akademiyasi a'zoligiga saylangan va 1834 yilda Rossiyaga ko'chib kelgan.

K. M. Ber 1827 yilda birinchi marta sut emizuvchilar va odam tuxum hujayrasining tuzilishini o'rgandi. Ungacha graaf pufakchasi tuxum hujayra deb hisoblangan. Uning "Hayvonlarning rivojlanish tarixi" asari fanda katta hissa bo'ldi. U embrion varaqlari nazariyasini boyitdi. Birinchi bo'lib ko'plab hayvonlar embrionini o'rganib, embriologiyada solishtirma usulni qo'lladi. Ana shu usul yordamida u umurtqali hayvonlarning turli sinflari embrion tuzilishi o'xshashligini aniqladi va "embrionlar o'xshashligi" qonunini yaratdi.

Volf, Pander, Ber ishlari tufayli Peterburg embriologiya fani beshigiga aylanib qoldi. 1864 yilda Ber ijodining 50 yillik yubileyiga Peterburg fanlar akademiyasi "Tuxumdan ish boshlab, u odamga odamni tanitdi" degan yozuvli medalni maxsus ishlatib, unga topshirdi. Ber ijodi embriologiyaning inqiyradan katta bosqichdagi davrini yakunlaydi.

Embriologiyaning bundan keyingi taraqqiyotini hujayra nazariyasi va evolyusion nazariyasiz tasavvur etib bo'lmaydi. Ch. Darvinning 1859 yilda "Turlarning kelib chiqishi" nomli asarining bosilib chiqishi biologiya, jumladan embriologiya fani taraqqiyotida muhim voqea bo'ldi. Darvin o'zining

evolyusion talimotini yaratishda paleontologiya, solishtirma anatomiya dalillari bilan bir qatorda embriologik ma'lumotlarga ham asoslandi. Uning fikricha, ".... ko'plab hayvonlarning embrioni yoki lichinkalik davri, u yoki bu darajada ularning hamma ajdodlarining tuzilishi o'xshashligidan dalolat beradi". Keyinchalik Darvinning bu fikri, biogenetik qonunning yaratilishiga asos bo'ldi. Evolyusion ta'limot asosida ko'plab hayvonlarning taraqqiyoti o'rganildi.

A. O. Kovalevskiy (1840-1901) kovakichlilar, hasharotlar, xordalilar, lichinka xordalilarning 70 dan ortiq turining embrion rivojlanishini o'rgandi. Lichinka xordalilarning embrional rivojlanishida xorda borligini aniqlab, ularni xordalilarga kiritdi. Kovalevskiy ishlari tufayli hayvonlarning embrion rivojlanishi davrida bir-biriga o'xshashligi aniqlangan. U evolyusion embriologiyaga asos soldi. A.O.Kovalevskiy embrion varaqlari to'g'risidagi nazariyani yaratdi.

I. I. Mechnikov (1845-1916) ko'proq parazit hayvonlarning embrion rivojlanishini o'rgangan. U hasharotlarda ham embrion varaqlari borligini aniqladi. Mechnikov patologiya, noto'g'ri rivojlanish, mikrobiologiya, immunologiya, ko'p hujayrali hayvonlarning kelib chiqish nazariyasi, sugositoz nazariyasi va o'lim muammolari bilan shug'ullangan. Mechnikov va Kovalevskiy ishlari tufayli hamma hayvonlarda embrion varaqlari borligi aniqlandi. Ularning ishlari Darvin nazariyasini rivojlantirish uchun asos bo'ldi.

I.I.Mechnikov, A.O. Kovalevskiy, V. V. Zelenskiy, V. M. Shimkeevich ishlari tufayli solishtirma va evolyusion embriologiya fanlari yaratildi.

F. Myuller (1821-1897) dengiz qisqichbaqasimonlarining biologiyasini o'rganib, Darvinning tabiiy tanlanish qonuniyatlarini tasdiqladi. Ularning embrioni bir-biriga o'xshashligini va o'zlariga nisbatan tuban hayvonlar embrion rivojlanishini takrorlashini aniqladi.

E. Gekkel (1834-1919) Berlin atrofidagi Potsdam shahrida tug'ilgan. Tabiatga qiziqishi o'qituvchilari va onasi tufayli bo'lgan. Berlinda tibbiyot bilimini olgan. U hayvonlar solishtirma anatomiyasi, paleontologiyasi bilan qiziqqan. Gekkel Myuller va boshqalarning fikrlariga asoslanib, 1866 yilda biogenetik qonunni yaratdi. Unga binoan, ontogenezda filogenez tez va qisqa takrorlanadi, bu takrorlanish fiziologik funksiyalarga, naslga va moslanishga bog'liq. Ammo uning xatosi shundaki, bu takrorlanishda chetga chiqish, ya'ni o'zgarishlarni tushunmaydi. Buni A. N. Seversov filembriogenez nazariyasida isbotladi.

Embrion varaqlari aniqlangandan keyin Gekkel ularga ektoderma, entoderma, mezoderma deb nom berdi.

Nemis olimi V.Gis (1831-1904) embriologiyada birinchi marta kimyoviy

va fizik usullarni qo'llab, analitik embriologiyaga asos soldi. Gis embrional taraqqiyotning dastlabki davrlarida morfogenez, ya'ni organlar hosil bo'lish qonuniyatlarini o'rgandi. Ammo uning dunyoqarashida preformistik fikrlar ham bor edi. Shuning uchun Gis neopreformizm tarafdori hisoblanadi.

XIX asrning 80-yillariga kelib embriologiyada eksperimental usullar qo'llanila boshlandi. Eksperimental embriologiyaning asoschisi nemis olimi Vilgelm Ru (1850-1924) hisoblanadi. Ru qizdirilgan igna bilan baqa embrionining ikkita blastomerlik davrida bittasini buzadi. Natijada yarimta embrion hosil bo'ladi. Bu tajriba 1888 yilda o'tkazilgan va shu yil eksperimental embriologiyaning tug'ilgan kunidir. U o'z ishlarini "Rivojlanish mexanikasi" deb ataydi. Bu bilan u A. Veysmanning har bir blastomer o'ziga xos bo'lgan, boshqa blastomerlarga o'xshamagan xususiyatga ega, degan fikrini tasdiqlaydi. Ru tajribalarining maqsadi embrion rivojlanishning sabablarini o'rganishdan iborat edi. Ru determinasiya, differensiasiya muammolarining nazariy asosini yaratdi.

Eksperimental embriologiyani rivojlantirishda G. Drish (1867-1941) xizmatlari katta bo'ldi. Drish Ru tajribalarini texnologik jihatdan boshqa usul bilan takrorladi vadengiz ti pratikanining 2 tablastomerlik davridaularni bir-biridan ajratib, ularning har biridan to'liq organizm rivojlanishi mumkinligini isbotladi. Embrionning bir qismidan to'liq organizm rivojlanishi mumkinligini Drish embrional regulyasiya deb atadi va shu nomli qonunni yaratdi.

Av gust Veysman (1834-1914) organizmdagi hamma hujayralarni ikkiga ko'ladi:

1. Embrionni va individni hosil qiladigan embrion yo'li hujayralari - gametalar.

2. Tana hujayralari - somatik hujayralar. Veysman murtak plazmasining asosligi qonunini yaratdi. Bu qonunga ko'ra, murtak plazmasidan tana hujayralari hosil bo'ladi. Veysman jinsiy hujayralarda xromosomalar naborining somatik hujayralarga nisbatan ikki barobar kam bo'lishini ham oldindan aytib bergan.

A. N. Seversov (1866-1936) ontogenez va filogenez o'rtasidagi munosabatlar to'g'risidagi masalani yangichasiga hal qildi. U embrional rivojlanish davridagi o'zgarishlarni tekshirib, embriogenezda yangi hosil bo'lgan organlar embrionining yashash sharoitiga vaqtinchalik moslanish deb ko'lmaydi, bu yangi belgilar katta yoshdagi formalarning o'zgarishiga ham sabab bo'lishi mumkin, degan xulosaga keldi. Seversovning fikricha, ontogenez filogenezning qisqacha aks etishi bo'lib qolmay, balki unda katta yashda ham saqlanadigan yangi sifatlar paydo bo'la oladigan bosqich hamdir. Filogenetik ahamiyatga ega bo'ladigan taraqqiyotning bu xususiyatlarini A. N.

**Seversov filembriogenez deb atadi.**

Ontogenez va filogenezning o'zaro munosabatini o'rganish ancha murakkab bo'lib, bu sohadagi ishlar hali nihoyasiga yetgan emas.

Ch. Darwin nazariyasi e'lon qilingan davrdan boshlab embriologlarning ko'plab ishlari evolyusion masalalarni hal qilishga qaratilgan edi. Biroq, XIX asrning oxirlarida embrional rivojlanish bosqichini o'rganish uchun embriologiyada eksperimental usul qo'llanila boshlandi. Shundan keyin embriologiya ikki yo'nalishda taraqqiy eta boshladi:

1. Solishtirma-morfologik embriologiya.

2. Eksperimental embriologiya.

Evolyusion embriologiyani rivojlantirishda zoolog va solishtirma anatomiya sohasida yirik olimlar A. N. Seversov, I.I. Shmalgauzen, V. N. Beklemishev, V. A. Dogel, A. V. Ivanov va boshqalarning xizmatlari katta bo'ldi.

XX asrda eksperimental embriologiya rivojiga G. Shpeman (1869-1941) va uning shogirdlari katta hissa qo'shdilar. "Tashkiliy markaz" nazariyasini asoslash uchun embrionning ma'lum qismini boshqa embrionga ko'chirib o'tkazish, 1901 yilda blastomerlarni sochsimon tola bilan ajratish orqali Runing mozaika nazariyasi va Drishning embrional regulyasiya nazariyasini isbotladi. Ma'lum bo'lishicha, bir-biridan ajratilgan blastomerlardan embrion rivojlanishi blastomerlarni qanday ajratishga bog'liq. 1924 yilda G. Shpeman laboratoriyasida embrional induksiya hodisasi aniqlandi. Induksiya hodisasiga ko'ra, determinasiya va regulyasiya individual rivojlanish davomida bir-birini to'ldiradi.

A.G. Gurvich (1874-1954) birinchi bo'lib embriologiyada statistik usulni qo'lladi va hujayralar bo'linishida "tartib" hodisasini aniqladi. Gurvich taraqqiyotning matematik modelini yaratdi.

M. M. Zavadskiy va uning shogirdlari rivojlanish mexanizmlarini o'rgandi lumda rivojlanish dinamikasi yo'nalishiga asos soldi. Zavadskiy rivojlanishning fiziologik, gumoral xususiyatlarini o'rganishga katta etibor berdi. Asta-sekin individual rivojlanishning kimyoviy asoslarini o'rganadigan "kimyoviy embriologiya" paydo bo'ldi (J. Nidxem).

D.P. Filatov (1876-1943) eksperimental embriologiyada solishtirma morfologik yo'nalishni asosladi. Bu yo'nalish solishtirma-evolyusion va eksperimental embriologiya o'rtasidagi tafovutlarni bartaraf etdi. Filatov "shakl hosil qiluvchi apparat", organlar va to'qimalarning ikki tomonlama o'zaro ta'siri tushunchalarini qo'lladi. Filatov eksperimentator embriologlarning yirik maktabini yaratdi. Bu maktab vakillaridan T. A. Detlaf, V.V. Popov va boshqalar embriologiya faniga katta hissa qo'shdilar.

P.P. Ivanov (1878- 1942) birlamchi og'izlilar gavdasining larval va postlarval bo'limlari to'g'risidagi nazariyani yaratdi. P.G. Svetlov (1892-

1974) individual rivojlanishda organlar o'rtasidagi umumiylik va alohidalikning ahamiyatini ochib berdi.

Individual rivojlanish to'g'risidagi tushunchalarning shakllanishida sitologik va genetik tadqiqotlar muhim ahamiyatga ega bo'ldi. Jumladan, zamonaviy genetikaning asoschisi T. Morgan (1866- 1945) va uning shogirdlari genetika muammolarini hal qilishda embriologiya qonuniyatlaridan samarali foydalandilar. T.Morgan 20 yil umrini embrionni o'rganishga bag'ishladi. Natijada irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishida hujayra yadrosining va sitoplazmaning ahamiyati aniqlandi. Genetikaning sitologik asoslari, xromosomaning tuzilishi, funksiyasini o'rganadigan sitogenetika fani shakllandi.

Xromosomalarning irsiyatdagi ahamiyatini o'rganishda T. Boveri tadqiqotlarining ahamiyati katta bo'ldi. U 1888 yilda xromosomalarning doimiyliigi va individualligi nazariyasini, xromosomalar sonining doimiyliigi qonunini, zigota ota-ona xromosomalari yig'indisidan tuzilganligi haqidagi qoidalarini yaratdi.

I. Vilson 1896 yilda "Hujayra rivojlanishi va irsiyati" nomli asarida xromosomaning tuzilishi va irsiyat o'rtasidagi aloqani ochib berdi. U xromosomani ipsimon deb tasavvur qildi va unda irsiyat materiallari ketma-ket joylashgan, deb tushuntirdi.

Xromosomaning genlarni tashuvchi xususiyati T. Morganning irsiyatning xromosoma nazariyasida o'z aksini topdi. Ontogenezda genotip va fenotip o'rtasidagi aloqani o'rganadigan fenogenetika (bu terminni 1918 yilda V. Gekker qo'lladi) fani paydo bo'ldi. Bu fan individual rivojlanish va genetika fanlari o'rtasidagi munosabatni o'rganadi.

1930 yilda K. Bridges gen balansi nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga ko'ra, belgilarning rivojlanishida genlar balansi va o'zaro nisbati muhim ahamiyatga ega. Bridges fikricha, malum bir belgi genlarning birgalikda ta'siri tufayli paydo bo'ladi.

1913 yilda E. Fisher oqsil aminokislotalarning peptid bog'lar orqali birlashishidan hosil bo'lishini isbotladi.

1936 yilga kelib oqsillarni hosil qiladigan hamma aminokislotalar aniqlandi. Shunday qilib, biokimyoviy genetika fani paydo bo'ldi. Bu sohada dastlabki taqriban 1899-1910 yillarda A. Garrod tomonidan o'tkazildi. U alkaptonuriya bilan kasallangan odam qoni va siydigida gomogentizin kislotasini topdi hamda bu kislota ferment bilan bog'liqligini aniqladi. 1940 yilda J. Bidl va ye. Latum "bir gen-bir ferment" qoidasini ilgari surdilar.

Nuklein kislotalarning irsiyatdagi ahamiyati birinchi marta 1944 yilda O. Evert, S. Mak Leod va M. Mak Kartilar tomonidan aniqlandi.

Hujayra yadrosi va sitoplazmasining o'zaro aloqasi, ularning irsiyat va rivojlanish mexanizmidagi ahamiyati N.K.Kolsov va uning shogirdlari tadqiqotlarida o'z ifodasini topdi. XX asrning 20-yillarida N.K.Kolsov xromosomaning fiziko-kimyoviy tabiati va funksiyasini nazariy va eksperimental jihatdan o'rganish bo'yicha ko'plab tadqiqot yo'nalishlarini belgilab berdi. Kolsov hujayra biologiyasi, eksperimental va fiziko-kimyoviy biologiya fanlarining asoschisidir. Kolsovning xromosoma tuzilishi va reproduktivligiga oid g'oyalari kelajakda hujayrani va xromosomani o'rganishga asos bo'ldi. Kolsov fikricha, yadro materiallari sitoplazmaga chiqib, irsiy axborotni uzatadi. Sitologiya, biokimyoy, genetika, eksperimental embriologiya ma'lumotlarini umumlashtirish, tadqiqotlarni molekula darajasida o'tkazish, fundamental tadqiqotlarni organizm darajasida baholash kabi muammolarning yechimini topishda ko'p ishlar qilganligi uchun, N.K.Kolsovni zamonaviy individual rivojlanish biologiyasi fanining asoschisi deb aytish mumkin.

N.K.Kolsovning g'oyalari uning shogirdi B.L.Astaurov davom ettirdi. Astaurov XX asrning 30-yillarida genetik apparatni yadro-sitoplazma asosida o'rganish lozimligini aytgan edi. Uning sun'iy partenogenez, androgenez va gittogenez formalarni olish usuli, zamonaviy eksperimental biologiya fanining katta yutug'i bo'ldi.

Mikroxirurgiya texnikasining taraqqiy etishi tufayli yadroni va boshqa hujayra organoidlarini ko'chirib o'tkazish, gen va hujayra injeneriyasi yordamida yangi organizm hosil qilish usullarining yaratilishi, embriologiya fani oldida katta vazifalar qo'ymoqda. Bu sohada T.King, R.Briggs, J.Gerdon va boshqalar muhim natijalarga erishdilar.

XX asrda zoologiya, botanika va boshqa biologiya fanlarining taraqqiyoti embriologiya faniga ham, ijobiy ta'sir etdi. Embriologiyaning rivojlanishida G. A. Shmidt (1951, 1953, 1968), B. P. Tokin (1969, 1987) asarlari muhim ahamiyatga ega bo'lmoqda.

Keyingi yillarda embriologiya fani tez sur'atlar bilan rivojlanib bormoqda va yangi sohalari paydo bo'lmoqda. Regenerasiya va somatik embriogenez to'g'risida B. P. Tokin (1969), biokimyoviy embriologiya sohasida J. Brashe (1967), rivojlanishning makromolekulyar usullari to'g'risida K. A. Kafiani, A.A.Kostomarova (1978), hayvonlar rivojlanishi davrida genotipning boshqarilishi to'g'risida J. Gerdon (1977), rivojlanish davrida hujayralararo munosabat haqida E. Dyukar (1978) va boshqalar asarlarining paydo bo'lishi, embriologiya fanining yanada rivojlanishiga yordam bermoqda.

O. M. Ivanova-Kazas (1975-1981) jinssiz ko'payishning hayvonot dunyosida tarqalishi, umurtqasiz hayvonlar embrion rivojlanishining solishtirma tahlili muammolarini o'rganib, 6 tomlik asar yozdi.

Hozirgi davrda embriologiya fanining rivojlanish tarmoqlari ko'payib bormoqda. Moskvadagi "Rivojlanish biologiyasi" institutida rivojlanishning molekulyar asoslari, hujayrada genetik, molekulyar o'zgarishlar, har xil ta'bir natijasida o'zgarishlar sodir bo'lish sabablari o'rganilmoqda. Embriologiyada yangi usullarning qo'llanilishi natijasida yangi-yangi yutuqlarga erishilmoqda. Evolyusion embriologiya yanada rivojlanmoqda. Sankt-Peterburg olimlari B. P. Tokin, K. M. Zavadskiy, A. V. Ivanov, O. M. Ivanova-Kazas, akademik L. V. Belousov, G. D. Polyakov, A. N. Seversov, M. S. Gilyarov va ularning shogirdlari, evolyusion embriologiyani rivojlantirmoqdalar. G. A. Schmidt, B. S. Matveev, S. V. Bogolyubskiy, S. M. Gilyarov, B. L. Astaurov, M. S. Miskevich, S. V. Yemelyanov kabi olimlar ham embriologiya fani rivojlanishga katta hissa qo'shmoqdalar va ko'plab malakali kadrlar tayyorladilar.

XX asrning 60-yillariga kelib rivojlanish jarayonini o'rganish uchun eksperimental embriologiya, sitologiya, genetika, fiziko-kimyoviy yo'naltirishlar sintezi tufayli individual, rivojlanish biologiyasi fani mustaqil sohada mavjud bo'ldi.

Hozirgi zamon embriologiya fanining asosiy vazifasi, embrionni evolyusion nazariya asosida o'rganish va tegishli xulosalar chiqarishdir.

### Embriionni o'rganish usullari

Embriionni o'rganish uchun, har xil usullardan foydalaniladi.

1. Tirik embrionni kuzatish usuli. Bunda tirik embrion oddiy ko'z yoki lupa, mikroskoplar bilan kuzatiladi va tegishli xulosalar chiqariladi.
2. Fiksatsiya qilingan embrionni o'rganish usuli. Bu usul yordamida embrion oldin fiksatsiya qilinib, ma'lum vaqtdan keyin to'lig'icha, yoki uning qismlari o'rganiladi.
3. Gistokimyoviy usul. Bu usul yordamida ma'lum kimyoviy modda, yoki kimyoviy jarayonning ma'lum organ, yoki to'qimaga ta'sir etishi o'rganiladi. Buning uchun, ma'lum to'qimadan bo'lak olinib, gistologik preparat tayyorlanadi va o'rganiladi.
4. Radioavtografiya. Radioaktiv izotopli atomlar embrionga ozuqa, yoki to'qimaga yo'llar bilan yuboriladi. Keyin organlardan gistologik preparat tayyorlab, ular quysi organlarga borganligi va ta'siri o'rganiladi.
5. Mikroxirurgiya usuli. Embriionning juda kichikligida maxsus nozik asboblardan foydalanib yoki volfrom igna, pinset, skalpellar yordamida embrionning ma'lum qismini ajratib olinib o'rganiladi. Bunda, asboblardan mikromani pulyator yordamida boshqariladi. Bunday tajribalarni dastlab V. Ru o'tkazgan.
6. Sun'iy muhitda embrionni o'stirish usuli. Embriionning ma'lum qismini, yoki butunligicha sun'iy sharoitda o'stirib, uning ma'lum xususiyatlarini

o'rganish mumkin.

7. Biokimyoviy usul. Bu usul yordamida embrion hujayrasi, yoki to'qimasidagi moddalarning tarkibi o'rganiladi. Buning uchun, biokimyoning hamma usullaridan foydalanish mumkin.

8. Nurlantirish usuli. Bunda, embrionning ma'lum qismini zararlantirish uchun nurlantiriladi. Buning uchun, rentgen va boshqa nurlardan foydalanish mumkin.

9. Immuno-biologik usul. Embrionda immunitet hosil bo'lishi o'rganiladi.

10. Ekologik usul. Ekologik omillarning embrionga ta'siri o'rganiladi.

11. Gen injeneriyasi usuli. Ma'lum gen bir embriondan ko'chirilib, ikkinchisiga o'tkaziladi va o'rganiladi.

### **Ontogenez tiplari va bosqichlari**

Tirik organizmlar individual rivojlanishi, ya'ni ontogenezi zigotadan tabiiy o'limgacha bo'lgan davrni o'z ichiga oladi. Ontogenezning ikkita tipi farqlanadi:

1. Bevosita, yoki to'g'ri rivojlanish. Ontogenezning bu tipida, tuxumdan chiqqan yoki tug'ilgan organizmning tuzilishi va tashqi ko'rinishi ota-ona organizmiga o'xshaydi. Ammo ayrim a'zolarining yetishmasligi, gavdasining kichikligi bilan ota-onasidan farq qiladi. Asta-sekin o'sib, ota-ona organizmiga tashqi ko'rinishi va tuzilishi jihatdan o'xshaydi. Jumladan, odamda, sut emizuvchilarda, qushlarda, sudralib yuruvchilarda va ayrim umurtqasiz hayvonlarda bola tug'ilganda ota-onasiga o'xshaydi.

2. Bilvosita rivojlanish. Bunda, tuxumdan chiqqan bola lichinka deyiladi va u tashqi hamda ichki tuzilishiga ko'ra, ota-onasidan keskin farq qiladi. Juda ko'p o'zgarishlardan keyin ota-ona organizmiga o'xshash qiyofaga kiradi. Bunday hodisa metamorfoz deyiladi va u ko'plab umurtqasizlar, hamda amfibiyalarga xosdir.

Ontogenez ikki bosqichga bo'linadi:

1. Prenatal, yoki tug'ilishdan oldingi bosqich. Bu bosqich jinsiy hujayralarning yetilishi, urug'lanish va embrion rivojlanishini o'z ichiga oladi. Bu bosqich ham ikki davrga bo'linadi:

a) proembrional (progenez) davri-jinsiy hujayralarning yetilishi va rivojlanish davri tushuniladi;

b) embrional davr-zigota hosil bo'lishidan embrion, tug'ilishigacha bo'lgan davr tushuniladi.

2. Postnatal, yoki postembrional bosqich-tug'ilishdan tabiiy o'limgacha bo'lgan davrni o'z ichiga oladi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Individual rivojlanish biologiyasi fanining mazmuni, maqsadi va vazifalarini aytib bering.
2. Individual rivojlanish biologiyasi fani qanday bo'limlarga bo'linadi?
3. XIX asrgacha bo'lgan individual rivojlanish biologiyasi fanining tarixini aytib bering.
4. XIX asrda embriionni o'rganishga oid o'tkazilgan tajribalar va yaratilgan nazariyalarni ayting.
5. XX asrda embriionni o'rganishga oid qanday tadqiqotlar o'tkazilgan?
6. Individual rivojlanish biologiyasi fanining hozirgi holati va istiqbollarini ayting.
7. Individual rivojlanish biologiyasi fanining qishloq xo'jaligi, veterinariya va tibbiyot fanlari taraqqiyoti uchun qanday ahamiyati bor?
8. Embriionni o'rganish usullarini aytib bering.
9. Ontogenez tiplari vabosqichlarini ayting.

## I-BOB. KO'PAYISH

Har qanday tirik organizmni son jihatdan oshiruvchi barcha jarayonlar, ko'payish deb ataladi. Bo'linish esa biologik sistemalarning, yoki tirik organizmlarning o'sishi hisoblanadi. O'sish bu tirik organizmlarning hajm jihatdan kattalashuvidir. K. Ber fikricha, "bo'linish har bir organizmning, o'z individual chegarasidan oshiqroq o'sishidir". O'sish ma'lum miqdorga yetgandan keyin, tirik massa ma'lum qismining ajralishi kuzatiladi, ya'ni ko'payish sodir bo'ladi. Tirik organizmlarning muhim biologik xususiyati - ko'payishdir. Har qanday organizmning hayoti, tur hayotidan qisqa bo'ladi. Ko'payish orqali esa tur saqlanadi va uning hayoti davom etadi.

Ko'payish evolyusiya jarayonida paydo bo'lgan hodisa bo'lib, ko'payish orqali irsiy axborot nasldan naslga o'tadi, turning genotipi va fenotipi saqlanadi, individlar soni ortadi, areali kengayadi, tur ichidagi xilma-xillik ortadi. Bu esa, yangi turlar paydo bo'lishiga olib keladi. Ko'payishning jinsiz va jinsiy xillari mavjud.

### Jinssiz ko'payish

Jinssiz ko'payish deb, somatik hujayralar hisobidan yangi organizmlar paydo bo'lishiga aytiladi. Ko'payishning bu turi, qadimgi va ko'payishning birlamchi formasi hisoblanadi. Jinssiz ko'payishda organizmning ayrim hujayralari, yoki organlarining bo'linishi natijasida, yangi organizm hosil bo'ladi. Jinssiz ko'payishning biologik ahamiyati shundaki, bunda organizmlarning tez ko'payishi va ko'p avlod hosil qilishi ta'minlanadi. Jinssiz ko'payishda somatik hujayralar ishtirok etadi, jinsiy hujayralar ishtirok etmaydi (1-jadval).

Bir hujayralilarning jinssiz ko'payishini monositogen ko'payish deyiladi va uning quyidagi usullari mavjud (2-jadval):

1. **Bo'linish.** Bunda ona hujayra o'sib, hajm jihatdan ikki barobar kattalashadi, ya'ni hamma organoidlari ikki hissa ortadi. Shundan keyin 2 ta qiz hujayraga, ya'ni organizmga bo'linadi. Bu qiz hujayralar bir-biriga teng, ya'ni har xil hajmda bo'lishi mumkin. Hayvon hujayralarining qobig'i elastik bo'lganligi uchun cho'zilib, o'rtasidan (amyobada), tikkasiga (yashil evglenada), ko'ndalangiga (tufelkada) ikkiga bo'linadi. Qattiq hujayra qobig'iga ega bo'lgan bakteriyalar va suv o'tlari o'z holatini o'zgartirmasdan, hujayra markazidan to'siq hosil qiladi va ikkiga bo'linadi. Mitoz kolonial formalarda hujayraviy va kolonial bosqichlarda amalga oshadi. Hujayraviy bo'linish natijasida koloniya a'zolarining soni ortadi va koloniya kattalashadi.

**1-jadval**

**Jinssiz va jinsiy ko'payish tavsifi**

(V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha)

Ko'rutgich	Ko'payish turi	
	Jinssiz	Jinsiy
1. Hujayraning yangi avlod rivojlanishi uchun irsiy axboroti	Bir hujayralilarda ona hujayra; ko'p hujayralilarda ona organizmning bir yoki bir nechta somatik hujayralari ko'payish manbai hisoblanadi.	Ota-ona gametalar hosil qiladi. ota-ona yangi avlodga bittadan hujayra beradi.
2. Ota-onalar	Bir individ	Ikki individ
3. Yangi avlod	Genetik jihatdan ona organizmiga o'xshaydi.	Genetik jihatdan ota-ona organizmiga o'xshaydi.
4. Hujayra	Mitoz	Meyoz
5. Evolyutsion ahamiyati	Kam o'zgaradigan sharoitda moslanish paydo bo'ladi, stabillashtiruvchi tanlanishning ahamiyati ortadi.	Genetik turli-tumanlik tufayli har xil yashash sharoitiga moslashadi, tabiiy tanlanishning ahamiyati ortadi.

**2. Ko'p bo'linish (shizogoniya).** Bunda, avval yadro kp bo'laklarga bo'linadi, keyin sitoplazma har bir yadroning atrofini o'rab oladi va ularning har biri mustaqil hujayraga-organizmga aylanadi. Shu yo'l bilan bitta hujayradan bir qancha hujayralar hosil bo'ladi. Suv o'tlarida, zamburug'larda, sodda hayvonlardan sporalilarda ko'payishning shu turi uchraydi. Jumladan, Calorogonium suv o'ti ellipsimon shaklga ega bo'lib, uchida ikkita chiviqsimon xivchini bor. Bu o'simlik oldin o'z miqdoriga nisbatan 4 marta kattalashadi, so'ngra bo'linib, 4 ta qiz hujayra hosil qiladi.

Sporalilar, jumladan, bezgak kasalligini qo'zg'atuvchilar Plasmodium avlodining turlari odam qonining tarkibidagi eritrositlar ichiga kirib, gemoglobin bilan oziqlanadi. Keyin bezgak plazmodiyasining yadrolari 12-24 ta bo'lakka bo'linadi va sitoplazma bu yadrolar atrofini o'rab olib, merozoitlarga aylanadi. Eritrosit po'sti yorilib, bu merozoitlar qonga chiqadi va ma'lum vaqtdan keyin yangi eritrositlar ichida yana yuqoridagi jarayonlar takrorlanadi. Merozoitlar qonga chiqqanda, odamning tana harorati ko'tarilib, qaltiroq bosadi.

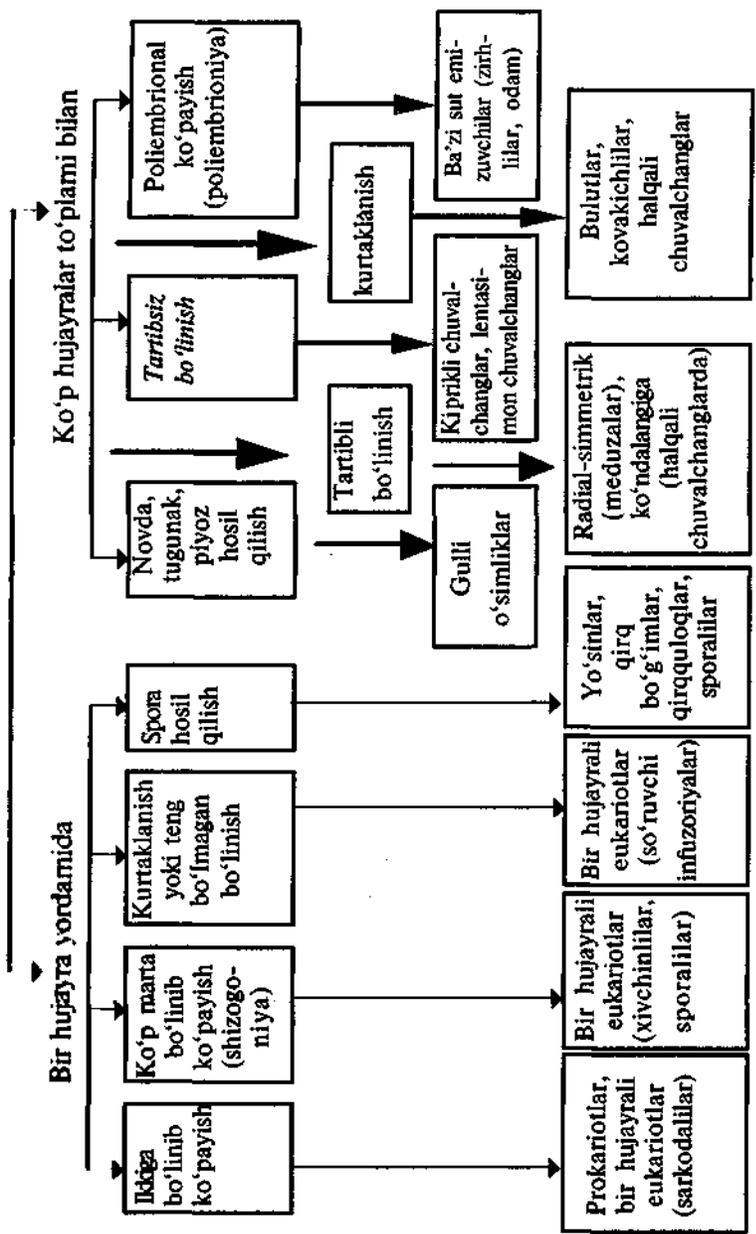
**3. Kurtaklanib ko'payish.** Ona hujayraning yadrosi bo'linib, yoki nukleotid saqlovchi qismi bo'rtma hosil qilib, kattalashadi va ona hujayradan ajralib, alohida hujayraga aylanadi. Bunday ko'payish bakteriyalarda, zamburug'larda, ayrim infuzoriyalarda uchraydi.

**4. Spora hosil qilib ko'payish.** Bu usul bilan sporalilarning vakillari ko'payadi. Mikro va makrogametalar o'zaro qo'shilib, zigota hosil qiladi. Zigota qalin po'st bilan o'ralib, spora hosil qiladi. Sporaning ichida hujayralar ko'p marta mitoz yo'li bilan bo'linadi va 2 ta spora hosil qiladi. Sporalar bo'linib, spozoitlarni hosil qiladi.

Ko'p hujayralilarning jinssiz ko'payishi, polisitogen ko'payish deb ataladi va uning quyidagi usullari bor (2-jadval).

**1. Vegetativ ko'payish.** Ko'payishning bu turi o'simliklar dunyosiga xos bo'lib, ularning organlari avtonom xususiyatga ega. Chunki o'simliklar hayotining oxirigacha yangi organlar hosil qiladi. Bunday xususiyat boshqa tirik organizmlarda uchramaydi.

O'simliklar organlarining avtonomligini, ularda sodir bo'ladigan patologik jarayonlarda kuzatish mumkin. Virusli, yoki bakteriyali infeksiya o'simlikning bir qismini zararlaydi, ammo uning boshqa qismida normal hayotiy jarayonlar davom etib, yangi organlar paydo bo'laveradi. Vegetativ ko'payishda bitta, yoki bir nechta somatik hujayralar ona organizmidan ajralib, yangi organizmni hosil qiladi. O'simliklarda vegetativ ko'payishning bir qancha turlari mavjud. Jumladan, o'simlik jingalatlari, ildiz bachkilari, novdalari,



piyozlari, tugunaklari, ildizpoyalari, barglari yordamida ko'payadi.

**2. Kurtaklanib ko'payish.** G'ovak tanlilar, kovakichlilar va ayrim halqali chuvalchanglarda ona organizmida kurtak hosil bo'ladi va o'sadi, yangi organizmga aylanib, ma'lum vaqtdan keyin ona organizmidan ajralib, mustaqil yashaydi.

**3. Pollembritonal ko'payish (poliembrioniya).** Bunday ko'payishning mohiyati shundan iboratki, dastlab jinsiy hujayralar o'zaro qo'shilib, zigota hosil bo'ladi. Bu jinsiy ko'payish hisoblanadi. Keyin zigota bo'linib, mustaqil rivojlanadigan bir nechta homilalar hosil qiladi. Buning natijasida bir tuxumdan paydo bo'lgan egizaklar hosil bo'ladi. Odamlarda 2 tadan 6 tagacha bir tuxumdan rivojlangan egizaklar tug'ilishi mumkin. Bunday ko'payish boshqa sut emizuvchilarda, jumladan zirhlilarda, hasharotlarda ham kuzatiladi (3,4,5-rasmlar). Bu hodisani 1866 yilda I. I. Mechnikov birinchi marta meduzalarda aniqlagan.

**4. Tartibli bo'linish.** Bunday bo'linish ayrim kovakichlilarda va ayrim halqali chuvalchanglarda uchraydi. Ssifoidlarning planula lichinkasi taraqqiy etib, yakkapoli pga-ssifistomaga aylanadi. U kurtaklanish yo'li bilan ko'payishi mumkin. Ssifistomaning muhim xususiyati, unda strobilyasiya jarayonining sodir bo'lishidir. Bunda poli p bir necha marta ko'ndalangiga bo'linib, bir nechta aylana disk hosil qiladi. Aylanalarning chetlari qirqilgan shaklda bo'ladi. Eng oxirgi aylananing markazidan, ularning hammasini birlashtiruvchi o'q hosil bo'ladi. Bu bosqichda poli p strobila deyiladi. Strobilyasiya jarayonida hosil bo'lgan aylanalar yosh meduzalarga aylanadi va eng yuqoridagisidan boshlab, strobiladan ajraladi va suvda suzib yuradi. Bular voyaga yetgan meduzalardan farq qiladi. Shuning uchun lichinka yoki efira deb ataladi. Ular tez o'sib, puypaslagichlari va gonadalarini hosil bo'ladi. Halqali chuvalchanglardan kam tukllarning ba'zi vakillari, paratomiya yo'li bilan ko'payadi. Bunda chuvalchangning ma'lum bo'g'imidan bo'linish joyi paydo bo'ladi. Shu yerdan dastlab bosh qism uchun dum, dum qism uchun bosh hosil bo'ladi. Shundan keyin ona organizm bo'linib, 2 ta individ hosil qiladi. Qiz individlar bir-biridan ajralishidan oldin ularda yana bo'linish joyi hosil bo'ladi va bu jarayon ularda ham takrorlanib, bir-biri bilan bog'langan qiz chuvalchanglar zanjirini hosil qiladi, keyin bir-biridan ajralib, mustaqil yashaydi.

Bu'zi kam tukllarda oldin gavdasi bir necha bo'laklarga bo'linadi. Keyin har bir bo'lakning bosh va dum qismlari paydo bo'ladi. Bunday ko'payish arxitomiya deb ataladi.

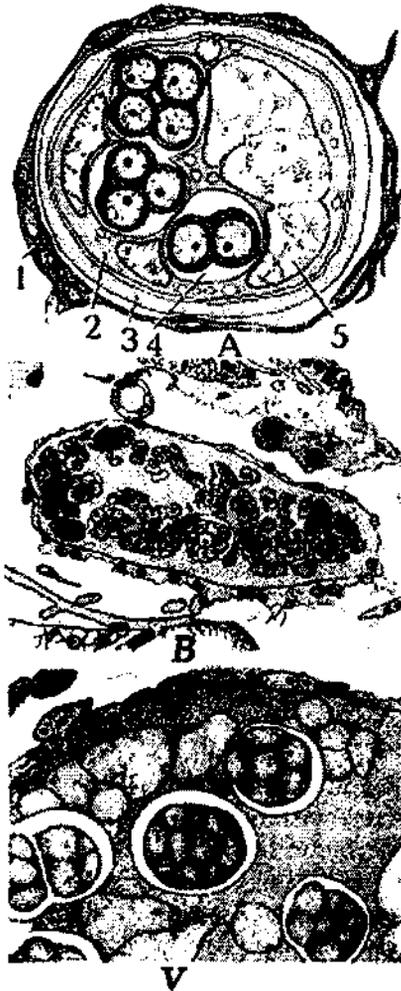
**5. Tartibsiz bo'linish.** Ki priki chuvalchaglarning ba'zi vakillari, bahorda ko'ndalangiga bo'linish yo'li bilan ko'payadi. Oldin chuvalchang gavadasining o'rtalaridan bo'linish hujqasi hosil bo'ladi. Keyin orqa qismi uchun og'iz

hosil bo'ladi. Qiz individlarning ajralishidan oldin ularda ham bo'linish holatlari hosil bo'ladi va ularda ham ana jamiyon takrorlanadi. Masalan, oq planariyaning gavdasi 279 bo'lakka ajratilganda har bir bo'lakdan yangi organizm paydo bo'lgan.

Lentasiimon chuvalchanglar lichinkasining skoleksi pufak ichida kurtaklanib, yangi skoleks hosil qiladi. Keyin bu skolekslar ona skoleksdan ajralib, yangi pufak hosil qiladi. Shunday qilib, bitta onkosfera lichinkasidan bir nechta parazit atrofilasi, ya'ni jinsiy voyaga yetgan organizm hosil bo'lishi mumkin.

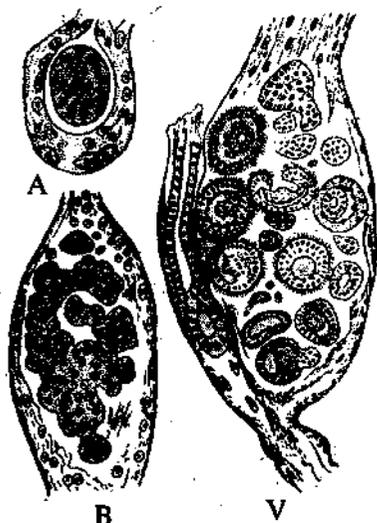
Zamburug' hujayralari va ba'zi suv o'tlari bir-biri bilan birikib, ko'chsimon iplarni hosil qiladi. Ularning hujayralari ichki tomondan ilgartlab o'sadi. Hujayraning orqa tomonida ichki tomonining o'sishiga qarab ko'ndalang to'siqlar hosil bo'ladi. Bu to'siq navbatdagi hujayrani cheklab turadi, ammo hujayra ichki qismining o'sishi davom etadi. O'simliklarning ichki qismidagi o'suvchi hujayralar tez-tez ikkiga bo'linib ko'payadi. Ular keyinchalik o'sib, tarmoqlarga ajraladi.

Ba'zi zamburug'larning hujayralari bo'linmuvdan o'sadi. Masalan, nukomiset zamburug'lari ko'ndalang to'siqlariz, shoxlanuvchi iplar hosil qilib o'sadi. Bu iplar ajralmaydigan naylar hosil qilib, uning ichida yadrolar soni ko'p bo'ladi. Nayning ichki qismidagi yadrolar atrofi sitoplazma bilan o'ralgan bo'ladi. Bunda o'sish



3-rasm. Yaydoqchi (*Agenesia sp. fuscicollis*) da poliembrioniya hodisasi (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha).

A-umumiy ko'rinishi; B,V-poliembrioniya va uning bosqichlarining boshlanishi. 1-biriktiruvchi to'qimali kapsula; 2-trofamionning ichki qavatini; 3-trofamionning tashqi qavatini; 4-embriyonlar; 5-paranukleus.



4-rasm. Mshankalarda poliembriyoniya hodisasi (E.Korshelt, K.Xayder, 1910 bo'yicha). A-Crisia occidentalis ning follikulyar hujayralar bilan o'ralgan morulasimon birlamchi embrioni; B-C.edurnea da birlamchi embrionning ikkilamchi embriyonga aylanishi; V-S. edurnea ning ikkilamchi embrioni va har xil lichinkalari.



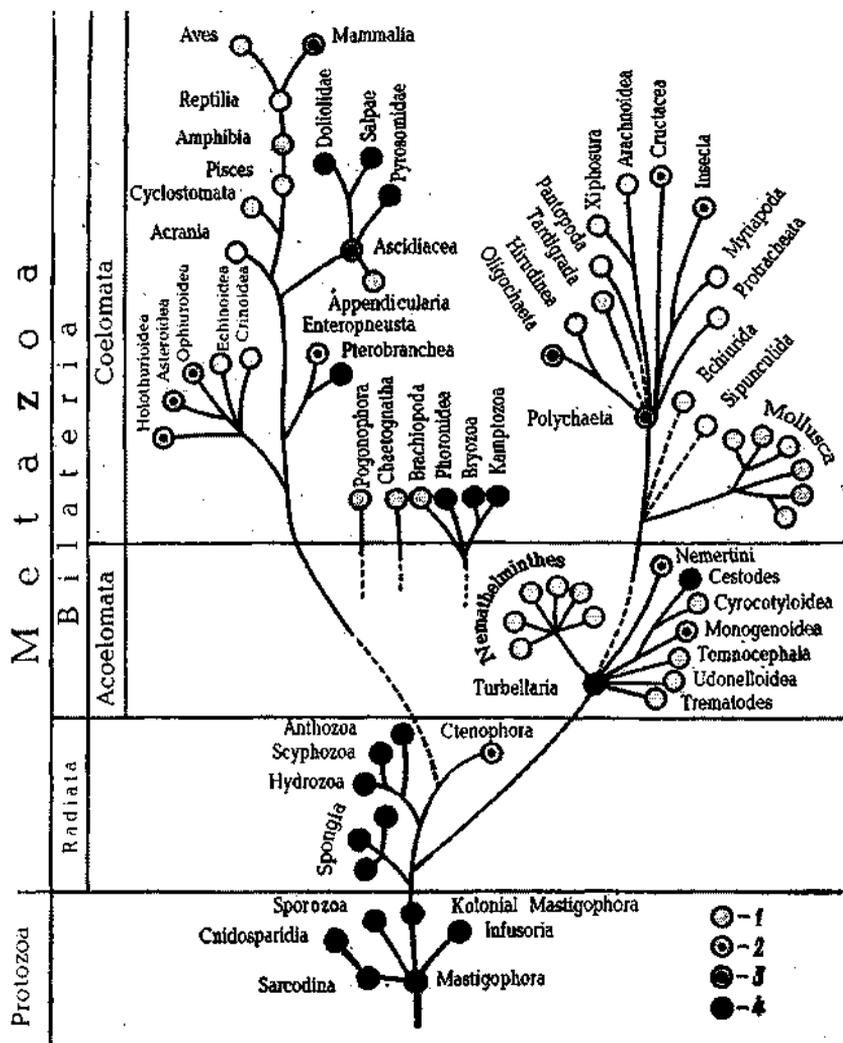
5-rasm. Tofusia novemcitta da poliembriyoniya hodisasi. To'rtta normal embrion ko'rinib turibdi (X.Nyumen, D.J.Patterson, 1910 bo'yicha).

ipning uchki qismi orqali amalga oshadi.

Hujayrasiz organizmlarda sirkulyasiya xususiyatini sitoplazmaning to'liqinsimon harakati amalga oshiradi. Organizm o'sadi, yadro bo'linadi, keyin ko'ndalang devorlar hosil bo'lmaydi. Mexanik kuchlanish natijasida bunday shaklsiz, amorf massa parchalarga bo'linsa, ba'zilarida o'z holicha o'sish davom etaveradi.

Ba'zi hasharotlar rivojlanayotgan tuxumining dastlabki bos-qichlarida o'zgarishlar kuzatilmaydi. O'talangan yadro bo'linadi, sariqlik hisobidan sitoplazma miqdori ortadi, lekin hujayra membranasi hosil bo'lmaydi. Keyin membrananing sintezlanishi boshlanadi. Yadro sitoplazma bilan o'ralgandan keyin, hujayralararo to'siqlar hosil bo'ladi.

**Jinssiz ko'payishning morfo-fiziologik asoslari.** Jinssiz ko'payish hayvonot dunyosida turli-tuman yo'llar bilan amalga oshadi (6-rasm). Ba'zi hayvonlarda jinssiz ko'payish ikkilamchi hodisa hisoblanadi. Jinssiz ko'payish



6-rasm. Hayvonot olamida jinssiz ko'payishning tarqalishi.

1 - jinssiz ko'payish uchramaydigan sinflar; 2 - jinssiz ko'payish kam uchraydigan sinflar; 3 - ko'plab oilalari va turkumlari jinssiz ko'payadigan sinflar; 4 - hamma vakillari jinssiz ko'payadigan sinflar (O.M.Ivanova, 1970 bo'yicha).

organizmning normal rivojlanishining buzilishi hisoblanadi. Jinsiy ko'payishda boshlang'ich hujayra gametalarning qo'shilib zigota hosil qilishi, jinsiz ko'payishda esa, somatik hujayra boshlang'ich hujayra hisoblanadi. Jinsiz ko'payish jarayonlariga maydalanish, blastula, gastrulyasiya terminlarini qo'llab bo'lmaydi, embrion varaqlari tushunchasini ham hamma vaqt qo'llab bo'lmaydi. Jinsiz ko'payishda filogenetik belgilar takrorlanmaydi.

Jinsiz ko'payishda butun organizmning, yoki uning ma'lum qismining dezintegrasiyasi kuzatiladi. Jumladan, tashqi omillar ta'sir etmasdan paratomiyada bo'linish zonasi paydo bo'ladi. Bu zonadagi hujayralarning hammasida (teri, ichak) dastlab nekroz paydo bo'ladi. P. P. Ivanov 1903 yilda kam tuklilarda bu jarayonni o'rganib, normal fiziologik jarayonning vaqtincha buzilib, hujayralarning qayta integrasiyasi sodir bo'ladi, degan xulosaga keldi. Kurtaklanishda ham xuddi shunday jarayon sodir bo'ladi. B. P. Tokin (1959) bunda ovqatlanish tufayli morfo-fiziologik jarayonlar buziladi, deb tushuntiradi. O. M. Ivanova-Kazas (1970, 1976) ham jinsiz ko'payish sabablarini chuqur tahlil qilgan.

Jinsiz ko'payishning blastogenez, ya'ni blastomerlardan hosil bo'ladigan organizm, blastozoid, ya'ni blastomerlardan rivojlanadigan hayvon, deb atash ham mumkin. Bitta, yoki bir nechta somatik hujayradan yangi organizm paydo bo'lishi, somatik embriogenez ham deb ataladi. Somatik embriogenezda dastlabki individual xususiyatlar (piyoz, kurtak) yo'qoladi, simmetrik holat buziladi.

Somatik embriogenezda yangi organizm somatik hujayralardan, to'qimaning ma'lum qismidan, organdan, lichinkaning yoki embrionning ma'lum qismidan hosil bo'ladi (7-8-rasmlar).

Bitta hujayra, to'qima yoki organizmning jinsiz (bo'linish) yo'li bilan ko'payishi natijasida hosil qilingan individlar yig'indisi, klon deb ataladi. Klon grekcha elon - novda degan ma'noni bildiradi.

Klon mikroorganizmlarda, o'simlik va hayvonlarda ko'proq hosil (mahsulot) olish uchun gen, yoki hujayra injeneriyasi usuli bilan hosil qilinadi.

Tuban o'simlik va hayvonlarda urug'lanmasdan ko'payish hodisasi., agam deb ataladi. Agam hodisasi umurtqali hayvonlarda, jumladan, kavkaz kaltakesgida ham uchraydi. Agam grekcha "a" - yo'q, "gamos" - qo'shilish degan ma'noni bildiradi.

Xulosa qilib aytganda, jinsiz ko'payish murakkab jarayon bo'lib, hali uning o'rganilmagan xususiyatlari ko'p.

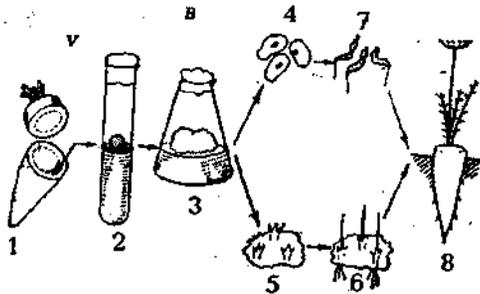
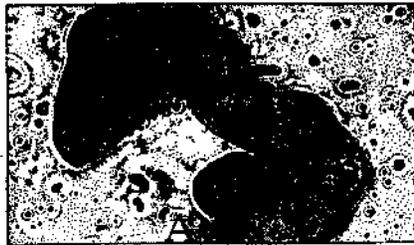
## Regenerasiya hodisasi

Regenerasiya deyilganda, organizmning yo'qolgan qismlarining - hujayralarining, to'qimasining, organning bir qismining, yoki hamma qismining o'z-o'zidan qayta tiklanishi tushuniladi. Regenerasiya lotincha regeneratio - tiklanish degan ma'noni bildiradi. Sut emizuvchilar terisining shikastlangan qismining, o'simlik bargining yo'qolgan qismining qayta tiklanishi, regenerasiya hisoblanadi. Regenerasiyani somatik embriogenezdand farqlash uchun olimlar morfallaksis, restitusiya, multipolyar forma terminlarini taklif etishdilar, ammo bu terminlar hozircha regenerasiya terminining o'rnini bosa olmaydi.

Regenerasiyaning 2 turi farqlanadi:

### 1. Fiziologik regenerasiya.

To'qima va organlar hujayralarining yangilanish jarayoni, fiziologik regenerasiya deyiladi. Fiziologik regenerasiya puytida terining epiteliysi, mo'h, tirnoq yangidan paydo bo'ladi, o'sadi. Odam terisining epidermis qavati har 7-11 kunda, eritrositlar 2-4 oyda butunlay yangilanadi. Ayrim hayvonlar ba'zi organlarining



7-rasm. O'simliklarda somatik embriogenez (R.G. Butenko, 1964 bo'yicha).

A-agar eritmasida sabzining bitta hujayrasidan embriionsimon strukturaning hosil bo'lishi; B-undan to'liq o'simlik o'sishi; V-sabzi to'qimasini o'stirish va somatik embriogenez jarayoni; 1-dastlabki sabzi ildiz mevasi; 2-kallus to'qima olish; 3-hujayrani o'stiruvchi eritma; 4-hujayra suspenziyasi eritmasi; 5,6-somatik embriogenez bosqichlari; 7-bitta hujayradan embriionsimon struktura olish; 8-to'liq o'simlik rivojlanishi.

o'z-o'zidan, zaruriyat paytida tashlab yuborishi, avtotomiya deyiladi. Kaltakesakning dumini tashlashi va uning yana tiklanishi bunga misol bo'ladi (grekcha autos - o'zi, tome - tiklanish).

Hujayralar sonining bo'linish orqali tiklanishi, proliferativ regenerasiya deyiladi. Ayrim to'qimalarda maxsus kombial hujayralar va proliferasiya markazi bor. Bu ingichka ichak epiteliy qavatining ichki qismi, suyakning bosh qismi, teri epiteliysining proliferativ qismi hisoblanadi.

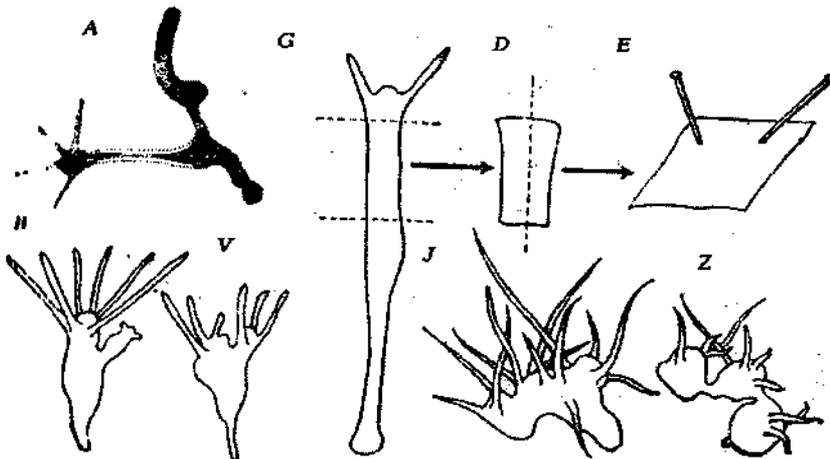
Proliferasiya intensivligini, mitoz bo'linishning soniga qarab bilish mumkin. Mitoz jarayonining o'zi 1 soat davom etadi. Somatik hujayralarda mitoz sikli esa 22-24 soat davom etadi. To'qima, yoki organni tashkil etadigan hujayralar qancha vaqtda almashishini, yoki qayta tiklanishini shundan bilish mumkin. Aniqlanishicha, sutkaning har xil vaqtida hujayraning bo'linish tezligi turlicha bo'ladi. Shu yo'l bilan, hujayraning bo'linish ritmi (maromi) aniqlangan. Sutkalik ritmi, jumladan, mitotik faollikni o'rganadigan biologiyaning sohasi xronobiologiya hisoblanadi. Xronobiologiya usullari yordamida mitotik faollik mexanizmlari va uning boshqarish vositalarini o'rganish hamda tibbiyotda foydalanish mumkin. Hujayralar almashinishining sutkalik ritmidan tashqari, yillik ritmi ham bor.

Shunday qilib, fiziologik regenerasiyaning yemirilish va tiklanish davrlari farqlanadi. Fiziologik regenerasiya yuksak hayvonlar organizmida intensiv sodir bo'ladi. Chunki ularning organizmida fiziologik jarayonlar, intensiv ketadi.

2. Reparativ regenerasiya. Organizmning zararlangan yoki, jarohatlangan qismining tiklanishi, reпаратiv regenerasiya deb ataladi.

Organlarning zararlanishi, jarahatlanishi, tiklanishi turlicha bo'ladi. Mexanik jarohatlar, zaharli moddalardan zaharlanish, kuyishlar, sovuq urishi, nurlanish, och qolish va boshqalar zararlovchi omillar hisoblanadi. Ch.Darvin shilliq qurtlar bosh qismi, salamandralar ko'zi, dumi va oyoqlarining jarohatlangan joyini tez tiklanishini kuzatgan.

Butun organizm gavdaning ma'lum bir bo'lagidan, ya'ni somatik hujayralaridan tiplanishi mumkin. Bunday hodisabulutlar vakovakichlilarda yaxshi taraqqiy etgan. Shvesiyalik tabiatshunos A.Traamble gidrani maydalab, un elaydigan elakdan o'tkazib suvga tashlaganda, har bir bo'lagidan gidra taraqqiy etishini "Kovakichlilar haqida memuar" (1744) asarida bayon qilgan.



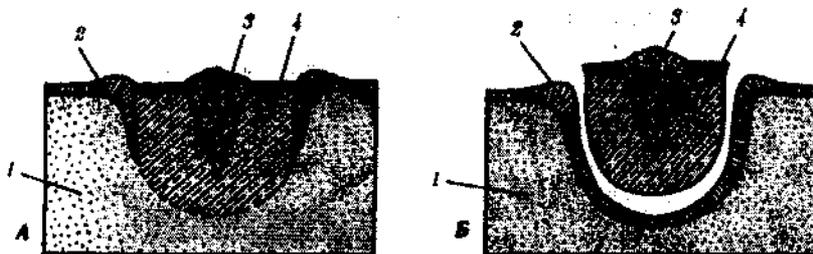
8-rasm. Gidrada somatik embriogenez (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha).

A gidraning noto'g'ri taraqqiy etgan tanasi; B, V-kurtakning nuqtali kuygan joydan taraqqiy etishi; G-E-operatsiya sxemasi; J-Z-gastral qism bo'lagidan, mayib gidra taraqqiy etishi.

Reparativ regeneratsiyaning bir necha turi bor:

**Epitelizatsiya.** Yaraning bitish jarayonida epiteliy qoplami birdaniga hosil bo'ladi, ya'ni epitelizatsiya sodir bo'ladi. Sut emizuvchilarda yaraning epiteliy qavatining bitishi, quyidagicha bo'ladi (9-rasm).

Yaraning chetidagi epiteliy hujayralarining ko'payishi va hujayralar orasining kengayishi hisobidan shishadi. Fibrin iplari epidermis hujayralarining ichkariga kirishi uchun substrat vazifasini bajaradi. Bu



9-rasm. Sut emizuvchilarda teri jarohati epitelizatsiyasining sxemasi (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha). A-nekrotik to'qima tagidan epidermis o'sishining boshlanishi; B-epidermis o'sishi va yara ustining qotishi. 1-biriktiruvchi to'qima, 2-epidermis, 3-yara ustining qotishi, 4-nekrotik to'qima.

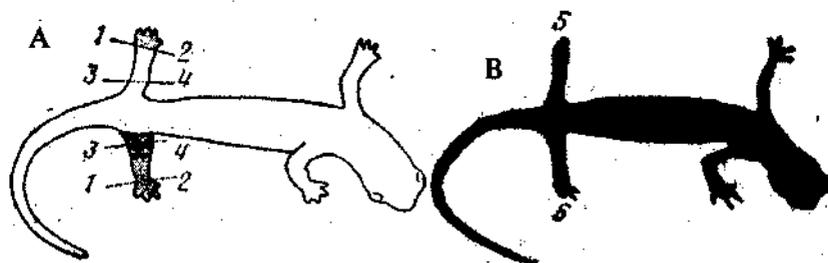
hujayralar mitoz yo'li bilan ko'paymaydi, ammo fagositoz hususiyatiga ega. Qarama-qarshi tomonlardagi hujayralar qo'shilib, keratinizasiya sodir bo'ladi. Shundan keyin, mitoz sodir bo'la boshlaydi. Chunki keylon kam bo'ladi.

Epimorfoz - qirqilgan organning qayta tiklanishidir. Triton va aksolotlning qirqilgan oyoqlarining tiklanishi o'rganilgan. Bunda regressiv va progressiv bosqichlar farqlanadi. Regressiv bosqich yaraning bitishidan boshlanadi va quyidagi bosqichlar sodir bo'ladi: qon to'xtashi, yara atrofidagi to'qimalarning qisqarishi, yara ustki qatlamining hosil bo'lishi, epidermis hujayralarining migrasiyasi. Shundan keyin osteosit hujayralarning yemirilishi boshlanadi. Shu vaqtda yallig'lanish va fagositoz jarayonlari ham boshlanadi. Keyin epidermis ostida biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan qatlam hosil bo'ladi. Suyakda eroziya kuzatiladi. Epidermis tez qalinlashadi. To'qimalar orasi mezenximaga o'xshash hujayralar bilan to'ladi. Bu regenerasion blastema hosil bo'lishidir. Blastema hujayralari bir xil bo'lib, shu davrdan oyoqning regenerasiyasi boshlanadi.

Shundan keyin, progressiv bosqich boshlanadi. Bu davrda o'sish va morfogenez jarayonlari sodir bo'ladi. Blastemaning massasi va bo'yi tez kattalashadi. Oyoq shakli hosil bo'lganda ham, uning bo'yi qisqa bo'ladi (10-rasm). Oyoqning to'liq tiklanishi, hayvonning yoshiga, haroratga bog'liq. Aksolotl lichinkasida qirqilgan oyoqlar 3 haftada, jinsiy voyaga yetgan triton va aksolotlda 1-2 oyda tiklanadi.

Epimorff regenerasiyada qirqilgan organ, oldingidek normal holda tiklanmaydi.

Ba'zan regenerasiya davrida qo'shimcha organlar hosil bo'ladi. Agar planariyaning bosh qismi kesib tashlansa, ikki yoki undan ortiq bosh qism



10-rasm. Triton oyoq'ining regenerasiyasi (A.I.Zdruykovskaya, 1944 bo'yicha).

A-operatsiya sxemasi; B-oyoq'i regenerasiyalanayotgan triton; 1-4-qirqiladigan joy; 5-lokal rentgendan keyin qirqilgan oyoq; 6-rentgen nuri ta'sir etdirilmasdan qirqilgan oyoq.

**o'lib** chiqadi (11-rasm). Aksolotl oyog'ining regenerasiyasi davrida ko'plab **uzunlik** hosil bo'lishi mumkin.

Morfallaksis - regenerasiyaga uchragan joyning qayta qurilishi tufayli **uzunlik**dir. Masalan, gidra yoki planariya gavdasining bir qismi qayta qurilib, **butun** organizmi tiklanadi. Regenerasiyaning bu turini T.Morgan 1900 yilda **aniqlagan**.

Ichki va tashqi organlar regenerasion va kompensator gipertrofiyayo'li **bilan** tiklanadi. Regenerasion gipertrofiya - shikastlangan yoki patologik **jihtadan** o'zgaragan toq organlarning morfofunksional jihatdan qayta qurilishidir. Bunda organing oldingi holati tiklanmaydi, ammo hajmi va massasi ortadi. Kompensator gipertrofiyajuft organlardan (buyrak, urug'don) birini olib **tashlangandan** keyin, ikkinchisining morfofunksional qayta qurilishidir.

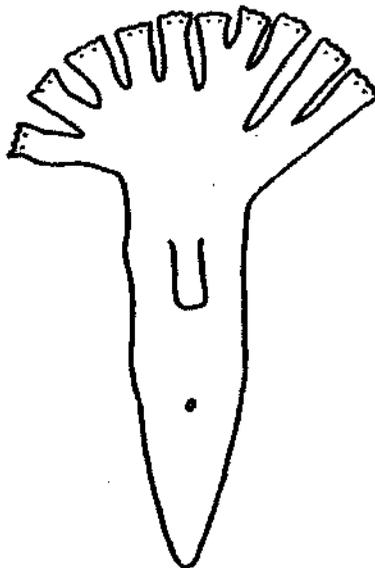
Jarohatlangan yoki zararlangan to'qimaning tiklanishi, to'qima regenerasiyasi deyiladi. Muskul to'qimasining tiklanishi uchun, uning har **ikkula** uchining ozroq bo'lsa-da qismi saqlanib qolgan bo'lishi lozim, auyukning tiklanishi uchun esa, uning ustki qismi saqlanib qolishi kerak. Induktor ta'siri yordamida, ichki organlar tiklanishiga erishish mumkin.

Regenerasiya jarayonini o'rganish faqat jarohatning tashqi tomondan **tiklanishi** emas, balki bunda ayrim nuzariy muammolar ham borligini **ko'rsatmoqda**.

Aniqlanishicha, amfibiyalarning oyog'i qirqilgandan keyin, regenerasiya davrida elektrik faollik ortadi. Baqaning qirqilgan oyog'i orqali elektr toki o'tkazilganda, regenerasiya jarayoni faollashganligi, nerv tolalari ko'payganligi **aniqlangan**.

Sut emizuvchilarda shu yo'l bilan regenerasiya jarayonini faollashtirishga urinish natija **bemagan**.

Regenerasiya jarayoni nerv sistemasi orqali boshqariladi. Oyoqni qirqayotganda to'liq denervasiya qilinsa, regenerasiya **sodir** bo'lmagan. Tritonning oyoq



11-rasm. Ko'p boshli planariya (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).

nervlari terining ostiga joylashtirilsa, qo'shimcha oyoqlar hosil bo'lgan. Agar bu nerv tolasi dumning asosiga olib borilsa, qo'shimcha dum hosil bo'lgan. Bu tajribalarning natijalariga asoslanib, "regenerasiya maydoni" gi potezasi yaratildi. Bu gi potezaga ko'ra, regenerasiya jarayonini kuchaytirish uchun nerv tolasi sonini ko'paytirish lozim. Nerv tolasi tipining farqi yo'q. Regenerasiya jarayoniga nerv tolasining ta'sirini trofik vosita orqali tushuntirilmoqda.

Shuningdek, regenerasiya jarayoni gumoral yo'l bilan ham boshqariladi. Jigar regenerasiyasi bunga misol bo'ladi. Agar normal hayvonga jigari olib tashlangan hayvonning qoni, yoki plazmasi quyilsa, normal hayvon jigarida mitotik faollik ortadi. Agar normal hayvon qonini jigari zararlangan hayvonga qo'yilsa, mitoz sekinlashadi. Xulosa chiqarish mumkinki, zararlangan hayvon qonida regenerasiya jarayonini tezlashtiruvchi, normal hayvon qonida esa mitozni sekinlashtiruvchi modda bor. Demak, bunda qonning immunologik xususiyatlarini inobatga olish kerak. Organlarni olib tashlash, yoki boshqa ta'sirlar organizmning immunologik imkoniyatlariga ta'sir etadi, autoantitelo hosil bo'ladi, hujayra bo'linishiga ta'sir etadi.

Somatik embriogenezdand regenerasiyaning farqi shundaki, regenerasiya paytida organizmning biror qismi yo'qolsa ham, u hayotiyligini davom ettiradi. Somatik embriogenezdanda esa bitta, yoki bir nechta hujayradan yangi organizm paydo bo'ladi.

M. A. Voronsova, L. D. Liozner (1957) jinsiz, jinsiy ko'payish va regenerasiyani o'rganib, ularni 3 xil ko'payish usuli, deb ataganlar. Regenerasiya davrida differensiasiya, determinasiya, o'sish, integrasiya va boshqa embrional rivojlanish davrida sodir bo'ladigan jarayonlar kechadi. Ammo regenerasiya davrida sodir bo'ladigan bu jarayonlar ikkinchi marta, ya'ni jinsiy voyaga yetgan organizmda sodir bo'ladi.

Jinsiz ko'payish hayvonlar evolyusiyasi jarayonida tuzilishi jihatdan, quyidan yuqoriga borgan sari kamayib borgan. Yuqori bosqichda turgan hayvonlarda uchraydigan jinsiz ko'payishni, (ba'zi baliqlarda, kurkada) evolyusiya jarayonida paydo bo'lgan ikkilamchi hodisa, deb qarash kerak. Regenerasiya eng qadimgi jarayon bo'lib, tirik organizmlarda moddalar almashinuvi jarayonida to'qimalarning jarohatlanishi va tiklanishi shart. Tirik organizmlar dastlab bir hujayrali va sodda tuzilishga ega bo'lgan. Regenerasiya evolyusiya jarayonida ana shu organizmlarning kelib chiqishi va murakkablashuvi natijasida paydo bo'lgan va rivojlangan.

**Regenerasiya davrida hujayraning kelib chiqishi.** Regenerasiya sabablarini o'rganish maqsadida, bir qancha tajribalar o'tkazilgan. Jumladan, tritonning oyoqlari oldin rentgen nuri bilan nurlantirilib, keyin kesilganda regenerasiya

sodir bo'lmagan. Agar organning yoki to'qimaning ma'lum qismi qoldirilib kesilsa, regenerasiya sodib bo'lgan, ammo oyoqlar to'liq tiklanmagan.

Regenerasiya jarayonida maxsus "totipotent", "embrional", "zaxira", "doimiy yosh" hujayralar muhim ahamiyatga ega, deb tushuntiradigan gipotезalar keng tarqaldi. Masalan, 1887 yilda M. Nussbaum gidralarda totipotent, zaxirai-hujayralar regenerasiya funksiyasini bajarishini aytgan. 1892 yilda X. Randolf kamtuklilarda zaxira hujayralar bo'lishini va ularni neoblastlar deb atashni taklif etgan.

Neoblastlar kamtuklilarda, i-hujayralar gidrada, arxeositlar bulutlarda normal regenerasiyada muhim ahamiyatga ega. Ammo zaxira hujayralar to'g'risidagi nazariyaning noto'g'ri ekanligini, 1934 yilda B. P. Tokin tomonidan aytilgan. Neoblastlar to'g'risidagi munozaralar hozir ham davom etmoqda.

Hozirgi paytda neoblastlarning regenerasiya kurtagini hosil qilishdan tashqari, gonadalar shakllanishida va ichaklarning bez hujayralari paydo bo'lishida ham ishtirok etishi aytilmoqda.

Jinnsiz ko'payadigan planariyaning bo'linish zonasida neoblastlar to'planadi. Planariya gavdasidagi hujayralardan faqat neoblastlar, mitoz yo'li bilan bo'linadi. Bularning hammasi tiklanish jarayonida, neoblastlar muhimligidan dalolat beradi.

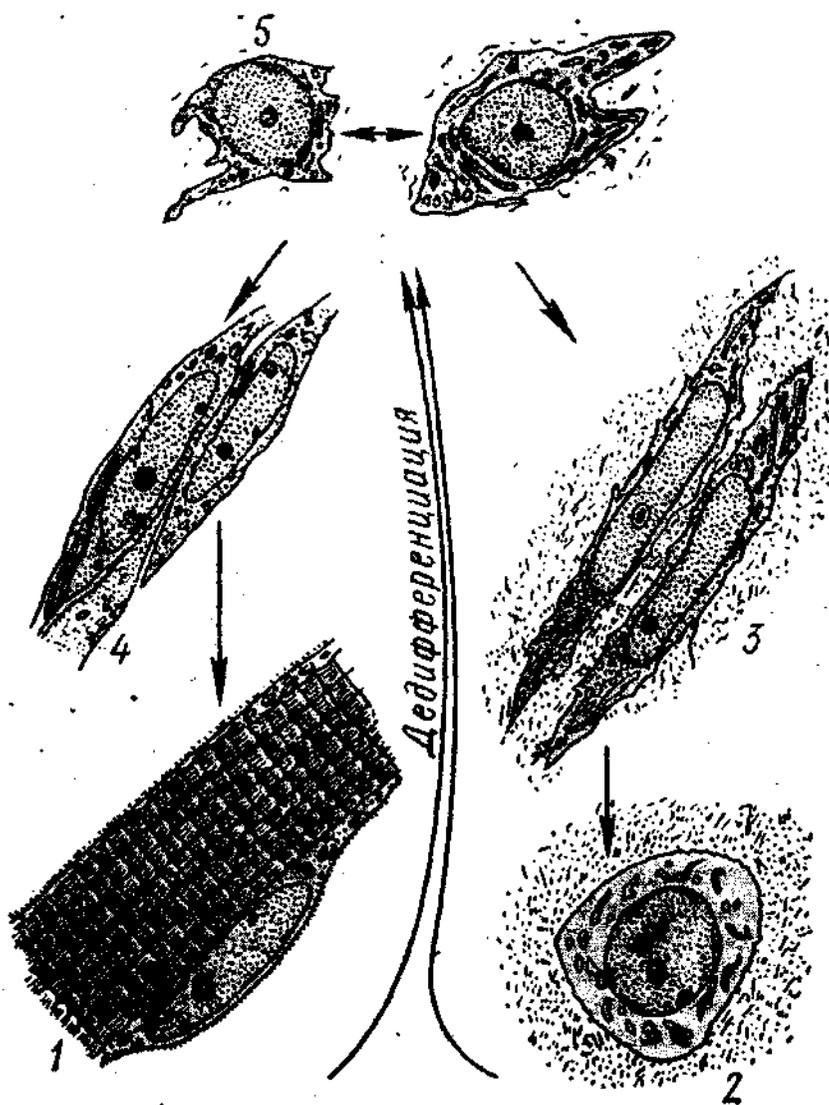
Interstitial hujayralarning regenerasiya jarayonidagi ishtiroki masalasi ham munozarali bo'lib kelmoqda. Regenerasiya jarayonida bu hujayralarning zarurligi, yoki zarur emasligiga oid ko'plab ma'lumotlar olindi. Agar gidraga ba'zi moddalar (kolxisin) bilan ta'sir etilsa, i-hujayrasi yo'qoladi. Bu hujayraning yo'qolishi gidrada nerv, otiluvchi, gonosit hujayralarning yo'qolishiga olib keladi. Bunday gidrani sun'iy oziqlantirilsa, ular kurtaklanadi, paypaslagichlarini tiklaydi. Ammo ular jinsiy voyaga yeta olmaydi. Demak, gidraning tiklanishida har xil hujayralar ishtirok etadi.

Jarohat joyidagi normal hujayra va to'qimalar jarohatlangan hujayralar differensiasiyasi uchun muhim ahamiyatga ega (12-rasm).

Nemertinlarning og'iz oldi bo'lagidan ichaklar va jinsiy organlar paydo bo'lib, gavdasi tiklanadi. Kam tuklilarning jinsiy hujayralari bo'lmagan qismidan gavdasi tiklanadi va gonadalar hosil bo'ladi.

Salamandraning regenerasiya kurtagini hujayrasi markirovka qilinib, boshqa salamandra ko'chirib o'tkazilganda, biriktiruvchi to'qima hujayralari muskul, biriktiruvchi va boshqa to'qima hujayralarining hosil bo'lishida ishtirok etganligi aniqlangan.

XX asming 80-yillarida regenerasiya jarayonida "zaxira" hujayralarning vazifasi haqida elektron mikroskop yordamida olingan va boshqa ma'lumotlarga



12-rasm. Hujayralarning regeneratsiya jarayonida dedifferensiyasi va redifferensiyasi (E. Xey, 1962 bo'yicha).  
 1-skelet muskullari; 2-tog'ay; 3-mezenxima hujayralari; 4-mioblastlar; 5-birlamchi tog'ay hujayralari.

aylanib bir qancha gipotezalar yaratildi. Shunday gipotezalardan "O'q tana hujayra" gipotezasi katta ahamiyatga ega. Tana hujayralari deb terining bazal qavatidagi epiteliy hujayralari, ichak, qon hosil qiluvchi hujayralar nomlanadi. Gidraning i-hujayrasi, kam tuklilarning neoblastlari tana hujayrasi hisoblanadi. Bu hujayralar "tinim davridagi hujayralar" guruhi deb ataladi. Chunki ular regenerasiya davrida faol holatga o'tadi.

Shunday qilib, regenerasiya davrida hujayralarning paydo bo'lishi haqidagi muammo, munozarali bo'lib qolmoqda. Bu haqdagi gipotezalarni 3 guruhga bo'lish mumkin:

1. **Zaxira hujayralar gipotezasiga ko'ra**, regenerasiya blastemaning o'timishdoshi zaxira hujayralar bo'lib, ular rivojlanishning dastlabki davrida differentsiasiyaga uchrasmadan qolib ketadi va regenerasiya jarayonida "buyruq" olmaguncha rivojlanish jarayonida qatnashmaydi.

2. **Vaqtinchalik differentsiasiyaga gipotezasiga ko'ra**, differentsiallashgan va ma'lum vazifani bajarishga ixtisoslashgan hujayra, regenerasiyadan stimull olib, o'z vazifasini bajarmasdan, regenerasiya jarayoniga qatnashadi, ammo determinasiya xususiyatini yo'qotmaydi. Keyin yana o'z vazifasini bajaradigan holatga qaytadi.

3. **To'liq differentsiasiya gipotezasiga ko'ra**, ixtisoslashgan hujayralar regenerasiya jarayonida regenerasiya hujayralarga aylanadi va dastlabki holatiga qaytmaydi.

Biologiyafanining hozirgi taraqqiyoti, bu gipotezalarning qaysi biri to'g'ri ekanligini isbotlay olmaydi. Shunga qaramasdan, regenerasiya sohasidagi yutuqlar tibbiyotda keng qo'llanilmoqda.

**Hujayra ichidagi regenerasiya.** Hujayra ichida ham regenerasiya jarayoni mavjud bo'ladi. D. S. Sarkisov (1978) hujayra ichida sodir bo'ladigan regenerasiya jarayonining 3 ta turini farqlaydi: molekulyar, organoid ichida, organoid.

Hozirgi vaqtda DNK replikasiyasining qonuniyatlari o'rganilmoqda. Bu jarayonda fermentlar ishtirok etishi aniqlandi. DNK ning zararlangan qismining tiklanishida va yangi nukleotidlarning birikishida ko'plab fermentlar qatnashadi. Bu fermentlar hujayraning normal hayot kechirishi va gen injeneriyasida ham ishtirok etadi.

Hujayra organoidlarida ham ba'zi o'zgarishlar kuzatiladi. Jumladan, B. P. Tokin fikricha (1974), "yadro va yadrocha hajmi kichiklashadi, tuzilishi murakkablashadi, erkin ribosoma-endoplazmatik to'r kompleksining soni, organoidlar membranasining hajmi o'zgaradi. Mitoxondriyalar soni ortadi, fermentlar faolligi oshadi, Golji apparati murakkablashadi, endoplazmatik to'r soni va uzunligi ortadi".

**Regenerasiya va ontogenez.** Qari organizmda regenerasiya qobiliyati juda pasayib ketadi. Chunki har xil biologik jarayonlar: nerv sistemasi, ichki sekresiya bezlari faoliyati, nafas olish, qon aylanish va boshqalar pasayib ketgan bo'ladi. Bundan tashqari, qari organizmda har xil distrofik jarayonlar kuchayib, reparativ regenerasiya sur'ati pasayadi.

M. A. Vorosova (1944) kuzatishicha, bir yillik tritonning oyoqlari 1,5-2,5 oyda tiklansa, 6-10 yoshli tritonda oyoqning faqat kesilgan jarohati bitadi, xoks. Qari sut emizuvchilarda va odamlarda jarohatning bitishi va boshqa regenerasiya jarayonlarining sekinlik bilan borishi, jinsiy ko'payadigan hayvonlarning hammasiga xos bo'lgan xususiyatdir. Bu holat hatto sodda hayvonlarda ham uchraydi. Ularning bo'linishi, ontogenezining tamom bo'lganligini bildiradi. Infuzoriyalarni bo'laklarga ajratganda, yosh individda regenerasiya kuzatiladi, qari organizmda yadro rekonstruksiya uchrayib, ontogenezi cho'ziladi.

Umuman, regenerasiya jarayoni hamma organizmlarda ma'lum bir sxema asosida bormaydi. Bo'linishga tayyorlanayotgan qari planariya xuddi shunday yosh planariyaga nisbatan tez regenerasiyaga uchraydi. Ammo jinsiy ko'payatgan qari planariya xuddi shunday yosh planariyaga nisbatan sekinlik bilan regenerasiyaga uchraydi.

### **Partenogenez**

Partenogenez lotincha partenos - qiz holida, genezis - tug'ish, tug'ilish degan ma'noni bildiradi. Tuxum hujayraning urug'lanmasdan ko'payishi, qiz holida ko'payish yoki partenogenez deb ataladi. Bu hodisani birinchi marta 1762 yilda shveysariyalik tabiatshunos Sh. Bonne shiralarda (o'simlik bitlarida) kuzatgan. XIX asrga kelib bu hodisa, ko'plab o'simlik va hayvonlarda sodir bo'lishi isbotlandi.

Partenogenez hasharotlarda, og'ziaylangichlilarda, qisqichbaqasimonlarda va boshqa hayvonlarda keng tarqalgan. Ko'pchilik hollarda partenogenez jinsiy ko'payish bilan gallanib turadi. Masalan, o'simlik bitlarida yoz davomida faqat urg'ochisi bo'ladi. Kuzga kelib erkagi ham paydo bo'ladi va jinsiy ko'payish sodir bo'ladi. Demak, bularda partenogenez oziq moddalar ko'p bo'lganda sodir bo'ladi.

Asalarilarda bir qism tuxum partenogenez, bir qismi esa urug'lanish yo'li bilan taraqqiy etadi. Urug'lanmagan tuxumdan erkaklari yoki trutenlari, urug'langanlaridan esa ona va ishchi asalari yetishadi. Ishchi asalari, ona asalaridan, jinsiy bezlarining taraqqiy etmaganligi bilan farqlanadi. Bunday partenogenez, fakultativ partenogenez deb ataladi. Chunki asalarining jinsiy voyaga yetishini telergon degan modda cheklaydi.

Umurtqali hayvonlardan ba'zi kaltakesaklar va o'syotrsimon baliqlarda bu hodisa kuzatiladi.

Partenogenezning ochilishi, urug'lanishdan keyin zigotada normal sharoit yaratish bilan, sun'iy partenogenezga yo'l ochdi. Birinchi marta 1887 yilda A. A. Tixomirov tut ipak qurtining urug'lanmagan tuxumini cho'tka bilan talqulab, yoki oltingugurt kislotaga ta'sir ettirib, rivojlanishga majbur etdi va sun'iy partenogenezga asos soldi.

Tixomirov tajribalaridan keyin, tabiiy partenogenez uchramaydigan hayvonlarning tuxumi ustida ish olib borish, davom ettirildi. Masalan, dengiz karpisi, amfibiyalar tuxumlari ustida tajribalar olib borildi. Dastlabki tajribalarda bir necha blastomer hosil bo'lgandan keyin, tuxum nobud bo'lardi. Sun'iy partenogenez usullari ishlab chiqilgandan keyin, ijobiy natijalar olinga boshlandi. Tuxumga ta'sir etuvchi turli ta'sirotlar - fizikaviy (issiqlik, elektr), kimyoviy (kislotalar, erituvchilar, qon zardobi va boshqalar) ta'sirotlar natijasida, tuxumda partenogenetik ko'payish sodir bo'lishi kuzatiladi.

Hozirgi paytda sun'iy partenogenezni sut emizuvchilarda, hatto odamda ham qo'llab, ijobiy natijalar olinmoqda.

Sun'iy partenogenez usullarini tut ipak qurtida qo'llab, B. L. Astaurov katta muvaffaqiyatlarga erishdi. 22 yoshli qiz bolaning tuxumida 4 ta blastomer hosil bo'lganligi kuzatilgan.

Sun'iy partenogenez sohasidagi ishlar, urug'lanish jarayoni to'g'risidagi tasavvurlarni ancha oydinlashtirdi. Urg'ochilik va erkaklik jinsiy hujayralari yadrosining qo'shilib ketishi, rivojlanishga sabab bo'ladi, degan fikrlar xato bo'lib chiqdi. Jinsiy hujayralarning qo'shilib ketishi natijasida paydo bo'ladigan fiziologik jarayonlar, rivojlanishning boshlang'ich omili hisoblanadi. Erkaklik jinsiy hujayrasi, irsiyat hodisalari uchun katta ahamiyatga ega. Ammo tuxumning rivojlanishi uchun shart emasdir.

Agar yangi organizm uchun irsiy material tuxum hujayraning DNK si bo'lsa, ya'ni yangi organizm tuxum hujayradan paydo bo'lsa, bu hodisa gamogenez deyiladi. Agar yangi organizm tuxum hujayraning sitoplazmasi va spermatozoidning yadrosidan rivojlansa, bu hodisa androgenez deyiladi. Bu holatda tuxum hujayraning yadrosi o'ladi.

Ginogenez - partenogenezning bir turi bo'lib, urug'lanish oxiriga yetmasligi tufayli sodir bo'ladi. Bunda urug'lanish agent vazifasini bajaradi, erkak pronukleus urug'lanishda qatnashmaydi, faqat tuxum hujayrani taraqqiy etishi uchun, faollashtiradi. Ginogenez boshqa tur spermasi ishtirokida ham sodir bo'lishi mumkin, lekin bu sperma genlarini embrionga kiritmaydi. Masalan, kumush karas tuxumining taraqqiy etishi uchun sazan, oddiy

karas spermasi zarur bo'ladi. Ginogenez, tuxum hujayrani sun'iy qizdirish, nurlantirish orqali ham sodir bo'ladi. Sichqonlar zigotasidan erkaklik pronukleusini mikroxiirurgik yo'l bilan olib tashlash orqali, ginogenez sodir bo'lishi kuzatilgan. Bunday tuxum sitoxalazin V da saqlanib, sitotomiyaning oldi olingan vadi ploid tuxum paydo bo'lgan. Bunday tuxumdan, faqat urg'ochi sichqonlar olinadi.

Androgenez - bunda tuxum hujayra faqat spermatozoid yadrosi bilan taraqqiy etadi, tuxum yadrosi taraqqiyotda qatnashmaydi. Tabiiy androgenez tamakida, makkajo'xorida, ba'zan tut i pakqurtida uchraydi.

Androgenezni sun'iy yo'l bilan ham, xosil qilish mumkin. XX asr boshlarida, dengiz ti pratikanining yadrosiz tuxum hujayrasi urug'lantirilgan. Bunday urug'lanish merogoniya deyiladi. Bu tajriba orqali genetikaning muhim muammosi, ya'ni irsiy material faqat yadro yoki sitoplazma orqali nasldan-naslga o'tadimi, degan savoliga javob berildi. Spermatozoidda deyarli sitoplazma bo'lmaydi. Shuning uchun, androgenetik organizmda faqat ota belgilari bo'lar ekan, sitoplazma orqali belgilar nasldan-naslga o'tmaydi. Merogoniya tajribalari uchun har xil dengiz ti pratikanlari tanlandi.

B.L.Astaurovning tut i pakqurti ustida sun'iy androgenez bo'yicha o'tkazgan tajribalari nafaqat nazariy, balki amaliy ahamiyatga ham ega bo'ldi. Bu tajribada tuxum yadrosi qizdirish, yoki nurlantirish orqali nobud qilindi. Keyin tuxum urug'lantirilib, tuxumning ichiga kirgan 2 ta spermatozoid pronukleusi qo'shilgan va xromosomaning di ploid nabori hosil bo'lgan. Shu yo'l bilan poli ploidiya ham hosil qilish mumkin. Shunday qilib, tut i pakqurtining erkak individlari olindi. Ular urg'ochisiga nisbatan 30% gacha ko'proq tola beradi.

Ginogenez va androgenez yo'li bilan ko'payish orqali, tabiatda jinslar nisbatini tartibga solish va ulardan amaliy maqsadlarda foydalanish mumkin.

Partenogenez yo'li bilan rivojlanadigan organizmlarda, xuddi jinsiy ko'payish kabi somatik hujayralarning xromosoma to'plami, di ploid bo'ladi. Xromosomalarning di ploid to'plamining tiklanishi, 2-meyozda oosit va reduksion tanachaning qo'shilishi, yoki oosit reduksion tanachani qaytarib, o'ziga birlashtirib olishi orqali amalga oshadi.

### **Jinsiy ko'payish**

Erda hayotning paydo bo'lishi va rivojlanishi jarayonida jinsiz ko'payish dastlab paydo bo'lgan. Jinsiy ko'payish esa, 3 mlrd yil oldin paydo bo'lgan. Jinsiy ko'payish, tirik organizmlarning deyarli hamma guruhlarida uchraydi. Jinsiy ko'payishning bunday keng tarqalishi, tirik organizmlarda genetik

turli-tumanlikni vafenoti pik o'zgaruvchanlikning kelib chiqishiga sababchi bo'lgan.

Jinsiy ko'payish deyilganda, ota-ona organizmining genetik axboroti, ya'ni gametalarning qo'shilishi natijasida yangi organizm paydo bo'lishi tushuniladi.

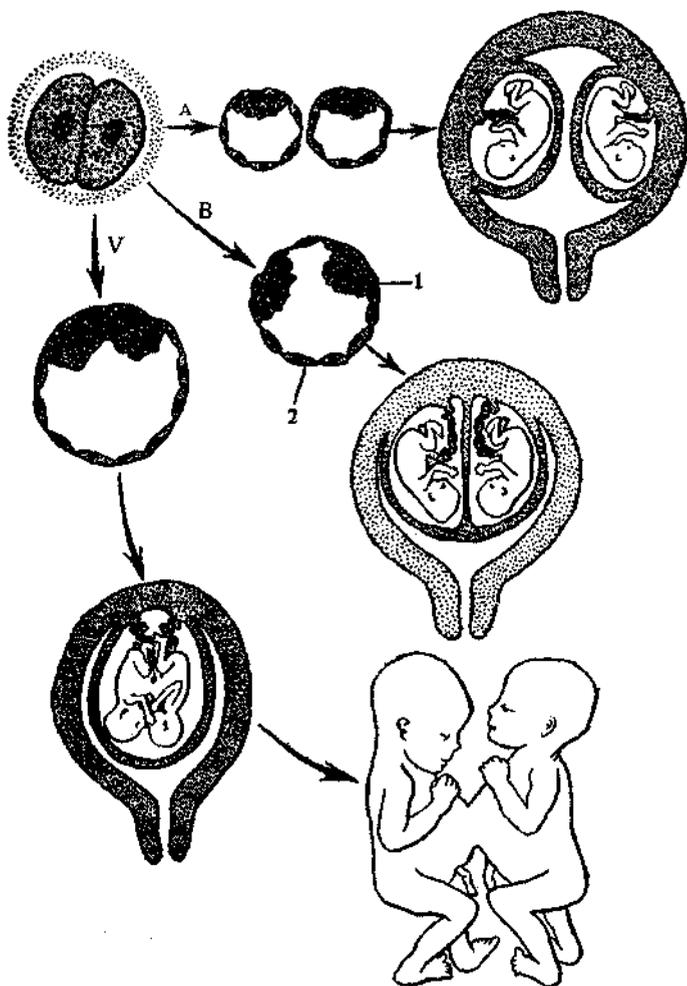
Sodda hayvonlarda ikkita hujayraning qo'shilishi (kopulyasiya), ikkita individning qo'shilishi (kon'yugasiya) kuzatiladi. Kon'yugasiyada mikronukleuslarni va ba'zan sitoplazmani kon'yugatlar almashtirib oladi. Endomiksida, yadro reorganizatsiyaga uchraydi. Ba'zan bir individning tuxum va urug' hujayralari o'zaro qo'shilib, zigota hosil bo'ladi. Bu hodisa avtomiksida deb ataladi va sodda hayvonlar, zamburug'lar, diatom suvo'tlarda uchraydi. Grekcha autos - o'zi, miksida - qo'shilish degan ma'noni bildiradi.

Shunday qilib, jinsiy ko'payishning bu ko'rinishlarida individlar soni ortmaydi, ba'zan hatto kamayadi (kopulyasiya).

Jinsiy ko'payishda ishtirok etish uchun, ota-ona organizmlar jinsiy bezlaridan jinsiy hujayralar-gametalar ishlab chiqaradi. Urg'ochi individ tuxum hujayra, erkak individ spermatozoid ishlab chiqaradi. Bu gametalar qo'shilib, zigota hosil qiladi. Ba'zi organizmlarning zigotasi, tuzilishi jihatdan o'xshash gametalar qo'shilishidan hosil bo'ladi. Bunday qo'shilish izogamiya deyiladi.

Gametalarni tuxum va spermatozoidga, individlarni erkak (sames) va urg'ochi (samka)ga bo'lish, jinsiy dimorfizm deyiladi. Bir individda ham erkaklik, ham urg'ochilik jinsiy bezlarining bo'lishi va bir individda tuxum va spermatozoid yetilsa, bunday organizm, germafrodit deb ataladi. Agar bir individda har ikkala tashqi organlar va ikkilamchi jinsiy belgi bo'lib, bir xil jinsiy bez bo'lsa, bu soxta germafroditizm deyiladi. Germafroditizm yassi chuvalchaglarda va boshqa hayvonlarda uchraydi. Bu hodisa jinsiy xromosomalar XX bo'lganda, yoki hamma somatik hujayralarda XU bo'lganda, embrional rivojlanish buzilganda sodir bo'ladi. Ba'zi odamlarda jinsiy xromosomalarning mozaizmi kuzatiladi, ya'ni ba'zi somatik hujayralarda xromosomalar XX bo'lsa, boshqasida XU bo'ladi.

Egizaklar. Tuxumdondan ikkita tuxum hujayra yetilib, urug'lanishi natijasida normal embrion rivojlanishi mumkin. Bunday egizaklar, ikkita tuxumdan rivojlangan egizaklar hisoblanadi. Ular bir xil, yoki har xil jinsli bo'lishi mumkin. Bir tuxumdan rivojlanadigan egizaklar, bitta tuxum hujayraning urug'lanishidan paydo bo'ladi. Ular embrion rivojlanishining dastlabki davrida, ma'lum hujayralar guruhining bir-biriga bog'liq bo'lmagan holda bo'linishi jarayonida, ularning alohida-alohida to'dalarga ajralishi tufayli paydo bo'ladi (13-rasm). Bir tuxumdan rivojlanadigan egizaklar bir jinsli bo'ladi. Ko'pchilik tuban umurtqali hayvonlarda blastomerlarning oddiy bo'linishi orqali



13-rasm. Bir tuxumdan egizaklar poydo bo'lish yo'llari (B.Karlson, 1983 bo'yicha). A-maydalanishning dastlabki davrida blastomerlar ikki guruhga bo'linib, ikkita mustaqil embrion rivojlanishi; B-rivojlanishning keyingi bosqichlarida ichki xujayralar (1) ikki guruhga ajralib, trofoblastdan tashkil topgan (2) bir qobiq ichida ikkita embrion rivojlanishi. V-agar ichki hujayralar to'liq ajralmasa, qo'shaloqli egizaklar paydo bo'ladi.

egizaklarning hosil bo'lishini, tajribada sinab ko'rish mumkin.

Sut emizuvchilarda bo'linayotgan tuxumni bo'laklarga ajratib bo'lmaydi, chunki u morula bosqichiga o'tib, zich qobiq bilan qoplanadi.

Zirhlilarda hujayralar to'plamining bir-biridan ajralishi tufayli doimo 4 ta egizaklar paydo bo'ladi. Bunday qo'shaloqlarni hosil qiladigan embrion pufakchalari sut emizuvchilarda, qushlarda va repteliyalarda bir-biridan uzoqroqda joylashadi. Shuning uchun, ular rivojlanishi jarayonida bir-biriga to'sqinlik qilmaydi. Har bir ajralgan hujayralar to'plami alohida embrionni hosil qiladi, undan esa alohida organizm rivojlanadi. Egizaklar paydo bo'lishi, hozircha sir bo'lib qolmoqda. Ularning kelib chiqishi har xil bo'lishi mumkin. Egizaklar ikkita, yoki bitta tuxumdan rivojlangan bo'lishi mumkin. Uchta egizaklar 3 ta tuxumdan, yoki ikkitasi bitta tuxumdan rivojlangan bo'lishi mumkin. Bunday egizaklar statistik ma'lumotlarga ko'ra, quyidagicha bo'lishi mumkin.

1968 yilda Angliyada birinchi marta Birmingem shahrida 6 nafar egizak tug'ildi. Ulardan 2 nafari o'g'il, 4 nafari qiz bo'lib, onalari pushtsizlikka qarshi preparat bilan davolangan. Egizaklar tug'ilishiga shu dori sabab bo'lgan, deb taxmin qilingan. 1971 yilda Gdanskda 5 ta egizak tug'ildi. Kaliforniyada egizak tuqqan ona, bolalarining otasini aniqlash uchun sudga murojaat qilgan. Bolalar qonini 40 dan ortiq oqsil bo'yicha tahlil qilinganda, ularning otasi 2 kishi bo'lganligi aniqlandi. XIX asrning boshlarida, embriologlar hisobiga ko'ra, 10 ga yaqin shunday holat qayd etilgan.

V.S.Gruzdev (1922) ma'lumotiga ko'ra, Amerikada 2 tuxumdan hosil bo'lgan egizaklarning biri oq, ikkinchisi qora tanli bo'lgan.

Fransiyalik biolog Ellen kuzatishicha, egizaklar tug'ilishi ma'lum qonuniyatga bo'ysunadi. Tabiatda har 87 ta bir farzand tug'ilishiga 1 ta egizak, 87 ta egizakka 1 ta uchtalik, 87 ta uchtalikka 1 ta to'rttalik, 87 ta to'rttalikka 1 ta beshtalik, 87 ta beshtalikka 1 ta oltitalik egizak va hokazo to'g'ri keladi. Egizaklar ko'proq amerikalik negrlarda, yaponlarda esa kamroq (10 ming bittalikka 35 ta ikkitalik egizak) tug'iladi.

4 tadan ko'p egizaklar tug'ilishi kam uchraydi. Odamlarda eng ko'pi 6 tagacha egizak tug'ilgan, shulardan eng ko'pi 5 tasi yashab qolgan. Egizaklarning taxminan 75% i ikkita tuxumdan, 25% i bitta tuxumdan rivojlangan.

"Haqiqiy" yoki bir tuxumdan hosil bo'lgan egizaklarda, bir xil genlar nabori bo'ladi. Shuning uchun ularda to'qimalar bir-biriga to'g'ri keladi, organlarni ko'chirib o'tkazish mumkin, bir xil kasalliklar bilan og'riydi, taxminan bir xil va uzoq yashaydi.

Agar ayol 8 marta tuqqan bo'lsa va u 35-39 yoshda bo'lsa, har xil tuxumdan

hosil bo'lgan egizak tug'ishi mumkin. Shu yoshdagi 7 bola tuqqan ayolda bunday imkoniyat kam bo'ladi va hokazo.

Egizak tug'ilishini boshqaradigan gen ayolning X-xromosomasida joylashgan va bu belgi uning qiziga o'tadi.

1755 yilda Vvedensk qishlog'ining dehqoni Yakov Kirilov 60 yoshda bo'lgan va ikkinchi marta uylangan. Birinchi xotini 21 marta homilador bo'lib, 57 nafar bola tuqqan ( $4 \times 4 \times 7 \times 3 \times 10 \times 2 \times 57$ ). Ikkinchi xotini 7 marta homilador bo'lib, 15 nafar bola tuqqan ( $1 \times 3 \times 6 \times 2 \times 15$ ). U jami 72 bolaning otasi bo'lgan.

1782 yilda Shuysk uezdidan Feodor Vasilev 2 xotindan tug'ilgan 87 bolaning otasi ekanligi haqida Moskvaga xabar berilgan. Birinchi xotini 27 marta homilador bo'lib,  $4 \times 4 \times 7 \times 3 \times 16 \times 2 \times 69$  nafar farzand ko'rgan bo'lsa, ikkinchi xotini:  $2 \times 3 \times 6 \times 2 \times 18$  nafar bola tuqqan. O'shanda Vasilev 75 yoshda bo'lib, farzandlarining 83 nafari hayot bo'lgan.

Hindistonda ikkinchi egizak birinchisidan 45 kundan keyin tug'ilganligi haqidagi ma'lumot bor.

Besh, olti egizaklar tug'ilishi kam uchraydi, tug'ilganda ham ular o'ladi. Germaniyaning Xameln shahrida saqlanib qolgan barelefdagi quyidagi yozuv bor: "1600 yilning 9 yanvari boshlanganda u (ayol) 2 o'g'il va 5 qiz tug'di".

Qo'shaloqli mayiblar. Egizaklarning mayib, ya'ni noto'g'ri rivojlanishiga sabab, blastomerlarning blastodermik pufakcha ichida ertaroq bo'linishiga, yoki kechroq ajralishiga bog'liq bo'ladi. Bo'linish davri egizaklarning normal, yoki mayib bo'lib tug'ilishida hal qiluvchi omil hisoblanadi. Ko'pchilik hollarda noto'g'ri rivojlangan egizaklar o'ladi, yoki bachadonda o'zgarishlarga uchrab, yo'q bo'lib ketadi. Noto'g'ri rivojlanishga olib keluvchi fizikaviy omillarga harorat va nurlanish kiradi. Dengizlarda suv miqdori va uning tarkibining o'zgarishi baliqlarning jabrasida noto'g'ri rivojlanishning bir necha turlari kelib chiqishiga sababchi bo'ladi. Kalamushlarning skeletidagi o'zgarishlar, homiladorligida kam, yoki bir xil ovqat berganda, vitaminlar yetishmaganda paydo bo'lishi, tajribalarda isbotlangan. Baliqlarda o'tkazilgan tadqiqotlardan ma'lum bo'lishicha, embrion rivojlanishining ma'lum davrida turli xil ta'sirotlar bir xil o'zgarishlarni paydo qiladi, lekin bu ta'sirotlar har xil davrlarda ta'sir etdirilsa, turli xil nuqsonlar kelib chiqishi aniqlangan.

Har bir organning o'z rivojlanishi davrida tez o'zgaradigan davrlari bo'ladi. Markaziy nerv sistemasi, xuddi shunday favqulodda tez o'zgarish xususiyatiga ega. Bu davr, uning qalinlashgan plastinka holatidan nerv nayiga aylanish davridir. Ana shu davrda nerv sistemasiga turli xil ta'sirotlar tufayli paydo bo'lgan jarohatlar, har xil o'zgarishlarga (anomaliyalarga) olib kelishi

**Mumkin.** Bu davrda sekin taraqqiy etayotgan organlar esa jarohatlanmaydi. **Ona** organizmi homiladorlik davrida kasalliklarga uchrasa, embrionda noto'g'ri rivojlanish paydo bo'lishi mumkin. Bunday noto'g'ri rivojlanishga bir-biriga yopishgan, yoki qo'shilgan egizaklar misol bo'ladi. Bir-biriga yopishgan egizaklar, yopishgan gavda qismining nomiga "pagus" qo'shimchasi qo'shilib nomlanadi. Boshlari bir-biriga qo'shilgan egizak karapapagus, ko'krak qismi bilan qo'shilganlari esa pigopagus va boshqalar.

Ba'zi hollarda bir tuxumdan taraqqiy etgan egizaklar, bir-biri bilan ozgina ahmiyatsiz qo'shilgan bo'ladi. Bunday egizaklar hayotchan bo'ladi (masalan, alam egizaklari). Ba'zan qo'shiloq egizaklardan biri ikkinchisiga nisbatan kichik bo'ladi, yoki birining ma'lum bir qismi yo'qolgan bo'ladi. Bu kichik organizm parazit, yoki parazit embrion deyiladi. Umuman, turli xil mayiblarni o'rnatish bilan teratologiya yoki patologik embriologiya shug'ullanadi.

Bir-biriga qo'shilgan egizaklarning 20% ga yaqini yashab qoladi. Siam egizaklari Chan va In 1811 yilda Siamda tug'ilgan. Ular ko'kraklari bilan qo'shilgan bo'lib, dastlab yuzma-yuz yotishgan. Keyinchalik o'sishi tufayli ularning birlashgan joyi cho'zilib, erkin harakatlanadigan bo'lib qolishgan.

Siam egizaklarining onasi xitoylik bo'lib, ularni sirkka sotgan, keyin AQSH ga kelib, opa-singillarga uylanib, 20 nafar sog'lom va 2 nafar karli kunduz ko'rishgan. Chan tog'dan tushib ketgan va 1869 yil shol bo'lib qoladi. 1874 yilda o'pka shamollashidan vafot etgan. Uni eshitgan In ham 2 yildan keyin vafot etgan.

Egizaklar ob-havoga ta'sir etishi, shamol, yomg'ir chaqirishi kabi mulohazalar hozircha fanda ilmiy jihatdan isbotlanmagan. Urush davrida Shvesiya va Daniyada egizaklarni maxsus joyda saqlab, davlat, millatning boyligi sifatida himoya qilganlar.

## **Jinssiz va jinsiy ko'payishning gallasishi**

Jinssiz ko'payadigan ba'zi organizmlar jinsiy yo'l bilan ko'paymaydi. Lekin jinssiz ko'payadigan ayrim organizmlar jinsiy yo'l bilan ham ko'payadi. Ayniqsa, jinssiz ko'payadigan avlod, jinsiy ko'payadigan avlodni hosil qiladi. Jinsiy ko'payadigan avlod esa o'z navbatida jinssiz ko'payadigan avlodni hosil qiladi. Jinsiy va jinssiz avlodlarning bunday gallasishi har xil turlarda turli davrlarda, ba'zan ma'lum vaqtda amalga oshadi. Jinsiy va jinssiz ko'payish gallasishining bir necha turlari bor:

1. Ko'payishning birlamchi gallasishi. Bunda jinsiy ko'payish spora hosil qilish bilan gallasadi. Ko'payishning bunday gallasishi sporalilarda,

infuzoriyalarda, mikrosporidiyalarda, xivchinlilarning va o'simliklarning ba'zi vakillarida uchraydi. Bu holat shu guruhlarning filogenezida qadimiy (jinssiz) va progressiv (jinsiy) ko'payish shakli sifatida saqlanib qolgan.

2. Ko'payishning ikkilamchi gallanishi. Bunda rivojlanish siklining turli boqichlarida hayvon jinssiz, yoki partenogenez va jinsiy yo'llar bilan ko'payadi. Bunday ko'payish kovakichlilarda, bo'g'imoyoqlilarda uchraydi.

Agar hayvon bir marta urug'langan tuxum orqali jinsiy ko'payib, keyingi marta partenogenez yo'li bilan ko'paysa, bunday gallanish, geterogoniya deyiladi. Masalan, jigar qurtining sporosistasini embrion bo'laklari rediya, rediya esa serkariya hosil qiladi.

Jinssiz va jinsiy bo'g'inlarning gallanishi, metagenez deyiladi. Masalan, gidrada kurtaklanish va jinsiy hujayralar orqali ko'payish gallanib turadi.

Agar hayvon jinsiy voyaga yetmagan (lichinka) holida ko'paysa, bu hodisa, pedogenez deyiladi. Masalan, trematodlar, ba'zi lentasimon chuvalchanglarda bunday ko'payish uchraydi.

Umuman, jinssiz ko'payadigan organizmlar rivojlanish siklida vaqti-vaqti bilan, jinsiy ko'payishi kombinativ o'zgaruvchanlikni yuzaga keltiradi. Bu esa genetik bir xillikni bartaraf etib, turning evolyusion va ekologik imkoniyatlarini oshiradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Ko'payish nima?
2. Ko'payishning qanday turlari bor?
3. Jinssiz ko'payish nima?
4. Bir hujayralilarda jinssiz ko'payishning qanday turlari bor?
5. Ko'p hujayralilarda jinssiz ko'payishning qanday turlari bor?
6. Jinssiz ko'payishning morfo-fiziologik asoslarini ayting.
7. Regeneratsiya nima?
8. Regeneratsiya turlarini aytib bering.
9. Hujayra ichidagi regeneratsiya deganda nimani tushunasiz?
10. Partenogenez nima?
11. Partenogenezning qanday turlari bor?
12. Androgenoz va ginogenez nima va ularning amaliy ahamiyatini aytib bering.
13. Jinsiy ko'payish nima?
14. Jinsiy va jinssiz ko'payishning gallanishini aytib bering.

15. Ko'payishning qanday ahamiyati bor?
16. Egizaklar qanday paydo bo'ladi?
17. Qo'shaloqli mayiblar qanday paydo bo'ladi?

## II-BOB. JINSIY ORGANLARNING TUZILISHI VA GAMETOGENEZ

**Hujayralar klassifikatsiyasi.** Erkak va urg'ochi organizmlarni tashkil etuvchi hujayralarning bir qismi, yana jinsiy bezlarni tashkil etadi. Bu jarayon minglab yillar davomida, avloddan avlodga o'tib kelaveradi. Hujayralarning ana shu qatorini A. Veysman "Homila yo'li", bunday hujayralarning o'zini esa generativ hujayralar, yoki organizmning generativ qismi deb atadi (generatsiya-ko'payish). Organizmni tashkil etadigan boshqa hujayralarning hammasini, somatik hujayralar deb atadi (soma - tana).

Homila yo'li hujayralarining bir qismi, navbatdagi jinsiy hujayralarni hosil qiluvchi hujayraga aylanadi. Shuning uchun, Veysman bu hujayralarni "o'lmaydigan hujayralar" deb atadi. Somatik hujayralar to'qima va organlarni hosil qiladi, organizm o'lsa, bu hujayralar ham o'ladi. Shuning uchun ularni Veysman "o'ladigan hujayralar" deb atadi. Shunday qilib, tirik organizmlarni tashkil etadigan hujayralar ikkita guruhga bo'linadi: 1) jinsiy (generativ) hujayralar. Bularga tuxum va urug' hujayralar kiradi, ular individning jinsiy ko'payishini ta'minlaydi; 2) somatik hujayralar, butun gavnani tashkil etadigan hujayralar to'plamidan iborat bo'lib, ular jinsiy hujayralarning himoya va oziqlanishini ta'minlaydi.

### Jinsiy organlar

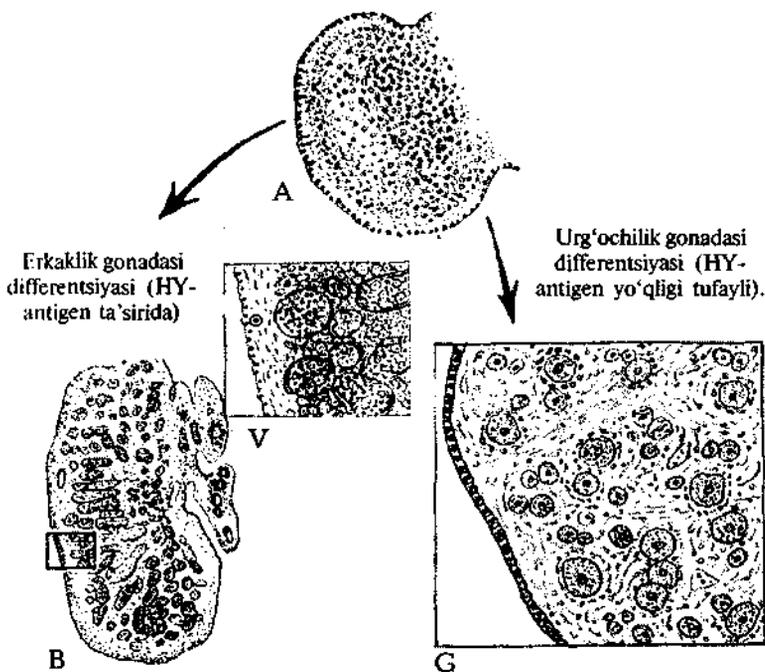
Jinsiy organlarning ikkita muhim fiziologik vazifasi bo'lib, birinchidan, ular jinsiy hujayralar-gametalar (tuxum hujayra va spermatozoid) hosil bo'lishini ta'minlash, ikkinchidan, jinsiy hujayralar va jinsiy bezlar faoliyatini boshqaradigan gormonlar ishlab chiqaradi. Jinsiy organlar 2 xil bo'lib, jinsiy hujayralar rivojlanadigan bezlar (tuxumdon va urug'don) va jinsiy hujayralar o'tadigan yo'llardan iborat.

**Jinsiy organlarning taraqqiyoti.** Jinsiy organlarning taraqqiyoti bir necha jarayonlar va bosqichlardan iborat. Sut emizuvchilar jinsiy organlarining taraqqiyotida ikkita muhim xususiyatga e'tibor berish lozim. Birinchidan, jinsiy organlar taraqqiyotining dastlabki bosqichida indifferent morfologik belgilar, ya'ni ham erkaklik, ham urg'ochilik jinsiy organlarga xos belgilar shakllanadi va ularning qaysi jins ekanligini aniqlab bo'lmaydi. Keyinchalik har xil jinsga oid belgilar shakllanadi. Ikkinchidan, erkaklik jinsining ta'siri yo'qligi tufayli, urg'ochilik jinsiy organi rivojlanadi.

Jinsiy organlar taraqqiyotining dastlabki bosqichi urug'lanish bo'lib, bunda spermatozoid xromosomasi zigota jinsini belgilaydi. XY-xromosomal zigota erkaklik jinsini belgilasa ham, zigotaning dastlabki davrida erkaklik va

Urg'ochilik zigotasining taraqqiyoti bir xil kechadi. Y-xromosomaning asosiy vazifasi indifferent gonadani urug'don hosil bo'lishi tomonga buradi. Bu birlamchi jinsiy hujayraning gonadaga migratsiyasidan keyin sodir bo'ladi. Y-xromosomaning bu vazifasi, undagi NY-antigen orqali bajariladi. Bu antigen bo'lmasa, gonada tuxumdonga aylanadi. Shu bilan jins differensiasiyasining ikkinchi, ya'ni gonada jinsini aniqlash bosqichi tugallanadi (14-rasm).

Keyin embrionning morfologik (somatik) jinsiy belgilari shakllanadi. Embriion taraqqiyotining dastlabki bosqichlarida ikki juft jinsiy kanal bo'ladi. Ulardan biri, mezonefros kanal, ikkinchisi, paramezonefros (myuller) kanaldir. Urug'donning testosteron gormoni ta'sirida mezonefros kanaldan urug' olib ketuvchi kanal hosil bo'lib, siydik kanaligacha davom etadi. Prostata bezi va urug' saqlovchi xalta ham, testosteron bilan bog'liq. Urg'ochilik paramezonefros (myuller) kanalining regeneratsiyasi urug'donning boshqa gormoni - myuller nayi faoliyatini to'xtatuvchi omil gormoni ta'sirida sodir



14-rasm. Gonada differensiasiyasi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

A-indifferent gonada; B-14 haftalik odam embrioni urug'doni; V-urug'don tuzilishi; G-yangi tug'ilgan qiz bola tuxumdoning tuzilishi.

bo'ladi. Urg'ochi embrion gonadasi bu gormonlarni ishlab chiqarmaydi. Testosteron yo'qligi tufayli mezonefros kanal regenerasiyaga uchraydi, myuller nayi faoliyatini to'xtatuvchi omil gormoni yo'qligi tufayli esa, myuller kanalidan tuxum yo'li, bachadon va qinning bir qismi hosil bo'ladi. Tashqi jinsiy organlar ham dastlab, indifferent holda taraqqiy etadi. Keyinchalik testosteron gormoni borligi tufayli erkaklik, testosteron yo'qligi tufayli esa urg'ochilik tashqi jinsiy organlar hosil bo'ladi (15-rasm).

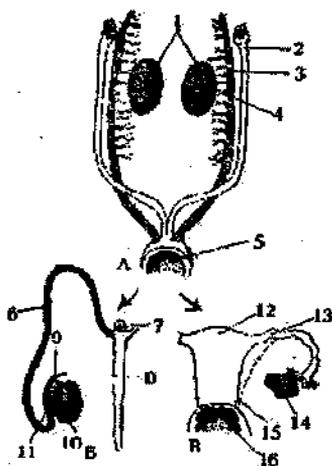
Jinsiy takomillashishning oxirgi bosqichi tug'ilishdan keyin sodir bo'ladi. Yangi tug'ilgan bola, qulay tashqi muhit tufayli o'z jinsiy belgilarini namoyon qiladi. Jinsiy balog'atga yetish davrida esa bu jarayon oxiriga yetadi va jinsiy gormonlar ta'sirida, ikkilamchi jinsiy belgilar paydo bo'ladi.

Jinsiy organlar sistemasi ayiruv organlari va buyrak usti bezi bilan birgalikda taraqqiy etadi. Homilaning gonadasi birlamchi buyrak-mezonefros (volf tanachasi)ning yuzasidagi selomik epiteliyning yo'g'onlashuvidan boshlanadi. Shu vaqtda selomik epiteliyning yo'g'onlashuvi, buyrak usti bezi po'stloq qismining hosil bo'lishiga asos bo'ladigan mezonefros orasida joylashgan, interranal tanani hosil qiladi.

Homilaning uchinchi haftasida birlamchi jinsiy hujayralar (gonosit yoki gametoblast) paydo bo'ladi. Gametoblastlar yirik yadroli, glikogenga va sariqlik moddasiga boy bo'ladi. Gametoblastlar dastlab sariqlik xaltasi devorida hosil bo'ladi va o'sha yerda tez ko'payadi. Qon oqimi bilan yoki o'zi jinsiy organga migrasiya qiladi. Shu davrdan boshlab gonadada gametoblastdan gametosit, undan gameta hosil bo'ladi. Gonadaning epiteliy hujayralari yetilayotgan

15-rasm. Erkaklik va urg'ochilik jinsiy organlarining differensiasiyasi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

A-indifferent bosqichi; B-erkaklik jinsiy organlari differensiasiyasi; V-urg'ochilik jinsiy organlari differensiasiyasi. 1-gonadalar; 2-myuller (paramezonefros) kanal; 3-mezonefros kanal; 4-mezonefros kanalchalar; 5-siydik sinusi; 6-urug' olib ketuvchi kanal; 7-prostata bezining boshlang'ich hujayrasi; 8-siydik chiqaruvchi kanal; 9-urug'don ortig'i kanali; 10-urug'don; 11-urug' olib chiquvchi kanal; 12-bachadon; 13-tuxum yo'li; 14-tuxumdon; 15-Gartner kanali; 16-bachadon bo'yni.



**Jinsiy** hujayrani oziqlantirish vazifasini bajaradi. Epiteliy va interstisial hujayralar jinsiy gormon ishlab chiqara boshlaydi. Gonadadan birlamchi buyrak stromasiga gametositlar o'sib kiradi. Shu vaqtdan boshlab birlamchi buyrakdan kloakaga davom etuvchi birlamchi buyrak nayiga parallel-paramezonefros nay hosil bo'ladi. Shundan boshlab jinsiy sistemaning indifferent taraqqiyoti nihoyasiga yetadi va erkak, urg'ochi jinsiy sistema rivojlanadi.

Indifferent jinsiy organdan erkaklik jinsiy organi homilaning 6-haftasida, urg'ochilik jinsiy organi esa 8-haftasida paydo bo'ladi. Erkaklik jinsiy organi rivojlanishi davrida birlamchi buyrakning yuqori qirrasiga bo'ylab mezenxima to'qimasi o'sadi va keyinchalik undan urug'donning oq kapsulasi hosil bo'ladi. Keyin epiteliyal jinsiy tizimdan urug' kanali, urug'donning egri-bugri kanali paydo bo'ladi. Prostata bezi-embriional rivojlanishning uchinchi oyida chiqaruv kanalining boshlanish qismidagi epiteliy hujayralaridan hosil bo'ladi. Kloakaning oldingi qismida joylashgan mezenximaning o'sib ketishidan, tashqi erkaklik jinsiy organi hosil bo'ladi (16-rasm).

Tuxumdonning embriogenezi davrida birlamchi buyrak asosida mezenxima rivojlanib, buyrak kanali reduksiyaga uchraydi. Mezonefros kanal atrofiyaga uchraydi, paramezonefros kanal rivojlanadi. Paramezonefros kanalining yuqori qismi tuxum yo'liga aylanadi. Uning boshlanishi, tuxumni qabul qiluvchi oladi. Pastki qismi voronkasimon ko'rinishni oladi. Pastki qismi esa o'zaro qo'shilib, bachadon va qinni hosil qiladi (17-rasm).

Taraqqiy etayotgan tuxumdonda mezenximadan iborat bo'lgan birlamchi buyrakning qoldiq tanasi, uning asosiy qismi hisoblanadi. Jinsiy valikning ustki epiteliy hujayralari o'sib, ana shu asosiy qismida jinsiy tizimga aylanadi. Mezenxima jinsiy tizim orqali o'sib, birlamchi follikulaga aylanadi. Har bir follikula ovosit va uni o'rab turgan follikulyar epiteliydan iborat bo'ladi.

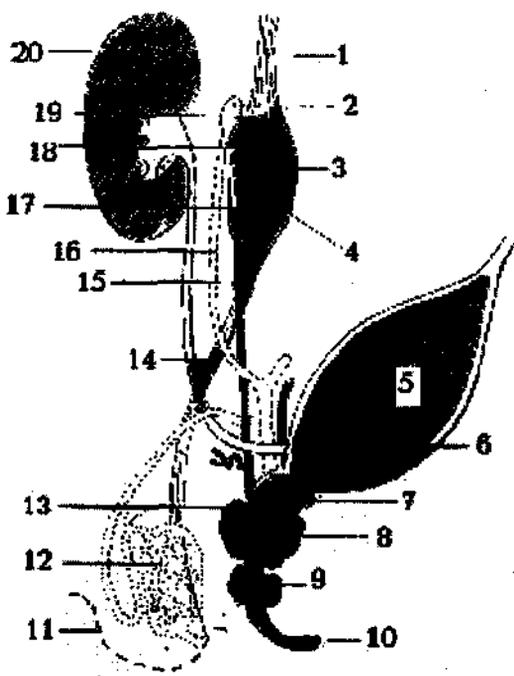
### **Birlamchi jinsiy hujayralarning kelib chiqishi va rivojlanishi**

1880 yilda Nussbaum birinchi marta jinsiy va somatik hujayralar farqini va jinsiy hujayralarning ontogenezning embrion (murtak) davrida, hosil bo'lish yo'lini aytgan edi. Bu g'oyani A. Veysman rivojlantirdi.

Murtak yo'li g'oyasining mazmuni shundan iboratki, jinsiy va somatik hujayralar rivojlanishi, ontogenezda juda erta farqlanadi. Haqiqatdan ham jinsiy hujayralar, yoki birlamchi jinsiy hujayralar, (gonositlar) ancha erta somatik hujayralardan yirikligi, yadrosining kattaligi, sitologik xususiyatlari bilan farqlanadi. Gonositlarning sitoplazmasida topilgan xarakterli

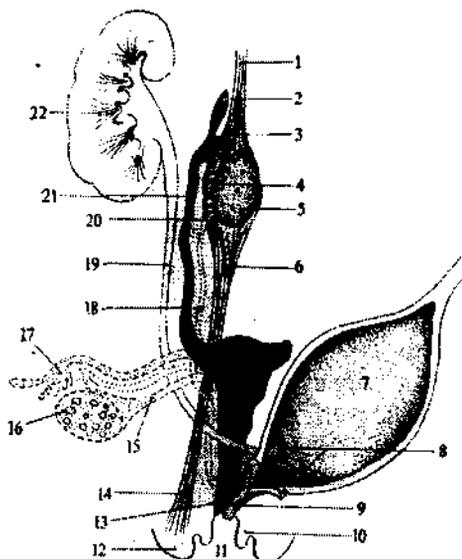
16-rasm. Sut emizuvchilar embrionida erkaklik jinsiy sistemasi kanallari (O.Gertvig, 1906 bo'yicha).

1-diafragma bog'lami; 2-urug'don qobig'i; 3-urug'don; 4-urug'don ortig'i kanali; 5-siydik kanali; 6-siydik kanali teshigi; 7-prostata bezining bo'shlig'i; 8-prostata bezi; 9-bulbouretral bez; 10-siydik chiqaruv kanali; 11-moyak; 12-urug'don; 13-urug' chaqiruvchi kanal teshigi; 14-chov bog'lami; 15-mezonefros kanal; 16-myuller kanali; 17-urug'don ortig'ining po'sti; 18-efferent kanal; 19-urug'don ortig'i



17-rasm. Urg'ochilik jinsiy organining rivojlanishi (O.Gertvig, 1906 bo'yicha).

1-mezonefrosning diafragma bog'lami; 2-hydatidum; 3-tuxum yo'lining uchki qismi; 4-tuxumdon ortig'i; 5-tuxumdon; 6-mezonefrosning bo'shliq bog'lami; 7-siydik xaltasi; 8-siydik yo'lining teshigi; 9-siydik chiqaruv kanali; 10-kichik uyatli lab; 11-chiqish joyi; 12-katta uyatli lab; 13-qin; 14-bachadonning yumaloq bog'lami; 15-tuxumdonning yumaloq bog'lami; 16-tuxumdon; 17-tuxum yo'li; 18-mezonefros kanal; 19-siydik yo'li; 20-tuxumdon oldi; 21-tuxum nayi; 22-buyrak.



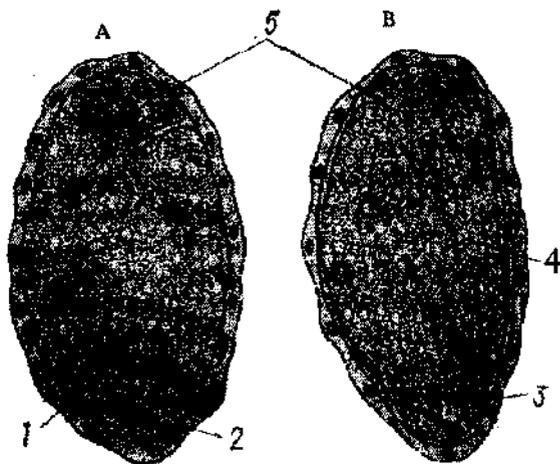
ultrastruktura, ektosoma deyiladi. Uning bo'lishi, gonositning asosiy belgisi hisoblanadi. Shu o'rindayangi gipotезapaydo bo'ldi, unga ko'ra, ektosoma jinsiy hujayralarning totipotent tarkibini belgilaydi. Elektron mikroskop yordamida uning tarkibida RNK, oqsil borligi aniqlandi. Ma'lum bo'lishicha, jinsiy hujayralardagi "jinsiy determinantlar" somatik hujayralarda bo'lmaydi. Ayrim tuban hayvonlarda bunday modda somatik hujayralarda ham uchraydi va ularni jinsiy hujayralarga aylantiradi.

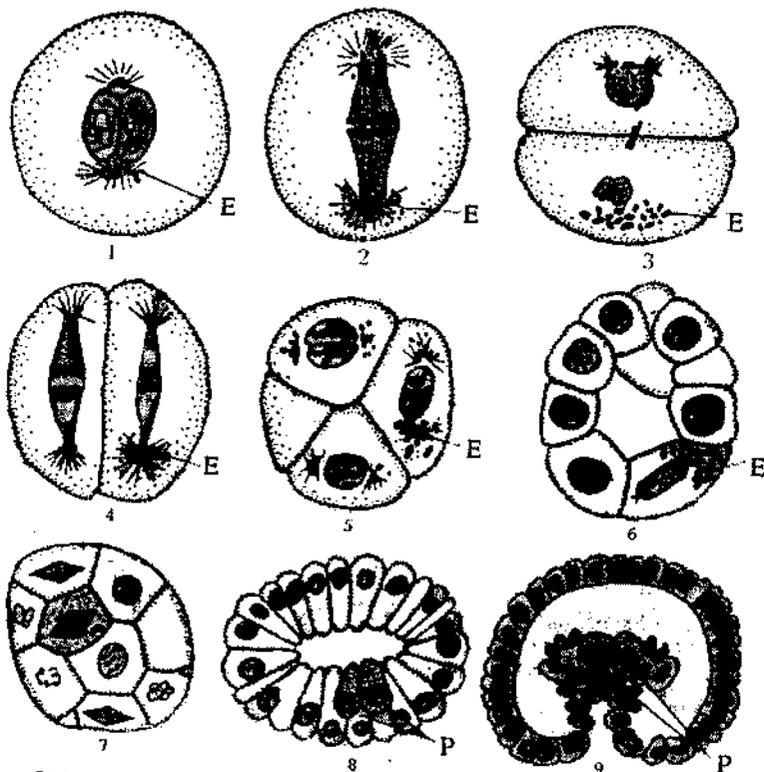
Olimlarning fikricha, "jinsiy determinant"ni birlamchi jinsiy hujayralarni aniqlash uchun, belgi sifatida qabul qilish mumkin. Embriyning birlamchi jinsiy hujayralarni hosil qiluvchi blastomerini gonoblast deb ataladi. Ana shu qismini ko'chirib o'tkazish orqali, ularning paydo bo'lishini aniqlashga erishildi. Jumladan, hasharotlarning ikki qanotlilar turkumi vakillarida tuxumning orqa tomonida ektosoma (jinsiy determinant) to'planishini kuzatish mumkin (18-rasm). Ooplazma (jinsiy plazma)ning bu qismi bo'linish natijasida, birlamchi jinsiy hujayraga aylanadi. Ot askaridasida birlamchi jinsiy hujayrasomatik hujayralarning to'rtinchi bo'linishi keyin, sikloplarda birlamchi jinsiy hujayra, birinchi bo'linishdan keyin hosil bo'ladi (19-rasm).

Umurtqali hayvonlarda birlamchi gonositlar, umurtqasiz hayvonlarga nisbatan kechroq paydo bo'ladi. Ammo dumsiz amfibiyalarda jinsiy plazma, tuxum urug'lanishidan oldin paydo bo'ladi. Dumli amfibiyalarda esa "jinsiy determinant" urug'lanmagan tuxumda topilmagan. Ularda gonosit, tuxumdan lichinka chiqishi oldidan paydo bo'ladi. Chunki ularda gonosit mezodermadan hosil bo'ladi.

18-rasm. Hasharotlarda jinsiy hujayralarning shakllanishi (*Miastor americana*) (R.Xegner, 1912 bo'yicha).

A-8 yadroli bosqichdagi tuxum (4 tasi ko'rinib turibdi); B-keyingi bosqich. 1-bo'lajak jinsiy hujayraning yadrosi; 2-ektosoma (jinsiy plazma); 3-birlamchi jinsiy hujayra; 4 - tuxumning sitoplazmasi; 5- oziqlanuvchi hujayra.





19-rasm. Sikloplar rivojlanishining dastlabki bosqichida jinsiy hujayralarning shakllanishi (E.Sharnio-Kotton, 1968 bo'yicha).  
 1-9- urug'langan tuxum hujayra rivojlanishining bosqichlari; e-ektosomal; p-birlamchi jinsiy hujayra.

Yuksak umurtqaliflarda (qushlar, repteliyalar, sut emizuvchilarda) gonosit embrion va embriondan tashqari organlar orasidan topilgan.

Embrionning dastlabki davrida topilgan birlamchi gonositlar jinsiy hujayralarning yagona manbaimi, yoki ular keyinchalik somatik hujayralardan ham paydo bo'ladimi? Tuban umurtqasiz hayvonlarda - bulutlar, kovakichlilar, yassi va yumaloq chuvalchanglarda jinsiy hujayralar, butun hayoti davrida paydo bo'lib boraveradi. Jumladan, halqali chuvalchanglarning jinsiy voyaga yetgan formalarida gonada olib tashlansa ham, alohida "zaxira" hujayralar - neoblastlardan jinsiy hujayralar paydo bo'lishi aniqlangan. Shunday holat kiprikli chuvalchanglarda ham kuzatilgan. Kovakichlilarda

ham zaxira hujayralar bo'lib, ular interstisial i-hujayralar deb ataladi. Bu hujayradan har xil hujayralar, jumladan, jinsiy hujayralar hosil bo'ladi.

Bulutlarda jinsiy hujayralar butun hayoti davomida hosil bo'ladi va 2 xil yo'l bilan: harakatchan amyobasimon arxeositlardan va yoqali xivchinli xonositlardan paydo bo'ladi. Xoanositlar dastlab arxeositlarga, ular esa jinsiy hujayralarga aylanadi.

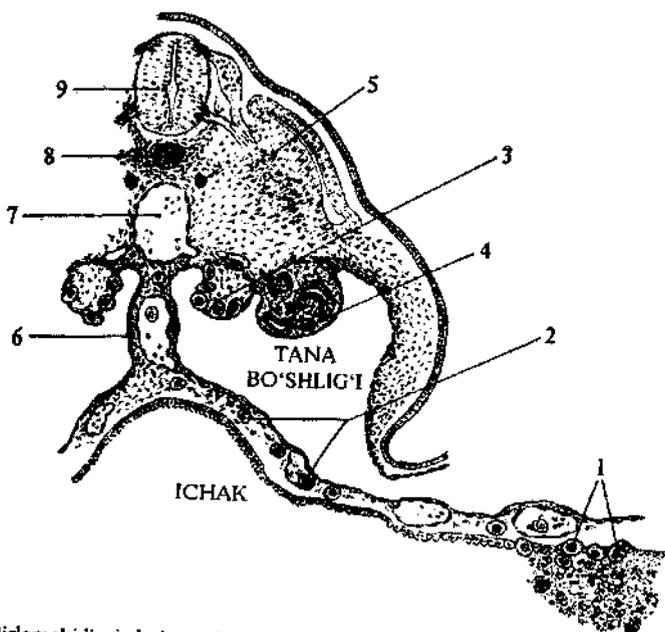
Uzoq yillar davomida yuksak hayvonlar - mollyuskalar, bo'g'imoyoqlilar, nitnatanelilar, umurtqali hayvonlarda birlamchi jinsiy hujayralar jinsiy hujayralarning yagona manbaimi, yoki keyinchalik somatik hujayralardan hosil bo'ladimi? degan munozarali savol turardi. Bu savolga tajriba yo'li bilan, ya'ni birlamchi gonositni yo'qotish bilan javob topildi. Jumladan, nurlantirish yo'li bilan hasharotlar tuxum plazmasining va qushlar tuxumining gonosit qismini nobud qilish mumkin. Shundan keyin embrion rivojlanadi, ammo gonosit rivojlanmaydi. Birlamchi gonosit ko'chirib o'tkazilgandavaresi pientning gonositi olib tashlanganda, resi pientdadonorning gonositi rivojlangan.

Bu tajribalardan ma'lum bo'lishicha, umurtqalilarda va umurtqasizlarda (bulutlar, kovakichlilar, yassi va halqali chuvalchanglardan tashqari) birlamchi gonositlarning yagona manbai rivojlanishning dastlabki davrlarida paydo bo'ladi. Boshqacha aytganda, embrion hujayralari rivojlanishining dastlabki davrlarida, jinsiy va somatik hujayralarga ajraladi. Ammo ba'zi olimlar hozirgacha gonositlar (jumladan, baliqlarda) rivojlanishning keyingi bosqichlarida, gonadaning epiteliy hujayralaridan paydo bo'ladi, degan fikrlarni aytmoqda.

**Birlamchi jinsiy hujayraning migrasiyasi.** Jinsiy hujayralarning rivojlanishi uzoq davom etadi. Hamma hayvonlarda gonadalar gonositlardan keyin paydo bo'ladi. Birlamchi gonositlar mustaqil harakatlanish, ya'ni migrasiya qilish qobiliyatiga ega. Tovuq embrionining gonositlari o'z yo'lining ma'lum qismini qon orqali, qolgan qismini faol harakatlanib bosib o'tadi (20-rasm).

Fransuz embriologlari E. Volf va F. Dyubua ma'lumotlariga ko'ra, gonositlarning harakatlanishiga, gonadadan ajraladigan kimyoviy moddalar ijobiy ta'sir etadi. Ammo bu xemotaksis hodisasi, yoki harakatlanishning oddiy faollashtirishi ekanligi hozircha noma'lum.

Dastlab gonositlar soni embrionda kam bo'ladi. Gonosit gonadaga o'mashib olgandan keyin, intensiv bo'linadi va soni ortadi. Sames (erkak) va samka (urg'ochi) jinsiy bezining rivojlanishi davrida, gonositning joylashishi tinqlanadi. Gonadaning jinsga bog'liq holda rivojlanishining dastlabki davrida, gonosit erkaklik urug' kanalining ichiga, urg'ochilik jinsiy bezining tashqarisida joylashadi. Embrion jinsini gistologik jihatdan aniqlash mumkin bo'lgan davrdan, boshlab goniylarni spermatogoniy, yoki oogoniy deb ataladi.



20-rasm. Birlamchi jinsiy hujayraning paydo bo'lishi va uning gonadaga migratsiyasi (B. Karlson, 1983 bo'yicha).

1-sariqlik xaltasining ektodermasidan birlamchi jinsiy hujayralarning paydo bo'lishi; 2- birlamchi jinsiy hujayralarning migratsiyasi; 3- birlamchi jinsiy hujayralarning gonadaga joylashuvi; 4-embriional buyrak; 5-miotom; 6-dorsal tutqich; 7-aorta; 8-xorda; 9- rivojlanayotgan orqa miya.

Gonositning goniya aylanishi, bir qancha o'zgarishlar tufayli amalga oshadi, jumladan, ular yiriklashadi, yumaloq shaklni oladi, amyobasimon harakati yo'qoladi, intensiv ko'payadi.

Keyinchalik oogoniylarning bo'linishi to'xtaydi. Bu davrga kelib, tuxumdonda oogoniylarning ma'lum zaxirasi to'planadi. Ularning oz qismi, yetilgan tuxum hujayraga aylanadi, ko'p qismi nobud bo'ladi, yoki degeneratsiyaga uchraydi. Hisoblarga qaraganda, 5 oylik odam embriionida 6800000, tug'ilish oldidan 1 mln, 7 yoshda 300000 oogoniy bo'ladi. Oogoniylar sonining ortishi, har xil hayvonlarda har xil muddatlarda to'xtaydi. Masalan, sut emizuvchilarda bu jarayon tug'ilishgacha, ba'zi hayvonlarda tug'ilishdan keyin to'xtaydi, ba'zi tuban primatlarda oogoniylar jinsiy voyaga yetganda ham ko'payadi.

Spermatogoniylarning ko'payishi, aksincha butun jinsiy voyaga yetgan

Uyqor davomida uzluksiz (issiqqonli hayvonlarda), yoki mavsumiy (sovuqqonli hayvonlarda) sodir bo'ladi.

Gametogenezning keyingi bosqichlarida spermatogoniylar va oogoniylar murakkab o'zgarishlardan keyin yetilgan jinsiy hujayralar-spermatozoid va tuxum hujayraga aylanadi. Bu jarayonlar hujayra yadrosi va sitoplazmasida ko'plab o'zgarishlar sodir bo'lishi bilan, amalga oshadi va oogoniy hamda spermatogoniy morfologik va fiziologik jihatdan erkaklik va urg'ochilik jinsiy hujayralariga aylanadi. Bu o'zgarishlar quyidagilardir:

1. Rivojlanayotgan tuxum hujayrada ko'plab makromolekula, subhujayraviy va oziq moddalar sintezlanadi va kiradi. Ana shu moddalar hisobidan tuxum hujayra kattalashadi, shakllanayotgan spermatozoidda sitoplazma umuman yo'qoladi va ba'zi moddalar sintezlanadi.

2. Jinsiy hujayralar rivojlanishi davrida meyoza bo'linish sodir bo'ladi. Uning 2 ta xususiyati: xromosomalar sonining kamayishi va gomologik xromosomalarda genlar rekombinatsiyasi sodir bo'ladi.

3. yetilgan jinsiy hujayralarda ularni tashkil etuvchi moddalar shakli va funksiyasiga qarab qayta taqsimlanadi.

### Jinsiy organlarning tuzilishi

Jinsiy hujayra va jinsiy gormon ishlab chiqaruvchi bezlar, jinsiy bezlar yoki gonadalar deb ataladi. Gonada grekcha "gonao" - tug'uvchi, tug'diruvchi, degan ma'noni bildiradi.

**Bulutlarning** ko'pchiligi germafrodit bo'lib, ba'zi turlari ayrim jinslidir. Bulutlarning ayrim jinslilarining biri faqat tuxum hujayra, boshqasi faqat spermatozoid hosil qiladi. Bulutlarning jinsiy bezlari bo'lmaydi. Ularda jinsiy hujayralar mezogliyadagi arxeositlardan hosil bo'ladi. Spermatozoid suvga chiqib, qo'shni koloniyadagi tuxum hujayraga kiradi va urug'lanish sodir bo'ladi.

**Kovakichlilarning** ham ko'pchilik turlari germafrodit bo'lib, cho'ntaksimon jinsiy bezlari entodermada, ba'zi turlarida ektoderma va mezogliya o'rtasida joylashgan.

**Kiprikli chugalchaglarning** erkaklik jinsiy organlari ko'plab urug'donlardan iborat bo'lib, ulardan urug' olib chiquvchi kanallar boshlanadi. Bu kanallar yig'ilib, ikkita urug' kanalini hosil qiladi. Urug' kanalining kengaygan joyi, urug' saqlovchi xalta deyilib, uning oxiri jinsiy qo'shilish organi bilan birlashgan.

Urg'ochilik jinsiy organlari bir juft tuxumdondan iborat. Tuxumdondan bir juft tuxum yo'li boshlanib, ular birlashadi va jinsiy qo'shilish organining

yonidan tashqariga ochiladi. Juft tuxum yo'li kanaliga ko'plab sariqlik bezidan sariq hujayra quyiladi va ular zaxira moddaga boy bo'ladi.

**Trematodlarning** jinsiy organlari, juda murakkab tuzilgan. Tashqi jinsiy teshik, organizmning har xil qismida joylashgan. Erkaklik va urg'ochilik jinsiy teshigi birlashib, umumiy jinsiy kloakani hosil qiladi. Ba'zilarida 2 ta so'rg'ich o'rtasida 2 ta jinsiy teshik yonma-yon joylashgan bo'lishi mumkin (21-rasm).

Erkaklik jinsiy bezlari 2 ta, 1 ta, ba'zan ko'p urug'donlardan iborat. Uning har biridan urug' yo'llari boshlanib, ular qo'shilib, yagona urug' yo'lini hosil qiladi. Urug' yo'li o'z yo'lida bir nechta urug' xaltasini hosil qiladi. Urug' yo'li urug' saqlovchi xalta bilan tugaydi. Urug' xaltasidan qo'shilish organi sirrus boshlanadi. Sirrus muskulli jinsiy xalta, bursada joylashgan. Bursada bir hujayrali prostata bezlari ham joylashgan.

Urug'don oval, aylana shaklda bo'ladi. Urug' yo'lida ki prikli epiteliy hujayralari, tashqarisida muskullar joylashgan.

Jinsiy bursada urug' saqlovchi xalta, prostata bezi, urug' xalta, sirrus joylashgan. Ba'zi turlarida jinsiy bursa yo'q. Umuman, bursa jinsiy qo'shilish vaqtida urg'ochi individni ushlab turish vazifasini bajaradi.

Urg'ochilik jinsiy organlari, nisbatan murakkab tuzilgan bo'lib, ootipga tuxumdon, laurerov kanali, melis tanachasi, sariqlik bezi, urug' qabul qiluvchi xalta, bachadon (qin) ochiladi. Tuxumdon asosan bitta bo'lib, oval, aylana shaklda bo'ladi. Tuxum yo'li qisqa va voronkasimon bo'lib, qisqaruvchi muskuldan iborat. Bu muskullarning qisqarishi tufayli, tuxum ootipgachiqadi. Tuxum yo'li ki prikli epiteliy hujayralari bilan qoplangan.

Melis tanachasi juda ko'plab bir hujayrali bezlardan iborat bo'lib, uning yo'li ham ootipga quyiladi.

Laurerov kanali ham ootipga quyiladi. Bu kanalning vazifasi haqida 2 xil fikr bor: 1. Bu kanal qin vazifasini bajaradi. Chunki bachadon urug'langan tuxum bilan to'lib, qo'shilishga va spermatozoidning urug' xaltasiga o'tishiga yo'l qo'ymaydi. 2. Bu kanal ortiqcha sariqlik moddasini tashqariga chiqaradi. Chunki ortiqcha sariqlik, tuxum hosil bo'lishiga halaqit beradi.

Urug' qabul qiluvchi xalta, jinsiy qo'shilgan paytda almashtirib olingan spermatozoidni o'zida saqlaydi.

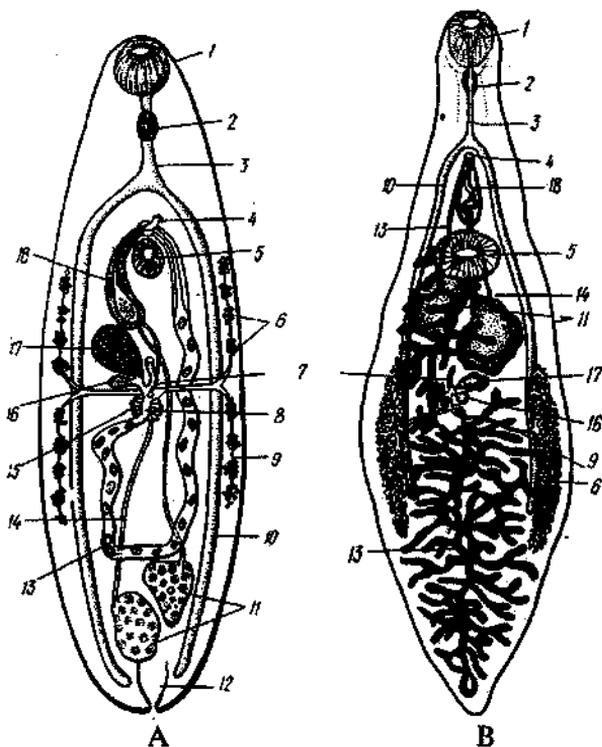
Sariqlik bezi ichak atrofida joylashadi va ko'plab alohida follikulalardan iborat. Sariqlik bezi juft, toq bo'lishi mumkin. Sariq bezining yo'li bilan sariqlik ootipgachiqadi. Undan tuxum po'sti hosil bo'ladi vabir qismi tuxum uchun ozuqa hisoblanadi.

Bachadon uzun naysimon kanaldan iborat bo'lib, ootipdan boshlanadi

Va tashqi jinsiy teshik bilan tugaydi. Ootipdan boshlangan bachadon bir qancha burilishlar hosil qiladi va shunday qilib uzayadi. Ba'zi turlarida bachadon butunlay bo'lmaydi. Unda ootip metratermga, ya'ni bachadonning oxiriga tutashadi. U muskul bilan qoplangan bo'ladi.

Trematodlarning bachadoni ikkita vazifani bajaradi: 1. Urug'langan tuxumni oqalaydi va yetilganlarini tashqariga chiqaradi. Shunday qilib, bachadon vazifasini bajaradi. 2. Yosh individlarda spermanni qabul qilish va urug' qabul qiluvchi xaltaga o'tkazish, ya'ni qin vazifasini bajaradi.

Nematodlarning juda ko'pchiligi ayrim jinsli bo'lib, ularda jinsiy dimorfizm hodisasi yaxshi rivojlangan. Erkaklarining bo'yi kaltaroq, dumi gajaksimon



21-rasm. Trematodlar jinsiy organlarining tuzilishi (J.Smit, 1956 bo'yicha).

1-og'iz so'rg'ichi; 2-tomoq; 3-qizilo'ngach; 4-jinsiy teshik; 5-qorin so'rg'ich; 6-sariqlik bezi; 7-laurerov kanali; 8-ootip; 9-sariqlik kanali; 10-ichak tarmog'i; 11-urug'don; 12-ayiruv xaltasi; 13-bachadon; 14-urug' yo'li; 15-po'choq bezi; 16-urug' qabul qiluvchi xalta; 17-tuxumdon; 18-qo'shilish organi.

qayirilgan, ingichkaroq bo'ladi. Erkaklik jinsiy organlari bir juft uzun ipsimon urug'don, urug' yo'li, urug' pufagi, mukulli urug' sochuvchi kanal, spikula va yordamchi organlar (rulek, bursa) dan iborat. Spikula xitindan tuzilgan bo'lib, ko'pincha bir juft bo'ladi. Urg'ochisi bilan qo'shilganda, spikula orqali spermatozoid urg'ochisi qiniga o'tadi. Rulek spikula harakatini boshqaradi. Bursa urg'ochisini ushlab turish vazifasini bajaradi. Ba'zi turlarida bursa bo'lmasligi ham mumkin. Nematodlarda spermatozoid amyobasimon tuzilishga ega bo'lib, boshqa hamma hayvonlarning spermatozoididan farq qiladi. Bularning spermatozoidi erkin amyobasimon harakatlana oladi.

Urg'ochilik jinsiy organlari bir juft uzun ipsimon tuxumdon, tuxum yo'llari, bachadon va qindan iborat. Bachadon devori ko'plab muskulli va bezli hujayralardan iborat. Tuxum hujayraning urug'lanishi va tuxum po'stining shakllanishi bachadonda amalga oshadi.

**Skrebnilar** ayrim jinsli, samkalarining juft tuxumdoni ligament ichida joylashgan. Undan tuxum yo'li boshlanadi. Rivojlanishning boshlang'ich bosqichlarida tuxumdon ligament ichida, yoki tana bo'shlig'ida erkin yuradigan tuxum hujayralariga bo'linib ketadi. Tuxum chiqaruvchi kanal o'ziga xos tuzilishdagi kompleksdan iborat bo'lib, onalik qo'ng'irog'i (devori muskuldan tuzilgan bo'lib, ligamentdan yoki tana bo'shlig'idan boshlanadi), tuxum yo'li, bachadon va qindan iborat. Aniqlanishicha, onalik qo'ng'irog'i yetilgan tuxumlarni ajratib, tuxum yo'liga o'tkazadi. yetilmagan tuxumlar maxsus ventral teshik orqali ligamentga, yoki tana bo'shlig'iga qaytarib yuboriladi. Qin gavdaning oxiridan tashqariga ochiladi.

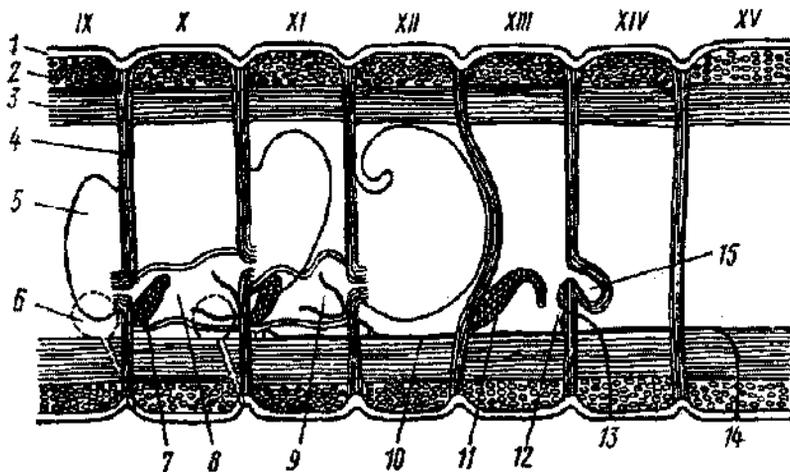
Erkaklik jinsiy organlari urug'don, urug' yo'li sement bezi, jinsiy bursa va qo'shilish organidan iborat. Urug'doni sharsimon shaklda bo'lib, ikkita bo'ladi. Ular oldin-keyin bo'lib, ligamentning ichida joylashgan. Potologik jarayonlar paytida urug'don bitta bo'lishi ham mumkin. Urug'don akantosefal lichinkalik davrida, oraliq xo'jayin organizmida shakllana boshlaydi. Urug'dondan urug' yo'li boshlanib, penisga yetmasdan kengayib, urug' xaltasini hosil qiladi. Urug'don atrofida sement bezi degan bez bo'ladi. Uning shakli noksimion, naysimon, yoki kurtaksimon bo'ladi, soni 3,4,6,8, ta bo'lishi mumkin va bu son avlodning belgisi hisoblanadi. Sement bezining maxsus kanali orqali penisga kelib quyiladi. Bu bez yopishqoq sekret ishlab chiqaradi, bu sekret jinsiy qo'shilishdan keyin, urg'ochi jinsiy teshigini og'zini bekitib tashlaydi. Van Kliv (1949) sement bezini uchta turini farqlaydi: 1. Sinsitial sement bezi ko'p yadroli bo'ladi. 2. Ko'p sement bezi har biri bezda bitta yadro bo'ladi va har biri alohida kanalga ega. 3. Ko'p sement bezi har bir bez kapsulaga o'ralgan va yadro elementlari bo'ladi. Yopishqoq sekret ishlab chiqaradi. Eng sodda tuzilishga ega bo'lgani sinsitial sement bezi bo'lib,

undan boshqatidagi bezlar taraqqiy etadi.

Qo'shilish organi - penis muskuldan iborat bo'lib, bursa atrofida joylashgan. Bursa muskuldan iborat. Bursa qo'shilish davrida samkani ushlab turish vazifasini bajaradi. Shu payt penis orqali urug' urg'ochi jinsiy yo'llariga o'tadi va semet bezidan ham sekret ishlab chiqarilib, penis orqali urg'ochiga o'tadi va urg'ochi jinsiy teshigini bekitib, urug'ning qaytib chiqishiga yo'l qo'ymaydi.

**Halqali chugalchalardan** yomg'ir chugalchangining jinsiy organlari 9-15-segmentlarda joylashgan bo'lib, ular germafroditdir. 10-11-segmentlarda 2 juft urug'don maxsus kapsulada joylashgan va ularda 3 juft urug' xaltasi bo'ladi. Spermatozoid kapsuladan urug' xaltasiga tushadi. Urug' xaltasida spermatozoid yetaladi va qaytadan urug' kapsulasiga o'tadi. Undan urug' kanali orqali, 15-segmentga keladi (22-rasm).

Urg'ochilik jinsiy sistemasi 1 juft juda kichik tuxumdondan iborat bo'lib, 13-segmentda joylashgan. Undan boshlanadigan voronkasimon tuxum yo'li 14-segmentga ochiladi. Bundan tashqari, urg'ochilik jinsiy sistemasiga 9-10-segmentda joylashgan 2 juft urug' qabul qiluvchi xalta ham kiradi. Unda 2 ta individ qo'shilganda, bir-biriga almashtirib olingan spermatozoid saqlanadi.



22-rasm. Yomg'ir chugalchangi jinsiy organlarining tuzilishi (P. Gesse, 1859 bo'yicha).  
1-epidermis; 2-xalqasimon muskul; 3-silliq muskul; 4-dissepiment; 5-urug' xaltasi; 6-urug' qabul qiluvchi xalta; 7-urug'don; 8-urug'don kapsulasi; 9-erkaklik jinsiy voronkasi; 10-urug' yo'li; 11-tuxumdondan; 12-urg'ochilik jinsiy voronkasi; 13-urg'ochilik jinsiy teshigi; 14-erkaklik jinsiy teshigi; 15-tuxum xaltasi.

Belbog'ni hosil qiladigan 32-37-segmentlar, jinsiy organlar sistemasiga kiradi. Chunki uning sekretidan pilla hosil bo'ladi.

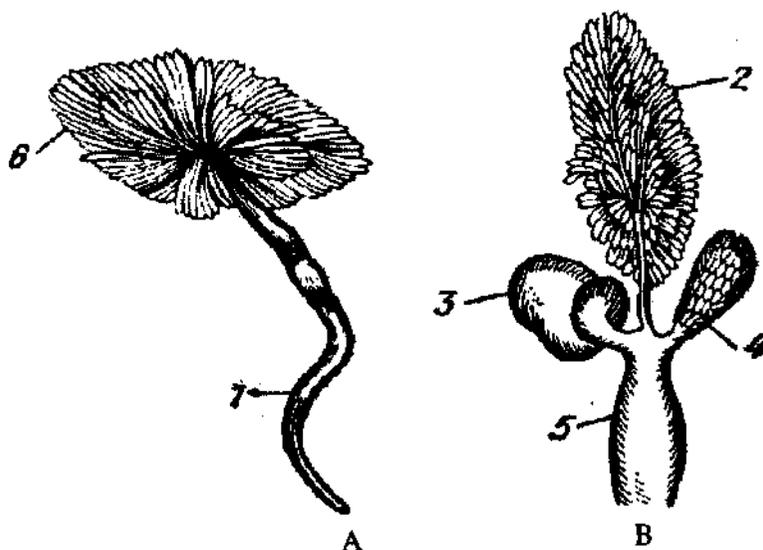
**Mollyuskalardan** qorin oyoqlilar sinfining oldjabralilar kenja sinfi vakillari ayrim jinsli, orqa jabralilar va o'pkalilar kenja sinflari vakillari germafrodit hayvonlardir. Ularning jinsiy bezlari toq bo'lib, o'zining chiqarish kanali bo'lmaydi (23-rasm). Jinsiy hujayralar o'ng buyrakka chiqadi. Germafroditlar (tok shilliq qurtida) jinsiy organlari murakkab tuzilgan bo'lib, bitta germafrodit bezdan iborat. Bu bez ham spermatozoid, ham tuxum hujayra ishlab chiqaradi. Bezdan bitta germafrodit kanal boshlanib, uning kengaygan jinsiy cho'ntakchasida, urug'lanish sodir bo'ladi. Bu umumiy kanal ikkiga bo'linib, uzun tuxum yo'li, kalta urug' yo'lini hosil qiladi. Tuxum yo'liga oqsil bezidan sekret quyiladi, undan tuxumning po'sti hosil bo'ladi. Keyin tuxum yo'li qinga, qin esa jinsiy kloakaga ochiladi. Qinga urug' qabul qiluvchi xalta yo'li ochiladi, undan sperma keladi. Shuningdek, qinga tuxum po'stini hosil qiladigan sekret ishlab chiqaradigan bez ham ochiladi. Qinga "sevgi o'qlari xaltasi" ham ochiladi. Bu o'qlar ohakli ignalardan iborat bo'lib, qo'shilish oldidan bir-biriga otadi. Ular qo'zg'alish hosil qiladi. Urug' yo'li urug' xaltasiga, penisga va jinsiy kloakaga keladi. Urug' kanaliga uzun qamchisimon bez ochiladi. Undan ajralgan sekret spermatozoiddan spermatofora hosil qiladi. Ba'zi mollyuskalar (tok shilliq qurti) qo'shilishda bir-birini urug'lantiradi. Ba'zilarida (germafroditlarida) bitta individ samka, yoki sames vazifasini bajaradi.

**Bo'g'imoyoqlilardan qisqichbaqasimonlarning** erkaklik jinsiy organlari bitta ikkiga ajralgan urug'dondan iborat bo'lib, uning ichki bo'shlig'i bor. Urug'dondan 2 ta uzun urug' kanali boshlanib, chiqaruv teshigiga yaqin joyda urug' xaltasini hosil qiladi.

Urg'ochilik jinsiy bezi 1 juft tuxumdan iborat bo'lib, undan kalta tuxum yo'li boshlanadi. Tuxumdonning ustki qismida follikulalar bilinib turadi.

**O'rgimchaksimonlar** ayrim jinsli bo'lib, jinsiy bezlari qorin qismida joylashgan. Primitiv turlarida jinsiy bezlar juft, ko'pchiligida jinsiy bezlar qo'shilib bitta bezni hosil qiladi. Chayonlarning samesida 2 ta urug'don bo'lsa, samkasida tuxumdonlari qo'shilib ketgan. Gonadadan doimo juft jinsiy kanal boshlanib, keyin ular qo'shiladi va tashqariga ochiladi.

**Hasharotlarning** urg'ochilik jinsiy organlari bir juft tuxumdonidan iborat bo'lib, har bir tuxumdon bir necha naylardan iborat (24-rasm). Bu naylarning tuxum yo'liga birlashgan tomoni yo'g'on, ikkinchi uchi esa ingichkalashib boradi. Ularning soni ko'p bo'lishi mumkin. Masalan, o'simlik bitlarida bitta tuxumdonida bitta nay, suvaraklarda 16 ta, asalarilarda 200 ga yaqin, termitlarda



23-rasm. Mollyuskalar jinsiy organlarining tuzilishi (K. Klaus, 1873 bo'yicha).

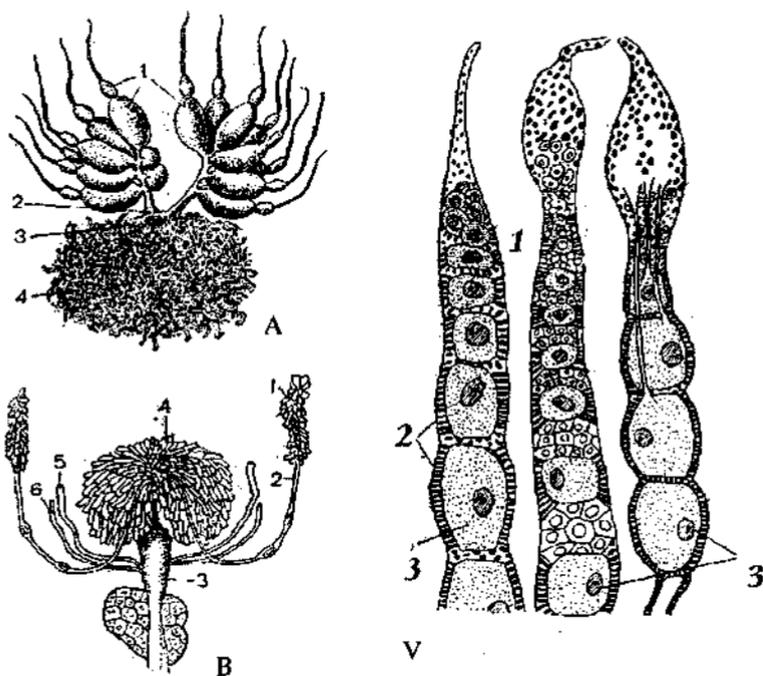
1-urug' yo'li; 2-tuxumdon; 3-oqsil bezi; 4-urug' qabul qiluvchi xalta; 5-bachadon; 6-urug'don.

2500 ta nay bo'ladi. Tuxumni ko'p yetishtirish, tuxumdonidagi tuxum naylarining soniga bog'liq.

Tuxum naylarining ichki qismida, tuxum yo'liga yaqin joyida, birlamchi jinsiy hujayralar joylashgan bo'lib, ulardan oositlar yetiladi. Ularning atrofini follikulyar hujayralar o'rab olgan bo'ladi. Jinsiy hujayralar yetilishi bilan, ularning o'rnini birlamchi jinsiy hujayralar egallaydi. Oositlarning o'rtasida sariqlik moddasi joylashgan bo'lib, ular tuxumni oziq moddalar bilan boyitadi.

Tuxum 2 ta tuxumdonidan, tuxum yo'li orqali pastga tushadi. Ikki tuxum yo'li birlashib bittaga aylanadi. Tuxum yo'lining birlashgan joyiga, qo'shimcha bezning sekreti quyiladi. Bu sekretidan tuxumning po'sti, substratga tuxumni yopishtiruvchi moddalar hosil bo'ladi. Bundan tashqari, bu yerga urug' qabul qiluvchi xaltaning yo'li ham ochiladi. Urug' qabul qiluvchi xaltaning ichida, urug'ochi hasharot erkagi bilan qo'shilganda, spermatozoidni 4-5 yilgacha, ba'zilar umr bo'yi saqlaydi. Urug' xaltasi bo'lmagan hasharotlarda (suvaraklarda) sperma, to'g'ridan-to'g'ri bachadonga tushadi.

Urg'ochilarida tuxum qo'ygich 8-9 bo'g'imlarda joylashgan.



24-rasm. Hasharotlar jinsiy organlarining tuzilishi (V.Pospelov, 1949 bo'yicha).

A-urg'ochi qora suvarakning jinsiy organlari: 1-tuxumdonlar; 2-tuxum yo'llari; 3-urug' qabul qiluvchi xalta; 4-qo'shimcha bez.

B-erkak qora suvarakning jinsiy organlari: 1-urug'donlar; 2-urug' yo'llari; 3-urug' chiqarish naylari. 4,5,6-qo'shimcha bezlar.

V-Tuxum naylari: 1-oositlar; 2-folikulalar; 3-tuxumlar.

Erkaklik jinsiy organlari bir juft urug'don, urug' yo'li, urug' xaltasi, qo'shilish organidan iborat. Erkaklarida ham qo'shimcha bez bo'lib, undan ajralgan sekret spermatofora hosil bo'lishida qatnashadi. Spermatozoid spermatofora holida tuxum hujayra bilan qo'shulguncha saqlanadi.

**Ninataniilardan** dengiz tipratikanlari alohida jinsli bo'lib, yosh individlarining orqa ichagi atrofida, ko'plab jinsiy halqalar bo'ladi. Keyinchalik bu halqalar differensiallashib, 5 ta xalqasimon tuxumdon, yoki urug'donga aylanadi. Ulardan chiqaruv kanallari boshlanib, 5 ta jinsiy plastinkaga keladi. Undan jinsiy hujayralar suvga chiqib urug'lanadi.

**Baliqlarning** samkasida bir juft tuxumdon bo'lib, ulardan uzun tuxum

yo'li boshlanadi va bachadonga keladi. Sameslarida jinsiy organlar bir juft urug'don, urug'don ortig'i, urug' yo'li, urug' xaltasi va kloakadan iborat.

**Amfibiyalarning** samesida bir juft yumaloq oqish urug'don bo'lib, uning ustida yog' tanachasi bo'ladi. Yog' tanachasi urug'don va unda yetiladigan spermatozoid uchun ozuqa hisoblanadi. Shuning uchun kuzda urug'don kichik, yog' tanachasi esa yirik bo'ladi. Erta bahorda yog' tanachasining deyarli hammasi urug' qo'yish uchun sarflanadi. Urug'dondan boshlangan ko'plab urug' olib chiquvchi kanallar, volf kanaliga o'tadi va urug' xaltasida yig'iladi. Amfibiyalarda kopulyativ organ bo'lmaydi.

Samkasida bir juft tuxumdon, uning ustida yog' tanachasi bo'ladi. Tuxumdonning hajmi fasllarga qarab o'zgarib turadi. Yoz, kuz oylari kichik, bahor oylari yirik, qoramtir tuxumlar bilan to'la bo'ladi. Tuxum yo'llari mustaqil ravishda kloakaga ochiladi, voronkasimon uchi esa, yurak oldi bo'shlig'iga ochiladi. Yurak qisqargan paytda tuxum yo'llari tana bo'shlig'idan tuxumni so'rib oladi. Ko'payish oldidan tuxum yo'lining devori qalinlashadi.

**Sudralib yuruvchilarning** erkagida bir juft urug'don, urug'don ortig'i, urug' yo'li, kopulyativ organlar mavjud. Urg'ochilarida bir juft ovalsimon tuxumdon, tuxum yo'li bor.

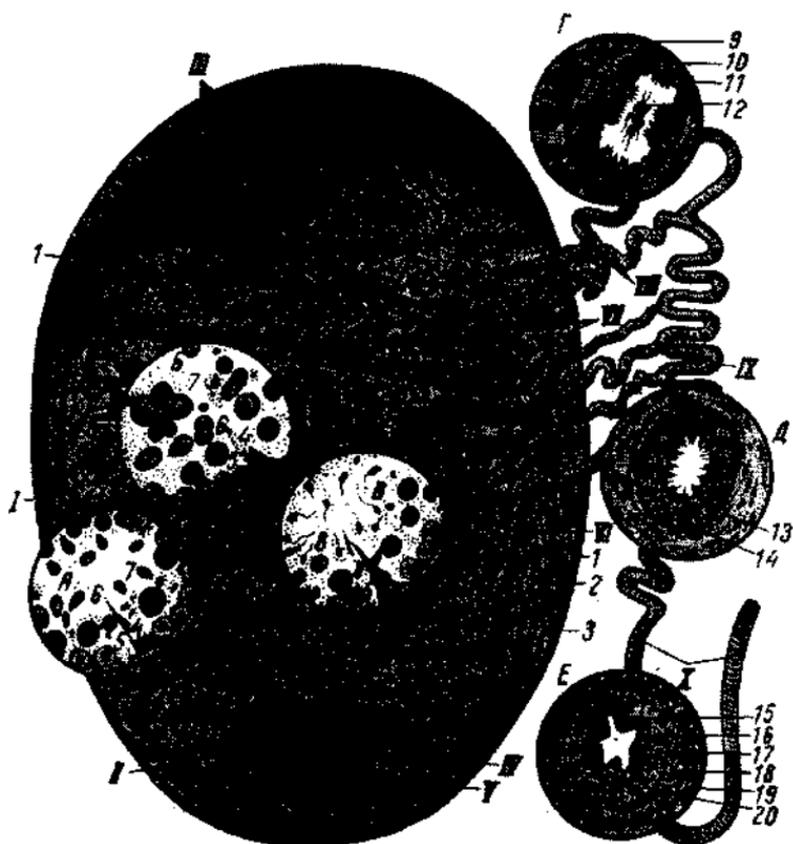
**Qushlarning** erkagida bir juft dukkaksimon urug'don bo'lib, ko'payish oldidan kattalashadi. Urug'dondan urug' yo'li boshlanib, kloakaga yaqin joyda urug' xaltasini hosil qiladi.

Urg'ochilarning chap tuxumdoni yaxshi taraqqiy etgan bo'lib, chap tuxum yo'li ham yo'g'on va yaxshi taraqqiy etgan. Tuxum yo'lining uchki qismi, fallopiev nayi deyiladi va uning ichki qismida ko'plab oqsil bezlar bo'ladi. Tuxum yo'lining kengaygan joyi bachadon, undan keyin qin va kloaka joylashgan.

Erkaklik jinsiy organlari sistemasi bir juft urug'don, urug' olib ketuvchi naylar, prostata bezi, urug' saqllovchi xalta va tashqi jinsiy organdan iborat.

**Urug'don.** Urug'don yoki moyak ovalsimon tanachadan iborat bo'lib, ikkita xususiy parda bilan qoplangan: 1. Seroz parda mezoteliy hujayralaridan tuzilgan bo'lib, urug'donning asosiy qismini qoplab turadi. 2. Zich biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan oqsil pardada qon tomirlar ko'p bo'lib, u tomirli parda ham deb ataladi. Oqsil parda urug'donning bir tomonida qalinlashadi va urug'don oraliq'i deb nomlanadi. Uning ichida kapillyar qon tomirlar va urug'don to'ri joylashgan. Shu oraliqdan tomirli pardaga qarab biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan radial to'siqlar tarqaladi. Bu to'siqlar urug'donni bo'laklarga ajratadi. Bo'laklar soni odamda 100-250 tagacha bo'ladi. To'siqlar elastik tolalardan iborat bo'lib, ulardan urug'donni oziqlantiruvchi yirik qon tomirlar o'tadi (25-rasm).

Har bir bo'lakda 1-2 tadan egri-bugri urug' kanalchalari joylashgan. Bu



25-rasm. Urug'don, urug'don ortig'i va urug' yo'llarining tuzilishi (V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha). A-ko'payish va o'sishning boshlanish davrida spermatsitli epiteliy hujayralari; B-spermatsitlar o'sishining oxiri va yetilish davrlarida; V-shakllanish davri; G-moyakning urug' olib ketuvchi kanallarining tuzilishi; D-urug'don ortig'i kanalining tuzilishi; ye-urug' olib ketuvchi kanalning tuzilishi; I-moyak qobig'i; II-moyaklarni bo'laklarga bo'luvchi to'siqlar; III-moyak ichidagi kanal; IV-urug' kanali; V-bezli interstisial to'qima; VI-to'g'ri urug' kanali; VII-urug'don to'ri; VIII-moyakning urug' chiqaruvchi kanali; IX-urug'don ortig'i kanali; urug' olib ketuvchi kanal. 1 - rezoteliy; 2-qon tomiri; 3-biriktiruvchi to'qima hujayrasi; 4-Sertoli hujayralari; 5-spermatogoniy; 6-spermatsitlar; 7-spermatidalar; 8-urug' kanalidagi spermatozoidlar; 9-urug' olib ketuvchi kanalning tolali muskul qobig'i; 10-kiprikli hujayralar; 11-kubsimon hujayralar; 12-moyakning urug' kanalidagi spermatozoidlar; 13-urug'don ortig'i kanalining tolali muskul qobig'i; 14-urug' kanalining ikki qavatli kiprikli epiteliy hujayralari; 15-ikki qavatli kiprikli epiteliy; 16-shilliq qobiqning plastinkasi; 17-ichki qavatning muskulli qobig'i; 18-o'rta qavat hujayralari; 19-tashqi qavatning muskulli qobig'i; 20-adventisial qobiq.

kanalchalarning har birining uzunligi 70-80 sm gacha yetadi. Har bir urug'donda 300-450 tagacha egri-bugri kanalchalar bor. Cho'chqalarda bu kanalchalarning umumiy uzunligi 3200 m ga yetadi. Urug'donning har bir bo'lagining uchki qismida egri-bugri kanalchalar to'g'ri kanalga birlashib, urug'don to'rini hosil qiladi va urug' olib ketuvchi naylarga aylanadi.

**Egri-bugri urug' naylarining tuzilishi.** Bular ingichka naylardan iborat bo'lib, devori tayanch vazifani bajaruvchi sustenotosit (sertoli) hujayralaridan va ular orasida joylashgan spermatositlardan iborat. Bu hujayralar plastinkasimon biriktiruvchi to'qima va bazal membrana bilan qoplangan. Sertoli hujayralari yirik, konus shaklida bo'lib, uchlari bilan urug' nayining bo'shlig'iga yo'nalgan. Ularning keng asosi bazal membranaga yotadi. Sertoli hujayrasining tanasidan har tomonga sitoplazmatik o'simtalar chiqadi. Bu o'simtalar, qo'shni hujayralarning shunday o'simtalar bilan tutashadi. Bu hujayralarning sitoplazmasida yog'lar, lipidlar, oqsillar va boshqa trofik kiritmalar bo'lib, ular spermatositlarning oziqlanishini ta'minlaydi, metabolizm chiqindilarini yutadi va yo'qotadi.

**Urug'donning yoshga qarab o'zgarishi.** Yangi tug'ilgan bola urug'donining og'irligi 800 mg bo'lib, bo'laklarga bo'lingan bo'ladi. Urug'donlar bu davrda biriktiruvchi to'qima bilan qoplangan, egri-bugri kanallardan iborat bo'ladi. Urug'donning postnatal taraqqiyoti quyi-dagi davrlardan iborat: Bola tug'ildandan 4 yoshgacha urug'donning statik davri deb ataladi. Bu davrda urug'donning maxsus funksiyasi kuzatilmaydi. 4 yoshdan 10 yoshgacha, urug'don rivojlanishining ikkinchi davridir. Bu davrda kanallarda spermatogoniylar va birinchi tartibli spermatositlar uchraydi va bola organizmida jinsiy sifatlar paydo bo'la boshlaydi. 10 yoshdan 12-16 yoshgacha urug'donning o'sish davri deb ataladi. Sertoli hujayralari o'sadi, 1-2 tartibli spermatositlar paydo bo'ladi.

Spermatozoid yetilishining boshlanishi, to'rtinchi davr hisoblanadi. 18-20 yoshdan spermatozoidlar faol yetishib chiqa boshlaydi. 50-55 yoshlardan boshlab 80 yoshgacha, urug'don faoliyati pasaya boradi. Bu o'zgarishlar involyusiya deb nomlanadi. Bu davrda spermatozoid yetilishi pasayadi, biriktiruvchi to'qima esa o'sib ketadi. Urug' yetishtiruvchi kanalchalarning ichi bo'shab qoladi. Ba'zan 80 yoshdan keyin ham spermatozoid yetilishi kuzatiladi.

**Urug' olib chiquvchi yo'llar.** Urug'donning to'g'ri naylaridan boshlanib, urug'don oralig'ida joylashgan urug'don to'riga o'tadi. Bu yerdan 12-15 ta urug' olib chiquvchi naylar boshlanadi. Bu naylar yig'ilib, urug'don ortig'ining boshchasini hosil qiladi va undan urug'don ortig'i nayi boshlanadi. Bu naylar ko'plab burmalar hosil qilib, urug'don ortig'ining tana va dum

qismini tashkil etadi. Urug'don ortig'ining kanali urug' olib chiquvchi to'g'ri yo'lga o'tadi va urug' otuvchi yo'l bilan tamom bo'ladi.

To'g'ri naylarning devori silindrik epiteliy hujayralari bilan, to'r kanallari kubsimon, yassi epiteliy hujayralari bilan qoplangan. Kanalning tashqarisidan siyrak binktiruvchi to'qima qoplab turadi.

**Urug'don ortig'i.** Urug'don ortig'i nayining bo'shlig'i, suyuqlik bilan to'la bo'lib, unda spermatozoidlar yig'iladi. Bu suyuqlik urug' chiqaruvchi yo'llar epiteliysining va egri-bugri naylarning suyuqlik va sekresiyasidan iborat. Bu suyuqlik spermatozoidni suyultiradi va harakatlanishini osonlashtiradi. Demak, urug'don ortig'i spermatozoidni to'plovchi rezervuar hisoblanadi. Suyultirilgan spermatozoid, sperma deb ataladi.

**Urug' olib ketuvchi yo'l.** Bu yo'l ustki tomondan ikki qavatli epiteliy hujayralari bilan qoplangan bo'lib, unda kutikula aniq ko'rinib turadi. Ichki qismi shilliq pardadan iborat. Shilliq pardada siyrak biriktiruvchi to'qima bor. Unda ichki, o'rta va tashqi muskul qatlamlar joylashgan.

Urug' olib ketuvchi yo'lning muskul qavatini, peristaltik harakati tufayli sperma bu yo'lida surilib harakatlanadi va eyakulyasiya vaqtida uning chiqib ketishi ta'minlanadi.

**Urug' pufakchalari.** Urug' pufakchasi, yoki xaltasi urug' olib ketuvchi yo'lning kengaygan joyi bo'lib, uning devori uch qavatdan: shilliq, muskul va biriktiruvchi to'qimadan iborat.

Urug' pufakchasi - urug' saqlovchi joy deb hisoblanar edi. Keyingi ma'lumotlarga qaraganda, bu pufakcha qo'shimcha jinsiy bez bo'lib, suyuqlik ishlab chiqaradi. Bu suyuqlik spermaga aralashib, uni suyultiradi va neytrallaydi.

**Urug' otuvchi kanal.** Bu kanalning ichki shilliq qavatli epiteliy hujayralari bilan qoplangan bo'lib, unda yaxshi rivojlanmagan muskul ham bor. Tashqi tomondan biriktiruvchi to'qima bilan o'ralgan. Bu kanal devorida ba'zi ortiqlar bor. Ularning ba'zilari urug' pufakchasi bilan bir xil tuzilgan va shuning uchun qo'shimcha pufakcha ham deb hisoblanadi. Boshqalari esa prostata bezining naylarini eslatadi.

**Prostata bezi.** Bu bez urogenital sinus murtagidan rivojlanib, siydik chiqaruv kanaliga ochiladi. Bu bez muskulli a'zo bo'lib, uning bez qismi alveolalar, sekretor bo'limlar va naylardan iborat. Unda muskuldan tashqari, binktiruvchi to'qima ham bo'ladi. Bu ikkala to'qima bezni 30-50 ta bo'laklarga ajratadi. Muskul tutamlari eyakulyasiya vaqtida bez bo'laklaridan sekretni chiqarib yuboradi. Bezning oxirgi bo'lagining naylari, siydik chiqaruv kanalining prostata qismiga ochiladi.

Prostata bezining sekreti yopishqoq bo'lib, ishqoriy muhitga ega bo'lgan (RN-8-8,4), oq rangli suyuqlikdir. Bu sekretning tarkibida suv, nukleoprotein,

lesitin, xolin, spermin (spermaga maxsus hid berib turuvchi organik modda), kaliy tuzlari va boshqa tuzlar bo'ladi. Bundan tashqari, prostata bezidan prostoglandin moddasi ham ishlab chiqariladi. Bu modda lipid tabiatli biologik faol modda bo'lib, uning A, ye, F guruhlari bor. Shulardan F prostoglandin silliq muskullarni qisqartirsa, ye turi muskullarni bo'shashtiradi. Uning bu xususiyatlaridan tug'ish-abort paytlarida foydalaniladi. Bundan tashqari, prostoglandin yurak qisqarishi, buyrakda ionlar reabsorbsiyasi va arterial bosimni boshqaradi. Qarilikda prostata bezining kanallari yopilib, sekret ishlab chiqarmaydi.

**Urug'don do'mboqchasi.** Siydik chiqaruv kanalining orqa devorida o'rnamshgan. Uning yuzasi epiteliy to'qima bilan qoplangan bo'lib, ichki qismi silliq muskul va biriktiruvchi to'qimalardan tuzilgan. Urug'don do'mboqchasida nerv tolalari ko'p bo'lib, ularning qo'zg'alishi tufayli ereksiya va ejakulyasiyaning ba'zi fazalari yuzaga keladi. Urug'don do'mboqchasi, ereksiya vaqtida ejakulyatning siydik pufagiga qarab oqishiga yo'l qo'ymaydi va siydik chiqishiga qarshilik ko'rsatadi, siydik chiqayotganda aksincha faoliyat ko'rsatadi.

**Bulbouretral bezlar.** No'xat urug'i kattaligidagi bir juft bez bo'lib, yo'li siydik chiqaruv kanalining boshlanish qismiga ochiladi. Sekretor bo'limlarining orasida, silliq muskul tolalarini saqlovchi biriktiruvchi to'qima bo'ladi. Chiqaruv naylari va uning shoxobchalari har xil shakldagi kengaygan joylar hosil qilgan bo'lib, bir qavatli epiteliy to'qimasi bilan qoplangan. Bu bezning sekretu, spermatozoidning erkin harakatiga yordam beruvchi biologik faol moddalardir.

**Jinsiy olat.** Jinsiy olat asosini uchta g'ovaksimon tana: ikkita jinsiy olat g'ovak tanasi va bitta siydik chiqaruv kanalining g'ovak moddasi tashkil etadi. Ularning har biri zich fibroz parda bilan o'ralgan bo'lib, oqsil parda deb ataladi va ichki aylana, tashqi bo'ylama kollagen fibrillalardan tashkil topgan. Oqsil pardadan g'ovaksimon tana ichiga, ko'p sonli biriktiruvchi to'qimadan iborat to'siqlar ketadi. Bu to'siqlar lakunar bo'shliqlar sistemasini tashkil etadi. Ularning ichki qismi endoteliy bilan qoplangan bo'lib, venoz qon bilan to'lgan bo'ladi. Bu to'siqlarda silliq muskul hujayralari va elastik tolalar joylashgan. Ereksiya holatida bu lakunar bo'shliqlar kuchli kengayadi, ular orasidagi to'siqlar yupqalashadi va spermatozoid tashqariga otilib chiqadi.

**Urg'ochilik jinsiy organlari.** Urg'ochilik jinsiy sistemasi bir juft tuxumdon, bachadon nayi, bachadon, qin va tashqi jinsiy a'zoldan iborat.

**Tuxumdon.** Tuxumdon ikkita vazifani bajaradi. Birinchidan, tuxum hujayrani yetishtirib chiqarsa, ikkinchidan, jinsiy gormonlar ishlab

**Tuzilishi.** Tuxumdonlar bir juft bo'lib, oval shaklda bo'ladi. Uning ustki qismi epiteliy to'qimasi bilan qoplangan. Epiteliy ostida tolali, yoki oqsi pardali biriktiruvchi to'qima qatlami joylashgan. Bu to'qima parda ostiga kelib tuxumdon stromasiga aylanadi. Bular fibrillardan iborat bo'lib, ular orasida duksimon biriktiruvchi to'qima hujayralari joylashgan. Elastik tolalar va sillik muskul hujayralari mag'iz qismida joylashadi. Tuxumdonning po'stloq va mag'iz moddalari farqlanadi. Po'stloq moddada tuxum hujayraning rivojlanish va gormonlarning ishlab chiqilishi jarayonlari sodir bo'ladi. Tuxumdon mag'iz qismi qon tomirlari va nerv tolalariga boy bo'lgan biriktiruvchi to'qimadar hosil bo'ladi.

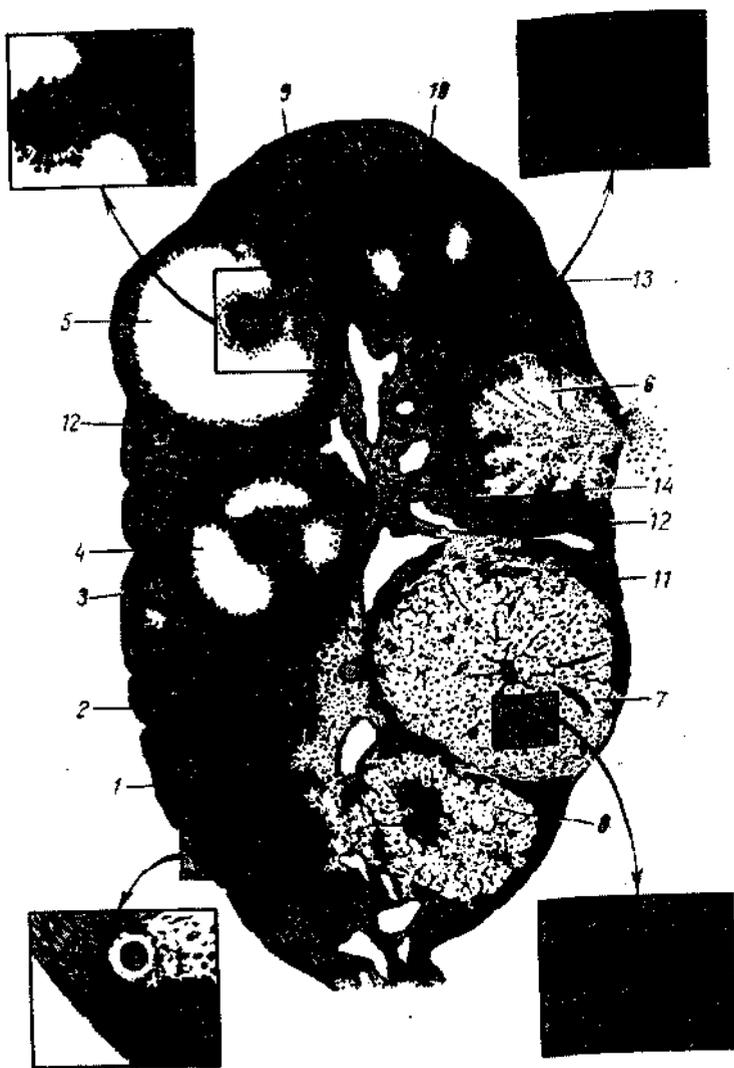
Tuxumdonning po'stloq qavatida birlamchi yoki primordia l follikulalar o'suvchi follikulalar, yetilgan (Graaf) follikulalar, sariq tana, oq tana atretik tana joylashadi (26-rasm).

Oqsilli pardaning ostida, tuxumdonning periferik qismida, primordia l follikulalar bir necha qator bo'lib, zich joylashgan. Balog'at yoshidan boshlat tuxumdon daga birlamchi follikulalardan Graaf follikulalari yetishadi. Birlamchi follikulalar bir qator epiteliy hujayralari bilan qoplangan. Birlamchi follikula o'sib kattalashgan sari, epiteliy hujayralar ham bo'linib ko'payadi va ko'p qavatli bo'ladi. Oosit tuxum "do'ngiga" (balandligiga) joylashadi (27-28-rasmlar). Follikula kattalashgan sari, uning ichida suyuqlik miqdori ham ortib boradi. Follikulyar epiteliy hujayralari oositni himoya qiladi, har xil moddalarni o'tkazmaydi, faqat kerakli moddalarni o'tkazadi.

**Ovulyasiya.** Ovulyasiya murakkab jarayon bo'lib, bunda gipofizning lyuteinlovchi gormoni (lyutropin) muhim vazifani bajaradi. Ovulyasiya jarayonida follikula qobig'i ichki qavatining kapillyarlariga qon kelishining kuchayishi va follikul suyuqligining ko'payishi natijasida, ichki bosim ortadi va follikula qobig'i yorilib ketadi. Natijada birinchi tartibli ovosit qorin bo'shlig'iga chiqadi. Umuman, ovulyasiya mexanizmi hozirgacha to'liq o'rganilmagan. Qorin bo'shlig'iga chiqqan ovosit tuxum yo'lining voronkasimon uchlari orqali, tuxum yo'lga tushadi. Follikulaning yorilishida proteolitik fermentlar, gialuron kislota va gialuronidaza fermenti muhim ahamiyatga ega.

Har bir ovulyasiya jarayonida odamda bitta, ba'zi sut emizuvchilarda esa 10-12 ta follikula ovulyasiyaga uchraydi.

**Sariq tananing tuzilishi va uning siklik o'zgarishlari.** Graaf pufakchasi yorilgandan so'ng uning donador qavati va biriktiruvchi to'qimadan iborat qobig'i, saqlanib qoladi. Bular sariq tana beziga aylanadi. Urug'lanish bo'lishi, yoki bo'lmasligidan qat'iy nazar, sariq tana bezi taraqqiyotida quyidagi to'rt bosqich farqlanadi:

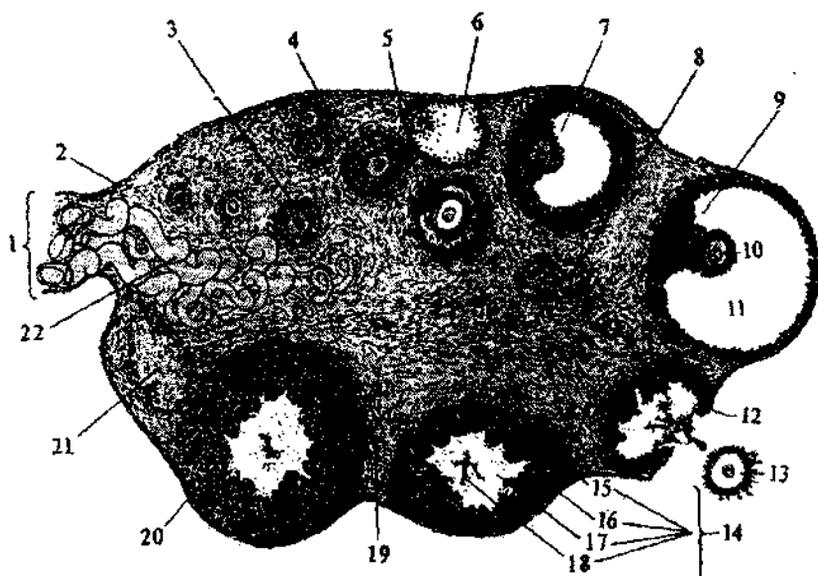


6 nism. Tuxumdonning tuzilishi (V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha).  
 1-primordial follikula; 2-o'sayotgan follikula; 3-follikulaning biriktiruvchi to'qimali qobig'i;  
 4-follikula suyuqligi; 5-etilgan follikula; 6-ovulyasiya; 7-sariq tana; 8-regressiyaga uchragan  
 sariq tana; 9-oq tana; 10-atretik follikula; 11-ustki epiteliy; 12-oqish qobig; 13-interstisial  
 o'rma; 14-tuxumdonning asosiy moddasi.

bosqich farqlanadi:

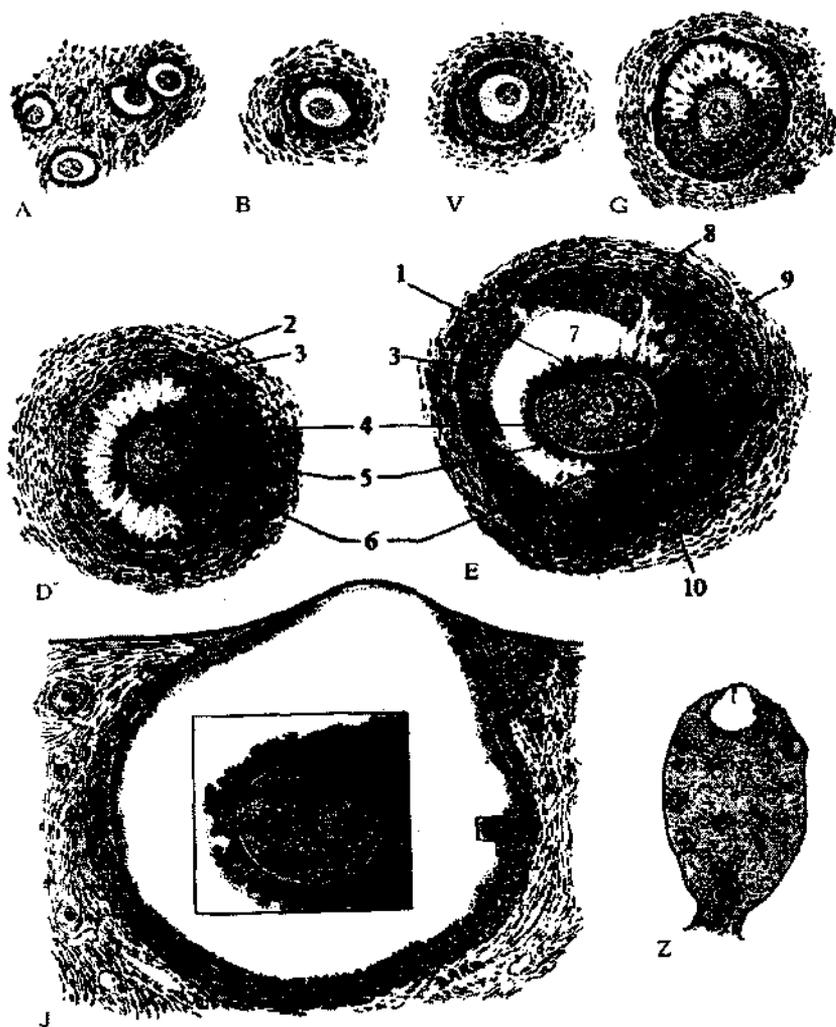
1. Proliferasiya va vaskulyarizasiya bosqichi. Bu bosqichda oldingi sariq tana donador epiteliy qavatli hujayralarining ko'payishi va uning oralariga kapillyar qon tomirlarining tez o'sib kirishi kuzatiladi.

2. Bezli metamorfoz bosqichida donador qavatning follikulyar hujayralari kattalashadi va ularning sitoplazmasida lipoxrom guruhiga kiradigan sariq pigment-lyutein yig'iladi. Bu hujayralar lyutein hujayralari deb nomlanadi. Lyutein hujayralarning gipertrofiyasi vagiperplaziyasi tufayli, sariq tananing hajmi oshib, nomiga yarasha sariq tus oladi. Bunday sariq tanada kapillyarlar



27-rasm. Tuxumdonda tuxum hujayraning paydo bo'lishi, o'sishi va ovarial follikulaning yorilish bosqichlarining ketma-ketligi hamda sariq tananing paydo bo'lishi va aks taraqqiyoti (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

1 mezovariy; 2-germinativ epiteliy; 3-birlamchi follikula; 4-ikki qavatli follikula; 5-follikula bo'shlig'i hosil bo'lishining boshlanishi; 6-atretik follikula; 7-deyarli to'liq yetilgan follikula; 8-atretik follikula; 9-etilgan follikula; 10-oosit; 11-suyuqlik bilan to'lgan follikula bo'shlig'i; 12-yorilayotgan follikula; 13-follikuladan chiqqan tuxum hujayra; 14-hosil bo'layotgan sariq tana; 15-biriktiruvchi to'qima; 16-lyutein hujayra; 17-qonning fibrin tolalari; 18-iviyotgan qon; 19-tuxumdonning biriktiruvchi to'qimasi; 20-to'liq shakillangan sariq tana; 21-tuxumdonning oq tanasi; 22-qon tomirlari.



28-rasm. Odam oositining va ovarial follikulasining yetilish bosqichlari (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

A-G-birtamchi follikula. D-E-bo'shliq hosil bo'lgan ikkilamchi follikula. 1-shu'lasimon toj; 2-follikula qobig'i; 3-donador qavat; 4-zona pellucida; 5-oosit; 6-tuxum saqlovchi do'nglik; 7-follikula bo'shlig'i; 8-follikula qobig'ining ichki qavati; 9-follikula qobig'ining tashqi qavati; 10-donador membrana. J-Z-etilgan follikula.

shu darajada ko'pki, har bir lyutein hujayrasini ko'plab kapillyarlar qamrab oladi.

3. Ravnaq topish bosqichida sariq tana, progesteron ishlab chiqara boshlaydi. Bu gormon bachadon shilliq qavatining zigotani qabul qilishga, implantasiyaga va sut bezlarini laktasiyaga tayyorlaydi. Sariq tananing ravnaq topish bosqichi ikki xil bo'ladi. Agar urug'lanish sodir bo'lmasa, bu bosqich 12-14 kun davom etadi va bunday tana hayz sariq tanasi deb ataladi. Agar urug'lanish sodir bo'lsa, sariq tananing ravnaq topish bosqichi homiladorlikning birinchi yarmigacha davom etadi. Bunday sariq tana homiladorlik sariq tanasi deb ataladi. Bu sariq tanalar tuzilishi va vazifalariga ko'ra bir-biriga o'xshaydi. Ularning farqi, o'lchami va faoliyat ko'rsatish muddati har xil bo'ladi. Hayz sariq tanasining diametri 1,5-2,0 sm bo'lsa, homiladorlik sariq tanasining diametri 5 sm bo'ladi.

4. Aks ravnaq bosqichida faoliyati tugagandan keyin ham homiladorlik, ham hayz sariq tanasi inqirozga, ya'ni involyusiyaga uchraydi. Bunda bez hujayralari lyutein pigmentini yo'qotib, atrofiyaga uchraydi va so'rilib ketadi. Lekin markazda joylashgan biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan chandiq, saqlanib qoladi va sariq tana o'mida oq tana hosil bo'ladi. Oq tana tuxumdonda bir necha oy saqlanib, keyin so'rilib ketadi. Ba'zan unda ohaklanish sodir bo'lib, uzoq vaqtgacha saqlanib qoladi.

**Follikulalar atreziyasi.** Ovogenezning o'sish davrida primordial follikulalarning ko'pchiligi (ba'zan 30%) atreziyaga uchraydi. Atreziya deganda tuxum hujayraning o'lishi va follikula o'mida atretik tana hosil bo'lishi tushuniladi. Atretik tana balog'at yoshga yetguncha va homiladorlik davrida ko'plab hosil bo'ladi. Atretik tana sariq tanadan kichik bo'lib, uning markazida o'lgan ovositning pardasi saqlanib qoladi va atrofida interstisial (oraliq) hujayralar joylashadi.

**Tuxumdonning yoshga qarab o'zgarishi.** Tuxumdonning faoliyati 12-14 yoshdan boshlanib, 45-50 yoshgacha davom etadi. Shu davrdan boshlab follikulalarning rivojlanishi asta-sekin susayadi, jinsiy sikl buziladi va 60 yoshlarga borganda barcha jinsiy hujayralar yo'qolib, to'qimaning miqdori oshib boradi hamda tuxum hujayra yetilishi to'xtaydi.

**Tuxumdon vazifalari.** Tuxumdonlar generativ, ya'ni jinsiy hujayra ishlab chiqarish vazifasini bajaradi. Tuxumdonning ikkinchi vazifasi gormon ishlab chiqarishdir. Follikulalarning donador qavati hujayralaridan esterogen, yoki follikulin gormoni ishlab chiqariladi. Bachadonning o'sishi va jinsiy siklning qaror topishi, balog'atga yetish davridan, ya'ni tuxumdon o'z faoliyatini boshlab, esterogen ajralishi bilan boshlanadi. Bu gormon bachadonni implantasiyaga, sut bezlarini laktasiyaga tayyorlaydi. Bundan tashqari,

Estrogen ikkilamchi jinsiy belgilarni ham yuzaga keltiradi.

Tuxumdon faoliyatining buzilishi, bachadonning atrofiyasi va jinsiy a'zoning buzilishi bilan, bu gormon ham ishlab chiqarilmaydi.

Esterogendan tashqari, sariq tananing lyutein hujayralari progesteron gormoni ishlab chiqaradi. Progesteron gormoni ta'sirida bachadonning shilliq qavatini bezlari faollashadi, shilliq pardasi shishadi, tomirlari qon bilan to'ladir. Progesteron tuxumdonga ta'sir etib boshqa follikulalarning o'sishini to'xtatadi.

Tuxumdon faoliyatining faollashishi, gipofizning oldingi bo'limining gonadotrop gormonlari ta'siridabo'ladi. Gipofizning follikulalarni stimullovchi (FSH), lyuteinlovchi (LH) gormonlari, tuxumdon follikulalarining katta o'sish davriga o'tishini va esterogenni ishlab chiqarishini boshqaradi. Lyuteinlovchi gormon ovulyasiyaning sodir bo'lishini ta'minlaydi va sariq tananing hosil bo'lishining dastlabki davrida muhim vazifani bajaradi. Sariq tanafaoliyatiga, ya'ni progesteron ishlab chiqarishiga, gipofizning lyuteotrop gormoni (LTH) ta'sir ko'rsatadi.

Maxsus ovarial gormonlar - estrogen va progesteron bilan birgalikda tuxumdonning oz miqdorda androgen - erkaklik jinsiy gormoni ham ajralib chiqarilishi aniqlangan. Bu esa embrional taraqqiyot davrida ikkala jins o'rtasidagi umumiylikni bildiradi. Androgenni maxsus gimus hujayralar ishlab chiqaradi va ular tuxumdonning darvozasida joylashgan. Tuxumdon faoliyatini boshqarishda nerv tolalari ham muhim vazifani bajaradi.

**Tuxum yo'llari (bachadon nayi).** Tuxum yo'llari, sut emizuvchilarda myuller kanallaridan hosil bo'ladi. Dastlabki davrlarda u epiteliy va mezenxima hujayralari bilan o'ralgan naydan iborat bo'ladi. Epiteliydan shilliq parda, mezenximadan esa, muskul va seroz qavat hosil bo'ladi.

Tuxum yo'llarining uzunligi 12 sm, diametri 1 sm bo'lib, unda uch qavat: ichki shilliq, o'rta muskul, tashqi seroz parda farqlanadi.

**Shilliq parda.** Epiteliy hujayralaridan iborat bo'lib, ularning kipriklari bachadon tomon tebranadi. Epiteliy hujayralari orasida bezli hujayralar, biriktiruvchi to'qima hujayralari ham bo'ladi. Tuxum yo'lining shilliq qavatida burmalar bo'lib, ular bachadonga borgan sari kamayib boradi. Bu burmalar juda murakkab tuzilgan.

**Muskulli qavat.** Shilliq tolali muskuldand iborat bo'lib, ikki qavatdan tashkil topgan. Bularning ichki qavatini sirkulyar yoki spiral, tashqi qavatini to'ylama yo'nalgan bo'ladi. Bachadonga yaqinlashgan sari, muskul tutamlari yo'ng'onlashadi.

**Seroz parda.** Biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lib, tashqi tomondan mezoteliy bilan qoplangan. Bachadon nayining devorida nerv tolalari ko'p

bo'lib, ular muskul qavatiga keladi.

Tuxum yo'llarining tuxumdon tomonidagi uchi voronkasimon tuzilgan bo'lib, tuxum hujayrani qabul qilishga moslashgan. Tuxum yo'llarida tuxum hujayra yetiladi va spermatozoid bilan qo'shiladi, ya'ni urug'lanish-otalanish sodir bo'ladi. Ovulyasiya davrida tuxum yo'lining voronkasimon uchidagi hujayralarga qon ko'p to'planib taranglashadi va voronka tuxumdonni qoplab turadi. Natijada, qorin bo'shlig'iga tushgan tuxum hujayra voronkaga, undan tuxum yo'lga o'tadi. Tuxum yo'lida tuxum hujayrasining harakati, muskul qavatining peristaltik qisqarishi va hilpillovchi epiteliy hujayralarining kriptklarining tebranishi yordamida amalga oshadi.

**Bachadon.** Embrion rivojlanishi davrida bachadon qin bilan birgalikda Myuller naylarining pastki bo'limidan hosil bo'ladi. Embrion rivojlanishining 3-oyida bu bo'limlar qo'shilib, bachadon qin kanalini hosil qiladi. Bu kanalning distal bo'limidan qin, proksimal qismidan bachadonning bo'yin qismi rivojlanadi.

Bachadonning ikki qismi: tanasi va bo'yni farqlanadi. Bachadon devori uch qavatdan iborat: shilliq parda, yoki endometriy, muskul parda, yoki miometriy, seroz parda, yoki perimetriy.

**Bachadon shilliq pardasi.** Bachadon shilliq pardasi, menstruasiya va ovulyasiya davrlarida siklik o'zgarishlarga uchraydi. Ayollarning jinsiy faolligi 12-14 yoshdan 45-50 yoshgacha davom etadi. Shundan keyin hayz ko'rish va ovulyasiya tugaydi. Bachadonning shilliq pardasi menstruasiya davrida destruktiv va regenerativ o'zgarishlarga uchraydi. Faqat ikkita menstruasiya o'rtasida tinch holatda bo'ladi. Bu davr interval, yoki tinch davr deyiladi.

Bachadonning shilliq qavati hilpillovchi silindrik epiteliy hujayralari bilan qoplangan bo'lib, ular orasida shilliq sekret ishlab chiqaradigan bezlar, yoki kriptalar bor. Bu bezlarning sekretlari bachadonning bo'yin qismida to'planib, kuchsiz to'sqinlik hosil qiladi. Bachadonning tana va tub qismidagi bezlarning sekretlari kuchsiz ishqoriy muhitga ega bo'lib, bachadonga tushgan spermatozoidning faol harakati uchun qulaylik yaratadi.

Shilliq qavatning epiteliy hujayralarining ostida shakllanmagan biriktiruvchi to'qima hujayralari bo'ladi. Bundan tashqari, sitoplazmasida glikogen va ipoproteid kiritmalari bo'lgan hujayralar - desidual hujayralar bo'ladi. Bu hujayralar yo'ldoshning ona qismida ham joylashib, desidual qavatni hosil qiladi. Desidual hujayralarning ahamiyati hozircha aniq bo'lmasa-da, trofik va fagositoz funksiyalarni bajarishi qayd etilgan.

**Miometriy yoki muskul parda.** Bu parda qalinligi 50 mkm bo'lib, homiladorlik davrida 500 mkm gacha yetuvchi silliq muskul hujayralaridan iborat.

Miometriy uch qavatdan iborat. Ichki qavati bo'ylama muskuldan tuzilgan bo'lib, shilliq osti qavati deb ataladi, o'rta qavatida aylana muskullar joylashgan. Tashqi qavati bo'ylama muskuldan iborat bo'lib, tomir usti qavati deb nomlanadi.

**Perimetriy yoki seroz parda.** Bu parda bachadonni tashqi tomondan o'rab turadi. Perimetriy siyrak tolali shakllanmagan biriktiruvchi to'qimadan iborat. Bachadonning bo'yin qismi, oldi va yon tomoni parametriy deb nomlanadigan yog' kletchatkasidan iborat.

Bachadon bo'ynining kanali shilliq ishlab chiqaradigan silindrik epiteliy bilan qoplangan va u burmalar hosil qiladi. Bu yerda joylashgan bezlar faoliyati tufayli, bachadon bo'yni doimo sekret bilan to'lib turadi. Bu yerdagi muskullar qisqarganda bo'yin bezlari sekret ajratadi, bo'shashganda sekret bo'yin yuzasiga so'riladi. Bu esa, spermaning qindan bachadon bo'shlig'iga o'tishiga yordam beradi.

**Bachadonning qon bilan ta'minlanishi.** Bachadon qon tomirlarga boy bo'lib, undagi qon tomirlari muskul parda bilan birikkan. Bachadonga kirgan qon tomirlar muskul pardada tarmoqlanadi va shu yerdan boshqa qavatlariga o'tadi.

Miometriydan endoteliyga ikki xil: to'g'ri va spiralsimon arteriyalar kiradi. To'g'ri arteriyalar, endoteliyning bazal qavatida kapillyarlar to'rini hosil qiladi. Spiralsimon arteriyalar esa, endoteliyning yuqori yuzasida ko'p sonli kapillyarlar to'rini hosil qiladi. Endoteliyda qon tomirlarining bunday joylashishi, menstruasiya davrida funksional qavatning tushib ketishi va bazal qavatning saqlanib, qayta tiklanishi bilan bog'liq. Bachadon nerv tolalariga ham boy bo'lib, ular bir qancha chigallar hosil qiladi.

**Menstrual yoki jinsiy sikl.** Tuxum hujayra ovulyasiya vaqtida tuxumdondan chiqib, bachadon naylari orqali bachadonga qarab harakatlanadi. Bachadon davriy ravishda har 24-30 kunda tuxum hujayrani qabul qilishga tayyorlanadi. Bu tayyorlanish urug'langan tuxum hujayraning implantasiyasini va homilaning ozuqa bilan ta'minlanishini o'z ichiga oladi. Bunday tayyorgarlik davrida bachadonning shilliq pardasidan ko'chib tushuvchi qavat paydo bo'ladi. Agar urug'lanish sodir bo'lmasa, bu tayyorgarlik to'xtaydi, o'zgarigan epiteliy qavati menstruasiyaga uchrab, ko'chadi va undagi qon tomirlari yorilib, oqib chiqayotgan qon bilan birgalikda tushib ketadi. Agar urug'lanish sodir bo'lsa, urug'langan tuxum hujayra bachadonning shilliq pardasiga kelib yopishadi. Shilliq parda esa, o'sib urug'langan tuxum hujayrani o'rab oladi. Homila tug'ilgandan keyin, shilliq pardaning ana shu qismi bachadondan ajraladi va homiladorlikning ko'chib tushuvchi pardasi deb ataladi. Har ikkala holatda ham bachadonning bu qismining tushib ketishi bilan bog'liq o'zgarishlar

bir xildir.

**Sut emizuvchilarning jinsiy sikli.** Sut emizuvchilarning ko'payishi aniq belgilangan va urg'ochi organizmining ko'plab to'qimalarining koordinasiyalashgan holda tayyorgarligini talab etadi. Urg'ochi jinsiy yo'llari tuxum va spermatozoidni urug'lanadigan joyga olib borishga tayyor bo'lishi lozim. Agar urug'lanish sodir bo'lsa, zigotani bachadon qabul qilishi va oziqlantirishi lozim. Ko'pa-yishga tayyorgarlik - siklik xarakterga ega bo'lib, bunda gormonlar ishtiroki va funksiyasi kattadir. Shuningdek, muhit omillari va hayvonning ruhiy holati ham muhim ahamiyatga ega. Ko'payishga tayyorgarlikning siklik xarakterda bo'lishi erkak (sames)ga nisbatan urg'ochi (samka)da aniqroq ifodalanadi. Bug'ular yilning ma'lum, qisqa davrida jinsiy faol bo'ladi va keyin spermatogenez to'xtaydi, primatlar esa yilning hamma davrida jinsiy faol bo'ladi. Jinsiy faol bo'lish chorvachilikda "jinsiy ov", "kuyikish", "quvlash" deb nomlanadi, biologiyada esa estrus deyiladi. Bu davrda hayvonning qo'shilishga intilishini uning tashqi jinsiy belgilaridan bilish mumkin. Bu holat estral yoki jinsiy sikl deyiladi. Bu sikl quyidagi bosqichlardan iborat:

1. Ko'payishga to'liq tayyor bo'lish davri. Buni estrus deyiladi.
2. Urug'lanish sodir bo'lganligi tufayli regressiv jarayon boshlanadi. Buni metestrus deyiladi.
3. Tinchlik davri. Bu davrni diestrus deyiladi.
4. Navbatdagi estrusga faol tayyorgarlik davri. Buni proestrus deyiladi.

Estral siklga kasalliklar, ozuqa yetishmasligi, muhit sharoitining noqulayligi, gormonlar, organizmning fiziologik holati ta'sir etishi va o'zgartirishi mumkin.

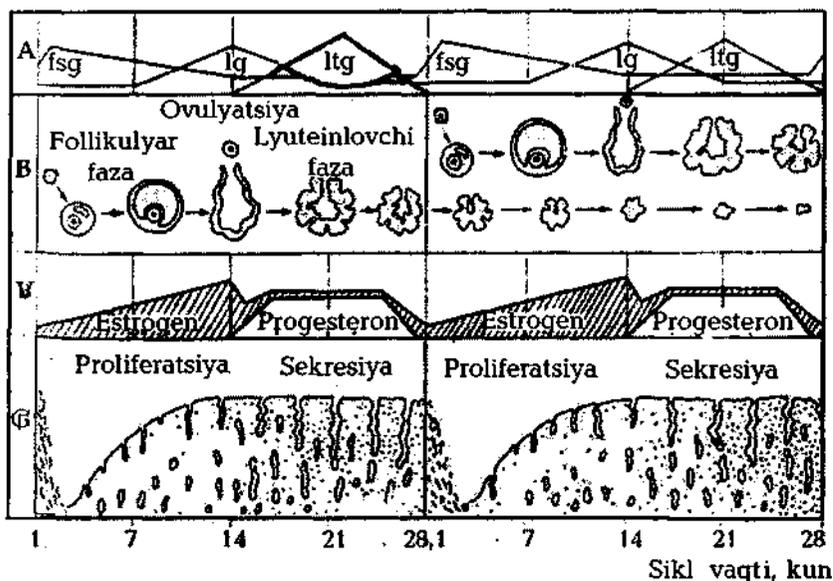
**Bachadonning hayz ko'rish bilan bog'liq o'zgarishlari.** Bachadonning shilliq pardasida menstruasiya bilan bog'liq o'zgarishlar uch bosqichga bo'linadi:

1. Menstruasiya (hayz) oldi bosqichi. Bu bosqich sekretor, yoki funksional bosqich deb ataladi. Bunda bachadon homilani qabul qilishga tayyorlanadi. Bu vaqtda tuxumdonda yetilgan follikula ovulyasiyaga uchraydi va tuxum hujayra qorin bo'shlig'iga chiqadi. Follikula devorining epiteliy hujayralaridan progesteron gormoni ishlab chiqaruvchi sariq tana bezi hosil bo'ladi. Progesteron gormoni ta'sirida bachadon bezlari kattalashadi, cho'ziladi, egri-bugri ko'rinishga ega bo'ladi. Qon tomirlari kengayib, qon bilan to'ladi. Shilliq pardaning glikogen miqdori oshadi, ishlab chiqarilayotgan shilliq modda quyuqlashadi (29-rasm).

Agar urug'lanish sodir bo'lsa, unda funksional, ya'ni menstruasiya oldi davri 6-8 hafta davom etadi. Bu bilan yo'ldoshning rivojlanishiga imkon

25-28 kunda qayta sodir bo'adi. Menstruasiya davrida endometriyning funksional qavatini tushib ketadi.

2. Menstruasiya bosqichi. Menstruasiya oldi bosqichining oxiriga kelib, ya'ni ovulyatsiyadan 13-14 kundan keyin sariq tana atrofiyaga uchraydi va qonga progesteron gormonining quyilishi to'xtaydi. Bu esa spiralsimon arteriyalarning qisilishiga olib keladi. Natijada endometriy yuza qismiga qon kelishini keskin kamaytiradi. Shu vaqtda endometriyning bazal qavatini qon bilan ko'proq ta'minlanadi. Endometriy funksional qavatining qon bilan ta'minlanishining buzilishi, nekrozlar hosil bo'lishiga olib keladi. Natijada funksional qavat parchalana boshlaydi. Uzoq qisqarishdan keyin spiralsimon arteriya yana kengayadi va endometriyning funksional qavatiga qon kelishi ko'payadi. Natijada ba'zi qon tomirlari yoriladi va qon oqadi. Bu qon parchalangan epiteliy va biriktiruvchi to'qima hujayralari bilan aralashib ketadi. Bu qon menstrual qon deyilib, u ivimaydi. Normal menstruasiyada o'rta



29- rasm. Ovarial-menstrual sikl va uning gormonal boshqarilishi (Yu.I.Afanasyev, 1990 bo'yicha).

A-gi pofizar gonadotropin daraja; B-tuxumdonda siklik o'zgarishlar; V-urg'ochilik jinsiy gormonlar darajasi; G-bachadon endometriysida siklik o'zgarishlar; LG-lyuteinlovchi gormon;

Bu qon menstrual qon deyilib, u ivimaydi. Normal menstruasiyada o'rtacha 40-50 ml qon yo'qoladi. Menstruasiya 3-5 kun davom etadi. Menstruasiyaning tug'ruqning analogi yoki urug'lanmagan tuxum hujayraning "tug'ishi" yoki tuxum hujayraning urug'lanmagani uchun bachadon "noroziligi" deb qarash kerak.

3. Menstruasiyadan keyingi bosqich. Menstruasiyadan keyingi bos-qich yoki o'sish davri funksional qavat va bachadon bezlarining tiklanishi va proliferasiya bilan belgilanadi. Bu bosqich menstruasiya tugashi bilan boshlanadi va menstruasiyaning birinchi kunidan boshlab 5 kundan 14-16 kungacha davom etadi. Bachadon bezlarining epiteliy hujayralari tez ko'payadi va yuqoriga surilib bachadonning shilliq qavatining yuzasini qoplaydi. Shuning uchun bu bosqich, proliferasiya, yoki o'sish bosqichi deb yuritiladi. Bu bosqichdagi o'zgarishlar follikulaning donador qavati hujayralari ishlab chiqarayotgan estrogen gormoni ta'sirida kechadi.

Shunday qilib, menstruasiyadan keyingi bosqich estrogen, menstruasiyadan oldingi bosqich esa progesteron gormoni bilan boshqariladi. Ular navbat bilan bachadon funksional qavati o'zgarishlarini boshqaradi. Bu bosqichlarda bachadon bo'yini shilliq qavati tushib ketmaydi, u doimiy sekret ishlab chiqarib turadi.

**Bachadonning yoshga qarab o'zgarishi.** Yangi tug'ilgan qiz bola bachadoni kalta, qalpoqli zamburug' shaklida bo'lib, bo'yin qismiga nisbatan tanasi 3:1 nisbatda kalta bo'ladi. 1 yoshda 3 sm keladi va keyingi 10 yilda kam o'zgaradi.

Pubertat davrida bachadon va uning bezlari tez o'sadi. Yangi tug'ilgan qiz bola bachadonida muskul to'qimasi, 10-12 yoshda biriktiruvchi to'qima yaxshi taraqqiy etadi. Bachadonning faol funksional faoliyati 40-45 yoshgacha davom etadi. Shundan keyin bachadonda atrofik va distrofik o'zgarishlar boshlanadi.

**Qin.** Qin 8-10 sm uzunlikdagi nay bo'lib, yuqori qismi bachadonning bo'yin qismiga, pastki qismi esa uning dahliziga ochiladi. Qin devori shilliq, muskul va ichki qavatlardan iborat. Shilliq parda ko'p qavatli epiteliydan iborat bo'lib, qalinligi 150-200 mkm ga yetadi. Qinda doimiy yashaydigan mikroblar ta'sirida glikogenning parchalanishi, sut kislotaning hosil bo'lishiga olib keladi. Shuning uchun ham qinning shilliq qavati kislotali reaksiyaga ega bo'ladi. Kislotali reaksiya tufayli qinning shilliq qavati bakteriosid xususiyatga ega. Bu esa qinda mikroorganizmlarning rivojlanishiga yo'l qo'ymaydi. Muskul qavat kam rivojlangan ichki sirkulyar qavat va oralarida elastik tolalarga boy bo'lgan biriktiruvchi to'qima qatlamlari bo'lgan bo'yilama muskul tutamlari bo'ladi. Qinning boshlanish qismida aylana yo'nalgan ko'ndalang tang'il muskul tolalari bo'ladi. Biriktiruvchi to'qima qinni boshqa organlar bilan biriktirib turadi.

Qinning shilliq pardasi, bachadon shilliq pardasi kabi davriy o'zgarishlarga uchraydi. Menstruasiya davrida yuza qavat epiteliysi tushib ketadi. Keyin bazal qavatda proliferasiya jarayoni boshlanib, qin epiteliysi yana qalinlashadi. Keyinchalik ikkala qavat ham takomillashadi va 2-3 qavatdan iborat funksional qavat menstruasiya oldi davrida 155 mkm gacha qalinlashadi.

### **Gametogenez jarayonining gormonal boshqarilishi**

Jinsiy hujayralarning yetishib chiqishi, birinchidan, nerv yo'li bilan boshqarilsa, ikkinchidan, gormonal yo'l bilan boshqariladi.

**Urg'ochilik jinsiy siklning gormonal boshqarilishi.** Gormonlar jinsiy siklni koordinasialovchi, murakkab omil hisoblanadi. Ko'payish jarayonida gormonlarning ahamiyatiga oid dastlabki ma'lumotlar 1920-1940 yillarda o'lingi vagi pofiz bilan jinsiy organlar gormonlarining aloqasi aniqlandi.

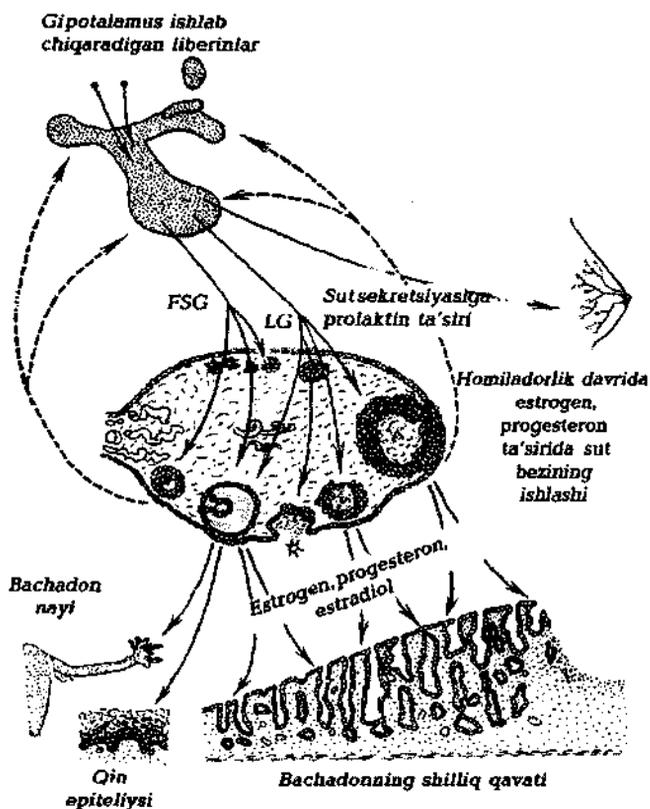
Gipofizning funksiyasi bosh miyaning gipotalamus qismi bilan boshqariladi. Gipotalamus ishlab chiqargan gonadoliberin gormonlar, gipofiz oldingi qismining gormon ishlab chiqarishini tezlashtiradi.

Qo'ylarda ovulyasiya jarayonini tezlashtiruvchi gormonlar ishlab chiqarilishi, asta-sekinlik bilan kunduzning qisqarishi, ya'ni kuz kelishi bilan tezlashsa, quyonlarda qo'shilish jarayoni ovulyasiyani tezlashtiradigan gormonlarni ko'proq ishlab chiqarilishiga olib keladi. Ba'zi organizmlarda o'pishish bu jarayonni tezlashtiradi. Bu omillar gi-potalamus orqali, gipofizga ta'sir etadi.

Tuxumdonda siklik ravishda estrogen (follikula ishlab chiqaradigan), progesteron (follikula o'mida hosil bo'lgan sariq tana bezi ishlab chiqaradigan) gormonlarini ishlab chiqaradi. Bu gormonlar navbat bilan ishlab chiqariladi va ta'sir etadi.

Gipofizning oldingi qismi ikkita gonadotrop gormon - lyuteinlovchi, yoki lyutein gormon (LG) va follikulani stimullovchi gormon (FSG) - follitropin ishlab chiqaradi. Gipofizning uchinchi gormoni prolaktin, yoki lyuteotrop gormon (LTG) bo'lib, u har xil jarayonlarni, jumladan, sut hosil bo'lishini boshqaradi (30-rasm).

Normal jinsiy siklda tuxumdonda follitropin ta'sirida bir guruh follikulalar yetila boshlaydi va ular estrogen (estradiol, estrol va estriol) gormonini ishlab chiqaradi. Shu follikulalarning bittasi ko'proq estrogen ishlab chiqaradi va saqlanib qoladi, boshqalari esa degenerasiyaga uchraydi. Bu saqlanib qolgan follikula preovulyar follikula deb ataladi. Estrogen gormonini follikulaning



30-rasm. Odam reproductiv siklining asosiy hodisalarini boshqaruvchi gipofiz va tuxumdon gormonlari o'rtasidagi aloqa (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

yetilishiga yordam bergani uchun follikulin gormoni ham deyiladi. Estrogenning qondako'payishi gipotalamo-gipofizar sistemagata'sir etib, bir sutkadavomida liberin gormoni ta'sirida follitropin va lyutein gormonlari ko'payadi. Shundan keyin 24 soat ichida ovulyasiya sodir bo'ladi. Ovulyasiyadan keyin follikulaning epitelij hujayralari lyutein gormoni ta'sirida, sariq tana bezini hosil qiladi. Sariq tana bezi progesteron gormonini ishlab chiqaradi va uning miqdori oshib, lyutein va follitropin miqdorini kamaytiradi. Sariq tana bezi regressiyaga uchrashi bilan, bu jarayon yana takrorlanadi, ya'ni yangi jinsiy sikl boshlanadi. Progesteronning muhim vazifasi navbatdagi follikulaning yetilishiga yo'l qo'ymaslikdir. Estrogen esa jinsiy organlar kanalida gametalar harakatini va

urug'lanish jarayonini osonlashtiradi. Estrogen ta'sirida bachadon devorida ktprikli epiteliy hujayralar ko'payadi, tuxum yo'lida suyuqlik ortadi. Ovulyasiyadan oldin estrogen miqdorining kamayishi tufayli, bachadon nayi silliq muskulining qisqarishi tezlashib, tuxumning harakatini osonlashtiradi.

Estrogen bachadon endometriyasi hujayralarining bo'linishini, bachadon bezlari o'sishini tezlashtiradi. Progesteron bachadonning shilliq qavatini embrion implantasiyasiga tayyorlaydi.

**Erkaklik reproduktiv faoliyatining gormonal boshqa-rilishi.** Urug'donning generativ va endokrin funksiyalarini xuddi tuxumdondagidek gipofizning follitropin va lyutropin gormonlari boshqaradi. Bu gormonlarni gipotalamusning gonadoliberin gormoni boshqaradi. Ana shu gormonlar ta'sirida urug'donning interstisial hujayralari (Leydig hujayralari), testosteron gormonini ishlab chiqaradi. Bu hujayralar urug' kanallari hujayralarining oralarida to'p-to'p bo'lib joylashadi.

Testosteron jinsiy organlarning faolligini oshiradi, spermatogenezni tezlashtiradi, qonga quyilib, testosteron digidrotesteronga aylanadi va muskullarga, boshqa organlar faoliyatiga kuchli ta'sir ko'rsatadi. Umuman, testosteronning ko'p bo'lishi follitropin va lyutropin gormonlarining kamayishiga, testosteronning kam bo'lishi, bu gormonlarni ko'proq ishlab chiqarilishiga olib keladi. Bundan tashqari, follitropinni urug' kanallaridagi sertoli hujayralari ko'plab hazm qiladi. Bu hodisaning ahamiyati hozircha aniq emas.

Urug' kanallarining epiteliy hujayralari ingibin gormonini ishlab chiqaradi. Bu gormon erkak embriondagi paramezonefros kanalning regressiyasini, voyaga yetgan erkakda esa gipofizning follikulani stimullovchi gormonlar ishlab chiqarish funksiyasini susaytiradi. Ammo lyutropinga ta'sir etmaydi.

### **Jinsiy hujayralarning tuzilishi**

Jinsiy hujayralar gametalar deb ataladi. Gameta grekcha gamete - xotin, ya'ni urug'ochilik jinsiy hujayrasi yoki tuxum hujayra, gametis - erkak, ya'ni erkaklik jinsiy hujayrasi, yoki spermatozoid, degan ma'noni bildiradi. Shunga ko'ra, jinsiy hujayralarning ikki turi: tuxum va urug' hujayralari farqlanadi. Gametalarning muhim xususiyati - ular tashqaridan ozuqa qabul qilmaydi va yetilgan jinsiy hujayralar ko'paymaydi.

**Spermatozoidning tuzilishi.** Spermatozoid grekcha "sperma" - urug', zoon hayvon, eidos - tur, degan ma'noni bildiradi. 1677 yilda Gamm va A. Levenguk sut emizuvchilarning erkaklik jinsiy hujayrasini mikroskopda ko'rdilar. 1827 yilda K. M. Ber spermatozoid terminini birinchi marta fanga

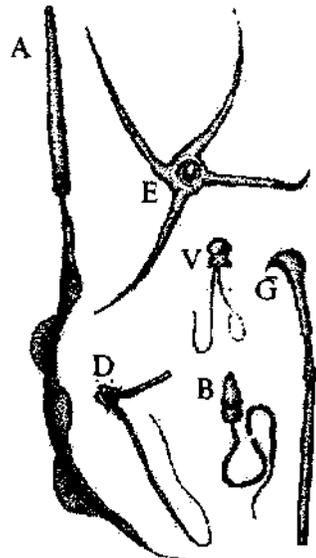
kiritti.

Spermatozoidning shakli turli hayvonlarda turlicha bo'ladi. Masalan, su emizuvchilarda qamchisimon, yumaloq churvalchanglarda, qisqichbaqasimonlarda va boshqa hayvonlarda pufaksimon bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda spermatozoid yan boshqa shakllarda ham bo'lishi mumkin (31-rasm). Spermatozoid barcha hujayrala kabi membrana, sitoplazma, yadro va boshqa hujayra organoidlaridan iborat. Uning shakli turlicha bo'lsa ham, barcha hayvonlarda bir xil tuzilgan bo'lib, bosh, bo'yin, o'rt va dum qismlardan iborat (32-rasm). Bosh qismi spermatozoidning oldingi qismi bo'lib, boshqa qismlardan yo'g'on bo'ladi. Bu qism yadro va uni o'rab turgan sitoplazmadan iborat.

Boshning oldingi tomonida akrosoma (grekcha acron - ustki, soma - tana) joylashgan. Akrosoma golji apparatining o'zgarishidan kelib chiqqan bo'lib, pufak shaklida bo'ladi va unda urug'lanish davrida tuxum hujayraning mikropile teshigidagi oqsilli tiqinni eritib yuboradigan gialuronidaza fermentini saqlaydi.

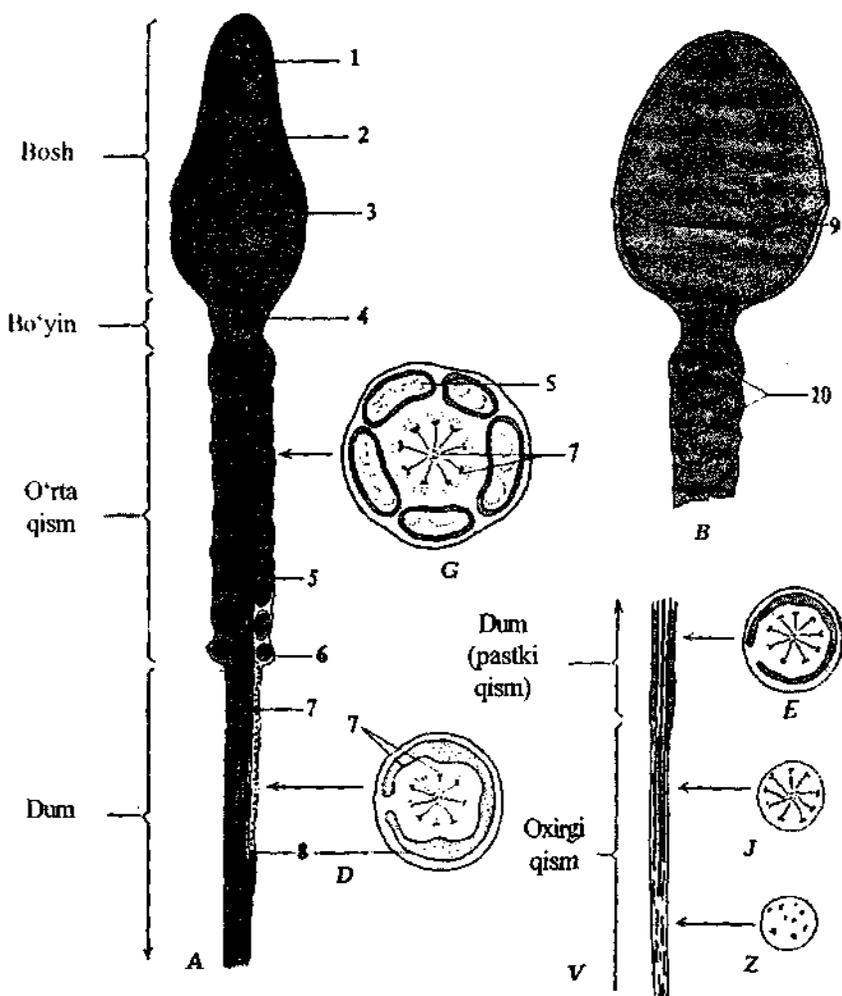
Bo'yin qismida, yadroning orqa qutbida proksimal sentriola joylashgan. Urug'lanish vaqtida proksimal sentriola tuxum hujayraning ichiga kiradi va urug'langan tuxum hujayraning, yoki zigotaning bo'linishida ishtirok etadi. Yadrodan bir muncha uzoqda joylashgan distal sentriola ikki bo'lakdan iborat bo'lib, uning tayoqchasimon ko'rinishga ega bo'lgan birinchi bo'lagi bo'yin chegarasini hosil qiladi va undan spermatozoidning o'rt va bosh qismi orqali dumiga o'tuvchi o'q ip boshlanadi. Ana shu sentriolalar spermatozoid yadrosining boshiga surilib, boshqa qismlariga nisbatan katta bo'lishiga sababchi bo'ladi.

O'rt va yoki tana qismi distal sentriolaning tayoqchasimon va halqasimon bo'laklarining o'rtasida joylashgan. Bunday o'q, ip atrofida spiral holatda ko'plab mitoxondriyalar joylashgan bo'lib, unda



31-rasm. Xivchinli (A-D) va xivchinsiz (E) spermatozoidlar (K.G.Gazaryan, L.V.Belousov, 1983 bo'yicha).

A-jabalar; B-dengiz tipratikani; V-baliq (Tetrodon avlodi); G-dengiz cho'chqasi; D-opossum; ye-daryo qisqichbaqasi spermatozoidlari.



12-rasm. Odam spermatozoidining tuzilishi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).  
 A-tikkasiga kesmasi; 1-bosh qismining po'sti; 2-vakuola; 3-yadroning quyuq moddasi; 4-sentriola; 5-mitoxondriyalar; 6-terminal halqa; 7-markaziy filamentlar; 8-qobiq. B-bosh, bo'yin va o'rta qismlari; 9-bosh qobig'ining cheti; 10-mitoxondriya spirali. V-dumning terminal qismi. G-E-dum va o'rta qismining ko'ndalang kesmasi.

glikogen, fosfatlar, ko'p miqdorda ATF saqlanadi. Bu esa tana qismi spermatozoidni energiya bilan ta'minlab turishidan dalolat beradi.

Dum qismi asosiy va oxirgi bo'laklardan iborat. Dumning asosiy qismi faqatgina o'q iplardan vaularni o'rab turgan adenozintrifosfatafermentini tutuvchi sitoplazmadan iborat. Bu ferment mitoxondriyadagi ATF ni parchalaydi vashu yo'l bilan energiya ajralishini ta'minlaydi. O'q iplar 10 juft mikronaychalardan iborat bo'lib, 9 jufti periferiyada, 1 jufti markazda joylashgan.

Dumning oxirgi bo'limi juda ingichki o'q ip-xivchindan iborat bo'lib, tashqi tomondan plazmolemma bilan o'ralgan. Dumning asosiy vazifasi spermatozoidning harakatini ta'minlashdir.

**Spermatozoidning fiziologik xususiyatlari.** Urug'lanish jarayonida spermatozoidlar 3 ta asosiy vazifani bajaradi:

1. Spermatozoid hosil bo'layotgan yangi organizmga otalik genlarini uzatadi.
2. Dumi yordamida spermatozoid harakatlanib, tuxum hujayra bilan to'qnash kelishini va akrosoma xaltasidagi gialuronidaza fermenti yordamida tuxum hujayraning ichiga boshi va bo'yin qismlarining kirishini ta'minlaydi.
3. Spermatozoid tuxum hujayraga bo'linishi uchun, zarur bo'lgan sentriolani olib kiradi.

Har xil hayvonlar spermatozoidining kattaligi har xil bo'lib, hayvonning kattaligiga bog'liq emas. Masalan, dengiz cho'chqasining spermatozoidi 100 m, ho'kizda 65 m, chumchuqda 200 m, timsohda 20 m, odamda 60-70 m ga teng.

Spermatozoidlar jinsiy yo'llardan o'tayotganida qo'shimcha bezlardan ajralib chiqayotgan suyuqliklar bilan aralashadi. Bu aralashma sperma deb ataladi. Sperma tarkibida spermatozoid, har xil sekretlar, hujayraviy elementlardan leykositlar, epiteliy hujayralari ham bo'ladi.

Spermatozoidning asosiy xususiyati uning harakatlanishidir. Bunda asosiy vazifani dum bajaradi. Spermatozoid oldinga, o'z o'qi atrofida, spiralsimon ilgirilama harakat qiladi. Bir minutda odam spermatozoidi 3-3,6 mm tezlikda harakatlanadi.

Spermatozoidning faolligi energiya bilan bog'liq. Energiya endogen va ekzogen yo'llar bilan hosil bo'ladi. Masalan, sut emizuvchilar spermasi tarkibidagi fruktoza energiya manbai bo'lsa, dengiz kirpisining spermatozoidining o'rta qismidagi fosfolipidlarning mitoxondriyada parchalanishidan, energiya hosil bo'ladi.

Spermatozoidlarning harakatsizligi, doimo ularning hayot qobiliyatini yo'qotganligini bildirmaydi. Spermatozoidlar erkaklik jinsiy bezlarida yoki

kanallarida ko'p to'planib qolishi, kislorod yetishmasligi ularda moddalar almashinuvini pasaytirib yuboradi. Bu jarayonlar tiklanishi va spermatozoid yana faol harakatlanishi mumkin. Urug'lanish vaqtida spermatozoidlar juda faol bo'ladi. Ular muhit reaksiyasiga va haroratga ayniqsa sezgir bo'ladi. Kuchsiz bahoriy muhit va 30-35°C haroratda ularning faolligi oshadi. Kislotali muhitda, aksincha, spermatozoidlar sust harakatlanadi yoki butunlay harakatlanmaydi.

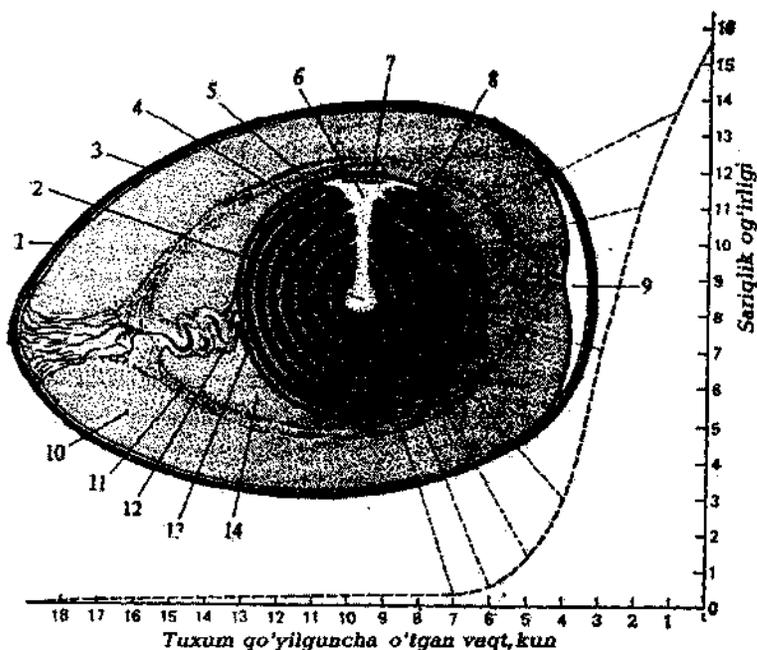
Organizmdan tashqarida ham spermatozoidning hayotiyiligini optimal sharoit yaratib saqlab turish mumkin. Bu hodisa chorvachilikda sun'iy qochirish uchun uzoq yillar qo'llanib kelindi. Spermatozoidning organizmdan tashqarida yashovchanligi har xil hayvonlarda turlicha muddatni tashkil etadi. Masalan, baliqlarda spermatozoid organizmdan tashqarida bir necha minut, hatto bir necha sekundda halok bo'ladi, ho'kizlarda 25-30 soat, qo'ylarda 36 soat, quyonda 8-12 soat davomida tirikligini saqlaydi. Odam spermatozoidi ayollar jinsiy organlari yo'lida 5-16 kun davomida tirik bo'ladi. Ko'rshapalaklar kuzda jinsiy qo'shiladi, bahorga borib urug'lanish sodir bo'ladi. Bu paytda spermatozoid urug' qabul qiluvchi xaltada saqlanadi.

Xulosa qilib aytganda, spermatozoidlar urg'ochilik jinsiy organlari bo'ylab harakatlanadi va tuxum hujayrani topib uni urug'lantiradi. Agar odamda bir martaga 200 mln spermatozoid yetishib chiqsa, shulardan 700-900 tasi urug'lanadigan joyga, ya'ni tuxum yo'lga yetib boradi, boshqalari esa ayollar jinsiy organlari kanallarida o'lib ketadi.

**Tuxum yoki tuxum hujayra va uning tuzilishi.** Tuxum hujayra urg'ochilik jinsiy hujayrasi bo'lib, shakli deyarli bir xil, ya'ni asosan sharsimon, ba'zan ovalsimon, yoki cho'zinchoq bo'ladi (33-rasm). Tuxum hujayraning yadrosi uning o'rtasida joylashgan bo'ladi. Tuxumning ko'pchilik qismini sitoplazma egallagan bo'lib, unda maxsus oqsilli kiritma-sariqlik moddasi bo'ladi (34-rasm). Sariqlik embrionning rivojlanishi davrida oziqa sifatida sarflanadi. Sariqlik moddasining miqdoriga qarab, tuxumning miqdori ham o'zgaradi. Masalan, reptuliyalar, qushlar tuxumida sariqlik ko'p bo'ladi va shuning uchun ularning tuxumi yirik bo'ladi. Sut emizuvchilar tuxumida esa sariqlik moddasi umuman yo'q, ba'zilarida juda kam, shuning uchun ularning tuxumi kichik bo'ladi. Ancha kattaligi va sariqlik moddasi bo'lganligi uchun tuxum hujayra deyarli harakatlana olmaydi. Faqat kovakichlilar va bulutlarning tuxum hujayrasi harakat qiladi.

Sariqlik moddasining miqdori va uning sitoplazmada tarqalishiga qarab, tuxum hujayrani guruhlariga ajratish mumkin.

Sariqlik moddasining miqdoriga qarab tuxum hujayra quyidagi guruhlariga bo'linadi:



33-rasm. Tovuq tuxumining tuzilish sxemasi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

1-po'choq; 2-latebra; 3-po'choq osti qobig'i; 4-oq sariqlik; 5-sariqlik moddasi; 6-pander yadrosi; 7-blastoderma; 8-sariqlik qobig'i; 9-havo kamerasi; 10-tuxum oqsili (albuminning ichki qavati); 11-tuxum oqsil (tolali oqsil); 12-xalaza; 13-xalazaning hosil qiluvchi qavat; 14-tuxum oqsili (albuminning tashqi qavati). O'ng tomondagi grafik 18 kunda tuxumning o'sish tezligini bildiradi. Shtrixli chiziq sariqlik moddasi qavatlarining hosil bo'lish vaqtini bildiradi.

1. Alesital - sariqligi bo'lmagan tuxumlar (a - yo'q, lecithos - sariqlik).
2. Oligolesital - sariqligi kam bo'lgan tuxumlar (oligos - kam).
3. Mezolesital - sariqligi o'rtacha bo'lgan tuxumlar (mesos - o'rtacha).
4. Poliflesital - sariqligi ko'p bo'lgan tuxumlar (poly - ko'p).

Tuxumning katta-kichikligi, ana shu sariqlik moddasining miqdoriga bog'liq.

Sariqlik moddasining sitoplazmada tarqalishiga qarab tuxum hujayra quyidagi guruhlarga bo'linadi:

1. Izolesital (isos - bir xil) - sariqlik moddasi kam va taxminan sitoplazmada bir xil tarqalgan.

2. O'rtacha telolesital (telos - oxiri) - sariqlik moddasi o'rtacha, hamma qutbda tarqalgan, lekin ko'proq vegetativ qutbda joylashgan.

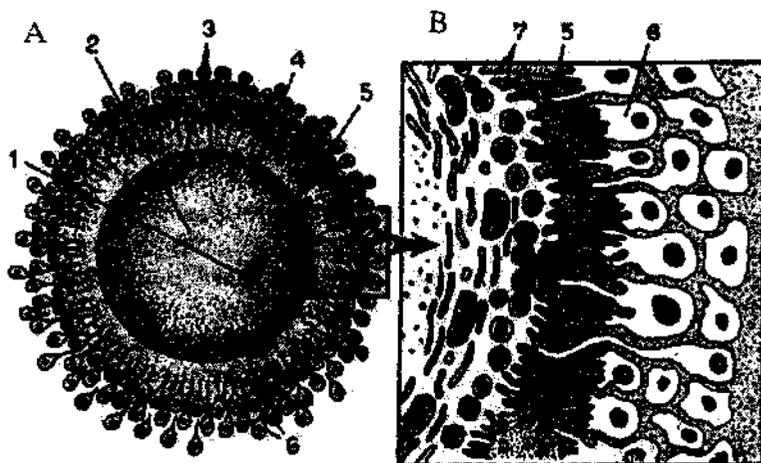
3. Keskin telolesital - sariqlik moddasi ko'p va asosan vegetativ qutbda joylashgan.

4. Setrolesital (sentros - markaz) - sariqligi ko'p va tuxum hujayraning markazida joylashgan.

Yo'ldoshli sut emizuvchilarda embriyning ona organizmida taraqqiy etishi va ona organizmidan oziqlanishi munosabati bilan, evolyusiya jarayonida ikkinchi marta tuxumda sariqlik moddasi kamaygan.

Tuxum hujayrada sariqlik moddasining ko'pligi uning qutbli bo'lishiga sababchi bo'lgan, chunki sariqlik moddasi og'irligi tufayli tuxumning pastki qismiga to'planib, qutbni hosil qiladi. Tuxumning sariqligi kam yoki butunlay bo'lmagan qismi animal qutb deb ataladi. Sariqlik ko'p to'plangan qismi esa vegetativ qutb deb ataladi. Animal va vegetativ qutblarni bog'lovchi taxminiy chiziq, tuxum o'qi deb ataladi. Animal qutb tor bo'lib, u o'zida sariqlik tutmaydigan sitoplazma va yadrodan iborat. Bunday tuxumlarga qushlar, repteliyalar tuxumi kiradi. Tuxum hujayraning bu qutbi embriyon (pusht) hosil qilishda ishtirok etadi va uni pusht gardishi deb ataladi.

Tuxum hujayralarda maxsus tuxum qobiqlari bo'ladi. Bu qobiqlar tuxumning shakli, o'lchami va tuzilishini o'zgartirmasdan, noqulay iqlim



34-rasm. Sut emizuvchilar tuxum hujayrasining mikroskopik (A) va ultramikroskopik (B) tuzilishi (Yu.I.Afanasev, 1990 bo'yicha).

1-yadro; 2-sitoplazma va sariqlik kritmasi; 3-kortikal granula; 4-sitolemma; 5-yaltiroq qobiq; 6- follikulyar hujayralar; 7-vorsinkalar.

sharoitlaridan, qurib qolishdan saqlaydi, mexanik va boshqa ta'sirotlardan himoya qiladi. Har xil hayvonlarning tuxum qobiqlari turli-tumanligi bilan farq qiladi. Shunga qaramay, ular uch guruhga bo'linadi:

**Birlamchi qobiqlar.** Bu qobiq oosit ishlab chiqargan sekretlardan hosil bo'ladi va sariqlik qobig'i, yoki urug'lanish qobig'i deb ataladi. Bu qobiq yupqa, tiniq, mustahkam bo'lib, tuxumga zich yopishib turadi. Sariqlik qobig'i, oositning katta o'sishi davrida hosil bo'ladi. Bu davrda oositga oziq moddalar ko'plab to'planadi.

**Ikkilamchi qobiq xorion** deb ataladi. Bu qobiq tuxumdondagi follikulyar epiteliy hujayralardan, yoki ularning ishlab chiqargan sekresiyasidan ovulyasiya davrida hosil bo'ladi. Hasharotlarda xorion xitinsimon mustahkam va qalin bo'ladi. Xorion ustidagi o'simtalar tuxumning o'simliklarga va toshlarga yopishishiga yordam beradi.

**Uchlamchi qobiq po'choq, po'choq osti qobiqlaridan** iborat bo'lib, tuzilishi, kimyoviy tarkibi va ahamiyatiga ko'ra turlicha bo'ladi. Bu qobiq tuxum hujayra tuxum yo'lidan o'tayotgan paytda, tuxum yo'li bezlari ishlab chiqargan sekretlardan hosil bo'ladi. Bu qobiqqa misol qilib tuxum qo'yuvchi mollyuskalar, amfibiyalar tuxumining yaltiroq po'sti, qushlar tuxumining po'chog'i va po'choq osti qobig'ini ko'rsatish mumkin. Ba'zi chuvalchanglarda, mollyuskalarda, o'rgimchaklarda uchlamchi qobiq, bir necha tuxumni o'rab oladi va pilla hosil qiladi. Kimyoviy tarkibiga ko'ra, oqsil, pergament va oqsilsimon moddalardan iborat.

**Tuxum qobig'ining himoyaviy ahamiyati.** Urug'langan tuxum qobig'i embrion va tashqi muhit o'rtasidagi to'siq bo'lib, katta ahamiyatga ega. Birinchi navbatda, tuxum qobig'i embrionning steril sharoitda o'sishini ta'minlaydi. Qushlar va sudralib yuruvchilar tuxumi qobig'ining shakl hosil bo'lishidagi ahamiyati ko'plab tadqiqotlarda isbotlangan. Ma'lumki, tovuqlar tuxumining po'chog'i va po'choq osti qobig'i bakteriyalar va zamburug'larni ichkariga o'tkazadi. Shuning bilan birgalikda oqsil qavat bakterisid xususiyatga ega. 1922 yilda A.Fleming tovuq tuxumidagi bakterisid moddani lizosim deb atashni taklif etgan. Shuningdek, tuxum fungusid xususiyatga ham ega.

N.A.Movchan (1964) aniqlashicha, toshbaqaning tuxumidagi oqsil bakterisid va fungusid xususiyatiga ega. Shunga ko'ra, tuxumning po'sti ham murakkab tuzilishga ega. Ba'zi parazit hasharotlarning tuxumida qo'shimcha qavatlar taraqqiy etgan. Ularning vazifasi xo'jayin organizmidan oziq moddalarni o'tkazish, xo'jayin organizmidagi immunologik reaksiyalardan embrionni himoya qilishdan iborat. Elektron mikroskop orqali aniqlanishicha, tuxum po'stida havo kiradigan aeropile teshikchalari, suv kiradigan gidropile

teshikchalari, spermatozoid kiradigan mikropile teshikchalari bor. Bu teshikchalar multifunksional xususiyatga ham ega bo'lib, bir qancha vazifalarni bajaradi.

### **Jinsiy hujayralarning rivojlanishi**

Jinsiy hujayralar jinsiy bezlardan, ya'ni spermatozoid urug'dondan, tuxum hujayra esa tuxumdondan yetishib chiqadi.

Jinsiy hujayralarning rivojlanishi gametogenez deyiladi. Spermatozoidlarning rivojlanishi spermatogenez deb ataladi. Spermatogenez yunoncha Sperma - urug', genesis - rivojlanish degan ma'noni bildiradi (15-rasm).

Tuxum hujayraning rivojlanishi ovogenez deb ataladi. Ovogenez yunoncha ovum - tuxum, genesis - rivojlanish degan ma'noni bildiradi.

Jinsiy hujayralarning rivojlanishi ularning urug'lanishiga va embrionning bundan keyingi taraqqiyotiga tayyorgarlik bosqichi hisoblanadi. Bunda yadro moddalari reduksiyalanadi, ya'ni kamayadi, hujayraning meyoza bo'linishi modir bo'ladi.

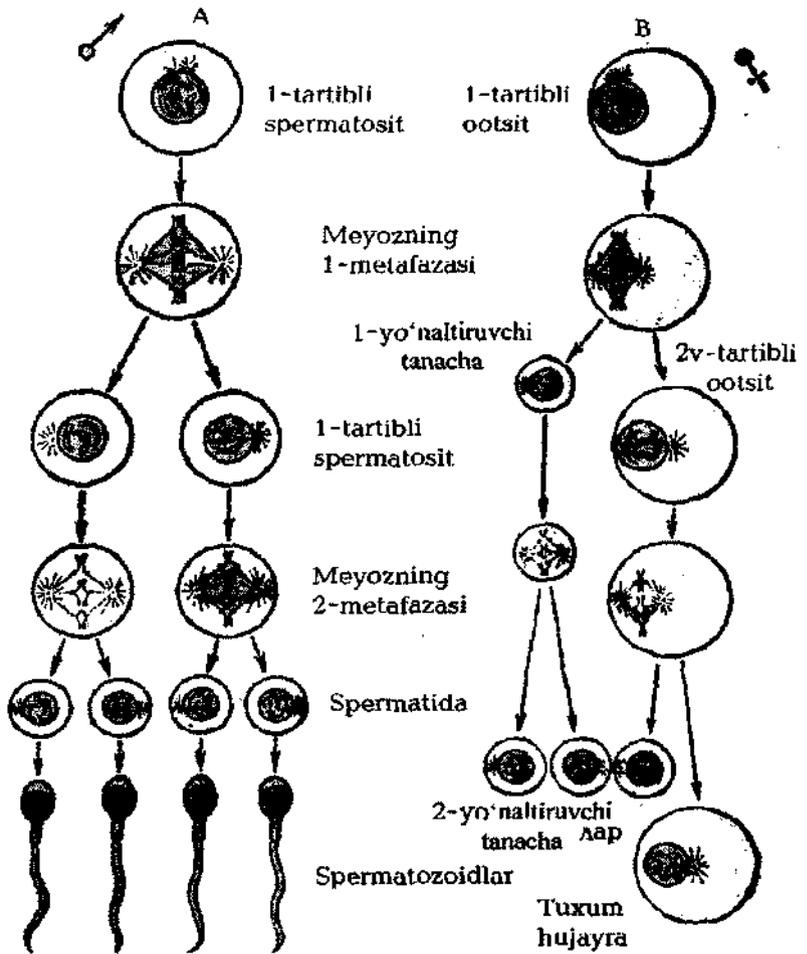
**Spermatogenez.** Spermatogenez 4 ta davrga bo'linadi:

1. Ko'payish.
2. O'sish.
3. Yetilish.
4. Shakllanish yoki spermiogenez.

Spermatogenez birlamchi jinsiy hujayra - spermatogoniylarning hosil bo'lishidan boshlanadi. Ularning xromatini yirik, katta yadroli, intensiv bo'yaluvchi bo'ladi.

1. Ko'payish davrida spermatogoniylar mitotik yo'l bilan bo'linib ko'payadi. Bu esa ular sonining ortishiga olib keladi. Spermatogoniylarning bo'linish soni turli hayvonlarda 1-14 martagacha bo'lishi mumkin. Ko'payishning muhim xususiyati shundaki, sitotomiya oxirigacha yetmaydi, qiz hujayralar o'rtasida sitoplazmatik ko'prik (fuzomlar) qoladi. Natijada hujayralarning kloni yoki populyasiyasi hosil bo'ladi. Keyin hamma jarayonlar klonning hamma a'zolarida birdaniga sodir bo'ladi. Ularning qobiqlari turli xil oziq moddalarni o'shon o'tkazadi. Bu oziq moddalar ular uchun oziqa hisoblanadi (36-rasm).

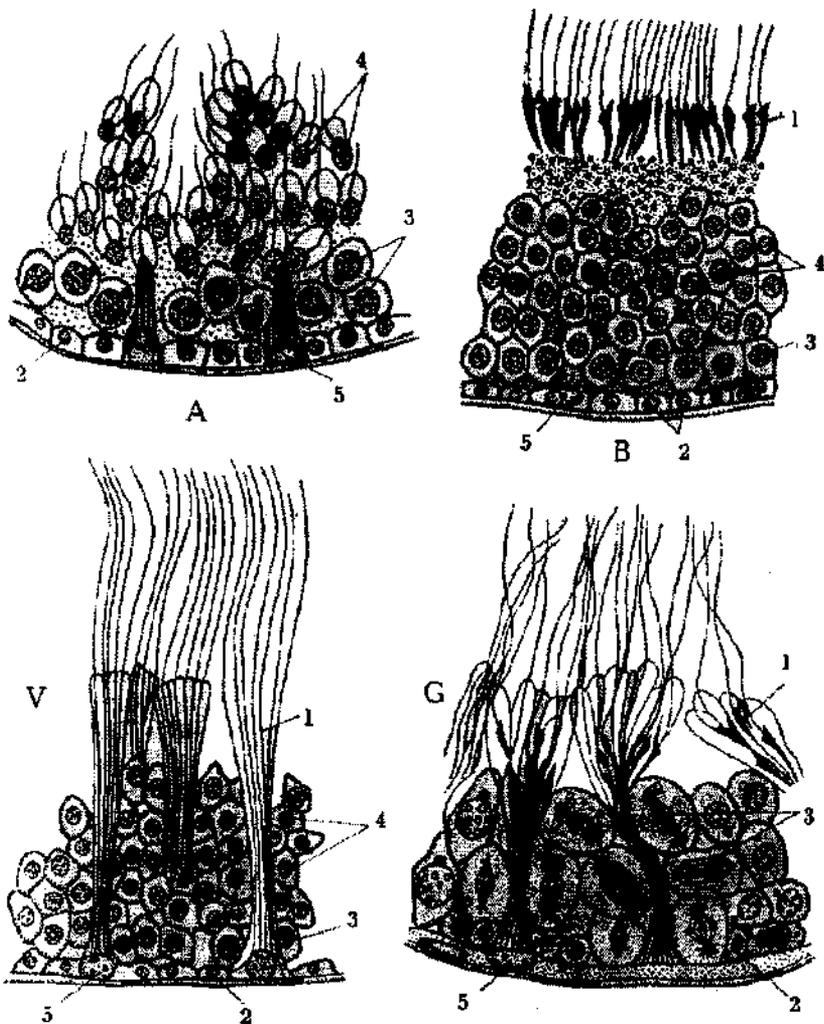
2. Bir qancha mitoz bo'linishdan keyin o'sish davri boshlanadi. Bu davrda jinsiy hujayra, ya'ni spermatogoniylar bo'linmaydi. Po'sti orqali kirgan oziq moddalar hisobiga intensiv o'sadi. Natijada spermatogoniylar birinchi turtibli spermatositlarga aylanadi. Bu davrda ularning yadrolarida katta o'zgarishlar modir bo'ladi. Bu esa o'z navbatida reduksion, ya'ni meyoza bo'linishga



35-rasm. Spermatozoid (A) va tuxum hujayra (B) hosil bo'lishi (gametogenez) (A. Myuntsing, 1963 bo'yicha).

tayyorgarlik hisoblanadi. Bunda xromosomalar to'plami 2 barobar ortadi va ular 2 tadan emas, balki 4 tadan bo'lib joylashadi. Buni tetrada (to'rtta) deb ataladi. Ba'zi hayvonlarda o'sish bilan yetilish bosqichlari o'rtasida pauza bo'ladi.

3. Yetilish davrida birinchi tartibli spermatositlar ikki marta meyoz yo'li bilan bo'linadi. Birinchi bo'linishdan keyin hosil bo'lgan ikkinchi tartibli



№ rasm. Kalamush urug' kanallarida spermatogenez bosqichlarining (A-G) sodir bo'lishi (I.I. Sokolov, 1966 bo'yicha).

1-spermatozoidlar; 2-spermatogoniylar; 3-spermatositlar; 4-spermatidalar; 5-sertoli hujayralari.

spermatositlarda xromosomalar juft bo'lib joylashadi. Masalan, odamda bo'linish oldidan 92 ta xromosoma bo'lsa, bo'linishdan keyin 46 ta bo'ladi. Bu bo'linish reduksion bo'linish yoki reduksion meyoz deb ataladi. Bu yerda 92 ta xromosoma yangi hujayralarga teng taqsimlanib, 46 taga tushib qoladi.

Etilishning ikkinchi bo'linishida ikkinchi tartibli spermatositlardagi juft xromosomalar yangi hosil bo'ladigan hujayralarga teng bo'linadi. Masalan, odamda 46 ta xromosoma 2 ta hujayraga 23 tadan bo'linadi va xromosoma to'plami di ploiddan gaploidga aylanadi. Bu ikkinchi bo'linish ekvazion meyoz deb ataladi (ekvazion teng degan ma'noni bildiradi), chunki diploid xromosoma teng bo'linib gaploid xromosomaga aylanadi. Hosil bo'lgan hujayra spermatida deb ataladi. Shunday qilib, 1 ta birinchi tartibli spermatositdan 4 ta spermatozoid hosil bo'ladi. Demak, meyoz 2 ta bosqichdan iborat: 1) reduksion meyoz; 2) ekvazion meyoz.

Bu bosqichlar almashib kelishi ham mumkin. Ana shu bosqichlar davrida xromosoma to'plami 2 marta ortmaydi, balki kamayadi. Natijada uning to'plami di ploiddan gaploidga aylanadi. Mitoz bilan meyoznning biologik farqlaridan biri ham ana shundadir. Bu jarayon faqat jinsiy hujayralarga xosdir.

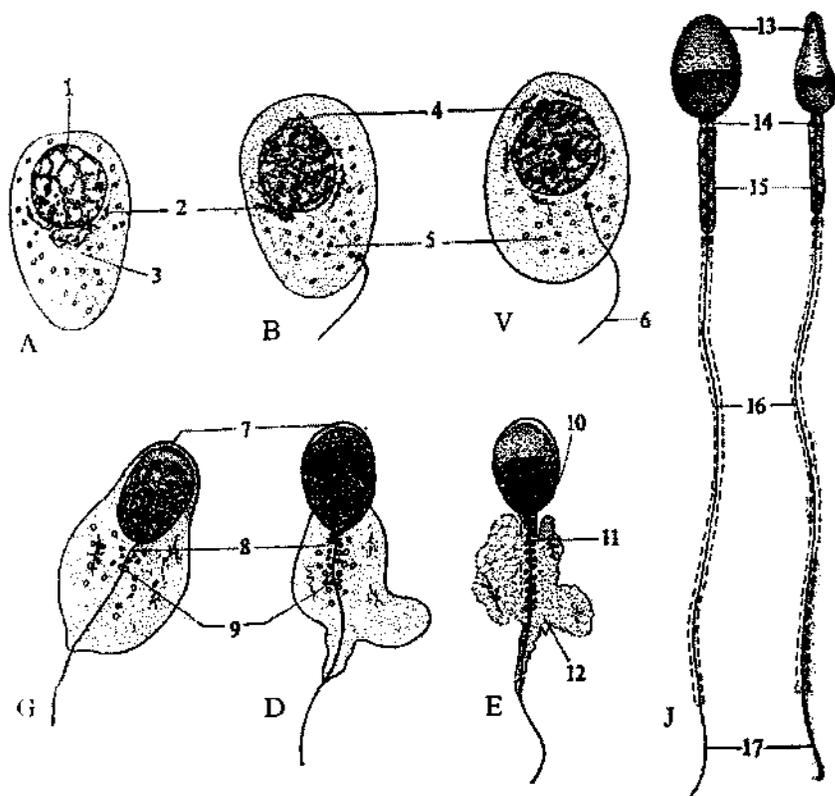
4. Shakllanish davrida spermatidalar spermatozoidlarga aylanadi. Bu davr spermiogenez deb ham ataladi.

Spermatidalar yumaloq shaklda bo'lib, unda hujayraning hamma organoidlari mavjud bo'ladi. Shakllanish davriga kelib spermatidaning yadrosi bir oz oldinga ko'chadi, yadro shirasi quyۇqlashadi va shu joyi spermatozoidning boshchasiga aylanib qoladi (37-rasm).

Hujayra markazi yadroning ko'chishi tufayli o'zi joylashgan joydan ko'chib (siljib) joylashadi. Ulardan biri ikkinchisiga nisbatan yadrodan uzoqda joylashib qoladi. Natijada ularning biridan spermatozoid dumining xivchini hosil bo'ladi. Ikkala sentriolaning o'rtasidagi sitoplazmadan spermatozoidning bo'yni hosil bo'ladi. Sentriolalar bilan yonma-yon joylashgan golji apparati hujayraning oldingi qismiga o'tadi va akrosoma hosil bo'lishida ishtirok etadi. Akrosoma spermatozoidning tuxum hujayraga kirishiga yo'l ochadi. Sitoplazma butun spermatozoidga tarqaladi, oxirida bir oz qismi dumda qoladi, qolgan esa tashqariga chiqib ketadi, yadro quyۇqlashadi. Natijada nisbatan qattiqroq hujayra spermatozoid hosil bo'ladi. Spermatozoidlar shaklining bir-biridan farq qilishi ham ana shu davrdagi jarayonlarga bog'liqdir. Shunday qilib, spermatidalar spermatozoidlarga aylanadi. Spermatozoidlarning hosil bo'lishi ularning urug'lanish jarayoniga tayyorlanishi hisoblanadi.

**Ovogenez.** Ovogenez jarayoni 3 ta davrdan iborat:

1. Ko'payish.



17-rasm. Spermatidaning spermatozoidga aylanishi (spermiogenez) (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

1-spermatida yadrosi; 2-golji apparati; 3-sentriola; 4-akrosoma hosil bo'lishining boshlanishi; 5-mitoxondriya; 6-xivchin; 7-akrosoma po'sti; 8-proksimal sentriola; 9-distal sentriola; 10-spermatozoidning boshi; 11-mitoxondriya spirali; 12-sitoplazma qoldig'i; 13-bosh; 14-bo'yin; 15-o'rta qism; 16-dum; 17-dumning oxirgi qismi.

## 2. O'sish.

### 3. Yetilish.

1. Ko'payish davrida birlamchi jinsiy hujayra-ovogoniy (oogoniy)lar mitoz yo'li bilan ko'payadi. Natijada hujayralarning soni ancha ortadi. Bir necha mitoz bo'linishdan keyin hujayralar o'sishga o'tadi. Oogoniylarning ham po'sti oziq moddalarni oson o'tkazadi. Oogoniylar birinchi tartibli oositlarga (ovositlarga) aylanadi.

2. O'sish davrida birinchi tartibli ovositlarning qobig'i oziq moddalarni intensiv o'tkazadi. Chunki ularning po'stida mikrovorsinkalar (kichik do'mboqchalar) bor.

Umuman, ovogenez vaqtida ovositlarda DNK miqdori ortadi. Bu esa oqsil sintezini faollashtiradi. O'sish kichik va katta davrlarga bo'linadi.

Kichik o'sish davrida ovosit sitoplazmaning ortishi hisobiga o'sadi va previtellogenez yoki sitoplazmatik o'sish deyiladi. Katta o'sish davrida esa hujayraga kirayotgan oqsil, sariqlik moddasining hosil bo'lishi hisobidan o'sadi va vitellogenez yoki trofoplazmatik o'sish deyiladi. Tuxumda sariqlik moddasi ko'p to'plansa, tuxum yirik bo'ladi. Masalan, qushlar, repteliyalarda shunday bo'ladi. Agar sariqlik kam to'plansa, tuxum o'sish davrida ko'p o'zgarmaydi va kichik bo'ladi. Hasharotlar, baliqlar tuxumida shunday bo'ladi. Drozofilaning oositi 90 000 marta, baqa oositi 64 000 marta, qushlarda 200 marta, sut emizuvchilarda 40 marta kattalashadi.

Sariqlik moddasining to'planishi tufayli spermatozoidlarning o'sish davriga nisbatan tuxum hujayralarning o'sish davri uzoqroq cho'ziladi. To'plangan sariqlik moddasi embrion taraqqiyoti davrida oziqa sifatida sarflanadi (38-rasm).

Birinchi tartibli ovosit yadrosida xuddi spermatogenez kabi o'zgarishlar sodir bo'ladi va xromosomalar tetradaga aylanadi.

**Oositda moddalarning to'planishi.** Oogenez davrida ko'plab ribosoma va t-RNK to'planadi va bular faqat embrion hosil bo'lgandan keyin sarflanadi. Baqaning (*Xenopus laevis*) oositida RNK ning har xil turlari to'planganligi tajribalarda kuzatilgan. O'sishning oxirida sekundida 300 000 ribosoma hosil bo'ladi. Shuning bilan birgalikda unda  $4 \cdot 10^4$  xildagi i-RNK borligi ham aniqlangan.

**Oositda oqsil to'planishi.** Kichik (sitoplazmatik) o'sish davrida faqat oldindan mavjud bo'lgan oqsillar sintezlanadi. Bu davrda ribosoma oqsili va tubulin oqsili ko'proq sintezlanadi. Shuningdek, sitoplazmatik membrana va mitoxondriya miqdori ham ortadi.

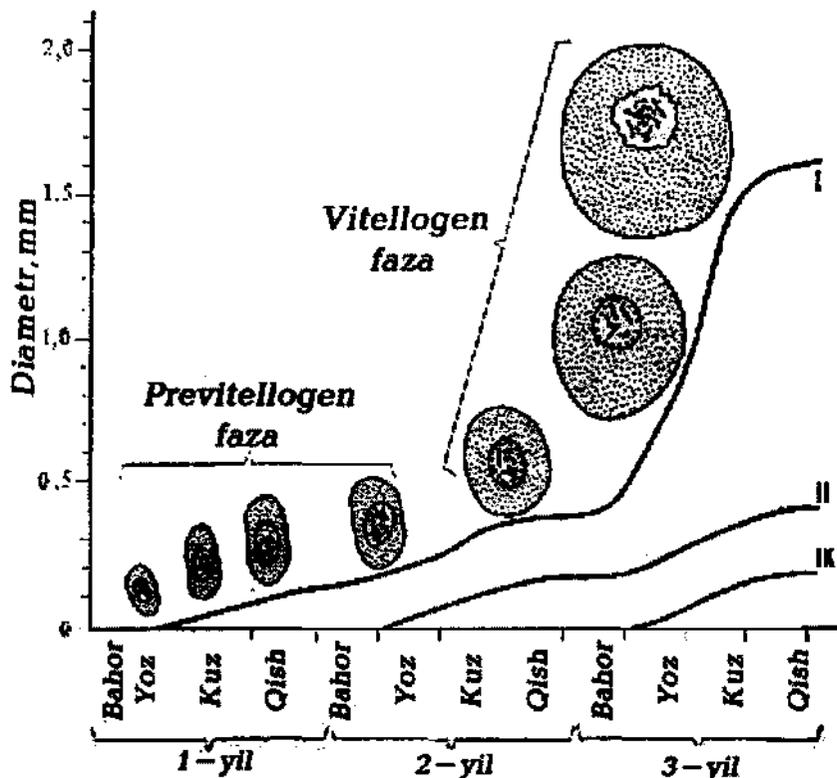
Oositdagi sariqlik moddasining 90% i oqsildan iborat. Bunday tuxumlar qushlar, repteliyalar, amfibiylar, baliqlar va ba'zi umurtqasiz hayvonlarda uchraydi. Sariqlik moddasi murakkab lipofosfoproteid moddabo'lib, ooplazmada granula yoki plastinka holida kristallanadi.

Sariqlikning tarkibida 2 tamodda: lipovitellin va fosfositin bo'ladi. Lipovitellin lipoproteid modda bo'lib, tarkibida 20% lipid bor. Fosfositin fosfoprotein bo'lib, tarkibida oqsil va fosfat bor. Bir molekula lipovitellin ikki molekula fosfositin bilan birikib, sariqlik plastinkasini hosil qiladi. Bu plastinkaning markazi qattiq, chetlari yumshoq bo'ladi. Tashqi tomondan qalin membrana

ollan qoplangan.

**Oositda hosil bo'ladigan organoid va makromolekula manbai.** Hasharotlar, baliqlar, amfibiyalar, qushlar oositida sintetik jarayonning ortishi hosil bo'layotgan moddalarning oositga ko'proq to'planishiga olib keladi. Oositdagi zaxira moddalar: 1) oositning o'zidan; 2) tuxumdondning maxsus trofosit hujayralaridan; 3) gonadadan tashqaridan, ya'ni boshqa organlardan tuxumdonga va oositga to'planishi mumkin.

Hujayraning sintetik faolligi genlar transkripsiyasigabog'liq. Hujayrada moddalar to'planishi genlar funksiyasining intensivligiga yoki genlar sonining



18-rasm. Baqa hayotining dastlabki uch yili davomida oositning o'sishi. Tuxumdonda 3 xil oosit bor: I-egri chiziq birinchi avlod oositlari; II-egri chiziq ikkinchi avlod oositlari; III-egri chiziq uchinchi avlod oositlari (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

ortishiga, ba'zan har ikkalasiga bog'liq bo'ladi.

**Oositda ribosoma to'planishining intensivlashuvi.** Ba'zi hayvonlar oositida qisqa vaqtda ribosoma geni (r-gen) ortishi hisobidan ribosomalar soni ortadi. Bu hodisa amplifikasiya yoki genlar ekstrakopirovkasi deyiladi. Dumskiy amfibiyalar va hasharotlarda r-gen soni ortadi. Meyoz davrida 1000-1500 ta qo'shimcha yadrochalar hosil bo'lib, ular yangi ribosomalarni sintezlaydi. Oogenez oxirida bu jarayon to'xtaydi. Yadrochalar hosil bo'lishining faolligi katta o'sishning boshida kuzatiladi. Baqalarda r-genlar soni 25 000 dan ortiq bo'ladi. Shunday qilib, o'sish davrida har xil RNK sintezlanadi va to'planadi. Bular jinsiy hujayraning keyingi taraqqiyoti uchun muhim ahamiyatga ega.

**Vitellogenenez.** Sariqlik moddasining bir qismi oositda sintezlangan moddalardan hosil bo'ladi. Bunday sariqlik moddasini "autosintetik" yoki endogen sariqlik deb ataladi. Sariqlik moddasining boshqa qismi oositga tashqaridan (geterosintetik yoki ekzogen sariqlik) kiradi. Endogen sariqlik Golji apparatida, endoplazmatik to'rda sintezlangan oqsildan hosil bo'ladi. Ba'zi tuban hayvonlarda sariqlik moddasi endogen yo'l bilan hosil bo'ladi. Mitoxondriya ham sariqlik moddasi hosil bo'lishida ishtirok etishi aniqlangan. Ma'lumotlarga qaraganda, baqalarda mitoxondriya sariqlik moddasi hosil bo'lishida ishtirok etadi.

Ko'pchilik oositlar sariqlik moddasi hosil qilish imkoniyatiga ega emas. Bundan tashqari, r-genlar amplifikasiyasi ham yetarli darajada sodir bo'lmaydi. Shuning uchun evolyusiyalar jarayonida sariqlik moddasining oositga tashqaridan kelishining har xil mexanizmlari va yo'llari paydo bo'lgan. Oositga oziq moddalar kirishining fagositar, nutrimentar (gonadada joylashgan trofosit hujayralar yordamida) va ekstragonada (oositga boshqa organlardan oziq moddaning follikula hujayralari orqali kirish) yo'llari mavjud. Agar gonada bo'lmasa, (bulutlar, kovakichlilar, kiprikli chugalchanglar) oosit organizmning turli qismida (diffuz oogenez) rivojlanadi va faol harakatlanib, boshqa hujayralardan fagositoz yo'li bilan oziq sifatida foydalanadi. Bulutlarda shunday holat kuzatilgan. Kovakichlilarda i-hujayralardan hosil bo'lgan oogoniylar guruh-guruh bo'lib joylashadi va ulardan bittasi oositga aylanadi va boshqalarini qamrab olib, hazm qiladi. Keyin bir nechta oosit qo'shilib ketadi, bitta yadro qoladi, boshqa yadrolar degenerasiyaga uchraydi. Bunday oziqlanish nutrimentar oziqlanish bo'lib, bu usul har xil chugalchanglar, bo'g'imoyoqlilarda uchraydi.

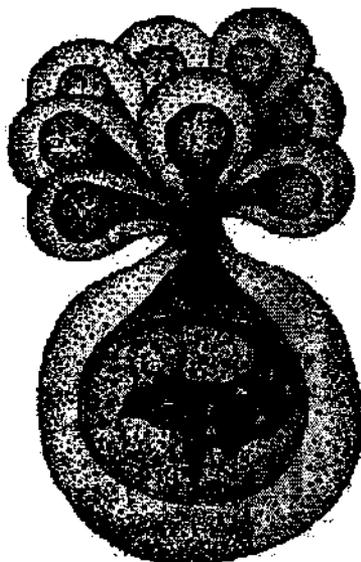
**"Oosit-trofositlar" sistemasi.** Oosit va trofositlar oogoniylardan hosil bo'ladi. Hasharotlarda ular tuxum yo'lida - ovariollarda joylashadi. Ovariollarni panoistik va meroistik tiplari farqlanadi. Meroistik tuxum yo'lida trofositlar joylashib oositni oziq bilan ta'minlaydi. Ularning hosil bo'lishi drozofila pashshasi misolida o'rganilgan. Oogoniylarning 4 marta bo'linishi tufayli 16

tu hujayra hosil bo'ladi. Bu hujayralarda sitotomiya yakunlanmaydi va ular o'rtasida sitoplazmatik ko'prik saqlanib qoladi. 16 ta oositdan faqat bittasida oogenez davom etib, 15 tasi trofositga aylanadi (39-rasm). Trofositlar yadrosi tez o'sadi. Oositda esa sitoplazma tez o'sadi, chunki unda oziq modda bor. Ikkinchi farqli tomoni shundaki, oosit meyoz boshlanishida tetraploid bo'lsa, trofositda esa xromosomalar soni ko'proq bo'ladi. Trofositda hosil bo'lgan moddalar ooplazmaga o'tib turadi. Ba'zi zuluklarda bitta oositga 2000 tagacha trofosit to'g'ri keladi.

3. yetilish davrida ham xuddi spermatozoiddagi kabi 2 marta bo'linish: reduksion va ekvazion meyoz sodir bo'ladi. Farqi shundaki, 1 ta birinchi tartibli ovositdan 1 ta tuxum hujayra hosil bo'ladi. Bu hodisa hujayrada sitoplazmaning bir tekisda tarqalmasligi tufayli sodir bo'ladi. Bo'linganda hosil bo'lgan hujayralarning birida sitoplazmaning juda oz qismi, ikkinchisida esa deyarli hammasi ko'chadi. Natijada hosil bo'lgan hujayralarning biri katta, ikkinchisi esa kichik bo'ladi. Kichik hujayra birinchi yo'naltiruvchi tanacha yoki qutbli tanacha deb ataladi. U keyinchalik rivojlanmaydigan 2 ta hujayraga bo'linadi. Katta hujayra ovosit deb ataladi. Yetilishning ikkinchi bo'linishida bu katta hujayra yana ikkita hujayraga bo'linadi. Uning biri kichik hujayra bo'lib, ikkinchi yo'naltiruvchi tanacha yoki qutbli tanacha deb ataladi. Ikkinchisi katta hujayra bo'lib, uni ovosit deb ataladi. Bu hujayrada xromosomalar soni gaploid to'plamda bo'ladi. Hosil bo'lgan 3 ta kichik hujayra yadrodagi xromosomalar sonini kamaytirishda muhim ahamiyatga ega. Hosil bo'lgan ikkinchi tartibli ovosit yetilgan tuxum hujayra hisoblanadi.

Tuxum hujayraning rivojlanishi davrida spermatozoidnikidek shakllanish davrini ajratib bo'lmaydi. Chunki yetilgan tuxum hujayra urug'lanishga tayyor holda bo'ladi. Huni birinchi tartibli ovosit hosil bo'lganda unda sariqlik moddasining to'planishi va tuxum po'stining hosil bo'lishidan ham bilish mumkin.

Ba'zi hayvonlar tuxumining birlamchi po'sti ovositning o'sishi tugallanmasdan hosil bo'ladi va qalinlashib ketadi. Birlamchi



39-rasm. Qo'ng'iz oositi va trofositlari (I.I.Soklov, 1966 bo'yicha).

va ikkilamchi po'stlar tuxum rivojlanishi tugamasdan hosil bo'lsa, har ikkalasida ham spermatozoid kiradigan mikropile teshikchalari hosil bo'ladi. Tuxum po'stining hosil bo'lishi ovogenez jarayonining tugallanishi hisoblanadi. Spermatoqenez bilan ovogenez taqqoslansa, spermatozoidlarning ko'proq hosil bo'lishini ta'kidlash kerak. Tuxum hujayra esa bitta yoki bir nechta hosil bo'lishi mumkin. Buning sababi, tuxum hujayraning taraqqiyoti ancha uzoqroq davom etadigan jarayondir.

### REYTING SAVOLLARI

1. Hujayralar klassifikasiyasini aytib bering.
2. Jinsiy organlar taraqqiyotini tushuntiring.
3. Birlamchi jinsiy hujayralarning paydo bo'lishini ayting.
4. Erkaklik jinsiy organlarining tuzilishini ayting.
5. Urug'donning tuzilishini aytib bering.
6. Urg'ochilik jinsiy organlarining tuzilishini ayting.
7. Tuxumdonning tuzilishini aytib bering.
8. Ovulyasiya va menstruasiya jarayonlarini tushuntiring.
9. Urg'ochilik jinsiy jarayonining gormonal boshqarilishi qanday amalga oshadi?
10. Erkaklik jinsiy jarayonining gormonal boshqarilishi qanday amalga oshadi?
11. Spermatozoidning tuzilishini ayting
12. Tuxum hujayraning tuzilishini ayting.
13. Spermatoqenez va uning bosqichlarini aytib bering.
14. Ovogenez va uning bosqichlarini aytib bering.
15. Tuxum qobig'ining himoya vazifasini aytib bering.

### III-BOB. URUG‘LANISH YOKI OTALANISH

Yuksak darajada tuzilgan barcha hayvon va o‘simliklar jinsiy yo‘l bilan ko‘payadi. Jinsiy ko‘payishda tuxum va urug‘ hujayralar ishtirok etadi. Bu esa o‘z navbatida urug‘lanish yoki otalanishdan boshlanadi. Urug‘lanishdan oldin urchish jarayoni sodir bo‘ladi. Urchish ikkita jinsning, ya‘ni erkak va urg‘ochi individlarning o‘zaro qo‘shilishi hisoblanadi. Ikki xil jinsiy hujayralarning - spermatozoid va tuxum hujayralarning o‘zaro qo‘shilishi urug‘lanish yoki otalanish deb ataladi (40-rasm). Ba‘zan urchishdan urug‘lanishgacha ancha vaqt o‘tishi mumkin. Masalan, ko‘rshapalaklarda urchish kuzda sodir bo‘ladi. Spermatozoidlar urg‘ochi individning tuxum yo‘llarida saqlanib, bahorda qulay sharoit kelishi bilan urug‘lanish sodir bo‘ladi. L. Almatov qishda g‘orlardan urchigan bir necha ko‘rshapalaklarni olib kelgan. Issiq va qulay sharoitda saqlanganda ularda qishda ham urug‘lanish sodir bo‘lganligini kuzatgan. Urug‘lanish natijasida zigota hosil bo‘ladi. Zigota grekcha zigotos - qo‘shilgan degan ma‘noni bildiradi. Zigota ham bitta hujayradan iborat, ammo u somatik va jinsiy hujayralardan sifat jihatdan farq qilib, unda otalana belgilari bo‘ladi. Erkak individlar spermatozoid ishlab chiqarishi, ya‘ni spermatozoid va u bilan birgalikda suyuqlik ishlab chiqarish jarayoni eyukulyasiya deyiladi. Bu hodisa ham juda murakkab jarayon hisoblanadi. Jinsiy hujayralar yetilgandan keyin otalanish jarayoni sodir bo‘lmasa, ular tezda halok bo‘ladi. Shuning uchun urug‘lanish mumkin qadar tezroq sodir bo‘lishi kerak. Urug‘lanish qaerda sodir bo‘lishiga qarab ikki xilda bo‘ladi:

1. Tashqi urug‘lanish. Bunda jinsiy hujayralar tashqi muhitda - suvda, tuproq oralarida va boshqa joylarda o‘zaro qo‘shiladi, ya‘ni urg‘ochi (samka) tuxum qo‘yadi, erkak (sames) esa uni urug‘lantiradi. Bu hodisa erkak va urg‘ochi individlar o‘zaro yaqin masofaga kelganda sodir bo‘ladi, ya‘ni ular jinsiy hujayrani suvga yoki boshqa joyga chiqarishini bir-biriga hid yoki boshqa kimyoviy moddalar orqali xabar beradi. Bu jarayonga xulq-atvorlar ham ta‘sir etadi. Bunday urug‘lanish suvda yashaydigan hayvonlarda, baliqlarda, amfibiyalarda uchraydi.

2. Ichki urug‘lanish. Bunda jinsiy hujayralar ona organizmining jinsiy organlarida o‘zaro qo‘shiladi. Erkak jinsiy hujayralarini tashqariga qo‘yishi mumkin. Urg‘ochilari esa uni o‘zining jinsiy teshiklariga kiritib oladi. Masalan, hasharotlarning ba‘zilarida shu holatni uchratish mumkin. Bu tashqi-ichki otalanish deb ataladi. Ba‘zilarida erkaklari spermani urg‘ochi jinsiy organlariga bevosita kiritib qo‘yadi. Masalan, sut emizuvchilarda shunday bo‘ladi. Bu ichki otalanish deb ataladi. Ba‘zilarida ichki otalanish bo‘lsa ham, embrion

40-rasm. Urug'lanish jarayoni bosqichlarining ketma-ketligi (V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha). 1-tuxum hujayraning sitoplazmasi; 2-tuxum hujayraning yadrosi; 3-yaltiroq qobiq; 4-folikulyar epiteliy; 5-spermatozoidning boshi; 6-spermatozoidning bo'yni; 7-spermatozoidning dumi; 8- spermatozodni qabul qiluvchi do'nglik; 9-urug'lanish qobig'i; 10-ug'ochilik pronukleusi; 11-erkaklik pronukleusi; 12-sentriolalar o'rtasidagi duk; 13-sinkarion;

tashqi muhitda rivojlanadi. Masalan, qushlarda, repteliyalarda shunday holat kuzatiladi. Zuluklarning urchish jarayoni boshqa hayvonlardan farq qiladi. Ular germafrodit bo'lib, urug'lanish ichki bo'ladi. Jag'li zuluklar kopulyativ organi orqali spermatozoidlarini urg'ochi jinsiy organlariga o'tkazadi. Baliq zulugida esa spermatozoidlarni spermatofora holida urg'ochi zuluk terisining ustiga qo'yadi. Spermatofora qo'yilgan joydagi teri yumshaydi va teri orqali spermatozoid tuxum yo'llariga o'tadi. Zuluklarda bunday urchishni A. O. Kovalevskiy aniqlagan va urii teri orqali urchish deb atagan.

Spermatozoidlarning maxsus parda bilan o'ralgan kapsula holati spermatoforalar deb ataladi. Spermatoforalar orqali urchish ham har xil bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda spermatoforalar urg'ochi jinsiy yo'lga kirgizib qo'yiladi. Keyin spermatofora pardasi yorilib, spermatozoidlar tuxum yo'lga

o'tadi. Urug'lanish jarayonining normal o'tishi uchun spermatozoidlar jinsiy yo'llarda ancha masofani harakatlanib bosib o'tishi lozim. Jinsiy hujayralarning yetilib chiqishi bir yilda mavsumiy, bir, ikki marta, har oyli, shuningdek, tartibsiz bo'ladi. Spermatozoid shakllangandan keyin jinsiy yo'llardagi sekretlar bilan aralashib, spermani hosil qiladi. Bir marta ajraladigan spermaning hajmi ko'rshapalaklarda 5 ml, qo'chqorlarda 2 ml, yovvoyi cho'chqalarda 500 ml bo'ladi. 1 ml sperma tarkibidagi spermatozoidning soni ko'rshapalakda 2 mln, qo'chqorda 2-5 mln, yovvoyi cho'chqada 100.000 tagacha bo'ladi. Erkaklarning bir marta ajraladigan spermasining hajmi 3 ml, 1 ml sperma tarkibida 40-50 mln spermatozoid bo'ladi. Odam butun hayoti davomida 340.000.000.000.000 ta spermatozoid ishlab chiqaradi. Odam tuxum hujayrasining diametri 130  $\mu$ m, eng katta tuxum akulalarning bir turida bo'lib, uning diametri 22 sm, tuyaqushda esa 10 sm ni tashkil etadi

Naslsizlik ustida ish olib borgan olimlarning aniqlashicha, urug'lanish normal o'tishi uchun jinsiy hujayralar to'liq yetilgan bo'lishi kerak. Bundan tashqari, spermatozoidlarning soni yuqorida ko'rsatilgan sonda bo'lishi kerak. Chunki ana shunday ko'p sondagi spermatozoidlarning juda oz qismi urug'lanadigan joygacha, ya'ni tuxum yo'ligacha yetib boradi. Masalan, quyonlarda 250-500, odamlarda 700-900 ta spermatozoid tuxum yo'llarigacha yetib boradi.

Ichki urug'lanadigan hayvonlarga nisbatan tashqi urug'lanish sodir bo'ladigan hayvonlarda spermatozoid ko'proq yetishib chiqadi. Bu esa jinsiy hujayralarning o'zaro uchrashish imkoniyatini oshiradi.

Urug'lanish jarayoni 3 ta ketma-ket bosqichdan iborat: 1) gametalarning yaqinlashishi; 2) tuxum hujayraning faollashuvi; 3) singamiya. Tuban organizmlarda erkaklik va urg'ochilik jinsiy hujayralar deyarli bir xil kattalikda bo'ladi va ular izogametalar deyiladi. Bu gametalar genetik va sitoplazma tuzilishi jihatdan bir xil bo'ladi. Bunday gametalar qo'shilishi urug'lanish emas, balki kopulyasiya deyiladi. Kopulyasiya lotincha kopulyasio - qo'shilish degan ma'noni bildiradi.

**Mono va polispermiya hodisalari.** Tuxum hujayraning urug'lanishi uchun bitta spermatozoid kerak bo'ladi. Urug'lanishdan keyin ikkala jinsiy hujayralarning yadrolari qo'shiladi va bitta organizm taraqqiy eta boshlaydi. Bu hodisa monospermiya deb ataladi. Ammo 1890 yilda S. Ryukkart kaptarning bitta tuxum hujayrasiga 15-25 tagacha spermatozoid kirganligini aniqlagan. Bu hodisa polispermiya deyiladi. Agar tuxum hujayraga ortiqcha spermatozoid kirs, rivojlanish buziladi. Boshqa spermatozoidlarning sentriolasi maydalanish markazini belgilaydi va birdaniga bir necha blastomerlar hosil bo'lib embrion yashovchanligini buzadi. A. S. Ginzburg (1963) ma'lumotiga ko'ra, tuxum

bitta spermatozoid bilan urug'langandan keyin "to'siq" hosil bo'ladi va "urug'lanish qobig'i" shakllanadi.

Ammo ba'zi hayvonlarda polispermiya qonuniyat holatida uchraydi. Masalan, hasharotlar, o'rgimchaksimonlar, qorinoyoqli mollyuskalar, akulasimonlar, ximerasimon baliqlar, dumli amfibiyalar, repteliyalar, qushlarda bitta tuxum hujayra bir nechta spermatozoid bilan urug'lanadi.

### **Jinsiy hujayralarning o'zaro ta'siri**

Tuxum hujayradan ajraladigan moddalar spermatozoidga ta'sir etishi va uni o'ziga jalb qilishi ancha oldindan ma'lum. F. R. Lilli (1912-1921) aniqlashicha, dengiz ti pratikanining suvgatushgan tuxumi ("tuxumli suv") spermatozoidning harakatini tezlashtiradi. Bu modda erkak (sames)ning o'ziga ham ijobiy ta'sir ko'rsatadi. "Tuxumli suv" dengiz yulduzi, mollyuskalar, to'garak og'izlilar, baliqlar va amfibiyalarda ham aniqlangan.

Tuxum hujayradagi urug'lanishga yordam beradigan moddani Lilli (1919) fertilizin deb atadi. Bu modda tuxumning ustida, po'stida bo'ladi va glikoprotein yoki mukopolisaxariddan tuzilgan bo'lib, ular ham har xil hayvonlarda har xil bo'ladi. Shunga ko'ra, fertilizin ham har xil tuxumda har xil bo'ladi. Uning molekulyar massasi 300.000 ga teng.

Spermatozoid sitoplazmasi ustida antifertilizin moddasi uchraydi. A. Tayler (1958) fikricha, bu modda fertilizinga antigen-antitelo hisoblanadi va qulfga kalit to'g'ri kelgandek, bir tur hayvonlarda bir-biriga to'g'ri keladi, boshqa turlarning jinsiy hujayralariga to'g'ri kelmaydi. Shuning uchun ham tabiatda har xil tur hayvonlarning jinsiy hujayralari o'zaro qo'shilavermaydi. Fertilizin ba'zi hayvonlarning tuxumida bo'lmaydi va ular bema'lol urug'lanadi. Bu moddalarni M. Gartman (1940) gamonlar yoki gametalar gormoni deb atadi. Tuxum hujayra gormonini ginogamon, spermatozoid gormonini androgamon deb atadi. Tuxum hujayradagi ginogamon - 1 spermatozoidni faollashtiradi, ginogamon - 2 yoki fertilizin jinsiy hujayralarni o'zaro qo'shiltiradi. Spermatozoiddagi androgamon - 1 hujayraning harakatini sekinlashtiradi, androgamon - 2 tuxum po'stini eritadi.

I.I.Sokolovskaya (1947) quyonlar kam (1000 ta) yoki ko'p (100.000 ta) spermatozoid ishlab chiqarsa, urug'lanish sodir bo'lmashligini kuzatgan.

Umuman, urug'lanishda ishtirok etadigan moddalarni 3 guruhga bo'lish mumkin:

1. Gamonlar - spermatozoid harakatchanligini oshiruvchi moddalar; ular har bir turda o'ziga xos bo'ladi.

2. Glikoproteinlar - jinsiy hujayralar aloqasini o'rnatuvchi moddalar.

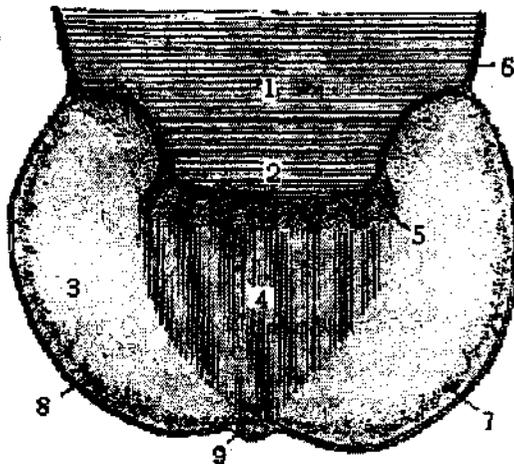
3. Lizinlar - tuxum po'stini erituvchi moddalar.

**Spermatozoidning tuxum ichiga kirishi.** Tuxum hujayraning ustki qismi po'st bilan qoplangan. Tuxum hujayraga spermatozoid qanday kiradi? Spermatozoid ko'pchilik tuxumlarning ichiga mikropile teshikchasi orqali kiradi. Bu teshik orqali tuxum yetilishi davrida oziq moddalar kiradi. Ammo spermatozoid ana shu "to'siq" orqali ichkariga kirishi lozim.

Elektron mikroskop orqali ko'pchilik hayvonlar spermatozoidida akrosoma reaksiyasi sodir bo'lishi aniqlangan. Bungacha spermatozoid boshi yordamida mexanik ravishda tuxumni teshib ichiga kiradi, deb hisoblanardi. Ammo bu hodisa mexanizmi ancha murakkabdir. Akrosomaning po'sti, xaltasi, apikal xaltasi farqlanadi (41-rasm). Akrosoma hosil bo'lishida golji apparati muhim ahamiyatga ega. Spermatozoid tuxum bilan duch kelganda akrosoma po'sti yoniladi vaingichkaakrosomai pini otadi. Uning uzunligi dengiz ti pratikanida 1 mkm, dengiz yulduzlarida 25, osyotr balig'ida 5-8 mkm. Tuxumning yaqinlashishi bilan akrosoma tuxum po'stini va uning yaqinligini sezadi. Bu sezuvchi apparat granulali qalin qavatdir. Akrosomai pi tuxum po'sti vasariqlik qobig'i orqali ichkariga kiradi. Natijada urug'lanish konusi hosil bo'ladi. Spermatozoid boshi mikropile teshigigakirishi bilan akrosomai pi yo'qoladi. Spermatozoidning dumu uzulib, tashqarida qoladi. O'zi ichkariga kirib, tuxum hujayra bilan qo'shiladi. Qo'shilish oldidan tuxum ikki xil faollashadi: 1. Impulslil faollashuv. Bunda spermatozoid bilan yaqinlashganda tuxum uni sezib faollashadi. 2. Kortikal faollashuv. Bunda tuxum po'stining spermatozoidni

41-rasm. Halqali chuvalchanglar (Hydroides hexagonus) spermatozoidi boshining apikal qismi (L. Kolvin, A. Kolvin, 1961 bo'yicha).

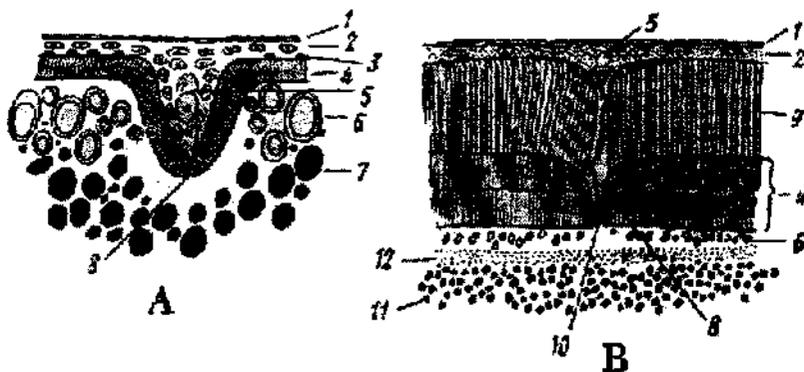
1-yadro; 2-akrosoma va yadro membranalari o'rtasidagi modda; 3-akrosoma xaltasining bo'shlig'i; 4-akrosoma granulasi; 5-akrosoma membranasining granulali qavati; 6-yadro qobig'i; 7-akrosoma membranasining tashqi granulali qavati; 8-plazmatik membrana; 9-apikal xalta.



qabul qilishigacha va undan keyingi faollashuvi tushuniladi. Tuxumning mikropile teshigi oqsilli tiqin bilan yopilgan bo'ladi (42-rasm). Akrosomaning gialuronidaza fermenti uni eritib, spermatozoidga yo'l ochadi va spermatozoid tuxum ichiga kiradi, zigota hosil bo'ladi. Urug'lanish tufayli xromosomalarning di ploid nabori tiklanadi, tuxum hujayrakeyingi jarayonlar uchun faollashadi. Urug'lanishdan keyin jinsiy hujayralar yadrosining qo'shilishini birinchi marta 1875 yilda O. Gertvig aniqlagan.

E. Batayon nazariyasiga ko'ra, urug'lanmagan tuxumning o'ziga xos xususiyati shundaki, uning nafas olishi pasayganligi uchun murakkab holatda bo'ladi. Urug'lanish qobig'ining qalinlashishi urug'lanish yoki tuxum hujayralarni sun'iy faollashtirish orqali amalga oshiriladi. Bunda toksin moddalar ham tuxum po'stidan chiqib ketadi. Tadqiqotlarning ko'rsatishicha, xaqiqatdan ham urug'lanmagan tuxum murakkab holatda bo'ladi. Ammo urug'lanishdan keyin qanday qilib tuxum bunday holatdan chiqishi hozircha noma'lum.

J. Lyob nina tanlilarning tuxumini turli xil organik moddalar bilan faollashtirdi. Natijada tuxumning po'sti erib ketib, tuxumning o'zi nobud bo'ldi. Baqa ikrasining po'stiga igna bilan ta'sir etganda rivojlanib, jinsiy voyaga yetgan baqa hosil bo'lgan. Ana shularga asoslanib, Lyob urug'lanishni quyidagicha tushuntiradi: dastlab tuxum po'stining ma'lum joyi oksidlanish



42-rasm. Mikropile teshigining tuzilishi (O.F.Sakun, N.A.Buskov, 1964 bo'yicha). A-sirt balig'ining yetilgan oositini mikropile teshigi; B-osetr balig'ining oositini mikropile teshigi; 1-biriktiruvchi to'qimalardan iborat bo'lgan qobiq; 2-folikulyar qobiq; 3-substratga biriktiruvchi do'ngchalar; 4-radial qobiq; 5-oxirgi hujayra; 6-kortikal alveola; 7-sariqlik; 8-mikropile kanali; 9-yaltiroq qavat; 10-mikropile teshigi; 11-kichik donador sariqlik; 12-pigment.

tufayli yemiriladi (undan spermatozoid tuxumning ichiga kiradi), keyin qandaydir omillar tuxum po'stining hammasini yemirilishdan saqlaydi va normal nafas olishni tiklaydi.

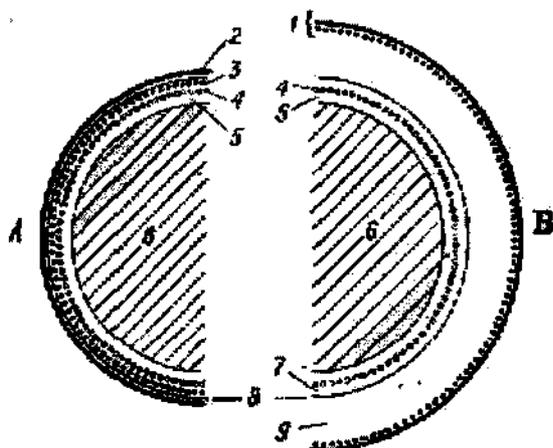
XX asrning 50-yillarida amerikalik embriolog Geylbrun urug'lanishda kalsiy katta ahamiyatga ega ekanligini isbotladi. Keyinchalik boshqa amerikalik tadqiqotchi Runstryom tuxum ustida fermentlarning faolligini pasaytiruvchi modda borligini aytdi. Bulardan tashqari, urug'lanishda lizosoma, mitoxondriya ham ishtirok etadi.

**Urug'lanish qobig'i.** Tuxum ichiga spermatozoid kirishi bilan ikki jarayon sodir bo'ladi: 1. Sitoplazma ustida sodir bo'ladigan fiziko-kimyoviy jarayon; 2. Urug'lanish qobig'i hosil bo'lishi. Bu hodisalar J. Runstryom (1950-1963) va L. Rotshild (1956) lar tomonidan dengiz kirpisida yaxshi o'rganilgan (43-rasm).

Tuxumning shilimshiq qobig'i tagida sariq qobiq, undan keyin sitoplazmadagi kortikal granula (korteks) qatlami joylashgan. Shilimshiq qobiqda glikoprotein tabiatli 20% aminokislota, 80% polisaxaridlar bor. Kortikal qatlamning qalinligi 1,5-2 mk, kortikal granulaning diametri 1 mk. Ularning soni esa bitta tuxumda 30 000 ga yaqin bo'ladi. Urug'lanmagan tuxumda kortikal granular sitoplazma ichida tarqalgan bo'ladi.

Spermatozoidning tuxum po'stiga kirgan joyidan tezda biokimyoviy jarayonlar sodir bo'lib, 2 sekund ichida kortikal granular yo'qoladi. Ekzositoz natijasida kortikal granula sariqlik po'stiga birlashadi va tuxumning plazmatik membranasi tarkibiga o'tadi. Bu hosil bo'lgan tuzilma urug'lanish

43-rasm. Dengiz tiprati-  
lanining urug'lanmagan (A)  
va urug'langan (B) tuxumi  
tuzilishining sxemasi  
(J. Runstrom, 1952 bo'yicha).  
1-urug'lanish qobig'i; 2-  
sariqlik qobig'i; 3-granulali  
qavat; 4-pigmentli granula  
qavati; 5-ichki protoplazmatik  
qavat; 6-sariqlik (endoplazma);  
7-ekstragranulali zona; 8-  
tuxum sitoplazmasining tashqi  
yuzasi; 9-perivitellinli bo'shliq.



qobig'i deb ataladi. Bu jarayon spermatozoid tuxum ichiga kirgandan keyin 10-15 minut ichida sodir bo'ladi. Urug'lanish qobig'i boshqa spermatozoidni tuxum ichiga kirishiga yo'l qo'ymaydi.

Kortikal granulaning urug'lanish po'stiga qatnashmagan qismi bir qatib bo'lib teriladi va yupqa gialinli membrana hosil qiladi. Urug'lanish po'sti sitoplazma chetidan ajraladi va uning o'rtasini perivitellinli bo'shliq deyiladi, u suyuqlik bilan to'ldiriladi. Urug'lanishdan keyin boshqa spermatozoidni urug'lanish po'stidan ichkariga kira olmaydi.

Spermatozoidning tuxumga kirgan joyi bo'rtib chiqadi. Bu joy urug'lanish bo'rtigi deyiladi. Spermatozoid tuxumga kirgandan keyin dumi, mitoxondriya va boshqa organoidlari yo'qoladi. Har ikkala jinsiy hujayraning yadrolash shishadi va markazga keladi. Yadro po'sti erib ketadi va ikkala yadro bir-biri bilan qo'shiladi. Bu hodisa singamiya deyiladi. Shu bilan urug'lanish tugaydi.

Tuxum urug'lanishi bilan unda quyidagi biokimyoviy o'zgarishlar sodir bo'ladi:

1. O. Varnburg (1908) aniqlashicha, dengiz kirpisi, assidiya, halqal chuvalchanglar tuxumi urug'lanishi bilan kislorod ko'p sarflanadi mollyuskalarda kislorod sarfi (nafas olish) pasayadi.

2. Urug'lanishdan 10 minut o'tgandan keyin uglevod almashinuv kuchayadi.

3. Tezda erkin aminokislotalar ko'payadi, bu dissimilyasiya jarayoni natijasida bo'lsa kerak.

4. Fosfat, kaliy va kalsiy almashinuvi kuchayadi.

5. Proteolitik fermentlar faolligi oshadi.

6. Tuxum po'stining o'zgaruvchanligi oshadi.

7. Tuxum hamma muhim moddalarni - oqsillar, nuklein kislotalarni sintezlaydi.

Tashqi urug'lanishda (baliqlar, amfibiylar) tashqi muhit omillari katta ahamiyatga ega.

Ba'zi tuzlar- NaCl, KCl, CaCl<sub>2</sub>, MgCl<sub>2</sub> va gidroksil ioni urug'lanish uchun zarur bo'lgan sharoit yaratadi. Kislotali muhitda urug'lanish sodir bo'lmaydi. Kuchli ishqoriy muhitda jinsiy hujayralar qo'shilsa ham, zigota rivojlanmaydi. Ba'zan tuxumdondan bir vaqtda bir necha tuxum hujayra yetilib chiqadi. Ko'p tug'adigan hayvonlarning tuxumdonidan follikulalar ko'p yetiladi va shuncha tuxum hujayra yetiladi.

Spermatozoidlar urug'lanish joyiga, ya'ni tuxum yo'llariga qisqa vaqtda yetib boradi. Jumladan, sichqonlarda 15 minutda, quyonlar va odamlarda 3 soatda yetib boradi.

Urug'lanish jarayoni juda tez bo'lib o'tadi. Masalan, gidralarda 10 sekundda urug'lanish tugaydi.

Spermatozoid tuxum ichiga kirganda ularning sitoplazmasi qo'shib ketadi va yadrolari bir-biriga yaqinlashadi. Spermatozoidning yadro membranasi yo'qolib, xromosomalari sitoplazmaga tarqaladi. Bo'linish dukchasi hosil bo'lib, uning ikki tomonida tuxum va spermatozoid xromosomalari teriladi. Ushning bilan urug'langan tuxum hujayra yoki zigota rivojlanishining keyingi bosqichiga, ya'ni maydalanishga tayyor bo'ladi. Tuxumning urug'lanishidan va faollashuvidan maydalanishigacha 4 ta asosiy bosqich bo'lib o'tadi:

1. Meyozning tugashi-yadroning membranasi yo'qoladi va tuxum yadrosi meyozni tugatadi.

2. Tuxum po'stida urug'lanish do'ngchasi hosil bo'lib, spermatozoidni o'rib oladi va u qisqarib, spermatozoidni ichkariga tortadi. Bu paytda spermatozoidning akrosomasi tuxum po'stidagi mikropile teshigining oqsilli tuginini eritib, ichiga kirib oladi.

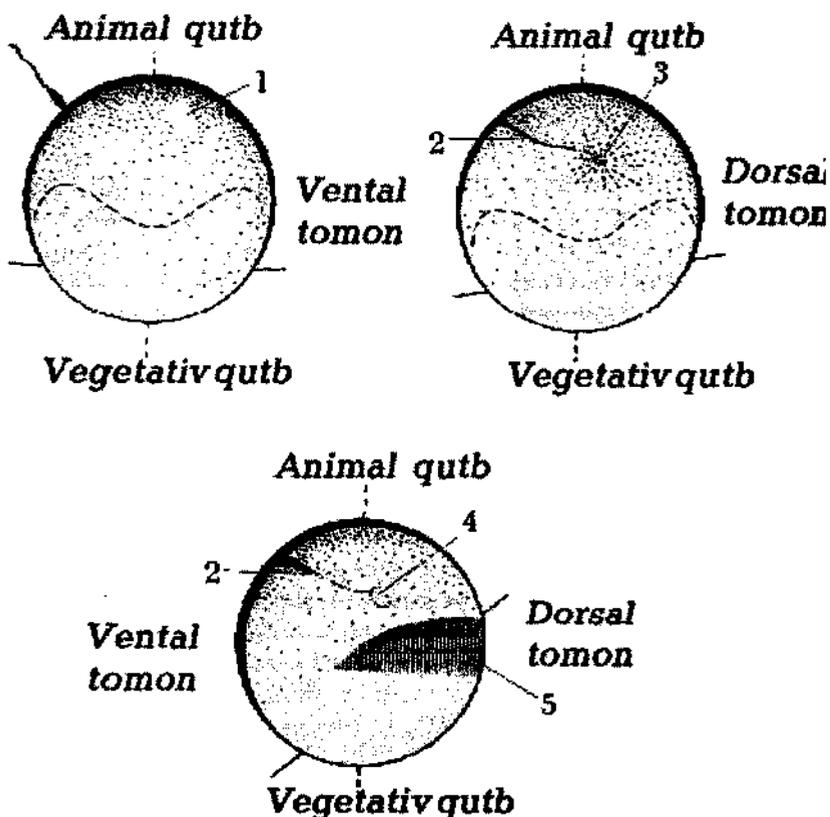
3. Spermatozoidlarga to'sqinlik qilish. Deyarli hamma hayvonlarning tuxumiga bitta spermatozoid kirgandan keyin tuxumda urug'lanish qobig'i hosil bo'lib, boshqa spermatozoidning kirishiga to'sqinlik qiladi.

4. Urug'langan tuxumning shakllanishi. Urug'langandan keyin tuxum yumaloq shaklga kiradi. Tuxum membranasi tuzlarni va boshqa kerakli moddalarni o'tkazuvchan bo'lib qoladi.

**Ooplazmatik segregasiya.** Urug'lanishdan keyin tuxum hujayraning har xil qismini har xil bo'laklarga bo'ladigan jarayon ooplazmatik segregasiya deb ataladi. Bu jarayon urug'lanishdan keyin embrional rivojlanish uchun muhim ahamiyatga ega. Segregasiya ba'zi hayvonlarda maydalanishgacha, ba'zi hayvonlarda esa maydalanish davrida ham davom etadi.

Ba'zi kovakichlilarda segregasiya ooplazmaning tashqi va ichki qavatlariga ajralishi bilan yakunlanadi. Qorinoqli mollyuskalarda segregasiya maydalanish jarayonida sodir bo'ladi. Assidiyalarda segregasiya tufayli vegetativ qutbdagi sitoplazmada sariqlik va mitoxondriya ko'p to'planadi, animal qutbdagi sitoplazma tiniq bo'lib, sariqlik bo'lmaydi. Ana shu moddalar keyinchalik embrion hujayralari tarkibiga kiradi. Jumladan, ekvatoridagi sariq o'roqdan mezoderma, qo'ng'ir o'roqdan xorda, vegetativ qutbdagi sitoplazmadan entoderma, animal qutbdagi sitoplazmadan ektoderma hosil bo'ladi (44-ism). Shunday qilib, segregasiya jarayoni embrional rivojlanish, ayniqsa, uning qismlari hosil bo'lishi uchun muhim ahamiyatga ega.

**Embrion jinsiga gormonal ta'sir etish.** Jinsiy bezlar yoki boshqa organlarning mahsulotlari embrion jinsining paydo bo'lishiga ta'sir etadi. Bunday salbiy ta'sir tufayli "frimantizm" degan organizm paydo bo'ladi.



44-rasm. Amfibiyalar tuxumida urug'lanish va kulrang o'roq hosil bo'lishi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

Yuqori chapda: spermatozoidning tuxum bilan yaqinlashuvi; yuqori o'ngda: tuxum va spermatozoid pronukleusini yaqinlashuvi va kortikal reaksiya boshlanishi; pastda: kortikal reaksiya tufayli kulrang o'roq hosil bo'lishi: 1-tuxum yadrosi; 2-spermatozoid yo'li; 3-pronukleuslar; 4-yadro; 5-kulrang o'roq.

Bunda embrionlar o'rtasida umumiy qon aylanish sistemasi hosil bo'ladi. Bunday embrionlar taraqqiyoti davomida erkak embrion zarar ko'rmaydi, ammo urg'ochi embrion frimantinaga (pseudogermofroditizm) aylanadi. Bunday holat odamda uchramaydi. U qoramol, qo'y, echki, cho'chqa va boshqa hayvonlarda kuzatilgan. Bunday noto'g'ri rivojlanish urg'ochi embrionning jinsiy beziga erkaklik jinsiy bezining ta'siri tufayli

odir bo'ladi. Baliqlar taraqqiyotining dastlabki bosqichlarida erkaklarini nitrogen gormoni bilan oziqlantirilsa, urg'ochi individga aylanishi mumkinligi isbotlangan. Urg'ochi individlarni androgen gormon bilan oziqlantirilsa, erkak individga aylanishi mumkin. Sut emizuvchilarga jinsiy gormonlarni in"eksiya qilinganda ikkilamchi jinsiy belgilar o'zgarishiga, gonadalarining jarohatlanishiga olib kelishi mumkinligi isbotlandi. Ammo bunday yo'l bilan gonada boshqa jinsiy bezga aylanmaydi. Volf va Myuller kumallari shakllanishining genlar bilan bir qatorda jinsiy bezlarning gormonlari ham boshqaradi. Tovushqonlar embrioniga ularning hayotchanligini buzmasdan ta'sir etish orqali yuqoridagi fikrlar isbotlandi.

Hayvonni oxta (kastriasiya) qilish chorvachilikda keng foydalaniladigan usul hisoblanadi. Bu usul erkak mollarni so'qimga boqish uchun qo'llaniladi. Agar erkak embrion 19 kundan oldin axtalansa, myuller kumali saqlanib qoladi, lekin tashqi jinsiy belgilari urg'ochi individga o'xshamaydi. Xuddi shu tajribani 24 kundan keyin o'tkazilsa, erkak embrion taraqqiyoti normal o'tadi. 19-24 kunda bu tajriba o'tkazilsa, turli shakldagi permafroditizm paydo bo'lishi mumkin. Urg'ochi individga ko'p miqdorda androgen gormoni berilsa, ularda erkaklik jinsiy belgilari paydo bo'lishi kuzatilgan. Kalamushlarning erkak embrioniga antiandrogen (siroteran) berilganda ular gavdasining tashqi tomonida urg'ochi individning tashqi jinsiy belgilariga o'xshash bo'lgan belgilar paydo bo'lishi tajribalarda isbotlangan.

### Sun'iy urug'latish

Urug'lanish jarayonini eksperimental o'rganish sun'iy urug'latish usullarini ishlab chiqishga olib keldi. Urug'lanishda jinsiy hujayralar tashqi muhitda yoki ona organizmida tabiiy ravishda qo'shiladi. Urug'latishda esa spermalar urg'ochilik jinsiy yo'llariga inson tomonidan yuboriladi. Demak, urug'lanish bilan urug'latishni bir-biridan farqlash kerak.

Sun'iy urug'latish dastlab XVII asrda sovuqqonli hayvonlarda-baqa, qurbaqa, keyin esa issiqqonli hayvonlarda sinab ko'rilgan.

Bu usuldan chorvachilikda keng foydalaniladi. Eng yaxshi zotli erkak hayvonlarning spermasi olinib, sun'iy suyuqliklarda saqlanib, yuzlab, minglab urg'ochi hayvonlar urug'lantiriladi. Bu usulni chorvachilikda qo'llashni birinchi bo'lib M.F.Ivanov ishlab chiqqan.

Sun'iy urug'latish tufayli ko'plab bola olish urg'ochi hayvon fiziologik holatining yomonlashishiga, zotning buzilishiga olib keldi. Shuning uchun ham keyingi paytlarda bu usuldan foydalanish chegaralanmoqda.

N.F.Chervinskiy ontogenez qonuniyatlarining chorvachilikdagi

ahamiyatini aniqlagan. U taraqqiyotning normal va noto'g'ri rivojlanishini o'rganishning ahamiyatini ko'rsatib bergan edi.

Chervinskiy embrionalizm va infantalizm ro'y berishining sabablarini aniqlagan. Embrionalizm deb organizmning embrional taraqqiyoti davrida o'zgarish sodir bo'lishi, ya'ni o'sishning sekinlashuvi, ba'zi organlarning (qo'l, oyoq) yaxshi taraqqiy etmasligi tushuniladi. Infantalizmda embrional taraqqiyoti davrida o'zgarishlar sodir bo'lmaydi, ammo postembrional taraqqiyot davrida har xil o'zgarishlar paydo bo'ladi. Embrionalizm ondan organizmining homiladorlik paytidagi ovqatlanishiga bog'liq.

Chorvachilikda embrionning paydo bo'lish vaqtini aniqlash, homilado hayvonlarga beriladigan ovqatning tarkibi va muddatlarini bilish muhim ahamiyatga ega. Kuchli ovqat gavda qismlarining yaxshi rivojlanishiga yordam bersa, yomon ovqat embrionning o'sishini sekinlashtiradi.

Ovqatning sifat va miqdorini yaxshilash uchun gormonlar, vitaminlar va boshqa biologik faol moddalardan foydalanish orqali embrion rivojlanishini samarali boshqarish mumkin. Qo'ylar ustida olib borilgan tajribalar shuni ko'rsatdiki, ularning homiladorligi 90 kunga borganda ovqatining sifatini yaxshilash zarur. Agar embrion bittadan ko'p bo'lsa, bu ishni oldinroq boshlash lozim.

Embrion rivojlanishi uchun harorat muhim ahamiyatga ega. Baqasimon baliqlar rivojlanayotgan suvning harorati  $7-26^{\circ}\text{S}$ , oq baqa va belugada  $7-17^{\circ}\text{S}$ , cho'rtdan baliqda  $6-21^{\circ}\text{S}$ , ba'zi amfibiyalarda  $8,6-36^{\circ}\text{S}$  bo'lishi kerak.

Sudralib yuruvchilar tuxumining rivojlanishi uchun  $22-35^{\circ}\text{S}$  harora bo'lishi kerak. Iguanalar tuxumi normal rivojlanishi uchun  $30^{\circ}\text{S}$  harora zarur. Agar harorat  $6-10^{\circ}\text{S}$  gacha pasayib ketsa, embrion halok bo'ladi. Toshbaqa tuxumining taraqqiyoti uchun harorat kechasi  $18-20^{\circ}\text{S}$ , kunduz  $27-30^{\circ}\text{S}$  bo'lishi kerak. Timsohlar tuxumining rivojlanishi uchun  $32^{\circ}\text{S}$  eng qulay bo'lib,  $26^{\circ}\text{S}$  dan past va  $38^{\circ}\text{S}$  dan yuqori haroratda tuxumlar halokatga uchraydi.

Qushlar embrioni haroratning keskin o'zgaruvchanligiga chidamaydi. Lekin ba'zi qushlar taraqqiyoti past va yuqori haroratda ham o'taveradi. Jumladan go'ng qarq'a  $24-34^{\circ}\text{S}$ , ukki  $37,5-38,5^{\circ}\text{S}$  da rivojlanadi. Imperator pingvin  $60-70^{\circ}\text{S}$  sovuqda tuxum qo'yib jo'ja ochadi.

Qushlar rivojlanishining boshlanishida diapauza sodir bo'ladi, ya'ni blastodermik pufakcha davrida rivojlanish sekinlashadi. Bu jarayon muhim ahamiyatga ega bo'lib, qushlar hamma tuxumini qo'yib bo'lgandan keyin uning ustiga o'tiradi, ya'ni bosadi. Yangi qo'yilgan tuxum urug'langan bo'lsa u blastodermik pufakcha davrigacha rivojlangan bo'ladi. Rivojlanish davon etishi uchun tashqariga qo'yilgan tuxumga ona gavdasining issiqligi zarur

Buning uchun tashqariga qo'yilgan tuxumning ustiga qush o'tirmaguncha rivojlanish nihoyatda sekinlashgan bo'ladi. Bu jarayon diapauza deyiladi.

### Jinsni aniqlash

Embrion jinsi jinsiy hujayralardagi gaploid naborli gonosoma (jinsiy xromosoma) larga bog'liq. Partenogenetik, ginogenetik va androgenetik hollarda jins ota yoki ona gonosomalari bilan aniqlanadi. Agar geterogametali bo'lsa, ikkita har xil gonosoma-XY, WZ orqali, agar gomogametali bo'lsa, ikkita bir xil gonosoma-XX, ZZ orqali aniqlanadi.

Agar erkaklik jinsi geterogametali bo'lsa, urg'ochi uchun XX, erkak uchun XY, agar urg'ochi geterogametali bo'lsa erkak uchun ZZ, urg'ochi uchun ZW belgilaridan foydalaniladi (3-jadval).

3-jadval

Hayvonlarda jinsni aniqlash uchun xromosoma formulasi  
(K.G.Gazaryan, L.V.Belousov, 1983 bo'yicha)

♀	♂	Misollar
XX	XY Erkaklik geterogametasi	Ko'pchilik sut emizuvchilar, amfibiyalar, hasharotlar
ZW Urg'ochilik geterogametasi	ZZ	Qushlar, repteliyalar, ba'zi amfibiyalar, hasharotlar

Genetik jihatdan xromosoma formulasi bir xil bo'lsa ham, jinsni aniqlash mexanizmi har xil bo'lishi mumkin. Sut emizuvchilarda Y-xromosoma erkaklik jinsni belgilaydigan genga ega. Ammo ba'zi turlarida (Hemiptera) Y-xromosoma bo'lmaydi, erkak jins X-xromosoma bilan aniqlanadi. Ba'zi sut emizuvchilarda urg'ochilari- $X_1X_1X_2X_2$ , erkaklari  $X_1X_2Y$ , ba'zilarida XX,  $XY_1Y_2$  xromosomalari uchraydi. Bunday hollarda jinsni aniqlashda adashmaslik lozim.

Partenogenez, ginogenez va androgenezda jinsiy ko'payish faqat bitta jins xromosomalari ishtirokidasodir bo'ladi. Agar xromosomalar di ploid naborida bo'lmasa, zigota nobud bo'ladi. Ammo asalarining erkagi gaploid, urg'ochisi di ploid xromosomanaborga ega. Partenogenez, ginogenez va androgenezda di ploid naborli organizmlar jinsi quyidagicha aniqlanadi:

Partenogenez (meyoz va ginogenez)

Geterogametali jins:

Erkak gametalar	X, diploid	XX urg'ochi
	X, diploid	XX urg'ochi
Urg'ochi gametalar	Z, diploid	ZZ erkak
	W, diploid	WW letal

Partenogenez (ameyoz) (xromosoma qisqarmaydi)

Geterogametali jins:

Urg'ochi gametalar WZ, diploidsiz WZ urg'ochi  
Androgenez

Geterogametali jins:

Erkak gametalar	X, diploid	XX urg'ochi
	Y, diploid	YY letal
Urg'ochi	Z, diploid	ZZ erkak
	W, diploid	WW letal

### REYTING SAVOLLARI

1. Urug'lanish nima? Urug'lanish va urchishning farqini ayting.
2. Urug'lanishning qanday turlari bor?
3. Mono va polispermiya hodisalarini tushuntiring.
4. Jinsiy hujayralarning o'zaro aloqasini tushuntiring
5. Spermatozoidning tuxum ichiga kirishi qanday sodir bo'ladi?
6. Urug'lanish qobig'i nima?
7. Sun'iy urug'latish va uning amaliy ahamiyatini ayting.
8. Ooplazmatik segregasiya nima?
9. Jinsni aniqlash mexanizmini ayting.
10. Embrion jinsini gormonal o'zgartirish mumkinmi?
11. Kastrasiya va uning ahamiyatini ayting?
12. Urug'lanish haqidagi J.Lyob va ye.Batayon nazariyalarini aytib bering.

#### IV-BOB. BO'LINISH YOKI MAYDALANISH

Urug'lanishdan ma'lum vaqt o'tgandan keyin zigotaning bo'linishi maydalanish yoki bo'linish deb ataladi. Bu jarayon zigotaning ko'p hujayrali embrionga aylanishiga sabab bo'ladi.

Maydalanish mexanizmlari qadimdan o'rganilib kelinmoqda. Maydalanish natijasida hosil bo'lgan hujayralarni ba'zi olimlar bo'shliq deb atagan bo'lsa, Malpigi xaltacha, K. F. Volf pufakchadan iborat deb bilgan. L. Oken tuban hayvonlar infuzoriyalardan tuzilgan, deb taxmin qilgan.

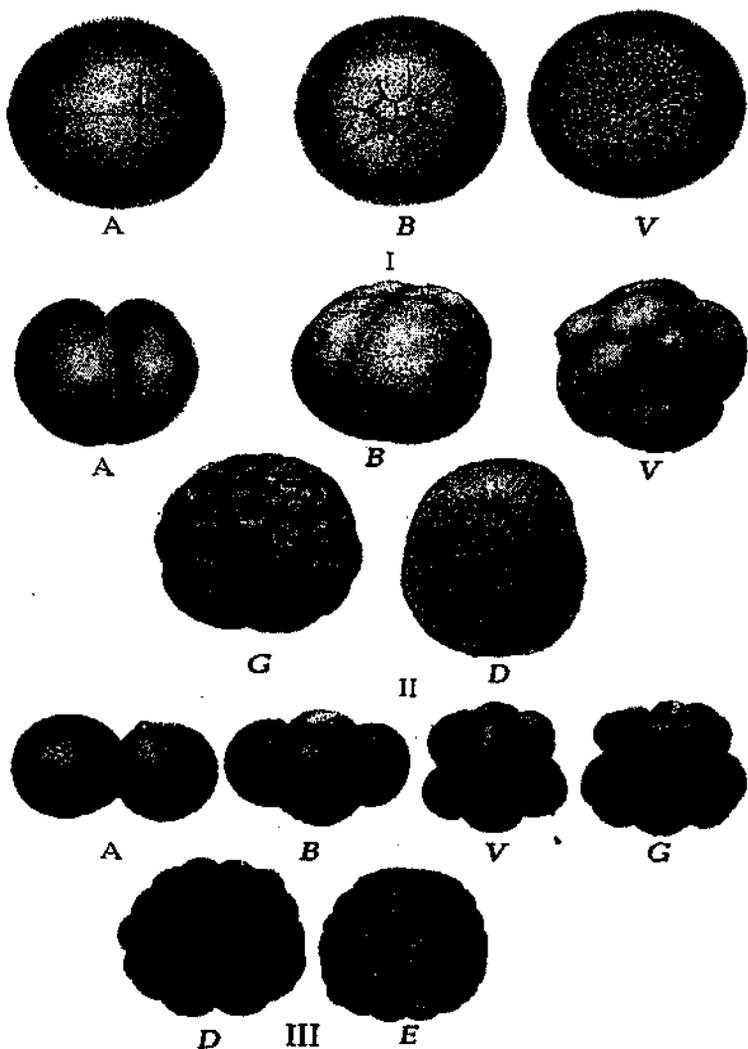
1803 yilda D. Link o'simlikni qaynatib, P. Meldegaver o'simlikni chiritish (moserasiya) yo'li bilan hujayralarini ajratib olgan. 1842 yil K. Negeli hujayra bo'linishi uchun uning yadrosi bo'lishi shartligini aniqlagan. M. Ruskoni (1826) va K. M. Ber (1834) hayvon tuxum hujayrasining bo'linishini aniqladi. 1846 yilda K. M. Ber dengiz ti pratikanida, 1850 yilda N. A. Vorsek molluskalarda urug'langan tuxum hujayraning yadrosidan blastomerlarning yadrosi paydo bo'lishini aniqlagan. E. Strasburger (1875) hayvon va o'simlik hujayralarining bo'linishi bir xil bo'lishini aniqlagan.

XIX asrning 70-yillarida barcha olimlar oldida hujayra bo'linishdan tashqari yana qanday yo'llar bilan paydo bo'lishi mumkinligini aniqlash haqidagi savol turgan edi. E. Strasburger "Hujayraning bo'linishi va paydo bo'lishi" nomli kitobida hujayraning bo'linmay erkin holatda kelib chiqishini gulli o'simliklar gulidagi embrion pufakchasida ko'rish mumkinligini aytgan. Lekin 1879 yilda Strasburger erkin holatda hujayra kelib chiqishini qaytadan ko'rib chiqib, o'zining oldingi fikrlaridan qaytdi. Erkin holatda hujayra paydo bo'lmaydi, balki bo'linish natijasida bir-biridan paydo bo'ladi. Shunday qilib, hujayraning bo'linish tarixi butun o'simlik va hayvonot olami tarixiga teng.

Har qanday hujayraning hayoti ota-ona belgilari bilan ta'minlangan holda boshlanadi va ma'lum vaqtdan keyin bu hujayraning hayoti nihoyasiga yetib, yangi ikkita hujayraga bo'linadi. Bu jarayon normal holatlarda to'xtovsiz davom etadi.

Bo'linishning asosiy vazifasi zigota organoidlarining ikki hissa ortishi, qiz hujayralarga bu qismlarning teng taqsimlanishidir. Bu jarayonning eng muhim xususiyati shundaki, genetik axborotni tashiydigan molekullarni yangi hujayralarga to'la va teng o'tkazish hamda taqsimlashdan iborat. Bu vazifalarni boshqaradigan nuklein kislotalar - DNK va RNK ning aniqlanishi hozirgi zamon biologiya fanining ulkan yutuqlaridan biridir.

Urug'lanish natijasida hosil bo'lgan zigota oldin ikki blastomerga, ular 4 taga, 8 taga, 16 taga, 32 taga, 64 taga va hokazo bo'linib ketaveradi (45-nism). Zigota yirik hujayra bo'lsa, undan hosil bo'ladigan blastomerlar o'sishga



45-rasm. Maydalanish tiplari (V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha).  
 I-lansetnik tuxumining to'la va teng maydalanishi; A-E-2, 4, 8, 16, va 64 blastomerli bosqich; II-minoga tuxumining to'la, notekis maydalanishi; A-G-maydalanish bosqichlari; D-blastula; III-tovuq tuxumining diskodial maydalanishi; A,B,V-maydalanish bosqichlari.

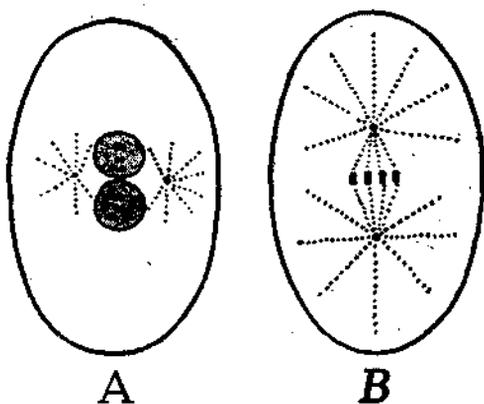
ulgurmasdan borgan sari kichiklashib, normallasib boraveradi. Shunday qilib, oogenez davrida buzilgan yadro-sitoplazma nisbati yana tiklanadi, ya'ni sitoplazma ko'paymaydi, DNK har bir mitoz bo'linishda ikki hissa ortadi. Jumladan, dengiz ti pratikani oositidayadro-sitoplazmanisbati o'sishgacha 1G'6, yetilgan oositda 1G'550, siklop oositida o'sishgacha 1G'15, yetilgan oositda 1G'1260 nisbatdabo'ladi. Demak, oosit dengiz ti pratikanida 91 marta, siklopda 84 marta kattalashgan. Bunday kattalashish uchun oosit 6-7 marta bo'linishi lozim. Zigotani maydalanishga majbur etuvchi omillardan biri yadro - sitoplazma nisbatining teng emasligi hisoblanadi.

Bo'linish yoki maydalanish natijasida hosil bo'lgan hujayralar blastomerlar deb ataladi. Blastomer grekcha blast - kurtak, meros - bo'lak, qism degan ma'noni bildiradi. Blastomerlarning to'plami blastodisk deyiladi. Blastomerlarni biridan ikkinchisini ajratuvchi chiziq bo'linish egatlari yoki maydalanish egatlari deb ataladi. Ular har xil yo'nalgan bo'ladi. Shunga ko'ra, animal qutbdan vegetativ qutbga qarab o'tuvchi meridional, ekvator bo'ylab o'tuvchi ekvatorial, ekvatorga parallel o'tuvchi tangensial egatlar farqlanadi.

Bo'linish egatlari hujayraning kiritmalardan holi bo'lgan qismida joylashuvchi va sof plazmada joylashgan bo'linish urchug'ining holati bilan belgilanadi (46-rasm).

Shuningdek, bo'linish egatlarining hosil bo'lish tezligi tuxumdagi sariqlik miqdoriga teskari proporsionaldir.

Maydalanish davrida eng muhim jarayonlardan biri maydalanish



46-rasm. Yumaloq chuvalchanglar tuxumining maydalanishida birinchi bo'linish dukining hosil bo'lishi (P.P.Ivanov, 1937 bo'yicha).

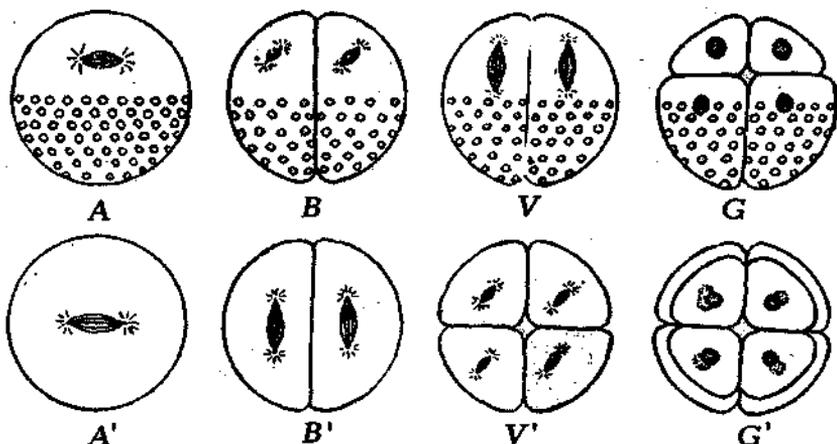
A pronukleuslarning yaqinlashishi; B-bo'linish duki.

chizig'ining hosil bo'lishidir. K. Kavamuraning kuzatishicha, hujayraning mitoz apparatini markazdan biror tomonga siljiltisa yoki uni 90° ga burilsa, maydalanish chizig'ining o'rni ham shunga qarab o'zgaradi.

I. Xiromoto dengiz ti pratikanining tuxumidan mitotik apparatning mikromoni pulyator - tomizgich orqali ajratib olishga erishdi. Agar mitotik apparat hujayra bo'linishidan oldin ajratib olinsa, bo'linish sodir bo'lmaydi. Agar bo'linish boshlangandan keyin mitotik apparat hujayradan ajratib olinsa ham bo'linish sodir bo'ladi (47-rasm).

Hujayrani ma'lum miqdorda ushlab turish vazifasini yadro bajaradi. Agar hujayraning ma'lum qismi kesib olinsa, u o'sib, oldingi holati tiklanadi. Agar hujayrada mitoz sodir bo'lib, lekin hujayra bo'linmasa, ya'ni endomitoz sodir bo'lsa, bu hujayra ikki barobar katta bo'lishi mumkin (D. Meziya, 1966).

Hujayradagi yadrolar mitoz orqali urug'langan tuxumdan paydo bo'ladi. Shunga ko'ra, ularning kattaligi hamma hujayralarda bir xil bo'ladi. Lekin organizmda har xil kattalikdagi hujayralar uchraydi. Hujayradagi xromosomalar soni uning kattaligiga mos bo'lishi kerak. Organizmda eng katta hujayralar so'lak bezining hujayralari bo'lib, ularda DNK 500-1000 ta to'plam hosil qiladi. Xromosomaning faolligi hujayraning yoshigavati pigabog'liq.



47-rasm. Bo'linish dukining yon va animal qutbdan ko'rinishi (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha). A,A'-birinchi maydalanish; B,B'-ikkinchi maydalanish; V,V'-uchinchi maydalanish; G,G'-uchinchi maydalanishdan keyin blastomerlarning joylashishi.

## Maydalanish turlari

Bo'linish yoki maydalanish ikki xilda bo'ladi:

1. To'la maydalanish.
2. To'la bo'lmagan maydalanish.

To'la maydalanish ham ikki xilda sodir bo'ladi:

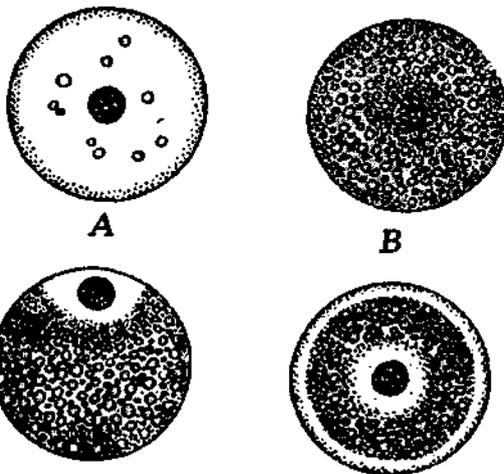
A. To'la, teng maydalanish. Agar tuxumning sariqligi oz va u hamma qismiga bir xil tarqalgan bo'lsa, maydalanish egati butun tuxum bo'ylab o'tadi va hosil bo'lgan blastomerlar bir-biriga teng bo'ladi. Lansetnikning gomolesital tipdatuzilgan tuxumlari shunday maydalanadi (48-49-rasmlar).

V. To'la, lekin notekis maydalanish. Agar sariqlik moddasi tuxumda notekis (bir qutbda oz, ikkinchisida ko'p) tarqalgan bo'lsa, maydalanish natijasida o'zaro teng bo'lmagan blastomerlar hosil bo'ladi. Hosil bo'lgan kichik blastomer mikromer, kattasi esa makromer deb ataladi. Bunday maydalanish sariqligi o'rtachamiqdordabo'lgan telolesital tipdagi amfibiyalarning tuxumida kuzatiladi. Masalan, baqalar tuxumining vegetativ qutbida sariqlik ko'p, animal qutbida esa kam bo'ladi.

Shuning uchun ham hosil bo'layotgan blastomerlarning biri katta, ikkinchisi kichik bo'ladi. Bu farq borgan sari ortib boraveradi.

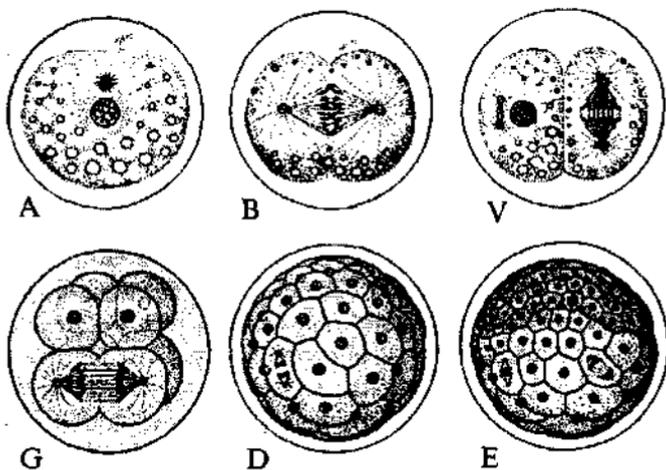
2. To'la bo'lmagan maydalanish. Tuxumning faqat sariqlikdan tashqari qismi maydalanadi, sariqlik bilan to'lgan qismi maydalanmaydi. Bu yo'l bilan telolesital, sentrolesital tipdagi tuxumlar maydalanadi (50-rasm).

Bu maydalanish ham o'z navbatida ikki xilda sodir bo'ladi:

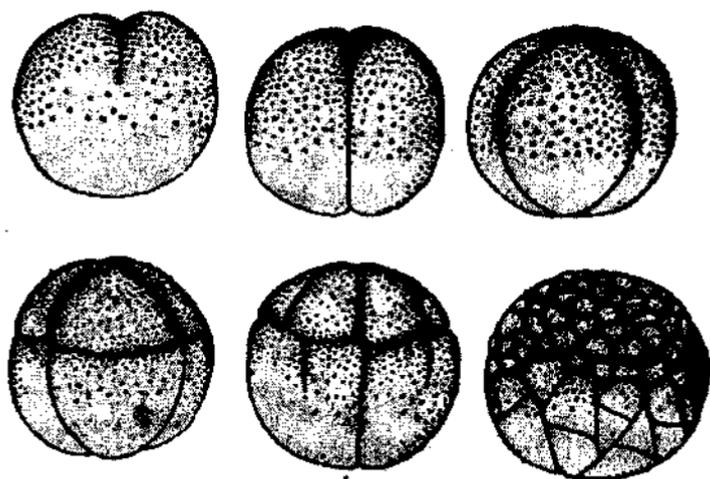


48-rasm. Tuxum hujayraning sariqlik miqdori va sitoplazmada tarqalishigako'ratiplari (B.P.Tokin, 1983 bo'yicha).

A-alesital tuxum; B-gomolesital (izolesital) tuxum; V-telolesital tuxum; G-sentrolesital tuxum.



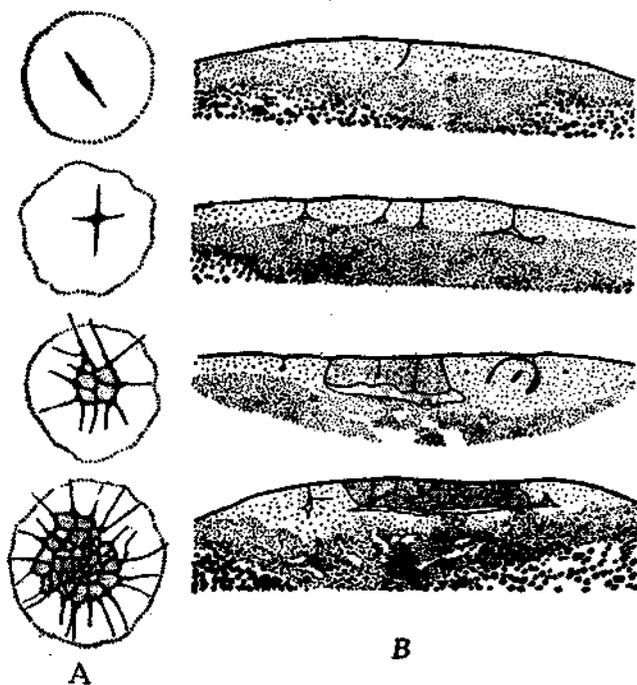
49-rasm. Sitoplazmasida sariqlik moddasi kam bo'lgan tuxumlar maydalanishi bosqichlarining ketma-ketligi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).



50-rasm. Baqa tuxumining teng bo'lmagan maydalanishi (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha).

A. Diskodial maydalanish. Suyakli baliqlar, qushlar va repteliyalarning tuxumi sariqlikka boy bo'lgani uchun ham katta bo'ladi. Sariqligi bo'lmagan sitoplazmaning yuqori qismi embrion diski deb ataladi. Diskodial so'zi ham shundan olingan. Embrion diski juda yupqa bo'lib, u sariqlik ustida joylashadi (51-rasm).

B. Yuzaki maydalanish. Bu maydalanish markazida ko'p miqdorda sariqligi bo'lgan sentrosital tuxumlarda kuzatiladi. Maydalanish yadrodan va uning atrofidagi sitoplazmaning ajralishidan boshlanadi. Yadrolar sitoplazma bilan o'ralib, asta-sekin tuxum hujayraning chetiga siljiydi. Yadrolar tuxumning tashqi qatlamiga kelishi bilan sirtqi qatlam ham ularning soniga qarab blastomerlarga ajraladi. Yuzaki maydalanish bo'g'imoyoqlilar tuxumida sodir bo'ladi. Maydalanish xarakteriga tuxumning sariqlik miqdori va uning tarqalishidan tashqari blastomerlarning o'zaro joylashishi ham ta'sir ko'rsatadi. Bu belgisiga qarab maydalanish quyidagi turlarga bo'linadi:



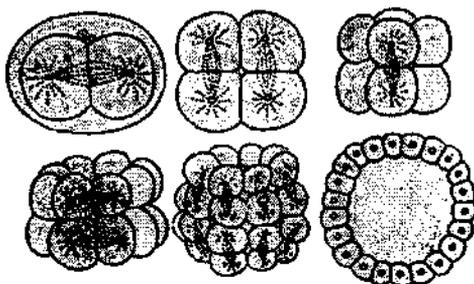
51 rasm. Tovuq tuxumining diskodial maydalanishi. A maydalanishning animal qutbdan ko'rinishi; B-maydalanayotgan blastodisk kesmasi (J.Patterson, 1910 bo'yicha).

1. Radial maydalanish. Bunday maydalanishda har bir yuqoridagi va pastdagi blastomerlar bir-birining aynan ustida joylashadi. Blastomerlarning bunday joylanishiga maydalanish chizig'ining gorizontaal va vertikal yo'nalishi doimo navbatlashib turishi sabab bo'ladi. Bunday maydalanish kovakichlilarda, ninatanlilarda, ba'zi xordalilarda kuzatiladi. Eng xarakterli tomoni blastomerlar deyarli bir-biriga teng bo'ladi (52-rasm).

2. Spiral maydalanish. Ko'pchilik chugalchanglar va mollyuskalarda uchraydi. Ularning tuxumlarida animal qismidagi blastomerlar sitoplazmasi har bir maydalanish oldidan bir chetga surilib o'tadi. Shunga muvofiq, bo'linish urchug'i qiya, taxminan  $45^\circ$  S burchak ostida bo'lib qoladi. Ajralayotgan blastomerlar radial maydalanishdagi kabi emas, balki bir-birining oralig'ida joylashadi. Agar maydalanish chizig'i faraz qilib davom ettirilsa, u spiral shaklda bo'lib chiqadi (53-rasm).

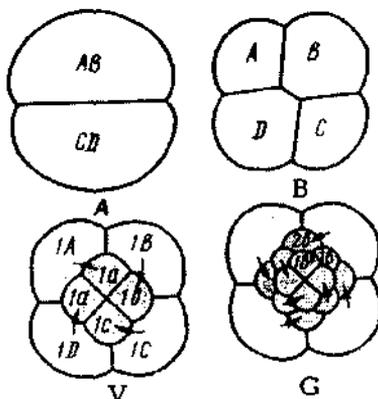
3. Bilateral yoki ikki tomonlama simmetriyalı maydalanish. Zigotaning maydalanishi tufayli bir-biriga mos keladigan blastomerlar hosil bo'ladi.

52-rasm. Ninatanlilar tuxumining radial maydalanishi (E.Zalenka, 1936 bo'yicha).



53-rasm. Spiral maydalanish sxemasi (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha).

A-ikkita blastomer; B-to'rtta blastomer; V-sakkizta blastomer; G-16 ta blastomer. A,B,C,D-makromerlar; a,b,c,d-mikromerlar. Harflar oklidagi sonlar blastomerlar hosil bo'lishining ketma-ketligini bildiradi.



Masalan, yumaloq chuvalchanglar va assidiyalarning tuxumlari shunday bo'linadi. Agar tuxumning sariqlik moddasi, ya'ni oziq moddasi kam bo'lsa, bu modda tuxum ichida teng tarqalgan bo'ladi va bunday tuxumlar kichik bo'lib, teng bo'linadi. Agar tuxumda sariqlik moddasi ko'p bo'lsa yoki tuxumning bir qutbida joylashgan bo'lsa, bunday tuxumlar tartibsiz va qisman bo'linadi. Masalan, baqaning tuxumida sariqlik moddasi vegetativ, ya'ni pastki qutbda joylashgan. Bu modda og'ir bo'lganligi uchun tuxumni qanday aylantirilsa ham, sariqlik moddasi pastki tomonda joylashgan bo'ladi. Tuxumning animal tomonida esa sitoplazma joylashgan. Uning birinchi va ikkinchi maydalanish chiziqlari animal tomondan boshlanib, vegetativ tomonga o'tadi va tuxumni teng 4 ta blastomerga bo'ladi. Uchinchi va to'rtinchi chiziq tuxumni ko'ndalang bo'lib, sariqlik va sitoplazma qismlariga ajratadi. Bu maydalanishda 8 ta kichik blastomer animal qutbda va 8 ta katta blastomer vegetativ qutbda hosil bo'ladi. Ba'zi mollyuskalar va halqali chuvalchanglar tuxumida maydalanishgacha vegetativ qutbda ooplazma bo'rtib chiqadi va u polyar plazma deyiladi. Zigotaning uchinchi maydalanishidan keyin polyar plazma vegetativ qutbdan hosil bo'lgan blastomerga o'tadi. Bu blastomer 1D belgisi bilan ifodalanadi. Keyin polyar plazma animal qutbga joylashgan 2d va vegetativ qutbga joylashgan 4 d blastomerlarga taqsimlanadi. Ulardan hosil bo'lgan blastomerlar lichinkaning ko'p qismini hosil qiladi. 2 d dan hosil bo'lgan blastomerlar ustki tomonda qolib ektoderma, 4 d dan selomik mezoderma hosil bo'ladi. Agar polyar plazma birinchi yoki ikkinchi maydalanishdan keyin olib tashlansa, mezoderma va ektoderma rivojlanmaydi. Polyar plazmaning vazifalari hozircha to'liq aniqlanmagan.

Ba'zi baliqlar va qushlarning tuxumida sariqlik moddasi ko'p bo'lib, maydalanish faqat animal qutbda bo'ladi. Sariq modda ustida blastodisk hosil bo'ladi. Tuxumdagi sariqlik moddasining miqdori va joylashishidan tashqari, maydalanishda muhim o'rin egallaydigan boshqa omillar ham bor. Suvda yashaydigan umurtqasiz hayvonlar har xil guruhlarga kirsam ham, ularda maydalanish o'xshash bo'ladi. Mollyuskalar va halqali chuvalchanglar tuxumida sariqlik moddasi kam bo'lib, maydalanish tez o'tishi, hosil bo'lgan blastomerlar esa tezda kerakli tomonga tarqalishi lozim. Shunday qilib, kam vaqt ichida mustaqil yashay oladigan lichinka paydo bo'ladi (54-rasm).

Har xil hayvonlar tuxumining maydalanishi bir-biridan farq qilsa ham, bu jarayonda umumiy o'xshashliklar bor. Har qanday bo'linishda DNK miqdori ikki barobar ko'payadi, chunki yangi paydo bo'lgan hujayralarda xromosomalar di ploid to'plamda bo'ladi. DNK miqdorining oshib borishi bilan bir qatorda hujayralar soni ham tez ortib boradi va shu bilan hujayra qobig'ining umumiy yuzasi kengayadi.

## Maydalanish tezligi va sabablari

Embrionning normal rivojlanishi maydalanish orqali amalga oshadi. Agar biror omil ta'sirida maydalanish to'xtatilsa, rivojlanish juda sekinlashadi. Dengiz halqali chuvalchangi tuxumining maydalanishi biror ta'sirot orqali to'xtatilgandaham rivojlanishi davom etgan. Natijadauning ustidaki prikchalar paydo bo'lib, normal embrionga o'xshashroq shakl paydo bo'lgan.

Hayvonlarning har bir turida maydalanish usuli va tezligi o'ziga xos bo'ladi. G. Drish nina tanlilar tuxumini maydalanish paytida ikkita shisha plastinka orasiga qo'yib, bo'linish usulini o'zgartirishga majbur qilgan. Lekin plastinkalarni bir-biridan ajratganda tuxum yana yangidan shar shakliga kelib, o'ziga xos radial maydalanishni boshlagan. Hayvonlarning spiral maydalanishga xos bo'lgan tuxumi tiklanish qobiliyatiga ega emas. Ularni shisha orasiga qo'yganda o'ziga xos blastomerlar hosil bo'lib, noto'g'ri rivojlanadi. Har qanday normal rivojlanish sinxron maydalanishdan keyin asinxron maydalanish bilan almashadi. Bu paytda sariqlik moddasi kam bo'lgan

### Tuxumning tuzilishi va maydalanish tiplari

Tuxumning  
tuzilishiga ko'ra  
klasifikatsiyasi



Gomoletsital



Teloletsital



Tsentroletsital

Maydalanish  
tipi

To'liq maydalanish (teng va teng bo'lmagan)

Ikki

Qisman maydalanish

Radial

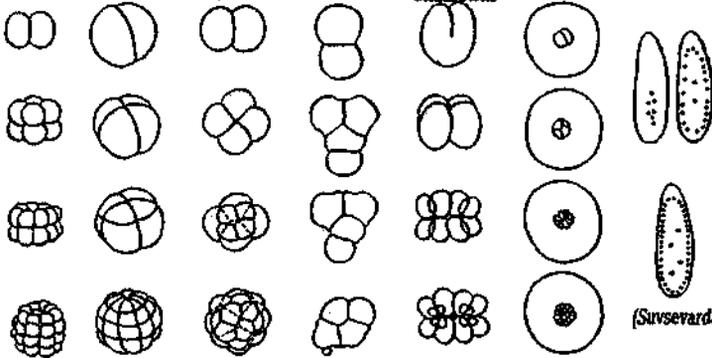
Spiral

Bilateral

tomonlamsimmetrik

Diskodial

Yuzaki



(Goloturiyada), (Baqada), (molyuskada), (Lenaridida), (Taroqida), (Lasosda),

54-rasm. Tuxumning tuzilishi va maydalanish tiplari (L.V.Belousov, 1980 bo'yicha).

blastomerlar sariqlik moddasi ko'p bo'lgan blastomerlarga nisbatan tez maydalanadi. Suyakli baliqlarda har 12 marta sinxron maydalanishdan keyin asinxron maydalanish sodir bo'ladi. Lasos baliqlarda va amfibiyalarda asinxron maydalanish gastrulyasiya boshlanishi oldidan sodir bo'ladi. Yuqori haroratda asinxronlik oldinroq boshlanadi va normal kattalikdagi lichinka rivojlanadi. Baqaning tuxumi inkubatorida 18° S issiqlikda normal rivojlanib, birinchi maydalanish 2-2,5 soatdan keyin sodir bo'ladi. Ikkinchisi 3 soatdan keyin, uchinchisi 4,5 soatdan, to'rtinchisi 5,5 soatdan keyin bo'lib o'tadi. Bu davrda embrion sharsimon bo'ladi. Blastomerlar esa zich joylashgan bo'lib, 16 ta blastomer hosil bo'ladi. Keyinchalik bu sharsimon embrionda bo'shliq, ya'ni blastosel hosil bo'ladi. 21 soatda blastula davri tugab gastrulyasiya davri boshlanadi.

Har bir tur hayvon tuxumining maydalanishi o'ziga xos bo'ladi. Oltin baliqda har 20 minutda, baqada har bir soatda, sut emizuvchilarda 10 va undan ko'proq soatda maydalanadi.

Embrion hujayralari hayot sikli ontogeniya deyiladi. Maydalanish tezligi haroratga qarab o'zgaradi. Maydalanishning keyingi bosqichi blastulyasiya deyiladi. Chunki hosil bo'layotgan blastomerlar blastulani hosil qiladi. Embrionning erta davrlarida sintez jarayonlari sodir bo'lmaydi, genlar hali ishlamaydi. Bu jarayonlar gastrulyasiya boshlanishida sodir bo'ladi. Embrionning har xil qismlarida blastomerlar hosil bo'lish tezligi har xil bo'lib qoladi. Bunga ichki omillar ham ta'sir etishi mumkin. V. S. Bullou fikricha, hujayraning bo'linishi normal hayotiy jarayondir. Agar bo'linishga regulyator boshqarish ta'sir etmasa, hamma hujayralar bir xil tezlikda bo'linardi va hamma organlar bir xil kattalikka ega bo'lardi.

XX asrning 70-80-yillarida hujayraning bo'linishini sekinlashtiruvchi keylon (xeylon) moddasi topildi. Bu moddani har bir hujayra ishlab chiqaradi. Demak, hujayralar soni kam bo'lsa, keylon ham kam bo'ladi, hujayralar tez bo'linadi. Hujayralar ko'p bo'lsa, keylon ko'payib hujayra bo'linishini sekinlashtiradi. G. Tumanishvili (1968) fikricha, hujayrada 2 xil modda bor:

1. Mitotik faollikni tormozlovchi yadro moddasi.
2. Mitotik faollikni oshiruvchi sitoplazma moddasi.

Bu gi potezalarning qaysi biri to'g'riligini bilish murakkab, ammo ularni o'rganish muhimdir. Nima uchun maydalanish yoki segmentasiya sodir bo'ladi? Maydalanishning biokimyoviy va biofizik mexanizmi qanday? Bu savollar hujayraning bo'linishi bilan maydalanish o'rtasida bog'lanish borligidan dalolat beradi. Maydalanish davrida ham yadroda mitoz bo'linish sodir bo'ladi. Amitoz embrionning keyingi bosqichlarida sodir bo'ladi.

Mitoz bo'linish orqali maydalanish yadro va sitoplazmada bir xil ketmaydi.

Masalan, amfibiyalarda maydalanish egatchalari paydo bo'lganda yadro profaza davrida bo'ladi. Yadro hajmi oldin plazma hajmidan orqada qoladi. Bu yadro-plazma holatining buzilishiga olib keladi. Bu va boshqa holatlar oxirida hujayra bo'linadi.

Maydalanish egatchalari paydo bo'lishi sabablari to'g'risida quyidagi gipotezalar bor:

1. "Yulduzlar o'sishi" to'g'risidagi gipotezako'ra, mitoz bo'linish tufayli hosil bo'lgan "yulduzlar" hujayraning cho'zilishiga sabab bo'ladi va maydalanish egatchasi hosil bo'ladi.

2. "Bo'linish dukchasining cho'zilishi" gipotezasi ham mitoz apparati o'zgarishiga asoslanadi. Yulduzlar hujayra chetlariga yopishadi, bo'linish dukchasi cho'ziladi.

3. "Amyobasimon harakat" gipotezasigako'ra, har bir hujayrada yoki blastomerda amyobasimon oyoqlar hosil bo'lib, qarama-qarshi tomonga tortiladi va bo'linishga (uzulishga) yordam beradi.

4. "Qisqaruvchi halqa" gipotezasigako'ra, tuxumning kortikal qismidamaxsus qalin joyi bo'lib, u hujayraning yoki blastomemning bo'linishiga yordam beradi. Bu xuddi gantelga o'xshab oldin cho'zilishga, keyin bo'linishga olib keladi.

5. D. M. Arnold (1971) sakkizoyoq (osminog) embrioni ustida tajriba o'tkazdi. Tuxumda 1-4 ta maydalanish egatchasi hosil bo'lganda shisha igna bilan uning asosidan bo'laklarga ajratgan. Natijada egatchalar qisqargan yoki yo'qolgan. Uning fikricha, egatcha asosida tola bo'lib, qisqarganda bu tolalar tortiladi.

6. "Kengaytiruvchi membrana" gipotezasini M. Svann va J. Michison (1952-1958) asoslaganlar. Ular tuxumning po'sti kengayishi va tortilishi bo'linishga olib kelishiga katta e'tibor berdilar.

7. A. I. Zotin (1962) maydalanish egatchalarining hosil bo'lish mexanizmi haqida qiziqarli gipoteza yaratgan. Tuxumning ustki qismi mexanik ta'sirot tufayli qisqarishi va qo'zg'alishi mumkin. Ta'sirlagich tuxumning ichki devori (diastema) hisoblanadi. Bu holat bo'linishga yordam beradi.

8. S. Sonders (1974) amfibiyalar tuxumining maydalanish mexanizmiga oid qiziqarli ma'lumotlar oldi. Tuxumning ustidagi egatchalar sitoplazmaning mikrofilament qatlami qisqarishi natijasida hosil bo'ladi. Ikkita blastomer chegarasidagi animal qutbning kichik teshigidan ustki membranaga golji apparati hosil qilgan mikroxaltacha keladi. Xaltaning suyuqligi to'kilib, blastomerlar membranasini bir-biriga yopishtiradi. Bu embrion ichki muhiti hosil bo'lishining boshlanishidir. Maydalanish jarayonida ATF ham muhim ahamiyatga egaekanligi bu gipotezalar asosini tashkil etadi.

Shunday qilib, maydalanish mikrofilament va sitoskeletonning qayta qurilishi

va sitoplazmaning sintetik hamda ekskretor faoliyati tufayli ustki membranada o'zgarish sodir bo'lishidir.

### **O. Gertvig-Yu. Saks qoidasi**

Maydalanishda sariqlik, yadro va bo'linish dukchasining joylanish nisbati haqidagi qoida XIX asr oxirida O. Gertvig tomonidan Yu. Saksning o'simlik meristemasi uchun yaratgan qoidasiga o'xshatish sifatida yaratilgan. Yu. Saks qayd qilishicha, o'simlikning uchki meristemasida yadro hujayraning geometrik markazida, bo'linish dukchasi uning uzun qismida ko'ndalang joylashgan. O. Gertvig bu qoidani sariqligi bo'lgan tuxumlarga moslashtirib, 2 ta qoida yaratdi. Bu qoidalar Gertvig-Saks qoidasi deb ataladi va ularning ma'nosi quyidagicha:

**Gertvigning birinchi qoidasi.** Sariqligi bo'lmagan yoki juda kam bo'lgan tuxumlarda yadro protoplazmaning o'rtasida joylashadi. Alesital va izolesital tuxumlarda yadro markazga yaqin, telolesital tuxumlarda yadro animal qutbda joylashadi.

**Gertvigning ikkinchi qoidasi.** Bo'linish dukchasi protoplazmaning sof qismida, ya'ni sariqligi kam bo'lgan qismida uzunroq bo'lib joylashadi.

Bu qoidalarning to'g'riligini amfibiyalarning telolesital tuxumining maydalanishida ko'rish mumkin. Ularning yadrosi animal qutbda, sof protoplazmada, bo'linish dukchasi esa ekvatorida joylashgan. Kariokinez jarayoni hujayraning har xil organoidlarining harakati, xromosoma, kortikal qavat bilan bog'liq.

Amfibiyalar tuxumining birinchi maydalanishida yadroning bo'linish dukchasi ekvatorga parallel joylashadi. Shuning uchun maydalanish meridianlarning birida joylashadi. Ikkinchi maydalanishda ham bo'linish dukchasi ekvatorga parallel, birinchi maydalanish burchagining tagidan o'tadi. Buning sababi shundaki, sof protoplazma uzunligi birinchi maydalanish bo'shlig'ida va ekvatorida parallel joylashadi. Shuning uchun yana meridional maydalanish sodir bo'ladi. Shunday qilib, birinchi va ikkinchi maydalanish to'liq va tekis o'tadi. Uchinchi maydalanish egatchasi blastomerlarni bir-biriga teng bo'lmagan bo'laklarga bo'ladi, ya'ni yuqori (animal) qutb kichik, vegetativ qutb katta bo'ladi. Keyin meridional va ekvatorial chiziqlar navbatlashib blastomerlar hosil bo'laveradi. Keyinchalik sinxron maydalanish buziladi, ya'ni embrionning bir tomonida maydalanish kuchayadi, boshqa tomonida sekinlashadi. Bu asinxron maydalanish deb ataladi.

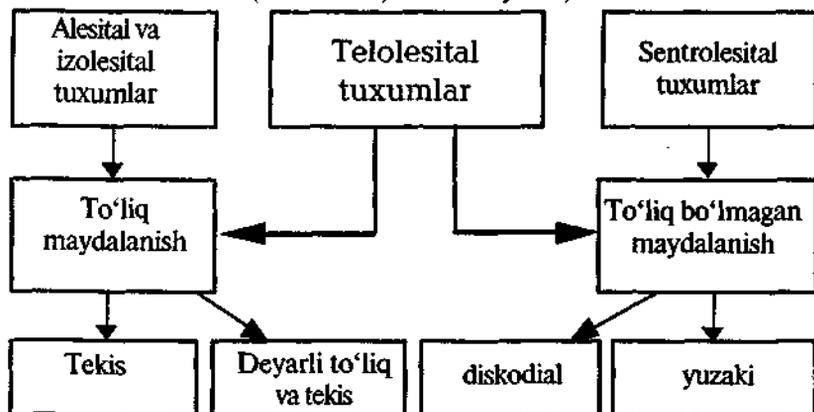
Ba'zi olimlar Gertvig qoidasi telolesital tuxumlar maydalanishida ham amal qiladi, deb hisoblaydilar. Ba'zi holatlarda Gertvig qoidalarini tadbiiq

etib bo'lmaydi. Masalan, tekis maydalanish sariqligi sitoplazmada tekis tarqalgan tuxumlarga xos, ammo ba'zi sut emizuvchilarning izolesitl'

4-jadval

### Maydalanish turining tuxum turiga bog'liqligi

(B.P.Tokin, 1987 bo'yicha).



tuxumlari notekis maydalanadi. Bunda blastomerlarning o'zaro ta'siri, bir-biriga tegib turishi, protoplazma o'simtalari, amyobasimon harakatlar ta'sir etishi mumkin, deb hisoblanmoqda (4-jadval).

Maydalanish usullari har xil bo'lsa ham, embrionning rivojlanishi jarayonida mitoz bo'linish sodir bo'ladi.

Shunday qilib, maydalanish: 1) Gertvig-Saks qoidasiga ko'ra, yadro va bo'linish dukchasining joylashuvi; 2) spiral maydalanishda blastomerlarning joylashuvi; 3) blastomerlarning interfazada harakati bilan belgilanadi.

### Maydalanishga muhit omillarining ta'siri

Organizm rivojlanishining har bir bosqichida atrof-muhit sharoitlariga moslashgan holda rivojlanadi. Rivojlanishga ta'sir etadigan asosiy omillar quyidagilar:

1. Rivojlanish sodir bo'ladigan suyuqlikning xossalari.
2. Atrof-muhit harorati.
3. Atrof-muhitdagi kislorod miqdori.

Tuzli eritmalar blastomer shakliga ta'sir etadi. Masalan, gipertonik eritmalarda sitoplazma suvni yo'qotadi. Natijada to'la maydalanish to'la bo'lmagan

maydalanishga aylanadi.

Harorat ko'tarilsa, maydalanish tezlashadi, ayniqsa embrionning yuza qismidagi blastomerlar tez maydalanib, yuqori harorat ta'sirida bosh, dum va boshqa organlar yirik bo'lishi mumkin. Kislorod yetishmaganda maydalanish kuzatilmaydi. Bunday sharoitda rivojlanish amfibiyalar, xon balig'i va boshqa hayvonlar tuxumida faqat blastulagacha davom etadi, xolos. Kislorod yetishmagan yoki kam sharoitda maydalanish sodir bo'lsa, turli mayib-majruh organizmlar paydo bo'ladi. Umuman, kislorod yetishmasa, embrion nobud bo'lishi ham mumkin. Maydalanishning tezlashishi yoki sekinlashishi embrionning umumiy rivojlanishiga ta'sir etmaydi. Shuning uchun ham bunday omillarni kishilar tomonidan qo'llash mumkin.

**Maydalanishgacha DNK replikasiyasi.** Urug'lanishdan keyin tezda pronukleuslarda DNK replikasiyasi boshlanadi. Urug'lanishgacha ooplazma DNK sinteziga yo'l qo'ymaydigan omilarga ega bo'ladi. DNK sintezi har ikkala pronukleusda bir vaqtda boshlanadi va har birining xromosomasi ikki hissa ortadi. Bu zigotaning o'ziga xos xususiyati bo'lib, somatik hujayralarda bu jarayon bir joyda amalga oshadi. Spermatozoid tuxumga DNK sintezini faollashtiruvchi omilni olib kirmaydi, balki tuxumning ana shu omillaridan foydalanadi (DNK polimeraza, oqsillar). Ular spermatozoid yadrosiga ooplazmadan kiradi.

Dastlab spermatozoid yadrosi tuxum hujayra yadrosiga nisbatan kichik bo'ladi. Spermatozoid tuxumga kirgandan keyin ooplazmadan kirgan moddalar hisobidan 20 martagacha kattalashadi. Jumladan, dengiz tipratikanidabu jarayonlar 20 minutdasodir bo'lib, zigotamaydalanishga tayyor bo'ladi.

Tuxum hujayrada spermatozoid yadrosini faollashtiruvchi omil keragidan ortiq bo'ladi. Bu holatni polispermiya hodisasi va J. Gerdonning urug'lanmagan tuxum hujayraga ko'plab somatik hujayra yadrosini yoki sof DNK molekulasini kiritish orqali kuzatgan. Hamma holatlarda DNK replikasiyaga uchragan. Polispermiyada DNK sintezi hamma yadrolarda faollashgan, ammo embrion taraqqiyotida faqat bitta yadro ishtirok etib, boshqalari degenerasiyaga uchragan. Replikasiya omili ooplazmada tekis, hamma qismida tarqalganligi uchun barcha blastomerlarga teng taqsimlanadi.

Bu, ayniqsa, sinxron maydalanishda muhim bo'lib, hamma hujayralarda bir vaqtdan bo'linish boshlanadi.

Xromasomalar soni ikki hissa ko'paygandan keyin zigotada birinchi maydalanish sodir bo'ladi. Bu vaqtda bo'linish dukchasi hosil bo'ladi, yadro membranasi yemiriladi, gomologik xromasomalar juftlashadi. Gomologik xromosomalar ba'zan metafazada, ba'zan undan keyin juftlashadi.

Maydalanishga tuxumning tayyorgarligi sentriolaga bog'liq bo'lib, sentriolani spermatozoid tuxumga olib kiradi. Shuning uchun ko'pchilik hayvonlarda partenogenez uchramaydi.

### Sinxron va asinxron maydalanish

Ko'pchilik hayvonlar tuxumida birinchi maydalanish sinxron, keyinchalik asinxron yo'l bilan amalga oshadi. Sinxron va asinxron maydalanish bir-biridan hujayra katta-kichikligi, sitotomiya hususiyatlari va biokimyoviy jarayonlar bilan farq qiladi. Sinxron maydalanish tez, qisqa va bir xil sikldan iborat bo'ladi. Bunda makromolekulalarning yangi sintezi, sitoplazma va yadro hajmining ortishi sodir bo'lmaydi, ammo DNK replikasiyasi, ba'zi gistonlar sintezi sodir bo'ladi. Tuxum hujayradagi omillar tufayli DNK sintezi, xromosoma o'zgarishi, sitotomiya sodir bo'ladi.

Sinxron maydalanishda  $G_1$  va  $G_2$  fazalar sodir bo'lmashligi tufayli hujayra sikli qisqargan, shuningdek, S faza va mitozning o'zi ham qisqargan. Masalan, dengiz ti pratikani tuxumining sinxron maydalanishi 30-40 minut, S fazasi 15 minut, aksolotlda 90 minut, hasharotlarda 10 minut, S faza 3,5 minut davom etadi. Sinxron maydalanishning bunday tez o'tishiga sabab sitotomiyaning yo'qligidir. Bunday yuqori tezlikning asosiy xususiyatlari quyidagilardir:

1. Keyingi maydalanishga tayyorgarlik sifatida sodir bo'ladigan sintez jarayonlarining va o'sishning minimum darajaga tushib qolishi,  $G_1$  va  $G_2$  fazalarning reduksiyalanishi va S fazaning qisqarishi hisoblanadi.

2. S fazaning qisqarish mexanizmi quydagicha amalga oshadi. Maydalanish jarayonida DNK sintezi hamma blastomerlarda bir vaqtda (sinxron) boshlanadi. Boshqa hujyralarda bunday holat kuzatilmaydi. Sinxron maydalanishda transkripsiya sodir bo'lmaydi.

Sintezlangan oqsildan yig'ilgan molekulalar sitotomiya jarayonida muhim ahamiyatga ega. Maydalanishda sitotomiya alohida morfogenetik ahamiyatga ega bo'lib, maydalanish tipini belgilaydi. Sitotomiyada yangi blastomerlarning hosil bo'lish fazasi vachegarasini belgilaydigan iplar hosil bo'ladi. Birinchi fazasi mitozning anafaza va telofazasi, ikkinchi fazasi interfaza hisoblanadi. Hozirgi vaqtda sitotomiyaning ikkita turi - qisqaruvchi va o'suvchi turlari malum. Birinchisi tuxumida sariqlik moddasi kam bo'lgan (mollyuskalar, nina tanlilar) hayvonlarda uchraydi. Bular da blastomerlar o'rtasida qisqaruvchi ip (mikrofilament)lar bo'linish dukchasi (sentriola) ta'sirida hosil bo'ladi va u avtonom holatda ishlaydi, yani blastomerlarning o'zaro aloqasini saqlab turadi.

Qisqaruvchi sitotomiyadan keyin interfazada sintez davri boshlanadi. Sariqlik

moddasi ko'p bo'lgan tuxumlardan mikrofilamentar iplar sitotomiyani saqlab qola olmaydi va o'suvchi sitotomiya sodir bo'ladi. Bunda maydalanish egatchalari o'sadi va ooplazmatik segregasiya yakunlanadi. Agar sun'iy omillar ta'sir ko'rsatsa, maydalanish egatchalari tarmoqlanib, maydalanish jarayoni buziladi.

Oligolesital tuxumlardan hosil bo'lgan blastomerlar sitotomiyadan keyin ingichkai pchalar orqali birlashib turadi. Ma'lum vaqtdan keyin birlashtiruvchi pchalar yuzasi kengayadi va blastomerlar yanadabir-birigayaqinlashadi.

Shunday qilib, tuxumlarning ko'pchilik tipida sitotomiyaning bu ikki turi almashib turadi. Bunday holatlar baliqlar va amfibiyalarda kuzatilgan.

Asinxron maydalanishga o'tishda hujayra bo'linishining yuqorida aytilgan xususiyatlari yo'qolishi lozim. Asinxron maydalanishda tuxumdan blastomerlar hosil bo'lishi animal qutbdan vegetativ qutbga qarab maydalanish chizig'i o'tishi bilan kuzatiladi.

Sinxron va asinxron maydalanish har xil hayvonlarda turlicha bo'ladi. Jumladan, nina tanlilarda 7 marta, amfibiyalarda 4 marta sinxron maydalanish sodir bo'ladi. Keyin 5-11-maydalanish asinxron, 11-maydalanishdan keyin sinxron va asinxron maydalanish navbatlashib turadi. Ba'zi hayvonlar (yumaloq chuvalchanglar, mollyuskalar, sut emizuvchilar) da faqat asinxron maydalanish kuzatiladi.

### **Embriinning blastula va morula davrlari**

Blastomerlarning soni embriinning bir qavatiga yetarli bo'lgandan keyin ular aylana bo'lib joylashadi. Bu embriinning blastula davri deb ataladi. Hosil bo'lgan qavat blastoderma devori deb ataladi. Bu devorga blastomerlar bir qator, ba'zi hayvonlar embrionida esa ko'p qator bo'lib joylashadi. Blastulaning o'rtasi bo'shliq, kovak bo'ladi. Bu bo'shliq blastosel bo'shlig'i deb ataladi. Blastomer yunoncha blasto - nish, kurtak, koylos - kovak, ichi bo'sh degan ma'noni bildiradi. Blastosel bo'shlig'ini birinchi marta K. Ber aniqlaganligi uchun Ber bo'shlig'i ham deb yuritiladi. Blastulaning bir tomoni teshik bo'ladi. Bu teshik blastopor teshigi, uning lablari esa blastopor lablari deb ataladi. Blastopor yunoncha blasto - nish, kurtak, poros - teshik degan ma'noni bildiradi. Agar blastopor teshigi hayvon voyaga yetgandan keyin og'iz teshigiga aylanib, anal teshigi uning qarama-qarshi tomonidan ochilsa, bunday hayvonlar birlamchi og'izli hayvonlar deb ataladi. Birlamchi og'izlilarga - Protostomia - halqali chuvalchanglar, mollyuskalar, bo'g'imoyoqlilar, nixoforalar, paypaslagichlilar tiplari kiradi.

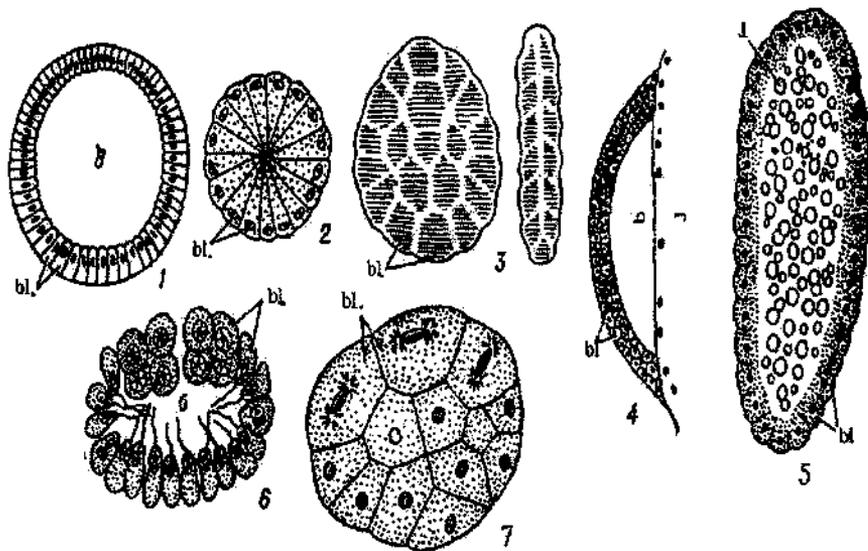
Agar blastopor teshigi anal teshigiga aylanib, og'iz teshigi uning qarama-

qarshi tomonidan ochilsa, bunday hayvonlar ikkilamchi og'izli hayvonlar deb ataladi. Ikkilamchi og'izli hayvonlarga - Deuterostomia - ninatanlilar, pogonoforalar, qiljag'lilar, gemixordalilar va xordalilar tiplari kiradi.

Maydalanish turlariga bog'liq holda blastula ham turlicha bo'ladi: 1. Seloblastula. Blastosel bo'shlig'i katta, blastoderma devori bir tekis qalinlikda bo'ladi va blastodermada blastomerlar bir qator bo'lib joylashadi. Bunday blastula to'la va tekis maydalanish natijasida hosil bo'ladigan lansetnik tuxumida kuzatiladi (55-rasm).

2. Amfiblastula. Bunda blastoderma devori bir necha qator blastomerlardan tuzilgan bo'lib, bu devor animal qutbda vegetativ qutbga nisbatan yupqa bo'lishi, blastosel animal qutbga tomon siljigan bo'ladi. Bunday blastula to'la, lekin notekis maydalanadigan amfibiyalar tuxumlarida uchraydi.

3. Sterroblastula. Devori bir qator blastomerlardan iborat bo'ladi.



55-rasm. Blastula turlari (L.V.Belousov, 1980 bo'yicha).

1-seloblastula; 2-sterroblastula; 3-plakula(o'ngda yon tomondan ko'rinishi); 4-diskoblastula; 5-periblastula; 6-stomoblastula; 7-morula. bl-blastomerlar; j-sariqlik; b-blastosel.

Blastomerlar blastosel bo'shlig'iga juda ko'p kirib borganligi uchun ham blastosel bo'shlig'i juda kichik bo'ladi. Bo'g'imoyoqlilarda shunday blastula hosil bo'ladi.

4. Diskoblastula. Diskodial yo'l bilan maydalanadigan tuxumli hayvonlarda uchraydi. Blastosel bo'shlig'i embrion diski bilan sariqlik moddasining o'rtasida bo'ladi. Bunday blastula suyakli baliqlar, repteliyalar va qushlarda uchraydi.

5. Periblastula. Blastosel bo'shlig'i sariqlik moddasi bilan to'lganligi uchun bo'shliq bo'lmaydi. Sariqlik moddasining tashqarisidan bir qator blastomerlar o'rab turadi. Hasharotlarda shunday holat uchraydi.

6. Blastulaning yana o'ziga xos turi plakula ham bor. Bunda blastula ikki qavatli plastinkadan iborat bo'ladi. Bunday embrion shakli maydalanish davrida blastomerlar faqat parallel qatorda joylashganda hosil bo'ladi. Plakula quruqlikda uchraydigan kam tukli halqali chuvalchanglarda uchraydi.

Agar blastosel bo'shlig'i ham blastomerlar bilan to'lgan bo'lsa, buni embrionning morula davri deb ataladi. Embrionning morula davri tutning mevasini eslatadi. Shuning uchun morula lotincha morum - tut mevasi degan ma'noni bildiradi. Morulaning hosil bo'lishi to'g'risida ikki xil fikr bor:

1. Moruladan keyin blastula hosil bo'ladi. Morula blastomerlarning tartibsiz yoki o'ziga xos joylashishi hisoblanadi.

2. Blastuladan keyin birorta blastomer blastosel bo'shlig'iga tushib qolsa, ular ko'payib, blastosel bo'shlig'ini to'ldirib qo'yadi.

Blastosel bo'shlig'idagi suyuqlikning fiziologik va morfologik ahamiyatini o'rganish ham muhimdir. Chunki bu suyuqlik har xil hayvonlar embrionida har xil bo'ladi. Jumladan, dengiz tipratikanidadiroq, ba'zi hayvonlarda harakatchan, suv hayvonlarida suvdan farq qiladi.

Har xil hayvonlarning blastulalari ham bir-biridan farq qiladi. Blastulani tashkil etuvchi blastomerlar yopishqoq modda hosil qilib bir-biriga yopishib turadi. Ba'zi hayvonlarda blastomerlarning sochilib ketmasligini blastula qobig'i boshqaradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Bo'linish yoki maydalanish nima? Uning somatik hujayra bo'linishidan farqi nimalardan iborat?

2. Maydalanish turlarini ayting.

3. Maydalanish tezligi va sabablarini tushuntiring.

4. Maydalanish egatchalarining paydo bo'lishi sabablari to'g'risidagi gipotezalarni aytib bering.

5. O. Gertvig-Yu. Saks qoidalarini aytib bering.

6. Maydalanish turining tuxum turiga bog'liqligini tushuntiring.
7. Maydalanishga muhit omillarining qanday ta'siri bor?
8. Embriionning blastula davri va uning turlarini ayting.
9. Embriionning morula davrini tushuntiring.
10. Maydalanishgacha DNK replikasiyasi qanday sodir bo'ladi?
11. Sinxron va asinxron maydalanishni tushuntiring.

## V-BOB. GASTRULYASIYA

### Gastrulyasiya va uning tiplari

Morula yoki blastuladan keyin, ya'ni embrionning bir qavatlilik davridan keyin embrionning ikki qavatlik davri boshlanadi. Embrionning ikki qavatlik davri gastrula deb, bu jarayonning o'zi esa gastrulyasiya deb ataladi. Gastrulyasiya grekcha gaster - qorincha degan ma'noni bildiradi. Bu qavatlar embrion varaqlari yoki qavatlari deb ataladi. Bu qavatlarining tashqisi ektoderma (ectos - tashqi, derma - teri), ichkisini esa entoderma (entos - ichki) qavatlar deb nomlanadi. Ikki qavatli embrion bosqichini deyarli hamma ko'p hujayrali hayvonlar bosib o'tadi.

Gastrulyasiya jarayoni embrionning blastula yoki morula davrining davomi hisoblanadi. Blastulaning ma'lum tipigagastrulyasiyaning ham ma'lum tipi mos keladi. Gastrulyasiyaning quyidagi tiplari mavjud:

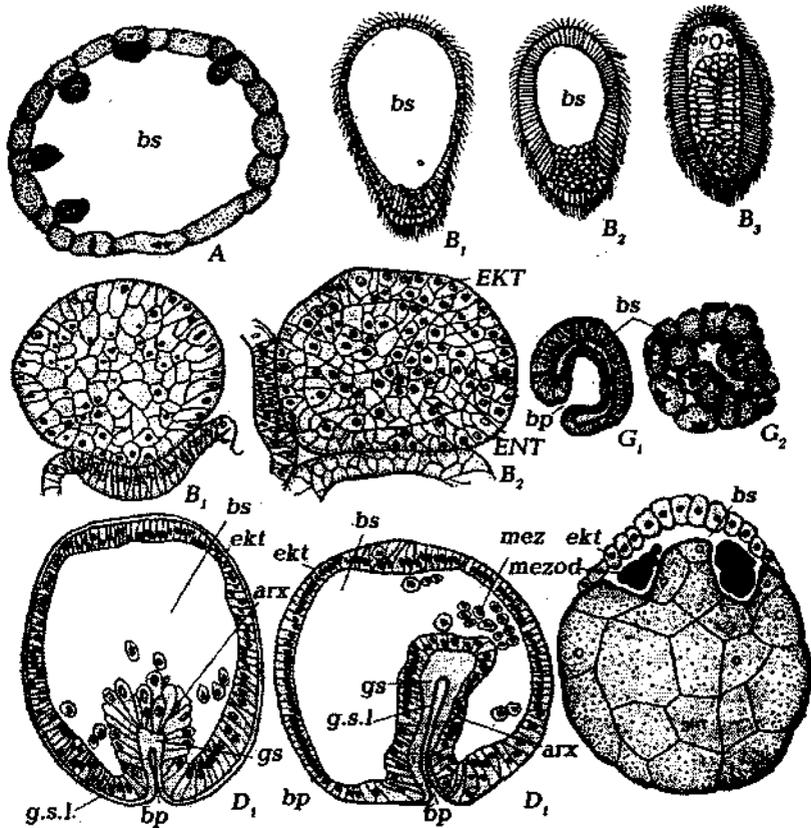
1. Ichga botib kirish - invaginasiya. Bu seloblastuladan keyin sodir bo'ladi. Bunda blastulaning vegetativ qutbi blastosel bo'shlig'iga botib kiradi. Astasekinlik bilan u animal qutbga yetadi va embrion ikki qavatli bo'lib qoladi. Vegetativ qutbdagi blastomerlar blastosel bo'shlig'iga botib kirishi tufayli bu bo'shlig' yo'qoladi va uning o'mida boshqa bo'shliq-birlamchi ichak bo'shlig'i yoki gastrosel bo'shlig'i hosil bo'ladi (56-rasm).

2. Immigrasiya. Bunda ayrim blastomerlar blastula devoridan blastosel bo'shlig'iga ko'chib (qaynab) chiqadi va bu blastomerlardan entoderma hosil bo'ladi. Agar blastomerlar bir qutbdan ko'chsa, buni unipolyarli, blastulaning hamma joyidan ko'chsa multipolyarli, ikki qutbdan ko'chsa bipolyarli immigrasiya deb ataladi. Birinchi holat gidromeduzalarda, ikkinchisi sirkomeduzalarda va ba'zi bulutlarda sodir bo'ladi. Gastrulyasiyaning bu turini 1884 yilda I.I. Mechnikov aniqlagan.

3. Qatlamlanish - delyaminasiya. Bunda blastula devoridagi blastomerlar ikki qavatga ajraladi. Tashqarida qolganlaridan ektoderma, ichkaridagilaridan esa entoderma qavatlari hosil bo'ladi. Bunday delyaminasiya birlamchi delyaminasiya deb ataladi va meduzalarda uchraydi. Gastrulyasiyaning yuqorida aytilgan usullari blastomerlarning blastosel bo'shlig'iga chiqishi bilan hosil bo'ladi.

Agar blastosel bo'shlig'i blastomerlar bilan to'lgan bo'lsa, unda gastrulyasiya quyidagi yo'llar bilan boradi:

1. Ikkilamchi delyaminasiya. Bu morula va sterroblastuladan keyin sodir bo'ladi. Bunda ham blastuladan blastomerlar ajraladi. Lekin blastosel bo'shlig'i yo'qligi tufayli blastomerlar tashqariga ajraladi. Tashqi tomonga ajralgan



56-rasm. Gastrulyasiya tiplari (P.P.Ivanov, 1937 bo'yicha).

A-multi polyar immigrasiya; B<sub>1</sub>-B<sub>3</sub>-uni polyar immigrasiya bosqichlarining ketma-ketligi; V<sub>1</sub>-V<sub>2</sub>-gidroid poliplarda delyaminasiya; G<sub>1</sub>-sifomeduzalarda gastrulyasiya; G<sub>2</sub>-aurellyada gastrulyasiya; D<sub>1</sub>-D<sub>2</sub>-dengiz tipratikanida gastrulyasiya bosqichlarining ketma-ketligi; yekamuktillarda epiboliya.

Arx-arxenteron devori; bs-blastosel; bp-blastopor; g.s.l.-dengiz tipratikani embrionini qoplab turadigan gialinli qavar; gs-gastrosel; mez-embronal mezenxima; mezod-selomik mezoderma; ekt-ektoderma; ent-entoderma.

blastomerlardan ektoderma, ichkarida qolganlaridan esa entoderma qavatlar paydo bo'ladi.

2. O'sib qoplash - epiboliya. Bu sterroblastuladan keyin kuzatiladi. Mayda animal blastomerlar juda tez bo'linadi, sariqlik bilan to'la bo'lgan vegetativ

blastomerlarni o'sib qoplaydi. Dastlabki blastomerlar ektodermani, keyingilari esa entodermani hosil qiladi.

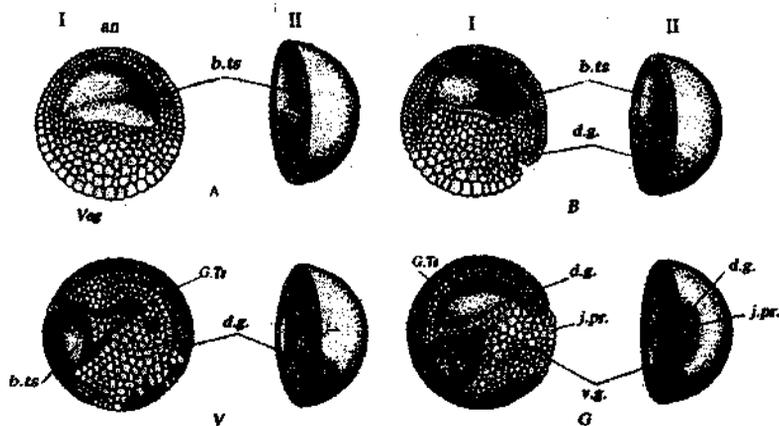
3. Gastrulyasiyaning aralash tipi. Ba'zi hayvonlar embrion taraqqiyotida gastrulyasiyaning invaginasiya, epiboliya va boshqa tiplarining ayrim xususiyatlari uchraydi. Bu hodisa amfibiyalar embrion taraqqiyoti davrida kuzatiladi va gastrulyasiyaning aralash tipi deyiladi (57-rasm).

Gastrulyasiyaning yuqoridabayon etilgan tiplari alohida-alohidaholatda kamdan-kam uchraydi. Bu tiplar bir vaqtning o'zidabitta embriondakuzatilishi mumkin. Demak, ular bir-birini to'ldirib turadi.

Gastrulyasiyaning oxiriga borib blastosel bo'shlig'i o'rmda gastrosel bo'shlig'i hosil bo'ladi. Blastopor esa kichkina teshikka aylanadi. U og'izga, anal teshigiga (birlamchi yoki ikkilamchi og'izlilarda) yoki har ikkalasiga (bulutlar va kovakichlilarda) aylanishi mumkin.

### Mezodermaning hosil bo'lishi

Gastrulyasiya jarayonida embrionning uchinchi qavati yoki varag'i -



57-rasm. Amfibiyalarda gastrulyasiya bosqichlarining ketma-ketligi (B.I. Balinskiy, 1965 bo'yicha).

A-blastula; B-gastrulyasiyaning dastlabki bosqichi; V-gastrulyasiyaning o'rta bosqichi; G-gastrulyasiyaning keyingi bosqichi; I-embriionning sagittal kesmasi; II-shu embriionning 90 o s burilgan holati.

bs-blastosel; gs-gastrosel; d.g.-blastopor labining darsal qismi; v.g.-blastopor labining ventral qismi; j.pr.-sariqlik tiqini; an-animal qutb; veg-vegetativ qutb.

mezoderma ham hosil qiladi (mesos - o'rt). Umuman, ko'p hujayrali hayvonlar embrion varag'ining soniga qarab, ikki guruhga bo'linadi:

1. Ikki qavatli hayvonlar, bularga bulutlar, kovakichlilar, taroqlilar kiradi.

2. Uch qavatli hayvonlar, bularga yassi, yumaloq chuvalchanglar va ulardan keyingi hammatip vakillari kiradi.

Yuksak tuzilgan ba'zi hayvonlarda mezoderma boshqa qavatlar bilan bir vaqtda hosil bo'ladi. Ba'zilarida esa ekto va entodermadan keyin hosil bo'ladi. Shuning uchun ham oldin paydo bo'ladigan ektoderma va entoderma embrionning birlamchi varaqlari deb ataladi. Keyinroq hosil bo'ladigan mezoderma esa embrionning ikkilamchi varag'i deb ataladi.

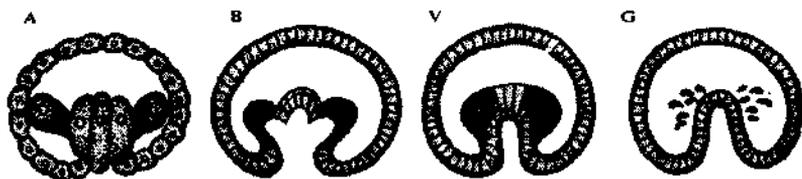
Mezoderma quyidagi ikki usul bilan hosil bo'ladi:

1. Enterosel usul. Bunda mezoderma cho'ntaksimon o'simta shaklida birlamchi ichakning ikki yon tomonida hosil bo'ladi. Agar mezoderma ektoderma va entoderma bilan bir vaqtda taraqqiy etsa, unda mezoderma bu varaqlarning chegarasida, ularning biri ikkinchisiga o'tadigan joydan hosil bo'ladi. Agar mezoderma ekto va entodermadan keyin hosil bo'lsa, bunda entodermadan rivojlanadi. Mezoderma o'simtasining ichi bo'sh bo'lib, bu bo'shliq ikkilamchi tana bo'shlig'i - selomning boshlang'ichi hisoblanadi (58-rasm).

Mezodermani hosil qiladigan material entoderma bilan birgalikda ichga botib kiradi va u birlamchi ichak yoki arxenteron deb ataladi. Mezoderma arxenterondan uning devorining ichga botib kirishi natijasida hosil bo'ladi. Mezoderma va xorda ajralgandan keyin faqat entoderma qoladi va arxenteron ikkilamchi (definitiv) ichak bo'shlig'iga aylanadi.

2. Teloblastik usul. Bunda ikkita blastomer ektoderma bilan entodermaning o'rtasiga tushib qoladi va undan mezoderma taraqqiy etadi.

Birlamchi og'izli hayvonlarda mezoderma teloblastik usul bilan, ikkilamchi og'izli hayvonlarda esa enterosel usul bilan hosil bo'ladi. Mezodermadan parenxima to'qimasi hosil bo'ladi. Bu to'qima postembrional taraqqiyot davrida biriktiruvchi to'qimaga aylanadi. Yassi chuvalchanglarda,



58-rasm. Mezodermaning hosil bo'lish usullari (V.V.Malaxov, 1976 bo'yicha).

A-teloblastik; B-enterosel; V-delyaminasiya; G-proliferasion. Qora joylar - selomik mezoderma.

nemertinlarda, zuluklarda parenxima hujayralari organlar o'rtasidagi bo'shliqlarni to'ldiradi. Shuning uchun ularni parenximatov hayvonlar ham deyiladi. Parenxima hujayralarida oziq moddalar to'planadi va bu oziq moddalar hisobidan regenerasiya va boshqa anatomik, fiziologik o'zgarishlar sodir bo'ladi. Ba'zi organlar (jigar, o'pka, bezlar) parenxima hujayralaridan tuzilgan bo'lib, ular muhim vazifalarni bajaradi. Parenxima grekcha para - yonida, yexima - nimadir to'qilgan, quyilgan, yoyilgan, ya'ni organlar o'rtasida nimadir to'kilgan, degan ma'noni bildiradi.

Mezoderma hosil bo'lishi jarayonida amyobasimon embrion to'qimalari - mezenxima hosil bo'ladi. Mezenxima grekcha mezos - o'rta, enxima - to'kilgan, quyilgan degan ma'noni bildiradi. Bu to'qima mezodermadan hosil bo'ladigan organlar qurilishida ishtirok etadi, embrionda tayanch vazifani bajaradi va embrion hujayralarini oziqlantiradi. Keyinchalik mezenximadan qonning shaklli elementlari, biriktiruvchi to'qimalar - tog'ay, suyak, silliq tolali muskul, qon tomirlari va teri hosil bo'ladi.

Mezenxima embrionning ekto, ento va mezoderma qavatlaridan chiqib ketgan blastomerlardan hosil bo'ladi. Postembrional taraqqiyot davridagi kam differensiallashgan biriktiruvchi to'qimalar (fibroblastlar, retikulyar hujayralar) ham mezodermadan hosil bo'ladi. Parenxima faqat mezodermadan, mezenxima esa embrionning har uchala qavatidan hosil bo'ladi.

### **Embrion varaqlarining takomillashishi**

Entoderma hujayralari ektoderma hujayralariga nisbatan yirikroq bo'ladi. Embrion varaqlarining shakllanishi va ulardan turli organlarni paydo bo'lishi differensiallanish yoki takomillashish deb ataladi.

Ektodermadan bezlar, tuklar, teri tuzilmalari, nerv va sezgi organlari rivojlanadi (59-rasm).

Entodermadan ichak kanalining ichki epiteliy qatlami, jigar va ovqat hazm qilish bezlari, nafas olish epiteliysi rivojlanadi.

Mezodermadan skelet muskullari, ichki organlar muskullari va qon tomirlari, suyak va tog'aylar, qon hosil qiluvchi a'zolar, jinsiy sistema to'qimalari, ichki organlarning bir qismi rivojlanadi.

Organlarning embrion qavatlaridan yoki varaqlaridan shakllanishi to'g'risidagi dastlabki tasavvurlarni K. F. Volf jo'jada nerv sistemasi va ichak taraqqiyotini kuzatishi davrida aytgan. Keyinchalik X. Pander va K. M. Berishlarida embrion varaqlari degan tushunchalar paydo bo'ldi. Ber birlamchi

varaqlarni vegetativ va animal deb atadi. Ulardan keyinchalik ikkilamchi varaq paydo bo'ladi. Ber organlarni ana shu varaqlar bilan bog'ladi. E. Gekkel embrion varaqlarini ektoderma, entoderma va mezoderma deb nomladi.

Embrion varaqlari to'g'risidagi ta'limot hayvonlar evolyusiyasini oydinlashtirishda muhim ahamiyatga ega bo'ldi. A.O.Kovalevskiy barcha ko'p hujayrali hayvonlar embrioni ikki qavatlilik davrni bosib o'tadi, bu qavatlar kelib chiqishi va organlarni hosil qilishi bilan bir-biriga o'xshashdir, degan xulosaga keldi. Bu fikrlar barcha hayvonlar kelib chiqishining birligini isbotladi. Shunday qilib, A. O. Kovalevskiy embrion varaqlari to'g'risidagi nazariyani yaratdi.

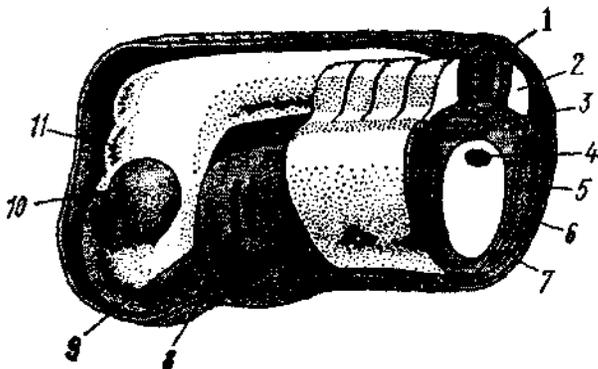
Embrional jarayonni o'rganishning hozirgi usullari embrion varaqlari organ emasligini va filogenetik taraqqiyotning qanday bosqichini takrorlamasligini bilishga imkon berdi. Ularni bir xil rivojlanish darajasida bo'lgan va morfologik jihatdan o'xshaydigan organlarni hosil qiluvchi material deb qarash kerak. Embrion varaqlarining hosil bo'lish jarayoni deyarli hamma ko'p hujayrali hayvonlar bosib o'tishi shart bo'lgan bosqichlarning biri hisoblanadi.

### Birlamchi va ikkilamchi tana bo'shliqlari

Birlamchi tana bo'shlig'i blastosel bo'shlig'ining keyingi taraqqiyoti natijasida hosil bo'ladi. Bu bo'shliqning o'z devori bo'lmaydi. Birlamchi tana bo'shlig'i blastoderma bilan, keyinchalik esa teri-muskul xaltasi va ichak devori bilan chegaralanadi. Blastosel bo'shlig'ini parenxima hujayralari egallab oladi (yassi chuvalchanglar). Keyinchalik bu hujayralarning buzilishi tufayli bo'shliq hosil bo'ladi (yumaloq chuvalchanglar). Bu bo'shliq birlamchi tana

59-rasm. Yuksak umurtqalilar embrionida organogenez jarayoni (K.Uoddington, 1957 bo'yicha).

1-nerv nayi; 2-somit; 3-xorda; 4-ichak; 5-yon mezoderma; 6-selom; 7-epidermis; 8-tomoq; 9-jabra yoriqlari; 10-ko'z xaltasi; 11-bosh miya.



bo'shlig'i yoki sxizosel deb ataladi. Sxizosel - buzilish bo'shlig'i degan ma'noni bildiradi. Sxizosel turli xil organik va anorganik moddalar aralashmasidan iborat bo'lgan suyuqlik bilan to'la bo'ladi. Bu bo'shliq quyidagi vazifalarni bajaradi:

1. Doimo suyuqlik bilan to'la bo'lganligi uchun ham gavadani tarang holatda ushlab, tayanch vazifani bajaradi. Agar bu suyuqlik chiqarib yuborilsa, gavda puchchayib qoladi.

2. Transport vazifasini bajaradi, ya'ni bu hayvonlar qon aylanish sistemasining yo'qligi tufayli oziq moddalar ichakdan ana shu bo'shliqdagi suyuqlikka chiqadi. Undan suyuqlik yordamida organlarga tarqaladi.

3. Keraksiz mahsulotlar ana shu bo'shliq orqali ayiruv kanallariga yetib boradi.

Ikkilamchi tana bo'shlig'i yoki selom (bo'shliq degan ma'noni bildiradi) gavda qoplami (teri-muskul xaltasi) bilan ichki organlar (ichak) o'rtasidagi bo'shliqdir (halqali chuvalchanglar). Birlamchi tana bo'shlig'idan farq qilib, ikkilamchi tana bo'shlig'ining o'z devori bor. Bu devor epiteliy hujayralaridan iborat bo'ladi. Bu bo'shliq embrion rivojlanishi davrida gastrosel bo'shlig'idan paydo bo'ladi. Ikkilamchi tana bo'shlig'i ikkilamchi og'izlilarda mezodermaning cho'ntaksimon o'simtalarining bo'shlig'idan hosil bo'ladi. Birlamchi og'izlilarda esa ekto va entodermaning o'rtasidagi bir juft mezoderma blastomerlarining bo'shlig'idan hosil bo'ladi. Selom doimo suyuqlik bilan to'la bo'ladi. Uning vazifalari quyidagilardir:

1. Gavadada tayanch vazifani bajaradi.

2. Oziq moddalarni tarqatadi.

3. Keraksiz moddalarni ayiruv kanaliga chiqaradi.

4. Bu bo'shliqdagi ba'zi hujayralar (eleositlar) ortiqcha moddalarni zaxiralaydi.

Bundan tashqari, bo'g'imoyoqlilarda birlamchi va ikkilamchi tana bo'shlig'ining oraliq tuzilishiga ega bo'lgan tana bo'shlig'i bo'ladi. Bunday tana bo'shlig'i miksozel deb ataladi. Miksozel yurak, ichaklar, jinsiy va boshqa organlar atrofida saqlanib qolgan va boshqa tana bo'shliqlari kabi vazifalarni bajaradi.

### **Embrion qavatları to'g'risidagi nazariya**

1759 yilda K. F. Volf tovuq embrionida ikkita qavat borligini aniqlagan. 1817 yilda X.Pander tovuq embrionining ikkita qavatini ta'riflagan. 1828 yilda K.Ber barcha umurtqali hayvonlar uchun embrion qavatları tushunchasini qo'lladi va embrion qavatları to'g'risidagi nazariyaga asos soldi.

Embrion qavatları to'g'risidagi nazariyani A.O. Kovalevskiy yaratdi. U 1865-1871 yillarda o'zining kuzatishlari va zamondoshlari I. I. Mechnikov (1886), E. Gekkel (1866,1871) tadqiqotlariga asoslanib, umurtqasiz hayvonlarda embrion qavatlarini aniqladi va ularning ta'rifini evolyusion g'oyalalar bilan yangiladi.

Gekkel ko'p hujayralilarning kelib chiqishi to'g'risida gasteriya nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga ko'ra, ko'p hujayralilarning ajdodi hozirgi hayvonlar embrion taraqqiyotining gastrula bosqichiga to'g'ri keladi.

XIX asrda embriologlar embrion qavatlarini dastlabki organlar deb, ularning ayrim funksiyalarni bajarishini taxmin qilishganlar. Jumladan, ektodermani teri-sezgi qavati, entodermani ichak-shilimshiq qavat deb tushunishgan. Hamma hayvonlarning embrion qavatları dastlabki ikki qavatli ajdoddan meros, deb qaralgan. Embrion qavatları to'g'risidagi nazariyaning mohiyati ham shundadir.

Embrion qavatları to'g'risidagi nazariya embriologiya tarixida eng katta morfologik umumlashma hisoblanadi. Olimlar tomonidan ba'zi ikkilanish va ayrim xatoliklarga yo'l qo'yilganiga qaramay, hozirgi paytda hamma embriologlar bu nazariyani tan olishadi. Deyarli barcha mutaxassislarning fikricha, bu tushunchalar embrion ma'lum davrining ketma-ketligini, organlar hosil bo'lishini ifodalaydi. Embrion qavatları hayvonot dunyosining birligini ifodalaydi.

Cnidaria va Ctenophora ko'p hujayrali hayvon bo'lib, gavdasi ektoderma va entoderma qavatlaridan iborat. Ular o'rtasida mezogliya bo'lib, u hujayradan tuzilmagan, epiteliy hujayralari ajratgan moddalardan iborat.

I.I. Mechnikov fagositella yoki parenximulla nazariyasini yaratish davrida Gekkelning gasteriya nazariyasini tanqid qildi. Uning fikricha, embrion taraqqiyotining dastlabki davrida gastrulaning invaginasiya yo'li bilan borishiga asos yo'q. Mechnikov ta'kidlashicha, gastrulyasiyaning eng sodda turi immigrasiya hisoblanadi. Mechnikov tuban ko'p hujayralilar - bulutlar va kovakichilalarda hujayra ichida ovqat hazm bo'lishi keng tarqalganligini aniqladi.

Mechnikovning fagositella nazariyasiga ko'ra, Metazoa larning dastlabki ajdodida ovqat hazm qilish bo'shlig'i (yoki organi) bo'lmagan. Ular ovqatni fagositoz yo'li bilan qabul qilgan va bu ovqat barcha hujayralarga tarqalgan. Shuning uchun ham sodda gastrulyasiyani hozirgi yashayotgan tuban ko'p hujayralilarning gastrulyasiya natijasida birlamchi ovqat hazm qilish bo'shlig'i hosil bo'lmaydigan vakillaridan izlash lozim. Immigrasiya tufayli xuddi shunday bo'ladi.

Shunday qilib, embrion varaqlari to'g'risidagi nazariyaning klassik ko'rinishini tanqidiy baholashga quyidagilar asos bo'ldi:

1. Tasviriy embriologiya namoyondalari embrion qavatlarida embrion bir qismining noto'g'ri o'sishi, qatlamlanishi deb tushuntirganlar. Ular embrionni o'rgana olmaganlar. Gastrulyasiya jarayon bo'lib, embrion qavatlarida mustaqil vazifa bajara olmaydi. Bu qavatlardan hosil bo'lgan organlar ma'lum funksiyalarni bajarishga ixtisoslashadi.

2. Ko'pchilik umurtqali hayvonlarda mezoderma enterosel usul bilan paydo bo'lmaydi. Jumladan, amfibiylar taraqqiyotida enterosel usul bilan paydo bo'ladigan selomik xalta hosil bo'lishiga o'xshash jarayonlar haqida fikr yuritib bo'lmaydi. Umuman, gastrulyasiyani yangicha klassifikatsiyalash lozim. Mezodermaning paydo bo'lishi gastrulyasiyaning bir ko'rinishi hisoblanadi.

3. Organogenezning ma'lum sxemadan chetga chiqishiga asoslanib, embrion qavatlarida to'g'risidagi nazariyadan voz kechib bo'lmaydi. Ammo bu nazariyani qayta ko'rib chiqish va unga tegishli o'zgartirishlar kiritish lozim.

P.P. Ivanov (1943) fikricha, embrion qavatlarida rivojlanishning dastlabki davrlarida xarakterli xususiyatini yo'qotadi. Turbellariyalarda, trematodlar va boshqa hayvonlarda har xil organlar embrionning bir xil hujayralaridan hosil bo'lganligi kuzatilgan. Embrion qavatlarida to'g'risidagi nazariyaga ko'ra, xorda entodermadan, nerv sistemasi ektodermadan hosil bo'ladi. Ammo assidiyalarda bir xil blastomerlardan ham xorda, ham nerv sistemasi hosil bo'lishi kuzatilgan. O.I. Ivanova, A.G.Knorre (1963) fikricha, bular ikkilamchi hodisa bo'lib, embrion varaqlari evolyusiyada jarayonida ma'lum omillar ta'sirida o'zgarishi mumkin.

4. Embrion qavatlarining organogenetik xususiyatlariga tegishli o'zgartirishlar va qo'shimchalar kiritish lozim. Tajribalarda isbotlanishicha, embrion qavatlarida hujayralarining rivojlanishini o'zgarishga majbur qilish mumkin. Shundan ma'lumki, embrion varaqlari hujayralarining vazifalari hali to'liq aniqlanmagan. Embrion varaqlari birgalikda, normal taraqqiy etsa, organogenetik xususiyatlarga ijobiy ta'sir etadi.

5. Hayvonlarning normal rivojlanishida ham embrion varaqlari nazariyasi buzilishi mumkin. Masalan, iris ko'zi, ba'zi tog'ay elementlari mezodermadan emas, balki ektodermadan hosil bo'lishi kuzatilgan.

6. Organizmlarning jinsiz ko'payishi va somatik embriogenezga embrion varaqlari tushunchasini qo'llab bo'lmaydi.

Xulosa qilib aytganda, embrion varaqlari to'g'risidagi nazariya kelajakda biologiya fanlarining yangi yutuqlari bilan boyitilishi lozim.

## **Organlarning prezumtiv xaritasi**

Gastrulyasiya jarayonini o'rganish uchun 1925 yilda V. Fogt tomonidan taklif etilgan embrionning bir qismini markirovka qilish (belgilash) usuli muhim ahamiyatga ega bo'ldi. Unga ko'ra, agar-agarning bir bo'lagi vital bo'yog'iga solinadi. Bo'yoqning o'ziga singdirgan agar-agarni embrionning tadqiqotchini qiziqtirgan tomoniga yopishtiriladi. Bo'yoqni embrionning shu qismidagi hujayralar o'ziga so'rib olib bo'yaliq qoladi. Agar blastula davrida bu tajriba o'tkazilsa, belgilangan hujayralar orqali gastrulyasiyaning qanday sodir bo'lishini kuzatish mumkin. Fogt usuli yordamida amfibiyalarda gastrulyasiya jarayoni o'rganildi. Fogt usulini kichik tuxumlarda va yaxshi bo'yalmaydigan hujayralarda qo'llab bo'lmaydi. Bunday paytda siyoh, bo'r bilan belgilash, ba'zi moddalarni blastomerga yuborish orqali o'rganish mumkin.

Blastulaning oxirgi bosqichlarida organlarning paydo bo'ladigan joylarini yoki hujayralarni aniq ko'rsatish mumkin. Bu joylarni organlar prezumtiv xaritasi deb atash qabul qilingan. Lotincha praesumptio - ehtimolikka asoslangan, taxmin degan ma'noni bildiradi. Inglizlar fate mar - taqdir xaritasi deb ataydi. Ba'zi embriologlar prezumtiv muratak xaritasi yoki prezumtiv joy deb nomlashni taklif etmoqdalar.

Amfibiyalarda blastulaning oxirida embrionning animal qutbidan teri epidermisi, eshitish organlari, og'iz, ko'z, shilliq bezlar, vegetativ qutbdan somitlar, mezodermaning segmentlashmaydigan qismini, ektodermaning hosil bo'ladigan joylarini aniq ko'rsatish mumkin (60-rasm).

Organlarning prezumtiv xaritasini embrionning dastlabki davrlarida har qanday hayvon rivojlanishiga nisbatan tuzush mumkin. Bu xaritaning aniqligi va to'liqligi hayvon rivojlanishining o'rganilganligiga bog'liq.

## **Gastrulyasiya sabablari**

Gastrulyasiya hodisasining tiplari va sabablari hozirgacha to'liq o'rganilmaganligi sababli uning qonuniyatlari ham to'liq umumlashtirilmagan. Shuning uchun gastrulyasiyaga oid ba'zi nazariyalarga to'xtalamiz.

1. Ba'zi embriologlar fikricha, gastrulyasiya sodir bo'lishiga embrion hamma qismlarining bir xil o'smaganligi, notekis maydalanish sabab bo'ladi. Epibolik gastrulyasiyada animal qutbga nisbatan vegetativ qutb sekin bo'linadi. Ammo bu nazariya ancha qadimgi bo'lib, ko'plab ma'lumotlarni isbotlay olmaydi. Jumladan, hujayra bo'linmasa ham, gastrulyasiya sodir bo'ladi.

2. L.Rumbler 1902 yilda gastrulyasiya jarayonini mexanik yo'l bilan isbotlashni taklif etdi. Blastulani hosil qiluvchi hujayralarning blastosel tomoni

yo'g'on, tashqariga qaragan tomoni esa ingichka bo'ladi. Hujayralarning bir-biriga ta'siri tufayli bir qismi ichkariga botib kiradi.

3. Blastulaning oxirida hujayralar suvni ko'p so'rishi morfogenetik harakatga sabab bo'ladi.

4. Hujayrada hosil bo'lgan parallel ipchalar hujayraning cho'zilishiga, bu esa gastrulyasiyada entodermaning qatlamlanishiga sabab bo'ladi. Hujayraning cho'zilish sabablari hozircha aniq emas.

5. I.Goltfreter 1943-1944 yillarda yaratgan gi potezaga ko'ra, amfibiya tuxumida birlamchi va ikkilamchi qobiqdan tashqari animal qutbni o'rab turadigan qobiq ham bor.

6. Gastrulyasiyani o'rganishda hujayralararo aloqani bilish muhim ahamiyatga ega. Bu aloqalar membrana o'simtalari, psevdopodiyalar va boshqalar orqali hosil bo'lishi mumkin.

7. Hujayralarning muhim biologik xususiyatlaridan biri amyobasimon harakati va fagositoz hodisasining sodir bo'lishidir. Bu jarayonlar embrion hujayralarida ham sodir bo'ladi.

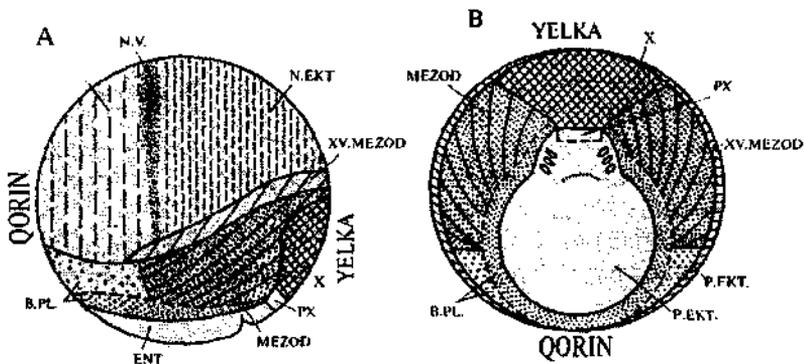
8. Agar amfibiya embrionini RN 9,6-9,8 bo'lgan suvga solinsa, ular bir-biri bilan bog'lanmagan bo'laklarga bo'linib ketadi. Embriinning har xil hujayralari har xil sharoitni talab etadi.

### **T. Gustafson gipotezasi**

T. Gustafson va uning shogirdlarining ilmiy izlanishlari rivojlanishning biokimyoviy va morfologik qonuniyatlari o'rtasidagi aloqani aniqlashdan iborat. Uning fikricha, embriologiyada bunday aloqani isbotlaydigan ma'lumotlar yo'q. Ana shunday ma'lumotlar olish uchun Gustafson dengiz ti pratikanidagastrulyasiyajarayonini o'rganib, 2 taqonuniyatga, birinchidan, hujayralar o'rtasidagi aloqalarga; ikkinchidan, hujayralarning amyobasimon harakatiga e'tibor berdi.

Seytrafer mikrokinos yomka usuli bilan yetilgan tuxumda 3 ta zona borligini aniqladi: 1-zona - vegetativ yarim shardagi mezenxima; 2-zona - yarim sharlar o'rtasidagi entomezoderma; 3-zona - animal yarim shardagi ektoderma.

Maydalanish boshlanishidan 10 soatdan keyin blastula hosil bo'ladi. Bir necha soatdan keyin invaginasiya yo'li bilan gastrulyasiya sodir bo'ladi. 2 kundan keyin to'liq shakllangan lichinka hosil bo'ladi. Bunda 4 ta asosiy morfogenetik jarayon sodir bo'ladi: 1) blastula hosil bo'lishi; 2) blastodermada blastomerlarning joylashuv chizig'ining o'zgarishi; 3) hujayra harakat yo'nalishining o'zgarishi; 4) hujayra murtaklarining aralashib ketishi. Bu



60-rasm. Amfibiyalar embrionining blastula davrida presumptiv xarita murtaklari (V.Fogt, 1925 bo'yicha).

A-yon tomondan ko'rinishi; B-vegetativ qutbdan ko'rinishi. x-xorda; p.ekt-qoplovchi ektoderma; ent-entoderma; b.pl.-yon plastinka; mezod-o'q mezoderma; xv.mezod-dum somitlari mezodermasi; n.v-nerv valiklari material; n.ekt-neyroektoderma; p.x-prexordal plastinka.

jarayonlarni Gustafson yuqoridagi 2 ta qonuniyat bilan isbotladi.

Maydalanish natijasida blastula hosil bo'lishini Gustafson mexanika va geometriya terminlari bilan ifodalaydi.

Blastuladan keyin hosil bo'layotgan hujayra shakllari bo'linish bilan bog'liq emas. Jumladan, uchburchak, qiyshiq, tayoqchasimon hujayralar hosil bo'ladi. Bular hujayralararo munosabat tufayli paydo bo'ladi. Bundan keyin hujayrada psevdopodiya hosil bo'lishi va uning hujayra harakatidagi ahamiyati muhim o'rin tutadi. Blastulaning oxirida birlamchi mezenxima hujayralari blastosel bo'shlig'iga migrasiya qiladi. Psevdopodiyalarning oxirgi uchi blastulaga tegib turadi. Embriyoning nerv sistemasi morfogenetik jarayonlar uchun muhim ahamiyatga ega. Nerv sistemasini qo'zg'atuvchi moddalar: asetilxolin, serotonin, adrenalin orqali nerv sistemasining ta'siri hujayradan hujayraga o'tadi. Bu moddalarning ba'zilar dast-lab hujayraning bo'linishini, keyin hujayra harakatini boshqaradi, undan keyin esa nerv sistemasining mediator sifatida faoliyat ko'rsatadi. Shunday moddalardan serotonin vyun balig'ining tuxum hujayrasi urug'langandan 12 minutdan keyin sintezlanganligi aniqlangan. Ammo 1966-1969 yillarda Gustafson serotonin gastrulyasiya jarayonini sekinlashtiruvchi moddani neytrallaydi, degan xulosaga keldi.

## **Taraqqiyotning dastlabki bosqichlarining molekulyar-genetik mexanizmi**

Individual rivojlanish biologiyasining muhim yo'nalishlaridan biri ontogenezning turli bosqichlarida genlarning ta'sir etish qonuniyatlarini aniqlashdan iborat. Bu yo'nalish embriologiya va genetika fanlari chorahalarida paydo bo'ldi. Ayni vaqtda bu fanlar molekulyar biologiya yutuqlari bilan boyitildi, natijada hujayraning molekulyar tuzilishi, genetik apparati, genlar ekspressiyasi mexanizmi o'rganildi.

Rivojlanishning dastlabki bosqichlarini embriologlar va genetiklar hamkorlikda o'rganmoqdalar. Chunki bu davrda gametalarda mavjud bo'lgan genetik potensial ro'yobga chiqa boshlaydi, embrion shakllanishi qonuniyatlari, bir hujayrali sistema ko'p hujayrali sistemaga aylanishi, differensiallanish va morfogenetik jarayonlar boshlanadi. Shuning uchun bu davrda genlarning ahamiyatini aniqlash muhim va murakkab vazifadir. Uning murakkabligi shundaki, gametogenez davrida genlar faolligini boshqaruvchi moddalar yadro va sitoplazmada joylashgan bo'lib, bu moddalar embrion rivojlanishining dastlabki davrlaridan ishlay boshlaydi, genlarning o'zini transkripsion faolligi past bo'ladi. Bu davrda embrionni sitoplazmatik omillar boshqaradi. Yadro va sitoplazma o'rtasidagi munosabat ham individual rivojlanish biologiyasining muhim muammosi hisoblanadi.

Rivojlanishning dastlabki davrlarida genlarning vazifasi. Genlarning yadroda joylashganligi biokimyoviy va sitofotometrik tahlil orqali aniqlanadi. Ma'lum bo'lishicha, DNK asosan yadroda (xromosomalarda) joylashgan bo'lib, ozroq qismi sitoplazmadagi mitoxondriya, plitidalar, xivchinlarning bazal tanachasida joylashgan. Ko'plab hayvonlar tuxum hujayrasining mitoxondriyasida DNK miqdori ko'p bo'ladi. Bu DNK rivojlanish jarayoni uchun katta ahamiyatga ega emas. Rivojlanish uchun yadrodagi DNK muhim vazifani boshqaradi. Shuning uchun oogenez davrida paydo bo'lgan genlarning vazifalarini aniqlash muhim ahamiyatga ega. Bu muammoni hal qilishning bir qancha yo'nalishlari bor:

1. Rivojlanishning dastlabki davrlarida genlar faolligining molekulyar-biologik tahlili (RNK, oqsil, ferment sintezi).
2. Rivojlanishning dastlabki davrlarining har xil bosqichlarida yadro va sitoplazma vazifasining eksperimental-genetik tahlili.
3. Yadro va sitoplazma vazifasini o'rganish uchun blastomerlarni bir-biridan ajratish, embrionlarni qo'shish, yadroni ko'chirib o'tkazish.
4. Embrionning dastlabki davrlarini tahlil qilish uchun xromosomalar naborini o'zgartirish, mutasiyalar sodir qilish.

**Embrionning dastlabki davrlarida translyasiya va m-RNK apparatini faollashtirish.** Urug'lanish sodir bo'lishi bilan ooplazmada erkin ribosomalarni i-RNK, t-RNK ko'payib, polisoma shakllanadi. Bu davrda sintezlangan oqsil gametogenez davrida sintezlangan oqsildan farq qilmaydi. Bu sintez jarayonlarining asosiy vazifasi embrional rivojlanishning yetilgan tuxum davrida sintezi to'xtab qolgan oqsil bilan ta'minlashdir. Tadqiqotlarning ko'rsatishicha, bu oqsillar zaxiralanmaydi, balki hosil bo'layotgan hujayralar qurilishida sarflanadi. Jumladan, maydalanayotgan dengiz ti pratikasi tuxumidan hosil bo'layotgan hujayralar qurilishida zaxira va yangi sintezlanayotgan oqsillar ishtirok etishi aniqlangan. Ba'zi oqsillar zarur paytda, kerakli bosqichda sintezlanadi.

Har xil hayvonlarda transkripsion faollik har xil bosqich-larga to'g'ri keladi. RNK va oqsil zaxirasi ko'p bo'lgan hayvonlarda transkripsiyatezda sodir bo'lmaydi. Ko'pchilik holatlarda ikkita bosqich farqlanadi: 1) transkripsiya faolligi; 2) transkripsiya darajasining ortishi. Vyun balig'ida birinchi bosqich gastrulyasiyagacha, ikkinchi bosqich gastrulyasiyadan keyin sodir bo'ladi. Tadqiqotlardan ma'lum bo'lishicha, RNK har xil turlari sintezining ma'lum ketma-ketligi mavjud. Bu holat birinchi marta J. Gerdon tomonidan baqalarda o'rganilgan va quyidagilar aniqlangan: 1) gametalarda yetilish davrida hamma genlar faol bo'lmaydi; 2) urug'lanishdan blastulagacha RNK sintezini aniqlab bo'lmaydi; 3) birinchi bo'lib t-RNK, m-RNK sintezini boshqaradigan genlar faollashadi; 4) blastulaning oxiri gastrulyasiyaning boshida har xil RNK sintezi boshlanadi; 5) keyinchalik RNK har xil turlarining sintezi koordinasiyalashadi. Bu holatlar oositdan tashqari hamma hujayralar uchun xosdir.

Har xil RNK biosintezining dinamikasi gametogenez va embrional rivojlanishning dastlabki davrlarida ma'lum regulyasiya mexanizmi orqali amalga oshadi. Ammo bu mexanizmlar hozircha noma'lum.

Embrional rivojlanishning dastlabki davrlarida yangi RNK va oqsil sintezining faolligini o'rganishga bag'ishlangan tajribalar orqali oogenezdaxiralangan i-RNK ishtirokida sodir bo'ladigan jarayonlar qachon va qancha vaqtda sodir bo'lishini aniqlash mumkin. Buning uchun RNK sintezini radiyasiya yoki boshqa omillar bilan to'xtatiladi. Dengiz ti pratikasi tuxumi yashayotgan muhitda aktinomisin qo'shilsa, oqsil sintezi davom etadi. Demak, bunda i-RNK sintezi katta ahamiyatga ega emas, chunki zigotadagi zaxira i-RNK bu jarayonni boshqaradi.

Molekulyar tadqiqotlarning muhim vazifasi sintez jarayonlari qaysi bosqichda boshlanishi va RNK turlari qachon o'z vazifasini bajara boshlashini aniqlashdan iborat. Ikkinchi tomondan, bu tadqiqotlarning muhim xususiyati

embrionning har xil qismi va hujayralarida oqsil va RNK sintezining tezligi, farqlari va o'xshashliklarini aniqlashdan iborat. Ayni paytda, har xil hujayra va organlarda biosintez jarayonlarining farqlari haqida miqdor jihatidan ma'lumotlar bor, ammo sifat jihatidan bunday ma'lumotlar yo'q.

**Tuxum hujayraning enukleasiyasiga oid tajribalar.** Yadro va sitoplazma vazifasini aniqlash uchun yadroni mikroxirurgiya yo'li bilan tuxumdan ajratish yoki fizikaviy usul bilan nobud qilish kabi tajribalar o'tkazilgan. Yadrosiz sitoplazmaolishning bir qanchayo'llari bor. Jumladan, dengiz ti pratikanining tuxumini sentroflugada yadro va sitoplazmaga ajratish mumkin. Yadroli qismi taraqqiy etadi, ammo kichik embrion hosil bo'ladi, sitoplazma qismida maydalanish boshlanadi, ammo rivojlanish davom etmaydi va embrion hosil bo'lmaydi.

Keyingi yillarda sut emizuvchilar zigotasidan mikromanipulyator yordamida pronukleuslarni olib tashlash orqali rivojlanish o'rganilmoqda. Bunda sitoplazmadan bir necha blastomerlar hosil bo'ladi, ammo embrion hosil bo'lmaydi (61-rasm).

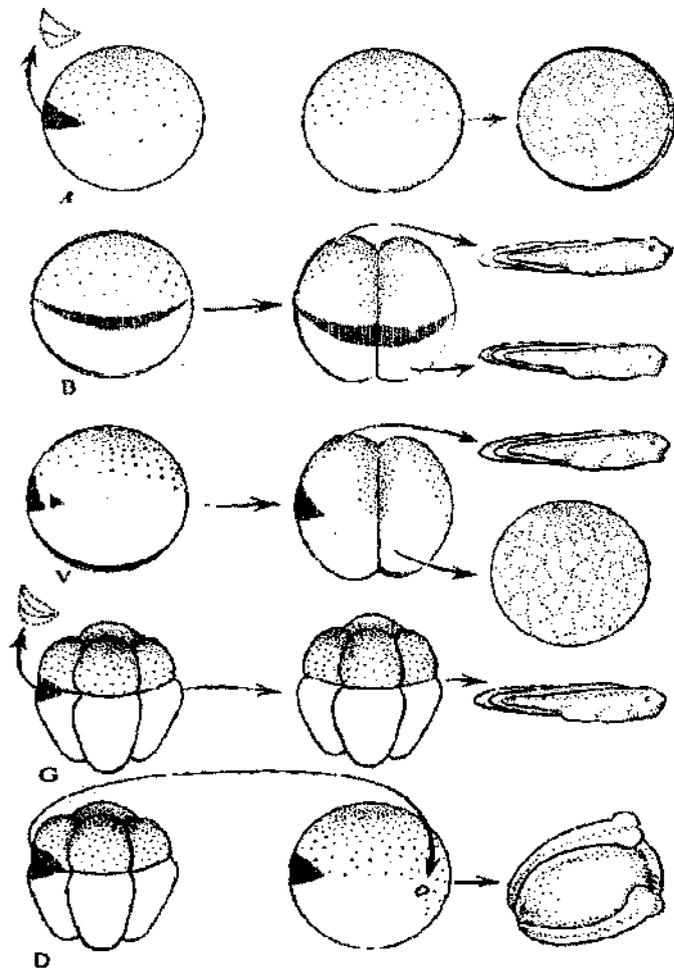
1959 yilda A.A.Neyfax radiyasiya yordamida yadroni faollashtirish usulini ishlab chiqdi va ko'plab tajribalar o'tkazdi.

Yadro va sitoplazmaning radiyasiyaga javob reaksiyasi har xil bo'ladi. Radiyasiya ta'sirida yadro nobud bo'lsa ham, sitoplazmaga ta'sir etmaydi. Bunday tuxum hujayra maydalanadi, ammo hosil bo'lgan blastomerlarda yadro bo'lmaydi, embrion rivojlanishi gastrulyasiya davrida to'xtaydi.

A.A.Neyfax embrionning har xil bosqichlarida radiyasiya ta'sirida rivojlanish davom etadigan va davom etmaydigan davrlarini aniqlashga muvaffaq bo'ldi. Bu davrlar "yadro morfogenetik funksiyasining namoyon bo'lish davri" deb ataladi. Bunda yadro nobud bo'ladi, aktinomisin ta'sirida esa RNK sintezi to'xtatiladi. Bu tajribalar tufayli radiyasiya sitoplazmaga ham zarar qiladi, aktinomisin nafaqat RNK sintezi, balki hujayra bo'linishini ham pasaytirishi aniqlandi. Shunga qaramasdan, bu tajribalar embrion hosil bo'lishida yadro va sitoplazma vazifasini aniqlashda qimmatli ma'lumotlar berdi. Shunga ko'ra, yadro gastulyasiya davridan boshlab muhim ahamiyatga ega. Ungacha rivojlanish yadrosiz ham davom etishi mumkin. Ammo yadroning bunday boshqaruvchilik funksiyasining sabablari hozircha to'liq o'rganilgan emas.

**Gaploid va gibrid embrionning dastlabki rivojlanishi.** Tur ichidagi va turlararo gaploid va gibrid embrion ota-ona genini o'rganish uchun muhim manba hisoblanadi. Ular tuxum va spermatozoidning embrion hosil bo'lishidagi vazifalarini o'rganish imkonini beradi. Spermatozoid ota geni va sentriolani tuxum hujayrasiga olib kiradi.

Turlararo gibrid olish ham muhim ma'lumotlar beradi. Baliqlarda oilalararo

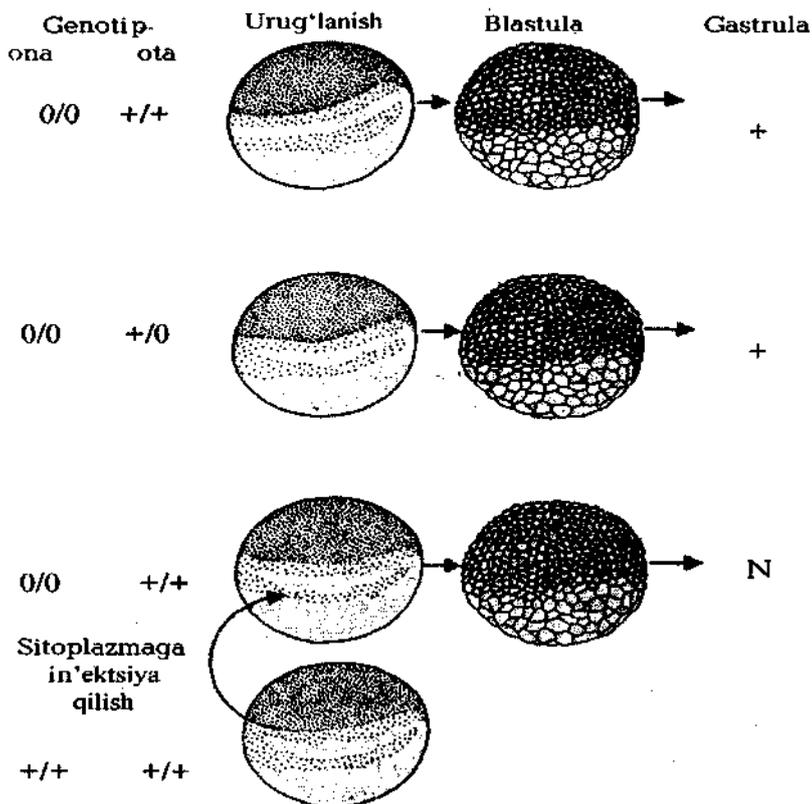


61-rasm. Kulrang o'roqqa oid tajribalar (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

A-kulrang o'roqni kesib olish gastrulyasiyani kechiktiradi. B-embrianni 2 ta blastomerlik davrida bir-biridan ajratilsa, egizaklar taraqqiy etadi. V-birinchi anormal maydalanishdan keyin blastomerlarni bir-biridan ajratilsa, kulrang o'roq to'lig'icha bitta blastomerga o'tadi. Kulrang o'roqli blastomerda normal taraqqiyot davom etadi, ikkinchisida taraqqiyot to'xtaydi. G-8 ta blastomer hosil bo'lgandan keyin kulrang o'roq olib tashlansa, taraqqiyot davom etaveradi. D-agar 8 ta blastomerli embriondan kulrang o'roqning bir qismi bir hujayrali embrionga ko'chirib o'tkazilsa, ikkinchi o'q organ hosil bo'ladi.

gibrid olish mumkin. Ko'pchilik hollarda gibridlar nobud bo'ladi, o'lim har xil bosqichlarda sodir bo'ladi. Nina tanlilar va tuban umurtqalilar gibridlarining tahlili shuni ko'rsatdiki, ota geni gastrulyasiyani boshlanishi bilan ishlay boshlaydi. Sut emizuvchilarda yadro bo'lmasa, taraqqiyot tezda to'xtaydi.

Bu tajribalarda butun genom sinab ko'rilgan. Kelajakda har bir gen sinab ko'rilishi va ularning vazifalari aniqlanishi lozim.



62-rasm. Aksolotlda ova deficient (00) mutasiyasi (K.G.Gazaryan, L.V.Belousov, 1983 bo'yicha).

0/0-gomozigota mutantlar; +/0-geterozigota mutantlar; +/+ -normal individlar; +-embrionning gastrulyasiya bosqichida nobud bo'lishi; N-normal taraqqiyot.

**Embriyon rivojlanishining dastlabki bosqichida mutasiyaning ta'sirini**

**o'rganish.** Ayni paytda genetika embriogenez turli davrlarida genning vazifasi to'g'risida mutasiyaning tahlili tufayli olingan qiziqarli ma'lumotlarga ega. Bu ma'lumotlar asosan embriogenezning keyingi bosqichlarini o'rganish uchun ribosoma geni mutasiyasini kuzatish orqali olingan (62-rasm). Baqalarda yadrocha qisman yoki butunlay bo'lmasa, "Oni" mutasiyasi sodir bo'ladi. Gomozigota xolatida (ham ota, ham ona genomida) mutasiya sodir bo'lsa "O|Oni" deb belgilanadi va embrion yashay olmaydi, chunki yangi ribosoma hosil bo'lmaydi. Embrion tuxumdagi zaxira ribosoma hisobidan ma'lum vaqt yashab turadi, u tugashi bilan nobud bo'ladi. "+/'Oni" geterozigotada (mutant va normal baqani chatishtirib olingan avlod) rivojlanish normal ketadi. Chunki embrionni ribosoma bilan ta'minlashda bitta ribosoma geni nabori yetarli bo'ladi. Ba'zan bu genlar o'z funksiyasini qisman bajarmaydi. Agar qisman mutant bilan to'liq mutant chatishtirilsa, embrion nobud bo'ladi. Bunday mutasiyalar drozofilada ham uchraydi. Yadrocha mutasiyasining tahlili shuni ko'rsatmoqdaki, rivojlanish genlar funksiyasiga bog'liq.

## REYTING SAVOLLARI

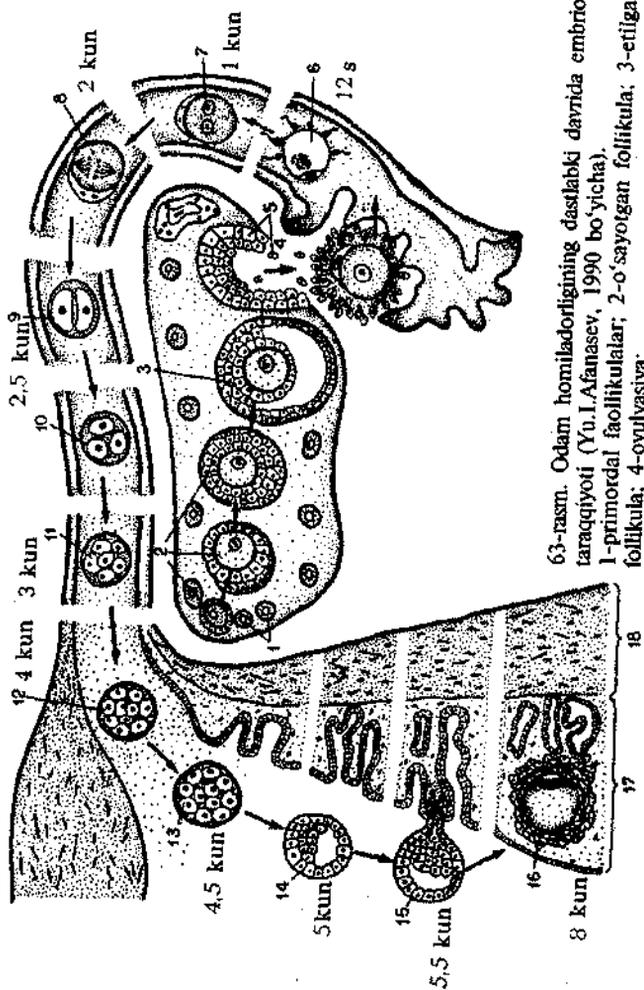
1. Gastrulyasiya nima?
2. Gastrulyasiyaning tiplarini aytib bering.
3. Mezodermaning hosil bo'lish usullarini tushuntiring.
4. Birlamchi va ikkilamchi tana bo'shliqlari haqida tushuncha bering.
5. Embrion qavatlarini va ularning vazifalarini ayting.
6. Embrion qavatlarini to'g'risidagi nazariyani tushuntiring.
7. Organlarning prezumptiv xaritasi nima?
8. Gastrulyasiya sabablarini tushuntiring.
9. Gustafson gipotезasining mazmunini ayting.
10. Rivojlanishning dastlabki davrlarida genlarning vazifasi nimalardan iborat?
11. Rivojlanishning dastlabki davrlarida har xil RNK sintezi qanday amalga oshadi?
12. Tuxum hujayraning nukleasiyasiga oid tajribalarni ayting.
13. Gaploid va gibrid embrionning dastlabki rivojlanishini ayting.
14. Embrion rivojlanishining dastlabki bosqichida mutasiyaning ta'siri qanday bo'ladi?

## VI-BOB. IMPLANTASIYA VA EMBRIONNING PROVIZOR ORGANLARI

### Implantasiya

Sut emizuvchilarda bachadonning shilliq qavatiga trofoblastlarning yaqinlashishi bilan implantasiya jarayoni boshlanadi. Embriyning bachadon shilliq qavatiga yopishishi implantasiya deyiladi. Implantasiya lotincha im - lechkariga, plantare - yopishib joylashish degan ma'noni bildiradi. Implantasiya tufayli embrion ona organizmidan oziq modda bilan ta'minlanadi. Implantasiya odam embrionida urug'lanishdan keyin 7 kun ichida sodir bo'ladi (63-rasm). Urug'lanish sodir bo'lgandan keyin zigota tuxum yo'llaridan bachadon tomonga harakatlanadi. Ana shu davrda embrion har xil noqulay sharoitlarga duch keladi. Bachadondagi bu noqulay sharoitlarni J. Ibert (1968) quyidagicha izohlaydi: "Embrion ona organizmining himoyasiga o'tguncha, ya'ni trofoblast orqali bachadonning shilimshiq qavatiga yopishguncha, bir hafta davomida tuxum yo'llarida va bachadonda xavfli sayohat qiladi". Bu qiyinchiliklarni Ibert suv osti kemasining muzliklar orasida yurishi bilan tenglashtiradi. Embriyning atrofidagi sharoit esa muzli suvdan ham murakkabdir.

Umurtqali hayvonlarda tuxumning yetilishi va tuxumdondan chiqishi bir xil bo'ladi. Ularda graaf pufakchasi yorilib, tuxum yo'lining voronkasimon uchlari orqali tuxum yo'lga o'tadi. Ammo ba'zi hayvonlarda bu umumiy sxemadan chetga chiqish sodir bo'lishi mumkin. Jumladan, madagaskar qilli ti pratikanida graaf pufakchasi hosil bo'lmaydi. Tuxum tuxumdondan chiqishi vaqtida tuxumdon to'qimalari yumshaydi va tuxum qorin bo'shlig'iga suzib chiqadi. Bularda urug'lanish tuxumdonda sodir bo'ladi. Urug'langan tuxum tashqi tomonga harakat qiladi. Tirik tug'uvchi hayvonlarda urug'langan tuxum bachadonda taraqqiy eta boshlaydi. Har xil sut emizuvchilarda yetilgan va tuxumdondan chiqqan tuxumlar soni turlicha bo'ladi. Janubiy Afrikada yashaydigan sakrovchi degan kemiruvchining har bir tuxumdonidan 60 tadan tuxum yetiladi, ularning qaysi biri birinchi bo'lib implantasiya sodir bo'ladigan joyga yetib kelsa, o'sha tuxum yashab qoladi va urug'lanadi. Ko'p bola tug'uvchi sut emizuvchilar (cho'chqa, kemiruvchilar, yirtqichlar) ning tuxumdonidan birdaniga bir nechta tuxum yetiladi. Ko'pchilik tuyoqlilar va ayollarning tuxumdonlaridan navbati bilan bittadan tuxum yetiladi. Tuxum avval chap tuxumdondagi, keyin o'ng tomondagi tuxumdondan yetiladi. Qoramollar va boshqa ba'zi sut emizuvchilar tuxumdonida graaf pufakchalari yetilgandan keyin urg'ochi va erkak individlar o'zaro qo'shiladi. Natijada normal urug'lanish jarayoni sodir bo'ladi. Hayvonlarning ko'payishga kirishish davri "jinsiy ov", esterus yoki "ov" deyiladi. Bir yilda bir marta ko'payish



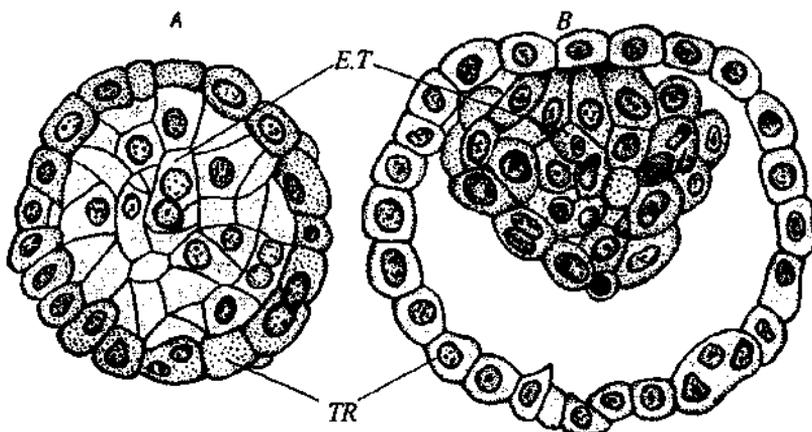
63-rasm. Odam homiladorligining dastlabki davrida embrion taraqqiyoti (Yu.I.Afanasev, 1990 bo'yicha).  
 1-primordial faolluklalar; 2-o'sayotgan follikula; 3-etiigan follikula; 4-ovulyasiya;

5-follikula hujayralari; 6-urug'lanish; 7-zigota (pronukleuslarning yaqinlashishi); 8-zigotaning birinchi bo'linishining metafaza bosqichi; 9-13-embriion maydalanishining turli bosqichlari; 14-blastula; 15-embriionning bachadon devoriga implantatsiyalanishining boshlang'ich davri; 16-gastrulyasiyaning boshlang'ich davridagi embriionning bachadon shilliq qavatiga yopishishi; 17-bachadonning shilliq qavatini; 18-bachadonning muskul va seroz qavatini.

inkoniyatiga ega bo'lgan hayvonlar monoestral hayvonlar deb ataladi. Masalan, qoramollarda bu davr bir yilda bir kun davom etadi. Bir yilda bir necha marta ko'payish inkoniyatiga ega bo'lgan hayvonlar poliestral hayvonlar deyiladi. Uy hayvonlarining yashash sharoiti yovvoyi hayvonlarga nisbatan qulay bo'lganligi uchun ularda tuxumning yetilishi doimo bir xil davrga to'g'ri keladi. Urug'lanish sodir bo'lmasa, bu davr yana takrorlanishi mumkin. Yovvoyi hayvonlarda to'yib ovqatlanmaslik va boshqa noqulay sharoitlar tufayli ko'payish bir davrga to'g'ri kelmaydi. Masalan, yovvoyi qo'ylar bir yilda bir marta ko'paysa, xonaki qo'ylarda ko'payish bir yilda takrorlanishi mumkin. Ba'zi sut emizuvchi hayvonlarda tuxumdondan tuxum yetilishi menstrual davrga to'g'ri keladi va bu davrda urg'ochi hayvonning erkak hayvonga intilishi kuchli bo'ladi. Odamda tuxumdondan tuxum yetilishi menstruasiya davrining o'rtalariga, ya'ni 28 kunning yarimiga to'g'ri keladi. Ko'pchilik sut emizuvchilarda menstrual sikl davrida bachadon shilliq qavatining yemirilishi kuzatilmaydi va qon ketmaydi. Menstruasiya jarayonining sodir bo'lishi embrionning bachadon shilimshiq qavatiga osonlik bilan o'tishi uchun yaratilganligi haqida fikrlar bor. B. M. Petteinning (1959) fikricha, menstruasiyaning sodir bo'lishi bachadonning embrionni qabul qilmaganligiga "norozilik bildirganligi, umidi puchga chiqqanligi", deb tushunish kerak. Chunki bachadonning embrionni qabul qilishga tayyorgarligi hech qanday natija bermadi. Tuxum hujayraning ovulyasiyasi bilan tuxumdonda sariq tana bezi hosil bo'ladi. Bunda osiy vazifani bosh miyadagi gipofiz, gipotalamus bajaradi. Gipofizda ishlab chiqarilgan gonadotrop gormonlar tuxumdon faoliyatini, tuxum hujayraning o'z vaqtida yetilib chiqishini boshqaradi. Graaf pufakchasining epiteliy hujayralaridan hosil bo'lgan sariq tana bezi progesteron gormonini ishlab chiqaradi. Bu gormon bachadon bezlari sekresiyasining kuchayishiga olib keladi. Natijada bachadon shilliq qavati shishadi va zigotani qabul qilishga tayyor bo'ladi. Bu gormonning ikkinchi ahamiyati tuxumdondan navbatdagi tuxum yetilishini to'xtatib turadi, homiladorlik vaqtida sut bezining parenxima hujayralari faoliyatini kuchaytiradi, sut hosil qilishga tayyorlaydi. Menstruasiyadan 11 kun o'tgandan keyin bachadon shilliq qavatining qilinligi 2-3 mm ga yetadi. 20-kungacha bachadonda gistologik o'zgarishlar sodir bo'lmaydi. Keyin bezlar notekis o'zgarib, bachadon yo'li kengayadi. Bachadonni qon bilan ta'minlovchi tomirlar soni ortadi. 25-26- kunlarda bachadon shilimshiq qavati yuqori darajada o'zgaradi. Bezlar cho'ziladi, qon tomirlari qon bilan to'ladi, shilimshiq qavatning qalinligi 4-5 mm ga yetadi, bachadon implantasiyaga tayyorlanadi. Tuxumdon gormonlari implantasiya bo'ladigan joyni bo'rttiradi, undagi to'qimani desidual to'qimaga aylantiradi. Embriyon esa implantasiyalanishi

uchun yirik trofoblast hujayralar hosil qiladi. Bu hujayralar bachadonning shilliq qavatini buzadi, eritadi, erigan hujayralarni fagositoz yo'li bilan hazm qiladi va shu yo'l bilan embrion hujayralarini oziqlantiradi. Bundan tashqari, trofoblastlar sanitarlik vazifasini ham bajaradi. Sut emizuvchilarda va parazit hasharotlarda 20 va undan ko'proq blastomerlar hosil bo'lgandan keyin trofoblastlar hosil bo'ladi. Maydalanish oxirida, morula davrida yirik blastosel bo'shlig'i hosil bo'ladi. Embrionning bu davri blastosist deb ataladi. Blastosistning tashqi tamonidagi blastomerlar trofoblast, ichki qismidagilari esa embrioblast deyiladi va undan embrion hosil bo'ladi (64-rasm). Bunda 4-5 ta hujayra embrionni hosil qilishga, qolganlari esa trofoblastlarni hosil qilishga sarflanadi. Trofoblast va embrion hujayralari orasidagi bo'shliq keyinchalik blastosel bo'shlig'iga aylanadi. Bo'shliqdagi bir to'da hujayralarni blastodermik pufakcha deyiladi. Bu pufakchanning trofoblast qismi immunologlarning qiziqishiga sababchi bo'ldi. Olimlarning fikricha, trofoblast hujayralari ona va embrion organizmlari o'rtasidagi muvozanatni saqlaydi va ona organizmidan har xil kasalliklarning embrionga o'tishiga yo'l qo'ymaydi.

Kalamushlarda implantasiya jarayoni quyidagicha kechadi: Kalamushlarning tuxum yo'llarida urug'lanish sodir bo'lgandan keyin bo'linish boshlanadi. 4-5 kundan keyin embrion bachadonga o'tadi va blastodermik pufakcha hosil qiladi. Bu vaqtda bachadonning ichki devori bir qavat epiteliy hujayralari bilan qoplangan bo'ladi. 6 kunlik embrion implantasiyaga kirishadi. Primatlarda ovulyasiya menstruasiya jarayonidan 14 kun oldin sodir bo'ladi. Agar tuxum hujayra urug'lansa, 3-4 kun davomida tuxum yo'llaridan bachadonga o'tishga harakat qiladi. Embrion bachadonga o'tganda morula davrida bo'ladi. Shundan keyin embrion bachadon bo'shlig'ida 3-4 kun saqlanadi. Embrion tuxum yo'lidan bachadonga o'tganda uning tashqi tomoni trofoblast bilan o'ralgan, ichki qismi esa embrioblastdan iborat bo'ladi. Bu embrionning blastodermik pufakcha davri hisoblanadi. Trofoblastlar orqali embrion bachadonning shilliq qavatiga implantasiya bo'ladi. Primatlarda embrionning implantasiyalanishi ovulyasiyadan 7-8 kun o'tgandan keyin sodir bo'ladi. Ba'zi olimlarning fikricha, embrion ona organizmiga, ya'ni bachadonga implantasiyalanib parazitlik bilan hayot kechiradi. G. A. Shmidt fikricha, parazit xo'jayin organizmiga kirib, undan oziqlanadi va og'ir kasalliklar keltirib chiqaradi. Homiladorlik esa normal fiziologik jarayon bo'lib, uni parazitlik deb bo'lmaydi. B. P. Tokin quyonlarda embrional davrni o'rganib, blastosista bakteriyalarga qarshi kurash olib borishini aniqladi. Tajribalarda aniqlanishicha, agar tuxumdonning ma'lum qismi kesilsayoki jarohatlansa, gipofiz gormonlari ta'sirida o'sha joyda desidual hujayralar hosil bo'ladi. Yirik trofoblastlar bachadonning epiteliy hujayralarini erituvchi moddalar ishlab chiqaradi.



64-rasm. Ko'rshapalakning morula (A) va blastosistasi (B). e.t.-embrion tanacha; trofoblast (B.I.Balinskiy, 1965 bo'yicha).

Quyov tuxumining ma'lum joyi ishqoriy muhitga ega bo'lib, shu joyi bilan bachadon devoriga yopishadi. Embrionning implantasiya qilinadigan joyini oldindan aniqlash mumkinligini Vimsot (1944) o'z tajribalari orqali isbotlagan edi. Implantasiya bo'ladigan joyda epiteliy hujayralari buzilib, unda qon tomirlari ko'payadi. Embrion bachadonning ana shu joyiga yopishadi. Implantasiya embrionning qon tomirlariga zich joylashishi oziq moddalarni assimilyasiya qilishi va karbonat angidrid gazini ona qoniga o'tkazishi uchun zarur. Bu gazning konsentratsiyasi ona qoniga nisbatan embrionda 3 marta ko'p bo'ladi.

**Implantasiya turlari.** Sut emizuchilarda implantasiyaning uch turi mavjud: sentral, eksentral, interstisial.

Sentral implantasiya juft tuyoqlilar, toq tuyoqlilar, tovushqonsimonlar va boshqa hayvonlarga xos bo'lib, ularda blastosista bachadonning shilliq qavatiga kirmaydi, uning bo'shlig'ining markazida joylashadi.

Eksentral implantasiya sichqonlar, kalamushlar va qo'shoyoqlarda uchraydi. Bular dabl blastosista bachadonning bo'shlig'idan kriptasigao'tib, implantasiya kamerasini hosil qiladi. Keyinchalik o'suvchi desidual hujayralar implantasiya kamerasi bilan bachadon bo'shlig'i orasini yopadi. Embrion bachadon devorining shilliq epiteliy hujayralarini eritib, biriktiruvchi to'qimaga yetadi va implantasiya sodir bo'ladi.

Interstisial implantasiya ko'rshapalaklar, qumsichqonlar va primatlarga xos bo'lib, ularda blastosista bachadon yorig'idan uning shilliq qavatini buzib.

biriktiruvchi to'qimamayetadi. Ularning bachadonida kripta bo'lmaydi.

Sudralib yuruvchilar tuxumida sariqlik moddasi ko'p bo'ladi. Ulardan kelib chiqqan sut emizuvchilar tuxumida esa sariqlik moddasi yanada ko'proq bo'lishi kerak edi. Evolyusiyasi jarayonida sut emizuvchilar embrional taraqqiyoti yanada uzoqroq davom etadigan bo'ldi. Tuxumning sariqlik moddaga boy bo'lishi fiziologik va ekologik jihatdan faqat yirik hayvonlarga xosdir. Chunki sudralib yuruvchilar mostodenzavr, diplodok, braxiozavr kabi yirik hayvonlardan kelib chiqqan. Birlamchi sut emizuvchilar uncha yirik bo'lmagan va shunga mos ravishda tuxumlari kichik bo'lgan. Buning sabablari quyidagilar:

1. Tuxumdagi sariqlik moddasi va qisman oqsil oziq modda sifatida embrionga o'tadi. Bu moddalar tuxum hosil bo'lishi davrida unda yig'iladi. Bu esa tuxumdondagi tuxum hajmiga ta'sir etmaydi. Bunday tuxumlar sudralib yuruvchilar va qushlarda bo'ladi.

2. Oqsil sariqlik moddasidagi asosiy oziq bo'lib qoladi. Bunday tuxumlar yomg'ir chuvalchangi va qopchiqlilarda bo'ladi.

3. Implantasiyadan keyin embrion bachadon hisobidan oziqlanadi. Bunday oziqlanish chayonlarda, yo'ldoshli sut emizuvchilarda bo'ladi va bachadonda embrion rivojlanishi uchun cheksiz qulay imkoniyatlar yaratiladi. Shuning uchun tuxumdondagi tuxumda oziq modda kam to'planib, tuxum kichik bo'lib qoladi.

Sut emizuvchilar bachadoni tuzilishining xilma-xilligi embrionning normal rivojlanishiga moslanishidir. Jumladan, kemiruvchilar turkumining vakillari yer sharida vertikal va gorizontal jihatdan juda keng tarqalgan bo'lib, yashash sharoitiga morfologik jihatdan yuqori darajada moslashgan. Natijada kemiruvchilarda shakl hosil bo'lish evolyusiyasi turli yo'llar bilan borgan. Ba'zi hayvonlarda turning saqlanib qolishi ko'payishning tezlashishi hisobida amalga oshgan. Yashash sharoitiga qarab bir-biridan morfologik jihatdan farq qiladigan kemiruvchilar bachadonining tuzilishini solishtirib o'rganish ko'plab ma'lumotlar beradi. Seversov qo'shoyog'i, kichik qo'shoyoq, katta qumsichqon, turkiston kalamushi, jayra, o'rmon sichqoni va o'rmon olmaxoni 4 ta oilaga kiradi. Jayra erta bahorda ko'payishga kirishadi va bolalari mart oyining oxirida inidan chiqqan boshlaydi, bir yilda 1-3 ta bola tug'ishi mumkin.

O'rmon olmaxoni bahorda uyqudan uyg'onadi va 2-4 ta bola tug'adi. O'rmon sichqoni bir yilda bir necha marta ko'payib, bir martada o'rtacha 3-5 ta bola tug'adi. Turkiston kalamushi har bir tug'ishda o'rtacha 7-9 ta bola tug'ishi mumkin. Seversov qo'shoyog'i o'z dushmanidan ustalik bilan yashirina oladi va bir yilda bir marta ko'payib, o'rtacha 3-4 ta bola tug'adi. Kichik qo'shoyoq sekin yuguradi va bir yilda 2 marta ko'payib, har bir

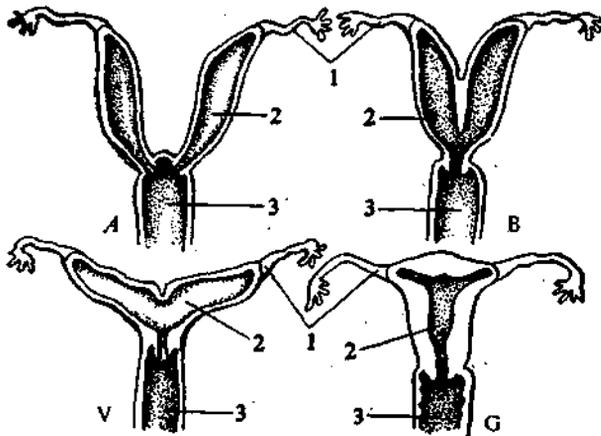
marta o'rtacha 1-4 ta bola tug'adi. Katta qumsichqon koloniya bo'lib yashaydi va bir yilda 2-4 marta ko'payib, 15 tagacha bola tug'ishi mumkin. Jayra, Seversov qo'shayog'i, o'rmon olmaxoni yashash sharoitiga ko'proq moslashgan bo'lib, bir yilda bir marta ko'payadi. Ular 1 tadan 4 tagacha bola tug'ishi mumkin. Koloniya bo'lib yashaydigan kemiruvchilar yil bo'yi ko'payib, bir tug'ishda o'rtacha 8 ta bola tug'adi. Ko'payish intensivligi bachadon tuzilishiga ham bog'liq. Jayra bachadoni qin, bachadon tanasi, embrion rivojlanadigan bachadon shoxchasidan iborat. O'rmon olmaxonining bachadoni shunga o'xshash bo'lib, ularda bachadon tanasi birmuncha uzunroq bo'ladi. Agar bachadon 30 mm dan uzun bo'lsa, bachadon tanasining uzunligi 12 mm ni tashkil etadi.

Kemiruvchilar bachadonining tuzilishi uning necha marta ko'payishi va bir marta ko'payganda qancha bola tug'ishiga bog'liqdir.

Evolyusiya jarayonida tuming saqlanib qolishi ba'zi hayvonlarda morfologik belgilarning rivojlanishi va ko'payishning intensivlashuvi bilan bog'liq. Bachadon tuzilishining o'zgarishi bunga yaqqol misol bo'ladi. Ammo bachadonning rivojlanishi aromorfoz emas. Kemiruvchilar yashab qolishi tez ko'payish yo'li bilan amalga oshgan. Ayrim hayvonlar va odam bachadoni bir shoxli bo'lib, ularning embrioni bachadonda yaxshi saqlanadi. Hayvonlarda har xil morfologik moslashishlar bo'lganligi sababli ularning bachadoni ham har xil tuzilgan. Masalan, ikkita, bitta bachadonli, ikki shoxli, bir shoxli bachadonlar farqlanadi (65-rasm).

Ikkita bachadonning har bir shoxi alohida-alohida qinga ochiladi. Bunday

65-rasm. Har xil sut emizuvchilarda bachadon tiplari (B.Karlson, 1983 bo'yicha). A-ikkitali (xaltalilarda); B-ikki bo'limli (ba'zi kemiruvchilarda); V-ikki shoxli (ko'pchilik tuyoqlilar va yirtqichlarda); G-oddiy (primatlarda). 1-tuxum yo'li; 2-bachadon; 3-qin.



bachadon ba'zi kemiruvchilar, ko'rshapalaklar va fillarda bo'ladi. Ayrim shoxli bachadonning shoxlari qinga ochiladigan joyida birlashib, bitta bachadonga aylanadi. Bunday bachadon ba'zi kemiruvchilarda, ko'rshapalaklarda bo'ladi. Ko'rshapalak bachadoni ikki shoxli bo'lsa ham, chap tuxumdondan yetilgan tuxum bachadonning o'ng shoxchasiga o'tishi mumkin.

#### **Nima uchun blastosista bachadon devoriga implantasiyalanadi?**

Ko'pchilik tadqiqotchilar implantasiya jarayonini blastosista va bachadon to'qimalarining o'zaro ta'siri, deb tushunadilar. Ovulyasiya boshlanishi bilan bachadondatuxumdon vagipofiz bezi gormonlarining ta'sirida o'zgarishlar sodir bo'ladi. Tuxum yo'lida urug'langan tuxum maydalana boshlaydi va blastodermik pufakchaga aylanib, bachadon bo'shlig'iga tushadi. Shu vaqtda gormonlar ta'siri tufayli bachadonda o'zgarishlar sodir bo'lishidan tashqari, bachadon bilan blastosistaning o'zaro aloqasi tufayli lokal o'zgarishlar ham sodir bo'ladi. Bachadonning embrion yaqinlashgan joyidagi birlashtiruvchi to'qima hujayralari desidual hujayralarga aylanadi. Ular hajmining kattaligi va ko'p yadroligi bilan farqlanadi. Ularda ko'plab mitoz jarayonlari sodir bo'ladi. Keyin desidual hujayralarga qon kapilyarlari o'sib kiradi va kengayadi, leykositlar kelishi ko'payadi. Blastosista bachadon bo'shlig'ida ma'lum vaqt erkin harakatlanib yuradi. Bu davr har xil sut emizuvchilarda bir necha soatdan bir necha oygacha davom etadi. Masalan, olmaxonlarda bir necha soat, odamda 2-3 kun, suvsar, ayiq, zirhlilarda bir necha oy davom etadi. Bu davr blastosista taraqqiyotidagi pauza davri deyiladi. Keyin blastosista bachadon shilliq qavatiga yopishadi va implantasiya sodir bo'ladi. Implantasiya mexanizmi haqida embriologiyada hozirgacha yagona fikr yo'q. Implantasiya va yo'ldosh hosil bo'lishida immunologik reaksional asosiy vazifani bajaradi.

B.P.Tokin va A.G.Filatova (1953) larning fikricha, rivojlanayotgan urug'langan tuxum hujayra implantasiyagacha antibiotik moddalarga ega bo'ladi. O'z yo'lidagi bakteriyalarni o'ldiradi. Bu moddalar immunologik ahamiyatga ega bo'lib, ular bachadondan gormonlar ajralishida, lizis jarayonlarida, desidual reaksiyalar sodir bo'lishida qatnashadi.

E.V.Zibina 1957 yilda sichqonlarda embrion implantasiyasining boshlang'ich bosqichlarini o'rgandi. Homiladorlikning 4-5 kunlarida embrion bachadon shoxi bo'shlig'ida joylashadi. Bachadon shoxining ichki qismi bir qavatli epiteliy hujayralari bilan qoplangan. Embrion bu davrda xaltasimon ko'rinishda bo'lib, ichki qismi bo'shliqdan iborat. 5-kunda ham embrion bachadon devorining epiteliy hujayralariga yopishmaydi, ammo ba'zi o'zgarishlar sodir bo'ladi. Bunda embrion qandaydir modda ajratib, bachadonga ta'sir etgandek bo'ladi.

6-kunda blastosista bachadon epiteliy hujayralari bilan aloqada bo'ladi. Mitoz

bo'linish tufayli trofoblastlar soni ortadi. Blastosistaning bachadonga yopishgan joyida stroma hosil bo'ladi va embrion unda o'rmashib oladi. Trofoblastlar yirik bo'lib, sinsitiy (yirik hujayralar) hosil qiladi va bir-biri bilan birlashib turadi. Bu vaqtda fagositar reaksiyalar sodir bo'ladi. Trofoblastlar yemirilgan epiteliy hujayralarini va leykositlarni fagositoz yo'li bilan qamrab olib, hazm qiladi. Olimlarning fikricha, trofoblastlar implantasiya davrida embrionni yemirilgan epiteliy hujayralar va desidual hujayralar hisobidan oziqlantiradi, keyinchalik eritrositlar va leykositlar bilan oziqlantiradi.

E.V.Zibinaning bu tadqiqotlarining natijalari implantasiya davrida fagositoz jarayoni sodir bo'lishidan dalolat beradi.

I.G.Mixaylova (1964) sichqonlar va quyonlarning homiladorlik davrida birlamchi trofoblastlar ikkilamchi trofoblastlar bilan almashinishini va ikkilamchi trofoblastlar passiv bo'lishini aniqladi. Uning fikricha, embrional taraqqiyot davrida yo'ldosh hosil bo'lgandan keyin fagositoz reaksiyasining faolligi pasayib boradi. Aks holda, immunologik reaksiyalar embrion to'qimasining nobud bo'lishiga olib keladi.

B.P.Tokin 1955 yilda aniqlashicha, implantasiya va ko'plab fiziologik jarayonlarda shamollash zarur va qonuniy hodisa hisoblanadi. Bu, ayniqsa, sut emizuvchilarning ayiruv organlari rivojlanishida, mezonefros va metanefros paydo bo'lishida muhim ahamiyatga ega.

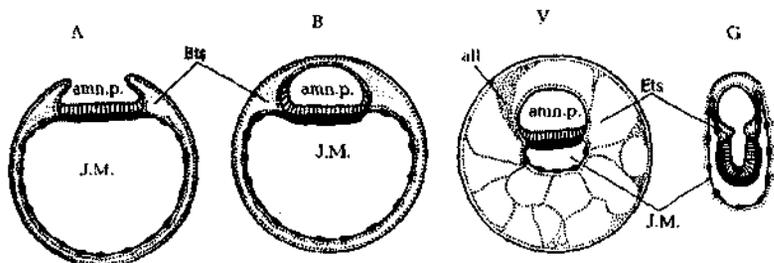
Immunologik reaksiyalar urug'don va tuxumdonning normal faoliyat ko'rsatishida ham muhim ahamiyatga ega. Jumladan, N.A.Paxomova (1975) krablarda tuxumdonning holatini lichinka hosil bo'lguncha va hosil bo'lgandan keyin o'rgandi. Lichinka hosil bo'lgandan keyin oositlar ovulyasiyaga uchramagan oositlarni yemirishini aniqladi. Follikula va amyobasimon hujayralar nekroz strukturalarni fagositoz yo'li bilan nobud qiladi. 14-21-kunlarda tuxumdonda yallig'lanish, lizis, fagositoz, oogoniylarning ko'payishi va rivojlanishi, mitoz sonining ortishi sodir bo'ladi. Shu paytda tuxumdon amyobasitlar deposi vazifasini bajaradi. Oositlarda shakl hosil bo'lishi intensivlashadi. Yallig'lanish va tiklanish tuxumdonda 35 kunda tamom bo'ladi. Xuddi shunday jarayonlar hamma hayvonlarning spermatogenezida ham kuzatiladi.

D.P.Filatov (1916, 1927) amfibiyalarda eshitish organlari rivojlanishini o'rganish jarayonida eshitish xaltasi atrofidagi mezenximada yallig'lanishga o'xshash jarayon sodir bo'lishini aniqladi. Agar bu jarayon sodir bo'lmasa, normal eshitish kapsulasi hosil bo'lmaydi. Agar unda eksperimental shamollashni hosil qilinsa, bunday holatda ham normal eshitish kapsulasi hosil bo'ladi. Shunday qilib, evolyusiya jarayonida yallig'lanish hodisasi rivojlanishning normal o'tishiga olib kelgan.

## Embrionning provizor organlari

Embrion rivojlanish ining xavfsiz o'tishini ta'minlab, embrional davr tugashi bilan o'z faoliyatini tugatadigan organlarga, embrionning provizor yoki vaqtinchalik organlari deyiladi. Bu organlar embrional davr tugashi bilan yo'qolib ketadi. Provizor organlarga sariqlik xaltasi, trofoblast, amnion, seroz parda, allantois, xorion, yo'ldosh, kindiki pi kiradi (66-67-rasmlar).

**Sariqlik xaltasi.** Tuxumning sariqlik xaltasi ektodermadan hosil bo'lib, sariqlik moddasini o'rab turadi. Sariqlik xaltasining tashqi tomoni mezenxima hujayralari bilan qoplangan bo'ladi. Mezenxima sariqlik xaltasining ustida



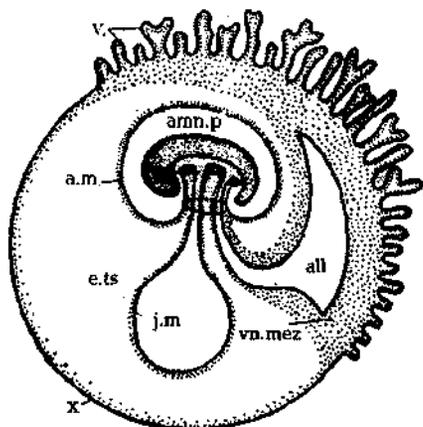
66-rasm. Har xil sut emizuvchilarda embrional va vaqtinchalik organlar nisbati (B.I. Balinskiy, 1965 bo'yicha).

A-loyho'rak; B-uchar ko'rshapalak; V-odam; G-ko'rshapalak.

amn.p.-amnion bo'shlig'i; all.-allantois; j.m.-sariqlik xaltasi; es-ekzoselom.

67-rasm. Sut emizuvchilar embrioni va vaqtinchalik organlari (B.I. Balinskiy, 1965 bo'yicha).

all.-allantois; amn.p.-amnion bo'shlig'i; amnion qobig'i; j.m.-sariqlik xaltasi; x-xorion; v-xorion vorsinkasi; vn.mez.-vaqtinchalik mezoderma; es-ekzoselom.



Embrionlar paydo bo'lishiga olib keladi va ular orqali organlarga oziq moddalarni etkazadi. Embriyon keyinchalik sariqlik moddasidan ajralib, ichakning o'rtasidagi ingichka sariq yo'lcha orqali sariqlik xaltasi bilan aloqada bo'ladi. Ba'zi ma'lumotlarga qaraganda, sariqlik xaltasi embrionning provizor organi bo'lmaydi. Ammo u faqat xalta bo'lmay, balki boshqa provizor organlar bilan embrionning hayotiy jarayonlarining normal o'tishiga yordam beradi. Embriyon rivojlanishining dastlabki davrlarida sariqlik xaltasi embrionning nafas olishi va oziqlanishida qisqa vaqt ishtirok etadi. Sariqlik xaltasi devorining hujayralarida sariqlik moddasi birlamchi qayta ishlanib, keyin sarflanadi.

Sariqlik xaltasining devoridagi visseral mezoderma 7-8 hafta davomida embrionni qon bilan ta'minlashda ishtirok etadi. Qushlarda sariqlik xaltasining devoridan birlamchi qon hosil qiluvchi hujayralar, undan qon hujayralari va qon tomirlarining devori paydo bo'ladi. Shundan so'ng sariqlik xaltasi atrofiyaga shaydi. Sut emizuvchilar tuxumida sariqlik moddasi bo'lmaydi. Sariqlik xaltasi ularning ajdodlari-sudralib yuruvchilardan meros bo'lib qolgan.

**Amnion va seroz parda.** Hayvonot dunyosi embrioni rivojlanishi davrida amnion parda hosil bo'lishiga qarab 2 guruhga bo'linadi: 1. Anamniyalar, bularga baliqlar va amfibiyalar kiradi hamda ularda amnion parda hosil bo'lmaydi. 2. Amniotalar, ularga repteliyalar, qushlar, sut emizuvchilar kiradi va ular embrionida amnion parda hosil bo'ladi. Amnion grekcha amnion - embrion yon pufagi degan ma'noni bildiradi. Bu 2 guruhning farqlari quyidagilar: 1. Anamniyalarning tuxumi suvda, amniotalarning tuxumi esa quruqlikda rivojlanadi. Ba'zi amniotalar (toshbaqalar, timsohlar) suvda yashasa ham, tuxumi quruqlikda rivojlanadi.

2. Amniotalar tuxumi quruqlikda rivojlanishga moslashgan, ya'ni tuxumi birlamchi, ikkilamchi, uchlamchi qobiqlar bilan qoplangan bo'ladi.

Embrion hosil bo'lgandan keyin tezda u parda bilan qoplanadi. Bu parda burma sifatida ektoderma va unga birikkan mezodermaning parietal qismidan hosil bo'ladi. Bu burmalar cho'zilib, embrionning ustki qismini qoplab oladi va burmalarning choki yo'qolib, ular qo'shilib ketadi. Natijada 2 ta ustma-ust joylashgan parda hosil bo'ladi: ichki, embrionga yaqin joylashgani amnion, uning ustida joylashgani seroza yoki seroz parda deyiladi. Embriyon bilan amnion parda o'rtasidagi bo'shliq amnion bo'shliq, amnion va seroz o'rtasidagi bo'shliq embrionning tashqi selomi yoki ekzoselom deyiladi. Chunki bu bo'shliq embrional mezodermadan hosil bo'lmagan. Amnion pardaning ichki bo'shlig'i suyuqlik bilan to'lgan bo'ladi. Bu suyuqlik epiteliy hujayralarining mahsuloti bo'lib, kuchsiz ishqoriy muhitga ega. Amnion parda shu qadar tez o'sadiki, homilaning ikkinchi oyining oxirida uning bo'shlig'i suyuqlik bilan to'ladi. Bu suyuqlikning miqdori ortib boradi va

homiladorlikning oxirida 1,5-2 l ga yetadi. Homila suvining tarkibida oz miqdordagi tuzlar, oqsillar, hatto homila terisi va sochining qoldiqlari ham uchraydi. Bu suyuqlikning vazifasi quyidagilardan iborat: homilaning erkin rivojlanishi uchun zarur bo'lgan suvli muhit yaratadi. Bu suyuqlik homila atrofidagi organik va anorganik moddalar tarkibi va konsentrasiyasini tartibga solib turadi. Homila suyuqligi homilaning erkin holda rivojlanishiga yordam beradi, turli mexanik ta'sirotlardan himoya qiladi. Yo'ldosh va kindik yo'lini homila tomonidan zararlanishiga yo'l qo'ymaydi. Tug'ish jarayonida homila pardas yonilguncha tug'ish yo'llarini kengaytiruvchi mexanik ahamiyatga ega bo'ladi.

**Anamniyalardan amniotalarning kelib chiqishi.** Evolyusiya jarayonida ba'zi amfibiyalarda, ayniqsa, dumsiz amfibiyalarda lichinkasiz taraqqiyot paydo bo'lgan. Ularda amnion va allantois paydo bo'lmaydi. Amnion va allantois sudralib yuruvchilarda hosil bo'ladi. Chunki ularning rivojlanishida metamorfoz yo'li bilan taraqqiy etish uchramaydi. Evolyusiya jarayonida hayvonlar taraqqiyotining yo'nalishini o'zgartirib, tuxumini qurilikda qo'yish orqali rivojlanish yuksak umurtqali hayvonlarning yer yuzida keng tarqalishiga olib keldi. Amfibiyalar turli xil muhitga yashashga moslashgan. Ammo ularning terisi yalang'och, shilimshiq modda bilan qoplangan bo'lib, nafas olishda ishtirok etadi. Chunki ularning o'pkasi organizmning kislorodga bo'lgan talabini qondira olmaydi. Terisining yalang'och bo'lishi organizmni qurib qolishdan saqlay olmaydi. Shuning uchun ular nam va suvga yaqin joylarda hayot kechiradi.

Qurbaqalarning hayoti asosan quruqlikda o'tadi. Ularni hatto cho'llarda ham uchratish mumkin. Ammo qurbaqalarning ham ko'payish va rivojlanish jarayoni suvda o'tadi. Shuning uchun qurbaqalar bahorda suvga yaqin joylarda yashaydi. O'zbekistonda keng tarqalgan ko'k qurbaqaning itbalig'i 50-60 kundan keyin qurbaqa shakliga ega bo'ladi. Uning dumi bir kunda yo'qoladi va nafas olish usuli o'zgarib, o'pka orqali nafas oladi. Shunday qilib, o'txo'r itbaliqdan yirtqichlik bilan oziqlanadigan qurbaqa paydo bo'ladi. Ammo amfibiyalarning ba'zi turlari boshqa usullar bilan ham rivojlanadi. Masalan, gvineya baqasining tuxumi ancha yirik, terisimon po'st bilan qoplangan bo'lib, ular tuxumini har xil chuqurlarga qo'yadilar. Tuxumdan chiqqan yosh individ itbaliq bo'lmay, balki jinsiy voyaga yetgan individning shakliga o'xshaydi. Bunday shaklda bo'lishining sababi ularning metamorfoz davri tuxumning ichida o'tishidir.

Sudralib yuruvchilar muhit sharoitiga amfibiyalarga nisbatan yaxshiroq moslashgan bo'lib, ularning tabiatda keng tarqalganligi buning isboti hisoblanadi. Amfibiyalar va repteliyalarning bir-biridan farqini ularning

rivojlanish davrlarida ko'rish mumkin. Amfibiyalar rivojlanishi embrion va lichinkalik davrlaridan, repteliyalar rivojlanishi esa embrion, homila oldi va homila davrlaridan iborat.

Evolyusiya jarayonida amniotik tuxumlar paydo bo'lishining zarurligi haqidabir nechagipotetzalar bor.Romer (1957) fikricha, amniotiktuxumlar repteliyalar quruqlikka chiqishidan ancha oldin paydo bo'lgan va bu qurg'oqchilik bilan bog'liq bo'lgan. Qurg'oqchilik sharoitda tuxumning po'chog'i qurib qolishdan va zararlanishdan himoya qiluvchi vosita sifatida paydo bo'lgan evolyusiyaning mahsulidir. Tixen (1960) amniotik tuxumning kelib chiqishini qurg'oqchilik yoki quruqlikka chiqish bilan bog'lashni noto'g'ri deb hisoblaydi. Uning fikricha, amniotik tuxumning paydo bo'lishiga toshko'mir davridagi tropik iqlim sabab bo'lgan. U o'z fikrining isboti sifatida suvi ko'p va doimiy zax yerlarda yashagan ayrim amfibiyalarning quruqlikda tuxum qo'yishini keltiradi.

Amniotik tuxumning qanday paydo bo'lganligidan qat'iy nazar, uning paydo bo'lishi repteliyalardan qushlar va sut emizuvchilar kelib chiqishiga asos bo'ldi. Evalyusiya jarayonida sut emizuvchilar taraqqiyoti asta-sekin murakkablashib borgan. Sut emizuvchilardan o'rdakburun, exidna, proexidnaning taraqqiyoti qushlar va sudralib yuruvchilarning taraqqiyoti kabi tuxum qo'yish yo'li bilan boradi.

Sut emizuvchilarning bundan keyingi evolyusion taraqqiyoti qopchiqlilar vakillarining kelib chiqishi bilan bog'liq. Qopchiqlilardan verginskiy opposumining homiladorligi 12 kun, kalta dumli kengurida esa 27 kun davom etadi. Bo'yi 3 m keladigan kengurining yangi tug'ilgan bolasi yong'okdek kattalikda bo'lib, juda nochor bo'ladi. Amerika opposumi 57 kundan keyin bolasini sutdan chiqarib, qopchiqdan tashqariga chiqaradi. Bu vaqtda bolasining kattaligi uy sichqonicha bo'ladi. Qopchiqlilarning tuxumida sariqlik moddasi kamligi va allantoinning juda kichikligi uchun embrion bachadonda qisqa vaqt ichida rivojlanadi.

Yo'ldoshli sut emizuvchilarning kelib chiqishi va evolyusiyasi davrida ularning jinsiy organlarida ba'zi o'zgarishlar paydo bo'lgan. Ularning ko'p nasl beradigan vakillarida ikki shoxli bachadon paydo bo'lgan.

Bunday sodda bachadon qopchiqlilar uchun ham xosdir. Bir shoxli bachadon sut emizuvchilarning faqat 3 turkumi: yalqovlar, ko'rshapalaklar va primatlar, jumladan, odamda bo'ladi.

Qopchiqlilar va yo'ldoshlilarning rivojlanish usullari ham bir-biridan farq qiladi. Yo'ldoshli sut emizuvchilarning embrioni dastlabki davrlarida trofoblast hosil qiladi. Bu vaqtinchalik organ embrionni oziqlantirishdan tashqari, uni o'rab turuvchi qobiq vazifasini bajaradi. Qopchiqlilarda esa tuxumning o'zida

qobiq paydo bo'ladi. Bundan tashqari, tuxumda oqsilli oziq modda ham mavjud. Qopchiqlilar va yo'ldoshlilar embrioni rivojlanishining dastlabki davrining farqi shundaki, qopchiqlilarda maydalanish bachadonda boshlansa, yo'ldoshlilarda bu jarayon tuxum yo'llarida boshlanadi. Tuxum yo'llarida embrion bezli hujayralardan ishlab chiqarilgan sekret bilan oziqlanadi. Embrionda 8 ta blastomer hosil bo'lgandan keyin ularning 4 tasi embrionning atrofida joylashib, trofoblastlarga aylanadi va oziq moddalarni embrionga yetkazib beradi. Trofoblast grekcha trophe - boqish, oziqlantirish, vlast - kurtak ya'ni embrionni oziqlantiruvchi hujayra degan ma'noni bildiradi.

Yo'ldoshlilarda uchlamchi qobiqning yo'qolishi tuxum yo'llari vazifasining ma'lum darajada o'zgarishiga sabab bo'ldi. Sudralib yuruvchilar va qushlarda tuxum yo'llari tuxumning uchlamchi qobiq'ini ishlab chiqarish vazifasini bajaradi. Uchlamchi qobiq tarkibiga oqsil, yupqa pergamentsimon va ohaksimon moddalar kiradi. Sut emizuvchilarda esa tuxum yo'llarining bezlari rivojlanayotgan embrionga oziq modda ishlab chiqarib beradi. Ana shu oziq moddalarni embrionga yetkazib berish uchun trofoblastlar ertaroq hosil bo'ladi. Ti pratikanlarda trofoblastlar embrionning 16 blastomerlik davrida, Amerikada yashaydigan sakrovchi kemiruvchida esa 4 blastomerlik davrida hosil bo'ladi.

Shunday qilib, evolyusiya jarayonida anamniyalardan amniotalar paydo bo'lishi ayrim embrional moslamalarning hosil bo'lishiga olib kelgan.

**Allantois yoki siydik qopi.** Allantois grekcha allantoides - kolbasasimon degan ma'noni bildiradi. Allantois repteliyalar, qushlar va sut emizuvchilar embrionida bo'ladi.

Amnion burmalari yopilishigacha ichakning keyingi qismining qorin devorida entoderma va visseral mezodermadan tuzilgan xaltachasimon o'simta, ya'ni allantois hosil bo'ladi. Amnion va seroz pardaning hosil bo'lishi bilan ular orasida bo'shliq paydo bo'ladi. Bu bo'shliq selom yoki birlamchi ichki bo'shliq deyiladi. Allantois ana shu bo'shliqda, ichakning bir tomonida uncha katta bo'lmagan yo'g'onlashma shaklida hosil bo'lib, kindik orqali o'tadi. Allantoisning embrion tanasida qoladigan qismidan siydik pufagi hosil bo'ladi. Embriondan allantois bilan kindik tomirlari o'sib chiqadi. Bular allantoisning mezodermasida kapilyar qon tomirlarning qalin to'rini hosil qiladi va tuxumning to'mtoq tomonida, gazlar almashinuvi sodir bo'ladigan havo kamerasi yaqinida, ayniqsa, ko'proq paydo bo'ladi. Sariqlik xaltasi devorida paydo bo'lgan tomirlar sariqlikning embrionga o'tib sarflanishiga imkoniyat yaratadi. Allantois tomirlari embrionni zarur kislorod bilan ta'minlash, ayiruv organi vazifalarini bajaradi.

## Umurtqasiz hayvonlar embrionida provizor organlar

Provizor organlar ba'zi umurtqasiz hayvonlar embrionida ham bo'ladi. Ikki qanotli va qattiq qanotli hasharotlar embrionida amnion va seroz parda entodermadan paydo bo'ladi. Ammo amniotalarda amnion bosh tomonida paydo bo'lib, dum tomoniga siljib, embrionni qoplab oladi. Hasharotlarda esa amnion bosh va dum tomonida paydo bo'ladi va keyinchalik ular yaqinlashib, embrionni o'rab oladi. Tuxumi sariqlik moddaga boy bo'lgan hasharotlarda, ya'ni qanotsiz hasharotlarda embrion tuxumning o'zi bilan tuxumni qoplagan blastodermani ichkariga tortadi. Blastoderma ikki qavat bo'lib, ustidagisi seroza qavatni, ichkaridagisi embrionni o'rab olib amniionni tashkil etadi.

Umurtqasiz hayvonlarda vaqtincha organlarning paydo bo'lishi rivojlanishning turli davrlariga to'g'ri keladi. Kapalaklarda boshqa hasharotlarga nisbatan vaqtincha organlar tezroq paydo bo'ladi. Kapalaklarning amnioni dastlab qorinni, keyin esa orqa tomonni qoplaydi. Umurtqasiz hayvonlarning vaqtincha organlari embrionni tashqi muhitning noqulay sharoitlaridan va qurib qolishdan saqlaydi. Kapalaklarning embrioni tuxumning sariqlik moddasiga botganligi uchun amnion va seroz parda embrionni butunlay qoplab olmaydi. Chunki embrion tuxumning sariqlik moddasi bilan oziqlanishi kerak.

Ba'zi tuban hasharotlarda embrionni qoplaydigan vaqtincha organlar bo'lmaydi. Ularning o'rniga embrion atrofida gomogen kutikulyar parda hosil bo'ladi. Bunday parda qisqichbaqasimonlarda, o'rgimchaksimonlarda va ko'poyoqlilarda ham paydo bo'ladi.

Parda qanotlilardan yaydoqchilarda parazit lichinkalar paydo bo'ladi. Ular o'zlarining tuxumini boshqa hasharotlarning tuxumi ustiga qo'yadi. Bunday hasharotlarning rivojlanishida vaqtincha organlardan faqat ozuqa bilan ta'minlaydigan seroz parda paydo bo'ladi. Yaydoqchilar tuxumida sariqlik moddasi bo'lmaganligi uchun mayda bo'ladi (26-30 mk). Rivojlanish paytida yaydoqchilarning embrioni xo'jayinning to'qima hujayrasi bilan oziqlanishi natijasida 100, ba'zan 1000 marta kattalashadi.

Parazitlik bilan rivojlanadigan hasharotlarda har bir blastomer yangi organizmni yaratadi. Bunday rivojlanishga vaqtincha organlarning ertaroq paydo bo'lishi sabab bo'ladi. Bu organlarni seroz parda va trofamnion deyiladi. Bir tuxumdan ko'p organizm paydo bo'lishi poliembrioniya deyiladi. Hasharotlarning zararkunanda organizmlar tuxumi yoki boshqa stadiyasi hisobidan parazitlik bilan oziqlanishi gi perparazitizm deb ataladi. Bu hodisadan qishloq xo'jaligida, ya'ni o'simliklarga zarar yetkazadigan hasharotlarga qarshi biologik kurash vositasi sifatida foydalaniladi.

## Yo'ldosh

Embrion bilan ona organizmi o'rtasida aloqa bog'lash placentasiya deyiladi. Bu aloqa yo'ldosh yoki bola o'rni hosil bo'lishi orqali o'rnatiladi. Yo'ldosh hosil bo'lishida embrionning vaqtincha organlari ishtirok etadi. Urug'lanish sodir bo'lgandan keyin blastosist 1 hafta ichida implantasiya, ya'ni bachadon devoriga trofoblastlarning vorsinkalari orqali yopishadi va katta xavfli davr o'tadi. Ammo bu xavf yo'ldosh hosil bo'lguncha davom etadi (68-rasm).

Homila bilan ona organizmi o'rtasidagi aloqa yo'ldosh orqali bog'langandek mustahkam bo'lmaydi.

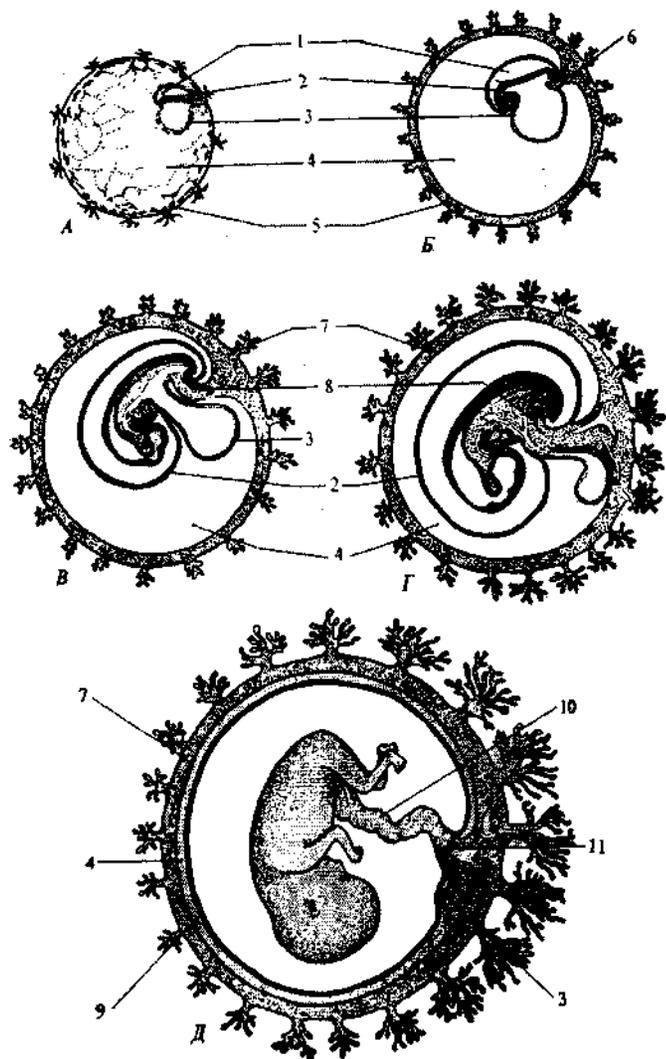
Ikkinchi tomondan, trofoblast embriondan kelayotgan toksin moddalarni neytirallay olmaydi. Bu moddalar ona jigariga kelib neytrallanadi.

Shuning uchun yo'ldosh hosil bo'lguncha ona oganizmida taksikoz, ya'ni embrion qonidagi zaharli moddalardan zaharlanish, ya'ni ko'ngil aynish, qayt qilish kabi holatlar kuzatiladi. Shunday holatlarda ko'ngil istagan narsalar iste'mol qilinsa, bu hodisaning oldi olinadi. Odamlarda homiladorlikning 78-80-kunlariga kelib yo'ldosh hosil bo'ladi.

Implantasiyadan keyin blastodermik pufakchani o'sishi bilan yo'ldoshli hayvonlarda embrionning oziq moddalarga bo'lgan ehtiyoji ortadi. Rivojlanishning boshlang'ich davrlarida embrion oziq moddani ona organizmidan trofoblast orqali oladi. Trofoblast ikkita bosim kuchi ta'sirida bo'ladi, ya'ni unga tashqi tomondan ona organizmi to'qimalarining bosimi ta'sir etsa, ichki tomondan amnion suyuqligining bosimi ta'sir etadi. Bu bosimlarning ta'siri trofoblast devoridagi hujayralarning normal o'sishi va ko'payishiga xalaqit beradi. Natijada trofoblastning ustki tomoni tugunchali, o'simtali, vorsinkasimon bo'lib qoladi. Bu birlamchi vorsinkalar bo'lib, ularga mezenxima qo'shilishi natijasida tashqi epiteliy bilan qoplangan o'simtaga aylanadi. Trofoblastda vorsinkalar hosil bo'lgandan keyin bu tuzilma xorion yoki seroza deb ataladi. Xorion vorsinkalarining joylanishiga qarab yo'ldoshlar har xil bo'ladi. Ular embrion qorin qismining ro'parasida yoki atrofida joylashadi. Xorionning ichkari tomonini allantois qoplaydi. Shuning uchun yo'ldoshni xorioallantois deb birgalikda ham nomlanadi (69-rasm).

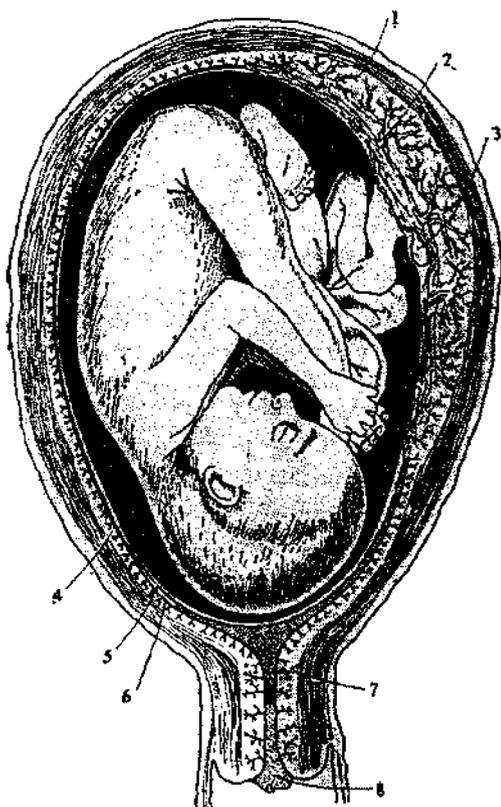
Sut emizuvchilarda kindik yo'li quyidagi yo'l bilan hosil bo'ladi. Tuxum qo'yib ko'payadigan amniotalarga qaraganda sut emizuvchilarda tuxumning sariqlik xaltasi kichikroq bo'ladi. Yo'ldoshli sut emizuvchilarda entoderma qavatning asosiy qismi ichakning hosil bo'lishiga sarflanadi. Shuning uchun sariqlik xaltasi kichik bo'lib, asta-sekin hajmi kamayib boradi va ichak bilan bog'lanib, ingichka poyacha hosil qiladi.

Allantois ham ichakning orqa qismidan xaltasimon o'simta sifatida kattalashib,



68-rasm. Embrion va vaqtinchalik organlar o'rtasidagi aloqaning o'zgarishi (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

1-amnion bo'shlig'i; 2-embrion gavdasi; 3-sariqlik xaltasi; 4-vaqtinchalik selom; 5-trofoderma; 6-tana oyog'i; 7-xorion; 8-allantois; 9 va 2-amnion (V va G da); 10-kindik ipi; 11-kindik (allantois) tomiri.



69-rasm. 5 oylik embrion va bachadon o'rtasidagi aloqa (B.Karlson, 1983 bo'yicha).  
 1-tushib ketuvchi bazal qobiq; 2-tarmoqlangan xorion; 3-sariqlik xaltasi; 4-tushib ketadigan yopishib turuvchi qobiq; 5-amnion; 6-silliqlik xorion; 7-bachadon bo'ynining bezlari; 8-shilliqlik qopqoq. Amnion bo'shlig'i qora rang bilan, bachadon bo'shlig'i oqish rang bilan ko'rsatilgan.

bir tomoni bilan xorion devoriga yopishadi. Natijada shu yerda mezenxima to'qimasi orqali allantois qon tomirlarini hosil qiladi. Allantois o'sib, ichak bilan ingichka yo'li orqali bog'lanadi. Bu yo'llarning biri sariqlik xaltasining yo'li, ikkinchisi esa allantois yo'lidir. Amnion embrionni hamma tomondan o'rab olib, allantois va sariqlik xalta yo'llarini qisib, bir-biriga yaqinlashtiradi. Natijada entodermadan hosil bo'lgan ikkita yo'lni ektoderma bilan qoplaydi va kindik yo'li hosil bo'ladi. Sariqlik xalta va allantois mezenxima bilan qoplanganligi uchun kindik yo'lida

qon tomirlari paydo bo'ladi va ular orqali ona va embrion o'rtasida moddalar almashinuvi amalga oshadi (70-rasm).

Tuxum qo'yuvchi sut emizuvchilarda tuxum ona organizmida turgan paytida uning teshiklari orqali ona organizmidan oziqlanadi. Shuning uchun ularning tuxum qo'yishini "erta tug'ish" deb atasa bo'ladi.

Xaltali sut emizuvchilarda xorion bachadon shilimshiq qavatini bilan oddiy birikadi. Bularda embrion bachadon bezlaridan ajralib chiqadigan, xorion epiteliysi bilan so'rilib, kindik tomirlari orqali embrionga o'tadigan oziq moddalar hisobiga oziqlanadi. Bularda oziq moddalar oqib turadigan maxsus organ yo'q. Shuning uchun xaltalilar yo'ldoshsiz hayvonlar hisoblanadi.

Shunday qilib, embrionning ona organizmi hisobiga oziqlanishi yo'ldosh orqali amalga oshadi. Yo'ldosh bachadon shilimshiq qobig'idan va xorion vorsinkalaridan hosil bo'ladi va u bola o'rni ham deb ataladi.

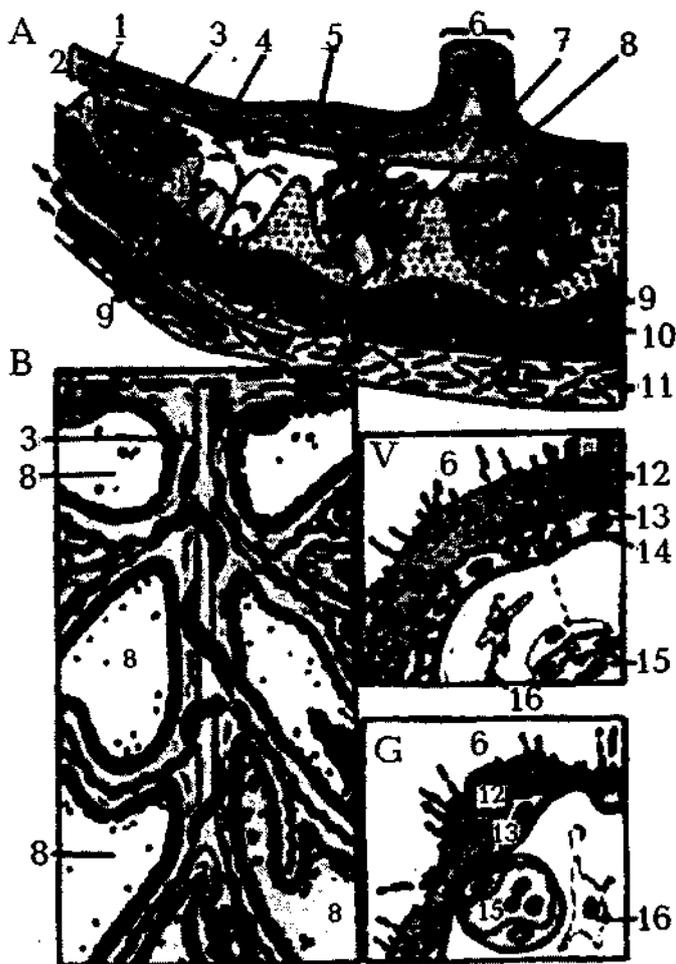
**Yo'ldosh turlari.** Embriyonning ona organizmidan oziq moddalar bilan ta'minlanishi har xil bo'ladi. Shuning uchun yo'ldoshning quyidagi turlari bo'ladi:

1. Epiteli xorial yo'ldosh, u yarim yoki chala yo'ldosh deb ham ataladi. Bunday yo'ldoshda vorsinka o'simtalari yaxshi rivojlanmaydi va faqat do'ngchasiimon bo'lib, bachadonning shilimshiq qavatiga botib kiradi. Tug'ish vaqtida vorsinkalar bachadonga zarar yetkazmay, o'z chuqurchalaridan chiqadi. Tug'ish og'riqsiz va qon ketishsiz o'tadi. Bunday yo'ldosh cho'chqa, ot, tuya, lemur, kitsimonlar va boshqa hayvonlarda uchraydi (71-rasm).

2. Desmoxorial yoki biriktiruvchi to'qimali yo'ldosh vorsinkalarning ko'pligi bilan epiteli xorial yo'ldoshdan farq qiladi. Xorion vorsinkalari bilan birikkan joyda bachadon shilimshiq qobig'ining epiteliysi yemiriladi. Tarmoqlanib ketgan vorsinkalar epiteliydan o'tib, biriktiruvchi to'qimaga botadi va ona qon tomirlariga yetib boradi. Bunday yo'ldosh katelidon deyilib, embrionning dastlabki davrlarida embrionga nisbatan 200 marta katta bo'ladi. Bunday yo'ldosh kavsh qaytaruvchilarga xosdir.

3. Vazoxorial yoki endoteli xorial yo'ldosh hosil bo'lishida bachadon shilimshiq epiteliysi ham, biriktiruvchi to'qima ham yemiriladi hamda vorsinkalar qon tomirlariga yetib boradi. Qon tomirlari vorsinkalar oldida kengayadi. Ona qoni embrion qonidan yupqa endotelial hujayra bilan ajralib turadi. Shuning uchun oziq modda va gazlar almashinuvi qiyinchiliksiz sodir bo'ladi. Bunday yo'ldosh yirtqich sut emizuvchilarda hosil bo'ladi.

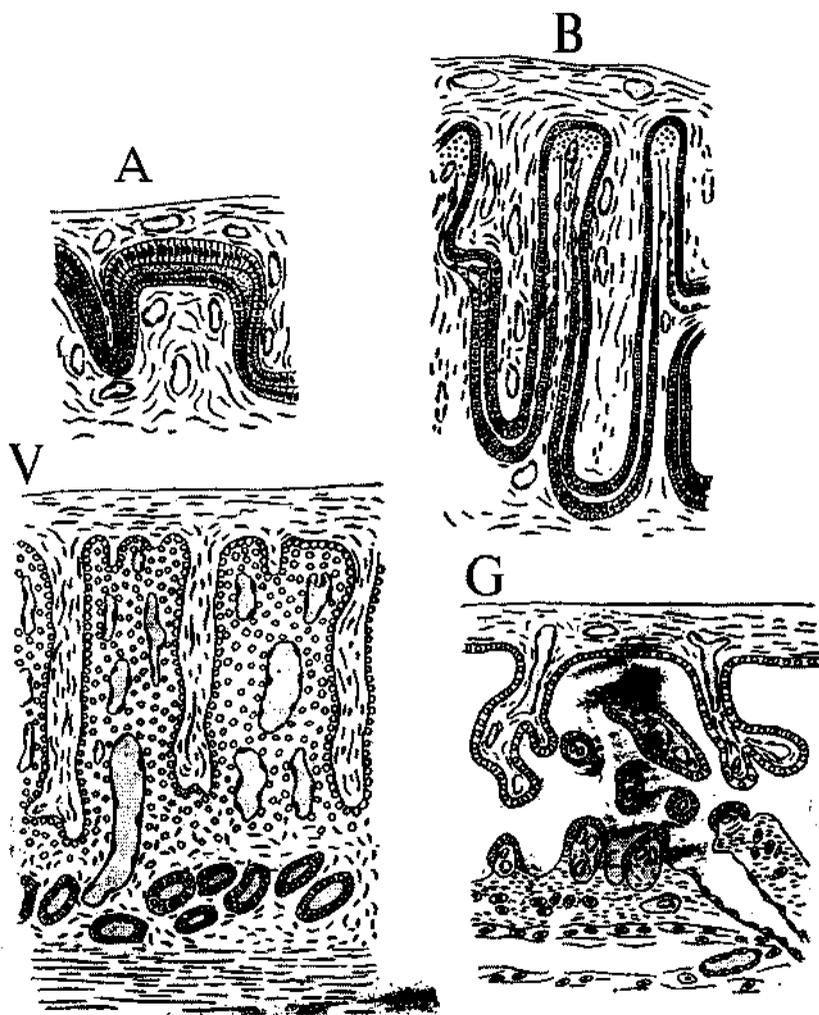
4. Gemoxorial yo'ldosh hosil bo'lishida bachadonda chuqur o'zgarishlar sodir bo'ladi. Bunday yo'ldosh hasharotxo'rlar, kemiruvchilar, barcha



70-rasm. Yo'ldoshning tuzilishi (Yu.I.Afanasev, 1990 bo'yicha).

A-Yo'ldoshning tuzilishi (qonning sirkulyasiyasi strelkalar bilan ko'rsatilgan); B-yo'ldosh vorsinkalarining tuzilishi; V,G-uch oylik va to'qqiz oylik homiladorlik davrlarida qon-yo'ldosh to'sig'ining tuzilishi.

1-amniou epiteliysi; 2-xorion; 3-vorsinka; 4-fibrinoid; 5-sariqlik xaltasi; 6-kindik ipi; 7-yo'ldosh chegarasi; 8-lakun; 9-spiralsimon arteriya; 10-endometriyning bazal qavati; 11-miometriy; 12-simplastotrofoblast; 13-sitotrofoblast; 14-bazal membrana; 15-kapilyar; 16-fibroblast; uzaq chiziqli joylar qon-yo'ldosh to'sig'ining qalinligini bildiradi.



71-rasm. Yo'ldosh tiplari (K.G.Gazaryan, L.V.Belousov, 1983 bo'yicha).  
 A-epitelioxorial; B-desmoxorial; V-endotelioxorial; Ggemoxorial.

primatlar va odamlarda uchraydi. Bachadondagi bezlar yo'qoladi, biriktiruvchi to'qima va qon tomirlarining devori yemiriladi. Yemirilgan to'qimalar o'rmda tomirlardan quyilgan qon bilan to'lgan katta bo'shliqlar hosil bo'ladi. Xorion vorsinkalari qon bilan yuvilib turadi va undan oziq moddalarni so'rib oladi. Vorsinkalarning tomirlari bilan bachadon o'rtasida to'g'ridan-to'g'ri aloqa o'rnatilmaydi. Moddalar almashinuvi vorsinkalarning yupqa devori orqali sodir bo'ladi. Embrion bilan ona organizmi o'rtasida yaqin aloqa bo'lganligi uchun tug'ish davrida bachadon devori ancha qismining tortilishi va ancha qon ketish bilan amalga oshadi. Homiladorlik davrida bachadon shilimshiq qavati hujayralari oqsil, yog', uglevod ajrata boshlaydi. Bu moddalar "bachadon suti" ham deyiladi. Bu moddalar embrion uchun oziqa sifatida sarflanadi.

Tug'ish davrida homila bachadon bo'yni orqali o'tayotganda, uning qobiqlari yirtiladi va tashqariga amnion suyuqligi oqib chiqadi. Tug'ishdan keyin yo'ldosh ajralib chiqadi, oldin ko'p qon ketadi va asta-sekin to'xtaydi. Bachadonda shilimshiq qobiq epiteliysi qaytadan tiklanadi. Asta-sekin tuxumdonda graaf pufakchalari yangidan yetila boshlaydi, ovulyasiya sodir bo'ladi va menstrual sikl qaytadan tiklanadi.

Yuqorida ko'rib chiqilgan yo'ldoshning barcha turlarida ona va embrion qoni o'zaro qo'shilmaydi. Agar bu qonlar qo'shilsa, har ikkala organizm uchun ham xavflidir. Embrion epiteli xorial va desmoxorial yo'ldosh orqali gistotrof yo'l bilan oziqlanadi. Bunday vorsinkalar bachadon bezining sekretini va biriktiruvchi to'qimaning elementlarini hazm bo'ladigan holatga keltiradi. Odam embrionida yo'ldosh hosil bo'lishining boshlang'ich davrida gistotrof oziqlanish bo'lib, embrion keyinchalik gemotrof oziqlanishga o'tadi. Past molekulyar oziq moddalar xorial o'simtalar devoridan embrion qoniga bimalol so'rilib o'tadi. Ona qonidagi moddalar fermentlar ta'sirida parchalanadi va embrion ehtiyoji uchun qayta ishlanadi. Ona qonidagi oqsillar vorsinkalarning to'sig'i orqali o'ta olmaydi. Shuning uchun oqsillar aminokislotalar holida o'tadi. Yo'ldoshning muhim vazifalaridan biri ona va embrion qonidagi gazlar almashinuvi va nafas olish jarayonini boshqarishdir. Ona qonidagi kislorod vorsinkalar atrofida to'planib, diffuziya yo'li bilan xorion qon tomirlari orqali embrionga o'tadi. Embrionda gazlar almashinuvi sodir bo'lib, hosil bo'lgan karbonat angidrid gazi yana ona qoniga o'tadi. Yo'ldosh qoldiq moddalarni embriondan ona organizmiga o'tkazish vazifasini ham bajaradi. Ba'zan homiladorlik ona organizmida katta o'zgarishlar sodir bo'lishiga olib keladi. Yo'ldosh ona organizmi va embrion o'rtasidagi himoya vazifasini ham bajaradi. Yo'ldosh ona qonidagi toksin moddalar, mikroorganizmlarning embrionga o'tishiga yo'l qo'ymaydi. Ba'zi viruslar bu to'siqdan o'ta oladi va embrionni halok qiladi. Yo'ldosh ichki sekresiya

bezlarining vazifasini ham bajaradi. Yo'ldosh estrogen, progesteron va gonadotrop gormonlar ishlab chiqarishi mumkin. Bu gormonlar jinsiy bezlarga, sut beziga, embrionning o'sishiga ta'sir etadi va yo'ldoshdagi qonning ivishiga yo'l qo'ymaydi. Demak, sut emizuvchilar embrionining nafas olishi va oziqlanishi uchun bir necha moslamalar bor. Ular tuxumdagi sariqlik xaltasidan turlicha foydalanishlari mumkin. Rivojlanishning boshida sariqlik xaltasining ustida qon tomirlari paydo bo'lib, ular orqali embrion nafas oladi. Sariqlik xaltasining ikkinchi vazifasi esa oziq modda yetkazishdir. Keyinchalik bu vazifani allantois bajaradi. Qoramollarning tuxumi alesital, ya'ni sariqlik moddasi bo'lmaydi, ammo sariqlik xaltasi yaxshi rivojlangan bo'lib, bachadonning shilimshiq qavatidan oziq moddani embrionga o'tkazadi. Allantois esa keng xalta shaklida bo'lib, moddalar almashinuvi jarayonida hosil bo'lgan suyuq qoldiq moddalarni yig'ishi mumkin. Yo'ldoshlilarda allantois embrionni kislorod va oziq moddalar bilan ta'minlashi, chiqindi moddalarni ona organizmiga o'tkazish vazifalarini bajaradi.

Shunday qilib, yo'ldosh ona va homila o'rtasida gazlar almashinuvi, moddalar almashinuvi sodir bo'lishini ta'minlaydi, qonning ivishiga, embrionga infeksiya, toksinlar kirishiga yo'l qo'ymaydigan moddalar, shuningdek, embrion va ona organizmi rivojlanishi uchun zarur gormonlar ishlab chiqarish vazifalarini bajaradi.

Spirтли ichimliklar, chekish, giyohvand moddalar iste'mol qilish embrionga salbiy ta'sir ko'rsatadi va embrionning nobud bo'lishiga, mayib, majruh, irsiy kasalliklar bilan tug'ilishiga sababchi bo'ladi.

**Tibbiy- genetik maslahat berish.** Maxsus tibbiy -genetik maslahat markazlari tashkil etib, oila qurishga qaror qilgan yoshlarga ular oilasida tug'iladigan farzandlar salomatligi haqida tushuncha berishni joriy qilish muhim ahamiyatga ega. Odam genotipining namayon bo'lishida spirтли ichimliklar, giyohvand moddalar, chekish juda yomon ta'sir etadi. Ular odamlarda zararli mutasiyalar sonini ko'paytiradi, har xil jigar, buyrak, yurak, asab kasalliklarining ko'payishiga sabab bo'ladi. Bunday bolalar aqliy jihatdan qoloq, ruhiy va jismoniy jihatdan zaif bo'ladi.

Hozirgi davrda "Sog'lom avlod uchun" xalqaro xayriya jamg'armasi, ona va bola skring markazi kabi nodavlat tashkilotlari faoliyati onalik va bolalikni muhofaza qilishga qaratilgan. Keyingi paytlarda oila qurmoqchi bo'lgan yigit va qiz tibbiy-genetik ko'rikdan o'tishi shart ekanligini belgilab qo'yish ham muhim ahamiyatga ega bo'lmoqda.

## REYTING SAVOLLARI

1. Implantasiya nima?
2. Implantasiya turlari va ahamiyatini ayting.
3. Trofoblast va uning vazifasi nimalardan iborat?
4. Embriinning provizor organlariga nimalar kiradi?
5. Sariqlik haltasining hosil bo'lishi va vazifalarini tushuntiring.
6. Amnion va seroz pardaning paydo bo'lishi va vazifasini ayting.
7. Allantois yoki siydik qopining hosil bo'lishi va vazifalarini ayting.
8. Umurtqasiz hayvonlar embrionida provizor organlarning paydo bo'lishi va ularning ahamiyatini ayting.
9. Yo'ldoshning tuzilishi va ahamiyati qanday?
10. Yo'ldoshning turlarini ayting.
11. Provizor organlarning paydo bo'lishi va evolyusiyasini tushuntiring.
12. Anamniyal va amniotalar haqida tushuncha bering.
13. Anamniyalardan amniotalarning kelib chiqishi va evolyusiyasini tushuntiring.
14. Blastosista nima uchun bachadonga implantasiyalanadi?
15. Tibbiy-genetik maslahatlar berish deganda nimalar tushuniladi?

## VII-BOB. DIFFERENSIASIYA VA DETERMINASIYA

Differensiasiya deyilganda taraqqiy etayotgan embrionning bir xil hujayralarining turli funksiyalarni bajaradigan organlar hosil qilishi tushuniladi. Differensiasiya lotincha differentia - har xil, farq degan ma'noni bildiradi. Determinasiya embrion ma'lum qismining keyingi taraqqiyot yo'li (taqdiri) hisoblanadi. Determinasiya lotincha determinatio - chegaralash, aniqlash degan ma'noni bildiradi.

Embrion taraqqiyoti davrida blastomerlardan har xil to'qimalar, organlar paydo bo'ladi. Embriologiyaning muhim vazifasi organlar sistemasining hosil bo'lishida ketma-ketlikni aniqlashdan iborat.

Embrional regulyasiya deyilganda embrionning yoki uning ma'lum qismining tabiiy yoki sun'iy o'zgarishdan keyin normal rivojlanishini tiklanishi tushuniladi. Bu ta'limotni nemis embriologi G. Drish fanga kiritgan. Embrional regulyasiya o'zgarish holatidan determinasiyaga qanday o'tishini isbotlaydi. Determinasiya butun embriondan boshlanadi va alohida qismlarda sodir bo'ladi.

Har xil tuxumlarda maydalanishgacha ko'plab tajribalar o'tkazilgan. Jumladan, sentrofugayordamidatuxumning ma'lum qismi ajratilgan, pi petka yordamida ooplazma olib tashlangan, bir necha tuxumlar birga qo'shilgan.

Tuxumning ma'lum qismi olib tashlansa, normal rivojlanish sodir bo'ladi, ammo kichikroq organizm paydo bo'ladi. Bunday ma'lumotlar xalqali chuvalchanglar, mollyuskalar, ninatanlilarda olingan. Olingan ma'lumotlarga asoslanib, Ru hamma hayvonlarning tuxum hujayrasini 2 guruhga: regulyasion va mozaik hujayralarga ajratdi. Regulyasion hujayra regulyasiya xususiyatiga ega bo'lgan, mozaik hujayraga determinasiya rivojlanish yo'nalishini o'zgartirmaydigan tuxum hujayrani kiritdi. Keyingi tajribalar ko'rsatishicha, bu hujayralar o'rtasida sifat jihatdan farq yo'q, ammo regulyasiya xususiyatiga ega bo'lgan son jihatidan farqlar bor.

Agar hujayrada animal va vegetativ qutblar nisbati normal bo'lsa, gidromeduzaning 32 blastomerlik davrida har bir blastomeridan normal organizm rivojlanishi mumkin. Bunday holatni dengiz ti pratikanida ham kuzatish mumkin.

Agar blastomerda animal yoki vegetativ qutb ko'proq bo'lsa, undan normal embrion rivojlanmaydi. Agar animal qutbda blastomerlar ko'proq bo'lsa, blastomerlar ko'priklar bilan tutashadi va rivojlanish to'xtaydi, agar vegetativ qutbda ko'proq bo'lsa, entoderma ko'proq rivojlanadi, ektoderma kam rivojlanadi. Demak, blastomer hosil bo'layotganda qutblar nisbati

normal bo'lmasa, rivojlanishni regulyasiya qiluvchi qism yetishmasligi yoki ko'payib ketishi, buning natijasida rivojlanish jarayoni buzilishi mumkin.

Dengiz ti pratikanining blastomerlarini bir-biridan ajratib, keyin tartibsiz aralashirilganda ham organizm paydo bo'ladi. Ammo normal rivojlanish regulyasiyasi buziladi. Sichqonlarda 2 blastomerlik davrida blastomerlar bir-biridan ajratilganda har biridan normal embrion taraqqiy etgan.

Bundan tashqari 2-3 ta embrion qo'shilganda ham normal rivojlanish kuzatilgan. Bu tajribalardan xulosa shuki, birinchidan, rivojlanishning qaysi bosqichida embrion qismlarida determinasiya jarayoni boshlanishi, ikkinchidan, regulyasiya hodisasi determinasiya ustidan to'liq nazorat qilishi aniqlandi.

Differensiasiya va determinasiya muammolarini o'rganishda nemis olimi G. Shpeman va uning shogirdlarining xizmatlari katta bo'ldi. Ular embrionda "tashkiliy markaz" borligini aniqladi. Yangi mikroxirurgiya usuli bilan embrionning bir qismini boshqa embrionga transplantasiya qildilar. Bunda bir tur doirasida gomotransplantasiya, bir avlod turlari o'rtasida geterotransplantasiya, uzoq formalar o'rtasida ksenoplastika amalga oshirildi. Bu usul ko'plab yangiliklarga sabab bo'ldi.

XX asr boshlarida bir organing boshqa organ ta'sirida kelib chiqishi isbotlandi va bu jarayon induksiya deb ataladi. Tajribalarda aniqlanishicha, ko'z to'qimalari ta'sirida boshqa to'qimalardan ko'z gavhari hosil bo'lganligi aniqlangan. Ma'lum bir to'qima qaysi organni hosil qilishi va ma'lum organni har qanday to'qimadan hosil qilish nazariy va amaliy jihatdan katta ahamiyatga ega. Induksiyaga ega bo'lgan organlar to'qimasining asosini oqsil tashkil etadi. Induksiyaga olib keluvchi omillar induktorlar deyiladi.

A. Veysmanning embrion plazmasi nazariyasiga ko'ra, embrion qismlarining kelib chiqishida embrionning yoki tuxumning plazmasi muhim ahamiyatga ega. Bu plazmani Veysman jinsiy hujayralarning xromatini deb atadi. Xromatin zarrachalarining har biri ma'lum organlar kelib chiqishiga sababchi bo'ladi. Bu zarrachalarni Veysman determinantlar yoki kelajakni aniqlovchi deb nomladi. Urug'langan tuxumning maydalanishi tufayli hosil bo'lgan blastomerlarning bir qismi embrionning chap tomonini, ikkinchisi esa o'ng tomonini hosil qiladigan determinantlarga aylanadi. Embrionda determinantlarning soni bir xil bo'ladi. Har bir bo'linishdan keyin determinantlar soni o'zgarmasa ham uning sifati o'zgaradi. Veysman o'z nazariyasida yadroning irsiy belgilarni avloddan-avlodga o'tkazish qobiliyatidan tashqari, organizmning tuzilishida ham muhim ahamiyatga ega ekanligini ko'rsatib bergan. Veysman o'zining dunyoqarashi bilan preformistlarga yaqinlashadi, ammo Veysman fikricha, tuxum hujayrada oldindan tayyor organizm bo'lmaydi, balki organlarning paydo bo'lishini

xromatinlar belgilaydi. Veysman xato fikrlar aytgan bo'lsa ham, u birinchi bo'lib rivojlanish paytida jinsiy hujayralarning yadrosida o'zgarishlar bo'lishini tajribalar yo'li bilan isbotlagan.

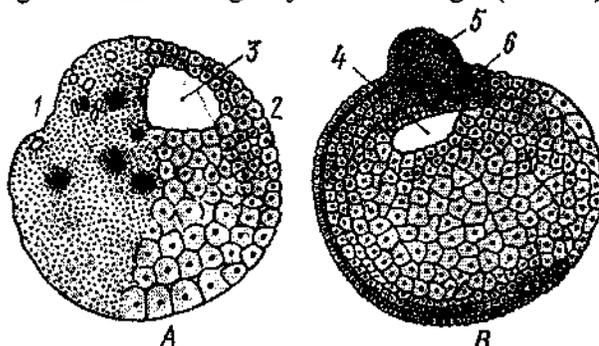
1869 yilda E. Gekkel, 1883 yilda V. Ru embrionning izolyasiyalangan blastomerlaridan butun organizm paydo bo'lishini tajribalarda kuzatganlar. XIX asrning boshlarida rivojlanish to'g'risida fanda ancha ilmiy dalillar to'plangan edi. Ana shu ma'lumotlarga asoslanib, hayvonlarning ko'payish usullarining umumiy qonuniyatlari va biogenetik qonun yaratildi. Biogenetik qonunga ko'ra, bir hayvonning ontogenezida evolyusion jihatdan undan past bosqichda turadigan hayvonning belgilari takrorlanadi. Bu qonunni isbotlash uchun embrional taraqqiyot qanday sodir bo'lishini tajribalarda isbotlashga kirishildi. Shunday qilib, eksperimental embriologiya paydo bo'ldi. Bu fan oldida hozirgacha yechilmagan muammolar ko'p.

Eksperimental embriologiya yoki rivojlanish mexanikasining asoschisi V. Ru hisoblanadi. Ru rivojlanish jarayonida sababsiz, tasodifiy hodisalar bo'lishini tan olmas edi. Uni shakl emas, bu shaklga olib keluvchi sabablar qiziqtirar edi. Shuning uchun u har qanday shaklga olib keluvchi sabablarni tajribalar yo'li bilan tekshirar edi. Urug'langan tuxumdan organlarning differensiallanishi, rivojlanish yo'nalishi, rivojlanishning tuxumga yoki tashqi muhitga bog'liqligini aniqlash Runing asosiy maqsadi edi. Maydalanishning boshlang'ich davrlarida blastomerning erkin differensiasiyasi, keyinchalik esa differensiasiya bosh-qa organlarga bog'liq bo'lishini aniqladi. Runing birinchi tajribalari hujayraning determinasiyalanishi sabablarini o'rganishga bag'ishlangan va bu tajribalarni qurbaqa embrioni ustida o'tkazdi.

1888 yilda V. Ru zigotadan ikkita blastomer hosil bo'lganda ularning bittasini qizdirilgan nina bilan buzgan va ikkinchisining rivojlanishini kuzatgan (72-rasm).

72-rasm. V. Ru tajribasi (B.P. Tokin, 1987 bo'yicha).

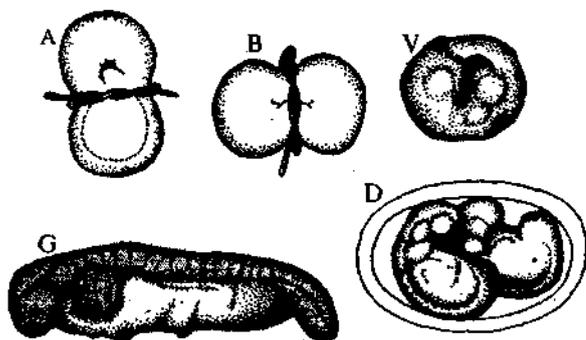
A-ikkita blastomerlik davrida bitta blastomerni o'ldirgandan keyin ikkinchisidan yarimta embrion taraqqiy etishi;



B-neyrula davridagi embrion: 1-embriinning o'lik qismi; 2-embriinning tirik qismi; 3-blastosel; 4-arxenteron; 5-nerv valigi; 6-xorda.

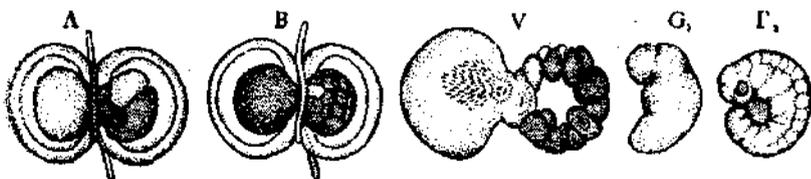
Bu blastomer rivojlanib, yarimta embrion hosil qilgan. Bu tajribalardan shunday xulosa chiqarish mumkinki, ikkita blastomerning har biri embrionning bir qismini hosil qiladi. Keyinchalik aniqlanishicha, bu tajriba noto'g'ri o'tkazilgan. Chunki o'ldirilgan blastomer o'z joyida qoldirilgan va u sog'lom blastomerning erkin (normal) rivojlanishiga to'sqinlik qilgan.

1895 yilda V.R. Enders urug'langan tuxumni soch tolasi bilan ikki bo'lakka bo'lgan va har bir bo'lakdan to'la embrion paydo bo'lganligini kuzatgan. G. Shpeman (1902-1903) xuddi shu usul bilan embrionni blastula va gastrula davrlarida ikkiga bo'lgan (73-rasm). Agar bo'linish teng bo'lsa, har bir bo'lakdan mustaqil embrion rivojlanadi. Agar bo'linish teng bo'lmasa, ya'ni yadro bitta hujayrada qolsa, yadrosiz hujayra bo'linishni davom ettira olmaydi, yadroli hujayra bo'linib, to'la organizm hosil qiladi (74-rasm). Bu tajribadan xulosa shuki, determinasiya rivojlanishning boshlang'ich davrida emas, balki keyinroq sodir bo'ladi.



73-rasm. Triton tuxumining frontal (A) va sagittal (B) tomondan ajratilishiga oid G. Shpeman tajribalari (K.G. Gazaryan, L.V. Belousov, 1983 bo'yicha).

V-differensiallashmagan to'qimaning ventral qismidan hosil bo'lishi; G-kulrang o'roq qismi bo'lgan normal embrionning dorsal qismidan hosil bo'lishi; D-sagittal tomondan ajratilgan blastomerdan normal embrion taraqqiy etishi.



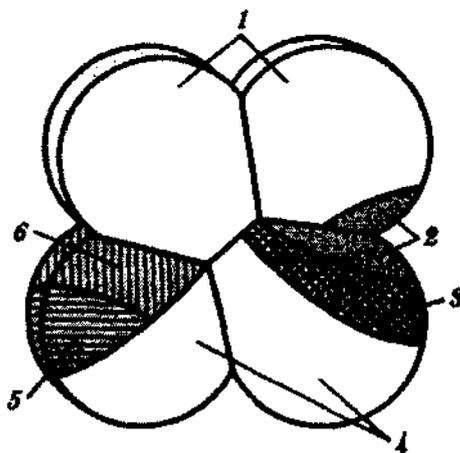
74-rasm. Tritonning maydalanayotgan tuxum hujayrasi yadro potensiyasini aniqlashga oid G. Shpeman tajribalari (K.G. Gazaryan, L.V. Belousov, 1983 bo'yicha).

A, B-tuxumning o'ng tomondagi yadroli qismining maydalanishi; V-bitta yadroning chap tomondagi yadrosiz qismga kirishi; G1-G2-har ikkala yarim tuxumdan normal embrion taraqqiy etishi.

G. Shpeman (1916-1919) va uning shogirdlari amfibiyalar embrional rivojlanishi davrida to'qimalarni bir joydan ikkinchi joyga ko'chirib o'tkazish ustida ham tajribalar o'tkazgan. Agar gastrulyasiya boshlangan davrda bir bo'lak to'qimani nerv sistemasi hosil bo'ladigan joydan olib qorin qism hosil bo'ladigan joyga o'tkazilsa, nerv to'qimadan qorin qism hosil bo'lganligi kuzatilgan. Chunki nerv to'qimasi boshqa joyga o'tkazilganda atrofidagi to'qimalar ta'sirida bo'lajak xususiyatini yo'qotadi va yangi joyga xos bo'lgan to'qimaga aylanadi. Agar shunday tajriba gastrulyasiya jarayonining oxirida o'tkazilsa, unda yangi joyga o'tkazilgan to'qima o'z xususiyatlarini yo'qotmaydi va qorin qismga o'tkazilgan nerv to'qimasidan nerv sistemasi taraqqiy etadi. Bu tajribalardan xulosa shuki, gastrulyasiyaning oxirgi yoki neyruulyasiyaning boshlang'ich davrlarida determinasiya boshlanadi va bu davrda to'qimaning kelajakda qanday organ hosil qilishi aniqlangan va uni o'zgartirib bo'lmaydi.

V. Fogt (1925) gastrulyasiya bosqichida embrionning bir qismini agar neytral qizil yoki nidiy havorang bo'yoqlari bilan bo'yaganda bo'yalgan hujayralar yonidagi hujayralarni ham bo'yagan. Shu usul bilan Fogt qaysi hujayralardan qanday organlar paydo bo'lishini aniqlagan va ana shu ma'lumotlarga asoslanib, organlarning prezumptiv xaritasini tuzgan (75-rasm).

75-rasm. Assidiya embrionining 8 ta blastomerlik davrida prezumptiv xaritasi (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).  
1-epidermis; 2-nerv plastinkasi; 3-xorda; 4-entoderma; 5-somitlar; 6-mezenxima.



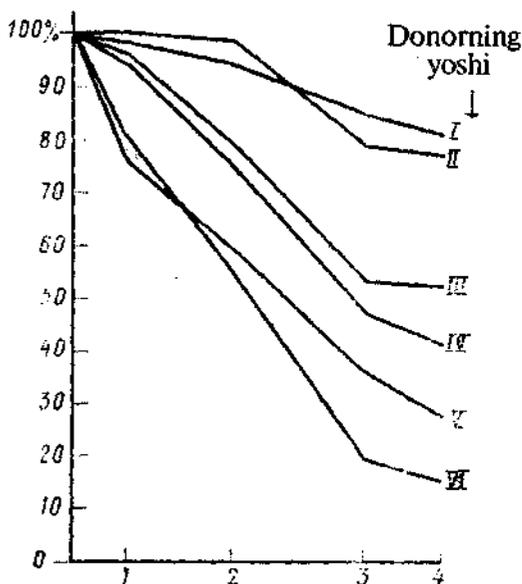
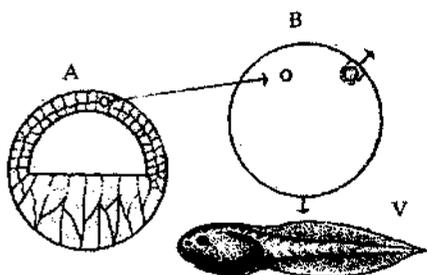
Hozirgi fan va texnikaning rivojlangan davrida hujayraning yadrosini boshqa hujayraga ko'chirib o'tkazish imkoniyatlari mavjud. Bu usul bilan genomning qaysi paytda o'zgartirish mumkinligini aniqlash imkoniyatlari paydo bo'ldi. Blastula paytida hujayradan yadroni olib rivojlanishi boshlanayotgan hujayraga o'tkazilsa, ko'pchilik holatlarda normal organizm paydo bo'lgan (76-rasm).

76-rasm. Baqaning somatik hujayrasining yadrosini tuxum hujayraga ko'chirib o'tkazish (J.Gerdon, 1977 bo'yicha).

A-donor baqa embrionining blastula davri; B-urug'lanmagan resipent tuxum hujayra; V-yadrosi almashtirilgan tuxum hujayradan taraqqiy etgan itbaliq.

Ordinata-absissa o'qida ko'rsatilgan bosqichning foiz hisobida yashab qolishi; I-blastula; II-gastrula; III-neyrula; IV-muskul reaksiyasining paydo bo'lishi; V-yurak urishining boshlanishi; VI-faol suzib yurishi.

Absissa o'qida taraqqiyot bosqichlari: 1-gastrula; 2-neyrula; 3-suzib yuruvchi itbaliq; 4-ozizlanuvchi itbaliq.



Agar bu tajribani gastrulyasiya yoki neyrulyasiya davrida o'tkazilsa, bunday holatlarda mayib, ba'zi organlari yetishmaydigan organizm paydo bo'ladi. Eritroblast sintezlay olmaydigan organizmning jinsiy hujayrasiga eritroblastlarni yaxshi sintezlaydigan hujayraning yadrosi ko'chirib o'tkazilsa, bunday holatda eritroblastlarni normal sintezlaydigan organizm paydo bo'lishi tajribalarda isbotlangan. 1975 yilda ingliz olimlari Keler va Milshteyn antitelo sintezlovchi, ammo sun'iy sharoitda sekin ko'payadigan limfositlar bilan cheksiz ko'payadigan, ammo antitelo sintezlay olmaydigan rak hujayralarini bir-biriga qo'shish natijasida tabiatda uchramaydigan gibrud hujayralar yaratdilar. Bunday hujayralar gibrudoma deb ataladi. Bu tajriba sun'iy sharoitda o'tkazildi va sun'iy sharoitda antitelo sintez qiluvchi hujayraning cheksiz ko'payishiga

crishildi. Gibridoma hujayrani maqsadga muvofiq har qanday hayvon yoki odam hujayrasini rak hujayrasiga qo'shib hosil qilish mumkin. Bundan tashqari, har xil turga kiradigan o'simliklar hujayrasini qo'shib, gibrid hujayrani sun'iy sharoitda o'stirib, yangi o'simlik turini yaratish usullari ham ishlab chiqilgan. 1977 yilda J. Gerdon yuksak hayvonlarning klonlarini yaratish usulini ishlab chiqdi.

Organizm qancha yuksak darajada taraqqiy etgan bo'lsa, uning hujayralari ham shuncha yuqori darajada differensiallashgan bo'ladi. Bu xulosa ham hujayra va yadro transplantasiyasiga oid tajribalar orqali chiqarildi.

Miksomisetlarning har bir hujayrasidan yangi organizm paydo bo'lishi mumkin. Ular organizmi spora, tola va bazal diskdan tashkil topadi. Hayvonlarda organizmni tashkil etadigan organlar embrion varaqlaridan paydo bo'ladi va har bir varaq ma'lum turda o'ziga xos organlarni hosil qiladi.

O'simliklar rivojlanishida embrion varaqlari hosil bo'lmaydi va ularning hujayralari kamroq determinasiyalanadi. Ammo o'simliklarda ham rivojlanish paytida hujayralar ikki qismga ajraladi. Ularning ustki qismi vegetativ yoki yer ustida joylashgan organlarni hosil qiladi, ichki yoki pastki qismi ildizni hosil qiladi. F.S. Styuard o'simlik hujayralarining rivojlanishiga ta'sir etadigan moddalarni aniqladi.

Bu tajribalar sabzi ustida o'tkazilgan. Sabzining floemasidan 2-3 sm qismi kesib olingan va bu qism inkubasion muhitda silkitish yo'li bilan hujayralarga ajratilgan. Bu hujayralarga gormonlarning konsentrasiyasini, o'sishga ta'sir etuvchi moddalar konsentrasiyasini va osmotik bosimni o'zgartirish orqali ta'sir etiladi. Bir hafta davomida ana shu ta'sirlar tufayli bitta hujayradan bitta sabzi o'simligi paydo bo'lganligi kuzatilgan. Bu o'simlik gul va urug' hosil qilgan (77-rasm). Shunday tajriba tamaki o'simligi ustida ham olib borilgan.

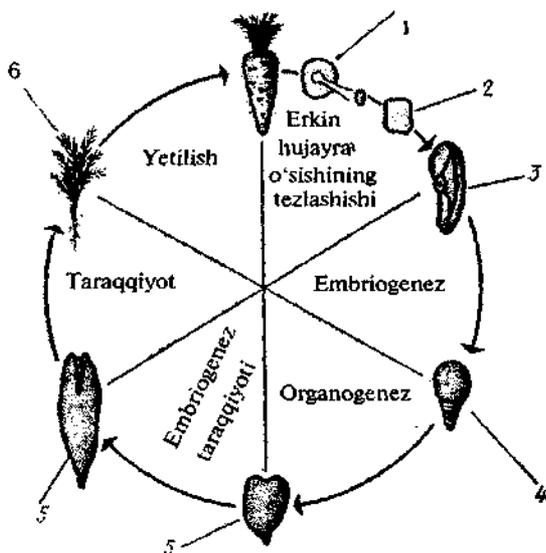
### **Embrion rivojlanishining dastlabki davrida uning qismlarining bir-biriga bog'liqligi**

Tuxum hujayra har bir tur hayvonda o'ziga xos tuzilishga ega bo'ladi va morfologik, biokimyoviy va fiziologik jihatdan murakkab tuzilgan. Har xil tuxumlar taraqqiyotining dastlabki davrlaridan boshlab determinasiyalashgan bo'ladi.

Spiral maydalanadigan tuxumlarda blastomerlar taqdiri oldindan aniqlangan bo'ladi. Bunday tuxumlar determinasiyalangan tuxumlar deyiladi. Pluteus taraqqiyoti davrida 16 ta blastomer hosil bo'lganda 8 ta yuqorida joylashgan blastomerlardan ektoderma, oldingi to'rttasidan birlamchi ichak,

77-rasm. Maxsus eritmada sabzi hujayralaridan to'liq organizm hosil bo'lishi (K. G. Gazaryan, L. V. Belousov, 1983 bo'yicha).

1-maxsus eritmaga solingan ildiz bo'lagi; 2-maxsus eritmada proliferasiyalanuvchi hujayra; 3-maxsus eritmada izolyasiyalangan hujayra; 4-bitta hujayradan hosil bo'lgan dastlabki embrion; 5-embriionning keyingi bosqichi; 6-yosh o'simlik; 7-etilgan o'simlik.



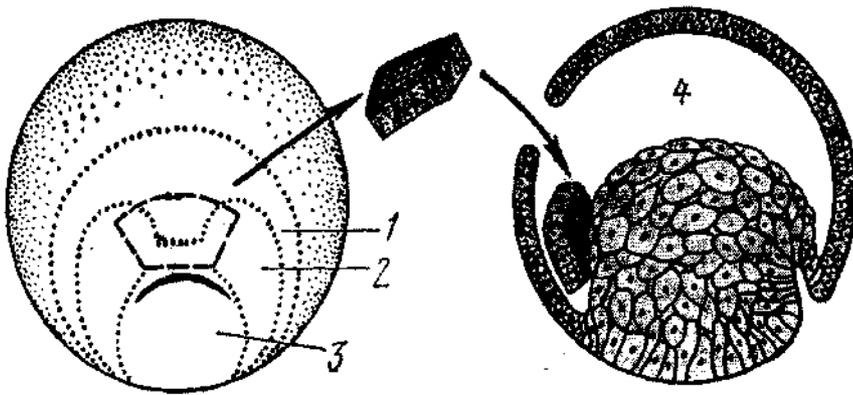
mikromerlardan mezenxima hosil bo'ladi. Bunday tuxumlar regulyasion tuxum deyiladi.

Maydalanish natijasida 2 ta blastomer hosil bo'lgandan keyin ularning har biri yangi biologik sistemaning ajralmas qismi hisoblanadi. Organizmning har bir bosqichi uning bir butunligi va integrasiyasining yangi ko'rinishi hisoblanadi.

V. Fogt baqa embrionining blastula davrida prezumptiv xartisini tajribalar orqali aniqlashga muvaffaq bo'ldi. Har bir organ dastlab embrionning qaysi blastomeridan, qaysi qavatidan hosil bo'lishi ham tajribalar yo'li bilan aniqlangan. Ana shu hujayralarning rivojlanish yo'lini o'zgartirish mumkinmi?

G. Shpeman triton embrion rivojlanishining blastula davrida bitta embriondan bir bo'lak medulyar plastinkani, ikkinchi embriondan teri ektodermasining o'zini bir-biriga almashtirib qo'ydi. Ko'chirib o'tkazilgan hujayralar o'zining yo'nalishi bo'yicha emas, balki atrofidagi hujayralar ta'sirida teri ektodermasidan nerv sistemasi, nerv plastinkasidan teri taraqqiy etdi. Xuddi shunday tajribalar ektoderma va mezoderma hujayralarida ham o'tkazilib, shunga o'xshash natijalar olindi (78-rasm). G. Shpeman blastula bosqichida embrionning ko'chirib o'tkazilgan qismi yangi organ hosil qilishini labil determinasiya deb atadi.

G. Shpeman va uning shogirdlarining aniqlashlaricha, determinasiya



78-rasm. Embriyning bir qismini transplantasiya qilish sxemasi (B.P.Tokin, 1987 bo'yicha). 1-nerv sistemasi; 2-somitlar; 3-entoderma; 4-blastosel.

manbai alohida hujayra, uning yadrosi va sitoplazmasi emas. Har bir hujayraning taqdiri organizmni tashkil etadigan hamma hujayralar bilan bog'liq

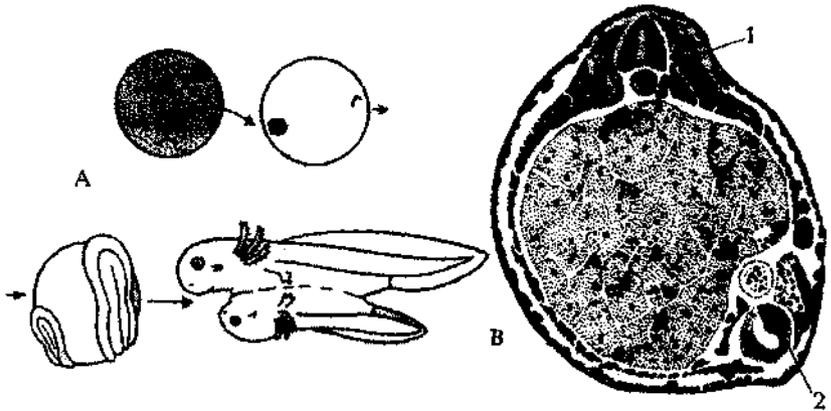
Ko'chirib o'tkazilgan hujayralarning yangi joyga moslashib, ma'lum organ yoki uning qismini hosil qilishini Shpeman stabil determinasiya deb atadi. Bu gastrulyasiyaning oxirida sodir bo'lishi mumkin. Ko'chirib o'tkazilgan bu hujayralar differensiallashib va determinasiyalanib doimiy organ hosil qildi, deb aytish mumkinmi?

Gastrulaning oxiri va neyru davrida determinasiya oxiriga yetdi, deb bo'lmaydi. Neyru davrida qayta determinasiya sodir bo'lganligi aniqlangan. Bunday tajribalar amfibiyalar ko'zi va eshitish organlari rivojlanishi misolida o'rganilgan. G.Shpeman (1901) qizdirilgan igna bilan baqa embriyoning ko'z bokalini neyru bosqichida, gavhar hosil bo'lishidan oldin buzadi. Natijada gavhar paydo bo'lmaydi. Demak, gavhar epidermisdan hosil bo'lsa, epidermis bilan ko'z bokali aloqada bo'lishi zarur. Agar ektoderma ko'chirib o'tkazilsa, undan gavhar hosil bo'ladi. Demak, determinasiya deyilganda organizmning ontogenez davrida hujayralarning o'zaro aloqada bo'lib, ma'lum rivojlanish yo'lini bosib o'tishi tushuniladi. Bu yo'lda hujayra o'zgaradi, ma'lum vazifalarni bajarishga ixtisoslashadi.

## Rivojlanayotgan embrionning “Tashkiliy markazlari”. Induksiya hodisasi

Rivojlanayotgan embrion qismlarining o‘zaro ta’siri embrional induksiya deyiladi. Embrionning ma’lum qismi boshqa qismiga ta’sir etib, uning rivojlanish yo‘nalishini o‘zgartirishi mumkin. G.Shpeman va uning shogirdlari (1924) embrionning ma’lum qismi taqdirini kuzatish uchun tritonning ikki turi: pigmenti bo‘lmagan oq tuxumli va sariq-kulrang rangli tuxumli tritonlardan foydalandi.

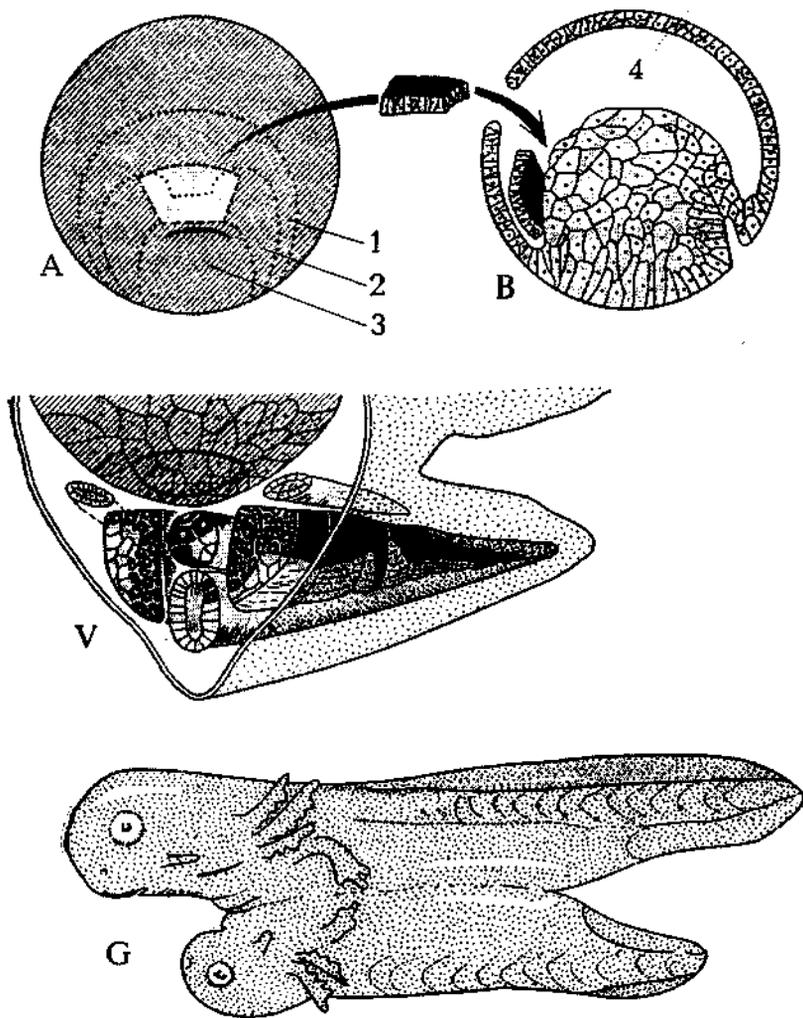
Taroqsimon triton embrionining gastrula davrida blastopor labining dorzal tomonidan bir bo‘lagini ola triton embrionining shu bosqichini yon yoki ventral tomoniga ko‘chirib o‘tkazdi. Ko‘chirib o‘tkazilgan joyda nerv nayi, xordavaboshqaorganlar taraqqiy etgan (79-rasm). Resipientda qo‘shimcha embrion hosil bo‘lishi ham mumkin, ammo donorning rangli hujayralarini har xil organlarda topish mumkin.



79-rasm. Donor embrion labining yelkatomonini resipient embrionning qorin tomonigako‘chirib o‘tkazish (V.N.Yargin va boshqalar, 1999 bo‘yicha).

A-tajriba sxemasi; B-o‘q organlarning paydo bo‘lishi (ko‘ndalang kesigi). 1-birlamchi embrion; 2-ikkilamchi embrion.

Bu tajribalardan quyidagi xulosalarni chiqarish mumkin. Birinchidan, blastopor labining yelka tomonidan ko‘chirib o‘tkazilgan hujayralar atrofidagi hujayralarning rivojlanishini o‘zgartirish mumkin. Ikkinchidan, resipient oldingi imkoniyatlarga nisbatan kengroq imkoniyatlarga ega bo‘ladi. Uchinchidan, embrional regulyasiya ishga tushadi va ma’lum natijalar paydo qiladi (80-rasm).



80-rasm. Amfibiyalar embrionining blastopor labini biridan ikkinchisiga ko'chirib o'tkazish (A va B) tufayli yangi embrion (G) hosil bo'ladi. Unda o'z-o'zini differensiasiya qiluvchi transplantant to'qimasi (V daqorarang bilan ko'rsatilgan) varesi pientning induksiyalovchi to'qimasi (V da oq rang bilan ko'rsatilgan) bor (B.Karlson, 1983 bo'yicha).  
 1-nerv sistemasi; 2-somitlar; 3-entoderma; 4-blastosel.

G.Shpeman blastopor labining yelka qismini birlamchi embrional "tashkilotchi" deb atadi. Chunki rivojlanishning dastlabki davrlarida bunday ta'sirni topib bo'lmadi, tashkilotchi deyilishiga sabab morfogenezga ta'sir etib, yangi organ hosil bo'lgan. Ayni paytda blastopor labi yelka qismining asosiy vazifasi xordomezodermal kurtakka tegishli bo'lib, uni birlamchi embrional induktor deb ataladi. Embrion bir qismining boshqa qismiga ta'sirini esa embrional induksiya deb ataladi.

Aniqlanishicha, o'lik to'qimalar, kimyoviy moddalar induksiya hosil qilishi mumkin. Shunday qilib, tashkilotchining kimyoviy tabiati aniqlandi. Shuning bilan birgalikda, javob reaksiyasi ham induktorning faqat kimyoviy tarkibiga bog'liq emasligi ma'lum bo'ldi.

Embriologlar fikricha, ba'zi induktorlar turli darajada to'qima taqdirini aniqlashga ixtisoslashgan bo'lishi mumkin. Agar gastrulaning dastlabki davrida blastopor labining yelka qismi ko'chirib o'tkazilsa, oldingi miya taraqqiy etadi. Agar gastrulaning keyingi davrida blastopor labining yelka qismi ko'chirib o'tkazilsa, orqa miya va mezodermal to'qima hosil bo'ladi. Shuningdek, nukleoproteinlar, neytrallovchi oqsillar mezoderma hosil bo'lishiga ta'sir etuvchi omil hisoblanadi. Agar ana shu ikki induktor qo'shilsa, yaxshi taraqqiy etgan embrion hosil bo'ladi. Boshqa induktorlar maxsus bo'lmagan ta'sir ko'rsatadi. Aniqlanishicha, eshitish xaltasi eshitish organiga har xil morfogenetik jarayonlarni faollashtiruvchi sifatida ta'sir etadi. Tritonning ko'chirib o'tkazilgan yon chiziq organi oyoqlarga induktor sifatida ta'sir etadi. Burun plakodi va gipofizni ko'chirib o'tkazish ham oyoqlar uchun induktor hisoblanadi. Qo'shimcha oyoqlar yon chiziq sohasida oson induksiyalanadi, oyoqlar yon tomonda ham hosil bo'ladi. Bu tajribalardan maxsus javoblar faqat induktorga emas, ta'sirotni qabul qilayotgan organlarga ham bog'liq, degan xulosa chiqadi.

Embrion ma'lum qismining har xil ta'sirotlarga prezumptiv taqdiri orqali javob berishi kompetensiya deb ataladi. Masalan, amfibiyalar nerv sistemasining hosil bo'lishi ektoderma qavat kompetensiyasiga kiradi va gastrulyasiyaning boshida paydo bo'ladi. Gastrulyasiyaning oxirida bu kompetensiya tugaydi. Shunday qilib, taraqqiyot yo'nalishini normal taraqqiy etadigan murtakka nisbatan kompetensiya sohasi yuqori bo'lganda o'zgartirish mumkin. Shuningdek, induksion ta'sir ma'lum intervalda ta'sir etganda ham o'zgarish bo'lishi mumkin.

Xordalilarning har xil vakillarida induksion aloqani o'rganishdan ma'lum bo'ldiki, kompetensiyaning muddati va sohalari har xil bo'ladi. Masalan, assidiyalarda 8 ta blastomerlik davrida hamma organlarning kurtagi ma'lum

bo'ladi. Shu davrda blastomerlar o'zni almashtirildi. Natijada xordomezoderma Ba'zan bitta induktor normal faoliyat ko'rsatmasa ham, organ taraqqiyoti normal o'tadi.

Ko'pchilik holatlarda embrionning bir-biriga yaqin qismlari o'zaro ta'sir etadi. Bunga misol oyoq kurtaklari hisoblanadi. Oyoqlar kurtaklari yon mezoderma va uni qoplab turgan ektoderma hujayralarining to'planishidan hosil bo'ladi. Oyoqlar taraqqiyoti somitlar yaqinida joylashgan mezoderma hujayralarining faollashuvidan boshlanadi. Ular oyoq hosil bo'ladigan mezoderma hujayralariga induksion ta'sir etadi. Faollashgan mezoderma hujayralari ektoderma hujayralariga ta'sir etadi. Ular bo'rtib, uchida apikal ektoderma taroqlari hosil bo'ladi. Apikal hujayralar oyoqning o'sishini tezlashtiradi. Mezoderma esa oyoq shaklini belgilaydi. Masalan, qushlarda qanotlar hosil bo'lib, par va patlar bilan qoplanadi.

Induksiyaning geteronom va gomonom turlari farqlanadi. Geteronom induksiyada embrionning bir bo'lagi boshqa organning (xordomezoderma nerv nayining) hosil bo'lishiga olib keladi. Gomonom induksiyada induktor atrofidagi hujayralarning o'z yo'nalishiga mos rivojlanishga yo'naltiradi. Masalan, boshqa embrionga ko'chirib o'tkazilgan nefrotom soha atrofidagi hujayralarning bosh miya kurtagini hosil qilishga, tog'ay fibroblastlari qo'shilsa, tog'ay hosil qilishga yo'naltiradi.

Induktorning ta'sirini sezish uchun to'qima hech bo'lmaganda minimal darajada takomillashgan bo'lishi lozim. Tarqoq hujayralar induktor ta'sirini sezmaydi. Induktor ta'sirini bir hujayra ham sezadi, ammo butun organizm induktor ta'sirini to'liq sezadi.

Morfogenez va hujayra differensiasiyasining induksion ta'sirini o'rganishga oid qiziqarli tajribalar o'tkazilgan.

Bezlar morfogeneziga mezenxima ta'sir etadi.

Keyingi yillarda induksiyaning molekulyar va hujayra mexanizmi o'rganilmoqda.

### **Embrional regulyasiya**

Embrional regulyasiya deyilganda butun embrion yoki uning ma'lum qismining taraqqiyoti tabiiy yoki sun'iy buzilishidan keyin qayta tiklanishi tushuniladi.

Embrionning regulyasion imkoniyatlarini o'rganish uchun quyidagi usullardan foydalanilgan: 1) embrion materialining bir qismini olib tashlash; 2) qo'shimcha material kiritish; 3) embrion qismlarini aralashtirib tashlash yoki sentrofuga yordamida aralashtirish. Bu jarayonlar tuxum, zigota,

maydalanish, gastrulyasiya va organogenez bosqichlarida amalga oshirildi.

Maydalanishgachaturxum hujayrasitoplazmasining bir qismi pi petkayoki sentrofuga yordamida olib tashlanadi. Aniqlanishicha, ko'pchilik holatlarda tuxum hujayra sitoplazmasining 1/3 qismi olinsa ham, normal taraqqiyot davom etadi, ba'zan kichikroq embrion hosil bo'lishi mumkin. Bunday ma'lumotlar kovakichlilar, kamtukli halqali chuvalchanglar, mollyuskalar, assidiyalar, ninatanlilar ustida o'tkazilgan tajribalar natijasida olingan. Ikki va undan ortiq tuxum hujayrani qo'shish natijasida ham normal embrion hosil bo'ladi.

Dengiz ti pratikani gonadasidan chiqqan tuxum ingichkaidishgasolinsa, ba'zi tuxumlar bir-biri bilan qo'shiladi. Agar ular sun'iy urug'lantirilsa, normal lichinka rivojlanadi, ammo hajmi va hujayralari ikki marta katta bo'ladi. Shunday qilib, ikkita ooplazma qo'shilsa, bitta organizm hosil bo'ladi.

Tuxum hujayra sentrofugalash ham qiziqarli ma'lumotlar beradi. Aniqlanishicha, chuvalchanglar, mollyuskalar, dengiz ti pratikani tuxumini kuchli sentrofugalash birinchi maydalanish egatchasini va rivojlanish yo'nalishini o'zgartira olmaydi. Normal lichinkada moddalarning normal taqsimlanganligini ko'rish mumkin. Ayrim ma'lumotlarga ko'ra, sitoplazmadagi moddalar rivojlanish yo'nalishini belgilay olmaydi. Rivojlanish yo'nalishi tuxumdagi energetik va fiziologik xususiyatlarga bog'liq. Bu tajribalardan xulosa shuki, ooplazmatik segregasiya determinasiyaning asosiy sababi emas, uning buzilishi tufayli embrional regulyasiya yuz beradi.

Maydalanish bosqichida ko'plab tajribalar o'tkazilgan. Deyarli hamma hayvonlarda birinchi maydalanishdan keyin blastomerlarni bir-biridan ajratilsa, ularning har biridan normal embrion rivojlanadi. Buni monozigotali egizaklar deyiladi. Dengiz ti pratikanida 4 tablastomerlik davrida ular ajratilsa, har biridan normal lichinka paydo bo'ladi. 8 ta blastomer hosil bo'lganda vegetativ qutbdagi blastomerlarda regulyasiya sodir bo'ladi, animal qutbdagi blastomerlarning rivojlanishi uchun ularni litiy tuzining eritmasiga solish kerak.

Maydalanish davrida regulyasiya sodir bo'lishi minogalar, baliqlar, amfibiyalar, yuksak umurtqalilarda uchraydi. Unga blastomerlarni izolyasiyalash va monozigotali egizaklar, qo'shaloqli mayiblargacha oid tajribalar misol bo'ladi.

To'rt hujayrali sichqon embrionining blastomerlarini bir-biridan ajratilsa, uchta blastosista va bitta trofoblastik xaltacha hosil bo'lgan. Nematodlarda ham shunday holatni kuzatish mumkin. Bu tajribalardan xulosa shuki, har bir alohida blastomerning morfogenez potensiyasi normal rivojlanishga nisbatan yuqori bo'ladi. Potensiya deyilganda embrion qismlarining maksimal imkoniyati, ya'ni rivojlanining imkoniyati yetganicha ro'yobga chiqarishi

tushuniladi. Normal rivojlanishda bu imkoniyatlarning bittasi ro'yobga chiqadi, boshqalari esa tajribalar yo'li bilan o'rganilishi mumkin. Keng potensiya toti potentlik ham deb ataladi.

Blastomerlarning keng potensiyasi ularni ko'chirib o'tkazish va o'rmini almashtirish orqali o'rganilishi mumkin. Dengiz ti pratikanining blastomerlarini ajratib, tartibsiz aralashtirilgan. Natijada normal lichinka hosil bo'lgan, ammo boshqa yo'nalish bilan paydo bo'lgan. Masalan, ichaklar invaginasiya yo'li bilan emas, shizosel, ya'ni zich hujayralarning tarqalishi yo'li bilan paydo bo'lgan. Bu regulyasiya jarayonining muhim xususiyati hisoblanadi.

Sut emizuvchilar blastomeri ko'chirib o'tkazilsa, ular o'tkazilgan joyga mos ravishda rivojlanadi. Trofoblastlar ko'chirib o'tkazilganda shunday holat kuzatilgan. Bunda blastomer taqdiri boshqa blastomerlar bilan aloqasiga bog'liq bo'ladi.

Agar embrion tana bo'shlig'iga joylashtirilsa, undan yirik o'stma (embriokarsinoma) hosil bo'ladi. Agar bu o'stma hujayrasi blastosista davrida o'tkazilsa, embrionning normal rivojlanishi kuzatiladi.

Determinasiya rivojlanishning oxirgi bosqichi bo'lmasa, embrional regulyasiya rivojlanishning asosini tashkil etadi. Embrional regulyasiya nemis embriologi G. Drish (1908) tomonidan aniqlangan. Shunday qilib, determinasiya va embrional regulyasiya bir-biriga qarama-qarshi, ammo embrion rivojlanishining bir butunligini ta'minlashda o'zaro bog'liqdir.

Determinasiya bir butun organizmdan uning qismlariga boradigan jarayon hisoblanadi. Chunki embrion rivojlanishining dastlabki davrida hali hujayra taqdiri aniqlanmagan bo'ladi. Keyinchalik embrion qismlari determinasiyalanadi. Odatda determinasiya differensiasiya bilan almashinadi va embrion qismlari ixtisoslashib, ular o'rtasida aloqa paydo bo'ladi. Agar jinsiy voyaga yetgan organizm lichinkadan oddiyroq tuzilgan bo'lsa, bu qonuniyatdan mustasno bo'ladi.

Taraqqiyotning regulyator xususiyati adaptiv imkoniyatlarga ega bo'lib, agar bir bosqich pasaysa yoki tushib qolsa ham, normal rivojlanish davom etishi mumkin. Noqulay sharoitda o'zgaruvchanlik imkoniyati evolyusion qayta qurish uchun manba bo'lishi mumkin. Bu ma'lumotlar umurtqalilar tuxumining regulyasion tipiga xos bo'lib, ularda umurtqasiz hayvonlarga nisbatan embrional regulyasiya kuchliroq namoyon bo'ladi.

I.I. Shmalgauzen individual rivojlanish davrida organizmning bir butunligi haqida. I.I. Shmalgauzen birinchi bo'lib ontogenez va filogenez davrida

organizmning bir butunligi muammosini o'rgandi. Bungacha integrasiya muammosi bilan fiziologlar shug'ullanishgan, embriologlar esa differensiasiya muammosini o'rganishgan. Organizm bir butunligi tushunchasiga I.I. Shmalgauzen ilmiy jihatdan ta'rif bergan. Organizm rivojlanishining hamma bosqichlarida bir butun sistemadan iborat bo'ladi.

Organizmning progressiv murakkablashuvi butun organizmning differensiasiyasi va qismlarining ixtisoslashishi hisoblanadi. Har bir qism o'zining mustaqil vazifalariga ega bo'ladi. Organlarning har qanday ixtisoslashishi organizmning boshqa qismlari bilan bog'liq. I.I. Shmalgauzen fikricha, organ qancha ko'p ixtisoslashgan bo'lsa, shuncha ko'p boshqa organlar bilan bog'liq bo'ladi. "Har bir organning maxsus funksiyasi bor. Ammo bu vazifa, bir tomondan, butun organizmga bo'ysunadi, ikkinchi tomondan, bu vazifa shu organi tashkil etadigan to'qima va hujayralar orqali boshqariladi. Har qanday yuqori sistema quyi sistema ishini boshqaradi va koordinasiyalaydi. Ana shunda regulyasiya sikli namoyon bo'ladi. Bu sikl bir-biridan izolyasiyalanmagan, balki chiqish va kirish kanallari bilan bog'langan. Shuning bilan birgalikda yuqori sistema funksiyasi quyi sistema ishining yig'indisi emas, balki integrasiyasidan iboratdir", degan edi. "...Individual rivojlanishni harakatlantiruvchi kuch embrion differensiasiyalanganda paydo bo'lib, o'zaro ta'sir tufayli bu differensiasiya natija beradi. O'zaro ta'sir yangi differensiasiyaga olib keladi. Organizmning chidamliligi uning tuzilishining mustahkamligi bilan emas, qismlari o'zaro aloqasining murakkabligi va regulyasiyasi bilan ifodalanadi. Ana shularga asoslanib, organizm hamma bosqichlarida bir butun sistema sifatida o'sadi".

I.I. Shmalgauzen fikricha, ingduktor shartli tushuncha bo'lib, u o'zgarib turadi. Shunday qilib, determinasiya va differensiasiya tahlili embriologiyaning boshqa qonuniyatlariga mos keladi va embrionni o'rganishga yordam beradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Differensiasiya nima?
2. Determinasiya nima?
3. G.Shpeman tajribalarini izohlang.
4. V. Ru tajribalarini izohlang.
5. A.Veysmanning embrion plazmasi nazariyasining mohiyatini ayting.
6. V. Fogt tajribalarini izohlang.
7. F. Styuard tajribalarini izohlang.

8. Gibridoma hujayralar yaratish bo'yicha qanday tajribalar o'tkazilgan?
9. Induksiya nima?
10. Birlamchi, ikkilamchi, uchlamchi induksiya nima?
11. Embrion qismlari o'rtasidagi bog'liqlikni ayting.
12. Tashkiliy markaz yoki tashkilotchi nima?
13. Kompetensiya nima?
14. Embirional regulyasiya nima?
15. Potensiya, totipotentlik nima?
16. Differensiasiya, determinasiya, induksiya va embrional regulyasiya o'rtasidagi bog'liqlik nimalardan iborat?
17. Organizmning bir butunligi haqida I.I. Shmalgauzen qanday mulohaza yuritgan?

## VIII-BOB. EMBRION QAVATLARIDAN ORGANLARNING HOSIL BO'LISHI

Embrion qavatlaridan organlarning paydo bo'lishi organogenez deyiladi. Organogenez shaklining o'zgarishi, to'qimaning biokimyoviy va fiziologik jarayonlarining paydo bo'lishi kabi hodisalarni o'z ichiga oladi. Ayni paytda fanda hamma hayvonlar organlarining paydo bo'lishi haqida to'liq ma'lumotlar yo'q. Shuning uchun asosan umurtqali hayvonlar organogeneziga ko'proq e'tibor beriladi. Chunki umurtqasiz hayvonlarga qaraganda umurtqali hayvonlar organogenezi ko'proq o'rganilgan. Tibbiyot va veterinariya fanlari uchun ham bunday ma'lumotlar juda muhimdir. Embrion varaqlaridan organlar hosil bo'lishi zigota, blastula, gastrulyasiya, embrion varaqlari, to'qimalar va organlar bosqichlaridan iborat (81-rasm).

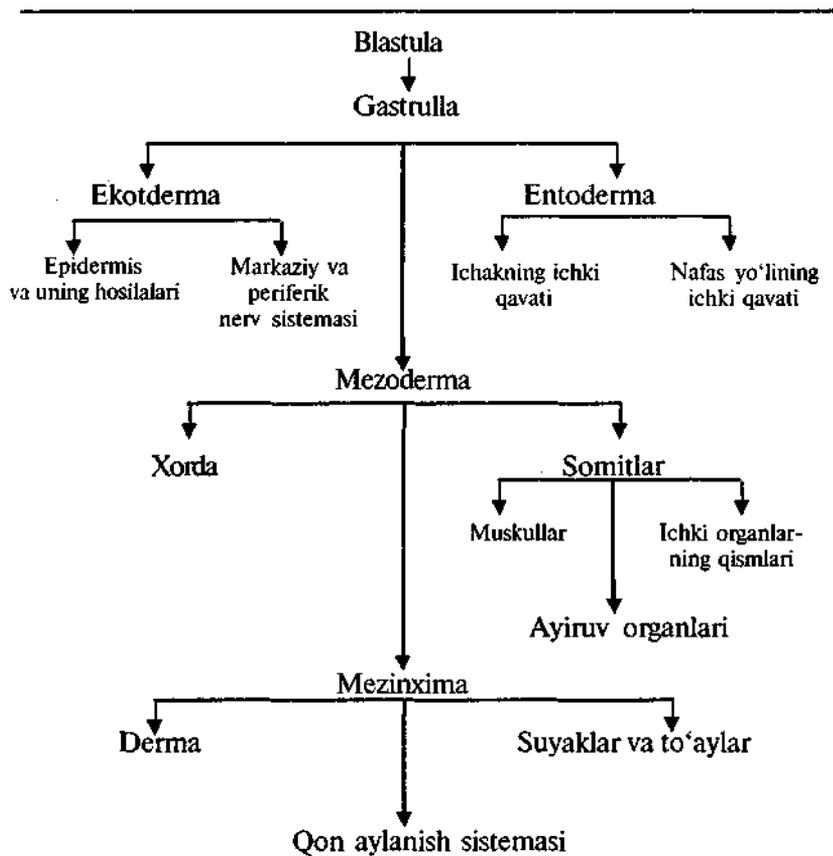
Embrionning ma'lum qavatidan ma'lum organlar paydo bo'ladi. Ammo ba'zi organlar (tuxumdon, ichaklar, quloq, burun va boshqalar) hosil bo'lishida embrionning hamma qavatlarini ishtirok etadi. Shuning uchun organlarning embrion qavatlarining qaysi biridan kelib chiqishini belgilash shartlidir.

### Ektodermadan hosil bo'ladigan organlar

Embrionning ektoderma qavatidan bezlar, tuklar, teri va boshqa epiteliy to'qimasining hosilalari, nerv va sezgi organlari hosil bo'ladi (5-jadval).

**Neyrulyasiya.** Umurtqali hayvonlar embrion taraqqiyotida gastrulyasiyadan keyin neyrulyasiya, ya'ni o'q organlar - nerv nayi (bu bosqichning nomi shundan olingan), xorda va mezodermal somit paydo bo'lishi bosqichi sodir bo'ladi. Bu bosqichdagi embrion neyrula deb ataladi. Nerv sistemasini hosil qiluvchi hujayralar yirik bo'lib, ular xorda va somitni ustidan yopib turadi. Nerv plastinkasining chetidan 2 ta nerv yoki medulyar valik boshlanib, ular nerv sistemasini hosil qiladi. Bu valiklar dastlab embrionning oldingi qismida, keyin o'rta va orqa qismida hosil bo'ladi. Ular birikib, nerv yoki medulyar nayni hosil qiladi. Bu naydan orqa miya taraqqiy etadi. Uning oldingi qismi kengayib, bosh miya hosil bo'ladi. Medulyar nay epidermisdan to'liq ajraladi. Epidermisning chetlari nerv nayining ustki qismi bilan birikadi. Shunday qilib, nerv nayi orqa va bosh miyaga aylanadi (82-rasm).

Nerv nayi oldingi qismining turli joylarining notekis o'sishi tufayli har xil kattalikdagi kengaygan joylar paydo bo'ladi (83-rasm). Ayniqsa, 3 ta: oldingi, o'rta va orqa miya pufagi hosil bo'ladi. Oldingi miya pufagi keyinchalik katta miyaga yoki oxirgi miyaga va oraliq miyaga aylanadi. O'rta miya pufagidan



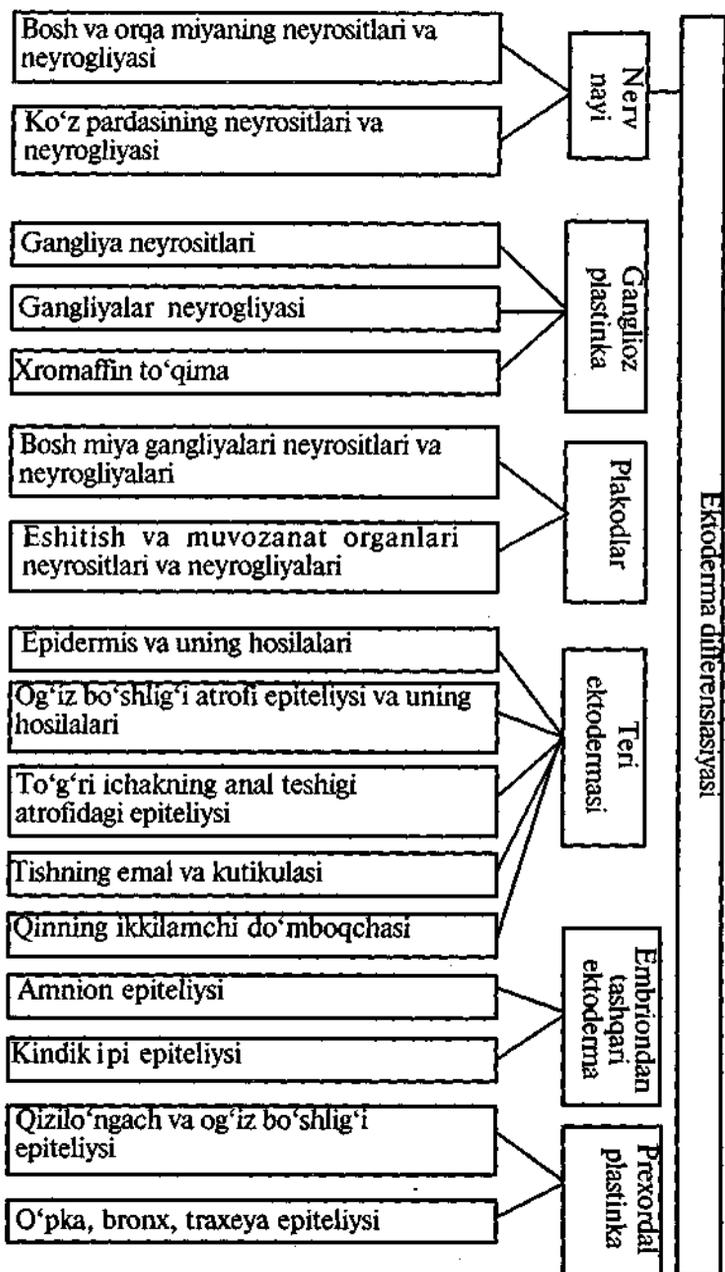
81-rasm. Umurtqali hayvonlar embrion varaqlaridan organlarning hosil bo'lish bosqichlari (M.Zusman, 1977 bo'yicha).

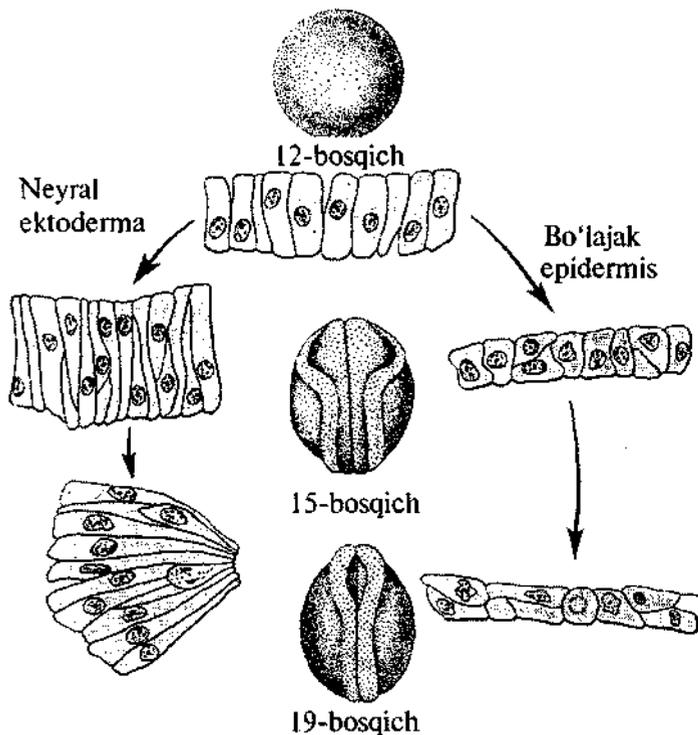
o'rtamiya hosil bo'ladi, orqamiya pufagidan miyacha, miya ko'prigi va uzunchoq miya hosil bo'ladi.

Oraliq miyaning pastki qismidan gipofiz, devoridan esagi potalamus va epifiz bezlari paydo bo'ladi.

Nerv sistemasining murakkabligiga qarab har xil hayvonlarda markaziy nerv sistemasining o'ziga xos anatomik, gistologik xususiyatlari paydo bo'lgan.

5-jadval  
 Embriion varaqclarining differensiasiyasi (organlar va organ qismlarining hosil bo'lishi)  
 (V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha)





82-rasm. Triton embrionining neyruyasiya davrida ektodermal hujayralar shaklining o'zgarishi (B.Karison, 1983 bo'yicha).

Tuban umurtqali hayvonlarda, jumladan, jinsiy voyaga yetgan akulasimon baliqlarda nerv sistemasi embrionning nerv sistemasidan deyarli farq qilmaydi. Yuksak umurtqalilarda, ayniqsa, odamlarning embrionining bosh miyasi morfologik jihatdan jinsiy voyaga yetgan baliq yoki amfibiya bosh miyasidan farq qilmaydi. Ammo odam jinsiy voyaga yetganda uning miyasi tuzilishi jihatdan tuban umurtqalilarning miyasidan tubdan farq qiladi. Progressiv evolyusiyasi jarayonida organizmlarni tashkil etadigan hamma organlar ham murakkablashmagan. Masalan, qushlarning yoki hasharotlar ko'zining ayrim xususiyatlari sut emizuvchilarning ko'ziga nisbatan yuqori darajada tuzilgan. Bosh miya odamning kelib chiqishi va evolyusiyasi jarayonida yuksak darajada takomillashgan.

**Orqa miya va periferik nerv sistemasining rivojlanishi.** Orqa miyaning rivojlanishi davrida uning devorining hujayralari ikki yo'nalishda

differensiasiyalashadi: biridan neyrogliya (miya nerv hujayralarini oziqlantiruvchi), ikkinchisidan nerv hujayralari hosil bo'ladi. Neyrogliya nerv hujayralarining atrofida joylashadi. Neyroblastdan hosil bo'ladigan hujayralarning tanasi orqa miyaning kulrang (ichki) moddasini, nerv tolalari esa uning oq (tashqi) moddasini hosil qiladi.

Rivojlanayotgan bosh miya nervlarini 3 guruhga bo'lish mumkin:

1. Sezuvchi nervlar, ulardan uch shoxli nervning hidlash, eshitish va ko'rish tarmoqlari hosil bo'ladi.

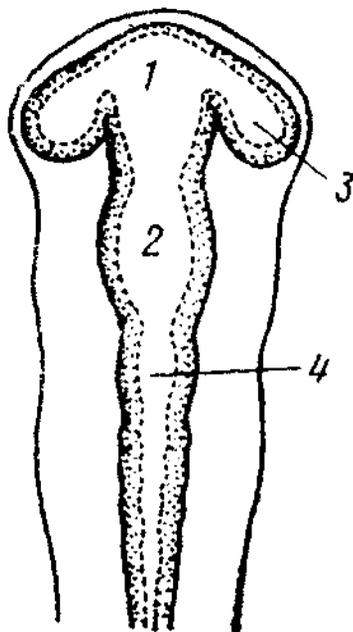
2. Harakatlantiruvchi nervlar, bularga ko'zni harakatlantiruvchi muskul nervi va taktil nervlari misol bo'ladi.

3. Aralash nervlar, bular bosh miyaning harakatlantiruvchi nerv tolalari va sezuvchi nervning tugunlaridan paydo bo'ladi.

**Ko'zning rivojlanishi.** Hayvonlar ko'zining rivojlanishi amfibiyalar misolida o'rganilgan. Embrion rivojlanishi davrida ko'z dastlab oraliq miya devorining qatlamlanishi tufayli ko'z pufagi sifatida paydo bo'ladi. V. I. Balinskiy (1958) fikricha, baqada ko'z pufagi oldingi miyaning 10-50% ini tashkil etadi. Suyakli baliqlar, repteliyalar va qushlarning embrion rivojlanishi davrida ko'z hajmi amfibiyalar ko'ziga nisbatan yirikroq bo'ladi, sut emizuvchilarda esa unchalik katta bo'lmaydi. Ko'z pufagi rivojlanishi bilan bosh miyaga ko'z poyachasi birlashib turadi (84-rasm).

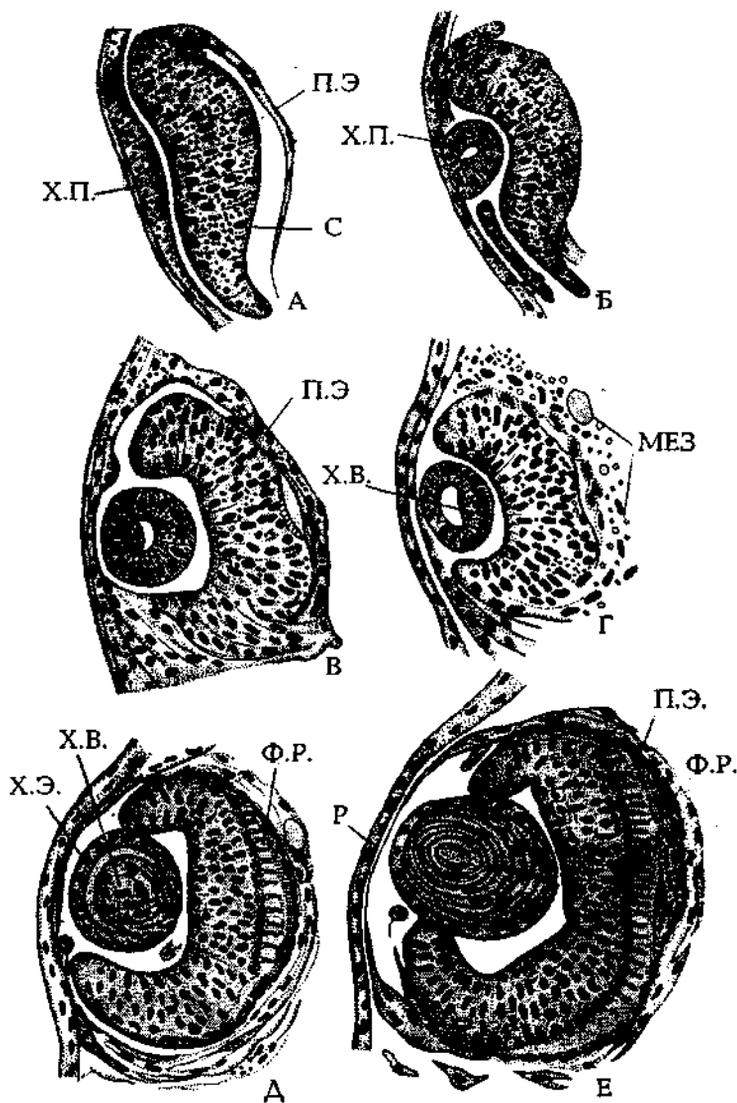
Ko'z pufagining kattalashuvi bilan unda murakkab morfologik o'zgarishlar sodir bo'ladi. Uning tashqi yuzasi qayrilib, ikki qavatli ko'z bokalini hosil qiladi. Ichki qavati to'r qavatga, tashqisi pigmentli qavatga aylanadi. Ko'z olmasining bo'shlig'i shishasimon tana bilan to'lib, ko'zning orqa kamerasini hosil qiladi. Ammo shishasimon tanachaning hosil bo'lishida mezoderma hujayralari ham qatnashadi.

Ko'z teshigi dastlab katta bo'lib, keyinchalik kichiklashib boradi. Bu kichiklashuv chetlarida ko'proq, o'rtasida kamroq sodir bo'ladi.



83-rasm. Ikki kunlik tovuq embrionida bosh miyaning rivojlanishi (B.Petten, 1944 bo'yicha).

1-oldingi miya; 2-o'rta miya; 3-ko'z xaltasi; 4-orqa miya.



84-rasm. Dumli amfibiyalar ko'z rivojlanishi (A-E) bosqichlarining ketma-ketligi (G.Shpeman, 1936 bo'yicha).  
 S-to'r parda; r-shox parda; x.p-gavhar plakodi; x.e-gavhar epiteliysi; x.v-gavhar tolasi; fr-fotoreseptor; p.e-pigmentli epiteliy; mez-mezenxima.

Ichki qavatning orqa qismi to'rt pardaning ko'rish qismiga, oldingi qismi kripikli vakamalak qismiga aylanadi. Kripikli tanadan kripikli muskul hosil bo'lib, unga gavhar birlashadi. Kamalak qismdan kamalak qavat, to'rt pardaning hujayralaridan ko'rish nervlari, mezodermadan qon tomirlari hosil bo'ladi.

Ko'zning normal ko'rish uchun uning yordamchi qismlari - ko'z soqqasini harakatlantiruvchi muskullar, ko'z yoshi bezi, qovoq kripiklarining hosil bo'lishi va funksiyasi ham muhim ahamiyatga ega.

Ko'zning tashqi qavati mezenximadan hosil bo'ladi. Mezenximaning ichki qavat hujayralaridan pigmentli epiteliyni o'rab turgan qon tomirlari hosil bo'ladi. Keyinchalik undan tomirli qavat rivojlanadi. Mezenximaning tashqi hujayralaridan oq (sklera) qavat hosil bo'ladi. Bu qavat ko'zni himoya va ko'z muskullariga birlashtirish vazifasini bajaradi.

G. Shpeman (1901) va O. Mangold (1931) tajribalaridan ma'lum bo'lishicha, teri va shox pardaning ma'lum qismining o'zgarishiga gavhar va ko'z soqqasining ta'siri bor. Agar ko'z olmasini shox parda hosil bo'lguncha olib tashlansa, u rivojlanmaydi. Shunga ko'ra, shox modda ko'z rivojlanishining hamma bosqichlarida zarur. Agar amfibiya lichinkasini yoki voyaga yetgan formasining ko'zini olib tashlansa, shox modda tezda yaltiroqligini yo'qotib, teri tarkibiga aylanadi.

**Epidermis va undan hosil bo'ladigan organlar** rivojlanishi. Embriyning ustki qismidagi ektodermaning ko'p qismi neyruilyasiyadan keyin terining epidermis qismini hosil qiladi. Ko'plab organlar va organlar qismlari tuklar, junlar, ter va sut bezlari epidermisning differensiasiyasi natijasida paydo bo'ladi. Qushlar va sut emizuvchilar embriyning epidermisi dastlab bir qavat hujayralardan iborat bo'ladi. Tovuq embriy rivojlanishining 7- kunda epidermis birlashtiruvchi to'qima bilan birgalikda ikki qavatli davrga o'tadi. Keyinchalik ichki qavat hosil bo'ladi. Tovuq embriyida 17-kunda epidermis ko'p qavatli holatga o'tadi. Chin teri yoki derma epiteliy va birlashtiruvchi to'qimalar bilan birgalikda differensiallashadi. Ular birgalikda terini organ sifatida namoyon etadi. Terining birlashtiruvchi to'qimadan iborat qismi mezenximadan hosil bo'ladi.

Amfibiyalar embriyning dastlabki davrlarida epidermis ikki qavatli bo'lib, tashqi qavati periderma, ichki qavati sensor, ya'ni ba'zi sezgi organlar hosil bo'lishida ishtirok etuvchi qavat deb ataladi.

Epidermisdan hosil bo'ladigan organlar dastlab plastinkasimon kengaygan joydan iborat bo'lib, u plakod deb ataladi. Plakodlar dastlab juft bo'lib, ulardan hidlash, eshitish organlari, bosh nervlari rivojlanadi. Baliqlar yon chiziq organi ham epidermisdan hosil bo'ladi. Shunday qilib, epidermis va uning hosilalari embriyning ektoderma va mezoderma qavatlaridan paydo bo'ladi.

**Eshitish organining rivojlanishi.** Orqa miya atrofidagi eshitish plakodidan eshitish pufagi hosil bo'ladi. Embriion rivojlanishi davrida undan ichki quloq paydo bo'ladi. Amfibiyalarda eshitish organining paydo bo'lishida epidermisning ichki qavati qatnashadi. Amniotalarda eshitish plakodi hosil bo'lishida epidermisning hamma qismi qatnashadi. Yuqori o'simtasi endolimfa suyuqligini, pastki o'simtasi chig'anoqni hosil qiladi. Ichki quloq ektodermadan, labirintning tashqi tomoni esa mezenximadan iborat. O'rta quloq, uning eshitish suyaklari va tashqi quloq jabralardan hosil bo'ladi.

**Ganglioz plastinka.** Nerv sistemasi va sezgi organlari ektodermadan hosil bo'ladigan organlar orasida dominantlik qiladi. Nerv sistemasi faqat ektodermadan hosil bo'ladi. Nerv sistemasi va sezgi organlari har xil kurtaklardan hosil bo'ladi. Bu organlar nerv nayi, plakod, ganglioz plastinka bilan bog'liq bo'lib, ular ektodermadan kelib chiqqan. Ganglioz plastinka nerv sistemasidan tashqari boshqa organlar hosil bo'lishida ham ishtirok etadi.

Ganglioz plastinka neyruyasyadan keyin paydo bo'ladi. Amfibiyalar embrioni nerv nayining chetidan ektodermal hujayralar o'rtaga yig'iladi. Ganglioz plastinka melanofor va ektomezenximadan oldingi modda hisoblanadi. Ektomezenxima ektodermadan hosil bo'lib, bu embriion qavatlariga qonuniyatlariga ziddir (S. Gerstadius, 1967).

Ganglioz plastinka hujayralari har xil organlar hosil bo'lishida ishtirok etadi. Ganglioz plastinka hosil bo'lishi bilan nerv nayi va epidermis o'rtasiga migrasiya qiladi. Ganglioz plastinkadan prezumptiv organlarga hujayralar oqimi kela boshlaydi. Bu oqim bosh va bo'yiga boshqa organlarga nisbatan ko'proq keladi. Ganglioz plastinka asosan mezoderma va epidermis o'rtasida, epidermis devoriga aralashadi va nerv nayi bilan mezoderma o'rtasiga migrasiya qiladi.

Ganglioz plastinka hujayralari orqa miya gangliyalari, simpatik nerv sistemasi gangliyalari, visseral skelet, buyrak usti bezining mag'iz qismi, pigment hujayralari hosil bo'lishida ishtirok etadi. Pigmentlar epidermisda, sochda, tuklarda bo'ladi.

### **Entodermadan hosil bo'ladigan organlar**

Entodermadan ichak kanalining ichki epiteliy qavati, jigar, ovqat hazm qilish organlarining bezlari, nafas olish organlari epiteliysi, sariqlik xaltasining epiteliysi kabi organlar hosil bo'ladi (6-jadval).

**Tuban umurtqalilarda ovqat hazm qilish organlarining rivojlanishi.** Ovqat hazm qilish va nafas olish organlari hosil bo'lishida embriionning uchala

qavati ham ishtirok etadi. Umurtqali hayvonlar ovqat hazm qilish organlari hosil bo'lishi gastrulyasiya tiplariga bog'liq holda, har xil yo'llar bilan sodir bo'ladi. Shuning uchun ovqat hazm qilish organlari rivojlanishini dastlab to'la maydalanadigan tuban umurtqalilarda, keyin to'la bo'lmagan maydalanadigan yuksak umurtqalilarda ko'rib chiqamiz.

Lansetnikning birlamchi ichagining ichki qismi ektodermadan, ustki qismi prezumptiv xorda va mezodermadan hosil bo'ladi. Jinsiy voyaga yetgan lansetnikda ovqat hazm qilish organlari rivojlanishi xorda va mezoderma ektodermadan ajralishi bilan boshlanib, ichak bo'shlig'i faqat entodermal hujayralardan hosil bo'ladi. Minoga, miksina, ikki xil nafas oluvchi baliqlar, amfibiyalarda ham ovqat hazm qilish organlari shu yo'l bilan hosil bo'ladi. Oldingi ichak ancha kengaygan, orqa ichak biroz ingichka bo'ladi.

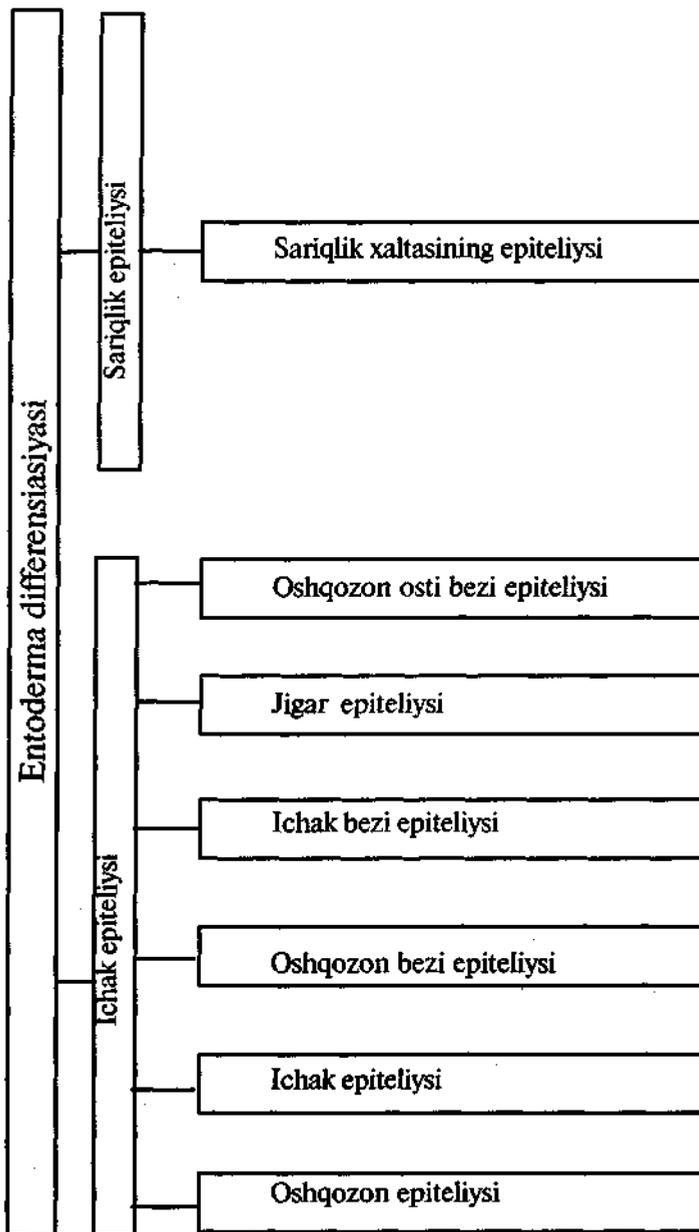
B. I. Balinskiy (1947) amfibiyalarda ichaklar rivojlanishini entoderma epiteliy hujayralarini markirovka qilish usuli bilan o'rgandi. Ichaklarning oldingi qismidan og'iz, halqum, orqa ichakdan jigar divertikulumi, ya'ni amfibiyalarda jigar va oshqozon osti bezi, salamandalarda oshqozon va o'n ikki barmoqli ichak hosil bo'ladi. O'rta ichakning entodermal hujayralaridan o'n ikki barmoqli ichak epiteliysi, oshqozon osti bezining bir qismi va ichakning boshqa qismlari hosil bo'ladi. Ovqat hazm qilish sistemasi evolyusion jihatdan qadimiy bo'lib, ontogenezda dastlab paydo bo'ladi.

**Qushlar, sut emizuvchilar va odam ovqat hazm qilish organlarining rivojlanishi.** Qushlarda meroblastik maydalanishdan keyin ovqat hazm qilish organlari o'ziga xos yo'nalishda rivojlanadi.

Ovqat hazm qilish organlarining entodermal epiteliy hujayralari epiblast qismidan hosil bo'ladi. Gastrulyasiya jarayonida bu hujayralar epiblast ostiga migrasiyaqilib, tarkibiga entodermasariqligini saqlovchi epiblast tarkibiga o'tadi. Keyin prezumptiv entoderma ichak bo'shlig'ida kengayadi va ichakning burmasini hosil qiladi. Ichak bo'shlig'ining o'rta qismi prezumptiv xorda va prezumptiv somit ostida joylashadi. Ularning o'ng va chap tomonlari egilib qo'shiladi (85-rasm).

Oldingi ichak asosan jigar, o'n ikki barmoqli ichak, oshqozon osti bezi hosil bo'lishida qatnashadi. Umurtqali hayvonlarda oshqozon-ichak kanali embriyoning boshqa qismlari bilan hamkoriikda rivojlanadi. Qizilo'ngach yuksak umurtqali hayvonlarda amfibiyalarga nisbatan uzun bo'ladi. Ovqat hazm qilish organlarining har xil qismlari turlicha o'sishi va yon organlarining ta'sirida har xil qiyshayish va joylashuv hosil qilishi mumkin. Jumladan, oshqozonning har xil qismlari har xil kattalikda bo'ladi. Anal yoki kloaka quyidagicha hosil bo'ladi. Yuksak umurtqalilarda blastopor va uning teshigi yo'q. Kloaka gavda devorining teshilishi natijasida hosil bo'ladi, teshilish joyi

6-jadval  
Embrion varaglarining differensiasiyasi  
(V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha)

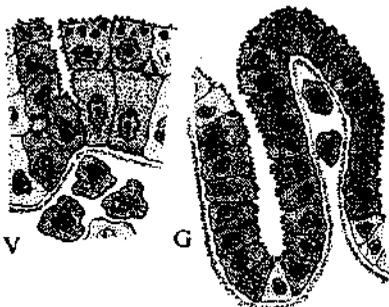
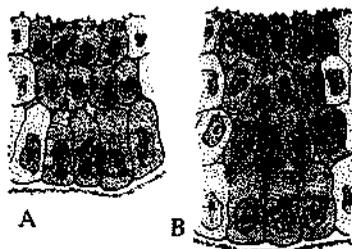


birlamchi bo'shliq davrida paydo bo'ladi. Gastrulaning oxirida ektoderma va entoderma o'rtasiga mezoderma kirmaydi va bunda ikki qavatli plastinka hosil bo'ladi. Bu kloaka membranasi deyiladi. Bu membrana bilan ichakning oxirgi bir qismi qo'shilib kloakani hosil qiladi.

**Og'izning rivojlanishi.** Ovqat hazm qilish kanali ektodermadan boshlanadi. Oldingi ichakning teri ektodermasi bilan tutashgan joyida og'iz chuqurchasi hosil bo'ladi. Uning qatlamlangan bir qismidan gipofizning oldingi qismi hosil bo'ladi. Og'iz va og'iz bo'shlig'ining paydo bo'lishi murakkab jarayon bo'lib, unda embrionning uchala qavati ham ishtirok etadi. Sut emizuvchilarda dastlab og'iz teshigi va uning atrofidagi 5 ta do'ngchalar hosil bo'ladi: toq yuqorigi - lablar, juft yuqori - yuqorigi jag'lar, 2 ta pastki jag'larni hosil qiluvchi do'ngchalardir. Ular bilan birgalikda ikkita burun teshigi ham hosil bo'ladi. Yuzning umumiy ko'rinishi postembrional rivojlanish davrida nihoyasiga yetadi.

Birlamchi og'iz bo'shlig'i asta-sekin burun va haqiqiy og'iz bo'shlig'iga aylanadi. Keyinchalik og'izning oxirida halqum hosil bo'ladi. Tishlar ektodermaning epiteliy va mezenximaning emal hosil qiluvchi hujayralaridan paydo bo'ladi. Til tomoqning pastki qismidan hosil bo'ladi.

**Jabra sobasining rivojlanishi.** Og'izdan keyinda tomoq joylashgan bo'lib, neyruilyasiyaning oxirida jabra cho'ntaklari hosil bo'ladi. Ulardan dastlab jabra



85-rasm. Kalamush embriogenezi davrida ichak vorsinkalarining paydo bo'lish bosqichlarining ketma-ketligi (B.Karlson, 1983 bo'yicha). A-rivojlanishning 15-16-kunlari; B-rivojlanishning 17-kuni; V-rivojlanishning 18-kuni.

plastinkasi, keyin jabra yoriqlari hosil bo'ladi. Jabra yoriqlari barcha umurtqali hayvonlar embrion rivojlanishida hosil bo'ladi. Suvda yashab, jabra yordamida nafas oladigan hayvonlarda jabra va uning uchki qismlari paydo bo'ladi. Bu holat baliqlar va amfibiyalarda kuzatiladi.

Repteliyalar, qushlar, sut emizuvchilar va odamda jabra nafas olish organi sifatida hech qachon faoliyat ko'rsatmaydi, ammo jabra xaltasi va jabra yoriqlari paydo bo'ladi. Odam embrionida 4 juft jabra yoriqlari rivojlanadi, beshinchi jufti yaxshi rivojlanmagan bo'ladi. Ammo keyinchalik jabra va uning qismlari rivojlanmaydi. Bu holat yuksak umurtqalilarning barchasi uchun xarakterlidir. Jabra yoriqlarining paydo bo'lishini tuban umurtqalilardan meros deb qaramaslik kerak. Odam embrionining va boshqa yuksak umurtqalilar embrionining 1- juft jabra xaltasi tashqi quloq yo'li, o'rta quloq bo'shlig'i va yevstaxiev nayi hosil bo'lishida ishtirok etadi, ikkinchi jufti odamda tanglay hosil bo'lishida qatnashadi. 3-4-5-juft jabra xaltasi devorlaridan ajralgan entoderma hujayralaridan jig'ildon, qalqonoldi bezlari taraqqiy etadi. Qalqonsimon bez ham shu sistemadan taraqqiy etadi.

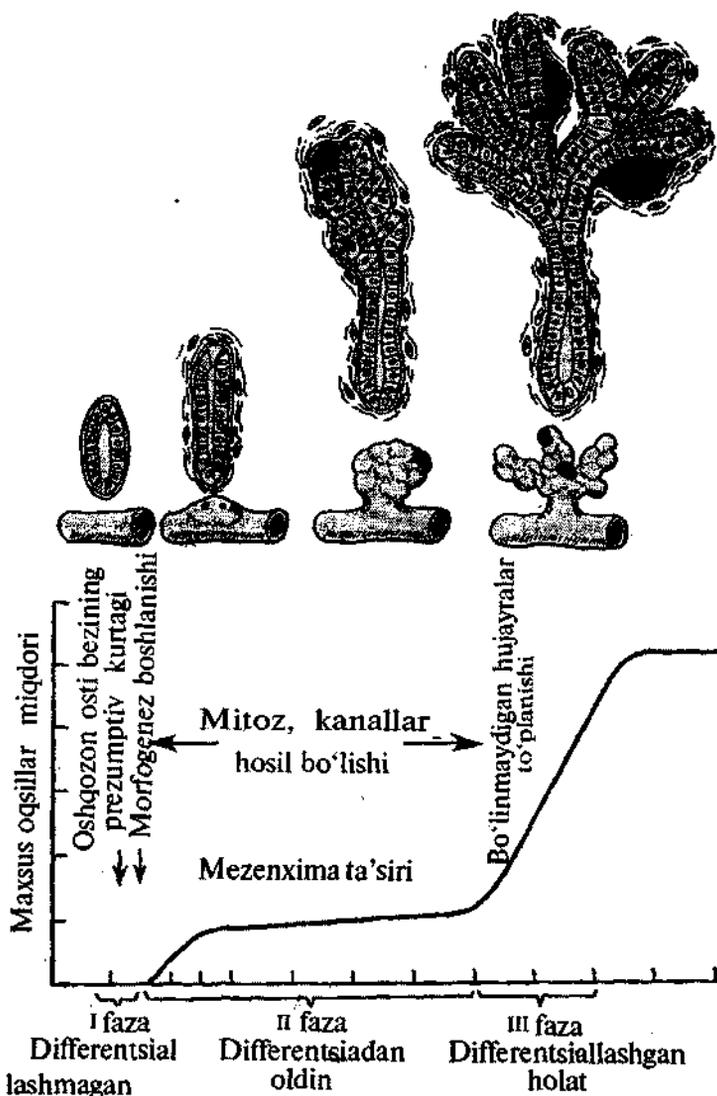
**O'pka, jigar, oshqozon osti bezi rivojlanishi.** Nafas olish organlari - halqum, nafas nayi, o'pka jabra sohasining orqasida hosil bo'ladi. Ovqat hazm qilish kanalining ventral tomonida cho'ntaksimon qatlamlangan joy tarmoqlanadi. Bu tarmoqlarning ikkitasidan bronxlar va o'pka hosil bo'ladi. Undan oldinroqda traxeya va halqum paydo bo'ladi. Odamda o'pka tug'ilgandan keyin ishlay boshlasa ham, embrion rivojlanishining dastlabki davrlarida paydo bo'ladi. Embriinning 8-haftasida nafas olish organlarining tog'aylari hosil bo'ladi.

Jigar barcha umurtqali hayvonlarda entoderma epiteliy hujayralaridan, o'n ikki barmoqli ichakning yon tomonida hosil bo'ladi. O't suyuqligi xaltasi birlamchi jigardan paydo bo'ladi. Oshqozon osti bezi ham shular bilan parallel ravishda o'n ikki barmoqli ichakning devoridan paydo bo'ladi (86-rasm).

### **Mezodermadan hosil bo'ladigan organlar**

Mezodermadan skelet muskullari, ichki organlar muskullari, qon tomirlari, suyaklar, tog'aylar, qon hosil qiluvchi a'zolar, jinsiy sistema to'qimalari, ichki organlarning bir qismi paydo bo'ladi (7-jadval).

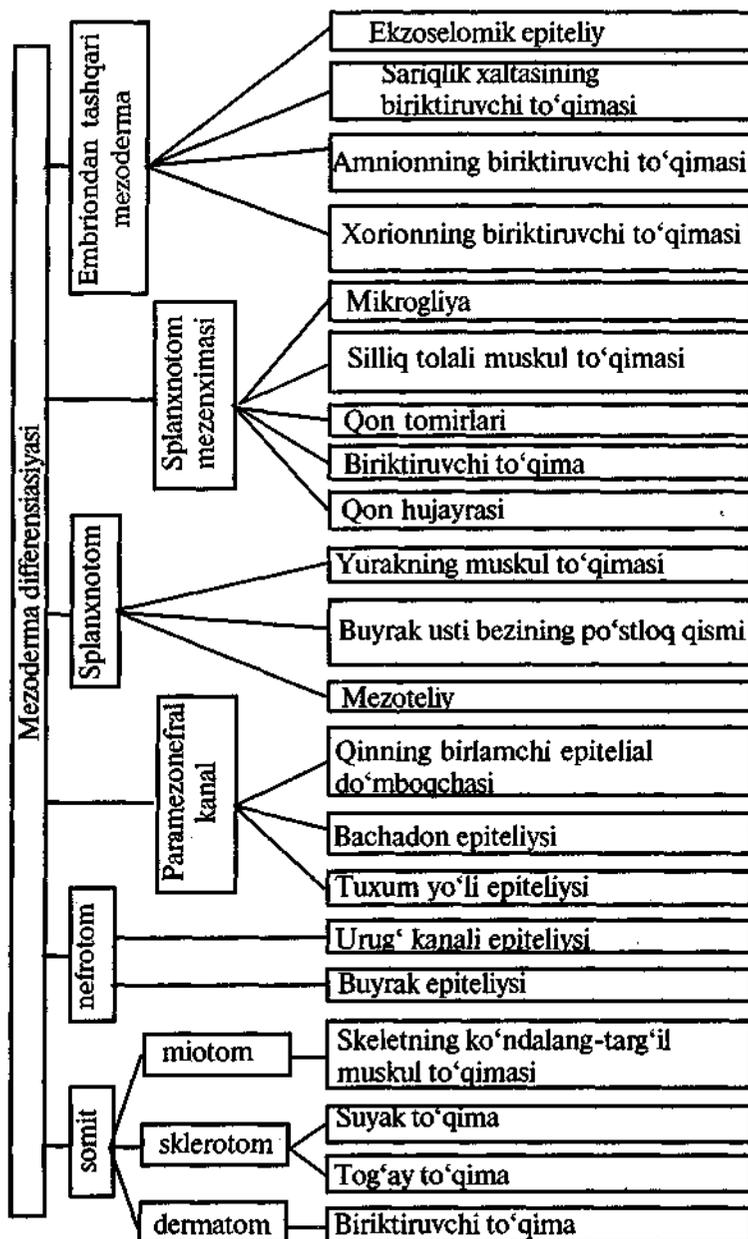
**Mezoderma differensiasiyasining dastlabki bosqichi.** Xordalilarda gastrulyasiya jarayoni natijasida mezoderma yirik hujayralardan iborat bo'lgan qavat sifatida xordaning o'ng va chap tomonida paydo bo'ladi. Bunday morfogenetik jarayonlar mezodermada segmentasiya sodir bo'lishiga olib keladi (87-rasm).



86-rasm. Oshqozon osti bezi morfofunksional differentsiasiyasining bosqichlari (S.Rutter, 1972 bo'yicha).

Grafik va rasmda asosan bezning ekzokrin qismi ko'rsatilgan. Qora ranglar bilan endokrin qismi ko'rsatilgan.

**Embriyon varaqlarining differentsiasiyasi**  
(V.G.Eliseev, 1983 bo'yicha)



Xorda va nerv nayiga yaqin joylashgan mezoderma hujayralari kattalashadi va differensiallashib, metamer joylashgan segmentlarga - somitlarga aylanadi. Somitlar hosil bo'lishi dastlab bosh tomonda, keyin dum tomonda sodir bo'ladi. 5 haftalik odam embrionida 43-44 juft somit hosil bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda (jumladan, lansetnikda) somitni hosil qiladigan mezodermal hujayralarning o'rtasida qalin devori bo'shliq hosil bo'ladi. Somitlarda gistologik o'zgarishlar sodir bo'lib, markazdan yon tomonlarga qarab joylashadi. Mezoderma somitlarining davomi tolali hujayradan iborat bo'lib, somitlarga bo'linmaydi. Bu chetki qismlar splanxnotom, chetki plastinka yoki lateral mezoderma plastinkasi deb ataladi.

Uning ichida tana bo'shlig'i hosil bo'ladi. Shunday qilib, chetki mezoderma hujayralari ikki qavatga: tashqi - parietal yoki somatoplevra, ichki - visseral yoki splanxnoplevruga bo'linadi. Somatoplevra grekcha soma - tana, pleura - chet, chetki devor, splanxnoplevra - splanchnon - ichki degan ma'noni bildiradi.

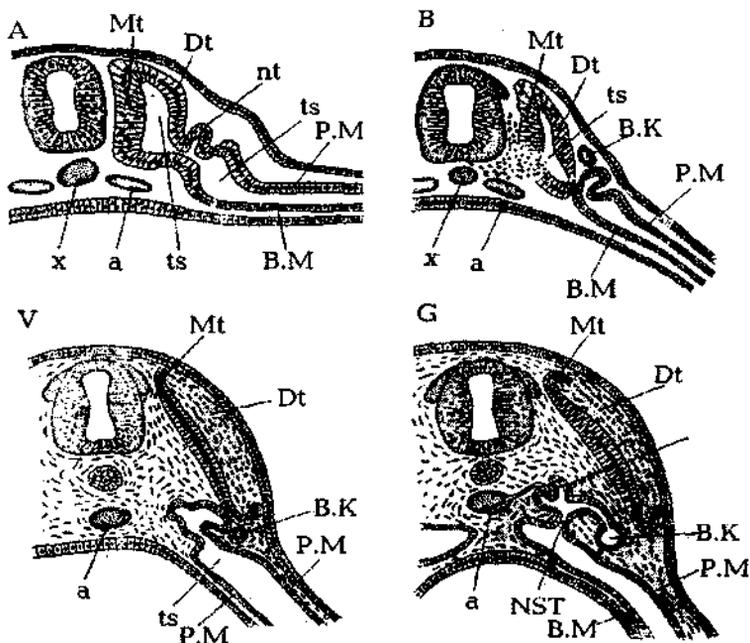
Selom epiteliysi har ikkala qavatdan hosil bo'ladi. Somitlarning hujayralari har xil organlar va organlar sistemasining hosil bo'lishida qatnashadi. Somitning teri ektodermasiga yopishib turgan tashqi qismidan terining birlashtiruvchi to'qimasi hosil bo'ladi va dermatom deb ataladi, o'rta qismidan gavdaning ko'ndalang - yo'lli muskullari, ichki somitlardan esa sklerotom (grekcha scleros - qattiq, skelet, tomos - bo'lak), ya'ni tog'ay va suyaklar hosil bo'ladi. Splanxnotomning bir qismidan nefrotom hosil bo'lib, undan ayiruv sistemasi rivojlanadi. Nefrotomlar somitlarni mezodermaning lateral qavati bilan bog'laydi.

Ichaklarning silliq muskuli mezodermaning visseral qavatidan, qon tomirlari muskuli visseral va parietal qavatdan, yurak muskuli visseral qavatdan, skelet muskullari miotomdan hosil bo'ladi.

**O'q skeletning rivojlanishi.** Bunda eng muhimi xordaning paydo bo'lishidir. Undan keyin tog'ay tuzilmalari rivojlanadi va u to'garak og'izlilar hamda tog'ayli baliqlar uchun doimiydir. Ko'pchilik umurtqalilar rivojlanishining keyingi bosqichlarida tog'ay suyak bilan almashinadi.

O'q skelet sklerotomdan rivojlanadi. Sklerotom somitlari mezenxima hujayralaridan paydo bo'ladi. Sklerotom mezenximasi rivojlanayotgan orqa miyaning atrofini o'rab olib, umurtqa prog'onasini hosil qiladi.

Tog'ayli qovurg'alar umurtqalar bilan bog'liq bo'lmagan holda rivojlanib, ko'krak qafasini hosil qiladi. Bosh suyaklarining hosil bo'lishi murakkab bo'lib, xordaning yuqori qismidan paydo bo'ladi. Dastlab bosh miyani o'rab turadigan birlashtiruvchi to'qima hamda eshitish, ko'rish va hid bilish



87-расм. Мезодерма ҳосилалари ривожланишининг тўртта кетма-кет босқичи (А-Г) (А.А.Заварзин, 1935 буйича).

а-аорта; в.к.-вольф канали; в.м.-мезодерманинг висцераал қавати; гл-гломул; дт-дерматом; мт-миотом; нст-нефростом; нт-нефротом; п.м.-мезодерманинг париетал қавати; х-хорда; ц-целом.

organlari rivojlanadi. Bosh suyaklari dastlab tog'aydan iborat bo'lib, keyin u suyakka aylanadi.

Umurtqaliilar embrionining dastlabki bosqichlarida boshning tog'aylari bir necha bo'laklardan, ya'ni trabekuldan, paraxordal tog'ay va eshitish, ko'rish, hid bilish organlari atrofidagi tog'ay kapsula bo'laklaridan iborat bo'ladi. Trabekul ganglioz plastinkadan, tog'ay kapsulalar mezenximadan paydo bo'ladi.

**Yurakning rivojlanishi.** Qon, yurak va limfa sistemasi mezodermadan kelib chiqqan. Yurakning rivojlanishi amfibiyalarda yaxshiroq o'rganilgan.

Gastrulyasiya jarayonida mezoderma hujayralari ekto va entoderma o'rtasida tarqalib ketadi. Neyrula bosqichida mezodermaning orqa va orqa-yon qismi embrionning boshigacha davom etadi. Neyrulyasiyadan keyin bo'sh joylarga

mezenxima hujayralari tarqaladi va yurakning hosil bo'lishida qatnashadi. Bu hujayralardan yurakning endokard qavatini hosil bo'ladi. Uzun naysimon bo'lib joylashgan mezenxima hujayralaridan aorta hosil bo'ladi. Epikard va miokard qismi mezodermaning visseral qavatidan hosil bo'ladi. Yurak dastlab to'g'ri naysimon, bo'limlarsiz paydo bo'ladi. Burilish va qatlamlanish natijada yurakda 4 ta bo'lim: venoz sinus, yurak oldi, qorincha va arterial sinus hosil bo'ladi. Yurak to'liq shakllanish va qon tomirlar hosil bo'lishidan oldin ishlab boshlaydi. Qushlarda yurak rivojlanishning 2- kunida paydo bo'la boshlaydi.

Yurak rivojlanishida embrion barcha qavatlarining hamkorligi zarur. O. Mangold 1936 yilda, B. I. Balinskiy 1939 yilda amfibiyalar embrionining entoderma qavatini, mezodermani zararlamasdan olib tashlaganda, yurak rivojlanmagan. Qon tomirlari rivojlanishida esa faqat mezenxima ishtirok etadi. Qon gemoblastlardan paydo bo'ladi.

**Ayiruv organlari rivojlanishi.** Bulutlar va kovakichlilarda ayiruv organlari yo'q. Ularning hujayralari keraksiz mahsulotlardan hujayraning qisqarishi tufayli ozod bo'ladi.

Tuban chuvalchanglarda protonefrediya tipidagi ayiruv organi bo'lib, ular juda ko'p tarmoqlarga bo'lingan. Tarmoqlarning uchi yopiq bo'lib, ichki qismi ki prikli epiteliy hujayralaridan iborat. Bu ki priklarning tebranishi tufayli suyuqlikning harakati yuzaga keladi (88-rasm).

Halqali chuvalchanglarda metanefrediya tipidagi ayiruv organi bo'lib, voronkasimon ko'rinishga ega. Uning keng uchi tana bo'shlig'iga, tor uchi gavdaning tashqi yuzasiga ochiladi. Ki priklar bundaham ayiruv mahsulotlarini gavdaning tashqi yuzasiga chiqishiga xizmat qiladi.

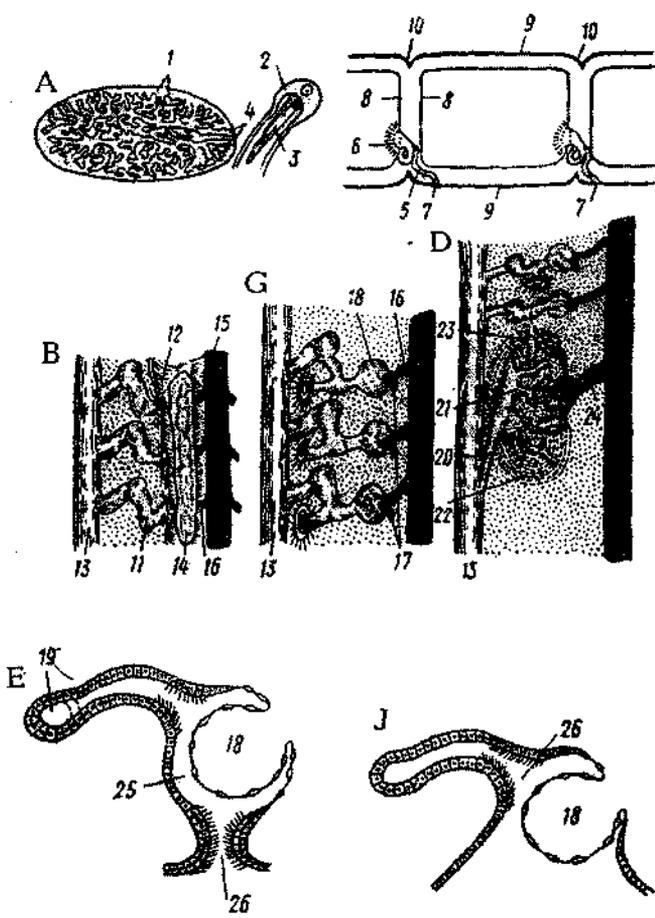
Umurtqali hayvonlarda buyrak siydik ayirish sistemasi bo'lib, ular qon aylanish sistemasi bilan uzviy bog'liq.

Tuban umurtqalilarning (baliqlar va amfibiyalar) embrion rivojlanishi davrida sodda tuzilgan buyrak bo'ladi, keyin u haqiqiy buyrakka aylanadi. Miksina va ba'zi tuban baliqlarda sodda tuzilgan buyrak voyaga yetganda ham saqlanib qoladi.

Yuksak umurtqalilar (repteliyalar, qushlar, sut emizuvchilar)da dastlab pronefros yoki gavda buyragi hosil bo'lib, keyin uning orqa qismidan haqiqiy buyrak hosil bo'ladi.

Umurtqalilarning ajdodlarida primitiv buyrak bo'lgan. U butun tana bo'shlig'ida joylashgan. Evolyusiya jarayonida metabolik jarayonlarning o'zgarishi tufayli ayiruv kanalining o'rta va orqa qismlari o'zgarib, nefrotomlardan buyrak hosil bo'lgan.

Birlamchi siydik yo'li umurtqalilarda pronefrosdan rivojlanadi. Uning hujayralari pastga qarab harakatlanadi va kanal shaklida joylashadi.



88-rasm. Har hil ayiruv organlarining tuzilishi (A-D-A.G.Knorre, 1959; ye-J-R.Frazer, 1950 bo'yicha).

A-protonefrediya (tuban chuvalchanglarda); B-metanefrediya yoki selomodukt (xalqali chuvalchanglarda); V-tuban umurtqalilarning lichinka va embriyonini ayiruv organi; G-birlamchi buyrak (yuksak umurtqalilar embriyonida); D-ikkilamchi buyrak (yuksak umurtqalilarda); ye, J-ikkita asosiy ekskretor sistema; 1-protonefrediyaning oxirgi uchi; 2-protonefrediya uchining kattalashtirib ko'rsatilgani; 3-hilpirovchi kipriklar; 4-protonefrediyaning chiqaruvchi teshigi; 5-metanefrediya kanalchalari; 6-metanefrediyaning selomga ochilgan varonkasi; 7-metanefrediyaning chiqaruvchi teshigi; 8-selomning devori; 9-teri epiteliysi; 10-gavda segmentlarining oralig'i; 11-dastlabki buyrak kanallari; 12-uning selomga ochilgan varonkasi; 13-dastlabki buyrak kanali; 14-globus; 15-aorta; 16-uning segmetli tarmoqchalari; 17-qon olib ketuvchi arteriya; 18-malpigi tanachasi; 19-birlamchi buyrak kanali; 20-siydik kanali; 21-bo'shliq; 22-metanefrogen to'qima; 23-ikkilamchi buyrakning taraqqiy etayotgan kanali; 24-buyrak arteriyasi; 25-nefrosel; 26-nefrostom

Mezonefros hosil bo'lishi bilan buyrak va qon aylanish sistemalari o'rtasida bog'lanish paydo bo'ladi. Kanalning oxiri qatlamlanib, malpigi tanachasi hosil bo'ladi. Birlamchi buyrakning boshqa ayiruv sistemalaridan farqi shundaki, u qondan ayiruv mahsulotlarini ajratib oladi. Tuban umurtqalilarda ayiruv kanallari nefrotomdan hosil bo'lsa, yuksak umurtqalilarda nefrotom nefrogen mezenximaga aylanib, ayiruv kanallarini hosil qiladi.

Metanefros - shakllangan buyrak qushlar va sut emizuvchilarda bo'ladi. Haqiqiy buyrak nefrotom va siydik yo'lining epiteliy hujayralaridan hosil bo'ladi. Siydik xaltasi siydik yo'lining oxirgi kengaygan joyida paydo bo'ladi.

**Jinsiy organlar sistemasining rivojlanishi.** Umurtqalilarda erkaklik va urg'ochilik jinsiy organlari mezoderma hujayralaridan hosil bo'ladi. Dastlab birlamchi buyrakning ustida, ichaklarning yaqinida jinsiy valik hosil bo'ladi. Valiklar hujayralar to'plami ko'rinishida bo'lib, bir necha qavatdan iborat. Gonadalar rivojlanib, mezoderma hujayralari yuqalashadi.

Jinsiy valik ikki xil hujayralardan iborat bo'ladi: ko'pchilik hujayralar epiteliy hujayralariga o'xshaydi va tayoqchasimon shaklda bo'ladi. Hujayralarning boshqa xili xaltasimon shaklda bo'lib, yadrosi yirik bo'ladi. Bu hujayralar birlamchi jinsiy hujayralar hisoblanadi.

Bu hujayralar jinsiy bezlarga migrasiya qiladi va bezning selomiga tarqaladi. Ular ko'payib, ingichkalashadi va ularni boshqa hujayralardan farqlab bo'lmaydi. Jinsiy bezlarning hujayralari bu hujayralar bilan to'ladi. Ular urug'donda spermatozoid uchun, tuxumdonda tuxum hujayra uchun dastlabki hujayra hisoblanadi.

Sut emizuvchilar embrional taraqqiyotining dastlabki davrida jinsiy organlar differensiallashmagan bo'ladi. Erkak va urg'ochi embrionning jinsiy organlari bir xil joylashgan bo'ladi. Gonositlar sariqlik xaltasining entoderma qavatida joylashgan va u yerdan o'zining definitiv joyiga migrasiya qiladi. Odam embrionida jinsiy bezlar xomiladorlikning 3-4-haftasida birlamchi buyrak hosil bo'ladigan hujayralardan paydo bo'ladi. Agar embrion urug'don hosil bo'lish tomonga taraqqiy etsa, u holda 7-8-haftalarda urug' yo'llari bilan birgalikda urug'donning mag'iz qatlami ham hosil bo'ladi. 10 haftalik embrionda tuxum hujayra dumg'aza oldida bo'ladi va tug'ilish oldidan tuxumdonga migrasiya qiladi. Jinsiy bezning tuxumdon tomonga qarab differensiallanishi 14 haftadan keyin sodir bo'ladi. Tuxumdonning ichki qismidagi mezenxima hujayralari zichlashib, u yerdagi gonositlar o'ladi, ustki qismidagi gonositlar esa follikulyar hujayralar bilan o'ralib follikulalarni hosil qiladi. bu jarayonlar embrionning 30-haftasidan keyin tugallanadi.

Jinsiy kanallar ham har ikkala jinsda bir xil joylashadi. Myuller kanallari

embrionning 5-6-haftasida urogenital qavatning epiteliy hujayralaridan hosil bo'ladi. Volf kanallarining pastki qismi embrionning 8-haftasida myuller kanallari bilan birgalikda urogenital sinusni hosil qiladi. Erkak embrionda myuller kanali 1-2-haftada yo'qolib ketadi. Urg'ochi embrionda myuller kanalining yuqori qismidan tuxum yo'li, ularning ikkalasining qo'shilish joyidan esa bachadon hosil bo'ladi.

Erkak embrionlarda tashqi jinsiy organlar shakllanishi 20-haftada tugallanadi, urg'ochi embrionda esa tashqi jinsiy organlar 20-21-haftadan keyin tugaydi. Jinsiy shakllanish borishi keng miqyosda yadrodagi xromosomalar va unda joylashgan genlar orqali belgilanadi. Ammo embriogenez faqat irsiy omillarga emas, balki embrionga ta'sir etuvchi tashqi muhit omillarigaham bog'liq bo'ladi. Gipofiz vajinsiy bezlarning gormonlari jinsiy belgilar hosil bo'lishiga ta'sir etadi. Shakllanish jarayonida ta'sir etuvchi genlarning buzilishi noto'g'ri rivojlanishga olib keladi.

**Qo'l-oyoqlarning rivojlanishi.** Klassik embriologiya namoyondalari amfibiyalar, qushlar va sut emizuvchilarda qo'l va oyoq rivojlanishining qanday sodir bo'lishini dumli amfibiyalar misolida, eksperimental embriologiya namoyondalari esa bu jarayonda hujayra va to'qimalarning o'zaro munosabatini aniqladilar.

Qo'l-oyoq mezodermaning lateral plastinkasi yuqori qismining kengayishidan hosil bo'ladi. Ular mezenximaga migrasiya qiladi va to'planadi. Bu to'planish orqa va oldingi oyoqlarda bir vaqtda sodir bo'ladi. Repteliyalar, qushlar va sut emizuvchilarda butun gavdasi bo'ylab bu hujayralar to'planadi. Ammo ular so'rilib ketadi va faqat qo'l-oyoqlar hosil bo'ladigan joylarda qoladi. Mezenxima qoplab turgan epidermis qalinlashadi. Shunday qilib, qo'l-oyoqni hosil qiluvchi hujayralar mezoderma va epidermisdan kelib chiqadi. Bunda asosiy vazifani mezenxima hujayralari bajaradi. 1931 yilda B.I. Balinskiy o'tkazgan tajribaga ko'ra, nerv nayi hosil bo'lgandan keyin mezodermadan bir bo'lagini kesib olib, epidermisning ostiga ko'chirib o'tkazilganda oyoq-qo'l hosil bo'lmagan. Agar epidermis ko'chirib o'tkazilsa, u oyoq-qo'l tarkibiga kirib ketadi.

Oyoq-qo'l hosil bo'lishida mezenxima epidermisni stimullovchi funksiyani ham bajaradi. O'z navbatida ektodermal hujayralar mezodermaning differensiallanishini stimullaydi. 1948 yilda J. Sonders o'tkazgan tajribaga ko'ra, agar 3 kunlik tovuq embrionidan ektoderma hujayralari mezodermani zararlamasdan olib tashlansa, qanotlarining distal qismi hosil bo'lmaydi. Ammo oyoq-qo'l hosil bo'lishida asosiy vazifani mezoderma hujayralari bajaradi.

Balinskiy tajribalariga ko'ra, agar embrionning oldingi va orqa oyoq

murtaklari orasiga eshitish, hidlash xaltalari ko'chirib o'tkazilsa, qo'shimcha oyoqlar hosil bo'lganligi kuzatilgan.

Morfologik jihatdan oyoq-qo'l o'simtalari eniga nisbatan bo'yiga ko'prog o'sadi, uchlari bir tekis bo'lmaydi. Ammo oyoq-qo'l bo'limlari va bo'g'imlarining hosil bo'lish sabablari hozircha noma'lum. Mezenxima hujayralari zichlashib, suyaklar hosil bo'ladi. Dastlab tog'ay hosil bo'ladi, keyinchalik u suyaklarga aylanadi. Qo'l-oyoq qon tomirlari ular rivojlanishining dastlabki davrlarida paydo bo'ladi.

Shunday qilib, qo'l-oyoq mezenximadan rivojlanadi. Ammo qo'l-oyoq muskullari miotomdan paydo bo'ladi.

**Har xil shakl hosil bo'lishida hujayralarning ishtiroki.** Embriion hujayralari hech qachon doimiy bo'lmaydi. Dastlabki blastomerlarning shakli va joylashuvidan organizm hosil bo'lguncha bir necha qonuniy o'zgarishlar sodir bo'ladi. Embriion rivojlanishi davrida sodir bo'ladigan morfogenetik jarayonlarni B.I. Balinskiy quyidagicha klassifikasiyalagan:

1. Epiteliy qavatning mahalliy kengayishi. Bunday kengayish mexanizmi hujayralar sonining ortishi, shaklining o'zgarishi bilan bog'liq bo'lishi mumkin. Shunga ko'ra, hujayraning shakli kubsimon, tayoqchasimon bo'lishi mumkin.

2. Epiteliy qatlamining shakllanishi. Epiteliy qatlami yuzasida yoriq hosil bo'ladi. Bu ichki va tashqi yon mezodermaning rivojlanishiga sababchi bo'lishi mumkin.

3. Epiteliy qatlamida hujayralar to'plamining paydo bo'lishi. Hujayralar to'plamining cheti qayrilib, nay hosil bo'ladi. Bu nayning hosil bo'lish mexanizmi har xil bo'ladi. Nerv plastinkasining hosil bo'lishida epiteliy hujayralari to'plami ko'payadi. Cho'ntaksimon kengayish sodir bo'lsa, jinsiy organlar pufagi hosil bo'ladi. Epiteliy pufagi va bezlar ham shu yo'l bilan hosil bo'ladi. Agar tashqi kengayish sodir bo'lsa, har xil o'simtalar hosil bo'ladi.

4. Takomillashgan hujayralarning birlashishi. Nerv plastinkasi chetlarining birlashishi natijasida nerv nayi hosil bo'ladi.

5. Epiteliy qatlami ma'lum qismining yemirilishi. Buning natijasida mezenximadan ba'zi organlar hosil bo'ladi. Epiteliy qatlami ma'lum qismining yemirilishi shu qatlamning buzilishi hisoblanadi. Ovqat hazm qilish kanali atrofidagi epiteliyning yemirilgan joyini mezenxima egallaydi. Undan ichakning silliq tolali muskuli va birlashtiruvchi to'qimasi hosil bo'ladi.

6. Mezenxima hujayralarining to'planishi. Buning natijasida mezenximadan tog'ay, suyak va muskul to'qimasi hosil bo'ladi.

7. Har xil epiteliyal tuzilmalar atrofida mezenximaning to'planishi.

Mezenximadan tog'ay, suyak kapsulalari hosil bo'lishi mumkin. Jumladan, eshitish, hid bilish, bosh suyaklari, buyrak, jigarning biriktiruvchi to'qimadan iborat bo'lgan kapsulasi hosil bo'ladi.

8. Mezenximaning ikkilamchi epiteliylanishi. Qushlarning birlamchi tana bo'shlig'idan mezoderma qavatiga migrasiya qilgan hujayralardan somitlar va boshqa tuzilmalar hosil bo'ladi.

Morfogenetik jarayonlarda har bir hujayraning bajaradigan vazifalarini aniqlash eksperimental embriologiya fanining vazifasidir. Har qanday hujayrada fagositar xususiyat va amyobasimon harakat mavjud. Shakl hosil bo'lishida faqat hujayra emas, balki embrion qavatlari ham ishtirok etadi.

### **Embrion hujayralarida yadro va sitoplazmaning o'zaro aloqalari**

Yangi organizmlar qanday vujudga keladi? Asrlar osha olimlar irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishining sabablarini bilishga qiziqib kelganlar. Bu kabi savollar embrion varaqlari aniqlangandan keyin olimlarni yanada ko'proq qiziqтира boshladi.

Ba'zi olimlarning fikricha, irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishida qon oqimi ishtirok etadi va asosiy vazifani qon plazmasi bajaradi. Ikkinchi guruh olimlar o'simlik va hayvon hujayralarining sitoplazmasini to'rsimon, tolasimon va ko'piksion tuzilgan deb tasavvur qiladilar. Ular protoplazma granular va donachalardan tuzilganligini ko'rganlar. XIX asrda protoplazmaning bu elementlarini mikrosomalar deb ataganlar. Spenser irsiy belgilarning nasldan-naslga o'tishining paydo bo'lishini molekulalarning fizik-kimyoviy xossalari bog'lagan.

R. Altman oqsil granulariga bioblastlar deb nom bergan va ularni hayot belgilari deb atagan. Uning fikricha, organizm bioblastlarning koloniyasi bo'lmay, balki hujayralar ham bioblastlarning koloniyasi hisoblanadi. Hozirgi zamon nazariyalari asosida esa ikkita prinsipial vaziyat yotadi: birinchidan, genlar molekulalarning o'ziga xos tabiati, turi, tuzilishi va shaklini belgilaydi. Ikkinchidan, tuxum hujayra sitoplazmasining har xil qismlari o'ziga xos xususiyatlarga ega bo'lib, har bir blastomer aniq bir genetik va morfologik xususiyatlarga ega bo'ladi.

Rivojlanishning boshlang'ich bosqichlarida hamma hujayralarning yadrolari teng xususiyatlarga ega bo'ladi. Bunday tenglik rivojlanishning gastrulyasiya davrining boshlanishigacha davom etadi.

Hujayraning bo'linishida yadroning bo'lishi shartligini Shpeman urug'langan triton tuxumida o'tkazgan tajribalarida isbotladi. U zigotani soch bilan ikkiga bo'lganda blastomerlarning biri yadroli, ikkinchisi esa yadrosiz

bo'lgan. Bo'lingan blastomerlar orasida uncha katta bo'lmagan protoplazmatik ko'prik qoldiradi. Yadroli blastomer normal bo'linadi, yadrosiz blastomer esa bo'linmaydi. Bo'lingan qismda 16 blastomerlik davrida yadro ingichka yorug'likdan o'tayotganda, ikkinchi qism ham bo'linishga kirishib, normal rivojlanish sodir bo'ladi. Demak, embrion 16 hujayrali davrida yadro zigota yadrosi vazifasini ham bajaradi. Tuxumning vegetativ va animal qutblari tuzilishi bilan farqlanadi. Buni dengiz ti pratikani tuxumining bo'linishida ko'rish mumkin. Agar ikkita tuxum qo'shilsa, hosil bo'lgan lichinka yirik bo'ladi, rivojlanish ham normal bo'ladi. Agar tuxum meridian bo'yicha maydalansa, undan ikkita lichinka paydo bo'ladi. Agar tuxum ekvator bo'yicha maydalansa, bunda animal qutbdan ki prikchalar bilan qoplangan sharsimon organizm paydo bo'ladi. Bu tajribalardan shu narsa ma'lum bo'ldiki, animal va vegetativ qutblar bir-biridan farq qiladi. Ammo ularning o'zaro ta'siri tufayli embrionda normal rivojlanish sodir bo'ladi.

Rivojlanishda yadro singari sitoplazma ham muhim ahamiyatga ega. Agar tuxumdan yadro olib tashlansa, bunday tuxum rivojlanmaydi. Agar amyobadan yadro olib tashlansa va yadro 2-3 kundan keyin sitoplazmaga yana qayta kiritilsa, uning normal faolligi tiklanadi. 6 kundan keyin yadro amyobaga qayta kiritilganda ko'payish qobiliyati tiklanmaydi.

L. Gamelton bir hujayrali asetobulyariya suv o'tining yadrosiz oyoqchalari bir necha oy yashashi va bu oyoqchalar ko'paya olmasligini kuzatgan.

Boverining kuzatishlariga ko'ra, ayrim xromosomalari bo'lmagan dengiz ti pratikaning tuxumi normal rivojlanmagan. Drozofilada o'tkazilgan tajribalar shuni ko'rsatdiki, uning normal rivojlanishi uchun 8 ta xromosomaning hammasi kerak.

### **Embrion hujayralarining o'zaro aloqalari**

Tabiatda bir hujayrali organizmlar mustaqil hayot kechiradilar. Ammo hujayralar organizm safiga kirganda ularning tiklanishi va hayoti hujayralarning o'zaro ta'siriga bog'liq bo'ladi. Hujayralarning o'zaro ta'siri organizmni har qanday noqulay sharoitlardan, shikastlanishdan, kasalliklardan saqlanishiga yordam beradi. Organizm qariganda ayrim organlarning boshqarilishi buziladi va bu hodisa o'limga olib keladi. Embrional rivojlanishning boshlang'ich davrlarida organizm hujayralarining o'zaro aloqalari ayrim organlarning tiklanishiga olib keladi. Bu holat ba'zi tajribalarda ham isbotlangan. Jumladan, amfibiya embrioni rivojlanishining boshlang'ich davrlarida ajratib olingan hujayralar fiziologik eritmalarga solinganda ularning ustida yolg'on oyoqlar hosil bo'lib, boshqa hujayralarga yopishishga intiladi.

Fibroblastlar cho'ziq, urchuqsimon blastomerlar bo'lib, ular biriktiruvchi to'qimada va mezenximada uchraydi. Bu blastomerlarni ajratib olganda ularning ustida yupqa sitoplazma qavatini hosil bo'ladi va bu qavat undullangan membrana deyiladi. Bu membrana boshqa fibroblastlar bilan aloqada bo'lganda ular yopishib harakatchanligini yo'qotadi. Nerv gangliylarini hosil qiladigan nerv hujayralari esa bir-biridan uzoqlashadi. Agar bunday hujayralarni ajratib olib, fiziologik eritmaga yoki dengiz suviga solinganda ular harakatlanmaydi. Lekin ularning yoniga boshqa nerv hujayralari joylashtirilsa, ikkala hujayra ham qarama-qarshi tomonga siljiy boshlaydi. Hujayralarning o'zaro munosabati quyidagi yo'llar bilan amalga oshadi:

1. To'qnashib tormozlanish, ya'ni birikish uchun zarur bo'lgan fibril harakati yuzaga keladi.

2. Hujayralar elektr impulslar chiqarib, bir-biri bilan aloqa o'rnatadi.

3. Bir hujayradan ikkinchi hujayraga molekula yoki ionlarni o'tkazish yo'li bilan aloqa qiladi.

4. Qon orqali ma'lum organdagi hujayralarning o'zaro munosabati paydo bo'ladi.

Agar amfibiyalarning gastrulyasiya davrida mezoderma qavatiga radioaktiv moddalar, glisin yoki metionin bilan belgi qo'yilsa, mezoderma bilan aloqada bo'lgan ektoderma qavat ham o'zining tarkibida bu belgini saqlaydi. Nyukop (1969) amfibiyalar embrionining gastrulyasiya jarayonida tajribalar o'tkazib, shunday xulosaga keldiki, mezoderma ektoderma ishtirokida paydo bo'ladi. Animal va vegetativ qutblarda ektodermaning ichki qavatini mezoderмага aylanadi. Hujayralarning o'zaro aloqasi buzilganda ularning rivojlanishi ham to'xtaydi, lekin hujayralarning bo'linishi faollashadi. Bu hodisa zararli shishlar ustida tadqiqotlar o'tkazgan olimlarni ham qiziqtirgan. Ularning aniqlashicha, shish hujayralari embrional holatga qaytgan organizm hujayralaridir. Ammo bu xulosa ham to'liq isbotlangan emas. Ba'zi shishlar va embrional hujayralar bir-biriga o'xshaydi. Bu o'xshashliklar ularning kimyoviy tarkibi bilan bog'liq.

Organizmدا blastoma deyiladigan shishlar normal hujayralarning organizm nazoratidan chiqib, tartibsiz ko'payishi tufayli paydo bo'ladi. Bu hujayralar o'ziga xos funksional vazifani bajarib, ko'payish xususiyatiga ega va ko'payishi qisqa vaqtda amalga oshadi. Shishlar bexatar yoki zararli bo'ladi. Zararli shishlar intensiv o'sish qobiliyatiga ega, ya'ni atrofidagi to'qimaga o'sib kiradi hamda ularni zararlaydigan moddalar ishlab chiqaradi.

Metastazlanish deyilganda ma'lum organda paydo bo'ladigan birlamchi shishning boshqa organlarga tarqalishi va ikkilamchi tugunning hosil bo'lishi tushuniladi. Bunday tugunlar (metastazlar) birlamchi shish hujayralarning boshqa joyga ko'chishi natijasida paydo bo'ladi.

Epiteliy to'qimasidan paydo bo'ladigan zararli shishlar kanser, mezodermadan rivojlanadiganlari esa sarkoma deyiladi. Bezarus shishlar atrofidagi to'qimalarga o'sib kirmaydi. Biriktiruvchi to'qimadan hosil bo'lgan fibroma, muskul to'qimasidan hosil bo'lgan mioma shishlari bunga misol bo'ladi. Ba'zan bezarus shishlar xatarli shishlarga aylanishi mumkin. Xatarli shishlar umurtqali hayvonlarning barcha sinf vakillarida topilgan. Har xil hayvonlarning shishlari har xil bo'ladi. Shishlarning maxsus bir turi differensiallashmaganligi uchun har xil organlarni hosil qilishi mumkin. Bunday shishlar teratoma deyiladi. Teratoma har xil differensiallashgan to'qimali, lekin shaklsiz organlarni, ya'ni suyaklar, tishlar, sochlarni hosil qiladi. Bular ba'zan urug'donda yoki tuxumdonda paydo bo'lishi mumkin. Bunday jarayonni partenogenez yo'li bilan rivojlanishini boshlagan tuxum hujayra, deb taxmin qilish mumkin.

Shishlar paydo bo'lishida kanserogen omillar muhim vazifani bajarishi aniqlandi. Kanserogen yoki blastomogen omillarga tabiatdagi kimyoviy moddalar ta'sirida shishlar paydo bo'lishi kiradi. Organizmning o'zi ham moddalar almashinuvi jarayonida bunday moddalarni ishlab chiqaradi. Jumladan, gi pofizdaishlab chiqariladigan organizmning o'sishi varivojlanishiga ta'sir etadigan vazopressin, oksitosin va boshqa gormonlarning ko'plab ishlab chiqarilishi tuxumdonda, urug'donda yoki buyrak usti bezida shishlar paydo bo'lishiga olib keladi. Bundan tashqari, kanserogen xossaga ionlar, rentgen va ultrabinafsha nurlar, tamaki mumi, alkogollar va giyohvand moddalar ham kiradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Organogenez nima?
2. Ektodermadan qanday organlar hosil bo'ladi?
3. Neyrulyasiya nima?
4. Nerv sistemasi hosil bo'lishini ayting.
5. Ko'zning rivojlanishini tushuntiring.
6. Epidermis va uning hosilalarining rivojlanishini ayting.
7. Ganglioz plastinkaning vazifalari nimalardan iborat?
8. Entodermadan hosil bo'ladigan organlarni ayting.
9. Ovqat hazm qilish organlari rivojlanishini tushuntiring.
10. O'pka, jigar, oshqozon osti bezi rivojlanishini ayting.
11. Mezodermadan hosil bo'ladigan organlarni ayting.
12. O'q skeletning rivojlanishini tushuntiring.
13. Yurak, qon-tomirlar sistemasining rivojlanishini ayting.

14. Ayiruv organlari rivojlanishini tushuntiring.
15. Jinsiy organlar rivojlanishini tushuntiring.
16. Qo'l-oyoqlarning rivojlanishini tushuntiring.
17. Organlar hosil bo'lishida hujayralarning ahamiyatini ayting.
18. Embrion hujayralarida yadro va sitoplazma aloqasi nimalardan iborat?
19. Embrion hujayralarining o'zaro aloqasi qanday bo'ladi?
20. Zararli shishlarning embrion rivojlanishiga qanday tasiri bor?
21. Jinsiy organlar embrional rivojlanishining muddatlarini ayting.
22. Embrion rivojlanishiga genlarning qanday ta'siri bor?

## **IX-BOB. HUYAYRA DIFFERENSIASIYASI MEXANIZMI**

Differensiasiya deyilganda kelib chiqishi umumiy bo'lgan hujayralarda morfologik, fiziologik va funksional jihatdan farqlar paydo bo'lishi jarayonlarining umumiy yig'indisi tushuniladi. Differensiasiya jarayoni rivojlanishning hamma bosqichlarida sodir bo'ladi. Embrion hosil bo'lguncha tuxum hujayra differensiasiyaga uchraydi. Keyinchalik blastula, gastrulyasiya davrlarida organlar hosil bo'lishi va rivojlanishi jarayonida hujayralarning har xil morfologik, fiziologik, biokimyoviy va funksional differensiasiyasi kuzatiladi. Ammo differensiasiya tufayli hujayralar bir-biriga va organizmga qaram bo'lib qoladi. Differensiasiya jinsiy voyaga yetgan organizmda ham sodir bo'ladi va organizm yangilanishining asosini tashkil etadi. Shunday qilib, hujayra differensiasiyasi embrional rivojlanish davridan boshlanadi va bu mexanizm voyaga yetgan organizmdagi hujayralarga ham o'tadi.

Differensiasiya tufayli hujayra xilma-xilligi ortadi va hujayralarning morfologik, fiziologik, biokimyoviy jihatdan farqi paydo bo'ladi. Shuning uchun ularni klassifikatsiyalash mezonlari ham hozircha ishlab chiqilmagan. Hujayraning metabolik va funksional xususiyatlari doimo o'zgarib boradi. Eng ishonchli morfologik, fiziologik, biokimyoviy va boshqa testlar asosida umurtqali hayvonlar organizmida 100 dan ortiq differensiallashgan hujayralar tipini aniqlash mumkin.

Tuban organizmlardadifferensiallashgan hujayralar tipi kam, evolyusiyasi jarayonida organizmlar murakkablashgan sari bu ko'rsatgich ham ortib borgan va organizmlar murakkablashuvining ko'rsatgichi sifatida qabul qilingan. Individual rivojlanish biologiyasi fanining muhim vazifasi qanday mexanizmlar hujayralar o'rtasidagi farqni yuzaga keltirishini va differensiasiya qonuniyatlarini aniqlashdan iborat. Bu muammolar ayni paytda molekulyar-genetik va hujayra-to'qima darajasida ishlab chiqilmoqda.

**Hujayra differensiasiyasining biokimyoviy mexanizmi.** Differensiasiya jarayonini o'rganishda genetik, molekulyar-biologik usullardan keng foydalanilmoqda. Hujayra differensiasiyasini o'rganishda molekulyar biologiyaning hissasi shundaki, bu jarayonni oqsillarning farqi orqali bilish mumkin. Shunday qilib, molekulyar biologiya hujayra differensiasiyasini oydinlashtirdi. Shu munosabat bilan quyidagi savollar tug'iladi: 1) haqiqatdan ham differensiallashgan hujayralarda oqsillar har xil bo'ladimi? 2) bu farqlar gen tarkibi yoki funksiyasi bilan belgilanadimi?

1. Biokimyoviy tahlil shuni ko'rsatdiki, morfologik va funksional jihatdan farq qiladigan hujayralarda ko'pchilik oqsillar sifat jihatdan farq qilmaydi.

Bunday oqsillar har qanday hujayrada hayotiy zarurdir. Ba'zi ixtisoslashgan oqsillar sifat jihatdan farq qiladi. Bular ayrim hujayralarda uchraydi, xolos va ular hujayraning hayoti uchun zarur emas. Masalan, eritrositdagi gemoglobin, immun sistemadagi immunoglobulin, teri epiteliysidagi keratin, muskuldagi aktin, miozin va boshqalar shular jumlasidandir.

Umumiy xususiyatlarga ega bo'lgan oqsillar hamma hujayralarda uchrasa ham, ularning sifati farq qiladi, bu esa qo'shimcha farqlarni yuzaga keltiradi. Bu holat, ayniqsa, fermentlarda yaqqol seziladi.

2. A. Veysman fikricha, har xil hujayralarda genlar turlicha bo'ladi. Keyinchalik T. Morgan shunday xulosaga keldiki, genlar tarkibi bir xil, ammo ularning funksiyasi har xil bo'ladi. Keyingi yarim asr davomida bu masala fiziko-kimyoviy, sito-embriologik, molekulyar-genetik usullar yordamida hal etildi. Ana shu usullar yordamida genlar tarkibi, DNK miqdori o'rganildi. Bu muammoni hal etishda T. Morganning irsiyatning xromosoma nazariyasi ham muhim ahamiyatga ega bo'ldi. Sitogenetik va genetik tadqiqotlardan ma'lum bo'lishicha, DNK miqdori (disklar soni) genlar soniga teng. Ammo bu muammoni yechishda faqat sitogenetik usul yetarli emas, shuning uchun DNK ning sifat va miqdor xususiyatlarini ham o'rganish lozim. Bunday ma'lumotlar o'rganish usullarining aniqligiga bog'liq.

Tadqiqotlarning ko'rsatishicha, individual rivojlanish davrida DNK replikasiyasi xromosomalarning hamma hujayralarda teng tarqalishini ta'minlaydi. Shundan ma'lumki, har xil hujayralarda son va sifat jihatdan nukleotidlar ketma-ketligi bir xil bo'ladi. Ammo xromosomalarning har xil qismida DNK replikasiyasi har xil bo'lishi uning miqdor jihatdan ham har xil bo'lishiga olib keladi. Bunday holatlarda genlar miqdor jihatdan o'zgaradi. Ba'zan esa genomning sifat jihatdan o'zgarishi ham kuzatiladi. Genomning sifat jihatdan o'zgarishining 2 ta turi mavjud: 1) limfositlar differensiasiyasi tufayli immunoglobulin genining qayta qurilishi; 2) embriogeneznining dastlabki davrlarida tirik organizmlarning ba'zi turlarida xromatinlarning eliminasiyasi va diminusiyesi (kamayishi) kuzatiladi.

1. Immunoglobulin geni differensiasiya jarayonida qayta qo'rilib, antitelo hosil bo'lishini kodlaydi. Bunda limfosit differensiallashadi.

2. 1887 yilda T. Boveri ot askaridasi tuxumining birinchi maydalanishida somatik hujayralar xromosomalarning bir qismini tashlab yuborishini aniqladi. Bo'lajak jinsiy hujayrada genomning hamma qismi saqlanib qoladi. Keyinchalik hujayralarda DNK kamayib, ular boshqa genetik elementlarga o'tganligi kuzatilgan.

Xromosomalar butunligicha eliminasiyaga (qirilish) uchraganligi ham ma'lum. Pashshalarda birinchi maydalanishdayoq 3 ta avtosoma, 1 ta

urg'ochida, 2 ta erkagida jinsiy xromosoma eliminasiyaga uchragan. Bunday holat xaltalilarda ham uchraydi.

Shunday qilib, genomdagi DNK kamayishi kam uchraydigan holat bo'lsa ham, umurtqasiz va umurtqali hayvonlarda uchraydi. Bu holat avtosoma va jinsiy xromosomalarda uchraydi, birlamchi jinsiy hujayralarda bunday holat uchramaydi.

Genning o'zgarishini bilish uchun faqat uning tuzilishini o'rganish yetarli emas. Buning uchun somatik hujayra yadrosining genetik potensialini ham o'rganish lozim. O'simliklarda uzoq differensiasiyani bosib o'tgan somatik hujayralardan to'liq organizm yetiladi, ya'ni ular totipotent hisoblanadi. Hayvonlarda blastula davrida bunday holat kuzatilmaydi. Buning sababi somatik hujayra sitoplazmasining o'zgarishidir.

G. Shpeman birinchi marta hujayra yadrosining (blastomer) potensialini o'rganish uchun tritonning rivojlanayotgan embrioni ustida tajriba o'tkazdi. Shpeman zigotaga gantelsimon shakl hosil qilib, yadroni bir tomonga o'tkazdi. Natijada maydalanish faqat yadroli qismda sodir bo'ldi. 16 ta blastomer hosil bo'lgandan keyin yadroni yadrosiz blastomerga o'tkazdi. Unda ham maydalanish sodir bo'lib, normal embrion hosil bo'ldi. Demak, har bir yadro bir xil determinantlarga (genlarga) ega. Embrionning keyingi rivojlanishida ham shunday holat sodir bo'ladimi? Bu savolga javob berish uchun mikroxirurgiya yo'li bilan yadroni ko'chirib o'tkazishga oid tajribalar XX asming 50-yillarida T. King va R. Briggs tomonidan o'tkazildi. Keyinchalik angliyalik J. Gerdon bunday tajribalarni ko'plab o'tkazdi. Agar amfibiyalar, hasharotlar, baliqlar tuxumidan yadro mikroxirurgiya yo'li bilan olinib, uning o'rniiga blastula yoki gastrula davridagi blastomer yadrosi ko'chirib o'tkazilsa, normal embrion rivojlangan. Agar embrionning keyingi davridagi yadro ko'chirib o'tkazilsa, hosil bo'lgan embrion nobud bo'lishi kuzatilgan. Gerdon tajribalaridan ma'lum bo'lishicha, yadroning sintetik faolligi sitoplazmaning ta'siriga bog'liq.

Hozirgi fan taraqqiyoti shuni ko'rsatmoqdaki, genlar oqsillar strukturasiini belgilashdavashundan kelib chiqqan holdafenoti pni aniqlashdaishtiroketadi. Hujayraning hosil bo'lishida genning vazifasi hujayra doimo hujayradan kelib chiqishini boshqarishdan iborat. Boshqacha aytganda, yangi hujayra hosil bo'lishida ona hujayra muhim vazifani bajaradi. Chunki hujayra organoidlari ona hujayradan hosil bo'ladi. Shuning uchun hujayra differensiasiyasini tushunish uchun hujayra organoidi, hujayra, hujayra populyasiyasini bilish muhimdir. Bundan tashqari, hujayra fenotipi genotip o'zgarimasdan differensiasiya davrida o'zgarib boradi, boshqacha aytganda, epigenetik (postgenetik) darajada o'zgaradi. Demak, hujayra epigenotipi deyilganda

hujayraning differensiasiyasi davridafenotipining o'zgarishi tushuniladi.

#### **Hujayra va to'qima differensiasiyasining genetik nazorat qilinishi.**

Embrional rivojlanish davridasodir bo'ladigan hamma hodisalar genotip tomonidan boshqariladi. Ammo bu jarayonlarda genlar ishtiroki tahlil qilinmaydi. Masalan, urug'lanish, maydalanish, blastula, gastrulyasiya jarayonlari genlar tomonidan qanday idora etilishi bayon etilmaydi. Chunki ayni paytda embriologiya bunday ma'lumotlarga ega emas. Ikkinchi tomondan, embriologiya bu muammolarni yoritishda gen ishtirokidan tashqari shunday ko'p ma'lumotlarga egaki, ular rivojlanish jarayonida gen va xromosoma ahamiyatini pasaytiradi.

Partenogenezda normal rivojlanish uchun ota genlarining ishtiroki shart emas. Spermatozoidda joylashgan genlar boshqaradigan belgilar bundan mustasno. Ba'zan tuxum hujayra xromosomalari zarur bo'lmaydi. Jumladan, androgenetik embrionlar ota yadrosidan iborat bo'lgan tuxumlardan rivojlanadi. Masalan, B.A.Astaurov va V.P.Ostryakova-Varshaver 1957 yildatut ipak qurtining bir turining tuxum hujayrasi yadrosini o'ldirib, boshqa turning spermatozoidi bilan urug'lantirgan. Bu turlarda polispermiya hodisasi uchraydi. Urug'lanishdan keyin ikkita spermatozoidning yadrosi qo'shilib, normal rivojlanish sodir bo'lgan va diploid geterospermiyaandrogen organizm paydo bo'lgan.

Ba'zi embriologlar (J.Brashe, Yu.A.Filipchenko va boshqalar) fikricha, embrionning dastlabki davrlarini boshqaradigan irsiy omil mavjud. Ular yadroda va sitoplazmada joylashgan. Ayrim embriologlar fikricha, genlar embrionda asosiy organlar hosil bo'lishida qatnashmaydi, faqat differensiasiyaning oxirgi bosqichlarini nazorat qiladi. Jumladan, bu fikrga ko'ra, ko'zning rangi gen nazoratida bo'ladi, ammo gen ishtirokisiz taraqqiy etadi. Agar tuxum yadrosini zararlamasdan, kulrang o'roq zararlanga, tezda xorda va nerv sistema differensiasiyasi buziladi. Amfibiyalar tuxumining kulrang o'rog'ining o'rnini almashtirib qo'yish ham mumkin.

1936 yilda ye.Garvey yadrosiz zigotaning maydalanishini birinchi marta kuzatdi.

E.Vilson (1936) Nereis relagisa tuxumini plastinkasimon shisha bilan buzdi va keyingi uch marta maydalanish meridian bo'yicha sodir bo'lishini kuzatdi. Hosil bo'lgan embrion 8 ta blastomerdan iborat bo'lib, plastinka shaklida bo'ladi. Keyin ta'sir pasayganda embrion 8 ta makromer va 8 ta mikromerdan iborat bo'ldi. Erkin yashaydigan lichinka hosil bo'lib, uning ichagi 8 ta makromerdan iborat bo'ladi. Vilson XIX asrning oxirida shunday xulosaga kelgan ediki, polixetlar hujayrasining differensiasiyasi yadroga emas, balki sitoplazma xususiyatlariga bog'liq.

E.Shtaufer 1945 yilda aksolotlning erkak va urg'ochi pronukleuslarini

buzadi va blastula davrida yadrosiz normal rivojlanishni kuzatadi. Shuning bilan birgalikda, embrion rivojlanishining dastlabki davrlaridan boshlab genlar qatnashishi to'g'risidagi ma'lumotlar ham bor.

D.F. Paulson (1940, 1945) X-xromosoma yo'qligi tufayli drozofila rivojlanishi buzilishini kuzatgan. Xromosomaning ma'lum qismining yo'q bo'lishi tufayli nerv sistemasi, ichak, mezoderma hosilalari rivojlanishi buzilishi kuzatilgan.

Molekulyar biologlar va genetiklarning jinsiy hujayralar differensiallashmagan, degan fikrlari xato bo'lib chiqdi. Olingan ma'lumotlar shuni ko'rsatmoqdaki, embrion rivojlanishining dastlabki davrlarida genlar hal qiluvchi ahamiyatga ega emas. Embriinning bu davri haqidagi axborot urug'lanishgacha tuxumning sitoplazmasida bo'ladi. Rivojlanishning keyingi bosqichlari spermatozoidning irsiy materiallarini "ko'rsatmalari" asosida boshqariladi. Molekulyar biologiyada fermentlarni aniqlashning aniq usullari bor. Isbotlanishicha, ota fermentlari rivojlanishning keyingi bosqichlarida paydo bo'ladi. Masalan, amfibiyalarda bunday fermentlar yurak urushi, muskullar qisqarishi sodir bo'lgandan keyin paydo bo'ladi. Tuxum qobig'ining o'zgarishida ishtirok etadigan fermentlar tuxumning o'zida bo'ladi.

Ayni paytda embrionda qachon har xil RNK va oqsil sintezi boshlanishini aniqlash ustida ilmiy-tadqiqot ishlari olib borilmoqda. Aniqlanishicha, ooplazmada embrionning dastlabki davrida maydalanish uchun zarur bo'lgan energiya va sintez jarayonlari ona genomi tomonidan boshqariladi. Embriinning dastlabki davriga ta'sir etadigan mutasiyalar ham o'rganildi va aniqlandi.

Aniqlanishicha, embrionning keyingi bosqichlarida hujayra va blastomerlar genomining tashkil topishi va o'zgarishi yadro va sitoplazmaning o'zaro ta'siriga bog'liq. Embriion rivojlanishining dastlabki davrlarida spermatozoidning vazifasi haqidagi sitogenetik va genetik-embriologik ma'lumotlar kam. XX asrda asosan yadroning vazifalari o'rganildi. Ammo rivojlanish davrida tuxum hujayra vazifalarini boshqarishda spermatozoidning ahamiyati haqidagi ma'lumotlar ham bor. L.D. Udalova (1975) aniqlashicha, otasi rentgen nuri bilan nurlantirilgan sichqon embrionining dastlabki davrida xromosomalar oberrasiyasi kuzatilgan. Sut emizuvchilarda ota irsiyati embrionda trofoblast hosil bo'lishi va implantasiya jarayoni uchun zarur ekanligi ham isbotlangan.

Ba'zi mollyuskalarning (*Limnaea*) chig'anoq'i o'ng tomonga spiralsimon aylangan, ammo chap tomonga aylanganlari ham topilgan. Bunga rivojlanishning dastlabki davrlarida genlar ta'sir etganligi isbotlangan. Chig'anoqning aylanishiga uchinchi maydalanish davrida mitoz dukining o'zgarishi sabab bo'lgan. O'zgarish onagenoti pigabog'liqligi ham isbotlangan.

Blastomerlar mitoz tufayli rivojlanishning dastlabki davrlaridan boshlab

bir xil irsiy materialga ega bo'ladi va differensiasiya ham shu davrdan boshlanadi. Blastomerlar sifat jihatdan differensiasiyani boshqaradigan bir xil genlarga ega bo'lmaydi. Har xil blastomerlardagi genom turlicha bo'ladi.

A.A.Zavarzin fikricha, gen va xromosoma munosabatlarini jinsiy hujayralarda o'rganish kerak. Shuning uchun kariologiya sitogenetikaga yaqin soha hisoblanadi. Odatda yadro hujayradan va to'qimadan tashqarida, to'qima esa kariologiya va genetikadan tashqarida o'rganiladi. Har bir somatik hujayra turning maxsus belgilarini o'zida saqlaydi. A.A.Zavarzin fikricha, har xil to'qimaning kariotipi bir-biridan farq qiladi. Ba'zi olimlar bu fikrning to'g'riligini tajribada isbotladilar.

Xromosomalarning yo'g'onlashgan qismi "puflar" deyilib, ba'zi olimlar hujayra va to'qima differensiasiyasini ana shu puflar bilan bog'lamoqdalar. Puflar genlarning bir-biriga o'tish joyi hisoblanadi. Genetiklar fikricha, xromosomaning vazifasi irsiy axborotni kodlashtirish va uni ro'yobga chiqarishdan iborat.

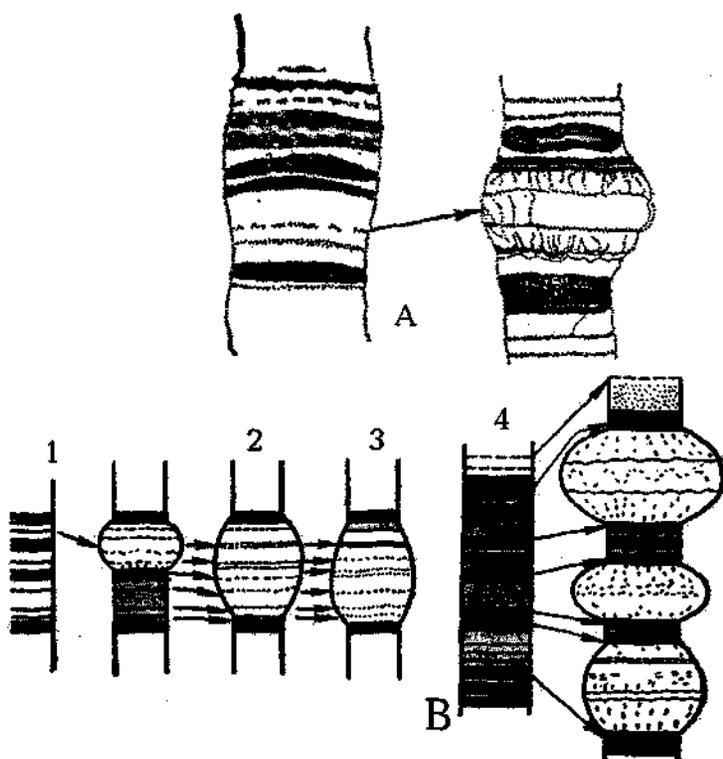
I.I.Kiknadze xironomidlar so'lak bezining gigant xromosomalari va boshqa hayvon hamda o'simlik hujayralari ustida kuzatuvlar o'tkazdi. Uning fikricha, so'lak bezi xromosomasida 220 ta puf bo'lib, bu xromosoma diskining 26% ini tashkil etadi. Puflar o'z rivojlanishida faqat politen xromosomalar diskida hosil bo'ladi, disklar o'rtasida hosil bo'lmaydi. Murakkab puflar hosil bo'lishida bir necha disklar qatnashadi. Disklar xromomerga o'xshaydi va vazifasiga ko'ra bir xil bo'lgan genlar kompleksidan iborat. Kiknadze fikricha, RNK faqat hujayradagi puflarda sintezlanadi. Yirik puflar tinimsiz ishlaydi va bunday puflar so'lak bezida 80% ni tashkil etadi.

I.I.Kiknadzening tadqiqotlari vagi potezasi hayvonlar ontogenezi davrida xromosomalar funksiyasini o'rganish imkonini beradi. Alohida xromosoma i pi genlar yig'indisidan iborat. Xromomerlar tuzilishi vabiokimyoviy jihatdan o'zgarishi, faol yoki passiv holatlarda bo'lishi mumkin. Hujayra differensiasiyasi genomning har xil qismlarining faollashuviga bog'liq, deb taxmin qilinmoqda.

Tuxum hujayra rivojlanishining dastlabki davridagi xromosomalar blastula va undan keyingi davrdagi xromosomalardan farq qiladi. Dastlabki hosil bo'lgan blastomerlar yirik, xromosomalari uzun, to'liq spirallashmagan bo'ladi, xromosomalar faollashgan bo'ladi, ammo r-RNK sintezlanmaydi. Blastula davridagi hujayralarda DNK miqdori kamayadi, xromosomalar qisqaradi. 33-34 blastomerlik davrida xromosomalar dastlabki blastomer xromosomalarga nisbatan 2,5-3 marta kalta, 3-4 marta yo'g'on bo'ladi. Bo'linishlar oralig'ida yadroning tarkibi ham o'zgaradi. DNK ning bunday doimiy bo'lmashligini isbotlash murakkabdir.

Kiknadze puflar hosil bo'lishining xironomidlar lichinkasi

metamorfozining har xil bosqichlarida aniqladi. To'rtinchi lichinkalik davrida puflarning umumiy soni ortadi, ammo har bir bosqichning maxsus puflari kam bo'ladi. Jumladan, g'umbak oldidan 4 ta, g'umbak davrida 3 ta puf hosil bo'ladi. Puflarning hosil bo'lishi nima bilan bog'liq va uning ahamiyati qanday? Embriologlar fikricha, puflarning hosil bo'lishi bilan morfofiziologik jarayonlar o'rtasidagi bog'liqlik hozircha o'rganilmagan. Kiknadze puflarni metamorfoz bosqichlarining almashinuvi davrida xromosomaning ishlashini boshqaruvchi effektor deb hisoblaydi. Haqiqatdan ham puflar hosil bo'lishi bilan metamorfoz bosqichlari o'rtasida bog'liqlik bor. Metamorfoz davrida har xil puflar turlicha faoliyat ko'rsatadi (89-rasm).



89-rasm. *Chironomus dorsalis* so'lak bezi hujayralari xromosomalarida puflarning tashkil topishi (I.I.Kiknadze, 1967 bo'yicha).

A-puflar ontogenezi; B-puflar paydo bo'lishining umumiy sxemasi. 1-bir necha diskdan puf hosil bo'lishi; 2-kichik diskdan puf hosil bo'lishi; 3-katta diskdan puf hosil bo'lishi; 4-murakkab pufning hosil bo'lish yo'nalishi.

Har xil populyasiyalar va mutant organizmlarda puflarning asosiy qismi deyarli bir xil bo'lishi qiziqarli holatdir. Xromosomalarga tashqi muhit omillari ta'sir etishi isbotlangan. Kiknadzening bu fikrini embriologlar albatta inobatga olishi lozim. Ammo organizmda shakl hosil bo'lish jarayonida puflar qanday vazifalarni bajarishi aniqlanmagan. Shuning uchun ko'plab olimlar puflarning morfogenetik vazifasini belgilashda ehtiyot bo'lish lozim, deb hisoblaydilar. Puflarning hosil bo'lishi ionlarga bog'liqligi to'g'risidagi ma'lumotlar ham bor.

**Rivojlanishda yadro va sitoplazmaning vazifasi.** Embriologlar va genetiklar hujayrada yadro va sitoplazma o'rtasidagi munosabatni o'rgandilar. DNK xromosomaning boshqa tarkibiy qismlaridan ajralgan holda o'zining biokimyoviy xususiyatlarini namayon qila olmaydi. Izolyasiyalangan DNK izolyasiyalangan oqsil kabi o'lik tuzilma hisoblanadi. Xromosomada DNK dan tashqari oqsil, RNK va boshqa moddalar ham bor. Bir xil hujayraning har xil bosqichlarida oqsillar ham turlicha bo'ladi.

1955 yilda R. Briggs va T. King ko'plab tajribalar o'tkazdilar. Baqaning urug'lanmagan tuxumi shpris ignasi yordamida partenogenetik yo'l bilan rivojlanishga majbur qilindi. Keyin mikroixirurgik yo'l bilan yadrosi olib tashlandi. Mikropi petkagablastulayoki gastrulyasiyadavridagi hujayratortiladi. Shimdirilgan paytda hujayra yoriladi, ammo yadro va uning atrofidagi sitoplazma qoladi. Ana shu yadro yadrosi olib tashlangan tuxumga in'eksiya qilinadi. Blastulaning animal qutbidagi hujayradan olingan yadro in'eksiya qilinsa, 30% holatda normal maydalanish sodir bo'lib, rivojlanish gastrulyasiyagacha davom etgan. Keyingi tadqiqotlarda 80-100% holatda rivojlanish blastulagacha davom etgan. Demak, xulosa chiqarish mumkinki, yadro blastula va gastrula davrlarida hali differensiallashmagan, zigota yadrosining o'rni boshqa har qanday yadro bosishi mumkin. Bu bosqichlarda hujayraning o'zi ham differensiallashmagan. Agar in'eksiya uchun embrionning keyingi bosqichlari yadrosi (xorda, mezoderma) olinsa, bu yadro rivojlanishni ta'minlay olmaydi, rivojlanish ko'pchilik hollarda blastula yoki neyrula bosqichlarida to'xtaydi. King va Briggs aniqlashlaricha, entoderma hujayrasidan olingan yadro rivojlanish davrida o'z potensiyasini kamaytirib boradi.

Bu tajribalardan ma'lum bo'ldiki, blastomerlar yadrosida maydalanish va undan keyingi bosqichlarda katta o'zgarishlar sodir bo'ladi.

L.A. Nikitina va O.G. Stroeva (1960-1969) amfibiyalarning *Bufo viridis*, *B. bufo asiaticus*, *Rana arvalis* va *R. temporaria* turlarida ektoderma yadrosini gomotransplantasiya qilish bo'yicha tajribalar o'tkazdilar. Tajriba usuli va natijalari King va Briggs tajribalari bilan bir xildir. Ammo Nikitina ko'chirib o'tkazish uchun ko'z xaltasi va ko'z bokali hujayralarining yadrosini oldi.

Aniqlanishicha, bu hujayralar ham zigota rivojlanishi uchun zarur bo'lgan potensiyani saqlab qolgan ekan. Rivojlanish davom etgan sari normal trivojlanayotgan resipient embrion kichiklashib boraveradi. Xulosa shuki, differensiallashayotgan hujayrada yadroning yashash muddati chegaralanib boradi.

Zavarzinning yuqorida aytilgan gipotезasini isbotlovchi bu ma'lumotlar embrion rivojlanishida yadro va sitoplazma vazifalarini aniqlash imkonini bermaydi. Bu tajribalarda resipient yadro bilan birgalikda o'z miqdordabo'lsa ham sitoplazma kiradi. Bu o'z miqdordagi sitoplazmaning biokimyoviy vazifasi qanday bo'lishi noma'lum bo'lib qolgan. King va Briggs tajribalarida embrionga va yadroga ancha zarar yetkazilgan.

King va Briggs tajribalarini dumli amfibiyalardan tritonlar tuxumida o'tkazilganda rivojlanish umuman sodir bo'lmadi. Demak, dumli amfibiyalar yadrosining differensiallanish qonuniyatlari o'ziga xos yo'nalishga ega ekan. Ammo ba'zi olimlarning natijalari bu xulosalardan farq qiladi.

1962 yilda J. Gerdon *Xenopus laevis* itbalig'ining ichak epiteliy hujayrasining yadrosi embrional rivojlanishni ta'minlashi mumkinligini isbotladi. O'tkazilgan 726 tajribadan 10 tasida itbaliqlar rivojlangan. Demak, yadro hujayra differensiasiyasini ta'minlaydi, normal rivojlanish uchun zarur bo'lgan genetik axborotni o'zida saqlaydi. T. King va Mek-Kinnel (1962) baqa tuxum hujayrasiga o'sma (adenokardisinoma) yadrosini ko'chirib o'tkazdi. Natijada xorda, teri, bosh miya va muskullari differensiallashgan itbaliq paydo bo'ldi. R. Briggs (1964) aksolotl tuxumining po'stini olib tashladi, uning xromosomasini ultrabinafsha nur bilan zararladi. Tuxumni elektr toki ta'sirida faollashtirib, rivojlanishga majbur qildi. Ko'chirib o'tkazish uchun boshqa embrionning xordasi, neyrula, ektoderma kabi hujayralarining yadrosi olindi. Natijada rivojlanish blastula yoki gastrulyasiyaning dastlabki davrigacha davom etdi, xolos.

Ba'zi olimlar tuxum yoki blastomer yadrosini ionli radiyasiya bilan o'ldirib, rivojlanish davrida yadro va sitoplazma vazifasini o'rganishga harakat qilmoqdalar. Ularning fikricha, bunda yadro o'ladi, sitoplazmaga zarar yetmaydi.

V.V. Konyuxov (1973) fikricha, hujayra differensiasiyasi maxsus oqsillar sinteziga bog'liq. Bunday oqsillar sintezi DNK differensiasiyasi va i-RNK sintezi bilan aniqlanadi. Ba'zi olimlar fikricha, differensiasiya va morfogenez jarayonida hujayralar sistemasini bitta gen ishga tushiradi va ishini to'xtatadi. Konyuxov fikricha, dastlab ko'payishni va metabolizmni boshqaradigan genlar depressiyaga uchraydi, keyin to'qima hosil bo'lishini boshqaradigan genlar faollashadi. Gisto- va organogenez davrida oqsil biosintezini boshqaradigan genlar depressiyaga uchraydi.

Xulosa qilib aytganda, hujayra, to'qima va organ differensiasiyasi davrida genlarning ahamiyati to'g'risida ko'plab ilmiy ma'lumotlar olingan. Ammo bu ma'lumotlar ana shu jarayonlarni to'liq isbotlash uchun yetarli emas. Shuning uchun bu sohadagi tadqiqotlar kelajakda davom etdirilishi lozim.

**Differensiasiyaning hujayra darajasida sodir bo'lishi.** Hujayra differensiasiyasining mexanizmi bo'linish hisoblanadi. Ko'plab tadqiqotlar hujayraning bo'linishi va differensiasiyasi o'rtasidagi munosabatga, hujayra siklining fazalari bilan differensiasiya jarayonlari o'rtasidagi munosabatlarga bag'ishlangan. Differensiasiyaning boshlanishida hujayra intensiv ko'payadi, differensiasiya esa bo'linish oraliqlarida,  $G_1$  fazada sodir bo'ladi. Hujayralar ixtisoslashishib borgan sari hujayraning bo'linish tezligi pasayib boradi, bo'linish oralig'i cho'ziladi ( $G_1$  uzayadi), differensiasiya jarayoni kuchayadi. Differensiasiyaning oxirgi bosqichida hujayra bo'linishi to'xtaydi, hujayra  $G_1$  fazadaqoladi, hujayra ixtisoslashishi tugaydi. Natijadabir xil tipli vahar xil tipli hujayralar hosil bo'ladi.

**Hujayra kloni va differensiasiya.** Embrion rivojlanishi bilan differensiasiya jarayoni ko'plab hujayralarni qamrab oladi. Determinasiya va differensiasiya tufayli hujayralar soni ortib, to'qima hosil bo'ladi. Bundan xulosa shuki, differensiasiya mexanizmi, ya'ni kompetensiya, determinasiya, differensiasiya bosqichlari hujayra bo'linishi jarayonida yo'qolmaydi, balki hujayraning keyingi avlodiga, ya'ni qiz hujayraga o'tadi. Jumladan, differensiasiya tufayli paydo bo'ladigan fenotip hujayra bo'linishi orqali qiz hujayraga genotip kabi beriladi. Genotipik va epigenetik irsiyat avloddan-avlodga o'tishi va o'zgarishning saqlanishi bilan aniqlanadi. Bitta hujayrani sun'iy sharoitda ko'paytirib to'qima, organlar va organizm hosil qilish klon deyiladi (klon - novda degan ma'noni bildiradi). Jumladan, gonositlardan hosil bo'ladigan jinsiy hujayralar, qon hujayralari klonlari bunga misol bo'ladi. Klonlar potensiyasining ro'yobga chiqishi uchun atrofdagi somatik hujayralar ta'siri muhim ahamiyatga ega.

M. M. Zavadskiy voyaga yetgan tovuqda bitta, yagona rivojlangan chap tuxumdonni olib tashlaydi, natijada rudimentar o'ng tuxumdon ishlay boshlaydi. Ammo o'zgargan sharoitda rudimentar tuxumdon urug'donga aylanadi, gonositlar (qushlarda XX) spermatozoidga aylanadi. Shundan keyin ikkilamchi jinsiy belgilar ham o'zgaradi va erkak (sames) ga xos belgilar paydo bo'ladi.

Hasharotlarda imaginal disk hujayra determinasiyasi, differensiasiyasi va klonlar tahlili uchun qulay ob'ekt bo'lib, o'tkazilgan tajribalar natijalari asosida ko'plab umumbiologik qonuniyatlar yaratildi. Shveysariyalik biolog K. Xadorn drozofilaning imaginal diskini lichinkadan ajratib olib, voyaga yetgan hasharotning tana bo'shlig'iga in'eksiya qilgan. Bunda imaginal disk

hujayralari ko'paygan, ammo differensiallashmagan, chunki differensiasiya uchun ekdizon gormoni kerak. Bu gormon lichinkada bo'ladi. Agar imaginal hujayrani voyaga yetgan organizmda ko'paytirib, lichinkaga o'tkazilsa, u differensiallashadi va shu hujayra hosil qilishi lozim bo'lgan organlarni hosil qiladi.

Shunday qilib, imaginal disk doimiy determinasiya va differensiasiya xususiyatiga ega. Ammo Xadorn kuzatishicha, ba'zan transdeterminasiya kuzatiladi, ya'ni bir disk hujayralaridan boshqa organlar hosil bo'ladi. Jumladan, qisqichbaqasimonlarning antennula hujayralaridan oyoq, qanot yoki ko'z hosil bo'ladi.

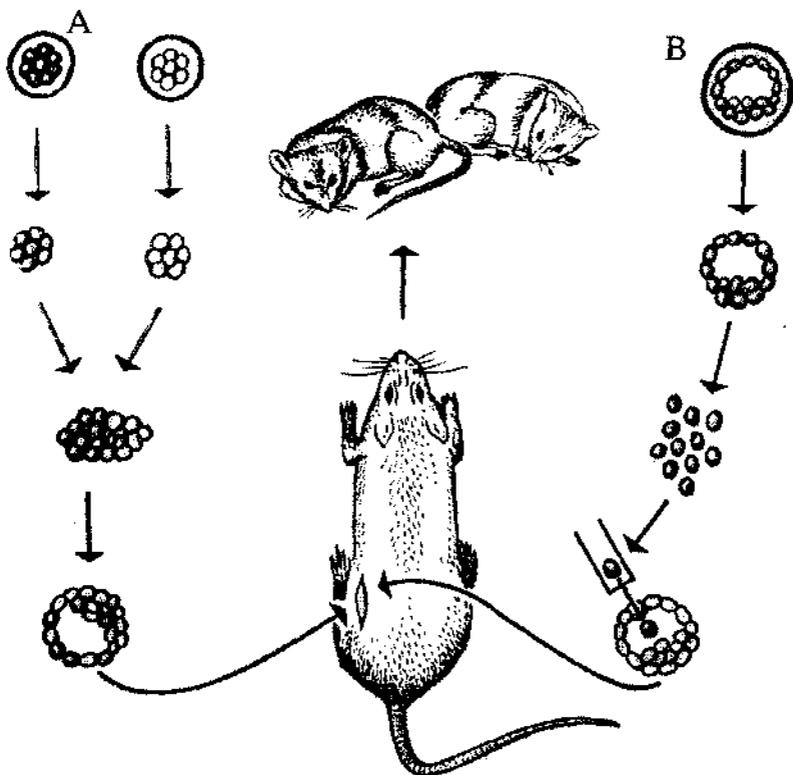
Bu ma'lumotlardan 2 ta xulosa chiqadi: 1) determinasiya jarayoni o'zgarishsiz ko'p bo'linish orqali hujayradan hujayraga beriladi; 2) determinasiyayopiq, yashirin holdasaqlanadi. Demak, determinasiyagenotip darajasidaemas, balki epigenotip darajasidanamayon bo'ladi.

Xulosa qilib aytganda, bir disk hujayrasi va undan hosil bo'lgan hujayralar qaysi diskka taalluqli ekanligini biladi. Har bir hujayra o'z vazifasini, ya'ni qaysi organni hosil qilishini biladimi? Olingan ma'lumotlarga ko'ra, imaginal disk hujayralari bir-birining o'rmini bosadi, ular dastlabki bosqichlarda regenerasiya xususiyatiga ham ega.

**Har xil genotipli embrionlarni sun'iy qo'shish orqali ximer hayvonlar olish.** V. Tarkovskiy (1961) va B. Mins (1962) 2 ta sichqon embrionini qo'shib, ximer hayvon, ya'ni 2 tagenotipgakiradigan hujayralardan tashkil topgan yangi hayvon yaratish usulini ishlab chiqdilar. Ximer yaratish embriologiyaning katta yutug'i bo'lib, genetika va individual rivojlanish biologiyasi fanlarini yanadarivojlantirdi. Genetikximer olish uchun genotip jihatdan farq qiladigan embrionlar qo'shiladi. Bunda bir embrion normal, ikkinchisi mutant genotipgaegabo'lishi lozim. Mutasiyaorganizm, to'qimava hujayraning imkoniyatiga qarab tanlanadi. Bunday hayvonlarning 3 ta belgilash usuli bor: ximerlar, allofen hayvonlar, mozaik hayvonlar (90-rasm).

Embrionlarni qo'shish usuli quyidagicha. Ikki (ba'zan 3 ta) bir-biridan genotipi bilan farq qiladigan embrion 8 tablastomerlikbosqichidaproteolitik ferment bilan ishlov beriladi va qobig'idan ozod qilinadi. Keyin ma'lum vaqt ularni bir-biriga qo'shilishi uchun yaqin qilib qo'yiladi. Hosil bo'lgan embrion ma'lum vaqt o'stirilib, keyin ona bachadoniga transplantasiya qilinadi. Natijada shunday individ tug'iladiki, uning to'qima, organlari har ikkala embriondan qurilgan bo'ladi. Shuni aytish kerakki, ximer organizmning og'irligi odatdagi organizmga deyarli teng bo'ladi, chunki rivojlanish davrida embrional regulyasiya ta'sir etadi.

Ximer organizmda har ikkala embrion hujayralari deyarli teng miqdorda



90-rasm. Mozaik, ximer, allofen sichqon olish usullari (E.Mak Laren, 1979 bo'yicha).

A- junining rangi bo'yicha farq qiladigan sichqonlar embrionini 8 ta blastomerlik davrida qo'shish usuli; B-hujayrani blastosel bo'shlig'iga in'eksiya qilish usuli bilan ximer hayvon olish.

ishtirok etadi. Masalan, oq naslsiz sichqon bilan qora sichqon embrioni qo'shlganda hosil bo'lgan individda ranglar teng bo'ladi. Bunda har bir oq va qora dog'lar klon hisoblanadi. Hujayralar ishtiroki ko'p omillarga, jumladan, genoti pgabog'liq. Mutant genotipli embrionlar yomon rivojlanadi. Mutant genotiplarni tanlab ximer hayvonlar yaratish hujayrakloni muammosini hal etishda katta hissa qo'shmoqda. Ulardan ba'zilariga to'xtalamiz.

Sichqonlarda ko'z pardasi degenerasiyasi mutasiyasida dastlab ko'z normal rivojlanadi, tug'ilgandan 7 kundan keyin fotoreseptorlar normal ishlamay qoladi. Shu mutantning embrioni bilan normal sichqon embrionini qo'shib,

ximer hayvon hosil qilindi. Olingan hayvonda hamma reseptorlar degenerasiyaga uchrasmadan, 5 ta degenerasiyaga uchragan reseptor 5 ta normal reseptorlar qismi bilan aralashib, normal fotoreseptor hosil qilgan. Demak, normal va mutant hujayralar klonlari aralashib ketadi.

Ma'lumotlarga qaraganda, har bir somitning hosil bo'lishida 20 klon, buyrak kanalining proksimal qismining hosil bo'lishida 4-5 klon, melanosit populyasiyasining hosil bo'lishida 32-100 klon qatnashadi.

R. Gardner tomonidan ishlab chiqilgan ximer olishning in'eksiya usuli ham keng qo'llanilmoqda. Bu usul yordamida boshqa genotip hujayrasi embrion blastoseliga in'eksiya qilinadi. Bu usul bilan har xil bosqichdagi embrion hujayralarini boshqa embrionga ko'chirib o'tkazish mumkin.

Keyingi 20 yil davomida klonlarni aniqlash va tahlil qilish bo'yicha sut emizuvchilar va hasharotlar ustida o'tkazilgan tajribalar eksperimental embriologiya, genetika fanlarini boyitdi va klonlarga e'tiborni kuchaytirdi. Ba'zan organizm rivojlanishini juda ko'plab sxemalashtirib yuborish, organizmni klonlar yig'indisidan iborat, deb tushunishga olib kelmoqda.

**Hujayralar differensiasiyasining doimiyliigi.** Hujayraning determinasiya holati uning bo'linishi tufayli doimiy ravishda keyingi avlodlarga o'tadi. Hujayra differensiasiya holatining doimiyliigi qanday bo'ladi? Differensiallashgan hujayra morfologik holatini saqlab qoladi, o'z vazifalarini bajaradi. O'zgaragan sharoitda bu holatlar ham o'zgaradi. Hujayra differensiasiya holatini yo'qotadi, ya'ni dedifferensiallashadi yoki boshqa holatlarga o'tadi. Buni transdifferensiasiya deyiladi.

**Dedifferensiasiya.** Agar differensiallashgan to'qimaning bir bo'lagini o'stiradigan moddalarga qo'yilsa, ular yangi sharoitga moslashadi. Moslanish bir necha bosqichdan iborat bo'ladi. Birinchi bosqich differensiasiya davrida hosil bo'lgan belgilarni yo'qotishidir. Masalan, sut bezi birinchi sutkada laktoza sintez qilishi to'xtaydi, keyingi 6 sutkada laktoglobulin (sut oqsili) 80% ga kamayadi. Ikkinchi bosqich yangi sharoitda yangi belgilar hosil bo'lishidir. Agar sharoit qulay bo'lsa, hujayra to'xtovsiz bo'linib ko'payadi. Ko'pchilik hujayralar differensiasiya belgilarini yo'qotib, faqat ko'payadi. Hujayraning morfologiyasi ham o'zgaradi. Agar differensiallashgan hujayralar har xil bo'lsa, sun'iy sharoitdagi hujayralar kelib chiqishidan qat'iy nazar, o'xshash bo'ladi. Sun'iy sharoitdagi hujayralar 2 tipda bo'ladi: 1) fibroblastsimon; 2) epiteliysimon. Bunday hujayralar uzoq vaqt organizmdan tashqarida, faqat ko'payish xususiyati uchun saqlangan hujayraga o'xshaydi.

Hujayraning differensiallashganligini uning boshqa hujayrani boshqaruvchilik ta'siri, ichki muhit ta'sirida ham saqlab qolishidan bilsa bo'ladi. Ba'zan bunday xususiyat doimiy bo'linadigan hujayralarda

kuzatiladi. Muhitni o'zgartirib, hujayra differensiasiyasini kuchaytirish mumkin. Agar muhitga (aminokislota, uglevod, vitaminlar) 20% qoramol qoni zardobi qo'shilsa, hujayra intensiv ko'payadi, ammo differensiallashmaydi, zardob qo'shilmasa, differensiasiya sodir bo'ladi. Shunday qilib, hujayra differensiasiyasini o'zgarish dededifferensiasiya deyiladi.

**Malignizasiya.** Malignizasiya deyilganda in vivo sharoitda hujayra ko'plab belgi va xususiyatlarini yo'qotadi, organizmning regulyasiya sistemasi nazoratdan chiqadi va intensiv ko'payadi. Bu jarayon xromosomalarning biokimyoviy, fiziologik qayta qurilishi bilan bog'liq. Shunga qaramasdan, ba'zi o'sma hujayralari differensiasiya xususiyatini saqlab qoladi. Bunday hujayralardan teratomalar (teratokarsinomalar, embriokarsinomalar)da differensiasiya muammolarini o'rganish muhim ahamiyatga ega. Ba'zan malignizasiya jinsiy bezlardan boshlanadi. Bunday o'smalarni sun'iy yo'l bilan ham olish mumkin. Bunday holatda embrion varaqlari va murtak hosil bo'lishi buziladi.

Embriokarsinomalarni o'rganish tufayli in'eksion ximer olindi. Jumladan, B. Mins laboratoriyasida embriokarsinomadan hosil bo'lgan to'qimadan normal ximer olindi. Bulardan hatto normal gonosit hosil bo'lishi ham mumkin. Demak, embriokarsinoma nafaqat o'sish, balki differensiasiya xususiyatiga ham ega.

XX asrning 60-yillarida G. I. Abelov va uning xodimlari jigar o'smasida (gepatomda) alohida oqsil sintezlanishini kuzatdilar va uni a-fetoprotein (embriinning a-oqsili) deb nomladilar.

a-fetoprotein sut emizuvchilar va odam embrioni zardobini maxsus oqsili bo'lib, voyaga yetgan organizmning zardob albuminiga o'xshaydi. Dastlab uni sariqlik xaltasining ektodermal hujayrasi, keyin embriinning jigar hujayralari sintezlaydi. Tug'ilgandan keyin bu oqsil sintezi pasayadi, uchinchi hafta oxirida to'xtaydi. Voyaga yetgan organizmda normal holatda bu oqsil sintezlanmaydi. Kimyoviy ta'sir tufayli hepatomga aylangan jigarda a-fetoprotein sintezi yana boshlanadi. Demak, bu modda embrion rivojlanishi davrida ma'lum vazifalarni bajaradi, postembrional rivojlanish davrida bu vazifa o'zgaradi yoki boshqasi bilan almashinadi.

### **Hujayralararo aloqa**

Hujayralararo munosabat individual rivojlanishda muhim o'rin egallaydi. Bu munosabatning 2 tati pi: kontakt vadistant tiplari farqlanadi.

**Hujayralar o'rtasidagi kontakt aloqa.** Hujayralar o'rtasidagi bevosita aloqa kontakt aloqa deyiladi. Bunday hujayralarning membranasi o'rtasidagi masofa 0,02 mkm bo'ladi va ufarga vorsinka hujayralari, nerv hujayralari kiradi. Ba'zan hujayra membranasidan maxsus xaltacha hosil bo'lib, bir hujayraning boshqa hujayra bilan aloqasini o'rnatadi.

**Bir xil hujayralar o'rtasidagi aloqa.** Hujayraning harakati ular o'rtasidagi aloqani o'rnatuvchi omillardan biri hisoblanadi. Harakat orqali organizmning har xil qismidagi hujayralar o'rtasida aloqa o'rnatiladi. Ko'plab morfogenetik jarayonlarda hujayralar membranasi orqali harakatlanadi. Jumladan, birlamchi ichak hujayralari blastosel bo'ylab harakatlanadi, yurak murtagi mezenximasi ichak devori bo'ylab harakatlanadi. Bu harakatlarning ko'pi aniq yo'nalishga ega. Bunga mo'ljal oluvchi egatcha sabab bo'lsa kerak. Avstriyalik biolog P. Veyss bu hodisani "kontaktli mo'ljal" deb atadi. Kontaktli mo'ljal hujayra harakati paytida substrat va boshqa hujayra yuzasi bo'ylab sodir bo'ladi. Buning natijasida bir xil hujayralar bir joyda to'planadi. Natijada morfogenetik jarayonlar sodir bo'ladi. Kontaktli mo'ljal tufayli nerv tolalari o'sishi mumkin.

Kontaktli ingibisiya ham bir xil hujayralar o'rtasidagi aloqa turi hisoblanadi. Agar 2 ta fibrioblast bir-biriga qarab harakatlanib, qaysisi dastlab oldingi qismi bilan boshqasiga tegsa, o'shasi tezda orqaga qaytadi. Agar hujayralar bir-biriga tegib tursa, mitotik faolligi pasayadi. Regenerasiya jarayoni ham hujayralar bir-biriga tegishigacha davom etadi. Bu hodisalarning mexanizmi hozircha noma'lum.

**Har xil hujayralar o'rtasidagi kontakt aloqa.** XX asrning 30-yillarida I. Goltfreter amfibiyalarning har xil embrion qavatlarini hujayralarini aralashtiradi. Dastlab hujayralar tartibsiz aralashib, bir-biri bilan aloqa o'rnatadi. Keyin har bir qavat hujayralari alohidalashgan. Keyinchalik shunga o'xshash tajribalar ko'plab o'tkazildi. Bu tajribalarda hech qachon uchrashmaydigan hujayralar aralashtirildi. Masalan, tog'ay va ko'z hujayralari aralashtirilganda, ular ham bir-biridan ajralgan. Ammo rak hujayralari normal hujayradan ajralmasligi aniqlangan.

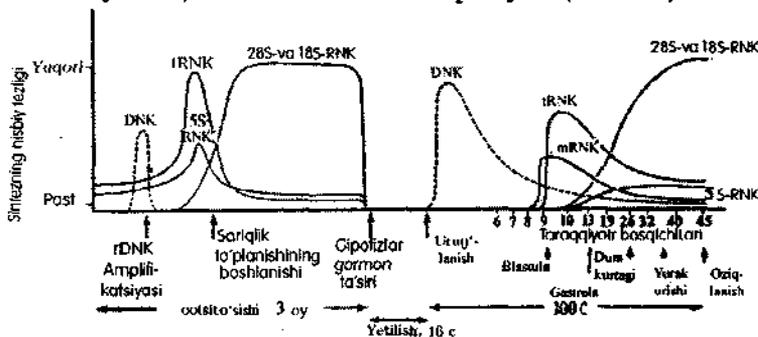
Bu hodisalarning mexanizmi haqida bir qancha fikrlar aytilgan. Bulardan ko'pchiligida hujayralar dastlab tanlamasdan aloqa o'rnatishi, keyinchalik bir xil hujayralar o'zaro aloqa o'rnatishi aniqlandi.

Tuban hayvonlarda turning ixtisoslashgan hujayralari organning o'rmini bosadi, yuksak hayvonlarda esa buning aksi bo'ladi. Agar bulutlar har xil turining hujayralari aralashtirilsa, ular turiga qarab ajraladi. Agar qushlar va sut emizuvchilar har xil organlarining hujayralari aralashtirilsa, hujayralar tur bo'yicha emas, balki organlar bo'yicha ajraladi. Birlamchi

Induksiya molekularning diffuziya yo'li bilan ta'siri tufayli sodir bo'ladi. Diffuziya ikkilamchi induksiyada ishtirok etadimi? Bu savolga javob berish uchun induktor bilan to'qima o'rtasida har xil teshikli filtr o'rnatildi. Aniqlanishicha, oshqozon osti bezi uchun induksiya omili juda ingichka poralar orqali tarqala oladi. Bu omil glikoproteid modda bo'lib, to'qima undan tozalanadi. Chunki induksiya uchun bu modda kerak emas, hujayralar ustki tomoni bilan bir-biriga tegishi induksiyaga olib keladi. Demak, induksiya uchun hujayralarning bir-biriga tegib turishi yetarli omil hisoblanadi.

Epitely va mezenxima hujayralari induksiyasi uchun ular bevosita aloqada bo'lishi lozim.

Hujayralar o'rtasidagi aloqa hamma jarayonlarga, jumladan, sintez jarayonlariga ham ta'sir etadi. Masalan, ko'z gavhari birikib turgan kallogen moddadan ajratilsa, RNK va DNK sintezi pasayadi (91-rasm).



91-rasm. Amfibiyalar rivojlanishi davrida nuklein kislotalar sintezining nisbiy tezligi (B.Karlon, 1983 bo'yicha).

5s, 18s va 28s -r- RNK ning turlari. RNK sintezining har xil xususiyatlari rivojlanish davrida regulator omillar borligidan dalolat beradi.

Induksiyaga sabab bo'luvchi kimyoviy moddani ajratib olish bo'yicha ko'plab tajribalar o'tkazilgan va quyidagi aniq ma'lumotlar olingan.

1. Tideman embrional ektodermani entodermaga aylantiruvchi omilni aniqladi.

2. Ratter embrionda mezenxima omili borligini aniqladi.

3. Glikoproteidni xorda hujayralari ishlab chiqaradi va xorda bilan somit o'rtasida joylashib, somitda xondrogenez jarayonini induksiyalaydi.

“Direktiv” va “bajaruvchi” induksiya. To'qima induktor ta'sirini qabul qiladi. Finlyandiya embriolog L. Saksen induksion jarayonni “direktiv” va “bajaruvchi”ga ajratishni tavsiya etdi. Direktiv induksiyada induktor to'qimaga

shunday molekular sintezini taklif qiladiki, bunday jarayonlar to'qima tarixida bo'lmagan va induktorsiz bo'lmaydi ham. Bunga embrion markaziy nerv sistemasining birlamchi induksiyasi, embrion ektodermasi induksiyasi misol bo'ladi.

Mezodermaga yo'nalgan induksiya bajaruvchi induksiya hisoblanadi. Buning ma'nosi shuki, ular oldindan tayyorlangan to'qimaga ta'sir etadi. Masalan, siydik xaltasi yoki orqa miya buyrak kanaliga induksiya hosil qiladi.

Entodermadan organlar hosil bo'lishida ham direktiv, ham bajaruvchi induksiya sodir bo'ladi.

Bajaruvchi induksiyada muhim vazifani to'qima bajaradi, direktiv induksiyada to'qimavagenotip katta ahamiyatga ega. Agar triton embrioni tomog'ining oldingi qismiga baqa embrionining qorin ektodermasi ko'chirib o'tkazilsa, transplantatdan itbaliqning tomoq o'simtalari hosil bo'ladi. Shunday qilib, triton embrioni tomog'ining oldingi qismi induksion ta'sir tufayli transplantat tomonidan o'zining genotipi bo'yicha o'qilgan.

**Hujayralar o'rtasidagi distant aloqa.** Hujayralar o'rtasidagi bevosita aloqa fiziologik, biokimyoviy va strukturaviy o'zgarishlarga javob bera olmaydi. Bundan tashqari, hujayralar o'rtasidagi distant aloqa mexanizmiga ta'sir etuvchi omillar ham o'rganildi. Bunday omillarga zamburug'lardagi xemotaksis qiluvchi modda, nerv tolasini o'stiruvchi omil, neyromediatorlar, gormonlar kiradi. Bu omillar ta'sir etish mexanizmi bilan farq qiladi. Hujayralar o'rtasidagi distant aloqani o'rnatishda qatnashadigan moddalardan zamburug'larning miksameba moddasi yaxshi o'rganilgan.

Bu modda zamburug' hujayralari o'rtasidagi distant aloqani o'rganish uchun eng qulay vosita bo'la oladi. Uning rivojlanishi spora yetilishi va migrasion hujayra-miksameba hosil bo'lishidan boshlanadi. Keyin ular psevdoplazmodiy hosil qiladi. Mevatana hosil bo'lgandan keyin undan akrazin yoki  $3',5'$ -adenozinmonofosfat hosil bo'ladi. Miksameba bu moddani har 5-8 minutda ajratib turadi. Bu modda miksamebalarga mo'ljallanish uchun yordam beradi. Jinsiy voyaga yetgan ko'p hujayralilar, embrion hujayralari va bir hujayralilar ko'plab past molekular fiziologik faol moddalar ishlab chiqaradi. Bu moddalar fiziologik jarayonlarni boshqaruvchi yoki hujayra membranasini reseptori orqali hujayraga ta'sir etishi mumkin. Bunday holatda hujayralar o'rtasidagi aloqaga yordam beradi. Bu moddalar gormonlarga nisbatan kichik hajmdagi to'qima va hujayralarga ta'sir etadi. Shuning uchun ularni lokal gormonlar ham deyiladi. Bularga asetilxolin, serotonin, katekolamin kiradi va ularning neyrohumoral boshqarilishdagi ahamiyati kattadir. Bu moddalarni embrion hujayralari nerv sistemasi paydo bo'lguncha ko'plab ishlab chiqaradi. Ular hujayraning fiziologo-biokimyoviy faolligini oshiradi.

**To'qima differensiasiyasi.** Zigota organizmni tashkil etadigan barcha hujayralarning boshlang'ich moddiy asosi hisoblanadi. Embriogenez davrida hujayralarning bir-biri bilan bog'liq bo'lgan ko'payishi, o'sishi, migrasiyasi va differensiallanishi sodir bo'ladi va bularning natijasida organizm shakllanadi.

Organizm embrional rivojlanishining dastlabki bosqichlarida irsiy va muhit omillari ta'sirida embrion hujayralari differensiallashadi va o'ziga xos murakkab tuzilishga ega bo'ladi. Natijada bu hujayralardan to'qima elementlari shakllanadi. Embrion murtagidan hujayralarning tabaqalanishi tufayli to'qima paydo bo'lishi jarayoni gistogenez deyiladi. Gistogenez yunoncha gistos - to'qima, genesis - kelib chiqish degan ma'noni bildiradi

Ma'lumki, hujayralar differensiallashib borishi bilan ularning soni ham ortib boradi, hajmi kattalashadi. Bu o'sish jarayoni deyiladi. Demak, organizmning embrional rivojlanishi davrida hujayralar doimiy ko'payib boraveradi, o'sadi va takomillashib boradi. Bu esa har xil hujayralarning tarkib topishiga va organizmning shakllanishiga sababchi bo'ladi, ya'ni takomillashish natijasida embrion hujayralarida to'qimaga xos tuzilish va xususiyatlar hosil bo'la boshlaydi.

Jinsiy hujayralar qo'shib zigota hosil qilishidan to'qima shakllanguncha to'rttadavrga bosib o'tadi: 1) ootipik davr; 2) blastomer davri; 3) murtag davr; 4) to'qima (gistogenez) davr.

**Ootipik davrda** to'qima hosil bo'ladigan materiallar tuxum yoki zigota sitoplazmasining ma'lum qismidajoylashgan bo'ladi (ootipik yunonchaoop - tuxumga xos degan ma'noni bildiradi). Masalan, xorda, mezoderma materiallari tuxum hujayra sitoplazmasining o'roqsimon qismida joylashgan bo'ladi. Hozirgi vaqtda tuxum hujayra yoki zigotaning rivojlanishi davrida kelajakda hosil bo'ladigan to'qimani aniqlash mumkin. Hujayraning ana shu qismi takomillashib borib, kelajakda undan ma'lum to'qima shakllanadi. Bunga to'qimaning prezumptiv urchig'i deyiladi. Keyingi yillarda gistogenez jarayoni zamonaviy radioavtografiya usulida, ya'ni radioaktiv moddalar yuborib, ana shu moddalarga qarab tadqiq qilish orqali o'rganilmoqda.

**Blastomer davri** ootipik davrning davomi bo'lib, bundazigotabo'linishi tufayli ko'plab blastomerlar, ya'ni o'ziga xos yangi hujayralar hosil bo'ladi. Blastomerlar zigotaning maydalanishi tufayli hosil bo'lishi va o'smasligi bilan boshqa hujayralardan farq qiladigan embrion hujayralari hisoblanadi. Blastomerlar o'z navbatida maydalanib, hosil bo'ladigan to'qima yoki organning boshlang'ich elementini hosil qiladi. Blastomerlardan embrionning blastula davri hosil bo'ladi. Blastulani hosil qiladigan blastomerlar ham bir-biridan farq qiladi.

Embrion rivojlanishining navbatdagi bosqichida blastomerlar shakllanishi,

ichki tuzilishi va vazifalariga ko'ra bir-biridan farq qiladigan yo'nalish oladi. Embriion rivojlanishining blastomer davri ham hozirgi paytda yaxshi o'rganilgan bo'lib, har bir blastomerning kelajakdagi taqdiri, ya'ni kelajakda qaysi organlar hosil bo'lishida ishtirok etishi aniqlangan.

**Murtak davrida** embrional rivojlanishning blastula davri tugab, murtakning boshlang'ich urchug'lari hosil bo'la boshlaydi. Bunda kelajakda turli to'qima va organni hosil qiladigan hujayralar to'plamini paydo bo'ladi. Murtak davrida ma'lum hujayralar to'plamidan tuzilgan embriion qavatlarini hosil bo'ladi va ular differensiallanishi natijasida har xil to'qimalar vujudga keladi. Masalan, ektoderma qavatdan shakli naysimon bo'lgan nerv to'qimasining chegarasi hosil bo'lib, ajralib chiqadi, mezodermadan esa har xil somitlar hosil bo'lib, ular sklerotom, miotom, dermatom va splanxnotomlarga ajraladi.

Umurtqali hayvonlarda, ko'pincha, boshlang'ich urchuq bilan birgalikda mezenxima ham shakllana boshlaydi. Mezenxima asosan embriionning mezoderma qavatidan ajralib chiqqan hujayralardan hosil bo'ladi va organlar boshlang'ich kurtaklarining o'rtalarini to'ldirib turadi. Mezenxima tabaqalanishi natijasida esa shakli va vazifasi har xil bo'lgan to'qimalar hosil bo'la boshlaydi. Masalan, qon hujayralari, suyak, biriktiruvchi to'qima, silliq tolali muskul to'qimalari mezenximadan hosil bo'ladi.

**To'qima (gistogenez) davrida** to'qima urchug'idan bir xil tuzilishga va bir xil vazifalarni bajaradigan hujayralardan iborat bo'lgan yetuk to'qimalar hosil bo'ladi. Har bir to'qimaning shakllanish jarayoni o'ziga xos yo'nalishda sodir bo'lib, bir-biridan keskin farq qiladi. To'qimalarning mana shunday boshlang'ich urchuqdan hosil bo'lish jarayoni gistogenez deb ataladi. To'qimalarni hosil qiladigan boshlang'ich urchuqda o'ziga xos o'zgarishlar sodir bo'lib, natijada urchuq hujayralari va hujayrasiz tuzilmalari ixtisoslashib, har xil to'qimalarga xos morfologik tuzilish va o'ziga xos fiziologik, shu bilan birgalikda kimyoviy xususiyatlar paydo qiladi. Bu jarayonlar davom etishi natijasida organizmda to'qima, organ va organlar sistemasi paydo bo'ladi.

Demak, embrional rivojlanishning dastlabki bosqichida avval oddiy tuzilgan murtak hosil bo'ladi, rivojlanishning keyingi bosqichlarida murakkab tuzilgan va ma'lum vazifalarni bajara oladigan to'qima va organlar paydo bo'ladi.

Embriional rivojlanishning gistogenez davrida hujayralarning morfologik tuzilishi va fiziologik holati ularning kimyoviy tarkibi bilan belgilanadi. Chunki hujayraning kimyoviy tarkibi ularda boradigan moddalar almashinuvi jarayoniga bog'liq. Embriionning har bir hujayrasida moddalar almashinuvi jarayoni o'ziga xos fiziologik yo'nalishda o'tadi va oziq moddalarga ehtiyoji ham turlicha bo'ladi. Masalan, jo'ja embriioni yuragining rivojlanishi uchun uning organizmida glyukoza konsentratsiyasi juda past bo'lishi kerak, nerv

sistemi esa bunday sharoitda rivojlana olmaydi, chunki nerv sistemasi rivojlanishi uchun glyukoza kamida ikki barobar ko'p bo'lishi shart.

Keyingi yillarda gistogenez jarayoniga ta'sir etadigan har xil kimyoviy moddalar yordamida to'qimalarning rivojlanishi o'rganilmoqda. Ma'lum bo'lishicha, yodasetat, sianid kabi moddalar jo'ja bosh miyasining o'sishini susaytiradi, yurak rivojlanishiga esa deyarli ta'sir etmaydi, flyuoridlar esa aksincha, yurak to'qimasining rivojlanishini susaytiradi, bosh miya rivojlanishiga yetarli ta'sir etmaydi. Embrional rivojlanish davrida turli to'qimalarda moddalar almashinuvi turlicha bo'lishi ularning tarkibidagi fermentlar miqdoriga va faolligiga bog'liq.

Demak, differentsiallanish jarayoni deganda o'ziga xos moddalar almashinuviga ega bo'lgan, ma'lum morfologik tuzilishga va fiziologik vazifalarni bajarishga olib keladigan jarayonlar tushinilsa, hujayra va to'qima differentsiallanishi bir xil hujayra va to'qimalarda farqlanishlar yuzaga kelishi, ularning ontogenez jarayonida ixtisoslashishiga sabab bo'ladigan o'zgarishlarga uchrashi tushuniladi.

**Gormonlar.** Gormonlar ichki sekresiya bezlaridan ishlab chiqariladi va hujayraning ko'plab fiziologik jarayonlarining boshqarilishida ishtirok etadi. Gormon grekcha gormao - qo'zg'ataman, ta'sir etaman degan ma'noni bildiradi. Gormonlar hujayra differentsiasiyasidan keyin hosil bo'la boshlaydi. Kimyoviy jihatdan gormonlar 2 xil bo'ladi: 1) oqsil-peptid va 2) steroid. Bundan tashqari, aminokislotalardan tuzilgan gormonlar ham bor.

**Gormonlar ta'sirining molekulyar mexanizmi.** Gormonlarning spetsifik xususiyati shundaki, har bir gormon ma'lum hujayralarga ta'sir etadi. Ayni paytda shu narsa aniqki, gormonlarning ta'sir etish mexanizmi reseptor-oqsil kompleksi orqali amalga oshadi. Gormon molekulasi bilan reseptor molekulasi qulfga kalit mos kelgandek bir-biriga mos keladi. Ular o'rtasidagi o'zaro ta'sir hujayralarning distant ta'siriga misol bo'ladi. Bu munosabat gormonni ishlab chiqaradigan hujayralar (bezlar) tomonidan boshqariladi. Bez hujayralari boshqa gormonlar yoki nerv sistemasi orqali boshqariladi. Ayni paytda gormonlar ta'sirining ko'plab tomonlari aniqlangan. Dastlab peptid yoki steroid gormon reseptorga birlashadi va gormon-reseptor kompleksi hosil bo'ladi. Peptid gormonlar hujayraning ustki qismida birlashadi. Ichki tomondan adenilatsiklaza birlashadi va siklik adenzinmonofosfat kislota (s-AMF) hosil bo'lishini tezlashtiradi. Bu kislota miqdori ortadi va u ferment bilan hujayra o'rtasidagi aloqani o'rmataadi. Steroid gormonlar reseptori sitoplazmadajoylashgan. Ular lipidlarda eriydi va membranadan sitoplazmaga o'tadi hamda reseptor-gormon kompleksini hosil qiladi.

Shunday qilib, gormonlar hujayraga, genetik apparatga, genga ta'sir

ko'rsatadi, ularni faollashtiradi.

**Individual rivojlanishning gormonal boshqarilishi.** Gormonlar va boshqa biologik faol moddalar o'sish, rivojlanish, energetika jarayonlarini, nukleir kislotalar biosintezini boshqaradi. Individual rivojlanishga ta'sir etadigan gormonlar 2 guruhga bo'linadi:

1. Ona organizmida sintezlanadigan, reproduktiv jarayonlarni boshqaradigan gormonlar. Ular gametogenez, ovulyasiya, embriogenez jarayonlarini boshqaradi. Sut emizuvchilarda ular yo'ldosh orqali embrionga o'tib, gametogenez va embrional rivojlanishni boshqaradi.

2. Rivojlanayotgan organizmning endokrin bezlarida ishlab chiqariladigan gormonlar. Ular o'sish va hujayra differensiasiyasiga ta'sir etadi.

**Ovogenez va spermatogenez jarayonlarining gormonal boshqarilishi.** Jinsiy hujayralar yetilishi siklik yoki mavsumiy xususiyatga ega. Bu jarayonlar ham jinsiy bezlarda ishlab chiqilgan gormonlar yordamida boshqariladi. Bu gormonlarning ishlab chiqarilishi gipofiz gormonlari orqali boshqariladi. Urug'lanish ana shu jarayonlarning koordinatsiyasiga bog'liq.

**Organogenez va gistogenez jarayonlarining gormonal boshqarilishi.** Embriion rivojlanishi davrida embriion varaqlari va organlar hosil bo'lishi uchun zarur gormonlarni embriion ishlab chiqarmaydi, bu davrda bu jarayonlar hujayralarning induksion ta'siri orqali boshqariladi. Organogenez va gistogenez jarayonida gormonlarning ahamiyati oshib boradi. Bu jarayonlar uchun gormonlar ta'siri yaxshi o'rganilmagan, ammo gormonlar ahamiyati katta ekanligi ma'lum.

**Reproduktiv organlar rivojlanishida gormonlar ta'siri.** Sut emizuvchilarda gormonlar erkaklik jinsiy yo'li rivojlanishini boshqaradi, agar gormonlar bo'lmasa, urug'ochi individ paydo bo'ladi. Erkaklik jinsiy yo'lining rivojlanishida embriion urug'doni ishlab chiqaradigan 2 ta gormon: testosteron (oralik hujayralar-Leydig hujayralari ishlab chiqaradi) va Sertoli hujayralari ishlab chiqaradigan modda muhim ahamiyatga ega. Testosteron volf kanalidan urug' kanali va tashqi jinsiy organlar hosil bo'lishini boshqaradi, Sertoli hujayralaridan ishlab chiqariladigan modda myuller kanali degeneratsiyasini boshqaradi.

Urg'ochilik jinsiy kanali rivojlanishida gormonlar qatnashmaydi. Shunday qilib, erkaklik jinsiy organlari rivojlanishida 2 ta omil ta'sir etadi: 1) genetik, ya'ni Y-xromosoma geni (HY-antigen); 2) testosteron va Sertoli hujayralari moddasi ta'sir etadi.

**Sut bezi rivojlanishi.** Sut bezi rivojlanishi, uning alveolarida sut sintezi va sekresiyasi ham murakkab gormonal boshqarilish orqali amalga oshadi. Yangi tug'ilgan hayvonlarda bu sistema yaxshi rivojlanmagan bo'ladi. Jinsiy

voyaga yetish bilan qonda estrogen miqdori ortadi. Bu gormon sut bezi kanallari sonining ko'payishiga va bez massasining ortishiga olib keladi. Ammo bu bezning to'liq shakllanishi homiladorlik paytida progesteron, prolaktin, laktogen gormonlari ta'sirida amalga oshadi. Emizish davrida laktasiya jarayonini prolaktin boshqaradi, ya'ni sutning ko'p yoki kam ajralishi prolaktin gormoniga bog'liq.

**Qushlar tuxum yo'lida tuxum komponentlari sintezlanishining gormonal boshqarilishi.** Qushlar tuxum yo'lining bezli hujayralari ovalbumin (tuxumdon oqsili) ishlab chiqarishi jinsiy voyaga yetganda gormonlar ta'sirida boshlanadi. Tuxum yo'lida tuxum qobig'i, po'choq osti va po'choqni hosil qiladigan moddalarni ishlab chiqaradigan bezlar ketma-ket joylashgan. Jinsiy voyaga yetmagan hayvonda bu bo'limlar ishlamaydi. Agar voyaga yetmagan hayvonga estrogen yuborilsa, bu jarayonlar boshlanishi tajribalarda isbotlangan.

**Amfibiyalar va hasharotlar metamorfozining gormonal boshqarilishi.** Amfibiyalar va hasharotlarning imaginal organlari rivojlanishini va ularning gisto-sitologik differensiasiyasini tiroksin va triiodtironin gormonlari boshqaradi. Bu gormonlarni gipofizning oldingi qismi gormonining ta'sirida qalqonsimon bez ishlab chiqaradi.

Lichinkalik davrining oxirida tashqi muhit omillari ta'sirida tireoid gormonlari ishlab chiqarilishini gipotalamusning tireotropin-relizing-gormoni gipofizning tireotropin gormoni orqali boshqaradi. Bu gormonlar metamorfozni sintez, rezorbsiya, parchalanish, morfogenez jarayonlarini boshqaradi. Bu jarayonlarni bitta gormon qanday boshqaradi? Hozirgi paytda shu narsa aniqki, har bir jarayon ma'lum dastur asosida boshqariladi. Gormonlar asta-sekin ko'payib, metamorfozni boshqaradi. Agar tireoid gormon rivojlanishning dastlabki davrlarida ko'paysa, metamorfoz buziladi. Gormonlar rivojlanishning dasturini boshqaruvchi yagona omil emas, balki shu jarayonning koordinatori hisoblanadi.

Hasharotlarda metamorfoz gavidani mutlaqo qayta qurish bilan bog'liq. Lichinkaning ba'zi organlari jinsiy voyaga yetganda ham o'zgarigan holda saqlanib qoladi. Hasharotlarda individual rivojlanish 2 bosqichdan: dastlab lichinkalik, keyin definitiv organlar hosil bo'lishidan iborat. Birinchi bosqichda gormonlarning qanday ahamiyatga ega ekanligi aniq emas.

Hasharotlar lichinkasining linkasi va metamorfozini markaziy nerv sistemasining neyrosekretor hujayralari ishlab chiqaradigan ekziotropin va protorakal bez ishlab chiqaradigan ekdizon gormonlari boshqaradi. Yuvenil gormoni ham muhim ahamiyatga ega. Hasharotlar metamorfozida gormonlar nisbatining o'zgarishi ham muhim ahamiyatga ega. Bir necha

linkadan keyin imaginal kutikula, imaginal disk differensiasiyasi kuzatiladi.

**O'sishni boshqaruvchi gormonlar.** O'sishni boshqaruvchi asosiy gormon somatotropin gormoni hisoblanadi. Somatotropin peptid gormon bo'lib, gipofizning oldingi qismidan ishlab chiqariladi va hujayraning yuza qismiga ta'sir etadi. Bu gormonning ko'p ishlab chiqarilishi gigantizmga (bo'yning o'sib ketishi) olib keladi. Bunda oqsil sintezi kuchayadi. Bundan tashqari, o'sishga insulin, tiroksin, gidrokortizon, testosteron va estradiol gormonlari ham sabab bo'ladi.

O'sishga eritropoetin, trombopoetin ham ta'sir etadi. Eritropoetin eritrositlarning, trombopoetin trombositlarning hosil bo'lishini kuchaytiradi. Eritropoetin buyrakda ishlab chiqiladi.

O'sishni sekinlashtiruvchi modda keylon bo'lib, u hujayra bo'linishini sekinlashtiradi. Agar hujayra oz bo'lsa, keylon ham oz bo'ladi va bo'linish tez sur'atlar bilan ketadi yoki buning aksi ham bo'lishi mumkin.

Shunday qilib, gormonlar quyidagi xususiyatlari bilan farqlanadi:

1. Gormonlar reproduktiv jarayonlarning fiziologo-biokimyoviy xususiyatlarini, jinsiy hujayralar yetilishi va urug'lanish bilan bog'liq bo'lgan hamma jarayonlarni boshqaradi.

2. Gormonlar embriogenez jarayonida zigotadan organogenezgacha bo'lgan bosqichda ishtirok etmaydi.

3. Rivojlanayotgan organizmda gormonlar gistogenez va organogenez davridan boshlab ishlab chiqarila boshlaydi va ko'payib boradi. Gormonlar nerv sistemasi bilan birgalikda organizmni boshqaruvchi, tashqi muhit omillariga javob beruvchi regulyator mexanizm hisoblanadi.

4. Bitta gormon ko'plab to'qima va hujayralarga ta'sir etishi, bevosita yoki bilvosita genetik va epigenetik apparatga ta'sir etishi mumkin.

5. Gormonlar dastlab reseptorga ta'sir etadi. Reseptor oqsil molekulari bo'lib, ular hujayra yuzasida (peptid gormon), sitoplazmasida (steroid gormon) joylashgan.

6. Bitta gormon bir qancha genga ta'sir etib, ularni faollashtirishi mumkin.

7. Gormonlarning ta'sir etish mexanizmi hujayraning o'zida, aniqrog'i, gormonlar ta'sirida rivojlanish dasturi ishlay boshlaydi. Bu dasturga gormon ishlab chiqaruvchi hujayra va ta'sir etuvchi hujayra kiradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Hujayra differensiasiyasi nima?
2. Hujayra differensiasiyasining genetik-molekulyar mexanizmini aytib bering.
3. Rivojlanish jarayoni uchun yadroning ahamiyatini aniqlashga oid tajribalarni ayting.
4. Hujayra differensiasiyasi va gen muammosi nimalardan iborat?
5. Hujayra kloni va differensiasiya o'rtasidagi bog'liqlikni tushuntiring.
6. Ximer hayvonlar yaratishga oid tajribalarning mohiyatini ayting.
7. Hujayra differensiasiyasining doimiyliigi va dedifferensiasiya deganda nimani tushunasiz?
8. Malignizasiya nima?
9. Hujayralar o'rtasidagi aloqalarni ayting.
10. Hujayralar o'rtasidagi kontakt aloqa va uning turlarini ayting.
11. Direktiv va bajaruvchi induksiya deganda nimani tushunasiz?
12. Hujayralar o'rtasidagi distant aloqani tushuntiring.
13. Gormonlar va ularning turlarini ayting.
14. Gormonlar ta'sirining molekulyar mexanizmini tushuntiring.
15. Individual rivojlanishning gormonal boshqarilishini ayting.
16. Gametogenez jarayonlarining gormonal boshqarilishini ayting.
17. Metamorfоз jarayonining gormonal boshqarilishi qanday amalga oshadi?
18. O'sishning gormonal boshqarilishi qanday sodir bo'ladi?
19. Organogenez va gistogenez jarayonlarining gormonal boshqarilishini tushuntiring.
20. To'qima differensiasiyasining bosqichlarini aytib bering.
21. To'qima va hujayra differensiasiyasi genetik jihatdan qanday nazorat qilinadi?

## **X-BOB. EMBRIONAL MAYDON GIPOTEZASI. FIZIOLOGIK GRADIENT NAZARIYASI**

### **Organizm rivojlanishi uning bir butunligining o'zgarishi**

Rivojlanayotgan organizmning bir butunligi dastlab embrional rivojlanish davrida namoyon bo'ladi. Organizm rivojlanishi davrida o'zgarib yangi, bir butun holatlarga o'tadi. Embriion hujayralari integrasiya mexanizmining "kamog'ida" bo'lib, uning rivojlanishi chegaralangan bo'ladi. Hujayralarning biokimyoviy tarkibi, yangi moddalar paydo bo'lishi yoki yo'qolishi, shakli va katta-kichikligining o'zgarishi, bo'linish tezligi va boshqa xususiyatlari ana shular bilan bog'liq bo'ladi. Bunday holat hamma organizmlarga xos bo'lgan xususiyat hisoblanadi. Rivojlanayotgan organizm rivojlanayotgan belgilar yig'indisi yoki oqsillar yig'indisi bo'lmay, balki diskret birliklar o'zaro bog'lanishi qayta qurilishining dinamikasi bo'lib, bu organizm bir butunligi deyiladi.

Shakl hosil bo'lishini ayrim hujayralar misolida tushuntirib bo'lmaydi. O.Gertvig (1898) hujayra holati va hujayralarning biologik birlashuvi tushunchalarini farqlash lozimligini aytgan edi. Embriionni tashkil etadigan hujayralar turli xil bo'ladi. Shuning uchun embriion geterojen sistema bo'lib, uning har xil qismidagi hujayralar tarkibi, metabolizm intensivligi, bo'linish tezligi va differentsiallashganligi bilan farq qiladi. Embrional rivojlanishning keyingi bosqichida va jinsiy voyaga yetgan organizmda hujayralarning birikib to'qima va organlar hosil qilishi integrasiya deyiladi. Integrasiya tushunchasi ma'lum organi yoki organlar sistemasini butun organizm bilan yoki yarim avtonom holda ishlay olishini ifodalaydi.

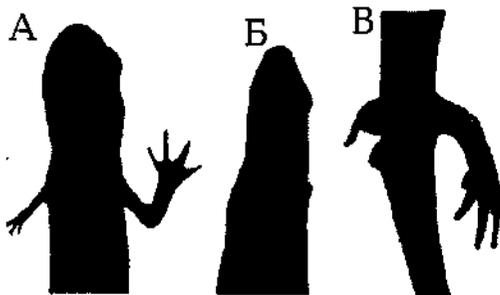
Ko'plab hodisalar hujayralardan yuqori omillar haqida fikr yuritishga olib keladi.

1. Oq planariyani o'rtasidan bo'lganda, dum qismi uchun bosh qism tiklanadi. Demak, jarohatlangan joyga yaqin bo'lgan to'qimalar bosh qism hosil bo'lishida ishtirok etadi. Agar oq planariyaning birinchi tajribaga nisbatan 2-3 mm dumga yaqin joyidan bo'laklarga ajratilsa, qandaydir integrasiya mexanizmlari ta'sirida shu to'qimalar bosh qismining tiklanishiga emas, balki dum hosil bo'lishiga sarflanadi. Bu hodisalarni faqat molekulyar va hujayra parametrlari orqali tushuntirish yetarli emas.

2. Operasiya yo'li bilan triton yelka nervining yo'nalishini orqa oyoq tomonga o'zgartiladi. Bu operatsiyadan maqsad, shu yo'l bilan qo'shimcha oyoq paydo bo'ladimi? degan savolga javob berishdir. Agar bu nervni suzgich

qanot yoki yelka tomonga burilsa, shu organlar shakllanishi mumkin. Quymich nervini ham normal holatdan oldingi oyoq tomonga yo'naltirish mumkin. Natijada qo'shimcha oyoq paydo bo'ladi. Agar bu nerv dum tomonga yo'naltirilsa, dumga o'xshash o'simta hosil bo'ladi. Demak, ma'lum qitiqlagichning ma'lum bir nervga ta'siri maxsus ta'sir etish maydoniga bog'liq (92-rasm).

3. To'qima hujayralari gaploid xromosomal tritonning oldingi oyog'ini diploid xromosomal tritonga ko'chirib o'tkaziladi. To'qima umrining oxirida uning ma'lum joyidan qirqib tashlanadi. Bu hujayralar gaploid xromosomal bo'ladi. 1927 yilda R.Gertvig gaploid xromosomal dumli amfibiya lichinkasi oldingi oyoq kurtagining diploid xromosomal lichinkaning oyoqlarini ta'sir maydoniga kuchirib o'tkazdi. Ko'chirib o'tkazilgan kurtak yashab ketmasligi va degenerasiyaga



92-rasm. Organ maydonida erkin tugaydigan nerv tolasining joyini o'zgartirgandan keyingi ta'siri (E.Gieno, 1927 bo'yicha).

A-nerv tolasining joyini o'zgartirish oyoq hosil bo'lishiga olib kelishi; B-elka nervining joyini o'zgartirish yelka nervining hosil bo'lishiga olib kelishi; V-nerv tolasini dum tomonga olib borish qo'shimcha dum hosil bo'lishiga olib kelishi.

uchrash mumkin, ammo tushib ketishdan oldin xo'jayin to'qimalarini stimullab, qo'shimcha oyoq paydo bo'lishiga olib keladi. Bu oyoqning hujayralari diploid xromosomal bo'ladi. Demak, ontogenetik rivojlanish qonuniyatlarini o'rganish molekulyar, hujayra, to'qima, organ, organizm darajasidagi har tomonlama tadqiqotlarni talab etadi. Shuning uchun bu muammo bo'yicha har xil yo'nalishdagi tadqiqotlar natijalarining mazmuni bir-biriga zid emas. V.A.Engelgardt (1971) "molekulyar biologiya tirik tabiatga asoslanib, hayot hodisalarini o'rganadi... Reduksionizm murakkablikni bilishning yo'li uni oddiy bo'laklarga bo'lib, tarkibini va tabiatini ishonchli tadqiqot prinsiplari asosida o'rganishni bildiradi", degan edi.

G.Sele: "Hujayra hayoti - uning bo'linmagan moddalarida. Siz bu tirik kompleksni qancha ko'p bo'laklarga bo'laversangiz, siz biologiyadan shuncha uzoqlashaversiz, sizga doimiy o'lik tabiatga xos bo'lgan fizik qonunlar qoladi", degan edi.

XX asrning 20-yillarigacha rivojlanayotgan organizmning bir butunligi muammosi vitalizmning monopoliyasi edi. Bu ilmiy bo'lmagan filosofiya tarafdorlari tirik tabiatning bir butunligini isbotlashda chuqur ilmiy tahlillarga asoslanmadilar. Ashaddiy vitalistlardan biri G. Drish o'zining individual rivojlanish nazariyasini yaratdi. U Gertvigning blastomer taqdiri uning vazifasi bilan belgilanadi, degan g'oyasiga vitalistik yo'nalish berdi.

G.Drish embrionning hammahujayralarini ekvi potentsial deb hisoblaydi. Uning fikricha, organizmning hamma qismidagi hujayralar bir xil rivojlanish imkoniyatga ega. Vitalizmning eksperimental isboti sifatida regenerasiya hodisasini va izolyasiyalangan blastomerdan alohida organizm paydo bo'lishini keltiradi.

G. Drish biologiyaga vitalistik filosofiyani olib kirdi. Buni B. P. Tokin (1933) idealistik epigenez deb atadi. U Aristoteldan "entelexiya" tushunchasini qabul qildi.

Blastomerlar izolyasiyasiga oid tajribalarga asoslanib, Drish organizmlarning bir butunligi uning qismlarida bo'ladi, deydi. Yangi bir butun organizm rivojlanishini materiya tarkibi bilan isbotlab bo'lmaydi. Agar, deydi u, avtomobilni ikki qismga bo'linsa, uning har bir bo'lagidan yangi avtomobil paydo bo'lmaydi. Embrion shunday mashinaki, uning har bir qismi yangi mashinaga aylanishi mumkin.

Organizm rivojlanishiga oid idealistik qarashlardan yana biri 1931 yilda V.Brandt tomonidan yaratilgan. Uning fikricha, ontogenezda asosiy hodisa "tip", "shakl" hosil bo'lishidir. Shakl hosil bo'lishi differensiasiyaga qarshiqarshi qo'yiladi. "Rivojlanish tipi" determinasiyajarayoni orqali amalga oshadi. Determinasiya differensiasiyaga bog'liq emas. Differensiasiya passiv hodisa bo'lib, unga har xil shaklning determinasiyasi orqali erishiladi. Shakl ichki intilish tufayli hosil bo'ladi. Bu vitalistik g'oyalar ikkita mulohazaga asoslanadi: rivojlanayotgan materiallarning passivligi, rivojlanishni belgilaydigan tashqi muhit omillari.

Biologiyada vitalistik g'oyalar paydo bo'lishining asosiy sababi tirik materiyaning bir butunligini o'sha davrlarda mexanik ravishda tushuntirilganligidadir. Ammo Drish tajribalari determinasiya, regenerasiya muammolarini oydinlashtirishga katta hissa qo'shdi. Ba'zi embriologlar (Yu.Shaksel) organizm bir butunligi muammosini yolg'on, embriologiyaga xos bo'lmagan muammo deb atadilar. Ammo embrion integrasiyasini isbotlaydigan ko'plab ma'lumotlar to'plandi. Embrion integrasiyasi va organizm bir butunligi muammosining individual rivojlani nazariyasi bilan hal etilmasligi embrional maydon gipotezasining yaratilishigasabab bo'ldi.

Organizmning har bir qismini alohida o'rganib, butun organizm rivojlanishi haqida xulosa chiqarib bo'ladimi?

Rivojlanish jarayonini boshqarishga oid bir necha xildagi ma'lumotlar to'plangan. Ularning eng muhimlari quyidagilar:

1. Butun organizm yoki uning yirik qismlarining rivojlanishi ma'lum tartib asosida boradi. Faqat ayrim hayvonlarning ayrim organlari ma'lum sondagi hujayralardan iborat. Bunday holatlarda malum nazorat bo'lishi kerak.

2. Solishtirma embriologiya ma'lumotlariga ko'ra, bir tipga kiradigan, ammo bir-biridan uzoq turlar ham rivojlanish davrida ma'lum o'xshashliklarni namoyon qiladi. Bu ham rivojlanish jarayonining bir butun boshqarilishidir.

3. Organizm bir butunligi va uning boshqarilishining ishonchli dalili embrional regulyasiya va u bilan bog'liq hodisalardir. Organizmning bir butun boshqarilishi organizmning murakkabligiga bog'liq.

Ammo keyingi yillarda o'z-o'zini hosil qiladigan ko'plab tirik sistemalar aniqlandi. Bu sohani o'rganadigan maxsus fizika-matematika fani - sinergetika paydo bo'ldi va biologik sistemalar bir butunligining boshqarilishi o'rtasida yaqin aloqa o'rnatilmokda. Ayni paytda rivojlanishning bir butunligini nazorat qilish va boshqarishning quyidagi muammolari o'rganilmoqda:

1. Ch.Chayldning fiziologikgradient gipotezasi vaundan kelib chiqadigan pozision axborot haqidagi qarashlar.

2. Morfogenetikmaydon gipotezasi.

3. Sinergetikqarashlar asosidapaydo bo'lgan dissipativ strukturamodeli.

### **Embrional maydon gipotezasi**

"Maydon" tushunchasi biologiyaga fizikadan kirib kelgan. Fiziklar zarrachaning bo'shliqda tarqalgan joyini maydon deb ataydilar. Biologiyaga bu tushunchani 1901 yilda Boveri kiritgan. Embriologiyada bir necha maydon gipotezalar bor.

A.G.Gurvich gipotezasi. A.G.Gurvich embrional maydon gipotezasini 1913-1944 yillarda ishlab chiqqan. Bu gipotezaning dastlabki ko'rinishi (1922-1930 yillar) idealistik yo'nalishda edi.

Gurvich ko'zning va piyozning gistologik rivojlanishini o'rganib, mitoz ehtimollik qonunlariga bo'ysunadi, deydi. Uning fikricha, morfogenetik jarayonlar yagona omil bilan boshqariladi. Morfogenez - hujayralar harakati va joylashuvining tartibga solinishi ma'lum qonuniyat asosida borishini anglatadi.

1944 yilda A.T.Gurvich "Biologik maydon" gipotezasini yaratdi. Bu gipotezaga "hujayramaydoni" tushunchasini ham kiritdi. Hujayralar maydoni bir-biriga ta'sir etadi. Bu ta'sir hujayralar harakatiga ham ta'sir etadi, hujayralar maydoni birlashib, umumiy maydon hosil bo'ladi. Bu umumiy

maydon embrion rivojlanishiga ta'sir etadi. Gurvich fikricha, hujayra bo'linganda uning maydoni ham bo'linadi. Blastula davrida hujayra maydoni hujayralarning ma'lum tartib asosida joylashuviga olib keladi.

Gurvich "protoplazma", "bir xil bo'lmagan molekulalar" gi potezalarini yaratib, nazariy biologiyani boyitdi.

Gurvich embrionda shakl hosil bo'lishi, tirik sistemalarda definitiv topologiya muammolarini o'rgandi.

"Maydon" tushunchasini tadqiqotchilar turlicha tushuntirdilar. Sh.S. Geksl va G.R. de Ber (1934) maydon deganda ma'lum omil bir xil ta'sir etadigan joyni tushunganlar. Ularning fikricha, maydonning hamma qismi bir xil bo'lib, u yagona sistemadan iborat. Maydon ichidagi kimyoviy moddalarning konsentrasiyasi har xil bo'lishi mumkin.

K.Uoddington bo'yicha, "maydon" deganda ma'lum sistemaning doimiy bo'lmagan qismi boshqa sistemaning shunga o'xshash qismini zararlaydi. Ularning bir-biriga tengligi maydon effektini bildiradi. Bu magnit maydonining kuchiga o'xshaydi.

G.Shpeman ham maydon tushunchasini qo'llagan. Uning "tashkiliy maydon" tushunchasi Chayldning "dominant maydon" tushunchasiga to'g'ri keladi. Demak, Chayld Shpemaning morfologik qarashlariga fiziologik mazmun kiritgan. Chayld fikricha, tashkiliy maydon embrionning dominantlik qiladigan qismi bo'lib, boshqa qismlarning rivojlanishini belgilaydi, fiziologik faolligi bilan ajralib turadi. Embrion rivojlanishi davrida shaklning o'zgarishi embrionning omillari va qonunlari bilan belgilanadi.

Morfogenetik maydon gi potezasining vazifasi shakl hosil bo'lishi qonuniyatlarini aniqlashdan iborat.

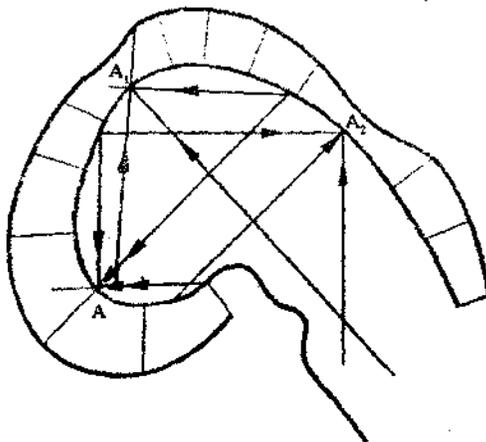
A.G. Gurvich birinchi bo'lib shakl hosil bo'lishining matematik modelini yaratdi. Gurvich modeli embrion hujayralarining distant vektor aloqasiga asoslanadi. Ba'zan bu model embrionning yangi shaklini oldingi shakliga asoslangan holda keltirib chiqaradi (93-rasm). Masalan, embrion bosh miyasining bir va uch pufaklik davridan kelib chiqishini aniqlab beradi. Gurvich bu jarayonni 3 ta vektor chiziq bilan ifodalaydi.

Ammo hozirgacha ko'plab rivojlanayotgan organizmlarda hujayralarning distant aloqasi haqidagi ma'lumotlar yo'q. Gurvich gi potezasining muhim xulosasi shuki, embrionda shakl hosil bo'lishi uning determinasiyasi va boshqarilishi tufayli oldingi shakl keyingi shaklni belgilaydi.

Gurvichning morfogenetik maydon gi potezasi molekulyar darajadaham qiziqarli ma'lumotlar beradi.

**P. Veys gi potezasi.** P. Veys (1925, 1927, 1930) bo'yicha, "maydon"

ma'lum yo'nalishdagi kuchlar sistemasidan iborat. Dastlab Veys maydon tushunchasini qirqilgan oyoq regenerasiyasiga asoslanib tushuntirdi. Tritonn qirqilgan oyog'ining regenerasiyasi to'qimalar regenerasiyasining yiqindisi emas, balki morfogenetik maydon bilan belgilanadigan bir butun jarayon hisoblanadi. Maydon qoldiq organga ham taalluqlidir. Shakl hosil bo'lishiga ta'sir etadigan omillar qoldiq organda joylashmagan. Qoldiq organ to'qimasi bilan regenerant to'qima o'rtasida genetik



93-rasm. Tovuq embrioni bosh miyasining morfogenezini modellashtirish (A.G.Gurvich, 1977 bo'yicha).

bog'liqlik yo'q. Tajribalardan ma'lum bo'lishicha, qoldiq organdan suyak, muskullar olib tashlanganda ham regenerant normal rivojlangan.

Veys maydon tushunchasini embrional rivojlanishga qo'llagan. Tuxum yagona maydon hisoblanadi. Maydonni bo'laklarga ajratilsa, ularning differensiasiyasi va avtonomizatsiyasi kuzatiladi.

Embriyon qismlari indifferent bo'lib, butun organizm ta'sirida trivojlanadi.

Shunday qilib, Veys maydonning hujayra parametrlari bilan qoniqmasdan, maydonning rivojlanish omili, determinasiya omili degan tushunchalarni qo'lladi. Rivojlanayotgan organizmda yangi, yangi maydonlar hosil bo'ladi. Demak, organizm organlar yashaydigan maydonlar yig'indisidan iborat. Bu tushuncha ye.Gienoning regenerasiya maydoni tushunchasiga to'g'ri keladi.

Regenerasiyani Veys quyidagicha tushunadi: regenerasiya maydonidan undan quyi maydonlar, ya'ni teri, suyak, muskul maydoni paydo bo'ladi. Bu maydonlar determinasiyaga uchrab, yangi organlarni hosil qiladi. Maydonlar bir-biri bilan bog'liq bo'ladi.

Veys gipotezasining kamchiligi hujayrasistemasining passivligidir.

**N.K. Kolsov gipotezasi.** N.K. Kolsovning (1934) organizm bir butunligi haqidagi gipotezasi vitalizmdan holi bo'lgan gipoteza hisoblanadi. Kolsov bu muammoni fiziko-kimyoviy yo'nalish bo'yicha isbotlashga harakat qilgan.

Oosit va tuxum hujayra ma'lum tuzilish strukturasi va polyarlikka ega. Oositda rN ga bog'liq holda har xil moddalarga reaksiya beruvchi moddalar

bo'ladi. Buning ma'nosi shuki, hujayraning har xil qismi u yoki bu darajada musbat yoki manfiy zaryadlarga ega bo'ladi. Hujayraning ustki qismi manfiy, yadro va xromosoma musbat zaryadli bo'ladi. Hujayra hosil bo'lishida ana shu zaryadlar maydoni ham unda joylashadi. Maydon kuchi ta'sirida moddalarning harakati va potentsiallar har xil bo'lganligi tufayli tok hosil bo'ladi. Spermatozoid ta'siri tufayli tuxumning faollashuvi, nafas olishi, rN, membranasi o'tkazuvchanligi va moddalar harakati o'zgaradi.

Tuxum va spermatozoid yadrosi murakkab harakatdan keyin markazda yoki animal qutbga yaqin keladi. Kolsov fikricha, bunga maydon kuchining qayta zaryadlanishi, potentsiallar farqi sabab bo'ladi. Shunday qilib, embrion rivojlanishining boshlanishi maydon kuchi ta'sirida sodir bo'ladi. Rivojlanish davrida maydon kuchi hujayraning har xil joyida har xil potentsialarga ega bo'ladi.

Hatto nisbatan oddiy bo'lgan omil - tuxum po'sti o'tkazuvchanligining oshishi yoki kamayishi tuxum hujayraning suyuqligidagi tokning o'zgarishiga olib keladi. Bunday o'zgarish blastomerlar o'rtasidagi aloqaning ham o'zgarishiga olib kelishi mumkin. Har xil potentsiallar va ularning o'zgarishi embrion rivojlanishining integrasiyasiga va blastomerlar joylashuviga ta'sir etadi. Rivojlanish davrida embrionning maydon kuchi murakkablashishi, differentsiallanishi mumkin, ammo bir butunligicha saqlanib qoladi.

N.K. Kolsov Chayldning dominant joy, Shpemaning tashkiliy markaz nazariyalariga qarshi bormasdan, potentsiallarning farqiga oid bosh markaz, ikkinchi, uchunchi darajali markazlar haqida fikr yuritadi. Kolsov fikricha, Chayld gipotezasi analitik, bo'luvchi, maydalovchi gipoteza hisoblanadi. Kolsovning maydon kuchi gipotezasi esa tuxum rivojlanishining bir butunligini ifodalaydi.

Har bir markazdan maydon kuchi bilan aniqlanadigan gradientlar tarqaladi. Amfibiyalarning blastopor labi gastrulaning shunday maydon kuchi markaziki, bu kuch rivojlanishning keyingi davri qanday bo'lishini belgilaydi.

N.K. Kolsovning maydon kuchining fizik xususiyatlari haqidagi fikrlarining oldingi gipotezalardan farqi shundaki, maydon kuchi embriogenezdan kiritilmaydi, hujayraning holatidan kelib chiqadi. Biofizikaning XX asrning 30-yillaridagi holatidan kelib chiqib, Kolsov maydon kuchini bundan ortiq oydinlashtira olmadi. Embriion har bir qismining holati uning boshlang'ich tarkibiga, umumiy maydon kuchiga va atrofidagi markazlarning ta'siriga bog'liq. N.K. Kolsov fikrlari induksiya tushunchasini qo'llashda Shpeman fikrlaridan farq qiladi. Embriion rivojlangan sari murakkablashib boradi, differentsiallashadi.

N.K. Kolsov "tashqi muhitning maydon kuchi" tushunchasini qo'llaydi.

Chunki bu kuch embrionning ichki maydon kuchiga ta'sir etadi va o'troq hayvonlarda o'sish yo'nalishini belgilaydi. Demak, Kolsov o'zining maydon kuchi gipotezasini yaratishda embrion rivojlanishining fiziko-kimyoviy xususiyatlarini tushuntirishga harakat qiladi.

Endokrinologiya ma'lumotlariga ko'ra, rivojlanayotgan embrionning bir-biri bilan aloqada bo'lmagan har xil qismlari kimyoviy yo'l bilan aloqa o'rnatadi va biokimyoviy regulyator mexanizm ishga tushadi. XX asming 40-yillarida bezlarning funksional faolligi embrional davrda aniqlandi va ba'zi embrion gormonlari embrion rivojlanishining ma'lum davrida shakl hosil qilish vazifasini bajarishi oydinlashtirildi.

Qalqonsimon bez gormoni amfibiyalar metamorfozida muhim ahamiyatga ega. Jinsiy organlar dastlab hamma embrionlarda bir xil bo'ladi. Embrionlar dastlabki davrlarda ham urg'ochilik (myuller), ham erkaklik (volf) kanallariga ega bo'ladi. Bunday embriondan gonadalarni olib tashlansa, volf kanali yo'qoladi, myuller kanali saqlanib qoladi. Demak, urg'ochilik jinsiy sistemasi rivojlanishi uchun jinsiy gormon va tuxumdon kerak emas. Tajribalardan ma'lum bo'lishicha, erkaklik jinsiy sistemasi rivojlanishi faqat urug'don jinsiy gormonlari ishtirokida sodir bo'ladi va myuller kanali reduksiyalanib, volf kanali differensiallashadi. Bu jarayon quyovlar embrionida 19-20-kunlarda sodir bo'ladi. M.S. Miskevich (1947, 1949) fikricha, agar qalqonsimon bez faoliyat ko'rsatmasa, qushlarda suyaklanish kechikadi, patlar hosil bo'lmaydi.

N.K. Kolsov fikricha, gormonlar embrion rivojlanishi davrida boshqaruvchilik vazifasini bajaradi. B.Veysberg (1958) har xil morfogenetik jarayonlar haqida yagona fizik tushuncha "o'zgaruvchi maydon" nazariyasini yaratdi. U miksomisetlarda elektrik potensial o'zgaruvchanligini o'rgandi. Veysberg fikricha, hujayralar to'plami maydonlarga bo'linib, ularning o'rtasida o'zgaruvchanlik kamayadi. Bunday hodisalar keyinchalik morfogenetik jarayonlarga sabab bo'lishi mumkin.

### **Ch.Chayldning fiziologik gradient nazariyasi**

Rivojlanayotgan organizm har bir bosqichida bir-biriga bog'liq bo'lmagan qismlardan emas, balki bir butun sistemadan iborat bo'ladi. Embrion uchun xos bo'lgan integrasiya dastlabki davrlardan boshlab o'zgarib, yangi organlar hosil bo'lib boraveradi. Rivojlanayotgan organizm bir butunligining dinamikasini faqat morfologik usullar bilan emas, balki fiziologik, biokimyoviy va biofizikoviy tadqiqotlar o'tkazish yo'li bilan ham o'rganish mumkin.

Embriologiyada amerikalik fiziolog, embriolog va biolog Ch.Chayldning

XX asrning 20-yillarida taklif etgan fiziologik gradient nazariyasi katta ahamiyatga ega. Bu nazariyani "aksial" gradient nazariya ham deyiladi. Bu nazariya Chayld va uning izdoshlari tomonidan ko'plab tajribalar orqali isbotlandi. Bu nazariyaga ko'ra, hayotiy jarayonlarning intensivligi gavdaning har xil qismlarida turlicha bo'lib, gavda o'qi bo'yicha ma'lum qonuniyatga asosan pasayib boradi. Chayld bo'yicha, hayotiy jarayonlar intensivligining asosiy ko'rsatkichi metabolizm darajasi bo'lib, u oksidlanish-qaytarilish jarayonlari intensivligi bilan aniqlanadi. Chayld fikricha, metabolizm darajasidagi son jihatdan farq yoki gradient evolyusiyasi jarayonida integrasiya mexanizmi primitiv holatda bo'lgan organizmlarda oddiy sistemadan iborat bo'ladi. Chayld o'z nazariyasini o'simliklar, sodda hayvonlar, kovakichlilar, chuvalchanglarda integrasiya jarayonini tahlil qilishga qo'lladi. Ammo fiziologik gradient yuksak hayvonlar embrioni va hayvonlar organlarining tashkil bo'lishida ham qo'llaniladi. Gradient lotincha gradiens - farq, ketma-ket, asta-sekin, oldinga boruvchi degan ma'noni bildiradi.

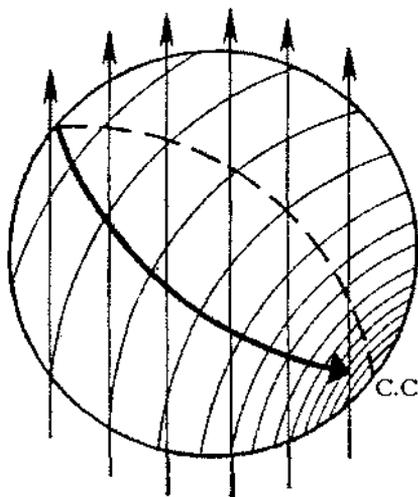
Gradient organizm rivojlanishida morfologik yoki fiziologik xususiyatlarning tuxum, embrion, organ yoki voyaga yetgan organizmda son jihatdan o'zgarishining qonuniyatlarini ifodalaydi. Masalan, amfibiyalar tuxumida sariqlik moddasining vegetativ qutbdan animal qutbga kamayib borishi, kovakichlilar va chuvalchanglar gavdasi har xil qismlarining zaharli moddalarga sezgirligini har xilligi gradient hisoblanadi. Bu nazariyaga ko'ra, rivojlanayotgan embrion yoki tuxumda dastlab metabolizm intensivligi gradienti paydo bo'ladi, keyin shu asosda morfologik differensiasiya sodir bo'ladi (94-rasm).

Gradient tashqi muhit omillari ta'sirida hosil bo'lishi mumkin.

Gavdaning turli qismlari fiziologik faolligining farqini fiziologik gradient borligida qanday bilish mumkin? Bunda asosiy usul gavdaning turli qismlari differensial sezgirligini kislota, nafas olishni pasaytiruvchi moddalar, nur energiyasi ta'sirida aniqlash mumkin.

Tufelkani (*Paramecium caudatum*) NSI eritmasida, metil ko'king yuqori konsentratsiyasida, KCl, kislorod yetishmaydigan sharoitlarda, ultrabinafsha nurlar ta'sirida saqlansa, gavdaning hamma tomonidan ushbu ta'sirotlar ta'sir etadi (95-rasm). Ammo o'lim aniq bir yo'nalishda sodir bo'ladi, ya'ni oldindan orqaga sezish gradienti bo'yicha, yoki gavdaning oldingi qismidan boshlanib o'lgan qismi tirik qismdan ajrala boshlaydi. Shunday holatni gidrada ham kuzatish mumkin.

Planariyada o'lim bosh qismidan boshlanadi. Bunday qiziqarli holatni Chayld fiziologik gradient faolligi mavjudligi bilan isbotlaydi. Metabolizm gavdaning biror qismida qancha intensiv bo'lsa, shuncha tezlik bilan ta'sirotlarga



94-rasm. Amfibiyalar tuxumida ikki tomonlama gradient sxemasi. Vertikal chiziq sariqlik moddasi kamayishini bildiradi (vegetativ qutbdan animal qutbga). Qiyshiq chiziq dorsoventral gradientni bildiradi (A.Dalk, 1938 bo'yicha).

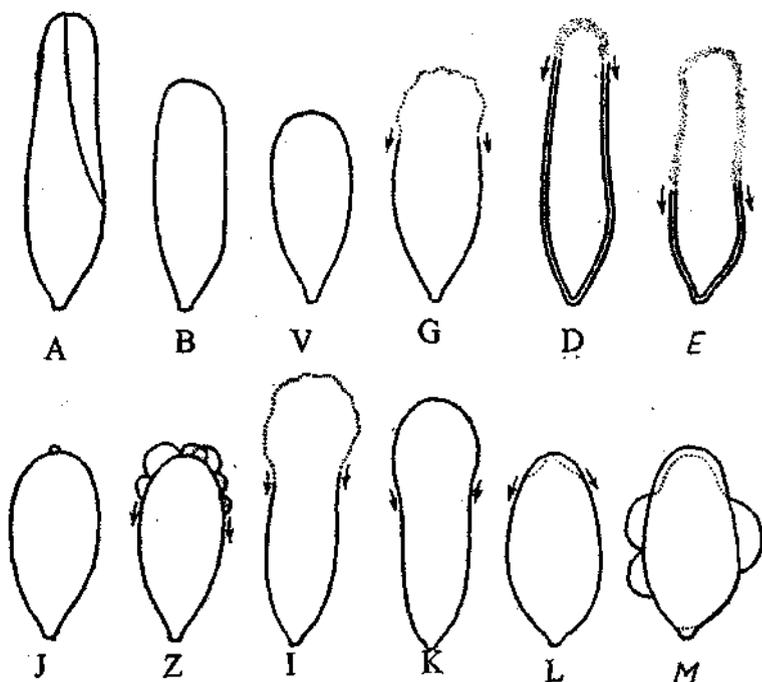
javob beradi. Agar zahar konsentrasiyasi qancha kam bo'lsa, Chayld fikricha, hayvon shuncha tezlik bilan moslashadi, tez sog'ayib ketadi. Chayldning fizikaviy va kimyoviy omillarning zaharlovchi ta'siri ixtisoslashmaganligi, zaharli moddalarning, yuqori haroratning, ultrabinafsha nurlarning "zaharlash gradienti" bir xil ekanligi haqidagi mulohazalari ham muhimdir. Bu ma'lumotlar, albatta, organizm bir butunligining alohida holatini ifodalaydi.

Chayldning gradient nazariyasining muhim qoidalaridan biri gavdaning turli qismlari o'rtasida son jihatdan farq bo'lishi, ya'ni hujayralar soni turlicha bo'lishi haqidagi qoidadir. Chayld va uning izdoshlari yuksak hayvonlar embrioni haqida ham fikr yuritishgan. Fiziologik

gradientlarning embrion hujayrasi va to'qimasidagi differensiasiyani sifat o'zgarishlarga bog'uncha topish mumkin. Shundan keyin fiziologik gradientni butun embrionda emas, balki organlar hosil bo'lishida kuzatish mumkin. Chayld nazariyasiga ko'ra, gradient hujayra differensiasiyasi va morfogenezigacha kuzatiladi. Ba'zan tuxum hujayra gonadaga yoki follikulaga bir tomoni bilan yopishgani uchun gradient paydo bo'ladi. Chayldning "Tuzilish rejasi va rivojlanish muammolari" (1941) kitobida ko'plab gradientlar haqida fikr yuritilgan va ular aloqasining buzilishlarini sabablari tahlil qilingan.

### **Ch.Chayld nazariyasi asosida embrional rivojlanish hodisasi. Dominant soha**

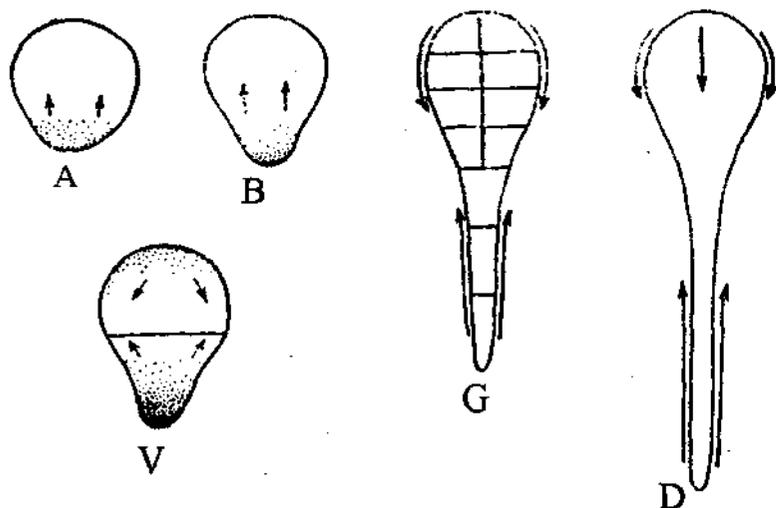
Ch.Chayld va uning izdoshlari (A.V.Bellami) gradient nazariyasini embrional rivojlanish hodisasiga qo'lladilar. Embrion rivojlanishining dastlabki davrida shakl hosil bo'lishi va boshqa jarayonlar fiziologik gradientga bog'liq bo'ladi. Dastlab gavdaning turli qismlari o'rtasida miqdor jihatdan farqlar paydo bo'lishidan oldin sifat jihatidan farqlar paydo bo'ladi. Har xil



95-rasm. *Paramecium caudatum* sezgirligi (Ch.Chayld, 1926 bo'yicha). A-G-ultrabinafsha nur ta'sirida; D,Z-metil ko'kning ta'sirida; I,K-KSI; L,M-kislorod yetishmovchiligining ta'sirida.

strukturalar, morfologik differensiasiyalar miqdor jihatidan farqlar asosida fiziologik gradient darajasida paydo bo'ladi. Ma'lum uchastkaning yuksak darajada dominantligi qo'shni uchastkaning differensiasiyasiga ta'sir etadi.

Chayld fikricha, polyarlik va simmetriyalikning paydo bo'lishiga tashqi muhit omillari ta'sir etgan. Tashqi muhit omillari ta'sirida moddalar almashinuvi darajasida farqlar paydo bo'ladi. Bunday miqdor o'zgarishi sifat o'zgarishlariga olib keladi. Chayld bunga qo'ng'ir suv o'tining (*Fucus*) tuxum hujayrasini misol keltiradi. Uning tuxum hujayrasi rivojlanishgacha shar shaklida bo'ladi. Rivojlanishning dastlabki belgisi tuxumning ma'lum qismining bujmayishi, qatlanishi hisoblanadi. Bu bujmayish tuxumning tarkibini o'zgartirmaydi (96-rasm). Tuxumning shu joyi cho'zilib, o'sma hosil qiladi. Bu o'sma birlamchi rizoidga, boshqa qismi tallomga aylanadi. Bunday ikkita hujayraning hosil bo'lishi ikkita gradient hosil bo'lishiga olib keladi.



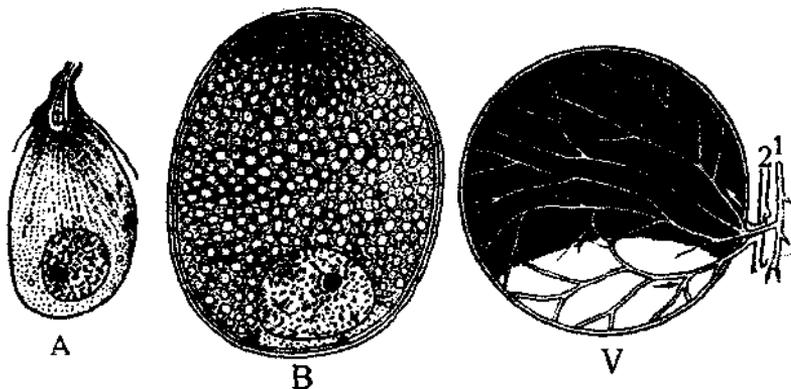
96-rasm. Fucus suvo'ti rivojlanishining har xil bosqichlarida gradient hosil bo'lishi (Ch.Chayld, 1941 bo'yicha).

A-rivojlanishning dastlabki va B-keyingi bosqichlarida rizoiddan boshlab gradientning pasayib borishi; V-ikki hujayrali bosqichi; G,D-rivojlanishning keyingi ko'p hujayrali bosqichi. Gradient yo'nalishi strelka bilan ko'rsatilgan.

Chayld aniqlashicha, tashqi muhitning har xil omillari Fucus tuxumida gradient hosil bo'lishiga olib keladi. Agar tuxumning bir tomonida yorug'lik yetishmasa, rizoid boshqa tomonidan hosil bo'ladi. Elektr toki ta'sir ettirilganda rizoid anod tomonidan hosil bo'ladi.

Polixetlar, nemertinlar vadengiz ti pratikanining oogenezini o'rganish davrida Chayld polyarlik muhit omillarining bir xil ta'sir etmasligi tufayli paydo bo'lishiga ishonch hosil qildi. Moddalar almashinuvi intensiv bo'lgan tuxumning qismi animal qutb, uning qarama-qarshi tomoni esa vegetativ qutbni hosil qiladi. Baqa tuxumining animal qutbi fallikulaga arterial qon tomir kirgan tomonidan hosil bo'ladi (97-rasm). Polixetlar tuxumi qisqa oyoq bilan substratga yopishadi, yadrosi qarama-qarshi tomonda joylashadi. Oosit polyarligi oziq moddalarning tuxumga kirishi bilan isbotlanadi. Bu oziq moddalar tuxumdon devoridan yoki ko'chib yuruvchi oziqlantiruvchi hujayralar orqali keladi. O'sayotgan oositga kislorod va karbonat anhidrid miqdorining farqi ham ta'sir etadi. Polyarlikning muhim xususiyati polyar tanacha (yo'naltiruvchi tanacha) hosil bo'lishidir.

Gidromeduzalar (Phialidium) oositida animal-vegetativ qutblar



97-rasm. Oositda birlamchi polyarlikning paydo bo'lishi (A. Bellami, 1919 bo'yicha). A-polixetda (*Sternaspis*) dastlabki va B-etilgan oositning paydo bo'lishi; V-*Ranapipeus* da yetilgan oositning paydo bo'lishi. 1-arterial qon tomir; 2-vena qon tomiri.

oksidlanish-qaytarilish gradienti bilan aniqlanadi. Har xil zaharlar ta'sirida baqa tuxumida animal-vegetativ gradient sezgirligi aniq bilinadi. Urug'lanishdan keyin gradientni topish mumkin. Blastula davrida oldingi gradient bilan birgalikda blastopor labi sohasida ham gradient hosil bo'ladi. Gastrulyasiya davrida animal tomondagi fiziologik faollik pasayadi va blastopor sohasidagi gradient faollashadi. Gradient sistemasi murakkablashib boradi.

Dominant sohaning qo'shni uchastka differensiasiyasiga ta'siri rivojlanishning turli bosqichlarida har xil bo'ladi.

Shunday qilib, Chayld nazariyasining mazmuni shundan iboratki, tashqi muhitning har xil omillari tuxum va embrionda miqdor o'zgarishlarni hosil qiladi. Bu esa sifat jihatdan farqlar paydo bo'lishiga olib keladi. Differensiasiyaning o'ziga xos xususiyati fiziologik faollik bilan bog'liq. Yuksak faol qism dominant soha deb ataladi.

Chayldning fiziologik qarashlari Shpemaning morfologik tadqiqotlariga zid kelmaydi. Biokimyoviy tadqiqotlar ham Chayldning gradient nazariyasini asosan tasdiqlaydi. Masalan, gradient amfibiyalarda gastrula bosqichida har bir qismning nafas olishini boshqaradi. Nafas olishning maksimal intensivligi blastopor labining dorsal sohasida, ya'ni Shpeman bo'yicha, tashkiliy markazda, Chayld bo'yicha, dominant sohada kuzatilgan.

P.P. Ivanov (1949) aniqlashicha, amfibiyalarda gastrulyasiyaning boshida uglevodlar sarfi oshgan. Uglevod almashinuvi embrionning yelka tomonida qorin tomoniga nisbatan ko'proq sarf bo'lgan. Oqsil va RNK sintezi maydalanish davrida sodir bo'lmaydi, gastrulyasiya boshlanishi bilan bu moddalar sintezi ham boshlanadi. Ribonukleoproteid sintezi sariqlik moddasi hisobidan tuxumning dorsal tomonida sintezlanadi va dorsoventral gradient paydo bo'ladi. Urug'langan tuxumda RNK ning animal-vegetativ gradientini topish mumkin. Gastrulyasiya davrida bu gradientga yangi RNK sintezi tufayli dorsoventral gradient ham qo'shiladi. Kimyoviy va fizikaviy omillar bilan gradientni buzish rivojlanishning buzilishiga olib keladi.

### **Embrion gradient sistemasining buzilishi nimalarga olib keladi?**

Ch. Chayld va uning izdoshlari gradient shakl hosil bo'lish jarayonining boshqarishini tajribalar yo'li bilan isbotlashga harakat qildilar. Gradientlar sistemasining buzilishi shakl hosil bo'lishi jarayonining buzilishiga olib keladi. Gidromeduzalar embrion rivojlanishiga zaharli moddalarning ta'siri o'rganildi. Normal rivojlanishda uni polyar immigrasiya kuzatiladi. Zaharli moddalar ta'sirida multi polyar immigrasiya sodir bo'ladi. Bunda immigrasiyalanayotgan hujayralar soni ortib, bir qavatli entoderma o'rnida hujayralarning zich qoplami hosil bo'ladi. Hosil bo'layotgan lichinka bo'yiga o'smasdan, substratga yopishadi va bitta emas, bir nechta poyacha hosil qiladi.

Fiziologik gradient rivojlanish davrida asosiy vazifani bajarishini isbotlash maqsadida ko'plab tajribalar o'tkazilgan. F.G. Jilkrist (1929, 1933) amfibiyalar tuxumida dastlabki gradientni kuchaytirish yoki pasaytirish bo'yicha tajribalar o'tkazdi. Harorat rivojlanishni tezlashtirishi yoki sekinlashtirishini bilgan holda uni o'zgartirgan. Rivojlanishning dastlabki davrida harorat oshirilsa, hosil bo'layotgan blastomerlar yirik bo'lishini aniqladi. Natijada gastrulyasiya davrida anomalija sodir bo'lib, bosh qismi o'zgaradi. Jilkrist triton embrionini blastula davrida alyuminiy plastinkalar o'rtasiga qo'ydi. Bu plastinkaning biri qizdirilgan, ikkinchisi esa sovutilgan edi. Embrion ana shunday holatda ikki kun qoldirilib, keyin normal sharoitda saqlangan. Harorat gradienti shunday hosil qilindiki, qizdirilgan plastinkaga embrionning o'ng yoki chap tomoni, sovuq plastinkaga ikkinchi tomoni joylashtirildi. Natijada normal rivojlanish buzildi. Bunday holatlarda ba'zan qo'shimcha nerv plastinka ham hosil bo'ladi. Bu qo'shimcha nerv plastinkaning gistologik tuzilishi normal nerv sistemadan farq qilmaydi. Qizdirilgan tomondan hosil bo'lgan bosh va orqa tomoni

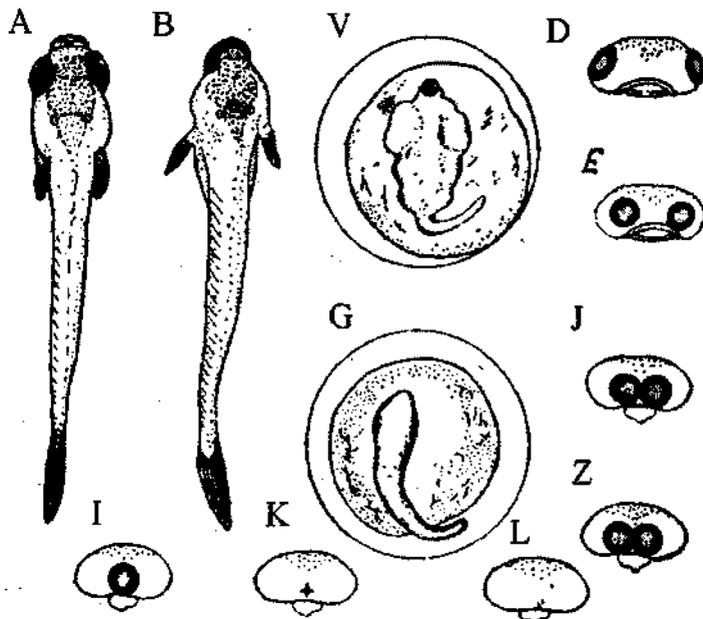
ma'lum darajada kattaroq bo'ladi.

Demak, harorat gradienti qo'shimcha tuzilma hosil bo'lishiga olib keladi, bu esa fiziologik faollik gradientining o'zgarishiga olib keladi. Bir butun embrionda haroratning farq qilishi bu hodisaga sabab bo'ladi. Agar embrionda bir xil haroratni yuqori yoki past darajada o'zgartirilsa, butun rivojlanish o'zgarishi mumkin edi. Ba'zi tadqiqotchilarning fikricha, neyrulyasiyaning buzilishi, ya'ni shu davrda hujayralar taqsimlanishida buzilish sodir bo'lishi, qo'shimcha organ paydo bo'lishiga olib keladi. Boshqa tadqiqotchilar hosil qilingan harorat gradienti differensiasiya jarayonining o'zgarishiga olib keladi, degan mulohazalarni aytmoqdalar.

Prinsipial jihatdan shungao'xshash natijalarni V.Fogt ham olgan. Uning tajribasida maxsus kamera kumush plastinka bilan ikki qismga ajratilgan. Plastinkadagi aylama teshikka amfibiya embrioni joylashtirilgan. Kameraning bir bo'lagiga 2+5 s li suv, ikkinchi bo'lagiga 19+22 s li suv borib turadi. Ana shunday sun'iy hosil qilingan past haroratli gradientda rivojlanish sekinlashadi. 3-4 kundan keyin nerv nayi hosil bo'lgan, rivojlanishi sekinlashgan embrion normal sharoitga qo'yiladi. Natijada embrionning bir tomonida nerv plastinkasi hosil bo'lgan, ikkinchi tomonida esa hali neyrulyasiya boshlanmagan bo'ladi. Fogt tajribasining Jilkrist tajribasidan farqi shundaki, embrionning qizdirilgan va sovuq qismlarining chegarasi katta bo'ladi. Shuning uchun bo'laklarning rivojlanishi o'rtasidagi farq katta bo'ladi. Vital bo'yoq yordamida aniqlanishicha, gastrulyasiya jarayoni qizdirilgan tomonda normal o'tadi, sovuq tomonda esa hujayra materiali kam sarflanadi. Fiziologik gradient nazariyasi tarafdorlarining fikricha, V.Fogt tajribasida ham fiziologik jarayonlar faolligi o'zgargan, agar embrionning hamma qismi bir xil qizdirilganda yoki sovutilganda, differensiasiya jarayoni ham bir xil sodir bo'lardi.

Chayld nazariyasining to'g'riligini isbotlash uchun boshqa ma'lumotlardan ham foydalanish lozim. Jumladan, Jilkrist tajribasida sharoitni shunday o'zgartirdiki, harorat animal-vegetativ qutblarda farq qiladigan bo'ldi. Agar animal qutbda yuqori harorat, vegetativ qutbda past harorat hosil qilinsa, boshi yirik embrion rivojlanadi. Agar tajribada vegetativ qutb qizdirilib, animal qutb sovutilsa, kichik boshli embrion rivojlanadi. Shuningdek, embrionga kimyoviy moddalar ta'siri ham sinab ko'rilgan. Bunday tajribalar baliqlar va amfibiyalar embrionida gastrulyasiyagacha o'tkazilgan. Tajriba uchun magniy xloridning shunday konsentratsiyasi tanlanganki, unda embrionning biror qismi zararlanmaydi, organlar zararlanishi mumkin emas, chunki bu bosqichda hali organlar hosil bo'lmaydi. Bunday holatda faqat fiziologik

faollik pasayadi. Bunday tajribalar natijasida boshning oldingi qismi yaxshi rivojlanmaydi, ko'zlar bir-biriga yaqin joylashishi yoki qo'shilib bitta ko'z hosil bo'lishi mumkin (siklopiya) (98-rasm). Hayvonning og'zi rivojlanmasligi mumkin. Bunday holatlar tabiiy muhit omillarining buzilishi tufayli ham sodir bo'lishi mumkin.



98-rasm. *Fundulus heteroclitus* da bosh oldingi qismining rivojlanishining sekinlashishi (J.Gekski, G.de Ber, 1934 bo'yicha).

A-normal embrion; B-siklopiya; V-ko'zning kichiklashgan siklopiyasi; G-anofalmiya; D-L-boshning oldingi tomondan normal ko'rinishi va bosh rivojlanishining har xil davrlari.

### Ch.Chayld nazariyasining embriologiya taraqqiyoti uchun ahamiyati

Fiziologik faollik darajasida miqdoriy farqlar oositda tashqi muhit omillari ta'sirida paydo bo'ladi. Bunday farqlar keyinchalik sifat jihatdan farqlarga olib keladi.

Gradient nazariyasi bir ko'rinishda Shpemanning induksiya nazariyasining

fiziologik tasdig'i sifatida qabul qilindi. Shpeman qarashlaridagi blastopor lablari tashkiliy markaz bo'lsa, Chayld qarashlarida dominant soha hisoblanadi. Ammo embrion ma'lum qismining fiziologik faolligi induktor ishtirokisiz paydo bo'ladi. Gradient sistema embrion rivojlanishi davrida o'zgarib, yangi-yangi gradient sistemalar paydo bo'ladi.

Chayld nazariyasini individual rivojlanishda qo'llash embriologiyaning morfologik yo'nalishi uchun progress bo'ldi. Chayld nazariyasini embriologiyada qo'llash bo'yicha olib borilgan urinishlar shuni ko'rsatmoqdaki, embrion rivojlanishi davrida fiziologik gradient sistemasi o'zgarib boradi. Bundan gradient nazariyasini rivojlantirish kerak emas va bu nazariya individual rivojlanishning yagona nazariyasi bo'ladi, degan xulosa kelib chiqmaydi. Bu nazariyaning hali ko'plab munozarali va hal etilmagan tomonlari bor.

Chayldning asosiy mulohazalaridan biri shuki, har xil omillarning zararlovchi ta'sirini ixtisoslashmagan gradient tushunchasiga kelajakda ma'lum o'zgartirishlar kiritilishi lozim. O'lim bilan tugaydigan morfologik o'zgarishlar zararlovchi agent tabiatiga bog'liq. Bunday ta'sirlarga, ayniqsa, biologik faol moddalar (fitonsidlar, antibiotiklar) kiradi.

Ayrim tajribalarning natijalari Chayld nazariyasiga mos kelmaydi. Jumladan, ko'pchilik embrionda fiziologik gradientni organizm integratsiyasi boshlangandan keyin topish mumkin yoki embrionning qismlari farqlanishi sifat darajasiga yetgandan keyin fiziologik gradient paydo bo'ladi. I.I. Verjbiskaya (1958) tajribalarida dengiz tipratikani embrionida 8 ta blastomer hosil bo'lguncha gradient paydo bo'lmagan.

Chayld nazariyasi, ayrim kamchiliklariga qaramay, ko'plab fiziologik tajribalarga asoslangan umumbiologik ahamiyatga ega bo'lgan nazariya hisoblanadi.

Chayldning dominant soha nazariyasi va Shpemannning tashkiliy markaz nazariyasi bir-birini to'ldiradi. Ammo Chayld bunday taqqoslashga rozi bo'lmadi. Tashkiliy markaz haqidagi qarashlarni Chayld noto'g'ri deb tushunadi va uning ta'sirini embrion murakkablashuvining bir bosqichi, deb biladi.

Chayld induksiya davrida induksion effekt ta'sirotni qabul qilayotgan sistemaning holatiga bog'liq, degan xulosa tarafdoridir. Normal rivojlanishda determinasiya tashkiliy markazga bog'liq emas.

Shunday qilib, Chayld nazariyasi embriologiya uchun katta ahamiyatga ega bo'ldi. Ammo bu nazariyaning genetika bilan bog'liqligi hozirgacha o'rganilmagan. Biokimyoviy usullar yordamida gradientni o'rganishga oid o'tkazilayotgan tajribalarning kamchiliklari kelajakda bartaraf etilishi lozim.

Organizm integrasiyasining har xil tomonlarini ifodalaydigan bir necha maydon nazariyalari yaratish mumkin va zarur. Jumladan, elektr potentsiali maydoni, hujayra ishlab chiqaradigan nur energiyasi maydoni, oqsil denaturasiyasi maydoni, membrana tarkibi maydoni nazariyalari va boshqalar. Bu maydon nazariyalari rivojlanayotgan organizm bir butunligini chiqurroq tushunishga yordam beradi. Har xil yo'nalishlar bo'yicha ishlayotgan embriologlar hujayra maydoniga oid bir qancha fikrlar aytishgan.

Ch. Chayldning fiziologik gradient nazariyasini maydon nazariyasi deb atalsa ham bo'ladi. Organizmning egallab turgan joyi maydon, gavda o'qi esa gradient hisoblanadi (P.G.Svetlov). Maydon va gradient qiyosiy tushunchalar bo'lib, har ikkalasi ham organizm bir butunligi va uning integrasiyasi bilan bog'liq (I.A.Arshavskiy).

Chayldning maydon nazariyasini rivojlanayotgan organizmning bir butunligining dinamikasi nazariyasi, deb atash ham mumkin.

P.G.Svetlov embriologiyaga qo'zg'alish, tormozlanish kabi fiziologik tushunchalarni kiritish zarurligini isbotlangan yagona embriolog hisoblanadi. Uning fikricha, rivojlanayotgan organizm qismlari o'rtasida kimyoviy bog'liqlik bor. Hujayra sekreti boshqa hujayraga ta'sir etishi mumkin. Gormonlar shunday xususiyatga ega. Svetlov fikricha, embrionning bir qismining moddalari boshqa qismiga qitqlagich sifatida ta'sir etishi mumkin. Bunday ma'lumotlar embriologiyada ko'plab uchraydi. Jumladan, G.A. Buznikov va T. Gustafsonlarning embrionning dastlabki davrida mediatorlarning ta'siriga oid ma'lumotlari bunga misol bo'ladi. Nerv sistemasi bo'lmagan organizmlarda ta'sirov hujayradan hujayraga o'tadi. Svetlov maydoni hujayra hayoti va uning o'zaro ta'siri bilan aniqlanadigan omil hisoblanadi. Uning fikricha, taraqqiyotga oid har qanday nazariya 3 ta asosiy prinsipga: har qanday bosqichdagi organizmning bir butunligi; taraqqiyotning tezligi; har qanday morfogenetik jarayonning davrligiga asoslanishi lozim.

K. Uoddington (1974) fikricha, "...biologlar morfogenetik maydon borligini bundan boshqacha tushuntira olmadilar. Chunki maydon hosil bo'ladigan tuzilmaning qiyofasini belgilaydi. Maydon so'zi mavhum bo'lib ko'rinadi. Chunki unda qaydaydir ichki kuch bor. Biologik hodisalarda bu qanday kuch ekanligini aniqlash lozim".

Embriologiyada maydon, gradient gipotezalarining paydo bo'lishi embriologik hodisalarni faqat tahlil qilish orqali tushuntirib bo'lmashligidan dalolat beradi. Rivojlanayotgan embrion bir butunligini bilish uchun maxsus usul va tahlil zarur bo'ladi. Ayni paytda embriologiyada paydo bo'lgan yaqin va uzoq masofadan boshqarish mexanizmi (T.Yamada), pozision axborot

(L.Volpert), organ maydonining ikki o'lchamli modeli (P.French, B.Brayent) shular jumlasidandir.

L.Volpert gipotezasi rivojlanayotgan organizmda qandaydir morfogen gradient modda bo'lib, u rivojlanish jarayoniga ta'sir etishiga asoslanadi. Bu jarayonda hujayra maxsus axborotlarga asoslanib ish ko'radi.

French va Brayent gipotezasi hasharotlar va amfibiyalarda imaginal diskning regulyasion jarayonlari tahliliga asoslanadi.

Keyingi yillarda morfogeneza ta'sir etadigan vektor maydoni gipotezasi yaratilmoqda. Bu gipotezaning asosini matematiklarning doimiy vadoimiy bo'lmagan tarkibiy qismlarga oid nazariyalari tashkil etadi.

Morfogenetik jarayonlarning organizmga tarqalishiga oid matematik A.Tyuring modeli abstrakt moddalarning fiziko-kimyoviy jarayonlarda o'zaro ta'siriga asoslanadi. Uning taklif etgan modelidan mezodermal somitlar, umurtqalar, gavda yuzasi hosil bo'lishida foydalanish mumkin.

K.Xakening (1980) sinergetikaga oid gipotezasi rivojlanishni matematik usul bilan tushuntiradi.

Shunday qilib, har xil dinamik sistemalar topologiyasi, boshqarilishi sohasida matematikaning taraqqiyoti bir qancha embriologik hodisalarni bir butun holda o'rganish imkonini bermoqda.

Har xil maydon nazariyalari tahlili ularning birortasini individual rivojlanish uchun qabul qilishga bizni ishontira olmadi. Ammo shu narsaga ishonish mumkinki, maydon tushunchasi tasodifan qabul qilinmagan. Embriyon haqidagi har qanday tushuncha uning hamma bosqichlarida ma'lum darajada integrallashgan va bir butunligiga asoslanadi.

Demak, organizmning bir butunligi, rivojlanishning bir butunligi haqidagi hozirgi zamon konsepsiyalari rivojlanishning ma'lum tomonlarini ifodalaydi, xolos. Shuning uchun kelajakda bu sohadagi to'liq va har tomonlama ilmiy jihatdan asoslangan yagona nazariya yaratilishi lozim.

## REYTING SAVOLLARI

1. Organizmning bir butunligi deganda nimani tushunasiz?
2. Organizm bir butunligining o'zgarishi nimalarga olib keladi?
3. Embrional maydon deganda nimani tushunasiz?
4. A.G.Gurvich gipotezasining mohiyatini aytib bering.
5. P.Veys gipotezasining mohiyatini tushuntiring.
6. N.K.Kolsov gipotezasi nimalarga asoslanadi?
7. Fiziologik gradient nima?

8. Ch.Chayldning fiziologik gradient nazariyasining mohiyatini tushuntiring.
9. Dominant soha nima?
10. Dominant soha va induksiya o'rtasida qanday o'xshashlik va farqlar bor?
11. Ch.Chayld nazariyasi asosida embrionning rivojlanishi deganda nimani tushunasiz?
12. Embrion gradient sistemasining buzilishi nimalarga olib keladi?
13. F.Jilkrist va V.Fogt tajribalarini aytib bering.
14. Ch.Chayld nazariyasining ahamiyati nimalardan iborat?
15. Endokrinologiya nimani o'rganadi?
16. Integrasiya nama?
17. Topologiya nima?
18. Biofizika nimani o'rganadi?
19. Sinergetika nimani o'rganadi?

## **XI-BOB. ORGANIZM RIVOJLANISHI VA MUHIT**

K.F.Volf, X. I.Pander, K.M.Ber asos solgan klassik embriologiya va A.O.Kovalevskiy, I.I.Mechnikov asos solgan solishtirma embriologiya rivojlanayotgan organizmga tashqi muhit omillarining ta'sirini o'rganadi.

XIX asrning oxiri va XX asrda asos solingan eksperimental embriologiya maktablari vakillari organizm rivojlanishida tashqi muhit omillarining ahamiyatiga e'tibor bermadilar (Shpeman, Gerstadius maktabi vakillari) yoki ayrim tadqiqotlar olib bordilar, xolos (V.Ru, P.P.Ivanov). XX asrning boshlarida ko'plab tadqiqotchilar embrional rivojlanish davrida tortishish kuchiga, osmotik bosimga, muhitning gazlar tarkibiga, suvning kimyoviy tarkibiga katta e'tibor berdilar.

Rivojlanish mexanikasi nazariyasining asoschisi V.Runing qarashlari tarixiy ahamiyatga ega bo'ldi. U tuxum ichidagi "determinasiyalovchi omil" va "realizasiyalovchi omillarni" farqlaydi. V.Ru fikricha, hayvon organizmi rivojlanishida to'rtta davr bor. Embrional rivojlanishning birinchi davri irsiy omillar bilan belgilanadi, ikkinchi davr, bir tomondan irsiy omillar bilan, ikkinchi tomondan, tashqi muhitning qo'zg'atuvchi omili bilan belgilanadi. Bu davrda organlar ichki omillar ta'sirida rivojlanadi, ammo ba'zi organlar differensiasiyasi tufayli trofik qo'zg'atuvchi omil ta'siri boshlanadi. Uchinchi davr faqat tashqi muhit omillari bilan belgilanadi. Ba'zi organlar gipertrofiyaga uchrasa, ba'zilari atrofiyaga uchraydi. V.Ru bu davrda trofik qo'zg'atuvchiga katta e'tibor beradi. Qarilik to'rtinchi davr hisoblanadi.

XX asrning 40-yillarida hayvonlar rivojlanishida tashqi muhit omillari ta'siriga katta e'tibor berildi. Bu tadqiqotlar biologiya fanlarining hamma sohalarini uchun muhim ahamiyatga ega bo'lib, organizm rivojlanishi va butun ontogenezini boshqarish imkoniyatini ham beradi. Hayvonlar ontogenezini davrlarga bo'lishga oid ko'plab nazariyalar yaratildi. Natijada embrional rivojlanishda tashqi muhit omillarining vazifasini o'rganish bo'yicha embriologiyani yangi yo'nalishi paydo bo'ldi. Shunday qilib, embrion immuniteti, radiobiologiya kabi embriologiyani zamonaviy sohalarini paydo bo'ldi.

### **Rivojlanish uchun zarur bo'lgan tashqi muhit omillari**

Evolusiyani jarayonida bir turga kiradigan organizmlarning kelib chiqishi ma'lum yashash muhitiga moslanish, mutasiyalar sodir bo'lishi kabi omillarga bog'liq. Har xil turga kiradigan organizmlar turli o'zgaruvchanlik va muhit o'zgarishlariga fiziologik jihatdan moslashadi.

8 million yillar davomida lesh balig'i deyarli o'zgarmagan. Ammo lesh balig'i har xil muhit sharoitlariga tez moslashadigan baliq hisoblanadi. Bunday moslanish bu baliqda irsiy jihatdan nasldan naslga o'tadi. Bir xil sharoitga ega bo'lgan suvda har xil turga kiradigan organizmlar yashaydi. Ammo bir xil sharoit turli xil turlarga kiradigan organizmlarga bir xil ta'sir etmaydi. Hayvonlarning tuxumi va embrioni har xil bo'ladi. Evolyusiya jarayonida har xil hayvonlar turlicha rivojlanish yo'lini tanlagan. Bir hayvonning rivojlanishi uchun optimal bo'lgan sharoit boshqa tur individlari uchun neytral yoki zararli bo'lishi mumkin. Evolyusiya jarayonida organizmning tashqi muhitga munosabati, irsiyat, o'zgaruvchanlik, tabiiy tanlanish qonuniyatlariga javobi o'zgarib boradi. Bunga sabab turlarning turli-tumanligi, irsiyat va o'zgaruvchanlik qonuniyatlari har bir turda o'ziga xosligi hisoblanadi. Har xil organizm hujayrasidagi protoplazma bir xil moddalardan tuzilgan. Bu moddalarga har xil turga kiradigan organizmlar turli munosabatda bo'ladi. Ko'plab organizmlar ontogenezining har xil bosqichlarida yashash muhitini o'zgartirishi mumkin. Masalan, ba'zi hasharotlarning lichinkasi va g'umbagi suvda yoki tuproqda, jinsiy voyaga yetgan bosqichi havoda yashaydi. Bunday yashash muhitining o'zgarishi baliqlar, qushlar va sut emizuvchilar rivojlanishida ham uchraydi. Aniqlanishicha, har bir davrda moslanishning organizm tuzilishi, fiziologiyasi, xulq-atvori bilan bog'liq bo'lgan o'ziga xos xususiyatlari namoyon bo'ladi. Hayvonlar rivojlanishi davrida ba'zi vazifalarning o'zgarishi va shunga bog'liq holda tashqi muhit omillariga moslanishining o'zgarishi kuzatiladi. Suyakli baliqlar embrionida birlamchi nafas olish organi sariqlik xaltasidagi tomirlar sistemasi hisoblanadi. Embrional davr tugashi bilan tomirli sistema reduksiyaga uchraydi. Shundan keyin som baliqlarida nafas olish ko'krak suzgichlaridagi qon tomirlari orqali amalga oshadi. Lichinka erkin yashaydigan bo'lgandan keyin jabra orqali nafas olish amalga oshadi.

Amfibiyalar lichinkasida birlamchi nafas olish sariqlik xaltasining tomirlari orqali, keyin tashqi jabralar orqali amalga oshadi. Keyin nafas olish jabra, jinsiy voyaga yetganda o'pka orqali amalga oshadi. Tur evolyusiyasi davrida o'zgarigan tashqi muhit omillariga moslanish evolyusiyaning mahsulidir. Ontogenez davrlarining funksional va ekologik o'ziga xosligi provizor organlarning kelib chiqishi va almashinuvi bilan bog'liq. 1963 yilda N.L.Gerbil'skiy provizor organlarning organizm rivojlanishiga mos ravishda o'zgarishini ontogenezda filogenetik adaptasiyaning namoyon bo'lish jarayoni deb atadi. Lichinkaning qobiqdan chiqishiga yordam beradigan moddalar ishlab chiqaradigan bezlar va embrion rivojlanishi o'rtasidagi nisbat bunga misol bo'ladi.

Hayvonlar embrional rivojlanishi davrida tashqi muhit bilan aloqasini uzmaydi, doimiy moddalar va energiya almashinuvi sodir bo'lib turadi. Rivojlanayotgan organizmda doimiy destruktiv va strukturaviy qayta qurish jarayonlari sodir bo'lib turadi. Bu o'zgarishlar atom, molekula, hujayra darajalarida amalga oshadi.

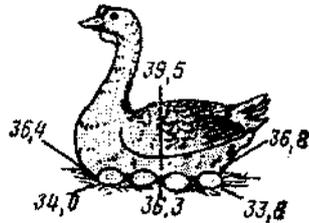
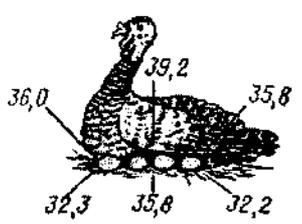
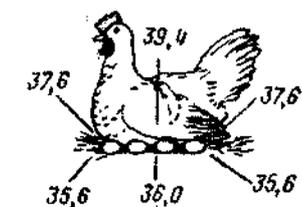
Qanday sharoitlarda embrion rivojlanishini o'rganish mumkin? Bu 1) harorat; 2) suvda, quruqlikda yashaydigan hayvonlar tuxumi uchun havoning namligi, suvning kimyoviy tarkibi; 3) embrion yashayotgan muhitdagi kislorod, karbonat angidrid va boshqa gazlar tarkibi va miqdori; 4) atmosfera bosimi; 5) yorug'lik energiyasi va boshqa omillar ta'sirida embrion rivojlanishini o'rganish mumkin. Embrion rivojlanishi uchun zarur ekologik omillarning minimum, optimum, maksimum chegaralari bo'lib, ular har bir tur embrioniga turlicha ta'sir etadi. Shunday omillarga harorat misol bo'ladi. Harorat birinchi navbatda moddalar almashinuviga ta'sir ko'rsatadi. Haroratning minimum va maksimum chegarasi embrionga salbiy ta'sir etadi. Jumladan, baqa tuxumi 20°S da normal taraqqiy etadi. 15°S da taraqqiyot sekinlashadi. Har bir tur individlarining normal taraqqiyoti uchun optimal harorat mavjud. Losos baliqlari noyabrda tuxum qo'yadi, may oyida lichinka ochib chiqadi. Ular uchun minimum harorat -4°S, maksimum +9 +10°S. Tovuq tuxumi uchun optimum harorat +38 °S (99-rasm).

Ba'zi olimlarning fikricha, qushlar embrional rivojlanishi davrida harorat bir xil bo'lmashligi kerak. Har xil nurlarning to'liq uzunligi ham rivojlanishga ta'sir etadi. Quyoshning binafsha va ko'k nuri rivojlanishni tezlashtiradi, qizil nurlar sekinlashtiradi. Ammo bular umumiy qonuniyat emas. Bundan tashqari, muhitning kimyoviy tarkibi, konsentratsiyasi ham taraqqiyot uchun muhim ahamiyatga ega. Ba'zi hayvonlar rivojlanishi uchun kislorod zarur bo'lsa, ba'zilar uchun shart emas. Masalan, askarida va boshqa parazit chuvalchanglar tuxumining rivojlanishi davrida kislorod bo'lmasa, rivojlanish tuxtaydi.

### **Tuxumlar evolyusiyasi**

Har qanday organizm rivojlanishining turli bosqichlarida u yoki bu darajada tashqi muhit bilan bog'liq bo'ladi. Organizm ma'lum vaqt tashqaridan oziqa qabul qilmasdan yashashi mumkin, bu davrda organizm tashqi muhit bilan dissimilyasiya jarayoni orqali bog'lanadi.

Hozirgi yashab turgan organizmlarning hammasi tashqi muhitning mahsuli hisoblanadi. Organizmlar evolyusiyasi ularning o'zaro va anorganik muhit bilan aloqasining yig'indisidir. Organizmlarning o'zgaruvchanligi va



99-rasm. Rivojlanayotgan tovuq tuxumining harorat gradienti (F.G.Jilkrist, 1929 bo'yicha).

tabiiy tanlanish organizmlarning tashqi muhitga bog'liqligining natijasi hisoblanadi. V.I.Vernadskiy (1926) fikricha, hayot tashqi muhit omillari mahsulidir. Atmosferadagi gazlar tarkibi biogen yo'l bilan kelib chiqqan. Okeanlar, gidrosfera, litosfera, tuzlar konsentrasiyasi, rN va boshqalar ham hayot bilan bog'liq. Organizm, uning embrioni va tashqi muhit metabolizm asosida bir-biri bilan bog'langan. Bir xil elementlardan tabiatda har xil organizmlar tashkil topadi.

Evolyusiya jarayonida organizmlarning tashqi muhitdan emansipasiyasi sodir bo'lgan. Protoplazmaning har xil reaksiyalari paydo bo'lib, tarixiy taraqqiyot davomida tabiiy tanlanishning moslanish, jumladan, embrional moslanish shakli paydo bo'lib, embrioning tashqi muhit bilan bevosita aloqasi uzilgan. Hayvonlarning tuxum po'sti shunday yo'l bilan paydo bo'lgan. Emansipasiyagako'plab parazit chuvalchaglarning embrional rivojlanishi yaqqol misol bo'ladi. Ot, cho'chqa va odam askaridasi tashqi muhitning ko'plab omillariga chidamli bo'ladi. M.M.Zavadovskiy (1914) aniqlashicha, ot askaridasi 3 kun davomida formalinda, 14-20 kun gliserinda, 14-80 kun

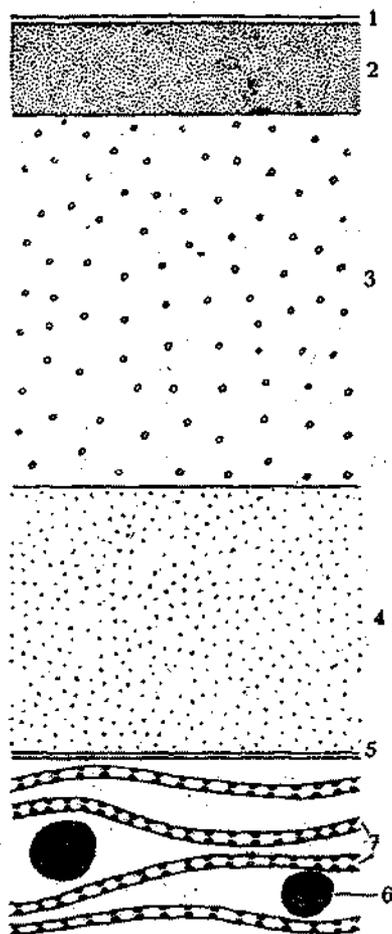
ksilolda, 9 kun benzolda, 1 kun HCl da, 5 kun HNO<sub>3</sub> da yashay oladi. Konsentrlangan H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> tuxumni tezda eritib yuboradi. HgCl<sub>2</sub>, CuSO<sub>4</sub>, HCl va KOH askarida tuxumining rivojlanishini tezlashtiradi. Chunki bu moddalar tuxum uchun zarur bo'lgan kislorod bilan nafas oladigan mikroorganizmlarni qabul qiladi. Tuxum po'stidan ichkariga yoki ichkaridan tashqariga N<sub>2</sub>O, SO<sub>2</sub> va O<sub>2</sub> erkin kirib, chiqib turadi. Askarida tuxumidan lichinka chiqishigacha tashqaridan faqat suv va kislorod kirishi zarur. Bu parazit hayvonlar uchun xosdir. Askaridalar tuxumining urug'lanishi xo'jayinning ichak sistemasida amalga oshadi. Ichaklarda kislorod bo'lmaydi, shuning uchun rivojlanish ham davom etmaydi. Tuxum tashqi muhitga ko'plab keraksiz moddalar bilan birgalikda chiqadi. Evolyusiya jarayonida tuxumda zararlovchi moddalardan himoya qiluvchi modda ham paydo bo'lgan. Bu modda tuxumning qobig'idir.

Shuning uchun odam askaridasining tuxumi noqulay sharoitlarda 16 yilgacha tiriklik xususiyatini yo'qotmaydi.

Hozirgi malumotlarga qaraganda, urug'lanishdan keyin askarida tuxumida ko'p qavatli qobiq hosil bo'ladi. Dastlab vitellinli qavat, keyin xitinli va nihoyat ichki lipidli qavat hosil bo'ladi. Ularning hammasi fibrilli tuzilishga ega. Tuxum qobig'ining hammasi suvga nisbatan o'ziga xos tuzilgan. Qobiq tuxumni mexanik shikastlanishdan himoya qiladi. Ular suv, karbonat angidrid va kislorodni ikki tomonlama o'tkazadi, zararli va keraksiz moddalarni o'tkazmaydi (100-rasm).

Dengiz umurtqasiz hayvonlarining tuxumi ota-onasidan embrion rivojlanishi uchun zarur moddalarni oladi (oqsil, yog, uglerod va boshqalar). Suv, kislorod va tuzlarni tashqi muhitdan oladi. Shuning uchun umurtqasiz hayvonlar chuchuk suvlarga nisbatan sho'r suvlarda ko'proq uchraydi. Jumladan, ninatanlilar, boshoyoqli mollyuskalar, assidiyalar, kovakichlilar va ba'zi chuvalchanglar chuchuk suvlarda bo'lmaydi. Ularni chuchuk suvlarda moslashtirib ham bo'lmaydi. Ma'lum bo'lishicha, ba'zi mollyuskalarning jinsiy voyaga yetgan vakillari chuchuk suvlarda yashaydi, ammo tuxumi bunday suvlarda yashay olmaganligi uchun ko'paymaydi.

Baliqlarning tuxum hujayrasi organik va anorganik moddalar bilan normal ta'minlangan, ammo suv va kislorodni tashqi muhitdan qabul qiladi. Amfibiyalar tuxumida ham shunday holatni kuzatish mumkin. Yuksak



100-rasm. Askarida tuxum po'stining tuzilish sxemasi (A.Byod, 1971 bo'yicha).

1-uch qavatli membrana; 2-vitellinli qavat; 3-xitinli qavat; 4-lipidli qavat; 5-hujayra membranasi; 6,7-g'adir-budir EPR va kortikal qavatning zich granulari.

umurtqasizlar va deyarli hamma Anamnia lar embrioni organik moddalar va tuzlar bilan ta'minlangan. Tuxumlarning tashqi muhitda emansi pasiyasining yangi bosqichi evolyusiya jarayonida repteliyalar paydo bo'lishi bilan bog'liq. Ularning tuxumi embrion rivojlanishi uchun zarur bo'lgan organik moddalar va tuzlar bilan ta'minlangan.

Ba'zi amfibiyalarda metamorfoz tuxumning ichida sodir bo'ladi va tuxumdan chiqqan bola ota-ona formalaridan farq qilmaydi. Qushlar tuxumida kerakli organik moddalar, tuzlar va suv bo'ladi. Suvda yashaydigan qushlar tuxumida rivojlanish uchun zarur miqdorda suv bo'ladi.

Shunday qilib, evolyusiya jarayonida tuxum va tashqi muhit o'rtasida paydo bo'lgan munosabat emansi pasiyadeb ataladi.

Tuxum yo'lida harakatlanayotgan tuxumda embrional rivojlanish to'xtab qolishi mumkin. Rivojlanish davom etishi uchun nima qilish kerak? Ma'lum harorat, kislorod va namlik zarur. Bunday sharoit deyarli hamma hayvonlar tuxumining rivojlanishi uchun zarur.

Sut emizuvchilar tuxum hujayralarida embrional rivojlanish uchun zarur bo'lgan organik moddalar, tuzlar, suv, kislorod bo'lmaydi. Tuxumning rivojlanishi ona organizmi bilan o'zaro munosabatiga bog'liq. Ona organizmidan tuxumga zarur moddalarning kelishi embrional rivojlanishning dastlabki davridan boshlanadi. Blastosistaning bachadon devoriga implantasiyalanishigacha maydalanayotgan tuxum uchun tashqi muhit jinsiy yo'llar hisoblanadi.

### **Embrional rivojlanish va ichki muhit**

Organizmning ichki muhitiga qon, limfa va hujayralararo suyuqlik kiradi. Embrionning ichki muhiti ham uning bir qismi hisoblanadi. Shuning uchun embrionning bir qismini boshqa qismi uchun muhim ahamiyatga ega, deb qarash kerak. Keyingi paytlargacha embriologiyada embrion rivojlanishi davrida hosil bo'lgan suyuqliklarga katta etibor berilmas edi. Amfibiyalar rivojlanishining sakkizta blastomerlik davrida bo'shliq va unda suyuqlik hosil bo'ladi. Bu bo'shliq va suyuqlik keyingi rivojlanish uchun qanday ahamiyatga ega? Blastula, gastrula, perivitellin suyuqliklari qanday ahamiyatga ega? Sut emizuvchilarning blastodermik xaltasi suyuqligining tarkibi va ahamiyati nimalardan iborat? Tuxum yo'li va bachadon suyuqligi sut emizuvchilar tuxumining implantasiyasigacha qanday ahamiyatga ega? Yaqin vaqtlargacha hayvonlar embrioni rivojlanishida sodir bo'ladigan bunday hodisalar tadqiqotchilarni qiziqirmadi. Hatto sut emizuvchilar va odam embrioni amnion suyuqligini tibbiyot va veterinariyadagi amaliy ahamiyati noma'lum bo'lib qolaverdi. Ichki muhitning embrion rivojlanishi uchun ahamiyati o'rganilmaganligini quyidagi ma'lumotlardan ham bilsa bo'ladi.

Ba'zi embriologlar embrion rivojlanishida ichki muhitning ahamiyatini inkor etsa, ba'zilar bu sohada nazariyalar yaratdilar. Shulardan belgiyalik olim A.M.Dalk (1953) trofik epigenez nazariyasini yaratdi. Dalk fikricha, oosit atrofida qon tomirlarining bir xil tarqalganligi tufayli tuxumning polyarligi, bilateral simmetriyaligi kelib chiqqan. Har bir murtakning differensiasiyasi va o'sish xususiyatlari ularni o'rab turgan to'qimaning vaskulyarizasiyasi bilan aniqlanadi. Qon tomirlarining tarmoqlanishi oxiriga yetguncha embrionning har xil qismi qon bilan har xil ta'minlanadi. Shunga ko'ra, embrionning har xil qismi turli trofik sharoitda bo'ladi. L.Dalk tuxumdan organlarning hosil bo'ladigan qismlarini tan olmaydi. Gavdaning har xil qismining biokimyoviy xususiyatlari qon aylanishi bilan bog'liq.

P.P.Ivanov ichki muhitga katta e'tibor berdi. Uning fikricha, amfibiyalarda gastrulyasiyaning normal o'tishi blastoseldagi suyuqlikning tarkibiga bog'liq. Amfibiyalarda blastulaning ko'p qavatli bosqichida turli hujayralar har xil muhitga ega bo'ladi. Animal qutbdagi bir qism hujayralar bevosita tashqi muhit bilan aloqada bo'ladi. Ulardan teri va nerv sistemasi paydo bo'ladi. Hujayralarning bir qismi ichki muhit bosimi ostida bo'ladi.

Gastrulyasiya jarayonida turli hujayralar uchun turlicha sharoit paydo bo'ladi. Ularning bir qismi tashqi muhit bilan, bir qismi gastrosel bilan bog'lanadi. Bu hujayralar ektodermani hosil qiladi. Bir qism hujayralar tashqi muhit bilan bog'lanmaydi. Bu hujayralardan mezoderma va jinsiy hujayralar hosil bo'ladi. Shunday qilib, rivojlanishning dastlabki davridan boshlab tashqi va ichki (blastosel suyuqligi) muhit paydo bo'ladi. Gastrula bosqichida ektoderma va entoderma hujayralari o'rtasida biokimyoviy farqlar paydo bo'ladi. Bu hujayralar tashqi muhit omillariga har xil javob beradi. Masalan, baqaning gastrula davrida entoderma ektoderamaga nisbatan kislotali muhitga ega bo'ladi. Gastrulyasiya jarayoni uchun tashqi va ichki muhit turlicha bo'lishi lozim. Tashqi epiteliy hujayralarining to'g'ri differensiasiyasi va o'sishi uchun ular har ikki yassi tomonidan bir xil bo'lmagan suyuqlik bilan o'rab turilishi lozim, ya'ni, bir tomondan tashqi muhit suyuqligi bilan, boshqa tomondan, ichki muhit suyuqligi bilan chegaralanadi.

P.P. Ivanov (1939) qon plazmasiga *Rana temperaria* va *Trirurus taeniatus* tuxumini blastula, gastrula, neyrula bosqichlarining po'stini olib tashlangan holda kiritgan. Shunday qilib, ichki va tashqi muhit farqini buzgan. Qon plazmasi tarkibi bo'yicha embrionning ichki muhitiga to'g'ri keladi. Natijada agar embrionni gastrulyasiya bosqichigacha tajriba o'tkazilgan bo'lsa, rivojlanish davom etmaydi. Agar gastrula bosqichida tajriba o'tkazilsa, rivojlanish davom etadi va normal organlar shakllanadi. Baqaning blastula davrida blastomerleri qon plazmasiga ko'chirib o'tkazilsa, ular faol harakatlanadi, shakli amyobaga

o'xshab o'zgaradi, blastula ichida harakatlanadi, tartibsiz aralashadi. Demak, gastrulyasiya davrida hujayralar harakati o'zgaradi.

Agar baqa tuxumini maydalanish yoki blastula davrida qon plazmasiga o'tkazilsa, blastomerlar zich to'planib, blastoselni yo'qotadi. Qon plazmasi ektodermal hujayralarning normal joylashuv tartibini o'zgartiradi, ular epiteliyalimon tartibda, ya'ni bir tomoni ichki, ikkinchi tomoni tashqi muhitga tegib turadi. Hujayralar differensiasiyasi va polyarligi mezenximani olib tashlash tufayli sodir bo'ladi. Shaki hosil bo'lishi uchun zarur sharoit yo'qoladi. Shundan keyin hujayralar polyarligini yo'qotadi, pigmentlar protoplazmada tarqalib yo'qoladi.

### **Ekzogastrulyasiya**

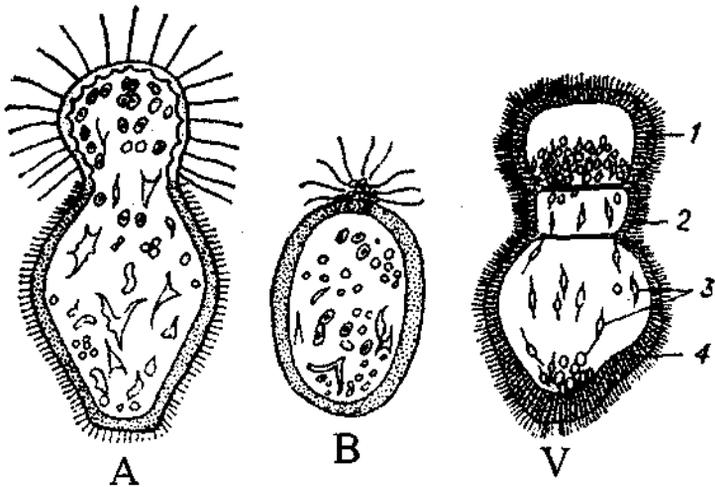
Ekzogastrulyasiya bo'yicha o'tkazilgan tajribalardan ma'lum bo'lishicha, tashqi va ichki muhit rivojlanish yo'nalishini o'zgartiradi. Drish (1893) aniqlashicha, dengiz ti pratikani tuxumidayuqori harorat (30 gradus) ta'sir etdirilsa, birlamchi ichak invaginasiya o'rni tashqariga qatlamlanadi va ekzogastrulyasiya sodir bo'ladi (101-102-rasmlar).

S.Gerbet (1892) dengiz ti pratikani tuxumi yashayotgan dengiz suvidagi litiy tuzi konsentrasiyasini o'zgartirganda ekzogastrulyasiya sodir bo'lishi kuzatilgan. Dengiz ti pratikani tuxumining maydalanishi yoki blastuladavrida dengiz suvidagi ba'zi tuzlarni litiy tuzining izotopi bilan almashtirganda gastrulyasiya jarayoni buziladi. Ammo hujayralar differensiasiyasi entodermal yo'nalishda davom etadi.

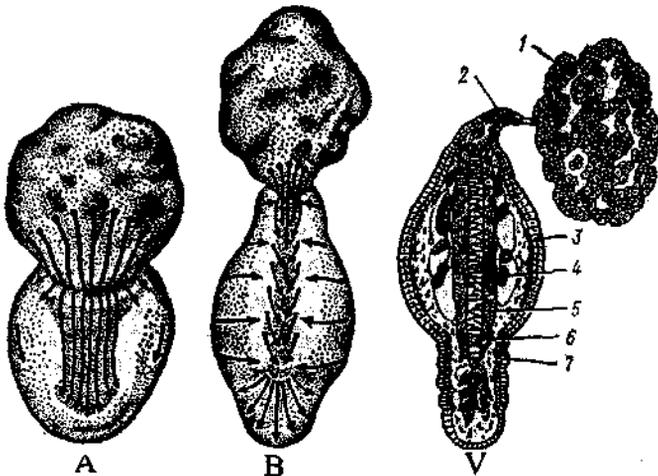
Embrion qancha ko'p vaqt litiy tuzi ta'sirida bo'lsa, shuncha ko'p entodermal hujayralar hosil bo'ladi. Uzoq vaqt litiy tuzi ta'sirida bo'lganda hujayralarning ko'pi entodermaga, animal qutbdagi hujayralarning bir qismi ektodermaga aylanadi. Mezenxima hujayralari normada bo'ladi. P.P.Ivanov fikricha, bu tabiiy holat bo'lib, ekzogastrulyasiyada mezenxima hujayralari normal muhitda bo'ladi.

Agar tashqi muhit o'zgarsa, entoderma hujayralari kam, ektoderma hujayralari esa ko'proq bo'ladi. Masalan, dengiz suvida kalsiy tuzi va anionlar miqdori oshsa shunday bo'ladi.

Hozirgacha ekzogastrulyasiya hodisasiga tiliq ta'rif berilmagan. P. P. Ivanov fikricha, gastrulyasiya jarayonining o'zida entoderma blastoselga o'tishida blastosel suyuqligi zarurligi talab qilinadi. Entoderma hujayralari uchun qulay sharoit tashqi muhit bilan aloqada bo'lishi hisoblanadi. Shuningdek, ekzogastrulyasiya mollyuskalar va baqa tuxumida sodir bo'lishi tajribalarda kuzatilgan.



101-rasm. Dengiz tipratikanida (*Sphaerechinus granularis*) ekzogastrulyasiya (J.Geksli, G.de Ber, 1936 bo'yicha). A,B,V-litij tuzi konsentratsiyasiga bog'liqligi. 1-ektoderma; 2-lichinkaning o'rta ichak va ektoderma bilan bog'langan oraliq qismi; 3-mezenxima hujayrasi; 4-birlamchi ichak hosil bo'ladigan joy.



102-rasm. Baqada ekzogastrulyasiya (I.Goltfreter, 1933 bo'yicha). A;B-tashqi ko'rinishi; V-ko'ndalang kesimi. 1-ektoderma; 2-orqa ichak; 3-o'rta ichak; 4-pronefros; 5-muskul segmenti; 6-xorda; 7-oldingi ichak. Sitoplazma harakati strelka bilan ko'rsatilgan.

Goltfreter baqa tuxumini 0,35% li natriy xlor eritmasiga solib, ekzogastrulyasiya sodir bo'lishiga majbur etgan. Xordomezodermal material dastlab yuzada, keyin ichkariga kirib, hamma tomonidan ichak epiteliysi bilan o'rab olinadi. Ekzoembrionda pronefros, mezonefros, gonada, silliq muskul, xorda, yurak, selom bo'shlig'i, biriktiruvchi to'qima, ichaklar rivojlanadi. Bu organlar nerv yo'li bilan bog'lanmagan. Chunki nerv sistemasi rivojlanmagan bo'ladi. Ektodermadan nerv nayi, ko'z va uning qismlari, ko'rish xaltasi rivojlanmagan bo'ladi.

### **Embrion va muhitning biotik omillari**

Har qanday organizmning rivojlanishi biotik omillar ta'sirida bo'ladi. Ko'pchilik organizmlar rivojlanishi sterillanmagan (tuproq, suv, quruqlik) sharoitda, ya'ni hayvonlar, o'simliklar va mikroorganizmlar ta'sirida o'tadi. Ular embrionga bevosita ta'sir etadi va embrion yashayotgan muhitning haroratini, tuz va gazlar tarkibini o'zgartirishi mumkin. Embrion uchun tabiiy muhit hosil bo'ladi va ko'plab organik moddalar shu muhitda yashayotgan organizmlar maxsuloti hisoblanadi va embrion rivojlanishiga ma'lum darajada ta'sir etadi.

Ko'pchilik mollyuskalar, chuvalchanglar, baliqlar, amfibiyalar va boshqa hayvonlar tuxumini suvga qo'yadi. Bunday suvda ko'plab bakteriyalar, zamburug'lar yashaydi. Ba'zi hasharotlar infeksiyon muhitda, hatto o'lgan o'simlik va hayvonlarning gavdasida rivojlanadi. Hayvonlar embrioni va o'simliklar o'rtasidagi munosabat quyidagicha bo'ladi. Bu yo'nalish fitonsidlar aniqlanishi bilan yo'lga qo'yildi (B. P. Tokin 1928-1930). O'simliklar ishlab chiqargan fitonsidlar (atmosfera, tuproqqa, suvga) mikro-va makroorganizmlarni o'ldirishi yoki ko'payishini sekinlashtirishi mumkin. Fitonsid grekcha fito - o'simlik, sid - o'ldiraman degan ma'noni bildiradi.

Fitonsidlar o'simliklar immunitetining asosiy omili hisoblanadi. Fitonsidlar uchuvchi organik modda bo'lib, tuxum po'stidan kira oladi. Jumladan, piyozning fitonsidlari uzoq masofadan mollyuskalar embrionini o'ldira oladi. Physa fontinales degan mollyuska embrionining rivojlanishini suv yoki suv bo'yida o'sadigan o'simliklar fitonsidi sekinlashtiradi yoki o'ldiradi. Rana temporaria degan baqa tuxumlarining bir qismini petri kosachasida akvarium suviga, ikkinchi qismini shunday suvga ossilyariya suv o'ti solib qo'yiladi. 5 kundan keyin akvarium suvidagi tuxumdan lichinka chiqa boshlaydi, suv o'ti solingan suvdagi embrion hali gastrulyasiya va neyrula bosqichida bo'ladi, o'ninchi kunga kelib ular o'ladi. Ba'zi o'simliklar fitonsidi mollyuskalar rivojlanishini tezlashtiradi. F. A. Gurevich (1949) fikricha, ba'zi mollyuskalar ayrim o'simliklar bargi yoki poyasida tuxum

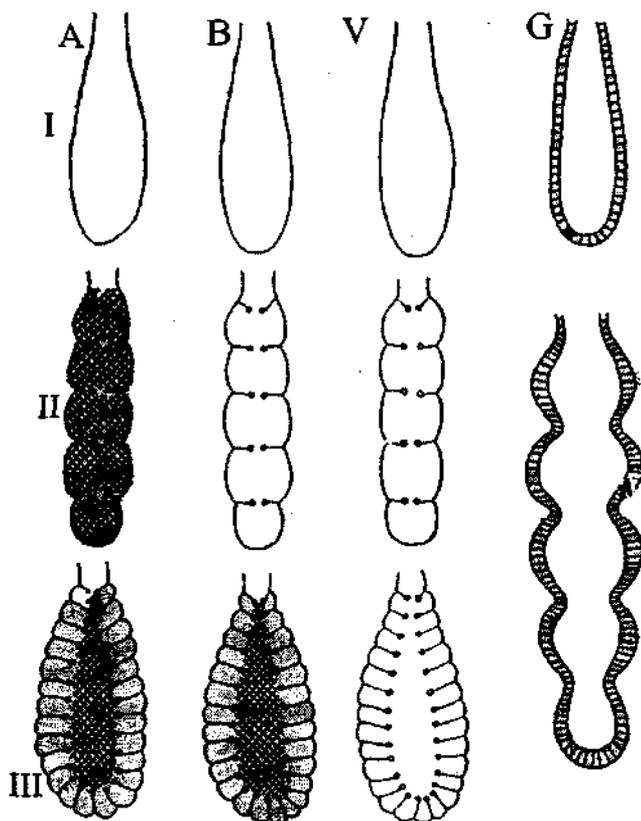
qo'yadi. Ba'zi mollyuskalar o'simliklarda ayrim holatlarda kam miqdorda tuxum qo'yadi. Ba'zi hasharotlarning hayoti bevosita o'simliklar bilan bog'liq. O'simliklarning har xil organlarida turli xil tirik organizmlar bo'rtmalar hosil qiladi. Dub o'simligining bargidan ajraladigan fitonsid ko'plab hayvonlar hujayrasining protoplazmasini zararlaydi. Kanalar va ba'zi pashshalar embrioni ayrim yuksak o'simliklar fitonsidiga sezgir bo'lib, tuban o'simliklar, bakteriyalar va zamburug'lar antibiotiklariga chidamli bo'ladi. Evolyusiya jarayonida bu hayvonlar embrioni va tuban o'simliklarning toksin moddalari aloqada bo'lib, ularda moslanish paydo bo'lgan.

XX asming 60-70-yillarida olib borilgan tadqiqotlardan ma'lum bo'lishicha, ba'zi hayvonlarning embrional rivojlanishi mikroorganizmlar bilan simbioz holda o'tadi. K. D. Spindler va V. A. Myuller (1972) aniqlashicha, *Hidractinia echinata* ning planula lichinkasining metamorfozi uchun bakteriyalar ishtiroki shart ekan. Tadqiqotlardan ma'lum bo'lishicha, ba'zi kovakichlilar, paypaslagichlilar, ninatanlilar lichinkasining metamorfozi, substratga yopishishi mikroorganizmlar ishtirokida sodir bo'ladi. Ssifistomalar jinssiz ko'payishida simbiotik mikroorganizmlar katta ahamiyatga ega. *Cassiopea andromeda* meduzasi simbiotik mikroorganizmdan ajralsa, strobilyasiya jarayoni to'xtaydi. Agar meduza yana mikroorganizm bilan simbioz holda yashay boshlasa, strobilyasiya jarayoni qaytadan tiklanadi. Kurtaklanish yo'li bilan ko'payishda simbiot ishtiroki shart emas. Shunday kilib, kelajakda hayvonlar embrional rivojlanishi va mikroorganizmlar o'rtasidagi munosabat yanada kengroq o'rganilishi va bu munosabatni ifodalaydigan nazariyalar yaratilishi lozim.

### **Evolyusiya jarayonida organlar hosil bo'lishida tashqi va ichki muhit omillarining almashinishi**

Har xil umurtqali hayvonlarda nerv sistemasining paydo bo'lishi va rivojlanishi har xil bo'ladi. Baliqlardan akulalarda nerv sistemasi embrionning orqa tomonida plastinka shaklida paydo bo'ladi. Suyakli baliqlarda nerv sistemasi ektodermadan bo'rtma holida paydo bo'ladi. A. A. Moshkovsev tadqiqotlariga ko'ra, amfibiyalarda organlar hosil bo'lishining bir qancha mexanizmlari bor. U amfibiyalarning ayrim turlari tuxumlarini akvariumlarga joylab, suvning ustiga setka joylashtirgan. Tuxumdan chiqqan lichinka setka qo'yilganligi tufayli yuqoriga chiqqan olmaydi va havodan nafas olmaydi. Bu lichinkalarda tuxumdan chiqqandan bir necha kundan keyin havodan nafas olishga imkon berildi. Natijada bir necha oy shunday sharoitda saqlanganligi tufayli o'pkasi differensiasiyalanmagan va baliqlarning suzgich pufagiga o'xshab qolgan. Normal

sharoitda rivojlanayotgan lichinkada esa o'pka murakkab kataksimon tuzilishda bo'lgan. Demak, aksolotlda o'pka rivojlanishi havodan nafas olish tufayli murakkablashgan. Baqa itbalig'ining o'pkasi faoliyat ko'rsatmasa, havodan nafas olish organlarida differensiasiya sodir bo'lmaydi. A.A.Moshkovsov fikricha, jabalarda o'pkaning rivojlanishi davrida tashqi muhit omillari ichki muhit omillari bilan almashinadi (103-rasm).



103-rasm. Siredon (A); Pelobates (B); Bufo (V) va Lacerta (G) o'pkasi rivojlanishining sxemasi (A.A.Mashkovsyev, 1936 bo'yicha).

Nafas olish ta'sirida rivojlanadigan o'pka shtrixli chiziqlar bilan, endogen omillar ta'sirida rivojlanadigan o'pka shtrixsiz chiziqlar bilan berilgan. I, II, III-differensiasiya bosqichlari.

Kaltakesaklar va toshbaqalar o'pkasining o'ziga xos xususiyatlari birinchi nafas olguncha paydo bo'ladi. Kloakalilar va xaltalilarda o'pkaning ko'plab tarkibiy qismlari nafas olishning morfogen ta'siri tufayli, yo'ldoshli sut emizuvchilarda endogen omillar ta'siri natijasida paydo bo'ladi.

### **Organizm rivojlanishida kritik davrlar**

“Kritik davr” terminini 1897 yilda botanik P. I. Broun fanga kiritgan va u boshqililar maysasi, kartoshka ko'chati va boshqa o'simliklarning sezuvchanlik davrlari haqida fikr yuritgan. Uning fikricha, embrional va postembrional rivojlanishda davrlar almashinuv sodir bo'ladi. Bu almashinuv davrida organizm har xil omillarga chidamli bo'ladi.

S. R. Stokkard (1921) hayvonlar organizmi rivojlanishida kritik davrlar bo'lishi aytgan. U ontogenezni bir nechta ketma-ket bosqichlardan iborat, deb tushunadi. Kritik davr rivojlanish tezligi bilan belgilanadi. Embriogenezning dastlabki bosqichida kritik davr butun organizmga tegishli bo'ladi, keyingi bosqichlarda kritik davr ayrim organlar rivojlanishida kuzatiladi.

Tashqi muhit omillari organizm rivojlanishini tezlashtirishi, sekinlashtirishi yoki butunlay to'xtatishi mumkin. Ba'zi tadqiqotchilar fikricha, differensiasiya jarayoniga olib boruvchi taraqqiyot davri har xil tashqi muhit omillariga sezgir bo'ladi. Tajribalardan ma'lum bo'lishicha, umurtqali hayvonlar embrioni har xil bosqichlarda turli xil omillarga har xil javob qaytaradi. Embriion rivojlanishining ba'zi davrlari ayrim tashqi muhit omillariga bir xil javob beradi.

V.M.Korovina (1953) ko'rsatishicha, neyruyasiyaning oxirida kislotali muhitga embrionning chidamliligi ortib boradi, o't suyuqligiga sezgir bo'ladi. Hayvonlarning individual rivojlanishida chidamli va chidamsiz davrlarining gallanishi sodir bo'lmaydi. Shuning bilan birgalikda, har xil davrlarda embrionning sezgirliги o'ziga xos bo'ladi.

Embrional rivojlanish haqidagi R.Goldshmidt (1927,1932) tasavvurlari ham qiziqarliidir. U ontogenezni “koordinasiyalashgan rivojlanish tezligi sistemasi”, deb hisoblaydi. Kritik davrlar har xil reaksiyalarning “kesishish nuqtasi” hisoblanadi.

P.G.Svetlovning kritik davr haqidagi gipotезasi diqqatga sazovordir. U tashqi muhit omillarining embrionga ta'sirining 3 ta guruhini farqlaydi: 1) o'lim yoki patologik ta'sir etadigan omillar; 2) normal rivojlanishni o'zgartiradigan, ammo patologik o'zgarishlar keltirib chiqarmaydigan omillar;

3) rivojlanishning normal o'tishiga yordam beradigan omillar. Bu ta'sirlar (kislород, oziqa, harorat va boshqalar) ko'zga tashlanmasa ham, embrion rivojlanishi uchun muhim ahamiyatga ega. Svetlov fikricha, organizmda o'ta sezgir reseptorlar bo'lib, ular impulslarni sezish xususiyatiga ega. Minimal dozadagi ta'sir shakl hosil bo'lishida katta ahamiyatga ega bo'lishi mumkin.

Individual rivojlanish davrida embrionning zararlanishi va o'limi bir xil bo'lmaydi. Tashqi muhit omillariga embrion chidamsizligining kritik davrlari bor. Hujayraning kritik davrlarni sezishi reperativ faollik bilan bog'liq bo'ladi. Determinasiya ontogenez davrida ketma-ket keladigan qonuniy jarayon hisoblanadi. P.G.Svetlov determinasiya deyilganda ketma-ket keladigan differensiasiya jarayonini tushunadi. Organizm rivojlanishi va uning elementlari uncha ko'p bo'lmagan davrlardan iborat bo'lib, ularning har biri determinasiyadan boshlanadi. Determinasiya differensiasiyadan boshlanadi. Shundan keyin o'sish va differensiasiya sodir bo'ladi, undan keyin yana kritik davr - determinasiya boshlanadi. Shunga ko'ra, ontogenezning asosiy qonuniyatlari qo'zg'alish fiziologiyasi tushunchasi bilan ifodalanadi. Embrion ma'lum davrda uning atrofidagi omillarga bo'ysunadi. Shuning uchun embrion bu davrda gormonlar, induktorlar, bosim, elektr tokiga chidamsiz bo'ladi.

P.G.Svetlov nazariyasining yutug'i shundaki, u determinasiya muammosini fiziologik asosda o'rganadi va o'z tadqiqotlarini bir tomonlama kimyoviy yoki genetik usul bilan olib bormaydi. Kritik davrni embrionning muhit omillariga o'ta sezgir bo'ladigan davri deb tushunmaslik kerak. Bu nazariyaga ko'ra, embrionning ma'lum bir davri haroratga sezgir bo'lsa, boshqa davri kimyoviy omillarga sezgir bo'ladi. Shuning uchun bu nazariya yangi ilmiy dalillar bilan boyitilishi lozim.

Morfogenetik jarayonlar reaksiyalar orqali amalga oshishi haqidagi mulohazalar, agar genetik va hujayralarning genotipik bir xilligi haqidagi qonuniyatlarga asoslanilsa, ishonarli bo'ladi. Shunga ko'ra, rivojlanish hujayra genomi faoliyatining avtonom ravishda kuchayishi bo'lmay, balki ketma-ket reaksiya xususiyatiga ega bo'lgan, tashqi muhit omillari bilan aniqlanadigan jarayondir. Demak, hujayra elementlari va uning mahsulotlari reaksiya jarayonida tashqi muhit omillari ta'siri tufayli o'zaro aloqada bo'ladi, deb tushunmaslik kerak. Rivojlanayotgan organizmning bir butunligi o'zgarib turadi. Doimo organizm a'zolari o'rtasida yangi integrasiya mexanizmlari sodir bo'lib turadi. Shuning uchun P.G.Svetlov nazariyasidagi kritik jarayonlar, reaksiya jarayonlarini farqlash, tushunish, terminlarni tartibga solishni talab etadi. A. P. Diban fikricha, embriogenez jarayonida kritik davr bo'lmaydi.

I.A.Arshavskiy fikricha, organizmlar rivojlanishining har bir davri tashqi muhit omillariga o'ziga xos moslanish xususiyatiga ega.

Shunday qilib, organizm rivojlanishi davrlari haqida yagona fikr hozircha yo'q. Ko'pchilik olimlarning fikricha, organizm dastlabki davrlarda tashqi muhit omillarini tezroq sezadi, organizm rivojlanishi davrida bu sezgirlik ortib boraveradi. Ammo evolyusionistlar uchun evolyusion jarayonning akkumulyatori bo'lgan embrionning irsiy o'zgaruvchanligini keltirib chiqaradigan omillarga osonlik bilan javob berishini tushunish, tahlil qilish, sabablarini bilish murakkab bo'lmoqda. Hayvonlar embrioni dastlabki davrlarda o'zgarishlarga beriluvchan bo'ladi. O'zgina o'zgarishlar ham ko'plab yangi belgilar paydo bo'lishiga olib keladi. Shuning uchun organizmni murakkab va katta sirli narsaga o'xshatish mumkin.

Proembrional davrda eng sezgir davr oogenez va spermatogenez jarayonlari hisoblanadi. Shuning uchun rivojlanishni boshqarish bilan shug'ullanadigan embriologlar bu davrni o'rganishga katta e'tibor bermoqdalar.

Embriogenez davrlarining sezgirliги katta amaliy ahamiyatga ega. Jumladan, rivojlanish davrlarining sezgirliги bemorlarga, ayniqsa, homilador ayollarga preparatlar va kimyoterapevtik muolajalarning miqdorini belgilashda vrachlarga katta yordam beradi. Bunday bilimlar parazit va zararkunandalarga qarshi kurash choralarini belgilashda ham muhim ahamiyatga ega. Embriologlar hayvonlar rivojlanishini aniqlashda, belgilashda, shuningdek, rivojlanish jarayonini boshqarishda, genetiklar bilan birgalikda seleksiya usullaridan va tashqi muhit omillaridan foydalanishlari mumkin. Zamonaviy genetika bo'yicha, organizmlar tarkibi nafaqat genetik konstruksiya, balki tashqi muhit omillari bilan ham belgilanadi. Organizm fenotipi genotip va tashqi muhit omillarining o'zaro ta'siri tufayli paydo bo'ladi. Shuning uchun "muhit" tushunchasini kengroq tushunish kerak. Jumladan, fiziklar va kimyo mutaxassislari bilan birgalikda embriologlar nazariga tushmagan kosmik nurlar, biologik, fizik hodisalarning o'zaro ta'sirini o'rganmoqdalar. Kosmik tadqiqotlarniig rivojlanishi munosabati bilan gravitatsiya omillari alohida ahamiyat kasb etmoqda.

Embriion rivojlanishi davrida og'irlik kuchining ta'siri embriogenezning har xil tiplariga turlicha bo'ladi. Aniqlanishicha, amfibiyalar

embrioning dastlabki davrlarida sentrofugalash maydalanish, gastrulyasiya jarayonlarini buzishi mumkin, ba'zan esa egizakli mayiblar paydo bo'lishiga olib keladi. Ko'plab umurtqasiz hayvonlar embrional rivojlanishi davrida og'irlik kuchiga sezgirligi kam bo'ladi.

Shunday qilib, tashqi muhit omillarining ta'siri: 1) rivojlanish jarayonini tezlashtirishi yoki sekinlashtirishi mumkin (harorat); 2) rivojlanish jarayonida har xil anomaliyalarni keltirib chiqaradi (gormonlar); 3) zararlovchi ta'sirlar tufayli rivojlanish ma'lum bosqichda to'xtaydi. Mutasiyalar va morfozlar tufayli gametalar yoki genetik apparat tarkibi o'zgaradi. Biotik omillardan gormonlar embrional rivojlanish davrida ma'lum ahamiyatga ega. Tibbiyot va veterinariya amaliyotidan ko'plab misollar keltirish mumkinki, sut emizuvchilar homilasining atipik rivojlanishi endokrin bezlar faoliyati bilan bog'liq. Masalan, agar ona qonida kortikoid gormonlar ko'p bo'lsa, embrionning gipotalamo-gipofizar sistemasini o'zgartiradi va buyrak usti bezining mag'iz kismi reduksiyalanadi. Diabet bilan kasallangan onadan semirish bilan bog'liq bo'lgan kasallik paydo bo'ladi.

Yo'ldosh orqali homila qoniga kirgan gormon bevosita ta'sir etishi mumkin.

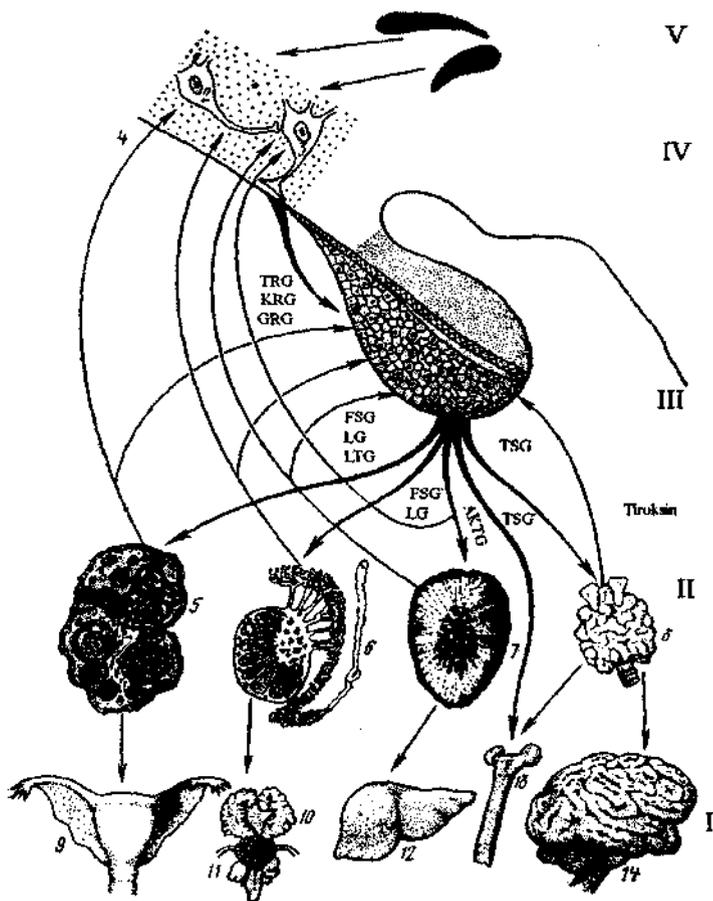
L.G.Leybson va uning shogirdlarining kuzatishicha, rivojlanayotgan embrion metabolizmining gormonal regulyasiyasi shunday bosqichdan boshlanadiki, bu bosqich organizm bir butunligining ma'lum qismi hisoblanadi.

Hozirga ma'lumotlarga qaraganda, umurtqali hayvonlarning definitiv holatida 5 ta o'zaro bog'langan zveno farqlanadi:

1) to'qimayoki organlar; 2) endokrin bezlar; 3) adenogipofiz; 4) gipotalamusning relizing-omil sistemasi; 5) bu omillarni boshqarish sistemasi (104-rasm).

Bu zvenolar alohida-alohida emas, balki birgalikda rivojlanadi.

Ichki neyroqumoral regulyator sistema gametogenez va embriogenez jarayonlarini boshqaradi. Bunday sistema nafaqat umurtqali, balki umurtqasiz hayvonlarda ham bor.



104-rasm. Sut emizuvchilarda definitiv gormonal funktsiya mexanizmi (M.S.Miskevich, 1978 bo'yicha).

1-gipotalamusdan tashqari regulyator markazlar; 2-preoptik soha; 3-ventromedual yadro; 4-optik xiazma; 5-tuxumdon; 6-urug'don; 7-buyrak usti bezi; 8-qalqonsimon bez; 9-bachadon; 10-urug' xaltasi; 11-prostata bezi; 12-jigar; 13-suyak; 14-miya. AKTG-adrenokortikotrop gormon; GRG-gonadotrop relizing-gormon; GTG-gonadotrop gormon; KRG-kortikotrop gormon; LG-lyuteinlovchi gormon; LTG-laktotrop gormon; STG-somatotropin; TRG-tirotropin-relizing-gormon; TTG-tireotrop gormon; FSG-folikulani stimullovchi gormon. I-to'qima yoki organ; II-endokrin bezlar; III-adenogipofiz; IV-gipotalamus relizing omil sistemasi; V-shu omillarni boshqarish sistemasi.

## REYTING SAVOLLARI

1. Muhit haqida tushuncha bering.
2. Muhit omillarining embrionga ta'sirini o'rganishga oid tajribalarni ayting.
3. Rivojlanish uchun zarur bo'lgan tashqi muhit omillarini ayting.
4. Tuxumlar evolyusiyasini aytib bering.
5. Embrional rivojlanish uchun zarur bo'lgan ichki muhit omillarini tushuntiring.
6. Ekzogastrulyasiya nima?
7. Embrionga muhitning biotik omillarining ta'sirini ayting.
8. Organlar hosil bo'lishida tashqi va ichki muhit omillarining ta'sirini tushuntirib bering.
9. Organizm rivojlanishida kritik davrlarni ayting.
10. P. G. Svetlovning kritik davr to'g'risidagi nazariyasini ayting.
11. Embrion kritik davrini o'rganishning amaliy ahamiyati nimalardan iborat?
12. Organizm va muhit evolyusiyasini aytib bering.
13. Emansipasiya nima?
14. Ekologiya fani nimani o'rganadi?

## XII-BOB. METAMORFOZ

### Postembrional rivojlanish va metamorfoz haqida umumiy tushuncha

Ona organizmidagi yoki tuxum ichidagi rivojlanish embrional rivojlanish deyiladi. Tuxum po'stidan yoki ona organizmidan yosh hayvonning chiqishidan tabiiy o'lingacha bo'lgan davr postembrional rivojlanish deyiladi. Postembrional rivojlanishning to'g'ri va metamorfozli yo'llari farqlanadi.

1. To'g'ri rivojlanishda yangi tug'ilgan yoki tuxumdan chiqqan hayvon ota-ona formalariga o'xshaydi. Ammo gavdasining hajmi va jinsiy voyaga yetmaganligi bilan ota-onasidan farq qiladi. Demak, postembrional rivojlanishning boshlanishi o'sish va jinsiy voyaga yetishga tayyorlanishdan boshlanadi. Bunday rivojlanish chuchuk suv gidralarida, ba'zi nematodlarda, bosh oyoqli molluskalarda va ko'plab umurtqali hayvonlarda uchraydi. To'g'ri rivojlanishning ikki turi bor.

A. Anamorfoz (grekcha anamorfozis-shaklning buzilishi). Bunda yangi tug'ilgan yoki tuxumdan chiqqan yosh hayvon ota-onasiga o'xshaydi, lekin gavdasi kichik bo'ladi. Masalan, tuban birlamchi hasharotlardan Protura turkumining vakillari tuxumdan chiqqanda gavdasi kichik va qorin segmentlarining soni kam bo'ladi. Bir necha linkadan keyin gavdasi yiriklashadi va segmentlar soni to'liq bo'ladi. Bu hodisa ko'poyoqlilar, halqali chuvalchanglar va boshqa hayvonlarda ham uchraydi.

B. Protometaboliya yoki protomorfoz (grekcha protos - birinchi, morfos - o'zgarish). Bunda tuxumdan chiqqan yoki tug'ilgan yosh hayvon ota-onasiga o'xshaydi, ammo gavdasi bosh, ko'krak va qorin qismlarga ajralmagan bo'ladi. Taraqqiyot jarayonida po'st tashlab, gavdasi qismlarga ajraladi. Tuban birlamchi hasharotlardan oyoq dumlilar yoki poduralar (Podura) yoki (Collembola), dipturalar yoki ikki dumlilar (Diptera), qildumlilar (Thysanura), ba'zi kunlilar (Ephemeroptera) va boshqa hayvonlar rivojlanishi protomorfozga misol bo'ladi. Protometaboliyaga epimorfoz sinonimdir. Hozirgi adabiyotlarda epimorfoz termini qo'llanilmaydi.

2. Metamorfoz yo'li bilan rivojlanish (grekcha metamorfozis - o'zgarish). Tuxumdan chiqqan lichinka yoki nimfa anatomo-morfologik va fiziologik jihatdan ota-ona formalariga o'xshamaydi, ma'lum qayta qurishdan keyin ota-onasiga o'xshaydi va jinsiy voyaga yetadi (105-rasm). Lichinka maxsus organlarga ega bo'lib, bu organlar jinsiy voyaga yetgan formalarda bo'lmaydi. P. P. Ivanov lichinkani erkin yashashga yordam beradigan maxsus organlar hosil qiladigan organizm, deb ta'riflaydi. Shuning uchun lichinkaning keyingi rivojlanishi davrida jinsiy voyaga yetgan davrdagi progressiv organlar hosil



105-rasm. Hayvonlar metamorfozi (P.P.Ivanov, 1937 bo'yicha).

I. Gidroidlar metamorfozi: 1-gidrakoloniyasi; 2-meduza; 3-tuxum; 4-planula; 5-polip. II. Ko'pukli chuvalchang metamorfozi: 1-tuxum; 2,3-lichinkalar (2-troxofora, 3-nektoxeta); 4-voyaga yetgan chuvalchang. III. Qorinoyoqli molluska metamorfozi: 1-tuxum; 2,3-lichinkalar (2-troxofora, 3-veliger) 4-voyagayetgan molluska. IV. Dengiz ti pratikani metamorfozi: 1-tuxum; 2,3-lichinkalar (2-diplevrula, 3-pluteus); 4-voyagayetgan dengiz ti pratikani. V. Qo'ng'iz metamorfozi: 1-tuxum; 2-lichinka; 3-g'umbak; 4-imago. VI. Baqa metamorfozi: 1-tuxum (uvdriq); 2-tashqi jabrali itbaliq; 3-jabrasiz itbaliq; 4-orqa oyoqli itbaliq; 5-hamuma oyoqlari va dumli shakllangan itbaliq; 6-voyaga yetgan baqa.

bo'lishi bilan birgalikda lichinkalik davrdagi organlar reduksiyasi sodir bo'ladi. Agar organizmning bunday qayta qurishlari bosqichma-bosqich o'tsa, uni evolyusion metamorfoz deyiladi. Halqali chuvalchanglar yoki qisqichbaqasimonlarda shunday bo'ladi. Agar bu jarayon qisqa vaqtda sodir bo'lsa, buni katastrofik metamorfoz deyiladi. Ayrim sodd hayvonlar, yassi chuvalchanglar rivojlanishi shu yo'l bilan sodir bo'ladi. Ba'zan degenerativ jarayonlar progressiv jarayonlardan ustun turadi va buni nekrobiotik metamorfoz deyiladi. Masalan, assidiyalar, qisqichbaqasimon sakulinlarda rivojlanishning yo'nalishi shu yo'l bilan boradi. Bunda lichinka tuzilishining umumiy degenerasiyasi va hayvon harakatida pauza kuzatiladi. Metamorfozning ikkita tipi farqlanadi.

A. Chala o'zgarish yoki to'liqsiz o'zgarish yo'li bilan rivojlanish - gemimetamorfoz (Hemimetamorphosis). Bunda tuxumdan chiqqan hayvon jinsiy voyaga yetgan hayvonga o'xshaydi, lekin gavdasining kichikligi, jinsiy organlarining to'liq yetilmaganligi va ba'zi organlarining yo'qligi bilan jinsiy voyaga yetgan hayvondan farq qiladi. Bundan keyingi rivojlanish davrida, masalan, hasharotlar butun umri davomida 4-5 martadan 20 martagacha po'st tashlaydi. Ana shu po'st tashlash (tullash) tufayli gavda kattalashadi, organlar shakllanishi nihoyasiga yetadi. Chala o'zgarish yo'li bilan rivojlanadigan hasharotlar 3 ta: tuxum, lichinka yoki nimfa, imago yoki jinsiy voyaga yetgan davrlarni bosib o'tadi. Bularga hasharotlarning kunlilar, ninachilar, suvaraklar, beshiktervatarlar, to'g'ri qanotlilar, teri qanotlilar va boshqa turkumlari kiradi. Chala o'zgarish yo'li bilan rivojlanishning ham 2 tati pi bor.

1. Gipomorfoz-Hypomorphosis (grekcha xi po-past, morfos-shakl). Bunday yo'l bilan rivojlanadigan hayvonlar lichinkasi gavdasining kichikligi, ba'zi organlarining rivojlanmaganligi bilan jinsiy voyaga yetgan formasidan farq qiladi. Bu evolyusiya jarayonida qanotlarini yo'qotgan hasharotlarga taalluqli bo'lib, ularga ikkilamchi qanotsizlar, momiqxo'rlar va bitlar turkumlarining vakillari kiradi. Qanotlarining yo'qligi tufayli lichinkasi va imagosi bir-biriga o'xshaydi. Ammo gavdasining hajmi, lichinka mo'ylov segmentlarining kamligi, rangi, serkisining tuzilishi bilan voyaga yetgan formalaridan farq qiladi. Lichinkasi va imago davrining o'xshashliklari va bir xil hayot kechirganligi tufayli yaqin vaqtlargacha ularning rivojlanishi to'g'ri rivojlanish deb yuritilar edi.

2. Gipermorfoz - Hupermorphosis (gerekchagi per - yuqori, morfos - shakl). Bunday hayvonning lichinkalik davri uzoq vaqt davom etadi. Shuning uchun ba'zi olimlar gipermorfozni chalavato'liq metamorfozlarning oraliq

formasi bo'lib, evolyusiya jarayonida to'liq o'zgarishli rivojlanish gipermorfozdan kelib chiqqan, deb hisoblaydilar. Rivojlanishning bu turi teng qanotli hasharotlar turkumining oqqanotlilar, qalqondorlar oilalariga, tripslar turkumigaxosdir. Ular lichinkafazasining oxiridatinch holatga o'tadi, ya'ni ovqatlanmaydi, harakatlanmaydi. Bunday holatni yolg'on g'umbak yoki g'umbak ham deyiladi. Bunday lichinka esa ko'pincha nimfa deyiladi. Bu lichinka va tinch nimfa bir-biriga o'xshashligi bilan to'liq o'zgarishli hasharotlarning lichinka va g'umbagidan farq qiladi. Shuning uchun gipermorfozni chala o'zgarishli rivojlanishning cho'zilgan-uzaygan yo'nalishi deb atasa ham bo'ladi.

B. To'liq o'zgarish yo'li bilan rivojlanish yoki to'liq metamorfoz - golometamorfoz (Holometamorposis). Bunday rivojlanishda tuxumdan chiqqan lichinka tashqi va ichki tuzilishiga ko'ra ota-ona formalariga mutlaqo o'xshamaydi. Bunday lichinka chin lichinka yoki qurt deb ataladi va ba'zi lichinkaga xos organlarning mavjudligi, jinsiy voyaga yetgan davrdagi organlarning yo'qligi bilan farq qiladi. Bunday rivojlanishga ba'zi hasharotlar, amfibiyalar rivojlanishi misol bo'ladi.

Metamorfoz davrida hayvonning hayot tarzini o'zgartirishi (bulutlar, kavakichlilar, mshankalar, assidiyalarda plankton hayot kechirishdan o'troq holatga o'tishi, sakkulinalarda erkin yashashdan parazitlikka o'tish), yashash muhitini o'zgartirishi (amfibiyalarda suvdan quruqlikka o'tishi) kuzatiladi. Ekologik muhitning o'zgarishi ba'zan hayvonlar filogeneziga ham ta'sir etadi. Shuning bilan birgalikda katta biologik ahamiyatga ham ega. Jumladan, o'troq hayvonlarning plankton lichinkalari yoki parazit hayvonlarning erkin yashaydigan lichinkalari hayvonning tabiatda tarqalishini ta'minlaydi. Shuning uchun lichinkalarning tuzilishi va hayoti palingenetik va senogenetik xususiyatlarga ega. Masalan, ninatanlilarning lichinkalari uchun xos bo'lgan bilateral simmetriya va uch juft selomik xalta moslanishi uchun emas, balki ularning evolyusiya jarayonida bilateral simmetrik uch segmentli hayvonlardan kelib chiqqanligini bildiradi. Dengiz yulduzlarining uzun kiprikli, goloturiyaning uzun qo'llari plankton hayot kechirishi munosabati bilan ikkilamchi paydo bo'lgan hodisa, deb qaralmog'i kerak.

Metamorfozli rivojlanish hayvonot olamida keng tarqalgan hodisa hisoblanadi. Sodda tuzilgan bulutlar, kovakichlilar metamorfoz yo'li bilan rivojlanganligi uchun ba'zi olimlar metamorfoz ko'p hujayralilar ontogenezida dastlab paydo bo'lgan hodisa deb hisoblaydilar (I.I.Ejikov 1939, A.A.Zaxvatkin 1949).

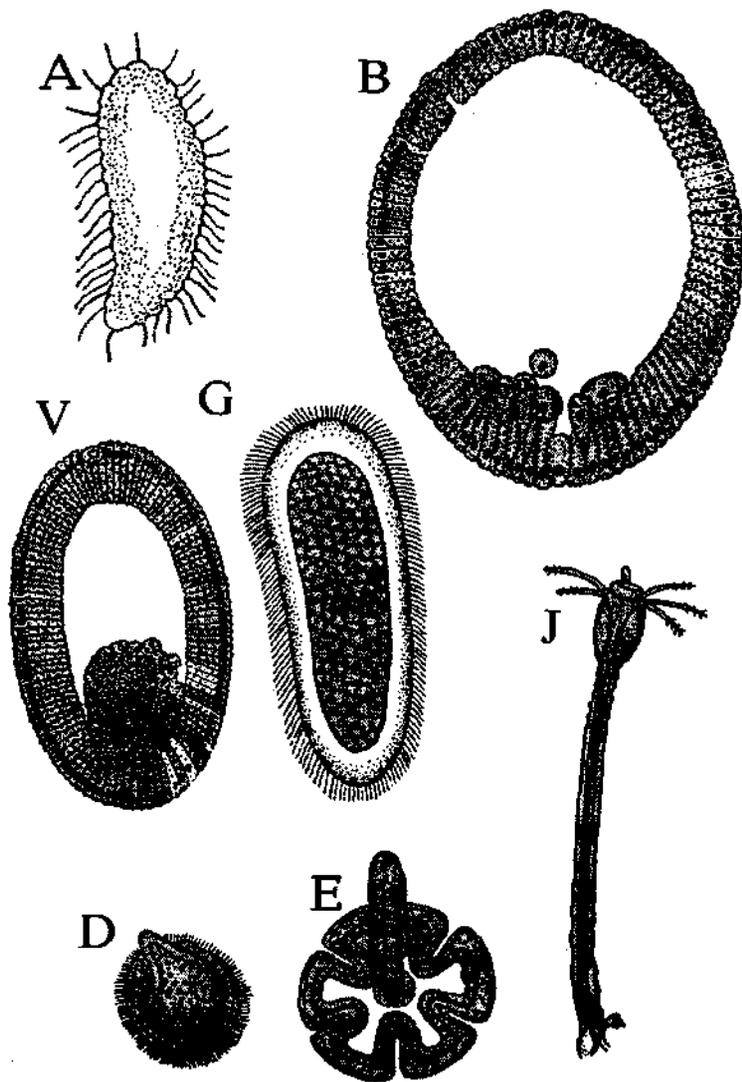
Evolyusiya jarayonida ko'plab hayvonlar metamorfozli rivojlanishdan to'g'ri

rivojlanishga o'tgan. Bu jarayon tuxumda sariqlik moddasining ko'proq to'planishi tufayli hayvon ontogenezining ma'lum qismi tuxum po'stining ichida o'tishiga imkoniyat yaratilgan. Natijada lichinkaning embrionizasiyasi, ya'ni erkin hayot kechirishdan embrional rivojlanishga o'tgan, lichinka uchun xos bo'lgan tuzilishning hammasi yo'qolgan, rivojlanish yo'nalishi soddalashgan, chunki lichinkaning qayta ko'rilishi yo'qolgan. Tuxumdan ota-onasiga o'xshaydigan kichik hayvon chiqadi. Ammo metamorfoz ikkinchi marta paydo bo'lgan holatlar ham uchraydi. Masalan, hasharotlarning to'liq o'zgarishli metamorfozi ikkilamchi paydo bo'lgan hodisadir. Berleze-Ejikov nazariyasiga ko'ra, hasharotlarda bu hodisa tuxumda sariqlik moddasining kamayishi munosabati bilan paydo bo'lgan. Chunki oziq modda kamligi tufayli embrional rivojlanish davrida jinsiy voyaga yetgan davr uchun xos bo'lgan organlar to'liq shakllanmaydi.

### **Gidroid poliqlar metamorfozi**

Eng sodda metamorfoz gidroid poliqlarda uchraydi. Gidrasimonlar tuxumining po'sti bo'lmaydi, shuning uchun ularda postembrional rivojlanishning boshlanishi shartli ravishda seloblastula hosil bo'lishi bo'lib, hujayralarining xivchinlari bor. Bunday blastulasimon lichinka suzib yuradi, ammo oziqlanmaydi. Uning tuzilishi murakkablashib boraveradi. Entoderma hujayralarining bir qismi blastoselga migrasiya qiladi va uni to'ldiradi. Bu lichinka parenximula deyiladi. Keyin entoderma hujayralari blastoseldan tarqalib ketadi yoki qisman degenerasiyaga uchraydi va gastrosel bo'shlig'i paydo bo'ladi, epiteliy hujayralari ko'payadi. Lichinkaning bu bosqichi planula deyiladi. Bu lichinkada nerv, interstisial, bezli va otiluvchi hujayralar farqlanadi. Keyin planula oldingi qismi bilan substratga yopishadi va yassi shaklga keladi, undan yuqoriga poyachalar o'sib chiqadi. Poyachaning uchi kengayib, unda og'iz, paypaslagichlar paydo bo'ladi. Yosh poli p oziqlanadi, o'sadi vayangi koloniya hosil bo'ladi (106-rasm).

Metamorfoz davrida gidroid poliqlarda chuqur degenerativ jarayonlar sodir bo'lmaydi, faqat paypaslagichlar yo'qoladi. Asta-sekinlik bilan gavdasi murakkablashib boradi. Ammo fiziologik jihatdan metamorfozning yuqori cho'qqisi planula lichinkasining substratga yopishish davri hisoblanadi. Shundan keyin gidroid poli p erkin yashashdan o'troq holatga o'tadi, faol oziqlana boshlaydi va fiziologik holati o'zgaradi. Parenximula va planula gavdasining bir uchi bilan oldinga suzib yuradi, o'troq holatga o'tgandan keyin qarama-qarshi tomoni (vegetativ qutbi) faol holatga o'tadi va unda og'iz hosil bo'ladi. Ba'zan lichinka yon tomoni bilan substratga yopishadi va tarmoqlangan gidroriza



106-rasm. Gidrasimonlar metamorfozi (I.I.Mechnikov, 1886 bo'yicha).  
 A-Tiara leycostula blastulasi; B,V,G,-Slytia flavidula da parenximula hosil bo'lishi; B,V-bir polyusli immigrasiya; G-parenximula; D-Clytia flavidula planula lichinkasining substratga yopishishi; ye,J-Clytia flavidula gidrantining paydo bo'lishi.

hosil bo'ladi, keyin undan yuqoriga qarab gidrantlar hosil bo'ladi. A.A. Zaxvatkin (1949) fikricha, gidroid poliplar metamorfozi organizmning vaqtincha depolyarizatsiyasi orqali sodir bo'ladi.

Ko'plab gidroid poliplar metamorfozining qisqarishi, ya'ni blastula, parenximula, ba'zan planula bosqichlarining passiv embrional holatga o'tishi kuzatiladi.

### **Ninatanlilar metamorfozi**

Ko'pchilik ninatanlilarda postembrional rivojlanish xivchinli blastula davridan boshlanadi. Embrion tuxum qobig'idan chiqqandan keyin gastrulyasiya jarayoni sodir bo'ladi. Qatlamlanish orqali hosil bo'lgan birlamchi ichak bo'laklarga bo'linadi, bu bo'linish ichakning selomik mezoderma va entoderma qismlarigacha yetib boradi. Shuning bilan bir vaqtda blastulaning vegetativ qutbidan yoki birlamchi ichak devoridan ma'lum hujayralarning ko'chishi tufayli mezenxima hosil bo'ladi. Blastopor anal teshigiga aylanadi, uning qarama-qarshi tomonining qorin qismidan og'iz teshigi hosil bo'ladi. Ana shundan keyin xivchinlar hosil bo'ladi. Bu lichinka diplevrula deyiladi (107-rasm).

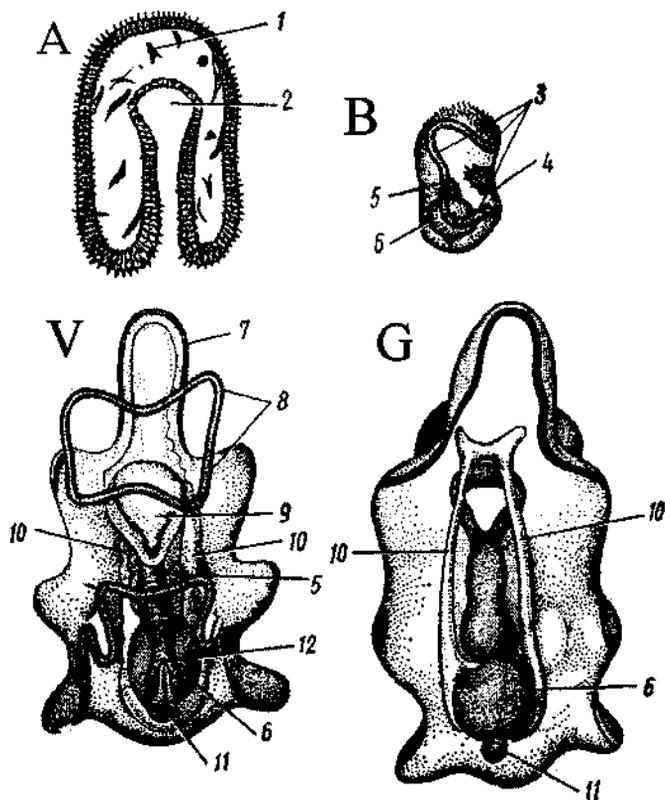
Lichinkaning bundan keyingi o'sishi og'iz atrofida chuqurchalar, do'ngliklar, o'simtalar, kipikli iplar hosil bo'lishiga olib keladi.

Ninatanlilarning har bir sinfi uchun o'ziga xos lichinkalar hosil bo'ladi. Dengiz yulduzlari rivojlanishi davrida bipinariya, goloturiya uchun aurikuliariya, dengiz ti pratikani va ofiuridlar uchun pluteus, dengiz liliyalari uchun bochkasimon lichinka xosdir. Ammo ninatanlilarning lichinkasi turli-tuman va murakkab tuzilganligiga qaramay, ikki tomonlama simmetriyaliligi bilan xarakterlanadi. Toq selomik xalta 3 juft selom hosil qiladi va ular ichaklarning yon tomonlarida joylashadi.

O'ng tomonidagi selomlar rivojlanishi orqada qolishi mumkin. Chunki jinsiy voyaga yetgan ninatanli paydo bo'lishi uchun chap tomonidagi selomlar katta ahamiyatga ega. Jumladan, chap tomondagi selomlarning o'rtadagisidan gidrosel hosil bo'ladi.

Lichinkaning bilateral segmentli tuzilishidan jinsiy voyaga yetgan hayvonning radial simmetriyali tuzilishiga o'tishi quydagicha bo'ladi. Gidrosel qizilo'ngachni o'rab va og'iz oldi halqasiga kelib tugaydi. Gidrosel yuzasida 5 ta radial kanallar paydo bo'ladi. Kanallarning yo'llarida ambulakral oyoqlar hosil bo'ladi. Dengiz ti pratikanlarida metamorfozning murakkablashishiga sabab barcha shakl hosil qiluvchi jarayonlar amnion bo'shlig'ida yig'ilgan bo'lib, organlar gidrosel sohasida teri qavatining qatlamlanishidan paydo bo'ladi.

Shunday qilib, ninatanlilar metamorfozida radial simmetriya gidrosel tuzilishiga ta'sir etadi. Gidrosel organlar hosil bo'lishida "tashkilotchi" vazifasini bajaradi. Dengiz ti pratikani rivojlanishida ba'zan pluteus lichinkasi paydo bo'ladi. Unda selom o'ng va chap tomonlarda yaxshi rivojlangan bo'lib, ikkita gidrosel, ikkita amnion bo'shlig'i hosil bo'ladi. Natijada dengiz ti pratikanining oral qismidagi organlar ikki barobar ko'p bo'lib, tug'ma mayib individ paydo bo'ladi.



107-rasm. *Asterias vulgaris* metamorfozi (E.Mak Brayd, 1914 bo'yicha). A-selom hosil bo'lishi; B-diplevrula; V,G-uch haftalik bipinariya; 1-mezenkima; 2-selom paydo bo'lishi; 3-ki prikli ip; 4-stomodeum; 5-qizilo'ngach; 6-oshqozon; 7-postoral ki prikli ip; 8-preoral ki prikli ip; 9-og'iz; 10-selom; 11-orqa ichak; 12-anal teshigi.

## Hasharotlar metamorfozi

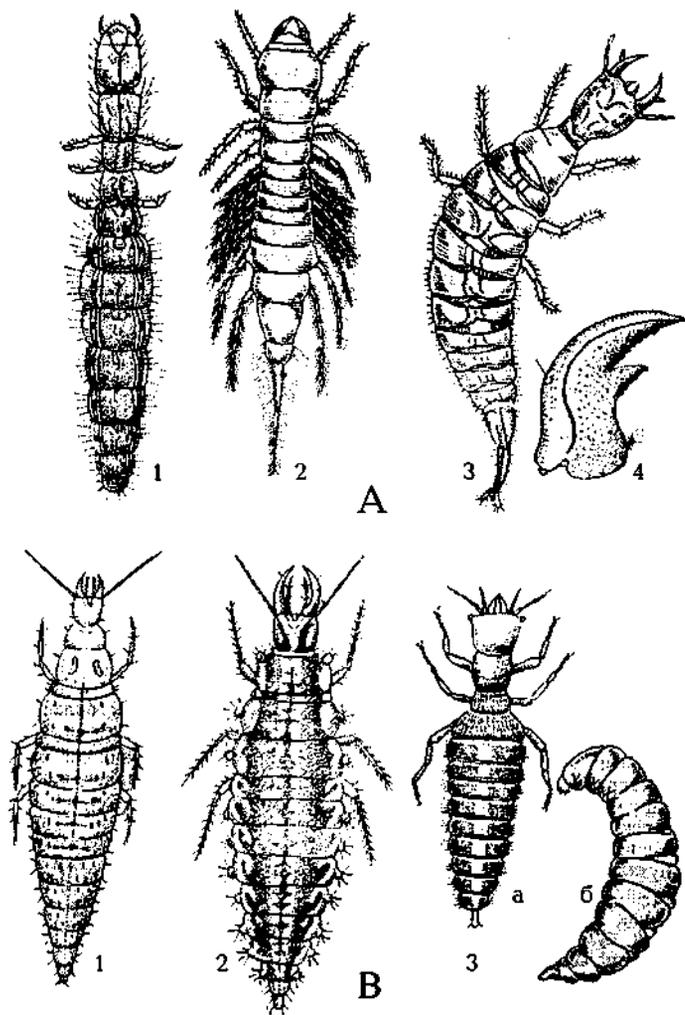
Hasharotlarda postembrional rivojlanish davrida gavdaning o'sishi va shaklning o'zgarishi linka paytida amalga oshadi. Oliy hasharotlarda rivojlanishning ikkita tipi mavjud.

Chala o'zgarish yo'li bilan rivojlanishda (Hemimetamorphos) tuxumdan chiqqan hasharot jinsiy voyaga yetgan hayvonga o'xshaydi. Ammo gavdasining hajmi, boshining nisbatan yirikligi, qanotlarining rivojlanmaganligi bilan farq qiladi. Har bir linkadan keyin gavdaning hajmi va proporsiyasi jinsiy voyaga yetgan formaga yaqinlashib boraveradi. Keyingi linka oldingisidan gavdaning o'zgarishlari bilan farq qiladi. Bu davrda rivojlanish ketma-ket bo'lib, degenerativ hodisalar kuzatilmaydi. Ba'zan chala o'zgarish yo'li bilan rivojlanadigan hasharotlarning lichinkalari imagoga nisbatan boshqa muhitda yashaydi yoki hayot tarzi bilan farq qiladi. Shuning uchun ularda maxsus lichinka organlari paydo bo'ladi. Masalan, ninachilarning lichinkalari suvda yashaydi va suvdan nafas olishga moslashgan. Yashash muhitining o'zgarishi va lichinkalik davridagi organlarning reduksiyaga uchrashi oxirgi linkaga to'g'ri keladi. Shuning uchun ularning rivojlanishida metamorfoz termini asosli ravishda qo'llaniladi.

To'liq metamorfozli (Holometamorphos) hasharotlarda tuxumdan chiqqan lichinka ota-onasiga umuman o'xshamaydi. Masalan, kapalakning lichinkasi qurtga o'xshaydi, ular gomonom segmentasiyaga ega. Lichinkaning og'iz apparati kemiruvchi, jinsiy voyagayetgan formasidaso'ruvchi ti pdatuzilgan. Lichinkada murakkab ko'z va ko'krak oyoqlari bo'lmaydi, qorin qismida esa yolg'on oyoqlari bo'ladi. Pashshalarning lichinkasi chuvalchangsimon shaklda bo'lib, boshi yaxshi rivojlanmagan, oyoqlari umuman bo'lmaydi, qanot kurtaklari yo'q (108-rasm).

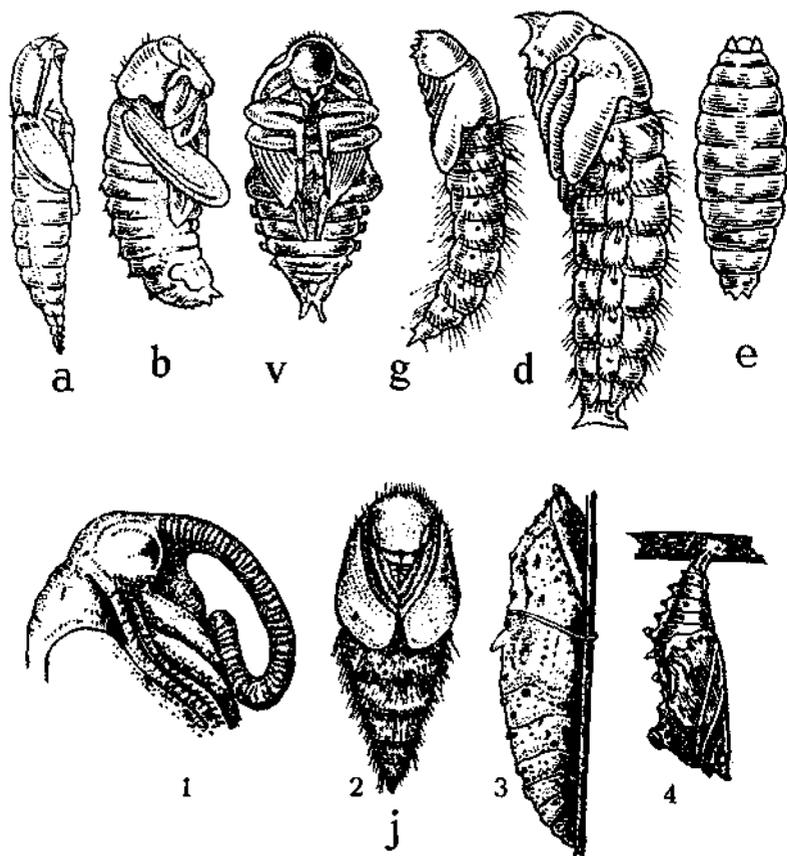
To'liq metamorfozli hasharotlarning lichinkalarida ham bir necha linka sodir bo'ladi, hajmi kattalashadi, ammo shakli deyarli o'zgarmaydi. Lichinka oxirgi linkadan keyin g'umbak bosqichiga o'tadi. G'umbakda qanotlar paydo bo'la boshlaydi, ammo g'umbak harakatlanmaydi, oziqlanmaydi. G'umbakning ichida shakl hosil bo'lish jarayonlari intensiv sodir bo'ladi, lichinkalik davri uchun xos bo'lgan organlar yo'qoladi va imago davriga xos bo'lgan organlar hosil bo'ladi. Bu jarayonlarning oxirida linka sodir bo'lib g'umbakdan imago uchib chiqadi (109-rasm).

Hasharotlarda sodir bo'ladigan metamorfozning ichki jarayonlari birinchi marta A.O.Kovalevskiy (1887) tomonidan o'rganilgan. Uning ko'rsatishicha, g'umbakdan linka davrida qanotlar, oyoqlar va boshqa organlar hosil bo'lishi lichinkalik davridagi tayyorgarlik natijasi hisoblanadi. Lichinka gavdasining tashqi o'simtalari gipodermada diskasimon bo'lib joylashadi. Bu disklar



108-rasm. Hasharotlarning lichinkalari (S.Murodov, 1986 bo'yicha).

A-umumiy ko'rinishi va tuzilishi; 1-bo'taloqlar lichinkasi; 2-eshkak qanotlilar lichinkasi; 3-suv suzgichlar lichinkasi; 4-vizilloqlar lichinkasining yuqori jag'i. B-to'rqqanotlilar lichinkasi: 1-gemerobius lichinkasi; 2-oltinko'z lichinkasi; 3-mantispa lichinkasi; (a-birinchi yoshi; b-katta yoshi).

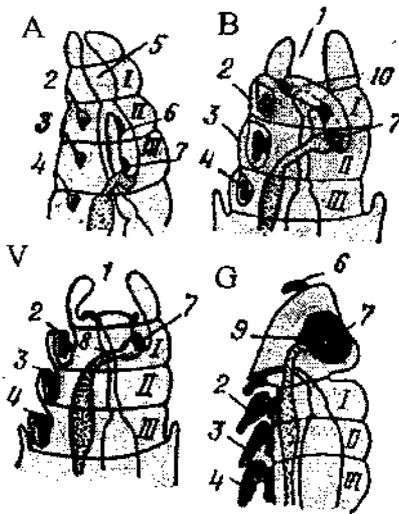


109-rasm. Hasharotlarning g'umbaklari (S.Murodov, 1986 bo'yicha).

a-chertmakchi g'umbagi; b-uzunburun g'umbagi; v-qora tanli g'umbagi; g-qtir g'umbagi; d-vizilloq g'umbagi; ye-pashsha g'umbagi; j-kapalaklar g'umbagi; (1-arvoh kapalak g'umbagi; 2-to'lqin qanotli g'umbagi; 3-oq kapalak g'umbagi; 4-nimfalid g'umbagi).

imaginal disk deb ataladi. Bu disk ichki tomonga qarab o'sadi va tashqaridan deyarli bilinmaydi (110-rasm). Faqat g'umbakning linkasi davrida imaginal disk yuzaga chiqadi va qaysi organi hosil qilsa, o'sha organing shaklini hosil qiladi. Lichinka gipodermasining qolgan qismi ko'plab gistologik o'zgarishlar tufayli imagoning teri qatlamini hosil qiladi. Pashshalarda esa lichinkagi podermasi to'liq degenerasiyagauchraydi vauning o'rnidaimaginal diskdan yangi gipodermaqavat hosil bo'ladi.

Lichinka to'qimasining degenerasiyasi va uning imaginal to'qima bilan



110-rasm. Muscidae imaginaldiskining rivojlanishi (B.N.Shivanvich, 1949 bo'yicha). A-lichinka; B-Γ-g'umbak; 1-atrium; 2-4-ko'krak oyoqlarining kurtagi; 5-tomoq; 6-antenna kurtagi; 7-ko'z; 8-qizilo'ngach; 9-bosh miya; 10-xartum kurtagi; I,II,III-ko'krak segmentlari.

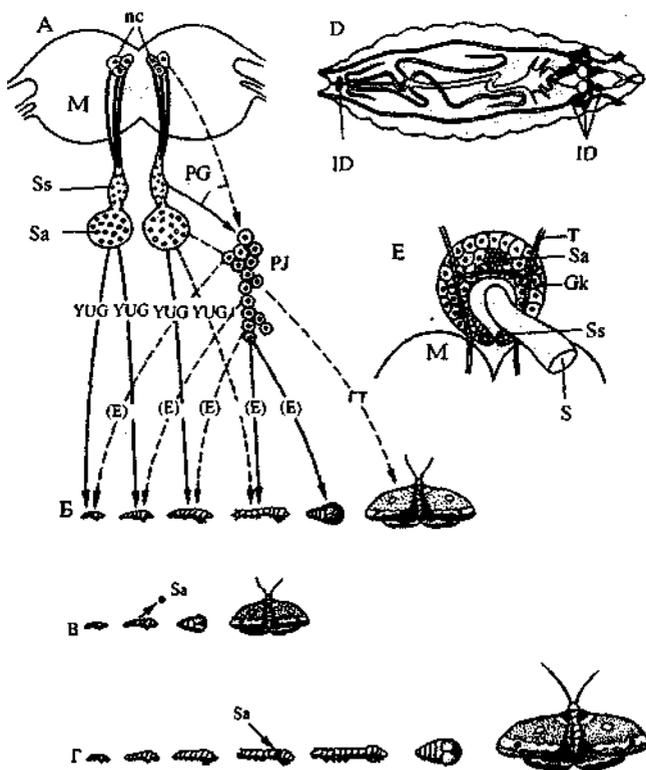
almashinuvi ichki organlarda ham sodir bo'ladi. Imagoning oldingi va orqa ichagi keyingi diskli halqasimon hujayralardan hosil bo'ladi. Lichinkaning o'rta ichagi imaginal hujayralarning o'rtasida tarqalgan kichik hujayralardan hosil bo'ladi. Lichinka ichagining hujayralari ularning o'rtasida qolib, hazm bo'lib ketadi.

Xuddi shunga o'xshash jarayon Malpigi kanallarida, yog' tanachalarida, muskullarda va boshqa organlarda ham kuzatiladi.

Shunday qilib, hasharotlar metamorfozi davrida ularning butun organizmi yangilanadi. Shunga ko'ra, hayot tarzi ham o'zgaradi, ya'ni uchishga moslashadi, oziqlanish usuli, xulq-atvori va boshqa xususiyatlari o'zgaradi. Lichinka organlarining yemirilishi fagositoz usuli bilan amalga oshadi.

Hasharotlar metamorfozining fiziologik mexanizmi ham murakkab jarayon hisoblanadi. Yaqin vaqtlargacha

lichinka organlarining yemirilishi ular hujayralarining o'sishi bilan bog'liq, deb hisoblanar edi. Ba'zi olimlarning fikricha, bunda fagositoz jarayoni asosiy vazifani bajaradi, ya'ni fagosit hujayralar lichinkaning sog'lom hujayralariga hujum qilib ularni nobud qiladi. Ayni vaqtda, ko'plab eksperimental ma'lumotlarga ko'ra, hasharotlarning butun embrional rivojlanishi gormonal omillar nazorati ostida bo'ladi, degan xulosa chiqarilmoqda. Hasharotlarning eng muhim sekretor bezlariga bosh miyaning neyrosekretor elementlari va boshda joylashgan torakal bez va yondosh tana kiradi. Organlar o'rtasidagi funksional aloqa quyidagicha bo'ladi (111-rasm). Neyrosekretor hujayralar torakal bezining faoliyatini kuchayturuvchi moddalar ishlab chiqaradi. Agar torakal bezi olib tashlansa, hasharot linka xususiyatini yo'qotadi va bundan keyingi o'sishi hamda rivojlanishi davom etmaydi. Agar torakal bezi reinplantasiya qilinsa, linka jarayoni yana qaytadan tiklanadi. Torakal bezi metamorfoz davrida o'zining maksimal rivojlanishiga yetadi. Imagoda torakal bezi degenerasiyaga uchraydi va shuning uchun imagoda linka kuzatilmaydi. Yondosh tanadan ajralib chiqadigan sekret yuviril gormoni



III-rasm. Hashoratlar(E.Xadorn, R.Vener, 1989 bo'yicha).

(A-G- kapalak; D,E-pashsha); Ca-corpora allata, Cc-Corpora cardiaca; E-ekdizon; M-bosh miya; PG-protorakotrop gormon; GT-gonadotrop gormon; YuG-yuvenil gormon; NS-neyrosekretor hujayra; PJ-protorakal bez; B-lichinka, g'umbak va imago (strelka taraqiyotda YuG va E ishtrokini bildiradi). V va Sa ni olib tashlash pakana imago paydo bo'lishiga olib keladi; G-qo'shimcha Sa implantasiya qilishqo'shimcha lichinkalik davri va gigant imago paydo bo'lishiga olib keladi. D- pashsha lichinkasining imaginal diski. (ID); E-pashsha lichinkasining yuragini o'rab turgan aylana bez; M-bosh miya (xalqum usti gangliyasi); GK-asosiy hujayra; T-traxeya.

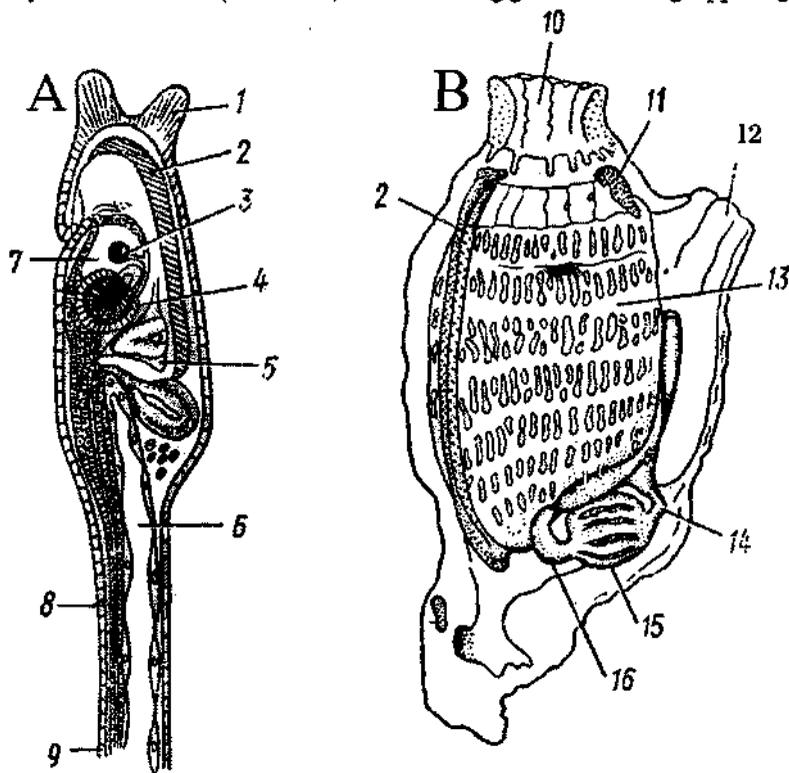
deyladi. Agar qonda yuvinil gormoni ma'lum miqdorda bo'lsa, lichinka linkadan keyin o'zining lichinkalik xususiyatini deyarli yo'qotmaydi, ya'ni linkadan keyin katta morfoanatomik o'zgarishlar sodir bo'lmaydi. Metamorfоз oxirida qonda yuvinil gormonining miqdori kamayadi. Natijada gavda tuzilishi o'zgarishi sodir bo'ladi va lichinkadan imago hosil bo'ladi. Qandalalarda yondosh tana olib tashlanganda, muddatidan oldin metamorfоз sodir bo'lib, pakana jinsiy voyaga

yetgan qandala paydo bo'lganligi tajribalarda isbotlangan. Agar oxirgi yoshdagi lichinkaga birinchi yoshdagi lichinkaning yondosh tanasi transplantasiya qilinsa, unda bir qancha lichinkalik bosqichi qo'shiladi, ya'ni ortiqcha linka sodir bo'ladi.

Shunday qilib, hasharotlar metamorfozi murakkab morfoanatomik o'zgarishlar amalga oshishi bilan boradigan jarayon hisoblanadi.

### Assidiyalar metamorfozi

Assidiya lichinkasi tashqi ko'rinishi bilan itbaliqqa o'xshaydi. U oldingi yo'g'on va ingichkalashgan dum qismlaridan iborat. Dumining qisqarishi tufayli harakatlanadi (112-rasm). Lichinkaning gavdasida ikki grupp organlar:

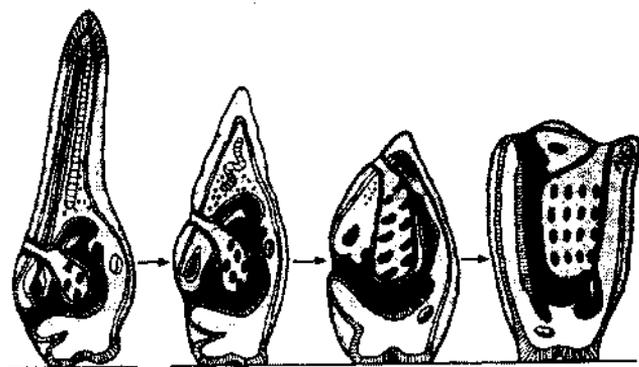


112-rasm. Assidiya (*Cione intestinalis*) metamorfozi (E.Korshelt, 1936 bo'yicha).  
 1-yopishuv organi; 2-endostil; 3-statolit; 4-ko'z; 5-tomoq; 6-xorda; 7-bosh miya; 8-nerv nayi; 9-dum; 10-oral sifon; 11-gangliya; 12-atrial sifon; 13-jabra bo'limi; 14-qizilo'ngach; 15-oshqozon; 16-ichak.

lichinkalik va definitiv organlar farqlanadi. Lichinkalik organlarga xorda, nerv nayi va gangliya tugunidan iborat bo'lgan nerv sistemasi, ko'zi va statolit, shuningdek, xordaning ikki yonidagi lentasimon muskuli kiradi. Lichinkaning substratga yopishuv va bezli organlari ham bo'ladi.

Lichinkaning definitiv organlariga nafas olish organi, ichaklar, teri qavati, yurak va boshqa organlari kiradi. Lichinkalik organlari asosan dumda, definitiv organlar esa gavdaning tana qismida joylashgan. Demak, definitiv organlar lichinkalik davrida to'liq rivojlanmagan bo'ladi. Assidiya lichinkasi ozuqani tashqaridan qabul qila olmaydi va faqat turning tarqalishini ta'minlaydi.

Assidiya lichinkasining suvda suzib yurishi 2-3 kundan oshmaydi. Bir necha soatdan keyin substratga yopishadi va nerv sistemasi, xordasi va muskullari bir-biridan ajraladi. Lichinkaning nerv sistemasidan ozgina hujayralar to'plami qoladi va ulardan definitiv nerv gangliyasi hosil bo'ladi. Ichki organlari ham o'zgaradi. Masalan, lichinkalik davrida og'iz va anal teshigi yelka tomonda, ya'ni yuqoriga qarab ochilgan bo'ladi. Substratga yopishgandan keyin yon tomonga qarab ochiladi (113-rasm). Keyin 2-3 kun ichida ichki organlar shunday joylashadiki, bu teshiklar yana yuqori



113-rasm. Assidiyaning itbaliqsimon lichinkasining metamorfozi (R.Barns, 1980 bo'yicha).

tomonga qarab ochiladi. Shunday qilib, definitiv organlar ba'zan metamorfoz oxirida, ba'zan bir necha haftadan keyin faoliyat ko'rsata boshlaydi. Bu hodisa organlarning lichinkada qanday darajada rivojlanganligiga bog'liq. Assidiya metamorfozida lichinkalik va definitiv organlarning farqi va nisbatan bir-biriga bog'liq emasligi diqqatga sazovordir. Definitiv organlar rivojlanishi bir tekis davom etadi va metamorfoz bu jarayonning tezlashuviga ta'sir

etmaydi. Shuning uchun assidiya metamorfozini katastrofik va nekrobiotik metamorfoz deb atash mumkin. Ta'kidlash lozimki, lichinkaning dumi bilan birgalikda xordalilar uchun xos bo'lgan ayrim boshqa belgilar ham yo'qoladi. Shunday qilib, assidiyalar metamorfozining asosiy xususiyati ularning o'troq holatga o'tishi va shu bilan bog'liq bo'lgan organizmning soddalashuvi hisoblanadi.

### **Tuban umurtqalilar metamorfozi**

To'garakog'izlilar, ikki xil nafas oluvchi va suyakli baliqlar hamda amfibiyalar lichinkalari jinsiy voyaga yetgan formalaridan farq qiladi. Ularning o'sishi va rivojlanishi davrida keskin o'zgarishlar sodir bo'ladi. Masalan, ikki xil nafas oluvchi baliqlar rivojlanishida o'ziga xos lichinka hosil bo'ladi. Minoganing tuxum qobig'idan chiqqan lichinkasi-qumteshar jinsiy voyaga yetgan formasidan farq qiladi. Ularning stomodeumi ichaklarga yetib bormaydi va lichinka stomodeumi ichaklarga yetib borguncha sariqlik qoldig'i bilan oziqlanadi. Bu davrda normal jabra bilan nafas olish paydo bo'ladi, jabra yoriqlari halqumga ochiladi. Qumtesharning ko'zlari kichik, to'liq taraqqiy etmagan, teri ostida yashiringan bo'ladi. Lichinkalik davri 3-4 yil davom etib, ko'plab o'zgarishlar sodir bo'ladi. Pronefros mezonefrosga aylanadi. Birlamchi buyrak ham lichinkalik, ham jinsiy voyaga yetgan formalarida asosiy ayiruv organi hisoblanadi. Metamorfoz davrida qalqonsimon bez asosiy ichki sekresiya bezi hisoblanadi. Bu bez ichakda hosil bo'lib, halqum bilan aloqasi yo'qoladi va gormonlarini bevosita qonga quyadi. Qumteshar gavdasining oldingi qismi o'zgaradi, ko'zi kattalashadi. Boshidagi tog'ay to'qimasiga aylanadi, boshining halqum qismi differensiallashadi, og'iz ichida teridan iborat bo'lgan yangi paypaslagichlar paydo bo'ladi. Bu paypaslagichlardan minoganing tishlari hosil bo'ladi. Shuning bilan bir vaqtdagi pofiz bezi ham rivojlanadi. Oldingi ichakdakat o'zgarishlar sodir bo'ladi va definitiv tuzilishga keladi. Bir-birining ustida joylashgan naysimon qizilo'ngach va jabra bo'limi hosil bo'lib, ularning har ikkalasi ham og'iz bo'shlig'iga ochiladi. Metamorfoz davrida qo'shilib ketgan yelka va qorin suzgich qanotlardan yelka, dum va qorin suzgich qanotlar hosil bo'ladi. Sariqlik xaltasi va uning kanali yo'qoladi.

### **Amfibiyalar metamorfozi**

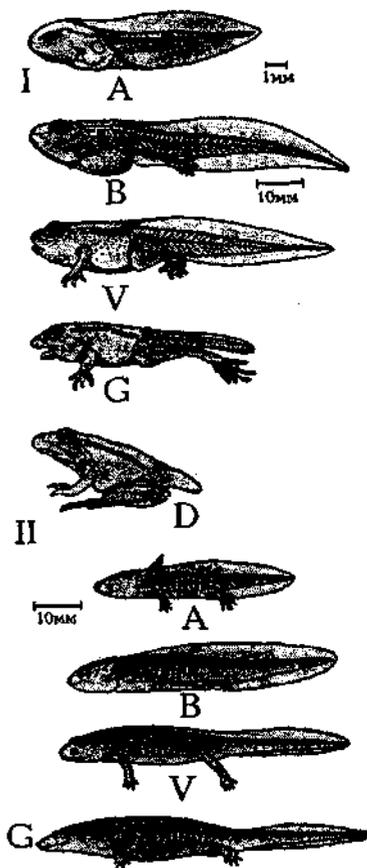
Amfibiyalar metamorfozi davrida sodir bo'ladigan morfofiziologik o'zgarishlar va ularning sabablari har tomonlama chuqur tajribalar asosida o'rganilgan. Amfibiyalarning har xil vakillarining metamorfozi evolyusiya

jarayonida shakllangan o'ziga xos xususiyatga ega. Dumsiz amfibiyalar metamorfozi davrida sodir bo'ladigan morfofiziologik o'zgarishlar suvdan quruqlikka yashashga o'tishi munosabati bilan paydo bo'lgan.

Baqa itbalig'ining metamorfozi davrida hamma organlar sistemasi ma'lum darajada qayta quriladi (114-rasm). Lichinkaning uzun, tarmoqlangan tashqi jabralari o'sayotgan jabra qopqog'i bilan yopiladi. Jabralar atrofiyaga uchraydi va itbaliq ichki jabralari bilan nafas ola boshlaydi. Lichinkalik davrining 2,5 yildan keyin o'pkasi ishlay boshlaydi. Jabra qopqog'i hosil bo'lgandan keyin itbaliq dumining ostida orqa oyoqlar, jabra yoyi orqa juftining tagida oldingi oyoqlar paydo bo'la boshlaydi. Metamorfoz gacha ular jabra qopqog'i ostida yopiq holda bo'ladi.

Metamorfoz davrida o'pka rivojlanadi, o'pka bilan birgalikda arteriya va vena qon tomirlari hosil bo'ladi. Keyin ichki jabra atrofiyaga uchraydi, jabra qopqog'i yo'qoladi, oldingi va orqa oyoqlar ochiladi va tez o'sadi. Gavdaning har hil qismlarida qon kelishining o'zgarishi, orqa oyoqning tez o'sishi tufayli dumni tashkil etadigan hujayralar o'ladi va dum atrofiyaga uchraydi. Dum muskullari va xordaning nobud bo'lishi figositar va yallig'lanish jarayonlari orqali amalga oshadi.

Ichakda katta o'zgarishlar sodir bo'ladi, u kaltalashadi, gistogenetik o'zgarishlarga uchraydi, bosh qayta tuziladi, o'rta quloq paydo bo'ladi. Bosh suyaklari va jag' tuzilishi o'zgaradi, ko'zi takomillashadi, tishlari yo'qoladi.



114-rasm. Dumsiz (*Rana pipiens*) (I) va dumli (*Pleurodeles waltlii*) (II) amfibiyalar metamorfozi (L.Gallen, M.Dyuroshe, 1957 bo'yicha).

I-A-metamorfoz gacha bo'lgan itbaliq; B-metamorfozning boshlanishi (orqa oyoqni o'sishi); V-oldingi oyog'i va dumining qisqarishi; G,D-metamorfozning oxirgi bosqichi; II-A-lichinkalik davrining oxiriga yetishi; B-G-tashqi jabraning yo'qolishi, dum suzgichning o'zgarishi.

Skeletida ham katta o'zgarishlar sodir bo'ladi. Tog' aylar suyakka aylanadi, ayinuv organlari va terisi o'zgaradi.

Dumli amfibiyalardan aksotlil lichinkalik davrida ko'payish xususiyatiga ega. Bu hodisa neoteniya deb ataladi va u evolyusiya jarayonida paydo bo'lgan turning saqlanib qolishiga qaratilgan o'ziga xos moslanish hisoblanadi. Turli-tuman tajribalarda aniqlanishicha, amfibiyalar metamorfozi qalqonsimon bez faoliyatigabog'liq. Gi potalamus-gi pofiz-qalqonsimon bez sistemasining a'zolari bir-biri bilan uzviy bog'liq. Bu bezlarning gormonlari metamorfoz jarayonini boshqaradi (M.S. Miskevich, 1978).

Shunday qilib, metamorfoz hayvon hayot tarzining o'zgarishi va boshqa ko'plab moslanishlarga olib keladigan jarayon hisoblanadi.

### REYTING SAVOLLARI

1. Metamorfoz nima?
2. Rivojlanish turlarini ayting.
3. To'g'ri rivojlanish va uning turlarini ayting.
4. Metamorfozli rivojlanish va uning turlarini ayting.
5. Chala o'zgarish yo'li bilan rivojlanish va uning turlarini ayting.
6. To'liq o'rganish yo'li bilan rivojlanish va uning bosqichlarini aytib bering.
7. Hidroid poliplar metamorfozini aytib bering.
8. Ninatanlilar metamorfozini aytib bering.
9. Hasharotlar metamorfozini aytib bering.
10. Assidiyalar metamorfozini aytib bering.
11. Minogalar metamorfozini aytib bering.
12. Baliqlar metamorfozini aytib bering.
13. Amfibiyalar metamorfozini aytib bering.
14. Metamorfoz jarayonining gormonal boshqarilishini tushuntiring.

### **XIII-BOB. ONTOGENEZ VA EVOLYUSIYA. BIOGENETIK QONUN**

#### **Biogenetik qonun haqida tushuncha**

1828 yilda K.Ber har xil umurtqali hayvonlar embrion rivojlanishining dastlabki bosqichlari o'xshash bo'lishini kuzatib, o'zining "embrionlar o'xshashligi" qonunini yaratdi. Ch.Darvin o'zining evolyusion ta'limotini yaratishda bu qonundan keng foydalandi. U qadimgi va hozirgi hayvonlar embrioni bir-biriga o'xshashligiga ishonadi. Bunda Darvin ajdod belgilari takrorlanishini bilardi.

F.Myuller va E. Gekkel (1866-1874 ) Darvinning evolyusion ta'limoti ta'sirida biogenetik qonunni yaratdilar. Gekkel bu qonunni "asosiy biogenetik qonun" deb atadi. Biogenetik qonun Darvin g'oyalari yaqin bo'lganligi uchun uni Darvin-Myuller-Gekkel qonuni deb atash mumkin. Biogenetik qonunni asoslash uchun Myuller ko'p ish qildi. Uning aniqlashicha, har xil turga kiradigan qisqichbaqasimonlarning lichinkalik davri bir-biriga juda o'xshash bo'ladi. Jumladan, krablarda parazitlik qiladigan Sacculina jinsiy voyaga yetganda qisqichbaqasimonlarga o'xshamaydi, ammo uning lichinkasi tuban qichqisbaqasimonlarga o'xshaydi. Myuller shunday xulosaga keldiki, hamma tuban qisqichbaqalar hozirgi qisqichbaqalarning lichinkasiga o'xshaydigan bitta ajdoddan kelib chiqqan.

Gekkel va Myuller individual rivojlanish davomida shaklning o'zgarib borishining filogenez bilan bog'liqligini tushunib yetdilar.

"Ontogenez irsiyat va moslanish tufayli filogenezning qisqa va tez takrorlanishidir". Biogenetik qonunning mazmuni, mohiyati ana shundan iborat bo'lib, u ancha keng va murakkabdir. Jumladan, hamma hayvonlarning tuxumi o'xshash bo'ladi, evolyusiya jarayonida taraqqiyotning keyingi davrlarida yangi bosqichlar qo'shilishi tufayli o'zgarishlar sodir bo'ladi, agar har xil omillar ta'sir etmasa, embrional rivojlanish davrida uning tarixiy taraqqiyotini "kinofilm" kabi tomosha qilish imkoniyati bo'ladi. Masalan, sut emizuvchilar "filmida" sodda hayvonlardan sudralib yuruvchilargacha bo'lgan tarixiy taraqqiyot namoyish etilardi. Ammo belgilarning o'zgarishlarsiz namoyon bo'lishiga embrion, lichinka va jinsiy voyaga yetgan formalarning muhit sharoitlariga moslanishi yo'l qo'ymaydi.

Biogenetik qonundan shu narsa ma'lumki, qadimgi belgilar embrional rivojlanish davrida namoyon bo'lishi lozim. Ammo bu ketma-ketlik

ko'p hollarda buziladi. Biogenetik qonun tarafdorlari bunday holatni quyidagicha izohlaydilar. Evolyusiya jarayonida organizmlar taraqqiyoti qisqargan (filogenezga nisbatan), taraqqiyotining o'zi soddalashgan, organlar taraqqiyot yo'li o'zgargan. Organlar hosil bo'lishi va rivojlanishining o'zgarishi geteroxroniya deyiladi. Ba'zi olimlarning fikricha, progressiv organlar embrion rivojlanishining dastlabki davrlarida paydo bo'ladi (Menert). Masalan, bosh miya, sezgi organlari, yurak ertaroq, jinsiy organlar va ichaklar kechroq paydo bo'ladi.

Gekkel bunday o'zgarishlarni tan olmadi. Quruqlik hayvonlarida o'pka, baliqlarda suzish pufagi orqa jabra xaltasi o'zgarishidan hosil bo'lgan.

Biogenetik qonun Gekkel tomonidan filogenezni "tiklash", organik dunyo qon-qarindoshligini bilish uchun foydalanildi. Gekkel organik dunyoning paleontologik ma'lumotlarga ega bo'lmagan qismi haqida juda ko'p narsalarni oldindan aytib bergan, ko'p hujayralilarning kelib chiqishi haqida gasteriya nazariyasini yaratdi. Gekkel tassavvur qilgan hayvon embrionning gastrulyasiya davriga o'xshaydi.

**Rekapitulyasiya.** E. Gekkel tomonidan dastlabki qadimgi gipotetik hayvonlar - blasteya va mareya (blastula va marulaga to'g'ri keladigan) haqida tasavvurlar hosil qilindi. Blasteya hozirgi kolonial (volvox) formalarga taqqoslab o'rganildi. Gastreya davrini kovakichlilarga taqqoslab, unda ektoderma va entoderma qavatlar borligini aniqladi. Biogenetik qonunga ko'ra, bu hayvonlar ontogenezi davrida voyaga yetgan ajdodlarining belgilarini rekapitulyasiya qiladi.

Rekapitulyasiya lotincha recapitulatio - aytilganning qisqa takrorlanishi degan ma'noni bildiradi. Morfologlar XIX asrda ko'plab rekapitulyasiyalarni aniqladilar.

1. Hamma ko'p hujayralilar urug'langan tuxum hujayradan rivojlanadi.

2. Ko'pchilik hayvonlarning embrional rivojlanishi davrida embrion varaqlari hosil bo'ladi.

3. Hamma umurqalilarda xorda hosil bo'ladi.

4. Qushlar, sut emizuvchilar va odam embrionining rivojlanishi davrida jabra yoriqlari hosil bo'ladi, yuragi baliqlar yuragiga o'xshaydi, ayiruv organlari pronefros tipidabo'ladi. Embrionning keyingi rivojlanishi davrida bu organlar o'zgarib, mazkur sinfga xos belgilar paydo bo'ladi.

5. Palma o'g'risining rivojlanishi biogenetik qonunning isboti hisoblanadi. Uni qaroqchi krab yoki kokos krabi ham deyiladi. Bu hayvon quruqlikda yashab, kokos yong'og'i bilan oziqlanadi. O'pka bilan nafas oladi, agar 4-5 soat suvga solib qo'yilsa, o'ladi. Tuxumini bir-

biriga tizib qo'yadi, tuxumdan chiqqan plankton lichinkasi zoea deyiladi. Jabra yoriqlari yo'qolmaydi, ammo nafas olishda qatnashmaydi. Biogenetik qonun tarafdorlari palma o'g'risini ontogenezdagi filogenez takrorlanishiga yaqqol misol, deb qaraydilar.

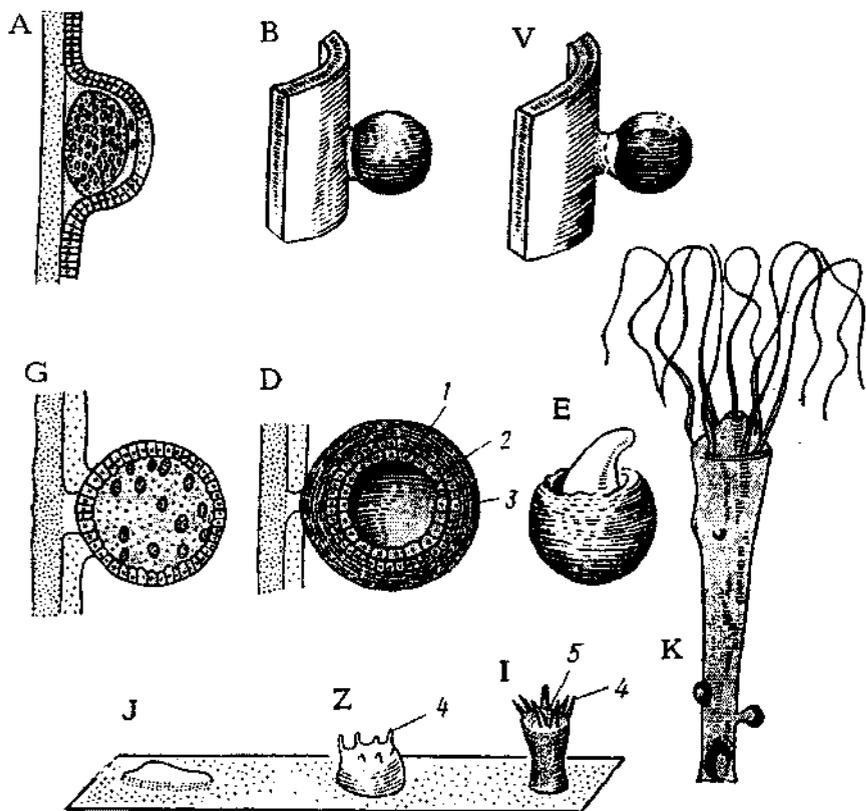
6. Amfibiyalar individual rivojlanishi ham rekapitulyasiya hisoblanadi. Baqa lichinkasining dumi, jabra yoriqlari baliqlardan meros bo'lib qolgan.

7. Rivojlanish davrida to'qima va organlarda ajdod belgilari paydo bo'lishi mumkin. Bu gistogenetik rekapitulyasiya deb ataladi.

**A.N. Seversovning filembriogenez nazariyasi.** XIX asr oxiri, XX asr boshlarida biogenetik qonun juda ko'p tanqidlarga uchradi. Bu qonunni rivjlantirishda A.N. Seversov ulkan hissa qo'shdi. U organlarning ajdodlarda va jinsiy voyaga yetgan organizmlarda rivojlanish yo'llarini o'rgandi. Ana shu o'rganish jarayonida Seversov embrion rivojlanishi davrida ajdod belgilariga nisbatan o'zgargan yoki yangi belgilar paydo bo'lishining yo'nalishlarini aniqladi va ularni filembriogenez qonuni deb atadi. Bu qonunga ko'ra, ontogenezdagi filogenez aynan takrorlanmasdan, balki ba'zi o'zgarishlar yo'li bilan takrorlanadi. Seversov filembriogenezning quyidagi yo'llarini aniqladi: 1 Ba'zi hayvonlarda yangi belgilar embrional rivojlanishning dastlabki bosqichidapaydo bo'ladi. Filembriogenezning bu tipi arxallaksis deyiladi. 2 Yangi belgilar individual rivojlanishning o'rta bosqichida paydo bo'lsa, uni deviasiya deyiladi. 3 Agar o'zgarishlar taraqqiyotning oxirgi bosqichida paydo bo'lsa, bu hodisa anaboliya deyiladi.

Shunday qilib, Seversov bo'yicha, ontogenezdagi har xil organlar har xil davrlarda paydo bo'ladi. Seversov ko'p hujayralilar ontogenezining kelib chiqishi va evolyusiyasi haqida nazariya yaratdi. Bunda rekapitulyasiyaga asoslangan anaboliyaga katta ahamiyat berdi. Seversov ko'p hujayralilar bir hujayralilarning koloniya bo'lib yashaydigan formalaridan kelib chiqqan, degan gipotezatarafdori edi. Jumladan, volvoks koloniyasi 20 000 hujayragacha yetishi mumkin, shundan keyin gistologik differensiasiya boshlanadi. Seversov bo'yicha, gidra rivojlanishi davrida embrionning maydalanish davriga o'xshash davr sodir bo'ladi. Shunday qilib, gidra ontogenezi yangi davrlar tufayli uzaygan (115-rasm).

Seversov bilateral simmetriyalik hayvonlar ontogenezi evolyusiyasini murakkab va ko'p bosqichli, deb tasavvur etadi.



115-rasm. Gidroidlar ontogenezi (A.N.Seversov, 1935 bo'yicha).

A-etilgan tuxum; B-ona organizmiga oyoqlari bilan yopishgan urug'langan tuxum; V-tuxum hujayra maydalanishining boshlanishi; G-bir qavatli blastula; D-embriyon ichida entoderma (1) qavati, tashqi tomonda ektoderma (2) va undan tashqarida embriyon qobig'i (3) hosil bo'ladi; ye-embriyon qobiqdan lichinka chiqib erkin suzib yuradi; J-lichinka suv tagida o'rimalab harakatlanadi; Z-paypaslagichlarining rivojlanishi (4); I-yosh gidraning og'zi va paypaslagichlari (5); K-jinsiy voyaga yetgan gidra.

### Biogenetik qonunning hozirgi holati

F. Myuller va E. Gekkelning xizmatlari tufayli biogenetik qonun tabiiyot fanlari taraqqiyotida juda katta ahamiyatga ega bo'ldi. Ontogenez va filogenezning o'zaro nisbatiga shubha yo'q, ammo bu biogenetik qonun ham shundayligicha

qabul qilinadi, degan ma'noni bildirmaydi.

Ba'zi embriologlar fikricha, umuman biror tur hayvonning ontogenezi bu qonunga bo'ysunmaydi. Ikkinchi guruh olimlar fikricha, biogenetik qonun eskirdi, shuning uchun ontogenez va filogenezni umumlashtiruvchi yangi qonun yaratilishi kerak. Bu haqda ko'plab tanqidiy fikrlar bildirildi:

1. Embrion rivojlanishi davrida jinsiy voyaga yetgan ajdodlar belgilarini rekapitulyasiya qiladi, degan mulohazalarga qo'shilib bo'lmaydi.

2. Organizmlar evolyusiyasi davrida jinsiy hujayralar ham evolyusiyaga uchragan. Tuxum hujayra har xil hayvonlarda har xil bo'ladi, bunda rekapitulyasiya sodir bo'lmaydi. Gekkelning hamma hayvonlar tuxumlari o'xshash bo'lishi kerak, degan fikri noto'g'ridir.

3. Biogenetik qonunning to'g'riligini isbotlash uchun embrion varaqlari nazariyasidan foydalanib bo'lmaydi, chunki bu nazariyaning ham ba'zi joylari munozaralaridir.

4. Biogenetik qonun, Seversov isbotlashicha, asosiy qonun emas. Chunki bu qonun ontogenezda sodir bo'ladigan o'zgarishlarning qonuniyatlarini ifodalaydi. Ammo filembriogenez nazariyasidan farq qiladi. Jumladan, organlar hosil bo'lish chegaralarini aniqlab bo'lmaydi.

5. Biogenetik qonunni botanikaga qo'llanilmaydi.

6. Biogenetik qonun tarafdorlarining ko'plab fikrlari zamonaviy embriologiya nuqtai nazaridan juda sodda va asossiz bo'lib chiqdi. Gekkel embrional rivojlanishni ontogenezning bir qismi emas, "filogenezning spravochnigi", deb tushundi. Xorda qadimgi hayvonlarda jinsiy voyaga yetganda saqlanib qoladi, boshqalarida esa reduksiyaga uchraydi. Jabra yoyi, qon tomirlar, nerv plakodlari, ichki sekresiya bezlari jabra yoriqlaridan paydo bo'ladi. Agar jabra nafas olish vazifasini yo'qotsa yoki bajarmasa, u ana shu organlar hosil bo'lishida ishtirok etadi.

7. Biogenetik qonunni paleontologiya, zoologiya ma'lumotlarini tanqidiy baholamasdan qabul qilib bo'lmaydi. Odam embrioni ma'lum davrda jun bilan qoplanadi, tug'ilgandan keyin bu jun juda siyrak holda saqlanib qoladi. Bu ham ajdodlardan (maymunlardan) meros bo'lib qolgan belgi hisoblanadi.

Bu ma'lumotlardan biogenetik qonun nuqtai nazaridan qanday xulosalar chiqarish mumkin? Odam embrioni maymunlarning jinsiy voyaga yetgan davridagi gavdaning jun bilan qoplanishini takrorlaydi. Odam tug'ilgandan keyin bosh, qovlarida jun saqlanib qoladi. Bu junlar maymunlarda embrion rivojlanishi davrida ham bo'ladi. Xulosa shuki, odam embrionida maymunlar belgisi, maymunlar embrionida odam belgisi takrorlanadi. Aslida bunday emas. Shuning uchun biogenetik qonunni qo'llashda boshqa ma'lumotlardan ham foydalanish lozim.

8. Organizmlar evolyusiyasi davrida qon-qarindosh bo'lmagan formalarda o'xshash belgilar paydo bo'lishi mumkin. Bunday paralellizm kelib chiqishi ularning yaqinligidan emas, balki bir xil ekologik muhitda yashaganligi tufayli paydo bo'ladi. Bu konvergentsiya deyiladi. Masalan, akula (baliq), ixtiozavr (repteliya), delfin (sut emizuvchi) gavdasi bir-biriga o'xshaydi. Hamma organizmlar yagona birlik - hujayralardan tuzilganligi ham konvergentsiyadir.

**K. Ber qonuni.** Biogenetik qonun asoslari 1828 yilda dastlab K. Ber tomonidan aytilgan edi. U embrionlar o'xshashligi yoki Ber qonunini yaratdi. Bu qonunning mazmuni quyidagilardan iborat:

1. Embrion rivojlanishi davrida ko'pchilik hayvonlar uchun umumiy bo'lgan belgilar dastlab, xususiy belgilar esa keyinroq paydo bo'ladi.

2. Organizmlarda umumiy belgilardan xususiy belgilar kelib chiqadi.

3. Ma'lum tur hayvonda embrion ajdod hayvonning belgilarini takrorlashi jarayonida undan uzoqlashadi.

4. Yuksak hayvonlarning embrioni hech qachon evolyusiya jihatdan o'zidan quyida turadigan hayvonning embrioniga o'xshamaydi.

Ber fikricha, umurtqalilar embrioni rivojlanishi davomidastlab tip, sinf belgilari, keyin turkum va oxirida tur belgilari paydo bo'ladi. Berning bu fikrlari hozir ham o'z qimmatini yo'qotgan emas.

Darvinning Ber g'oyalariyuksak baho berganligini hisobga olgan holda, hozirgi kunda bu qonunning qaysi qismlari to'g'ri, qaysi qismlarini o'zgartirish lozimligini aniqlash lozim. Ber fikricha, har bir tipning o'ziga xos rivojlanish yo'li bor. Evolyusiyajarayonida bu yo'nalish takomillashib borgan.

A.N. Seversov bu yo'nalishni tahlil qilib, filembriogenez yo'llari bilan taqqoslagan.

Ba'zi embriologlar Ber qonunini o'rganib, uni idealistik, yo'naltirilgan taraqqiyot haqidagi qonun, deb baholadilar. Ammo Ber qonunida hech qanday idealizm yo'q. Ber "rivojlanish darajasi (bosqichi)" va "rivojlanish tipi" ni farqlaydi.

"Rivojlanish darajasi" hozirgi "organizmning murakkabligi" tushunchasiga to'g'ri keladi, "rivojlanish tipi" esa taraqqiyot darajasi bilan birgalikda hayvonlar guruhlarini (sinf, tip) hosil qiladi.

Shunday qilib, Ber ta'limotini har tomonlama tahlil qilib, uning ijobiy va salbiy tomonlari ko'rsatib berildi.

P.P.Ivanov "rivojlanish tipi" o'rniga "rivojlanish yo'nalishi" tushunchasini qo'llashni tavsiya etdi. Masalan, ko'pchilik molluskalar rivojlanishida troxofora yoki velliger lichinkasi yo'nalishi bor, boshoyoqli molluskalar rivojlanishi jinsiy voyaga yetgan hayvon yo'nalishi bo'yicha

amalgam oshadi. Bu ta'limotni ham teleologiyaga asoslangan, deb tanqid qilish mumkin. Ammo bunga ehtiyoj yo'q, chunki har qanday tanqid ma'lum bir ta'limotni qanday talqin qilishga bog'liq.

Embriologlar Ber qonuni va "rivojlanish yo'nalishi"ga yetarlicha e'tibor bermadilar. Ammo bu qonunlar hozirgi zamon embriologlarining diqqatini o'ziga jalb qilishi lozim.

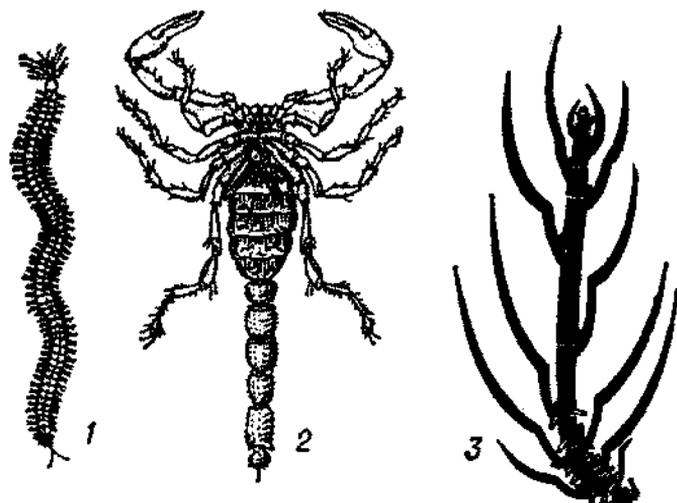
G.P. Korotkova va B.P. Tokin (1978) Ber qonuniga baho berishda tadqiqotchilar xatolarga yo'l qo'yganliklarini ta'kidladilar. Ammo Berning embrionlar o'xshashligi qonuniga ko'ra, bu o'xshashlik bir tip doirasida bo'ladi. Ber bir tipdan boshqasining paydo bo'lishiga oid gi potezani yarata olmadi. Ber qonuni rivojlanishning boshlang'ich davrlari - zigota, blastula, gastrulyasiyaga taalluqli emas. Agar Ber davridagi fan taraqqiyoti, mikroskopik va boshqa texnikalar rivoji hisobga olinsa, uning ta'limoti organogenez jarayonini ifodalaydi.

### **Gavdaning birlamchi va ikkilamchi metameriyasi**

Embriologlar va evolyusion morfologlar XX asrning birinchi yarmida P.P. Ivanov tomonidan amalga oshirilgan va V.I. Beklemishev, P.G. Svetlov va boshqalar tomonidan rivojlantirilgan yirik morfologik umumlashmaga katta e'tibor bermoqdalar. Bu nazariya "gavdaning birlamchi va ikkilamchi metameriyasi", "gavdaning birlamchi geteronomiyasi" yoki "larval segmentasiya" nomlari bilan atalmoqda. Bu nazariya biogenetik qonun bilan maxsus taqqoslanmagan. Ammo bu nazariya hayvonot dunyosining birligiga oid ma'lumotlarga va individual rivojlanishda filogeniyaning namoyon bo'lishiga asoslangan.

Metameriya grekcha meta - keyin, meros - bo'lak, qism degan ma'noni bildiradi. Ba'zi organizmlarda gavdaning bo'yiga yoki simmetriyasi bo'ylab o'xshash qismlarga (metamerlarga) bo'linishi metameriya deyiladi. Metameriya simmetriyaning bir ko'rinishi sifatida qaraladi. Metamerlarda o'xshash organlarning takrorlanishi gemodinamizm deyiladi. Metameriya xar hil biologik sabablar va usullar bilan paydo bo'ladi. Ba'zi kovakichlilarda metameriya hodisasi koloniya strobilyasiyasi davrida bo'linish yoki kurtaklanish oxiriga yetmaganda sodir bo'ladi, ya'ni bir tomoni o'sib, ikkinchi tomoni o'sishdan orqaga qoladi. Lentasimon chuvalchanglarda har bir bo'g'imda jinsiy organlar takrorlanishi metameriya hisoblanadi. Yuksak ko'p hujayralilarda metameriya ichki tuzilishning tartibga solinishi, organlar funksiyasining intensivikasiyasi, harakat mexanizmlarining takomillashishi

(masalan, o'rmalash yoki suzish) orqali paydo bo'lgan. Metameriya o'simliklarga ham xosdir. O'simliklarda metamer chiziq bo'yicha yoki tarmoqlangan shoxlarda joylashgan. Metamerlar botanikada fitomerlar deb ataladi. Hayvonning gavdasidagi hamma metamerlar bir-biriga o'xshash bo'lsa, gomonomiya, agar metamerlar funksiyasi va tuzilishi bo'yicha har xil bo'lsa, geteronomiya deyiladi. Agar metameriya organlar sistemasining hammasida paydo bo'lsa, uni segmentasiya deyiladi. Halqali chuvalchalarda shunday hodisani kuzatish mumkin. Zoologiyada metameriya asosida tuzilishni ma'lum hayot sharoitiga moslanish, ma'lum harakatlanish usuliga moslanish (o'rmalab harakatlanish uchun o'simtalar paydo bo'lishi), mahsuldorlikning oshishiga moslanish (gonadalarining takrorlanishi), qon aylanishning takomillashishi va boshqalar bilan tushuntirib kelinmoqda. Ba'zi zoologlar fikricha, gavdasi dastlab segmetlashmagan hayvonlarda yangi organlar paydo bo'lishi bilan metameriyaga uchragan (116-rasm). Shundan kelib chiqqan holda, mezoderma metameriyasi, ya'ni embrion rivojlanishi davrida somitlarga bo'linishi sodir bo'ladi. Mezoderma metameriyasi mezodermadan hosil bo'lgan organlar metameriyasiga olib kelgan.



116-rasm. Metameriya turlari (P.P.Ivanov, 1937 bo'yicha).  
 1-gomonom metameriya (polixetlarda); 2-geteronom metameriya (chayonda); 3-  
 fitomerlarga bo'lingan vegetativ novdaning tuzilishi.

Ikkinchi guruh zoologlarning fikricha, metameriya hayvon gavdasining oxirgi qismida bir xil organlarni to'planishi hisoblanadi. Bunda har bir metameriya ma'lum organlar yig'indisidan yoki umumiy organlardan iborat. Bu mulohazaga ko'ra, metameriya hosil bo'lishida asosiy vazifani mezodermal somitlar bajaradi. Chunki somitlar hosil bo'lishi bilan yangi metamerlar paydo bo'ladi.

Segmentlarning funksional xususiyati har xil hayvonlarda har xil bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda oldingi va orqa segmentlar farqi yaqqol bilinadi. Bu holat halqali chuvalchanglar va bo'g'imoyoqlilarda yaxshi bilinadi.

P.P. Ivanov nazariyasining mazmuni butun hayvonot dunyosi uchun umumiy bo'lgan qonuniyatni aniqlashdan iborat. Segmentlarning funksional geteronomligi va ularning o'simalari ikkilamchi geteronomiya hisoblanadi.

Birlamchi geteronomiya tufayli hayvonot dunyosining har bir gruppasi kelib chiqqan.

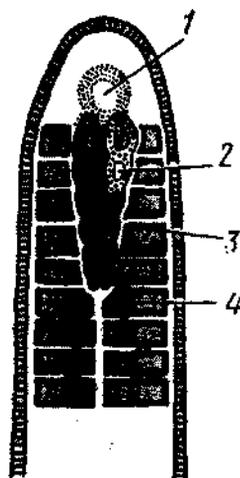
Larval va postlarval segmentlarni farqlash lozim. Boshning larval segmentlari boshqalaridan hosil bo'lishi, metameriya usuli va definitiv tuzilishi bilan farq qiladi. Larval segmentlar embrion rivojlanishi davrida dastlab hosil bo'ladi (117-rasm).

Postlarval segmentlar larval gavdaning oxiridan o'sish tufayli hosil bo'ladi. Bu holatlar halqali chuvalchanglar va bo'g'imoyoqlilarda kuzatiladi. Dastlab gavdaning birlamchi bo'limi, keyin ana shu bo'limdan gavdaning boshqa bo'limlari hosil bo'ladi.

Halqali chuvalchanglar va bo'g'imoyoqlilarning filogenetik va ontogenetik jihatdan dastlabki vakili halqali chuvalchanglarning suvda yashaydigan metatroxofora yoki nektoxeta lichinkalari bo'lib, ularning gavdasi segmentlashmagan troxofora lichinkasidan kelib chiqqan. Halqali chuvalchanglarda metameriya hodisasi gavdaning oldingi qismidan orqa qismiga qarab hosil bo'ladi. Postlarval segmentlar paydo bo'lishi larval segmentlarning tugashi va differensiasiyasidan keyin sodir bo'ladi. Dastlab ektodermadan, keyin mezodermadan segmentlar hosil bo'ladi.

Shunday qilib, halqali chuvalchanglarda larval va postlarval segmentasiya alohida davrlarga ajralgan.

Qisqichbaqasimonlarda xuddi halqali chuvalchanglar kabi birlamchi geteronomiya



117-rasm. Kam tuklilarda larval va postlarval mezodermaning joylashuvi (P.P.Ivanov, 1945 bo'yicha).

1-og'iz; 2-larval somitlar; 3-postlarval somitlar; 4-ichak.

hodisasi uchraydi. Ko'pchilik qisqichbaqasimonlarda gavdasi segmentlashgan nauplius lichinkasi paydo bo'ladi. Bu segmentlarni P.P. Ivanov naupliial segmentlar deb atadi va ular doim 3 ta bo'ladi. Nauplius gavidasining oxiridan, o'sish zonasidan postlarval metanaupliial segment hosil bo'ladi.

Birlamchi va ikkilamchi metameriya nazariyasini P.P. Ivanov xordalilarga ham tadbiiq etdi, P.G. Svetlov esa uni rivojlantirdi (1926,1957).

P. P. Ivanov va P.G. Svetlov fikricha, ikkilamchi og'izlilarda ontogenetik va filogenetik jihatdan boshlangan metamer forma ichak bilan nafas oluvchilar va ninatanlilarning uch segmentli diplevralichinkasigao'xshaydi. Lansetnik va umurtqalilar gavidasining oldingi segmenti diplevralaning segmentigomolog deb qaraladi. Ular ikkilamchi og'izlilarning larval gavidasini tashkil etadi.

Birlamchi geteronomiya hodisasi xordalilarga ham xuddi halqali chuvalchanglar va bo'g'imoyoqlilar kabi xosdir (P.G.Svetlov,1957).

Shunday qilib, butun hayvonot dunyosini qamrab olgan metameriya nazariyasi shakllandi. Albatta, bu nazariyaning ayrim tomonlari, ayniqsa, umurtqali hayvonlarga taalluqli qismlari ancha munozaralidir.

Embriologlar uchun ontogeniya va filogeniya nisbati muammosidan kelib chiqqan holda, birlamchi geteronomiya hodisasi hamma metamer umurtqasiz va umurtqali hayvonlarda evolyusiya jarayonida, ma'lum tartib asosida paydo bo'lganmi yoki birlamchi va ikkilamchi og'izlilarda metameriya bir-biridan mustasno paydo bo'lganmi? degan savol tug'iladi.

P.G.Svetlov fikricha, bu hodisa morfogenetik parallelizmga yaqqol misol bo'ladi. Agar bu fikr to'g'ri bo'lsa, larval segmentlar va birlamchi geteronomiya hodisasi birlamchi va ikkilamchi og'izlilarning har bir tipi doirasida alohida-alohida rekapitulyasiya sodir bo'lishiga olib keladi.

Ivanov-Svetlovning gavidaning birlamchi va ikkilamchi metameriyasi nazariyasi V.A. Dogelning (1954) gomologik organlar oligomerizasiyasi nazariyasi bilan bog'liq. Bu ikki nazariya o'rtasidagi bog'liqlikni aniqlash metameriya hodisasiga yangi evolyusion qarashlarni kirgizishni talab etadi. Ba'zi zoologlar gavidasi birlamchi segmentlashmagan hayvonlar mahsuldorligi oshganligi munosabati bilan ularni metamerlarga ajratishni taklif etmoqdalar. Shu munosabat bilan ba'zi hayvonlarda gonadalar takrorlanishi paydo bo'lgan. Bu holat evolyusion jihatdan birlamchi hodisa bo'lishi ham mumkin.

### **Sodda hayvonlar ontogenezi.**

#### **Ko'p hujayralilar ontogenezinin kelib chiqishi va evolyusiyasi**

Ontogenez va filogenez haqidagi yangi tushunchalarni paydo bo'lishiga ko'p hujayralilarning kelib chiqishi masalasining noaniqligi sabab bo'lmoqda.

Bu masalada biror fikrni qabul qilish yoki qilmaslik biogenetik qonunga munosabat, embrion varaqlari to'g'risidagi nazariyani tushunish, embrional rivojlanishning filogenetik ahamiyatini tan olish yoki olmaslik, ontogenezning kelib chiqishi va evolyusiyasi gipotezasi kabi muammolargabog'liq.

Ontogenezning kelib chiqishi va evolyusiyasiga oid A.N.Seversov gipotezasidasoddahayvonlarda ontogenez yo'q, deb ta'kidlanadi. Shuningdek, bir hujayralilardan anaboliya yo'li bilan birlamchi kolonial formalar kelib chiqqan. Ko'p hujayralilar esa ana shu koloniyalardan kelib chiqqan. Sodda hayvonlar ontogenezi tushunchasini B.P.Tokin (1934) qo'llagan va keyinchalik embriologiya hamda zoologiya ma'lumotlari bilan isbotlangan.

Sodda hayvonlar ontogenezi deyilganda, ona hujayraning jinsiz yo'l bilan ko'payishidan hosil bo'lgan individlarning shakllanishidan navbatdagi bo'linishgacha bo'lgan davrdagi jarayonlar yig'indisi tushuniladi. Ontogenezning oxirgi bosqichi navbatdagi bo'linish hisoblanadi. Sodda hayvonlarda jinsiz ko'payish tur sonini belgilaydi. Sodda hayvonlarda kamdan-kam holatlarda ko'plab jinsiz ko'payishdan keyin jinsiy ko'payish sodir bo'ladi.

Ammo infuzoriyalarda uchraydigan kon'yugasiya hodisasi ko'payish emas, chunki bunda individlar soni oshmaydi. Hayvonot dunyosi evolyusiyasi jarayonida kon'yugasiya va shunga o'xshash jarayonlar fiziologik vazifalarni bajaradi. Chunki kon'yugasiyadan keyin mitotik bo'linish tufayli hosil bo'ladigan qiz hujayralar yangilanadi, yangi individlarning ko'payish imkoniyatlari oshadi. Bu esa tirik materiyaning bir qismining o'lishi, hosil bo'layotgan energiyaning tirik qolgan materiyaga o'tishi tufayli sodir bo'ladi (E.S.Bauer).

A. Veysmanning sodda hayvonlar o'lmaydi, degan fikrining o'rnini ko'payish siklining uzunligi bosadi.

Sodda hayvonlarning o'limi va ko'payishgacha bo'lgan individlarning nobud bo'lishi tufayli ularning soni kamayadi, ko'payish tufayli ularning soni yana tiklanadi.

Ko'payish natijasida ko'plab strukturalar qiz individlarda yo'qoladi, ko'plab organoidlar yo'qolib, qiz individda yangidan hosil bo'ladi. Ki prikli infuzoriyalarning oldingi qismi orqa qismidan farq qiladi. Oldingi qismida og'iz teshigi va og'iz oldi o'simtalar bo'ladi. Ki priklar oldingi va orqa tomonlarida har xil bo'ladi. Shuning uchun og'iz teshigi orqa qismdan hosil bo'lgan individda yangidan o'simtalar hosil bo'ladi. Bunda sitoplazma, organoidlar vaki priklardamurakkab o'zgarishlar sodir bo'ladi.

Sodda hayvonlar ontogenezining har xil bosqichida bir xil kimyoviy va fizikaviy omilga har xil javob beradi. Bo'linishdan keyin moddalar almashinuvi kuchayadi, navbatdagi bo'linish (yoki o'lim) oldidan moddalar almashinuvi pasayadi.

Shunday qilib, sodda hayvonlar boshqa hayvonlar kabi ontogenezga ega va A.N.Seversovning ontogenez anaboliya yo'li bilan kelib chiqishi to'g'risidagi qarashlari noto'g'ridir. Ko'p hujayralilarning har xil tarmoqli ontogenezi turli yo'llar bilan kelib chiqqan bo'lishi mumkin. Ontogenezning kelib chiqishi va evolyusiyasi bo'yicha yagona bir sxemani taklif etib bo'lmaydi.

Keyingi 15-20 yil davomida biokimyo, molekulyar genetika va boshqa fanlar sohasidagi ilmiy yangiliklar asosida sodda hayvonlar ontogenezi muammosi ancha rivojlantirildi. Jumladan, mitotik sikl, hayotiy sikl tushunchalari qo'llanila boshlandi.

“Sodda hayvonlar ontogenezi” termini sodda hayvonlar individual rivojlanishining hamma bosqichini o'z ichiga oladi, “Hujayra ontogeniyasi” (to'qima hujayrasiga qo'llaniladi) hujayraning ma'lum xususiyatini ifodalaydigan terminlarga nisbatan kengroq ma'noni bildiradi.

Ko'p hujayralilarning kelib chiqishi to'g'risidagi gipotezalarning hammasi organizmlarning hujayradan tuzilganligi to'g'risidagi ta'limotlarga, sodda hayvonlarning hujayra sifatida tan olinishiga, ko'plab gipotezalar ko'p hujayralilar bir hujayralilarning kaloniya bo'lib yashaydigan fomalaridan kelib chiqqanligiga asoslanadi. Anashu gipotezalardan kelib chiqqan holda ko'p hujayralilarning butun evolyusion yo'li quyidagicha bo'ladi: Anorganik tabiat → hujayragacha bo'lgan tirik materiya (koaservat tomchisi → probiont) → hujayra → sodda organizmlar → bir hujayralilarning koloniyasi → ko'p hujayrali hayvonlar.

Bu sxemaning tarafdorlari E. Gekkel, I. I. Mechnikov va boshqa ko'plab olimlardir.

Metazoa larning qaysi organizmlardan kelib chiqqanligi masalasida turli fikrlar mavjud. Jumladan, E.Gekkel (1879) ko'p hujayralilarning kelib chiqishi haqida gasteriya nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga ko'ra, ko'p hujayralilar gipotetik hayvon - “blasteya” dan kelib chiqqan va u xalta shaklida bo'lib, teshigi bor hamda ikki qavatdan iborat. Gekkel bu hayvonni gastrulyasiyaning invaginasiya yo'li bilan kelib chiqqan, deb tushuntiradi. Bu hayvon hozirgi kovakichlilarga o'xshaydi.

I. I. Mechnikov 1886 yilda ko'p hujayralilarning kelib chiqishi to'g'risida fagositella nazariyasini yaratdi. Bu nazariyaga ko'ra, ikki qavatli hayvonlar gastrulyasiyaning invaginasiya yo'li bilan (Gekkel bo'yicha) emas, balki unga nisbatan ham primitiv bo'lgan immigrasiya (qaynab chiqish) yo'li bilan kelib chiqqan. I.I. Mechnikov ko'p hujayralilarda parenxima hujayralari bo'lib, ularda fagositoz jarayoni sodir bo'lishini aniqladi. Shuning uchun Mechnikov bu nazariyasini fagositella yoki parenximulla nazariyasi deb atadi.

A. A. Zaxvatkin 1949 yilda ko'p hujayralilarning kelib chiqishi to'g'risida original, ammo munozarali nazariya yaratdi. Ba'zi kovakichlilarda palintomik (takror) bo'linish sodir bo'ladi. Bu oddiy bo'linish emas, palintomiya natijasida bo'linish zanjiri hosil bo'ladi, ya'ni bo'linish tufayli paydo bo'lgan hujayralar bir-biridan ajralib ketmaydi va hosil bo'lgan individlar o'sishga ulgurmaydi. Palintomiyaning oraliq mahsuloti sporosista, oxirgisi zoospora hisoblanadi. Zoospora ko'p bo'lishi mumkin. Hamma ko'p hujayralilarda bir hujayrali (tuxum) va ko'p hujayrali bosqichlari bo'ladi. Sodda hayvonlarda ko'p hujayrali koloniya bosqichi palintomiya yo'li bilan hosil bo'ladi. A. A. Zaxvatkin fikricha, sodda hayvonlarda palintomiya yo'li bilan bo'linishni ko'p hujayralilardagi maydalanish bilan qiyoslash mumkin. Jumladan, volvokslarda koloniya formasi geometrik jihatdan spiral maydalanishga o'xshaydi. Haqiqiy ko'p hujayralilik sodda hayvonlarning palintomiya yo'li bilan ko'payishi tufayli xivchinlilarning erkin suzib yuruvchi "blastula"ga o'xshash formasidan hosil bo'lgan.

Shunday qilib, A.A.Zaxvatkin tuban ko'p hujayralilar bilan sodda hayvonlarning hayotiy sikli o'rtasidagi filogenetik aloqani aniqlashga muvaffaq bo'ldi. Xivchinlilarda sinzoospora, ya'ni zoosporalarning bir qanchasining bir-biridan ajralmasligi va tarqatuvchilik vazifasi tufayli doimiy yoki vaqtinchalik bir-biri bilan birikishi paydo bo'lgan. Bunday birikish hujayralarning gistologik va funksional differensiasiyasiga olib keladi. Natijada 2 ta tarmoq: volvokssimon koloniya va ko'p hujayralilarning tuban vakillari paydo bo'lgan.

I. Xadji (1944) nazariyasiga ko'ra, ko'p hujayralilar bir hujayralilarning eng yuksak darajada tuzilgan vakillari - infuzoriyalardan kelib chiqqan. Infuzariyada sitoplazma ekto- va entoplazmadan iborat, ikki xil yadrosi bor, pellikulasida mionema va trixosistlar bor, qisqaruvchi va ayiruv vakuolalari, ovqat hazm qilish jarayoni murakkablashgan.

Xadji infuzoriyalar bilan turbellyariyalar tashqi tuzilishini solishtirib, ular o'rtasida o'xshashliklar borligini aniqlagan. Uning fikricha, infuzoriyada konyugasiya jarayoni davrida (makronukleus hosil bo'lguncha) hayvonlarning ikkita evolyusion yo'nalishi paydo bo'lgan: biri infuzoriyalar, ikkinchisi turbellyariyalar.

Bir hujayralilar yadrosining ko'p marta (shizogoniya) bo'linishi tufayli yadroning atrofini sitoplazma o'rab olgan va hosil bo'lgan hujayralar bir-biridan ajralib ketmasdan ko'p hujayrali organizm paydo bo'lgan. Masalan, opalinalar, knidosporidialar, mikrosporidialar, infuzoriyalar, sporalilar ko'payishi davrida shunday holat sodir bo'lgan bo'lishi mumkin.

Xadjining fikricha, ko'p hujayralilarning tuban vakillari kovakichlilar emas, balki turbellyariyalar bo'lib, yassi chuvalchaglarning o'troq holda hayot kechiradigan vakillaridan kovakichlilar kelib chiqqan. Chunki kovakichlilar 2 qavatli emas, balki 3 qavatli hayvonlar bo'lib, mezoqliya

qavatida ayrim hujayralar topilgan. Infuzoriyalar va turbellariyalarning gavadasi kipriklar bilan qoplanganligi ularning qon-qarindosh ekanligidan dalolat beradi.

Ammo embriologik tajribalar va boshqa dalillar Xadjining bu nazariyasini tasdiqlamadi.

A.V.Ivanov (1968) fikricha, ko'p hujayralilar xivchinlilarning Protomonadalar (Protomonadida) turkumi vakillaridan kelib chiqqan. Ular oldin sharsimon bo'lib yashagan. Keyin jinssiz, somatik va jinsiy yo'llar bilan ko'paygan.

V.N.Beklemishev (1964) ham I.I. Mechnikov nazariyasini qo'llab quvvatlaydi. Ammo evolyusiyaning borishi masalasida Mechnikov fikrlaridan farq qiladigan mulohazalarni bildirgan.

Yuqorida bayon etilgan gipotezalarning hammasida ko'p hujayralilar bir hujayralilarning koloniya bo'lib yashaydigan vakillaridan kelib chiqqan, degan fikr mavjud. Ammo sodda hayvonlar hayvonot dunyosining alohida yo'nalishi, ko'p hujayralilar sodda hayvonlardan kelib chiqmagan, degan yangi mulohazalar ham bor. Protozoa bir hujayrali organizm ekanligi ham shubha ostida bo'lmoqda. Sodda hayvonlar ko'p hujayralilarga faqat hujayrasi bilan o'xshashdir. yerda paydo bo'lgan dastlabki organizm geterotroflar bo'lgan. Hatto bir hujayralilarning mustaqil organizm ekanligiga ham shubha bilan qaralmoqda.

Ontogenez evolyusiyasi nazariyasining hozirgi holati. XX asrning 30-40-yillarida ontogenezning kelib chiqishi va evolyusiyasi muammosi bo'yicha ko'plab yangi ma'lumotlar olindi.

Yaqin vaqtlargacha individual va tarixiy rivojlanish, ko'p hujayralilarning ko'payishi, gametalari, blastula va gastrula jarayonlarini o'rganish uchun har xil tushunchalar qo'llanilib kelindi. Bu tushunchalarni sodda hayvonlar va prokariotlarga qo'llab bo'lmaydi. Ontogenez evolyusiyasi faqat jinsiy ko'payish jarayonida taqqoslanib o'rganildi.

Ontogenezning bosqichlari alohida-alohida o'rganilib, ular o'rtasidagi bog'lanishlar e'tiborsiz qolib kelmoqda. Ayni paytda bu ma'lumotlarni sintez qilish va yangi umumlashmalar (nazariyalar) yaratish zarurati paydo bo'lmoqda.

G. P. Korotkova (1979) tarixiy rivojlanish jarayonida jins gallanishining har xil yo'llarining imkoniyatlari va zarurligini asoslamogda. Jinsiy ko'payish jarayonlarining o'zgarishi abiotik, biotik omillar o'zgarishini organizm ko'payish yo'li bilan yenga olganda sodir bo'ladi.

Tur va individda yashab qolishi uchun hamma vaqt morfogenetik imkoniyatlar bo'ladi. Ko'payishning bir turidan boshqa turiga o'tish imkoniyati tabiiy polimorfizm orqali amalga oshadi.

Hayvon va o'simliklarda agam yo'li bilan ko'payish imkoniyati morfogenez va embrional regulyasiya tufayli amalga oshishi mumkin. Jinssiz ko'payish va poliembrioniya takrorlanishi gonositlarning paydo bo'lishi va embriogenez xususiyatlari bilan bog'liq.

G. P. Korotkova jinsiy va somatik morfogenez korrelyasiyasi muammosiga katta e'tibor bermoqda va ontogenez evolyusiyasining bosqichliliği nazariyasini yaratmoqda. Ontogenez bosqichlari evolyusiya jarayonida paydo bo'lgan qonuniyat ekanligi ta'kidlanmoqda. G. P. Korotkova fikricha, qisqa vaqtli yoki doimiy bo'lmagan jins shakllanishi genomni o'zgartirmaydi va gametogenez hamda embriogenezga ta'sir ko'rsatmaydi. Bu reproductiv modifikasiya hisoblanadi.

### REYTING SAVOLLARI

1. Biogenetik qonunning mohiyatini ayting.
2. Rekapitulyasiya nima?
3. A. N. Seversovning filembriogenez nazariyasining mazmunini aytib bering?
4. Biogenetik qonunning tanqid qilinishiga nimalar asos bo'ldi?
5. Biogenetik qonunning hozirgi holati qanday?
6. K. Ber qonunining mazmunini aytib bering.
7. K. Ber qonunining hozirgi holati qanday?
8. Gavdaning birlamchi va ikkilamchi metameriyasi nazariyasining mazmunini aytib bering.
9. Metameriya nazariyasining rivojlantirilishi deganda nimani tushunasiz?
10. Sodda hayvonlar ontogenezini aytib bering.
11. Ko'p hujayralilar kelib chiqishi va evolyusiyasiga oid nazariyalar va ularning hozirgi holatini aytib bering.
12. Ontogenez evolyusiyasi nazariyasining mazmuni va uning hozirgi holatini aytib bering.

## XIV-BOB. O'SISH

Agar diametri 0,5 mm bo'lgan odam tuxum hujayrasining va jinsiy voyaga yetgan odamning og'irligi va gavdasining hajmi solishtirilsa, astronomik o'sish sodir bo'lganligini bilib olish mumkin. Agar kitning tuxumi va og'irligi bir necha tonna keladigan jinsiy voyaga yetgan formolari solishtirilsa, bunda qancha o'sish sodir bo'lganligini bilib olish qiyin emas. O'sish organizmlar massasining ortishi natijasida uning o'lchami va hajmining ortishidir. Agar organizm o'smaganda, hech qachon yangi urug'langan tuxum, yangi zigota paydo bo'lmadi.

O'sish quyidagi mexanizmlar orqali amalga oshadi: 1) hujayra hajmining ortishi; 2) hujayralar sonining ortishi; 3) hujayrasiz moddalarning ortishi. Shuningdek, o'sishga sintez bilan bog'liq bo'lgan moddalar almashinuvi, hujayraga suv va unda erigan moddalar kirishi va hujayralar o'rtasida moddalarning to'planishi ham kiradi. O'sish hujayralarning bo'linish tezligi hujayralarning o'lishi va almashinish tezligidan yuqori bo'lganda sodir bo'ladi.

### O'sish omillari

O'sish jarayoniga ta'sir etadigan omillar ko'p bo'lib, ularning eng muhimlari quydagilardir. Organizmning o'sishiga gormonlar ta'sir etadi. O'sishni boshqaradigan asosiy gormon somatotropin gormoni bo'lib, gipofizning oldingi qismidan ishlab chiqariladi va hujayraning yuza qismi orqali ta'sir etadi. Bu gormonning ko'p ishlab chiqarilishi gigantizmga (bo'yning o'sib ketishiga), kam ishlab chiqarilishi pakana bo'yli bo'lib qolishga olib keladi.

Bundan tashqari, o'sishga insulin, tiroksin, gidrokortizon, testosteron, estradiol, eritropoetin, trombopoetin gormonlari ham ta'sir etadi. Bu gormonlar moddalar almashinuvining ma'lum yo'nalishiga ta'sir etadi, u esa o'sish jarayoniga ta'sir etadi.

Nerv omili ham o'sish jarayoniga ta'sir etadi. Nerv sistemasining muvozanatlashganligi o'sishni boshqaruvchi asosiy omil hisoblanadi.

Har bir tur individlarining o'sishni boshqaradigan genetik axboroti xromosomalarda joylashgan. Boshqa omillar optimal bo'lsa ham, genetik chegaradan chiqib keta olmaydi. Masalan, kit kichik bo'lib qolmaydi, sichqon katta bo'lib keta olmaydi. Embroblastlarning o'sishi ham muhim omil ekanligi keyingi yillarda aniqlandi.

Ovqat tarkibi va miqdori ham o'sishga ta'sir etadi.

Bundan tashqari, yil fasli, hayvonning psixik holati, yoshi, taraqqiyot bosqichi ham o'sishga ta'sir etadi. Har xil yoshdagi va bosqichdagi hayvondan olingan to'qima sun'iy sharoitda turlicha o'sganligi aniqlangan. Qari organizmdan olingan to'qima yosh organizm to'qimasiga nisbatan sekin o'sadi.

Keyingi yillarda to'qimani boshqaradigan maxsus ingibitor keylon (keylon) moddasi topildi. Keylon dastlab epidermisda, keyin boshqa to'qimalarda ham uchrashi aniqlandi. Keylon glikoproteid modda bo'lib, keylon ko'p ishlab chiqarilsa, hujayra bo'linishini sekinlashtiradi. Shuning uchun yosh organizmda hujayralar soni kam bo'lib, keylon kamroq miqdorda ishlab chiqariladi va organizm tez o'sadi. Qari organizmda hujayralar soni ko'p bo'lib, keylon ko'p ishlab chiqariladi va organizm sekin o'sadi. Keylonning xarakterli xususiyatlari: 1) har bir to'qimaning ishlab chiqargan keyloni o'ziga ta'sir etadi; 2) har bir to'qimaning ixtisoslashgan keyloni bo'ladi, masalan, epidermis keyloni faqat epidermisga ta'sir etadi; 3) tur yoki sinf bo'yicha keylon ixtisoslashmagan bo'ladi, masalan, treskaning epidermis keyloni sut emizuchilar epidermisiga ta'sir etadi.

Kelajakda har bir to'qima va hujayra o'sishining stimulyatori va ingibitorini aniqlash lozim. Biologiyaning bu sohasi bo'yicha ma'lumotlar hozircha juda kam. Ammo keyingi tadqiqotlar turli yoshdagi organizmlar o'sishini boshqaradigan stimulyatorlarning ko'plab guruhlarining aniqlanishiga olib keldi.

Organizm rivojlanishi boshlanguncha bir necha boshlang'ich o'sish o'lchamlariga ega bo'lib, ular qisqa vaqtda o'zgarmaydi. Keyin asta-sekin, keyinchalik tezlik bilan massa ortishi boshlanadi. Ma'lum vaqt davomida o'sish tezligi bir xil bo'lib turadi, keyin o'sish sekinlashadi va massa ortishini ta'minlovchi moddalar miqdori tenglashadi.

O'sishning muhim xususiyati uning differentsialligidir, ya'ni organizmni tashkil etadigan organlarning o'sish tezligi har xil bo'ladi. Chunki, birinchidan, har xil organlar turli tezlikda o'sadi va turlicha kattalikda bo'ladi. Ikkinchidan, organizm rivojlanishining turli bosqichlarida o'sish tezligi turlicha bo'ladi. Masalan, yosh organizm tez o'sadi, qari organizm aksincha, sekin o'sadi yoki o'sishdan to'xtagan bo'ladi.

O'sishning muhim xususiyatlaridan yana biri uning ekvifinalligi, ya'ni har bir individ o'zining turini o'sish o'lchamigacha o'sa oladi.

Shunday qilib, o'sishning differentsialligi va ekvifinalligi rivojlanayotgan organizm bir butunligini ta'minlaydi.

## O'sishning klassifikatsiyasi

O'sish hujayra, to'qima, organ va organizm darajasida sodir bo'ladi.

Hujayraning o'sish turlari. Hujayra o'sishining ikki turi farqlanadi:

Auksentik o'sishda hujayra o'lchami ortadi. Hujayra o'sishining kam uchraydigan bu turi boshi aylangichlilar, yumaloq chuvalchanglar, hasharotlar lichinkasida uchraydi. Ular hujayralarining soni doimiy bo'lib, gavdaning o'sishi hujayralar o'lchamining kattalashuvi hisobidan amalga oshadi. Hujayra o'lchamining kattalashuvi esa sintez jarayonlari bilan bog'liq.

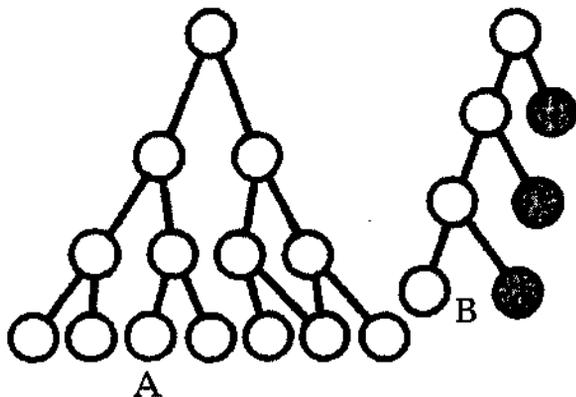
Hujayralarning mitoz bo'linishi o'simliklar va hayvonlarda doimiy jarayon bo'lib, buning natijasida organizm va hujayraning o'sishi sodir bo'ladi. Nematodlar va boshi aylangichlilarda hujayralarning ko'payishi rivojlanishning dastlabki davrlarida to'xtaydi va organizmni tashkil etadigan hujayralar aniq sonda bo'ladi. O'sish esa mavjud hujayralar kattalashuvi hisobidan amalga oshadi. Masalan, boshi aylangichli Nydatina senta terisi 301 hujayradan, halqumi 165, jinsiy sistemasi 19, muskullari 122, nerv sistemasi 247, ayiruv organlari 24, gavdasi hammasi bo'lib 959 hujayradan tashkil topgan.

Demak, hujayralar o'sish davrida differentsiallanmagan holatdan differentsiallashgan holatga o'tadi.

Proliferasion o'sish hujayralarning bo'linib ko'payishi tufayli sonining ortishi natijasida sodir bo'ladi. Proliferasion o'sishning ham ikki turi bor.

Multiplikativ o'sishda ona hujayradan hosil bo'lgan har ikkala hujayra yana bo'linib ko'payadi (118-rasm).

Hujayralar soni geometrik progressiya bilan o'sib boraveradi. Hujayralar soni  $N$ , bo'linish soni  $n$  bo'lsa, unda:  $N_n = 2^n$  (1) formula hosil bo'ladi. Masalan, bitta hujayradan hosil bo'lgan hujayralar 5 marta bo'linishdan keyin nechta hujayra hosil qilishini hisoblash quyidagicha bo'ladi:  $N_5 = 2^5 = 2 \cdot 2 \cdot 2 \cdot 2 \cdot 2 = 32$ .



118-rasm. Proliferasion o'sish shakllari (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).

A-multiplikativ o'sish; B-akkresion o'sish.

Demak, 5 marta bo'linishdan keyin 32 ta hujayra hosil bo'ladi.

Mutiplikativ o'sish juda effektiv bo'lib, sof holda deyarli uchramaydi yoki tez tugaydi. Masalan, bunday o'sish embrional rivojlanishning dastlabki davrida sodir bo'lib, embrion rivojlanishining oxirgi davrlarida tugaydi. Shuning uchun bunday o'sish davrida rivojlanayotgan organizm massasi tez ortadi. Buni quyidagi misolda ham ko'rish mumkin. Agar hosil bo'layotgan hujayralar nobud bo'lmasa, hamma hujayralar bir xil tezlikda bo'linsa, ularning o'lchami va hajmi bir xil bo'lsa, massasi  $10^{-9}$  g bo'lgan zigota va undan hosil bo'lgan hujayralar 42 marta bo'linishidan keyin og'irligi 100 kg keladigan organizm paydo bo'ladi.

Og'irligi 3-4 kg keladigan yangi tug'ilgan bola jinsiy voyaga yetgan organizmga aylanishi uchun 4-5 marta bo'linishi yetarli bo'ladi. Ammo tabiatda bunday bo'lmaydi, hujayralar o'limi, bo'linishning notekisligi tufayli hayotda bunday natijalar olib bo'lmaydi.

Umurtqali hayvonlardahujayralar poli ploidizasiyasi o'sish jarayonigata'sir etmaydi. Poli ploidiyaba'zi organlarda(jigarda) uchraydi, xolos.

Akkresion o'sishda hujayraning har xil bo'linishidan keyin hosil bo'lgan hujayralarning biri bo'linib ko'payadi, ikkinchisi ko'paymaydi. Bunda hujayralar soni arifmetik yo'l bilan ko'payadi va n-bo'linish soni bo'lsa, unda:  $N_n = 2n$  (2) formula hosil bo'ladi. Masalan, 5 marta bo'linishdan keyin nechta hujayra hosil bo'lishini hisoblash quyidagicha bo'ladi:  $N_n = 2n = 2 \times 5 = 10$ . Demak, 5 marta bo'linishdan keyin 10 ta hujayra hosil bo'ladi. Hujayralar o'sishining bu turi organizm kambial va differensial zonalarga bo'linishi bilan bog'liq. Hujayralar kambial zonadan differensial zonaga o'tadi va zonalar o'rtasidagi o'lchamni saqlaydi. Bunday o'sish hujayralar almashinuvi sodir bo'ladigan organlarga xosdir.

Ko'plab organizmlar embrional va postembrional rivojlanishining dastlabki davrlaridamutiplikativ o'sish sodir bo'ladi. Akkresion o'sish butun hayoti davomida doimiy o'sadigan yoki xujayralari almashib turadigan organlarda sodir bo'ladi.

Akkresion o'sish eritroid, ichaklarning shilliq qavati, nafas olish yo'llari va boshqa organlar hujayralarida uchraydi. Bunda hujayra ko'payish zonasidan yetilib chiqib ma'lum darajada differensiallashadi va o'ladi, keyin yo'qolib ketadi. Shuningdek, hujayralar ko'payish zonasidan yetilib, o'ladi va tish, chig'anoq, shox va boshqa ko'rinishda saqlanib qoladi.

Ayni paytda o'sish hodisasini ko'proq matematik usulda tushuntirish qulayroq bo'lib qolmoqda. Chunki o'sish ontogenez jarayonida bir xil va deyarli doimiy davom etadigan jarayon hisoblanadi. Ikkinchi tomondan,

bu sohadagi tadqiqotlardan ma'lum bo'ldiki, o'sishni matematik usul bilan ham aniq ta'riflab bo'lmaydi. O'sishni ifodalovchi ko'plab matematik modellar tasviriy xarakterda bo'lib, nazariy umumlashmalar kam uchraydi.

Keyingi yillarda organizmni tashkil etadigan organlarning nisbiy o'sishi, organizmga nisbatan organlarning o'sishi, organlar ichidagi o'sish muammolari o'rganilmoqda

Organizmning o'sish turlari. Butun organizm massasining ortishi uni tashkil etadigan hujayra, to'qima va organlar o'sishi hisobidan amalga oshadi. Organizm darajasidao'sishning ikkita turi bor:

1. Cheklanmagan o'sish. Bunday o'sish zigotadan tabiiy o'limgacha davom etadi. O'sishning bu turi determinasiyalashmagan o'sish ham deyiladi. Cheklanmagan o'sish baliqlarda uchraydi. Ularning tangachalari doimiy o'sganligi uchun har yili halqalar hosil bo'ladi. Ana shu halqalar soniga qarab ularning yoshini aniqlash mumkin.

2 Cheklangan o'sishda organizm shu tur va jinsga xos bo'lgan o'lchamgacha o'sadi. Shundan keyin o'sish to'xtaydi. Bunday o'sish determinasiyalashgan o'sish ham deyiladi va sudralib yuruvchilar, qushlar hamda sut emizuvchilarda sodir bo'ladi. Qopchiqli hayvonlarda rivojlanish paytida dastlab og'iz va qo'l intensiv o'sadi, shakllanadi, boshqa organlar esa sekin o'sadi. Buning sababi ularning embrioni dastlab bachadonda qisqa vaqt rivojlanib, keyin qopchiqda o'sishi va emishga kirishishidir. Qo'shoyoq va qumsichqon cho'l va qumlarda murakkab sharoitda yashashga moslashgan. Qumsichqon asosan koloniya bo'lib yashaydi va ovqat izlab inidan uzoqlarga ketmaydi. Qo'shoyoq esa yakka-yakka bo'lib yashaydi va ovqat izlab inidan uzoqlarga ketadi. Har ikkala tur ham inida yashaganligi uchun yaxshi rivojlanmagan bola tug'adilar va embrion rivojlanishi 24 kun davom etadi. Ularda qo'llar bir davrda, oyoq esa keyinroq paydo bo'ladi va tez o'sadi. Oyoqning qo'ldan uzunroq bo'lishi qo'shoyoqda embriondan oldingi davrga to'g'ri kelsa, qumsichqonda embrion davriga to'g'ri keladi. Tug'ilish paytida qo'shoyoqning qo'li va oyog'ining uzunligining nisbati 9:16,5 mm, qumsichqonniki 13:14 mm, jinsiy voyaga yetganda esa qo'shoyoqda 55:180 mm, qumsichqonda 100:110 mm. O'sishning ham chegarasi bor. O'sish ma'lum darajaga yetgandan keyin sekinlashadi va to'xtaydi. Organizmning ba'zi organlarida hujayraning o'sishi va ko'payishi davom etadi. Ammo hujayralarning o'lishi va almashinishi sodir bo'lib turishi tufayli organizmning o'sishi sodir bo'lmaydi.

Ko'p hujayrali organizmlarning hamma organlari bir tekisda o'smaydi. O'simliklarda ildiz va poyaning o'sishi o'sish zonasiga bog'liq. Nerv hujayralari ko'payish xususiyatini yo'qotgan, lekin jarohatlangan nerv to'qimasi tiklanish

xususiyatiga ega. Demak, organizmning o'sish tezligi uning differensiallashganligiga bog'liq. Yuqori darajada differensiallashgan hujayralar va to'qimalar sekin o'sadi, lekin teri, ichak, oshqozon epiteliy hujayralari tez o'sadi va umr bo'yi ko'payadi. O'sish ham hujayra differensiasiyasi va determinasiyasi bilan bog'liq, ammo uning mexanizmi hozirgacha to'liq o'rganilmagan.

Ko'p hujayrali hayvonlarning o'sishini o'rganishda ayrim hollarda hujayralar soni hisobga olinadi. Chunki bunday hujayralarda o'rtacha og'irlik hisobga olinadi. Shuning uchun birinchi formuladan amaliy jihatdan foydalanib bo'lmaydi. O'sish tezligi massa bilan to'g'ri proporsional bo'lganligi uchun to'g'ri xulosa chiqarish imkonini beradi.

Ko'plab organizmlarning taraqqiyoti davrida multiplikasion o'sish pasayib boradi. O'sish nazariyasi bilan shug'ullanadigan tadqiqotchilarning asosiy maqsadi ham o'sishning pasayish sabablarini aniqlashdan iborat. Bunda ikkita yo'nalish bo'lib, ular bir-birini inkor etmaydi:

1. O'sish o'z-o'zini boshqaruvchi jarayon sifatida. Bu asosan nazariy yo'nalish bo'lib, o'sish tezligining darajasi o'lcham yoki vaqt bilan belgilanadi.

2. O'sishni boshqaradigan ingibitor va stimulyatorlarni izlashga oid tajribalar. Bunda o'sish tashqaridan boshqariladigan jarayon sifatida qaraladi. Birinchi yo'nalish ko'plab matematik modellarda ifodalangan bo'lsa, ikkinchisi o'sishga biologik mazmun kiritishni tavsiya etadi.

**Allometrik o'sish.** Organizmning hamma qismining o'sishi murakkab va ma'lum qonuniyatlar asosida amalga oshadi. Tur individlarining maxsus shakl hosil qilishi ana shu qonuniyatlarga bog'liq. Bu allometrik o'sish orqali amalga oshadi. Allometrik o'sishning biologik ma'nosi shundan iboratki, organizm o'sish davrida geometrik emas, balki fizik jihatdan tur individlariga o'xshashligini saqlab qolishi lozim, ya'ni tayanch va harakat organlari gavda massasi va o'lchami o'rtasidagi nisbatdan ortiq o'sib ketmasligi lozim.

Gavda o'sishi tufayli massa uchinchi daraja bilan ortadi, suyaklar ikkinchi daraja bilan ortadi. Demak, o'sayotgan organizm o'z og'irligi bilan bosilib qolmasligi uchun suyaklar eniga proporsional bo'lmagan tez o'sishi lozim.

Shunday qilib, tur individlarining o'sishi tabiiy tanlanish jarayonida paydo bo'lgan va genetik jihatdan nasldan-naslga o'tadigan xususiyat bo'lib, tur individlarining yashab qolishi uchun qulay darajagacha o'sa oladi.

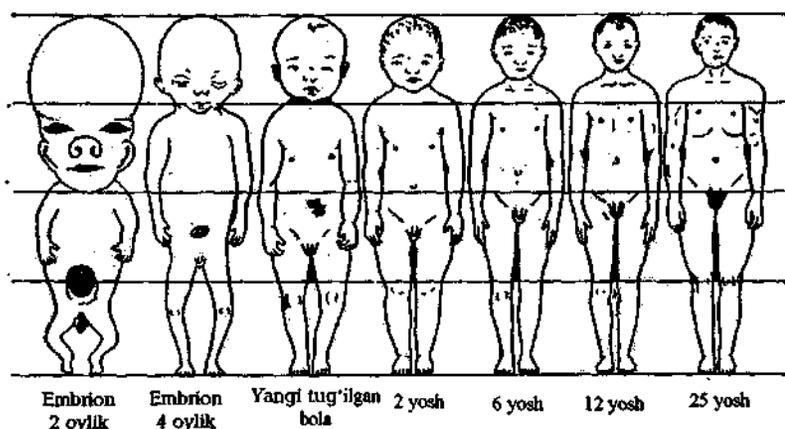
**O'sish gradientlari.** Allometrik o'sish embrionning ko'p qismi uchun doimiy bo'lsa ham, gavdaning hamma qismi bir xil o'smaydi. Masalan, bo'g'imoyoqlilar va umurtqalilar oyoqlari atrofida nisbatan tekis gradient hosil bo'ladi.

Agar krabning o'rtacha segmentining o'sishi o'rtacha deb olinsa, uning distal qismi bu o'rtachadan ko'proq, proksimal qismi esa kamroq o'sadi. Demak, o'sish proksimal-distal yo'nalish bo'yicha ortib boradi. Qo'ylarda oyoq o'lchami yuqori nuqtadan proksimal tamonga teskari gradient hosil qiladi. Bunday gradient ko'plab hayvonlarda uchraydi.

### Odamning o'sishi

Odam organizmining umumiy o'sishi rivojlanish bosqichiga bog'liq. Maksimal o'sish tezligi embrion rivojlanishining dastlabki 4 oyida sodir bo'ladi. Chunki bu davrda hujayralar intensiv bo'linib ko'payadi. Embrion o'sgan sari mitoz soni kamayib boradi. 6 oydan keyin embrionda yangi muskul va nerv hujayralari hosil bo'lmaydi (faqat neyroglia hosil bo'ladi).

Muskul hujayralarining bundan keyingi rivojlanishi davrida hujayra yiriklashadi, tarkibi o'zgaradi, hujayralararo moddalar yo'qoladi. Bu mexanizm ba'zi to'qimalarda postnatal o'sish davrida ham sodir bo'ladi. Organizm ontogenezinining postnatal o'sishi 4 yoshga borib sekinlashadi, ma'lum vaqt bir tekis o'sish kuzatiladi. Jinsiy voyaga yetish davrida (pubertat davrda) o'sish tezlashadi, ya'ni sakrash kuzatiladi. Bunday o'sish gormonlar ta'sirida sodir bo'ladi (119-rasm).



119-rasm. Odam rivojlanishining ikkita homila va beshta postnatal davri. Rasmda gavda proporsiyasini taqqoslash uchun bir xil bo'y uzunligi tanlangan (B.Karlson, 1983 bo'yicha).

Ko'pchilik suyaklar va muskullar o'sishi butun organizm o'sishiga to'g'ri keladi. 120-rasmda gavdaning umumiy o'sishi va organlar o'sishi (III), tashqi

va ichki jinsiy organlar o'sishi (IV), bosh miya, ko'z, quloq o'sishi (II), limfatik to'qima, ichaklar va uning chuvalchangsimon o'simtasi va taloq o'sishi (I) ko'rsatilgan.

Homila va postnatal davrlarda bosh qism o'sishi oyoq o'sishiga nisbatan sekinlashadi.

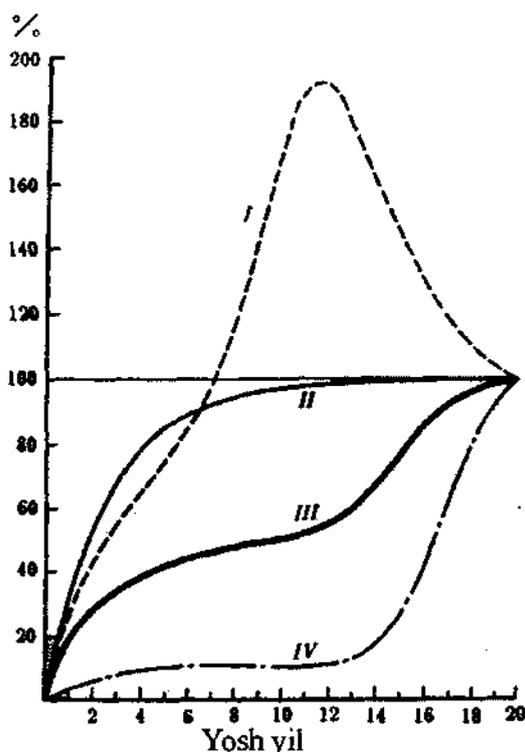
**O'sish mexanizmi.** Qarish organizmdagi bir-biriga bog'liq bo'lgan, yoshga aloqador uzluksiz o'zgarishlar natijasidir.

Ba'zi olimlarning fikricha, oqsillar o'zgarishi va moddalar almashinuvining boshqa o'zgarishlari tufayli zaharli moddalar hosil bo'lib, o'sish jarayoniga salbiy ta'sir ko'rsatadi.

Ontogenezning muhim omillaridan biri molekulada

bo'ladigan o'zgarishlardir. 3 yoshdan 40 yoshgacha nerv hujayralarida RNK molekulalarining soni ortib boradi, 40 yoshdan 55-60 yoshgacha o'zgarmay turadi, keyin kamayib boradi. Yosh ortishi bilan organizm hujayralaridagi DNK, RNK molekulalarida o'zgarishlar sodir bo'ladi, endoplazmatik to'ring tarkibi o'zgaradi. Sitoplazmadagi poliribosomalar soni o'zgarib boradi, ya'ni yoshlik davrida poliribosomalar ribosomalarining 83% ini tashkil etsa, qarilikda esa 72% ini tashkil etadi. Mitoxondriyalarning funksiyasi pasayadi. O'sishning intensiv davrida mitoxondriyalarning yangilanish jarayoni kuzatiladi. Organizm qariganda esa mitoxondriyalar alohida kompleks hosil qilib, yadrodan uzoqlashadi. Organizm hujayralarining ayrimlari bir necha minut yoki soat, boshqalari uzoqroq yashaydi.

O'sish barcha organizmlar, jumladan, odam organizmi uchun ham xos



120-rasm. Ba'zi organlarning va to'qimalarning o'sishi umumiy o'sishga nisbatan ko'rsatilgan (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).

bo'lgan xususiyatdir. I.M. Sechenov: "organizm tushunchasiga tashqi muhit tushunchasi ham kiradi", degan edi. Chunki organizm tashqi muhitsu yashay olmaydi va o'sish ham sodir bo'lmaydi. Umumiy o'sish gavda skeletining o'sishiga bog'liq.

Organizm bir-biriga bog'liq bo'lgan qonuniyatlar asosida o'sadi. Shunga qaramasdan, ba'zan tez o'sadi yoki o'sishdan orqada qolish ham kuzatiladi.

Odamda o'sish jismoniy rivojlanish ko'rsatkichlari bilan aniqlanadi. Bunday ko'rsatkichlarga bo'yning o'sishi, og'irlik, bosh aylanasi, ko'krak qafasi aylanasi kiradi

Homilaning o'sishi. Homiladorlikning birinchi haftasida embrion qobig'i rivojlanadi. Birinchi oyning oxiriga borib, embrionning kattaligi 10 mm ga yetadi, ikkinchi oyning oxirida 3 marta, to'rtinchi oyning oxirida 30 marta kattalashadi. To'qqizinchi oyning oxirida 470 mm bo'ladi. Homila vazni tez ortadi. 3 oylikda 20 g, 6 oyligida 600-700 g, 9 oyligida 2400-2500 g dan ortiq bo'ladi.

Gavda og'irligining yoshga qarab o'zgarishi. Yangi tug'ilgan qiz bolaning o'rtacha vazni 3,3 kg, o'g'il bolaning vazni esa 3,4 kg bo'ladi. Bolaning vazni tug'ilgandan keyin birinchi oyda 600 g, ikkinchi oyda 800 g ortadi. Bir yashar bolaning vazni 6-7 kg bo'ladi. Ikkinchi yoshda bola vazniga 2,5-3,5 kg qo'shiladi. 4-6 yoshlarda bola vazniga har yili 1,5-2 kg qo'shilib boradi. 7 yoshdan boshlab bolalarning vazni tez ortib boradi. Ayniqsa, jinsiy balog'atga yetish davrida har yili o'smir vazniga 6-7 kg qo'shilib boradi.

Bolalarda yoshga qarab bo'yning o'zgarishi. Yangi tug'ilgan bolaning bo'yi 48-50 sm bo'ladi. Bir yilda bolaning bo'yi 25 sm o'sadi. Ikki, uch yoshda bolaning bo'yi har yili 8 sm dan o'sadi, 4 yoshdan 6 yoshgacha har yili 5-7 sm o'sadi. Jinsiy balog'at yoshida har yili o'smirning bo'yi 7-8 sm gacha o'sadi. O'sishning asosiy qismi, ya'ni 90% i 15-16 yoshgacha va qolgan 10% i 20-25 yoshga to'g'ri keladi. 25-50 yosh o'rtasida bo'yning uzunligi deyarli bir xil saqlanadi. Undan keyin har 10 yilda 1-2 sm dan kamayib boradi. Buning sababi shundaki, umurtqalar o'rtasidagi tog'aydan iborat disklarning zichlashishi va yupqalashuvi hamda odamda jismoniy harakatlar kamayishi natijasida suyak-muskul to'qimalarining hajmi kichrayadi.

Bosh aylanasi va ko'krak qafasi o'lchamlarining yoshga qarab o'zgarishi. Yangi tug'ilgan bola boshining aylanasi ko'krak qafasining aylanasidan ortiq bo'ladi. Yangi tug'ilgan bola boshining aylanasi 34 sm, ko'krak qafasi aylanasi 33 sm bo'ladi. Bola hayotining birinchi yilida boshining aylanasi 12 sm o'sadi, keyin har yili 2 sm dan ortib boradi, 6 yoshda 51 sm, 10 yoshda 52

sm, 15-16 yoshda 53 sm bo'ladi. Katta yoshda 53- 60 sm bo'ladi.

Tana proporsiyasining o'zgarishi. Yangi tug'ilgan bola boshining uzunligi tana umumiy uzunligining  $\frac{1}{4}$ , 2 yoshda  $\frac{1}{5}$ , 6 yoshda  $\frac{1}{6}$  qismini tashkil etadi. Yangi tug'ilgan bola qo'llarining uzunligi oyoqlar uzunligiga teng bo'ladi.

Boshqa organlarga nisbatan bosh miya tezroq o'sadi. Yangi tug'ilgan bolada katta odamnikiga nisbatan bosh miyaning vazni 25%, 6 oyligida 50%, 2,5 yoshda 75%, 5 yoshda 90%, 10 yoshda 95% ni tashkil etadi.

Butun ontogenez davrida embrion davriga nisbatan oyoqlar uzunligi 5 marta, qo'llar uzunligi 4 marta, gavda uzunligi esa 3 marta ortiq o'sadi.

Bola bir yoshgacha juda tez o'sadi. Ayniqsa, balog'at yoshida bo'y, og'irdik, ko'krak qafasining aylanasi jadal o'sadi. 10-13 yoshda qizlarning, 12-15 yoshda o'g'il bolalarning vazni ortishi tezlashadi. Qizlarda bo'yning o'sishi 17-18 yoshida, o'g'il bolalarda 19 yoshda to'xtaydi. 11 yoshgacha qiz bolalarning o'sishi o'g'il bolalar bilan bir xilda boradi, keyin qiz bolalar tezroq o'sadi, 15-16 yoshdan esa o'g'il bolalar qiz bolalarga nisbatan tez o'sa boshlaydi. Bolalarning jismoniy va aqliy jihatdan o'sishi va rivojlanishida turmush tarzi, mehnat faoliyati, jismoniy mashqlar, kasalliklar bilan og'rganligi muhim ahamiyatga ega.

Bundan tashqari, ob-havo, iqlim, quyosh radiyasiyasi ham bolalar o'sishi va rivojlanishiga ta'sir ko'rsatadi. Bolalar yoz faslida tez o'sadi. Agar bola jismoniy chiniqqan bo'lsa, sog'lom va tez o'sadi, organlari bir-biriga mutanosib taraqqiy etadi. Masalan, bolalarning nafas olish organlarining takomillashuvi yurak-qon tomirlar sistemasining rivojlanishiga, nerv sistemasi funksiyalarining takomillashuviga, harakat organlari faoliyatiga ijobiy ta'sir etadi. O'sish va rivojlanish organizmda sodir bo'ladigan assimilyasiya va dissimilyasiya jarayonlari asosida yuz beradi. Katta odamda bu jarayonlar tenglashgan bo'lsa, o'sayotgan organizmda assimilyasiya dissimilyasiyaga nisbatan jadal kechadi.

Odam gavdasining o'sishi va hajmining ortib borishini pedagog, vrach, antropolog va sosiologlar o'rganadi. Bu jarayon jismoniy rivojlanishdagi siljish yoki akselerasiya (tezlanish) deyiladi. Akselerasiya yosh avlodning jismoniy va ruhiy jihatdan tez o'sishidir.

Olimlar bolalar o'sishida keyingi yuz yil davomida ijobiy siljishlar bo'lganligini kuzatmoqdalar. Jumladan, keyingi yuz yil davomida yangi tug'ilgan chaqaloqlarning bo'yi 5-6 sm ga, kichik va o'rta maktab yoshidagi bolalarning bo'yi 10-15 sm ga, vazni esa 8-10 kg ga ortgan.

Hozirgi davrda katta yoshdagi odamlar gavda o'lchamlarining ortishi, odam umrinig uzayishi, hayz ko'rish kechroq tugashi, ruhiy funksiyalar va odam rivojlanishidagi boshqa o'zgarishlar kuzatilmoqda.

Ba'zi olimlar ultrabinafsha nurlarning kuchli ta'siri bolalarning tez o'sishiga sabab bo'lmoqda, deb aytсалar, boshqalari magnit to'liqlarining ichki sekresiya bezlariga ta'siri o'sishga olib kelishini aytmoqdalar. Yana boshqalar o'sishni kosmik nurlarga bog'lamoqdalar. Oqsillar, yog'lar, mineral tuzlar va vitaminlarga bo'lgan ehtiyojning ortishi va genetik omillarni ham inobatga olish kerak, degan mulohazalar ham bildirilmoqda.

Akselerasiya jarayonining ijobiy va salbiy tomonlari bor. Akselerasiya tufayli odamning umri uzayadi, ruhiy barkamol bo'ladi.

Kichik maktab yoshdagi bolalarning muskul harakatlari aniq, nozik va uyg'un bo'la boradi. 6-7 yoshda nerv sistemasining yurak ishiga tormozlovchi ta'siri kamayib boradi. 15-16 yoshda sut tishlar o'rniga doimiy tishlar chiqib bo'ladi. O'rta maktab yoshida bosh miyadagi harakat zonalari ham rivojlanib bo'ladi. Nafas olish soni doimiylashadi, puls siyraklashadi, moddalar almashinuvi ancha pasayadi.

O'smirlik davrida bo'y o'sishi, muskullar vaznining ortishi, muskul tolalarining ko'payishi kabi holatlar kuzatiladi. Bu davrda bosh va orqa miyaning vazni kattalar bosh va orqa miyasining vazniga tenglashadi.

Turli yoshdagi bolalarda morfologik, fiziologik o'zgarishlarni o'lchash antropometriya deyiladi. Bolalarning bo'yi, vazni, ko'krak qafasining aylanasi, yelkasining kengligi, o'pkaning tiriklik sig'imi va muskullarning kuchi asosiy antropometrik ko'rsatgichlar hisoblanadi. Katta yoshli odamning vazni yangi tug'ilgan bolaning vazniga nisbatan taxminan 20 marta og'ir bo'ladi. Katta yoshli odamda yangi tug'ilgan bolalarga nisbatan yurakning vazni 15, muskullar vazni esa 15-40 marta ortiq, miyaning vazni yangi tug'ilgan bolada 390 g bo'lsa, katta odamlarda 1480 g bo'ladi.

Ba'zi organlarning vazni umming oxirigacha o'zgarmaydi. Eshitish organidagi suyakchalar va yarim aylana kanalchalar shunga kiradi.

## REYTING SAVOLLARI

1. O'sish nima?
2. O'sish omillarini ayting.
3. O'sishning qanday turlari bor?
4. Hujayra o'sishining turlarini aytib bering.
5. Multiplikativ o'sishni ayting.
6. Akkresion o'sishni tushuntirib bering.
7. Organizm o'sishining turlarini ayting.

8. Allometrik o'sish nima?
9. O'sish gradienti nima?
10. Odam o'sishining xususiyatlarini ayting.
11. O'sish mexanizmini tushuntiring.
12. Odam o'sishining ko'rsatkichlarini aytib bering.
13. Akselerasiya nima?
14. Antropometriya nima?
15. Sosiologiya nima o'rganadi?

## XV-BOB. ONTOGENEZ DAVRLARI

### Hayvonlar ontogenezinin davrlarga bo'linishi

Har bir tur hayvonning ontogenezi uzluksiz davom etsa ham, tadqiqotchilar uni davrlarga bo'lib o'rganishni tavsiya etmoqdalar. Olimlar hayvonlarning ontogenezi 2 ta yirik davrga: embrional va tug'ilishdan keyingi, ya'ni postembrional davrlarga bo'lishni taklif etganlar. K.M.Ber (1937) qushlarning embrional rivojlanishini yana mayda davrlarga bo'lgan. Bunday rivojlanayotgan jo'janing qon aylanish sistemasining o'zgarishlarini asos qilib oladi. Dastlab qon kislorodni sariqlik xaltasi devoridagi tomirlar orqali, keyinchalik allantoisdan, undan keyin o'pka orqali oladi. Ana shu o'zgarishlarning har biri davr deb ataladi.

V.V. Vasnev (1948) baliqlarning rivojlanishi misolida ontogenezning bir-biridan farq qiladigan bo'limlarini nomlash maqsadida davr tushunchasini qo'llagan edi. U baliqlarning ontogenezida ovqatlanish usulining har bir o'zgarishlarini davrlar deb atagan. Masalan, qizilko'z va zog'ora baliqlar ontogenezi quyidagi davrlardan iborat: embrionning sariq modda hisobidan oziqlanishi; lichinkaning kam harakatlanadigan plankton oziqalar bilan oziqlanishi; lichinkaning harakatchan suv osti organizmlari bilan oziqlanishi; lichinkaning bentos va suv yuzasidagi hayvonlar bilan oziqlanishi.

Ontogenezni davrlarga bo'lishda qonning kislorod bilan ta'minlanishi va oziqlanish usullarining o'zgarishini asos qilib olish ekologik va evolyusion o'zgarishlar asosida davrlarni aniqlanishidir. Kovakichlilarning ko'payish xususiyatlariga qarab, ularning hayotiy sikli 6 ta mustaqil davrga bo'linadi. Birinchisi embrion hosil bo'lishidan oldingi davr bo'lib, bu davrda jinsiy hujayralar taraqqiy etadi (gametogenez). Ikkinchisi otalanish jarayoni bo'lib, bunda tuxum va urug' hujayralar o'zaro qo'shiladi va zigota hosil bo'lib, embrion taraqqiy etish boshlaydi. Uchinchisi tug'ilishdan keyingi davr. Bu davrda embriondan jinsiy voyaga yetgan individ hosil bo'ladi. Bu 3 ta davrdan keyin kovakichlilarda jinsiy ko'payish jinsiz ko'payish bilan davriy ravishda gallasadi. Ularda jinsiz ko'payish ham 3 ta davrdan iborat bo'ladi. To'rtinchisi embrion hosil bo'lgandan oldingi davr; Beshinchisi jinsiz yo'l (kurtaklanish) bilan hosil bo'lgan avlod; oltinchisi jinsiz yo'l bilan hosil bo'lgan, lekin jinsiy yo'l bilan ko'payadigan avlodni hosil qilgandan keyingi davr.

Jinsiz ko'payishning jinsiy ko'payish bilan gallasib turishi gidrada, mshankalarda, assidiyada, salplarda kuzatiladi. Yuksak umurtqali hayvonlarda jinsiz ko'payish sodir bo'lmaydi. Urug'lanish sodir bo'lmasdan ko'payish

(kaltakesaklar, kurkalarda) uchrab tursa-da, bu hayvonlarning ko'payish jarayonida jinsiy hujayralar ishtirok etadi. Yuksak hayvonlarda jinsiy ko'payish uchun yuqoridagi davrlarning birinchi, ikkinchi va oltinchilari saqlanib qoladi. Har bir davr yana bir qancha bosqichlarga bo'linadi. Birinchi davrda jinsiy hujayralar bir qancha bosqichlarni bosib o'tadi. Tuxum hujayra ko'payish, o'sish va yetilish bosqichlarini, spermatozoid esa ko'payish, o'sish, yetilish va shakllanish bosqichlarini bosib o'tadi.

Ikkinchi davr urug'lanishdan boshlanib, tug'ilish bilan tugaydi. Bu davr 3 ta: embrion, homiladan oldingi va homila bosqichlaridan iborat. Embrion bosqichida nafas olish usullari 3 marta o'zgaradi. Dastlab embrion varaqlarining ustki hujayralari orqali nafas oladi. Keyinchalik embrion sariqlik xaltasining tomirlari orqali nafas oladi. Embrion davrining oxirida nafas olish allantois orqali amalga oshadi. Demak, embrion rivojlanishining dastlabki davrida uch xil, ya'ni hujayraviy yoki osmotik yo'l bilan, shuningdek, sariqlik xaltasi orqali va allantois orqali nafas oladi.

Qopchiqli sut emizuvchilarning bolasi homila oldi bosqichida tug'iladi. Lekin ana shu bosqichda ularning ba'zi organlari yashash uchun moslashgan bo'lib, yaxshiroq rivojlangan. Bu moslashuvlarda og'iz, oldingi oyoq va bo'yin muskullarining yaxshi taraqqiy etganligini kuzatish mumkin. Bu hayvonlar embrional rivojlanishining homila oldi va homila bosqichlarini qopchiqda o'tkazadi.

Yo'ldoshli sut emizuvchilarning kichik turlarida homiladorlik bosqichi qisqa vaqt davom etadi va tug'ilgan bolasi harakatsiz, yetilmagan bo'ladi. Bu hayvonlarda embrion bosqichi nisbatan uzoqroq, homila oldi va homila bosqichlari unga nisbatan kamroq davom etadi. Embrion homilaga aylanganligi undagi jabra apparatining yopilganligi bilan aniqlanadi. Embrion bosqichi uchun provizor organlarning (trofoblast, sariqlik xaltasi, allantois) hosil bo'lishi muhim ahamiyatga ega.

Homila oldi bosqichida allantois murakkablashadi. Quyonlarda va otlarda sariqlik xaltasi saqlanib qoladi va yordamchi vazifani bajaradi.

Embrionning homila bosqichiga o'tishi kindik dabbasining yo'qolishiga bog'liq. Har bir bosqich yoki davrning davomiyligi ma'lum tur hayvonda o'ziga xos bo'lib, shu hayvonning fiziologiyasiga va ekologiyasiga bog'liq. Masalan, qoramol va odamning homiladorlik muddati taxminan bir-biriga teng (qoramolda o'rtacha 280 kun, odamda 267 kun). Ammo buzoq odam bolasiga nisbatan ancha taraqqiy etgan holda tug'iladi. Embrion bosqichi odamda 45 kun bo'lsa, qoramolda 34 kun davom etadi. Homila bosqichi odamda urug'lanishdan 78 kundan keyin boshlanadi va 192 kun davom etadi, qoramolda esa homila bosqichi 62 kundan keyin boshlanadi va 219 kun

davom etadi. Demak, odamda bu bosqichlarning nisbati 45-30-192 kun bo'lsa, qoramolda 34-27-219 kundir. Homila oldi bosqichi eng kam vaqt davom etadi, lekin embrionning shakllanish jarayonlarining hammasi dastlabki ikki bosqichda sodir bo'ladi. Bu bosqichlarda maydalanish, blastula, gastrulyasiya jarayonlari, embrion varaqlarining paydo bo'lishi, skelet, muskullar, nerv sistemasi, ovqat hazm qilish, nafas olish, ayiruv organlari, qon tomirlari va yurak, jinsiy organlar, ichki sekresiya bezlari va boshqa organlar paydo bo'ladi. Homila bosqichida esa hosil bo'lgan bu organlarning differensiallanishi kuzatiladi, ya'ni organlar hosil bo'lishi nihoyasiga yetadi, embrion jinsi aniqlanadi, yuz qism ma'lum shaklni oladi (8-jadval).

Homila bosqichida embrionning vazni kattalashadi va bu jarayon ko'p vaqtni talab etganligi uchun homila bosqichi nisbatan uzoqroq davom etadi. Yaxshi rivojlanmagan, ya'ni jish bola tug'adigan hayvonlarning homila bosqichi qisqa vaqt davom etadi. Masalan, kalamushda homiladorlik 21 kun davom etsa, shundan 3 kuni homila bosqichiga to'g'ri keladi. Quyonlarda esa homiladorlik 30 kun, shundan 13 kuni embrion, 5 kuni homila oldi, 12 kuni homila bosqichlariga to'g'ri keladi. Kitlar va tuyoqlilarning tug'ilgan bolalari yirtqichlar va kemiruvchilarning bolalariga nisbatan yaxshiroq taraqqiy etgan bo'ladi.

Homiladorlik davrining muddati hayvonlarning katta-kichikligiga bog'liq bo'ladi. Sut emizuvchilarda homiladorlik 11 kundan (opposumda) 666 kungacha (filda) davom etishi mumkin. Jumladan, homiladorlik tipratikanda 30, cho'chqada 112-120, sherda 110, qo'yda 150, itda 59-63, tulkida 63, makakalarda 195, ayiqda 200, delfinda 300, sigirda 240-311, otlarda 307-412, tuyada 390, yalqovda 396, jirafada 400, kitda 450 kun davom etadi.

Ba'zi hayvonlarda embrional rivojlanish davrida diapauza sodir bo'ladi, ya'ni blastodermik pufakcha holida embrionning rivojlanishi sekinlashadi. Ko'rshapalalarda urchishdan urug'lanishgacha 200 kun o'tadi. Bu vaqtda spermatozoid urg'ochi individning jinsiy yo'llarida saqlanadi, embrional rivojlanish davri esa 3 hafta davom etadi. Ayrim bug'ularning homiladorlik davri 10 oygacha davom etadi. Urug'lanish avgust oyida sodir bo'ladi, bola kelgusi yili iyun-iyul oylarida tug'iladi. Bu hayvonning tuxum hujayrasi urug'langandan keyin yanvar oyigacha blastodermik pufakcha holida urg'ochi individ jinsiy yo'llarida saqlanib turadi. Keyinchalik qulay iqlim sharoiti kelishi bilan embrion yana 6 oy taraqqiy etadi. Diapauza tashqi muhit omillari ta'sirida qisqarishi mumkin. Masalan, suvsarlar oilasiga kiradigan hayvonlar rivojlanishida diapauza sodir bo'lishi kuzatiladi. Ona organizmida urug'langan tuxumning ma'lum muddat saqlanishi tufayli rivojlanish sekinlashadi. Ba'zi amfibiyalar va sudralib yuruvchilarning vakillarining ko'payish davrida sovuq

**Odam embrioni rivojlanishining asosiy davrlari va hodisalari**  
(jarayonlari) (V.N.Yargin va boshqalar, 1999 bo'yicha)

Davming nomi	Rivojlanish boshlanishidan keyin o'tgan vaqt		Embrionning uzunligi, mm	Embrionda sodir bo'lgan jarayonlar	Ona organizmi bilan aloqasi
	Қафра	кун			
Germinal (haqiqiy embrion)	1	1		Urug'lanish	Tuxum yo'lida Bachadon bo'shlig'ida implantasiya boshlanishi
		2		Zigotaning maydalanishi	
		3		Morula	
		4		Blastosista boshlanishi	
		5		Blastosista tugashi	
		6			
		7			
Embri-onal	2-6	8		Ikki qavatli embrion disk va amnion paydo bo'lishi	
		9		Boshlang'ich sariqlik xaltasi	
		10-12		Embriondan tashqari mezoderma va selom	
		13-15		<i>Ikkilamchi sariqlik xaltasi va birlamchi bo'shlig</i>	
		16-17	1,5	Uch qavatli embrion, xorda kurtagi, mezoderma	
		18-19		Nerv plastinkasi, nerv navi, xorda, selom	
		20-21		Nerv tarnovi, somitlar, yurak navi	
		22-23		Yurak qisqarishi, nerv naylarining qo'shilishi	
		24-25		2-3 juft jabra yoyi, quloq chuqurchasi	
		26-27	3	4 juft jabra yoyi, oyoq kurtaklari	
		28-32	4-6	Ko'z bokali, gavhar chuqurchasi, burun chuqurchasi	
		33-36	8	Barmoq plastinkasi, og'iz va burun bo'shlig'ining qo'shilishi	

		37-40	10	Tovon plastinkasi, yuqori lab hosil bo'lib, tanglay taraqqiy etadi	
		41-43	13-16	Barmoqlar	
Embriofetal	7-8	44-47	17	Barmoqlar, tashqi jinsiy organlar indifferent holda taraqqiy eta boshlaydi	СИЛИК хорион
		48-51	18	Oyoqlar uzunlashadi, barmoqlar ajraladi, anal va siydik membranasi yo'qoladi	
		82-53		Jinsiy organlar differensiallashadi	
		54-56	30	Hamma ichki va tashqi organlar hosil bo'ladi	
Fetal					
Dastlabki		57			
		64-66		Yuzi odamga o'xshaydi	
		68		Tashqi jinsiy organlar oxirigacha taraqqiy etmagan bo'ladi	
		70	61		
		84		Jins aniq bo'ladi	
Oxirgi	29-40			Hamma organlar o'sishi va differensiasiyasi	
Intranatal					Tug'ilish
Neonatal dastlabki		1-7			
Oxirgi		8-28			

iqlim sharoitiga ko'chirib o'tkazilsa, tuxum ona organizmida saqlanib qoladi va tuxum yo'llarida rivojlana boshlaydi. Bu hodisaga tuxumli tirik tug'ish deyiladi.

Bu hayvonlarning hosil qiladigan tuxumlar soni tuxumni tashqariga qo'yadigan hayvonlar tuxumi soniga nisbatan kamroq bo'ladi. Ola salamandra mo'tadil iqlimli tekislikda yashaydi va ularning lichinkasi tuxumning ichida, ona organizmida rivojlanadi va 14-72 ta tirik lichinka tug'adi. Qora salamandra Alp va Karpat tog'larida, dengiz sathidan 600-3000 metr balandlikda,

sovuq iqlim sharoitida yashaydi. Shuning uchun ular lichinkasi ona shakliga yetguncha tuxum yo'llarida rivojlanadi va faqat 2 ta tirik bola tug'adi. Olimlar ola salamandrani toqqa, qora salamandrani tekislikka o'tkazib qo'yganda ola salamandra tirik bola tug'a boshlagan, qora salamandra esa tirik lichinka tug'a boshlagan. Demak, individual rivojlanishda, jumladan, embrional rivojlanish uchun hayvon yashayotgan muhitning omillari muhim ahamiyatga ega.

Postembrional, ya'ni tug'ilgandan keyin tabiiy o'lingacha bo'lgan ontogenez davri ham 5 ta davrga bo'linadi. Bu davrlar odam ontogenezi misolida quyidagicha bo'ladi. Bola tug'ilgandan 1 yoshgacha moslashuv, ya'ni chaqaloqlik davrini boshidan kechiradi. Bolalik davri 1 yoshdan 15 yoshgacha, o'smirlilik davri 15 yoshdan 30 yoshgacha, yetuklik davri 30 yoshdan 60 yoshgacha va qarilik davri 60 yoshdan keyingi umri hisoblanadi. Ontogenezni bunday davrlarga bo'lish organizmning fiziologik holatlari o'zgarishlariga asoslanadi. Odam ontogenezi davrlarga bo'lishda bosh miya, suyaklar va boshqa organlarning o'sishi, o'zgarishlari asos qilib olinadi. Masalan, o'pka, bronxlar, o'pka alveolarining shakllanishi 7 yoshgacha davom etadi. Taloq 10 yoshgacha, oshqozon osti bezi 11 yoshgacha, limfatik bezlar 12 yoshgacha, jinsiy bezlar 16-18 yoshgacha rivojlanadi, ya'ni o'sadi, takomillashadi, normal faoliyat ko'rsata oladigan holatga keladi. Bosh miya 30 yoshgacha o'sadi va rivojlanadi.

1965 yilda Moskvadagi Yoshlar fiziologiyasi va jismoniy tarbiya ilmiy-tadqiqot institutida yosh davrlariga bag'ishlangan xalqaro simpozium o'tkazilib, unda barcha o'quv, davolash, ilmiy muassasalarida quyidagi yosh davrlari sxemasidan foydalanish tavsiya etilgan:

1. Yangi tug'ilgan davr	1-10 kun
2. Emizikli davr	10 kundan-1 yoshgacha
3. Go'daklik davri	1-3 yosh
4. Birinchi bolalik davri	4-7 yosh
5. Ikkinchi bolalik davri (o'g'il bolalar)	8-12 yosh
6. Ikkinchi bolalik davri (qiz bolalar)	8-11 yosh
7. O'smirlilik davri (o'g'il bolalar)	13-16 yosh
8. O'smirlilik davri (qiz bolalar)	12-15 yosh
9. Navqironlik davri (qiz bolalar)	16-20 yosh

10. Navqironlik davri (o'g'il bolalar)	17-21 yosh
11. Yetuklik I davri (erkaklar)	22-35 yosh
12. Yetuklik I davri (ayollar)	21-35 yosh
13. Yetuklik (to'lishgan yosh) II davri (erkaklar)	36-60 yosh
14. Yetuklik (to'lishgan yosh) II davri (ayollar)	35-55 yosh
15. Keksalik yoshi (erkaklar)	61-74 yosh
16. Keksalik yoshi (ayollar)	56-74 yosh
17. Qarilik yoshi (ayollar va erkaklar)	75-90 yosh
18. Uzoq umr ko'ruvchilar	90 yosh va undan ortiq.

### Jinsiy balog'atga yetish

Jinsiy bez va jins bilan bog'liq belgilar embrion rivojlanishi davrida paydo bo'lib, jinsiy voyaga yetguncha rivojlanishi davom etib boradi. Ontogenezning ma'lum davriga kelib jinsiy rivojlanish tezlashadi va fiziologik jinsiy yetuklik boshlanadi. Jinsiy rivojlanishning tezlashishi va jinsiy yetuklik davri jinsiy yetilish davri deyiladi. Bu davr asosan o'smirlik davriga to'g'ri keladi. Qizlarning jinsiy yetilishi o'g'il bolalarga nisbatan 1-2 yil oldin sodir bo'ladi.

Jinsiy yetilish organizmning sog'ligiga, oziqa tarkibiga, iqlimga, turmush tarziga, ijtimoiy-iqtisodiy sharoitlarga va boshqa ko'plab omillarga bog'liq. Jinsiy belgilar ham muhim ahamiyatga ega. Katta shaharlarda jinsiy yetilish qishloq joylarga nisbatan ertaroq sodir bo'ladi.

Jinsiy balog'atgayeretish davridagi potalamus-gipofiz-jinsiy bez sistemasidan ajralib chiqadigan gormonlar organizm rivojlanishida muhim ahamiyatga ega. Jinsiy bezlar gormonlari ta'sirida ikkilamchi jinsiy belgilar - gavda shaklining o'zgarishi, soqol-mo'ylovlarning paydo bo'lishi, tovush o'zgarishi, sut bezlarining rivojlanishi, yuzda har xil donachalar paydo bo'lishi kuzatiladi. Jinsiy bezlar va jinsiy organlarning tuzilishi esa birlamchi jinsiy belgilar hisoblanadi.

Jinsiy yetilish davrida organizmda har xil o'zgarishlar sodir bo'ladi. Shuning uchun bu davrni birlamchi va ikkilamchi jinsiy belgilarga qarab qizlar va o'g'il bolalarda 5 ta bosqichga bo'lish mumkin.

1-pubertat oldi bosqichi, bu jinsiy yetilishgacha bo'lgan davrni o'z ichiga oladi. Bu bosqichda ikkilamchi jinsiy belgilar paydo bo'lmaydi.

2-pubertatning boshlanishi. O'g'il bolalarda urug'don kattalashadi, qovlarda kam miqdorda junlar chiqadi. Qizlarda ko'krak bezlari kattalashadi, jinsiy organlar atrofida junlar chiqadi. Bu bosqichda gipofiz gonadotrop va somatotrop gormonlar ishlab chiqara boshlaydi, jinsiy bezlarning gormonal funksiyasi, buyrak usti bezi faoliyati kuchayadi.

3-o'g'il bolalarda urug'don kattalashuvi davom etadi, jinsiy olat kattalashishi boshlanadi. Qizlarda ko'krak bezlari kattalashuvi davom etadi. Gipofiz va jinsiy bezlarning gormonal faoliyati kuchayadi. O'g'il bolalarda somatotrop gormonlar ajralishi kuchayadi

4- o'g'il bolalarda jinsiy olat eniga o'sadi, ovozi o'zgaradi, saqol-mo'ylovlar paydo bo'ladi. Qizlarda ko'krak bezlarining kattalashuvi davom etadi. Bu bosqichda androgen va estrogen gormonlar ajralishi kuchayadi. O'g'il bolalarda bo'y o'sishi kuchayadi, qizlarda esa aksincha to'xtaydi.

5-o'g'il bolalarda jinsiy organlar rivojlanishi va ikkilamchi jinsiy belgilar paydo bo'lishi oxiriga yetadi. Qizlarda ko'krak bezlarining o'sishi oxiriga yetadi, menstruasiya doimiylashadi. Menstruasiya o'rtacha 2-5 kun davom etadi va 50-150 sm<sup>3</sup> qon ketadi, har 24-30 kunda takrorlanadi. Agar menstruasiya bir xil vaqtda boshlansa va bir xil vaqt davom etsa, buni menstruasiyaning normal sikli deyiladi. Dastlab menstruasiya 7-8 kun davom etadi, bir necha oy sodir bo'lmasligi mumkin. Asta-sekin menstruasiya doimiylashadi, o'g'il bolalarda bu bosqichda spermatogenez boshlanadi.

Suyak va muskullar intensiv o'sadi, yurak qon temirlariga nisbatan tez o'sadi va yurak ishi murakkablashadi. Bu davrda bosh aylanishi, tez charchash, ishyoqmaslik kuzatiladi. Jinsiy yetilish tugashi bilan bu jarayonlar ham normallashadi.

### **Jinsiy belgilar va jinsiy tanlanish**

Organizmning jinsiy belgilari birlamchi va ikkilamchi jinsiy belgilarga bo'linadi.

Birlamchi jinsiy belgilarga jinsiy hujayralarning yetilib chiqishi va o'zaro qo'shilishini ta'minlaydigan jinsiy bezlar va jinsiy organlar sistemasi kiradi. Ikkilamchi jinsiy belgilarga organizmning tashqi belgilari (ko'rinishi), himoya vositalari (himoya rangi, mimikriya, shoxlar, tishlar), bolalarini himoya qiladigan vositalar (qopchiqlar, inlar, sut bezlari) kabilar kiradi. Har xil ranglar, hidlar, o'yinlar, tovushlar, baqirishlar, yung va patlarning ho'rpayishlari kabilar esa jinsiy refleksni qo'zg'atuvchi omillarga kiradi.

Ch. Darvin "Turlarning kelib chiqishi" asarida jinsiy tanlanish muammosini tabiiy tanlanish nazariyasi asosida tushuntirib bermoqchi bo'ladi. Ammo 1871 yilda "Odamning paydo bo'lishi va jinsiy tanlanish" asarida bu muammoni atroflicha yoritib berishga muvaffaq bo'ladi.

Jinsiy tanlanish deyilganda erkak hayvonlar o'rtasida urg'ochi hayvonlar bilan qo'shilish uchun olib boriladigan kurashi yoki urg'ochi hayvonlar juftlashish oldidan erkak individni tanlab olishi tushuniladi. Jinsiy tanlanish tabiiy sharoitda amalga oshadi va tabiiy tanlanishning ma'lum shakli sifatida namoyon bo'ladi. Masalan, erkak individlarda uchraydigan himoya va urishish quroli tabiiy tanlanish ta'sirida paydo bo'lgan, keyinchalik esa jinsiy tanlanish ta'sirida yanada takomillashgan.

Erkak va urg'ochi individlar ikkilamchi belgilariga ko'ra bir-biridan keskin farq qiladi. Ana shu farqli belgilariga ko'ra ular bir-birini oson topib olishadi va uchrashadi. Natijada har ikki individda qo'shilish refleksi yuzaga keladi.

Jinsiy tanlanishning 2 turi farqlanadi:

1. Erkak hayvonlar urg'ochilarini talashib, bir-biri bilan qattiq jang qiladi. Bu kurash ba'zi erkak hayvonlarning mag'lubiyati, hatto mayib bo'lib qolishi yoki o'limi bilan tugallanadi. Bu kurashda erkak individlarning kuchi, o'zaro kurash vositalarining rivojlanganligi (xo'rozlarda pix, tuyuqlilarda shox) katta ahamiyatga ega. Erkak individlar o'rtasidagi bunday kurash ba'zi arilar, asalarilar, qo'ng'izlar, kapalaklarda, baliqlardan kolyushkalarda, repteliyalardan alligatorlarda, poligam qushlar va sut emizuvchilarda keng tarqalgan. Ko'pchilik hayvonlarda erkagi urg'ochisiga nisbatan yirik, baquvvat bo'ladi.

2. Urg'ochi individlar erkak individlardan eng chiroyli, yoqimli hid tarqatuvchi formalarni tanlab oladi. Jumladan, jannat qushlari, argus qirg'ovuli va tuyaqushlarning erkaklari chiroyli patlarini yoyib tovlanadi va turli xil "o'yinlar" qilib, urg'ochilariga o'zini ko'z-ko'z qiladi. Bu hatti-harakatlar ularni birorta urg'ochi individ tanlab olguncha davom etadi.

Tabiatda haqiqatdan ham hayvonlarning urg'ochilari erkaklarini chiroyliligiga qarab tanlaydimi? Bu muammoni aniqlash uchun Sinat-Tomson xoldor to'tilar ustida qiziqarli tajriba o'tkazdi. Bu to'tilar erkagining boshida va yoqachasida urg'ochilariga nisbatan patlar ko'proq bo'lib, 1-3 ta, ba'zan 2-5 ta sariq rangli dog'lari bor. Dog'lar qancha ko'p bo'lsa, yoqachalar ham shuncha ho'rpayib, tovlanib chiroy ochadi. Sinat-Tomson erkak to'tilarni urg'ochi rangiga, urg'ochilarini esa erkak rangiga bo'yadi. Natijada bo'yalgan urg'ochi (aslida erkak) to'tilar atrofida erkak to'tilar parvona bo'lib, haqiqiy urg'ochi to'tilarga e'tibor bermagan. "Erkak" rangiga bo'yalgan urg'ochi to'tilar bo'yalmagan urg'ochi to'tilar yoniga qo'yib yuborilganda esa urg'ochi to'tilar

soxta erkak to'tilarga parvona bo'lib, haqiqiy erkak to'tilarga e'tibor bermagan.

Ayrim qushlarning erkaklarida hech qanday bezak patlari bo'lmaydi. Ular juftlashish oldidan inlarini har xil yaltiroq bezaklar bilan bezaydi. Shu yo'l bilan urg'ochi qushlarni o'ziga jalb qiladi. Ba'zi qushlarning erkaklari (bulbul, bedana) yoqimli ovozi bilan urg'ochilarini o'ziga jalb qiladi.

Hozirgi zamon biologiya fanlarining rivojlanishi tufayli ikkilamchi jinsiy belgilar endokrin bezlarning gormonlari tufayli paydo bo'lishini isbotladi.

### **Hayvonlarning umr ko'rish**

Hayvonlar hayotining uzunligi ko'payish bilan bog'liq. Asalarilarning erkaklari (trutenlari) urg'ochilari bilan qo'shilgandan keyin bir necha sekundda o'ladi. Urg'ochi asalari esa urug'lanishdan keyin 5-6 yil yashaydi. Qoraqurtlarda urchishdan keyin erkagini urg'ochisi tutib olib yeydi yoki erkagi o'ladi. Bir kunli kapalaklarning lichinkasi 1-3 yil yashaydi. Ular jinsiy voyaga yetgandan keyin 1-3 kun yashaydi. Shu davrda ular tuxum qo'yadi, og'iz apparati taraqqiy etmaganligi uchun oziqlana olmaydi va o'lib ketadi. Ayrim baliqlar umri davomida bir marta ko'payadi va o'lib ketadi (lososlar, ugorsimon baliqlar).

Ko'p hujayrali hayvonlarning ayrim vakillarida hayot uzunligi bilan ko'payishi o'rtasida hech qanday bog'liqlik yo'q. Chunki kelib chiqishi jihatidan bir-biriga yaqin bo'lgan hayvonlarning yashash muddati turlicha bo'lishi mumkin. Masalan, kovakichlilardan aktiniyalar 50 yil yashasa, gidra 1-2 yil umr ko'radi. Halqali chuvlchanglardan zuluklar 25-30 yil umr ko'rsa, yomg'ir chuvlchangi 10 yilgacha yashashi mumkin. Gavdasining hajmi yirik bo'lgan hayvonlar kichik hayvonlarga nisbatan uzoq umr ko'rsa ham, bunda aniq bir bog'liqlik yoki umumiy qonuniyat yo'q. Ba'zi mollyuskalar 100 yil va undan ko'proq yashaydi, qurbaqa 6, baqa 35-40, kaptarlar 40-50, sichqon 6, tovushqon 10, kalamush 2-3, ot 30, qoramol 20-35, ayiq 50, sher 35, fil 100 yilgacha umr ko'rish mumkin.

J.L. Byuffonning hisobiga qaraganda, hayot davomiyligi hayvonning o'sish davridan 5-7 marta ko'proq davom etadi. Bu o'lchov qonuniyat bo'lmasa ham, ko'p hollarda to'g'ri ma'lumotlar olish mumkin. Jumladan, it 2 yil davomida o'sadi va 10-15 yil umr ko'radi. Mushuk 1-1,5 yil o'sadi, 8-10 yil yashaydi. Otlar 5 yil davomida o'sadi va 20-30 yil umr ko'radi. Tuya esa 8 yil o'sib, 40 yil umr ko'radi.

Bu hisoblarga asoslanib, A.A. Bogomoles, I.I. Shmalgauzen va boshqa olimlar odam hayotining tabiiy davomiyligi 120-150 yilgacha yetishi mumkin, deb hisoblamog'dalar. Odamning o'rtacha hayot davomiyligi biologik omillar

bilan birgalikda ijtimoiy omillarga ham bog'liq bo'ladi. Masalan, yevropada XVI asrda odamlarning o'rtacha umr ko'rish 21 yilga teng bo'lgan bo'lsa, XVII asrda 26 yilga, XVIII asrda 34 yilga, XX asrning boshlarida 50 yilga yetgan.

Yer shari aholisining o'rtacha hayot uzunligi ko'plab biologik va ijtimoiy omillar bilan belgilanadi. Turmush tarzi, yuqumli kasalliklar, bolalar o'limi, urushlar, iqtisodiy omillar shular jumlasidandir. XIX asrning birinchi yarmida Manchester shahri burjuaziya aholisining o'rtacha hayot uzunligi 38 yilga teng bo'lgan bo'lsa, ishchilarning o'rtacha yoshi 17 yil bo'lgan. Liverpool shahrida esa bu ko'rsatkich 35 va 15 yilga teng bo'lgan.

Ijtimoiy omillarning hayot uzunligiga ta'sirini Rossiya aholisi misolida ham ko'rish mumkin. Rossiyada XX asrning boshlarida hayotning uzunligi o'rtacha 34 yil bo'lgan bo'lsa, XX asrning oxirlariga kelib bu ko'rsatkich 68-70 yilga yetgan.

Odam umrining uzunligini bir qancha uzoq umr ko'rgan odamlar misolida ham ko'rish mumkin. Jumladan, 1912 yilda Borodin maydonida Rossiya askarlarining Vatan urushidagi g'alabasining 100 yilligi nishonlanayotganda ana shu urushda qatnashgan Anton Vinyukov 128 yoshida tantanalarda qatnashgan. Vasiliy Tishkin 1951 yilda 145 yoshga kirib vafot etgan bo'lsa, Maxmud Eyvazov 152 yoshida vafot etgan. Odam hayoti 207 yilgacha davom etishi mumkinligi hujjatlardan ma'lum. Angliyada yashagan Tomas Korne 1588 yilda tug'ilib, 1795 yilda, ya'ni 207 yoshida vafot etgan.

Uzoq umr ko'rishga ijobiy ta'sir etuvchi biologik va ijtimoiy omillarning o'zgarishi, tibbiyot fanining taraqqiyoti tufayli yer yuzi aholisining o'rtacha umr ko'rish uzayib bormoqda. Yaponiyada 1 million aholiga 75-90 yoshli 1 nafar odam to'g'ri kelsa, Angliyada 6, Fransiyada 7, AQShda 15 nafarni tashkil etadi.

Gruziya, Ozarbayjon kabi mamlakatlarda ekologik muhitning qulayligi, turmush tarzi va boshqa omillar yetarli bo'lganligi tufayli bu yerlarda yashayotgan aholining o'rtacha hayot uzunligi nisbatan yuqoridir.

### **Qarish va uning mexanizmi**

Qarish yosh ulg'aya borishi bilan organizmni tashkil etadigan organ va sistemalarda paydo bo'ladigan o'zgarishlar bo'lib, bu o'zgarishlar organizmning hayotga moslashuv imkoniyatlarining susayishiga, ya'ni qarishiga olib keladi. Patologik qarish (barvaqt qarish) biror kasallik oqibatida yuzaga keladi. Fiziologik qarish (tabiiy qarish) uzoq umr ko'rishga to'siq bo'lmaydi, aqliy va jismoniy kuch, ish qobiliyati saqlanadi. Qarish odamda

shartli ravishda 75 yoshdan keyin boshlanadi.

Qarish organizmni tashkil etadigan hujayralardan boshlanadi. Shuning uchun hujayra umri va qarish mexanizmi bilan tanishamiz.

Tabiatdagi barcha tirik organizmlar hujayralarining yashash muddati har xil bo'ladi. Masalan, leykositlar bir necha kun, eritrositlar 120 kun, epiteliyal hujayralarning ko'pchiligi ham bir necha kun yashashi aniqlangan. Ammo ayrim hujayralar organizm umrining oxirigacha yashay olish xususiyatiga ega. Masalan, nerv, skelet, muskul, hujayralari shular jumlasidandir.

Barcha sut emizuvchilar hujayralarining hajm jihatdan ortib borishi bilan birgalikda ular nobud bo'lishi ham mumkin. Jumladan, o'rtacha vazndagi o'rta yoshli odam organizmida sekundiga taxminan 2 mlrd eritrosit nobud bo'ladi va ularning o'rniga suyak ko'migidan hosil bo'lgan yangi eritrositlar qon oqimiga chiqadi.

Hujayralar hayotining uzunligi organizmda sodir bo'ladigan morfologik, fiziologik va biokimyoviy o'zgarishlar yig'indisiga bog'liq ekanligi ilmiy jihatdan asoslab berilgan.

Morfologik o'zgarishlarga hujayra yadrosi hajmining kichiklashishi hamda zichlashishi, hujayralar o'rtasidagi chegaralarning yupqalashishi, sitoplazmada vakuolalarning ko'payishi kabi o'zgarishlar kiradi.

Fiziologik o'zgarishlarga qari hujayralarning amitoz usul bilan ko'payishi natijasida funksional faolligining ortib borishi va moslanish reaksiyalari paydo bo'lishiga olib ketishi kiradi.

Biokimyoviy o'zgarishlarga asosan sitoplazmada eskirish pigmenti hisoblangan sariq-qizg'ish rangli lipofussin moddasi miqdorining ortishi va to'yinmagan lipid molekulalarining oksidlanishi kiradi.

Qarib borayotgan hujayralarda suvning miqdori kamayib boraveradi, fermentlarning faolligi pasayadi, xolesterin ko'payadi, lesitin ham ortib boradi. Shuningdek, hujayralardagi moddalar almashinuvi jarayonlarida ham jiddiy o'zgarishlar sodir bo'ladi. Masalan, nafas olish pasayadi, oqsillar sintezi sekinlashadi, natijada hujayraning har xil jarohatlovchi agentlarga nisbatan qarshilik ko'rsatish imkoniyati pasayadi, hujayra passiv holatga o'tib boradi.

Hujayraning qarishi. Qarib borayotgan hujayralarning dastlabki yoshlik davrini qaytarib bo'lmaydi. Chunki hujayralarning qarishi va nobud bo'lishi barcha hujayralar va organizmlarda yuz beradigan tabiiy jarayon hisoblanadi. Organizmlar qanchalik murakkab sistemadan iborat bo'lsa ham, albatta qariydi va nobud bo'ladi. Hujayraning qarishiga oid bir qancha nazariyalar yaratilgan.

I.I. Mechnikovning qarishga oid nazariyasiga ko'ra, asosan qarish jarayoni

turli xil zaharli moddalar ta'sirida sodir bo'ladi. Toksinlar turli xil mikroorganizmlar tomonidan ichakda va boshqa organlarda hosil qilinadi. Bu toksinlar ta'sirida hujayralarning normal hayotiy jarayonlari, ayniqsa, moddalar almashinuvi jarayonlarida ko'plab salbiy o'zgarishlar sodir bo'ladi. Masalan, zaharli moddalar ta'sirida fermentlar faoliyati buzilib, oqsil biosintezi pasayadi va turli "xatolarga" yo'l qo'yiladi.

Chex olimi Rujichka nazariyasiga asosan, sitoplazmada kolloid moddalar o'z-o'zidan beixtiyor o'zgarishi hujayra qarishiga olib keladi. Kolloidlar ajralishining pasayishi, erishining yomonlashishi bunga asosiy sabab bo'ladi.

Genetik nazariyaga ko'ra, qarish hujayralarning irsiy omillariga bog'liq bo'ladi. Bu nazariyaning asosida barcha hujayralar, jumladan, organizmning uzoq umr ko'rishi irsiy omilga bog'liq, deb hisoblanadi.

Hujayralarning qarish mexanizmi. Ko'plab ilmiy kuzatishlarga ko'ra, organizmdagi hujayralarning qarishi yoki nobud bo'lishi shu organizmning halok bo'lishiga olib kelmaydi. Chunki ba'zi hujayralar tiklanish (regenerasiya) xususiyatiga ega. Bundan tashqari, ayrim hujayralar bo'linish hisobidan ko'payadi va shuning evaziga yangilanib turadi. Masalan, terining epitelial hujayralari, eritrositlar va leykositlar doimo yangilanib boraveradi.

Hujayralarning qarib boshlashi ularning nobud bo'lishiga olib keladi. Lekin uzoq vaqt yashaydigan (nerv, muskul, skelet) hujayralarining qarishi butunlay boshqacha jarayon asosida boradi. Masalan, vaqt o'tishi bilan hujayrada moddalar almashinuvi jarayonlari o'zgara boshlaydi, sitoplazmada pigment donachalari, yog' tomchilari to'plana boshlaydi. Bu esa hujayraning qarishiga, keyinchalik nobud bo'lishiga olib keladi.

Tekshirishlardan ma'lum bo'lishicha, hujayra va to'qimalar normal oziqa muhitida uzoq vaqt yashashi mumkin. Masalan, tovuq jo'jasining to'qimalari, ularga talab etilgan normal oziqa va ekologik muhitni yaratish va ularni yangilab turish tufayli qariyib 50 yil yashaganligi ma'lum.

Hujayralarning bo'linish jarayonida normal muhit sharoiti yetishmasligi, turli xil agentlarning salbiy ta'siri hujayra hayotiga salbiy ta'sir etishi mumkin. Masalan, anomal mitoz natijasida xromosomalar qiz hujayralarda bir xil tarqalmasligi mumkin. Bu holatlar salbiy oqibatlarga olib keladi.

Shunday qilib, hujayralarning qarishi va nobud bo'lishi ma'lum qonuniyatlar asosida yuz beradi. Bu jarayonni to'xtatib qolish yoki o'zgartirish vositalari hozircha aniqlangani yo'q. Lekin ayrim hujayralarni yetarli oziq manbai bilan ta'minlab turish orqali uzoq vaqt saqlash mumkin.

Hozirgi vaqtda ko'plab olimlar inson umrini uzaytirish muammosi ustida ilmiy-tadqiqot ishlari olib bormoqdalar. Organizmning halok bo'lishi faqatgina ayrim katta hayotiy ahamiyatga ega bo'lgan hujayralarning nobud bo'lishi yoki

ishdan chiqishi natijasida yuz bermasdan, boshqa milliard-milliard hujayralarning mutlaqo sog'lom holda saqlanib qolishi tufayli yuz berishi isbotlangan.

Bu hujayralar esa organizm halok bo'lgani bilan o'zining vazifalarini ma'lum vaqtgacha bajara olishi mumkinligi ham isbotlangan.

Hujayraning nobud bo'lishi. Hujayralarning nobud bo'lishi ular hayotining eng so'nggi bosqichi hisoblanadi. Bu jarayon ayrim hujayralarda juda tez va qisqa vaqtda yuz bersa, ayrim hujayralarda uzoq vaqt davomida sodir bo'ladi. Bunda dastlab hujayralarning hayotiy faoliyatlari pasayib boradi, keyin ular nobud bo'ladi. Masalan, golokrin bezlar ustida olib borilgan kuzatishlardan ma'lum bo'lishicha, hujayraga salbiy ta'sir etuvchi moddalar sintezi kuchaysa, shu hujayra nobud bo'ladi. Agar hujayraga salbiy ta'sir etuvchi yoki jarohatlovchi agent ko'p bo'lib, ular tez ta'sir ko'rsatsa, hujayra qisqa vaqt ichida nobud bo'ladi. Agar agent ta'siri sust bo'lsa, hujayradagi salbiy o'zgarishlar asta-sekinlik bilan davom etadi va hujayraning nobud bo'lishi uchun uzoq vaqt kerak bo'ladi.

Hujayra nobud bo'lishining yana bir sababi ta'sirlanish jarayonining kuchayib borishidir. Bunda paranekroz nekrobiozga (grekcha necros - o'lik, bios - hayot) aylanadi yoki hujayra asta-sekin nobud bo'la boshlaydi.

Elektron mikroskop orqali kuzatishlardan ma'lum bo'lishicha, dastlab hujayralarda o'ta nozik nekrobiotik o'zgarishlar sodir bo'ladi. Bunda endoplazmatik to'ring ayrim qismlari erib ketadi, bazofil donachalarning jarohatlanishi va ribosomalar funksiyasining buzilishi, glikogenning yo'qolishi, oqsil biosintezining to'xtab qolishi kabi holatlar kuzatiladi.

Umuman, sitoplazmaning elektrolitik tarkibi o'zgaradi, yadroda lipoprotein, nukleoproteid, globulin kabi moddalarning biologikxususiyatlari pasayadi, fermentlar, lizosoma, membrana va boshqa hujayra elementlari jarohatlanadi va hujayra nobud bo'ladi.

Bunday o'zgarishlar hujayraoqsilida, uglevodlarida, DNK valipidlarida ham o'z aksini topadi. Shuningdek, yadroda ham katta va jiddiy o'zgarishlar kuzatiladi, ya'ni yadro shishadi va erib ketadi yoki bujmayib mayda bo'laklarga bo'linib ketadi.

Shunday qilib, hujayraning nobud bo'lishi tabiiy biologik jarayon hisoblanadi. Bu esa yagona qonuniyat "vujudga kelgan tirik organizmlar, ularning naqadar murakkab tuzilishidan va rivojlanishidan qat'iy nazar, nobud bo'lishi shart", degan talabga javob hisoblanadi. Tabiatdagi barcha tirik mavjudot bu qonundan mustasno emas.

## **Organizmning qarishi va qarilik**

Qarish individual rivojlanishning ma'lum bir bosqichi bo'lib, qarigan organizmning jismoniy holati, tashqi ko'rinishi o'zgaradi. Qarilik belgilari ko'payishdan keyingi davrda paydo bo'ladi. Qarilikning boshlanishi reproduktiv faoliyat tugashi bilan boshlanmaydi. Haqiqatdan ham menopauza tuxum hujayra yetilib chiqishining to'xtashini bildiradi. Ammo menopauza va ayrim tashqi belgilar qarilikni bildirmaydi. Qarilikning ko'plab belgilari reproduktiv faoliyat to'xtashidan oldin ham boshlanadi. U jismoniy holat (soch to'kilishi, ko'rishning o'zgarishi), ba'zi organlar funksiyasining o'zgarishida namayon bo'ladi. Masalan, erkaklarda jinsiy gormonlar ishlab chiqarilishining ko'payishi va gipofizning gonadotrop gormonlari ishlab chiqarilishining ko'payishi 25 yoshlardan boshlanadi.

Odamning biologik yoshini aniqlashning murakkabligi shundaki, qarilikning ayrim belgilari har xil yoshda va davrda paydo bo'ladi. Bundan tashqari, yosh bilan bog'liq o'zgarishlar turli yoshda bir-biridan farq qiladi. Masalan, terining elastikligi 30 yoshli ayol va 80 yoshli erkakda bir xil biologik yoshda bo'ladi. Shuning uchun ayollar terisini doimiy parvarish qilib turishlari lozim. Biologik yoshni aniqlash uchun organlar funksiyasi va boshqa belgilariga asoslangan testlardan foydalaniladi. Masalan, nerv impulslarining tarqalishi 20-90 yosh orasida 10% ga, o'pkaning tiriklik sig'imi 50% ga kamayadi.

Qarilik organizmda qarilik belgilari paydo bo'lishi bilan aniqlanadi. Bu jarayon individning molekula, hujayra, to'qima va organlarini egallaydi. Har xil organlarda paydo bo'lgan qarilik belgilarining yig'indisi organizm hayotchanligining, moslanish va gomeostazning pasayishi bilan belgilanadi. Masalan, kalamushni 3 minut sovuq suvga solib qo'yganda, tana haroratini tiklash uchun yosh individ uchun 1 soat, o'rta yosh uchun 1,5 soat, qari individ uchun 2 soat vaqt kerak bo'lgan.

Shunday qilib, qarilik o'limga olib keladi. O'lim bo'lmasa, evolyusiya jarayonining asosiy sharti avlodlar almashinuvi sodir bo'lmaydi. Odam va yuksak umurtqali hayvonlar o'limga olib keladigan ko'plab holatlardan o'zini saqlashi mumkin. Bunda immunitetning ahamiyati kattadir.

### **Qarish jarayonida organlarda sodir bo'ladigan o'zgarishlar**

Ontogeneznining faol reproduktiv davri tugashi bilan organizmni tashkil etadigan organlarda ba'zi o'zgarishlar sodir bo'lishi kuzatiladi.

Odamda 40-50 yoshlardan keyin qarilik belgilari, ayniqsa, terida sezila

boshlaydi. Chandiqlar, ajinlar, teri osti yog' to'qimasining kamayishi bilan paydo bo'la boshlaydi, terida pigmentli dog'lar hosil bo'ladi, soch-soqol oqaradi, ter bezlari kamayib, teri quruq, dag'al bo'lib qoladi.

40 yoshdan keyin qarilik yurak qon tomirlar sistemasida sezilarli bo'ladi. Qon tomirlari devorida lipidlar, xolesterin to'planib qoladi, har xil stimullovchi omillarga javobi pasayadi. Qon tomirlari devorida va yurakda muskul to'qimasi o'mida biriktiruvchi to'qima o'sadi. Natijada yurak ishining effektivligi pasayadi. Jumladan, 75 yoshli odamning bosh miyasida qon aylanishi 30 yoshli odamga nisbatan 20% ga kamayadi.

O'pka alveolalari o'rtasidagi to'siq yemirilib, nafas yuzasi qisqaradi. Natijada o'pkada gazlar almashinuvi 75 yoshli odamda 30 yoshli odamga nisbatan 56% ni tashkil etadi.

Ovqat hazm qilish organlariga tishning tushib ketishi katta ta'sir ko'rsatadi. Buning oqibatida ovqatning hazm bo'lishi qiyinlashadi, hazm bezlari faoliyati buziladi, ichaklar harakati o'zgaradi.

Qarilik davrida siydik ajratish organlari faoliyati pasayadi. 75 yoshli odamda siydik filtratsiyasi 30 yoshli odamga nisbatan 31% ga pasayadi. Chunki ko'plab nefronlar (30 yoshga nisbatan 44%) o'ladi.

Qarilik jarayonida skelet va muskullarda ham o'zgarishlar kuzatiladi. Ko'ndalang yo'lli muskullarning qisqarish kuchi kamayadi, tez charchash va muskullar atrofiyasi kuzatiladi. Suyaklarning mustahkamligi pasayadi.

Qarish jarayonida reproduktiv organlarning jinsiy gametalar va gormonlar ishlab chiqarish funksiyalarida katta o'zgarishlar sodir bo'ladi. Ayollarda oogenez to'xtaydi, erkaklarda to'la yetilgan spermatozoid hosil bo'lishi ancha oldin to'xtaydi.

Erkaklarda testosteron, ayollarda estradiol va progesteron ishlab chiqarilmaydi. Ammo gipofizning follikulani stimullovchi gormoni 80-90 yoshli ayolda 20-30 yoshli ayolga nisbatan 14 marta, lyuteinlovchi gormon 5 marta ko'p bo'ladi. Bunday holat reproduktiv organlar funksiyasiga salbiy ta'sir etadi. Shuningdek, qari organizm to'qimalarining gormonlar ta'siriga javobi ular reseptorlarining soni kamayganligi tufayli pasayadi. Qari organizmda endokrin bezlar faoliyati ham o'zgaradi. Jumladan, qalqonsimon bezning triiodtironin vatiroksin gormonlarining miqdori qondakamayadi, gipofizning tireotrop gormoni ko'payadi.

Organlarda sodir bo'ladigan bunday turli xil funksional o'zgarishlar nerv sistemasi orqali boshqarilishi, koordinasiyalanishi va integrasiyalanishi lozim. Nerv sistemasida sodir bo'ladigan bunday o'zgarishlar tufayli neyronlar nobud bo'lishi 15-20% dan 70-75% gacha yetishi mumkin. Qolgan nerv hujayralarining o'lchami ortib, qo'shimcha tolalar hosil qiladi. Ular nobud

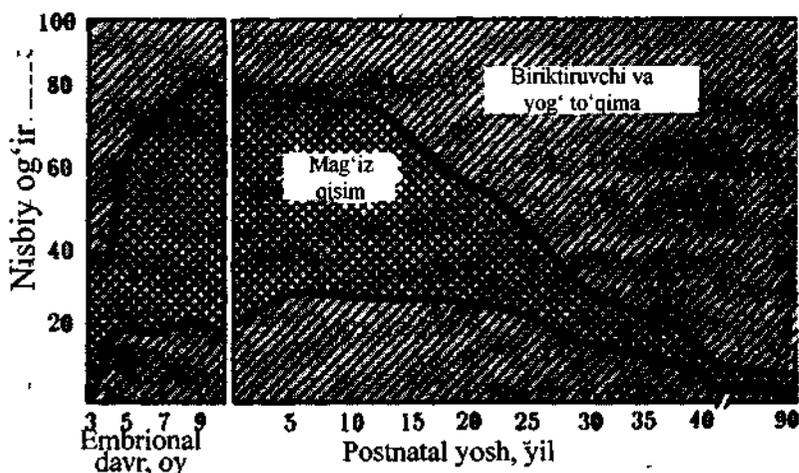
bo'lgan nerv hujayralarining o'rinbosari vazifasini bajaradi. Ammo 40-50 yoshdan keyin to'qimalarda nerv ta'sirining yetishmovchiligi sezila boshlaydi.

Qarish jarayonida nerv sistemasining funksional o'zgarishi nerv hujayralari sonining kamayishi, mediator sintezining pasayishi, nerv markazlari o'rtasidagi aloqaning buzilishi, nerv impulsi o'tish tezligining pasayishi bilan bog'liq. Qariyotgan organizmda shartli reflekslar qiyinchilik bilan hosil bo'ladi. Odamlarda aqliy qobiliyat 55-70 yoshlarda ham 20-30 yoshdagi kabi saqlanadi, 55-60 yoshlarda esa ijodiy qobiliyatning ikkinchi marta namoyon bo'lishi kuzatiladi.

Qarishning muhim belgilaridan biri regulyasiya mexanizmlarining pasayishidir. Buning sababi gipotalamus faoliyatining va u bilan bog'liq bo'lgan biologik soatning o'zgarishidir.

Qarish tufayli sezgi organlari faoliyati ham pasayadi. Ko'zni harakatga keltiradigan muskullarning ish qobiliyati pasayadi. Bular ko'rish qobiliyatining pasayishiga olib keladi. Eshitish pasayadi, qari odamlarda hid va ta'mni sezish pasayadi. 75 yoshli odam 30 yoshli odamga nisbatan piyoz achchiqligini 36% ga sezadi. Bunday odamlarda muozanat buziladi.

Qari odamlarda immun sistema faoliyati o'zgaradi, gumoral va hujayra immuniteti pasayadi. Immun sistema timus faolligiga bog'liq bo'lib, jinsiy voyaga yetganda bu bez involyusiyaga uchraydi (121-rasm).



121-rasm. Ayrisimon bezning yoshga bog'liq holda o'zgarishi (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).

Tajribada ayrisimon bez olib tashlangan sichqonlarda hayot uzunligi qisqarganligi kuzatilgan. Aksincha, timus va suyakning bosh qismi ko'chirib o'tkazilganda 19 oylik sichqonlar 4 oylik sichqondek yasharganligi aniqlangan. Bunday hayvonlarning ba'zilari odatdagi hayvonlarga nisbatan 1/3 qism ko'p yashagan. Qari organlarda eritrosit ishlab chiqarish 6 martagacha kamayadi.

Shunday qilib, qarilik hamma organlarga tarqaladi. Bu jarayonlarning tezligi turli xil organizmlarda har xil tezlikda sodir bo'ladi.

### Qarish genetikasi

Qarish organizmning molekulasidan organlar sistemalarigacha qamrab oladi. Buning natijasida biologik o'lim ehtimoli ortib boraveradi.

Ba'zi kuzatishlar asosida hayot uzunligi irsiyatga bog'liqligi va qarish genetik jihatdan nazorat qilinishi, hatto qarishning maxsus genetik dasturi borligi haqidagi mulohazalar keyingi paytlarda keng tarqalmoqda. Birinchidan, hayot uzunligi turning belgisi hisoblanadi. Bu turning evolyusiyasi jarayonida paydo bo'lgan embrion rivojlanishining davomiyligi va jinsiy voyaga yetishi bilan bog'liq (9-jadval).

Ikkinchidan, umr uzunligi bir tuxumdan paydo bo'lgan egizaklarda deyarli bir xil bo'ladi. Bir tuxumdan paydo bo'lgan egizaklarda hayot uzunligining farqi 14,5 yilni, har xil tuxumdan paydo bo'lgan egizaklarda esa 18,7 yilni tashkil etadi.

Uchinchidan, hayot davomiyligini qisqartiradigan va qarilik belgilarining ertaroq paydo bo'lishiga olib keladigan irsiy kasalliklar aniqlangan. Masalan, Xatchinson-Gilford sindromida (bolalik yoshida qarish) birinchi yoshdayoq o'sishdan orqada qolish, soch to'kilishi, ateroskleroz kuzatiladi. Jinsiy voyaga yetmaydi va 30 yoshgacha o'lim sodir bo'ladi. Bu sindromda autosoma bilan bog'liq dominant irsiylanish sodir bo'ladi.

To'rtinchidan, laboratoriya sharoitida olingan meva pashshasi va sichqonning inbriding liniyalari o'rtacha va maksimal hayot uzunligi bo'yicha ota-ona formalaridan uzoq yashashi aniqlangan.

Beshinchidan, gomozigota meva pashshalari kam yashashi aniq bo'ldi. Ularni o'zaro chatishtirishda 3:1 nisbatda ajralish sodir bo'lishi kuzatiladi. Shunday ma'lumotlar sichqonlarda ham olindi. Odamlarda Marfan sindromida biriktiruchi to'qimada o'zgarishlar sodir bo'lib, yurak porogi, adernalin ko'p ishlab chiqarilishi kabi holatlar kuzatiladi. Bu omillar hayotning qisqarishiga olib keladi.

Oltinchidan, odamlarda ota-ona va bola hayot uzunligi o'rtasida ijobiy bog'liqlik borligi aniqlangan.

### 9-jadval

Sut emizuvchilarning har xil turlarida hayotning maksimal uzunligi, embrional rivojlanishning uzunligi va jinsiy voyaga yetish yoshi (V.N.Yarigin va boshqalar, 1999 bo'yicha).

Turlar	Hayotning maksimal uzunligi, oy	Homiladorlikning uzunligi, oy	Jinsiy voyaga yetish yoshi, oy
Odam	1380	9	144
Hindiston fili	840	21	6
Ov	744	11	12
Shimpanze	534	8	120
Qo'ng'ir ayiq	442	7	72
It	408	2	7
Qoramol	360	9	6
Makaka-rezus	348	5.5	36
Mushuk	336	2	15
Cho'chqa	324	4	4
Saymiri	252	5	36
Qo'ylar	240	5	7
Echki	216	5	7
Qo'ng'ir olmaxon (tiyin)	180	12	1,5
Evropa quvoni	156	1	12
Dengiz cho'chqachasi	90	2	2
Uy quvoni	56	0,7	2
Yaltiroq olmaxon	48	0,5	2
Sichqon	420,7		1,5

Bu ma'lumotlardan xulosa shuki, hayot uzunligi va qarish genetik jihatdan nazorat qilinadi. Ammo bu nazoratning mexanizmi hozircha noma'lum bo'lib qolmoqda. Ota-onalar va bolalar hayot uzunligini o'rganish shuni ko'rsatdiki, ota-onaning o'rtacha hayot uzunligining har 10 yiliga bolalari 1 yil ortiq yashaydi. Masalan, ota-onasi 70 yil yashagan bo'lsa, bolasi 77 yil yashashi mumkin.

Qarishni genetik nazorat qilishni o'rganish asosida shu narsa aniqlandiki, uning genetik dasturi yo'q ekan. Ammo qarish tezligiga bir qancha omillar, jumladan, genetik omil ham ta'sir ko'rsatadi. Genetik omillarning har xil

turlari bor. Birinchidan, genlarning pleyotrop ta'siri qarishga sabab bo'lmoqda. Agar ma'lum genlar pleyotrop ta'sir etib, individual rivojlanishda ijobiy ta'sir ko'rsatsaham, ba'zan fenotipdasalbiy ko'rinish hosil bo'lishi mumkin. Bu esa qarish jarayonini tezlashtirishi mumkin.

Ikkinchidan, somatik hujayraning genotipida, ayniqsa, regulyator nukleotidlar ketma-ketligida xatolar (mutasiyalar) to'planadi. Natijada yosh o'tishi bilan hujayra ichida DNK bilan bog'liq salbiy o'zgarishlar paydo bo'ladi.

Uchinchidan, qarish jarayoniga genetik ta'sir surunkali kasalliklar, jumladan yurakning ishemik kasalliklari, ateroskleroz, gipertoniya kabi kasalliklarning kuchayishiga olib kelishi mumkin. Qonda xolesterin miqdorining ortishi ham irsiylanadi. Bu kasallik har 1000 kishidan 6-8 nafarida uchraydi. Uzoq yashayotgan odamlarni o'rganish shuni ko'rsatdiki, ular surunkali kasalliklarga chidamli bo'lar ekan. Masalan, 80 yoshli odamlarning 86% i aterosklerozning boshlang'ich bosqichi bilan kasallanganligi aniqlangan. Uzoq yashovchi odamlarning qarindoshlarida nerv sistemasining qarishi 15-20 yilga kechikkanligi ham aniqlangan.

Demak, genotip qarish jarayonini boshqarishdaishtiroketadi. Shuningdek, genotip qarish jarayonigato'sqinlikham qiladi, qarilik bilan bog'liq bo'lgan kasalliklar paydo bo'lishiga yo'l qo'ymaydi.

### **Hayot sharoitining qarish jarayoniga ta'siri**

Hayvonlar hayoti tabiiy-geografik, ayniqsa, iqlim sharoitlari bilan belgilansa, odamlarda ijtimoiy-iqtisodiy omillar ham hisobga olinadi.

Hayot sharoitining qarish jarayoniga ta'siri bir necha yo'llar bilan o'rganiladi. Birinchidan, har xil sharoitda yashayotgan organizmlarning o'zgarish tezligini o'rganish orqali aniqlanadi. Ikkinchidan, har xil sharoitda yashayotgan populyasiyalarning o'limi yoki uzoq yashashining sabablari bir-biriga solishtirilib o'rganiladi. Chunki uzoq yashash hayot sharoitlarining umumlashtirilgan ko'rsatgichi hisoblanadi. Uchinchidan, yer sharidagi uzoq yashovchilarning tarqalishini o'rganish ham muhimdir.

Hayot sharoitining qarishga ta'sirini baholashda ayrim belgilarni tanlash lozimki, bu belgilar yosh o'tishi bilan o'zgarib boradi. Laboratoriya hayvonlari uchun ular quyidagilar: 1) kollagen va elastin biriktiruvchi to'qimalarda oqsilning holati; 2) yurak va qon aylanish sistemalarining holati; 3) nerv sistemasi vayurak hujayralaridalipofussin pigmentining miqdori; 4) harakat faolligining ko'rsatkichlari; 5) qo'lga o'rgatishga layoqati.

Ko'plab hayot sharoitlarining qarish tezligiga ta'siri o'rganilgan. Jumladan, past harorat, passiv harakat, ionli nurlanish, havoda kislorodning ko'p bo'lishi shular jumlasidandir. Meva pashshasida atmosferada kislorod miqdorining 3 marta oshishi qarish jarayonini tezlashtiradi. Natijada hujayralarda li pofussin miqdori ko'payadi, hayot uzunligi esa 2 marta qisqaradi. Agar quyonlarda og'ir harakat yuzaga keltirilsa, yurak urishi, arterial bosim pasayadi. Bunday quyonlar normal sharoitda yashayotgan quyonlarga nisbatan 1,5 marta ortiq yashaganligi aniqlangan. Qarish jarayoniga organizmning hamma qismlari qatnashadi. Organizmning muhim xususiyati uning geterogenligi bo'lib, qarilikda hujayra, to'qima va organlar o'zgaradi. Bu o'zgarishlar har xil yoshda sodir bo'ladi. Boshqacha aytganda, bu o'zgarishlar moslanish xarakterida bo'lib, bunday moslanish funksional va tuzilish jihatdan yo'qotilgan qismlarni tiklashga qaratilgan bo'ladi. Bunday holatlarda qarish tezligini aniq belgilab bo'lmaydi. Shuning uchun kelajakda qarishning umumlashtirilgan mezonini ishlab chiqilishi lozim.

Hayot uzunligi ko'rsatkichi bo'yicha qarishni o'rganish statistik xarakterda bo'lib, bunda ijtimoiy-iqtisodiy, geografik, ekologik omillar, tuproqning tarkibi, radiatsiya va boshqa omillar hisobga olinadi.

Hayot uzunligiga ijtimoiy-iqtisodiy omilning ta'sirini bir populyatsiya aholisida, ammo har xil davrda, qo'shni mamlakatlar aholisi hayot sharoitini bir-biriga taqqoslash orqali o'rganish mumkin.

XX asrda yevropa, Shimoliy Amerika, Osiyo va Afrika aholisining hayot sharoiti ma'lum darajada o'zgardi. Bu mamlakatlar aholisining hayot darajasi o'sdi, oziq-ovqat, uy-joy, tibbiy xizmat ancha yaxshilandi. Natijada aholining o'rtacha yoshi XX asrning 90-yillarida XIX asrning 90-yillariga nisbatan 2 barobar o'sdi. Masalan, XX asrning boshlarida Rossiya aholisining o'rtacha yoshi 32 yosh bo'lsa, 1987 yilda xotin-qizlarda 64 yosh, erkaklarda 73 yoshni tashkil etgan.

Ko'plab iqtisodiy jihatdan rivojlangan mamlakatlarda bu ko'rsatkich 70 yoshdan yuqori bo'lib turgan ayni paytda, ba'zi rivojlanayotgan mamlakatlarda 40 yoshga ham yetmaydi.

Demak, hayot uzunligi ijtimoiy-iqtisodiy omillarga bog'liq ekan. Ijtimoiy-iqtisodiy omillarning yaxshilanishi qarish jarayonini sekinlashtiradimi? Bolalar o'limi, jinsiy voyaga yetgandan keyingi turli sabablarga ko'ra o'lim sodir bo'lib turadi. Bunday holatlar XX asrning boshi va ikkinchi yarmida bir xil bo'lganligi statistik ma'lumotlardan ma'lum. Demak, iqtisodiy-ijtimoiy omillar yaxshilanishi yoshlik davrlardagi o'lim ehtimolini pasaytiradi, ammo qarish tezligini o'zgartira olmaydi. XX asrda hayot darajasi o'zgarishi bilan qarish tezligi pasaymaganligini ko'plab iqtisodiy jihatdan rivojlangan

mamlakatlar aholisi misolida aniqlangan. Shunday qilib, odamlarning ijtimoiy-iqtisodiy sharoitlarining yaxshilanishi ularning ma'lum omillarga chidamlilikini oshiradi. Bunday omillar iqtisodiy jihatdan rivojlanmagan mamlakatlarda o'lim bilan tugashi mumkin.

yevropaning ko'pchilik mamlakatlarida XX asrda hayot uzunligining qisqaligi bilan (35-40 yosh) birgalikda uzoq umr ko'rish (115-120 yosh) holatlari hayot sharoitlarining yuqoriligi bilan isbotlanadi. Ammo bu omil fiziko-kimyoviy, iqlim va boshqa omillarning hayot uzunligiga ta'sirini o'rganishda muammolar paydo bo'lishiga olib kelmoqda. Ayni paytda erkaklar hayot uzunligi o'rtacha 67,3-74,1 yosh, xotin-qizlarniki esa 74,2-79,9 yoshni tashkil etmoqda.

Finlyandiya hayot uzunligi yevropa bo'yicha eng past (1980 yilda 69,2 yosh) va yurak qon tomirlari kasalliklaridan o'lim bo'yicha eng yuqori ko'rsatgichga ega. Finlyandiyaning tuproq tarkibi o'rganilganda, selen mikroelementi nihoyatda kamligi va finlar qonida selen kam ekanligi aniqlandi. Jumladan, selen AQSh aholisi qonida 0,206 mkg/ml bo'lsa, finlar qonida 0,056-0,081 mkg/ml miqdorda uchrashi aniqlangan. Agar erkaklar qonida selen konsentratsiyasi 0,045 mkg/ml dan kam bo'lsa, yurak qon-tomir kasalliklari bo'yicha o'lim 2,7 marta, yurakning ishemik kasalliklari bo'yicha o'lim esa 3,6 marta ortadi. Qarishning selen bilan bog'liqligi shundaki, bu element glutaminoperoksidaza fermenti tarkibiga kiradi. Bu ferment membrana va boshqa hujayra tuzilmalarini buzadigan vodorod pereoksid va organik gidroperoksidlarning parchalanishini tezlashtiradi.

Selen hayot faoliyati uchun zarur bo'lgan omillarning bittasi bo'lib, bunday omillar juda ko'p, ularning ayrimlari hozirgacha aniqlanmagan deyish mumkin. Boshqa tomondan Finlyandiya aholisiga selen yetishmasligi ayollarga ta'sir etmaydi va ular yevropada eng uzoq yashaydiganlardan (1980 yilda o'rtacha 77,6 yosh) hisoblanadi. Aniqlanishicha, buning sababi genotipik har xillikda ekan. Erkaklarning hamma hujayralarida onadan olingan X-xromosoma faol bo'ladi, ayollarning esa hamma hujayralarida otadan va onadan olingan X-xromosomalar faol bo'ladi.

Atom va vodorod qurollarini sinash, yadro energetikasining va quurilmalarining rivojlanishi havoda radiasiya miqdorining ko'payishiga olib kelmoqda. Hisoblarga qaraganda, tirik organizmlar har bir avlodining 1 gr miqdorda radiasiya bilan nurlanishi 1 mln. tirik organizm umrini jami 50 000 yilga qisqartiradi. Hozirgi davrda odamning har bir avlodi tabiiy va sun'iy radiasiya bilan 0,05 gr miqdorda nurlanmoqda. Tirik to'qimaga ionli nurlanish erkin radikal hosil bo'lishiga olib keladi. Erkin radikallar esa yurak-qon tomirlar kasalliklari va rak paydo bo'lishiga olib keladi. Bunday

kasalliklar paydo bo'lishi esa qarishga va o'limga olib keladi. Hayot sharoitlarining qarish jarayoniga ta'sirini uzoq umr ko'ruvchilarda o'rganish mumkin. Uzoq umr ko'rish indeksi 60 yoshdan ko'p yashaganlarga nisbatan chiqariladi, ya'ni: 90|60 -1000, bunda 90-uzoq umr ko'ruvchilar soni; 60 esa 60 va undan ko'p yoshlilar populyasiyasi a'zolarining soni. Bu ko'rsatkich bo'yicha abxazlar Abxaziyada, ozarbayjonlar Naxichevanda, balkarlar Kabardino-Balkariyada, ingushlar Shimoliy Osetiyada va Ingushetiyada 60%, evenkiyalarda Yoqutistonda 50% ni tashkil etadi.

Demak, uzoq umr ko'rish ma'lum etnik gruppalariga xos bo'lib, ular asosan qishloq joylarda yashaydi va oila qurishi ham yuqori darajada alohidalashgan. Bu hayot tarzi bilan ham bog'liq. Ammo ozarbayjonlarning Gruziya va Ozarbayjonda yashaydiganlarida Naxichevandagilarga nisbatan uzoq umr ko'rish indeksi 10% ga past ekanligi aniqlangan. Ruslarning uzoq umr ko'rish indeksi Kavkaz va Yoqutistondagi mahalliy aholiga nisbatan ancha past.

### **Qarish jarayoniga turmush tarzining ta'siri**

Turmush tarzi faqat odamlarga taalluqli bo'lib, odam o'z qilmishlarini anglashi va u yoki bu holatlarda tanlash huquqiga ega bo'lgan individum hisoblanadi. Har kunlik turmush tarzini odamlarga tashqi muhit omillari majbur etadi. Turmush tarzining qarish tezligiga ta'siri shundaki, o'sish davrlarida paydo bo'lgan zararli odatlar insonning butun hayoti davomida saqlanib qoladi. Turmush tarzining eng muhimlaridan ovqat va oila hayotiga to'xtalamiz.

Kalamushlarni ona sutini emishdan to'xtashi bilan vitaminli va mineral moddalar bilan boyitilgan, ammo kaloriyasi past bo'lgan oziqa bilan boqilganda o'rtacha hayot uzunligining 680 kundan 971 kunga oshishi, ba'zilarining hatto 4 yilgacha yashashi mumkinligi aniqlandi.

Odamlar ovqatining tarkibini doimiy o'rganish murakkab ish hisoblanadi. Ovqatning past kaloriyaliligi hayvonning tez o'liniga sabab bo'ladi. Ovqat tarkibida yog', tuz, achchiqlar kam bo'lishi, kletchatka, pektin moddalari ko'p bo'lishi kerak. Oqsil, uglevod o'simliklar mahsulotlaridan olinishi lozim, ammo hayvon mahsulotlari ham ovqat tarkibida bo'lishi kerak. Shuningdek, ovqat va uning tarkibi turli-tuman bo'lishi lozim.

Ovqat va uning tarkibi har xil mexanizmlar orqali qarish jarayoniga ta'sir ko'rsatadi. Agar ovqat tarkibiga selen, kletchatka va pektin moddalari

yetishmasa, yurak-qon tomirlari va rak kasalliklari paydo bo'ladi. Yog'li ovqatlarni ko'p iste'mol qilish sut bezi va yo'g'on ichak raki kelib chiqishiga sabab bo'ladi. Hayvon mahsulotlarini (go'sht, tuxum, yog', sut, shuningdek, shakar, pivo) ko'p iste'mol qiladigan odamlarda yurakning ishemik kasalliklaridan va sut bezi hamda yo'g'on ichak rakidan o'lim ko'p uchraydi. O'simlik mahsulotlarini (guruch, dukkaklilar, bug'doy, sabzavotlar, mevalar, shuningdek, baliq va pivo) ko'p iste'mol qiluvchilarda tuberkulyoz, yaralar, jigar serrozi, nefrit, og'iz, taloq, qizilo'ngach, oshqozon rakidan o'lim ko'p uchraydi.

Yuqorida aytilganlardan shunday xulosa chiqarish mumkinki, ovqat tarkibi va miqdori normal bo'lishi lozim. Ovqatlanishning asosiy qoidasi ovqatning past kaloriyali bo'lishidir. Past kaloriyali ovqatning qarishga qanday ijobiy ta'siri bor? Javob oddiy: ovqatni ko'p va to'yib iste'mol qilmaslik lozim.

Statistik ma'lumotlarga ko'ra, oilaviy turmush tarzining himoyaviy ta'siri, birinchidan, hamma yoshda amalga oshadi, ikkinchidan, hamma o'lim sabablarida namoyon bo'ladi.

Oilaviy turmush tarzining ta'sir mexanizmi ancha murakkab bo'lib, bu infarktning oilali va oilasi bo'lmagan odamlarda kechish jarayonida, ayniqsa, yaqqol seziladi. Kasalxonada bunday kasallardan oilali erkaklarning 19,7% i, oilasi bo'lmaganlarning 26,7% i, 23,3% eri bor va 37,4% eri bo'lmagan xotinlar vafot etgan.

Oilaviy turmush tarzining uzoq umr ko'rishga ta'sirining aniq yo'llari o'rganilmagan. Bu stress holatni pasaytiradigan qulay psixoemosional muhit orqali amalga oshishi mumkin.

Uzoq umr ko'rishga ekologik muhit omillari ham ta'sir ko'rsatadi. Ayrim bakteriyalar hayvon va odam ichaklarida yashab, moddalar almashinuvi jarayonida ishtirok etadi. Bu omil ham qarish jarayoniga ta'sir etadi.

### **Qarish mexanizmiga oid gipotezalar**

Gerontologiya tarixida qarish sabablari va mexanizmiga oid 500 dan ortiq gipotezalar yaratilgan. Ularning ko'pchiligi hayot sinovlaridan o'tolmadi va faqat tarixiy ahamiyatga ega bo'lib qoldi. Qarishni hujayra yadrosi maxsus moddasining sarflanishi bilan bog'lovchi gipoteza, o'limdan qo'rquv, urug'lanish davrida paydo bo'ladigan va o'rnini boshqa moddalar bosa olmaydigan moddalarning yo'qolishi, metabolizm moddalari bilan o'z-o'zini zaharlashi, yo'g'on ichakdagi mikroflora zahari bilan zaharlanishga oid gipotezalar shular jumlasidandir. Ilmiy jihatdan katta ahamiyatga ega bo'lgan gipotezalar asosan quyidagi ikki yo'nalishdagilar hisoblanadi.

Ayrim olimlarning fikricha, qarish yosh o'tishi bilan to'plangan "xatolar" yig'indisi bo'lib, organizm hayoti davomida sodir bo'lishi shart bo'lgan jarayon hisoblanadi. Qarish davomida biologik mexanizmlar tabiiy mutasiyalar yoki ionli nurlanish tufayli zararlanadi. Bu gipotezalarda hujayra ichidagi tuzilmalarning o'zgarishi hujayra, to'qima va organlar o'zgarishiga olib kelishiga e'tibor beriladi.

Ko'plab olimlar organizm qarishining dastlabki bosqichini makromolekulalarning fiziko-kimyoviy va biologik o'zgarishi bilan bog'laydilar. Bunday molekulalarga DNK, RNK, xromatin oqsili, sitoplazma va yadro oqsili, fermentlar kiradi. Hujayra membranasining lipidlari ham erkin radikallarning asosiy mo'ljali hisoblanadi. Hujayra qobig'i reseptorlarining ishlamay qolishi boshqarish mexanizmlari effektivligining buzilishiga olib keladi. Bularning hammasi yig'ilib, biologik sistemaning eskirishiga olib keladi.

Ikkinchi yo'nalish genetik yoki dasturli gipotezabo'lib, bu gipotezalarga ko'ra, qarish genetik nazorat ostida bo'ladi. Bu nazorat ba'zi olimlarning fikricha, maxsus genlar tomonidan amalga oshiriladi, boshqa mulohazalarga ko'ra, qarishning maxsus genetik dasturi mavjud. Ayrim tur hayvonlarda ko'payishdan keyin qarish jarayoni tezlashib, o'lim sodir bo'ladi. Masalan, tinch okeani lososlari (nerka, gorbusha) tuxum qo'ygandan keyin o'ladi. Bu jarayon jinsiy bezlardan gormonlar ajralishi bilan boshlanadi. Lososlarning individual rivojlanishidagi bu jarayon qarish va o'limning genetik dasturining boshlanishi hisoblanadi. Gorbushani kastrasiya (jinsiy bezlarni olib tashlash) qilish natijasida ular 2-3 barobar ko'p yashashi mumkinligi aniqlangan.

Ayrim gipotezalargako'ra, organizmdabiologiksoat mavjud bo'lib, yoshga oid o'zgarishlar ana shu soatga bog'liq. Bu soat ayrisimon bez faoliyati bilan ham bog'liq bo'lib, uning faoliyati jinsiy voyaga yetganda to'xtaydi. Nerv sistemasining ayrim bo'limlari (gipotalamus, simpatik nerv sistemasi) organizmda dastlab qariydigan organlardan hisoblanadi. Masalan, timus funksiyasining to'xtashi organizm qarishining boshlanishi hisoblanadi. Chunki timus faoliyat ko'rsatmasa, immun sistema pasayadi, organizmning kasalliklarga chidamliligi pasayadi.

Individual rivojlanishning genetik nazorati evolyusiya jarayonida tabiiy tanlanish tufayli paydo bo'lgan moslama hisoblanadi. Bir qarashda tabiiy tanlanish tur yoki individning uzoq yashashiga ijobiy ta'sir etadi. Shuning uchun qarishning genetik dasturi bo'lmasligi kerak. Masalan, tabiiy sharoitda chittaklarning har bir avlodining 1/4 qismi saqlanib qoladi. Ikkinchi yilning oxirida ulardan oz qismi saqlanib qoladi, xolos. Laboratoriya sharoitida bu qushlar 9 yil yashashi mumkin. Bunday holatda tabiiy tanlanish qarishning

genetik dasturini qanday tuzishini tushuntirib bo'lmaydi.

Shunday qilib, qarish mexanizmlariga oid gipotezalar tahlili shuni ko'rsatadiki, qarish ontogenezning muqarrar bosqichi bo'lib, bu jarayon biologik tuzilmaning eskirishi tufayli sodir bo'ladi va o'lim bilan tugaydi.

### **Odamlarning uzoq umr ko'rish biologiyasiga kirish**

Uzoq umr ko'rish bizning ongimizda hayot muammosi sifatida gerontologiya bilan bog'liq, ya'ni jinsiy voyaga yetgan davrgacha yashash imkoniyati va qarilikkacha yashashni bildiradi. Ammo o'lim hamma yoshda sodir bo'lish ehtimoli bor. Shuning uchun ko'pchilik hollarda o'rtacha hayot uzunligi tushunchasidan foydalaniladi.

Iqtisodiy jihatdan rivojlangan mamlakatlarda XX asrda o'rtacha hayot uzunligining o'sishi aholi turmush darajasining ortishi, ovqat sifati, uy-joy, tibbiy xizmat, sanitariya-gigiena, epidemiologiya holatlarining yaxshilanishi bilan bog'liq. XX asrda demografik revolyusiya sodir bo'lishining asosiy sababi ijtimoiy omilning yaxshilanishi bilan bog'liq. O'rtacha hayot uzunligining o'sishi bilan birgalikda o'lim sodir bo'ladigan yosh o'zgarib qolgan. Xuddi shunday holat laboratoriya hayvonlarida (sichqon, kalamush, ot, bosh biti, meva pashshasi) ham kuzatilgan.

Buning ma'nosi shundaki, hayot uzunligi yashash sharoitidan tashqari biologik omillarga ham bog'liq. Bu individual rivojlanish, funksional tuzilish, moslanish imkoniyatlari va individning yashovchanligiga bog'liq. Shunday qilib, hayot uzunligi tur ichidagi individual o'zgaruvchanlik bilan farq qiladi. Bu holat o'rtacha va maksimal hayot uzunligida yaqqol bilinadi. Masalan, Yaponiyada eng uzoq yashagan Shigesio Izumi 120 yildan ortiq yashagan bo'lsa, Yaponiyada erkaklarning o'rtacha yoshi 74,1 yil, ayollar esa 79,6 yil yashagan.

**Hayot uzunligi qonuniyatlarini statistik usul yordamida o'rganish.** Hayot uzunligi qonuniyatlarining o'zgarishini tarixiy taraqqiyot jarayonida yoki populyasiyadan populyasiyagacha bitta organizmda o'rganib bo'lmaydi. Bunday tadqiqotlar o'rganilayotgan populyasiyada statistik usul yordamida o'rganiladi.

1825 yildayoq B.Gompers odam yoki hayvonning o'limi yoshga bog'liqligini aniqlagan edi. Keyinchalik aniqlanishicha, qulay sharoitda yashayotgan hayvonning o'limidan tashqari, hayvonlarning yoki odamlarning bir qismi ishlab chiqarish, transport, maishiy xizmat, tabiat halokatlari, noqulay ekologik muhit omillari tufayli ham nobud bo'ladi. Bunday holatlar U.Meykem tomonidan o'rganilgan va bu qonuniyat Gompers-Meykem qonuni deb yuritiladigan bo'ldi. Bu qonun 20 yoshdan 80 yoshgacha o'lim

ehtimolining o'zgarishini bildiradi. Bu qonun o'limning omillariga qarab 2 guruhga bo'ladi: birinchisi hayot sharoiti; ikkinchisi organizmning o'limga qarshilik ko'rsatish imkoniyatlaridan iborat. Birinchisini ijtimoiy, ikkinchisini biologik omil deb atasa bo'ladi.

### **O'limning biologik va ijtimoiy omillari**

Gompers-Meykem qonuni amaliy jihatdan ma'lum populyasiyaga kiradigan odamlarning turli davrlarda o'limining farqi bo'yicha aniq tushuncha beradi. Finlyandiyada 1880-1970 yillarda 40 yoshli ayollar o'limida ijtimoiy omillarning ahamiyati kamayib borgan, biologik omilning (yoshning) ahamiyati o'zgarmagan. Bundan ikkita xulosa kelib chiqadi. Birinchidan, Finlyandiya ayollarida umrning uzayishida ijtimoiy omillarning ahamiyati oshib borgan. Ikkinchidan, Finlyandiya ayollarining bundan keyingi umrining uzayishiga ijtimoiy omillarni yaxshilash bilan erishib bo'lmagan. Masalan, 1969-1977 yillarda Finlyandiyada ayollarning o'rtacha yoshi 76,1 yilni, 1980 yilda 77,6 yilni tashkil etgan.

Uzoq umr ko'rishda biologik omilning ahamiyati Italiya erkaklari populyasiyasida o'rganilgan. Xuddi yuqoridagi misoldagidek umumiy o'lim intensivligi ham erkaklarda, ham xotin-qizlarda pasaygan. XX asrning 70-yillariga kelib Italiyada xotin-qizlarning o'rtacha umr ko'risi 77,4 yilni, erkaklarniki esa 70,7 yilni tashkil etgan. Xotin-qizlarning erkaklarga nisbatan uzoq umr ko'risi ayol organizmining biologik xususiyatlari bilan izohlanadi.

Erkaklar va ayollarning o'rtacha hayot uzunligining farqi populyasiyadan populyasiyaga o'tgan sari o'zgarib boradi. Masalan, 1979 yilda AQShda, 1980 yilda Finlyandiyada va Fransiyada 8 yilni, 1981 yilda Gresiyada 4,5 yilni, Bolgariya va Yaponiyada 5,5 yilni tashkil etgan.

### **O'lim haqida tushuncha**

O'lim organizm hayotiy jarayonlarining asl holatiga qayta olmaydigan to'xtashidir. Tabiiy yoki biologik o'lim har bir tirik mavjudot hayotining muqarrar yakuni hisoblanadi. Tabiiy o'lim organizmning tabiiy keksayib borishi natijasida sodir bo'ladi.

Patologik o'lim har qanday yoshda, muddatidan oldin, g'ayri tabiiy sabablarga ko'ra (falokatlar tufayli) va kasalliklar natijasida sodir bo'lishi mumkin. O'lim birdaniga yuz beradigan oqibat bo'lmasdan, balki ma'lum jarayon bo'lib, bir necha davrlarni o'z ichiga oladi. Organizmning tirikligi bilan o'lim orasidagi davr terminal holat deyiladi. Bu hayotning oxirgi

bosqichi (lotincha terminalis - xotima, yakun), hayot bilan o'lim o'rtasidagi chegara holatni anglatadi.

Terminal holatga organizmning o'limga borish jarayoni kirib, u bir necha davrlarni o'z ichiga oladi. O'lim jarayoni homeostaz va hayotni ta'minlovchi organ va sistemalar funksiyasining buzilishi bilan ifodalanadi. Bunday chuqur o'zgarishlar organizmning o'z kuch va imkoniyatlari hisobiga kompensasiyalana olmaydi va tegishli chora ko'rilmasa, o'limga olib keladi. Terminal holatlarda hujayralarda kislorod yetishmasligi (gipoksiya) hal qiluvchi ahamiyatga ega bo'ladi.

Organizm o'limining quyidagi sabablari farqlanadi:

1. Yurak urishining to'xtashi.

2. Nafas olishning to'xtashi.

3. Bosh miya jarohatlanishi, bunda nafas va qon tomirlarini harakatlantiruvchi markazlarning falajlanishi o'lim sodir bo'lishiga olib kelishi mumkin.

O'lim jarayonida patologik o'zgarishlarning kuchayib borishi bilan birgalikda organizmning himoya funksiyasi ham zaiflashib boradi. Terminal holatlarning davom etish vaqti patogen holatni qo'zg'atuvchi kuch bilan organizmning himoya xususiyatlari o'rtasidagi munosabat va nisbatga bog'liq. Masalan, elektrdan shikastlanish tufayli yurak yetishmovchiligida himoya reaksiyalari deyarli amalga oshmaydi va shuning natijasida terminal holat qisqa vaqt davom etadi. Pnevmoniyada kislorod yetishmovchiligi asta-sekin ortib boradi, himoya reaksiyalari kuchliroq namoyon bo'ladi. Bu esa terminal holatning uzoqroq davom etishiga olib keladi. Kislorod yetishmovchiligini dastlab bosh miya sezadi. Bosh miyada qon aylanishining to'satdan to'xtashi tufayli miya hujayralarida 1-5 minut oralig'ida glikogen jamg'armasi, fosfokreatin, ATF yo'qolishiga olib keladi. Natijada miya to'qimasida energetik tanqislik paydo bo'ladi. Bosh miya to'qimasida oqsil sintezi, aminokislotalar almashinuvi buziladi, miyada zaharli moddalar, jumladan, metan, to'yinmagan yog' kislotalar, lizosomal fermentlar to'planadi. O'lim jarayoni rivojlanishida shartli ravishda 4 bosqich farq qilinadi:

1. Preagonal holat, bunda bemor es-hushining saqlanishi, ko'pincha ongning xiralashishi kabi holatlar kuzatiladi. Ko'z refleksi saqlanadi, arterial bosim kritik darajada pasayadi, nafas olish keskin tezlashadi. Jarayon boshlanishida reflektor ravishda qo'zg'alish kuzatiladi. Shunday keyin es-hushning yo'qolishi, kislorod yetishmovchiligi boshlanadi.

2. Terminal pauza, bunda to'satdan nafas olish to'xtaydi, ko'z qorachig'i va shox parda reflekslarining yo'qolishi kuzatiladi. Es-hush yo'qoladi, bosh miyaning elektrik faolligi yo'qoladi. Terminal pauza 5-10 sekunddan 3-4 minutgacha davom etadi.

3. Agoniya (yunoncha agonia - kurash) o'layotgan organizmning eng so'ngi bosqichi hisoblanadi. Bunda organizmning hayotiy kuchlari so'na borishiga qarshi himoya mexanizmlarining faolligi kuchayadi. Agoniyada organizmning hayotiy zarur funksiyalari keskin pasayadi. Shartli va shartsiz reflekslar, es-hush yo'qoladi, nafas olish buziladi, kichik va katta nafas olishlar navbatlashadi, nafas harakatlarida butun gavda ishtirok etadi. Yurak urishi biroz tezlashadi, qon bosimi pasayadi. Buning natijasida es-hush joyiga kelgandek bo'ladi. Agoniyaning oxirida yurak ishi pasayib ketadi, muskullar tarangligi ortadi, titrash, beixtiyor siyish, defekasiya kabi holatlar paydo bo'ladi.

4. Klinik o'lim, bunda yurak urishi, nafas olish va es-hushning yo'qolishi kuzatiladi. Hujayra va to'qimalarda moddalar almashinuvi pasayadi. Natijada klinik o'lim biologik o'limga aylanadi.

Shunday qilib, o'lim yaxlit bir organizmning yemirilishi, parchalanishi va nobud bo'lishidan iborat bo'lgan jarayondir. O'lim davrida filogenetik jihatdan eng "yosh" sistemalar (nerv sistemasi) faoliyati dastlab to'xtaydi, eng "qadimgi" va soddaroq sistemalar esa keyinroq to'xtaydi.

Organizmni tiriltirish. Terminal holatdagi bemorga samarali yordam ko'rsatish uchun quyidagilarga amal qilish lozim:

1. Tiriltirish nihoyatda zudlik bilan boshlanishi lozim.

2. Tiriltirish tadbirlarini o'tkazishda o'limning har xil turlarining harakterli xususiyatlarini e'tiborga olish shart.

3. Tiriltirish usullarining asosini kislorod yetishmovchiligiga qarshi kurash tashkil etishi kerak.

4. Har xil kasalning harakterli xususiyatlarini e'tiborga olib, tiriltirishning kompleks usullarini qo'llash lozim.

Organizmni tiriltirishning quyidagi usullari bor:

1. Yurak faoliyatini qaytadan tiklash uchun arterial tomirlarga suyuqliklar yuborish. Bu usul aorta qon tomirlari orqali yurak muskullariga qon kelishi tezlik bilan yaxshilanishiga olib keladi.

2. Yurak orqali uning foydali qo'zg'alish vaqti davomiyligiga yaqin, ya'ni qisqa vaqt ichida (0,01 vaqtining) yuqori kuchlanishli (3000 v) elektr razryadlari o'tkazish.

3. Har xil apparatlar yordamida sun'iy nafas olish usulini qo'llash.

4. Qon buzilishining oldini olish.

Bu chora-tadbirlar malakali vrachlar yordamida amalga oshirilishi lozim. Avvalo bemorga yordam ko'rsatishda o'lim turiga e'tibor berish kerak.

## REYTING SAVOLLARI

1. Ontogenez nima?
2. Ontogenez davri nima?
3. Gidra ontogenezi qanday davrlarga bo'linadi?
4. Sut emizuvchilar ontogenezi qanday davrlarga bo'linadi?
5. Sut emizuvchilarda homiladorlik qancha vaqt davom etadi?
6. Odamda postembrional rivojlanish qanday davrlarga bo'linadi?
7. Jinsiy balog'atga yetish deganda nima tushuniladi?
8. Birlamchi va ikkilamchi jinsiy belgilarga nimalar kiradi?
9. Jinsiy tanlanish nima?
10. Hayvonlarning umr ko'rishi to'g'risida tushuncha bering.
11. Uzoq umr ko'rish sabablarini tushutirib bering.
12. Qarilik nima?
13. Hujayraning qarishi va bu haqdagi nazariyalarni aytib bering.
14. Hujayraning qarish mexanizmini tushuntiring.
15. Hujayraning nobud bo'lishi sabablarini aytib bering.
16. Diapauza nima?
17. Qarish nima?
18. Odamning biologik yoshi nima?
19. Qarish jarayonida organlarda qanday o'zgarishlar sodir bo'ladi?
20. Qarishning genetik omilini ayting.
21. Hayot sharoiti qarish jarayoniga qanday ta'sir etadi?
22. Qarish jarayoniga turmush tarzi qanday ta'sir etadi?
23. Qarish mexanizmigaoid gi potezalarni aytib bering.
24. Odamlarning uzoq umr ko'rish biologiyasi deganda nimani tushunasiz?
25. Hayot uzunligi qonuniyatlarini qanday o'rganish mumkin?
26. O'limning biologik va ijtimoiy omillariga nimalar kiradi?
27. O'lim nima?
28. O'lim jarayonining bosqichlarini aytib bering.
29. Organizmni tiriltirish to'g'risida tushuncha bering.

## **XVI-BOB. EMBRIOLOGIYANING HAL ETILGAN VA ETILMAGAN MUAMMOLARI**

### **Kolbada yetishtirilayotgan bolalar**

Iqtisodiy jihatdan rivojlangan mamlakatlarda o'limning kamayishi tufayli yer shari aholisi kun sayin ko'paymoqda. Keyingi 50 yil davomida bu holat Afrika, Osiyo, Lotin Amerikasi mamlakatlarida ham kuzatilmoqda.

Demograflar aholi sonining ko'payish sabablari bo'yicha munozara qilayotgan hozirgi paytda, embriologiya bola ko'rishni istayotgan, ammo bunga erisha olmayotganlarga yordam bermoqda.

Xromosoma anomaliyasi bilan bog'liq bo'lgan farzandsizlikni davolab bo'lmaydi. Ayollarda farzandsizlikning keng tarqalgan sababi tuxum nayidan tuxum yoki zigotani o'tmasligi va tuxumdon funksiyasining ba'zi buzilishlari bo'lib, ularni davolasa bo'ladi. Agar erkak spermasida spermatozoid bo'lmasa, tibbiyot bunday holatlarda yordam bera olmaydi. Bunday holatlarda embriologiya sun'iy urug'latishni taklif etishi mumkin. Sun'iy urug'latish usullarini Tbilisidagi ayol fiziologiyasi va patologiyasi institutida I.Jordania ishlab chiqqan va muvaffaqiyatli qo'llanilmoqda. XX asrning 60-yillarida I.Jordania donordan olingan sperma bilan 3 ayolni urug'lantirdi. Natijada 2 qiz va bir o'g'il bola sog'lom holda tug'ildi. Bu usul dunyoning ko'pgina mamalakatlarida qo'llanilmoqda.

Tuxum hujayraning ona organizmidan tashqarida urug'lantirishning yana bir usuli jinsiy hujayralar olinib, ona organizmidan tashqarida urug'lantiriladi va zigota ona bachadoniga joylab qo'yiladi. Shu usul bilan Londonda Braunlar oilasida qiz bola tug'ildi. Bu sohada vrachlar P.Steptou va R.Edvardslar o'n ikki yil tadqiqot olib bordilar. 1977 yilda Lesli Braundan tuxum hujayra olinib, sun'iy sharoitda erining spermatozoidi bilan urug'lantirildi. Embriion tashqi muhitda 2,5 kun yashadi va 8 blastomerlik davrida onasining bachadoniga joylab qo'yildi. 1978 yil 25 iyulda sog'lom qiz bola tug'ildi. Shundan keyin Angliyada embriion ko'chirib o'tkazilganda va donordan gametalar olinganda bolani qonuniy tug'ilgan deb hisoblash mumkinmi? degan savol paydo bo'ldi. Huquqshunoslar va sosiologlar bu savolga javob izlagan bir paytda yana 20 nafar, jumladan, Avstraliyada 13 nafar shunday bola tug'ildi.

Embriologiya huquqshunoslarga otalikni aniqlashga yordam bermoqda. Vaqti kelib inson huquqlari masalasida tegishli o'zgartirishlar kiritilishi mumkin. Keyingi yillarda sun'iy urug'lanishdan tashqari, sun'iy sharoitda (sovuqda) saqlangan sperma bilan urug'lantirish usuli ham qo'llanilmoqda. Demak,

xotin eridan uzoqda yashab yoki uning bevasi bo'lib ham undan bola tug'ishi mumkin. Tuxumdoni zararlangan xotinga tuxumdon ko'chirib o'tkazish ham mumkin. Bunda onalik xuquqi donorga tegishli bo'ladi. Sun'iy partenogenez rivojlanish uchun umuman spermatozoidning ishtirokini inkor etishi mumkin. Onaning roziligi bilan birdan bir necha egizaklar tug'ilishiga ham erishish mumkin.

### **Kelajakda odam qanday bo'ladi?**

Bu savol hozir hammani qiziqtirmoqda. XX asrning 30- yillarida olimlar bolalar bo'yining o'sishi va ertaroq jinsiy voyaga yetganligini kuzatdilar. Bu hodisa akselerasiya deyiladi.

Har bir organ rivojlanishi va funksiyasi har bir o'sish bosqichida irsiy materialda belgilangan bo'lib, bu ketma-ketlik kasallik va tashqi muhit ta'sirida o'zgarishi mumkin. Keyingi 50 yil davomida erkaklar bo'yi 5-6 sm o'sganligi qayd etilmoqda. Keyingi 100 yilda 15 yoshli bolalar 12-13 sm, qizlar 4-5 sm o'sgan, bolalar og'irligi ham oshganligi qayd etilgan.

Tug'ilishgacha rivojlanishning tezlashganligi ham kuzatilgan: keyingi 40 yilda yangi tug'ilgan bolalar 2 sm o'sganligi, og'irligi 300 g oshganligi aniqlangan, 5-6 oy ichida yangi tug'ilgan bolalarning og'irligi 2 barobar oshganligi ham qayd etilgan. Sut tishlari tezroq chiqib, bir yil ertaroq doimiy tishlar bilan almashinmoqda. Hozirgi paytda yashayotgan bolalar bundan 100-150 yil oldin yashagan bolalardan farq qiladi. Bu farqlarning maksimumi 15-16 yoshli bolalarda kuzatiladi. Suyaklanish, oyoq o'lchamining doimiylashuvi ham tezlashganligi kuzatilmoqda. Qizlarning jinsiy balog'atga yetishi 3-4 yil oldin sodir bo'lmoqda.

Bolalarning jismoniy rivojlanishini o'rganish asosida shunday xulosaga kelinmoqdaki, ayni paytda yashayotgan 8 yoshli bola bundan 100 yil oldin yashagan 9 yoshli bolaga, 15 yoshli bola esa 17 yoshli bolaga to'g'ri keladi.

Akselerasiya gavda uzunligiga va og'irligiga ta'sir etmoqda. Jumladan, 1926 yilda Moskvada yashagan erkaklarning o'rtacha bo'yi 168 sm, og'irligi 62,3 kg bo'lgan bo'lsa, 1963 yilda o'rtacha bo'y uzunligi 171,8 sm, og'irligi 71,3 kg bo'lgan. Shunga o'xshash ma'lumotlar butun dunyo olimlari tomonidan qayd etilgan. Keyingi 100-150 yilda 14-16 yoshli bolalar jinsiy balog'atga yetishi 3 yil ertaroq sodir bo'lishi qayd etilgan.

Gerontologiya tarixida tez o'sish ham qayd qilingan. Jumladan, Lyudovik II Vengerskiy 14 yoshida yaxshigina soqolli bo'lgan, 15 yoshida uylangan, 18 yoshida soqol-mo'ylovlari oqargan, 20 yoshida qarilikning hamma belgilari namoyon bo'lib, vafot etgan. A.V.Nagorniyning "Qarilik va hayotning

uzayishi” (1950) kitobida qiz bolaning 2 yoshida menstruasiya sodir bo‘lganligi, 8 yoshida bola tuqqanligi va 25 yoshida qarib, vafot etganligi qayd etilgan.

Akselerasiyasabablarini tushuntirishgaoid ko‘plab gipotezalar yaratilgan. 1935 yilda nemis olimi ye.Kox akselerasiyani bolalarning quyosh yorug‘ligida ko‘p vaqt sayr qilishi bilan isbotlashga uringan. Ammo shimol va janubda yashayotgan bolalar ekvatorida yashayotgan bolalardan quyosh yorug‘ligida kam sayr qilmaydi.

XX asrning 40-yillarida amerikalik olim Mills planetada iqlim o‘zgarishi bilan akselerasiya to‘xtashini bashorat qilgan edi. Ammo bu bashorat ham o‘z tasdig‘ini topmadi.

O‘shish va rivojlanishga ovqatning vitaminlashtirilganligi va tarkibining yaxshilanishi ham ta‘sir ko‘rsatadi, degan fikrlar aytiladi. Ammo akselerasiya vitaminlar sintezidan oldin boshlangan edi. Urushlar davrida bolalar o‘shishi va rivojlanishi sekinlashgan. Yaponiyada bolalar hozir ham oqsil va yog‘ni kam iste‘mol qiladi, ammo akselerasiya intensiv sodir bo‘lmoqda.

Aholi urbanizatsiyasi va u bilan bog‘liq bo‘lgan televidenie, radio, kino va boshqalar ertaroq intellektual va seksual-psixik taraqqiyotga, ular esa o‘shish va jinsiy balog‘atga yetishni tezlashtirishga olib kelayotgan bo‘lishi mumkin. Ammo Germaniya, Angliya, Ispaniyada qishloq va shahar o‘rtasida tafovut yo‘q va u yerlarda akselerasiya bir xil sodir bo‘lmoqda.

Ayrim gipotezalarga ko‘ra, radioto‘lqinlaar organizmga ta‘sir etadi. Aniqlanishicha, radioto‘lqin organizmda issiqlik paydo qiladi. Ammo akselerasiya radio va televidenie kashf etilishidan oldin ham sodir bo‘lgan.

Balki odam genotipi o‘zgarayotgan bo‘lishi mumkin? Antropologiya ma‘lumotlariga ko‘ra, bundan 100-150 ming yil oldin yashagan neandertallarning bo‘yi 160 sm bo‘lgan. Ularning o‘rniga kelgan kramanonlarning bo‘yi esa 180 sm bo‘lgan. Eramizdan oldingi 2000-yillar o‘rtasida Daniyada, eramizning 1000-yillicining o‘rtalarida Gresiyada yashagan odamlarning bo‘yi hozirgi odamlar bo‘yiga yaqin bo‘lgan.

XX asrning 60-yillarida iqtisodiy jihatdan rivojlangan mamlakatlarda 90-yillarga borib akselerasiya to‘xtaydi, iqtisodiy jihatdan rivojlanmagan mamlakatlarda iqtisodiy o‘shish bilan birgalikda akselerasiya kuchayishi sodir bo‘ladi, degan gipoteza paydo bo‘lgan edi. Hozircha bu gipoteza ham o‘z isbotini topgan emas. Yaqin 40-50 yil ichida odam rivojlanishi tezlashib, yangi muammolar paydo bo‘lish ehtimoli bor. Masalan, uy-joy, ish, transport, madaniy-maishiy muammolar paydo bo‘lishi mumkin. Tez o‘shish disgarmoniyaga, yurak-qon tomirlari, nerv sistemasi, endokrin va nafas sistemalariga ortiqcha zo‘riqish paydo qilishi mumkin. Tez o‘shish organizm

uchun hech qanday ijobiy imkoniyatlarga ega emas.

Biologik va ijtimoiy yetilish muddatlari ko'pchilik hollarda bir-biridan farq qilmoqda. Ijtimoiy yetilishga faqat biologik mezon orqali baho berish xatodir. Ba'zan ijtimoiy yetilish biologik yetilishdan oldinroq sodir bo'lishi mumkin. Boshqacha aytganda, bunday holatni hisobga olmasdan, o'spirinlarga yosh boladek munosabatda bo'lish tarbiya prinsiplarining buzilishiga olib kelishi mumkin. O'spirinlar o'zlarida paydo bo'lgan muammolarga doimo ham to'g'ri javob topavermaydilar. Shuning uchun jinsiy balog'atga yetilayotgan bolalarga ota-ona va pedagoglar tomonidan to'g'ri munosabatda bo'lishi lozim. Akselerasiya bolalar aqliy qobiliyatining o'sishiga olib keladi. Bu esa bolalarning yoshligidan murakkab, chuqur ilmiy muammolarni tushunib olishiga imkon beradi.

Olimlar XX asming eng qiziqarli gipotezasi - akselerasiyaning mohiyatini tushuntirishga harakat qilmoqda. Ayni paytda, ishonch bilan aytish mumkinki, akselerasiya odam evolyusiyasining ob'ektiv qonuniyati hisoblanadi.

### **Qayta tug'ilish mumkinmi?**

Evolyusiya uzoq vaqt davomida turli-tumanlikni paydo qilish yo'lidan bordi, bir turga kiradigan organizmlar bir-biridan oz bo'lsa-da farq qiladigan bo'ldi. Tabiatda bir turga kiradigan, aynan bir-biriga o'xshaydigan ikkita individ yo'q. Bir tuxumdan hosil bo'lgan egizaklar ham bir-biridan ma'lum darajada farq qiladi.

Bir-biriga aynan o'xshaydigan organizmlar paydo bo'lishi mumkinmi? Biologiyadan oz bo'lsada xabari bor kishi bu savolga yo'q deb javob beradi. Yangi organizm ikkita har xil genga va irsiyatga ega bo'lgan gametalar qo'shilishidan hosil bo'ladi. Keyin bola ota-onasi va ajdodlari kabi yashay boshlaydi. Ammo uning ichki va tashqi tuzilishi o'ziga xos belgilarga ega bo'ladi. O'ziga xosligi shundaki, uni o'rganmasdan, ba'zi organlarni ko'chirib o'tkazib bo'lmaydi.

Ma'lumki, buyrak, yurak, jigar, teri ko'chirib o'tkaziladi. Ayniqsa, bir tuxumdan paydo bo'lgan egizaklarda organlarni ko'chirib o'tkazish yaxshi natija beradi. Ammo bunda ham dorilar yordamida immun sistema oshirilmasa, ko'chirib o'tkazilgan organ yashab keta olmaydi. Organizmlarning infeksiyaga qarshi kurashi baliqlardan sut emizuvchilargacha bir xil bo'ladi.

Har bir organizmning genetik molekulalari uning o'ziga xosligini boshqarib turadi. Shuning uchun uning nusxasini tayyorlash uchun dastlab uning genotipi nusxasini tayyorlash kerak. Buning uchun uning o'zidan genotipining

nusxasini olish lozim. Har qanday somatik hujayra xromosomalarning di-ploid naboriga ega bo'lib, ular ota va onadan olingan. Demak, birlashgan irsiy material o'ziga xos yo'l bilan olinishi lozim. Tuxum hujayra yadrosini xromosomalari to'liq bo'lgan boshqa har qanday hujayra yadrosi bilan almashtirish mumkin.

Har xil hujayralarda genlarning hammasi ham ishlayvermaydi. Shuning uchun nerv va muskul hujayralari bir-biridan farq qiladi. Organizmni tashkil etadigan hujayralar bir-biri bilan yaqin aloqada va hamkorlikda ishlaydi. Bu simfoniya ijro etayotgan orkestrga o'xshaydi. Aniqlanishicha, hujayralar o'rtasidagi farq undagi genlarga bog'liq. Ammo irsiy material ularning hammasida bir xil bo'ladi.

Demak, tuxum hujayra yadrosi somatik hujayra yadrosi bilan almashtirilsa, urug'lanishsiz organizm paydo bo'ladi.

J. Gerdon baqa ikrasining yadrosini itbaliq ichak hujayralarining yadrosi bilan almashtirgan. Ayni paytda dunyo bo'yicha laboratoriyalarda shu yo'l bilan yetishtirilgan ko'plab baqa va sichqonlar bor. Ular yana shu yo'l bilan ko'paytirilib (ota gametasisiz va urug'lanmasdan) borilmoqda. Bunday tajribalar o'simliklarda ham o'tkazilgan. Bunday ko'payish klon deb nomlandi. Klon genetik jihatdan toza liniya bo'lib, unda boshqa organizm genlari bo'lmaydi.

Organizm nusxasini har bir hujayradan yaratish mumkin. Bu sun'iy yaratilgan "vegetativ egizaklar" bo'lib, ularda har xil dorilarni sinab ko'rish mumkin. Klonlarda tuxum hujayra ishtiroki shart. Hamma genetik muvaffaqiyatlarda V. Garveyning "hamma turiklik tuxumdan boshlanadi", degan qoidasi amal qiladi.

Odam nusxasini yaratish mumkinmi? Odam kloni kerakmi? Odamni faqat gen yaratadimi? Bilim, til, madaniyat irsiylanmaydi. Hayvonlar orasiga tushib qolgan boladan inson shakllanmaydi.

1920 yilda Hindiston changalzorlaridan ikki nafar qiz topib olindi. Vrachlar va psixologlar ularni tekshirdi. Kattasi yetti, sakkiz yoshda bo'lib, Kamala deb nomlandi. Kichigi ikki yoshda va Amala deb nomlandi. Ular bilan tarbiya uyida maxsus shug'ullanildi. Kamala to'rt oyoqlab yurardi, ovqatni og'zi bilan olardi, kiyinishni istamasdi. Amala jamoat joyiga tez o'rgandi, ammo bir yilcha yashadi. Kamala qiyinchilik bilan jamoat joylariga o'rgandi, 1924 yilda olti so'z, 1927 yilda 40 so'z o'rgandi. Asta-sekin odamlar orasida bo'lishga o'rgandi. Ammo tengdoshlaridan orqada qolar edi, 17 yoshida vafot etdi.

63 juft bir tuxumdan paydo bo'lgan egizaklar, 54 juft ikki tuxumdan paydo bo'lgan egizaklar 11 ta test bo'yicha ularning aqliy va ijodiy qobiliyati tekshirilganda bir xil irsiylanish deyarli yoki umuman inson shakllanishida

ahamiyatga ega emas ekanligi aniqlandi. Homo sapiens genetik sifatlari insoniyatning tarixi davomida o'zgarmay kelmoqda. Ammo takomillashib bormoqda. Odam klonini olishdan maqsad bormi? Yuksak iste'dodli qo'shiqchi, siyosatdon, olim odamlarning nusxasini yaratish asosiy maqsad hisoblanadi. Ammo bunda faqat tashqi belgilarga ko'ra o'xshash odam yaratilishi mumkin. Uning aqliy yoki boshqa qobiliyati atrofidagi odamlar o'rtasidagi muhitga bog'liq. Bunday muvaffaqiyat tabiiy evolyusiyalar jarayoniga qarama-qarshidir. Ular bir xil kasallik bilan kasallanadi va epidemiya vaqtida immunitetida biror kamchilik bo'lsa, bir vaqtda o'ladi.

Xarakter yoki talantni klonlashtirib bo'lmaydi. Ammo genetik materialni ko'chirib o'tkazish mumkin. Amerikalik embriolog L. Shetls tajribalaridan ma'lum bo'lishicha, odam nusxasini yaratish fantastika emas. U operatsiya vaqtida ayol tuxumdonidan tuxum hujayralarni oldi va ularning yadrosi olib tashlanib, o'rnigadi ploidi xromosomanaborli spermatozoid yadrosi ko'chirib o'tkazildi. Uchta holatda ijobiy natija olindi, maydalanish sodir bo'lib, blastosista bosqichigacha taraqqiy etdi. Shu davrdan boshlab bu embrionni bachadonga o'tkazish mumkin. Shetls bu usulni odamga qo'llashga qarshi chiqdi. Ammo qoramolning va boshqa hayvonlarning shunday nusxalari yaratildi.

2002 yil 26 dekabrda odam kloni yaratilganligi ham e'lon qilindi, ya'ni yeva (Momo havo) dunyoga keldi. Genetiklar ancha vaqtdan beri irsiyat va qobiliyat o'rtasidagi aloqani aniqlashga harakat qilib kelmoqdalar.

Odam hayotining har bir bosqichida ijtimoiy va biologik omillar almashib turishi lozim. Bu shaxsning garmonik rivojlanishiga ijobiy ta'sir etadi. Amerikalik psixologlar tayyorgarliksiz bolalar orasidan maxsus testlar orqali bir guruh bolalarni ajratib olgan va ularni maxsus dastur asosida o'qitilganda kollejlarning fizika, matematika o'qituvchilari darajasiga yetganligini aniqlaganlar.

Yuksak iste'dodli odamlar qanday yetishib chiqadi? Olimlarning aniqlashicha, oilada bitta bola bo'lsa, u buyuk odam bo'lib yetisha olmaydi. Oilada bolalar sonini kamaytirish jamiyatda jismoniy va intellektual jihatdan baquvvat bolalar sonining kamayishiga olib keladi. Embriologiya genetik jihatdan sog'lom bolalar tug'ilishini chegaralashga qarshidir. Sun'iy sharoitda, ya'ni gnetobiologik sharoitda embrionni taraqqiy ettirish sohasida Amerika, Angliya, Italiya olimlari ko'p ishlar qildilar. Yaqin kelajakda bunday sharoitda bola tug'iladi, degan gaplar ham bor. Odamni ona organizmidan tashqarida yetishtirish, odam kloni muammolari kelajakda yangi-yangi muammolarni keltirib chiqarishi aniq. Bola tug'ilishi oilada bayram, tug'ilishdan keyin ham bu bayram sog'lom bola uchun davom etadi.

Inson tomonidan ko'plab go'zallik va aql gulshanlari yaratilgan. Bular inson aqli va talantining mevasi hisoblanadi. Shuning uchun inson tabiatdagi hamma tirik jonzotdan ustun turadi. Bu ustunlikning namoyon bo'lishi ko'plab omillarga bog'liq. Ana shu omillar mujassamlansa, inson tabiatning sir-asrorlarini o'rganadi, yangi-yangi nazariyalar, gipotezalar, texnologik qurilmalar yaratadi. Hikmatlarda aytilishicha:

Odamdan yuqori turarkan olam,  
Bilim oshirmoqqa muhtojdir odam.

### REYTING SAVOLLARI

1. Sun'iy sharoitda bola yetishtirish mumkinmi?
2. Kelajakda odam gavdasida qanday o'zgarishlar sodir bo'lishi kutilmoqda?
3. Akselerasiya nima?
4. Antropologiya nimani o'rganadi?
5. Gerontologiya nimani o'rganadi?
6. Odam klonini yaratish mumkinmi?
7. Odam klonini yaratishdan maqsad nima?

## FOYDALANILGAN ADABIYOTLAR

1. Белоусов Л. В. Введение в общую эмбриологию. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 211 с.
2. Газарян К. Г., Белоусов Л. В. Биология индивидуального развития животных. - М.: Высшая школа, 1983. - 287 с.
3. Токин Б. П. Общая эмбриология. - М.: Высшая школа, 1987. - 480 с.
4. Солихбоев И. К. Индивидуал тараққиёт биологияси. - Т.: Университет, 1988. - 84 б.
5. Солихбоев И. К. Ривожланиш биологияси. - Т.: Университет, 1992. - 92 б.
6. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену. - М.: Мир, 1983. - В 2 томах. Т. 1, - 357 с., Т. 2, - 389 с.
7. Гулберт С. Биология развития. - М.: Мир, 1995. - Т. 1-3.
8. Константинов А. В. Биология индивидуального развития. - Минск, 1978.
9. Брусиловский А. И. Жизнь до рождения. - М.: Знание, 1984. - 192 с.
10. Кашнельсон З. С., Рихтер И. Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. - Л.: Мед. лит., 1963.
11. Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. - Л.: 1968. - 287 с.
12. Иванов П. П. Руководство по общей и сравнительной эмбриологии. - Л.: Учмедгиз, 1945. - 809 с.
13. Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1977.
14. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. - Новосибирск: 1975, т.1, 1977, т.2, 1978, т.3, 4, 1979, т. 5, 1981, т. 6.
15. Куперман Ф. М. Биология развития культурных растений. - М.: Высшая школа, 1982.
6. Мануилова Н. А. Гистология с основами эмбриологии. - М.: Просвещение, 1973. - 280 с.
17. Шмидт Г. А. Эмбриология животных. - М.: Наука, ч.1, 1951.
18. Шмидт Г. А. Эмбриология животных. - М.: Наука, ч.2, 1953.
19. Зусман М. Биология развития. - М.: Мир, 1977.
20. Бодемер Ч. Современная эмбриология. - М.: Мир, 1977.

21. Ярыгин В. Н. и др. Биология. - М.: Высшая школа, 1999, кн. 1, 448 с., кн. 2, 430 с.
22. Объекты биологии развития. Коллектив авторов. - М.: Наука, 1974, кн.1, 1975, кн. 2. 579 с.
23. Афанасьев Ю. И. и др. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии. - М.: Высшая школа, 1990. - 399 с.
24. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. - М.: Высшая школа, 1981. - 606 с.
25. Мавлонов О., Хуррамов Ш. Умуртқасизлар зоологияси. - Т.: Меҳнат, 1998. - 438 б.
26. Мавлонов О., Хуррамов Ш., Норбоев З. Умуртқасизлар зоологияси. - Т.6 Ўзбекистон, 2002. - 462 б.
27. Наумов С.П. Умуртқали ҳайвонлар зоологияси. - Т.: Ўқитувчи, 1995. - 382 с.
28. Фомин Л. И. Атлас по гистологии и эмбриологии. - М.: Медгиз, 1957.
29. Алматов Л. А. Ҳайвонларнинг индивидуал ривожланиш биологияси курси бўйича лаборатория ишларини бажаришга доир методик кўрсатмалар. - Самарқанд, 1990. - 45 б.
30. Гистология, под ред. В.Г.Елесева и др. - М.: Медицина, 1983. - 592 с.
31. Зуфаров К.А. Гистология. - Т.: Ибн Сино, 1991. - 598 б.
32. Қодиров Э. Гистология. - Т.: Ўқитувчи, 1994. - 223 б.
33. Фафуров А.Т. Дарвинизм. - Т.: Ўқитувчи, 1992. - 349 б.
34. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. - М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
35. Лобашев М.Е. Генетика. - Л.: 1963. - 395 с.
36. Филатов Д.П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. - М.: 1935. - 671 с.
37. Светлов П.Г. Физиология (Механика) развития. - Л.: т .1,2., 1978.
38. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология высших беспозвоночных. - М.: 1949.
39. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. - М.: Мир, 1988.
40. Содиқов Қ.С. Ўқувчилар физиологияси ва гигиенаси. - Т.: Ўқитувчи, 1992. - 192 б.

## MUNDARIJA

Soʻz boshi .....	3
<b>KIRISH</b> .....	4
Individual rivojlanish biologiyasi fanining tarixi .....	5
<b>I-BOB. KOʻPAYISH</b> .....	18
Jinssiz koʻpayish .....	18
Partenogenez .....	36
Jinsiy koʻpayish .....	38
Jinssiz va jinsiy koʻpayishning gallanishi .....	43
Reyting savollari .....	44
<b>II-BOB. JINSIY ORGANLARNING TUZILISHI VA GAMETOGENEZ</b> ...	46
Jinsiy organlar .....	46
Birlamchi jinsiy hujayralarning kelib chiqishi va rivojlanishi .....	49
Jinsiy organlarning tuzilishi .....	55
Gametogenez jarayonining gormonal boshqarilishi .....	79
Jinsiy hujayralarning tuzilishi .....	81
Jinsiy hujayralarning rivojlanishi .....	89
Reyting savollari .....	98
<b>III-BOB. URUGʻLANISH YOKI OTALANISH</b> .....	99
Jinsiy hujayralarning oʻzaro taʼsiri .....	102
Sunʼiy urugʻlanish .....	109
Jinsni aniqlash .....	111
Reyting savollari .....	112
<b>IV-BOB. BOʻLINISH YOKI MAYDALANISH</b> .....	113
Maydalanish turlari .....	117
Maydalanish tezligi va sabablari .....	122
O. Gertvig-Yu. Saks qoidasi .....	125
Maydalanishga muhit omillarining taʼsiri .....	126
Sinxron va asinxron maydalanish .....	128
Embriyning blastula va morula davrlari .....	129
Reyting savollari .....	131

<b>V-BOB. GASTRULYASIYA</b> .....	133
Gastrulyasiya va uning tiplari .....	133
Mezodermaning hosil bo'lishi .....	135
Embrion varaqlarining takomillashishi .....	137
Birlamchi va ikkilamchi tana bo'shliqlari .....	138
Embrion qavatlarini to'g'risidagi nazariya .....	139
Organlarning prezumtiv xaritasi.....	142
Gastrulyasiya sabablari.....	142
T.Gustafson gipotезasi.....	143
Taraqqiyotning dastlabki bosqichlarining molekulyar-genetik mexanizmi ....	145
Reyting savollari .....	149
<b>VI-BOB. IMPLANTASIYA VA EMBRIONNING PROVIZOR ORGANLARI</b> .....	151
Implantasiya .....	151
Embrionning provizor organlari .....	160
Umurtqasiz hayvonlar embrionida provizor organlar .....	165
Yo'ldosh .....	166
Reyting savollari .....	174
<b>VII-BOB. DIFFERENSIASIYA VA DETERMINASIYA</b> .....	175
Embrion rivojlanishining dastlabki davrida uning qismlarining bir-biriga bog'liqligi .....	181
Rivojlanayotgan embrionning "Tashkiliy markazlari". Induksiya hodisasi.....	184
Embrional regulyasiya .....	187
Reyting savollari .....	190
<b>VIII-BOB. EMBRION QAVATLARIDAN ORGANLARNING HOSIL BO'LISHI</b> .....	192
Ektodermadan hosil bo'ladigan organlar .....	192
Entodermadan hosil bo'ladigan organlar .....	199
Mezodermadan hosil bo'ladigan organlar.....	203
Embrion hujayralarida yadro va sitoplazmaning o'zaro aloqalari.....	213
Embrion hujayralarining o'zaro aloqalari.....	214
Reyting savollari .....	216

<b>IX-BOB. HUYAYRA DIFFERENSIASIYASI MEXANIZMI .....</b>	<b>218</b>
Hujayralararo aloqa .....	231
Reyting savollari .....	241
<b>X-BOB. EMBRIONAL MAYDON GIPOTEZASI. FIZIOLOGIK GRADIENT NAZARIYASI .....</b>	<b>242</b>
Organizm rivojlanishi uning bir butunligining o'zgarishi .....	242
Embrional maydon gi potezasi .....	245
Ch.Chayldning fiziologik gradient nazariyasi .....	249
Ch.Chayld nazariyasi asosida embrional rivojlanish hodisasi. Dominant soha.....	251
Embrion gradient sistemasining buzilishi nimalarga olib keladi? .....	255
Ch.Chayld nazariyasining embriologiya taraqqiyoti uchun ahamiyati.....	257
Reyting savollari .....	260
<b>XI-BOB. ORGANIZM RIVOJLANISHI VA MUHIT .....</b>	<b>262</b>
Rivojlanish uchun zarur bo'lgan tashqi muhit omillari .....	262
Tuxumlar evolyusiyasi .....	264
Embrional rivojlanish va ichki muhit .....	267
Ekzogastrulyasiya.....	269
Embrion va muhitning biotik omillari .....	271
Evolusiyaga jarayonida organlar hosil bo'lishida tashqi va ichki muhit omillarining almashinishi .....	272
Organizm rivojlanishida kritik davrlar .....	274
Reyting savollari .....	279
<b>XII-BOB. METAMORFOZ .....</b>	<b>280</b>
Postembrional rivojlanish va metamorfoz haqida umumiy tushuncha ...	280
Gidroid poliplar metamorfozi .....	284
Ninatanlilar metamorfozi .....	285
Hasharotlar metamorfozi .....	288
Assidiyalar metamorfozi .....	293
Tuban umurtqalilar metamorfozi .....	295
Amfibiyalar metamorfozi .....	295
Reyting savollari .....	297
<b>XIII-BOB. ONTOGENEZ VA EVOLYUSIYA. BIOGENETIK QONUN.....</b>	<b>298</b>
Biogenetik qonun haqida tushuncha .....	298

Biogenetik qonunning hozirgi holati .....	301
Gavdaning birlamchi va ikkilamchi metameriyasi .....	304
Sodda hayvonlar ontogenezi.Ko'p hujayralilar ontogenezining kelib chiqishi va evolyusiyasi .....	307
Reyting savollari .....	312
<b>XIV-BOB. O'SISH .....</b>	<b>313</b>
O'sish omillari .....	313
O'sishning klassifikatsiyasi .....	315
Odamning o'sishi .....	319
Reyting savollari .....	323
<b>XV-BOB. ONTOGENEZ DAVRLARI .....</b>	<b>325</b>
Hayvonlar ontogenezining davrlarga bo'linishi .....	325
Jinsiy balog'atga yetish .....	331
Jinsiy belgilar va jinsiy tanlanish .....	332
Hayvonlarning umr ko'rish .....	334
Qarish va uning mexanizmi .....	335
Organizmning qarishi va qarilik .....	338
Qarish jarayonida organlarda sodir bo'ladigan o'zgarishlar .....	339
Qarish genetikasi .....	342
Hayot sharoitining qarish jarayoniga ta'siri .....	344
Qarish jarayoniga turmush tarzining ta'siri .....	347
Qarish mexanizmigaoid gipotezalar .....	348
Odamlarning uzoq umr ko'rish biologiyasiga kirish .....	350
O'limning biologik va ijtimoiy omillari .....	351
O'lim haqida tushuncha .....	351
Reyting savollari .....	354
<b>XVI-BOB. EMBRIOLOGIYANING HAL ETILGAN VA ETILMAGAN MUAMMOLARI .....</b>	<b>355</b>
Kolbada yetishtirilayotgan bolalar .....	355
Kelajakda odam qanday bo'ladi? .....	356
Qayta tug'ilish mumkinmi? .....	358
Reyting savollari .....	361
Foydalanilgan adabiyotlar.....	362