

БЕГАЛИ ХОЛИҚНАЗАРОВ

ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШ  
БИОЛОГИЯСИ



ЎЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ ОЛИЙ ВА ЎРТА  
МАХСУС ТАЪЛИМ ВАЗИРЛИГИ

ТЕРМИЗ ДАВЛАТ УНИВЕРСИТЕТИ

Бегали Холиқназаров

ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШ  
БИОЛОГИЯСИ

1-китоб  
(Э м б р и о л о г и я)

Тошкент-2006

## **Термиз давлат университети илмий-методик кенгаши томонидан нашрга тавсия этилган**

Биология фанлари доктори, профессор Ш.Х. Хуррамовнинг умумий таҳрири остида

Ушбу ўқув қўлланма 5420100 биология таълим йўналиши талабалари учун мўлжалланган намунавий дастурга мувофиқ ёзилган бўлиб, унда индивидуал ривожланиш биологияси фанининг мазмуни, бўлимлари, тарихи, эмбрионни ўрганиш усуллари, жинсий безлар ва ҳужайраларнинг тузилиши, тараққиёти, уруғланиш, эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиш қонуниятлари баён этилган. Ўқув қўлланмадан тиббиёт, ветеринария ихтисослиги талабалари ҳам фойдаланишлари мумкин.

**Такризчилар:** биология фанлари доктори,  
профессор О.Мавлонов  
биология фанлари номзоди,  
доцент Ф.Мухсимов

**Тошкент-2006**

## СЎЗ БОШИ

Индивидуал ривожланиш биологияси организм онтогенези қонуниятларини ўрганади. Бу фан XX асрнинг 70-80- йилларида экспериментал эмбриология, молекуляр биология, генетика, цитология, биокимё ва бошқа фанлар ютуқлари асосида пайдо бўлди.

Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг асосий вазифаси тараққий этаётган организмда содир бўладиган макро - ва микроморфологик, физиологик - биокимёвий, молекуляр ва генетик жараёнларни ўрганиш ва бу жараёнларга таъсир этадиган омиллар ва механизмларни аниқлаш, улардан ветеринария ҳамда тиббиёт амалиётида фойдаланишдан иборат. Кейинги йилларда бу соҳада олиб борилган кўплаб илмий - тадқиқот ишлари туфайли эмбрион ва организмнинг онтогенези тўғрисидаги билимлар янада чуқурлашмоқда ва кенгаймоқда. Бу билимларни умумлаштирган ҳолда ягона ўқув адабиёти яратиш мураккаб муаммо бўлиб қолмоқда. Индивидуал ривожланиш биологияси бўйича яратилган дарслик ва ўқув қўлланмалар (Б.П. Токин, 1987, К.Г. Газарян, Л.В. Белоусов, 1983, И.К. Солихбоев, 1988, 1992 ва бошқалар) анча эскирди ва сони камайиб қолди. Бундан ташқари, бу дарслик ва ўқув қўлланмалар турли йўналишларда яратилган. Уларни имкон даражасида умумлаштириб, мазкур ўқув қўлланма ёзилди.

Ушбу ўқув қўлланма 2 китобдан иборат бўлиб, 1- китобда эмбрионал ва постэмбрионал ривожланишнинг умумий қонуниятларини маълум кетма-кетлик, асосан умуртқали ҳайвонлар мисолида ёритиб беришга ҳаракат қилинди. 2 - китоб эса систематик гуруҳлар бўйича ҳайвонларнинг индивидуал ривожланишига бағишланади.

Мазкур ўқув қўлланмани тайёрлашда Термиз давлат университетининг зоология кафедрасининг мудири, профессор Ш.Х. Хуррамов, доцентлар А.Қулмаматов, К. Эшназаров, катта ўқитувчи Э.Саидоваларнинг ёрдамлари катта бўлди. Муаллиф уларга ўз миннатдорчилигини билдиради.

Ушбу ўқув қўлланма - ўзбек тилида биринчи марта тайёрланганлиги туфайли айрим камчиликлар ва нуқсонлардан ҳоли бўлмаслиги табиийдир. Шунинг учун ўқув қўлланма ҳақидаги таклиф ва мулоҳазаларни муаллиф миннатдорчилик билан қабул қилади.

**Муаллиф**

## КИРИШ

Индивидуал ривожланиш биологияси фани зигота ҳосил бўлишидан организмнинг табиий ўлимигача бўлган даврининг умумий қонуниятларини ўрганади.

Эмбриология фани зиготадан эмбрион ривожланиб тузилганча бўлган даврда содир бўладиган биологик жараёнларни ўрганади. Эмбриология грекча embryo - куртак, муртак, эмбрион, logos - фан, таълимот деган маънони билдиради. Зигота грекча zygotes - бирга қўшилган, деган маънони билдиради. Жинсий хужайраларнинг ўзаро қўшилиб, битта хужайра ҳосил қилиши зигота ҳисобланади.

Онтогенез зигота ҳосил бўлишидан табиий ўлимгача бўлган даврни ўрганади.

Демак, эмбриология фани организм ривожланишининг бир қисмини, яъни эмбрионал ривожланиш қисмини ўрганса, индивидуал ривожланиш биологияси фани онтогенезнинг ҳамма қисмини ўрганади. Шунга кўра, индивидуал ривожланиш биологияси фани эмбриология фанига нисбатан анча кенг маънодаги фандир.

Индивидуал ривожланиш биологияси фани 1975 йилдан бошлаб университетларнинг биология ихтисослигида алоҳида фан сифатида ўқитила бошланди. Бу ном эса яқинда пайдо бўлди. Илгарилари бу фан «Умумий эмбриология», «Ҳайвонлар эмбриологияси», «Солиштира эмбриология» деб номланар эди.

Кейинги йилларда бу фанни «Онтогенез биологияси», «Онтогенетика», «Индивидуал ривожланиш биологияси», «Тараққиёт физиологияси», «Ривожланиш биологияси», «Тараққиёт биологияси» номлари билан аташ тавсия этилмоқда. Бу номларнинг кўпчилиги индивидуал ривожланишнинг айрим томонларини ўз ичига олганлиги учун ҳозирча «индивидуал ривожланиш биологияси» кўпчилик ўқувчиларга тушунарли бўлмоқда.

Бу фан экспериментал эмбриология, молекуляр биология, генетика, цитология фанларининг ютуқлари асосида пайдо бўлди. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг вазифаси организмларда содир бўладиган морфологик, физиологик, биокимёвий, генетик жараёнларни ўрганиш, тараққиётни бошқариш омиллари ва механизмларини аниқлашдан иборат. Чунки бу фан синтетик характерга эга бўлиб, ана шу фанлар ютуқлари асосида онтогенезнинг умумий қонуниятини яратади ва уни бошқариш йўллари ишлаб чиқади. Онтогенезни бошқариш

ветеринария, тиббиёт фанлари учун муҳим аҳамиятга эга бўлиб, янги нав, зот ва штаммлар яратиш учун муҳим манба ҳисобланади. Бундан ташқари, ген ва ҳужайра инженерияси асосида ирсий материални ўзгартириш ва янги формалар яратиш мумкин.

**Бўлимлари.** Бу фан иккита бўлимдан иборат.

I. Эмбриология, эмбрион тараққиётини ўрганади. Бу бўлим ҳам иккита соҳага бўлинади.

**1. Умумий эмбриология**- эмбрион ривожланишининг умумий қонуниятларини ўрганади ва бир қанча тармоқларга бўлинади:

а. Тасвирий эмбриология. У қадимдан маълум бўлиб, эмбрионнинг тузилишини ўрганади, яъни тасвирлайди.

б. Солиштирма эмбриология - турли систематик гуруҳлар эмбрионал ривожланишини бир-бирига солиштириб ўрганади ва тегишли умумбиологик қонуниятларни яратади.

в. Экспериментал эмбриология - эмбрион ривожланишини ёки унинг маълум даврларини тажрибалар асосида ўрганади.

г. Тератология эмбрион - ривожланиши даврида содир бўладиган бузилишларни ўрганади.

д. Биокимёвий эмбриология - эмбрион ривожланиши даврида содир бўладиган биокимёвий жараёнларни ўрганади.

е. Эволюцион эмбриология - эмбрионнинг келиб чиқиши ва эволюциясини ўрганади.

ё. Кўпайиш биологияси - гаметалар ҳосил бўлиши, кўпайиш механизми каби жараёнларни ўрганади.

**2. Хусусий эмбриология** - маълум бир систематик гуруҳга мансуб ҳайвонлар ёки ўсимликларнинг эмбрион ривожланишини ўрганади, одам эмбриологияси, сут эмизувчилар эмбриологияси, қушлар эмбриологияси шулар жумласидандир.

II. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг иккинчи бўлими эмбрионнинг туғилишидан табиий ўлимгача бўлган даврини цитология, гистология, анатомия, физиология ва бошқа биология фанлари нуқтаи назаридан ўрганади.

### **Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг тарихи**

Жинсий ҳужайралардан йирик организмлар қандай пайдо бўлади? Бу саволга жавоб излаш эраמידан анча олдин бошланган.

Муртакни ўрганишга оид дастлабки маълумотлар ҳиндларнинг эраמידан олдинги VII асрда ёзилган «Ҳаёт китоби» номи асаарида баён этилган, яъни тараққиёт муртақдан бошланади, деб тушунтирилган.

Аристотель (эр.ав. 384-322) муртакни ўрганишга биринчи бўлиб киришди. У кўлаб ҳайвонларнинг эмбрионини, жумладан, товуқ тухумини ҳар хил ривожланиш босқичларида очиб, товуқ эмбриони юраги ақула, каракатица ривожланишини, асаларида партеногенезни, одам эмбрионини ўрганди. Буларнинг ҳаммаси тарихий аҳамиятга эга бўлмаса-да, фан тараққиёти учун муҳим аҳамиятга эга бўлди.

Гиппократ (эр.ав. 460-377) нинг «икки уруғлик» назариясига кўра, эмбрион урғочи ва эркак жинсий ҳужайраларининг ўзаро қўшилишидан ҳосил бўлади (аммо ўша даврда жинсий ҳужайралар номаълум эди). Унинг фикрича, эмбрион тухумдан бирданига ҳосил бўлади. Бу фикрлар преформизм назарияси ҳолида шакл-ланиб, XVII-XVIII асрларга келиб ҳукмрон бўлди. Преформизм лотинча *praе*-олдин, *forma*- шакл деган маънони билдиради. Бу назарияга кўра, уруғланган тухум ҳужайрада олдиндан тайёр ҳолдаги организм кичиклаштирилган ҳолда жойлаштирилган бўлади. Тухум ҳужайра уруғлангандан кейин фақат ўсади, яъни катталашади. Бу назариянинг XVII-XVIII асрлардаги тарафдорлари А. Левенгук, В. Гарвей, Я. Сваммердам, М. Мальпиги, А. Галлер, Ш. Бонне ва бошқалардир. Бу назария тарафдорлари ҳам икки гуруҳга бўлинади:

1. Анималькулистар - ҳосил бўладиган организм сперматозоидда жойлашган, тухум ҳужайра унинг тараққий этишига туртки беради, деб таъкидлайдилар.

2. Овистлар - пайдо бўладиган организм тухум ҳужайрада кичиклаштирилиб жойлаштирилган бўлиб, сперматозоид унинг тараққий этишига озуқа бўлади, деб таъкидлайдилар.

Бу назария тарафдорлари одам шакли кичиклаштириб ишланган тухум ва уруғ ҳужайралар расмини ҳам чизган (1-2-расмлар).

Жумладан, Галлернинг фикрича, Момо ҳавонинг тухумдонидан 300 млрд одам кичиклаштирилиб жойлаштирилган.

Преформизм назариясига қарама-қарши бўлган эпигенез назариясини биринчи марта Аристотель ишлаб чиқди. Эпигенез грекча ерi - кейин, *genesis* - келиб чиқиш, деган маънони билдиради. Бу назарияга кўра, тирик организмлар уруғланган

тухум хужайранинг структурасиз элементларидан ривожланиш давомида ҳосил бўлади. Бу икки назария ўртасидаги кураш биология фани тараққиётига ижобий таъсир этди, кўшлаб янги назариялар пайдо бўлди.

1600-1604 йилларда Д. Фабриций товуқ ва одам эмбриони ривожланишини ўрганди ва расмини чизди.

1652 йилда В.Гарвей «ҳамма тириклик тухумдан бошланади», деб айтди. Ўша вақтда Р. де Грааф тухумдонда тухум халтасини кўрди ва унда тухум бўлишини айтди. Я.Сваммердам XVII аср ўрталарида бақа тухуми ривожланишини ўрганди, биринчи марта ҳашаротларда метаморфозни кузатди.

1677 йилда студент Л.Гамм ва А. Левенгук ўзлари микроскоп яратиб, суг эмизувчилар сперматозоидини кўрдилар.

1672 йилда М. Мальпиги товуқ эмбриони ривожланишини ўрганди ва расмини чизади. 1688 йилда Ф.Реди тириклик ўз-ўзидан пайдо бўла олмаслигини тажриба йўли билан исботлади.

Эмбриология фанининг ривожланишида К.Ф.Вольф (1734-1794) катта ҳисса қўшган. Вольф 1734 йилда Берлинда туғилган ва ўша ерда тиббиёт маълумотини олган. 1767 йилда Петербургда кўчиб келган ва кейинчалик Петербург фанлар академиясининг академиги даражасига кўтарилди. Вольф замонавий эмбриологиянинг асосчисидир. У товуқ эмбрионида овқат ҳазм қилиш ва нерв системаси ривожланишини ўрганди.

Эмбриология тарихида 1759 йил муҳим сана ҳисобланади. Шу йили Вольф 26 ёшида «Ривожланиш назарияси» номи диссертациясида преформизмни танқид қилиб, эпигенез назариясини ёқлаб чиқди. У биринчи марта ўсимликлар метаморфози ҳақида ёзган. Вольф кузатишларига кўра, ичак ва нерв системаси эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида пластинкасимон, кейинчалик найсимон кўринишда бўлади. Вольф шакл ҳосил бўлиш қонуниятларини ҳам аниқлади.

1764 йилда Вольфнинг «Регенерация назарияси» асари бо-силиб чиқди. Унда ривожланиш асосида овқатланиш, ўсиш ва органларнинг пайдо бўлиши ётади, деб кўрсатган. Вольф томонидан бундай таълимотнинг яратилиши фанда катта ютуқ бўлди. Аммо унинг таълимоти преформизм назариясининг таъсири туфайли тан олинмади. Вольфнинг ҳаётлигида унинг назариясини немис олими И.Ф.Блюменбах (1752-1840) ёқлаб чиқди. Унинг фикрича, ҳар қандай янги органнинг (жумладан, ўсимликлардаги бўртмалар) пайдо бўлиши преформизм





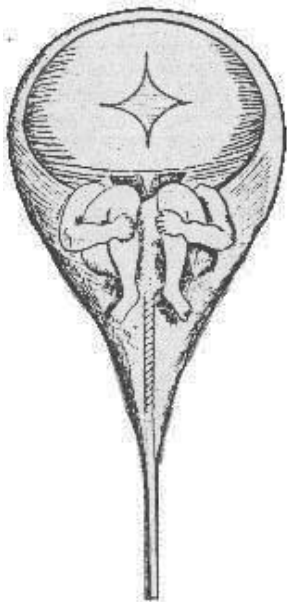
1-расм. Овистларнинг дунёқарашини бўйича организмларнинг пайдо бўлиши. Юпитернинг тухумдан ҳар хил тирик организмларни чиқариб юбориши (Д.Нидхем, 1947 бўйича).

назарияси билан боғлиқ эмас. Блюменбах организм шаклининг бошқарилиши ўсиш билан боғлиқ эмаслигини аниқлади.

Эпигенетик назария барча олимлар дунёқарашини ўзгартирди. Натижада агар ҳар қандай жон янгидан пайдо бўлса, умуман тирик жоннинг ўзи қачон, қаерда ва қандай қилиб келиб чиққан, деган савол туғилди. Шу сабабли XIX асрда Германияда натурфилософия оқими пайдо бўлди. Бу оқим биологиянинг, эмбриологиянинг ривожланишига анча тўсқинлик қилди.

Ф. Шеллинг (1775-1854) ўз таълимотида табиат ҳодисаларининг бирлигини айтади. У органик дунёнинг келиб чиқишида ҳамма тирик жон оддий бир формадан ташкил топганини айтиб, тўғри фикрлайди, лекин ҳамма нарсанинг келиб чиқишини худога боғлайди.

Л. Окен (1779-1851) ҳаётни денгиздан келиб чиққанлигини айтди, лекин дунёни худо яратган, деб таъкидлайди.



2-расм. Анималькулистларнинг дунеқарашини бунича организмларнинг пайдо бўлиши. Сперматозоиднинг ичида жуда кичик, кўзга кўринмас организмлар жойлашганлигини тасаввур этиши (Д.Нидхем, 1947 бўйича).

Шеллингнинг шогирди Д. М. Велланский (1774-1847) Россияда натурфилософик фикрларни ривожлантирди. У ички ва ташқи органларнинг ўзаро ўхшашлигини ўрганди. Унинг ҳам фикрлари афсонавий, фантастик характерга эга эди.

Натурфилософия оқимига Ф. Энгельс «Бу фанда фантастика кўп, лекин ҳозирги философ бўлмаган табиатшунослардан кўп эмас», деб баҳо берган.

Петербург фанлар академиясининг икки академиги - Х. Пандер ва К. М. Бэр ўз тадқиқотлари билан эмбриологияни «чуқур уйқу»дан уйғотдилар.

Христиан Иванович Пандер (1794-1865) - рус эмбриологи, палеонтолог, геолог, Петербург фанлар академияси академиги. Пандер ва Вольф ишлари асосида Бэр ўз тадқиқотларини олиб борган. Ч. Дарвин Пандерни ўзининг ўтмишдоши деб атаган. Чунки Пандер биринчи бўлиб қазилма ҳолдаги ва ҳозирги ҳайвонлар формаларининг ўзаро ўхшашлигини аниқлаган. Пандер 1817 йилда эмбрион варақларининг аҳамиятини аниқлади ва унда учинчи қават бўлишини айтди. Унинг фикрича, устки

қават сероз, остки қават шилимшиқ, улар ўртасида қонли қават ҳам бўлиши керак. Шундай қилиб, у эмбрион варақлари тўғрисидаги назарияга асос солди. Шунинг билан бирга, ҳар бир қаватдан органлар ҳосил бўлишини ҳам айтиб берди. У товуқ эмбрионининг тараққиётини ўрганиб, шундай хулосаларга келган.

К. М. Бэр (1792-1876) илмий эмбриологиянинг асосчисидир. Бэр 1792 йилда Эстониянинг Эстланд губерниясида туғилган. Ватанида медицина маълумотини олгач, Германияга кетган, у ерда ҳайвонлар солиштирма анатомиясидан маърузалар ўқиган. 1828 йилда Петербург фанлар академияси аъзолигига сайланган ва 1834 йилда Россияга кўчиб келган.

К. М. Бэр 1827 йилда биринчи марта сут эмизувчилар ва одам тухум ҳужайрасининг тузилишини ўрганди, унгача грааф пуфакчаси тухум ҳужайра деб ҳисобланган. Унинг «Ҳайвонларнинг ривожланиш тарихи» асари фанда катта ҳисса бўлди. У эмбрион варақлари назариясини бойитди. Биринчи бўлиб кўплаб ҳайвонлар эмбрионини ўрганиб, эмбриологияда солиштирма усулни қўллади. Ана шу усул ёрдамида у умуртқали ҳайвонларнинг турли синфлари эмбрион тузилишининг ўхшашлигини аниқлади ва «эмбрионлар ўхшашлиги» қонунини яратди.

Вольф, Пандер, Бэр ишлари туфайли Петербург эмбриология фани бешигига айланиб қолди. 1864 йилда Бэр ижодининг 50 йиллик юбилейига Петербург фанлар академияси «Тухумдан иш бошлаб, у одамга одамни танитди» деган ёзувли медални махсус ишлатиб, унга топширди. Бэр ижоди эмбриологиянинг ҳужайрадан катта босқичдаги даврини яқунлайди.

Эмбриологиянинг бундан кейинги тараққиётини ҳужайра назарияси ва эволюцион назариясиз тасаввур этиб бўлмайди. Ч. Дарвиннинг 1859 йилда «Турларнинг келиб чиқиши» номли асарининг босилиб чиқиши биология, жумладан, эмбриология фани тараққиётида муҳим воқеа бўлди. Дарвин ўзининг эволюцион таълимотини яратишда палеонтология, солиштирма анатомия далиллари билан бир қаторда эмбриологик маълумотларга ҳам асосланди. Унинг фикрича, «... кўплаб ҳайвонларнинг эмбриони ёки личинкалик даври у ёки бу даражада уларнинг ҳамма аждодларининг тузилиши ўхшашлигидан далолат беради». Кейинчалик Дарвиннинг бу фикри биогенетик қонуннинг яратилишига асос бўлди. Эволюцион таълимот асосида кўплаб ҳайвонларнинг тараққиёти ўрганилди.

А. О. Ковалевский (1840-1901) ковакичлилар, ҳашаротлар, хордалилар, личинка хордалиларнинг 70 дан ортиқ турининг эмбрион ривожланишини ўрганди. Личинка хордалиларнинг эмбрионал ривожланишида хорда борлигини аниқлаб, уларни хордалиларга киритди. Ковалевский ишлари туфайли ҳайвонларнинг эмбрион ривожланиши даврида бир-бирига ўхшашлиги аниқланган. У эволюцион эмбриологияга асос солди. А.О.Ковалевский эмбрион варақлари тўғрисидаги назарияни яратди.

И. И. Мечников (1845-1916) кўпроқ паразит ҳайвонларнинг эмбрион ривожланишини ўрганган. У ҳашаротларда ҳам эмбрион варақлари борлигини аниқлади. Мечников патология, нотўғри ривожланиш, микробиология, иммунология, кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг келиб чиқиши назарияси, фагоцитоз назарияси ва ўлим муаммолари билан шуғулланган. Мечников ва Ковалевский ишлари туфайли ҳамма ҳайвонларда эмбрион варақлари борлиги аниқланди. Уларнинг ишлари Дарвин назариясини ривожлантириш учун асос бўлди.

И.И.Мечников, А.О. Ковалевский, В. В. Зеленский, В. М. Шимкеевич ишлари туфайли солиштирма ва эволюцион эмбриология фанлари яратилди.

Ф. Мюллер (1821-1897) денгиз қисқичбақасимонларининг биологиясини ўрганиб, Дарвиннинг табиий танланиш қонуниятларини тасдиқлади. Уларнинг эмбриони бир-бирига ўхшашлигини ва ўзларига нисбатан тубан ҳайвонлар эмбрион ривожланишини такрорлашини аниқлади.

Э. Геккель (1834-1919) Берлин атрофидаги Потсдам шаҳрида туғилган. Табиатта қизиқиши ўқитувчилари ва онаси туфайли бўлган. Берлинда тиббиёт билимини олган. У ҳайвонлар солиштирма анатомияси, палеонтологияси билан қизиққан. Геккель Мюллер ва бошқалар фикрларига асосланиб, 1866 йилда биогенетик қонунни яратди. Унинг маъноси: онтогенезда филогенез тез ва қисқа такрорланади, бу такрорланиш физиологик функцияларга, наслга ва мосланишга боғлиқ. Аммо унинг хатоси шундаки, бу такрорланишда четга чиқиш, яъни ўзгаришларни тушунмайди. Буни А. Н. Северцов филэмбриогенез назариясида исботлади.

Эмбрион варақлари аниқлангандан кейин Геккель уларга эктодерма, энтодерма, мезодерма деб ном берди.

Немис олими В.Гис (1831-1904) эмбриологияда биринчи марта кимёвий ва физик усулларни қўллаб, аналитик эмбриологияга асос солди. Гис эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврла-

рида морфогенез, яъни органлар ҳосил бўлиш қонуниятларини ўрганди. Аммо унинг дунёқарашда преформистик фикрлар ҳам бор эди. Шунинг учун Гис неопреформизм тарафдори ҳисобланади.

XIX асрнинг 80-йилларига келиб эмбриологияда экспериментал усуллар қўлланила бошланди. Экспериментал эмбриологиянинг асосчиси немис олими Вильгельм Ру (1850-1924) ҳисобланади. Ру қиздирилган игна билан бақа эмбрионининг иккита бластомерлик даврида биттасини бузади. Натижада яримта эмбрион ҳосил бўлади. Бу тажриба 1888 йилда ўтказилган ва шу йил экспериментал эмбриологиянинг туғилган кунидир. У ўз ишларини «Ривожланиш механикаси» деб атайдди. Бу билан у А.Вейсманнинг ҳар бир бластомер ўзига хос бўлган, бошқа бластомерларга ўхшамаган хусусиятга эга, деган фикрини тасдиқлайди. Ру тажрибаларининг мақсади эмбрион ривожланишининг сабабларини ўрганишдан иборат эди. Ру детерминация, дифференциация муаммоларининг назарий асосини яратди.

Экспериментал эмбриологияни ривожлантиришда Г. Дриш (1867-1941) хизматлари катта бўлди. Дриш Ру тажрибаларини технологик жиҳатдан бошқа усул билан такрорлади ва денгиз типратиканининг 2 та бластомерлик даврида уларни бир-биридан ажратиб, уларнинг ҳар биридан тўлиқ организм ривожланиши мумкинлигини исботлади. Эмбрионнинг бир қисмидан тўлиқ организм ривожланиши мумкинлигини Дриш эмбрионал регуляция деб атади ва шу номли қонунни яратди.

Август Вейсман (1834-1914) организмдаги ҳамма ҳужайраларни иккига бўлади:

1. Эмбрионни ва индивидни ҳосил қиладиган эмбрион йўли ҳужайралари - гаметалар.

2. Тана ҳужайралари - соматик ҳужайралар. Вейсман муртак плазмасининг софлиги қонунини яратди. Бу қонунга кўра, муртак плазмасидан тана ҳужайралари ҳосил бўлади. Вейсман жинсий ҳужайраларда хромосомалар наборининг соматик ҳужайраларга нисбатан икки баробар кам бўлишини ҳам олдиндан айтиб берган.

А.Н. Северцов (1866-1936) онтогенез ва филогенез ўртасидаги муносабатлар тўғрисидаги масалани янгичасига ҳал қилди. У эмбрионал ривожланиш давридаги ўзгаришларни текшириб, эмбриогенезда янги ҳосил бўлган органларнинг эмбрионнинг яшаш шароитига вақтинчалик мосланиш деб бўлмайди, бу янги белги-

лар катта ёшдаги формаларнинг ўзгаришига ҳам сабаб бўлиши мумкин, деган хулосага келди. Северцовнинг фикрича, онтогенез филогенезнинг қисқача акс этиши бўлиб қолмай, балки унда катта ёшда ҳам сақланадиган янги сифатлар пайдо бўла оладиган босқич ҳамдир. Филогенетик аҳамиятга эга бўладиган тараққиётнинг бу хусусиятларини А. Н. Северцов филэмбриогенез деб атади.

Онтогенез ва филогенезнинг ўзаро муносабатини ўрганиш анча мураккаб бўлиб, бу соҳадаги ишлар ҳали ниҳоясига етган эмас.

Ч. Дарвин назарияси эълон қилинган даврдан бошлаб эмбриологларнинг кўплаб ишлари эволюцион масалаларни ҳал қилишга қаратилган эди. Бироқ, XIX асрнинг охирларида эмбрионал ривожланиш босқичини ўрганиш учун эмбриологияга экспериментал усул қўлланила бошланди. Шундан кейин эмбриология икки йўналишда тараққий эта бошлади:

1. Солиштирма-морфологик эмбриология.
2. Экспериментал эмбриология.

Эволюцион эмбриологияни ривожлантиришда зоолог ва солиштирма анатомия соҳасида йирик олимлар А. Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, В. Н. Беклемишев, В. А. Догель, А. В. Иванов ва бошқаларнинг хизматлари катта бўлди.

XX асрда экспериментал эмбриология ривожига Г. Шпеман (1869-1941) ва унинг шогирдлари катта ҳисса қўшдилар. «Ташкилий марказ» назариясини асослаш учун эмбрионнинг маълум қисмини бошқа эмбрионга кўчириб ўтказиш, 1901 йилда бластомерларни сочсимон тола билан ажратиш орқали Рунинг мозаика назарияси ва Дришнинг эмбрионал регуляция назариясини исботлади. Маълум бўлишича, бир-биридан ажратилган бластомерлардан эмбрион ривожланиши бластомерларни қандай ажратишга боғлиқ. 1924 йилда Г. Шпеман лабораториясида эмбрионал индукция ҳодисаси аниқланди. Индукция ҳодисасига кўра, детерминация ва регуляция индивидуал ривожланиш давомида бир-бирини тўлдиради.

А.Г.Гурвич (1874-1954) биринчи бўлиб эмбриологияда статистик усулни қўллади ва ҳужайралар бўлинишида «тартиб» ҳодисасини аниқлади. Гурвич тараққиётнинг математик моделини яратди.

М. М. Завадский ва унинг шогирдлари ривожланиш механизмларини ўрганди ва ривожланиш динамикаси йўналишига асос

солди. Завадский ривожланишнинг физиологик, гуморал хусусиятларини ўрганишга катта эътибор берди. Аста-секин индивидуал ривожланишнинг кимёвий асосларини ўрганадиган «кимёвий эмбриология» пайдо бўлди (Ж. Нидхем).

Д.П.Филатов (1876-1943) экспериментал эмбриологияда солиштирма морфологик йўналишни асослади. Бу йўналиш солиштирма-эволюцион ва экспериментал эмбриология ўртасидаги тафовутларни бартараф этди. Филатов «шакл ҳосил қилувчи аппарат», органлар ва тўқималарнинг икки томонлама ўзаро таъсири тушунчаларини қўлади. Филатов экспериментатор эмбриологларнинг йирик мактабини яратди. Бу мактаб вакилларида Т. А. Детлаф, В.В. Попов ва бошқалар эмбриология фанига катта ҳисса қўшдилар.

П.П. Иванов (1878- 1942) бирламчи оғизлилар гавдасининг ларвал ва постларвал бўлимлари тўғрисидаги назарияни яратди. П.Г. Светлов (1892- 1974) индивидуал ривожланишда органлар ўртасидаги умумийлик ва алоҳидаликнинг аҳамиятини очиб берди.

Индивидуал ривожланиш тўғрисидаги тушунчаларнинг шаклланишида цитологик ва генетик тадқиқотлар муҳим аҳамиятга эга бўлди. Жумладан, замонавий генетиканинг асосчиси Т. Морган (1866- 1945) ва унинг шогирдлари генетика муаммоларини ҳал қилишда эмбриология қонуниятларидан самарали фойдаландилар. Т.Морган 20 йил умрини эмбрионни ўрганишга бағишлади. Натижада ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишида ҳужайра ядросининг ва цитоплазманинг аҳамияти аниқланди. Генетиканинг цитологик асослари, хромосоманинг тузилиши, функциясини ўрганадиган цитогенетика фани шаклланди.

Хромосомаларнинг ирсиятдаги аҳамиятини ўрганишда Т. Бовери тадқиқотларининг аҳамияти катта бўлди. У 1888 йилда хромосомаларнинг доимийлиги ва индивидуаллиги назариясини, хромосомалар сонининг доимийлиги қонунини, зигота ота-она хромосомалари йиғиндисидан тузилганлиги ҳақидаги қоидаларни яратди.

Э. Вильсон 1896 йилда «Ҳужайра ривожланиши ва ирсияти» номли асарида хромосоманинг тузилиши ва ирсият ўртасидаги алоқани очиб берди. У хромосомани ипсимон деб тасаввур қилди ва унда ирсият материаллари кетма-кет жойлашган, деб тушунтирди.

Хромосоманинг генларни ташувчи хусусияти Т. Морганнинг ирсиятнинг хромосома назариясида ўз аксини топди. Онтогенезда генотип ва фенотип ўртасидаги алоқани ўрганадиган феногенетика (бу терминни 1918 йилда В.Геккер қўлади)

фани пайдо бўлди. Бу фан индивидуал ривожланиш ва генетика фанлари ўртасидаги муносабатни ўрганади.

1930 йилда К. Бриджес ген баланси назариясини яратди. Бу назарияга кўра, белгиларнинг ривожланишида генлар баланси ва ўзаро нисбати муҳим аҳамиятга эга. Бриджес фикрича, маълум бир белги генларнинг биргаликда таъсири туфайли пайдо бўлади.

1913 йилда Э. Фишер оқсил аминокислоталарнинг пептид боғлар орқали бирикишидан ҳосил бўлишини исботлади.

1936 йилга келиб оқсилларни ҳосил қиладиган ҳамма аминокислоталар аниқланди. Шундай қилиб, биокимёвий генетика фани пайдо бўлди. Бу соҳадаги дастлабки тажрибалар 1899-1910 йилларда А. Гаррод томонидан ўтказилди. У алкаптонурия билан касалланган одам қони ва сийдигида гомогентизин кислотасини топди ва бу кислота фермент билан боғлиқлигини аниқлади. 1940 йилда Ж. Бидл ва Е. Татум «бир ген-бир фермент» қоидасини илгари сурдилар.

Нуклеин кислоталарнинг ирсиятдаги аҳамияти биринчи марта 1944 йилда О. Эвери, С. Мак Леод ва М. Мак Картилар томонидан аниқланди.

Ҳужайра ядроси ва цитоплазмасининг ўзаро алоқаси, уларнинг ирсият ва ривожланиш механизмидаги аҳамияти Н.К.Кольцов ва унинг шогирдлари тадқиқотларида ўз ифодасини топди. XX асрнинг 20-йилларида Н.К.Кольцов хромосоманинг физико-кимёвий табиати ва функциясини назарий ва экспериментал жиҳатдан ўрганиш бўйича кўплаб тадқиқот йўналишларини белгилаб берди. Кольцов ҳужайра биологияси, экспериментал ва физико-кимёвий биология фанларининг асосчисидир. Кольцовнинг хромосома тузилиши ва репродукциясига оид ғоялари келажакда ҳужайрани ва хромосомани ўрганишга асос бўлди. Кольцов фикрича, ядро материаллари цитоплазмага чиқиб, ирсий ахборотни узатади. Цитология, биокимё, генетика, экспериментал эмбриология маълумотларини умумлаштириш, тадқиқотларни молекула даражасида ўтказиш, фундаментал тадқиқотларни организм даражасида баҳолаш каби муаммоларнинг ечимини топишда кўп ишлар қилганлиги учун Н.К.Кольцовни замонавий индивидуал ривожланиш биологияси фанининг асосчиси деб айтиш мумкин.

Н.К.Кольцовнинг ғояларини унинг шогирди Б.Л.Астауров давом эттирди. Астауров XX асрнинг 30-йилларида генетик аппаратни ядро-цитоплазма асосида ўрганиш лозимлигини айтган



эди. Унинг сунъий партеногенез, андрогенез ва гиногенез формаларни олиш усули замонавий экспериментал биология фанининг катта ютуғи бўлди.

Микрохирургия техникасининг тараққий этиши туфайли ядрони ва бошқа хужайра органонидларини кўчириб ўтказиш, ген ва хужайра инженерияси ёрдамида янги организм ҳосил қилиш усулларининг яратилиши эмбриология фани олдида катта вазифалар қўймоқда. Бу соҳада Т.Кинг, Р.Бриггс, Ж.Гердон ва бошқалар муҳим натижаларга эришдилар.

XX асрда зоология, ботаника ва бошқа биология фанларининг тараққийёти эмбриология фанига ҳам ижобий таъсир этди. Эмбриологиянинг ривожланишида Г. А. Шмидт (1951, 1953, 1968), Б. П. Токин (1969, 1987) асарлари муҳим аҳамиятга эга бўлмоқда.

Кейинги йилларда эмбриология фани тез суръатлар билан ривожланиб бормоқда ва янги соҳалари пайдо бўлмоқда. Регенерация ва соматик эмбриогенез тўғрисида Б. П. Токин (1969), биокимёвий эмбриология соҳасида Ж. Браше (1967), ривожланишнинг макромолекуляр усуллари тўғрисида К. А. Кафиани, А.А.Костомарова (1978), ҳайвонлар ривожланиши даврида генотипнинг бошқарилиши тўғрисида Ж. Гердон (1977), ривожланиш даврида хужайралараро муносабат ҳақида Э. Дьюкар (1978) ва бошқалар асарларининг пайдо бўлиши эмбриология фанининг янада ривожланишига ёрдам бермоқда.

О. М. Иванова-Казас (1975-1981) жинсиз кўпайишнинг ҳайвонот дунёсида тарқалиши, умуртқасиз ҳайвонлар эмбрион ривожланишининг солиштирма таҳлили муаммоларини ўрганиб, 6 томлик асар ёзди.

Ҳозирги даврда эмбриология фанининг ривожланиш тармоқлари кўпайиб бормоқда. Москвадаги «Ривожланиш биологияси» институтида ривожланишнинг молекуляр асослари, хужайрада генетик, молекуляр ўзгаришлар, ҳар хил таъсиротлар натижасида ўзгаришлар содир бўлиш сабаблари ўрганилмоқда. Эмбриологияда янги усулларнинг қўлланилиши натижасида янги-янги ютуқларга эришилмоқда. Эволюцион эмбриология янада ривожланмоқда. Санкт-Петербург олимлари Б. П. Токин, К. М. Завадский, А. В. Иванов, О. М. Иванова-Казас, москвалик Л. В. Белоусов, Г. Д. Поляков, А. Н. Северцов, М. С. Гиляров ва уларнинг шогирдлари эволюцион эмбриологияни ривожлантирмоқдалар. Г. А. Шмидт, Б. С. Матвеев, С. В. Боголюбский, С. М. Гиляров, Б. Л. Астауров, М. С. Мицкевич, С. В. Емельянов каби

олимлар ҳам эмбриология фани ривожига катта ҳисса қўшмоқ-далар ва кўплаб малакали кадрлар тайёрладилар.

XX асрнинг 60-йилларига келиб ривожланиш жараёнини ўрганиш учун экспериментал эмбриология, цитология, генетика, физико-кимёвий йўналишлар синтези туфайли индивидуал ривожланиш биологияси фани мустақил соҳа сифатида пайдо бўлди.

Ҳозирги замон эмбриология фанининг асосий вазифаси эмбрионни эволюцион назария асосида ўрганиш ва тегишли хулосалар чиқаришдир.

### **Эмбрионни ўрганиш усуллари**

Эмбрионни ўрганиш учун ҳар хил усуллардан фойдаланилади.

1. Тирик эмбрионни кузатиш усули. Бунда тирик эмбрион оддий кўз ёки лупа, микроскоплар билан кузатилади ва тегишли хулосалар чиқарилади.

2. Фиксация қилинган эмбрионни ўрганиш усули. Бу усул ёрдамида эмбрион олдин фиксация қилиниб, маълум вақтдан кейин тўлиғича ёки унинг қисмлари ўрганилади.

3. Гистокимёвий усул. Бу усул ёрдамида маълум кимёвий модда ёки кимёвий жараённинг маълум орган ёки тўқимага таъсир этиши ўрганилади. Бунинг учун маълум тўқимадан бўлак олиниб, гистологик препарат тайёрланади ва ўрганилади.

4. Радиоавтография. Радиоактив изотопли атомлар эмбрионга озиқа ёки бошқа йўллар билан юборилади. Кейин органлардан гистологик препарат тайёрлаб, улар қайси органларга борганлиги ва таъсири ўрганилади.

5. Микрохирургия усули. Эмбрионнинг жуда кичиклигида махсус нозик асбоблар: шиша ёки вольфром игна, пинцет, скальпеллар ёрдамида эмбрионнинг маълум қисми ажратиб олиниб ўрганилади. Бунда асбоблар микроманипулятор ёрдамида бошқарилади. Бундай тажрибаларни дастлаб В. Ру ўтказган.

6. Сунъий муҳитда эмбрионни ўстириш усули. Эмбрионнинг маълум қисмини ёки бутунлиғича сунъий шароитда ўстириб, унинг маълум хусусиятларини ўрганиш мумкин.

7. Биёкимёвий усул. Бу усул ёрдамида эмбрион хужайраси ёки тўқимасидаги моддаларнинг таркиби ўрганилади. Бунинг учун биокимёнинг ҳамма усулларидан фойдаланиш мумкин.

8. Нурлантириш усули. Бунда эмбрионнинг маълум қисмини зарлантириш учун нурлантирилади. Бунинг учун рентген ва

бошқа нурлардан фойдаланиш мумкин.

9. Иммуно-биологик усул. Эмбрионда иммунитет ҳосил бўлиши ўрганилади.

10. Экологик усул. Экологик омилларнинг эмбрионга таъсири ўрганилади.

11. Ген инженерияси усули. Маълум ген бир эмбриондан кўчириб иккинчисига ўтказилади ва ўрганилади.

### **Онтогенез типлари ва босқичлари**

Тирик организмлар индивидуал ривожланиши, яъни онтогенези зиготадан табиий ўлимгача бўлган даврни ўз ичига олади. Онтогенезнинг иккита типи фарқланади:

1. Бевосита ёки тўғри ривожланиш. Онтогенезнинг бу типда тухумдан чиққан ёки туғилган организмнинг тузилиши ва ташқи кўриниши ота-она организмга ўхшайди. Аммо айрим аъзоларнинг етишмаслиги, гавдасининг кичиклиги билан ота-онасидан фарқ қилади. Аста-секин ўсиб, ота-она организмга ташқи кўриниши ва тузилиши жиҳатдан ўхшайди. Жумладан, одамда, сут эмизувчиларда, қушларда, судралиб юрувчиларда ва айрим умуртқасиз ҳайвонларда бола туғилганда ота-онасига ўхшайди.

2. Билвосита ривожланиш. Бунда тухумдан чиққан бола личинка дейилади ва у ташқи ҳамда ички тузилишига кўра ота-онасидан кескин фарқ қилади. Жуда кўп ўзгаришлардан кейин ота-она организмга ўхшаш қиёфага киради. Бундай ҳодиса метаморфоз дейилади ва у кўплаб умуртқасизлар ҳамда амфибияларга хосдир.

Онтогенез икки босқичга бўлинади:

1. Пренатал ёки туғилишдан олдинги босқич. Бу босқич жинсий ҳужайраларнинг етилиши, уруғланиш ва эмбрион ривожланишини ўз ичига олади. Бу босқич ҳам икки даврга бўлинади:

а) проэмбрионал (прогенез) даври- жинсий ҳужайраларнинг етилиши ва ривожланиши даври тушунилади;

б) эмбрионал давр-зигота ҳосил бўлишидан эмбрион туғилишигача бўлган давр тушунилади.

2. Постнатал ёки постэмбрионал босқич-туғилишдан табиий ўлимгача бўлган даврни ўз ичига олади.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг мазмуни, мақсади ва вазифаларини айтиб беринг.
2. Индивидуал ривожланиш биологияси фани қандай бўлимларга бўлинади?
3. XIX асргача бўлган индивидуал ривожланиш биологияси фанининг тарихини айтиб беринг.
4. XIX асрда эмбрионни ўрганишга оид ўтказилган тажрибалар ва яратилган назарияларни айтинг.
5. XX асрда эмбрионни ўрганишга оид қандай тадқиқотлар ўтказилган?
6. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг ҳозирги ҳолати ва истиқболларини айтинг.
7. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг қишлоқ хўжалиги, ветеринария ва тиббиёт фанлари тараққиёти учун қандай аҳамияти бор?
8. Эмбрионни ўрганиш усулларини айтиб беринг.
9. Онтогенез типлари ва босқичларини айтинг.

## 1-БОБ. КЎПАЙИШ

Ҳар қандай тирик организмни сон жиҳатдан оширувчи барча жараёнлар кўпайиш деб аталади. Бўлиниш эса биологик системаларнинг ёки тирик организмларнинг ўсиши ҳисобланади. Ўсиш-бу тирик организмларнинг ҳажм жиҳатдан катталашувидир. К. Бэр фикрича, «бўлиниш ҳар бир организмнинг ўз индивидуал чегарасидан ошиқроқ ўсишидир». Ўсиш маълум миқдорга етгандан кейин тирик массанинг маълум қисмининг ажралиши кузатилади, яъни кўпайиш содир бўлади. Тирик организмларнинг муҳим биологик хусусияти кўпайишдир. Ҳар қандай организмнинг ҳаёти тур ҳаётидан қисқа бўлади. Кўпайиш орқали эса тур сақланади ва унинг ҳаёти давом этади.

Кўпайиш эволюция жараёнида пайдо бўлган ҳодиса бўлиб, кўпайиш орқали ирсий ахборот наслдан-наслга ўтади, турнинг генотиби ва фенотиби сақланади, индивидлар сони ортади, ареали кенгаяди, тур ичидаги хилма-хиллик ортади. Бу эса янги турлар пайдо бўлишига олиб келади. Кўпайишнинг жинссиз ва жинсий хиллари мавжуд.

### Жинссиз кўпайиш

Жинссиз кўпайиш деб соматик ҳужайралар ҳисобидан янги организмлар пайдо бўлишига айтилади. Кўпайишнинг бу тури қадимги ва кўпайишнинг бирламчи формаси ҳисобланади. Жинссиз кўпайишда организмнинг айрим ҳужайралари ёки органоидларнинг бўлиниши натижасида янги организм ҳосил бўлади. Жинссиз кўпайишнинг биологик аҳамияти шундаки, бунда организмларнинг тез кўпайиши ва кўп авлод ҳосил қилиши таъминланади. Жинссиз кўпайишда соматик ҳужайралар иштирок этади, жинсий ҳужайралар иштирок этмайди (1-жадвал).

Бир ҳужайраларнинг жинссиз кўпайишини моноцитоген кўпайиш дейилади ва унинг қуйидаги усуллари мавжуд (2-жадвал):

**1. Бўлиниш.** Бунда она ҳужайра ўсиб, ҳажм жиҳатдан икки баробар катталашади, яъни ҳамма органоидлари икки ҳисса ортади. Шундан кейин 2 та қиз ҳужайрага, яъни организмга бўлинади. Бу қиз ҳужайралар бир-бирига тенг ёки ҳар хил ҳажмда бўлиши мумкин. Ҳайвон ҳужайраларининг қобиғи эластик бўлганлиги учун чўзилиб, ўртасидан (амёбада), тиккасига (яшил эвгленада), кўндалангига (туфелькада) иккига бўлинади. Қаттиқ ҳужайра қобиғига эга бўлган бактериялар ва сув ўтлари

**1-жадвал**

**Жинссиз ва жинсий кўпайиш тавсифи**  
(В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича)

Кўрсаткич	Кўпайиш тури	
	Жинссиз	Жинсий
1. Хужайранинг янги авлод ривожланиши учун ирсий ахбороти	Бир хужайраларда она хужайра; Кўп хужайраларда она организмнинг бир ёки бир нечта соматик хужайралари кўпайиш манбаи ҳисобланади.	Ота-она гаметалар ҳосил қилади. Ота-она янги авлодга биттадан хужайра беради.
2. Ота-оналар	Бир индивид	Икки индивид
3. Янги авлод	Генетик жиҳатдан она организмга ўхшайди.	Генетик жиҳатдан ота-она организмга ўхшайди.
4.Хужайра етилиши	Митоз	Мейоз
5.Эволюцион аҳамияти	Кам ўзгарадиган шароитда мосланиш пайдо бўлади, стабиллаштирувчи танланишнинг аҳамияти ортади.	Генетик турлитуманлик туфайли ҳар хил яшаш шароитига мослашади, табиий танланишнинг аҳамияти ортади.

ўз ҳолатини ўзгартирмасдан, ҳужайра марказидан тўсиқ ҳосил қилади ва иккига бўлинади. Митоз колониал формаларда ҳужайравий ва колониал босқичларда амалга ошади. Ҳужайравий бўлиниш натижасида колония аъзоларининг сони ортади ва колония катталашади.

**2. Кўп бўлиниш (шизогония).** Бунда аввал ядро кўп бўлакларга бўлинади, кейин цитоплазма ҳар бир ядронинг атрофини ўраб олади ва уларнинг ҳар бири мустақил ҳужайрага-организмга айланади. Шу йўл билан битта ҳужайрадан бир қанча ҳужайралар ҳосил бўлади. Сув ўтларида, замбуруғларда, содда ҳайвонлардан споралиларда кўпайишнинг шу тури учрайди. Жумладан, *Calogonium* сув ўти эллипсимон шаклга эга бўлиб, учида иккита чивиксимон хивчини бор. Бу ўсимлик олдин ўз миқдорига нисбатан 4 марта катталашади, сўнгра бўлиниб, 4 та қиз ҳужайра ҳосил қилади.

Споралилар, жумладан, безгак касаллигини қўзғатувчилари *Plasmodium* авлодининг турлари одам қонининг таркибидаги эритроцитлар ичига кириб, гемоглобин билан озиқланади. Кейин безгак плазмодиясининг ядролари 12-24 та бўлакка бўлинади ва цитоплазма бу ядролар атрофини ўраб олиб, мерозоитларга айланади. Эритроцит пўсти ёрилиб, бу мерозоитлар қонга чиқади ва маълум вақтдан кейин янги эритроцитлар ичида яна юқоридаги жараёнлар такрорланади. Мерозоитлар қонга чиққанда одамнинг тана ҳарорати кўтарилиб, қалтироқ босади.

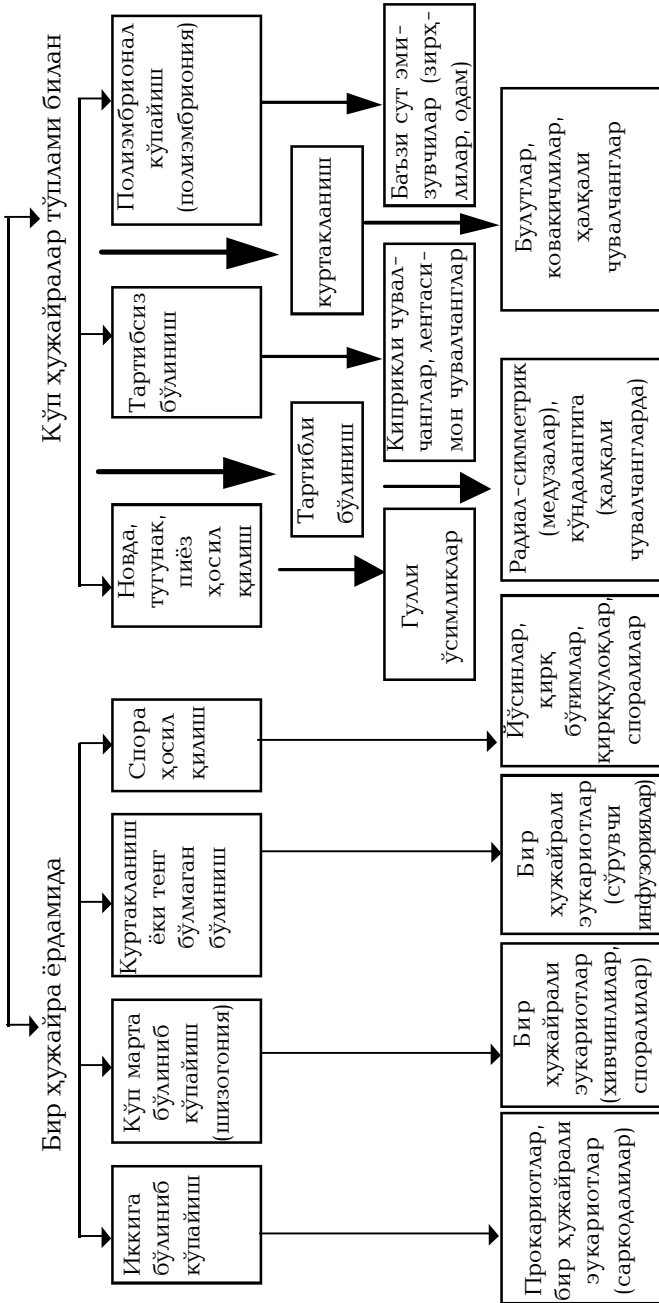
**3. Куртакланиб кўпайиш.** Она ҳужайранинг ядроси бўлиниб ёки нуклеотид сақловчи қисми бўртма ҳосил қилиб, катталашади ва она ҳужайрадан ажралиб, алоҳида ҳужайрага айланади. Бундай кўпайиш бактерияларда, замбуруғларда, айрим инфузорияларда учрайди.

**4. Спора ҳосил қилиб кўпайиш.** Бу усул билан споралиларнинг вакиллари кўпаяди. Микро ва макрогаметалар ўзаро қўшилиб, зигота ҳосил қилади. Зигота қалин пўст билан ўралиб, спора ҳосил қилади. Споранинг ичида ҳужайралар кўп марта митоз йўли билан бўлинади ва 2 та спора ҳосил қилади. Споралар бўлиниб, спорозоитларни ҳосил қилади.

Кўп ҳужайралиларнинг жинсиз кўпайиши полицитоген кўпайиш деб аталади ва унинг қуйидаги усуллари бор (2-жадвал).

**1. Вегетатив кўпайиш.** Кўпайишнинг бу тури ўсимликлар дунёсига хос бўлиб, уларнинг органлари автоном хусусият-

Жинсиз кўпайиш турлари (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича) 2-жадвал  
 Жинсиз кўпайиш





га эга. Чунки ўсимликлар ҳаётининг охиригача янги органлар ҳосил қилади. Бундай хусусият бошқа тирик организмларда учрамайди.

Ўсимликлар органларининг автономлигини уларда содир бўладиган патологик жараёнларда кузатиш мумкин. Вирусли ёки бактерияли инфекция ўсимликнинг бир қисмини зарарлайди, аммо унинг бошқа қисмида нормал ҳаётий жараёнлар давом этиб, янги органлар пайдо бўлаверади. Вегетатив кўпайишда битта ёки бир нечта соматик ҳужайралар она организмдан ажралиб, янги организмни ҳосил қилади. Ўсимликларда вегетатив кўпайишнинг бир қанча турлари мавжуд. Жумладан, ўсимлик жингалаклари, илдиз бачкилари, новдалари, пиёзлари, туғунаклари, илдизпоялари, барглари ёрдамида кўпаяди.

**2. Куртакланиб кўпайиш.** Фовак танлилар, ковакичлилар ва айрим ҳалқали чувалчангларда она организмда куртак ҳосил бўлади ва ўсади, янги организмга айланиб, маълум вақтдан кейин она организмдан ажралиб, мустақил яшайди.

**3. Полиэмбрионал кўпайиш (полиэмбриония).** Бундай кўпайишнинг моҳияти шундан иборатки, дастлаб жинсий ҳужайралар ўзаро қўшилиб, зигота ҳосил бўлади. Бу жинсий кўпайиш ҳисобланади. Кейин зигота бўлиниб, мустақил ривожланадиган бир нечта ҳомилалар ҳосил қилади. Бунинг натижасида бир тухумдан пайдо бўлган эгизаклар ҳосил бўлади. Одамларда 2 тадан 6 тагача бир тухумдан ривожланган эгизаклар туғилиши мумкин. Бундай кўпайиш бошқа сут эмизувчиларда, жумладан зирҳлиларда, ҳашаротларда ҳам кузатилади (3,4,5-расмлар). Бу ҳодисани 1866 йилда И. И. Мечников биринчи марта медузаларда аниқлаган.

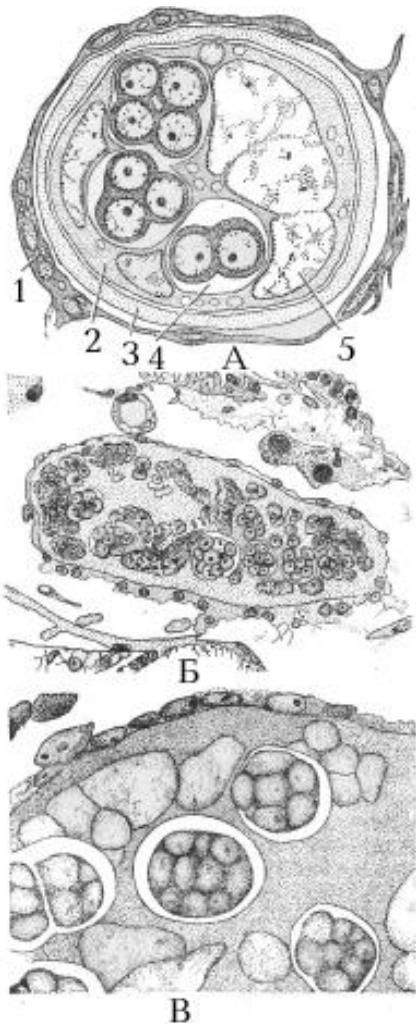
**4. Тартибли бўлиниш.** Бундай бўлиниш айрим ковакичлиларда ва айрим ҳалқали чувалчангларда учрайди. Сцифоидларнинг планула личинкаси тараққий этиб, якка полипга-сцифистомага айланади. У куртакланиш йўли билан кўпайиши мумкин. Сцифистоманинг муҳим хусусияти унда стробиляция жараёнининг содир бўлишидир. Бунда полип бир неча марта кўндалангига бўлиниб, бир нечта айлана диск ҳосил қилади. Айланаларнинг четлари қирқилган шаклда бўлади. Энг охири айлананинг марказидан уларнинг ҳаммасини бирлаштирувчи ўқ ҳосил бўлади. Бу босқичда полип стробила дейилади. Стробиляция жараёнида ҳосил бўлган айланалар ёш медузаларга айланади ва энг юқоридагисидан бошлаб, стробиладан ажралади

ва сувда сузиб юради. Булар вояга етган медузалардан фарқ қилади. Шунинг учун личинка ёки эфира деб аталади. Улар тез ўсиб, пайпаслагичлари ва гонадалари ҳосил бўлади. Ҳалқали чувалчанглардан кам туклиларнинг баъзи вакиллари паратомия йўли билан кўпаяди. Бунда чувалчангнинг маълум бўғимидан бўлиниш жойи пайдо бўлади. Шу ердан дастлаб бош қисм учун дум, дум қисм учун бош ҳосил бўлади. Шундан кейин она организм бўлиниб, 2 та индивид ҳосил қилади. Қиз индивидлар бир-биридан ажралишидан олдин уларда яна бўлиниш жойи ҳосил бўлади ва бу жараён уларда ҳам такрорланиб, бир-бири билан боғланган қиз чувалчанглар занжирини ҳосил қилади, кейин бир-биридан ажралиб, мустақил яшайди.

Баъзи кам туклиларда олдин гавдаси бир неча бўлакларга бўлинади. Кейин ҳар бир бўлакнинг бош ва дум қисмлари пайдо бўлади. Бундай кўпайиш архитомия деб аталади.

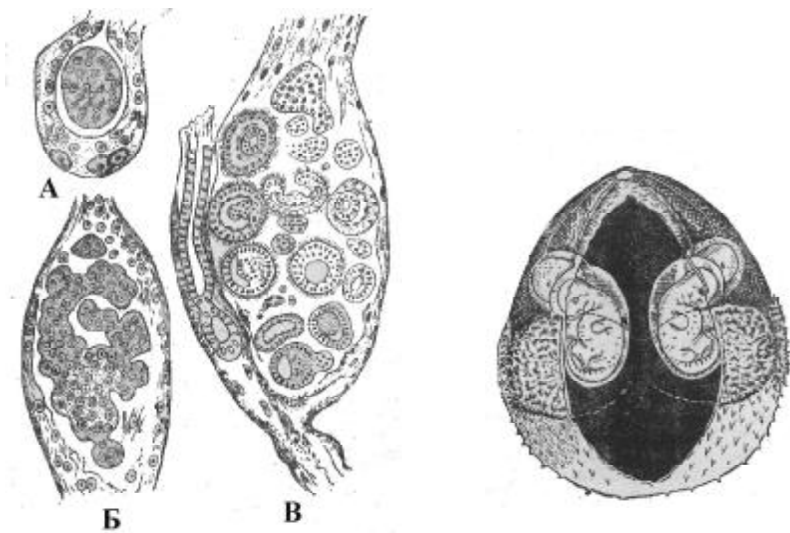
### 5. Тартибсиз бўлиниш.

Киприкли чувалчангларнинг баъзи вакиллари баҳорда кўндалангига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Олдин чувалчанг гавдасининг ўрталаридан бўлиниш ҳалқаси ҳосил



3-расм. Яйдоқчи (*Ageniaspis fuscicollis*) да полиэмбриония ҳодисаси (Б.П.Токин, 1987 бўйича).

А-умумий кўриниши; Б,В-полиэмбриония ва унинг босқичларининг бошланиши. 1-бириктирувчи тўқимали капсула; 2-трофамнионнинг ички қавати; 3-трофамнионнинг ташқи қавати; 4-эмбрионлар; 5-парануклеус.



4-расм. Мшанкаларда полиэмбриония ҳодисаси (Е.Коршельт, К.Хайдер, 1910 бўйича).

А-*Crisia occidentalis* нинг фоликуляр ҳужайралар билан ўралган моруласимон бирламчи эмбриони; Б-*C.edurtea* да бирламчи эмбрионнинг иккиламчи эмбрионга айланиши; В-*C. edurtea* нинг иккиламчи эмбрио-

5-расм. *Tofusia novemcitta* да полиэмбриония ҳодисаси. Тўртта нормал эмбрион кўришиб турибди (Х.Ньюмен, Д.Ж.Паттерсон, 1910 бўйича).

бўлади. Кейин орқа қисми учун оғиз ҳосил бўлади. Қиз индивидларнинг ажралишидан олдин уларда ҳам бўлиниш ҳалқалари ҳосил бўлади ва уларда ҳам шу жараён такрорланади. Масалан, оқ планариянинг гавдаси 279 бўлакка ажратилганда ҳар бир бўлақдан янги организм пайдо бўлган.

Лентасимон чувалчанглар личинкасининг сколекси пуфак ичида куртаклиниб, янги сколекс ҳосил қилади. Кейин бу сколекслар она сколексдан ажралиб, янги пуфак ҳосил қилади. Шундай қилиб, битта онкосфера личинкасидан бир нечта паразит стробиласи, яъни жинсий вояга етган организм ҳосил бўлиши мумкин.

Замбуруғ ҳужайралари ва баъзи сув ўтлари бир-бири билан бирикиб, сочсимон ишларни ҳосил қилади. Буларнинг ҳужайралари учки томондан илгарилаб ўсади. Ҳужайранинг орқа томонида учки томонининг ўсишига қараб кўндаланг тўсиқлар ҳосил бўлади. Бу тўсиқ навбатдаги ҳужайрани чегаралаб туради, аммо

хужайра учки қисмининг ўсиши давом этади. Ўсимликларнинг учки қисмидаги ўсувчи хужайралар тез-тез иккига бўлиниб кўпаяди. Улар кейинчалик ўсиб, тармоқларга ажралади.

Баъзи замбуруғларнинг хужайралари бўлинмасдан ўсади. Масалан, микомицет замбуруғлари кўндаланг тўсиқларсиз, шохланувчи иплар ҳосил қилиб ўсади. Бу иплар ажралмайдиган найлар ҳосил қилиб, унинг ичида ядролар сони кўп бўлади. Найнинг ичидаги ядролар атрофи цитоплазма билан ўралган бўлади. Бунда ўсиш ипнинг учки қисми орқали амалга ошади.

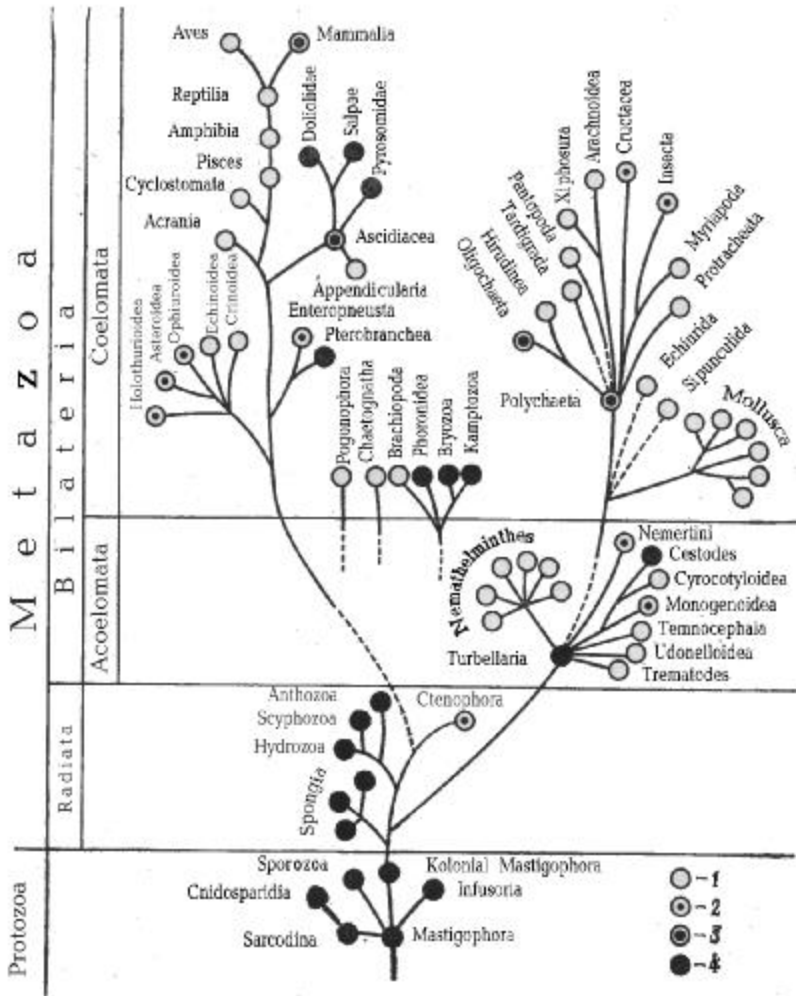
Хужайрасиз организмларда циркуляция хусусиятини цитоплазманинг тўлқинсимон ҳаракати амалга оширади. Организм ўсади, ядро бўлинади, кейин кўндаланг деворлар ҳосил бўлмайди. Механик кучланиш натижасида бундай шаклсиз, аморф масса парчаларга бўлинса, баъзиларида ўз ҳолича ўсиш давом этаверади.

Баъзи ҳашаротлар ривожланаётган тухумининг дастлабки босқичларида ўзгаришлар кузатилмайди. Оталанган ядро бўлинади, сариқлик ҳисобидан цитоплазма миқдори ортади, лекин хужайра мембранаси ҳосил бўлмайди. Кейин мембрананинг синтезланиши бошланади. Ядро цитоплазма билан ўралгандан кейин хужайралараро тўсиқлар ҳосил бўлади.

### **Жинссиз кўпайишнинг морфо-физиологик асослари.**

Жинссиз кўпайиш ҳайвонот дунёсида турли-туман йўллар билан амалга ошади (6-расм). Баъзи ҳайвонларда жинссиз кўпайиш иккиламчи ҳодиса ҳисобланади. Жинссиз кўпайиш организмнинг нормал ривожланишининг бузилиши ҳисобланади. Жинсий кўпайишда бошланғич хужайра гаметаларнинг қўшилиб зигота ҳосил қилиши, жинссиз кўпайишда эса соматик хужайра бошланғич хужайра ҳисобланади. Жинссиз кўпайиш жараёнларига майдаланиш, бластула, гастрюляция терминларини қўллаб бўлмайди, эмбрион варақлари тушунчасини ҳам ҳамма вақт қўллаб бўлмайди. Жинссиз кўпайишда филогенетик белгилар такрорланмайди.

Жинссиз кўпайишда бутун организмнинг ёки унинг маълум қисмининг дезинтеграцияси кузатилади. Жумладан, ташқи омиллар таъсир этмасдан паратомияда бўлиниш зонаси пайдо бўлади. Бу зонадаги хужайраларнинг ҳаммасида (тери, ичак) дастлаб некроз пайдо бўлади. П. П. Иванов 1903 йилда кам туклиларда бу жараённи ўрганиб, нормал физиологик жараённинг вақтинча бузилиб, хужайраларнинг қайта интеграцияси содир



6-расм. Ҳайвонот оламида жинсиз кўпайишнинг тарқалиши. 1-жинсиз кўпайиш учрамайдиган синфлар; 2-жинсиз кўпайиш кам учрайдиган синфлар; 3-кўплаб оилалари ва туркумлари жинсиз кўпаядиган синфлар; 4-ҳамма вакиллари жинсиз кўпаядиган синфлар (О.М.Иванова, 1970 бўйича).

бўлади, деган хулосага келди. Куртакланишда ҳам худди шундай жараён содир бўлади. Б. П. Токин (1959) бунда овқатланиш туфайли морфо-физиологик жараёнлар бузилади, деб тушунтиради. О. М. Иванова-Казас (1970,1976) ҳам жинссиз кўпайиш сабабларини чуқур таҳлил қилган.

Жинссиз кўпайишнинг бластогенез, яъни бластомерлардан ҳосил бўладиган организм, бластозоид, яъни бластомерлардан ривожланидиган ҳайвон, деб аташ ҳам мумкин. Битта ёки бир нечта соматик ҳужайрадан янги организм пайдо бўлиши соматик эмбриогенез ҳам деб аталади. Соматик эмбриогенезда дастлабки индивидуал хусусиятлар (пиёз, куртак) йўқолади, симетрик ҳолат бузилади.

Соматик эмбриогенезда янги организм соматик ҳужайралардан, тўқиманинг маълум қисмидан, органдан, личинканинг ёки эмбрионнинг маълум қисмидан ҳосил бўлади (7-8-расмлар). Битта ҳужайра, тўқима ёки организмнинг жинссиз (бўлиниш) йўли билан кўпайиши натижасида ҳосил қилинган индивидлар йиғиндиси клон деб аталади. Клон грекча *clon* - новда деган маънони билдиради.

Клон микроорганизмларда, ўсимлик ва ҳайвонларда кўпроқ ҳосил (маҳсулот) олиш учун ген ёки ҳужайра инженерияси усули билан ҳосил қилинади.

Тубан ўсимлик ва ҳайвонларда уруғланмасдан кўпайиш ҳодисаси агам деб аталади. Агам ҳодисаси умуртқали ҳайвонларда, жумладан, кавказ калтакесагида ҳам учрайди. Агам грекча а - йўқ, гамос - қўшилиш деган маънони билдиради.

Хулоса қилиб айтганда, жинссиз кўпайиш мураккаб жараён бўлиб, ҳали унинг ўрганилмаган хусусиятлари кўп.

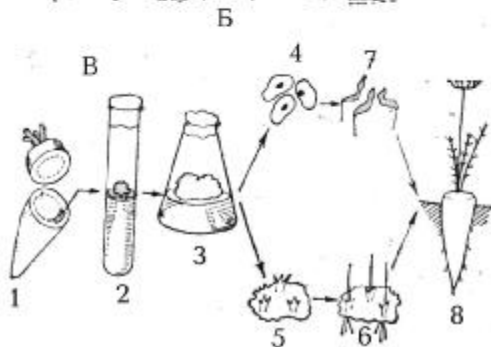
### **Регенерация ҳодисаси**

Регенерация дейилганда организмнинг йўқолган қисмларининг - ҳужайраларининг, тўқимасининг, органнинг бир қисмининг ёки ҳамма қисмининг ўз-ўзидан қайта тикланиши тушунилади. Регенерация лотинча *regeneratio* - тикланиш деган маънони билдиради. Сут эмизувчилар терисининг шикастланган қисмининг, ўсимлик баргининг йўқолган қисмининг қайта тикланиши регенерация ҳисобланади. Регенерацияни соматик эмбриогенездан фарқлаш учун олимлар морфаллаксис, реституция, мультиполяр форма терминларини таклиф этишдилар, аммо бу терминлар ҳозирча регенерация терминининг ўрнини боса олмайди.

Регенерациянинг 2 тури фарқланади:

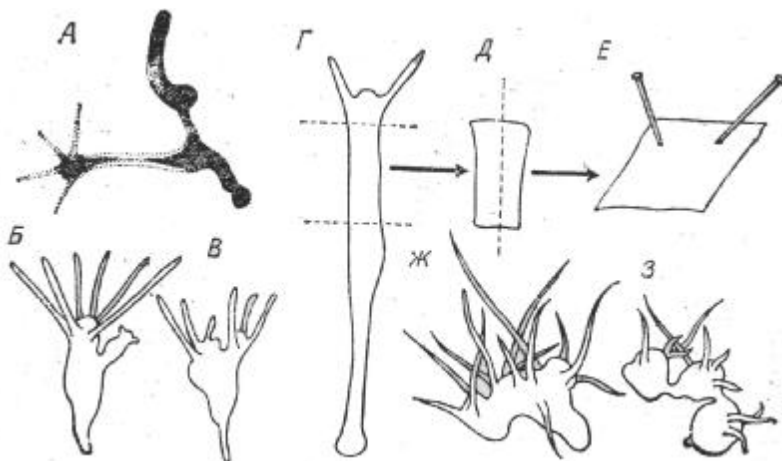
1. Физиологик регенерация. Тўқима ва органлар ҳужайраларининг янгиланиш жараёни физиологик регенерация дейилади. Физиологик регенерация пайтида терининг эпителийси, соч, тирноқ янгидан пайдо бўлади, ўсади. Одам терисининг эпидермис қавати ҳар 7-11 кунда, эритроцитлар 2-4 ойда бутунлай янгиланади. Айрим ҳайвонлар баъзи органларининг ўз-ўзидан, зарурият пайтида ташлаб юбориши автотомия дейилади. Калтакесакнинг думини ташлаши ва унинг яна тикланиши бунга мисол бўлади (грекча аутос - ўзи, томе - тикланиш).

Ҳужайралар сонининг бўлиниш орқали тикланиши пролифератив регенерация дейилади. Айрим тўқималарда махсус комбиал ҳужайралар ва пролиферация маркази бор. Бу ингичка ичак эпителий қаватининг ички қисми, суякнинг бош қисми, тери эпителийсининг пролифератив қисми ҳисобланади.



7-расм. Ўсимликларда соматик эмбриогенез (Р.Г.Бутенко, 1964 бўйича).

А-агар-агар эритмасида сабзининг битта ҳужайрасидан эмбрионсимон структуранинг ҳосил бўлиши; Б-ундан тўлиқ ўсимлик ўсиши; В-сабзи тўқимасини ўстириш ва соматик эмбриогенез жараёни; 1-дастлабки сабзи идиз меваси; 2-каллус тўқима олиш; 3-ҳужайрани ўстирувчи эритма; 4-ҳужайра суспензияси эритмаси; 5,6-соматик эмбриогенез босқичлари; 7-битта ҳужайрадан эмбрионсимон структура олиш; 8-тўлиқ ўсимлик тараққиёти.



8-расм. Гидрада соматик эмбриогенез (Б.П.Токин, 1987 бўйича). А-гидранинг нотўғри тараққий этган танаси; Б,В-куртакнинг нуқтали куйган жойдан тараққий этиши; Г-Е-операция схемаси; Ж-З-гастрал қисм бўлагидан майиб гидра тараққий этиши.

Пролиферация интенсивлигини митоз бўлинишининг сонига қараб билиш мумкин. Митоз жараёнининг ўзи 1 соат давом этади, соматик ҳужайраларда митоз цикли эса 22-24 соат давом этади. Тўқима ёки органни ташкил этадиган ҳужайралар қанча вақтда алмашишини ёки қайта тикланишини шундан билиш мумкин. Аниқланишича, сутканинг ҳар хил вақтида ҳужайранинг бўлиниш тезлиги турлича бўлади. Шу йўл билан ҳужайранинг бўлиниш ритми (мароми) аниқланган. Суткалик ритми, жумладан, митотик фаолликни ўрганадиган биологиянинг соҳаси хронобиология ҳисобланади. Хронобиология усуллари ёрдамида митотик фаоллик механизмлари ва унинг бошқариш воситаларини ўрганиш ва тиббиётда фойдаланиш мумкин. Ҳужайралар алмашилишининг суткалик ритмидан ташқари, йиллик ритми ҳам бор.

Шундай қилиб, физиологик регенерациянинг еврилиш ва тикланиш даврлари фарқланади. Физиологик регенерация юксак ҳайвонлар организмда интенсив содир бўлади. Чунки уларнинг организмда физиологик жараёнлар интенсив кетади.

2. Репаратив регенерация. Организмнинг зарарланган ёки жароҳатланган қисмининг тикланиши репаратив регенерация деб аталади.

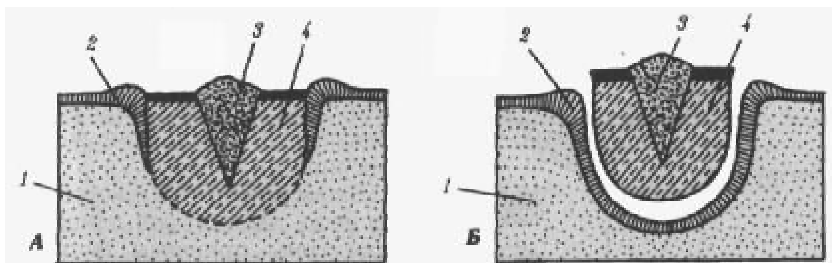


Органларнинг зарарланиши, жараҳатланиши, тикланиши турлича бўлади. Механик жароҳатлар, заҳарли моддалардан заҳарланиш, куйишлар, совуқ уриши, нурланиш, оч қолиш ва бошқалар зарарловчи омиллар ҳисобланади. Ч.Дарвин шилиқ куртлар бош қисми, саламандралар кўзи, думи ва оёқларининг жароҳатланган жойининг тез тикланишини кузатган.

Бутун организм гавданинг маълум бир бўлагидан, яъни соматик ҳужайраларидан тикланиши мумкин. Бундай ҳодиса бутлуклар ва ковакичлиларда яхши тараққий этган. Швециялик табиатшунос А.Траамбле гидрани майдалаб, ун элайдиган элакдан ўтказиб сувга ташлаганда, ҳар бир бўлагидан гидра тараққий этишини «Ковакичлилар ҳақида мемуар» (1744) асарида баён қилган.

Репаратив регенерациянинг бир неча тури бор:

Эпителизация. Яранинг битиш жараёнида эпителий қоплами бирданига ҳосил бўлади, яъни эпителизация содир бўлади. Сут эмизувчиларда яранинг эпителий қаватининг битиши куйидагича бўлади (9-расм).



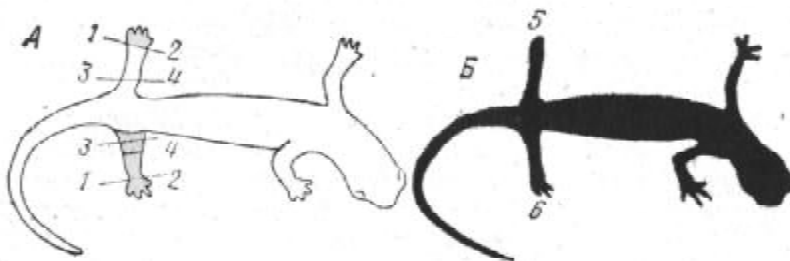
9-расм. Сут эмизувчиларда тери жароҳати эпителизациясининг схемаси (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).

А-некротик тўқима тагидан эпидермис ўсишининг бошланиши; Б-эпидермис ўсиши ва яра устининг қотиши. 1-бириктирувчи тўқима, 2-эпидермис, 3-яра устининг қотиши, 4-некротик тўқима.

Яранинг четидаги эпителий ҳужайраларининг кўпайиши ва ҳужайралар орасининг кенгайиши ҳисобидан шишади. Фибрин иплари эпидермис ҳужайраларининг ичкарига кириши учун субстрат вазифасини бажаради. Бу ҳужайралар митоз йўли билан кўпаймайди, аммо фагоцитоз ҳусусиятига эга. Қарама-қарши томонлардаги ҳужайралар қўшилиб, кератинизация содир бўлади. Шундан кейин митоз содир бўла бошлайди. Чунки кейлон кам бўлади.

Эпиморфоз қирқилган органнинг қайта тикланишидир. Тритон ва аксолотлнинг қирқилган оёқларининг тикланиши ўрганилган. Бунда регрессив ва прогрессив босқичлар фарқланади. Регрессив босқич яранинг битишидан бошланади ва қуйидаги босқичлар содир бўлади: қон тўхташи, яра атрофидаги тўқималарнинг қисқариши, яра устки қатламининг ҳосил ўлиши, эпидермис хужайраларининг миграцияси. Шундан кейин остеоцит хужайраларнинг емирилиши бошланади. Шу вақтда ялиғланиш ва фоцитоз жараёнлари ҳам бошланади. Кейин эпидермис остида бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган қатлам ҳосил бўлади. Суякда эрозия кузатилади. Эпидермис тез қалинлашади. Тўқималар ораси мезенхимага ўхшаш хужайралар билан тўлади. Бу регенерацион бластема ҳосил бўлишидир. Бластема хужайралари бир хил бўлиб, шу даврдан оёқнинг регенерацияси бошланади.

Шундан кейин прогрессив босқич бошланади. Бу даврда ўсиш ва морфогенез жараёнлари содир бўлади. Бластеманинг массаси ва бўйи тез катталашади. Оёқ шакли ҳосил бўлганда ҳам унинг бўйи қисқа бўлади (10-расм). Оёқнинг тўлиқ тикланиши ҳайвоннинг ёшига, ҳароратга боғлиқ. Аксолотл личинкасида қирқилган оёқлар 3 ҳафтада, жинсий вояга етган тритон ва аксолотлда 1-2 ойда тикланади.



10-расм. Тритон оёғининг регенерацияси (А.И.Здруйковская, 1944 бўйича). А-операция схемаси; Б-оёғи регенерацияланаётган тритон; 1-4-қирқиладиган жой; 5-локал ренгендан кейин қирқилган оёқ; 6-рентген нури таъсир этдирилмасдан қирқилган оёқ.

Эпиморф регенерацияда қирқилган орган олдингидек нормал ҳолда тикланмайди.

Баъзан регенерация даврида қўшимча органлар ҳосил бўлади. Агар планариянинг бош қисми кесиб ташланса, икки ёки ундан ортиқ бош қисм ўсиб чиқади (11-расм). Аксолотл оёғининг

регенерацияси даврида кўйлаб бармоқлар ҳосил бўлиши мумкин.

Морфаллаксис регенерацияга учраган жойнинг қайта қурилиши туфайли тикланишидир. Масалан, гидра ёки планария гавдасининг бир қисми қайта қурилиб, бутун организми тикланади. Регенерациянинг бу турини Т.Морган 1900 йилда аниқлаган.

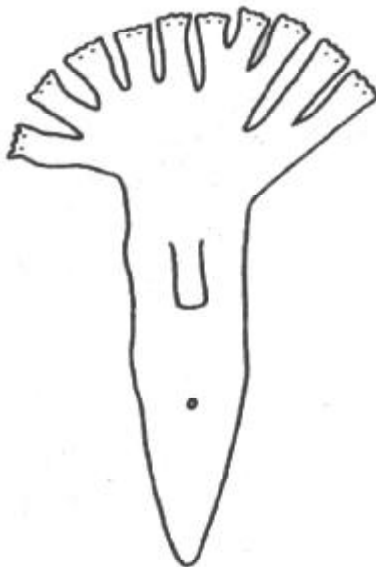
Ички ва ташқи органлар регенерацион ва компенсатор гипертрофия йўли билан тикланади. Регенерацион гипертрофия шикастланган ёки патологик жиҳатдан ўзгарган тоқ органларнинг морфофункционал жиҳатдан қайта қурилишидир. Бунда органнинг олдинги ҳолати тикланмайди, аммо ҳажми ва массаси ортади. Компенсатор гипертрофия жуфт органлардан (буйрак, уруғдон) бирини олиб ташлангандан кейин иккинчисининг морфофункционал қайта қурилишидир.

Жароҳатланган ёки зарарланган тўқиманинг тикланиши тўқима регенерацияси дейилади. Мускул тўқимасининг тикланиши учун унинг ҳар иккала учининг озроқ бўлса-да қисми сақланиб қолган бўлиши лозим, суякнинг тикланиши учун эса унинг устки қисми сақланиб қолиши керак. Индуктор таъсири ёрдамида ички органлар тикланишига эришиш мумкин.

Регенерация жараёнини ўрганиш фақат жароҳатнинг ташқи томондан тикланиши эмас, балки бунда айрим назарий муаммолар ҳам борлигини кўрсатмоқда.

Аниқланишича, амфибияларнинг оёғи қирқилгандан кейин регенерация даврида электрик фаоллик ортади. Бақанинг қирқилган оёғи орқали электр токи ўтказилганда регенерация жараёни фаоллашганлиги, нерв толалари кўпайганлиги аниқланган.

Сут эмизувчиларда шу йўл билан регенерация жараёнини



11-расм. Кўп бошли планария (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).

фаоллаштиришга уриниш натижа бермаган.

Регенерация жараёни нерв системаси орқали бошқарилади. Оёқни қирқаётганда тўлиқ денервация қилинса, регенерация содир бўлмаган. Тритоннинг оёқ нервлари терининг остига жойлаштирилса, қўшимча оёқлар ҳосил бўлган. Агар бу нерв толаси думнинг асосига олиб борилса, қўшимча дум ҳосил бўлган. Бу тажрибаларнинг натижаларига асосланиб «регенерация майдони» гипотезаси яратилди. Бу гипотезага кўра, регенерация жараёнини кучайтириш учун нерв толаси сонини кўпайтириш лозим. Нерв толаси типининг фарқи йўқ. Регенерация жараёнига нерв толасининг таъсирини трофик восита орқали тунтирилмоқда.

Шунингдек, регенерация жараёни гуморал йўл билан ҳам бошқарилади. Жигар регенерацияси бунга мисол бўлади. Агар нормал ҳайвонга жигари олиб ташланган ҳайвоннинг қони ёки плазмаси қуйилса, нормал ҳайвон жигарида митотик фаоллик ортади. Агар нормал ҳайвон қонини жигари зарарланган ҳайвонга қўйилса, митоз секинлашади. Хулоса чиқариш мумкинки, зарарланган ҳайвон қонида регенерация жараёнини тезлаштирувчи, нормал ҳайвон қонида эса митозни секинлаштирувчи модда бор. Демак, бунда қоннинг иммунологик хусусиятларини инобатга олиш керак. Органларни олиб ташлаш ёки бошқа таъсирлар организмнинг иммунологик имкониятларига таъсир этади, аутоантитело ҳосил бўлади, ҳужайра бўлинишига таъсир этади.

Соматик эмбриогенездан регенерациянинг фарқи шундаки, регенерация пайтида организмнинг бирор қисми йўқолса ҳам, у ҳаётийлигини давом эттиради. Соматик эмбриогенезда эса битта ёки бир нечта ҳужайрадан янги организм пайдо бўлади.

М. А. Воронцова, Л. Д. Лиознер (1957) жинссиз, жинсий кўпайиш ва регенерацияни ўрганиб, уларни 3 хил кўпайиш усули, деб атаганлар. Регенерация даврида дифференциация, детерминация, ўсиш, интеграция ва бошқа эмбрионал ривожланиш даврида содир бўладиган жараёнлар кечади. Аммо регенерация даврида содир бўладиган бу жараёнлар иккинчи марта, яъни жинсий вояга етган организмда содир бўлади.

Жинссиз кўпайиш ҳайвонлар эволюцияси жараёнида тузилиши жиҳатдан қуйидан юқорига борган сари камайиб борган. Юқори босқичда турган ҳайвонларда учрайдиган жинссиз кўпайишни (баъзи балиқларда, куркада) эволюция жараёнида пайдо

бўлган иккиламчи ҳодиса, деб қараш керак. Регенерация энг қадимги жараён бўлиб, тирик организмларда моддалар алмашинуви жараёнида тўқималарнинг жароҳатланиши ва тикланиши шарт. Тирик организмлар дастлаб бир ҳужайрали ва содда тузилишга эга бўлган. Регенерация эволюция жараёнида ана шу организмларнинг келиб чиқиши ва мураккаблашуви натижасида пайдо бўлган ва ривожланган.

**Регенерация даврида ҳужайранинг келиб чиқиши.** Регенерация сабабларини ўрганиш мақсадида бир қанча тажрибалар ўтказилган. Жумладан, тритоннинг оёқлари олдин рентген нури билан нурлантирилиб, кейин кесилганда регенерация содир бўлмаган. Агар органнинг ёки тўқиманинг маълум қисми қолдирилиб кесилса, регенерация содиб бўлган, аммо оёқлар тўлиқ тикланмаган.

Регенерация жараёнида махсус «тотипотент», «эмбрионал», «захира», «доимий ёш» ҳужайралар муҳим аҳамиятга эга, деб тушунтирадиган гипотезалар кенг тарқалди. Масалан, 1887 йилда М. Нуссбаум гидраларда тотипотент, захира i-ҳужайралар регенерация функциясини бажаришини айтган. 1892 йилда Х. Рандольф камтуклиларда захира ҳужайралар бўлишини ва уларни необластлар деб аташни таклиф этган.

Необластлар камтуклиларда, i-ҳужайралар гидрада, археоцитлар булутларда нормал регенерацияда муҳим аҳамиятга эга. Аммо захира ҳужайралар тўғрисидаги назариянинг нотўғри эканлигини 1934 йилда Б. П. Токин томонидан айtilган. Необластлар тўғрисидаги мунозаралар ҳозир ҳам давом этмоқда.

Ҳозирги пайтда необластларнинг регенерация куртагини ҳосил қилишдан ташқари, гонадалар шаклланишида ва ичакларнинг без ҳужайралари пайдо бўлишида ҳам иштирок этиши айtilмоқда.

Жинсиз кўпаядиган планариянинг бўлиниш зонасида необластлар тўпланади. Планария гавдасидаги ҳужайралардан фақат необластлар митоз йўли билан бўлинади. Буларнинг ҳаммаси тикланиш жараёнида необластлар муҳимлигидан далолат беради.

Интерстициал ҳужайраларнинг регенерация жараёнидаги иштироки масаласи ҳам мунозарали бўлиб келмоқда. Регенерация жараёнида бу ҳужайраларнинг зарурлиги ёки зарур эмаслигига оид кўплаб маълумотлар олинди. Агар гидрага баъзи моддалар (колхицин) билан таъсир этилса, i-ҳужайраси йўқолади. Бу ҳужайранинг йўқолиши гидрада нерв, отилувчи, гон-

цит ҳужайраларнинг йўқолишига олиб келади. Бундай гидрани сунъий озиклантирилса, улар куртакланади, пайпаслагичларини тиклайди. Аммо улар жинсий вояга ета олмайди. Демак, гидранинг тикланишида ҳар хил ҳужайралар иштирок этади.

Жароҳат жойидаги нормал ҳужайра ва тўқималар жароҳатланган ҳужайралар дифференциацияси учун муҳим аҳамиятга эга (12-расм).

Немертинларнинг оғиз олди бўлагидан ичаклар ва жинсий органлар пайдо бўлиб, гавдаси тикланади. Кам туклиларнинг жинсий ҳужайралари бўлмаган қисмидан гавдаси тикланади ва гонадалар ҳосил бўлади.

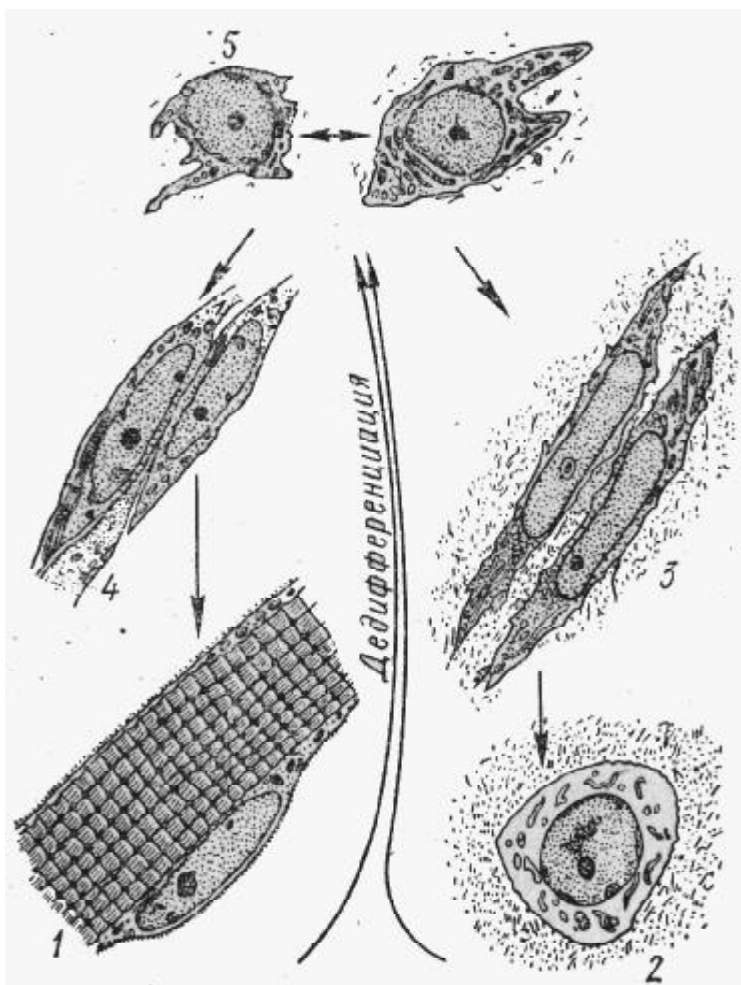
Саламандранинг регенерация куртагининг ҳужайраси маркировка қилиниб, бошқа саламандрага кўчириб ўтказилганда бириктирувчи тўқима ҳужайралари мускул, бириктирувчи ва бошқа тўқима ҳужайраларининг ҳосил бўлишида иштирок этганлиги аниқланган.

XX асрнинг 80-йилларида регенерация жараёнида «захира» ҳужайраларнинг вазифаси ҳақида электрон микроскоп ёрдамида олинган ва бошқа маълумотларга асосланиб бир қанча гипотезалар яратилди. Шундай гипотезалардан «Ўқ тана ҳужайра» гипотезаси катта аҳамиятга эга. Тана ҳужайралар деб терининг базал қаватидаги эпителий ҳужайралари, ичак, қон ҳосил қилувчи ҳужайралар номланади. Гидранинг i-ҳужайраси, кам туклиларнинг необластлари тана ҳужайраси ҳисобланади. Бу ҳужайралар «тиним давридаги ҳужайралар» гуруҳи деб аталади. Чунки улар регенерация даврида фаол ҳолатга ўтади.

Шундай қилиб, регенерация даврида ҳужайраларнинг пайдо бўлиши ҳақидаги муаммо мунозарали бўлиб қолмоқда. Бу ҳақдаги гипотезаларни 3 гуруҳга бўлиш мумкин:

1. Захира ҳужайралар гипотезасига кўра, регенерацион бластеманинг ўтмишдоши захира ҳужайралар бўлиб, улар ривожланишининг дастлабки даврида дифференциацияга учрамасдан қолиб кетади ва регенерация жараёнидан «буйруқ» олмагунча ривожланиш жараёнида қатнашмайди.

2. Вақтинчалик дедифференциация гипотезасига кўра, дифференциаллашган ва маълум вазифани бажаришга ихтисослашган ҳужайра регенерациядан стимул олиб, ўз вазифасини бажармасдан, регенерация жараёнига қатнашади, аммо детерминация хусусиятини йўқотмайди. Кейин яна ўз вазифасини бажарадиган ҳолатга қайтади.



12-расм. Хужайраларнинг регенерация жараёнида дедифференциацияси ва редифференциацияси (Е. Хей, 1962 бўйича).

1-скелет мускуллари; 2-тоғай; 3-мезенхима хужайралари; 4-миобластлар; 5-бирламчи тоғай хужайралари.

3. Тўлиқ дедифференциация гипотезасига кўра, ихтисослашган хужайралар регенерация жараёнида регенерацион хужайраларга айланади ва дастлабки ҳолатига қайтмайди.

Биология фанининг ҳозирги тараққиёти бу гипотезаларнинг қайси бири тўғри эканлигини исботлай олмайди. Шунга қарамасдан, регенерация соҳасидаги ютуқлар тиббиётда кенг қўлланилмоқда.

**Хужайра ичидаги регенерация.** Хужайра ичида ҳам регенерация жараёни содир бўлади. Д. С. Саркисов (1978) хужайра ичида содир бўладиган регенерация жараёнининг 3 та турини фарқлайди: молекуляр, органоид ичида, органоид.

Ҳозирги вақтда ДНК реперациясининг қонуниятлари ўрганилмоқда. Бу жараёнда ферментлар иштирок этиши аниқланди. ДНК нинг зарарланган қисмининг тикланишида ва янги нуклеотидларнинг бирикишида кўплаб ферментлар қатнашади. Бу ферментлар хужайранинг нормал ҳаёт кечириши ва ген инженериясида ҳам иштирок этади.

Хужайра органоидларида ҳам баъзи ўзгиришлар кузатилади. Жумладан, Б. П. Токин фикрича (1974), «ядро ва ядроча ҳажми кичиклашади, тузилиши мураккаблашади, эркин рибосома-эндоплазматик тўр комплексининг сони, органоидлар мембранасининг ҳажми ўзгаради. Митохондриялар сони ортади, ферментлар фаолиги ошади, Гольжи аппарати мураккаблашади, эндоплазматик тўр сони ва узунлиги ортади».

**Регенерация ва онтогенез.** Қари организмда регенерация қобилияти жуда пасайиб кетади. Чунки ҳар хил биологик жараёнлар: нерв системаси, ички секреция безлари фаолияти, нафас олиш, қон айланиш ва бошқалар пасайиб кетган бўлади. Бундан ташқари, қари организмда ҳар хил дистрофик жараёнлар кучайиб, репаратив регенерация суръати пасаяди.

М. А. Вороцова (1944) кузатишича, бир йиллик тритоннинг оёқлари 1,5-2,5 ойда тикланса, 6-10 ёшли тритонда оёқнинг фақат кесилган жароҳати битиши, холос. Қари сут эмизувчиларда ва одамларда жароҳатнинг битиши ва бошқа регенерация жараёнларининг секинлик билан бориши жинсий кўпаядиган ҳайвонларнинг ҳаммасига хос бўлган хусусиятдир. Бу ҳолат ҳатто содда ҳайвонларда ҳам учрайди. Уларнинг бўлиниши онтогенезининг тамом бўлганлигини билдиради. Инфузорияларни бўлакларга ажратганда ёш индивидда регенерация кузатилади, қари организмда ядро реконструкцияга учраб, онтогенези чўзилади.

Умуман, регенерация жараёни ҳамма организмларда маълум бир схема асосида бормайди. Бўлинишга тайёрланаётган қари планария худди шундай ёш планарияга нисбатан тез регенерацияга учрайди. Аммо жинсий кўпаяётган қари планария худди шундай ёш планарияга нисбатан секинлик билан регенерацияга учрайди.



## Партеногенез

Партеногенез лотинча партенос - қиз ҳолида, генезис - туғиш, туғилиш деган маънони билдиради. Тухум ҳужайранинг уруғланмасдан кўпайиши қиз ҳолида кўпайиш ёки партеногенез деб аталади. Бу ҳодисани биринчи марта 1762 йилда швейцариялик табиатшунос Ш. Боннэ шираларда (ўсимлик битларида) кузатган. XIX асрга келиб бу ҳодиса кўплаб ўсимлик ва ҳайвонларда содир бўлиши исботланди.

Партеногенез ҳашаротларда, оғзайлангичлиларда, қисқичбақасимонларда ва бошқа ҳайвонларда кенг тарқалган. Кўпчилик ҳолларда партеногенез жинсий кўпайиш билан галланиб туради. Масалан, ўсимлик битларида ёз давомида фақат урғочиси бўлади. Кузга келиб эркаги ҳам пайдо бўлади ва жинсий кўпайиш содир бўлади. Демак, буларда партеногенез озик моддалар кўп бўлганда содир бўлади.

Асалариларда бир қисм тухум партеногенез, бир қисми эса уруғланиш йўли билан тараққий этади. Уруғланмаган тухумдан эркаклари ёки трутенлари, уруғланганларидан эса она ва ишчи асалари етишади. Ишчи асалари она асаларидан жинсий безларининг тараққий этмаганлиги билан фарқланади. Бундай партеногенез факультатив партеногенез деб аталади. Чунки асаларининг жинсий вояга етишини телергон деган модда чеклайди.

Умуртқали ҳайвонлардан баъзи калтакесақлар ва осётрсимон балиқларда бу ҳодиса кузатилади.

Партеногенезнинг очилиши уруғланишдан кейин зиготада нормал шароит яратиш билан сунъий партеногензга йўл очди. Биринчи марта 1887 йилда А. А. Тихомиров тут ипак қуртининг уруғланмаган тухумини чўтка билан ишқалаб ёки олтингугурт кислота таъсир эттириб ривожланишга мажбур этди ва сунъий партеногенезга асос солди.

Тихомиров тажрибаларидан кейин табиий партеногенез учрамайдиган ҳайвонларнинг тухуми устида иш олиб бориш давом эттирилди. Масалан, денгиз кирписи, амфибиялар тухумлари устида тажрибалар олиб борилди. Дастлабки тажрибаларда бир неча бластомер ҳосил бўлгандан кейин тухум нобуд бўларди. Сунъий партеногенез усуллари ишлаб чиқилгандан кейин ижобий натижалар олина бошланди. Тухумга таъсир этувчи турли таъсиротлар - физикавий (иссиқлик, электр), кимёвий (кислоталар, эритувчилар, қон зардоби ва бошқалар) таъсиротлар натижасида тухумда партеногенетик кўпайиш содир бўлиши кузатилади.

Ҳозирги пайтда сунъий партеногенезни сут эмизувчиларда, ҳатто одамда ҳам қўллаб, ижобий натижалар олинмоқда.

Сунъий партеногенез усулларини тут ипак қуртида қўллаб, Б. Л. Астауров катта муваффақиятларга эришди. 22 ёшли қиз боланинг тухумида 4 та бластомер ҳосил бўлганлиги кузатилган.

Сунъий партеногенез соҳасидаги ишлар уруғланиш жараёни тўғрисидаги тасаввурларни анча ойдинлаштирди. Урғочилик ва эркаклик жинсий ҳужайралари ядросининг қўшилиб кетиши ривожланишга сабаб бўлади, деган фикрлар хато бўлиб чиқди. Жинсий ҳужайраларнинг қўшилиб кетиши натижасида пайдо бўладиган физиологик жараёнлар ривожланишнинг бошланғич омили ҳисобланади. Эркаклик жинсий ҳужайраси ирсият ҳодисалари учун катта аҳамиятга эга. Аммо тухумнинг ривожланиши учун шарт эмасдир.

Агар янги организм учун ирсий материал тухум ҳужайранинг ДНК си бўлса, яъни янги организм тухум ҳужайрадан пайдо бўлса, бу ҳодиса гиногенез дейилади. Агар янги организм тухум ҳужайранинг цитоплазмаси ва сперматозоиднинг ядросидан ривожланса, бу ҳодиса андрогенез дейилади. Бу ҳолатда тухум ҳужайранинг ядроси ўлади.

**Гиногенез** - партеногенезнинг бир тури бўлиб, уруғланиш охирига етмаслиги туфайли содир бўлади. Бунда уруғланиш агент вазифасини бажаради, эркак пронуклеус уруғланишда қатнашмайди, фақат тухум ҳужайрани тараққий этиши учун фоллаштиради. Гиногенез бошқа тур спермаси иштирокида ҳам содир бўлиши мумкин, лекин бу сперма генларини эмбрионга киритмайди. Масалан, кумуш карас тухумининг тараққий этиши учун сазан, оддий карас спермаси зарур бўлади. Гиногенез тухум ҳужайрани сунъий қиздириш, нурлантириш орқали ҳам содир бўлади. Сичқонлар зиготасидан эркаклик пронуклеусини микрохирургик йўл билан олиб ташлаш орқали гиногенез содир бўлиши кузатилган. Бундай тухум цитохалазин В да сақланиб, цитотомиянинг олди олинган ва диплоид тухум пайдо бўлган. Бундай тухумдан фақат урғочи сичқонлар олинади.

**Андрогенез** - бунда тухум ҳужайра фақат сперматозоид ядроси билан тараққий этади, тухум ядроси тараққиётда қатнашмайди. Табиий андрогенез тамакида, маккажўхорида, баъзан тут ипак қуртида учрайди.

Андрогенезни сунъий йўл билан ҳам ҳосил қилиш мумкин. XX аср бошларида денгиз типратиканининг ядросиз тухум

хужайраси уруғлангиланган. Бундай уруғланиш мерогония дейлади. Бу тажриба орқали генетиканинг муҳим муаммоси, яъни ирсий материал фақат ядро ёки цитоплазма орқали наслдан-наслга ўтади, деган саволига жавоб берилди. Сперматозоидда деярли цитоплазма бўлмайди. Шунинг учун андрогенетик организмда фақат ота белгилари бўлар экан, цитоплазма орқали белгилар наслдан-наслга ўтмайди. Мерогония тажрибалари учун ҳар хил денгиз типратиканлари танланди.

Б.Л. Астауровнинг тут ипак қурти устида сунъий андрогенез бўйича ўтказган тажрибалари нафақат назарий, балки амалий аҳамиятга ҳам эга бўлди. Бу тажрибада тухум ядроси қиздириш ёки нурлантириш орқали нобуд қилинди. Кейин тухум уруғлантирилиб, тухумнинг ичига кирган 2 та сперматозоид пронуклеуси қўшилган ва хромосоманинг диплоид набори ҳосил бўлган. Шу йўл билан полиплоидия ҳам ҳосил қилиш мумкин. Шундай қилиб, тут ипак қуртининг эркак индивидлари олинди. Улар урғучисига нисбатан 30% гача кўпроқ тола беради.

Гиногенез ва андрогенез йўли билан кўпайиш орқали табиатда жинслар нисбатини тартибга солиш ва улардан амалий мақсадларда фойдаланиш мумкин.

Партеногенез йўли билан ривожланидиган организмларда, худди жинсий кўпайиш каби соматик хужайраларнинг хромосома тўплами диплоид бўлади. Хромосомаларнинг диплоид тўпланининг тикланиши 2-мейозда ооцит ва редукцион таначанинг қўшилиши ёки ооцит редукцион таначани қайтариб ўзига бириктириб олиши орқали амалга ошади.

### **Жинсий кўпайиш**

Ерда ҳаётнинг пайдо бўлиши ва ривожланиши жараёнида жинсиз кўпайиш дастлаб пайдо бўлган. Жинсий кўпайиш эса 3 млрд йил олдин пайдо бўлган. Жинсий кўпайиш тирик организмларнинг деярли ҳамма гуруҳларида учрайди. Жинсий кўпайишнинг бундай кенг тарқалиши тирик организмларда генетик турли-туманликни ва фенотипик ўзгаришчанликнинг келиб чиқишига сабабчи бўлган.

Жинсий кўпайиш дейилганда ота-она организмнинг генетик ахбороти, яъни гаметаларнинг қўшилиши натижасида янги организм пайдо бўлиши тушунилади.

Содда ҳайвонларда иккита хужайранинг қўшилиши (копуляция), иккита индивиднинг қўшилиши (конъюгация) кузатила-

ди. Конъюгацияда микронуклеусларни ва баъзан цитоплазмани конъюгатлар алмаштириб олади. Эндомиксисда ядро реорганизацияга учрайди. Баъзан бир индивиднинг тухум ва уруғ хужайралари ўзаро қўшилиб, зигота ҳосил бўлади. Бу ҳодиса автомиксис деб аталади ва содда ҳайвонлар, замбуруғлар, диатом сувўтларда учрайди, грекча аутос - ўзи, миксис - қўшилиш деган маънони билдиради.

Шундай қилиб, жинсий кўпайишнинг бу кўринишларида индивидлар сони ортмайди, баъзан ҳатто камаяди (копуляция).

Жинсий кўпайишда иштирок этиш учун ота-она организмлар жинсий безларидан жинсий хужайралар-гаметалар ишлаб чиқаради. Урғочи индивид тухум хужайра, эркак индивид сперматозоид ишлаб чиқаради. Бу гаметалар қўшилиб, зигота ҳосил қилади. Баъзи организмларнинг зиготаси тузилиши жиҳатдан ўхшаш гаметалар қўшилишидан ҳосил бўлади. Бундай қўшилиш изогамия дейилади.

Гаметаларни тухум ва сперматозоидга, индивидларни эркак (самец) ва урғочи (самка)га бўлиш жинсий диморфизм дейилади. Бир индивидда ҳам эркаклик, ҳам урғочилик жинсий безларининг бўлиши ва бир индивидда тухум ва сперматозоид етилса, бундай организм гермафродит деб аталади. Агар бир индивидда ҳар иккала ташқи органлар ва иккиламчи жинсий белги бўлиб, бир хил жинсий без бўлса, бу сохта гермафродитизм дейилади. Гермафродитизм ясси чувалчангларда ва бошқа ҳайвонларда учрайди. Бу ҳодиса жинсий хромосомалар XX бўлганда ёки ҳамма соматик хужайраларда ХУ бўлганда, эмбрионал тараққиёт бузилганда содир бўлади. Баъзи одамларда жинсий хромосомаларнинг мозаицизми кузатилади, яъни баъзи соматик хужайраларда хромосомалар XX бўлса, бошқасида ХУ бўлади.

**Эгизаклар.** Тухумдондан иккита тухум хужайра етилиб уруғланиши натижасида нормал эмбрион ривожланиши мумкин. Бундай эгизаклар иккита тухумдан ривожланган эгизаклар ҳисобланади. Улар бир хил ёки ҳар хил жинсли бўлиши мумкин. Бир тухумдан ривожланадиган эгизаклар битта тухум хужайранинг уруғланишидан пайдо бўлади. Улар эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида маълум хужайралар гуруҳининг бир-бирига боғлиқ бўлмаган ҳолда бўлиниши жараёнида уларнинг алоҳида-алоҳида тўдаларга ажралиши туфайли пайдо бўлади (13-расм). Бир тухумдан ривожланадиган эгизаклар бир жинсли бўлади. Кўпчилик тубан умуртқали ҳайвонларда бластомерларнинг од-

дий бўлиниши орқали эгизакларнинг ҳосил бўлишини тажрибада синаб кўриш мумкин.

Сут эмизувчиларда бўлинаётган тухумни бўлақларга ажратиб бўлмайдди, чунки у морула босқичига ўтиб, зич қобиқ билан қопланади.

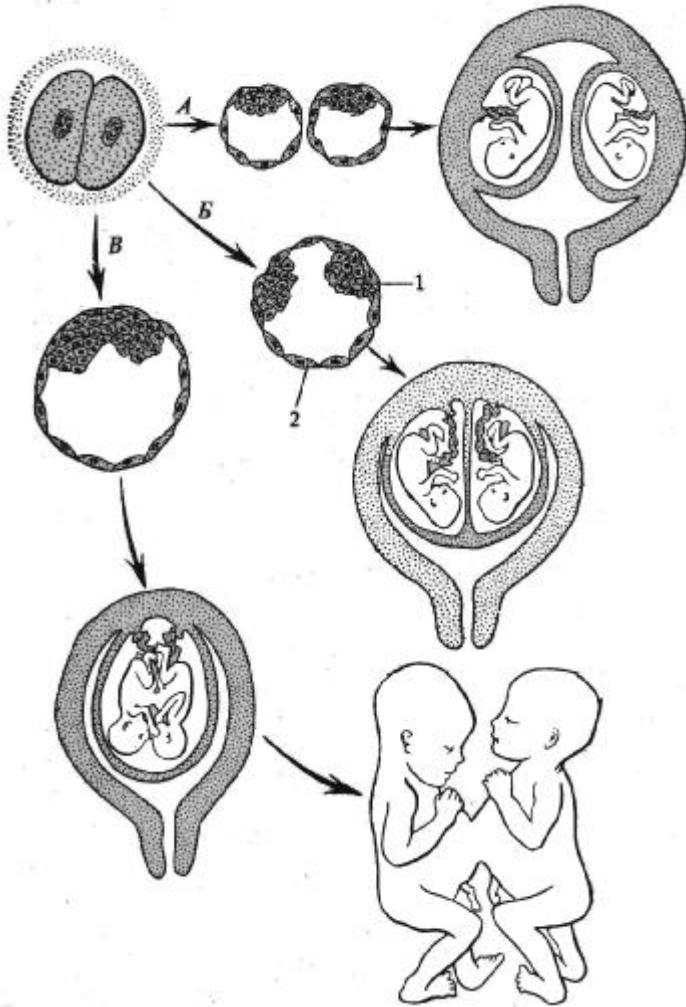
Зирҳлиларда ҳужайралар тўпламининг бир-биридан ажралиши туфайли доимо 4 та эгизаклар пайдо бўлади. Бундай қўшалокларни ҳосил қиладиган эмбрион пуфакчалари сут эмизувчиларда, қушларда ва рептелияларда бир-биридан узоқроқда жойлашади. Шунинг учун улар ривожланиши жараёнида бир-бирига тўсқинлик қилмайди. Ҳар бир ажралган ҳужайралар тўплами алоҳида эмбрионни ҳосил қилади, ундан эса алоҳида организм ривожланади. Эгизаклар пайдо бўлиши ҳозирча сир бўлиб қолмоқда. Уларнинг келиб чиқиши ҳар хил бўлиши мумкин. Эгизаклар иккита ёки битта тухумдан ривожланган бўлиши мумкин. Учта эгизаклар 3 та тухумдан ёки иккитаси битта тухумдан ривожланган бўлиши мумкин. Бундай эгизаклар статистик маълумотларга кўра, қуйидагича бўлиши мумкин.

1968 йилда Англияда биринчи марта Бирмингем шаҳрида 6 нафар эгизак туғилди. Улардан 2 нафари ўғил, 4 нафари қиз бўлиб, оналари пуштсизликка қарши препарат билан даволанган. Эгизаклар туғилишига шу дори сабаб бўлган, деб тахмин қилинган. 1971 йилда Гданьскда 5 та эгизак туғилди. Калифорнияда эгизак туққан она болаларининг отасини аниқлаш учун судга мурожаат қилган. Болалар қонини 40 дан ортиқ оқсил бўйича таҳлил қилинганда, уларнинг отаси 2 киши бўлганлиги аниқланди. XIX асрнинг бошларида, эмбриологлар ҳисобига кўра, 10 га яқин шундай ҳолат қайд этилган.

В.С.Груздев (1922) маълумотига кўра, Америкада 2 тухумдан ҳосил бўлган эгизакларнинг бири оқ, иккинчиси қора танли бўлган.

Франциялик биолог Эллен кузатишича, эгизаклар туғилиши маълум қонуниятга бўйсунмади. Табиатда ҳар 87 та бир фарзанд туғилишига 1 та эгизак, 87 та эгизакка 1 та учталиқ, 87 та учталиқка 1 та тўртталиқ, 87 та тўртталиқка 1 та бешталиқ, 87 та бешталиқка 1 та олтиталиқ эгизак ва ҳоказо тўғри келади. Эгизаклар кўпроқ америкалик негрларда, японларда эса камроқ (10 минг битталиқка 35 та иккиталиқ эгизак) туғилади.

4 тадан кўп эгизаклар туғилиши кам учрайди. Одамларда энг кўпи 6 тагача эгизак туғилган, шулардан энг кўпи 5 таси яшаб қолган. Эгизакларнинг тахминан 75% и иккита тухумдан, 25% и битта тухумдан ривожланган.



13-расм. Бир тухумдан эгизаклар пайдо бўлиш йўллари (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

А-майдаланишнинг дастлабки даврида бластомерлар икки гуруҳга бўлиниб, иккита мустақил эмбрион ривожланиши; Б-ривожланишнинг кейинги босқичларида ички ҳужайралар (1) икки гуруҳга ажралиб, трофобластан ташкил топган (2) бир қобиқ ичида иккита эмбрион ривожланади. В-агар ички ҳужайралар тўлиқ ажралмаса, қўша-лоқли эгизаклар пайдо бўлади.

«Ҳақиқий» ёки бир тухумдан ҳосил бўлган эгизакларда бир хил генлар набори бўлади. Шунинг учун уларда тўқималар бир-бирига тўғри келади, органларни кўчириб ўтказиш мумкин, бир хил касалликлар билан оғрийди, тахминан бир хил ва узоқ яшайди.

Агар аёл 8 марта туққан бўлса ва у 35-39 ёшда бўлса, ҳар хил тухумдан ҳосил бўлган эгизак туғиши мумкин. Шу ёшдаги 7 бола туққан аёлда бундай имконият кам бўлади ва ҳоказо.

Эгизак туғилишини бошқарадиган ген аёлнинг X-хромосома-сида жойлашган ва бу белги унинг қизига ўтади.

1755 йилда Введенск қишлоғининг деҳқони Яков Кирилов 60 ёшда бўлган ва иккинчи марта уйланган. Биринчи хотини 21 марта ҳомиладор бўлиб, 57 нафар бола туққан ( $4x4 + 7x3 + 10x2 = 57$ ). Иккинчи хотини 7 марта ҳомиладор бўлиб, 15 нафар бола туққан ( $1x3 + 6x2 = 15$ ). У жами 72 боланинг отаси бўлган.

1782 йилда Шуйск уездидан Феодор Васильев 2 хотиндан туғилган 87 боланинг отаси эканлиги ҳақида Москвага хабар берилган. Биринчи хотини 27 марта ҳомиладор бўлиб,  $4x4 + 7x3 + 16x2 = 69$  нафар фарзанд кўрган бўлса, иккинчи хотини  $2x3 + 6x2 = 18$  нафар бола туққан. Ўшанда Васильев 75 ёшда бўлиб, фарзандларининг 83 нафари ҳаёт бўлган.

Ҳиндистонда иккинчи эгизак биринчисидан 45 кундан кейин туғилганлиги ҳақидаги маълумот бор.

Беш, олти эгизаклар туғилиши кам учрайди, туғилганда ҳам улар ўлади. Германиянинг Хамельн шаҳрида сақланиб қолган барельефда қуйидаги ёзув бор: «1600 йилнинг 9 январи бошланганда у (аёл) 2 ўғил ва 5 қиз туғди».

**Кўшалокли майиблар.** Эгизакларнинг майиб, яъни нотўғри ривожланишига сабаб бластомерларнинг бластодермик пуфакча ичида эртароқ бўлинишига ёки кечроқ ажралишига боғлиқ бўлади. Бўлиниш даври эгизакларнинг нормал ёки майиб бўлиб туғилишида ҳал қилувчи омил ҳисобланади. Кўпчилик ҳолларда нотўғри ривожланган эгизаклар ўлади ёки бачадонда ўзгаришларга учраб, йўқ бўлиб кетади. Нотўғри ривожланишга олиб келувчи физикавий омиларга ҳарорат ва нурланиш киради. Денгизларда сув миқдори ва унинг таркибининг ўзгариши балиқларнинг жабрасида нотўғри ривожланишнинг бир неча турлари келиб чиқишига сабабчи бўлади. Каламушларнинг скелетидаги ўзгаришлар ҳомиладорлигида кам ёки бир хил овқат берганда, витаминлар етишмаганда пайдо бўлиши тажрибаларда исботланган. Балиқ-

ларда ўтказилган тадқиқотлардан маълум бўлишича, эмбрион ривожланишининг маълум даврида турли хил таъсиротлар бир хил ўзгаришларни пайдо қилади, лекин бу таъсиротлар ҳар хил даврларда таъсир этдирилса, турли хил нуқсонлар келиб чиқиши аниқланган.

Ҳар бир органнинг ўз ривожланиши даврида тез ўзгарадиган даврлари бўлади. Марказий нерв системаси худди шундай фавқуллодда тез ўзгариш хусусиятига эга. Бу давр унинг қалинлашган пластинка ҳолатидан нерв найига айланиш давридир. Ана шу даврда нерв системасига турли хил таъсиротлар туфайли пайдо бўлган жароҳатлар ҳар хил ўзгаришларга (аномалияларга) олиб келиши мумкин. Бу даврда секин тараққий этаётган органлар эса жароҳатланмайди. Она организми ҳомиладорлик даврида касалликларга учраса, эмбрионда нотўғри ривожланиш пайдо бўлиши мумкин. Бундай нотўғри ривожланишга бир-бирига ёпишган ёки қўшилган эгизаклар мисол бўлади. Бир-бирига ёпишган эгизаклар ёпишган гавда қисмининг номига «пагус» қўшимчаси қўшилиб номланади. Боши бир-бирига қўшилган эгизак карапапагус, кўкрак қисми билан қўшилгани эса пигопагус ва бошқалар.

Баъзи ҳолларда бир тухумдан тараққий этган эгизаклар бир-бири билан озгина аҳмиятсиз қўшилган бўлади. Бундай эгизаклар ҳаётчан бўлади (масалан, сиам эгизаклари). Баъзан қўшалоқ эгизаклардан бири иккинчисига нисбатан кичик бўлади ёки бирининг маълум бир қисми йўқолган бўлади. Бу кичик организм паразит ёки паразит эмбрион дейилади. Умуман, турли хил майибларни ўрганиш билан тератология ёки патологик эмбриология шуғулланади.

Бир-бирига қўшилган эгизакларнинг 20% га яқини яшаб қолади. Сиам эгизаклари Чан ва Ин 1811 йилда Сиамда туғилган. Улар кўкраклари билан қўшилган бўлиб, дастлаб юзма-юз ётишган. Кейинчалик ўсиши туфайли уларнинг бирлашган жойи чўзилиб, эркин ҳаракатланадиган бўлиб қолишган.

Сиам эгизакларининг онаси хитойлик бўлиб, уларни циркка сотган, кейин АҚШ га келиб, опа-сингилларга уйланиб, 20 нафар соғлом ва 2 нафар кар фарзанд кўришган. Чан тоғдан тушиб кетган ва 1869 йил шол бўлиб қолади. 1874 йилда ўпка шамоллашидан вафот этган. Уни эшитган Ин ҳам 2 соатдан кейин вафот этган.

Эгизаклар об-ҳавога таъсир этиши, шамол, ёмғир чақариши каби мулоҳазалар ҳозирча фанда илмий жиҳатдан исботланмаган. Уруш даврида Швеция ва Данияда эгизакларни махсус жойда сақлаб, давлат, миллатнинг бойлиги сифатида ҳимоя қилганлар.



## Жинссиз ва жинсий кўпайишнинг галланиши

Жинссиз кўпаядиган баъзи организмлар жинсий йўл билан кўпаймайди. Лекин жинссиз кўпаядиган айрим организмлар жинсий йўл билан ҳам кўпаяди. Айниқса, жинссиз кўпаядиган авлод жинсий кўпаядиган авлодни ҳосил қилади. Жинсий кўпаядиган авлод эса ўз навбатида жинссиз кўпаядиган авлодни ҳосил қилади. Жинсий ва жинссиз авлодларнинг бундай галланиши ҳар хил турларда турли даврларда, баъзан маълум вақтда амалга ошади. Жинсий ва жинссиз кўпайиш галланишининг бир неча турлари бор:

1. Кўпайишнинг бирламчи галланиши. Бунда жинсий кўпайиш спора ҳосил қилиш билан галланади. Кўпайишнинг бундай галланиши споралиларда, инфузорияларда, микроспоридияларда, хивчинлиларнинг ва ўсимликларнинг баъзи вакилларида учрайди. Бу ҳолат шу гуруҳларнинг филогенезида қадимий (жинссиз) ва прогрессив (жинсий) кўпайиш шакли сифатида сақланиб қолган.

2. Кўпайишнинг иккиламчи галланиши. Бунда ривожланиш циклининг турли боқичларида ҳайвон жинссиз ёки партеногенез ва жинсий йўллар билан кўпаяди. Бундай кўпайиш ковакиччиларда, бўғимоёқдиларда учрайди.

Агар ҳайвон бир марта уруғланган тухум орқали жинсий кўпайиб, кейинги марта партеногенез йўли билан кўпайса, бундай галланиш гетерогония дейилади. Масалан, жигар қуртининг спороцистасини эмбрион бўлаклари редия, редия эса церкария ҳосил қилади.

Жинссиз ва жинсий бўғинларнинг галланиши метагенез дейилади. Масалан, гидрада куртакланиш ва жинсий ҳужайралар орқали кўпайиш галланиб туради.

Агар ҳайвон жинсий вояга етмаган (личинка) ҳолида кўпайса, бу ҳодиса педогенез дейилади. Масалан, трематодлар, баъзи лентасимон чувалчангларда бундай кўпайиш учрайди.

Умуман, жинссиз кўпаядиган организмлар ривожланиш циклида вақти-вақти билан жинсий кўпайиши комбинатив ўзгарувчанликни юзага келтиради. Бу эса генетик бир хилликни баргараф этиб, турнинг эволюцион ва экологик имкониятларини оширади.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Кўпайиш нима?
2. Кўпайишнинг қандай турлари бор?
3. Жинссиз кўпайиш нима?
4. Бир ҳужайраларида жинссиз кўпайишнинг қандай турлари бор?
5. Кўп ҳужайралиларда жинссиз кўпайишнинг қандай турлари бор?
6. Жинсиз кўпайишнинг морфо-физиологик асосларини айтинг.
7. Регенерация нима?
8. Регенерация турларини айтиб беринг.
9. Ҳужайра ичидаги регенерация деганда нимани тушунасиз?
10. Партеногенез нима?
11. Партеногенезнинг қандай турлари бор?
12. Андрогенез ва гиногенез нима ва уларнинг амалий аҳамиятини айтиб беринг.
13. Жинсий кўпайиш нима?
14. Жинсий ва жинссиз кўпайишнинг галланишини айтиб беринг.
15. Кўпайишнинг қандай аҳамияти бор?
16. Эгизаклар қандай пайдо бўлади?
17. Қўшалокли майиблар қандай пайдо бўлади?

## 2-БОБ. ЖИНСИЙ ОРГАНЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ ВА ГАМЕТОГЕНЕЗ

**Хужайралар классификацияси.** Эркак ва урғочи организмларни ташкил этувчи хужайраларнинг бир қисми яна жинсий безларни ташкил этади. Бу жараён минглаб йиллар давомида авлоддан авлодга ўтиб келаверади. Хужайраларнинг ана шу қаторини А. Вейсман «Ҳомила йўли», бундай хужайраларнинг ўзини эса генератив хужайралар ёки организмнинг генератив қисми деб атади (генерация-кўпайиш). Организмни ташкил этадиган бошқа хужайраларнинг ҳаммасини соматик хужайралар деб атади (сома - тана).

Ҳомила йўли хужайраларининг бир қисми навбатдаги жинсий хужайраларни ҳосил қилувчи хужайрага айланади. Шунинг учун Вейсман бу хужайраларни «ўлмайдиган хужайралар» деб атади. Соматик хужайралар тўқима ва органларни ҳосил қилади, организм ўлса, бу хужайралар ҳам ўлади. Шунинг учун уларни Вейсман «ўладиган хужайралар» деб атади. Шундай қилиб, тирик организмларни ташкил этадиган хужайралар иккита гуруҳга бўлинади: 1) жинсий (генератив) хужайралар. Буларга тухум ва уруғ хужайралар киради, улар индивиднинг жинсий кўпайишини таъминлайди; 2) соматик хужайралар, бутун гавдани ташкил этадиган хужайралар тўпламидан иборат бўлиб, улар жинсий хужайраларнинг ҳимоя ва озикла-нишини таъминлайди.

### Жинсий органлар

Жинсий органларнинг иккита муҳим физиологик вазифаси бўлиб, биринчидан, улар жинсий хужайралар-гаметалар (тухум хужайра ва сперматозоид) ҳосил бўлишини таъминласа, иккинчидан, жинсий хужайралар ва жинсий безлар фаолиятини бошқарадиган гормонлар ишлаб чиқаради. Жинсий органлар 2 хил бўлиб, жинсий хужайралар ривожланадиган безлар (тухумдон ва уруғдон) ва жинсий хужайралар ўтадиган йўллардан иборат.

**Жинсий органларнинг тараққиёти.** Жинсий органларнинг тараққиёти бир неча жараёнлар ва босқичлардан иборат. Сут эмизувчилар жинсий органларининг тараққиётида иккита муҳим хусусиятга эътибор бериш лозим. Биринчидан, жинсий органлар тараққиётининг дастлабки босқичида индифферент морфологик белгилар, яъни ҳам эркаклик, ҳам урғочилик жинсий органларга

хос белгилар шаклланади ва уларнинг қайси жинс эканлигини аниқлаб бўлмайди. Кейинчалик ҳар хил жинсга оид белгилар шаклланади. Иккинчидан, эркаклик жинсининг таъсири йўқлиги туфайли урғочилик жинсий органи ривожланади.

Жинсий органлар тараққиётининг дастлабки босқичи уруғланиш бўлиб, бунда сперматозоид хромосомаси зигота жинсини белгилайди. ХҮ-хромосомали зигота эркаклик жинсини белгиласа ҳам, зиготанинг дастлабки даврида эркаклик ва урғочилик зиготасининг тараққиёти бир хил кечади. Ҳ-хромосоманинг асосий вазифаси индифферент гонадани уруғдон ҳосил бўлиши томонга буради. Бу бирламчи жинсий ҳужайранинг гонадага миграциясидан кейин содир бўлади. Ҳ-хромосоманинг бу вазифаси ундаги НҮ-антиген орқали бажарилади. Бу антиген бўлмаса, гонада тухумдонга айланади. Шу билан жинс дифференциациясининг иккинчи, яъни гонада жинсини аниқлаш босқичи тугалланади (14-расм).



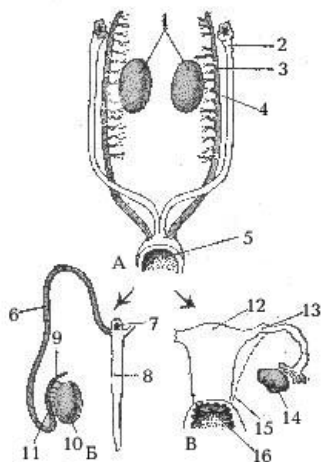
14-расм. Гонада дифференциацияси (Б.Карлсон, 1983 бўйича). А-индифферент гонада; Б-14 ҳафталик одам эмбриони уруғдони; В-уруғдон тузилиши; Г-янги туғилган қиз бола тухумдонининг тузилиши.

Кейин эмбрионнинг морфологик (соматик) жинсий белгилари шаклланади. Эмбрион тараққиётининг дастлабки босқичларида икки жуфт жинсий канал бўлади. Булардан бири мезонефрос канал, иккинчиси парамезонефрос (мюллер) каналдир. Уруғдоннинг тестостерон гормони таъсирида мезонефрос каналдан уруғ олиб кетувчи канал ҳосил бўлиб, сийдик каналигача давом этади. Простата бези ва уруғ сақловчи халта ҳам тестостерон билан боғлиқ. Урғочилик парамезонефрос (мюллер) каналининг регенерацияси уруғдоннинг бошқа гормони - мюллер найи фаолиятини тўхтатувчи омил гормони таъсирида содир бўлади. Урғочи эмбрион гонадаси бу гормонларни ишлаб чиқармайди. Тестостерон йўқлиги туфайли мезонефрос канал регенерацияга учрайди, мюллер найи фаолиятини тўхтатувчи омил гормони йўқлиги туфайли эса мюллер каналидан тухум йўли, бачадон ва қиннинг бир қисми ҳосил бўлади. Ташқи жинсий органлар ҳам дастлаб индифферент ҳолда тараққий этади. Кейинчалик тестостерон гормони борлиги туфайли эркеклик, тестостерон йўқлиги туфайли эса урғочилик ташқи жинсий органлар ҳосил бўлади (15-расм).

Жинсий такомиллашнинг охириги босқичи туғилишдан кейин содир бўлади. Янги туғилган бола қулай ташқи муҳит туфайли ўз жинсий белгиларини номаён қилади. Жинсий баловатга етиш даврида эса бу жараён охирига етади ва жинсий гормонлар таъсирида иккиламчи жинсий белгилар пайдо бўлади.

15-расм. Эркаклик ва урғочилик жинсий органларининг дифференциацияси (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

А-индифферент босқичи; Б-эркаклик жинсий органлари дифференциацияси; В-урғочилик жинсий органлари дифференциацияси. 1-гонадалар; 2-мюллер (парамезонефрос) канал; 3-мезонефрос канал; 4-мезонефрос каналчалар; 5-сийдик синуси; 6-уруғ олиб кетувчи канал; 7-простата безининг бошланғич ҳужайраси; 8-сийдик чиқарувчи канал; 9-уруғдон ортиғи канали; 10-уруғдон; 11-уруғ олиб чиқувчи канал; 12-бачадон; 13-тухум йўли; 14-тухумдон; 15-Гартнер канали; 16-бачадон бўйни.



Жинсий органлар системаси айирув органлари ва буйрак усти бези билан биргаликда тараққий этади. Ҳомиланинг гонадаси бирламчи буйрак-мезонефрос (вольф таначаси)нинг юзасидаги целомик эпителийнинг йўғонлашувидан бошланади. Шу вақтда целомик эпителийнинг йўғонлашуви буйрак усти бези пўстлоқ қисмининг ҳосил бўлишига асос бўладиган мезонефрос орасида жойлашган интеранал танани ҳосил қилади.

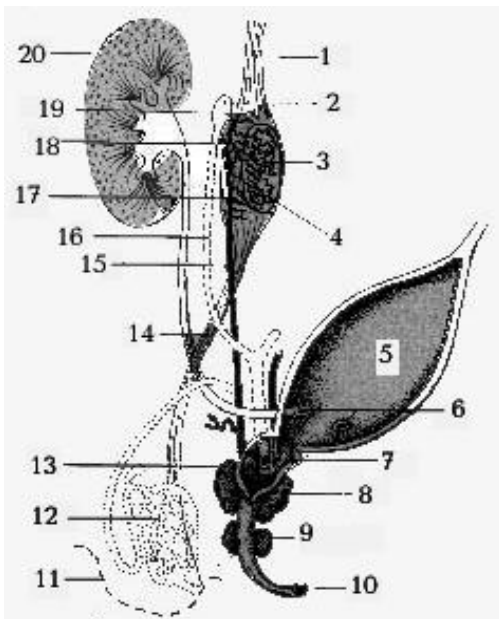
Ҳомиланинг учинчи ҳафтасида бирламчи жинсий хужайралар (гоноцит ёки гаметобласт) пайдо бўлади. Гаметобластлар йирик ядроли, гликогенга ва сариқлик моддасига бой бўлади. Гаметобластлар дастлаб сариқлик халтаси деворида ҳосил бўлади ва ўша ерда тез кўпаяди. Қон оқими билан ёки ўзи жинсий органга миграция қилади. Шу даврдан бошлаб гонадада гаметобластдан гаметоцит, ундан гамета ҳосил бўлади. Гонаданинг эпителий хужайралари етилаётган жинсий хужайрани озикдан тириш вазифасини бажаради. Эпителий ва интерстициал хужайралар жинсий гормон ишлаб чиқара бошлайди. Гонададан бирламчи буйрак стромасига гаметоцитлар ўсиб киради. Шу вақтдан бошлаб бирламчи буйракдан клоакага давом этувчи бирламчи буйрак найига параллел парамезонефрос най ҳосил бўлади. Шундан бошлаб жинсий системанинг индифферент тараққиёти ниҳоясига этади ва эркак, урғочи жинсий система ривожланади.

Индифферент жинсий органдан эркаклик жинсий органи ҳомиланинг 6-ҳафтасида, урғочилик жинсий органи эса 8-ҳафтасида пайдо бўлади. Эркаклик жинсий органи ривожланиши даврида бирламчи буйракнинг юқори қирраси бўйлаб мезенхима тўқимаси ўсади ва кейинчалик ундан уруғдоннинг оқ капсуласи ҳосил бўлади. Кейин эпителиал жинсий тизимдан уруғ канали, уруғдоннинг эгри-бутри канали пайдо бўлади. Простата бези эмбрионал ривожланишнинг учинчи ойида чиқарув каналининг бошланиш қисмидаги эпителий хужайраларидан ҳосил бўлади. Клоаканинг олдинги қисмида жойлашган мезенхиманинг ўсиб кетишидан ташқи эркаклик жинсий органи ҳосил бўлади (16-расм).

Тухумдоннинг эмбриогенези даврида бирламчи буйрак асосида мезенхима ривожланиб, буйрак канали редукцияга учрайди. Мезонефрос канал атрофияга учрайди, парамезонефрос канал ривожланади. Парамезонефрос каналнинг юқори қисми тухум йўлига айланади. Унинг бошланиши тухумни қабул қилувчи

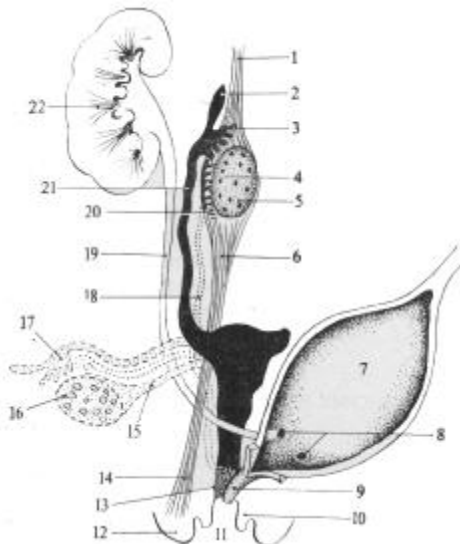
16-расм. Сут эмизувчилар эмбрионида эркеклик жинсий системаси каналлари (О.Гертвиг, 1906 буйича).

1-диафрагма боғлами; 2-уруғдон қобиғи; 3-уруғдон; 4-уруғдон ортиғи канали; 5-сийдик канали; 6-сийдик канали тешиги; 7-простата безининг бўшлиғи; 8-простата бези; 9-бульбоуретрал без; 10-сийдик чиқарув канали; 11-мойяк; 12-уруғдон; 13-уруғ чақирувчи канал тешиги; 14-чов боғлами; 15-мезонефрос канал; 16-мюллер канали; 17-уруғдон ортиғининг пўсти; 18-эфферент канал; 19-уруғдон ортиғи-



17-расм. Урғочилик жинсий органининг ривожланиши (О.Гертвиг, 1906 буйича).

1-мезонефроснинг диафрагма боғлами; 2-hydaticum; 3-тухум йўлининг учки қисми; 4-тухумдон ортиғи; 5-тухумдон; 6-мезонефроснинг бўшлиқ боғлами; 7-сийдик халтаси; 8-сийдик йўлининг тешиги; 9-сийдик чиқарув канали; 10-кичик уятли лаб; 11-чиқиш жойи; 12-катта уятли лаб; 13-қин; 14-бачадоннинг юмалоқ боғлами; 15-тухумдоннинг юмалоқ боғлами; 16-тухумдон; 17-тухум йўли; 18-мезонефрос канал; 19-сийдик йўли; 20-тухумдон олди; 21-тухум найи; 22-буйрак.



воронкасимон кўринишни олади. Пастки қисми эса ўзаро қўшилиб бачадон ва қинни ҳосил қилади (17-расм).

Тараққий этаётган тухумдонда мезенхимадан иборат бўлган бирламчи буйракнинг қолдиқ танаси унинг асосий қисми ҳисобланади. Жинсий валикнинг устки эпителий ҳужайралари ўсиб, ана шу асосий қисмида жинсий тизимга айланади. Мезенхима жинсий тизим орқали ўсиб, бирламчи фолликулага айланади. Ҳар бир фолликула овоцит ва уни ўраб турган фолликуляр эпителийдан иборат бўлади.

### **Бирламчи жинсий ҳужайраларнинг келиб чиқиши ва ривожланиши**

1880 йилда Нуссбаум биринчи марта жинсий ва соматик ҳужайралар фарқини ва жинсий ҳужайраларнинг онтогенезнинг эмбрион (муртак) даврида ҳосил бўлиш йўлини айтган эди. Бу ғояни А. Вейсман ривожлантирди.

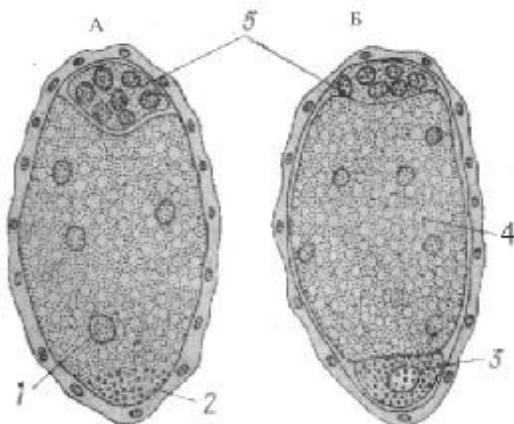
Муртак йўли ғоясининг мазмуни шундан иборатки, жинсий ва соматик ҳужайралар ривожланиши онтогенезда жуда эрта фарқланади. Ҳақиқатдан ҳам жинсий ҳужайралар ёки бирламчи жинсий ҳужайралар (гоноцитлар) анча эрта соматик ҳужайралардан йириклиги, ядросининг катталиги, цитологик хусусиятлари билан фарқланади. Гоноцитларнинг цитоплазмасида топилган характерли ультраструктура эктосома дейилади. Унинг бўлиши гоноцитнинг асосий белгиси ҳисобланади. Шу ўринда янги гипотеза пайдо бўлди, унга кўра, эктосома жинсий ҳужайраларнинг тотипотент таркибини белгилайди. Электрон микроскоп ёрдамида унинг таркибида РНК, оқсил борлиги аниқланди. Маълум бўлишича, жинсий ҳужайралардаги «жинсий детерминантлар» соматик ҳужайраларда бўлмайди. Айрим тубан ҳайвонларда бундай модда соматик ҳужайраларда ҳам учрайди ва уларни жинсий ҳужайраларга айлантиради.

Олимларнинг фикрича, «жинсий детерминант»ни бирламчи жинсий ҳужайраларни аниқлаш учун белги сифатида қабул қилиш мумкин. Эмбрионнинг бирламчи жинсий ҳужайраларни ҳосил қилувчи бластомерини гонобласт деб аталади. Ана шу қисмни кўчириб ўтказиш орқали уларнинг пайдо бўлишини аниқлашга эришилади. Жумладан, ҳашаротларнинг икки қанотлилар туркуми вакилларида тухумнинг орқа томонида эктосома (жинсий детерминант) тўпланишини кузатиш мумкин (18-расм). Ооплазма (жинсий плазма)нинг бу қисми бўлиниш натижасида бирламчи жинсий ҳужайрага айланади. От аскаридасида бирламчи жинсий ҳужайра соматик ҳужайраларнинг тўртинчи бўлиниши кейин,



18-расм. Ҳашаротларда жинсий ҳужайраларнинг шаклланиши (*Meiostor americana*) (Р.Хегнер, 1912 бўйича).

А-8 ядроли босқичдаги тухум (4 таси кўришиб турибди); Б-кейинги босқич. 1-бўлажак жинсий ҳужайранинг ядроси; 2-эктосома (жинсий плазма); 3-бирламчи жинсий ҳужайра; 4-тухумнинг цитоплазмаси; 5-озикланувчи ҳужайра.

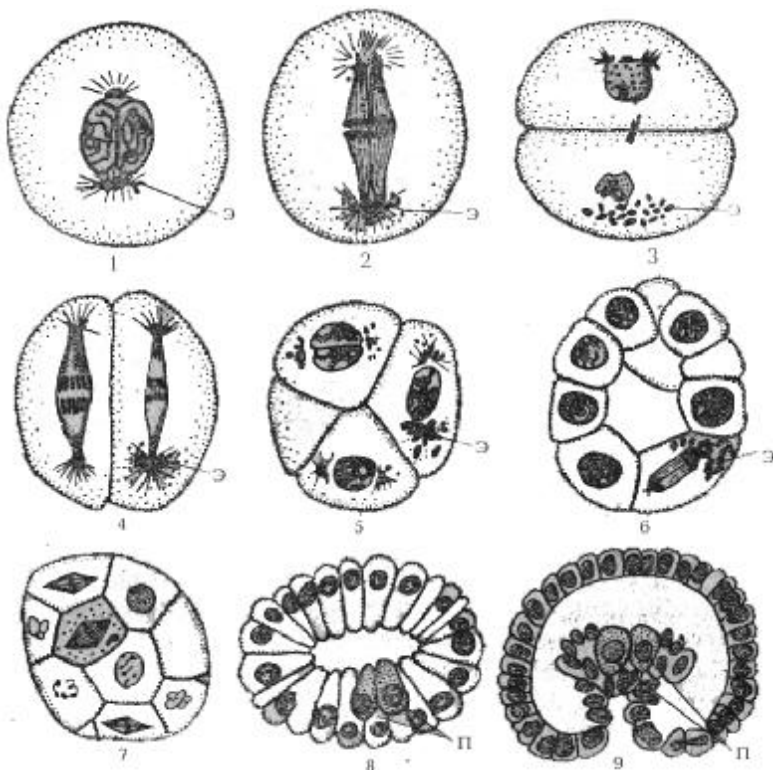


циклопларда бирламчи жинсий ҳужайра биринчи бўлинишдан сўнг ҳосил бўлади (19-расм).

Умуртқали ҳайвонларда бирламчи гоноцитлар умуртқасиз ҳайвонларга нисбатан кечроқ пайдо бўлади. Аммо думсиз амфибияларда жинсий плазма тухум уруғланишидан олдин пайдо бўлади. Думли амфибияларда эса «жинсий детерминант» уруғланмаган тухумда топилмаган. Уларда гоноцит тухумдан личинка чиқиши олдидан пайдо бўлади. Чунки уларда гоноцит мезодермадан ҳосил бўлади.

Юксак умуртқалиларда (қушлар, рептелиялар, сут эмизувчиларда) гоноцит эмбрион ва эмбриондан ташқари органлар орасидан топилган.

Эмбрионнинг дастлабки даврида топилган бирламчи гоноцитлар жинсий ҳужайраларнинг ягона манбаими ёки улар кейинчалик соматик ҳужайралардан ҳам пайдо бўладими? Тубан умуртқасиз ҳайвонларда - булутлар, ковакичлилар, ясси ва юмалоқ чувалчангларда жинсий ҳужайралар бутун ҳаёти даврида пайдо бўлиб бораверади. Жумладан, ҳалқали чувалчангларнинг жинсий вояга етган формаларида гонада олиб ташланса ҳам, алоҳида «захира» ҳужайралар - необластлардан жинсий ҳужайралар пайдо бўлиши аниқланган. Шундай ҳолат киприкли чувалчангларда ҳам кузатилган. Ковакичлиларда ҳам захира ҳужайралар бўлиб, уларни интерстициал *i*-ҳужайралар деб аталади. Бу ҳужайрадан ҳар хил ҳужайралар, жумладан, жинсий ҳужайралар ҳосил бўлади.



19-расм. Циклоплар ривожланишининг дастлабки босқичида жинсий ҳужайраларнинг шаклланиши (Э.Шарнио-Коттон, 1968 бўйича). 1-9- уруғланган тухум ҳужайра ривожланишининг босқичлари; э-эктосомалар; п-бирламчи жинсий ҳужайра.

Булуғларда жинсий ҳужайралар бутун ҳаёти давомида ҳосил бўлади ва 2 хил йўл билан: ҳаракатчан амёбасимон археодитлардан ва ёқали хивчинли хоаноцитлардан пайдо бўлади. Хоаноцитлар дастлаб археодитларга, улар эса жинсий ҳужайраларга айланади.

Узоқ йиллар давомида юксак ҳайвонлар - моллюскалар, бўғимоёқдилар, нинатанлилар, умуртқали ҳайвонларда бирламчи жинсий ҳужайралар жинсий ҳужайраларнинг ягона манбаими ёки кейинчалик соматик ҳужайралардан ҳосил бўладими? деган мунозарали савол турарди. Бу саволга тажриба йўли билан, яъни бирламчи гоноцитни йўқотиш билан жавоб топилди. Жумладан, нурлантириш йўли билан ҳашаротлар тухум плазмаси-

нинг ва қушлар тухумининг гоноцит қисмини нобуд қилиш мумкин. Шундан кейин эмбрион ривожланади, аммо гоноцит ривожланмайди. Бирламчи гоноцит кўчириб ўтказилганда ва реципиентнинг гоноцити олиб ташланганда, реципиентда донорнинг гоноцити ривожланган.

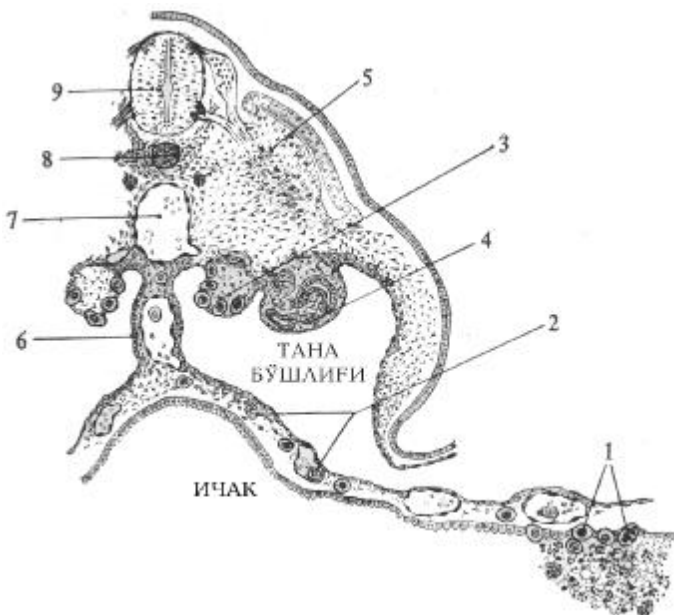
Бу тажрибалардан маълум бўлишича, умуртқалиларда ва умуртқасизларда (булутлар, ковакиччилар, ясси ва ҳалқали чувалчанглардан ташқари) бирламчи гоноцитларнинг ягона манбаи ривожланишнинг дастлабки даврларида пайдо бўлади. Бошқача айтганда, эмбрион ҳужайралари ривожланишининг дастлабки даврларида жинсий ва соматик ҳужайраларга ажралади. Аммо баъзи олимлар ҳозиргача гоноцитлар (жумладан балиқларда) ривожланишнинг кейинги босқичларида гонаданинг эпителий ҳужайраларидан пайдо бўлади, деган фикрларни айтмоқда.

**Бирламчи жинсий ҳужайранинг миграцияси.** Жинсий ҳужайраларнинг ривожланиши узок давом этади. Ҳамма ҳайвонларда гонадалар гоноцитлардан кейин пайдо бўлади. Бирламчи гоноцитлар мустақил ҳаракатланиш, яъни миграция қилиш қобилиятига эга. Товуқ эмбрионининг гоноцитлари ўз йўлининг маълум қисмини қон орқали, қолган қисмини фаол ҳаракатланиб босиб ўтади (20-расм).

Француз эмбриологлари Э. Вольф ва Ф. Дюбуа маълумотларига кўра, гоноцитларнинг ҳаракатланишига гонададан ажраладиган кимёвий моддалар ижобий таъсир этади. Аммо бу хемотаксис ҳодисаси ёки ҳаракатланишнинг оддий фаолаштириши эканлиги ҳозирча номаълум.

Дастлаб гоноцитлар сони эмбрионда кам бўлади. Гоноцит гонадага ўрнашиб олгандан кейин интенсив бўлинади ва сони ортади. Самец (эркак) ва самка (урғочи) жинсий безининг ривожланиши даврида гоноцитнинг жойлашиши фарқланади. Гонаданинг жинсга боғлиқ ҳолда ривожланишининг дастлабки даврида гоноцит эркаклик уруғ каналининг ичига, урғочилик жинсий безининг ташқарисида жойлашади. Эмбрион жинсини гистологик жиҳатдан аниқлаш мумкин бўлган даврдан бошлаб гонийларни сперматогоний ёки оогоний деб аталади. Гоноцитнинг гонийга айланиши бир қанча ўзгаришлар туфайли амалга ошади, жумладан, улар йириклашади, юмалоқ шаклни олади, амёбасимон ҳаракати йўқолади, интенсив кўпаяди.

Кейинчалик оогонийларнинг бўлиниши тўхтабди. Бу даврга келиб тухумдонда оогонийларнинг маълум захираси тўпланади.



20-расм. Бирламчи жинсий ҳужайранинг пайдо бўлиши ва унинг гонадага миграцияси (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-сариклик халтасининг эктодермасидан бирламчи жинсий ҳужайраларнинг пайдо бўлиши; 2-бирламчи жинсий ҳужайраларнинг миграцияси; 3- бирламчи жинсий ҳужайраларнинг гонадага жойлашуви; 4-эмбрионал буйрак; 5-миотом; 6-дорсал тутқич; 7-аорта; 8-хорда; 9-ривожланаётган орқа мия.

Уларнинг оз қисми етилган тухум ҳужайрага айланади, кўп қисми нобуд бўлади ёки дегенерацияга учрайди. Ҳисобларга қараганда, 5 ойлик одам эмбрионида 6800000, туғилиш олдида 1 млн, 7 ёшда 300000 оогоний бўлади. Оогонийлар сонининг ортиши ҳар хил ҳайвонларда ҳар хил муддатларда тўхтайд. Масалан, сут эмизувчиларда бу жараён туғилишгача, баъзи ҳайвонларда туғилишдан кейин тўхтайд, баъзи тубан приматларда оогонийлар жинсий вояга етганда ҳам кўпаяди.

Сперматогонийларнинг кўпайиши, аксинча бутун жинсий вояга етган давр давомида узлуксиз (иссиққонли ҳайвонларда) ёки мавсумий (совуққонли ҳайвонларда) содир бўлади.

Гаметогенезнинг кейинги босқичларида сперматогонийлар ва оогонийлар мураккаб ўзгаришлардан кейин етилган жинсий ҳужайралар-сперматозоид ва тухум ҳужайрага айланади. Бу

жараёнлар ҳужайра ядроси ва цитоплазмасида кўплаб ўзгаришлар содир бўлиши билан амалга ошади ва оогоний ҳамда сперматогоний морфологик ва физиологик жиҳатдан эркаклик ва урғочилик жинсий ҳужайраларига айланади. Бу ўзгаришлар қуйидагилардир:

1. Ривожланаётган тухум ҳужайрада кўплаб макромолекула, субҳужайравий ва озиқ моддалар синтезланади ва киради. Ана шу моддалар ҳисобидан тухум ҳужайра катталашади, шаклланаётган сперматозоидда цитоплазма умуман йўқолади ва баъзи моддалар синтезланади.

2. Жинсий ҳужайралар ривожланиши даврида мейоз бўлиниш содир бўлади. Унинг 2 та хусусияти: хромосомалар сонининг камайиши ва гомологик хромосомаларда генлар рекомбинацияси содир бўлади.

3. Етилган жинсий ҳужайраларда уларни ташкил этувчи моддалар шакли ва функциясига қараб қайта тақсимланади.

### **Жинсий органларнинг тузилиши**

Жинсий ҳужайра ва жинсий гормон ишлаб чиқарувчи безлар жинсий безлар ёки гонадалар деб аталади. Гонада грекча гонао - туғувчи, туғдирувчи, деган маънони билдиради.

**Булутларнинг** кўпчилиги гермафродит бўлиб, баъзи турлари айрим жинслидир. Булутларнинг айрим жинслиларининг бири фақат тухум ҳужайра, бошқаси фақат сперматозоид ҳосил қилади. Булутларнинг жинсий безлари бўлмайди. Уларда жинсий ҳужайралар мезоглиядаги археоцитлардан ҳосил бўлади. Сперматозоид сувга чиқиб, қўшни колониядаги тухум ҳужайрага киради ва уруғланиш содир бўлади.

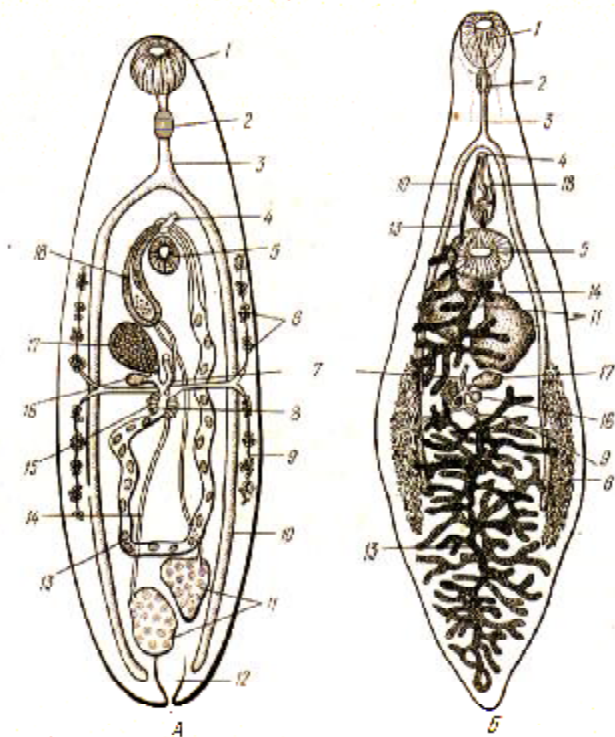
**Ковакичлиларнинг** ҳам кўпчилик турлари гермафродит бўлиб, чўнтаксимон жинсий безлари энтодермада, баъзи турларида эктодерма ва мезоглия ўртасида жойлашган.

**Киприкли чувалчанларнинг** эркаклик жинсий органлари кўплаб уруғдонлардан иборат бўлиб, улардан уруғ олиб чиқувчи каналлар бошланади. Бу каналлар йиғилиб, иккита уруғ каналини ҳосил қилади. Уруғ каналининг кенгайган жойи уруғ сақловчи халта дейилиб, унинг охири жинсий қўшилиш органи билан бирлашган.

Урғочилик жинсий органлари бир жуфт тухумдондан иборат. Тухумдонлардан бир жуфт тухум йўли бошланиб, улар бирлашади ва жинсий қўшилиш органининг ёнидан ташқарига очилади.

Жуфт тухум йўли каналига қўлаб сариқлик безидан сариқ ҳужайра қуйилади ва улар захира моддага бой бўлади.

**Трематодларнинг** жинсий органлари жуда мураккаб тузилган. Ташқи жинсий тешик организмнинг ҳар хил қисмида жойлашган. Эркаклик ва урғочилик жинсий тешиги бирлашиб, умумий жинсий клоакани ҳосил қилади. Баъзиларида 2 та сўргич ўртасида 2 та жинсий тешик ёнма-ён жойлашган бўлиши мумкин (21-расм).



21-расм. Трематодлар жинсий органларининг тузилиши (Ж.Смит, 1956 бўйича).

1-оғиз сўргичи; 2-томоқ; 3-қизилўнғач; 4-жинсий тешик; 5-қорин сўргич; 6-сариқлик беzi; 7-лауреров канали; 8-оотип; 9-сариқлик канали; 10-ичак тармоғи; 11-уруғдон; 12- айирув халтаси; 13-бачадон; 14-уруғ йўли; 15-пўчоқ беzi; 16-уруғ қабул қилувчи халта; 17-тухумдон; 18-қўшилиш органи.

Эркаклик жинсий безлари 2 та, 1 та, баъзан кўп уруғдонлардан иборат. Унинг ҳар биридан уруғ йўллари бошланиб, улар қўшилиб, ягона уруғ йўлини ҳосил қилади. Уруғ йўли ўз йўлида бир нечта уруғ халтасини ҳосил қилади. Уруғ йўли уруғ сақловчи халта билан тугайди. Уруғ халтасидан қўшилиш органи циррус бошланади. Циррус мускулли жинсий халта бурсада жойлашган. Бурсада бир ҳужайрали простата безлари ҳам жойлашган.

Уруғдон овал, айлана шаклда бўлади. Уруғ йўлида киприкли эпителий ҳужайралари, ташқарисида мускуллар жойлашган.

Жинсий бурсада уруғ сақловчи халта, простата беи, уруғ халта, циррус жойлашган. Баъзи турларида жинсий бурса йўқ. Умуман, бурса жинсий қўшилиш вақтида уруғчи индивидни ушлаб туриш вазифасини бажаради.

Уруғчилик жинсий органлари нисбатан мураккаб тузилган бўлиб, оотишга тухумдон, лауреров канали, мелис таначаси, сариқлик беи, уруғ қабул қилувчи халта, бачадон (қин) очилади. Тухумдон асосан битта бўлиб, овал, айлана шаклда бўлади. Тухум йўли қисқа ва воронкасимон бўлиб, қисқарувчи мускулдан иборат. Бу мускулларнинг қисқариши туфайли тухум оотишга чиқади. Тухум йўли киприкли эпителий ҳужайралари билан қопланган.

Мелис таначаси жуда кўплаб бир ҳужайрали безлардан иборат бўлиб, унинг йўли ҳам оотишга қуйилади.

Лауреров канали ҳам оотишга қуйилади. Бу каналнинг вазифаси ҳақида 2 хил фикр бор: 1. Бу канал қин вазифасини бажаради. Чунки бачадон уруғланган тухум билан тўлиб, қўшилишга ва сперматозоиднинг уруғ халтасига ўтишига йўл қўймайди. 2. Бу канал ортиқча сариқлик моддасини ташқарига чиқаради. Чунки ортиқча сариқлик тухум ҳосил бўлишига ҳалақит беради.

Уруғ қабул қилувчи халта жинсий қўшилган пайтда алмаштириб олинган сперматозоидни ўзида сақлайди.

Сариқлик беи ичак атрофида жойлашади ва кўплаб алоҳида фолликулалардан иборат. Сариқлик беи жуфт, тоқ бўлиши мумкин. Сариқ безининг йўли билан сариқлик оотишга чиқади. Ундан тухум пўсти ҳосил бўлади ва бир қисми тухум учун озуқа ҳисобланади.

Бачадон узун найсимон каналдан иборат бўлиб, оотишдан бошланади ва ташқи жинсий тешик билан тугайди. Оотишдан бошланган бачадон бир қанча бурилишлар ҳосил қилади ва

шундай қилиб узаяди. Баъзи турларида бачадон бутунлай бўлмайди. Унда оотип метратермга яъни бачадоннинг охирига туташади. У мускул билан қопланган бўлади.

Трематодларнинг бачадаони иккита вазифани бажаради: 1. Уруғланган тухумни сақлайди ва етилганларини ташқарига чиқаради. Шундай қилиб, бачадон вазифасини бажаради. 2. Ёш индивидларда спермани қабул қилиш ва уруғ қабул қилувчи халтага ўтказиш, яъни қин вазифасини бажаради.

**Нематодларнинг** жуда кўпчилиги айрим жинсли бўлиб, уларда жинсий диморфизим ҳодисаси яхши ривожланган. Эркакларининг бўйи калтароқ, думи гажаксимон қайирилган, ингичкароқ бўлади. Эркаклик жинсий органлари бир жуфт узун ипсимон уруғдон, уруғ йўли, уруғ пуфаги, мукулли уруғ сочувчи канал, спидула ва ёрдамчи органлар (рулек, бурса) дан иборат. Спидула хитиндан тузилган бўлиб, кўпинча бир жуфт бўлади. Урғочиси билан қўшилганда спидула орқали сперматозоид урғочиси қинига ўтади. Рулек спидула ҳаракатини бошқаради. Бурса урғочисини ушлаб туриш вазифасини бажаради. Баъзи турларида бурса бўлмаслиги ҳам мумкин. Нематодларда сперматозоид амёбасимон тузилишга эга бўлиб, бошқа ҳамма ҳайвонларнинг сперматозоидидан фарқ қилади. Буларнинг сперматозоиди эркин амёбасимон ҳаракатлана олади.

Урғочилик жинсий органлари бир жуфт узун ипсимон тухумдон, тухум йўллари, бачадон ва қиндан иборат. Бачадон девори кўплаб мускулли ва безли ҳужайралардан иборат. Тухум ҳужайранинг уруғланиши ва тухум пўстининг шаклланиши бачадонда амалга ошади.

**Скребнилар** айрим жинсли, самкаларининг жуфт тухумдони лигамент ичида жойлашган. Ундан тухум йўли бошланади. Ривожланишнинг бошланғич босқичларида тухумдон лигамент ичида ёки тана бўшлиғида эркин юрадиган тухум ҳужайраларига бўлиниб кетади. Тухум чиқарувчи канал ўзига хос тузилишдаги комплексдан иборат бўлиб, оналик қўнғироғи (девори мускулдан тузилган бўлиб, лигаментдан ёки тана бўшлиғидан бошланади), тухум йўли, бачадон ва қиндан иборат. Аниқланишича, оналик қўнғироғи етилган тухумларни ажратиб, тухум йўлига ўтказилади. Етилмаган тухумлар махсус вентрал тешик орқали лигаментга ёки тана бўшлиғига қайтариб юборилади. Қин гавданнинг охиридан ташқарига очилади.

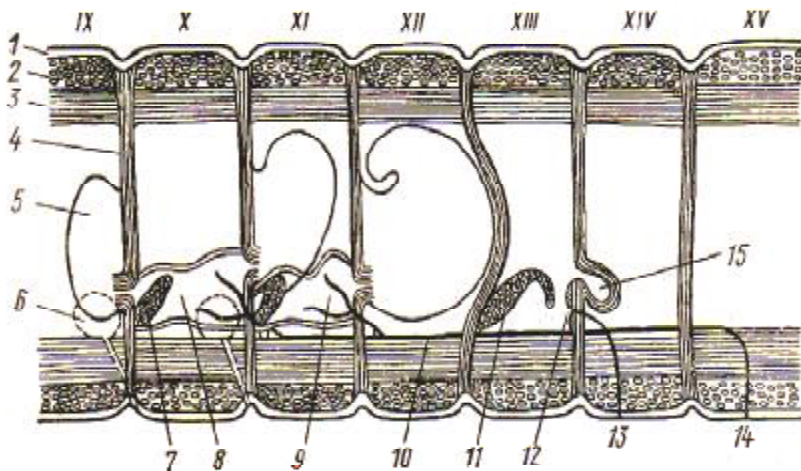


Эркаклик жинсий органлари уруғдон, уруғ йўли цемент беги, жинсий бурса ва қўшилиш органидан иборат. Уруғдони шарсимон шаклда бўлиб, иккита бўлади. Улар олдин - кейин бўлиб, лигаментнинг ичида жойлашган. Потологик жараёнлар пайтида уруғдон битта бўлиши ҳам мумкин. Уруғдон акантоцефал личинкалик даврида оралиқ хўжайин организмда шакллана бошлайди. Уруғдондан уруғ йўли бошланиб, пенисга етмасдан кенгайиб, уруғ халтасини ҳосил қилади. Уруғдон атрофида цемент беги деган без бўлади. Унинг шакли ноксимон, найсимон ёки куртаксимон бўлади, сони 3,4,6,8, та бўлиши мумкин ва бу сон авлоднинг белгиси ҳисобланади. Цемент беги махсус канал орқали пенисга келиб қуйилади. Бу без ёпишқоқ секрет ишлаб чиқаради, бу секрет жинсий қўшилишдан кейин урғочи жинсий тешигининг оғзини бекитиб ташлайди. Ван Клив (1949) цемент безининг учта турини фарқлайди: 1. Синцитиал цемент беги кўп ядроли бўлади. 2. Кўп цемент беги ҳар бири безда битта ядро бўлади ва ҳар бир алоҳида каналга эга. 3. Кўп цемент беги ҳар бир без капсулага ўралган ва ядро элементлари бўлади. Ёпишқоқ секрет ишлаб чиқаради. Энг содда тузилишга эга бўлгани синцитиал цемент беги бўлиб, ундан бошқа типдаги безлар тараққий этади.

Қўшилиш органи - пенис мускулдан иборат бўлиб, бурса атрофида жойлашган. Бурса мускулдан иборат. Бурса қўшилиш даврида самкани ушлаб туриш вазифасини бажаради. Шу пайт пенис орқали уруғ урғочи жинсий йўлларига ўтади ва цемент безидан ҳам секрет ишлаб чиқарилиб, пенис орқали урғочига ўтади ва урғочи жинсий тешигини бекитиб, уруғнинг қайтиб чиқишига йўл қўймайди.

**Халқали чувалчанглардан** ёмғир чувалчангининг жинсий органлари 9-15 - сегментларда жойлашган бўлиб, улар гермафродитдир. 10-11 - сегментларда 2 жуфт уруғдон махсус капсулада жойлашган ва уларда 3 жуфт уруғ халтаси бўлади. Сперматозоид капсуладан уруғ халтасига тушади. Уруғ халтасида сперматозоид еталади ва қайтадан уруғ капсуласига ўтади. Ундан уруғ канали орқали 15-сегментга келади (22-расм).

Уруғочилик жинсий системаси 1 жуфт жуда кичик тухумдондан иборат бўлиб, 13-сегментда жойлашган. Ундан бошланадиган воронкасимон тухум йўли 14-сегментга очилади. Бундан ташқари, урғочилик жинсий системасига 9-10-сегментда жойлашган 2 жуфт уруғ қабул қилувчи халта ҳам киради. Унда



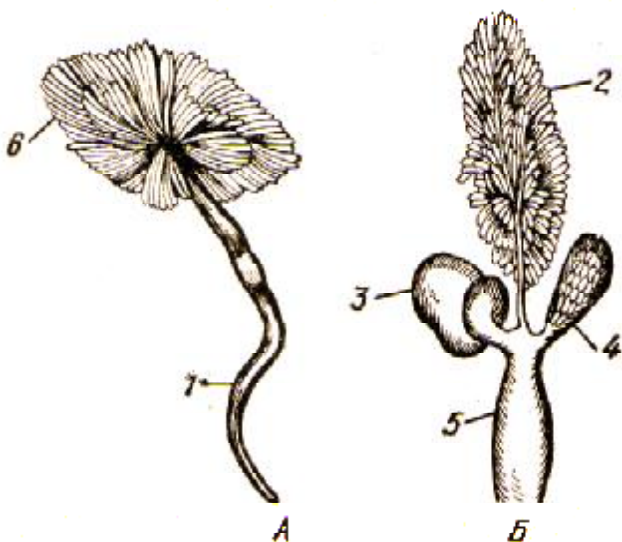
22-расм. Ёмғир чувалчанги жинсий органларининг тузилиши (П. Гессе, 1859 бўйича).

1-эпидермис; 2-халқасимон мускул; 3-силлиқ мускул; 4- диссепимент; 5-уруғ халтаси; 6-уруғ қабул қилувчи халта; 7-уруғдон; 8-уруғдон капсуласи; 9-эркаклик жинсий воронкаси; 10-уруғ йўли; 11-тухумдон; 12-урғочилик жинсий воронкаси; 13-урғочилик жинсий тешиги; 14-тухум халтаси.

2 та индивид қўшилганда, бир-бирига алмаштириб олинган сперматозоид сақланади.

Белбоғни ҳосил қиладиган 32-37-сегментлар жинсий органлар системасига киради. Чунки унинг секретидан пилла ҳосил бўлади.

**Моллюскалардан** қорин оёқлилар синфининг оджабралилар кенжа синфи вакиллари айрим жинсли, орқа жабралилар ва ўпкалилар кенжа синфлари вакиллари гермафродит ҳайвонлардир. Уларнинг жинсий безлари тоқ бўлиб, ўзининг чиқариш канали бўлмайди (23-расм). Жинсий ҳужайралар ўнг буйракка чиқади. Гермафродитларида (ток шиллиқ қуртида) жинсий органлари мураккаб тузилган бўлиб, битта гермафродит бездан иборат. Бу без ҳам сперматозоид, ҳам тухум ҳужайра ишлаб чиқаради. Бездан битта гермафродит канал бошланиб, унинг кенгайган жинсий чўнтакчасида уруғланиш содир бўлади. Бу умумий канал иккига бўлиниб, узун тухум йўли, калта уруғ йўлини ҳосил қилади. Тухум йўлига оқсил безидан секрет қуйилади, ундан тухумнинг пўсти ҳосил бўлади.



23-расм. Моллюскалар жинсий органларининг тузилиши (К. Клаус, 1873 бўйича).

1-уруф йўли; 2-тухумдон; 3-оқсил беги; 4-уруф қабул қилувчи халта; 5-бачадон; 6-уруғдон.

Кейин тухум йўли қинга, қин эса жинсий клоакага очилади. Қинга уруф қабул қилувчи халта йўли очилади, ундан сперма келади. Шунингдек, қинга тухум пўстини ҳосил қиладиган секрет ишлаб чиқарадиган без ҳам очилади. Қинга «севги ўқлари халтаси» ҳам очилади. Бу ўқлар оҳакли игналардан иборат бўлиб, қўшилиш олдидан бир-бирига отади. Улар қўзғалиш ҳосил қилади. Уруф йўли уруф халтасига, пенисга ва жинсий клоакага келади. Уруф каналига узун қамчисимон без очилади. Ундан ажралган секрет сперматозоиддан сперматофора ҳосил қилади. Баъзи моллюскалар (ток шиллиқ қурти) қўшилишда бир-бирини уруғлантиради. Баъзиларида (гермафродитларида) битта индивид самка ёки самец вазифасини бажаради.

**Бўғимоёқлилардан қисқичбақасимонларнинг** эркаклик жинсий органлари битта иккига ажралган уруғдондан иборат бўлиб, унинг ички бўшлиғи бор. Уруғдондан 2 та узун уруф канали бошланиб, чиқарув тешигига яқин жойда уруф халтасини ҳосил қилади.

Урғочилик жинсий беzi 1 жуфт тухумдан иборат бўлиб, ундан калта тухум йўли бошланади. Тухумдоннинг устки қисмида фолликулалар билиниб туради.

**Ўргимчаксимонлар** айрим жинсли бўлиб, жинсий безлари қорин қисмида жойлашган. Примитив турларида жинсий безлар жуфт, кўпчилигида жинсий безлар қўшилиб битта безни ҳосил қилади. Чаёнларнинг самецида 2 та уруғдон бўлса, самкасида тухумдонлари қўшилиб кетган. Гонададан доимо жуфт жинсий канал бошланиб, кейин улар қўшилади ва ташқарига очилади.

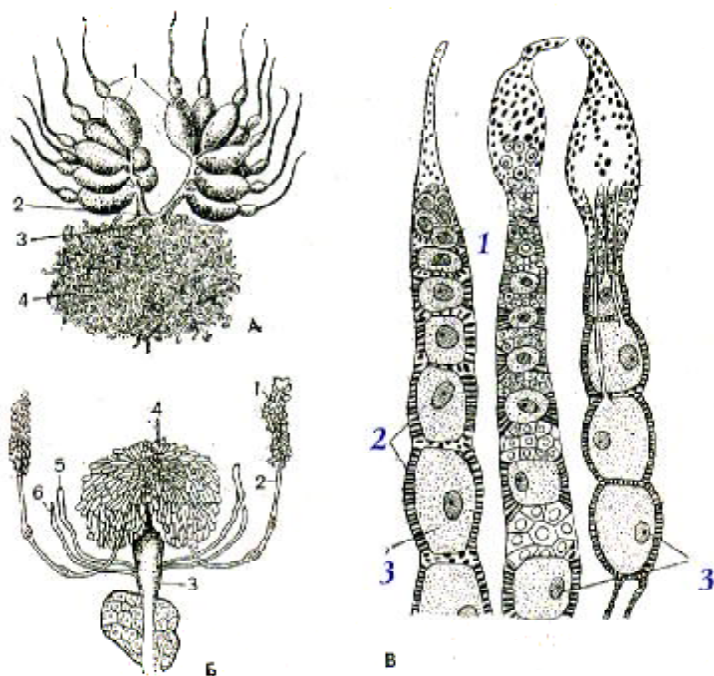
**Ҳашаротларнинг** урғочилик жинсий органлари бир жуфт тухумдондан иборат бўлиб, ҳар бир тухумдон бир неча найлардан иборат (24-расм). Бу найларнинг тухум йўлига бирлашган томони йўғон, иккинчи учи эса ингичкалашиб боради. Уларнинг сони кўп бўлиши мумкин. Масалан, ўсимлик битларида битта тухумдонда битта най, суваракларда 16 та, асалариларда 200 га яқин, термитларда 2500 та най бўлади. Тухумни кўп етиштириш тухумдондаги тухум найларининг сонига боғлиқ.

Тухум найларининг ички қисмида, тухум йўлига яқин жойида бирламчи жинсий ҳужайралар жойлашган бўлиб, улардан ооцитлар етилади. Уларнинг атрофини фолликуляр ҳужайралар ўраб олган бўлади. Жинсий ҳужайралар етилиши билан уларнинг ўрнини бирламчи жинсий ҳужайралар эгаллайди. Ооцитларнинг ўртасида сарикдик моддаси жойлашган бўлиб, улар тухумни озиқ моддалар билан бойитади.

Тухум 2 та тухумдондан тухум йўли орқали пастга тушади. Иккита тухум йўли бирлашиб биттага айланади. Тухум йўлининг бирлашган жойига қўшимча безнинг секретни қуйилади. Бу секретдан тухумнинг пўсти, субстратга тухумни ёпиштирувчи моддалар ҳосил бўлади. Бундан ташқари, бу ерга уруғ қабул қилувчи халтанинг йўли ҳам очилади. Уруғ қабул қилувчи халтанинг ичида, урғочи ҳашарот эркаги билан қўшилганда сперматозоидни 4-5 йилгача, баъзилари умр бўйи сақлайди. Уруғ халтаси бўлмаган ҳашаротларда (суваракларда) сперма тўғридан-тўғри бачадонга тушади.

Урғочиларида тухум қўйгич 8-9 бўғимларда жойлашган.

Эркаклик жинсий органлари бир жуфт уруғдон, уруғ йўли, уруғ халтаси, қўшилиш органидан иборат. Эркаклариди ҳам қўшимча без бўлиб, ундан ажралаган секрет сперматофора ҳосил бўлишида қатнашади. Сперматозоид сперматофора ҳолида тухум ҳужайра билан қўшилгунча сақланади.



24-расм. Ҳашаротлар жинсий органларининг тузилиши (В.Поспелов, 1949 бўйича).

А-урғочи қора суваракнинг жинсий органлари: 1-тухумдонлар; 2-тухум йўллари; 3-уруғ қабул қилувчи халта; 4-қўшимча без.

Б-эркак қора суваракнинг жинсий органлари: 1-уруғдонлар; 2-уруғ йўллари; 3-уруғ чиқариш найлари. 4,5,6-қўшимча безлар.

В-Тухум найлари: 1-ооцитлар; 2-фолликулалар; 3-тухумлар.

**Нинатанлилардан** денгиз типратиканлари алоҳида жинсли бўлиб, ёш индивидларининг орқа ичаги атрофида кўплаб жинсий ҳалқалар бўлади. Кейинчалик бу ҳалқалар дифференциаллашиб, 5 та ҳалқасимон тухумдон ёки уруғдонга айланади. Улардан чиқарув каналлари бошланиб, 5 та жинсий пластинкага келади. Ундан жинсий ҳужайралар сувга чиқиб уруғланади.

**Балиқларнинг** самкасида бир жуфт тухумдон бўлиб, улардан узун тухум йўли бошланади ва бачадонга келади. Самецларида жинсий органлар бир жуфт уруғдон, уруғдон ортиғи, уруғ йўли,

уруғ халтаси ва клоакадан иборат.

**Амфибияларнинг** самециди бир жуфт юмалоқ оқиш уруғдон бўлиб, унинг устида ёғ таначаси бўлади. Ёғ таначаси уруғдон ва унда етиладиган сперматозоид учун озуқа ҳисобланади. Шунинг учун кузда уруғдон кичик, ёғ таначаси эса йирик бўлади. Эрта баҳорда ёғ таначасининг деярли ҳаммаси уруғ қўйиш учун сарфланади. Уруғдондан бошланган кўплаб уруғ олиб чиқувчи каналлар вольф каналига ўтади ва уруғ халтасида йиғилади. Амфибияларда копулятив орган бўлмайди.

Самкасида бир жуфт тухумдон, унинг устида ёғ таначаси бўлади. Тухумдоннинг ҳажми фассларга қараб ўзгариб туради. Ёз, куз ойлари кичик, баҳор ойлари йирик, қорамтир тухумлар билан тўла бўлади. Тухум йўллари мустақил равишда клоакага очилади, воронкасимон учи эса юрак олди бўшлиғига очилади. Юрак қисқарган пайтда тухум йўллари тана бўшлиғидан тухумни сўриб олади. Кўпайиш олдидан тухум йўлининг девори қалинлашади.

**Судралиб юривчиларнинг** эркагида бир жуфт уруғдон, уруғдон ортиғи, уруғ йўли, копулятив орган мавжуд. Урғочиларида бир жуфт овалсимон тухумдон, тухум йўли бор.

**Қушларнинг** эркагида бир жуфт дуккаксимон уруғдон бўлиб, кўпайиш олдидан катталашади. Уруғдондан уруғ йўли бошланиб, клоакага яқин жойда уруғ халтасини ҳосил қилади. Урғочиларнинг чап тухумдони яхши тараққий этган бўлиб, чап тухум йўли ҳам йўғон ва яхши тараққий этган. Тухум йўлининг учки қисми фаллопиев найи дейилади ва унинг ички қисмида кўплаб оқсил безлар бўлади. Тухум йўлининг кенгайган жойи бачадон, ундан кейин қин ва клоака жойлашган.

Эркаклик жинсий органлари системаси бир жуфт уруғдон, уруғ олиб кетувчи найлар, простата беши, уруғ сақловчи халта ва ташқи жинсий органдан иборат.

**Уруғдон.** Уруғдон ёки мояк овалсимон таначадан иборат бўлиб, иккита хусусий парда билан қопланган: 1. Сероз парда мезотелий хужайраларидан тузилган бўлиб, уруғдоннинг асосий қисмини қоплаб туради. 2. Зич бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган оқсил пардада қон томирлар кўп бўлиб, у томирли парда ҳам деб аталади. Оқсил парда уруғдоннинг бир томонида қалинлашади ва уруғдон оралиғи деб номланади. Унинг ичида капилляр қон томирлар ва уруғдон тўри жойлашган. Шу оралиқдан томирли пардага қараб бириктирувчи тўқимадан ибо-

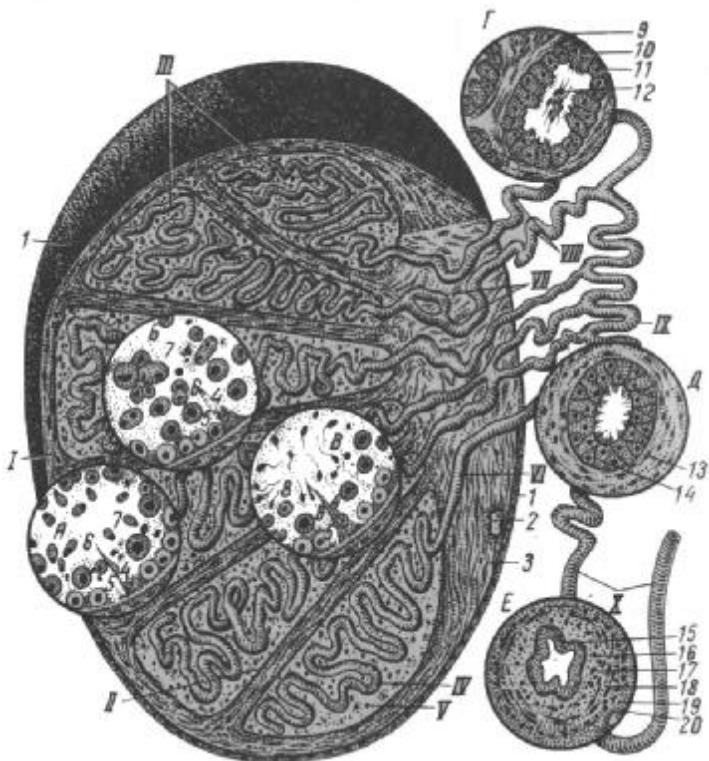
рат бўлган радиал тўсиқлар тарқалади. Бу тўсиқлар уруғдонни бўлакларга ажратади. Бўлаклар сони одамда 100-250 тагача бўлади. Тўсиқлар эластик толалардан иборат бўлиб, улардан уруғдонни озиклантирувчи йирик қон томирлар ўтади (25-расм).

Ҳар бир бўлақда 1-2 тадан эгри-бугри уруғ каналчалари жойлашган. Бу каналчаларнинг ҳар бирининг узунлиги 70-80 см гача етади. Ҳар бир уруғдонда 300-450 тагача эгри-бугри каналчалар бор. Чўчқаларда бу каналчаларнинг умумий узунлиги 3200 м га етади. Уруғдоннинг ҳар бир бўлагининг учки қисмида эгри-бугри каналчалар тўғри каналга бирлашиб, уруғдон тўрини ҳосил қилади ва уруғ олиб кетувчи найларга айланади.

**Эгри-бугри уруғ найларининг тузилиши.** Булар ингичка найлардан иборат бўлиб, девори таянч вазифани бажарувчи сус-тенотоцит (сертоли) ҳужайраларидан ва улар орасида жойлашган сперматоцитлардан иборат. Бу ҳужайралар пластинкасимон бириктирувчи тўқима ва базал мембрана билан қопланган. Сертоли ҳужайралари йирик, конус шаклида бўлиб, учлари билан уруғ найининг бўшлиғига йўналган. Уларнинг кенг асоси базал мембранага етади. Сертоли ҳужайрасининг танасидан ҳар томонга цитоплазматик ўсимталар чиқади. Бу ўсимталар қўшни ҳужайраларнинг шундай ўсимталари билан туташади. Бу ҳужайраларнинг цитоплазмасида ёғлар, липидлар, оқсиллар ва бошқа трофик киритмалар бўлиб, улар сперматоцитларнинг озикланишини таъминлайди, метоболизм чиқиндиларини ютади ва йўқотади.

**Уруғдоннинг ёшга қараб ўзгариши.** Янги туғилган бола уруғдонининг оғирлиги 800 мг бўлиб, бўлакларга бўлинган бўлади. Уруғдонлар бу даврда бириктирувчи тўқима билан қопланган эгри-бугри каналлардан иборат бўлади. Уруғдоннинг постнатал ривожланиши қуйидаги даврлардан иборат: Бола туғилгандан 4 ёшгача уруғдоннинг статик даври деб аталади. Бу даврда уруғдоннинг махсус функцияси кузатилмайди. 4 ёшдан 10 ёшгача уруғдон ривожланишининг иккинчи давридир. Бу даврда каналларда сперматогонийлар ва биринчи тартибли сперматоцитлар учрайди ва бола организмида жинсий сифатлар пайдо бўла бошлайди. 10 ёшдан 12-16 ёшгача уруғдоннинг ўсиш даври деб аталади. Сертоли ҳужайралари ўсади, 1-, 2-тартибли сперматоцитлар пайдо бўлади.

Сперматозоид етилишининг бошланиши тўрттинчи давр ҳисобланади. 18-20 ёшдан сперматозоидлар фаол етишиб чиқа бошлайди. 50-55 ёшлардан бошлаб 80 ёшгача уруғдон фаолияти пасая боради. Бу ўзгаришлар инволюция деб номланади. Бу давр-



25-расм. Уруғдон, уруғдон ортиғи ва уруғ йўлларининг тузилиши (В.Г.Елисеев, 1983 бўйича).

А-кўпайиш ва ўсишнинг бошланиш даврида сперматоцитли эпителий ҳужайралари; Б-сперматоцитлар ўсишининг охири ва етилиш давларида; В-шаклланиш даври; Г-моякнинг уруғ олиб кетувчи каналларининг тузилиши; Д-уруғдон ортиғи каналининг тузилиши; Е-уруғ олиб кетувчи каналнинг тузилиши; I-мояк қобиғи; II-моякларни бўлакларга бўлувчи тўсиқлар; III-мояк ичидаги канал; IV-уруғ канали; V-безли интерстициал тўқима; VI-тўғри уруғ канали; VII-уруғдон тўғри; VIII-моякнинг уруғ чиқарувчи канали; IX-уруғдон ортиғи канали; уруғ олиб кетувчи канал. 1-мезотелий; 2-қон томири; 3-бириктирувчи тўқима ҳужайраси; 4-Сертоли ҳужайралар; 5-сперматогоний; 6-сперматоцитлар; 7-сперматидалар; 8-уруғ каналидаги сперматозоидлар; 9-уруғ олиб кетувчи каналнинг толали мускул қобиғи; 10-киприкли ҳужайралар; 11-кубсимон ҳужайралар; 12-моякнинг уруғ каналидаги сперматозоидлар; 13-уруғдон ортиғи каналининг толали мускул қобиғи; 14-уруғ каналининг икки қаватли киприкли эпителий ҳужайралари; 15- икки қаватли киприкли эпителий; 16-шиллик қобиқнинг пластинкаси; 17- икки қаватнинг мускулли қобиғи; 18-ўрта қават ҳужайралари; 19-ташқи қаватнинг мускулли қобиғи; 20-адвентициал қобиқ.



да сперматозоид етилиши пасаяди, бириктирувчи тўқима эса ўсиб кетади. Уруғ етиштирувчи каналчаларнинг ичи бўшаб қолади. Баъзан 80 ёшдан кейин ҳам сперматозоид етилиши кузатилади.

**Уруғ олиб чиқувчи йўллар.** Уруғдоннинг тўғри найларидан бошланиб, уруғдон ораллиғида жойлашган уруғдон тўрига ўтади. Бу ердан 12-15 та уруғ олиб чиқувчи найлар бошланади. Бу найлар йиғилиб, уруғдон ортиғининг бошчасини ҳосил қилади ва ундан уруғдон ортиғи найи бошланади. Бу найлар кўплаб бурмалар ҳосил қилиб, уруғдон ортиғининг тана ва дум қисмини ташкил этади. Уруғдон ортиғининг канали уруғ олиб чиқувчи тўғри йўлга ўтади ва уруғ отувчи йўл билан тамом бўлади.

Тўғри найларнинг девори цилиндрик эпителий ҳужайралари билан, тўр каналлари кубсимон, ясси эпителий ҳужайралари билан қопланган. Каналнинг ташқарисидан сийрак бириктирувчи тўқима қоплаб туради.

**Уруғдон ортиғи.** Уруғдон ортиғи найининг бўшлиғи суюқлик билан тўла бўлиб, унда сперматозоидлар йиғилади. Бу суюқлик уруғ чиқарувчи йўллар эпителийсининг ва эгри-бугри найларнинг суюқлик ва секрециясидан иборат. Бу суюқлик сперматозоидни суюлтиради ва ҳаракатланишини осонлаштиради. Демак, уруғдон ортиғи сперматозоидни тўпловчи резервуар ҳисобланади. Суюлтирилган сперматозоид сперма деб аталади.

**Уруғ олиб кетувчи йўл.** Бу йўл устки томондан икки қаватли эпителий ҳужайралари билан қопланган бўлиб, унда кутикула аниқ кўриниб туради. Ички қисми шиллиқ пардадан иборат. Шиллиқ пардада сийрак бириктирувчи тўқима бор. Унда ички, ўрта ва ташқи мускул қатламлар жойлашган.

Уруғ олиб кетувчи йўлнинг мускул қаватини перистальтик ҳаракати туфайли сперма бу йўлда сурилиб ҳаракатланади ва эякуляция вақтида унинг чиқиб кетиши таъминланади.

**Уруғ пуфакчалари.** Уруғ пуфакчаси ёки халтаси уруғ олиб кетувчи йўлнинг кенгайган жойи бўлиб, унинг девори уч қаватдан: шиллиқ, мускул ва бириктирувчи тўқимадан иборат.

Уруғ пуфакчаси уруғ сақловчи жой деб ҳисобланар эди. Кейинги маълумотларга қараганда, бу пуфакча қўшимча жинсий без бўлиб, суюқлик ишлаб чиқаради. Бу суюқлик спермага аралашиб, уни суюлтиради ва нейтраллайди.

**Уруғ отувчи канал.** Бу каналнинг ички шиллиқ қавати эпителий ҳужайралари билан қопланган бўлиб, унда яхши ривожланмаган мускул ҳам бор. Ташқи томондан бириктирувчи тўқима билан

ўралган. Бу канал деворида баъзи ортиқлар бор. Уларнинг баъзилари уруғ пуфакчаси билан бир хил тузилган ва шунинг учун қўшимча пуфакча ҳам деб ҳисобланади. Бошқалари эса простата безининг найларини эслатади.

**Простата беzi.** Бу без урогенитал синус муртагидан ривожланиб, сийдик чиқарув каналига очилади. Бу без мускули аъзо бўлиб, унинг без қисми альвеолалар, секретор бўлимлар ва найлардан иборат. Унда мускулдан ташқари бириктирувчи тўқима ҳам бўлади. Бу иккала тўқима беziни 30-50 та бўлакларга ажратади. Мускул тутамлари эякуляция вақтида без бўлакларидан секретни чиқариб юборади. Беzининг охириги бўлагининг найлари сийдик чиқарув каналининг простата қисмига очилади.

Простата безининг секретри ёпишқоқ бўлиб, ишқорий муҳитга эга бўлган (РН-8-8,4) оқ рангли суюқликдир. Бу секретнинг таркибига сув, нуклеопротеин, лецитин, холин, спермин (спермага махсус ҳид бериб турувчи органик модда) , калий тузлари ва бошқа тузлар бўлади. Бундан ташқари, простата безидан простогландин моддаси ҳам ишлаб чиқарилади. Бу модда липид табиатли биологик фаол модда бўлиб, унинг А, Е, F гуруҳлари бор. Шулардан F простогландин силиқ мускулларни қисқартирса, Е тури мускулларни бўшаштиради. Унинг бу хусусиятларидан туғиш, аборт пайтларида фойдаланилади. Бундан ташқари, простогландин юрак қисқариши, буйрақда ионлар реабсорбцияси ва артериал босимни бошқаради. Қариликда простата безининг каналлари ёпилиб, секрет ишлаб чиқармайди.

**Уруғдон дўмбоқчаси.** Сийдик чиқарув каналининг орқа деворида ўрнашган. Унинг юзаси эпителий тўқима билан қопланган бўлиб, ички қисми силиқ мускул ва бириктирувчи тўқималардан тузилган. Уруғдон дўмбоқчасида нерв толалари кўп бўлиб, уларнинг қўзғалиши туфайли эрекция ва эякуляциянинг баъзи фазалари юзага келади. Уруғдон дўмбоқчаси эрекция вақтида эякулятнинг сийдик пуфагига қараб оқишига йўл қўймайди ва сийдик чиқишига қаршилик кўрсатади, сийдик чиқаётганда аксинча фаолият кўрсатади.

**Бульбоуретрал безлар.** Нўхат уруғи катталигидаги бир жуфт без бўлиб, йўли сийдик чиқарув каналининг бошланиш қисмига очилади. Секретор бўлимларининг орасида силиқ мускул толаларини сақловчи бириктирувчи тўқима бўлади. Чиқарув найлари ва унинг шохобчалари ҳар хил шаклдаги кенгайган жойлар ҳосил қилган бўлиб, бир қаватли эпителий тўқимаси

билан қопланган. Бу безнинг секретини сперматозоиднинг эркин ҳаракатига ёрдам берувчи биологик фаол моддалардир.

**Жинсий олат.** Жинсий олат асосини учта говаксимон тана: иккита жинсий олат говак танаси ва битта сийдик чиқарув каналининг говак моддаси ташкил этади. Уларнинг ҳар бири зич фиброз парда билан ўралган бўлиб, оқсил парда деб аталади ва ички айлана, ташқи бўйлама коллаген фибриллардан ташкил топган. Оқсил пардадан говаксимон тана ичига кўп сонли бириктирувчи тўқимадан иборат тўсиқлар кетади. Бу тўсиқлар лакунар бўшлиқлар системасини ташкил этади. Уларнинг ички қисми эндотелий билан қопланган бўлиб, веноз қон билан тўлган бўлади. Бу тўсиқларда силлиқ мускул ҳужайралари ва эластик толалар жойлашган. Эрекция ҳолатида бу лакунар бўшлиқлар кучли кенгаяди, улар орасидаги тўсиқлар юпқалашади ва сперматозоид ташқарига отилиб чиқади.

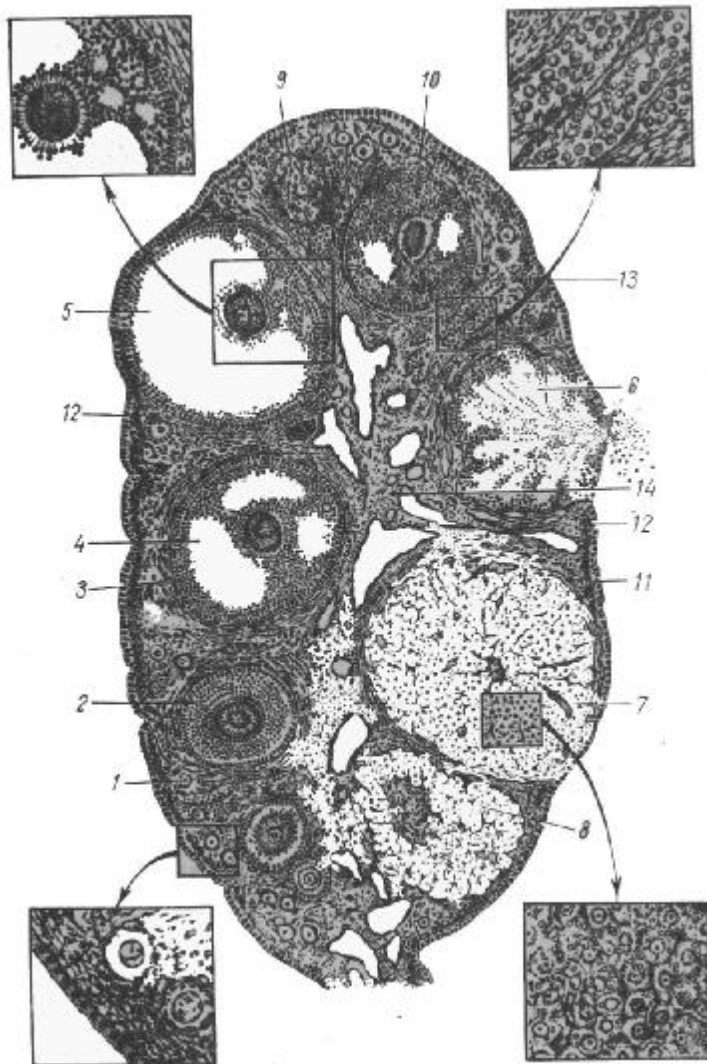
**Урғочилик жинсий органлари.** Урғочилик жинсий системаси бир жуфт тухумдон, бачадон найи, бачадон, қин ва ташқи жинсий аъзолардан иборат.

**Тухумдон.** Тухумдон иккита вазифани бажаради. Биринчидан, тухум ҳужайрани етиштириб чиқарса, иккинчидан, жинсий гормонлар ишлаб чиқарадиган аралаш без ҳисобланади.

**Тузилиши.** Тухумдонлар бир жуфт бўлиб, овал шаклда бўлади. Унинг устки қисми эпителий тўқимаси билан қопланган. Эпителий остида толали ёки оқсил пардали бириктирувчи тўқима қатлами жойлашган. Бу тўқима парда остига келиб тухумдон стромасига айланади. Булар фибриллардан иборат бўлиб, улар орасида дуксимон бириктирувчи тўқима ҳужайралари жойлашган. Эластик толалар ва силлиқ мускул ҳужайралари мағиз қисмида жойлашади. Тухумдоннинг пўстлоқ ва мағиз моддалари фарқланади. Пўстлоқ моддада тухум ҳужайранинг ривожланиши ва гормонларнинг ишлаб чиқилиши жараёнлари содир бўлади. Тухумдон мағиз қисми қон томирлари ва нерв толаларига бой бўлган бириктирувчи тўқимадан ҳосил бўлади.

Тухумдоннинг пўстлоқ қаватида бирламчи ёки примордиал фолликулалар, ўсувчи фолликулалар, етилган (Грааф) фолликулалар, сариқ тана, оқ тана, атретик тана жойлашади (26-расм).

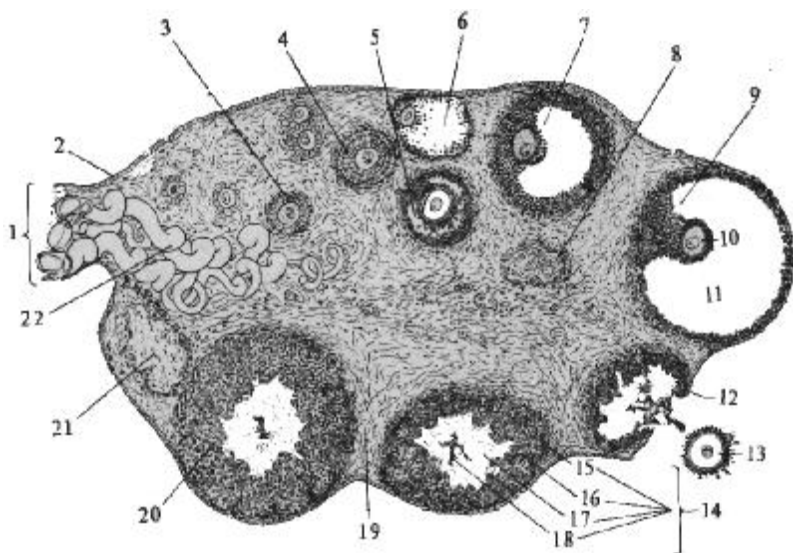
Оқсилли парданинг остида, тухумдоннинг периферик қисмида, примордиал фолликулалар бир неча қатор бўлиб, зич жойлашган. Балоғат ёшидан бошлаб тухумдондаги бирламчи фолликулалардан Грааф фолликулалари етишади. Бирламчи фол-



26-расм. Тухумдоннинг тузилиши (В.Г.Елисеев, 1983 бўйича).  
 1-примордал фолликула; 2-ўсаётган фолликула; 3-фолликуланинг бириктирувчи тўқимали қобиги; 4-фолликула суюқлиги; 5-етилган фолликула; 6-овуляция; 7-сарик тана; 8-регрессияга учраган сарик тана; 9-оқ тана; 10-атретик фолликула; 11-устки эпителий; 12-оқиш қобик; 13-интерстициал тўқима; 14-тухумдоннинг асосий моддаси.

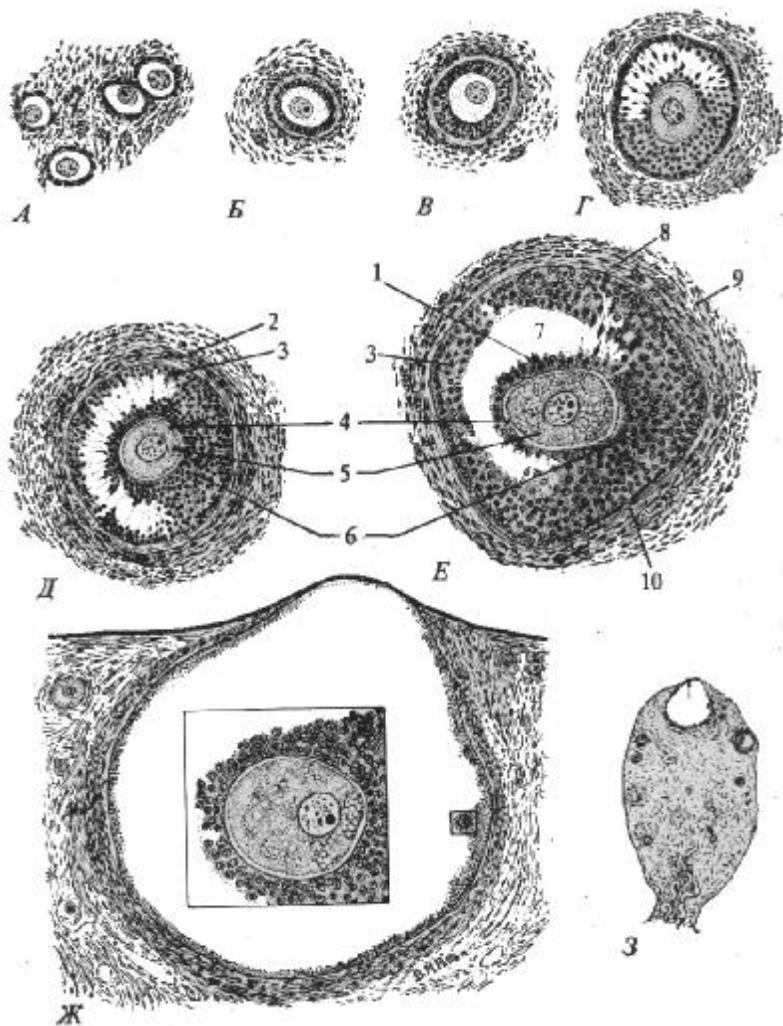
ликулалар бир қатор эпителий ҳужайралари билан қопланган. Бирламчи фолликула ўсиб катталашган сари эпителий ҳужайралар ҳам бўлиниб кўпаяди ва кўп қаватли бўлади. Ооцит тухум «дўнгига» (баландлигига) жойлашади (27-28-расмлар). Фолликула катталашган сари унинг ичида суюқлик миқдори ҳам ортиб боради. Фолликуляр эпителий ҳужайралари ооцитни химоя қилади, ҳар хил моддаларни ўтказмайди, фақат керакли моддаларни ўтказади.

**Овуляция.** Овуляция мураккаб жараён бўлиб, бунда гипофизнинг лютеинловчи гормони (лютропин) муҳим вазифани бажаради. Овуляция жараёнида фолликула қобиғи ички қавати-



27-расм. Тухумдонда тухум ҳужайранинг пайдо бўлиши, ўсиши ва овариал фолликуланинг ёрилиш босқичларининг кетма-кетлиги ҳамда сариқ тананинг пайдо бўлиши ва акс тараққиёти (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-мезоварий; 2-герминатив эпителий; 3-бирламчи фолликула; 4-икки қаватли фолликула; 5-фолликула бўшлиғи ҳосил бўлишининг бошланиши; 6-атретик фолликула; 7-деярли тўлиқ етилган фолликула; 8-атретик фолликула; 9-етилган фолликула; 10-ооцит; 11-суюқлик билан тўлган фолликула бўшлиғи; 12-ёрилаган фолликула; 13-фолликуладан чиққан тухум ҳужайра; 14-ҳосил бўлаётган сариқ тана; 15-бириктирувчи тўқима; 16-лютеин ҳужайра; 17-қоннинг фибрин толалари; 18-ивийган қон; 19-тухумдоннинг бириктирувчи тўқимаси; 20-тўлиқ шаклланган сариқ тана; 21-тухумдоннинг оқ танаси; 22-қон томирлари.



28-расм. Одам ооцитининг ва овариал фолликуласининг етилиш босқичлари (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

А-Г-бирламчи фолликула. Д-Е-бўшлиқ ҳосил бўлган иккиламчи фолликула. 1-шуъласимон тож; 2-фолликула қобиғи; 3-донадор қават; 4-зона pellucida; 5-ооцит; 6-тухум сақловчи дўнглик; 7-фолликула бўшлиғи; 8-фолликула қобиғининг ички қавати; 9-фолликула қобиғининг ташқи қавати; 10-донадор мембрана. Ж-З-етилган фолликула.

нинг капиллярларига қон келишининг кучайиши ва фолликул суюқлигининг кўпайиши натижасида ички босим ортади ва фолликула қобиғи ёрилиб кетади. Натижада биринчи тартибли овоцит қорин бўшлиғига чиқади. Умуман, овуляция механизми ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган. Қорин бўшлиғига чиққан овоцит тухум йўлининг воронкасимон учлари орқали тухум йўлига тушади. Фолликуланинг ёрилишида протеолитик ферментлар, гиалурон кислота ва гиалуронидаза ферменти муҳим аҳамиятга эга.

Ҳар бир овуляция жараёнида одамда битта, баъзи сут эмизувчиларда эса 10-12 та фолликула овуляцияга учрайди.

**Сариқ тананинг тузилиши ва унинг циклик ўзгаришлари.** Грааф пуфакчаси ёрилгандан сўнг унинг донатор қавати ва бириктирувчи тўқимадан иборат қобиғи сақланиб қолади. Булар сариқ тана безига айланади. Уруғланиш бўлиши ёки бўлмаслигидан қатъий назар, сариқ тана бези тараққиётида қуйидаги тўрт босқич фарқланади:

1. Проллиферация ва васкуляризация босқичи. Бу босқичда олдинги сариқ тана донатор эпителий қавати ҳужайраларининг кўпайиши ва унинг ораларига капилляр қон томирларининг тез ўсиб кириши кузатилади.

2. Безли метаморфоз босқичида донатор қаватнинг фолликуляр ҳужайралари катталашади ва уларнинг цитоплазмасида липохром гуруҳига кирадиган сариқ пигмент-лютеин йиғилади. Бу ҳужайралар лютеин ҳужайралари деб номланади. Лютеин ҳужайраларнинг гипертрофияси ва гиперплазияси туфайли сариқ тананинг ҳажми ошиб, номига яраша сариқ тус олади. Бундай сариқ танада капиллярлар шу даражада кўпки, ҳар бир лютеин ҳужайрасини кўплаб капиллярлар қамраб олади.

3. Равнақ топиш босқичида сариқ тана прогестерон ишлаб чиқара бошлайди. Бу гормон бачадон шиллиқ қаватининг зиготани қабул қилишга, имплантацияга ва сут безларини лактацияга тайёрлайди. Сариқ тананинг равнақ топиш босқичи икки хил бўлади. Агар уруғланиш содир бўлмаса, бу босқич 12-14 кун давом этади ва бундай тана ҳайз сариқ танаси деб аталади. Агар уруғланиш содир бўлса, сариқ тананинг равнақ топиш босқичи ҳомиладорликнинг биринчи ярмигача давом этади. Бундай сариқ тана ҳомиладорлик сариқ танаси деб аталади. Бу сариқ таналар тузилиши ва вазифаларига кўра бир-бирига ўхшайди. Уларнинг фарқи, ўлчами ва фаолият кўрсатиш муддати ҳар хил бўлади. Ҳайз сариқ танасининг диаметри 1,5-2,0 см

бўлса, ҳомиладорлик сариқ танасининг диаметри 5 см бўлади.

4. Акс равнақ босқичида фаолияти тутагандан кейин ҳам ҳомиладорлик, ҳам ҳайз сариқ танаси инқирозга, яъни инволюцияга учрайди. Бунда без ҳужайралари лютеин пигментини йўқотиб, атрофияга учрайди ва сўрилиб кетади. Лекин марказда жойлашган бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган чандиқ сақланиб қолади ва сариқ тана ўрнида оқ тана ҳосил бўлади. Оқ тана тухумдонда бир неча ой сақланиб, кейин сўрилиб кетади. Баъзан унда оҳакланиш содир бўлиб, узоқ вақтгача сақланиб қолади.

**Фолликулалар атрезияси.** Овогенезнинг ўсиш даврида примордиал фолликулаларнинг кўпчилиги (баъзан 30%) атрезияга учрайди. Атрезия деганда тухум ҳужайранинг ўлиши ва фолликула ўрнида атретик тана ҳосил бўлиши тушунилади. Атретик тана балоғат ёшга етгунча ва ҳомиладорлик даврида кўплаб ҳосил бўлади. Атретик тана сариқ танадан кичик бўлиб, унинг марказида ўлган овоцитнинг пардаси сақланиб қолади ва атрофида интерстициал (оралиқ) ҳужайралар жойлашади.

**Тухумдоннинг ёшга қараб ўзгариши.** Тухумдоннинг фаолияти 12-14 ёшдан бошланиб, 45-50 ёшгача давом этади. Шу даврдан бошлаб фолликулаларнинг ривожланиши аста-секин сусаяди, жинсий цикл бузилади ва 60 ёшларга борганда барча жинсий ҳужайралар йўқолиб, тўқиманинг миқдори ошиб боради ҳамда тухум ҳужайра етилиши тўхтади.

**Тухумдон вазифалари.** Тухумдонлар генератив, яъни жинсий ҳужайра ишлаб чиқариш вазифасини бажаради. Тухумдоннинг иккинчи вазифаси гормон ишлаб чиқаришдир. Фолликулаларнинг донатор қавати ҳужайраларидан эстероген ёки фолликулин гормони ишлаб чиқарилади. Бачадоннинг ўсиши ва жинсий циклнинг қарор топиши балоғатга етиш давридан, яъни тухумдон ўз фаолиятини бошлаб, эстероген ажралиши билан бошланади. Бу гормон бачадонни имплантацияга, сут безларини лактацияга тайёрлайди. Бундан ташқари, эстероген иккиламчи жинсий белгиларни ҳам юзага келтиради.

Тухумдон фаолиятининг бузилиши, бачадоннинг атрофияси ва жинсий циклнинг бузилиши билан бу гормон ҳам ишлаб чиқарилмайди.

Эстерогендан ташқари, сариқ тананинг лютеин ҳужайралари прогестерон гормони ишлаб чиқаради. Прогестерон гормони таъсирида бачадоннинг шиллиқ қавати безлари фаоллаша-



ди, шиллиқ пардаси шишади, томирлари қон билан тўлади. Прогестерон тухумдонга таъсир этиб бошқа фолликулаларнинг ўсишини тўхтатади.

Тухумдон фаолиятининг фаоллашиши гипофизнинг олдинги бўлимининг гонадотроп гормонлари таъсирида бўлади. Гипофизнинг фолликулаларни стимуловчи (ФСГ), лютеинловчи (ЛГ) гормонлари тухумдон фолликулаларининг катта ўсиш даврига ўтишини ва эстрогеннинг ишлаб чиқарилишини бошқаради. Лютеинловчи гормон овуляциянинг содир бўлишини таъминлайди ва сариқ тананинг ҳосил бўлишининг дастлабки даврида муҳим вазифани бажаради. Сариқ тана фаолиятига, яъни прогестерон ишлаб чиқаришига гипофизнинг лютеотроп гормони (ЛТГ) таъсир кўрсатади.

Махсус овариал гормонлар - эстроген ва прогестерон билан биргаликда тухумдондан оз миқдорда андроген - эркаклик жинсий гормони ҳам ажралиб чиқарилиши аниқланган. Бу эса эмбрионал тараққиёт даврида иккала жинс ўртасидаги умумийликни билдиради. Андрогенни махсус гимус ҳужайралар ишлаб чиқаради ва улар тухумдоннинг дарвозасида жойлашган. Тухумдон фаолиятини бошқаришда нерв толалари ҳам муҳим вазифани бажаради.

**Тухум йўллари (бачадон найи).** Тухум йўллари сут эмизувчиларда мюллер каналларидан ҳосил бўлади. Дастлабки даврларда у эпителий ва мезенхима ҳужайралари билан ўралган найдан иборат бўлади. Эпителийдан шиллиқ парда, мезенхимадан эса мускул ва сероз қават ҳосил бўлади.

Тухум йўллариининг узунлиги 12 см, диаметри 1 см бўлиб, унда уч қават: ички шиллиқ, ўрта мускул, ташқи сероз парда фарқланади.

**Шиллиқ парда.** Эпителий ҳужайраларидан иборат бўлиб, уларнинг киприклари бачадон томон тебранади. Эпителий ҳужайралари орасида безли ҳужайралар, бириктирувчи тўқима ҳужайралари ҳам бўлади. Тухум йўлининг шиллиқ қаватида бурмалар бўлиб, улар бачадонга борган сари камайиб боради. Бу бурмалар жуда мураккаб тузилган.

**Мускулли қават.** Силлиқ толали мускулдан иборат бўлиб, икки қаватдан ташкил топган. Буларнинг ички қавати циркуляр ёки спирал, ташқи қавати бўйлама йўналган бўлади. Бачадонга яқинлашган сари мускул тутамлари йўғонлашади.

**Сероз парда.** Бириктирувчи тўқимадан иборат бўлиб, ташқи томондан мезотелий билан қопланган. Бачадон найининг деворида нерв толалари кўп бўлиб, улар мускул қаватига келади.

Тухум йўллариининг тухумдон томонидаги учи воронкасимон тузилган бўлиб, тухум ҳужайрани қабул қилишга мослашган. Тухум йўлларида тухум ҳужайра етилади ва сперматозоид билан қўшилади, яъни уруғланиш-оталаниш содир бўлади. Овуляция даврида тухум йўлининг воронкасимон учигаги ҳужайраларга қон кўп тўпланиб таранглашади ва воронка тухумдонни қоплаб туради. Натижада қорин бўшлиғига тушган тухум ҳужайра воронкага, ундан тухум йўлига ўтади. Тухум йўлида тухум ҳужайрасининг ҳаракати мускул қаватининг перистальтик қисқариши ва ҳилпилловчи эпителий ҳужайраларининг киприкларининг тебраниши ёрдамида амалга ошади.

**Бачадон.** Эмбрион ривожланиши даврида бачадон қин билан биргаликда Мюллер найларининг пастки бўлиmidан ҳосил бўлади. Эмбрион равнақининг 3-ойида бу бўлимлар қўшилиб бачадон-қин каналини ҳосил қилади. Бу каналнинг дистал бўлиmidан қин, прокцимал қисmidан бачадоннинг бўйин қисми ривожланади.

Бачадоннинг икки қисми: танаси ва бўйни фарқланади. Бачадон девори уч қаватдан иборат: шиллиқ парда ёки эндометрий, мускул парда ёки миометрий, сероз парда ёки периметрий.

**Бачадон шиллиқ пардаси.** Бачадон шиллиқ пардаси менструация ва овуляция давларида циклик ўзгаришларга учрайди. Аёлларнинг жинсий фаоллиги 12-14 ёшдан 45-50 ёшгача давом этади. Шундан кейин ҳайз кўриш ва овуляция тугайди. Бачадоннинг шиллиқ пардаси менструация даврида деструктив ва регенератив ўзгаришларга учрайди. Фақат иккита менструация ўртасида тинч ҳолатда бўлади. Бу давр интервал ёки тинч давр дейилади.

Бачадоннинг шиллиқ қавати ҳилпилловчи цилиндрик эпителий ҳужайралари билан қопланган бўлиб, улар орасида шиллиқ секрет ишлаб чиқарадиган безлар ёки крипталар бор. Бу безларнинг секретлари бачадоннинг бўйин қисмида тўпланиб, кучсиз тўсқинлик ҳосил қилади. Бачадоннинг тана ва туб қисмидаги безларнинг секретлари кучсиз ишқорий муҳитга эга бўлиб, бачадонга тушган сперматозоиднинг фаол ҳаракати учун қулайлик яратади.

Шиллиқ қаватнинг эпителий ҳужайраларининг остида шакланмаган бириктирувчи тўқима ҳужайралари бўлади. Бундан

ташқари, цитоплазмасида гликоген ва липопротеид киритмалари бўлган ҳужайралар - децидуал ҳужайралар бўлади. Бу ҳужайралар йўлдошнинг она қисмида ҳам жойлашиб, децидуал қаватни ҳосил қилади. Децидуал ҳужайраларнинг аҳамияти ҳозирча аниқ бўлмаса-да, трофик ва фагоцитоз функцияларни бажариши қайд этилган.

**Миометрий ёки мускул парда.** Бу парда қалинлиги 50 мкм бўлиб, ҳомиладорлик даврида 500 мкм гача егувчи силлиқ мускул ҳужайраларидан иборат.

Миометрий уч қаватдан иборат. Ички қавати бўйлама мускулдан тузилган бўлиб, шиллиқ ости қавати деб аталади, ўрта қаватида айлана мускуллар жойлашган. Ташқи қавати бўйлама мускулдан иборат бўлиб, томир усти қавати деб номланади.

**Периметрий ёки сероз парда.** Бу парда бачадонни ташқи томондан ўраб туради. Периметрий сийрак толали шакланмаган бириктирувчи тўқимадан иборат. Бачадоннинг бўйин қисми, олди ва ён томони параметрий деб номланадиган ёғ клетчаткасидан иборат.

Бачадон бўйнининг канали шиллиқ ишлаб чиқарадиган цилиндрик эпителий билан қопланган ва у бурмалар ҳосил қилади. Бу ерда жойлашган безлар фаолияти туфайли бачадон бўйни доимо секрет билан тўлиб туради. Бу ердаги мускуллар қисқарганда бўйин безлари секрет ажратади, бўшашганда секрет бўйин юзасига сўрилади. Бу эса сперманинг қиндан бачадон бўшлиғига ўтишига ёрдам беради.

**Бачадоннинг қон билан таъминланиши.** Бачадон қон томирларга бой бўлиб, ундаги қон томирлари мускул парда билан бириккан. Бачадонга кирган қон томирлар мускул пардада тармоқланади ва шу ердан бошқа қаватларга ўтади.

Миометрийдан эндотелийга икки хил: тўғри ва спиралсимон артериялар киради. Тўғри артериялар эндотелийнинг базал қаватида капиллярлар тўртини ҳосил қилади. Спиралсимон артериялар эса эндотелийнинг юқори юзасида кўп сонли капиллярлар тўртини ҳосил қилади. Эндотелийда қон томирларининг бундай жойлашиши менструация даврида функционал қаватнинг тушиб кетиши ва базал қаватнинг сақланиб, қайта тикланиши билан боғлиқ. Бачадон нерв толаларига ҳам бой бўлиб, улар бир қанча чигаллар ҳосил қилади.

**Менструал ёки жинсий цикл.** Тухум ҳужайра овуляция вақтида тухумдондан чиқиб, бачадон найлари орқали бачадонга

қараб ҳаракатланади. Бачадон даврий равишда ҳар 24–30 кунда тухум ҳужайрани қабул қилишга тайёрланади. Бу тайёрланиш уруғланган тухум ҳужайранинг имплантациясини ва ҳомиланинг озика билан таъминланишини ўз ичига олади. Бундай тайёргарлик даврида бачадоннинг шиллиқ пардасидан кўчиб тушувчи қават пайдо бўлади. Агар уруғланиш содир бўлмаса, бу тайёргарлик тўхтайтиди, ўзгарган эпителий қавати менструацияга учраб, кўчади ва ундаги қон томирлари ёрилиб, оқиб чиқаётган қон билан биргаликда тушиб кетади. Агар уруғланиш содир бўлса, уруғланган тухум ҳужайра бачадоннинг шиллиқ пардасига келиб ёпишади. Шиллиқ парда эса ўсиб уруғланган тухум ҳужайрани ўраб олади. Ҳомила туғилгандан кейин шиллиқ парданинг ана шу қисми бачадондан ажралади ва ҳомиладорликнинг кўчиб тушувчи пардаси деб аталади. Ҳар иккала ҳолатда ҳам бачадоннинг бу қисмининг тушиб кетиши билан боғлиқ ўзгаришлар бир хилдир.

**Сут эмизувчиларнинг жинсий цикли.** Сут эмизувчиларнинг кўпайиши аниқ белгиланган ва урғочи организмнинг кўплаб тўқималарининг координациялашган ҳолда тайёргарлигини талаб этади. Урғочи жинсий йўллари тухум ва сперматозоидни уруғланадиган жойга олиб боришга тайёр бўлиши лозим. Агар уруғланиш содир бўлса, зиготани бачадон қабул қилиши ва озиклантириши лозим. Кўпайишга тайёргарлик циклик характерга эга бўлиб, бунда гормонлар иштироки ва функцияси каттадир. Шунингдек, муҳит омиллари ва ҳайвоннинг руҳий ҳолати ҳам муҳим аҳамиятга эга. Кўпайишга тайёргарликнинг циклик характерда бўлиши эркак (самец)га нисбатан урғочи (самка)да аниқроқ ифодаланади. Буғулар йилнинг маълум, қисқа даврида жинсий фаол бўлади ва кейин сперматогенез тўхтайтиди, приматлар эса йилнинг ҳамма даврида жинсий фаол бўлади. Жинсий фаол бўлиш чорвачилиқда «жинсий ов», «қуйикиш», «қувлаш» деб номланади, биологияда эса эструс дейилади. Бу даврда ҳайвоннинг қўшилишга интилишини унинг ташқи жинсий белгиларидан билиш мумкин. Бу ҳолат эстрал ёки жинсий цикл дейилади. Бу цикл қуйидаги босқичлардан иборат:

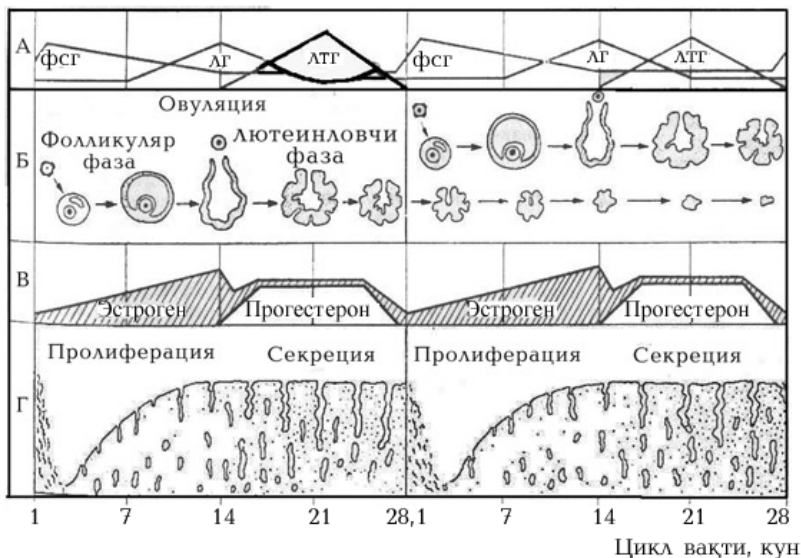
1. Кўпайишга тўлиқ тайёр бўлиш даври, буни эструс дейилади.
2. Уруғланиш содир бўлганлиги туфайли регрессив жараён бошланади. Буни метэструс дейилади.
3. Тинчлик даври, бу даврни диэструс дейилади.
4. Навбатдаги эструсга фаол тайёргарлик даври, буни проэструс дейилади.

Эстрал циклга касалликлар, озиқа етишмаслиги, муҳит шароитининг ноқулайлиги, гормонлар, организмнинг физиологик ҳолати таъсир этиши ва ўзгартириши мумкин.

### **Бачадоннинг ҳайз кўриш билан боғлиқ ўзгаришлари.**

Бачадоннинг шиллиқ пардасида менструация билан боғлиқ ўзгаришлар уч босқичга бўлинади:

1. Менструация (ҳайз) олди босқичи. Бу босқич секретор ёки функционал босқич деб аталади. Бунда бачадон ҳомилани қабул қилишга тайёрланади. Бу вақтда тухумдонда етилган фолликула овуляцияга учрайди ва тухум ҳужайра қорин бўшлиғига чиқади. Фолликула деворининг эпителий ҳужайраларидан прогестерон гормони ишлаб чиқарувчи сариқ тана бези ҳосил бўлади. Прогестерон гормони таъсирида бачадон безлари катталашади, чўзилади, эгри-бугри кўринишга эга бўлади. Қон томирлари кенгайиб, қон билан тўлади. Шиллиқ парданинг гликоген миқдори ошади, ишлаб чиқарилаётган шиллиқ модда қуюқлашади (29-расм).



29- расм. Овариал-менструал цикл ва унинг гормонал бошқарилиши (Ю.И.Афанасьев, 1990 буйича).

А-гипофизар гонадотропин даража; Б-тухумдонда циклик ўзгаришлар; В-урғочилик жинсий гормонлар даражаси; Г-бачадон эндометрийсида циклик ўзгаришлар; ЛГ-лютеинловчи гормон;

Агар уруғланиш содир бўлса, унда функционал, яъни менструация олди даври 6-8 ҳафта давом этади. Бу билан йўлдошнинг ривожланишига имкон яратади. Агар уруғланиш содир бўлмаса, менструация олди ўзгаришлари 25-28 кунда қайта содир бўлади. Менструация даврида эндометрийнинг функционал қавати тушиб кетади.

2. Менструация босқичи. Менструация олди босқичининг охирига келиб, яъни овуляциядан 13-14 кундан кейин сариқ тана атрофияга учрайди ва қонга прогестерон гормонининг қуйилиши тўхтади. Бу эса спиралсимон артерияларнинг қисилишига олиб келади. Натижада эндометрий юза қисмига қон келишини кескин камайтиради. Шу вақтда эндометрийнинг базал қавати қон билан кўпроқ таъминланади. Эндометрий функционал қаватининг қон билан таъминланишининг бузилиши некрозлар ҳосил бўлишига олиб келади. Натижада функционал қават парчаланган бошлайди. Узоқ қисқаришдан кейин спиралсимон артерия яна кенгаяди ва эндометрийнинг функционал қаватига қон келиши кўпаяди. Натижада баъзи қон томирлари ёрилади ва қон оқади. Бу қон парчаланган эпителий ва бириктирувчи тўқима ҳужайралари билан аралашиб кетади. Бу қон менструал қон дейилиб, у ивимади. Нормал менструацияда ўртача 40-50 мл қон йўқолади. Менструация 3-5 кун давом этади. Менструацияни туғруқнинг аналоги ёки уруғланмаган тухум ҳужайранинг «туғиши» ёки тухум ҳужайранинг уруғланмагани учун бачадоннинг «норозилиги» деб қараш керак.

3. Менструациядан кейинги босқич. Менструациядан кейинги босқич ёки ўсиш даври функционал қават ва бачадон безларининг тикланиши ва пролиферация билан белгиланади. Бу босқич менструация тугаши билан бошланади ва менструациянинг биринчи кунидан бошлаб 5 кундан 14-16 кунгача давом этади. Бачадон безларининг эпителий ҳужайралари тез кўпаяди ва юқорига сурилиб бачадон шиллиқ қаватининг юзасини қоплайди. Шунинг учун бу босқич пролиферация ёки ўсиш босқичи деб юритилади. Бу босқичдаги ўзгаришлар фолликуланинг донатор қавати ҳужайралари ишлаб чиқараётган эстроген гормони таъсирида кечади.

Шундай қилиб, менструациядан кейинги босқич эстроген, менструациядан олдинги босқич эса прогестерон гормони билан бошқарилади. Улар навбат билан бачадон функционал қавати ўзгаришларини бошқаради. Бу босқичларда бачадон бўйни шиллиқ қавати тушиб кетмайди, у доимий секрет ишлаб чиқариб туради.

**Бачадоннинг ёшга қараб ўзгариши.** Янги туғилган қиз бола бачадони калта, қалпоқди замбуруф шаклида бўлиб, бўйин қисмига нисбатан танаси 3:1 нисбатда калта бўлади. 1 ёшда 3 см келади ва кейинги 10 йилда кам ўзгаради.

Пубертат даврида бачадон ва унинг безлари тез ўсади. Янги туғилган қиз бола бачадонида мускул тўқимаси, 10-12 ёшда бириктирувчи тўқима яхши тараққий этади. Бачадоннинг фаол функционал фаолияти 40-45 ёшгача давом этади. Шундан кейин бачадонда атрофик ва дистрофик ўзгаришлар бошланади.

**Қин.** Қин 8-10 см узунликдаги най бўлиб, юқори қисми бачадоннинг бўйин қисмига, пастки қисми эса унинг даҳлизига очилади. Қин девори шиллиқ, мускул ва ички қаватлардан иборат. Шиллиқ парда кўп қаватли эпителийдан иборат бўлиб, қалинлиги 150-200 мкм га этади. Қинда доимий яшайдиган микроблар таъсирида гликогеннинг парчаланиши сут кислотанинг ҳосил бўлишига олиб келади. Шунинг учун ҳам қиннинг шиллиқ қавати кислотали реакцияга эга бўлади. Кислотали реакция туфайли қиннинг шиллиқ қавати бактериоцид хусусиятга эга. Бу эса қинда микроорганизмларнинг ривожланишига йўл қўймайди. Мускул қават кам ривожланган ички циркуляр қават ва ораларида эластик толаларга бой бўлган бириктирувчи тўқима қатламлари бўлган бўйлама мускул тутамлари бўлади. Қиннинг бошланиш қисмида айлана йўналган кўндаланг тарғил мускул толалари бўлади. Бириктирувчи тўқима қинни бошқа органлар билан бириктириб туради.

Қиннинг шиллиқ пардаси бачадон шиллиқ пардаси каби даврий ўзгаришларга учрайди. Менструация даврида юза қават эпителиysi тушиб кетади. Кейин базал қаватда пролиферация жараёни бошланиб, қин эпителиysi яна қалинлашади. Кейинчалик иккала қават ҳам такомиллашади ва 2-3 қаватдан иборат функционал қават менструация олди даврида 155 мкм гача қалинлашади.

### **Гаметогенез жараёнининг гормонал бошқарилиши**

Жинсий ҳужайраларнинг етишиб чиқиши, биринчидан, нерв йўли билан бошқарилса, иккинчидан, гормонал йўл билан бошқарилади.

## **Ургочилик жинсий циклнинг гормонал бошқарилиши.**

Гормонлар жинсий циклни координацияловчи мураккаб омил ҳисобланади. Кўпайиш жараёнида гормонларнинг аҳамиятига оид дастлабки маълумотлар 1920-1940 йилларда олинди ва гипофиз билан жинсий органлар гормонларининг алоқаси аниқланди.

Гипофизнинг функцияси бош миyanинг гипоталамус қисми билан бошқарилади. Гипоталамус ишлаб чиқарган гонадолиберин гормонлар гипофиз олдинги қисмининг гормон ишлаб чиқаришини тезлаштиради.

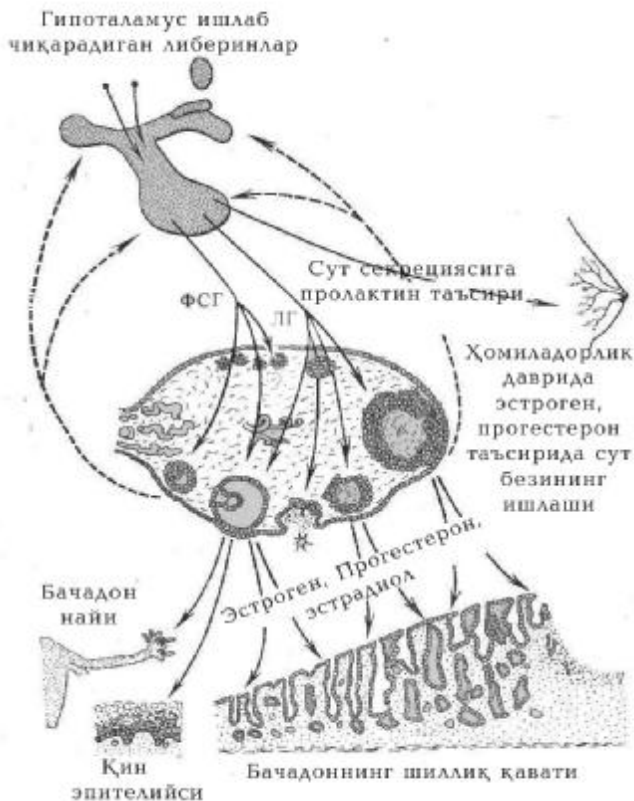
Кўйларда овуляция жараёнини тезлаштирувчи гормонлар ишлаб чиқарилиши аста-секинлик билан кундузнинг қисқариши, яъни куз келиши билан тезлашса, қуёнларда қўшилиш жараёни овуляцияни тезлаштирадиган гормонларни кўпроқ ишлаб чиқарилишига олиб келади. Баъзи организмларда ўпишиш бу жараённи тезлаштиради. Бу омилар гипоталамус орқали гипофизга таъсир этади.

Тухумдон циклик равишда эстроген (фолликула ишлаб чиқарадиган), прогестерон (фолликула ўрнида ҳосил бўлган сариқ тана беzi ишлаб чиқарадиган) гормонларини ишлаб чиқаради. Бу гормонлар навбат билан ишлаб чиқарилади ва таъсир этади.

Гипофизнинг олдинги қисми иккита гонадотроп гормон – лютеинловчи ёки лютеин гормон (ЛГ) ва фолликулани стимуловчи гормон (ФСГ) – фоллитропин ишлаб чиқаради. Гипофизнинг учинчи гормони пролактин ёки лютеотроп гормон (ЛТГ) бўлиб, у ҳар хил жараёнларни, жумладан, сут ҳосил бўлишини бошқаради (30-расм).

Нормал жинсий циклда тухумдонда фоллитропин таъсирида бир гуруҳ фолликулалар етила бошлайди ва улар эстроген (эстрадиол, эстрол ва эстриол) гормонини ишлаб чиқаради. Шу фолликулаларнинг биттаси кўпроқ эстроген ишлаб чиқаради ва сақланиб қолади, бошқалари эса дегенерацияга учрайди. Бу сақланиб қолган фолликула преовуляр фолликула деб аталади. Эстроген гормонини фолликуланинг етилишига ёрдам бергани учун фолликулин гормони ҳам дейилади. Эстрогеннинг қонда кўпайиши гипоталамо-гипофизар системага таъсир этиб, бир сутка давомида либерин гормони таъсирида фоллитропин ва лютеин гормонлари кўпаяди. Шундан кейин 24 соат ичида овуляция содир бўлади. Овуляциядан кейин фолликуланинг эпителий ҳужайралари лютеин гормони таъсирида сариқ тана безини ҳосил қилади. Сариқ тана беzi прогестерон гормонини





30-расм. Одам репродуктив циклининг асосий ҳодисаларини бошқарувчи гипофиз ва тухумдон гормонлари ўртасидаги алоқа (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

ишлаб чиқаради ва унинг миқдори ошиб, лютеин ва фоллитропин миқдорини камайтиради. Сарик тана беги регрессияга учраши билан бу жараён яна такрорланади, яъни янги жинсий цикл бошланади. Прогестероннинг муҳим вазифаси навбатдаги фолликуланинг етилишига йўл кўймаслиқдир. Эстроген эса жинсий органлар каналида гаметалар ҳаракатини ва уруғланиш жараёнини осонлаштиради. Эстроген таъсирида бачадон деворида киприкли эпителий ҳужайралар кўпаяди, тухум йўлида суяқлик ортади. Овуляциядан олдин эстроген миқдорининг камайиши туфайли бачадон найи силиқ мускулининг қисқариши тезлашиб, тухумнинг ҳаракатини осонлаштиради.

Эстроген бачадон эндометрияси хужайраларининг бўлини-  
шини, бачадон безлари ўсишини тезлаштиради. Прогестерон  
бачадоннинг шилиқ қаватини эмбрион имплантациясига тай-  
ёрлайди.

**Эркаклик репродуктив фаолиятининг гормонал бош-  
қарилиши.** Уруғдоннинг генератив ва эндокрин функцияларини  
худди тухумдондагидек гипофизнинг фоллитропин ва лютропин  
гормонлари бошқаради. Бу гормонларни гипоталамуснинг гона-  
долиберин гормони бошқаради. Ана шу гормонлар таъсирида уруғ-  
доннинг интерстициал хужайралари (Лейдиг хужайралари) тес-  
тостерон гормонини ишлаб чиқаради. Бу хужайралар уруғ канал-  
лари хужайраларининг ораларида тўп-тўп бўлиб жойлашади.

Тестостерон жинсий органларнинг фаоллигини оширади,  
сперматогенезни тезлаштиради, қонга қуйилиб, тестостерон  
дигидротестостеронга айланади ва мускулларга, бошқа орган-  
лар фаолиятига кучли таъсир кўрсатади. Умуман, тестостерон-  
нинг кўп бўлиши фоллитропин ва лютропин гормонларининг  
камайишига, тестостероннинг кам бўлиши бу гормонларни кўп-  
роқ ишлаб чиқарилишига олиб келади. Бундан ташқари, фол-  
литропинни уруғ каналларидаги сертоли хужайралари кўплаб  
ҳазм қилади. Бу ҳодисанинг аҳамияти ҳозирча аниқ эмас.

Уруғ каналларининг эпителий хужайралари ингибин гормо-  
нини ишлаб чиқаради. Бу гормон эркак эмбриондаги парамезо-  
нефрос каналнинг регрессиясини, вояга етган эрқақда эса гипо-  
физнинг фолликулани стимулловчи гормонлар ишлаб чиқариш  
функциясини сусайтиради. Аммо лютропинга таъсир этмайди.

### **Жинсий хужайраларнинг тузилиши**

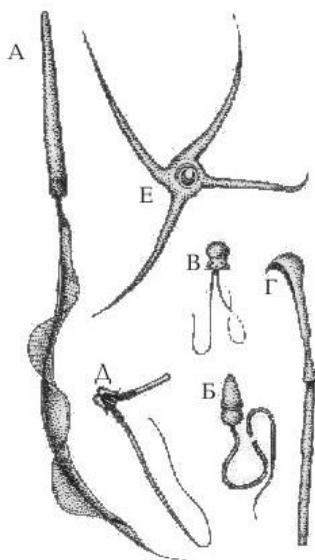
Жинсий хужайралар гаметалар деб аталади. Гамета грекча  
gamete - хотин, яъни урғочилик жинсий хужайраси ёки тухум  
хужайра, gametis - эркак, яъни эркаклик жинсий хужайраси ёки  
сперматозоид, деган маънони билдиради. Шунга кўра, жинсий  
хужайраларнинг икки тури: тухум ва уруғ хужайралари фарқла-  
нади. Гаметаларнинг муҳим хусусияти улар ташқаридан озиқа  
қабул қилмайди ва етилган жинсий хужайралар кўпаймайди.

**Сперматозоиднинг тузилиши.** Сперматозоид грекча sperma  
- уруғ, zoon - ҳайвон, eidos - тур, деган маънони билдиради.  
1677 йилда Гамм ва А. Левенгук сут эмизувчиларнинг эркаклик  
жинсий хужайрасини микроскопда кўрдилар. 1827 йилда К. М.  
Бэр сперматозоид терминини биринчи марта фанга киритди.

Сперматозоиднинг шакли турли ҳайвонларда турлича бўлади. Масалан, сут эмизувчиларда қамчисимон, юмалоқ чувалчангларда, қисқичбақасимонларда ва бошқа ҳайвонларда пуфаксимон бўлади. Баъзи ҳайвонларда сперматозоид яна бошқа шаклларда ҳам бўлиши мумкин (31-расм). Сперматозоид барча ҳужайралар каби мембрана, цитоплазма, ядро ва бошқа ҳужайра органонидларидан иборат. Унинг шакли турлича бўлса ҳам, барча ҳайвонларда бир хил тузилган бўлиб, бош, бўйин, ўрта ва дум қисмлардан иборат (32-расм). Бош қисми сперматозоиднинг олдинги қисми бўлиб, бошқа қисмлардан йўғон бўлади. Бу қисм ядро ва уни ўраб турган цитоплазмадан иборат.

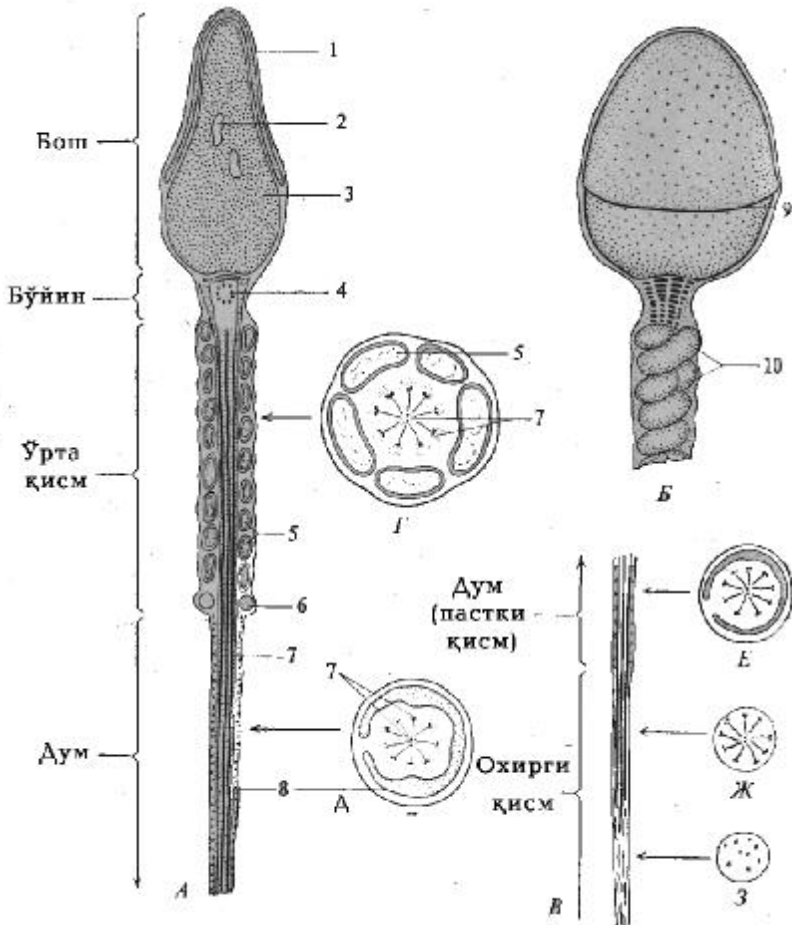
Бошнинг олдинги томонида акросома (грекча акрон - устки, сома - тана) жойлашган. Акросома гольжи аппаратининг ўзгаришидан келиб чиққан бўлиб, пуфак шаклида бўлади ва унда уруғланиш даврида тухум ҳужайранинг микропиле тешигидаги оксилли тиқинни эритиб юборадиган гиалуронидаза ферментини сақлайди.

Бўйин қисмида, ядронинг орқа қутбида проксимал центриола жойлашган. Уруғланиш вақтида проксимал центриола тухум ҳужайранинг ичига киради ва уруғланган тухум ҳужайранинг ёки зиготанинг бўлинишида иштирок этади. Ядродан бир мунча узоқда жойлашган дистал центриола икки бўлақдан иборат бўлиб, унинг таёқчасимон кўринишга эга бўлган биринчи бўлаги бўйин чегарасини ҳосил қилади ва ундан сперматозоиднинг ўрта ёки тана қисми орқали думига ўтувчи ўқ ип бошланади. Ана шу центриолалар сперматозоид ядросининг бошига сурилиб, бошқа қисмларига нисбатан катта бўлишига сабабчи бўлади.



31-расм. Хивчинли (А-Д) ва хивчинсиз (Е) сперматозоидлар (К.Г.Газарян, Л.В.Белюсов, 1983 бўйича).

А-жабалар; Б-денгиз типратикани; В-балиқ (Tetodon авлоди), Г-денгиз чўчқаси; Д-опоссум; Е-дарё қисқичбақаси сперматозоидлари.



32-расм. Одам сперматозоидининг тузилиши (Б.Карлсон, 1983 бўйича). А-тиккасига кесмаси; 1-бош қисмининг пўсти; 2-вакуола; 3-ядронинг куюқ моддаси; 4-центриола; 5-митохондриялар; 6-терминал ҳалқа; 7-марказий филаментлар; 8-қобиқ. Б-бош, бўйин ва ўрта қисмлари; 9-бош қобигининг чети; 10-митохондрия спирали. В-думнинг терминал қисми. Г-Е-дум ва ўрта қисмнинг кўндаланг кесмаси.

Ўрта ёки тана қисми дистал центриоланинг таёқчасимон ва ҳалқасимон бўлақларининг ўртасида жойлашган. Бундаги ўқ ип атрофида спирал ҳолатда кўплаб митохондриялар жойлашган бўлиб, унда гликоген, фосфатлар, кўп миқдорда АТФ

сақланади. Бу эса тана қисм сперматозоидни энергия билан таъминлаб туришидан далолат беради.

Дум қисми асосий ва охирги бўлақлардан иборат. Думнинг асосий қисми фақатгина ўқ ишлардан ва уларни ўраб турган аденозинтрифосфатаза ферментини тутувчи цитоплазмадан иборат. Бу фермент митохондриядаги АТФ ни парчалайди ва шу йўл билан энергия ажралишини таъминлайди. Ўқ ишлар 10 жуфт микронайчалардан иборат бўлиб, 9 жуфти периферияда, 1 жуфти марказда жойлашган.

Думнинг охирги бўлими жуда ингички ўқ иш-хивчиндан иборат бўлиб, ташқи томондан плазмолемма билан ўралган. Думнинг асосий вазифаси сперматозоиднинг ҳаракатини таъминлашдир.

**Сперматозоиднинг физиологик хусусиятлари.** Уруғланиш жараёнида сперматозоидлар 3 та асосий вазифани бажаради:

1. Сперматозоид ҳосил бўлаётган янги организмга оталик генларини узатади.

2. Думи ёрдамида сперматозоид ҳаракатланиб, тухум ҳужайра билан тўқнаш келишини ва акросома халтасидаги гиалуронидаза ферменти ёрдамида тухум ҳужайраининг ичига боши ва бўйин қисмларининг киришини таъминлайди.

3. Сперматозоид тухум ҳужайрага бўлиниши учун зарур бўлган центриолани олиб киради.

Ҳар хил ҳайвонлар сперматозоидининг катталиги ҳар хил бўлиб, ҳайвоннинг катталигига боғлиқ эмас. Масалан, денгиз чўчқасининг сперматозоиди 100  $\mu$ , ҳўкизда 65  $\mu$ , чумчуқда 200  $\mu$ , тимсоҳда 20  $\mu$ , одамда 60–70  $\mu$  га тенг.

Сперматозоидлар жинсий йўллардан ўтаётганида қўшимча безлардан ажралиб чиқаётган суюқликлар билан аралашади. Бу аралашма сперма деб аталади. Сперма таркибида сперматозоид, ҳар хил секретлар, ҳужайравий элементлардан лейкоцитлар, эпителий ҳужайралари ҳам бўлади.

Сперматозоиднинг асосий хусусияти унинг ҳаракатланишидир. Бунда асосий вазифани дум бажаради. Сперматозоид олдинга, ўз ўқи атрофида, спиралсимон илгарилама ҳаракат қилади. Бир минутда одам сперматозоиди 3–3,6 мм тезликда ҳаракатланади.

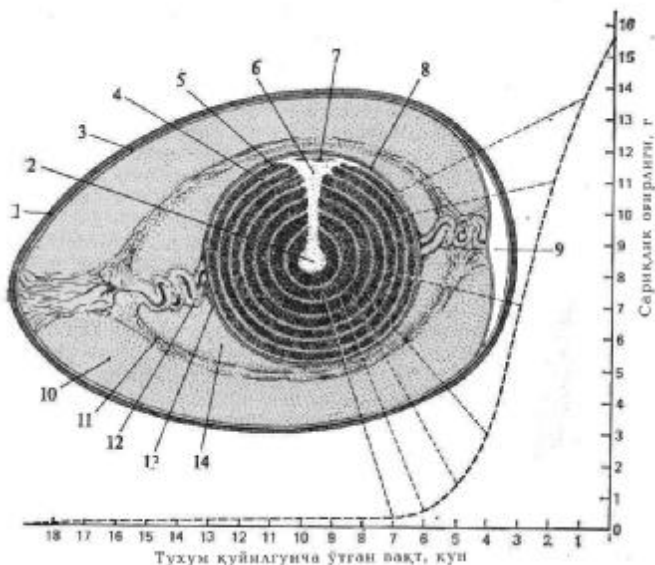
Сперматозоиднинг фаоллиги энергия билан боғлиқ. Энергия эндоген ва экзоген йўллар билан ҳосил бўлади. Масалан, сут эмизувчилар спермаси таркибидаги фруктоза энергия манбаи бўлса, денгиз кирписининг сперматозоидининг ўрта қисмидаги фосфолипидларнинг митохондрияда парчаланишидан энергия ҳосил бўлади.

Сперматозоидларнинг ҳаракатсизлиги доимо уларнинг ҳаёт қобилиятини йўқотганлигини билдирмайди. Сперматозоидлар эркаклик жинсий безларида ёки каналларида кўп тўпланиб қолиши, кислород етишмаслиги уларда моддалар алмашинувини пасайтириб юборади. Бу жараёнлар тикланиши ва сперматозоид яна фаол ҳаракатланиши мумкин. Уруғланиш вақтида сперматозоидлар жуда фаол бўлади. Улар муҳит реакциясига ва ҳароратга айниқса сезгир бўлади. Кучсиз ишқорий муҳит ва 30-35°C ҳароратда уларнинг фаоллиги ошади. Кислотали муҳитда, аксинча, сперматозоидлар суст ҳаракатланади ёки бутунлай ҳаракатланмайди.

Организмдан ташқарида ҳам сперматозоиднинг ҳаётийлигини оптимал шароит яратиб сақлаб туриш мумкин. Бу ҳодиса чорвачилиқда сунъий қочириш учун узоқ йиллар қўлланиб келинди. Сперматозоиднинг организмдан ташқарида яшовчанлиги ҳар хил ҳайвонларда турлича муддатни ташкил этади. Масалан, балиқларда сперматозоид организмдан ташқарида бир неча минут, ҳатто бир неча секундда ҳалок бўлади, ҳўкизларда 25-30 соат, қўйларда 36 соат, қуёнда 8-12 соат давомида тириклигини сақлайди. Одам сперматозоиди аёллар жинсий органлари йўлида 5-16 кун давомида тирик бўлади. Кўршапалаклар кузда жинсий қўшилади, баҳорга бориб уруғланиш содир бўлади. Бу пайтда сперматозоид уруғ қабул қилувчи ҳалтада сақланади.

Хулоса қилиб айтганда, сперматозоидлар урғочилик жинсий органлари бўйлаб ҳаракатланади ва тухум ҳужайрани топиб уни уруғлантиради. Агар одамда бир мартага 200 млн сперматозоид етишиб чиқса, шулардан 700-900 таси уруғланадиган жойга, яъни тухум йўлига етиб боради, бошқалари эса аёллар жинсий органлари каналларида ўлиб кетади.

**Тухум ёки тухум ҳужайра ва унинг тузилиши.** Тухум ҳужайра урғочилик жинсий ҳужайраси бўлиб, шакли деярли бир хил, яъни асосан шарсимон, баъзан овалсимон ёки чўзинчоқ бўлади (33-расм). Тухум ҳужайранинг ядроси унинг ўртасида жойлашган бўлади. Тухумнинг кўпчилик қисмини цитоплазма эгаллаган бўлиб, унда махсус оқсилли киритма-сариклик моддаси бўлади (34-расм). Сариклик эмбрионнинг ривожланиши даврида озика сифатида сарфланади. Сариклик моддасининг миқдорига қараб тухумнинг миқдори ҳам ўзгаради. Масалан, рептелиялар, қушлар тухумида сариклик кўп бўлади ва шунинг учун уларнинг тухуми йирик бўлади. Сут эмизувчилар



33-расм. Товуқ тухумининг тузилиш схемаси (Б.Карлсон, 1983 бўйича). 1-пўчок; 2-латебра; 3-пўчок ости қобиғи; 4-оқ сариқлик; 5-сариқлик моддаси; 6-пандер ядроси; 7-бластодерма; 8-сариқлик қобиғи; 9-ҳаво камераси; 10-тухум оқсиги (альбуминнинг ички қавати); 11-тухум оқсиги (тодали оқсиги); 12-халаза; 13-халазанинг ҳосил қилувчи қават; 14-тухум оқсиги (альбуминнинг ташқи қавати). Ўнг томондаги график 18 кунда тухумнинг ўсиш тезлигини билдиради. Штрихли чизиқ сариқлик моддаси қаватларининг ҳосил бўлиш вақтини билдиради.

тухумида эса сариқлик моддаси умуман йўқ, баъзиларида жуда кам, шунинг учун уларнинг тухуми кичик бўлади. Анча катталиги ва сариқлик моддаси бўлганлиги учун тухум ҳужайра деярли ҳаракатлана олмайди. Фақат ковакиччилар ва булутларнинг тухум ҳужайраси ҳаракат қилади.

Сариқлик моддасининг миқдори ва унинг цитоплазмада тарқалишига қараб тухум ҳужайрани гуруҳларга ажратиш мумкин.

Сариқлик моддасининг миқдорига қараб тухум ҳужайра қуйидаги гуруҳларга бўлинади:

1. Алецитал - сариқлиги бўлмаган тухумлар (а - йўқ, lecithos - сариқлик).

2. Олиголецитал - сариқлиги кам бўлган тухумлар (oligos - кам).

3. Мезолецитал - сариқлиги ўртача бўлган тухумлар (mesos - ўртача).

4. Полилецитал - сариқлиги кўп бўлган тухумлар (poly - кўп). Тухумнинг катта-кичиклиги ана шу сариқлик моддасининг миқдорига боғлиқ.

Сариқлик моддасининг цитоплазмада тарқалишига қараб тухум хужайра қуйидаги гуруҳларга бўлинади:

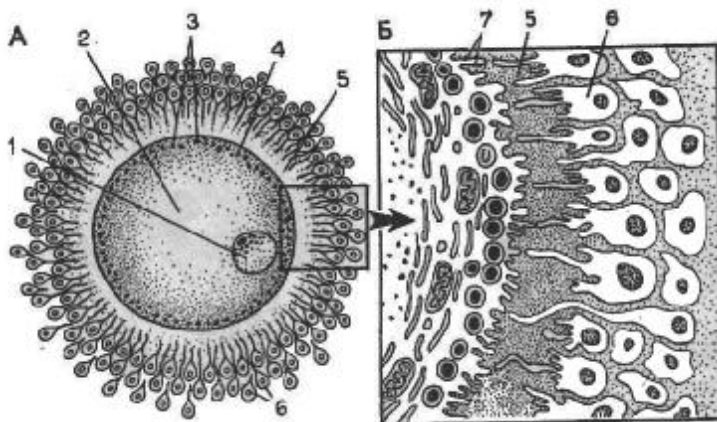
1. Изолецитал (isos - бир хил) - сариқлик моддаси кам ва тахминан цитоплазмада бир хил тарқалган.

2. Ўртача телолецитал (telos - охири) - сариқлик моддаси ўртача, ҳамма қутбда тарқалган, лекин кўпроқ вегетатив қутбда жойлашган.

3. Кескин телолецитал - сариқлик моддаси кўп ва асосан вегетатив қутбда жойлашган.

4. Цетролецитал (sentros - марказ) - сариқлиги кўп ва тухум хужайранинг марказида жойлашган.

Йўлдошли сут эмизувчиларда эмбрионнинг она организмда тараққий этиши ва она организмдан озикланиши муносабати



34-расм. Сут эмизувчилар тухум хужайрасининг микроскопик (А) ва ультрамикроскопик (Б) тузилиши (Ю.И.Афанасьев, 1990 бўйича).

1-ядро; 2-цитоплазма ва сариқлик критмаси; 3-кортикал гранула; 4-цитолемма; 5-ялтироқ қобиқ; 6- фолликуляр хужайралар; 7-ворсинкалар.



билан эволюция жараёнида иккинчи марта тухумда сариқлик моддаси камайган.

Тухум хужайрада сариқлик моддасининг кўплиги унинг қутбли бўлишига сабабчи бўлган, чунки сариқлик моддаси оғирлиги туфайли тухумнинг пастки қисмига тўпланиб, қутбни ҳосил қилади. Тухумнинг сариқлиги кам ёки бутунлай бўлмаган қисми анимал қутб деб аталади. Сариқлик кўп тўпланган қисми эса вегетатив қутб деб аталади. Анимал ва вегетатив қутбларни боғловчи тахминий чизик тухум ўқи деб аталади. Анимал қутб тор бўлиб, у ўзида сариқлик тутмайдиган цитоплазма ва ядродан иборат. Бундай тухумларга қушлар, рептелиялар тухуми киради. Тухум хужайранинг бу қутби эмбрион (пушт) ҳосил қилишда иштирок этади ва уни пушт гардиши деб аталади.

Тухум хужайраларда махсус тухум қобиклари бўлади. Бу қобиклар тухумнинг шакли, ўлчами ва тузилишини ўзгартирмасдан, ноқулай иқлим шароитларидан, қуриб қолишдан сақлайди, механик ва бошқа таъсиротлардан ҳимоя қилади. Ҳар хил ҳайвонларнинг тухум қобиклари турли-туманлиги билан фарқ қилади. Шунга қарамай, улар уч гуруҳга бўлинади:

Бирламчи қобиклар. Бу қобик ооцит ишлаб чиқарган секретлардан ҳосил бўлади ва сариқлик қобиғи ёки уруғланиш қобиғи деб аталади. Бу қобик юпқа, тиниқ, мустаҳкам бўлиб, тухумга зич ёпишиб туради. Сариқлик қобиғи ооцитнинг катта ўсиши даврида ҳосил бўлади. Бу даврда ооцитта озиқ моддалар кўплаб тўпланади.

Иккиламчи қобик хорион деб аталади. Бу қобик тухумдондаги фолликуляр эпителий хужайралардан ёки уларнинг ишлаб чиқарган секрециясидан овуляция даврида ҳосил бўлади. Ҳашаротларда хорион хитинсимон мустаҳкам ва қалин бўлади. Хорион устидаги ўсимталар тухумнинг ўсимликларга ва тошларга ёпишишига ёрдам беради.

Учламчи қобик пўчоқ, пўчоқ ости қобикларидан иборат бўлиб, тузилиши, кимёвий таркиби ва аҳамиятига кўра турлича бўлади. Бу қобик тухум хужайра тухум йўлидан ўтаётган пайтда тухум йўли безлари ишлаб чиқарган секретлардан ҳосил бўлади. Бу қобикқа мисол қилиб тухум қўйувчи моллюскалар, амфибиялар тухумининг ялтироқ пўсти, қушлар тухумининг пўчоғи ва пўчоқ ости қобиғини кўрсатиш мумкин. Баъзи чувалчангларда, моллюскаларда, ўргимчакларда учламчи қобик бир неча тухумни ўраб олади ва пилла ҳосил қилади. Кимёвий таркибига кўра, оқсил, пергамент ва оқсилсимон моддалардан иборат.

**Тухум қобигининг ҳимоявий аҳамияти.** Уруғланган тухум қобиғи эмбрион ва ташқи муҳит ўртасидаги тўсиқ бўлиб, катта аҳамиятга эга. Биринчи навбатда, тухум қобиғи эмбрионнинг стерил шароитда ўсишини таъминлайди. Қушлар ва судралиб юрувчилар тухуми қобигининг шакл ҳосил бўлишидаги аҳамияти кўплаб тадқиқотларда исботланган. Маълумки, товуқлар тухумининг пўчоғи ва пўчоқ ости қобиғи бактериялар ва замбуруғларни ичкарига ўтказди. Шунинг билан биргаликда оқсил қават бактерицид хусусиятга эга. 1922 йилда А.Флеминг товуқ тухумидаги бактерицид моддани лизоцим деб аташни таклиф этган. Шунингдек, тухум фунгицид хусусиятга ҳам эга.

Н.А.Мовчан (1964) аниқлашича, тошбақанинг тухумидаги оқсил бактерицид ва фунгицид хусусиятига эга. Шунга кўра, тухумнинг пўсти ҳам мураккаб тузилишга эга. Баъзи паразит ҳашаротларнинг тухумида қўшимча қаватлар тараққий этган. Уларнинг вазифаси хўжайин организмдан озиқ моддаларни ўтказиш, хўжайин организмдаги иммунологик реакциялардан эмбрионни ҳимоя қилишдан иборат. Электрон микроскоп орқали аниқланишича, тухум пўстида ҳаво кирадиган аэропиле тешикчалари, сув кирадиган гидропиле тешикчалари, сперматозоид кирадиган микропиле тешикчалари бор. Бу тешикчалар мультифункционал хусусиятга ҳам эга бўлиб, бир қанча вазифаларни бажаради.

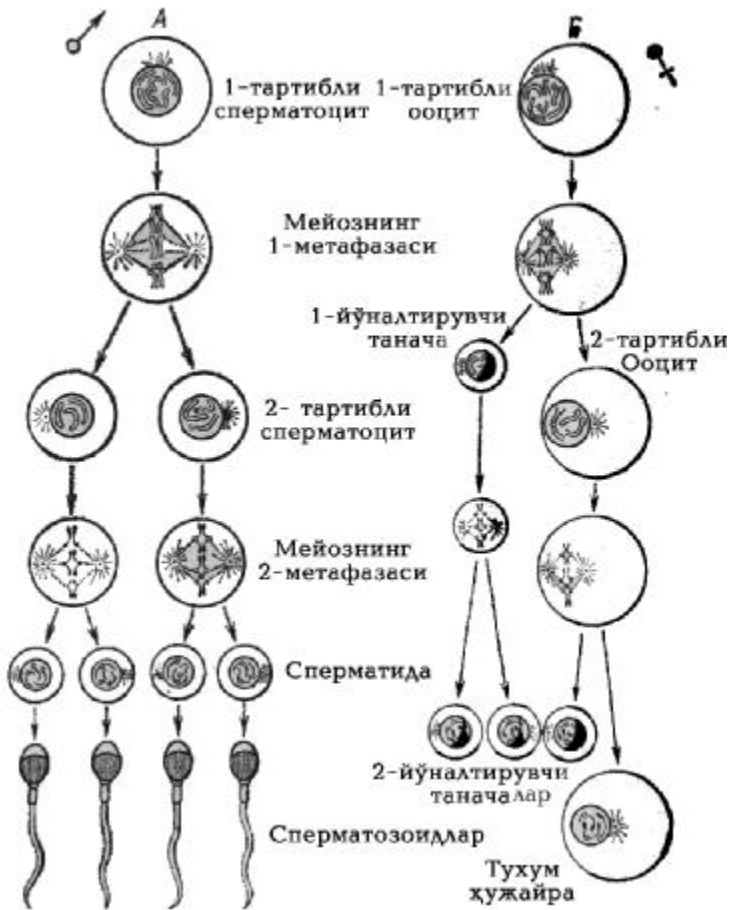
### **Жинсий ҳужайраларнинг ривожланиши**

Жинсий ҳужайралар жинсий безлардан, яъни сперматозоид уруғдондан, тухум ҳужайра эса тухумдондан етишиб чиқади.

Жинсий ҳужайраларнинг ривожланиши гаметогенез дейилади. Сперматозоидларнинг ривожланиши сперматогенез деб аталади. Сперматогенез юнонча Spermata - уруғ, genesis - ривожланиш деган маънони билдиради (35-расм).

Тухум ҳужайранинг ривожланиши овогенез деб аталади. Овогенез юнонча ovum - тухум, genesis - ривожланиш деган маънони билдиради.

Жинсий ҳужайраларнинг ривожланиши уларнинг уруғланишига ва эмбрионнинг бундан кейинги тараққиётига тайёргарлик босқичи ҳисобланади. Бунда ядро моддалари редукцияланади, яъни камаяди, ҳужайранинг мейоз бўлиниши содир бўлади.



35-расм. Сперматозоид (А) ва тухум хужайра (Б) ҳосил бўлиши (гамето-генез) (А.Мюнтцинг, 1963 бўйича).

**Сперматогенез.** Сперматогенез 4 та даврга бўлинади:

1. Қўпайиш.
2. Ўсиш.
3. Етилиш.
4. Шаклланиш ёки спермиогенез.

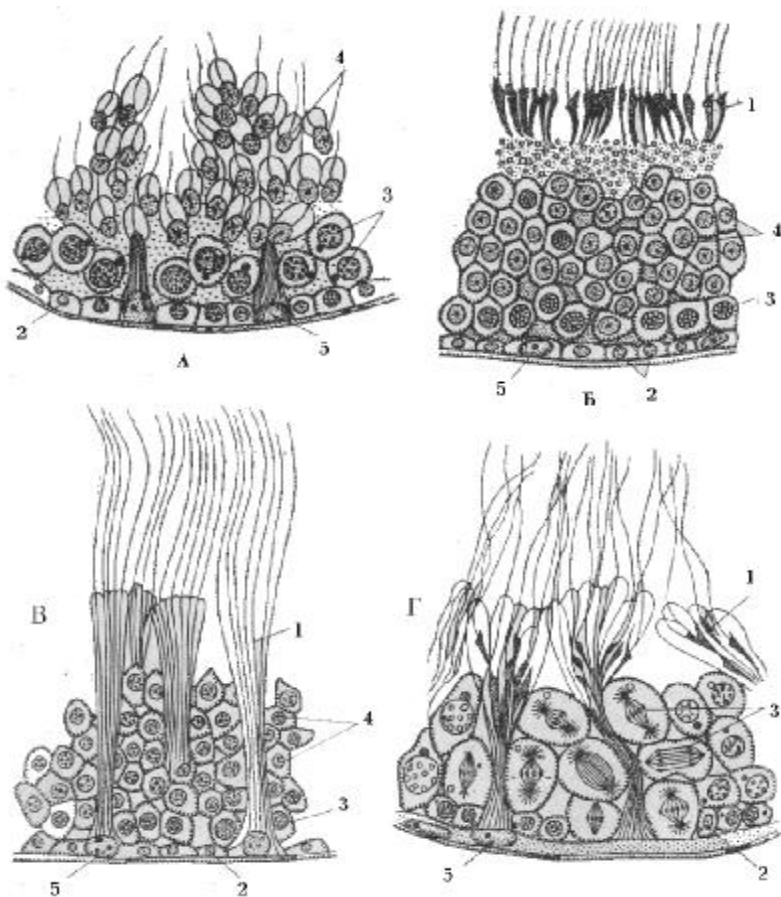
Сперматогенез бирламчи жинсий ҳужайра - сперматогоний-ларнинг ҳосил бўлишидан бошланади. Уларнинг хроматини йирик, катта ядроли, интенсив бўялувчи бўлади.

1. Кўпайиш даврида сперматогонийлар митотик йўл билан бўлиниб кўпаяди. Бу эса улар сонининг ортишига олиб келади. Сперматогонийларнинг бўлиниш сони турли ҳайвонларда 1-14 мартагача бўлиши мумкин. Кўпайишнинг муҳим хусусияти шундаки, цитотомия охиригача етмайди, қиз ҳужайралар ўртасида цитоплазматик кўприк (фузомлар) қолади. Натижада ҳужайраларнинг клони ёки популяцияси ҳосил бўлади. Кейин ҳамма жараёнлар клоннинг ҳамма аъзоларида бирданга содир бўлади. Уларнинг қобиқлари турли хил озиқ моддаларни осон ўтказишади. Бу озиқ моддалар улар учун озиққа ҳисобланади (36-расм).

2. Бир қанча митоз бўлинишдан кейин ўсиш даври бошланади. Бу даврда жинсий ҳужайра, яъни сперматогонийлар бўлинмайди. Пўсти орқали кирган озиқ моддалар ҳисобига интенсив ўсади. Натижада сперматогонийлар биринчи тартибли сперматоцитларга айланади. Бу даврда уларнинг ядроларида катта ўзгаришлар содир бўлади. Бу эса ўз навбатида редукцион, яъни мейоз бўлинишга тайёргарлик ҳисобланади. Бунда хромосомалар тўплами 2 баробар ортади ва улар 2 тадан эмас, балки 4 тадан бўлиб жойлашади. Буни тетрада (тўртта) деб аталади. Баъзи ҳайвонларда ўсиш билан етилиш босқичлари ўртасида пауза бўлади.

3. Етилиш даврида биринчи тартибли сперматоцитлар икки марта мейоз йўли билан бўлинади. Биринчи бўлинишдан кейин ҳосил бўлган иккинчи тартибли сперматоцитларда хромосомалар жуфт бўлиб жойлашади. Масалан, одамда бўлиниш олдида 92 та хромосома бўлса, бўлинишдан кейин 46 та бўлади. Бу бўлиниш редукцион бўлиниш ёки редукцион мейоз деб аталади. Бу ерда 92 та хромосома янги ҳужайраларга тенг тақсимланиб, 46 тага тушиб қолади.

Етилишнинг иккинчи бўлинишида иккинчи тартибли сперматоцитлардаги жуфт хромосомалар янги ҳосил бўладиган ҳужайраларга тенг бўлинади. Масалан, одамда 46 та хромосома 2 та ҳужайрага 23 тадан бўлинади ва хромосома тўплами диплоиддан гаплоидга айланади. Бу иккинчи бўлиниш эквацион мейоз деб аталади (эквацион-тенг деган маънони билдиради), чунки диплоид хромосома тенг бўлиниб гаплоид хромосомага айланади. Ҳосил бўлган ҳужайра сперматид деб аталади. Шундай қилиб, 1 та биринчи тартибли сперматоцитдан 4 та сперматозоид ҳосил бўлади. Демак, мейоз 2 та босқичдан иборат: 1) редукцион мейоз; 2) эквацион мейоз.



36-расм. Каламуш уруғ каналларида сперматогенез босқичларининг (А-Г) содир бўлиши (И.И.Соколов, 1966 бўйича).

1-сперматозоидлар; 2-сперматогонийлар; 3-сперматоцитлар; 4-сперматидалар; 5-сертоли хужайралари.

Бу босқичлар алмашиб келиши ҳам мумкин. Ана шу босқичлар даврида хромосома тўплами 2 марта ортмайди, балки камаяди. Натижада унинг тўплами диплоиддан гаплоидга айланади.

Митоз билан мейознинг биологик фарқларидан бири ҳам ана шундадир. Бу жараён фақат жинсий хужайраларга хосдир.

4. Шаклланиш даврида сперматидалар сперматозоидларга айланади. Бу давр спермиогенез деб ҳам аталади.

Сперматидалар юмалоқ шаклда бўлиб, унда хужайранинг ҳамма органонидлари мавжуд бўлади. Шаклланиш даврига келиб сперматиданинг ядроси бир оз олдинга кўчади, ядро шираси қуюқлашади ва шу жойи сперматозоиднинг бошчасига айланиб қолади (37-расм).

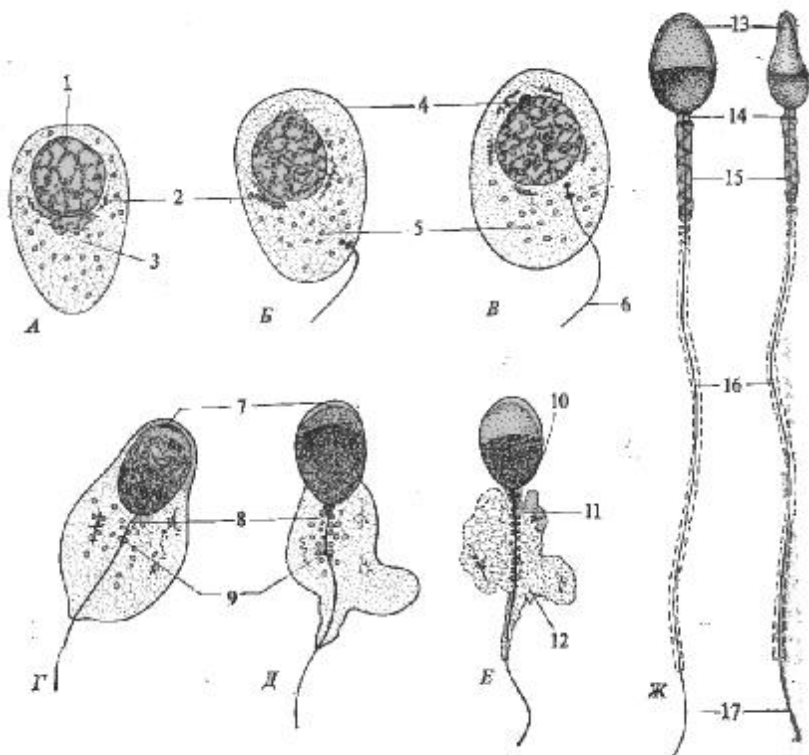
Хужайра маркази ядронинг кўчиши туфайли ўзи жойлашган жойдан кўчиб (силжиб) жойлашади. Улардан бири иккинчисига нисбатан ядродан узоқда жойлашиб қолади. Натижада уларнинг биридан сперматозоид думининг хивчини ҳосил бўлади. Иккала центриоланинг ўртасидаги цитоплазмадан сперматозоиднинг бўйни ҳосил бўлади. Центриолалар билан ёнма-ён жойлашган гольжи аппарати хужайранинг олдинги қисмига ўтади ва акросома ҳосил бўлишида иштирок этади. Акросома сперматозоиднинг тухум хужайрага киришига йўл очади. Цитоплазма бутун сперматозоидга тарқалади, охирида бир оз қисми думда қолади, қолгани эса ташқарига чиқиб кетади, ядро қуюқлашади. Натижада нисбатан қаттиқроқ хужайра - сперматозоид ҳосил бўлади. Сперматозоидлар шаклининг бир-биридан фарқ қилиши ҳам ана шу даврдаги жараёнларга боғлиқдир. Шундай қилиб, сперматидалар сперматозоидларга айланади. Сперматозоидларнинг ҳосил бўлиши уларнинг уруғланиш жараёнига тайёрланиши ҳисобланади.

**Овогенез.** Овогенез жараёни 3 та даврдан иборат:

1. Кўпайиш.
2. Ўсиш.
3. Етилиш.

1. Кўпайиш даврида бирламчи жинсий хужайра-овогоний (оогоний)лар митоз йўли билан кўпаяди. Натижада хужайраларнинг сони анча ортади. Бир неча митоз бўлинишдан кейин хужайралар ўсишга ўтади. Оогонийларнинг ҳам пўсти озиқ моддаларни осон ўтказади. Оогонийлар биринчи тартибли ооцитларга (овоцитларга) айланади.

2. Ўсиш даврида биринчи тартибли овоцитларнинг қобиғи озиқ моддаларни интенсив ўтказади. Чунки уларнинг пўстида микроворсинкалар (кичик дўмбоқчалар) бор.



37-расм. Сперматиданинг сперматозоидга айланиши (спермиогенез) (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-сперматид ядроси; 2-гольжи аппарати; 3-центриола; 4-акросома ҳосил бўлишининг бошланиши; 5-митохондрия; 6-хивчин; 7-акросома пўсти; 8-проксимал центриола; 9-дистал центриола; 10-сперматозоиднинг боши; 11-митохондрия спирали; 12-цитоплазма қолдиғи; 13-бош; 14-бўйин; 15-ўрта қисм; 16-дум; 17-думнинг охириги қисми.

Умуман, овогенез вақтида овоцитларда ДНК миқдори ортади. Бу эса оқсил синтезини фаоллаштиради. Ўсиш кичик ва катта даврларга бўлинади.

Кичик ўсиш даврида овоцит цитоплазманинг ортиши ҳисобига ўсади ва превителлогенез ёки цитоплазматик ўсиш дейилади. Катта ўсиш даврида эса ҳужайрага кираётган оқсил, сариқлик моддасининг ҳосил бўлиши ҳисобидан ўсади ва вителлогенез ёки трофоплазматик ўсиш дейилади. Тухумда сариқлик

моддаси кўп тўпланса, тухум йирик бўлади. Масалан, қушлар, рептелияларда шундай бўлади. Агар сариқлик кам тўпланса, тухум ўсиш даврида кўп ўзгармайди ва кичик бўлади. Ҳашаротлар, балиқлар тухумида шундай бўлади. Дрозофиланинг ооцити 90 000 марта, бақа ооцити 64 000 марта, қушларда 200 марта, сут эмизувчиларда 40 марта катталашади.

Сариқлик моддасининг тўпланиши туфайли сперматозоидларнинг ўсиш даврига нисбатан тухум ҳужайраларнинг ўсиш даври узоқроқ чўзилади. Тўпланган сариқлик моддаси эмбрион тараққиёти даврида озиқа сифатида сарфланади (38-расм).

Биринчи тартибли овоцит ядросида худди сперматогенез каби ўзгаришлар содир бўлади ва хромосомалар тетрадага айланади.

**Ооцитда моддаларнинг тўпланиши.** Оогенез даврида кўплаб рибосома ва т-РНК тўпланади ва булар фақат эмбрион ҳосил бўлгандан кейин сарфланади. Бақанинг (*Xenopus laevis*) ооцитида РНК нинг ҳар хил турлари тўпланганлиги тажрибаларда кузатилган. Ўсишнинг охирида секундида 300 000 рибосома ҳосил бўлади. Шунинг билан биргаликда унда  $4 \cdot 10^4$  хилдаги и-РНК борлиги ҳам аниқланган.

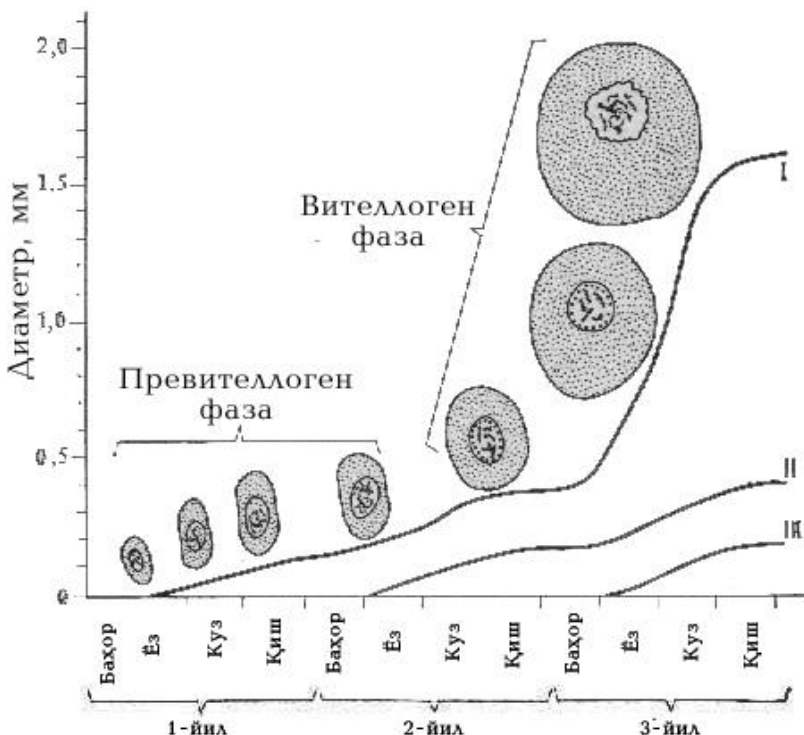
**Ооцитда оқсил тўпланиши.** Кичик (цитоплазматик) ўсиш даврида фақат олдиндан мавжуд бўлган оқсиллар синтезланади. Бу даврда рибосома оқсили ва тубулин оқсили кўпроқ синтезланади. Шунингдек, цитоплазматик мембрана ва митохондрия миқдори ҳам ортади.

Ооцитдаги сариқлик моддасининг 90% и оқсилдан иборат. Бундай тухумлар қушлар, рептелиялар, амфибиялар, балиқлар ва баъзи умуртқасиз ҳайвонларда учрайди. Сариқлик моддаси мураккаб липофосфопротеид модда бўлиб, ооплазмада гранула ёки пластинка ҳолида кристалланади.

Сариқликнинг таркибида 2 та модда: липовителлин ва фосвитин бўлади. Липовителлин липопротеид модда бўлиб, таркибида 20% липид бор. Фосвитин фосфопротеин бўлиб, таркибида оқсил ва фосфат бор. Бир молекула липовителлин икки молекула фосвитин билан бирикиб, сариқлик пластинкасини ҳосил қилади. Бу пластинканинг маркази қаттиқ, четлари юмшоқ бўлади. Ташқи томондан қалин мембрана билан қопланган.

**Ооцитда ҳосил бўладиган органоид ва макромолекула манбаи.** Ҳашаротлар, балиқлар, амфибиялар, қушлар ооцитида синтетик жараённинг ортиши ҳосил бўлаётган моддаларнинг ооцитга кўпроқ тўпланишига олиб келади. Ооцитдаги





38-расм. Бақа ҳаётининг дастлабки уч йили давомида ооцитнинг ўсиши. Тухумдонда 3 хил ооцит бор: I-эгри чизик биринчи авлод ооцитлари; II-эгри чизик иккинчи авлод ооцитлари; III-эгри чизик учинчи авлод ооцитлари (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

захира моддалар: 1) ооцитнинг ўзидан; 2) тухумдоннинг махсус трофоцит ҳужайраларидан; 3) гонададан ташқаридан, яъни бошқа органлардан тухумдонга ва ооцитга тўпланиши мумкин.

Ҳужайранинг синтетик фаолиги генлар транскрипциясига боғлиқ. Ҳужайрада моддалар тўпланиши генлар функциясининг интенсивлигига ёки генлар сонининг ортишига, баъзан ҳар иккаласига боғлиқ бўлади.

### **Ооцитда рибосома тўпланишининг интенсивлашуви.**

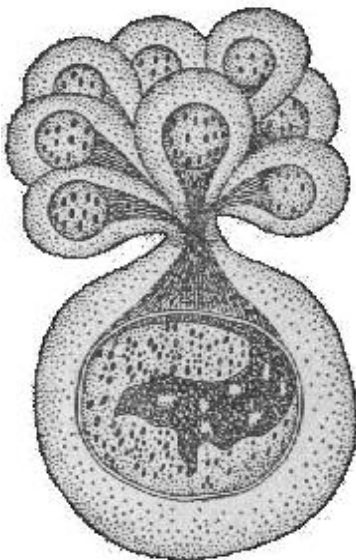
Баъзи ҳайвонлар ооцитида қисқа вақтда рибосома гени (р-ген) ортиши ҳисобидан рибосомалар сони ортади. Бу ҳодиса

амплификация ёки генлар экстракопировкаси дейилади. Думсиз амфибиялар ва ҳашаротларда р-ген сони ортади. Мейоз даврида 1000-1500 та қўшимча ядрочалар ҳосил бўлиб, улар янги рибосомаларни синтезлайди. Оогенез охирида бу жараён тўхтайди. Ядрочалар ҳосил бўлишининг фаоллиги катта ўсишнинг бошида кузатилади. Бақаларда р-генлар сони 25 000 дан ортиқ бўлади. Шундай қилиб, ўсиш даврида ҳар хил РНК синтезланади ва тўпланади. Булар жинсий ҳужайранинг кейинги тараққиёти учун муҳим аҳамиятга эга.

**Вителлогенез.** Сариклик моддасининг бир қисми ооцитда синтезланган моддалардан ҳосил бўлади. Бундай сариклик моддасини «аутосинтетик» ёки эндоген сариклик деб аталади. Сариклик моддасининг бошқа қисми ооцитта ташқаридан (гетеросинтетик ёки экзоген сариклик) киради. Эндоген сариклик Гольжи аппаратида, эндоплазматик тўрда синтезланган оқилдан ҳосил бўлади. Баъзи тубан ҳайвонларда сариклик моддаси эндоген йўл билан ҳосил бўлади. Митохондрия ҳам сариклик моддаси ҳосил бўлишида иштирок этиши аниқланган. Маълумотларга қараганда, бақаларда митохондрия сариклик моддаси ҳосил бўлишида иштирок этади.

Кўпчилик ооцитлар сариклик моддаси ҳосил қилиш имкониятига эга эмас. Бундан ташқари, р-генлар амплификацияси ҳам етарли даражада содир бўлмайди. Шунинг учун эволюция жараёнида сариклик моддасининг ооцитта ташқаридан келишининг ҳар хил механизмлари ва йўллари пайдо бўлган. Ооцитта озик моддалар киришининг фагоцитар, нутриментар (гонадада жойлашган трофоцит ҳужайралар ёрдамида) ва экстрагонада (ооцитта бошқа органлардан озик модданинг фолликула ҳужайралари орқали кириш) йўллари мавжуд. Агар гонада бўлмаса, (булутлар, ковакичлилар, киприкли чувалчанглар) ооцит организмнинг турли қисмида (диффуз оогенез) ривожланади ва фаол ҳаракатланиб, бошқа ҳужайралардан фагоцитоз йўли билан озик сифатида фойдаланади. Булутларда шундай ҳолат кузатишган. Ковакичлиларда i-ҳужайралардан ҳосил бўлган оогонийлар гуруҳ-гуруҳ бўлиб жойлашади ва улардан биттаси ооцитга айланади ва бошқаларини қамраб олиб, ҳазм қилади. Кейин бир нечта ооцит қўшилиб кетади, битта ядро қолади, бошқа ядролар дегенерацияга учрайди. Бундай озикланиш нутриментар озикланиш бўлиб, бу усул ҳар хил чувалчанглар, бўғимоёқлиларда учрайди.

**«Ооцит-трофоцитлар» системаси.** Ооцит ва трофоцитлар оогонийлардан ҳосил бўлади. Ҳашаротларда улар тухум йўлида – овариолларда жойлашади. Овариолларни паноистик ва мероистик типлари фарқланади. Мeiroистик тухум йўлида трофоцитлар жойлашиб ооцитни озик билан таъминлайди. Уларнинг ҳосил бўлиши дрозифила пашшаси мисолида ўрганилган. Оогонийларнинг 4 марта бўлиниши туфайли 16 та ҳужайра ҳосил бўлади. Бу ҳужайраларда цитотомия яқунланмайди ва улар ўртасида цитоплазматик кўприк сақланиб қолади. 16 та ооцитдан фақат биттасида оогенез давом этиб, 15 таси трофоцитга айланади (39-расм). Трофоцитлар ядроси тез ўсади. Ооцитда эса цитоплазма тез ўсади, чунки унда озиқ модда бор. Иккинчи фарқли томони шундаки, ооцит мейоз бошланишида тетраплоид бўлса, трофоцитда эса хромосомалар сони кўпроқ бўлади. Трофоцитда ҳосил бўлган моддалар ооплазмага ўтиб туради. Баъзи зулукларда битта ооцитга 2000 тагача трофоцит тўри келади.



39-расм. Қўнғиз ооцити ва трофоцитлари (И.И.Соклов, 1966 бўйича).

**3. Етилиш** даврида ҳам худди сперматозоиддаги каби 2 марта бўлиниш: редукцион ва эквацион мейоз содир бўлади. Фарқи шундаки, 1 та биринчи тартибли овоцитдан 1 та тухум ҳужайра ҳосил бўлади. Бу ҳодиса ҳужайрада цитоплазманинг бир текисда тарқалмаслиги туфайли содир бўлади. Бўлингanda ҳосил бўлган ҳужайраларнинг бирида цитоплазманинг жуда оз қисми, иккинчисида эса деярли ҳаммаси кўчади. Натижада ҳосил бўлган ҳужайраларнинг бири катта, иккинчиси эса кичик бўлади. Кичик ҳужайра биринчи йўналтирувчи танача ёки қутбли танача деб аталади. У кейинчалик ривожланмайдиган 2 та ҳужайрага бўлинади. Катта ҳужайра овоцит деб аталади. Етилишнинг иккинчи бўлинишида бу катта ҳужайра яна иккита ҳужайрага бўлинади. Унинг бири кичик ҳужайра бўлиб, иккинчи йўналтирувчи танача ёки қутбли танача

деб аталади. Иккинчиси катта хужайра бўлиб, уни овоцит деб аталади. Бу хужайрада хромосомалар сони гаплоид тўпламда бўлади. Ҳосил бўлган 3 та кичик хужайра ядродаги хромосомалар сонини камайтиришда муҳим аҳамиятга эга. Ҳосил бўлган иккинчи тартибли овоцит етилган тухум хужайра ҳисобланади.

Тухум хужайранинг ривожланиши даврида сперматозоидникидек шаклланиш даврини ажратиб бўлмайди. Чунки етилган тухум хужайра уруғланишга тайёр ҳолда бўлади. Буни биринчи тартибли овоцит ҳосил бўлганда унда сариқлик моддасининг тўпланиши ва тухум пўстининг ҳосил бўлишидан ҳам билиш мумкин.

Баъзи ҳайвонлар тухумининг бирламчи пўсти овоцитнинг ўсиши тугалланмасдан ҳосил бўлади ва қалинлашиб кетади. Бирламчи ва иккиламчи пўстлар тухум ривожланиши тугамасдан ҳосил бўлса, ҳар иккаласида ҳам сперматозоид кирадиган микропиле тешикчалари ҳосил бўлади. Тухум пўстининг ҳосил бўлиши овогенез жараёнининг тугалланиши ҳисобланади. Сперматогенез билан овогенез таққосланса, сперматозоидларнинг кўпроқ ҳосил бўлишини таъкидлаш керак. Тухум хужайра эса битта ёки бир нечта ҳосил бўлиши мумкин. Бунинг сабаби, тухум хужайранинг тараққиёти анча узоқроқ давом этадиган жараёндир.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

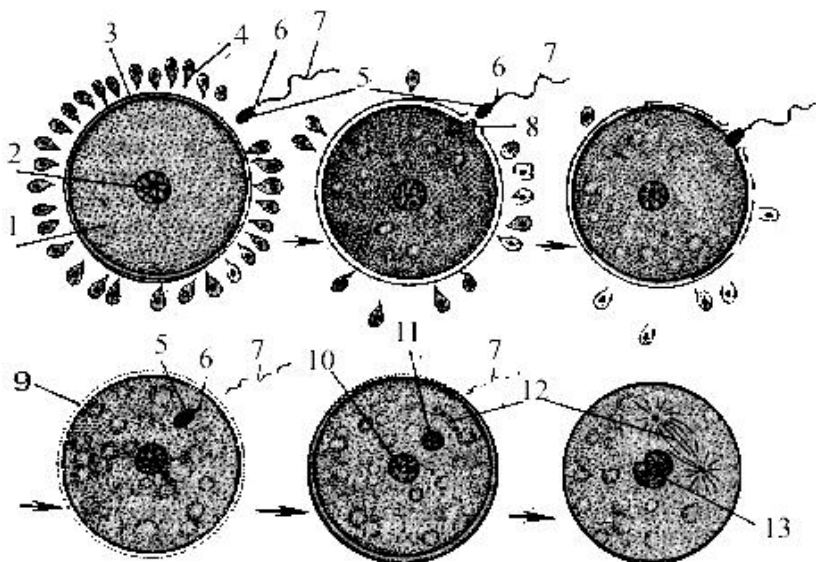
1. Хужайралар классификациясини айтиб беринг.
2. Жинсий органлар тараққиётини тушунтиринг.
3. Бирламчи жинсий хужайраларнинг пайдо бўлишини айтинг.
4. Эркаклик жинсий органларининг тузилишини айтинг.
5. Уруғдоннинг тузилишини айтиб беринг.
6. Урғочилик жинсий органларининг тузилишини айтинг.
7. Тухумдоннинг тузилишини айтиб беринг.
8. Овуляция ва менструация жараёнларини тушунтиринг.
9. Урғочилик жинсий жараёнининг гормонал бошқарилиши қандай амалга ошади?
10. Эркаклик жинсий жараёнининг гормонал бошқарилиши қандай амалга ошади?
11. Сперматозоиднинг тузилишини айтинг
12. Тухум хужайранинг тузилишини айтинг.
13. Сперматогенез ва унинг босқичларини айтиб беринг.
14. Овогенез ва унинг босқичларини айтиб беринг.
15. Тухум қобилиятининг ҳимоя вазифасини айтиб беринг.

### 3-БОБ. УРУҒЛАНИШ ЁКИ ОТАЛАНИШ

Юксак даражада тузилган барча ҳайвон ва ўсимликлар жинсий йўл билан кўпаяди. Жинсий кўпайишда тухум ва уруғ хужайралар иштирок этади. Бу эса ўз навбатида уруғланиш ёки оталанишдан бошланади. Уруғланишдан олдин урчиш жараёни содир бўлади. Урчиш иккита жинснинг, яъни эркак ва урғочи индивидларнинг ўзаро қўшилиши ҳисобланади. Икки хил жинсий хужайраларнинг - сперматозоид ва тухум хужайраларнинг ўзаро қўшилиши уруғланиш ёки оталаниш деб аталади (40-расм). Баъзан урчишдан уруғланишгача анча вақт ўтиши мумкин. Масалан, кўршапалакларда урчиш кузда содир бўлади. Сперматозоидлар урғочи индивиднинг тухум йўлларида сақланиб, баҳорда қулай шароит келиши билан уруғланиш содир бўлади. Л. Алматов қишда ёрлардан урчиган бир неча кўршапалакларни олиб келган. Иссиқ ва қулай шароитда сақланганда уларда қишда ҳам уруғланиш содир бўлганлигини кузатган. Уруғланиш натижасида зигота ҳосил бўлади. Зигота грекча *zigotos* - қўшилган деган маънони билдиради. Зигота ҳам битта хужайрадан иборат, аммо у соматик ва жинсий хужайралардан сифат жиҳатдан фарқ қилиб, унда ота-она белгилари бўлади. Эркак индивидлар сперматозоид ишлаб чиқариши, яъни сперматозоид ва у билан биргаликда суюқлик ишлаб чиқариш жараёни эйякуляция дейилади. Бу ҳодиса ҳам жуда мураккаб жараён ҳисобланади. Жинсий хужайралар етилгандан кейин оталаниш жараёни содир бўлмаса, улар тезда ҳалок бўлади. Шунинг учун уруғланиш мумкин қадар тезроқ содир бўлиши керак. Уруғланиш қаерда содир бўлишига қараб икки хилда бўлади:

1. Ташқи уруғланиш. Бунда жинсий хужайралар ташқи муҳитда - сувда, тупроқ ораларида ва бошқа жойларда ўзаро қўшилади, яъни урғочи (самка) тухум қўяди, эркак (самец) эса уни уруғлантиради. Бу ҳодиса эркак ва урғочи индивидлар ўзаро яқин масофага келганда содир бўлади, яъни улар жинсий хужайрани сувга ёки бошқа жойга чиқаришини бир-бирига ҳид ёки бошқа кимёвий моддалар орқали хабар беради. Бу жараёнга хулқ-атворлар ҳам таъсир этади. Бундай уруғланиш сувда яшайдиган ҳайвонларда, балиқларда, амфибияларда учрайди.

2. Ички уруғланиш. Бунда жинсий хужайралар она организмнинг жинсий органларида ўзаро қўшилади. Эркак жинсий хужайраларини ташқарига қўйиши мумкин. Урғочилари эса уни ўзининг жинсий тешикларига киритиб олади. Масалан, ҳаша-



40-расм. Уруғланиш жараёни босқичларининг кетма-кетлиги (В.Г.Елисеев, 1983 бўйича).

1-тухум хужайранинг цитоплазмаси; 2-тухум хужайранинг ядроси; 3-ялтироқ қобик; 4-фолликуляр эпителий; 5-сперматозоиднинг боши; 6-сперматозоиднинг бўйни; 7- сперматозоиднинг думи; 8- сперматозоидни қабул қилувчи дўнглик; 9-уруғланиш қобиғи; 10-урғоччилик пронуклеуси; 11-эркаклик пронуклеуси; 12-центриолалар ўртасидаги дук; 13-синкарион;

ротларнинг баъзиларида шу ҳолатни учратиш мумкин. Бу ташқи-ички оталаниш деб аталади. Баъзиларида эркаклари спермани урғочи жинсий органларига бевосита киритиб қўяди. Масалан, сут эмизувчиларда шундай бўлади. Бу ички оталаниш деб аталади. Баъзиларида ички оталаниш бўлса ҳам, эмбрион ташқи муҳитда ривожланади. Масалан, қушларда, рептелиларда шундай ҳолат кузатилади. Зулуқларнинг урчиш жараёни бошқа ҳайвонлардан фарқ қилади. Улар гермафродит бўлиб, уруғланиш ички бўлади. Жағли зулуқлар копулятив органи орқали сперматозоидларини урғочи жинсий органларига ўтказди. Балиқ зулуғида эса сперматозоидларни сперматофора ҳолида урғочи зулуқ терисининг устига қўяди. Сперматофора қўйилган жойдаги тери юмшайди ва тери орқали сперматозоид тухум йўлларига ўтади. Зулуқларда бундай урчишни А. О. Ковалевский аниқлаган ва уни тери орқали урчиш деб атаган.

Сперматозоидларнинг махсус парда билан ўралган капсула ҳолати сперматофоралар деб аталади. Сперматофоралар орқали урчиш ҳам ҳар хил бўлади. Баъзи ҳайвонларда сперматофоралар урғочи жинсий йўлига киргизиб қўйилади. Кейин сперматофора пардаси ёрилиб, сперматозоидлар тухум йўлига ўтади. Уруғланиш жараёнининг нормал ўтиши учун сперматозоидлар жинсий йўлларда анча масофани ҳаракатланиб босиб ўтиши лозим. Жинсий ҳужайраларнинг етилиб чиқиши бир йилда мавсумий, бир, икки марта, ҳар ойли, шунингдек, тартибсиз бўлади. Сперматозоид шаклангандан кейин жинсий йўллардаги секретлар билан аралашиб, спермани ҳосил қилади. Бир марта ажраладиган сперманинг ҳажми кўршапалакларда 5 мл, қўчқорларда 2 мл, ёввойи чўчқаларда 500 мл бўлади. 1 мл сперма таркибидаги сперматозоиднинг сони кўршапалакда 2 млн, қўчқорда 2-5 млн, ёввойи чўчқада 100.000 тагача бўлади. Эркакларнинг бир марта ажраладиган спермасининг ҳажми 3 мл, 1 мл сперма таркибида 40-50 млн сперматозоид бўлади. Одам бутун ҳаёти давомида 340.000.000.000.000 та сперматозоид ишлаб чиқаради. Одам тухум ҳужайрасининг диаметри 130 мкм, энг катта тухум акулаларнинг бир турида бўлиб, унинг диаметри 22 см, туяқушда эса 10 см ни ташкил этади

Наслсизлик устида иш олиб борган олимларнинг аниқлашича, уруғланиш нормал ўтиши учун жинсий ҳужайралар тўлиқ етилган бўлиши керак. Бундан ташқари, сперматозоидларнинг сони юқорида кўрсатилган сонда бўлиши керак. Чунки ана шундай кўп сондаги сперматозоидларнинг жуда оз қисми уруғланадиган жойгача, яъни тухум йўлигача етиб боради. Масалан, куёнларда 250-500, одамларда 700-900 та сперматозоид тухум йўлларигача етиб боради.

Ички уруғланадиган ҳайвонларга нисбатан ташқи уруғланиш содир бўладиган ҳайвонларда сперматозоид кўпроқ етишиб чиқади. Бу эса жинсий ҳужайраларнинг ўзаро учрашиш имкониятини оширади.

Уруғланиш жараёни 3 та кетма-кет босқичдан иборат: 1) гаметаларнинг яқинлашиши; 2) тухум ҳужайранинг фаоллашуви; 3) сингамия. Тубан организмларда эркаклик ва урғочилик жинсий ҳужайралар деярли бир хил катталиқда бўлади ва улар изогаметалар дейилади. Бу гаметалар генетик ва цитоплазма тузилиши жиҳатдан бир хил бўлади. Бундай гаметалар қўшилиши уруғланиш эмас, балки копуляция дейилади. Копуляция лотинча копуляцио - қўшилиш деган маънони билдиради.

**Моно ва полиспермия ҳодисалари.** Тухум ҳужайранинг уруғланиши учун битта сперматозоид керак бўлади. Уруғланишдан кейин иккала жинсий ҳужайраларнинг ядролари қўшилади ва битта организм тараққий эта бошлайди. Бу ҳодиса моноспермия деб аталади. Аммо 1890 йилда С. Рюккерт каптарнинг битта тухум ҳужайрасига 15-25 тагача сперматозоид кирганлигини аниқлаган. Бу ҳодиса полиспермия дейилади. Агар тухум ҳужайрага ортиқча сперматозоид кирса, ривожланиш бузилади. Бошқа сперматозоидларнинг центриоласи майдаланиш марказини белгилайди ва бирданига бир неча бластомерлар ҳосил бўлиб, эмбрион яшовчанлигини бузади. А. С. Гинзбург (1963) маълумотига кўра, тухум битта сперматозоид билан уруғлангандан кейин «тўсиқ» ҳосил бўлади ва «уруғланиш қобиғи» шаклланади.

Аммо баъзи ҳайвонларда полиспермия қонуният ҳолатида учрайди. Масалан, ҳашаротлар, ўргимчаксимонлар, қориноёқли моллюскалар, акуласимонлар, химерасимон балиқлар, думли амфибиялар, рептелилар, қушларда битта тухум ҳужайра бир нечта сперматозоид билан уруғланади.

### **Жинсий ҳужайраларнинг ўзаро таъсири**

Тухум ҳужайрадан ажраладиган моддалар сперматозоидга таъсир этиши ва уни ўзига жалб қилиши анча олдиндан маълум. Ф. Р. Лилли (1912-1921) аниқлашича, денгиз типратиканининг сувга тушган тухуми («тухумли сув») сперматозоиднинг ҳаракатини тезлаштиради. Бу модда эркак (самец)нинг ўзига ҳам ижобий таъсир кўрсатади. «Тухумли сув» денгиз юлдузи, моллюскалар, тўгарак оғизлилар, балиқлар ва амфибияларда ҳам аниқланган.

Тухум ҳужайрадаги уруғланишга ёрдам берадиган моддани Лилли (1919) фертилизин деб атади. Бу модда тухумнинг устида, пўстида бўлади ва гликопротеин ёки мукополисахариддан тузилган бўлиб, улар ҳам ҳар хил ҳайвонларда ҳам хил бўлади. Шунга кўра, фертилизин ҳам ҳар хил тухумда ҳам хил бўлади. Унинг молекуляр массаси 300.000 га тенг.

Сперматозоид цитоплазмаси устида антифертилизин моддаси учрайди. А. Тайлер (1958) фикрича, бу модда фертилизинга антиген-антитело ҳисобланади ва қулфга калит тўғри келгандек, бир тур ҳайвонларда бир-бирига тўғри келади, бошқа турларнинг жинсий ҳужайраларига тўғри келмайди. Шунинг учун ҳам табиатда ҳам хил тур ҳайвонларнинг жинсий ҳужайралари ўзаро



қўшилавермайди. Фертилизин баъзи ҳайвонларнинг тухумида бўлмайди ва улар бемалол уруғланади. Бу моддаларни М. Гартман (1940) гамонлар ёки гаметалар гормони деб атади. Тухум ҳужайра гормонини гиногамон, сперматозоид гормонини андрогамон деб атади. Тухум ҳужайрадаги гиногамон - 1 сперматозоидни фаоллаштиради, гиногамон - 2 ёки фертилизин жинсий ҳужайраларни ўзаро қўшилтиради. Сперматозоиддаги андрогамон - 1 ҳужайранинг ҳаракатини секинлаштиради, андрогамон - 2 тухум пўстини эритади.

И.И.Соколовская (1947) қуёнлар кам (1000 та) ёки қўп (100.000 та) сперматозоид ишлаб чиқарса, урғланиш содир бўлмаслигини кузатган.

Умуман, уруғланишда иштирок этадиган моддаларни 3 гуруҳга бўлиш мумкин:

1. Гамонлар - сперматозоид ҳаракатчанлигини оширувчи моддалар; улар ҳар бир турда ўзига хос бўлади.

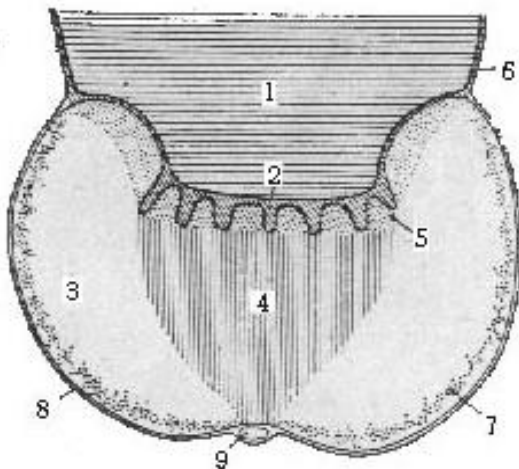
2. Гликопротеинлар - жинсий ҳужайралар алоқасини ўрнатувчи моддалар.

3. Лизинлар - тухум пўстини эритувчи моддалар.

**Сперматозоиднинг тухум ичига кириши.** Тухум ҳужайранинг устки қисми пўст билан қопланган. Тухум ҳужайрага сперматозоид қандай киради? Сперматозоид кўпчилик тухумларнинг ичига микропиле тешикчаси орқали киради. Бу тешик орқали тухум етилиши даврида озиқ моддалар киради. Аммо сперматозоид ана шу «тўсиқ» орқали ичкарига кириши лозим.

Электрон микроскоп орқали кўпчилик ҳайвонлар сперматозоидида акросома реакцияси содир бўлиши аниқланган. Бунгача сперматозоид боши ёрдамида механик равишда тухумни тешиб ичига киради, деб ҳисобланарди. Аммо бу ҳодиса механизми анча мураккабдир. Акросоманинг пўсти, халтаси, апикал халтаси фарқланади (41-расм). Акросома ҳосил бўлишида гольжи аппарати муҳим аҳамиятга эга. Сперматозоид тухум билан дуч келганда акросома пўсти ёрилади ва ингичка акросома ипини отади. Унинг узунлиги денгиз типратиканида 1 мкм, денгиз юлдузларида 25, осётр балиғида 5-8 мкм. Тухумнинг яқинлашиши билан акросома тухум пўстини ва унинг яқинлигини сезади. Бу сезувчи аппарат гранулалар қалин қаватдир. Акросома ипи тухум пўсти ва сариқлик қобиғи орқали ичкарига киради. Натижада уруғланиш конуси ҳосил бўлади. Сперматозоид боши микропиле тешигига кириши билан акросома ипи йўқолади. Сперматозоиднинг думи

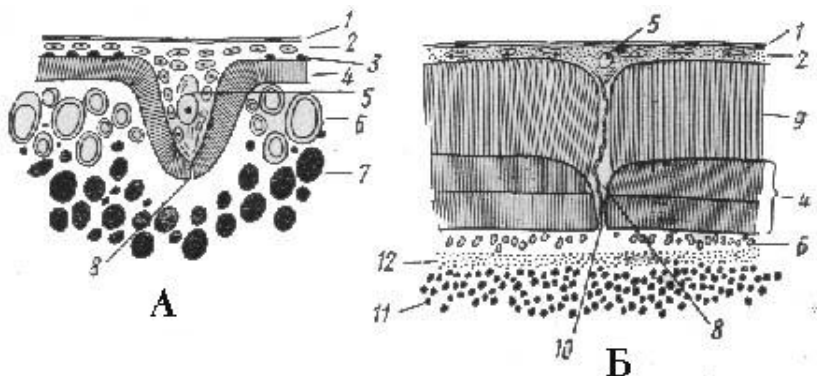
41-расм. Ҳалқали чу-  
валчанглар (Hydroides  
hexagonus) спермато-  
зоиди бошининг апи-  
кал қисми (Л.Колвин,  
А.Колвин, 1961 бўйича).  
1-ядро; 2-акросома ва  
ядро мембраналари  
ўртасидаги модда; 3-  
акросома халтасининг  
бўшлиғи; 4-акросома  
гранулеси; 5-акросома  
мембранасининг гра-  
нулали қавати; 6-ядро  
қобиғи; 7-акросома  
мембранасининг та-  
шқи гранулали қавати;  
8-плазматик мембра-  
на; 9-апикал халта.



узилиб, ташқарида қолади. Ўзи ичкарига кириб, тухум хужайра билан қўшилади. Қўшилиш олдидан тухум икки хил фаоллашади: 1. Импульсли фаоллашув. Бунда сперматозоид билан яқинлашганда тухум уни сезиб фаоллашади. 2. Кортикал фаоллашув. Бунда тухум пўстининг сперматозоидни қабул қилишигача ва ундан кейинги фаоллашуви тушунилади. Тухумнинг микропили тешиги оқсилли тиқин билан ёпилган бўлади (42-расм). Акросоманинг гиалуронидаза ферменти уни эритиб, сперматозоидга йўл очади ва сперматозоид тухум ичига киради, зигота ҳосил бўлади. Уруғланиш туфайли хромосомаларнинг диплоид набори тикланади, тухум хужайра кейинги жараёнлар учун фаоллашади. Уруғланишдан кейин жинсий хужайралар ядросининг қўшилишини биринчи марта 1875 йилда О. Гертвиг аниқлаган.

Е. Батайон назариясига кўра, уруғланмаган тухумнинг ўзига хос хусусияти шундаки, унинг нафас олиши пасайганлиги учун мураккаб ҳолатда бўлади. Уруғланиш қобиғининг қалинлашиши уруғланиш ёки тухум хужайраларни сунъий фаоллаштириш орқали амалга оширилади. Бунда токсин моддалар ҳам тухум пўстидан чиқиб кетади. Тадқиқотларнинг кўрсатишича, ҳақиқатдан ҳам уруғланмаган тухум мураккаб ҳолатда бўлади. Аммо уруғланишдан кейин қандай қилиб тухум бундай ҳолатдан чиқиши ҳозирча номаълум.

Ж. Лёб нина танлиларнинг тухумини турли хил органик моддалар билан фаоллаштирди. Натижада тухумнинг пўсти эриб



42-расм. Микропиле тешигининг тузилиши (О.Ф.Сақун, Н.А.Буцкой, 1964 бўйича).

А-сирт балиғининг етилган ооцитини микропиле тешиги; Б-осетр балиғининг ооцитини микропиле тешиги; 1-бириктирувчи тўқималардан иборат бўлган қобиқ; 2-фолликуляр қобиқ; 3-субстратга бириктирувчи дўнгалар; 4-радиал қобиқ; 5-охирги хужайра; 6-кортикал альвеола; 7-сариклик; 8-микропиле канали; 9-ялтироқ қават; 10-микропиле тешиги; 11-кичик донатор сариклик; 12-пигмент.

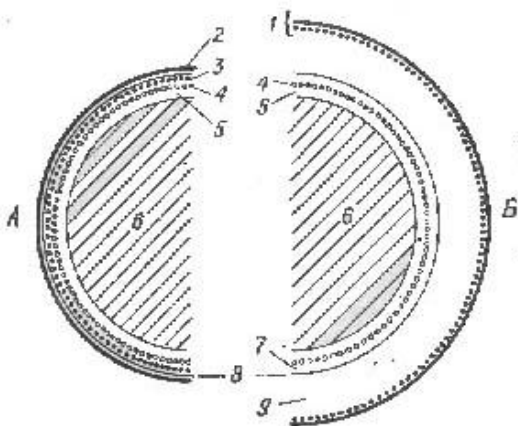
кетиб, тухумнинг ўзи нобуд бўлди. Бақа икрасининг пўстига игна билан таъсир этганда ривожланиб, жинсий вояга етган бақа ҳосил бўлган. Ана шуларга асосланиб, Лёб уруғланишни қуйидагича тушунтиради: дастлаб тухум пўстининг маълум жойи оксидланиш туфайли емирилади (ундан сперматозоид тухумнинг ичига киради), кейин қандайдир омиллар тухум пўстининг ҳаммасини емирилишдан сақлайди ва нормал нафас олишни тиклайди.

XX асрнинг 50-йилларида америкалик эмбриолог Гейльбрун уруғланишда кальций катта аҳамиятга эга эканлигини ишботлади. Кейинчалик бошқа америкалик тадқиқотчи Рунстрём тухум устида ферментларнинг фаоллигини пасайтирувчи модда борлигини айтди. Булардан ташқари, уруғланишда лизосома, митохондрия ҳам иштирок этади.

**Уруғланиш қобиғи.** Тухум ичига сперматозоид кириши билан икки жараён содир бўлади: 1. Цитоплазма устида содир бўладиган физико-кимёвий жараён; 2. Уруғланиш қобиғи ҳосил бўлиши. Бу ҳодисалар Ж. Рунстрём (1950-1963) ва Л. Ротшильд (1956) лар томонидан денгиз кирписида яхши ўрганилган (43-расм).

43-расм. Денгиз типра-  
тиканининг уруғланма-  
ган (А) ва уруғланган (Б)  
тухуми тузилишининг  
схемаси (Ж.Рунстрем,  
1952 бўйича).

1-уруғланиш қобиғи; 2-  
сариклик қобиғи; 3-грану-  
лули қават; 4-пигмен-  
тли гранула қавати; 5-  
ички протоплазматик  
қават; 6-сариклик (эн-  
доплазма); 7-экстраграну-  
лули зона; 8-тухум  
цитоплазмасининг та-  
шқи юзаси; 9-периви-  
теллини бўшлиқ.



Тухумнинг шилимшиқ қобиғи тагида сарик қобик, ундан кейин цитоплазмадаги кортикал гранула (кортекс) қатлами жойлашган. Шилимшиқ қобикда гликопротеин табиатли 20% аминокислота, 80% полисахаридлар бор. Кортикал қатламнинг қалинлиги 1,5-2 мк, кортикал грануланинг диаметри 1 мк. Уларнинг сони эса битта тухумда 30 000 га яқин бўлади. Уруғланмаган тухумда кортикал гранулалар цитоплазма ичида тарқалган бўлади.

Сперматозоиднинг тухум пўстига кирган жойидан тезда био-  
кимёвий жараёнлар содир бўлиб, 2 секунд ичида кортикал  
гранулалар йўқолади. Экзоцитоз натижасида кортикал гранула  
сариклик пўстига бирлашади ва тухумнинг плазматик мембра-  
наси таркибига ўтади. Бу ҳосил бўлган тузилма уруғланиш қобиғи  
деб аталади. Бу жараён сперматозоид тухум ичига киргандан  
кейин 2 минут ичида содир бўлади. Уруғланиш қобиғи бошқа  
сперматозоиднинг тухум ичига киришига йўл қўймайди.

Кортикал грануланинг уруғланиш пўстига қатнашмаган қисми  
бир қатор бўлиб терилади ва юпқа гиалинли мембрана ҳосил  
қилади. Уруғланиш пўсти цитоплазма четидан ажралади ва унинг  
ўрнини перивителлини бўшлиқ дейилади ва у суюқлик билан  
тўлади. Уруғланишдан кейин бошқа сперматозоидлар уруғла-  
ниш пўстидан ичкарига кира олмайди.

Сперматозоиднинг тухумга кирган жойи бўртиб чиқади. Бу  
жой уруғланиш бўртиги дейилади. Сперматозоид тухумга кир-  
гандан кейин думи, митохондрияси ва бошқа органоидлари йў-  
қолади. Ҳар иккала жинсий ҳужайранинг ядролари шишади ва

марказга келади. Ядро пўсти эриб кетади ва иккала ядро бир-бири билан қўшилади. Бу ҳодиса сингамия дейилади. Шу билан уруғланиш тугайди.

Тухум уруғланиши билан унда қуйидаги биокимёвий ўзгаришлар содир бўлади:

1. О. Варбург (1908) аниқлашича, денгиз кирписи, асцидия, ҳалқали чувалчанглар тухуми уруғланиши билан кислород кўп сарфланади, моллюскаларда кислород сарфи (нафас олиш) пасаяди.

2. Уруғланишдан 10 минут ўтгандан кейин углевод алмашини кучаяди.

3. Тезда эркин аминокислоталар кўпаяди, бу диссимилияция жараёни натижаси бўлса керак.

4. Фосфат, калий ва кальций алмашинуви кучаяди.

5. Протеолитик ферментлар фаоллиги ошади.

6. Тухум пўстининг ўзгарувчанлиги ошади.

7. Тухум ҳамма муҳим моддаларни - оксиллар, нуклеин кислоталарни синтезлайди.

Ташқи уруғланишда (балиқлар, амфибиялар) ташқи муҳит омиллари катта аҳамиятга эга.

Баъзи тузлар -  $\text{NaCl}$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{MgCl}_2$  ва гидроксил иони уруғланиш учун зарур бўлган шароит яратади. Кислотали муҳитда уруғланиш содир бўлмайди. Кучли ишқорий муҳитда жинсий ҳужайралар қўшилса ҳам, зигота ривожланмайди. Баъзан тухумдондан бир вақтда бир неча тухум ҳужайра етилиб чиқади. Кўп туғадиган ҳайвонларнинг тухумдонидан фолликулалар кўп етилади ва шунча тухум ҳужайра етилади.

Сперматозоидлар уруғланиш жойига, яъни тухум йўлларига қисқа вақтда етиб боради. Жумладан, сичқонларда 15 минутда, куёнлар ва одамларда 3 соатда етиб боради.

Уруғланиш жараёни жуда тез бўлиб ўтади. Масалан, гидрларда 10 секундда уруғланиш тугайди.

Сперматозоид тухум ичига кирганда уларнинг цитоплазмаси қўшилиб кетади ва ядролари бир-бирига яқинлашади. Сперматозоиднинг ядро мембранаси йўқолиб, хромосомалари цитоплазмага тарқалади. Бўлиниш дукчаси ҳосил бўлиб, унинг икки томонида тухум ва сперматозоид хромосомалари терилади. Шунинг билан уруғланган тухум ҳужайра ёки зигота ривожланишининг кейинги босқичига, яъни майдаланишга тайёр бўлади. Тухумнинг уруғланишидан ва фаоллашувидан майдаланишигача 4 та асосий босқич бўлиб ўтади:

1. Мейознинг тугаши - ядронинг мембранаси йўқолади ва тухум ядроси мейозни тугатади.

2. Тухум пўстида уруғланиш дўнгчаси ҳосил бўлиб, сперматозоидни ўраб олади ва у қисқариб, сперматозоидни ичкарига тортади. Бу пайтда сперматозоиднинг акросомаси тухум пўстидаги микропиле тешигининг оқсилли тиқинини эритиб, ичига кириб олади.

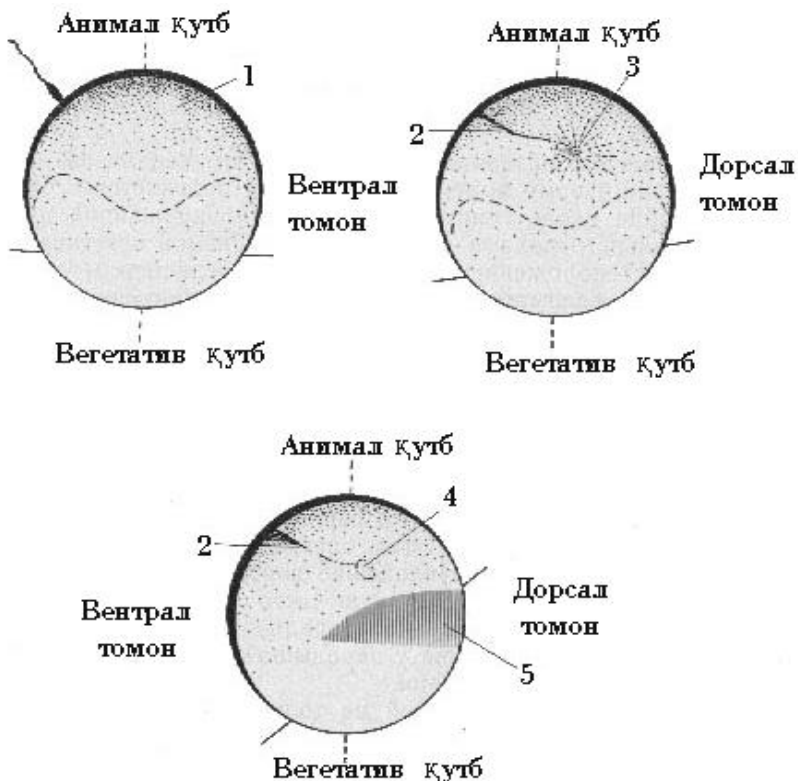
3. Сперматозоидларга тўсқинлик қилиш. Деярли ҳамма ҳайвонларнинг тухумига битта сперматозоид киргандан кейин тухумда уруғланиш қобиғи ҳосил бўлиб, бошқа сперматозоиднинг киришига тўсқинлик қилади.

4. Уруғланган тухумнинг шаклланиши. Уруғлангандан кейин тухум юмалоқ шаклга киради. Тухум мембранаси тузларни ва бошқа керакли моддаларни ўтказувчан бўлиб қолади.

**Ооплазматик сегрегация.** Уруғланишдан кейин тухум ҳужайранинг ҳар хил қисмини ҳар хил бўлақларга бўладиган жараён ооплазматик сегрегация деб аталади. Бу жараён уруғланишдан кейин эмбрионал ривожланиш учун муҳим аҳамиятга эга. Сегрегация баъзи ҳайвонларда майдаланишгача, баъзи ҳайвонларда эса майдаланиш даврида ҳам давом этади.

Баъзи ковакичлиларда сегрегация ооплазманинг ташқи ва ички қаватларга ажралиши билан якунланади. Қориноёқли моллюскаларда сегрегация майдаланиш жараёнида содир бўлади. Асцидияларда сегрегация туфайли вегетатив қутбдаги цитоплазмада сариқлик ва митохондрия кўп тўпланади, анимал қутбдаги цитоплазма тиниқ бўлиб, сариқлик бўлмайди. Ана шу моддалар кейинчалик эмбрион ҳужайралари таркибига киради. Жумладан, экватордаги сариқ ўроқдан мезодерма, қўнғир ўроқдан хорда, вегетатив қутбдаги цитоплазмадан энтодерма, анимал қутбдаги цитоплазмадан эктодерма ҳосил бўлади (44-расм). Шундай қилиб, сегрегация жараёни эмбрионал ривожланиш, айниқса, унинг қисмлари ҳосил бўлиши учун муҳим аҳамиятга эга.

**Эмбрион жинсига гормонал таъсир этиш.** Жинсий безлар ёки бошқа органларнинг маҳсулотлари эмбрион жинсининг пайдо бўлишига таъсир этади. Бундай салбий таъсир туфайли «фримантизм» деган организм пайдо бўлади. Бунда эмбрионлар ўртасида умумий қон айланиш системаси ҳосил бўлади. Бундай эмбрионлар тараққиёти давомида эркак эмбрион зарар кўрмайди, аммо урғочи эмбрион фримантинага (псевдогермафродитизм) айланади. Бундай ҳолат одамда учрамайди. У қорамол, қўй,



44-расм. Амфибиялар тухумида уруғланиш ва кулранг ўроқ ҳосил бўлиши (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

Юқори чапта: сперматозиднинг тухум билан яқинлашуви; юқори ўнгда: тухум ва сперматозид пронуклеусини яқинлашуви ва кортикал реакция бошланиши; пастда: кортикал реакция туфайли кулранг ўроқ ҳосил бўлиши: 1-тухум ядроси; 2-сперматозид йўли; 3-пронуклеуслар; 4-ядро; 5-кулранг ўроқ.

эчки, чўчка ва бошқа ҳайвонларда кузатилган. Бундай нотўғри ривожланиш урғочи эмбрионнинг жинсий безига эркаклик жинсий безининг таъсири туфайли содир бўлади. Балиқлар тараққиётининг дастлабки босқичларида эркакларини эстроген гормони билан озиқлантирилса, урғочи индивидга айланиши мумкинлиги исботланган. Урғочи индивидларни андроген гормон билан озиқлантирилса, эркак индивидга айланиши мумкин. Сут эмизувчиларга жинсий гормонларни инъекция қилинганда иккиламчи жинсий белгилар ўзгаришига,

гонадаларнинг жароҳатланишига олиб келиши мумкинлиги исботланди. Аммо бундай йўл билан гонада бошқа жинсий безга айланмайди. Вольф ва Мюллер каналлари шаклланишининг генлар билан бир қаторда жинсий безларнинг гормонлари ҳам бошқаради. Товушқонлар эмбрионига уларнинг ҳаётчанлигини бузмасдан таъсир этиш орқали юқоридаги фикрлар исботланди.

Ҳайвонни охта (кастрация) қилиш чорвачилиқда кенг фойдаланиладиган усул ҳисобланади. Бу усул эркак молларни сўқимга боқиш учун қўлланилади. Агар эркак эмбрион 19 кундан олдин ахталанса, мюллер канали сақланиб қолади, лекин ташқи жинсий белгилари урғочи индивидга ўхшамайди. Худди шу тажрибани 24 кундан кейин ўтказилса, эркак эмбрион тараққиёти нормал ўтади. 19-24 кунда бу тажриба ўтказилса, турли шаклдаги гермафродитизм пайдо бўлиши мумкин. Урғочи индивидга кўп миқдорда андроген гормони берилса, уларда эркаклик жинсий белгилари пайдо бўлиши кузатилган. Каламушларнинг эркак эмбрионига антиандроген (сиротеран) берилганда улар гавдасининг ташқи томонида урғочи индивиднинг ташқи жинсий белгиларига ўхшаш бўлган белгилар пайдо бўлиши тажрибаларда исботланган.

### **Сунъий уруғлатиш**

Уруғланиш жараёнини экспериментал ўрганиш сунъий уруғлатиш усулларини ишлаб чиқишга олиб келди. Уруғланишда жинсий ҳужайралар ташқи муҳитда ёки она организмида табиий равишда қўшилади. Уруғлатишда эса спермалар урғочилик жинсий йўлларига инсон томонидан юборилади. Демак, уруғланиш билан уруғлатишни бир-биридан фарқлаш керак.

Сунъий уруғлатиш дастлаб XVII асрда совуққонли ҳайвонларда бақа, қурбақа, кейин эса иссиққонли ҳайвонларда синаб кўрилган.

Бу усулдан чорвачилиқда кенг фойдаланилади. Энг яхши зотли эркак ҳайвонларнинг спермаси олиниб, сунъий суюқликларда сақланиб, юзлаб, минглаб урғочи ҳайвонлар уруғлантирилади. Бу усулни чорвачилиқда қўллашни биринчи бўлиб М.Ф.Иванов ишлаб чиққан.

Сунъий уруғлатиш туфайли кўплаб бола олиш урғочи ҳайвон физиологик ҳолатининг ёмонлашишига, зотнинг бузилишига олиб келди. Шунинг учун ҳам кейинги пайтларда бу усулдан фойдаланиш чегараланмоқда.



Н.Ф.Червинский онтогенез қонуниятларининг чорвачилиқдаги аҳамиятини аниқлаган. У тараққиётнинг нормал ва нотўғри ривожланишини ўрганишнинг аҳамиятини кўрсатиб берган эди.

Червинский эмбрионализм ва инфантализм рўй беришининг сабабларини аниқлаган. Эмбрионализм деб организмнинг эмбрионал тараққиёти даврида ўзгариш содир бўлиши, яъни ўсишнинг секинлашуви, баъзи органларнинг (қўл, оёқ) яхши тараққий этмаслиги тушунилади. Инфантализмда эмбрион тараққиёти даврида ўзгаришлар содир бўлмайди, аммо постэмбрионал тараққиёт даврида ҳар хил ўзгаришлар пайдо бўлади. Эмбрионализм она организмнинг ҳомиладорлик пайтидаги овқатланишига боғлиқ.

Чорвачилиқда эмбрионнинг пайдо бўлиш вақтини аниқлаш, ҳомиладор ҳайвонларга бериладиган овқатнинг таркиби ва муддатларини билиш муҳим аҳамиятга эга. Кучли овқат гавда қисмларининг яхши ривожланишига ёрдам берса, ёмон овқат эмбрионнинг ўсишини секинлаштиради.

Овқатнинг сифат ва миқдорини яхшилаш учун гормонлар, витаминлар ва бошқа биологик фаол моддалардан фойдаланиш орқали эмбрион равнақини самарали бошқариш мумкин. Қўйлар устида олиб борилган тажрибалар шуни кўрсатдики, уларнинг ҳомиладорлиги 90 кунга борганда овқатининг сифатини яхшилаш зарур. Агар эмбрион биттадан кўп бўлса, бу ишни одинроқ бошлаш лозим.

Эмбрион ривожланиши учун ҳарорат муҳим аҳамиятга эга. Бақасимон балиқлар ривожланаётган сувнинг ҳарорати 7-26°C, оқ бақа ва белугада 7-17°C, чўртган балиқда 6-21°C, баъзи амфибияларда 8,6-36°C бўлиши керак.

Судралиб юрувчилар тухумининг ривожланиши учун 22-35°C ҳарорат бўлиши керак. Игуаналар тухуми нормал ривожланиши учун 30°C ҳарорат зарур. Агар ҳарорат 6-10°C гача пасайиб кетса, эмбрион ҳалок бўлади. Тошбақа тухумининг тараққиёти учун ҳарорат кечаси 18-20°C, кундузи 27-30°C бўлиши керак. Тимсоҳлар тухумининг ривожланиши учун 32°C энг қулай бўлиб, 26°C дан паст ва 38°C дан юқори ҳароратда тухумлар ҳалокатга учрайди.

Қушлар эмбриони ҳароратнинг кескин ўзгарувчанлигига чидамайди. Лекин баъзи қушлар тараққиёти паст ва юқори ҳароратда ҳам ўтаверади. Жумладан, гўнг қарға 24-34°C, укки 37,5-38,5°C да ривожланади. Император пингвини 60-70°C совуқда тухум қўйиб жўжа очади.

Қушлар ривожланишининг бошланишида диапауза содир бўлади, яъни бластодермик пуфакча даврида ривожланиш секинлашади. Бу жараён муҳим аҳамиятга эга бўлиб, қушлар ҳамма тухумини қўйиб бўлгандан кейин унинг устига ўтиради, яъни босади. Янги қўйилган тухум уруғланган бўлса, у бластодермик пуфакча давригача ривожланган бўлади. Ривожланиш давом этиши учун ташқарига қўйилган тухумга она гавдасининг иссиқлиги зарур. Шунинг учун ташқарига қўйилган тухумнинг устига қуш ўтирмагунча ривожланиш ниҳоятда секинлашган бўлади. Бу жараён диапауза дейилади.

### Жинсни аниқлаш

Эмбрион жинси жинсий ҳужайралардаги гаплоид наборли гоносома (жинсий хромосома) ларга боғлиқ. Партеногенетик, гиногенетик ва андрогенетик формаларда жинс ота ёки она гоносомалари билан аниқланади. Агар гетерогаметали бўлса, иккита ҳар хил гоносома-XY, WZ орқали, агар гомогаметали бўлса, иккита бир хил гоносома-XX, ZZ орқали аниқланади.

Агар эркаклик жинси гетерогаметали бўлса, урғочи учун XX, эркак учун XY, агар урғочи гетерогаметали бўлса эркак учун ZZ, урғочи учун ZW белгиларидан фойдаланилади (3-жадвал).

Генетик жиҳатдан хромосома формуласи бир хил бўлса ҳам, жинсни аниқлаш механизми ҳар хил бўлиши мумкин. Сут эмизувчиларда Y-хромосома эркаклик жинсни белгилайдиган генга эга. Аммо баъзи турларида (Hemiptera) Y-хромосома бўлмайди, эркак жинс X-хромосома билан аниқланади. Баъзи сут эмизувчиларда урғочилари- $X_1X_1X_2X_2$ , эркаклари  $X_1X_2Y$ , баъзиларида XX,  $XY_1Y_2$  хромосомалари учрайди. Бундай ҳолларда жинсни

#### 3-жадвал

### Ҳайвонларда жинсни аниқлаш учун хромосома формуласи

(К.Г.Газарян, Л.В.Белоусов, 1983 бўйича)

♀	♂	Мисоллар
XX	XY Эркаклик гетерогаметаси	Қўпчиллик сут эмизувчилар, амфибиялар, ҳашаротлар
ZW Урғочилик гетерогаметаси	ZZ	Қушлар, рептелиялар, баъзи амфибиялар, ҳашаротлар

аниқлашда адашмаслик лозим.

Партеногенез, гиногенез ва андрогенезда жинсий кўпайиш фақат битта жинс хромосомалари иштирокида содир бўлади. Агар хромосомалар диплоид наборда бўлмаса, зигота нобуд бўлади. Аммо асаларининг эркаги гаплоид, урғочиси диплоид хромосома наборга эга. Партеногенез, гиногенез ва андрогенезда диплоид наборли организмлар жинси қуйидагича аниқланади:

Партеногенез (мейоз ва гиногенез)

Гетерогаметали жинс:

Эркак гаметалар X, диплоид XX урғочи

X, диплоид XX урғочи

Урғочи гаметалар Z, диплоид ZZ эркак

W, диплоид WW летал

Партеногенез (амейоз) (хромосома қисқармайди)

Гетерогаметали жинс:

Урғочи гаметалар WZ, диплоидсиз WZ урғочи

Андрогенез

Гетерогаметали жинс:

Эркак гаметалар X, диплоид XX урғочи

Y, диплоид YY летал

Урғочи Z, диплоид ZZ эркак

W, диплоид WW летал

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Уруғланиш нима? Уруғланиш ва урчишнинг фарқини айтинг.
2. Уруғланишнинг қандай турлари бор?
3. Моно ва полиспермия ҳодисаларини тушунтиринг.
4. Жинсий ҳужайраларнинг ўзаро алоқасини тушунтиринг
5. Сперматозоиднинг тухум ичига кириши қандай содир бўлади?
6. Уруғланиш қобиғи нима?
7. Сунъий уруғлатиш ва унинг амалий аҳамиятини айтинг.
8. Ооплазматик сегрегація нима?
9. Жинсни аниқлаш механизминини айтинг.
10. Эмбрион жинсини гормонал ўзгартириш мумкинми?
11. Кастрация ва унинг аҳамиятини айтинг?
12. Уруғланиш ҳақидаги Ж.Лёб ва Е.Батайон назарияларини айтиб беринг.

#### 4-БОБ. БЎЛИНИШ ЁКИ МАЙДАЛАНИШ

Уруғланишдан маълум вақт ўтгандан кейин зиготанинг бўлиниши майдаланиш ёки бўлиниш деб аталади. Бу жараён зиготанинг кўп хужайрали эмбрионга айланишига сабаб бўлади.

Майдаланиш механизмлари қадимдан ўрганилиб келинмоқда. Майдаланиш натижасида ҳосил бўлган хужайраларни баъзи олимлар бўшлиқ деб атаган бўлса, Мальпиги халтача, К. Ф. Вольф пуфакчадан иборат деб билган. Л. Окен тубан ҳайвонлар инфузориялардан тузилган, деб тахмин қилган.

1803 йилда Д. Линк ўсимликни қайнатиб, П. Мелдегавер ўсимликни чиритиш (моцерация) йўли билан хужайраларини ажратиб олган. 1842 йил К. Негели хужайра бўлиниши учун унинг ядроси бўлиши шартлигини аниқлаган. М. Рускони (1826) ва К. М. Бэр (1834) ҳайвон тухум хужайрасининг бўлинишини аниқлади. 1846 йилда К. М. Бэр денгиз типратиканида, 1850 йилда Н. А. Ворцек моллюскаларда уруғланган тухум хужайранинг ядросидан бластомерларнинг ядроси пайдо бўлишини аниқлаган. Э. Страсбургер (1875) ҳайвон ва ўсимлик хужайраларининг бўлиниши бир хил бўлишини аниқлаган.

XIX асрнинг 70-йилларида барча олимлар олдида хужайра бўлинишдан ташқари яна қандай йўллар билан пайдо бўлиши мумкинлигини аниқлаш ҳақидаги савол турган эди. Э. Страсбургер «Хужайранинг бўлиниши ва пайдо бўлиши» номли китобида хужайранинг бўлинмай эркин ҳолатда келиб чиқишини гулли ўсимликлар гулидаги эмбрион пуфакчасида кўриш мумкинлигини айтган. Лекин 1879 йилда Страсбургер эркин ҳолатда хужайра келиб чиқишини қайтадан кўриб чиқиб, ўзининг олдинги фикрларидан қайтди. Эркин ҳолатда хужайра пайдо бўлмайди, балки бўлиниш натижасида бир-биридан пайдо бўлади. Шундай қилиб, хужайранинг бўлиниш тарихи бутун ўсимлик ва ҳайвонот олами тарихига тенг.

Ҳар қандай хужайранинг ҳаёти ота-она белгилари билан таъминланган ҳолда бошланади ва маълум вақтдан кейин бу хужайранинг ҳаёти ниҳоясига етиб, янги иккита хужайрага бўлинади. Бу жараён нормал ҳолатларда тўхтовсиз давом этади.

Бўлинишнинг асосий вазифаси зигота органоидларининг икки ҳисса ортиши, қиз хужайраларга бу қисмларнинг тенг тақсимланишидир. Бу жараённинг энг муҳим хусусияти шундаки, генетик ахборотни ташийдиган молекулаларни янги хужайраларга тўла ва тенг ўтказиш ҳамда тақсимлашдан иборат. Бу вазифаларни

бошқарадиган нуклеин кислоталар - ДНК ва РНК нинг аниқла- ниши ҳозирги замон биология фанининг улкан ютуқларидан биридир.

Урувланиш натижасида ҳосил бўлган зигота олдин икки бла- стомерга, улар 4 тага, 8 тага, 16 тага, 32 тага, 64 тага ва ҳоказо бўлиниб кетаверади (45-расм). Зигота йирик ҳужайра бўлса, ун- дан ҳосил бўладиган бластомерлар ўсишга улгурмасдан борган сари кичиклашиб, нормаллашиб бораверади. Шундай қилиб, ооге- нез даврида бузилган ядро-цитоплазма нисбати яна тикланади, яъни цитоплазма кўпаймайди, ДНК ҳар бир митоз бўлинишда икки ҳисса ортади Жумладан, денгиз типратикани ооцитида ядро- цитоплазма нисбати ўсишгача 1/6, етилган ооцитда 1/550, циклоп ооцитида ўсишгача 1/15, етилган ооцитда 1/1260 нисбатда бўлади. Демак, ооцит денгиз типратиканида 91 марта, циклопда 84 марта катталашган. Бундай катталаниш учун ооцит 6-7 марта бўлини- ши лозим. Зиготани майдаланишга мажбур этувчи омиллардан бири ядро - цитоплазма нисбатининг тенг эмаслиги ҳисоблана- ди.

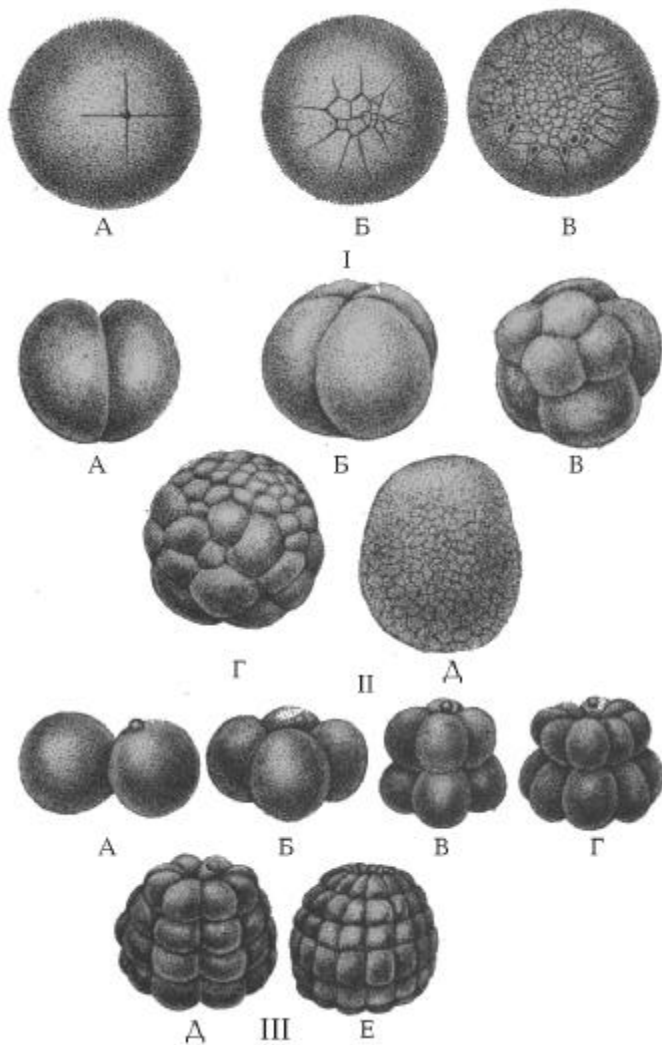
Бўлиниш ёки майдаланиш натижасида ҳосил бўлган ҳужай- ралар бластомерлар деб аталади. Бластомер грекча бласт - кур- так, мерос - бўлак, қисм деган маънони билдиради. Бластомер- ларнинг тўплами бластодиск дейилади. Бластомерларни бири- дан иккинчисини ажратувчи чизиқ бўлиниш эгатлари ёки май- даланиш эгатлари деб аталади. Улар ҳар хил йўналган бўлади. Шунга кўра, анимал қутбдан вегетатив қутбга қараб ўтувчи ме- ридионал, экватор бўйлаб ўтувчи экваториал, экваторга парал- лел ўтувчи тангенциал эгатлар фарқланади.

Бўлиниш эгатлари ҳужайранинг киритмалардан ҳоли бўлган қисмида жойлашувчи ва соф плазмада жойлашган бўлиниш ур- чуғининг ҳолати билан белгиланади (46-расм).

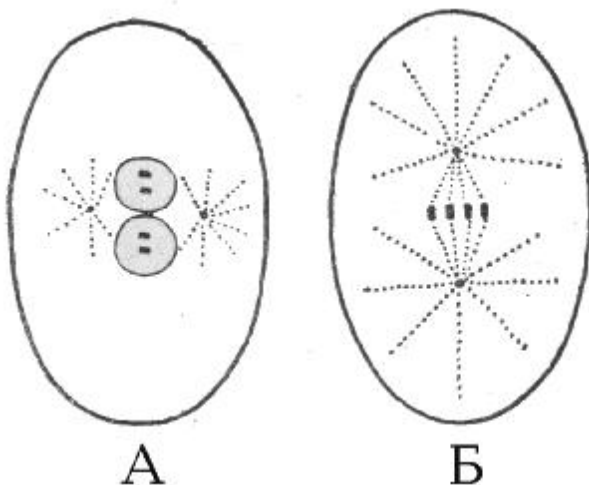
Шунингдек, бўлиниш эгатларининг ҳосил бўлиш тезлиги ту- хумдаги сариқлик миқдорига тескари пропорционалдир.

Майдаланиш даврида энг муҳим жараёнлардан бири майда- ланиш чизигининг ҳосил бўлишидир. К. Кавамуранинг кузати- шича, ҳужайранинг митоз аппаратини марказдан бирор томон- га силжитилса ёки уни  $90^\circ$  га бурилса, майдаланиш чизигининг ўрни ҳам шунга қараб ўзгаради.

И. Хиромото денгиз типратиканининг тухумидан митотик аппаратнинг микроманипулятор - томизгич орқали ажратиб олишга эришди. Агар митотик аппарат ҳужайра бўлинишидан

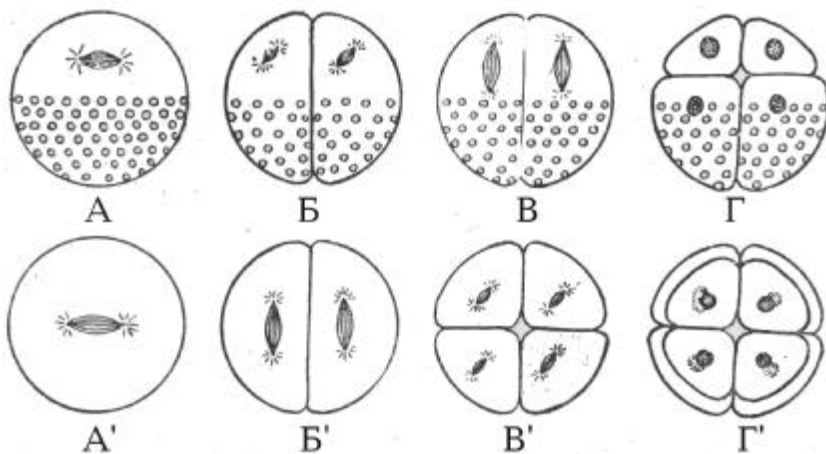


45-расм. Майдаланиш типлари (В.Г.Елисеев, 1983 бўйича).  
 I-ланцетник тухумининг тўла ва тенг майдаланиши; А-Е-2, 4, 8, 16, ва 64  
 бластомерли босқич; II-минога тухумининг тўла, нотекис майдаланиши;  
 А-Г-майдаланиш босқичлари; Д-бластула; III-товуқ тухумининг диско-  
 диал майдаланиши; А,Б,В-майдаланиш босқичлари.



46-расм. Юмалоқ чувалчанглар тухумининг майдаланишида биринчи бўлиниш дукининг ҳосил бўлиши (П.П.Иванов, 1937 бўйича).  
 А-пронуклеусларнинг яқинлашиши; Б-бўлиниш дуки.

олдин ажратиб олинса, бўлиниш содир бўлмайди. Агар бўлиниш бошлангандан кейин митотик аппарат ҳужайрадан ажратиб олинса ҳам бўлиниш содир бўлади (47-расм).



47-расм. Бўлиниш дукининг ён ва анимал қутбдан кўриниши (Б.П.Токин, 1987 бўйича).  
 А, А'-биринчи майдаланиш; Б, Б'-иккинчи майдаланиш; В, В'-учинчи майдаланиш; Г, Г'-учинчи майдаланишдан кейин бластомерларнинг жойлашиши.

Хужайрани маълум миқдорда ушлаб туриш вазифасини ядро бажаради. Агар хужайранинг маълум қисми кесиб олинса, у ўсиб, олдинги ҳолати тикланади. Агар хужайрада митоз содир бўлиб, лекин хужайра бўлинмаса, яъни эндомитоз содир бўлса, бу хужайра икки баробар катта бўлиши мумкин (Д. Мэзия, 1966).

Хужайрадаги ядролар митоз орқали уруғланган тухумдан пайдо бўлади. Шунга кўра, уларнинг катталиги ҳамма хужайраларда бир хил бўлади. Лекин организмда ҳар хил катталиқдаги хужайралар учрайди. Хужайрадаги хромосомалар сони унинг катталигига мос бўлиши керак. Организмда энг катта хужайралар сўлак безининг хужайралари бўлиб, уларда ДНК 500-1000 та тўплам ҳосил қилади. Хромосоманинг фаоллиги хужайранинг ёшига ва типига боғлиқ.

### Майдаланиш турлари

Бўлиниш ёки майдаланиш икки хилда бўлади:

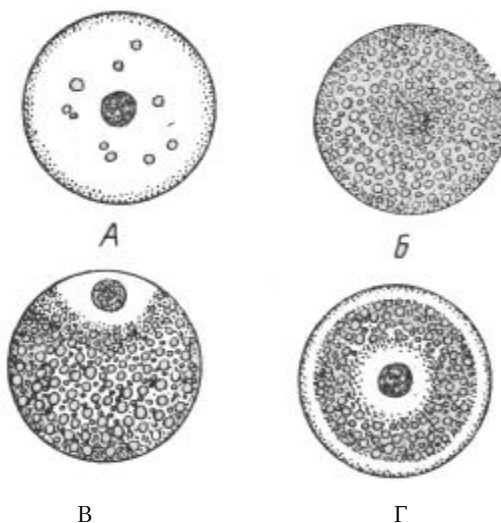
1. Тўла майдаланиш.
2. Тўла бўлмаган майдаланиш.

Тўла майдаланиш ҳам икки хилда содир бўлади:

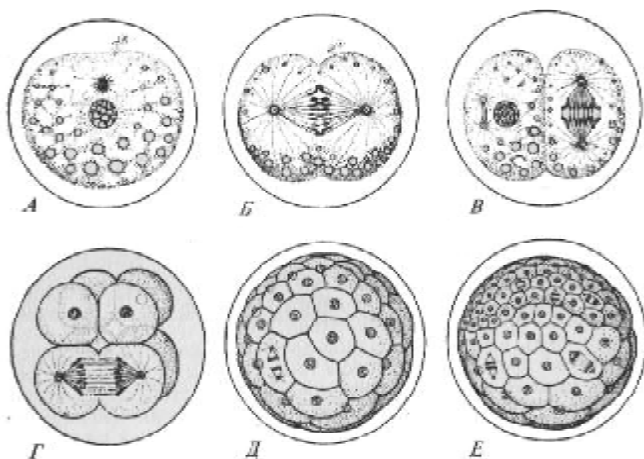
А. Тўла, тенг майдаланиш. Агар тухумнинг сариқлиги оз ва у ҳамма қисмига бир хил тарқалган бўлса, майдаланиш эгати бутун тухум бўйлаб ўтади ва ҳосил бўлган бластомерлар бир-бирига тенг бўлади. Ланцетникнинг гомолецитал типда тузилган тухумлари шундай майдаланади (48-49-расмлар).

48-расм. Тухум хужайранинг сариқлик миқдори ва цитоплазмада тарқалишига кўра типлари (Б.П.Токин, 1983 бўйича).

А-алецитал тухум;  
Б-гомалецитал (изолецитал) тухум;  
В-телолецитал тухум;  
Г-центролецитал тухум.







49-расм. Цитоплазмасида сариқлик моддаси кам бўлган тухумлар майдаланиши босқичларининг кетма-кетлиги (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

В. Тўла, лекин нотекис майдаланиш. Агар сариқлик моддаси тухумда нотекис (бир қутбада оз, иккинчисида кўп) тарқалган бўлса, майдаланиш натижасида ўзаро тенг бўлмаган бластомерлар ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган кичик бластомер микромер, каттаси эса макромер деб аталади. Бундай майдаланиш сариқлиги ўртача миқдорда бўлган телолецитал типдаги амфибияларнинг тухумида кузатилади. Масалан, бақалар тухумининг вегетатив қутбида сариқлик кўп, анимал қутбида эса кам бўлади.

Шунинг учун ҳам ҳосил бўлаётган бластомерларнинг бири катта, иккинчиси кичик бўлади. Бу фарқ борган сари ортиб бораверади.

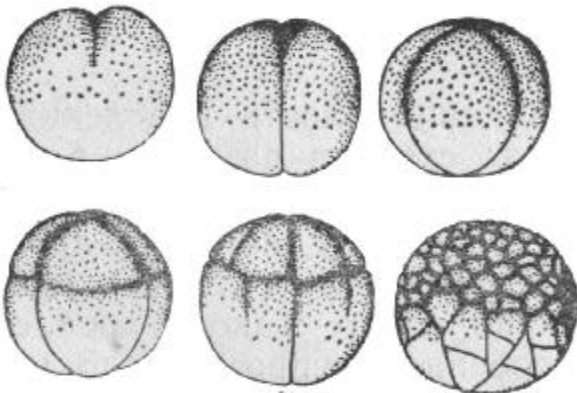
2. Тўла бўлмаган майдаланиш. Тухумнинг фақат сариқликдан ташқари қисми майдаланади, сариқлик билан тўлган қисми майдаланмайди. Бу йўл билан телолецитал, центролецитал типдаги тухумлар майдаланади (50-расм).

Бу майдаланиш ҳам ўз навбатида икки хилда содир бўлади:

А. Дискодиал майдаланиш. Суюкли балиқлар, қушлар ва респетелияларнинг тухуми сариқликка бой бўлгани учун ҳам катта бўлади. Сариқлиги бўлмаган цитоплазманинг юқори қисми эмбрион диски деб аталади. Дискодиал сўзи ҳам шундан олинган. Эмбрион диски жуда юпқа бўлиб, у сариқлик

устида жойлашади (51-расм).

Б. Юзаки майдаланиш. Бу майдаланиш марказида кўп миқдорда сариқлиги бўлган центростреитал тухумларда кузатилади. Майдаланиш ядродан ва унинг атрофидаги цитоплазманинг ажралишидан бошланади.

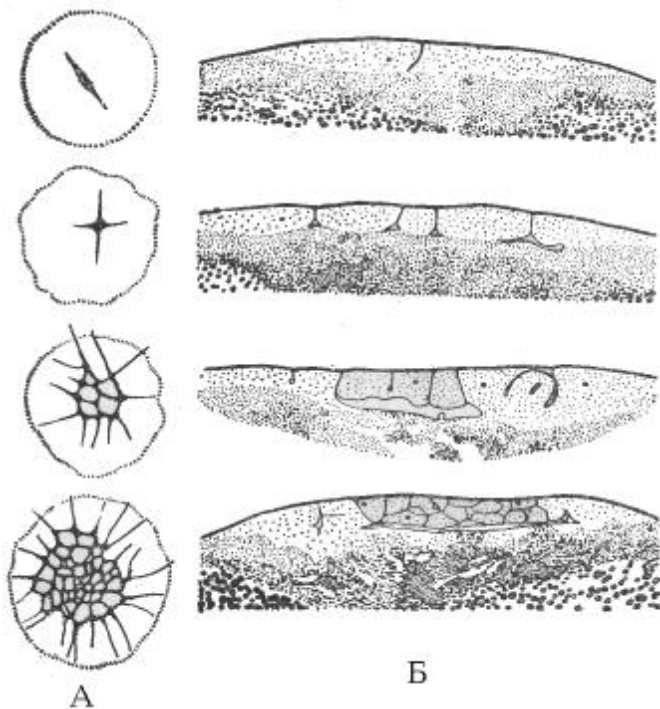


50-расм. Бақа тухумининг тенг бўлмаган майдаланиши (Б.П.Токин, 1987 бўйича).

Ядролар цитоплазма билан ўралиб, аста-секин тухум хужайранинг четига силжийди. Ядролар тухумнинг ташқи қатламга келиши билан сиртқи қатлам ҳам уларнинг сонига қараб бластомерларга ажралади. Юзаки майдаланиш бўғимоёқдилар тухумида содир бўлади. Майдаланиш характериға тухумнинг сариқлик миқдори ва унинг тарқалишидан ташқари бластомерларнинг ўзаро жойлашиши ҳам таъсир кўрсатади. Бу белгисига қараб майдаланиш қуйидаги турларга бўлинади:

1. Радиал майдаланиш. Бундай майдаланишда ҳар бир юқоридаги ва пастдаги бластомерлар бир-бирининг айнан устида жойлашади. Бластомерларнинг бундай жойланишиға майдаланиш чизигининг горизонтал ва вертикал йўналиши доимо навбатлашиб туриши сабаб бўлади. Бундай майдаланиш ковакчиликларда, нинатанликларда, баъзи хордалиларда кузатилади. Энг характерли томони бластомерлар деярли бир-бирига тенг бўлади (52-расм).

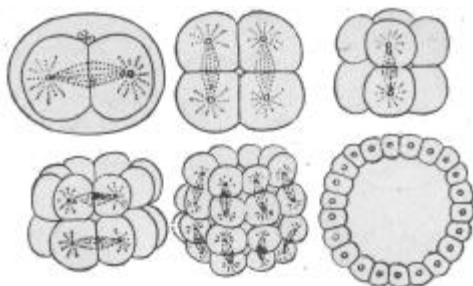
2. Спирал майдаланиш. Кўпчилик чувалчанглар ва моллюскаларда учрайди. Уларнинг тухумларида анимал қисмидаги бластомерлар цитоплазмаси ҳар бир майдаланиш олдида бир четга сурилиб ўтади. Шунга мувофиқ, бўлиниш урчуғи қия, тахминан  $45^\circ$  С бурчак остида бўлиб қолади. Ажралаётган бластомерлар радиал майдаланишдаги каби эмас, балки бир-бирининг оралиғида жойлашади. Агар майдаланиш чизиги фараз қилиб давом эттирилса, у спирал шаклда бўлиб чиқади (53-расм).



51-расм. Товуқ тухумининг дискодиал майдаланиши .

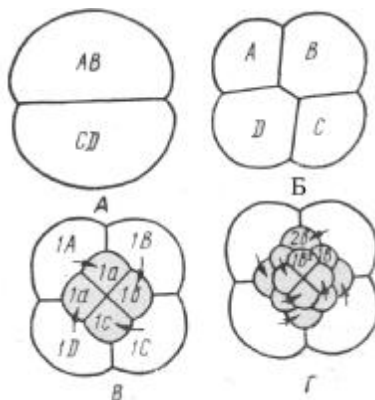
А-майдаланишнинг анимал қутбдан кўриниши; Б-майдаланаётган бласто-  
диск кесмаси (Ж.Паттерсон, 1910 бўйича).

3. Билатериал ёки икки томонлама симметрияли майдаланиш. Зиготанинг майдаланиши туфайли бир-бирига мос келадиган бластомерлар ҳосил бўлади. Масалан, юмалоқ чувалчанглар ва асцидияларнинг тухумлари шундай бўлинади. Агар тухумнинг сариқлик моддаси, яъни озиқ моддаси кам бўлса, бу модда тухум ичида тенг тарқалган бўлади ва бундай тухумлар кичик бўлиб, тенг бўлинади. Агар тухумда сариқлик моддаси кўп бўлса ёки тухумнинг бир қутбда жойлашган бўлса, бундай тухумлар тартибсиз ва қисман бўлинади. Масалан, бақанинг тухумида сариқлик моддаси вегетатив, яъни пастки қутбда жойлашган. Бу модда офир бўлганлиги учун тухумни қандай айлантирилса ҳам, сариқлик моддаси пастки томонда жойлашган бўлади. Тухумнинг анимал томонида эса цитоплазма жойлашган. Унинг биринчи ва иккинчи майдаланиш чизиқлари анимал томондан бошланиб, вегетатив томонга ўтади ва тухумни тенг 4 та бластомерга бўлади.



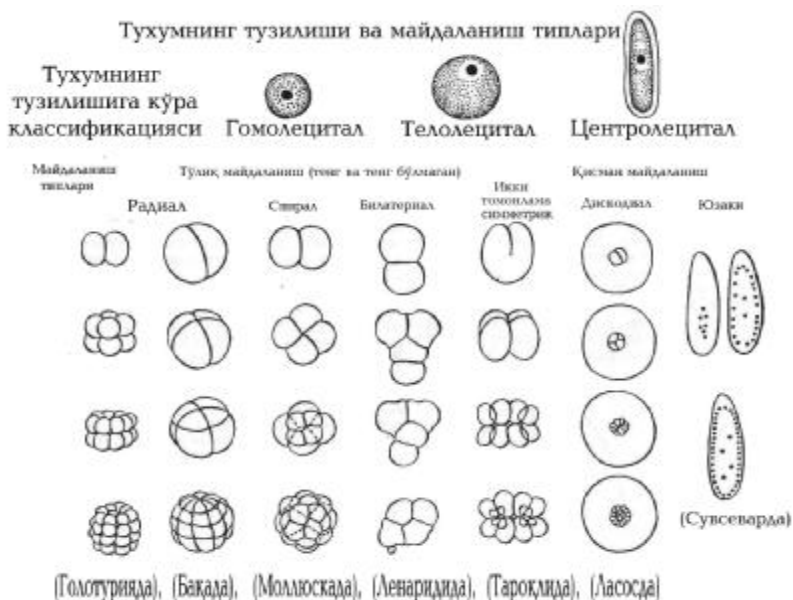
52-расм. Нинатанлилар тухумининг радиал майдаланиши (Е.Заленка, 1936 бўйича).

Учинчи ва тўртинчи чизиқ тухумни кўндаланг бўлиб, сариклик ва цитоплазма қисмларига ажратади. Бу майдаланишда 8 та кичик бластомер анимал қутбда ва 8 та катта бластомер вегетатив қутбда ҳосил бўлади. Баъзи моллюскалар ва ҳалқали чувалчанглар тухумида майдаланишгача вегетатив қутбда ооплазма бўртиб чиқади ва у поляр плазма дейилади. Зиготанинг учинчи майдаланишидан кейин поляр плазма вегетатив қутбдан ҳосил бўлган бластомерга ўтади. Бу бластомер 1d белгиси билан ифодаланади. Кейин поляр плазма анимал қутбга жойлашган 2d ва вегетатив қутбга жойлашган 4d бластомерларга тақсимланади. Улардан ҳосил бўлган бластомерлар личинканинг кўп қисмини ҳосил қилади. 2d дан ҳосил бўлган бластомерлар устки томонда қолиб эктодерма, 4d дан целомик мезодерма ҳосил бўлади. Агар поляр плазма биринчи ёки иккинчи майдаланишдан кейин олиб ташланса, мезодерма ва эктодерма ривожланмайди. Поляр плазманинг вазифалари ҳозирча тўлиқ аниқданмаган.



53-расм. Спирал майдаланиш схемаси (Б.П.Токин, 1987 бўйича). А-иккита бластомер; Б-тўртта бластомер; В-саккизта бластомер; Г-16 та бластомер. А,В,С,Д-макромерлар; а,в,с,д-микромерлар. Ҳарфлар олдидаги сонлар бластомерлар ҳосил бўлишининг кетма-кетлигини билдиради.

Баъзи балиқлар ва қушларнинг тухумида сариқлик моддаси кўп бўлиб, майдаланиш фақат анимал қутбда бўлади. Сариқ модда устида бластодиск ҳосил бўлади. Тухумдаги сариқлик моддасининг миқдори ва жойлашишидан ташқари, майдаланишда муҳим ўрин эгаллайдиган бошқа омиллар ҳам бор. Сувда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонлар ҳар хил гуруҳларга кирса ҳам, уларда майдаланиш ўхшаш бўлади. Моллюскалар ва ҳалқали чувалчанглар тухумида сариқлик моддаси кам бўлиб, майдаланиш тез ўтиши, ҳосил бўлган бластомерлар эса тезда керакли томонга тарқалиши лозим. Шундай қилиб, кам вақт ичида мустақил яшай оладиган личинка пайдо бўлади (54-расм).



54-расм. Тухумнинг тузилиши ва майдаланиш типлари (Л.В.Белуосов, 1980 бўйича).

Ҳар хил ҳайвонлар тухумининг майдаланиши бир-бирдан фарқ қилса ҳам, бу жараёнда умумий ўхшашликлар бор. Ҳар қандай бўлинишда ДНК миқдори икки баробар кўпаяди, чунки янги пайдо бўлган ҳужайраларда хромосомалар диплоид тўп-ламда бўлади. ДНК миқдорининг ошиб бориши билан бир қаторда ҳужайралар сони ҳам тез ортиб боради ва шу билан ҳужайра қобилининг умумий юзаси кенгаяди.

## Майдаланиш тезлиги ва сабаблари

Эмбрионнинг нормал ривожланиши майдаланиш орқали амалга ошади. Агар бирор омил таъсирида майдаланиш тўхта-тилса, ривожланиш жуда секинлашади. Денгиз ҳалқали чувалчанги тухумининг майдаланиши бирор таъсирот орқали тўхта-тилганда ҳам ривожланиши давом этган. Натижада унинг устида киприкчалар пайдо бўлиб, нормал эмбрионга ўхшашроқ шакл пайдо бўлган.

Ҳайвонларнинг ҳар бир турида майдаланиш усули ва тезлиги ўзига хос бўлади. Г. Дриш нина танлилар тухумини майдаланиш пайтида иккита шиша пластинка орасига қўйиб, бўлиниш усулини ўзгартиришга мажбур қилган. Лекин пластинкаларни бир-биридан ажратганда тухум яна янгидан шар шаклига келиб, ўзига хос радиал майдаланишни бошлаган. Ҳайвонларнинг спирал майдаланишга хос бўлган тухуми тикланиш қобилиятига эга эмас. Уларни шиша орасига қўйганда ўзига хос бластомерлар ҳосил бўлиб, нотўғри ривожланади. Ҳар қандай нормал ривожланиш синхрон майдаланишдан кейин асинхрон майдаланиш билан алмашади. Бу пайтда сариқлик моддаси кам бўлган бластомерлар сариқлик моддаси кўп бўлган бластомерларга нисбатан тез майдаланади. Суякли балиқларда ҳар 12 марта синхрон майдаланишдан кейин асинхрон майдаланиш содир бўлади. Ласос балиқларда ва амфибияларда асинхрон майдаланиш гастрүляция бошланиши олдидан содир бўлади. Юқори ҳароратда асинхронлик одинроқ бошланади ва нормал катталиқдаги личинка ривожланади. Бақанинг тухуми инкубаторда 18° С иссиқликда нормал ривожланиб, биринчи майдаланиш 2-2,5 соатдан кейин содир бўлади. Иккинчиси 3 соатдан кейин, учинчиси 4,5 соатдан, тўртинчиси 5,5 соатдан кейин бўлиб ўтади. Бу даврда эмбрион шарсимон бўлади. Бластомерлар эса зич жойлашган бўлиб, 16 та бластомер ҳосил бўлади. Кейинчалик бу шарсимон эмбрионда бўшлиқ, яъни бластоцел ҳосил бўлади. 21 соатда бластула даври туғаб гастрүляция даври бошланади.

Ҳар бир тур ҳайвон тухумининг майдаланиши ўзига хос бўлади. Олтин балиқда ҳар 20 минутда, бақада ҳар бир соатда, сут эмизувчиларда 10 ва ундан кўпроқ соатда майдаланади.

Эмбрион ҳужайралари ҳаёт цикли онтогенія дейилади. Майдаланиш тезлиги ҳароратга қараб ўзгаради. Майдаланишнинг кейинги босқичи бластуляция дейилади. Чунки ҳосил бўлаётган бластомерлар бластулани ҳосил қилади. Эмбрионнинг эрта давларида

синтез жараёнлари содир бўлмайди, генлар ҳали ишламайди. Бу жараёнлар гастрология бошланишида содир бўлади. Эмбрионнинг ҳар хил қисмларида бластомерлар ҳосил бўлиш тезлиги ҳар хил бўлиб қолади. Бунга ички омиллар ҳам таъсир этиши мумкин. В. С. Буллоу фикрича, ҳужайранинг бўлиниши нормал ҳаётгий жараёндир. Агар бўлинишга регулятор бошқариш таъсир этмаса, ҳамма ҳужайралар бир хил тезликда бўлинадир ва ҳамма органлар бир хил катталиққа эга бўларди.

XX асрнинг 70-80-йилларида ҳужайранинг бўлинишини секинлаштирувчи кейлон (хейлон) моддаси топилди. Бу моддани ҳар бир ҳужайра ишлаб чиқаради. Демак, ҳужайралар сони кам бўлса, кейлон ҳам кам бўлади, ҳужайралар тез бўлинади. Ҳужайралар кўп бўлса, кейлон кўпайиб ҳужайра бўлинишини секинлаштиради. Г. Туманишвили (1968) фикрича, ҳужайрада 2 хил модда бор:

1. Митотик фаолликни тормозловчи ядро моддаси.

2. Митотик фаолликни оширувчи цитоплазма моддаси.

Бу гипотезаларнинг қайси бири тўғрилигини билиш мураккаб, аммо уларни ўрганиш муҳимдир. Нима учун майдаланиш ёки сегментация содир бўлади? Майдаланишнинг биокимёвий ва биофизик механизми қандай? Бу саволлар ҳужайранинг бўлиниши билан майдаланиш ўртасида боғланиш борлигидан далолат беради. Майдаланиш даврида ҳам ядрода митоз бўлиниш содир бўлади. Амитоз эмбрионнинг кейинги босқичларида содир бўлади.

Митоз бўлиниш орқали майдаланиш ядро ва цитоплазмада бир хил кетмайди. Масалан, амфибияларда майдаланиш эгатчалари пайдо бўлганда ядро профаза даврида бўлади. Ядро ҳажми олдин плазма ҳажмидан орқада қолади. Бу ядро-плазма ҳолатининг бузилишига олиб келади. Бу ва бошқа ҳолатлар охирида ҳужайра бўлинади.

Майдаланиш эгатчалари пайдо бўлиши сабаблари тўғрисида қуйидаги гипотезалар бор:

1. «Юлдузлар ўсиши» тўғрисидаги гипотеза кўра, митоз бўлиниш туфайли ҳосил бўлган «юлдузлар» ҳужайранинг чўзилишига сабаб бўлади ва майдаланиш эгатчаси ҳосил бўлади.

2. «Бўлиниш дукчасининг чўзилиши» гипотезаси ҳам митоз аппарати ўзгаришига асосланади. Юлдузлар ҳужайра четларида ёпишади, бўлиниш дукчаси чўзилади.

3. «Амёбасимон ҳаракат» гипотезасига кўра, ҳар бир ҳужайрада ёки бластомерда амёбасимон оёқлар ҳосил бўлиб, қарама-қарши томонга тортилади ва бўлинишга (узулишга) ёрдам беради.

4. «Қисқарувчи ҳалқа» гипотезасига кўра, тухумнинг кортикал қисмида махсус қалин жойи бўлиб, у ҳужайранинг ёки бластомернинг бўлинишига ёрдам беради. Бу худди гантелга ўхшаб олдин чўзилишга, кейин бўлинишга олиб келади.

5. Д. М. Арнольд (1971) саккизоёқ (осьминог) эмбриони устида тажриба ўтказди. Тухумда 1-4 та майдаланиш эгатчаси ҳосил бўлганда шиша игна билан унинг асосидан бўлақларга ажратган. Натижада эгатчалар қисқарган ёки йўқолган. Унинг фикрича, эгатча асосида тола бўлиб, қисқарганда бу толалар тортилади.

6. «Кенгайтирувчи мембрана» гипотезасини М. Сванн ва Ж. Мичисон (1952-1958) асослаганлар. Улар тухумнинг пўсти кенгайтириши ва тортилиши бўлинишга олиб келишига катта эътибор бердилар.

7. А. И. Зотин (1962) майдаланиш эгатчаларининг ҳосил бўлиш механизми ҳақида қизиқарли гипотеза яратган. Тухумнинг устки қисми механик таъсирот туфайли қисқариши ва қўзғалиши мумкин. Таъсирлагич тухумнинг ички девори (диастема) ҳисобланади. Бу ҳолат бўлинишга ёрдам беради.

8. С. Сондерс (1974) амфибиялар тухумининг майдаланиш механизмига оид қизиқарли маълумотлар олди. Тухумнинг устидаги эгатлар цитоплазманинг микрофиламент қатлами қисқариши натижасида ҳосил бўлади. Иккита бластомер чегарасидаги анимал қутбнинг кичик тешигидан устки мембранага гольжи аппарати ҳосил қилган микрохалтача келади. Халтанинг суюқлиги тўкилиб, бластомерлар мембранасини бир-бирига ёпиштиради. Бу эмбрион ички муҳити ҳосил бўлишининг бошланишидир. Майдаланиш жараёнида АТФ ҳам муҳим аҳамиятга эга эканлиги бу гипотезалар асосини ташкил этади.

Шундай қилиб, майдаланиш микрофиламент ва цитоскелетнинг қайта қурилиши ва цитоплазманинг синтетик ҳамда эксретор фаолияти туфайли устки мембранада ўзгариш содир бўлишидир.



## О. Гертвиг-Ю. Сакс қойдаси

Майдаланишда сариқлик, ядро ва бўлиниш дукчасининг жойланиш нисбати ҳақидаги қоида XIX аср охирида О. Гертвиг томонидан Ю. Сакснинг ўсимлик меристемаси учун яратган қоида-сига ўхшатиш сифатида яратилган. Ю. Сакс қайд қилишича, ўсимликнинг учки меристемасида ядро ҳужайранинг геометрик марказида, бўлиниш дукчаси унинг узун қисмида кўндаланг жойлашган. О. Гертвиг бу қойдани сариқлиги бўлган тухумларга мослаштириб, 2 та қоида яратди. Бу қойдалар Гертвиг-Сакс қойдаси деб аталади ва уларнинг маъноси қуйидагича:

**Гертвигнинг биринчи қойдаси.** Сариқлиги бўлмаган ёки жуда кам бўлган тухумларда ядро протоплазманинг ўртасида жойлашади. Алецитал ва изолецитал тухумларда ядро марказга яқин, телolecитал тухумларда ядро анимал қутбда жойлашади.

**Гертвигнинг иккинчи қойдаси.** Бўлиниш дукчаси протоплазманинг соф қисмида, яъни сариқлиги кам бўлган қисмида узунроқ бўлиб жойлашади.

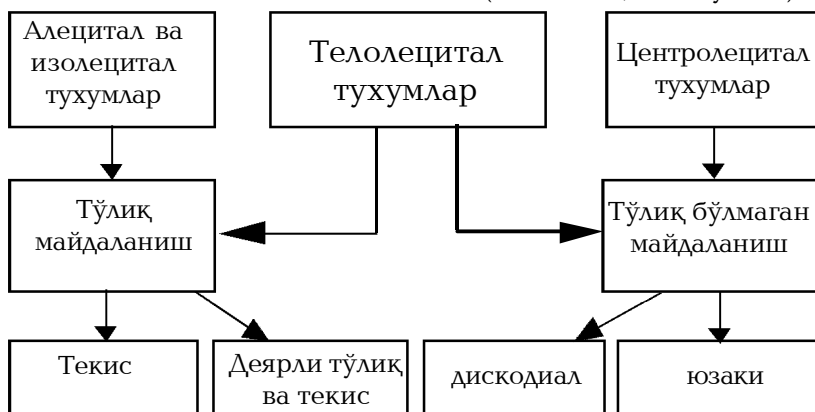
Бу қойдаларнинг тўғрилигини амфибияларнинг телolecитал тухумининг майдаланишида кўриш мумкин. Уларнинг ядроси анимал қутбда, соф протоплазмада, бўлиниш дукчаси эса экваторда жойлашган. Кариокинез жараёни ҳужайранинг ҳар хил органоидларининг ҳаракати, хромосома, кортикал қават билан боғлиқ.

Амфибиялар тухумининг биринчи майдаланишида ядронинг бўлиниш дукчаси экваторга параллел жойлашади. Шунинг учун майдаланиш меридианларнинг бирида жойлашади. Иккинчи майдаланишда ҳам бўлиниш дукчаси экваторга параллел, биринчи майдаланиш бурчагининг тагидан ўтади. Бунинг сабаби шундаки, соф протоплазма узунлиги биринчи майдаланиш бўшлиғида ва экваторда параллел жойлашади. Шунинг учун яна меридионал майдаланиш содир бўлади. Шундай қилиб, биринчи ва иккинчи майдаланиш тўлиқ ва текис ўтади. Учунчи майдаланиш эгачаси бластомерларни бир-бирига тенг бўлмаган бўлақларга бўлади, яъни юқори (анимал) қутб кичик, вегетатив қутб катта бўлади. Кейин меридионал ва экваториал чизиклар навбатлашиб бластомерлар ҳосил бўлаверади. Кейинчалик синхрон майдаланиш бузилади, яъни эмбрионнинг бир томонида майдаланиш кучаяди, бошқа томонида секинлашади. Бу асинхрон майдаланиш деб аталади.

Баъзи олимлар Гертвиг қоидаси телолецитал тухумлар майдаланишида ҳам амал қилади, деб ҳисоблайдилар. Баъзи ҳолатларда Гертвиг қоидаларини тадбиқ этиб бўлмайди. Масалан, текис майдаланиш сариқлиги цитоплазмада текис тарқалган тухумларга хос, аммо баъзи сут эмизувчиларнинг изолецитал тухумлари нотекис майдаланади. Бунда бластомерларнинг ўзаро таъсири, бир-бирига тегиб туриши, протоплазма ўсимталари, амёбасимон ҳаракатлар таъсир этиши мумкин, деб ҳисобланмоқда (4-жадвал).

Майдаланиш усуллари ҳар хил бўлса ҳам эмбрионнинг ривожланиши жараёнида митоз бўлиниш содир бўлади.

**4-жадвал**  
**Майдаланиш турининг тухум турига боғлиқлиги**  
(Б.П.Токин, 1987 бўйича).



Шундай қилиб, майдаланиш: 1) Гертвиг-Сакс қоидасига кўра, ядро ва бўлиниш дукчасининг жойлашуви; 2) спирал майдаланишда бластомерларнинг жойлашуви; 3) бластомерларнинг ин-терфазада ҳаракати билан белгиланади.

### Майдаланишга муҳит омилларининг таъсири

Организм ривожланишининг ҳар бир босқичида атроф-муҳит шароитларига мослашган ҳолда ривожланади. Ривожланишга таъсир этадиган асосий омиллар қуйидагилар:

1. Ривожланиш содир бўладиган суяқликнинг хоссалари.
2. Атроф-муҳит ҳарорати.

### 3. Атроф-муҳитдаги кислород миқдори.

Тузли эритмалар бластомер шаклига таъсир этади. Масалан, гипертоник эритмаларда цитоплазма сувни йўқотади. Натижада тўла майдаланиш тўла бўлмаган майдаланишга айланади.

Ҳарорат кўтарилса, майдаланиш тезлашади, айниқса эмбрионнинг юза қисмидаги бластомерлар тез майдаланиб, юқори ҳарорат таъсирида бош, дум ва бошқа органлар йирик бўлиши мумкин. Кислород етишмаганда майдаланиш кузатилмайди. Бундай шароитда ривожланиш амфибиялар, хон балиғи ва бошқа ҳайвонлар тухумида фақат бластулагача давом этади, холос. Кислород етишмаган ёки кам шароитда майдаланиш содир бўлса, турли майиб-мажруҳ организмлар пайдо бўлади. Умуман, кислород етишмаса, эмбрион нобуд бўлиши ҳам мумкин. Майдаланишнинг тезлашиши ёки секинлашиши эмбрионнинг умумий ривожланишига таъсир этмайди. Шунинг учун ҳам бундай омиларни кишилар томонидан қўллаш мумкин.

**Майдаланишгача ДНК репликацияси.** Уруғланишдан кейин тезда пронуклеусларда ДНК репликацияси бошланади. Уруғланишгача ооплазма ДНК синтезига йўл қўймайдиган омиларга эга бўлади. ДНК синтези ҳар иккала пронуклеусда бир вақтда бошланади ва ҳар бирининг хромосомаси икки ҳисса ортади. Бу зиготанинг ўзига хос хусусияти бўлиб, соматик ҳужайраларда бу жараён бир жойда амалга ошади. Сперматозоид тухумга ДНК синтезини фаолаштирувчи омилни олиб қирмайди, балки тухумнинг ана шу омиларидан фойдаланади (ДНК полимераза, оқсиллар). Улар сперматозоид ядросига ооплазмадан киради.

Дастлаб сперматозоид ядроси тухум ҳужайра ядросига нисбатан кичик бўлади. Сперматозоид тухумга киргандан кейин ооплазмадан кирган моддалар ҳисобидан 20 мартагача катталашади. Жумладан, денгиз типратиканида бу жараёнлар 20 минутда содир бўлиб, зигота майдаланишга тайёр бўлади.

Тухум ҳужайрада сперматозоид ядросини фаолаштирувчи омил керагидан ортиқ бўлади. Бу ҳолатни полиспермия ҳолисаси ва Ж. Гердоннинг уруғланмаган тухум ҳужайрага кўплаб соматик ҳужайра ядросини ёки соф ДНК молекуласини кириштиш орқали кузатган. Ҳамма ҳолатларда ДНК репликацияга учраган. Полиспермияда ДНК синтези ҳамма ядроларда фаолашган, аммо эмбрион тараққиётида фақат битта ядро иштирок этиб, бошқалари дегенерацияга учраган. Репликация омил ооплазмада текис, ҳамма қисмида тарқалганлиги учун барча

бластомерларга тенг тақсимланади.

Бу, айниқса, синхрон майдаланишда муҳим бўлиб, ҳамма ҳужайраларда бир вақтда бўлиниш бошланади.

Хромасомалар сони икки ҳисса кўпайгандан кейин зиготада биринчи майдаланиш содир бўлади. Бу вақтда бўлиниш дукчаси ҳосил бўлади, ядро мембранаси емирилади, гомологик хромасомалар жуфтлашади. Гомологик хромосомалар баъзан метафазада, баъзан ундан кейин жуфтлашади.

Майдаланишга тухумнинг тайёргарлиги центриолага боғлиқ бўлиб, центриолани сперматозоид тухумга олиб киради. Шунинг учун кўпчилик ҳайвонларда партеногенез учрамайди.

### **Синхрон ва асинхрон майдаланиш**

Кўпчилик ҳайвонлар тухумида биринчи майдаланиш синхрон, кейинчалик асинхрон йўл билан амалга ошади. Синхрон ва асинхрон майдаланиш бир-биридан ҳужайра катта-кичиклиги, цитотомия хусусиятлари ва биокимёвий жараёнлар билан фарқ қилади. Синхрон майдаланиш тез, қисқа ва бир хил циклдан иборат бўлади. Бунда макромолекулаларнинг янги синтези, цитоплазма ва ядро ҳажмининг ортиши содир бўлмайди, аммо ДНК репликацияси, баъзи гистонлар синтези содир бўлади. Тухум ҳужайрадиги омиллар туфайли ДНК синтези, хромосома ўзгариши, цитотомия содир бўлади.

Синхрон майдаланишда  $G_1$  ва  $G_2$  фазалар содир бўлмаслиги туфайли ҳужайра цикли қисқарган, шунингдек, S фаза ва митознинг ўзи ҳам қисқарган. Масалан, денгиз типратикани тухумининг синхрон майдаланиши 30-40 минут, S фазаси 15 минут, аксолотлда 90 минут, ҳашаротларда 10 минут, S фаза 3,5 минут давом этади. Синхрон майдаланишнинг бундай тез ўтишига сабаб цитотомиянинг йўқлигидир. Бундай юқори тезликнинг асосий хусусиятлари қуйидагилардир:

1. Кейинги майдаланишга тайёргарлик сифатида содир бўладиган синтез жараёнларининг ва ўсишнинг минимум даражага тушиб қолиши,  $G_1$  ва  $G_2$  фазаларнинг редукцияланиши ва S фазанинг қисқариши ҳисобланади.

2. S фазанинг қисқариш механизми қуйдагича амалга ошади. Майдаланиш жараёнида ДНК синтези ҳамма бластомерларда бир вақтда (синхрон) бошланади. Бошқа ҳужайраларда бундай ҳолат кузатилмайди. Синхрон майдаланишда транскрипция содир бўлмайди.

Синтезланган оқсиддан йиғилган молекулалар цитотомия жараёнида муҳим аҳамиятга эга. Майдаланишда цитотомия алоҳида морфогенетик аҳамиятга эга бўлиб, майдаланиш типини белгилайди. Цитотомияда янги бластомерларнинг ҳосил бўлиш фазаси ва чегарасини белгилайдиган ишлар ҳосил бўлади. Биринчи фазаси митознинг анафаза ва телофазаси, иккинчи фазаси интерфаза ҳисобланади. Ҳозирги вақтда цитотомиянинг иккита тури - қисқарувчи ва ўсувчи турлари маълум. Биринчиси тухумида сариқлик моддаси кам бўлган (моллюскалар, нина танлилар) ҳайвонларда учрайди. Буларда бластомерлар ўртасида қисқарувчи ип (микрофламент)лар бўлиниш дукчаси (центриола) таъсирида ҳосил бўлади ва у автоном ҳолатда ишлайди, яъни бластомерларнинг ўзаро алоқасини сақлаб туради.

Қисқарувчи цитотомиядан кейин интерфазада синтез даври бошланади. Сариқлик моддаси кўп бўлган тухумларда микрофламентар ишлар цитотомияни сақлаб қола олмайди ва ўсувчи цитотомия содир бўлади. Бунда майдаланиш эгатчалари ўсади ва ооплазматик сегрегация яқунланади. Агар сунъий омиллар таъсир кўрсатса, майдаланиш эгатчалари тармоқланиб, майдаланиш жараёни бузилади.

Олиголецитал тухумлардан ҳосил бўлган бластомерлар цитотомиядан кейин ингичка ипчалар орқали бирлашиб туради. Маълум вақтдан кейин бирлаштирувчи ипчалар юзаси кенгайди ва бластомерлар янада бир-бирига яқинлашади.

Шундай қилиб, тухумларнинг кўпчилик типига цитотомиянинг бу икки тури алмашиб туради. Бундай ҳолатлар балиқлар ва амфибияларда кузатилган.

Асинхрон майдаланишга ўтишда хужайра бўлинишининг юқорида айтилган хусусиятлари йўқолиши лозим. Асинхрон майдаланишда тухумдан бластомерлар ҳосил бўлиши анимал кутбдан вегетатив кутбга қараб майдаланиш чизиги ўтиши билан кузатилади.

Синхрон ва асинхрон майдаланиш ҳар хил ҳайвонларда турлича бўлади. Жумладан, нина танлиларда 7 марта, амфибияларда 4 марта синхрон майдаланиш содир бўлади. Кейин 5-11-майдаланиш асинхрон, 11-майдаланишдан кейин синхрон ва асинхрон майдаланиш навбатлашиб туради. Баъзи ҳайвонлар (юмалоқ чувалчанглар, моллюскалар, сут эмизувчилар) да фақат асинхрон майдаланиш кузатилади.

## Эмбрионнинг бластула ва морула даврлари

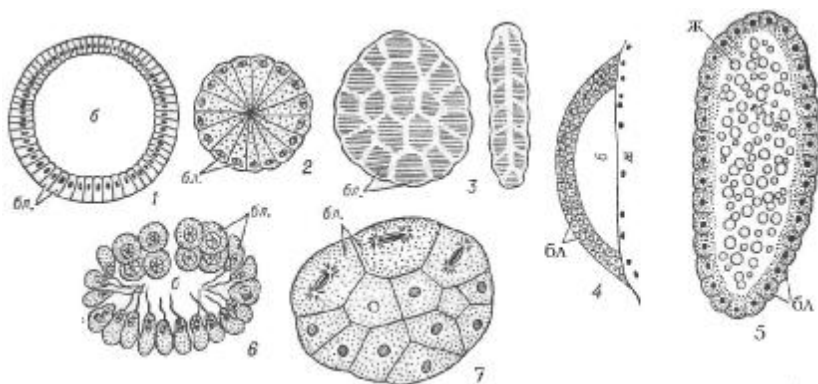
Бластомерларнинг сони эмбрионнинг бир қаватига етарли бўлгандан кейин улар айлана бўлиб жойлашади. Бу эмбрионнинг бластула даври деб аталади. Ҳосил бўлган қават бластодерма девори деб аталади. Бу деворга бластомерлар бир қатор, баъзи ҳайвонлар эмбрионида эса кўп қатор бўлиб жойлашади. Бластуланинг ўртаси бўшлиқ, ковак бўлади. Бу бўшлиқ бластоцел бўшлиғи деб аталади. Бластомер юнонча бласто - ниш, куртак, койлос - ковак, ичи бўш деган маънони билдиради. Бластоцел бўшлиғини биринчи марта К.Бэр аниқлаганлиги учун Бэр бўшлиғи ҳам деб юритилади. Бластуланинг бир томони тешик бўлади. Бу тешик бластопор тешиги, унинг лаблари эса бластопор лаблари деб аталади. Бластопор юнонча бласто - ниш, куртак, порос - тешик деган маънони билдиради. Агар бластопор тешиги ҳайвон вояга етгандан кейин оғиз тешигига айланиб, анал тешиги унинг қарама-қарши томонидан очилса, бундай ҳайвонлар бирламчи оғизли ҳайвонлар деб аталади. Бирламчи оғизлиларга - Protostomia - ҳалқали чувалчанглар, моллюскалар, бўғимоёқдилар, онихофоралар, пайпаслагичлилар типлари киради.

Агар бластопор тешиги анал тешигига айланиб, оғиз тешиги унинг қарама-қарши томонидан очилса, бундай ҳайвонлар иккиламчи оғизли ҳайвонлар деб аталади. Иккиламчи оғизли ҳайвонларга - Deuterostomia - нинатанлилар, погонофоралар, қилжағлилар, гемихордалилар ва хордалилар типлари киради.

Майдаланиш турларига боғлиқ ҳолда бластула ҳам турлича бўлади: 1. Целобластула. Бластоцел бўшлиғи катта, бластодерма девори бир текис қалинликда бўлади ва бластодермада бластомерлар бир қатор бўлиб жойлашади. Бундай бластула тўла ва текис майдаланиш натижасида ҳосил бўладиган ланцетник тухумида кузатилади (55-расм).

2. Амфибластула. Бунда бластодерма девори бир неча қатор бластомерлардан тузилган бўлиб, бу девор анимал қутбда вегетатив қутбга нисбатан юпқа бўлиши, бластоцел анимал қутбга томон силжиган бўлади. Бундай бластула тўла, лекин нотекис майдаланадиган амфибиялар тухумларида учрайди.

3. Стерробластула. Девори бир қатор бластомерлардан иборат бўлади. Бластомерлар бластоцел бўшлиғига жуда кўп кириб борганлиги учун ҳам бластоцел бўшлиғи жуда кичик бўлади. Бўғимоёқдиларда шундай бластула ҳосил бўлади.



55-расм. Бластула турлари (Л.В.Белоусов, 1980 бўйича).

1-целобластула; 2-стерробластула; 3-плакула(ўнгда ён томондан кўриниши); 4-дискобластула; 5-перибластула; 6-стомобластула; 7-морула. бл-бластомерлар; ж-сариклик; б-бластоцел.

4. Дискобластула. Дискодиал йўл билан майдаланадиган тухумли ҳайвонларда учрайди. Бластоцел бўшлиғи эмбрион диски билан сариқлик моддасининг ўртасида бўлади. Бундай бластула суякли балиқлар, рептелилар ва қушларда учрайди.

5. Перибластула. Бластоцел бўшлиғи сариқлик моддаси билан тўлганлиги учун бўшлиқ бўлмайди. Сариқлик моддасининг ташқарисидан бир қатор бластомерлар ўраб туради. Ҳашаротларда шундай ҳолат учрайди.

6. Бластуланинг яна ўзига хос тури плакула ҳам бор. Бунда бластула икки қаватли пластинкадан иборат бўлади. Бундай эмбрион шакли майдаланиш даврида бластомерлар фақат параллел қаторда жойлашганда ҳосил бўлади. Плакула қуруқликда учрайдиган кам тукли ҳалқали чувалчангларда учрайди.

Агар бластоцел бўшлиғи ҳам бластомерлар билан тўлган бўлса, буни эмбрионнинг морула даври деб аталади. Эмбрионнинг морула даври тутнинг мевасини эслатади. Шунинг учун морула лотинча морум - тут меваси деган маънони билдиради. Моруланинг ҳосил бўлиши тўғрисида икки хил фикр бор:

1. Моруладан кейин бластула ҳосил бўлади. Морула бластомерларнинг тартибсиз ёки ўзига хос жойлашиши ҳисобланади.

2. Бластудан кейин бирорта бластомер бластоцел бўшлиғига тушиб қолса, улар кўпайиб, бластоцел бўшлиғини тўлдириб қўяди.

Бластоцел бўшлиғидаги суюқликнинг физиологик ва морфологик аҳамиятини ўрганиш ҳам муҳимдир. Чунки бу суюқлик ҳар хил ҳайвонлар эмбрионида ҳар хил бўлади. Жумладан, денгиз типратиканида дилдироқ, баъзи ҳайвонларда ҳаракатчан, сув ҳайвонларида сувдан фарқ қилади.

Ҳар хил ҳайвонларнинг бластулалари ҳам бир-биридан фарқ қилади. Бластулани ташкил этувчи бластомерлар ёпишқоқ модда ҳосил қилиб бир-бирига ёпишиб туради. Баъзи ҳайвонларда бластомерларнинг сочилиб кетмаслигини бластула қобиғи бошқаради.

### РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Бўлиниш ёки майдаланиш нима? Унинг соматик ҳужайра бўлинишидан фарқи нималардан иборат?
2. Майдаланиш турларини айтинг.
3. Майдаланиш тезлиги ва сабабларини тушунтиринг.
4. Майдаланиш эгачаларининг пайдо бўлиши сабаблари тўғрисидаги гипотезаларни айтиб беринг.
5. О. Гертвиг-Ю. Сакс қоидаларини айтиб беринг.
6. Майдаланиш турининг тухум турига боғлиқлигини тушунтиринг.
7. Майдаланишга муҳит омилларининг қандай таъсири бор?
8. Эмбрионнинг бластула даври ва унинг турларини айтинг.
9. Эмбрионнинг морула даврини тушунтиринг.
10. Майдаланишгача ДНК репликацияси қандай содир бўлади?
11. Синхрон ва асинхрон майдаланишни тушунтиринг.



## 5-БОБ. ГАСТРУЛЯЦИЯ

### Гастроуляция ва унинг типлари

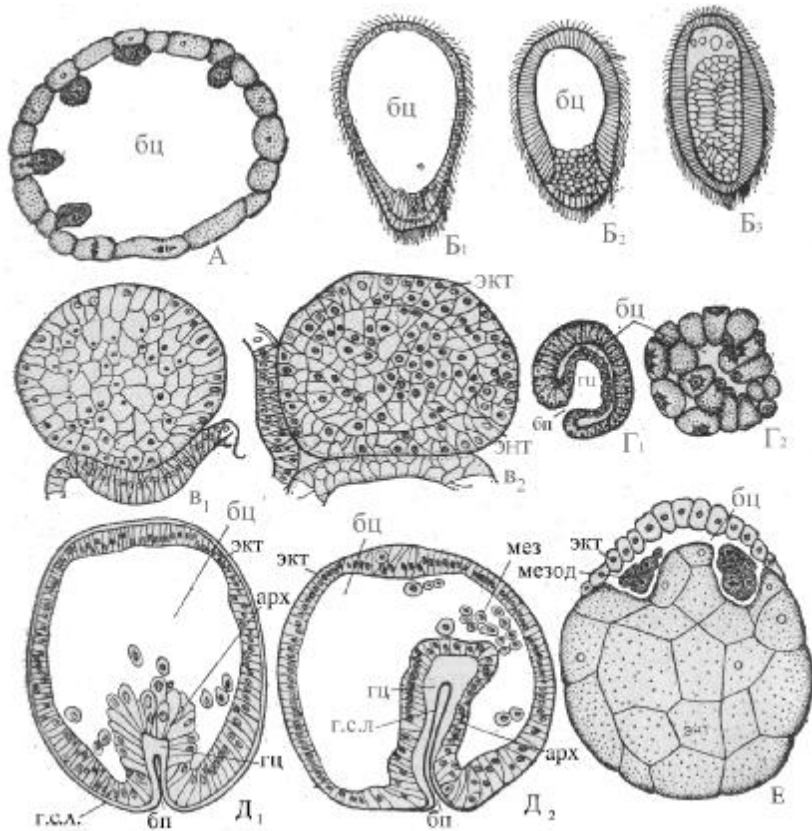
Морула ёки бластуладан кейин, яъни эмбрионнинг бир қаватлилик давридан кейин эмбрионнинг икки қаватлик даври бошланади. Эмбрионнинг икки қаватлик даври гастрұла деб, бу жараённинг ўзи эса гастроуляция деб аталади. Гастроуляция грекча гастер - қоринча деган маънони билдиради. Бу қаватлар эмбрион варақлари ёки қаватлари деб аталади. Бу қаватларнинг ташқиси эктодерма (ectos - ташқи, derma - тери), ичкисини эса энтодерма (entos - ички) қаватлар деб номланади. Икки қаватли эмбрион босқичини деярли ҳамма кўп ҳужайрали ҳайвонлар босиб ўтади.

Гастроуляция жараёни эмбрионнинг бластула ёки морула даврининг давоми ҳисобланади. Бластуланинг маълум типига гастроуляциянинг ҳам маълум типи мос келади. Гастроуляциянинг қуйидаги типлари мавжуд:

1. Ичга ботиб кириш - инвагинация. Бу целобластуладан кейин содир бўлади. Бунда бластуланинг вегетатив қутби бластоцел бўшлиғига ботиб киради. Аста-секинлик билан у анимал қутбга етади ва эмбрион икки қаватли бўлиб қолади. Вегетатив қутбдаги бластомерлар бластоцел бўшлиғига ботиб кириши туфайли бу бўшлиқ йўқолади ва унинг ўрнида бошқа бўшлиқ-бирламчи ичак бўшлиғи ёки гастроцел бўшлиғи ҳосил бўлади (56-расм).

2. Иммиграция. Бунда айрим бластомерлар бластула деворидан бластоцел бўшлиғига кўчиб (қайнаб) чиқади ва бу бластомерлардан энтодерма ҳосил бўлади. Агар бластомерлар бир қутбдан кўчса, буни униполярли, бластуланинг ҳамма жойидан кўчса мультиполярли, икки қутбдан кўчса биполярли иммиграция деб аталади. Биринчи ҳолат гидромедузаларда, иккинчиси царкомедузаларда ва баъзи булутларда содир бўлади. Гастроуляциянинг бу турини 1884 йилда И.И.Мечников аниқлаган.

3. Қатламланиш - деляминация. Бунда бластула деворидаги бластомерлар икки қаватга ажралади. Ташқарида қолганларидан эктодерма, ичкаридагиларидан эса энтодерма қаватлари ҳосил бўлади. Бундай деляминация бирламчи деляминация деб аталади ва медузаларда учрайди. Гастроуляциянинг юқорида айтилган усуллари бластомерларнинг бластоцел бўшлиғига чиқиши билан ҳосил бўлади.



56-расм. Гастроляция типлари (П.П.Иванов, 1937 бўйича).

А-мультиполяр иммиграция; Б<sub>1</sub>-Б<sub>3</sub>-униполяр иммиграция босқичларининг кетма-кетлиги; В<sub>1</sub>-В<sub>2</sub>-гидроид полипларда деляминация; Г<sub>1</sub>-scyphomedузаларда гастроляция; Г<sub>2</sub>-аурелияда гастроляция; Д<sub>1</sub>-Д<sub>2</sub>-денгиз типратиканида гастроляция босқичларининг кетма-кетлиги; Е-камтуклларда эпиболия.

Арх-архентерон девори; бц-блостоцел; бп-блостопор; г.с.л.-денгиз типратикани эмбрионини қолаб турадиган гиалинли қават; гц-гастроцел; мез-эмбронал мезенхима; мезод-целомик мезодерма; экт-эктодерма; ант-энтодерма.

Агар блостоцел бўшлиғи бластомерлар билан тўлган бўлса, унда гастроляция қуйидаги йўллар билан боради:

1. Иккиламчи деляминация. Бу морула ва стерробластуладан кейин содир бўлади. Бунда ҳам бластуладан бластомерлар ажралади. Лекин блостоцел бўшлиғи йўқлиги туфайли бластомерлар

ташқарига ажаралади. Ташқи томонга ажралган бластомерлардан эктодерма, ичкарида қолганларидан эса энтодерма қаватлар пайдо бўлади.

2. Ўсиб қоплаш-эпиволия. Бу стерробластуладан кейин кузатилади. Майда анимал бластомерлар жуда тез бўлинади, сариқлик билан тўла бўлган вегетатив бластомерларни ўсиб қоплайди. Дастлабки бластомерлар эктодермани, кейингилари эса энтодермани ҳосил қилади.

3. Гастрүляциянинг аралаш типи. Баъзи ҳайвонлар эмбрион тараққиётида гастрүляциянинг инвагинация, эпиволия ва бошқа типларининг айрим хусусиятлари учрайди. Бу ҳодиса амфибиялар эмбрион тараққиёти даврида кузатилади ва гастрүляциянинг аралаш типи дейилади (57-расм).

Гастрүляциянинг юқорида баён этилган типлари алоҳида-алоҳида ҳолатда камдан-кам учрайди. Бу типлар бир вақтнинг ўзида битта эмбрионда кузатилиши мумкин. Демак, улар бир-бирини тўлдириб туради.

Гастрүляциянинг охирига бориб бластоцел бўшлиғи ўрнида гастроцел бўшлиғи ҳосил бўлади. Бластопор эса кичкина тешикка айланади. У оғизга, анал тешигига (бирламчи ёки иккиламчи оғизлиларда) ёки ҳар иккаласига (булутлар ва ковакичлиларда) айланиши мумкин.

### **Мезодерманинг ҳосил бўлиши**

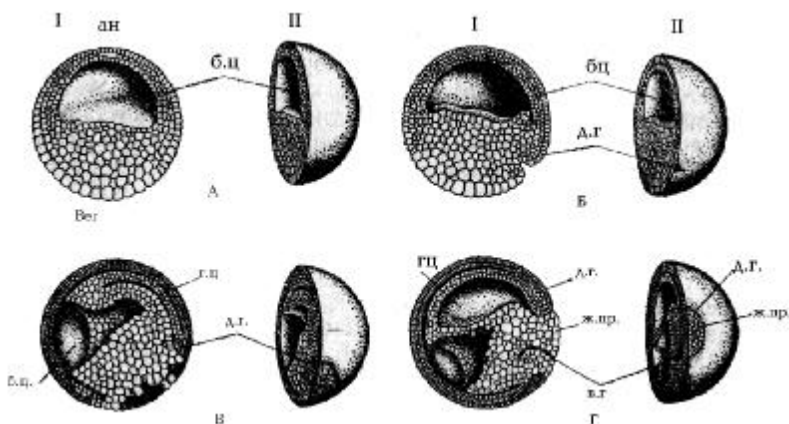
Гастрүляция жараёнида эмбрионнинг учинчи қавати ёки варағи - мезодерма ҳам ҳосил қилади (mesos - ўрта). Умуман, кўп хужайрали ҳайвонлар эмбрион варағининг сонига қараб, икки гуруҳга бўлинади:

1. Икки қаватли ҳайвонлар, буларга булутлар, ковакичлилар, тароқлилар киради.

2. Уч қаватли ҳайвонлар, буларга ясси, юмалоқ чувалчанглар ва улардан кейинги ҳамма тип вакиллари киради.

Юксак тузилган баъзи ҳайвонларда мезодерма бошқа қаватлар билан бир вақтда ҳосил бўлади. Баъзиларида эса экто ва энтодермадан кейин ҳосил бўлади. Шунинг учун ҳам олдин пайдо бўладиган эктодерма ва энтодерма эмбрионнинг бирламчи варақлари деб аталади. Кейинроқ ҳосил бўладиган мезодерма эса эмбрионнинг иккиламчи варағи деб аталади.

Мезодерма қуйидаги икки усул билан ҳосил бўлади:

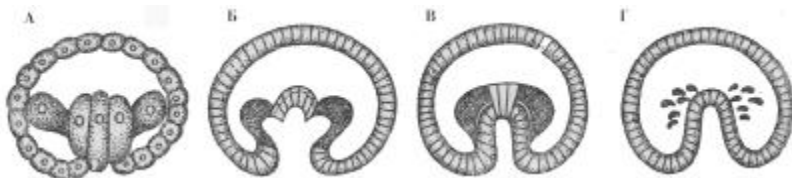


57-расм. Амфибияларда гастрүляция босқичларининг кетма-кетлиги (Б.И.Балинский, 1965 бўйича).

А-бластула; Б-гастрүляциянинг дастлабки босқичи; В-гастрүляциянинг ўрта босқичи; Г-гастрүляциянинг кейинги босқичи; I-эмбрионнинг сагиттал кесмаси; II-шу эмбрионнинг 90° с бурилган ҳолати.

б.ц.-бластоцел; г.ц.-гастроцел; д.г.-бластопор лабиниң дарсал қисми; в.г.-бластопор лабиниң вентрал қисми; ж.пр.-сариклик тикини; ан-анимал қутб; вег-вегетатив қутб.

1. Энтероцел усул. Бунда мезодерма чўнтаксимон ўсимта шаклида бирламчи ичакнинг икки ён томонида ҳосил бўлади. Агар мезодерма эктодерма ва энтодерма билан бир вақтда тараққий этса, унда мезодерма бу варақларнинг чегарасида, уларнинг бири иккинчисига ўтадиган жойдан ҳосил бўлади. Агар мезодерма экто ва энтодермадан кейин ҳосил бўлса, бунда энтодермадан ривожланади. Мезодерма ўсимтасининг ичи бўш бўлиб, бу бўшлиқ иккиламчи тана бўшлиғи - целомнинг бошланғичи ҳисобланади (58-расм).



58-расм. Мезодерманиң ҳосил бўлиш усуллари (В.В.Малахов, 1976 бўйича).

А-телобластик; Б-энтероцел; В-деляминация; Г-пролиферацион. Қора жойлар - целомик мезодерма.

Мезодермани ҳосил қиладиган материал энтодерма билан биргаликда ичга ботиб киради ва у бирламчи ичак ёки архентерон деб аталади. Мезодерма архентерондан унинг деворининг ичга ботиб кириши натижасида ҳосил бўлади. Мезодерма ва хорда ажралгандан кейин фақат энтодерма қолади ва архентерон иккиламчи (дефинитив) ичак бўшлиғига айланади.

2. Телобластик усул. Бунда иккита бластомер эктодерма билан энтодерманинг ўртасига тушиб қолади ва ундан мезодерма тараққий этади.

Бирламчи оғизли ҳайвонларда мезодерма телобластик усул билан, иккиламчи оғизли ҳайвонларда эса энтероцел усул билан ҳосил бўлади. Мезодермадан паренхима тўқимаси ҳосил бўлади. Бу тўқима постэмбрионал тараққиёт даврида бириктирувчи тўқимага айланади. Ясси чувалчангларда, немертинларда, зулукларда паренхима ҳужайралари органлар ўртасидаги бўшлиқларни тўлдиради. Шунинг учун уларни паренхиматоз ҳайвонлар ҳам дейилади. Паренхима ҳужайраларида озиқ моддалар тўпланади ва бу озиқ моддалар ҳисобидан регенерация ва бошқа анатомик, физиологик ўзгаришлар содир бўлади. Баъзи органлар (жигар, ўпка, безлар) паренхима ҳужайраларидан тuzилган бўлиб, улар муҳим вазифаларни бажаради. Паренхима грекча пара - ёнида, енхима - нимадир тўқилган, қуйилган, ёйилган, яъни органлар ўртасида нимадир тўқилган, деган маънони билдиради.

Мезодерма ҳосил бўлиши жараёнида амёбасимон эмбрион тўқималари - мезенхима ҳосил бўлади. Мезенхима грекча мезос - ўрта, энхима - тўқилган, қуйилган деган маънони билдиради. Бу тўқима мезодермадан ҳосил бўладиган органлар қурилишида иштирок этади, эмбрионда таянч вазифани бажаради ва эмбрион ҳужайраларини озиқлантиради. Кейинчалик мезенхимадан қоннинг шаклли элементлари, бириктирувчи тўқималар-тоғай, суяк, силлиқ толали мускул, қон томирлари ва тери ҳосил бўлади.

Мезенхима эмбрионнинг экто, энто ва мезодерма қаватларидан чиқиб кетган бластомерлардан ҳосил бўлади. Постэмбрионал тараққиёт давридаги кам дифференциаллашган бириктирувчи тўқималар (фибробластлар, ретикуляр ҳужайралар) ҳам мезодермадан ҳосил бўлади. Паренхима фақат мезодермадан, мезенхима эса эмбрионнинг ҳар учала қаватидан ҳосил бўлади.

## Эмбрион варақларининг такомиллашиши

Энтодерма хужайралари эктодерма хужайраларига нисбатан йирикроқ бўлади. Эмбрион варақларининг шаклланиши ва улардан турли органларни пайдо бўлиши дифференцилланиш ёки такомиллашиш деб аталади.

Эктодермадан безлар, туклар, тери тузилмалари, нерв ва сезги органлари ривожланади (59-расм).

Энтодермадан ичак каналининг ички эпителий қатлами, жигар ва овқат ҳазм қилиш безлари, нафас олиш эпителийси ривожланади.

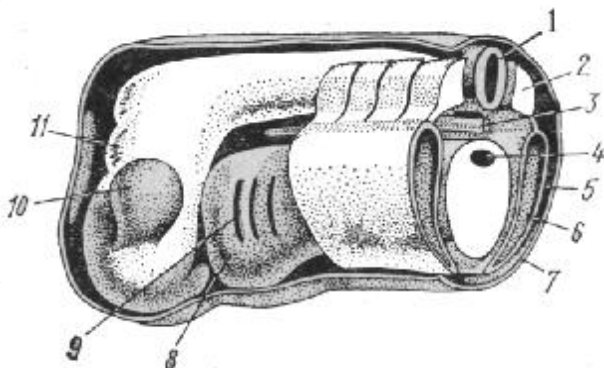
Мезодермадан скелет мускуллари, ички органлар мускуллари ва қон томирлари, суяк ва тоғайлар, қон ҳосил қилувчи аъзолар, жинсий система тўқималари, ички органларнинг бир қисми ривожланади.

Органларнинг эмбрион қаватларидан ёки варақларидан шаклланиши тўғрисидаги дастлабки тасаввурларни К. Ф. Вольф жўжада нерв системаси ва ичак тараққиётини кузатиши даврида айтган. Кейинчалик Х. Пандер ва К. М. Бэр ишларида эмбрион варақлари деган тушунчалар пайдо бўлди. Бэр бирламчи варақларни вегетатив ва анимал деб атади. Улардан кейинчалик иккиламчи варақ пайдо бўлади. Бэр органларни ана шу варақлар билан боғлади. Э. Геккель эмбрион варақларини эктодерма, энтодерма ва мезодерма деб номлади.

Эмбрион варақлари тўғрисидаги таълимот ҳайвонлар эволюциясини ойдинлаштиришда муҳим аҳамиятга эга бўлди. А.О.Ковалевский барча кўп хужайрали ҳайвонлар эмбриони

59-расм. Юксак умуртқалилар эмбрионида органогенез жараёни (К.Уоддингтон, 1957 бўйича).

1-нерв найи; 2-сомит; 3-хорда; 4-ичак; 5-ён мезодерма; 6-целом; 7-эпидермис; 8-томоқ; 9-жабра ёриқлари; 10-кўз халтаси; 11-бош мия.



икки қаватлилик даврни босиб ўтади, бу қаватлар келиб чиқиши ва органларни ҳосил қилиши билан бир-бирига ўхшашдир, деган хулосага келди. Бу фикрлар барча ҳайвонлар келиб чиқилишининг бирлигини исботлади. Шундай қилиб, А. О. Ковалевский эмбрион варақлари тўғрисидаги назарияни яратди.

Эмбрионал жараёни ўрганишнинг ҳозирги усуллари эмбрион варақлари орган эмаслигини ва филогенетик тараққиётнинг қандай босқичини такрорламаслигини билишга имкон берди. Уларни бир хил ривожланиш даражасида бўлган ва морфологик жиҳатдан ўхшайдиган органларни ҳосил қилувчи материал деб қараш керак. Эмбрион варақларининг ҳосил бўлиш жараёни деярли ҳамма кўп ҳужайрали ҳайвонлар босиб ўтиши шарт бўлган босқичларнинг бири ҳисобланади.

### **Бирламчи ва иккиламчи тана бўшлиқлари**

Бирламчи тана бўшлиғи бластоцел бўшлиғининг кейинги тараққиёти натижасида ҳосил бўлади. Бу бўшлиқнинг ўз девори бўлмайди. Бирламчи тана бўшлиғи бластодерма билан, кейинчалик эса тери-мускул халтаси ва ичак девори билан чегараланади. Бластоцел бўшлиғини паренхима ҳужайралари эгаллаб олади (ясси чувалчанглар). Кейинчалик бу ҳужайраларнинг бузилиши туфайли бўшлиқ ҳосил бўлади (юмалоқ чувалчанглар). Бу бўшлиқ бирламчи тана бўшлиғи ёки схизоцел деб аталади. Схизоцел-бузилиш бўшлиғи деган маънони билдиради. Схизоцел турли хил органик ва анорганик моддалар аралашмасидан иборат бўлган суюқлик билан тўла бўлади. Бу бўшлиқ қуйидаги вазифаларни бажаради:

1. Дримо суюқлик билан тўла бўлганлиги учун ҳам гавдани таранг ҳолатда ушлаб, таянч вазифани бажаради. Агар бу суюқлик чиқариб юборилса, гавда пуччайиб қолади.

2. Транспорт вазифасини бажаради, яъни бу ҳайвонлар қон айланиш системасининг йўқлиги туфайли озик моддалар ичакдан ана шу бўшлиқдаги суюқликка чиқади. Ундан суюқлик ёрдамида органларга тарқалади.

3. Кераксиз маҳсулотлар ана шу бўшлиқ орқали айирув қаналарига етиб боради.

Иккиламчи тана бўшлиғи ёки целом (бўшлиқ деган маънони билдиради) гавда қоплами (тери-мускул халтаси) билан ички органлар (ичак) ўртасидаги бўшлиқдир (ҳалқали чувалчанглар). Бирламчи тана бўшлиғидан фарқ қилиб, иккиламчи тана бўшлиғининг ўз девори бор. Бу девор эпителий ҳужайраларидан иборат бўлади.

Бу бўшлиқ эмбрион ривожланиши даврида гастроцел бўшлиғидан пайдо бўлади. Иккиламчи тана бўшлиғи иккиламчи оғизлиларда мезодерманинг чўнтаксимон ўсимталарининг бўшлиғидан ҳосил бўлади. Бирламчи оғизлиларда эса экто ва энтодерманинг ўртасидаги бир жуфт мезодерма бластомерларининг бўшлиғидан ҳосил бўлади. Целом доимо суюқлик билан тўла бўлади. Унинг вазифалари қуйидагилардир:

1. Гавдада таянч вазифани бажаради.
2. Озиқ моддаларни тарқатади.
3. Кераксиз моддаларни айирув каналига чиқаради.
4. Бу бўшлиқдаги баъзи ҳужайралар (элеоцитлар) ортиқча моддаларни захиралайди.

Бундан ташқари, бўғимоёқдиларда бирламчи ва иккиламчи тана бўшлиғининг оралиқ тузилишига эга бўлган тана бўшлиғи бўлади. Бундай тана бўшлиғи миксоцел деб аталади. Миксоцел юрак, ичаклар, жинсий ва бошқа органлар атрофида сақланиб қолган ва бошқа тана бўшлиқлари каби вазифаларни бажаради.

### **Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назария**

1759 йилда К. Ф. Вольф товуқ эмбрионида иккита қават борлигини аниқлаган. 1817 йилда Х.Пандер товуқ эмбрионининг иккита қаватини таърифлаган. 1828 йилда К.Бэр барча умуртқали ҳайвонлар учун эмбрион қаватлари тушунчасини қўлади ва эмбрион қаватлари тўғрисидаги назарияга асос солди. Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назарияни А.О. Ковалевский яратди. У 1865-1871 йилларда ўзининг кузатишлари ва замондошлари И. И. Мечников (1886), Э. Геккель (1866,1871) тадқиқотларига асосланиб, умуртқасиз ҳайвонларда эмбрион қаватларини аниқлади ва уларнинг таърифини эволюцион ғоялар билан янгилади.

Геккель кўп ҳужайраларнинг келиб чиқиши тўғрисида гастрерия назариясини яратди. Бу назарияга кўра, кўп ҳужайраларнинг аждоди ҳозирги ҳайвонлар эмбрион тараққиётининг гастрера босқичига тўғри келади.

XIX асрда эмбриологлар эмбрион қаватларини дастлабки органлар деб, уларнинг айрим функцияларни бажаришини таҳмин қилишганлар. Жумладан, эктодермани тери-сезги қавати, энтодермани ичак-шилимшиқ қават деб тушунишган. Ҳамма ҳайвонларнинг эмбрион қаватлари дастлабки икки қаватли аждоддан мерос, деб қаралган. Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назариянинг моҳияти ҳам шундадир.



Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назария эмбриология тарихида энг катта морфологик умумлашма ҳисобланади. Олимлар томонидан баъзи иккиланиш ва айрим хатоликларга йўл қўйилганига қарамай, ҳозирги пайтда ҳамма эмбриологлар бу назарияни тан олишади. Деярли барча мутахассисларнинг фикрича, бу тушунчалар эмбрион маълум даврининг кетма-кетлигини, органлар ҳосил бўлишини ифодалайди. Эмбрион қаватлари ҳайвонот дунёсининг бирлигини ифодалайди.

Cnidaria ва Stenophora кўп ҳужайрали ҳайвон бўлиб, гавдаси эктодерма ва энтодерма қаватларидан иборат. Улар ўртасида мезоглия бўлиб, у ҳужайрадан тузилмаган, эпителий ҳужайралари ажратган моддалардан иборат.

И.И. Мечников фагоцителла ёки паренхимулла назариясини яратиш даврида Геккелнинг гастерия назариясини танқид қилди. Унинг фикрича, эмбрион тараққиётининг дастлабки даврида гаструланинг инвагинация йўли билан боришига асос йўқ. Мечников таъкидлашича, гаструляциянинг энг содда тури иммиграция ҳисобланади. Мечников тубан кўп ҳужайралар - булутлар ва ковакичлиларда ҳужайра ичида овқат ҳазм бўлиши кенг тарқалганлигини аниқлади.

Мечниковнинг фагоцителла назариясига кўра, Metazoa ларнинг дастлабки аждодида овқат ҳазм қилиш бўшлиғи (ёки органи) бўлмаган. Улар овқатни фагоцитоз йўли билан қабул қилган ва бу овқат барча ҳужайраларга тарқалган. Шунинг учун ҳам содда гаструляцияни ҳозирги яшаётган тубан кўп ҳужайраларнинг гаструляция натижасида бирламчи овқат ҳазм қилиш бўшлиғи ҳосил бўлмайдиган вакилларидан излаш лозим. Иммиграция туфайли худди шундай бўлади.

Шундай қилиб, эмбрион варақлари тўғрисидаги назариянинг классик кўринишини танқидий баҳолашга қуйидагилар асос бўлди:

1. Тасвирий эмбриология намоёндалари эмбрион қаватларида эмбрион бир қисмининг нотўғри ўсиши, қатламланиши деб тушунтирганлар. Улар эмбрионни ўргана олмаганлар. Гаструляция-бу жараён бўлиб, эмбрион қаватлари мустақил вазифа бажара олмайди. Бу қаватлардан ҳосил бўлган органлар маълум функцияларни бажаришга ихтисослашади.

2. Кўпчилик умуртқали ҳайвонларда мезодерма энтероцел усул билан пайдо бўлмайди. Жумладан, амфибиялар тараққиётида энтероцел усул билан пайдо бўладиган целомик халта

ҳосил бўлишига ўхшаш жараёнлар ҳақида фикр юритиб бўлмайди. Умуман, гастрүляцияни янгича классификациялаш лозим. Мезодерманинг пайдо бўлиши гастрүляциянинг бир кўриши ҳисобланади.

3. Органогенезнинг маълум схемадан четга чиқишига асосланиб, эмбрион қаватлари тўғрисидаги назариядан воз кечиб бўлмайди. Аммо бу назарияни қайта кўриб чиқиш ва унга тегишли ўзгартиришлар киритиш лозим.

П.П. Иванов (1943) фикрича, эмбрион қаватлари ривожланишнинг дастлабки даврларида характерли хусусиятини йўқотади. Турбелляриялар, трематодлар ва бошқа ҳайвонларда ҳар хил органлар эмбрионнинг бир хил ҳужайраларидан ҳосил бўлганлиги кузатилган. Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назарияга кўра, хорда энтодермадан, нерв системаси эктодермадан ҳосил бўлади. Аммо асцидияларда бир хил бластомерлардан ҳам хорда, ҳам нерв системаси ҳосил бўлиши кузатилган. О.И. Иванова, А.Г.Кнорре (1963) фикрича, булар иккиламчи ҳодиса бўлиб, эмбрион варақлари эволюция жараёнида маълум омилар таъсирида ўзгариши мумкин.

4. Эмбрион қаватларининг органогенетик хусусиятларига тегишли ўзгартиришлар ва қўшимчалар киритиш лозим. Тажрибаларда исботланишича, эмбрион қаватлари ҳужайраларининг ривожланишини ўзгаришга мажбур қилиш мумкин. Шундан маълумки, эмбрион варақлари ҳужайраларининг вазифалари ҳали тўлиқ аниқланмаган. Эмбрион варақлари биргаликда, нормал тараққий этса, органогенетик хусусиятларга ижобий таъсир этади.

5. Ҳайвонларнинг нормал ривожланишида ҳам эмбрион варақлари назарияси бузилиши мумкин. Масалан, ирис кўзи, баъзи тоғай элементлари мезодермадан эмас, балки эктодермадан ҳосил бўлиши кузатилган.

6. Организмларнинг жинссиз кўпайиши ва соматик эмбриогенезга эмбрион варақлари тушунчасини қўллаб бўлмайди.

Хулоса қилиб айтганда, эмбрион варақлари тўғрисидаги назария келажақда биология фанларининг янги ютуқлари билан бойитилиши лозим.

## Органларнинг презумптив харитаси

Гастроляция жараёнини ўрганиш учун 1925 йилда В. Фогт томонидан таклиф этилган эмбрионнинг бир қисмини маркировка қилиш (белгилаш) усули муҳим аҳамиятга эга бўлди. Унга кўра, агар-агарнинг бир бўлаги витал бўёғига солинади. Бўёқнинг ўзига сингдирган агар-агарни эмбрионнинг тадқиқотчини қизиқтирган томонига ёпиштирилади. Бўёқни эмбрионнинг шу қисмидаги ҳужайралар ўзига сўриб олиб бўялиб қолади. Агар бластула даврида бу тажриба ўтказилса, белгиланган ҳужайралар орқали гастроляциянинг қандай содир бўлишини кузатиш мумкин. Фогт усули ёрдамида амфибияларда гастроляция жараёни ўрганилди. Фогт усулини кичик тухумларда ва яхши бўялмайдиган ҳужайраларда қўллаб бўлмайди. Бундай пайтда сиёх, бўр билан белгилаш, баъзи моддаларни бластомерга юбориш орқали ўрганиш мумкин.

Бластуланинг охириги босқичларида органларнинг пайдо бўладиган жойларини ёки ҳужайраларни аниқ кўрсатиш мумкин. Бу жойларни органлар презумптив харитаси деб аташ қабул қилинган. Латинча *praesumptio* - эҳтимоликка асосланган, тахмин деган маънони билдиради. Инглизлар *fate map* - тақдир харитаси деб атайди. Баъзи эмбриологлар презумптив муртак харитаси ёки презумптив жой деб номлашни таклиф этмоқдалар.

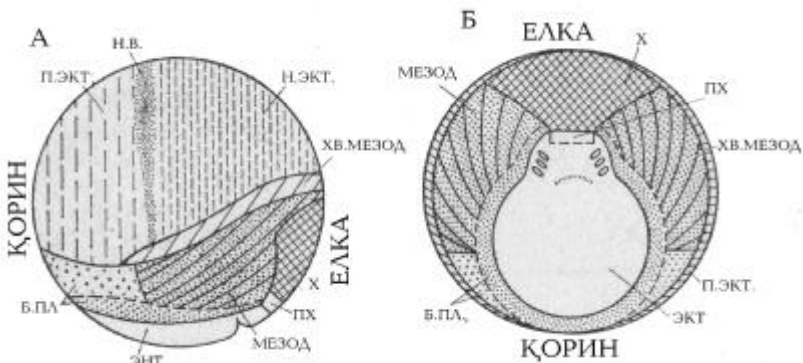
Амфибияларда бластуланинг охирида эмбрионнинг анимал қутбидан тери эпидермиси, эшитиш органлари, оғиз, кўз, шиллиқ безлар, вегетатив қутбдан сомитлар, мезодерманинг сегментлашмайдиган қисмини, эктодерманинг ҳосил бўладиган жойларини аниқ кўрсатиш мумкин (60-расм).

Органларнинг презумптив харитасини эмбрионнинг дастлабки даврларида ҳар қандай ҳайвон ривожланишига нисбатан тузиш мумкин. Бу хаританинг аниқлиги ва тўлиқлиги ҳайвон ривожланишининг ўрганилганлигига боғлиқ.

### Гастроляция сабаблари

Гастроляция ҳодисасининг типлари ва сабаблари ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаганлиги сабабли унинг қонуниятлари ҳам тўлиқ умумлаштирилмаган. Шунинг учун гастроляцияга оид баъзи назарияларга тўхталамиз.

1. Баъзи эмбриологлар фикрича, гастроляция содир бўлишига эмбрион ҳамма қисмларининг бир хил ўсмаганлиги, но-текис майдаланиш сабаб бўлади. Эпиболик гастроляцияда



60-расм. Амфибиялар эмбрионининг оластула даврида презумптив харита муртаклаги (В.Фогт, 1925 буйича).

А-ён томондан кўриниши; Б-вегетатив қутбдан кўриниши. х-хорда; п.экт-қопловчи эктодерма; энт-энтодерма; б.пл.-ён пластинка; мезод-ўқ мезодерма; хв.мезод-дум сомитлари мезодермаси; н.в-нерв валиклари материали; н.экт-нейроэктодерма; п.х-прехордал пластинка.

анимал қутбга нисбатан вегетатив қутб секин бўлинади. Аммо бу назария анча қадимги бўлиб, кўплаб маълумотларни исботлай олмайди. Жумладан, ҳужайра бўлинмаса ҳам, гастрүляция содир бўлади.

2. Л.Румблер 1902 йилда гастрүляция жараёнини механик йўл билан исботлашни таклиф этди. Бластулани ҳосил қилувчи ҳужайраларнинг бластоцел томони йўғон, ташқарига қараган томони эса ингичка бўлади. Ҳужайраларнинг бир-бирига таъсири туфайли бир қисми ичкарига ботиб киради.

3. Бластуланинг охирида ҳужайралар сувни кўп сўриши морфогенетик ҳаракатга сабаб бўлади.

4. Ҳужайрада ҳосил бўлган параллел ипчалар ҳужайранинг чўзилишига, бу эса гастрүляцияда энтодерманинг қатламланишига сабаб бўлади. Ҳужайранинг чўзилиш сабаблари ҳозирча аниқ эмас.

5. И.Гольтфретер 1943-1944 йилларда яратган гипотезага кўра, амфибия тухумида бирламчи ва иккиламчи қобикдан ташқари анимал қутбни ўраб турадиган қобик ҳам бор.

6. Гастрүляцияни ўрганишда ҳужайралараро алоқани билиш муҳим аҳамиятга эга. Бу алоқалар мембрана ўсимталари, псевдоподиялар ва бошқалар орқали ҳосил бўлиши мумкин.

7. Ҳужайраларнинг муҳим биологик хусусиятларидан бири амёбасимон ҳаракати ва фагоцитоз ҳодисасининг содир бўлишидир. Бу жараёнлар эмбрион ҳужайраларида ҳам содир бўлади.

8. Агар амфибия эмбрионини РН 9,6-9,8 бўлган сувга солинса, улар бир-бири билан боғланмаган бўлакларга бўлиниб кетади. Эмбрионнинг ҳар хил ҳужайралари ҳар хил шароитни талаб этади.

### **Т. Густафсон гипотезаси**

Т. Густафсон ва унинг шогирдларининг илмий изланишлари ривожланишнинг биокимёвий ва морфологик қонуниятлари ўртасидаги алоқани аниқлашдан иборат. Унинг фикрича, эмбриологияда бундай алоқани исботлайдиган маълумотлар йўқ. Ана шундай маълумотлар олиш учун Густафсон денгиз типратиканида гастрүляция жараёнини ўрганиб, 2 та қонуниятга, биринчидан, ҳужайралар ўртасидаги алоқаларга; иккинчидан, ҳужайраларнинг амёбасимон ҳаракатига эътибор берди.

Цейтрафер микрокиносъёмка усули билан етилган тухумда 3 та зона борлигини аниқлади: 1 - зона - вегетатив ярим шардаги мезенхима; 2 - зона - ярим шарлар ўртасидаги энтомезодерма; 3 - зона - анимал ярим шардаги эктодерма.

Майдаланиш бошланишидан 10 соатдан кейин бластула ҳосил бўлади. Бир неча соатдан кейин инвагинация йўли билан гастрүляция содир бўлади. 2 кундан кейин тўлиқ шакланган личинка ҳосил бўлади. Бунда 4 та асосий морфогенетик жараён содир бўлади: 1) бластула ҳосил бўлиши; 2) бластодермада blastomerларнинг жойлашув чизигининг ўзгариши; 3) ҳужайра ҳаракат йўналишининг ўзгариши; 4) ҳужайра муртаklarининг аралашиб кетиши. Бу жараёнларни Густафсон юқоридаги 2 та қонуният билан исботлади.

Майдаланиш натижасида бластула ҳосил бўлишини Густафсон механика ва геометрия терминлари билан ифодалайди.

Бластуладан кейин ҳосил бўлаётган ҳужайра шакллари бўлиниш билан боғлиқ эмас. Жумладан, учбурчак, қийшиқ, таёқчасимон ҳужайралар ҳосил бўлади. Булар ҳужайралараро муносабат туфайли пайдо бўлади. Бундан кейин ҳужайрада псевдоподия ҳосил бўлиши ва унинг ҳужайра ҳаракатидаги аҳамияти муҳим ўрин тутаети. Бластуланинг охирида бирламчи мезенхима ҳужайралари blastocel бўшлиғига миграция қилади. Псевдоподияларнинг охириги учи бластулага тегиб туради. Эмбрионнинг нерв системаси морфогенетик жараёнлар учун муҳим аҳамиятга эга. Невр системасини қўзғатувчи моддалар : ацетилхолин, сератонин, адреналин орқали нерв системасининг таъсири

хужайрадан хужайрага ўтади. Бу моддаларнинг баъзилари дастлаб хужайранинг бўлинишини, кейин хужайра ҳаракатини бошқаради, ундан кейин эса нерв системасининг медиатори сифатида фаолият кўрсатади. Шундай моддалардан сератонин вьон балигининг тухум хужайраси уруғлангандан 12 минутдан кейин синтезланганлиги аниқланган. Аммо 1966-1969 йилларда Густафсон сератонин гастрүляция жараёнини секинлаштирувчи моддани нейтраллайди, деган хулосага келди.

### **Ривожланишнинг дастлабки босқичларининг молекуляр-генетик механизми**

Индивидуал ривожланиш биологиясининг муҳим йўналишларидан бири онтогенезнинг турли босқичларида генларнинг таъсир этиш қонуниятларини аниқлашдан иборат. Бу йўналиш эмбриология ва генетика фанлари чорраҳаларида пайдо бўлди. Айни вақтда бу фанлар молекуляр биология ютуқлари билан бойитилди, натижада хужайранинг молекуляр тузилиши, генетик аппарати, генлар экспрессияси механизми ўрганилди.

Ривожланишнинг дастлабки босқичларини эмбриологлар ва генетиклар ҳамкорликда ўрганмоқдалар. Чунки бу даврда гаметаларда мавжуд бўлган генетик потенциал рўёбга чиқа бошлайди, эмбрион шаклланиши қонуниятлари, бир хужайрали система кўп хужайрали системага айланиши, дифференциалланиш ва морфогенетик жараёнлар бошланади. Шунинг учун бу даврда генларнинг аҳамиятини аниқлаш муҳим ва мураккаб вазифадир. Унинг мураккаблиги шундаки, гаметогенез даврида генлар фаоллигини бошқарувчи моддалар ядро ва цитоплазмада жойлашган бўлиб, бу моддалар эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларидан ишлай бошлайди, генларнинг ўзини транскрипцион фаоллиги паст бўлади. Бу даврда эмбрионни цитоплазматик омиллар бошқаради. Ядро ва цитоплазма ўртасидаги муносабат ҳам индивидуал ривожланиш биологиясининг муҳим муаммоси ҳисобланади.

**Ривожланишнинг дастлабки даврларида генларнинг вазифаси.** Генларнинг ядрога жойлашганлиги биокимёвий ва цитофотометрик таҳлил орқали аниқланади. Маълум бўлишича, ДНК асосан ядрога (хромосомаларда) жойлашган бўлиб, озроқ қисми цитоплазмадаги митохондрия, плистидалар, хивчинларнинг базал таначасида жойлашган. Кўплаб ҳайвонлар тухум хужайрасининг митохондриясида ДНК миқдори кўп бўлади. Бу ДНК

ривожланиш жараёни учун катта аҳамиятга эга эмас. Ривожланиш учун ядродаги ДНК муҳим вазифани бошқаради. Шунинг учун оогенез даврида пайдо бўлган генларнинг вазифаларини аниқлаш муҳим аҳамиятга эга. Бу муаммони ҳал қилишнинг бир қанча йўналишлари бор:

1. Ривожланишнинг дастлабки давларида генлар фаоллигининг молекуляр-биологик таҳлили (РНК, оқсил, фермент синтези).

2. Ривожланишнинг дастлабки давларининг ҳар хил босқичларида ядро ва цитоплазма вазифасининг экспериментал-генетик таҳлили.

3. Ядро ва цитоплазма вазифасини ўрганиш учун бластомерларни бир-биридан ажратиш, эмбрионларни қўшиш, ядрони кўчириб ўтказиш.

4. Эмбрионнинг дастлабки давларини таҳлил қилиш учун хромосомалар наборини ўзгартириш, мутациялар содир қилиш.

**Эмбрионнинг дастлабки давларида трансляция ва м-РНК аппаратини фаоллаштириш.** Уруғланиш содир бўлиши билан ооплазмада эркин рибосомалар, и-РНК, т-РНК кўпайиб, полисома шаклланади. Бу даврда синтезланган оқсил гаметогенез даврида синтезланган оқсилдан фарқ қилмайди. Бу синтез жараёнларининг асосий вазифаси эмбрионал ривожланишнинг етилган тухум даврида синтези тўхтаб қолган оқсил билан таъминлашдир. Тадқиқотларнинг кўрсатишича, бу оқсиллар захирананмайди, балки ҳосил бўлаётган ҳужайралар қурилишида сарфланади. Жумладан, майдаланаётган денгиз типратикани тухумидан ҳосил бўлаётган ҳужайралар қурилишида захира ва янги синтезланаётган оқсиллар иштирок этиши аниқланган. Баъзи оқсиллар зарур пайтда, керакли босқичда синтезланади.

Ҳар хил ҳайвонларда транскрипцион фаоллик ҳар хил босқичларга тўғри келади. РНК ва оқсил захираси кўп бўлган ҳайвонларда транскрипция тезда содир бўлмайди. Кўпчилик ҳолатларда иккита босқич фарқланади: 1) транскрипция фаоллиги; 2) транскрипция даражасининг ортиши. Вьон балиғида биринчи босқич гастрюляциягача, иккинчи босқич гастрюляциядан кейин содир бўлади. Тадқиқотлардан маълум бўлишича, РНК ҳар хил турлари синтезининг маълум кетма-кетлиги мавжуд. Бу ҳолат биринчи марта Ж.Гердон томонидан бақаларда ўрганилган ва қуйидагилар аниқланган: 1) гаметаларда етилиш даврида ҳамма генлар фаол бўлмайди; 2) уруғланишдан бластулагача РНК синтезини аниқлаб бўлмайди; 3) биринчи бўлиб т-РНК, м-РНК синтезини бошқарадиган генлар фаоллашади; 4) бластуланинг

охири гастрүляциянинг бошида ҳар хил РНК синтези бошланади; 5) кейинчалик РНК ҳар хил турларининг синтези координациялашади. Бу ҳолатлар ооцитдан ташқари ҳамма ҳужайралар учун хосдир.

Ҳар хил РНК биосинтезининг динамикаси гаметогенез ва эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврларида маълум регуляция механизми орқали амалга ошади. Аммо бу механизмлар ҳозирча номаълум.

Эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврларида янги РНК ва оқсил синтезининг фаоллигини ўрганишга бағишланган тажрибалар орқали оогенезда захираланган и-РНК иштирокида содир бўладиган жараёнлар қачон ва қанча вақтда содир бўлишини аниқлаш мумкин. Бунинг учун РНК синтезини радиация ёки бошқа омиллар билан тўхтатилади. Денгиз типратикани тухуми яшаётган муҳитда актиномицин қўшилса, оқсил синтези давом этади. Демак, бунда и-РНК синтези катта аҳамиятга эга эмас, чунки зиготадаги захира и-РНК бу жараённи бошқаради.

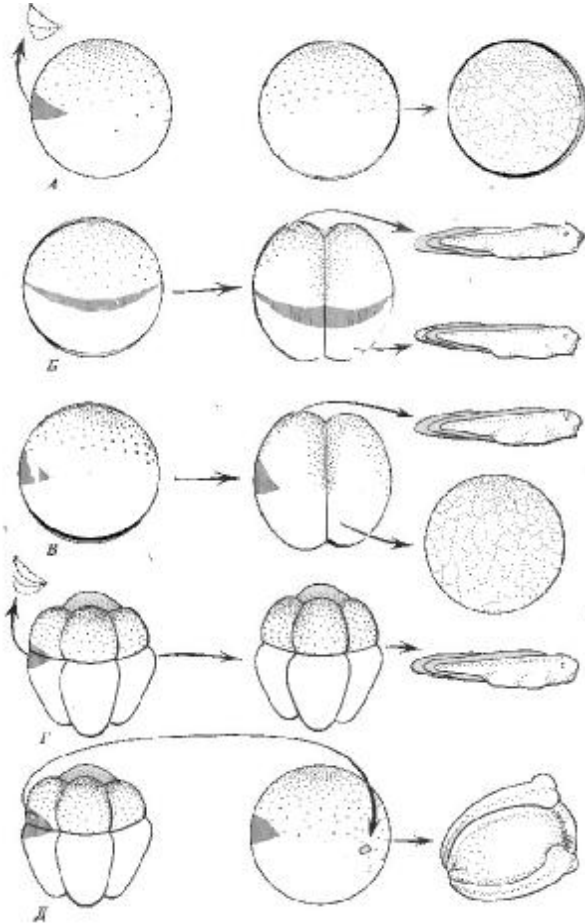
Молекуляр тадқиқотларнинг муҳим вазифаси синтез жараёнлари қайси босқичда бошланиши ва РНК турлари қачон ўз вазифасини бажара бошлашини аниқлашдан иборат. Иккинчи томондан, бу тадқиқотларнинг муҳим хусусияти эмбрионнинг ҳар хил қисми ва ҳужайраларида оқсил ва РНК синтезининг тезлиги, фарқлари ва ўхшашликларини аниқлашдан иборат. Айни пайтда, ҳар хил ҳужайра ва органларда биосинтез жараёнларининг фарқлари ҳақида миқдор жиҳатидан маълумотлар бор, аммо сифат жиҳатидан бундай маълумотлар йўқ.

### **Тухум ҳужайранинг энуклеациясига оид тажрибалар.**

Ядро ва цитоплазма вазифасини аниқлаш учун ядрони микрохирургия йўли билан тухумдан ажратиш ёки физикавий усул билан нобуд қилиш каби тажрибалар ўтказилган. Ядросиз цитоплазма олишнинг бир қанча йўллари бор. Жумладан, денгиз типратиканининг тухумини центрофугада ядро ва цитоплазмага ажратиш мумкин. Ядроли қисми тараққий этади, аммо кичик эмбрион ҳосил бўлади, цитоплазма қисмида майдаланиш бошланади, аммо ривожланиш давом этмайди ва эмбрион ҳосил бўлмайди.

Кейинги йилларда сут эмизувчилар зиготасидан микромаанипулятор ёрдамида пронуклеусларни олиб ташлаш орқали ривожланиш ўрганилмоқда. Бунда цитоплазмадан бир неча блас-томерлар ҳосил бўлади, аммо эмбрион ҳосил бўлмайди (61-расм).





61-расм. Кулранг ўроққа оид тажрибалар (Б.Карлсон, 1983 бўйича). А-кулранг ўроқни кесиб олиш гастрүляцияни кечиктиради. Б-эмбрионни 2 та blastomerлик даврида бир-биридан ажратилса, эгизаклар тараққий этади. В-биринчи аномал майдаланишдан кейин blastomerларни бир-биридан ажратилса, кулранг ўроқ тўлиғича битта blastomerга ўтади. Кулранг ўроқди blastomerда нормал тараққийёт давом этади, иккинчисида тараққийёт тўхтайтиди. Г-8 та blastomer ҳосил бўлгандан кейин кулранг ўроқ олиб ташланса, тараққийёт давом этаверади. Д-агар 8 та blastomerли эмбриондан кулранг ўроқнинг бир қисми бир ҳужайрали эмбрионга кўчириб ўтказилса, иккинчи ўқ орган ҳосил бўлади.

1959 йилда А.А.Нейфах радиация ёрдамида ядрони фаоллаштириш усулини ишлаб чиқди ва кўплаб тажрибалар ўтказди.

Ядро ва цитоплазманинг радиацияга жавоб реакцияси ҳар хил бўлади. Радиация таъсирида ядро нобуд бўлса ҳам, цитоплазмага таъсир этмайди. Бундай тухум ҳужайра майдаланади, аммо ҳосил бўлган бластомерларда ядро бўлмайди, эбрион ривожланиши гастрюляция даврида тўхтайтиди.

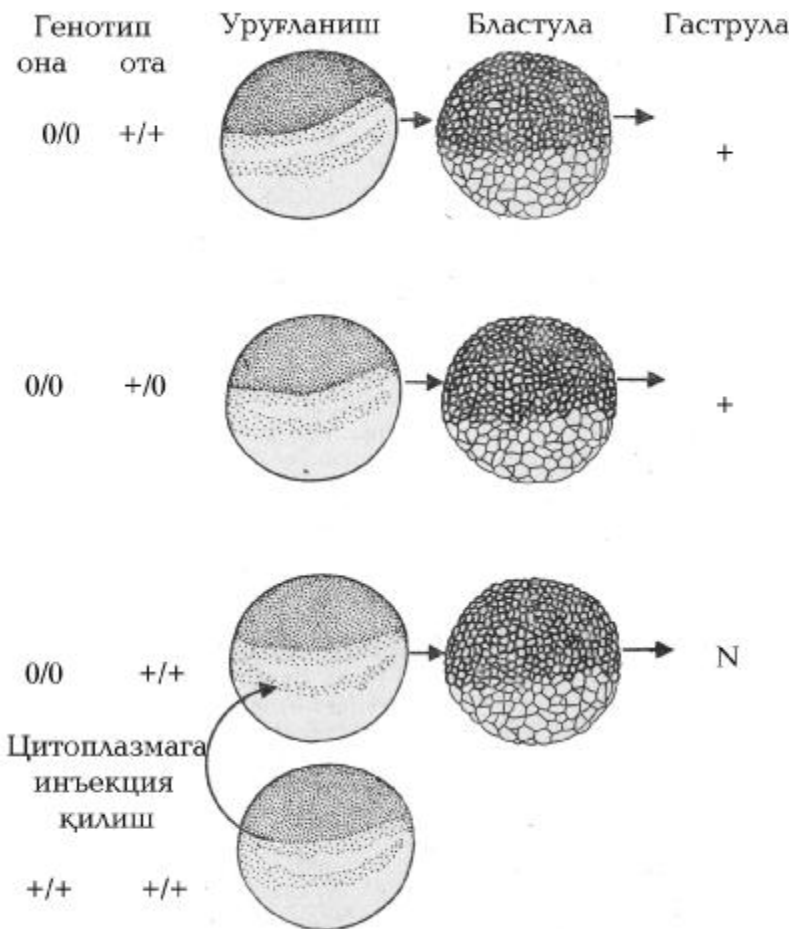
А.А.Нейфах эмбрионнинг ҳар хил босқичларида радиация таъсирида ривожланиш давом этадиган ва давом этмайдиган даврларини аниқлашга муваффақ бўлди. Бу даврлар «ядро морфогенетик функциясининг номаён бўлиш даври» деб аталади. Бунда ядро нобуд бўлади, актиномицин таъсирида эса РНК синтези тўхтатилади. Бу тажрибалар туфайли радиация цитоплазмага ҳам зарар қилади, актиномицин нафақат РНК синтези, балки ҳужайра бўлинишини ҳам пасайтириши аниқланди. Шунга қарамасдан, бу тажрибалар эмбрион ҳосил бўлишида ядро ва цитоплазма вазифасини аниқлашда қимматли маълумотлар берди. Шунга кўра, ядро гастрюляция давридан бошлаб муҳим аҳамиятга эга. Унгача ривожланиш ядросиз ҳам давом этиши мумкин. Аммо ядронинг бундай бошқарувчилик функциясининг сабаблари ҳозирча тўлиқ ўрганилган эмас.

**Гаплоид ва гибрид эмбрионнинг дастлабки ривожланиши.** Тур ичидаги ва турлараро гаплоид ва гибрид эмбрион ота-она генини ўрганиш учун муҳим манба ҳисобланади. Улар тухум ва сперматозоиднинг эмбрион ҳосил бўлишидаги вазифаларини ўрганиш имконини беради. Сперматозоид ота гени ва центриолани тухум ҳужайрасига олиб киради.

Турлараро гибрид олиш ҳам муҳим маълумотлар беради. Балиқларда оилалараро гибрид олиш мумкин. Кўпчилик ҳолларда гибридлар нобуд бўлади, ўлим ҳар хил босқичларда содир бўлади. Нина танлилар ва тубан умуртқалилар гибридларининг таҳлили шуни кўрсатдики, ота гени гастрюляцияни бошланиши билан ишлай бошлайди. Сут эмизувчиларда ядро бўлмаса, тараққиёт тезда тўхтайтиди.

Бу тажрибаларда бутун геном синаб кўрилган. Келажақда ҳар бир ген синаб кўрилиши ва уларнинг вазифалари аниқланиши лозим.

**Эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичида мутациянинг таъсирини ўрганиш.** Айти пайтда генетика эмбриогенез турли даврларида геннинг вазифаси тўғрисида мутациянинг таҳлили туфайли олинган қизиқарли маълумотларга



62-расм. Аксолотлда ova deficient (00) мутацияси (К.Г.Газарян, Л.В.Белоусов, 1983 бўйича).

o/o-гомозигота мутантлар; +/o-гетерозигота мутантлар; +/+ - нормал индивидлар; +-эмбрионнинг гастрүляция босқичида нобуд бўлиши; N-нормал тараққиёт.

эга. Бу маълумотлар асосан эмбриогенезнинг кейинги босқичларини ўрганиш учун рибосома гени мутациясини кузатиш орқали олинган (62-расм). Бақаларда ядроча қисман ёки бутунлай бўлмаса, «Опи» мутацияси содир бўлади. Гомозигота ҳолатида (ҳам ота, ҳам она геномида) мутация содир бўлса «О/Опи» деб белгиланади ва эмбрион яшай олмайди, чунки янги рибосома ҳосил бўлмайди. Эмбрион тухумдаги захира рибосома ҳисобидан маълум вақт яшаб туради, у тугаши билан нобуд бўлади. «+/Опи» гетерозиготада (мутант ва нормал бақани чатиштириб олинган авлод) ривожланиш нормал кетади. Чунки эмбрионни рибосома билан таъминлашда битта рибосома гени набори етарли бўлади. Баъзан бу генлар ўз функциясини қисман бажармайди. Агар қисман мутант билан тўлиқ мутант чатиштирилса, эмбрион нобуд бўлади. Бундай мутациялар дрозофилада ҳам учрайди. Ядроча мутациясининг таҳлили шуни кўрсатмоқдаки, ривожланиш генлар функциясига боғлиқ.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

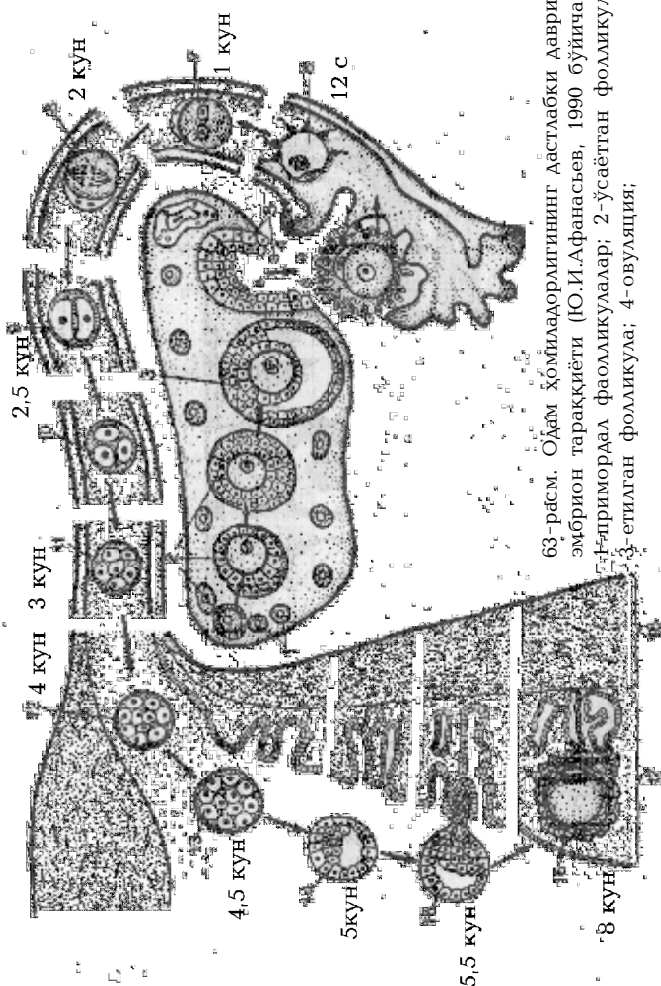
1. Гастроляция нима?
2. Гастроляциянинг типларини айтиб беринг.
3. Мезодерманинг ҳосил бўлиш усулларини тушунтиринг.
4. Бирламчи ва иккиламчи тана бўшлиқлари ҳақида тушунча беринг.
5. Эмбрион қаватлари ва уларнинг вазифаларини айтинг.
6. Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назарияни тушунтиринг.
7. Органларнинг презумптив харитаси нима?
8. Гастроляция сабабларини тушунтиринг.
9. Густафсон гипотезасининг мазмунини айтинг.
10. Ривожланишнинг дастлабки даврларида генларнинг вазифаси нималардан иборат?
11. Ривожланишнинг дастлабки даврларида ҳар хил РНК синтези қандай амалга ошади?
12. Тухум ҳужайранинг энуклеациясига оид тажрибаларни айтинг.
13. Гаплоид ва гибрид эмбрионнинг дастлабки ривожланишини айтинг.
14. Эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичида мутациянинг таъсири қандай бўлади?

## **6-БОБ. ИМПЛАНТАЦИЯ ВА ЭМБРИОННИНГ ПРОВИЗОР ОРГАНЛАРИ**

### **Имплантация**

Сут эмизувчиларда бачадоннинг шиллиқ қаватига трофобластларнинг яқинлашиши билан имплантация жараёни бошлади. Эмбрионнинг бачадон шиллиқ қаватига ёпишиши имплантация дейилади. Имплантация лотинча им - ичкарига, плантаре - ёпишиб жойлашиш деган маънони билдиради. Имплантация туфайли эмбрион она организмдан озик модда билан таъминланади. Имплантация одам эмбрионида уруғланишдан кейин 7 кун ичида содир бўлади (63-расм). Уруғланиш содир бўлгандан кейин зигота тухум йўлларида бачадон томонга ҳаракатланади. Ана шу даврда эмбрион ҳар хил ноқулай шароитларга дуч келади. Бачадондаги бу ноқулай шароитларни Ж. Иберт (1968) қуйидагича изоҳлайди: «Эмбрион она организмнинг ҳимоясига ўтгунча, яъни трофобласт орқали бачадоннинг шилимшиқ қаватига ёпишгунча, бир ҳафта давомида тухум йўлларида ва бачадонда хавфли саёҳат қилади». Бу қийинчиликларни Иберт сув ости кемасининг музликлар орасида юриши билан тенглаштиради. Эмбрионнинг атрофидаги шароит эса музли сувдан ҳам мураккабдир.

Умуртқали ҳайвонларда тухумнинг етилиши ва тухумдондан чиқиши бир хил бўлади. Уларда грааф пуфакчаси ёрилиб, тухум йўлининг воронкасимон учлари орқали тухум йўлига ўтади. Аммо баъзи ҳайвонларда бу умумий схемадан четга чиқиш содир бўлиши мумкин. Жумладан, мадагаскар қилли типратиканида грааф пуфакчаси ҳосил бўлмайди. Тухум тухумдондан чиқиши вақтида тухумдон тўқималари юмшайди ва тухум қорин бўшлиғига сузиб чиқади. Буларда уруғланиш тухумдонда содир бўлади. Уруғланган тухум ташқи томонга ҳаракат қилади. Тирик туғувчи ҳайвонларда уруғланган тухум бачадонда тараққий эта бошлайди. Ҳар хил сут эмизувчиларда етилган ва тухумдондан чиққан тухумлар сони турлича бўлади. Жанубий Африкада яшайдиган сакровчи деган кемирувчининг ҳар бир тухумдонидан 60 тадан тухум етилади, уларнинг қайси бири биринчи бўлиб имплантация содир бўладиган жойга етиб келса, ўша тухум яшаб қолади ва уруғланади. Кўп бола туғувчи сут эмизувчилар (чўчқа, кемирувчилар, йиртқичлар) нинг тухумдонидан бирданига бир нечта тухум етилади. Кўпчилик туёқдилар ва аёлларнинг тухумдонларидан



63-рәсм. Өдәм Һөмбәләрдининг дәстләбкә дәвридә эмбрион таракқиәти (Ю.И.Афанасьев, 1990 буйича).

1-примордәл фаолликулалар; 2-үсәйтгән фоолликула; 3-епилгән фоолликула; 4-овуляция;

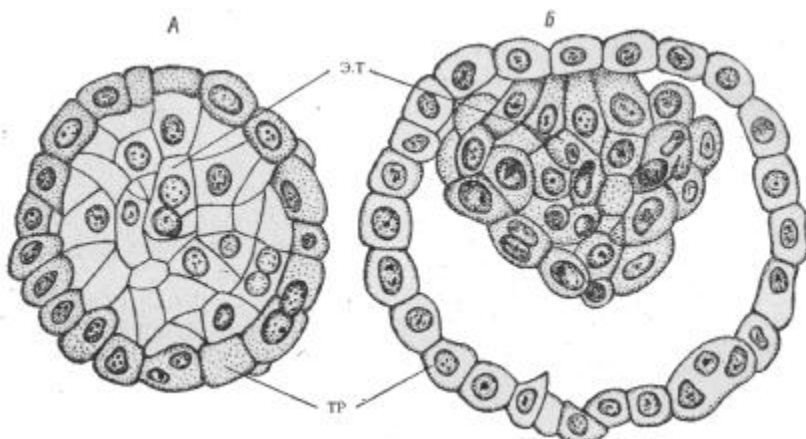
5-фоолликула хужайралари; 6-уруғланиш; 7-зигота (пронуклеусларнинг яқинлашиши); 8-зиготанинг биринчи бүлинишининг метафаза босқичи; 9-13-эмбрион майдаланишининг турли босқичлари; 14-бластула; 15-эмбрионнинг бачадон деворига имплантацияланишининг бошланғич дәври; 16-таструляциянинг бошланғич дәвридәги эмбрионнинг бачадон шиллиқ қаватига епилиши; 17-бачадоннинг шиллиқ қавати; 18-бачадоннинг мускул ва сероз қавати.

навбати билан биттадан тухум етилади. Тухум аввал чап тухумдондаги, кейин ўнг томондаги тухумдондан етилади. Қорамоллар ва бошқа баъзи сут эмизувчилар тухумдонда грааф пуфакчалари етилгандан кейин урғочи ва эркак индивидлар ўзаро қўшилади. Натижада нормал уруғланиш жараёни содир бўлади. Ҳайвонларнинг кўпайишга киришиш даври «жинсий ов», эстерус ёки «ов» дейилади. Бир йилда бир марта кўпайиш имкониятига эга бўлган Ҳайвонлар моноэстрал Ҳайвонлар деб аталади. Масалан, қорамолларда бу давр бир йилда бир кун давом этади. Бир йилда бир неча марта кўпайиш имкониятига эга бўлган Ҳайвонлар полиэстрал Ҳайвонлар дейилади. Уй Ҳайвонларининг яшаш шароити ёввойи Ҳайвонларга нисбатан қулай бўлганлиги учун уларда тухумнинг етилиши доимо бир хил даврга тўғри келади. Уруғланиш содир бўлмаса, бу давр яна такрорланиши мумкин. Ёввойи Ҳайвонларда тўйиб овқатланмаслик ва бошқа ноқулай шароитлар туфайли кўпайиш бир даврга тўғри келмайди. Масалан, ёввойи қўйлар бир йилда бир марта кўпайса, хонаки қўйларда кўпайиш бир йилда такрорланиши мумкин. Баъзи сут эмизувчи Ҳайвонларда тухумдондан тухум етилиши менструал даврга тўғри келади ва бу даврда урғочи Ҳайвоннинг эркак Ҳайвонга интилиши кучли бўлади. Одамда тухумдондан тухум етилиши менструация даврининг ўрталарига, яъни 28 куннинг яримига тўғри келади. Кўпчилик сут эмизувчиларда менструал цикл даврида бачадон шиллиқ қаватининг емирилиши кузатилмайди ва қон кетмайди. Менструация жараёнининг содир бўлиши эмбрионнинг бачадон шилимшиқ қаватига осонлик билан ўтиши учун яратилганлиги ҳақида фикрлар бор. Б. М. Петтеннинг (1959) фикрича, менструациянинг содир бўлиши бачадоннинг эмбрионни қабул қилмаганлигига «норозилик билдирганлиги, умиди пучга чиққанлиги», деб тушуниш керак. Чунки бачадоннинг эмбрионни қабул қилишга тайёргарлиги ҳеч қандай натижа бермади. Тухум ҳужайранинг овуляцияси билан тухумдонда сариқ тана беши ҳосил бўлади. Бунда аосий вазифани бош миядаги гипофиз, гипоталамус бажаради. Гипофизда ишлаб чиқарилган гонадотроп гормонлар тухумдон фаолиятини, тухум ҳужайранинг ўз вақтида етилиб чиқишини бошқаради. Грааф пуфакчасининг эпителий ҳужайраларидан ҳосил бўлган сариқ тана беши прогестерон гормонини ишлаб чиқаради. Бу гормон бачадон безлари секрециясининг кучайишига олиб келади. Натижада бачадон шиллиқ

қавати шишади ва зиготани қабул қилишга тайёр бўлади. Бу гормоннинг иккинчи аҳамияти тухумдондан навбатдаги тухум етилишини тўхтатиб туради, ҳомиладорлик вақтида сут безининг паренхима ҳужайралари фаолиятини кучайтиради, сут ҳосил қилишга тайёрлайди. Менструациядан 11 кун ўтгандан кейин бачадон шиллиқ қаватининг қилинлиги 2-3 мм га етади. 20-кунгача бачадонда гистологик ўзгаришлар содир бўлмайди. Кейин безлар нотекис ўзгариб, бачадон йўли кенгаяди. Бачадонни қон билан таъминловчи томирлар сони ортади. 25-26- кунларда бачадон шилимшиқ қавати юқори даражада ўзгаради. Безлар чўзилади, қон томирлари қон билан тўлади, шилимшиқ қаватнинг қалинлиги 4-5 мм га етади, бачадон имплантацияга тайёрланади. Тухумдон гормонлари имплантация бўладиган жойни бўрттиради, ундаги тўқимани децидуал тўқимага айлантиради. Эмбрион эса имплантацияланиши учун йирик трофобласт ҳужайралар ҳосил қилади. Бу ҳужайралар бачадоннинг шиллиқ қаватини бузади, эритади, эриган ҳужайраларни фагоцитоз йўли билан ҳазм қилади ва шу йўл билан эмбрион ҳужайраларини озиклантиради. Бундан ташқари, трофобластлар санитарлик вазифасини ҳам бажаради. Сут эмизувчиларда ва паразит ҳашаротларда 20 ва ундан кўпроқ бластомерлар ҳосил бўлгандан кейин трофобластлар ҳосил бўлади. Майдаланиш охирида, морула даврида йирик бластоцел бўшлиғи ҳосил бўлади. Эмбрионнинг бу даври бластоцист деб аталади. Бластоцистнинг ташқи тамонидаги бластомерлар трофобласт, ички қисмидагилари эса эмбриобласт дейилади ва ундан эмбрион ҳосил бўлади (64-расм). Бунда 4-5 та ҳужайра эмбрионни ҳосил қилишга, қолганлари эса трофобластларни ҳосил қилишга сарфланади. Трофобласт ва эмбрион ҳужайралари орасидаги бўшлиқ кейинчалик бластоцел бўшлиғига айланади. Бўшлиқдаги бир тўда ҳужайраларни бластодермик пуфакча дейилади. Бу пуфакчанинг трофобласт қисми иммунологларнинг қизиқишига сабабчи бўлди. Уларнинг фикрича, трофобласт ҳужайралари она ва эмбрион организмлари ўртасидаги мувозанатни сақлайди ва она организмдан ҳар хил касалликларнинг эмбрионга ўтишига йўл қўймайди.

Каламушларда имплантация жараёни қуйидагича кечади: Каламушларнинг тухум йўлларида уруғланиш содир бўлгандан кейин бўлиниш бошланади. 4-5 кундан кейин эмбрион бачадонга ўтади ва бластодермик пуфакча ҳосил қилади. Бу вақтда бачадоннинг ички девори бир қават эпителий ҳужайралари билан





64-расм. Кўршпалакнинг морула (А) ва бластоцистаси (Б). э.т.-эмбрион танача; тр-трофобласт (Б.И.Балинский, 1965 бўйича).

қопланган бўлади. 6 кунлик эмбрион имплантацияга киришади. Приматларда овуляция менструация жараёнидан 14 кун олдин содир бўлади. Агар тухум хужайра уруғланса, 3-4 кун давомида тухум йўлларида бачадонга ўтишга ҳаракат қилади. Эмбрион бачадонга ўтганда морула даврида бўлади. Шундан кейин эмбрион бачадон бўшлиғида 3-4 кун сақланади. Эмбрион тухум йўлидан бачадонга ўтганда унинг ташқи томони трофобласт билан ўралган, ички қисми эса эмбриобластдан иборат бўлади. Бу эмбрионнинг бластодермик пуфакча даври ҳисобланади. Трофобластлар орқали эмбрион бачадоннинг шиллиқ қаватига имплантация бўлади. Приматларда эмбрионнинг имплантацияланиши овуляциядан 7-8 кун ўтгандан кейин содир бўлади. Баъзи олимларнинг фикрича, эмбрион она организмига, яъни бачадонга имплантацияланиб паразитлик билан ҳаёт кечиради. Г. А. Шмидт фикрича, паразит хужайин организмига кириб, ундан озикланади ва оғир касалликлар келтириб чиқаради. Ҳомиладорлик эса нормал физиологик жараён бўлиб, уни паразитлик деб бўлмайди. Б. П. Токин куёнларда эмбрионал даврни ўрганиб, бластоциста бактерияларга қарши кураш олиб боришини аниқлади. Тажрибаларда аниқланишича, агар тухумдоннинг маълум қисми кесилса ёки жароҳатланса, гипофиз гормонлари таъсирида ўша жойда децидуал хужайралар ҳосил бўлади. Йирик трофобластлар бачадоннинг эпителий хужайраларини эритувчи моддалар ишлаб чиқаради. Куён тухумининг маълум жойи ишқорий муҳитга эга бўлиб, шу жойи билан

бачадон деворига ёпишади. Эмбрионнинг имплантация қилинадиган жойини оддндан аниқлаш мумкинлигини Вимсот (1944) ўз тажрибалари орқали исботлаган эди. Имплантация бўладиган жойда эпителий ҳужайралари бузилиб, унда қон томирлари кўпаяди. Эмбрион бачадоннинг ана шу жойига ёпишади. Имплантация эмбрионнинг қон томирларига зич жойлашиши озиқ моддаларни ассимиляция қилиши ва карбонат ангидрид газини она қонига ўтказиши учун зарур. Бу газнинг концентрацияси она қонига нисбатан эмбрионда 3 марта кўп бўлади.

**Имплантация турлари.** Сут эмизувчиларда имплантациянинг уч тури мавжуд: централ, эксцентрал, интерстициал.

Централ имплантация жуфт туёқдилар, тоқ туёқдилар, товушқонсимонлар ва бошқа ҳайвонларга хос бўлиб, уларда бластоциста бачадоннинг шиллиқ қаватига кирмайди, унинг бўшлигининг марказида жойлашади.

Эксцентрал имплантация сичқонлар, каламушлар ва қўшоёқларда учрайди. Буларда бластоциста бачадоннинг бўшлигидан криптасига ўтиб, имплантация камерасини ҳосил қилади. Кейинчалик ўсувчи децидуал ҳужайралар имплантация камераси билан бачадон бўшлиғи орасини ёпади. Эмбрион бачадон деворининг шиллиқ эпителий ҳужайраларини эритиб, бириктирувчи тўқимага етади ва имплантация содир бўлади.

Интерстициал имплантация кўршапалаклар, қумсичқонлар ва приматларга хос бўлиб, уларда бластоциста бачадон ёригидан унинг шиллиқ қаватини бузиб, бириктирувчи тўқимага етади. Уларнинг бачадонида крипта бўлмайди.

Судралиб юрувчилар тухумида сариқлик моддаси кўп бўлади. Улардан келиб чиққан сут эмизувчилар тухумида эса сариқлик моддаси янада кўпроқ бўлиши керак эди. Эволюция жараёнида сут эмизувчилар эмбрионал тараққиёти янада узоқроқ давом этадиган бўлди. Тухумнинг сариқлик моддага бой бўлиши физиологик ва экологик жиҳатдан фақат йирик ҳайвонларга хосдир. Чунки судралиб юрувчилар мостодензавр, диплодок, брахиозавр каби йирик ҳайвонлардан келиб чиққан. Бирламчи сут эмизувчилар унча йирик бўлмаган ва шунга мос равишда тухумлари кичик бўлган. Бунинг сабаблари қуйидагилар:

1. Тухумдаги сариқлик моддаси ва қисман оқсил озиқ модда сифатида эмбрионга ўтади. Бу моддалар тухум ҳосил бўлиши даврида унда йиғилади. Бу эса тухумдондаги тухум ҳажмига таъсир этмайди. Бундай тухумлар судралиб юрувчилар ва қушларда бўлади.

2. Оқсил сариқлик моддасидаги асосий озиқ бўлиб қолади. Бундай тухумлар ёмғир чувалчанги ва қопчиқлиларда бўлади.

3. Имплантациядан кейин эмбрион бачадон ҳисобидан озиқланади. Бундай озиқланиш чаёнларда, йўлдошли сут эмизувчиларда бўлади ва бачадонда эмбрион ривожланиши учун чексиз қулай имкониятлар яратилади. Шунинг учун тухумдондаги тухумда озиқ модда кам тўпланиб, тухум кичик бўлиб қолади.

Сут эмизувчилар бачадони тузилишининг хилма-хиллиги эмбрионнинг нормал ривожланишига мосланишидир. Жумладан, кемирувчилар туркумининг вакиллари Ер шарида вертикал ва горизонтал жиҳатдан жуда кенг тарқалган бўлиб, яшаш шароитига морфологик жиҳатдан юқори даражада мослашган. Натижада кемирувчиларда шакл ҳосил бўлиш эволюцияси турли йўллар билан борган. Баъзи ҳайвонларда турнинг сақланиб қолиши кўпайишнинг тезлашиши ҳисобида амалга ошган. Яшаш шароитига қараб бир-биридан морфологик жиҳатдан фарқ қиладиган кемирувчилар бачадонининг тузилишини солиштириб ўрганиш кўплаб маълумотлар беради. Северцов қўшоёғи, кичик қўшоёқ, катта қумсичқон, туркистон каламуши, жайра, ўрмон сичқони ва ўрмон олмахони 4 та оилага киради. Жайра эрта баҳорда кўпайишга киришади ва болалари март ойининг охирида инидан чиқа бошлайди, бир йилда 1-3 та бола туғиши мумкин.

Ўрмон олмахони баҳорда уйқудан уйғонади ва 2-4 та бола туғади. Ўрмон сичқони бир йилда бир неча марта кўпайиб, бир мартада ўртача 3-5 та бола туғади. Туркистон каламуши ҳар бир туғишда ўртача 7-9 та бола туғиши мумкин. Северцов қўшоёғи ўз душманидан усталик билан яширина олади ва бир йилда бир марта кўпайиб, ўртача 3-4 та бола туғади. Кичик қўшоёқ секин югуради ва бир йилда 2 марта кўпайиб, ҳар бир марта ўртача 1-4 та бола туғади. Катта қумсичқон колония бўлиб яшайди ва бир йилда 2-4 марта кўпайиб, 15 тагача бола туғиши мумкин. Жайра, Северцов қўшоёғи, ўрмон олмахони яшаш шароитига кўпроқ мослашган бўлиб, бир йилда бир марта кўпаяди. Улар 1 тадан 4 тагача бола туғиши мумкин. Колония бўлиб яшайдиган кемирувчилар йил бўйи кўпайиб, бир туғишда ўртача 8 та бола туғади. Кўпайиш интенсивлиги бачадон тузилишига ҳам боғлиқ. Жайра бачадони қин, бачадон танаси, эмбрион ривожланадиган бачадон шохчасидан иборат. Ўрмон олмахонининг бачадони шунга ўхшаш бўлиб, уларда бачадон

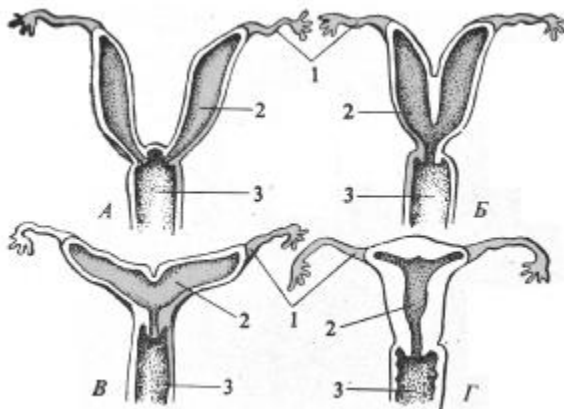
танаси бирмунча узунроқ бўлади. Агар бачадон 30 мм дан узун бўлса, бачадон танасининг узунлиги 12 мм ни ташкил этади.

Кемирувчилар бачадонининг тузилиши унинг неча марта кўпайиши ва бир марта кўпайганда қанча бола туғишига боғлиқ-дир.

Эволюция жараёнида турнинг сақланиб қолиши баъзи ҳайвонларда морфологик белгиларнинг ривожланиши ва кўпайишнинг интенсивлашуви билан боғлиқ. Бачадон тузилишининг ўзгариши бунга яққол мисол бўлади. Аммо бачадоннинг ривожланиши ароморфоз эмас. Кемирувчилар яшаб қолиши тез кўпайиш йўли билан амалга ошган. Айрим ҳайвонлар ва одам бачадони бир шоҳли бўлиб, уларнинг эмбриони бачадонда яхши сақланади. Ҳайвонларда ҳар хил морфологик мослашишлар бўлганлиги сабабли уларнинг бачадони ҳам ҳар хил тузилган. Масалан, иккита, битта бачадонли, икки шоҳли, бир шоҳли бачадонлар фарқланади (65-расм).

65-расм. Ҳар сут эмизувчиларда бачадон типлари (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

А-иккитали (халталиларда); Б-икки бўлимли (баъзи кемирувчиларда); В-икки шоҳли (кўпчилик туёқдилар ва йиртқичларда); Г-оддий (приматларда). 1-тухум йўли; 2-бачадон; 3-қин.



Иккита бачадоннинг ҳар бир шоҳи алоҳида-алоҳида қинга очилади. Бундай бачадон баъзи кемирувчилар, кўршапалаклар ва филларда бўлади. Айрим шоҳли бачадоннинг шоҳлари қинга очиладиган жойида бирлашиб, битта бачадонга айланади. Бундай бачадон баъзи кемирувчиларда, кўршапалакларда бўлади. Кўршапалак бачадони икки шоҳли бўлса ҳам, чап тухумдондан етилган тухум бачадоннинг ўнг шоҳчасига ўтиши мумкин.

**Нима учун бластоциста бачадон деворига имплантацияланади?** Кўпчилик тадқиқотчилар имплантация жараёнини бластоциста ва бачадон тўқималарининг ўзаро таъсири, деб тушунадилар. Овуляция бошланиши билан бачадонда тухумдон ва гипофиз беги гормонларининг таъсирида ўзгаришлар содир бўлади. Тухум йўлида уруғланган тухум майдалана бошлайди ва бластомермик пуфакчага айланиб, бачадон бўшлиғига тушади. Шу вақтда гормонлар таъсири туфайли бачадонда ўзгаришлар содир бўлишидан ташқари, бачадон билан бластоцистанинг ўзаро алоқаси туфайли локал ўзгаришлар ҳам содир бўлади. Бачадоннинг эмбрион яқинлашган жойидаги бириктирувчи тўқима ҳужайралари децидуал ҳужайраларга айланади. Улар ҳажмининг катталиги ва кўп ядролиги билан фарқланади. Уларда кўплаб митоз жараёнлари содир бўлади. Кейин децидуал ҳужайраларга қон капилярлари ўсиб киради ва кенгаяди, лейкоцитлар келиши кўпаяди.

Бластоциста бачадон бўшлиғида маълум вақт эркин ҳаракатланиб юради. Бу давр ҳар хил сут эмизувчиларда бир неча соатдан бир неча ойгача давом этади. Масалан, олмахонларда бир неча соат, одамда 2-3 кун, сувсар, айиқ, зирхдиларда бир неча ой давом этади. Бу давр бластоциста тараққиётидаги пауза даври дейилади. Кейин бластоциста бачадон шиллиқ қаватига ёпишади ва имплантация содир бўлади. Имплантация механизми ҳақида эмбриологияда ҳозиргача ягона фикр йўқ.

Имплантация ва йўлдош ҳосил бўлишида иммунологик реакциялар асосий вазифани бажаради.

Б.П.Токин ва А.Г.Филатова (1953) ривожланаётган уруғланган тухум ҳужайра имплантациягача антибиотик моддаларга эга бўлади. Ўз йўлидаги бактерияларни ўлдиради. Бу моддалар иммунологик аҳамиятга эга бўлиб, улар бачадондан гормонлар ажралишида, лизис жараёнларида, децидуал реакциялар содир бўлишида қатнашади, деган хулосага келдилар.

Е.В.Зибина 1957 йилда сичқонларда эмбрион имплантациясининг бошланғич босқичларини ўрганди. Ҳомиладорликнинг 4-5 кунларида эмбрион бачадон шохи бўшлиғида жойлашади. Бачадон шохининг ички қисми бир қаватли эпителий ҳужайралари билан қопланган. Эмбрион бу даврда халтасимон кўринишда бўлиб, ички қисми бўшлиқдан иборат. 5-кунда ҳам эмбрион бачадон деворининг эпителий ҳужайраларига ёпишмайди, аммо баъзи ўзгаришлар содир бўлади. Бунда эмбрион қандайдир модда ажратиб, бачадонга таъсир этгандек бўлади.

6-кунда бластоциста бачадон эпителий хужайралари билан алоқада бўлади. Митоз бўлиниш туфайли трофобластлар сони ортади. Бластоцистанинг бачадонга ёпишган жойида строма ҳосил бўлади ва эмбрион унда ўрнашиб олади. Трофобластлар йирик бўлиб, синцитий (йирик хужайралар) ҳосил қилади ва бир-бири билан бирлашиб туради. Бу вақтда фагоцитар реакциялар содир бўлади. Трофобластлар емирилган эпителий хужайраларини ва лейкоцитларни фагоцитоз йўли билан қамраб олиб, ҳазм қилади. Олимларнинг фикрича, трофобластлар имплантация даврида эмбрионни емирилган эпителий хужайралар ва децидуал хужайралар ҳисобидан озиклантиради, кейинчалик эритроцитлар ва лейкоцитлар билан озиклантиради.

Е.В.Зибинанинг бу тадқиқотларининг натижалари имплантация даврида фагоцитоз жараёни содир бўлишидан далолат беради.

И.Г.Михайлова (1964) сичқонлар ва қуёнларнинг ҳомиладорлик даврида бирламчи трофобластлар иккиламчи трофобластлар билан алмашилишини ва иккиламчи трофобластлар пассив бўлишини аниқлади. Унинг фикрича, эмбрионал тараққиёт даврида йўлдош ҳосил бўлгандан кейин фагоцитоз реакциясининг фаоллиги пасайиб боради. Акс ҳолда, иммунологик реакциялар эмбрион тўқимасининг нобуд бўлишига олиб келади.

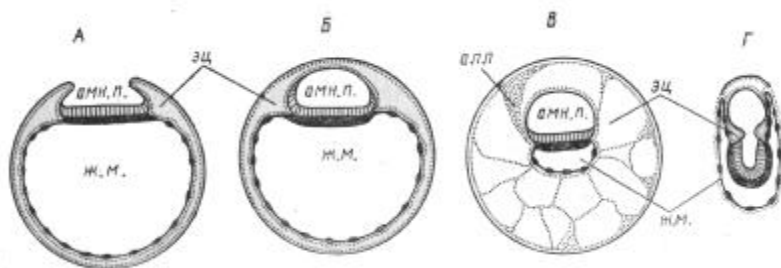
Б.П.Токин 1955 йилда аниқлашича, имплантация ва кўплаб физиологик жараёнларда шамоллаш зарур ва қонуний ҳодиса ҳисобланади. Бу, айниқса, сут эмизувчиларнинг айирув органлари ривожланишида, мезонефрос ва метанефрос пайдо бўлишида муҳим аҳамиятга эга.

Иммунологик реакциялар уруғдон ва тухумдоннинг нормал фаолият кўрсатишида ҳам муҳим аҳамиятга эга. Жумладан, Н.А.Пахомова (1975) крабларда тухумдоннинг ҳолатини личинка ҳосил бўлгунча ва ҳосил бўлгандан кейин ўрганди. Личинка ҳосил бўлгандан кейин ооцитлар овуляцияга учрамаган ооцитларни емиришини аниқлади. Фолликула ва амёбасимон хужайралар некроз структураларни фагоцитоз йўли билан нобуд қилади. 14-21-кунларда тухумдонда яллиғланиш, лизис, фагоцитоз, оогонийларнинг кўпайиши ва ривожланиши, митоз сонининг ортиши содир бўлади. Шу пайтда тухумдон амёбацитлар депоси вазифасини бажаради. Ооцитларда шакл ҳосил бўлиши интенсивлашади. Яллиғланиш ва тикланиш тухумдонда 35 кунда тамом бўлади. Худди шундай жараёнлар ҳамма ҳайвонларнинг сперматогенезида ҳам кузатилади.

Д.П.Филатов (1916, 1927) амфибияларда эшитиш органлари ривожланишини ўрганиш жараёнида эшитиш халтаси атрофидаги мезенхимада яллиғланишга ўхшаш жараён содир бўлишини аниқлади. Агар бу жараён содир бўлмаса, нормал эшитиш капсуласи ҳосил бўлмайди. Агар унда экспериментал шамоллашни ҳосил қилинса, бундай ҳолатда ҳам нормал эшитиш капсуласи ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эволюция жараёнида яллиғланиш ҳодисаси ривожланишнинг нормал ўтишига олиб келган.

### Эмбрионнинг провизор органлари

Эмбрион ривожланишининг хавфсиз ўтишини таъминлаб, эмбрионал давр тугаши билан ўз фаолиятини тугатадиган органларга эмбрионнинг провизор ёки вақтинчалик органлари дейилади. Бу органлар эмбрионал давр тугаши билан йўқолиб кетади. Провизор органларга сариқлик халтаси, трофобласт, амнион, сероз парда, аллантоис, хорион, йўлдош, киндик ипи киради (66-67-расмлар).



66-расм. Ҳар хил сут эмизувчиларда эмбрионал ва вақтинчалик органлар нисбати (Б.И.Балинский, 1965 бўйича).

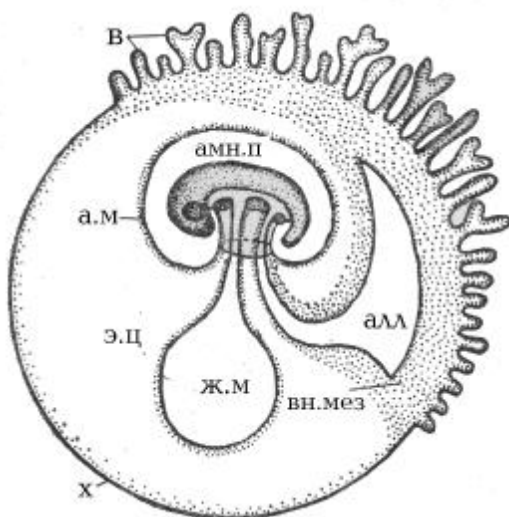
А-лойҳўрак; Б-учар кўршапалак; В-одам; Г-кўршапалак.

амн.п-амнион бўшлиғи; алл.-аллантоис; ж.м-сариқлик халтаси; эц-экзоцелом.

**Сариқлик халтаси.** Тухумнинг сариқлик халтаси эктодермадан ҳосил бўлиб, сариқлик моддасини ўраб туради. Сариқлик халтасининг ташқи томони мезенхима хужайралари билан қопланган бўлади. Мезенхима сариқлик халтасининг устида томирлар пайдо бўлишига олиб келади ва улар орқали органларга озиқ моддаларни ўтказилади. Эмбрион кейинчалик сариқлик

67-расм. Сут эми-  
зувчилар эмбрио-  
ни ва вақтинчалик  
органлари (Б.И.  
Балинский, 1965  
бўйича).

алл - аллантоис;  
амн.п - амнион  
бўшлиғи; ам - ам-  
нион қобиғи;  
ж.м. - сариқлик  
халтаси; х - хорион;  
в - хорион ворсин-  
каси; вн.мез. - вақ-  
тинчалик мезодер-  
ма; эц - экзоцелом.



моддасидан ажралиб, ичакнинг ўрта қисмидаги ингичка сариқ йўлча орқали сариқлик халтаси билан алоқада бўлади. Баъзи маълумотларга қараганда, сариқлик халтаси эмбрионнинг провизор органи ҳисобланмайди. Аммо у фақат халта бўлмай, балки бошқа провизор органлар каби эмбрионнинг ҳаётий жараёнларининг нормал ўтишига ёрдам беради. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида сариқлик халтаси эмбрионнинг нафас олиши ва озиқланишида қисқа вақт иштирок этади. Сариқлик халтаси деворининг ҳужайраларида сариқлик моддаси бирламчи қайта ишланиб, кейин сарфланади.

Сариқлик халтасининг деворидаги висцерал мезодерма 7-8 ҳафта давомида эмбрионни қон билан таъминлашда иштирок этади. Қушларда сариқлик халтасининг деворидан бирламчи қон ҳосил қилувчи ҳужайралар, ундан қон ҳужайралари ва қон томиларининг девори пайдо бўлади. Шундан сўнг сариқлик халтаси атрофияга учрайди. Сут эмизувчилар тухумида сариқлик моддаси бўлмайди. Сариқлик халтаси уларнинг аجدодлари-судралиб юрувчилардан мерос бўлиб қолган.

**Амнион ва сероз парда.** Ҳайвонот дунёси эмбриони ривожланиши даврида амнион парда ҳосил бўлишига қараб 2 гуруҳга бўлинади: 1. Анамниялар, буларга балиқлар ва амфибия-



лар киради ҳамда уларда амнион парда ҳосил бўлмайди. 2. Амниоталар, уларга рептелиялар, кушлар, сут эмизувчилар киради ва улар эмбрионида амнион парда ҳосил бўлади. Амнион грекча *amnion* - эмбрион ён пуфаги деган маънони билдиради. Бу 2 гуруҳнинг фарқлари қуйидагилар: 1. Анамниларнинг тухуми сувда, амниоталарнинг тухуми эса қуруқликда ривожланади. Баъзи амниоталар (тошбақалар, тимсоҳлар) сувда яшаса ҳам, тухуми қуруқликда ривожланади.

2. Амниоталар тухуми қуруқликда ривожланишга мослашган, яъни тухуми бирламчи, иккиламчи, учламчи қобиклар билан қопланган бўлади.

Эмбрион ҳосил бўлгандан кейин тезда у парда билан қопланади. Бу парда бурма сифатида эктодерма ва унга бириккан мезодерманинг париетал қисмидан ҳосил бўлади. Бу бурмалар чўзилиб, эмбрионнинг устки қисмини қоплаб олади ва бурмаларнинг чоки йўқолиб, улар қўшилиб кетади. Натижада 2 та устма-уст жойлашган парда ҳосил бўлади: ички, эмбрионга яқин жойлашгани амнион, унинг устида жойлашгани сероза ёки сероз парда дейилади. Эмбрион билан амнион парда ўртасидаги бўшлиқ амнион бўшлиқ, амнион ва сероз ўртасидаги бўшлиқ эмбрионнинг ташқи целоми ёки экзоцелом дейилади. Чунки бу бўшлиқ эмбрионал мезодермадан ҳосил бўлмаган. Амнион парданинг ички бўшлиғи суюқлик билан тўлган бўлади. Бу суюқлик эпителий ҳужайраларининг маҳсулоти бўлиб, кучсиз ишқорий муҳитга эга. Амнион парда шу қадар тез ўсадики, ҳомиланинг иккинчи ойининг охирида унинг бўшлиғи суюқлик билан тўлади. Бу суюқликнинг миқдори ортиб боради ва ҳомилдорликнинг охирида 1,5-2 л га етади. Ҳомила сувининг таркибида оз миқдорда тузлар, оқсиллар, ҳатто ҳомила териси ва сочининг қолдиқлари ҳам учрайди. Бу суюқликнинг вазифаси қуйидагилардан иборат: ҳомиланинг эркин ривожланиши учун зарур бўлган сувли муҳит яратади. Бу суюқлик ҳомила атрофидаги органик ва аорганик моддалар таркиби ва концентрациясини тартибга солиб туради. Ҳомила суюқлиги ҳомиланинг эркин ҳолда ривожланишига ёрдам беради, турли механик таъсиротлардан ҳимоя қилади. Йўлдош ва киндик йўлини ҳомила томонидан зарарланишига йўл қўймайди. Туғиш жараёнида ҳомила пардаси ёрилгунча туғиш йўллари кенгайтирувчи механик аҳамиятга эга бўлади.

## **Анамниялардан амниоталарнинг келиб чиқиши.**

Эволюция жараёнида баъзи амфибияларда, айниқса, думсиз амфибияларда личинкасиз тараққиёт пайдо бўлган. Уларда амнион ва аллантоис пайдо бўлмайди. Амнион ва аллантоис судралиб юрувчиларда ҳосил бўлади. Чунки уларнинг ривожланишида метаморфоз йўли билан тараққий этиш учрамайди. Эволюция жараёнида ҳайвонлар тараққиётининг йўналишини ўзгартириб, тухумини қуриқликда қўйиш орқали ривожланиш юксак умуртқали ҳайвонларнинг Ер юзида кенг тарқалишига олиб келди. Амфибиялар турли хил муҳитга яшашга мослашган. Аммо уларнинг териси яланғоч, шилимшиқ модда билан қопланган бўлиб, нафас олишда иштирок этади. Чунки уларнинг ўпкаси организмнинг кислородга бўлган талабини қондира олмайди. Терисининг яланғоч бўлиши организмни қуриб қолишдан сақдай олмайди. Шунинг учун улар нам ва сувга яқин жойларда ҳаёт кечиради.

Қурбақаларнинг ҳаёти асосан қуруқликда ўтади. Уларни ҳатто чўлларда ҳам учратиш мумкин. Аммо қурбақаларнинг ҳам кўпайиш ва ривожланиш жараёни сувда ўтади. Шунинг учун қурбақалар баҳорда сувга яқин жойларда яшайди. Ўзбекистонда кенг тарқалган кўк қурбақанинг итбалиғи 50-60 кундан кейин қурбақа шаклига эга бўлади. Унинг думи бир кунда йўқолади ва нафас олиш усули ўзгариб, ўпка орқали нафас олади. Шундай қилиб, ўтхўр итбалиқдан йиртқичлик билан озикланадиган қурбақа пайдо бўлади. Аммо амфибияларнинг баъзи турлари бошқа усуллар билан ҳам ривожланади. Масалан, гвинея бақасининг тухуми анча йирик, терисимон пўст билан қопланган бўлиб, улар тухумини ҳар хил чуқурларга қўядилар. Тухумдан чиққан ёш индивид итбалиқ бўлмай, балки жинсий вояга етган индивиднинг шаклига ўхшайди. Бундай шаклда бўлишининг сабаби уларнинг метаморфоз даври тухумнинг ичида ўтишидир.

Судралиб юрувчилар муҳит шароитига амфибияларга нисбатан яхшироқ мослашган бўлиб, уларнинг табиатда кенг тарқалганлиги бунинг исботи ҳисобланади. Амфибиялар ва рептилияларнинг бир-биридан фарқини уларнинг ривожланиш даврларида кўриш мумкин. Амфибиялар ривожланиши эмбрион ва личинкалик даврларидан, рептилиялар ривожланиши эса эмбрион, ҳомила олди ва ҳомила даврларидан иборат.

Эволюция жараёнида амниотик тухумлар пайдо бўлишининг зарурлиги ҳақида бир неча гипотезалар бор. Ромер (1957) фикрича, амниотик тухумлар рептилиялар қуруқликка чиқишидан

анча олдин пайдо бўлган ва бу қурғоқчилик билан боғлиқ бўлган. Қурғоқчилик шароитда тухумнинг пўчоғи қуриб қолишдан ва зарарланишдан ҳимоя қилувчи восита сифатида пайдо бўлган эволюциянинг маҳсулидир. Тихен (1960) амниотик тухумнинг келиб чиқишини қурғоқчилик ёки қуруқликка чиқиш билан боғлашни нотўғри деб ҳисоблайди. Унинг фикрича, амниотик тухумнинг пайдо бўлишига тошқўмир давридаги тропик иқлим сабаб бўлган. У ўз фикрининг исботи сифатида суви кўп ва доимий зах ерларда яшаган айрим амфибияларнинг қуруқликда тухум қўйишини келтиради.

Амниотик тухумнинг қандай пайдо бўлганлигидан қатъий назар, унинг пайдо бўлиши рептилиялардан қушлар ва сут эмизувчилар келиб чиқишига асос бўлди. Эволюция жараёнида сут эмизувчилар тараққиёти аста-секин мураккаблашиб борган. Сут эмизувчилардан ўрдакбурун, эхидна, проэхиднанинг тараққиёти қушлар ва судралиб юрувчиларнинг тараққиёти каби тухум қўйиш йўли билан боради.

Сут эмизувчиларнинг бундан кейинги эволюцион тараққиёти қопчиқдилар вакиллариининг келиб чиқиши билан боғлиқ. Қопчиқдилардан вергинский оппосумининг ҳомиладорлиги 12 кун, калта думли кенгурида эса 27 кун давом этади. Бўйи 3 м келадиган кенгурининг янги туғилган боласи ёнғоқдек катталиқда бўлиб, жуда ночор бўлади. Америка оппосуми 57 кундан кейин боласини сутдан чиқариб, қопчиқдан ташқарига чиқаради. Бу вақтда боласининг катталиги уй сичқонича бўлади. Қопчиқдиларнинг тухумида сариқлик моддаси камлиги ва аллантоиснинг жуда кичиклиги учун эмбрион бачадонда қисқа вақт ичида ривожланади.

Йўлдошли сут эмизувчиларнинг келиб чиқиши ва эволюцияси даврида уларнинг жинсий органларида баъзи ўзгаришлар пайдо бўлган. Уларнинг кўп насл берадиган вакилларида икки шохли бачадон пайдо бўлган.

Бундай содда бачадон қопчиқдилар учун ҳам хосдир. Бир шохли бачадон сут эмизувчиларнинг фақат 3 туркуми: ялқовлар, кўршапалаклар ва приматлар, жумладан, одамда бўлади.

Қопчиқдилар ва йўлдошлиларнинг ривожланиш усуллари ҳам бир-биридан фарқ қилади. Йўлдошли сут эмизувчиларнинг эмбриони дастлабки даврларида трофобласт ҳосил қилади. Бу вақтинчалик орган эмбрионни озиклантиришдан ташқари, уни ўраб турувчи қобик вазифасини бажаради. Қопчиқдиларда эса

тухумнинг ўзида қобиқ пайдо бўлади. Бундан ташқари, тухумда оқсилли озиқ модда ҳам мавжуд. Қопчиқдилар ва йўлдошлилар эмбриони ривожланишининг дастлабки даврининг фарқи шундаки, қопчиқдиларда майдаланиш бачадонда бошланса, йўлдошлиларда бу жараён тухум йўлларида бошланади. Тухум йўлларида эмбрион безли ҳужайралардан ишлаб чиқарилган секрет билан озиқланади. Эмбрионда 8 та бластомер ҳосил бўлгандан кейин уларнинг 4 таси эмбрионнинг атрофида жойлашиб, трофобластларга айланади ва озиқ моддаларни эмбрионга етказиб беради. Трофобласт грекча trophe – боқиш, озиқлантириш, blast – куртак яъни эмбрионни озиқлантирувчи ҳужайра деган маънони билдиради.

Йўлдошлиларда учламчи қобиқнинг йўқолиши тухум йўллари вазифасининг маълум даражада ўзгаришига сабаб бўлади. Судралиб юрувчилар ва қушларда тухум йўллари тухумнинг учламчи қобигини ишлаб чиқариш вазифасини бажаради. Учламчи қобиқ таркибига оқсил, юпқа пергаментсимон ва оҳаксимон моддалар киради. Сут эмизувчиларда эса тухум йўлларининг безлари ривожланаётган эмбрионга озиқ модда ишлаб чиқариб беради. Ана шу озиқ моддаларни эмбрионга етказиб бериш учун трофобластлар эртароқ ҳосил бўлади. Типратиканларда трофобластлар эмбрионнинг 16 бастомерлик даврида, Америкада яшайдиган сакровчи кемирувчида эса 4 бластомерлик даврида ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, эволюция жараёнида анамнилардан амниоталар пайдо бўлиши айрим эмбрионал мосламаларнинг ҳосил бўлишига олиб келган.

**Аллантоис ёки сийдик қоғи.** Аллантоис грекча allantoides – колбасасимон деган маънони билдиради. Аллантоис рептелилар, қушлар ва сут эмизувчилар эмбрионида бўлади.

Амнион бурмалари ёпилишигача ичакнинг кейинги қисмининг қорин деворида энтодерма ва висцерал мезодермадан тuzилган халтачасимон ўсимта, яъни аллантоис ҳосил бўлади. Амнион ва сероз парданинг ҳосил бўлиши билан улар орасида бўшлиқ пайдо бўлади. Бу бўшлиқ целом ёки бирламчи ички бўшлиқ дейилади. Аллантоис ана шу бўшлиқда, ичакнинг бир томонида унча катта бўлмаган йўфонлашма шаклида ҳосил бўлиб, киндик орқали ўтади. Аллантоиснинг эмбрион танасида қоладиган қисмидан сийдик пуфағи ҳосил бўлади. Эмбриондан аллантоис билан киндик томирлари ўсиб чиқади. Булар аллантоиснинг

мезодермасида капиляр қон томирларнинг қалин тўртини ҳосил қилади ва тухумнинг тўмтоқ томонида, газлар алмашинуви содир бўладиган ҳаво камераси яқинида, айниқса, кўпроқ пайдо бўлади. Сариклик халтаси деворида пайдо бўлган томирлар сарикликнинг эмбрионга ўтиб сарфланишига имконият яратади. Аллантоис томирлари эмбрионни зарур кислород билан таъминлаш, айирув органи вазифаларини бажаради.

### **Умуртқасиз ҳайвонлар эмбрионида провизор органлар**

Провизор органлар баъзи умуртқасиз ҳайвонлар эмбрионида ҳам бўлади. Икки қанотли ва қаттиқ қанотли ҳашаротлар эмбрионида амнион ва сероз парда энтодермадан пайдо бўлади. Аммо амниоталарда амнион бош томонида пайдо бўлиб, дум томонига силжиб, эмбрионни қоплаб олади. Ҳашаротларда эса амнион бош ва дум томонида пайдо бўлади ва кейинчалик улар яқинлашиб, эмбрионни ўраб олади. Тухуми сариклик моддага бой бўлган ҳашаротларда, яъни қанотсиз ҳашаротларда эмбрион тухумнинг ўзи билан тухумни қоплаган бластодермани ичкарига тортади. Бластодерма икки қават бўлиб, устидагиси сероза қаватни, ичкаридагиси эмбрионни ўраб олиб амнионни ташкил этади.

Умуртқасиз ҳайвонларда вақтинча органларнинг пайдо бўлиши ривожланишнинг турли даврларига тўғри келади. Капалакларда бошқа ҳашаротларга нисбатан вақтинча органлар тезроқ пайдо бўлади. Капалакларнинг амниони дастлаб қоринни, кейин эса орқа томонни қоплайди. Умуртқасиз ҳайвонларнинг вақтинча органлари эмбрионни ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларидан ва қуриб қолишдан сақлайди. Капалакларнинг эмбриони тухумнинг сариклик моддасига ботганлиги учун амнион ва сероз парда эмбрионни бутунлай қоплаб олмайди. Чунки эмбрион тухумнинг сариклик моддаси билан озиқланиши керак.

Баъзи тубан ҳашаротларда эмбрионни қоплайдиган вақтинча органлар бўлмайди. Уларнинг ўрнига эмбрион атрофида гомоген кутикуляр парда ҳосил бўлади. Бундай парда қисқичбақасимонларда, ўргимчаксимонларда ва кўпоёқдиларда ҳам пайдо бўлади.

Парда қанотлилардан яйдоқчиларда паразит личинкалар пайдо бўлади. Улар ўзларининг тухумини бошқа ҳашаротларнинг тухуми устига қўяди. Бундай ҳашаротларнинг ривожланишида вақтинча органлардан фақат озуқа билан таъминландиган сероз парда пайдо бўлади. Яйдоқчилар тухумида сариклик

моддаси бўлмаганлиги учун майда бўлади (26-30 мк). Ривожланиш пайтида яйдоқчиларнинг эмбриони хўжайиннинг тўқима хужайраси билан озиқланиши натижасида 100, баъзан 1000 марта катталашади.

Паразитлик билан ривожланадиган ҳашаротларда ҳар бир бластомер янги организмни яратади. Бундай ривожланишга вақтинча органларнинг эртароқ пайдо бўлиши сабаб бўлади. Бу органларни сероз парда ва трофамнион дейилади. Бир тухумдан кўп организм пайдо бўлиши полиэмбриония дейилади. Ҳашаротларнинг зараркунанда организмлар тухуми ёки бошқа стадияси ҳисобидан паразитлик билан озиқланиши гиперпаразитизм деб аталади. Бу ҳодисадан қишлоқ хўжалигида, яъни ўсимликларга зарар етказадиган ҳашаротларга қарши биологик кураш воситаси сифатида фойдаланилади.

### **Йўлдош**

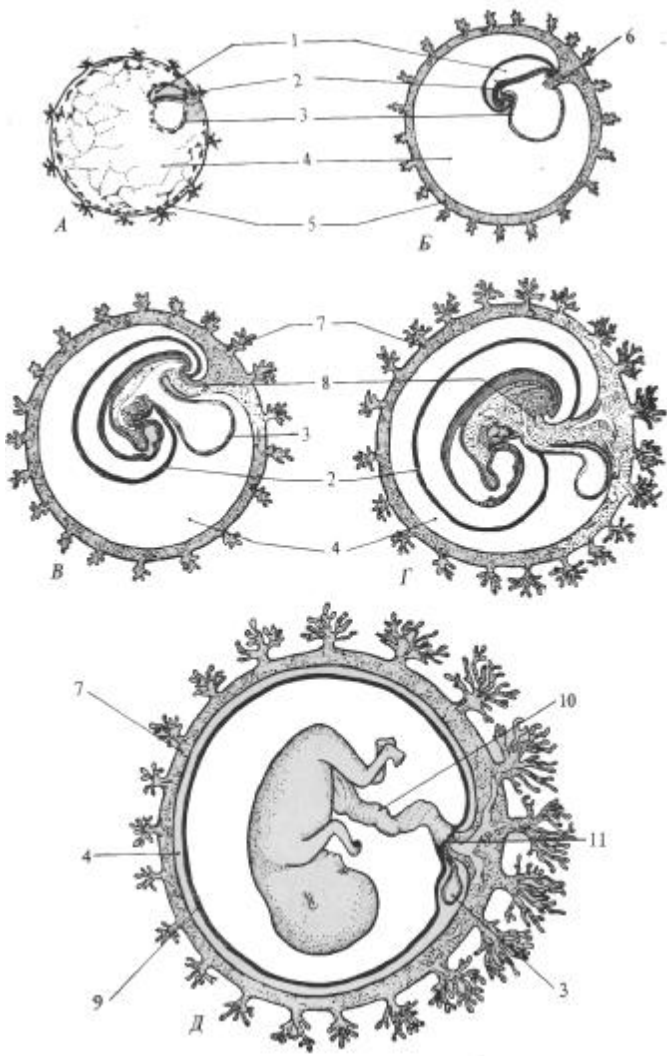
Эмбрион билан она организми ўртасида алоқа боғлаш плацентация дейилади. Бу алоқа йўлдош ёки бола ўрни ҳосил бўлиши орқали ўрнатилади. Йўлдош ҳосил бўлишида эмбрионнинг вақтинча органлари иштирок этади. Уруғланиш содир бўлгандан кейин бластоцист 1 ҳафта ичида имплантация, яъни бачадон деворига трофобластларнинг ворсинкалари орқали ёпишади ва катта хавфли давр ўтади. Аммо бу хавф йўлдош ҳосил бўлгунча давом этади (68-расм).

Ҳомила билан она организми ўртасидаги алоқа йўлдош орқали боғлангандек мустақкам бўлмайди.

Иккинчи томондан, трофобласт эмбриондан келаётган токсин моддаларни нейтираллай олмайди. Бу моддалар она жигарига келиб нейтралланади.

Шунинг учун йўлдош ҳосил бўлгунча она организмида таксикоз, яъни эмбрион қонидаги заҳарли моддалардан заҳарланиш, яъни кўнгил айниш, қайт қилиш каби ҳолатлар кузатилади. Шундай ҳолатларда кўнгил истаган нарсалар истеъмол қилинса, бу ҳодисанинг олди олинади. Одамларда ҳомиладорликнинг 78-80-кунларига келиб йўлдош ҳосил бўлади.

Имплантациядан кейин бластодермик пуфакчанинг ўсиши билан йўлдошли ҳайвонларда эмбрионнинг озиқ моддаларга бўлган эҳтиёжи ортади. Ривожланишнинг бошланғич давларида эмбрион озиқ моддани она организмидан трофобласт орқали олади. Трофобласт иккита босим кучи таъсирида бўлади, яъни унга



68-расм. Эмбрион ва вақтинчалик органлар ўртасидаги алоқанинг ўзгариши (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-амнион бўшлиғи; 2-эмбрион гавдаси; 3-сариклик халтаси; 4-вақтинчалик целом; 5-трофодерма; 6-тана оёғи; 7-хорион; 8-аллантоис; 9 ва 2-амнион (В ва Г да); 10-киндик ипи; 11-киндик (аллантоис) томири.

ташқи томондан она организми тўқималарининг босими таъсир этса, ички томондан амнион суюқлигининг босими таъсир этади. Бу босимларнинг таъсири трофобласт деворидаги ҳужайраларнинг нормал ўсиши ва кўпайишига халақит беради. Натижада трофобластнинг устки томони тутунчали, ўсимтали, ворсинкасимон бўлиб қолади. Бу бирламчи ворсинкалар бўлиб, уларга мезенхима қўшилиши натижасида ташқи эпителий билан қопланган ўсимтага айланади. Трофобластда ворсинкалар ҳосил бўлгандан кейин бу тузилма хорион ёки сероза деб аталади. Хорион ворсинкаларининг жойланишига қараб йўлдошлар ҳар хил бўлади. Улар эмбрион қорин қисмининг рўпарасида ёки атрофида жойлашади. Хорионнинг ичкари томонини аллантоис қоплайди. Шунинг учун йўлдошни хориоаллантоис деб биргаликда ҳам номланади (69-расм).

Сут эмизувчиларда киндик йўли қуйидаги йўл билан ҳосил бўлади. Тухум қўйиб кўпаядиган амниоталарга қараганда сут эмизувчиларда тухумнинг сариқлик халтаси кичикроқ бўлади. Йўлдошли сут эмизувчиларда энтодерма қаватнинг асосий қисми ичакнинг ҳосил бўлишига сарфланади. Шунинг учун сариқлик халтаси кичик бўлиб, аста-секин ҳажми камайиб боради ва ичак билан боғланиб, ингичка пояча ҳосил қилади.

Аллантоис ҳам ичакнинг орқа қисмидан халтасимон ўсимта сифатида катталашиб, бир томони билан хорион деворига ёпишади. Натижада шу ерда мезенхима тўқимаси орқали аллантоис қон томирларини ҳосил қилади. Аллантоис ўсиб, ичак билан ингичка йўл орқали боғланади. Бу йўлларнинг бири сариқлик халтасининг йўли, иккинчиси эса аллантоис йўлидир. Амнион эмбрионни ҳамма томондан ўраб олиб, аллантоис ва сариқлик халта йўлларини қисиб бир-бирига яқинлаштиради. Натижада энтодермадан ҳосил бўлган иккита йўлни эктодерма билан қоплайди ва киндик йўли ҳосил бўлади. Сариқлик халта ва аллантоис мезенхима билан қопланганлиги учун киндик йўлида қон томирлари пайдо бўлади ва улар орқали она ва эмбрион ўртасида моддалар алмашинуви амалга ошади (70-расм).

Тухум қўювчи сут эмизувчиларда тухум она организмида турган пайтида унинг тешиклари орқали она организмидан озикланади. Шунинг учун уларнинг тухум қўйишини «эрта туғиш» деб атаса бўлади.

Халтали сут эмизувчиларда хорион бачадон шилимшиқ қавати билан оддий бирикади. Буларда эмбрион бачадон безларидан



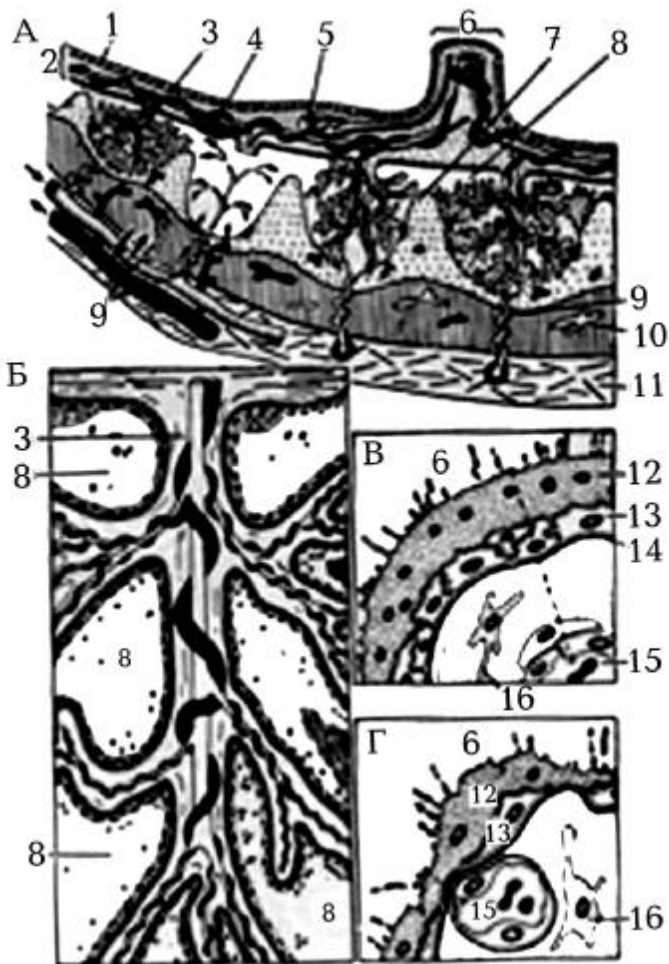


69-расм. 5 ойлик эмбрион ва бачадон ўртасидаги алоқа (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-тушиб кетувчи базал қобик; 2-тармоқланган хорион; 3-сариқлик халтаси; 4-тушиб кетадиган ёпишиб турувчи қобик; 5-амнион; 6-силлиқ хорион; 7-бачадон бўйнининг безлари; 8-шиллиқ қошқоқ. Амнион бўшлиғи қора ранг билан, бачадон бўшлиғи оқиш ранг билан кўрсатилган.

ажралиб чиқадиган, хорион эпителийси билан сўрилиб, киндик томирлари орқали эмбрионга ўтадиган озиқ моддалар ҳисобига озиқланади. Буларда озиқ моддалар оқиб турадиган махсус орган йўқ. Шунинг учун халталар йўлдошсиз ҳайвонлар ҳисобланади.

Шундай қилиб, эмбрионнинг она организми ҳисобига озиқланиши йўлдош орқали амалга ошади. Йўлдош бачадон шилимшиқ қобигидан ва хорион ворсинкаларидан ҳосил бўлади ва у



70-расм. Йўлдошнинг тузилиши (Ю.И.Афанасьев, 1990 бўйича).  
 А-Йўлдошнинг тузилиши (қоннинг циркуляцияси стрелкалар билан кўрсатилган); Б-йўлдош ворсинкаларининг тузилиши; В,Г-уч ойлик ва тўққиз ойлик ҳомиладорлик давларида қон-йўлдош тўсиғининг тузилиши. 1-амнион эпителийси; 2-хорион; 3-ворсинка; 4-фибриноид; 5-сариклик халтаси; 6-киндик иши; 7-йўлдош чегараси; 8-лакун; 9-спиралсимон артерия; 10-эндотрийнинг базал қавати; 11-миометрий; 12-симпластотрофобласт; 13-цитотрофобласт; 14-базал мембрана; 15-капильяр; 16-фибробласт; узук чизиқли жойлар қон-йўлдош тўсиғининг қалинлигини билдиради.

бола ўрни ҳам деб аталади.

**Йўлдош турлари.** Эмбрионнинг она организмдан озик моддалар билан таъминланиши ҳар хил бўлади. Шунинг учун йўлдошнинг қуйидаги турлари бўлади:

1. Эпителиохориал йўлдош, у ярим ёки чала йўлдош деб ҳам аталади. Бундай йўлдошда ворсинка ўсимталари яхши ривожланмайди ва фақат дўнғчасимон бўлиб, бачадоннинг шилимшиқ қаватига ботиб киради. Туғиш вақтида ворсинкалар бачадонга зарар етказмай, ўз чуқурчаларидан чиқади. Туғиш оғриқсиз ва қон кетишсиз ўтади. Бундай йўлдош чўчқа, от, туя, лемур, китсимонлар ва бошқа ҳайвонларда учрайди (71-расм).

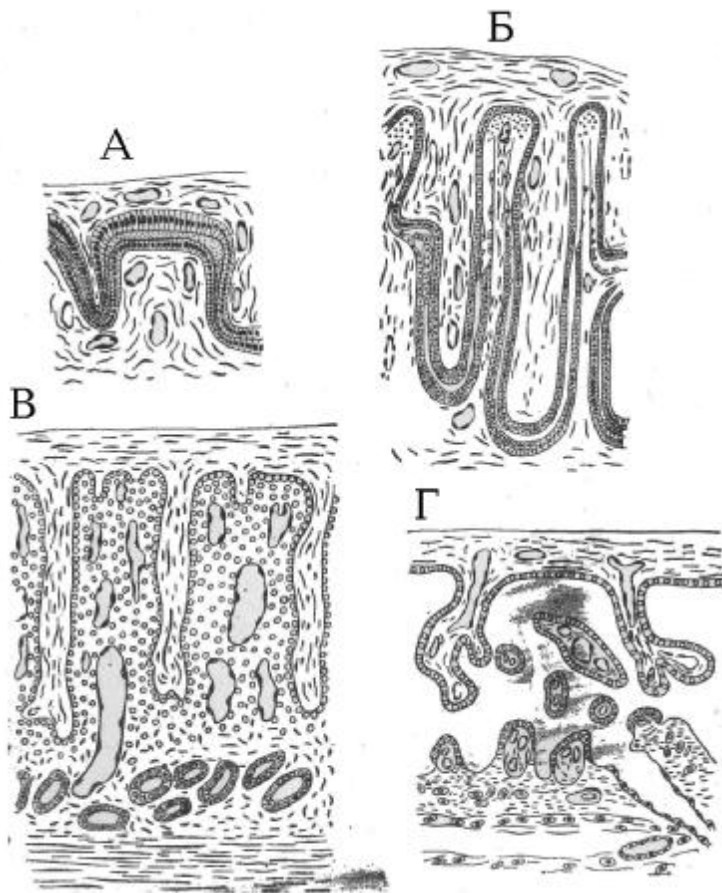
2. Десмохориал ёки бириктирувчи тўқимали йўлдош ворсинкаларнинг кўплиги билан эпителиохориал йўлдошдан фарқ қилади. Хорион ворсинкалари билан бириккан жойда бачадон шилимшиқ қобилининг эпителийси емирилади. Тармоқланиб кетган ворсинкалар эпителийдан ўтиб, бириктирувчи тўқимага ботади ва она қон томирларига етиб боради. Бундай йўлдош кателидон дейлиб, эмбрионнинг дастлабки даврларида эмбрионга нисбатан 200 марта катта бўлади. Бундай йўлдош кавш қайтарувчиларга хосдир.

3. Вазохориал ёки эндотелиохориал йўлдош ҳосил бўлишида бачадон шилимшиқ эпителийси ҳам, бириктирувчи тўқима ҳам емирилади ҳамда ворсинкалар қон томирларига етиб боради. Қон томирлари ворсинкалар олдида кенгаяди. Она қони эмбрион қонидан юпқа эндотелиал ҳужайра билан ажралиб туради. Шунинг учун озик модда ва газлар алмашинуви қийинчиликсиз содир бўлади. Бундай йўлдош йиртқич сут эмизувчиларда ҳосил бўлади.

4. Гемохориал йўлдош ҳосил бўлишида бачадонда чуқур ўзгаришлар содир бўлади. Бундай йўлдош ҳашаротхўрлар, кемивувчилар, барча приматлар ва одамларда учрайди. Бачадондаги безлар йўқолади, бириктирувчи тўқима ва қон томирларининг девори емирилади. Емирилган тўқималар ўрнида томирлардан қуйилган қон билан тўлган катта бўшлиқлар ҳосил бўлади. Хорион ворсинкалари қон билан ювилиб туради ва ундан озик моддаларни сўриб олади. Ворсинкаларнинг томирлари билан бачадон ўртасида тўғридан-тўғри алоқа ўрнатилмайди. Моддалар алмашинуви ворсинкаларнинг юпқа девори орқали содир бўлади. Эмбрион билан она организми ўртасида яқин алоқа бўлганлиги учун туғиш даврида бачадон девори анча қисмининг тортилиши ва анча қон кетиш билан амалга ошади. Ҳомиладорлик даврида

бачадон шилимшиқ қавати хужайралари оқсил, ёғ, углевод аж-  
рата бошлайди. Бу моддалар «бачадон сути» ҳам дейилади. Бу  
моддалар эмбрион учун озиқа сифатида сарфланади.

Туғиш даврида ҳомила бачадон бўйни орқали ўтаётганда,  
унинг қобиклари йиртилади ва ташқарига амнион суюқлиги  
оқиб чиқади. Туғишдан кейин йўлдош ажралиб чиқади, олдин  
кўп қон кетади ва аста-секин тўхтайдди. Бачадонда шилимшиқ  
қобик эпителийсидан қайтадан тикланади. Аста-секин тухумдонда



71-расм. Йўлдош типлари (К.Г.Газарян, Л.В.Белоусов, 1983 бўйича).  
А-эпителиохориал; Б-десмохориал; В-эндотелиохориал; Г-гемохориал.

грааф пуфакчалари янгида етила бошлайди, овуляция содир бўлади ва менструал цикл қайтадан тикланади.

Юқорида кўриб чиқилган йўлдошнинг барча турларида она ва эмбрион қони ўзаро қўшилмайди. Агар бу қонлар қўшилса, ҳар иккала организм учун ҳам хавфлидир. Эмбрион эпителиохориал ва десмохориал йўлдош орқали гистотроф йўл билан озикланади. Бундай ворсинкалар бачадон безининг секретини ва бириктирувчи тўқиманинг элементларини ҳам бўладиган ҳолатга келтиради. Одам эмбрионида йўлдош ҳосил бўлишининг бошланғич даврида гистотроф озикланиш бўлиб, эмбрион кейинчалик гемотроф озикланишга ўтади. Паст молекуляр озик моддалар хориал ўсимталар деворидан эмбрион қонига бемалол сўрилиб ўтади. Она қонидаги моддалар ферментлар таъсирида парчланади ва эмбрион эҳтиёжи учун қайта ишланади. Она қонидаги оқсиллар ворсинкаларнинг тўсиғи орқали ўта олмайди. Шунинг учун оқсиллар аминокислоталар ҳолида ўтади. Йўлдошнинг муҳим вазифаларидан бири она ва эмбрион қонидаги газлар алмашинуви ва нафас олиш жараёнини бошқаришдир. Она қонидаги кислород ворсинкалар атрофида тўпланиб, диффузия йўли билан хорион қон томирлари орқали эмбрионга ўтади. Эмбрионда газлар алмашинуви содир бўлиб, ҳосил бўлган карбонат ангидрид гази яна она қонига ўтади. Йўлдош қолдиқ моддаларни эмбриондан она организмга ўтказиш вазифасини ҳам бажаради. Баъзан ҳомиладорлик она организмда катта ўзгаришлар содир бўлишига олиб келади. Йўлдош она организм ва эмбрион ўртасидаги ҳимоя вазифасини ҳам бажаради. Йўлдош она қонидаги токсин моддалар, микроорганизмларнинг эмбрионга ўтишига йўл қўймайди. Баъзи вируслар бу тўсиқдан ўта олади ва эмбрионни ҳалок қилади. Йўлдош ички секреция безларининг вазифасини ҳам бажаради. Йўлдош эстроген, прогестерон ва гонадотроп гормонлар ишлаб чиқариши мумкин. Бу гормонлар жинсий безларга, сут безига, эмбрионнинг ўсишига таъсир этади ва йўлдошдаги қоннинг ивишига йўл қўймайди. Демак, сут эмизувчилар эмбрионининг нафас олиши ва озикланиши учун бир неча мосламалар бор. Улар тухумдаги сариқлик халтасидан турлича фойдаланишлари мумкин. Ривожланишнинг бошида сариқлик халтасининг устида қон томирлари пайдо бўлиб, улар орқали эмбрион нафас олади. Сариқлик халтасининг иккинчи вазифаси эса озик модда етказишдир. Кейинчалик бу вазифани аллантоис бажаради. Қора-

молларнинг тухуми алецитал, яъни сариклик моддаси бўлмайди, аммо сариклик халтаси яхши ривожланган бўлиб, бачадоннинг шилимшиқ қаватидан озиқ моддани эмбрионга ўтказиши мумкин. Аллантоис эса кенг халта шаклида бўлиб, моддалар алмашинуви жараёнида ҳосил бўлган суюқ қолдиқ моддаларни йиғиши мумкин. Йўлдошлиларда аллантоис эмбрионни кислород ва озиқ моддалар билан таъминлаши, чиқинди моддаларни она организмга ўтказиш вазифаларини бажаради.

Шундай қилиб, йўлдош она ва ҳомила ўртасида газлар алмашинуви, моддалар алмашинуви содир бўлишини таъминлайди, қоннинг ивишига, эмбрионга инфекция, токсинлар киришига йўл қўймайдиган моддалар, шунингдек, эмбрион ва она организми ривожланиши учун зарур гормонлар ишлаб чиқариш вазифаларини бажаради.

Спиртли ичимликлар, чекиш, гиёҳванд моддалар истеъмол қилиш эмбрионга салбий таъсир кўрсатади ва эмбрионнинг нобуд бўлишига, майиб, мажруҳ, ирсий касалликлар билан туғилишига сабабчи бўлади.

**Тиббий- генетик маслаҳат бериш.** Махсус тиббий -генетик маслаҳат марказлари ташкил этиб, оила қуришга қарор қилган ёшларга улар оиласида туғиладиган фарзандлар саломатлиги ҳақида тушунча беришни жорий қилиш муҳим аҳамиятга эга. Одам генотипининг намаён бўлишида спиртли ичимликлар, гиёҳванд моддалар, чекиш жуда ёмон таъсир этади. Улар одамларда зарарли мутациялар сонини кўпайтиради, ҳар хил жигар, буйрак, юрак, асаб касалликларининг кўпайишига сабаб бўлади. Бундай болалар ақлий жиҳатдан қолақ, руҳий ва жисмоний жиҳатдан заиф бўлади.

Ҳозирги даврда «Соғлом авлод учун» халқаро хайрия жамғармаси, она ва бола скринг маркази каби нодавлат ташкилотлари фаолияти оналик ва болаликни муҳофаза қилишга қаратилган. Кейинги пайтларда оила қурмоқчи бўлган йигит ва қиз тиббий-генетик кўриқдан ўтиши шарт эканлигини белгилаб қўйиш ҳам муҳим аҳамиятга эга бўлмоқда.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Имплантация нима?
2. Имплантация турлари ва аҳамиятини айтинг.
3. Трофобласт ва унинг вазифаси нималардан иборат?

4. Эмбрионнинг провизор органларига нималар киради?
5. Сариклик ҳалтасининг ҳосил бўлиши ва вазифаларини тушунтиринг.
6. Амнион ва сероз парданинг пайдо бўлиши ва вазифасини айтинг.
7. Аллантоис ёки сийдик қопининг ҳосил бўлиши ва вазифаларини айтинг.
8. Умуртқасиз ҳайвонлар эмбрионида провизор органларнинг пайдо бўлиши ва уларнинг аҳамиятини айтинг.
9. Йўлдошнинг тузилиши ва аҳамияти қандай?
10. Йўлдошнинг турларини айтинг.
11. Провизор органларнинг пайдо бўлиши ва эволюциясини тушунтиринг.
12. Анамниялар ва амниоталар ҳақида тушунча беринг.
13. Анамниялардан амниоталарнинг келиб чиқиши ва эволюциясини тушунтиринг.
14. Бластоциста нима учун бачадонга имплантацияланади?
15. Тиббий-генетик маслаҳатлар бериш деганда нималар тушунилади?

## 7-БОБ. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВА ДЕТЕРМИНАЦИЯ

Дифференциация дейилганда тараққий этаётган эмбрионнинг бир хил ҳужайраларининг турли функцияларни бажарадиган органлар ҳосил қилиши тушунилади. Дифференциация лотинча *differentia* - ҳар хил, фарқ деган маънони билдиради. Детерминация эмбрион маълум қисмининг кейинги тараққиёт йўли (тақдири) ҳисобланади. Детерминация лотинча *determinatio* - чегаралаш, аниқлаш деган маънони билдиради.

Эмбрион тараққиёти даврида бластомерлардан ҳар хил тўқималар, органлар пайдо бўлади. Эмбриологиянинг муҳим вазифаси органлар системасининг ҳосил бўлишида кетма-кетликни аниқлашдан иборат.

Эмбрионал регуляция дейилганда эмбрионнинг ёки унинг маълум қисмининг табиий ёки сунъий ўзгаришдан кейин нормал ривожланишини тикланиши тушунилади. Бу таълимотни немис эмбриологи Г. Дриш фанга киритган. Эмбрионал регуляция ўзгариш ҳолатидан детерминацияга қандай ўтишини исботлайди. Детерминация бутун эмбриондан бошланади ва алоҳида қисмларда содир бўлади.

Ҳар хил тухумларда майдаланишгача кўплаб тажрибалар ўтказилган. Жумладан, центрофуга ёрдамида тухумнинг маълум қисми ажратилган, пипетка ёрдамида ооплазма олиб ташланган, бир неча тухумлар бирга қўшилган.

Тухумнинг маълум қисми олиб ташланса, нормал ривожланиш содир бўлади, аммо кичикроқ организм пайдо бўлади. Бундай маълумотлар ҳалқали чувалчанглар, моллюскалар, нинатанлиларда олинган. Олинган маълумотларга асосланиб, Ру ҳамма ҳайвонларнинг тухум ҳужайрасини 2 гуруҳга: регуляцион ва мозаик ҳужайраларга ажратди. Регуляцион ҳужайра регуляция хусусиятига эга бўлган, мозаик ҳужайрага детерминация ривожланиш йўналишини ўзгартирмайдиган тухум ҳужайрани критди. Кейинги тажрибалар кўрсатишича, бу ҳужайралар ўртасида сифат жиҳатдан фарқ йўқ, аммо регуляция хусусиятига эга бўлган сон жиҳатидан фарқлар бор.

Агар ҳужайрада анимал ва вегетатив қутблар нисбати нормал бўлса, гидрамедузанинг 32 бластомерлик даврида ҳар бир бластомеридан нормал организм ривожланиши мумкин. Бундай ҳолатни дегиз типратиканида ҳам кузатиш мумкин.



Агар бластомерда анимал ёки вегетатив қутб кўпроқ бўлса, ундан нормал эмбрион ривожланмайди. Агар анимал қутбда бластомерлар кўпроқ бўлса, бластомерлар кўприклар билан туташади ва ривожланиш тўхтайдди, агар вегетатив қутбда кўпроқ бўлса, энтодерма кўпроқ ривожланади, эктодерма кам ривожланади. Демак, бластомер ҳосил бўлаётганда қутблар нисбати нормал бўлмаса, ривожланишни регуляция қилувчи қисм етишмаслиги ёки кўпайиб кетиши, бунинг натижасида ривожланиш жараёни бузилиши мумкин.

Денгиз типратиканининг бластомерларини бир-биридан ажратиб, кейин тартибсиз аралаштириганда ҳам организм пайдо бўлади. Аммо нормал ривожланиш регуляцияси бузилади. Сичқонларда 2 бластомерлик даврида бластомерлар бир-биридан ажратилганда ҳар биридан нормал эмбрион тараққий этган.

Бундан ташқари, 2-3 та эмбрион қўшилганда ҳам нормал ривожланиш кузатилган. Бу тажрибалардан хулоса шуки, биринчидан, ривожланишнинг қайси босқичида эмбрион қисмларида детерминация жараёни бошланиши, иккинчидан, регуляция ҳодисаси детерминация устидан тўлиқ назорат қилиши аниқланди.

Дифференциация ва детерминация муаммоларини ўрганишда немис олими Г. Шпеман ва унинг шогирдларининг хизматлари катта бўлди. Улар эмбрионда «ташкилий марказ» борлигини аниқлади. Янги микрохирургия усули билан эмбрионнинг бир қисмини бошқа эмбрионга трансплантация қилдилар. Бунда бир тур доирасида гомотрансплантация, бир авлод турлари ўртасида гетеротрансплантация, узоқ формалар ўртасида ксенопластика амалга оширилди. Бу усул кўплаб янгиликларга сабаб бўлди.

XX аср бошларида бир органнинг бошқа орган таъсирида келиб чиқиши исботланди ва бу жараён индукция деб аталади. Тажрибаларда аниқланишича, кўз тўқималари таъсирида бошқа тўқималардан кўз гавҳари ҳосил бўлганлиги аниқланган. Маълум бир тўқима қайси органни ҳосил қилиши ва маълум органни ҳар қандай тўқимадан ҳосил қилиш назарий ва амалий жиҳатдан катта аҳамиятга эга. Индукцияга эга бўлган органлар тўқимасининг асосини оқсил ташкил этади. Индукцияга олиб келувчи омиллар индукторлар дейилади.

А. Вейсманнинг эмбрион плазмаси назариясига кўра, эмбрион қисмларининг келиб чиқишида эмбрионнинг ёки тухумнинг плазмаси муҳим аҳамиятга эга. Бу плазмани Вейсман жинсий ҳужайраларнинг хроматини деб атади. Хроматин заррачаларининг ҳар

бири маълум органлар келиб чиқишига сабабчи бўлади. Бу заррачаларни Вейсман детерминантлар ёки келажакни аниқловчи деб номлади. Уруғланган тухумнинг майдаланиши туфайли ҳосил бўлган бластомерларнинг бир қисми эмбрионнинг чап томонини, иккинчиси эса ўнг томонини ҳосил қиладиган детерминантларга айланади. Эмбрионда детерминантларнинг сони бир хил бўлади. Ҳар бир бўлинишдан кейин детерминантлар сони ўзгармаса ҳам, унинг сифати ўзгаради. Вейсман ўз назариясида ядронинг ирсий белгиларни авлоддан-авлодга ўтказиш қобилиятидан ташқари, организмнинг тузилишида ҳам муҳим аҳамиятга эга эканлигини кўрсатиб берган. Вейсман ўзининг дунёқараши билан преформистларга яқинлашади, аммо Вейсман фикрича, тухум ҳужайрада олдиндан тайёр организм бўлмайди, балки органларнинг пайдо бўлишини хроматинлар белгилайди. Вейсман хато фикрлар айтган бўлса ҳам, у биринчи бўлиб ривожланиш пайтида жинсий ҳужайраларнинг ядросида ўзгаришлар бўлишини тажрибалар йўли билан исботлаган.

1869 йилда Э. Геккель, 1883 йилда В. Ру эмбрионнинг изоляцияланган бластомерларидан бутун организм пайдо бўлишини тажрибаларда кузатганлар. XIX асрнинг бошларида ривожланиш тўғрисида фанда анча илмий далиллар тўпланган эди. Ана шу маълумотларга асосланиб, ҳайвонларнинг кўпайиш усуллари умумий қонуниятлари ва биогенетик қонун яратилди. Биогенетик қонунга кўра, бир ҳайвоннинг онтогенезида эволюцион жиҳатдан ундан паст босқичда турадиган ҳайвоннинг белгилари такрорланади. Бу қонунни исботлаш учун эмбрионал тараққиёт қандай содир бўлишини тажрибаларда исботлашга киришилди. Шундай қилиб, экспериментал эмбриология пайдо бўлди. Бу фан олдида ҳозиргача ечилмаган муаммолар кўп.

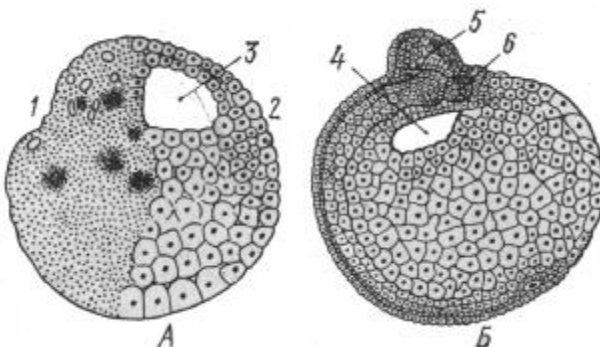
Экспериментал эмбриология ёки ривожланиш механикасининг асосчиси В. Ру ҳисобланади. Ру ривожланиш жараёнида сабабсиз, тасодифий ҳодисалар бўлишини тан олмас эди. Уни шакл эмас, бу шаклга олиб келувчи сабаблар қизиқтирар эди. Шунинг учун у ҳар қандай шаклга олиб келувчи сабабларни тажрибалар йўли билан текширар эди. Уруғланган тухумдан органларнинг дифференцилланиши, ривожланиш йўналиши, ривожланишнинг тухумга ёки ташқи муҳитга боғлиқлигини аниқлаш Рунинг асосий мақсади эди. Майдаланишнинг бошланғич даврларида бластомернинг эркин дифференциацияси, кейинчалик эса дифференциация бошқа органларга

боғлиқ бўлишини аниқлади. Рунинг биринчи тажрибалари хужайранинг детерминацияланиши сабабларини ўрганишга бағишланган ва бу тажрибаларни қурбақа эмбриони устида ўтказди.

1888 йилда В. Ру зиготадан иккита бластомер ҳосил бўлганда уларнинг биттасини қиздирилган нина билан бузган ва иккинчисининг ривожланишини кузатган (72-расм).

72-расм. В. Ру тажрибаси (Б.П.Токин, 1987 бўйича).

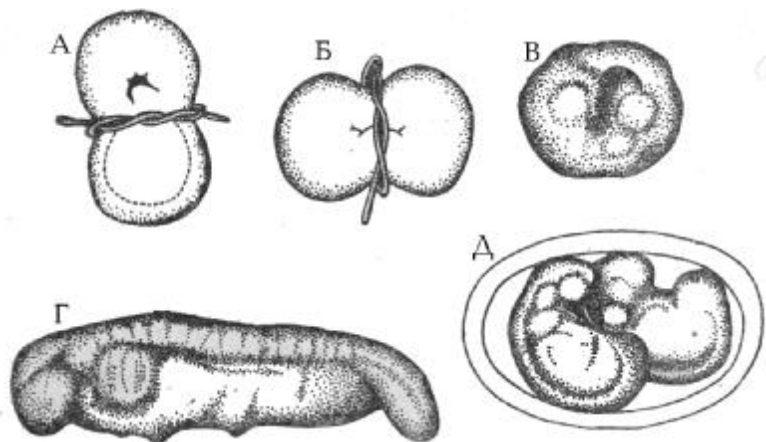
А-икки бластомерлик даврида битта бластомерни ўлдиргандан кейин иккинчисидан яримта эмбрион тараққий этиши;



Б-нейрула давридаги эмбрион: 1-эмбрионнинг ўлик қисми; 2-эмбрионнинг тирик қисми; 3-бластоцел; 4-архентерон; 5-нерв валиги; 6-хорда.

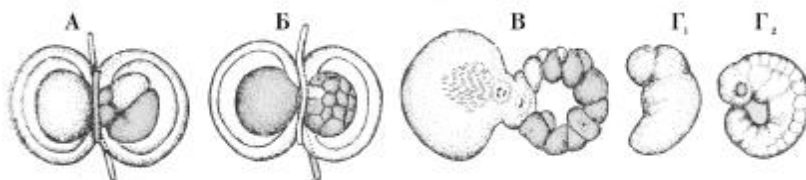
Бу бластомер ривожланиб, яримта эмбрион ҳосил қилган. Бу тажрибалардан шундай хулоса чиқариш мумкинки, иккита бластомернинг ҳар бири эмбрионнинг бир қисмини ҳосил қилади. Кейинчалик аниқланишича, бу тажриба нотўғри ўтказилган. Чунки ўлдирилган бластомер ўз жойида қолдирилган ва у соғлом бластомернинг эркин (нормал) ривожланишига тўсқинлик қилган.

1895 йилда В.Р.Эндерс уруғланган тухумни соч толаси билан икки бўлакка бўлган ва ҳар бир бўлақдан тўла эмбрион пайдо бўлганлигини кузатган. Г. Шпеман (1902-1903) худди шу усул билан эмбрионни бластула ва гаструла даврларида иккига бўлган (73-расм). Агар бўлиниш тенг бўлса, ҳар бир бўлақдан мустақил эмбрион ривожланади. Агар бўлиниш тенг бўлмаса, яъни ядро битта хужайрада қолса, ядросиз хужайра бўлинишни давом эттира олмайди, ядроли хужайра бўлиниб, тўла организм ҳосил қилади (74-расм). Бу тажрибадан хулоса шуки, детерминация ривожланишнинг бошланғич даврида эмас, балки кейинроқ содир бўлади.



73-расм. Тритон тухумининг фронтал (А) ва сагиттал (Б) томондан ажратилишига оид Г.Шпеман тажрибалари (К.Г.Газарян, Л.В.Белоусов, 1983 бўйича). В-дифференциаллашмаган тўқиманинг вентрал қисмдан ҳосил бўлиши; Г-кулранг ўроқ қисми бўлган нормал эмбрионнинг дорсал қисмдан ҳосил бўлиши; Д-сагиттал томондан ажратилган бластомердан нормал эмбрион тараққий этиши.

Г. Шпеман (1916-1919) ва унинг шогирдлари амфибиялар эмбрионал ривожланиши даврида тўқималарни бир жойдан иккинчи жойга кўчириб ўтказиш устида ҳам тажрибалар ўтказган. Агар гастрюляция бошланган даврда бир бўлак тўқимани нерв системаси ҳосил бўладиган жойдан олиб қорин қисм ҳосил бўладиган жойга ўтказилса, нерв тўқимадан қорин қисм ҳосил бўлганлиги кузатилган. Чунки нерв тўқимаси бошқа жойга ўтказилганда атрофидаги тўқималар таъсирида бўлажак хусусиятини йўқотади ва янги жойга хос бўлган тўқимага айланади. Агар шундай тажриба гастрюляция жараёнининг охирида ўтқа-



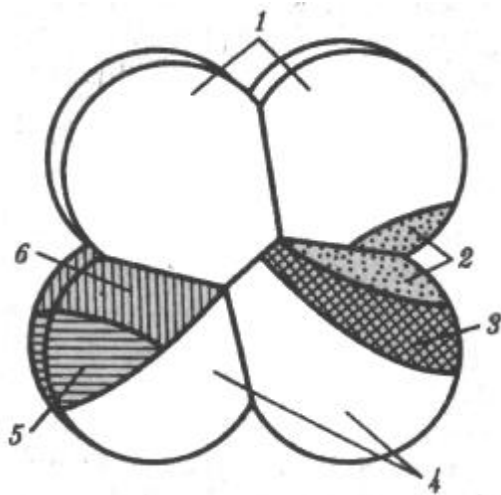
74-расм. Тритоннинг майдаланаётган тухум ҳужайраси ядро потенциалсини аниқлашга оид Г.Шпеман тажрибалари (К.Г.Газарян, Л.В.Белоусов, 1983 бўйича). А,Б-тухумнинг ўнг томондаги ядроли қисмининг майдаланиши; В-битта ядронинг чап томондаги ядросиз қисмга кириши; Г<sub>1</sub>-Г<sub>2</sub>-ҳар иккала ярим тухумдан нормал эмбрион тараққий этиши.

зилса, унда янги жойга ўтказилган тўқима ўз хусусиятларини йўқотмайди ва қорин қисмга ўтказилган нерв тўқимасидан нерв системаси тараққий этади. Бу тажрибалардан хулоса шуки, гастрүляциянинг охириги ёки нейруляциянинг бошланғич даврларида детерминация бошланади ва бу даврда тўқиманинг келажакда қандай орган ҳосил қилиши аниқланган ва уни ўзгартириб бўлмайди.

В. Фогт (1925) гастрүляция босқичида эмбрионнинг бир қисмини агар-агарнинг нейтрал қизил ёки нидий ҳаворанг бўёқлари билан бўяганда бўялган хужайралар ёнидаги хужайраларни ҳам бўяган. Шу усул билан Фогт қайси хужайралардан қандай органлар пайдо бўлишини аниқлаган ва ана шу маълумотларга асосланиб, органларнинг презумптив харитасини тузган (75-расм).

Ҳозирги фан ва техниканинг ривожланган даврида хужайранинг ядросини бошқа хужайрага кўчириб ўтказиш имкониятлари мавжуд. Бу усул билан геномнинг қайси пайтда ўзгар-

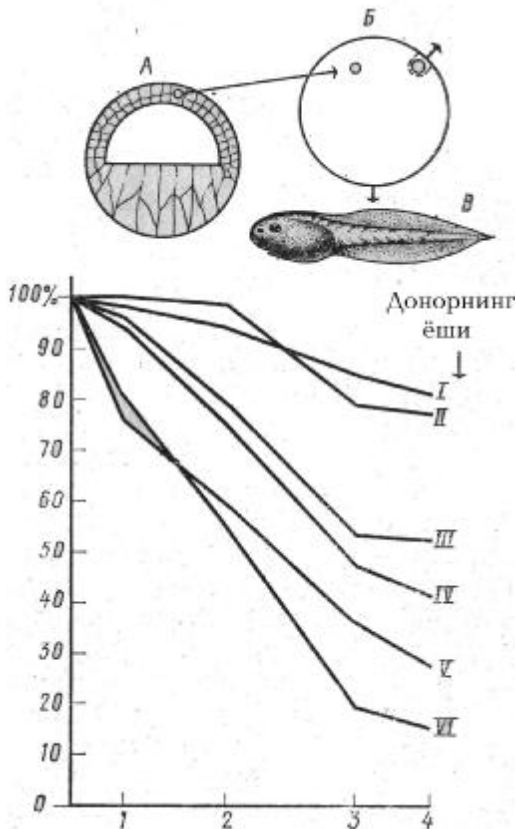
75-расм. Асцидия эмбрионининг 8 та бластомерлик даврида презумптив харитаси (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).  
1-эпидермис; 2-нерв пластинкаси; 3-хорда; 4-энтодерма; 5-сомитлар; 6-мезенхима.



тириш мумкинлигини аниқлаш имкониятлари пайдо бўлди. Бластула пайтида хужайрадан ядрони олиб ривожланиши бошланётган хужайрага ўтказилса, кўпчилик ҳолатларда нормал организм пайдо бўлган (76-расм).

Агар бу тажрибани гастрүляция ёки нейруляция даврида ўтказилса, бундай ҳолатларда майиб, баъзи органлари етишмайдиган организм пайдо бўлади. Эритробласт синтезлай олмайдиган

76-расм. Бақанинг соматик ҳужайрасининг ядросини тухум ҳужайрага кўчириб ўтказиш (Ж.Гердон, 1977 бўйича). А-донор бақа эмбрионининг бластула даври; Б-урунганмаган реципент тухум ҳужайра; В-ядроси алмаштирилган тухум ҳужайрадан тараққий этган итбалиқ. Ордината - абсцисса ўқида кўрсатилган босқичнинг фоиз ҳисобида яшаб қолиши; I-бластула; II-гаструла; III-нейрула; IV-мускул реакциясининг пайдо бўлиши; V-юрак уришининг бошланиши; VI-фаол сузиб юриши. Абсцисса ўқида тараққиёт босқичлари: 1-гаструла; 2-нейрула; 3-сузиб юривчи итбалиқ; 4-озикданувчи итбалиқ.



организмнинг жинсий ҳужайрасига эритробластларни яхши синтезлайдиган ҳужайранинг ядроси кўчириб ўтказилса, бундай ҳолатда эритробластларни нормал синтезлайдиган организм пайдо бўлиши тажрибаларда исботланган. 1975 йилда инглиз олимлари Келер ва Мильштейн антитело синтезловчи, аммо сунъий шароитда секин кўпаядиган лимфоцитлар билан чексиз кўпаядиган, аммо антитело синтезлай олмайдиган рак ҳужайраларини бир-бирига қўшиш натижасида табиатда учрамайдиган гибрид ҳужайралар яратдилар. Бундай ҳужайралар гибридому деб аталади. Бу тажриба сунъий шароитда ўтказилди ва сунъий шароитда антитело синтез қилувчи ҳужайранинг чексиз кўпайишига эришилди. Гибридому ҳужайрани мақсадга мувофиқ ҳар қандай ҳайвон ёки одам ҳужайрасини рак ҳужайрасига қўшиб

ҳосил қилиш мумкин. Бундан ташқари, ҳар хил турга кирадиган ўсимликлар ҳужайрасини қўшиб, гибрид ҳужайрани сунъий шароитда ўсдириб янги ўсимлик турини яратиш усуллари ҳам ишлаб чиқилган. 1977 йилда Ж. Гердон юксак ҳайвонларнинг клонларини яратиш усулини ишлаб чиқди.

Организм қанча юксак даражада тараққий этган бўлса, унинг ҳужайралари ҳам шунча юқори даражада дифференциалланган бўлади. Бу хулоса ҳам ҳужайра ва ядро трансплантациясига оид тажрибалар орқали чиқарилди.

Миксомицетларнинг ҳар бир ҳужайрасидан янги организм пайдо бўлиши мумкин. Улар организми спора, тола ва базал дискдан ташкил топади. Ҳайвонларда организмни ташкил этадиган органлар эмбрион варақларидан пайдо бўлади ва ҳар бир варақ маълум турда ўзига хос органларни ҳосил қилади.

Ўсимликлар ривожланишида эмбрион варақлари ҳосил бўлмайди ва уларнинг ҳужайралари камроқ детерминацияланади. Аммо ўсимликларда ҳам ривожланиш пайтида ҳужайралар икки қисмга ажралади. Уларнинг устки қисми вегетатив ёки ер устида жойлашган органларни ҳосил қилади, ички ёки пастки қисми илдизни ҳосил қилади. Ф.С. Стюард ўсимлик ҳужайраларининг ривожланишига таъсир этадиган моддаларни аниқлади.

Бу тажрибалар сабзи устида ўтказилган. Сабзининг флоэмасидан 2-3 см қисми кесиб олинган ва бу қисм инкубацион муҳитда силкитиш йўли билан ҳужайраларга ажратилган. Бу ҳужайраларга гормонларнинг концентрациясини, ўсишга таъсир этувчи моддалар концентрациясини ва осмотик босимни ўзгартириш орқали таъсир этилади. Бир ҳафта давомида ана шу таъсирлар туфайли битта ҳужайрадан битта сабзи ўсимлиги пайдо бўлганлиги кузатилган. Бу ўсимлик гул ва уруғ ҳосил қилган (77-расм). Шундай тажриба тамаки ўсимлиги устида ҳам олиб борилган.

77-расм. Махсус эритмада сабзи хужайраларидан тўлиқ организм ҳосил бўлиши (К.Г.Газарян, Л.В.Белосов, 1983 буйича).

1-махсус эритмага солинган иддиз бўлаги; 2-махсус эритмада пролиферацияланувчи хужайра; 3-махсус эритмадан изоляцияланган хужайра; 4-битта хужайрадан ҳосил бўлган дастлабки эмбрион; 5-эмбрионнинг кейинги босқичи; 6-ёш ўсимлик; 7-етилган ўсимлик.



### Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида унинг қисмларининг бир-бирига боғлиқлиги

Тухум хужайра ҳар бир тур ҳайвонда ўзига хос тузилишга эга бўлади ва морфологик, биокимёвий ва физиологик жиҳатдан мураккаб тузилган. Ҳар хил тухумлар тараққиётининг дастлабки давларидан бошлаб детерминациялашган бўлади.

Спирал майдаланадиган тухумларда бластомерлар тақдири олдиндан аниқланган бўлади. Бундай тухумлар детерминацияланган тухумлар дейилади. Плутеус тараққиёти даврида 16 та бластомер ҳосил бўлганда 8 та юқорида жойлашган бластомерлардан эктодерма, олдинги тўрттасидан бирламчи ичак, микромерлардан мезенхима ҳосил бўлади. Бундай тухумлар регуляцион тухум дейилади.

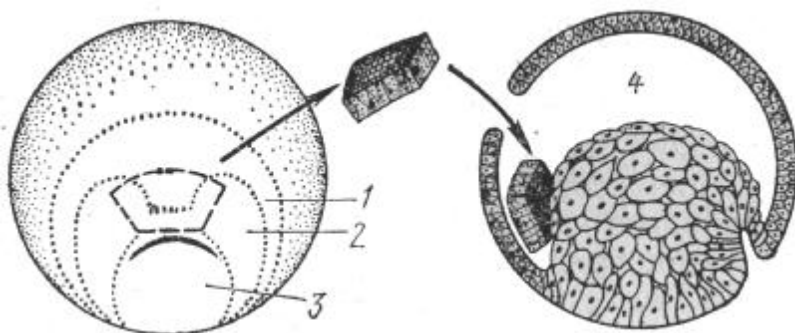
Майдаланиш натижасида 2 та бластомер ҳосил бўлгандан кейин уларнинг ҳар бири янги биологик системанинг ажралмас қисми ҳисобланади. Организмнинг ҳар бир босқичи унинг бир бутунлиги ва интеграциясининг янги кўриниши ҳисобланади.

В.Фогт бақа эмбрионининг бластула даврида презумптив хари-тасини тажрибалар орқали аниқлашга муваффақ бўлди. Ҳар бир орган дастлаб эмбрионнинг қайси бластомеридан, қайси қаватидан ҳосил бўлиши ҳам тажрибалар йўли билан аниқланган.



Ана шу ҳужайраларнинг ривожланиш йўлини ўзгартириш мумкинми?

Г.Шпеман тритон эмбрион ривожланишининг бластула даврида битта эмбриондан бир бўлак медуляр пластинкани, иккинчи эмбриондан тери эктодермасининг ўрнини бир-бирига алмаштириб қўйди. Кўчириб ўтказилган ҳужайралар ўзининг йўналиши бўйича эмас, балки атрофидаги ҳужайралар таъсирида тери эктодермасидан нерв системаси, нерв пластинкасида тери тараққий этди. Худди шундай тажрибалар эктодерма ва мезодерма ҳужайраларида ҳам ўтказилиб, шунга ўхшаш натижалар олинди (78-расм). Г.Шпеман бластула босқичида эмбрионнинг кўчириб ўтказилган қисми янги орган ҳосил қилишини лабил детерминация деб атади.



78-расм. Эмбрионнинг бир қисмини трансплантация қилиш схемаси (Б.П.Токин, 1987 бўйича).

1-нерв системаси; 2-сомитлар; 3-эктодерма; 4-бластоцел.

Г.Шпеман ва унинг шогирдларининг аниқлашларича, детерминация манбаи алоҳида ҳужайра, унинг ядроси ва цитоплазмаси эмас. Ҳар бир ҳужайранинг тақдирини организмни ташкил этадиган ҳамма ҳужайралар билан боғлиқ.

Кўчириб ўтказилган ҳужайраларнинг янги жойга мослашиб, маълум орган ёки унинг қисмини ҳосил қилишини Шпеман стабил детерминация деб атади. Бу гастрюляциянинг охирида содир бўлиши мумкин. Кўчириб ўтказилган бу ҳужайралар дифференциаллашиб ва детерминацияланиб доимий орган ҳосил қилди, деб айтиш мумкинми?

Гастроланинг охири ва нейрула даврида детерминация охирига етди, деб бўлмайди. Нейрула даврида қайта детерминация содир бўлганлиги аниқланган. Бундай тажрибалар амфибиялар кўзи ва эшитиш органлари ривожланиши мисолида ўрганилган. Г.Шпеман (1901) қиздирилган игна билан бақа эмбрионининг кўз бокалини нейрула босқичида, гавҳар ҳосил бўлишидан олдин бузади. Натижада гавҳар пайдо бўлмайди. Демак, гавҳар эпидермисдан ҳосил бўлса, эпидермис билан кўз бокали алоқада бўлиши зарур. Агар эктодерма кўчириб ўтказилса, ундан гавҳар ҳосил бўлади. Демак, детерминация дейилганда организмнинг онтогенези даврида хужайраларнинг ўзаро алоқада бўлиб, маълум ривожланиш йўлини босиб ўтиши тушунилади. Бу йўлда хужайра ўзгаради, маълум вазифаларни бажаришга ихтисослашади.

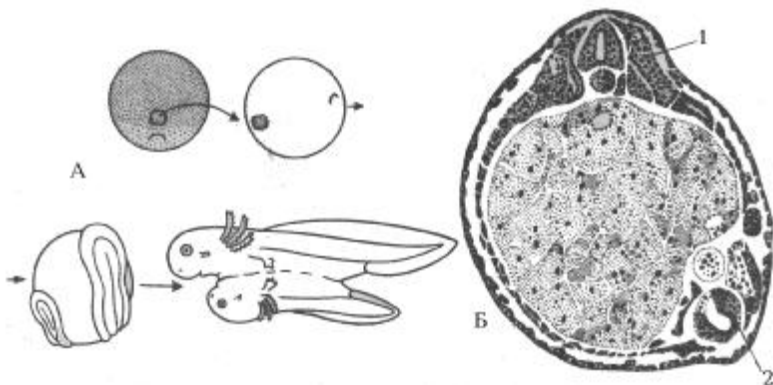
### **Ривожланаётган эмбрионнинг «Ташкилий марказлари». Индукция ҳодисаси**

ривожланаётган эмбрион қисмларининг ўзаро таъсири эмбрионал индукция дейилади. Эмбрионнинг маълум қисми бошқа қисмига таъсир этиб, унинг ривожланиш йўналишини ўзгартириши мумкин. Г.Шпеман ва унинг шогирдлари (1924) эмбрионнинг маълум қисми тақдирини кузатиш учун тритоннинг икки тури: пигменти бўлмаган оқ тухумли ва сариқ-кулранг рангли тухумли тритонлардан фойдаланди.

Тароқсимон тритон эмбрионининг гастролу даврида бластопор лабининг дорзал томонидан бир бўлагини ола тритон эмбрионининг шу босқичини ён ёки вентрал томонига кўчириб ўтказди. Кўчириб ўтказилган жойда нерв найи, хорда ва бошқа органлар тараққий этган (79-расм). Реципиентда қўшимча эмбрион ҳосил бўлиши ҳам мумкин, аммо донорнинг рангли хужайраларини ҳар хил органларда топиш мумкин.

Бу тажрибалардан қуйидаги хулосаларни чиқариш мумкин. Биринчидан, бластопор лабининг елка томонидан кўчириб ўтказилган хужайралар атрофидаги хужайраларнинг ривожланишини ўзгартириш мумкин. Иккинчидан, реципиент олдинги имкониятларга нисбатан кенгроқ имкониятларга эга бўлади. Учинчидан, эмбрионал регуляция ишга тушади ва маълум натижалар пайдо қилади (80-расм).

Г.Шпеман бластопор лабининг елка қисмини бирламчи эмбрионал «ташкилотчи» деб атади. Чунки ривожланишнинг даст-

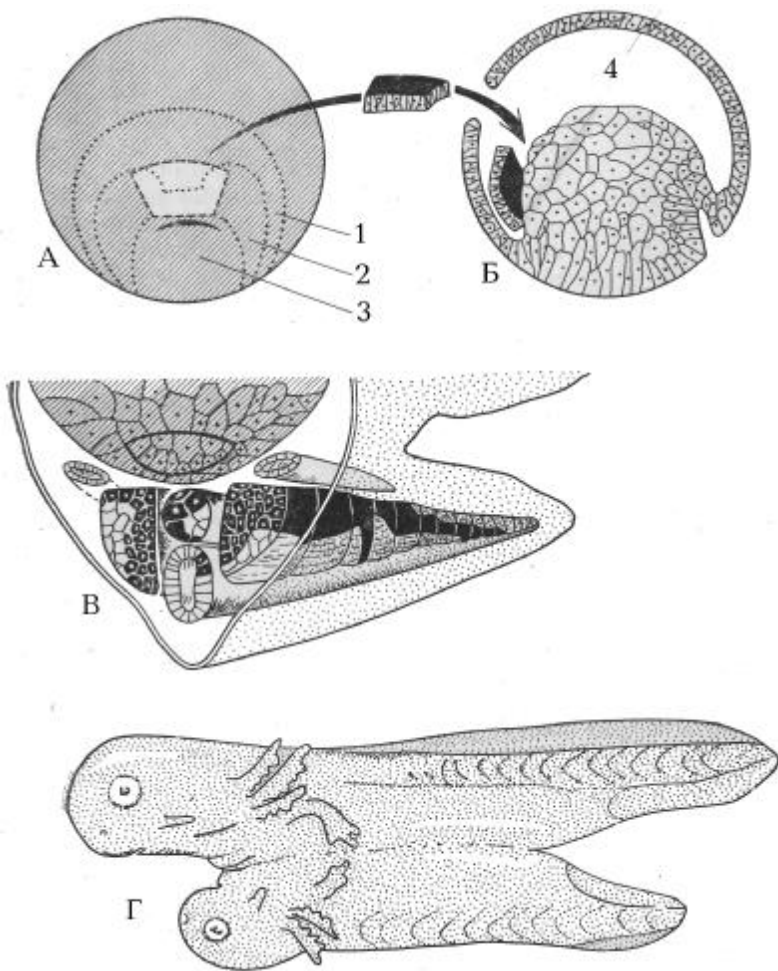


79-расм. Донор эмбрион лабининг елка томонини реципиент эмбрионнинг қорин томонига кўчириб ўтказиш (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича). А-тажриба схемаси; Б-ўқ органларнинг пайдо бўлиши (кўндаланг кесиги). 1-бирламчи эмбрион; 2-иккиламчи эмбрион.

лабки даврларида бундай таъсирни топиб бўлмасди, ташкилотчи дейилишига сабаб морфогенезга таъсир этиб, янги орган ҳосил бўлган. Айни пайтда, бластопор лаби елка қисмининг асосий вазифаси хордомезодермал куртакка тегишли бўлиб, уни бирламчи эмбрионал индуктор деб аталади. Эмбрион бир қисмининг бошқа қисмига таъсирини эса эмбрионал индукция деб аталади.

Аниқланишича, ўлик тўқималар, кимёвий моддалар индукция ҳосил қилиши мумкин. Шундай қилиб, ташкилотчининг кимёвий табиати аниқланди. Шунинг билан биргаликда, жавоб реакцияси ҳам индукторнинг фақат кимёвий таркибига боғлиқ эмаслиги маълум бўлди.

Эмбриологлар фикрича, баъзи индукторлар турли даражада тўқима тақдирини аниқлашга ихтисослашган бўлиши мумкин. Агар гаструланинг дастлабки даврида бластопор лабининг елка қисми кўчириб ўтказилса, олдинги мия тараққий этади. Агар гаструланинг кейинги даврида бластопор лабининг елка қисми кўчириб ўтказилса, орқа мия ва мезодермал тўқима ҳосил бўлади. Шунингдек, нуклеопротеинлар, нейтралловчи оқсиллар мезодерма ҳосил бўлишига таъсир этувчи омил ҳисобланади. Агар ана шу икки индуктор қўшилса, яхши тараққий этган эмбрион ҳосил бўлади. Бошқа индукторлар махсус бўлмаган таъсир кўрсатади. Аниқланишича, эшитиш халтаси эшитиш органига ҳар хил морфогенетик жараёнларни фаоллаштирувчи сифатида



80-расм. Амфибиялар эмбрионининг бластопор лабини бирдан иккинчисига кўчириб ўтказиш (А ва Б) туфайли янги эмбрион (Г) ҳосил бўлади. Унда ўз-ўзини дифференциация қилувчи трансплантант тўқимаси (В да қора ранг билан кўрсатилган) ва реципиентнинг индукцияловчи тўқимаси (В да оқ ранг билан кўрсатилган) бор (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

1-нерв системаси; 2-сомитлар; 3-энтодерма; 4-бластоцел.

таъсир этади. Тритоннинг кўчириб ўтказилган ён чизиқ органи оёқларга индуктор сифатида таъсир этади. Бурун плакоди ва гипофизни кўчириб ўтказиш ҳам оёқлар учун индуктор ҳисобланади. Қўшимча оёқлар ён чизиқ соҳасида осон индукцияланади, оёқлар ён томонда ҳам ҳосил бўлади. Бу тажрибалардан махсус жавоблар фақат индукторга эмас, таъсиротни қабул қилаётган органларга ҳам боғлиқ, деган хулоса чиқади.

Эмбрион маълум қисмининг ҳар хил таъсиротларга презумптив тақдири орқали жавоб бериши компетенция деб аталади. Масалан, амфибиялар нерв системасининг ҳосил бўлиши эктодерма қават компетенциясига киради ва гастрюляциянинг бошида пайдо бўлади. Гастрюляциянинг охирида бу компетенция тугайди. Шундай қилиб, тараққиёт йўналишини нормал тараққий этадиган муртакка нисбатан компетенция соҳаси юқори бўлганда ўзгартириш мумкин. Шунингдек, индукцион таъсир маълум интервалда таъсир этганда ҳам ўзгариш бўлиши мумкин.

Хордалиларнинг ҳар хил вакилларида индукцион алоқани ўрганишдан маълум бўлдики, компетенциянинг муддати ва соҳалари ҳар хил бўлади. Масалан, асцидияларда 8 та бластомерлик даврида ҳамма органларнинг куртаги маълум бўлади. Шу даврда бластомерлар ўрни алмаштирилди. Натижада хордомезодерма ва нерв материали орқа вегетатив бластомерда жойлашган. Бош мияни ҳосил қиладиган анимал бластомерлар вегетатив қутбда жойлашган. Индукцион таъсирни ўрганиш учун анимал қисмдаги бластомерларни  $180^\circ$  га бурилди. Натижада анимал ва вегетатив бластомерлар ўртасидаги алоқа узилди. Бош мия ҳеч қаерда ҳосил бўлмади. Чунки бош миянинг тараққиёти учун орқа анимал ва вегетатив бластомерлар ўртасидаги индукцион алоқа зарур. Бундан ташқари, орқа анимал бластомер автоном тараққий этиш хусусиятига эга эмас. Аммо ана шу бластомерлар орқа вегетатив бластомерлар таъсирини сезиш хусусиятига эга. Худди шундай индукцион алоқа амфибияларда ҳам бор. Тахминларга кўра, хордалилар эволюцияси жараёнида компетенция соҳаси кенгайган ва муддати чўзилган. Бу эволюцион прогресс сифатида қабул қилинмоқда.

Индукция ҳодисаси кўп ва турли-туман бўлиши мумкин. Гастрюляция давридаги бластопор лаби елка томонининг таъсири бирламчи индукция дейилади. Бу даврлардан кейин содир бўладиган индукциялар иккиламчи, учламчи ва ҳоказо индукциялар дейилади. Кўплаб индукциялар ўзидан олдинги индукцияларга

боғлиқ бўлади. Кўз бокалининг ўз атрофидаги эпителий хужайраларига таъсир этиб, гавҳар ҳосил бўлишига олиб келиши иккиламчи индукция ҳисобланади. Гавҳарнинг устида жойлашган қопловчи эпителий шох пардага айланади. Бу учламчи индукция ҳисобланади. Шундай қилиб, кўз бокали бош миянинг олдинги қисми тараққиётидан кейин пайдо бўлади, гавҳар кўз бокалидан кейин, шох парда гавҳардан кейин пайдо бўлади.

Индукция бир неча тўқимага таъсир этиши мумкин. Ўз навбатида бу тўқималар бошқа тўқималарга индуктор сифатида таъсир этиши мумкин. Масалан, кўз бокали гавҳарга асосий индуктор ҳисобланади, аммо у ягона эмас. Морфогенез доимо тўқималарнинг у ёки бу томонга алмашиниши билан содир бўлади. Жумладан, презумптив гавҳар ёки гавҳар ривожланадиган эпидермис гастрюляция даврида бўлажак томоқнинг эктодермаси устида жойлашган бўлади. У гавҳарнинг биринчи индуктори ҳисобланади. Кейин бу эпидермиснинг тагида мезодермал юрак жойлашади, у ҳам индуктор сифатида таъсир этади. Нейруляция даврида нерв найининг олдинги қисми қатланиб, кўз халатачаси ҳосил бўлади, ундан кўз бокали ва тўр парда ҳосил бўлади. Бу иккаласи гавҳарнинг индуктори ҳисобланади.

Индуктор тўқималарнинг ҳар бири олиб ташланиб, гавҳар ҳосил бўлишида уларнинг вазифаси аниқланган. Тажрибалардан маълум бўлишича, амфибиялар эмбриони кўзининг тўр пардаси олиб ташланганда уларнинг 42% ида гавҳар ҳосил бўлган. Чунки энтодерма ва мезодерма тўр парда каби гавҳар ҳосил бўлишида индуктор вазифасини бажаради. Тахминларга кўра, индуктор тўқималар қанча кўп бўлса, орган шунча аниқлик билан ҳосил бўлади. Бундан ташқари, индукцион таъсирлар органлар тараққиётининг нормал ўтишини тامينлайди. Баъзан битта индуктор нормал фаолият кўрсатмаса ҳам, орган тараққиёти нормал ўтади.

Кўпчилик ҳолатларда эмбрионнинг бир-бирига яқин қисмлари ўзаро таъсир этади. Бунга мисол оёқ куртаклари ҳисобланади. Оёқлар куртаклари ён мезодерма ва уни қоплаб турган эктодерма хужайраларининг тўпланишидан ҳосил бўлади. Оёқлар тараққиёти сомитлар яқинида жойлашган мезодерма хужайраларининг фаоллашуvidан бошланади. Улар оёқ ҳосил бўладиган мезодерма хужайраларига индукцион таъсир этади. Фаоллашган мезодерма хужайралари эктодерма хужайраларига таъсир этади. Улар бўртиб, учида апикал эктодерма тароқлари ҳосил бўлади. Апикал

хужайралар оёқнинг ўсишини тезлаштиради. Мезодерма эса оёқ шаклини белгилайди. Масалан, қушларда қанотлар ҳосил бўлиб, пар ва патлар билан қопланади.

Индукциянинг гетероном ва гомоном турлари фарқланади. Гетероном индукцияда эмбрионнинг бир бўлаги бошқа органнинг (хордомезодерма нерв найининг) ҳосил бўлишига олиб келади. Гомоном индукцияда индуктор атрофидаги хужайраларнинг ўз йўналишига мос ривожланишга йўналтиради. Масалан, бошқа эмбрионга кўчириб ўтказилган нефротом соҳа атрофидаги хужайраларнинг бош мия куртагини ҳосил қилишга, тоғай фибробластлари қўшилса, тоғай ҳосил қилишга йўналтиради.

Индукторнинг таъсирини сезиш учун тўқима ҳеч бўлмаганда минимал даражада такомиллашган бўлиши лозим. Тарқоқ хужайралар индуктор таъсирини сезмайди. Индуктор таъсирини бир хужайра ҳам сезади, аммо бутун организм индуктор таъсирини тўлиқ сезади.

Морфогенез ва хужайра дифференциациясининг индукцион таъсирини ўрганишга оид қизиқарли тажрибалар ўтказилган.

Безлар морфогенезига мезенхима таъсир этади.

Кейинги йилларда индукциянинг молекуляр ва хужайра механизми ўрганилмоқда.

## **Эмбрионал регуляция**

Эмбрионал регуляция дейилганда бутун эмбрион ёки унинг маълум қисмининг тараққиёти табиий ёки сунъий бузилишидан кейин қайта тикланиши тушунилади.

Эмбрионнинг регуляцион имкониятларини ўрганиш учун қуйидаги усуллардан фойдаланилган: 1) эмбрион материалининг бир қисмини олиб ташлаш; 2) қўшимча материал киритиш; 3) эмбрион қисмларини аралаштириб ташлаш ёки центрофуга ёрдамида аралаштириш. Бу жараёнлар тухум, зигота, майдаланиш, гастрюляция ва органогенез босқичларида амалга оширилди.

Майдаланишгача тухум хужайра цитоплазмасининг бир қисми пипетка ёки центрофуга ёрдамида олиб ташланади. Аниқланишича, кўпчилик ҳолатларда тухум хужайра цитоплазмасининг 1/3 қисми олинса ҳам, нормал тараққиёт давом этади, баъзан кичикроқ эмбрион ҳосил бўлиши мумкин. Бундай маълумотлар ковакичлилар, камтукли ҳалқали чувалчанглар, моллюскалар, асцидиялар, нинатанлилар устида ўтказилган тажрибалар натижасида олинган. Икки ва ундан ортиқ тухум хужайрани қўшиш

натижасида ҳам нормал эмбрион ҳосил бўлади.

Денгиз типратикани гонадасидан чиққан тухум ингичка идишга солинса, баъзи тухумлар бир-бири билан қўшилади. Агар улар сунъий уруғлантирилса, нормал личинка ривожланади, аммо ҳажми ва ҳужайралари икки марта катта бўлади. Шундай қилиб, иккита ооплазма қўшилса, битта организм ҳосил бўлади.

Тухум ҳужайра центрофугалаш ҳам қизиқарли маълумотлар беради. Аниқланишича, чувалчанглар, моллюскалар, денгиз типратикани тухумини кучли центрофугалаш биринчи майдаланиш эгатчасини ва ривожланиш йўналишини ўзгартира олмайди. Нормал личинкада моддаларнинг нормал тақсимланганлигини кўриш мумкин. Айрим маълумотларга кўра, цитоплазмадаги моддалар ривожланиш йўналишини белгилай олмайди. Ривожланиш йўналиши тухумдаги энергетик ва физиологик хусусиятларга боғлиқ. Бу тажрибалардан хулоса шуки, ооплазматик сегрегация детерминациянинг асосий сабаби эмас, унинг бузилиши туфайли эмбрионал регуляция юз беради.

Майдаланиш босқичида кўплаб тажрибалар ўтказилган. Деярли ҳамма ҳайвонларда биринчи майдаланишдан кейин бластомерларни бир-биридан ажратилса, уларнинг ҳар биридан нормал эмбрион ривожланади. Буни монозиготали эгизаклар дейилади. Денгиз типратиканида 4 та бластомерлик даврида улар ажратилса, ҳар биридан нормал личинка пайдо бўлади. 8 та бластомер ҳосил бўлганда вегетатив қутбдаги бластомерларда регуляция содир бўлади, анимал қутбдаги бластомерларнинг ривожланиши учун уларни литий тузининг эритмасига солиш керак.

Майдаланиш даврида регуляция содир бўлиши миногалар, балиқлар, амфибиялар, юксак умуртқалиларда учрайди. Унга бластомерларни изоляциялаш ва монозиготали эгизаклар, қўша-лоқли майибларга оид тажрибалар мисол бўлади.

Тўрт ҳужайрали сичқон эмбрионининг бластомерларини бир-биридан ажратилса, учта бластоциста ва битта трофобластик халтача ҳосил бўлган. Нематодларда ҳам шундай ҳолатни кузатиш мумкин. Бу тажрибалардан хулоса шуки, ҳар бир алоҳида бластомернинг морфогенез потенцияси нормал ривожланишга нисбатан юқори бўлади. Потенция дейилганда эмбрион қисмларининг максимал имконияти, яъни ривожланишнинг имконияти етганича рўёбга чиқариши тушунилади. Нормал ривожланишда бу имкониятларнинг биттаси рўёбга чиқади, бошқалари эса тажрибалар йўли билан ўрганилиши мумкин. Кенг потенция тотипотентлик ҳам деб аталади.



Бластомерларнинг кенг потенцияси уларни кўчириб ўтказиш ва ўрнини алмаштириш орқали ўрганилиши мумкин. Денгиз типратиканининг бластомерларини ажратиб, тартибсиз аралаштирилган. Натижада нормал личинка ҳосил бўлган, аммо бошқа йўналиш билан пайдо бўлган. Масалан, ичаклар инвагинация йўли билан эмас, шизоцел, яъни зич ҳужайраларнинг тарқалиши йўли билан пайдо бўлган. Бу регуляция жараёнининг муҳим хусусияти ҳисобланади.

Сут эмизувчилар бластомери кўчириб ўтказилса, улар ўтказилган жойга мос равишда ривожланади. Трофобластлар кўчириб ўтказилганда шундай ҳолат кузатилган. Бунда бластомер тақдири бошқа бластомерлар билан алоқасига боғлиқ бўлади.

Агар эмбрион тана бўшлиғига жойлаштирилса, ундан йирик ўстма (эмбриокарцинома) ҳосил бўлади. Агар бу ўстма ҳужайраси бластоциста даврида ўтказилса, эмбрионнинг нормал ривожланиши кузатилади.

Детерминация ривожланишнинг охириги босқичи бўлмаса, эмбрионал регуляция ривожланишнинг асосини ташкил этади. Эмбрионал регуляция немис эмбриологи Г. Дриш (1908) томонидан аниқланган. Шундай қилиб, детерминация ва эмбрионал регуляция бир-бирига қарама-қарши, аммо эмбрион ривожланишнинг бир бутунлигини таъминлашда ўзаро боғлиқдир.

Детерминация бир бутун организмдан унинг қисмларига борадиган жараён ҳисобланади. Чунки эмбрион ривожланишнинг дастлабки даврида ҳали ҳужайра тақдири аниқланмаган бўлади. Кейинчалик эмбрион қисмлари детерминацияланади. Одатда детерминация дифференциация билан алмашинади ва эмбрион қисмлари ихтисослашиб, улар ўртасида алоқа пайдо бўлади. Агар жинсий вояга етган организм личинкадан оддийроқ тузилган бўлса, бу қонуниятдан мустасно бўлади.

Ривожланишнинг регулятор хусусияти адаптив имкониятларга эга бўлиб, агар бир босқич пасайса ёки тушиб қолса ҳам, нормал ривожланиш давом этиши мумкин. Ноқулай шароитда ўзгарувчанлик имконияти эволюцион қайта қуриш учун манба бўлиши мумкин. Бу маълумотлар умуртқалилар тухумининг регуляцион типига хос бўлиб, уларда умуртқасиз ҳайвонларга нисбатан эмбрионал регуляция кучлироқ намоён бўлади.

**И.И. Шмальгаузен индивидуал ривожланиш даврида организмнинг бир бутунлиги ҳақида.** И.И. Шмальгаузен биринчи бўлиб онтогенез ва филогенез даврида организмнинг

бир бутунлиги муаммосини ўрганди. Бунгача интеграция муаммоси билан физиологлар шуғулланишган, эмбриологлар эса дифференциация муаммосини ўрганганлар. Организм бир бутунлиги тушунчасига И.И. Шмальгаузен илмий жиҳатдан таъриф берган. Организм ривожланишининг ҳамма босқичларида бир бутун системадан иборат бўлади.

Организмнинг прогрессив мураккаблашуви бутун организмнинг дифференциацияси ва қисмларининг ихтисослашиши ҳисобланади. Ҳар бир қисм ўзининг мустақил вазифаларига эга бўлади. Органларнинг ҳар қандай ихтисослашиши организмнинг бошқа қисмлари билан боғлиқ. И.И. Шмальгаузен фикрича, орган қанча кўп ихтисослашган бўлса, шунча кўп бошқа органлар билан боғлиқ бўлади. «Ҳар бир органнинг махсус функцияси бор. Аммо бу вазифа, бир томондан, бутун организмга бўйсунди, иккинчи томондан, бу вазифа шу органни ташкил этадиган тўқима ва ҳужайралар орқали бошқарилади. Ҳар қандай юқори система қуйи система ишини бошқаради ва координациялайди. Ана шунда регуляция цикли намоён бўлади. Бу цикл бир-бирдан изоляцияланмаган, балки чиқиш ва кириш каналлари билан боғланган. Шунинг билан биргаликда юқори система функцияси қуйи система ишининг йиғиндиси эмас, балки интеграциясидан иборатдир», деган эди. «...Индивидуал ривожланишни ҳаракатлантирувчи куч эмбрион дифференциалланганда пайдо бўлиб, ўзаро таъсир туфайли бу дифференциация натижа беради. Ўзаро таъсир янги дифференциацияга олиб келади. Организмнинг чидамлилиги унинг тузилишининг мустаҳкамлиги билан эмас, қисмлари ўзаро алоқасининг мураккаблиги ва регуляцияси билан ифодаланади. Ана шуларга асосланиб, организм ҳамма босқичларида бир бутун система сифатида ўсади».

И.И. Шмальгаузен фикрича, индуктор шартли тушунча бўлиб, у ўзгариб туради. Шундай қилиб, детерминация ва дифференциация таҳлили эмбриологиянинг бошқа қонуниятларига мос келади ва эмбрионни ўрганишга ёрдам беради.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Дифференциация нима?
2. Детерминация нима?
3. Г.Шпеман тажрибаларини изоҳланг.
4. В. Ру тажрибаларини изоҳланг.
5. А.Вейсманнинг эмбрион плазмаси назариясининг моҳиятини айтинг.
6. В. Фогт тажрибаларини изоҳланг.
7. Ф. Стюард тажрибаларини изоҳланг.
8. Гибридома ҳужайралар яратиш бўйича қандай тажрибалар ўтказилган?
9. Индукция нима?
10. Бирламчи, иккиламчи, учламчи индукция нима?
11. Эмбрион қисмлари ўртасидаги боғлиқликни айтинг.
12. Ташкилий марказ ёки ташкилотчи нима?
13. Компетенция нима?
14. Эмбрионал регуляция нима?
15. Потенция, тотипотентлик нима?
16. Дифференциация, детерминация, индукция ва эмбрионал регуляция ўртасидаги боғлиқлик нималардан иборат?
17. Организмнинг бир бутунлиги ҳақида И.И. Шмальгаузен қандай мулоҳаза юритган?

## 8-БОБ. ЭМБРИОН ҚАВАТЛАРИДАН ОРГАНЛАРНИНГ ҲОСИЛ БЎЛИШИ

Эмбрион қаватларидан органларнинг пайдо бўлиши органо-генез дейилади. Органогенез шаклнинг ўзгариши, тўқиманинг биокимвий ва физиологик жараёнларининг пайдо бўлиши каби ҳодисаларни ўз ичига олади. Айни пайтда фанда ҳамма ҳайвонлар органларининг пайдо бўлиши ҳақида тўлиқ маълумотлар йўқ. Шунинг учун асосан умуртқали ҳайвонлар органогенезига кўпроқ эътибор берилади. Чунки умуртқасиз ҳайвонларга қараганда умуртқали ҳайвонлар органогенези кўпроқ ўрганилган. Тиббиёт ва ветеринария фанлари учун ҳам бундай маълумотлар жуда муҳимдир. Эмбрион варақларидан органлар ҳосил бўлиши зигота, бластула, гастрүляция, эмбрион варақлари, тўқималар ва органлар босқичларидан иборат (81-расм).

Эмбрионнинг маълум қаватидан маълум органлар пайдо бўлади. Аммо баъзи органлар (тухумдон, ичаклар, қулоқ, бурун ва бошқалар) ҳосил бўлишида эмбрионнинг ҳамма қаватлари иштирок этади. Шунинг учун органларнинг эмбрион қаватларининг қайси биридан келиб чиқишини белгилаш шартлидир.

### Эктодермадан ҳосил бўладиган органлар

Эмбрионнинг эктодерма қаватидан безлар, туклар, тери ва бошқа эпителий тўқимасининг ҳосилалари, нерв ва сезги органлари ҳосил бўлади (5-жадвал).

**Нейруляция.** Умуртқали ҳайвонлар эмбрион тараққиётида гастрүляциядан кейин нейруляция, яъни ўқ органлар - нерв найи (бу босқичнинг номи шундан олинган), хорда ва мезодерма сомит пайдо бўлиши босқичи содир бўлади. Бу босқичдаги эмбрион нейрула деб аталади. Нерв системасини ҳосил қилувчи ҳужайралар йирик бўлиб, улар хорда ва сомитни устидан ёпиб туради. Нерв пластинкасининг четидан 2 та нерв ёки медуляр валик бошланиб, улар нерв системасини ҳосил қилади. Бу валиклар дастлаб эмбрионнинг олдинги қисмида, кейин ўрта ва орқа қисмида ҳосил бўлади. Улар бирикиб, нерв ёки медуляр найни ҳосил қилади. Бу найдан орқа мия тараққий этади. Унинг олдинги қисми кенгайиб, бош мия ҳосил бўлади. Медуляр най эпидермисдан тўлиқ ажралади. Эпидермиснинг четлари нерв найининг устки қисми билан бирикади. Шундай қилиб, нерв найи орқа ва бош мияга айланади (82-расм).

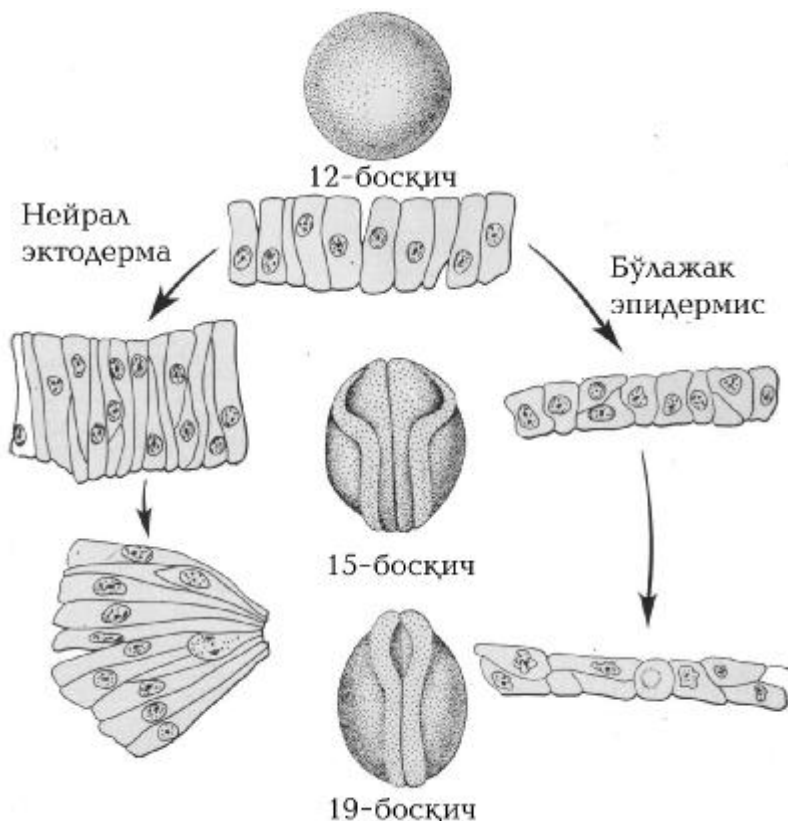


81-расм. Умуртқали ҳайвонлар эмбрион варақларидан органларнинг ҳосил бўлиш босқичлари (М.Зусман, 1977 бўйича).

Нерв найи олдинги қисмининг турли жойларининг нотекис ўсиши туфайли ҳар хил катталиқдаги кенгайган жойлар пайдо бўлади (83-расм). Айниқса, 3 та: олдинги, ўрта ва орқа мия пуфаги ҳосил бўлади. Олдинги мия пуфаги кейинчалик катта мияга ёки охириги мияга ва оралиқ мияга айланади. Ўрта мия пуфагидан ўрта мия ҳосил бўлади, орқа мия пуфагидан мияча, мия қўприги ва узунчоқ мия ҳосил бўлади.

Оралиқ миянинг пастки қисмидан гипофиз, деворидан эса гипоталамус ва эпифиз безлари пайдо бўлади.





82-расм. Тритон эмбрионининг нейруляция даврида эктодермал хужайралар шаклининг ўзгариши (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

Нерв системасининг мураккаблигига қараб ҳар хил ҳайвонларда марказий нерв системасининг ўзига хос анатомик, гистологик хусусиятлари пайдо бўлган.

Тубан умуртқали ҳайвонларда, жумладан, жинсий вояга етган акуласимон балиқларда нерв системаси эмбрионнинг нерв системасидан деярли фарқ қилмайди. Юсак умуртқалиларда, аynиқса, одамларнинг эмбрионининг бош мияси морфологик жиҳатдан жинсий вояга етган балиқ ёки амфибия бош миясидан фарқ қилмайди. Аммо одам жинсий вояга етганда унинг мияси

тузилиши жиҳатдан тубан умуртқалиларнинг миясидан тубдан фарқ қилади. Прогрессив эволюция жараёнида организмларни ташкил этадиган ҳамма органлар ҳам мураккаблашмаган. Масалан, қушларнинг ёки ҳашаротлар кўзининг айрим хусусиятлари сут эмизувчиларнинг кўзига нисбатан юқори даражада тузилган. Бош мия одамнинг келиб чиқиши ва эволюцияси жараёнида юксак даражада такомиллашган.

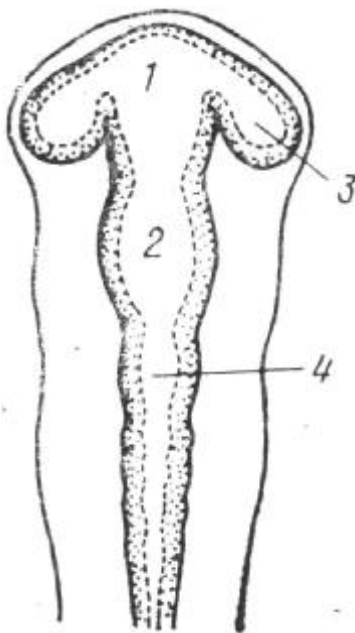
### **Орқа мия ва периферик нерв системасининг ривожланиши.**

Орқа миянинг ривожланиши даврида унинг деворининг ҳужайралари икки йўналишда дифференциалашади: бирдан нейроглия (мия нерв ҳужайраларини озиқлантирувчи), иккинчисидан нерв ҳужайралари ҳосил бўлади. Нейроглия нерв ҳужайраларининг атрофида жойлашади. Нейробластдан ҳосил бўладиган ҳужайраларнинг танаси орқа миянинг қуланг (ички) моддасини, нерв толалари эса унинг оқ (ташқи) моддасини ҳосил қилади.

Ривожланаётган бош мия нервларини 3 гуруҳга бўлиш мумкин:

1. Сезувчи нервлар, улардан уч шохли нервнинг ҳидлаш, эшитиш ва кўриш тармоқлари ҳосил бўлади.
2. Ҳаракатлантирувчи нервлар, буларга кўзни ҳаракатлантирувчи мускул нерви ва тактил нервлари мисол бўлади.
3. Аралаш нервлар, булар бош миянинг ҳаракатлантирувчи нерв толалари ва сезувчи нервнинг тугунларидан пайдо бўлади.

**Кўзнинг ривожланиши.** Ҳайвонлар кўзининг ривожланиши амфибиялар мисолида ўрганилган. Эмбрион ривожланиши даврида кўз дастлаб оралиқ мия деворининг қатламланиши туфайли кўз пуфаги сифатида пайдо бўлади. В. И. Балинский (1958) фикри-



83-расм. Икки кунлик товуқ эмбрионида бош миянинг ривожланиши (Б.Пэттен, 1944 буйича). 1-олдинги мия; 2-ўрта мия; 3-кўз халтаси; 4-орқа мия.



ча, бақада кўз пуфаги олдинги миянинг 10-50% ини ташкил этади. Суякли балиқлар, рептелиялар ва қушларнинг эмбрион ривожланиши даврида кўз ҳажми амфибиялар кўзига нисбатан йирикроқ бўлади, сут эмизувчиларда эса унчалик катта бўлмайди. Кўз пуфаги ривожланиши билан бош мияга кўз поячаси бирлашиб туради (84-расм).

Кўз пуфагининг катталушуви билан унда мураккаб морфологик ўзгаришлар содир бўлади. Унинг ташқи юзаси қайрилиб, икки қаватли кўз бокалини ҳосил қилади. Ички қавати тўр қаватга, ташқиси пигментли қаватга айланади. Кўз олмасининг бўшлиғи шишасимон тана билан тўлиб, кўзнинг орқа камерасини ҳосил қилади. Аммо шишасимон таначанинг ҳосил бўлишида мезодерма ҳужайралари ҳам қатнашади.

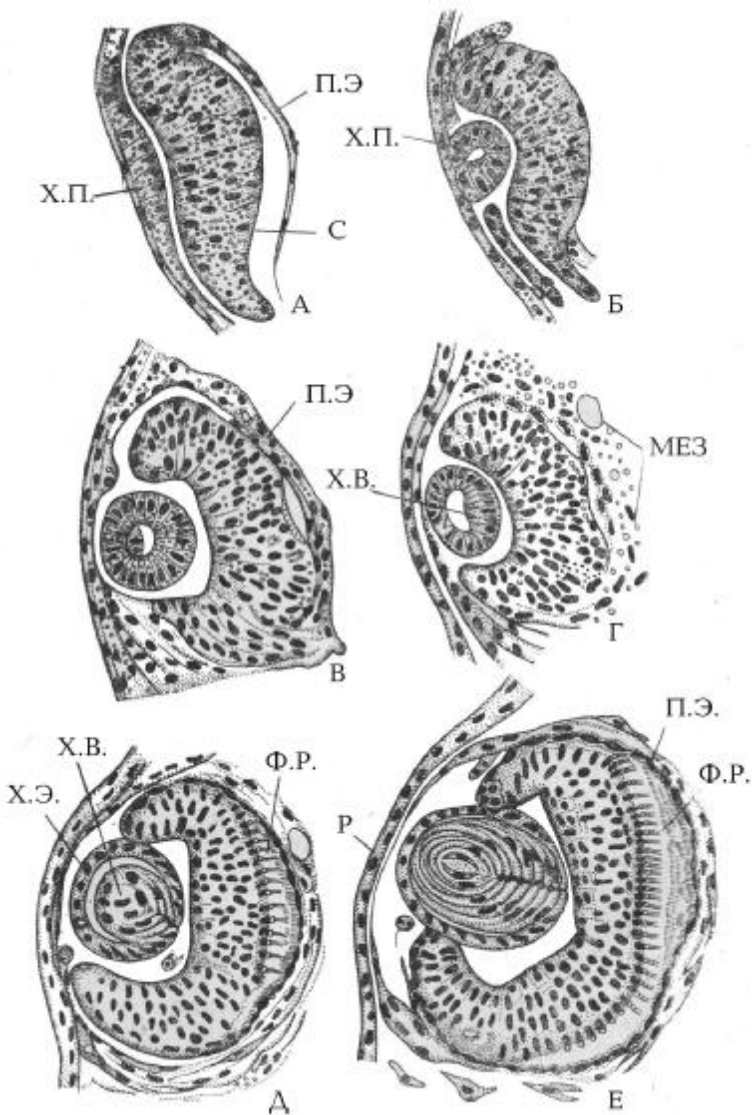
Кўз тешиги дастлаб катта бўлиб, кейинчалик кичиклашиб боради. Бу кичиклашув четларида кўпроқ, ўртасида камроқ содир бўлади.

Ички қаватнинг орқа қисми тўр парданинг кўриш қисмига, олдинги қисми киприкли ва камалак қисмига айланади. Киприкли танадан киприкли мускул ҳосил бўлиб, унга гавҳар бирлашади. Камалак қисмдан камалак қават, тўр парданинг ҳужайраларидан кўриш нервлари, мезодермадан қон томирлари ҳосил бўлади.

Кўзнинг нормал кўриши учун унинг ёрдамчи қисмлари-кўз соққасини ҳаракатлантирувчи мускулар, кўз ёши беши, қовоқ киприқларининг ҳосил бўлиши ва функцияси ҳам муҳим аҳамиятга эга.

Кўзнинг ташқи қавати мезенхимадан ҳосил бўлади. Мезенхиманинг ички қават ҳужайраларидан пигментли эпителийни ўраб турган қон томирлари ҳосил бўлади. Кейинчалик ундан томирли қават ривожланади. Мезенхиманинг ташқи ҳужайраларидан оқ (склера) қават ҳосил бўлади. Бу қават кўзни ҳимоя ва кўз мускуларига бириктириш вазифасини бажаради.

Г.Шпеман (1901) ва О. Мангольд (1931) тажрибаларидан маълум бўлишича, тери ва шох парданинг маълум қисмининг ўзгаришига гавҳар ва кўз соққасининг таъсири бор. Агар кўз олмасини шох парда ҳосил бўлгунча олиб ташланса, у ривожланмайди. Шунга кўра, шох модда кўз ривожланишининг ҳамма босқичларида зарур. Агар амфибия личинкасини ёки вояга етган формасининг кўзини олиб ташланса, шох модда тезда ялтироқлигини йўқотиб, тери таркибига айланади.



84-расм. Думли амфибиялар кўз ривожланиши (А-Е) босқичларининг кетма-кетлиги (Г.Шпеман, 1936 бўйича).

С-тўр парда; р-шоҳ парда; х.п-гавҳар плакоди; х.э-гавҳар эпителиси; х.в-гавҳар толаси; фр-фоторецептор; п.э-пигментли эпителий; мез-мезенхима.

**Эпидермис ва ундан ҳосил бўладиган органлар ривожланиши.** Эмбрионнинг устки қисмидаги эктодерманинг кўп қисми нейруляциядан кейин терининг эпидермис қисмини ҳосил қилади. Кўплаб органлар ва органлар қисмлари туклар, жунлар, тер ва сут безлари эпидермиснинг дифференциацияси натижасида пайдо бўлади. Қушлар ва сут эмизувчилар эмбрионнинг эпидермиси дастлаб бир қават хужайралардан иборат бўлади. Товуқ эмбриони ривожланишининг 7- кунда эпидермис бириктирувчи тўқима билан биргаликда икки қаватли даврга ўтади. Кейинчалик ички қават ҳосил бўлади. Товуқ эмбрионида 17-кунда эпидермис кўп қаватли ҳолатга ўтади. Чин тери ёки дерма эпителий ва бириктирувчи тўқималар билан биргаликда дифференциалашади. Улар биргаликда терини орган сифатида намаён этади. Терининг бириктирувчи тўқимадан иборат қисми мезенхимадан ҳосил бўлади.

Амфибиялар эмбрионининг дастлабки даврларида эпидермис икки қаватли бўлиб, ташқи қавати перидерма, ички қавати сенсор, яъни баъзи сезги органлар ҳосил бўлишида иштирок этувчи қават деб аталади.

Эпидермисдан ҳосил бўладиган органлар дастлаб пластинкасимон кенгайган жойдан иборат бўлиб, у плакод деб аталади. Плаколлар дастлаб жуфт бўлиб, улардан ҳидлаш, эшитиш органлари, бош нервлари ривожланади. Балиқлар ён чизик органи ҳам эпидермисдан ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эпидермис ва унинг ҳосилалари эмбрионнинг эктодерма ва мезодерма қаватларидан пайдо бўлади.

**Эшитиш органининг ривожланиши.** Орқа мия атрофидаги эшитиш плакодидан эшитиш пуфаги ҳосил бўлади. Эмбрион ривожланиши даврида ундан ички қулоқ пайдо бўлади. Амфибияларда эшитиш органининг пайдо бўлишида эпидермиснинг ички қавати қатнашади. Амниоталарда эшитиш плакоди ҳосил бўлишида эпидермиснинг ҳамма қисми қатнашади. Юқори ўсимтаси эндолимфа суюқлигини, пастки ўсимтаси чиганокни ҳосил қилади. Ички қулоқ эктодермадан, лабиринтнинг ташқи томони эса мезенхимадан иборат. Ўрта қулоқ, унинг эшитиш суяклари ва ташқи қулоқ жабралардан ҳосил бўлади.

**Ганглиоз пластинка.** Нерв системаси ва сезги органлари эктодермадан ҳосил бўладиган органлар орасида доминантлик қилади. Нерв системаси фақат эктодермадан ҳосил бўлади. Нерв системаси ва сезги органлари ҳар хил куртаклардан ҳосил бўлади. Бу органлар нерв найи, плакод, ганглиоз пластинка би-

лан боғлиқ бўлиб, улар эктодермадан келиб чиққан. Ганглиоз пластинка нерв системасидан ташқари бошқа органлар ҳосил бўлишида ҳам иштирок этади.

Ганглиоз пластинка нейруляциядан кейин пайдо бўлади. Амфибиялар эмбриони нерв найининг четидан эктодермал хужайралар ўртага йиғилади. Ганглиоз пластинка меланофор ва эктомезенхимадан олдинги модда ҳисобланади. Эктомезенхима эктодермадан ҳосил бўлиб, бу эмбрион қаватлари қонуниятларига зиддир (С. Герстадиус, 1967).

Ганглиоз пластинка хужайралари ҳар хил органлар ҳосил бўлишида иштирок этади. Ганглиоз пластинка ҳосил бўлиши билан нерв найи ва эпидермис ўртасига миграция қилади. Ганглиоз пластинкадан презумптив органларга хужайралар оқими кела бошлайди. Бу оқим бош ва бўйинга бошқа органларга нисбатан кўпроқ келади. Ганглиоз пластинка асосан мезодерма ва эпидермис ўртасида, эпидермис деворига аралашади ва нерв найи билан мезодерма ўртасига миграция қилади.

Ганглиоз пластинка хужайралари орқа мия ганглиялари, симпатик нерв системаси ганглиялари, висцерал скелет, буйрак усти безининг мағиз қисми, пигмент хужайралари ҳосил бўлишида иштирок этади. Пигментлар эпидермисда, сочда, тукларда бўлади.

### **Энтодермадан ҳосил бўладиган органлар**

Энтодермадан ичак каналининг ички эпителий қавати, жигар, овқат ҳазм қилиш органларининг безлари, нафас олиш органлари эпителийси, сариқлик халтасининг эпителийси каби органлар ҳосил бўлади (6-жадвал).

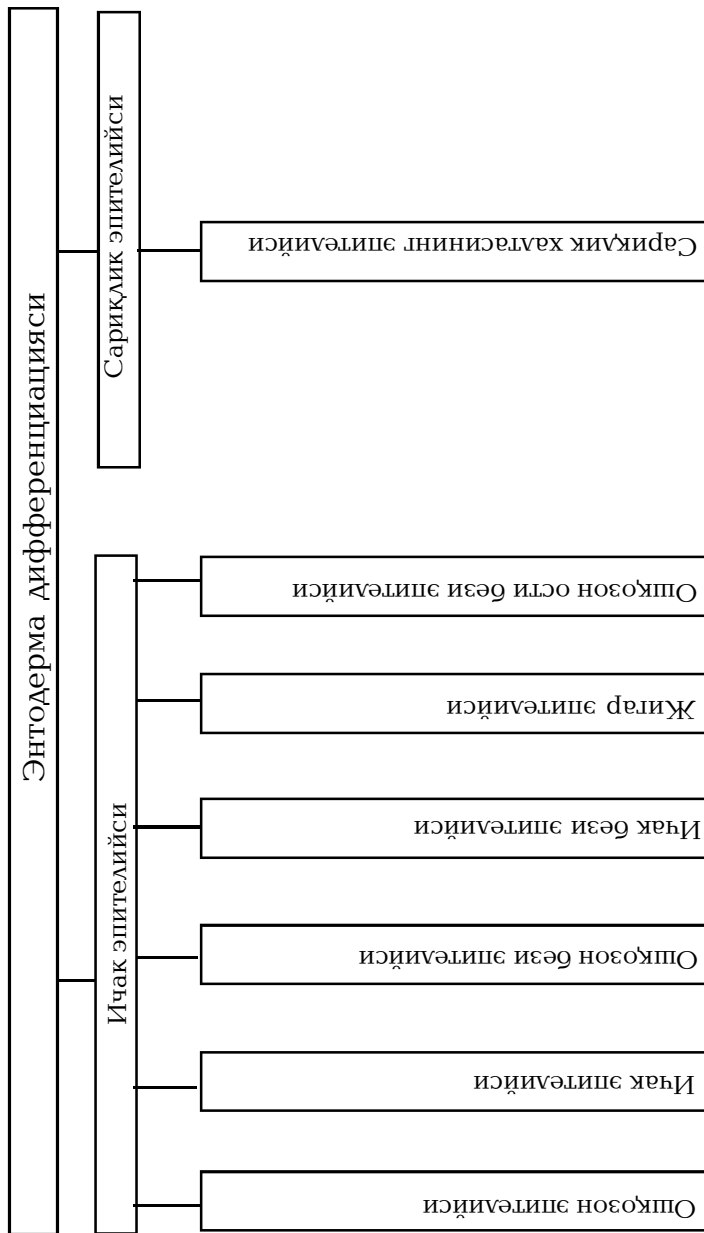
**Тубан умуртқалиларда овқат ҳазм қилиш органларининг ривожланиши.** Овқат ҳазм қилиш ва нафас олиш органлари ҳосил бўлишида эмбрионнинг учала қавати ҳам иштирок этади. Умуртқали ҳайвонлар овқат ҳазм қилиш органлари ҳосил бўлиши гастрюляция типларига боғлиқ ҳолда, ҳар хил йўллар билан содир бўлади. Шунинг учун овқат ҳазм қилиш органлари тараққиётини дастлаб тўла майдаланадиган тубан умуртқалиларда, кейин тўла бўлмаган майдаланадиган юксак умуртқалиларда кўриб чиқамиз.

Ланцетникнинг бирламчи ичагининг ички қисми эктодермадан, устки қисми презумптив хорда ва мезодермадан ҳосил бўлади. Жинсий вояга етган ланцетникда овқат ҳазм қилиш органлари ривожланиши хорда ва мезодерма эктодермадан ажрали-

**6-жадвал**

**Эмбрион варақларнинг дифференциацияси**

(В.Г.Елисеев, 1983 буйича)



ши билан бошланиб, ичак бўшлиғи фақат энтодермал ҳужайралардан ҳосил бўлади. Минога, миксина, икки хил нафас олувчи балиқлар, амфибияларда ҳам овқат ҳазм қилиш органлари шу йўл билан ҳосил бўлади. Олдинги ичак анча кенгайган, орқа ичак бироз ингичка бўлади.

Б. И. Балинский (1947) амфибияларда ичаклар ривожланишини энтодерма эпителий ҳужайраларини маркировка қилиш усули билан ўрганди. Ичакларнинг олдинги қисмидан оғиз, ҳалқум, орқа ичакдан жигар дивертикулуми, яъни амфибияларда жигар ва ошқозон ости беши, саламандраларда ошқозон ва ўн икки бармоқли ичак ҳосил бўлади. Ўрта ичакнинг энтодермал ҳужайраларидан ўн икки бармоқли ичак эпителийси, ошқозон ости безининг бир қисми ва ичакнинг бошқа қисмлари ҳосил бўлади. Овқат ҳазм қилиш системаси эволюцион жиҳатдан қадимий бўлиб, онтогенезда дастлаб пайдо бўлади.

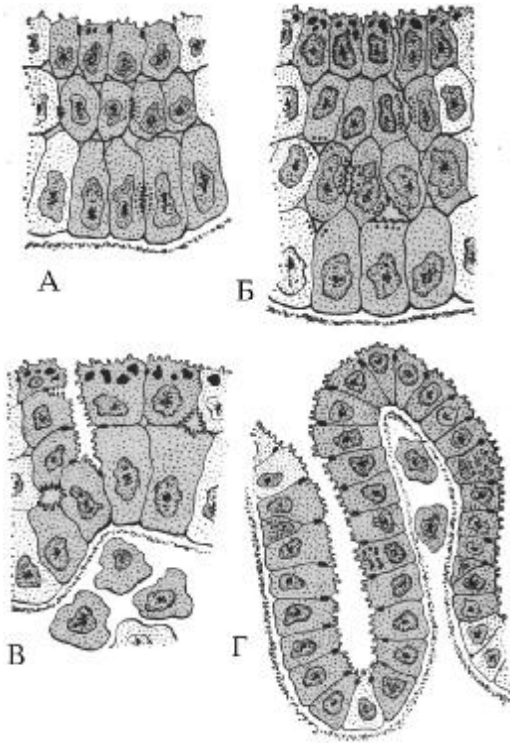
**Қушлар, сут эмизувчилар ва одам овқат ҳазм қилиш органларининг ривожланиши.** Қушларда меробластик майдаланишдан кейин овқат ҳазм қилиш органлари ўзига хос йўналишда ривожланади.

Овқат ҳазм қилиш органларининг энтодермал эпителий ҳужайралари эпибласт қисмдан ҳосил бўлади. Гастроляция жараёнида бу ҳужайралар эпибласт остига миграция қилиб, таркибига энтодерма сариклигини сақловчи гипобласт таркибига ўтади. Кейин презумптив энтодерма ичак бўшлиғида кенгайди ва ичакнинг бурмасини ҳосил қилади. Ичак бўшлиғининг ўрта қисми презумптив хорда ва презумптив сомит остида жойлашади. Уларнинг ўнг ва чап томонлари эгилиб қўшилади (85-расм).

Олдинги ичак асосан жигар, ўн икки бармоқли ичак, ошқозон ости беши ҳосил бўлишида қатнашади. Умуртқали ҳайвонларда ошқозон-ичак канали эмбрионнинг бошқа қисмлари билан ҳамкорликда ривожланади. Қизилўнгач юксак умуртқали ҳайвонларда амфибияларга нисбатан узун бўлади. Овқат ҳазм қилиш органларининг ҳар хил қисмлари турлича ўсиши ва ён органларининг таъсирида ҳар хил қийшайиш ва жойлашув ҳосил қилиши мумкин. Жумладан, ошқозоннинг ҳар хил қисмлари ҳар хил катталиқда бўлади. Анал ёки клоака қуйидагича ҳосил бўлади. Юксак умуртқалиларда бластопор ва унинг тешиги йўқ. Клоака гавда деворининг тешилиши натижасида ҳосил бўлади, тешилиш жойи бирламчи бўшлиқ даврида пайдо бўлади. Гаструланинг охирида эктодерма ва энтодерма ўртаси-

85-расм. Каламуш эмбриогенези даврида ичак ворсинкаларининг пайдо бўлиш босқичларининг кетма-кетлиги (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

А-ривожланишнинг 15-16-кунлари; Б-ривожланишнинг 17-куни; В-ривожланишнинг 18-куни.



га мезодерма кирмайди ва бунда икки қаватли пластинка ҳосил бўлади. Бу клоака мембранаси дейилади. Бу мембрана билан ичакнинг охириги бир қисми қўшилиб клоакани ҳосил қилади.

**Оғизнинг ривожланиши.** Овқат ҳазм қилиш канали эктодермадан бошланади. Олдинги ичакнинг тери эктодермаси билан туташган жойида оғиз чуқурчаси ҳосил бўлади. Унинг қатламланган бир қисмидан гипофизнинг олдинги қисми ҳосил бўлади. Оғиз ва оғиз бўшлиғининг пайдо бўлиши мураккаб жараён бўлиб, унда эмбрионнинг учала қавати ҳам иштирок этади. Сут эмизувчиларда дастлаб оғиз тешиги ва унинг атрофида 5 та дўнгчалар ҳосил бўлади: тоқ юқориги - лаблар, жуфт юқори - юқориги жағлар, 2 та пастки - пастки жағларни ҳосил қилувчи дўнгчалардир. Улар билан бирга-лиқда иккита бурун тешиги ҳам ҳосил бўлади. Юзнинг умумий кўриниши постэмбрионал ривожланиш даврида ниҳоясига етади.

Бирламчи оғиз бўшлиғи аста-секин бурун ва ҳақиқий оғиз бўшлиғига айланади. Кейинчалик оғизнинг охирида ҳалқум ҳо-

сил бўлади. Тишлар эктодерманинг эпителий ва мезенхиманинг эмал ҳосил қилувчи хужайраларидан пайдо бўлади. Тил томоқ-нинг пастки қисмидан ҳосил бўлади.

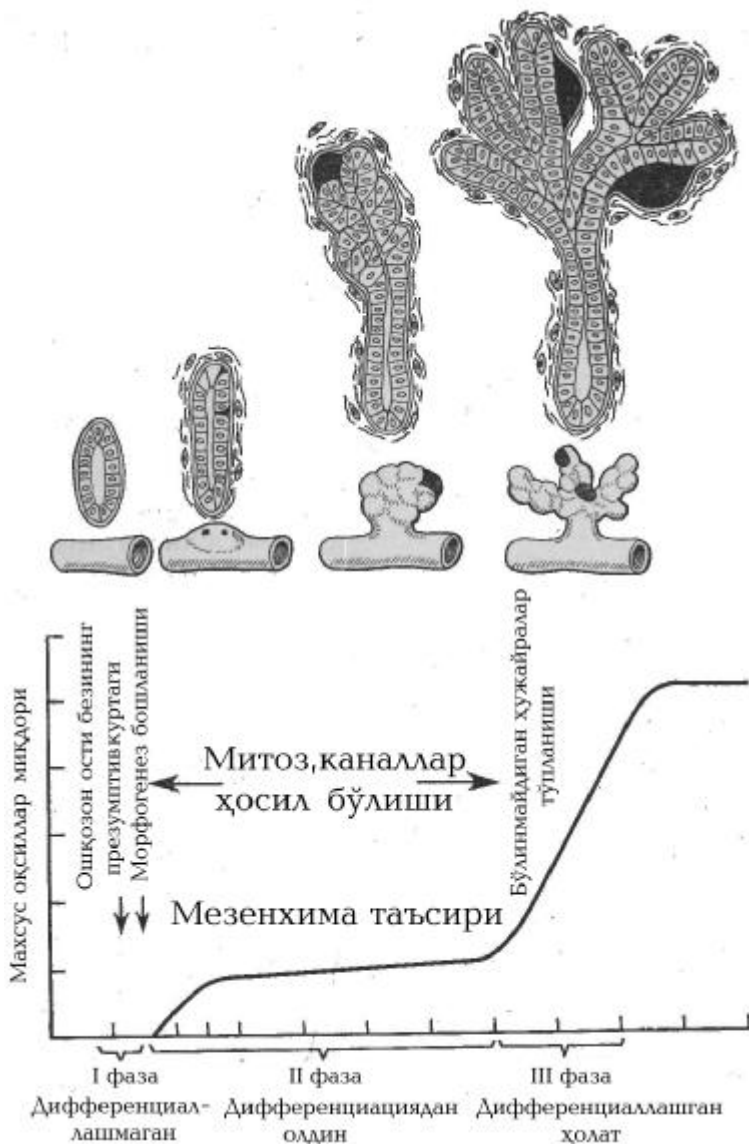
**Жабра соҳасининг ривожланиши.** Оғиздан кейинда томоқ жойлашган бўлиб, нейруляциянинг охирида жабра чўнтаклари ҳосил бўлади. Улардан дастлаб жабра пластинкаси, кейин жабра ёриқлари ҳосил бўлади. Жабра ёриқлари барча умуртқали ҳайвонлар эмбрион ривожланишида ҳосил бўлади. Сувда яшаб, жабра ёрдамида нафас оладиган ҳайвонларда жабра ва унинг учки қисмлари пайдо бўлади. Бу ҳолат балиқлар ва амфибияларда кузатилади.

Решетелиялар, қушлар, сут эмизувчилар ва одамда жабра нафас олиш органи сифатида ҳеч қачон фаолият кўрсатмайди, аммо жабра халтаси ва жабра ёриқлари пайдо бўлади. Одам эмбрионида 4 жуфт жабра ёриқлари ривожланади, бешинчи жуфти яхши ривожланмаган бўлади. Аммо кейинчалик жабра ва унинг қисмлари ривожланмайди. Бу ҳолат юксак умуртқалиларнинг барчаси учун характерлидир. Жабра ёриқларининг пайдо бўлишини тубан умуртқалилардан мерос деб қарамаслик керак. Одам эмбрионининг ва бошқа юксак умуртқалилар эмбрионининг 1- жуфт жабра халтаси ташқи қулоқ йўли, ўрта қулоқ бўшлиғи ва евстахийев найи ҳосил бўлишида иштирок этади, иккинчи жуфти одамда танглай ҳосил бўлишида қатнашади. 3-4-5-жуфт жабра халтаси деворларидан ажралган энтодерма хужайраларидан жигилдон, қалқонолди безлари тараққий этади. Қалқонсимон без ҳам шу системадан тараққий этади.

**Ўпка, жигар, ошқозон ости бези ривожланиши.** Нафас олиш органлари - ҳалқум, нафас найи, ўпка жабра соҳасининг орқасида ҳосил бўлади. Овқат ҳазм қилиш каналининг вентрал томонида чўнтаксимон қатламланган жой тармоқланади. Бу тармоқларнинг иккитасидан бронхлар ва ўпка ҳосил бўлади. Ундан олдинроқда трахея ва ҳалқум пайдо бўлади. Одамда ўпка туғилгандан кейин ишлай бошласа ҳам, эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида пайдо бўлади. Эмбрионнинг 8-ҳафтасида нафас олиш органларининг тоғайлари ҳосил бўлади.

Жигар барча умуртқали ҳайвонларда энтодерма эпителий хужайраларидан, ўн икки бармоқли ичакнинг ён томонида ҳосил бўлади. Ўт суюқлиги халтаси бирламчи жигардан пайдо бўлади. Ошқозон ости бези ҳам шулар билан параллел равишда ўн икки бармоқли ичакнинг деворидан пайдо бўлади (86-расм).





86-расм. Ошқозон ости беzi морфофункционал дифференциациясининг бошқичлари (С.Рутгер, 1972 буйича). График ва расмда асосан безнинг экзокрин қисми кўрсатилган. Қора ранглр билан эндокрин қисми кўрсатилган.

## Мезодермадан ҳосил бўладиган органлар

Мезодермадан скелет мускуллари, ички органлар мускуллари, қон томирлари, суяклар, тоғайлар, қон ҳосил қилувчи аъзолар, жинсий система тўқималари, ички органларнинг бир қисми пайдо бўлади (7-жадвал).

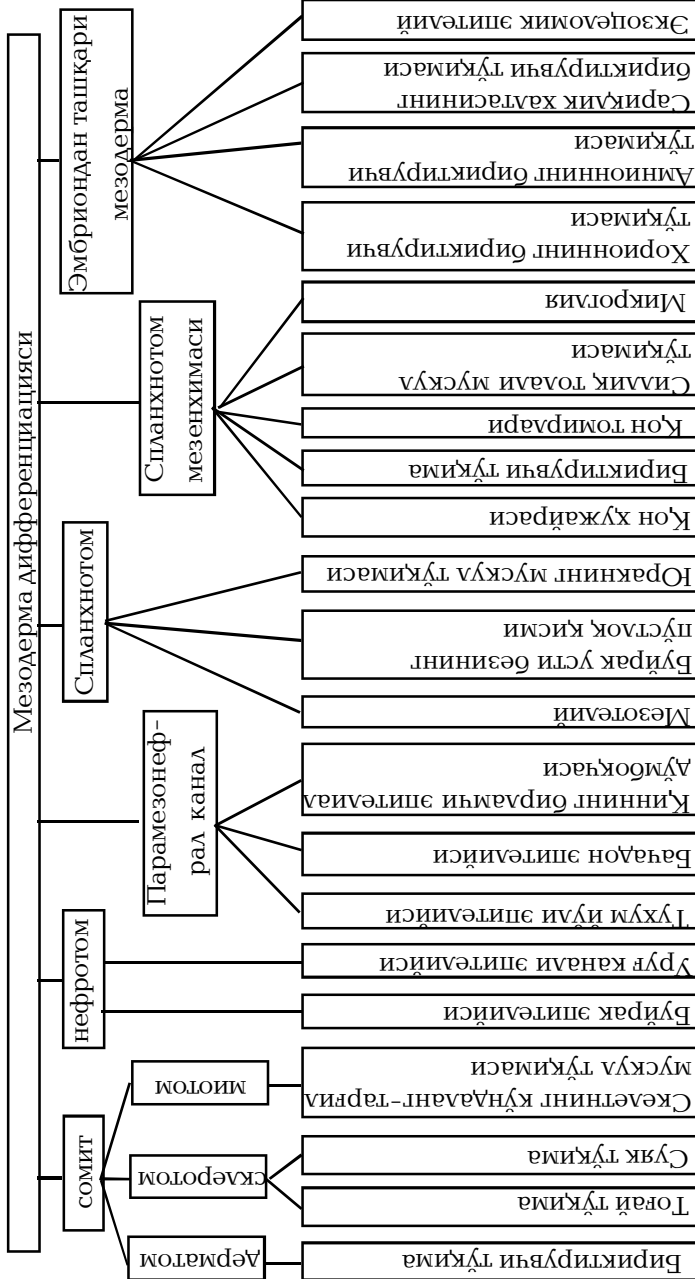
**Мезодерма дифференциациясининг дастлабки босқичи.** Хордалиларда гастрүляция жараёни натижасида мезодерма йирик ҳужайралардан иборат бўлган қават сифатида хорданинг ўнг ва чап томонида пайдо бўлади. Бундай морфогенетик жараёнлар мезодермада сегментация содир бўлишига олиб келади (87-расм).

Хорда ва нерв найига яқин жойлашган мезодерма ҳужайралари катталашади ва дифференциаллашиб, метамер жойлашган сегментларга - сомитларга айланади. Сомитлар ҳосил бўлиши дастлаб бош томонда, кейин дум томонда содир бўлади. 5 ҳафталик одам эмбрионида 43-44 жуфт сомит ҳосил бўлади. Баъзи ҳайвонларда (жумладан, ланцетникда) сомитни ҳосил қиладиган мезодермал ҳужайраларнинг ўртасида қалин деворли бўшлиқ ҳосил бўлади. Сомитларда гистологик ўзгаришлар содир бўлиб, марказдан ён томонларга қараб жойлашади. Мезодерма сомитларининг давоми толали ҳужайрадан иборат бўлиб, сомитларга бўлинмайди. Бу четки қисмлар спланхнотом, четки пластинка ёки латерал мезодерма пластинкаси деб аталади.

Унинг ичида тана бўшлиғи ҳосил бўлади. Шундай қилиб, четки мезодерма ҳужайралари икки қаватга: ташқи - париетал ёки соматоплевра, ички - висцерал ёки спланхноплеврага бўлинади. Соматоплевра грекча *soma* - тана, *pleura* - чет, четки девор, спланхноплевра - *splanchnon* - ички деган маънони билдиради.

Целом эпителиysi ҳар иккала қаватдан ҳосил бўлади. Сомитларнинг ҳужайралари ҳар хил органлар ва органлар системасининг ҳосил бўлишида қатнашади. Сомитнинг тери эктодермасига ёпишиб турган ташқи қисмидан терининг бириктирувчи тўқимаси ҳосил бўлади ва дерматом деб аталади, ўрта қисмидан гавданинг кўндаланг - йўлли мускуллари, ички сомитлардан эса склеротом (грекча *scleros* - қаттиқ, скелет, *tomos* - бўлак), яъни тоғай ва суяклар ҳосил бўлади. Спланхнотомнинг бир қисмидан нефротом ҳосил бўлиб, ундан айирув системаси ривожланади. Нефротомлар сомитларни мезодерманинг латерал қавати билан боғлайди.

**Эмбрион варақларининг дифференциацияси**  
(В.Г.Елисеев, 1983 бүйича)

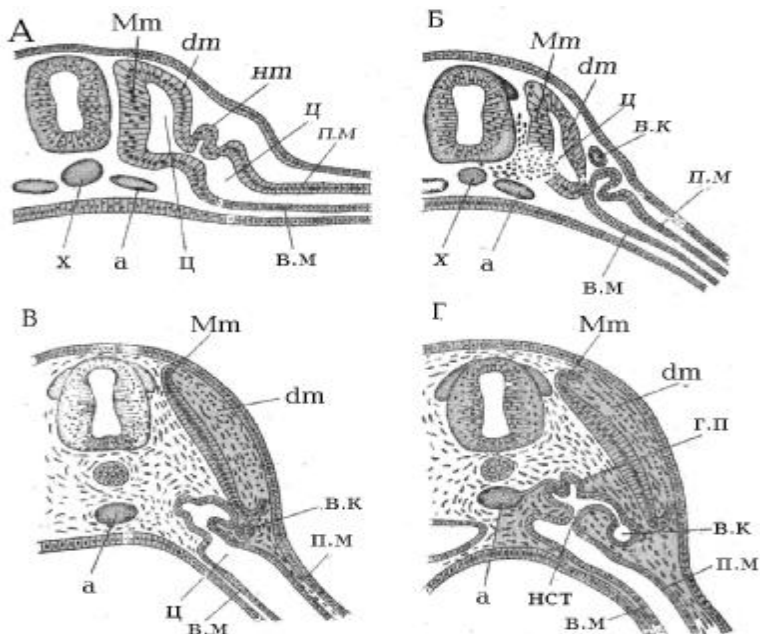


Ичакларнинг силлиқ мускули мезодерманинг висцерал қаватидан, қон томирлари мускули висцерал ва париетал қаватдан, юрак мускули висцерал қаватдан, скелет мускуллари миотомдан ҳосил бўлади.

**Ўқ скелетнинг ривожланиши.** Бунда энг муҳими хорданинг пайдо бўлишидир. Ундан кейин тоғай тузилмалари ривожланади ва у тўғрақ оғизлилар ҳамда тоғайли балиқлар учун доимийдир. Кўпчилик умуртқалилар ривожланишининг кейинги босқичларида тоғай суяк билан алмашинади.

Ўқ скелет склеротомдан ривожланади. Склеротом сомитлари мезенхима хужайраларидан пайдо бўлади. Склеротом мезенхимаси ривожланаётган орқа миянинг атрофини ўраб олиб, умуртқа прононасини ҳосил қилади.

Тоғайли қовурғалар умуртқалар билан боғлиқ бўлмаган ҳолда ривожланиб, кўкрак қафасини ҳосил қилади. Бош суякларидан



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 висцерал қавати; гл-глобус; дт-дерматом; мт-миотом; нст-нефростом; нт-нефротом; п.м.-мезодерманинг париетал қавати; х-хорда; ц-целом.

нинг ҳосил бўлиши мураккаб бўлиб, хорданинг юқори қисми-дан пайдо бўлади. Дастлаб бош мияни ўраб турадиган бирикти-рувчи тўқима ҳамда эшитиш, кўриш ва ҳид билиш органлари ривожланади. Бош суяклари дастлаб тоғайдан иборат бўлиб, кейин у суякка айланади.

Умуртқалилар эмбрионининг дастлабки босқичларида бош-нинг тоғайлари бир неча бўлақлардан, яъни трабекулдан, па-рахордал тоғай ва эшитиш, кўриш, ҳид билиш органлари атро-фидаги тоғай капсула бўлақларидан иборат бўлади. Трабекул ганглиоз пластинкадан, тоғай капсулалар мезенхимадан пайдо бўлади.

**Юракнинг ривожланиши.** Қон, юрак ва лимфа системаси мезодермадан келиб чиққан. Юракнинг ривожланиши амфиби-яларда яхшироқ ўрганилган.

Гастрүляция жараёнида мезодерма ҳужайралари экто ва эн-тодерма ўртасида тарқалиб кетади. Нейрула босқичида мезодер-манинг орқа ва орқа-ён қисми эмбрионнинг бошигача давом этади. Нейруляциядан кейин бўш жойларга мезенхима ҳужай-ралари тарқалади ва юракнинг ҳосил бўлишида қатнашади. Бу ҳужайралардан юракнинг эндокард қавати ҳосил бўлади. Узун найсимон бўлиб жойлашган мезенхима ҳужайраларидан аорта ҳосил бўлади. Эпикард ва миокард қисми мезодерманинг вис-церал қаватидан ҳосил бўлади. Юрак дастлаб тўғри найсимон, бўлимларсиз пайдо бўлади. Бурилиш ва қатламланиш натижада юракда 4 та бўлим: веноз синус, юрак олди, қоринча ва артериал синус ҳосил бўлади. Юрак тўлиқ шаклланиш ва қон томирлар ҳосил бўлишидан олдин ишлаб бошлайди. Қушларда юрак ри-вожланишнинг 2- кунда пайдо бўла бошлайди.

Юрак ривожланишида эмбрион барча қаватларининг ҳам-корлиги зарур. О. Мангольд 1936 йилда, Б. И. Балинский 1939 йилда амфибиялар эмбрионининг энтодерма қаватини, мезо-дермани зарарламасдан олиб ташлаганда, юрак ривожланма-ган. Қон томирлари ривожланишида эса фақат мезенхима иш-тирок этади. Қон гемобластлардан пайдо бўлади.

**Айирув органлари ривожланиши.** Булутлар ва ковакич-лиларда айирув органлари йўқ. Уларнинг ҳужайралари кераксиз маҳсулотлардан ҳужайранинг қисқариши туфайли озод бўлади.

Тубан чувалчангларда протонефредия типидagi айирув органи бўлиб, улар жуда кўп тармоқларга бўлинган. Тармоқларнинг учи ёпиқ бўлиб, ички қисми киприкли эпителий ҳужайралари-

дан иборат. Бу киприкларнинг тебраниши туфайли суюқликнинг ҳаракати юзага келади (88-расм).

Ҳалқали чувалчангларда метанефредия типигаги айирув органи бўлиб, воронкасимон кўринишга эга. Унинг кенг учи тана бўшлиғига, тор учи гавданинг ташқи юзасига очилади. Киприклар бунда ҳам айирув маҳсулотларини гавданинг ташқи юзасига чиқишига хизмат қилади.

Умуртқали ҳайвонларда буйрак сийдик айириш системаси бўлиб, улар қон айланиш системаси билан узвий боғлиқ.

Тубан умуртқалиларнинг (балиқлар ва амфибиялар) эмбрион ривожланиши даврида содда тузилган буйрак бўлади, кейин у ҳақиқий буйракка айланади. Миксина ва баъзи тубан балиқларда содда тузилган буйрак вояга етганда ҳам сақланиб қолади.

Юксак умуртқалилар (рептелиялар, қушлар, сут эмизувчилар)да дастлаб пронефрос ёки гавда буйраги ҳосил бўлиб, кейин унинг орқа қисмидан ҳақиқий буйрак ҳосил бўлади.

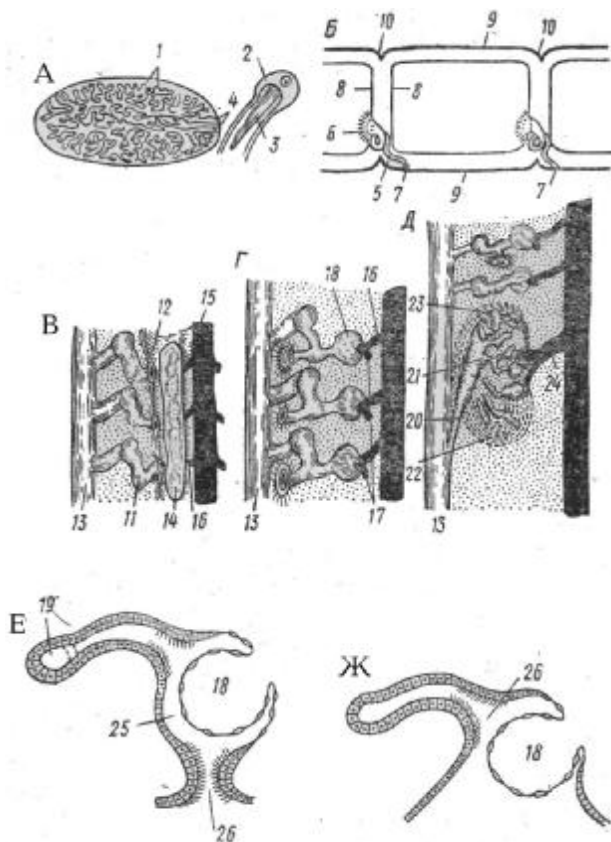
Умуртқалиларнинг аждодларида примитив буйрак бўлган. У бутун тана бўшлиғида жойлашган. Эволюция жараёнида метоблик жараёнларнинг ўзгариши туфайли айирув каналининг ўрта ва орқа қисмлари ўзгариб, нефротомлардан буйрак ҳосил бўлган.

Бирламчи сийдик йўли умуртқалиларда пронефросдан ривожланади. Унинг ҳужайралари пастга қараб ҳаракатланади ва канал шаклида жойлашади.

Мезонефрос ҳосил бўлиши билан буйрак ва қон айланиш системалари ўртасида боғланиш пайдо бўлади. Каналнинг охири қатламланиб, мальпиги таначаси ҳосил бўлади. Бирламчи буйракнинг бошқа айирув системаларидан фарқи шундаки, у қондан айирув маҳсулотларини ажратиб олади. Тубан умуртқалиларда айирув каналлари нефротомдан ҳосил бўлса, юксак умуртқалиларда нефротом нефроген мезенхимага айланиб, айирув каналларини ҳосил қилади.

Метанефрос – шакланган буйрак қушлар ва сут эмизувчиларда бўлади. Ҳақиқий буйрак нефротом ва сийдик йўлининг эпителий ҳужайраларидан ҳосил бўлади. Сийдик халтаси сийдик йўлининг охири кенгайган жойида пайдо бўлади.

**Жинсий органлар системасининг ривожланиши.** Умуртқалиларда эркаклик ва урғочилик жинсий органлари мезодерма ҳужайраларидан ҳосил бўлади. Дастлаб бирламчи буйракнинг устида, ичакларнинг яқинида жинсий валик ҳосил бўлади. Валиклар ҳужайралар тўплами кўринишида бўлиб, бир неча қават-



88-расм. Ҳар ҳил айирув органларининг тузилиши (А-Д-А.Г.Кнорре, 1959; Е-Ж-Р.Фразер, 1950 буйича).

А-протонефредия (тубан чувалчангларда); Б-метанефредия ёки целомодукт (халқали чувалчангларда); В-тубан умуртқалиларнинг личинка ва эмбрионини айирув органи; Г-бирламчи буйрак (юксак умуртқалилар эмбрионида); Д-иккиламчи буйрак (юксак умуртқалиларда); Е, Ж-иккита асосий экскретор система; 1-протонефредиянинг охири учи; 2-протонфредия учининг катталаштириб кўрсатилгани; 3-ҳилпировчи киприклар; 4-протонефредиянинг чиқарувчи тешиги; 5-метанефредия каналчалари; 6-метанефредиянинг целомга очилган варонкаси; 7-метанефредиянинг чиқарувчи тешиги; 8-целомнинг девори; 9-тери эпителий-си; 10-гавда сегментларининг оралиғи; 11-дастлабки буйрак каналлари; 12- унинг целомга очилган варонкаси; 13-дастлабки буйрак канали; 14-глобус; 15-аорта; 16-унинг сегметли тармоқчалари; 17-қон олиб кетувчи артерия; 18-мальпиги таначаси; 19-бирламчи буйрак канали; 20-сийдик канали; 21-бўшлик; 22-метанефроген тўқима; 23-иккиламчи буйракнинг тараққий этаётган канали; 24-буйрак артерияси; 25-нефроцел; 26-нефростом.

дан иборат. Гонадалар ривожланиб, мезодерма хужайралари юпқалашади.

Жинсий валик икки хил хужайралардан иборат бўлади: кўпчилик хужайралар эпителий хужайраларига ўхшайди ва таёқчасимон шаклда бўлади. Хужайраларнинг бошқа хили халтасимон шаклда бўлиб, ядроси йирик бўлади. Бу хужайралар бирламчи жинсий хужайралар ҳисобланади.

Бу хужайралар жинсий безларга миграция қилади ва безнинг целомига тарқалади. Улар кўпайиб, ингичкалашади ва уларни бошқа хужайралардан фарқлаб бўлмайди. Жинсий безларнинг хужайралари бу хужайралар билан тўлади. Улар уруғдонда сперматозоид учун, тухумдонда тухум хужайра учун дастлабки хужайра ҳисобланади.

Сут эмизувчилар эмбрионал тараққиётининг дастлабки даврида жинсий органлар дифференциаллашмаган бўлади. Эркак ва урғочи эмбрионнинг жинсий органлари бир хил жойлашган бўлади. Гоноцитлар сариклик халтасининг энтодерма қаватида жойлашган ва у ердан ўзининг дефинитив жойига миграция қилади. Одам эмбрионида жинсий безлар хомиладорликнинг 3-4-ҳафтасида бирламчи буйрак ҳосил бўладиган хужайралардан пайдо бўлади. Агар эмбрион уруғдон ҳосил бўлиш томонга тараққий этса, у ҳолда 7-8-ҳафталарда уруғ йўллари билан биргаликда уруғдоннинг мағиз қатлами ҳам ҳосил бўлади. 10 ҳафталик эмбрионда тухум хужайра думгаза олдида бўлади ва тугилиш олдидан тухумдонга миграция қилади. Жинсий безнинг тухумдон томонга қараб дифференциалланиши 14 ҳафтадан кейин содир бўлади. Тухумдоннинг ички қисмидаги мезенхима хужайралари зичлашиб, у ердаги гоноцитлар ўлади, устки қисмидаги гоноцитлар эса фолликуляр хужайралар билан ўралиб фолликулаларни ҳосил қилади. бу жараёнлар эмбрионнинг 30-ҳафтасидан кейин тугалланади.

Жинсий каналлар ҳам ҳар иккала жинсда бир хил жойлашади. Мюллер каналлари эмбрионнинг 5-6-ҳафтасида уrogenитал қаватнинг эпителий хужайраларидан ҳосил бўлади. Вольф каналларининг пастки қисми эмбрионнинг 8-ҳафтасида мюллер каналлари билан биргаликда уrogenитал синусни ҳосил қилади. Эркак эмбрионда мюллер канали 1-2-ҳафтада йўқолиб кетади. Урғочи эмбрионда мюллер каналининг юқори қисмидан тухум йўли, уларнинг иккаласининг қўшилиш жойидан эса бачадон ҳосил бўлади.



Эркак эмбрионларда ташқи жинсий органлар шаклланиши 20-ҳафтада тугалланади, урғочи эмбрионда эса ташқи жинсий органлар 20-21-ҳафтадан кейин тугайди. Жинсий шаклланиш бориши кенг миқёсда ядродаги хромосомалар ва унда жойлашган генлар орқали белгиланади. Аммо эмбриогенез фақат ирсий омилларга эмас, балки эмбрионга таъсир этувчи ташқи муҳит омиллари ҳам боғлиқ бўлади. Гипофиз ва жинсий безларнинг гормонлари жинсий белгилар ҳосил бўлишига таъсир этади. Шаклланиш жараёнида таъсир этувчи генларнинг бузилиши нотўғри ривожланишга олиб келади.

**Қўл-оёқларнинг ривожланиши.** Классик эмбриология намоёндалари амфибиялар, қушлар ва сут эмизувчиларда қўл ва оёқ ривожланишининг қандай содир бўлишини думли амфибиялар мисолида, экспериментал эмбриология намоёндалари эса бу жараёнда хужайра ва тўқималарнинг ўзаро муносабатини аниқладилар.

Қўл-оёқ мезодерманинг латерал пластинкаси юқори қисмининг кенгайишидан ҳосил бўлади. Улар мезенхимага миграция қилади ва тўпланади. Бу тўпланиш орқа ва олдинги оёқларда бир вақтда содир бўлади. Рептелиялар, қушлар ва сут эмизувчиларда бутун гавдаси бўйлаб бу хужайралар тўпланади. Аммо улар сўрилиб кетади ва фақат қўл-оёқлар ҳосил бўладиган жойларда қолади. Мезенхима қоплаб турган эпидермис қалинлашади. Шундай қилиб, қўл-оёқни ҳосил қилувчи хужайралар мезодерма ва эпидермисдан келиб чиқади. Бунда асосий вазифани мезенхима хужайралари бажаради. 1931 йилда Б.И.Балинский ўтказган тажрибага кўра, нерв найи ҳосил бўлгандан кейин мезодермадан бир бўлагини кесиб олиб, эпидермиснинг остига кўчириб ўтказилганда оёқ-қўл ҳосил бўлмаган. Агар эпидермис кўчириб ўтказилса, у оёқ-қўл таркибига кириб кетади.

Оёқ-қўл ҳосил бўлишида мезенхима эпидермисни стимулловчи функцияни ҳам бажаради. Ўз навбатида эктодермал хужайралар мезодерманинг дифференциалланишини стимуллайди. 1948 йилда Ж. Сондерс ўтказган тажрибага кўра, агар 3 кунлик товуқ эмбрионидан эктодерма хужайралари мезодермани зарарламасдан олиб ташланса, қанотларининг дистал қисми ҳосил бўлмайди. Аммо оёқ-қўл ҳосил бўлишида асосий вазифани мезодерма хужайралари бажаради.

Балинский тажрибаларига кўра, агар эмбрионнинг олдинги ва орқа оёқ муртаклари орасига эшитиш, ҳидлаш халталари кўчириб ўтказилса, қўшимча оёқлар ҳосил бўлганлиги кузатилган.

Морфологик жиҳатдан оёқ-қўл ўсимталари энига нисбатан бўйига кўпроқ ўсади, учлари бир текис бўлмайди. Аммо оёқ-қўл бўлимлари ва бўғимларининг ҳосил бўлиш сабаблари ҳозирча номаълум. Мезенхима ҳужайралари зичлашиб, суяклар ҳосил бўлади. Дастлаб тоғай ҳосил бўлади, кейинчалик у суякларга айланади. Қўл-оёқ қон томирлари улар ривожланишининг дастлабки даврларида пайдо бўлади.

Шундай қилиб, қўл-оёқ мезенхимадан ривожланади. Аммо қўл-оёқ мускуллари миотомдан пайдо бўлади.

**Ҳар хил шакл ҳосил бўлишида ҳужайраларнинг иштироки.** Эмбрион ҳужайралари ҳеч қачон доимий бўлмайди. Дастлабки бластомерларнинг шакли ва жойлашувидан организм ҳосил бўлгунча бир неча қонуний ўзгаришлар содир бўлади. Эмбрион ривожланиши даврида содир бўладиган морфогенетик жараёнларни Б.И.Балинский қуйидагича классификациялаган:

1. Эпителий қаватнинг маҳаллий кенгайиши. Бундай кенгайиш механизми ҳужайралар сонининг ортиши, шаклининг ўзгариши билан боғлиқ бўлиши мумкин. Шунга кўра, ҳужайранинг шакли кубсимон, таёқчасимон бўлиши мумкин.

2. Эпителий қатламининг шаклланиши. Эпителий қатлами юзасида ёриқ ҳосил бўлади. Бу ички ва ташқи ён мезодерманинг ривожланишига сабабчи бўлиши мумкин.

3. Эпителий қатламида ҳужайралар тўпламининг пайдо бўлиши. Ҳужайралар тўпламининг чети қайрилиб, най ҳосил бўлади. Бу найнинг ҳосил бўлиш механизми ҳар хил бўлади. Нерв пластинкасининг ҳосил бўлишида эпителий ҳужайралари тўплами кўпаяди. Чўнтаксимон кенгайиш содир бўлса, жинсий органлар пуфаги ҳосил бўлади. Эпителий пуфаги ва безлар ҳам шу йўл билан ҳосил бўлади. Агар ташқи кенгайиш содир бўлса, ҳар хил ўсимталар ҳосил бўлади.

4. Такмиллашган ҳужайраларнинг бирлашиши. Нерв пластинкаси четларининг бирлашиши натижасида нерв найи ҳосил бўлади.

5. Эпителий қатлами маълум қисмининг емирилиши. Бунинг натижасида мезенхимадан баъзи органлар ҳосил бўлади. Эпителий қатлами маълум қисмининг емирилиши шу қатламнинг

бузилиши ҳисобланади. Овқат ҳазм қилиш канали атрофидаги эпителийнинг емирилган жойини мезенхима эгаллайди. Ундан ичакнинг силиқ толали мускули ва бириктирувчи тўқимаси ҳосил бўлади.

6. Мезенхима ҳужайраларининг тўпланиши. Бунинг натижасида мезенхимадан тоғай, суяк ва мускул тўқимаси ҳосил бўлади.

7. Ҳар хил эпителиал тузилмалар атрофида мезенхиманинг тўпланиши. Мезенхимадан тоғай, суяк капсулалари ҳосил бўлиши мумкин. Жумладан, эшитиш, ҳид билиш, бош суяклари, буйрак, жигарнинг бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган капсуласи ҳосил бўлади.

8. Мезенхиманинг иккиламчи эпителийланиши. Қушларнинг бирламчи тана бўшлиғидан мезодерма қаватига миграция қилган ҳужайралардан сомитлар ва бошқа тузилмалар ҳосил бўлади.

Морфогенетик жараёнларда ҳар бир ҳужайранинг бажарадиган вазифаларини аниқлаш экспериментал эмбриология фанининг вазифасидир. Ҳар қандай ҳужайрада фагоцитар хусусият ва амёбасимон ҳаракат мавжуд. Шакл ҳосил бўлишида фақат ҳужайра эмас, балки эмбрион қаватлари ҳам иштирок этади.

### **Эмбрион ҳужайраларида ядро ва цитоплазманинг ўзаро алоқалари**

Янги организмлар қандай вужудга келади? Асрлар оша олимлар ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишининг сабабларини билишга қизиқиб келганлар. Бу каби саволлар эмбрион варақлари аниқлангандан кейин олимларни янада кўпроқ қизиқтира бошлади.

Баъзи олимларнинг фикрича, ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишида қон оқими иштирок этади ва асосий вазифани қон плазмаси бажаради. Иккинчи гуруҳ олимлар ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларининг цитоплазмасини тўрсимон, толасимон ва кўпиксимон тузилган деб тасаввур қиладилар. Улар протоплазма гранулалар ва доначалардан тузилганлигини кўрганлар. XIX асрда протоплазманинг бу элементларини микросомалар деб атаганлар. Спенсер ирсий белгиларнинг наслдан-наслга ўтишининг пайдо бўлишини молекулаларнинг физикимёвий хоссаларига боғлаган.

Р. Альтман оқсил гранулаларига биобластлар деб ном берган ва уларни ҳаёт белгилари деб атаган. Унинг фикрича, организм биобластларнинг колонияси бўлмай, балки ҳужайралар ҳам биобластларнинг колонияси ҳисобланади. Ҳозирги замон назариялари асосида эса иккита принципал вазият ётади: биринчидан, генлар молекулаларнинг ўзига хос табиати, тури, тузилиши ва шаклини белгилайди. Иккинчидан, тухум ҳужайра цитоплазмасининг ҳар хил қисмлари ўзига хос хусусиятларга эга бўлиб, ҳар бир бластомер аниқ бир генетик ва морфологик хусусиятларга эга бўлади.

Ривожланишнинг бошланғич босқичларида ҳамма ҳужайраларнинг ядролари тенг хусусиятларга эга бўлади. Бундай тенглик ривожланишнинг гастрюляция даврининг бошланишигача давом этади.

Ҳужайранинг бўлинишида ядронинг бўлиши шартлигини Шпеман урулган тритон тухумида ўтказган тажрибаларида исботлади. У зиготани соч билан иккига бўлганда бластомерларнинг бири ядроли, иккинчиси эса яросиз бўлган. Бўлинган бластомерлар орасида унча катта бўлмаган протоплазматик кўприк қолдиради. Ядроли бластомер нормал бўлинади, яросиз бластомер эса бўлинмайди. Бўлинган қисмда 16 бластомерлик даврида ядро ингичка ёруғликдан ўтаётганда, иккинчи қисм ҳам бўлинишга киришиб, нормал ривожланиш содир бўлади. Демак, эмбрион 16 ҳужайрали даврида ядро зигота ядроси вазифасини ҳам бажаради. Тухумнинг вегетатив ва анимал қутблари тузилиши билан фарқланади. Буни денгиз типратикани тухумининг бўлинишида кўриш мумкин. Агар иккита тухум қўшилса, ҳосил бўлган личинка йирик бўлади, ривожланиш ҳам нормал бўлади. Агар тухум меридиан бўйича майдаланса, ундан иккита личинка пайдо бўлади. Агар тухум экватор бўйича майдаланса, бунда анимал қутбдан киприкчалар билан қопланган шарсимон организм пайдо бўлади. Бу тажрибалардан шу нарса маълум бўлдики, анимал ва вегетатив қутблар бир-биридан фарқ қилади. Аммо уларнинг ўзаро таъсири туфайли эмбрионда нормал ривожланиш содир бўлади.

Ривожланишда ядро сингари цитоплазма ҳам муҳим аҳамиятга эга. Агар тухумдан ядро олиб ташланса, бундай тухум ривожланмайди. Агар амёбадан ядро олиб ташланса ва ядро 2-3 кундан кейин цитоплазмага яна қайта киритилса, унинг нормал фаоллиги тикланади. 6 кундан кейин ядро амёбага қайта киритилганда кўпайиш қобилияти тикланмайди.

Л. Гамелтон бир ҳужайрали ацетобулярия сув ўтининг ядро-сиз оёқчалари бир неча ой яшаши ва бу оёқчалар кўпая олмаслигини кузатган.

Боверининг кузатишларига кўра, айрим хромосомалари бўлмаган денгиз типратиканининг тухуми нормал ривожланмаган. Дрозофилада ўтказилган тажрибалар шуни кўрсатдики, унинг нормал ривожланиши учун 8 та хромосоманинг ҳаммаси керак.

### **Эмбрион ҳужайраларининг ўзаро алоқалари**

Табиатда бир ҳужайрали организмлар мустақил ҳаёт кечирадилар. Аммо ҳужайралар организм сафига кирганда уларнинг тикланиши ва ҳаёти ҳужайраларнинг ўзаро таъсирига боғлиқ бўлади. Ҳужайраларнинг ўзаро таъсири организмни ҳар қандай ноқулай шароитлардан, шикастланишдан, касалликлардан сақланишига ёрдам беради. Организм қариганда айрим органларнинг бошқарилиши бузилади ва бу ҳодиса ўлимга олиб келади. Эмбрионал ривожланишнинг бошланғич даврларида организм ҳужайраларининг ўзаро алоқалари айрим органларнинг тикланишига олиб келади. Бу ҳолат баъзи тажрибаларда ҳам исботланган. Жумладан, амфибиялар эмбриони ривожланишининг бошланғич даврларида ажратиб олинган ҳужайралар физиологик эритмаларга солинганда уларнинг устида ёлғон оёқлар ҳосил бўлиб, бошқа ҳужайраларга ёпишишга интилади.

Фибробластлар чўзиқ, урчуқсимон бластомерлар бўлиб, улар бириктирувчи тўқимада ва мезенхимада учрайди. Бу бластомерларни ажратиб олганда уларнинг устида юпқа цитоплазма қавати ҳосил бўлади ва бу қават ундулланган мембрана дейилади. Бу мембрана бошқа фибробластлар билан алоқада бўлганда улар ёпишиб ҳаракатчанлигини йўқотади. Нерв ганглияларини ҳосил қиладиган нерв ҳужайралари эса бир-биридан узоқлашади. Агар бундай ҳужайраларни ажратиб олиб, физиологик эритмага ёки денгиз сувига солинганда улар ҳаракатланмайди. Лекин уларнинг ёнига бошқа нерв ҳужайралари жойлаштирилса, иккала ҳужайра ҳам қарама-қарши томонга силжий бошлайди. Ҳужайраларнинг ўзаро муносабати қуйидаги йўللар билан амалга ошади:

1. Тўқнашиб тормозланиш, яъни бирикиш учун зарур бўлган фибрил ҳаракати юзага келади.

2. Ҳужайралар электр импульслар чиқариб, бир-бири билан алоқа ўрнатади.

3. Бир ҳужайрадан иккинчи ҳужайрага молекула ёки ионларни ўтказиш йўли билан алоқа қилади.

4. Қон орқали маълум органдаги ҳужайраларнинг ўзаро муносабати пайдо бўлади.

Агар амфибияларнинг гастрюляция даврида мезодерма қава-тига радиоактив моддалар, глицин ёки метионин билан белги қўйилса, мезодерма билан алоқада бўлган эктодерма қават ҳам ўзининг таркибида бу белгини сақлайди. Ньюкоп (1969) амфи-биялар эмбрионининг гастрюляция жараёнида тажрибалар ўт-казиб, шундай ҳулосага келдики, мезодерма эктодерма иштиро-кида пайдо бўлади. Анимал ва вегетатив кутбларда эктодерма-нинг ички қаваги мезодермага айланади. Ҳужайраларнинг ўза-ро алоқаси бузилганда уларнинг ривожланиши ҳам тўхтайтиди, лекин ҳужайраларнинг бўлиниши фаоллашади. Бу ҳодиса зар-рарли шишлар устида тадқиқотлар ўтказган олимларни ҳам қизиқтирган. Уларнинг аниқлашича, шиш ҳужайралари эмбри-онал ҳолатта қайтган организм ҳужайраларидир. Аммо бу ҳу-лоса ҳам тўлиқ исботланган эмас. Баъзи шишлар ва эмбрионал ҳужайралар бир-бирига ўхшайди. Бу ўхшашликлар уларнинг кимёвий таркиби билан боғлиқ.

Организмда бластома дейиладиган шишлар нормал ҳужай-раларнинг организм назоратидан чиқиб, тартибсиз кўпайиши туфайли пайдо бўлади. Бу ҳужайралар ўзига хос функционал вазифани бажариб, кўпайиш хусусиятига эга ва кўпайиши қисқа вақтда амалга ошади. Шишлар беҳатар ёки зарарли бўлади. Зарарли шишлар интенсив ўсиш қобилиятига эга, яъни атро-фидаги тўқимага ўсиб киради ҳамда уларни зарарлайдиган мод-далар ишлаб чиқаради.

Метастазланиш дейилганда маълум органда пайдо бўлади-ган бирламчи шишнинг бошқа органларга тарқалиши ва икки-ламчи тугуннинг ҳосил бўлиши тушунилади. Бундай тугунлар (метастазлар) бирламчи шиш ҳужайраларнинг бошқа жойга кў-чиши натижасида пайдо бўлади.

Эпителий тўқимасидан пайдо бўладиган зарарли шишлар кансер, мезодермадан ривожланадиганлари эса саркома дейи-лади. Безарар шишлар атрофидаги тўқималарга ўсиб қирмай-ди. Бириктирувчи тўқимадан ҳосил бўлган фиброма, мускул тўқимасидан ҳосил бўлган миома шишлари бунга мисол бўла-ди. Баъзан безарар шишлар хатарли шишларга айланиши мум-кин. Хатарли шишлар умуртқали ҳайвонларнинг барча синф

вакилларида топилган. Ҳар хил ҳайвонларнинг шишлари ҳар хил бўлади. Шишларнинг махсус бир тури дифференциаллашмаганлиги учун ҳар хил органларни ҳосил қилиши мумкин. Бундай шишлар тератома дейилади. Тератома ҳар хил дифференциаллашган тўқимали, лекин шаклсиз органларни, яъни суяклар, тишлар, сочларни ҳосил қилади. Булар баъзан уруғдонда ёки тухумдонда пайдо бўлиши мумкин. Бундай жараёни партеногенез йўли билан ривожланишини бошлаган тухум ҳужайра, деб тахмин қилиш мумкин.

Шишлар пайдо бўлишида канцероген омиллар муҳим вазифани бажариши аниқланди. Канцероген ёки бластомоген омилларга табиатдаги кимёвий моддалар таъсирида шишлар пайдо бўлиши киради. Организмнинг ўзи ҳам моддалар алмашинуви жараёнида бундай моддаларни ишлаб чиқаради. Жумладан, гипофизда ишлаб чиқариладиган организмнинг ўсиши ва ривожланишига таъсир этадиган вазопрессин, окситоцин ва бошқа гормонларнинг кўплаб ишлаб чиқарилиши тухумдонда, уруғдонда ёки буйрак усти безида шишлар пайдо бўлишига олиб келади. Бундан ташқари, канцероген хоссага ионлар, рентген ва ультрабинафша нурлар, тамаки муми, алкогольлар ва гиёҳванд моддалар ҳам киради.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Органогенез нима?
2. Эктодермадан қандай органлар ҳосил бўлади?
3. Нейруляция нима?
4. Нерв системаси ҳосил бўлишини айтинг.
5. Кўзнинг ривожланишини тушунтиринг.
6. Эпидермис ва унинг ҳосилаларининг ривожланишини айтинг.
7. Ганглиоз пластинканинг вазифалари нималардан иборат?
8. Энтодермадан ҳосил бўладиган органларни айтинг.
9. Овқат ҳазм қилиш органлари ривожланишини тушунтиринг.
10. Ўпка, жигар, ошқозон ости бези ривожланишини айтинг.
11. Мезодермадан ҳосил бўладиган органларни айтинг.
12. Ўқ скелетнинг ривожланишини тушунтиринг.
13. Юрак, қон-томирлар системасининг ривожланишини айтинг.

14. Дййрув органлари ривожланишини тушунтиринг.
15. Жинсий органлар ривожланишини тушунтиринг.
16. Қўл-оёқларнинг ривожланишини тушунтиринг.
17. Органлар ҳосил бўлишида ҳужайраларнинг аҳамиятини айтинг.
18. Эмбрион ҳужайраларида ядро ва цитоплазма алоқаси нималардан иборат?
19. Эмбрион ҳужайраларининг ўзаро алоқаси қандай бўлади?
20. Зарарли шишларнинг эмбрион ривожланишига қандай таъсири бор?
21. Жинсий органлар эмбрионал ривожланишининг муддатларини айтинг.
22. Эмбрион ривожланишига генларнинг қандай таъсири бор?



## 9-БОБ. ХУЖАЙРА ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯСИ МЕХАНИЗМИ

Дифференциация дейилганда келиб чиқиши умумий бўлган хужайраларда морфологик, физиологик ва функционал жиҳатдан фарқлар пайдо бўлиши жараёнларининг умумий йиғиндиси тушунилади. Дифференциация жараёни ривожланишнинг ҳамма босқичларида содир бўлади. Эмбрион ҳосил бўлгунча тухум хужайра дифференциацияга учрайди. Кейинчалик бластула, гастрюляция даврларида органлар ҳосил бўлиши ва ривожланиши жараёнида хужайраларнинг ҳар хил морфологик, физиологик, биокимёвий ва функционал дифференциацияси кузатилади. Аммо дифференциация туфайли хужайралар бир-бирига ва организмга қарам бўлиб қолади. Дифференциация жинсий вояга етган организмда ҳам содир бўлади ва организм янгилианишининг асосини ташкил этади. Шундай қилиб, хужайра дифференциацияси эмбрионал ривожланиш давридан бошланади ва бу механизм вояга етган организмдаги хужайраларга ҳам ўтади.

Дифференциация туфайли хужайра хилма-хиллиги ортади ва хужайраларнинг морфологик, физиологик, биокимёвий жиҳатдан фарқи пайдо бўлади. Шунинг учун уларни классификациялаш мезони ҳам ҳозирча ишлаб чиқилмаган. Хужайранинг метаболик ва функционал хусусиятлари доимо ўзгариб боради. Энг ишончли морфологик, физиологик, биокимёвий ва бошқа тестлар асосида умуртқали ҳайвонлар организмда 100 дан ортиқ дифференциалашган хужайралар типини аниқлаш мумкин.

Тубан организмларда дифференциалашган хужайралар типини кам, эволюция жараёнида организмлар мураккаблашган сари бу кўрсаткич ҳам ортиб борган ва организмлар мураккаблашувининг кўрсаткичи сифатида қабул қилинган. Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг муҳим вазифаси қандай механизмлар хужайралар ўртасидаги фарқни юзага келтиришини ва дифференциация қонуниятларини аниқлашдан иборат. Бу муаммолар айти пайтда молекуляр-генетик ва хужайра-тўқима даражасида ишлаб чиқилмоқда.

**Хужайра дифференциациясининг биокимёвий механизми.** Дифференциация жараёнини ўрганишда генетик, молекуляр-биологик усуллардан кенг фойдаланилмоқда. Хужайра дифференциациясини ўрганишда молекуляр биологиянинг ҳиссаси шундаки, бу жараённи оқсилларнинг фарқи орқали билиш

мумкин. Шундай қилиб, молекуляр биология ҳужайра дифференциациясини ойдинлаштиради. Шу муносабат билан қуйидаги саволлар туғилади: 1) ҳақиқатдан ҳам дифференциаллашган ҳужайраларда оқсиллар ҳар хил бўладими? 2) бу фарқлар ген таркиби ёки функцияси билан белгиладими?

1. Биокимёвий таҳлил шуни кўрсатдики, морфологик ва функционал жиҳатдан фарқ қиладиган ҳужайраларда кўпчилик оқсиллар сифат жиҳатдан фарқ қилмайди. Бундай оқсиллар ҳар қандай ҳужайрада ҳаётий зарурдир. Баъзи ихтисослашган оқсиллар сифат жиҳатдан фарқ қилади. Булар айрим ҳужайраларда учрайди, холос ва улар ҳужайранинг ҳаёти учун зарур эмас. Масалан, эритроцитдаги гемоглобин, иммун системадаги иммуноглобулин, тери эпителийсидаги кератин, мускулдаги актин, миозин ва бошқалар шулар жумласидандир.

Умумий хусусиятларга эга бўлган оқсиллар ҳамма ҳужайраларда учраса ҳам, уларнинг сифати фарқ қилади, бу эса кўшимча фарқларни юзага келтиради. Бу ҳолат, айниқса, ферментларда яққол сезилади.

2. А. Вейсман фикрича, ҳар хил ҳужайраларда генлар турлича бўлади. Кейинчалик Т. Морган шундай хулосага келдики, генлар таркиби бир хил, аммо уларнинг функцияси ҳар хил бўлади. Кейинги ярим аср давомида бу масала физико-кимёвий, цито-эмбриологик, молекуляр-генетик усуллар ёрдамида ҳал этилди. Ана шу усуллар ёрдамида генлар таркиби, ДНК миқдори ўрганилди. Бу муаммони ҳал этишда Т. Морганнинг ирсиятнинг хромосома назарияси ҳам муҳим аҳамиятга эга бўлди. Цитогенетик ва генетик тадқиқотлардан маълум бўлишича, ДНК миқдори (дисклар сони) генлар сонига тенг. Аммо бу муаммони ечишда фақат цитогенетик усул етарли эмас, шунинг учун ДНКнинг сифат ва миқдор хусусиятларини ҳам ўрганиш лозим. Бундай маълумотлар ўрганиш усулларининг аниқлигига боғлиқ.

Тадқиқотларнинг кўрсатишича, индивидуал ривожланиш даврида ДНК репликацияси хромосомаларнинг ҳамма ҳужайраларда тенг тарқалишини таъминлайди. Шундан маълумки, ҳар хил ҳужайраларда сон ва сифат жиҳатдан нуклеотидлар кетма-кетлиги бир хил бўлади. Аммо хромосомаларнинг ҳар хил қисмида ДНК репликацияси ҳар хил бўлиши унинг миқдор жиҳатдан ҳам ҳар хил бўлишига олиб келади. Бундай ҳолатларда генлар миқдор жиҳатдан ўзгаради. Баъзан эса геномнинг сифат жиҳатдан ўзгариши ҳам кузатилади. Геномнинг

сифат жиҳатдан ўзгаришининг 2 та тури мавжуд: 1) лимфоцитлар дифференциацияси туфайли иммуноглобулин генининг қайта қурилиши; 2) эмбриогенезнинг дастлабки даврларида тирик организмларнинг баъзи турларида хроматинларнинг элиминацияси ва диминуцияси (камайтиши) кузатилади.

1. Иммуноглобулин гени дифференциация жараёнида қайта қўрилиб, антители ҳосил бўлишини кодлайди. Бунда лимфоцит дифференциаллашади.

2. 1887 йилда Т. Бовери от аскаридаси тухумининг биринчи майдаланишида соматик ҳужайралар хромосомаларининг бир қисмини ташлаб юборишини аниқлади. Бўлажак жинсий ҳужайрада геномнинг ҳамма қисми сақланиб қолади. Кейинчалик ҳужайраларда ДНК камайтиб, улар бошқа генетик элементларга ўтганлиги кузатилган.

Хромосомалар бутунлигича элиминацияга (қирилиш) учраганлиги ҳам маълум. Пашшаларда биринчи майдаланишдаёқ 3 та автосома, 1 та урғочида, 2 та эркагида жинсий хромосома элиминацияга учраган. Бундай ҳолат халғалиларда ҳам учрайди.

Шундай қилиб, геномдаги ДНК камайтиши кам учрайдиган ҳолат бўлса ҳам, умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонларда учрайди. Бу ҳолат автосома ва жинсий хромосомаларда учрайди, бирламчи жинсий ҳужайраларда бундай ҳолат учрамайди.

Геннинг ўзгаришини билиш учун фақат унинг тузилишини ўрганиш етарли эмас. Бунинг учун соматик ҳужайра ядросининг генетик потенциалини ҳам ўрганиш лозим. Ўсимликларда узоқ дифференциацияни босиб ўтган соматик ҳужайралардан тўлиқ организм етилади, яъни улар тотипотент ҳисобланади. Ҳайвонларда бластула даврида бундай ҳолат кузатилмайди. Бунинг сабаби соматик ҳужайра цитоплазмасининг ўзгаришидир.

Г. Шпеман биринчи марта ҳужайра ядросининг (бластомер) потенциалини ўрганиш учун тритоннинг ривожланаётган эмбриони устида тажриба ўтказди. Шпеман зиготага гантелсимон шакл ҳосил қилиб, ядрони бир томонга ўтказди. Натижада майдаланиш фақат ядроли қисмда содир бўлди. 16 та бластомер ҳосил бўлгандан кейин ядрони ядросиз бластомерга ўтказди. Унда ҳам майдаланиш содир бўлиб, нормал эмбрион ҳосил бўлди. Демак, ҳар бир ядро бир хил детерминантларга (генларга) эга. Эмбрионнинг кейинги ривожланишида ҳам шундай ҳолат содир бўладими? Бу саволга жавоб бериш учун микрохирургия йўли билан ядрони кўчириб ўтказишга оид тажрибалар

XX асрнинг 50-йилларида Т. Кинг ва Р. Бриггс томонидан ўтказилди. Кейинчалик англиялик Ж. Гердон бундай тажрибаларни кўплаб ўтказди. Агар амфибиялар, ҳашаротлар, балиқлар тухумидан ядро микрохирургия йўли билан олиниб, унинг ўрнига бластула ёки гаструла давридаги бластомер ядроси кўчириб ўтказилса, нормал эмбрион ривожланган. Агар эмбрионнинг кейинги давридаги ядро кўчириб ўтказилса, ҳосил бўлган эмбрион нобуд бўлиши кузатилган. Гердон тажрибаларидан маълум бўлишича, ядронинг синтетик фаоллиги цитоплазманинг таъсирига боғлиқ.

Ҳозирги фан тараққиёти шуни кўрсатмоқдаки, генлар оқсиллар структурасини белгилашда ва шундан келиб чиққан ҳолда фенотипни аниқлашда иштирок этади. Хужайранинг ҳосил бўлишида геннинг вазифаси хужайра доимо хужайрадан келиб чиқишини бошқаришдан иборат. Бошқача айтганда, янги хужайра ҳосил бўлишида она хужайра муҳим вазифани бажаради. Чунки хужайра органоидлари она хужайрадан ҳосил бўлади. Шунинг учун хужайра дифференциациясини тушуниш учун хужайра органоиди, хужайра, хужайра популяциясини билиш муҳимдир. Бундан ташқари, хужайра фенотипи генотип ўзгармасдан дифференциация даврида ўзгариб боради, бошқача айтганда, эпигенетик (постгенетик) даражада ўзгаради. Демак, хужайра эпигенотипи дейилганда хужайранинг дифференциацияси даврида фенотипининг ўзгариши тушунилади.

**Хужайра ва тўқима дифференциациясининг генетик назорат қилиниши.** Эмбрионал ривожланиш даврида содир бўладиган ҳамма ҳодисалар генотип томонидан бошқарилади. Аммо бу жараёнларда генлар иштироки таҳлил қилинмайди. Масалан, уруғланиш, майдаланиш, бластула, гаструляция жараёнлари генлар томонидан қандай идора этилиши баён этилмайди. Чунки айни пайтда эмбриология бундай маълумотларга эга эмас. Иккинчи томондан, эмбриология бу муаммоларни ёритишда ген иштирокидан ташқари шундай кўп маълумотларга эгаки, улар ривожланиш жараёнида ген ва хромосома аҳамиятини пасайтиради.

Партеногенезда нормал ривожланиш учун ота генларининг иштироки шарт эмас. Сперматозоидда жойлашган генлар бошқарадиган белгилар бундан мустасно. Баъзан тухум хужайра хромосомалари зарур бўлмайди. Жумладан, андрогенетик эмбрионлар ота ядросидан иборат бўлган тухумлардан ривожланади. Масалан, Б.А. Астауров ва В.П. Острякова-Варшавер 1957

йилда тут ипак қуртининг бир турининг тухум ҳужайраси ядросини ўлдириб, бошқа турнинг сперматозоиди билан уруфлантирган. Бу турларда полиспермия ҳодисаси учрайди. Уруфланишдан кейин иккита сперматозоиднинг ядроси қўшилиб, нормал ривожланиш содир бўлган ва диплоид гетероспермия андроген организм пайдо бўлган.

Баъзи эмбриологлар (Ж.Браше, Ю.А.Филипченко ва бошқалар) фикрича, эмбрионнинг дастлабки даврларини бошқарадиган ирсий омил мавжуд. Улар ядрога ва цитоплазмада жойлашган. Айрим эмбриологлар фикрича, генлар эмбрионда асосий органлар ҳосил бўлишида қатнашмайди, фақат дифференциациянинг охириги босқичларини назорат қилади. Жумладан, бу фикрга кўра, кўзнинг ранги ген назоратида бўлади, аммо ген иштирокисиз тараққий этади. Агар тухум ядросини зарарламасдан, кулранг ўроқ зарарланса, тезда хорда ва нерв система дифференциацияси бузилади. Амфибиялар тухумининг кулранг ўроғининг ўрнини алмаштириб қўйиш ҳам мумкин.

1936 йилда Е.Гарвей ядросиз зиготанинг майдаланишини биринчи марта кузатди.

Э.Вильсон (1936) *Nereis pelagica* тухумини пластинкасимон шиша билан бузди ва кейинги уч марта майдаланиш меридиан бўйича содир бўлишини кузатди. Ҳосил бўлган эмбрион 8 та бластомердан иборат бўлиб, пластинка шаклида бўлади. Кейин таъсир пасайганда эмбрион 8 та макромер ва 8 та микромердан иборат бўлди. Эркин яшайдиган личинка ҳосил бўлиб, унинг ичаги 8 та макромердан иборат бўлади. Вильсон XIX асрнинг охирида шундай ҳулосага келган эдики, полихетлар ҳужайрасининг дифференциацияси ядрога эмас, балки цитоплазма хусусиятларига боғлиқ.

Е.Штауфер 1945 йилда аксолотлнинг эркак ва урғочи пронуклеусларини бузади ва бластула даврида ядросиз нормал ривожланишни кузатади. Шунинг билан биргаликда, эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларидан бошлаб генлар қатнашиши тўғрисидаги маълумотлар ҳам бор.

Д.Ф.Паульсон (1940, 1945) X-хромосома йўқлиги туфайли дрозофила ривожланиши бузилишини кузатган. Хромосоманинг маълум қисмининг йўқ бўлиши туфайли нерв системаси, ичак, мезодерма ҳосилалари ривожланиши бузилиши кузатилган.

Молекуляр биологлар ва генетикларнинг жинсий ҳужайралар дифференциаллашмаган, деган фикрлари хато бўлиб

чиқди. Олинган маълумотлар шуни кўрсатмоқдаки, эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида генлар ҳал қилувчи аҳамиятга эга эмас. Эмбрионнинг бу даври ҳақидаги ахборот уруғланишгача тухумнинг цитоплазмасида бўлади. Ривожланишнинг кейинги босқичлари сперматозоиднинг ирсий материалларини «кўрсатмалари» асосида бошқарилади. Молекуляр биологияда ферментларни аниқлашнинг аниқ усуллари бор. Исботланишича, ота ферментлари ривожланишнинг кейинги босқичларида пайдо бўлади. Масалан, амфибияларда бундай ферментлар юрак уруши, мускулар қисқариши содир бўлгандан кейин пайдо бўлади. Тухум қобиғининг ўзгаришида иштирок этадиган ферментлар тухумнинг ўзида бўлади.

Айни пайтда эмбрионда қачон ҳар хил РНК ва оқсил синтези бошланишини аниқлаш устида илмий-тадқиқот ишлари олиб борилмоқда. Аниқланишича, ооплазмада эмбрионнинг дастлабки даврида майдаланиш учун зарур бўлган энергия ва синтез жараёнлари она геноми томонидан бошқарилади. Эмбрионнинг дастлабки даврига таъсир этадиган мутациялар ҳам ўрганилди ва аниқланди.

Аниқланишича, эмбрионнинг кейинги босқичларида ҳужайра ва бластомерлар геномининг ташкил топиши ва ўзгариши ядро ва цитоплазманинг ўзаро таъсирига боғлиқ. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида сперматозоиднинг вазифаси ҳақидаги цитогенетик ва генетик-эмбриологик маълумотлар кам. XX асрда асосан ядронинг вазифалари ўрганилди. Аммо ривожланиш даврида тухум ҳужайра вазифаларини бошқаришда сперматозоиднинг аҳамияти ҳақидаги маълумотлар ҳам бор. Л.Д.Удалова (1975) аниқлашича, отаси рентген нури билан нурлантирилган сичқон эмбрионининг дастлабки даврида хромосомалар обертацияси кузатилган. Сут эмизувчиларда ота ирсияти эмбрионда трофобласт ҳосил бўлиши ва имплантация жараёни учун зарур эканлиги ҳам исботланган.

Баъзи моллюскаларнинг (*Limnaea*) чиғаноғи ўнг томонга спиралсимон айланган, аммо чап томонга айланганлари ҳам топилган. Бунга ривожланишнинг дастлабки даврларида генлар таъсир этганлиги исботланган. Чиғаноқнинг айланишига учинчи майдаланиш даврида митоз дукиннинг ўзгариши сабаб бўлган. Ўзгариш она генотипига боғлиқлиги ҳам исботланган.

Бластомерлар митоз туфайли ривожланишнинг дастлабки даврларидан бошлаб бир хил ирсий материалга эга бўлади ва

дифференциация ҳам шу даврдан бошланади. Бластомерлар сифат жиҳатдан дифференциацияни бошқарадиган бир хил генларга эга бўлмайди. Ҳар хил бластомерлардаги геном турлича бўлади.

А.А.Заварзин фикрича, ген ва хромосома муносабатларини жинсий хужайраларда ўрганиш керак. Шунинг учун кариология цитогенетикага яқин соҳа ҳисобланади. Одатда ядро хужайрадан ва тўқимадан ташқарида, тўқима эса кариология ва генетикадан ташқарида ўрганилади. Ҳар бир соматик хужайра турнинг махсус белгиларини ўзида сақлайди. А.А.Заварзин фикрича, ҳар хил тўқиманинг кариотиби бир-биридан фарқ қилади. Баъзи олимлар бу фикрнинг тўғрилигини тажрибада исботладилар.

Хромосомаларнинг йўғонлашган қисми «пуфлар» дейилиб, баъзи олимлар хужайра ва тўқима дифференциациясини ана шу пуфлар билан боғламоқдалар. Пуфлар генларнинг бир-бирига ўтиш жойи ҳисобланади. Генетиклар фикрича, хромосоманинг вазифаси ирсий ахборотни кодлаштириш ва уни рўёбга чиқаришдан иборат.

И.И.Кикнадзе хирономидлар сўлак безининг гигант хромосомалари ва бошқа ҳайвон ҳамда ўсимлик хужайралари устида кузатувлар ўтказди. Унинг фикрича, сўлак беzi хромосомасида 220 та пуф бўлиб, бу хромосома дискининг 26% ини ташкил этади. Пуфлар ўз ривожланишида фақат политен хромосомалар дискида ҳосил бўлади, дисклар ўртасида ҳосил бўлмайди. Мураккаб пуфлар ҳосил бўлишида бир неча дисклар қатнашади. Дисклар хромомерга ўхшайди ва вазифасига кўра бир хил бўлган генлар комплексидан иборат. Кикнадзе фикрича, РНК фақат хужайрадаги пуфларда синтезланади. Йирик пуфлар тинимсиз ишлайди ва бундай пуфлар сўлак беziда 80% ни ташкил этади.

И.И.Кикнадзенинг тадқиқотлари ва гипотезаси ҳайвонлар онтогенези даврида хромосомалар функциясини ўрганиш имконини беради. Алоҳида хромосома ипи генлар йиғиндисидан иборат. Хромомерлар тузилиши ва биокимёвий жиҳатдан ўзгариши, фаол ёки пассив ҳолатларда бўлиши мумкин. Хужайра дифференциацияси геномнинг ҳар хил қисмларининг фаоллашувига боғлиқ, деб тахмин қилинмоқда.

Тухум хужайра ривожланишининг дастлабки давридаги хромосомалар бластула ва ундан кейинги даврдаги хромосомалардан фарқ қилади. Дастлабки ҳосил бўлган бластомерлар йирик,

хромосомалари узун, тўлиқ спираллашмаган бўлади, хромосомалар фаоллашган бўлади, аммо р-РНК синтезланмайди. Бластида давридаги ҳужайраларда ДНК миқдори камаяди, хромосомалар қисқаради. 33-34 бластомерлик даврида хромосомалар дастлабки бластомер хромосомаларига нисбатан 2,5-3 марта калта, 3-4 марта йўғон бўлади. Бўлинишлар оралиғида ядронинг таркиби ҳам ўзгаради. ДНК нинг бундай доимий бўлмаслигини исботлаш мураккабдир.

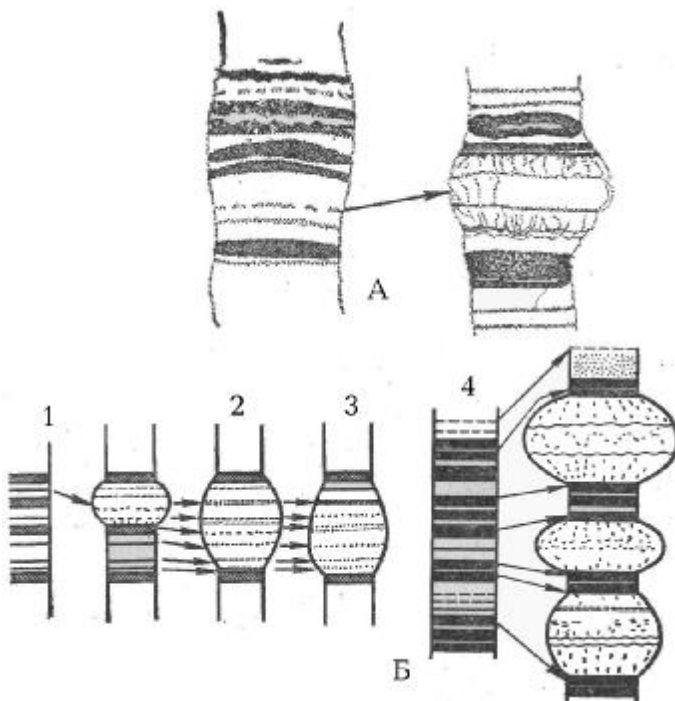
Кикнадзе пуфлар ҳосил бўлишининг хирономидлар личинкаси метаморфозининг ҳар хил босқичларида аниқлади. Тўртинчи личинкалик даврида пуфларнинг умумий сони ортади, аммо ҳар бир босқичнинг махсус пуфлари кам бўлади. Жумладан, гумбак олдида 4 та, гумбак даврида 3 та пуф ҳосил бўлади. Пуфларнинг ҳосил бўлиши нима билан боғлиқ ва унинг аҳамияти қандай? Эмбриологлар фикрича, пуфларнинг ҳосил бўлиши билан морфофизиологик жараёнлар ўртасидаги боғлиқлик ҳозирча ўрганилмаган. Кикнадзе пуфларни метаморфоз босқичларининг алмашинуви даврида хромосоманинг ишлашини бошқарувчи эффектор деб ҳисоблайди. Ҳақиқатдан ҳам пуфлар ҳосил бўлиши билан метаморфоз босқичлари ўртасида боғлиқлик бор. Метаморфоз даврида ҳар хил пуфлар турлича фаолият кўрсатади (89-расм).

Ҳар хил популяциялар ва мутант организмларда пуфларнинг асосий қисми деярли бир хил бўлиши қизиқарли ҳолатдир. Хромосомаларга ташқи муҳит омиллари таъсир этиши исботланган. Кикнадзенинг бу фикрини эмбриологлар албатта инобатта олиши лозим. Аммо организмда шакл ҳосил бўлиш жараёнида пуфлар қандай вазифаларни бажариши аниқланмаган. Шунинг учун кўп-лаб олимлар пуфларнинг морфогенетик вазифасини белгилашда эҳтиёт бўлиш лозим, деб ҳисоблайдилар. Пуфларнинг ҳосил бўлиши ионларга боғлиқлиги тўғрисидаги маълумотлар ҳам бор.

### **Ривожланишда ядро ва цитоплазманинг вазифаси.**

Эмбриологлар ва генетиклар ҳужайрада ядро ва цитоплазма ўртасидаги мунособатни ўргандилар. ДНК хромосоманинг бошқа таркибий қисмларидан ажралган ҳолда ўзининг биокимёвий хусусиятларини намаён қила олмайди. Изоляцияланган ДНК изоляцияланган оқсил каби ўлик тузилма ҳисобланади. Хромосомада ДНК дан ташқари оқсил, РНК ва бошқа моддалар ҳам бор. Бир хил ҳужайранинг ҳар хил босқичларида оқсиллар ҳам турлича бўлади.





89-расм. *Chironomus dorsalis* сўлак беги хужайралари хромосомаларида пуфларнинг ташкил топиши (И.И.Кикнадзе, 1967 бўйича). А-пуфлар онтогенези; Б-пуфлар пайдо бўлишининг умумий схемаси. 1-бир неча дискдан пуф ҳосил бўлиши; 2-кичик дискдан пуф ҳосил бўлиши; 3-катта дискдан пуф ҳосил бўлиши; 4-мураккаб пуфнинг ҳосил бўлиш йўналиши.

1955 йилда Р.Бриггс ва Т.Кинг кўплаб тажрибалар ўтказдилар. Бақанинг уруғланмаган тухуми шприц игнаси ёрдамида партеногенетик йўл билан ривожланишга мажбур қилинди. Кейин микрохирургик йўл билан ядроси олиб ташланди. Микропипеткага бластула ёки гастрюляция давридаги хужайра тортилади. Шимдирилган пайтда хужайра ёрилади, аммо ядро ва унинг атрофидаги цитоплазма қолади. Ана шу ядро ядроси олиб ташланган тухумга инъекция қилинади. Бластуланинг анимал қутбидagi хужайрадан олинган ядро инъекция қилинса, 30% ҳолатда нормал майдаланиш содир бўлиб, ривожланиш гастрюляциягача давом этган. Кейинги тадқиқотларда 80-100 % ҳолатда ривожланиш бластулагача давом этган. Демак, хулоса чиқариш

мумкинки, ядро бластула ва гаструла даврларида ҳали дифференциаллашмаган, зигота ядросининг ўрнини бошқа ҳар қандай ядро босиши мумкин. Бу босқичларда ҳужайранинг ўзи ҳам дифференциаллашмаган. Агар инъекция учун эмбрионнинг кейинги босқичлари ядроси (хорда, мезодерма) олинса, бу ядро ривожланишни таъминлай олмайди, ривожланиш кўпчилик ҳолларда бластула ёки нейрула босқичларида тўхтайтиди. Кинг ва Бриггс аниқлашларича, энтодерма ҳужайрасидан олинган ядро ривожланиш даврида ўз потенциалсини камайтириб боради.

Бу тажрибалардан маълум бўлдики, бластомерлар ядросида майдаланиш ва ундан кейинги босқичларда катта ўзгаришлар содир бўлади.

Л.А.Никитина ва О.Г.Строева (1960-1969) амфибияларнинг *Bufo viridis*, *B.bufo asiaticus*, *Rana arvalis* ва *R.temporaria* турларида эктодерма ядросини гомотрансплантация қилиш бўйича тажрибалар ўтказдилар. Тажриба усули ва натижалари Кинг ва Бриггс тажрибалари билан бир хидир. Аммо Никитина кўчириб ўтказиш учун кўз халтаси ва кўз бокали ҳужайраларининг ядросини олди. Аниқланишича, бу ҳужайралар ҳам зигота ривожланиши учун зарур бўлган потенциални сақлаб қолган экан. Ривожланиш давом этган сари нормал ривожланаётган реципиент эмбрион кичиклашиб бораверади. Хулоса шуки, дифференциаллашаётган ҳужайрада ядронинг яшаш муддати чегараланиб боради.

Заварзиннинг юқорида айтилган гипотезасини исботловчи бу маълумотлар эмбрион ривожланишида ядро ва цитоплазма вазифаларини аниқлаш имконини бермайди. Бу тажрибаларда реципиентга ядро билан биргаликда оз миқдорда бўлса ҳам цитоплазма киради. Бу оз миқдордаги цитоплазманинг биокимёвий вазифаси қандай бўлиши номаълум бўлиб қолган. Кинг ва Бриггс тажрибаларида эмбрионга ва ядрога анча зарар етказилган.

Кинг ва Бриггс тажрибаларини думли амфибиялардан тритонлар тухумида ўтказилганда ривожланиш умуман содир бўлмади. Демак, думли амфибиялар ядросининг дифференциалланиш қонуниятлари ўзига хос йўналишга эга экан. Аммо баъзи олимларнинг натижалари бу хулосалардан фарқ қилади.

1962 йилда Ж.Гердон *Xenopus laevis* итбалиғининг ичак эпителий ҳужайрасининг ядроси эмбрионал ривожланишни таъминлаши мумкинлигини исботлади. Ўтказилган 726 тажриба-

дан 10 тасида итбалиқлар ривожланган. Демак, ядро хужайра дифференциациясини таъминлайди, нормал ривожланиш учун зарур бўлган генетик ахборотни ўзида сақлайди. Т.Кинг ва Мэк-Киннель (1962) бақа тухум хужайрасига ўсма (аденокардицинома) ядросини кўчириб ўтказди. Натижада хорда, тери, бош мия ва мускуллари дифференциаллашган итбалиқ пайдо бўлди. Р.Бриггс (1964) аксолотл тухумининг пўстини олиб ташлади, унинг хромосомасини ультрабинафша нур билан зарарлади. Тухумни электр токи таъсирида фаоллаштириб, ривожланишга мажбур қилди. Кўчириб ўтказиш учун бошқа эмбрионнинг хордаси, нейрула, эктодерма каби хужайраларининг ядроси олинди. Натижада ривожланиш бластула ёки гастрюляциянинг дастлабки давригача давом этди, холос.

Баъзи олимлар тухум ёки бластомер ядросини ионли радиация билан ўлдириб, ривожланиш даврида ядро ва цитоплазма вазифасини ўрганишга ҳаракат қилмоқдалар. Уларнинг фикрича, бунда ядро ўлади, цитоплазмага зарар етмайди.

В.В.Конюхов (1973) фикрича, хужайра дифференциацияси махсус оқсиллар синтезига боғлиқ. Бундай оқсиллар синтези ДНК дифференциацияси ва и-РНК синтези билан аниқланади. Баъзи олимлар фикрича, дифференциация ва морфогенез жараёнида хужайралар системасини битта ген ишга туширади ва ишини тўхтатади. Конюхов фикрича, дастлаб кўпайишни ва метаболизмни бошқарадиган генлар депрессияга учрайди, кейин тўқима ҳосил бўлишини бошқарадиган генлар фаоллашади. Гисто - ва органогенез даврида оқсил биосинтезини бошқарадиган генлар депрессияга учрайди.

Хулоса қилиб айтганда, хужайра, тўқима ва орган дифференциацияси даврида генларнинг аҳамияти тўғрисида кўплаб илмий маълумотлар олинган. Аммо бу маълумотлар ана шу жараёнларни тўлиқ исботлаш учун етарли эмас. Шунинг учун бу соҳадаги тадқиқотлар келажақда давом этдирилиши лозим.

### **Дифференциациянинг хужайра даражасида содир бўлиши.**

Хужайра дифференциациясининг механизми бўлиниш ҳисобланади. Кўплаб тадқиқотлар хужайранинг бўлиниши ва дифференциацияси ўртасидаги муносабатга, хужайра циклининг фазалари билан дифференциация жараёнлари ўртасидаги муносабатларга бағишланган. Дифференциациянинг бошланишида хужайра интенсив кўпаяди, дифференциация эса бўлиниш оралиқларида,  $G_1$  фазада содир бўлади. Хужайралар ихтисослашишиб борган

сари хужайранинг бўлиниш тезлиги пасайиб боради, бўлиниш оралиғи чўзилади ( $G_1$  узаяди), дифференциация жараёни кучаяди. Дифференциациянинг охирги босқичида хужайра бўлиниши тўхтади, хужайра  $G_1$  фазада қолади, хужайра ихтисослашиши тугайди. Натижада бир хил типли ва ҳар хил типли хужайралар ҳосил бўлади.

**Хужайра клони ва дифференциация.** Эмбрион ривожланиши билан дифференциация жараёни кўплаб хужайраларни қамраб олади. Детерминация ва дифференциация туфайли хужайралар сони ортиб, тўқима ҳосил бўлади. Бундан хулоса шуки, дифференциация механизми, яъни компетенция, детерминация, дифференциация босқичлари хужайра бўлиниши жараёнида йўқолмайди, балки хужайранинг кейинги авлодига, яъни қиз хужайрага ўтади. Жумладан, дифференциация туфайли пайдо бўладиган фенотип хужайра бўлиниши орқали қиз хужайрага генотип каби берилади. Генотипик ва эпигенетик ирсият авлоддан-авлодга ўтиши ва ўзгаришнинг сақланиши билан аниқланади. Битта хужайрани сунъий шароитда кўпайтириб тўқима, органлар ва организм ҳосил қилиш клон дейилади (клон - новда деган маънони билдиради). Жумладан, гоноцитлардан ҳосил бўладиган жинсий хужайралар, қон хужайралари клонлари бунга мисол бўлади. Клонлар потенциясининг рўёбга чиқиши учун атрофдаги соматик хужайралар таъсири муҳим аҳамиятга эга.

М. М. Завадский вояга етган товукда битта, ягона ривожланган чап тухумдонни олиб ташлайди, натижада рудиментар ўнг тухумдон ишлай бошлайди. Аммо ўзгарган шароитда рудиментар тухумдон уруғдонга айланади, гоноцитлар (қушларда XX) сперматозоидга айланади. Шундан кейин иккиламчи жинсий белгилар ҳам ўзгаради ва эркак (самец) га хос белгилар пайдо бўлади.

Ҳашаротларда имагинал диск хужайра детерминацияси, дифференциацияси ва клонлар таҳлили учун қулай объект бўлиб, ўтказилган тажрибалар натижалари асосида кўплаб умумбиологик қонуниятлар яратилди. Швейцариялик биолог К. Хадорн дрозофила-нинг имагинал дискини личинкадан ажратиб олиб, вояга етган ҳашаротнинг тана бўшлиғига инъекция қилган. Бунда имагинал диск хужайралари кўпайган, аммо дифференциаллашмаган, чунки дифференциация учун экдизон гормони керак. Бу гормон личинкада бўлади. Агар имагинал хужайрани вояга етган организмда кўпайтириб, личинкага ўтказилса, у дифференциаллашади ва шу хужайра ҳосил қилиши лозим бўлган органларни ҳосил қилади.

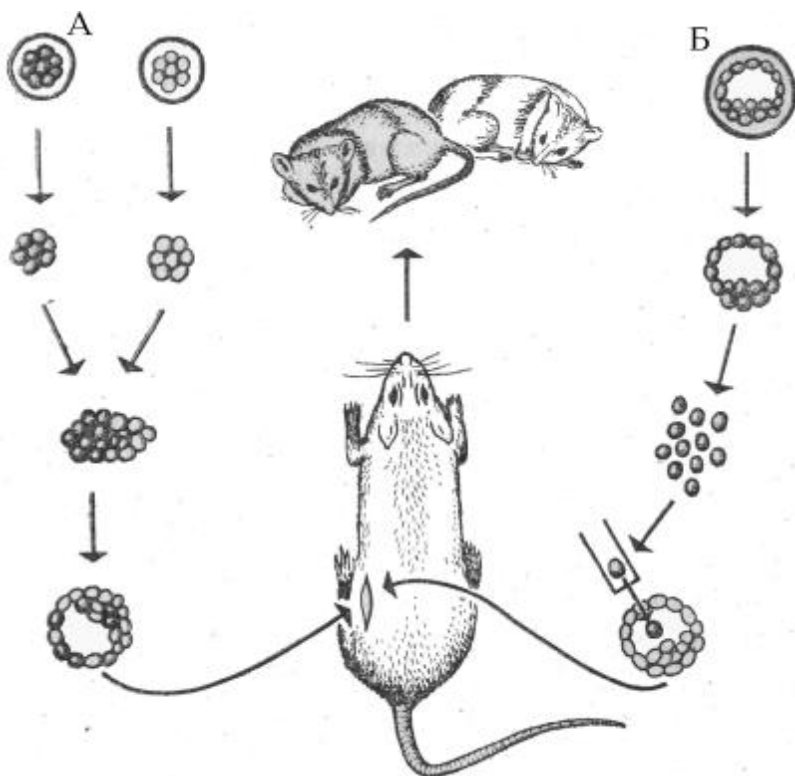
Шундай қилиб, имагинал диск доимий детерминация ва дифференциация хусусиятига эга. Аммо Хадорн кузатишича, баъзан трансдетерминация кузатилади, яъни бир диск ҳужайраларидан бошқа органлар ҳосил бўлади. Жумладан, қисқичбақасимонларнинг антеннула ҳужайраларидан оёқ, қанот ёки кўз ҳосил бўлади.

Бу маълумотлардан 2 та хулоса чиқади: 1) детерминация жараёни ўзгаришсиз кўп бўлиниш орқали ҳужайрадан ҳужайрага берилади; 2) детерминация ёпиқ, яширин ҳолда сақланади. Демак, детерминация генотип даражасида эмас, балки эпигенотип даражасида намаён бўлади.

Хулоса қилиб айтганда, бир диск ҳужайраси ва ундан ҳосил бўлган ҳужайралар қайси дискка тааллуқди эканлигини билади. Ҳар бир ҳужайра ўз вазифасини, яъни қайси органни ҳосил қилишини биладими? Олинган маълумотларга кўра, имагинал диск ҳужайралари бир-бирининг ўрнини босади, улар дастлабки босқичларда регенерация хусусиятига ҳам эга.

**Ҳар хил генотипли эмбрионларни сунъий кўшиш орқали химер ҳайвонлар олиш.** В. Тарковский (1961) ва Б. Минц (1962) 2 та сичқон эмбрионини кўшиб, химер ҳайвон, яъни 2 та генотипга кирадиган ҳужайралардан ташкил топган янги ҳайвон яратиш усулини ишлаб чиқдилар. Химер яратиш эмбриологиянинг катта ютуғи бўлиб, генетика ва индивидуал ривожланиш биологияси фанларини янада ривожлантирди. Генетик химер олиш учун генотип жиҳатдан фарқ қиладиган эмбрионлар кўшилади. Бунда бир эмбрион нормал, иккинчиси мутант генотипга эга бўлиши лозим. Мутация организм, тўқима ва ҳужайранинг имкониятига қараб танланади. Бундай ҳайвонларнинг 3 та белгилаш усули бор: химерлар, аллофен ҳайвонлар, мозаик ҳайвонлар (90-расм).

Эмбрионларни кўшиш усули қуйидагича. Икки (баъзан 3 та) бир-биридан генотипи билан фарқ қиладиган эмбрион 8 та blastomerлик босқичида протеолитик фермент билан ишлов берилади ва қобидан озод қилинади. Кейин маълум вақт уларни бир-бирига кўшилиши учун яқин қилиб қўйилади. Ҳосил бўлган эмбрион маълум вақт ўстирилиб, кейин она бачадонига трансплантация қилинади. Натижада шундай индивид туғиладики, унинг тўқима, органлари ҳар иккала эмбриондан қурилган бўлади. Шунини айтиш керакки, химер организмнинг оғирлиги одатдаги организмга деярли тенг бўлади, чунки ривожланиш даврида эмбрионал регуляция таъсир этади.



90-расм. Мозаик, химер, аллофен сичқон олиш усуллари (Э.Мак Ларен, 1979 бўйича).

А- жунининг ранги бўйича фарқ қиладиган сичқонлар эмбрионини 8 та бластомерлик даврида қўшиш усули; Б-хужайрани бластоцел бўшлиғига инъекция қилиш усули билан химер ҳайвон олиш.

Химер организмда ҳар иккала эмбрион хужайралари деярли тенг миқдорда иштирок этади. Масалан, оқ наслсиз сичқон билан қора сичқон эмбриони қўшилганда ҳосил бўлган индивидда ранглар тенг бўлади. Бунда ҳар бир оқ ва қора доғлар клон ҳисобланади. Хужайралар иштироқи кўп омиларга, жумладан, генотипга боғлиқ. Мутант генотипли эмбрионлар ёмон ривожланади. Мутант генотипларни танлаб химер ҳайвонлар яратиш хужайра клони муаммосини ҳал этишда катта ҳисса қўшмоқда. Улардан баъзиларига тўхталамиз.

Сичқонларда кўз пардаси дегенерацияси мутациясида дастлаб кўз нормал ривожланади, туғилгандан 7 кундан кейин фо-

торецепторлар нормал ишламай қолади. Шу мутантнинг эмбриони билан нормал сичқон эмбрионини қўшиб, химер ҳайвон ҳосил қилинди. Олинган ҳайвонда ҳамма рецепторлар дегенерацияга учрамасдан, 5 та дегенерацияга учраган рецептор 5 та нормал рецепторлар қисми билан аралашиб, нормал фоторецептор ҳосил қилган. Демак, нормал ва мутант хужайралар клонлари аралашиб кетади.

Маълумотларга қараганда, ҳар бир сомитнинг ҳосил бўлишида 20 клон, буйрак каналининг проксимал қисмининг ҳосил бўлишида 4-5 клон, меланоцит популяциясининг ҳосил бўлишида 32-100 клон қатнашади.

Р. Гарднер томонидан ишлаб чиқилган химер олишнинг инъекция усули ҳам кенг қўлланилмоқда. Бу усул ёрдамида бошқа генотип хужайраси эмбрион бластоцелига инъекция қилинади. Бу усул билан ҳар хил босқичдаги эмбрион хужайраларини бошқа эмбрионга кўчириб ўтказиш мумкин.

Кейинги 20 йил давомида клонларни аниқлаш ва таҳлил қилиш бўйича сут эмизувчилар ва ҳашаротлар устида ўтказилган тажрибалар экспериментал эмбриология, генетика фанларини бойитди ва клонларга эътиборни кучайтирди. Баъзан организм ривожланишини жуда кўплаб схемалаштириб юбориш, организмни клонлар йиғиндисидан иборат, деб тушунишга олиб келмоқда.

### **Хужайралар дифференциациясининг доимийлиги.**

Хужайранинг детерминация ҳолати унинг бўлиниши туфайли доимий равишда кейинги авлодларга ўтади. Хужайра дифференциация ҳолатининг доимийлиги қандай бўлади? Дифференциалашган хужайра морфологик ҳолатини сақлаб қолади, ўз вазифаларини бажаради. Ўзгарган шароитда бу ҳолатлар ҳам ўзгаради. Хужайра дифференциация ҳолатини йўқотади, яъни дедифференциалашади ёки бошқа ҳолатларга ўтади. Буни трансдифференциация дейилади.

**Дедифференциация.** Агар дифференциалашган тўқиманинг бир бўлагини ўстирадиган моддаларга қўйилса, улар янги шароитга мослашади. Мосланиш бир неча босқичдан иборат бўлади. Биринчи босқич дифференциация даврида ҳосил бўлган белгиларни йўқотишидир. Масалан, сут бези биринчи суткада лактоза синтез қилиши тўхтайдди, кейинги 6 суткада лактоглобулин (сут оқсили) 80% га камаяди. Иккинчи босқич янги шароитда янги белгилар ҳосил бўлишидир. Агар шароит қулай бўлса, хужайра тўхтовсиз бўлиниб кўпаяди. Кўпчилик хужайралар дифференциация белгиларини йўқотиб,

фақат кўпаяди. Хужайранинг морфологияси ҳам ўзгаради. Агар дифференциаллашган хужайралар ҳар хил бўлса, сунъий шароитдаги хужайралар келиб чиқишидан қатъий назар, ўхшаш бўлади. Сунъий шароитдаги хужайралар 2 типда бўлади: 1) фибриобластсимон; 2) эпителийсимон. Бундай хужайралар узоқ вақт организмдан ташқарида, фақат кўпайиш хусусияти учун сақланган хужайрага ўхшайди.

Хужайранинг дифференциаллашганлигини унинг бошқа хужайрани бошқарувчилик таъсири, ички муҳит таъсирида ҳам сақлаб қолишидан билса бўлади. Баъзан бундай хусусият доимий бўлинадиган хужайраларда кузатилади. Муҳитни ўзгартириб, хужайра дифференциациясини кучайтириш мумкин. Агар муҳитга (аминокислота, углевод, витаминлар) 20% қорамол қони зардоби қўшилса, хужайра интенсив кўпаяди, аммо дифференциаллашмайди, зардоб қўшилмаса, дифференциация содир бўлади. Шундай қилиб, хужайра дифференциациясини ўзгариш дедифференциация дейилади.

**Малигнизация.** Малигнизация дейилганда *in vivo* шароитда хужайра кўлаб белги ва хусусиятларини йўқотади, организмнинг регуляция системаси назоратдан чиқади ва интенсив кўпаяди. Бу жараён хромосомаларнинг биокимёвий, физиологик қайта қурилиши билан боғлиқ. Шунга қарамасдан, баъзи ўсма хужайралари дифференциация хусусиятини сақлаб қолади. Бундай хужайралардан тератомалар (тератокарциномалар, эмбриокарциномалар)да дифференциация муаммоларини ўрганиш муҳим аҳамиятга эга. Баъзан малигнизация жинсий безлардан бошланади. Бундай ўсмаларни сунъий йўл билан ҳам олиш мумкин. Бундай ҳолатда эмбрион варақлари ва муртак ҳосил бўлиши бузилади.

Эмбриокарциномаларни ўрганиш туфайли инъекцион химер олинди. Жумладан, Б. Минц лабораториясида эмбриокарциномадан ҳосил бўлган тўқимадан нормал химер олинди. Булардан ҳатто нормал гоноцит ҳосил бўлиши ҳам мумкин. Демак, эмбриокарцинома нафақат ўсиш, балки дифференциация хусусиятига ҳам эга.

XX асрнинг 60-йилларида Г. И. Абелов ва унинг ходимлари жигар ўсмасида (гепатомда) алоҳида оқсил синтезланишини кузатдилар ва уни а-фетопротеин (эмбрионнинг а-оқсили) деб номладилар.

а-фетопротеин сут эмизувчилар ва одам эмбриони зардобини махсус оқсили бўлиб, вояга етган организмнинг зардоб



альбуминига ўхшайди. Дастлаб уни сариқлик халтасининг эктодермал ҳужайраси, кейин эмбрионнинг жигар ҳужайралари синтезлайди. Тузилгандан кейин бу оқсил синтези пасаяди, учинчи ҳафта охирида тўхтайди. Вояга етган организмда нормал ҳолатда бу оқсил синтезланмайди. Кимёвий таъсир туфайли гепатомга айланган жигарда а-фетопротеин синтези яна бошланади. Демак, бу модда эмбрион ривожланиши даврида маълум вазифаларни бажаради, постэмбрионал ривожланиш даврида бу вазифа ўзгаради ёки бошқаси билан алмашинади.

### **Ҳужайралараро алоқа**

Ҳужайралараро муносабат индивидуал ривожланишда муҳим ўрин эгаллайди. Бу муносабатнинг 2 та типи: контакт ва дистант типлари фарқланади.

**Ҳужайралар ўртасидаги контакт алоқа.** Ҳужайралар ўртасидаги бевосита алоқа контакт алоқа дейилади. Бундай ҳужайраларнинг мембранаси ўртасидаги масофа 0,02 мкм бўлади ва уларга ворсинка ҳужайралари, нерв ҳужайралари киради. Баъзан ҳужайра мембранасидан махсус халтача ҳосил бўлиб, бир ҳужайранинг бошқа ҳужайра билан алоқасини ўрнатади.

**Бир хил ҳужайралар ўртасидаги алоқа.** Ҳужайранинг ҳаракати улар ўртасидаги алоқани ўрнатувчи омиллардан бири ҳисобланади. Ҳаракат орқали организмнинг ҳар хил қисмидаги ҳужайралар ўртасида алоқа ўрнатилади. Кўплаб морфогенетик жараёнларда ҳужайралар мембранаси орқали ҳаракатланади. Жумладан, бирламчи ичак ҳужайралари бластоцел бўйлаб ҳаракатланади, юрак муртаги мезенхимаси ичак девори бўйлаб ҳаракатланади. Бу ҳаракатларнинг кўпи аниқ йўналишга эга. Бунга мўлжал олувчи эгатча сабаб бўлса керак. Австриялик биолог П. Вейсс бу ҳодисани «контактли мўлжал» деб атади. Контактли мўлжал ҳужайра ҳаракати пайтида субстрат ва бошқа ҳужайра юзаси бўйлаб содир бўлади. Бунинг натижасида бир хил ҳужайралар бир жойда тўпланади. Натижада морфогенетик жараёнлар содир бўлади. Контактли мўлжал туфайли нерв толалари ўсиши мумкин.

Контактли ингибиция ҳам бир хил ҳужайралар ўртасидаги алоқа тури ҳисобланади. Агар 2 та фибриобласт бир-бирига қараб ҳаракатланиб, қайсиси дастлаб олдинги қисми билан бошқасига тегса, ўшаси тезда орқага қайтади. Агар ҳужайралар бир-бирига тегиб турса, митотик фаоллиги пасаяди. Регенерация жараёни

ҳам ҳужайралар бир-бирига тегишигача давом этади. Бу ҳодисаларнинг механизми ҳозирча номаълум.

**Ҳар хил ҳужайралар ўртасидаги контакт алоқа.** XX асрнинг 30-йилларида И. Гольтфретер амфибияларнинг ҳар хил эмбрион қаватлари ҳужайраларини аралаштиради. Дастлаб ҳужайралар тартибсиз аралашиб, бир-бири билан алоқа ўрнатади. Кейин ҳар бир қават ҳужайралари алоҳидалашган. Кейинчалик шунга ўхшаш тажрибалар кўплаб ўтказилди. Бу тажрибаларда ҳеч қачон учрашмайдиган ҳужайралар аралаштирилди. Масалан, тоғай ва кўз ҳужайралари аралаштирилганда, улар ҳам бир-биридан ажралган. Аммо рақ ҳужайралари нормал ҳужайрадан ажралмаслиги аниқланган.

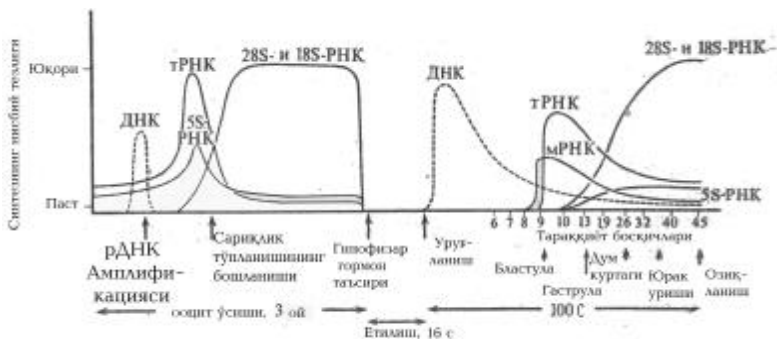
Бу ҳодисаларнинг механизми ҳақида бир қанча фикрлар айтилган. Булардан кўпчилигида ҳужайралар дастлаб танламасдан алоқа ўрнатиши, кейинчалик бир хил ҳужайралар ўзаро алоқа ўрнатиши аниқланди.

Тубан ҳайвонларда турнинг ихтисослашган ҳужайралари органининг ўрнини босади, юксак ҳайвонларда эса бунинг акси бўлади. Агар булутлар ҳар хил турининг ҳужайралари аралаштирилса, улар турига қараб ажралади. Агар қушлар ва сут эмизувчилар ҳар хил органларининг ҳужайралари аралаштирилса, ҳужайралар тур бўйича эмас, балки органлар бўйича ажралади. Бирламчи индукция молекулаларнинг диффузия йўли билан таъсири туфайли содир бўлади. Диффузия иккиламчи индукцияда иштираётганми? Бу саволга жавоб бериш учун индуктор билан тўқима ўртасида ҳар хил тешикли филтр ўрнатилди. Аниқданишича, ошқозон ости беши учун индукция омили жуда ингичка поралар орқали тарқала олади. Бу оми гликопротеид модда бўлиб, тўқима ундан тозаланади. Чунки индукция учун бу модда керак эмас, ҳужайралар устки томони билан бир-бирига тегиши индукцияга олиб келади. Демак, индукция учун ҳужайраларнинг бир-бирига тегиб туриши етарли оми ҳисобланади.

Эпителий ва мезенхима ҳужайралари индукцияси учун улар бевосита алоқада бўлиши лозим.

Ҳужайралар ўртасидаги алоқа ҳамма жараёнларга, жумладан, синтез жараёнларига ҳам таъсир этади. Масалан, кўз гавҳари бирикиб турган каллоген моддадан ажратилса, РНК ва ДНК синтези пасаяди (91-расм).

Индукцияга сабаб бўлувчи кимёвий моддани ажратиб олиш бўйича кўплаб тажрибалар ўтказилган ва қуйидаги аниқ маълумотлар олинган.



91-расм. Амфибиялар ривожланиши даврида нуклеин кислоталар синтезининг нисбий тезлиги (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

5s,18s ва 28s -r РНК нинг турлари. РНК синтезининг ҳар хил хусусиятлари ривожланиш даврида регулятор омиллар борлигидан да-  
лолат беради.

1. Тидеман эмбрионал эктодермани энтодермага айланти-  
рувчи омилни аниқлади.

2. Раттер эмбрионда мезенхима омили борлигини аниқлади.

3. Гликопротеидни хорда хужайралари ишлаб чиқаради ва хорда билан сомит ўртасида жойлашиб, сомитда хондрогенез жараёни-  
ни индукциялайди.

**«Директив» ва «бажарувчи» индукция.** Тўқима индук-  
тор таъсирини қабул қилади. Финляндиялик эмбриолог Л. Сак-  
сен индукцион жараёни «директив» ва «бажарувчи»га ажра-  
тишни тавсия этди. Директив индукцияда индуктор тўқимага  
шундай молекулалар синтезини таклиф қиладики, бундай жа-  
раёнлар тўқима тарихида бўлмаган ва индукторсиз бўлмайди  
ҳам. Бунга эмбрион марказий нерв системасининг бирламчи  
индукцияси, эмбрион эктодермаси индукцияси мисол бўлади.

Мезодермага йўналган индукция бажарувчи индукция ҳи-  
собланади. Бунинг маъноси шуки, улар олдиндан тайёрланган  
тўқимага таъсир этади. Масалан, сийдик халтаси ёки орқа мия  
буйрак каналига индукция ҳосил қилади.

Энтодермадан органлар ҳосил бўлишида ҳам директив, ҳам  
бажарувчи индукция содир бўлади.

Бажарувчи индукцияда муҳим вазифани тўқима бажаради, ди-  
ректив индукцияда тўқима ва генотип катта аҳамиятга эга. Агар  
тритон эмбриони томофининг олдинги қисмига бақа эмбриони-  
нинг қорин эктодермаси кўчириб ўтказилса, трансплантатдан

итбалиқнинг томоқ ўсимталари ҳосил бўлади. Шундай қилиб, тритон эмбриони томоғининг олдинги қисми индукцион таъсир туфайли трансплантат томонидан ўзининг генотиби бўйича ўқилган.

**Ҳужайралар ўртасидаги дистант алоқа.** Ҳужайралар ўртасидаги бевосита алоқа физиологик, биокимёвий ва структуравий ўзгаришларга жавоб бера олмайди. Бундан ташқари, ҳужайралар ўртасидаги дистант алоқа механизмига таъсир этувчи омиллар ҳам ўрганилди. Бундай омилларга замбуруғлардаги хемотаксис қилувчи модда, нерв толасини ўстирувчи омил, нейромедиаторлар, гормонлар киради. Бу омиллар таъсир этиш механизми билан фарқ қилади. Ҳужайралар ўртасидаги дистант алоқани ўрнатишда қатнашадиган моддалардан замбуруғларнинг миксамеба моддаси яхши ўрганилган.

Бу модда замбуруғ ҳужайралари ўртасидаги дистант алоқани ўрганиш учун энг қулай восита бўла олади. Унинг ривожланиши спора етилиши ва миграцион ҳужайра-миксамеба ҳосил бўлишдан бошланади. Кейин улар псевдоплазмодий ҳосил қилади. Меватана ҳосил бўлгандан кейин ундан акразин ёки 3',5'-аденозинмонофосфат ҳосил бўлади. Миксамеба бу моддани ҳар 5-8 минутда ажратиб туради. Бу модда миксамебаларга мўлжал олиш учун ёрдам беради. Жинсий вояга етган кўп ҳужайралилар, эмбрион ҳужайралари ва бир ҳужайралилар кўплаб паст молекулали физиологик фаол моддалар ишлаб чиқаради. Бу моддалар физиологик жараёнларни бошқарувчи ёки ҳужайра мембранаси рецептори орқали ҳужайрага таъсир этиши мумкин. Бундай ҳолатда ҳужайралар ўртасидаги алоқага ёрдам беради. Бу моддалар гормонларга нисбатан кичик ҳажмдаги тўқима ва ҳужайраларга таъсир этади. Шунинг учун уларни локал гормонлар ҳам дейилади. Буларга ацетилхолин, серотонин, катехоламин киради ва уларнинг нейрогуморал бошқарилишдаги аҳамияти каттадир. Бу моддаларни эмбрион ҳужайралари нерв системаси пайдо бўлгунча кўплаб ишлаб чиқаради. Улар ҳужайранинг физиолого-биокимёвий фаоллигини оширади.

**Тўқима дифференциацияси.** Зигота организмни ташкил этадиган барча ҳужайраларнинг бошланғич моддий асоси ҳисобланади. Эмбриогенез даврида ҳужайраларнинг бир-бири билан боғлиқ бўлган кўпайиши, ўсиши, миграцияси ва дифференциалланиши содир бўлади ва буларнинг натижасида организм шаклланади.

Организм эмбрионал ривожланишининг дастлабки босқичларида ирсий ва муҳит омиллари таъсирида эмбрион хужайралари дифференциаллашади ва ўзига хос мураккаб тузилишга эга бўлади. Натижада бу хужайралардан тўқима элементлари шаклланади. Эмбрион муртагидан хужайраларнинг табақаланиши туфайли тўқима пайдо бўлиши жараёни гистогенез дейилади. Гистогенез юнонча гистос - тўқима, генезис - келиб чиқиш деган маънони билдиради

Маълумки, хужайралар дифференциаллашиб бориши билан уларнинг сони ҳам ортиб боради, ҳажми катталашади. Бу ўсиш жараёни дейилади. Демак, организмнинг эмбрионал ривожланиши даврида хужайралар доимий кўпайиб бораверади, ўсади ва такомиллашиб боради. Бу эса ҳар хил хужайраларнинг таркиб топишига ва организмнинг шаклланишига сабабчи бўлади, яъни такомиллашиш натижасида эмбрион хужайраларида тўқимага хос тузилиш ва хусусиятлар ҳосил бўла бошлайди.

Жинсий хужайралар қўшилиб зигота ҳосил қилишидан тўқима шаклангунча тўртта даврни босиб ўтади: 1) оотипик давр; 2) бластомер даври; 3) муртак давр; 4) тўқима (гистогенез) давр.

**Оотипик даврда** тўқима ҳосил бўладиган материаллар тухум ёки зигота цитоплазмасининг маълум қисмида жойлашган бўлади (оотипик юнонча ооп - тухумга хос деган маънони билдиради). Масалан, хорда, мезодерма материаллари тухум хужайра цитоплазмасининг ўроқсимон қисмида жойлашган бўлади. Ҳозирги вақтда тухум хужайра ёки зиготанинг ривожланиши даврида келажақда ҳосил бўладиган тўқимани аниқлаш мумкин. Хужайранинг ана шу қисми такомиллашиб бориб, келажақда ундан маълум тўқима шаклланади. Бунга тўқиманинг презумптив урчиғи дейилади. Кейинги йилларда гистогенез жараёни замонавий радиоавтография усулида, яъни радиоактив моддалар юбориб, ана шу моддаларга қараб тадқиқ қилиш орқали ўрганилмоқда.

**Бластомер даври** оотипик даврнинг давоми бўлиб, бунда зигота бўлиниши туфайли кўплаб бластомерлар, яъни ўзига хос янги хужайралар ҳосил бўлади. Бластомерлар зиготанинг майдаланиши туфайли ҳосил бўлиши ва ўсмаслиги билан бошқа хужайралардан фарқ қиладиган эмбрион хужайралари ҳисобланади. Бластомерлар ўз навбатида майдаланиб, ҳосил бўладиган тўқима ёки органнинг бошланғич элементини ҳосил қилади. Бластомерлардан эмбрионнинг бластула даври ҳосил бўлади. Бластулани ҳосил қиладиган бластомерлар ҳам бир-биридан фарқ қилади.

Эмбрион ривожланишининг навбатдаги босқичида бластомерлар шаклланиши, ички тузилиши ва вазифаларига кўра бир-биридан фарқ қиладиган йўналиш олади. Эмбрион ривожланишининг бластомер даври ҳам ҳозирги пайтда яхши ўрганилган бўлиб, ҳар бир бластомернинг келажақдаги тақдири, яъни келажақда қайси органлар ҳосил бўлишида иштирок этиши аниқланган.

**Муртак даврида** эмбрионал ривожланишнинг бластула даври тугаб, муртакнинг бошланғич урчуғлари ҳосил бўла бошлайди. Бунда келажақда турли тўқима ва органни ҳосил қиладиган ҳужайралар тўплами пайдо бўлади. Муртак даврида маълум ҳужайралар тўпланидан тузилган эмбрион қаватлари ҳосил бўлади ва улар дифференцилланиши натижасида ҳар хил тўқималар вужудга келади. Масалан, эктодерма қаватдан шакли найсимон бўлган нерв тўқимасининг чегараси ҳосил бўлиб, ажралиб чиқади, мезодермадан эса ҳар хил сомитлар ҳосил бўлиб, улар склеротом, миотом, дерматом ва спланхнотомларга ажралади.

Умуртқали ҳайвонларда, кўпинча, бошланғич урчуқ билан биргаликда мезенхима ҳам шакллана бошлайди. Мезенхима асосан эмбрионнинг мезодерма қаватидан ажралиб чиққан ҳужайралардан ҳосил бўлади ва органлар бошланғич куртакларининг ўрталарини тўлдириб туради. Мезенхима табақаланиши натижасида эса шакли ва вазифаси ҳар хил бўлган тўқималар ҳосил бўла бошлайди. Масалан, қон ҳужайралари, суяк, бириктирувчи тўқима, силлиқ толали мускул тўқималари мезенхимадан ҳосил бўлади.

**Тўқима (гистогенез) даврида** тўқима урчуғидан бир хил тузилишга ва бир хил вазифаларни бажарадиган ҳужайралардан иборат бўлган етук тўқималар ҳосил бўлади. Ҳар бир тўқиманинг шаклланиш жараёни ўзига хос йўналишда содир бўлиб, бир-биридан кескин фарқ қилади. Тўқималарнинг мана шундай бошланғич урчуқдан ҳосил бўлиш жараёни гистогенез деб аталади. Тўқималарни ҳосил қиладиган бошланғич урчуқда ўзига хос ўзгаришлар содир бўлиб, натижада урчуқ ҳужайралари ва ҳужайрасиз тузилмалари ихтисослашиб, ҳар хил тўқималарга хос морфологик тузилиш ва ўзига хос физиологик, шу билан биргаликда кимёвий хусусиятлар пайдо қилади. Бу жараёнлар давом этиши натижасида организмда тўқима, орган ва органлар системаси пайдо бўлади.

Демак, эмбрионал ривожланишнинг дастлабки босқичида аввал оддий тузилган муртак ҳосил бўлади, ривожланишнинг кейин-

ги босқичларида мураккаб тузилган ва маълум вазифаларни бажара оладиган тўқима ва органлар пайдо бўлади.

Эмбрионал ривожланишнинг гистогенез даврида хужайраларнинг морфологик тузилиши ва физиологик ҳолати уларнинг кимёвий таркиби билан белгиланади. Чунки хужайранинг кимёвий таркиби уларда борадиган моддалар алмашинуви жараёнига боғлиқ. Эмбрионнинг ҳар бир хужайрасида моддалар алмашинуви жараёни ўзига хос физиологик йўналишда ўтади ва озиқ моддаларга эҳтиёжи ҳам турлича бўлади. Масалан, жўжа эмбриони юрагининг ривожланиши учун унинг организмда глюкоза концентрацияси жуда паст бўлиши керак, нерв системаси эса бундай шароитда ривожлана олмайди, чунки нерв системаси ривожланиши учун глюкоза камида икки баробар кўп бўлиши шарт.

Кейинги йилларда гистогенез жараёнига таъсир этадиган ҳар хил кимёвий моддалар ёрдамида тўқималарнинг ривожланиши ўрганилмоқда. Маълум бўлишича, йодацетат, цианид каби моддалар жўжа бош миясининг ўсишини сусайтиради, юрак ривожланишига эса деярли таъсир этмайди, флюоридлар эса аксинча, юрак тўқимасининг ривожланишини сусайтиради, бош мия ривожланишига етарли таъсир этмайди. Эмбрионал ривожланиш даврида турли тўқималарда моддалар алмашинуви турлича бўлиши уларнинг таркибидаги ферментлар миқдорига ва фаоллигига боғлиқ.

Демак, дифференциаланиш жараёни деганда ўзига хос моддалар алмашинувига эга бўлган, маълум морфологик тузилишга ва физиологик вазифаларни бажаришга олиб келадиган жараёнлар тушинилса, хужайра ва тўқима дифференциаланиши бир хил хужайра ва тўқималарда фарқланишлар юзага келиши, уларнинг онтогенез жараёнида ихтисослашишига сабаб бўладиган ўзгаришларга учраши тушунилади.

**Гормонлар.** Гормонлар ички секреция безларидан ишлаб чиқарилади ва хужайранинг кўплаб физиологик жараёнларининг бошқарилишида иштирок этади. Гормон грекча гормао – кўзғатаман, таъсир этаман деган маънони билдиради. Гормонлар хужайра дифференциациясидан кейин ҳосил бўла бошлайди. Кимёвий жиҳатдан гормонлар 2 хил бўлади: 1) оқсил-пептид ва 2) стероид. Бундан ташқари, аминокислоталардан тузилган гормонлар ҳам бор.

**Гормонлар таъсирининг молекуляр механизми.** Гормонларнинг специфик хусусияти шундаки, ҳар бир гормон маълум

хужайраларга таъсир этади. Айни пайтда шу нарса аниқки, гормонларнинг таъсир этиш механизми рецептор-оқсил комплекси орқали амалга ошади. Гормон молекуласи билан рецептор молекуласи қулфга калит мос келгандек бир-бирига мос келади. Улар ўртасидаги ўзаро таъсир хужайраларнинг дистант таъсирига мисол бўлади. Бу муносабат гормонни ишлаб чиқарадиган хужайралар (безлар) томонидан бошқарилади. Без хужайралари бошқа гормонлар ёки нерв системаси орқали бошқарилади. Айни пайтда гормонлар таъсирининг кўплаб томонлари аниқланган. Дастлаб пептид ёки стероид гормон рецепторга бирлашади ва гормон-рецептор комплекси ҳосил бўлади. Пептид гормонлар хужайранинг устки қисмида бирлашади. Ички томондан аденилатциклаза бирлашади ва циклик аденозинмонофосфат кислота (ц-АМФ) ҳосил бўлишини тезлаштиради. Бу кислота миқдори ортади ва у фермент билан хужайра ўртасидаги алоқани ўрнатади. Стероид гормонлар рецептори цитоплазмада жойлашган. Улар липидларда эрийди ва мембранадан цитоплазмага ўтади ҳамда рецептор-гормон комплексини ҳосил қилади.

Шундай қилиб, гормонлар хужайрага, генетик аппаратга, генга таъсир кўрсатади, уларни фаоллаштиради.

**Индивидуал ривожланишнинг гормонал бошқарилиши.** Гормонлар ва бошқа биологик фаол моддалар ўсиш, ривожланиш, энергетика жараёнларини, нуклеин кислоталар биосинтезини бошқаради. Индивидуал ривожланишга таъсир этадиган гормонлар 2 гуруҳга бўлинади:

1. Она организмда синтезланадиган, репродуктив жараёнларни бошқарадиган гормонлар. Улар гаметогенез, овуляция, эмбриогенез жараёнларини бошқаради. Сут эмизувчиларда улар йўлдош орқали эмбрионга ўтиб, гаметогенез ва эмбрионал ривожланишни бошқаради.

2. Ривожланаётган организмнинг эндокрин безларида ишлаб чиқариладиган гормонлар. Улар ўсиш ва хужайра дифференциациясига таъсир этади.

**Овогенез ва сперматогенез жараёнларининг гормонал бошқарилиши.** Жинсий хужайралар етилиши циклик ёки мавсумий хусусиятга эга. Бу жараёнлар ҳам жинсий безларда ишлаб чиқилган гормонлар ёрдамида бошқарилади. Бу гормонларнинг ишлаб чиқарилиши гипофиз гормонлари орқали бошқарилади. Уруғланиш ана шу жараёнларнинг координациясига боғлиқ.



**Органогенез ва гистогенез жараёнларининг гормонал бошқарилиши.** Эмбрион ривожланиши даврида эмбрион варақлари ва органлар ҳосил бўлиши учун зарур гормонларни эмбрион ишлаб чиқармайди, бу даврда бу жараёнлар хужайраларнинг индукцион таъсири орқали бошқарилади. Органогенез ва гистогенез жараёнида гормонларнинг аҳамияти ошиб боради. Бу жараёнлар учун гормонлар таъсири яхши ўрганилмаган, аммо гормонлар аҳамияти катта эканлиги маълум.

**Репродуктив органлар ривожланишида гормонлар таъсири.** Сут эмизувчиларда гормонлар эркаклик жинсий йўли ривожланишини бошқаради, агар гормонлар бўлмаса, урғочи индивид пайдо бўлади. Эркаклик жинсий йўлининг ривожланишида эмбрион уруғдони ишлаб чиқарадиган 2 та гормон: тестостерон (оралиқ хужайралар-Лейдиг хужайралари ишлаб чиқаради) ва Сертоли хужайралари ишлаб чиқарадиган модда муҳим аҳамиятга эга. Тестостерон вольф каналидан уруғ канали ва ташқи жинсий органлар ҳосил бўлишини бошқаради, Сертоли хужайраларидан ишлаб чиқариладиган модда мюллер канали дегенерациясини бошқаради.

Урғочилик жинсий канали ривожланишида гормонлар қатнашмайди. Шундай қилиб, эркаклик жинсий органлари ривожланишида 2 та омил таъсир этади: 1) генетик, яъни Y-хромосома гени (HУ-антиген); 2) тестостерон ва Сертоли хужайралари моддаси таъсир этади.

**Сут бези ривожланиши.** Сут бези ривожланиши, унинг альвеоларида сут синтези ва секрецияси ҳам мураккаб гормонал бошқарилиш орқали амалга ошади. Янги туғилган ҳайвонларда бу система яхши ривожланмаган бўлади. Жинсий вояга етиш билан қонда эстроген миқдори ортади. Бу гормон сут бези каналлари сонининг кўпайишига ва без массасининг ортишига олиб келади. Аммо бу безнинг тўлиқ шаклланиши ҳомиладорлик пайтида прогестерон, пролактин, лактоген гормонлари таъсирида амалга ошади. Эмизиш даврида лактация жараёнини пролактин бошқаради, яъни сутнинг кўп ёки кам ажралиши пролактин гормонига боғлиқ.

**Қушлар тухум йўлида тухум компонентлари синтезланишининг гормонал бошқарилиши.** Қушлар тухум йўлининг безли хужайралари овальбумин (тухумдон оксили) ишлаб чиқариши жинсий вояга етганда гормонлар таъсирида бошланади. Тухум йўлида тухум қобиғи, пўчоқ ости ва пўчоқни ҳосил

қиладиган моддаларни ишлаб чиқарадиган безлар кетма-кет жойлашган. Жинсий вояга етмаган ҳайвонда бу бўлимлар ишламайди. Агар вояга етмаган ҳайвонга эстроген юборилса, бу жараёнлар бошланиши тажрибаларда исботланган.

**Амфибиялар ва ҳашаротлар метаморфозининг гормонал бошқарилиши.** Амфибиялар ва ҳашаротларнинг имагинал органлари ривожланишини ва уларнинг гисто-цитологик дифференциациясини тироксин ва трииодтиронин гормонлари бошқаради. Бу гормонларни гипофизнинг олдинги қисми гормонининг таъсирида қалқонсимон без ишлаб чиқаради.

Личинкалик даврининг охирида ташқи муҳит омиллари таъсирида тиреоид гормонлари ишлаб чиқарилишини гипоталамуснинг тиреотропин-релизинг-гормони гипофизнинг тиреотропин гормони орқали бошқаради. Бу гормонлар метаморфозни синтез, резорбция, парчаланиш, морфогенез жараёнларини бошқаради. Бу жараёнларни битта гормон қандай бошқаради? Ҳозирги пайтда шу нарса аниқки, ҳар бир жараён маълум дастур асосида бошқарилади. Гормонлар аста-секин кўпайиб метаморфозни бошқаради. Агар тиреоид гормон ривожланишнинг дастлабки даврларида кўпайса, метаморфоз бузилади. Гормонлар ривожланишнинг дастурини бошқарувчи ягона омил эмас, балки шу жараённинг координатори ҳисобланади.

Ҳашаротларда метаморфоз гавдани мутлақо қайта қуриш билан боғлиқ. Личинканинг баъзи органлари жинсий вояга етганда ҳам ўзгарган ҳолда сақланиб қолади. Ҳашаротларда индивидуал ривожланиш 2 босқичдан: дастлаб личинкалик, кейин дефинитив органлар ҳосил бўлишидан иборат. Биринчи босқичда гормонларнинг қандай аҳамиятга эга эканлиги аниқ эмас.

Ҳашаротлар личинкасининг линькаси ва метаморфозини марказий нерв системасининг нейросекретор ҳужайралари ишлаб чиқарадиган экзиотропин ва проторакал без ишлаб чиқарадиган экдизон гормонлари бошқаради. Ювенил гормони ҳам муҳим аҳамиятга эга. Ҳашаротлар метаморфозиди гормонлар нисбатининг ўзгариши ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бир неча линькадан кейин имагинал кутикула, имагинал диск дифференциацияси кузатилади.

**Ўсишни бошқарувчи гормонлар.** Ўсишни бошқарувчи асосий гормон соматотропин гормони ҳисобланади. Соматотропин пептид гормон бўлиб, гипофизнинг олдинги қисмидан ишлаб чиқарилади ва ҳужайранинг юза қисмига таъсир этади. Бу

гормоннинг қўп ишлаб чиқарилиши гигантизмга (бўйнинг ўсиб кетиши) олиб келади. Бунда оқсил синтези кучаяди. Бундан ташқари, ўсишга инсулин, тироксин, гидрокортизон, тестостерон ва эстрадиол гормонлари ҳам сабаб бўлади.

Ўсишга эритропоэтин, тромбопоэтин ҳам таъсир этади. Эритропоэтин эритроцитларнинг, тромбопоэтин тромбоцитларнинг ҳосил бўлишини кучайтиради. Эритропоэтин буйракда ишлаб чиқилади.

Ўсишни секинлаштирувчи модда кейлон бўлиб, у ҳужайра бўлинишини секинлаштиради. Агар ҳужайра оз бўлса, кейлон ҳам оз бўлади ва бўлиниш тез суръатлар билан кетади ёки бунинг акси ҳам бўлиши мумкин.

Шундай қилиб, гормонлар қуйидаги хусусиятлари билан фарқланади:

1. Гормонлар репродуктив жараёнларнинг физиолого-биокимёвий хусусиятларини, жинсий ҳужайралар етилиши ва уруғланиш билан боғлиқ бўлган ҳамма жараёнларни бошқаради.

2. Гормонлар эмбриогенез жараёнида зиготадан органогенезгача бўлган босқичда иштирок этмайди.

3. Ривожланаётган организмда гормонлар гистогенез ва органогенез давридан бошлаб ишлаб чиқарила бошлайди ва кўпайиб боради. Гормонлар нерв системаси билан биргаликда организмни бошқарувчи, ташқи муҳит омиларига жавоб берувчи регулятор механизм ҳисобланади.

4. Битта гормон кўплаб тўқима ва ҳужайраларга таъсир этиши, бевосита ёки билвосита генетик ва эпигенетик аппаратга таъсир этиши мумкин.

5. Гормонлар дастлаб рецепторга таъсир этади. Рецептор оқсил молекулали бўлиб, улар ҳужайра юзасида (пептид гормон), цитоплазмасида (стероид гормон) жойлашган.

6. Битта гормон бир қанча генга таъсир этиб, уларни фаоллаштириши мумкин.

7. Гормонларнинг таъсир этиш механизми ҳужайранинг ўзиде, аниқроғи, гормонлар таъсирида ривожланиш дастури ишлай бошлайди. Бу дастурга гормон ишлаб чиқарувчи ҳужайра ва таъсир этувчи ҳужайра киради.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Ҳужайра дифференциацияси нима?
2. Ҳужайра дифференциациясининг генетик-молекуляр механизмини айтиб беринг.
3. Ривожланиш жараёни учун ядронинг аҳамиятини аниқлашга оид тажрибаларни айтинг.
4. Ҳужайра дифференциацияси ва ген муаммоси нималардан иборат?
5. Ҳужайра клони ва дифференциация ўртасидаги боғлиқликни тушунтиринг.
6. Химер ҳайвонлар яратишга оид тажрибаларнинг моҳиятини айтинг.
7. Ҳужайра дифференциациясининг доимийлиги ва дедифференциация деганда нимани тушунасиз?
8. Малигнизация нима?
9. Ҳужайралар ўртасидаги алоқаларни айтинг.
10. Ҳужайралар ўртасидаги контакт алоқа ва унинг турларини айтинг.
11. Директив ва бажарувчи индукция деганда нимани тушунасиз?
12. Ҳужайралар ўртасидаги дистант алоқани тушунтиринг.
13. Гормонлар ва уларнинг турларини айтинг.
14. Гормонлар таъсирининг молекуляр механизмини тушунтиринг.
15. Индивидуал ривожланишнинг гормонал бошқарилишини айтинг.
16. Гаметогенез жараёнларининг гормонал бошқарилишини айтинг.
17. Метаморфоз жараёнининг гормонал бошқарилиши қандай амалга ошади?
18. Ўсишнинг гормонал бошқарилиши қандай содир бўлади?
19. Органогенез ва гистогенез жараёнларининг гормонал бошқарилишини тушунтиринг.
20. Тўқима дифференциациясининг бошқичларини айтиб беринг.
21. Тўқима ва ҳужайра дифференциацияси генетик жиҳатдан қандай назорат қилинади?

## **10-БОБ. ЭМБРИОНАЛ МАЙДОН ГИПОТЕЗАСИ. ФИЗИОЛОГИК ГРАДИЕНТ НАЗАРИЯСИ**

### **Организм ривожланиши унинг бир бутунлигининг ўзгариши**

Ривожланаётган организмнинг бир бутунлиги дастлаб эмбрионал тараққиёт даврида намоён бўлади. Организм ривожланиши даврида ўзгариб янги, бир бутун ҳолатларга ўтади. Эмбрион ҳужайралари интеграция механизмининг «камофида» бўлиб, унинг ривожланиши чегараланган бўлади. Ҳужайраларнинг биокимёвий таркиби, янги моддалар пайдо бўлиши ёки йўқолиши, шакли ва катта-кичиклигининг ўзгариши, бўлиниш тезлиги ва бошқа хусусиятлари ана шулар билан боғлиқ бўлади. Бундай ҳолат ҳамма организмларга хос бўлган хусусият ҳисобланади. Ривожланаётган организм ривожланаётган белгилар йиғиндиси ёки оқсиллар йиғиндиси бўлмай, балки дискрет бирликлар ўзаро боғланиши қайта қурилишининг динамикаси бўлиб, бу организм бир бутунлиги дейилади.

Шакл ҳосил бўлишини айрим ҳужайралар мисолида тушунтириб бўлмайди. О.Гертвиг (1898) ҳужайра ҳолати ва ҳужайраларнинг биологик бирлашуви тушунчаларини фарқлаш лозимлигини айтган эди. Эмбрионни ташкил этадиган ҳужайралар турли хил бўлади. Шунинг учун эмбрион гетероген система бўлиб, унинг ҳар хил қисмидаги ҳужайралар таркиби, метаболизм интенсивлиги, бўлиниш тезлиги ва дифференциаллашганлиги билан фарқ қилади. Эмбрионал ривожланишнинг кейинги босқичида ва жинсий вояга етган организмда ҳужайраларнинг бирикиб тўқима ва органлар ҳосил қилиши интеграция дейилади. Интеграция тушунчаси маълум органни ёки органлар системасини бутун организм билан ёки ярим автоном ҳолда ишлай олишини ифодалайди.

Кўплаб ҳодисалар ҳужайралардан юқори омилар ҳақида фикр юритишга олиб келади.

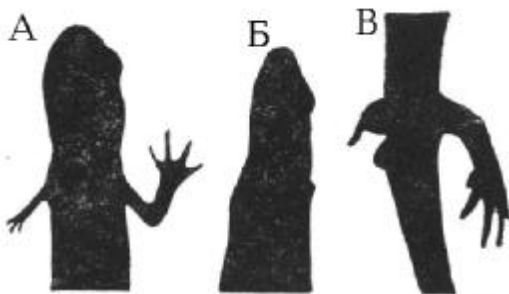
1. Оқ планарияни ўртасидан бўлганда, дум қисми учун бош қисм тикланади. Демак, жароҳатланган жойга яқин бўлган тўқималар бош қисм ҳосил бўлишида иштирок этади. Агар оқ планариянинг биринчи тажрибага нисбатан 2-3 мм думга яқин жойидан бўлақларга ажратилса, қандайдир интеграция механизмлари таъсирида шу тўқималар бош қисмининг тикланишига эмас, балки дум ҳосил бўлишига сарфланади. Бу

ҳодисаларни фақат молекуляр ва ҳужайра параметрлари орқали тушунтириш етарли эмас.

2. Операция йўли билан тритон елка нервнинг йўналишини орқа оёқ томонга ўзгартилади. Бу операциядан мақсад, шу йўл билан қўшимча оёқ пайдо бўладими? деган саволга жавоб беришдир. Агар бу нервни сузгич қанот ёки елка томонга бурилса, шу органлар шаклланиши мумкин. Қуймич нервни ҳам нормал ҳолатдан олдинги оёқ томонга йўналтириш мумкин. Натижада қўшимча оёқ пайдо бўлади. Агар бу нерв дум томонга йўналтирилса, думга ўхшаш ўсимта ҳосил бўлади. Демак, маълум қитиқлагичнинг маълум бир нервга таъсири махсус таъсир этиш майдонида боғлиқ (92-расм).

3. Тўқима ҳужайралари гаплоид хромосомали тритоннинг олдинги оёғини диплоид хромосомали тритонга кўчириб ўтказилади. Тўқима умрининг охирида унинг маълум жойидан қирқиб ташланади. Бу ҳужайралар гаплоид хромосомали бўлади. 1927 йилда Р.Гертвиг гаплоид хромосомали думли амфибия личинкаси олдинги оёқ куртагининг диплоид хромосомали личинканинг оёқларини таъсир майдонида кучириб ўтказди. Кўчириб ўтказилган куртак яшаб кетмаслиги ва дегенерацияга учраши мумкин, аммо тушиб кетишдан олдин ҳўжайин тўқималарини стимуллаб, қўшимча оёқ пайдо бўлишига олиб келади.

Бу оёқнинг ҳужайралари диплоид хромосомали бўлади. Демак, онтогенетик ривожланиш қонуниятларини ўрганиш молекуляр, ҳужайра, тўқима, орган, организм даражасидаги ҳар томонлама тадқиқотларни талаб этади. Шунинг учун бу муаммо бўйича ҳар хил йўналишдаги тадқиқотлар натижаларининг мазмуни бир-бирига зид эмас. В.А.Энгельгардт (1971) «молекуляр био-



92-расм. Орган майдонида эркин тугайдиган нерв толасининг жойини ўзгартиргандан кейинги таъсири (Е.Гиено, 1927 бўйича).

А-нерв толасининг жойини ўзгартириш оёқ ҳосил бўлишига олиб келиши; Б-елка нервнинг жойини ўзгартириш елка нервнинг ҳосил бўлишига олиб келиши; В-нерв толасини дум томонга олиб бориш қўшимча дум ҳосил бўлишига олиб келиши.

логия тирик табиатга асосланиб, ҳаёт ҳодисаларини ўрганади... Редукционизм мураккабликни билишнинг йўли уни оддий бўлакларга бўлиб, таркибини ва табиатини ишончли тадқиқот принциплари асосида ўрганишни билдиради», деган эди.

Г.Селье: «Хужайра ҳаёти - унинг бўлинмаган моддаларида. Сиз бу тирик комплексни қанча кўп бўлакларга бўлаверсангиз, сиз биологиядан шунча узоқлашаверасиз, сизга доимий ўлик табиатга хос бўлган физик қонунлар қолади», деган эди.

XX асрнинг 20-йилларигача ривожланаётган организмнинг бир бутунлиги муаммоси витализмнинг монополияси эди. Бу илмий бўлмаган философия тарафдорлари тирик табиатнинг бир бутунлигини исботлашда чуқур илмий таҳлилларга асосланмадилар. Ашаддий виталистлардан бири Г. Дриш ўзининг индивидуал ривожланиш назариясини яратди. У Гертвигнинг бластомер тақдири унинг вазифаси билан белгиланади, деган ғоясига виталистик йўналиш берди.

Г. Дриш эмбрионнинг ҳамма хужайраларини эквипотенциал деб ҳисоблайди. Унинг фикрича, организмнинг ҳамма қисмидаги хужайралар бир хил ривожланиш имкониятга эга. Витализмнинг экспериментал исботи сифатида регенерация ҳодисасини ва изоляцияланган бластомердан алоҳида организм пайдо бўлишини келтиради.

Г. Дриш биологияга виталистик философияни олиб кирди. Буни Б. П. Токин (1933) идеалистик эпигенез деб атади. У Аристотелдан «энтелехия» тушунчасини қабул қилди.

Бластомерлар изоляциясига оид тажрибаларга асосланиб, Дриш организмларнинг бир бутунлиги унинг қисмларида бўлади, дейди. Янги бир бутун организм ривожланишини материя таркиби билан исботлаб бўлмайди. Агар, дейди у, автомобилни икки қисмга бўлинса, унинг ҳар бир бўлагидан янги автомобиль пайдо бўлмайди. Эмбрион шундай машинаки, унинг ҳар бир қисми янги машинага айланиши мумкин.

Организм ривожланишига оид идеалистик қарашлардан яна бири 1931 йилда В.Брандт томонидан яратилган. Унинг фикрича, онтогенезда асосий ҳодиса «тип», «шакл» ҳосил бўлишидир. Шакл ҳосил бўлиши дифференциацияга қарама-қарши қўйилади. «Тараққиёт типи» детерминация жараёни орқали амалга ошади. Детерминация дифференциацияга боғлиқ эмас, дейди. Дифференциация пассив ҳодиса бўлиб, унга ҳар хил шаклнинг детерминацияси орқали эришилади. Шакл ички интилиш туфайли

ҳосил бўлади. Бу виталистик ғоялар иккита мулоҳазага асосланади: ривожланаётган материалларнинг пассивлиги, ривожланишни белгилайдиган ташқи муҳит омиллари.

Биологияда виталистик ғоялар пайдо бўлишининг асосий сабаби тирик материянинг бир бутунлигини ўша даврларда механик равишда тушунтирилганлигидадир. Аммо Дриш тажрибалари детерминация, регенерация муаммоларини ойдинлаштиришга катта ҳисса қўшди. Баъзи эмбриологлар (Ю.Шаксел) организм бир бутунлиги муаммосини ёлғон, эмбриологияга хос бўлмаган муаммо деб атадилар. Аммо эмбрион интеграциясини исботлайдиган кўплаб маълумотлар тўпланди. Эмбрион интеграцияси ва организм бир бутунлиги муаммосининг индивидуал ривожланиш назарияси билан ҳал этилмаслиги эмбрионал майдон гипотезасининг яратилишига сабаб бўлди.

Организмнинг ҳар бир қисмини алоҳида ўрганиб, бутун организм ривожланиши ҳақида хулоса чиқариб бўладими?

Ривожланиш жараёнини бошқаришга оид бир неча хилдаги маълумотлар тўпланган. Уларнинг энг муҳимлари қуйидагилар:

1. Бутун организм ёки унинг йирик қисмларининг ривожланиши маълум тартиб асосида боради. Фақат айрим ҳайвонларнинг айрим органлари маълум сондаги ҳужайралардан иборат. Бундай ҳолатларда маълум назорат бўлиши керак.

2. Солиштирма эмбриология маълумотларига кўра, бир типга кирадиган, аммо бир-биридан узоқ турлар ҳам ривожланиш даврида маълум ўхшашликларни намоён қилади. Бу ҳам ривожланиш жараёнининг бир бутун бошқарилишидир.

3. Организм бир бутунлиги ва унинг бошқарилишининг ишончли далили эмбрионал регуляция ва у билан боғлиқ ҳодисалардир. Организмнинг бир бутун бошқарилиши организмнинг мураккаблигига боғлиқ.

Аммо кейинги йилларда ўз-ўзини ҳосил қиладиган кўплаб тирик системалар аниқланди. Бу соҳани ўрганадиган махсус физика-математика фани - синергетика пайдо бўлди ва биологик системалар бир бутунлигининг бошқарилиши ўртасида яқин алоқа ўрнатилмоқда. Айни пайтда ривожланишнинг бир бутунлигини назорат қилиш ва бошқаришнинг қуйидаги муаммолари ўрганилмоқда:

1. Ч.Чайлднинг физиологик градиент гипотезаси ва ундан келиб чиқадиган позицион ахборот ҳақидаги қарашлар.

2. Морфогенетик майдон гипотезаси.



3. Синергетик қарашлар асосида пайдо бўлган диссипатив структура модели.

### **Эмбрионал майдон гипотезаси**

«Майдон» тушунчаси биологияга физикадан кириб келган. Физиклар заррачанинг бўшлиқда тарқалган жойини майдон деб атайдилар. Биологияга бу тушунчани 1901 йилда Бовери киритган. Эмбриологияда бир неча майдон гипотезалар бор.

**А. Г. Гурвич гипотезаси.** А.Г. Гурвич эмбрионал майдон гипотезасини 1913-1944 йилларда ишлаб чиққан. Бу гипотезанинг дастлабки кўриниши (1922-1930 йиллар) идеалистик йўналишда эди.

Гурвич кўзнинг ва пиёзнинг гистологик ривожланишини ўрганиб, митоз эҳтимоллик қонунларига бўйсунди, дейди. Унинг фикрича, морфогенетик жараёнлар ягона омил билан бошқарилади. Морфогенез хужайралар ҳаракати ва жойлашувининг тартибга солиниши маълум қонуният асосида боришини англатади.

1944 йилда А.Т.Гурвич «Биологик майдон» гипотезасини яратди. Бу гипотезага «хужайра майдони» тушунчасини ҳам киритди. Хужайралар майдони бир-бирига таъсир этади. Бу таъсир хужайралар ҳаракатига ҳам таъсир этади, хужайралар майдони бирлашиб, умумий майдон ҳосил бўлади. Бу умумий майдон эмбрион ривожланишига таъсир этади. Гурвич фикрича, хужайра бўлинганда унинг майдони ҳам бўлинади. Бластула даврида хужайра майдони хужайраларнинг маълум тартиб асосида жойлашувига олиб келади.

Гурвич «протоплазма», «бир хил бўлмаган молекулалар» гипотезаларини яратиб, назарий биологияни бойитди.

Гурвич эмбрионда шакл ҳосил бўлиши, тирик системаларда дефинитив топология муаммоларини ўрганди.

«Майдон» тушунчасини тадқиқотчилар турлича тушунтирдилар. Ш.С. Гексли ва Г.Р. де Бер (1934) майдон деганда маълум омил бир хил таъсир этадиган жойни тушунганлар. Уларнинг фикрича, майдоннинг ҳамма қисми бир хил бўлиб, у ягона системадан иборат. Майдон ичидаги кимёвий моддаларнинг концентрацияси ҳар хил бўлиши мумкин.

К.Уоддингтон бўйича, «майдон» деганда маълум системанинг доимий бўлмаган қисми бошқа системанинг шунга ўхшаш қисмини зарарлайди. Уларнинг бир-бирига тенглиги майдон эффектини билдиради. Бу магнит майдонининг кучига ўхшайди.

Г.Шпеман ҳам майдон тушунчасини қўллаган. Унинг «таш-килий майдон» тушунчаси Чайлднинг «доминант майдон» тушунчасига тўғри келади. Демак, Чайлд Шпеманнинг морфологик қарашларига физиологик мазмун киритган. Чайлд фикрича, ташкилий майдон эмбрионнинг доминантлик қиладиган қисми бўлиб, бошқа қисмларнинг ривожланишини белгилайди, физиологик фаоллиги билан ажралиб туради. Эмбрион ривожланиши даврида шаклнинг ўзгариши эмбрионнинг омиллари ва қонунлари билан белгиланади.

Морфогенетик майдон гипотезасининг вазифаси шакл ҳосил бўлиши қонуниятларини аниқлашдан иборат.

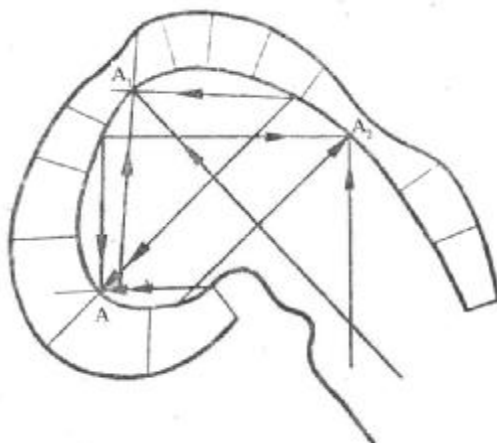
А.Г. Гурвич биринчи бўлиб шакл ҳосил бўлишининг математик моделини яратди. Гурвич модели эмбрион ҳужайраларининг дистант вектор алоқасига асосланади. Баъзан бу модел эмбрионнинг янги шаклини олдинги шаклига асосланган ҳолда келтириб чиқаради (93-расм). Масалан, эмбрион бош миясининг бир ва уч пуфаклик давридан келиб чиқишини аниқлаб беради. Гурвич бу жараёни 3 та вектор чизиқ билан ифодалайди.

Аммо ҳозиргача қўлаб ривожланаётган организмларда ҳужайраларнинг дистант алоқаси ҳақидаги маълумотлар йўқ. Гурвич гипотезасининг муҳим хулосаси шуки, эмбрионда шакл ҳосил бўлиши унинг детерминацияси ва бошқарилиши туфайли олдинги шакл кейинги шаклни белгилайди.

Гурвичнинг морфогенетик майдон гипотезаси молекуляр даражада ҳам қизиқарли маълумотлар беради.

### **П. Вейс гипотезаси.**

П. Вейс (1925, 1927, 1930) бўйича, «майдон» маълум йўналишдаги кучлар системасидан иборат. Дастлаб Вейс майдон тушунчасини қирқилган оёқ регенерациясига асосланиб



93-расм. Товуқ эмбриони бош миясининг морфогенезини моделлаштириш (А.Г.Гурвич, 1977 бўйича).

тушунтирди. Тритонн қирқилган оёғининг регенерацияси тўқималар регенерациясининг йиқиндиси эмас, балки морфогенетик майдон билан белгиладиган бир бутун жараён ҳисобланади. Майдон қолдиқ органга ҳам таалуқлидир. Шакл ҳосил бўлишига таъсир этадиган омиллар қолдиқ органда жойлашмаган. Қолдиқ орган тўқимаси билан регенерант тўқима ўртасида генетик боғлиқлик йўқ. Тажрибалардан маълум бўлишича, қолдиқ органдан суяк, мускуллар олиб ташланганда ҳам регенерант нормал ривожланган.

Вейс майдон тушунчасини эмбрионал ривожланишга қўллаган. Тухум ягона майдон ҳисобланади. Майдонни бўлақларга ажратилса, уларнинг дифференциацияси ва автономизацияси кузатилади.

Эмбрион қисмлари индифферент бўлиб, бутун организм таъсирида ривожланади.

Шундай қилиб, Вейс майдоннинг ҳужайра параметрлари билан қониқмасдан, майдоннинг ривожланиш омили, детерминация омили деган тушунчаларни қўллади. Ривожланаётган организмда янги, янги майдонлар ҳосил бўлади. Демак, организм органлар яшайдиган майдонлар йиғиндисидан иборат. Бу тушунча Е.Гиенонинг регенерация майдони тушунчасига тўғри келади.

Регенерацияни Вейс қуйидагича тушунади: регенерация майдонидан ундан қуйи майдонлар, яъни тери, суяк, мускул майдони пайдо бўлади. Бу майдонлар детерминацияга учраб, янги органларни ҳосил қилади. Майдонлар бир-бири билан боғлиқ бўлади.

Вейс гипотезасининг камчилиги ҳужайра системасининг пассивлигидир.

**Н.К. Кольцов гипотезаси.** Н.К. Кольцовнинг (1934) организм бир бутунлиги ҳақидаги гипотезаси витализмдан ҳоли бўлган гипотеза ҳисобланади. Кольцов бу муаммони физико-кимёвий йўналиш бўйича исботлашга ҳаракат қилган.

Ооцит ва тухум ҳужайра маълум тузилиш структурасига ва поляриликка эга. Ооцитда рН га боғлиқ ҳолда ҳар хил моддаларга реакция берувчи моддалар бўлади. Бунинг маъноси шуки, ҳужайранинг ҳар хил қисми у ёки бу даражада мусбат ёки манфий зарядларга эга бўлади. Ҳужайранинг устки қисми манфий, ядро ва хромосома мусбат зарядли бўлади. Ҳужайра ҳосил бўлишида ана шу зарядлар майдони ҳам унда жойлашади. Майдон кучи таъсирида моддаларнинг ҳаракати ва потенциаллар ҳар хил бўлганлиги туфайли ток ҳосил бўлади. Сперматозоид

таъсири туфайли тухумнинг фаоллашуви, нафас олиши, рН, мембранасининг ўтказувчанлиги ва моддалар ҳаракати ўзгаради.

Тухум ва сперматозоид ядроси мураккаб ҳаракатдан кейин марказда ёки анимал қутбга яқин келади. Кольцов фикрича, бунга майдон кучининг қайта зарядланиши, потенциаллар фарқи сабаб бўлади. Шундай қилиб, эмбрион ривожланишининг бошланиши майдон кучи таъсирида содир бўлади. Ривожланиш даврида майдон кучи ҳужайранинг ҳар хил жойида ҳар хил потенциаларга эга бўлади.

Ҳатто нисбатан оддий бўлган омил - тухум пўсти ўтказувчанлигининг ошиши ёки камайиши тухум ҳужайранинг суюқлигидаги токнинг ўзгаришига олиб келади. Бундай ўзгариш blastomerлар ўртасидаги алоқанинг ҳам ўзгаришига олиб келиши мумкин. Ҳар хил потенциаллар ва уларнинг ўзгариши эмбрион ривожланишининг интеграциясига ва blastomerлар жойлашувига таъсир этади. Ривожланиш даврида эмбрионнинг майдон кучи мураккаблашиши, дифференцилланиши мумкин, ammo бир бутунлигича сақланиб қолади.

Н.К. Кольцов Чайлдининг доминант жой, Шпеманнинг ташкилий марказ назарияларига қарши бормасдан, потенциалларнинг фарқига оид бош марказ, иккинчи, учинчи даражали марказлар ҳақида фикр юритади. Кольцов фикрича, Чайлд гипотезаси аналитик, бўлувчи, майдаловчи гипотеза ҳисобланади. Кольцовнинг майдон кучи гипотезаси эса тухум ривожланишининг бир бутунлигини ифодалайди.

Ҳар бир марказдан майдон кучи билан аниқланадиган градиентлар тарқалади. Амфибияларнинг blastopor лаби гаструланинг шундай майдон кучи марказики, бу куч ривожланишнинг кейинги даври қандай бўлишини белгилайди.

Н.К. Кольцовнинг майдон кучининг физик хусусиятлари ҳақидаги фикрларининг олдинги гипотезалардан фарқи шундаки, майдон кучи эмбрионга ташқаридан киритилмайди, ҳужайранинг ҳолатидан келиб чиқади. Биофизиканинг XX асрнинг 30-йилларидаги ҳолатидан келиб чиқиб, Кольцов майдон кучини бундан ортиқ ойдинлаштира олмади. Эмбрион ҳар бир қисмининг ҳолати унинг бошланғич таркибига, умумий майдон кучига ва атрофидаги марказларнинг таъсирига боғлиқ. Н.К. Кольцов фикрлари индукция тушунчасини қўллашда Шпеман фикрларидан фарқ қилади. Эмбрион ривожланган сари мураккаблашиб боради, дифференциаллашади.

Н.К. Кольцов «ташқи муҳитнинг майдон кучи» тушунчасини қўллайди. Чунки бу куч эмбрионнинг ички майдон кучига таъсир этади ва ўтроқ ҳайвонларда ўсиш йўналишини белгилайди. Демак, Кольцов ўзининг майдон кучи гипотезасини яратишда эмбрион ривожланишининг физико-кимёвий хусусиятларини тушунтиришга ҳаракат қилади.

Эндокринология маълумотларига кўра, ривожланаётган эмбрионнинг бир-бири билан алоқада бўлмаган ҳар хил қисмлари кимёвий йўл билан алоқа ўрнатади ва биокимёвий регулятор механизм ишга тушади. XX асрнинг 40-йилларида безларнинг функционал фаоллиги эмбрионал даврда аниқланди ва баъзи эмбрион гормонлари эмбрион ривожланишининг маълум даврида шакл ҳосил қилиш вазифасини бажариши ойдинлаштирилди.

Қалқонсимон без гормони амфибиялар метаморфозидида муҳим аҳамиятга эга. Жинсий органлар дастлаб ҳамма эмбрионларда бир хил бўлади. Эмбрионлар дастлабки даврларда ҳам урғочилик (мюллер), ҳам эркаклик (вольф) каналларига эга бўлади. Бундай эмбриондан гонадаларни олиб ташланса, вольф канали йўқолади, мюллер канали сақланиб қолади. Демак, урғочилик жинсий системаси ривожланиши учун жинсий гормон ва туҳумдон керак эмас. Тажрибалардан маълум бўлишича, эркаклик жинсий системаси ривожланиши фақат уруғдон жинсий гормонлари иштирокида содир бўлади ва мюллер канали редукцияланиб, вольф канали дифференциалашади. Бу жараён қуёнлар эмбрионида 19-20-кунларда содир бўлади. М.С. Мицкевич (1947, 1949) фикрича, агар қалқонсимон без фаолият кўрсатмаса, қушларда суякланиш кечикади, патлар ҳосил бўлмайди.

Н.К. Кольцов фикрича, гормонлар эмбрион ривожланиши даврида бошқарувчилик вазифасини бажаради. Б.Вейсберг (1958) ҳар хил морфогенетик жараёнлар ҳақида ягона физик тушунча «ўзгарувчи майдон» назариясини яратди. У миксомицетларда электрик потенциал ўзгарувчанлигини ўрганди. Вейсберг фикрича, хужайралар тўплами майдонларга бўлиниб, уларнинг ўртасида ўзгарувчанлик камаяди. Бундай ҳодисалар кейинчалик морфогенетик жараёнларга сабаб бўлиши мумкин.

#### **Ч.Чайлднинг физиологик градиент назарияси**

Ривожланаётган организм ҳар бир босқичида бир-бирига боғлиқ бўлмаган қисмлардан эмас, балки бир бутун системадан иборат бўлади. Эмбрион учун хос бўлган интеграция дастлабки

даврлардан бошлаб ўзгариб, янги органлар ҳосил бўлиб бора-веради. Ривожланаётган организм бир бутунлигининг динамикасини фақат морфологик усуллар билан эмас, балки физиологик, биокимёвий ва биофизиковий тадқиқотлар ўтказиш йўли билан ҳам ўрганиш мумкин.

Эмбриологияда америкалик физиолог, эмбриолог ва биолог Ч.Чайлднинг XX асрнинг 20-йилларида таклиф этган физиологик градиент назарияси катта аҳамиятга эга. Бу назарияни «аксиаль» градиент назария ҳам дейилади. Бу назария Чайлд ва унинг издошлари томонидан кўплаб тажрибалар орқали исботланди. Бу назарияга кўра, ҳаётий жараёнларнинг интенсивлиги гавданинг ҳар хил қисмларида турлича бўлиб, гавда ўқи бўйича маълум қонуниятга асосан пасайиб боради. Чайлд бўйича, ҳаётий жараёнлар интенсивлигининг асосий кўрсаткичи метаболизм даражаси бўлиб, у оксидланиш-қайтарилиш жараёнлари интенсивлиги билан аниқланади. Чайлд фикрича, метаболизм даражасидаги сон жиҳатдан фарқ ёки градиент эволюция жараёнида интеграция механизми примитив ҳолатда бўлган организмларда оддий системадан иборат бўлади. Чайлд ўз назариясини ўсимликлар, содда ҳайвонлар, ковакичлилар, чувалчангларда интеграция жараёнини таҳлил қилишга қўлади. Аммо физиологик градиент юксак ҳайвонлар эмбриони ва ҳайвонлар органларининг ташкил бўлишида ҳам қўлланилади. Градиент лотинча *gradiens* - фарқ, кетма-кет, аста-секин, олдинга борувчи деган маънони билдиради.

Градиент организм ривожланишида морфологик ёки физиологик хусусиятларнинг тухум, эмбрион, орган ёки вояга етган организмда сон жиҳатдан ўзгаришининг қонуниятларини ифодалайди. Масалан, амфибиялар тухумида сариқлик моддасининг вегетатив қутбдан анимал қутбга камайиб бориши, ковакичлилар ва чувалчанглар гавдаси ҳар хил қисмларининг заҳарли моддаларга сезгирлигини ҳар хиллиги градиент ҳисобланади. Бу назарияга кўра, ривожланаётган эмбрион ёки тухумда дастлаб метаболизм интенсивлиги градиенти пайдо бўлади, кейин шу асосда морфологик дифференциация содир бўлади (94-расм).

Градиент ташқи муҳит омиллари таъсирида ҳосил бўлиши мумкин.

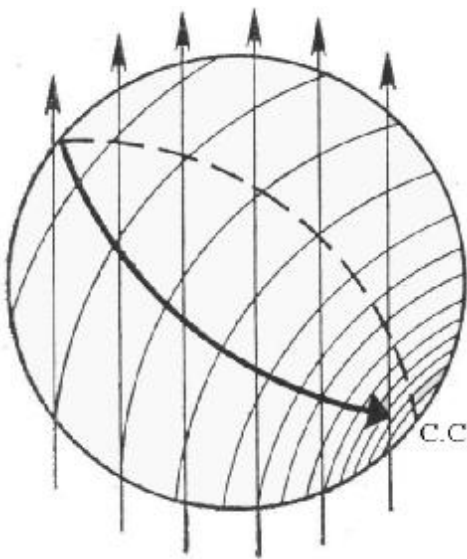
Гавданинг турли қисмлари физиологик фаоллигининг фарқини физиологик градиент борлигида қандай билиш мумкин? Бунда асосий усул гавданинг турли қисмлари дифференциал

сезгирлигини кислота, нафас олишни пасайтирувчи моддалар, нур энергияси таъсирида аниқлаш мумкин.

Туфелькани (*Paramecium caudatum*) HCl эритмасида, метил кўкининг юқори концентрациясида, KCl, кислород етишмайдиган шароитларда, ультрабинафша нурлар таъсирида сақланса, гавданинг ҳамма томонидан ушбу таъсиротлар таъсир этади (95-расм). Аммо ўлим аниқ бир йўналишда содир бўлади, яъни олдиндан орқага сезиш градиенти бўйича, ёки гавданинг олдинги қисмидан бошланиб ўлган қисми тирик қисмдан ажрала бошлайди. Шундай ҳолатни гидрада ҳам кузатиш мумкин.

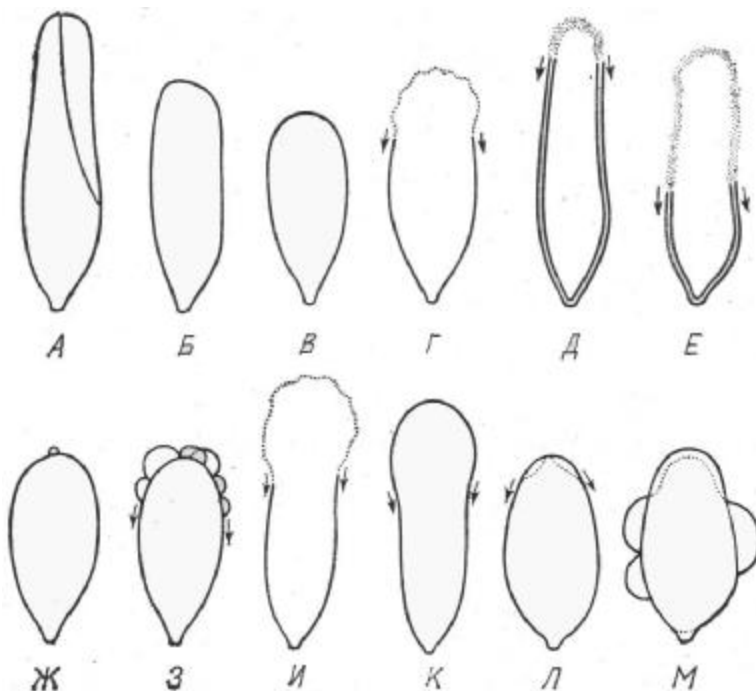
Планарияда ўлим бош қисмидан бошланади. Бундай қизиқарли ҳолатни Чайлд физиологик градиент фаоллиги мавжудлиги билан исботлайди. Метаболизм гавданинг бирор қисмида қанча интенсив бўлса, шунча тезлик билан таъсиротларга жавоб беради. Агар заҳар концентрацияси қанча кам бўлса, Чайлд фикрича, ҳайвон шунча тезлик билан мослашади, тез соғайиб кетади. Чайлднинг физикавий ва кимёвий омилларнинг заҳарловчи таъсири ихтисослашмаганлиги, заҳарли моддаларнинг, юқори ҳароратнинг, ультрабинафша нурларнинг «заҳарлаш градиенти» бир хил эканлиги ҳақидаги мулоҳазалари ҳам муҳимдир. Бу маълумотлар, албатта, организм бир бутунлигининг алоҳида ҳолатини ифодалайди.

Чайлднинг градиент назариясининг муҳим қоидаларидан бири гавданинг турли қисмлари ўртасида сон жиҳатдан фарқ бўлиши, яъни ҳужайралар сони турлича бўлиши ҳақидаги



94-расм. Амфибиялар тухумида икки томонлама градиент схемаси. Вертикал чизиқ сариқлик моддаси камайишини билдиради (вегетатив кутбдан анимал кутбга). Қийшиқ чизиқ дорсовентрал градиентни билдиради (А.Дальк, 1938 бўйича).

қоидадир. Чайлд ва унинг издошлари юксак ҳайвонлар эмбриони ҳақида ҳам фикр юритишган. Физиологик градиентларнинг эмбрион ҳужайраси ва тўқимасидаги дифференциацияни сифат ўзгаришларга боргунча топиш мумкин. Шундан кейин физиологик градиентни бутун эмбрионда эмас, балки органлар ҳосил бўлишида кузатиш мумкин. Чайлд назариясига кўра, градиент ҳужайра дифференциацияси ва морфогенезига кузатилади. Баъзан тухум ҳужайра гонадага ёки фолликулага бир томони билан ёпишгани учун градиент пайдо бўлади. Чайлднинг «Тузилиш режаси ва ривожланиш муаммолари» (1941) китобида кўплаб градиентлар ҳақида фикр юритилган ва улар алоқасининг бузилишларини сабаблари таҳлил қилинган.



95-расм. *Paramecium caudatum* сезгирлиги (Ч.Чайлд, 1926 бўйича).  
 А-Г-ультрабинафша нур таъсирида; Д,З-метил кўкининг таъсирида;  
 И,К-КС; Л,М-кислород этишмовчилигининг таъсирида.



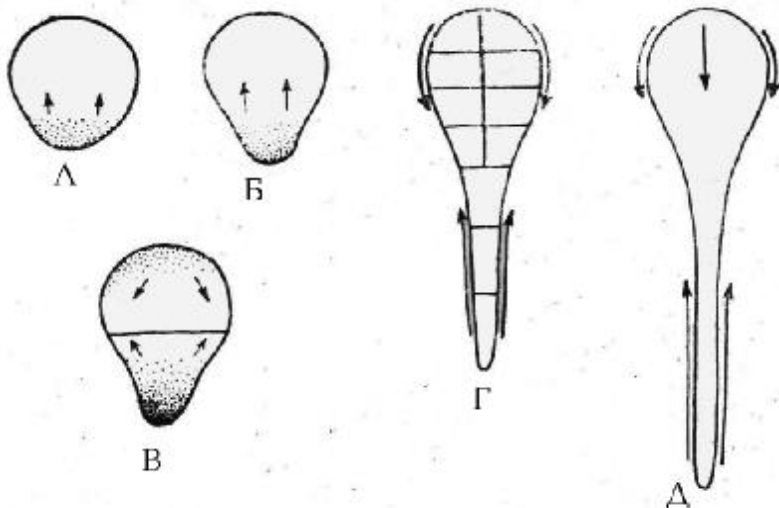
#### **Ч.Чайлд назарияси асосида эмбрионал ривожланиш ҳодисаси. Доминант соҳа**

Ч.Чайлд ва унинг издошлари (А.В.Беллами) градиент назариясини эмбрионал ривожланиш ҳодисасига қўладилар. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида шакл ҳосил бўлиши ва бошқа жараёнлар физиологик градиентга боғлиқ бўлади. Дастлаб гавданинг турли қисмлари ўртасида миқдор жиҳатдан фарқлар пайдо бўлишидан олдин сифат жиҳатидан фарқлар пайдо бўлади. Ҳар хил структуралар, морфологик дифференциациялар миқдор жиҳатидан фарқлар асосида физиологик градиент даражасида пайдо бўлади. Маълум участканинг юксак даражада доминантлиги кўшни участканинг дифференциациясига таъсир этади.

Чайлд фикрича, полярлик ва симметрияликнинг пайдо бўлишига ташқи муҳит омиллари таъсир этган. Ташқи муҳит омиллари таъсирида модалар алмашинуви даражасида фарқлар пайдо бўлади. Бундай миқдор ўзгариши сифат ўзгаришларига олиб келади. Чайлд бунга кўнғир сув ўтининг (*Fucus*) тухум ҳужайрасини мисол келтиради. Унинг тухум ҳужайраси ривожланишгача шар шаклида бўлади. Ривожланишнинг дастлабки белгиси тухумнинг маълум қисмининг бужмайиши, қатла ниши ҳисобланади. Бу бужмайиш тухумнинг таркибини ўзгартирмайди (96-расм). Тухумнинг шу жойи чўзилиб, ўсма ҳосил қилади. Бу ўсма бирламчи ризоидга, бошқа қисми талломга айланади. Бундай иккита ҳужайранинг ҳосил бўлиши иккита градиент ҳосил бўлишига олиб келади.

Чайлд аниқлашича, ташқи муҳитнинг ҳар хил омиллари *Fucus* тухумида градиент ҳосил бўлишига олиб келади. Агар тухумнинг бир томонида ёруқлик етишмаса, ризоид бошқа томонидан ҳосил бўлади. Электр токи таъсир эттирилганда ризоид анод томонидан ҳосил бўлади.

Полихетлар, немертинлар ва денгиз типратиканининг оогенезини ўрганиш даврида Чайлд полярлик муҳит омилларининг бир хил таъсир этмаслиги туфайли пайдо бўлишига ишонч ҳосил қилди. Модалар алмашинуви интенсив бўлган тухумнинг қисми анимал қутб, унинг қарама-қарши томони эса вегетатив қутбни ҳосил қилади. Бақа тухумининг анимал қутби фалликулага артериал қон томир кирган томонидан ҳосил бўлади (97-расм). Полихетлар тухуми қисқа оёқ билан субстратга ёпишади, ядроси қарама-қарши томонда жойлашади. Ооцит полярлиги озиқ модаларнинг тухумга кириши билан исботланади. Бу озиқ



96-расм. *Fucus* сувўти ривожланишининг ҳар хил босқичларида градиент ҳосил бўлиши (Ч.Чайлд, 1941 бўйича).

А-ривожланишнинг дастлабки ва Б-кейинги босқичларида ризоиддан бошлаб градиентнинг пасайиб бориши; В-икки ҳужайрали босқичи; Г,Д-ривожланишнинг кейинги кўп ҳужайрали босқичи. Градиент йўналиши стрелка билан кўрсатилган.

моддалар тухумдон деворидан ёки кўчиб юрувчи озикдантирувчи ҳужайралар орқали келади. Ўсаётган ооцитга кислород ва карбонат ангидрид миқдорининг фарқи ҳам таъсир этади. Полярликнинг муҳим хусусияти поляр танача (йўналтирувчи танача) ҳосил бўлишидир.

Гидромедузалар (*Phialidium*) ооцитида анимал-вегетатив қутблар оксидланиш-қайтарилиш градиенти билан аниқланади. Ҳар хил заҳарлар таъсирида бақа тухумида анимал-вегетатив градиент сезгирлиги аниқ билинади. Уруғланишдан кейин градиентни топиш мумкин. Бластула даврида олдинги градиент билан биргаликда бластопор лаби соҳасида ҳам градиент ҳосил бўлади. Гастрүляция даврида анимал томондаги физиологик фаоллик пасаяди ва бластопор соҳасидаги градиент фаоллашади. Градиент системаси мураккаблашиб боради.

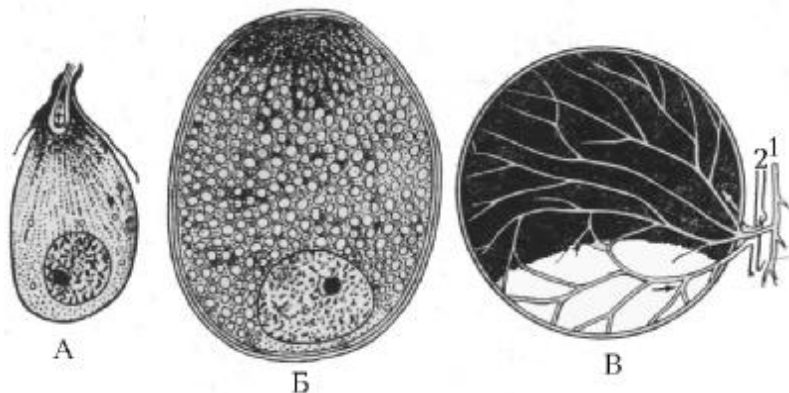
Доминант соҳанинг қўшни участка дифференциациясига таъсири ривожланишнинг ҳар хил босқичларида ҳар хил бўлади.

Шундай қилиб, Чайлд назариясининг мазмуни шундан иборатки, ташқи муҳитнинг ҳар хил омиллари тухум ва эмбрионда миқдор ўзгаришларни ҳосил қилади. Бу эса сифат жиҳатдан

фарқлар пайдо бўлишига олиб келади. Дифференциациянинг ўзига хос хусусияти физиологик фаоллик билан боғлиқ. Юксак фаол қисм доминант соҳа деб аталади.

Чайднинг физиологик қарашлари Шпеманнинг морфологик тадқиқотларига зид келмайди. Биокимёвий тадқиқотлар ҳам Чайднинг градиент назариясини асосан тасдиқлайди. Масалан, градиент амфибияларда гастрүла босқичида ҳар бир қисмнинг нафас олишини бошқаради. Нафас олишнинг максимал интенсивлиги бластопор лабининг дорсал соҳасида, яъни Шпеман бўйича, ташкилий марказда, Чайлд бўйича, доминант соҳада кузатилган.

П.П.Иванов (1949) аниқлашича, амфибияларда гастрүляциянинг бошида углеводлар сарфи ошган. Углевод алмашинуви эмбрионнинг елка томонида қорин томонига нисбатан кўпроқ сарф бўлган. Оқсил ва РНК синтези майдаланиш даврида содир бўлмайди, гастрүляция бошланиши билан бу моддалар синтези ҳам бошланади. Рибонуклеопроteid синтези сариқлик моддаси ҳисобидан тухумнинг дорсал томонида синтезланади ва дорсовентрал градиент пайдо бўлади. Уруғланган тухумда РНК нинг ани- мал-вегетатив градиентини топиш мумкин. Гастрүляция даврида бу градиентга янги РНК синтези туфайли дорсовентрал градиент ҳам қўшилади. Кимёвий ва физикавий омиллар билан градиентни бузиш ривожланишнинг бузилишига олиб келади.



97-расм. Ооцитда бирламчи поляриликнинг пайдо бўлиши (А.Беллами, 1919 бўйича).

А-полихетда (*Sternaspis*) дастлабки ва Б-етилган ооцитнинг пайдо бўлиши; В-*Rana pipiens* да етилган ооцитнинг пайдо бўлиши. 1-артериал қон томир; 2-вена қон томири.

## **Эмбрион градиент системасининг бузилиши нималарга олиб келади?**

Ч. Чайлд ва унинг издошлари градиент шакл ҳосил бўлиш жараёнининг бошқаришини тажрибалар йўли билан исботлашга ҳаракат қилдилар. Градиентлар системасининг бузилиши шакл ҳосил бўлиши жараёнининг бузилишига олиб келади. Гидромедузалар эмбрион ривожланишига заҳарли моддаларнинг таъсири ўрганилди. Нормал ривожланишда униполяр иммиграция кузатилади. Заҳарли моддалар таъсирида мультиполяр иммиграция содир бўлади. Бунда иммиграцияланаётган ҳужайралар сони ортиб, бир қаватли энтодерма ўрнида ҳужайраларнинг зич қоплами ҳосил бўлади. Ҳосил бўлаётган личинка бўйига ўсмасдан, субстратга ёпишади ва битта эмас, бир нечта пояча ҳосил қилади.

Физиологик градиент ривожланиш даврида асосий вазифани бажаришини исботлаш мақсадида кўплаб тажрибалар ўтказилган. Ф.Г. Жилькрис (1929,1933) амфибиялар тухумида дастлабки градиентни кучайтириш ёки пасайтириш бўйича тажрибалар ўтказди. Ҳарорат ривожланишни тезлаштириши ёки секинлаштиришини билган ҳолда уни ўзгартирган. Ривожланишнинг дастлабки даврида ҳарорат оширилса, ҳосил бўлаётган бластомерлар йирик бўлишини аниқлади. Натижада гастрюляция даврида аномалия содир бўлиб, бош қисми ўзгаради. Жилькрис тритон эмбрионини бластула даврида алюминий пластинкалар ўртасига қўйди. Бу пластинканинг бири қиздирилган, иккинчиси эса совутилган эди. Эмбрион ана шундай ҳолатда икки кун қолдирилиб, кейин нормал шароитда сақланган. Ҳарорат градиенти шундай ҳосил қилиндики, қиздирилган пластинкага эмбрионнинг ўнг ёки чап томони, совуқ пластинкага иккинчи томони жойлаштирилади. Натижада нормал ривожланиш бузилди. Бундай ҳолатларда баъзан қўшимча нерв пластинка ҳам ҳосил бўлади. Бу қўшимча нерв пластинканинг гистологик тузилиши нормал нерв системадан фарқ қилмайди. Қиздирилган томондан ҳосил бўлган бош ва орқа томони маълум даражада каттароқ бўлади.

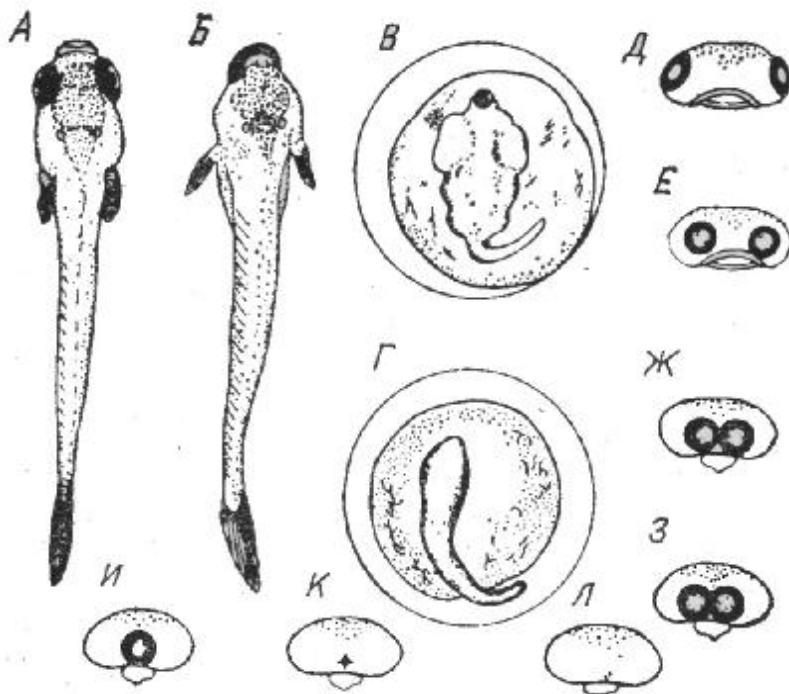
Демак, ҳарорат градиенти қўшимча тузилма ҳосил бўлишига олиб келади, бу эса физиологик фаоллик градиентининг ўзгаришига олиб келади. Бир бутун эмбрионда ҳароратнинг фарқ қилиши бу ҳодисага сабаб бўлади. Агар эмбрионда бир хил ҳароратни юқори ёки паст даражада ўзгартирилса, бутун ривожланиш ўзгариши мумкин эди. Баъзи тадқиқотчиларнинг фикрича, нейруляциянинг бузилиши, яъни шу даврда ҳужайралар

тақсимланишида бузилиш содир бўлиши, қўшимча орган пайдо бўлишига олиб келади. Бошқа тадқиқотчилар ҳосил қилинган ҳарорат градиенти дифференциация жараёнининг ўзгаришига олиб келади, деган мулоҳазаларни айтмоқдалар.

Принципиал жиҳатдан шунга ўхшаш натижаларни В.Фогт ҳам олган. Унинг тажрибасида махсус камера кумуш пластинка билан икки қисмга ажратилган. Пластинкадаги айлана тешикка амфибия эмбриони жойлаштирилган. Камеранинг бир бўлагига  $2+5^{\circ}\text{C}$  ли сув, иккинчи бўлагига  $19+22^{\circ}\text{C}$  ли сув бориб туради. Ана шундай сунъий ҳосил қилинган паст ҳароратли градиентда ривожланиш секинлашади. 3-4 кундан кейин нерв найи ҳосил бўлган, ривожланиши секинлашган эмбрион нормал шароитга қўйилади. Натижада эмбрионнинг бир томонида нерв пластинкаси ҳосил бўлган, иккинчи томонида эса ҳали нейруляция бошланмаган бўлади. Фогт тажрибасининг Жилькрисст тажрибасидан фарқи шундаки, эмбрионнинг қиздирилган ва совуқ қисмларининг чегараси катта бўлади. Шунинг учун бўлакларнинг ривожланиши ўртасидаги фарқ катта бўлади. Витал бўёқ ёрдамида аниқланишича, гастрюляция жараёни қиздирилган томонда нормал ўтади, совуқ томонда эса ҳужайра материали кам сарфланади. Физиологик градиент назарияси тарафдорларининг фикрича, В.Фогт тажрибасида ҳам физиологик жараёнлар фаоллиги ўзгарган, агар эмбрионнинг ҳамма қисми бир хил қиздирилганда ёки совутилганда, дифференциация жараёни ҳам бир хил содир бўларди.

Чайлд назариясининг тўғрилигини исботлаш учун бошқа маълумотлардан ҳам фойдаланиш лозим. Жумладан, Жилькрисст тажрибасида шароитни шундай ўзгартирдики, ҳарорат анимал - вегетатив қутбларда фарқ қиладиган бўлди. Агар анимал қутбда юқори ҳарорат, вегетатив қутбда паст ҳарорат ҳосил қилинса, боши йирик эмбрион ривожланади. Агар тажрибада вегетатив қутб қиздирилиб, анимал қутб совутилса, кичик бошли эмбрион ривожланади. Шунингдек, эмбрионга кимёвий моддалар таъсири ҳам синаб кўрилган. Бундай тажрибалар балиқлар ва амфибиялар эмбрионида гастрюляциягача ўтказилган. Тажриба учун магний хлориднинг шундай концентрацияси танланганки, унда эмбрионнинг бирор қисми зарарланмайди, органлар зарарланиши мумкин эмас, чунки бу босқичда ҳали органлар ҳосил бўлмайди. Бундай ҳолатда фақат физиологик фаоллик пасаяди. Бундай тажрибалар натижасида бошнинг олдинги қисми яхши

ривожланмайди, кўзлар бир-бирига яқин жойлашиши ёки қўшилиб битта кўз ҳосил бўлиши мумкин (циклопия) (98-расм). Ҳайвоннинг оғзи ривожланмаслиги мумкин. Бундай ҳолатлар табиий муҳит омилларининг бузилиши туфайли ҳам содир бўлиши мумкин.



98-расм. *Fundulus heteroclitus* да бош оддинги қисми ривожланишининг секинлашиши (Ж.Гексли, Г.де Бер, 1934 бўйича).

А-нормал эмбрион; Б-циклопия; В-кўзнинг кичиклашган циклопияси; Г-анофтальмия; Д-Л-бошнинг оддинги томондан нормал кўриниши ва бош ривожланишининг ҳар хил даврлари.

#### Ч.Чайлд назариясининг эмбриология ривожланиши учун аҳамияти

Физиологик фаоллик даражасида миқдорий фарқлар ооцит-да ташқи муҳит омиллари таъсирида пайдо бўлади. Бундай фарқлар кейинчалик сифат жиҳатдан фарқларга олиб келади.

Градиент назарияси бир кўринишда Шпеманнинг индукция назариясининг физиологик тасдиғи сифатида қабул қилинди. Шпеман қарашларидаги бластопор лаблари ташкилий марказ бўлса, Чайлд қарашларида доминант соҳа ҳисобланади. Аммо эмбрион маълум қисмининг физиологик фаоллиги индуктор иштирокисиз пайдо бўлади. Градиент система эмбрион ривожланиши даврида ўзгариб, янги-янги градиент системалар пайдо бўлади.

Чайлд назариясини индивидуал ривожланишда қўллаш эмбриологиянинг морфологик йўналиши учун прогресс бўлди. Чайлд назариясини эмбриологияда қўллаш бўйича олиб борилган урунишлар шуни кўрсатмоқдаки, эмбрион ривожланиши даврида физиологик градиент системаси ўзгариб боради. Бундан градиент назариясини ривожлантириш керак эмас ва бу назария индивидуал ривожланишнинг ягона назарияси бўлади, деган хулоса келиб чиқмайди. Бу назариянинг ҳали кўплаб мунозарали ва ҳал этилмаган томонлари бор.

Чайлднинг асосий мулоҳазаларидан бири шуки, ҳар хил омилларнинг зарарловчи таъсирини ихтисослашмаган градиент тушунчасига келажакда маълум ўзгартиришлар киритилиши лозим. Ўлим билан тугайдиган морфологик ўзгаришлар зарарловчи агент табиатига боғлиқ. Бундай таъсирларга, айниқса, биологик фаол моддалар (фитонцидлар, антибиотиклар) киради.

Айрим тажрибаларнинг натижалари Чайлд назариясига мос келмайди. Жумладан, кўпчилик эмбрионда физиологик градиентни организм интеграцияси бошлангандан кейин топиш мумкин ёки эмбрионнинг қисмлари фарқланиши сифат даражасига етгандан кейин физиологик градиент пайдо бўлади. И.И. Вержбицкая (1958) тажрибаларида денгиз типратикани эмбрионида 8 та бластомер ҳосил бўлгунча градиент пайдо бўлмаган.

Чайлд назарияси, айрим камчиликларига қарамай, кўплаб физиологик тажрибаларга асосланган умумбиологик аҳамиятга эга бўлган назария ҳисобланади.

Чайлднинг доминант соҳа назарияси ва Шпеманнинг ташкилий марказ назарияси бир-бирини тўлдиради. Аммо Чайлд бундай таққослашга рози бўлмасди. Ташкилий марказ ҳақидаги қарашларни Чайлд нотўғри деб тушунади ва унинг таъсирини эмбрион мураккаблашувининг бир босқичи, деб билади.

Чайлд индукция даврида индукцион эффект таъсиротни қабул қилаётган системанинг ҳолатига боғлиқ, деган хулоса тарафдоридир. Нормал ривожланишда детерминация ташкилий марказга боғлиқ эмас.

Шундай қилиб, Чайлд назарияси эмбриология учун катта аҳамиятга эга бўлди. Аммо бу назариянинг генетика билан боғлиқлиги ҳозиргача ўрганилмаган. Биокимёвий усуллар ёрдамида градиентни ўрганишга оид ўтказилаётган тажрибаларнинг камчиликлари келажакда бартараф этилиши лозим.

Организм интеграциясининг ҳар хил томонларини ифода-лайдиган бир неча майдон назариялари яратиш мумкин ва зарур. Жумладан, электр потенциали майдони, ҳужайра ишлаб чиқарадиган нур энергияси майдони, оқсил денатурацияси майдони, мембрана таркиби майдони назариялари ва бошқалар. Бу майдон назариялари ривожланаётган организм бир бутунлигини чиқурроқ тушунишга ёрдам беради. Ҳар хил йўналишлар бўйича ишлаётган эмбриологлар ҳужайра майдонига оид бир қанча фикрлар айтишган.

Ч. Чайлднинг физиологик градиент назариясини майдон назарияси деб аталса ҳам бўлади. Организмнинг эгаллаб турган жойи майдон, гавда ўқи эса градиент ҳисобланади (П.Г.Светлов). Майдон ва градиент қиёсий тушунчалар бўлиб, ҳар иккаласи ҳам организм бир бутунлиги ва унинг интеграцияси билан боғлиқ (И.А.Аршавский).

Чайлднинг майдон назариясини ривожланаётган организмнинг бир бутунлигининг динамикаси назарияси, деб аташ ҳам мумкин.

П.Г.Светлов эмбриологияга қўзғалиш, тормозланиш каби физиологик тушунчаларни киритиш зарурлигини исботланган ягона эмбриолог ҳисобланади. Унинг фикрича, ривожланаётган организм қисмлари ўртасида кимёвий боғлиқлик бор. Ҳужайра секретари бошқа ҳужайрага таъсир этиши мумкин. Гормонлар шундай хусусиятга эга. Светлов фикрича, эмбрионнинг бир қисмининг модалари бошқа қисмига қитиқлагич сифатида таъсир этиши мумкин. Бундай маълумотлар эмбриологияда кўплаб учрайди. Жумладан, Г.А. Бузников ва Т. Густафсонларнинг эмбрионнинг дастлабки даврида медиаторларнинг таъсирига оид маълумотлари бунга мисол бўлади. Нерв системаси бўлмаган организмларда таъсирот ҳужайрадан ҳужайрага ўтади. Светлов майдони ҳужайра ҳаёти ва унинг ўзаро таъсири билан аниқланадиган омил ҳисобланади. Унинг фикрича, тараққиётга оид ҳар қандай назария 3 та асосий принцинга: ҳар қандай босқичдаги организмнинг бир бутунлиги; тараққиётнинг тезлиги; ҳар қандай морфогенетик жараённинг давригига асосланиши лозим.



К. Уоддингтон (1974) фикрича, «...биологлар морфогенетик майдон борлигини бундан бошқача тушунтира олмадилар. Чунки майдон ҳосил бўладиган тузилманинг қиёфасини белгилайди. Майдон сўзи мавҳум бўлиб кўринади. Чунки унда қайдайдир ички куч бор. Биологик ҳодисаларда бу қандай куч эканлигини аниқлаш лозим».

Эмбриологияда майдон, градиент гипотезаларининг пайдо бўлиши эмбриологик ҳодисаларни фақат таҳлил қилиш орқали тушунтириб бўлмаслигидан далолат беради. Ривожланаётган эмбрион бир бутунлигини билиш учун махсус усул ва таҳлил зарур бўлади. Айни пайтда эмбриологияда пайдо бўлган яқин ва узоқ масофадан бошқариш механизми (Т.Ямада), позицион ахборот (Л.Вольперт), орган майдонининг икки ўлчамли модели (П.Френч, Б.Брайент) шулар жумласидандир.

Л.Вольперт гипотезаси ривожланаётган организмда қандайдир морфоген градиент модда бўлиб, у ривожланиш жараёнига таъсир этишига асосланади. Бу жараёнда ҳужайра махсус ахборотларга асосланиб иш кўради.

Френч ва Брайент гипотезаси ҳашаротлар ва амфибияларда имагинал дискнинг регуляцион жараёнлари таҳлилига асосланади.

Кейинги йилларда морфогенезга таъсир этадиган вектор майдони гипотезаси яратилмоқда. Бу гипотезанинг асосини математикларнинг доимий ва доимий бўлмаган таркибий қисмларга оид назариялари ташкил этади.

Морфогенетик жараёнларнинг организмга тарқалишига оид математик А.Тьюринг модели абстракт моддаларнинг физико-кимёвий жараёнларда ўзаро таъсирига асосланади. Унинг таклиф этган моделидан мезодермал сомитлар, умуртқалар, гавда юзаси ҳосил бўлишида фойдаланиш мумкин.

К.Хакеннинг (1980) синергетикага оид гипотезаси ривожланишни математик усул билан тушунтиради.

Шундай қилиб, ҳар хил динамик системалар топологияси, бошқарилиши соҳасида математиканинг тараққиёти бир қанча эмбриологик ҳодисаларни бир бутун ҳолда ўрганиш имконини бермоқда.

Ҳар хил майдон назариялари таҳлили уларнинг бирортасини индивидуал ривожланиш учун қабул қилишга бизни ишонтира олмайди. Аммо шу нарсага ишониш мумкинки, майдон тушунчаси тасодифан қабул қилинмаган. Эмбрион ҳақидаги ҳар қандай тушунча унинг ҳамма босқичларида маълум даражада

интеграллашган ва бир бутунлигига асосланади.

Демак, организмнинг бир бутунлиги, ривожланишнинг бир бутунлиги ҳақидаги ҳозирги замон концепциялари тараққиётнинг маълум томонларини ифодалайди, холос. Шунинг учун келажакда бу соҳадаги тўлиқ ва ҳар томонлама илмий жиҳатдан асосланган ягона назария яратилиши лозим.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Организмнинг бир бутунлиги деганда нимани тушунасиз?
2. Организм бир бутунлигининг ўзгариши нималарга олиб келади?
3. Эмбрионал майдон деганда нимани тушунасиз?
4. А.Г. Гурвич гипотезасининг моҳиятини айтиб беринг.
5. П. Вейс гипотезасининг моҳиятини тушунтиринг.
6. Н.К. Кольцов гипотезаси нималарга асосланади?
7. Физиологик градиент нима?
8. Ч.Чайлднинг физиологик градиент назариясининг моҳиятини тушунтиринг.
9. Доминант соҳа нима?
10. Доминант соҳа ва индукция ўртасида қандай ўхшашлик ва фарқлар бор?
11. Ч.Чайлд назарияси асосида эмбрионнинг ривожланиши деганда нимани тушунасиз?
12. Эмбрион градиент системасининг бузилиши нималарга олиб келади?
13. Ф.Жилькрест ва В.Фогт тажрибаларини айтиб беринг.
14. Ч.Чайлд назариясининг аҳамияти нималардан иборат?
15. Эндокринология нимани ўрганади?
16. Интеграция нама?
17. Топология нима?
18. Биофизика нимани ўрганади?
19. Синергетика нимани ўрганади?

## 11-БОБ. ОРГАНИЗМ РИВОЖЛАНИШИ ВА МУҲИТ

К.Ф.Вольф, Х. И.Пандер, К.М.Бэр асос солган классик эмбриология ва А.О.Ковалевский, И.И.Мечников асос солган солиштирма эмбриология ривожланаётган организмга ташқи муҳит омиларининг таъсирини ўрганади.

XIX асрнинг охири ва XX асрда асос солинган экспериментал эмбриология мактаблари вакиллари организм ривожланишида ташқи муҳит омиларининг аҳамиятига эътибор бермадилар (Шпеман, Герстадиус мактаби вакиллари) ёки айрим тадқиқотлар олиб бордилар, холос (В.Ру, П.П.Иванов). XX асрнинг бошларида кўплаб тадқиқотчилар эмбрионал ривожланиш даврида тортишиш кучига, осмотик босимга, муҳитнинг газлар таркибига, сувнинг кимёвий таркибига катта эътибор бердилар.

Ривожланиш механикаси назариясининг асосчиси В.Рунинг қарашлари тарихий аҳамиятга эга бўлди. У тухум ичидаги «детерминацияловчи омил» ва «реализацияловчи омилларни» фарқлайди. В.Ру фикрича, ҳайвон организми ривожланишида тўртта давр бор. Эмбрионал ривожланишнинг биринчи даври ирсий омиллар билан белгиланади, иккинчи давр, бир томондан ирсий омиллар билан, иккинчи томондан, ташқи муҳитнинг қўзғатувчи омили билан белгиланади. Бу даврда органлар ички омиллар таъсирида ривожланади, аммо баъзи органлар дифференциацияси туфайли трофик қўзғатувчи омил таъсири бошланади. Учинчи давр фақат ташқи муҳит омиллари билан белгиланади. Баъзи органлар гипертрофияга учраса, баъзилари атрофияга учрайди. В.Ру бу даврда трофик қўзғатувчига катта эътибор беради. Қарилик тўртинчи давр ҳисобланади.

XX асрнинг 40-йилларида ҳайвонлар ривожланишида ташқи муҳит омиллари таъсирига катта эътибор берилди. Бу тадқиқотлар биология фанларининг ҳамма соҳалари учун муҳим аҳамиятга эга бўлиб, организм ривожланиши ва бутун онтогенезини бошқариш имкониятини ҳам беради. Ҳайвонлар онтогенезини даврларга бўлишга оид кўплаб назариялар яратилди. Натижада эмбрионал ривожланишда ташқи муҳит омилларининг вазифасини ўрганиш бўйича эмбриологиянинг янги йўналиши пайдо бўлди. Шундай қилиб, эмбрион иммунитет, радиобиология каби эмбриологиянинг замонавий соҳалари пайдо бўлди.

## Ривожланиш учун зарур бўлган ташқи муҳит омиллари

Эволюция жараёнида бир турга кирадиган организмларнинг келиб чиқиши маълум яшаш муҳитига мосланиш, мутациялар содир бўлиши каби омиллarga боғлиқ. Ҳар хил турга кирадиган организмлар турли ўзгарувчанлик ва муҳит ўзгаришларига физиологик жиҳатдан мослашади.

8 миллион йиллар давомида леш балиғи деярли ўзгармаган. Аммо леш балиғи ҳар хил муҳит шароитларига тез мослашадиган балиқ ҳисобланади. Бундай мосланиш бу балиқда ирсий жиҳатдан наслдан наслга ўтади. Бир хил шароитга эга бўлган сувда ҳар хил турга кирадиган организмлар яшайди. Аммо бир хил шароит турли хил турларга кирадиган организмларга бир хил таъсир этмайди. Ҳайвонларнинг тухуми ва эмбриони ҳар хил бўлади. Эволюция жараёнида ҳар хил ҳайвонлар турлича ривожланиш йўлини танлаган. Бир ҳайвоннинг ривожланиши учун оптимал бўлган шароит бошқа тур индивидлари учун нейтрал ёки зарарли бўлиши мумкин. Эволюция жараёнида организмнинг ташқи муҳитга муносабати, ирсият, ўзгарувчанлик, табиий танланиш қонуниятларига жавоби ўзгариб боради. Бунга сабаб турларнинг турли-туманлиги, ирсият ва ўзгарувчанлик қонуниятлари ҳар бир турда ўзига хослиги ҳисобланади. Ҳар хил организм ҳужайрасидаги протоплазма бир хил моддалардан тузилган. Бу моддаларга ҳар хил турга кирадиган организмлар турли муносабатда бўлади. Кўп-лаб организмлар онтогенезининг ҳар хил босқичларида яшаш муҳитини ўзгартириши мумкин. Масалан, баъзи ҳашаротларнинг личинкаси ва ғумбаги сувда ёки тупроқда, жинсий вояга етган босқичи ҳавода яшайди. Бундай яшаш муҳитининг ўзгариши балиқлар, қушлар ва сут эмизувчилар ривожланишида ҳам учрайди. Аниқланишича, ҳар бир даврда мосланишнинг организм тузилиши, физиологияси, хулқ-атвори билан боғлиқ бўлган ўзига хос хусусиятлари намоён бўлади. Ҳайвонлар ривожланиши даврида баъзи вазифаларнинг ўзгариши ва шунга боғлиқ ҳолда ташқи муҳит омилларига мосланишининг ўзгариши кузатилади. Суякли балиқлар эмбрионида бирламчи нафас олиш органи сариклик халтасидаги томирлар системаси ҳисобланади. Эмбрионал давр тугаши билан томирли система редукцияга учрайди. Шундан кейин сом балиқларида нафас олиш кўкрак сузгичларидаги қон томирлари орқали амалга ошади. Личинка эркин яшайдиган бўлгандан

кейин жабра орқали нафас олиш амалга ошади.

Амфибиялар личинкасида бирламчи нафас олиш сариклик халтасининг томирлари орқали, кейин ташқи жабралар орқали амалга ошади. Кейин нафас олиш жабра, жинсий вояга етганда ўпка орқали амалга ошади. Тур эволюцияси даврида ўзгарган ташқи муҳит омилларига мосланиш эволюциянинг маҳсулидир. Онтогенез даврларининг функционал ва экологик ўзига хослиги провизор органларнинг келиб чиқиши ва алмашинуви билан боғлиқ. 1963 йилда Н.Л.Гербельский провизор органларнинг организм ривожланишига мос равишда ўзгаришини онтогенезда филогенетик адаптациянинг намоён бўлиш жараёни деб атади. Личинканинг қобикдан чиқишига ёрдам берадиган моддалар ишлаб чиқарадиган безлар ва эмбрион ривожланиши ўртасидаги нисбат бунга мисол бўлади.

Ҳайвонлар эмбрионал ривожланиши даврида ташқи муҳит билан алоқасини узмайди, доимий моддалар ва энергия алмашинуви содир бўлиб туради. Ривожланаётган организмда доимий деструктив ва структуравий қайта қуриш жараёнлари содир бўлиб туради. Бу ўзгаришлар атом, молекула, ҳужайра даражаларида амалга ошади.

Қандай шароитларда эмбрион ривожланишини ўрганиш мумкин? Бу 1) ҳарорат; 2) сувда, қуруқликда яшайдиган ҳайвонлар тухуми учун ҳавонинг намлиги, сувнинг кимёвий таркиби; 3) эмбрион яшаётган муҳитдаги кислород, карбонат ангидрид ва бошқа газлар таркиби ва миқдори; 4) атмосфера босими; 5) ёруғлик энергияси ва бошқа омиллар таъсирида эмбрион ривожланишини ўрганиш мумкин. Эмбрион ривожланиши учун зарур экологик омилларнинг минимум, оптимум, максимум чегаралари бўлиб, улар ҳар бир тур эмбрионига турлича таъсир этади. Шундай омилларга ҳарорат мисол бўлади. Ҳарорат биринчи навбатда моддалар алмашинувида таъсир кўрсатади. Ҳароратнинг минимум ва максимум чегараси эмбрионга салбий таъсир этади. Жумладан, бақа тухуми 20°C да нормал тараққий этади. 15°C да тараққиёт секинлашади. Ҳар бир тур индивидларининг нормал тараққиёти учун оптимал ҳарорат мавжуд. Лосос балиқлари ноябрда тухум қўяди, май ойида личинка очиб чиқади. Улар учун минимум ҳарорат -4°C, максимум +9 +10°C. Товуқ тухуми учун оптимум ҳарорат +38 °C (99-расм).

Баъзи олимларнинг фикрича, қушлар эмбрионал ривожланиши даврида ҳарорат бир хил бўлмаслиги керак. Ҳар хил нурларнинг тўлқин узунлиги ҳам ривожланишга таъсир этади. Қуёш-

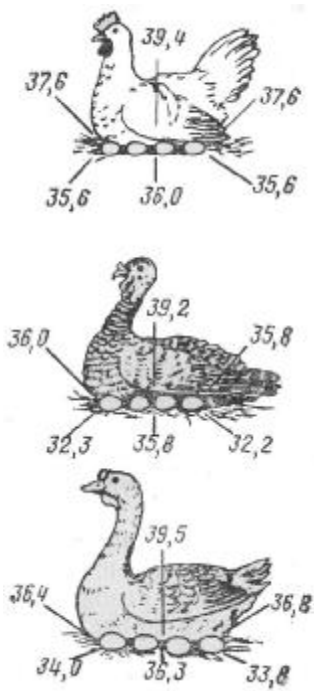
нинг бинафша ва кўк нури ривожланишни тезлаштиради, қизил нурлар секинлаштиради. Аммо булар умумий қонуният эмас. Бундан ташқари, муҳитнинг кимёвий таркиби, концентрацияси ҳам тараққиёт учун муҳим аҳамиятга эга. Баъзи ҳайвонлар ривожланиши учун кислород зарур бўлса, баъзилари учун шарт эмас. Масалан, аскарида ва бошқа паразит чувалчанглар тухумининг тараққиёти даврида кислород бўлмаса, ривожланиш тўхтайдди.

### Тухумлар эволюцияси

Ҳар қандай организм ривожланишининг турли босқичларида у ёки бу даражада ташқи муҳит билан боғлиқ бўлади. Организм маълум вақт ташқаридан озика қабул қилмасдан яшаши мумкин, бу даврда организм ташқи муҳит билан диссимилияция жараёни орқали боғланади.

Ҳозирги яшаб турган организмларнинг ҳаммаси ташқи муҳитнинг маҳсули ҳисобланади. Организмлар эволюцияси уларнинг ўзаро ва анорганик муҳит билан алоқасининг йиғиндисидир. Организмларнинг ўзгарувчанлиги ва табиий танланиш организмларнинг ташқи муҳитга боғлиқлигининг натижаси ҳисобланади. В.И. Вернадский (1926) фикрича, ҳаёт ташқи муҳит омилири маҳсулидир. Атмосферадаги газлар таркиби биоген йўл билан келиб чиққан. Океанлар, гидросфера, литосфера, тузлар концентрацияси, рН ва бошқалар ҳам ҳаёт билан боғлиқ. Организм, унинг эмбриони ва ташқи муҳит метаболизм асосида бир-бири билан боғланган. Бир хил элементлардан табиатда ҳар хил организмлар ташкил топади.

Эволюция жараёнида организмларнинг ташқи муҳитдан эмансипацияси содир бўлган. Протоплазманинг ҳар хил реакциялари пайдо бўлиб, табиий тараққиёт давомида табиий тан-



99-расм. Ривожланаётган товуқ тухумининг ҳарорат градиенти (Ф.Г.Жилькрест, 1929 бўйича).

ланишнинг мосланиш, жумладан, эмбрионал мосланиш шакли пайдо бўлиб, эмбрионнинг ташқи муҳит билан бевосита алоқаси узилган. Ҳайвонларнинг тухум пўсти шундай йўл билан пайдо бўлган. Эмансипацияга кўплаб паразит чувалчанглarning эмбрионал ривожланиши яққол мисол бўлади. От, чўчқа ва одам аскаридаси ташқи муҳитнинг кўплаб омилларига чидамли бўлади. М.М.Завадовский (1914) аниқлашича, от аскаридаси 3 кун давомида формалинда, 14-20 кун глицеринда, 14-80 кун ксиллда, 9 кун бензолда, 1 кун HCl да, 5 кун HNO<sub>3</sub> да яшай олади. Концентрилланган H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> тухумни тезда эритиб юборади. HgCl<sub>2</sub>, CuSO<sub>4</sub>, HCl ва KOH аскарида тухумининг ривожланишини тезлаштиради. Чунки бу моддалар тухум учун зарур бўлган кислоталар билан нафас оладиган микроорганизмларни қабул қилади. Тухум пўстидан ичкарига ёки ичкаридан ташқарига H<sub>2</sub>O, CO<sub>2</sub> ва O<sub>2</sub> эркин кириб, чиқиб туради. Аскарида тухумидан личинка чиқишигача ташқаридан фақат сув ва кислород кириши зарур. Бу паразит ҳайвонлар учун хосдир. Аскаридалар тухумининг уруғланиши хўжайиннинг ичак системасида амалга ошади. Ичакларда кислород бўлмайди, шунинг учун ривожланиш ҳам давом этмайди. Тухум ташқи муҳитга кўплаб кераксиз моддалар билан биргаликда чиқади. Эволюция жараёнида тухумда зарарловчи моддалардан ҳимоя қилувчи модда ҳам пайдо бўлган. Бу модда тухумнинг қобиғидир. Шунинг учун одам аскаридасининг тухуми ноқулай шароитларда 16 йилгача тириклик хусусиятини йўқотмайди.

Ҳозирги маълумотларга қараганда, уруғланишдан кейин аскарида тухумида кўп қаватли қобиқ ҳосил бўлади. Дастлаб вителлини қават, кейин хитинли ва ниҳоят ички липидли қават ҳосил бўлади. Уларнинг ҳаммаси фибрилли тузилишга эга. Тухум қобиғининг ҳаммаси сувга нисбатан ўзига хос тузилган. Қобиқ тухумни механик шикастланишдан ҳимоя қилади. Улар сув, карбонат ангидрид ва кислородни икки томонлама ўтказди, зарарли ва кераксиз моддаларни ўтказмайди (100-расм).

Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг тухуми ота-онасидан эмбрион ривожланиши учун зарур моддаларни олади (оқсил, ёғ, углевод ва бошқалар). Сув, кислород ва тузларни ташқи муҳитдан олади. Шунинг учун умуртқасиз ҳайвонлар чучук сувларга нисбатан шўр сувларда кўпроқ учрайди. Жумладан, нинатанлилар, бошоёқли моллюскалар, асцидиялар, ковакичлилар ва баъзи чувалчанглар чучук сувларда бўлмайди. Уларни чучук

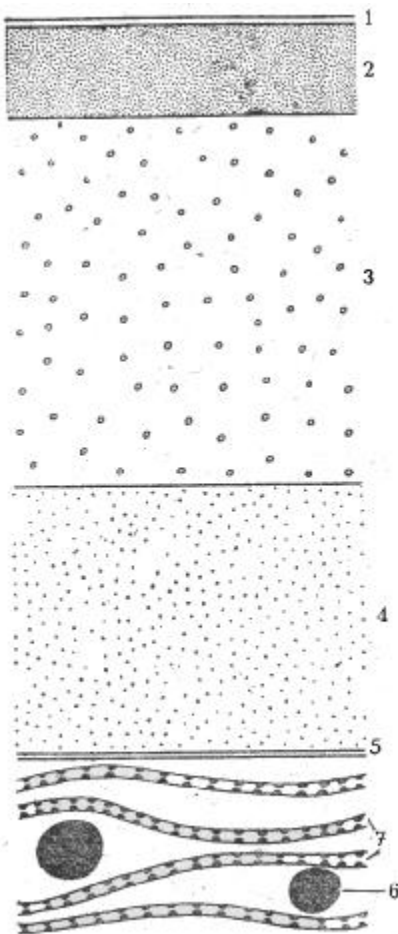
сувларда мослаштириб ҳам бўлмайди. Маълум бўлишича, баъзи моллюскаларнинг жинсий вояга етган вакиллари чучук сувларда яшайди, аммо тухуми бундай сувларда яшай олмаганлиги учун кўпаймайди.

Балиқларнинг тухум ҳужайраси органик ва анорганик моддалар билан нормал таъминланган, аммо сув ва кислородни ташқи муҳитдан қабул қилади. Амфибиялар тухумида ҳам шундай ҳолатни кузатиш мумкин. Юксак умуртқасизлар ва деярли ҳамма *Anapnia* лар эмбриони органик моддалар ва тузлар билан таъминланган. Тухумларнинг ташқи муҳитда эмансипациясининг янги босқичи эволюция жараёнида рептелиялар пайдо бўлиши билан боғлиқ. Уларнинг тухуми эмбрион ривожланиши учун зарур бўлган органик моддалар ва тузлар билан таъминланган.

Баъзи амфибияларда метаморфоз тухумнинг ичида содир бўлади ва тухумдан чиққан бола отаона формаларидан фарқ қилмайди. Қушлар тухумида кераклича органик моддалар, тузлар ва сув бўлади. Сувда яшайдиган қушлар тухумида ривожланиш учун зарур миқдорда сув бўлади.

Шундай қилиб, эволюция жараёнида тухум ва ташқи муҳит ўртасида пайдо бўлган муносабат эмансипация деб аталади.

Тухум йўлида ҳаракатланаётган тухумда эмбрионал ривожланиш тўхтаб қолиши мумкин. Ривожланиш давом этиши



100-расм. Аскарیدا тухум пустининг тузилиш схемаси (А.Бёд, 1971 бўйича). 1-уч қаватли мембрана; 2-вителлини қават; 3-хитинли қават; 4-липидли қават; 5-ҳужайра мембранаси; 6,7-ғадир-будир ЭПР ва кортикал қаватнинг зич гранулалари.



учун нима қилиш керак? Маълум ҳарорат, кислород ва намлик зарур. Бундай шароит деярли ҳамма ҳайвонлар тухумининг ривожланиши учун зарур.

Сут эмизувчилар тухум ҳужайраларида эмбрионал ривожланиш учун зарур бўлган органик моддалар, тузлар, сув, кислород бўлмайди. Тухумнинг ривожланиши она организми билан ўзаро муносабатига боғлиқ. Она организмдан тухумга зарур моддаларнинг келиши эмбрионал ривожланишнинг дастлабки давридан бошланади. Бластоцистанинг бачадон деворига имплантацияланишигача майдаланаётган тухум учун ташқи муҳит жинсий йўллар ҳисобланади.

### **Эмбрионал ривожланиш ва ички муҳит**

Организмнинг ички муҳитига қон, лимфа ва ҳужайралараро суюқлик киради. Эмбрионнинг ички муҳити ҳам унинг бир қисми ҳисобланади. Шунинг учун эмбрионнинг бир қисмини бошқа қисми учун муҳим аҳамиятга эга, деб қараш керак. Кейинги пайтларгача эмбриологияда эмбрион ривожланишми даврида ҳосил бўлган суюқликларга катта этибор берилмас эди. Амфибиялар ривожланишининг саккизта бластомерлик даврида бўшлиқ ва унда суюқлик ҳосил бўлади. Бу бўшлиқ ва суюқлик кейинги ривожланиш учун қандай аҳамиятга эга? Бластула, гастрӯла, перивителлин суюқликлари қандай аҳамиятга эга? Сут эмизувчиларнинг бластодермик халтаси суюқлигининг таркиби ва аҳамияти нималардан иборат? Тухум йўли ва бачадон суюқлиги сут эмизувчилар тухумининг имплантациясигача қандай аҳамиятга эга? Яқин вақтларгача ҳайвонлар эмбриони ривожланишида содир бўладиган бундай ҳодисалар тадқиқотчиларни қизиқтирмади. Ҳатто сут эмизувчилар ва одам эмбриони амнион суюқлигини тиббиёт ва ветеринариядаги амалий аҳамияти номаълум бўлиб қолаверди. Ички муҳитнинг эмбрион ривожланиши учун аҳамияти ўрганилмаганлигини қуйидаги маълумотлардан ҳам билса бўлади.

Баъзи эмбриологлар эмбрион ривожланишида ички муҳитнинг аҳамиятини инкор этса, баъзилари бу соҳада назариялар яратдилар. Шулардан бельгиялик олим А.М.Дальк (1953) трофик эпигенез назариясини яратди. Дальк фикрича, ооцит атрофида қон томирларининг бир хил тарқалганлиги туфайли тухумнинг полярлиги, билатериал симметриялиги келиб чиққан. Ҳар бир муртакнинг дифференциацияси ва ўсиш хусусиятлари уларни

ўраб турган тўқиманинг васкуляризацияси билан аниқланади. Қон томирларининг тармоқланиши охирига етгунча эмбрионнинг ҳар хил қисми қон билан ҳар хил таъминланади. Шунга кўра, эмбрионнинг ҳар хил қисми турли трофик шароитда бўлади. Л.Дальк тухумдан органларнинг ҳосил бўладиган қисмларини тан олмайди. Гавданинг ҳар хил қисмининг биокимёвий хусусиятлари қон айланиши билан боғлиқ.

П.П.Иванов ички муҳитга катта эътибор берди. Унинг фикрича, амфибияларда гастрюляциянинг нормал ўтиши бластоцелдаги суюқликнинг таркибига боғлиқ. Амфибияларда бластуланинг кўп қаватли босқичида турли ҳужайралар ҳар хил муҳитга эга бўлади. Анимал қутбдаги бир қисм ҳужайралар бевосита ташқи муҳит билан алоқада бўлади. Улардан тери ва нерв системаси пайдо бўлади. Ҳужайраларнинг бир қисми ички муҳит босими остида бўлади.

Гастрюляция жараёнида турли ҳужайралар учун турлича шароит пайдо бўлади. Уларнинг бир қисми ташқи муҳит билан, бир қисми гастроцел билан боғланади. Бу ҳужайралар эктодермани ҳосил қилади. Бир қисм ҳужайралар ташқи муҳит билан боғланмайди. Бу ҳужайралардан мезодерма ва жинсий ҳужайралар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, ривожланишнинг дастлабки даврдан бошлаб ташқи ва ички (бластоцел суюқлиги) муҳит пайдо бўлади. Гастроула босқичида эктодерма ва энтодерма ҳужайралари ўртасида биокимёвий фарқлар пайдо бўлади. Бу ҳужайралар ташқи муҳит омилларига ҳар хил жавоб беради. Масалан, бақанинг гастроула даврида энтодерма эктодермага нисбатан кислотали муҳитга эга бўлади. Гастрюляция жараёни учун ташқи ва ички муҳит турлича бўлиши лозим. Ташқи эпителий ҳужайраларининг тўғри дифференциацияси ва ўсиши учун улар ҳар икки ясси томонидан бир хил бўлмаган суюқлик билан ўраб турилиши лозим, яъни, бир томондан ташқи муҳит суюқлиги билан, бошқа томондан, ички муҳит суюқлиги билан чегараланади.

П.П. Иванов (1939) қон плазмасига *Rana temperaria* ва *Trirurus taeniatus* тухумини бластула, гастроула, нейрула босқичларининг пўстини олиб ташланган ҳолда киритган. Шундай қилиб, ички ва ташқи муҳит фарқини бузган. Қон плазмаси таркиби бўйича эмбрионнинг ички муҳитига тўғри келади. Натижада агар эмбрионни гастрюляция босқичигача тажриба ўтказилган бўлса, ривожланиш давом этмайди. Агар гастроула босқичида тажриба ўтказилса,

ривожланиш давом этади ва нормал органлар шаклланади. Бақанинг бластула даврида бластомерлари қон плазмасига кўчириб ўтказилса, улар фаол ҳаракатланади, шакли амёбага ўхшаб ўзгаради, бластула ичида ҳаракатланади, тартибсиз аралашади. Демак, гастрюляция даврида ҳужайралар ҳаракати ўзгаради.

Агар бақа тухумини майдаланиш ёки бластула даврида қон плазмасига ўтказилса, бластомерлар зич тўпланиб, бластоцелни йўқотади. Қон плазмаси эктодермал ҳужайраларнинг нормал жойлашув тартибини ўзгартиради, улар эпителиалсимон тартибда, яъни бир томони ички, иккинчи томони ташқи муҳитга тегиб туради. Ҳужайралар дифференциацияси ва полярлиги мезенхимани олиб ташлаш туфайли содир бўлади. Шакл ҳосил бўлиши учун зарур шароит йўқолади. Шундан кейин ҳужайралар полярлигини йўқотади, пигментлар протоплазмада тарқалиб йўқолади.

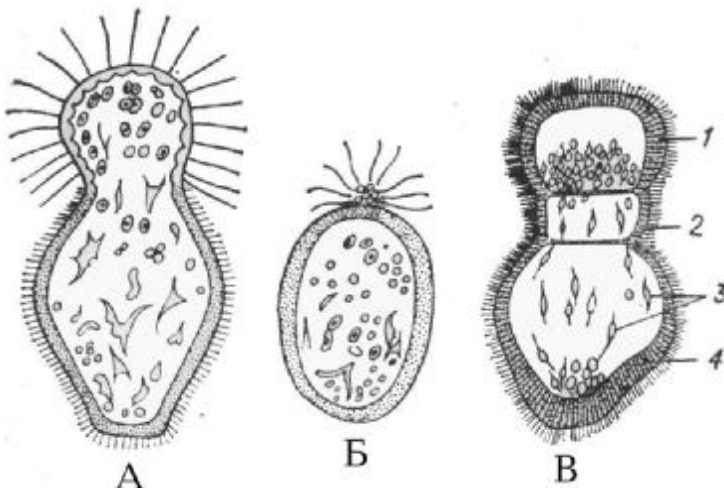
### **Экзогастрюляция**

Экзогастрюляция бўйича ўтказилган тажрибалардан маълум бўлишича, ташқи ва ички муҳит ривожланиш йўналишини ўзгартиради. Дриш (1893) аниқлашича, денгиз типратикани тухумида юқори ҳарорат (30 градус) таъсир этдирилса, бирламчи ичак инвагинация ўрнида ташқарига қатламланади ва экзогастрюляция содир бўлади (101-102-расмлар).

Ц. Гербет (1892) денгиз типратикани тухуми яшаётган денгиз сувидаги литий тузи концентрациясини ўзгартирганда экзогастрюляция содир бўлиши кузатилган. Денгиз типратикани тухумининг майдаланиши ёки бластула даврида денгиз сувидаги баъзи тузларни литий тузининг изотопи билан алмаштирганда гастрюляция жараёни бузилади. Аммо ҳужайралар дифференциацияси энтодермал йўналишда давом этади.

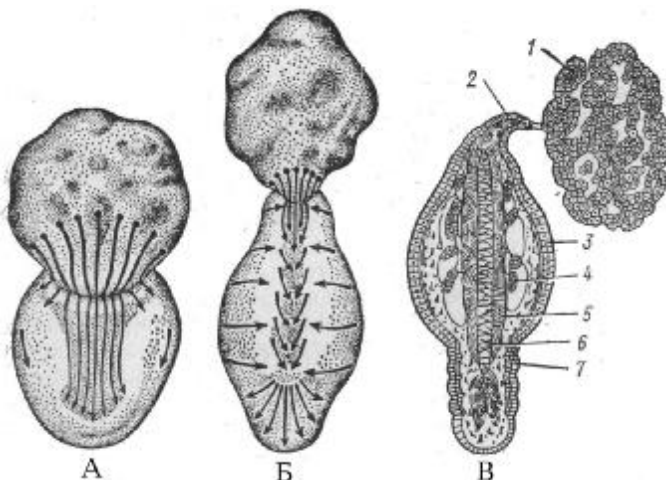
Эмбрион қанча кўп вақт литий тузи таъсирида бўлса, шунча кўп энтодермал ҳужайралар ҳосил бўлади. Узоқ вақт литий тузи таъсирида бўлганда ҳужайраларнинг кўпи энтодермага, анимал қутбдаги ҳужайраларнинг бир қисми эктодермага айланади. Мезенхима ҳужайралари нормада бўлади. П.П.Иванов фикрича, бу табиий ҳолат бўлиб, экзогастрюляцияда мезенхима ҳужайралари нормал муҳитда бўлади.

Агар ташқи муҳит ўзгарса, энтодерма ҳужайралари кам, эктодерма ҳужайралари эса кўпроқ бўлади. Масалан, денгиз суви-



101-расм. Денгиз типратиканида (*Sphaerechinus granularis*) экзогастроуляция (Ж.Гексли, Г.де Бер, 1936 бўйича).

А,Б,В-литий тузи концентрациясига боғлиқлиги. 1-эктодерма; 2-личинканинг ўрта ичак ва эктодерма билан боғланган оралиқ қисми; 3-мезенхима ҳужайраси; 4-бирламчи ичак ҳосил бўладиган жой.



102-расм. Бақада экзогастроуляция (И.Гольдфретер, 1933 бўйича).

А;Б-ташқи кўриниши; В-кўндаланг кесими. 1-эктодерма; 2-орқа ичак; 3-ўрта ичак; 4-пронефрос; 5-мускул сегменти; 6-хорда; 7-олдинги ичак. Цитоплазма ҳаракати стрелка билан кўрсатилган.

да кальций тузи ва анионлар миқдори ошса шундай бўлади.

Ҳозиргача экзогаструляция ҳодисасига тулиқ таъриф берилмаган. П. П. Иванов фикрича, гаструляция жараёнининг ўзида энтодерма бластоцелга ўтишида бластоцел суюқлиги зарурлиги талаб қилинади. Энтодерма ҳужайралари учун қулай шароит ташқи муҳит билан алоқада бўлиши ҳисобланади. Шунингдек, экзогаструляция моллюскалар ва бақа тухумида содир бўлиши тажрибаларда кузатилган.

Гольфретер бақа тухумини 0,35% ли натрий хлор эритмасига солиб, экзогаструляция содир бўлишига мажбур этган. Хордомезодермал материал дастлаб юзада, кейин ичкарига кириб, ҳамма томонидан ичак эпителийси билан ўраб олинади. Экзоэмбрионда пронефрос, мезонефрос, гонада, силлиқ мускул, хорда, юрак, целом бўшлиғи, бириктирувчи тўқима, ичаклар ривожланади. Бу органлар нерв йўли билан боғланмаган. Чунки нерв системаси ривожланмаган бўлади. Эктодермадан нерв найи, кўз ва унинг қисмлари, кўриш халтаси ривожланмаган бўлади.

### **Эмбрион ва муҳитнинг биотик омиллари**

Ҳар қандай организмнинг ривожланиши биотик омиллар таъсирида бўлади. Кўпчилик организмлар ривожланиши стерилланмаган (тупроқ, сув, қуруқлик) шароитда, яъни ҳайвонлар, ўсимликлар ва микроорганизмлар таъсирида ўтади. Улар эмбрионга бевосита таъсир этади ва эмбрион яшаётган муҳитнинг ҳароратини, туз ва газлар таркибини ўзгартириши мумкин. Эмбрион учун табиий муҳит ҳосил бўлади ва кўплаб органик моддалар шу муҳитда яшаётган организмлар маҳсулоти ҳисобланади ва эмбрион ривожланишига маълум даражада таъсир этади.

Кўпчилик моллюскалар, чувалчанглар, балиқлар, амфибиялар ва бошқа ҳайвонлар тухумини сувга қўяди. Бундай сувда кўплаб бактериялар, замбуруғлар яшайди. Баъзи ҳашаротлар инфекцион муҳитда, ҳатто ўлган ўсимлик ва ҳайвонларнинг гавдасида ривожланади. Ҳайвонлар эмбриони ва ўсимликлар ўртасидаги муносабат қуйидагича бўлади. Бу йўналиш фитонцидлар аниқланиши билан йўлга қўйилди (Б. П. Токин 1928-1930). Ўсимликлар ишлаб чиқарган фитонцидлар (атмосферага, тупроққа, сувга) микро-ва макроорганизмларни ўлдириши ёки кўпайишини секинлаштириши мумкин. Фитонцид грекча фито - ўсимлик, цид - ўлдираман деган маънони билдиради.

Фитонцидлар ўсимликлар иммунитетининг асосий омили

ҳисобланади. Фитонцидлар учувчи органик модда бўлиб, тухум пўстидан кира олади. Жумладан, пиёзнинг фитонцидлари узоқ масофадан моллюскалар эмбрионини ўлдира олади. *Physa fontinales* деган моллюска эмбрионининг ривожланишини сув ёки сув бўйида ўсадиган ўсимликлар фитонциди секинлаштиради ёки ўлдиради. *Rana temporaria* деган бақа тухумларининг бир қисмини петри косачасида аквариум сувига, иккинчи қисмини шундай сувга осцилярия сув ўти солиб қўйилади. 5 кундан кейин аквариум сувидаги тухумдан личинка чиқа бошлайди, сув ўти солинган сувдаги эмбрион ҳали гастрюляция ва нейрула босқичида бўлади, ўнинчи кунга келиб улар ўлади. Баъзи ўсимликлар фитонциди моллюскалар ривожланишини тезлаштиради. Ф. А. Гуревич (1949) фикрича, баъзи моллюскалар айрим ўсимликлар барги ёки поясида тухум қўяди. Баъзи моллюскалар ўсимликларда айрим ҳолатларда кам миқдорда тухум қўяди. Баъзи ҳашаротларнинг ҳаёти бевосита ўсимликлар билан боғлиқ. Ўсимликларнинг ҳар хил органларида турли хил тирик организмлар бўртмалар ҳосил қилади. Дуб ўсимлигининг баргидан ажраладиган фитонцид кўплаб ҳайвонлар ҳужайрасининг протоплазмасини зарарлайди. Каналар ва баъзи пашшалар эмбриони айрим юксак ўсимликлар фитонцидига сезгир бўлиб, тубан ўсимликлар, бактериялар ва замбуруғлар антибиотикларига чидамли бўлади. Эволюция жараёнида бу ҳайвонлар эмбриони ва тубан ўсимликларнинг токсин моддалари алоқада бўлиб, уларда мосланиш пайдо бўлган.

XX асрнинг 60-70-йилларида олиб борилган тадқиқотлардан маълум бўлишича, баъзи ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши микроорганизмлар билан симбиоз ҳолда ўтади. К. Д. Спиндлер ва В. А. Мюллер (1972) аниқлашича, *Hidractinia echinata* нинг планула личинкасининг метаморфози учун бактериялар иштироки шарт экан. Тадқиқотлардан маълум бўлишича, баъзи ковакчиликлар, пайпаслагичликлар, нинатанликлар личинкасининг метаморфози, субстратга ёпишиши микроорганизмлар иштирокида содир бўлади. Сцифистомалар жинсиз кўпайишида симбиотик микроорганизмлар катта аҳамиятга эга. *Cassiopea andromeda* медузаси симбиотик микроорганизмдан ажралса, стробилиция жараёни тўхтайдди. Агар медуза яна микроорганизм билан симбиоз ҳолда яшай бошласа, стробилиция жараёни қайтадан тикланади. Куртакланиш йўли билан кўпайишда симбионт иштироки шарт эмас. Шундай қилиб, келажакда ҳайвонлар эмбрионал

ривожланиши ва микроорганизмлар ўртасидаги муносабат янада кенгроқ ўрганилиши ва бу муносабатни ифодалайдиган на-зариялар яратилиши лозим.

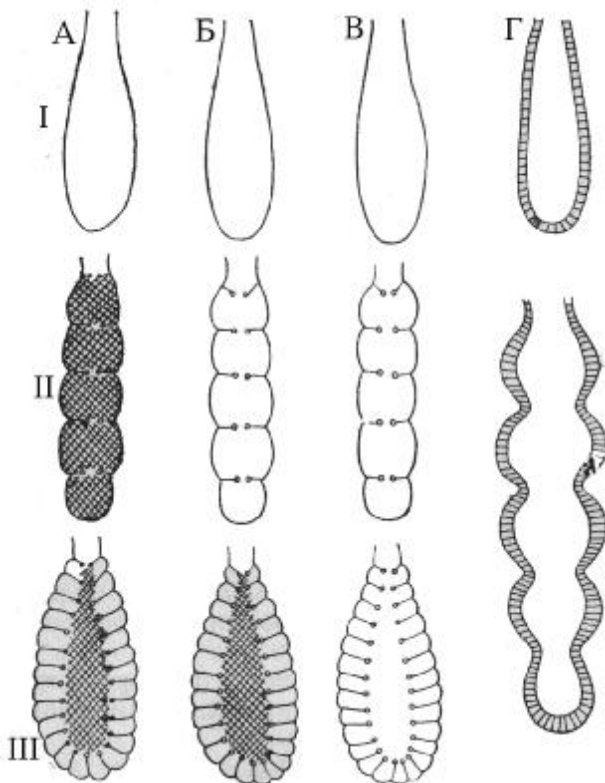
### **Эволюция жараёнида органлар ҳосил бўлишида ташқи ва ички муҳит омилларининг алмашилиши**

Ҳар хил умуртқали ҳайвонларда нерв системасининг пайдо бўлиши ва ривожланиши ҳар хил бўлади. Балиқлардан акулаларда нерв системаси эмбрионнинг орқа томонида пластинка шаклида пайдо бўлади. Суякли балиқларда нерв системаси эктодермадан бўртма ҳолида пайдо бўлади. А. А. Мошковцев тадқиқотларига кўра, амфибияларда органлар ҳосил бўлишининг бир қанча механизми бор. У амфибияларнинг айрим турлари тухумларини аквариумларга жойлаб, сувнинг устига сетка жойлаштирган. Тухумдан чиққан личинка сетка қўйилганлиги туфайли юқорига чиқа олмайди ва ҳаводан нафас олмайди. Бу личинкаларда тухумдан чиққандан бир неча кундан кейин ҳаводан нафас олишга имкон берилди. Натижада бир неча ой шундай шароитда сақланганлиги туфайли ўпкаси дифференциацияланмаган ва балиқларнинг сузгич пуфагига ўхшаб қолган. Нормал шароитда ривожланаётган личинкада эса ўпка мураккаб катаксимон тузилишда бўлган. Демак, аксолотлда ўпка ривожланиши ҳаводан нафас олиш туфайли мураккаблашган. Бақа итбалиғининг ўпкаси фаолият кўрсатмаса, ҳаводан нафас олиш органларида дифференциация содир бўлмайди. А.А.Мошковцев фикрича, жабаларда ўпканинг ривожланиши даврида ташқи муҳит омиллари ички муҳит омиллари билан алмашилиши (103-расм).

Калтакесаклар ва тошбақалар ўпкасининг ўзига хос хусусиятлари биринчи нафас олгунча пайдо бўлади. Клоакалар ва халталарда ўпканинг кўплаб таркибий қисмлари нафас олишнинг морфоген таъсири туфайли, йўлдошли сут эмизувчиларда эндоген омиллар таъсири натижасида пайдо бўлади.

### **Организм ривожланишида критик даврлар**

«Критик давр» терминини 1897 йилда ботаник П. И. Броун фанга киритган ва у бошоқдилар майсаси, картошка кўчати ва бошқа ўсимликларнинг сезувчанлик даврлари ҳақида фикр юритган. Уфикрича, эмбрионал ва постэмбрионал ривожланишда даврлар



103-расм. Siredon (А); Pelobates (Б); Bufo (В) ва Lacerta (Г) ўпкаси ривожланишининг схемаси (А.А.Машковцев, 1936 бўйича).

Нафас олиш таъсирида ривожланадиган ўпка штрихли чизиқлар билан, эндоген омилар таъсирида ривожланадиган ўпка штрихсиз чизиқлар билан берилган. I, II, III-дифференциация босқичлари.

алмашинуви содир бўлади. Бу алмашинув даврида организм ҳар хил омиларга чидамли бўлади.

Ц. Р. Стоккард (1921) ҳайвонлар организми ривожланишида критик даврлар бўлиши айтган. У онтогенезни бир нечта кетма-кет босқичлардан иборат, деб тушунади. Критик давр ривожланиш тезлиги билан белгиланади. Эмбриогенезнинг дастлабки босқичида критик давр бутун организмга тегишли бўлади, кейинги босқичларда критик давр айрим органлар ривожланишида кузатилади.

Ташқи муҳит омиллари организм ривожланишини тезлаштириши, секинлаштириши ёки бутунлай тўхтатиши мумкин. Баъзи



тадқиқотчилар фикрича, дифференциация жараёнига олиб борувчи ривожланиш даври ҳар хил ташқи муҳит омилларига сезгир бўлади. Тажрибалардан маълум бўлишича, умуртқали ҳайвонлар эмбриони ҳар хил босқичларда турли хил омилларга ҳар хил жавоб қайтаради. Эмбрион ривожланишининг баъзи давлари айрим ташқи муҳит омилларига бир хил жавоб беради.

В.М.Коровина (1953) кўрсатишича, нейруляциянинг охирида кислотали муҳитга эмбрионнинг чидамлилиги ортиб боради, ўт сувоқлигига сезгир бўлади. Ҳайвонларнинг индивидуал ривожланишида чидамли ва чидамсиз даврларининг галланиши содир бўлмайди. Шунинг билан биргаликда, ҳар хил даврларда эмбрионнинг сезгирлиги ўзига хос бўлади.

Эмбрионал ривожланиш ҳақидаги Р.Гольдшмидт (1927,1932) тасаввурлари ҳам қизиқарлидир. У онтогенезни «координациялашган ривожланиш тезлиги системаси», деб ҳисоблайди. Критик даврлар ҳар хил реакцияларнинг «кесишиш нуқтаси» ҳисобланади.

П.Г.Светловнинг критик давр ҳақидаги гипотезаси диққатга сазовордир. У ташқи муҳит омилларининг эмбрионга таъсири-нинг 3 та гуруҳини фарқлайди: 1) ўлим ёки патологик таъсир этадиган омиллар; 2) нормал ривожланишни ўзгартирадиган, аммо патологик ўзгаришлар келтириб чиқармайдиган омиллар; 3) ривожланишнинг нормал ўтишига ёрдам берадиган омиллар. Бу таъсирлар (кислород, озика, ҳарорат ва бошқалар) кўзга ташлан-маса ҳам, эмбрион ривожланиши учун муҳим аҳамиятга эга. Светлов фикрича, организмда ўта сезгир рецепторлар бўлиб, улар импульсларни сезиш хусусиятига эга. Минимал дозадаги таъсир шакл ҳосил бўлишида катта аҳамиятга эга бўлиши мумкин.

Индивидуал ривожланиш даврида эмбрионнинг зарарланиши ва ўлими бир хил бўлмайди. Ташқи муҳит омилларига эмбрион чидамсизлигининг критик давлари бор. Ҳужайранинг критик давларни сезиши реператив фаоллик билан боғлиқ бўлади. Детерминация онтогенез даврида кетма-кет келадиган қонуний жараён ҳисобланади. П.Г.Светлов детерминация дейилганда кетма-кет келадиган дифференциация жараёнини тушунади. Организм ривожланиши ва унинг элементлари унча кўп бўлмаган даврлардан иборат бўлиб, уларнинг ҳар бири детерминациядан бошланади. Детерминация дифференциациядан бошланади. Шундан кейин ўсиш ва дифференциация содир бўлади, ундан кейин яна критик давр-детерминация бошланади. Шунга кўра, онтогенезнинг асосий қонуниятлари қўзғалиш физиоло-

гияси тушунчаси билан ифодаланади. Эмбрион маълум даврда унинг атрофидаги омилларга бўйсунди. Шунинг учун эмбрион бу даврда гормонлар, индукторлар, босим, электр токига чидам-сиз бўлади.

П.Г.Светлов назариясининг ютуғи шундаки, у детерминация муаммосини физиологик асосда ўрганади ва ўз тадқиқотларини бир томонлама кимёвий ёки генетик усул билан олиб бормади. Критик даврни эмбрионнинг муҳит омилларига ўта сезгир бўладиган даври деб тушунмаслик керак. Бу назарияга кўра, эмбрионнинг маълум бир даври ҳароратга сезгир бўлса, бошқа даври кимёвий омилларга сезгир бўлади. Шунинг учун бу назария янги илмий далиллар билан бойитилиши лозим.

Морфогенетик жараёнлар реакциялар орқали амалга ошиши ҳақидаги мулоҳазалар, агар генетика ва ҳужайраларнинг гено-типик бир хиллиги ҳақидаги қонуниятларга асосланилса, ишонarli бўлади. Шунга кўра, ривожланиш ҳужайра геноми фао-лятининг автоном равишда кучайиши бўлмай, балки кетма-кет реакция хусусиятига эга бўлган, ташқи муҳит омиллари билан аниқланадиган жараёндир. Демак, ҳужайра элементлари ва унинг маҳсулотлари реакция жараёнида ташқи муҳит омиллари таъси-ри туфайли ўзаро алоқада бўлади, деб тушунмаслик керак. Ри-вожланаётган организмнинг бир бутунлиги ўзгариб туради. Дои-мо организм аъзолари ўртасида янги интеграция механизмлари содир бўлиб туради. Шунинг учун П.Г.Светлов назариясидаги критик жараёнлар, реакция жараёнларини фарқлаш, тушуниш, терминларни тартибга солишни талаб этади. А. П. Дибан фикри-ча, эмбриогенез жараёнида критик давр бўлмайди. И.А.Аршавс-кий фикрича, организмлар ривожланишининг ҳар бир даври та-шқи муҳит омилларига ўзига хос мосланиш хусусиятига эга.

Шундай қилиб, организм ривожланиши даврлари ҳақида ягона фикр ҳозирча йўқ. Кўпчилик олимларнинг фикрича, организм дастлабки даврларда ташқи муҳит омилларини тезроқ сезади, организм ривожланиши даврида бу сезгирлик ортиб бораверади. Аммо эволюционистлар учун эволюцион жараённинг аккумуля-тори бўлган эмбрионнинг ирсий ўзгарувчанлигини келтириб чи-қарадиган омилларга осонлик билан жавоб беришини тушуниш, таҳлил қилиш, сабабларини билиш мураккаб бўлмоқда. Ҳайвон-лар эмбриони дастлабки даврларда ўзгаришларга берилувчан бўлади. Озгина ўзгаришлар ҳам кўплаб янги белгилар пайдо бўлишига олиб келади. Шунинг учун организмни мураккаб ва

катта сирли нарсага ўхшатиш мумкин.

Проэмбрионал даврда энг сезгир давр оогенез ва сперматогенез жараёнлари ҳисобланади. Шунинг учун ривожланишни бошқариш билан шуғулланадиган эмбриологлар бу даврни ўрганишга катта эътибор бермоқдалар.

Эмбриогенез даврларининг сезгирлиги катта амалий аҳамиятга эга. Жумладан, ривожланиш даврларининг сезгирлиги беморларга, айниқса, ҳомиладор аёлларга препаратлар ва кимё-терапевтик муолажаларнинг миқдорини белгилашда врачларга катта ёрдам беради. Бундай билимлар паразит ва зараркунандаларга қарши кураш чораларини белгилашда ҳам муҳим аҳамиятга эга. Эмбриологлар ҳайвонлар ривожланишини аниқлашда, белгилашда, шунингдек, ривожланиш жараёнини бошқаришда, генетиклар билан биргаликда селекция усулларида ва ташқи муҳит омилларидан фойдаланишлари мумкин. Замонавий генетика бўйича, организмлар таркиби нафақат генетик конструкция, балки ташқи муҳит омиллари билан ҳам белгиланади. Организм фенотиби генотип ва ташқи муҳит омилларининг ўзаро таъсири туфайли пайдо бўлади. Шунинг учун «муҳит» тушунчасини кенгроқ тушуниш керак. Жумладан, физиклар ва кимё мутахассислари билан биргаликда эмбриологлар назарига тушмаган космик нурлар, биологик, физик ҳодисаларнинг ўзаро таъсирини ўрганмоқдалар. Космик тадқиқотларнинг ривожланиши муносабати билан гравитация омиллари алоҳида аҳамият касб этмоқда.

Эмбрион ривожланиши даврида оғирлик кучининг таъсири эмбриогенезнинг ҳар хил типларига турлича бўлади. Аниқланишича, амфибиялар эмбрионининг дастлабки даврларида центрофугалаш майдаланиш, гастрюляция жараёнларини бузиши мумкин, баъзан эса эгизакли майиблар пайдо бўлишига олиб келади. Кўплаб умуртқасиз ҳайвонлар эмбрионал ривожланиши даврида оғирлик кучига сезгирлиги кам бўлади.

Шундай қилиб, ташқи муҳит омилларининг таъсири: 1) ривожланиш жараёнини тезлаштириши ёки секинлаштириши мумкин (ҳарорат); 2) ривожланиш жараёнида ҳар хил аномалияларни келтириб чиқаради (гормонлар); 3) зарарловчи таъсирлар туфайли ривожланиш маълум босқичда тўхтайтиди. Мутациялар ва морфозлар туфайли гаметалар ёки генетик аппарат таркиби ўзгаради. Биотик омиллардан гормонлар эмбрионал ривожланиш даврида маълум аҳамиятга эга. Тиббиёт ва ветеринария амалиётидан кўп-

лаб мисоллар келтириш мумкинки, сут эмизувчилар ҳомиласининг атипик ривожланиши эндокрин безлар фаолияти билан боғлиқ. Масалан, агар она қонида кортикоид гормонлар кўп бўлса, эмбрионнинг гипоталамо-гипофизар системасини ўзгартиради ва буйрак усти безининг мағиз кисми редуцияланади. Диабет билан касалланган онадан семириш билан боғлиқ бўлган қасаллик пайдо бўлади.

Йўлдош орқали ҳомила қонига кирган гормон бевосита таъсир этиши мумкин.

Л.Г.Лейбсон ва унинг шогирдларининг кузатишича, ривожланаётган эмбрион метаболизмнинг гормонал регуляцияси шундай босқичдан бошланадики, бу босқич организм бир бутунлигининг маълум қисми ҳисобланади.

Ҳозирга маълумотларга қараганда, умуртқали ҳайвонларнинг дефинитив ҳолатида 5 та ўзаро боғланган звено фарқланади:

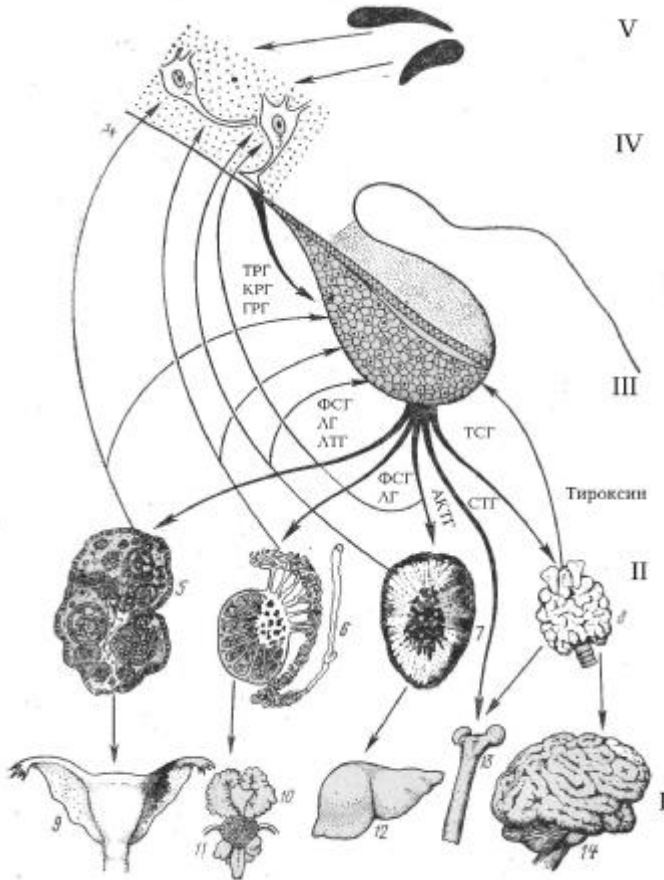
1) тўқима ёки органлар; 2) эндокрин безлар; 3) аденогипофиз; 4) гипоталамуснинг релизинг-омил системаси; 5) бу омилларни бошқариш системаси (104-расм).

Бу звенолар алоҳида-алоҳида эмас, балки биргаликда ривожланади.

Ички нейрогуморал регулятор система гаметогенез ва эмбриогенез жараёнларини бошқаради. Бундай система нафақат умуртқали, балки умуртқасиз ҳайвонларда ҳам бор.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Муҳит ҳақида тушунча беринг.
2. Муҳит омилларининг эмбрионга таъсирини ўрганишга оид тажрибаларни айтинг.
3. Ривожланиш учун зарур бўлган ташқи муҳит омилларини айтинг.
4. Тухумлар эволюциясини айтиб беринг.
5. Эмбрионал ривожланиш учун зарур бўлган ички муҳит омилларини тушунтиринг.
6. Экзогастроляция нима?
7. Эмбрионга муҳитнинг биотик омилларининг таъсирини айтинг.
8. Органлар ҳосил бўлишида ташқи ва ички муҳит омилларининг таъсирини тушунтириб беринг.



104-расм. Сут эмизувчиларда дефинитив гормонал функция механизми (М.С.Мицкевич, 1978 бўйича).

1-гипоталамусдан ташқари регулятор марказлар; 2-преоптик соҳа; 3-вентромедуал ядро; 4-оптик хиазма; 5-тухумдон; 6- уруғдон; 7-буйрак усти бези; 8-қалқонсимон без; 9-бачадон; 10-уруғ халтаси; 11-простата бези; 12-жигар; 13-суяк; 14-мия. АКТГ-адренокортикотроп гормон; ГРГ-гонадотроп релизинг-гормон; ГТГ-гонадотроп гормон; КРГ-кортикотроп гормон; ЛГ-лютеинловчи гормон; ЛТГ-лактотроп гормон; СТГ-соматотропин; ТРГ-тиротропин-релизинг-гормон; ТТГ-тиреотроп гормон; ФСГ-фолликулани стимуллолчи гормон. I-тўқима ёки орган; II-эндокрин безлар; III-аденогипофиз; IV-гипоталамус релизинг омил системаси; V-шу омиллари бошқариш системаси.

9. Организм ривожланишида критик даврларни айтинг.
10. П. Г. Светловнинг критик давр тўғрисидаги назариясини айтинг.
11. Эмбрион критик даврини ўрганишнинг амалий аҳамияти нималардан иборат?
12. Организм ва муҳит эволюциясини айтиб беринг.
13. Эмансипация нима?
14. Экология фани нимани ўрганади?

## 12-БОБ. МЕТАМОРФОЗ

### Постэмбрионал ривожланиш ва метаморфоз ҳақида умумий тушунча

Она организмидаги ёки тухум ичидаги ривожланиш эмбрионал ривожланиш дейилади. Тухум пўстидан ёки она организмидан ёш ҳайвоннинг чиқишидан табиий ўлимгача бўлган давр постэмбрионал ривожланиш дейилади. Постэмбрионал ривожланишнинг тўғри ва метаморфозли йўллари фарқланади.

1. Тўғри ривожланишда янги туғилган ёки тухумдан чиққан ҳайвон ота-она формаларига ўхшайди. Аммо гавдасининг ҳажми ва жинсий вояга етмаганлиги билан ота-онасидан фарқ қилади. Демак, постэмбрионал ривожланишнинг бошланиши ўсиш ва жинсий вояга етишга тайёрланишдан бошланади. Бундай ривожланиш чучук сув гидраларида, баъзи нематодларда, бош оёқли моллюскаларда ва кўплаб умуртқали ҳайвонларда учрайди. Тўғри ривожланишнинг икки тури бор.

А. Анаморфоз (грекча анаморфозис-шаклнинг бузилиши). Бунда янги туғилган ёки тухумдан чиққан ёш ҳайвон ота-онасига ўхшайди, лекин гавдаси кичик бўлади. Масалан, тубан бирламчи ҳашаротлардан *Protura* туркумининг вакиллари тухумдан чиққанда гавдаси кичик ва қорин сегментларининг сони кам бўлади. Бир неча линькадан кейин гавдаси йириқлашади ва сегментлар сони тўлиқ бўлади. Бу ҳодиса кўпоёқдилар, ҳалқали чувалчанглар ва бошқа ҳайвонларда ҳам учрайди.

Б. Протометаболия ёки протоморфоз (грекча протос - биринчи, морфос - ўзгариш). Бунда тухумдан чиққан ёки туғилган ёш ҳайвон ота-онасига ўхшайди, аммо гавдаси бош, кўкрак ва қорин қисмларга ажралмаган бўлади. Тараққиёт жараёнида пўст ташлаб, гавдаси қисмларга ажралади. Тубан бирламчи ҳашаротлардан оёқ думлилар ёки подуралар (*Podura*) ёки (*Collembola*), диплуралар ёки икки думлилар (*Diplura*), қилдумлилар (*Thusanura*), баъзи кунлилар (*Ephemeroptera*) ва бошқа ҳайвонлар ривожланиши протоморфозга мисол бўлади. Протометаболияга эпиморфоз синонимдир. Ҳозирги адабиётларда эпиморфоз термини қўлланилмайди.

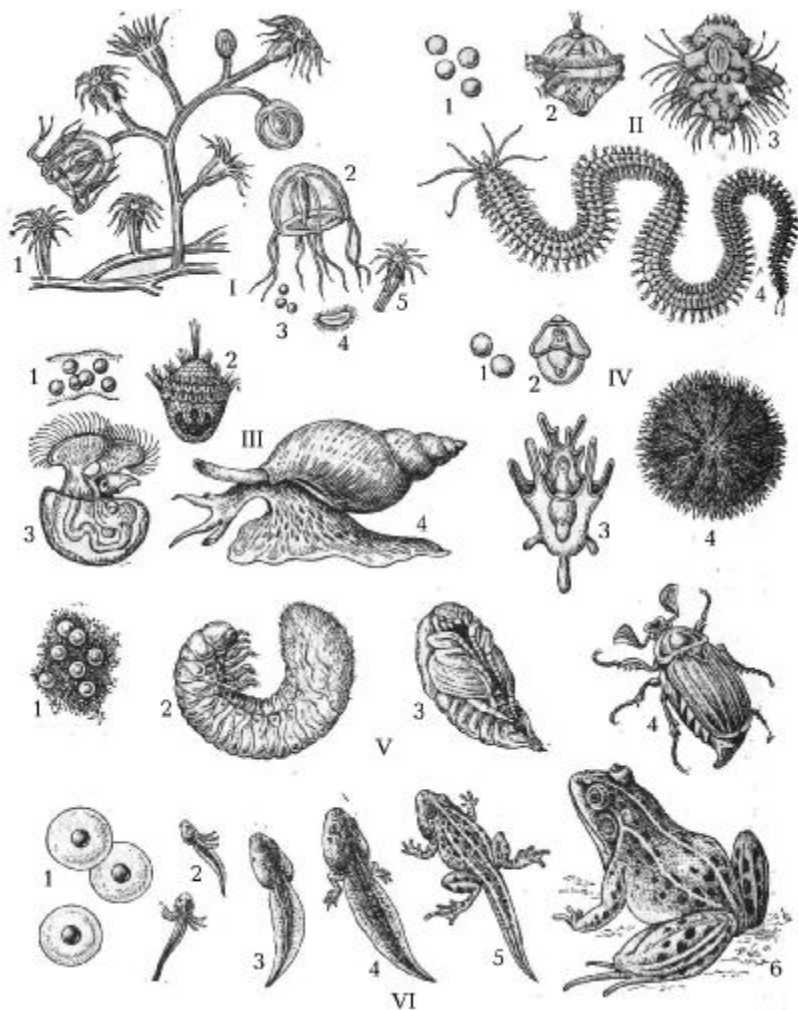
2. Метаморфоз йўли билан ривожланиш (грекча метаморфозис - ўзгариш). Тухумдан чиққан личинка ёки нимфа анатомоморфологик ва физиологик жиҳатдан ота-она формаларига ўхшамайди, маълум қайта қуришдан кейин ота-онасига ўхшайди

ва жинсий вояга етади (105-расм). Личинка махсус органларга эга бўлиб, бу органлар жинсий вояга етган формаларда бўлмайди. П. П. Иванов личинкани эркин яшашга ёрдам берадиган махсус органлар ҳосил қиладиган организм, деб таърифлайди. Шунинг учун личинканинг кейинги ривожланиши даврида жинсий вояга етган даврдаги прогрессив органлар ҳосил бўлиши билан биргаликда личинкалик даврдаги органлар редукцияси содир бўлади. Агар организмнинг бундай қайта қуришлари босқичма-босқич ўтса, уни эволюцион метаморфоз дейилади. Ҳалқали чувалчанглар ёки қисқичбақасимонларда шундай бўлади. Агар бу жараён қисқа вақтда содир бўлса, буни катастрофик метаморфоз дейилади. Айрим содда ҳайвонлар, ясси чувалчанглар ривожланиши шу йўл билан содир бўлади. Баъзан дегенератив жараёнлар прогрессив жараёнлардан устун туради ва буни некробиотик метаморфоз дейилади. Масалан, асцидиялар, қисқичбақасимон сакулинларда ривожланишнинг йўналиши шу йўл билан боради. Бунда личинка тузилишининг умумий дегенерацияси ва ҳайвон ҳаракатида пауза кузатилади. Метаморфознинг иккита типи фарқланади.

А. Чала ўзгариш ёки тўлиқсиз ўзгариш йўли билан ривожланиш - гемиметаморфоз (Hemimetamorphosis). Бунда тухумдан чиққан ҳайвон жинсий вояга етган ҳайвонга ўхшайди, лекин гавдасининг кичиклиги, жинсий органларининг тўлиқ етилмаганлиги ва баъзи органларининг йўқлиги билан жинсий вояга етган ҳайвондан фарқ қилади. Бундан кейинги ривожланиш даврида, масалан, ҳашаротлар бутун умри давомида 4-5 мартадан 20 мартагача пўст ташлайди. Ана шу пўст ташлаш (туллаш) туфайли гавда катталашади, органлар шаклланиши ниҳоясига етади. Чала ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротлар 3 та: тухум, личинка ёки нимфа, имаго ёки жинсий вояга етган даврларни босиб ўтади. Буларга ҳашаротларнинг кунлилар, ниначилар, сувараклар, бешиктерватарлар, тўғри қанотлилар, тери қанотлилар ва бошқа туркумлари киради. Чала ўзгариш йўли билан ривожлантишнинг ҳам 2 та типи бор.

1. Гипоморфоз - Нуроморфозис (грекча хипо - паст, морфос - шакл). Бундай йўл билан ривожланадиган ҳайвонлар личинкаси гавдасининг кичиклиги, баъзи органларининг ривожланмаганлиги билан жинсий вояга етган формасидан фарқ қилади. Бу эволюция жараёнида қанотларини йўқотган ҳашаротларга тааллуқли бўлиб, уларга иккиламчи қанотсизлар, момикхўрлар ва битлар туркумларининг вакиллари киради. Қанотларининг





105-расм. Ҳайвонлар метаморфози (П.П.Иванов, 1937 бўйича).

I. Гидроидлар метаморфози: 1-гидра колонияси; 2-медуза; 3-тухум; 4-планула; 5-полип. II. Қўптукли чувалчанг метаморфози: 1-тухум; 2,3-личинкалар (2-трохофора, 3-нектохета); 4-вояга етган чувалчанг. III. Қориноёқли моллюска метаморфози: 1-тухум; 2,3-личинкалар (2-трохофора, 3-велжер) 4-вояга етган моллюска. IV. Денгиз типратикани метаморфози: 1-тухум; 2,3-личинкалар (2-диплеврула, 3-плутеус); 4-вояга етган денгиз типратикани. V. Қўнғиз метаморфози: 1-тухум; 2-личинка; 3-гумбак; 4-имаго. VI. Бақа метаморфози: 1-тухум (увдрик); 2-ташқи жабрали итбалик; 3-жабрасиз итбалик; 4-орқа оёқли итбалик; 5-ҳамма оёқлари ва думи шаклланган итбалик; 6-вояга етган бақа.

йўқлиги туфайли личинкаси ва имагоси бир-бирига ўхшайди. Аммо гавдасининг ҳажми, личинка мўйлов сегментларининг камлиги, ранги, церкисининг тузилиши билан вояга етган формаларидан фарқ қилади. Личинкаси ва имаго даврининг ўхшашликлари ва бир хил ҳаёт кечирганлиги туфайли яқин вақтларгача уларнинг ривожланиши тўғри ривожланиш деб юритилар эди.

2. Гиперморфоз - Hypermorphosis (герекча гипер - юқори, морфос - шакл). Бундай ҳайвоннинг личинкалик даври узоқ вақт давом этади. Шунинг учун баъзи олимлар гиперморфозни чала ва тўлиқ метаморфозларнинг оралиқ формаси бўлиб, эволюция жараёнида тўлиқ ўзгаришли ривожланиш гиперморфоздан келиб чиққан, деб ҳисоблайдилар. Ривожланишнинг бу тури тенг қанотли ҳашаротлар туркумининг оққанотлилар, қалқондорлар оилаларига, трипслар туркумига хосдир. Улар личинка фазасининг охирида тинч ҳолатга ўтади, яъни овқатланмайди, ҳаракатланмайди. Бундай ҳолатни ёлғон гумбак ёки гумбак ҳам дейилади. Бундай личинка эса кўпинча нимфа дейилади. Бу личинка ва тинч нимфа бир-бирига ўхшашлиги билан тўлиқ ўзгаришли ҳашаротларнинг личинка ва гумбагидан фарқ қилади. Шунинг учун гиперморфозни чала ўзгаришли ривожланишнинг чўзилган-узайган йўналиши деб атаса ҳам бўлади.

Б. Тўлиқ ўзгариш йўли билан ривожланиш ёки тўлиқ метаморфоз - голометаморфоз (Holometamorphosis). Бундай ривожланишда тухумдан чиққан личинка ташқи ва ички тузилишига кўра ота-она формаларига мутлақо ўхшамайди. Бундай личинка чин личинка ёки қурт деб аталади ва баъзи личинкага хос органларнинг мавжудлиги, жинсий вояга етган даврдаги органларнинг йўқлиги билан фарқ қилади. Бундай ривожланишга баъзи ҳашаротлар, амфибиялар ривожланиши мисол бўлади.

Метаморфоз даврида ҳайвоннинг ҳаёт тарзини ўзгартириши (булутлар, кавакичлар, мшанкалар, асцидияларда планктон ҳаёт кечиришдан ўтроқ ҳолатга ўтиши, саккулиналарда эркин яшашдан паразитликка ўтиш), яшаш муҳитини ўзгартириши (амфибияларда сувдан қуруқликка ўтиши) кузатилади. Экологик муҳитнинг ўзгариши баъзан ҳайвонлар филогенезига ҳам таъсир этади. Шунинг билан биргаликда катта биологик аҳамиятга ҳам эга. Жумладан, ўтроқ ҳайвонларнинг планктон личинкалари ёки паразит ҳайвонларнинг эркин яшайдиган личинкалари ҳайвоннинг табиатда тарқалишини таъминлайди. Шунинг учун личинкаларнинг тузилиши ва ҳаёти палингенетик ва

ценогенетик хусусиятларга эга. Масалан, нинатанлиларнинг личинкалари учун хос бўлган билатериал симметрия ва уч жуфт целомик халта мосланиши учун эмас, балки уларнинг эволюция жараёнида билатериал симметрик уч сегментли ҳайвонлардан келиб чиққанлигини билдиради. Денгиз юддузларининг узун киприклари, голотуриянинг узун қўллари планктон ҳаёт кечириши муносабати билан иккиламчи пайдо бўлган ҳодиса, деб қаралмоғи керак.

Метаморфозли ривожланиш ҳайвонот оламида кенг тарқалган ҳодиса ҳисобланади. Содда тузилган булутлар, ковакичлар метаморфоз йўли билан ривожланганлиги учун баъзи олимлар метаморфоз кўп ҳужайралилар онтогенезида дастлаб пайдо бўлган ҳодиса деб ҳисоблайдилар (И.И.Ежиков 1939, А.А.Захваткин 1949).

Эволюция жараёнида кўплаб ҳайвонлар метаморфозли ривожланишдан тўғри ривожланишга ўтган. Бу жараён тухумда сариқлик моддасининг кўпроқ тўпланиши туфайли ҳайвон онтогенезининг маълум қисми тухум пўстининг ичида ўтишига имконият яратилган. Натижада личинканинг эмбрионизацияси, яъни эркин ҳаёт кечиришдан эмбрионал ривожланишга ўтган, личинка учун хос бўлган тузилишнинг ҳаммаси йўқолган, ривожланиш йўналиши соддалашган, чунки личинканинг қайта кўрилиши йўқолган. Тухумдан ота-онасига ўхшайдиган кичик ҳайвон чиқади. Аммо метаморфоз иккинчи марта пайдо бўлган ҳолатлар ҳам учрайди. Масалан, ҳашаротларнинг тўлиқ ўзгаришли метаморфози иккиламчи пайдо бўлган ҳодисадир. Берлезе-Ежиков назариясига кўра, ҳашаротларда бу ҳодиса тухумда сариқлик моддасининг камайиши муносабати билан пайдо бўлган. Чунки озиқ модда камлиги туфайли эмбрионал ривожланиш даврида жинсий вояга етган давр учун хос бўлган органлар тўлиқ шакланмайди.

### **Гидроид полиплар метаморфози**

Энг содда метаморфоз гидроид полипларда учрайди. Гидрасимонлар тухумининг пўсти бўлмайди, шунинг учун уларда постэмбрионал ривожланишнинг бошланиши шартли равишда целобластула ҳосил бўлиши бўлиб, ҳужайраларининг хивчинлари бор. Бундай бластуласимон личинка сузиб юради, аммо озиқланмайди. Унинг тузилиши мураккаблашиб бораверади. Энтодерма ҳужайраларининг бир қисми бластоцелга миграция қилади ва уни тўлдиради. Бу личинка паренхимула дейилади. Кейин

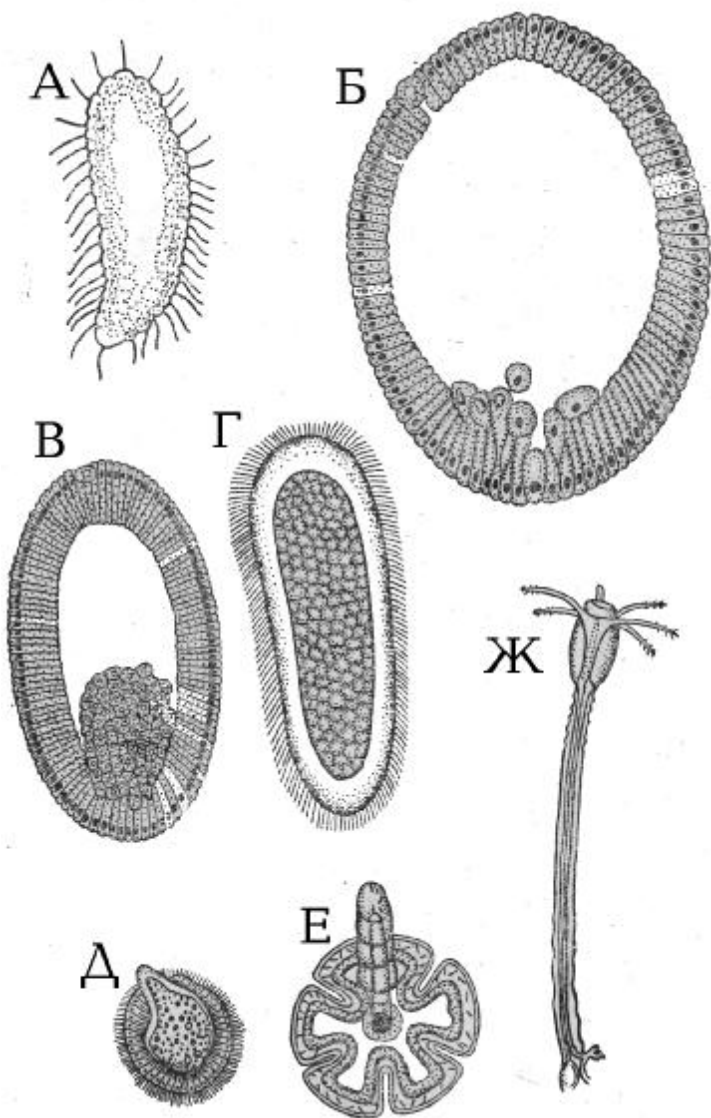
энтодерма хужайралари бластоцелдан тарқалиб кетади ёки қисман дегенерацияга учрайди ва гастроцел бўшлиғи пайдо бўлади, эпителий хужайралари кўпаяди. Личинканинг бу босқичи планула дейилади. Бу личинкада нерв, интерстициал, безли ва отилувчи хужайралар фарқланади. Кейин планула олдинги қисми билан субстратга ёпишади ва ясси шаклга келади, ундан юқорига поячалар ўсиб чиқади. Поячанинг учи кенгайиб, унда оғиз, пайпаслагичлар пайдо бўлади. Ёш полип озикланади, ўсади ва янги колония ҳосил бўлади (106-расм).

Метаморфоз даврида гидроид полипларда чуқур дегенератив жараёнлар содир бўлмайди, фақат пайпаствлагичлар йўқолади. Аста-секинлик билан гавдаси мураккаблашиб боради. Аммо физиологик жиҳатдан метаморфознинг юқори чўққиси планула личкасининг субстратга ёпишиш даври ҳисобланади. Шундан кейин гидроид полип эркин яшашдан ўтроқ ҳолатга ўтади, фаол озиклана бошлайди ва физиологик ҳолати ўзгаради. Паренхимула ва планула гавдасининг бир учи билан олдинга сузиб юради, ўтроқ ҳолатга ўтгандан кейин қарама-қарши томони (вегетатив қутби) фаол ҳолатга ўтади ва унда оғиз ҳосил бўлади. Баъзан личинка ён томони билан субстратга ёпишади ва тармоқланган гидрориза ҳосил бўлади, кейин ундан юқорига қараб гидрантлар ҳосил бўлади. А.А. Захваткин (1949) фикрича, гидроид полиплар метаморфози организмнинг вақтинча деполаризацияси орқали содир бўлади.

Кўплаб гидроид полиплар метаморфозининг қисқариши, яъни бластула, паренхимула, баъзан планула босқичларининг пассив эмбрионал ҳолатга ўтиши кузатилади.

### **Нинатанлилар метаморфози**

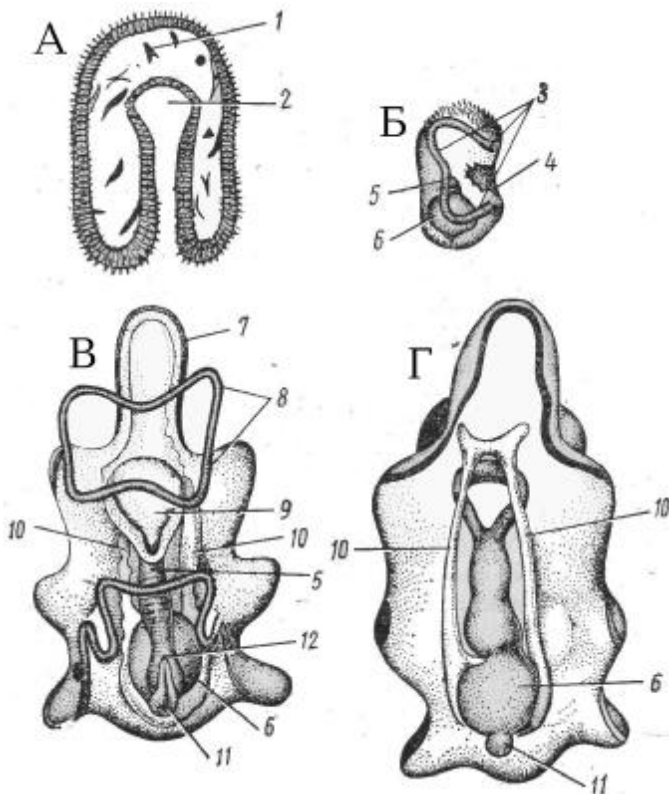
Кўпчилик нинатанлиларда постэмбрионал ривожланиш хивчинли бластула давридан бошланади. Эмбрион тухум қобиғидан чиққандан кейин гастрюляция жараёни содир бўлади. Қатламланиш орқали ҳосил бўлган бирламчи ичак бўлақларга бўлинади, бу бўлиниш ичакнинг целомик мезодерма ва энтодерма қисмларигача етиб боради. Шунинг билан бир вақтда бластуланинг вегетатив қутбидан ёки бирламчи ичак деворидан маълум хужайраларнинг кўчиши туфайли мезенхима ҳосил бўлади. Бластопор анал тешигига айланади, унинг қарама-қарши томонининг қорин қисмидан оғиз тешиги ҳосил бўлади. Ана шундан кейин хивчинлар ҳосил бўлади. Бу личинка диплевура дейилади (107-расм).



106-расм. Гидрасимонлар метаморфози (И.И.Мечников, 1886 бўйича). А-*Tiara leucostula* бластуласи; Б,В,Г,-*Clytia flavidula* да паренхимула ҳосил бўлиши; Б,В-бир полюсли иммиграция; Г-паренхимула; Д-*Clytia flavidula* планула личинкасининг субстратга ёпишиши; Е,Ж-*Clytia flavidula* гидрантининг пайдо бўлиши.

Личинканинг бундан кейинги ўсиши оғиз атрофида чуқурчалар, дўнгликлар, ўсимталар, киприкли ишлар ҳосил бўлишига олиб келади.

Нинатанлиларнинг ҳар бир синфи учун ўзига хос личинкалар ҳосил бўлади. Денгиз юлдузлари ривожланиши даврида бипинария, голотурия учун аурикулиария, денгиз типратикани ва офиуридлар учун плутеус, денгиз лилиялари учун бочкасимон личинка хосдир. Аммо нинатанлиларнинг личинкаси турли-туман ва мураккаб тузилганлигига қарамай, икки томонлама симметриялиги билан характерланади. Тоқ целомик халта 3 жуфт



107-расм. *Asterias vulgaris* метаморфози (Е.Мак Брайд, 1914 бўйича). А-целом ҳосил бўлиши; Б-диплеврула; В,Г-уч ҳафталик бипинария; 1-мезенхима; 2-целом пайдо бўлиши; 3-киприкли ип; 4-стомодеум; 5-қизилўнғач; 6-ошқозон; 7-посторал киприкли ип; 8-преорал киприкли ип; 9-оғиз; 10-целом; 11-орқа ичак; 12-анал тешиги.

целом ҳосил қилади ва улар ичакларнинг ён томонларида жойлашади.

Ўнг томонидаги целомлар ривожланиши орқада қолиши мумкин. Чунки жинсий вояга етган нинатанли пайдо бўлиши учун чап томонидаги целомлар катта аҳамиятга эга. Жумладан, чап томондаги целомларнинг ўртадагисидан гидроцел ҳосил бўлади.

Личинканинг билатериал сегментли тузилишидан жинсий вояга етган ҳайвоннинг радиал симметрияли тузилишига ўтиши қуйдагича бўлади. Гидроцел қизилўнғачни ўраб ва оғиз олди ҳалқасига келиб тугайди. Гидроцел юзасида 5 та радиал каналлар пайдо бўлади. Каналларнинг йўлларида амбулакрал оёқлар ҳосил бўлади. Денгиз типратиканларида метаморфознинг мураккаблашишига сабаб барча шакл ҳосил қилувчи жараёнлар амнион бўшлиғида йиғилган бўлиб, органлар гидроцел соҳасида тери қаватининг қатламланишидан пайдо бўлади.

Шундай қилиб, нинатанлилар метаморфозида радиал симметрия гидроцел тузилишига таъсир этади. Гидроцел органлар ҳосил бўлишида «ташқилотчи» вазифасини бажаради. Денгиз типратикани ривожланишида баъзан плутеус личинкаси пайдо бўлади. Унда целом ўнг ва чап томонларда яхши ривожланган бўлиб, иккита гидроцел, иккита амнион бўшлиғи ҳосил бўлади. Натижада денгиз типратиканининг орал қисмидаги органлар икки баробар кўп бўлиб, туғма майиб индивид пайдо бўлади.

### **Ҳашаротлар метаморфози**

Ҳашаротларда постэмбрионал ривожланиш даврида гавданинг ўсиши ва шаклнинг ўзгариши линька пайтида амалга ошади. Олий ҳашаротларда ривожланишининг иккита типи мавжуд.

Чала ўзгариш йўли билан ривожланишда (Hemimetamorphos) тухумдан чиққан ҳашарот жинсий вояга етган ҳайвонга ўхшайди. Аммо гавдасининг ҳажми, бошининг нисбатан йириклиги, қанотларининг ривожланмаганлиги билан фарқ қилади. Ҳар бир линькадан кейин гавданинг ҳажми ва пропорцияси жинсий вояга етган формага яқинлашиб бораверади. Кейинги линька олдингисидан гавданинг ўзгаришлари билан фарқ қилади. Бу даврда ривожланиш кетма-кет бўлиб, дегенератив ҳодисалар кузатилмайди. Баъзан чала ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротларнинг личинкалари имагога нисбатан бошқа муҳитда яшайди ёки ҳаёт тарзи билан фарқ қилади. Шунинг учун уларда махсус личинка органлари пайдо бўлади. Масалан,

ниначиларнинг личинкалари сувда яшайди ва сувдан нафас олишга мослашган. Яшаш муҳитининг ўзгариши ва личинкалик давридаги органларнинг редукцияга учраши охириги линькага тўғри келади. Шунинг учун уларнинг ривожланишида метаморфоз термини асосли равишда қўлланилади.

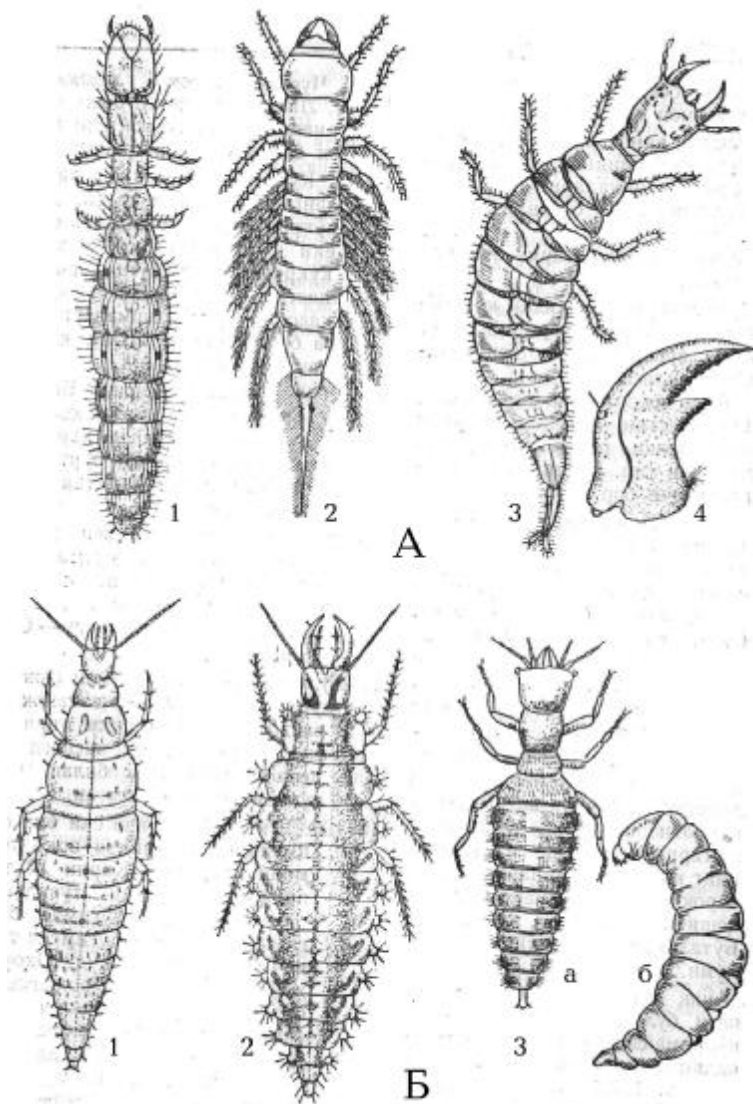
Тўлиқ метаморфозли (Holometamorphos) ҳашаротларда тухумдан чиққан личинка ота-онасига умуман ўхшамайди. Масалан, капалакнинг личинкаси қуртга ўхшайди, улар гомоном сегментацияга эга. Личинканинг оғиз аппарати кемирувчи, жинсий вояга етган формасида сўрувчи типда тузилган. Личинкада мураккаб кўз ва кўкрак оёқлари бўлмайди, қорин қисмида эса ёлгон оёқлари бўлади. Пашшаларнинг личинкаси чувалчангсимон шаклда бўлиб, боши яхши ривожланмаган, оёқлари умуман бўлмайди, қанот курткалари йўқ (108-расм).

Тўлиқ метаморфозли ҳашаротларнинг личинкаларида ҳам бир неча линька содир бўлади, ҳажми катталашади, аммо шакли деярли ўзгармайди. Личинка охириги линькадан кейин гумбак босқичига ўтади. Гумбақда қанотлар пайдо бўла бошлайди, аммо гумбак ҳаракатланмайди, озикданмайди. Гумбакнинг ичида шакл ҳосил бўлиш жараёнлари интенсив содир бўлади, личинкалик даври учун хос бўлган органлар йўқолади ва имаго даврига хос бўлган органлар ҳосил бўлади. Бу жараёнларнинг охирида линька содир бўлиб гумбақдан имаго учиб чиқади (109-расм).

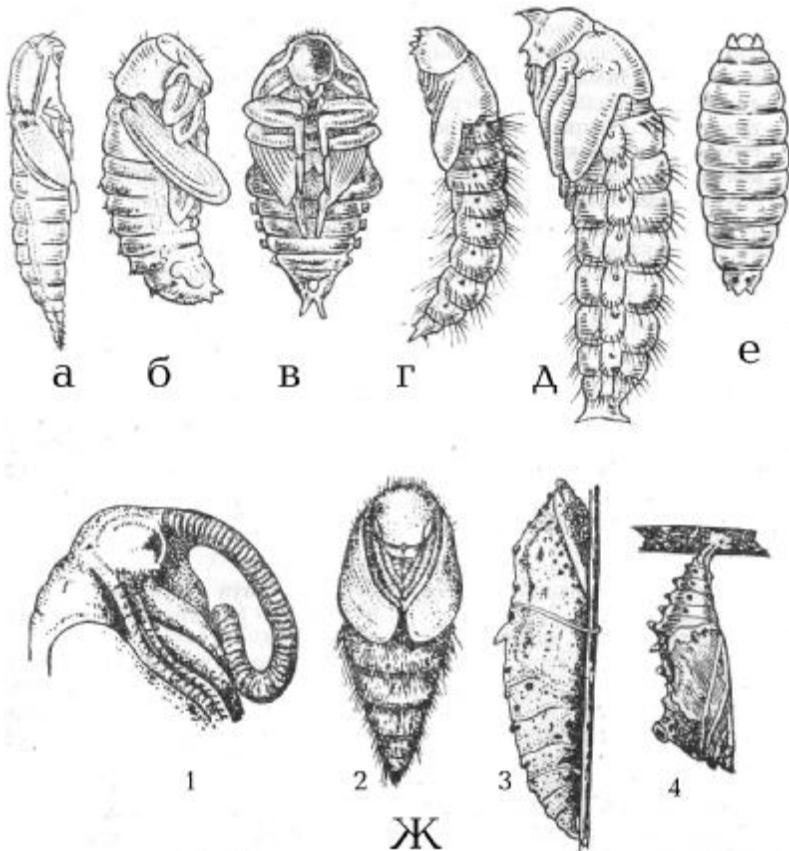
Ҳашаротларда содир бўладиган метаморфознинг ички жараёнлари биринчи марта А.О.Ковалевский (1887) томонидан ўрганилган. Унинг кўрсатишича, гумбақдан линька даврида қанотлар, оёқлар ва бошқа органлар ҳосил бўлиши личинкалик давридаги тайёргарлик натижаси ҳисобланади. Личинка гавдасининг ташқи ўсимталари гиподермада дискасимон бўлиб жойлашади. Бу дисклар имагинал диск деб аталади. Бу диск ички томонга қараб ўсади ва ташқаридан деярли билинмайди (110-расм). Фақат гумбакнинг линькаси даврида имагинал диск юзага чиқади ва қайси органни ҳосил қилса, ўша органнинг шаклини ҳосил қилади. Личинка гиподермасининг қолган қисми кўплаб гистологик ўзгаришлар туфайли имагонинг тери қатламини ҳосил қилади. Пашшаларда эса личинка гиподермаси тўлиқ дегенерацияга учрайди ва унинг ўрнида имагинал дискдан янги гиподерма қават ҳосил бўлади.

Личинка тўқимасининг дегенерацияси ва унинг имагинал тўқима билан алмашинуви ички органларда ҳам содир бўлади.





108-расм. Ҳашаротларнинг личинкалари (С.Муродов, 1986 бўйича). А-умумий кўриниши ва тузилиши; 1-бўғалоқлар личинкаси; 2-эшкак қанотлилар личинкаси; 3-сув сузгичлар личинкаси; 4-визиллоқлар личинкасининг юқори жағи. Б-тўрқанотлилар личинкаси: 1-гемеробиус личинкаси; 2-олтинкўз личинкаси; 3-мантиспа личинкаси; (а-биринчи ёши; б-катта ёши).



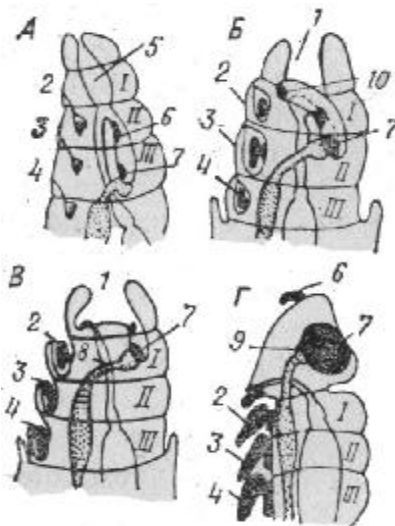
109-расм. Ҳашаротларнинг ғумбақлари (С.Муродов, 1986 бўйича). а-чертмакчи ғумбаги; б-узунбурун ғумбаги; в-қора танли ғумбаги; г-қтир ғумбаги; д-визиллоқ ғумбаги; е-пашша ғумбаги; ж-капалаклар ғумбаги; (1-арвоҳ капалак ғумбаги; 2-тўлқин қанотли ғумбаги; 3-оқ капалак ғумбаги; 4-нимфалид ғумбаги).

Имагонинг оддинги ва орқа ичаги кейинги дискли ҳалқасимон ҳужайралардан ҳосил бўлади. Личинканинг ўрта ичаги имагинал ҳужайраларнинг ўртасида тарқалган кичик ҳужайралардан ҳосил бўлади. Личинка ичагининг ҳужайралари уларнинг ўртасида қолиб, ҳазм бўлиб кетади.

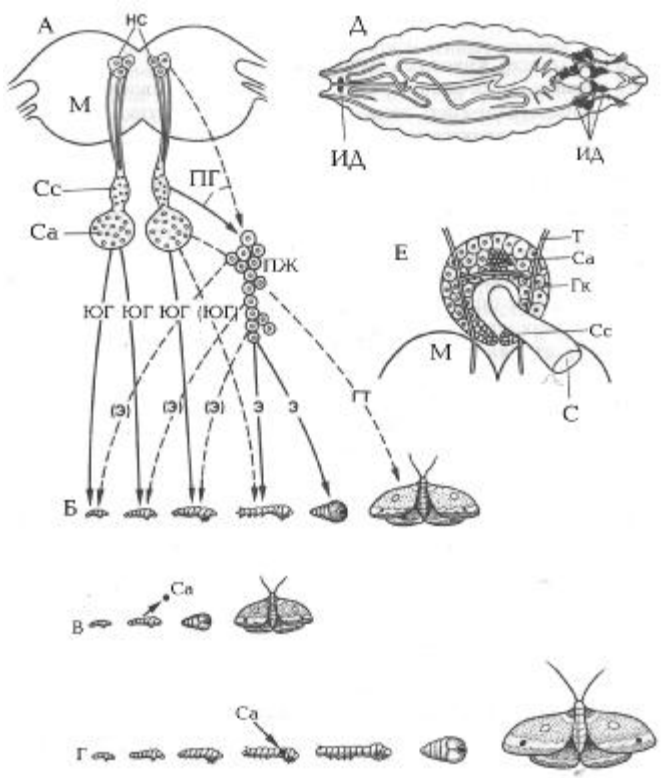
Худди шунга ўхшаш жараён Мальпиги каналларида, ёғ таначаларида, мускулларда ва бошқа органларда ҳам кузатилади.

Шундай қилиб, ҳашаротлар метаморфози даврида уларнинг бутун организми янгиланади. Шунга кўра, ҳаёт тарзи ҳам ўзгаради, яъни учушга мослашади, озикланиш усули, хулқ-атвори ва бошқа хусусиятлари ўзгаради. Личинка органларининг емирилиши фагоцитоз усули билан амалга ошади.

Ҳашаротлар метаморфозининг физиологик механизми ҳам мураккаб жараён ҳисобланади. Яқин вақтларгача личинка органларининг емирилиши улар ҳужайраларининг ўсиши билан боғлиқ, деб ҳисобланар эди. Баъзи олимларнинг фикрича, бунда фигоцитоз жараёни асосий вазифани бажаради, яъни фагоцит ҳужайралар личинканинг соғлом ҳужайраларига ҳужум қилиб уларни нобуд қилади. Айни вақтда, кўплаб экспериментал маълумотларга кўра, ҳашаротларнинг бутун эмбрионал ривожланиши гормонал омилар назорати остида бўлади, деган хулоса чиқарилмоқда. Ҳашаротларнинг энг муҳим секретор безларига бош миянинг нейросекретор элементлари ва бошда жойлашган торакал без ва ёндош тана киради. Органлар ўртасидаги функционал алоқа қуйидагича бўлади (111-расм). Нейросекретор ҳужайралар торакал безининг фаолиятини кучайтурувчи моддалар ишлаб чиқаради. Агар торакал бези олиб ташланса, ҳашарот линька хусусиятини йўқотади ва бундан кейинги ўсиши ҳамда ривожланиши давом этмайди. Агар торакал бези реинплантация қилинса, линька жараёни яна қайтадан тикланади. Торакал бези метаморфоз даврида ўзининг максимал ривожланишига етади. Имагода торакал бези дегенерацияга учрайди ва шунинг учун имагода линька кузатилмайди. Ёндош танадан ажралиб чиқадиган секрет ювинил гормони дейилади. Агар қонда ювинил гормони маълум миқдорда бўлса, личинка линькадан кейин ўзининг личинкалик хусусиятини



110-расм. Muscidae имагинал дискининг ривожланиши (Б.Н.Шванвич, 1949 бўйича). А-личинка; Б-Г-гумбак; 1-атриум; 2-4-кўрак оёқларининг куртаги; 5-томоқ; 6-антенна куртаги; 7-кўз; 8-қизилўнғач; 9-бош мия; 10-хартум куртаги; I,II,III-кўкрак сегментлари.



111-расм. Ҳашаротлар метаморфози (Э.Хадорн, Р.Венер, 1989 бўйича). (А-Г- капалак; Д,Е-пашша); Са-*corpora allata*, Сс-*Corpora cardiaca*; Э-эксдизон; М-бош мия; ПГ-проторакотроп гормон; ГТ-гонадотроп гормон; ЮГ-ювенил гормон; НС-нейросекретор ҳужайра; ПЖ-проторакал без; Б-личинка, ғумбак ва имаго (стрелка тараққиётда ЮГ ва Э иштрокини билдиради). В ва Са ни олиб ташлаш пакана имаго пайдо бўлишига олиб келади; Г-қўшимча Са имплантация қилиш қўшимча личинкалик даври ва гигант имаго пайдо бўлишига олиб келади. Д- пашша личинкасининг имагинал диски. (ИД); Е-пашша личинкасининг юрагини ўраб турган айлана без; М-бош мия (халқум усти ганглияси); Гк-асосий ҳужайра; Т-трахея.

деярли йўқотмайди, яъни линькадан кейин катта морфоанатомик ўзгаришлар содир бўлмайди. Метаморфоз охирида қонда ювинил гормонининг миқдори камаяди. Натижада гавда тузилиши ўзгариши содир бўлади ва личинкадан имаго ҳосил бўлади. Қандалаларда ёндош тана олиб ташланганда, муддатидан олдин метаморфоз содир бўлиб, пакана жинсий вояга етган қандала пайдо бўлганлиги тажрибаларда исботланган. Агар охириги

ёшдаги личинкага биринчи ёшдаги личинканинг ёндош танаси трансплантация қилинса, унда бир қанча личинкалик босқичи кўшилади, яъни ортиқча линька содир бўлади.

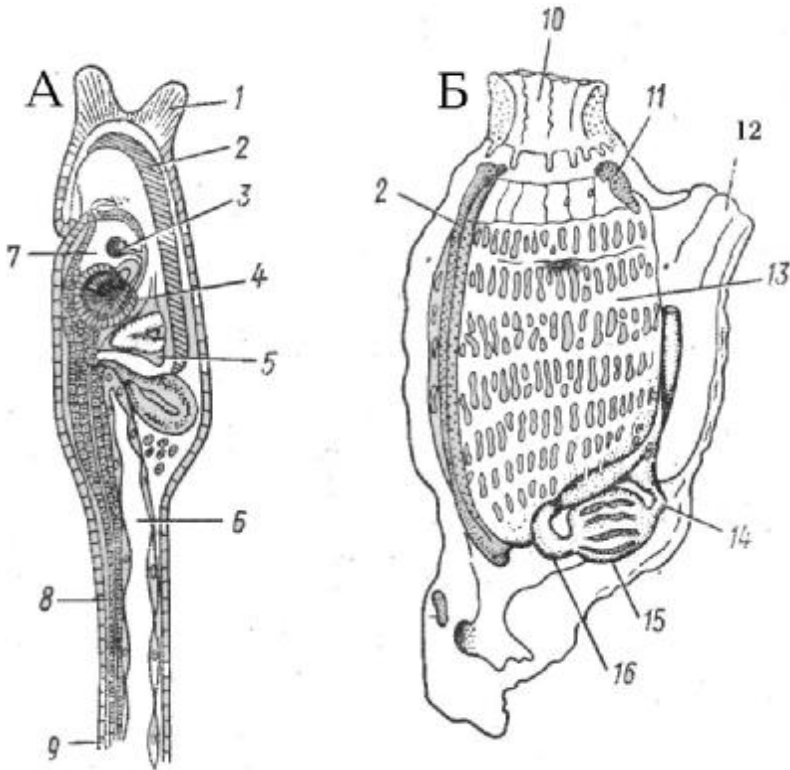
Шундай қилиб, ҳашаротлар метаморфози мураккаб морфоанатомик ўзгаришлар амалга ошиши билан борадиган жараён ҳисобланади.

### **Асцидиялар метаморфози**

Асцидия личинкаси ташқи кўриниши билан итбалиққа ўхшайди. У олдинги йўғон ва ингичкалашган дум қисмларидан иборат. Думининг қисқариши туфайли ҳаракатланади (112-расм). Личинканинг гавдасида икки группа органлар: личинкалик ва дефинитив органлар фарқланади. Личинкалик органларга хорда, нерв найи ва ганглия туғундан иборат бўлган нерв системаси, кўзи ва статолит, шунингдек, хорданинг икки ёнидаги лентасимон мускули киради. Личинканинг субстратга ёпишув ва безли органлари ҳам бўлади.

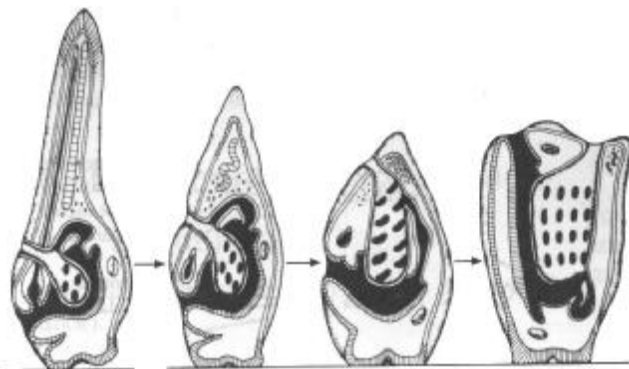
Личинканинг дефинитив органларига нафас олиш органи, ичаклар, тери қавати, юрак ва бошқа органлари киради. Личинкалик органлари асосан думда, дефинитив органлар эса гавданинг тана қисмида жойлашган. Демак, дефинитив органлар личинкалик даврида тўлиқ ривожланмаган бўлади. Асцидия личинкаси озукани ташқаридан қабул қила олмайди ва фақат турнинг тарқалишини таъминлайди.

Асцидия личинкасининг сувда сузиб юриши 2-3 кундан ошмайди. Бир неча соатдан кейин субстратга ёпишади ва нерв системаси, хордаси ва мускуллари бир-биридан ажралади. Личинканинг нерв системасидан озгина ҳужайралар тўплами қолади ва улардан дефинитив нерв ганглияси ҳосил бўлади. Ички органлари ҳам ўзгаради. Масалан, личинкалик даврида оғиз ва анал тешиги елка томонда, яъни юқорига қараб очилган бўлади. Субстратга ёпишгандан кейин ён томонга қараб очилади (113-расм). Кейин 2-3 кун ичида ички органлар шундай жойлашадики, бу тешиклар яна юқори томонга қараб очилади. Шундай қилиб, дефинитив органлар баъзан метаморфоз охирида, баъзан бир неча ҳафтадан кейин фаолият кўрсата бошлайди. Бу ҳодиса органларнинг личинкада қандай даражада ривожланганлигига боғлиқ. Асцидия метаморфозида личинкалик ва дефинитив органларнинг фарқи ва нисбатан бир-бирига боғлиқ эмаслиги диққатга са-



112-расм. Асцидия (*Cione intestinalis*) метаморфози (Е.Коршельт, 1936 бўйича).  
 1-ёпишув органи; 2-эндостил; 3-статолит; 4-кўз; 5-томоқ; 6-хорда; 7-бош мия; 8-  
 нерв найи; 9-дум; 10-орал сифон; 11-ганглия; 12-атриал сифон; 13-жабра бўлими;  
 14-қизилўнғач; 15-ошқозон; 16-ичак.

зордор. Дефинитив органлар ривожланиши бир текис да-  
 вом этади ва метаморфоз бу жараённинг тезлашувига таъсир  
 этмайди. Шунинг учун асцидия метаморфозини катастрофик  
 ва некробиотик метаморфоз деб аташ мумкин. Таъкидлаш ло-  
 зимки, личинканинг думи билан биргаликда хордалилар учун  
 хос бўлган айрим бошқа белгилар ҳам йўқолади. Шундай қилиб,  
 асцидиялар метаморфозининг асосий хусусияти уларнинг ўтроқ  
 ҳолатга ўтиши ва шу билан боғлиқ бўлган организмнинг содда-  
 лашуви ҳисобланади.



113-расм. Асцидиянинг итбалиқсимон личинкасининг метаморфози (Р.Барнс, 1980 бўйича).

### Тубан умуртқалилар метаморфози

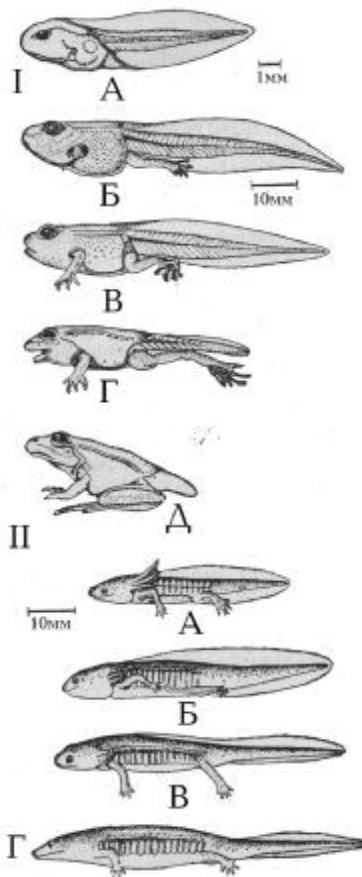
Тўгаракоғизлилар, икки хил нафас олувчи ва суякли балиқлар ҳамда амфибиялар личинкалари жинсий вояга етган формаларидан фарқ қилади. Уларнинг ўсиши ва ривожланиши даврида кескин ўзгаришлар содир бўлади. Масалан, икки хил нафас олувчи балиқлар ривожланишида ўзига хос личинка ҳосил бўлади. Миноганинг тухум қобиғидан чиққан личинкаси - қумтешар жинсий вояга етган формасидан фарқ қилади. Уларнинг стомодеуми ичакларга етиб бормайди ва личинка стомодеуми ичакларгача етиб боргунча сариқлик қолдиғи билан озикланади. Бу даврда нормал жабра билан нафас олиш пайдо бўлади, жабра ёриқлари ҳалқумга очилади. Қумтешарнинг кўзлари кичик, тўлиқ тараққий этмаган, тери остида яширинган бўлади. Личинкалик даври 3-4 йил давом этиб, кўплаб ўзгаришлар содир бўлади. Пронефрос мезонефросга айланади. Бирламчи буйрак ҳам личинкалик, ҳам жинсий вояга етган формаларида асосий айирув органи ҳисобланади. Метаморфоз даврида қалқонсимон без асосий ички секреция бези ҳисобланади. Бу без ичақда ҳосил бўлиб, ҳалқум билан алоқаси йўқолади ва гормонларини бевосита қонга қуюди. Қумтешар гавдасининг олдинги қисми ўзгаради, кўзи катталашади. Бошидаги тоғай тўқимаси суяк тўқимасига айланади, бошининг ҳалқум қисми дифференциаллашади, оғиз ичида теридан иборат бўлган янги пайпаслагичлар пайдо бўлади. Бу пайпаслагичлардан миногоанинг тишлари ҳосил бўлади. Шунинг билан бир вақтда гипофиз бези ҳам

ривожланади. Олдинги ичақда катта ўзгаришлар содир бўлади ва дефинитив тузилишга келади. Бир-бирининг устида жойлашган найсимон қизилўнғач ва жабра бўлими ҳосил бўлиб, уларнинг ҳар иккаласи ҳам оғиз бўшлиғига очилади. Метаморфоз даврида кўшилиб кетган елка ва қорин сузгич қанотлардан елка, дум ва қорин сузгич қанотлар ҳосил бўлади. Сариклик халтаси ва унинг канали йўқолади.

### Амфибиялар метаморфози

Амфибиялар метаморфози даврида содир бўладиган морфофизиологик ўзгаришлар ва уларнинг сабаблари ҳар томонлама чуқур тажрибалар асосида ўрганилган. Амфибияларнинг ҳар хил вакиллари-нинг метаморфози эволюция жараёнида шаклланган ўзига хос хусусиятга эга. Думсиз амфибиялар метаморфози даврида содир бўладиган морфофизиологик ўзгаришлар сувдан қуруқликка яшашга ўтиши муносабати билан пайдо бўлган.

Бақа итбалиғининг метаморфози даврида ҳамма органлар системаси маълум даражада қайта қурилади (114-расм). Личинканинг узун, тармоқланган ташқи жабралари ўсаётган жабра қопқоғи билан ёпилади. Жабралар атрофияга учрайди ва итбалиқ ички жабралари билан нафас ола бошлайди. Личинкалик даврининг 2,5 йилидан кейин ўпкаси ишлай бошлайди. Жабра қопқоғи



114-расм. Думсиз (*Rana pipiens*) (I) ва думли (*Pleurodeles waltlii*) (II) амфибиялар метаморфози (А.Галльен, М.Дюроше, 1957 буйича). I-А-метоморфозгача бўлган итбалиқ; Б-жабра метаморфознинг бошланиши (орқа оёқни ўсиши); В-олдинги оёғи ва думининг қисқариши; Г, Д-метаморфознинг охириги босқичи; II-А-личинкалик даврининг охирига етиши; Б-Г-ташқи жабранинг йўқолиши, дум сузгичнинг ўзгариши.



ҳосил бўлгандан кейин итбалиқ думининг остида орқа оёқлар, жабра ёйи орқа жуфтининг тагида олдинги оёқлар пайдо бўла бошлайди. Метаморфозгача улар жабра қопқоғи остида ёпиқ ҳолда бўлади.

Метаморфоз даврида ўпка ривожланади, ўпка билан биргаликда артерия ва вена қон томирлари ҳосил бўлади. Кейин ички жабра атрофияга учрайди, жабра қопқоғи йўқолади, олдинги ва орқа оёқлар очилади ва тез ўсади. Гавданинг ҳар ҳил қисмларида қон келишининг ўзгариши, орқа оёқнинг тез ўсиши туфайли думни ташкил этадиган ҳужайралар ўлади ва дум атрофияга учрайди. Дум мускуллари ва хорданинг нобуд бўлиши фигоцитар ва яллиғланиш жараёнлари орқали амалга ошади.

Ичакда катта ўзгаришлар содир бўлади, у калталашади, гистогенетик ўзгаришларга учрайди, бош қайта тузилади, ўрта қулоқ пайдо бўлади. Бош суяклари ва жағ тузилиши ўзгаради, кўзи такомиллашади, тишлари йўқолади.

Скелетида ҳам катта ўзгаришлар содир бўлади. Тоғайлар суякка айланади, айирув органлари ва териси ўзгаради.

Думли амфибиялардан аксолотл личинкалик даврида кўпайиш хусусиятига эга. Бу ҳодиса неотения деб аталади ва у эволюция жараёнида пайдо бўлган турнинг сақланиб қолишига қаратилган ўзига хос мосланиш ҳисобланади. Турли-туман тажрибаларда аниқланишича, амфибиялар метаморфози қалқонсимон без фаолиятига боғлиқ. Гипоталамус-гипофиз-қалқонсимон без системасининг аъзолари бир-бири билан узвий боғлиқ. Бу безларнинг гормонлари метаморфоз жараёнини бошқаради (М.С. Мицкевич, 1978).

Шундай қилиб, метаморфоз ҳайвон ҳаёт тарзининг ўзгариши ва бошқа кўплаб мосланишларга олиб келадиган жараён ҳисобланади.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Метаморфоз нима?
2. Ривожланиш турларини айтинг.
3. Тўғри ривожланиш ва унинг турларини айтинг.
4. Метаморфозли ривожланиш ва унинг турларини айтинг.
5. Чала ўзгариш йўли билан ривожланиш ва унинг турларини айтинг.

6. Тўлиқ ўрганиш йўли билан ривожланиш ва унинг босқичларини айтиб беринг.
7. Гидроид полиплар метаморфозини айтиб беринг.
8. Нинатанлилар метаморфозини айтиб беринг.
9. Ҳашаротлар метаморфозини айтиб беринг.
10. Асцидиялар метаморфозини айтиб беринг.
11. Миногалар метаморфозини айтиб беринг.
12. Балиқлар метаморфозини айтиб беринг.
13. Амфибиялар метаморфозини айтиб беринг.
14. Метаморфоз жараёнининг гормонал бошқарилишини тушунтиринг.

## 13-БОБ. ОНТОГЕНЕЗ ВА ЭВОЛЮЦИЯ. БИОГЕНЕТИК ҚОНУН

### Биогенетик қонун ҳақида тушунча

1828 йилда К.Бэр ҳар хил умуртқали ҳайвонлар эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичлари ўхшаш бўлишини кузатиб, ўзининг «эмбрионлар ўхшашлиги» қонунини яратди. Ч.Дарвин ўзининг эволюцион таълимотини яратишда бу қонундан кенг фойдаланди. У қадимги ва ҳозирги ҳайвонлар эмбриони бир-бирига ўхшашлигига ишонди. Бунда Дарвин аждод белгилари такрорланишини биларди.

Ф.Мюллер ва Э. Геккель (1866-1874 ) Дарвиннинг эволюцион таълимоти таъсирида биогенетик қонунни яратдилар. Геккель бу қонунни «асосий биогенетик қонун» деб атади. Биогенетик қонун Дарвин вояларига яқин бўлганлиги учун уни Дарвин-Мюллер-Геккель қонуни деб аташ мумкин. Биогенетик қонунни асослаш учун Мюллер кўп иш қилди. Унинг аниқлашича, ҳар хил турга кирадиган қисқичбақасимонларнинг личинкалик даври бир-бирига жуда ўхшаш бўлади. Жумладан, крабларда паразитлик қиладиган *Sacculina* жинсий вояга етганда қисқичбақасимонларга ўхшамайди, аммо унинг личинкаси тубан қисқичбақасимонларга ўхшайди. Мюллер шундай хулосага келдики, ҳамма тубан қисқичбақалар ҳозирги қисқичбақаларнинг личинкасига ўхшайдиган битта аждоддан келиб чиққан.

Геккель ва Мюллер индивидуал ривожланиш давомида шаклнинг ўзгариб боришининг филогенез билан боғлиқлигини тушуниб етдилар.

«Онтогенез ирсият ва мосланиш туфайли филогенезнинг қисқа ва тез такрорланишидир». Биогенетик қонуннинг мазмуни, моҳияти ана шундан иборат бўлиб, у анча кенг ва мураккабдир. Жумладан, ҳамма ҳайвонларнинг тухуми ўхшаш бўлади, эволюция жараёнида тараққиётнинг кейинги давларида янги босқичлар қўшилиши туфайли ўзгаришлар содир бўлади, агар ҳар хил омиллар таъсир этмаса, эмбрионал ривожланиш даврида унинг тарихий тараққиётини «кинофильм» каби томоша қилиш имконияти бўлади. Масалан, сут эмизувчилар «фильмида» содда ҳайвонлардан судралиб юривчиларгача бўлган тарихий тараққиёт намойиш этиларди. Аммо белгиларнинг ўзгаришларсиз намоён бўлишига эмбрион, личинка ва жинсий вояга етган формаларнинг муҳит шароитларига мосланиши йўл қўймайди.

Биогенетик қонундан шу нарса маълумки, қадимги белгилар эмбрионал ривожланиш даврида намоён бўлиши лозим. Аммо бу кетма-кетлик кўп ҳолларда бузилади. Биогенетик қонун тарафдорлари бундай ҳолатни қуйидагича изоҳлайдилар. Эволюция жараёнида организмлар тараққиёти қисқарган (филогенезга нисбатан), тараққиётининг ўзи соддалашган, органлар тараққиёт йўли ўзгарган. Органлар ҳосил бўлиши ва ривожланишининг ўзгариши гетерохрония дейилади. Баъзи олимларнинг фикрича, прогрессив органлар эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида пайдо бўлади (Менерт). Масалан, бош мия, сезги органлари, юрак эртароқ, жинсий органлар ва ичаклар кечроқ пайдо бўлади.

Геккель бундай ўзгаришларни тан олмади. Қуруқлик ҳайвонларида ўпка, балиқларда сузиш пуфаги орқа жабра халтаси ўзгаришидан ҳосил бўлган.

Биогенетик қонун Геккель томонидан филогенезни «тиклаш», органик дунё қон-қариндошлигини билиш учун фойдаланилди. Геккель органик дунёнинг палеонтологик маълумотларга эга бўлмаган қисми ҳақида жуда кўп нарсаларни олдиндан айтиб берган, кўп ҳужайралиларнинг келиб чиқиши ҳақида гастерия назариясини яратди. Геккель тассаввур қилган ҳайвон эмбрионнинг гастрүляция даврига ўхшайди.

**Рекапитуляция.** Э.Геккель томонидан дастлабки қадимги гипотетик ҳайвонлар - бластез ва марез (бластула ва марулага тўғри келадиган) ҳақида тасаввурлар ҳосил қилинди. Бластез ҳозирги колониал (*volvox*) формаларга таққослаб ўрганилди. Гастрея даврини ковакичлиларга таққослаб, унда эктодерма ва энтодерма қаватлар борлигини аниқлади. Биогенетик қонунга кўра, бу ҳайвонлар онтогенези даврида вояга етган аждодларининг белгиларини рекапитуляция қилади.

Рекпитуляция лотинча *recapitulatio* - айтилганнинг қисқа такрорланиши деган маънони билдиради. Морфологлар XIX асрда кўплаб рекапитуляцияларни аниқладилар.

1. Ҳамма кўп ҳужайралилар уруғланган тухум ҳужайрадан ривожланади.

2. Кўпчилик ҳайвонларнинг эмбрионал ривожланиши даврида эмбрион варақлари ҳосил бўлади.

3. Ҳамма умурқалиларда хорда ҳосил бўлади.

4. Қушлар, сут эмизувчилар ва одам эмбрионининг ривожланиши даврида жабра ёриқлари ҳосил бўлади, юраги балиқ-

лар юрагига ўхшайди, айирув органлари пронефрос типига бўлади. Эмбрионнинг кейинги ривожланиши даврида бу органлар ўзгариб, мазкур синфга хос белгилар пайдо бўлади.

5. Пальма ўғрисининг ривожланиши биогенетик қонуннинг исботи ҳисобланади. Уни қароқчи краб ёки кокос краби ҳам дейилади. Бу ҳайвон қуруқликда яшаб, кокос ёнғоғи билан озиқланади. Ўпка билан нафас олади, агар 4-5 соат сувга солиб қўйилса, ўлади. Тухумини бир-бирига тизиб қўяди, тухумдан чиққан планктон личинкаси зоеа дейилади. Жабра ёриқлари йўқолмайди, аммо нафас олишда қатнашмайди. Биогенетик қонун тарафдорлари пальма ўғрисини онтогенезда филогенез такрорланишига яққол мисол, деб қарайдилар.

6. Амфибиялар индивидуал ривожланиши ҳам рекапитуляция ҳисобланади. Бақа личинкасининг думи, жабра ёриқлари баликлардан мерос бўлиб қолган.

7. Ривожланиш даврида тўқима ва органларда аждод белгилари пайдо бўлиши мумкин. Бу гистогенетик рекапитуляция деб аталади.

**А.Н.Северцовнинг филэмбриогенез назарияси.** XIX аср охири, XX аср бошларида биогенетик қонун жуда кўп танқидларга учради. Бу қонунни ривжлантиришда А.Н.Северцов улкан ҳисса қўшди. У органларнинг аждодларда ва жинсий вояга етган организмларда ривожланиш йўллариини ўрганди. Ана шу ўрганиш жараёнида Северцов эмбрион ривожланиши даврида аждод белгиларига нисбатан ўзгарган ёки янги белгилар пайдо бўлишининг йўналишларини аниқлади ва буларни филэмбриогенез қонуни деб атади. Бу қонунга кўра, онтогенезда филогенез айнан такрорланмасдан, балки баъзи ўзгаришлар йўли билан такрорланади. Северцов филэмбриогенезнинг қуйидаги йўллариини аниқлади: 1 Баъзи ҳайвонларда янги белгилар эмбрионал ривожланишнинг дастлабки босқичида пайдо бўлади. Филэмбриогенезнинг бу типи архаллаксис дейилади. 2 Янги белгилар индивидуал ривожланишнинг ўрта босқичида пайдо бўлса, уни девиация дейилади. 3 Агар ўзгаришлар ривожланишнинг охириги босқичида пайдо бўлса, бу ҳодиса анаболия дейилади.

Шундай қилиб, Северцов бўйича, онтогенезда ҳар хил органлар ҳар хил даврларда пайдо бўлади. Северцов кўп ҳужайралилар онтогенезининг келиб чиқиши ва эволюцияси ҳақида назария яратди. Бунда рекапитуляцияга асосланган анаболияга катта аҳамият берди. Северцов кўп ҳужайралилар бир ҳужайралиларнинг колония бўлиб яшайдиган формаларидан келиб чиққан,

деган гипотеза тарафдори эди. Жумладан, вольвокс колонияси 20 000 ҳужайрагача етиши мумкин, шундан кейин гистологик дефференциация бошланади. Северцов бўйича, гидра ривожланиши даврида эмбрионнинг майдаланиш даврига ўхшаш давр содир бўлади. Шундай қилиб, гидра онтогенези янги даврлар туфайли узайган (115-расм).

Северцов билатериал симметрияли ҳайвонлар онтогенези эволюциясини мураккаб ва кўп босқичли, деб тасаввур этади (116-расм).

### **Биогенетик қонуннинг ҳозирги ҳолати**

Ф. Мюллер ва Э. Геккелнинг хизматлари туфайли биогенетик қонун табиийёт фанлари тараққиётида жуда катта аҳамиятга эга бўлди. Онтогенез ва филогенезнинг ўзаро нисбатига шубҳа йўқ, аммо бу биогенетик қонун ҳам шундайлигича қабул қилинади, деган маънони билдирмайди.

Баъзи эмбриологлар фикрича, умуман бирор тур ҳайвоннинг онтогенези бу қонунга бўйсунмайди. Иккинчи гуруҳ олимлар фикрича, биогенетик қонун эскирди, шунинг учун онтогенез ва филогенезни умумлаштирувчи янги қонун яратилиши керак. Бу ҳақда кўплаб танқидий фикрлар билдирилди:

1. Эмбрион ривожланиши даврида жинсий вояга етган аждодлар белгиларини рекапитуляция қилади, деган мулоҳазаларга қўшилиб бўлмайди.

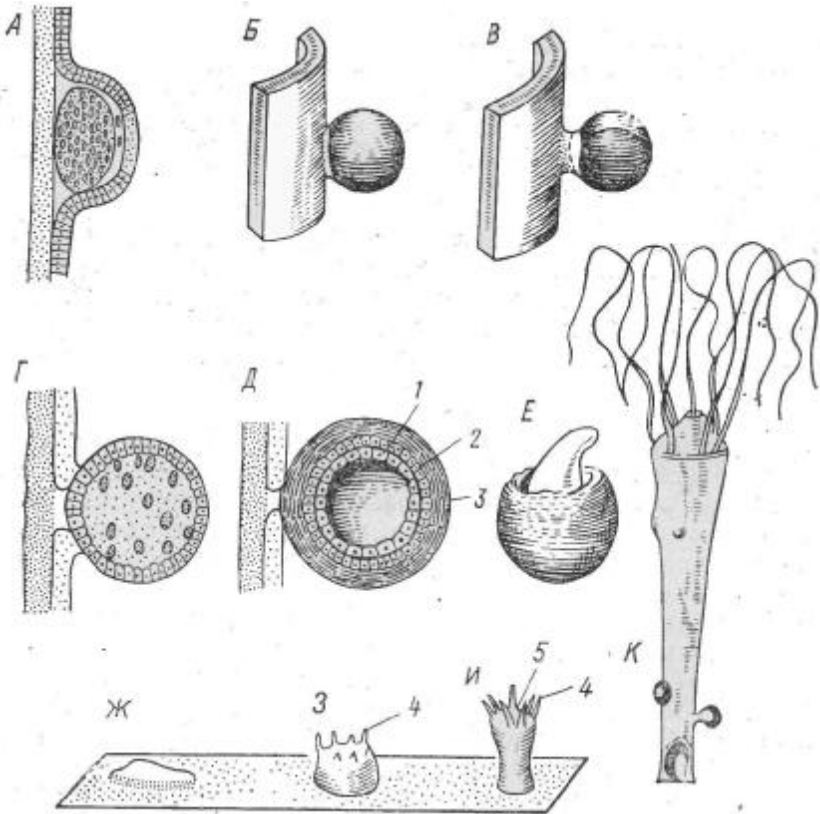
2. Организмлар эволюцияси даврида жинсий ҳужайралар ҳам эволюцияга учраган. Тухум ҳужайра ҳар хил ҳайвонларда ҳар хил бўлади, бунда рекапитуляция содир бўлмайди. Геккелнинг ҳамма ҳайвонлар тухумлари ўхшаш бўлиши керак, деган фикри нотўғридир.

3. Биогенетик қонуннинг тўғрилигини исботлаш учун эмбрион варақлари назариясидан фойдаланиб бўлмайди, чунки бу назариянинг ҳам баъзи жойлари мунозараларидир.

4. Биогенетик қонун, Северцов исботлашича, асосий қонун эмас. Чунки бу қонун онтогенезда содир бўладиган ўзгаришларнинг қонуниятларини ифодалайди. Аммо филэмбриогенез назариясидан фарқ қилади. Жумладан, органлар ҳосил бўлиш чегараларини аниқлаб бўлмайди.

5. Биогенетик қонунни ботаникага қўлланилмайди.

6. Биогенетик қонун тарафдорларининг кўплаб фикрлари замонавий эмбриология нуқтаи назаридан жуда содда ва асоссиз

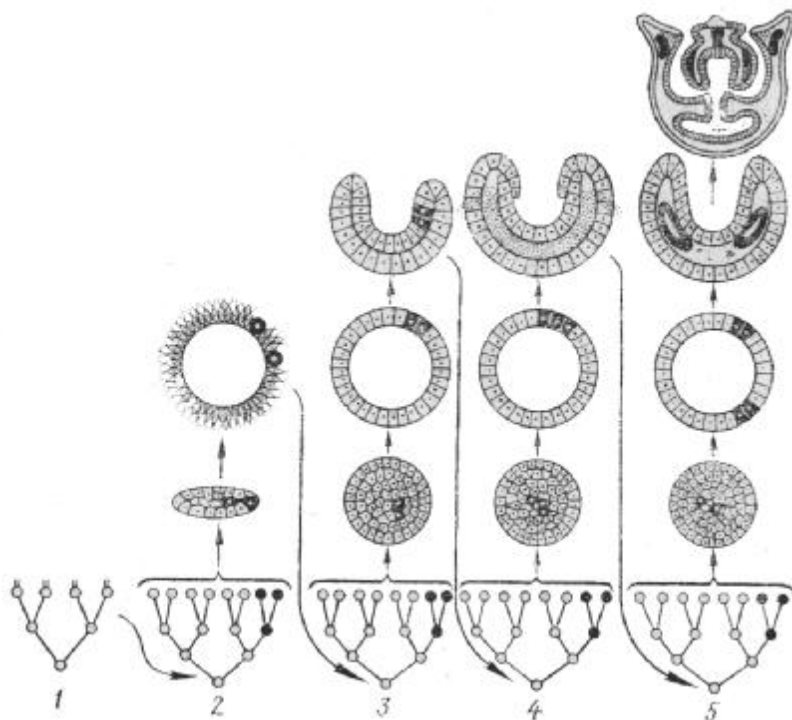


115-расм. Гидроидлар онтогенези (А.Н.Северцов, 1935 бўйича). А-етилган тухум; Б-она организмга оёқлари билан ёпишган урунган тухум; В-тухум хужайра майдаланишининг бошланиши; Г-бир қаватли бластула; Д-эмбрион ичида энтодерма (1) қавати, ташқи томонда эктодерма (2) ва ундан ташқарида эмбрион қобиғи (3) ҳосил бўлади; Е-эмбрион қобиқдан личинка чиқиб эркин сузиб юради; Ж-личинка сув тагида ўрмалаб ҳаракатланади; З-пайпаслагичларининг ривожланиши (4); И-ёш гидранинг овзи ва пайпаслагичлари (5); К-жинсий вояга етган гидро.

бўлиб чиқди. Геккель эмбрионал ривожланишни онтогенезнинг бир қисми эмас, «филогенезнинг справочниги», деб тушунди. Хорда қадимги ҳайвонларда жинсий вояга етганда сақланиб қолади, бошқаларида эса редукцияга учрайди. Жабра ёйи, қон томирлар, нерв плакодлари, ички секреция безлари жабра ёриқларидан пайдо бўлади. Агар жабра нафас олиш вазифасини йўқотса ёки бажармаса, у ана шу органлар ҳосил бўлишида иштирок этади.

7. Биогенетик қонунни палеонтология, зоология маълумотларини танқидий баҳоламасдан қабул қилиб бўлмайди. Одам эмбриони маълум даврда жун билан қопланади, туғилгандан кейин бу жун жуда сийрак ҳолда сақланиб қолади. Бу ҳам аجدодлардан (маймунлардан) мерос бўлиб қолган белги ҳисобланади.

Бу маълумотлардан биогенетик қонун нуқтаи назаридан қандай хулосалар чиқариш мумкин? Одам эмбриони маймунларнинг жинсий вояга етган давридаги гавданинг жун билан қопланиши-



116-расм. Билатерал симметрик кўп ҳужайралилар онтогенезининг эволюцион гипотетик йўналиши (А.Н.Северцов, 1935 бўйича).

1-эркин яшовчи бир ҳужайралиларнинг кўпайиши; 2-бир ҳужайралилар колониясининг онтогенези. Ҳужайралар дифференциацияси туфайли жинсий (қора) ва соматик ҳужайралар ҳосил бўлади; 3-гидрага ўхшаш кўп ҳужайралилар онтогенези; онтогенезга бластула, гастрүляция ва бошқа босқичлар қўшилади; 4-бирламчи икки томонлама симметрик ҳайвонлар онтогенези; буларда энтодерма ва эктодермадан ташқари, архалаксис йўли билан мезодерма ҳосил бўлган; 5-юксак икки томонлама симметрик ҳайвонлар онтогенези, буларда эмбрионал ривожланиш узайган ва мураккаблашган.



ни такрорлайди. Одам туғилгандан кейин бош, қовларида жун сақланиб қолади. Бу жунлар маймунларда эмбрион ривожланиши даврида ҳам бўлади. Хулоса шуки, одам эмбрионида маймунлар белгиси, маймунлар эмбрионида одам белгиси такрорланади. Аслида бундай эмас. Шунинг учун биогенетик қонунни қўллашда бошқа маълумотлардан ҳам фойдаланиш лозим.

8. Организмлар эволюцияси даврида қон-қариндош бўлмаган формаларда ўхшаш белгилар пайдо бўлиши мумкин. Бундай параллелизм келиб чиқиши уларнинг яқинлигидан эмас, балки бир хил экологик муҳитда яшаганлиги туфайли пайдо бўлади. Бу конвергенция дейилади. Масалан, акула (балиқ), ихтиозавр (рептелия), дельфин (сут эмизувчи) гавдаси бир-бирига ўхшайди. Ҳамма организмлар ягона бирлик - ҳужайралардан тузилганлиги ҳам конвергенциядир.

**К. Бэр қонуни.** Биогенетик қонун асослари 1828 йилда дастлаб К. Бэр томонидан айтилган эди. У эмбрионлар ўхшашлиги ёки Бэр қонунини яратди. Бу қонуннинг мазмуни қуйидагилардан иборат:

1. Эмбрион ривожланиши даврида кўпчилик ҳайвонлар учун умумий бўлган белгилар дастлаб, хусусий белгилар эса кейинроқ пайдо бўлади.

2. Организмларда умумий белгилардан хусусий белгилар келиб чиқади.

3. Маълум тур ҳайвонда эмбрион аجدод ҳайвоннинг белгиларини такрорлаши жараёнида ундан узоқлашади.

4. Юксак ҳайвонларнинг эмбриони ҳеч қачон эволюция жиҳатдан ўзидан қуйида турадиган ҳайвоннинг эмбрионига ўхшамайди.

Бэр фикрича, умуртқалилар эмбриони ривожланиши давомида дастлаб тип, синф белгилари, кейин туркум ва охирида тур белгилари пайдо бўлади. Бэрнинг бу фикрлари ҳозир ҳам ўз қимматини йўқотган эмас.

Дарвиннинг Бэр ғояларига юксак баҳо берганлигини ҳисобга олган ҳолда, ҳозирги кунда бу қонуннинг қайси қисмлари тўғри, қайси қисмларини ўзгартириш лозимлигини аниқлаш лозим. Бэр фикрича, ҳар бир типнинг ўзига хос ривожланиш йўли бор. Эволюция жараёнида бу йўналиш такомиллашиб борган.

А.Н. Северцов бу йўналишни таҳлил қилиб, филэмбриогенез йўллари билан таққослаган.

Баъзи эмбриологлар Бэр қонунини ўрганиб, уни идеалистик, йўналтирилган ривожланиш ҳақидаги қонун, деб баҳоладилар.

Аммо Бэр қонунида ҳеч қандай идеализм йўқ. Бэр «ривожланиш даражаси (босқичи)» ва «ривожланиш типи» ни фарқлайди.

«Ривожланиш даражаси» ҳозирги «организмнинг мураккаблиги» тушунчасига тўғри келади, «ривожланиш типи» эса тараққиёт даражаси билан биргаликда ҳайвонлар гуруҳларини (синф, тип) ҳосил қилади.

Шундай қилиб, Бэр таълимотини ҳар томонлама таҳлил қилиб, унинг ижобий ва салбий томонлари кўрсатиб берилди.

П.П.Иванов «ривожланиш типи» ўрнига «ривожланиш йўналиши» тушунчасини қўллашни тавсия этди. Масалан, кўпчилик моллюскалар ривожланишида трохофора ёки веллигер личинкаси йўналиши бор, бошоёқди моллюскалар ривожланиши жинсий вояга етган ҳайвон йўналиши бўйича амалга ошади. Бу таълимотни ҳам телеологияга асосланган, деб танқид қилиш мумкин. Аммо бунга эҳтиёж йўқ, чунки ҳар қандай танқид маълум бир таълимотни қандай талқин қилишга боғлиқ.

Эмбриологлар Бэр қонуни ва «ривожланиш йўналиши»га етарлича эътибор бермадилар. Аммо бу қонунлар ҳозирги замон эмбриологларининг диққатини ўзига жалб қилиши лозим.

Г.П. Короткова ва Б.П. Токин (1978) Бэр қонунига баҳо беришда тадқиқотчилар хатоларга йўл қўйганликларини таъкидладилар. Аммо Бэрнинг эмбрионлар ўхшашлиги қонунига кўра, бу ўхшашлик бир тип доирасида бўлади. Бэр бир типдан бошқасининг пайдо бўлишига оид гипотезани ярата олмади. Бэр қонуни ривожланишнинг бошланғич даврлари - зигота, бластула, гастрюляцияга тааллуқди эмас. Агар Бэр давридаги фан тараққиёти, микроскопик ва бошқа техникалар ривожини ҳисобга олинса, унинг таълимоти органогенез жараёнини ифодалайди.

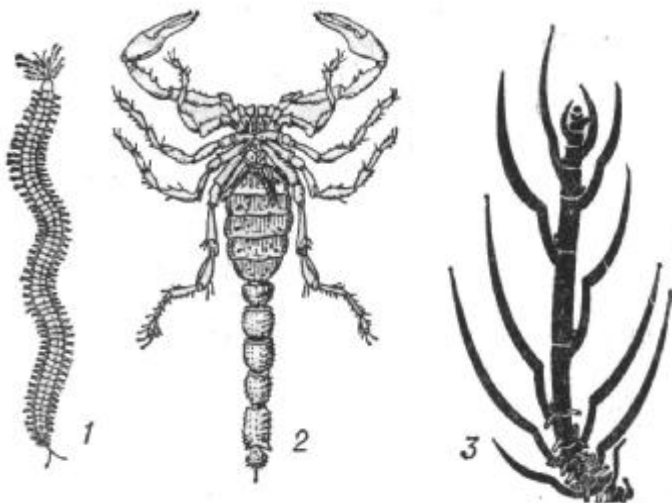
### **Гавданинг бирламчи ва иккиламчи метамерияси**

Эмбриологлар ва эволюцион морфологлар XX асрнинг биринчи ярмида П.П. Иванов томонидан амалга оширилган ва В.И. Беклемишев, П.Г. Светлов ва бошқалар томонидан ривожлантирилган йирик морфологик умумлашмага катта эътибор бермоқдалар. Бу назария «гавданинг бирламчи ва иккиламчи метамерияси», «гавданинг бирламчи гетерономияси» ёки «ларвал сегментация» номлари билан аталмоқда. Бу назария биогенетик қонун билан махсус таққосланмаган. Аммо бу назария ҳайвонот дунёсининг бирлигига оид маълумотларга ва индивидуал ривожланиш-

да филогениянинг намоён бўлишига асосланган.

Метамерия грекча *meta* – кейин, *meros* – бўлак, қисм деган маънони билдиради. Баъзи организмларда гавданинг бўйига ёки симметрияси бўйлаб ўхшаш қисмларга (метамерларга) бўлиниши метамерия дейилади. Метамерия симметриянинг бир кўриниши сифатида қаралади. Метамерларда ўхшаш органларнинг такрорланиши гемодинамизм дейилади. Метамерия ҳар ҳил биологик сабаблар ва усуллар билан пайдо бўлади. Баъзи ковакичлиларда метамерия ҳодисаси колония стробилияцияси даврида бўлиниш ёки куртакланиш охирига етмаганда содир бўлади, яъни бир томони ўсиб, иккинчи томони ўсишдан орқага қолади. Лентасимон чувалчангларда ҳар бир бўғимда жинсий органлар такрорланиши метамерия ҳисобланади. Юксак кўп ҳужайралиларда метамерия ички тузилишнинг тартибга солиниши, органлар функциясининг интенсификацияси, ҳаракат механизмларининг тақомиллашиши (масалан, ўрмалаш ёки сузиш) орқали пайдо бўлган. Метамерия ўсимликларга ҳам хосдир. Ўсимликларда метамер чизиқ бўйича ёки тармоқланган шохларда жойлашган. Метамерлар ботаникада фитомерлар деб аталади. Ҳайвоннинг гавдасидаги ҳамма метамерлар бир-бирига ўхшаш бўлса, гомономия, агар метамерлар функцияси ва тузилиши бўйича ҳар хил бўлса, гетерономия дейилади. Агар метамерия органлар системасининг ҳаммасида пайдо бўлса, уни сегментация дейилади. Ҳалқали чувалчангларда шундай ҳодисани кузатиш мумкин. Зоологияда метамерия асосида тузилишни маълум ҳаёт шароитига мосланиш, маълум ҳаракатланиш усулига мосланиш (ўрмалаб ҳаракатланиш учун ўсимталар пайдо бўлиши), маҳсулдорликнинг ошишига мосланиш (гонадаларнинг такрорланиши), қон айланишнинг тақомиллашиши ва бошқалар билан тушунтириб келинмоқда. Баъзи зоологлар фикрича, гавдаси дастлаб сегметлашмаган ҳайвонларда янги органлар пайдо бўлиши билан метамерияга учраган (117-расм). Шундан келиб чиққан ҳолда, мезодерма метамерияси, яъни эмбрион ривожланиши даврида сомитларга бўлиниши содир бўлади. Мезодерма метамерияси мезодермадан ҳосил бўлган органлар метамериясига олиб келган.

Иккинчи гуруҳ зоологларнинг фикрича, метамерия ҳайвон гавдасининг охириги қисмида бир хил органларни тўпланиши ҳисобланади. Бунда ҳар бир метамерия маълум органлар йиғиндисидан ёки умумий органлардан иборат. Бу мулоҳазага кўра, метамерия ҳосил бўлишида асосий вазифани мезодермал



117-расм. Метамерия турлари (П.П.Иванов, 1937 бўйича).  
 1-гомоном метамерия (полихетларда); 2-гетероном метамерия (чаёнда);  
 3-фитомерларга бўлинган вегетатив новданинг тузилиши.

сомитлар бажаради. Чунки сомитлар ҳосил бўлиши билан янги метамерлар пайдо бўлади.

Сегментларнинг функционал хусусияти ҳар хил ҳайвонларда ҳар хил бўлади. Баъзи ҳайвонларда олдинги ва орқа сегментлар фарқи яққол билинади. Бу ҳолат ҳалқали чувалчанглар ва бўғимоёқдиларда яхши билинади.

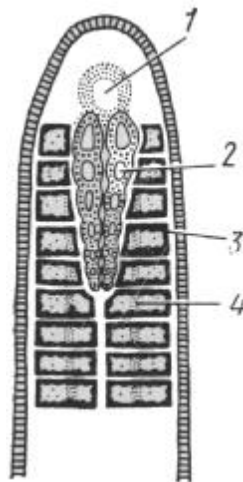
П.П. Иванов назариясининг мазмуни бутун ҳайвонот дунёси учун умумий бўлган қонуниятни аниқлашдан иборат. Сегментларнинг функционал гетерономлиги ва уларнинг ўсимталари иккиламчи гетерономия ҳисобланади.

Бирламчи гетерономия туфайли ҳайвонот дунёсининг ҳар бир группаси келиб чиққан.

Ларвал ва постларвал сегментларни фарқлаш лозим. Бошнинг ларвал сегментлари бошқаларидан ҳосил бўлиши, метамерия усули ва дефинитив тузилиши билан фарқ қилади. Ларвал сегментлар эмбрион ривожланиши даврида дастлаб ҳосил бўлади (118-расм).

Постларвал сегментлар ларвал гавданинг охиридан ўсиш туфайли ҳосил бўлади. Бу ҳолатлар ҳалқали чувалчанглар ва бўғимоёқдиларда кузатилади. Дастлаб гавданинг бирламчи бўлими, кейин ана шу бўлимдан гавданинг бошқа бўлимлари ҳосил бўлади.

Ҳалқали чувалчанглар ва бўғимоёқ-лиларнинг филогенетик ва онтогенетик жиҳатдан дастлабки вакили ҳалқали чувалчангларнинг сувда яшайдиган метатрохофора ёки нектохета личинкалари бўлиб, уларнинг гавдаси сегментлашмаган трохофора личинкасидан келиб чиққан. Ҳалқали чувалчангларда метамерия ҳодисаси гавданинг олдинги қисмидан орқа қисмига қараб ҳосил бўлади. Постларвал сегментлар пайдо бўлиши ларвал сегментларнинг тугаши ва дифференциациясидан кейин содир бўлади. Дастлаб эктодермадан, кейин мезодермадан сегментлар ҳосил бўлади.



Шундай қилиб, ҳалқали чувалчангларда ларвал ва постларвал сегментация алоҳида даврларга ажралган.

Қисқичбақасимонларда худди ҳалқали чувалчанглар каби бирламчи гетерономия ҳодисаси учрайди. Кўпчилик қисқичбақасимонларда гавдаси сегментлашган науплиус личинкаси пайдо бўлади. Бу сегментларни П.П. Иванов науплиал сегментлар деб атади ва улар доим 3 та бўлади. Науплиус гавдасининг охиридан, ўсиш зонасидан постларвал метанауплиал сегмент ҳосил бўлади.

Бирламчи ва иккиламчи метамерия назариясини П.П. Иванов хордалиларга ҳам тадбиқ этди, П.Г. Светлов эса уни ривожлантирди (1926,1957).

П. П. Иванов ва П.Г. Светлов фикрича, иккиламчи оғизлиларда онтогенетик ва филогенетик жиҳатдан бошланган метамер форма ичак билан нафас олувчилар ва нина танлиларнинг уч сегментли диплеврула личинкасига ўхшайди. Ланцетник ва умуртқалилар гавдасининг олдинги сегменти диплевруланинг сегментига гомолог деб қаралади. Улар иккиламчи оғизлиларнинг ларвал гавдасини ташкил этади.

Бирламчи гетерономия ҳодисаси хордалиларга ҳам худди ҳалқали чувалчанглар ва бўғимоёқлилар каби хосдир (П.Г.Светлов,1957).

118-расм. Кам туклиларда ларвал ва постларвал мезодерманинг жойлашуви (П.П.Иванов, 1945 бўйича). 1-оғиз; 2-ларвал сомитлар; 3-постларвал сомитлар; 4-ичак.

Шундай қилиб, бутун ҳайвонот дунёсини қамраб олган метамерия назарияси шаклланди. Албатта, бу назариянинг айрим томонлари, айниқса, умуртқали ҳайвонларга тааллуқли қисмлари анча мунозаралидир.

Эмбриологлар учун онтогенез ва филогенез нисбати муаммосидан келиб чиққан ҳолда, бирламчи гетерономия ҳодисаси ҳамма метамер умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонларда эволюция жараёнида, маълум тартиб асосида пайдо бўлганми ёки бирламчи ва иккиламчи оғизлиларда метамерия бир-биридан мустасно пайдо бўлганми? деган савол туғилади.

П.Г.Светлов фикрича, бу ҳодиса морфогенетик параллелизмга яққол мисол бўлади. Агар бу фикр тўғри бўлса, ларвал сегментлар ва бирламчи гетерономия ҳодисаси бирламчи ва иккиламчи оғизлиларнинг ҳар бир типини доирасида алоҳида-алоҳида рекапитуляция содир бўлишига олиб келади.

Иванов-Светловнинг гавданинг бирламчи ва иккиламчи метамерияси назарияси В.А. Догелнинг (1954) гомологик органлар олигомеризацияси назарияси билан боғлиқ. Бу икки назария ўртасидаги боғлиқликни аниқлаш метамерия ҳодисасига янги эволюцион қарашларни киргизишни талаб этади. Баъзи зоологлар гавдаси бирламчи сегментлашмаган ҳайвонлар маҳсулдорлиги ошганлиги муносабати билан уларни метамерларга ажратишни таклиф этмоқдалар. Шу муносабат билан баъзи ҳайвонларда гонадалар такрорланиши пайдо бўлган. Бу ҳолат эволюцион жиҳатдан бирламчи ҳодиса бўлиши ҳам мумкин.

### **Содда ҳайвонлар онтогенези. Кўп ҳужайралилар онтогенезининг келиб чиқиши ва эволюцияси**

Онтогенез ва филогенез ҳақидаги янги тушунчаларни пайдо бўлишига кўп ҳужайралиларнинг келиб чиқиши масаласининг ноаниқлиги сабаб бўлмоқда. Бу масалада бирор фикрнинг қабул қилиш ёки қилмаслик биогенетик қонунга муносабат, эмбрион варақлари тўғрисидаги назарияни тушуниш, эмбрионал ривожланишнинг филогенетик аҳамиятини тан олиш ёки олмаслик, онтогенезнинг келиб чиқиши ва эволюцияси гипотезаси каби муаммоларга боғлиқ.

Онтогенезнинг келиб чиқиши ва эволюциясига оид А.Н. Северцов гипотезасида содда ҳайвонларда онтогенез йўқ, деб таъкидланади. Шунингдек, бир ҳужайралилардан анаболия йўли

билан бирламчи колониал формалар келиб чиққан. Кўп ҳужайралилар эса ана шу колониялардан келиб чиққан. Содда ҳайвонлар онтогенези тушунчасини Б.П. Токин (1934) қўллаган ва кейинчалик эмбриология ҳамда зоология маълумотлари билан исботланган.

Содда ҳайвонлар онтогенези дейилганда, она ҳужайранинг жинссиз йўл билан кўпайишидан ҳосил бўлган индивидларнинг шаклланишидан навбатдаги бўлинишгача бўлган даврдаги жараёнлар йиғиндиси тушунилади. Онтогенезнинг охириг босқичи навбатдаги бўлиниш ҳисобланади. Содда ҳайвонларда жинссиз кўпайиш тур сонини белгилайди. Содда ҳайвонларда камдан-кам ҳолатларда кўплаб жинссиз кўпайишдан кейин жинсий кўпайиш содир бўлади.

Аммо инфузорияларда учрайдиган конъюгация ҳодисаси кўпайиш эмас, чунки бунда индивидлар сони ошмайди. Ҳайвонот дунёси эволюцияси жараёнида конъюгация ва шунга ўхшаш жараёнлар физиологик вазифаларни бажаради. Чунки конъюгациядан кейин митотик бўлиниш туфайли ҳосил бўладиган қиз ҳужайралар янгиланади, янги индивидларнинг кўпайиш имкониятлари ошади. Бу эса тирик материянинг бир қисмининг ўлиши, ҳосил бўлаётган энергиянинг тирик қолган материяга ўтиши туфайли содир бўлади (Э.С.Бауэр).

А. Вейсманнинг содда ҳайвонлар ўлмайди, деган фикрининг ўрнини кўпайиш циклининг узунлиги босади.

Содда ҳайвонларнинг ўлими ва кўпайишгача бўлган индивидларнинг нобуд бўлиши туфайли уларнинг сони камаяди, кўпайиш туфайли уларнинг сони яна тикланади.

Кўпайиш натижасида кўплаб структуралар қиз индивидларда йўқолади, кўплаб органоидлар йўқолиб, қиз индивидда янгидан ҳосил бўлади. Киприкли инфузорияларнинг олдинги қисми орқа қисмидан фарқ қилади. Олдинги қисмида оғиз тешиги ва оғиз олди ўсимталари бўлади. Киприklar олдинги ва орқа томонларида ҳар хил бўлади. Шунинг учун оғиз тешиги орқа қисмдан ҳосил бўлган индивидда янгидан ўсимталар ҳосил бўлади. Бунда цитоплазма, органоидлар ва киприklarда мураккаб ўзгаришлар содир бўлади.

Содда ҳайвонлар онтогенезининг ҳар хил босқичида бир хил кимёвий ва физикавий омилга ҳар хил жавоб беради. Бўлинишдан кейин моддалар алмашинуви кучаяди, навбатдаги бўлиниш (ёки ўлим) олдидан моддалар алмашинуви пасаяди.

Шундай қилиб, содда ҳайвонлар бошқа ҳайвонлар каби онтогенезга эга ва А.Н.Северцовнинг онтогенез анаболия йўли билан келиб чиқиши тўғрисидаги қарашлари нотўғридир. Кўп ҳужайралиларнинг ҳар хил тармоқли онтогенези турли йўллар билан келиб чиққан бўлиши мумкин. Онтогенезнинг келиб чиқиши ва эволюцияси бўйича ягона бир схемани таклиф этиб бўлмайди.

Кейинги 15-20 йил давомида биокимё, молекуляр генетика ва бошқа фанлар соҳасидаги илмий янгиликлар асосида содда ҳайвонлар онтогенези муаммоси анча ривожлантирилди. Жумладан, митотик цикл, ҳаётий цикл тушунчалари қўлланила бошланди.

«Содда ҳайвонлар онтогенези» термини содда ҳайвонлар индивидуал ривожланишининг ҳамма босқичини ўз ичига олади, «Ҳужайра онтогенези» (тўқима ҳужайрасига қўлланилади) ҳужайранинг маълум хусусиятини ифодалайдиган терминларга нисбатан кенгроқ маънони билдиради.

Кўп ҳужайралиларнинг келиб чиқиши тўғрисидаги гипотезаларнинг ҳаммаси организмларнинг ҳужайрадан тузилганлиги тўғрисидаги таълимотларга, содда ҳайвонларнинг ҳужайра сифатида тан олинишига, кўплаб гипотезалар кўп ҳужайралилар бир ҳужайралиларнинг калония бўлиб яшайдиган фомаларидан келиб чиққанлигига асосланади. Ана шу гипотезалардан келиб чиққан ҳолда кўп ҳужайралиларнинг бутун эволюцион йўли қуйидагича бўлади: Анорганик табиат → ҳужайрагача бўлган тирик материя (коацерват томчиси → пробионт) → ҳужайра → содда организмлар → бир ҳужайралиларнинг колонияси → кўп ҳужайрали ҳайвонлар.

Бу схеманинг тарафдорлари Э. Геккель, И. И. Мечников ва бошқа кўплаб олимлардир.

Metazoa ларнинг қайси организмлардан келиб чиққанлиги масаласида турли фикрлар мавжуд. Жумладан, Э.Геккель (1879) кўп ҳужайралиларнинг келиб чиқиши ҳақида гастерия назариясини яратди. Бу назарияга кўра, кўп ҳужайралилар гипотетик ҳайвон - «бластезя» дан келиб чиққан ва у халта шаклида бўлиб, тешиги бор ҳамда икки қаватдан иборат. Геккель бу ҳайвонни гастрюляциянинг инвагинация йўли билан келиб чиққан, деб тушунтиради. Бу ҳайвон ҳозирги ковакичлиларга ўхшайди.

И. И. Мечников 1886 йилда кўп ҳужайралиларнинг келиб



чиқиши тўғрисида фагоцителла назариясини яратди. Бу назарияга кўра, икки қаватли ҳайвонлар гастрүляциянинг инвазия йўли билан (Геккель бўйича) эмас, балки унга нисбатан ҳам примитив бўлган иммиграция (қайнаб чиқиш) йўли билан келиб чиққан. И.И. Мечников кўп хужайралиларда паренхима хужайралари бўлиб, уларда фагоцитоз жараёни содир бўлишини аниқлади. Шунинг учун Мечников бу назариясини фагоцителла ёки паренхимолла назарияси деб атади.

А. А. Захваткин 1949 йилда кўп хужайралиларнинг келиб чиқиши тўғрисида оригинал, аммо мунозарали назария яратди. Баъзи ковакчилларда палинтомик (такрор) бўлиниш содир бўлади. Бу оддий бўлиниш эмас, палинтомия натижасида бўлиниш занжири ҳосил бўлади, яъни бўлиниш туфайли пайдо бўлган хужайралар бир-биридан ажралиб кетмайди ва ҳосил бўлган индивидлар ўсишга улгурмайди. Палинтомиянинг оралиқ маҳсулоти спорциста, охиргиси зооспора ҳисобланади. Зооспора кўп бўлиши мумкин. Ҳамма кўп хужайралиларда бир хужайрали (тухум) ва кўп хужайрали босқичлари бўлади. Содда ҳайвонларда кўп хужайрали колония босқичи палинтомия йўли билан ҳосил бўлади. А. А. Захваткин фикрича, содда ҳайвонларда палинтомия йўли билан бўлинишни кўп хужайралилардаги майдаланиш билан қиёслаш мумкин. Жумладан, вольвоксларда колония формаси геометрик жиҳатдан спирал майдаланишга ўхшайди. Ҳақиқий кўп хужайралилик содда ҳайвонларнинг палинтомия йўли билан кўпайиши туфайли хивчинлиларнинг эркин сузиб юрүвчи «бластула»га ўхшаш формасидан ҳосил бўлган.

Шундай қилиб, А. А. Захваткин тубан кўп хужайралилар билан содда ҳайвонларнинг ҳаётгий цикли ўртасидаги филогенетик алоқани аниқлашга муваффақ бўлди. Хивчинлиларда синзооспора, яъни зооспораларнинг бир қанчасининг бир-биридан ажралмаслиги ва тарқатувчилик вазифаси туфайли доимий ёки вақтинчалик бир-бири билан бирикиши пайдо бўлган. Бундай бирикиш хужайраларнинг гистологик ва функционал дифференциациясига олиб келади. Натижада 2 та тармоқ: вольвокссимон колония ва кўп хужайралиларнинг тубан вакиллари пайдо бўлган.

И. Хаджи (1944) назариясига кўра, кўп хужайралилар бир хужайралиларнинг энг юксак даражада тузилган вакиллари – инфузориялардан келиб чиққан. Инфузорияда цитоплазма экто ва энтоплазмадан иборат, икки хил ядроси бор, пелликуласида мионема ва трихоцистлар бор, қисқарувчи ва айирув вакуола-

ри, овқат ҳазм қилиш жараёни мураккаблашган.

Хаджи инфузориялар билан турбелляриялар ташқи тузилишини солиштириб, улар ўртасида ўхшашликлар борлигини аниқлаган. Унинг фикрича, инфузорияда конюгация жараёни даврида (макронуклеус ҳосил бўлгунча) ҳайвонларнинг иккита эволюцион йўналиши пайдо бўлган: бири инфузориялар, иккинчиси турбелляриялар.

Бир ҳужайралилар ядросининг кўп марта (шизогония) бўлиниши туфайли ядронинг атрофини цитоплазма ўраб олган ва ҳосил бўлган ҳужайралар бир-бирдан ажралиб кетмасдан кўп ҳужайрали организм пайдо бўлган. Масалан, опалиналар, киндоспоридиялар, микроспоридиялар, инфузориялар, споралилар кўпайиши даврида шундай ҳолат содир бўлган бўлиши мумкин.

Хаджининг фикрича, кўп ҳужайралиларнинг тубан вакиллари ковакичлилар эмас, балки турбелляриялар бўлиб, ясси чувалчангларнинг ўтроқ ҳолда ҳаёт кечирадиган вакилларида ковакичлилар келиб чиққан. Чунки ковакичлилар 2 қаватли эмас, балки 3 қаватли ҳайвонлар бўлиб, мезоглия қаватида айрим ҳужайралар топилган. Инфузориялар ва турбеллярияларнинг гавдаси киприклар билан қопланганлиги уларнинг қон-қариндош эканлигидан далолат беради.

Аммо эмбриологик тажрибалар ва бошқа далиллар Хаджининг бу назариясини тасдиқламади.

А.В. Иванов (1968) фикрича, кўп ҳужайралилар хивчинлиларнинг Протомонадалар (*Protomonadida*) туркуми вакилларида келиб чиққан. Улар олдин шарсимон бўлиб яшаган. Кейин жинсиз, соматик ва жинсий йўллар билан кўпайган.

В.Н. Беклемишев (1964) ҳам И.И. Мечников назариясини қўллаб қувватлайди. Аммо эволюциянинг бориши масаласида Мечников фикрларидан фарқ қиладиган мулоҳазаларни билдирган.

Юқорида баён этилган гипотезаларнинг ҳаммасида кўп ҳужайралилар бир ҳужайралиларнинг колония бўлиб яшайдиган вакилларида келиб чиққан, деган фикр мавжуд. Аммо содда ҳайвонлар ҳайвонот дунёсининг алоҳида йўналиши, кўп ҳужайралилар содда ҳайвонлардан келиб чиқмаган, деган янги мулоҳазалар ҳам бор. Protozoa бир ҳужайрали организм эканлиги ҳам шубҳа остида бўлмоқда. Содда ҳайвонлар кўп ҳужайралиларга фақат ҳужайраси билан ўхшашдир. Ерда пайдо бўлган дастлабки организм гетеротрофлар бўлган. Ҳатто бир ҳужайралиларнинг мустақил организм эканлигига ҳам шубҳа билан қаралмоқда.

**Онтогенез эволюцияси назариясининг ҳозирги ҳолати.** XX асрнинг 30-40-йилларида онтогенезнинг келиб чиқиши ва эволюцияси муаммоси бўйича кўплаб янги маълумотлар олинди.

Яқин вақтларгача индивидуал ва тарихий ривожланиш, кўп ҳужайраларнинг кўпайиши, гаметалари, бластула ва гас-трула жараёнларини ўрганиш учун ҳар хил тушунчалар қўл-ла-ниб келинди. Бу тушунчаларни содда ҳайвонлар ва прокари-отларга қўлаб бўлмади. Онтогенез эволюцияси фақат жин-сий кўпайиш жараёнида таққосланиб ўрганилди.

Онтогенезнинг босқичлари алоҳида-алоҳида ўрганилиб, улар ўртасидаги боғланишлар эътиборсиз қолиб келмоқда. Айни пайт-да бу маълумотларни синтез қилиш ва янги умумлашмалар (на-зариялар) яратиш зарурати пайдо бўлмоқда.

Г. П. Короткова (1979) тарихий ривожланиш жараёнида жинс галланишининг ҳар хил йўлларининг имкониятлари ва зарур-лигини асосламоқда. Жинсий кўпайиш жараёнларининг ўзга-риши абиотик, биотик омиллар ўзгаришини организм кўпайиш йўли билан енга олганда содир бўлади.

Тур ва индивидда яшаб қолиши учун ҳамма вақт морфогенетик имкониятлар бўлади. Кўпайишнинг бир туридан бошқа турига ўтиш имконияти табиий полиморфизм орқали амалга ошади.

Ҳайвон ва ўсимликларда агам йўли билан кўпайиш имкони-яти морфогенез ва эмбрионал регуляция туфайли амалга оши-ши мумкин. Жинсиз кўпайиш ва полиэмбриония такрорлани-ши гонцитларнинг пайдо бўлиши ва эмбриогенез хусусиятла-ри билан боғлиқ.

Г. П. Короткова жинсий ва соматик морфогенез корреляция-си муаммосига катта эътибор бермоқда ва онтогенез эволюци-ясининг босқичлилиги назариясини яратмоқда. Онтогенез бос-қичлари эволюция жараёнида пайдо бўлган қонуният эканлиги таъкидланмоқда. Г. П. Короткова фикрича, қисқа вақтли ёки доимий бўлмаган жинс шаклланиши геномни ўзгартирмайди ва гаметогенез ҳамда эмбриогенезга таъсир кўрсатмайди. Бу репродуктив модификация ҳисобланади.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ

1. Биогенетик қонуннинг моҳиятини айтинг.
2. Рекапитуляция нима?
3. А. Н. Северцовнинг филэмбриогенез назариясининг мазмунини айтиб беринг?
4. Биогенетик қонуннинг танқид қилинишига нималар асос бўлди?
5. Биогенетик қонуннинг ҳозирги ҳолати қандай?
6. К. Бэр қонунининг мазмунини айтиб беринг.
7. К. Бэр қонунининг ҳозирги ҳолати қандай?
8. Гавданинг бирламчи ва иккиламчи метамерияси назариясининг мазмунини айтиб беринг.
9. Метамерия назариясининг ривожлантирилиши деганда нимани тушунасан?
10. Содда ҳайвонлар онтогенезини айтиб беринг.
11. Кўп ҳужайралилар келиб чиқиши ва эволюциясига оид назариялар ва уларнинг ҳозирги ҳолатини айтиб беринг.
12. Онтогенез эволюцияси назариясининг мазмуни ва унинг ҳозирги ҳолатини айтиб беринг.

## 14-БОБ. ЎСИШ

Агар диаметри 0,5 мм бўлган одам тухум ҳужайрасининг ва жинсий вояга етган одамнинг оғирлиги ва гавдасининг ҳажми солиштирилса, астрономик ўсиш содир бўлганлигини билиб олиш мумкин. Агар китнинг тухуми ва оғирлиги бир неча тонна келадиган жинсий вояга етган формалари солиштирилса, бунда қанча ўсиш содир бўлганлигини билиб олиш қийин эмас. Ўсиш - организмлар массасининг ортиши натижасида унинг ўлчами ва ҳажмининг ортишидир. Агар организм ўсмаганда, ҳеч қачон янги уруғланган тухум, янги зигота пайдо бўлмасди.

Ўсиш қуйидаги механизмлар орқали амалга ошади: 1) ҳужайра ҳажмининг ортиши; 2) ҳужайралар сонининг ортиши; 3) ҳужайрасиз моддаларнинг ортиши. Шунингдек, ўсишга синтез билан боғлиқ бўлган моддалар алмашинуви, ҳужайрага сув ва унда эриган моддалар кириши ва ҳужайралар ўртасида моддаларнинг тўпланиши ҳам киради. Ўсиш ҳужайраларнинг бўлиниш тезлиги ҳужайраларнинг ўлиши ва алмашиниш тезлигидан юқори бўлганда содир бўлади.

### Ўсиш омиллари

Ўсиш жараёнига таъсир этадиган омиллар кўп бўлиб, уларнинг энг муҳимлари қуйидагилардир. Организмнинг ўсишига гормонлар таъсир этади. Ўсишни бошқарадиган асосий гормон соматотропин гормони бўлиб, гипофизнинг олдинги қисмидан ишлаб чиқарилади ва ҳужайранинг юза қисми орқали таъсир этади. Бу гормоннинг кўп ишлаб чиқарилиши гигантизмга (бўйнинг ўсиб кетишига), кам ишлаб чиқарилиши пакана бўйли бўлиб қолишга олиб келади.

Бундан ташқари, ўсишга инсулин, тироксин, гидрокортизон, тестостерон, эстрадиол, эритропоэтин, тромбopoэтин гормонлари ҳам таъсир этади. Бу гормонлар моддалар алмашинувининг маълум йўналишига таъсир этади, у эса ўсиш жараёнига таъсир этади.

Нерв омили ҳам ўсиш жараёнига таъсир этади. Нерв системасининг мувозанатлашганлиги ўсишни бошқарувчи асосий омил ҳисобланади.

Ҳар бир тур индивидларининг ўсишни бошқарадиган генетик ахбороти хромосомаларда жойлашган. Бошқа омиллар оптимал бўлса ҳам, генетик чегарадан чиқиб кета олмайди. Маса-

лан, кит кичик бўлиб қолмайди, сичқон катта бўлиб кета олмайди. Эмбробластларнинг ўсиши ҳам муҳим омил эканлиги кейинги йилларда аниқланди.

Овқат таркиби ва миқдори ҳам ўсишга таъсир этади.

Бундан ташқари, йил фасли, ҳайвоннинг психик ҳолати, ёши, тараққиёт босқичи ҳам ўсишга таъсир этади. Ҳар хил ёшдаги ва босқичдаги ҳайвондан олинган тўқима сунъий шароитда турлича ўсганлиги аниқланган. Қари организмдан олинган тўқима ёш организм тўқимасига нисбатан секин ўсади.

Кейинги йилларда тўқимани бошқарадиган махсус ингибитор кейлон (хейлон) моддаси топилди. Кейлон дастлаб эпидермисда, кейин бошқа тўқималарда ҳам учраши аниқланди. Кейлон гликопротеид модда бўлиб, кейлон кўп ишлаб чиқарилса, ҳужайра бўлинишини секинлаштиради. Шунинг учун ёш организмда ҳужайралар сони кам бўлиб, кейлон камроқ миқдорда ишлаб чиқарилади ва организм тез ўсади. Қари организмда ҳужайралар сони кўп бўлиб, кейлон кўп ишлаб чиқарилади ва организм секин ўсади. Кейлоннинг характерли хусусиятлари: 1) ҳар бир тўқиманинг ишлаб чиқарган кейлони ўзига таъсир этади; 2) ҳар бир тўқиманинг ихтисослашган кейлони бўлади, масалан, эпидермис кейлони фақат эпидермисга таъсир этади; 3) тур ёки синф бўйича кейлон ихтисослашмаган бўлади, масалан, тресканинг эпидермис кейлони сут эмизучилар эпидермисига таъсир этади.

Келажақда ҳар бир тўқима ва ҳужайра ўсишининг стимулятори ва ингибиторини аниқлаш лозим. Биологиянинг бу соҳаси бўйича маълумотлар ҳозирча жуда кам. Аммо кейинги тадқиқотлар турли ёшдаги организмлар ўсишини бошқарадиган стимуляторларнинг кўплаб гуруҳларининг аниқланишига олиб келди.

Организм ривожланиши бошлангунча бир неча бошланғич ўсиш ўлчамларига эга бўлиб, улар қисқа вақтда ўзгармайди. Кейин аста-секин, кейинчалик тезлик билан масса ортиши бошланади. Маълум вақт давомида ўсиш тезлиги бир хил бўлиб туради, кейин ўсиш секинлашади ва масса ортишини таъминловчи моддалар миқдори тенглашади.

Ўсишнинг муҳим хусусияти унинг дифференциаллигидир, яъни организмни ташкил этадиган органларнинг ўсиш тезлиги ҳар хил бўлади. Чунки, биринчидан, ҳар хил органлар турли тезликда ўсади ва турлича катталиқда бўлади. Иккинчидан, организм ривожланишининг турли босқичларида ўсиш тезлиги тур-

лича бўлади. Масалан, ёш организм тез ўсади, қари организм аксинча, секин ўсади ёки ўсишдан тўхтаган бўлади.

Ўсишнинг муҳим хусусиятларидан яна бири унинг эквиви-наллиги, яъни ҳар бир индивид ўзининг турини ўсиш ўлчамигача ўса олади.

Шундай қилиб, ўсишнинг дифференциаллиги ва эквивинал-лиги ривожланаётган организм бир бутунлигини таъминлайди.

### **Ўсишнинг классификацияси**

Ўсиш ҳужайра, тўқима, орган ва организм даражасида со-дир бўлади.

**Ҳужайранинг ўсиш турлари.** Ҳужайра ўсишининг икки тури фарқланади:

**Ауксентик** ўсишда ҳужайра ўлчами ортади. Ҳужайра ўси-шининг кам учрайдиган бу тури боши айлангичлилар, юмалоқ чувалчанглар, ҳашаротлар личинкасида учрайди. Улар ҳужай-раларининг сони доимий бўлиб, гавданинг ўсиши ҳужайралар ўлчамининг катталашуви ҳисобидан амалга ошади. Ҳужайра ўл-чамининг катталашуви эса синтез жараёнлари билан боғлиқ.

Ҳужайраларнинг митоз бўлиниши ўсимликлар ва ҳайвон-ларда доимий жараён бўлиб, бунинг натижасида организм ва ҳужайранинг ўсиши содир бўлади. Нематодлар ва бошиайлан-гичлиларда ҳужайраларнинг кўпайиши ривожланишнинг даст-лабки даврларида тўхтади ва организмни ташкил этадиган ҳу-жайралар аниқ сонда бўлади. Ўсиш эса мавжуд ҳужайралар катталашуви ҳисобидан амалга ошади. Масалан, бошиайлан-гичли *Nydatina senta* териси 301 ҳужайрадан, ҳалқуми 165, жинсий системаси 19, мускуллари 122, нерв системаси 247, айирув органлари 24, гавдаси ҳаммаси бўлиб 959 ҳужайрадан ташкил топган.

Демак, ҳужайралар ўсиш даврида дифференциалланмаган ҳолатдан дифференциаллашган ҳолатга ўтади.

**Проллиферацион ўсиш** ҳужайраларнинг бўлиниб кўпайи-ши туфайли сонининг ортиши натижасида содир бўлади. Прол-лиферацион ўсишнинг ҳам икки тури бор.

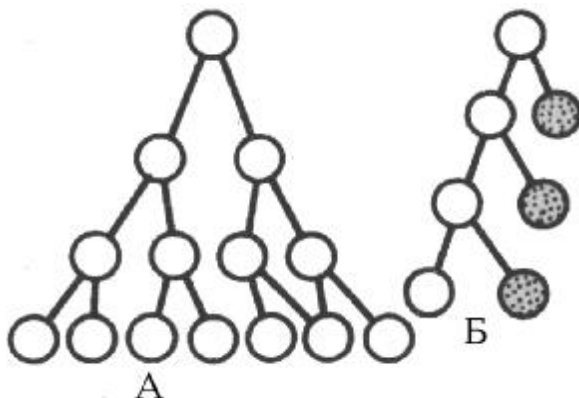
**Мультипликатив** ўсишда она ҳужайрадан ҳосил бўлган ҳар иккала ҳужайра яна бўлиниб кўпаяди (119-расм).

Ҳужайралар сони геометрик прогрессия билан ўсиб бора-веради. Ҳужайралар сони  $N$ , бўлиниш сони  $n$  бўлса, унда:  $Nn = 2^n$  (1) формула ҳосил бўлади. Масалан, битта ҳужайрадан

ҳосил бўлган ҳужайралар 5 марта бўлинишдан кейин нечта ҳужайра ҳосил қилишини ҳисоблаш қуйидагича бўлади:  $N_n = 2^n = 2^5 = 2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 = 32$ . Демак, 5 марта бўлинишдан кейин 32 та ҳужайра ҳосил бўлади.

Мультипликатив ўсиш жуда эффе́ктив бўлиб, соф ҳолда деярли учрамайди ёки тез тугайди. Масалан, бундай ўсиш эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврида содир бўлиб, эмбрион ривожланишининг охириги даврларида тугайди. Шунинг учун бундай ўсиш

даврида ривожланаётган организм массаси тез ортади. Буни қуйидаги мисолда ҳам кўриш мумкин. Агар ҳосил бўлаётган ҳужайралар нобуд бўлмаса, ҳамма ҳужайралар бир хил тезликда бўлинса, уларнинг ўлчами ва ҳажми бир хил бўлса, массаси  $10^{-9}$ г бўлган



119-расм. Пролиферацион ўсиш шакллари (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).  
А-мультипликатив ўсиш; Б-аккрецион ўсиш.

зигота ва ундан ҳосил бўлган ҳужайралар 42 марта бўлинишидан кейин оғирлиги 100 кг келадиган организм пайдо бўлади.

Оғирлиги 3-4 кг келадиган янги туғилган бола жинсий вояга етган организмга айланиши учун 4-5 марта бўлиниши етарли бўлади. Аммо табиатда бундай бўлмайди, ҳужайралар ўлими, бўлинишнинг нотекислиги туфайли ҳаётда бундай натижалар олиб бўлмайди.

Умуртқали ҳайвонларда ҳужайралар полиплоидизацияси ўсиш жараёнига таъсир этмайди. Полиплоидия баъзи органларда (жигарда) учрайди, холос.

**Аккрецион ўсишда** ҳужайранинг ҳар хил бўлинишидан кейин ҳосил бўлган ҳужайраларнинг бири бўлиниб кўпаяди, иккинчиси кўпаймайди. Бунда ҳужайралар сони арифметик йўл билан кўпаяди ва  $n$ -бўлиниш сони бўлса, унда:  $N_n = 2n$  (2) формула



ҳосил бўлади. Масалан, 5 марта бўлинишдан кейин нечта хужайра ҳосил бўлишини ҳисоблаш қуйидагича бўлади:  $N_n = 2n = 2 \times 5 = 10$ . Демак, 5 марта бўлинишдан кейин 10 та хужайра ҳосил бўлади. Хужайралар ўсишининг бу тури организм камбиал ва дифференциал зоналарга бўлиниши билан боғлиқ. Хужайралар камбиаль зонадан дифференциал зонага ўтади ва зоналар ўртасидаги ўлчамни сақлайди. Бундай ўсиш хужайралар алмашинуви содир бўладиган органларга хосдир.

Кўплаб организмлар эмбрионал ва постэмбрионал ривожланишининг дастлабки даврларида мультипликатив ўсиш содир бўлади. Аккрецион ўсиш бутун ҳаёти давомида доимий ўсадиган ёки хужайралари алмашиб турадиган органларда содир бўлади.

Аккрецион ўсиш эритроид, ичакларнинг шиллик қавати, нафас олиш йўллари ва бошқа органлар хужайраларида учрайди. Бунда хужайра кўпайиш зонасидан етилиб чиқиб маълум даражада дифференциаллашади ва ўлади, кейин йўқолиб кетади. Шунингдек, хужайралар кўпайиш зонасидан етилиб, ўлади ва тиш, чиганоқ, шох ва бошқа кўринишда сақланиб қолади.

Айни пайтда ўсиш ҳодисасини кўпроқ математик усулда тushунтириш қулайроқ бўлиб қолмоқда. Чунки ўсиш онтогенез жараёнида бир хил ва деярли доимий давом этадиган жараён ҳисобланади. Иккинчи томондан, бу соҳадаги тадқиқотлардан маълум бўлдики, ўсишни математик усул билан ҳам аниқ таърифлаб бўлмайди. Ўсишни ифодаловчи кўплаб математик моделлар тасвирий характерда бўлиб, назарий умумлашмалар кам учрайди.

Кейинги йилларда организмни ташкил этадиган органларнинг нисбий ўсиши, организмга нисбатан органларнинг ўсиши, органлар ичидаги ўсиш муаммолари ўрганилмоқда

**Организмнинг ўсиш турлари.** Бутун организм массасининг ортиши уни ташкил этадиган хужайра, тўқима ва органлар ўсиши ҳисобидан амалга ошади. Организм даражасида ўсишнинг иккита типи бор:

1. Чекланмаган ўсиш. Бундай ўсиш зиготадан табиий ўлимгача давом этади. Ўсишнинг бу тури детерминациялашмаган ўсиш ҳам дейилади. Чекланмаган ўсиш балиқларда учрайди. Уларнинг тангачалари доимий ўсганлиги учун ҳар йили ҳалқалар ҳосил бўлади. Ана шу ҳалқалар сонига қараб уларнинг ёштини аниқлаш мумкин.

2 Чекланган ўсишда организм шу тур ва жинсга хос бўлган

ўлчамгача ўсади. Шундан кейин ўсиш тўхтайтиди. Бундай ўсиш детерминациялашган ўсиш ҳам дейилади ва судралиб юривчилар, қушлар ҳамда сут эмизувчиларда содир бўлади. Қопчиқли ҳайвонларда ривожланиш пайтида дастлаб оғиз ва қўл интенсив ўсади, шакланади, бошқа органлар эса секин ўсади. Бунинг сабаби уларнинг эмбриони дастлаб бачадонда қисқа вақт ривожланиб, кейин қопчиқда ўсиши ва эмишга киришишидир. Қўшоёқ ва қумсичқон чўл ва қумларда мураккаб шароитда яшашга мослашган. Қумсичқон асосан колония бўлиб яшайди ва овқат излаб инидан узоқларга кетмайди. Қўшоёқ эса якка-якка бўлиб яшайди ва овқат излаб инидан узоқларга кетади. Ҳар иккала тур ҳам инда яшаганлиги учун яхши ривожланмаган бола туғадилар ва эмбрион ривожланиши 24 кун давом этади. Уларда қўллар бир даврда, оёқ эса кейинроқ пайдо бўлади ва тез ўсади. Оёқнинг қўлдан узунроқ бўлиши қўшоёқда эмбриондан олдинги даврга тўғри келса, қумсичқонда эмбрион даврига тўғри келади. Туғилиш пайтида қўшоёқнинг қўли ва оёғининг узунлигининг нисбати 9:16,5 мм, қумсичқонники 13:14 мм, жинсий вояга етганда эса қўшоёқда 55:180 мм, қумсичқонда 100:110 мм. Ўсишнинг ҳам чегараси бор. Ўсиш маълум даражага етгандан кейин секинлашади ва тўхтайтиди. Организмнинг баъзи органларида ҳужайранинг ўсиши ва кўпайиши давом этади. Аммо ҳужайраларнинг ўлиши ва алмашиниши содир бўлиб туриши туфайли организмнинг ўсиши содир бўлмайди.

Кўп ҳужайрали организмларнинг ҳамма органлари бир текисда ўсмайди. Ўсимликларда илдиз ва поянинг ўсиши ўсиш зонасига боғлиқ. Нерв ҳужайралари кўпайиш хусусиятини йўқотган, лекин жароҳатланган нерв тўқимаси тикланиш хусусиятига эга. Демак, организмнинг ўсиш тезлиги унинг дифференциаллашганлигига боғлиқ. Юқори даражада дифференциаллашган ҳужайралар ва тўқималар секин ўсади, лекин тери, ичак, ошқозон эпителий ҳужайралари тез ўсади ва умр бўйи кўпаяди. Ўсиш ҳам ҳужайра дифференциацияси ва детерминацияси билан боғлиқ, аммо унинг механизми ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган.

Кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг ўсишини ўрганишда айрим ҳолларда ҳужайралар сони ҳисобга олинади. Чунки бундай ҳужайраларда ўртача оғирлик ҳисобга олинади. Шунинг учун биринчи формуладан амалий жиҳатдан фойдаланиб бўлмайди. Ўсиш тезлиги масса билан тўғри пропорционал бўлганлиги учун тўғри хулоса чиқариш имконини беради.

Кўплаб организмларнинг тараққиёти даврида мультипликацион ўсиш пасайиб боради. Ўсиш назарияси билан шуғулланадиган тадқиқотчиларнинг асосий мақсади ҳам ўсишнинг пасайиш сабабларини аниқлашдан иборат. Бунда иккита йўналиш бўлиб, улар бир-бирини инкор этмайди:

1. Ўсиш ўз-ўзини бошқарувчи жараён сифатида. Бу асосан назарий йўналиш бўлиб, ўсиш тезлигининг даражаси ўлчам ёки вақт билан белгиланади.

2. Ўсишни бошқарадиган ингибитор ва стимуляторларни излашга оид тажрибалар. Бунда ўсиш ташқаридан бошқариладиган жараён сифатида қаралади. Биринчи йўналиш кўплаб математик моделларда ифодаланган бўлса, иккинчиси ўсишга биологик мазмун киритишни тавсия этади.

**Аллометрик ўсиш.** Организмнинг ҳамма қисмининг ўсиши мураккаб ва маълум қонуниятлар асосида амалга ошади. Тур индивидларининг махсус шакл ҳосил қилиши ана шу қонуниятларга боғлиқ. Бу аллометрик ўсиш орқали амалга ошади. Аллометрик ўсишнинг биологик маъноси шундан иборатки, организм ўсиш даврида геометрик эмас, балки физик жиҳатдан тур индивидларига ўхшашлигини сақлаб қолиши лозим, яъни таянч ва ҳаракат органлари гавда массаси ва ўлчами ўртасидаги нисбатдан ортиқ ўсиб кетмаслиги лозим.

Гавда ўсиши туфайли масса учинчи даража билан ортади, суяклар иккинчи даража билан ортади. Демак, ўсаётган организм ўз оғирлиги билан босилиб қолмаслиги учун суяклар энига пропорционал бўлмаган тез ўсиши лозим.

Шундай қилиб, тур индивидларининг ўсиши табиий танлашни жараёнида пайдо бўлган ва генетик жиҳатдан наслдан-наслга ўтадиган хусусият бўлиб, тур индивидларининг яшаб қолиши учун қулай даражагача ўса олади.

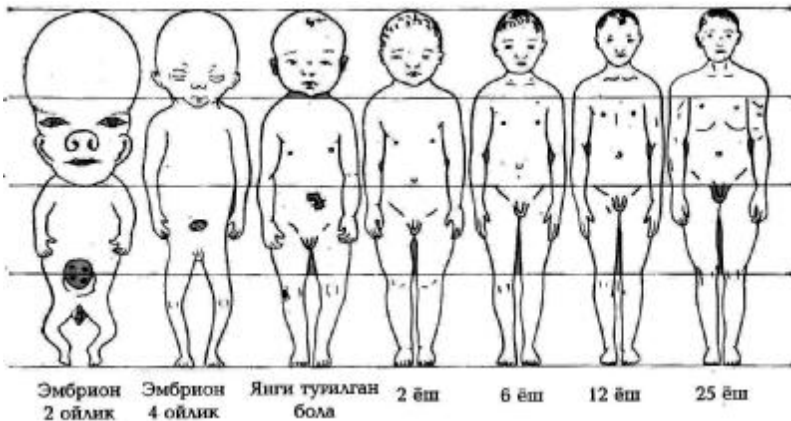
**Ўсиш градиентлари.** Аллометрик ўсиш эмбрионнинг кўп қисми учун доимий бўлса ҳам, гавданинг ҳамма қисми бир хил ўсмайди. Масалан, бўғимоёқдилар ва умуртқалилар оёқлари атрофида нисбатан текис градиент ҳосил бўлади.

Агар крабнинг ўрта сегментининг ўсиши ўртача деб олинса, унинг дистал қисми бу ўртачадан кўпроқ, проксимал қисми эса камроқ ўсади. Демак, ўсиш проксимал-дистал йўналиш бўйича ортиб боради. Қўйларда оёқ ўлчами юқори нуқтадан проксимал тамонга тескари градиент ҳосил қилади. Бундай градиент кўплаб ҳайвонларда учрайди.

## Одамнинг ўсиши

Одам организмнинг умумий ўсиши ривожланиш босқичига боғлиқ. Максимал ўсиш тезлиги эмбрион ривожланишининг дастлабки 4 ойида содир бўлади. Чунки бу даврда хужайралар интенсив бўлиниб кўпаяди. Эмбрион ўсган сари митоз сони камайиб боради. 6 ойдан кейин эмбрионда янги мускул ва нерв хужайралари ҳосил бўлмайди (фақат нейроглия ҳосил бўлади).

Мускул хужайраларининг бундан кейинги ривожланиши даврида хужайра йириклашади, таркиби ўзгаради, хужайралараро моддалар йўқолади. Бу механизм баъзи тўқималарда постнатал ўсиш даврида ҳам содир бўлади. Организм онтогенезининг постнатал ўсиши 4 ёшга борганда секинлашади, маълум вақт бир текис ўсиш кузатилади. Жинсий вояга етиш даврида (пубертат даврда) ўсиш тезлашади, яъни сакраш кузатилади. Бундай ўсиш гормонлар таъсирида содир бўлади (120-расм).



120-расм. Одам ривожланишининг иккита ҳомила ва бешта постнатал даври. Расмда гавда пропорциясини таққослаш учун бир хил бўй узунлиги танланган (Б.Карлсон, 1983 бўйича).

Кўпчилик суяклар ва мускуллар ўсиши бутун организм ўсишига тўғри келади. 121-расмда гавданинг умумий ўсиши ва органлар ўсиши (III), ташқи ва ички жинсий органлар ўсиши (IV), бош мия, кўз, қулоқ ўсиши (II), лимфатик тўқима, ичаклар ва унинг чувалчангсимон ўсимтаси ва талоқ ўсиши (I) кўрсатилган.

Ҳомила ва постнатал даврларда бош қисм ўсиши оёқ ўсишига нисбатан секинлашади.

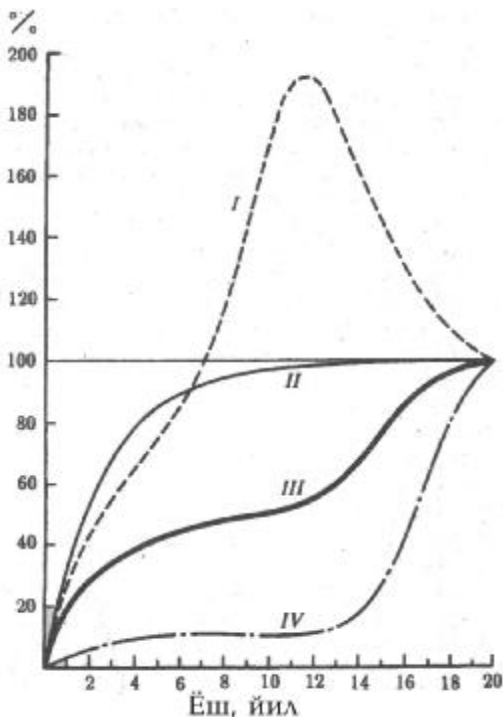
### Ўсиш механизми.

Қариш организмдаги бир-бирига боғлиқ бўлган, ёшга алоқадор узлуксиз ўзгаришлар натижасидир.

Баъзи олимларнинг фикрича, оқсиллар ўзгариши ва моддалар алмашинувининг бошқа ўзгаришлари туфайли заҳарли моддалар ҳосил бўлиб, ўсиш жараёнига салбий таъсир кўрсатади.

Онтогенезнинг муҳим омилларидан бири молекулада бўладиган ўзгаришлардир. 3 ёшдан 40 ёшгача нерв ҳужайраларида РНК молекулаларининг сони ортиб боради, 40 ёшдан 55-60 ёшгача ўзгармай туради, кейин камайиб боради. Ёш ортиши билан организм ҳужайраларидаги ДНК, РНК молекулаларида ўзгаришлар содир бўлади, эндоплазматик тўрнинг таркиби ўзгаради. Цитоплазмадаги полирибосомалар сони ўзгариб боради, яъни ёшлик даврида полирибосомалар рибосомаларнинг 83% ини ташкил этса, қариликда эса 72% ини ташкил этади. Митохондрияларнинг функцияси пасаяди. Ўсишнинг интенсив даврида митохондрияларнинг янгиланиш жараёни кузатилади. Организм қариганда эса митохондриялар алоҳида комплекс ҳосил қилиб, ядродан узоқлашади. Организм ҳужайраларининг айримлари бир неча минут ёки соат, бошқалари узоқроқ яшайди.

Ўсиш барча организмлар, жумладан, одам организми учун ҳам хос бўлган хусусиятдир. И.М. Сеченов: «организм тушунчасига ташқи муҳит тушунчаси ҳам киради», деган эди. Чунки



121-расм. Баъзи органларнинг ва тўқималарнинг ўсиши умумий ўсишга нисбатан кўрсатилган (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).

организм ташқи муҳитсиз яшай олмайди ва ўсиш ҳам содир бўлмайди. Умумий ўсиш гавда скелетининг ўсишига боғлиқ.

Организм бир-бирига боғлиқ бўлган қонуниятлар асосида ўсади. Шунга қарамасдан, баъзан тез ўсади ёки ўсишдан орқада қолиш ҳам кузатилади.

Одамда ўсиш жисмоний ривожланиш кўрсаткичлари билан аниқланади. Бундай кўрсаткичларга бўйнинг ўсиши, оғирлик, бош айланаси, кўкрак қафаси айланаси киради

**Ҳомиланинг ўсиши.** Ҳомиладорликнинг биринчи ҳафта-сида эмбрион қобиғи ривожланади. Биринчи ойнинг охирига бориб, эмбрионнинг катталиги 10 мм га етади, иккинчи ойнинг охирида 3 марта, тўртинчи ойнинг охирида 30 марта катталашади. Тўққизинчи ойнинг охирида 470 мм бўлади. Ҳомила вазни тез ортади. 3 ойликда 20 г, 6 ойлигида 600-700 г, 9 ойлигида 2400-2500 г дан ортиқ бўлади.

**Гавда оғирлигининг ёшга қараб ўзгариши.** Янги туғилган қиз боланинг ўртача вазни 3,3 кг, ўғил боланинг вазни эса 3,4 кг бўлади. Боланинг вазни туғилгандан кейин биринчи ойда 600 г, иккинчи ойда 800 г ортади. Бир яшар боланинг вазни 6-7 кг бўлади. Иккинчи ёшда бола вазнига 2,5-3,5 кг қўшилади. 4-6 ёшларда бола вазнига ҳар йили 1,5-2 кг қўшилиб боради. 7 ёшдан бошлаб болаларнинг вазни тез ортиб боради. Айниқса, жинсий балоғатга етиш даврида ҳар йили ўсмир вазнига 6-7 кг қўшилиб боради.

**Болаларда ёшга қараб бўйнинг ўзгариши.** Янги туғилган боланинг бўйи 48-50 см бўлади. Бир йилда боланинг бўйи 25 см ўсади. Икки, уч ёшда боланинг бўйи ҳар йили 8 см дан ўсади, 4 ёшдан 6 ёшгача ҳар йили 5-7 см ўсади. Жинсий балоғат ёшида ҳар йили ўсмирнинг бўйи 7-8 см гача ўсади. Ўсишнинг асосий қисми, яъни 90% и 15-16 ёшгача ва қолган 10% и 20-25 ёшга тўғри келади. 25-50 ёш ўртасида бўйнинг узунлиги деярли бир хил сақланади. Ундан кейин ҳар 10 йилда 1-2 см дан камайиб боради. Бунинг сабаби шундаки, умуртқалар ўртасидаги тоғайдан иборат дискларнинг зичлашиши ва юпқалашуви ҳамда одамда жисмоний ҳаракатлар камайиши натижасида суяк-мускул тўқималарининг ҳажми кичраяди.

**Бош айланаси ва кўкрак қафаси ўлчамларининг ёшга қараб ўзгариши.** Янги туғилган бола бошининг айланаси кўкрак қафасининг айланасидан ортиқ бўлади. Янги туғилган бола бошининг айланаси 34 см, кўкрак қафаси айланаси 33 см бўлади.

Бола ҳаётининг биринчи йилида бошининг айланаси 12 см ўсади, кейин ҳар йили 2 см дан ортиб боради, 6 ёшда 51 см, 10 ёшда 52 см, 15-16 ёшда 53 см бўлади. Катта ёшда 53- 60 см бўлади.

**Тана пропорциясининг ўзгариши.** Янги туғилган бола бошининг узунлиги тана умумий узунлигининг  $\frac{1}{4}$ , 2 ёшда  $\frac{1}{5}$ , 6 ёшда  $\frac{1}{6}$  қисмини ташкил этади. Янги туғилган бола қўлларининг узунлиги оёқлар узунлигига тенг бўлади.

Бошқа органларга нисбатан бош мия тезроқ ўсади. Янги туғилган болада катта одамникига нисбатан бош миянинг вазни 25%, 6 ойлигида 50%, 2,5 ёшда 75%, 5 ёшда 90%, 10 ёшда 95% ни ташкил этади.

Бутун онтогенез даврида эмбрион даврига нисбатан оёқлар узунлиги 5 марта, қўллар узунлиги 4 марта, гавда узунлиги эса 3 марта ортиқ ўсади.

Бола бир ёшгача жуда тез ўсади. Айниқса, балоғат ёшида бўй, оғирлик, кўкрак қафасининг айланаси жадал ўсади. 10-13 ёшда қизларнинг, 12-15 ёшда ўғил болаларнинг вазни ортиши тезлашади. Қизларда бўйнинг ўсиши 17-18 ёшида, ўғил болаларда 19 ёшда тўхтайтиди. 11 ёшгача қиз болаларнинг ўсиши ўғил болалар билан бир хилда боради, кейин қиз болалар тезроқ ўсади, 15-16 ёшдан эса ўғил болалар қиз болаларга нисбатан тез ўса бошлайди. Болаларнинг жисмоний ва ақлий жиҳатдан ўсиши ва ривожланишида турмуш тарзи, меҳнат фаолияти, жисмоний машқлар, касалликлар билан оғриганлиги муҳим аҳамиятга эга.

Бундан ташқари, об-ҳаво, иқлим, қуёш радиацияси ҳам болалар ўсиши ва ривожланишига таъсир кўрсатади. Болалар ёз фаслида тез ўсади. Агар бола жисмоний чиниққан бўлса, соғлом ва тез ўсади, органлари бир-бирига мутаносиб тараққий этади. Масалан, болаларнинг нафас олиш органларининг такомиллашуви юрак-қон томирлар системасининг ривожланишига, нерв системаси функцияларининг такомиллашувига, ҳаракат органлари фаолиятига ижобий таъсир этади. Ўсиш ва ривожланиш организмда содир бўладиган ассимиляция ва диссимиляция жараёнлари асосида юз беради. Катта одамда бу жараёнлар тенглашган бўлса, ўсаётган организмда ассимиляция диссимиляцияга нисбатан жадал кечади.

Одам гавдасининг ўсиши ва ҳажмининг ортиб боришини педагог, врач, антрополог ва социологлар ўрганади. Бу жараён жисмоний ривожланишдаги силжиш ёки акселерация (тезланиш)

дейилади. Акселерация ёш авлоднинг жисмоний ва руҳий жиҳатдан тез ўсишидир.

Олимлар болалар ўсишида кейинги юз йил давомида ижобий силжишлар бўлганлигини кузатмоқдалар. Жумладан, кейинги юз йил давомида янги туғилган чақалоқларнинг бўйи 5-6 см га, кичик ва ўрта мактаб ёшидаги болаларнинг бўйи 10-15 см га, вазни эса 8-10 кг га ортган.

Ҳозирги даврда катта ёшдаги одамлар гавда ўлчамларининг ортиши, одам умрининг узайиши, ҳайз кўриш кечроқ тугаши, руҳий функциялар ва одам ривожланишидаги бошқа ўзгаришлар кузатилмоқда.

Баъзи олимлар ультрарабанафша нурларнинг кучли таъсири болаларнинг тез ўсишига сабаб бўлмоқда, деб айтсалар, бошқалари магнит тўлқинларининг ички секреция безларига таъсири ўсишга олиб келишини айтмоқдалар. Яна бошқалар ўсишни космик нурларга боғламоқдалар. Оқсиллар, ёғлар, минерал тузлар ва витаминларга бўлган эҳтиёжнинг ортиши ва генетик омилларни ҳам инобатга олиш керак, деган мулоҳазалар ҳам билдирилмоқда.

Акселерация жараёнининг ижобий ва салбий томонлари бор. Акселерация туфайли одамнинг умри узаяди, руҳий баркамол бўлади.

Кичик мактаб ёшдаги болаларнинг мускул ҳаракатлари аниқ, нозик ва уйғун бўла боради. 6-7 ёшда нерв системасининг юрак ишига тормозловчи таъсири камайиб боради. 15-16 ёшда сут тишлар ўрнига доимий тишлар чиқиб бўлади. Ўрта мактаб ёшида бош миёдаги ҳаракат зоналари ҳам ривожланиб бўлади. Нафас олиш сони доимийлашади, пульс сийраклашади, моддалар алмашинуви анча пасаяди.

Ўсмирлик даврида бўй ўсиши, мускулар вазнининг ортиши, мускул толаларининг кўпайиши каби ҳолатлар кузатилади. Бу даврда бош ва орқа миёнининг вазни катталар бош ва орқа миёсининг вазнига тенглашади.

Турли ёшдаги болаларда морфологик, физиологик ўзгаришларни ўлчаш антропометрия дейилади. Болаларнинг бўйи, вазни, кўкрак қафасининг айланаси, елкасининг кенглиги, ўпканинги тириклик сифими ва мускуларнинг кучи асосий антропометрик кўрсаткичлар ҳисобланади. Катта ёшли одамнинг вазни янги туғилган боланинги вазнига нисбатан тахминан 20 марта оғир бўлади. Катта ёшли одамда янги туғилган болаларга нис-



батан юракнинг вазни 15, мускуллар вазни эса 15–40 марта ортиқ, миянинг вазни янги туғилган болада 390 г бўлса, катта одамларда 1480 г бўлади.

Баъзи органларнинг вазни умрнинг охиригача ўзгармайди. Эшитиш органидаги суякчалар ва ярим айлана каналчалар шунга киради.

## **РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ**

1. Ўсиш нима?
2. Ўсиш омилларини айтинг.
3. Ўсишнинг қандай турлари бор?
4. Ҳужайра ўсишининг турларини айтиб беринг.
5. Мультипликатив ўсишни айтинг.
6. Аккрецион ўсишни тушунтириб беринг.
7. Организм ўсишининг турларини айтинг.
8. Аллометриқ ўсиш нима?
9. Ўсиш градиенти нима?
10. Одам ўсишининг хусусиятларини айтинг.
11. Ўсиш механизмини тушунтиринг.
12. Одам ўсишининг кўрсаткичларини айтиб беринг.
13. Акселерация нима?
14. Антропометрия нима?
15. Социология нима ўрганади?

## 15-БОБ. ОНТОГЕНЕЗ ДАВРЛАРИ

### Ҳайвонлар онтогенезининг даврларга бўлиниши

Ҳар бир тур ҳайвоннинг онтогенези узлуксиз давом этса ҳам, тадқиқотчилар уни даврларга бўлиб ўрганишни тавсия этмоқдалар. Олимлар ҳайвонларнинг онтогенезини 2 та йирик даврга: эмбрионал ва туғилишдан кейинги, яъни постэмбрионал даврларга бўлишни таклиф этганлар. К.М.Бэр (1937) қушларнинг эмбрионал ривожланишини яна майда даврларга бўлган. Бунда у ривожланаётган жўжанинг қон айланиш системасининг ўзгаришларини асос қилиб олади. Дастлаб қон кислотни сариқлик халтаси деворидаги томирлар орқали, кейинчалик аллантоисдан, ундан кейин ўпка орқали олади. Ана шу ўзгаришларнинг ҳар бири давр деб аталади.

В.В. Васнецов (1948) балиқларнинг ривожланиши мисолида онтогенезнинг бир-биридан фарқ қиладиган бўлимларини номлаш мақсадида давр тушунчасини қўллаган эди. У балиқларнинг онтогенезида овқатланиш усулининг ҳар бир ўзгаришларини даврлар деб атаган. Масалан, қизилкўз ва зовора балиқлар онтогенези кўйидаги даврлардан иборат: эмбрионнинг сариқ модда ҳисобидан озиқланиши; личинканинг кам ҳаракатландиган планктон озиқалар билан озиқланиши; личинканинг ҳаракатчан сув ости организмлари билан озиқланиши; личинканинг бентос ва сув юзасидаги ҳайвонлар билан озиқланиши.

Онтогенезни даврларга бўлишда қоннинг кислород билан таъминланиши ва озиқланиш усуллариининг ўзгаришини асос қилиб олиш экологик ва эволюцион ўзгаришлар асосида даврларни аниқланишидир. Ковакичлиларнинг кўпайиш хусусиятларига қараб, уларнинг ҳаётий цикли 6 та мустақил даврга бўлинади. Биринчиси эмбрион ҳосил бўлишидан олдинги давр бўлиб, бу даврда жинсий ҳужайралар тараққий этади (гаметогенез). Иккинчиси оталаниш жараёни бўлиб, бунда тухум ва уруғ ҳужайралар ўзаро қўшилади ва зигота ҳосил бўлиб, эмбрион тараққий эта бошлайди. Учинчиси туғилишдан кейинги давр. Бу даврда эмбриондан жинсий вояга етган индивид ҳосил бўлади. Бу 3 та даврдан кейин ковакичлиларда жинсий кўпайиш жинссиз кўпайиш билан даврий равишда галланади. Уларда жинссиз кўпайиш ҳам 3 та даврдан иборат бўлади. Тўртинчиси эмбрион ҳосил бўлгандан олдинги давр; бешинчиси жинссиз йўл (куртакланиш) билан ҳосил бўл-

ган авлод; олтинчиси жинссиз йўл билан ҳосил бўлган, лекин жинсий йўл билан кўпаядиган авлодни ҳосил қилгандан кейинги давр.

Жинссиз кўпайишнинг жинсий кўпайиш билан галланиб туриши гидрада, мшанкаларда, асцидияда, сальпларда кузатилади. Юксак умуртқали ҳайвонларда жинссиз кўпайиш содир бўлмайди. Уруғланиш содир бўлмасдан кўпайиш (калтакесаклар, куркаларда) учраб турса - да, бу ҳайвонларнинг кўпайиш жараёнида жинсий ҳужайралар иштирок этади. Юксак ҳайвонларда жинсий кўпайиш учун юқоридаги даврларнинг биринчи, иккинчи ва олтинчилари сақланиб қолади. Ҳар бир давр яна бир қанча босқичларга бўлинади. Биринчи даврда жинсий ҳужайралар бир қанча босқичларни босиб ўтади. Тухум ҳужайра кўпайиш, ўсиш ва етилиш босқичларини, сперматозоид эса кўпайиш, ўсиш, етилиш ва шаклланиш босқичларини босиб ўтади.

Иккинчи давр уруғланишдан бошланиб, туғилиш билан тугайди. Бу давр 3 та: эмбрион, ҳомиладан олдинги ва ҳомила босқичларидан иборат. Эмбрион босқичида нафас олиш усуллари 3 марта ўзгаради. Дастлаб эмбрион варақларининг устки ҳужайралари орқали нафас олади. Кейинчалик эмбрион сариқлик халтасининг томирлари орқали нафас олади. Эмбрион даврининг охирида нафас олиш аллантоис орқали амалга ошади. Демак, эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида уч хил, яъни ҳужайравий ёки осмотик йўл билан, шунингдек, сариқлик халтаси орқали ва аллантоис орқали нафас олади.

Қопчиқли сут эмизувчиларнинг боласи ҳомила олди босқичида туғилади. Лекин ана шу босқичда уларнинг баъзи органлари яшаш учун мослашган бўлиб, яхшироқ ривожланган. Бу мослашувларда оғиз, олдинги оёқ ва бўйин мускуллариининг яхши тараққий этганлигини кузатиш мумкин. Бу ҳайвонлар эмбрионал ривожланишнинг ҳомила олди ва ҳомила босқичларини қопчиқда ўтказди.

Йўлдошли сут эмизувчиларнинг кичик турларида ҳомиладорлик босқичи қисқа вақт давом этади ва туғилган боласи ҳаракатсиз, етилмаган бўлади. Бу ҳайвонларда эмбрион босқичи нисбатан узоқроқ, ҳомила олди ва ҳомила босқичлари унга нисбатан камроқ давом этади. Эмбрион ҳомилага айланганлиги ундаги жабра аппаратининг ёпилганлиги билан аниқланади. Эмбрион босқичи учун провизор органларнинг (трофобласт, сариқлик халтаси, аллантоис) ҳосил бўлиши муҳим аҳамиятга эга.

Ҳомила олди босқичида аллантоис мураккаблашади. Қуёнларда ва отларда сариқлик халтаси сақланиб қолади ва ёрдамчи вазифани бажаради.

Эмбрионнинг ҳомила босқичига ўтиши киндик даббасининг йўқолишига боғлиқ. Ҳар бир босқич ёки даврнинг давомийлиги маълум тур ҳайвонда ўзига хос бўлиб, шу ҳайвоннинг физиологиясига ва экологиясига боғлиқ. Масалан, қорамол ва одамнинг ҳомиладорлик муддати тахминан бир-бирига тенг (қорамолда ўртача 280 кун, одамда 267 кун). Аммо бузоқ одам боласига нисбатан анча тараққий этган ҳолда туғилади. Эмбрион босқичи одамда 45 кун бўлса, қорамолда 34 кун давом этади. Ҳомила босқичи одамда уруғланишдан 78 кундан кейин бошланади ва 192 кун давом этади, қорамолда эса ҳомила босқичи 62 кундан кейин бошланади ва 219 кун давом этади. Демак, одамда бу босқичларнинг нисбати 45-30-192 кун бўлса, қорамолда 34-27-219 кундир. Ҳомила олди босқичи энг кам вақт давом этади, лекин эмбрионнинг шаклланиш жараёнларининг ҳаммаси дастлабки икки босқичда содир бўлади. Бу босқичларда майдаланиш, бластула, гастрюляция жараёнлари, эмбрион варақларининг пайдо бўлиши, скелет, мускулар, нерв системаси, овқат ҳазм қилиш, нафас олиш, айирув органлари, қон томирлари ва юрак, жинсий органлар, ички секреция безлари ва бошқа органлар пайдо бўлади. Ҳомила босқичида эса ҳосил бўлган бу органларнинг дифференциалланиши кузатилади, яъни органлар ҳосил бўлиши ниҳоясига етади, эмбрион жинси аниқланади, юз қисм маълум шаклни олади (8-жадвал).

Ҳомила босқичида эмбрионнинг вазни катталашади ва бу жараён кўп вақтни талаб этганлиги учун ҳомила босқичи нисбатан узоқроқ давом этади. Яхши ривожланмаган, яъни жиш бола туғадиган ҳайвонларнинг ҳомила босқичи қисқа вақт давом этади. Масалан, каламушда ҳомиладорлик 21 кун давом этса, шундан 3 кун ҳомила босқичига тўғри келади. Қуёнларда эса ҳомиладорлик 30 кун, шундан 13 кун эмбрион, 5 кун ҳомила олди, 12 кун ҳомила босқичларига тўғри келади. Китлар ва туёқлиларнинг туғилган болалари йиртқичлар ва кемирувчиларнинг болаларига нисбатан яхшироқ тараққий этган бўлади.

Ҳомиладорлик даврининг муддати ҳайвонларнинг каттакичилигига боғлиқ бўлади. Сут эмизувчиларда ҳомиладорлик 11 кундан (оппосумда) 666 кунгача (филда) давом этиши мумкин. Жумладан, ҳомиладорлик типратиканда 30, чўчқада

**Одам эмбрион ривожланишининг асосий давлари ва ҳодисалари  
(жараёнлари) (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича)**

Даврнинг номи	Ривожланиш бошланишидан кейин ўтган вақт		Эмбрионнинг узунлиги, мм	Эмбрионда содир бўлган жараёнлар	Она организм билан алоқаси
	Ҳафта	кун			
Герминал (ҳақиқий эмбрион)	1	1		Уруғланиш	Тухум йўлида
		2		Зиготанинг майдаланиши	Бачадон бўшлиғида имплантация бошланиши
		3		Морула	
		4		Бластоциста бошланиши	
		5		Бластоциста тугаши	
		6			
		7			
Эмбрионал	2-6	8		Икки қаватли эмбрион диск ва амнион пайдо бўлиши	
		9		Бошланғич сариқлик халтаси	
		10-12		Эмбриондан ташқари мезодерма ва целом	
		13-15		Иккиламчи сариқлик халтаси ва бирламчи бўшлиқ	
		16-17	1,5	Уч қаватли эмбрион, хорда куртаги, мезодерма	
		18-19		Нерв пластинкаси, нерв найи, хорда, целом	
		20-21		Нерв тарнови, сомитлар, юрак найи	
		22-23		Юрак қисқариши, нерв найларининг қўшилиши	
		24-25		2-3 жуфт жабра ёйи, қулоқ чуқурчаси	
		26-27	3	4 жуфт жабра ёйи, оёқ куртаклари	
		28-32	4-6	Кўз боқали, гавҳар чуқурчаси, бурун чуқурчаси	
		33-36	8	Бармоқ пластинкаси, оғиз ва бурун бўшлиғининг қўшилиши	

		37-40	10	Товон пластинкаси, юқори лаб ҳосил бўлиб, танглай тараққий этади	
		41-43	13-16	Бармоқлар	
Эмбрио-фетал	7-8	44-47	17	Бармоқлар, ташқи жинсий органлар индифферент ҳолда тараққий эта бошлайди	Силлиқ хорион
		48-51	18	Оёқлар узунлашади, бармоқлар ажралади, анал ва сийдик мембранаси йўқолади	
		82-53		Жинсий органлар дифференциаллашади	
		54-56	30	Ҳамма ички ва ташқи органлар ҳосил бўлади	
Фетал					
Дастлабки		57			
		64-66		Юзи одамга ўхшайди	
		68		Ташқи жинсий органлар охиригача тараққий этмаган бўлади	
		70	61		
		84		Жинс аниқ бўлади	
Охирги	29-40			Ҳамма органлар ўсиши ва дифференциацияси	
Интра-натал					Туғилиш
Неонатал дастлабки		1-7			
Охирги		8-28			

112-120, шерда 110, кўйда 150, итда 59-63, тулкида 63, макакаларда 195, айиқда 200, дельфинда 300, сигирда 240-311, отларда 307-412, туяда 390, ялқовда 396, жирафада 400, китда 450 кун давом этади.

Баъзи ҳайвонларда эмбрионал ривожланиш даврида диапауза содир бўлади, яъни бластодермик пуфакча ҳолида эмбрионнинг ривожланиши секинлашади. Кўршапалакларда урчишдан уруфланишгача 200 кун ўтади. Бу вақтда сперматозоид урғочи индивиднинг жинсий йўлларида сақланади, эмбрионал ривожланиш

даври эса 3 ҳафта давом этади. Айрим буғуларнинг ҳомиладорлик даври 10 ойгача давом этади. Уруғланиш август ойида содир бўлади, бола келгуси йили июн-июл ойларида туғилади. Бу ҳайвоннинг тухум ҳужайраси уруғлангандан кейин январ ойигача бластодермик пуфакча ҳолида урғочи индивид жинсий йўлларида сақланиб туради. Кейинчалик қулай иқлим шароити келиши билан эмбрион яна 6 ой тараққий этади. Диапауза ташқи муҳит омиллари таъсирида қисқариши мумкин. Масалан, сувсарлар оиласига кирадиган ҳайвонлар ривожланишида диапауза содир бўлиши кузатилади. Она организмда уруғланган тухумнинг маълум муддат сақланиши туфайли ривожланиш секинлашади. Баъзи амфибиялар ва судралиб юрувчиларнинг вакилларининг кўпайиш даврида совуқ иқлим шароитига кўчириб ўтказилса, тухум она организмда сақланиб қолади ва тухум йўлларида ривожлана бошлайди. Бу ҳодисага тухумли тирик туғиш дейилади.

Бу ҳайвонларнинг ҳосил қиладиган тухумлар сони тухумни ташқарига қўядиган ҳайвонлар тухуми сонига нисбатан камроқ бўлади. Ола саламандра мўтаъдил иқлимли текисликда яшайди ва уларнинг личинкаси тухумнинг ичида, она организмда тараққий этади ва 14-72 та тирик личинка туғади. Қора саламандра Альп ва Карпат тоғларида, денгиз сатҳидан 600-3000 метр баландликда, совуқ иқлим шароитида яшайди. Шунинг учун улар личинкаси она шаклига етгунча тухум йўлларида тараққий этади ва фақат 2 та тирик бола туғади. Олимлар ола саламандрани тоққа, қора саламандрани текисликка ўтказиб қўйганда ола саламандра тирик бола туға бошлаган, қора саламандра эса тирик личинка туға бошлаган. Демак, индивидуал ривожланишда, жумладан, эмбрионал ривожланиш учун ҳайвон яшаётган муҳитнинг омиллари муҳим аҳамиятга эга.

Постэмбрионал, яъни туғилгандан кейин табиий ўлимгача бўлган онтогенез даври ҳам 5 та даврга бўлинади. Бу даврлар одам онтогенези мисолида қуйидагича бўлади. Бола туғилгандан 1 ёшгача мослашув, яъни чақалоқлик даврини бошидан кечиради. Болалик даври 1 ёшдан 15 ёшгача, ўсмирлик даври 15 ёшдан 30 ёшгача, етуқлик даври 30 ёшдан 60 ёшгача ва қарилик даври 60 ёшдан кейинги умри ҳисобланади. Онтогенезни бундай даврларга бўлиш организмнинг физиологик ҳолатлари ўзгаришларига асосланади. Одам онтогенезини даврларга бўлишда бош мия, суяклар ва бошқа органларнинг ўсиши, ўзгаришлари асос қилиб

олинади. Масалан, ўпка, бронхлар, ўпка алвеолаларининг шаклланиши 7 ёшгача давом этади. Талоқ 10 ёшгача, ошқозон ости беши 11 ёшгача, лимфатик безлар 12 ёшгача, жинсий безлар 16-18 ёшгача ривожланади, яъни ўсади, такомиллашади, нормал фаолият кўрсата оладиган ҳолатга келади. Бош мия 30 ёшгача ўсади ва ривожланади.

1965 йилда Москвадаги Ёшлар физиологияси ва жисмоний тарбия илмий-тадқиқот институтида ёш даврларига бағишланган халқаро симпозиум ўтказилиб, унда барча ўқув, даволаш, илмий муассасаларида қуйидаги ёш даврлари схемасидан фойдаланиш тавсия этилган:

1. Янги туғилган давр	1-10 кун
2. Эмизикли давр	10 кундан-1 ёшгача
3. Гўдаклик даври	1-3 ёш
4. Биринчи болалик даври	4-7 ёш
5. Иккинчи болалик даври (ўғил болалар)	8-12 ёш
6. Иккинчи болалик даври (қиз болалар)	8-11 ёш
7. Ўсмирлик даври (ўғил болалар)	13-16 ёш
8. Ўсмирлик даври (қиз болалар)	12-15 ёш
9. Навқиронлик даври (қиз болалар)	16-20 ёш
10. Навқиронлик даври (ўғил болалар)	17-21 ёш
11. Етуклик I даври (эркаклар)	22-35 ёш
12. Етуклик I даври (аёллар)	21-35 ёш
13. Етуклик (тўлишган ёш) II даври (эркаклар)	36-60 ёш
14. Етуклик (тўлишган ёш) II даври (аёллар)	35-55 ёш
15. Кексалик ёши (эркаклар)	61-74 ёш
16. Кексалик ёши (аёллар)	56-74 ёш
17. Қарилик ёши (аёллар ва эркаклар)	75-90 ёш
18. Узоқ умр кўрувчилар	90 ёш ва ундан ортиқ.



## Жинсий балогатга етиш

Жинсий без ва жинс билан боғлиқ белгилар эмбрион ривожланиши даврида пайдо бўлиб, жинсий вояга етгунча ривожланиши давом этиб боради. Онтогенезнинг маълум даврига келиб жинсий ривожланиш тезлашади ва физиологик жинсий етуклик бошланади. Жинсий ривожланишнинг тезлашиши ва жинсий етуклик даври жинсий етилиш даври дейилади. Бу давр асосан ўсмирлик даврига тўғри келади. Қизларнинг жинсий етилиши ўғил болаларга нисбатан 1-2 йил олдин содир бўлади.

Жинсий етилиш организмнинг соғлигига, озиқа таркибига, иқлимга, турмуш тарзига, ижтимоий-иқтисодий шароитларга ва бошқа кўплаб омилларга боғлиқ. Ирсий белгилар ҳам муҳим аҳамиятга эга. Катта шаҳарларда жинсий етилиш қишлоқ жойларга нисбатан эртароқ содир бўлади.

Жинсий балогатга етиш даврида гипоталамус - гипофиз-жинсий без системасидан ажралиб чиқадиган гормонлар организм ривожланишида муҳим аҳамиятга эга. Жинсий безлар гормонлари таъсирида иккиламчи жинсий белгилар - гавда шаклининг ўзгариши, соқол-мўйловларнинг пайдо бўлиши, товуш ўзгариши, сут безларининг ривожланиши, юзда ҳар хил доначалар пайдо бўлиши кузатилади. Жинсий безлар ва жинсий органларнинг тузилиши эса бирламчи жинсий белгилар ҳисобланади.

Жинсий етилиш даврида организмда ҳар хил ўзгаришлар содир бўлади. Шунинг учун бу даврни бирламчи ва иккиламчи жинсий белгиларга қараб қизлар ва ўғил болаларда 5 та босқичга бўлиш мумкин.

1-пубертат олди босқичи, бу жинсий етилишгача бўлган даврни ўз ичига олади. Бу босқичда иккиламчи жинсий белгилар пайдо бўлмайди.

2-пубертатнинг бошланиши. Ўғил болаларда уруғдон катталашади, қовларда кам миқдорда жунлар чиқади. Қизларда кўкрак безлари катталашади, жинсий органлар атрофида жунлар чиқади. Бу босқичда гипофиз гонадотроп ва соматотроп гормонлар ишлаб чиқара бошлайди, жинсий безларнинг гормонал функцияси, буйрак усти бези фаолияти кучаяди.

3-ўғил болаларда уруғдон катталашуви давом этади, жинсий олат катталаниши бошланади. Қизларда кўкрак безлари катталашуви давом этади. Гипофиз ва жинсий безларнинг гормонал фаолияти кучаяди. Ўғил болаларда соматотроп гормонлар ажралиши кучаяди

4- ўғил болаларда жинсий олат энига ўсади, овози ўзгаради, сақол-мўйловлар пайдо бўлади. Қизларда кўкрак безларининг катталашуви давом этади. Бу босқичда андроген ва эстроген гормонлар ажралиши кучаяди. Ўғил болаларда бўй ўсиши кучаяди, қизларда эса аксинча тўхтади.

5-ўғил болаларда жинсий органлар ривожланиши ва иккиламчи жинсий белгилар пайдо бўлиши охирига етади. Қизларда кўкрак безларининг ўсиши охирига етади, менструация доимийлашади. Менструация ўртача 2-5 кун давом этади ва 50-150 см<sup>3</sup> қон кетади, ҳар 24-30 кунда такрорланади. Агар менструация бир хил вақтда бошланса ва бир хил вақт давом этса, буни менструациянинг нормал цикли дейилади. Дастлаб менструация 7-8 кун давом этади, бир неча ой содир бўлмаслиги мумкин. Аста-секин менструация доимийлашади, ўғил болаларда бу босқичда сперматогенез бошланади.

Суяк ва мускулар интенсив ўсади, юрак қон темирларига нисбатан тез ўсади ва юрак иши мураккаблашади. Бу даврда бош айланиши, тез чарчаш, ишەқмаслик кузатилади. Жинсий етилиш тугаши билан бу жараёнлар ҳам нормаллашади.

### **Жинсий белгилар ва жинсий танланиш**

Организмнинг жинсий белгилари бирламчи ва иккиламчи жинсий белгиларга бўлинади.

Бирламчи жинсий белгиларга жинсий ҳужайраларнинг етилиб чиқиши ва ўзаро қўшилишини таъминлайдиган жинсий безлар ва жинсий органлар системаси киради. Иккиламчи жинсий белгиларга организмнинг ташқи белгилари (кўриниши), ҳимоя воситалари (ҳимоя ранги, мимикрия, шохлар, тишлар), болаларини ҳимоя қиладиган воситалар (қопчиқлар, инлар, сут безлари) кабилар киради. Ҳар хил ранглар, ҳидлар, ўйинлар, товушлар, бақиришлар, юнг ва патларнинг ҳўрпайишлари кабилар эса жинсий рефлексни қўзғатувчи омилларга киради.

Ч. Дарвин «Турларнинг келиб чиқиши» асарида жинсий танланиш муаммосини табиий танланиш назарияси асосида тushунтириб бермоқчи бўлади. Аммо 1871 йилда «Одамнинг пайдо бўлиши ва жинсий танланиш» асарида бу муаммони атрофлича ёритиб беришга муваффақ бўлади.

Жинсий танланиш дейилганда эркак ҳайвонлар ўртасида урғочи ҳайвонлар билан қўшилиш учун олиб бориладиган кураши ёки урғочи ҳайвонлар жуфтлашиш олдидан эркак индивидни

танлаб олиши тушунилади. Жинсий танланиш табиий шароитда амалга ошади ва табиий танланишнинг маълум шакли сифатида намоён бўлади. Масалан, эркак индивидларда учрайдиган ҳимоя ва уришиш қуроли табиий танланиш таъсирида пайдо бўлган, кейинчалик эса жинсий танланиш таъсирида янада такомиллашган.

Эркак ва урғочи индивидлар иккиламчи белгиларига кўра бир-биридан кескин фарқ қилади. Ана шу фарқли белгиларига кўра улар бир-бирини осон топиб олишади ва учрашади. Натижада ҳар икки индивидда қўшилиш рефлексии юзага келади.

Жинсий танланишнинг 2 тури фарқланади:

1. Эркак ҳайвонлар урғочиларини таллашиб, бир-бири билан қаттиқ жанг қилади. Бу кураш баъзи эркак ҳайвонларнинг мағлубияти, ҳатто майиб бўлиб қолиши ёки ўлими билан тугалланади. Бу курашда эркак индивидларнинг кучи, ўзаро кураш воситаларининг ривожланганлиги (хўрозларда пих, туёқлиларда шох) катта аҳамиятга эга. Эркак индивидлар ўртасидаги бундай кураш баъзи арилар, асаларилар, қўнғизлар, капалакларда, балиқлардан колюшкаларда, рептилиялардан аллигаторларда, полигам қушлар ва сут эмизувчиларда кенг тарқалган. Кўпчилик ҳайвонларда эркак урғочисига нисбатан йирик, бақувват бўлади.

2. Урғочи индивидлар эркак индивидлардан энг чиройли, ёқимли ҳид тарқатувчи формаларни танлаб олади. Жумладан, жаннат қушлари, аргус қирғовули ва туяқушларнинг эркаклари чиройли патларини ёйиб товланади ва турли хил «ўйинлар» қилиб, урғочиларига ўзини кўз-кўз қилади. Бу ҳатти-ҳаракатлар уларни бирорта урғочи индивид танлаб олгунча давом этади.

Табиатда ҳақиқатдан ҳам ҳайвонларнинг урғочилари эркакларини чиройлилигига қараб танлайдими? Бу муаммони аниқлаш учун Цинат-Томсон холдор тўтилар устида қизиқарли тажриба ўтказди. Бу тўтилар эркакнинг бошида ва ёқачасида урғочиларига нисбатан патлар кўпроқ бўлиб, 1-3 та, баъзан 2-5 та сариқ рангли доғлари бор. Доғлар қанча кўп бўлса, ёқачалар ҳам шунча хўрпайиб, товланиб чирой очади. Цинат-Томсон эркак тўтиларни урғочи рангига, урғочиларини эса эркак рангига бўяди. Натижада бўялган урғочи (аслида эркак) тўтилар атрофида эркак тўтилар парвона бўлиб, ҳақиқий урғочи тўтиларга эътибор бермаган. «Эркак» рангига бўялган урғочи тўтилар бўялмаган урғочи тўтилар ёнига қўйиб юборилганда эса урғочи

тўтилар сохта эркак тўтиларга парвона бўлиб, ҳақиқий эркак тўтиларга эътибор бермаган.

Айрим қушларнинг эркакларида ҳеч қандай безак патлари бўлмайди. Улар жуфтлашиш олдида инларини ҳар хил ялтироқ безаклар билан безайди. Шу йўл билан урғочи қушларни ўзига жалб қилади. Баъзи қушларнинг эркаклари (булбул, бедана) ёқимли овози билан урғочиларини ўзига жалб қилади.

Ҳозирги замон биология фанларининг ривожланиши туфайли иккиламчи жинсий белгилар эндокрин безларнинг гормонлари туфайли пайдо бўлишини исботлади.

### **Ҳайвонларнинг умр кўриши**

Ҳайвонлар ҳаётининг узунлиги кўпайиш билан боғлиқ. Асалариларнинг эркаклари (трутенлари) урғочилари билан кўшилгандан кейин бир неча секундда ўлади. Урғочи асалари эса уруғланишдан кейин 5-6 йил яшайди. Қорақуртларда урчишдан кейин эркагини урғочиси тутиб олиб ейди ёки эркаги ўлади. Бир кунли капалакларнинг личинкаси 1-3 йил яшайди. Улар жинсий вояга етгандан кейин 1-3 кун яшайди. Шу даврда улар тухум қўяди, оғиз аппарати тараққий этмаганлиги учун озиклана олмайди ва ўлиб кетади. Айрим балиқлар умри давомида бир марта кўпаяди ва ўлиб кетади (лосослар, угорсимон балиқлар).

Кўп ҳужайрали ҳайвонларнинг айрим вакилларида ҳаёт узунлиги билан кўпайиши ўртасида ҳеч қандай боғлиқлик йўқ. Чунки келиб чиқиши жиҳатидан бир-бирига яқин бўлган ҳайвонларнинг яшаш муддати турлича бўлиши мумкин. Масалан, ковакичлилардан актиниялар 50 йил яшаса, гидра 1-2 йил умр кўради. Ҳалқали чувлчанглардан зулуклар 25-30 йил умр кўрса, ёмғир чувалчанги 10 йилгача яшаши мумкин. Гавдасининг ҳажми йирик бўлган ҳайвонлар кичик ҳайвонларга нисбатан узоқ умр кўрса ҳам, бунда аниқ бир боғлиқлик ёки умумий қонуният йўқ. Баъзи моллюскалар 100 йил ва ундан кўпроқ яшайди, қурбақа 6, бақа 35-40, каптарлар 40-50, сичқон 6, товушқон 10, каламуш 2-3, от 30, қорамол 20-35, айиқ 50, шер 35, фил 100 йилгача умр кўриши мумкин.

Ж.Л. Бюффоннинг ҳисобига қараганда, ҳаёт давомийлиги ҳайвоннинг ўсиш давридан 5-7 марта кўпроқ давом этади. Бу ўлчов қонуният бўлмаса ҳам, кўп ҳолларда тўғри маълумотлар олиш мумкин. Жумладан, ит 2 йил давомида ўсади ва 10-15 йил умр кўради. Мушук 1-1,5 йил ўсади, 8-10 йил яшайди.

Отлар 5 йил давомида ўсади ва 20-30 йил умр кўради. Туя эса 8 йил ўсиб, 40 йил умр кўради.

Бу ҳисобларга асосланиб, А.А. Богомолец, И.И. Шмальгаузен ва бошқа олимлар одам ҳаётининг табиий давомийлиги 120-150 йилгача етиши мумкин, деб ҳисобламоқдалар. Одамнинг ўртача ҳаёт давомийлиги биологик омиллар билан биргаликда ижтимоий омилларга ҳам боғлиқ бўлади. Масалан, Европада XVI асрда одамларнинг ўртача умр кўриши 21 йилга тенг бўлган бўлса, XVII асрда 26 йилга, XVIII асрда 34 йилга, XX асрнинг бошларида 50 йилга етган.

Ер шари аҳолисининг ўртача ҳаёт узунлиги кўплаб биологик ва ижтимоий омиллар билан белгиланади. Турмуш тарзи, юқумли касалликлар, болалар ўлими, урушлар, иқтисодий омиллар шулар жумласидандир. XIX асрнинг биринчи ярмида Манчестер шаҳри буржуазия аҳолисининг ўртача ҳаёт узунлиги 38 йилга тенг бўлган бўлса, ишчиларнинг ўртача ёши 17 йил бўлган. Ливерпуль шаҳрида эса бу кўрсаткич 35 ва 15 йилга тенг бўлган.

Ижтимоий омилларнинг ҳаёт узунлигига таъсирини Россия аҳолиси мисолида ҳам кўриш мумкин. Россияда XX асрнинг бошларида ҳаётнинг узунлиги ўртача 34 йил бўлган бўлса, XX асрнинг охирларига келиб бу кўрсаткич 68-70 йилга етган.

Одам умрининг узунлигини бир қанча узоқ умр кўрган одамлар мисолида ҳам кўриш мумкин. Жумладан, 1912 йилда Бородин майдонида Россия аскарларининг Ватан урушидаги ғалабасининг 100 йиллиги нишонланаётганда ана шу урушда қатнашган Антон Винюков 128 ёшида тантаналарда қатнашган. Василий Тишкин 1951 йилда 145 ёшга кириб вафот этган бўлса, Махмуд Эйвазов 152 ёшида вафот этган. Одам ҳаёти 207 йилгача давом этиши мумкинлиги ҳужжатлардан маълум. Англияда яшаган Томас Корне 1588 йилда туғилиб, 1795 йилда, яъни 207 ёшида вафот этган.

Узоқ умр кўришга ижобий таъсир этувчи биологик ва ижтимоий омилларнинг ўзгариши, тиббиёт фанининг тараққиёти туфайли Ер юзи аҳолисининг ўртача умр кўриши узайиб бормоқда. Японияда 1 миллион аҳолига 75-90 ёшли 1 нафар одам тўғри келса, Англияда 6, Францияда 7, АҚШда 15 нафарни ташкил этади.

Грузия, Озарбайжон каби мамлакатларда экологик муҳитнинг қулайлиги, турмуш тарзи ва бошқа омиллар етарли бўлганлиги туфайли бу ерларда яшаётган аҳолининг ўртача ҳаёт узунлиги нисбатан юқоридир.

## Қариш ва унинг механизми

Қариш ёш улғая бориши билан организмни ташкил этадиган орган ва системаларда пайдо бўладиган ўзгаришлар бўлиб, бу ўзгаришлар организмнинг ҳаётга мослашув имкониятларининг сусайишига, яъни қаришига олиб келади. Патологик қариш (барвақт қариш) бирор касаллик оқибатида юзага келади. Физиологик қариш (табiiй қариш) узоқ умр кўришга тўсиқ бўлмайди, ақлий ва жисмоний куч, иш қобилияти сақланади. Қариш одамда шартли равишда 75 ёшдан кейин бошланади.

Қариш организмни ташкил этадиган ҳужайралардан бошланади. Шунинг учун ҳужайра умри ва қариш механизми билан танишамиз.

Табиатдаги барча тирик организмлар ҳужайраларининг яшаш муддати ҳар хил бўлади. Масалан, лейкоцитлар бир неча кун, эритроцитлар 120 кун, эпителиал ҳужайраларнинг кўпчилиги ҳам бир неча кун яшаши аниқланган. Аммо айрим ҳужайралар организм умрининг охиригача яшай олиш хусусиятига эга. Масалан, нерв, скелет, мускул, ҳужайралари шулар жумласидандир.

Барча сут эмизувчилар ҳужайраларининг ҳажм жиҳатдан ортиб бориши билан биргалиқда улар нобуд бўлиши ҳам мумкин. Жумладан, ўртача вазндаги ўрта ёшли одам организмда секундига тахминан 2 млрд эритроцит нобуд бўлади ва уларнинг ўрнига суяк кўмигидан ҳосил бўлган янги эритроцитлар қон оқимига чиқади.

Ҳужайралар ҳаётининг узунлиги организмда содир бўладиган морфологик, физиологик ва биокимёвий ўзгаришлар йиғиндисига боғлиқ эканлиги илмий жиҳатдан асослаб берилган.

Морфологик ўзгаришларга ҳужайра ядроси ҳажмининг кичиклашиши ҳамда зичлашиши, ҳужайралар ўртасидаги чегараларнинг юпқалашиши, цитоплазмада вакуоаларнинг кўпайиши каби ўзгаришлар киради.

Физиологик ўзгаришларга қари ҳужайраларнинг амитоз усул билан кўпайиши натижасида функционал фаоллигининг ортиб бориши ва мосланиш реакциялари пайдо бўлишига олиб келиши киради.

Биокимёвий ўзгаришларга асосан цитоплазмада эскириш пигменти ҳисобланган сариқ-қизғиш рангли липофусцин моддаси миқдорининг ортиши ва тўйинмаган липид молекулаларининг оксидланиши киради.

Қариб бораётган ҳужайраларда сувнинг миқдори камайиб бораверади, ферментларнинг фаоллиги пасаяди, холестерин кўпаяди, лецитин ҳам ортиб боради. Шунингдек, ҳужайралардаги моддалар алмашинуви жараёнларида ҳам жиддий ўзгаришлар содир бўлади. Масалан, нафас олиш пасаяди, оқсиллар синтези секинлашади, натижада ҳужайранинг ҳар хил жароҳатловчи агентларга нисбатан қаршилик кўрсатиш имконияти пасаяди, ҳужайра пассив ҳолатга ўтиб боради.

**Ҳужайранинг қариши.** Қариб бораётган ҳужайраларнинг дастлабки ёшлик даврини қайтариб бўлмайди. Чунки ҳужайраларнинг қариши ва нобуд бўлиши барча ҳужайралар ва организмларда юз берадиган табиий жараён ҳисобланади. Организмлар қанчалик мураккаб системадан иборат бўлса ҳам, албатта қарийди ва нобуд бўлади. Ҳужайранинг қаришига оид бир қанча назариялар яратилган.

И.И. Мечниковнинг қаришга оид назариясига кўра, асосан қариш жараёни турли хил заҳарли моддалар таъсирида содир бўлади. Токсинлар турли хил микроорганизмлар томонидан ичкада ва бошқа органларда ҳосил қилинади. Бу токсинлар таъсирида ҳужайраларнинг нормал ҳаётий жараёнлари, аynиқса, моддалар алмашинуви жараёнларида кўплаб салбий ўзгаришлар содир бўлади. Масалан, заҳарли моддалар таъсирида ферментлар фаолияти бузилиб, оқсил биосинтези пасаяди ва турли «хатоларга» йўл қўйилади.

Чех олими Ружичка назариясига асосан, цитоплазмада коллоид моддалар ўз-ўзидан беихтиёр ўзгариши ҳужайра қаришига олиб келади. Коллоидлар ажралишининг пасайиши, эришининг ёмонлашиши бунга асосий сабаб бўлади.

Генетик назарияга кўра, қариш ҳужайраларнинг ирсий омилларига боғлиқ бўлади. Бу назариянинг асосида барча ҳужайралар, жумладан, организмнинг узоқ умр кўриши ирсий омилга боғлиқ, деб ҳисобланади.

**Ҳужайраларнинг қариш механизми.** Кўплаб илмий қузатишларга кўра, организмдаги ҳужайраларнинг қариши ёки нобуд бўлиши шу организмнинг ҳалок бўлишига олиб келмайди. Чунки баъзи ҳужайралар тикланиш (регенерация) хусусиятига эга. Бундан ташқари, айрим ҳужайралар бўлиниш ҳисобидан кўпаяди ва шунинг эвазига янгиланиб туради. Масалан, терининг эпителиал ҳужайралари, эритроцитлар ва лейкоцитлар доимо янгиланиб бораверади.

Хужайраларнинг қариб бошлаши уларнинг нобуд бўлишига олиб келади. Лекин узоқ вақт яшайдиган (нерв, мускул, скелет) хужайраларининг қариши бутунлай бошқача жараён асосида боради. Масалан, вақт ўтиши билан хужайрада моддалар ал-машинуви жараёнлари ўзгара бошлайди, цитоплазмада пигмент доначалари, ёғ томчилари тўплана бошлайди. Бу эса хужайра-нинг қаришига, кейинчалик нобуд бўлишига олиб келади.

Текширишлардан маълум бўлишича, хужайра ва тўқималар нормал озика муҳотида узоқ вақт яшаши мумкин. Масалан, товуқ жўжасининг тўқималари, уларга талаб этилган нормал озика ва экологик муҳитни яратиш ва уларни янгилаб туриш туфайли қарийиб 50 йил яшаганлиги маълум.

Хужайраларнинг бўлиниш жараёнида нормал муҳит шаро-ити етишмаслиги, турли хил агентларнинг салбий таъсири хужайра ҳаётига салбий таъсир этиши мумкин. Масалан, аномал митоз натижасида хромосомалар қиз хужайраларда бир хил тарқалмаслиги мумкин. Бу ҳолатлар салбий оқибатларга олиб келади.

Шундай қилиб, хужайраларнинг қариши ва нобуд бўлиши маълум қонуниятлар асосида юз беради. Бу жараённи тўхтатиб қолиш ёки ўзгартириш воситалари ҳозирча аниқлангани йўқ. Лекин айрим хужайраларни етарли озик манбаи билан таъминлаб туриш орқали узоқ вақт сақлаш мумкин.

Ҳозирги вақтда кўплаб олимлар инсон умрини узайтириш муаммоси устида илмий-тадқиқот ишлари олиб бормоқдалар. Организмнинг ҳалок бўлиши фақатгина айрим катта ҳаётий аҳамиятга эга бўлган хужайраларнинг нобуд бўлиши ёки ишдан чиқиши натижасида юз бермасдан, бошқа миллиард-миллиард хужайраларнинг мутлақо соғлом ҳолда сақланиб қолиши туфайли юз бериши исботланган.

Бу хужайралар эса организм ҳалок бўлгани билан ўзининг вазифаларини маълум вақтгача бажара олиши мумкинлиги ҳам исботланган.

**Хужайранинг нобуд бўлиши.** Хужайраларнинг нобуд бўлиши улар ҳаётининг энг сўнгги босқичи ҳисобланади. Бу жараён айрим хужайраларда жуда тез ва қисқа вақтда юз берса, айрим хужайраларда узоқ вақт давомида содир бўлади. Бунда дастлаб хужайраларнинг ҳаётий фаолиятлари пасайиб боради, кейин улар нобуд бўлади. Масалан, голокрин безлар устида олиб борилган кузатишлардан маълум бўлишича, хужайрага



салбий таъсир этувчи моддалар синтези кучайса, шу ҳужайра нобуд бўлади. Агар ҳужайрага салбий таъсир этувчи ёки жароҳатловчи агент кўп бўлиб, улар тез таъсир кўрсатса, ҳужайра қисқа вақт ичида нобуд бўлади. Агар агент таъсири суст бўлса, ҳужайрадаги салбий ўзгаришлар аста-секинлик билан давом этади ва ҳужайранинг нобуд бўлиши учун узоқ вақт керак бўлади.

Ҳужайра нобуд бўлишининг яна бир сабаби таъсирланиш жараёнининг кучайиб боришидир. Бунда паранекроз некробиозга (грекча *nekros* - ўлик, *bios* - ҳаёт) айланади ёки ҳужайра аста-секин нобуд бўла бошлайди.

Электрон микроскоп орқали кузатишлардан маълум бўлишича, дастлаб ҳужайраларда ўта нозик некробиотик ўзгаришлар содир бўлади. Бунда эндоплазматик тўрнинг айрим қисмлари эриб кетади, базофил доначаларнинг жароҳатланиши ва рибосомалар функциясининг бузилиши, гликогеннинг йўқолиши, оқсил биосинтезининг тўхтаб қолиши каби ҳолатлар кузатилади.

Умуман, цитоплазманинг электролитик таркиби ўзгаради, ядрода липопротеин, нуклеопротеид, глобулин каби моддаларнинг биологик хусусиятлари пасаяди, ферментлар, лизосома, мембрана ва бошқа ҳужайра элементлари жароҳатланади ва ҳужайра нобуд бўлади.

Бундай ўзгаришлар ҳужайра оқсилида, углеводларида, ДНК ва липидларида ҳам ўз аксини топади. Шунингдек, ядрога ҳам катта ва жиддий ўзгаришлар кузатилади, яъни ядро шишади ва эриб кетади ёки бужмайиб майда бўлакларга бўлиниб кетади.

Шундай қилиб, ҳужайранинг нобуд бўлиши табиий-биологик жараён ҳисобланади. Бу эса ягона қонуният «вужудга келган тирик организмлар, уларнинг нақадар мураккаб тузилишидан ва ривожланишидан қатъий назар, нобуд бўлиши шарт», деган талабга жавоб ҳисобланади. Табиатдаги барча тирик мавжудот бу қонундан мустасно эмас.

### **Организмнинг қариши ва қарилик**

Қариш индивидуал ривожланишнинг маълум бир босқичи бўлиб, қариган организмнинг жисмоний ҳолати, ташқи кўриниши ўзгаради. Қарилик белгилари кўпайишдан кейинги даврда пайдо бўлади. Қариликнинг бошланиши репродуктив фаолият тугаши билан бошланмайди. Ҳақиқатдан ҳам менопауза тухум ҳужайра етилиб чиқишининг тўхташини билдиради. Аммо менопауза ва

айрим ташқи белгилар қарилликни билдирмайди. Қарилликнинг кўплаб белгилари репродуктив фаолият тўхташидан олдин ҳам бошланади. У жисмоний ҳолат (соч тўкилиши, кўришнинг ўзгариши), баъзи органлар функциясининг ўзгаришида намаён бўлади. Масалан, эркакларда жинсий гормонлар ишлаб чиқарилишининг кўпайиши ва гипофизнинг гонадотроп гормонлари ишлаб чиқарилишининг кўпайиши 25 ёшлардан бошланади.

Одамнинг биологик ёшини аниқлашнинг мураккаблиги шундаки, қарилликнинг айрим белгилари ҳар хил ёшда ва даврда пайдо бўлади. Бундан ташқари, ёш билан боғлиқ ўзгаришлар турли ёшда бир-биридан фарқ қилади. Масалан, терининг эластиклиги 30 ёшли аёл ва 80 ёшли эркакда бир хил биологик ёшда бўлади. Шунинг учун аёллар терисини доимий парвариш қилиб туришлари лозим. Биологик ёшни аниқлаш учун органлар функцияси ва бошқа белгиларига асосланган тестлардан фойдаланилади. Масалан, нерв импульсларининг тарқалиши 20-90 ёш орасида 10% га, ўпканинг тириклик сифими 50% га камаяди.

Қариллик организмда қариллик белгилари пайдо бўлиши билан аниқланади. Бу жараён индивиднинг молекула, ҳужайра, тўқима ва органларини эгаллайди. Ҳар хил органларда пайдо бўлган қариллик белгиларининг йиғиндиси организм ҳаётчанлигининг, мосланиш ва гомеостазнинг пасайиши билан белгиланади. Масалан, каламушни 3 минут совуқ сувга солиб қўйганда, тана ҳароратини тиклаш учун ёш индивид учун 1 соат, ўрта ёш учун 1,5 соат, қари индивид учун 2 соат вақт керак бўлган.

Шундай қилиб, қариллик ўлимга олиб келади. Ўлим бўлмаса, эволюция жараёнининг асосий шarti авлодлар алмашинуви содир бўлмайди. Одам ва юксак умуртқали ҳайвонлар ўлимга олиб келадиган кўплаб ҳолатлардан ўзини сақлаши мумкин. Бунда иммунитетнинг аҳамияти каттадир.

### **Қариш жараёнида органларда содир бўладиган ўзгаришлар**

Онтогенезнинг фаол репродуктив даври туташ билан организмни ташкил этадиган органларда баъзи ўзгаришлар содир бўлиши кузатилади.

Одамда 40-50 ёшлардан кейин қариллик белгилари, айниқса, терида сезила бошлайди. Чандиқлар, ажинлар, тери ости ёғ тўқимасининг камайиши билан пайдо бўла бошлайди, терида

пигментли доғлар ҳосил бўлади, соч-соқол оқаради, тер безлари камайиб, тери қуруқ, дағал бўлиб қолади.

40 ёшдан кейин қариллик юрак қон томирлар системасида сезиларли бўлади. Қон томирлари деворида липидлар, холестерин тўпланиб қолади, ҳар хил стимулловчи омилларга жавоби пасаяди. Қон томирлари деворида ва юракда мускул тўқимаси ўрнида бириктирувчи тўқима ўсади. Натижада юрак ишининг эффективлиги пасаяди. Жумладан, 75 ёшли одамнинг бош миёсида қон айланиши 30 ёшли одамга нисбатан 20% га камаяди.

Ўпка альвеолалари ўртасидаги тўсиқ емирилиб, нафас юзаси қисқаради. Натижада ўпкада газлар алмашинуви 75 ёшли одамда 30 ёшли одамга нисбатан 56% ни ташкил этади.

Овқат ҳазм қилиш органларига тишнинг тушиб кетиши катта таъсир кўрсатади. Бунинг оқибатида овқатнинг ҳазм бўлиши қийинлашади, ҳазм безлари фаолияти бузилади, ичаклар ҳаракати ўзгаради.

Қариллик даврида сийдик ажратиш органлари фаолияти пасаяди. 75 ёшли одамда сийдик филтрацияси 30 ёшли одамга нисбатан 31% га пасаяди. Чунки кўплаб нефронлар (30 ёшга нисбатан 44%) ўлади.

Қариллик жараёнида скелет ва мускуларда ҳам ўзгаришлар кузатилади. Кўндаланг йўлли мускуларнинг қисқариш кучи камаяди, тез чарчаш ва мускулар атрофияси кузатилади. Суякларнинг мустаҳкамлиги пасаяди.

Қариш жараёнида репродуктив органларнинг жинсий гаметалар ва гормонлар ишлаб чиқариш функцияларида катта ўзгаришлар содир бўлади. Аёлларда оогенез тўхтайдди, эркакларда тўла етилган сперматозоид ҳосил бўлиши анча олдин тўхтайдди.

Эркакларда тестостерон, аёлларда эстрадиол ва прогестерон ишлаб чиқарилмайди. Аммо гипофизнинг фолликулани стимулловчи гормони 80-90 ёшли аёлда 20-30 ёшли аёлга нисбатан 14 марта, лютеинловчи гормон 5 марта кўп бўлади. Бундай ҳолат репродуктив органлар функциясига салбий таъсир этади. Шунингдек, қари организм тўқималарининг гормонлар таъсирига жавоби улар рецепторларининг сони камайганлиги туфайли пасаяди. Қари организмда эндокрин безлар фаолияти ҳам ўзгаради. Жумладан, қалқонсимон безнинг трииодтиронин ва тироксин гормонларининг миқдори қонда камаяди, гипофизнинг тиреотроп гормони кўпаяди.

Органларда содир бўладиган бундай турли хил функционал ўзгаришлар нерв системаси орқали бошқарилиши, координацияланиши ва интеграцияланиши лозим. Невр системасида содир бўладиган бундай ўзгаришлар туфайли нейронлар нобуд бўлиши 15-20% дан 70-75% гача етиши мумкин. Қолган нерв хужайраларининг ўлчами ортиб, қўшимча толалар ҳосил қилади. Улар нобуд бўлган нерв хужайраларининг ўринбосари ва зифасини бажаради. Аммо 40-50 ёшдан кейин тўқималарда нерв таъсирининг етишмовчилиги сезила бошлайди.

Қариш жараёнида нерв системасининг функционал ўзгариши нерв хужайралари сонининг камайиши, медиатор синтезининг пасайиши, нерв марказлари ўртасидаги алоқанинг бузилиши, нерв импульси ўтиш тезлигининг пасайиши билан боғлиқ. Қариётган организмда шартли рефлекслар қийинчилик билан ҳосил бўлади. Одамларда ақлий қобилият 55-70 ёшларда ҳам 20-30 ёшдаги каби сақланади, 55-60 ёшларда эса ижодий қобилиятнинг иккинчи марта намоён бўлиши кузатилади.

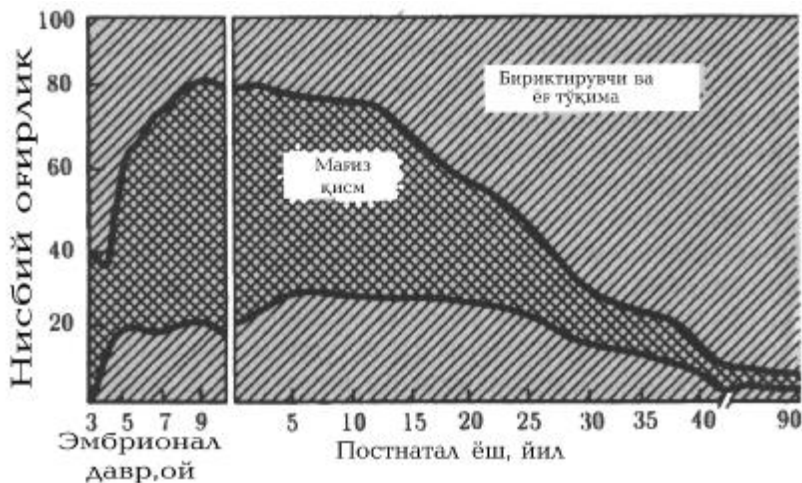
Қаришнинг муҳим белгиларидан бири регуляция механизмларининг пасайишидир. Бунинг сабаби гипоталамус фаолиятининг ва у билан боғлиқ бўлган биологик соатнинг ўзгаришидир.

Қариш туфайли сезги органлари фаолияти ҳам пасаяди. Кўзни ҳаракатга келтирадиган мускулларнинг иш қобилияти пасаяди. Булар кўриш қобилиятининг пасайишига олиб келади. Эшитиш пасаяди, қари одамларда ҳид ва таъми сезиш пасаяди. 75 ёшли одам 30 ёшли одамга нисбатан пиёз аччиқлигини 36% га сезади. Бундай одамларда муозанат бузилади.

Қари одамларда иммун система фаолияти ўзгаради, гуморал ва хужайра иммунитетини пасаяди. Иммун система тимус фаоллигига боғлиқ бўлиб, жинсий вояга етганда бу без инволюцияга учрайди (122-расм).

Тажрибада айрисимон без олиб ташланган сичқонларда ҳаёт узунлиги қисқарганлиги кузатилган. Аксинча, тимус ва суякнинг бош қисми кўчириб ўтказилганда 19 ойлик сичқонлар 4 ойлик сичқондек яшарганлиги аниқланган. Бундай ҳайвонларнинг баъзилари одатдаги ҳайвонларга нисбатан 1/3 қисм кўп яшаган. Қари органларда эритроцит ишлаб чиқариш 6 марта гача камади.

Шундай қилиб, қарилик ҳамма органларга тарқалади. Бу жараёнларнинг тезлиги турли хил организмларда ҳар хил тезликда содир бўлади.



122-расм. Айрисимон безнинг ёшга боғлиқ ҳолда ўзгариши (В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).

### Қариш генетикаси

Қариш организмнинг молекуласидан органлар системаларига қамраб олади. Бунинг натижасида биологик ўлим эҳти-моли ортиб бораверади.

Баъзи кузатишлар асосида ҳаёт узунлиги ирсиятга боғлиқ-лиги ва қариш генетик жиҳатдан назорат қилиниши, ҳатто қаришнинг махсус генетик дастури борлиги ҳақидаги мулоҳа-залар кейинги пайтларда кенг тарқалмоқда. Биринчидан, ҳаёт узунлиги турнинг белгиси ҳисобланади. Бу турнинг эволюция жараёнида пайдо бўлган эмбрион ривожланишининг давомий-лиги ва жинсий вояга етиши билан боғлиқ (9-жадвал).

Иккинчидан, умр узунлиги бир тухумдан пайдо бўлган эги-закларда деярли бир хил бўлади. Бир тухумдан пайдо бўлган эгизакларда ҳаёт узунлигининг фарқи 14,5 йилни, ҳар хил ту-хумдан пайдо бўлган эгизакларда эса 18,7 йилни ташкил этади.

Учинчидан, ҳаёт давомийлигини қисқартирадиган ва қарилик белгиларининг эртароқ пайдо бўлишига олиб келадиган ирсий касаликлар аниқланган. Масалан, Хатчинсон-Гильфорд синд-ромида (болалик ёшида қариш) биринчи ёшдаёқ ўсишдан орқада қолиш, соч тўкилиши, атеросклероз кузатилади. Жинсий вояга ет-майди ва 30 ёшгача ўлим содир бўлади. Бу синдромда аутосома билан боғлиқ доминант ирсийланиш содир бўлади.

## 9-жадвал

### Сут эмизувчиларнинг ҳар хил турларида ҳаётнинг максимал узунлиги, эмбрионал ривожланишнинг узунлиги ва жинсий вояга етиш ёши

(В.Н.Яригин ва бошқалар, 1999 бўйича).

Турлар	Ҳаётнинг максимал узунлиги, ой	Ҳомиладорликнинг узунлиги, ой	Жинсий вояга етиш ёши, ой
Одам	1380	9	144
Ҳиндистон фили	840	21	6
От	744	11	12
Шимпанзе	534	8	120
Қўнғир айиқ	442	7	72
Ит	408	2	7
Қорамол	360	9	6
Макака-резус	348	5,5	36
Мушук	336	2	15
Чўчқа	324	4	4
Саймири	252	5	36
Қўйлар	240	5	7
Эчки	216	5	7
Қўнғир олмахон (тийин)	180	12	1,5
Европа кўени	156	1	12
Денгиз чўчқачаси	90	2	2
Уй кўени	56	0,7	2
Ялтироқ олмахон	48	0,5	2
Сичқон	420,7		1,5

Тўртинчидан, лаборатория шароитида олинган мева пашшаси ва сичқоннинг инбридинг линиялари ўртача ва максимал ҳаёт узунлиги бўйича ота-она формаларидан узоқ яшаши аниқланган.

Бешинчидан, гомозигота мева пашшалари кам яшаши аниқ бўлди. Уларни ўзаро чапиштиришда 3:1 нисбатда ажралиш содир бўлиши кузатилади. Шундай маълумотлар сичқонларда ҳам олинди. Одамларда Марфан синдромида бириктиручи тўқимада ўзгаришлар содир бўлиб, юрак пороги, адреналин кўп ишлаб чиқарилиши каби ҳолатлар кузатилади. Бу омиллар ҳаётнинг қисқаришига олиб келади.

Олтинчидан, одамларда ота-она ва бола ҳаёт узунлиги ўрта-сида ижобий боғлиқлик борлиги аниқланган.

Бу маълумотлардан хулоса шуки, ҳаёт узунлиги ва қариш генетик жиҳатдан назорат қилинади. Аммо бу назоратнинг механизми ҳозирча номаълум бўлиб қолмоқда. Ота-оналар ва болалар ҳаёт узунлигини ўрганиш шуни кўрсатдики, ота-онанинг ўртача ҳаёт узунлигининг ҳар 10 йилига болалари 1 йил ортиқ яшайди. Масалан, ота-онаси 70 йил яшаган бўлса, боласи 77 йил яшаши мумкин.

Қаришни генетик назорат қилишни ўрганиш асосида шу нарса аниқландики, унинг генетик дастури йўқ экан. Аммо қариш тезлигига бир қанча омиллар, жумладан, генетик омил ҳам таъсир кўрсатади. Генетик омилларнинг ҳар хил турлари бор. Биринчидан, генларнинг плейотроп таъсири қаришга сабаб бўлмоқда. Агар маълум генлар плейотроп таъсир этиб, индивидуал ривожланишда ижобий таъсир кўрсатса ҳам, баъзан фенотипда салбий кўриниш ҳосил бўлиши мумкин. Бу эса қариш жараёнини тезлаштириши мумкин.

Иккинчидан, соматик ҳужайранинг генотибида, айниқса, регулятор нуклеотидлар кетма-кетлигида хатолар (мутациялар) тўпланади. Натижада ёш ўтиши билан ҳужайра ичида ДНК билан боғлиқ салбий ўзгаришлар пайдо бўлади.

Учинчидан, қариш жараёнига генетик таъсир сурункали касалликлар, жумладан юракнинг ишемик касалликлари, атеросклероз, гипертония каби касалликларнинг кучайишига олиб келиши мумкин. Қонда холестерин миқдорининг ортиши ҳам ирсийланади. Бу касаллик ҳар 1000 кишидан 6-8 нафарида учрайди. Узоқ яшаётган одамларни ўрганиш шуни кўрсатдики, улар сурункали касалликларга чидамли бўлар экан. Масалан, 80 ёшли одамларнинг 86% и атеросклерознинг бошланғич босқичи билан касалланганлиги аниқланган. Узоқ яшовчи одамларнинг қариндошларида нерв системасининг қариши 15-20 йилга кечикканлиги ҳам аниқланган.

Демак, генотип қариш жараёнини бошқаришда иштирок этади. Шунингдек, генотип қариш жараёнига тўсқинлик ҳам қилади, қариллик билан боғлиқ бўлган касалликлар пайдо бўлишига йўл қўймайди.

## **Ҳаёт шароитининг қариш жараёнига таъсири**

Ҳайвонлар ҳаёти табиий-географик, айниқса, иқлим шароитлари билан белгиланса, одамларда ижтимоий-иқтисодий омиллар ҳам ҳисобга олинади.

Ҳаёт шароитининг қариш жараёнига таъсири бир неча йўллар билан ўрганилади. Биринчидан, ҳар хил шароитда яшаётган организмларнинг ўзгариш тезлигини ўрганиш орқали аниқланади. Иккинчидан, ҳар хил шароитда яшаётган популяцияларнинг ўлими ёки узоқ яшашининг сабаблари бир-бирига солиштирилиб ўрганилади. Чунки узоқ яшаш ҳаёт шароитларининг умумлаштирилган кўрсаткичи ҳисобланади. Учинчидан, Ер шарига узоқ яшовчиларнинг тарқалишини ўрганиш ҳам муҳимдир.

Ҳаёт шароитининг қаришга таъсири баҳолашда айрим белгиларни танлаш лозимки, бу белгилар ёш ўтиши билан ўзгариб боради. Лаборатория ҳайвонлари учун улар қуйидагилар: 1) коллаген ва эластин бириктирувчи тўқималарда оқсилнинг ҳолати; 2) юрак ва қон айланиш системаларининг ҳолати; 3) нерв системаси ва юрак ҳужайраларида липофусцин пигментининг миқдори; 4) ҳаракат фаоллигининг кўрсаткичлари; 5) қўлга ўргатишга лаёқати.

Кўплаб ҳаёт шароитларининг қариш тезлигига таъсири ўрганилган. Жумладан, паст ҳарорат, пассив ҳаракат, ионли нурланиш, ҳавода кислороднинг кўп бўлиши шулар жумласидандир. Мева пашшасида атмосферада кислород миқдорининг 3 марта ошиши қариш жараёни тезлаштиради. Натижада ҳужайраларда липофусцин миқдори кўпаяди, ҳаёт узунлиги эса 2 марта қисқаради. Агар қуёнларда оғир ҳаракат юзага келтирилса, юрак уриши, артериал босим пасаяди. Бундай қуёнлар нормал шароитда яшаётган қуёнларга нисбатан 1,5 марта ортиқ яшаганлиги аниқланган. Қариш жараёнига организмнинг ҳамма қисмлари қатнашади. Организмнинг муҳим хусусияти унинг гетерогенлиги бўлиб, қариликда ҳужайра, тўқима ва органлар ўзгаради. Бу ўзгаришлар ҳар хил ёшда содир бўлади. Бошқача айтганда, бу ўзгаришлар мосланиш характерида бўлиб, бундай мосланиш функционал ва тузилиш жиҳатдан йўқотилган қисмларни тиклашга қаратилган бўлади. Бундай ҳолатларда қариш тезлигини аниқ белгилаб бўлмайди. Шунинг учун келажақда қаришнинг умумлаштирилган мезони ишлаб чиқиши лозим.



Ҳаёт узунлиги кўрсаткичи бўйича қаришни ўрганиш статистик характерда бўлиб, бунда ижтимоий-иқтисодий, географик, экологик омиллар, тупроқнинг таркиби, радиация ва бошқа омиллар ҳисобга олинади.

Ҳаёт узунлигига ижтимоий-иқтисодий омилнинг таъсирини бир популяция аҳолисида, аммо ҳар хил даврда, қўшни мамлакатлар аҳолиси ҳаёт шароитини бир-бирига таққослаш орқали ўрганиш мумкин.

XX асрда Европа, Шимолий Америка, Осиё ва Африка аҳолисининг ҳаёт шароити маълум даражада ўзгарди. Бу мамлакатлар аҳолисининг ҳаёт даражаси ўсди, озиқ-овқат, уй-жой, тиббий хизмат анча яхшиланди. Натижада аҳолининг ўртача ёши XX асрнинг 90-йилларида XIX асрнинг 90-йилларига нисбатан 2 баробар ўсди. Масалан, XX асрнинг бошларида Россия аҳолисининг ўртача ёши 32 ёш бўлса, 1987 йилда хотин-қизларда 64 ёш, эркекларда 73 ёшни ташкил этган.

Кўплаб иқтисодий жиҳатдан ривожланган мамлакатларда бу кўрсаткич 70 ёшдан юқори бўлиб турган айни пайтда, баъзи ривожланаётган мамлакатларда 40 ёшга ҳам етмайди.

Демак, ҳаёт узунлиги ижтимоий-иқтисодий омилларга боғлиқ экан. Ижтимоий-иқтисодий омилларнинг яхшиланиши қариш жараёнини секинлаштирадими? Болалар ўлими, жинсий вояга етгандан кейинги турли сабабларга кўра ўлим содир бўлиб туради. Бундай ҳолатлар XX асрнинг боши ва иккинчи ярмида бир хил бўлганлиги статистик маълумотлардан маълум. Демак, иқтисодий-ижтимоий омиллар яхшиланиши ёшлик даврлардаги ўлим эҳтимолини пасайтиради, аммо қариш тезлигини ўзгартира олмайди. XX асрда ҳаёт даражаси ўзгаргани билан қариш тезлиги пасаймаганлигини кўплаб иқтисодий жиҳатдан ривожланган мамлакатлар аҳолиси мисолида аниқланган. Шундай қилиб, одамларнинг ижтимоий-иқтисодий шароитларининг яхшиланиши уларнинг маълум омилларга чидамчилигини оширади. Бундай омиллар иқтисодий жиҳатдан ривожланмаган мамлакатларда ўлим билан тугаши мумкин.

Европанинг кўпчилиги мамлакатларида XX асрда ҳаёт узунлигининг қисқалиги билан (35-40 ёш) биргаликда узоқ умр кўриш (115-120 ёш) ҳолатлари ҳаёт шароитларининг юқорилиги билан исботланади. Аммо бу омил физико-кимёвий, иқлим ва бошқа омилларнинг ҳаёт узунлигига таъсирини ўрганишда муаммолар пайдо бўлишига олиб келмоқда. Айни пайтда

эркаклар ҳаёт узунлиги ўртача 67,3-74,1 ёш, хотин-қизларники эса 74,2-79,9 ёшни ташкил этмоқда.

Финляндияда ҳаёт узунлиги Европа бўйича энг паст (1980 йилда 69,2 ёш) ва юрак қон томирлари касалликларидан ўлим бўйича энг юқори кўрсаткичга эга. Финляндиянинг тузроқ таркиби ўрганилганда, селен микроэлементи ниҳоятда камлиги ва финлар қонида селен кам эканлиги аниқланди. Жумладан, селен АҚШ аҳолиси қонида 0,206 мкг/мл бўлса, финлар қонида 0,056-0,081 мкг/мл миқдорда учраши аниқланган. Агар эркаклар қонида селен концентрацияси 0,045 мкг/мл дан кам бўлса, юрак қон-томир касалликлари бўйича ўлим 2,7 марта, юракнинг ишемик касалликлари бўйича ўлим эса 3,6 марта ортади. Қаришнинг селен билан боғлиқлиги шундаки, бу элемент глутаминопексидаза ферменти таркибига киради. Бу фермент мембрана ва бошқа ҳужайра тузилмаларини бузадиган водород перексид ва органик гидропероксидларнинг парчаланишини тезлаштиради.

Селен ҳаёт фаолияти учун зарур бўлган омилларнинг биттаси бўлиб, бундай омиллар жуда кўп, уларнинг айримлари ҳозиргача аниқланмаган дейиш мумкин. Бошқа томондан Финляндия аҳолисига селен етишмаслиги аёлларга таъсир этмайди ва улар Европада энг узоқ яшайдиганлардан (1980 йилда ўртача 77,6 ёш) ҳисобланади. Аниқланишича, бунинг сабаби генотипик ҳар хилликда экан. Эркакларнинг ҳамма ҳужайраларида онадан олинган Х-хромосома фаол бўлади, аёлларнинг эса ҳамма ҳужайраларида отадан ва онадан олинган Х-хромосомалар фаол бўлади.

Атом ва водород қуролларини синаш, ядро энергетикасининг ва қурилмаларининг ривожланиши ҳавода радиация миқдорининг кўпайишига олиб келмоқда. Ҳисобларга қараганда, тирик организмлар ҳар бир авлодининг 1 гр миқдорда радиация билан нурланиши 1млн. тирик организм умрини жами 50 000 йилга қисқартиради. Ҳозирги даврда одамнинг ҳар бир авлоди табиий ва сунъий радиация билан 0,05 гр миқдорда нурланмоқда. Тирик тўқимага ионли нурланиш эркин радикал ҳосил бўлишига олиб келади. Эркин радикаллар эса юрак-қон томирлар касалликлари ва рак пайдо бўлишига олиб келади. Бундай касалликлар пайдо бўлиши эса қаришга ва ўлимга олиб келади. Ҳаёт шароитларининг қариш жараёнига таъсирини узоқ умр кўрувчиларда ўрганиш мумкин. Узоқ умр кўриш индекси 60 ёшдан кўп яшаганларга нисбатан чиқарилади, яъни: 90/60 -1000, бунда 90-узоқ умр кўрувчилар сони; 60 эса 60 ва

ундан кўп ёшлилар популяцияси аъзоларининг сони. Бу кўрсаткич бўйича абхазлар Абхазияда, озарбайжонлар Нахичеванда, балкарлар Кабардино-Балкарияда, ингушлар Шимолий Осе-тияда ва Ингушетияда 60%, эвенкиялар Ёкутистонда 50% ни ташкил этади.

Демак, узоқ умр кўриш маълум этник гуруҳларга хос бўлиб, улар асосан қишлоқ жойларда яшайди ва оила қуриши ҳам юқори даражада алоҳидалашган. Бу ҳаёт тарзи билан ҳам боғлиқ. Аммо озарбайжонларнинг Грузия ва Озарбайжонда яшайдиганларида Нахичевандагиларга нисбатан узоқ умр кўриш индекси 10% га паст эканлиги аниқланган. Русларнинг узоқ умр кўриш индекси Кавказ ва Ёкутистондаги маҳаллий аҳолига нисбатан анча паст.

### **Қариш жараёнига турмуш тарзининг таъсири**

Турмуш тарзи фақат одамларга таалуқли бўлиб, одам ўз қилмишларини англаши ва у ёки бу ҳолатларда танлаш ҳуқуқига эга бўлган индивидуум ҳисобланади. Ҳар кунлик турмуш тарзини одамларга ташқи муҳит омиллари мажбур этади. Турмуш тарзининг қариш тезлигига таъсири шундаки, ўсиш даврларида пайдо бўлган зарарли одатлар инсоннинг бутун ҳаёти давомида сақланиб қолади. Турмуш тарзининг энг муҳимларидан овқат ва оила ҳаётига тўхталамиз.

Каламушларни она сутини эмишдан тўхташи билан витаминли ва минерал моддалар билан бойитилган, аммо калорияси паст бўлган озиқа билан боқилганда ўртача ҳаёт узунлигининг 680 кундан 971 кунга ошиши, баъзиларининг ҳатто 4 йилгача яшаши мумкинлиги аниқланди.

Одамлар овқатининг таркибини доимий ўрганиш мураккаб иш ҳисобланади. Овқатнинг паст калориялилиги ҳайвоннинг тез ўлимига сабаб бўлади. Овқат таркибида ёғ, туз, аччиқлар кам бўлиши, клетчатка, пектин моддалари кўп бўлиши керак. Оқсил, углевод ўсимликлар маҳсулотларидан олиниши лозим, аммо ҳайвон маҳсулотлари ҳам овқат таркибида бўлиши керак. Шунингдек, овқат ва унинг таркиби турли-туман бўлиши лозим.

Овқат ва унинг таркиби ҳар хил механизмлар орқали қариш жараёнига таъсир кўрсатади. Агар овқат таркибига селен, клетчатка ва пектин моддалари етишмаса, юрак-қон томирлари ва рак касалликлари пайдо бўлади. Ёғли овқатларни кўп истеъмол

қилиш сут беши ва йўғон ичак раки келиб чиқишига сабаб бўлади. Ҳайвон маҳсулотларини (гўшт, тухум, ёғ, сут, шунингдек, шакар, пиво) кўп истеъмол қиладиган одамларда юракнинг ишемик касалликларидан ва сут беши ҳамда йўғон ичак ракидан ўлим кўп учрайди. Ўсимлик маҳсулотларини (гуруч, дуккаклар, буғдой, сабзавотлар, мевалар, шунингдек, балиқ ва пиво) кўп истеъмол қилувчиларда туберкулёз, яралар, жигар церрози, нефрит, оғиз, талоқ, қизилўнғач, ошқозон ракидан ўлим кўп учрайди.

Юқорида айтилганлардан шундай хулоса чиқариш мумкинки, овқат таркиби ва миқдори нормал бўлиши лозим. Овқатлашнининг асосий қоидаси овқатнинг паст калорияли бўлишидир. Паст калорияли овқатнинг қаришга қандай ижобий таъсири бор? Жавоб оддий: овқатни кўп ва тўйиб истеъмол қилмаслик лозим.

Статистик маълумотларга кўра, оилавий турмуш тарзининг ҳимоявий таъсири, биринчидан, ҳамма ёшда амалга ошади, иккинчидан, ҳамма ўлим сабабларида намоён бўлади.

Оилавий турмуш тарзининг таъсир механизми анча мураккаб бўлиб, бу инфарктнинг оилали ва оиласи бўлмаган одамларда кечиш жараёнида, айниқса, яққол сезилади. Касалхонада бундай касаллардан оилали эркакларнинг 19,7% и, оиласи бўлмаганларнинг 26,7% и, 23,3% эри бор ва 37,4% эри бўлмаган хотинлар вафот этган.

Оилавий турмуш тарзининг узоқ умр кўришга таъсирининг аниқ йўллари ўрганилмаган. Бу стресс ҳолатни пасайтирадиган қулай психоэмоционал муҳит орқали амалга ошиши мумкин.

Узоқ умр кўришга экологик муҳит омиллари ҳам таъсир кўрсатади. Айрим бактериялар ҳайвон ва одам ичакларида яшаб, моддалар алмашинуви жараёнида иштирок этади. Бу омил ҳам қариш жараёнига таъсир этади.

### **Қариш механизмига оид гипотезалар**

Геронтология тарихида қариш сабаблари ва механизмига оид 500 дан ортиқ гипотезалар яратилган. Уларнинг кўпчилиги ҳаёт синовларидан ўта олмайди ва фақат тарихий аҳамиятга эга бўлиб қолди. Қаришни хужайра ядроси махсус моддасининг сарфланиши билан боғловчи гипотеза, ўлимдан кўрқув, уруғланиш даврида пайдо бўладиган ва ўрнини бошқа моддалар боса олмайдиган моддаларнинг йўқолиши, метаболизм моддалари

билан ўз-ўзини заҳарлаши, йўғон ичақдаги микрофлора заҳари билан заҳарланишга оид гипотезалар шулар жумласидандир. Илмий жиҳатдан катта аҳамиятга эга бўлган гипотезалар асосан қуйидаги икки йўналишдагилар ҳисобланади.

Айрим олимларнинг фикрича, қариш ёш ўтиши билан тўп-ланган «хатолар» йиғиндиси бўлиб, организм ҳаёти давомида содир бўлиши шарт бўлган жараён ҳисобланади. Қариш давомида биологик механизмлар табиий мутациялар ёки ионли нурланиш туфайли зарарланади. Бу гипотезаларда хужайра ичидаги тузилмаларнинг ўзгариши хужайра, тўқима ва органлар ўзгаришига олиб келишига эътибор берилади.

Кўплаб олимлар организм қаришининг дастлабки босқичини макромолекулаларнинг физико-кимёвий ва биологик ўзгариши билан боғлайдилар. Бундай молекулаларга ДНК, РНК, хроматин оқсилли, цитоплазма ва ядро оқсилли, ферментлар киради. Хужайра мембранасининг липидлари ҳам эркин радикалларнинг асосий мўлжали ҳисобланади. Хужайра қобиғи рецепторларининг ишламай қолиши бошқариш механизмлари эффективлигининг бузилишига олиб келади. Буларнинг ҳаммаси йиғилиб, биологик системанинг эскиришига олиб келади.

Иккинчи йўналиш генетик ёки дастурли гипотеза бўлиб, бу гипотезаларга кўра, қариш генетик назорат остида бўлади. Бу назорат баъзи олимларнинг фикрича, махсус генлар томонидан амалга оширилади, бошқа мулоҳазаларга кўра, қаришнинг махсус генетик дастури мавжуд. Айрим тур ҳайвонларда кўпайишдан кейин қариш жараёни тезлашиб, ўлим содир бўлади. Масалан, тинч океани лосослари (нерка, горбуша) тухум қўйгандан кейин ўлади. Бу жараён жинсий безлардан гормонлар ажралиши билан бошланади. Лососларнинг индивидуал ривожланишидаги бу жараён қариш ва ўлимнинг генетик дастурининг бошланиши ҳисобланади. Горбушани кастрация (жинсий безларни олиб ташлаш) қилиш натижасида улар 2-3 баробар кўп яшаши мумкинлиги аниқланган.

Айрим гипотезаларга кўра, организмда биологик соат мавжуд бўлиб, ёшга оид ўзгаришлар ана шу соатга боғлиқ. Бу соат айрисимон без фаолияти билан ҳам боғлиқ бўлиб, унинг фаолияти жинсий вояга етганда тўхтайдди. Нерв системасининг айрим бўлимлари (гипоталамус, симпатик нерв системаси) организмда дастлаб қарийдиган органлардан ҳисобланади. Масалан, тимус функциясининг тўхташи организм қаришининг бошланиши

ҳисобланади. Чунки тимус фаолият кўрсатмаса, иммун система пасаяди, организмнинг касалликларга чидамлилиги пасаяди.

Индивидуал ривожланишнинг генетик назорати эволюция жараёнида табиий танланиш туфайли пайдо бўлган мослама ҳисобланади. Бир қарашда табиий танланиш тур ёки индивиднинг узок яшашига ижобий таъсир этади. Шунинг учун қаришнинг генетик дастури бўлмаслиги керак. Масалан, табиий шароитда читтакларнинг ҳар бир авлодининг 1/4 қисми сақланиб қолади. Иккинчи йилнинг охирида улардан оз қисми сақланиб қолади, холос. Лаборатория шароитида бу қушлар 9 йил яшаш мумкин. Бундай ҳолатда табиий танланиш қаришнинг генетик дастури қандай тузишини тушунтириб бўлмайди.

Шундай қилиб, қариш механизмларига оид гипотезалар таҳлили шуни кўрсатадики, қариш онтогенезнинг муқаррар босқичи бўлиб, бу жараён биологик тузилманинг эскириши туфайли содир бўлади ва ўлим билан тугайди.

### **Одамларнинг узок умр кўриш биологиясига кириш**

Узок умр кўриш бизнинг онгимизда ҳаёт муаммоси сифатида геронтология билан боғлиқ, яъни жинсий вояга етган давргача яшаш имконияти ва қариликкача яшашни билдиради. Аммо ўлим ҳамма ёшда содир бўлиш эҳтимоли бор. Шунинг учун кўпчилик ҳолларда ўртача ҳаёт узунлиги тушунчасидан фойдаланилади.

Иқтисодий жиҳатдан ривожланган мамлакатларда ХХ асрда ўртача ҳаёт узунлигининг ўсиши аҳоли турмуш даражасининг ортиши, овқат сифати, уй-жой, тиббий хизмат, санитария-гигиена, эпидемиология ҳолатларининг яхшиланиши билан боғлиқ. ХХ асрда демографик революция содир бўлишининг асосий сабаби ижтимоий омилнинг яхшиланиши билан боғлиқ. Ўртача ҳаёт узунлигининг ўсиши билан биргаликда ўлим содир бўладиган ёш ўзгармаяпти. Худди шундай ҳолат лаборатория ҳайвонларида (сичқон, каламуш, от, бош бити, мева пашшаси) ҳам кузатилган.

Бунинг маъноси шундаки, ҳаёт узунлиги яшаш шароитидан ташқари биологик омилларга ҳам боғлиқ. Бу индивидуал ривожланиш, функционал тузилиш, мосланиш имкониятлари ва индивиднинг яшовчанлигига боғлиқ. Шундай қилиб, ҳаёт узунлиги тур ичидаги индивидуал ўзгарувчанлик билан фарқ қилади. Бу ҳолат ўртача ва максимал ҳаёт узунлигида яққол били-

нади. Масалан, Японияда энг узоқ яшаган Шигешио Изуми 120 йилдан ортиқ яшаган бўлса, Японияда эркакларнинг ўртача ёши 74,1 йил, аёллар эса 79,6 йил яшаган.

**Ҳаёт узунлиги қонуниятларини статистик усул ёрдамида ўрганиш.** Ҳаёт узунлиги қонуниятларининг ўзгаришини тарихий тараққиёт жараёнида ёки популяциядан популяциягача битта организмда ўрганиб бўлмайди. Бундай тадқиқотлар ўрганилаётган популяцияда статистик усул ёрдамида ўрганилади.

1825 йилдаёқ Б.Гомперц одам ёки ҳайвоннинг ўлими ёшга боғлиқлигини аниқлаган эди. Кейинчалик аниқланишича, қулай шароитда яшаётган ҳайвоннинг ўлиmidан ташқари, ҳайвонларнинг ёки одамларнинг бир қисми ишлаб чиқариш, транспорт, маиший хизмат, табиат ҳалокатлари, ноқулай экологик муҳит омиллари туфайли ҳам нобуд бўлади. Бундай ҳолатлар У.Мейкем томонидан ўрганилган ва бу қонуният Гомперц-Мейкем қонуни деб юритиладиган бўлди. Бу қонун 20 ёшдан 80 ёшгача ўлим эҳтимолининг ўзгаришини билдиради. Бу қонун ўлимнинг омилларига қараб 2 гуруҳга бўлади: биринчиси ҳаёт шароити; иккинчиси организмнинг ўлимга қаршилиқ кўрсатиш имкониятларидан иборат. Биринчисини ижтимоий, иккинчисини биологик омил деб атаса бўлади.

### **Ўлимнинг биологик ва ижтимоий омиллари**

Гомперц-Мейкем қонуни амалий жиҳатдан маълум популяцияга кирадиган одамларнинг турли даврларда ўлимининг фарқи бўйича аниқ тушунча беради. Финляндияда 1880-1970 йилларда 40 ёшли аёллар ўлимида ижтимоий омилларнинг аҳамияти камайиб борган, биологик омилнинг (ёшнинг) аҳамияти ўзгармаган. Бундан иккита хулоса келиб чиқади. Биринчидан, Финляндия аёлларида умрнинг узайишида ижтимоий омилларнинг аҳамияти ошиб борган. Иккинчидан, Финляндия аёлларининг бундан кейинги умрининг узайишига ижтимоий омилларни яхшилаш билан эришиб бўлмаган. Масалан, 1969-1977 йилларда Финляндияда аёлларнинг ўртача ёши 76,1 йилни, 1980 йилда 77,6 йилни ташкил этган.

Узоқ умр кўришда биологик омилнинг аҳамияти Италия эркаклари популяциясида ўрганилган. Худди юқоридаги мисолдагидек умумий ўлим интенсивлиги ҳам эркакларда, ҳам хотин-қизларда пасайган. XX асрнинг 70-йилларига келиб Италияда хотин-қизларнинг ўртача умр кўриши 77,4 йилни, эркакларни-

ки эса 70,7 йилни ташкил этган. Хотин-қизларнинг эркакларга нисбатан узоқ умр кўриши аёл организмнинг биологик хусусиятлари билан изоҳланади.

Эркаклар ва аёлларнинг ўртача ҳаёт узунлигининг фарқи популяциядан популяцияга ўтган сари ўзгариб боради. Масалан, 1979 йилда АҚШда, 1980 йилда Финляндияда ва Францияда 8 йилни, 1981 йилда Грецияда 4,5 йилни, Болгария ва Японияда 5,5 йилни ташкил этган.

### **Ўлим ҳақида тушунча**

Ўлим организм ҳаётгий жараёнларининг асл ҳолатига қайта олмайдиган тўхташидир. Табиий ёки биологик ўлим ҳар бир тирик мавжудот ҳаётининг муқаррар якуни ҳисобланади. Табиий ўлим организмнинг табиий кексайиб бориши натижасида содир бўлади.

Патологик ўлим ҳар қандай ёшда, муддатидан олдин, ғайри табиий сабабларга кўра (фалокатлар туфайли) ва касалликлар натижасида содир бўлиши мумкин. Ўлим бирданига юз берадиган оқибат бўлмасдан, балки маълум жараён бўлиб, бир неча даврларни ўз ичига олади. Организмнинг тириклиги билан ўлим орасидаги давр терминал ҳолат дейилади. Бу ҳаётнинг охириги босқичи (лотинча *terminalis* – хотима, якун), ҳаёт билан ўлим ўртасидаги чегара ҳолатни англатади.

Терминал ҳолатга организмнинг ўлимга бориш жараёни кириб, у бир неча даврларни ўз ичига олади. Ўлим жараёни гомеостаз ва ҳаётни таъминловчи орган ва системалар функциясининг бузилиши билан ифодаланади. Бундай чуқур ўзгаришлар организмнинг ўз куч ва имкониятлари ҳисобига компенсациялана олмайди ва тегишли чора кўрилмаса, ўлимга олиб келади. Терминал ҳолатларда ҳужайраларда кислород етишмаслиги (гипоксия) ҳал қилувчи аҳамиятга эга бўлади.

Организм ўлимнинг қуйидаги сабаблари фарқланади:

- 1.Юрак уришининг тўхташи.
- 2.Нафас олишнинг тўхташи.
- 3.Бош мия жароҳатланиши, бунда нафас ва қон томирлари ни ҳаракатлантирувчи марказларнинг фалажланиши ўлим содир бўлишига олиб келиши мумкин.

Ўлим жараёнида патологик ўзгаришларнинг кучайиб бориши билан биргаликда организмнинг ҳимоя функцияси ҳам заифлашиб боради. Терминал ҳолатларнинг давом этиш вақти патоген ҳо-



латини қўзғатувчи куч билан организмнинг ҳимоя ҳусусиятлари ўртасидаги муносабат ва нисбатга боғлиқ. Масалан, электрдан шикастланиш туфайли юрак етишмовчилигида ҳимоя реакциялари деярли амалга ошмайди ва шунинг натижасида терминал ҳолат қисқа вақт давом этади. Пневмонияда кислород етишмовчилиги аста-секин ортиб боради, ҳимоя реакциялари кучлироқ намоён бўлади. Бу эса терминал ҳолатнинг узоқроқ давом этишига олиб келади. Кислород етишмовчилигини дастлаб бош мия сезади. Бош мияда қон айланишининг тўсатдан тўхташи туфайли мия ҳужайраларида 1-5 минут оралигида гликоген жамғармаси, фосфокреатин, АТФ йўқолишига олиб келади. Натижада мия тўқимасида энергетик танқислик пайдо бўлади. Бош мия тўқимасида оқсил синтези, аминокислоталар алмашинуви бузилади, мияда захарли моддалар, жумладан, метан, тўйинмаган ёғ кислоталар, лизосомал ферментлар тўпланади. Ўлим жараёни ривожланишида шартли равишда 4 босқич фарқ қилинади:

1. Преагонал ҳолат, бунда бемор эс-ҳушининг сақланиши, кўпинча онгнинг хиралашиши каби ҳолатлар кузатилади. Кўз рефлекси сақланади, артериал босим критик даражада пасаяди, нафас олиш кескин тезлашади. Жараён бошланишида рефлексор равишда қўзғалиш кузатилади. Шундай кейин эс-ҳушнинг йўқолиши, кислород етишмовчилиги бошланади.

2. Терминал пауза, бунда тўсатдан нафас олиш тўхтайдди, кўз қорачиғи ва шох парда рефлексларининг йўқолиши кузатилади. Эс-ҳуш йўқолади, бош миянинг электрик фаоллиги йўқолади. Терминал пауза 5-10 секунддан 3-4 минутгача давом этади.

3. Агония (юнонча *agonia* - қураш) ўлаётган организмнинг энг сўнги босқичи ҳисобланади. Бунда организмнинг ҳаётий кучлари сўна боришига қарши ҳимоя механизмларининг фаоллиги кучаяди. Агонияда организмнинг ҳаётий зарур функциялари кескин пасаяди. Шартли ва шартсиз рефлекслар, эс-ҳуш йўқолади, нафас олиш бузилади, кичик ва катта нафас олишлар навбатлашади, нафас ҳаракатларида бутун гавда иштирок этади. Юрак уриши бироз тезлашади, қон босими пасаяди. Бунинг натижасида эс-ҳуш жойига келгандек бўлади. Агониянинг охирида юрак иши пасайиб кетади, мускуллар таранглиги ортади, титраш, беихтиёр сийиш, дефекация каби ҳолатлар пайдо бўлади.

4. Клиник ўлим, бунда юрак уриши, нафас олиш ва эс-ҳушнинг йўқолиши кузатилади. Ҳужайра ва тўқималарда моддалар алмашинуви пасаяди. Натижада клиник ўлим биологик ўлимга

айланади.

Шундай қилиб, ўлим яхлит бир организмнинг емирилиши, парчаланиши ва нобуд бўлишидан иборат бўлган жараёндир. Ўлим даврида филогенетик жиҳатдан энг «ёш» системалар (нерв системаси) фаолияти дастлаб тўхтайтиди, энг «қадимги» ва сод-дароқ системалар эса кейинроқ тўхтайтиди.

**Организмни тирилтириш.** Терминал ҳолатдаги беморга самарали ёрдам кўрсатиш учун қуйидагиларга амал қилиш лозим:

- 1.Тирилтириш ниҳоятда зудлик билан бошланиши лозим.
- 2.Тирилтириш тадбирларини ўтказишда ўлимнинг ҳар хил турларининг ҳарактерли хусусиятларини эътиборга олиш шарт.
- 3.Тирилтириш усулларининг асосини кислород етишмовчилигига қарши кураш ташкил этиши керак.
- 4.Ҳар хил касалнинг ҳарактерли хусусиятларини эътиборга олиб, тирилтиришнинг комплекс усулларини қўллаш лозим.

Организмни тирилтиришнинг қуйидаги усуллари бор:

1. Юрак фаолиятини қайтадан тиклаш учун артериал томирларга суюқдиклар юбориш. Бу усул аорта қон томирлари орқали юрак мускулларига қон келиши тезлик билан яхшиланишига олиб келади.

2. Юрак орқали унинг фойдали қўзғалиш вақти давомийлигига яқин, яъни қисқа вақт ичида (0,01 вақтининг) юқори кучланишли (3000 в) электр разрядлари ўтказиш.

3. Ҳар хил аппаратлар ёрдамида сунъий нафас олиш усулини қўллаш.

4. Қон бузилишининг олдини олиш.

Бу чора-тадбирлар малакали врачлар ёрдамида амалга оширилиши лозим. Аввало беморга ёрдам кўрсатишда ўлим турига эътибор бериш керак.

## РЕЙТИНГ САВОЛЛАР

1. Онтогенез нима?
2. Онтогенез даври нима?
3. Гидра онтогенези қандай даврларга бўлинади?
4. Сут эмизувчилар онтогенези қандай даврларга бўлинади?
5. Сут эмизувчиларда ҳомиладорлик қанча вақт давом этади?
6. Одамда постэмбрионал ривожланиш қандай даврларга бўли-

нади?

7. Жинсий балоғатга етиш деганда нима тушунилади?
8. Бирламчи ва иккиламчи жинсий белгиларга нималар киради?
9. Жинсий танланиш нима?
10. Ҳайвонларнинг умр кўриши тўғрисида тушунча беринг.
11. Узоқ умр кўриш сабабларини тушутириб беринг.
12. Қариллик нима?
13. Ҳужайранинг қариши ва бу ҳақдаги назарияларни айтиб

беринг.

14. Ҳужайранинг қариш механизмини тушунтиринг.
15. Ҳужайранинг нобуд бўлиши сабабларини айтиб беринг.
16. Диапауза нима?
17. Қариш нима?
18. Одамнинг биологик ёши нима?
19. Қариш жараёнида органларда қандай ўзгаришлар содир

бўлади?

20. Қаришнинг генетик омилени айтинг.
21. Ҳаёт шароити қариш жараёнига қандай таъсир этади?
22. Қариш жараёнига турмуш тарзи қандай таъсир этади?
23. Қариш механизмига оид гипотезаларни айтиб беринг.
24. Одамларнинг узоқ умр кўриш биологияси деганда нимани

тушунаси?

25. Ҳаёт узунлиги қонуниятларини қандай ўрганиш мумкин?
26. Ўлимнинг биологик ва ижтимоий омиларига нималар

киради?

27. Ўлим нима?
28. Ўлим жараёнининг босқичларини айтиб беринг.
29. Организмни тирилтириш тўғрисида тушунча беринг.

## **16-БОБ. ЭМБРИОЛОГИЯНИНГ ҲАЛ ЭТИЛГАН ВА ЭТИЛМАГАН МУАММОЛАРИ**

### **Колбада етиштирилаётган болалар**

Иқтисодий жиҳатдан ривожланган мамлакатларда ўлимнинг камайиши туфайли Ер шари аҳолиси кун сайин кўпаймоқда. Кейинги 50 йил давомида бу ҳолат Африка, Осиё, Лотин Америкаси мамлакатларида ҳам кузатилмоқда.

Демографлар аҳоли сонининг кўпайиш сабаблари бўйича мунозара қилаётган ҳозирги пайтда, эмбриология бола кўришни истаётган, аммо бунга эриша олмаётганларга ёрдам бермоқда.

Хромосома аномалияси билан боғлиқ бўлган фарзандсизликни даволаб бўлмайди. Аёлларда фарзандсизликнинг кенг тарқалган сабаби тухум найидан тухум ёки зиготани ўтмаслиги ва тухумдон функциясининг баъзи бузилишлари бўлиб, уларни даволаса бўлади. Агар эркак спермасида сперматозоид бўлмаса, тиббиёт бундай ҳолатларда ёрдам бера олмайдди. Бундай ҳолатларда эмбриология сунъий уруғлатишни таклиф этиши мумкин. Сунъий уруғлатиш усуларини Тбилисидаги аёл физиологияси ва патологияси институтида И.Жордания ишлаб чиққан ва муваффақиятли қўлланилмоқда. XX асрнинг 60-йилларида И.Жордания донорлардан олинган сперма билан 3 аёлни уруғлантирди. Натижада 2 қиз ва бир ўғил бола соғлом ҳолда туғилди. Бу усул дунёнинг кўпгина мамлакатларида қўлланилмоқда.

Тухум ҳужайранинг она организмдан ташқарида уруғлантиришнинг яна бир усули жинсий ҳужайралар олиниб, она организмдан ташқарида уруғлантирилади ва зигота она бачадонига жойлаб қўйилади. Шу усул билан Лондонда Браунлар оиласида қиз бола туғилди. Бу соҳада врачлар П.Стептоу ва Р.Эдвардслар ўн икки йил тадқиқот олиб бордилар. 1977 йилда Лесли Браундан тухум ҳужайра олиниб, сунъий шароитда эрининг сперматозоиди билан уруғлантириди. Эмбрион ташқи муҳитда 2,5 кун яшади ва 8 бластомерлик даврида онасининг бачадонига жойлаб қўйилди. 1978 йил 25 июлда соғлом қиз бола туғилди. Шундан кейин Англияда эмбрион кўчириб ўтказилганда ва донордан гаметалар олинганда болани қонуний туғилган деб ҳисоблаш мумкинми? деган савол пайдо бўлди. Ҳуқуқшунослар ва социологлар бу саволга жавоб излаган бир пайтда яна 20 нафар, жумладан, Австралияда 13 нафар шундай бола туғилди.

Эмбриология ҳуқуқшуносларга оталикни аниқлашга ёрдам бермоқда. Вақти келиб инсон ҳуқуқлари масаласида тегишли ўзгаришлар киритилиши мумкин. Кейинги йилларда сунъий уруғланишдан ташқари, сунъий шароитда (совуқда) сақланган сперма билан уруғлантириш усули ҳам қўлланилмоқда. Демак, хотин эридан узоқда яшаб ёки унинг беваси бўлиб ҳам ундан бола туғиши мумкин. Тухумдони зарарланган хотинга тухумдон кўчириб ўтказиш ҳам мумкин. Бунда оналик ҳуқуқи донорга тегишли бўлади. Сунъий партеногенез ривожланиш учун умуман сперматозоиднинг иштирокини инкор этиши мумкин. Онанинг розилиги билан бирдан бир неча эгизаклар туғилишига ҳам эришиш мумкин.

### **Келажакда одам қандай бўлади?**

Бу савол ҳозир ҳаммани қизиқтирмоқда. XX асрнинг 30- йилларида олимлар болалар бўйининг ўсиши ва эртароқ жинсий вояга етганлигини кузатдилар. Бу ҳодиса акселерация дейилади.

Ҳар бир орган ривожланиши ва функцияси ҳар бир ўсиш босқичида ирсий материалда белгиланган бўлиб, бу кетма-кетлик касаллик ва ташқи муҳит таъсирида ўзгариши мумкин. Кейинги 50 йил давомида эркаклар бўйи 5-6 см ўсганлиги қайд этилмоқда. Кейинги 100 йилда 15 ёшли болалар 12-13 см, қизлар 4-5 см ўсган, болалар оғирлиги ҳам ошганлиги қайд этилган.

Туғилишгача ривожланишнинг тезлашганлиги ҳам кузатилган: кейинги 40 йилда янги туғилган болалар 2 см ўсганлиги, оғирлиги 300 г ошганлиги аниқланган, 5-6 ой ичида янги туғилган болаларнинг оғирлиги 2 баробар ошганлиги ҳам қайд этилган. Сут тишлари тезроқ чиқиб, бир йил эртароқ доимий тишлар билан алмашинмоқда. Ҳозирги пайтда яшаётган болалар бундан 100-150 йил олдин яшаган болалардан фарқ қилади. Бу фарқларнинг максимуми 15-16 ёшли болаларда кузатилади. Суякланиш, оёқ ўлчамининг доимийлашуви ҳам тезлашганлиги кузатилмоқда. Қизларнинг жинсий балоғатга етиши 3-4 йил олдин содир бўлмоқда.

Болаларнинг жисмоний ривожланишини ўрганиш асосида шундай хулосага келинмоқдаки, айни пайтда яшаётган 8 ёшли бола бундан 100 йил олдин яшаган 9 ёшли болага, 15 ёшли бола эса 17 ёшли болага тўғри келади.

Акселерация гавда узунлигига ва оғирлигига таъсир этмоқда. Жумладан, 1926 йилда Москвада яшаган эркакларнинг ўртача бўйи 168 см, оғирлиги 62,3 кг бўлган бўлса, 1963 йилда ўртача бўй узунлиги 171,8 см, оғирлиги 71,3 кг бўлган. Шунга ўхшаш маълумотлар бутун дунё олимлари томонидан қайд этилган. Кейинги 100-150 йилда 14-16 ёшли болалар жинсий балофатга етиши 3 йил эртароқ содир бўлиши қайд этилган.

Геронтология тарихида тез ўсиш ҳам қайд қилинган. Жумладан, Людовик II Венгерский 14 ёшида яхшигина соқоли бўлган, 15 ёшида уйланган, 18 ёшида соқол - мўйловлари оқарган, 20 ёшида қариликнинг ҳамма белгилари намоён бўлиб, вафот этган. А.В.Нагорнийнинг «Қарилик ва ҳаётнинг узайиши» (1950) китобида қиз боланинг 2 ёшида менструация содир бўлганлиги, 8 ёшида бола туққанлиги ва 25 ёшида қариб, вафот этганлиги қайд этилган.

Акселерация сабабларини тушунтиришга оид кўплаб гипотезалар яратилган. 1935 йилда немис олими Е.Кох акселерацияни болаларнинг қуёш ёруғлигида кўп вақт сайр қилиши билан исботлашга уринган. Аммо шимол ва жанубда яшаётган болалар экваторда яшаётган болалардан қуёш ёруғлигида кам сайр қилмайди.

XX асрнинг 40-йилларида америкалик олим Миллс планетада иқлим ўзгариши билан акселерация тўхташини башорат қилган эди. Аммо бу башорат ҳам ўз тасдиғини топмади.

Ўсиш ва ривожланишга овқатнинг витаминлаштирилганлиги ва таркибининг яхшиланиши ҳам таъсир кўрсатади, деган фикрлар айтилди. Аммо акселерация витаминлар синтезидан олдин бошланган эди. Урушлар даврида болалар ўсиши ва ривожланиши секинлашган. Японияда болалар ҳозир ҳам оқсил ва ёғни кам истеъмол қилади, аммо акселерация интенсив содир бўлмоқда.

Аҳоли урбанизацияси ва у билан боғлиқ бўлган телевидение, радио, кино ва бошқалар эртароқ интеллектуал ва сексуал-психик тараққиётга, улар эса ўсиш ва жинсий балофатга етишни тезлаштиришга олиб келаётган бўлиши мумкин. Аммо Германия, Англия, Испанияда қишлоқ ва шаҳар ўртасида тафовут йўқ ва у ерларда акселерация бир хил содир бўлмоқда.

Айрим гипотезаларга кўра, радиотўлқинлаар организмга таъсир этади. Аниқланишича, радиотўлқин организмда иссиқлик пайдо қилади. Аммо акселерация радио ва телевидение кашф этилишидан олдин ҳам содир бўлган.

Балки одам генотиби ўзгараётган бўлиши мумкин? Антропология маълумотларига кўра, бундан 100-150 минг йил олдин яшаган неандерталларнинг бўйи 160 см бўлган. Уларнинг ўрнига келган краманьонларнинг бўйи эса 180 см бўлган. Эра-миздан олдинги 2000-йиллар ўртасида Данияда, эра-мизнинг 1000-йиллигининг ўрталарида Грецияда яшаган одамларнинг бўйи ҳозирги одамлар бўйига яқин бўлган.

XX асрнинг 60-йилларида иқтисодий жиҳатдан ривожланган мамлакатларда 90-йилларга бориб акселерация тўхтади, иқтисодий жиҳатдан ривожланмаган мамлакатларда иқтисодий ўсиш билан биргаликда акселерация кучайиши содир бўлади, деган гипотеза пайдо бўлган эди. Ҳозирча бу гипотеза ҳам ўз исботини топган эмас. Яқин 40-50 йил ичида одам ривожланиши тезлашиб, янги муаммолар пайдо бўлиш эҳтимоли бор. Масалан, уй-жой, иш, транспорт, маданий-маиший муаммолар пайдо бўлиши мумкин. Тез ўсиш дисгармонияга, юрак-қон томирлари, нерв системаси, эндокрин ва нафас системаларига ортиқча зўриқиш пайдо қилиши мумкин. Тез ўсиш организм учун ҳеч қандай ижобий имкониятларга эга эмас.

Биологик ва ижтимоий етилиш муддатлари кўпчилик ҳолларда бир-биридан фарқ қилмоқда. Ижтимоий етилишга фақат биологик мезон орқали баҳо бериш хатодир. Баъзан ижтимоий етилиш биологик етилишдан олдинроқ содир бўлиши мумкин. Бошқача айтганда, бундай ҳолатни ҳисобга олмасдан, ўспиринларга ёш боладек муносабатда бўлиш тарбия принципларининг бузилишига олиб келиши мумкин. Ўспиринлар ўзларида пайдо бўлган муаммоларга доимо ҳам тўғри жавоб топавермайдилар. Шунинг учун жинсий балоғатга етилатган болаларга ота-она ва педагоглар томонидан тўғри муносабатда бўлиши лозим. Акселерация болалар ақлий қобилиятининг ўсишига олиб келади. Бу эса болаларнинг ёшлигидан мураккаб, чуқур илмий муаммоларни тушуниб олишига имкон беради.

Олимлар XX асрнинг энг қизиқарли гипотезаси - акселерациянинг моҳиятини тушунтиришга ҳаракат қилмоқда. Айни пайтда, ишонч билан айтиш мумкинки, акселерация одам эволюциясининг объектив қонунияти ҳисобланади.

### **Қайта туғилиш мумкинми?**

Эволюция узоқ вақт давомида турли-туманликни пайдо қилиш йўлидан борди, бир турга кирадиган организмлар бир-биридан

оз бўлса-да фарқ қиладиган бўлди. Табиатда бир турга кирадиган, айнан бир-бирига ўхшайдиган иккита индивид йўқ. Бир тухумдан ҳосил бўлган эгизаклар ҳам бир-биридан маълум даражада фарқ қилади.

Бир-бирига айнан ўхшайдиган организмлар пайдо бўлиши мумкинми? Биологиядан оз бўлсада хабари бор киши бу саволга йўқ деб жавоб беради. Янги организм иккита ҳар хил генга ва ирсиятга эга бўлган гаметалар қўшилишидан ҳосил бўлади. Кейин бола ота-онаси ва аждодлари каби яшай бошлайди. Аммо унинг ички ва ташқи тузилиши ўзига хос белгиларга эга бўлади. Ўзига хослиги шундаки, уни ўрганмасдан, баъзи органларни кўчириб ўтказиб бўлмайди.

Маълумки, буйрак, юрак, жигар, тери кўчириб ўтказилади. Айниқса, бир тухумдан пайдо бўлган эгизакларда органларни кўчириб ўтказиш яхши натижа беради. Аммо бунда ҳам дорилар ёрдамида иммун система оширилмаса, кўчириб ўтказилган орган яшаб кета олмайди. Организмларнинг инфекцияга қарши кураши балиқлардан сут эмизувчиларгача бир хил бўлади.

Ҳар бир организмнинг генетик молекулалари унинг ўзига хослигини бошқариб туради. Шунинг учун унинг нусхасини тайёрлаш учун дастлаб унинг генотиби нусхасини тайёрлаш керак. Бунинг учун унинг ўзидан генотипининг нусхасини олиш лозим. Ҳар қандай соматик ҳужайра хромосомаларнинг диплоид наборига эга бўлиб, улар ота ва онадан олинган. Демак, бирлашган ирсий материал ўзига хос йўл билан олиниши лозим. Тухум ҳужайра ядросини хромосомалари тўлиқ бўлган бошқа ҳар қандай ҳужайра ядроси билан алмаштириш мумкин.

Ҳар хил ҳужайраларда генларнинг ҳаммаси ҳам ишлайвермайди. Шунинг учун нерв ва мускул ҳужайралари бир-биридан фарқ қилади. Организмни ташкил этадиган ҳужайралар бир-бири билан яқин алоқада ва ҳамкорликда ишлайди. Бу симфония ижро этаётган оркестрга ўхшайди. Аниқланишича, ҳужайралар ўртасидаги фарқ ундаги генларга боғлиқ. Аммо ирсий материал уларнинг ҳаммасида бир хил бўлади.

Демак, тухум ҳужайра ядроси соматик ҳужайра ядроси билан алмаштирилса, уруғланишсиз организм пайдо бўлади.

Ж.Гердон бақа икрасининг ядросини итбалиқ ичак ҳужайраларининг ядроси билан алмаштирган. Айни пайтда дунё бўйича лабораторияларда шу йўл билан етиштирилган кўплаб бақа ва сичқонлар бор. Улар яна шу йўл билан кўпайтирилиб (ота



гаметасисиз ва уруғланмасдан) борилмоқда. Бундай тажрибалар ўсимликларда ҳам ўтказилган. Бундай кўпайиш клон деб номланди. Клон генетик жиҳатдан тоза линия бўлиб, унда бошқа организм генлари бўлмайди.

Организм нусхасини ҳар бир ҳужайрадан яратиш мумкин. Бу сунъий яратилган «вегетатив эгизаклар» бўлиб, уларда ҳар хил дориларни синаб кўриш мумкин. Клонларда тухум ҳужайра иштироки шарт. Ҳамма генетик муваффақиятларда В.Гарвейнинг «ҳамма туриклик тухумдан бошланади», деган қоидаси амал қилади.

Одам нусхасини яратиш мумкинми? Одам клони керакми? Одамни фақат ген яратадими? Билим, тил, маданият ирсийланмайди. Ҳайвонлар орасига тушиб қолган боладан инсон шаклланмайди.

1920 йилда Ҳиндистон чангалзорларидан икки нафар қиз топиб олинди. Врачлар ва психологлар уларни текширди. Каттаси етти, саккиз ёшда бўлиб, Камала деб номланди. Кичиги икки ёшда ва Амала деб номланди. Улар билан тарбия уйида махсус шуғулланилди. Камала тўрт оёқлаб юрарди, овқатни оғзи билан оларди, кийинишни истамасди. Амала жамоат жойига тез ўрганди, аммо бир йилча яшади. Камала қийинчилик билан жамоат жойларига ўрганди, 1924 йилда олти сўз, 1927 йилда 40 сўз ўрганди. Аста-секин одамлар орасида бўлишга ўрганди. Аммо тенгдошларидан орқада қолар эди, 17 ёшида вафот этди.

63 жуфт бир тухумдан пайдо бўлган эгизаклар, 54 жуфт икки тухумдан пайдо бўлган эгизаклар 11 та тест бўйича уларнинг ақлий ва ижодий қобилияти текширилганда бир хил ирсийланиш деярли ёки умуман инсон шаклланишида аҳамиятга эга эмас эканлиги аниқланди. Номо *sapiens* генетик сифатлари инсониятнинг тарихи давомида ўзгармай келмоқда. Аммо такомиллашиб бормоқда. Одам клонини олишдан мақсад борми? Юксак истеъдодли кўшиқчи, сиёсатдон, олим одамларнинг нусхасини яратиш асосий мақсад ҳисобланади. Аммо бунда фақат ташқи белгиларга кўра ўхшаш одам яратилиши мумкин. Унинг ақлий ёки бошқа қобилияти атрофидаги одамлар ўртасидаги муҳитга боғлиқ. Бундай муваффақият табиий эволюция жараёнига қарама-қаршидир. Улар бир хил касаллик билан касалланади ва эпидемия вақтида иммунитетидида бирор камчилик бўлса, бир вақтда ўлади.

Характер ёки талантни клонлаштириб бўлмайди. Аммо генетик материални кўчириб ўтказиш мумкин. Америкалик эмбриолог Л.Шетлс тажрибаларидан маълум бўлишича, одам нусхасини яратиш фантастика эмас. У операция вақтида аёл тухумдонидан тухум хужайраларни олди ва уларнинг ядроси олиб ташланиб, ўрнига диплоид хромосома наборли сперматозоид ядроси кўчириб ўтказилди. Учта ҳолатда ижобий натижа олинди, майдаланиш содир бўлиб, бластоциста босқичига тараққий этди. Шу даврдан бошлаб бу эмбрионни бачадонга ўтказиш мумкин. Шетлс бу усулни одамга қўллашга қарши чиқди. Аммо қорамолнинг ва бошқа ҳайвонларнинг шундай нусхалари яратилди.

2002 йил 26 декабрда одам клони яратилганлиги ҳам эълон қилинди, яъни Ева (Момо ҳаво) дунёга келди. Генетиклар анча вақтдан бери ирсият ва қобилият ўртасидаги алоқани аниқлашга ҳаракат қилиб келмоқдалар.

Одам ҳаётининг ҳар бир босқичида ижтимоий ва биологик омиллар алмашиб туриши лозим. Бу шахснинг гармоник ривожланишига ижобий таъсир этади. Америкалик психологлар тайёргарликсиз болалар орасидан махсус тестлар орқали бир гуруҳ болаларни ажратиб олган ва уларни махсус дастур асосида ўқитилганда коллежларнинг физика, математика ўқитувчилари даражасига етганлигини аниқлаганлар.

Юксак истеъдодли одамлар қандай етишиб чиқади? Олимларнинг аниқлашича, оилада битта бола бўлса, у буюк одам бўлиб етиша олмайди. Оилада болалар сонини камайтириш жамиятда жисмоний ва интеллектуал жиҳатдан бақувват болалар сонининг камайишига олиб келади. Эмбриология генетик жиҳатдан соғлом болалар туғилишини чегаралашга қаршидир. Сунъий шароитда, яъни гнетобиологик шароитда эмбрионни тараққий эттириш соҳасида Америка, Англия, Италия олимлари кўп ишлар қилдилар. Яқин келажакда бундай шароитда бола туғилади, деган гаплар ҳам бор. Одамни она организмидан ташқарида етиштириш, одам клони муаммолари келажакда янги-янги муаммоларни келтириб чиқариши аниқ. Бола туғилиши оилада байрам, туғилишдан кейин ҳам бу байрам соғлом бола учун давом этади.

Инсон томонидан кўплаб гўзаллик ва ақл гулшанлари яратилган. Булар инсон ақли ва талантининг меваси ҳисобланади. Шунинг учун инсон табиатдаги ҳамма тирик жонзотдан устун туради. Бу устунликнинг намоён бўлиши кўплаб омиларга боғлиқ. Ана шу омилар мужассамланса, инсон табиатнинг сир-асрорларини

ўрганади, янги-янги назариялар, гипотезалар, технологик қурилмалар яратади. Ҳикматларда айтилишича:

Одамдан юқори тураркан олам,  
Билим оширмоққа муҳтождир одам.

### **РЕЙТИНГ САВОЛЛАРИ**

1. Сунъий шароитда бола етиштириш мумкинми?
2. Келажакда одам гавдасида қандай ўзгаришлар содир бўлиши кутилмоқда?
3. Акселерация нима?
4. Антропология нимани ўрганади?
5. Геронтология нимани ўрганади?
6. Одам клонини яратиш мумкинми?
7. Одам клонини яратишдан мақсад нима?

## Фойдаланилган адабиётлар

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. Гулбэрт С. Биология развития. -М: Мир, 1995. - Т. 1-3.
8. Константинов А. В. Биология индивидуального развития. -Минск: 1978.
9. Брусилковский А. И. Жизнь до рождения. -М: Знание, 1984. -192 с.
10. Кацнельсон З. С., Рихтер И. Д. Практикум по гистологии и эмбриологии. -Л: Медлит., 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.
16. 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: 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.Елисеева 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. Гафуров 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 нисших беспозвоночных. М., 1949.
39. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. - М: Мир, 1988.
40. Содиков Қ.С. Ўқувчилар физиологияси ва гигиенаси. -Т: Ўқитувчи, 1992. - 192 б.

## М У Н Д А Р И Ж А

<b>Сўз боши.....</b>	<b>3</b>
Кириш.....	4
Индивидуал ривожланиш биологияси фанининг тарихи.....	5
Эмбрионни ўрганиш усуллари.....	17
Онтогенез типлари ва босқичлари.....	18
<b>1 - боб. Кўпайиш.....</b>	<b>20</b>
Жинссиз кўпайиш.....	20
Регенерация ҳодисаси.....	29
Партеногенез.....	40
Жинсий кўпайиш.....	42
Жинссиз ва жинсий кўпайишнинг галланиши.....	48
<b>2-боб. Жинсий органларнинг тузилиши ва гаметогенез.....</b>	<b>50</b>
Жинсий органлар.....	50
Бирламчи жинсий ҳужайраларнинг келиб чиқиши ва ривожланиш.....	55
Жинсий органларнинг тузилиши.....	60
Гаметогенез жараёнининг гормонал бошқарилиши.....	86
Жинсий ҳужайраларнинг тузилиши.....	89
Жинсий ҳужайраларнинг ривожланиши.....	97
<b>3-боб. Уруғланиш ёки оталаниш.....</b>	<b>108</b>
Жинсий ҳужайраларнинг ўзаро таъсири.....	111
Сунъий уруғлатиш.....	119
Жинсни аниқлаш.....	121
<b>4-боб. Бўлиниш ёки майдаланиш.....</b>	<b>123</b>
Майдаланиш турлари.....	127
Майдаланиш тезлиги ва сабаблари.....	133
О. Гертвиг-Ю.Сакс қоидаси.....	136
Бўлинишга муҳит омилларининг таъсири.....	137
Синхрон ва асинхрон майдаланиш.....	139
Эмбрионнинг бластула ва морула даврлари.....	141
<b>5-боб. Гастроуляция.....</b>	<b>144</b>
Гастроуляция ва унинг типлари.....	144
Мезодерманинг ҳосил бўлиши.....	146
Эмбрион варақдарининг такомиллашиши.....	149
Бирламчи ва иккиламчи тана бўшлиқлари.....	150
Эмбрион қаватлари тўғрисидаги назария.....	151
Органларнинг презумптив харитаси.....	154
Гастроуляция сабаблари.....	154
Т.Густафсон гипотезаси.....	156
Ривожланишнинг дастлабки босқичларининг молекуляр-генетик механизми.....	157

<b>6-боб. Имплантация ва эмбрионнинг провизор органлари.....</b>	<b>164</b>
Имплантация.....	164
Эмбрионнинг провизор органлари.....	174
Умрутқасиз ҳайвонлар эмбрионида провизор органлар.....	180
Йўлдош.....	181
<b>7-боб. Дифференциация ва детерминация.....</b>	<b>191</b>
Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида унинг қисмларининг бир-бирига боғлиқлиги.....	199
Ривожланаётган эмбрионнинг «ташкилий марказлари».	
Индукция ҳодисаси.....	201
Эмбрионал регуляция.....	206
<b>8-боб. Эмбрион қаватларидан органларнинг ҳосил бўлиши.....</b>	<b>211</b>
Эктодермадан ҳосил бўладиган органлар.....	211
Энтодермадан ҳосил бўладиган органлар.....	219
Мезодермадан ҳосил бўладиган органлар.....	225
Эмбрион ҳужайраларида ядро ва цитоплазманинг ўзаро алоқалари.....	234
Эмбрион ҳужайраларининг ўзаро алоқалари.....	236
<b>9-боб. Ҳужайра дифференциацияси механизми.....</b>	<b>240</b>
Ҳужайралараро алоқа.....	256
<b>10-боб. Эмбрионал майдон гипотезаси. Физиологик градиент назарияси.....</b>	<b>268</b>
Организм ривожланиши унинг бир бутунлигининг ўзгариши.....	268
Эмбрионал майдон гипотезаси.....	272
Ч. Чайднинг физиологик градиент назарияси.....	276
Ч. Чайд назарияси асосида эмбрионал тараққиёт ҳодисаси.	
Доминант соҳа.....	280
Эмбрион градиент системасининг бузилиши нималарга олиб келади?.....	283
Чайд назариясининг эмбриология ривожланиши учун аҳамияти.....	285
<b>11-боб. Организм ривожланиши ва муҳит.....</b>	<b>290</b>
Ривожланиш учун зарур бўлган ташқи муҳит омиллари.....	291
Тухумлар эволюцияси.....	293
Эмбрионал ривожланиш ва ички муҳит.....	296
Экзогаструляция.....	298
Эмбрион ва муҳитнинг биотик омиллари.....	300
Эволюция жараёнида органлар ҳосил бўлишида ташқи ва ички муҳит омилларининг алмашилиши.....	302
Организмлар ривожланишида критик даврлар.....	302
<b>12-боб. Метаморфоз.....</b>	<b>310</b>
Постэмбрионал ривожланиш ва метаморфоз ҳақида умумий тушунча.....	310

Гидроид полиплар метаморфози.....	314
Нинатанлилар метаморфози.....	315
Ҳашаротлар метаморфози.....	318
Асцидиялар метаморфози.....	324
Тубан умуртқалилар метаморфози.....	326
Амфибиялар метаморфози.....	327
<b>13-боб. Онтогенез ва эволюция. Биогенетик қонун.....</b>	<b>330</b>
Биогенетик қонун ҳақида тушунча.....	330
Биогенетик қонуннинг ҳозирги ҳолати.....	333
Гавданинг бирламчи ва иккиламчи метамерияси.....	337
Содда ҳайвонлар онтогенези. Кўп ҳужайралилар онтогенезининг келиб чиқиши ва эволюцияси.....	341
<b>14-боб. Ўсиш.....</b>	<b>348</b>
Ўсиш омиллари.....	348
Ўсиш классификацияси.....	350
Одамнинг ўсиши.....	355
<b>15-боб. Онтогенез даврлари.....</b>	<b>361</b>
Ҳайвонлар онтогенезининг даврларга бўлиниши.....	361
Жинсий балоғатга етиш.....	368
Жинсий белгилар ва жинсий танланиш.....	369
Ҳайвонларнинг умр кўриши.....	371
Қариш ва унинг механизми.....	373
Организмнинг қариши ва қариллик.....	376
Қариш жараёнида органларда содир бўладиган ўзгаришлар.....	377
Қариш генетикаси.....	380
Ҳаёт шароитининг қариш жараёнига таъсири.....	383
Қариш жараёнига турмуш тарзининг таъсири.....	386
Қариш механизмига оид гипотезалар.....	387
Одамнинг узоқ умр кўриш биологиясига кириш.....	389
Ўлимнинг биологик ва ижтимоий омиллари.....	390
Ўлим ҳақида тушунча.....	391
<b>16-боб. Эмбриологиянинг ҳал этилган ва этилмаган муаммолари.....</b>	<b>395</b>
Колбада етиштирилаётган болалар.....	395
Келажақда одам қандай бўлади?.....	396
Қайта туғилиш мумкинми?.....	398
<b>Фойдаланилган адабиётлар.....</b>	<b>403</b>