

M.A.DAVIDOV, A.A.IMIRSIKOVA

O‘SIMLIKLAR SITOEMBRIOLOGIYASI



TOSHKENT

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

FARG‘ONA DAVLAT UNIVERSITETI

ANDIJON DAVLAT UNIVERSITETI

M.A.DAVIDOV, A.A.IMIRSINOVA

O‘SIMLIKLAR SITOEMBRIOLOGIYASI

(O‘quv qo‘llanma)

TOSHKENT – 2018

UO‘K: 631.52(075)

KBK 28.53

D-13

D-13

**M.A.Davidov, A.A.Imirsinova. O‘simliklar
sitoembriologiyasi. (O‘quv qo‘llanma). –T.:
«Fan va texnologiya», 2018, 224 bet.**

ISBN 978–9943–11–766–2

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

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

UO‘K: 631.52(075)

KBK 28.53

Mas‘ul muharrir:

Sharobiddin Tojiboyev – biologiya fanlari nomzodi, professor.

Taqrizchilar:

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

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

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

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

ISBN 978–9943–11–766–2

© «Fan va texnologiya» nashriyoti, 2018.

KIRISH

Yopiq urug'lilar, xususan, gulli o'simliklarning sitoembriologiyasi bo'yicha hozirga kelib katta hajmdagi ma'lumotlar to'plangan. Bu borada xalqaro konferensiyalar ham o'tkazilib turiladi. Embriolog olimlar tomonidan mikrosporogenez, makrosporogenez, changlanish, chang donalarining unishi, chang nayini o'sishi, qo'shurug'lanish, uning mohiyati, endosperm va murtakning rivojlanishi, poliembrioniya, apomixsis haqida mumtoz monografiyalar yaratilgan.

Ma'lumki, sitoembriologiyada qo'lga kiritilgan ma'lumotlardan gulli o'simliklarning sistematikasi, filogeniyasiga doir masalalarni hal etishda, genetika va seleksiya ishlarini amalga oshirishda, inson talablariga mos serhosil, zararkunanda va kasalliklarga chidamli duragay o'simliklarni olishda foydalanib kelinmoqda. O'simliklar sitoembriologiyasi tomonidan qo'lga kiritilgan yutuqlar amaliyotga tobora ko'proq va kengroq darajada tatbiq etilmoqda.

Ushbu fan bakalavriatning 5140100-biologiya ta'lim yo'nalishi talabalari o'quv rejasiga 2015-yildan boshlab ixtisoslik fani sifatida kiritilgan. Hozirgi kunda O'zbekiston Respublikasi botanika va genetika institutlari, shuningdek, oliy o'quv yurtlarida o'simliklar sitoembriologiyasi sohasida introdutsent o'simliklarni iqlimlashtirishda, kamyob, yo'qolib borayotgan o'simliklarni gullash biologiyasi, changlanish jarayonlari, urug'lanish, urug'dan ko'paytirish, murtakning rivojlanishi kabi sohalarda ilmiy izlanishlar olib borilmoqda.

Hozirgi kunda respublikamizning nufuzli oliy o'quv yurtlarida biologiya yo'nalishi bo'yicha yuqori malakali yetuk kadrlar tayyorlashda davlat ta'lim standartlari hamda namunaviy dasturlarida ixtisoslik fanlari blokidagi fanlarni o'quv adabiyotlar bilan ta'minlashga alohida e'tibor qaratilgan.

O'zbekistonda 2000-yildan boshlab o'quv adabiyotlarni yaratish O'zbekiston Respublikasi Vazirlar Mahkamasining 1998-yil 5-yanvardagi «Uzluksiz ta'lim tizimini darslik va o'quv adabiyotlari

bilan ta'minlashni takomillashtirish to'g'risida»gi 4-son hamda 2017-yil 30-dekabrda «O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta maxsus ta'lim vazirligi faoliyatini takomillashtirish to'g'risida»gi 1039-son Qarorlaridan kelib chiqib, uzluksiz ta'lim tizimi uchun yangi avlod o'quv adabiyotini yaratish konsepsiyasi talablariga muvofiq, darsliklar va o'quv-metodik adabiyotlar yaratilishi, tarjima qilinishi va nashr etilishini tashkil etish, mavjud darslik va o'quv qo'llanmalarni sifatini oshirish va bugungi kun talablariga javob bera oladigan, yuqori sifatli darslik, o'quv qo'llanmalarni yaratish «Kadrlar tayyorlash milliy dasturi»ning asosiy shartlaridan biri ekanligini inobatga olib, mazkur «O'simliklar sitoembriologiyasi» fani bo'yicha o'zbek tilida o'quv qo'llanma va darsliklarni yo'qligini inobatga olgan holda ushbu o'quv qo'llanma yaratildi.

O'quv qo'llanmani yaratishda ushbu fanning shakllanishi va rivojlanishiga katta hissa qo'shgan o'zbek va xorij olimlari J.Yu.Tursunov, O.A.Ashurmetov, X.Q.Qarshibayev, X.Ch.Bo'riyev, T.B.Batigina, E.S.Teryoxin, Ya.S.Modilevskiy, N.V.Pervuxina, V.P.Bannikova, O.A.Xvedinich, V.P.Pechenitsin, N.V.Singer, V.A.Poddubnaya-Arnoldi, I.D.Romanov, A.L.Taxtadjyan, B.Rodkievich va boshqalar tomonidan yaratilgan asarlardan foydalangan holda, mualliflar tomonidan tahrir qilingan ma'lumotlar ma'lum izchillikda bayon etilgan.

«Botanika (O'simliklar anatomiyasi va morfologiyasi)» darsliklarida o'simliklarning ko'payishi, gulning tuzilishi va rivojlanishiga oid mavzular keng yoritilganligini inobatga olib, mualliflar ushbu o'quv qo'llanmada o'simliklarning ko'payishi, gulning tuzilishi va rivojlanishini yoritishni o'z oldilariga maqsad qilib olmadilar.

Qo'llanmada mikrosporogenez, makrosporogenez, otalik va urug'chi gametofitlarining rivojlanishi hamda mazkur jarayonlarni amalga oshirish tartiblari, poliembrioniya, apomiksis hodisalari izohlandi. Shuningdek, embriolog olimlar oldida turgan dolzarb masalalar qisqacha bayon etildi. Jumladan, 2018-yilni «Faol tadbirkorlik, innovatsion g'oyalar va texnologiyalarni rivojlantirish yili» deb nomlanganligi munosabati bilan qo'llanmaning XI bobida «Sitoembriologiyaning amaliy jihatlari»ga mualliflar tomonidan alohida to'xtalib o'tilgan.

O'simliklar sitoembriologiyasi bo'yicha mazkur o'quv qo'llanmada mikrosporogenez va otalik gametofitining rivojlanishi, makrosporogenez va urug'chi gametofitining rivojlanishi, changlanish, changning o'sishi va chang nayining hosil bo'lishi, qo'shurug'lanish va uning qonuniyatlari, endosperm va murtakning rivojlanishi, poliembrioniya va apomiksida ro'y beradigan jarayonlar, sistematika, genetika va seleksiyadagi munozarali masalalarni hal etishda sitoembriologik tadqiqotlarning amaliy ahamiyatini tushuntirish borasida ilmiy bilimlar bayon qilindi. Shu bilan birga, o'simliklar sitoembriologiyasini izohlashda unga doir muhim atamalarning izohi keltirib o'tildi.

Ushbu o'quv qo'llanma haqidagi fikr va takliflarni mualliflar mamnuniyat bilan qabul qiladi.

Mualliflar

I bob. O'SIMLIKLAR SITOEMBRIOLOGIYASI FANINING PREDMETI, O'RGANISH USLUBLARI, AHAMIYATI

Yopiq urug'li o'simliklarni o'rganishda embriologiya va sitologiya tarmoqlari bir-biri bilan shu qadar bog'lanib ketganki, endi bu tarmoqlarni umumlashtirib, sitoembriologiya deb aytish mumkin. Shuning uchun ushbu qo'llanma o'simliklar sitoembriologiyasi deb nomlangan. Gulli o'simliklar sitoembriologiyasi – antekologiya fani bilan chambarchas bog'liq holda, o'simliklar dunyosining ko'payish qonuniyatlarini o'rganadi. Sitoembriologiya – o'simliklarda jinsiy hujayralarning rivojlanishi, otalanish jarayoni, murtak va endosperm taraqqiyoti bilan bir qatorda, urug' va mevaning hosil bo'lishini ham o'rganuvchi botanikaning alohida shakllangan fan tarmog'i hisoblanadi. Shu sababli, o'simliklar sitoembriologiyasi fanini o'rganish natijasida olingan nazariy ma'lumotlarning qishloq xo'jaligida madaniy o'simliklar hosildorligini oshirishdagi ahamiyati beqiyosdir.

Ushbu fanning maqsadi gulli o'simliklar dunyosida urug' hosil bo'lish jarayonlari bilan bog'liq bo'lgan embrional taraqqiyot va rivojlanish jarayonlarining qonuniyatlarini o'rganishdan iborat.

O'simliklar sitoembriologiyasi tarixiy taraqqiyotda jinsiy a'zolarining taraqqiy etishi, jinsiy jarayon natijasida murtak, endosperm va shu kabilarning shakllanishini o'rganish asosida yuzaga kelgan. U sporogenez, gametofit va gametalarni shakllanishi, changlanish va urug'lanish, murtak, endosperm va urug'dagi boshqa elementlarni hosil bo'lishi bo'yicha keng qamrovli masalalarni o'z ichiga oladi.

Yuksak o'simliklar sitologiyasi va embriologiyasi haqidagi dastlabki ma'lumotlar XVII asrning oxirida, asosan Yevropa mamlakatlarining botaniklari tomonidan boshlanib, mustaqil ilmiy yo'nalishga ega bo'lgan fan sifatida XIX asrning ikkinchi yarmida shakllangan. O'simliklar sitoembriologiyasini o'rganishda uzoq muddat davomida qo'llanilgan uslub – morfologik tavsiflashdir. XX asrning boshlariga kelib, uni o'rniga qiyoslash, undan keyin eksperimental uslub rivojlangan. O'simliklar sitoembriologiyasini

o'rganish bo'yicha keng qamrovli ilmiy-tadqiqotlar o'tgan asrning 60-yillarida boshlangan.

Bu davrga kelib, o'simliklarning sitoembriologiyasi chuqur tadqiq etildi. Elektron mikroskopdan foydalanish, biokimyoviy, biofizikaviy, sitokimyoviy, avtoradiografiya uslublari tatbiq etila boshlandi. Bu uslublardan to'qima va hujayralarni o'simlikdan ajratib olib, ularni laboratoriya sharoitida sun'iy oziqada o'stirishda qo'llanildi. Shu bilan birga, embriologiya bo'yicha ilmiy tadqiqotlarning natijalarini unga turdosh fanlar bilan qiyoslab baho berishdagi nuqtayi nazarlar ijobiy va ijodiy tomonga o'zgardi. Sitologiya, fiziologiya, biokimyoy, genetika va molekular genetikada qo'llaniladigan uslublari, bu sohalarida erishilgan yangiliklar, yutuqlar asosida umumiy izlanishlar yo'lga qo'yildi.

Bu ishlardan foydalangan holda, o'simliklar sitoembriologiyasini tadqiq etishda yangi yo'nalishlar shakllandi. Shuni oldindan ta'kidlash joizki, hozirgi kunga kelib o'simliklar sitoembriologiyasi bo'yicha olib borilayotgan ilmiy tadqiqotlar natijasida ko'plab tarmoqlar yuzaga kelgan. Hozirda ular tobora chuqurroq darajada o'rganilmoqda. O'simliklar sitoembriologiyasi borasida olib borilayotgan barcha tadqiqotlarning tarmoq yo'nalishlari quyidagilar hisoblanadi:

1. Nazariy embriologiya yo'nalishi:

a) umumiy; b) xususiy tarmoqlarni o'z ichiga oladi.

2. Amaliy embriologiya yo'nalishi:

a) qiyosiy; b) qishloq xo'jalik ekinlari bo'yicha olib borilayotgan tadqiqotlarni o'z ichiga oladi.

Yo'nalishlardagi tarmoqlarni qisqacha tavsifi quyidagicha:

Umumiy embriologiya – changdon, mikrospora, otalik gametofiti, urug'kurtak, makrospora, urug'chi gametofiti, murtak va endosperm, urug'ning boshqa qismlari, shu bilan bir qatorda, guldagi changlanish va urug'lanish, apomiksis va poliembrioniya hodisasini tadqiq etadi.

Xususiy sitoembriologiya – madaniy va yovvoyi o'simliklar embrional strukturalarining tuzilishi, rivojlanishi va vazifalarini o'rganadi. Bunda olingan ma'lumotlar umumiy embriologiyaning natijalari bilan birgalikda embriologik qonuniyatlar, g'oya va nazariyalarni ishlab chiqishning asosi bo'lib xizmat qiladi,

shuningdek, o'rganilayotgan o'simliklar bo'yicha seleksiya va genetika sohasidagi ishlarni olib borishda manba hisoblanadi.

Qiyosiy sitoembriologiya – turli sistematik guruhlarga mansub o'simliklarning embriologiyasi bo'yicha ma'lumotlarni sistematik va filogenetik tuzilishlar bo'yicha tadqiqotlarda foydalanish maqsadida ishlar olib boradi.

Qishloq xo'jalik sitoembriologiyasi – qishloq xo'jalik amaliyotiga bog'liq holda chang donasi, uning hayotchanligini saqlash, chang nayini o'sishiga tashqi muhit omillarining ta'sirini o'rganish, urug'lanish jarayonini boshqarish, murtakni laboratoriya sharoitida o'stirish, adventiv murtak, sun'iy parenokarpiya, changchining sitoplazmatik sterilligi, apomixsis, mos kelishlik va mos kelmaslikni tadqiq etish, amfiploidiya kabi bir qator amaliy ahamiyat kasb etadigan jarayonlarni o'rganadi. Bu tadqiqotlar bo'yicha olingan ma'lumotlardan embriologiyaning umumiy qonuniyatlariga aniqliklar kiritilishida ham foydalaniladi.

O'simliklar sitoembriologiyasini boshqa fanlar bilan aloqadorligi. O'simliklar sitoembriologiyasi morfologiyaning bir tarmog'i sifatida shakllangan. Keyinchalik, bu haqda ilmiy ma'lumotlar tobora ko'payib borgan sari, mustaqil fan sifatida sitologiya, anatomiya, fiziologiya, biokimyo, paleontologiya va boshqa bir qator fanlar bilan aloqadorligini saqlagan holda tobora kengroq, chuqurroq taraqqiy etib bormoqda.

Embriologiyaning o'ziga xos tomonlari shundan iboratki, u gulli o'simliklar dunyosida urug' hosil bo'lish jarayonlari bilan bog'liq bo'lgan embrional taraqqiyot va rivojlanish jarayonlarining qonuniyatlarini mikroskop orqali ko'rib, tadqiq etadi. Bunda, albatta, sitologiyadagi uslublardan foydalaniladi. O'simliklar sitoembriologiyasi meristema to'qimasidan yuzaga keladigan, keyinchalik keskin o'zgarishlarni o'zida hosil qilmaydigan to'qimalarni o'rganadi. O'simliklar sitoembriologiyasini o'rganish jarayonida fiziologiyada qo'llaniladigan uslublardan ham foydalaniladi. Keyingi 50 yil mobaynida generativ organlarning fiziologiyasi, changchi va chang nayini o'sishi, urug'lanish borasida olib borilayotgan ilmiy tadqiqotlar ko'paymoqda. Shu bilan birga, o'simliklar sitoembriologiyasida fiziologik, biokimyoviy xarakterdagi tadqiqotlarga tobora e'tibor kuchaymoqda.

O'simliklarning sitologiyasi fanidan bizga ma'lumki, sporogenez, gametofit va murtakni rivojlanishi bitta hujayradan boshlanadi. Urug'lanish bu ikkita hujayrani o'zaro muloqoti va nihoyat, ularni qo'shilishidan iborat. Bu o'simliklar sitoembriologiyasiga bog'liq jarayonlardir.

O'simliklar embriologiyasini sitologiya bilan aloqadorligi haqida ayrim tadqiqotchilar embriologiyani jinsiy ko'payish sitologiyasi deb qaraydilar. Biroq bunday nuqtayi nazar to'g'ri emas, chunki uni o'ziga xos vazifalari mavjud, embriologlar uni muvaffaqiyatli tarzda hal etishmoqda.

O'simliklarning ko'payishi jinsiy va jinssiz, nasllarni gallanishi bilan bog'liq holda sodir bo'ladi. O'simlikda ro'y beradigan meyozi jarayonini o'rganishda embriologlar, sitologlar va genetiklarning qarashlari, nuqtayi nazarlari o'zaro to'qnash keladigan yagona jarayon emas. O'simlikdagi jinsiy hujayralarni rivojlanishi, ularning qo'shilishi va keyinchalik zigotani rivojlanishi haqidagi qonuniyatlar to'g'risidagi bilimlar embriologlar va genetiklar uchun ham bir xil darajada zarur.

O'tgan asrning 50-yillarida taraqqiy etib rivojlangan molekular biologiya bilan embriologiya sohasidagi munosabatlar hozirgi kunga kelib yuksak darajaga ko'tarilib bormoqda. Embriologiyani muvaffaqiyatli tarzda rivojlanib borishi, DNKning tadqiq etish natijalari bilan bog'liqligini ko'plab mutaxassislar ta'kidlashmoqda. Bu borada noyob tadqiqotlar amalga oshirilmoqda. O'simliklar sitoembriologiyasini o'rganish borasida olib borilayotgan ilmiy tadqiqotlar umumbiologik xarakterdagi qonuniyatlarni hal etishda, xususiyl rivojlanishga oid g'oyalarni yaratishda muhim ahamiyat kasb etadi.

Sitoembriologiyani o'rganish borasidagi yangicha yondashuvlar bu fanning taraqqiyotini, uning mazmunini tobora oshirmoqda. Morfologiyaning bir tarmog'i deb qarab kelingan embriologiya, endi o'simliklardagi embriologik belgilarni tavsiflab berishda, avvalo urug'lanish va rivojlanishning dastlabki bosqichlaridagi hamda embriologik rivojlanish jarayonida hujayralar, to'qimalar, organlar, organizmlar orasidagi aloqadorliklarni o'rganishga yo'naltirilgan ta'limotga aylangan.

O'simliklar sitoembriologiyasini o'rganish borasida olib borilayotgan tadqiqotlar nafaqat nazariy, shuningdek, ilmiy-amaliy ahamiyatga ham ega. Bu yo'nalishda olib borilayotgan ilmiy tadqiqotlar turli sistematik va filogenetik aloqalarni ilmiy asoslangan holda hal etish imkoniyatlarini ham yaratadi. Bunda o'simliklar olamining oddiydan murakkabga tomon rivojlanish qonuniyatlarini ochib berishda asos bo'ladigan ma'lumotlarni beradi.

Embriologik tadqiqotlarning natijalari haqidagi – ma'lumotlar gametogenez, urug'lanish, embriogenez, shuningdek, mos kelmaslik hodisasi va sterillikni oldini olish, apomixsis, sun'iy sharoitda adventiv murtak va partonogenetik mevalar olish, sun'iy ozuqa muhitida in vitro sharoitida o'stirib, yangi istiqbolli formalarni olish imkoniyatlarini yaratadi.

Yorug'lik yordamida ko'riladigan mikroskop o'simliklar sitoembriologiyasi bo'yicha olib boriladigan tadqiqotlarning asosini tashkil qiladi. Hozirgi kunda uni kompyuterga ulash orqali bu borada ko'plab yangiliklar qilinib, foydalanish samaradorligi oshirilmoqda.

Fiksirlangan hujayrani o'rganish – bir-birini davomchisi bo'lgan bir qator tadbirlarni qo'llagan holda doimiy preparatlar tayyorlanib, xohlagan vaqtda undan muntazam foydalanish imkoniyatini beradigan uslub hisoblanadi. Bu usulning qulaylik tomoni ko'p bo'lsa ham, uni tayyorlash davrida qo'llanilayotgan rangli kimyoviy bo'yoqlar hujayra tuzilmalarining haqiqiy holatini ancha o'zgartiradi. Shunga ko'ra, doimiy preparatlardagi obyekttni tirik o'simlikdan vaqtinchalik tayyorlangan obyekt bilan qiyoslab o'rganish, tadqiq etilayotgan obyekt haqida to'laroq ma'lumotlar olish imkonini beradi.

O'simliklar sitoembriologiyasida sitokimyoviy tahlil ko'p tomonlama uslub bo'lib, hujayradagi moddalarning o'ziga xosligini aniqlash bilan ularning hujayra qismlarida to'planganligi, taqsimlanishi hamda alohida tuzilmalarni metabolizmida ishtirokini o'rganishga imkon beradi. Moddalarni sitokimyoviy usul bilan aniqlashda, moddaning xususiyati, foydalanilayotgan bo'yoq va bo'yalayotgan tuzilma muhim hisoblanadi.

DNKni bo'yashda qo'llaniladigan Felgen reaksiyasi misol sifatida qaralganda, avvalo kislota ta'siridagi gidrolizda purinlar ajraladi, dezoksiriboza aldegid guruhlari hosil bo'ladi. Bu guruhlar

Shiff reaktivi bilan ta'sirlanib, DNK to'plangan joyda qizil rang hosil qiladi. Bo'yovchi modda muayyan miqdorda rang beradi.

Sitokimyoviy reaksiyalar mahsulotining miqdori, sitofotometrik muayyan to'lqin uzunligini yutishi bilan aniqlanadi. Bu usul DNK miqdorini aniqlashda ko'p qo'llaniladi. Qizil rangga bo'yaladigan fuksin miqdori DNK miqdoriga teng bo'ladi.

Hujayrada jamlangan moddalardagi sitokimyoviy reaksiyalarini sitofotometriya yordamida moddalarni ma'lum to'lqin uzunlikdagi spektr nurlarining yutishi orqali aniqlanadi. Moddaning miqdori ultrabinafsha spektrdagi nurlarni yutishiga bog'liq.

Sitoembriologiyada hozirgi kunda lyuminessent (fluorescent) mikroskopiya ham ko'p qo'llaniladi. Bu usul ko'plab moddalarni qisqa to'lqinli nur bilan nurlaganda yutilgan nurlarning energiyasi hisobiga qo'zg'algan holga o'tishiga asoslangan. Lyuminessent mikroskopiya energiya manbai sifatida moviy-sapsar yoki ultrabinafsha nurlardan foydalaniladi.

Lyuminessensiyaning ikki turi bo'lib, qisqa to'lqinli nur bilan nurlanganda tabiiy modda o'zini fluoressentligini, ikkilamchisida esa o'rganilayotgan modda fluoroxromlar bilan ta'sirlangandagi lyuminessentlikni namoyon qiladi. Hujayraning ma'lum tuzilmalari fluoroxromlar bilan alohida rangga bo'yalib, ular shu asosda farqlanadi. Miqdoriy fluorometriya usulini qo'llab, hujayradagi moddaning miqdoriga baho berish mumkin.

Lyuminessent mikrospektral tahlil yordamida hujayradagi nuklein kislotalarning fizikaviy, kimyoviy holatlari aniqlanadi. Lipidlar va RNK yoki atsitillangan gistonlarni turli usullar bilan ajratilgandan keyin, nuklein kislotalarni oqsillar va lipidlar bilan qanchalik aloqadorligini, o'rganilayotgan yadrodag xromatinda ularning qanday tuzilmaviy holatdiligini aniqlash mumkin.

Hujayradagi biopolimerlarni qayerda to'planganligi, ularni hosil bo'lish dinamikasidagi jarayonlarni avtoradiografiya uslubi bilan aniqlash mumkin. Nishonlangan radioaktiv izotoplarni hujayraga kiritib, ularni qayd etish bilan aniqlanadi.

O'simlikdan ajratilgan organ yoki uning bir qismi, to'qima yoki hujayrani alohida oziqli muhitda o'sish usuli bilan urug'kurtak yoki murtak o'stirilib, unda ro'y berayotgan jarayonlar o'rganiladi. Bu usulni qo'llash bilan urug'lanish, murtak va endospermni urug'da

rivojlanish jarayonlarini to'la holda o'rganish imkoniyati yaratiladi. Bu usul muhim amaliy ahamiyat kasb etadi. Ayniqsa, qishloq xo'jalik ekinlaridan mo'l hosil olishda, shuningdek, otalik va urug'chi organizmlarni chatishtirishda mos kelmasligini bartaraf etishda samara beradi.

Urug'kurtakni fermentlar yordamida matseratsiya usulida o'rganishda pektinaza va sitaza xususiy ta'sir etib, hujayralararo oraliqlarni yo'qotadi va hujayra protoplastiga ta'siri bo'lmaydi.

Shunday qilib, hozirda o'simliklar sitoembriologiyasini o'rganishda qo'llaniladigan uslublardan to'la foydalanib, embrional tuzilmalarni, ularning faoliyatidagi o'zgarishlarni to'la tarzda tadqiq etishning keng imkoniyatlari yaratilgan. Shunisi muhimki, embriologiyada faqat tavsiflash emas, miqdoriy tadqiqotlarning natijalari asosida matematik tahlil etish ham yo'lga qo'yilgan.

II bob. O'ZBEKISTONDA O'SIMLIKLAR SITOEMBRIOLOGIYASI FANINING QISQACHA RIVOJLANISH TARIXI

O'rta Osiyo, xususan, O'zbekiston hududida o'sayotgan yopiq urug'li o'simliklar sitoembriologiyasi bo'yicha ko'plab ilmiy tadqiqot ishlari olib borilgan. Olimlar tomonidan olib borilgan tadqiqot ishlari monografiya, risola, o'quv qo'llanma, nomzodlik va doktorlik dissertatsiyalarida o'z aksini topgan.

Dastlab 1920-yilda o'simlik turlarining anatomik va embriologik tuzilishi yo'nalishida P.A.Baranov rahbarligida ilmiy izlanishlar olib borilgan. 1925-yilda mustaqil holda mikroskopik tadqiqot usullaridan foydalanilgan holatda, tuban o'simliklar va gulli o'simliklar ontogenezi o'rganish yo'nalishida ilmiy izlanishlar amalga oshirilgan bo'lib, Markaziy Osiyoda ushbu yo'nalishda dastlabki anatomik va embriologik tadqiqotlar amalga oshirilgan markazlardan biri sifatida qayd qilingan.

O'simliklar sitoembriologiyasi yo'nalishida gulli o'simliklar urug'chi gametofitlarini evolyutsiyasini o'rganishda va rivojlan-tirishda P.A.Baranov samarali izlanishlar olib borgan. Shuningdek, uzum o'simligi gullari evolyutsiyasi, ularning turli tipdagi sterilligi, kleystogamiya tavsiflari P.A.Baranov, I.A.Raykovalar tomonidan o'rganilgan. G'o'za o'simligining morfologik-anatomik va embriologik xususiyatlarini o'rganish bo'yicha yirik tadqiqotlar amalga oshirilgan. Bu yo'nalishdagi ishlarning dastlabki bosqichi g'o'zaning tuzilishi va rivojlanishi bo'yicha «Atlas» tuzib chiqilishi bilan bog'liq bo'lib, bu «Atlas» P.A.Baranov va A.M.Malsev tahriri ostida 1937-yilda ingliz, rus va o'zbek tilida nashrdan chiqarilgan. P.A.Baranov tomonidan sitologiya, embriologiya, potologik va etalogik anatomiya, strukturalar ontogenezi bo'yicha o'quv qo'llanmalar nashr qilingan.

1950-yillarda I.A.Raykova Pomir biologik stansiyasi tashkilotchisi va Markaziy Osiyo bo'yicha uyushtirilgan ko'plab ekspeditsiyalar rahbari sifatida, Pomir tog'larida cho'l biotsenozlarining

kelib chiqishi, dinamikasi va evolyutsiyasi, organizmlar hayotida noqulay haroratning roli, madaniy biotsenozlarni yuqori tog' sharoitida yaratish masalalarini ishlab chiqqan bo'lib, uning 82 ta ilmiy ishining 49 tasi Pomir hududiga bag'ishlangan. Pomir tog'ining Muzqol tizmalari janubi-sharqiy qismi uning nomi bilan nomlangan. Shu bilan dirga, I.A.Raykova g'o'za genetikasi rivojlanishi yo'nalishida izlanishlar olib borgan. Shuningdek, P.A.Baranov va I.A.Raykova tomonidan o'simlikshunoslik yo'nalishida tadqiqotlar olib borilgan, 1961-yilda L.A.Raykova tomonidan ontogenetik usullar asosida ilmiy izlanishlar yo'lga qo'yilgan.

1960-yillarda I.D.Romanov tomonidan amalga oshirilgan izlanishlar natijasida gulli o'simliklar murtak xaltasini rivojlanish tiplari aniqlangan, bu tiplarning evolyutsiyasi va filogenetik ko'rinishi tavsiflab berilganligi uning bir qator ishlarida o'z aksini topgan.

Palinologiya fani yo'nalishida I.D.Romanov rahbarligida g'alladoshlar oilasi vakillarining gul changi morfologiyasi va embriologiyasini o'rganishga doir tadqiqotlar amalga oshirilgan va monografiya nashr qilingan.

1950-yildan boshlab esa genetik mutaxassis – P.B.Azizov, o'simlikshunos – A.I.Belov, N.V.Kovalyov, seleksioner – A.L.Avtonomov, genetik – F.M.Mauer kabilar ish olib borishgan.

F.M.Mauer «G'o'zaning kelib chiqishi va sistematikasi» nomli monografiya muallifi hisoblanadi. Uning g'o'za o'simligida olib borgan tadqiqotlari g'o'za seleksiyasi maqsadlarida boshlang'ich material yaratish yo'nalishida davom ettirilgan. Bunda mikroskopiya usulida boshlang'ich g'o'za materiali gibridlarining changlanishi, urug'lanishi, murtak va endospermning rivojlanishi yo'nalishlarida izlanishlar olib borilgan. Bu tadqiqotlarda olim chatishmaslik masalasi, o'simlik turlarida chang morfologiyasi, mikrofenologiya, yillik rivojlanish sikli, gibridlash va gibrid o'simliklar turlarining introduksiyasi yo'nalishlarini rivojlantirgan.

Z.M.Pashenko O'zbekistonning eng yirik embriolog olimalaridan biri hisoblanib, g'o'zaning changlanishi, urug'lanishi va embrionogenezdagi rivojlanishiga radiatsiyaning ta'sirini o'rganish yo'nalishida tadqiqotlar olib borgan, g'o'za endospermini mitotik bo'linishida mitozning to'liqsimon rivojlanishini yoritib bergan.

O'zbekiston FA Botanika institutida 1962-yili akademik J.K.Saidov tashabbusi bilan «Anatomiya va sitoembriologiya» laboratoriyasi strukturaviy birlik sifatida tashkil etilgan. 53 yil mobaynida laboratoriyada anatom va embriologlarning 4 avlodi ishlagan. Birinchi avlod: akademik J.K.Saidov, b.f.n. S.Yu.Rojanovskiy, V.I.Konicheva, A.U.Ubaydullayev, A.D.Nesmeyanova, B.N.Niyozovlarning asosiy ilmiy yo'nalishlari ekologik anatomiya va ekologik embriologiyadan iborat bo'lgan. Bu esa – cho'l mintaqasi asosiy fitomeliorantlari va xomashyobop o'simliklarning amaliy hududiy vazifalarini hal etishga katta yordam bergan. J.K.Saidov cho'l yaylovlari fitomelioratsiyasiga bag'ishlangan ilmiy ishlanmalari uchun sobiq Ittifoq Davlat mukofoti bilan taqdirlangan (1981).

Akademik J.K.Saidov va laboratoriya faxriylari rahbarligi ostida ikkinchi avlod shakllangan. S.A.Payziyeva, A.A.Butnik, R.N.Nigmanova, J.Yu.Tursunov, L.A.Shamsuvaliyeva, S.Alimuxamedova, A.A.Ashurmetov, Yu.N.Kalyagin, X.Q.Qarshiboyev, B.Normatovlar o'simliklarning o'zi o'sadigan tabiiy sharoitda morfologik, anatomik, embriologik tadqiqotlar olib borganlar. Bunda Qizilqum cho'l stansiyasi tajriba maydoni bo'lib xizmat qilgan.

Shu davrda anatom va embriologlarning uchinchi avlodi – T.Ye.Matyunina, U.N.Japakova, K.A.Galimova, T.Saidova, M.X.Bogdasarova, A.T.Abdullayeva, S.Yengalichevalar faoliyat olib bordilar.

Yillar davomida laboratoriyada turli yo'nalishlar paydo bo'ldi va ajralib chiqdi: sitologiya (T.Boyqobilov), genetika (S.Otaqo'ziyev), in vitro ekmasi (E.M.Erkkenova, D.Otajonov), elektron mikroskopiya (T.Ye.Matyunina), karpologiya (U.N.Japakova). Olimlar tomonidan *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae* va boshqa oila vakillarining diagnostik belgilari va moslanish strategiyasi, urug' mahsuldorligi ko'rsatkichini pastligi bilan bog'liq bo'lgan generativ jarayonning xususiyatlari, meva strukturasi va urug' unish biologiyasi, sho'rlanish tipi va me'yorini o'simlikning o'sish va rivojlanishiga hamda anatomik tuzilishiga ta'siri chuqur o'rganilgan.

M.A.Mirkomilov (1977) *Allium* turkumiga kiruvchi (*Molium Don* seksiyasi) *A.Karatakensez Rgl*, *A.Allatenense B.Fedtsch*,

A.Tetissoviri Rgl, *A.Senubertii* ZUCC tur o'simliklardagi mikrosporogenezlikni aniqlagan.

O'rganilgan barcha turlarda yetilgan urug'kurtak tenuinutsellyat, ikki integumentli, amfitrop, urug'chi gametofit *Allium* tipdan iboratligi, murtak rivojlanishi *Onograd* tipida amalga oshishi, endosperm *Nuklear* tipda bo'lishligini, shuningdek, 2 turda poliembrioniya ro'y berishi mumkinligini aniqlagan.

B.Normatov (1988) bir yillik esparsetlarning gullash biologiyasi va changlanish jarayoni, urug'chi va chang donachalarini hayotchanligi, otalik va urug'chi generativ organlarini sitoembriologiyasiga doir tadqiqotlar natijasini sistematika va urug'chilik sohasidagi tadqiqotlari orqali yoritib bergan.

A.A.Butnik «Адаптация анатомического строения сем. *Chenopodiaceae* Вент к аридным условиям» (1984), D.Yu.Tursunov «Биология цветения и эмбриология сапониноносных видов сем. *Caryophyllaceae* Средней Азии» (1986), A.A.Ashurmetov «Репродуктивная биология видов родов *Glycyrrhiza* L., *Meristotropis* Fisch. yet Mey. i *Alhagi* Gagneb» (1987), L.A.Shamsuvaliyeva «Формирование структуры вегетативных и генеративных органов видов родов *Glycyrrhiza* L. i *Meristotropis* Fisch. yet Mey. в отогенезе растений и в связи с галофактором» (1999); X.Q.Qarshiboyev «Семенное размножение бобовых в аридных условиях Узбекистана» (2001) mavzusida doktorlik; M.A.Davidov «Биология цветения и плодonoшения *Amaranthus Cruentus* L. i *A. Hybridus* L. в условиях Узбекистана» (2000); A.A.Imirsinova «Биоэкологические особенности некоторых сортов озимой мягкой пшеницы – (*Triticum aestivum* L.) в условиях Андижанского вилоята» (2004) mavzusida nomzodlik dissertatsiyalarini himoya qildilar.

J.Tursunov (1986) O'rta Osiyoda keng tarqalgan, tarkibida saponin moddasi tutuvchi chinniguldoshlar oilasiga mansub *Acanthophyllum* turkumining 13 turini, *Gypsophila* turkumidan *G.Paniculata*, *G.perfoliata* hamda *Saponaria officinalis* turkumlari turlarini reproduktiv a'zolarining rivojlanish jarayonlarini batafsil o'rgangan. Uning ishlarida o'simliklarning rivojlanish jarayonlariga ekstremal sharoitning ta'siri, uning gullash, changlanish, urug'lanish, murtak va endospermning embriologik jarayonlarini sodir bo'lishi,

shuningdek, urug' hosil bo'lishi va uning mahsuldorligi haqida batafsil ma'lumotlar keltirilgan. Olib borilgan tadqiqotlar natijasida tur o'simliklarining sistematik va filogenetik rivojlanishdagi aloqadorligini ham tahlil etgan. *Gypsophila*, *Acanthophyllum*, *Allochrusa* turkumlarida jins tipi turlichaligi, erkak va urg'ochi bepushtlik mexanizmlari o'rganilgan.

Megasporogenez, urug'chi gametofitini rivojlanishi urug'chi va changchi gullarda ikki jinsli gullardagi kabi sodir bo'lishi, urug'chi gullarni yuzaga kelishi ikki jinsli guldagi androtseyning asta-sekin sterillanishi bilan ro'y berishini aniqlagan. Ksenogamiya, qisman geytenogamiya tarzda o'tib, *Saponaria* turkumida changlanish qat'iy biotik-anemofiliya tarzda ro'y berishi kuzatilgan. Morfologik, embriologik, karpologik tahlillar *Gypsophila* va *Saponaria* turkumlarining o'zaro yaqinligi, ko'plab belgilarga ko'ra, *Acanthophyllum glandulosum* turini *Gypsophila* turkumiga o'tkazish lozimligini ta'kidlagan. *Acanthophyllum* va *Allochrusa* turkumlari mustaqilligi, *Acanthophyllum* turkumining evolyutsiyasi urg'ochi arxesporyning ko'p hujayralidan bir hujayrali tomon yo'nalganligini aniqlagan.

O'rganilgan o'simliklarda vegetativ va generativ organlarning shakllanishi *Acanthophyllum* va *Allochrusa* turkumlarida kseromorf omillarning ta'sirida o'ziga xos moslashuv belgilari hosil bo'lganligini yoritib bergan va ilmiy monografiya yaratgan.

O.Ashurmetov (1987) o'zining yuksak darajadagi fundamental tadqiqotlari bilan botanika va biologiya fanining ravnaqiga katta hissa qo'shgan olim. O'simliklar genofondi ni saqlash, o'simliklarning yashash sharoitiga struktural, embrional va antekologik moslanish jarayonlarining borishini o'rganib, ularni o'simliklar reproduktiv biologiyasi, adaptatsiya strategiyasi va evolyutsiyasi bilan bog'liq holda olib borgan, natijada Markaziy Osiyo o'simliklarining reproduktiv organlarining evolyutsion shakllanish qonuniyatlarini yaratgan, shuningdek, o'simliklarda kam urug' hosil bo'lish sabablarini o'rganib, mahsuldorlikni oshirish tomonlarini ko'rsatib bergan. Olim botanika fanidagi bu xizmatlari uchun 1998-yilda xalqaro «Reproduktiv biologiya va embriologiya» assotsiatsiyasi hamda Rossiya FA va Rossiya botaniklar jamiyati tomonidan ta'sis etilgan S.G.Navashin medali bilan mukofotlangan.

Oliy o'quv yurtlarida foydalanish uchun «O'simliklar anatomiyasi va morfologiyasi» (1991), «Biologiya fanidan test sinov savollari» (1994), «Biologiya atamalarining ruscha-o'zbekcha qisqacha lug'ati» (1995), «O'simliklar reproduktiv biologiyasi» (1999-2004), «Poliz ekinlari biologiyasi va yetishtirish texnologiyasi» (2000), «O'simliklar embriologiyasi» (2002), «O'simliklarni ko'payish biologiyasi» (2003) kabi qator o'quv qo'llanmalarini chop etgan.

V.P.Pechenitsin (2008) tomonidan olib borilgan tadqiqot natijalariga ko'ra, *Litiaceae* oilasining *Lilioideae* kenja oilasiga mansub *Tulipa* turkumida 43 tur o'simliklari otalik va urug'chi generativ organlarining rivojlanishi va ularning tiplarini atroflicha yoritib berilgan.

V.P.Pechenitsin megaspora yadrolarini joylashish xususiyatlari, murtak xaltani rivojlanishidagi me'yoriy holatdan chetga chiqish, qo'sh urug'lanish jarayonlarini har tomonlama o'rganib, turlararo duragaylashda va duragaylardagi qo'sh urug'lanish hamda erta embriogenez jarayonlar, murtak xaltaning rivojlanish tiplari talqin etib, ularning o'zaro aloqadorligi to'g'risida o'z fikrlarini yangicha qarash bilan bayon etgan.

Tulipa turkumiga mansub o'simliklarni qiyosiy va tadqiqiy o'rganish natijasida xususiy tomonlari bilan bir qatorda, lolalarni eksperimental sharoitda morfogeneznining dastlabki davridagi rivojlanish qonuniyatlari, *Tulipa* turkumi o'simliklaridagi morfogenetik gradiyent, havo haroratining pastligi, morfogenezni ro'y berishida qonuniy tarzda o'zgarishlar bilan ro'y berishi, *Leiostemones*, *Erioste mones* kenja turkumi turlarida morfologik qonuniyatlarni tadqiq etgan.

X.Q.Qarshiboev (2001) O'zbekistonning qurg'oqchil hududlarida keng tarqalgan dukkakdoshlardan *Vexibia*, *Trigonella*, *Melilotus*, *Medicago*, *Trifolium*, *Psoralea*, *Halimodendron*, *Astragalus*, *Glycyrrhiza*, *Meristo-tropis*, *Onobrychis*, *Alhagi* va *Vicia* turkumlariga tegishli 40 ta turni urug' yordamida ko'payishining o'ziga xos tomonlarini yoritib bergan.

Olim, ko'p yillik turlar o'zaro bir-biridan urug' yordamida ko'payishi, asosiy ko'rsatkichlari bo'lgan reproduktiv strategiyasi, reproduktiv ko'rsatkichlari hajmi, disseminatsiya tiplari, qattiq

urug'lar miqdori, unuvchanligi va urug'dan hosil bo'lgan naslning omon qolishi, urug' bankini yangilanishi kabilar bilan yaqqol farqlanishi, gullash poya va tupgullarda akropetal ravishda amalga oshishi, o'ziga xos tuzilishi va ochilish mexanizmi, ularning chetdan changlanishga moslashganligi, zaxira variant sifatida avtofiliyaning kuzatilishi, chang donalari va urug'kurtaklar fertilligining ancha yuqoriligi, lekin tuproq sho'rlanishi judayam salbiy ta'sir etishi, urug' mahsuldorligi, o'simliklar o'sish joyi, yoshi, ob-havo va edafik faktorlar ta'sirida o'zgarishini o'rgangan.

III bob. MIKROSPOROGENEZ VA OTALIK GAMETOFITNING RIVOJLANISHI

CHANGCHINING TUZILISHI

Guldagi changchilar to'plami androtsey (andros – erkak, oikos - uy) deb ataladi. Gulda bittadan (shoyi gul) bir necha yuztagacha (atirgul) changchilar bo'lishi mumkin. Changchilar gulda 3 doirani tashkil qiladi. Ular spiral yoki doira holda joylanishi mumkin. Changchilar soni har bir oila va turkumlar uchun doimiy hisoblanadi.

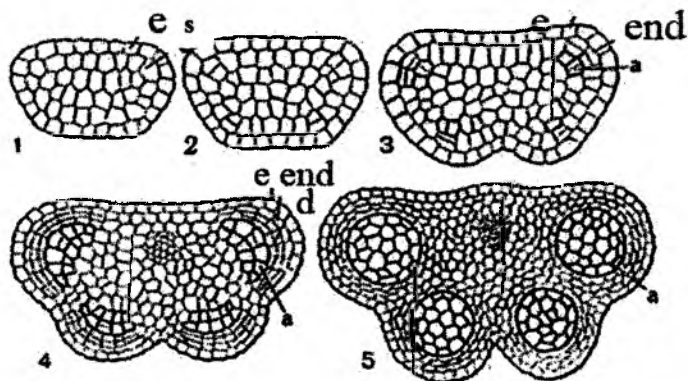
Guldagi changchilar rivojlanishning dastlabki davrlarida gulqo'rg'on elementlari kabi bo'rtma shaklda yuzaga kelishidan boshlanadi. Bu bo'rtmaning tashqi qavatida epidermis hujayralaridan va epidermis ostidagi meristema hujayralardan tashkil topgan. Keyinchalik bu bo'rtmalarda changdon (uyalar) shakllanadi (1-rasm).

Changdon ko'pincha uzunasiga ketgan va ko'p hollarda juda ingichka bo'lib, go'yo otalik ipining davomidek bo'lib ko'rinadigan bog'lovchi bilan bir-biridan ajralgan ikkita nimtadan iborat bo'ladi. Changdon otalik ipiga qo'zg'almaydigan, goho tebranib turadigan tarzda bog'langan. Bog'lovchi qismning chekkasida changchilar tabaqalashib, changchi ipidan boshlanadigan prokambial bog'lamlarni o'raydigan maxsus hujayralar hosil bo'ladi, ular changchilarni rivojlanishida fiziologik faol vazifani bajaradi. Changdonning har bir yarmi o'simliklarning juda ko'pchiligida bo'yiga ketgan to'siq bilan ikkita chang xonasi yoki chang xaltasiga bo'linadi.

Arxesporiy. Changchi rivojlanishining dastlabki davrlarida har bir uyada epidermisning subepidermal qavatida bir yoki bir nechta hujayra tabaqalashadi. Ular birlamchi arxesporiyning hujayralariga aylanadi. Arxesporiy hujayralarning sitoplazmasi birmuncha quyuc, donador, vakuolalari kam bo'lib, yadrosi va yadrochalari katta bo'ladi. Turli sistematik guruhlariga mansub o'simliklarda arxesporiy hujayralarining soni turlicha bo'lib, ular mitoz bo'linish yo'li bilan ko'payadi. Keyinchalik changdon rivojlanishi bilan arxesporiy tangental yo'nalishda to'siqlar hosil qilib, parietal hujayralar va

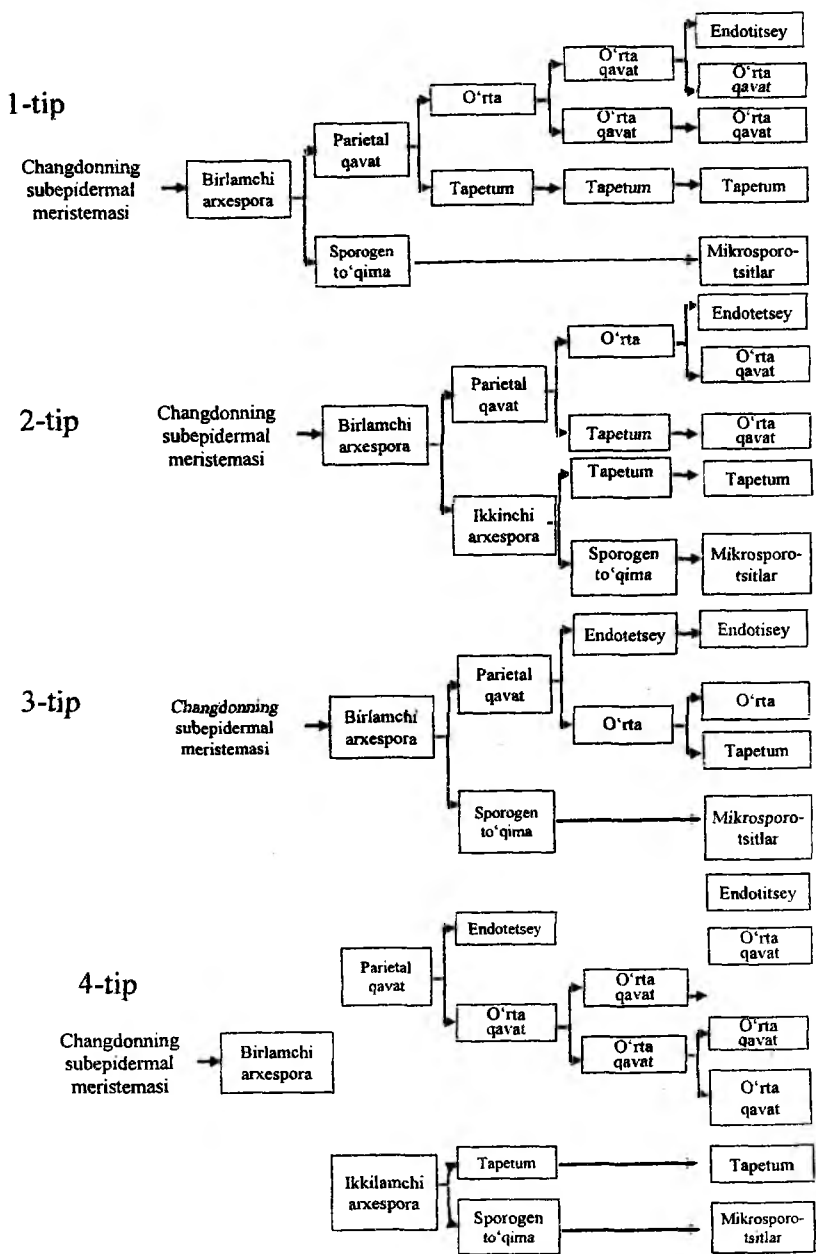
arxesporiyning ikkilamchi hujayralarini, ya'ni sporogen to'qimani hosil qiladi.

Changdon devori. Epidermis hujayralari va uning parietal qavat hujayralari birgalikda changdon devorini hosil qiladi. Parietal qavatning hujayralari periklinal bo'linib, ikki qavat hujayralarni vujudga keltiradi. Ulardan epidermisga taqalib turgani – tashqi, ikkilamchi arxesporiy-sporogen to'qima tomondagi – ichki qavatga aylanadi. Tashqi subepidermal qavatning hujayralari keyinchalik fibrioz qavatga, ya'ni endotetsiyga aylanadi. Uning hujayra po'stida odatda, fibriozli yo'g'onlashmalar hosil bo'lib, chang donalari yetilganidan keyin changdon uyalarini ochilishiga xizmat qiladi. Ichki qavatning hujayralari yana bir marta bo'linishi natijasida o'rta va tapetum qavatlar hosil bo'ladi (1-rasm).



1-rasm. Changdon uyalarining hosil bo'lishi.
e –epidermis; *s* –subepidermal qavat; *end*.-endotetsiy;
d – tapetum qavat; *a* - arxesporiy;

Yuqorida bayon qilinganlardan shunday xulosa qilish mumkinki, yopiq urug'li o'simliklarning ko'pchiligida changdon devori to'rt qavat hujayralardan: epidermis, endotetsiy, o'rta va tapetum qavatlaridan iborat. Ayrim o'simliklarning changdon devori o'rta qavat hujayralarining bo'linishi natijasida beshinchi qavat ham hosil bo'ladi. Biz yuqorida changdon devorini hosil bo'lishini tavsiflaganimizdan tashqari, boshqa yo'llar bilan shakllanishlari ham ro'y beradi.



1-sxema. Gulli o'simliklarning mikrosporogenez tiplari (Batigina va b., 1963).

Changdon devorini shakllanishining to'rt tipi ma'lum bo'lib, ular quyidagilar (1-sxema):

1. *Solonaceae* oilasiga mansub o'simliklarda parietal qavatning tabaqalashuvi markazdan qochma (sentrobej) – yo'nalishda, tapetum-parietal qavatning hosilasi hisoblanadi.

2. *Ranunculaceae* oilasiga mansub o'simliklarda parietal qavatni tabaqalashuvi markazdan qochma (sentrobej) – yo'nalishda bo'lib, tapetum – ikkilamchi arxespориyning hosilasi hisoblanadi.

3. *Apiaceae* oilasiga mansub o'simliklarda parietal qavatni tabaqalashuvi markazga intilish (sentrostremil) – yo'nalishida bo'lib, tapetum-parietal qavatning hosilasi hisoblanadi.

4. *Ericaceae* oilasiga mansub o'simliklarda parietal qavatni rivojlanishi markazga intilish (sentrostremil) – yo'nalishida bo'lib, tapetum – ikkilamchi arxespориyning hosilasi hisoblanadi.

Tapetum. Tapetum changdon devorida arxespориyga taqalib turadigan hujayralarning ichki qavati hisoblanib, uning hujayralari o'zaro plazmodesmalar orqali bog'langan. Uning hujayralari rivojlanishning dastlabki davrida quyuq sitoplazmali va bir yadroli bo'ladi. Keyinchalik tapetum hujayralarida yadroning bo'linishi ro'y berib, odatda, sitokinez amalga oshmaydi. Natijada uning hujayralari ikki yoki ko'p yadroli hujayraga aylanadi. Ko'p yadroli hujayralarda alohida yadrolarning qo'shilishi natijasida poliploid yadrolarni hosil bo'lishi ro'y beradi.

Tapetum qavati hujayralari chang donalarini oziqlanishida va shakllanishida katta ahamiyatga ega. Chang donalari bu qavatdagi oziq moddalar bilan oziqlanganligi tufayli tapetum hujayralari parchalanib, yo'qola boshlaydi. Tapetum hujayralarini parchalanish jarayoni asosan ikki tipda: a) amyoboid yoki periplazmodiy; b) bezli yoki sekretor ravishda ro'y beradi. Tapetum hujayralarini amyoboid tip parchalanishida uni po'sti eriydi, protoplastlari o'zaro qo'shib, changdonni ichiga kiradi. Bezli tipda tapetum po'stini changdonga qaragan tomoni eriydi, hujayralar o'zaro qo'shib yassilanadi, ularning sitoplazmalari tarkibidagi moddalar hosil bo'layotgan chang donalari tomonidan o'zlashtiriladi. Tapetum qavatining parchalanishi mikrosporalar tetradasini hosil bo'lishidan boshlanib, ikki hujayrali chang donasi hosil bo'lguncha butunlay reduksiyalanib ketadi.

Tapetum chang donalarining po'sti, ya'ni sporodermasi hosil bo'lishida asosiy ahamiyatga ega. Uni sporopollenin bilan ta'minlaydi. Chang donasini po'stiga tapetum hujayralaridan molekular og'irligi unchalik katta bo'lmagan sporopolleninga yaqin tuzilmadagi moddalar tushadi, ular chang donasining po'stida polimerlanib, tayyor ozuqaga aylanadi.

Changdon devorining sitokimyosi, ultra tuzilishi. To'la shakllanib bo'lmagan yosh changdon devoridagi hujayralar yadrosidagi DNK, sporogen to'qimaning diploid yadrosidagi DNKga o'zaro yaqin bo'ladi.

Changdon yetila borgan sari tapetum hujayralari yadrolarida va mikrosporotsitlar meyozi bo'linishning leptotena-paxitena davrida DNK miqdorini ikki marta ko'payishi ro'y beradi. Ularning miqdori tapetumning har bir ikki yadroli hujayrasida 8S ga yetadi. Tapetumdagi giston oqsillarining miqdorini ortishi DNKning ko'payishi bilan birga ro'y beradi va pirovard natijada har bir yadroda 8S ga yetadi.

Yadroda DNK va gistonli oqsillarni hosil bo'lishi barobarida tapetum sitoplazmasida RNK ham to'planib boradi. RNK sintezining ortishi mikrosporotsitlarda ro'y beradigan bo'linishning profaza – I bosqichidan boshlanib, uning maksimal darajadagi miqdori mikrosporalarning tetrada davriga to'g'ri keladi.

Bundan shunday xulosa hosil qilish mumkinki, tapetum o'zining trofik vazifasini mikrosporotsitlarni meyozi bo'linishi, shu bilan birga, mikrosporalarning shakllanishi davrida bajaradi. Bu davrda tapetum hujayralarining yadrolaridagi DNK oqsillar bilan mustahkam bog'langan bo'lmaydi. U diffuz holdagi xromatin tarkibida bo'ladi. Bu vaqtda DNKning fiziologik faolligi yuqori darajada ekanligini namoyon qiladi RNK tarkibida fosforli erkin guruhlar bo'lib, ular ham hujayralarning metabolitik faolligini ta'minlaydi.

Mikrosporalarning bir yadroli davrida tapetum hujayralarining funksional faolligi kamayadi. DNK va giston oqsillarining miqdori, tapetum hujayralarining funksionallik faoliyatini ancha pasayishi ikki hujayrali chang donalarini shakllana borish davrida to'qimaning funksiyasini pasayishi bilan bog'liq bo'ladi.

DNK miqdorining kamayishi, changning shakllana borishi bilan bog'liq holda ro'y beradi va nihoyat uni oson gidrolizlanishiga olib keladi. O'rta qavatning hujayralaridagi giston oqsillarining miqdori

changdonni shakllana borish davrida deyarli o'zgarmay qoladi. Epidermis va uni ostidagi endotetsiy qavatning hujayralarida mikrosporotsitlarning bo'linishidagi diplotena davrining boshlarida gistonli oqsillarining miqdori 1-1,2 S gacha kamayishi ro'y beradi.

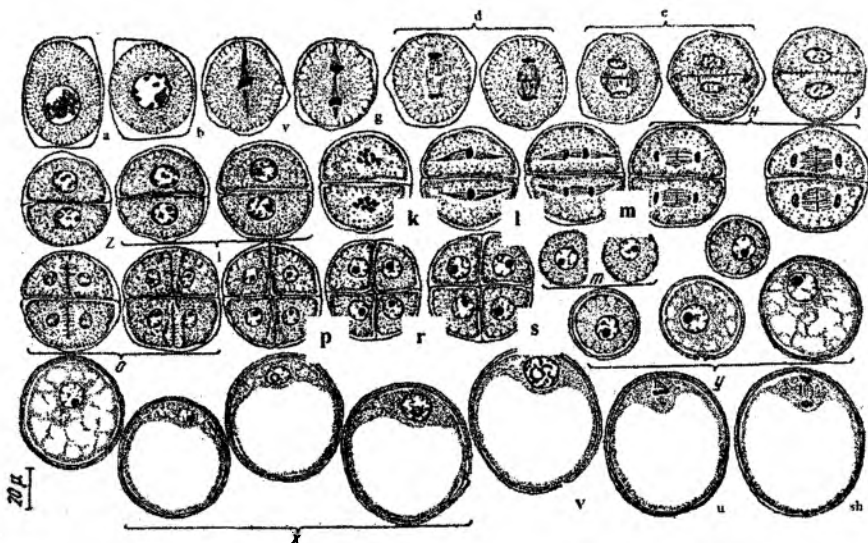
Changdonning epidermis, endotetsiy va o'rta qavatlarining hujayralarida kraxmal zaxira modda sifatida to'planadi. Tapetum hujayralarida lipid va kraxmalning gidrolizini ta'minlaydigan fermentlar hosil bo'ladi.

Tapetum hujayralarini ultra tuzilishida plastid, mitoxondriy, diktiosoma, osmiofil globulalar, ribosomalar va endoplazmatik to'rning mavjudligi aniqlangan.

Tapetum hujayralarining yuzasida tapetial parda mavjud bo'lib, changdon hosil bo'lishining dastlabki davrlarida pardani ustida proarbikulyar tana hosil bo'ladi, keyinchalik u orbikulaga aylanadi. Uni Ubisha tana deb ham ataladi. Tapetum hujayralari parchalanganida bu tanachalar changdon ichidagi mikrosporalar tetradasining yuzasida bo'ladi. Ubisha tanachasi oval shaklga ega bo'lib, po'stida sporopollenin tutadi.

MIKROSPORANING SHAKLLANISHI

Changdon devorining to'rta qavati hosil bo'lganidan keyin ikkilamchi arxesporiy hujayralarining mitoz bo'linishi to'xtaydi. Shundan keyin arxesporiy hujayralari mikrosporotsitlarning urug'chi hujayralariga aylanadi. Mikrosporotsitlar dastlab bir-biriga o'zaro zich joylashganligi tufayli ular qirrali ko'rinadi. Tig'iz sitoplazma endi hujayraning hamma qismini egallaydi. Mikrosporotsitlarda DNKning oqsillar, lipidlar bilan hosil qilgan barqaror shakllari bilan labil metabolik faollikka egalari ham bo'ladi. Mikrosporotsitlarning yadrolaridagi RNK geterogen xarakterga ega bo'lib, xromatinda funksional faollikka ega bo'lmagan, shu bilan birga, oqsillar bilan mustahkam birikma hosil qilgan RNK ham bo'ladi. Mikrosporotsitlar ma'lum muddat davomida o'sib kattalashadi. Muayyan o'lchamga yetganidan keyin meyoza bo'linishni boshlaydi (2-rasm).



2-rasm. Makkajo 'xori o 'simligida mikrosporogenez va mikrosporalarning rivojlanishi (Korobova, 1961): a-z—mikrosporotsitlarning I meyotik bo 'linishi, diada mikrosporalarining hosil bo 'lishi; i-s—mikrosporotsitlarning II meyotik bo 'linishi; m-x—bir yadrolı mikrosporalarning shakllanishi; s-sh—mikrospora yadrosining bo 'linishi.

Mikrosporotsitlarning meyoz bo 'linish davrida hajmi kattalashadi. Bu holat profazaning boshlanishidagi moddalarning sintezlanishi hisobiga ro 'y beradi. Bu vaqtda mikrosporotsitlarning po 'stida kalloza paydo bo 'ladi.

Kalloza dastlab nuqtasimon ko 'rinishda hujayralarning burchaklarida paydo bo 'lib, keyin ular qisqa vaqt ichida juda ko 'payib ketadi. Kalloza mikrosporotsitlarni turli omillardan himoyalash, molekular filtr, ya 'ni alohida makromolekulalarni tanlab o 'tkazish, mikrosporalarning yetuk holda shakllanish jarayonlarida uglevodlar bilan ta 'minlash vazifalarini amalga oshirish bilan birga, kallozani o 'zi ekzina — chang donasining tashqi qavatini hosil bo 'lishida sarflanadi.

Ushbu jarayonlardagi salbiy o'zgarishlar me'yoridagi chang donasini hosil bo'lmasligiga sabab bo'ladi.

Kalloza ortishi bilan mikrosporotsit protoplastining shakli o'zgaraveradi va meyoznig birinchi bo'linishidagi metafazaga kelib mikrosporaning bo'lg'usi tetrada ko'rinishini oladi. Bu davrga kelib mikrosporotsitlarning po'stlari bir-biridan ajralib, ular changdon ichida erkin joylashadi.

Mikrosporotsitlardagi meyozi bo'linishning profaza davrida bir qator o'zgarishlar sodir bo'ladi. Birinchi bo'linishdagi profaza I ning avvalida funksional faollik ancha past bo'lsa, profazaning oxiriga kelib hujayradagi alohida organoidlarning faolligi ancha ortadi, bu esa mikrosporalarning tetradasida metabolizmni o'zgarishiga olib keladi. Bu faollik mikrosporalarda amalga oshadigan biosintetik jarayonlarga tayyorgarlik ko'rish bilan bog'liq. Bunday jarayonlarning negizida makromolekula tuzilishli nuklein kislotalar va oqsillar bo'lib, ular xromosomalarni hosil qilish va hujayrani mitoz bo'linishga tayyorlashdagi mitotik apparatni shakllantirish uchun xizmat qiladi, shuningdek, mikrosporalarning tabaqalanishini ta'minlashda ishtirok etadigan tuzilmalarni shakllantirishda ham muhim ahamiyat kasb etadi.

Meyozning birinchi bo'linishi tugagandan so'ng, ko'ndalang to'siq bilan ajralgan ikkita gaploid yadro hosil bo'ladi (2-rasm, *d-z*). Ularni ajratib turgan to'siq yupqa parda hoida bo'lib, keyinchalik ularda kalloza to'planadi. Shu tarzda yuzaga kelgan ikkita hujayra-mikrosporalarning diadasi (2-rasm, *i-o*) meyozni ikkinchi bo'linishi natijasida to'rtta hujayra-mikrosporalarning tetradasini hosil qiladi (2-rasm, *p-s*). Tetradalarni hosil bo'lishidagi nozik to'siq diadalardagi kabi paydo bo'ladi. Shunday qilib, bitta diploid mikrosporotsitdan ikki marta meyozi bo'linishi natijasida to'rtta gaploid mikrospora hosil bo'ladi.

Mikrosporalarning tetradasini hosil bo'lishi ikki tarzda: a) ketma-ket yoki suksessiv; b) bir vaqtda yoki simultan ro'y beradi.

Suksessiv tarzda mikrosporalar tetradasini hosil bo'lishi mikrosporotsitdagi meyoznig har bir bo'linishida hujayralararo ko'ndalang to'siqni hosil bo'lishi va avval ikkita, keyin to'rtta mikrosporalar yuzaga kelishi bilan xarakterlanadi.



3-rasm. Mikrosporalarni tetrada joylanishi (Rodkievich 1973):
a –tetradrik, *b* –izobilateral, *d*-butsimon, *e* - chiziqsimon,
f–T–ko‘rinishli.

Simultan tarzda mikrosporalarning tetradasini hosil bo‘lishi meyoznning birinchi bo‘linishida hujayralararo ko‘ndalang to‘siq hosil bo‘lmaydi. Hujayralararo to‘siq meyoznning ikkinchi bo‘linishidan keyin hosil bo‘ladi, shunday qilib, hosil bo‘lgan to‘rtta mikrosporada hujayralararo to‘siq bir vaqtda yuzaga kelishi bilan xarakterlanadi.

Mikrosporalar tetradada juda ko‘p hollarda izobilateral yoki tetradrik tarzda joylashadi. Mikrosporalarning chiziqli yoki T-simon joylanishi ayrim hollarda ro‘y beradi (3-rasm).

Mikrosporalar sitokimyosi. Tetrad mikrosporaning yadro-sidagi DNK metabolitik jihatidan faol emas, bunday yadrolardagi xromatin zich ko‘rinishda bo‘lib, fiziologik faol bo‘lmagan holga o‘tgan. Mikrosporalarni hosil bo‘lish tipi o‘simliklar sistematikasida muhim ahamiyatga egaligini ko‘plab tadqiqotchilar ta‘kidlashadi. Shunga qaramay, mikrosporani simultan yoki suksessiv usulda hosil bo‘lishi haqidagi filogenetik baho berishda yagona fikr yo‘q.

Bir guruh tadqiqotchilar mikrosporalarning simultan tipini suksessiv tipga nisbatan ancha sodda hisoblab, bu tip mikrosporani hosil bo‘lishi faqat yopiq urug‘li o‘simliklardagina emas, shuningdek, ochiq urug‘lilar, plaunlar, paporotniklar va moxlarda ham ro‘y berishini e‘tirof etishsa, boshqa guruh tadqiqotchilar simultan tipda erkin mikrosporalarni hosil bo‘lishi progressiv belgi deb hisoblaydi.

Uchinchi guruh tadqiqotchilar, mikrosporaning hosil bo‘lish tipi sistematikaning turli pog‘onalarida turlicha ro‘y berishi mumkinligini e‘tirof etib, bir filogenetik yo‘nalishning turli shoxlarida birinchi tip soddaroq, boshqasida ikkinchisi ro‘y beradi, deb hisoblaydi.

Mikrosporalarning tetradalari hosil bo‘lganidan ko‘p vaqt o‘tmay mikrosporotsitning kallozali hujayra po‘sti eriy boshlaydi. Kalloza

tetrada hujayra po'stining chekkasi –periferiyasidan eriy boshlaydi va asta-sekin uning hamma qismini egallaydi. Mikrosporaning po'sti eriy boshlashi natijasida uning shaxsiy po'sti shakllanishi bilan chang donasiga aylanadi (2-rasm, m-u).

Chang donasining po'sti shakllanishi bilan bir vaqtda mikrosporaning plazmolemmasini kallozali devoridan ajralishi ro'y berib, plazmolemma va kallozali po'st orasida elektron shaffof qismlar paydo bo'ladi, uning yuzasi tez kattalashadi va chang donasining tashqi po'sti – ekzina hosil bo'lishi boshlanadi. Ichki po'st – intina ekzina hosil bo'lganidan keyin paydo bo'ladi. Intina hosil bo'la boshlaganida, chang donasining sitoplazmasida kuchli darajada vakuollanish boshlanib, buning natijasida chang donasining o'lchami kattalashadi (2-rasm, f, x).

Bir yadroli chang donalarini vakuollanishi otalik gametofitni rivojlanishida qonuniy holat hisoblanib, chang donasini keyingi rivojlanishdagi xususiyatlarini belgilaydi va pirovard natijada maxsus hujayra – otalik gametasini hosil bo'lishini belgilaydi. Chang donalarini vakuollanishi asta-sekin ro'y beradi. Dastlab mayda vakuolalar qo'shib, bitta katta vakuolaga aylanadi. Buning natijasida sitoplazmaning asosiy qismi yadro bilan birgalikda chang devorining po'sti tomoniga suriladi va u yerda yadroni bo'linishi ro'y beradi (2-rasm, s-sh; 4-rasm, a-v).

Vakuollanish changdon rivojlanishida tapetal qavat hujayralarining parchalanishi bilan bir vaqtda sodir bo'ladi. Bir yadroli chang donalarini yadrolari interfazani dastlabki davrida metaboliya jihatidan faol bo'ladi. Ularning yadrolari xromatinidagi DNK ning asosiy qismi labil holatda, uning uncha ko'p bo'lmagan qismigina oqsillar va lipidlar bilan bog'langanligi tufayli faol bo'ladi. Bu bilan bog'liq holda interfazaning dastlabki davrida RNK sintezi boshlanadi. Ribosoma RNKsi boshqa RNKlardan ko'proq hosil bo'ladi. Bu RNKning asosiy qismi aynan bir yadroli chang donalarida ko'p miqdorda sintezlanadi. Yadro bo'linganidan keyin 5S–RNK sintezi keskin darajada pasayadi, voyaga yetgan chang donalarida 5S–RNK sintezi ro'y bermaydi.

RNK sintezi bilan bir vaqtda sitoplazma oqsillari ham jadal tarzda sintezlana boshlaydi. Bir yadroli chang donalari bo'linishning G1 davri uzoq davom etishi tufayli, DNK sintezi interfazaning