

581
А-98

Ўзбекистон Республикаси олий ва
ўрта махсус таълим вазирлиги

Гулистон давлат университети

Ўзбекистон Республикаси фанлар академияси
«Ботаника» илмий-ишлаб чиқариш маркази

О.А.Ашурметов, Х.Қ.Қаршибоев

«Ўсимликлар эмбриологияси»
махсус курсдан ўқув қўланма



Ўз РГА «БО
ИЛМ-ИШЛАБ ЧИҚА
МАРКАЗИ

КУТУБХОНА

№.V. № 21588

Гулистон - 2002

Ашурметов О.А., Қаршибоев Х.Қ. «Ўсимликлар эмбриологияси»
махсус курсидан ўқув қўлланма. Гулистон. 2002. 68 бет

Ушбу ўқув қўлланма олий таълимнинг магистратура босқичи 5Л420103 ботаника мутахассислиги буйича тасдиқланган ўқув дастурига мувофиқ ёзилган бўлиб, асосан ўсимликда генератив аъзоларнинг ҳосил бўлиши ва тартиб уруғ ва меванинг тўла шаклланишигача бўлган эмбрионал босқичларини ўз ичига олади. Қўлланма университетлар ва қишлоқ хўжалиқ институтларининг магистрлари, аспирантлари, тадқиқотчилари, шунингдек ўрта мактаб ва қишлоқ хўжалиги касб-хунар коллежлари ўқитувчилари учун мўлажалланган.

Ўқув қўлланма Гулистон давлат университети Ўқув-Методик Қўлланма Комитетидан наипра тавсия қилинган (5-баённома, 30.01.2002 йил)

Тақризчилар: Абдуллаев А.А. - биология фанлари доктори, ЎзФА академиги
Бўриев Х.Ч. - биология фанлари доктори, профессор

СУЗБОШИ

Кадрлар тайёрлаш миллий дастурини тўла амалга ошириш учун замон талабларига мос келадиган ўқув адабиётлари ва қўлланмалар яратиш талаб қилинади. Шу сабабли Ўзбекистон Республикаси Вазирлар Маҳкамаси 1998 йил 5 январ 4 сонли «Ўзгусиз таълим тизимини дарсликлар ва ўқув адабиётлари билан таъминлашни такомиллаштириш тўғрисида» ги қарори қабул қилиниб, таълим тизимининг барча босқичлари учун ўқув адабиётларининг янги асоддини яратиш вазифасини қўйди.

Қўлланмадаги «Ўсимликлар эмбриологияси» қўлланмаси шу қарорига жавобан яратилган ўқув адабиётларидан бири ҳисобланади. Муаллифлар тасдиқланган дастур асосида чет эъларда нашр қилинган илмий адабиётлар ва мақола лардан кенг фойдаланилган ҳолда ўсимликларда генератив органларининг ҳосил бўлиши, уларнинг тарққиёти, микро ва мегаспорогенез, қўш уруғланиш, эндоспермогенез ва эмбриогенез, аномониея ва унинг тиллари каби томонларини ёритишга ҳарикат қилдилар. Қўлланмада муаллифларнинг оригинал расмлари қўллаб келтирилган бўлиб, бу магистр ва тандқиқотчилар ўсимликларда борадиган мураккаб эмбрионал жараёнларни тўлароқ ўрганишларига ёрдам қилади деб ўйлайдилар. Ўқув қўлланмаси охирида ўсимликлар эмбриологиясига тегишли асосий адабиётлар рўйхати берилмоқда. Бу адабиётлардан магистрларимиз фаннинг айрим йўналишлари билан чуқурроқ танишиш истагини билдирсалар фойдаланишлари мумкин.

Мазкур ўқув қўлланма бу соҳада ўзбек тилида ёзилган дастлабки қўлланмалардан бири бўлгани туфайли, унда баъзи камчиликлар, мунозарали масалалар ва атамалар учраб қолиши мумкин. Шунга кўра қўлланма ҳақидаги ўз фикр ва мулохазаларини билдирган касбдошларига муаллифлар ўз миннатдорчилигини билдирадилар.

Манзилмиз: Тошкент – 143, Ф.Ходжаев кўчаси, 32, Ботаника ИИЧМ
Гулистон – 12, IV мавзе, ГулДУ.

КИРИШ

Ўсимликлар эмбриологиясини фан сифатда шаклланиши ўсимликнинг жинсий органларини микроскопик тадқиқ этиш билан чамбарчас боғлиқ бўлиб, у дастлаб ўсимликлар морфологиясининг бир қисми сифатида ўрганила бошланган. Кейинчалик у тараққий этиб, алоҳида фанга айланди. «Эмбриология» сўзи «эмбрион — муртак» ва «логос — таълимот» деган сўзлардан олинган. Ўсимликлар эмбриологияси жинсий хужайраларнинг ривожланиши, уруғланиш жараёни, муртак ва эндосперманинг тараққиётини ўрганувчи фандир. Бу фanning асосчиси бўлиб инглиз ботаниги Р. Броун (1773-1858) ҳисобланади. У биринчи марта ўсимлик уруғкуртагини тузилишни тўла баён этади. 1823 йили италян олими Д.Б.Амичи семизўтлар вакилларида бирининг гулини ўргана туриб, уруғчи тумшукчасида чангни ўсишини кузатади. Ҳосил бўлган чанг найчаси уруғкуртакнинг микропиле қисми орқали уруғкуртак ичига киришини аниқлайди. 1836 йили рус табиатшуноси Ю.Ф.Фритче чанг хужайраси экзина ва игтина қавватларидан тузилганлигини кўрсатади. Д.Б.Амичи 1842 йили орхидея ўсимлиги муртак халтасида тухум хужайраси борлигини этироф этади. 1849 йил В.Гофмейстер 40 ошиқ ўсимлик турларида уруғкуртак ва муртак халтаси тузилиши, уруғланиш жараёни ва муртакни шаклланиши тўғрисидаги тадқиқот натижаларини эълон қилади. 1883 йили рус олими И.Н.Горожанкин карағайларда, 1984 йили Э.Страсбургер бошқа ёпиқ уруғли ўсимликларда уруғланиш жараёнини кузатдилар. Улар чанг хужайрасини 2 га бўлиниб, катта ва кичик хужайралар ҳосил қилишни, шундан катта хужайрадан чанг найчаси шаклланиб, унинг ядроси уруғланиш жараёнда қатнашади деб кўрсатдилар. Аммо кичик хужайра тақдири ҳақида ҳеч нарса дейишмайди. 1898 йил С.Г.Навашин ёпиқ уруғли ўсимликларда қўш уруғланиш ходисаси учрашини исботлаб берди. Қўш уруғланиш ходисаси эмбриологик тадқиқотларга бўлган қизиқишни янада оширди.

1934 йили француз эмбриологи Э.Суэж муртак тараққиётида маълум бир қонуният борлигини эътироф этиб, фанга ўзининг «эмбриотектоника» қондасини киритди. Немис олими К.Шнарф ва америкалик Д.Иогансенлар (1945) эмбрионларнинг ривожланиш типларини ажратиб, уларни маълум онлаларда кузатилишини кўрсатдилар.

Ўсимликлар эмбриологияси фанининг кейинги йиллардаги тараққиётида МДХ олимларидан М.С.Яковлев, И.Д.Романов, Е.С.Герасимова-Навашина, В.А.Поддубная-Арнольди, Л.И.Орёл, Т.Б.Батигина, Э.С.Терехин, А.А.Чеботарь, В.Р.Челақларнинг хизмати катта бўлди.

Эмбриологик тадқиқотлар Республикамизда илк бор Ўзбекистон Миллий Университетининг биология факультетида бошланди. Бу ишларга П.А.Баранов, И.Д.Романов ва И.А.Райковалар бошчилик қилдилар. 1937 йили «Ўзанинг тузилиши ва ривожланиши» атласи чоп этилди. 1960-1970 йилларда ЎзФА ўсимликлар экспериментал биологияси институтида В.А.Руми ва Н.А.Власовалар раҳбарлигида ғўза ўсимлиги генератив органлари

ривожланиши қонуниятлари ўрганилди. М.Усанов тамонидан ғўза ўсимлигидаги уруғланиш жараёни ва эмбриогенези электрономикроскопия усули ёрдамида тадқиқ қилинди. Е.Александровский нинабаргли ўсимликлар, писта ва бодомларнинг цитоэмбриологияси устида иш олиб борди.

Ўзбекистон Республикаси Фанлар Академияси «Ботаника» илмий-ишлаб чиқариш марказида турли оилаларга мансуб бўлган халқ хўжалиги учун керакли бўлган ёввойи ва маданий ўсимликлар цитоэмбриологияси ўрганилиб, иш натижалари илмий тўшам ва монографияларда эълон қилинди. Бу ишларга мисол қилиб Ж.Ю.Турезуошнинг (1988) сапонин сақловчи чиниғулдонлар, О.А. Ашурметов, Х.Қ.Қўрғибековларнинг (1995) ширинмия ва меристотропислар, Х.Ч.Вўриевнинг (1996) қовоғдонлар оиласи вакиллариغا бағишлаб эълон қилинган асарларини кўришни мумкин. Хозирги кунда Илмий Марказида халқ хўжалиги учун ўта зарур ўсимликларни маданийлаштириш, улар ҳосилдорлигини ошириш, генетика ва селекция учун илмий асосларни яратиш, филогения ва таксономия муаммоларини аниқлаш қиритиш устида тадқиқот ишлари олиб борилмоқда.

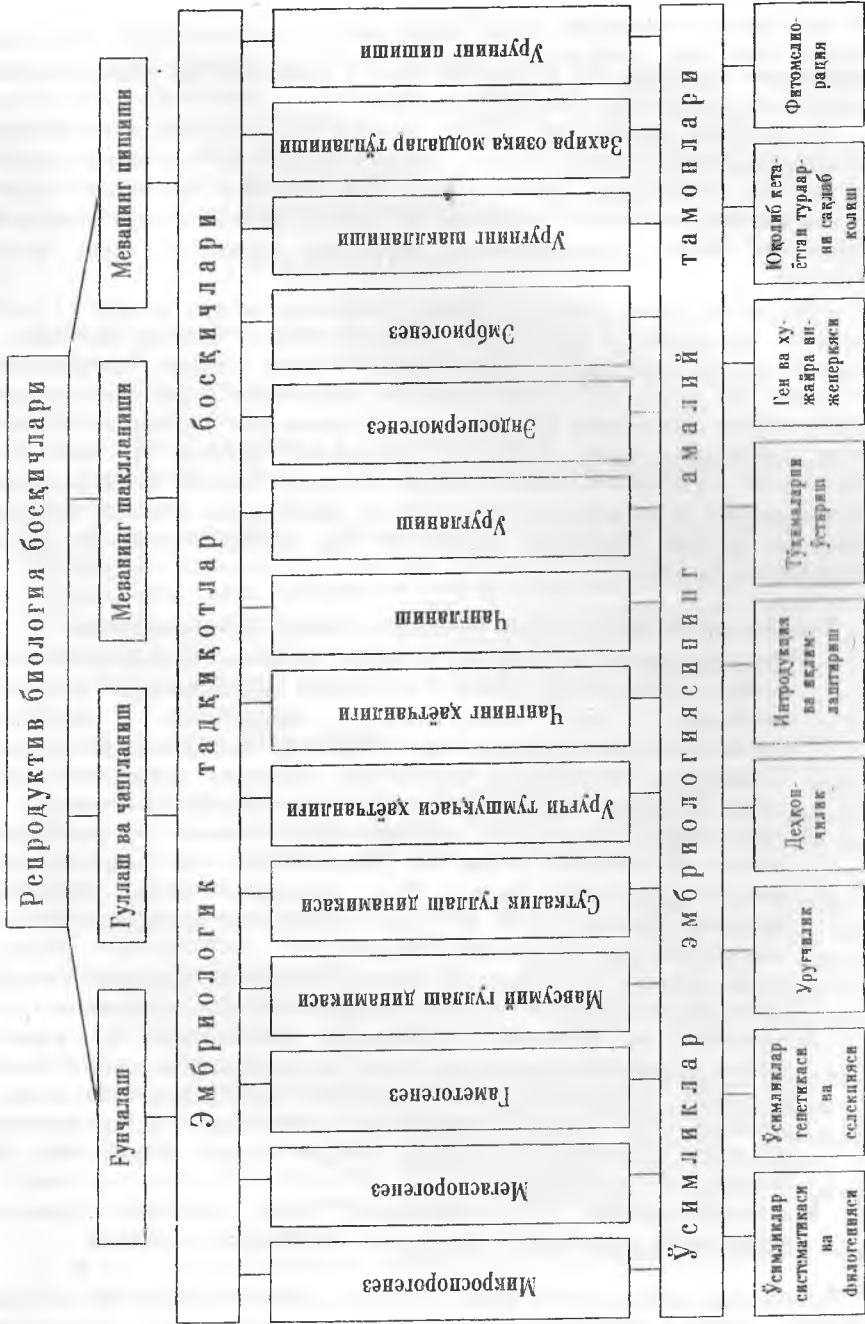
Ўсимликлар эмбриологияси фани предмети бўлиб муртақ ва унинг тараққиёти билан боғлиқ жараёнлар, яъни споро-гамето-эндоспермо-эмбриогенез ҳисобланади. В.А.Поддубная-Арнольди 1976 йили эълон қилган «Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы» монографиясида бу фanning асосий вазифаси ўсимликларда борадиган кўпайиш жараёни ўрганишдир деб таъкиллади, чунки чанг ва чангдоннинг ривожланиши, уруғкуртак ва муртақ халтасини шаклланиши, чангланиш ва уруғланиш жараёни, муртақ ва эндосперманнинг ҳосил бўлиши ўсимликнинг кўпайиши билан ҳамбарчас боғланиб кетган. Фanning тадқиқотлар ўтказиш боسقичлари 1-чизмада келтирилмоқда.

Ўсимликлар эмбриологияси фанининг бир қанча йўналишлари бор. Бу йўналишлар классик эмбриология, солиштирма эмбриология, экспериментал эмбриология ва хусусий эмбриологиялардир.

1. Классик эмбриология фанидаги энг олдин найдо бўлган йўналиш ҳисобланади. У ўсимликларда борадиган жараёнларни кузатиш ва қайд қилишга асосланган. Бу йўналишдаги ишлар XX асрнинг 30-40 йилларигача бўлган тадқиқотларнинг асосий қисмини ташкил қилади.

2. Солиштирма эмбриология турли синфлар, оилалар ва туркумлар вакиллари эмбриологиясини қиссий жиҳатдан ўрганиб, у ёки бу белгининг учраши, жараёнинг бориши, ундаги фарқлар ва ўхшашликларни аниқлайди. Бу олинган маълумотлар ўсимликлар систематикаси ва филогенияси учун материал бўлиб хизмат қилади.

3. Экспериментал эмбриология кейинги чорак аср мобайнида юзага келган йўналишдир. У генетика ва селекция фани билан узвий боғлиқ бўлиб, чанг ва уруғчи тумшукчасини ҳаётчанлигини, муртақнинг ҳосил бўлишида чангланиш жараёнини давомийлиги, узоқ формаларни чатиштириш, чанг ва уруғкуртакни сунъий озук муҳитида ўстириш, гаплоид ўсимликлар олиш каби



1-чизма. Усимликлар эмбриологиясиниң тадқиқот босқичлари на униңг бешке соҳалар билан узвий алоқалари.

масалаларни ўрганади. Бу йўналишда амалга оширилаётган тадқиқотлар ва тажирбалар кундан-кунга кўпайиб бормоқда.

4. Хусусий эмбриология маълум ўсимлик тури ёки туркумига тегишли эмбриологик жараёнларни ўрганади. Ҳозирги кунда В.А.Руми тамонидан гўза, А.А.Чеботар тамонидан маккажўхори, Т.Б.Батигина тамондан буғдой, О.А.Ашурматов тамонидан шириимия ва янтоқ, В.Ф.Федорчук тамонидан себарга ва бошқа ўсимликларнинг эмбрионал тараққиёти яхши тадқиқ қилинган.

1994 йилда ёзилган «Гушли ўсимликлар эмбриологияси» (1-қисм) китобида профессор Т.Б.Батигина эмбриологиянинг асосий вазифаси амфимиксис ва аномиксис мунимоларини ишлаб чиқиш, эмбриогенез, потенциал ва реал уруғ маҳсулдорлиги, шунингдек уруғ хосилдорлиги қонуниятларни ўрганишдир деб кўрсатади. Айниқса кам учрайдиган, йўқолиб кетиш арафасида турган фойдали ўсимликлар уруғини олиш, узок формаларни чатиштириш орқали юқори хосилдор навлар ва формаларни яратиш, уларни биотехнологик йўллар билан кўпайтириш асосларини ишлаб чиқиш ва қишлоқ хўжалигида қўллаш бу фан олдида турган энг асосий масалалардан биридир.

Ўсимликлар эмбриологиясини ўрганиш услублари қуйидагилардир:

- фиксацияланган материаллар ёрдамида ўрганиш. Кузатиш объектига тегишли материаллар сувли ёки спиртли фиксаторларда фиксация қилинади. Бу материаллар лаборатория шароитида сувсизлантирилади, равшанлаштирилади ва парафинга ўтказилади. Кейинчалик материалдан микротомда кесмалар тайёрланиб, улар махсус буюқларда буялади ва доимий пренаратлар тайёрланади;
- жадаллашган эмбриологик текширувчилар ўтказиш. Бу услуб дала шароитида қисқа вақт ичида чанг фертиллигини, уни ўсиш тезлигини аниқлаш имконини беради. Чанг хужайраси махсус буюқларда буялади. Айниқса 45 % ли уксус кислотасида эритилган кармин, орсеин буюқлари яхши натижа беради;
- тирик холдаги материалларда кузатив ишларини ўтказиш. Бу усул билан чангни ўсиши ёки куртак ривожланиши кузатиш мумкин;
- цитологик ва гистокимё усулларида фойдаланиш. Бу усуллар ёрдамида генератив органларда турли хил моддаларни хосил бўлиши, узгариши, тўпланиши каби жараёнлар кузатилади. Моддаларни аниқлаш учун махсус реактивлар ишлатилади. Бу реактивлар таъсирида хужайрадаги моддалар маълум рангга бўялиб, бор ёки йўқлиги маълум булади;
- микрофотография ва микрокинога олиш усуллари ёрдамида эмбриологик жараённинг фотосурати ёки фильми яратилади.

Ўсимликлар эмбриологияси фани ютуқлари турли соҳаларда қўлланилади (1-чизма). Айниқса ўсимликлар систематикасида морфологик, кариологик,

анатомик, палеонтологик услублар билан бирга эмбриологик услуб ҳам хал қилувчи ролни ўйнайди. Ўсимлик чангини фертиллиги, уни ўсиш тезлиги, уруқкуртак тузилиши, уруғланиш жараёнини бориши тўғрисидаги маълумотлар генетико-селекцион ишларимизни илмий асосида ўтказишга имкон яратади. Ўсимликларни тўқима бўлаклари орқали кўпайтиришни экспериментал ҳолда ўрганиш айрим тур ёки навни қишлоқ хўжалиги учун биотехнологик асосда кўпайиши имкониятлари кўрсатади.

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ КЎПАЙИШИ

Хар бир ўсимлик тури ўз ҳаёти давомида ўзига ўхшаш индивид ёки индивидларни яратади. Бу жараён насл қолдириш деб аталади. Агар насл қолдириш шу тур ўсимлик индивидлар сонини ошишига олиб келса бу жараён кўпайиш деб аталади.

Ўсимликларнинг кўпайиши 3 хил хилда бўлади:

I. Вегетатив кўпайиш - ўсимликнинг вегетатив органлари ёрдамида кўпайишидир;

II. Жинссиз кўпайиш - ўсимликнинг споралар ёрдамида кўпайишидир;

III. Жинсий кўпайиш - ўсимликда жинсий хужайралар ҳосил бўлиши ва ўзаро қўшилувчи натижасида янги организмларнинг пайдо бўлиши билан боғлиқ кўпайишдир. Бу кўпайиш хили амфимиксис (амиф - иккала томон, mixis - араланиш) деб аталади.

Қуйида бу кўпайиш хилларини алоҳида-алоҳида кўриб чиқамиз.

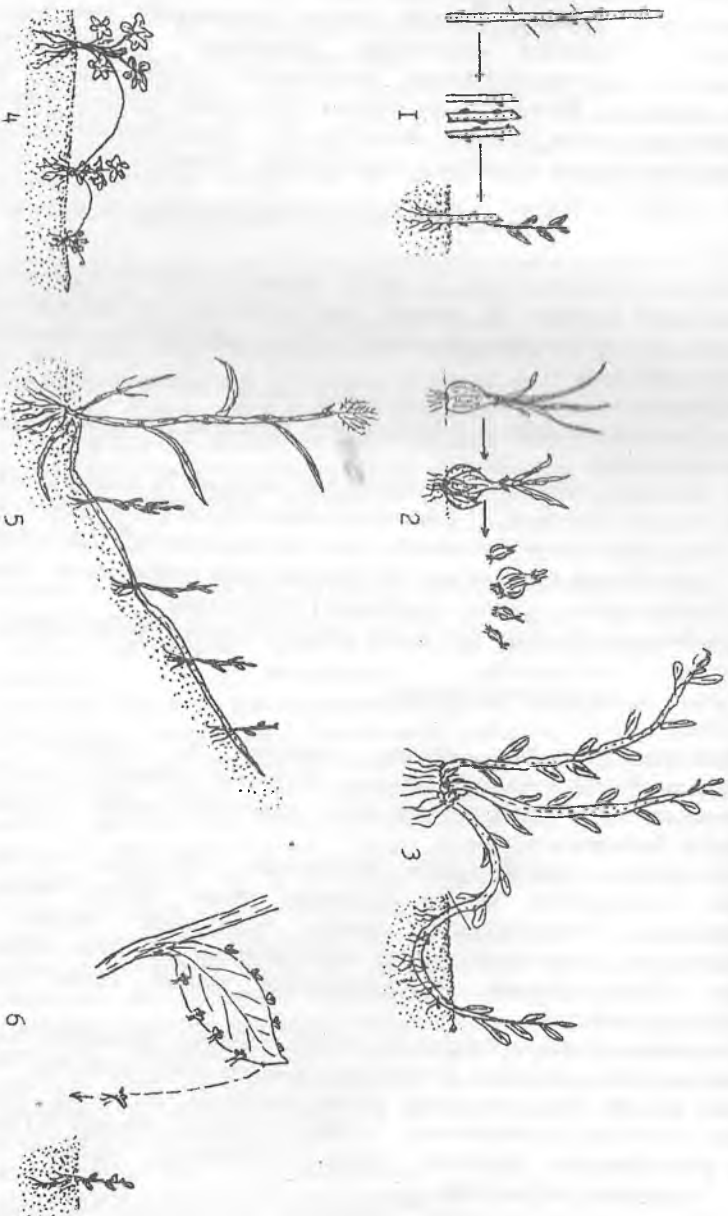
I. Вегетатив кўпайиш.

Вегетатив кўпайиш хоссаси прокариот ва эукариот ўсимлик организмларининг ҳаммасига хосдир. Вегетатив кўпайиш ўсимликлардаги регенерация (re - қайтадан, generatio - тикланиш) қилиш қобилияти билан чамбарчас боғланган.

Прокариот организмларда (бактериялар, кўк-яшил сув ўтлари) бу жараён хужайранинг яккига бўлиниши билан боғлиқ бўлса, юксак ўсимликларда жароҳатланган ернинг тикланиши, айрим ҳолларда жароҳатланган қисмларнинг ўрнига янги органларнинг ҳосил бўлиши билан боради. Ўсимликларнинг ўз қисмларини тиклай олиш қобилиятига регенерация дейилади.

Вегетатив кўпайиш табиий ва сунъий вегетатив кўпайишга ажратилади. Табиий вегетатив кўпайиш ўсимликлар дунёсида кенг тарқалган. Фақат бир ва якки йиллик ўсимликларгина табиий шароитда вегетатив кўпаймайди. Табиий вегетатив кўпайишнинг қуйидаги хиллари учрайди (1-расм):

- пиёзбошлар ёрдамида (лола, чучмомалар, пиёзгул, бойчечак, саримсоқ) кўпайиши;
- ил, тоялар ёрдамида (қирқбўғим, тоғ райхони, буғдойиқ, ажриқ, гумай) кўпайиши;



1-расм. Ўсимликларнинг вегетатив кўпайиши; 1-қалемчалар орқали; 2-пийёзбошлар ёрдамида;
 3-пархитлаш; 4-гажаклар ёрдамида; 5-илдизпоялар орқали; 6- тирик тўғиш йўли билан.

- гажақлар ёрдамида (қулуннай, гозпанжа, земляника) кўпайиши;
- тугайнақлар ёрдамида (картошка, батат, ер ноки) кўпайиши;
- илдизбачкилар ёрдамида (илдизда эндоген йўл билан янги қуртақлар пайдо бўлиб, ундан янги новда ҳосил бўлади. Бу йўл билан тол, терак, зирк, маймунжон, олча, гилос, янтоқ, семизўт, қоқиўт ва х.о. кўпаяди).
- тирик туғиш йўли билан қўнғирбош, тошёрларнинг айрим турлари, бриофиллум ўсимлиги барг қўлтиғи ва четларида муртақ илдизчаси бор қуртақлар ривожланиб, бу қуртақлар она организмдан ажрагандан кейин янги ўсимликка айланади;
- қишлоғчи қуртақлар ёрдамида (сувда яшовчи ўқбарг ўсимлиги кузда узида қишлоғчи қуртақлар ҳосил қилади. Бу қуртақлар кеч кузда она ўсимлик ҳалок бўлгандан кейин ундан ажралиб, сув тагига чўқади ва қишлайди. Эрта баҳорда бу қуртақлар сув юзига сузиб чиқиб, янги ўсимлик ҳосил қилади);
- таллом танани бўлиниши орқали (кўпчилик сувўтлари, линайнник ва замбуруғларда таллом танани бир қисми ажралиб чиқиб, янги ўсимликка айланади).

Сунъий вегетатив кўпайиш инсон иштирокида боради. Унинг қуйидаги хиллари кенг тарқалган (I - расм):

- қаламчалар ёрдамида (атиргул, анор, тол):
- пархишлаш орқали (ўсимликнинг ёш новдасини эгиб, ўрта қисмидан ерга кўмилади, учи эса ер бегига чиқариб қўйилади. Орадан кўп ўтмай новдагинг ерга кўмилган қисмидан қўшимча илдизлар чиқиб, новда мустақил озиклана бошланди. Шунда новданинг она ўсимлик билан туташган қисми кесиб ташланади. Бу усул билан ток, тут, юкка, фикус, самбитгул ва бошқа ўсимликларни кўпайтириш мумкин);
- пайвандлаш орқали (бу йўл билан мевали дарахтларнинг яхши навлари кўпайтирилади. Бунда кўпайтириладиган ўсимликнинг қаламча ва қуртақларидан фойдаланилади. Унинг қуртақ пайванди, исканайпаванд ва бошқа турлари мавжуд) :
- туқима бўлақларини сунъий озук муҳитида ўстириш ёрдамида (ўсимликларнинг вегетатив қисмидан олинган кичкина бўлағи ёки хужайраси махсус озук солинган пробиркада ўстирилади. Бунда бир дона ўсимлик бўлақларидан 1-2 миллион индивидни ўстириш мумкин. Бу йўл билан уруғ бериши қийин бўлган янги дурагайларнинг яхши навлари кўпайтирилади. Масалан ҳозирги кунда карам, маккажўхори, чиннигул, арпаларнинг навларини селекцион мақсадида кўпайтириш шу йўл билан амалга оширилмоқда).

Ўсимликлар вегетатив кўпайганда бир она организмдан бир қанча индивидлар ҳосил бўлади. Бу индивидлар тўпламига *клон* дейилади. Клонни

ташқил қилувчи индивидлар она организмга хос бўлган ҳамма хусусият ва белгиларни ўзида сақлайди.

Кўпчилик кўп йиллик ўтсимон ўсимликларда новданинг илдизга тушган ери кенгайиб *каудекс* деб аталувчи тузилма ҳосил қилади. Каудекс ўзида кўплаб куртакларни (тилим ҳолатдаги ва қишловчи) сақлайди, шунингдек запас озуқа моддаларини сақлаш учун ҳам хизмат қилади. Ўсимликнинг ёши ўтиб бориши билан каудекс марказида аста-секин бўшлиқ пайдо бўлиб, у кенгайиб, каудексини бир неча бўлақга ажратади. Бу жараён *партикуляция* исми билан фанга маълум бўлиб, у беда, лопин, кокиут, ферула, шувоқларда учрайди. Партикуляция ҳам вегетатив кўпайишнинг бир туридир.

II. Жинсиз кўпайиш

Кўпчилик сувўтлари ва замбуруғларда, шунингдек мохлар ва папоротникларда кўпайиш жараёни митоз ёки мейоз бўлиши натижасида ҳосил бўлган махсус хужайралар- споралар ёрдамида амалга ошади. Споралар махсус органларда- спорангийларда ҳосил бўлади. Споралар митоз бўлиши натижасида ҳосил бўлса митоспоралар (хлорелла, хламидомонада), мейоз бўлиши натижасида бунедга келган бўлса мейоспоралар (папоротник, мохларда) деб аталади. Митоспоралар ўзида хромосомаларнинг диплоид тўпламини ($2n$), мейоспоралар гаплоид тўпламини (n) сақлайди. Митоспоралар она организмларга ўхшаш индивидларга айланади (2-расм). Мейоспоралар эса она организмга ўхшаш индивидларга айлана олмайди, чунки улар жинсий жараён билан галланиши керак. Шунинг учун мейоспоралардан махсус ўсимта (заросток) ҳосил бўлади. Бу ўсимтада жинсий хужайралар-гаметалар етилувчи жинсий органлар шаклланди. Кўпчилик споралар ҳаракатланиши учун хивчинларга эгадирлар, бу ҳолда зооспора деб аталади.

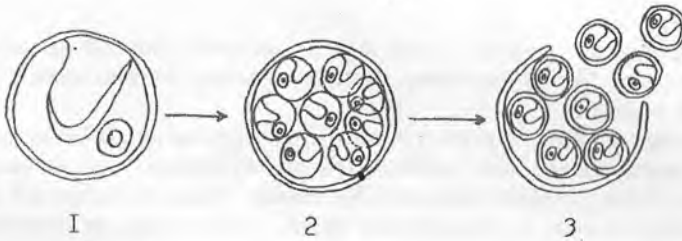
III. Жинсий кўпайиш (Амфимиксис)

Амфимиксис ўсимликлар дунёсида кенг тарқалган бўлиб, бу жинсий кўшилиш жараёни билан боради. Жинсий кўшилиш жараёнида 2 та жинсий хужайра-гаметалар кўшилиб зиготага айланади. Бошқача сўз билан айтганда урулганган тухум хужайра зигота дейилади. Гаметалар ўзларида хромосомаларнинг гаплоид (n) тўпламини сақлайди. Ҳосил бўлган зигота диплоид тўплагма ($2n$) эгадир. Гаметалар гаметадон деб аталувчи махсус органларда етилади. Тубан ўсимликларда гаметадон ролини яқка хужайра бажарса, юксак ўсимликларда у кўп хужайралидир.

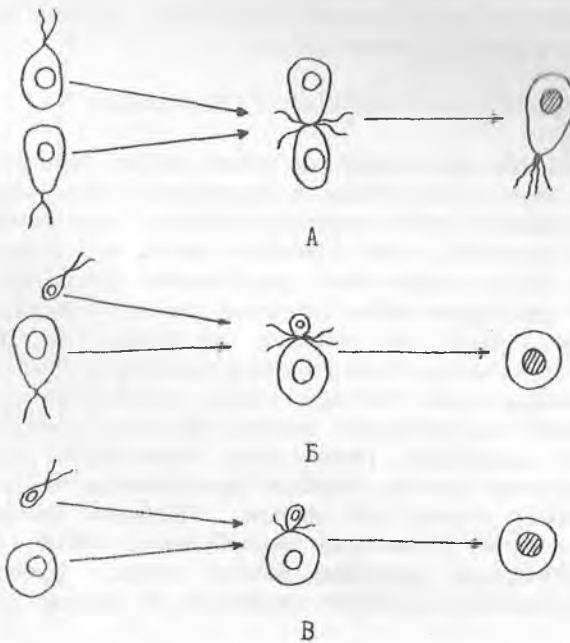
Эркаклик гаметалари ҳосил қиладиган гаметадон антеридий, урғоччилик гаметалариники эса археногий деб аталади.

Жинсий гаметалар кўшилишининг қуйидаги хиллари учрайди (3-расм):

I. Изогамия (изо-тенг) - жинсий кўшилиш жараёнида шакли ва катталиги билан фарқ қилмайдиган ҳаракатчан гаметалар қатнашади. Изогамия сувўтлари ва замбуруғларда кенг тарқалган.



2-расм. Хлорелла сув ўтининг споралар ёрдамида кўпайиши:
 I—хлорелла ҳужайраси; 2—репродуктив ҳужайра; 3—ҳосил бўлаётган автоспоралар.



3-расм. Ўсимликнинг жинсий кўпайиши: А- изогамия; Б- гетеро-
 гамия; В -оогамия.

2. Гетерогамия (гетеро - хар хил) - жинсий қўшилишда шакли ва катталиги турлича бўлган гаметалар иштирок қилади. Гетерогамия кўпчилик сув ўтларида учрайди.

3. Оогамия (ооп - тухум хужайра) - қўшилиш жараёнида иштирок қилаётган гаметалардан бири хивчинларга эга бўлмайди, шакли овалсимон ёки думалоқ бўлиб ҳаракатланмайди. Бу гамета тухум хужайра деб аталди. Иккинчи гамета кичик ва ҳаракатчан бўлиб, катта ядро ва хивчинга эга булади. Бу гамета сперматозоид деб номланади. Оогамия ўсимликлар орасида энг кенг тарқалган жинсий қўшилиш усулидир.

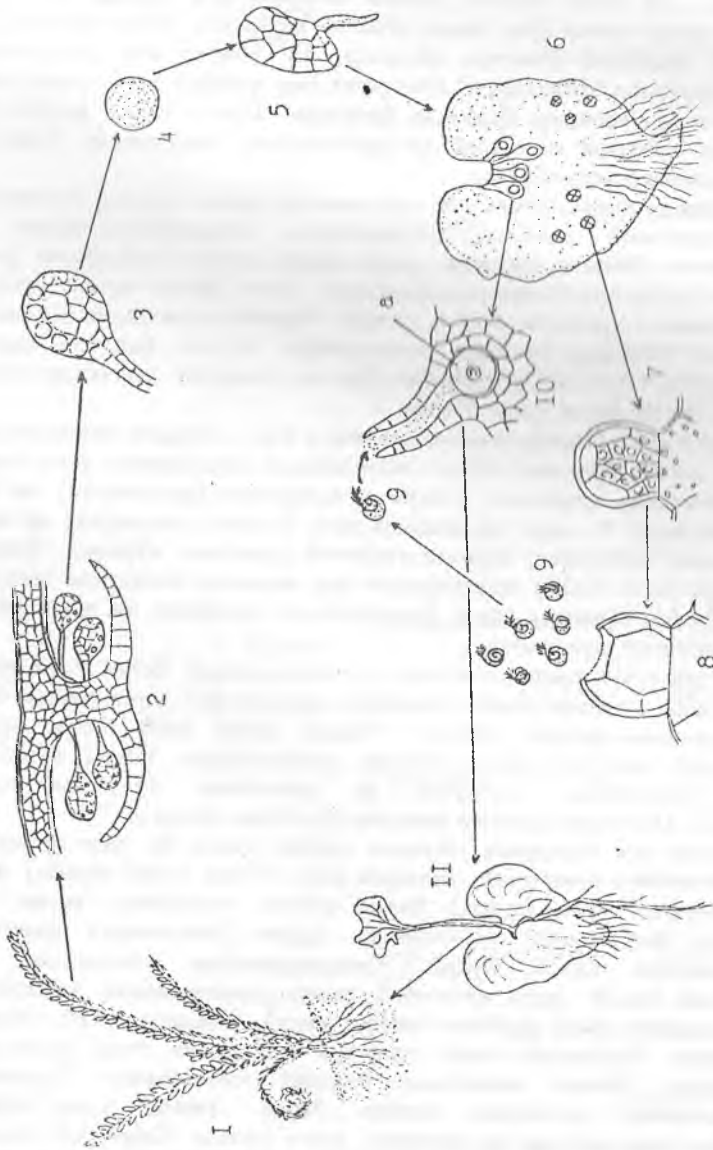
Оогамиянинг биологик аҳамияти қуйидагилардан иборат:

- Тухум хужайрада зиготанинг кейинги ривожланиши учун зарур озиқ моддалари тўпланган бўлади;
- Тухум хужайранинг ҳаракатчанмаслиги ички уруғланиш жараёни амалга ошириш учун имкон ярағати;
- Эркаклик гаметаси кичик ва кўп сонда бўлиши жинсий жараёни тўлароқ амалга ошишига хизмат қилади.

ЎСИМЛИКЛАРДА НАСЛАР ГАЛЛАНИШИ

Маълумки, жинсий қўшилиш жараёнида иккита гамета (урғочи ва эркек гаметалари) қўшилиб, зигота ҳосил бўлади. Аммо зиготада хромосомалар сони икки марта ортиб кетмайди, чунки гаметалар ўзларида хромосомаларнинг гаплоид (n) тўплами сақлайди, ҳосил бўлаётган зигота эса диплоид ($2n$) тўпламига эга бўлади. Бунинг сабаби шуки, гулда жинсий гаметаларни ҳосил қилувчи археспориал хужайралар мейоз бўлинишга учрайди натижада ҳосил бўлаётган хужайралар гаплоид (n) тўпламга эга бўлади. Бу ерда биз ўсимликнинг жинсий қўнайишида хромосомалари гаплоид (n) ва диплоид ($2n$) тўпламли хужайраларнинг бир-бири билан навбатлашиб турганини кўрамиз. Агар организм хромосомалари гаплоид тўпламли хужайралардан ташкил топган бўлса гапобионт (гаплос-якка, бионт-тирик мавжудот) индивид, агар хромосомалари диплоид тўпламли хужайралардан ташкил топса дипобионт (диплос-қўш) индивид деб аталади. Кўпчилик ўсимликларда зигота, майса, вояга етган ўсимликлар диплобионтлар бўлиб, ўсимлик ривожланишининг бу давлари диплофаза дейилса, спора, ўсимталар ва улардан ҳосил бўлган гаметалар гапобионт ҳисобланиб, бу даврлар гаплофаза деб аталади.

Ўсимлик ҳаётида гаплофаза ва диплофаза доимо навбатлашиб, туради, бу ўз навбатида гапобионт ва диплобионт индивидларнинг навбатлашиб туриши кўринишида намоён бўлади. Бу жараёнга насларнинг галланиши деб аталади. Наслларнинг галланишини папоротник мисолида кўриб чиқамиз (4-расм). Ўзбекистон шароитида хоналарда ўстириладиган папоротник диплобионт индивиддир. Унинг барглари орқа тамонида сорус деб аталувчи спорангийлар тўплами жойлашган бўлади. Спорангийда спороген тўқима хужайрасидан (спора ҳосил қилувчи оналик хужайра, археспориал хужайра) мейоз бўлиниш



4-расм. Папоротникнинг ҳаётий шикли: I-спорофит ўсимлиги; 2-споруснинг кўндаланг қесиги; 3-спорангий; 4-спора; 5-споранинг ўсиши; 6-гамегафит усимлиги; 7-8-антеридий; 9-сперматозоидлар; 10-архегоний; а-тухум ҳўмлаша; II-спорофит майса.

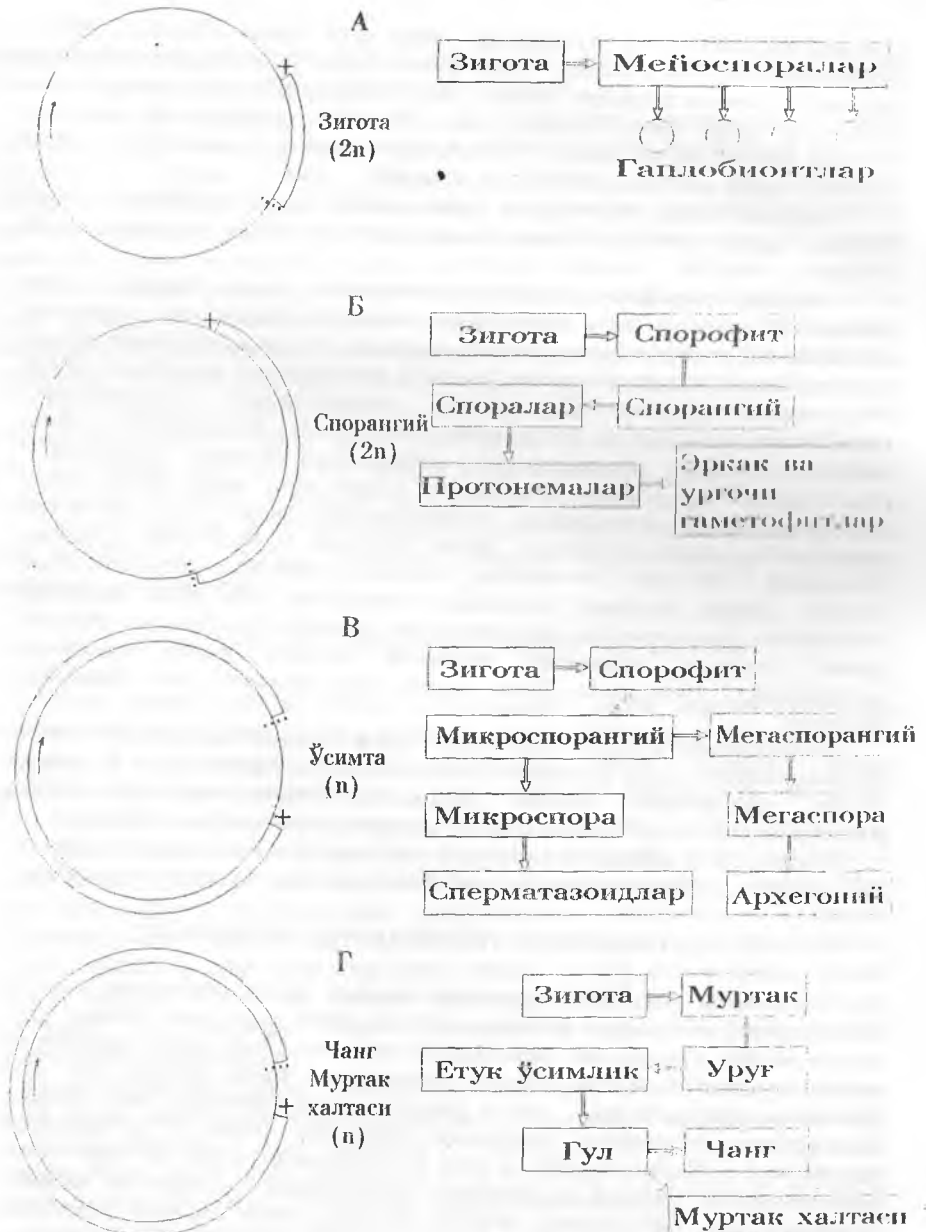
билан 4 та мейоспора ҳосил бўлади. Мейоспора-гаплобионтдир. Мейоспора ташқи томонидан икки қаватли пўст билан ўралади. Спорангий ёрилаганда споралар ташқарига чиқиб, ҳаво оқими ёрдамида тарқалади. Спора (мейоспора) лар ҳосил қилувчи ўсимлик спорофит деб аталади. Спора қулай шароитга тушгач митоз йўли билан бўлиниб катталиги 1см атрофида бўлган юраксимон шаклдаги ўсимтага айланади. Бу ўсимта ҳам гаплобионтдир. Ўсимтада илдишлар бўлмайди. У субстратга бир қаторли хужайрадан ташкил топган ипчалар-ризоидлар ёрдамида бирикади. Ўсимта яшил рангда бўлиб, унинг орқа тамонида антеридий ва архегонийлар шаклланади. Уларда эса жинсий гаметалар ҳосил бўлади.

Антеридийда ҳосил бўлган сперматозоидлар сувли муҳитда антеридийдан чиқиб, архегоний томонга ҳаракатланиди. Сперматозоидлардан бири архегонийнинг бўйичча қисмидан сузиб кириб, унинг қолбасимон қисмида жойлашган тухум хужайрани уруғлантиради. Ҳосил бўлган зигота митоз йўли билан бўлиниб, муртакни ҳосил қилади. Муртак-диплобионт индивиддир. Ундан янги спорофит ўсимлик ривожланади. Муртак биринчи вақтларда ўсимта ҳисобига яшаса, кейинчалик барглар чиқариб, мустақил озиклана бошлайди, ўсимта бўлса ҳалок бўлади.

Папоротникда диплофазадан гаплофазага ўтиш чегараси мейоспора ҳосил қилиниши (мейоз бўлиниш) бўлса, гаплофазадан диплофазага ўтиш чегараси жинсий гаметалар бўшилиши (тухум хужайранинг уруғланиши) ва зигота ҳосил бўлишидир. Бу ерда биз жинссиз насл (диплоид спорофит) ва жинсий насл (гаплоид гаметофит) ларнинг галланиб туришини кўрамиз, чунки ҳар бир индивид ўзига ўхшаш индивидларни бир авлоддан кейингина ҳосил қила олади. Қуйидаги 5-расмда турли ўсимликларда гаплофаза ва диплофазанинг галланиш чизмаси кўрсатилган.

Кўпчилик сувўтларида гаплофаза устунлик қилади. Вояга етган индивид гаплобионтдир. Ўсимлик фақат зиготалик давридагина диплофазада бўлади. Зигота ривожланишининг кейинги этапида мейоз йўли билан бўлиниб, мейоспорадан янги гаплобионт индивид ривожланади. Шунини айтиб ўтиш керакки, сувўтларида гаплофаза ва диплофаза мунтазам равишда галланмайди. Сувўтлари кўпинча жинссиз йўл билан кўпаяди.

Мохларда ҳам гаплофаза устунлик қилади. Аммо бу ерда наслларнинг доимий галланиши кузатилади. Жинссиз насл (спора ҳосил қилиш) жинсий насл (гаметалар ҳосил қилиш) билан албатта галланиши керак. Эҳрак ўсимликдаги антеридийда сперматозоид, урғочи ўсимликдаги архегонийда тухум хужайра ҳосил бўлади. Сперматозоидлар стилгандан кейин антеридийдан чиқиб, сувда архегоний тамон ҳаракатланади ва архегоний бўйиччаси орқали унинг қоринча қисмига кириб, у ердаги тухум хужайрани уруғлантиради. Уруғланган тухум хужайра ёки зигота тезда парда билан ўралиб олади. Зигота диплобионт индивид ҳисобланади. Ўсимлик ўз ривожланишининг диплофаза этапига ўтади. Зигота тезда бўлиниб, спорофитни (банд чаноқли спорогоний) ҳосил қилади. Спорофит гаметофит ҳисобига озикланади, шунинг учун у гаметофитга қарамдир. Спорогонийда



5-расм. Ўсимликларда гаплофаза ва диплофаза галланishi: А-сув ўтларида; Б-мохларда; В-плаунларда; Г-урғочли ўсимликларда;-мейоз бўлиниши; +-қўшилиш жараёни.

жойлашган археспориал хужайралар мейоз йўли билан бўлиниб, кўплаб мейоспораларни хосил қилади. Хосил бўлган спора ўзида хромосомаларнинг гаплоид тўпламини сақлайди, шунинг учун у гаплофазанинг бошланганлигини кўрсатади. Спора митоз бўлиниш орқали кўпайиб, протонема деб аталувчи ипсимон ўсимта хосил қилади. Протенемада куртақлар хосил бўлиб, ундан урғочи ва эркак мох ўсимликлари ривожланади.

Папоротникларда эса юқорида курганимиздек спорофит (жинсиз насл) устулик қилиб, гаметофит (жинсий насл) кичкина ўсимта сифатида намоён бўлади.

Плаушлар спорофити (масалан селлагинеллада) майда баргли ўтсимон ўсимлик бўлиб-диплобионт индивиддир. Спорофит ўсимликнинг новдалари стробилла деб аталувчи бошоқсимон кўринишдаги спорофиллар тўшмаи билан тугайди. Спорофилларнинг ташқи тамонида спорангийлар жойлашган бўлиб, бу спорангийларнинг айримларида микроспоралар (микро-кичик), айримларида мегаспоралар (мега-йирик) хосил бўлади. Микроспоралар хосил қилувчи спорангий - микроспорангий, мегаспоралар етилувчи спорангий - мегаспорангий деб аталади. Микроспора ўлчами анча кичик бўлиб, ундан эркаклик ўсимтаси ривожланади. Мегаспорангийда фақат 4 дона мегаспора ривожланиб, улардан келажакда урғочи ўсимталар хосил бўлади. Эркаклик ўсимтасида (эркаклик гаметофити) хивчинли гаметалар-сперматозоидлар етилади. Урғочи ўсимтада (урғочилик гаметофити) бир нечта архегоний шаклланади. Сувли мухитда сперматозоидлар эркаклик ўсимтасидан ажралиб, урғочи ўсимтада жойлашган архегоний ичидаги тухум хужайрани урулантиради. Янги хосил бўлган зигота тезда бўлиниб, янги ўсимликка айланади.

Плаушларнинг жинсий кўпайишида турли хилдаги спораларнинг хосил бўлиши, улардан айрим гаметофит ўсимталарнинг ривожланиши ва бу орқали четдан урулганишни амалга оширилиши мумкинлиги ўсимликлар эволюциясидаги асосий йўналишлардан бирини тушинишга ёрдам беради.

Уруғли ўсимликларда эса спорофит гаметофитдан тамоман устун туради. Гаметофит (гапобионт) реакцияланиб кетиб, мустақил ҳолда яшай олмайди.

ЎСИМЛИКЛАРНИНГ УРУҒ ЁРДАМИДА КўПАЙИШИ

Ўсимликлар дунёсининг жуда катта қисмини ташкил қиладиган очик ва ёпиқ уруғли ўсимликларда кўпайиш элементи бўлиб спора эмас, балки уруғ хизмат қилади. Уруғлар она ўсимликда кўплаб хосил бўлиб, ундан ажрагандан кейин янги она ўсимликка ўхшаш индивидларни хосил қилади. Уруғ она ўсимликка уруғкуртақдан - шакли ўзгарган мегаспорангийдан хосил бўлади. Уруғкуртақда археспориал хужайрадан мейоз йўли билан 4 та мегаспора шаклланади. Мегаспораларда 3 таси редукцияланиб кетиб, 1 таси митоз бўлиниш орқали муртақ халтачасини хосил қилади. Бу ерда биз мохлар, папоротниклар, плаушлардан фарқли ўлароқ, хосил бўлган мегаспора

мегаспорангийдан ажралиб кетмай, балки унинг ичида ривожланишни давом эттириб, ургочи гаметофитга айланишини кўрамиз.

Уруғли ўсимликлар учун яна энг характерли хусусиятлардан бири уруғланиш жараёни учун сувли мухит талаб қилинмайди. Уруғланиш жараёни уруғкуртак ичида содир бўлади. Бунинг учун эса чангчида (микроспорангийда) хосил бўлган чанг (эркаклик гаметофити) ичида уруғкуртак жойлашган уруғчи тумшукчасига келиб тушиш керак. Бу ходиса чангланиш деб номланиб, турли воситалар (шамол, ханарот, қушлар) ёрдамида амалга оширилади. Чанг ўзидан чанг найчаси деб аталувчи найча хосил қилади. Бу найча ичида спермийлар ҳаракатланиб, уруғкуртак ичида жойлашган муртак халтаси томон беради ва тухум хужайрани уруғлантиради. Уруғланиш жараёни ўтгандан кейин уруғкуртак уруғга айлана бошлайди.

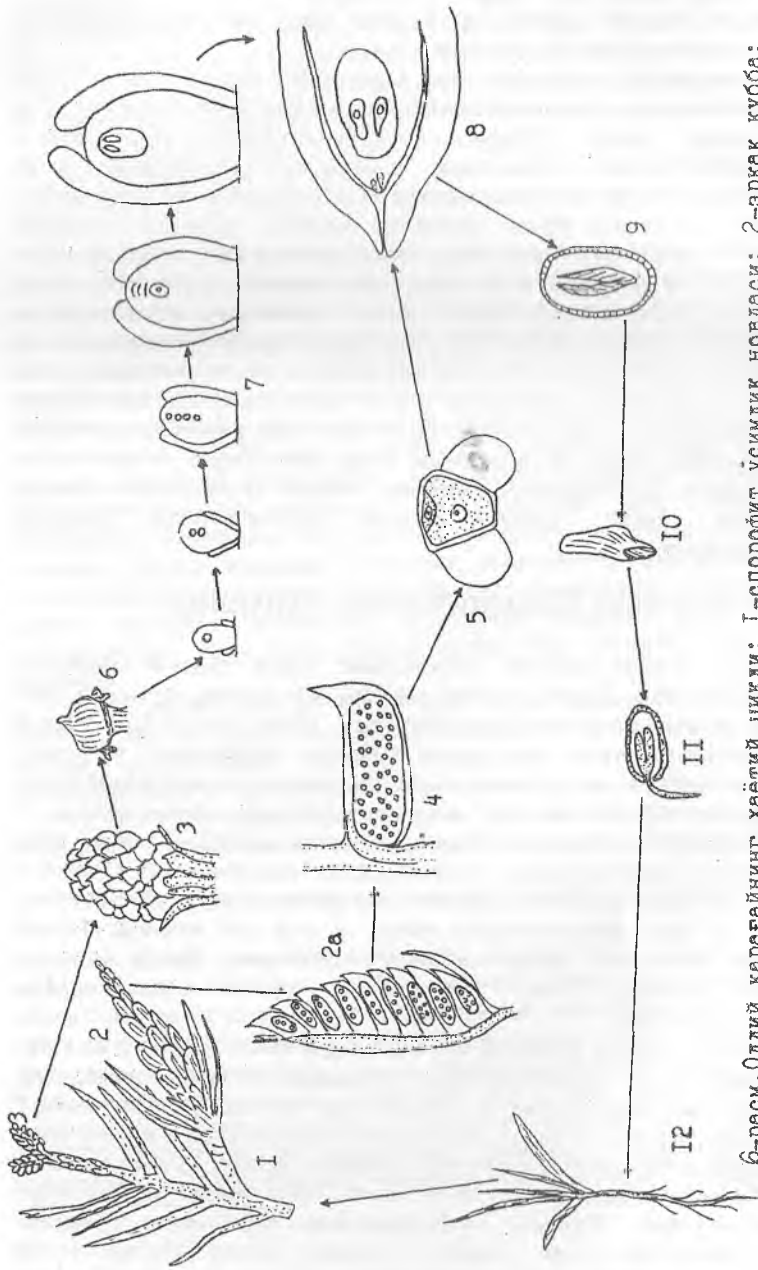
Уруғ ёрдамида кўпайишнинг яна бир афзаллиги шунки, уруғ ичида муртак жойлашган бўлиб, у тайёр запас озука модда билан таъминланган бўлади. Бундан ташқари уруғ пўсти кўп ўсимликларда жуда яхши ривожланган бўлиб, муртакни турли ташки мухит таъсирларидан химоя қила олади.

Ўсимликларнинг уруғ ёрдамида кўпайиши жинсий кўпайишнинг алоҳида тури ҳисобланади, чунки уруғнинг ичидаги муртак-жинсий кўшилиш жараёни махсулотидир.

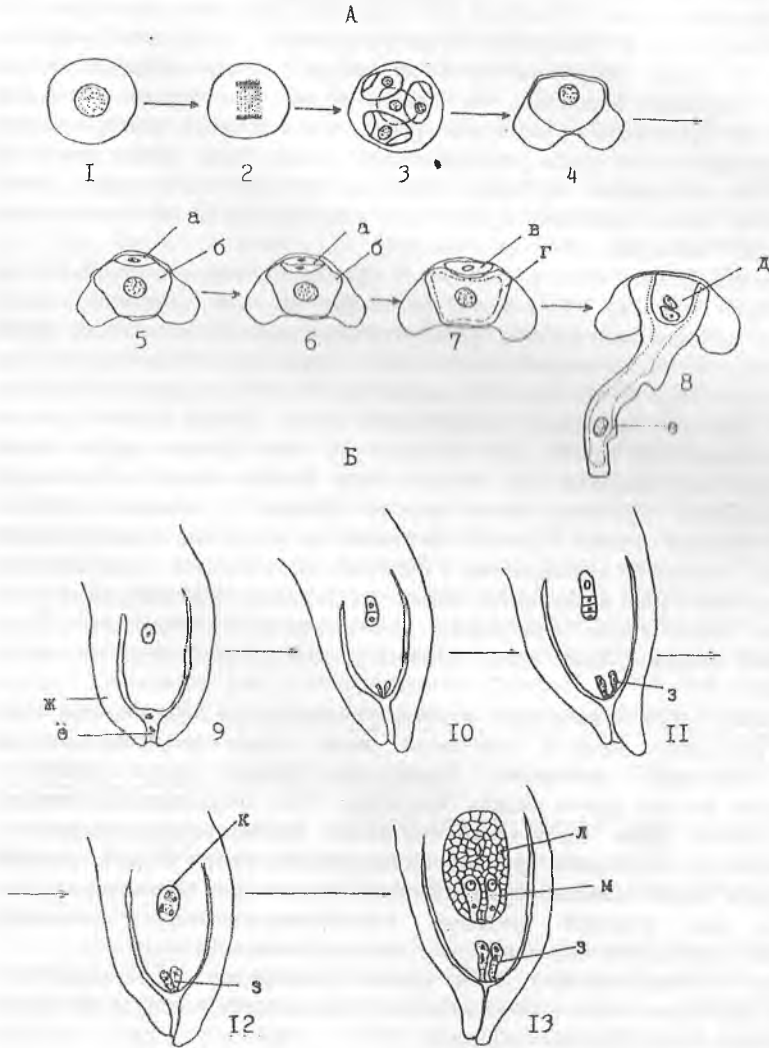
ОЧИҚ УРУҒЛИ ЎСИМЛИКЛАРНИНГ КўПАЙИШИ

Очиқ уруғли ўсимликларнинг кўпайишини оддий карағай ўсимлиги мисолида кўриб чиқамиз. Оддий карағай дарахти 400 йилдан ортиқроқ хаёт кечиради. У 30-40 ёшидан бошлаб уруғ ёрдамида кўпая бошлайди. Оддий карағай новдасида эркаклик ва ургочи қуббалар шаклланади (6-расм). Эркаклик қубба новдага зич спирал ҳолда жойлашган микроспорофиллар тўпламидан иборат бўлиб, ҳар бир микроспорофилнинг ички томонида 2 тадан микроспорангий жойлашган бўлади. Микроспорангийда мейоз йўли билан археспориал хужайралардан микроспорилар ривожланади (7-расм). Микроспора икки қаватли пўстга (ташки пўст-экина, ички пўст-интина) ўралган бўлиб, бу пўст шакллангандан кейин, у чанг деб аталади. Оддий карағай чангида экина ва интина оралигида бўшлиқлар бўлиб, бу хаво қопчиқлари деб аталади. Хаво қопчиқлари чангнинг хаво орқали тарқалишини таъминлайди.

Оддий карағайда ургочи қуббалар ёш новдаларда хосил бўлиб, у ҳам зич спирал ҳолда жойлашган мегаспорофиллар тўпламидан ташкил топган. Ҳар бир мегаспорофилнинг ички томонида 2 тадан уруғ куртак (мегаспорангий) тараққий этади. Уруғкуртак нуцеллус деб аталувчи марказий қисм ва ўни ўраб турувчи уруғкуртак қобиғи-интегументлардан тузилган бўлади. Уруғкуртакнинг тепа қисмида интегументлар орасида бўшлиқ қолиб, бунга микросиле ёки чанг найи йўли деб аталади. Нуцеллус хужайраларидан бири мейоз бўлиниш орқали 4 та мегаспора хосил қилади (7-расм). Хосил бўлган 4 та мегаспорадан 3 таси тезда халок бўлиб кетади, 1 таси эса ривожланиб



6-расм. Оддий қарағайнинг ҳаётӣ цикли: I-спорофит ўсимлик новдаси; 2-эркак қубба; 2a - эркак қуббанинг кўндаланг кесиги; 3-урғочи қубба; 4-микроспорогий; 5-чанг; 6-тангача уруғқуртаклари билан; 7-уруғқуртакнинг ривожланиши; 8-архегоний тухум хужайра билан; 9-10 -уруғ; II-унмётган уруғ; I2-ён спорофит майса.



7-расм. Оддий қарағай ўсимлигида эркеклик (А) ва урғочи (Б) гаметаларнинг ривожланиши: 1-3-микроспорогенез; 4-7-чангнинг ҳосил бўлиши; 8-усаётган чанг найчаси; 9-II-мегаспорогенез; 12-13-эндосперм ва архегонийнинг ҳосил бўлиши; а-проталлиал хужайра; б-микроспора; в-антеридиал хужайра; г-вегетатив хужайра; д-е -чанг найчасидаги сперматоген ва вегетатив ядро; ж-интегумент; з-чанг найчаси; к-л -сперм; м-архегоний.

бирламчи эндоспермга айланади. Бирламчи эндосперм хужайралари ўзида хромосомаларнинг гаплоид тўпламини (n) сақлайди. Бирламчи эндосперм - бу урғочи гаметофитдир. Эндосперм хужайраларининг микропиле томонига жойлашган 2 таси архегонийларга айланади. Архегонийларда тухум хужайралар шакллана бошлайди. Бу вақтга келиб чанг ядроси кетма-кет бўлиниб, 2 та проталлиал хужайрани (проталлиал-ўсимта) ҳосил қилади. Аммо бу хужайралар тез орада редукцияланиб кетади. Чанг ядроси яна 2 га бўлиниб, кичик антеридиал ва йирик сифоноген хужайрага айланади. Демак оддий карағай чанги эркаклик куббасидан ажралаётган 2 та хужайрадан иборат бўлади. Чанг-эркак гаметофит наслдир.

Чанг урғочи куббага тушгач, микропиле орқали архегонийга кириб бориш учун сифоноген хужайра чўзилиб ўса бошлайди ва чанг пайчасини ҳосил қилади. Чанг пайчаси ўсиб кириб, нуцеллусга бирикади. Бу ерда шуни айтиб ўтиш керакки, чанг ланиш жараёнидан кейин то уруғ ланиш жараёнигача бир йилдан ортиқроқ вақт ўтади, чунки бу даврда урғочи куббада фақат мегаспора шаклланган бўлади. Чанг ланиш жараёнидан кейин кизғиш рангли урғочи кубба тангачалари бир-бирига зич ёпишади ва чанг урғочи кубба ичида қолади. Уруғ ланиш жараёни эса келгуси ёзда амалга ошади. Уруғ ланиш жараёни кетаётган куббалар яшил рангда бўлади. Уруғ ланиш олдида антеридиал хужайра иккига бўлиниб вегетатив ва генератив хужайраларни ҳосил қилади. Генератив хужайра яна 2 бўлиниб спермийларни ҳосил қилади. Бу орада чанг найи ўсиб архегонийга етади. Спермийлар чанг найдан чиқади ва улардан бири тухум хужайрани уруғ лантиради, иккинчиси бўлса редукцияланиб кетади. Демак оддий карағайда уруғ ланиш уруғ куртак ичида содир бўлади.

Уруғ ланган тухум хужайрадан муртак ривожланади. Муртак спорофит наслдир. Уруғ куртак ичидаги эндосперм запас озуқа сифатида муртак томонидан истеъмол қилинади. Уруғ куртак қобиғи уруғ қобиғига, уруғ куртакнинг ўзи эса уруғга айлана бошлайди. Кеч кузда уруғ лар етилади. Бу даврда урғочи кубба тангачалари ёғочланиб, оч жигар ранга киради. Кубба тангачалари очилганда уруғ лар ташқарига тўкилади. Оддий карағай ўсимлиги уруғи келиб чиқишга кўра мураккаб тузилмадан иборатдир, чунки уруғ пўсти она ўсимлик ҳосиласи ҳисобланса, эндосперм гаплоидли гаметофитдан, муртак эса янги диплоидли зиготадан ҳосил бўлади.

Бу гуруҳ ўсимликларининг очиқ уруғли ўсимликлар деб номланишга сабаб шуки, уруғ куртак мегаспорофилларнинг орқа томонида очиқ жойлашган бўлиб, ҳеч нарса билан ўралмаганлигидир.

ЁПИҚ УРУҒЛИ ЎСИМЛИКЛАРНИНГ КЎПАЙИШИ

Ёпиқ уруғли ўсимликларда асосий кўпайиш органи бўлиб гул хизмат қилади. Уларда уруғ куртаклар гулнинг марказида жойлашган уруғчи ичида ривожланади. Ёпиқ уруғли ўсимликлар гулли ўсимликлар ҳам деб аталади.

Гулнинг тузилиши ва функцияси.

Гул ёпиқ уруғли ўсимликларнинг асосий қўлайиш органи бўлиб, келиб чиқишига кўра шакли ўзгарган, қисқарган новдадир. Гул барг қўлтигида гулкуртақдан ҳосил бўлади. Гуллар шаклан турли - туман бўлишига қарамай асосан қуйидаги қисмлардан иборат бўлади (8-расм): гулбанд, гул ўрни, гулкоса, гултож, чангчи ва уруғчи.

Гулбанд узун ёки қисқа бўлиши мумкин. Агар гулда гулбанд жуда қисқариб кетган бўлса, бандсиз ёки ўтроқ гул дейилади. Гулбанднинг охири гул ўрни билан тугайди. Гул ўрни ясси, ботиқ ёки қабариқ холатларда учрайди. Гул ўрнига ташқи томонидан косача-барглар бирикади. Косачабарглар туплами гулкоса деб аталади. Улар кўпчилик холларда яшил рангда бўлади. Косачабарглардан кейинги қаторда турли рангларда бўлувчи тожбарглар жойлашади. Агар гулда ҳам гулкоса, ҳам гултож булса, бундай гуллар қўш гулқўрғонли деб аталади. Айрим гулларда гулкоса ва гултожлар бир хил рангда бўлиб, бу холатда оддий гулқўрғонли гул дейилади. Баъзи ўсимликларда гулқўрғон бўлмайди, чунки косачабарглар ва гултожлар редукцияланиб кетган бўлиб, бундай гуллар қўрғонсиз гуллар деб номланади.

Косачабарглар гулқўрғоннинг ташқи доирасида жойлашиб, тожбаргдан рангининг яшиллиги ва хажмининг кичикроқ бўлиши билан ажралиб туради. Косачабарг четларининг қўшилиб кетган ёки кетмаганлигига қараб, гулкосалар туташбаргли ва айрим баргли гулкосаларга ажратилади.

Гултож ёки тожбарглар туплами гулқўрғоннинг ички қаватида жойлашиб, турли рангларда бўлади. Одатда гултожнинг катталиги гул катталигига тўғри келади. Гултожлар ҳам тожбаргларнинг қўшилиб ўсган ёки ўсмаганлигига қараб туташбаргли ва туташмаган гултожларга ажратилади. Гултожлар турли шаклларда учрайди.

Гулқўрғоннинг бор-йўклиги, унинг тузилишига кўра гуллар қуйидаги хилларга бўлинади:

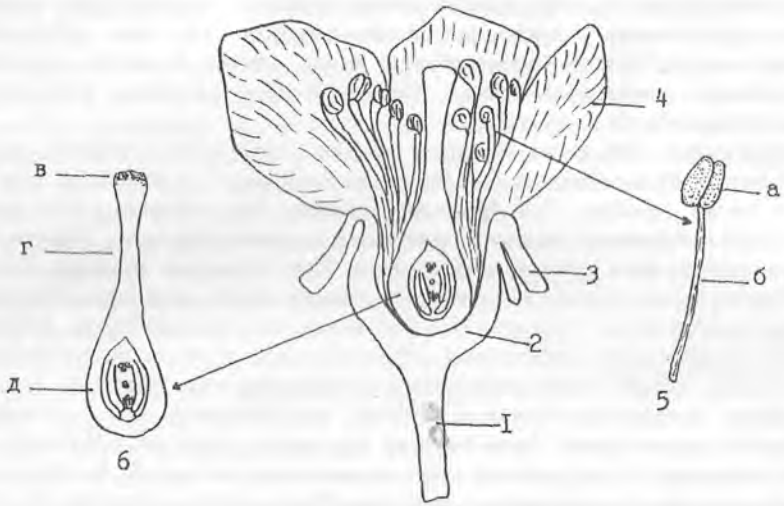
-гаплохламид (оддий гулқўрғонли) гуллар (магнолия, лолалар, пиёзгуллилар, бойчечак, марваридгул, шўра, лавлаги, наша, отқулоқ ва х.к.);

-диплохламид (қўш гулқўрғонли) гуллар (гулли ўсимликларнинг жуда кўпчилиги бундай гулларга эга);

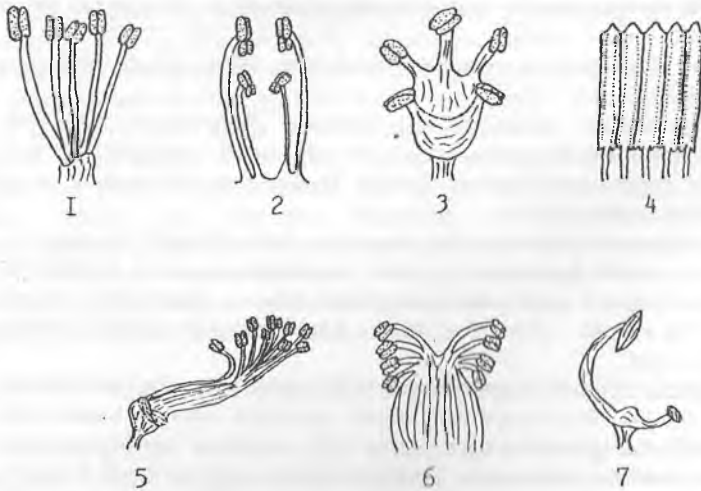
-апохламид (қўрғонсиз) гуллар (тол, момикгул, қиёқ ўт ва бошқалар)

Гулқўрғоннинг асосий функцияси гулнинг марказий қисмида жойлашган чангчи ва уруғчини ташқи муҳит таъсирларидан химоя қилишдир. Бундан ташқари, гул очилгандан кейин гултож хашаротларни жалб қилиш вазифасини ижро этади.

Айрим ўсимликлар гулида тожбарглар сони ортиб кетиши ходисалари кузатилади. Бу кўпинча чангчиларнинг, айрим холларда уруғчиларнинг ҳам тожбаргларга айланиши туфайли юзага келади. Бу ходисага тожбаргларнинг серқаватлиги (махровость) дейилади. Тожбаргларнинг серқаватлиги атиргул, пион, қўнғир, чиннигул ўсимликларида кўриш мумкин. Ўсимликларнинг бу хусусиятидан фойдаланиб атиргул, чиннигул, пионларнинг хушманзара ва чиройли навлари яратилмоқда.



8-расм. Гулнинг тузилиши: 1-гул банди; 2-гул ўрни; 3-гулкоса; 4-гултож; 5-чангчи; 6-уруғчи; а-чангдон; б-чанг ипчаси; в-тумшукча; г-устунча; д-туғунча.



9-расм. Андроцейнинг тузилиши: 1-лола; 2-ялпис; 3-тизмагул; 4-кунгабоқар; 5-ширинмия; 6-полигала; 7-маврак.

Гул қисмларнинг жойланиши. Гул қисмлари гул ўрнига маълум қонуният асосида бирикади. Кўпчилик гулларда гул аъзолари доира бўлиб жойлашади. Айниқса 4 доирали (тетрациклик) ва 5 доирали (пентациклик) гуллар кўпроқ учрайди. 4 доирали гулда (М-н: лабгулдош, итузумдош, гавзабондошларда ва бошқаларда) гул қисмлари қуйидаги тартибда жойлашади: гулкоса - 1 доира; гултож - 1; чангчилар - 1; уруғчи - 1; 5 доирали гулда (М-н: чипнигулдош, герандошларда) чангчилар 2 доирада ўрнашган бўлади.

Ўсимликлар гулида доиралар сони 1 дан 16 тагача бўлиши мумкин. Ҳар бир доирада маълум сондаги гул аъзолари жойлашади. Бир паллали ўсимликларда кўпчилик холларда 3 тадан, икки паллалиларда 5 тадан, камроқ холларда 2 ёки 4 тадан гул аъзоларини жойланиши кузатилади.

Айрим ўсимликлар (айниқтовондош, магнолиядошларда) гулида гул аъзолари спирал ҳолда жойланади. Бундай гуллар ациклик (а-инкор маъносида) гуллар деб аталади. Баъзи айниқтовонларда косачабарг ва тожбарглар доира шаклда ўрнашган бўлиб, чангчилар ва уруғчи спирал ҳолда бирикади. Бундай гул гемициклик (геми-ярим) гул деб номланади.

Гул қисмларининг, айниқса гулкоса ва гултожларининг тузилиши шаклига ва гул ўрнида жойланишга қараб гуллар қуйидаги хилларга ажратилади.

- актиноморф (тўғри) гул. Косачабарг ва тожбарглари бир хил шаклда ва катталиқда бўлиб, бир хил масофада гул ўрнида жойлашади. Бу гулдан тенг қисмларга бўладиган бир нечта симметрия текислиги ўтказиш мумкин (М-н: карамдошлар, раъногулдошлар, лоладош, гузадошлар ва х.к.)

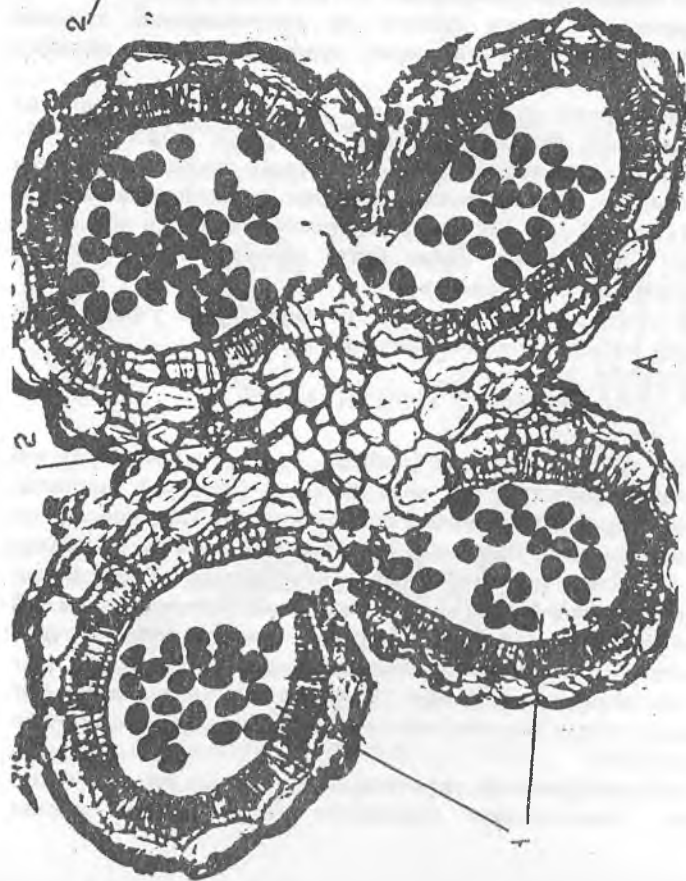
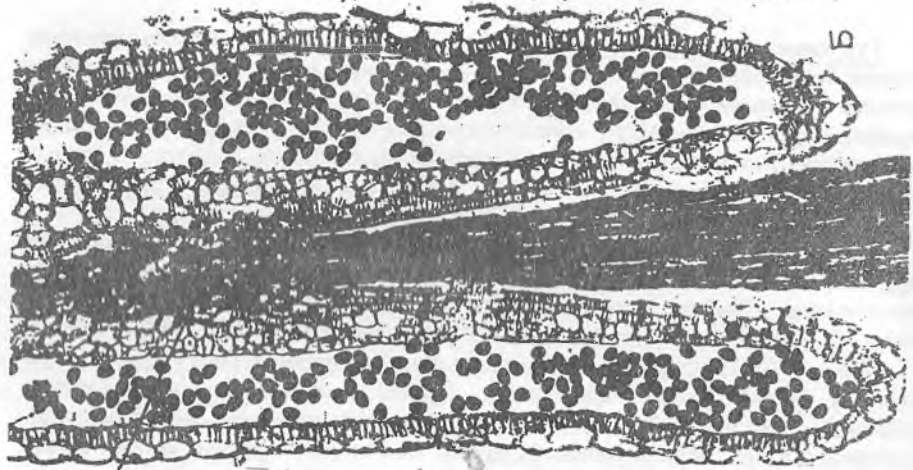
- зигоморф (қийшиқ) гул. Косачабарг ва тожбарглари бир шаклда ва катталиқда бўлмайди. Бу гуллардан фақат битта симметрик юза ўтказиш мумкин (М-н: дуккакдошлар, лабгулдошлар).

- асимметрик (нотўғри) гул. Бундай гул шойи гулда учраб, ундан бирорта ҳам симметрик текислик ўтказиб бўлмайди.

АНДРОЦЕЙ ТУЗИЛИШИ

Гулдаги чангчилар тўплами андроцей (andros - эркак, oikos - уй) деб аталади. Гулда биттадан (шойи гул) бир неча юзтагача (атиргул) чангчилар бўлиши мумкин. Чангчилар гулда 3-доирани ташкил қилади. Улар спирал ёки доира ҳолда жойланиши мумкин. Чангчилар сони ҳар бир оила ва туркумлар учун доимий бўлади (9-расм). Чангчи кўпинча чангчи ипидан ва чангдондан ташкил топади. Чангчи ипининг чангдонга бириккан жойи боғловчи қисм деб аталади. Чангчи ипи узун ёки қисқа бўлиши мумкин. Чангдон икки қисмдан иборат бўлиб, бу қисмлар текалар деб номланади. Ҳар бир тека ўзида чанг халталарини (чанг камераларини) сақлайди (10-расм). Бу халталарида чанг етилади. Чанг халталари шакли ўзгарган микроспорангийлардир, чангчи бўлса микроспорофил гомологидир.

Чангчилар гул ўрнида бўртмалар сифатида пайдо бўлади ва аста-секин шакллана бошлайди. Онтогенезнинг бошланғич босқичларида чангдон



10 — расм. Чангоннинг кўндаланг (А) ва узунасига (Б) кесиги:
 1 — чанг халталари; 2 — боғловчи қисм.

эпидермис билан ўралган бир хил хужайралардан тузилади. Кейинчалик эпидермис тагидаги хужайралардан бири иккига бўлиниб, ташқи томонга париетал ва ички томонга спороген хужайра ажратади. Париетал хужайра яна бўлиниб, бирламчи париетал қаватни ҳосил қилади. Ривожланишнинг кейинги этапида бирламчи париетал қаватдан чангдон девори шаклланади. Чангдон девори кўпинча 4-5 қаватдан иборат бўлади: эпидермис, эндоцетий, ўрта қават ва тапетум (11-расм).

Эпидермис чангдон деворини ташқи томонидан ўраб турган бир қаватли хужайралардан ташкил топади. Ривожланишнинг дастлабки этапларида унинг хужайралари тўғри формага эга бўлиб, кейинчалик ташқи томондан кутикула билан қопланади. Унинг айрим қисмлари йўғонлашади, айрим ҳолатларда тишсимон кўринишга эга бўлади.

Эндоцетий чангдон деворининг 2-чи қаватини ташкил қилган хужайралар тўнлампидан иборат бўлади. Эндоцетий хужайралари кейинчалик катталаниб, фибрози йўғонлашмалар ҳосил қилади. Бу фиброзли йўғонлашмалар турли шаклларда бўлиб, чанг етилганда чангдон деворининг очилишини таъминлайди (12-расм).

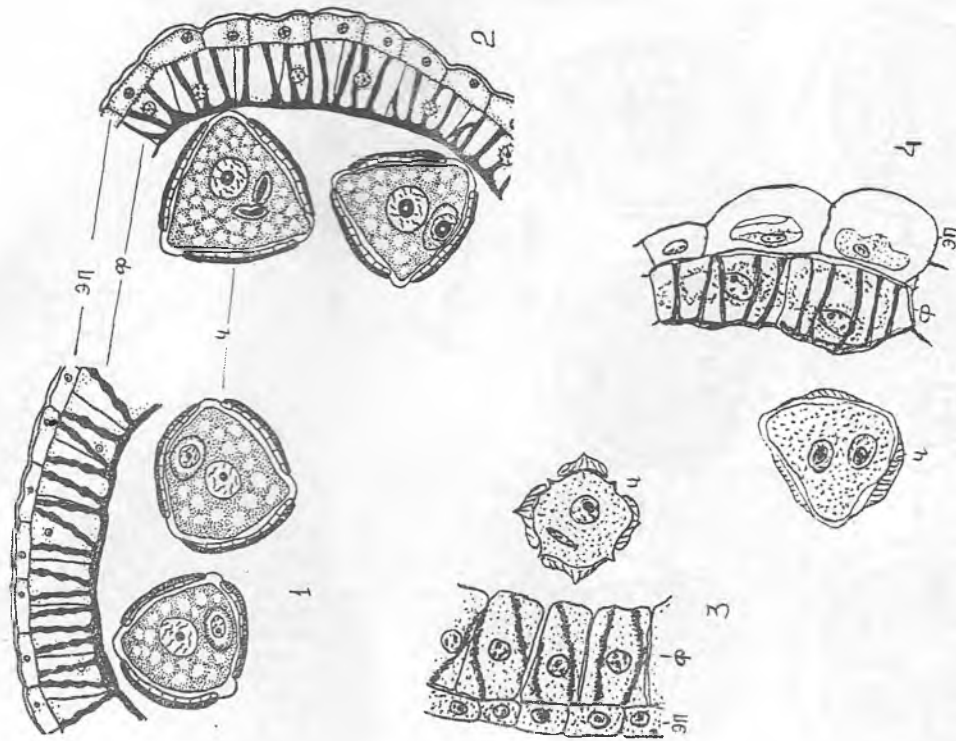
Ўрта қават кўпинча 1-2, айрим ҳолларда 6 қатор хужайралардан тузилган бўлади. Бу хужайралар қавати эфимер бўлиб, чанг етилишига яқин дегенерацияга учрайди.

Тапетум чангдон деворининг энг ички қавати бўлиб, бу бевосита спороген хужайраларни ўраб туради. Тапетум хужайралари ривожланаётган микроспоралар ва чанг хужайралар томонидан озуқа сифатида истеъмол қилинади. Чанг етилишига яқин тапетум ва ўрта қават тамоман редукцияланиб кетади (12-расм).

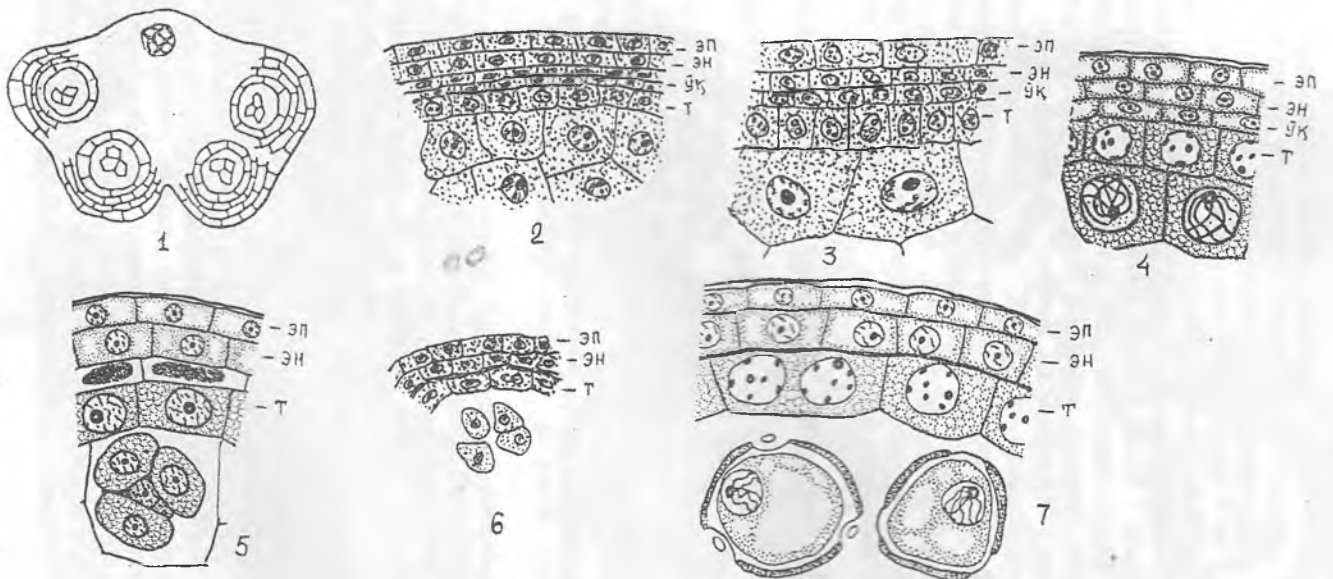
МИКРОСПОРОГЕНЕЗ ВА ЧАНГНИНГ ХОСИЛ БЎЛИШИ

Чанг халтаси ўрта қисмида 1 еки 2 қатор спороген хужайралар жойланган бўлади (13-расм). Чангдон девори шаклланиши билан бирга бу хужайралар ҳам митоз йўли билан бўлиниб, археспориал хужайраларга айланади. Орадан кўп утмай археспориал хужайрада ядро ўлчами катталашади, цитоплазмаси янада қуюқлашади ва унда кўплаб митохондрий ва пропластидалар сақланади. Бу ҳолатдаги археспориал хужайра микроспороцит (микроспоранинг оналик хужайраси) деб аталади. Микроспороцит мейоз йўли билан бўлина бошлайди. Мейоз мураккаб ва ўзига хос бўлиниш бўлиб, бўлиниш натижасида 4 та микроспора юзага келади (14-расм). Бу микроспоралар каллозали қобик билан ўралган бўлиб, микроспоралар тетрадаси деб аталади. Тетрада ҳосил бўлишида бўлинаётган ядролар ўртасидаги тўсиқлар турлича йўллар билан ҳосил бўлади. Шунга қараб тетрада ҳосил бўлишда қуйидаги 3 тип ажратилади:

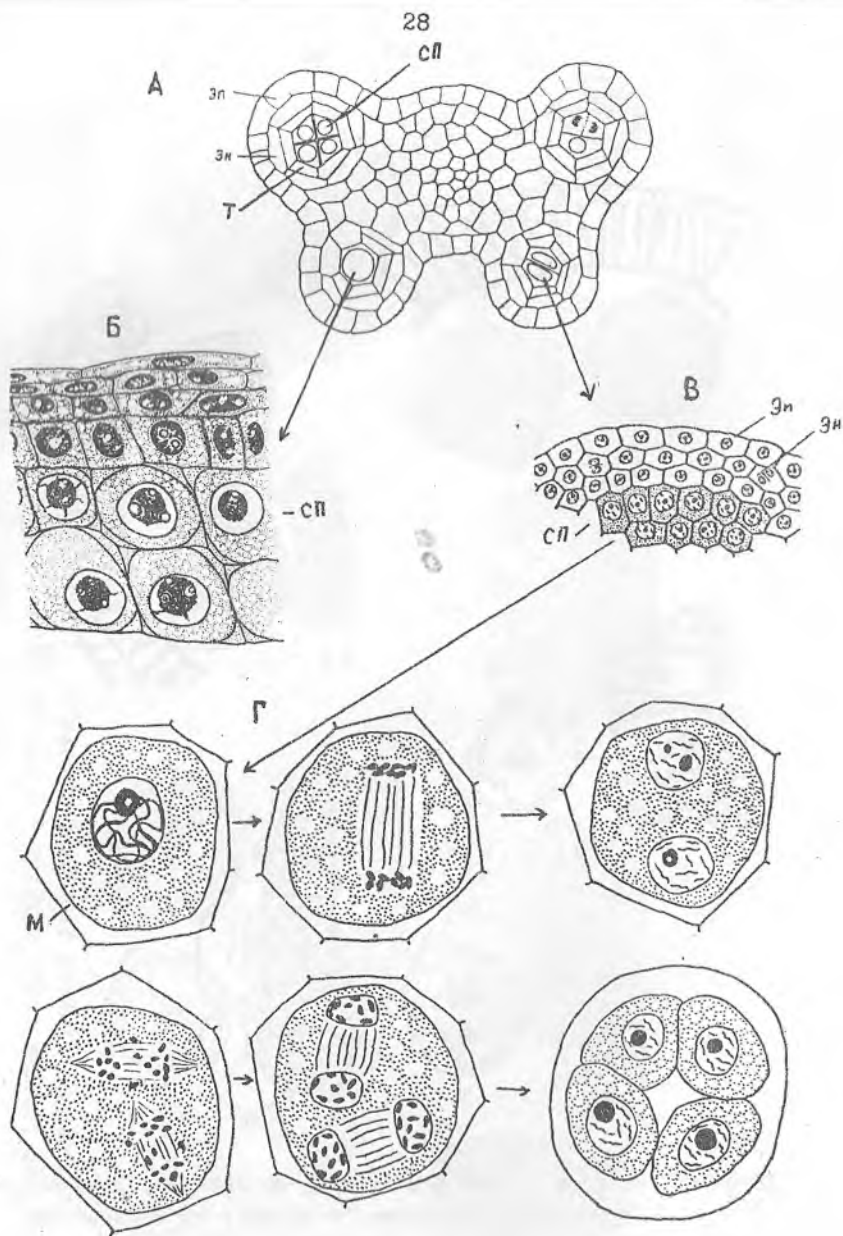
1). Сукцессив тип - бу типда микроспороцитнинг оналик хужайраси ядроси аввал 3 га бўлинади. Бу ядролар қарама-қарши қутбларга бориб, улар ўртасида хужайра қобиги юзага келади. Бундай ҳолатдаги 2 та микроспора



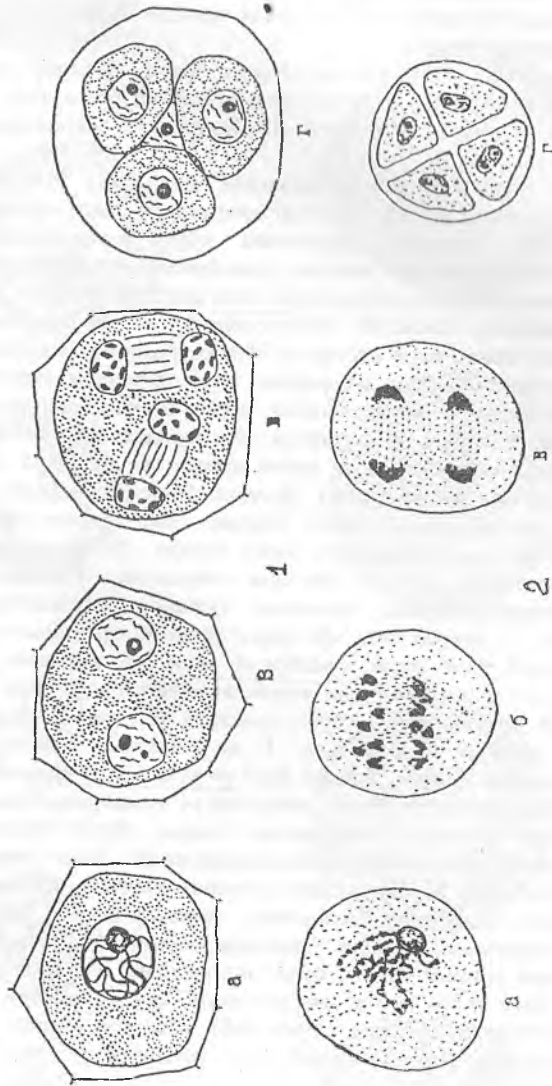
12-расм. Чангдон девори тузилиши: 1-ширинияда; 2-оқ миёда; 3-гулхайрида; 4-лолақиёғалда; Эп-эпидермис; Ф-фирозли қатлам; Ч-чангдоу.



11-расм. Чангдон деворининг тузилиши: 1-Чангдон кўндаланг кесиги; 2-қовумда; 3-бўғдойда; 4,5,7 - меристотрописда; 6 - сулида; Эп-эпидермис; ЭН-эндотей; УҚ - урта қават; Т - талетум.



13-расм. Микроспорогенез: А-чангоннинг кўндаланг кесиги; Б-буғдой чангдони; В-ширинмия чангдони; г-микроспоралар тетрадаси ҳосил бўлиши; Эп-эпидермис; Эн-эндотеций; Т-тапетум; Сп-спороген тўқима хужайралари; М-микроспороцит.



14-расм. Микроспорогенез: 1 - ширинмида; 2 - бундойда; а - профаза; б - анафаза; в - телофаза; г - микроспоралар тетрададан.

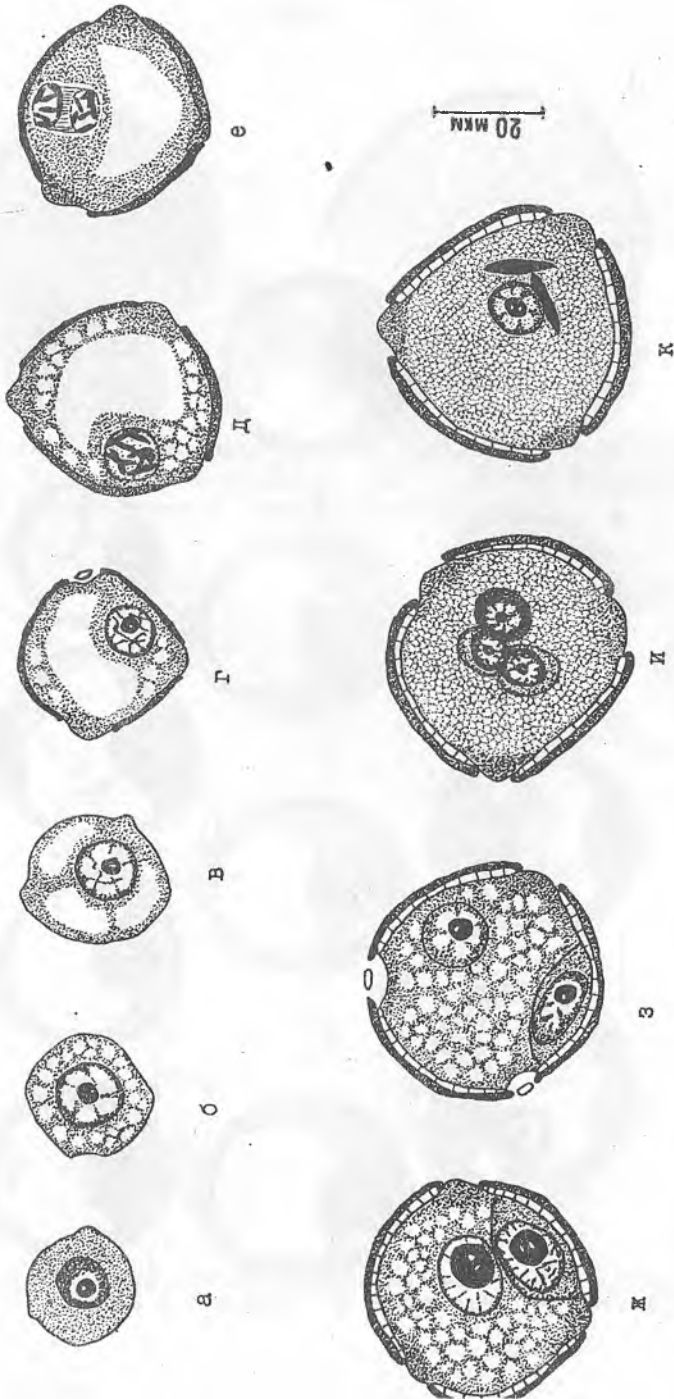
тўплами диада деб аталади. Бироз ўтгандан кейин диада ядролари яна 2 га бўлиниб, тетрада ҳосил бўлади. Бу типдаги тетрада ҳосил бўлиш асосан бир паллалиларда учрайди.

2). Симультан тип - мейознинг I бўлинишидан кейин ядролар ўртасида хужайра қобиғи шаклланмайди, балки улар яна 2 га бўлиниб, аввал 4 та ядро ҳосил бўлади, кейинчалик улар ўртасида хужайра қобиғи пайдо бўлиб, тетрадага айланади (15-расм). Бу йўл билан тетрада ҳосил бўлиш асосан икки паллали ўсимликларда учрайди.

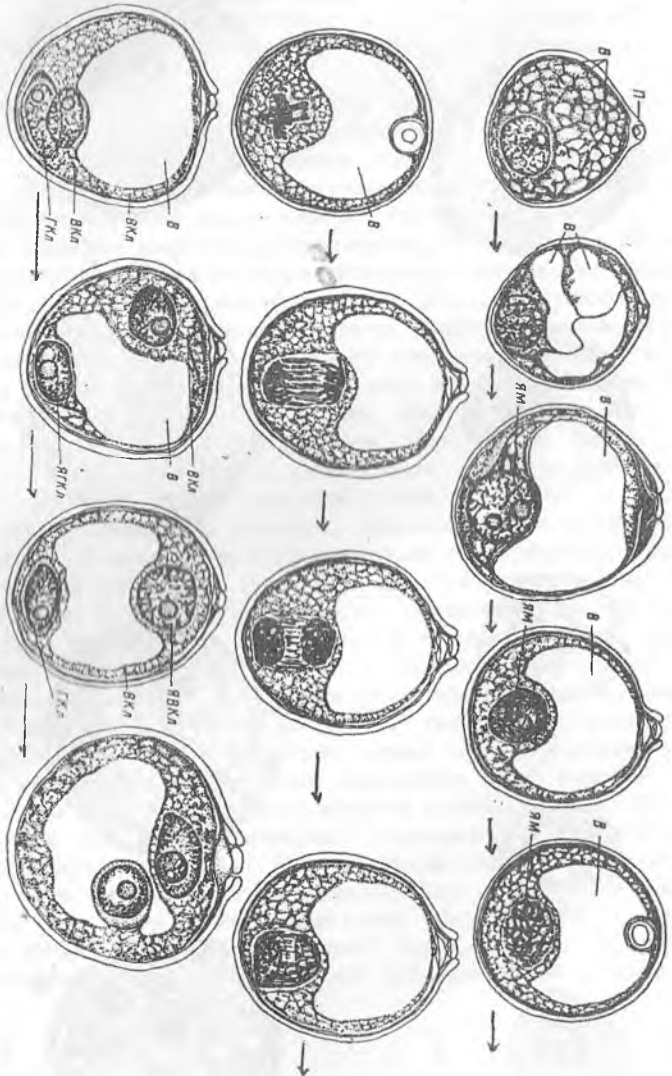
3). Оралик тип - бу типда тетрада ҳосил бўлишда мейознинг I бўлинишидан кейин хужайра қобиғи пайдо бўлаётган бўлса ҳам, у охиригача етмайди, чунки ядролар митознинг II-бўлинишига киришади ва 4 та микроспора шаклланади.

Озрок вақт ўтиши билан тетраданинг коллозали қобиғи смирлиб, микроспоралар ундан ажралади. Хар бир микроспора ўзида хромосомаларнинг гаплоид тўпламини сақлаб, тузилишига кўра папоротниклар спораси гомологидир. Микроспоранинг оналик хужайрасидан то микроспора ҳосил бўлгача бўлган босқичига микроспорогенез дейилади.

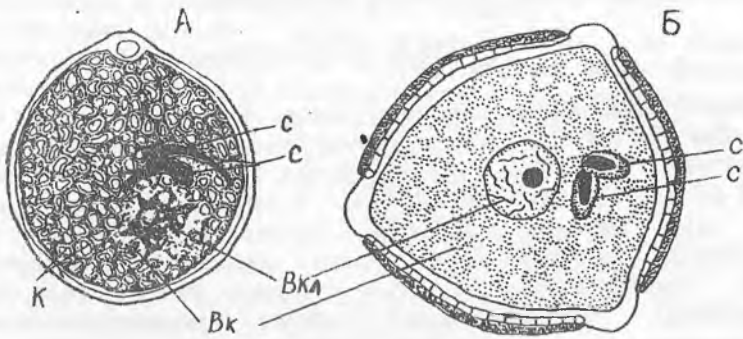
Тетрадан эндигина ажралган микроспоралар ўз пўстига эга бўлмайди. Вақт ўтиши билан микроспора атрофида пўст-спородерма шакллана бошлайди (15-расм). Бу даврда чангдон деворининг ички қисмлари (тапетум ва ўрта қават) ўсаётган микроспора тарафидан озуқа манбаи сифатида истеъмол қилиб юборилади. Микроспора атрофида пўст шаклланиши билан у чанг деб аталади. Чанг хужайраси бир дона катта ядрони эга бўлиб, 2 қаватли пўст билан (ташки-эксина, ички-интина) ўралади. Чанг хужайраси катталаниб, унинг ўртасида катта вакуол пайдо бўлади. Чанг ядроси бўлиниб 2 та хужайрани (вегетатив ва генератив) ҳосил қилади. Вегетатив хужайра анча катта бўлиб, чангнинг асосий қисмини эгаллайди. Генератив хужайра линзасимон кўринишда бўлиб, кичикроқ, хужайра цитоплазмаси куюкroқ бўлади (16-расм). У асосан чанг пўстидаги тешикчалар (поралар) тўғрисида жойланади. Бундай чанг икки хужайрали чанг деб аталади. Чанг ташқи пўстида поралар деб аталувчи турли тешик ва ёриқчалар бўлади. Бу поралар орқали чанг найи ўсиб чиқади. Айрим ҳолларда чангдаги генератив хужайра яна бўлиниши мумкин. Бунда чанг I та вегетатив хужайра ва 2 та спермийлардан ташкил топади. Бундай чанг уч хужайрали чанг деб номланади (17-расм). Демак, чанг етилганда у икки ёки уч хужайрали бўлиши мумкин. Турли ўсимликлар чанглари бир-биридан ташқи пўсти тузилиши, ундаги поралар сони, шакли ва катталиги билан фарқланади. Унинг размери 0 008 ммдан то 0,3 мм гача боради, ранги кўпинча сарғиш, кўнғир, кўкимтир бўлади. Шакли эллипсимон, кубсимон, тетраэдрсимон, таёкчасимон ва учбурчаксимон ҳолатларда учрайди. Чангнинг морфологик тузилиши хар бир ўсимлик тури учун доимий бўлиб, буни махсус фан палинология (paline - чанг) ўрганadi. Чанг тайёр булиш даврига келиб чангдон девори 2 қаватдан: эпидермис ва фиброзли (олдинги эндоцетий) қаватдан иборат бўлади (12-расм). Эндоцетийнинг фиброзли қават деб номланишига сабаб шунки, бу



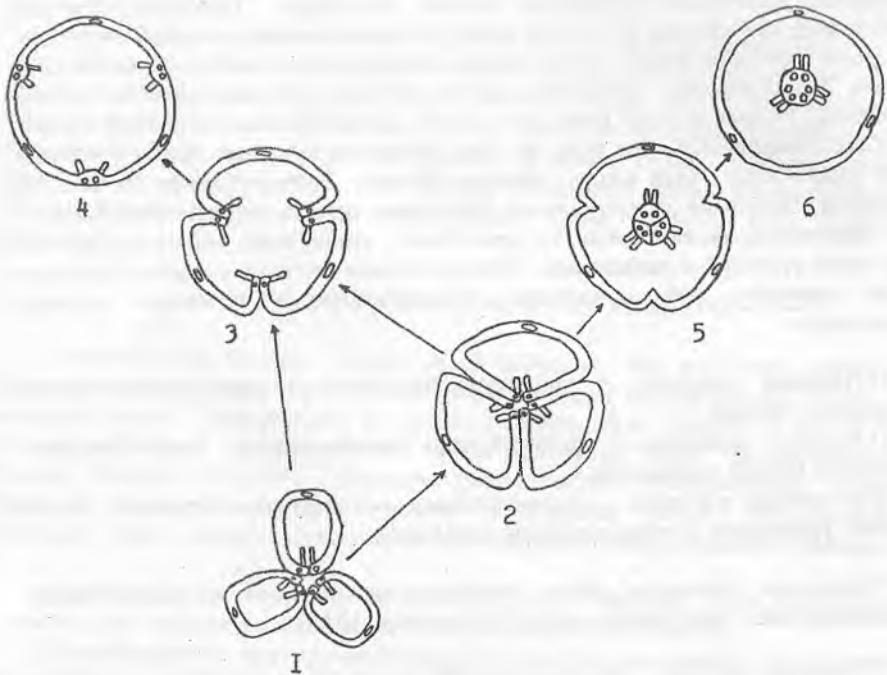
15-рәс. Чангның радиолялиши: а-в микроспорелар; г-д - чанг; ж-з - икки хужайрәли чанг; и-к - уч хужайрәли чанг.



16-рaсм. БУҒАЙ ҶАННИНГ РИВОҶЛАНИШИ (Т.Б.Батигина, 1987): В—вакуола; П—пора; Вкв—вегетатив хужайра; Вкв—вегетатив хужайра ядроси; С—спермийлар; К—крахмал дончадалари.



17-расм. Буғдой (А) ва ширинмия (Б) ларнинг уч хужайрали чанглари: Вк — вегетатив хужайра; Вкл — вегетатив хужайра ядроси; С — спермийлар; К — крахмал доначалари.



18-расм. Гинецейнинг асосий типлари эволюцияси (А.Л. Тахтаджян, 1948): I — апокарп; 2 — синкарп; 3-4 — паракарп; 5-6 — лизокарп.

қаватда фиброзли қалинлашмалар ҳосил бўлади. Бу эса чангдон деворининг ёрилишини ва чангларнинг тўкилишини таъминлайди.

ГИНЕЦЕЙ ТУЗИЛИШИ

Гулнинг марказий қисмида мева баргча ёки карпеллалардан ташкил топган бир ёки бир нечта уруғчи жойлашади. Гулдаги уруғчилар тўплами гинецей (gynе - аёл, oikos - уй) деб аталади. Уруғчи 3 қисмдан: тумшукча, устунча ва тугунчадан тузилган (8-расм). Уруғчи гулли ўсимликларда узоқ давом этган эволюция жараёнида мевабаргчалардан ҳосил бўлган. Мевабаргчалар морфофункционал тузилишга кўра мегаспорофилларга тўғри келади. Бирмунча соддароқ тузилган гулли ўсимликларда (масалан дегенерацияда) мевабаргчаларнинг фақат қирралари бирикади. Мевабаргчанинг қирраларида ёки юзасида жойлашган уруғкуртаклар мевабаргча қирралари бирикиши натижасида унинг ички томонида қолади. Бу бир томондан уруғкуртакни яхши химояланишини таъминласа, иккинчи томондан уруғкуртакда чанг келиб тушишини кийинлаштиради. Чангни ушлаш вазифасини эса мевабаргчалар бириккан қиррасида жойлашган безли тукчалар амалга оширади. Юқорида ривожланган гулли ўсимликларда бу вазифани уруғчининг тумшукча қисми бажаради. Тумшукча қисмида жойлашган хужайралар ўзларидан махсус суюқлик итира ажратиб чиқаради. Бу шира чангларни ушлаб қолиш ва уни ўсишини таъминлайди. Тумшукчалар шакли хилма-хилдир. Тумшукча уруғчи тугунча қисмига устунча орқали бирикади. Гоҳида устунча анча узун бўлиб, гулқўрғондан анча чиқиб туради. Устунча тузилишига кўра очик ва ёпиқ типларга бўлинади. Очик устунчада чанг найи ўтиши учун махсус каналча бўлади. Ёпиқ устунчада бу каналча бўлмайди. Чанг найи хужайралараро бўшлиқлар орқали уруғкуртакка ўтади.

Уруғчининг асосий қисми тугунча бўлиб, унинг ички томонида бир ёки бир нечта уруғкуртак жойлашади. Уруғкуртакнинг тугунча деворига бириккан жойи плацента деб номланади. Плаценталарнинг қуйидаги турлари ажратилади:

- 1) Ламинал плацента — уруғкуртаклар мевабаргчанинг юзаси бўйлаб бириккан бўлади.
- 2) Қиррали плацента — уруғкуртаклар мевабаргчанинг ўзаро бириккан қирраси бўйлаб жойлашади.
- 3) Устунчали плацента — уруғкуртаклар мевабаргчага бирикмай, балки унинг ўртасидаги устунча атрофида жойлашади.

Уруғчилик тузилишда қанча мевабаргчалар иштирок қилганига қараб, гинецейлар икки типга ажратилади (Тахтаджян, 1948):

- 1) Апокарп гинецей — уруғчи ҳосил бўлишида битта мевабаргча иштирок қилади. Уруғчилар ўзаро бирикмай, кўпинча спирал ҳолда мустақил

жойлашади. Апокарп гинецей магнолиядошларда, айиктовондошларда, дуккакдошларда ва бошқа оилаларда кенг тарқалган.

2) Ценокарп гинецей – уруғчи хосил бўлишида 2 ва ундан ортик мевабаргча иштирок қилади. Бу мевабаргчаларнинг ўзаро қўшилиб ўсиб кетганлиги даражасига қараб ценокарп гинецей 3 кенжа типга ажратилади:

а) Синкарп гинецей – уруғчини хосил қилаётган мевабаргчаларнинг фақат ён тарафлари қўшилиб ўсиб кетади. Уруғкуртаклар мевабаргчаларга қирраси бўйлаб бирикади. Бу типдаги гинецей кўпчилик бир паллали ўсимликларда учрайди.

б) Паракарп гинецей – уруғчини ташкил қилган мевабаргчалар фақат қирралари билан туташади. Уруғкуртаклар эса деворнинг шу қиррали қисмига жойлашади. Бу хилдаги гинецейни кўкнори, қовоқ, бодринг, қовун ўсимликларида учратамиз.

в) Лизокарп гинецей – уруғчини хосил қилишда қатнашган мевабаргчаларнинг ён томонлари қўшилиб ўсган синкарп гинецейлардан ён деворларининг эриб кетиши ҳисобига юзага келади. Бу гинецейда уруғкуртаклар гинецей марказида устгунсимон холда жойлашади. Бу типдаги гинецей семизакдошлар ва чиннигулдошларда учрайди.

18-расмда гинецей типларининг келиб чиқиш йўллари чизмаси тасвирланган.

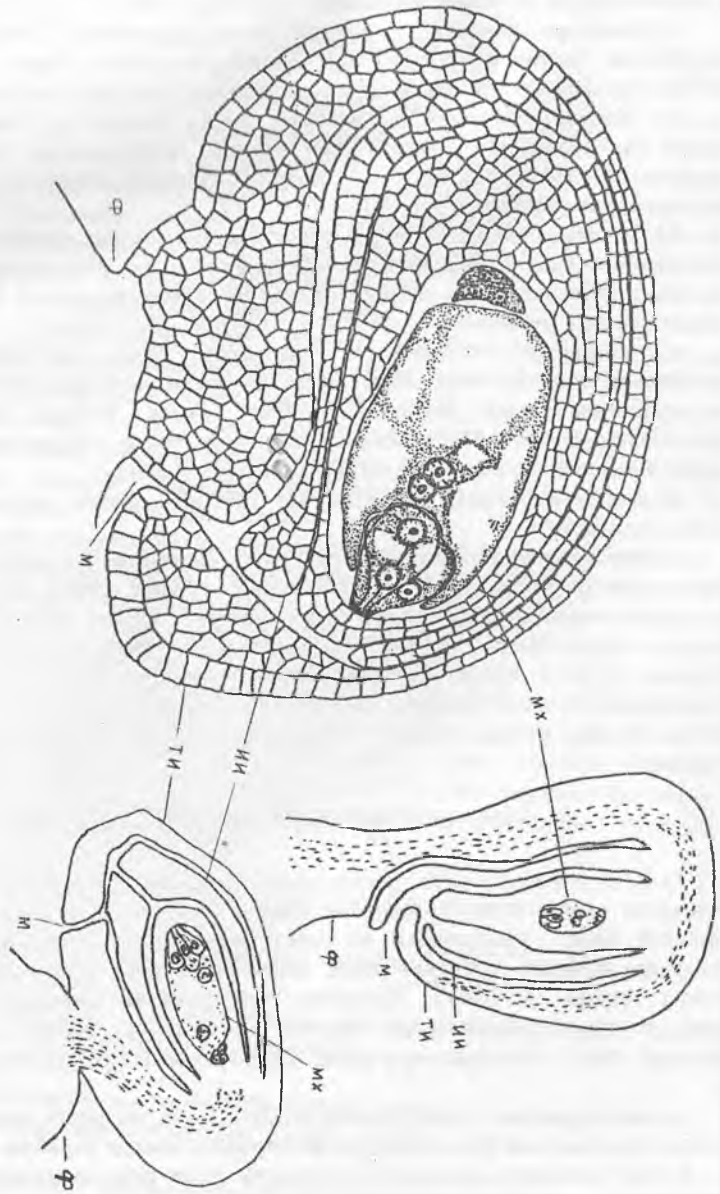
Уруғчи тугунча қисми билан гул ўрнига бирикади. Тугунчанинг бошқа гул қисмларига нисбатан жойланишига қараб тугунча устки, остки ва ўрта ҳолатлари ажратилади. Тугунча устки бўлганда девори фақат мевабаргчадан ташкил топган бўлади. Уруғчи гул ўрнида эркин жойлашади. Тугунча остки бўлганда тугунча девори гулнинг бошқа қисмлари билан қўшилиб кетган бўлиб, эркин холда бўлмайди. Агар тугунча деворининг пастки қисми қўшилиб кетган бўлиб, устки томони қўшилмаган бўлса, тугунча ўрта ҳолатда дейилади.

УРУҒКУРТАК ТУЗИЛИШИ ВА ХИЛЛАРИ

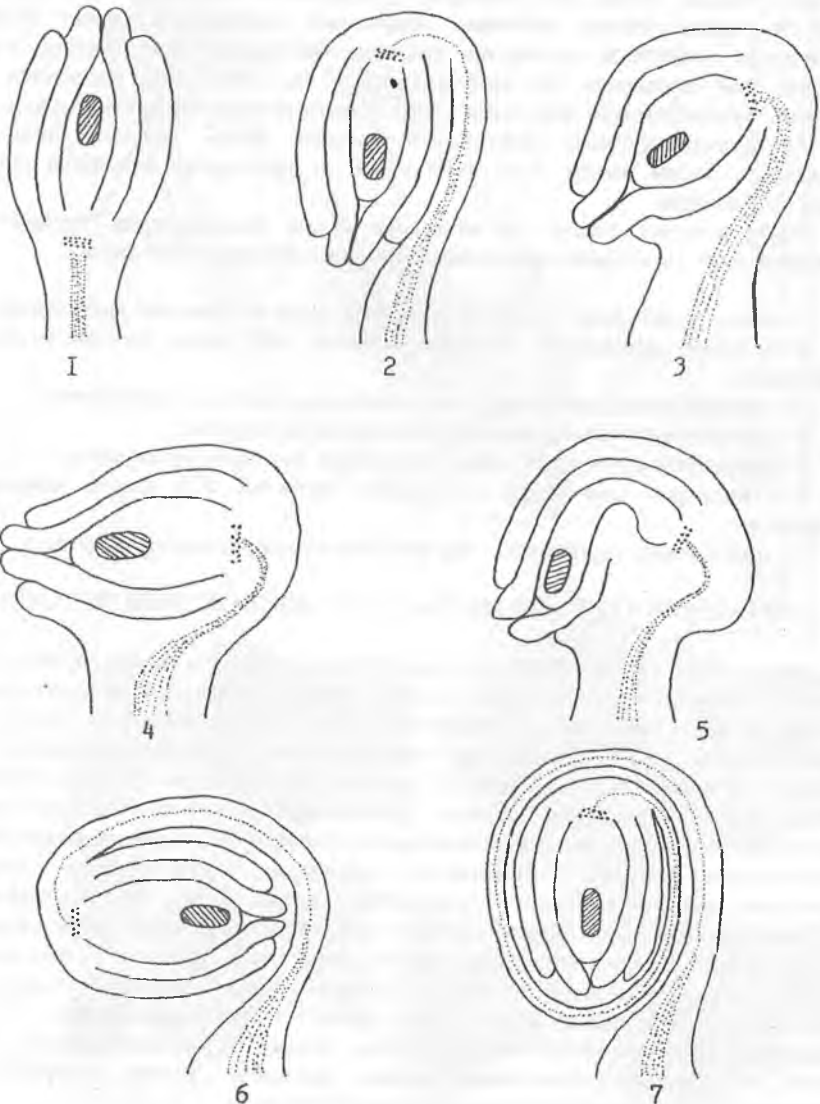
Тугунча ичида ўсимлик турига қараб биттадан - бир неча минг донагача уруғкуртак жойлашади. Уруғкуртак шакли ўзгарган мегаспорангий бўлиб, у марказий қисм - нуцеллусдан ва унинг атрофида ўраб турувчи 1 ёки 2 та уруғкуртак қобиғи - интегументдан, ҳамда уруғкуртак банди - фуникулосдан ташкил топади (19-расм). Нуцеллус паренхиматик хужайралардан иборат бўлиб, у турли ўсимликларда турлича ривожланган бўлади. Нуцеллуснинг тараққий этган - этмаганлигига қараб уруғкуртаклар икки гурпуага бўлинади:

1) крассинуцеллят уруғкуртак-нуцеллуси жуда тараққий этган уруғкуртак. Асосан бир паллали ўсимликларда ва айритоғжилларда учрайди.

2) тенуинуцеллят уруғкуртак-нуцеллуси яхши ривожланмаган уруғкуртак. Бундай уруғкуртак туташтоғжилларда кенг тарқалган.



19-расм. Уруғи үлгек гүзәлиши: 1-ширинияда; 2-қоянда; 3-полағызгайдоңда;
 Т1-ташқа интегумент; ИИ-ички интегумент; МХ-мүртәк халтаәм;
 Ф-фундукүлөс; М-микрөпиле.



20-расм. Уруғкуртак типлари (Уруғлар-нинг солиштирма анатомияси, 1985): 1-атроп; 2-анатроп; 3-кампитроп; 4-гемианатроп; 5-амфитроп; 6-гипертроп; 7-цицинатроп.

Нуцеллус ташқи томондан бир ёки иккита интегументлар билан ўралади. Айрим ўсимликларда бу қобиклар редукцияланиб кетган бўлиб, уруғкуртак яланғоч бўлади. Жуда кам ҳолларда уруғкуртак 3 та қобикқа эга бўлади. Учламчи қобик ташқи қобикнинг ажралиши натижасида пайдо бўлади. Уруғкуртак қобиклари уруғкуртак тенасида бир-бирига ўсиб кетмай, озрок бўшлиқ жой қолдиради. Бу жой микропиле ёки чанг найи каналчаси деб аталади, чунки ўсаётган чанг найи шу ер орқали уруғкуртак ичига киради.

Уруғкуртак тугунча деворига уруғкуртак банди орқали бириқади. Уруғкуртак банди тохида жуда узун бўлиб, у уруғкуртак атрофида спирал ҳолда жойланади.

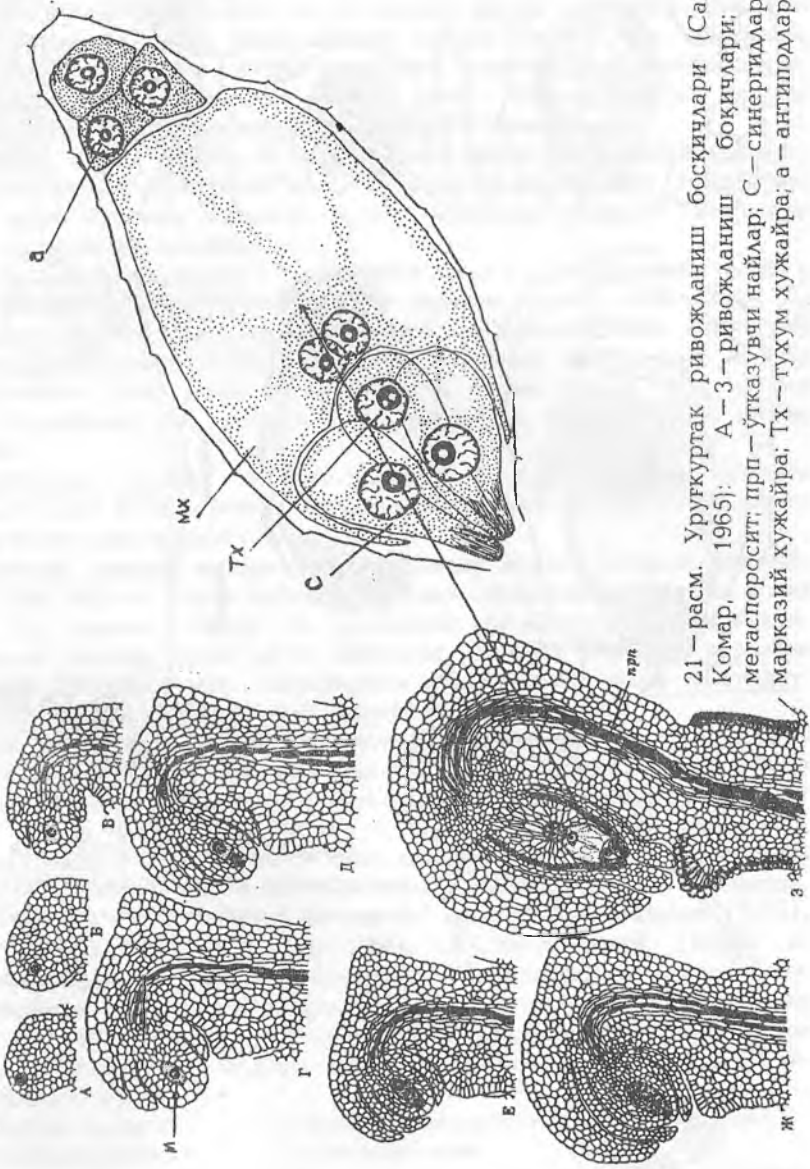
Уруғкуртаклар шакли ва катталиги гулли ўсимликларда турличадир. Шаклига кура уруғкуртаклар қуйидаги типларга бўлинади (20-расм):

- 1) аетроп уруғкуртак - ўз ўқиға нисбатан тўғри жойлашган уруғкуртак;
- 2) анатроп уруғкуртак - ўз ўқиға нисбатан 180 градус тескари букилган уруғкуртак;
- 3) камшилотроп уруғкуртак - бир томонлама букилган уруғкуртак;
- 4) гемиянатроп уруғкуртак-ярим букилган уруғкуртак;
- 5) амфитроп уруғкуртак - икки томонлама букилган уруғкуртак;
- 6) гипертроп уруғкуртак - ўз ўқиға нисбатан 270 градус қайрилган уруғкуртак;
- 7) циниотроп уруғкуртак - бир неча марта қайрилган уруғкуртак.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ ВА МУРТАК ХАЛТАСИННИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Уруғкуртак тугунча ички деворида бўртма сифатида пайдо бўлади (21-расм). Унинг ён томонларида аввал ташқи, кейин ички интегумент бошланғичлари шакллана бошлайди. Бу вақтга келиб, уруғкуртак нуцеллусидаги хужайралардан бири тезда катталиги ва қуоқ цитоплазмага эга эканлиги билан ажралиб қолади. Бу археспориал хужайра бўлиб, у бўлиниб ўровчи ва мегаспоранинг оналик хужайрасини (мегаспороцитни) ҳосил қилади. Айрим ўсимликларда археспориал хужайра бўлинмай тўғридан-тўғри мегаспоранинг оналик хужайрасига айланади. Мегаспоранинг оналик хужайраси мейоз йўли билан бўлиниб аввал диада (2 та), кейин тетрада (4 та) мегаспорани ҳосил қилади (22-расм). Бу жараёнга, яъни мегаспоранинг оналик хужайрасидан то мегаспоралар тетрадаси ҳосил бўлганча бўлган даврга мегаспорогенез дейилади. Ҳосил бўлган мегаспоралар тетрадасида мегаспоралар кўпчилик ҳолда бир қатор бўлиб жойлашади. Гулли ўсимликларнинг кўпчилик қисмида ҳосил бўлган 4 та мегаспоранинг энг тагида жойлашгани ривожланиб муртак халтасига (урғочи гаметафитга) айланади, 3 та юқоригиси эса редукцияланиб кетади.

Редукцияланиб кетаётган хужайралар қолдиги микроскопда анчагача кузатилиб турилади. Ривожланаётган мегаспора ядроси тезда бўлинади. Ҳосил бўлган ядролар эса қарама-қарши кутбларга жойлашади. Хужайра марказида



21 — расм. Уругуртак ривожланиш босқичлари (Савченко Комар, 1965): А — 3 — ривожланиш боқичлари; М — мегаспоросит; прп — ўтказувчи найлар; С — синергидлар; Мх — марказий хужайра; Тх — тухум хужайра; а — антиподлар.



22-расм. Мегаспорогенез ва муртак халтасининг ривожланиши: 1-мегаспороцит; 2-дикада; 3-мегаспоралар тетрадеси; 4-бир ядроли; 5-икки ядроли; 6-тўрт ядроли; 7-саккиз ядроли муртак халтаси; 8-етти худайрали муртак халтаси.

каттагина вакуол пайдо бўлади. Бундай ҳолатдаги хужайра икки ядроли муртак халтаси номи билан аталади. Муртак халта ядролари бўлиниб аввал 4, навбатдаги бўлинишдан кейин эса 8 ядроли муртак халтасига айланади. Ядролар бўлиниши билан бирга муртак халтаси ўлчами ҳам катталашиб боради. Муртак халтаси ўсиши нуцеллус хужайраларини ассимиляция (ўзлаштириш) қилиш ҳисобига амалга ошиб, етилган муртак халтаси атрофида фақат бу хужайра қолдиқларини кўриш мумкин.

Муртак халтаси ичидаги 8 та ядро ички дифференцияланиш процесси натижасида етгита хужайрани ҳосил қилади (23-расм): учта хужайрадан иборат тухум хужайра аппарати, учта хужайрадан тузилган антиподлар тўплами ва марказий хужайра.

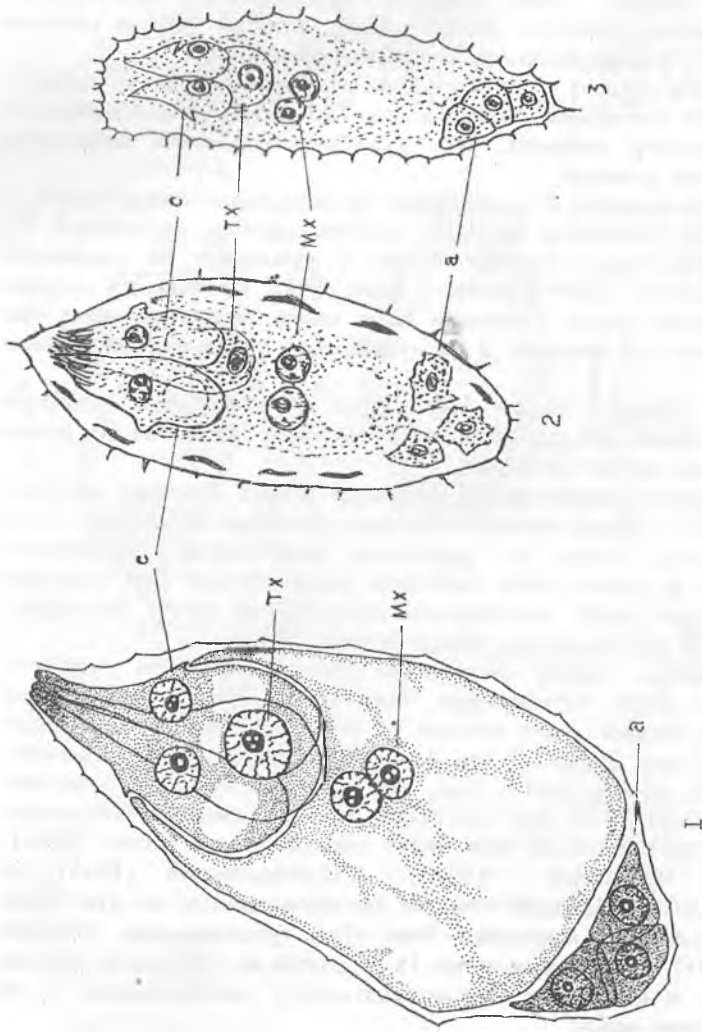
Тухум хужайра аппарати 3 та ноксимон хужайралардан ташкил топиб, у муртак халтасининг микропиле томонига қараган қисмида жойлашади. Бу хужайралардан бири тухум хужайра бўлиб, у хужайраси ва ядросининг катталиги, хужайранинг апикал қисмида ядро, базал қисмида эса вакуола жойлашганлиги билан ундан ўлчамлари анча кичик бўлган синергид ёки ёрдамчи хужайралар деб аталувчи 2 та хужайрадан яққол ажралиб туради (24-расм).

Антиподлар тўплами муртак халтасининг қарама-қарши қутбдаги ядролардан ҳосил бўлиб, кўпинча цитоплазмалари куюқ бўлиши ва тўқ рангга бўялиши билан фарқ қилади (25-расм).

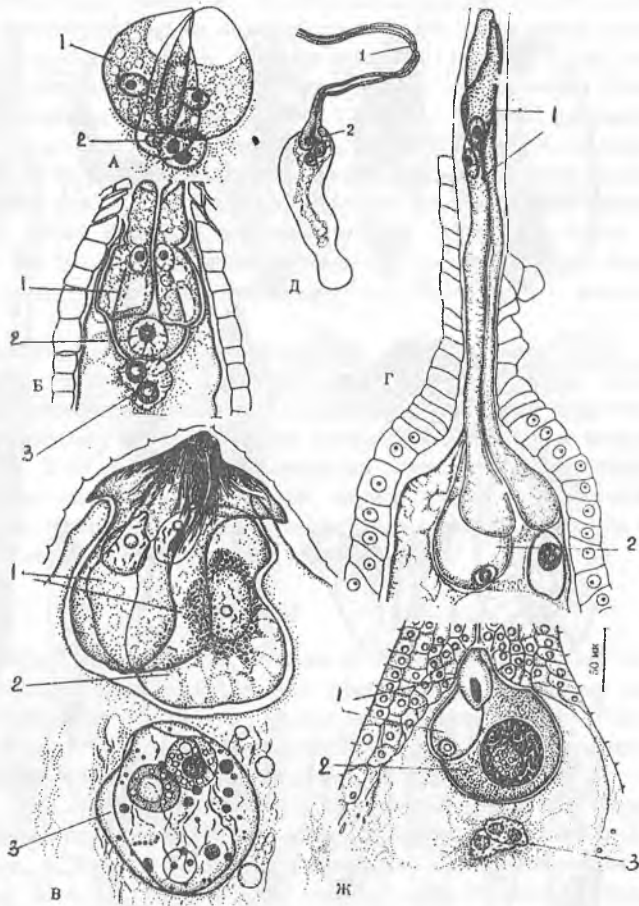
Марказий хужайра қарама-қарши қутбларда қолган биттадан ядронинг муртак халта маркази томон силжиши ва ўзаро қўшилувини натижасида ҳосил бўлади. Бу ядролар гоҳида то уруғланиш процессигача қўшилмайди. Қўшилмаган ядролар муртак халта марказида устма-уст етиб қутб ядролари деб аталади. Шундай қилиб, мегаспорадан ҳосил бўлган урғочи гаметафит-муртак халтаси 7 та хужайралардан иборат бўлади (23-расм).

Яқин вақтларгача муртак халтасининг ривожланиши ва тузилиши принципи ҳамма гулли ўсимликларда бир хилда бўлади деган фикр ҳукмронлик қилиб келарди. Аммо кейинги 50 йил ичида муртак халтасининг бошқача йўллар билан, яъни 1,2 еки 4 та мегаспорадан ривожланишини, муртак халтасидаги ядролар сони 8 тадан кам ёки ортиқ бўлиши мумкинлиги аниқланади. Натижада урғочи гаметофитларни типларга ажратиш бошланади. Бунинг учун эса турли белгилар асос қилиб олинди. Фанга Палма (1915), Шнарф (1936), Махешвари (1950), Я.С.Модилевский (1953) ва И.Д.Романовлар (1971) томонидан тузилган классификациялар маълум. Аммо бу классификацияларнинг бирортаси ҳам тўла тугалланмаган. Шундан И.Д.Романов (1971) муртак халтасининг 13 та асосий ва 3 та кенжа типини ажратади. Унинг таъкидлашича муртак халталарни ривожланишда 3 та белгига эътибор бериш керак:

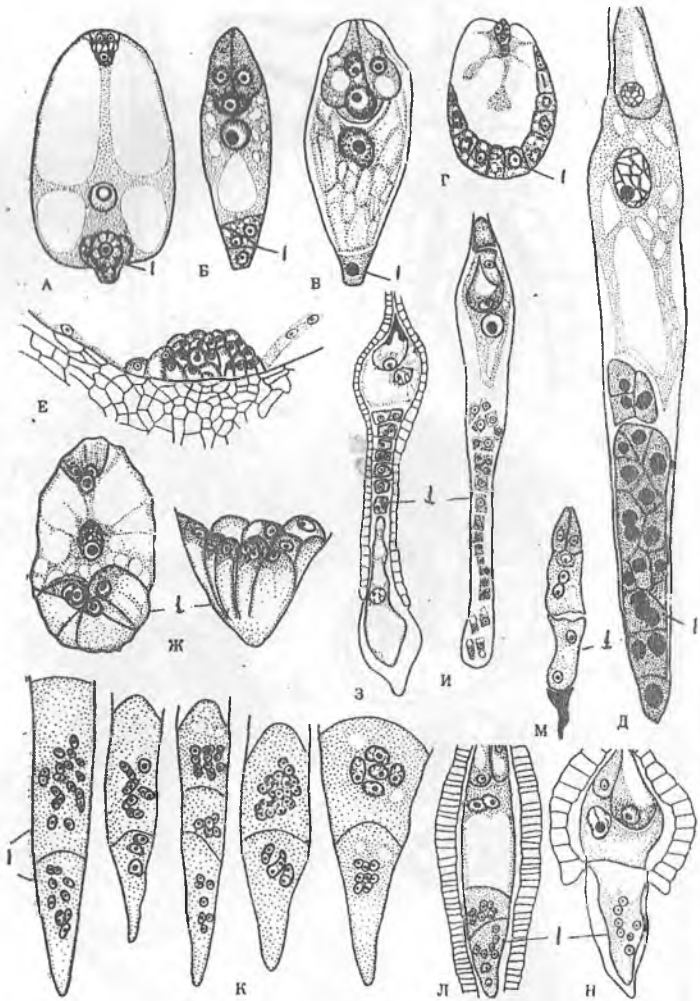
- 1) Муртак халтасини ҳосил бўлишда қатнашидиган мегаспоралар сони;
- 2) Мейоздан кейинги митоз бўлинишлар сони;
- 3) Ҳосил бўлган ядроларнинг кейинги ҳаракати, яъни қутблар бўйича тақсимланиши.



23-раса. Муртак халтасминиг тузмилиши: 1-ширинмиюда; 2-бурунда; 3-чолбурда; ТХ-тухум хужайра; с-санергидлау; МХ-мауказий хужайра; а-антишослар.



24 – расм. Тухум хужайра аппарати тузилиши (Поддубная – Арнольди, 1976): А – Ж – турли кўринишдаги тухум хужайра аппарати хужайралари; 1 – синергидлар; 2 – тухум хужайра; 3 – марказий хужайра ядролари.



25—расм. Антиподлар хиллари (Поддубная — Арнольди, 1976); А — пуфаксимон; Б — ясси; В — якка антиподли; Г — И кўп антиподли; К — М — кўп ядроли антиподлар; 1 — антипод хужайраси.

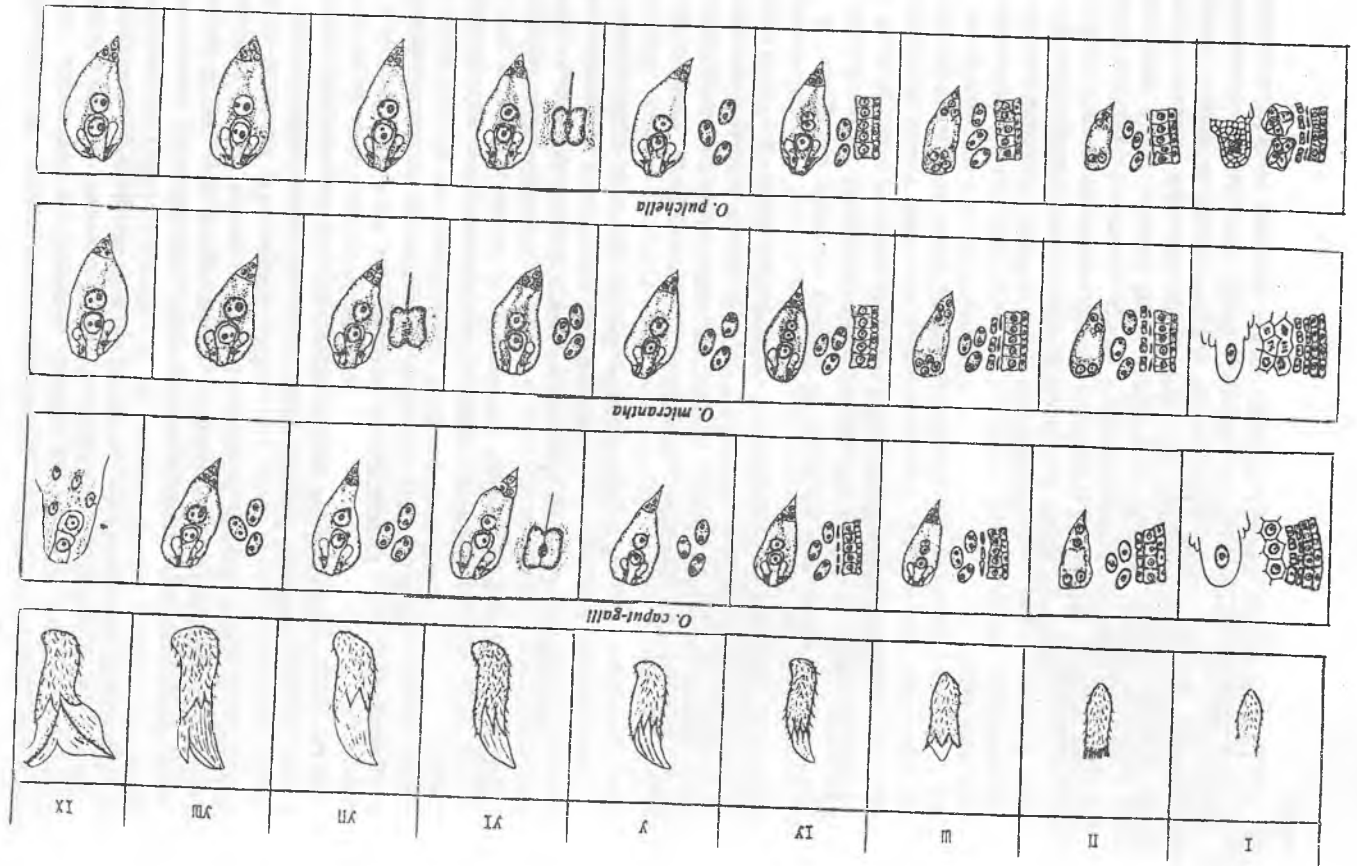
Қуйидаги 26-расмда моно, би- ва тетраспоралардан муртак халтасини ривожланишни кўрсатувчи чизма келтирилмоқда. Бу типларнинг ичида кенг тарқалгани Polygonum типидир. Бу тип меъерий (нормал) тип ҳам деб аталади. Муртак халтаси моноспорадан хосил бўлади, чунки мейоз бўлинишида хосил бўлган мегаспоралар тетрадасининг юқорги 3 таси редукцияланиб кетади. Пастки мегаспора 3 марта кетма-кет митоз бўлиниб, 8 та ядро хосил қилади. Шундан 3 таси тухум аппарати хужайраларини, 3 таси антиподлар тўпламини, 2 таси эса муртак халтаси марказий қисмига яқин жойлашиб, қутб ядроларни хосил қилишида иштирок қилади Polygonum типини гулли ўсимликларнинг 80 % дан кўпроғида учрайди. Бошқа типлар эса жуда кам учраб, асосан икки оила (сутламадошлар ва пиёздошлар) вакилларида кузатилган.

Шундай қилиб, гулли ўсимликларнинг кўпчилигида етуқ урғочи гаметофит-муртак халтаси 7 та хужайрадан иборат бўлади (22-расм). Муртак халтаси тузилишида қутбийлик кузатилиб, унинг тепа қисмида тухум хужайра ва синергидлар, пастки қисмида антиподлар комплекси жойлашади. Унинг марказини 2 та ядронинг қўшилишидан хосил бўлган марказий ядро эгаллайди. Муртак халтаси хужайралари ядроси ўзида хромосомаларнинг гаплоид тўпламини сақлайди, марказий ядро бўлса диплоид тўпلامга эгадир, чунки у 2 та гаплоид ядро қўшилишидан хосил бўлади.

ГУЛЛАШ

Гул гулкуртақдан хосил бўлади. Очилмаган гулкуртак ғунча деб аталади. Ғунчада гул аъзолари экзоген бўртмалар кўринишида акропетал равишда ривожланади. Ғунчанинг то гулга айлангунча бўлган даври бир неча босқичларга бўлинади. J.M.Armstrong (1935) беда гули очилишида 4 босқични, И.Возний (1937) эса 7 босқични, В.Б.Енкен (1959) соя гули ривожланишида 6, Н.В.Казанцева (1978) боқлада 3, Ҳ.Қаршибоев ширинмияларда 8, Б.Норматов (1988) эспарцетлар гули тараққиётида 9 та босқични ажратади. Қуйидаги 27-расмда эспарцетлар ғунчалари ривожланиши босқичлари ва шу босқичда чангдонда ва уруғкуртақда бўлаётган ўзгаришлар тасвирланган. Расмдан кўриниб турибдики, ривожланишнинг 1-босқичидаёқ эспарцет турлари орасида микроспорогенез ва мегаспорогенез турлича тезликда бориши билан яққол фарқланиб туради. 5-6-босқичларда чанг етилиб бўлади, тўлиқ шакланган муртак халтаси эса 7-босқичда кузатилади.

Ғунча ривожланишининг дастлабки босқичларида гул аъзоларининг ташқи қисмида жойлашган косачабарглар тезроқ ўсади, шунинг учун ғунча ёпиқ ҳолатда қолади. Ривожланишнинг кейинги босқичларида гулнинг ички аъзолари тезроқ, тараққий қилиб, ғунчани очилишга сабаб бўлади. Ғунча очилгандан то гултожлар сўлигангача бўлган давр гуллаш деб аталди. Гуллаш даври 15-20 минутдан (айрим кўзача гуллиларда) то 2-3 ойгача (орхидейдошларда) чўзилади. Кўпчилик ўсимликлар гули 6-8 соатдан то 1 суткагача очилиб туради. Шунини айтиб ўтиш керакки, ўсимликларнинг гуллаши чангланиш жараёни билан узвий боғлиқдир. Ўсимлик гулидаги турли



Муртак халтаси типлари	Мегаспо-роцит	Мейоз бўлиниш		Митоз бўлиниш			Урғочи гаметофит
		I	II	I	II	III	
(A) Polygonum типи (моноспорали)							
(B) Allium типи (биспорали)							
(B) Drusa типи (тетраспорали)							

26-расм. Муртак халтаси ривожланиш типлари (Романов, 1981):

A - моноспорадан ҳосил бўлган; B - биспорадан; B - тетраспорадан.

морфологик ва физиологик мослашмалар, унинг мавсумий ва суткалик очилиш характери шу ўсимлик гулини қайси типда ва қандай воситалар ёрдамида чангланишини белгилаб беради. Гуллаш жараёнининг бу томонларини антэкология бўлими ўрганади. «Антэкология» терминини фанга Ш.Робертсон (1904) киритган. У бу термин билан гуллаш ва чангланиш экологиясини тушинган эди. Шунини айтиш керакки, гул биологияси жуда ҳам мураккаб бўлиб, уни фақат табиат қўйнида тирик объектлардагина ўрганиш мумкиндир. Бунда кўпинча гулнинг қўйидаги асосий белги ва хоссалари га эътибор қилинади (Пономарев, 1960):

- гулқўрғонининг шакли ва ранги, унинг ўзгариб бориши;
- гулгожда нектардонни кўрсатувчи доғлар бор-йўқлиги;
- гулларда жинсларнинг бўлиниши;
- тумшукчанинги ўзига хос тузилиши ва хоссалари;
- чангнинг шакли ва катталиги, ўзига хос хусусиятлари;
- гулда чангдон ва тумшукчанинги ўзаро жойлашуви;
- чангдон ва тумшукчанинги қайси вақтда етилиши;
- гетеростилия (чангчи ва уруғчининг турли баландликларда жойланиши) ходисаси бор-йўқлиги;
- нектардонларнинг тузилиши, жойланиши ва нектар ажралиши;
- гулда махсус тузилмалар бор-йўқлиги;
- мавсумий ва суткалик гуллаш ритмикаси ва х.к.

Гулқўрғон қисмларининг тузилиши, уларнинг ранги ёки гулқўрғон қисмларининг редукцияланиб кетганлиги гулда қайси воситалар ёрдамида чангланиш жараёни амалга ошишини кўрсатиб беради. К.Фегри ва Л.Вандер Пейл (1982) гулларни функционал структурасига кўра қўйидаги гуруҳларга ажратди:

- гулқўрғони кўримсиз гуллар. Бу гулларда чангланиш абиотик воситалар (шамол, сув) ёрдамида амалга ошади. Масалан: тол, терак, узум ва х.к.
- гулқўрғони чиройли ва яққол кўзга ташланувчи гуллар

Бу гуллар шаклига кўра:

- тарелкасимон (атиргул гули);
- кўнғироқсимон (кўнғироқгул);
- лабли (ялпиз гули);
- капалаксимон (янтоқ, беда, нухат гули);
- трубкасимон (қунгабоқар гули) ва х.к.ларга бўлинади.

Бу гулларда чангланиш биотик воситалар (хашарот, хайвонлар) ёрдамида амалга ошади. Маълумки, гулли ўсимликларнинг кўпчилигида ҳам чангчи, ҳам уруғчи битта гулнинг ўзида жойлашган бўлади. Бундай гул қўш жинсли гул деб аталади. Қўш жинсли гуллар гули ўсимликларнинг қарийиб 72 % да учрайди. Шунинг билан бирга битта гулда фақат уруғчи ёки чангчилар жойлашган гуллар ҳам бўлиб, бундай гуллар айрим жинсли гуллар деб номланади. Айрим жинсли гуллар уруғчи (фақат уруғчиси бор) ва эркак

(факат чангчилари бор) гулларга ажратилади. Бу гулларнинг учрашига қараб ўсимликлар қуйидаги гуруҳларга ажратилади (Розанова, 1935):

1. Бир уйли ўсимликлар. Ўсимликда ё қўш жинсли, ё айрим жинсли гулларнинг иккаласи ҳам учрайди. Бу гуруҳга қуйидаги кенжа гуруҳлар киради:

- қўш жинсли гулли ўсимликлар (олма, янтоқ, бурдой);
- айрим жинсли гулли ўсимликлар (маккажўхори, бодринг);
- қўш жинсли ва эркак гулли ўсимликлар (арпа);
- қўш жинсли ва урғочи гулли ўсимликлар (астра);
- қўш жинсли ва эркак, урғочи гулли ўсимликлар (орхидей).

II. Икки уйли ўсимликлар. Айрим жинсли гуллар турли ўсимликларда жойлашган.

- ҳақиқий икки уйли ўсимликлар (каноп, наша);
- қўш жинсли ва айрим жинсли гуллари турли ўсимликларда жойлашган (гледичия):

III. Кўп уйли ўсимликлар. Кўп жинсли, урғочи ва эркак гуллари турли ўсимликларда жойлашган (совунўт).

Ўсимликларнинг гуллаш биологиясини ўрганишда ўсимликнинг мавсумий ва суткалик гуллаш ритмикасини ўрганиш муҳим аҳамиятга эгадир. Чунки гуллаш биологиясини ўрганиш бир томондан бизга тур ва формаларни ҳосил бўлишини англашга ёрдам бера, иккинчи томондан селекция учун қўл келади. Ўсимликлар ўз ҳаётида бир ёки кўп марта гуллаши мумкин. Бир-икки йиллик ўсимликлар, айрим кўп йиллик ўсимликлар (ферула, агава, хурмо, бамбук) умрида бир марта гуллайди ва мева беради. Кейин эса ҳалок бўлади. Бундай ўсимликлар монокарпик (моно - битта, карпос - мева) ўсимликлар деб номланади. Кўп йиллик ўсимликлар ўз ҳаёти давомида бир неча марта гуллаб, мева беради. Бу ўсимликлар поликарпик (поли - кўп) ўсимликлар деб аталади.

Ўсимликларнинг кўпчилиги факат маълум даврда: баҳор, ёз ёки кузда гуллайди. Бу ўсимликларнинг гуллашидаги мавсумийлик бўлиб, у ҳар бир ўсимлик тури учун ўзгармасдир. Ўсимликларнинг мавсумий гуллаш ритмикаси ўз ичига ўсимликда биринчи гул очилгандан то охириги гул очилиб бўлганча бўлган вақтни олади.

Шунингдек, ўсимликларга суткалик гуллаш ритмикаси ҳам ҳосилдир. Ҳар бир ўсимлик тури гули сутканинг маълум бир вақтида очилади. Ўсимликлар гуллашнинг суткалик ритмикасини бошқарувчи асосий факторлар температура, нисбий намлик ва ёруғликдир. Янтоқ гулларининг энг кўп очилган вақти тушқи пайтда кузатилади. Бу даврда температуранинг энг юқори ва нисбий намликнинг энг куйи даражалари қайд қилинган. Янтоқдан фарқли ўларок саксовулда (Демьянова, 1975) гуллашнинг энг баланд чўққиси эрта билан соат 9 дан 11 гача давом қилади. Қовун ўсимлиги гуллари тушдан кейин соат 10-11 да бошлайди. Кечаси гуллайдиган ўсимликларга намешомгулни мисол қилишимиз мумкин, чунки унинг гули кечкурун очилиб, эрталаб ёпилади.

ЧАНГЛАНИШ

Юқорида айтиб ўтилгандек, гуллаш давомида чангланиш жараёни амалга оширилади. Чангнинг чангдондан чиқиб уруғчи тумшукчасига тушишига чанглаш дейилади. Ўсимликларда чангланишнинг 2 та типни кузатилади (28 расм):

- ўз-ўзидан чангланиш (автогамия);
- четдан чангланиш (кессогамия).

Агар бир гулнинг чанги шу гулдаги уруғчи тумшукчасига келиб тушса, бу жараён ўз-ўзидан чангланиш ёки автогамия (autos - ўз-ўзидан, gamos - қўшилиш) дейилади. Ўз-ўзидан чангланишини нўхат, ловия, ерёнғоқ, арпа, сули, шולי, орхидей ва бошқа ўсимликларда кўриш мумкин. Гунафша ўсимлигида ўз-ўзидан чангланиш хали очилмаган гунча ичида амалга ошади. Бу ходисага клеистогамия (kleistos - ёпиқ) номи берилган.

Ўсимликларнинг асосий қисми четдан чангланади. Бунда бир ўсимлик гулининг чанги иккинчи ўсимлик гули уруғчиси тумшукчасига бориб тушади. Бу жараён четдан чангланиш ёки кессогамия (xenos - четдан) номи билан аталади. Ўсимликлар учун четдан чангланиш биологик жихатдан афзалдир, чунки у генлар рекомбинацияси учун кенг имконият яратади ва шу тур популяцияларини гетерозигота ҳолатида бўлишини таъминлайди. Шунинг учун ўсимликларда ўз-ўзидан чангланмаслик учун турли мосламалар кузатилади. Булар қуйидагилардир (29-расм):

■ дихогамия - гулдаги чангчи ва уруғчининг турли вақтларда етилиши. Дихогамия икки формада учрайди. Протоандрия (чангчиларнинг олдин етилиши) купчилик оилаларда: соябонгулдош, дуккакдош, мураккабгулдош, лабгулдошлар ва бошқаларда кузатилади. Протогиния (уруғчининг олдин етилиши) эса карамдош, атиргулдош ва зиркдошларда учрайди.

■ гетеростилия - гулда чангчи ва уруғчиларни турли балиндликларда жойланиши (масалан гречихада);

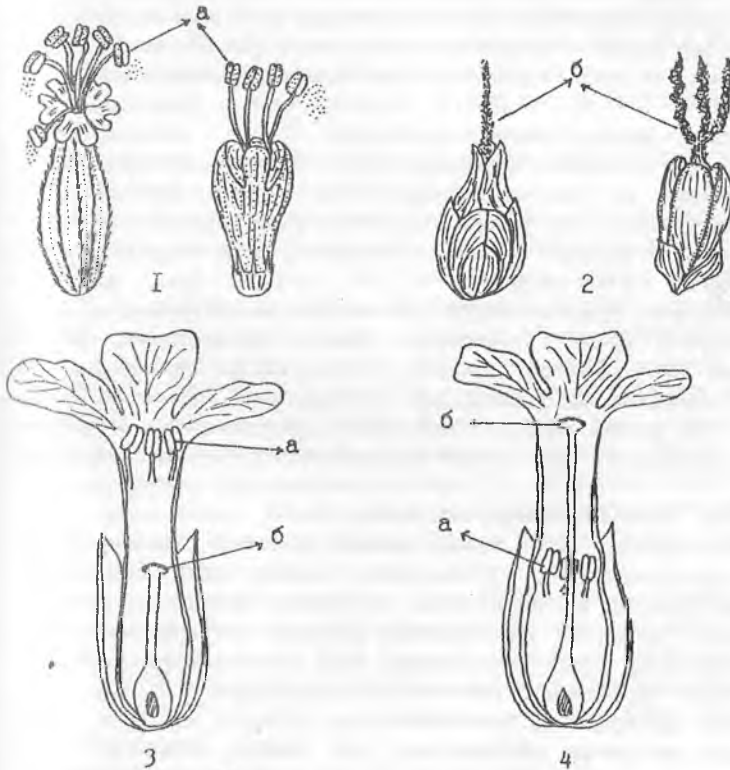
■ гултож ва чангчиларнинг узига хос жойланиши (масалан лабгулдошларда);

■ бепуштлик хуесияти, яъни гул ўз чанги билан чангланганда уруғланиш содир бўлмайди ва мева тугмайди. Бу хуесиятни жавдар, карам, қўқсағиз ўсимликларида кузатиш мумкин. Ўсимликларда четдан чангланиш турли воситалар ёрдамида амалга ошади Унинг қуйидаги хиллари ажратилади:

1. Энтомофилия - хашаротлар ёрдамида чангланиш. Хашаротлар ёрдамида чангланувчи ўсимликлар гули йирик ва рангли бўлади. Масалан Арнольди раффлезияси гули диаметри 1 м. гача боради. Агар ўсимлик гули майда рангсиз бўлса, кўпчилик ҳолда тўпгуллар шаклида тўпланadi. Хашаротларни гулдаги чанг ва нектар жалб қилади. Чанг ва нектар хашаротларга озуқа манбаи бўлиб хизмат қилади. Гул чанги таркибида турли оқсиллар, ёғлар, углеводлар, фермент ва витаминлар бўлади. Айниқса наъматак, қўқнок, мимоза, қайратуёқ, пионлар гулида жуда кўп чанг ҳосил бўлади. Жуда кўпчилик ўсимлик гуллари ўзидан ширин суюқлик - нектар ажратади. Нектар нектардон деб аталувчи махсус безлардан ажралади.



28-расм. Гулларнинг чангланиши: 1-ўз-ўзидан; 2-четдан чангланиш.



29-расм. Гулли ўсимликларнинг четдан чангланишга мослашганлиги: 1-протандрия; 2-протогния; 3-4 -гетеростилия; а-чангчилар; б- уруғчи тумшукчаси.

Нектарнинг 60-80 % қандли углеводлар ташкил қилади. Нектар ажралиб чиқиши суткавий ритмикага эга бўлиб, кўпчилик ўсимликларда у эрталаб ёки кечқурун кузатилади. Нектардонларнинг шакли ва гулларидан жойланиши турличадир. Нектардонлар гултожда, гулўрнида, чанг ипида, мевабаргчаларда жойлашадилар.

Хашаротларни гулларга жалб қилишда гулнинг ўзига хос хидлари ва ранги ҳам алоҳида роль ўйнайди. Хозирги кунда гулли ўсимликларда 500 дан ортиқ хид борлиги аниқланган. Уларнинг асосий қисмини турли эфир мойлар ва аминлар ташкил қилади. Н.Н.Благовешенская берган маълумотларга қараганда ўсимлик гулларида 300 дан ортиқ ранглар ажратилиб, улар хашаротлар учун сигнал вазифасини ўтайди. Айниқса сиз учун ранги бир хил бўлиб кўринган гулларда ўзига хос шундай нуқталар борки, улардан қайтган ультрабинафша нурлар хашаротлар учун йўналтирувчи маёқ ролини ўйнайди.

Хашаротлар бир гулдан иккинчисига ўтар экан у ўзи билан бирга шу ўсимлик чангланини ҳам олиб ўтади, натижада хашарот ёрдамида чангланиш рўй беради.

2. Орнитофилия - қушлар ёрдамида чангланиш

Қушлар ёрдамида чангланиш тропикада ўсувчи эвоколитт, акация, кактус турларига кузатилади. Бу ўсимлик гуллари очиқ рангли, жалб қилувчи рангларга бўялган бўлади. Улар ўзларидан суяқ нектар чиқариб, қушларни ўзига жалб қилади. Қушлардан қолибри, нектарчи ва кичик тўтиқушлар чангланиш жараёнини амалга оширади.

3. Хироптерофилия - кўршапалаклар ёрдамида чангланиш.

Жанубий Африка тропик ўрмонларида ўсувчи турли лиана, бабоаб дарахтида, банан ва агавалар гуллари чангланишида асосий ролни кўршапалаклар бажаради. Бу ўсимликлар гуллари анча кўримсиз бўлиб, кечаси очилади. Улар ўздан жуда кўп миқдордаги суяқ нектарни ажратади. Бу нектар билан озиқланиш учун келган кўршапалак чангланиш жараёнини таъминлайди.

4. Анемофилия - шамол ёрдамида чангланиш.

Гулли ўсимликларнинг 20 % яқини шамол ёрдамида чангланади. Бу ўсимликларда гулкўрғонларнинг бўлмаслиги, майда кўп миқдордаги гулларнинг хосил бўлиши, чангнинг енгил ва учувчан бўлиши, тумшукча юзаси кенг бўлиши, гулларнинг турли жинсли бўлиши ва бошқа хусусиялар кузатилади. Анемофилия ғалла экинларида, тол, терак, шўра, оққайин, заранг, шувоқ, каноп, тут ва бошқа ўсимликларда кузатилади.

5. Гидрофилия - сув ёрдамида чангланиш.

Сув ёрдамида чангланиш валлиснерия, сув чумаси, денгиз ўти деб аталувчи ўсимликларда учрайди. Мисол тарикасида валлиснерия ўсимлигини олиб кўрсак, у айрим жинсли гулларга эга. Бу ўсимликнинг урғочи гуллари сувда сузиб юради. Эркаклик гули етилгандан кейин сув юзига қалқиб чиқади ва урғочи гулга яқинлашади. Агар урғочи гулга эркак гул чангчиси тегиб кетса, урғочи гул чангланади.

УРУҒЛАНИШ ЖАРАЁНИ

Кўпчилик ўсимлик гулларида уруғчи тумшукчаси ўзига келиб тушган чанглари махсус елимсимон шира ёрдамида ушлаб қолади. Тумшукчага келиб тушган чанг маълум вақтдан кейин ўса бошлайди (30-расм). Чанг порасидан иптина ўсиб чиқиб чанг найчасини хосил қилади. Чанг найчаси аста-секин тумшукча тўқималари ичига ботиб киради. Агар чангдонда етилган чанг икки хужайрали, вегетатив ва генератив хужайралардан иборат бўлса, чанг найчасига аввал вегетатив хужайра ядроси, унинг кетидан генератив хужайра ядроси ўтиб, чанг найчасида генератив хужайра иккига бўлинади ва иккига спермийни хосил қилади. Уч хужайрали чанглarda бу бўлиниш жараёни чангнинг ўзида амалга ошгани учун кузатилмайди.

Чанг найчаси аввал уруғчи устунчаси, кейин уруғкуртак қисмлари орқали муртак халта томон ўсиб кира бошлайди. Чанг найчасини уруғкуртак орқали муртак халтасига киришида 3 та тип ажралади:

■ поргамия - чанг найчаси уруғкуртак микропилеси орқали муртак халтага киради;

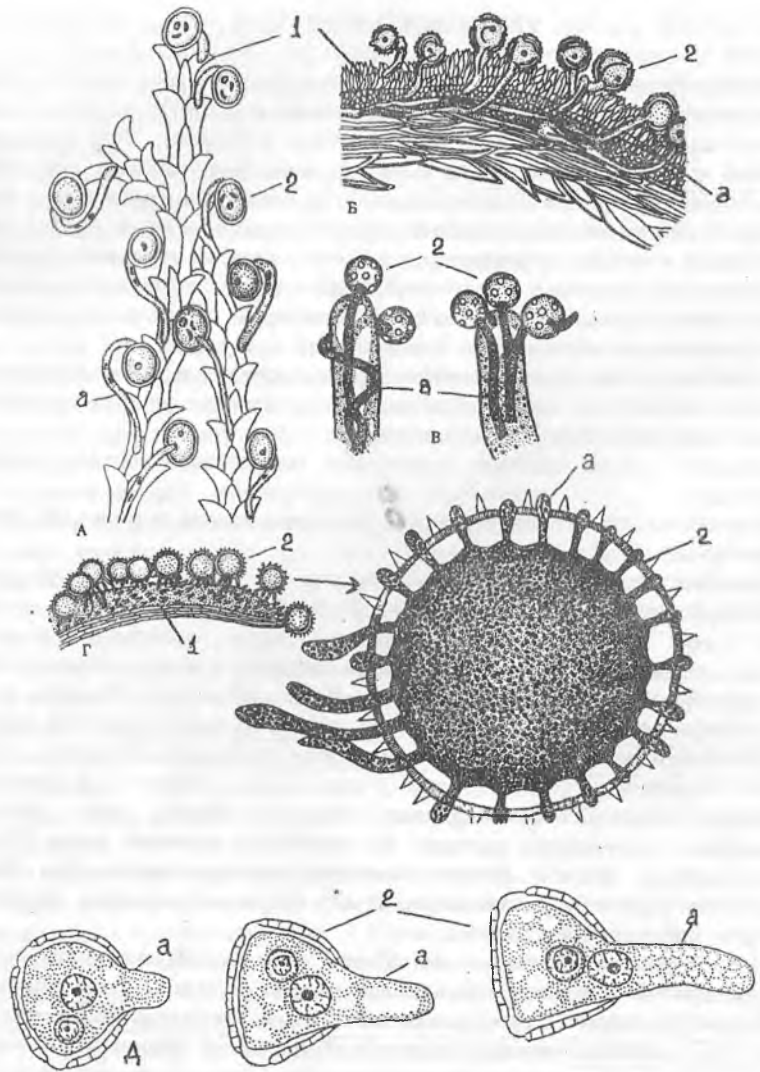
■ халазогамия - чанг найчаси уруғкуртакнинг халаза томонидан, унинг тўқималари орқали ўсиб киради;

■ мезогамия - чанг найчаси уруғкуртакнинг ён тарафидан, уруғкуртак интегументлари орқали ўртак халта томон ўсиб боради. Чанг найчаси муртак халтасига етиб келгач ўз махсулотини тухум аппарати синергид хужайраларидан бирига тўқади. Бу жараёнда синергид хужайра шикастланиб, у тезда редукцияланиб кетади (31-расм). Чанг найчасидан бўшаган икки спермийдан бири тухум хужайра билан, иккинчиси марказий хужайра ядроси билан қўшилади. Бу жараёнга қўш уруғланиш дейилади (32-расм). Қўш уруғланиш ходисасини 1898 йили улуғ рус олими С.Г.Навашин миллиядошларда кузатиб, бу ходисани шарҳлаб бериш учун ўзининг энантиоморфизм гипотезасини яратади. Бу гипотезага мувофиқ ҳосил бўлган иккала спермийлар ўзининг физико-химиявий хусусиятларига кўра фарқ қилиб, улардан бири тухум хужайра, 2-чиси марказий хужайра ядросини уруғлангириш қобилиятига эгадир.

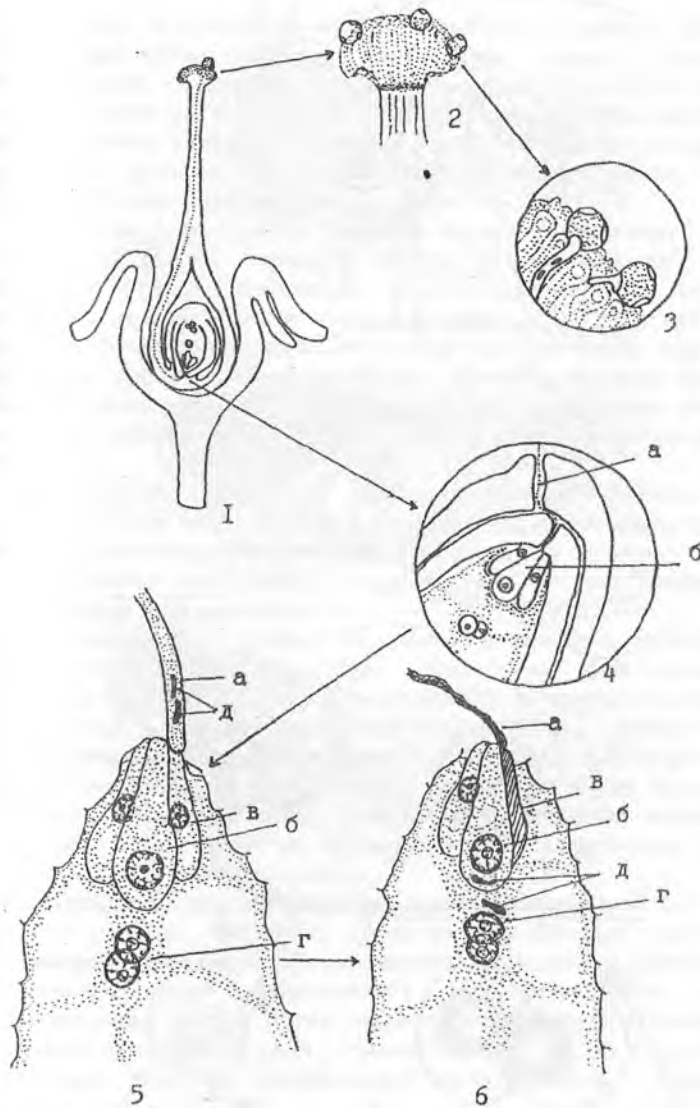
Қўш уруғланиш натижасида ҳосил бўлган икки хужайрадан бири зигота (тухум хужайра ва спермий қўшилишдан хосил бўлади) ўзида диплоид хромосомалар тўпламини (2n) сақласа, иккинчиси - триплоид хромосомалар тўпламини (3n) сақлайди, чунки у иккита қутб ядролари қўшилишидан хосил бўлган марказий хужайра ядроси билан спермийни ўзаро бирикувидан юзага келади (32-расм).

ЭНДОСПЕРМАНИНГ ХОСИЛ БЎЛИШИ

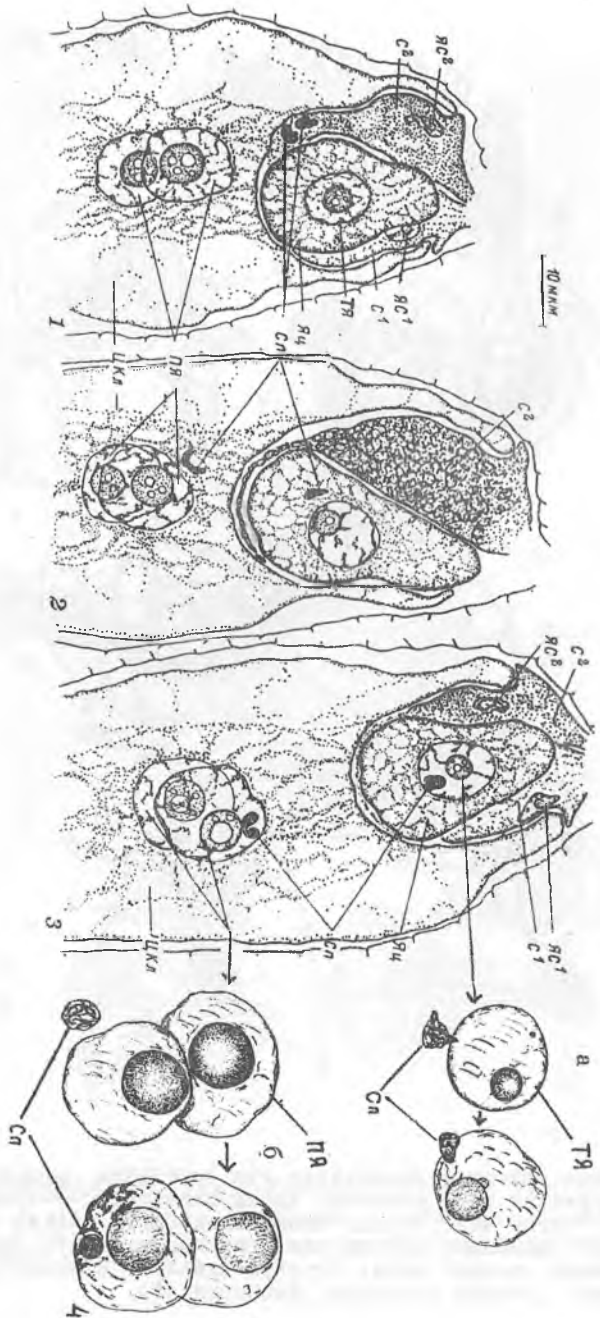
Қўш уруғланишдан кейин энг аввал муртак халтасидаги марказий хужайра ядроси бўлина бошлайди, чунки у цитоплазманинг куюқ тўпламида жойлашади ва антиподлар тарафидан келаётган озуқа моддалардан кўпроқ



30 - расм. Чангнинг уруғчи тумшукчасида ўсиши: А-Г-ёлик уруғлиларда (Поддубная - Арнольди бўйича); Д- дуккакдошларда; 1-уруғчи тумшукчаси; 2-ўсаётган чанг; а-чанг найи.



31-расм. Ёпиқ уруғли ўсимликларда қўш ўруғланиш жараёни: I-уруғ-
 куртакка чанг найининг кириш схемаси; 2-3-тумшукчада
 ўсаётган чанг; 4-чанг найини микропиле орқали кириши; 5-6-
 чанг найининг муртак халтага кириши ва қўш ўруғланиш про-
 цесси; а-чанг найи; б-тухум хужайра; в-синергид; г-марка-
 зий хужайра ядролари; д-спермийлар.



32 — расм. Маккажухори ўсимлигида қўш уруғланиш жарёни (Коробова, 1982): 1 — чагланнишдан 20 минут, 2 — 30 минут ва 3 — 60 минут ўтгандан кейин муртақ ҳалтаси кўриниши; Яц — тухум хужайра; ТЯ — тухум хужайра ядроси; С — синергида; Яс — синергида; Яс — синергида ядроси; ЦКД — марказий хужайра; ПЯ — қутб ядролари; Сп — спермийлар; 4 — спермийларни тухум хужайра ядроси (а) ва қутб ядролари (б) билан қўшилиши.

фойдаланиш имкониятига эгадир. Марказий хужайра ядроси бир неча бўлингандан кейин эндосперма (эндо- ички, сперма — уруғ) деб аталувчи тўқима хосил қилади (33-расм). Эндосперма запас озуқа тўқимадир. Ёпиқ гулли ўсимликлар эндосперми очиқ гулдилар эндоспермидан тубдан фарқ қилади, чунки унинг хужайралари ўзида 3n хромосомаларни сақлайди ва уруғланиш процесси махсулоти сифатида юзага келади. Эндоспермнинг қуйидаги 3 хили ажратилади:

- ядроли эндосперма - хужайра ядролари бўлиниши хужайра пўсти шаклланиши билан бормайди. Ҳосил бўлган ядролар муртак халтаси деворлари бўйлаб жойлашади. Ядроли эндоспермда ценоцит босқичи кузатилиб, муртак халтаси ичида 4-8 тадан 4000 гача ядроларни сақлаши мумкин. Ценоцитни ташкил қилган ядролар катталиги, шакли ва тўдадаги қалинлиги турлича ҳолларда бўлади. Ценоцит босқичи ядролар ўртасида хужайра тўсиқлари хосил бўлиб, хужайрали эндоспермга айланади. Ядроли эндосперм пиёздошларда, теракдошларда ва дуккакдошларда кузатиш мумкин (33-расм).

- хужайрали эндосперма - хужайра ядролари бўлиниши хужайра пўсти хосил қилиниши билан боради. Бу типдаги эндосперм магнолия, қўнғироқгул, лабгулдошлар ва мураккаб гулдошлар вакилларида учрайди.

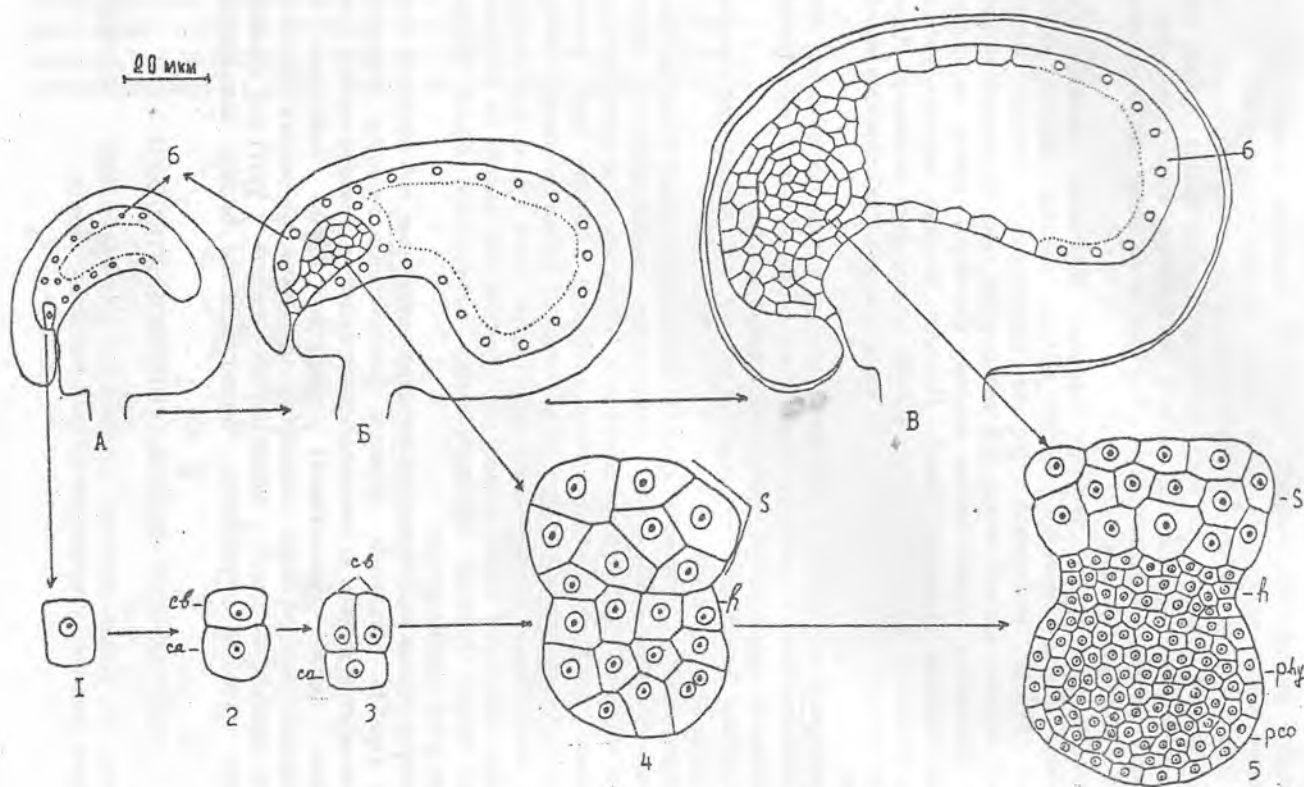
- гелобиял эндосперма — оралик тип. Бу тип асосан бир паллали ўсимликларда кенг тарқалган.

Эндосперма ўзида алейрон ва крахмал дончалари, турли ёғлар ва бошқа озиқа элементларини сақлайди. Эндосперма ривожланаётган муртак томонидан тамоман ўзлаштирилиб юборилади (кўпчилик икки паллалиларда), ёки қисман сақланиб қолади (ғалладошларда). Шунга кўра уруғлар эндоспермали ва эндоспермасиз уруғларга бўлинади. Айрим ҳолларда (айниқса гелобиял эндоспермли ўсимликларда) эндосперма ўзида турли гаусторийлар (ўсимталар, сўғичлар) хосил қилади. Бу гаусторийлар шакли ва катталиги хилма-хил бўлиб, ўсаётган муртакни озиқа элементлари билан тўлароқ таъминлаш учун хизмат қилади.

Уруғларда гохида эндоспермадан ташқари перисперма деб аталувчи озуқа тўқимаси учрайди. Маълумки, кўпчилик ўсимликларда нуцеллус марказида жойлашган муртак халтаси ўз ривожланишида нуцеллус хужайраларини тўлиқ ассимиляция қилиб (ўзлаштириб) юборади. Айрим пайтларда бу хужайраларнинг маълум қисми сақланиб қолиб, озуқа тўқимасига айланади. Бу тўқима перисперма (peri — ташқи атроф, sperma — уруғ) деб аталади. Перисперма тўқимаси шўрадошлар, чиннигулдошлар оиласи вакилларида учрайди.

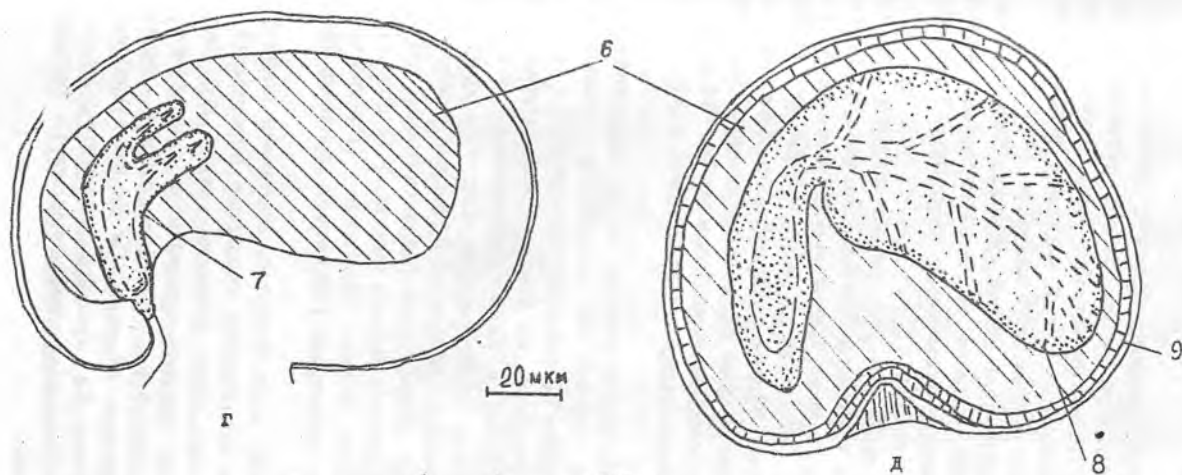
МУРТАКНИНГ РИВОЖЛАНИШИ ВА ТИПЛАРИ

Муртак ўз ривожланишини уруғланган тухум хужайра - зиготадан бошлаб, анча мураккаб ривожланиш йўлини бошдан кечиради.

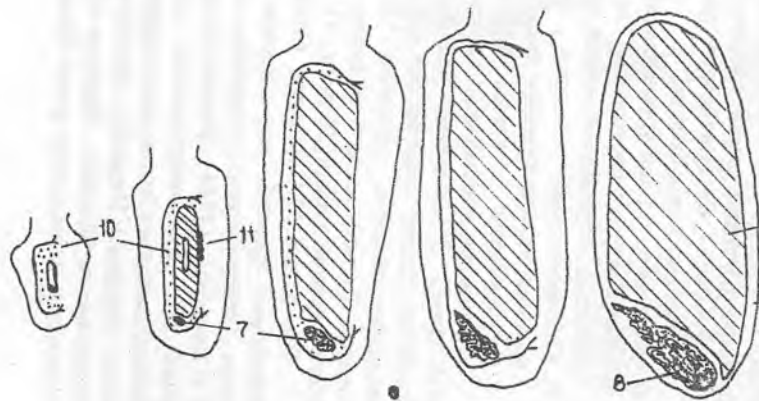


58

33-расм. Эндосперм ва муртакнинг ривожланиши: А-В -ривожланишнинг турли босқичларидаги уруғ-куртаклар; I-зигота; 2-5 -муртакнинг ривожланиши; 6-эндосперм; Са-апикал хужайра; Св-базал хужайра; S-суспензор; h-гипофиз; Phy-гипокотиль; рсо-уруғпалла.



59



33-расми давоми: г-уруғкуртакда шаклланаётган муртак; д-иккипаллелилардан нитоқ уруғи тузилиши; е-бирпаллелилардан буғдойда муртак ва эндоспермнинг шаклланиши; 6-эндосперм; 7-шаклланаётган муртак; 8-шаклланган муртак; 9-уруғ пўсти; 10-нуцеллус; 11-амти-подлар қолдиғи.

Урунланган тухум хужайра булиниш олдидан тиним даврини ўтади. Бу вақт бир неча соатдан бир неча ойгача давом этиши мумкин. Муртак ўз онтогенезида қуйидаги босқичларни ўтади:

■ зиготалик даври - бу даврда урунланган тухум хужайра бўлинишга тайергарлик кўради (33-расм, 1);

■ проэмбрионал давр - зиготанинг биринчи бўлиниш билан бошланиб, эмбриодерма хосил қилиниши билан якунланади. Зигота кўпчилилик ҳолда кўндаланг бўлиниб, 2 та хужайра (Са - апикал, Св - базал) хосил бўлади. Апикал хужайрадан келажакда муртакнинг асосий қисмлари ривожланади. Базал хужайра суспензор деб аталувчи осилма сопга айланади.

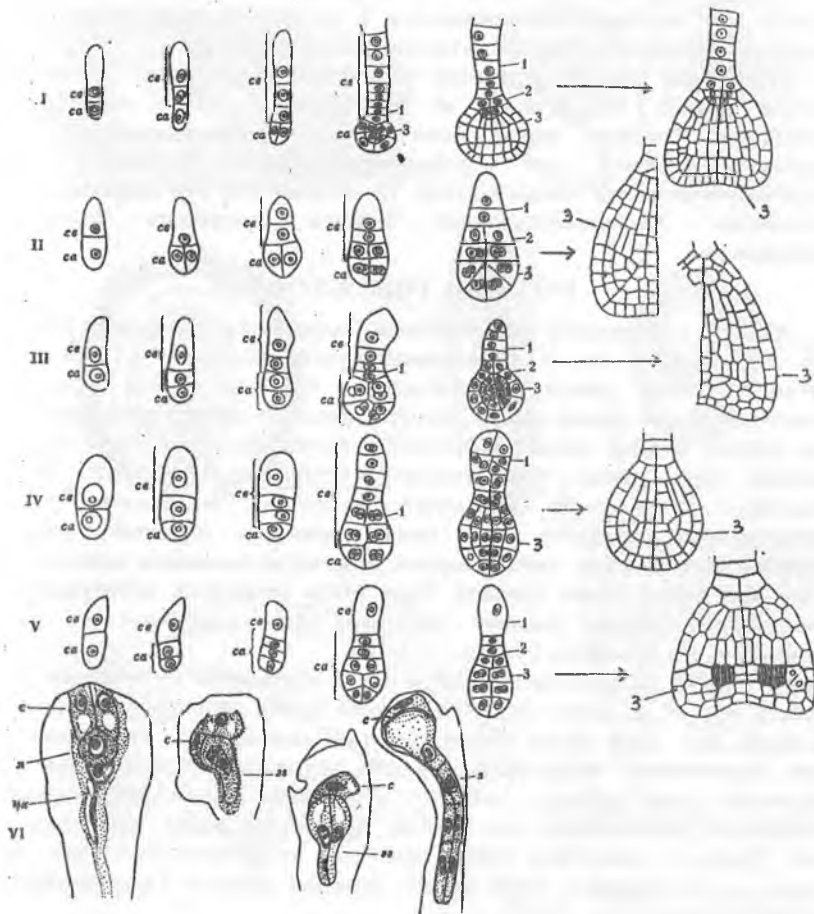
■ эмбрионал давр - даврида муртакнинг асосий қисмлари шаклланади. Шарсимон муртак дифференцияланиб, илдизча, пояча ва куртакчага айлана бошлайди (33-расм, 5). Икки паллали ўсимликлар муртагида 2 та, бир паллалиларда 1 та уруғпаллалар шаклланади.

Гулли ўсимликлар муртаги тузилиши ва ривожланишида умумий ўхшашлик кўп бўлса ҳам, у айрим томонлари бир-биридан фарқ қилинади. Ўсимликлар эмбриологияси фанида муртак ривожланиши типлари бўйича Шнарф (1929), Суэж (1939), Жогансен (1945), Яковлев (1958) классификациялари маълум. Қуйида Шнарф классификациясига қисқача тўхтаб ўтамиз. У икки паллалиларда муртак ривожланишининг 5 хил типни учрашини кўрсатиб, уларни топилган оилалар номи билан атайди (34-расм):

- I. *Cruciferae* - Са хужайрадан уруғпаллалар, илдиз ва пояча асоси, Св дан осилма соп хосил бўлади.
- II. *Asteraceae* - Са дан уруғпаллалар, қолган қисмлар Св дан шаклланади.
- III. *Solanaceae* - юқорги Са ва пастки Св хужайралар кўндалангича бўлинади. Муртакнинг асосий қисми Са дан хосил бўлади.
- IV. *Chenopodiaceae* - юқорги *Solanaceae* га ўхшаш, аммо муртак хосил қилишда иккала хужайра ҳам (Са ва Св) баробар қатнашади.
- V. *Caryophyllaceae* - ҳамма қисмлар, хатто осилма соп ҳам фақат Са хужайрадан шаклланади. Св хужайра кейинчалик бўлинмай қолади.

1950 йилда Д.А. Johansen ўзининг «Ўсимликлар эмбриологияси» китобида *Cruciferae* типини *Onagrad* тип деб аташни таклиф қилади. У Schnarf (1929) классификациясига, қўшимча янги 6-тип *Piperaceae* (*Piperad*-тип)ни киритди. Бу тип қолган 5 та типдан зиготанинг 1-бўлиниши узунасига бўлиши билан ажралиб туради (34-расм, VI).

Рус олими М.С. Яковлев (1958) пион ўсимлиги муртагини шаклланиш жараёнини ўрганиб, уни юқорида келтирилган типлардан бирортасига ҳам тўғри келмаслигини аниқлайди ва янги *Piopaseae* типни деб атайди. Т.Б. Батигина (1974) бошоқдошлар муртаги тузилиши ва ривожланишини ўзига хос кечишини кузатиб, янги 8-тип *Graminae* типини ажратади. Бошоқдошларда зигота аввал кўндаланг бўлиниб, Са ва Св хужайраларни хосил қилади. Иккинчи бўлинишда Са хужайра узунасига, Св - эса кўндалангига бўлинади. Кейинги бўлинишлар натижасида эса Са хужайрадан колеоптиль ва қалқонча хосил бўлади.



34 – расм. Муртакнинг ривожланиш типлари (Шнарф, 1929): I – Cruciferae; II – Asteraceae; III – Solanaceae; IV – Chenopodiaceae; V – Carophyllaceae; VI – Piperaceae; 1 – осилма соп; 2 – гипофис; 3 – уруғпаллар; Ca – апикал хужайра; Sv – базал хужайра; C – синергид; Я – тухум хужайра; Цк – марказий хужайра; 3 – муртак.

1997 йилда эълон қилинган «Гулли ўсимликлар эмбриологияси» (2-том) асарида ҳам муртак ривожланишидаги 8 та тип сақланиб қолган. Аммо бу типларда вариациялар учраши таъкидланган.

Шаклланиб булган муртаклар айримлари яшил рангда, кўпчилиги сўт рангида бўлади. М.С.Яковлев ва Г.Я. Жукова (1973) таклифига кўра муртаклари рангига қараб ёпиқ уруғли ўсимликларни 2 гуруҳга: хлороэмбриофитлар ва лейкоэмбриофитларга бўлиш мумкин. Хлороэмбриофитларга ҳозирги кунда 72 оиладан 428 тур вакиллари кириши аниқланган. Хлороэмбриофитлик белгиси прогрессив белги бўлиб хисобланади.

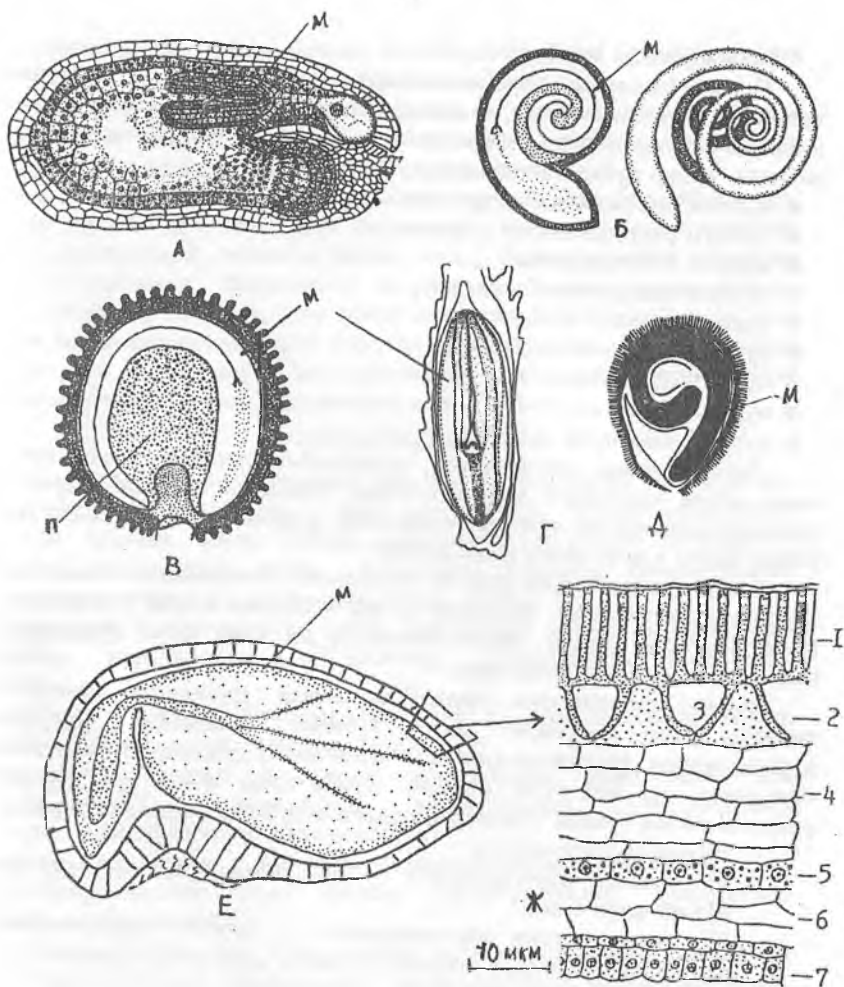
УРУҒНИНГ РИВОЖЛАНИШИ

Эндосперм ва муртак ривожланиши билан бирга уруғкуртак ўлчами ҳам анча катталашади ва у ривожланиб уруғга айланади (33-расм, А-Д). Уруғнинг шакли, ранги ва катталиги, тузилиши турли ўсимликларда турличадир. Аммо уруғда муртак маълум қонуният асосида жойлашган бўлиб, унда муртак илдизи доимо микропиле томонга қараган бўлади. Муртаклар шаклига кўра уруғда туғри(тамаки), букилган (чинигул), тақасимон (отқулоқ), спиралсимон (лавлаги) шаклларда жойлашади (35-расм). Муртакларнинг катталиги жуда кичик размердан (орхилей) анча катта ўлчамгача (қовоқ, эман, ёнғоқ) боради. Муртак ва эндосперм ташқи томондан одатда уруғ пўсти билан ўралади. Уруғ пўсти уруғкуртак интегументларидаги хосил бўлиб, айрим ўсимлик уруғларда унга эндосперм ва нуцеллус қолдиқлари ҳам қўшилган бўлади.

Уруғ пусти (спермодерма) одатда тигиз ва механик таъсирларга чидамли бўлиб, у муртак ва запас озуқа тўқимасини химоя қилиш учун ёрдам беради (35-расм, Ж). Уруғ пўсти ташқи томондан силлиқ ёки турли хил тўқлар билан қопланиши, ғадир-будур бўлиши мумкин. Кўпинча ёпиқ уруғли ўсимликлар уруғи ариллус (arillus - қуритилган майиз) деб аталган этли плёнкасимон тузилмаларга эга бўлади. Ариллуслар ранги ва шакли турли-туман бўлиб, у таркибида турли мойсимон моддаларни сақлайди. Бу эса қушлар ва чумолиларни жалб қилиб, ўсимлик уруғини тарқалишида катта аҳамиятга эгадир.

Маълумки уруғ ичида муртак ва қўшимча озуқа тўқима (эндосперма, перисперма) жойлашади. Муртакнинг ривожланиш даражаси турли ўсимликларда турлича бўлади. Шунингдек запас озуқа тўқималари ҳам уруғ пишгунча тўла ўзлаштирилиб юборилиши ёки қисман қолиши мумкин. Рус олимаси Е.С.Смирнова (1965) муртакни ривожланиш даражасига, запас озуқа тўқималарини бор-йўқлигига қараб, гулли ўсимликлар уруғини 5 гуруҳга ажратади:

1. Хақиқий муртакли уруғлар;
2. Эндоспермали уруғлар;
3. Периспермали уруғлар;
4. Эндоспермали уруғлар;



35-расм. Турли ўсимликлар муртакларини уруғда жойлашиши (А-Е) ва янтоқ уруғи пўсти тузилиши (Ж): М-муртак; П-перисперм; 1-эпидерма; 2-субэпидерма; 3-хужайралараро бўшлик; 4-паренхима; 5-доначали қавват; 6-эндосперли қолдиғи; 7-уруғпалла тўқимаси.

5. Проэмбрионли уруғлар;

Гулли ўсимликлар эмбриологияси (1997) асарида уруғларни ички тузилишига қараб, 4 бўлим, 6 кенжа бўлим, 9 типга ажратиб ўрганиш тавсия этилган. Уларни типларга ажратишга асос қилиб муртакнинг шакли ҳисобга олинган. Булар қуйидаги типлардир:

- муртаги ривожланмаган уруғлар;
- муртаги редукцияланган уруғлар;
- муртаги бошча шаклда;
- муртаги қалқонсимон шаклда;
- муртаги чизиқли жойлашган;
- муртаги кураксимон шаклда;
- муртаги қайрилган;
- муртаги буралган;
- муртаги шарсимон уруғлар.

Дуккақдошлар, ковоқдошлар, мураккаб-гулдошлар оиласи вакилларида запас озуқа моддалари уруғпаллаларда тўпланган бўлади. Айрим паразит ўсимликларда муртак яхши ривожланмай, рудимент ҳолда бўлади. Аммо вақт ўтиши билан у аста-секин шаклланади.

Одатда ўсимликларда уруғ ва муртакнинг ривожланиши билан бирга мева ҳам ривожлана боради. Меванинг ҳосил бўлишида асосан уруғчининг тугунча қисми ишғирок қилади, баъзи пайтларда эса мева ҳосил бўлишида гулнинг бошқа қисмлари ҳам қатнашади.

Айрим ўсимликларда уруғкуртак ичида уруғланиш амалга ошмаган тақдирда ҳам меванинг ҳосил бўлиши кузатилади. Бу ҳодисасига партенокарпия (parthenos-қизлик, карpos-мева) дейилади. Партенокарпияни «пуч-мева» ҳам деб аташ мумкин. Чунки мева ичида уруғ бўлмайди ёки ривожланмаган бўлади. Партенокарпиянинг қуйидаги хиллари учрайди:

- табiiий партенокарпия

а) вегетатив партенокарпия — мева ҳосил бўлиши учун чангланиш бўлиш шарт эмас;

б) индуцирланган партенокарпия — уруғчи тумшукчасига бошқа ўсимликлар чанглари тушиши туфайли мева ҳосил бўлиши;

- сунъий партенокарпия

а) турли ташқи факторлар таъсири остида;

(температура, қуёш нурлари ва х.к.)

б) турли хил гормон ва стимуляторлар таъсирида юзага келиши (ауксин, гибберлин).

Партенокарпия ўсимликлар дунёсида анча кенг тарқалган. Уни маданий ўсимликлардан узум, мандарин, лимон, апельсин, банан, анжир, хурмо, помидор, бодиринг, нок, олма, гармдори ва бошқаларда учратиш мумкин.

Партенокарпияда ривожланаётган муртак, уруғкуртак ўз тараққиётини турли босқичларида дегенерацияга учрайди. Натижада ҳосил бўлган мева ичида уруғ ёки муртак бўлмайди. Партенокарпиянинг қишлоқ хужалигида

имиллий ахамияти катта, чунки бундан фойдаланиб айрим ўсимликларнинг уруғи ва этдор мевалар берадиган навлари яратилмоқда.

Мева ичида уруғ сони, катталиги ва кўриниши турлича бўлиб, у турнинг муҳим белгилардан бири ҳисобланади. Мевалар тузилишига кўра хўд ва курук, очиладиган ва очилмайдиган хилларга ажратилади.

Уруғнинг шаклланиши дастлабки босқичларида уруғ таркибида кўп миқдорда сув учраса, уруғ пишишига яқин унинг миқдори кескин камаяди. Уруғ старли катталиқкача етгандан кейин, унинг ўсиши тамоман тўхтайтиди. Ундаги турли биохимик, физиологик жараёнлар бориши сусая боради, ферментлар активлиги пасаяди, уруғ пўсти зичлашиб, қаттиқлашади ва уруғ ош организм билан алоқасини узади. Етилган уруғ катталиги, ранги ва шакли ўсимлик тури учун доимийдир. У она организмдан ажралгандан кейин қулай шартларга тушса униб чиқиб янги индивидни ҳосил қилади.

АПОМИКСИС

Айрим гулли ўсимликларда жинсий гаметалар қўшилмаган тақдирда ҳам муртак халтаси хужайраларидан ёки нуцеллусдан, гоҳида интегумент хужайралардан муртак ҳосил бўлиши кузатилади (36-расм). Бу ходисага апомиксис (а - инкор этиш, mixsis - аралаштириш) дейилади. Апомиксиснинг кўпчилиги турлари учрайди (Поддубная Арнольди, 1976):

- партеногенез - уруғланмаган тухум хужайрадан муртак ҳосил бўлиши (виртугалдошлар, карамдошлар, шўрадошлар, ғалладошлар, лоладошлар вакилларида);

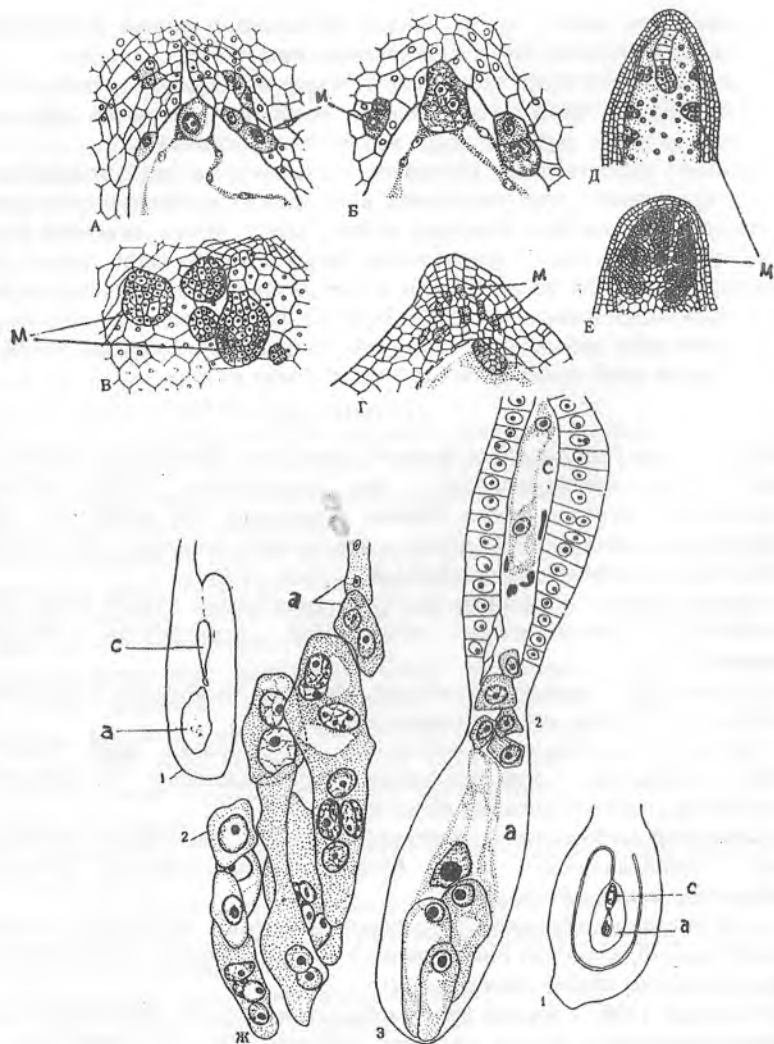
- Апогаметия - муртак халтасидаги синергид ва антипод хужайралардан ҳосил бўлиши (пшён, шоли, чучмомаларда);

- Апоспория - муртак халтасининг мегаспорадан эмас, балки она организм диплоид хужайралардан ривожланиши (ғалладошлар, виртугалдошлар, қовоқгулдошлар вакилларида);

- Нуцелляр эмбриония - муртакнинг муртак халтасидан ташқаридаги нуцеллус хужайраларидан ҳосил бўлиши (лолагулдошлар, рўяндошлар вакилларида);

- интегументал эмбриония - муртакнинг муртак халтасидан ташқарида интегумент хужайраларидан ривожланиши (лолагулдошлар, соябонгулдошлар, виртугалдошларнинг айрим вакилларида).

С.С.Хохлов (1967) берган маълумотларга қараганда апомиксис ходисаси гулли ўсимликларнинг 80 та оиласига кирувчи 290 дан ортиқ туркумида топилган. Апомиксис кўпинча четдан чангланувчи айрим жинсли, вегетатив кўпайувчи кўп йиллик ўсимлик турларида кенгроқ тарқалгандир. Апомиксисни пайдо қилиши тўғрисида умумий бир фикр йўқ. Айрим олимлар апомиксис ходисаси ташки факторларнинг (температура, ёруғлик, химиявий составнинг ўзгариши) таъсирида юзага келади деб айтсалар, айримлари бунини узок формалари табиий дурагайланиши натижасида деб қарамокдалар. Жуда кўпчилик олимлар апомиксисни пайдо бўлишини ўсимликдаги махсус генлар таъсири билан боғламоқдалар.



36 - расм. Муртакнинг нуцеллус хужайраларидан (А-Г) ва муртак халтасининг аспория йўли билан (Ж-З) ривожланиши (Поддубная - Арнольди, 1976): 1 - уруғ-куртаклар; 2 -- муртак халталарини катталаштириб кўрсатилгани; а - аспория; с - мегаспорадан хосил бўлган ва М - нуцеллусдан хосил бўлган муртаклар.

АДАБИЁТЛАР РЎЙХАТИ

1. Ашурметов А.А., Каршибоев Х.К. Репродуктивная биология солодки и раздельнолодчика. Ташкент: Фан 1995. 212 с.
2. Т.Б.Батигина. Хлебное зерно. Атлас. Л.: Наука 1987. 103 с.
3. Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка Л.: Наука. 1970. 168 с.
4. Первухина Н.В. Околоцветник покрытосеменных. Л.: Наука. 1979. 111 с.
5. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений М.:Наука. 1976. 508 с.
6. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитозембриологическим признакам. М.: Наука. 1982. 352 с.
7. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений. В кн. Полевая геоботаника. М.-Л.: 1960. С.9-19.
8. Романов И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В кн. Проблемы эмбриологии. Киев. С.72-113
9. Руми В.А. Эмбриология хлопчатника. Ташкент: Фан. 1969. 200 с.
10. Смирнова Е.С. Типы структур семян цветковых растений в филогенетическом аспекте. Журнал общей биологии М.: Наука. 1965. т.26. № 3. С. 310-325
11. Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука. 1981. С. 1-25.
12. Терехин Э.С. Репродуктивная биология сорных заразиховых Л.: Наука. 1988.143 с.
13. Фегри К., Ван дер Пеил Л. Основы экологии опыления. М.: Мир. 1982. 397 с.
14. Хохлов С.С. Апомиксис у покрытосеменных растений. Классификация и распространение. В кн. Успехи современной генетики. М.: Наука. 1967.
15. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства М. 1958. 285 с.
16. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиница 1972. 384 с.
17. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции (Генеративные органы цветка). Том №1. Санкт-Петербург: «Мир и семья» - 1994. 513 с.
18. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции (Семя). Том 2. Санкт-Петербург: «Мир и семья» - 1997. 823 с.
19. Embryology of Angiosperms / Ed. B. M. Johri. Berlin. 1984. 1-602
20. Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 1929. - 417 s.

М У Н Д А Р И Ж А:

Кириш.....	3
Ўсимликларнинг кўпайиши	7
Ўсимликда насллар галланиши	12
Ўсимликларнинг уруғ ёрдамида кўпайиши.....	16
Очиқ уруғли ўсимликларнинг ёрдамида кўпайиши.....	17
Ёлик уруғли ўсимликларнинг кўпайиши.....	20
Андроцей тузилиши.....	23
Микроспорогенез ва чангнинг ҳосил бўлиши.....	25
Гинецей тузилиши.....	34
Уруқкуртак тузилиши ва хиллари.....	35
Мегаспорогенез ва муртак халатасининг ривожланиши.....	38
Гуллаш	45
Чангланиш.....	50
Уругланиш жараёни.....	53
Эндосперманинг ҳосил бўлиши.....	53
Муртакнинг ривожланиши ва типлари.....	57
Уруғнинг ривожланиши.....	62
Апомиксис.....	65
Адабиётлар рўйхати.....	67

Теришга 31.01.2002 йил берилди. Босишга 11.02.2002 йил
рухсат берилди. Бичими 60x84, 1/16. Буюртма №8. Хажми 4,25 б.т.
Нусхаси 500 дона. Бахоси келишилган нархда.
ГулДУ босмахонасида чоп этилди.
707012, Гулистон, IV-мавзе.