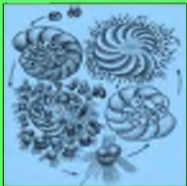


Бегали Холиқназаров

ИНДИВИДУАЛ  
РИВОЖЛАНИШ БИОЛОГИЯСИ



**ЎЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ  
ОЛИЙ ВА ЎРТА МАХСУС ТАЪЛИМ ВАЗИРЛИГИ**

**ТЕРМИЗ ДАВЛАТ УНИВЕРСИТЕТИНИНГ  
ПЕДАГОГИКА ИНСТИТУТИ**

**Бегали Холикназаров**

# **ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШ БИОЛОГИЯСИ**

**2-китоб**

**(ривожланиш биологияси)**

Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим вазирлиги  
5140100 биология таълим йўналиши талабалари учун ўқув  
қўлланма сифатида тавсия этилган

**Тошкент  
“Университет”  
2021**

**Холиқназаров Б. Индивидуал ривожланиш биологияси. 2-китоб (ривожланиш биологияси). Ўқув қўлланма. –Т.: “Университет”, 2021. – 556 б.**

**УЎК: 577.2(075.8)**

**КБК: 28.070я73**

**X 72**

Ушбу ўқув қўлланма 5140100 биология таълим йўналиши (бакалавр) талабалари учун мўлжалланган намунавий дастурга мувофиқ ёзилган бўлиб, унда индивидуал ривожланишнинг молекуляр-генетик асослари, ҳайвонот дунёси онтогенези ва ривожланиш циклининг биологик асослари, умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар ривожланиш циклининг умумий қонуниятлари, систематик гуруҳлар бўйича ҳайвонларнинг эмбрионал ва постэмбрионал ривожланишининг умумий қонуниятлари баён этилган. Ўқув қўлланмадан, шунингдек, тиббиёт, ветеринария, зооинженерия таълим йўналишлари талабалари, магистрлар ва тадқиқотчилар ҳам фойдаланишлари мумкин.

**Тақризчилар:**

**А.Ҳайтмуратов** – Қишлоқ хўжалиги фанлари доктори  
(Термиз Агротехнологиялар ва инновацион ривожлантириш институти)

**Х.Жумаев** – биология фанлари номзоди, доцент (ТерДУ ПИ)

**ISBN: 978-9943-7643-0-9**

**© “Университет” нашриёти, Тошкент, 2021**

## Сўз боши

Кейинги йилларда ривожланиш биологияси фани тез суръатлар билан ривожланиб бормоқда. Айниқса, бу фаннинг молекуляр биология, генетика, биокимё, геномика каби фанлар билан ҳамкорлиги асосида олиб борилаётган илмий тадқиқот ишлари туфайли кўплаб янги, қизиқарли маълумотлар олинмоқда. Эмбрионал индукция, дифференциация, гомеозис генлар фаолиятини ўрганиш натижасида гендан белгигача бўлган жараёнлар механизми ҳақида маълумотларга эга бўлинмоқда. Бу маълумотлар асосида индивидуал ривожланишнинг умумий концепцияси морфология, генлар экспрессияси йўналишларида умумлаштирилмоқда. Аммо ўзбек тилида тирик организмларда содир бўладиган биологик жараёнларни молекула даражасида тадқиқ қилиш ва тушунтиришга қаратилган ўқув адабиётлари кам. Шунингдек, мавжуд адабиётларда ҳайвонлар онтогенези ва ривожланиш цикли ҳақида киска маълумотлар бор, холос.

Ушбу ўқув қўлланмада ҳайвонлар ривожланиш цикли, жинсий хужайралар етилиши, эмбрионал ва постэмбрионал даврлари биология фанларининг сўнгги ютуқлари асосида ёритиб беришга ҳаракат қилинди. Ҳар бир тип ёки синф вакиллари жинсий органларининг тузилиши, кўпайиш турлари (жинсий ва жинсиз), уларнинг маълум бир систематик гуруҳ учун характерли хусусиятлари, зигота ҳосил бўлишидан эмбрион тугилишигача бўлган масалаларга кўпроқ эътибор берилган. Постэмбрионал даврда организмнинг ўсиши ва ривожланишига оид қизиқарли маълумотлар кетирилган. Ўқув қўлланмада онтогенез классификацияси ва унинг қонуниятлари янги талкида баён қилинган.

Ўқув қўлланмада ҳайвонот дунёсининг типлари ва синфлари вакиллари онтогенези ва ривожланиш циклига оид маълумотлар ҳам берилган. Тўпланган ушбу маълумотлардан қишлоқ хўжалик экинларида паразитлик ва зараркунандалик билан ҳаёт кечирадиган ҳайвонларга қарши кураш чораларини ишлаб чиқишда, чорвачиликда уй ҳайвонларини кўпайтиришда фойдаланиш мумкин. Шунингдек, тиббиётда турли хил касалликларни аниқлаш ва олдини олишда ҳам кенг фойдаланиш мумкин. Ўқув қўлланмада айрим муаммолар ҳам кўрсатиб берилганки, булар келажакда ёшларни илмий ишлар билан шуғулланишига бўлган қизиқиши-нинг ортишига хизмат қилиши мумкин. Ўқув қўлланма ўзбек тилида биринчи марта ёзилганлиги туфайли айрим хато ва камчиликлардан ҳоли бўлмаслиги мумкин. Шунинг учун муаллиф хурматли китобхонлардан, айниқса, талабалардан ушбу китоб ҳақидаги фикр-мулоҳазаларини миннатдорчилик билан қабул қилади.

**Муаллиф**

# 1-БОБ. ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШНИНГ МОЛЕКУЛЯР-ГЕНЕТИК ВА БИОКИМЁВИЙ АСОСЛАРИ

## 1.1. Ген ҳақида

**Геннинг тузилиши.** Ген организмлар ирсияти ва ирсийланишининг молекуляр-генетик бирлиги ёки моддий асосини ташкил қилади. Классик биологлар ген дейилганда, ДНК молекуласининг бир қисми тушунилади, деб таъриф берганлар. Ген ДНК молекуласи полинуклеотид занжирининг маълум бўлаги бўлиб, у маълум сондаги, маълум тартибдаги кетма-кетликда жойлашган нуклеотидлардан ташкил топган бўлади. Ривожланиш генетикаси соҳасида илмий тадқиқот ишлари олиб бораётган мутахассислар эса, ДНК кетма-кетлигини кодлаштирувчи экзонлардан ва ДНК кетма-кетлигини кодлаштирмайдиган, экзонларни бир-биридан ажратиб турадиган интрон-лардан тузилган ДНКнинг қисми ген деб тушунилишни таклиф этмоқдалар. Бу соҳада молекуляр биологлар ҳозирча ягона хулосага келган эмас. Генетик кодга эга бўлган нуклеотидлар экзонлар деб аталади. Генетик кодга эга бўлмаган нуклеотидлар интронлар деб аталади. Экзонлар ва интронларнинг сони биттадан бир нечтагача бўлиши мумкин. Интронларнинг энг кўп сони (50 га яқин) коллагенли генларда учрайди. Коллагенли генлардаги экзонларнинг узунлиги 45-54 жуфт нуклеотидлардан иборат бўлиб, уларнинг ҳар бири 15-18 та аминокислоталар кетма-кетлигини кодлаштиради. Интронларнинг ўлчами бир неча ўнтадан бир неча мингтагача нуклеотидлар жуфтидан иборат бўлиши мумкин.

**Генлар қандай ишлайди?** Организмлар генотипини ифодалайдиган генлар функциясига кўра қуйидаги турларга бўлинади:

1.Струкуравий генлар струкурасида ферментатив ва струкуравий оксиллар тузилиши ҳақидаги ирсий ахборот кодланган бўлади.

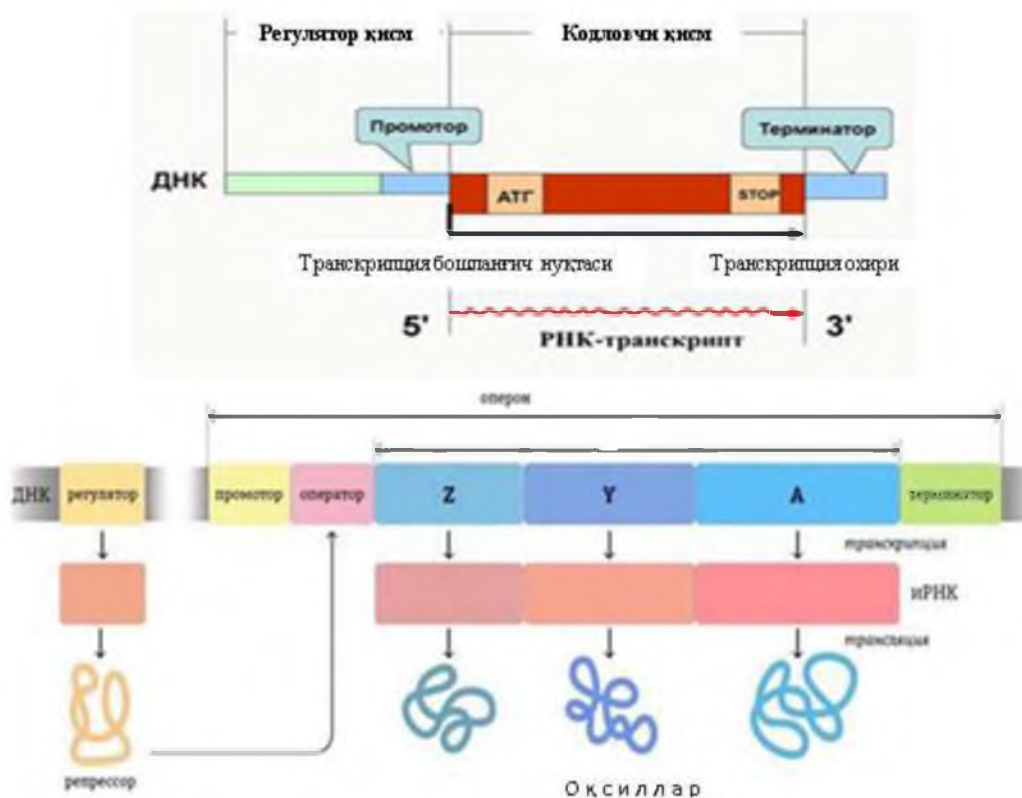
2. тРНКнинг синтезланишини таъминловчи ирсий ахборот кодланган генлар.

3. рРНКнинг синтезланишини таъминловчи ирсий ахборот кодланган генлар.

4.Регулятор генлар, буларга ген-оператор, промотор, ген-регулятор кирази ва улар структуравий генлар фаолиятини бошқаради.

Геннинг кодлашган қисми фаоллашган кодондан бошланиб, пассив кодон билан тугайди. Улар иРНКнинг марказий қисмида жойлашади ва полипептидни трансляциялайди. Уларда 5<sup>1</sup>-трансляцияланмайдиган соҳа, ундан кейин 3<sup>1</sup>-трансляцияланмайдиган соҳа келади. Бу кетма-кетлик

трансляция жараёнининг регуляциясида қатнашади. 3<sup>1</sup>-трансляцияланмайдиган соҳа иРНК фаолияти вақтига, 5<sup>1</sup>-трансляцияланмайдиган соҳа трансляция жараёнининг эффективлигига таъсир этади. Эукариот хужайраларда бирламчи транскрипт сплайсинги натижасида экзон ва интрон нусхасини ўзида жамлаган про-иРНК дан иРНК ҳосил бўлади. **Сплайсинг** бу-итрон нусхаларни қирқиб иРНК молекуласига экзон транскриптларни улаш жараёни ҳисобланади. Одатда, про-иРНК етилган иРНК дан бир неча марта катта бўлади. Транскрипция жараёнида дастлаб про-иРНК ҳосил бўлади ва бу жараёни даслабки транскрипт дейилади. Про-иРНК даги экзонларни интронлардан ажратиб олиб, уларни бир-бирига улаб тайёр иРНК га айлантириш жараёни **процессинг** деб аталади. **Экзон** ва **интрон** мавжудлиги туфайли алтернатив сплайсинг (процессинг) ҳодисаси содир бўлади, яъни ҳар хил экзонларни битта транскрипция бирлигига бирлаштирилса, турли хил оксилларни синтезлайдиган ҳар хил РНК ҳосил бўлишига олиб келади. Кўплаб генларда иРНК бошланиши билан бирламчи транскриптнинг бошланиши ДНК га мос келади (1-расм).



**1-расм. Прокариотларда цистрон ва оперон генининг тузилиши**

Транскрипция бошланиши билан про-мРНКнинг 5<sup>1</sup>-охири 7<sup>1</sup>-метилгуанозин трифосфат группа билан бирикади. Бу 5<sup>1</sup>-охири билан “кэпирланиш” дейилади. “Кэпираниш” ёки “кэп” иРНКда сақланади. Шундай қилиб, транскрипция бошланиши иРНК ҳосил бўлишининг

бошланишига мос келади. Буни транскрипциянинг **инициация** нуктаси ёки **кэп-сайт** дейилади.

**Инициация** дейилганда, рибосомаларнинг иРНК даги старт кодонни таниши ва оксил биосинтезининг бошланиш нуктаси тушунилади. Бирламчи транскрипциянинг про-иРНК 3<sup>1</sup>-охирини иРНКнинг 3<sup>1</sup>-охирини билан мос келади. Транскрипция давом этиб, РНК-полимераза таъсирида ДНКнинг турли қисмларида РНК синтезланаверади ва нуклеотидлар сони юзлаб жуфтга етиши мумкин. Кейин узунлиги билан фарқ қиладиган пассив соҳада транскрипция пасайиб, РНК-полимераза матрицадан ажралади. Хужайра ядросида про-мРНКда **процессинг** (етилиш) жараёни сплайсинг ёрдамида содир бўлади. Про-иРНК таркибидаги интронларнинг қирқиб олиб ташланиши сплайсинг дейилади. иРНКнинг тўла етилувчи молекуляр генетик жараёни **процессинг** дейилади.

**Геннинг регулятор қисми.** Генлар фаолиятининг генетик регуляцияси ҳақидаги назария ва бу назарияга асосланган оксилларнинг биосинтез қилинишини ифодаловчи модель 1961 йилда француз олимлари Ф. Жакоб ва Ж. Монолар томонидан кашф этилди. Ушбу назарияга биноан структуравий генлар фаолиятини регуляция қилувчи генлар функциясига қараб икки гуруҳга бўлинади:

**1. Оператор ген** иРНКда структуравий генларнинг олдида жойлашган бўлади. Ушбу ген жойлашган иРНКнинг қисми **оперон** деб аталади. Оператор гени структуравий генлар фаолиятини бевосита бошқариш функциясини бажаради (2-расм).

**2. Регулятор ген** генотипнинг оперондан бошқа қисмида жойлашган бўлиб, оператор генининг фаолиятини бошқариш функциясини бажаради. Мазкур ген **репрессор** деб номланган оксилни синтез қилади.



**2-расм. Эукариотлар генининг тузилиши**

Оператор гени фаолиятининг намоён бўлиш ёки бўлмаслиги репрессор оксилнинг фаол ёки пассив ҳолатда бўлишига боғлиқ. Янги синтезланган

соф ҳолдаги репрессор фаолиятсиз (пассив) бўлади. Шу сабабли у оператор генининг фаолиятини тўхтата олмайди. Агар ҳужайрада структуравий генлар фаолияти натижасида синтезланаётган сўнги модданинг миқдори етарли бўлса, **репрессор оксили** пассив ҳолатда бўлади. Бунинг натижасида оператор гени структуравий генларнинг нормал фаолият кўрсатишини таъминлайди. Шунинг учун маълум модданинг нормал миқдордаги синтези давом этади. Агар ҳужайрада структуравий генлар фаолияти натижасида синтезланган модданинг миқдори керагидан кўпайиб, тўпланиб қолса, бу модда репрессор билан дарҳол реакцияга киришиб, уни фаол ҳолатга келтиради. Фаоллашган репрессор оператор гени билан ураниб, у орқали маълум моддани синтезлаётган структуравий генлар фаолиятини тўхтатиб қўяди ва синтез жараёни вақтинча тўхтатилади. Ҳужайрада маълум модданинг захира қисми тугаб, бу модданинг синтезлана бошлашига зарурият пайдо бўлиши билан репрессорнинг фаолияти тўхтабди. Натижада оператор гени яна структуравий генлар фаолиятини тиклайди ва синтез жараёни яна бошланади.

Шундай қилиб, ҳужайрада жойлашган генетик қуролма – регулятор ва оператор генлар маълум структурага эга бўлган оксилнинг синтез қилинишини бошлаш ёки тўхтатиш зарурлигини ифодаловчи **индукция ва репрессия сигналларини** қабул қилиш ва унга самарали жавоб бериш хусусиятига эга эканлиги исботланди.

ДНКнинг кодлашган кетма-кетлиги бирламчи транскриптдан ташқаридаги, бир неча ўн минг жуфт нуклеотид масофадаги геннинг регулятор қисмида жойлашган бўлади. Бу кэп-сайтдан олдинда жойлашган ДНК қисми **промотор** дейилиб, у транскрипция фаоллиги тўғрилигини, баъзи пайтларда унинг юқори даражасини ва тўқимага мослигини аниқлайди. Ф.Жакоб ва Ж.Моно томонидан структуравий генлар фаолиятининг регуляцияси хақидаги назария ва модель яратилгандан кейин бу соҳага оид яна муҳим янги далиллар олинди. Бу далилларга кўра, ДНКнинг полинуклеотид занжирида оператор генининг ёнида промотор деб аталадиган нуклеотидлар тартиби мавжуд. Промотор қуйдаги учта функцияни бажаради:

1. ДНКнинг промотор жойлашган жойи РНК-полимераза ферментига ураниб, шу ернинг ўзида структура генлари жойлашган иРНК синтези бошланишини таъминлайди.

2. Промотор таркибидаги нуклеотидлар тартиби ДНК молекуласидаги иккита полинуклеотид занжиридан қайси бири ўзига РНК-полимеразанинг уланишини аниқлайди. Шундай қилиб, ДНКнинг қайси полинуклеотид



занжири иРНКнинг синтези учун андозалик вазифасини бажариши промоторга боғлиқ.

3. Транскрипция, трансляция жараёнларининг якунланганлигини UAA, UAG, UGA триплетлари белгилайди (3-расм).

Бу маълумотларга асосланиб, кенгроқ маънодаги оперон тушунчасига промотор, ген-оператор ва структуравий генлар киради, деб ҳисоблаш мумкин. Молекуляр генетикада транскрипция натижасида синтезланган иРНКни **транскриптон**, репликация орқали ҳосил бўлган ДНКларни **репликон**, хромосомани ўзи эса **сегрегон**, айрим генларни **цистрон** деб ҳам аталади.

Кўпчилик промоторларнинг марказий элементи **ТАТА-бокс** деб аталувчи, ўртача кўриниши ТАТААА ва нисбатан GC-жуфт билан бойитилган, қисқа майдонлар билан ўралган кетма-кетликдан иборат. ТАТА-бокс 25 жуфт нуклеотид оралигида, кэп-сайтдан олдинда жойлашган.

ТАТА-бокс мавжудлиги транскрипция нуктасининг тўғри бошла-нишини билдиради.

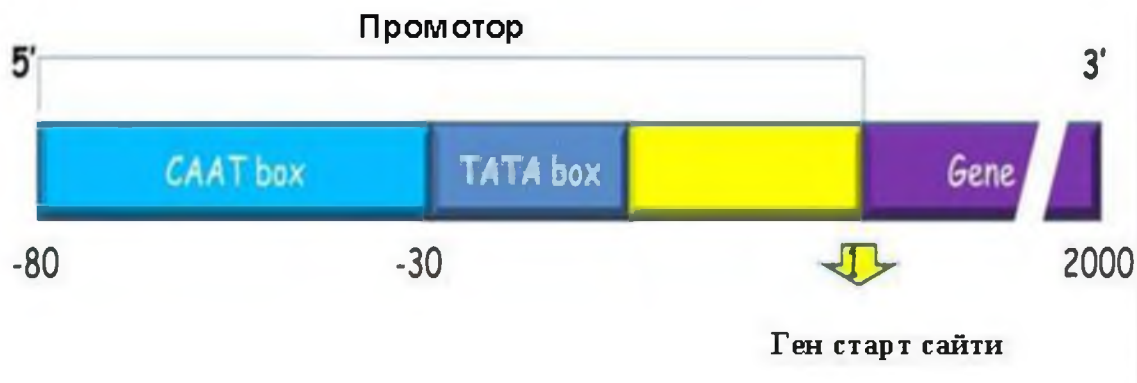


3-расм. Эукариотлардаги ген экспрессияси (Л.И.Корочкин, 1999)

Кўшимча ўзига хос кетма-кетликнинг мавжудлиги промоторни тезлаштиради, транскрипция эффективлигини оширади (4-расм). Промотор, айниқса ТАТА-бокс ДНКнинг транскрипция омиллари билан боғлаш вазифасини бажаради. Бу эса РНК-полимеразанинг ДНК билан фаол комплексини ҳосил қилади ва РНК синтезлана бошлайди. Промоторнинг асосий қисми транскрипция эффективлигига таъсир этади. Бу таъсир промотордан ташқарида, кўпчилик ҳолларда гендан ташқарида жойлашган **цис-элементлар (регулятор)** ёрдамида амалга оширилади. Цис-регуляторлар бир неча хил бўлади:

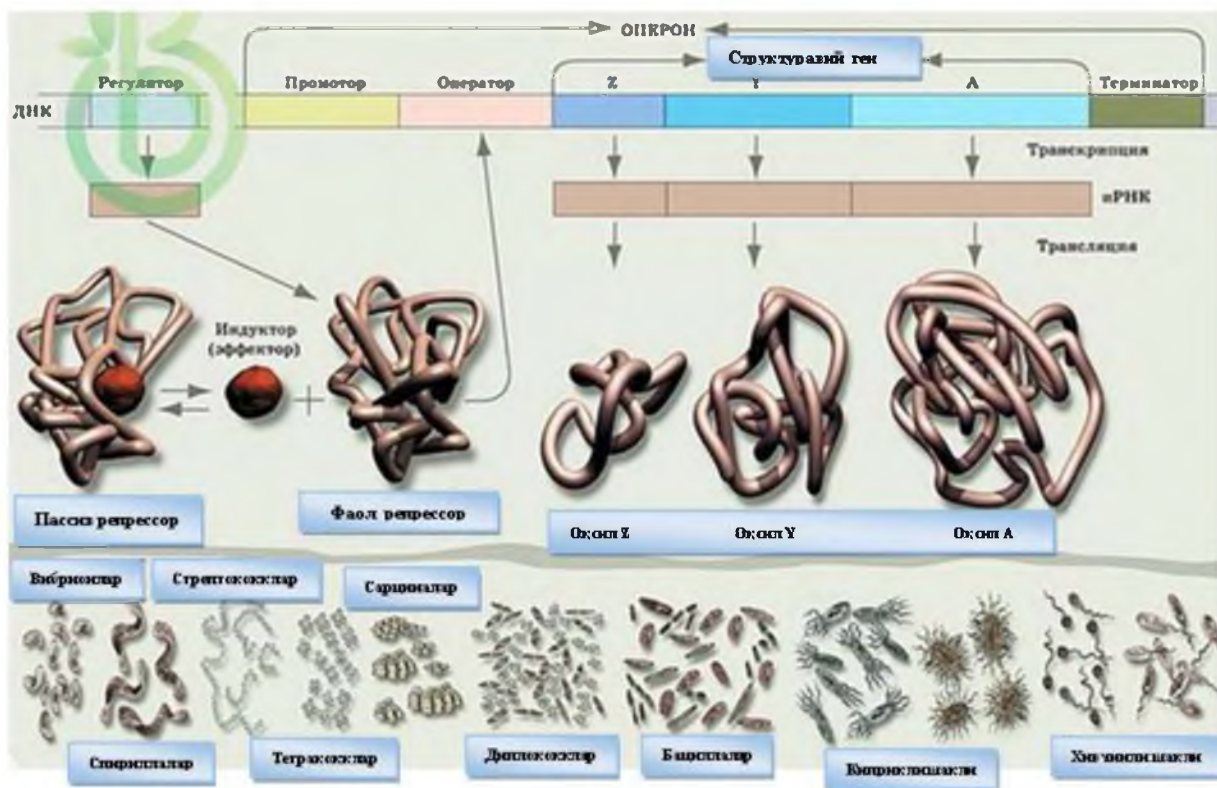
1. **Энхансерлар** – транскрипция жараёнини кучайтирувчилар;
2. **Сайленсерлар** – транскрипция жараёнини пасайтирувчилар;

3. **Инсуляторлар** (MAR/SAR кетма-кетлик) – ген функциясининг автономлигини ва транскрипция жараёнининг кўшни генлар функциясига боғлиқ эмаслигини таъминловчилар.



4-расм. ТАТА-бокс генларининг ишлаши

Геномнинг цис-регулятор элементлари ДНК ва регулятор оксилларининг боғланиш жойини белгилайди (5-расм). ДНК молекуласининг мутаносиб тузилганлиги туфайли транскрипция жараёнининг содир бўлишини таъминловчи ДНК ҳалқаси ҳосил бўлади. Регулятор оксиллар промотор оксиллари ёки бевосита РНК-полимераза билан алоқа ўрнатиб, транскрипция жараёнини фаоллаштириши ёки пасайтириши мумкин.



5-расм. Оперон модели

Энхансерлар ДНКнинг қисқа (100-200 жуфт нуклеотид) кетма-кетлиги бўлиб, РНК синтези фаоллиги ёки пасивлиги нуктасида жойлашганлигидан катъий назар, узоқ масофалардан таъсир кўрсатади. ДНКнинг маълум қисмида қулай муҳит шароити яратиб, генларнинг транскрипцион фаоллигини ўзгартиради. Энхансерлар бир нечта олигонуклеотид модуллардан иборат бўлиб, уларнинг ҳар бири маълум регулятор оқсиллар билан бирлашиш учун жавоб беради. Шундай қилиб, ҳар бир энхансер бир канча регулятор оқсиллар билан боғланиши мумкин. Регулятор оқсиллар ва энхансерлар алоқасини қуйи молекуляр бирикмалар, гормонлар, металллар ва бошқа моддалар орқали бошқаради. Бу бирикмалар генларнинг фаолият кўрсатиши ёки тўхтаб туришига имкон беради.

Энхансерлар билан сайленсерлар ўртасида аниқ чегара йўқ. Маълум бир кетма-кетлик ҳужайрада қандай регулятор оқсил синтезланаётганлигига қараб ҳам энхансер, ҳам сайленсер вазифасини бажаради. Эукариот ядросининг интерфаза босқичида ДНК даги хроматин иплари узунлиги 500-100.000 жуфт нуклеотиддан иборат бўлган, жойлашишига кўра бошқа нарсалар билан боғлиқ бўлмаган ҳалқа ҳосил қилади. ДНКнинг бу ҳалқалари хромомерлар дейилади. Хромомерларнинг ҳосил бўлиши ядро матрикси (скэффолд ёки скелет) билан боғланган нуклеотидлар кетма-кетлиги мавжудлиги туфайли амалга ошади. Ядро матрикси билан боғланган нуклеотидларнинг бу кетма-кетлиги MAR (Matrix Associated Region) ёки SAR (Scaffold Associated Region) ёки MAR/SAR деб номланади. Унинг узунлиги 300-1000 жуфт нуклеотидлардан иборат. MAR/SAR кетма-кетлиги хроматин ёки локуснинг регулятор зонаси (Locus Control Regions-LCR) вазифасини бажаради. Шундай қилиб, **инсулятор** бу цис-регулятор элемент бўлиб, энхансерлар ва промоторлар ёнма-ён жойлашган бўлса, уларни бир-биридан ажратиб туради, лекин энхансерлар ҳам, промоторлар ҳам функционал фаоллигини йўқотмайди. Алоқа сайтлари сонининг камайиши инсуляторлар функциясининг пасайишига олиб келади. Маълумки, геном ДНКси махсус структуравий функционал қисм, яъни доменлардан иборат бўлиб, у 100-200.000 жуфт нуклеотиддан тузилган ҳалқадан иборат. **Доменлар** охириги қисми билан ядро матриксининг оқсилли структурасига ёпишиб туради. Шунинг учун ҳам LCR ДНК доменларига тўсқинлик қилиб, маълум ҳалқадан ташқаридаги генлар фаолиятини пасайтиради. Ядро матрикси ядро поралари билан туташган каналлар системаси кўринишида бўлади. Бу каналлар орқали ферментлар, ДНК ва РНКнинг ўтмишдошлари, регулятор оқсиллар, шунингдек, РНКнинг ядродан цитоплазмага транспорт

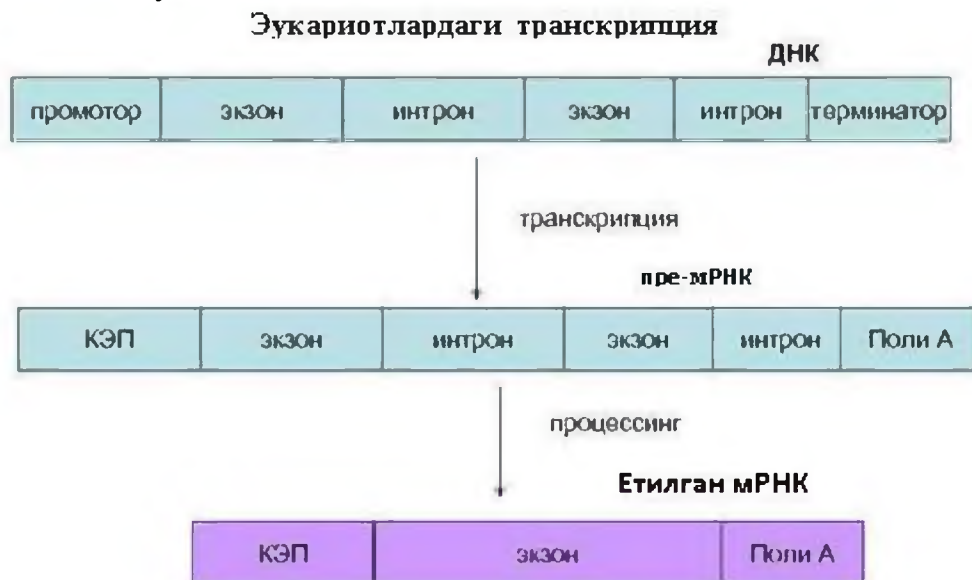
қилиш вазифаларини бажаради. Каналларнинг баъзи жойлари тармоқланиши ва кенгайиши мумкин.

**Экспрессия генларининг кўп поғонали регуляция принципи.** Транскрипция поғонаси. Транскрипция дейилганда, ДНК молекуласининг битта полипептид занжирида жойлашган битта оперондаги генлар нусхасининг иРНК молекуласига кўчириб жойлаштириш жараёни тушунилади. Бошқача айтганда, оксил биосинтези хақидаги ахборотни ДНК “тилидан” иРНК “тилига” кўчириб ўтказилиши транскрипция ҳисобланади. Рибосомаларда иРНК даги ахборотга мос оксиллар синтезланиши жараёни **трансляция** дейилади (6-расм). **Экспрессия** дейилганда, маълум геннинг вазифасини намоён бўлиш даражаси тушунилади. Масалан, оқ ва қора қорамоллар билан биргаликда, оқ, қора догли, қора, оқ догли қорамоллар ҳам учрайди. Бу генларнинг намоён бўлиш даражаси, яъни генлар экспрессияси ҳисобланади. Генлар экспрессиясининг транскрипция поғонаси ДНК ва у билан боғлиқ бўлган хромосомалар оксили, жумладан хромосома тузилиш бирлиги бўлган нуклеосомалар ҳолатига жавоб беради. Булар ДНКнинг асосий оксиллар-гистонлар билан ўзаро алоқаси туфайли шаклланади. Транскрипция 50 дан кўпроқ полипептидлардан иборат бўлган ва РНК синтезини фаоллаштирувчи сайт билан ёнма-ён жойлашган преинициация комплекси (PIC) ҳосил бўлиши билан бошланади. Бу комплекда муҳим вазифани транскрипциянинг умумий омиллари (TFIA, TFIB, TFID, TFIE, TFIF, TFIIH) ва РНК-полимераза бажаради.

**Транскрипцияга таъсир этувчи жараёнлар.** Транскрипцияга иккита жараён: ДНКнинг ўзига таъсир этадиган **метилланиш** ва хромосома окселига таъсир этадиган **ацетилланиш** таъсир этади.

Метилланиш махсус метилаза ферменти ёрдамида амалга ошади ва метил группа цитозинга бирикади. ДНК ана шу ўзгариш орқали транскрипция жараёнига таъсир кўрсатади. ДНКнинг бу ўзгариши одам ва товук эритроцитлари мисолида ўрганилган. Маълум бўлишича, ДНКнинг глобинни кодлаштирувчи ва унга мос келадиган мРНК синтез қиладиган қисми тўлиқ метиллашмаган, шу ҳужайранинг глобинни синтез қилмайдиган генлари юқори даражада метиллашган. Гемоглобиннинг бир турини синтез қилишдан бошқасига ўтишда ҳам деметилланиш жараёни содир бўлади. Энг муҳими, метилланиш жараёни ҳужайра бўлиниши пайтида ҳосил бўлаётган янги ҳужайраларга ҳам ўтади. Самка ва самецнинг бирламчи жинсий ҳужайраларининг ядроси кучсиз метилланади, аксинча тухум ва спермаларнинг генлари интенсив метилланади. Тухум ва сперманинг бир хил генлари ҳар хил метилланади. Бу ота ва она **импринтинг** бўлиб, у геномда янги

ирсий маълумотлар беради ва транскрипция даражасида хромосома фаолиятини ва ген экспрессиясини бошқаради. Метилланиш транскрипция даражасида генлар фаоллигини оширишда муҳим аҳамиятга эга, ammo бу жараён учун универсал эмас. Айрим сут эмизувчиларда баъзи генлар метилланиш ҳолатида ҳам транскрипция хусусиятини сақлаб қолиши кенг тарқалган. Дрозофилада метилаза бўлмаганлиги туфайли уларнинг ДНКсида метилланиш жараёни содир бўлмайди. Бу уларнинг нормал индивидуал ривожланишига тўсқинлик қилмайди.



**6-расм. Эукариотларда транскрипция жараёни**

Кейинги пайтларда транскрипцион фаоллик регуляциясининг яна бир хусусияти гистонлар **ацетилланишига** катта эътибор берилмоқда. Бу жараён хромосомаларнинг нуклеосомаларида содир бўлади. Гистонларнинг посттранскрипцион ацетилланишини биринчи марта америкалик олим В. Оллфри 1964 йилда аниқлаган. Маълум бўлишича, генлар экспрессиясининг биринчи босқичида гистонлар ацетилланмаган бўлса, ДНК транскрипцияси тормозланади, ацетилланса бу жараён тезлашади. В.Оллфри фикрича, ацетилланиш ДНК ва гистон алоқасини бузиб, регулятор оксиллар транскрипциясини фаоллаштирувчи генлар фаоллигини оширади, деацетилланиш эса хроматин структурасини зичлаштириб, ҳар хил фаоллаштирувчи агентларнинг киришига йўл қўймайди. Ацетилланиш қайтар жараён бўлиб,  $\text{NH}_2$ - гистоннинг терминал доменида жойлашган лизин қолдиги орқали таъсир этади.

**Транскрипцияни бошқарувчи оксиллар.** Кўплаб гистонсиз оксиллар аниқланган бўлиб, улар ДНК билан алоқа ўрнатиб, транскрипция даражасида генлар экспрессиясини бошқаради (7-расм). ДНК билан алоқа ўрнатишга

жавобгар бўлган оксил молекуласининг (доменининг) кичик қисми 100 тагача аминокислотадан иборат бўлиб, улар оксил молекуласига специфик хусусият беради ва ДНК билан алоқа ўрнатади. Бундай доменларнинг урта тури бор.

1. “Спирал-бурилиш-спирал (**helix-turn-helix, НТН**)”, бу структурани гомеозис генлар ишлаб чиқаради ва иккита альфа-спиралдан тузилган бўлиб, улар бета-бурилиш ёрдамида ажралиб туради. Буларнинг биттаси “танийдиган спирал” бўлиб, ДНК молекуласи билан боғланган катта чуқурчага ётади, иккинчиси кичик чуқурчада жойлашади.

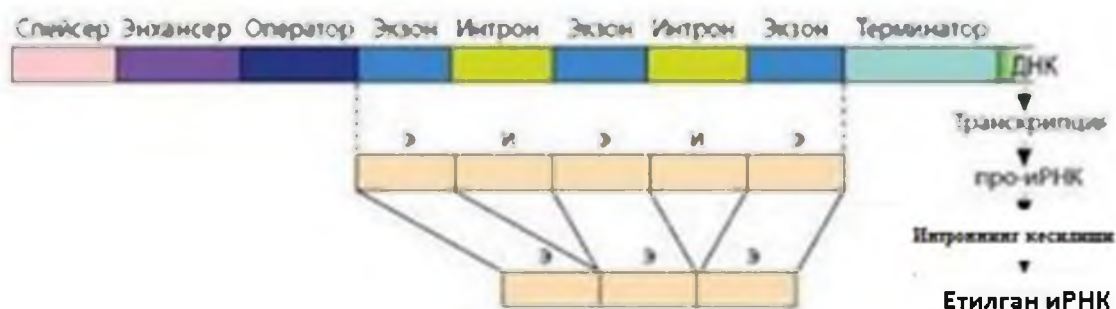
2. “**мис бармоқлар**” – транскрипциянинг активатори бўлиб, индивидуал ривожланишда ва жинсни аниқлашда муҳим аҳамиятга эга. Ҳар бир молекуласида 30 та аминокислота қолдиги бўлиб, уларда 2 тадан 10 тагача такрорланадиган бирликлар бўлади. Уларда 7-11 та мис атоми бўлади.

3. “**лейцинли zipper**”, бу оксилнинг молекуласида 4-5 та лейцин қолдиги бўлиб, улар бир-биридан 7 та бошқа аминокислоталар билан ажралиб туради. Альфа-спиралда яна шундай лейцин молекуласи кетма-кетлигининг бўлиши, уларни “камалак” каби бир-бирига бирлашишига ёрдам беради.

**Ҳолат эффекти.** ДНКнинг ва хромосома оксилнинг турли хил омиллар таъсирида ўзгариши ДНК композициясида намоён бўлади ва зич кадоқланади. ДНКнинг бундай ҳолати морфологик жихатдан гетерохроматин дейилади. ДНКнинг гетерохроматин қисми транскрипцияланмайди, аммо транскрипция регуляцияси учун муҳим омил ҳисобланади. Геномда шунингдек, конституцион гетерохроматин ҳам учрайди. Улар юксак даражада такрорланадиган сателлит ДНКдан (йўлдош, чиқинди ДНК) тузилган бўлиб, уларнинг ўзи транскрипцияланмайди, лекин геномнинг фаоллигини оширади. Агар турли омиллар таъсирида маълум ген гетерохроматин зонасига тушиб қолса, у транскрипция хусусиятини йўқотади. Бу **ҳолат эффекти** деб аталади. Ҳолат эффекти ДНКнинг гетерохроматинга яқинлашган қисмининг **компактизацияси** натижасида содир бўлади. Масалан, дрозофила кўзининг пигментациясига жавоб берадиган white ген гетерохроматинга яқинлашади. Бундай ҳолатда дрозофиланинг кўзи мозаик рангга киради. Шундан маълумки, white гени экспрессияси бир хужайрада репрессияланади, бошқасида эса репрессияланмайди. Бу гетерохроматизация тарқалиш даражаси билан тўғри корреляцияланади. Эухроматиннинг яқин қисмларининг гетерохроматизацияси жараёнида генларнинг репрессив стабил ҳолатда маълум хужайралар субпопуляциясида ирсийланиши **мозаик типдаги ҳолат эффекти (PVE-**

**Position Variegation Effect)** дейилади. Хроматиннинг ортирилган кондензацияланиши потенциал фаол хроматин генларининг транскрипциясини тўлиқ репрессиясига олиб келади. Ривожланишнинг дастлабки боскичларида генларнинг инактивация ҳолатида мозаик типдаги ҳолат эффекти ҳар бир ҳужайраларда статистик ҳолатда ўтади. Кейин ортирилган **репрессор** ҳолат янги авлодда ҳар бир ҳужайрани ҳимоя қилади. Мозаик типдаги ҳолат эффекти ҳар хил биотик ва абиотик омилларга сезгир бўлади. Дрозофилада мозаик типдаги ҳолат эффектининг мутацияга таъсир этадиган 120 дан ортиқ локуслари тури маълум. Улар қуйидаги гуруҳларга бўлинади:

1. Ўнлаб suppressor of variegation (Su(var)) локуслар бўлиб, геномда уларнинг учта нусхаси мозаик типдаги ҳолат эффектини супрессиялайди.
2. 75 та suppressor of variegation (Su(var)) локуслар бўлиб, геномда уларнинг битта нусхаси мозаик типдаги ҳолат эффектини супрессиялайди.
3. Ўнлаб E(var)- Enhancer of variegation локуслар бўлиб, геномда уларнинг битта нусхаси мозаик типдаги ҳолат эффекти таъсирини кучайтиради.
4. 25 га яқин локусларнинг геномдаги битта нусхаси мозаик типдаги ҳолат эффектини кучайтиради.



**7-расм. Эукариот геномининг шаклланиши. Э – экзон, И – интрон**

Гетерохроматин мураккаб тузилганлиги учун ҳам мозаик типдаги ҳолат эффектига кўплаб генлар таъсир этади. Мозаик типдаги ҳолат эффектига таъсир этадиган генларнинг оксилли маҳсулоти ҳам маълум. Жумладан, Su(var) 2-5 гени гетерохроматин тузилишининг асосини ташкил этадиган НРІ оксиллини кодлаштиради. Бу оксил гетерохроматин центромери ва 4-хромосоманинг гетерохроматин қисми билан кўшилиб кетган бўлади. Бу оксил 167 та аминокислотадан иборат бўлиб, унинг гомологлари одам ва сичқонларда топилган. Su(var) 3-7 гени ҳам гетерохроматин тузилишига киради. Улар НРІ оксилли билан алоқа ўрнатади ва 1169 та аминокислотадан иборат бўлиб, уларнинг рухли бармоқ доменлари бор. Бу ген ҳажмининг ошиши мозаик типдаги ҳолат эффектининг кучайишига олиб келади. Индивидуал ривожланиш жараёнида сателлитли кетма-кетлик генлар

фаоллиги регуляциясида муҳим аҳамиятга эга. Дрозофиланинг ҳар хил органларида сателлитли ДНК ҳар хил бўлади. Дрозофиланинг геномида сателлитли ДНКнинг учта фракцияси аниқланган. Бу фракцияларнинг нисбати дрозофиланинг ҳар хил органларидан кескин фарқ қилади. Бу хужайра ўзига хослигининг регуляциясидаги аҳамиятида, дифференциация жараёнида, ядронинг молекуляр ва структуравий ўзгаришида намоён бўлади. Масалан, Р.Хеникоф brown генида генлар супрессиясига олиб келадиган ва гетерохроматин ҳосил қиладиган бир миллион жуфт GAGA минисателлитлар **транслокацияси** аниқлаган. Гетерохроматизация баъзан хроматосома-нинг катта қисмида содир бўлади. Бунда таркибида “рух бармоқлари” бўлган оксиллар муҳим аҳамиятга эга. Иккита ногомологик хромасомалар маълум қисмларининг бир-бирига алмашиб олишларини ёки бирорта хромасоманинг маълум қисмининг узилиб бошқа бир хромасомага уланиб қолиши **транслокация** деб аталади.

Мозаик типдаги ҳолат эффектининг ўрганилишига И.Ф.Жимулев, В.А.Гвоздев мактабларининг вакиллари катта ҳисса қўшганлар. Жумладан, И.Ф.Жимулев лабораториясида оксил компактизаторининг статистик тарқалишига асосланган мозаик типдаги ҳолат эффекти модели яратилган.

**Генларнинг дифференциал фаоллиги.** Транскрипция даражасида генлар экспрессияси регуляциясининг йўналишларидан бири генлар дифференциал фаоллигининг ҳар хил типлари, жумладан ота-она геноми дифференциал фаоллигининг мавжудлигидир. Баъзи ҳайвонлар тухум хужайраси майдаланишининг дастлабки босқичларида унинг таркибида икки баробар кўп маҳсулот бўлади. Бу ота-она хромосомаси гаплоид наборининг нисбий мустақиллиги билан аниқланади. Айрим гибрид ўсимлик ва ҳайвон хужайраларида хромосома наборининг ҳар хил бўялиши ва спиралланишини А.А.Прокофьева-Бельговская кокцидларнинг самeciда битта хромосома комплексининг инактивациясини кузатиш орқали аниқлаган. Эмбриогенезнинг дастлабки босқичларида бу самецларда отадан олинган хромосома комплексининг тўлиқ гетерохроматизацияси содир бўлади. Самецларнинг баъзи тўқималарида ривожланишнинг маълум босқичида конденсацияланган хромосома эухроматин ҳолатига қайтади. Агар организмга нурлантирилган ота геноми ёки бошқа тур геноми кириб қолса, худди шу тўқималар нормал ривожлана олмайди. Дегетерохроматизация ҳамма хужайраларда учрайди. Шунинг учун бундай тўқималар функционал жихатдан мозаик бўлади. Кокцидларда ота геноми инактивациясининг механизмини исботлаш учун У.Нур фикрича, самкалар икки хилдаги: ота геномида гетерохроматизация пайдо қиладиган ва пайдо қилмайдиган моддали тухум ишлаб чиқаради. Бу



тухумлар уруглангандан кейин биринчисидан самка, иккинчисидан эса самец ривожланади.

**X-хромосомалар инактивацияси.** Генлар дифференциал фаоллигининг яна бир тури гомологик хромосомалар ва уларнинг қисмларининг дифференциал фаоллигидир. М.Лайон томонидан аниқланган лайонизация ходисасига кўра, сут эмизувчилар самкаси X-хромосомасининг биттасида инактивация уларда дозали компенсация содир бўлиши билан исботланади. XX-хромосомали самканинг X-хромосомасида инактивация содир бўлиши, уларнинг гетерохроматизациясини таъминлайди ва жинсий хроматиннинг гетеропикнотик таначаси – Барр таначаси шаклланади. М.Лайон маълумотларига кўра, гетеропикнотик X-хромосомалар битта ҳайвоннинг ҳар хил хужайраларида, ота ёки онадан келиб чиққан бўлиши мумкин ёки бу хромосома генетик жиҳатдан фаол бўлмаслиги мумкин. Биокимёвий текширишлар натижасида X-хромосоманинг катта қисми инактивацияланган-лиги аниқланган. Эмбрионал ривожланишнинг дастлабки босқичида X-хромосома биттасининг инактивацияланиши содир бўлади. Ооцитда ва майдаланишнинг дастлабки босқичида X-хромосомаларнинг иккаласи ҳам фаолият кўрсатади. Гетерозиготали жинсга бириккан ҳолда гликозо-6-фосфатдегидрогеназа ферментини фракциясини топиш мумкин. Инактивациянинг муҳим кўрсаткичи жинсий хроматин таначаси (Барр таначаси) ҳосил бўлишидир. Одамда ва макакада жинсий хроматин трофобласт хужайраларида 10-12-кунда, эмбрион хужайраларида 16-19-кунда, яъни 2000-5000 хужайрали босқичида аниқланган. Жумладан, одам эмбрионининг 13-кунида жинсий хроматин (Барр таначаси) трофобластнинг 14% хужайрасида топилган, аммо хорион мезодермасида учрамаган. Шунга ўхшаш маълумотлар бошқа ҳайвонлар мисолида ҳам олинган. Маълумотларга қараганда, инактивация эмбриобласт хужайралари шакллангандан кейин, мезодерма ва эктодерма ажралишидан олдин содир бўлади ва имплантация вақти билан мос келади.

Жинсий хроматин ҳосил бўлиши эмбрионнинг ҳамма хужайраларида кузатилмайди. Одамнинг 3 ойлик эмбрионининг соматик хужайралари ядросида жинсий хроматин таначаси учрайди, оогоний ва ооцит ядросида гетеропикноз аниқланмаган. Демак, X-хромосома инактивацияси ҳар хил хужайраларда асинхрон содир бўлади.

П.Расселл (1965) фикрича, X-хромосома инактивацияси битта цис-локус ёрдамида бошқарилади ва одамнинг X-хромосомасида жойлашган бўлиб, Хис (X-inactivation center) деб белгиланади. Тахминларга кўра, Хис хромосома атрофида тарқаладиган инактивация сигналлар ҳосил қилади.

Маълум бўлишича, Xic инактивация регуляциясининг ва X-инактивациянинг тарқалишини бошқаради. 1991 йилда X-хромосомани инактивацияловчи махсус Xist транскрипти аниқланди. Бу транскрипт фақат соматик хужайранинг фаол бўлмаган X-хромосомасида топилган. Xist РНК ядрога топилган бўлиб, фаол бўлмаган X-хромосомада жойлашган. Сичқонлар эмбрионининг 4-8 хужайрали босқичида Xist генининг фаоллиги аниқланган. Шунингдек, ривожланишнинг имплантациядан олдинги босқичида Xist экспрессиясини отанинг X-хромосомасида ўрганилган.

X-хромосома атрофида инактивация тарқалишига оид иккита way-station модели мавжуд. Биринчи моделга кўра, Xist РНК оксил сайти (way-station elements) билан боғланган юқори афинли РНК билан ассоциацияланади. Иккинчи моделга кўра, Xist РНК X-хромосоманинг РНК-боғловчи оксил қисмига фаол транспортланади. Ҳар иккала моделда Xic-локусда РНК/ДНК/оксил комплекси ҳосил бўлиши хроматиннинг локал ўзгариши туфайли содир бўлади. Шундай қилиб, инактивациянинг тарқалиш тўлқинини осонлаштиради. ДНКнинг биринчи даражали суперспирал айрим нуклеосомалар шаклида амалга ошади. Нуклеосома ДНК молекуласи билан гистон оксилларининг иштирокида ҳосил бўладиган комплекс қурилма бўлиб, нуклеосоманинг ўзаги ДНК учун таянч вазифасини бажаради.

**Дрозофилада дозали компенсация.** Сут эмизувчилар лайонизация таъсирида дозали компенсация эффеќтига учрайди. Натижада самецнинг битта X-хромосомаси ўзининг “вазифаси”ни самканинг иккита хромосомасидан яхшироқ “бажаради”. Дрозофилада лайонизация кузатилмайди ва генларнинг дозали компенсацияси самка ва самецларда генлар сони фарќини компенсация қилувчи бошқа регулятор механизмлар ёрдамида амалга оширилади. Дрозофилада биокимё даражасида дозали компенсация б-фосфоглюконатдегидрогеназа (б-ФГД) ёрдамида X-хромосомада жойлашган Pgd гени билан бошқарилади. Ферментларнинг фаоллик даражаси билан генларнинг структуравий дозаси ҳар бир жинсда тўғри корреляцияланади. Самка ва самецларда б-ФГДнинг бир хил микдори генлар фаоллигини бир хил белгилайди. В.А.Гвоздев аниқлашича, ҳар хил белгиларни назорат қиладиган X-хромосома сегментлари геномдаги ҳолатидан қатъий назар дозали компенсацияга олиб келиш қобилиятига эга. Баъзи ҳолатларда геннинг дозали компенсацияга олиб келиниши унинг хромосомада жойлашиш жойига ҳам боғлиқ. Самка ва самецларда дозали компенсация механизми жинсий хромосомаларнинг ҳар хил структуравий-функционал тузилиши билан аниқланади. Жумладан, дрозофиланинг битталиқ X-

хромосомали самецини сўлак беги кучли емиради ва унинг қалинлиги иккиталик Х-хромосомали самканинг сўлак безининг қалинлигича бўлади. Радиоавтографик тадқиқотлардан маълум бўлишича, Х-хромосомали самецларда транскрипцион фаоллик хроматинлар компактизациясига боглик ҳолда ошиб боради. Дозали компенсацияни маълум такрорланиш типидаги нуклеотидлар кетма-кетлиги амалга оширади. Бунда *me* гени муҳим ўрин эгаллайди. Дрозофиланинг фақат Х-хромосомасининг кўплаб қисмларида жойлашган 372 жуфт кетма-кетлик асосида такрорланадиган нуклеотидлар бунга киради. Шунингдек, Х-хромосомадаги сони аутосомадаги сондан икки баробар ортиқ бўлган АС/ГТ типидаги моно- ва динуклеотидларнинг оддий такрорланиши дозали компенсацияга олиб келади. Айрим маълумотларга караганда, аутосомалардаги генларда ҳам дозали компенсация содир бўлади. Масалан, дрозофиланинг трисомик аутосомаларида диплоид формаларидаги каби баъзи генлар фаоллиги ва РНК синтези интенсив бориши аниқланган.

**Гомологик генларнинг дифференциал фаоллиги.** Генларнинг транскрипцион фаоллиги регуляциясининг йўналишларидан бири хромосомалар гомологик локусларининг дифференциал фаоллигидир. Бу гетероморф пуфлар (хромосомаларнинг интенсив транскрипция содир бўладиган қисми) ҳосил бўлиши жараёнида аниқланди. Бундай дифференциал фаоллик иккита мезон билан аниқланади: 1. Генотипик муҳитга боглик ҳолда гомологик локусларда пуф ҳосил бўлиш йўналишининг ўзгариши; 2. Органларнинг маълум хужайраларида пуфлар гетероморфлигининг ҳар хиллиги. М.Ашбюрнер гипотезасига кўра, пуф ҳосил бўлиш жойини стимуллаштирувчи регулятор ген ва шу зонада жойлашган структуравий генлар мавжуд. Агар регулятор ген маҳсулотини ишлаб чиқарса, уни мутация натижасида пуф ҳосил қилмайдиган регулятор генга чиқариб юборади. Шундай қилиб, пуфлар коррекцияланади. Баъзан ядроча ташкилотчисидаги хромосоманинг рРНКни кодлаштирадиган ва унинг фаол синтезланишини бошқарадиган ген жойлашган қисми фаол дифференциаллашганлиги аниқланган.

**Генлар амплификацияси ва магнификацияси.** Генлар фаоллиги регуляциясининг ўзига хос йўналиши маълум геннинг транскрипцияни бир неча марта кучайтириши натижасида генетик материални кўпайтирувчи амплификация ва магнификация ҳодисаларининг содир бўлишидир. Амплификация дейилганда, ДНКнинг кўп сондаги РНК синтезланадиган қисмининг кўп марта нусхаланиши (амплификацияланиши) тушунилади. Масалан, амфибиялар ооцити рибосомасида кўшимча рДНК (рибосомал ДНК) синтезланади. Молекуляр гибридизация орқали аниқланишича, бақа

ооцитида ДНКнинг ортиқча бўлиши ядроча ташкилотчисида экстра-нусха пайдо бўлишига олиб келади. Бу ооцитларда кўплаб рДНК бўлади. Ортиқча рДНК ооцит ядросининг ичидаги кўплаб ядроча кўринишидаги экстра-хромосомал локализацияга эга. Кўплаб рДНКнинг кўшимча нусхаси ҳалқа кўринишида бўлади. Бақаларда рДНК мейознинг пахитен босқичида синтезланади. Ядрога лептотен босқичида битта ядроча бўлади, пахитен босқичидан бошлаб кўшимча ядрочалар пайдо бўла бошлайди ва уларнинг сони диплотен босқичида тез кўпайиб 1000 га етади. Амплификация жараёнида ядроча ташкилотчиси нусхасининг сони 2500-5000 тагача бўлиши аниқланган. Цитологик препаратларда гибридизация усули орқали аниқланишича, премейознинг интерфаза босқичида 20-40 та амплификацияланган ДНК нусхаси учрайди.

Махсус рДНК амплификацияси фақат амфибияларда эмас, балки балиқларда, кўнгизларда ва бошқа ҳайвонларда ҳам ўрганилган. Жуда кам ҳолатларда у ёки бу оксилни кодлаштирувчи ДНК амплификациясининг ноёб кетма-кетлиги аниқланган. 3-хромосомада жойлашган ДНКнинг маълум қисмидаги 3та ген эмбрион қобиги (хорион) оксилни кодлаштиради. Тут ипакқуртининг (*Bombyx mori*) ипак ажратувчи безида иРНКнинг маълум турини интенсив синтезланиши натижасида 300 мкг фиброин оксили бешинчи личинкалик ёшининг охирги 4 кунда ҳосил бўлади. Ҳар бир гигант полиплоид хужайрада 0,2 г ДНК бўлиб, унинг 0,022% и фиброинли иРНКни кодлаштиради. Гаплоид хужайраларда 1-3 та ген фиброинли иРНКни кодлаштиради ва битта нусхаси бўлади. Кўп миқдорда оксил ҳосил қиладиган айрим хужайраларда амплификация ҳодисаси аниқланмаган. Шунинг учун ҳам геномда амплификация содир бўлиши шарт эмас, деб ҳисобланмоқда.

Магнификация ҳодисаси ҳам кам учрайдиган ҳодиса бўлиб, рДНК репликациясининг диспропорцияси магнификация дейилади. Магнификация туфайли мутантларда рибосома генлари бир қисмининг йўқолишига олиб келади. Натижада гавданинг хитинли қоплами юпқалашади, ўсимталар сони камаяди, ўсиш тезлиги пасаяди. Ф.Ритосса магнификациянинг қуйидаги механизмларини таклиф этди:

– магнификация *bobbed* фенотипига эга бўлган самецларда бошланади (самкаларда эмас);

– магнификациянинг биринчи босқичи *bobbed*-индивидумларда бошланади ва рДНКнинг экстра нусхаси синтезланади. Бу биринчи авлодда фенотипик намоён бўлмайди (*premagnification*);

– premagnification боскичида синтезланган рДНК экстра нусхаси эмбрион хужайрасининг хромосомаси билан кўшилиб кетади;

– бу жараён эффективлиги 100% га якиндан жуда кичик сонгача бўлади;

– рДНК магнификацияси кейинги авлодда ҳам давом этиши мумкин.

К.Тартоф маълумотларига кўра, митотик қиз хроматидларда магнификация моддалар алмашинувининг нотекис амалга ошиши туфайли содир бўлади. Бу ходиса маълум мутантнинг индивидуал ривожланиши жараёнида ва хужайра дифференциациясида рибосома сонининг камлиги билан ифодаланади.

**Хроматинлар диминуцияси.** Диминуция дейилганда, индивидуал ривожланиш жараёнида генетик материалнинг тескари кўпайиши тушунилади. Аскарда зиготасида иккита хромосома бўлади. Уларнинг ҳар бирининг ингичка центромери ва йўгонлашган охириги қисми бўлади. Т.Бовери (1887) маълумотига кўра, аскарда индивидуал ривожланиши жараёнида бўлажак соматик ва жинсий хужайралар хромосомаларининг хусусиятлари бир-биридан фарқ қилди. Иккинчи майдаланишдаёқ соматик хужайрани ҳосил қиладиган хромосоманинг йўгонлашган охириги қисми центромери йўқлиги туфайли ўрта қисмдан ажралиб митотик дук ўртасида қолади ва дегенерацияланади. Соматик хужайраларда генетик материални бундай бир қисмининг йўқолишини ёки ташлаб юборишини Т.Бовери хроматинлар диминуцияси деб атади. Эмбрион йўли хужайраларида (бирламчи жинсий хужайраларда) хромосома ўзининг бир бутунлигини сақлаб қолиши эвазига ота-она ирсий белгиларини авлоддан-авлодга ўтказади. А.Вейсман бу маълумотлардан ўзининг “эмбрион йўли” назариясини исботлашда фойдаланди. Бу назарияга кўра, жинсий хужайралар ривожланишининг дастлабки боскичидаёқ бир бутунлигини ва генетик материални сақлаб қолади. Ҳар хил соматик хужайралар эса ирсий материалнинг ҳар хил қисмини йўқотади ва ҳар хил йўналишда ривожланади. Шунинг учун жинсий вояга етган организмларда ҳам жинсий хужайралар бир хил, соматик хужайралар ҳар хил бўлади. Элиминацияга учрайдиган ДНКда кўплаб такрорланадиган кетма-кетлик бўлади. Хроматинлар элиминацияси натижасида таркибида 90% ноёб ДНК ва 10% такрорланувчи ДНК бўлган соматик ядро ҳосил бўлади, тахминан 0,01-0,05% ДНК жуда кўп такрорланадиган кетма-кетликка эга бўлади. Хромосоманинг охириги қисми олиб ташлангандан кейин, уларда янги теломерлар ҳосил бўлади. Эмбрион хужайраларида ДНК миқдори соматик хужайраларга нисбатан икки баробар кўп бўлади. Транскрипция фаоллиги

даражасига ҳаракатчан генетик элементларнинг тарқалиши ҳам таъсир этади.

**Посттранскрипцион даража.** Посттранскрипцион даража регуляциясининг биринчи босқичида сплайсинг натижасида мРНК этилади ва процессинг содир бўлади. Процессинг жараёнида про-мРНКдан ташқари рестриктаза, метилаза каби ферментлар, шунингдек Г.П.Георгиев ва О.П.Самариналар аниқлаган ядро рибонуклеопротеид (РНП) комплексини ҳосил қиладиган информомер (ядро информосомалари) оксиллар қатнашади. Информомернинг оксилли таркиби жуда мураккаб бўлиб, унинг 60% и глицин ва аргинин анологларидан иборат бўлган оксилдан ташкил топган. РНП қисмларининг қадоқланиши шу оксилга боғлиқ. Посттранскрипцион даража регуляциясининг иккинчи босқичида этилган мРНК стабиллашади. мРНКнинг танлаб стабиллашиши, унинг ядро РНКсидан чиқиб полиаденилланишга қўшилиши бошланишига олиб келади. мРНКнинг яшаш муддати ва цитоплазмада трансляцияси полиаденил “дум”нинг узунлигига боғлиқ. мРНКнинг дифференциал стабиллиги хужайра дифференциалланишининг механизмларидан бири бўлиб, мРНК молекуласи стабиллигининг фарқи маълум оксил синтезланишида билинади. Посттранскрипцион даража регуляциясининг учинчи босқичида мРНК ядродан цитоплазмага ўтади. Бу босқичда оксил синтези регуляцияси мРНКнинг ҳамма турларини ядродан цитоплазмага тез ёки секин ўтишига, мРНК айрим турлари чиқишининг тўхтаб қолишига, мРНК бир турининг ядродан чиқиши ва бошқасининг деградациясига боғлиқ. Жумладан, гистонли мРНК цитоплазмада бошқа фракцияларга нисбатан тез топилади.

Я.Е.Эдстрем хрономид сўлак беги хужайраларида гетеродисперсион РНКнинг дастлабки ва кечки типларини аниқлади. Дастлабки РНК нисбатан тез (30 минутда) цитоплазмага миграция қилади. Кечки РНК юқори дисперсион хусусиятга эга бўлиб, 3 соатдан кейин цитоплазмада топилган. Ҳар иккала фракция стабиллиги бўйича бир-биридан фарқ қилади. Агар дастлабки РНК бир кун яшаса ва икки кун давомида цитоплазмада уни аниқлаш мумкин бўлса, кечки РНК бир неча кун яшайди ва хужайрада мавжудлигини икки ҳафта давомида аниқлаш мумкин. Сичкон бластоцистасида таркибида полиаденил бўлган мРНКнинг иккита популяцияси топилган бўлиб, уларнинг бири 7 соат, иккинчиси 18 соат яшайди. мРНКнинг дифференциал стабиллиги маълум оксил синтезига таъсир этади.

**Трансляцион ва посттрансляцион даража.** Транскрипция ва посттранскрипция ходисалари хужайра цитоплазмасида мРНК микдори билан бошқарилади. Аммо оксилнинг охириги концентрацияси ва тегишли

структуравий генлар экспрессияси трансляцион ва посттрансляцион жараёнларни регуляция қилувчи локусларга боглиқ бўлади. Хужайрадаги маълум оксил концентрациясининг маълум даражада сақланишида, унинг синтезланиш ва парчаланиш тезлиги нисбати муҳим аҳамиятга эга. Бу нисбатни махсус генлар бошқаради. Масалан, сичқонларнинг АК(Lv-a аллеллар) линияси жигаридаги аминолевуинатдегидратаза C57BL/6(Lv-b аллеллар) линиясига нисбатан юкори даражада фаол бўлади. Lv-a/Lv-b гетерозиготалар ферментларнинг оралиқ фаоллигини ифодалайди. Lv локуси ферментлар синтези тезлигини оширади, аммо деградация тезлигига таъсир этмайди. Шундай қилиб, тўқимада ферментлар молекуласи сони ва унга боглиқ ҳолда умумий ферментатив фаоллик аниқланади. Дрозофилада алкогольдегидрогеназа тез ва секин фаоллиги вариантлари ўртасидаги фарқ бу икки изоферментнинг синтезланиш тезлиги билан белгиланади. Трансляция қонуниятлари аминоксил-тРНК-синтез занжирини бир хил фаол эмаслигини билдиради. Бу нисбатлар маълум хужайра типига мансуб оксил аминокислотаси билан корреляцияланади. Бундай корреляция тут ипаккуртининг ипак ажратувчи безида, ҳар хил хайвонларнинг ретикулоцит хужайраларида аниқланган. Транспорт РНК набори амфибияларнинг дифференциаллашмаган тўқималарида ўхшаш бўлади, ҳар хил йўналишда дифференциаллашганларида фарқ қилади. Айрим хайвонларда кутикула оксили синтезини бошқарувчи генларнинг фенотипик ифодаланишини гормонлар бошқаради. Бу трансляция даражасида амалга ошади ва янги тРНК ҳамда унинг ферментларини фаоллаштирувчи омил пайдо бўлади. Кутикула оксили учун стабил тРНК олдинроқ синтезланади, аммо тРНК таркибини ўзгартирадиган ювенил гормони таъсир этгунча трансляцияланмайди.

Транспорт РНК ва аминоксил-тРНК-синтетаза системасида кўплаб модификатор генлар таъсири намоён бўлади. Масалан, дрозофилада гистобластлар ва абдоминал гиподерма дифференциацияси бузилиши бирламчи мутант эффекти ҳисобланади. Аммо белгиларнинг экспрессивлиги ва пенетрантлиги кўпчилик ҳолатда Х-хромосомаларда ва аутосомаларда жойлашган модификатор генларга ҳамда атроф муҳит омиллари (намлик, популяция зичлиги, ўсимлик ёши ва бошқалар) таъсирига боглиқ. **Модификатор генлар дейилганда**, мустақил равишда организм белги ва хусусиятларини ривожлантира олмайдиган, структуравий генлар фаолиятига кўшимча таъсир кўрсатадиган генлар тушунилади. Модификатор генлар 2 гуруҳга бўлинади: 1. Асосий генларнинг таъсирини кучайтирувчи модификатор генлар; 2. Асосий генларнинг таъсирини сусайтирувчи модификатор

генлар. Шунингдек, ферментлар деградацияси тезлигини ўзгартирадиган мутациялар ҳам маълум. Жумладан, сичқонлар жигарида деградация тезлиги регуляцияси йўли билан каталаза микдорини бошқарадиган генетик омил топилди. Бу генетик омил сичқонлар буйрагида каталаза деградацияси тезлигига таъсир этмайди.

Трансляция ва посттрансляция жараёнига таъсир этадиган баъзи мутациялар муҳим морфогенетик аҳамиятга эга бўлиши мумкин. Масалан, аксолотлда  $g$  мутацияси аниқланган бўлиб, бу мутация гомозигота  $g/g$  мутациясини бартараф этади. Бу мутация эстераза ферментини ҳужайра мембранаси билан боғлайди. Дастлаб бу ходиса эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичларига таъсир этмайди, аммо кейинги босқичларда пигментогенез, қон айланиш системаси, жабра ҳосил бўлиши жараёнларини бузади. Натижада дифференциаллашаётган тўқима кислород етишмаслигига учрайди ва эмбрион нобуд бўлади. Демак, мутацияга учраган ген мембрана оксили синтезини бошқаради. Шундай қилиб, трансляция тезлигига комплекс таъсир этиш, шунингдек посттрансляцион ҳодисалар (мультиферментатив комплекс ҳосил бўлиши, мембрана ёки ингибитор билан алоқа ўрнатиш, деградация ва бошқалар) ҳужайра фенотипида биокимёвий белгиларни дифференциал ифодаланишида муҳим ҳолат ҳисобланади. Ҳужайра фенотипида биокимёвий белгиларнинг юзага чиқишида ген транскрипцияси ва унда кодлаштирилган оксиллар ўртасидаги вақт ҳам муҳим аҳамиятга эга. Маълум генлар мутацияси эволюцион аҳамиятга эга бўлиб, бир-бири билан боғланган тўқималар системасининг етилишига ва морфогенетик жараёнларга таъсир этади.

## **1.2. Организмлар тузилишининг молекуляр-генетик таъминоти**

**Онтогенез қачон бошланади?** Қайси босқич ёки фаза индивидуал ривожланишнинг бошланиш нуктаси ҳисобланади? Т.Морган фикрича, индивидуал ривожланишнинг бошланиш нуктаси тухум ҳужайра етилишининг бошланиши ҳисобланади. Унинг фикрича, тухум ҳужайра юксак даражада ихтисослашган ҳужайра бўлиб, унинг етилиши жараёнида бўлажак организмнинг тузилиш схемаси шаклланади. Ооцит ривожланиши даврида **ооплазматик сегрегация** содир бўлади. Шу даврда деярли барча генлар фаолият кўрсата бошлайди. Амфибиялар тухум ҳужайрасида ҳар хил мРНК набори бўлиб, уларнинг кўпчилиги ривожланишининг охириги босқичларида керак бўлади. Ривожланаётган ооцит ядроси нафақат ҳозир учун, балки келажак учун ҳам ишлайди.



**Ооплазматик сегрегация нима?** Ооплазматик сегрегация жараёнида цитоплазманинг шундай регионал хусусиятлари шаклланадики, организмнинг бўлажак тузилиш режасини кимёвий даражага олиб чиқади. **Сегрегация** деб, ДНКнинг репликацияси натижасида синтезланиб кўпайган янги ДНК молекулаларининг янги (киз) ҳосил бўлаётган хужайраларнинг хромосомаси таркибига тақсимланиб ўтказилиш жараёнига айтилади.

Прокариот организмларда ДНК молекуласи эркин ҳолатда бўлгани учун сегрегация жараёни оддий ҳолатда кечади. Уларда ДНК молекуласининг репликацияси натижасида ҳосил бўлган янги ДНК молекулалари янги ҳосил бўлаётган хужайраларга оксилларсиз – “яланғоч” ҳолатда тақсимланиб ўтказилади. Эукариот организмларда эса сегрегация жараёни ДНК репликацияси натижасида ҳосил бўлган янги ДНК молекулалари келгуси хужайра авлодларига янги ҳосил бўлган хромосомалар таркибига тақсимланиб ўтказилади. Хромосомалар организмлар ва уларнинг барча хужайралари ҳаётини таъмин этувчи куйидаги функцияларни бажаради. 1) ўзида генетик ахборот кодланган ДНК молекуласини жойлаштириш ва сақлаш функцияси; 2) бошланғич хужайрада репликация оқибатида синтезланган янги ДНК молекулаларини келгуси авлод хужайраларига тенг миқдорда тақсимлаб ўтказиш, яъни сегрегация функцияси; 3) янги авлод хужайраларига ўтказилган генетик ахборотнинг реализациясини (ДНК репликацияси, иРНК транскрипцияси) таъмин этиш функцияси.

Хромосомаларнинг молекуляр структураси унинг функцияларини бажаришига, яъни рўёбга чиқаришига мослашган бўлади. Хужайраларнинг бўлиниб кўпайиб фаолият кўрсатиши (хужайра цикли) даврида иккита кетма-кет алмашиб турувчи структуравий-функционал босқич содир бўлади: 1) сегрегацияга тайёргарлик ва уни амалга ошириш, ДНК молекулаларини сақлаш ва янги хужайраларга ўтказиш, яъни транспорт вазифасини бажариш босқичи. Бу босқич хужайра циклининг бўлиниб кўпайиш даврига тўғри келади; 2) хромосомалар ва уларнинг таркибидаги ДНК молекуласининг функционал фаол ҳолатда бўлиши босқичи. Бу босқич хужайра циклининг интерфаза даврига тўғри келади. Ооплазматик сегрегация поляр градиент ҳосил қилиб, биологик фаол моддаларнинг тарқалишини бошқаради. Жумладан, тухум хужайрада анимал-вегетатив градиент ҳосил бўлиб, у РНК ва оксил концентрациясини босқичма-босқич пасайтиради, РНК ва оксил синтези фаоллашуви анимал кутбдан вегетатив кутбга борган сари ортиб боради. Тухум хужайранинг вегетатив кутбида метаболик инерт захира озик моддалар тўпланади. Шундай қилиб, тухум хужайра гетероген тузилма

бўлиб, таркиби кимёвий жихатдан ўзгарувчан, юксак даражада ихтисослашган системадан иборат. Ж.Браше центрифуга ёрдамида цитоплазмада моддаларнинг тарқалиш градиентини икки усулда бузди. 1. Градиентни бузиб цитоплазмада РНК ва оксилнинг бир хил тарқалишини таъминлаган. 2. Анимал-вегетатив градиентни иккита мустақил градиентга бўлган. Бу бузилишлар ривожланаётган эмбрион ҳаётига турлича таъсир этган. Биринчи тажрибада ривожланишнинг дастлабки босқичида ривожланиш тўхтаб эмбрион нобуд бўлган. Иккинчи тажрибада икки ўқ органли ва икки бошли эмбрион ҳосил бўлган. Демак, градиент бўлмаса, ўқ орган умуман ҳосил бўлмайди, иккита градиент бўлса, иккита ўқ орган ҳосил бўлади. Аниқланишича, цитоплазмада РНКнинг нотекис тарқалиши ривожланаётган эмбрионда керакли оксилнинг регионал синтезланишига олиб келади. Майдаланиш жараёнида бластомерлар уларнинг физиологик ва молекуляр жихатдан фарқ қилинишига олиб келадиган моддаларга эга бўлади. Бундай ҳолат ядро-цитоплазма муносабатларининг ўзига хослигини билдиради. Сут эмизувчилар тухуми амфибиялар тухуми каби гетероген эмас. М.Зерницки-Гёц (1998) фикрича, сичқонлар ооцитида эмбрион ўқи зигота ривожлана бошлагандан кейин ҳосил бўлади. Анимал ёки вегетатив градиенти олиб ташланган тухумдан ривожланаётган бластоциста нормал ривожланганлиги аниқланган. Демак, сутэмизувчилар ооцити юксак даражада регуляцион хусусиятга эга. Операция қилинган ооцит ривожланишининг дастлабки босқичида моддалар қайта тақсимланади.

**Поляр плазманинг ўзига хос хусусиятлари.** Айрим ҳайвонларнинг, жумладан асцидиялар тухум ҳужайрасининг цитоплазмаси гетерогенлигини гавдасининг ҳар хил қисмларининг ранги ҳар хиллигидан билиш мумкин. Уларда баъзи оксиллар тарқалишининг гетерогенлиги жуда яхши намоён бўлади. Баъзан цитоплазманинг поляр плазма қисми ажралиб туради. Бу қисм донатор, РНКга бой бўлиб, тухумнинг орқа қисмида тўпланади. **Цитоплазманинг шу қисмига тушган ҳужайра ядроси жинсий ҳужайра ҳосил бўлишининг бошланғичи ҳисобланади.** Агар поляр плазма ультрабинафша нур билан нурлантирилса, бундай нурлантирилган тухумдан ривожланган эмбрион стерил бўлиб, ундан жинсий ҳужайра ривожланмайди. Агар поляр плазма бластодерманинг турли қисмига инъекция қилинса, жинсий ҳужайралар эмбрионнинг ўша қисмида ривожланади. Поляр плазманинг учта хусусияти бор: автоном фаолият кўрсатиши; жинсий ҳужайралар ҳосил бўлишига махсус таъсир этиши; бир турнинг бластодермасини бошқа тур бластодермасига инъекция қилинса, жинсий ҳужайралар ҳосил бўлишини тезлаштириши мумкин.

**Нима учун ооцит полярлик хусусиятига эга бўлади?** Ооплазматик сегрегация туфайли тухум цитоплазмаси гетероген бўлади. Бу жараён ооцит она организмида ривожланиши даврида бошланади. А.Беллами (1919) аниқлашича, бақанинг 75-80% овариал тухуми тухумдонининг экваторига келади. Қон томирлари тухумнинг устки қисмига таркалиб, тухум моддаларига етмасдан қобикқача боради. Артериал қон томирларнинг кўп қисми анимал ярим шарда, вена қон томирлари эса вегетатив ярим шарда жойлашади. Демак, бақа тухумининг полярлиги қон томирларининг таркалишига тўғридан тўғри боғлиқ бўлиб, бунинг натижасида сариқлик ва пигментлар таркалиши градиенти каби моддалар алмашинуви интенсивлиги градиенти пайдо бўлади. Шундай қилиб, анимал ярим шар артериал қон билан таъминланиб, биологик фаол моддалар тўпланишига ва қулай шароит яратилишига олиб келади. Вегетатив ярим шардаги хужайралар цитоплазмаси веноз қон билан таъминланиб, захира озик моддалар тўпланади. Ярим шарларнинг бундай қон билан нотекис таъминланиши ооцитнинг атрофидаги трофик хужайралар орқали ооцитга озик моддалар келишига таъсир этади. Ооцит ярим шарларининг бири доимо озик моддалар билан кўпроқ таъминланган бўлади. Бу моддалар – РНК, оксил махсус канал орқали, баъзи қўнғизларда ҳатто митохондрилар орқали ооцитга киради. Радиоавтография ёрдамида РНК трофоцитдан тухум хужайрага ўтиши аниқланди. Шундай қилиб, трофоцитларнинг қулай шароитдалиги ооцитларнинг полярлигининг анимал кутбга ўтишига ёрдам беради. Анимал-вегетатив градиент ҳосил бўлиши она организмига боғлиқ. Дрозофилада она генотипи градиент орқали эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичларида ҳосил бўладиган белгиларга таъсир этиши аниқланган. Бу таъсир **предетерминация** дейилади. Ҳашаротлар тухум хужайрасининг цитоплазмаси уругланишгача ўзгариб, хужайра озик моддаларига айланади. Бу хужайралар юқори махсулдор (100 n) бўлади ва тухум хужайрани она геномига боғлиқ қилиб кўяди. Демак, эмбрионнинг бундан кейинги ривожланиши ёки ўлими она генотипига боғлиқ бўлади. Дог генини ташувчи тухум хужайрада бегона бирор модда етишмаслиги мумкин. Дефектли тухум цитоплазмасига “ёввойи тип” инъекция қилинса, эмбрион бузилиши тўхтатилиб, эмбрион ўлимининг олди олинади. Дог гени пигмент ҳосил бўлишида муҳим бўлган птеридин синтезини назорат қилади, фолиев кислотаси компонентининг гидроксилланиш кофактори ҳам ҳисобланади. Шунинг учун тухум цитоплазмасига инъекция қилинган *dog/dog* гени тухумда етишмаган птеридинни синтезлаб кўпайтиради.

**Ооцит қандай ҳосил бўлади?** Оогенез жараёнида генлар бўлажак организмнинг тузилишини ва градиентининг ҳосил бўлишини қандай қилиб бошқаради? Дрозофиланинг тухум хужайраси трофоцитларни ҳосил қиладиган хужайралардан ҳосил бўлади. Бу хужайралар жуда эрта, эмбрион йўлини ҳосил қиладиган ядро поляр плазмага тушгандан бошлаб ажралиб чиқади. Тухум хужайранинг ажралишида *oscar* гени муҳим аҳамиятга эга. Шундай хужайранинг ҳар бири 4 марта бўлинади ва 16 та хужайра ҳосил бўлади. Шулардан бири жинсий хужайрага айланади, унинг цитоплазмасида махсус белгиси бўлиб, бу белги **спектросома** дейилади. Бошқа хужайралар озикланувчи (озиклантирувчи) трофоцитларга айланади. Улар бир-бири билан градиент ҳосил бўлишида қатнашадиган ҳар хил моддалар ўтадиган цитоплазматик кўприклар орқали бирлашиб туради. Трофоцит хужайралар хромосомаси политенизацияга учраб, тухум хужайраларга фаол “хизмат кўрсатади”. Она мезодермасидан дифференциаллашаётган ооцит ва трофоцит атрофини ўраб оладиган 100 га яқин фолликуляр хужайралар ҳосил бўлади. Эмбрионнинг бўлажак олдинги қисми ооцитнинг трофоцитга яқин жойидан, кенгайган вентрал қисмидан ҳосил бўлади. Кейин трофоцит ва фолликуляр хужайраларда она геноми фаол ишлай бошлайди.

**Генлар қандай қилиб анимал-вегетатив градиент ҳосил бўлишини бошқаради?** Градиент ҳосил бўлишини бошқарадиган икки гуруҳ генлар бор. Биринчи гуруҳ генлар анимал-вегетатив градиент ҳосил бўлишини бошқаради. Булардан *bicoid* гени асосий бўлиб, унинг таркибида махсус, консерватив 180 жуфт нуклеотидлар кетма-кетлигидан ҳосил бўладиган ДНК дан иборат гомеобокс бўлади. Агар унда мутация содир бўлса, дрозофиланинг бош қисми охирининг ривожланиши бузилади. Бу мутацияни келтириб чиқарадиган генни ташувчи эмбрионларнинг охириги қисми нормал ривожланади, қорин сегментлари ривожланиши бузилади, бош ва кўкрак қисми ўрнига охириги қисм ривожланади. Гибридизация йўли билан *bicoid* гени жойлашиши ўрганилганда, ривожланаётган ооцитнинг анимал-вегетатив қутбида тРНК синтезланганлиги аниқланган. Натижада бу ген махсулот-ларини анимал-вегетатив қутб бўйича тарқалишини кўриш мумкин. Бу махсулотларни **морфогенлар** деб аташ қабул қилинган. Бу моддаларни ўрганиш учун махсус усулдан фойдаланилади ва *fused*-оқсил деб аталувчи модда ҳосил бўлади. Эмбрионнинг олдинги қисмида бу модданинг стабиллигини сақлаш учун *exuperantia*, *swallow* генларининг ҳам фаоллиги керак бўлади. Агар улар фаоллигини бузадиган мутация пайдо бўлса, *bicoid* гени орқа қутбга ўтади. Фолликуляр хужайралар ооцитга *nanos* гени синтезлаган ва анимал қутб қаршисида тўпланган РНКни юборади.

Агар *nanos* гени мутацияси пайдо бўлса, эмбрион охириги қисмининг ривожланиши бузилади. Агар эмбрион охириги қисмининг РНКси олдинги қисмига инъекция қилинса, бош қисмда орқа қисмга хос органлар пайдо бўла бошлайди. *Nanos* генини фаоллаштириш учун бешта она гени керак бўлади. *Nanos* оқсили гавданинг охириги қисмида ҳосил бўлиб, кейин *rumilio* гени иштирокида қорин сегментига тарқалади. Ооцит ривожланишининг дастлабки босқичида организм тузилиш режасининг ташкил топишида яна бир ген она ва зигота геномида фаол иштирок этади. Бу ген *hunchback* бўлиб, у *bicoid* генини фаоллаштиради. Шунинг учун унинг маҳсулотлари эмбрионнинг олдинги қисмида тўпланadi ва қорин қисмда фаол бўлган генларни репрессия қилади. Демак, унинг тарқалиш зонасида бош ва гавдани ташкил этадиган органлар ҳосил бўлади. *Bicoid* оқсили *hunchback* гени промоторининг юқорисида жойлашган бешта сайтга бирлашади. Бу сайтларнинг барчаси куйидаги умумий кетма-кетликка эга: 5<sup>I</sup>-TCTAATCCS-3<sup>I</sup>. Озиқ моддалар тарқалишида *bicoid* генининг олдинги-орқа градиенти икки хил йўл билан шаклланади: она РНКси фақат олдинги қисмда трансляцияланиши мумкин ёки зигота РНКси фақат олдинги қисмда моддалар ҳосил қилиши мумкин. Агар *hunchback* гени дум қисмда фаол трансляцияланса, шу РНКни орқа қисмга ўтказиб абдоминал структура ўзгаришига ва эмбрион деформациясига олиб келиши мумкин. Агар *nanos* оқсили нормада бўлса, она *hunchback* РНК гени трансляцияланишининг олдини олади. Бу унинг асосий функцияси ҳисобланади. Агар *nanos* ва *hunchback* фаолият кўрсатишини бузадиган мутация пайдо бўлса, нормал организм ривожланади.

**Генлар қандай қилиб дорсо-вентрал градиент ҳосил бўлишини бошқаради?** Иккинчи гуруҳ генлари дорсо-вентрал градиент ҳосил бўлишини бошқаради. Ооцитларнинг бу генлари фаоллашиши жараёнида рецепторга табиатда номаълум бўлган, фолликула хужайраларида фаолият кўрсатадиган *torpedo* генига кодлашган сигналларни юборади. *Torpedo* гени умуртқали хайвонларнинг ўсиш омили рецепторига (ЭГФ-рецептор) гомолог бўлиб, унинг экстра-целлюляр қисми ооцит лигандига бирлашади. Кейин *pipe*, *nudel*, *windbeutel* генлари фолликула хужайраларида фаолият кўрсатиб, ооцитнинг вентрал қисмига номаълум сигналлар юборади. Уругланишдан кейин протеазани кодлаштирадиган *snake*, *easter* генлар *spatzle* генининг фаоллаштиради ва сигнал ооцитга қайтиб келади. *spatzle* генини маҳсулоти тухумнинг вентрал қисмидаги *toll* генини фаоллаштиради. *toll* генининг маҳсулоти *pelle* гени ишлаб чиқарадиган киназани фаоллаштиради. У ўз

навбатида *cactus* гени маҳсулотига фосфор бириктиради. Натижада хужайра ядросига кирадиган *dorsal* генининг оксилли маҳсулоти озод бўлади.

Дорсо-вентрал кутб шаклланишида *toll* генининг аҳамияти муҳимдир. Бу ген бўлмаса, эмбрионнинг дорсал қисми кўп ўсиб кетади. Агар *toll* оксили нормада бўлса, у тухум хужайрада бир текис тарқалади. Уругланган тухумда *toll*-рецепторининг локал активацияси оогенез даврида синтезланган моддалар сигналига боғлиқ ва вителлинли мембрана соҳасига тўпланadi, кейинроқ эмбрионнинг вентрал қисмига чиқарилади. Бу чиқарилиш мутацияси она организмда дорсал эффект келтириб чиқарадиган баъзи генларнинг амплификацияси билан ўтади. Бу генларнинг иккитаси (*snake*, *easter*) қонни ивишига ўхшаш фаолият кўрсатадиган серинли протеазани кодлаштиради. Бу протеазалар вителлинли мембрана ва тухум ўртасидаги перивителлинли суюқлик ичига таъсир этади. Агар тухум ичидан перивителлинли суюқлик унинг атрофига чиқариб юборилса, мутант эмбрион тўлиқ тикланади. *Toll*-рецепторини фаоллаштириш *dorsal* оксилни *dorsal-cactus* комплексдан ажратади ва оксилни транспорт қилувчи омил сифатида таъсир этади. Бу оксилнинг концентрацияси ядронинг вентрал қисмида юқори, дорсал қисмида паст бўлади.

**Генлар қандай қилиб терминал структура ҳосил бўлишини бошқаради?** Учинчи гуруҳ генлари оогенез даврида градиент ҳосил бўлишини бошқаради. Бу гуруҳ генлар терминал структура ҳосил бўлишини, яъни акрон (сегментлашмаган бош қисм органи) ва тельсон (сегментлашмаган дум қисм органи) ҳосил бўлишини бошқаради. Бу жараёнда *torso* гени муҳим аҳамиятга эга. Бу ген маҳсулоти ҳосил бўлмаса, акрон ҳам, тельсон ҳам ҳосил бўлмайди ва эмбрион тўлигича сегментлашган бўлади. Бу ген бўйича доминант мутантларда эмбрионнинг бутун олдинги қисми акронга, орқа қисми эса тельсонга айланади. Мутант эмбрион хужайраси цитоплазмасига нормал олдинги ва орқа қисм кутбини инъекция қилиш орқали бундай эффектнинг олдини олиш мумкин. Эмбрионнинг олдинги ва орқа қисмидаги *torso* гени маҳсулоти фолликуляр хужайраларда фаолият кўрсатадиган *torsoless* гени маҳсулоти билан фаоллаштирилади. Шундай қилиб, терминал структуранинг анатомик чегарасини, яъни акрон ва тельсон чегарасини *torso* гени аниқлаштиради. Бунинг учун фолликуляр хужайра-лардан чиқадиган сигналлар (*torsoless* оксили) ва *tailless* ҳамда *huckebein* генлари билан алоқаси муҳим аҳамиятга эга. Демак, етилаётган ооцит цитоплазмаси гетерогенизацияси ва поляр градиент ҳосил бўлиши, бўлажак организм тузилишининг кимёвий ўзгариши уч гуруҳ генларининг

ўзаро алоқаси ва ооцитни ўраб турган она организмнинг озиклантирувчи хужайралари иштирокида амалга ошади.

### **1.3. Ривожланаётган организмнинг сегментацияланиши ва унинг генетик назорат қилиниши**

**Сегментацияланишни бошқарадиган генларнинг классификацияси.** Организмларнинг тузилиш тизимида, яъни гавдининг бош, кўкрак, қорин ва улардан ҳосил бўладиган органлар ҳосил бўлишида сегментация муҳим аҳамиятга эга. Бу жараён ҳайвонот оламида универсал бўлиб, иккита асосий белгиси – сегментлар сони ва уларнинг сифати билан характерланади. Бу белги ва хоссаларга жавобгар бўлган генлар қуйидаги икки гуруҳга бўлинади: **сегрегацион ва гомеозис генлар.**

Дрозофилада сегментлар сонини бошқарадиган сегрегацион генларнинг йигирмага яқин тури маълум. Уларнинг мутацияси анимал-вегетатив кутб сегментлари ҳосил бўлишини бузади, натижада улар кўшилиб кетиб, сегментлар сони камаяди ва майиб, яшаб кета олмайдиган эмбрион пайдо бўлади. Бу генларни америкалик генетик Э.Льюис, немис генетиклари К.Нюссияйн-Вольхарт, Э.Вишхауслар биринчи марта аниқлаганлар. Сегрегацион генларнинг бир неча гуруҳлари фарқланади. Булар оналик эффекти гени (оогенез даврида градиент ҳосил бўлишини бошқарадиган ген), GAP-генлар, pair-rule генлар, сегментар кутблилик гени. Бу генлар эмбрионнинг кетма-кет сегментациясини бошқаради ва гомеозис генлар фаолияти учун шароит яратади.

**Сегрегацион генлар. GAP-генлар.** Сегрегацион генлар индивидуал ривожланиш жараёнида босқичма-босқич фаоллашади. Биринчи навбатда GAP-генлар (инглизча гар-бўшлик, бурилиш, ёриқ) фаоллашади. Уларнинг транскрипциясини оогенез даврида ҳосил бўлган градиент орқали оналик эффекти гени маҳсулотлари стимуллайти. Улар ривожланишнинг синцитиал босқичидан, яъни 10-11-хужайра бўлиниши циклидан бошлаб, ядро ривожланаётган эмбрионнинг перифериясига миграция қилади ва она организми генлари фаоллиги туфайли пайдо бўлган позицион ахборотларни ўқийди ҳамда тухум сиртида синцитий ҳосил қилади. Бунинг натижасида эмбрион бир неча доменларга бўлинади.

**PAIRE-RULE-генлар.** GAP-гени маҳсулотлари тарқалиши билан, уларнинг таъсирида pair-rule генлари фаоллашади ва эмбрионни икки парасегмент кенглигидаги доменларга бўлади. Бунинг бирида бу ген фаол, иккинчисида пассив бўлади. Майдаланишнинг 14-циклида бу генларнинг фаоллиги маълум ядролар атрофида кучаяди. Натижада pair-rule генлар

фаолияти туфайли эмбрион алоҳида-алоҳида сегментларга бўлинади. Улар функциясининг бузилиши айрим сегментларнинг тушиб қолишига олиб келади. pair-rule генларининг асосий вазифаси хужайраларни 14 та парасегментларга ажратишдан иборат. Булар бош қисмининг шаклланишида ҳам муҳим аҳамиятга эга. Иккита pair-rule генлар-fushitarazu (ftz) ва even-skipped (eve) хужайраларни тақсимланишида муҳим аҳамиятга эга. Ftz гени кенлиги уч ядродан иборат бўлган еттита бўшлиқда фаол бўлади. Бу бўшлиқлар жуфт парасегментларга тўғри келади. Агар хужайра ftz оксилдан маҳрум бўлган бўлса, ўлади, личинкалар абдоминал сегментларини йўқотади (японча fushitarazu-сегментлар сонининг қисқариши, деган маънони билдиради). Eve личинкалар жуфт сегментларни йўқотади.

**Сегментар полярлилик гени.** Pair-rule генларнинг ҳар хил оксилли комбинациясини сегментар кутблилик гени фаоллаштиради. Сегментар кутблилик гени аниқ бир сегментнинг чегарасини белгилайди. Уларнинг фаолиятини бузувчи мутациялар қандай мутацияга учраганига қараб аниқ бир сегментнинг-жуфт ёки тоқ сегментнинг ривожланишини бузади. 15 дан ортиқ сегментар кутблилик гени маълум бўлиб, улар ҳар бир сегментнинг ичида дифференциалланиш пайдо қилади. Уларнинг экспрессияси сегментларнинг олдинги ва орқа қисмга ажратадиган парасегмент чегараси билан мос келади.

Шундай қилиб, барча сегрегацион генлар дрозофила эмбриони ривожланиши даврида кетма-кет фаоллашади ва бир-бирига ўзлари кодлаштирган моддалар орқали ўзаро таъсир этади. Сегрегацион генлар экспрессияси генларнинг муҳим системаси бўлган гомеозис генлар фаолияти учун замин яратади.

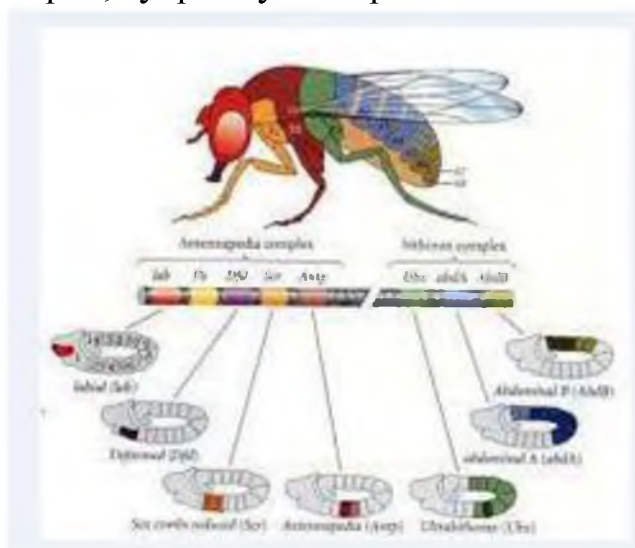
#### 1.4. Гомеозис генларнинг индивидуал ривожланишдаги аҳамияти

**Гомеозис генлар қандай генлар?** Бу терминни 1894 йилда У.Бетсон биринчи марта қўллаган. **Гомеозис** генлар дейилганда, организмнинг бир қисмининг бошқа қисмига айланишига олиб келадиган генлар тушунилади. Гомеозис генлар мустақил генлар эмас, аммо хашаротларнинг ва бошқа хайвонларнинг гавдаси сегментациясини назарот қиладиган махсус генлар системасидан иборат. Масалан, антеннани оёққа айланишига олиб келадиган гомеозис мутациялар бор. Хирургия амалиётида касал одамнинг бош қисмидан гистологик жиҳатдан нормал ривожланган жинсий органни олиб ташлашга тўғри келган. Бу ҳам одамда учрайдиган гомеозис мутациянинг бир варианты ҳисобланади.



**ANT-C ва BX-C генлар комплекси.** Дрозофилада гомеозис генларнинг 50 га яқин тури аниқланган бўлиб, бу генлар сегментларнинг сифат кўрсаткичини назорат қилади ва иккита комплексга бўлинади: Antennapedia-Complex (ANT-C) ва Bithorax-Complex (BX-C).

ANT-C генлар бош сегментлари, жумладан интеркаляр, максилляр, мандибуляр, лабил сегментлар ва кўкрак сегментлари ривожланишини бошқаради (8-расм). Antp гени функциясини йўқотиши туфайли 1-кўкрак сегментининг охириги қисми T1, бутун 2-кўкрак сегменти ва 3-кўкрак сегментининг олдинги қисми ўрнида бош қисм шаклланишига олиб келади. Antp гени фаоллиги туфайли бошда кўкрак сегментининг элементлари ҳосил бўлади. Antp гени бош ва кўкрак йўналиши бўйича ривожланиш дастурини танлашда иштирок этади. Antp гени фаол ҳолати бош қисм ривожланиш йўналишини пасайтириб, кўкрак бўлими ривожланишини кучайтиради.



**8-расм. Гомеозис генлар**

Bithorax-Complex (BX-C) генлар комплекси кўкрак ва қорин сегментларини ихтисослашувига жавобгардир. BX-C генлар комплекси учта бўлимдан иборат: кўкрак сегментининг ривожланишига жавобгар бўлган Ultra bithorax (Ubx) гени, қорин сегментлари дифференциаллашувига жавобгар бўлган abdomen-A ва Abdomen-B генларидан иборат. Улар бир хил тузилиш ва фаолият кўрсатиш принципига эга бўланганлиги учун фақат Ubx гени билан танишамиз.

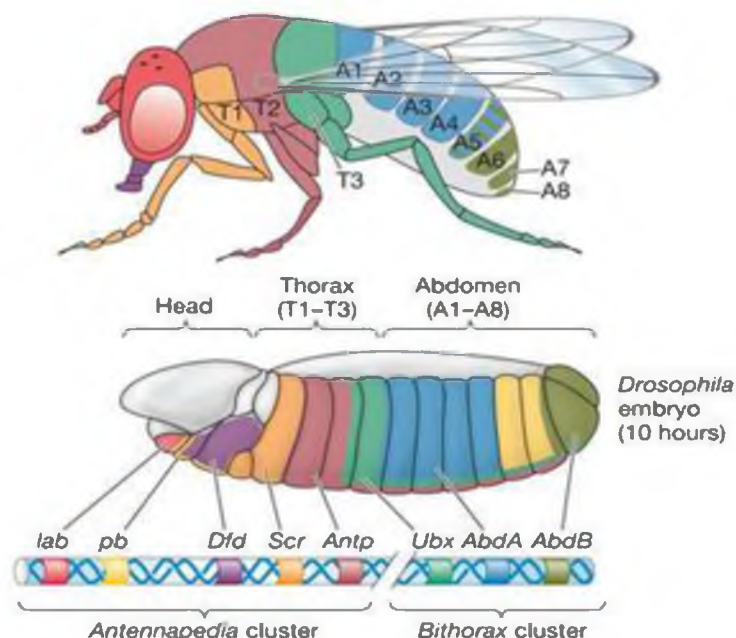
**1. Ubx гомеозис генининг хусусиятлари.** Бу генлар тўртта хусусияти билан характерланади. 1. 3-хромосоманинг кичик қисмида йигилган кластерлар. Бу кластерлар иккита политем хромосома дискида жойлашган бўлиб, уларга қуйидаги тартибда жойлашган генлар киради: bithorax (bx), Contrabithorax (Cbx), Ultrabithorax (Ubx), bithoraxoid (bxd), postbithorax (pbx)

(9-расм). Бу генларнинг функционал аҳамияти уларнинг мутацияларига боглик.

*Bithorax* мутацияси туфайли орка кўкракнинг олдинги кисми ўрта кўкракнинг олдинги қисмига айланади. Фенотипик жиҳатдан бундай пашшалар иккита нормал, иккита деффектли қаноти борлиги билан характерланади.

*Postbithorax* мутацияси орка кўкракнинг орка қисмини ўрта кўкракнинг орка қисмига айланишига олиб келади. Агар *bx* ва *pbx* мутациялари битта индивидда учраса, орка кўкрак ўрта кўкракга айланади ва пашша иккита ўрта кўкракка ҳамда иккита қанотга эга бўлади.

*Bithoraxoid* мутацияси фенотипда *pbx* мутацияси пайдо бўлишига ўхшайди, аммо бундай ҳолатда биринчи қорин сегменти орка кўкрак каби ривожланади.



9-расм. Гавда бўлимларини бошқарадиган генлар

Бундай пашшалар қанотида қўшимча деффект ва олти қанот ўрнида саккизта қаноти бўлади.

*Ultrabithorax* мутацияси гомозигота ҳолатида летал, бир неча яшаб қолган индивидларда юқоридаги деффектлар борлиги аниқланган. *Contrabithorax* мутациясида ўрта кўкракнинг орка қисми орка кўкракнинг орка қисмида ривожланади.

**2. Генлар жойлашувининг коллинеарлиги ва улар бошқарадиган белгилар.** ВХ-С комплексида генларнинг ҳолати улар назорат қиладиган органлар кетма-кетлигига мос келади: олдинги кўкрак (проторакс)-ўрта

кўкрак (мезоторакс)-орқа кўкрак (метаторакс)-олдқорин сегментлари-орқа қорин сегментлари.

**3. Цис/транс-эффект.** Бунинг маъноси шундан иборатки, бир индивидда иккита мутант геннинг таъсири уларнинг ота-она хромосомасида жойлашиш ҳолатига боғлиқ. Жумладан, мутант генлар ҳар хил хромосомаларда жойлашган бўлса, ҳар хил мутациялар пайдо қилади.

**4. Поляриликнинг намоён бўлиши.** Бунда аллел белгилар рецессив ҳолатда ҳам намоён бўлади.

**Гомеозис генлар функцияси механизми ҳақидаги Э.Льюис гипотезаси ва унинг эволюция учун аҳамияти.** Гомеозис генларнинг хусусиятлари фенотетика терминологиясида ўз ифодасини топиши керак. Э.Льюис томонидан бунга тушунтириш берилди. У қуйидаги иккита гипотезадан келиб чиқди:

1. Витрогах мутантлар серияси бактериялар оперонига ўхшайди.

2. Ёввойи типдаги аллеллар мутантлари синтезлай олмайдиган, морфогенетик эффект берадиган модда ҳосил қилади. Морфогенезнинг потенциал ингибиторлари синтезланишининг йўқолиши шакл ҳосил бўлишининг пасайишига олиб келади. Агар геномда битта ёввойи типдаги аллел бўлса ҳам, бир неча мутант доза генлар эффекти бўлмайди.

Э.Льюис тахминлари маълум эволюцион маънога эга. Ҳақиқатдан ҳам мутация қадимги кўпоёқлиларнинг олти оёқли хашаротларга айланишига, айрим мутациялар эволюциянинг маълум босқичида тўрт канотлиларни икки канотлиларга айланишига олиб келган бўлиши мумкин. Онтогенез ва филогенез бирлиги ирсий материалнинг бирлигига асосланади. Баъзан канотлар тўлиқ ҳосил бўлиши учун хужайралар етишмаслиги аниқланган.

**Гомеозис генларнинг молекуляр-генетик тахлили.** Э.Льюис гипотезаси молекуляр генетика усуллари ёрдамида исботланди. 1981 йилда америкалик молекуляр биолог Д.Хогнесс раҳбарлигида таркибида ВХ-С гени бўлган ДНКнинг 200 килобаз (1 килобаз 1000 жуфт нуклеотидга тенг) ўлчамдаги фрагменти ажратиб олинди. Рестриктаза ферменти ёрдамида бу ДНК ҳар хил бўлақларга ажратилди. Натижада:

– ҳар хил мутантларда ДНКнинг структурасини ва ВХ-С гени қайси қисмда жойлашганлигини ўрганиш мумкин бўлди;

– гибридизация ёрдамида политен хромосомаларда ДНК цитологик картасининг ҳар хил изоляцияланган қисмларида тарқалишини ўрганиш мумкин бўлди;

– ДНКнинг клонлаштирилган фрагментини РНК билан гибридизацияси ёрдамида тўқималарда комплементар транскриптининг тарқалишини ўрганиш мумкин бўлди.

Булардан қуйидаги муҳим хулосалар келиб чиқади:

1. *Ubx* соҳаси ёки домени мураккаб локус бўлиб, бешта синф мутация билан характерланади: *anterobithorax (abx)*, *bx*, *Ubx*, *bxd*, *pbx*. Бу локусларда икки типдаги транскрипцион бирлик борлиги аниқланди: *Ubx* ичида *bxd*, *pbx* мутациялари бор. *VX-C* мутацияларининг кўпчилиги ҳаракатчан генетик элементлар (*XГЭ*)нинг кўшилиши ёки тушиб қолиши билан боғлиқ. *XГЭ*нинг *VX-C*ни маълум бир жойида тушиб қолиши комплекснинг бошқа жойида кўшилишига олиб келади.

2. ДНКнинг *Ubx* мавжуд бўлган 70 килобаз участкаси таҳлил қилинганда, унинг экзон-интронли тузилишга эга эканлиги аниқланди. Кўплаб интронлар бир неча килобаз бўлиб, энг каттаси 20 килобаз бўлади. Бирламчи транскрипт катта бўлиб, кейин у кичиклашиб, уч бўлакка: 3,7; 4,3; 4,7 ўлчамдаги килобазларга бўлинади.

3. *VX-C* биринчи транскриптининг пайдо бўлиш вақти уругланишдан 2-4 соат ўтгандан кейин ёки бластодерма босқичида содир бўлади. Демак, морфогенез генлари шакл ҳосил бўлиш жараёнлари бошланишидан анча олдин фаолият кўрсата бошлайди.

4. Э.Льюис тахмин қилганидек, гомеозис генлар ҳамма жойда фаолият кўрсатади. Уларнинг транскрипти туфайли ҳосил бўлган “йўлбарс расм” жуда эрта, сегментация белгилари пайдо бўлгунча ҳосил бўлади.

5. Гомеозис генлар экспрессияси тўқималарга махсус таъсир этиш хусусиятига эга. *Ubx* гени эктодерма ва ундан ҳосил бўладиган органларни транскрипция қилади. Органлар ва тўқималарда баъзи изоферментларни сегментлар бўйича тарқалиши сегментация генлари, жумладан, гомеозис генлар функцияси билан боғлиқ.

6. Ген инженерияси усули ёрдамида гомеозис генлар маҳсулотларининг тарқалиши аниқланди. Хужайра ядросида жойлашган бу моддаларнинг сон ва сифат жиҳатдан тарқалишини шу комплексда жойлашган генлар бошқаради.

**Гомеобокс ва гомеодомен.** Гомеозис генларнинг 3-экзонида 180 жуфт нуклеотиддан иборат бўлган ДНКнинг қисми топилди. В.Геринг бу қисқа кетма-кетликни гомеобокс деб атади. Шу кетма-кетликка мос келадиган, 60 та аминокислотадан иборат бўлган, аргинин ва лизин билан бойитилган тузилма гомеодомен дейилади. Гомеодоменлар транскрипция регулятор оксиленинг таркибий қисми бўлиб, транскрипциянинг фаоллаштирувчи

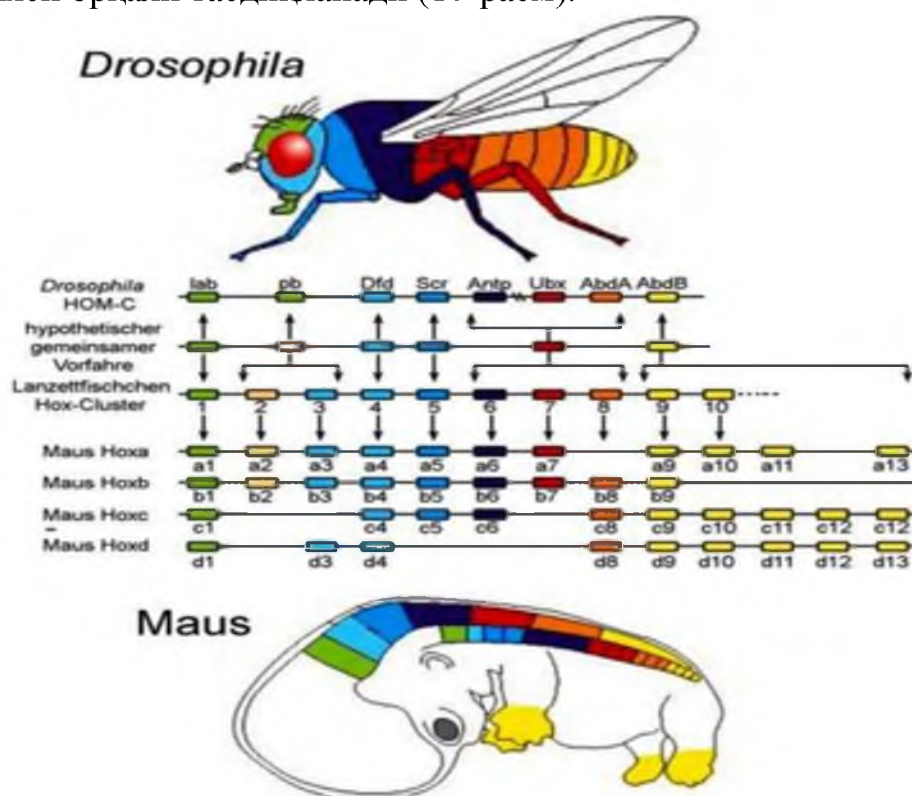
омиллари қаторига киради. Улар “Спирал-бурилиш-спирал (helix-turn-helix, НТН)” типда тузилган бўлиб, биринчи марта прокариотларнинг боғловчи ДНКсида топилган ва эукариотларда ҳам шу вазифани бажаради. Гомеодоменларнинг аминокислоталар кетма-кетлиги учта альфа-спиралдан иборат бўлиб, уларнинг биринчи ва иккинчилари антипараллел, учинчиси уларга деярли тўғри бурчак бўлиб жойлашган. Гомеодоменнинг иккинчи ва учинчи спирали НТН таркибига киради, учинчи спирали танийдиган спирал бўлиб, ДНК молекуласи билан алоқа ўрнатади ва унинг катта чуқурчасига жойлашади. Гомеодоменнинг аминокислота қолдигининг N-терминал охири ДНКнинг кичик чуқурчасига жойлашади. Гомеодоменнинг охириги спирали Antennapedia-ягона структура ҳолида шаклланган бўлади. В.Геринг дрозофиланинг гомеодоменларини 6 та синфга бўлди: labial, proboscipedia, Deformed, Sexsombreduced, Antennapedia (Antp, Ubx, abd-B), Abd-B. Дисперс гомеодоменлар 16 та синфга бўлинади. Гомеобоксли генлар транскрипциянинг бошқариш функциясини ҳисобга олганда, барча тирик организмларда учраши аниқланган. Гомеобоксли генлар сут эмизувчиларда ҳам учрайди ва уларни НОХ-генлар дейилади. Сут эмизувчиларда 38 та НОХ-генлар учраши аниқланган бўлиб, улар 4 та кластерга бирлаштирилган. Ҳар бир кластерда 13 та ўхшаш позициялар бор.

**Сут эмизувчилар ривожланишида гомеобокс генларнинг аҳамияти.** Сут эмизувчилар эмбриогенезида Нох-генларнинг аҳамияти нималардан иборат? Олдинроқ маълум геннинг экспрессиясини пасайтириш учун эмбрион материални ген маҳсулотига қарши антитела билан ишлов берилар эди. Ҳозир кенг тарқалган нокаут (knockout) усулидан, яъни нормал аллелни мутант билан алмаштириш усулидан фойдаланилади. Бу жуда мураккаб, кўп вақт талаб қиладиган, аммо жуда аниқ ва эффеқтли усул ҳисобланади.

Биринчи боскичда кўшимча чатиштириладиган маркерли ген трансформацияланадиган плазмидага шундай кўчириб ўтказиладики, унинг экспрессияси ген-ўлжага вектор бўйича тўғри жойлашиши керак. Масалан, плазмиданинг шахсий промотори бўлмаган ДНК фрагментида жойлашган неомицинга чидамли маркер генини хромосома ДНКсининг бошқа промотори назоратида экспрессиялайди. Бунинг учун экзоген ДНК инсерцияси ген-ўлжа зонасига ўтиши керак. Тахминий интеграция туфайли маркерли ген экспрессияланмайди. Эмбрионнинг неомицинга чидамли ўк органи ҳужайраларини танлаш клонлар частотасининг ошишига олиб келади ва экзоген ҳамда геном ДНК рекомбинацияси содир бўлади. Керакли колониялар изоляцияланади, кейин ундан ДНК ажратилади ва ДНКнинг

керакли кетма-кетлиги мавжудлиги текшириб кўрилади ҳамда трансформацияланаётган эмбрионнинг бластоцистасини ўқ орган хужайраларига инъекцияланади. Кейин бластоциста она бачадонига жойлаб кўйилади. Тугилган сичконлар генетик усул ёрдамида “нокаут қилинган” хайвон линияларини олишда фойдаланилади. Эктопик генларнинг экспрессиясини олиш учун трансген хайвонлардан фойдаланилади. Бунда ўрганилаётган ген промотор таъсири остида бошқа хайвон геномига киритилади. Промотор янги хужайрада бу генни ишлашга мажбур қилади.

**Коллинеарлик принципи ва гомеобоксли генлар.** Умурткалиларда ва дрозофилада коллинеарлик принципи, яъни НОМ-С комплексидаги генлар ўртасидаги корреляция ва гавда ўқи бўйлаб уларни жойлашиш зонасини билдиради. Жумладан, сут эмизувчиларда НОХ генларнинг эмбрионнинг бошидан охиригача фаоллиги бу генларнинг кластердаги кетма-кетлигига тўғри келади. Коллинеарлик принципи морфогенетик жараёнларнинг охириги босқичларида ҳам сақланиб қолади. Жумладан, бу принцип кушлар ва сичконлар эмбрион ривожланиши даврида D кластердаги НОХ генлар экспрессияси орқали тасдиқланади (10-расм).



10-расм. Гавда сегментациясини бошқарадиган генлар

**Гомеозис генлар ва морфогенетик жараёнлар.** Гомеозис генлар морфогенетик жараёнларни тўғридан тўғри бошқаргани учун уларга эътибор ошмоқда. Дрозофилада уларнинг эффекти яққол билинади. Дрозофиланинг ривожланишидаги ўзига хос хусусияти шундаки, унинг ривожланишида иккита мустақил – личинкалик ва имагинал дастур амалга ошади. Личинка ва имаго тўқимасини ҳосил қиладиган хужайралар популяцияси эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида, яъни бластодерма даврида бир-биридан ажралади. Эмбрион ривожланиши даврида имагинал тўқимани ҳосил қиладиган хужайралар дастлаб имагинал дискни ҳосил қилади. Имагинал диск дастлаб 10-40 та хужайрадан иборат бўладиган гиподерманинг қатламланиши туфайли ҳосил бўлади. Кейин у қуйидаги ўзгаришларга учрайди:

- хужайралар кўпайиб, уларнинг сони бир неча мингга етади;
- хужайраларнинг митоз бўлиниши даврида симметрик ёки асимметрик хужайралар ҳосил бўлиши мумкин;
- хужайралар фаол ҳаракатланиб, пассив аралашади;
- хужайралар шакли ва катталигининг локал фарқланиши кузатилади;
- айрим органларнинг баъзи хужайралари ўлади (апоптоз).

Имагинал диск ривожланиши даврида ҳар хил хужайраларнинг ўзаро алоқасини ўрганиш учун соматик крассинговер ёрдамида генетик маркерлаш усулидан фойдаланилади. Аниқланишича, морфогенез **компартмент** ҳосил бўлишидан иборат. Компартментнинг маъноси шундан иборатки, хужайралар клонининг маълум қисми бирлашиб поликлон ҳосил қилади. Бир қанча поликлонлар пайдо бўлиб, улар морфогенетик зонани ҳосил қилади. Бу зоналар бир-биридан аниқ чегара билан ажралиб туради ва компартмент термини билан номланади. Ф.Крик ва П.Лоуренс фикрича, гомеозис генлар компартмент ҳосил бўлишига жавобгар бўлиб, улар хужайравий ривожланиш йўлини “танлайди”. Бу йўл орқа ёки олдинги қисм, дорсал ёки вентрал, кўкрак ёки қанот хужайралари ҳосил бўлиши орқали бориши мумкин. Гомеозис генлар ҳақидаги назариядан маълум бўлишича, махсус регулятор генлар мавжуд бўлиб, улар фаоллашиб, структуравий генлар каскадини ишга туширади. Бу генлар ҳар хил орган ва тўқиманинг дифференциаллашишини таъминлайди.

**Гомеозис генлар фаолиятини назорат қиладиган генлар.** Гомеозис генлар фаоллигини назорат қиладиган икки гуруҳ генлар борлиги аниқланган: Polycomb (PC), trx.

**PC группа.** Polycomb (PC) локусидаги мутациялар фенотипда намоён бўлади. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида Pc гени бўйича

мутант гомеозис генларнинг экспрессияси ёввойи типлардан фарқ қилмайди. Эмбрион ривожланишининг кейинги даврларида мутант линияларда гомеозис генлар транскрипцияси нормал ҳолатда репрессияга учрайдиган учта жойда давом этади. Аниқланишича, Pc генлар оиласининг оксилли маҳсулотлари маълум бир гомеозис генлар экспрессиясини стабиллаштиради ва қўллаб қувватлайди ҳамда уни бутун ривожланиши давомида стабил ирсий ҳолатга ўтказди. Pc генлар гуруҳининг 30 га яқин турлари маълум бўлиб, уларнинг оксилли маҳсулотлари ҳар хил, ҳар бирининг оксил-оксил алоқаларини ўрнатадиган доменлари бор. Pc оксили номи билан номланган Polycomb оксиллар оиласининг ҳаммаси асосий структуравий гетерохроматин-HP1 оксили компонентига гомолог ҳисобланади. Бундай гомология хромодоменнинг 37 та аминокислотаси билан чегараланади. Аниқланишича, Pc оксили фақат эухроматин чегаралари билан бирикади. Pc генининг C-учининг олиб ташланиши оксил маҳсулотини хроматин билан бирикишига таъсир этмайди.

Тахминларга кўра, Pc гуруҳи генларининг оксиллари гомеозис генларни репрессор структурага ўхшаш гетерохроматин ҳосил қилиш йўли билан репрессия қилади. Шунинг учун улар катта майдонларга тарқалади. Жумладан, гомеозис комплексидаги bithorax (BX-C) репрессияланса, Pc оксили ДНКнинг катта қисмини ёпади. Pc группа оксилларидан Posteriorsex combs (Psc) яхши ўрганилган. Уларни политем хромосомалар билан боғланадиган кўплаб сайтлари бор. Pc оксили каби Psc ҳам гетерохроматин билан боғланмаган. Улар ягона комплексида бир-бири билан боғланган бўлади. Psc оксили 1603 та аминокислота қолдигидан иборат бўлиб, таркибида RING, “рух бармоқлари” домени-C3HC4 бўлади. Аммо Psc билан ДНК-боғловчи домен ҳозирча топилмаган. Pscда оксил-оксил боғловчи алоқасига RING домени жавоб беради. Сут эмизувчиларда Psc гомологи топилган бўлиб, уларда протоонкоген бўлади. ДНК билан боғланган оксил комплексида 1589 та аминокислота қолдигидан ва битта “рух бармоқлари” дан иборат бўлган яна битта Ph оксили бўлади. Политем хромосомаларда Pc группа оксилларнинг бошқалари-Scm-Sex combonmidleg ҳам худди шундай жойлашган. Унда ҳам “рух бармоқлари” ва 877 та аминокислота қолдиғи бўлади. Шунингдек, SPM домени бўйича ҳам гомология аниқланган бўлиб, у гетеродимер ҳосил қилиб, Scm ва Ph оксиллари билан бевосита алоқаларини ўрнатишга жавобгардир. Иккита ҳар хил Pc генларининг етишмаслиги кўпчилик ҳолларда летал эффектга олиб келади. Сутэмизувчиларда топилган Pc группа генининг гомологи консерватив хусусиятга эгаллиги ҳам аниқланган.



**trx группа.** Pc группа оксилга антогонистик бўлган гомеозис генлар ҳам борлиги аниқланган. Бу группа генлар ва оксилларга trithorax (trx) киради, улар транскрипцияни фаоллаштиради. trx генлар мутацияси гомеозисли трансформация пайдо бўлишини такрорлайди, натижада транскрипция жараёни фаоллашади. trx оксиллар оиласи хроматин комплекси билан алоқа ўрнатади. trx оксилнинг ўзи 3358 ва 3726 аминокислота узунлигидаги изоформадан иборат бўлиб, улар N-охирги қисми билан фарқ қилади. Унинг таркибида ДНК-алоқа ўрнатувчи домен (DBD), шунингдек оксил-оксил алоқа ўрнатувчи ҳосил бўлишида иштирок этувчи қуйидаги доменлар: C3HC4 “рух бармоқлари” домени, SET консерватив домени, одам ва сичқонларнинг таркибида протоонкоген маҳсулоти бўлган гомологик доменлар бўлади. Бу доменлар ДНК-оксил билан алоқа ўрнатувчи ва транскрипцияни фаоллаштирувчи оксиллар доменида учрайди. trx группа оксилларини политен хромосомада жойлашиши Pc группа оксилларини жойлашишига ўхшайди. trx группасига яна қуйидаги оксиллар киради: brahma-узунлиги 1638 аминокислотага тенг, GAGA-омил, антирепрессор, иккита “рух бармоқлари” ва лизинли домен билан транскрипцияни фаоллаштирувчи, оксил-оксил алоқа ўрнатувчи учун зарур бўлган ash1-оксил. trx группа оксиллар комплекси шундай хроматин структурасини тузадики, улар гомеозис генларнинг фаоллашувига ёрдам беради. ДНКнинг шундай қисмлари аниқландики, унда гомеозис генларнинг регулятор зонасида репрессор комплекслар – Sex combsreduced, Antennapedia, Proboscipedia, Abdominal-A, Abdominal-B, Ultrabithorax, шунингдек, Pc группа оксиллар генлари йигилади. ДНКнинг бундай участкаси PRE (Polycomb Responsible Element) деб номланади. Бу регулятор элементларда Pc группа генларининг оксилли маҳсулотлари комплекси ҳосил бўлади. PRE ўзига келадиган пассив хужайра бўлиниши ва организм ривожланиши жараёнида энхансерларни қўллаб қувватлайди. PRE баъзи элементларида GAGA-омил, яъни trl генининг маҳсулотлари билан боглик сайтлар бўлади. Бу оксил хроматин шаклининг очилишини ва ДНКга йўл очилишига ёрдам беради. trx маҳсулотларига таъсир этиш учун ДНКда Pc группа оксилларидагидек кетма-кетлик бўлиши зарур. Демак, ҳар иккала группа оксиллари бир хил оксил ёки алоқа учун курашади. Натижада альтернатив комплекс ҳосил бўлиб, у транскрипцияни фаоллаштириши ёки репрессиялаши мумкин.

**“Шох генлар” ва “ишчи генлар”.** Генларни ва организмни ташкил этадиган органларнинг вазифалари, ишлаш принциплари давлатларни бошқарув принципларига ўхшайди, яъни бир гуруҳ генлар иш бажарса, бир

гуруҳ генлар шу генларнинг фаолиятини бошқариб туради, яъни демократик централизм принципига ўхшайди.

Дифференциал транскрипция кўплаб регулятор генларнинг маҳсулотларини ўзаро алоқаси туфайли амалга оширади. Шунингдек, хужайралар дифференциаллашуви дастурини ишга туширадиган генлар каскадини бошқарадиган “суперрегулятор” генлар мавжудлиги башорат қилинди. Бундай “бошқарувчи суперрегулятор” генларни швециялик цитолог Я.Э.Эдстрем (1960) “**Master Genes**” (“**шоҳ генлар**”), иш бажарувчи генларни “**Slaves-Genes**” (“**ишчи генлар**”) деб аташни таклиф қилди.

Швейцариялик генетик В.Геринг (1995) бу таклифни қизиқарли тажриба ўтказиш орқали текшириб кўрди. Ген инженерияси конструкциясига микроинъекция қилиш орқали трансген дрозофиланинг икки типини олди. Дрозофиланинг биринчи трансген типини геномига GAL4- деб аталувчи система киритилди. У ҳар хил махсус тўқима энхансерларига кириб дрозофила гавдасининг ҳар хил қисмларини фаоллаштиради. GAL4- транскрипцияни ачиткили фаоллаштирувчиси бўлиб, дрозофиланинг геномига кириб худди шундай эффект бериши мумкин. Аммо бу эффект атрофидаги таркибида бешта GAL4- боғловчи сайти бўлган UAS (upstream activating sequence) кетма-кетлиги жойлашган генларга тарқалади. Бу кетма-кетлик дрозофиланинг иккинчи трансген типини геномига киритилди. В.Геринг бу икки тип линияларини бир-бирига чатиштирди ва UAS кетма-кетликка *eyeless*(*ey*) генини бириктирди. Бу геннинг мутацияси пашшани кўзсиз пайдо бўлишига олиб келади.

Бундай тажрибалар натижасида *ey* гени UAS кетма-кетлик орқали эктопик жойда фаоллашади. Бу ҳар хил линияларда, жумладан қанот, антенна, оёқ ва бошқа соҳаларда фаолият кўрсатаётган GAL4 ҳар хил энхансерлар назорати остида бўлиши билан боғлиқ. Натижада В.Геринг олган пашшаларнинг кўзи одатдагидан бошқа органларда – қанотида, антеннасида, оёқларида ва бошқа органларида пайдо бўлган. Худди шундай эффект дрозофилада *ey* гени ўрнига сичқонларнинг *eyeless* генига гомолог бўлган гомеобоксли *Small eye* (*Sme*, *Pax-6*) генидан фойдаланилганда ҳам олинади! Америкалик эмбриологлар исботлашича, шундай эффект умуртқали ҳайвонларда ҳам олинган. Маълум бўлишича, *Pax6* генининг эктопик экспрессияси одатий бўлмаган жойда ривожланаётган кўз хрусталик толаларининг, ганглиоз хужайраларининг, мюллер хужайраларининг, фоторецепторларининг ва бошқа эндоген кўз учун хос бўлган структураларининг ҳосил бўлишига ёрдам беради. *Pax6* гени кўплаб транскрипцион фаол генларни эндоген кўз ривожланиши даврида эктопик

экспрессияга олиб келади. Эктопик ва эндоген кўз ҳосил бўлиши Рахб генининг доминант-салбий шаклининг супрессиясига олиб келади. Шундай қилиб, Рахб гени дрозофилада ва бошқа ҳашаротларда ҳамда умуртқали ҳайвонларда кўз ҳосил бўлишини назорат қилишда муҳим аҳамиятга эга. В.Геринг тажрибаларидан қуйидаги хулосаларни қилиш мумкин:

1. Тирик организмларда ҳақиқатдан ҳам “шоҳ генлар”, “ишчи генлар” бор.

2. Маълум орган ҳосил бўлиши билан тугайдиган мураккаб морфогенетик жараёнлар морфогенез жараёни учун жавобгар бўлган битта асосий “олий (шоҳ)” ген орқали бошқарилади. Бунда бу ген шакл ҳосил бўлишига “рухсат” бериши ёки бермаслиги мумкин.

3. Морфогенетик жараёнлар молекуляр-генетик ҳодисаларга асосланади. Унинг шакллари “олий (шоҳ)” ген томонидан рухсат бериладиган махсус тўқима ва органларда содир бўладиган синтез жараёнларига боғлиқ бўлади. ДНКнинг 2-3% и маъноли шоҳ ва ишчи генлардан, қолган қисми маъносиз “**чиқинди**”дан иборат. Аниқланишича, бу “чиқиндилар” маъноли генларнинг фаолият кўрсатишига ёрдам беради ва шу жиҳатдан муҳим аҳамиятга эга.

4. Маълум молекуляр-морфогенетик система юксак даражада консерватив ва бошқа таксономик бирликлар билан юксак даражада молекуляр-генетик жиҳатдан гомологлигини таъминлайди.

5. Аристотелдан бошлаб давом этиб келаётган шакл ҳосил бўлиш жараёнини ривожланаётган организмдан ташқарида ётган қандайдир куч бошқаради деган гоядан воз кечиш керак. Демак, индивидуал ривожланишни иккита куч бошқаради: генетик, яъни молекула даражасида бошқарилади; организмнинг шакл ҳосил бўлиши механик (кўпинча органларнинг ўзаро таъсири, индукция) йўли билан бошқарилади.

Ҳақиқатдан Т.Морганнинг организмларнинг шакл ҳосил бўлиши генлар ва уларнинг маҳсулотлари орқали бошқарилиши ҳақидаги гояси тўғри экан. Уларнинг ўзаро алоқаси туфайли молекулалар ва организмнинг ихтисослашуви пайдо бўлади. Демак, шакл ҳосил бўлиши ички жараёнлар билан боғлиқ бўлиб, ҳеч қандай номаълум ташқи куч билан боғлиқ эмас. Бунда асосий вазифани гомеозис генлар бажаради.

Морфогенетик майдон феномени ҳақиқатдан ҳам мавжуд, аммо бундай майдон дейилганда, хужайралараро таъсирга тенг бўлган, хужайраларни ривожланиш йўналишини шакл ҳосил бўлиш йўналишига бура оладиган майдон тушунилади.

### **1.5.Эмбрионал индукция ва уни назорат қиладиган генлар**

**Эмбрионал индукция нима?** Эмбрионал индукция дейилганда, эмбрионнинг шакл ҳосил қиладиган қисмларининг ўзаро таъсири тушунилади. Ривожланиш жараёнида организмнинг бундай детерминацияси дифференциация орқали амалга ошади. Бирламчи эмбрионал индукция гастрүляция жараёнида хордомезодерма ва презумптив нейроэктодерманинг ўзаро таъсири туфайли содир бўлади. Бу бирламчи органогенез-нерв найининг ҳосил бўлишига олиб келади. Натижада морфогенетик жараёнлар бошланади. Бу жараёнлар туфайли ҳосил бўладиган структураларга боғлиқ ҳолда бирламчи эмбрионал индукциянинг қуйидаги вариантлари фарқланади:

**Архенцефалик** – бунинг натижасида олдинги мия, оёқ, кўз, гавҳар ҳосил бўлади;

**Дейтеренцефалик** – ўрта мия, орқа мия, эшитиш халтачаси ҳосил бўлади;

**Мезодермал-энтодермал** – учта варианты бор:

1. Орқа-каудал–орқа мия, дум хордаси сомитлари;
2. Тана–мезодермал–тана хордаси, сомитлар, буйрак каналлари, мезотелий, қон деполари;
3. Энтодермал–томоқ, овқат ҳазм қилиш органлари, ичаклар.

Бирламчи эмбрионал индукция ҳодисасини XX асрнинг 20-йилларида немис олими Г.Шпеман аниқлаган. Унинг фикрича, бутун индивидуал ривожланиш жараёни эмбрионал индукция занжиридан иборат бўлиб, кетма-кет шакл ҳосил бўлиши, органлар ва уларнинг системаларини дифференциаллашиши ҳамда ривожланаётган организмнинг ташқи кўриниши шаклланишидан иборат.

Г.Шпеман тритон эмбриони бластопор лабининг бир эмбриондан бошқасини қорин қисмига кўчириб ўтказиб, қизиқарли маълумотлар олди, яъни кўчириб ўтказилган эмбрионнинг қорин қисмида кейинчалик нерв найи ҳосил бўладиган нерв пластинкаси ҳосил бўлган. Унинг ҳар иккала ёнида эшитиш халтачаси, сомитлар ва иккинчи ўқ орган пайдо бўлган. Бу тажрибалар ривожланиш биологиясида марказий ўринни эгаллайдиган эмбрионал индукция назариясига асос бўлди. XX асрнинг 50-60-йилларида голландиялик эмбриолог П.Ньюкооп эмбрионал ривожланиш даврида хордомезодермал хужайраларни энтодерма ёрдамида стимуллаш орқали ўзгартириб, дастлабки индукцион ҳодисанинг ҳосил бўлишини аниқлади. Бу ҳодиса ҳақиқий бирламчи эмбрионал индукция ҳисобланади.

**Индуктор ва компетент тўқима нима?** Ҳар бир эмбрионал индукция учта омил: индуктор, компетент тўқима, индуктор ва компетент тўқиманинг ўзаро таъсири билан характерланади.

**Индуктор.** Индуктор (организатор ҳам деб номланади) – компетент тўқимага кўзгатувчи сифатида таъсир этувчи омилдир. Индуктор куйидагилар билан характерланади: индукцияловчи агентнинг ҳосил бўлиши, индукция даражасига етиши, индукция етилишининг автономлиги.

**Индукцияловчи агентнинг ҳосил бўлиши.** Эмбрионал индукция эффекти индукцияловчи агентга боглик. Х.Тидеман, С.Тойвонен, Т.Ямада лабораторияларида олиб борилган тадқиқотлардан маълум бўлишича, индукцияловчи агент паст молекулали оксил бўлиб, уларни индукцияланувчи тўқима ишлаб чиқаради ва компетент тўқима уни қабул қилиб, шакл ҳосил бўлиш эффектини ҳосил қилади. Иккита – нейрал ва мезодермал индукцияловчи агент борлиги тахмин қилинмоқда. Бу эмбрионал индукциянинг икки градиентли гипотезаси деб аталади. Индукцияловчи агент оогенез даврида ҳосил бўлади ва ривожланаётган тухумнинг барча қисмига нотекис тарқалади. Х.Тидеман аниқлашича, индуктор оксил билан пассив боғланган бўлиб, индукторнинг фаоллашиши бу богликликдан ажралишига боглик.

Шундай қилиб, компетент тўқимага индуктор молекуласининг келиши, ингибиторнинг четлаштирилиши ва индукторнинг оксилдан озод бўлишини билдирувчи сигнал ҳисобланади. Ингибиторларнинг очилиши Ж.Гольфретер томонидан молекула даражасида индуктор таъсир этмасдан дифференциалланишга олиб келадиган “ўз-ўзидан нейрализация” ҳодисасининг аниқланишига ёрдам берди. Эмбрионнинг гастрүляция даврида эктодерманинг дифференциалланиши эктодерма учун захарли бўлган индукцияловчи агентлар-мочевина, тиоцианат ва турли хил кислоталар таъсир эттирмасдан содир бўлади. Эктодермал эксплантат дифференциалланиши муҳит таркибини ўзгартириши мумкин. Бундай ҳужайрага лизис чегарасигача олиб борадиган таъсирот туфайли индуктор-ингибитор алоқаси бузилади. Ҳужайра мембранасига ёпишган индуктор-ингибитор бу структурадан озод бўлиб, ҳужайра ўз-ўзининг дифференциалланишига олиб келадиган генлар экспрессиясини “ташқил этади”.

**Индукция ҳосил бўлиши.** Бунинг маъноси регионализация – кетма-кет индукцияланувчи тўқиманинг ҳар бир қисми маълум индукцияловчи модда билан индукцияланиши керак. Эмбриогенез жараёнида тўқима индуктор таъсирида бирданига индукцияланмайди. Ривожланишнинг

дастлабки босқичида пигментли хужайралар ҳосил бўлишига олиб келадиган индукциялар пайдо бўлади, дастлаб ўрта мия, охирида мезодермал структуралар индукцияланади. Индукцияланувчи хордомезодерма аста секин ҳар хил зоналарга бўлиниб кетади.

**Индуктор етилишининг автономлиги.** Индуктор етилиши жараёни уни ўраб турган тўқимага боғлиқми ёки автономми? Эксплантация усули ёрдамида амфибия эмбриони ривожланишининг дастлабки даврида бир қисми қирқиб олиниб, физиологик эритмада ўстирилди. Маълум вақтдан кейин эксплантантнинг ва ривожланаётган эмбрионнинг индукцияланиш эффекти сэндвич усули ёрдамида солиштирилди, яъни презумптив нейроэктодерма изоляцияланиб, унга бир бўлак индуктор бириктирилди. Натижада сэндвич ёки “пельмен”га ўхшаш ҳолат пайдо бўлди. Бу “пельмен” физиологик эритмага қуйилиб, бир неча кундан кейин қандай структура компетент тўқимада индукция ҳосил қилишини гистологик таҳлил қилинди. Аниқланишича, тўқима бўлаги эмбрионда ва эритмада бўлганда тўқиманинг индукцияловчи моддалари таъсирида бир хил ўзгариши мумкин. Демак, индукторнинг етилиши автоном ҳолда, уни ўраб турган тўқималарга боғлиқ бўлмаган ҳолатда ҳосил бўлади. Етилиш даврида тўқиманинг индукцияловчи моддалари аниқ бир йўналишда, маълум қонуният асосида ўзгаради.

**Компетент тўқима.** Бу тўқиманинг шундай бошланғичи ҳисобланадики, унга индуктор таъсир этиб, тўқимада шакл ҳосил бўлиш жараёнига олиб келади ва жавоб беради. Компетент тўқиманинг учта хусусияти бор: компетенция, етилишининг автономлиги, минимал массага эффекти (таъсири).

**Компетенция.** Бу таъсиротни қабул қилувчи системанинг физиологик ҳолати бўлиб, бундай ҳолатда тўқима индуктор таъсирини қабул қилиш ва сезиш хусусиятига эга бўлади. Агар индуктор (таъсирот) компетентга (таъсирланувчига) мос келмаса, индукция ҳосил бўлмайди. Таъсирни қабул қилувчи системанинг хужайралари индуктор сигналларини қабул қилгунча маълум ривожланиш босқичларини босиб ўтиши керак. Ҳозирча компетенциянинг молекуляр-генетик асослари номаълум, аммо тахминларга кўра, индуктор молекулаларини “танийдиган” рецепторлар ҳосил бўлиши ва уларни хужайра ичига транспорт қилиниши билан боғлиқ, деб ҳисобланмоқда, яъни индукцияловчи омил тўқимага мос келади.

Шундай қилиб, таъсиротни қабул қилувчи система индуктор каби индукция ҳосил бўлиши учун етилиши керак. Бу етилиш компетенция ўзгариши даражасида амалга ошади.

**Етилишнинг автономлиги.** Эксплантация ва сэндвич усуллари ёрдамида компетент тўқимани ўстириш орқали индукторнинг етилиш автономлиги ўрганилган. Компетент тўқимада тажрибанинг ҳар хил даврида ҳосил бўлган ҳар хил морфологик ўзгаришлар таққосланиб ўрганилди. Аниқланишича, эмбрион ва эксплантатда вақтинча ҳосил бўлган ўзгаришлар бир хил экан. Демак, индуктор каби компетент тўқиманинг етилиши ҳам автоном, қатъий йўналтирилган, маълум қонуният асосида ва атрофидаги тўқималарга боғлиқ бўлмаган ҳолатда амалга ошади.

Компетент тўқиманинг етилишида хужайра ва тўқима даражаси муҳим ўрин эгаллайди. Аниқланишича, презумптив нейроэктодерма гетероген ва иккита хужайра популяциясидан тузилган. Электрон микроскоп ёрдамида тритон нейроэктодермасида зич ва ялтироқ хужайралар борлиги аниқланди. Агар эксплантатнинг презумптив эктодермасига мезодерма ҳосил қилувчи индуктор билан таъсир этилса, зич хужайралар дегенерацияга учрайди, ялтироқ хужайралардан эса мезодермадан ҳосил бўладиган органлар ҳосил бўла бошлайди. Электрофорез ёрдамида диссоцияланган презумптив эктодерма хужайраларини компетентлиги ўрганилганда, икки гуруҳ хужайралар ҳосил бўлиши аниқланди:

1. Нейрализация ҳосил қилувчи, индуктор таъсирини қабул қилувчи ва мезодермани ҳосил қилувчи индуктор билан ишлов берилганда нобуд бўладиган гуруҳ;

2. Индукторга тесқари реакция берадиган гуруҳ.

Кейинчалик диссоцияланган презумптив эктодерма хужайраларининг компетенцияси ўзгариши индукторнинг бузувчи таъсирига сезувчанлиги ўзгариши билан корреляцияланади. Умуман, морфогенетик жараёнлар кўплаб хужайраларни нобуд бўлиши билан боради. Бу онтогенез жараёнида хужайралар популяциясини босқичма-босқич алмашинишига олиб келади. Ривожланишнинг дастлабки давридан бошлаб ҳар хил тўқималарда хужайралар ўлими кузатилади.

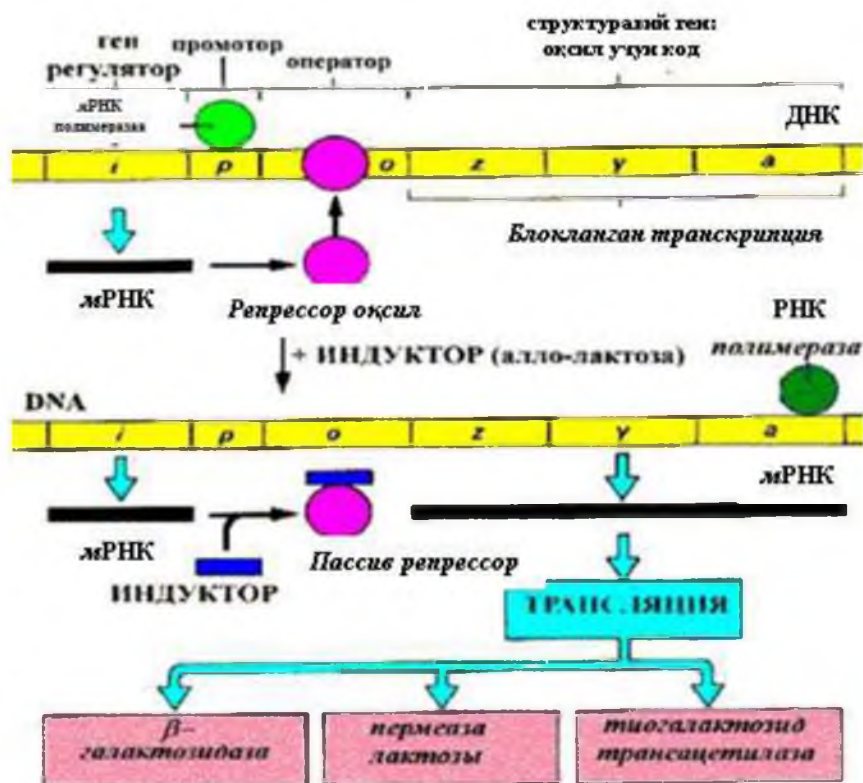
**Минимал масса эффекти.** Компетент тўқима индуктор таъсирини қабул қилиши ёки сезиши учун хужайраларнинг минимал сони ёки “хужайраларнинг минимал массасининг пороги” бўлиши кераклигини биринчи марта К.Гробстайн жўжаларда аниқлаган. Аммо буни Г.В.Лопашов амфибияларда ўтказган тажрибаларида исботлаган. У гастрюляциянинг бошлангич даврида презумптив бош мия мезодермасидан ажратиб олинган 2-10 та фрагментларни бир-бирига бириктириб тикилган. Эксплантатнинг бир фрагментидан кўндаланг-таргил толали мускул ривожланади, лекин хордаси ёки бошқа бирорта тўқима компоненти ривожланмайди. Аммо 2-4

та шундай фрагментларни биргаликда ўстирилса, зич масса ҳосил бўлиб, хорда ривожланади. 4-5 та фрагментларни биргаликда ўстирилса, хорда, мускул ва эпидермис ривожланади. 6-10 та фрагментларни биргаликда ўстирилса, эксплантатнинг кейинги қисмида бош мия структураси ҳосил бўлади. Буларнинг умумий йигиндиси қуйидагича бўлади:

- 1 та фрагмент – мускул;
- 2-4 та фрагмент – мускул+хорда;
- 4-5 та фрагмент – мускул+хорда+эпидермис;
- 6-10 та фрагмент – мускул+хорда+эпидермис+марказий нерв системаси.

Г.В.Лопашовнинг тахмин қилишича, гастрюляциянинг дастлабки босқичида бўлажак мезодерма зонаси четларидан эктодермагача ўзгаради. Эктодерма ва мезодерманинг органлар ҳосил бўладиган зоналари ўртасида маълум фарқ бўлиб, презумптив мезодермал тўқима умумий сонининг ортиши бош мия тўқималари нейрализациясига олиб келади. Минимал масса эффекти ҳужайра ёки тўқима молекулаларини индукторни сеза оладиган минимал сонининг бир жойга тўпланиши ҳисобланади.

**Индуктор ва компетент тўқиманинг ўзаро алоқаси.** Бу ўзаро алоқа учта параметр билан характерланади: индукция ҳосил қилувчи агентнинг компетент тўқима ичига кириши, ўзаро алоқанинг масофавий қонунияти, ўзаро алоқанинг вақтинчалик қонунияти (11-расм).



11-расм. Структуралый генларнинг ишлаши



**Индукция ҳосил қилувчи агентнинг компетент тўқима ичига кириши.** Индукция ҳосил бўлиши учун индукция ҳосил қилувчи агент молекулалари компетент тўқима ичига кириши ёки улар бир-бирига тегиб туриши шартми? Ж.Браше, К.Гробстайн, Л.Саксен ва бошқаларнинг тажрибаларида исботланишича, хужайра мембранаси ёрдамида индуктор ва компетент тўқиманинг бир-биридан ажратилиб, уларнинг алоқасини ва индукторни компетент тўқиманинг ичига киришига йўл қўйилмаса ҳам индукция ҳосил бўлади. Агар индукция ҳосил қилувчи тўқимани маълум вақт физиологик эритмага солиб, кейин уни олиб эритмага компетент тўқимани солинса, шу орган ҳосил қилиши зарур бўлган индукция ҳосил бўлади. Демак, индукция ҳосил бўлиши учун индуктор ва компетент тўқиманинг алоқаси шарт эмас, балки индукция ҳосил қилувчи агент компетент тўқиманинг ичига кириши керак. Буни XX асрнинг 60-йилларида финляндиялик эмбриолог С.Тойвонен ва унинг шогирдлари аниқладилар. Улар индукторга қарши антисивроткани флуоресцеин изотиоцианатга шундай жойлаштирдик, улар ультрабинафша ранг берди. Кейин тритон эктодермасининг компетент ва индуктор тўқимасидан сэндвич тайёрлаб, 1, 3, 6 ва 12 соат давомида ўстирдилар. Бу вақтлар ўтиши даврида, биринчидан, морфогенез, иккинчидан, нишонланган антисивротка ёрдамида сэндвичда индукторнинг тарқалиши ўрганилди. Аниқланишича, 3 соат давомида индуктор эктодермага кирмайди ва морфогенетик жараёнлар содир бўлмайди, 3 соатдан кейин индукция агенти эктодермага кира бошлайди ва морфогенезнинг дастлабки белгилари ҳосил бўла бошлайди. 6 соатдан кейин эктодерманинг барча қисми индукция агенти билан тўлади ва морфогенез тезлик билан содир бўлади.

**Индуктор ва компетент тўқималар ўзаро алоқасининг вақтинчалик қонуниятлари.** Бу қонуниятлар маълум вақт давомида индуктор (организатор) ва компетент тўқиманинг алоқаси туфайли ижобий индукция ҳосил қилиш учун пайдо бўлади. Улар сэндвичлардан фойдаланилган ҳолда ўрганилди, улардан хоҳлаган вақтда индукторни чиқариб ташлаш мумкин. Аниқланишича, минимал индукция ҳосил қилиш учун индуктор ва компетент тўқиманинг алоқаси вақти ҳар хил ҳайвонларда турлича бўлади. Жумладан, аксолотлнинг эктодермасида архенцефалик индукция ҳосил қилиш учун индуктор ва компетент тўқиманинг 5 минутлик алоқаси етарли бўлса, тритонда бу вақт 4 соатга тенг. Аксолотлнинг эмбрионал ривожланиши даврида елка-каудал ва тана-мезодермал структуралар ҳосил бўлиши учун индуктор ва компетент тўқиманинг 10

соатлик, тритонда эса ундан ҳам кўпроқ вақт давомидаги алоқаси керак бўлади.

Г.Эйял-Гиладди аниқлашича, индуктор ва компетент тўқималар алоқасининг вақтга боғлиқлиги индукция эффектини ўзгартириши мумкин. Демак, индукция ҳосил бўлишида асосий омил – индуктор ва компетент тўқималар алоқасининг қанча давом этиш вақти эмас, балки уларнинг физиологик жихатдан фаоллигига ва мослигига боғлиқ.

**Индукторнинг молекуляр табиати.** Амфибияларнинг эмбриони эктодермасини гастрюляциянинг дастлабки даврида индуктор (морфоген) молекулаларини аниқлаш учун тест-система сифатида фойдаланилади. Ҳар хил моддаларнинг индукция эффектини биологик аниқлаш ва фаол молекулаларни аниқлаш гастрюляциянинг дастлабки даврида амалга оширилади. Чунки эмбрионнинг шу даврида **бирламчи эмбрионал индукция** деб аталувчи ҳодиса содир бўлади. Гастрюляциянинг дастлабки даврида эктодерма эмбрион дастлабки даврининг анимал бўлаги хужайралари қатламини эслатади. Уларни анимал, вентрал ва дорсал зоналарга бўлиш қабул қилинган. Анимал ва вентрал зоналар эпидермисдан ривожланади, дорсал зонанинг кўп қисмидан марказий нерв системаси ҳосил бўлади. Марказий нерв системасининг ташқи қобиги нерв найининг четларидан, мия тўқимасининг ўзини ҳосил бўлишида гастрюла давридаги эктодерманинг ички қавати хужайралари қатнашади. Бластопорнинг юқори лабига келадиган эктодерманинг дорсал соҳаси мезодерма йўналишида дифференциаллашади. Морфогенларнинг биологик фаоллигини аниқлаш учун иккита усулдан фойдаланилади: 1. Морфогенларни *in vivo* шароитида имплантациялаш; 2. *In vitro* шароитида морфогенларни эктодерма билан комбинациялаш.

Индукторларни қайси биологик усул билан аниқлашдан қатъий назар амфибиялар эмбриони гастрюласининг дастлабки даврида эктодерманинг ташқи юзаси билан алоқада бўлади. Морфогенлар эффекти асосан гистологик даражада, 5-14 кун давомида аниқланади. Эктодермада ҳар хил: эпидермис, кам дифференциаллашган тўқима хужайралари, эпителиал халтачалар, мезенхима хужайралари, меланофоралар (пигментли хужайралар), ўлган хужайраларни топиш мумкин. Амфибиялар эмбрионининг морула даврида анимал ва вегетатив қисмларининг ўзаро таъсири П.Ньюкооп томонидан аниқланган. Эмбрионнинг бу даврида (64 хужайрали эмбрионда) вегетатив кутб хужайралари анимал кутб хужайраларига мезодермал таъсир кўрсатади. **Натижада эмбрионнинг экваториал зонасида мезодерма ҳосил бўла бошлайди, анимал қисмнинг**

қолган хужайралари эктодерма йўналишида детерминацияланади. Вегетатив кутбнинг ҳар хил зоналари эктодермада мезодерма майдонини (дорсал, вентрал) ҳар хил йўналишда индукциялайди. Бошланғич мезодерма элементлари ривожланиши даврида дорсал ва вентрал зоналарга ажралади. Гастроляциянинг нейруляция босқичида мезодерманинг ҳар хил қисмлари эмбрионнинг турли хужайралари билан алоқа ўрнатади ва индукция ҳосил қилади. Натижада нейруляциянинг охирида эмбрионнинг ҳар учала қаватида маълум йўналишда дифференциаллашадиган хужайралардан иборат бўлган маълум компартмент ҳосил бўлади. Маълум бўлишича, ривожланишнинг шу давридан бошлаб гавданинг дефинитив тузилиши ҳосил бўлади ва стабиллашади. Демак, гавда тузилишига “жавобгар” бўлган морфогенлар (индукторлар) асосан бластула-нейрула босқичида ишлай бошлайди ва таъсир этади.

**Генлар ва индукторларнинг молекуляр табиати. 1. Мезодермал индукция.** Эмбриогенез жараёнида биринчи индукцион ҳодиса презумптив (бўлажак) энтодермани стимуллаб презумптив мезодермани ҳосил қилиш орқали индукция ҳосил бўлади. Аниқланишича, агар анимал ва вегетатив кутб хужайраларини бластула босқичида эксплантация қилинса, фақат эктодерма ва энтодерма ҳосил бўлади. Эктодерма энтодерма билан аралаш ҳолда бўлса, мезодермани ҳосил қилиши мумкин. Демак, вегетатив энтодерма мезодермада майдаланиш даврида индукция ҳосил бўлиши учун сигнал беради. Бундан ташқари, энтодерма мезодерманинг дорсо-вентрал градиентини белгилайди. Дорсал-вегетатив хужайралар дорсал мезодермани, латерал ва вентрал вегетатив хужайралар вентролатерал мезодермани (мезенхима, қон ва кам микдорда мускулни) ҳосил қилади. Трансплантация қилинган дорсал вегетатив бластомерлар эктопик дорсал ўқ структураларни ҳосил қилади. Шунинг учун бу хужайраларни энтодермал организатор (индуктор) ёки Ньюкооп маркази деб аташ қабул қилинган.

**Мезодермал индукторларнинг молекуляр табиати қандай?** Тахмин қилинган индукцияловчи омилни амфибиялар эмбрионал тўқимасини сунъий шароитда кўпайтириш, шунингдек, бластомерларга мос мРНКни инъекция қилиш орқали идентификациялаш осон бўлади. Шу йўл билан мезодерманинг ҳосил бўлишини индукцияловчи омиллар орқали аниқланди.

**Vg1** – эмбрионнинг вегетатив қисмида жойлашган мезодерма ҳосил бўлишини индукцияловчи омил бўлиб, **transforming growth factor-beta (TGF-бета)** катта оиласи вакилидир. Улар майдаланиш босқичида эмбрионнинг ва ооцитнинг вегетатив кутбида жойлашади. **Vg1** оксили дорсал мезодерма ва тўлиқ дорсал ўқ ҳосил бўлишида энг муҳим восита

ҳисобланади. Етилган **Vgl** маҳсулоти дорсал мезодерма индукцияси учун етарли бўлади.

**Активин** – энг кўп учрайдиган оксил бўлиб, дорсал мезодерма тўқимасининг индукцияси учун асосий манба ҳисобланади. Эмбрионнинг анимал кутби тўқималарини активин билан ишлов бериб буни исботлаш мумкин. Активиннинг юқори дозаси билан ишлов берилганда, эмбрионда рудиментар ўқ ва бош структурали “эмбриоид”лар ҳосил бўлади. Активинни синтезловчи она РНК бўлмаса ҳам, эмбрионда ва ооцитда активин таъсирига ўхшаш фаолликни кузатиш мумкин. Бу оксил оогенез жараёнида ҳосил бўлади ёки етилаётган ооцитга уни ўраб турган фолликуляр хужайралардан ўтади. Анимал кутб хужайраларига активин мРНКси микроинъекция қилинса, дорсал мезодерма ҳосил бўлади. Активин мРНК микроинъекция қилинса, дорсал ўқнинг фақат бир қисми ҳосил бўлади, нотохорда ва бош структураси ҳосил бўлмайди. Тахмин қилинишича, активиннинг тарқалиш градиенти ўзига хос мезодермал индукция ҳосил бўлишига олиб келади. Аммо фақат индукторнинг тўпланиши индукция ҳосил бўлишига олиб келмайди. Индукцияланувчи тўқима ҳам индукция ҳосил бўлиши ҳақида маълум ахборотга эга бўлади. **TGF-бета** оиласи учун иккита: тип I, тип II синфларининг бирига мансуб бўлган рецепторлар цитоплазматик серин-треонин киназани кодлаштиради ва гетеродимер комплекс каби фаолият кўрсатади. мРНК активин рецепторига тенг тарқалади. Цитоплазматик киназа домени бўлмаган “қирқилган” рецептор экспрессияси анимал кутбда активин фаоллигини пасайтиради. Бу доминант тормозловчи рецепторни эмбрионга микроинъекция қилиш мезодерма ҳосил бўлишини тўлиқ тўхтатади. Эндоген мезодерма индукциясида активиннинг аҳамиятини шундан билиш мумкин.

Активиннинг табиий ингибитори активин билан боғланадиган фоллистатин оксили ҳисобланади. Фоллистатин анимал кутбда активин фаолиятини тўхтатади. Активиннинг функцияси кўплаб умуртқали ҳайвонларда ўрганилган. Жўжаларда активинли мРНК гипобластда ўқ мезодерма ҳосил бўлиши жараёнида экспрессияланади, эрийдиган активин эпобластда индукцияланади. Балиқларда доминант активинни ингибирловчи мутант маълум бўлиб, уларда мезодерма ва ҳамма ўқ органлар системасининг ҳосил бўлишини тўхтатади.

**Bone morphogenetic protein (BMP)** – Бақа эмбрионида суяк ҳосил бўлишини стимуллади ва она организми йўналишида ривожланишини таъминлайди. BMP4 вентрал мезодерма тўқимасини индукциялайди. Эмбрионларда BMP4 олддорсал структуралар ҳосил бўлишини тормозлаб,

мезодермага таъсир этади. Умуртқалиларда BMP2 ва BMP4 рецепторларни изоляциялаб, эмбрионда BMP функцияси ўрганилди. Эмбрионал экспрессия таъсирида эндоген мезодерма индукциясини тўхтатиб бўлмайди, аммо мезодермада дорсализация кузатилади. Шундан билиш мумкинки, мезодерма индукцияси учун BMP таъсири кўп бўлмайди. BMPнинг тана рецептори активин фаоллигини пасайтира олмайди. Активин тана рецептори BMP4нинг мезодерма индукциясини тормозлайди. Демак, шу йўл билан **TGF-бета** оиласи таъсирини тормозлаш мумкин. Мезодерманинг индукциясида қўшимча TGFга яқин бўлган *nodal* гени ҳам қўшилди. Бу ген гастрюляция бошланиши олдидан мезодерма ва ўқ органлар ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга. Эмбрионда гомозиготаликнинг бузилиши мезодермадан ҳосил бўладиган тўқималар ҳосил бўлишининг бузилишига олиб келади. Бунинг натижасида бирламчи тана бўшлиги ҳам ҳосил бўлмайди.

**Fibroblast growth factor (FGF)** – бу биринчи тозаланган омил бўлиб, эксплантат анимал кутбида мезодерма ҳужайралари ҳосил бўлишини индукциялаш хусусиятига эга. Транскриптлар ва оксиллар FGF ва FGF-рецепторларнинг бир неча формаси учун она йўналишида экспрессияланади. FGF-оксил вентро-латерал мезодерма, мезенхима, кам микдордаги мускулларни индукциялайди, аммо дорсал мезодермани, дефинитив вентрал тўқимани ва қонни индукциялай олмайди. Ингибитор доминант FGF-рецепторлар анимал кутбда мезодерма индукциясини тормозлайди. Бундай эмбрионларнинг тана ва орқа қисмлари ривожланишида дефектлар пайдо бўлади. Демак, FGF-сигнал нотохорда, мускуллар, тана ва орқа мезодерма ҳосил бўлишида муҳим аҳамиятга эга. Бу вақтда активин-сигнал FGF-сигнал функциясига боғлиқ бўлади. FGF-сигнал тана ҳужайралари, ривожланаётган эмбрионнинг орқа қисм ҳужайраларининг активин индукциясига жавоби учун керак. Аммо олддорсал мезодермал структуранинг шаклланиши FGF-сигналга боғлиқ эмас. Активин ва FGF йўли сигналени бир ҳужайра ичида ёки умумий ҳужайралар популяцияси ичида ҳар хил даврда стимуллаши аниқланмаган.

**Wnt** – бу генлар оиласи сегментар кутблилик *wingless* *Drosophila* генига яқин бўлган генлардан иборат. Эктопик дорсал ўқ структура индукцияси *Xenopus* эмбрионидаги *wnt-1* юқори экспрессияси *wnt* *Xenopus* (*Xwnt*) генларини стимуллайди. *Xwnt-1* ёки *Xwnt-8* мРНКга инъекция қилинса, тўлиқ дорсал ўқ ва бош структурасининг шаклланишини индукциялайди. Аммо мРНК *Xwnt-8* мезодерманинг эксплантатидаги анимал кутб ҳужайраларида умуман ёки кучсиз индукция ҳосил бўлишига

олиб келади. Кўшимча тадқиқотлар кўрсатишича, wnt гени компетенциянинг модификатори сифатида таъсир этади. Бу геннинг фаоллигини гастрұла босқичида вентрал мезодерма атрофида аниқлаш мумкин. Шунинг учун тахминларга кўра, унинг маҳсулоти дорсал тўқимани вентрал тўқимага айлантиради. Wnt-3A генининг экспрессияси мезодерманинг примитив презумптив ўқ орган бўшлиги билан чегараланади. Унинг функциясининг бузилиши мезодермал структура олдинги қисми суякларининг йўқолишига олиб келади.

**Noggin** – бу ген ультрабинафша нур билан нурлантирилган эмбрионнинг дорсал ўқ органларида полипептид ҳосил бўлишини тиклаш қобилиятига эга. Xenopus эмбриони ооцитида ва майдаланиш жараёнида бир хил экспрессияланади. Унинг транскриптлари гастрұла босқичида ва нотохорданинг охирида, бластопорнинг дорсал лабида жойлашади.

**2. Нейрал индукция.** Гастрұляция жараёнида мезодермал индукция мураккаб хужайра ҳаракатлари билан боғлиқ. Мезодермал ўқ структуралар дорсал маргинал зонадан ҳосил бўлади. Гастрұляция ҳаракат туфайли тўқималар ўзаро жойлашувининг ўзгариши кўшимча индукцион, жумладан нейрал индукция ҳодисаларининг содир бўлишига олиб келади. Нейрал индукцияни ўрганишда Л.Саксен ва А.Т.Михайлов катта ҳисса қўшдилар. Умурткали ҳайвонлар марказий нерв системаси гастрұляция жараёнида дорсал эктодерма ва унинг тагида жойлашган мезодерманинг ўзаро таъсири натижасида ҳосил бўлади. Бу ҳодисани биринчи марта Г.Шпеман ва О.Мангольд тажрибада организатор тўқимасини трансплатация қилиш йўли билан исботладилар. Тахмин қилинишича, бунда икки хилдаги сигнал таъсир кўрсатади. Гастрұляция жараёнида хордомезодерма (презумптив нотохорда) қатламланиши туфайли юқорида турувчи эктодермага вертикал сигнал юборади. Мезодермал сигналлар эктодерма ичига горизонтал тарқалади. О.Мангольд фикрича, нерв тўқимасини индукцияловчи омил олдинги-орқа қисмининг мезодермасини индукцияловчи А-Р-характерини ифодалайди.

П.Ньюкооп тажрибаларида сигналларнинг горизонтал тарқалиши ва эмбрионал индукция ҳосил бўлиши исботланди. Экзогастрұляцияга оид тажрибаларда эса вертикал сигналларнинг нейрал индукция учун аҳамияти аниқланди. Экзогастрұляцияда мезодерма дифференциаллашади, аммо нейрал структуралар ҳосил бўлмайди. Чунки бундай ҳолатларда индукцияловчи сигналлар эктодермагача етиб бормайди. Аниқланишича, молекуляр нейрал маркерлар эктодермада экзогастрұляцияни экспрессиялайди. Тахмин қилинишича, маҳсус нейрал дифференциация ва

махсус шакл ҳосил қилувчи молекуляр-генетик системалар бир-биридан ажралган ва автоном фаолият кўрсатади.

Индукцияни стимулловчи омилларга презумптив эктодерма ўзига хос регионал жавоб қайтаради. Буни молекуляр маркерлар ёрдамида аниқлаш мумкин. Бу ҳолат нейрал индукцияга дорсал ва вентрал эктодерманинг дифференциал жавобидир. Презумптив эктодермани хужайраларга диссоциациялаш ва кейинчалик уларни сунъий шароитда ўстириш орқали нейрал дифференциацияга қўшимча импульс бериш мумкин. Хужайралараро таъсир нейрал дифференциацияни тормозлайди, айрим хужайраларни диссоциациялаш бу репрессияни олиб ташлайди.

**Нейроиндукцияловчи омилларнинг молекуляр табиати.** Жўжаларда ва *Xenopus*да ўтказилган тажрибаларда нейроиндукцияловчи омилларнинг молекуляр табиати аниқланди. Нерв тўқимасини индукцияловчи бир қанча омиллар топилди.

**Noggin** – бу асосий нейроиндукцияловчи омил ҳисобланади. *Noggin* гени транскрипти организатор тўқимасига гастрюла босқичида ва ривожланишнинг кейинги босқичларида нотохордада нейроиндукцияловчи эффект бериб, уни экспрессиялайди. Эктодермада *noggin* оксиленинг кўшилиши мезодерма ва компетент нерв тўқимасида тўғри индукция ҳосил бўлишига олиб келади. Тахмин қилинишича, *noggin* дастлабки индуктор бўлиб, нейрал ривожланишда тўқимани фоллистатин ҳам экспрессиялайди. Нерв тўқимасини *noggin* билан индукциялаш бўйича тажрибаларда *Xenopus* эмбриони анимал кутб хужайраларини кўпайтириш учун шароит яратилди. Маркер сифатида *NCAM* – нерв системасини экспрессиялайдиган хужайра адгезияси молекуласи, орқа ва охириги мияни ўзига хос бўлган нерв системасини экспрессиялайдиган бета-тубулин изоформаси, нерв тўқимасини экспрессиялайдиган оралик XIF3 филаментлари ва мускул актининг генлари хизмат қилади.

**Notch**-гени биринчи марта дрозофилада топилди ва ажратиб олинди. Бу ген нейроэктодерма хужайраларининг ривожланиши жараёнида нейрал ёки эпидермал йўл билан ривожланиш тақдирини белгилайдиган трансмембрана оксилени кодлаштиради. Бу геннинг плейотроп эффектида (масалан, қанотлар ривожланишида) детерминация тақдирининг ҳал қилинишида иштирок этади. *Xenopus*да *Notch* генининг гомологи *Hotch* гени топилган бўлиб, у дрозофиладаги каби она типи бўйича экспрессиялайди, яъни унинг маҳсулоти тухумда оогенез жараёнида, уругланишгача пайдо бўлади. Унинг маҳсулоти дорсал эктодермада жойлашади. *Hotch* мутациясининг фаоллашиши экстрацеллюляр соҳа кўп қисмининг

йўқолишига, нерв найининг гипертрофиясига, олдинги эктодермал структуранинг йўқолишига олиб келади. Бу тўғри нейрал индукция эффекти эмас. Чунки компетент эктодермада ген экспрессияси нерв тўқимасининг дифференциациясига олиб келмайди. Аммо *Notch* мутацияси даврида эктодермал эксплантатга нейрал индукция таъсири кучли бўлади. Бу эктодермал тўқиманинг компотентлиги давомийлигининг таъсири бўлиб, унинг эпидермал йўналишда ривожланиши-нинг бузилишига олиб келади. Бу тажрибалардан маълум бўлдики, *Notch* гени презумптив нерв пластинкада нейрал индуктор таъсирига жавоб бера олиш хусусиятига эга.

**Wnt** – генлар оиласи ривожланаётган марказий нерв системасининг чегараланган фенотипик турли-туманлигини бошқаради. Нормал сичқонларда *wnt-1* гени ўрта ва орқа мия соҳасини экспрессиялайди. Агар у мутацияга учраса, ўрта мия ва миёча структуралари йўқолади, аммо марказий нерв системасининг бошқа қисмлари ва эмбрионнинг бошқа қисмлари зарар кўрмайди. Невр найининг вентрал зонасида *wnt-1* генининг гиперэкспрессияси нерв найи морфогенезига сезиларли таъсир кўрсатади. Бу ўзгаришлар унинг вентрал қисмида хужайралар пролиферациясининг ошишига олиб келади, дорсал қисмда ўзгаришлар содир бўлмайди. Демак, *wnt-1* гени хужайралар пролиферациясининг регулятори функциясини бажаради.

**Dorsalin**-TGF-бета оиласи вакили бўлиб, бу ген транскриптлари биринчи марта жўжанинг орқа миясини нерв пластинкалари найидан қисқа туташиш даврида ажратиб олинган. Бу ген экспрессияси нерв найи ва нерв валиклари билан чегараланади. Нотохордани нерв найининг дорсал соҳасига трансплатация қилиш *dorsalin 1* гени экспрессиясини тормозлайди, бу вентрал структуранинг ва орқа миянинг вентрал шохлар мотонейронларининг эктопик индукциясига мос келади. Аниқланишича, бу ген экспрессиясининг чегараланиши вентрал сигналлар тормозланишидан бошланади. Эксплантат-нинг нерв пластинкасида *dorsalin 1* гени дорсал нерв найи маълум хужайраларининг дифференциациясини стимуллайди ва мотонейронлар (вентро-латерал тўқима)нинг дифференциациясини тормозлайди.

Шундай қилиб, дорсо-вентрал ўқ бўйича хужайралар дифференциациясини иккита сигнал: дорсал нерв найини (*dorsalin 1*) ишлаб чиқаради, иккинчиси вентрал зонада жойлашган нотохорда сигналларининг ўзаро нисбатини бошқаради. Дастлаб *dorsalin 1* гени экспрессиясига нерв найининг барча қисми компетент бўлади, кейинчалик бу хусусият нерв найининг учдан бир қисмигача қисқаради. *Dorsalin 1* оқили дорсал нерв



найининг нерв тароқлари хужайраларининг дифференциациясини стимуллайди. Вентрал йўналишда унинг диффузияси вентрал сигналларни пасайтиради ва шу йўл билан мотонейрон дифференциациясининг юқори чегарасини белгилайди. Демак, бундай ҳолатларда морфогенетик жараёнлар хужайра дифференциациясини стимулловчи ва тормозловчи ўзаро таъсири туфайли амалга ошади. Қайси ген вентрал сигнал маҳсулотларига жавоб беради? Ҳозирги даврда биологларнинг фикрича, умуртқали ҳайвонларда бу вазифани hedgehog гени бажаради.

**Hedgehog** – бу ген дрозофилада сегментар кутблилик функциясини бажаради ва сегментация ҳамда имагинал диск ривожланиши жараёнида хужайралар тақсимланишини бошқарадиган омилнинг синтезланишини бошқаради. Умуртқали ҳайвонларда унинг гомологи изоляцияланиб ўрганилди. Маълум бўлишича, унинг экспрессияси нотохордадаги, нерв найидаги ва буйракдаги хужайралар шаклланишига регулятор таъсир кўрсатиб, бир неча тўқималарда ҳосил бўлади. Бақа, зебра, фиш балиги ва трансген сичқон эмбрионига hedgehog гени инъекция қилинса, нерв найининг вентрал қисмига ва дорсал ҳамда орқа миянинг ўрта қисмида эктопик экспрессия пайдо қилади. Мезодермал индукцияга ўхшаш нейрал индукцияга нерв тўқимаси(noggin), нейрал индукция модификаторлари (dorsalin 1, Xotch оксиллари) ва ингибиторлар (BMP4) индукторлари киради.

**Генлар ва индукцияловчи омилларнинг ўзаро молекуляр муносабатлари.** Индукторларнинг синтезланишини назорат қиладиган генлар индивидуал ривожланиш жараёнида кетма-кет экспрессияланади ва кейин презумптив эктодерма aktin A таъсирига жавоб беради. Худди шу оксилэндоген мезодермал ва энтодермал индуктор талабларига тўлиқ жавоб беради. Япониялик эмбриолог М.Асашиманинг аниқлашича, активинли мРНКни морула босқичигача аниқлаб бўлмайди, аммо Xenopusнинг уругланмаган тухумида активиннинг учта изоформалари-активин-А, АВ, В лар мавжудлиги аниқланган. Улар сариклик пластинкасидаги вителлогенин билан боғланган. Бундан ташқари, ооцитни ўраб турадиган фолликуляр хужайралар таркибида активинли мРНК ва вителлогенинли рецептор мавжуд. Бу маълумотлар шуни кўрсатадики, активин фолликула хужайраларида ва бошқа она тўқималарида синтезланади ва вителлогенин билан бириккан ҳолда етилаётган ооцитга транспортланади. Xenopusнинг изоляцияланган эктодермасидан мезодерма ҳосил бўлиши ўсишнинг икки типдаги омиллари таъсирида бўлади: FGF ва TGF-бета. FGF оиласи вакиллари фақат вентрал мезодермани, TGF-бета (активин) мезодерма тўқимасининг барчасини индукциялайди. Фоллистатин активиннинг

индукцияловчи хусусиятига регуляцияловчи таъсир кўрсатади. Активиннинг кўп томонлама плейотроп таъсири унинг бошқа биофаол макромолекулалар билан комбинациясига боғлиқ. Масалан, Хепоруснинг активин Ани ретин кислотаси (РА) аралашмаси билан изоляцияланган буйрак каналлари эктодермаси юқори тезликда индукцияланади.

Шундай қилиб, амфибиялар эмбриогенези индукцияси жараёнига активин биринчи молекуляр сигнал сифатида таъсир кўрсатади. Активиннинг индукцияловчи таъсири учун индукцияловчи агент ва компетент тўқиманинг ўзаро таъсирининг вақти энг муҳим аҳамиятга эга. Агар презумптив эктодермани активин билан ишлов берилса, қисқа вақт ичида (6 соатда) тана, дейтеренцефалик ва елка-каудал структура индукцияланади. Эктодермани узок вақт (12-24 соат) давомида активинда ўстирилса, бош (архенцефалик) қисм ҳосил бўлишига олиб келади.

Е.Биер тадқиқотларига кўра, бирламчи эмбрионал индукциянинг молекуляр-генетик механизми универсал ва умурткали ҳамда умурткасиз ҳайвонлар генетик системаларида ўхшаш маҳсулотлар орқали содир бўлади. Масалан, дрозофиланинг ривожланаётган эмбрионининг елка қисмида dorsal оксиленинг паст концентрацияси decapentaplegic (dpp) генида, шунингдек, zerknüllt ва tolloid генларида транскрипцион фаолликни оширади. Dorsal оксиленинг юқори концентрацияси эмбрионнинг вентрал ва латерал соҳаларида бу генларнинг фаолиятини репрессиялайди. Dpp оксиги нейрал генларни инактивациялайди, нейрал йўналишда ривожланаётган хужайраларнинг ривожланишини бошқарадиган генлар фаолиятини стимуллади. Нейроэктодерма зонасида sog (shortgastrulation) гени маҳсулоти Dpp оксигини ингибиторлайди, натижада нерв хужайраларининг дифференциациясини детерминациялайдиган нейрал генлар ва rhomboid (rho) генининг транскрипцион блокадасини олиб ташлайди. Вентрал зонада (презумптив мезодерма) нейрал генларнинг фаоллиги Sna (snail гени маҳсулоти) оксиги билан пасайтирилади, Twi (twist гени маҳсулоти) оксиги мезодермал генлар фаоллигини оширади. Умурткали ҳайвонларда Dpp оксиленинг аналоги BMP-4 оксиги, sog оксиленинг аналоги хордин ҳисобланади. Уларнинг таъсир этиш механизми индивидуал ривожланиш жараёнида муҳим морфогенетик жараёнларни бошқаришда қандайдир эволюцион консерватив ва универсал йўл борлигини билдиради. Шунингдек, эмбрионал индукциянинг молекуляр-генетик механизмини чуқурроқ ўрганиш учун яна қўшимча илмий-тадқиқот ишлари олиб борилиши керак.

## **1.6. Детерминация ва трансдетерминациянинг генетик хусусиятлари**

### **Детерминация, дифференциация ва позицион информация нима?**

Ривожланаётган эмбрион органлари системасида ҳужайраларнинг маълум ҳолатда жойлашуви позицион информация дейилади. Аниқланишича, позицион информация ривожланаётган эмбрионда нотекис тарқалган ҳар хил оксилли маҳсулотларнинг нисбати ва унинг тегишли қисми “тақдирининг ифодаланишини” билдиради. Бу маҳсулотлар тарқалишининг специфик градиентини ҳар хил ҳужайраларда ҳар хил генлар фаоллаштиради. Шунинг учун бу ҳужайралар келаётган сигналлар таъсири остида детерминация ва дифференциация “дастурини бажаришга” киришади.

Детерминация индивидуал ривожланишнинг марказий ҳодисаси ҳисобланади. Д.П.Филатов фикрича, детерминация “ривожланаётган организмнинг бир қисми бошқа қисмига таъсир этиши натижасида зарур шароит мавжудлиги туфайли ривожланиш йўлини танлаб олади”. Швейцариялик генетик ва эмбриолог Э.Хадорн таърифига кўра, “детерминация бу шундай жараёнки, компетент ҳужайралар системаси ривожланишнинг кўплаб йўлларида бири (мақбулини) танлайди”. Бошқача айтганда, детерминация ҳужайранинг истиқболли потенциалини камайиб, энг мақбулини танлаши ҳисобланади.

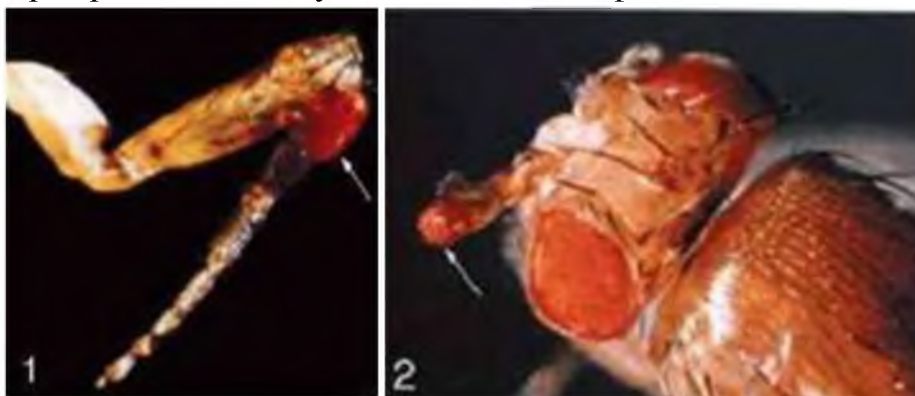
**Детерминация ҳолатини қандай аниқлаш мумкин?** Детерминация ҳолатини Г.Шпеман томонидан ишлаб чиқилган қуйидаги иккита экспериментал мезонлар ёрдамида аниқлаш мумкин: 1. Трансплантация шароитида текшириладиган ҳужайранинг ҳолати; 2. *In vitro* шароитида текшириладиган ҳужайранинг ҳолати. Биринчи ҳолатда, бўлажак нейроэктодерма ҳужайраси бошқа эмбрионнинг мускул тўқимасини ҳосил қиладиган соҳасига кўчириб ўтказилади. Агар трансплантат мускул тўқимасида ривожланса, унинг ҳужайралари детерминацияланмайди. Агар трансплантат атрофидаги тўқимага боғлиқ бўлмаган ҳолда нейроэктодерма ҳужайраларини ҳосил қилса ва мускул ҳужайраларини ҳосил қилмаса, у маълум ривожланиш йўналишида детерминацияланган бўлади.

Иккинчи ҳолатда эмбрионнинг ўрганиладиган бўлаги изоляцияланиб, ўстириладиган суюкликда қуйилади ва осилган томчи усули ёрдамида ўрганилади. Агар ҳужайра дезагрегацияланса ва дифференциалланмаган ассоциатлар ҳосил қилса ҳамда вақт ўтиши билан ўлса, у детерминацияланмайди. Агар ҳужайра ўз йўналишида дифференциалланса, у детерминацияланган бўлади.

**Детерминациянинг регионал хусусиятларини қандай ўрганиш мумкин?** Детерминация жараёнининг регионал хусусиятларини дрозофила-

нинг имагинал диски ривожланиши мисолида яхшироқ ўрганиш мумкин. Дрозофиланинг геноми, бошқа ҳашаротлар каби иккита – личинкалик ва имагинал ривожланиш дастурига эга бўлади. Шу дастурлар асосида икки турдаги – личинкалик ва имагинал органлар ривожланади. Бу органлар ўзининг биокимёвий таснифи бўйича бир-биридан фарқ қилади. Масалан, личинкалик ва имагинал сўлак безлари эстераза изоферментининг ҳар хил спектрига эга бўлади. Имагинал сўлак беши эстераза изоферментининг спектри ривожланишнинг имагинал диск дастурига личинкалик дастурига боғлиқ бўлмаган ҳолда мос келади. Бунинг сабаби, биринчидан, имагинал дискдаги имагинал органлар ҳосил бўлмаса ҳам, личинкалик ривожланиш дастури нормал амалга ошади. Иккинчидан, дрозофила личинкасини бромдезоксиуридин билан озиклантириш орқали личинкалик ва имагинал дастурларни бир-биридан ажратиб, личинкада транскрипция жараёнини бузиш мумкин. Личинкалик дастурининг амалга ошишида бунинг таъсири билинмайди. Чунки личинканинг ривожланиши асосан эмбриогенезда тўпланган мРНКга боғлиқ. Аммо гумбак босқичида имагинал дастур бажарилиш вақтига келганда, ривожланиш тўхтаб, гумбак ўлади. Бу имагинал дастур бажарилиши учун генларнинг транскрипцион фаоллигини янги босқичи керак бўлади. Дрозофила личинкасида гавданинг бир нечта қисмининг ҳосил бўлишини бошқарадиган имагинал дисклар бор. Имагинал диск дифференциациясини ўрганиш бир неча муҳим саволларга жавоб топиш имконини берди (12-расм).

Хужайрада қачон личинкалик ва имагинал дастурлар бир-биридан ажралади? Аниқланишича, бластодерма босқичида бундай ажралиш содир бўлади. Бундай ажралишни қандай омиллар бошқаради? Позитивон информация деб аталувчи – эмбрионнинг маълум майдонида хужайра эффекти ҳолати сегментация генлари назорати остида синтезланган маҳсулотлар тарқалишининг ўзига хослигини ифодалайди.



**12-расм. Детерминациянинг бузилиши. Оёқда кўз, бошда оёқ ҳосил бўлиши**

Имагинал дискнинг эмбрионал куртаги нечта примитив хужайрадан иборат бўлади? Имагинал диск дастлаб 10-40 та хужайрадан иборат бўлган гиподерманинг қатламланишидан ҳосил бўлади. Бу имагинал диск хужайралари ривожланишнинг кейинги босқичида қуйидагича ўзгаради:

- 1) кўпайиш натижасида хужайралар сони бир неча мингга етиши;
- 2) хужайраларнинг фаол ҳаракати ва пассив аралашуви;
- 3) митотик дукнинг махсус ориентацияси;
- 4) хужайраларнинг ҳажми ва шаклида локал фарқларни пайдо бўлиши;
- 5) хужайраларнинг локал ўлими.

**Компартмент нима?** Имагинал дискда ҳосил бўладиган хужайраларнинг барчаси бир хил аҳамиятга эгами? Бу саволга хужайраларни маркер билан белгилаб ўрганиш орқали жавоб бериш мумкин. Маркерлашнинг битта усули соматик рекомбинация индукциясидир. 1936 йилда немис олими К.Штерн дрозофилада мейотик рекомбинация билан биргаликда митотик рекомбинация ҳам содир бўлишини аниқлади. 1957 йилда Г.Беккер рентген нури билан нурлантириш бу рекомбинация частотасини оширади ва митотик ажралиш даврида дрозофиланинг кўзи мозаик рангда бўлишини исботлади. Натижада хужайралар клонининг ўлчами нурлантириш вақтига қараб ҳар хил бўлади. Эмбрион ривожланиши даврида қанча эртароқ нурлантирилса, шунча кам сондаги хужайралар ўлжанинг таъсирини сезади ва индукцияланган доғлар органнинг кўп қисмини эгаллайди. Агар нурлантириш ривожланишнинг кейинги босқичларида ўтказилса, нисбатан ўзгарган хужайраларнинг кичик клонларини кўплаб топиш мумкин. Бундай маркерлаш статистик жараён ҳисобланади. Шунинг учун морфогенетик жараёнларнинг боришини ўрганиш учун кўплаб хужайраларнинг тақдирини ўрганиш керак. Маркерланган хужайраларни жойлашишига қараб имагинал диск ривожланиши даврида хужайралар аралашувининг қуйидаги ҳолатларини кузатиш мумкин:

– агар нишонланган қисмлар ёнма-ён жойлашган бўлса, морфогенез даврида қиз хужайралар биргаликда яшаб қолади;

– агар нишонланган қисмлар узунасига чўзилса, бу митотик бўлиниш натижасида пайдо бўлиб, унда митотик дук бир йўналишда жойлашади;

– агар хужайра имагинал диск ривожланишининг кейинги босқичларида белгиланса, белги бир-биридан ажралган доғ холида, бир зонада тўпланади ва ҳосил бўлаётган имагода сақланади. Бу зона компартмент дейилади.

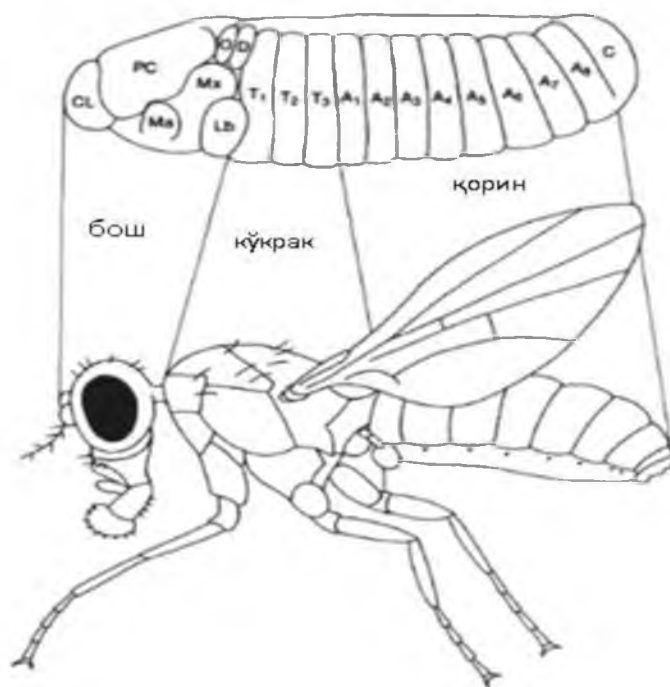
Ҳар бир компартмент янги авлодда бир неча бир хил аҳамиятга эга бўлган, детерминацияланган, асос солувчи хужайралардан иборат бўлади.

Бундай хужайралар тўплами поликлон деб аталади. Поликлоннинг барча аъзолари битта компартментга йигилади. Компартмент чегараси қатъий белгиланади. Битта компартмент 10.3-10.4 та хужайрадан иборат бўлади. Баъзи мутациялар компартментлар ўртасидаги чегарани, масалан мезоторакал кутикула чегарасини топишга ёрдам беради. Баъзи мутациялар орқа қанот структурасининг олдинги қанотга айланишига олиб келади. Бунда хужайраларнинг ташкил топиши ва компартментида уларнинг топологияси муҳим аҳамиятга эга бўлади. Хужайра соч ёки эпителиал йўналишда ривожланиши қайси компартментга тегишли эканлигига боглик ҳолда кейинроқ аниқ бўлади. Айрим ҳолатларда компартмент чегараларини гистокимёвий бўёқлар ёрдамида аниқлаш мумкин. Маълум бўлишича, айрим компартментларда альдегидоксидазанинг юқори фаоллиги кузатилади ва бўялганда бу ферментнинг чегараси аниқ кўринади. Регионал детерминция компартмент ҳосил бўлиши билан характерланади ва ҳар бир имагинал диск уларнинг йигиндисидан иборат.

Ф.Крик ва П.Лоуренс ҳар бир компартмент ҳосил бўлишида уларнинг фаоллигини бошқарадиган генлар (танловчи генлар, гомеозис генлар) муҳим ўрин тутишини аниқладилар. Тахминларга кўра, танловчи генлар структуравий генлар фаоллигини оширади ёки пасайтиради. Бундай ҳолатларда танловчи ген фаоллиги поликлон типини детерминациялайди ва бошқа поликлондан фарқини белгилайди, янги компартментлар ҳосил бўлиш вақтини аниқлайди. Саккизта компартментнинг регионал детерминацияси учун учта танловчи генлар керак бўлади.

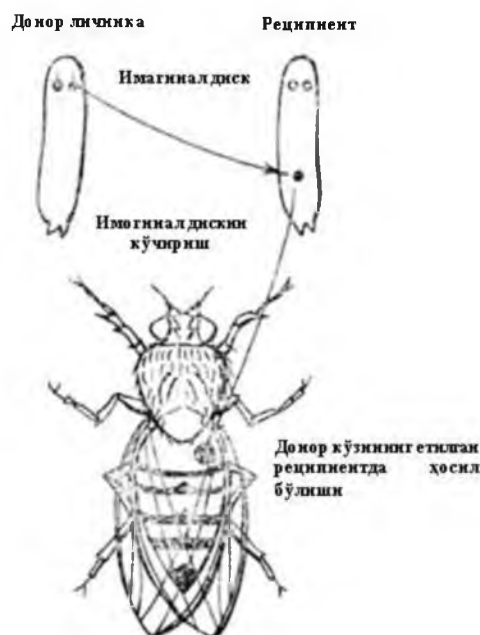
**Детерминация ва транскрипция кетма-кетлиги.** Тахминларга кўра, регионал детерминацияда бирламчи фаол гомеозис генлар репрессияси ҳал қилувчи аҳамиятга эга. Детерминация стабиллиги тегишли гомеозис генлар репрессияси стабиллигига боглик. Тахмин қилиш мумкинки, детерминация амалга ошиши генларнинг дифференциал фаоллигини оширадиган регулятор оқсиллар ва ДНКнинг махсус қисмининг ўзаро алоқаси туфайли содир бўлади. Шунинг учун турли хил босқичдаги ҳар хил тўқимадаги ядро РНК сини бир-бирига солиштириш тадқиқотчиларда катта қизиқиш уйғотмоқда. Э.Дэвидсон ва Р.Бриттен маълумотларига кўра, ДНКнинг бир қисмининг ноёб кетма-кетлиги дифференциалланган тўқимада РНК нусхаси ҳолида тақдим этилди. Денгиз типратиканида 10-20%, сичқон жигарида 11%, каламуш миясида 18%, дрозфила хужайрасида 4-6% бундай ноёб кетма-кетлик бор. Ҳар хил босқичдаги тўқималарнинг хужайраларини ядросидаги РНК транскрипти таркибидаги ноёб кетма-кетлик ўхшаш эканлиги

аниқланган (13-расм). Жумладан, ДНКнинг ноёб кетма-кетлигининг 1/3 қисми денгиз типратиканида ядро РНКси нусхаси шаклида тақдим этилган.



**13-расм. Дрозофилада сегментларнинг бир-бирига мос келиши**

Глобинли мРНК эритроидсиз тўқима хужайраси ядросида паст концентрацияда учрайди, овальбуминли мРНК жигар ва ичак шиллиқ кавати хужайраси ядросида учрайди. Э.Дэвидсон ва Р.Бриттен маълумотларига кўра, ҳар хил тўқималарнинг хужайра ядросида кўплаб структуравий генларнинг транскриптлари учрайди, полисомаларда уларнинг бир қисми учрайди. Демак, ҳар хил хужайра ядросида нисбатан ўхшаш ноёб генлар набори учрайди (14-расм). Детерминация билан боғлиқ бўлган, дифференциациядан олдинги босқичда структуравий генлар жойлашган қисмда конституцион транскрипция содир бўлиб, ядродаги мРНК молекуласининг ўтмишдоши ҳосил бўлади. Ҳар хил хужайраларда ҳар хил регулятор транскрипцион бирлик ҳосил бўлади. Регулятор транскрипцион бирлик набори спецификаси сенсор ген билан бошқарилади. Ортиқча маҳсулотлар посттранскрипцион даражада нуклеаза ферменти ёрдамида йўқ қилинади.



**14-расм. Дрозофила имагинал дискининг трансплантацияси**

**Трансдетерминация нима?** Тўқима ва ҳужайра дифференциацияси детерминациянинг ташқи ифодаланиши бўлиб, махсус РНК, оксил синтези, ҳужайра ихтисослашуви жараёнида морфологик ва функционал белгиларнинг ҳосил бўлиши билан ифодаланади. Э.Хадорн детерминацияни дифференциация билан боғлиқ бўлган кўп босқичли жараён сифатида қарайди ва уни икки типга бўлади: 1) бевосита дифференциацияга олиб келувчи тип ва 2) ҳужайрани доимий детерминацияга олиб келувчи, аммо дифференциацияланмайдиган тип. Э.Хадорн аниқлашича, дрозофила имагинал дискининг детерминациялашган қисмининг трансплантацияси узоқ вақт детерминация ҳолатида сақланади. Аммо бундай автотипик детерминация билан биргаликда аллотипик детерминация ёки трансдетерминация ҳам учрайди. Масалан, антенулла ҳужайраларидан оёқ ҳосил бўлади.

Детерминациянинг ҳар бир бундай ҳолати учун маълум эҳтимоллик ёки трансдетерминациянинг махсус йўналиши бор. Генитал диск ҳужайралари бир хил эҳтимоллик билан биринчи навбатда бош ёки оёқ ҳужайраларини трансдетерминациялайди. Бу аллотипик ҳолатнинг иккиламчи трансдетерминацияси канот ҳужайраларининг ҳосил бўлишига олиб келади. Аммо ҳеч қачон тўғридан-тўғри генитал ҳужайралар канот ҳужайраларига айланмайди. Трансдетерминация интенсив пролиферацияланувчи ҳужайраларда содир бўлади. Ҳужайра бўлиниш тезлиги қанча юқори бўлса, трансдетерминация шунча кўп содир бўлади.



**Трансдетерминация табиати қандай?** Трансдетерминация табиати ҳақидаги гипотезаларни ўрганиш учун бир қанча тажрибалар ўтказилган. Трансдетерминацияланган хужайралар хўжайин организмдан миграция қилинадими? Аниқланишича, бундай миграция содир бўлмайди. Ebony (гавданинг қора рангда бўлиши) мутацияли реципиентдан elow (гавданинг сариқ рангда бўлиши) индивидга тўқимани трансплантация қилиш, трансдетерминацияланганлигидан қатъий назар, доимо гавдаси қора рангда бўлишига олиб келади.

Трансплантацияланган имагинал диск хужайралари гетероген бўлиши мумкин. Шунинг учун генитал дискда оёқни ҳосил қиладиган бир неча хужайралар бўлиши мумкин. Бу тахминни исботлаш учун алоҳида хужайраларда содир бўладиган соматик крассинговернинг кам учрайдиган ходисаси ўрганилди. Имагинал диск трансплантация учун elow ва singed (аномал форма) бўйича гетерозиготали личинкадан ажратилди. Агар соматик крассинговер рентген нури билан нурлантириш орқали ҳосил қилинган бўлса, центромера ва маркер генлар ўртасида ҳосил бўлади. Натижада иккита ҳар хил генотипли хужайра ҳосил бўлади. Шу усул билан маркерланган хужайралар клонидан нормал ва трансдетерминацияланган органлар ривожланади. Демак, трансдетерминация бошқа дастурга олиб ўтадиган қандайдир хужайраларнинг пролиферацияси эмас.

Тахмин қилиш мумкинки, трансдетерминация соматик мутация натижаси ҳисобланади. Аммо трансдетерминациянинг содир бўлиш тезлиги соматик мутация тезлигидан бир неча баробар юқори бўлади. Демак, детерминация хужайра ирсиятини функционал даражада ўзгартиради. Тахмин қилинишича, имагинал дискни ташкил қилувчи хужайралар детерминация ҳолатини бир неча юз генерация (хужайра бўлиниши) даврида ўзгаришсиз сақлаши мумкин. Худди шундай система умуртқали ҳайвонларда ҳам учради. Э.Хадорн трансдетерминация ходисасини исботлаш учун хужайрада детерминацияни “ташувчи” ва детерминациянинг эффектори, яъни генларни фаоллаштирувчи, депрессияловчи, фаолиятини пасайтирувчи регулятор оқсил борлигини аниқлади. Шунингдек, дифференциация жараёнининг ихтисослашишини бошқарадиган моддалар ҳам бор. Агар детерминациялашган хужайра бўлинса, детерминацияни ташувчи моддалар ҳам қиз хужайраларга тақсимланади. Натижада хужайраларнинг ичида унинг концентрацияси пасаяди. Агар улар концентрациянинг пасайишини компенсацияловчи “ташувчиларни” маълум миқдорда синтезласа, детерминация ҳолати стабил бўлади. Шундай қилиб, аралаштириш ва детерминациянинг янги омилларини синтез қилувчилар

ўртасида тенглик бор. Агар бу тенглик хужайра пролиферацияси интенсификацияга ўзгаришга учуради, бу ўзгариш туфайли бир геннинг фаолияти тўхтатади, бошқасининг фаолиятини кучайтиради. Детерминация “ташувчилар”нинг янгилари синтезланади ва улар эскисини алмаштиради. Э.Хадорн фикрича, трансдетерминация шундай содир бўлади.

Детерминация ва дифференциация босқичлари фақат хужайра ичида содир бўладиган жараёнларга боғлиқми ёки хужайралараро алоқалар ҳам муҳим аҳамиятга эгами? Хужайралараро алоқалар К.Гробстайннинг жўжаларда ва Г.В.Лопашовнинг амфибияларда ўтказган тажрибаларида аниқланган. Г.В.Лопашов гаструланинг дастлабки босқичидаги мезодерманинг презумптив бош қисмидан олинган 2-10 та кичик фрагментни бир-бирига тикади. Эксплантатнинг бир фрагментидан хордасиз кўнгаландан тартилган толали мускул ёки бошқа тўқима компоненти ривожланган. Аммо 2-4та шундай фрагментни биргаликда ўстирилса, компакт масса ҳосил бўлиб, ундан хорда қисмлари дифференциаллашади. 4-5 та шундай фрагментлар комбинацияси мускул, хорда ва эпидермис, 4-6 та фрагментлар комбинацияси мия структураси ҳосил бўлишига олиб келади.

Г.В.Лопашов тахминига кўра, гаструланинг дастлабки босқичида бўлажак мезодерманинг четки қисмидан эктодермага қараб ўзгариш содир бўлади. Бу қисмнинг эктодермал ва мезодермал компетенцияси, яъни эктодерма ва мезодермадан ҳосил бўладиган органлар ўртасида маълум тенглик пайдо бўлади. Демак, презумптив мезодермал тўқималар умумий сонини ошириш нейрализация ходисасига олиб келади.

Амфибиялар нейрула босқичининг дастлабки даврида дифференциация регуляциясининг бошланиши ва унинг ихтисослашуви алоҳида хужайра даражасида аниқланади. Демак, нейрула хужайраси маълум йўналиш бўйича ривожланишга “дастурланган” бўлади.

**Бошланғич эмбрионал тўқималарнинг ўзаро алоқаси ва детерминация.** Ривожланаётган эмбрионда детерминация ва дифференциация билан боғлиқ бўлган яна бир муҳим ҳодиса автономлик, яъни эмбрион алоҳида қисмининг етилишидир. Индукторнинг ва таъсиротни сезувчи тўқиманинг етилиши эмбрионни ўраб турган тўқималарга боғлиқ эмас. Етилиш жараёнида бу тўқималарнинг таркиби қатъий йўналишда ва қонуният асосида ўзгаради. Шунинг учун морфогенетик жараёнлар мувоффақиятли амалга ошириш учун индуктор тўқима ва таъсиротни сезувчи тўқиманинг вақти бўйича қатъий келишилган ҳолда ишлаши керак. Автоном ҳолда ва бир-бирига ҳамда атрофидаги бошқа тўқималарга боғлиқ бўлмаган морфогенетик эффект етилишининг тўлиқ амалга ошириш индуктор ва

таъсиротнинг сезувчи тўқима ўзаро алоқасининг энг юқори нуқтаси бир-бирига мос келганда содир бўлади. Ҳар хил ўзаро алоқани ҳосил қиладиган ва етилишини бошқарадиган мутациялар эмбрион ривожланишида ҳар хил дефектлар пайдо бўлишига олиб келади. Агар индуктор ва таъсиротни сезувчи тўқима етилишида тўлиқ мос келмаслик пайдо бўлса, морфогенетик эффект умуман содир бўлмайди.

Л.И.Корочкин ва О.И.Богомоллова аксолотлнинг оқ ва қора ирқлари устида тажриба ўтказдилар. Маълумки, уларнинг ранги *d* гени билан аниқланади. DD ёки Dd генотипли хайвонлар қора, dd генотипли хайвонлар оқ рангли бўлади. Хайвонлар қора рангда бўлиши учун меланин пигменти ишлаб чиқарадиган меланобласт хужайралари эпидермис остига миграция қилиниши керак. Бу хужайраларнинг, дастлаб эмбрионининг елка томонида махсус нерв тароғи бўлади. Уларнинг эпидермис томонга “саёҳати” у томондан ҳозирча табиатда номаълум бўлган сигнал келиши билан бошланади. “Оқ” эпидермис бундай сигнал ишлаб чиқариш хусусиятини йўқотади, деган фикр бор эди. Агар оқ ирқ эмбриони эпидермисидан бир бўлагини қора эмбрионга кўчириб ўтказилса, пигментли доғ ҳосил бўлади ва сигнал бериш хусусияти тикланади. Бундай сигнал бериш учун эпидермиснинг ўзи ҳам маълум молекуляр даражада “етилиши” керак. Аниқланишича, аксолотлнинг оқ ирқи эмбрионида индукцияловчи ишлаб чиқариш хусусияти йўқолмайди, аммо эпидермис етилиши ва сигнал ҳосил бўлиши кечикади. Шунинг учун айрим меланобластлар “ўзи хоҳламаган” ҳолда миграция қилади ва эмбрионнинг елка томонида пигментли хужайраларнинг кичик тўпламини ҳосил қилади. Гавданинг кўп қисми бўялмаган ҳолда қолади. Эпидермиснинг биокимёвий таҳлили мутант эмбрионда унинг кечикишини кўрсатади. Жумладан, изоферментлардан лактатдегидрогеназа (ЛДГ) оқ ирқнинг эпидермисидан нормал эмбрионга нисбатан кеч пайдо бўлади.

Тажрибада нерв тароғида индуктор (бунда эпидермис) ва таъсиротни сезувчи тўқима (бунда меланобласт) етилиши вақтини бир-бирига “мос” келишига эришилди. Бунда ҳар хил ёшдаги оқ ирқли эмбрион эпидермисидан бир бўлагини шу ирқнинг ҳар хил ёшдагисига трансплатация қилиб ўрганилди. Баъзи тажрибаларда индуктор ва таъсиротни сезувчи тўқима ёши “топилди”. Уларнинг ҳар бирининг етилиши алмашилиб туради ва “олий чўққига” етади. Оқ ирқдан эпидермисни трансплатация қилиш натижасида меланобласт трансплантат қисмига миграция қилади. Натижада қора эпидермис кўчириб ўтказилгани каби пигментли доғ ҳосил бўлади.

Индивидуал ривожланишнинг генетик регуляцияси вақтинчалик параметрларининг аҳамиятини дастлаб фенотипиканинг асосчиси Р.Гольшмидт аниқлади, кейинчалик И.И.Шмальгаузен ривожланишнинг корреляцион системаси концепциясида ривожлантирди. Бундай системанинг тарқалиб кетиши, дезинтеграцияси шакл ҳосил бўлишида ўзига хос “портлаш” ва онтогенезнинг кўплаб системаларида қайта қуришлар содир бўлиши билан ўтади. Корреляцион системалар дезинтеграциясининг типик ҳолати дастлаб И.И.Шмальгаузен, кейинчалик Д.К.Беляев томонидан ўрганилган хайвонлар доместиқацияси ҳисобланади. Доместиқация жараёнида намоён бўладиган мутациялар инсон ҳимояси остида кўпайиш шароити ва ривожланиши корреляция даражасида таъсир этади. Шунга мос равишда мавжуд корреляция йўқолиб, ўрнига янгиси пайдо бўлади. И.И.Шмальгаузен органлар редукциясини корреляцион системаларнинг локал тарқалиши, атавизмнинг локал дезинтеграцияси, деб қарайди. Бу ҳодисалар эволюцион аҳамиятга эга.

**Детерминация ва дифференциациянинг ўзаро алоқаси.** Хужайраларнинг дифференциацияси детерминация жараёнида белгиланган дастурнинг амалга ошириши бўлиб, унинг биринчи босқичи преддифференциация дейилади ва детерминациянинг охириги, терминал босқичи билан чегараланади. Бу даврда хужайралар ҳали митотик бўлинишини сақлаб қолган бўлади, махсус синтез жараёнлари содир бўлмайди, аммо оксилнинг махсус бўлмаган синтез жараёнлари, яъни эндоплазматик тўр, Гольжи аппарати, митохондрий фаол ҳосил бўлади. Дифференциациялашган хужайралар кўплаб махсус моддалар ҳосил қилади. Бунинг учун ўзига хос “механизм” ва энергия манбаи керак. Кейинги босқич протодифференциация дейилади ва бу босқичда хужайранинг бўлиниш қобиляти чегараланади. Бу босқич кимёвий жиҳатдан шу хужайрага тааллуқли бўлган махсус моддалар синтез жараёнининг бошланишини билдиради. Шундан кейин учинчи-ҳақиқий дифференциация босқичи бошланади. Бунда пролиферация хусусияти тўлиқ йўқолади ва махсус моддалар концентрацияси ортади. Оксил синтези “машинаси” тўлиқ қувват билан ишлай бошлайди. Махсус моддалар синтезининг энг юқори чўққисига чиққан ва хужайра фенотипига эга бўлган бутун терминал дифференциация жараёни тугайди. Дифференциациялашган хужайра кўпайиш хусусиятини йўқотади. Ҳар бир тўқимада бўлиниш қобилятини сақлаб қолган хужайралардан иборат бўлган камбиал захира бўлади. Ана шу захира ҳисобидан ўлган хужайралар ўрнига янгилари ҳосил бўлади. Бу захирага яқинда аниқланган “эмбрионал ўқ хужайралар (ESC)” ҳам қиради. Улар эмбрион ривожланишининг

дастлабки (бластоциста) даврида пайдо бўлади. Бу давр (ESC) тотипотент, яъни экто-, эндо-, мезодерманинг ҳар қандай ҳосилаларини пайдо қила олади. Вояга етган индивиднинг тўқимасида улар мультипотент, яъни ҳар хил хужайралар типини ҳосил қилиш хусусиятига эга, аммо ҳаммаси (регионал ўқ хужайралар)ни ҳосил қила олмайди. Ўқ хужайралар кутилмаганда мияда ҳам топилди. Бу хужайралар мияда нейронлар ўлганда уларни ўрнининг қоплаш вазифасини бажаради. Эмбрионал ўқ нерв хужайралари нафақат нейрал, балки бошқа йўналишларда ҳам дифференциаллашиши мумкин бўлиб, унинг дифференциаллашиш йўналишлари ҳозирча тўлиқ аниқланган эмас. Уларни гистологик препаратларда, иммуногистохимёвий реакциялар ёрдамида, нестин оксиди синтезланиши жараёнида аниқлаш мумкин. Улар дифференциаллашиши жараёнида бир неча босқичларни босиб ўтади. Биринчи босқич хужайралари – аждод (progenitor cell), улар виментин оксидини синтезлаши билан характерланади ва нейробласт ёки гипобласт орқали фақат нейрал йўналишда ривожланади. Ўқ хужайралар ривожланишининг иккинчи босқичи – ўтмишдош хужайра (precursor cell). Улар фақат битта – ёки нейрон (махсус бета-тубулин оксиди синтезлайдиган нейробласт) ёки глиал хужайра (махсус глиал фибрилляр оксид синтезлайдиган глиобласт-GFAP) йўналишда дифференциаллашади.

**Дифференциаллашаётган хужайраларда генлар фаоллигини қандай кузатиш мумкин? Изофермент нима?** Детерминация ва дифференциация жараёнлари асосида қандай молекуляр-генетик ҳодисалар ётади? Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида дифференциация ҳодисаси нисбатан аниқ бўлса ҳам, детерминация ҳали кўп жиҳатдан қоронги ҳодиса ҳисобланади. Дифференциация ва детерминация мазмунини молекула даражасида тушуниш учун: 1) генетик жиҳатдан назорат қилинадиган маҳсулот; 2) уларни кодлаштирадиган ген; 3) хужайраларнинг бир хил системаси керак. Генларнинг фаолиятини маҳсулот ҳосил қилиши бўйича бавосита кузатишни биринчи марта 1958 йилда К.Маркерт ва Н.Меллер изоферментларни аниқлаш орқали ва Ч.Шоу уларнинг генетик табиатини аниқлаш орқали исботладилар. К.Маркерт ва Н.Меллер ўз кашфиётларини фавқулудда аниқладилар. Улар сут эмизувчилар онтогенезида ҳар хил оксиллар фракциялари пайдо бўлиши кетма-кетлигини крахмал гелида электрофорез ёрдамида ўргандилар ва гистохимёвий бўйлаш усули билан ҳар хил фракцияларни турли хил ферментлар ёрдамида идентификация қилдилар. Натижада бешта оксид фракцияси ижобий реакция берди. Бу фракциялар изоферментлар (изоэнзимлар, изозимлар) деб

номланди. Ч.Шоу бешта фракцияни ҳосил бўлишининг генетик механизмини аниқлади. Маълум бўлишича, лактатдегидрогеназа (ЛДГ) молекуласи иккита – М ва Н суббирликдан иборат бўлган тетрамер шаклида бўлади. Улар ҳар хил хромосомаларда жойлашган алоҳида генлар билан кодлаштирилган. М-суббирлик соматик мускулларда (М muscles-мускуллар сўзининг бош ҳарфидан олинган), Н- суббирлик юракда (heart-юрак) кўп бўлади. Бу суббирликлар тетрамер молекулаларида қуйидаги тўғри келган кетма-кетликларнинг бирига бирлашиши мумкин: НННН, НННМ, ННММ, НМММ, ММММ. ЛДГ суббирлиги аминокислоталар таркиби бўйича қисман фарқ қилади ва бу бешта изофермент ҳосил бўлишида намоён бўлади. Лактатдегидрогеназа қизиқарли фермент бўлиб, гликолиз жараёнида муҳим вазифани бажаради, қайтар реакцияларни катализлайди. Сичқонларнинг эмбрионал тўқимасида ЛДГ-5 изоферменти устунлик қилади. Физиологик жиҳатдан ЛДГ-5 анаэроб шароитда интенсив фаолият кўрсатади. Унинг фаоллиги пируват (субстрат) максимал концентрациясини ингибиторлайди. ЛДГ-5 кўп бўлиши пируватни лактатга айлантиради ва анаэроб шароитда кислород камайишига олиб келади.

Аммо сут эмизувчиларнинг баъзи скелет мускулларида, масалан камбаласимон мускулларида ЛДГ изоферменти юракдаги каби тарқалган. Бу шундай исботланадики, бундай мускуллар асосан қизил толали бўлади. Унинг асосий физиологик аҳамияти гавданинг маълум ҳолатда ушлаб туриш, бунинг натижасида узоқ вақт қисқарган ҳолатда туриш вазифаларини бажаради. Хужайра ва тўқима дифференциацияси жараёнида доимий ЛДГ-1 ҳар хил тўқимани ҳар хил томонга йўналтиришга интилиши кузатилади. Масалан, скелет мускуллари ва жигар дифференциациясида бу ўзгаришлар кам бўлиб, ЛДГ-5 тўқима ихтисослашишининг охирида ҳам устунлик қилади. Юрак мускулларида эса ЛДГ-5 устунлигидан ЛДГ-1 юқори фаолликка ўтади. Бу муҳим метаболик аҳамиятга эга. Лактатда ЛДГ-1ни катализлайдиган пируватни тикланиши пируватни маълум даражада ингибиторлайди. Тахминларга кўра, бу изоферментга бой тўқималар (масалан, юрак)да лактатнинг тез тўпланиши мумкин эмас ва глюкозанинг лимон кислотаси цикли орқали тўлиқ кислородланиши кузатилади. Шундан келиб чиқиб қуйидаги саволлар пайдо бўлади:

1. ЛДГ изоферменти спектри ўзгариши (ва унга мос ген фаоллиги) митотик циклдан чиққан хужайранинг дифференциаллашиши билан боғлиқми?

2. Бу ўзгаришлар ҳар хил эмбрион варагидан ҳосил бўлган хужайраларда ҳам фарқ қиладими?

### 3. Бу индивидларда тур хусусиятлари намоён бўладими?

Бу саволларга ижобий жавоб бериш мумкин. Жумладан, ҳар бир хужайра бўлиниши олдидан, хужайра пролиферацияси даврида ЛДГ фаоллиги тез пасаяди. Фермент фаоллиги асосан, М суббирлиги ҳисобидан амалга ошади. Лимфоцит ва гранулоцит культурасига фитогемагглютинин кўшилса, 4 соатдан кейин М полипептиднинг пропорционал кўпайишига олиб келади. ЛДГ ва бошқа ферментлар (КВ-хужайрада фумараза, деоксицитидин монофосфатдезаминаза, HeLa ўсмали хужайрада тимидилаткиназа, жигар хужайрасида орнитинтрансаминаза, гепатома ўсмасида глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа) фаоллиги хужайра цикли даврида ўзгариб, S- ёки G2 фазасида энг юқори чўққига чиқади. Бу ўзгариш ЛДГ суббирлигининг синтез ва парчаланиш тезлиги нисбати ўзгариши билан боглиқ бўлиб, актиномицин (транскрипция ингибитори) бу жараён содир бўлишига таъсир этмайди. Шундай қилиб, хужайранинг митотик циклдан чиқиши ва дифференциация фазасига ўтиши ЛДГ фаоллиги ўзгариши ва унинг ташкил этадиган суббирликнинг нисбатига боглиқ бўлади.

Бу ўзгаришлар М ёки Н полипептид сони кўплиги томонга, тўқима дифференциацияси хусусиятларига боглиқ ҳолда дивергент ривожланади. Бундай ривожланишга тўқималар системасини ҳосил қиладиган эмбрион вараги хусусиятлари ҳам таъсир кўрсатади. Масалан, иммуногистокимёвий усул ёрдамида аниқланишича, каламуш эмбрионида М суббирлиги мезодермада экто- ва энтодермага нисбатан кўпроқ учрайди. Буйракда ва мезенхимада ЛДГнинг нисбатан паст фаоллиги кузатилади. Ҳар иккаласида М-полипептид кўп учрайди. Мезодерма сегментидан ҳосил бўладиган каналларда дифференциацияга олиб келадиган Н суббирлиги концентрацияси ошиб бориши билан характерланади. Бунда ривожланаётган хужайранинг кислород билан таъминланиши муҳим аҳамиятга эга. Аммо кислородга бой қон томирларида фақат М-полипептид бўлиши аниқланган. Шундай қилиб, эмбрионнинг у ёки бу қаватидан ҳосил бўлган хужайра типининг келиб чиқиши ЛДГ изоферменти спектрига боглиқ бўлади.

Онтогенез даврида ЛДГ спектрида турлараро фарқ жигарнинг паренхима ва бириктирувчи тўқима хужайралари фракциясининг дифференциациясини ўрганиш даврида аниқланди. Сичқонлар ривожланишининг ҳар хил босқичида ҳар иккала фракцияда ЛДГ-4 ва ЛДГ-5 устунлик қилади, куёнларда ЛДГ-4, мушукларда ЛДГ-4 ва ЛДГ-5, денгиз чўчкачасида ЛДГ-3 устунлик қилади. Хужайра дифференциацияси жараёнида ЛДГ спектри юқори стабиллигини сақлаб қолади. Хужайрани узоқ вақт ўстириш даврида ҳам ЛДГ спектри анэуплоид ва диплоид

хужайраларда доимийлигини сақлаб қолади. ЛДГ спектрининг тўқимага хослиги нафақат М ва Н полипептидларни кодлаштирувчи генлар дифференциал фаоллигининг, балки посттрансляция жараёнида модификатор генларни детерминациялайди. Жумладан, кўпчилик сичқонлар эритроцитида ЛДГнинг барча 5 та изоферменти борлиги, айримларида эса фақат ЛДГ-5 учраши аниқланган. Бундай ҳолатни бошқарадиган ген локализация қилинган. Аниқланишича, бу регулятор ген Н полипептидни боғлайди ва уни М полипептид билан боғланишига йўл қўймайди, полипептидни кодлаштиради. Бундай ҳолатда хужайранинг молекуляр фенотиби посттрансляция даражасида шаклланади.

**Тўқиманинг махсус генлари қандай фаолият кўрсатади?**  
Хужайранинг молекуляр дифференциациясининг кўрғазмали модели дрозифила самецининг жинсий системаси ҳисобланади. Унда тўқиманинг специфик маркери – бета-специфик эстераза изоферменти топилди. Копуляция даврида бу изофермент самка жинсий органлари йўлига ўтади, унда цис-вакцелинлацетатни парчалаб, феромон ҳосил қилади. Бу феромон хиди бу самка самецга бундан кейин керак эмаслигини билдиради. Бу модель Л.И.Корочкин раҳбарлигида 60-йилларда ишлаб чиқилди ва кейинчалик Р.Ричмонд ва Д.Окшотт томонидан исботланди. Дрозифиланинг ҳар хил турлари бир-биридан бу изоферментнинг жойлашув хусусиятлари билан фарқ қилади. *D.virilis* (estS) ва *D.melanogaster* (est6)да тўқиманинг специфик эстераза гени ажратиб олинди, клонлаштирилди ва секвенирланди. Бу икки геннинг гомологлиги 60% ни ташкил этади. Уларнинг молекуляр тузилиши ҳам ўхшаш бўлиб, иккита экзон ва уларнинг ўртасида кўп қатта бўлмаган интрон жойлашган. Ҳар иккала ҳолатда тўқиманинг специфик гени бошқа эстераза гени билан боғланган бўлиб, тўқиманинг специфик экспрессияси хусусиятига эга эмас. *D.virilis* даги estS геннинг иккита промотори-проксимал P1 ва дистал P2 бўлиб, ДНКнинг қисқа кетма-кетлиги билан ажратилган бўлади. Унинг махсулоти уруг чиқарувчи каналга пашша тухумдан учиб чиққандан кейин тахминан 3 кунда пайдо бўлади. Аниқланишича, генитал имагинал диск хужайраларининг фермент синтезлашига детерминацияси билан синтезни ўзини бошланиши ўртасида нисбатан узок вақт ўтади. Тўқима хужайраси специфик фермент синтезлашига детерминацияланиш вақтини аниқлаш учун молекуляр биология ва экспериментал эмбриология усулларидадан фойдаланилган. Генитал имагинал диск ҳар хил ёшдаги самец личинкаларида изоляцияланди. Гумбакка айланиш олдидан уни бошқа личинкага трансплантация қилинди. Бундай личинкаларда гормонал баланс линькага



олиб келадиган экдизон гормони кўпроқ ишлаб чиқарилиш томонга қараб боради. Бу гормон таъсирида детерминация жараёни тўхтайди ва дифференциация жараёни бошланади. Аникланишича, генитал имагинал диск иккинчи линькадан 11 соат ўтгандан кейин трансплантация қилинса, дифференциал-лашган трансплантатда EST S изоферментини аниклаб бўлмайди. Агар донорнинг ёши иккинчи линькадан кейин 11 соатдан ошган бўлса, EST S гени уруг чиқарувчи пиёзчада экспрессияланади. Презумптив уруг чиқарувчи пиёзча хужайралари детерминацияси иккинчи линькадан кейин 11-12-соатлар оралигида пайдо бўлади. D.virilisда детерминация жараёнида махсус мРНК ва дистал промотор синтези бошланади. Аммо бу мРНК “ўқилмайди”, трансляция иккита промотор оралигида, нуклеотидлар кетма-кетлигида тўхтатилган бўлади. Агар у қирқилса, трансляцияланаётган мРНКда промотор билан транскрипцияланади.

**Тўқиманинг специфик генлари экспрессиясини генлар ансамбли (“тўри”) қандай бошқаради?** Индивидуал ривожланиш даврида уруг чиқарувчи пиёзча хужайралари гумбакдан пашша учиб чиққандан кейин дифференциаллашади, натижада мРНК билан P1 промотор транскрипцияси бошланади ва хужайрада тўқиманинг специфик эстеразаси (генлар ансамбли ёки “тўри”) пайдо бўлади. Унинг экспрессиясининг ўзига хос хусусиятлари транс-таъсир этувчи генларнинг маълум системаси билан бошқарилади. Бу система D.virilisда ҳам, D.melanogasterда ҳам фаолият кўрсатади, аммо D.virilisда яхшироқ ўрганилган. Бу турнинг танланган линиялари қуйидаги белгилари билан фарқ қилади:

- ферментлар фаоллиги даражаси;
- уруг чиқарувчи пиёзчадан фермент чиқиш вақти;
- ферментларнинг мембрана билан боғланган ва эркин фракциялари нисбати.

Генетик ва молекуляр усуллар ёрдамида бу фарқларни бошқарадиган қуйидаги генлар аниқланди:

**estSRA – ферменти фаоллигини бошқарадиган ген** X-хромосома-нинг проксимал қисмида жойлашган. Бу ген estS генини фаоллаштиради ва структуравий геннинг транскрипцион фаоллиги даражасини ва мРНК молекуласи сонини бошқаради. Қайси линияда транскрипцион фаоллик юқори бўлса, ўша линияда тўқиманинг специфик эстераза молекуласи кўп сонда ҳосил бўлади ва фермент фаоллиги даражаси юқори бўлади.

**estSRT – “вақтинчалик” гени**, трансляция бошланиш вақти шу геннинг фаоллигига боғлиқ. Тахмин қилинишича, бу ген 5-хромосомада, тРНКнинг биттасининг кодлашган зонасида жойлашган ва трансляция содир

бўладиган жойга EST S оксигенига бой бўлган аминокислоталардан бирини ташиш вазифасини бажаради.

**estSRM – “архитектор” гени**, 4-хромосомада жойлашган бўлиб, EST S изоферментини мембрана билан боғлаш вазифасини бажаради. *D.virilis*нинг баъзи гуруҳларида фермент молекуласининг барча популяцияси мембрана билан боғланган бўлади. Специфик молекуляр белгиларнинг намоён бўлишини бошқарадиган бундай генетик ансамбль сут эмизувчиларда ҳам борлиги аниқланган. Америкалик биологлар К.Пейген ва Р.Гэншоу цис- ва транс-таъсир этувчи генларни аниқладилар. Сичқонларнинг буйрагини проксимал каналчасида бета-глюкуро니다за гени экспрессияси шу генларга боғлиқ. К.Пейген ва Р.Гэншоу бу генлар системасига кирадиган қуйидаги генларни аниқлади:

**Структуравий ген (Gus)** – кодоминант ген бўлиб, 5-хромосоманинг охирида жойлашган ва ферментнинг структурасини ҳамда каталитик таркибини белгилайди. Сичқонлар буйрагидан поли (А)-сақловчи РНК ва Gus гени транскрипти ажратиб олинди. Агар амфибия ооцитига 60 пикограмм (пг) поли (А)-сақловчи РНК инъекция қилинса, бир кунда тахминан 25 пг бета-глюкуро니다за синтезланади.

**Регулятор ген (Gur)** – структуравий ген билан бириккан бўлиб, гормонларнинг физиологик таъсирига жавобан ферментлар синтези тезлигини белгилайди. Шунингдек, ҳар хил линияларда ферментлар фаоллиги даражаси ҳам шу генга боғлиқ.

**Вақтинчалик ген (Gut)** – бу ген ҳам структуравий ген билан бириккан бўлиб, ўсиш ва ривожланиш даврида структуравий ген экспрессиясининг вақтинчалик дастурини белгилайди.

**Процессинг гени (Eg)** – ферментларнинг посттрансляцион ўзгариши учун жавобгар бўлган метаболик аппарат функциясини детерминациялайди. 8-хромосомада жойлашган структуравий ген билан кодланган эгозиннинг оксил омили топилган. Бу омил ферментнинг эндоплазматик тўр ва лизосома мембранасига ўтиришини бошқаради.

**Bg гени X-хромосома** – гормонал сигнални қабул қиладиган оксилли рецепторларнинг синтезланишига жавоб беради ва структуравий ген фаоллигига таъсир кўрсатади.

**Tfm гени** – 13-хромосомада жойлашган, проксимал каналча орқали фермент секрециясига таъсир кўрсатади.

Шундай қилиб, Gur ва Gut регулятор генлари структуравий ген билан бириккан бўлиб, цис-ҳолатда таъсир этади ва улар синтезлайдиган специфик матрица сонини бошқаради.

## 1.7. Хужайраларнинг генетик дастурланган ўлими (апоптоз)

**Апоптоз нима?** Индивидуал ривожланишнинг эмбрионал, метаморфоз, ҳар хил тўқималарда хужайралар янгилиниши ва иммун система фаолият кўрсатаётган даврларида кераксиз хужайраларнинг элиминацияси ҳаётини зарурий ва оддий ҳолат ҳисобланади. Бу жараён апоптоз орқали амалга ошади. Бу ҳодисага кейинги пайтларда ривожланишнинг молекуляр генетикаси нуқтаи назаридан катта эътибор берилмоқда (15-расм).

Апоптоз-хужайраларнинг генетик дастурланган “ўзини ўзи ўлдириши” бўлиб, апоптоз грекчадан ўсимликлар баргининг тўкилишини ифодалаш учун қўлланилган. Апоптоз натижасида қуйидагилар содир бўлади:

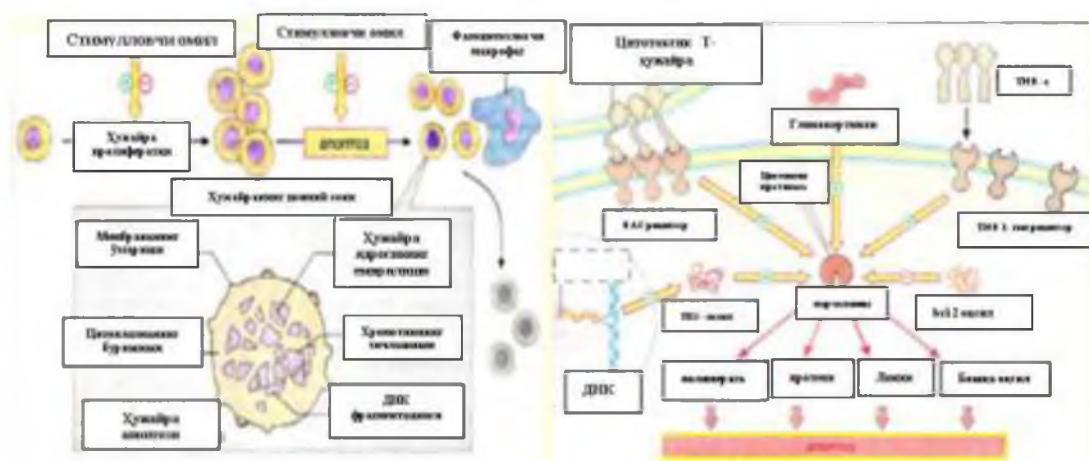
- шакл ҳосил бўлиш жараёнлари;
- ҳар хил хужайралар ансамблларида хужайралар сонининг аниқ бўлишини бошқариш;
- баъзи лифоцитларга ўхшаш ортикча ва потенциал хавфли хужайраларни йўқотиш;
- ўсмали хужайраларни йўқотиш;
- вирус билан зарарланган хужайраларни йўқотиш.

**Апоптозни хужайраларнинг одатий некротик ўлиmidан фарқи нимада?** Хужайраларнинг одатий некротик ўлимини апоптоздан фарқлаш керак. Хужайраларнинг некротик ўлими уларнинг тез шишиши ва лизисига олиб келадиган кучли зарарланиши туфайли содир бўлади. Апоптоз эса қуйидаги ҳолатларда содир бўлади:

Хужайра ядросининг конденсацияси ва хромосома ДНКсининг эндонуклеотик майдаланиши даврида ядро ДНКсининг деградацияси туфайли дастлаб йирик бўлақларга, кейин майда бўлақларга бўлинади.

Апоптоз туфайли хужайра ўлими, яъни “ўзини ўзи ўлдириши”, ёки эндоген протеазанинг фаоллигини ошириб, хужайранинг ўлими ҳақидаги ички дастур “ишлай бошлайди”. Шунинг учун апоптоз хужайранинг дастурланган ўлими (PCD) деб ҳам аталади. Апоптоз хужайралараро муносабатлар билан бошқарилади, натижада организм кераксиз хужайра-ларни элиминацияга учратади. Апоптоз даврида плазматик мембрана тўлиқ сақланиб қолади, митохондрий функцияси йўқолади. Апоптозни бошқарадиган генлар аниқланган. Апоптозни хужайранинг эрта босқичларида ўрганишнинг кўрсатишича, оксил синтезига тўсқинлик қиладиган дори апоптознинг олдини олади ва хужайранинг дастурланган ўлими махсус оксиллар синтезини талаб қилади, бу эса уларни кодлаштирадиган генларга

боглиқ бўлади. Аммо баъзан бу моддалар апоптозни индукциялайди. Бундан кўринадики, сут эмизувчилар хужайрасида доимо апоптознинг эффектор молекулалари мавжудлигидан далолат беради. Масалан, стауроспорин протеинкиназа ингибитори концентрациясининг юқори бўлиши кўплаб хужайра ва тўқима типларида апоптозни индукциялайди. Шунингдек, олигодендроцитлар ва уларнинг ўтмишдошлари, одамнинг фибробласт хужайралари линиялари, гавҳар ва хондроцитнинг эпителиал хужайраларини ҳам индукциялайди. Бу ҳолатларнинг барчасида РНК ва оксил синтезининг ингибитори апоптозга тўсқинлик қила олмайди. Ядроси цитохалазин ёки центрифуга билан олиб ташланган хужайралар апоптоз белгилари билан ўлади.



15-расм. Хужайра апоптозининг бошқарилиши

**Апоптоз босқичлари ва уларни бошқарадиган генлар.** Апоптоз ҳар хил тирик организмларга хос бўлиб, универсал ҳодисадир. XX-асрнинг 80-йилларида юмалоқ чувалчанглардан *Caenorhabditis elegans* 1090 та хужайрадан тузилган бўлиб, эмбрионал ривожланиши даврида 131 та хужайраси апоптоз туфайли ўлиши аниқланган. *C.elegans*да хужайраларнинг дастурланган ўлими 4 та босқичга бўлинади:

- 1) маълум хужайра ўлади ёки бошқа ҳаёт йўналишини танлайди;
- 2) хужайра ўлади;
- 3) ўлган хужайрани фагоцит камраб ютиб юборади (engulfment);
- 4) камраб олинган тана деградацияга учрайди.

*C.elegans* қулайлиги учун PCDга таъсир этадиган мутация биринчи марта ажратиб олинди. Аниқланишича, *ced-3* ва *ced-4* генлари ўлимга олиб келадиган генлар экан. *Ced-9* гени анти-апоптоз ген бўлиб, унинг фаоллиги хужайрани апоптоздан сақлайди. *C.elegans*да *Ced-9* гени барча 131 та хужайрани ўлимдан сақлаб қолади. Сут эмизувчиларда онкогенга ўхшаш

бўлган bcl-2 гени топилган бўлиб, у иммун системани ва нерв хужайраларини апоптоздан химоя қилади. Бу генлар солиштирилганда, уларнинг 23% ўхшашлиги аниқланган. Шунингдек, C.elegansда bcl-2 гени Ced-9 генини функционал жihatдан алмаштириши мумкин ва ўлимдан сақлаб қолади.

C.elegans мутантини скрининг қилинганда, серотонин ўзгариб ces-2 гени топилди. Бу ген ces-1 генига репрессор сифатида таъсир этади. ces-1 гени функциясини бузувчи мутацияли хайвонлар хужайралари апоптозга учрамайди. ces-2 гени функциясининг йўқолишига олиб келадиган мутация ривожланаётган чувалчанг томогида иккита кўшимча серотонин сақловчи нейрон ҳосил қилади. Бу иккита нейрон NSM деб номланади ва нормал тирик қолади. Апоптознинг генетик дастури чувалчанглардан одамларгача универсал ҳисобланади. Апоптознинг амалга ошишини бошқарадиган кўплаб гомологик генлар мавжудлиги аниқланган. Ced-3 ва ced-4 генларининг гомологлари топиш учун генлар банки скрининг қилиниб ўрганилди. Шу йўл билан ICE (interleukin-1beta-converting enzyme) оксилени кодлаштиради-ган янги ген топилди. Бу протеаза шамоллашнинг муҳим медиатори бўлган интерлейкин-1 бетани фаоллаштиради. ICEни кодлаштирадиган ген одам хужайрасини ўлдирадиган генларга киради. ICE ва ced-3 солиштирилганда, уларнинг 28% аминокислотаси ўхшаш эканлиги аниқланган. ICE хужайраларнинг ўз-ўзини диструкциясида катнашиши тажрибаларда исботланган, яъни бу оксил маҳсулоти хужайрани ўлдиради.

**Апоптоз ва нейротрофик омиллар.** Нерв тўқимасига нервни ўстириш омили (NGF) кўшилса, хужайранинг яшаб қолишига ёрдам беради. Агар NGF олиб ташланса, нерв хужайраси ўлади. Жўжа бета-актин промотори назорати остида таркибида srmA бўлган ДНК инъекция қилинса, 90% инъекция қилинган нейронлар NGF етишмаслигини сезади. Нормал ривожланиш даврида сут эмизувчилар нерв системасининг 50% дан ортик нерв хужайраси ўлади. Хужайраларнинг кўп ўлиши махсус нейротрофик омиллар етишмаслигини билдиради.

**Апоптозда генларнинг ўзаро таъсири.** Хужайраларнинг яшаб қолиши учун зарур бўлган Ced-9 гени хужайраларнинг ўз-ўзини ўлдиришини бошқарадиган ced-3 ва ced-4 генлар фаолият кўрсатганда керак бўлади. Ced-9 гени ced-3 ва ced-4 генларнинг фаоллигига тўсқинлик қилади. Сут эмизувчилар хужайрасида bcl-2 ва ICE генлари ўртасида ҳам шундай ўзаро алоқани учратиш мумкин. BCL-2 оксиленинг борлиги хужайранинг ўлимдан сақлаб қола олмайди. Аниқланишича, BCL-2 ВАХ оксили билан ўзаро таъсир этади. Агар хужайрада ВАХ кўп бўлса, у ҳолда BCL-2 билан

богланади ва кўплиги туфайли ВАХ-ВАХ бирикмасини ҳосил қилади. Бундай ҳолатда хужайра ўлади. Аммо бу икки ген хужайра ўлимини бошқарадиган ягона назоратчи эмас. Шунингдек, хужайра ва тўқимани дастурланган ўлимдан сақлаб қоладиган бошқа генлар ҳам бор. Шундай генлардан бири bcl-x бўлиб, у иккита оксилни кодлаштиради: биринчиси катта ва узун, кўпайтирилаётган лимфоцитни ўлимдан сақлаб қолади, иккинчиси қисқа, лимфоцитнинг ўлимига ёрдам беради.

Апоптозни назорат қиладиган яна бошқа ген ва оксиллар ҳам топилган. Жумладан, p35 оксили дастурланган ўлимга қарши таъсир кўрсатади. Дрозофилада ташқи ва ички таъсир туфайли апоптозни фаоллаштирадиган gearer (gpr) гени изоляцияланди. Натижада эмбрионда gearer мРНК жойлашган хужайра ўлади.

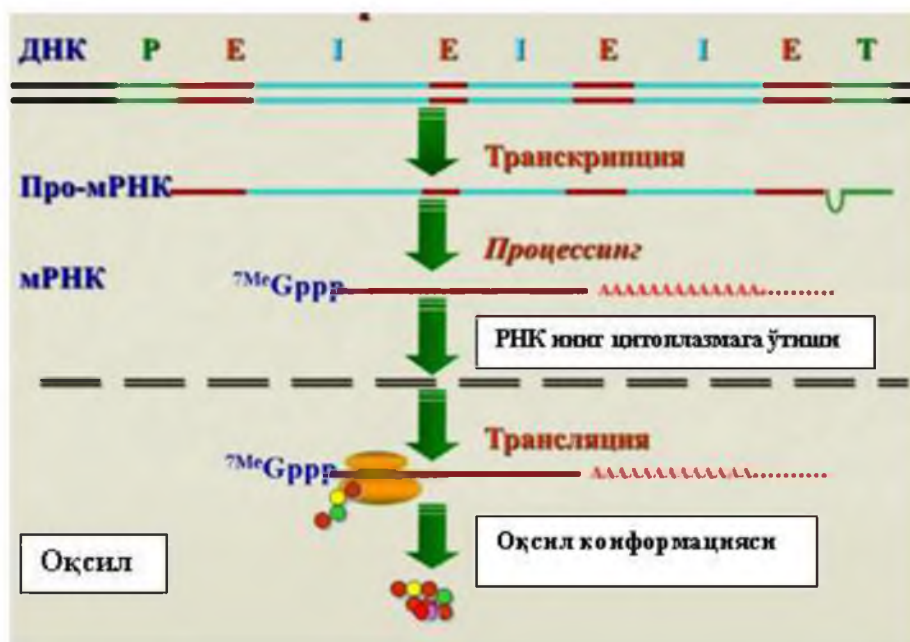
**Апоптоз ва касалликлар.** Апоптозни бошқаришда эркин радикаллар ҳам қатнашади. Бундан ташқари, BCL-2 уларнинг ҳосил бўлишини ёки эффектини тўсади. Кўп хужайрали организмларда гомеостаз хужайра пролиферацияси ва ўлими нисбати орқали бошқарилади. Апоптоз патогенез ва ҳар хил касалликларни даволашда муҳим аҳамиятга эга.

Хужайра пролиферацияси юксак даражадаги аниклик ва кўплаб омиллар билан бошқариладиган жараён ҳисобланади. Масалан, ўсиш ва протоонкоген омиллар хужайра циклининг ижобий бошқарувчиси ҳисобланади. Ўсмаларнинг супрессор генлари қарама-қарши йўналишда таъсир этади. Апоптознинг кўплаб бошқа ингибиторлари ва индукторлари ҳам маълум бўлиб, улардан хужайранинг генетик дастурланган ўлимини бошқаришни гипотетик моделлаштиришда фойдаланиш мумкин. Аниқланишича, хужайрада апоптоз содир бўлмаслиги одамда рак, аутоиммун касалликлар ва вирусли инфекция билан касалланишига олиб келадиган омиллардан бири ҳисобланади. Хужайранинг ўлими билан боғлиқ бўлган кўплаб касалликлар хужайрани нормал бўлмаган тезлаштирилган физиологик ўлимига олиб келади. Хужайранинг сезишини тезлаштирадиган ёки секинлаштирадиган тиббий даволаш чоралари кўплаб касалликларнинг асосий давоси ҳисобланади. BCL-2 одамларнинг фолликулаларида фаол бўлиб, у хужайра пролиферациясига олиб келмайди. Кўплаб кимётерапевтик агентлар ДНКни зарарлайди. Бу зарарланишга жавобан хужайра ўлими апоптоз орқали амалга ошади. Апоптознинг бошланиши учун p53 гени маҳсулоти талаб қилинади. P53 гени кам учрайдиган хужайраларда ДНКнинг зарарланиши туфайли содир бўладиган ўлимнинг олдини олиши мумкин. ДНКнинг зарарланиши туфайли ўлим содир бўлмаса, бундай хужайра генетик ўзгаришга мойил бўлади. Малигнизациянинг ривожланиши ҳам

апоптозни тормозлайди. Апоптоз организмни генетик ўзгарган хужайралардан ҳимоя қилади. Миокард инфаркти ва систолик зарба ҳам хужайранинг генетик дастурланган ўлими билан боғлиқ. Бу касалликлар ўткир қон айланиши бузилиши туфайли келиб чиқади. Ҳар иккала касалликда ишемия марказидаги хужайраларда некроз содир бўлиб, ўлимга олиб келади. Аммо ишемия марказидаги хужайралар ўлими узок вақт давомида содир бўлади ва апоптозга ўхшаш морфологик ўзгаришларга олиб келади. Апоптознинг ингибиторлари инфаркт ҳажмини чегаралайди.

### 1.8. Генлар экспрессиясининг тўқима даражаси

**Хужайра популяциясининг гетерогенлиги.** Ҳар бир хужайра популяциясига кирадиган аъзолар ҳар хил функционал ҳолатда, ҳар хил хужайра цикли босқичида, дифференциация ва дегенерациянинг ҳар хил босқичида бўлади. Ривожланиш жараёнида хужайра популяциясининг гетерогенлигининг айрим турлари генетик омилларга боғлиқ бўлади. Бунга соматик кроссинговер, соматик мутация, ҳолат эффекти, генларнинг дифференциал фаоллиги ва бошқалар киради (16-расм). Уларнинг таъсири ҳар хил хужайралардан у ёки бу кўринишдаги турли хил мозаик конструкциялар пайдо бўлишига олиб келади. Ҳар хил кўринишдаги мозаицизмни иккита катта гуруҳга бўлиш мумкин:



16-расм. Генлар экспрессиясининг босқичлари

- структуравий-генетик мозаицизм, бунда маълум тўқимада генларнинг таъсирини намоён бўлиш ўзгарувчанлиги геномдаги структуравий ўзгаришлар билан аниқланади;
- функционал-генетик мозаицизм, гомологик локусларнинг дифференциал инактивацияси туфайли содир бўлади.

**Структуравий-генетик мозаицизм нима?** Бунга сут эмизувчиларда поляр танача иштирокида эмбрион ҳосил бўлиши ёки иккита ҳар хил зиготанинг қўшилиб кетиши туфайли ҳосил бўладиган химер организмлар киради. Биринчи ҳолатда уругланиш шароитига боғлиқ ҳолда мозаика  $1n/2n$ ,  $2n/2n$ ,  $2n/3n$  типларда бўлиши мумкин. Одамда, мушукда ва бошқа айрим ҳайвонларда диплоид-триплоид мозаика топилган. Асалариларда пронуклеуслар қўшилиши туфайли мозаика ҳосил бўлади. Улар келиб чиқишининг иккита варианты тахмин қилинмоқда: 1) уругланиш олдидан она ядро бўлинади ва унинг бири билан сперма ядроси қўшилади; 2) тухум ҳужайра ичига иккита сперматозоид киради, уларнинг бири она ядроси билан қўшилади, иккинчиси қўшилмасдан репликацияланади ва ривожланиш жараёнида қатнашади. Дрозофилада ва тут ипак куртисида икки марта уругланиш содир бўлади. Айрим ҳашаротларда гинандроморфизм, яъни биринчи митозда беқарор халқасимон Хг-хромосома элиминацияга учрайди. Бу ҳолатдан Д.Хотта ва С.Бензер дрозофила бластодермасининг морфогенетик картасини тузишда фойдаланганлар. Маълумки, беқарор халқасимон Хг-хромосома зиготанинг биринчи майдаланишида элиминацияга учрайди. Натижада ҳужайраларнинг иккита: биттаси Х-хромосома, иккинчиси ХХ-хромосомали клони ҳосил бўлади. Нормал ва мутант жинслар тарқалиши ҳосил бўлаётган бластодермада ҳужайраларнинг тарқалишига боғлиқ. Бундай тарқалиш ривожланишнинг дастлабки босқичида детерминацияланади. Дрозофилада ядронинг биринчи тўққизта бўлиниши ҳужайра мембранаси ҳосил бўлмасдан содир бўлади. Кейин ядро тухумнинг устки томонига миграция қилади ва унда яна уч марта бўлиниб, ҳужайра мембранаси ҳосил бўлади ва бластодерма шаклланади. Биринчи бўлинишдан кейин ҳужайраларнинг иккита:  $XnXg$  ва  $XnO$  клонлари ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар биридан идеал шароитда бластодерманинг ярми ҳосил бўлади. Аммо биринчи бўлинишда ядроларнинг ноҳосдан ҳаракати туфайли нормал ва мутант зоналар чегаралари ўзгариши мумкин. Бластодермада ядро ҳаракати эҳтимоли ҳар хил органда ҳар хил бўлишига қараб С.Бензер тухум устида мутант тарқалишининг тахминий картасини тузди. Бу усул 1929 йилда америкалик олим А.Стертевант томонидан ишлаб чиқилган. А.Стертевант бластодерманинг мозаик картасини тузиш учун хромосомада



генлар жойлашишининг рекомбинация частотасига асослангандагидек картасини тузишни таклиф этди. А.Стертевант 400 га яқин мозаикани ўрганди, лекин олинган маълумотларни қайта ишламади. 40 йилдан кейин С.Бензер яна 700 та мозаик индивидларни ўрганиб, мозаикалар ўртасидаги масофани А.Стертевант шарафига “стерт” деб атади.

**Соматик мозаицизм нима?** Соматик хужайраларда содир бўладиган мутация туфайли соматик мозаицизм келиб чиқади. Соматик хужайраларда герминатив хужайралардаги каби мутациялар содир бўлиши мумкин ва бу мутациялар жинсий хужайраларда содир бўладиган мутацияларга ўхшаш бўлади. Натижада мутацияга учраган хужайрадан ҳосил бўлган клон ўзига хос белгига эга бўлади. Бу морфогенез жараёнини ўзгартириши мумкин. Соматик мутация қанча эрта пайдо бўлса, у фенотипда шунча эрта намоён бўлади. Эмбриогенезнинг дастлабки даврида пайдо бўлган соматик мутация соматик ва герминатив тўқималарнинг ҳосил бўлишига асос бўлиши мумкин. Одам эмбриони тўқимасида ҳар хил хромосома наборига эга бўлган хужайраларда мозаицизм тарқалиши аниқ кўринади. Қўшимча хромосома туфайли мозаик кариотип пайдо бўлиши кумушсимон қора тулкида аниқланган. Бунда бир хайвоннинг барча тўқимасида хромосомалар сонининг тарқалиши ўхшаш бўлади. Агар хайвон мозаик кариотипга эга бўлса, унинг ҳар хил тўқимасида қўшимча хромосомалар сони бир хил бўлади. Стабил кариотипда барча тўқималар бир хил хромосомалар сонига эга бўлади.

**Соматик краcсинговер нима?** Соматик краcсинговер ҳам мозаицизмга олиб келади. Бу биринчи марта дрозофилада аниқланган. Хромосомалар чалкашишининг бузилиши туфайли генлар ўрни ва вазифаси ўзгариб мозаицизм келиб чиқади.

**Мозаик типдаги ҳолат эффекти нима?** Мозаицизмнинг икки тури оралигида мозаик типдаги ҳолат эффекти туради. Бу тегишли аллел генларда цис-ҳолатда хромосомалар қайта қурилиши натижасида генлар таъсирининг пасайтириши кузатилади. Ген гетерохроматин участкага яқин келганда бундай пасайиш содир бўлади. Бундай эффект дрозофилада Х-хромосома сегменти транслокациясида аниқланган, кўзи мозаик, бир хужайраси оқ, бошқаси турли рангда бўлади. Шундай қилиб, мозаик эффект гетерозигота ёки гомозигота мутантлар қайта қурилишида кузатилади. Ҳолат эффекти натижасида ота-она соматик хужайраларида содир бўладиган ўзгаришлар бир неча хужайра авлодида ирсийланиб, фенотипик мутант тўқима участкалари ҳосил бўлади. Тахминларга кўра, мозаик типдаги ҳолат эффектида генлар инактивацияси хромосома даражасида содир бўлади ва

хроматин участкаси яқинида репликация кечикади. Мозаик типдаги ҳолат эффектига соматик мутация сабабчи бўла олмайди, чунки:

– дрозофилада Y-хромосоманинг антогонистик эффекти мозаицизмда намоён бўлади;

– паст ҳароратда мозаик кўздаги оқ хужайралар сони анча кўпаяди;

– гумбакка айланишдан олдин ҳароратни сезади;

– мозаик типдаги ҳолат эффекти аниқланган индивидларнинг эмбрион хужайраларида тегишли мутациялар аниқланмаган;

– биокимёвий таҳлиллар кўрсатишича, мозаик кўзда кўплаб метаболизм маҳсулоти бўлган птеридин топилган бўлиб, у кўз пигментлари ҳосил бўлишида муҳим вазифани бажаради.

Мозаик типдаги ҳолат эффекти репликациянинг кечикиши ва транскрипция даражасининг пасайиши билан боради.

**Функционал-генетик мозаицизм нима?** Гетероген хужайралар популяциясида бундай мозаицизмнинг кўп учрайдиган тури самканинг иккита XX-хромосомасида лайонизация ва инактивация ҳодисалари содир бўлиши билан боғлиқ. Бундай инактивацияни цитологик ва генетик маълумотлар билан биргаликда биокимёвий маълумотлар ҳам тасдиқлайди ва тўқимада молекуляр фенотип шаклланишини кўрсатади. Одамда жинс билан бириккан шундай мозаицизм патологик белгилари намоён бўлиши аниқланган.

Шундай қилиб, антителиларнинг супрессив таъсири минимум даражада амалга ошиши учун: 1) клонлаштирилган хужайраларнинг яшаши учун аллел ва аллел бўлмаган генларнинг дифференциал фаоллиги ва 2) хужайра юзасига антиген детерминант оқсил-антитела рецепторлар бўлиши керак. Тўқима даражасида генларнинг дифференциал фаоллиги хужайра популяциясининг гетерогенлигига асосланади.

**Химер (аллофен) сичқон нима?** Генетик жихатдан ҳар хил бўлган хужайралар популяциясининг ривожланишини ўрганишга оид ўзига хос усулни польшалик эмбриолог А.Тарковский, англиялик генетик Э.Мак-Ларен ва америкалик генетик Б.Минц таклиф этдилар. Бу усулнинг маъноси, ҳар хил генотипга мансуб бўлган эмбрион бластомерларини сунъий комбинациялашдан иборатдир. Шу усул билан олинган индивидда мозаик доғлар тарқалиши таҳлил қилинди. Бу индивид химер (аллофен) индивидлар дейилади. Химер эмбрионлар ривожланишида ушбу хужайралар аралашиб кетади, уларнинг барча генотипларга тарқалиши она хужайраларнинг тарқалишига боғлиқ бўлади. Агар бу хужайра битта бўлса, мозаика умуман пайдо бўлмайди.

**Хужайра ансамбли нима?** Тўқима даражасида генларнинг дифференциал фаоллигини намоён бўлиши онтогенезда хужайра ансамблининг шаклланиши орқали намоён бўлади. Бундай ҳолатда махсус хужайралар гуруҳининг ҳосил бўлишида фақат ўзининг гени эмас, балки кўшни хужайралар гени ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бу ҳолат, айниқса иммунокомпетент ва нерв тўқималари шаклланишида яққол кўринади. Маълум орган ёки тўқимани ташкил этадиган хужайралар популяцияси гетероген бўлса ҳам, уларнинг генлари ўзаро таъсир этиб, организм шакли ҳосил бўлади ва турли хил физиологик жараёнлар содир бўлади. Шундай қилиб, маълум хужайра дифференциацияси, ўсиши ва пролиферациясига фақат унинг ўзининг геноми эмас, балки бу хужайранинг атрофидаги бошқа хужайра ва тўқималарнинг геноми ҳам таъсир кўрсатади.

**Сутэмизувчиларда жинсни аниқлашнинг молекуляр-генетик асослари.** Сут эмизувчилар эмбрионал ривожланишининг дастлабки даврида жинсининг молекуляр-генетик жиҳатдан детерминацияланишининг иккита қоидаси бор. Биринчи қоидани XX-асрнинг 60-йилларида А.Жост томонидан аниқланган. Унга кўра, ривожланаётган гонаданинг самка ёки самец томонга ихтисослашуви эмбрионнинг кейинги ривожланиши билан белгиланади. Қуён эмбриони ривожланишининг дастлабки даврида гонада ҳосил бўлишидан олдин эмбрион валиги олиб ташланганда самка ривожланган. Шундан хулоса қилиш мумкинки, самец гонадаси индиферент эмбриондан самка ривожланишига йўл қўймайдиган тестостерон ва антимюллер канали (мюллер канали фаолиятини тўхтатувчи омил) гормони (MIS)ни ишлаб чиқаради.

Иккинчи қоидага кўра, Y-хромосома самец пайдо бўлишига оид генетик ахборотни ташиydi. Ҳозирги пайтда бу икки қоида бирлаштирилиб А.Жост принципи деб аталмоқда. Жинсни аниқлаш механизмининг генетик (GSD) усули ташқи муҳит омиллари (ESD) ёки хромосомаларнинг жинсий ва аутосома набори нисбатига асосланган усулга қарама-қарши туради. Сут эмизувчиларда эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврида эмбрион бисексуал, яъни унда ҳам мюллер, ҳам вольф канали бўлади. Самец жинсининг дастлабки детерминацияланиши прогонаданинг ихтисослашган Сертоли хужайралари ҳосил бўлишидан бошланади. Бу хужайралар синтезлайдиган MIS гормонлар мюллер каналининг ривожланишига йўл қўймайди. Бу оқсил антимюллер канали (мюллер канали фаолиятини тўхтатувчи омил) гормони (AMH) бўлиб, у SRY-оқсил синтезлангандан кейин синтезланади. Шунингдек, стероидоген омил-1 (SF-1) оқсили ҳам маълум бўлиб, у стероидлар синтези учун зарур бўлган ферментлар

фаолиятини бошқарадиган генларнинг регулятори ҳисобланади. АМН кетма-кетлигини белгилайдиган генлар таркибида SF-1 билан алоқа қиладиган сайтлари бўлиб, бу сайтлар генларни фаоллаштириш учун зарур.

Шундай қилиб, сут эмизувчилар жинсининг детерминацияланишида SRY-1, SF-1, АМН оксилларини кодлаштирадиган 3 та ген муҳим аҳамиятга эга. Сертоли хужайраларининг нормал фаолияти учун ХҮ-кариотип зарур. Ана шу хужайрадаги Y-хромосомада жинсни белгилайдиган омил (testis determining factor-TDF) ва транскрипцион фаолликни белгилайдиган омил бўлади. Бу омил кейинчалик ген сифатида аниқланди ва Sry (sexdetermining region of gene) деб номланди. У “рух бармоқлари” ҳосил қиладиган оксилларни кодлаштиради ва транскрипцияни бошқаради. Sry гени Y-хромосоманинг жинсни детерминациялайдиган соҳасида жойлашган бўлиб, таркибида 79 та аминокислота қолдигидан иборат бўлган оксилни кодлаштирадиган консерватив домен (HMG-бокс) бор. Унинг фаоллиги эмбрионнинг 10-12 кунлигида, прогонаданинг уругдон томонга дифференциалланиши даврида аниқланди. Бу геннинг HMG-боксида нуктали мутация ёки делеция содир бўлиши жинс инверсиясига олиб келиши мумкин. Таркибида шу ген бўлган ДНКнинг 14 кб ўлчамини кўчириб ўтказилса, XX-кариотипли самец пайдо бўлади, лекин сперматогенез дефектли бўлади. Sry гени Sox генлар катта оиласининг (20 дан ортиқ) вакили ҳисобланади. Бу оила вакиллари эмбриогенезнинг дастлабки даврида тўқималарга таъсир этишга ихтисослашган. Sox-1, Sox-2, Sox-3 генлари ривожланаётган нерв системасида фаол бўлади. Sox-4 гени Т-лимфоцитда транскрипцияни фаоллаштиради, Sox-5 сперматогенез даврида махсус фаоллик кўрсатади, Sox-9 скелетнинг нормал ривожланишини таъминлайди.

Жинсининг детерминацияланиши, бошқа морфогенетик жараёнлар каби генетик жиҳатдан кўп погонали назорат қилинади. Жумладан, Sry гени эффектини модификацияловчи ген борлиги аниқланди. Самка гонадасига нисбатан самец гонадаси тез ўсади. Бу тез ўсишни Y-хромосоманинг Sxг қисмида жойлашган Gdy (growthand development) гени назорат қилади.

Яқинда Дах-1 гени топилди. Бу ген мутацияси буйрак усти бези ривожланишининг бузилишига олиб келадиган, X-хромосомага бириккан адреналинли гипоплазияга олиб келади. У сичқонлар X-хромосомасининг кичик соҳасида жойлашган бўлиб, ХҮ-хромосомали самкада топилган. Тахмин қилинишича, хромосоманинг бу қисмида тухумдоннинг ривожланишига жавоб берадиган генлар жойлашган бўлиб, унинг икки дозаси ривожланаётган самец гонадасининг феминизациясига олиб келиши

мумкин. У хужайра юзасига гормонларни танийдиган рецепторларни кодлаштиради. Бу гормонларга сезувчан бўлиб, унинг кучли дозаси SRY дан ўтиб ривожланаётган гонададан тухумдон ҳосил бўлишига олиб келади. Бунга жинси детерминацияланаётган хужайранинг примитив Х-хромосомадаги реликт гени сифатида қаралади. Бу ген кодлаштирадиган рецептор стероидоген омил (SF-1)га яқин бўлиб, унинг экспрессияси сичқонларнинг дифференциаллашмаган прогонадасида топилган. SF-1 гени бўйича мутация ҳар иккала жинсда гонадаларнинг йўқолишига олиб келади. Унинг Сертоли хужайрасида антимюллер гормони (MIS) ишлаб чиқарилишини бошқара-диган ген фаоллигини назорат қилиши тахмин қилинмоқда. Шунингдек, жинсининг детерминацияланишида яна бошқа кўплаб генлар ўзаро ҳамкорликда таъсир этади. Бу маълумотлардан жинсни бошқариш мумкин, деган хулосага келинди ва В.А.Струнников тут ипак курти битта жинсининг (самка ёки самец) олиш усулини ишлаб чиқди. А.С.Серебровский зараркунанда хашаротларга қарши генетик жихатдан бузилган линияларни табиатга қўйиб юбориш орқали қарши кураш усулини ишлаб чиқди. Унга кўра, сунъий шароитда генетик жихатдан зарарланган индивидлар табиий популяциялар билан чатишиб, уларни ҳам зарарлайди ва сонининг камайишига олиб келади.

Шундай қилиб, оксилларни кодлаштирадиган учта: SRY, SF-1, AMH генларнинг ўзаро таъсири сут эмизувчилар жинсини детерминацияланишида муҳим аҳамиятга эга.

**Ривожланишда генларнинг ўзаро таъсири.** Бутун индивидуал ривожланиш жараёнида генлар бир-бирига икки хил таъсир этади: фаоллаштирувчи ва тормозловчи.

Эмбрионнинг ҳар хил қисмидаги ҳар хил генларнинг нисбати позицион информациянинг молекуляр-генетик асосини ташкил этади. Позицион информация дейилганда, маълум хужайранинг тақдири унинг ривожланаётган организмда жойлашиш ҳолати (позицияси)га боғлиқлиги тушунилади. Бу тушунча экспериментал эмбриологияда кенг қўлланилаётган бўлса ҳам, унинг маъноси ҳозирча тўлиқ очиб берилган эмас.

Франциялик эмбриолог Жан Ростан XX асрнинг иккинчи яримида ривожланиш биологияси соҳасида 2 та революция содир бўлганлигини таъкидлади:

1. Бу революциянинг биринчиси XX асрнинг 70-йилларида содир бўлди. Бу даврда рекомбинант ДНК дан янги усуллар ёрдамида, генетик топшириқ асосида ҳар хил хужайра ва органларда янги фенотип пайдо бўлишига эришилди.

2. XX асрнинг 90-йилларида революциянинг иккинчиси бошланди. Рекомбинант ДНК дан биоинформатика ҳамда геномика ютуқларидан ривожланиш биологиясининг кўплаб соҳаларида фойдаланилиб, эволюция, эмбриология, экология ва медицина соҳасида кўплаб ютуқларга эришилди.

### **1.9. Эмбрион варақлари тўғрисидаги назариянинг ҳозирги ҳолати**

Умуртқали ҳайвонлар эмбриони ривожланишида гастрүляция жараёни тугаши билан нейрүляция, яъни нерв системаси ҳосил бўлиши бошланади. Нейрүляция барча умуртқали ҳайвонлар учун хос бўлган шакл ҳосил бўлиши жараёни бўлиб, ҳайвоннинг тузилишини аниқловчи асосий хусусияти ҳисобланади. Умуртқалиларнинг нейрүляция жараёнидаги эмбриони нейрула деб аталади.

Одатда, нейрүляция эмбрионнинг елка томонида жойлашган нейрал эктодермадан нерв найи ҳосил бўлиши билан бошланади. Аслида эса бу эмбрионда гастрүляция тугаши билан содир бўладиган шакл ҳосил бўлиши жараёнининг бир қисми ҳисобланади. Бунда эктодерма ва мезодерма материаллари эмбрион елка қисмининг ўртасида жойлашади. Шунингдек, дорсал эктодерма олд-орқа йўналишда тортилади. Нейрүляцион ҳаракат презумптив нейрал эктодерманинг бир қисми ва унинг асосида ривожланади. Дастлаб нейрал эктодерма яқинлашади ва нерв пластинкасига айланади. Унинг бош қисми танасига нисбатан йўгон бўлади. Невр пластинкасининг четлари кўтарилиб, нерв валигини ҳосил қилади. Невр пластинкасининг ўртасида ҳосил бўлган чуқурлашган ариқча нерв тарнови дейилади. Кейинчалик нерв пластинкасининг четлари бирлашиб нерв найини ҳосил қилади. Унинг ичидаги бўшлиқ невроцел деб аталади. Невр найининг олдинги кенгайган қисми бош мияга, унинг невроцели мия халтасига, ингичкалашган қисми орқа мияга, унинг бўшлиги орқа мия каналига айланади.

Нейрүляция кўплаб ҳужайраларнинг шакли ва ҳаракатининг координациялашган ўзгариши билан амалга ошади. Невр пластинкасининг ҳосил бўлиши дорсал эктодерма ҳужайраларининг кооператив поляризацияси орқали амалга ошади, яъни ҳужайра радиал (апико-базал) йўналишда кучли тортилади, апикал қисми қисқаради. Бу жараён дорсо-медиал томондан латерал томонга тарқалади. Поляризациянинг бундай тарқалиши ҳужайранинг дорсо-медиал томонга ёпишиб қолишига олиб келади ва ҳужайра елпигичини ҳосил қилади. Бу босқичда нерв пластинкаси умуман ёки деярли ясси бўлади. Уларнинг кейинги қатламланиши ёпишган

хужайраларнинг тўғриланишига олиб келади. Бу жараёнларнинг барчаси фақат нейруляцияга эмас, балки эпителиал қаватдан ҳосил бўладиган барча органларга хосдир. Шунингдек, бу жараёнларга цитоскелет, хужайра мембранаси ҳам иштирок этади.

Нерв тарнови нерв найига келиб туташигидан кейин нерв пластинкаси перифериясининг бошланишида жойлашган нерв валиги материали эмбрионнинг ўрта чизигида, нерв найининг дорсал қисмида хўроз тожигга (тароксимон кўринишга) ўхшаб йигилади ва жойлашади. Шунинг учун у нерв тароги деб аталади. Нерв тароги хужайралари марказий нерв системаси таркибига кирмайди. Нерв тароги хужайралари эктодермага миграция қилиниб меланоцитга айланади. Бир қисми вентрал томонга миграция қилиниб медуллобластга, ундан биполяр нейронларга айланади. Шунингдек, медуллобластдан симпатик ва парасимпатик нерв системалари ҳам ҳосил бўлади. Нерв тарогининг бош қисмидан миграция қилинган хужайраларидан тогай, мускул ва бириктирувчи тўқималар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, нерв тарогидан шундай органлар ва тўқималар ҳосил бўладики, бошқа ҳолатларда бу тузилмалар мезодермадан ҳосил бўлади. Нерв тарогининг маълум органларни ҳосил қиладиган қисмлари эмбрионнинг бошқа қисмига кўчириб ўтказилса, ундан янги жойда ҳам шу органлар ҳосил бўлади.

Нерв пластинкасининг нерв найига айланишигача мезодерманинг ўқидан, эмбрионнинг қоқ ўртасидан хорда ёки елка белбоғи, яъни таянчи ҳосил бўлади. Хорда умуртка погонаси ҳосил бўлгунча сақланиб туради. Хорда нерв найи тана қисмининг тагида жойлашади, унинг олдинги учи тана ва бош қисмининг чегарасигача келади. Хордадан олдинда прехордал пластинка жойлашган бўлиб, ундан оғиз бўшлиғи ва томоқ ҳосил бўлади. Хорданинг латерал қисмида мезодерманинг бўлажак сомитлари жойлашган. Нерв пластинкасининг вентал чегараси ва қопловчи эктодерма мезодерманинг четки пластинкасига келади. Сомитларнинг ичида бўшлиқ ҳосил бўлиб, ундан қисқа ёриқ ҳосил бўлади, бу ёриқ ён пластинкани иккита: эктодермага келадиган париетал ва энтодермага келадиган висцерал бўлакка бўлади. Ички бўшлиқ ва ёриқ иккиламчи тана бўшлиғи – целомни ҳосил қилади. Амфибияларда ва кўпчилик умурткалиларда целом хужайралар тарқалиши (шизоцел) усули билан, фақат ланцетник ва айрим акуласимон балиқларда энтроцел усули билан ҳосил бўлади.

Хорда ҳосил бўлгандан кейин, нейруляция тугашидан олдин ўқ мезодерма метамеризацияси бошланади, яъни жуфт сегментлар сомитларга бўлинади. Бу ҳодиса умурткалиларда содир бўладиган асосий морфогенетик

жараёнлардан бири бўлиб, таянч–харакат системаси ҳосил бўлишининг асоси ҳисобланади. Мезодерма метамеризацияси олдиндан орқа йўналишга қараб боради. Амфибияларда бу жараён эмбрион тухум қобигидан чиққандан кейин ҳам давом этади ва дум ўсиши билан бирин кетин дум сомитлари нерв найининг охириги бўлимидан ҳосил бўлади. Думсиз амфибияларда метамеризация ўқ мезодерма хужайралари 90°C га бурилади ва дастлабки кўндаланг ҳолатдан узунасига жойлашишга ўтади.

Думли амфибияларда сомитлар ҳосил бўлиши мезодермал хужайралар ўзига хос розеткасимон гурухланиши орқали амалга ошади. Қушлар эмбрионида розетка ва елпигичсимон структурага ўхшаш тузилма сомитлар ҳосил бўлишини охирига етказилади.

Барча умуртқали ҳайвонларда ўқ ва четки мезодерма ҳосил бўлиб, ўқ мезодерма сомитларга (метамерларга) бўлинади. Сомитларнинг кейинги ривожланиши жараёнида уларнинг хужайраларидан учта асосий органлар системасининг бошлангичи ҳосил бўлади:

1. Ташқи, эктодермага қараган сомитлар деворидан тери (дерматом) ҳосил бўлади. Кейинчалик унинг хужайраларидан терининг фибринсимон бириктирувчи қисми ҳосил бўлади.

2. Сомитнинг ички, хордага қараган (тубан умуртқалиларда) ёки хордага ва нерв найига қараган (юксак умуртқалиларда) томонидан склеротом – ўқ скелет бошлангичи ҳосил бўлади. Улар тезда алоҳида хужайраларга бўлиниб кетади.

3. Дерматом ва склеротом ўртасида жойлашган бир қисм сомитлар миотом деб аталади ва улардан барча кўндаланг таргил толали мускуллар ҳосил бўлади.

Кейинги йилларда олиб борилган илмий тадқиқот ишлари натижасида аниқланишича, суякли балиқлар, қушлар ва сутэмизувчиларда мезодермал ўқ органлар ҳосил бўлиши маълум вақтларда содир бўлади. Масалан, қушларда сегментлашмаган мезодермал ўқ органда ҳар 90 минутда маълум генларнинг фаоллашган зонаси ҳосил бўлади, улардан бири *c-hairy 1* гени деб аталади. Ген фаоллашуви дейилганда, ундан мРНК транскрипцияси содир бўлиши тушунилади. Фаоллашиш зонаси олдиндан орқага, мезодерманинг сегментлашган чегарасигача тарқалади, орқа томондан дезактивация зонаси бошланади. Охирида фаол зонадан қисқа йўлакча қолади. Шу вақтда сегментлашмаган мезодермадан навбатдаги сомит ажралиб чиқади ва қолган фаол зона унинг орқасига бирлашади. Бу жараён аниқ, бир маромда, ҳар бир сомит ҳосил бўлишида такрорланади. Бу ҳолат



автоном “сегментация соати” деб аталади. Аммо қушларда сомитлар ҳосил бўлиши “сегментация соати”га боғлиқ эмаслиги аниқланган.

Шундай қилиб, умуртқали ҳайвонларда ўқ органларни (нерв системаси, хорда ва уларнинг сомитларга бўлиниши) эмбрион ривожланишининг муҳим босқичи бўлиб, бу органлар организм ривожланиши кейинги босқичининг содир бўлиши ва такомиллашувига асос бўлади.

Эволюцион трансформация жараёнида ривожланаётган хужайралар ресурсида катта ўзгаришлар содир бўлади. Бирламчи ва иккиламчи оғизлилар эмбриони майдаланишининг охирида бу ресурсларда фарқлар пайдо бўлади

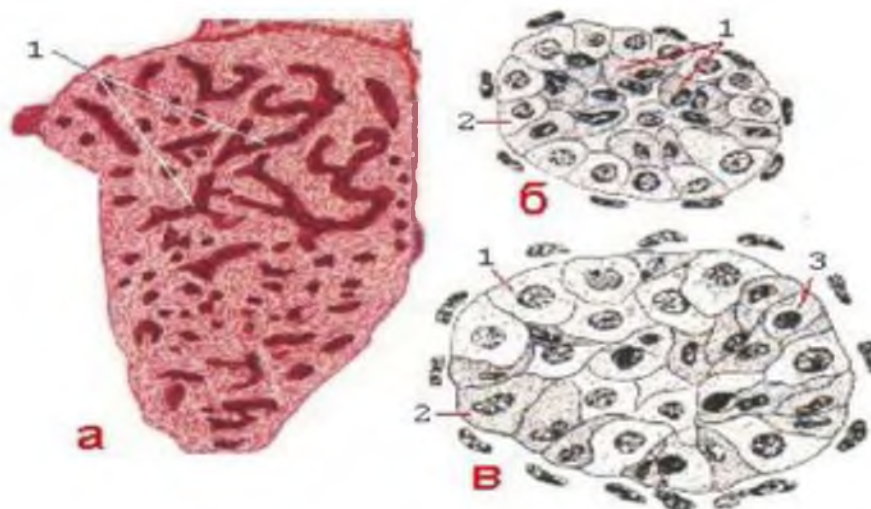
(Иванов, 1937; Berril, 1955, 1961; Ruppert, 1997). Умуртқасиз ҳайвонлар эмбрионида гастуляция ва гистогенез нисбатан эртароқ бошланади, умуртқалилар эмбрионида эса бу жараён кўплаб майдаланишдан кейин бошланади ва бу неотения пайдо бўлишига олиб келиши ҳам мумкин (Berril, 1961). Кейинчалик Б.Холл (Hall, 1998, 2000, 2008) эмбрион варақлари тўғрисидаги назарияни қайта кўриб чиқиш жараёнида уларнинг интенсив эволюцион ўзгаришини ҳисобга олиб, умуртқалилар нерв тароги хужайралари материали тўртинчи эмбрион варагини ҳосил қилади, деб ҳисоблашни таклиф этди. Б.Холл гоёсини ривожлантириб, хордалиларнинг барча нейрал пластинкасини ва у билан боғлиқ бўлган нерв тароги хужайралари материални хордалиларнинг тўртинчи эмбрион вараги – нейродерма (Исаева, 2015, 2016; Озернюк, Isaeva, 2016), деб номлаш таклиф этилди. Хордалиларда нейродерманинг тўртинчи эмбрион қавати сифатида пайдо бўлиши ва унинг нерв найининг ҳосил бўлиши йирик ароморф эволюцион инновация бўлиб, нейрогенез ва мия эволюцияси тезлашиши учун зарур бўлган кўплаб хужайра ресурсининг пайдо бўлишига олиб келган. Шуларнинг барчасини умумлаштирган ҳолда, умуртқалиларда фақат нерв системаси ҳосил бўлишини нейродерма деб ҳисобламасдан, мезодермадан ҳосил бўладиган ўқ органларни, яъни нерв системаси ва хорданинг ҳосил бўлишини **нейродерма** деб номлаш таклиф этилмоқда. Чунки хорда ва ундан ҳосил бўладиган умуртқа погонасининг пайдо бўлиши умуртқалилар юришининг тезлашишига ва ареалининг кенгайишига, озиқ моддалар топишига ёрдам бериб, ер шарида кенг тарқалишига, шунингдек, улар организмнинг мураккаблашувига олиб келган. Шундай қилиб, **эмбрион ривожланиши даврида 4 та қават: эктодерма, энтодерма, мезодерма, нейродерма** ҳосил бўлади деб айтишга ҳозирча етарли асослар

бор. Аммо бу соҳада келажакда олиб бориладиган илмий тадқиқот ишлари туфайли бу мулоҳазалар янги имий далиллар билан бойитилиши лозим.

### **1.10. Эмбрион ривожланиши даврида дастлабки (бирламчи) жинсий хужайраларнинг пайдо бўлиши**

Эмбрион ривожланиши даврида бирламчи (дастлабки-гоноцитлар) жинсий хужайралар қачон ҳосил бўлади? Кўплаб ҳайвонларда жинсий хужайралар соматик хужайралардан бутун онтогенези давомида ҳосил бўлади. Масалан, булутларда амёбоцитлар ва хоаноцитлардан, гидраларда интерстициал хужайралардан, ясси чувалчангларда необластлардан жинсий хужайралар ҳосил бўлади. Дастлабки жинсий хужайралар жинсий безларга боғлиқ бўлмаган ҳолда, мустақил равишда, эмбрионнинг турли қисмидан пайдо бўлади. Ҳашаротларда тухумнинг майдаланишидан олдин, цитоплазманинг пастки қисмида РНК ва оксилдан иборат бўлган базофил гранулалар бўлади (17-расм). Кейинчалик цитоплазманинг ана шу қисми майдаланиши натижасида қайси бластомерга тушса, ўша бластомер жинсий хужайрага айланади. Агар цитоплазманинг шу қисми ультрабинафша нур билан ўлдирилса, жинсий хужайрасиз, стерил индивид пайдо бўлади. Дрозофилада соматик хужайралардан жинсий хужайралар 13-майдаланишдан кейин ҳосил бўлади.

Циклопларнинг тухумида ҳам базофил гранулалар (эктосома) ҳосил бўлиб, улар майдаланиш туфайли ҳосил бўлаётган иккита бластомернинг биттасига тушади. Бу ҳолатда соматик хужайрадан жинсий хужайра 5-майдаланишдан кейин пайдо бўлади. Қисқичбақаларнинг айрим турларида ва юмалоқ чувалчангларда 4-майдаланишдан кейин жинсий хужайралар пайдо бўлади. От аскаридаси тухумининг майдаланиши даврида соматик хужайралардан бирининг цитоплазмасида хроматиннинг бир қисми ажралиб (узилиб тушиб) деградацияга учрайди, яъни диминуция (лотинча диминуо-майдалаш) содир бўлади. Бу ходисани биринчи марта Т.Бовери (1862-1915) аниқлаган. Гоноцит хужайраларни ҳосил қиладиган хужайралар бўлиниши жараёнида хроматин диминуцияси содир бўлмайди. Таъкидлаш керакки, *Caenorabditis elegans* ва бошқа айрим ҳайвонлар ривожланишида диминуция учрамайди. Чунки уларда жинсий хужайралар бутун ҳаёти давомида соматик хужайралардан ҳосил бўлади.

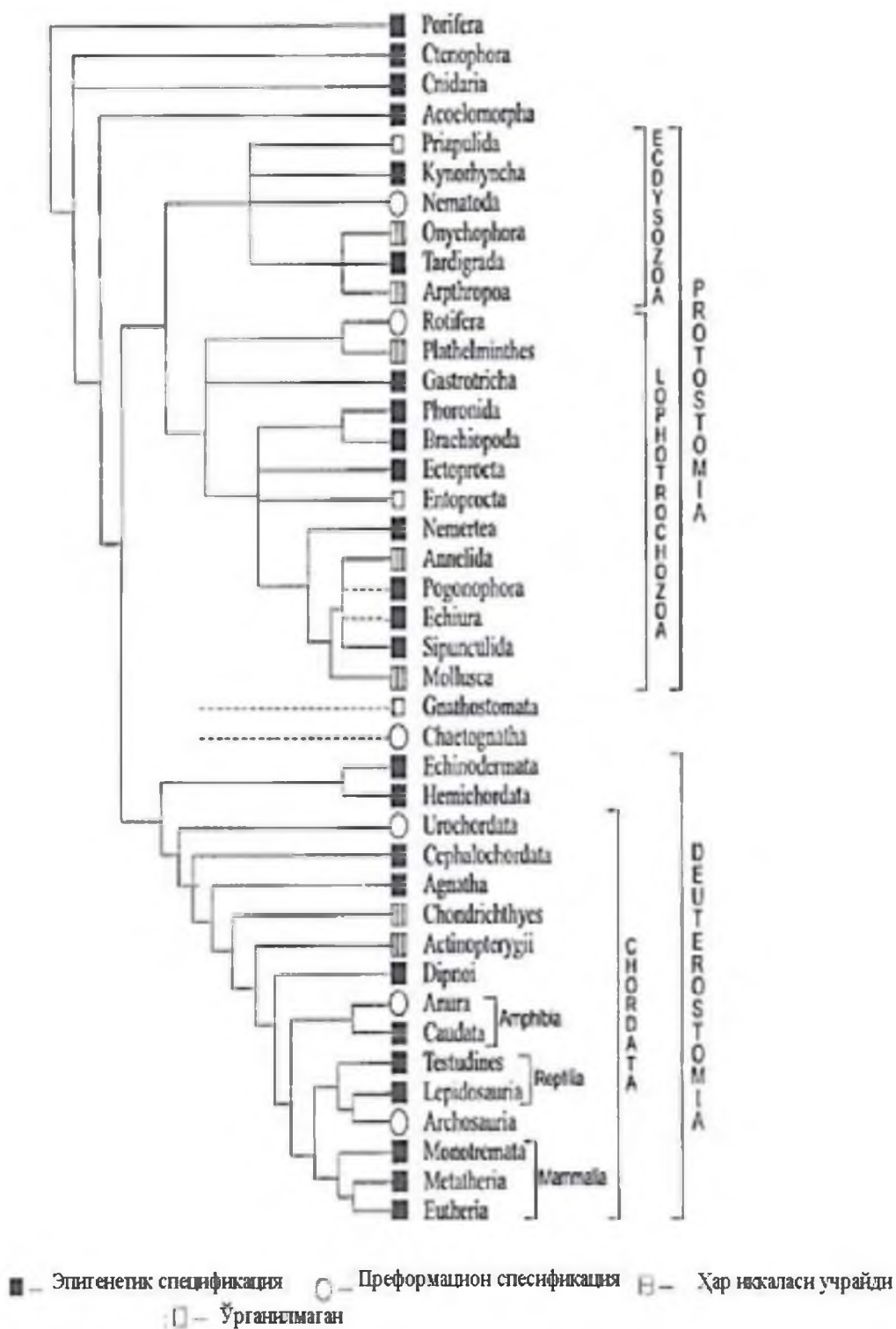


**17-расм. Эркаклик гонадаси ва унда сперматозоид етилиши 2-ой (а, б) ва 6-ой охиридаги (в) эркаклик гонадаси; 1 – сперматогоний, 2 – сустенотцитлар, 3 – спермотогоний**

А.Вейсман бу ходисадан келиб чиқиб, хужайранинг тенг бўлмаган ирсийланиши орқали бўлиниши назариясини асосламоқчи бўлди. Агар майдаланишгача базофил гранулалар цитоплазмада бир текис тарқалган бўлса ҳам, 1-майдаланишдан олдин цитоплазманинг пастки қисмида тўпланади ва 4-майдаланишдан кейин бир жойга тўпланиб, фақат жинсий хужайрага ўтади (18-расм).

**Балиқларда** гоноцит гастрүляциянинг охирида пайдо бўлади. Уларнинг манбаи бирламчи энтомезодерма бўлиб, гонадага миграция қилгунча перибластда сақланиб туради (P.D.Nieukoop, L.A.Sutaswrya, 1978). Жинсий вояга етган балиқлар гонадасида бирламчи жинсий хужайралар учраши мумкин.

**Амфибиялар** ооцити ўсиши даврининг бошланишида вегетатив кутба таркибида РНК бўлган базофил гранула бўлиб, у жинсий хужайранинг цитоплазмаси ҳисобланади. Уругланишдан кейин бу гранулалар дастлаб цитоплазмада бир текис тарқалади, бластула босқичида эса улар тўлик гоноцитга тўпланади. Шундан кейин ҳосил бўлган гоноцитлар уларни бўлажак гонадага томон миграция қилади.



**18-расм. Metazoa жинсий хужайрасининг спецификацияси усуллари (Extavour, Akam 2003)**

Кушларда гоноцитлар бир неча минг хужайра ҳосил бўлгандан кейин эмбрионнинг охириги қисмида пайдо бўлади. Кейин гоноцитлар “бош ўрок” соҳаси билан аралашади, аммо доимо эмбрион танасидан ташқарида (юза қисмида) бўлади. Кейинроқ эмбриондан ташқарида қон айланиш системаси

ҳосил бўлиб, гоноцитлар қон оқими билан эмбрионнинг ичкарасига киради ва жинсий безларга миграция қилади.

**Сут эмизувчилар** гоноцитлари ҳам эмбриондан ташқарида, сариклик ҳалтаси устида ҳосил бўлади. Кейин орқа эмбрионал энтодермага, ундан ичакка ва гонадага миграция қилади.

Жинсий хужайралар фақат бирламчи гоноцитлардан келиб чиқадими ёки ривожланишнинг кейинги босқичларида бошқа (соматик) хужайралардан ҳам ҳосил бўладими? Тажрибаларда аниқланишича, бирламчи гоноцитлар олиб ташланса ёки ультрабинафша нурлар билан ўлдирилса, эмбрион ривожланади, аммо жинсий хужайралари ривожланмайди. Шунингдек, бақаларнинг бирининг гоноцити олиб ташланиб, иккинчисининг гоноцити кўчириб ўтказилса, реципиентда донорнинг гоноцити ва белгилари ривожланганлиги кузатилади.

Бу тажрибалардан маълум бўлишича, юмалоқ чувалчангларда, бўғим оёқлиларда ва умурткалиларда бирламчи жинсий хужайраларнинг ягона манбаи бўлган гоноцитлар эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврларида соматик хужайралардан ҳосил бўлади. Аммо булутларда, ковакичлиларда, мишанкаларда, баъзи юмалоқ чувалчанглар ва чала хордалиларда махсус тотипотент ўзак хужайралар бўлиб, улар бутун ҳаёти давомида шу турнинг ҳар қандай зарур бўлган хужайрасини, жумладан, жинсий хужайрасини ҳосил қила олади. Шунинг учун уларда жинсий ва соматик хужайралар каторини ажратиб бўлмайди. Булутларда гоноцитлар нафақат ҳаракатчан тотипотент (архецит) хужайралардан, балки юқори даражада ихтисослашган хоаноцитлардан ҳам ҳосил бўлади. Улар маълум шароитда хивчинини ташлаб, гавда деворидан хивчинли камерага ўтиб, тухум ёки уруг хужайрага айланади. Отувчи ковакичлиларда жинсий хужайралар махсус ўзак хужайралар-интерстициал (i-) хужайралардан ҳосил бўлади. Улар дастлаб энтодермадан ҳосил бўлиб, кейин эктодермага миграция қилади. Авлодлар алмашинуви билан ривожланганидан гидроид полипларда гоноцитлар i-хужайралардан ҳосил бўлади ва жинсий (медуза) индивиднинг эмбрионал куртагига киради. I-хужайра у ерда интенсив кўпайиб, хромосома наборига боглик ҳолда тухум ёки уруг хужайрани ҳосил қилади (медуза алоҳида жинсли). Медузадан бу гоноцитни олиб ташлаш жинсий стерил медуза ҳосил бўлишига олиб келмайди, чунки уларнинг организмда I-хужайралар доимо бўлади.

Ясси ва юмалоқ чувалчанглар организмда ўзак необласт хужайралар доимо бўлади. Шунинг учун улар организмдан гоноцит ёки жинсий безни олиб ташланса ҳам, жинсий хужайралар доимо ҳосил бўлаверади. Узоқ вақт

оч қолган планарияда жинсий хужайралар дедифференциаллашиши ва ўзак хужайрага айланиши мумкин. Кейинчалик улардан иккинчи марта жинсий хужайралар ҳосил бўлади. Аммо айрим юмалок чувалчангларда жинсий хужайралар эмбрионал ривожланишининг дастлабки даврида ҳосил бўлади. Шундай қилиб, юмалок чувалчангларда жинсий хужайралар эрта эмбрионал ва соматик йўллар билан ҳосил бўлади.

Деярли барча ўсимликларда (яшил сувўтлардан ташқари) жинсий ва соматик хужайралар бир-биридан ажралмаган, жинсий хужайралар соматик хужайралардан фақат эркак ва ургочи гаметофит шаклланганда ҳосил бўлади.

Айрим тадқиқотчиларнинг фикрича, организмда жинсий ва соматик хужайраларнинг узоқ вақт бирга бўлиши муҳим эволюцион аҳамиятга эга. Уларнинг тахминича, жинсий хужайралар ўзининг ўтмишдоши бўлган соматик хужайралар билан биргаликда яшаб, бўлиниш даврида соматик мутацияга учрайди ва геномида эволюция жараёнида фойдаланиладиган ўзгарувчанликни сақлайди. Бу эса муаллифларнинг фикрича, жинсий хужайралар кеч ҳосил бўладиган организмларда эволюцион ўзгарувчанлик учун “бўшлиқ” катгарок бўлиб, бу организмлар жинсий хужайралари эртарок шаклланадиган организмларга нисбатан эволюция учун истикболдир. Бошқача айтганда, жинсий хужайралари кеч пайдо бўладиган организмлар эволюцион жиҳатдан такомиллашмаган бўлиб, улардан такомиллашиши жараёнида янги организмлар пайдо бўлиш эҳтимоли юқори бўлади.

**Гоноцитларнинг гонадага миграцияси.** Жинсий хужайралар гонадага миграция қилиши керак. Бирламчи гоноцитлар ҳам, захира жинсий хужайралари ҳам ўзи мустақил ҳаракатланиши мумкин. Аммо улар кўпроқ масофани пассив йўл билан босиб ўтади. Масалан, интерстициал хужайралар гастрал бўшлиқдаги сув оқими билан, амниоталар гоноцити эса қон оқими билан ҳаракатланади. Аммо гонадага яқинлашганда уларнинг ўзи фаол ҳаракатланади. Масалан, товук эмбриони гоноцити жинсий без девори бўйлаб фаол ҳаракатланади. Бунда гонададан ажраладиган мукополисахарид гоноцитни ўзига жалб қилади. Миграциядан олдин гоноцит бир неча марта бўлиниб кўпаяди, миграция бошлангандан кейин бўлинишдан тўхтади.

Эмбрион жинси уругланиш даврида қабул қилиб олинган хромосома набори билан аниқланади. Бирламчи гоноцитларни ташқи белгиларига қараб фарқлаб бўлмайди. Бундай фарқлар гоноцитларнинг гонадага миграциясидан кейин пайдо бўлади. Эмбрионда жинсининг генетик детерминацияси доимо ниҳоясига етмаган ва стабил бўлмайди. Чунки баъзи ҳайвонларда овқат

таркиби ва гормонлар жинсини ўзгартириши мумкин. Гонадага яқинлашган гоноцитлар амёбасимон ҳаракатланади ва уругдоннинг магзига, тухумдоннинг пўстига ўрнашади ҳамда гаметогенезгача шу ерда тинч ҳолатда сақланиб қолади.

**Индивидуал ривожланиш генетик бошқарилишининг умумий қонуниятлари.** Кўплаб генетик ва эмбриологларнинг фикрича, онтогенез механизми унинг турли босқичларида универсал ва консервативдир. Бино бир хил (ўхшаш) гишталардан қурилгани каби организм ҳам бир хил хужайралардан қурилиб бошланади. Бир бутун организм (бино) қурилишининг маълум даврида қандайдир генетик дастур ишлай бошлайди ва турли туман органлар пайдо бўлади. Бу қурилиш даврида онтогенез бошқарилишининг қуйидаги умумий қонуниятлари ишга тушади:

- ривожланишда генларнинг ўзаро таъсири;
- ривожланишни бошқарадиган генлар системасининг (тўрининг) ташкил топиши;
- бу система ишлашининг ўзига хос хусусиятлари.

Кўп хужайралилар ядросининг генотипик ўхшашлиги ривожланаётган эмбрионда регионал фарқлар, мураккаблашиб боришнинг қатъий генетик қонунлар асосида амалга ошиши содир бўлади. Бу жараён кўп погонали бўлиб, оддийдан мураккабга қараб бораверади.

Ривожланишни бошқарадиган генлар системаси иерархия принципи асосида, яъни ҳар бир регулятор генетик “каскад”да “шоҳ генлар” ва “ишчи генлар” бўлади. “Шоҳ генлар” фаоллашуви бутун генлар “каскади”ни ишга туширади.

Барча организмларда ривожланишни бошқарадиган генетик ва молекуляр-генетик система маълум шакл ҳосил бўлиши учун зарур бўлган моддаларни шу орган ҳосил бўлишидан олдин синтезлайди.

Индивидуал ривожланишнинг барча жараёнлари генларнинг икки хил: фаоллаштирувчи ва тормозловчи ўзаро таъсири туфайли амалга ошади. Бу жараёнда позицион информация, яъни маълум хужайранинг жойлашиш ўрни унинг тақдирида муҳим аҳамиятга эга бўлади.

Кетма-кет ишга тушадиган генлар системаси кластер принципи асосида ишлайди. Жумладан, НОХ-генлар ривожланиш жараёнида кетма-кет фаоллашади.

Генларнинг ва улар бошқарадиган белгиларнинг бир қатор бўлиб жойлашиши коллинеарлик деб аталади. Жумладан, ҳашаротларда бош, кўкрак, қорин қандай кетма-кетликда жойлашган бўлса, уларнинг пайдо бўлиши ва фаолиятини бошқарадиган генлар (ANT-C, BX-C, abd-A, Abd-B)

ҳам шундай кетма-кетликда жойлашган. Бошқача айтганда, хромосомаларнинг маълум қисмида (генда) молекулалар тилида қандай орган ҳосил бўлиши кодлаштирилган (ёзилган) бўлса, шундай органлар ҳосил бўлади. Бу XVII асрдаги преформистлар фикрига ўхшайди, аммо жинсий хужайраларда бўлажак организм кичиклаштирилиб жойлаштирилмаган, балки генетик молекулалар тилида унинг “образи ёзилган”.

**Онтогенез жараёнида генлар ўз вазифасини “олдиндан бажариб қўйиши”.** Ривожланаётган эмбрионда кўплаб моддалар керак бўлишидан олдин синтезланади. Жумладан, организм “режаси”нинг ҳосил бўлишида (гомеозис генлар, сегментация генлари маҳсулотлари) қатнашадиган моддалар бу жараёнлар бошланишидан олдин синтезланади, масалан, тухум хужайрада глобин эритроцит ҳосил бўлишидан олдин синтезланади.

Геном функционал динамикаси эмбриогенезда индуктор (хордомезодерма) ва компетент тўқима (нейроэктодерма) етилишидан олдин автоном ҳолда пайдо бўлади. Учта автоном функционал генетик система бўлиб, улар учта автоном жараённи бошқаради:

- шакл ҳосил бўлиш жараёни;
- специфик морфологик хужайра типининг дифференциаллашиши;
- бу хужайраларнинг кимёвий спецификацияси.

Генларнинг ривожланиш жараёнидаги иштироки ана шундай бўлиб, уларнинг умумий фаолияти организм умумий белгиларининг, хусусий таъсири янги белгилар пайдо бўлишига олиб келади.

### **Назорат саволлари**

1. Генга таъриф беринг ва тузилишини айтинг.
2. Транскрипция, трансляция, транслокация тушунчаларига таъриф беринг.
3. Оперон моделини тушунтиринг.
4. Онтогенез қачон бошланади?
5. Ооцитнинг полярлиги нима ва оопазматик сегрегация қачон бошланади?
6. Детерминация ва трансдетерминациянинг айрим генетик хусусиятларини айтинг.
7. Апоптоз нима ва у қачон бошланади?
8. Бирламчи жинсий хужайраларнинг пайдо бўлиши ва гонадага миграциясини тушунтиринг.
9. Эмбрион варақлари ва уларнинг аҳамиятини айтинг.
10. Нейродерма ҳақида фикр юритинг.



## 2-БОБ. БИОГЕНЕТИК ҚОНУН, ОНТОГЕНЕЗ ВА РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛИ ҲАҚИДА

### 2.1. Онтогенез ҳақида

Онтогенез, ривожланиш цикли, индивидуал ривожланиш биологияси тушунчалари деярли барча ўқув ва хатто айрим илмий адабиётларда муаллифлар томонидан мазмунига етарли даражада эътибор бериб-бермай, бир хил ёки ўхшаш маъноларда қўлланилиб келинмоқда.

**Онтогенез тарихи.** 1821 йилда германиялик Ж.Меккел ва франциялик Э.Серре бир-биридан хабарсиз параллелизм қонунини ишлаб чиқдилар. Бу қонунга кўра, юксак ҳайвонларнинг онтогенези вояга етган организмларга хос бўлган бир неча босқичларни босиб ўтади. Масалан, зигота бир хужайралиларга, гастрюла ковакичлиларга, рептилияларда пайдо бўладиган жабра ёриги жинсий вояга етган балиқлар жабрасига ўхшайди. 1828 йилда К.М.Бэр онтогенезнинг иккита қонунини яратди. К.Бэрнинг биринчи (эмбрионлар ўхшашлиги) қонунига кўра, ҳар хил систематик гуруҳларга кирадиган ҳайвонлар ривожланишининг дастлабки босқичлари кейинги босқичларига кўра ўхшаш бўлади. К.Бэрнинг иккинчи - ихтисослашув қонунига кўра, онтогенез давом этган сари организмда хусусий-дастлаб хордалиларга, кейин умурткалиларга, ундан кейин синфга, туркумга, оилага, турга хос бўлган белгилар пайдо бўлади. Ч.Дарвин (1859) параллелизм ва эмбрионлар ўхшашлиги қонунларига эволюцион йўналиш берди. Бунда параллелизм қонуни эволюциянинг босқичларини, эмбрионлар ўхшашлиги қонуни эса органик дунё келиб чиқиши умумийлигини англатади. Ч.Дарвин маълум ёшда ирсийланиш принципини таклиф қилди. Унинг фикрича, индивидуал ривожланишнинг дастлабки даврлари ўхшашлиги сақланиб, онтогенезнинг нисбатан охириги даврларида ўзгаришлар кўпроқ содир бўлади. Шундай қилиб, Ч.Дарвинда онтогенез ва унинг эволюцияси ҳақида умумий тушунча бор эди, холос. 1865 йилда Ф.Мюллер “Дарвин учун” номли китобида юксак қисқичбақасимонлар онтогенезида жинсий вояга етган организмлар тузилишининг эволюцион ўзгариши аждодлар онтогенези йўналишининг ўзгариши туфайли амалга ошади, деган эди. Тўпланган ушбу илмий далилларга ва ўзининг илмий тадқиқотларига асосланиб, Э.Геккель (1866) биогенетик қонунни яратди ва уни исботлаш учун биринчи марта онтогенез терминини фақат эмбрионал ривожланишни ифодалаш учун қўллади. Жинсий йўл билан кўпаядиган барча кўп хужайрали организмларнинг ривожланиши уругланган тухум хужайрадан бошланади, деган далилга асосланиб, Э.Геккель барча кўп хужайрали организмлар келиб

чиқиши жихатидан бир хужайралиларга боғлиқ, деган хулосага келди. Уругланган тухум хужайранинг кейинги ривожланишида учрайдиган морула, бластула ва гастрюла даврларини Э.Геккель бир хужайрали колония бўлиб яшайдиган хайвонларнинг рекапитуляциясидан иборат, дейди. Шунга асосланиб, у кўп хужайрали организмларнинг пайдо бўлиши ҳақида гастерия гипотезасини яратди. Э.Геккель ҳар қандай организмнинг эмбрионал ривожланишида аждодлари белгиларининг такрорланишини рекапитуляция, аждод белгиларининг ўзини эса палингенез белгилар деб атади. Қадимги белгилардан ташқари, организмнинг эмбрионал ва личинкалик даврларида пайдо бўладиган муҳитга мослаштирувчи белгиларни Э.Геккель ценогенетик белгилар ёки ценогенез деб атади. Масалан, амниоталарнинг муртак пардаси (амнион, аллантоис, хорион), сут эмизувчиларнинг йўлдоши, қушларнинг тухумидаги сариқлиги ценогенездир. Одатда, прогрессга учрайдиган органлар ривожланиши олдин бошланиб, узоқроқ давом этади. Масалан, қушлар ва сут эмизувчиларда бош мия ва сезги органлари амфибияларга нисбатан олдин ривожланади ва узоқ давом этади. Эмбрионнинг ривожланишида органларга асос солиш вақтининг ва тезлигининг бундай ўзгаришини гетерохрония деб аталади. Онтогенезда органларнинг танада жойлашиши ҳам ўзгариши мумкин. Масалан, юксак умуртқалиларда бўйин вужудга келиши натижасида юракнинг ўрни балиқларнинг юрагига нисбатан кўкрак қафасининг ичига кўпроқ сурилган бўлади. Бундай ўзгаришни гетеротопия деб атади (Э.Геккель, 1940).

Биоенетик қонун хилма-хил организм гуруҳлари ўз онтогенетик ривожланиши билан бир-бирига ўхшаш эканлигини кўрсатди. Бу билан органик дунёнинг монофилетик келиб чиқиши ҳақидаги гоё яна бир марта тасдиқланди. Э.Геккель филогенезнинг ўзгариши фақат онтогенезнинг охириги давридаги ўзгаришларидан иборатдир, деган эди. Баъзи тадқиқотлар Э.Геккелнинг бу фикрлари тўлиқ эмаслигини кўрсатди. А.Н.Северцов (1912) Э.Геккелнинг палингенез ва ценогенез тушунчаларини фарқлаш жуда қийин эканлигини таъкидлаб, филогенезда онтогенезнинг четга чиқиш ҳолатлари содир бўлишини, эмбриологик мосланиш ҳамма вақт ценогенез бўлавермаслигини, онтогенезда рўй берадиган кўпгина ўзгаришлар филогенетик аҳамиятга эга эканлигини эслатиб, ўзининг филэмбриогенез назариясини яратди.

Филэмбриогенез назариясининг маъноси эволюцион ўзгаришлар онтогенетик ривожланиш йўлининг ўзгаришидан иборат, деган қоидадир. Бу назария органларнинг филогенетик янгилалиши қандай йўл билан ва қайси босқич ёки даврда амалга ошишини кўрсатиб берди. Бунда А.Н.Северцов

палеонтология, эмбриология ва эволюцион солиштирма анатомия фанларида тўпланган маълумотларга асосланди. Унинг фикрича, онтогенезда филогенетик аҳамиятга эга бўлган ўзгаришлар анаболия, девиация, архаллакис усуллари орқали содир бўлади. А.Н.Северцов фикрича, эволюция онтогенезнинг ўзгариши орқали боради ва филогенез онтогенезнинг функцияси ҳисобланиб, онтогенетик ўзгаришлар филогенетик ўзгаришларга нисбатан бирламчидир.

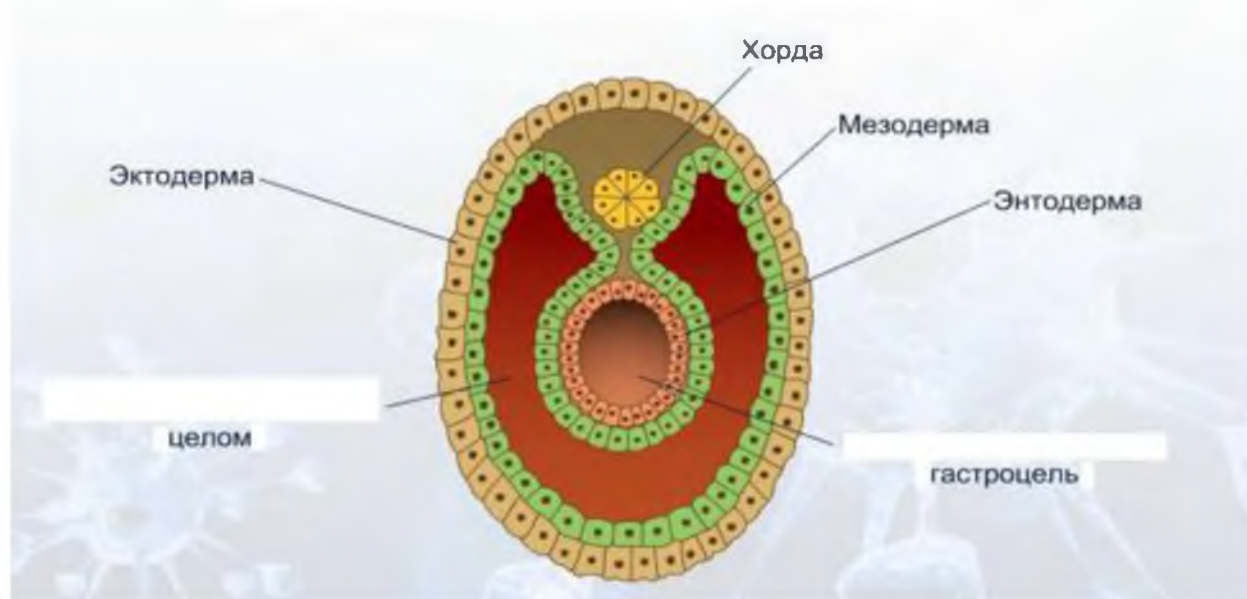
Шундай қилиб, биогенетик қонун ва онтогенез ҳақидаги тушунчаларнинг биология фанига кириб келиши янги гоё ва тушунчаларнинг яратилишига ва уларни исботлашга асос бўлди, ўқув ва илмий адабиётлар ушбу тушунчалардан келиб чиқадиган қонуниятларга мослаштирилди.

**Ҳозирги ҳолати.** Э.Геккель янги белгилар жинсий вояга етган организмларда ирсийланади, кейин онтогенезнинг навбатдаги босқичига ўтади (палингенез) деб, уни биогенетик қонунни исботлашга асос қилиб олди ва онтогенезни филогенезнинг натижаси деб ҳисоблади. Бу қонун орттирилган белгилар ирсийланади, деган нотўғри тезисга асосланади. Шунинг учун биогенетик қонун ва онтогенез ҳақидаги тушунчалар эълон қилиниши билан у ҳақидаги танқидий фикрлар айтила бошланди (Клеиненберг, 1886, Седжвик, 1909). А.Н.Северцов (1912, 1939) биогенетик қонунни ва у билан боғлиқ бўлган онтогенез тушунчасини исботлаш ҳамда сақлаб қолиш учун филэмбриогенез назариясини, унинг йўналишларини ишлаб чиқди. В.Гарстанг (1921) Геккелнинг муҳим хатоларини таҳлил қилиб берди ва “Онтогенез филогенезни такрорламайди, балки уни яратади. ...Рекапитуляция эволюциянинг фақат битта сценарийси бўлиши мумкин”, деган эди. А.Н.Северцов ишлари Россия олимларига қандай таъсир этган бўлса, В.Гарстангнинг мақоласи ҳам инглиз тилида ижод қиладиган систематиклар ва морфологларга шундай таъсир этди. Аммо А.Н.Северцовнинг ишлари В.Гарстанг мақоласида ҳам, С.Гулд (1977) монографиясида ҳам, МакНамара китобида ҳам тилга олинмаган. С.Гулд (1977) монографияси онтогенез ва филогенез муносабатларини аниқлаш бўйича жуда кенг ўрганиладиган асосий маълумотномага айланди. Натижада XX асрнинг 1970-1990 йилларида ёзилган кўплаб инглизча адабиётларда онтогенез ва филогенез ўртасидаги муносабатларнинг келиб чиқиши янги таҳлил қилинди, биогенетик қонун ҳақида кўплаб танқидий фикрлар билдирилди. Бу айниқса, Э.Геккель асослаган, А.Н.Северцов ривожлантирган гетерохронияга янги ёндашувда С.Гулд бу олимларнинг ишларини ҳисобга олмаганлигида яққол кўринади. Бундан кейинги илмий

ишларда гетерохрония эволюциянинг асосий харакатлантирувчи кучи деб атала башланди. В.Гарстанг (1921) мақоласидан А.Н.Северцовнинг (1912) монографияси 10 йил олдин нашр бўлганлигига қарамай, у биогенетик қонунни ёқлаш ёки уни бошқа бирор қонун билан алмаштириш керак дейиш ўрнига “бундай иш ҳозирча йўқ” деб ёзган эди. В.Гарстангнинг бундай хулосага келишига сабаблар:

- А.Н.Северцов (1912) монографиясини Россиядан ташқарида тарқалмаганлиги;
- бу жараёнга биринчи жаҳон урушининг халақит берганлиги;
- информация тарқалиши тезлигининг пастлиги;
- Россия фанида сиёсий ва психологик вазиятнинг ёмонлиги;
- А.Н.Северцов (1912) ишларини атайлаб инобатга олмаслик кабилар бўлиши мумкин.

Т.Морган (1927) фикрича, эволюция жараёнида эмбрион босқичлари ўзгариб, аждодларининг шу босқичи билан ўхшашлигини йўқотади. Шунинг учун ҳам агар рекапитуляция “қонун” бўлса, у кўплаб хато ва камчиликлардан иборат, деган эди. С.Гулд ўз ишида гетерохрония ҳақидаги назарияни асос қилиб олди ва бу онтогенезни қайта кўриб чиқиш учун муҳим эволюцион жараёнларнинг кўприги бўлиб хизмат қилади, деган эди (19-расм). Онтогенез ва филогенез тезлиги, гетерохрония назарияси ҳақидаги А.Н.Северцов ва унинг шогирдларининг (Шмальгаузен, 1942, Матвеев, 1959) ишлари С.Гулд фикрлари билан ўхшаш бўлишига қарамасдан, уларни инобатга олмаган. Аммо С.Гулд барча муаммолар ва адабиётлар билан танишлиги сир эмас.



**19-расм. Хордалилар онтогенези**

А.Н.Северцовнинг шогирдлари ҳам В.Гарстанг (1921), П.де Бир (1950) ва С.Гулд (1977) каби олимларнинг эволюция ва онтогенез ҳақидаги фикрларига “махлиё” бўлиб: “филогенетик тармоқларни ёшартиришнинг йўлларида бирини англиялик эмбриологлар В.Гарстанг ва Р.де Бир очдилар ва уни педоморфоз деб номладилар (педоморфоз-личинкалик даврида кўпайиш)” деб ёза бошладилар (Назаров, 1991). Таъкидлаш керакки, педоморфозни В.Гарстанг очган эмас, балки онтогенез ва филогенез муносабатлари ҳақидаги Геккель ва Северцов фикрларини иқтибос келтирмасдан қайта тиклади. Онтогенез-филогенез жуфтлиги ўзаро алоқаларининг сабаб ва оқибатларини аниқ тушунмаслик ҳозирги россиялик ва бошқа МДХ олимлари ўртасида ҳам учраб туради. Айрим назарий илмий ишларда “индивидуал ривожланиш тарихий ривожланишнинг маҳсулидир” (Раутиан, 2006), деган мулоҳазаларнинг пайдо бўлишини шу билан исботлаш мумкин. XXI асрнинг бошларида онтогенез ва филогенез ҳақидаги Э.Геккелнинг дастлабки қарашлари А.Н.Северцов ва И.И.Шмальгаузен ишларига кўплаб ишоралар келтириш билан қайта тиклана бошлади. Чунки улар “тарихий ривожланиш индивидуал ривожланишнинг маҳсули” эканлигини исботлашга кўп куч сарфладилар. Шу даврда онтогенез ва эволюция ўртасидаги муносабатларни янада чуқурроқ ўрганишга ва янги соҳаларни асослашга катта эътибор берилди бошланди. Жумладан, Б.Холл “Эволюцион ривожланиш биологияси” (1998, 2002) номли монографиясида *evo-devo* йўналишини эволюцион ривожланиш биологиясининг мустақил соҳаси сифатида ажратиш лозим, деган хулосага келган эди. 2000 йилда интегратив ва солиштирма биология бўйича халқаро кенгаш *evo-devo* шўъбасини ташкил этди. Эволюцион ривожланиш биологиясининг асосий вазифаси фенотипда эволюцион ўзгаришларга олиб келадиган онтогенетик ўзгаришларнинг механизмларини таҳлил қилиш, ривожланиш репертуаридаги эволюцияни англаш ва ривожланишнинг генетик, эпигенетик ҳамда муҳит омиллари ёрдамида бошқарилишини ўрганишдан иборат. Б.Холл “*Evo-devo* генотип билан фенотип ўртасидаги қора кутида нима бўлса барчасини ўз ичига олади”, деган эди. Эволюцион ривожланиш биологиясининг янги “*eko-evo-devo*” йўналиши организмнинг муҳит омиллари билан, “*filo-evo-devo*” йўналиши янги филогенетик тармоқлар ҳосил қиладиган эволюцион ва барқарор морфологик инновациялар механизми ўртасидаги алоқани ўрганади. *Evo-devo* пайдо бўлишида К.М.Бэр (1792-1876), Э.Геккель (1834-1919), И.И.Шмальгаузен (1884-1963), К.Уоддингтон (1905-1977), О.М.Иванова-Казас (1914-2015) каби олимларнинг асарлари асос қилиб олинди.

Шундай қилиб, Россия ва бошқа МДХ мамлакатларида биогенетик қонун ҳозир ҳам маълум аҳамиятга эга бўлсада, айрим мамлакатларда бу қонун XX асрнинг 70-йилларигача олий таълим муассасаларида ўқитилган, холос.

**Онтогенез қонунининг таҳлили.** Одатда, онтогенез дейилганда, организмларнинг зиготадан табиий ўлимигача бўлган давлари йиғиндиси тушунилади. Аммо онтогенез ўлим билан яқунланмаслиги ҳам мумкин. Масалан, амёба бўлиниб кўпайганда, редиядан церкария ҳосил бўлганда она амёба ёки редия онтогенези тугайди, аммо ўлим содир бўлмайди. З.С.Кауфман (1988, 1990) метагенез тушунчасини таҳил қилиб "...жинссиз кўпайиш янги авлод ҳосил бўлишига олиб келмайди, бир тухумдан пайдо бўлган индивидлар тўплами бир авлодни ташкил этади. Шундан келиб чиқилганда, метагенез умуман табиатда мавжуд эмас. Медуза формаси генетик жиҳатдан полип формага айнан мос келади. Уларнинг фарқи ёшига тааллуқли, фақат шундан келиб чиқиб, уларни иккита ҳар хил авлод деб қарамаслик керак", деган эди. Агар кўпайиш жараёнида организм бутунлай йўқолиб ёки бўлиниб, унинг гавдаси янги организмларнинг ҳосил бўлишига сарфланса, бундай ҳолатда бир организмдан ҳосил бўлган индивидларнинг барчаси битта онтогенезни ташкил этади, дейишга асос бўлади. Бундан келиб чиқадики, битта хужайрадан ҳосил бўлган хужайралар тўплами, оддий амёба, яшил эвглена ва бошқа тирик организмларнинг жинссиз йўл билан кўпайиб ҳосил қиладиган индивидлар йиғиндиси ҳам битта авлод индивидлари ёки битта онтогенез маҳсулидир. Чунки бунда ҳар бир бўлиниб кўпайишдан кейин онтогенез охирига етмасдан (ўлим содир бўлмасдан) янги индивид ҳосил бўлади. Шунинг учун онтогенезнинг "ўлмайдиған" ва "ўлим билан тугайдиған" турларини фарқлаш керак. Бу индивидлар генетик жиҳатдан оозоидлар бўлиб, улардан ҳосил бўладиган бластоидлар бир-бирига ўхшаш бўлади. Аммо турли кўпайиш натижасида ҳосил бўлган зооидлар ўртасида айрим морфологик ва физиологик фарқлар ҳам бўлиши мумкин. Бўлиниб кўпайишда она индивид нобуд бўлмайди, балки иккита ёки кўп "қиз" индивидлар организмга бўлиниб кетади. Куртакланиб кўпайишда она индивиднинг бир бутунлиги сақланиб қолади ва куртак янги ҳосила сифатида ривожланади. Куртакланиш натижасида битта она индивид ва битта ёки бир нечта қиз индивидлар ҳосил бўлади. Масалан, ҳар қандай хужайра ёки оддий амёба бўлиниб кўпайганда она индивид бўлиниб иккита янги индивидни ҳосил қилади, она индивиднинг ўзи эса қиз индивидларга бўлиниб кетади, яъни қиз индивидлар организмни ҳосил қилади. Гидра

куртакланиб кўпайганда она индивид ва куртакдан ҳосил бўлган қиз индивидларнинг ҳар бири алоҳида индивид ҳисобланади.

Амёба каби фақат оддий бўлиниш йўли билан кўпаядиган бир хужайралилар ҳеч қачон ўлмайди, яъни бир тур сифатида қирилиб кетмайди. Жумладан, амёбалар ўлмайди, бўлиниш натижасида ҳосил бўлган амёбаларнинг бирортасини ота-она ёки бола деб ҳам бўлмайди, улар эгизаклар кабидир.

Ўлим ҳаётнинг ажралмас бир қисми бўлса ҳам, барча кўп хужайралиларда соматик ва репродуктив хужайралар ўртасида вазифа тақсимоли пайдо бўлган. Онтогенези жинссиз кўпайиш орқали борадиган *Volvox carter*нинг ҳар бир индивиди шарсимон бўлиб, унинг ички қисмининг бир четида тахминан 16 та йирик репродуктив хужайралар бўлади. Ҳар бир жинсий хужайра (гонидия) етилиб, 11-12 марта бўлиниб кўраяди. Бу бўлинишларнинг баъзилари симметрик бўлиб, унинг натажасида 16 та йирик, навбатдаги авлодни ҳосил қиладиган гонидийлар ҳосил бўлади. Майдаланишнинг охирида гонидий ҳосил қиладиган вояга етган организмнинг барча хужайралари ҳосил бўлади. Аммо эмбрион “чаппа қилинган” идишга ўхшаб қолади. Кейин эмбрион ташқи томонида гонидиялари бўлган ярим шар шаклида бўлиб, соматик хужайралар хивчини билан ичкарига тортилади. Бу инверсия йўли билан тўғриланади. Бунда эмбрион хужайралар комплекси ҳаракати билан керакли томонга бурилади. Бутилкасимон хужайралар кластери эмбрионнинг бир учидида тешик ҳосил қилади, шу тешикдан қираётган суюқлик орқали хужайралар бир-бири билан боғланади. Эмбрион шу тешик орқали чаппа бўлади ва тешик ёпилади. Бу ҳодисадан тахминан бир кундан кейин ферментлар таъсирида ёш вольвокслар она шардан чиқа бошлайди.

“Она” вольвокснинг соматик хужайралари ёш вольвокслар “ота-она уйдан” чиқиб, яъни янги авлодни организмдан чиқариб, кейин кўпайишга яроқсиз бўлганлиги учун ўлади. Соматик хужайраларнинг ўзи ўлимга олиб келадиган оксилларни синтезлайди ва бу оксиллар ўлимни стимуллайди. Ўлимдан олдин соматик хужайралар ҳаёти давомида тўплаган озик моддаларни “болалари” фойдаланиши учун организмдан чиқариб ташлайди. Девид Кёрк “Бундай яқун – ерда ҳаётнинг энг муҳим қонунларидан бири: бошқалар яшаб қолиши учун кимдир ўлиши кераклигининг исботи”, деган эди. *V. carter*да хужайралар ўлимини бошқарадиган махсус *reg A* гени мавжуд (Кёрк, 1988, 2001). Бу ген соматик хужайраларни ўлимга олиб келадиган оксил синтезини бошқаради, репродуктив хужайралар ҳосил бўлишига йўл қўймайди (S.Gould, 1977).

Хужайранинг ҳаёти даврида эса бу ген ўлимнинг олдини олади, жинсиз кўпайишни стимуллайди ва бир хужайраларнинг ўлмаслигини таъминлайди.

*V. carteri* ҳаётининг кўпчилик қисмида жинсиз кўпайса ҳам, табиатда ҳар йили бир марта жинсий кўпаяди. Бунда бир авлод кетади, ўрнига генетик жиҳатдан янгиланган янги авлод келади. “Амёба ва парамеция потенциал ўлмас... Аммо одам ёки сичкон каби *Volvox* ўлими ҳам муқаррар. Левенгук таъкидлаганидек, *Volvox* табиатда ёш индивидларни чиқаради, табиатда ёш авлод ҳам, она индивид ҳам керак бўлмай қолганлиги учун у ўлади. Ўлими олдидан *Volvox* сувнинг тубига тушади ва у ўлади” (Кёрк, 1956). Хегнер “Бу жинсни сақлаб қолишга қаратилган, ҳайвонот оламида сўзсиз ўлимга олиб келадиган биринчи ҳодиса”, деган эди.

*V. carteri* қуриётган кўлмак сувларда яшайди, эрта баҳорда кўлмаклар сув билан тўлади. *V. carteri* бу вақтда сувда сузиб юради, жинсиз кўпаяди. Сув қуриб қолса, жинсиз авлод тезда ўлади. *V. carteri* қурғоқчиликни енгиш учун сув қуришидан олдин қурғоқчиликни сезиб жинсий кўпая бошлайди ва тинчлик даврига ўтадиган зиготани ҳосил қилади. Бу зигота баҳор ва ёзда сувсизликка ва иссиққа, қишда совуққа чидамли бўлади. Баҳорда кўлмаклар сувга тўлганда зигота қобиқдан чиқиб, жинсиз кўпаядиган авлодни ҳосил қилади, у кўлмак суви қуригунча кўпаяди ва онтогенези яна такрорланади.

Бу примитив организм ноқулай об-ҳаво келаётганлигини сезиб ўз вақтида жинсий кўпайишга ўтади. *V. carteri*нинг жинсиз кўпайишдан жинсий кўпайишга ўтишини массаси 30 кд бўлган оксил стимуллайди. Бу оксил функционал жиҳатдан фаол бўлиб, ҳатто унинг жуда кучсиз концентрацияси ҳам гонидиянинг эмбрионал ривожланишини стимуллайди ва тухум ёки сперма шаклланишига ҳам таъсир кўрсатади (Л.И.Корочкин, 2002). Сперма сув оқими билан бориб тухум хужайрани уруглантиради ва тинч ҳолатга ўтадиган зиготани ҳосил қилади. Жинсни индукцияловчи оксил паст концентрацияда ишлаши ва ташқи хужайра матриксини модификациялаши мумкин. Бу ўзгаришлар гаметаларнинг ҳосил бўлишини бошқарадиган кўплаб генларни транскрипциялашга сигнал беради. Бу оксилнинг манбаи нима? Кёрк, Кёрк (1986) аниқлашича, *V. carteri*нинг петри ликобчасидаги культурасининг жинсий кўпайишини ёз ойларида кўлмак сувларини ҳаво иситиши стимуллайди. Бунда *Volvox*нинг соматик хужайралари жинсий кўпайишни стимуллайдиган оксил ишлаб чиқарилишини индукциялайди. Битта индивид ишаб чиқарадиган оксил 500 млн жинсиз организмнинг жинсий кўпайишини стимуллашга етади. Демак, битта организм бир кўлмакдаги барча *Volvox*ни жинсий кўпайишга



стимуллайдиган оксил ишлаб чиқиши мумкин. “Бу ҳодиса қуёш иссиқлиги таъсирида Volvoxнинг яшаши ва жинсий кўпайишга ўтиши тахминан икки ҳафтада содир бўлиши мумкин (Powers, 1908)”, деган гоъни исботлашга асос бўлди. Шундай қилиб, баҳорги вақтинчалик кўлмакларда ҳосил бўлиб, ёзнинг иссиғига чидайдиган Volvox яшаб қолиш усулини топган. Улар ёзнинг иссиғидан жинсий индивид ҳосил қилиш учун стимул сифатида фойдаланади. Бу индивид ҳосил қилган зигота жинсий вояга етган организмни ўлимга олиб келадиган шароитда яшашга мослашган. Чунки жинсий вояга етган индивид ноқулай абиотик шароитга тушганда жинсий кўпайиб, зигота ҳосил қилади.

Ҳар хил Metazoa жинссиз кўпайиши турли мустақил регенерация жараёнлари орқали содир бўлади. Уларнинг эволюцион кетма-кетлигини маълум таксон доирасида аниқлаш мумкин. Бўлиниб кўпайишнинг архитомия ва паратомия турларини фарқлаш керак. Архитомияда дастлаб бўлиниш, кейин жароҳатланган қисмлар регенерацияси содир бўлади, паратомияда эса тикланиш жараёнлари бўлинишдан олдин, яъни организм олдиндан бўлинишга ва тикланишга тайёрланиши содир бўлади. Шу сабабли юқоридаги таҳлилларга асосланиб онтогенез қоидасини қуйидагича таърифлаш тавсия этилади: **зиготани ҳосил қиладиган жинсий хужайралар етилишидан ёки кўпайишнинг бошқа турлари орқали пайдо бўлган янги индивид ҳаётининг бошланишидан шу индивиднинг табиий ўлимигача ёки индивид ўлмасдан ундан турли кўпайиш усуллари орқали янги индивидлар ҳосил бўлгунча ўтган даврлар йиғиндиси онтогенез дейилади.**

Онтогенезнинг организм ташқи ва ички тузилиши шаклланиши билан боғлиқ бўлган морфологик, организмда содир бўладиган кимёвий жараёнлар билан боғлиқ бўлган биокимёвий, яшаш муҳити омиллари билан боғлиқ бўлган экологик, эмбрионал ва постэмбрионал босқичлар ўзгариши билан боғлиқ бўлган биологик, кўпайиш вақти ва турларининг алмашилиши билан боғлиқ бўлган репродуктив турлари фарқланиши лозим (А.В.Мартинов, 2011). Эволюциянинг энг муҳим натижаси кўп хужайрали организмларнинг келиб чиқишидир. Бир хужайралилардан кўп хужайралилар кўплаб йўллар билан келиб чиққан бўлиши мумкин. Шулардан репродуктив хужайра бўлишининг тартибга солиниши ва кейинги ривожланиши даврида дифференциаллашиб, зиготадан ҳар хил хужайраларни ҳосил қилиш йўли билан кўп хужайралилар келиб чиққанлиги муҳим аҳамиятга эга. Кўп хужайралилар эволюция жараёнида кўпайиш усуллари онтогенез ва ривожланиш цикли давомида такомиллашуви натижасида келиб чиққан.

**Онтогенез таркибининг таҳлили.** Барча биологик жараёнлар онтогенез давомида содир бўлади. Шунинг учун онтогенезни типларга, босқичларга, даврларга бўлиб ўрганиш энг кулай усул ҳисобланади. Онтогенезнинг янги авлодни ҳосил қилиш усули унинг йўналиши деб аталади. Онтогенезнинг иккита: тўғри ва метаморфозли ривожланиши унинг йўналишлари ҳисобланади. Тўғри ривожланишда тухумдан чиққан ёки тугилган бола ота-онасига ўхшайди, лекин гавда ҳажмининг кичиклиги, айрим органларининг тўлиқ шаклланмаганлиги билан фарқ қилади. Метаморфозли ривожланишда тухумдан чиққан ёки тугилган бола ота-онасига ўхшамайди. Масалан, ҳашаротларнинг тухумдан чиққан личинкаси куртга-чувалчанга ўхшайди, улар бир неча ўзгаришлардан кейин ота-онасига ўхшаш шаклга келади (20-расм). Организмнинг индивидуал ривожланиши жараёнида тузилиши, ривожланиши ўтадиган жой (она организми ёки ташқи муҳит) кейинги ривожланиши ўтадиган жойдан кескин фарқ қилса, уни **онтогенез босқичлари** дейилади. Онтогенезнинг иккита: эмбрионал ва постэмбрионал босқичлари фарқланади. Эмбрионал босқич жинсий хужайралар етилиб бошланишидан эмбрион тугилишигача бўлган босқични ўз ичига олади. Постэмбрионал босқич эмбрион тугилишидан табиий ўлимгача бўлган босқични ўз ичига олади. Бу босқичлар ҳам даврларга бўлинади. **Онтогенез даврлари** дейилганда, ривожланиши онтогенезнинг битта босқичида ўтса ҳам, тузилиши жихатдан фарқ қиладиган даврлари тушунилади. Масалан, зигота, бластула, гастрюла, нейрула жараёнлари эмбрионал босқичда ўтса ҳам, улар тузилиши жихатдан бир-биридан фарқ қилганлиги учун ҳар бири алоҳида онтогенез даврлари ҳисобланади. Тирик организмлар онтогенезини (бутун умрини) куйидаги 4 та даврга бўлиш таклиф этилмоқда:

1. **Репродуктив етилиш даври** – янги организмни ҳосил қиладиган жинсий хужайралар етилишидан, улардан зигота ҳосил бўлиб, шу янги индивиддан биринчи кўпайиш бошлангунгача бўлган барча эмбрионал ва постэмбрионал босқичларни ўз ичига олади. Бу босқич тирик тугадиган юксак тузилган ҳайвонларда (сут эмизувчиларда) нисбатан узокроқ, тухум кўйиб кўпаядиган ҳайвонларда (ҳашаротларда) қисқароқ давом этади (19-расм).

2. **Репродуктив давр** – жинсий хужайралар етилишидан тухум кўйгунча ёки эмбрион тугилгунча бўлган даврни, яъни ҳар бир кўпайиш жараёнининг бошланишидан эмбрион тугилгунча ёки тухум кўйгунча бўлган даврни ўз ичига олади.

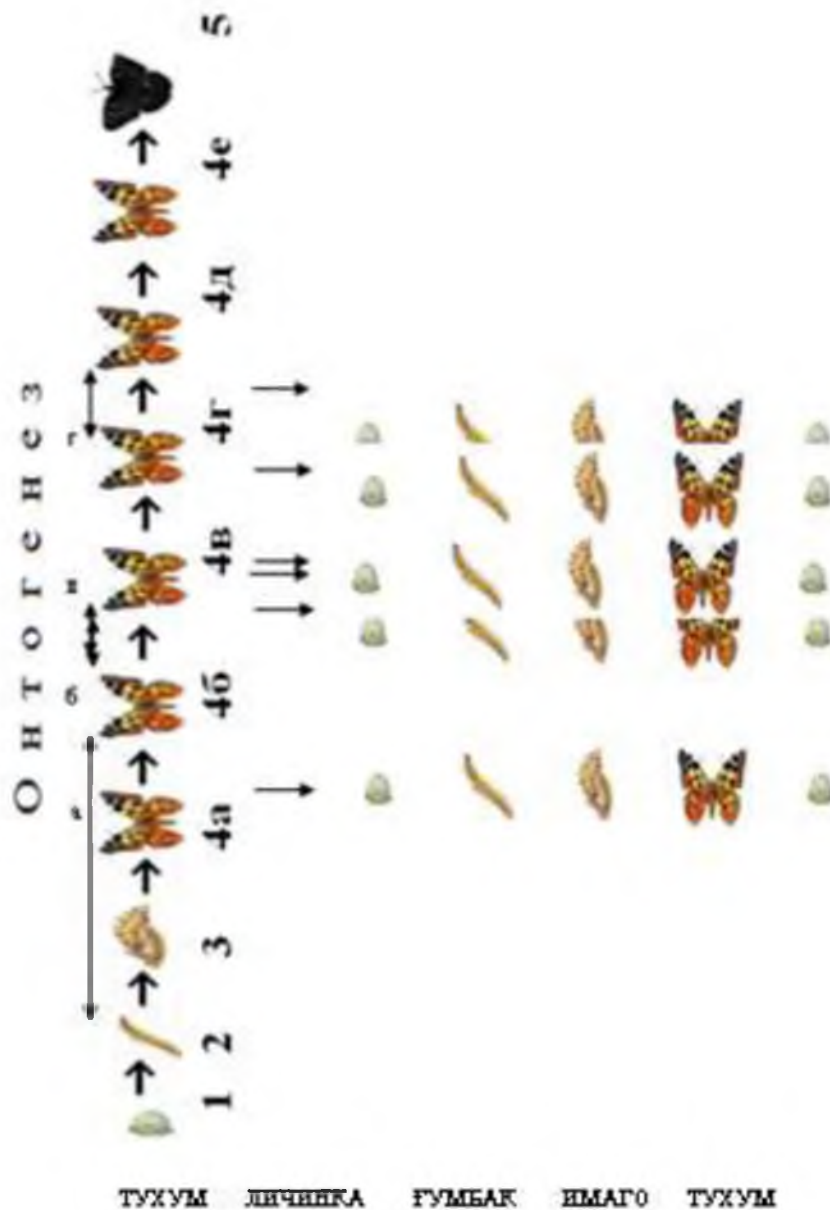
3. Онтогенезда индивиднинг бир кўпайишидан иккинчи кўпайишигача ўтган оралик **онтогенезнинг репродуктив мезопауза даври** деб аталади. Бунда бир индивид ҳаёти давомида неча марта кўпайса, шунча сонда **репродуктив мезопауза** содир бўлиши кузатилади. Масалан, капалаклар бутун ҳаёти давомида 6 марта кўпайса, 6 марта **репродуктив мезопауза** содир бўлади. **Репродуктив мезопауза даври** ҳам 3 кичик даврдан иборат бўлади: биринчи даврда кўпайишдан кейин организм ўзини (менструация, хужайра бўлинишининг интерфаза босқичи каби) тикланишга тайёрлайди; иккинчи даврда синтез жараёнлари содир бўлиб, организм ўзини тиклайди; учинчи даврда навбатдаги кўпайишга тайёрланади. **Репродуктив мезопауза** тухум кўйиб кўпаядиган ҳайвонларда фақат тухумнинг етилиши ва кўйиши учун энергия сарфлашини инобатга олганда қисқа вақт давом этади. Шунинг учун уларда бир тухум кўйишдан иккинчисигача кетган вақт ҳам нисбатан қисқа бўлади. Тирик бола ёки тирик тухум тугувчи ҳайвонларда эмбрион ёки тирик тухум она организмида узокроқ вақт сақланганлиги учун **репродуктив мезопауза** ҳам нисбатан узокроқ давом этади. Шу даврда кўпайиш ҳам тўхтайдди. Бу даврни **репродуктив пауза** даври деб аташ лозим. Эмбрион ва она организми бевосита (йўлдош орқали) боғланганлиги учун уларда тикланиш ва навбатдаги кўпайишга тайёрланиш учун кетган вақт ҳам кўпроқ бўлади.

4. **Репродуктив қариш (инволюция) даври** – онтогенез даврида охириги марта тухум кўйишдан ёки эмбрион тугилгандан табиий ўлимгача бўлган босқични ўз ичига олади. Бу давр давомида организм кўпаймайди, балки қарийди, ўлади, шу билан онтогенези ҳам тугайди.

Онтогенез кўпайиш ва яшаш муддатлари даврларининг барчасини, ривожланиш цикли эса репродуктив давр ва репродуктив мезопауза даврларини ўз ичига олади. Онтогенез турга, индивидуал ривожланиш индивидга тааллуқли тушунчалар ҳисобланади. Тур доирасида индивидуал ривожланиш муддатлари ташқи муҳит омилларига боғлиқ ҳолда турлича бўлиши мумкин. Буларнинг умумий йигиндиси тур онтогенезини ташкил этади.

Агар ҳар қандай мосланиш эволюция натижаси деб ҳисобланса, у ҳолда онтогенезнинг ҳар бир босқичи маълум даражада мустақил эволюцияга учраган. Чунки онтогенезнинг у ёки бу босқичи муҳит шароитларига қанчалик мослашганлигига қараб, организмнинг яшаб қолиши, жинсий етилишгача бўлган даврни босиб ўтиши ва насл қолдириш имконияти вужудга келган. Организмнинг нобуд бўлиши онтогенезнинг ҳар бир босқичида рўй бериши мумкинлиги эътиборга олинса, у ҳолда бу

босқичда муҳит шароитига мослашиш орқали ўлимдан сақланиб қолишини кузатиш мумкин.



### Ривожланиш цикли

20-расм. Капалаклар мисолида онтогенез ва ривожланиш цикл нисбати (оргинал). А – онтогенезнинг репродуктив етилиш босқичи; б – репродуктив босқичи; в – репродуктив мезопауза босқичи; г – репродуктив қариллик босқичи; 1 – тухум; 2 – личинка; 3 – ғумбак; 4а, 4б, 4в, 4г, 4д, 4е – битта капалакнинг кўпайиш босқичлари; 5 – репродуктив қариллик босқичи; Вертикал стрелка билан онтогенезда бир кўпайишдан иккинчисига ўтиши, горизонтал стрелка билан ривожланиш цикллар бошланиши кўрсатилган (Б.Холикназаров, 2019)

Э.Геккель томонидан биогенетик қонун яратилган ва онтогенезга таъриф берилган даврдаги табиатшунослик, жумладан, биология фанлари таракқиётини ҳисобга олганда, бу қонун ўз вақтида тўғри ва пайгамбарларча олдиндан айтиб берилган қонун, деб ҳисоблаш мумкин. Бу қонунга қарши айтилган танқидий фикрларни биогенетик қонунни ривожлантиришга эмас, балки унинг камчиликларини кўрсатишга қаратилган ҳаракатлар деб ҳисоблаш керак. Кейинги йилларда бу соҳада олиб борилаётган илмий тадқиқотларнинг энг катта камчилиги фақат эмбриологик маълумотларга асосланиб, уларни асосий исботловчи ёки инкор этувчи маълумотлар манбаи бўлган систематикадан (шунингдек, бошқа биология фанларидан ҳам) узилиб қолганлигидир.

Россия ва бошқа мамлакатларда (жумладан, Ўзбекистонда) биогенетик қонун ҳозиргача катта аҳамиятга эга бўлиб, бу мамлакатларда биология фанлари соҳасида эришилган ютуқлар, илмий янгиликлар, қонунлар, қоидалар, таълим муассасалари учун ёзилган ўқув адабиётлари биогенетик қонунга мосланган ёки унинг талабларидан келиб чиқилган. Шунинг учун бу қонундан бирданига воз кечиб ёки уни инкор этиб бўлмайди. Биогенетик қонун яратилгандан буён ўтган даврда биология фанлари системасида эришилган илмий янгиликлар бу қонунда ҳам ўз аксини топган ҳолда ривожлантирилиши ва онтогенез ҳақидаги назария яратилиши лозим.

## **2.2. Индивидуал ривожланишда онтогенез ва филогенез қонуниятларининг уйғунлиги**

Э.Геккель онтогенез дейилганда, организмнинг эмбрион ва личинкалик даврини, А.И.Северцов эса зиготадан ҳайвон организмнинг жинсий етилишигача бўлган даврни тушунган. Филогенез маълум систематик гуруҳларнинг тарихий ривожланишини ўз ичига олади. Организмларнинг онтогенези ва филогенези индивидуал ривожланишнинг энг муҳим муаммоларидан бири ҳисобланади ва унинг эволюцион механизмини аниқлашга, тирик мавжудодларнинг шахсий ва тарихий ривожланишини идора этилишини англашга ёрдам беради.

**Организмлар индивидуал ва тарихий ривожланишининг параллелизми ҳақида.** XVII асрда В.Гарвей “барча тириклик тухумдан бошланади”, деб барча тирик организмлар ривожланишида умумийлик борлигини кайд қилган эди.

Ч.Дарвин “Турларнинг келиб чиқиши” ва бошқа асарларида онтогенезда қадимги аجدодлар ривожланиш босқичларининг такрорланиши туфайли ҳар хил организмларнинг эмбрион ривожланиши умумийликка эга

бўлади, деб таъкидлаган эди. Бу ривожланиш даврида эмбрион табиий танланиш таъсирига берилади. Натижада муайян босқичларда организмнинг ривожланиши доирасидан четга чиқишига сабаб бўлади. Шунинг учун ҳам онтогенез индивидуал ривожланиш, филогенез эса аждодлар ривожланишининг оддий такрорланиши эмас. Онтогенездаги ўзгаришлар айрим органларнинг ривожланишини тезлаштириши ёки секинлаштириши, ривожланиш босқичларидан баъзиларининг тушиб қолиши, муртак ва личинкада мосланиш аҳамиятига эга бўлган янги хоссаларнинг вужудга келиши, организмнинг тузилиши аждодларига нисбатан мураккаблашувига ёки соддалашувига олиб келади.

Эволюцион эмбриологиянинг асосчилари А.О.Ковалевский ва И.И.Мечников ланцетник, асцидия, нинатанлилар ва бошқа умуртқасиз ҳамда умурткали ҳайвонларнинг индивидуал ривожланишини атрофлича ўргандилар. Олинган маълумотларга асосланиб, бу ҳайвонларнинг филогенетик боғланишларини аниқладилар. Э.Геккель Ч.Дарвин мулоҳазаларига, А.О.Ковалевский, И.И.Мечниковларнинг умуртқасиз ва хордали ҳайвонларнинг турли вакиллари, Ф.Мюллернинг қисқичбакасимонлар устида ўтказган тадқиқотларига асосланиб, 1866 йилда биогенетик қонунни кашф этди. Бу қонуннинг маъноси шундан иборатки, онтогенез филогенезнинг қискача ва тез такрорланиши (рекапитуляцияси) дан иборат. Жинсий йўл билан кўпаядиган барча кўп ҳужайрали организмларнинг ривожланиши урунланган тухум ҳужайрадан бошланади.

Э.Геккель ва Ф.Мюллер томонидан илгари сурилган биогенетик қонун кейинчалик турли ҳайвонларнинг филогенетик тарихини тиклашга оид тадқиқотлар кучайишига сабаб бўлди. Бу қонун палеонтологияга ҳам тадбиқ этилди. Натижада Л.Вюртенбергер қирлиб кетган бошоёқли моллюскалар-аммонитлар, Гайетт қазилма моллюскаларда, Рютимейер қазилма ҳолдаги отларда рекапитуляция ҳодисасини аниқлашга муваффақ бўлдилар.

Рекапитуляция ботаникада ҳам тадбиқ этилди. Масалан, юксак ўсимликларда тубан формаларига хос шохланиш типини, папоротниклар биринчи барглариининг дихотомик тузилиши кабилар аниқланди.

Биогенетик қонун хилма-хил организм гуруҳлари ўз онтогенетик ривожланиши билан бир-бирига ўхшаш эканлигини кўрсатди. Бу билан органик дунёнинг монофилетик келиб чиқиши ҳақидаги гоё яна бир марта тасдиқланди (21-расм). Лекин Э.Геккель биогенетик қонунга тўлиқ таъриф бермади. Чунки у онтогенез билан филогенез муаммоларини бир томонлама ёритган эди. Э.Геккель фикрича, филогенез учун асосан палингенетик

белгилар аҳамиятлидир. Филогенезга катта ўрин бериб, онтогенезнинг аҳамиятини тўлиқ кўрсатмаган.



21-расм. Онтогенез босқичлари ва даврлари

Ч.Дарвин онтогенез ҳам эволюцияни ўз бошидан кечиради ва унинг янгилиниши филогенетик тарихга киради, дейди. Унинг фикрича, филогенезга нисбатан онтогенез ҳар хил усуллар билан ўзгаради ва улар эволюцион ривожланишда муҳим аҳамиятга эгадир. Ч.Дарвиннинг бу фикрлари Ф.Мюллер томонидан ойдинлаштирилган бўлсада, унинг моҳиятини Э.Геккель тўлиқ тушунмади ва биогенетик қонунда ўз ифодасини топмади. Бу қонун орқали организмларнинг оддийдан мураккабга қараб бориши қандай йўл билан борганлигини тушунтириб бермади. Бу Э.Геккель томонидан ўз таълимотига ортиқча баҳо берилганлигидадир.

Э.Менэрт умуртқали ҳайвонларда аждод белгиларининг рекапитуляциясидаги ўзгаришларни ўрганиб, ҳеч қачон онтогенезда филогенез аниқ ва тўлиқ такрорланмаслигини, чунки бу такрорланишлар организмга эмас, балки айрим органларга хослигини таъкидлайди. Масалан, сут эмизувчилар эмбрионининг маълум ривожланиш босқичида жабра ёйлари ва артериялари бўлади. Лекин бу вақтда улар балиқ тузилишини тўлиқ такрорламайди. Чунки бошқа органлар ўз ривожланишида балиқларга нисбатан анча илгарилаб кетган бўлади. Э.Менэртнинг фикрича, онтогенез филогенезнинг ўзгарган такроридир. В.Гарстанг онтогенез филогенезни такрорламайди, балки яратади, деган эди. С.Уитман 1895 йилда пайгамбарларча тирик организмларнинг кўзи аждодлари кўзига ўхшашлиги генеалогик алоқа билан эмас, эмбрионнинг молекуляр генетик ривожланиши ўхшаш шароитда ўтганлиги билан исботланиши керак, деган эди. Т.Морган фикрича, эволюция жараёнида эмбрион босқичлари ўзгариб, аждодларининг шу босқичи билан ўхшашлигини йўқотади. Шунинг учун ҳам агар

рекапитуляция “қонун” бўлса, у кўплаб хато ва камчиликлардан иборат, деган эди.

Э.Геккель филогенезнинг ўзгариши фақат онтогенезнинг охири давридаги ўзгаришларидан иборатдир, деган эди. Баъзи тадқиқотлар Э.Геккелнинг бу фикрлари тўлиқ эмаслигини кўрсатди. Ана шуларни таҳлил қилиб, А.И.Северцов филэмбриогенез назариясини яратди.

**А.Н.Северцовнинг филэмбриогенез назарияси.** А.Н.Северцов Э.Геккелнинг палингенез ва ценогенез тушунчаларини фарқ қилиш жуда қийин эканлигини таъкидлаб, филогенезда онтогенезнинг четга чиқиш ҳолатлари, эмбриологик мосланиш ҳамма вақт ценогенез бўлавермаслигини, онтогенезда рўй берадиган кўпгина ўзгаришлар филогенетик аҳамиятга эга эканлигини эслатиб, уларни филэмбриогенез деб номлади.

Филэмбриогенез назариясининг маъноси эволюцион ўзгаришлар онтогенетик ривожланиш йўлининг ўзгаришидан иборат, деган қоидадир. Бу назарияни А.Н.Северцов 1910 йилда асослаб берди. Бу назария органларнинг филогенетик янгиланиши қандай йўл билан ва қайси босқичда амалга ошишини кўрсатиб беради. Бунда Северцов палеонтология, эмбриология ва эволюцион солиштирма анатомия фанларида тўпланган маълумотларга асосланди. Унинг фикрича, онтогенезда филогенетик аҳамиятга эга бўлган ўзгаришлар 3 усулда содир бўлади: анаболия, девиация, архаллакис.

**1. Анаболия ёки ривожланишнинг охири даврларининг узайиши.** Анаболияда (грекча анаболе – кўшимча) муайян органнинг индивидуал ривожланиши худди аجدодларига ўхшаш ҳолда амалга ошади. Лекин ривожланишнинг охири босқичида аجدодларида бўлмаган янги белгилар пайдо бўлади ва бу органнинг ривожланиш муддати чўзилади. Масалан, отлар эмбрионал ривожланишининг 6 ҳафталигида оёқларида 3 тадан бармоқ ривожланишини, учинчи бармоқ катта, ён бармоқлар эса кичик, уларнинг ҳар бири 3 тадан фалангга эканлигини, сўнгра бу суяклар кўшилиб грифил суяклар ҳосил қилишини Северцов қайд қилди. Одам эмбриогенезида эпителий тўқимаси олдин бир қаватли, кейин икки қаватли, кейин уч қаватли бўлади. Унинг устки қават хужайраларининг ядроси йўқолиб, шохсимон модда билан сингишиб кетади.

Денгиз шайтони деб аталувчи балиқлар кўкрак сузгич қаноти индивидуал ривожланишда икки марта ўз ҳолатини ўзгартиради. Ривожланишнинг биринчи босқичида улар кўкрак сузгич қанотининг акуласимон балиқларникига ўхшаш горизонтал ҳолати намоён бўлади, кейинги ривожланишда кўкрак сузгич қаноти яна горизонтал ҳолатга ўтади, лекин унинг учи орқага қайтган бўлади.



Ўсимликлардан палмалар баргининг ривожланишида анаболияни кўриш мумкин. Жумладан, палма барглари куртак ҳолида яхлит пластинка шаклида бўлади. Онтогенетик ривожланишнинг кейинги даврида барглар бўлақларга бўлиниб, патсимон ёки елпигичсимон шаклга киради.

**2. Девиация ёки эмбрионал ривожланиш ўрта даврларининг ўзгариши.** Онтогенезда органлар ривожланишининг ўрта босқичларида содир бўладиган ўзгаришлар девиация (лотинча девиатио – ўрта) дейилади. Бунда антогенезнинг ўрта даврларидан бошлаб, органларнинг эмбрионал ривожланиши олдинги аجدодларининг шу органлари ривожланишига нисбатан бир мунча ўзгарган йўналишда боради. Масалан, акула ва рептилияларни тангачаларининг ҳосил бўлиши эмбрион ривожланиши даврида остки эпидермиснинг қалинлашиши, унинг остида бириктирувчи тўқима тўпланиши ҳисобига рўй беради. Акуласимон балиқларда эпидермис хужайралари ва унинг ичида тўпланган бириктирувчи тўқима хужайралари ташқарига тешиб чиқиб қиррали ёки учи ўткир тангачалар ҳосил қилади. Кейинчалик тангачанинг устки қисми суяк (эмаль) билан қопланади. Рептилияларда эса тангачанинг дастлабки ривожланиши балиқларнинг плакоид тангачалари дастлабки ривожланишига ўхшаб кетади. Бирок рептилияларда тангачаларнинг ривожланиши кейинчалик балиқлар плакоид тангачаларининг ривожланишидан фарқ қила бошлайди. Бу фарқ эпидермис қисм аста-секин шох моддасини сингдириб, тангачага айланишидан иборат. Рептилияларнинг баъзи турларида шох моддадан иборат тангачалар остида суяк жойлашади. Улар тери суяклари тарикасида ҳосил бўлади. Шундай қилиб, девиация усулида онтогенезда филогенетик белгилар фақат ўрта босқичларида такрорланади.

**3. Архаллаксис ёки эмбрионал ривожланиш дастлабки даврларининг ўзгариши.** Морфогенезнинг дастлабки босқичида рўй берадиган ўзгаришлар архаллаксис (грекча архе – бошлангич, аллахис – алмашиниш) дейилади. Бунда орган тамомила янгиланади ва унинг ривожланиши аجدодлариникига нисбатан тамомила ўзгарган йўналишда боради. Демак, архаллаксисда фақат органнинг асоси пайдо бўлганда рекапитуляцияга учрайди. Унинг кейинги ривожланиши эса аجدодларига нисбатан бошқача йўналишда боради. Масалан, илонлардаги умуртқалар, баъзи балиқларнинг сузгич канотларидаги шўълалар, тишли китлардаги тишлар сони, сут эмизувчиларнинг жуни архаллаксисдир. Бу ходиса ўсимликларда ҳам учрайди. Масалан, икки паллали муртакдан бир паллали муртак ривожланган, мураккаб баргдаги барглар сони ортган.

Органларнинг ривожланиши йўналишини ўзгартира оладиган филэмбриогенез билан бир қаторда, организм ривожланишидаги белги ва органларнинг тамомила йўқолиш ҳолатлари ҳам учрайди. А.Н.Северцов буларни салбий анаболиялар, архаллаксислар ва девиациялар деб атаган. У салбий филэмбриогенезнинг 2 турини фарқлаган.

1. Эмбрион ривожланишининг дастлабки босқичида маълум орган қисқаради ёки унинг тузилиши соддалашиб, вояга етган ҳайвонларда ўз функциясини йўқотади ва рудимент ҳолда сақланиб қолади.

2. Эмбрион ривожланиши даврида маълум орган асоси нормал вужудга келади, бироқ ривожланишнинг кейинги босқичида кичрайиб, редукцияга учрайди ва вояга етган организмларда бутунлай йўқолиб кетади.

Умуман, Северцовнинг филэмбриогенез назарияси онтогенез билан филогенезнинг ўзаро боғлиқлигини очиб беради. Унинг ва издошларининг бу соҳадаги ишлари (А.В.Северцов, А.В.Яблоков, Л.П.Татаринов, И.И.Шмальгаузен ва бошқалар) дан кейин ҳам биогенетик қонунга оид танқидлар тўхтамади. Бундай салбий фикрлар палеонтолог Ш.Депере, зоолог А.А.Любищев, эмбриолог Д.Дьюор ва С.Г.Крижановский, физиолог И.А.Аршавский ва бошқалар томонидан айтилаверди. Жумладан, Д.Дьюор фикрича, эмбрион ривожланиши даврида дастлаб овқат ҳазм қилиш органлари огиз ва анал тешиги томондан ёпиқ бўлади. Бу қандайдир аждод белгиси эмас, чунки эволюция жараёнида овқат ҳазм қилиш системасининг кўр (ёпиқ) каналли босқичи йўқ. Отларнинг эволюция жараёнида латерал бармоги редукцияланиб, бир бармоқлиликка ўтганлиги онтогенезда такрорланмайди, яъни рекапитуляцияланмайди. Булар ҳам биогенетик қонунга зиддир. Биогенетик қонунни инкор этадиган далиллар солиштирма эмбриологик тадқиқотларда ҳам исботланган. Бир систематик (филум) гуруҳга кирадиган организмларда эмбрионнинг морфологик жиҳатдан юксак даражада бир-бирига ўхшаш бўлган босқичи **филотипик** босқич дейилади. Ҳар хил систематик (филум) гуруҳга кирадиган ҳайвонларда гомеозис генлар таъсирида гавда тузилишида фарқлар пайдо бўладиган босқич **зоотипик** босқич дейилади. Масалан, хордалилар нерв найи, нотохорда ва сомитлари ўхшаш бўлган босқични босиб ўтади. Бу босқич гомеозис генларнинг регионал ўхшашлигини ифодаладиган филотипик нуқта ҳисобланади. Ривожланиш генетикаси соҳасидаги тадқиқотларда аниқланишича, эмбриогенезнинг дастлабки босқичларида ҳар бир систематик гуруҳларга кирадиган ҳайвонларда кўплаб фарқлар кузатилади.

Умуман, МДҲ мамлакатлари адабиётларида биогенетик қонунга нисбатан ижобий фикр билдирилади. XX асрнинг 70-йилларидан бошлаб

ривожланган гарб мамлакатларининг эмбриология ва ривожланиш генетика-сига оид манбаларида эса биогенетик қонун умуман тилга олинмайди ёки танқид қилинади. Жумладан, Р.Рэфф ва Т.Кофманнинг “Эмбрионлар, генлар ва эволюция” (М.: Мир, 1986) китобида куйидагича ёзилган: “Биогенетик қонуннинг фожеали кучсиз томони, бу қонунни Ламаркнинг ирсиятга оид назариясига тобелигидир. Вояга етган организмларда янги эволюцион босқичга аждодларида бўлмаган янги белги пайдо бўлиши билан эришилади. Бир минг тўққиз юзинчи йиллар остонасида генетиканинг иккинчи марта очилиши ва ривожланиши шуни кўрсатдики, биогенетик қонуннинг мазмуни фақат хом хаёлдан иборат... Морфология ва морфологик адаптация нафақат жинсий вояга етган организмларда, балки онтогенезнинг барча босқичларида ҳам муҳим аҳамиятга эга эканлигининг аниқланиши биогенетик қонунга охириги зарба бўлди. Ривожланаётган организмнинг морфологик белгилари вояга етган организмга нисбатан кўпроқ аҳамиятга эга эканлигининг аниқланиши эволюциянинг Геккель модели билан келиша олмайди. Генетика қонуниятлари, эмбрион хужайраларининг табақаланиши ва ривожланишнинг барча босқичларида морфологик белгиларнинг муҳимлигининг умумий йигиндиси рекапитуляция назариясига нуқта қўйди”. Бундай танқидий фикрларга қарамай, ҳозирча индивидуал ва тарихий ривожланиш чамбарчас боғлиқлигига шубҳа билан қарашга бизда асослар йўқ. Бу боғлиқлик нимадан иборат? Индивидуал ва эволюцион ривожланиш битта материалга-ДНКга асосланади. Шунинг учун ҳам улар умумий қонуниятга бўйсунishi керак. Тахминларга кўра, филогенез йўналтирилмаган, мақсадсиз, тасодифий, йўналтирилмаган кичик мутациялар оқибатида содир бўлади. Буларнинг барчаси индивидуал ривожланишда янги белгилар пайдо бўлиши билан ўз ифодасини топади.

**Идиоадаптация ёки қисман (хусусий) мосланиш.** Идиоадаптация хусусий, қисман мосланиш пайдо бўлишидан иборат. Лекин бу ўзгаришлар организм тузилишини ва ҳаёт фаолиятини аждодларига нисбатан юқорига кўтармайди ёки паст даражада туширмайди. Идиоадаптация йўли билан пайдо бўладиган ўзгаришлар организм учун иккинчи даражали аҳамиятга эга. Идиоадаптациядан кейин организм ўз аждодлари билан эволюцион жиҳатдан бир қаторда турса ҳам, улар муҳит шароитларига яхши мослашади. Масалан, тошбакалар рептилияларнинг энг қадимги вакиллари бўлиб, катилозаврлардан келиб чиққан ва Пермь даврига келиб ҳаёт шароитининг ўзгариши, яъни яшаш учун кураш, табиий танланиш туфайли остки ва устки қалқонлари ҳосил бўлган. Эволюция жараёнида улар ҳар хил гуруҳларни пайдо қилган. Жумладан, курукликда, ботқоқликда, чучук

сувларда яшовчи тошбақалар косасининг ранги, қалинлиги, озикланиши каби белгилари билан фарқланади. Аммо бу белгилар уларни бошқа рептилиялардан тузилиши жиҳатдан устун бўлишига имкон бермаган, яъни улар эволюция жиҳатдан бир поғонада туради.

Ихтисослашиш идиоадаптациянинг энг хусусий формаси ҳисобланади. Ихтисослашган организмлар муҳитнинг жуда тор доирасида яшайди. Бу шароитда бошқа ҳайвонлар билан рақобатлаша олмаганлиги учун улар янги шароитга мослашиб ҳозирча яшаб қолган.

Идиоадаптация ўсимликларда ҳам учрайди. Масалан, четдан чангланиш, уруг, меваларнинг тарқалишига имкон берадиган турли мосламалар ҳам идиоадаптациядир.

**Ценогенез ёки эмбрионал мосланиш.** Ценогенез эмбрион ёки личинкалик даврида пайдо бўладиган мосламаларни ўз ичига олади (лотинча цено – янги, генезис – келиб чиқиш). Тухум хужайрани ва эмбрионни кимёвий ҳамда механик таъсирлардан ҳимоя қилувчи парда ёки микроблардан сақловчи оҳакли қобик, тухумдаги сариклик, қушлар ва сут эмизувчиларда эмбрионнинг тебраниш ва зарбалардан сақловчи амнион, сут эмизувчиларда эмбрион нафас олишига ёрдам берадиган аллантоис ва йўлдош ценогенетик мослама ҳисобланади. Ценогенез ҳар хил бўлади. Жумладан, тухум ва личинканинг ҳимоя ранги, уларнинг озикланишини таъминлайдиган сариклик, уни адсорбция қиладиган қон томирлар, уларнинг нафас олишига ёрдам берадиган аллантоис ва бошқа мосламалар шулар жумласидандир. Ҳайвонот оламида бундай мосламалар постэмбрионал давр (онтогенез)да кераксиз бўлганлиги учун редукцияга учрайди.

Ценогенезнинг биологик аҳамияти муҳим бўлиб, организмлар индивидуал ривожланишида бирмунча хавфли ҳисобланган эмбрион ва личинкалик даврларининг ҳавфсиз ўтишини таъминлайди. Бу эса ўз навбатида биологик прогрессга олиб келади.

**Онтогенез эволюцияси.** Ҳар бир организмнинг онтогенези жинсий хужайраларда мавжуд бўлган ирсий ахборотнинг рўёбга чиқишидан иборат. Тирик табиатда индивидуал ривожланишнинг кўринишлари ҳар хил бўлади. Микроорганизмлар, замбуруглар, ўсимликлар ва ҳайвонларнинг турли вакилларида онтогенез жараёни ҳар хил бўлади.

Микроорганизмлар онтогенези бир хужайра доирасида амалга ошиб, хужайра бўлинишидан қиз хужайраларнинг профазасигача бўлган босқичларни ўз ичига олади. Кўп хужайрали организмлар пайдо бўлиши билан онтогенез шакл жиҳатдан мураккаблашиб, вақт жиҳатдан узайган.

Айрим ҳолларда онтогенез ирсий ахборотнинг рўёбга чиқиши орқали соддалашиш томонга борган.

Содда ҳайвонлар, замбуруглар, кўплаб ўсимликлар мураккаб ҳаёт цикли билан характерланади. Айрим ўсимликлар, масалан, мохлар, папоротниклар онтогенезида жинсий ва жинсиз бўгинлар, гаплоид ва диплоид фазалар навбатлашиб туради.

Насл қолдириш учун ривожланишнинг ҳар хил фазалари чекланган имкониятларга эга. Шу сабабли онтогенезда насллар галланиши организмларнинг кўпайиши учун ягона мосланиш деб тушунилиши лозим. Шу нуқтаи назардан олганда, кейинги эволюцион ривожланишда гаметофитнинг редукцияланиши ҳисобига урчишнинг соддалашиши тасодифий ҳол эмас. Ҳаёт циклининг соддалашиши онтогенездаги барча жараёнларнинг сифат жиҳатдан ўзгаришига олиб келади. Ривожланишининг гаплоид фазадан диплоид фазага, метоморфоздан (хашаротларда) тўғри ривожланишга ўтиши (умуртқалиларнинг юксак вакилларида) ана шундай сифат ўзгаришлардир. Метаморфозсиз ривожланишда янги тугилган бола ота-она организмнинг ҳамма белгиларини ўзида ифодалайди, фақат гавданинг кичиклиги билан ундан фарқ қилади. Метоморфозли ривожланишда эса бир неча морфозларни босиб ўтгандан кейин ота-онасига ўхшайди. Масалан, хашаротларда тухум, личинка, гумбак босқичларини босиб ўтгандан кейин ота-онасига ўхшайди. Шунинг учун ҳам метаморфозли ривожланишдан метаморфозсиз ривожланишга ўтиш Ердаги эволюцион жараённинг энг сўнги оқибат-ларининг муҳимларидан бири деб ҳисобланиши лозим.

Ҳар хил систематик груҳларга мансуб организмларда онтогенезнинг дифференциалланиш кўлами бир-биридан фарқ қилади. Вируслар ва фаглар мустақил онтогенезга эга эмас. Чунки уларнинг ҳаётини ўсимликлар ва ҳайвонлар ҳаётисиз тасаввур этиб бўлмайди. Шунингдек, трематодлар, цестодлар ва нематодлар каби паразит ҳайвонлар ривожланиш цикли ҳам оралик ва доимий хўжайин ҳаёти билан боғлиқ. Бу эса вируслар, бактериялар ва паразит чувалчанглар қадимги, эволюцион жиҳатдан дастлаб пайдо бўлган организмлар эканлигидан далолат беради.

Бир хўжайрали организмларнинг онтогенези жуда содда бўлади. Ўсимликлар онтогенезининг дифференциалланиши чўзилган бўлиб, эмбрионнинг ривожланиш давлари билан чекланмайди ва бутун онтогенез давомида генетик дастур амалга ошади. Бу билан ўсимликлар онтогенези ҳайвонлар онтогенезидан тубдан фарқ қилади. Ҳайвонларда дифференциалланиш ва органлар ҳосил бўлиши жараёни, асосан эмбрионал даврга тўғри келади. Дифференциалланиш асосан онтогенезнинг эрта давларида жадал

суръатлар билан боради. Организмларнинг ҳар қандай адаптацияси онтогенетик дифференциалланиш ва адаптация билан узвий боғлиқ бўлади. Чунки бу даврдаги дифференциалланиш организмлар тургунлигини оширади.

Онтогенез эволюциясида жинсий жараён ва у билан боғлиқ диплоидлик ҳамда гетерозиготаликнинг вужудга келиши муҳимдир. Бу ҳолат кўп жиҳатдан онтогенез муддатининг узайишини, гавданинг такомиллашишини белгилаб беради. Онтогенез эволюциясида организмнинг тузилиши ва функционал бир бутунлиги вужудга келган. Шунинг учун ҳам бир бластомер иккинчи бир бластомер билан муносабатда бўлгандагина организмнинг бир бутунлиги сақланади. Маълум бўлишича, индивидуал ривожланишнинг дастлабки босқичида ажратиб олиниб, сунъий шароитда ўстирилган ҳар қандай бластомер янги организм пайдо қилмайди. Ривожланаётган эмбрионнинг бир қисмининг иккинчи қисмига таъсири индукция деб аталади. Органлар орасидаги шундай боғланишлар турли шаклларда рўй беради. Улар геном, морфогенетик ва эрганмик корреляциялардан иборат бўлади.

Индивидуал ривожланишда генларнинг ўзаро таъсири, бириккан ҳолда ирсийланишни асосланган корреляциялари геном корреляциялар дейилади. Масалан, турмон каптарлари тумшугининг калталиги билан оёқларидаги патлар коррелятив ривожланган. Геном корреляциясида кўп белгиларнинг бириккан ҳолда ирсийланиши мосланиш билан бевосита боғлиқ бўлмаган белгиларнинг ҳам ривожланишига имкон беради.

Морфогенетик корреляциялар эмбриогенезнинг дифференциалланиш даврида турли хужайра ва қисмларнинг ўзаро таъсири принципига асосланади. Масалан, Г.Шпеман тажрибаларида тритон эмбрионининг гастурляция босқичида 2 та қисмининг жойи алмаштирилиб кўйилган. Биринчи тажрибада нормал ривожланишда нерв найини ҳосил қилувчи медуляр пластинканинг бир бўлаги тери ҳосил қилувчи энтодермага кўчириб ўтказилган. Иккинчи тажрибада бунинг тескарисини кўчирилган. Биринчи тажрибада ўтказилган қисмдан тери эмас, нерв найи, иккинчи тажрибада эса тери ҳосил бўлган. Геном ва морфогенетик корреляциялар эрганмик корреляция томонидан функционал бошқарилади. Онтогенез эволюциясида хилма-хил бошқариш механизмларининг пайдо бўлиши индивидуал ривожланиш тургунлигини оширган. Индивидуал ривожланиш тургунлиги ташқи муҳитнинг ҳар хил омилларидан кўпроқ мустақил бўлишга имкон берган. Индивидуал ривожланишнинг нисбатан тургунлигининг пайдо бўлиш жараёни эволюцияда онтогенезнинг **автономизацияси** дейилади.

Онтогенез автономизацияси ҳар хил турларга кирадиган ҳайвонлар ва ўсимликлар ривожланишини бир хил шароитда солиштирганда намоён бўлади.

Атроф-муҳит ҳарорати кескин ўзгариб туришига қарамай, иссиққонли ҳайвонлар тана ҳароратининг тургунлигини сақлаши онтогенез автономизацияси натижасида мустаҳкамланади. Ташқи муҳит индивидуал ривожланишга тузатишлар киритса ҳам, унинг характери доим ирсий дастур билан белгиланади. Онтогенез автономизацияси эволюциянинг энг ёрқин йўналишларидан бири бўлса ҳам, у ирсий дастурни қайтадан қурадиган ўзгаришларни истисно қилмайди.

**Онтогенез босқичлари ва уларнинг эволюцияси.** Эволюция каби онтогенез ҳам тирик мавжудотларнинг маълум хоссасини ифодалайди. Кўп ҳужайрали организмларнинг онтогенези ривожланиш ва ўсишдан, яъни тузилишининг мураккаблашишидан ва ҳажмининг ортишидан иборат бўлади. Аммо онтогенезнинг эволюциядан фарқи шундаки, онтогенезда ривожланиш маълум дастур (генотип) асосида амалга ошади.

Организмлар тузилишининг бир қанча бўгинларида мураккаблашиш онтогенез эмас, балки эволюция натижаси ҳисобланади. Вояга етган ҳайвоннинг гавдаси қанча мураккаб тузилган бўлса, унинг онтогенези ҳам шунча мураккаб ва узоқ давом этади. Демак, онтогенезни бир томондан жинсий етилиш босқичигача йўналтирилган, нисбатан аниқ ифодаланган даврлардан, иккинчи томондан узлуксиз, давомли, генетик дастурланган жараёнлардан иборат деб тасаввур қилиш мумкин.

Онтогенез органлар даражасида талқин қилинса, давомли ривожланиш ҳамма органларда бир хил намоён бўлмаслигини кўриш мумкин. Масалан, думсиз амфибиялар метоморфозидида тери ҳосилалари кескин ўзгаради, жабра, дум йўқолади, овқат ҳазм қилиш, қайта ҳосил бўлган оёқлар, бош мия, юрак, ўпка ва бошқа органлар ривожланиши жуда секин боради. Онтогенезнинг турли даврлари фақат тузилиши билан эмас, балки экологияси билан ҳам фарқ қилади.

Агар ҳар қандай мосланиш эволюция натижаси деб ҳисобланса, у ҳолда онтогенезнинг ҳар бир босқичи мустақил эволюцияга учраган. Чунки онтогенезнинг у ёки бу босқичи муҳит шароитларига қанчалик мосланганлигига қараб организмнинг яшаб қолиши, жинсий етилишгача бўлган даврни босиб ўтиши ва насл қолдириш имконияти вужудга келган. Организмнинг нобуд бўлиши онтогенезнинг ҳар бир босқичида рўй бериши мумкинлиги эътиборга олинса, у ҳолда бу босқичда муҳит шароитига бўлган мослашиш сақланиб қолган деб айтиш мумкин (22-расм).

Эволюция жараёнида онтогенезнинг бир босқичи ўзига хос муҳит шароитига мослашса, организмнинг тузилиши ўзгаради ва бу босқичнинг мувофиқлашишини таъминловчи белгилар янгиланади. Бундай ҳолатда онтогенезнинг бошқа босқичлари ўзгармаган ҳолатда ҳам турли босқичлар орасидаги фарқ ортиб боради. Дивергенция ортган сари бир босқичдан бошқасига ўтиш мураккаблашиб боради ва натижада ривожланишнинг бир йўналишидан иккинчисига борадиган оралик метоморфозли босқич зарурлигини тақозо этади. Шунга кўра, эволюция жараёнида ҳайвонларнинг ривожланиши метаморфоз орқали содир бўлиши таркиб топган. Бу ҳодиса тўлиқ ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротларда айниқса яққол кўринади. Ҳашаротларнинг метоморфозли босқичида личинка давридаги органлар қайта қурилиб, улар ўрнига имагинал дисклардан қисқа муддатда янги органлар ривожланади. Бундай органларнинг қайта қурилиши даврида кўплаб организмларнинг нобуд бўлиши табиий ҳолатдир. Шунга кўра, метаморфоз даври ташқи муҳитнинг ноқулай шароитидан қалин қават ёки махсус пилла билан ҳимояланган даврдир.

Агар организмнинг личинка ва имаго даврлари бир хил экологик шароитда ўтса, у ҳолда ривожланиш метоморфозсиз тузилишнинг аста-секин таркиб топиши билан ифодаланади. Демак, личинка ноқулай шароитни енгиш учун пайдо бўлган эволюцион мослама деб қабул қилиниши керак.

Мослашишнинг алмашилиши билан боғлиқ бўлган онтогенез босқичлари метаморфознинг туғилиш босқичлари деб аталади. Чунки бу босқичнинг бир мунча ўзгариши, ўлимнинг ортиши билан боғлиқ бўлади. Ўлимни камайтиришнинг энг қулай йўли метоморфозни тезлаштириш ёки соддалаштиришдан иборатдир.



**22-расм. Онтогенез даврлари**

Метаморфознинг соддалашиши онтогенезнинг соддалашувига олиб келадиган йўналиш ҳисобланади. Умurtқасизлар билан умurtқалиларда



метаморфознинг соддалашуви органлар ва тўқималарнинг қайта қурилишига гормонлар таъсири ортиши туфайли амалга ошади.

Метаморфознинг бошқарилишида икки омил таъсирининг мустақил бўлиши, унинг тезлашиши сабаб бўлган. Масалан, амфибияларда қалқонсимон без тироксин гормонининг қонда маълум миқдорга етиши туфайли метаморфоз юз беради. Метаморфозда организмлар ўзгаришининг олдини олишнинг яна бир йўналиши унинг онтогенездан тушиб қолишидир. Бу жинсий етилишнинг онтогенезнинг олдинги босқичларига, айниқса личинка ҳолатига кўчишида кўзга ташланади. Онтогенез эволюцияси маълум бир йўналишда ўтса, биринчидан, метаморфоз босқичи қисқаради, иккинчидан, насл қолдиришга лаёқатли организм кейинги ривожланиш учун зарур энергияни талаб қилган ҳолда ривожланади.

**Онтогенез эмбрионизацияси ва дезэмбрионизацияси.** Метаморфознинг йўқолиши у ташқи муҳитда эмас, балки махсус тухум қобиклари ичида ўтса, бу йўқолиш эмбрион ривожланишини насл қолдириш учун қайгуришининг чўзилиши орқали амалга ошади. Бу ҳодисани А.А.Захваткин ривожланиш **эмбрионизацияси** деб номлайди. Бундай йўналиш ҳайвон ва ўсимликларнинг барча гуруҳларида кузатилади. Личинка ҳолатидаги ривожланишдан қобикқа ўралган йирик тухум қўйишга ўтиш (рептилиялар ва қушларда), эмбриони она қорнида ривожланиб, тирик бола туғишга ўтиш (сут эмизувчиларда) эмбрионизацияга яққол мисолдир. Онтогенез даврлари канча кўп тухум қобиги ичида ўтиб, ташқи муҳитдан ҳимояланган бўлса, унда эмбрион босқичлари мураккаблиги шунча камайган бўлади. Бундай шароитда ҳаракатланиб ҳаёт кечирувчи личинкалардаги мосланишлар йўқолади ҳамда вояга етган организмларда ҳаракатланиш муҳим аҳамият касб этади. Личинка ҳолатидан тухум ичида ривожланишга ўтиш узок муддатли ривожланиш учун зарур озуқалар захирасининг тухумда кўп бўлишини талаб этади. Жумладан, онтогенез эмбрионизацияси тухумда озик модданинг кўп бўлиши билан боғлиқдир. Бу ҳодисаларга экологик нуқтаи назардан ёндашилса, у ҳолда мустақил озикланишдан тайёр озуқа билан озикланишга ўтиши (рептилиялар, қушларда) ёки паразитлик билан озикланишга (сут эмизувчиларда эмбрионнинг тўлиқ она организми ҳисобидан озикланиши) ўтиши кузатилади. Янги муҳит шароитига яшашга ўтган эмбрион ривожланишининг дастлабки даврдан бошлаб бундай шароитга мослашиши зарур. Шунга кўра, хашаротлар ва юксак умуртқалиларда тухум эмбриогенезининг дастлабки даврларидаёқ ҳақиқий эмбрионал ва экстраэмбрионал қисмларга ажралиши рўй берган. Кейингилардаги эмбрионал мосланишлар – иккиламчи муртақ пардалар

(амнион, аллантоис, хорион) ривожланади ва улар орқали моддалар алмашинуви амалга ошади. Жумладан, бу муртак пардалари махсус эмбриоадаптация бўлиб, у эмбриогенезнинг нормал ўтишини таъминлайди.

Захваткин фикрича, эмбрионизация онтогенезнинг бошлангич босқичларининг тўғрилигини сақлайди. Чунки улар ташқи муҳитдан муҳофаза қилинганлиги сабабли муҳим эволюцион ўзгаришларга учрамайди. Бу умумий қонуният ҳисобланади. Ҳимояланиш онтогенезнинг жинсий етилишга йўналтирилган жараёнларнинг такомиллашувига ёки соддалашувига, эмбрионизация эса онтогенезнинг қисқаришига ва бола туғишнинг бошқарилишига имкон беради.

Табиий танланиш генотипни ва у орқали индивидуал ривожланиш дастурини, яъни фенотипни танлайди. Жумладан, онтогенез жараёни унинг ҳар бир босқичи муҳитга мослашганлиги ва натижада организмнинг шахсий ривожи таъминланганлиги билан характерланади.

Онтогенез эмбрионизацияси дейилганда, эволюция жараёнида организм ривожланишининг маълум босқичлари она организмда махсус пўстлокда (уруг ёки тухумда) ўтишига мосланиши тушунилади. Эмбрионал ривожланиш эволюция жараёнида пайдо бўлган мосланиш ҳисобланади. Бу жараёнда маълум гуруҳ организмларнинг эмбрионал ривожланиши она организмда, бир гуруҳида эса маълум қисми ташқи муҳитда ўтади.

Эмбрионизацияни ҳайвонлар эмбрионал ривожланишининг ҳар хил типлари эволюциясида кўриш мумкин. Бирламчи личинкали ривожланиш майда тухум кўювчи, сариклик моддаси кам бўлган ҳайвонлар ривожланишида учраб, бу эволюция жараёнида пайдо бўлган бошлангич ривожланиш ҳисобланади. Бу ҳолат булутлар, ковакичлилар, полихетлар, қисқичбақасимонлар, суякли балиқлар ва амфибияларга хосдир. Бу ҳайвонларнинг личинкаси эркин бўлиб, мустақил яшай олади.

Йирик тухум кўйишга ўтган ҳайвонлар тухумида сариклик моддаси кўп бўлганлиги учун улар личинкасиз ривожланади. Масалан, бошоёкли моллюскалар, акулалар, миксиналар, баъзи амфибиялар, рептилиялар, қушлар, тухум кўювчи сут эмизувчилар шундай йўл билан ривожланади. Личинкасиз ривожланишда эмбрион узок вақт тухум пўсти билан ҳимояланиб, тухумдаги сариклик моддаси билан озикланиб яшайди. Умуртқалиларнинг курукликда яшашга мосланишида личинкасиз ривожланиш муҳим аҳамиятга эга.

Рептилиялар ва қушларда амфибияларга нисбатан онтогенез эмбрионизацияси курукликда яшашга мослашган ва эмбрион ривожланиши учун тухумда қулай шароит мавжуд. Амнион, сариклик моддаси, аллантоис,

хорион ва бошқа провизор органлар эмбрионнинг курукликда ривожланишига ва тугилгандан кейин мустақил ҳаёт кечиришига имкон беради.

Эмбрион бошқа организмда (паразит тухуми) ёки бошқа она организмда ривожланса, тухум кичрайиб иккиламчи личинкали ривожланиш пайдо бўлади. Масалан, зулуклар, ёмгир чувалчанги, қўнгизлар, чаёнлар, халтали сут эмизувчиларда шундай бўлади. Иккиламчи личинкали ривожланиш эркин личинкаликдан озикланиш ва яшаш муҳити билан фарқ қилади.

Гулли ўсимликлар паразитларида эмбрионнинг ўзига хос редукцияланиши **дезэмбрионизация** деб аталади. Айрим паразитлар жуда оз ўсимликларнинг хужайрасида мослашганлиги учун эмбрион хўжайин организмга кириш ва миграция қилиш вазифаларини бажаради.

Эмбрионизациянинг муҳим томони эмбрионнинг керакли озуқа билан таъминланиши ва тез ривожланишига ёрдам беради. Эмбрионизациянинг кучайиши туфайли тухум сони камайиб, эмбрионнинг яшаб, тирик бола туғилиши ва сут билан боқишига олиб келади. Эмбрионал ривожланиш кичик мутациялар эффектини камайтиради. Агар мутация эффекти кучли бўлса, эмбрионни ўлимга олиб келади.

**Фетализация.** Фетализация дейилганда, организмнинг эмбрион даврида маълум органлар системаси ривожланишининг секинлашиши натижасида вояга етган организмларда шу органларни эмбрионал ҳолатда сақланиб қолиши тушунилади. Масалан, тогайли баликларда, тўгарак огизлиларда, амфибияларда эмбрионал тогайнинг сақланиб қолиши фетализациядир. К.Лоренц фикрича, хулқ-атвор фетализацияси ҳайвонларни одам томонидан ўргатилишига имкон беради. Онтогенезнинг дастлабки босқичларида етуклик белгиларининг пайдо бўлиши **адультизация** дейилади. Адультизация лотинча “вояга етган” деган маънони билдиради. Масалан, куракоёқлиларнинг эмбрион ривожланиши даврида эшитиш суякларининг ниҳоятда тез ҳосил бўлиши адультизация хисобланади.

**Назарий биология ҳақида.** Биология фанларининг, жумладан индивидуал ривожланиш биологиясининг кўплаб назарий муаммоларини солиштирадиган назария ёки фан ҳозирча шакллантирилмаган. Масалан, назарий физика каби назарий биология фани ҳозирча йўқ ёки фан сифатида шаклланмаган. Назарий биологиянинг асоси дастлаб Ч.Дарвиннинг эволюция назариясида, Г.Менделнинг гаметалар софлиги қонунида ўз ифодасини топган. Назарий биология XIX асрдан буён умумий биология номи билан аталиб, бу соҳада бир қанча фундаментал асарлар яратилган. Бу

асарлар биологиянинг назарий асосларини маълум даражада умумлаштирилган ҳолда ифодалаб келмоқда. Назарий биологиянинг ҳозиргача йўқлиги ёки шаклланмаганлигининг асосий сабаби, назарий физикада XVIII асрдан буён мавжуд бўлган ва ҳозиргача такомиллаштирилиб борилаётган принциплар каби назарий биологиянинг табиий-тарихий биологик принципларининг йўқлиги ёки илмий-назарий жиҳатдан асосланиб, ишлаб чиқилмаганлиги-дадир. Н.В.Тимофеев-Ресовский (1984) физика, математика, биология фанлари ютуқларига асосланиб назарий биологиянинг иккита принципини асослаб берди.

**1. Табиий танланиш принципи.** Табиий танланиш дейилганда, эволюция жараёнида организм учун фойдали индивидуал белгиларнинг сақланиб, кўпайиб бориши, зарарли белгиларнинг йўқолиши тушунилади. Агар табиий танланиш содир бўлмаса, яъни ҳар хил ноқулай шароитларга яшаб кета оладиган организмларни табиатнинг ўзи танлаб олмаса, тирик организмлар яшай олмасди. Шунинг учун табиий танланиш эскирди, уни бошқа бирор тушунча билан ёки назария билан алмаштириш керак деган фикр мулоҳазаларга ҳозирча қўшилиб бўлмайди. Назарий биология табиий танланиш қоидаларига, организмнинг танланиш босимига бардош беришига ва шулар асосида организм учун зарур бўлган белгилар пайдо бўлишига асосланиши лозим.

**2. Конвариант репликация ёки тирик организмлар ирсий ахборотининг наслдан-наслга ўтиш принципи.** М.Дельбрюк, П.Драк мулоҳазалари, Н.К.Кольцовнинг хромосомалар ва генларнинг физик-кимёвий моделига кўра, кўпайиш натижасида молекулалардан хужайрагача репликация жараёни содир бўлиб, ирсий ва бошқа ахборотлар тўпланadi, сақланади ва наслдан-наслга ўтказилади. Кристалл молекулалари репликация туфайли ўсади, тирик организмлар кўпайишини эса редупликация деб атаса тўғри бўлади. Бу ҳодисалар органик олам оддийдан мураккабга борган сари такомиллашиб боради. Буни ахборот тўплаш даражасидан билиш мумкин. Бунга умуртқали ҳайвонларнинг мураккаблашиш эволюцияси натижасида генетик ахборотнинг изчиллик билан орта бориши мисол бўлади. Жумладан, сут эмизувчилар ДНКси микдорига нисбатан дастлабки хордалилар геномида ДНК 6%, бош скелетсизларда 17%, тўғарак оғизлиларда 38%, бақалар ва тошбақаларнинг баъзи турларида 80% ўхшашлик бор. Тузилишининг такомиллашганлиги ота-она организмлардан олинган шартсиз рефлекс, шунингдек, шахсий ривожланган шартли рефлекс туфайли ҳосил бўлган ҳатти-ҳаракатларда

намоён бўлади. Бу барча ҳайвонларда, шунингдек юксак сўт эмизувчиларда, айниқса, йиртқичларда жуда яхши ривожланган.

Н.В.Тимофеев-Ресовский (1984) кўплаб илмий далилларга асосланиб назарий биологиянинг **учинчи табиий-тарихий биологик принципини** ҳам айтган эди. Бу принципни **прогрессив эволюция** деб номлади. Унга кўра, табиий танланиш узок вақт давом этганда прогрессив эволюция содир бўладими? Бу муаммони ҳал қилишда олимлар математик биология усулларидан фойдаланишлари зарур бўлса керак деб ҳисоблашмоқда.

**Назарий биологиянинг тўртинчи принципи системалилик бўлиб**, системалилик организмнинг тузилиши ва функциясининг мураккаблик ва интеграция даражасини ифодалайди. Организм, тўқима ва органлар табақаланишининг ортиб бориши, кўп томонлама ҳаётий функциялар билан таъминланиши, гомологик органлар олигомеризацияси шулар жумласига киради.

**Энергетик принцип** ҳам бир бутун организм ва унинг қисмлари функциясининг самарадорлиги энергия иқтисод қилиниши ва сарфланиши даражаси билан ифодаланади. Масалан, бир хил миқдордаги озик истеъмол қилиб кўп энергия оладиган организм такомиллашган ҳисобланади. Бу ферментлар сифати, калорияга бой озик моддалар истеъмол қилиш, атроф-муҳитга кам иссиқлик ажратиш билан ифодаланади.

Шундай қилиб, назарий биологиянинг принциплари ҳозирча тўлиқ ишлаб чиқилмаганлиги туфайли бу фан ҳали шаклланмаган. Келажакда назарий биологиянинг принциплари чуқурроқ таҳлил қилиниб, предмети ва асосий мавзулари аниқланиши лозим. Бунда назарий биологиянинг асосий мавзулари биологиянинг барча соҳалари учун умумий назарий асос бўлиши инобатга олинishi керак.

### **2.3. Ривожланиш цикли ҳақида**

**Ривожланиш цикли тарихи.** Ҳайвон ва ўсимликларнинг ривожланиш цикли ва метаморфозини дастлаб қадимги хитойликлар ўрганган (О.М.Иванова-Казас, 1995). Жумладан, ипакчиликнинг ривожланиши билан тут ипак қуртининг ривожланиши босқичлардан иборатлигини хитойликлар яхши билганлар. Аристотел ҳам чувалчангсимон личинка маълум ўлчамга етганидан кейин ривожланишининг охирига етказишидан олдин вақтинчалик яна тухум шаклига (яъни гумбакка) айланади деган эди. Европаликлар ривожланиш цикли ва метаморфозни XVII асрда қайта кашф этдилар. Свамердам (1737) бу жараёнларни ўлим ва тириклик белгиси деб қабул қилади. Европаликлар гумбакда имаго барча органларининг

куртаклари кичиклаштирилган ҳолда жойлаштирилганлигини преформизм назариясини исботлашда фойдаланганлар. Безгак плазмодияси ва у келтириб чиқарадиган касаллик эрамиздан 3000 йиллар олдин мисрликларга маълум бўлсада, унинг ривожланиш цикли 1950-йилларда аниқланди.

А.А.Захваткин (1953) иккита: онтогенез ва ривожланиш циклини бир хил ёки бир хил маънога эга тушунчалар деб, уларни бир-бирига тенглаштиради. Кўпчилик ҳолларда бу тўғри, аммо баъзан бу қонуниятдан четга чиқиш ҳолатлари ҳам учрайди. Масалан, гидроидлар, мохсимонлар, папоротниклар ва бошқаларнинг ривожланиш циклида жинсий ва жинсиз кўпайишнинг тўғри галланиши содир бўлади. Бундай ҳолатда онтогенез ва ривожланиш циклини бир-бирига тенглаштириб бўлмайди. Бунда битта тўлиқ ривожланиш циклида иккита онтогенез, битта тўлиқ онтогенезда иккита ривожланиш циклини учратиш мумкин. Кўплаб содда ҳайвонларда жинсий кўпайиш абиотик омилларнинг салбий таъсири натижасида содир бўлади. Бундай шароитда генлар перекомбинацияси танланишга мослашиш учун материал тайёрлаб беради. Ўзгармас, қулай шароитда содда ҳайвонлар кўп сонда узок вақт цитотомия йўли билан жинсиз кўпаяди. Бундай мослашган шароитда генотип ўзгармасдан индивидлар сонининг ошиб боришини таъминлайди.

О.М.Иванова-Казас (1995) фикрича, “Metazoa ривожланиш цикли оддий ҳолатда зиготадан бошланиб ўлим билан тугайди, аммо шу ораликда вояга етган индивид янги циклни бошлаб берадиган жинсий хужайраларни ҳосил қилади. Бундай ривожланиш цикли мазмун жиҳатдан онтогенезни синоними ҳисобланади”. Г.Егерстен (1972) ҳам тубан Metazoa пелаго-бентос цикли ҳақида фикр юритганда шу ҳолатни назарда тутган.

Кўп хужайрали организмларда онтогенез ва ривожланиш циклининг дастлабки босқичи зигота эмас, балки жинсий хужайралар етилишининг бошланиши ҳисобланади (Б.Л.Астауров, 1964). Онтогенез ва ривожланиш циклининг охириги босқичини эмбриологлар ва морфологлар жинсий етилиш даври деб ҳисоблайдилар. Чунки бу даврда тўқима ва органларнинг шаклланиши яқунланади. Физиологлар ва тибийёт вакиллари онтогенез ва ривожланиш циклининг охириги босқичи ўлим десалар, голландиялик эмбриолог П.Шмидт зиготадан зиготагача, вояга етган организмдан вояга етган организмгача бўлган ораликни ривожланиш цикли деб атади. Агар онтогенез термини остида организмларнинг ҳаёт цикли тушунилса, унда онтогенез бир-биридан фарқ қиладиган даврлардан иборатлигини қайд этиш керак. Онтогенезнинг ҳар хил босқичлари, ўз навбатида, бир неча даврлардан иборат. Масалан, умуртқали ҳайвонларнинг эмбрионал

босқичида зигота, морула, бластула, гастрюла, нейрула даврлари фарк қилинади. Бластулада эса 2, 4, 8, 16 ва хоқозо бастомерли даврлар фарқланади.

Шундай қилиб, қадимдан муҳим иқтисодий аҳамиятга эга бўлган ҳайвон ва ўсимликларнинг ривожланиш цикли ўрганилиб келинаётган бўлсада, тирик организмларнинг кўплаб турларини ривожланиш цикли ўрганилмаганлиги бу соҳада тарихий маълумотларни ҳозиргача тўлиқ шакллантириш имкониятини бермаяпти.

**Ривожланиш цикли қондасининг таҳлили.** Ривожланиш цикли давомийлиги бир авлод учун кетган вақт ва шу даврда содир бўлиши мумкин бўлган мажбурий тинчлик ҳамда диапауза билан аниқланади. Масалан, ўсимликларнинг бир йиллик, икки йиллик ва кўп йиллик ривожланиш цикли турларини фарқлаш мумкин. Ҳайвонларда эса тўғри ривожланиш орқали борадиган оддий ривожланиш цикли, метаморфоз ва авлодлар алмашинуви билан борадиган мураккаб ривожланиш цикллари фарқланади.

Шундан келиб чиқиб, **ривожланиш цикли дейилганда, маълум турга кирадиган янги индивидни ҳосил қиладиган жинсий хужайралар етилишидан ёки кўпайишнинг бошқа турининг бошланишидан, эмбрионал ва постэмбрионал босқичлардан кейин яна навбатдаги индивидни ҳосил қиладиган жинсий хужайралар етилишининг ёки кўпайишнинг бошқа турининг бошланишигача кетма-кет ўтадиган босқичлар йиғиндиси тушунилади.** Онтогенез эса жинсий хужайралар етилишидан табиий ўлимгача бўлган даврларни ўз ичига олади. Демак, бир индивид доирасида онтогенез ривожланиш циклига нисбатан узок давом этади. Ривожланиш (ҳаёт) циклининг узоклиги бир йил давомидаги авлодлар (генерация) сони ёки бир авлод учун ўтган баҳор (йиллар) сони билан аниқланади. Шунингдек, бу жараёнга мажбурий тинчлик ва диапаузалар ҳам киради. Ҳайвонларнинг ривожланиш цикли ҳар хил босқичлар ва кўпайиш турларининг аламадиниши билан ўтади.

Тур индивидлари ривожланиши жараёнида ҳар қандай иккита бир хил ривожланиш даврлари ўртасида циклик такрорланадиган даврлар йиғиндисини ҳам ривожланиш цикли деб қабул қилиш мумкин. Масалан, ота-она ва бола зиготалари, бластулалари, гастрюлалари ёки хашаротларда бир индивидини иккита: зигота, личинка, гумбак, имаго даврлари оралиги ҳам ривожланиш цикли ҳисобланади. Ривожланиш цикли таркибига ҳар хил кўпайиш турларини ўз ичига оладиган онтогенез йўналишлари, босқичлари ва даврлари ҳам киради. Кўпчилик умуртқасиз ҳайвонлар ривожланиш цикли жинсий ва жинсиз кўпайиш навбатлашуви билан ўтади. Ривожланиш

цикли даврида кўпайиш, тарқалиш, турли ноқулай шароитлардан ҳимояланиш каби турнинг сақланиб қолиниши ва таракқий этиши учун муҳим бўлган хусусиятлари амалга ошади. Тур эволюцияси даврида янги адаптив белгилар пайдо бўлиши билан онтогенез ва ривожланиш цикл ҳам ўзгаради, бўгинлар, гаплоид ва диплоид даврлар навбатлашиб туради. Ривожланиш циклининг ота-она неча марта авлод беришига (неча марта кўпайишига) қараб моногенетик, дигенетик, тригенетик ва ҳокозо турлари фаркланади (О.М.Иванова-Казас, 1995).

Кўпайиш турлари алмашинуви билан ўтадиган битта ривожланиш циклида 2-3 авлод алмашинуви содир бўлади. Масалан, хашаротларнинг ривожланиши тухум, личинка, гумбак ва имаго босқичларини босиб ўтади. Ҳосил бўлаётган янги босқичлар ҳар бирининг ўзининг ривожланиш цикли ва онтогенези бор. Масалан, сцифоидлар: тухум-планула-сцифистома-эфира-медуза босқичларини босиб ўтади ва улар ҳар бирининг ўз ривожланиш цикли ва онтогенези бор.

Жинсий кўпайиш орқали содир бўладиган ривожланиш циклининг учта асосий типи бор: гаплоид фаза доминантлик қиладиган ривожланиш цикли (Aricomplexa); диплоид фаза доминантлик қиладиган ривожланиш цикли (инфузориялар, баъзи кўп ҳужайралилар); гаплоид ва диплоид фазалар кодоминантлик қиладиган ривожланиш цикли (фораминифералар, баъзи ўсимликлар) (З.Рэфф, Т.Кофман, 1986).

**Ривожланиш циклининг принциплари.** Ривожланиш цикли куйидаги принципларга асосланади:

1. Ривожланиш циклига биологиянинг асосий тушунчаларидан бири сифатида қаралиши керак. Ривожланиш циклида жинсий вояга етган организм асосий аҳамиятга эга эмас. Чунки организм жинсий вояга етмасдан ҳам кўпайиши мумкин. Шунинг учун унинг ўзи ривожланиш цикли натижаси ҳисобланади.

2. Классик ривожланиш цикли: уругланиш, майдаланиш, гастрюляция, эмбрион варақларининг ҳосил бўлиши, гистогенез органогенез, метаморфоз, жинсий вояга етиш, янги авлод ҳосил бўлиши даврларидан иборат. Қариллик ва ўлим онтогенезга тааллуқли бўлган ходисалардир.

3. Ривожланиш цикли жинсий кўпайиш орқали бориши шарт эмас. Айрим организмлар ривожланиш цикли давомида ҳам жинсий, ҳам жинсиз кўпаяди. Баъзи организмлар ривожланиш цикли давомида фақат жинсиз йўл билан кўпаяди (оддий амеба).

4. Майдаланиш даврида кўплаб бластомерлар ҳосил бўлади ва бу жараён ҳужайра бўлинишидан фарқ қилади.



5. Гастрюляция даврида бластомерлар маълум тартибга келиб, эмбрионнинг учта варагини (эктодерма, энтодерма, мезодерма) ҳосил қилади.

6. Органогенез жараёнида эмбрион қаватлари бир-бирига таъсир этиши (индукция) туфайли органлар ҳосил бўлади.

7. Гаметогенез жараёнида тухум ва сперматозоид ҳосил бўлади. Ривожланиш цикли ана шу жараёнларнинг бошланишидан бошланади.

8. Эмбрионни озуқа билан таъминлашнинг учта усули бор: эмбрионни тухумнинг сариклик моддаси билан озикланиши; озикланадиган личинкалик босқични эмбрион ва жинсий вояга етган босқичлар ўртасида жойлашуви туфайли личинка орқали озикланиш; йўлдош (трофоцит) орқали эмбрионнинг она организми ҳисобидан озикланиши.

9. Ривожланиш цикли ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларига мослашган ва бошқа ҳайвонлар ривожланиш цикли билан координациялашган бўлиши керак. Масалан, паразит чувалчангларнинг айрим босқичлари хўжайиннинг айрим босқичларига мослашган бўлади.

10. Ривожланиш цикли даврида оёқ ҳосил бўлмасдан думни ташлаб юбормаслик талаб этилади. Чунки бундай ҳолатда ҳаракат сусайиб, озуқа ва қулай шароит топа олмасдан ўлим содир бўлади.

11. Индивидуал ривожланиш даврида ҳар бир орган жойлашувининг ўзига хос қонуниятлари бор ва шу қонуният асосида жойлашади. Бу жараёнлар генларнинг координацион, органларнинг индукцион таъсири орқали бошқарилади.

12. Бирламчи огизлилар ва иккиламчи огизлилар иккита, ҳар хил ривожланиш усулига эга. Бирламчи огизлиларда дастлаб огиз, иккиламчи огизлиларда дастлаб анус, кейин огиз ҳосил бўлади.

“Кўпайиш” ва “жинсий жараён” ҳар хил тушунчалар бўлиб, кўпайиш натижасида янги организм пайдо бўлади, жинсий жараёнда эса иккита ҳар хил жинсли индивидларнинг генлари янги кўринишда комбинацияланади. Бўлиниш орқали кўпайганда жинсий жараён содир бўлмайди ва унда генлар комбинацияланмайди.

Бактерияларда кўпайиш содир бўлмасдан, жинсий жараён генларни фимбрийлар орқали бир-бирига ўтказганда намоён бўлади. Бир хужайралилар ҳам кўпаймасдан генларини янгича комбинациялашлари мумкин. Инфузория туфелька бўлиниш орқали кўпаяди, конъюгация эса жинсий жараён ҳисобланади. Эволюция жараёнида бу икки ҳодисанинг эукориотларда бирлашуви жинсий кўпайишнинг пайдо бўлишига ва такомиллашувига олиб келган (Гилберт, 2016).

Барча ҳайвонларнинг ривожланиш цикли турлича кўринишда ўтса ҳам, ўхшаш босқичлардан иборат бўлади. Янги индивиднинг ҳаёти тухум ва сперматозоиднинг генетик материали билан аниқланади.

Уругланишдан тугилишгача ёки тухумдан чиққунча бўлган барча жараёнлар эмбриогенез дейилади ва у турлича бўлса ҳам бластула, гастрюляция, органогенез ва жинсий дифференциация, турли туман личинка даврларидан иборат бўлади.

Уругланиш туфайли қуйидаги жараёнлар ниҳоясига етади:

1. Уругланиш тухумни гаплоид пронуклеус ҳосил бўлишига олиб келадиган иккинчи мейознинг тугабини стимуллади. Бу гаплоид пронуклеуслар цитоплазмада қўшилиб хромасомаларнинг диплоид набори ҳосил бўлади.

2. Уругланиш туфайли тухум цитоплазмаси шундай аралашадики, натижада янги ривожланиш жойи пайдо бўлади.

3. Уругланиш молекулаларни майдаланиш бошланиши ва кейинги ривожланиш учун зарур бўлган даражада фаоллаштиради. Агар уругланиш содир бўлмаса тухум ва сперматозоид тезда ўлади. Майдаланишдан кейин тухум ҳажми олдингидек қолади, лекин кўп марта бўлинади. Анимал ярим шар вегетатив ярим шарга нисбатан тез бўлинади. Шунинг учун вегетатив ярим шар ҳужайралари йирик бўлади. Анимал ярим шарда суюқлик тўпланиб бўшлиқ ҳосил бўлади ва у бластоцел деб аталади. Бу бўшлиқда гастрюляция жараёнида ҳужайралар ҳаракатланади.

Бақада гастрюляция бластопорнинг  $180^{\circ}\text{C}$  карама-қарши томонидан, сперматозоид кирадиган жойдан бошланади. Бластомерлар бластопор орқали анимал кутбга қараб миграция қилади. Бу ҳужайралар дорсал мезодермага айланади. Бластопор кенгайиб айлана шаклга келади, бластопор орқали миграцияланган латерал ва вентрал ҳужайралар латерал ва вентрал мезодермага айланади. Вегетатив кутбда қолган ҳужайралардан энтодерма ҳосил бўлади. Шундай қилиб, гастрюляция охирида эктодерма (эпидермис ва нерв системани ҳосил қиладиган) эмбрионнинг ташқи қаватида, энтодерма (ичакни ҳосил қиладиган) ички қаватда, мезодерма (бириктирувчи тўқима, қон, скелет, буйракни ҳосил қиладиган) уларнинг ўртасида жойлашади.

Органогенез эктодерманинг юқори томонида жойлашган эмбрионнинг елка томонидан мезодермал ҳужайранинг юқорисида жойлашган энтодермал ҳужайрага қопловчи эпидермис ҳосил қилмаслик тўғрисида команда беради. Бу ҳужайра ўрнида энтодерманинг елка томонида най ҳосил бўлиб, ундан нерв системаси ҳосил бўлади. Эмбрионнинг бу даври нейрула дейилади. Нейрал ҳужайралар чўзилиб нерв найини ҳосил қилади. Нерв найини

эпидермис билан боғлайдиган хужайралар нерв тароги хужайраларига айланади. Улар пигментли хужайралар (меланоцит), периферик нейрон ва юз тогайи ҳосил бўлишининг бошлангичидир. Ҳосил бўлган нерв найи органогенезнинг бошланиши ва давом этишини таъминлайди.

Баканинг хордасига келаётган мезодермал тўқима сомитларни ҳосил қилади ва сомитлар сегментларга бўлинган бўлади. Эмбрионда огиз, анус ҳосил бўлади, гавдаси чўзилади, итбаликқа хос бўлган белгилар пайдо бўлади. Мускуллар нейронлар орқали ўзаро алоқа боғлайди, жабра ҳосил бўлади ва личинка тухумдан чиқишга тайёр бўлади. Итбалиқ сариклик моддаси тугаши билан тухумдан ташқарига чиқиб мустақил озиклана бошлайди.

Итбаликнинг метаморфози биологиядаги энг қизиқарли ҳодиса ҳисобланади. Амфибиялар итбалигининг метаморфозини қалқонсимон без гормонлари тезлаштиради. Бу ўзгаришлар сув ҳайвонларини қуруқликка чиқишигача ва қуруқликда яшашга тайёрлайди. Думсиз амфибияларнинг (бақа ва жаба) метаморфози даврида бундай ўзгариши ҳар бир органни қайта қурилишига олиб келади. Айниқса, уларнинг шаклида катта ўзгариш содир бўлади. Думи йўқолиб, оёқлари дифференциаллашади. Бош скелети тогайдан суякка айланади.

Итбаликнинг сув ўтларини майдалашга мослашган ёйсимон тишлари йўқолади, хашаротларни ушлашга мослашган мускулли тиллари ривожланади. Ўсимликларни ҳазм қилишга мослашган узун ичаклар ҳайвонларни ҳазм қилишга мослашган қалта ичакка айланади. Жабралари деградиацияланади, ўпка ривожланади. Метаморфоз тугаши билан жинсий хужайралар етила бошлайди.

**Бир хужайралилар ривожланишининг эволюцион йўналишлари.** XIX асрнинг охиригача ядро ирсий ахборотни ёки ривожланишга оид ахборотни ташиши номаълум эди. Бу назарияни исботлаш учун бир хужайралиларни ядроли ва ядросиз бўлақларга бўлди (Wilson, 1896). Натижада ядросиз бўлақлар ўлди, ядроли бўлақдан хужайра ҳосил бўлди.

Эволюция жараёнида кўпайиш ва жинсий жараён кўшилиб, биргаликда бир хужайрали эукориотларда жинсий кўпайишнинг пайдо бўлишига олиб келган. Жумладан, *Chlamydomonas* авлоди вакиллари асосан гаплоид бўлиб, ҳар бир тур индивидлари “плюс” ва “минус” кўшилиш турларига бўлинади. “Плюс” ва “минус” цитоплазмада учрашса, уларнинг ядролари кўшилиб диплоид зиготани ҳосил қилади. *Chlamydomonas* ривожланиш циклида зигота ягона диплоид хужайра бўлиб, у мейоз орқали бўлиниб тўртта янги гаплоид хужайрани ҳосил қилади. Бу ҳақиқий жинсий

кўпайиш бўлиб, мейоз жараёнида хромосомалар қайта тақсимланади ва шу йўл билан кўплаб индивидлар ҳосил бўлади. Уларнинг гаметалари морфологик жиҳатдан ўхшаш бўлиб, тухум хужайра ва сперматозоидни фарқлаб бўлмайди. Жинсий кўпайиш пайдо бўлиши билан иккита муҳим хусусият пайдо бўлди:

1. Жинсий хужайраларда мейоз механизмининг пайдо бўлиши билан хромосомалар набори диплоиддан гаплоидгача қисқаради.

2. Икки хил гаметалар ўзаро қўшилади, сингамия ва синкарион жараёнлари содир бўлади. Бир тур гаметалари бир-бирини “танийди”. *Chlamydomonas* дастлаб хивчини билан бир-бирини танийди. Иккита индивиднинг хивчинлари бир-бирининг атрофида шундай айланиб ўраладики, мембрананинг махсус жойи бир-бирига қўшилиб қолади. Ўша жойда турга хос бўлган цитоплазма қўшилиши жараёни содир бўлади. Хивчинлар аглютинациясидан кейин плус индивид уругланиш найи ҳосил қилиш йўли билан жинсий хужайралар қўшилишини фаоллаштиради. Уругланиш найи минус индивиднинг махсус жойи билан қўшилишни ва бирлашишни тезлаштиради.

Бир хужайрали эукариотлар мураккаб тузилган организмларга хос бўлган маълум жойда ва маълум вақтда оксил ҳосил бўлишини бошқарадиган, айрим хромосома ва генлар структураси эукариотларнинг кейинги эволюцияси давомида ўзига хос бўлиши, митоз ва мейоз, алоҳида хужайралар ўртасидаги алоқанинг жинсий кўпайиш билан боғлиқ ҳолдалиги пайдо бўлган. Кўп хужайралилар эволюцияси даврида бу хужайралар ўртасидаги ўзаро таъсирлар янада кўпроқ аҳамиятга эга бўлган.

Эволюциянинг энг муҳим натижаси кўп хужайрали организмларнинг келиб чиқишидир. Бир хужайралилардан кўп хужайралилар кўплаб йўллар билан келиб чиққан бўлиши мумкин. Шулардан репродуктив хужайра бўлишининг тартибга солиниши ва кейинги ривожланиши даврида дифференциллашиб ҳар хил хужайраларни ҳосил қилиш йўли билан кўп хужайралилар келиб чиққанлиги муҳим аҳамиятга эга. Буни вольвокслар мисолида кўриш мумкин.

Вольвокс организми жуда содда тузилган ва колония бўлиб яшайди. Масалан, вольвокслардан *Codium* авлоди вакиллари колонияси 4-16 та хужайрадан иборат бўлиб, ясси пластинкасимон шаклда ва ҳар бирининг хивчини бор. Эудориналар 32-64 та, кетма-кет найсимон жойлашган хужайралардан иборат. Бу организмларда кўп хужайрани ҳосил қиладиган, хужайра бўлишининг тартибга келиши туфайли бир хужайрадан кўп хужайра ҳосил бўлади. Вольвоксларда айрим хужайраларнинг бўлиниши

туфайли 4-64 та хужайранинг ҳосил бўлиши тез ва хужайра ўсмасдан содир бўлади.

Вольвоксларнинг яна 2 та авлоди ривожланишнинг яна бир принципини: организмнинг ичида хужайра дифференциациясини намоён қилади. Репродуктив хужайралар бошқа хужайралардан ажралади. Уларнинг ҳар бир хужайраси митоз йўли билан кўпайиб, янги организмни ҳосил қилиши мумкин. *Pleodorina* ва *Volvox* авлодлари вакилларининг айрим хужайралари репродукция хусусиятига эга. *Pleodorina californica* колонияси олдинги қисмининг хужайралари соматик, орқа қисми хужайралари репродуктив хусусиятга эга. Бу тур колонияси 128 та хужайрадан иборат бўлиб, уларда соматик ва репродуктив хужайралар нисбати 3:5 га тенг. *Volvox*ларда эса деярли барча хужайралар соматик, кам қисми репродуктив хужайралар ҳисобланади.

*Volvox*ларнинг баъзи турларида репродуктив хужайралар соматик хужайралардан ҳосил бўлади, айрим турларида репродуктив хужайралар бўлиниш даврида дастлаб ҳосил бўлади. Репродуктив хужайраларда хивчин бўлмайди, шунинг учун улар колониянинг ҳаракатланишида қатнашмайди, фақат кўпайиш вазифасини бажаради. Шундай қилиб, примитив вольвокслар колониал организмлар бўлиб, ҳар бир хужайраси мустақил яшаши ва кўпайиши мумкин. *V. carter*да кўп хужайралилар организмга хос бўлган икки хил: соматик ва репродуктив хужайралар бор. Уларнинг ҳар иккаласи турнинг яшаши учун зарур. Ҳамма хайвонларда ҳам репродуктив хужайралар соматик хужайралардан келиб чиқмайди. Барча вольвокслар ажодлари каби асосан жинссиз кўпаяди, аммо улар гаметалар ҳосил қилиш ва уларнинг кўшилиши орқали жинсий йўл билан ҳам кўпаяди.

*Chlamydomonas*нинг кўплаб турлари изогамия (“бир хил гамета”) ҳосил қилиш йўли билан жинсий кўпаяди. Буларда ўлчами, тузилиши ва ҳаракатчанлиги билан ўхшаш бўлган гаплоид гаметалар учрашади. Аммо баъзи колониал вольвоксларда ҳар хил гаметалар кўшилади. Кўпайишнинг бундай тури гетерогамия (“ҳар хил гаметалар”) дейилади. Йирик вольвоксларнинг бир турида нисбатан йирикрок ва кам ҳаракат, бошқасида кичик, ҳаракатчан жинсий хужайралар ҳосил бўлиши ва кўпайиши билан борадиган гетерогомиянинг махсус шакли пайдо бўлган. Бунда гаметаларнинг бир қисми озиқ моддаларни тўплаш ва захиралаш, бошқаси эса ядрога ташиш вазифасини бажаришга ихтисослашган. Шундай қилиб, баъзи вольвокслар турнинг примитив эркак ва ургочи вакилларини ҳосил қилса, бошқалари тухум ва сперма ҳосил қилиб, ҳар хил ривожланиш йўналишларидан боради. Вольвоксларда уругланиш реакцияси бир хил бўлиб, ноқулай шароитда тинч

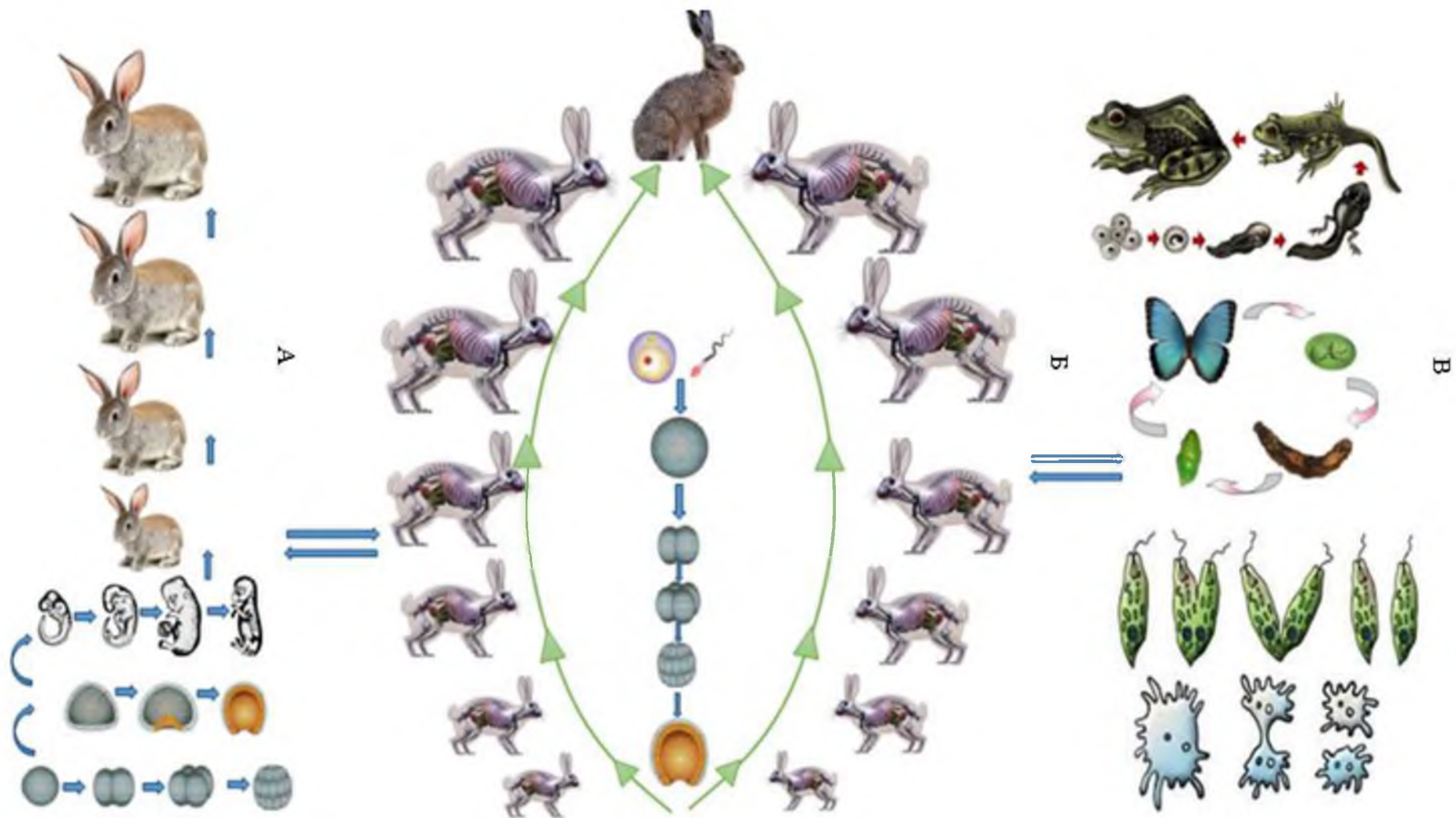
ҳолатга ўтадиган диплоид зигота ҳосил бўлади. Шароит яхшиланиши билан мейоз содир бўлиб, гаплоид авлод ҳосил бўлади.

Содда вольвокслар ривожланиш циклида юксак ҳайвонларга хос бўлган айрим хусусиятлар ҳам учрайди. Вольвоксларнинг икки тип хужайралари ўртасида вазифалар тақсимланган. Шунинг учун ҳам, амёбалардан фарқ қилиб, вольвоксларда ўлим онтогенезнинг генетик жиҳатдан тартибга солинган охириги босқичи ҳисобланади. Бу ҳодисалар эволюция жараёнида кўп хужайралиларда такомиллашиб, кўпайишнинг янада мураккаб усулларининг пайдо бўлишига олиб келган.

#### **2.4. Онтогенезда кўпайиш турлари алмашилишининг келиб чиқиши ва эволюцияси**

Тур индивидлари сонининг ортишига олиб келадиган ҳар қандай биологик жараёнлар йигиндиси кўпайиш деб аталади. Ўсиш дейилганда, организмларнинг ҳажм жиҳатдан ортишига олиб келадиган биологик жараёнлар йигиндиси тушунилади. Организм ривожланиши дейилганда, кўплаб хужайралар бўлиниши ва ҳажмининг ортишига, тўқималар ва органлар системаларининг дифференциалланишига олиб келадиган метаболик жараёнлар орқали амалга ошадиган морфогенетик ҳодисалар йигиндиси тушунилади. Организмда сифат ўзгаришлар ўсишга боглик бўлмаган ҳолда, генетик материал рўёбга чиқишининг барча босқичларида: ДНКда нуклеотидлар кетма-кетлигининг ҳосил бўлишидан фенотипда намоён бўлишигача содир бўладиган жараёнларда амалга ошади. Ривожланиш тезлигининг асосий кўрсаткичи организмнинг кўпайишга ўтиш тезлиги билан аниқланади. Шундай қилиб, такрорланмас, ноёб ирсий дастурни (генотипни) ташқи муҳит омилларининг таъсири ва назоратида фенотипда намоён бўлиши ўсиш ва ривожланишнинг асосий мазмунини ташкил этади (23-расм).

Онтогенезда содир бўладиган қайта қуришлар организмларнинг биологик ўзгаришлари билан боглик. Онтогенезнинг маълум босқичида амалга ошадиган ва организмнинг ташқи муҳит омилларига мосланишини таъминлайдиган барча морфологик, физиологик, биокимёвий, этологик белгилар эволюция жараёнида пайдо бўлган ва геномда кодлаштирилган. Хулоса қилиб айтганда, ривожланишга ва кўпайишга ўсиш орқали тайёргарлик кўрилади.



23-расм. Ўсиш, кўпайиш ва ривожланиш нисбатлари

Замонавий ривожланиш биологияси онтогенезнинг генетик эволюцияси қонуниятларининг ечимини топишга етиб келди. Ривожланиш биологиясининг бу муаммони ўрганадиган бўлими эволюцион ривожланиш биологияси деб номланади. Бу муаммо микроэволюцияни тушунишда муҳим ва умумбиологик аҳамиятга эга.

Индивидлар эволюциясининг асосини янги ривожланиш дастури пайдо бўлиши ташкил этади. Бу жараёнлар асосини мутация натижасида пайдо бўлиб, ирсийланадиган кўп босқичли генетик дастур ташкил этиб, у маълум фенотип ҳосил бўлишига олиб келади. Агар табиий танланиш ўзгарган фенотипни сақлаб қолса, уни бошқарадиган янги ривожланиш дастурини ҳам сақлаб қолади. Агар тур ичидаги эволюцион ўзгарувчанлик камида учта-мутация, редастурлаш ва танланишни талаб этса, эволюция турдан ташқарига чиқиб, репродуктив алоҳидаланишга (W.Artur, 2002) эҳтиёж сезади.

Ривожланиш циклининг қуйидаги турлари бор.

1. Тўғри ривожланиш цикли ва унинг қуйидаги турлари бор:

1. Личинкасиз ривожланиш цикли ясси чувалчанглар (Turbellaria), коловраткалар (Rotatoria), камтукли чувалчанглар (Oligochayeta), зулуклар (Hirudinea), ўргимчаксимонлар (Arachida), тўгарак огизлилар (миксина-Muxini), балиқларнинг бир қисми (Chodrichthes, Ostiyechthes), судралиб юрувчилар (Reptilia), қушлар (Aves) ва бошқа ҳайвонларда учрайди. Бу ривожланиш цикли типига кирадиган ҳайвонлар сариклик моддасига бой бўлган тухум қўяди. Шунинг учун онтогенезини анча қисми ташқи муҳитга қўйилган тухум ичида ўтади. Эмбрион метаболизмини ривожланаётган эмбрион қобиклари (сариклик халтаси, амнион, аллантоис) бажаради.

2. Она организмда ривожланиш сут эмизувчилар (Mammalia), айниқса, одам (Homo sapiens)да кузатилади. Буларнинг тухумида сариклик моддаси кам бўлганлиги учун эмбрионнинг бутун ҳаётини функциялари провизор органлар орқали боғланган она организми билан биргаликда амалга ошади. Она организмда ривожланиш эволюция жараёнида пайдо бўлган энг охириги ривожланиш цикли бўлиб, эмбрион яшаши учун энг қулай шароит ҳисобланади.

Эмбрионал ривожланиш ёш индивид туғилиши билан тугайди. Янги тугилган форма тузилишига кўра жинсий вояга етган формага ўхшайди, аммо гавдасининг ҳажми, тузилиши, органлар функцияси, айрим органларнинг етилмаганлиги билан жинсий вояга етган формасидан фарқ қилади.



2. Тўлиқ ўзгаришли ёки метаморфозли ривожланиш цикли эволюция жараёнида маълум экологик шароитда эмбрионнинг мослашиши ва турнинг яшаб қолишига қаратилган мослама сифатида пайдо бўлган. Метаморфозли ривожланишда эндокрин система таъсирида тухумдан чиққан личинка бир неча ўзгаришлардан кейин ота-она формаларига ўхшайди. Метаморфознинг аҳамияти:

1. Личинка мустақил озикланади, гавдасидаги ҳужайра учун зарур бўлган материалларни тўплайди. Личинка бунинг ҳисобидан ўсади, ривожланишининг охирида жинсий вояга етган организмга хос бўлган дефинитив органлари шаклланади.

2. Эркин яшовчи, ўтроқ ёки паразит личинкалар турнинг тарқалиши, ареалининг кенгайиши учун хизмат қилади.

3. Онтогенез жараёнида ҳаёт тарзини ва яшаш муҳитини ўзгартириши тур ичидаги яшаш учун кураш интенсивлигини пасайтиради.

Метаморфозли ривожланишнинг қуйидаги турлари бор:

1. Тўлиқсиз ўзгариш йўли билан ривожланиш: тухум личинка → нимфа → вояга етган индивид босқичларини босиб ўтади. Бундай ривожланиш амфибиялар (Amphibia) ва ҳашаротларнинг баъзи туркумларида учрайди.

2. Тўлиқ ўзгариш йўли билан ривожланадиганлар: тухум → личинка → гумбак → имого босқичларини босиб ўтади. Бундай ривожланиш ҳашаротларнинг кўплаб туркумларида учрайди.

Баъзи ҳайвонлар ривожланиш циклида бир хил бўлган айрим босқичларининг давомийлиги бир-биридан кескин фарқ қилади. Масалан, личинка босқичи бир неча кундан (*Drosophila melanogaster*) 2-3 йилгача (кунлиларда) давом этиши мумкин. Онтогенез даврида турнинг, ривожланиш цикли даврида эса индивиднинг “ҳаётий вазифалари” бажарилади.

**Онтогенез қонунлари.** Ҳар бир организм онтогенези бир бутун системадан иборат. Назарий биологиянинг қонунларидан бири Г.Дриш (1867-1914) томонидан яратилган онтогенезнинг бир бутунлиги қонуни бўлиб, унинг маъноси: организмнинг индивидуал ривожланиши бир бутун жараён бўлиб, организмнинг ҳар бир ривожланаётган ва ўсаётган орган ёки қисмларининг кейинги функционал ҳолати унинг вазифасига боғлиқ бўлади. Бу қонуннинг асосий қоидалари қуйидагилардан иборат:

1. Организмнинг бир бутунлиги – унинг ички бир бутунлиги, нисбий автономлиги, қисмларининг бир бутун системага бўйсунishi онтогенезнинг

барча босқичларида қатъий амал қилади. Онтогенез босқичлари кетма-кет, тартибли ўтадиган бир бутун жараёндир.

2. Онтогенезнинг бир бутунлиги тизимли регуляторлар: цитогенетик, морфогенетик, гормонал, морфофизиологик, баъзи хайвонларда нейрогуморал омилларга асосланади. Бу омиллар қайтар алоқа принципи асосида таъсир этади ва организм фаолиятини ташқи муҳит омиллари билан боғлаб туради.

3. Онтогенез бир бутунлиги ҳар хил турларда, индивидларда, организмнинг турли физиологик ҳолатларида сон ва сифат жиҳатдан турлича намоён бўлади. Жумладан, регенерация даврида организм бир бутунлиги кўпроқ намоён бўлади. Онтогенез ва филогенез жараёнида мураккабланиш, тизимли регулятор омиллар функциясининг координацияси бир бутунликнинг ортишига олиб келади.

4. Филогенетик ўзгаришлар табиий танланишнинг тизимли-регулятор омилга таъсири туфайли онтогенетик бир бутунликни ўзгаришига олиб келади. Табиий танланиш бир бутунликнинг барбод бўлишини бартараф қилади.

Маълумки, барча организмлар онтогенези босқичли хусусиятга эга. Вирусларда босқичлар ривожланиш цикли кўпайиш, бир хужайрадан бошқасига ўтиши билан боғлиқ. Бир хужайралар ва кўп хужайрали организмлар хужайрасининг онтогенези хужайра циклининг босқичларидан иборат бўлади.

Организмлар бир бутунлиги даражаси ва ривожланиш босқичлари қуйидагилардан иборат:

1. Бўлинаётган хужайраларга хос бўлган цитогенетик бир бутунлик;
2. Эмбрионнинг майдаланиши, дифференциацияси, морфогенези ва ўсишини ифодалайдиган эмбрионал бир бутунлик;
3. Постэмбрионал босқичнинг ювенил ва жинсий етилиш даврларини ифодалайдиган онтогенетик бир бутунлик;
4. Организм қарилик даврини ифодалайдиган инволюцион бир бутунлик.

Шундай қилиб, онтогенезнинг муҳим хусусияти унинг бир бутунлигини барча даражада (молекуляр, хужайра, тўқима ва бошқалар) интеграциялаш ва ҳар хил структураларнинг ўзаро алоқаси туфайли бир бутунлиги сақланади. Шунга қарамай, онтогенез давомида узилишлар ва дискретлик ҳолатлари ҳам кузатилади. Организмлар индивидуал ривожланиши босқичлар алмашинуви туфайли нотекис ўтади. Генетик ахборот дискретлиги амалга ошиши бу ўсиш ва дифференциация

жараёнларининг боришини ўзгартиради. Генетик ахборот дискретлиги алоҳида генлар таъсири натижасида тур ичидаги гибридизация жараёнида альтернатив белгилар комбинацияси пайтида ота-она белгилари такрорланиши томонга боради.

Онтогенезда генотип реализацияси ўзгарувчан ва маълум шароитда мосланувчан бўлади. Генотип реализацияси даврида унинг ўзгарувчанлик даражаси реакция нормаси дейилади ва унинг йигиндиси фенотипда ҳар хил шароитда турлича намоён бўлади. Бу онтогенез адаптациясини билдиради. Шундай қилиб, генетик ахборот дискретлиги маълум ўзгарувчан шароитда онтогенез ўзгарувчанлигининг чегарасини белгилайди.

Онтогенез генетик дастурини амалга ошиши жараёнида орқага, яъни маълум босқичдан ундан олдинги босқич ҳосил бўлиши томонга қайтмайди. Бу онтогенезнинг орқага қайтмаслиги қонуни деб аталади (Долло, 1893).

Кўп хужайралилар онтогенези куйидаги умумий жараёнлардан иборат: гаметогенез, уругланиш, зигота, майдаланиш, ўсиш, гистогенез, органогенез, морфогенез, репродукция, физиологик-биокимёвий қайта қуриш, инволюция.

Организм ривожланиши онтогенезнинг бир бутунлик, дискретлик ва орқага қайтмаслик принциплари асосида амалга ошади. Бунда организмда дастлаб морфогенетик жараёнлар амалга ошиши учун, жинсий вояга етгандан кейин кўпайиш учун, қариганда инволюция учун энергия сарфлайди.

Мураккаб ривожланиш цикли мавжуд бўлган организмлар онтогенезининг куйидаги типлари бор:

1. Жинссиз кўпайиш ва зиготанинг мейоз бўлиниши орқали борадиган организмлар онтогенези (прокариотлар ва баъзи тубан эукариотлар).

2. Споралар ва гаметалар мейоз бўлинишида ядроли босқични алмашиниши билан борадиган организмлар онтогенези.

3. Жинсий ва жинссиз кўпайишнинг алмашиниши ядроли босқич ўзгармасдан борадиган организмлар онтогенези.

4. Личинкали ва бошқа оралик босқичлари мавжуд бўлган онтогенез: бирламчи личинкали анаморфоздан тўлиқ метаморфозгача;

5. Личинкали ва охириги босқичнинг йўқолиши билан борадиган онтогенез: гетерохрония.

1. Жинссиз кўпайиш – гамета ҳосил қилмасдан кўпайиш бўлиб, фақат битта ота ёки она организми иштирокида содир бўлади. Спора вегетатив хужайралардан ҳосил бўлади ёки кўп хужайралиларда спорангийларда ҳосил бўлади, сувўтларининг эса барча хужайралари спорангийга айланади.

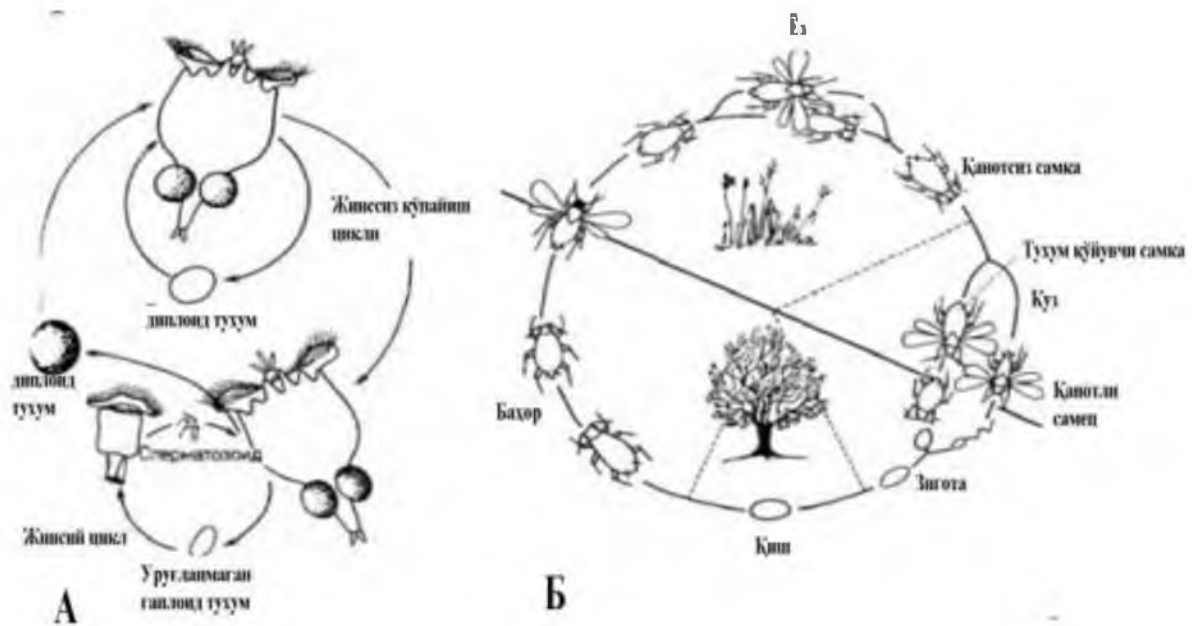
Буларнинг ривожланиш циклида асосан жинссиз (вегетатив) ва жинсий кўпайиш галланади ҳамда генетик жиҳатдан ота-она формасига ўхшаш форма ҳосил бўлишига олиб келади. Фақат фавкуллда мутация содир бўлса, бир клон индивидлари генетик жиҳатдан турлича бўлиши мумкин.

Зиготали ёки бошлангич мейоз (кўплаб замбуруглар, сувўтлари, паразит содда ҳайвонлардан Sporozoa) уругланиш тугаши билан зиготада содир бўлади ва мицелий ҳамда таллом ҳосил қиладиган гаплоид ҳужайра ҳосил бўлади, кейин алоҳида гаплоидли таллом ҳужайрасидан гамета ёки спора ҳосил бўлади. Ривожланиш циклида гаплоид фаза устунлик қиладиган организмларда зиготали мейоз учрайди. Уларнинг фақат зиготаси диплоид бўлади.

2. Ядроли фазанинг галланиши – организмлар онтогенези даврида гаметалар кўшилиб, уларнинг ядросида хромосомалар икки баробар ортади ва диплоид фазага ўтади. Ривожланиш циклининг кейинги босқичида мейоз натижасида хромосомалар сони редукцияланади, натижада ҳосил бўлган ядрога хромосомалар гаплоид фазага ўтади. Бунда спора ёки гамета ҳосил бўлиши жараёнида мейоз бўлиниш содир бўлади.

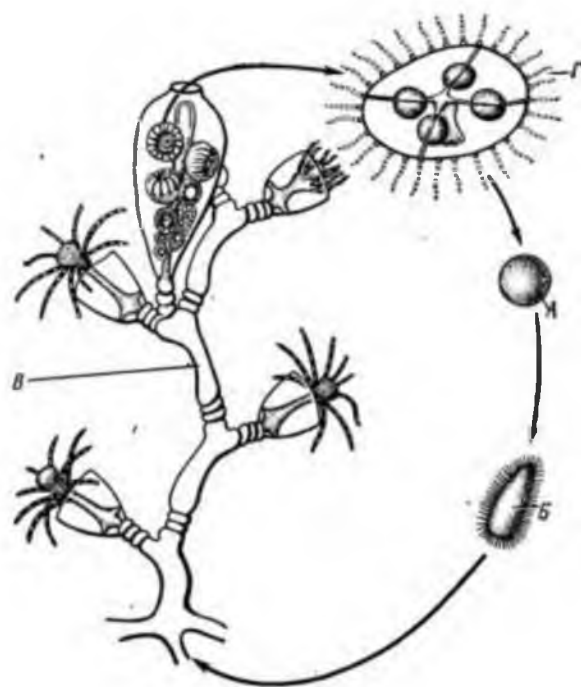
Мейознинг спорали типи юксак спорали ўсимликларда спорофит ва гаметофит босқичлари ўртасида учрайди. Ривожланиш цикли давомида жинсий ва жинссиз кўпайиш тартибли галланади (24-расм). Жинссиз кўпайиш мейоз натижасида спорофитдаги спорангийда ҳосил бўладиган спора орқали содир бўлади. Жинсий кўпайиш гаметалар кўшилиши: антеридияларда етиладиган сперматозоид (антерозоидлар) ва гаметофитда жойлашган архегонийларда етиладиган тухум ҳужайранинг кўшилиши орқали амалга ошади.

Организмлардаги мейознинг спорали типиди гаплоид жинсий авлод ва диплоид жинссиз авлод галланиши характерлидир. Бунда диплоид авлод спорофит деб аталади, чунки гаплоид споралар ҳосил бўлиб, уругланиш натижасида диплоид набор тикланади. Спорофитда жинссиз кўпаядиган (спорангий, зооспорангий) органлар етилади. Уларнинг мейоз бўлиниши натижасида гаплоид споралар етилади. Улар ўсиб, янги жинсий авлод берадиган организмни ҳосил қилади.



**24-расм. Коловраткалар ва шираларда жинс галланиши (Р.Барнс ва б., 1992)**

Спора ўсиб гаплоид организм (гаметофит)ни ҳосил қилади, улар жинсий кўпаядиган гаметаларни ҳосил қилади. Улар ҳар икки жинсли (сфагнум, тенг споралилар Polypodiophyta, Lycoperidiophyta) ёки айрим жинсли (баъзи қўнғир сувўтлари, ҳар хил споралилар Polypodiophyta, Lycoperidiophyta ва бошқалар) бўлиши мумкин, зиготадан яна спорофит ҳосил бўлади (25-расм).



**25-расм. Ковакичлиларда кўпайиш турларини алмашинуви (Р.Барнс ва б., 1992). А – зигота; Б – планула; В – жинсиз авлод; Г – жинсий авлод**

Спорофит ва гаметофит морфологик ва ҳаётининг давомийлиги жиҳатдан бир хил (авлодларнинг изоморф галланиши) бўлади. Масалан, баъзи яшил кўнгиз ва қизил сув ўтларида шундай бўлади. Изоморф авлодлар галланишида ҳар бир авлод мустақил яшайдиган индивидлардан иборат бўлади. Агар гаметофит ва спорофит бир-биридан кескин фарқ қилса гетероморф галланиш деб аталади (юксак ўсимликлар). Гетероморф галланишда ҳар иккала организм бир-бирига боғлиқ бўлмаган ҳолда ривожланади (*Polypodiophyta*, *Lyropodiophyta*, *Equisetophyta*) ёки бир организм иккинчиси ҳисобидан ривожланади (*Bryophyta* ва бошқалар).

Мейознинг гаметали типи олдинги хужайралардан гамета ҳосил бўлиши жараёни орқали содир бўлади. Бу тип уругли ўсимликлар ва кўп хужайрали ҳайвонларда учрайди. Мейознинг гаметали типи эволюцион жиҳатдан кўпчилик организмларнинг ривожланиш циклида гаметофит редукцияланиши, гавдаси спорофитга, гаметофит эса спорофитнинг бир қисмига айланиши билан ўтади.

Шундай қилиб, тубан ва юксак спорали ўсимликларнинг ривожланиш циклида гаметофит ва спорофит тартибли галланади. Юксак ўсимликлар ривожланиш цикли эволюцияси иккита қарама-қарши йўналишда ривожланган. *Bryophyta*да гаметофитнинг мустақиллиги ва унинг аста-секин морфологик жиҳатдан мураккаблашуви томонга борган ва бу жараёнда спорофит ўз мустақиллигини йўқотиб, морфологик жиҳатдан соддалашади. Бошқа барча юксак ўсимликларнинг ривожланиш циклида спорофит мустақил фаза бўлиб, уларда гаметофит аста-секин камайган ва соддалашган. Гаметофитнинг максимал редукцияланганлиги алоҳида жинслиликнинг пайдо бўлиши билан боғлиқ.

3. Баъзи ҳайвонлар онтогенезида жинс галланиши ядроли босқич ўзгармасдан содир бўлади. Бунда авлодларнинг бирламчи ва иккиламчи галланиши фарқланади. Бирламчи галланиш кўплаб бир хужайралиларда учрайди ва бунда жинсий авлод агамета (жинсиз хужайра) орқали кўпаядиган авлод билан галланади. Масалан, *Фораминифера* гаплоид авлоди гамонтдан ( $n$ ) иборат бўлиб, улар митоз йўли билан кўпайиб гаметани ( $n$ ) ҳосил қилади. Изогам жинсий жараёндан кейин диплоид зигота ( $2n$ ), ундан эса агамонт ( $2n$ ) ривожланади. Агамонтлар мейоз бўлиниш орқали агамета ( $n$ ) ҳосил қилади, ундан гамонт ( $n$ ) ривожланади.

Кўплаб бир хужайралилар (*Heliozoa*, *Mastigophora*) қулай шароитда жинсиз кўпайиши уларни сон жиҳатдан ортишига олиб келади. Иқлим ўзгариши ва озик моддаларнинг камайиши билан гаметалар ҳосил қилиб, жинсий кўпаяди.

Иккиламчи галланиш ҳайвонларда икки хил шаклда учрайди:

а) амфимиксис (уругланиш орқали жинсий кўпайиш) ва партеногенетик авлодларнинг галланиши – гетерогония (трематодлар, баъзи юмалоқ чувалчанг-лар, коловраткалар, баъзи бўғимоёқлилар);

б) жинсий ва жинссиз авлодларни галланиши – метагенез (қобиклилар, ковакичлилар).

4. Кўпчилик ҳашаротларнинг тухумидан сегментларга бўлинган личинка чиқади. Аммо примитив яширин жағлиларнинг *Protuga* туркумининг тухумдан чиққан ёш индивидлари жинсий вояга етган авлодларидан қорин қисмидаги учта сегментнинг етишмаслиги (анаморфоз) билан фарқ қилади. Улар биринчи линькадан кейин ўсиш зонасидан ҳосил бўлади. Бу анаморфоз, яъни постэмбрионал ривожланишнинг бир тури бўлиб, личинка жинсий вояга етган индивиддан тана сегментлари сонининг камлиги билан фарқ қилади.

Нисбатан мураккаброқ тузилган *Entognatha* кенжа синфи ёш индивидларининг ўсиши ва ривожланиши тузилишида катта ўзгаришлар содир бўлиши орқали бормайди. Ёш индивид ота-она формаларига ўхшайди, ривожланишида личинкалик босқичлар ва метаморфоз учрамайди.

Эволюцион жиҳатдан юксак тузилган қанотли ҳашаротлар метаморфоз орқали ривожланади. Уларнинг метаморфозини гемиметаболия (тўлиқсиз ўзгариш йўли билан ривожланиш) ва голометаболия (тўлиқ ўзгариш йўли билан ривожланиш) турлари бор. Тўлиқсиз ўзгариш йўли билан ривожланишда тухумдан чиққан личинка ташқи кўринишига кўра вояга етган организмга ўхшайди, лекин қанотларининг, иккиламчи жинсий белгиларининг ривожланмаганлиги, личинкалик органларининг мавжудлиги билан жинсий вояга етган индивидлардан фарқ қилади. Кетма-кет линька жараёнида личинканинг имагога ўхшашлиги ортиб боради. Айрим ҳашаротлар личинкасида 4-5 мартадан 25-30 мартагача линька (кунлилар *Ephemeroptera*) содир бўлади.

Голометаболик ҳашаротларнинг личинкаси имого даврида бир неча примитив белгилари мавжудлиги билан фарқ қилади, яъни қанотларининг йўқлиги, сезги органларининг кучсиз ривожланганлиги (мураккаб кўзи йўқ, кўзчаси бор, антеннаси кичик ва бошқалар), огиз аппарати (капалаклар личинкасининг огзи кемирувчи, вояга етган капалакда сўрувчи) бўлади. Бундан ташқари, оёқларининг тузилиши ва сони: капалаклар личинкасининг қорин сегментида вояга етган формасида бўлмайдиган бир неча жуфт ёлгон оёқлар ўсади ва улар кучсиз сегментлашган ҳамда сўргичлари бўлади. Айрим турлари личинкасининг қорин оёқлари ва огиз ўсимталари

редукцияланган. Бу вояга етган формаларини озиклантирадиган (Hymenoptera) ёки ўзи озикланадиган субстратда яшайдиган (Diptera) личинкаларда учрайди. Улар личинкалик белгиларини бутун личинкалик даврида сақлаб қолади ва охириги линька даврида ўзгаради. Бу даврда личинка организмда физиологик функцияларга, айниқса овқатланиш ва ҳаракатга тўсқинлик қиладиган органларда қайта қуришлар содир бўлади. Личинка охириги линькадан кейин тинч ҳолатга, яъни гумбакка айланади.

Шундай қилиб, баъзи йирик таксонларга кирадиган организмларнинг, жумладан ҳашаротларнинг постэмбрионал ривожланиши турли-туманлиги, биологик хусусиятлари билан фарқ қилади.

5. Онтогенез жараёнида белгиларнинг пайдо бўлиш тезлиги ва вақтининг нисбий ўзгариши, уларнинг дефинитив морфологик белгиларида намоён бўлиши **гетерохрония** деб аталади. Гетерохрония муҳим эволюцион механизм бўлиб, кичик генетик ўзгаришлар ҳам онтогенезга таъсир этиб, ҳайвонларнинг морфологияси, физиологияси ва хулқини ўзгартириши мумкин. Гетерохрония онтогенезнинг яшаш муҳити таъсирида (овқатланиш манбаи, нафас олиш усули, ҳаракатланиши ва бошқалар) кучайиши мумкин. Гетерогония личинкалик босқичнинг йўқолиши ёки тўғри ривожланиш, педоморфоз (неотения ва прогенез) усуллари фарқланади.

**Личинкалик босқичнинг йўқолиши ёки тўғри ривожланишли онтогенез.** Онтогенез даврида организмнинг ўсиши ва ривожланишига атроф-муҳит омиллари таъсир этиб, индивидуал ривожланиши даврида яшаш шароити ва ҳаёт тарзини ўзгартириши мумкин. Масалан, денгиз ҳайвонларининг личинка ёки жинсий вояга етган босқичи сувда эркин сузиб юришдан сув тубида ўтроқ ҳолатда яшашга ўтиши мумкин. Денгиз ҳайвонларининг чучук сувларга, қуруқликда ёки ҳавода яшашга ўтиши кўпчилик ҳолатларда личинкалик даврининг ва жинсиз кўпайиш босқичининг йўқолишига (гидралар, олигохетлар, қуруқлик ва иккиламчи сув қориноёқли моллюскалар) олиб келган. Масалан, ток шилликқуртининг (*Helix pomatia*) тухумидан вояга етган формага ўхшаш индивид чиқади, аммо тухумнинг ичида денгиз формасининг велигер личинкасига ўхшаш личинка ривожланади.

Агар постэмбрионал босқичнинг дастлабки ва жинсий вояга етган даврлари ўхшаш бўлса, тухумда личинка-нимфа (келинчак), яъни жинсий вояга етган индивидга ўхшаш организм чиқади. Масалан, *Oligochaeta* ривожланиши метаморфозсиз (личинка босқичининг йўқолиши орқали) ўтади. Гумбак тухумдан кичик бўлиб, ундан жинсий вояга етган индивидга ўхшаш индивид чиқади. Чунки *Oligochaeta* личинкалик босқичини йўқотиб



тўғри ривожланишга кўпинча қуриб қолаётган сувларда яшашга ўтиши билан боғлиқ. Ёмгир чувалчанги онтогенезида жинссиз кўпайиш учрамайди. Бу ҳам яшаш муҳити билан боғлиқ.

**Онтогенез охириги босқичларининг тушиб қолиши ва ривожланиш циклининг дастлабки босқичларида кўпайиши.** Маълумки, амфибиялар онтогенезининг дастлабки давлари мураккаб ва турли-туман, аммо яшаш шароитига боғлиқ ҳолда ривожланиш циклининг иккита стратегиясини фарқлаш мумкин. Биринчидан, ДНК нуклеотидлари кетма-кетлигининг (делеция, инсерция ва бошқалар) камроқ қайта қурилиши орқали онтогенезнинг камроқ ўзгариши. Бу атроф муҳит ўзгариши билан тартибга (корреляция) солинади ва онтогенези ҳам маълум тартибга тушади (26-расм). Масалан, жинсий вояга етган амфибияларни сувсиз шароитда яшашига имкон берадиган онтогенетик ўзгаришлар амалга ошади.



26-расм. Амфибиялар метаморфози

Иккинчидан, организмларнинг эволюцион ривожланишининг ўзгариши онтогенезнинг ўзгаришига олиб келган. Жумладан, амфибиялар Branchiosaurids авлоди бир гуруҳининг ривожланиш циклида личинкалик ва жинсий вояга етган босқичларнинг пайдо бўлиши эволюцион аҳамиятга эга бўлиб, личинка овқатланиши учун зарур бўлган жағ суяклари ривожланишининг кечикиши кузатилади. Бошқа гуруҳида метаморфоз бутунлай йўқолиб, тўғри ривожланиш пайдо бўлган. Учинчи гуруҳида яшаш шароитига боғлиқ ҳолда онтогенез охириги босқичининг тушиб қолиши ва личинкалик даврида кўпайиш хусусиятининг пайдо бўлиши неотеник популяция ёки турлар пайдо бўлишига олиб келган. Шунинг билан биргаликда личинка, метаморфоз, неотения ва бошқалар организмлар

онтогенезида маълум шароитда пайдо бўлган адаптив стратегия ҳисобланади.

Ҳайвонлар онтогенези даврида охирги босқичнинг тушиб қолиши ва онтогенезнинг дастлабки босқичларида кўпайиши педогенез (неотения ва прогенез) кўринишида намоён бўлади.

**Педоморфоз** дейилганда, эволюция жараёнида табиий танланиш натижасида жинсий вояга етган организмларда аждодларининг ювенил ёки личинкалик белгиларини сақланиб қолиши тушунилади. Жинсий вояга етган индивидларда белгилар ҳар хил комбинацияланиб, таксономик гуруҳларнинг турли-туманлигини таъминлайди. Педоморфознинг асосини жинсий ва соматик ривожланиш тезлиги бир-бирига нисбатининг ўзгариши ташкил этади. Соматик ривожланиш тезлигининг пасайиши ёки жинсий ривожланишнинг тезлашиши натижасида организмда ювенил ёки личинкалик морфологик белгилар сақланиб қолган ҳолда жинсий вояга етади. Бунда жинсий вояга етиш секинлашади, организмда ювенил ёки личинкалик морфологик белгилар педоморф организмда дефинитив белги сифатида сақланиб қолади.

Педоморфознинг икки тури: неотения-соматик ривожланишнинг репродуктив фаолликдан орқада қолиши; прогенез-жинсий ривожланишнинг соматик ривожланишга нисбатан олдин кетиши фарқланади. Бунда гавда ювенил белгиларни сақласа ҳам, жинсий хужайралар ва гонадалар тўлиқ етилган бўлади. Педоморфоз амфибиялар, бўғимоёқлилар, кўпчилик қориноёқли моллюскалар, нинатанлилар, чучук сув гидралари, қобиклилар, олигохетлар ва кўплаб ўсимликларда учрайди.

М.В.Мина, Ж.Ж.Дгебуадзе (2008) гипотезасига кўра, *Labeobarbus* (*Barbus*) *intermedius*да морфологик фарқлар пайдо бўлишига жавобгар бўлган гетерохрониялар (педоморфозлар) ривожланишнинг гормонал регуляцияси системасининг ўзгариши натижасидир. Суякли балиқлар ва амфибияларнинг онтогенези индукцияси, унинг тезлиги, муддати ва вақти асосан қалқонсимон без гормонига (тиреоид) боғлиқ. Аниқланишича, тиреоид гормонлари камбала балиқларнинг метаморфози регуляциясида ҳам катнашади.

Саламандраларнинг кўпчилик турлари педоморф ҳисобланади. Саламандраларнинг 10 оиласи, 59 авлоди ва 500 тури бўлиб, уларнинг ривожланиш цикли: тухум (сувда ўтади), личинка (сувда яшайди), жинсий вояга етган ҳайвон (қуруқликда яшайди) босқичлардан иборат. Думли амфибиялар педоморф турларининг личинкаси метаморфозини тугатмайди,

аммо личинкалик белгиларини ва сувда яшаш хусусиятини йўқотмасдан жинсий вояга етади ва кўпаяди.

Саламандраларнинг Amphiumidae, Proteidae, Sirenidae, Ampycomatidae, Dicamptodontidae, Plethodontidae оилалари педоморф бўлиб, улардан Ampycomatidae, Dicamptodontidae, Plethodontidae ларда RAG-1 (recombination activating gene-1) ядро гени ва унга ўхшаш рибосомал РНК, аллоэнзимлар (ҳар хил ферментлар), шунингдек, Plethodontidae педоморф турларида учрамайдиган митохондриял ДНК учраши аниқланган. Педоморф турларнинг чегараланган генетик дивергенцияси уларнинг бир-бири билан ва педоморф бўлган бошқа оила турлари билан боғлиқлигини кўрсатади. Думли амфибияларда педоморфоз асосини геном структурасининг қайта қуришлари ташкил этади.

Думли амфибияларда гипоталамус-гипофиз-қалқонсимон без тизими орқали метаморфозни тўхтатиб ўрганиш мумкин. Гипоталамусда нормада ҳосил бўлаётган тиротропин-рилизинг омил гормони гипоталамусдан озод бўлиб, гипофиздан тиреотропин-стимулловчи омил секрециясини тезлаштиради. У ўз навбатида қалқонсимон безда tiroksin ва тиреодин гормонларининг синтезланишини стимуллайди. Тироксин пассив гормон бўлиб, монодейодиназа таъсирида фаол тиреодин гормонига айланади. Қалқонсимон без ҳужайраларида ҳар иккала гормон ҳосил бўлиши мумкин ва ҳар иккаласи рецепторлар билан боғланиб, личинкадан жинсий вояга етган организмгача бўлган физиологик жараёнлар нормал ўтишининг таъминланишига ёрдам беради.

Тиротропин-рилизинг омилнинг синтезланиши ва секрециясини ирсий бузилиши думли амфибиялардан *Ambystoma gracile* ва *A. tigrinum* да метаморфознинг бузилишига олиб келади. Гипофизда тиротропин-стимулловчи омил гормони синтези ва секрециясининг бузилиши *A. Mexicanum* да метаморфоз босқичлари ўтишининг йўқолишига, жумладан, ташқи жабраси бўлса ҳам сув ҳайвони бўлиб қолишига олиб келди, шунингдек, бошқа личинкада личинкалик белгилари ҳам сақланиб қолади. Қалқонсимон безда тироксин ва тиреоидин синтези ва секрециясининг ирсий бузилиши ёки шу гормонларни сезадиган рецепторларнинг бўлмаслиги *Siren*, *Necturus* ва *Euryceaneotenes* метаморфозини тўхтатади.

*Euryceaneotenes* га тиреоидин ва тироксин гормонларини сунъий йўл билан юбориш жинсий вояга етган индивидда метаморфоз содир бўлишига олиб келади. *Siren* ва *Necturus* тироксин ва тиреоидиннинг ҳар қандай концентрациясига жавоб бермайди ва ривожланиши личинка босқичида сақланиб қолади. Бундан ташқари, думли амфибиялардан доимий

жабралилар (гор протейи *Proteus anguinus*), кўр тритон (*Typhlomol gerathbuni*) ва бошқалар личинкалик босқичида жинсий вояга етади ва сувда яшайди.

Ўсимликлар дунёсидан мохлар, плаунлар, папоротниклар, очик уруглилар, ёпиқ уруглиларда ҳам педоморфоз учрайди. Жумладан, *Araceae* оиласи вакилларининг гавдаси содда тузилган бўлиб, аجدодлари онтогенезининг дастлабки босқичларида ривожланиши тўхтаб қолиши туфайли келиб чиққан. Баъзи ўсимликларда дарахт шаклдан ўтсимон шаклга ўтиши ҳам ривожланиши охириги босқичининг тушиб қолишига мисолдир. *Pteridophyta*да гаметофитнинг содалашуви ва *Bryophyta*да спорофитнинг редукцияси неотения ҳисобланади, аммо ҳар иккала ҳолатда репродуктив функция сақланиб қолган.

Педоморфоз ўсимликлардан приматларгача фенотипик ўзгаришлар кенг тарқалган механизм ҳисобланади. Ривожланиш тезлигининг педоморфоз орқали ўзгариши учун генетик нисбатни бузмайдиган, нисбатан кам миқдордаги генетик ўзгаришлар зарур. Педоморфоз натижасида ҳосил бўлган морфологик белгилар ювенил давридаги морфологик белгилар ҳисобланади. Организмлар неотения ёки прогенез туфайли ҳосил бўлган белгиларни функционал бир бутунлигининг эволюция жараёнида сақлайди. Бу педоморфознинг юқори эволюцион потенциалидан далолат беради.

Шундай қилиб, янги таксонларни морфологик, физиологик ва бошқа белгиларининг пайдо бўлиши аجدодларидан бошланади, аммо жинсий вояга етган организмларда бу белгилар сақланмаслиги мумкин.

**Неотениянинг эволюциядаги аҳамияти.** Эволюция жараёнида фақат органларнинг эмас, балки бир бутун организмнинг эмбрионал ривожланишида аجدодлар ривожланишидан фарқ қиладиган ўзгаришлар содир бўлиши мумкин. Кўп ҳолларда ривожланишнинг бошлангич ёки ўрта босқичлари кейинги босқичларини сиқиб чиқаради. Натижада онтогенез тезроқ тугайди. Онтогенетик ривожланишда қисқарадиган ёки тушиб қоладиган босқичлар функцияларини ундан олдинги босқичлар бажаради.

Бу педоморфоз бўлиб, эволюция жараёнида муҳитнинг ўзгариши ва рақибларининг пайдо бўлиши туфайли келиб чиққан. Битта мирацидий личинкасидан бир нечта спороциста, ундан кўплаб редия, ундан кўплаб церкария пайдо бўлади. Педогенез ўсимликларда ҳам учрайди. Масалан, *Taxtadjyan* фикрича, лемналар вояга етган формалардан эмас, балки унинг муртагидан келиб чиққан. Сувда ўсувчи бу ўсимликнинг тузилиши шу қадар содаллашиб кетганки, натижада улар гулли ўсимликларга нисбатан кўпроқ сувўтларга ўхшаш бўлиб қолган. *Pistia* сувда сузиб юриб ҳаёт кечирадиган

майда ўсимлик бўлиб, тропик мамлакатларда кенг тарқалган. Етилганда у лемнага мутлақо ўхшамайди. Чунки унда кичик поя, барг, илдиз каби вегетатив органлар бўлади, холос. Уругининг тузилишида, унишида, муртаклик ҳолатида, лемналар билан улар ўртасида кўп ўхшашлик намоён бўлади. Қиёсий морфологик тадқиқотлар лемна вегетатив танасининг чўнтакчалар деб аталувчи қисмидан юқорида жойлашган дистал қисмида аслида барг эканлигини, чўнтакчаларда ривожланган муртаклари ёки новдаларига мос келишини кўрсатади. Шу билан бирга улар орасида фарқ ҳам бор. Агар Пистианинг пояси бир қанча новдалар ва кўпгина тўпбарг чиқарса, леманинг вегетатив танаси иккита ён куртак ва редуцияланган вегетатив органлари борлиги, уларни бир ўсимликдан келиб чиққанлигидан далолат беради. Бу маълумотлар яна лемналар вояга етган формалардан эмас, балки уларнинг муртагидан пайдо бўлганлигини кўрсатади.

Айрим органлар қисқариб, қолдиқ ҳолда сақланиб қолса, бу **рудимент** органлар деб аталади. Рудимент органлар ўсимликларда ҳам учрайди. Масалан, бугдойик, марваридгул, папаротник ва бошқа ўсимликларнинг илдизпоясида рудимент ҳолидаги барглар учрайди. Айрим индивидларда қадимги аждодининг белгилари тузилишига қайтиши ёки такрорланиш ҳодисаси **атавизм** деб аталади. Айрим вақтларда жунли бола тугилиши, баъзи сигирларда 3 жуфт эмчаклар ривожланиши атавизмга мисол бўла олади.

**Жинсий кўпайишнинг доимий бўлмаган типи.** Кўпчилик ҳолатларда организмлар жинсий кўпайишининг асосий типи эркаклик ва ургочилик гаметаларининг қўшилишидан иборат бўлиб, бу амфимиксис деб аталади. Аммо баъзи организмлар эмбрионининг ривожланиши гаметалар уругланмасдан ҳам ўтиши мумкин. Бу апомиксис деб аталади. Апомиксиснинг партеногенез, гиногенез, андрогенез, гетерогония турлари бор.

Апомиксис гулли ўсимликларнинг 43 оила ва 100 дан ортиқ авлодида учрайди. Шунингдек, апомиксис эмбрион халтаси, эмбрион ва эндосперм ривожланиши билан ҳам фарқ қилади. Автоном апомиксисда чангланиш содир бўлмасдан эмбрион ривожланади.

Апомиксиснинг гулли ўсимликларда кенг тарқалган шакли редуцияланган партеногенез (гаплоид эмбрион) бўлиб, лавлаги, гўза, тамаки, арпа, бугдой ва бошқаларда учрайди. Редуцияланмаган партеногенез (диплоид эмбрион) бошоқлиларда учрайди. Доимий бўлмаган апомиксисда она хужайранинг мегаспорасида мейоз содир бўлади ва гаплоид эмбрион халтаси ҳосил бўлади. Янги эмбрион уругланмаган тухум

хужайрадан (гаплоид партеногенез) ёки эмбрион халтасининг бошқа хужайрасидан – синергид ва антипод (гаплоид апогамия) ҳосил бўлиши мумкин. Баъзан сперма тухум хужайрага киради, аммо унинг ядроси билан қўшилмасдан элиминацияга учрайди. Унинг аҳамияти шундаки, сперма тухумнинг бўлинишини стимуллайди (гиногенез). Доимий бўлмаган апомиксиснинг бу формасида хромосоманинг гаплоид регуляцион сони ва она ўсимлик белгилари пайдо бўлади. Ўсимликларда партеногенез псевдогамия билан алмашиб туради, яъни спермаларнинг бири ўлади ва уругланишда катнашмайди, бошқаси эмбрион халтасининг марказий ядроси билан қўшилиб, энтосперм ҳосил бўлишида катнашади, яъни қўш уругланишга ўхшайди.

Агар тухум хужайранинг ядроси ўлса, эмбрион сперма ядросидан ва тухум цитоплазмасидан ҳосил бўлади (андрогенез). Андроген зиготаларнинг яшовчанлик қобиляти паст бўлиб, хромосамалари гаплоид сонда ва ота белгиларига эга бўлган индивидлардир (масалан, тамаки).

Партеногенез апомиксиснинг бошқа формалари билан ҳам галланади. Масалан, адвентив эмбриония, яъни эмбрион эмбриондан ташқари халта ва уруг қобиги хужайраларидан ҳосил бўлади. Апомиксиснинг бу шаклларида кўпчилик ҳолларда битта уругда бир неча эмбрион ривожланади (масалан, цитрус ўсимликларда). Коловраткалар, дафния, ширалар, асалариларда апомиксис партеногенез шаклида учрайди.

**Партеногенез** жинсий кўпайишнинг бир шакли бўлиб, эмбрион уругланмаган тухум хужайрадан ривожланади. Соматик (диплоидли, амейозли) ва генератив (гаплоидли, мейозли) партеногенезлар фарқланади. Соматик партеногенезда тухум хужайрада редукцион бўлиниш содир бўлмайди, агар содир бўлса ҳам кейин иккита гаплоид ядро қўшилиб, хромосамаларнинг диплоид набори тикланади. Масалан, чумолиларда соматик хужайраларнинг диплоид набори эндомиоз ҳисобидан тикланади. Амейоз партеногенез ёмгир чувалчангида, кўнгизларда, балиқларда, амфибияларда ва судралиб юривчиларда аниқланган бўлиб, уларда ирсий материал фақат онадан ўтади.

Генератив партеногенезда эмбрион гаплоид тухумдан ривожланади. Масалан, асаларининг трутени уругланмаган гаплоид тухумдан партеногенез йўли билан ривожланади. Мейоз диплоид партеногенез мейознинг иккинчи бўлиниши блокраниши орқали дрозофила, балиқлар, қушларда учрайди ва битта жинс (самка ёки самец) индивидлари, жумладан, дрозофилада самка, қушларда самец ҳосил бўлади.

Факультатив партеногенезда тухум уругланмасдан ёки уругланиб ривожланиши мумкин. Масалан, асаларилар, чумолилар, коловраткаларда уругланган тухумдан самка, уругланмаган тухумдан самец ривожланади. Облигат (мажбурий) партеногенезда тухум уругланмасдан (кавказ қоя калтакесаги) ривожланади.

Янги авлод жинсига боглиқ ҳолда партеногенезнинг қуйидаги турлари фарқланади:

- амфитокияда шираларда уругланмаган тухумдан самка ҳам, самец ҳам ривожланади;

- арренотокияда уругланмаган тухумдан фақат самец ривожланади, масалан, асалариларда трутени ривожланади.

- телитокияда уругланмаган тухумдан фақат самка, масалан, патеногенетик самка ҳосил бўлишни бошловчи тўлиқсиз циклик шира ва асос солувчи шира, баъзи калтакесаклар ривожланади.

Табиатда ўсимликлар каби ҳайвонларда ҳам гиногенез учрайди, яъни эмбрион тухум ядросидан ривожланади. Масалан, кумушсимон карас, тритон, юмалоқ чувалчанглар, тугувчи балиқча Moliensiада шундай ҳолатни кузатиш мумкин. Андрогенез уругланмаган тухумдан, яъни тажриба жараёнида паст ҳарорат ва бошқа физик ҳамда кимёвий омиллар билан таъсир этганда содир бўлади. Масалан, тузнинг паст концентрацияси тут ипак куртида мейозик партеногенезни стимуллайди ва бу фақат барча генлар бўйича гомозигота самец ҳосил бўлишига олиб келади.

**Гетерогония** – бир-биридан фарқ қиладиган мажбурий жинсий авлоднинг қонуний алмашиниши (алоҳида жинсли ва гермафродит, алоҳида жинсли ва партеногенетик, гермафродит ва партеногенетик авлодларнинг бир-бири билан алмашиниши) коловраткалар, қисқичбақасимонлар, ясси ва юмалоқ чувалчанглар ҳамда хашаротларда учрайди. Ўйил давомида гетерогония цикли сони яшаш шароитига, ҳароратга, озукага боглиқ ҳолда турлича бўлиши мумкин. Масалан, коловраткаларнинг амиктик самкаси кузда уругланган тухумдан ҳосил бўлади. Амиктик самка уругланмасдан ва хромосомаси редукцияланмасдан ривожланадиган тухум кўяди. Амиктик самка диплоид авлод беради. Коловраткалар миктик самкасининг кузги авлоди ҳосил қилган тухумидан ҳам партеногенетик, ҳам уругланиш туфайли ривожланиши мумкин. Партеногенетик ривожланадиган тухумдан фақат самец ҳосил бўлади, уругланган тухум диплоид бўлиб, улар кишки тиним давридан кейин ривожланади. Баҳорда улардан амиктик самка ривожланади. Дафниялар баҳорда партеногенез, кузда уругланиш орқали кўпаяди. Кўпайиш шаклининг алмашиниши ҳарорат билан боглиқ бўлиб,

24<sup>0</sup>С да партеногенетик, 16<sup>0</sup>С да самец пайдо бўлади ва уругланиш содир бўлади, 8<sup>0</sup>С да самецлар сони янада ортади. Куриётган сувда ҳам дафния уругланиш орқали кўпаяди.

*Rhabdias buffonis* (бақанинг ўпка паразити)да иккита: паразит ва эркин яшовчи авлодлари бор. Паразит авлоди протеандр самкадан ривожланади. Бу самка дастлаб сперматозоид, кейин тухум етиштиради. Шундан кейин уругланган тухум бақанинг ўпкасидан ичагига тушади, ундан ташқи муҳитга чиқади. Тупроқда самка ва самецдан иборат эркин яшовчи авлоди ривожланади. Бу авлод самкасининг маҳсулдорлиги паст бўлиб, кам тухум кўяди ва ундан личинка чиқади. Бу личинкани овқат ва тупроқ бўлаклари билан бақа ютиб юборади ва унинг ўпкасида яна паразит авлоди ривожланади.

Шундай қилиб, баъзи организмлар онтогенезида тартибга солинмаган кўпайиш типининг пайдо бўлиши жинссиз кўпайиш йўли билан қисқа вақтда кўплаб индивидлар пайдо бўлишига олиб келади, аммо жинсий кўпайиш тўлиқ йўқолмайди. Кўпайишнинг тартибга солинмаган типи алоҳида жинсли ва гермафродит организмлар эволюцияси жараёнида ҳар хил жинс индивидларини ўзаро кам учрашишининг ўрнини босишга ва индивидлар сонининг кўпайишига олиб келадиган мослашуви сифатида пайдо бўлган.

Педогенез (партеногенезнинг бир тури) – баъзи умуртқасизларда учрайдиган кўпайиш тури бўлиб, бунда личинкада янги авлод берадиган уругланмаган тухум ривожланади. Педогенез 1862 йилда Н.Вагнер томонидан икки қанотли хашаротларнинг *Miastor* авлодида аниқланган. Педогенез терминини К.М.Бэр 1865 йилда биринчи марта қўллаган. Педогенезда она организмда ҳосил бўладиган қиз личинка дастлаб она организми тўқималари билан эндопаразит сифатида озикланади. Кейин она организми кутикуласини ёриб ташқарига чиқади ва эркин ҳаёт кечиришга ўтади. Баъзан бир неча партеногенетик личинка авлодидан кейин самка ва самец ҳосил қиладиган авлод пайдо бўлади ҳамда улар жинсий йўл билан кўпаяди. Педогенез жинсий маҳсулдорликнинг пастлигини компенсация қилишга қаратилган эволюцион мослама ҳисобланади. Масалан, кўнгизларнинг *Micromalthidae* оиласи вакилларида ҳам тирик тугувчи, ҳам тухум кўювчи педогенетик личинканинг пайдо бўлиши характерлидир. Шунингдек, педогенез денгиз қискичбакасимонларида (*Podon* авлоди) ҳам учрайди. Спорациста ва редияда эмбрион ривожланиши ҳам педогенездир.

Шундай қилиб, онтогенез барча ҳайвон ва ўсимликларга хос бўлиб, онтогенезнинг ҳар хил босқичларида қонуний, кетма-кет ёки тўсатдан содир бўладиган ўзгаришлар ўсиш, кўпайиш, ривожланиш ва организм ҳаёти



орқали аниқланади. Ҳар хил организмларда онтогенезнинг ҳар бир босқичини ўзига хос хусусиятга ва давомийликка эгалигидан далолат беради. Онтогенезнинг турли-туманлиги эволюция жараёнида пайдо бўлган организмнинг ўзгарувчан яшаш шароитида пайдо бўлган адаптацияси ҳисобланади.

### **Назорат саволлари**

1. Онтогенез таърифини таҳлил қилинг.
2. Онтогенез таркибини таҳлил қилинг.
3. Онтогенез тарихини таҳлил қилинг.
4. Онтогенез ва филогенез нисбатини таҳлил қилинг.
5. Онтогенезнинг қандай қонунларини биласиз.
6. Онтогенез ёки ривожланиш циклида бирор босқич тушиб қолса қандай ўзгаришлар содир бўлади?
7. Ривожланиш циклига таъриф беринг ва уни таҳлил қилинг.
8. Ривожланиш циклининг қандай принципларини биласиз?
9. Филэмбриогенез назариясининг моҳияти ва йўналишларини айтинг.
10. Онтогенез эволюциясининг асосий йўналишларини айтинг.
11. Назарий биология нимани ўрганади?
12. Гетерохронияга таъриф беринг ва уни таҳлил қилинг.

### 3-БОБ. ҲАЙВОНЛАР РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛИНИНГ БИОЛОГИК АСОСЛАРИ

#### 3.1. Ривожланиш циклида кўпайиш турларининг галланиши

Онтогенез ривожланиш циклига нисбатан узоқ давом этади. Ҳайвон ёки ўсимликлар ривожланиш (ҳаёт) циклининг узоқлиги бир йил давомидаги авлодлар (генерация) сони ёки бир авлод учун ўтган баҳор (йиллар) сони билан аниқланади. Шунингдек, бу жараёнга мажбурий тинчлик ва диапаузалар ҳам киради. Ҳайвонларда оддий (тўғри) ривожланиш цикли асосан умуртқали ҳайвонларда учрайди, кўплаб ҳайвонларда, айниқса умуртқасиз ҳайвонларда метаморфозли ривожланиш цикли содир бўлади. Ҳайвонларнинг ривожланиш цикли ҳар хил босқичлар ва кўпайиш турларининг аламиниши билан ўтади. Улар қуйидагилар:

**1. Метагенез.** Метагенез авлод галланишининг иккиламчи шакллари бири бўлиб, унда жинсий кўпайиш натижасида пайдо бўлган авлод жинссиз йўл билан кўпаяди. Метагенезни (юнонча мета-кейин, генесис-ривожланиш, деган маънони билдиради) биринчи марта тубан ҳайвонларда Ж.Стеенструп (1842) аниқлаган. Бундай ривожланиш цикли ковакичлиларда учрайди.

**2. Гетерогония.** Бундай ривожланиш циклида бир-биридан фарқ қиладиган (амфимистик ва партеногенетик, айрим жинсли ва гермафродит, гермафродит ва партеногенетик) жинсий авлодлар галланади. Гетерогонияни (юнонча гетерос-ҳар хил, деган маънони билдиради) биринчи марта Гроббен (1882) аниқлаган. Кўпайишнинг бундай галланиш усули ясси чувалчангларнинг айрим вакилларида учрайди.

**3. Педогенез.** Педогенез баъзи умуртқасиз ҳайвонларнинг кўпайиш усули бўлиб, унда уругланмаган тухумдан навбатдаги авлод личинкаси ҳосил бўлади. Бу партеногенезнинг бир тури бўлиб, уни Н.П.Вагнер (1862) икки қанотли ҳашаротларнинг *Miastor* авлодида биринчи марта аниқлаган. Педогенез терминини К.М.Бэр (1865) биринчи марта қўллаган (Педогенез юнонча пайдос – ёш бола, гўдак деган маънони билдиради). *Miastor* она личинкаси ичида ривожланаётган личинка унинг тўқималари билан озикланиб, кейин кутикуласини тешиб ташқарига чиқади ва эркин ҳаёт кечиради. Бир неча педогенетик личинкадан кейин самка ва самецни ҳосил қиладиган личинка пайдо бўлади. Педогенез жинсий вояга етган ҳайвоннинг маҳсулдорлиги пастлигининг ўрнини боса оладиган, эволюция жараёнида пайдо бўлган мосланиш ҳисобланади. Бундай ривожланиш ҳашаротлардан ташқари моногениялар ва трематодларда ҳам учрайди. Шундай қилиб, уларда личинкалик даврида партеногенетик усул билан кўпайиш учрайди.

#### **4. Полиэмбриония ва эмбрионал ривожланишнинг давомийлиги.**

Битта зиготадан бир нечта эмбрион (эгизаклар) ривожланиши полиэмбриония дейилади. Бир тухумдан ривожланган эгизаклар бир хил жинсли бўлади. Турга хос бўлган ва тасодифий полиэмбриониялар фаркланади. Турга хос бўлган полиэмбриония мишанкаларда, паразит пардақанотли ҳашаротларда, зирхлиларда учрайди. Масалан, *Litomasix* авлодига мансуб яйдоқчиларда битта зиготадан 3000 тагача личинка ривожланиши мумкин. Зирхлилардан *Dasypushybridus*нинг битта зиготасидан 7-9 та эмбрион пайдо бўлиб, уларнинг ҳар бири алоҳида амнион ҳалтада, аммо умумий хорионда ривожланади. Тасодифий полиэмбриония ҳайвонот дунёсининг ҳамма вакилларида учраши мумкин.

Кенг маънода полиэмбриония дейилганда, битта тухумдан эмбрионал ривожланиши даврида бир нечта индивид пайдо бўлиши тушунилади. Бу жараёнга учта сабаб таъсири туфайли полиэмбриониянинг учта тури пайдо бўлади. Бластодермик полиэмбрионияда вояга етган ҳайвонга хос бўлган жинссиз кўпайиш эмбрионал ривожланиш даврида бошланади. Масалан, *Diplosoma* личинкасининг танасида иккита зооид ривожланади. *Rugosoma* гавдасида тўртта бирламчи бластозооид ҳосил бўлади. Полиэмбриониянинг иккинчи тури педогенез деб аталади ва педогенез асосидаги партеногенетик кўпайиш эмбрионал ривожланиш даврида бошланади. Бундай полиэмбриония моногенетик сўргичлиларга хосдир. Полиэмбриониянинг учинчи тури кўпайишнинг бирор тури билан боғлиқ бўлмаган ҳолда, нормал эмбрионал ривожланишнинг маълум босқичида қандайдир бузилиш туфайли содир бўлади. Бундай ҳақиқий полиэмбриония тўғаракогизлиларда, мишанкаларда, баъзи ҳашаротларда ва айрим сутэмизувчиларда (ялқовларда) учрайди.

**5. Полиморф гермафродит авлодларнинг алмашиниши.** Бундай ривожланиш циклини Вудхед (1931) биринчи марта аниқлаган бўлиб, унинг фикрича, трематодлар ривожланиш цикли камида учта полиморф гермафродит (спороциста, редия, марит) авлодлар алмашиниши билан ўтади.

Эволюция жараёнида ҳайвонот дунёси индивидуал ривожланиши ва турнинг ривожланиш цикли ўзгариб борган. Онтогенез даврида организм ўсади, ривожланади, кўпайиш жараёнида иштирок этади ва нобуд бўлади.

Ривожланиш цикли – бу турнинг ривожланиши жараёнида иккита бир хил ривожланиш фазалари ўртасида циклик такрорланадиган даврлар йигиндисидан иборат. Ривожланиш цикли таркибига ҳар хил кўпайиш турларини ўз ичига оладиган онтогенез типлари, босқичлари ва даврлари киради. Онтогенезнинг бевосита ва метаморфозли типлари, эмбрионал ва постэмбрионал босқичлари, ҳар бир босқичнинг кўплаб даврлари (масалан,

одам эмбрионал ривожланишида уругланишдан имплантациягача бўлган давр, имплантация даври, йўлдош ҳосил бўлган даври) фарқланади. Кўпчилик умуртқасиз ҳайвонлар ривожланиш цикли жинсий ва жинсиз кўпайиш навбатлашуви билан ўтади. Ривожланиш цикли даврида кўпайиш, тарқалиш, турли ноқулай шароитлардан ҳимояланиш каби турнинг сақланиб қолиши ва таракқий этиши учун муҳим бўлган хусусиятлари амалга ошади. Тур эволюцияси даврида янги адаптив белгилар пайдо бўлиши билан онтогенез ва ривожланиш цикли ҳам ўзгариб боради.

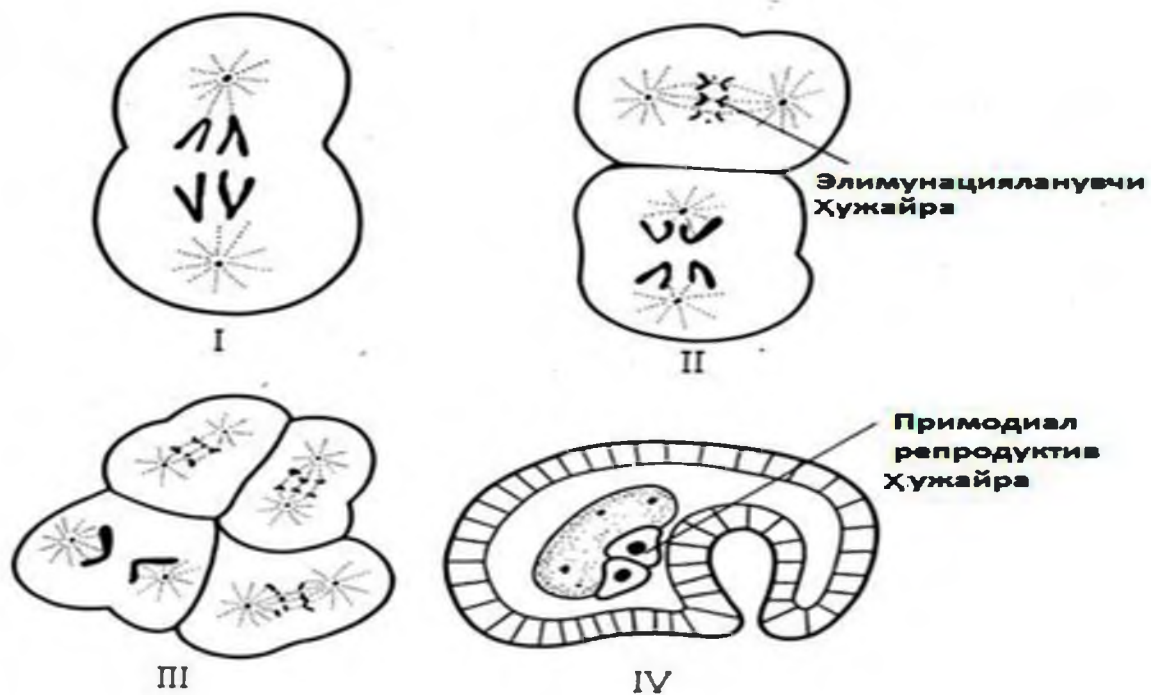
### **3.3. Умуртқасиз ҳайвонлар ривожланиш циклининг асосий йўналишлари**

Кўп хужайрали ҳайвонларнинг кўпайиши уругланган битта тухум хужайрадан бошланади. Ривожланиш даврида бу хужайрадан кимёвий ва бошқа хусусиятларига кўра фарқ қиладиган хужайраларнинг янги популяциялари ҳосил бўлади. Экспериментал эмбриологиянинг асосий вазифаси дифференциаллашган янги хужайралар популяциясининг қандай ҳосил бўлиш механизмларини аниқлашдан иборат.

Онтогенезнинг дастлабки даврларида эмбрион ривожланишини тухум хужайра генлари бошқаради. Кейинчалик зигота геноми ишга киришади. Вақт ўтиши билан ҳар хил типдаги хужайралар ҳосил бўлади. Уларнинг потенциал имкониятлари қўйидагилардан иборат:

- 1) зигота ядросида генетик ахборотни тўплаш;
- 2) қиз хужайраларга ахборотни тақсимлаш;
- 3) генетик ахборотнинг транскрипцияси;
- 4) м-РНК молекуласи популяциясининг ҳосил бўлиши;
- 5) м-РНКни ядродан цитоплазмага ўтказиш;
- 6) м-РНК популяциясининг қиз хужайралар цитоплазмасига ўтиши;
- 7) м-РНК молекуласида ахборот трансляцияси;
- 8) хужайра учун хос бўлган оқсил синтезланиши;
- 9) махсус моддаларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг хужайрадаги функциясини амалга ошириши.

Аниқланишича, организмнинг кўпчилик дифференциаллашган хужайраларининг ядроси уругланган тухум хужайра ядросининг генетик ахборотига тенг бўлган ахборотга эга бўлади (27-расм). Бунинг исботи:



**27-расм. Аскарیدا эмбриони ривожланишининг дастлабки даврида хромосома диминуцияси (А.К.Дондуа, 2004).**

**1 – биринчи майдаланишдан кейин хромосома йўқолмайди; II – олдинги бластомер майдаланиши даврида хромосома элиминацияси; III – тўрт бластомерлик даврида хромосома элиминацияси ва уларнинг қайта тақсимланиши. Фақат битта хужайра хромосомаларнинг тўлиқ наборини сақлайди; IV – гастрүляция даврида хромосомаларнинг тўлиқ набори иккита примордиал жинсий хужайрада қолади**

1) организмнинг дифференциаллашган соматик хужайралари ядросини тухум хужайра ядросининг ўрнига кўчириб ўтказиш мумкинлиги;

2) зиготанинг майдаланиши вақтида хромосомаларини ўрганиш мумкинлиги;

3) икки қанотлилар ва бошқа ҳашаротларда гигант хромосомаларни ўрганиш;

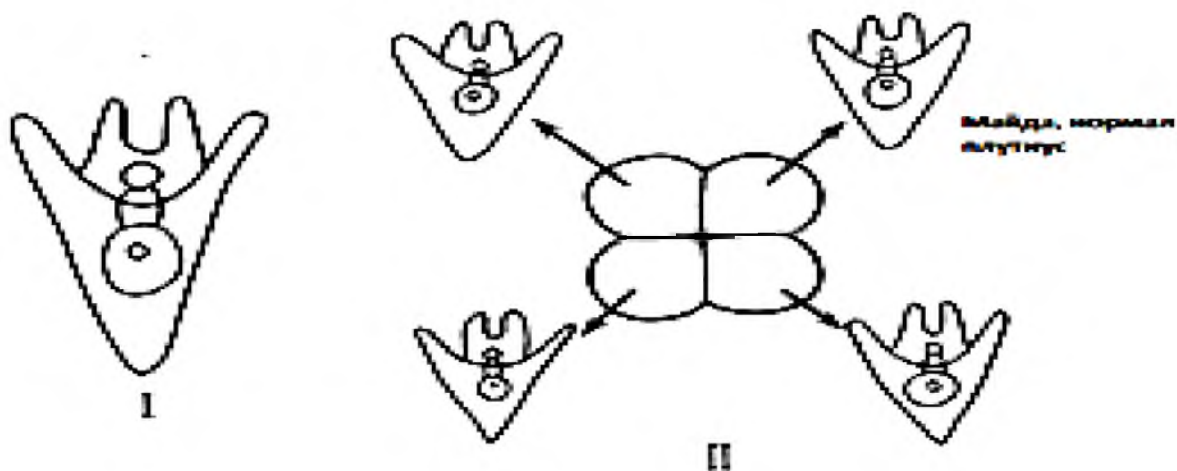
4) регенерация даврида дифференциация ва дедифференциация ходисаларини ўрганиш;

5) ҳар хил тўқималарда ДНК молекуласини ўрганиш.

Айрим ҳайвонларда бу умумий қонуниятлар бузилади. Масалан, аскардаларда эмбрионнинг **примордиал** жинсий хужайралари хромосомаларнинг тўлиқ наборини олади, бошқа хужайраларда хромосомалар майдаланишининг дастлабки даврларида йўқолади (25-расм).

Агар ривожланаётган эмбрионнинг ҳамма хужайраларининг ядроси бир хил генотипга эга бўлса, дифференциация цитоплазма ва ядронинг ўзаро таъсири туфайли пайдо бўлиши мумкин.

**Мозаик ва регуляцион ривожланиш.** XX асрнинг бошларида эмбриологлар бир-биридан ажратилган бластомерлардан нормал эмбрион ривожланишини тажрибада исботладилар. Денгиз типратикани эмбрионининг тўрт бластомерлик даврида унинг бластомерлари бир-биридан ажратилса, уларнинг ҳар биридан нормал, аммо кичик эмбрион ривожланиб, **плитеус** личинкаси ҳосил бўлиши кузатилган. Бундай эмбрионлар регуляцион эмбрионлар дейилади (28-расм).

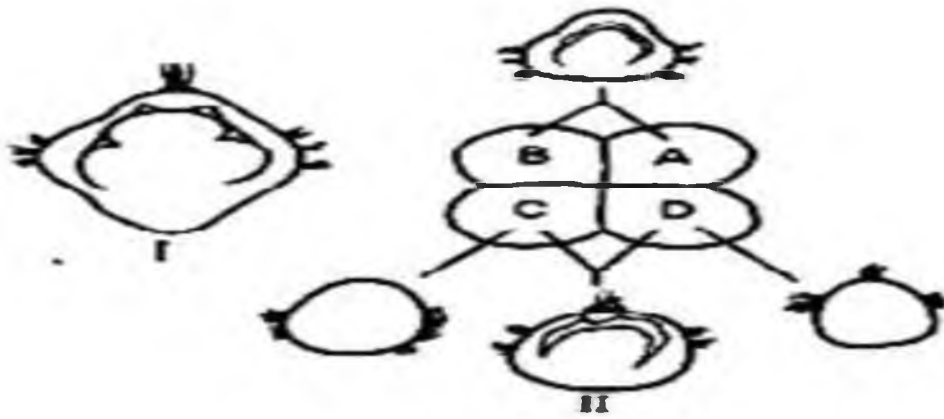


**28-расм. Денгиз типратикани эмбрионининг 4 бластомерлик даврида бластомерларни бир-биридан ажратилганда ҳар бир бластомердан нормал личинка ривожланиши (Р.Барнс ва б., 1992).**

**I – нормал плитеус; II – бластомерларни бир-биридан ажратилганда нормал, аммо кичик плитеус ҳосил бўлиши**

Агар 4 та бластомерни ҳар биридан ҳосил бўлган эмбрион нормал ривожланмаса, бундай ривожланиш мозаик ривожланиш дейилади (29-расм).

Бундан хулоса шуки, баъзи хужайраларнинг цитоплазмаси уларнинг бундан кейинги тақдирини белгилаб берувчи ирсий белги ҳақидаги ахборотни кейинги авлодга узатади. Буни билиш учун нормал ривожланишда



**29-расм. Моллюска (Потелла) эмбрионининг икки ва тўрт бластомерлик даврида уларни бир-биридан ажратиш туфайли нормал бўлмаган эмбрионлар ривожланиши**  
**I – нормал трохофора; II – аномал трохофора (Р.Барнс ва б., 1992)**

Бир бластомерни бластула ёки бошқа даврларидаги тақдирини нишонланган хужайралар ёрдамида ўрганиш мумкин. Бундан кейин майдаланиш жараёнлари содир бўлиб, эмбрион шаклланади.

Кўплаб ҳайвонларнинг ривожланиш цикли ювенил ва жинсий вояга етган даврлардан иборат бўлади. Бундай ривожланиш, айниқса денгиз умуртқасиз ҳайвонларида, паразит ҳайвонларда ва ҳашаротларда кўпроқ учрайди. Бундай ривожланиш цикли давомида ҳаёт кечиришнинг бир кўринишидан бошқасига бирдан ўтиш талаб этилади. Бундай ривожланиш метаморфозли ривожланиш дейилади ва бу жараёнда гавда тузилишида катта ўзгаришлар содир бўлади.

**Денгиз ҳайвонлари метаморфози.** Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг киприкли личинкалари пелагик ҳаёт кечиришга мослашган. Бу личинкаларнинг киприклари ва тана бўшлиқлари жинсий вояга етган индивиднинг бундай органларига тўғри келмайди. Бундай ҳайвонлар метаморфози даврида киприклар йўқолади ва мускул хужайралари ёрдамида ҳаракатланишга ўтади.

Қориноёкли моллюскалар метаморфози даврида велигер личинкасининг паруси редукцияга учрайди ва унинг ўрнига ҳаракат органи вазифасини оёқлар бажаради. Чунки паруслар жинсий вояга етган моллюска ривожланишига ёрдам бера олмайди.

Полихетларда ҳам личинка ҳаракати ва жинсий вояга етган индивиднинг ривожланиши даврида ҳаракат органига талаби турлича бўлади. Гавда сегментлари сони эмбрион ва личинкалик даврларида аста-секин ортиб бораверади. Сегментлар трохофоранинг вентрал камари ва орқа қисмидан ҳосил бўлади. Камарнинг мезодермал хужайралари жуфт

мезентобласт-лардан ҳосил бўлади. Камарнинг иккита хужайраси мезодермани ҳосил қилади ва ундан целом пайдо бўлади. Янги сегментлар пигидиумнинг олдинги қисмидан ҳосил бўлади ва личинка ҳажми ортади. Бу личинкалар пелагик ҳаёти даврида локомотор органлар билан таъминланган бўлади.

Нинатанлилар ривожланиш цикли метаморфозга яққол мисол бўлади. Уларнинг личинкаси билатериал симметрик, жинсий вояга етганда эса беш шўълали симметрик бўлади. Нинатанлиларнинг целомик халтаси архентерон чўққисини ичга ботиб кириши туфайли ҳосил бўлади. Уларда дастлаб уч жуфт целомик халта: аксоцел, гидроцел ва соматоцел бўлади. Ҳозирги нинатанлиларнинг кўпчилигида аксоцел ва гидроцелнинг ўнг қисми редукцияланган ёки умуман йўқолган. Чап гидроцел иккига: гидроцел ва тош канал ҳамда гидропор ҳосил қиладиган қисмларга ажралади. Ўнг ва чап соматоцел ошқозон атрофида ҳосил бўлиб, ундан жинсий вояга етган организмнинг тана бўшлиги пайдо бўлади. Чап гидроцелдан жинсий вояга етган организмнинг амбуликрал системаси ривожланади. Дефинитив огиз гидроцел ҳалқасининг марказида ҳосил бўлади, шундан кейин унинг орал ва аборал қисмлари аниқ бўлади.

Экзоскелетли ҳайвонлар ўса олмайди. Бундай ҳайвонлар пўст ташлагандан (линька) кейин янги пўст ҳосил бўлгунча ўсади. Бу ходиса қисқичбакасимонларда яққол сезилади. Уларнинг морфологик жихатдан ҳар хил бўлган личинкалари пўст ташлайди ва охириги пўст ташлашдан кейин жинсий вояга етган индивидга айланади.

Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг личинкаси яшаш учун қулай шароитларга тарқалиш имкониятига эга. Бу айниқса ўтроқ ёки субстратга ёпишиб яшайдиган ҳайвонлар учун муҳим аҳамиятга эга. Бунда уларга қуйидаги омиллар таъсир этади:

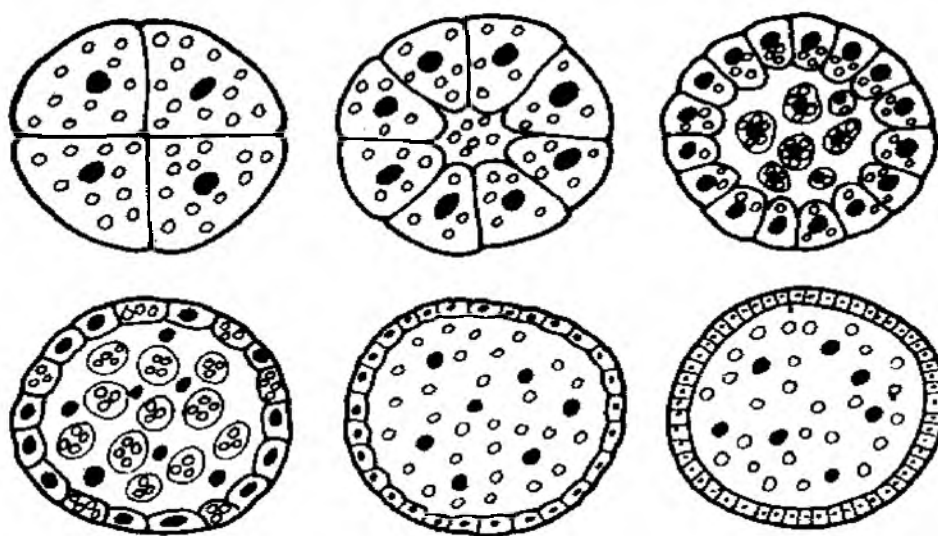
- 1) личинканинг қулай шароитни топишга қаратилган интилиши;
- 2) яшаш жойи ноқулайлиги туфайли метаморфознинг секинлашуви;
- 3) субстратни фарқлаши ва танлаши;
- 4) личинка ёки жинсий вояга етган индивиднинг субстратини аниқлаши.

Шундай хусусиятлар мидия личинкасида борлиги аниқланган. Маълум бўлишича, кўпчилик турларнинг личинкаси субстратни танлашда жуда катта эътибор беради. Тажрибаларда аниқланишича, *Spirorbis* (полихет) личинкаси дарахтларнинг баргига, тошларнинг устига ёпишиб яшайди. Тажрибада турли хил субстратлар таклиф этилганда, улар ўзи яшашга мослашган субстратни адашмай танлаган. Худди шундай ҳолат нинатанлилар



личинкасида ҳам кузатилган. Личинканинг ўзи учун қулай ва ўзи ўрганган субстратни танлаши метаморфоз жараёнинг нормал ўтишига ижобий таъсир этиши ҳам тажрибаларда исботланган.

**Ҳашаротлар ривожланиши ва метаморфози.** Ҳашаротларнинг 2 млн га яқин тури бўлиб, улар асосан 3 та йўл билан ривожланади. Қанотсиз ҳашаротлар (оёқдумлилар, қилдумлилар) бир неча пўст ташлаш орқали ривожланади. Бу жараёнда уларнинг тузилишида ҳеч қандай ўзгаришлар содир бўлмайди, фақат гавдаси ҳажм жиҳатдан катталашади. Бундай ривожланиш тўғри ривожланиш дейилади. Буларнинг тухуми тўла майдаланади ва майдаланишнинг охириги босқичлари қанотли ҳашаротлар тухумининг майдаланишига ўхшайди (30-расм).

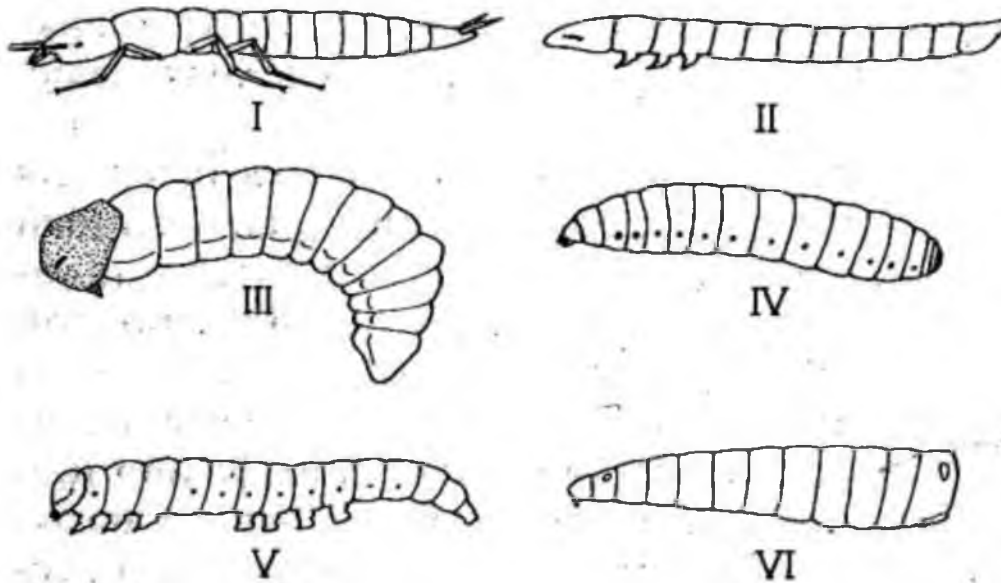


**30-расм. Қанотсиз ҳашаротлар ривожланишининг дастлабки даври.**  
Дастлаб тўла майдаланиш содир бўлади (Р.Барнс ва б., 1992)

Айрим ҳашаротлар ривожланиши даврида пайдо бўлган личинка ота-она формаларига ўхшайди, лекин гавдасининг кичиклиги, жинсий жиҳатдан балогатга етмаганлиги, қанотларининг фақат ташқи куртаги пайдо бўлганлиги билан фарқ қилади. Буларнинг личинкаси нимфа (келинчак деган маънони билдиради) ёки наяда (сув келинчаги) деб аталади. Бундай ривожланиш гемиметаболия ёки чала ўзгариш йўли билан ривожланиш дейилади. Бундай йўл билан ривожланадиган ҳашаротларга сувараклар, ниначилар, кунлилар, баҳорикорлар ва бошқа туркумлар вакиллари киради. Бу ҳашаротларнинг ўзи экзоптеригота ҳам дейилади ва уларнинг ривожланиши даврида личинка организмда катта ўзгаришлар содир бўлмайди.

Агар ҳашаротнинг личинкаси имаго давридан кескин фарқ қилса ва личинка билан имаго ўртасида гумбак босқичи ҳосил бўлса, бундай

ривожланиш тўла ўзгариш йўли билан ривожланиш ёки голометаболия деб аталади. Уларнинг личинкаси чувалчанг ёки курт деб ҳам аталади (31-расм).



**31-расм. Тўла ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротларнинг личинкалари.**

**I – қўнғиз личинкаси; II – қирсилдоқ қўнғиз личинкаси; III – узун бурун қўнғиз личинкаси; IV – асалари личинкаси; V – капалак личинкаси; VI – пашша личинкаси (Р.Барнс ва б., 1992)**

Бу личинкалар озикланиб гавдаси катталашади. Имаго эса тарқалиш ва кўпайиш вазифаларини бажаради. Ғумбак даврида ҳаракат ва озикланишдан тўхтайтиди. Бу даврда организм тўлиқ қайта қурилади ва имагога ўхшаш шаклга ўтади.

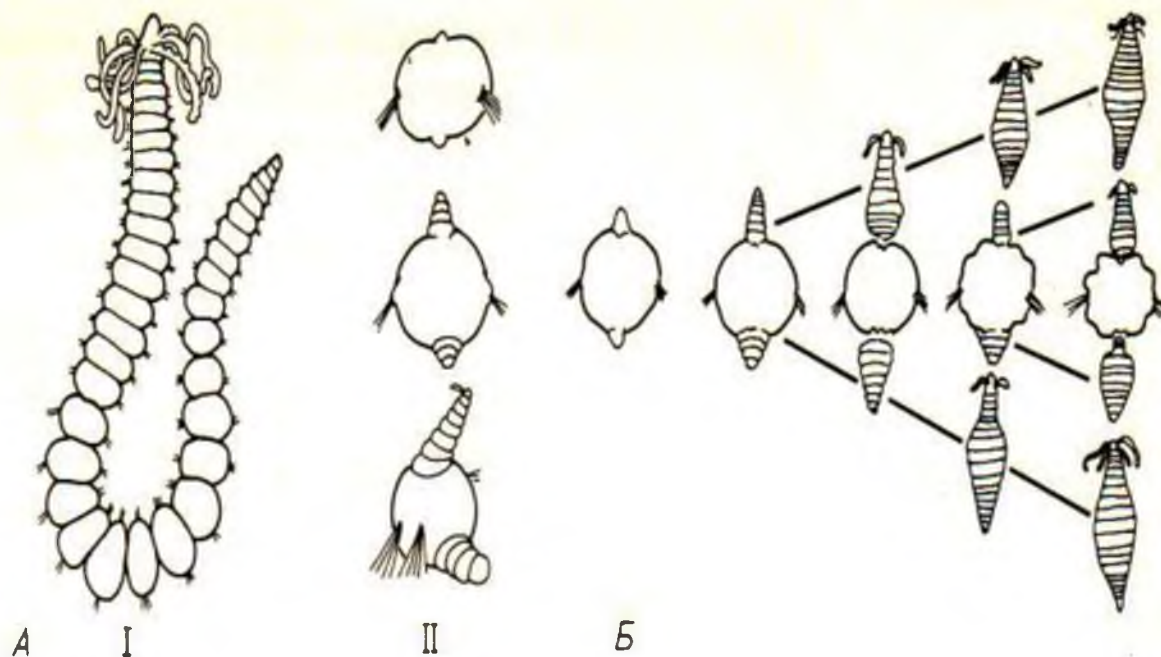
Тўла ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротлар эмбриогенезининг дастлабки даврида бир гуруҳ хужайралар ҳосил бўлади. Улар фақат метаморфоз даврида дифференциаллашади. Бу имагинал хужайралар имагинал диск дейилиб, бир тўда бўлиб жойлашади. Ундан имагонинг ҳамма ташқи органлари ҳосил бўлади.

**Ривожланиш циклида кўпайиш турларининг алмашилиши.** Ҳайвонот дунёсининг ривожланиш цикли турли-туман бўлиб, уларда хромосомалар-нинг диплоид набори жинссиз ва жинсий кўпайиш галланиши даврида сақланиб қолади.

Жинсий кўпайиш ҳайвонот дунёсида кенг тарқалган, лекин айрим ҳайвонлар ривожланиш циклида жинссиз кўпайиш ҳам учрайди. Жинссиз кўпайиш туфайли пайдо бўлган индивидларнинг генотиби ота-онасининг генотиби билан бир хил бўлади. Жинссиз кўпайиш турли йўллар (бўлиниш, шизогония, куртакланиш, фрагментация) билан содир бўлиши мумкин.

Содда ҳайвонлар ривожланиш циклида асосан жинссиз кўпайиш учрайди, айрим турларида жинсий кўпайиш шизогония, оддий бўлиниш каби жинссиз кўпайиш усуллари билан галланади. Бунда бир неча жинссиз кўпайишдан кейин жинсий кўпайиш содир бўлиши мумкин.

**Фрагментация** булутлар, ковакичлилар, ясси чувалчанглар, немертинлар, халқали чувалчангларда учрайди (32-расм).



**32-расм. Халқали чувалчангларда (Dodecaceria) фрагментация йўли билан кўпайиш.**

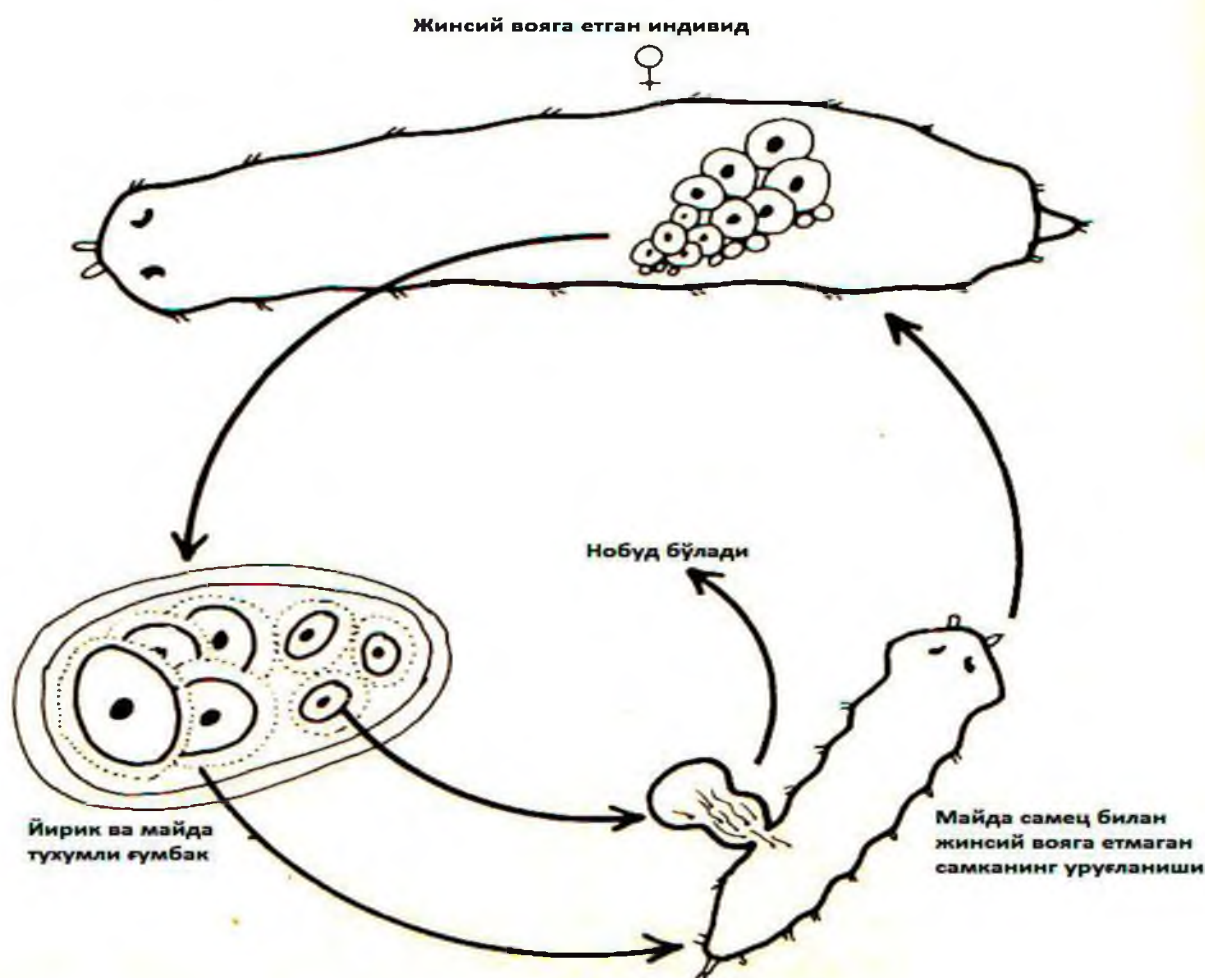
**А. I – сегментларга ажралгунча бўлган жинсий вояга етган индивид; II – янги сегментлар ҳосил бўлиш йўли билан ҳар бир сегментдан янги индивидлар ҳосил бўлиши; Б – битта сегментдан бирламчи, иккиламчи индивидлар ҳосил бўлиши (Р.Барнс ва б., 1992)**

Фрагментация ҳайвонларнинг мураккаб ривожланиш циклида жинсий ва жинссиз кўпайиш билан навбатлашиб келади. Баъзан модификациялашган мейоз натижасида пайдо бўлган диплоид хромосомали тухумдан партеногенез туфайли ҳар икки жинс (самка ва самец) пайдо бўлади, баъзан уругланмаган гаплоид тухумдан самец, уругланган диплоид тухумдан самка пайдо бўлади. Облигат партеногенез, яъни ривожланишида жинсий кўпайиш умуман учрамайдиган ҳайвонларда партеногенез кам бўлсада, учрайди. Уларнинг самечи ҳозирча топилмаган. Партеногенез кўпинча жинсий кўпайиш билан циклик равишда галланади. Бир ёки бир неча марта жинссиз кўпайган авлод кейинги кўпайиши даврида самка ва самецни ҳосил қилади. Уларнинг гаметалари кўшилиб, ташқи муҳитни ноқулай шароитига чидамли, тинч ҳолатга ўтган тухумни ҳосил қилади. Бундай ривожланиш цикли айрим

боши айлангичлиларда, чучук сув қисқичбақасимонларида, шираларда учрайди. Уругланиш туфайли пайдо бўлган диплоид индивиддан ҳосил бўлган популяциянинг индивидлар сони тез суръатлар билан ортади. Бундай ривожланиш циклига ноқулай ҳаёт шароитларига юқори даражада мосланиш деб қараш керак. Бунда айрим биологик омиллар гавда ўсишини чегаралаб туради. Ривожланиш циклининг маълум босқичида улар жинсий кўпаядиган самка ва самецни ҳосил қилади. Бундай авлод ҳосил қилишга ўтиш бир томондан эндоген омиллар, иккинчи томондан ташқи муҳит омиллари таъсирида содир бўлади. Кўпайиш турининг ўзгариши ҳайвонлар организмда морфологик ўзгаришлар пайдо бўлишига ҳам олиб келади.

**Умуртқасиз ҳайвонларда жинсни аниқлаш механизми.** Умуртқасиз ҳайвонларда жинсни аниқлашнинг 3 та тури бор.

**1. Урғочи индивидга қараб жинсни аниқлаш.** Бунда самка 2 хил тухум ҳосил қилади (33-расм). Масалан, кичик полихет (*Dinophilus gyrociliatus*)нинг йирик тухумидан самка, кичигидан эрта етилган, пакана самец пайдо бўлади



**33-расм. Она индивидга қараб жинсни аниқлаш (полихет *Dinophilus gyrociliatus*) (Р.Барнс ва б., 1992)**

Самка тухумининг уругланиши эмбрион даврида, пилла ичида содир бўлади ва бундай уругланган тухумдан самка пайдо бўлади. Она асаларилар ўзи тухумининг уругланишини назорат қилиб туриш хусусиятига эга. Агар уругланиш содир бўлса, диплоид ишчи (етилмаган ургочи) индивидлар ҳосил бўлади. Баъзан қулай шароитда уларнинг бир қисмидан она асаларилар ҳам пайдо бўлади. Уругланмаган тухумдан партеногенез йўли билан гаплоид самецлар пайдо бўлади. Ургочи индивид эркагидан ташқи белгиларига кўра фарқ қилишига қараб ҳам жинсни аниқлаш мумкин.

**2. Жинсни генетик жиҳатдан аниқлаш.** Самка ва самецнинг жинсий хромосомалари доимий сонда ва бир-биридан фарқ (X самкада, X ёки Y самецда) қилади. Тухум ҳужайра X хромосомали сперматозоид билан қўшилса самка, Y хромосомали сперматозоид билан қўшилса самец пайдо бўлади. Демак, жинсни хромосомалар сони ва шаклига қараб аниқлаш мумкин.

**3. Жинсни экологик жиҳатдан аниқлаш.** Янги индивид жинси ҳамма вақт уругланишгача ёки уругланиш пайтида маълум бўлавермайди. Баъзан индивид жинси эмбрионал ва личинкалик даврида, атроф муҳит омилларига боғлиқ ҳолда маълум бўлади. Масалан, эхиурид (*Bonellia viridis*)нинг пакана самечи самкаси организмида паразитлик қилиб яшайди. Буларда жинс уругланиш содир бўлгандан кейин аниқ бўлади. Бу чувалчангнинг планктон личинкаларининг ҳаммасидан самка (йириклари самка) ёки пакана самец пайдо бўлиши мумкин. Агар личинканинг якка ўзи денгиз тагида ўтрок яшаса, ундан фақат самка пайдо бўлади. Агар личинка самкасининг хартуми атрофида ёпишиб яшаса, самка ажратадиган секрет таъсирида пакана самец пайдо бўлади. Тажрибаларда индивид жинсига генетик таъсир этиш мумкинлиги аниқланган, аммо бунда муҳит омиллари устунлик қилади. Эхиуридлар бошқа турларининг вакилларида ҳам бундай ходиса учраши аниқланган. Умуман, бу жараёнда феромонлар ҳам қатнашади.

Ликопча (*Crepidula fornicata*) зич қатламлар ҳосил қилади. Уларнинг энг пастдагиларидан ҳамма вақт самка, юқоридагиларидан самец, уларнинг ўртасида жойлашганларидан гермафродит индивидлар ҳосил бўлади. Демак, жинснинг шаклланишида экологик омилларнинг таъсири муҳим аҳамиятга эга.

**Жинсий кўпайишнинг аҳамияти.** Умуртқасиз ҳайвонларнинг 99% и ривожланиш циклининг маълум босқичида жинсий йўл билан кўпаяди, уларнинг кўпчилигида бу ягона кўпайиш усули ҳисобланади. Бунда тухум ва

сперматозоид кўшилади. Ҳар хил гаметалар (тухум ва сперматозоид) кўшилиши анизогамия дейилади.

Эволюцион биологиянинг муҳим вазифаларидан бири эволюция жараёнида турли хил кўпайиш усулларининг пайдо бўлиши ва маълум систематик таксонларга кирадиган ҳайвонлар ривожланиш цикли учун уларнинг муҳимлигининг сабабларини аниқлашдан иборат. Жумладан, нима учун ҳайвонларнинг ривожланиш циклида жинсий кўпайиш устунлик қилади? Жинсий кўпайиш туфайли янги авлодда турли-туманлик пайдо бўлади, индивидни, турни нобуд бўлишига олиб келадиган зарарли мутациялар пайдо бўлиш имкониятлари пасаяди. Бу эса эволюция жараёнида янги турлар пайдо бўлишига олиб келади. Жинсий кўпайишнинг бу ижобий томонларини унинг салбий томонлари билан солиштириш лозим. Биринчидан, жинсий кўпайишда кейинги авлодга генлар ўтишининг эффективлиги пасаяди. Чунки ота-онадан янги авлодга геномнинг гаплоид набори ўтади. Мосланиш авлоддан-авлодга ўтган сари ота-она генларининг сақланиши билан белгиланади. Иккинчидан, жинсий кўпайишда жинсий белгиларнинг таракқий этиши ва жинсий алоқа учун кўплаб биологик ресурсларни сарфлаш талаб этилади. Учинчидан, қарама-қарши жинсни топиш ва жинсий кўшилиш ҳайвон ҳаёти учун анча хавф пайдо қилади.

Кўплаб назарияларга кўра, жинсий кўпайиш тур ёки популяция учун эволюцион аҳамиятга, жинсиз кўпайиш эса индивид учун қисқа вақтли аҳамиятга эга. Айни пайтда жинсий кўпайишнинг индивид учун аҳамиятини ифодаладиган назариялар ҳам яратилган.

Жинсий кўпайиш натижасида пайдо бўлган индивидлар ташқи муҳитнинг ўзгарувчан омилларига жинсиз кўпайиш натижасида пайдо бўлган индивидларга нисбатан чидамли ва тез мослаша оладиган бўлади. Бу назарияга кўра, жинсий кўпайиш ўзгарувчан шароитда организм учун зарур, ўзгармайдиган шароитда аҳамияти камроқ бўлади. Аммо умуртқасиз ҳайвонларда жинсиз кўпайиш тарқалишини таҳлил қилиш бу маълумотни тасдиқламади. Маълум бир систематик гуруҳга мансуб бўлган ҳайвонларнинг чучук сувларда яшайдиган вакилларида денгизда яшайдиган турларига нисбатан жинсиз кўпайиш кўпроқ учрайди.

Альтернатив назарияга кўра, жинсий кўпайиш туфайли пайдо бўлган индивидлар тур ичидаги ва турлараро рақобатда голиб чиқади. Жинсиз кўпайиш натижасида пайдо бўлган индивидлар генетик жиҳатдан бир хил бўлиб, улар бундай рақобатда мағлуб бўладилар. Бу назарияни 1982 йилда Белл деган олим ишлаб чиққан. Унинг фикрича, жинсий кўпайиш стабил, аммо мураккаб биотопларда, жинсиз кўпайиш эса индивидлар сони кам

бўлган популяцияларда устунлик қилади. Бундай шароитларда организми тез ўсадиган ва индивидлар сони тез кўпаядиган ҳайвонлар яшаб қолади.

Жинсий кўпайишнинг аҳамиятига оид бошқа назарияга кўра, жинсий кўпайиш туфайли пайдо бўлган индивидларнинг паразит организмлар томонидан зарарланиши жинссиз кўпайиш туфайли пайдо бўлган организмларга нисбатан камроқ учрайди.

Хулоса қилиб айтганда, келажакда жинсий кўпайишнинг аҳамиятига оид бу назарияларни умумлаштирилган ҳолда ягона назария яратилиши зарур.

**Гермафродитизмнинг келиб чиқиши.** Ҳайвонот оламида алоҳида жинслилик ва гермафродитизмнинг келиб чиқиши ва тарқалиши таксономик ва экологик жиҳатдан нима билан изоҳланади? Айрим тип ёки синф вакилларида алоҳида жинслилик учраса, бошқаларида гермафродитизм, яна бошқаларида ҳар иккаласи учрайди. Масалан, чучук сувларда ва курукликда учрайдиган моллюскалар ва халқали чувалчанглар гермафродит, уларнинг денгизларда яшайдиган турлари эса алоҳида жинслидир. Сувнинг чуқур жойларида яшашга мослашган қисқичбақасимонлар гермафродит бўлса, сувнинг юза қисмида яшайдиган турлари айрим жинсли бўлади. Жинсий кўпайиш усуллариининг турли-туман бўлиши, жумладан, гермафродитизмнинг келиб чиқиши табиий танланиш натижасидир. Шунинг учун гермафродитизмнинг келиб чиқишига ҳайвонларнинг функционал ҳолати сабаб бўлган деб ҳисоблаш мумкин. Буни исботлаш учун қуйидаги эволюцион моделлар яратилган.

**1. Индивидлар сонининг (зичлигининг) камлиги модели.** Агар популяциядаги индивидлар сони кам бўлса, ёки улар ўтроқ ҳаёт кечирса, индивидларнинг ўзаро учрашиш ва жинсий қўшилиш имкониятлари чекланган бўлади. Шунинг учун эволюция жараёнида ўз-ўзини уруглантириш (синхрон гермафродитизм) пайдо бўлган.

**2. Организм ҳажмига оид моделга кўра,** агар бир жинс (самка ёки самец) йирик, иккинчиси кичик бўлса, кетма-кет гермафродитизм пайдо бўлади, яъни бир ҳайвон дастлаб бир жинс (самка ёки самец), кейин иккинчи жинс вазифасини бажаради.

**3. Популяцион-генетик моделга кўра,** популяциядаги индивидлар сонининг камлиги инбридинг ва генлар дрейфи пайдо бўлиши эҳтимоллини оширади. Бундай ҳолатда гермафродитизм популяциядаги индивидлар сони эффективлигининг ошишига олиб келади.

Ҳар учала моделни умумлаштирган модель ҳам яратилган. Бу моделга кўра, жинсий кўпайишда битта ота, битта она индивид қатнашади ва

уларнинг ҳар бири янги авлодга геномининг ярмини беради. Шунинг учун жинсий кўпайишда ота ва она организми тенг мувоффақиятга эришади.

Организмнинг иш бажариши учун зарур бўлган ресурслари чегараланган, уларни ҳаётининг фаолиятларга ва кўпайиш жараёнига рационал тақсимлаши зарур. Бу энергиянинг маълум қисми гаметаларнинг етилиши ва жинсий йўллардан ўтиши учун сарфланади. Гермафродит организмлар ҳам эркаклик, ҳам ургочилик жинсий гаметаларининг етилиши учун энергия сарфлайди ва уларда энергия сарфи юқори бўлади. Шунинг учун организмларда табиий танланиш алоҳида жинслик томонга борган. Агар энергия сарфи ва репродуктив фаолият пасайса, табиий танланиш гермафродитизм томонга боради.

**Жинсий кўпайишнинг турли-туманлиги.** Жинсий кўпайишнинг турлари кўп бўлиб, бунда репродуктив фаолият стратегияси қуйидагилардан иборат:

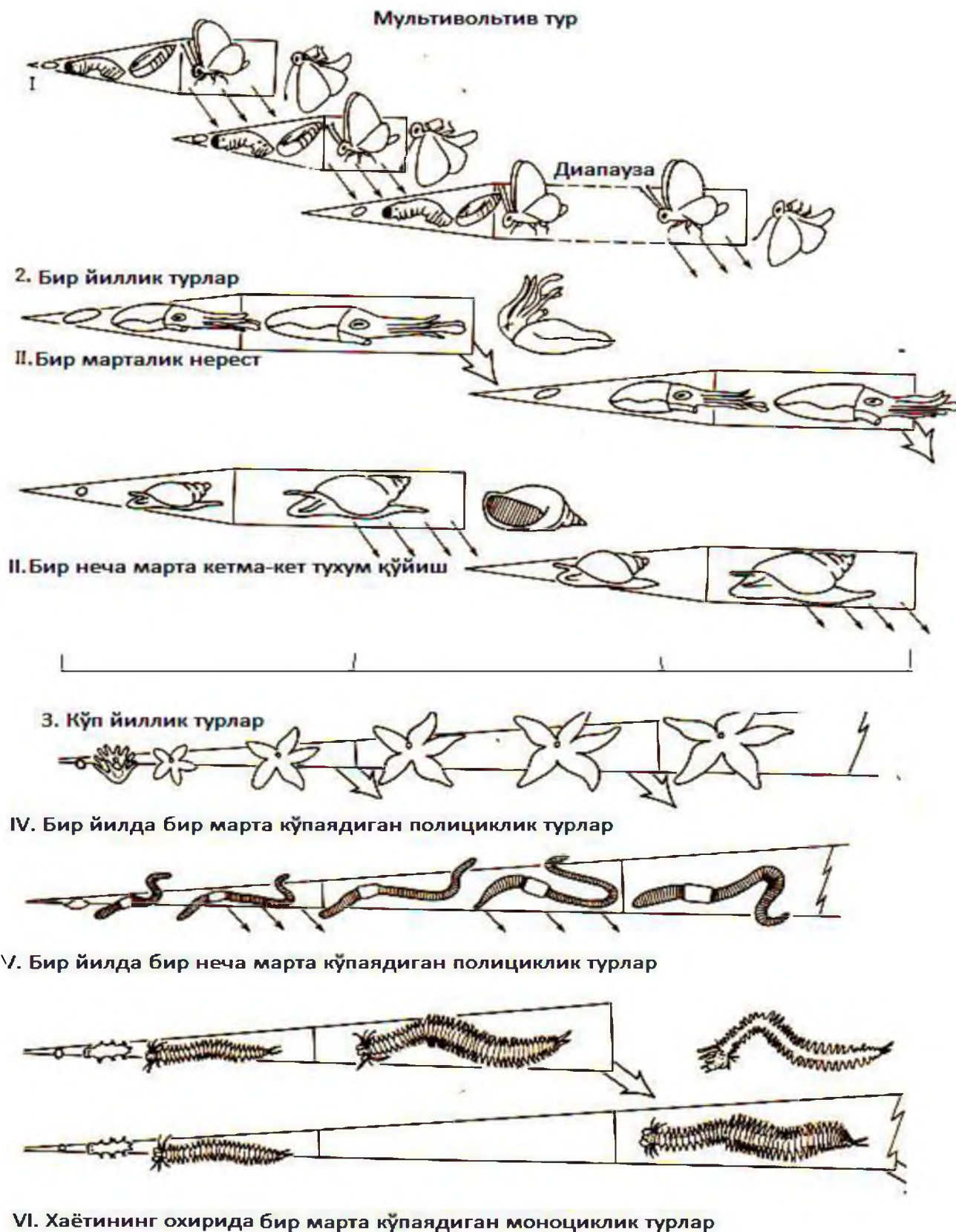
- 1) ҳаётнинг максимал узунлиги;
- 2) ҳаёт давомида кўпайиш даври сони ва муддати;
- 3) етилган гаметаларни бир ёки бир неча марта кўпайиш учун сарфлаши;
- 4) индивид жинсий циклининг популяция жинсий циклига мослиги;
- 5) популяцияда танлаб жинсий кўшилиш ва аутбридинг ҳосил бўлиши;
- 6) гаметаларнинг нисбий ўлчами ва сони;
- 7) ривожланиш усули ва личинка ҳамда жинсий вояга етган индивидларнинг табиий танланиш босимида бардош бериши;
- 8) кўпайиш учун сарфланадиган биологик ресурсларнинг миқдори ва уларнинг ўзаро нисбати.

Ҳайвонларнинг ривожланиш цикли кўпчилик ҳолатларда ҳаёти давомида кўпайишлар сонига ва жинсий вояга етган даврининг давом этишига қараб классификацияланади. Ҳаёти давомида неча марта авлод беришига қараб умуртқасиз ҳайвонлар бир неча гуруҳларга бўлинади.

**1. Мультивольтив турлар.** Бундай ҳайвонлар йил давомида бир неча марта авлод беради. Мўътадил иқлим шароитида чучук сув ва қуруқлик ҳайвонларида кўпчилик ҳолатларда репродуктив диapaуза содир бўлади. Диapaуза ҳайвонларнинг тухум, личинка ва жинсий вояга етган даврларида ҳам содир бўлиши мумкин (34-расм).

**2. Бир йиллик турлар.** Мўътадил иқлим шароитида кўпчилик турлар бир йил яшайди, яъни бу вақт давомида уларда бир авлод алмашинади. Кўпайиш (II) бир марта, бирданига кўп сонда тухум қўйиши, ёки бир неча ой (III) давом этиши мумкин.





**34-расм. Умуртқасиз ҳайвонларнинг ривожланиш цикли. Стрелкаларнинг йўғонлашиши озиқ моддаларнинг тўпланишини, ингичкалашиши сарфланишини билдиради (Р.Барнс ва б., 1992)**

**3. Кўп йиллик турлар.** Бундай ҳайвонлар кўп йил яшаши мумкин. Бу йиллар давомида озиқ моддаларини тўплайди ва бу моддаларни кўпайиш даврида икки усулда сарфлаши мумкин. Кўпчилик ҳолатларда ҳайвонлар (масалан, денгиз юлдузлари IV) бир йилда бир марта, маълум вақтда кўпаяди. Кўпайиш синхрон ёки асинхрон (тупрок чувалчанглирида) ўтиши мумкин. Баъзи кўп йиллик ҳайвонлар моноциклик бўлиб, ҳаётида бир марта, бир йилдан ошганда кўпаяди. Масалан, бошоёқли моллюскалар, Nereidae (VI) шундай йўл билан кўпаяди.

**Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг ривожланиш цикли.** Ҳайвонларнинг кўпайиш усулига ва ривожланиш циклининг йўналишига яшаётган муҳит омиллари жуда катта таъсир кўрсатади. Денгиз умуртқасиз ҳайвонлари гаметаларини тўғридан-тўғри сувга чиқаради ва уругланиш сувда содир бўлади. Чучук сувларда ва қуруқликда яшайдиган ҳайвонлар бундай имкониятга эга эмас. Денгиз умуртқасиз ҳайвонларида ташқи уругланиш содир бўлгандан кейин зиготадан ҳаракатчан планктон личинка ҳосил бўлади.

Денгизларда яшайдиган ҳайвонларнинг деярли ҳамма турларида ташқи уругланиш содир бўлиб, айрим турларида пелагик личинка ҳосил бўлади. Бундай ривожланиш цикли пелаго-бентос ривожланиш цикли деб аталади. (Пелагик грекча пелагос – очик денгиз, деган маънони билдиради). Аммо бу ҳайвонларнинг ҳаммасида ҳам пелагик личинка ҳосил бўлмасдан, айримларида бентос личинка ҳосил бўлиши ҳам учрайди. Бу эса личинкалик даврининг модификациясига ёки йўқотилишига қаратилган прогрессив эволюцион жараён ҳисобланади. Ҳайвонот дунёсининг кўпчилиги типларининг турларида пайдо бўлган пелагик личинка мустақил озиқлана олмайди, улар тухумдаги сариқлик моддаси ҳисобидан яшайди. Бу личинкалар планктотроф пелагик ва лецитотроф пелагик личинкалар, ривожланишининг ўзи эса тўғри ривожланиш дейилади. Айрим ҳайвонларда ривожланиш аралаш типда ўтиши ҳам мумкин. Пелагик личинкали ривожланиш примитив белги ҳисобланади. Денгиз ҳайвонларининг кўпчилиги планктотрофик пелагик личинка ҳосил қилиш орқали ривожланади. Бундай личинканинг афзаллиги қўйидагилардан иборат:

1. Вақтинчалик озиқ моддалардан фойдалана олади.
2. Янги жойларга миграция қилиши мумкин.
3. Ареалини кенгайтира олади.
4. Тор ареалда элиминациянинг олдини олади.
5. Ҳар хил рақобатнинг олдини олади.
6. Янги авлодга турли-туман яшаш жойини топиб беради.

Пелагик ривожланиш асосан ташқи уругланиш билан боглиқ бўлиб, бу ҳайвонларда сперматозоиднинг примитив тузилиши шундай ривожланишга сабаб бўлган.

Эволюция жараёнида гавда ҳажмининг йирик бўлиши кўпайиш турининг сақланиши учун муҳим аҳамиятга эга бўлган. Гавдасининг ҳажми кичик бўлган ҳайвонлар (киноринхлар, кичик моллюскалар, аннелидлар, нинатанлилар)да прогрессив ривожланиш белгилари пайдо бўлган.

Гаметаларнинг ота-она организмидан бирданига ташқарига чиқариш ҳам примитив белги ҳисобланади. Денгиз умуртқасиз ҳайвонлари гаметаларини тана бўшлигида (жумладан, целомда) тўплайди ва тухум (увилдрик) ташлаш пайтида ҳаммасини сувга чиқаради. Ҳажми кичик ҳайвонлар гаметаларини тўплай олмаган ва эволюция жараёнида уларнинг кўпайиши янада прогрессив усул билан ўтишига олиб келган.

**Чучук сувларда ва қуруқликда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонларнинг ривожланиш цикли.** Эволюция жараёнида чучук сувларда ёки қуруқликда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонларда планктотроф ва лецитотроф пелагик ёки тўғри ривожланишни танлаш имконияти бўлмаган. Бундай муҳит омиллари яхши ҳимояланмаган гаметаларни ташқарига чиқариш имкониятини бермайди ва уларда ички уругланиш содир бўлиши шарт. Эмбрион ҳам сув ўтказмайдиган ва бошқа салбий омиллардан ҳимояланган жойларда ривожланиши лозим. Бунинг натижасида примитив пелагик личинкаси йўқолган ва йирик, танаси юмшоқ ҳайвонлар кўпайиши қуйидаги белгилар билан ифодаланади:

- 1) тирик туғиш ёки тухумни сув ўтказмайдиган мембрана ёки пилла ичида қўйиш;
- 2) жинсий қўшилиш орқали ички уругланиш;
- 3) тузилиши мураккаблашган, асосан ипсимон сперматозоиднинг пайдо бўлиши;
- 4) она организми ҳар бир тухум учун кўп энергетик ресурс сарфлагани учун маҳсулдорлигининг пасайиши;
- 5) насл учун гамхўрлик қилиш;
- 6) кўп марта ёки эпизодик тухум қўйиш ва уни уруглантириш учун захира сперматозоидлардан фойдаланиш;
- 7) гермафродитизмнинг келиб чиқиши ва мавжудлиги.

Чучук сув ҳайвонларининг айрим белгилари уларнинг эволюция жараёнида денгиз ҳайвонларидан келиб чиққанлигини билдиради. Масалан, тишсиз (*Anodonta anadonta*) денгизда яшайдиган аждодларига ўхшайди. Уларнинг ҳар иккаласи ҳам глохидий (велигер личинкасининг

такомиллашган кўриниши) личинкасини ҳосил қилади. Аммо бу личинка эркин ҳаракатланиб эмас, балки балиқларнинг жабраси ёки терисига ёпишиб ҳаракатланади ва тарқалади.

Чучук сувларда яшайдиган ясси чувалчанглар, белбогли аннелидлар ва ўпкали моллюскалар бир-бирига жуда ўхшайди. Уларнинг ҳаммаси синхрон гермафродит ва мураккаб жинсий ҳулқ-атворга эга бўлган ҳайвонлар бўлиб, эмбриони ҳимояланган ҳолда ривожланади. Улар ривожланиш циклида узок вақт давомида ва кўп марта тухум қўяди. Шунингдек, маҳсулдорлиги ва ҳаёт узунлиги ўртасида ҳам боғлиқлик бор. Баъзи турлари бир йил, баъзилари ҳатто ундан ҳам кам яшайди.

Чучук сув ва курукликдаги муҳит омиллари денгиздаги муҳит омилларига нисбатан тез ўзгарувчан бўлади. Шунинг учун бундай шароитда яшайдиган ҳайвонлар физиологик тинч ҳолатга (диапаузага) ўтиш хусусиятига эга. Диапауза ҳолатида организм ноқулай экологик омилларни осон ўтказди. Диапауза ҳолатидаги организмларда метаболитик жараёнлар пасаяди, ташқи муҳитдан энергия, озуқа қабул қилмайди. Айрим узок яшайдиган ўпкали моллюскаларда ва белбогли аннелидларда диапауза жинсий вояга етган даврида, кичик ҳайвонларда эса асосан тухум даврида диапауза содир бўлади. Масалан, зулукларнинг кўпчилиги пилла ичидаги эмбрион ҳолида, бошиайлангичлилар, айрим қисқичбақасимонлар тухум даврида диапауза ҳолатига ўтиб қишлайди. Одам аскаридасининг тухуми 16 йилгача ўзининг тириклик хусусиятини сақлаб қолганлиги аниқланган. Бу ҳайвонларнинг ривожланиш циклида жинсий ва жинсиз кўпайиш галланиб туради.

Жинсий кўпайиш туфайли пайдо бўлган тухум қишлаб, ундан баҳорда жинсиз кўпаядиган авлод пайдо бўлади. Bdelloid бошиайлангичлиларнинг цистага ўралган тухуми кўп йиллар давомида диапауза ҳолатида сақланиши мумкин. Бу ҳодиса уларда жинсий кўпайиш йўқлиги туфайли пайдо бўлган ва қулай шароит пайдо бўлса фаол ҳаёт кечира бошлашга мослашган.

Ўргимчаксимонлар ва ҳашаротлар кўпроқ курукликда яшашга мослашган ҳайвонлар ҳисобланади. Уларнинг айримларини личинка, нимфа ёки жинсий вояга етган босқичлари иккинчи марта сувга яшашга ўтган. Буларда гермафродитизм ҳодисаси жуда кам учрайди, кўпчилик турлари айрим жинсли бўлиб, жинсий йўл билан кўпаяди. Эволюция жараёнида бу ҳайвонларнинг муваффақиятга эришиши (кенг тарқалиши) асосан уларнинг сув ўтказмайдиган гавда қопламанинг ва тухум қобигининг пайдо бўлиши билан исботланади. Шунинг учун уларда тухум ташқи муҳитга чиққунча

уругланади. Айрим жинслилик уларнинг ҳаракатчанлиги билан ҳам исботланади.

Ҳашаротларнинг ривожланиш цикли, одатда тўғри, чала ўзгаришли ва тўла ўзгаришли ривожланиш циклларига ажратилади. Функционал жihatдан ҳашаротларнинг ривожланиш циклини гуруҳларга ажратишда ювенил ва имаго даврлари фаоллигининг алмашиниши ҳисобга олинади. Улар ривожланиши даврида линька билан ажралган бир неча босқичларни босиб ўтади. Бу босқичлар куйидаги вазифаларни бажаради:

- 1) ривожланиш ва дифференциация;
- 2) озуқа ва бошқа моддаларни тўплаш;
- 3) тарқалиш ва озик моддалар излаш;
- 4) кўшилиш учун қарама-қарши жинсли индивидни топиш, танлаш ва кўшилиш;
- 5) авлодини озуқа билан таъминлаш;
- 6) авлодининг ривожланиши учун қулай жой танлаш;
- 7) тухум кўйиш.

Ҳашаротларнинг тарқалиши ва озик моддалар тўплаши ривожланиш циклининг ҳар хил босқичларида содир бўлиши мумкин. Энг оддий ривожланиш циклида личинкадан имагога босқичма-босқич ўтади ва ҳамма босқичларида тарқалиши ва озик модда тўплаш имкониятига эга бўлади. Имаго босқичи бундан ташқари тарқалиш, озуқа излаш, урчиш ва тухум кўйиш вазифаларини ҳам бажаради. Аммо айрим ҳашаротларда личинка ва имаго босқичлари озикланиш усули билан бир-биридан фарқ қилади ва уларга танланиш таъсири ҳам бир хил бўлмайди. Масалан, пашшаларнинг айрим турларининг личинкаси ўлган ҳайвонлар гўшти билан озикланади. Бу озуқани личинкага топиб бериш ота-она индивидларнинг вазифаси бўлиб, уларнинг ўзи бошқа озуқа билан озикланади.

Кунлилар, баҳорикорлар ва булоқчиларнинг личинкалари фаол озикланади, узоқ (1-3 йил) яшайди, жинсий вояга етган индивидлари эса бир кун яшайди, умуман озикланмайди, фақат тухум кўяди ва нобуд бўлади. Демак, эволюция давомида озикланиш ва озуқани захиралаш ҳамда кўпайиш ҳар хил босқичлар ўртасида тақсимланган. Бу ҳам яшаб қолишга қаратилган эволюцион мосланиш ҳисобланади. Капалаклар, қаттиқ қанотлиларнинг ривожланиш циклида озикланмайдиган ва деярли ҳаракатланмайдиган гумбак босқичи ҳам пайдо бўлган.

**Денгизларда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонларда синхрон кўпайиш.** Денгиз умуртқасиз ҳайвонларида кенг тарқалган жинсий кўпайиш ҳар бир организмда ва популяциядаги организмлар ўртасида репродуктив

жараёнларни жуда аниқлик билан бир-бирига мослаштиришини талаб этади. Жумладан, Тинч океанида яшайдиган палоло (*Eunice viridis*)нинг кейинги 100 йил давомида тухум кўйиши таҳлил қилинганда, қатъий равишда октябрь ойининг учинчи беш кунлигида амалга ошиши аниқланган. Бу муддатнинг йиллар ўртасидаги аниқлиги 1 суткани ташкил этиб, тухум кўйиш ҳар йили сутканинг аниқ бир муддатида амалга ошади. Шунингдек, тухум кўйиш 8 октябрдан олдин бошланмаслиги, октябрь ойида содир бўлиши, ҳар 19 йилда тухум бир кунда кўйилиши содир бўлишини такрорланиши аниқланган. Кўпайиш муддатининг худди шундай такрорланиши япон денгиз лилияси (*Comanthus japonicus*)да ҳам учрайди. Бу жараёнлар қандай бошқарилади? Яқин вақтларгача бунга атроф муҳит ҳароратининг ўзгариши сабаб бўлади, деб ҳисобланар эди. Аммо юқоридаги мисоллардаги аниқлик учун бу далиллар етарли эмас.

Денгизларда кўплаб омиллар ритмик равишда ўзгариб туради (1-жадвал). Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг кўпайиш ва ривожланиш цикли ана шу омиллар билан ҳам боғлиқ бўлиши мумкин. Аниқланишича, полихетлар, қисқичбақасимонлар ва нинатанлилар кун узунлигини жуда аниқлик билан сезиш хусусиятига эга. Бундан ташқари, уларда ой босқичининг, ой ва сув кўтарилиши босқичларининг алмашилишини ҳам сезиш хусусияти борлиги аниқланган. Бундай хусусиятлар ойлик ва сув кўтарилиши босқичларида, айниқса, яққол билинади. Умуман, ҳайвонларнинг йиллик репродуктив цикли кўплаб геофизик омилларга боғлиқлиги аниқланган.

#### 1-жадвал

#### Денгиз муҳитидаги геофизик цикллар

Номи	Таърифи	Давом этиш вақти
Метонлик	Қуёш ва ой босқичлари бир хил алмашилишининг такрорланиши	19 йил
Йиллик	Ернинг қуёш атрофидан айланиши	1 йил
Ойлик	Ойнинг Ер атрофидан айланиши	29,5 сутка
Ярим ойлик	Сув кўтарилиши ва қуёшли кун цикларининг бир хилда алмашилиб туришининг такрорланиши	15 сутка
Сув кўтарилиши	1 ой суткаси	24,8 соат
Суткалик	1 Қуёш суткаси	24 соат
Сувнинг ярим кўтарилиши	Тўлиқ ёки кам ва ўртача сув кўтарилишлари ўртасидаги вақт	12,4 соат

Денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг репродуктив цикли гаметаларнинг ҳосил бўлиши ва она организмдан ажралиб ташқарига чиқиши жараёнларининг галланишини ўз ичига олади. Бу жараёнлар гормонлар ҳосил бўлишининг циклик ўзгаришлари орқали бошқарилади. Гормонлар гаметаларнинг етилиб чиқиши, фаоллашиши жараёнларига таъсир этади. Бу моддалар ҳайвонлар эволюцияси даврида пайдо бўлган ва уларнинг таркиби турли хил ҳайвонларда турлича бўлади. Нинатанлиларда тухум етилишини прогестерон ва эстероген гормонлари, тухум қўйишни нейросекретор пептид гормонлар бошқаради. Нейросекретор гормонлар тухумдон мускулларини қискартиради, ооцит мембранасига таъсир этиб, уругланиш жараёнини осонлаштиради. Худди шунга ўхшаш жараёнлар полихетлар ва моллюскаларда ҳам кузатилган.

Айрим денгиз умуртқасиз ҳайвонлари бутун ҳаёти давомида бир марта кўпаяди. Жумладан, нереидада дастлаб гормонлар ўсишга, кейин эса репродуктив жараёнларга таъсир этади. Моллюскаларнинг кўпчилик турларида полициклик ривожланиш содир бўлади. Бошоёқли моллюскаларда жинсий кўпайиш олдидан ресурслар қайта тақсимланади. Захира энергетик моддалар ўсаётган жинсий хужайраларга келади ва ҳайвон жинсий кўшилишдан кейин ўлади. Бунга кўз безининг секретари сабабчи бўлади. Кўриш нервини қирқиб қўйиш ёки безни алоҳидалаш муддатидан олдин жинсий вояга етишга ва ўлимга олиб келади. Шундай қилиб, бу жараёнларни тўхтатиб қолиб бўлмайди.

**Чучук сувларда ва курукликда яшайдиган ҳайвонларда жинсий кўпайиш ва диапауза.** Чучук сув ва курукликда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонларнинг репродуктив биологияси уларнинг ички уругланиши ва қўйган тухумини химоя қилиши билан белгиланади. Шунингдек, самканинг сперматозоидни ва уругланган тухумни жинсий органларида сақлаши ҳам муҳим аҳамиятга эга. Мўътадил, кутб ёки кутб кенгликларида яшайдиган умуртқасиз ҳайвонлар мавсумий кўпаяди ва узоқ вақт давомида тухум кўяди, шундан кейин навбатдаги мавсумгача кўпайиш бўйича тинч ҳолатга ўтади. Бундай тинч ҳолат уларнинг ташқи муҳит омилларига жавоби ҳисобланади. Қисқа вақтли ноқулай шароитда факультатив диапауза, йилнинг маълум мавсумида (масалан, қишда) облигат диапауза содир бўлади.

Тинч ҳолат ва факультатив диапауза ўпкали моллюскаларда, аннелидларда, баъзи ҳашаротларнинг жинсий вояга етган даврида, облигат диапауза эмбрионал, личинкалик, гумбаклик даврларида содир бўлиши мумкин. Жумладан, кўплаб ҳашаротлар тухум босқичида қишлайди. Айрим

хайвонлар узун ёки қисқа кунлар келишига қараб бир физиологик ҳолатдан бошқасига ўтади.

Кун узунлигининг циклик ўзгариши йил вақтининг ўзгаришини жуда аниқлик билан билдиради (2-жадвал). Ҳар йили икки марта (21 мартда ва 21 сентябрда) кеча ва кундуз ер шарининг ҳамма жойида тенглашади, яъни 12 соатдан давом этади. Ҳайвонлар кун узунлигининг ўзгаришини сезади ва ундан ҳаётий фаолиятларини тартибга солишда фойдаланади. Бу ҳодиса фотопериодизм деб аталади.

Ҳар хил турга мансуб ҳашаротларни ўрганишдан маълум бўлишича, фотопериодизм ҳар хил жараёнлар орқали аниқланади. Жумладан, шираларда партеногенетик кўпайишдан жинсий кўпайишга ўтиши уларнинг ривожланиш цикли учун хос хусусиятдир. Бу ҳолат уларда асосан кундузнинг қисқариши билан содир бўлади ва адаптив аҳамиятга эга бўлиб, бу даврда озиқ моддалар миқдори камаяди. Сутканинг қоронги даври 9,45 соатдан ошиши билан улар организмда “қисқа кун” соати ишлай бошлайди ва жинсий кўпайиш содир бўлади. Бу эса уларнинг қишки диапаузага ўтадиган тухум ҳосил қилишига олиб келади.

## 2-жадвал

### Ҳар иккала географик кенгликда куннинг энг қисқа ва энг узун бўлганида қанча давом этиши

Шимолий ва Жанубий кенгликда			Шимолий кенгликда		
Градус	Энг узун кун	Энг қисқа кун	Градус	Қуёш ботмайдиган суткалар сони	Қуёш чикмайдиган суткалар сони
0	12 с 00 мин	12 с 00 мин	66° 33 <sup>1</sup>	1	1
10	12 «35»	11 «25»	70	65	60
20	13 «13»	10 «47»	75	103	97
30	13 «56»	10 «04»	80	134	127
40	14 «51»	9 «09»	85	161	153
50	16 «09»	7 «51»	90	186	179
60	18 «30»	5 «30»			
65	21 «09»	2 «51»			
66° 33 <sup>1</sup>	24 «00»	0, «00»			

**Кўпайиш ва озиқ моддалар тақсимоти.** Умуртқасиз ҳайвонларнинг ҳаёт кечириш тарзи ва ривожланиш цикли турли-туман, аммо бунда турнинг ўзига хос хусусиятлари сақланиб қолган. Замонавий умуртқасизлар



биологиясининг асосий муаммоларидан бири турли-туман ривожланиш циклини тушунтириб берадиган эволюцион назария яратишдан иборат. Ҳозирча бундай назария яратилган эмас, аммо унинг айрим умумий қонуниятлари ишлаб чиқилган. Жумладан, ҳозирги пайтда «ривожланиш циклининг демографик назарияси» яратилган бўлиб, бу назария куйидагиларга асосланади:

1) табиий танланиш ривожланиш циклининг айрим белгиларига таъсир этади;

2) табиий танланиш адаптив стратегияни оптимизациясига йўналтирилган, яъни генетик материални навбатдаги авлодга берилишининг эффективлигига қаратилган;

3) ривожланиш циклининг айрим хусусиятлари мустақил эволюцияга учраши мумкин. Ҳатто организмлар учун ресурслар чекланган, ундан яшаб қолиш ва кўпайиш учун фойдаланишда уларни ўзаро боғлиқлиги орқали ҳал этиладиган потенциал фарқлар келиб чиқади.

Демографик назарияга кўра:

1) кўпайиш имкониятларининг кенгайиши ёки ресурслар кўплиги кўпайиш эффективлигини оширади, аммо организмнинг яшаб қолиши учун ресурслар камаяди;

2) кўпайиш имкониятларининг кенгайиши организм маҳсулдорлигини оширади ва янги пайдо бўлган индивидлар кўпчилигининг яшаб қолиш имкониятлари ортади;

3) ресурсларнинг организм ўсишига таъсирининг пасайиши индивиднинг яшовчанлигини ва ўсишини пасайтиради. Булар эса кўпайиш эффективлигини пасайтиради;

4) кам ва кўп сонда кўпайиш ўртасида боғлиқлик бўлиши лозим. Бу боғлиқлик янги авлоднинг маҳсулдорлиги ва яшовчанлиги ўртасидаги фарқдан иборат.

Агар турнинг кўпайиш интенсивлиги ва озуқа тақсимооти ўртасида боғлиқлик бўлса, ҳар хил шароитда оптимал ривожланиш цикли пайдо бўлади. Аммо адаптив ўзгарувчанлик организмлар эволюциясини чегаралайди. Масалан, қориноёқли моллюскаларда велигер личинкасининг қисқариши генетик ўзгарувчанлик билан боғлиқ бўлиб, бу эволюцияни орқага қайтмаслик йўналиши орқали борган. Агар эволюция шундай йўналишда борган бўлса, қориноёқли моллюскалар бундай личинкалик даврини йўқотган ва сақланиб қолган вакиллари ўртасида кескин таксономик фарқлар пайдо бўлган. Кузатишлар ҳам шундай ҳолатни тасдиқламоқда.

Популяциялар биологияси ва биоценозни ташкил этувчи аъзолар ўртасидаги ўзаро таъсир уларнинг репродуктив биологияси билан аниқланади. Ривожланиш цикли ресурсларни соматик ва репродуктив функцияларга ажратиш ва сарфлаш билан белгиланади. Яшовчанлик ва насл қолдириш интенсивлиги ана шуларга боғлиқ бўлиб, бунинг натижасида популяциядаги индивидлар сони кўпаяди. Аммо айна пайтда умуртқасиз ҳайвонларнинг кўпайиши ва ривожланиш циклининг пайдо бўлиши ҳамда турли-туманлигининг функционал аҳамиятига табиий танланиш босимининг таъсири аниқланган эмас. Лекин айрим гоёлар пайдо бўлмоқда.

Одатда, ривожланиш циклининг характерли белгилари танланиш босими таъсирида пайдо бўлади. Бошқа томондан, филогенетик ва функционал чегараланишлар танланиш босимига оптимал жавоб қайтаришга тўсқинлик қилади. Бундай ҳолатда муаммонинг ечимини бир неча йўллари бор. Жумладан, денгиз умуртқасиз ҳайвонларидан бир хил шароитда яшайдиган, бир-бирига қариндош бўлган иккита турнинг бири кам сондаги, аммо сариклиги кўп бўлган, йирик тухумлар кўяди, иккинчиси кўп сондаги, кичик, сариклиги кам бўлган тухумлар кўяди. Демак, тухум сони, таркиби ва ҳажми ўртасида боғлиқлик бор.

Ҳайвонларнинг кўпчилигининг яшаётган муҳит омиллари ўзгариб туради. Бундай ҳолатларда кичик ва кучсиз индивидлар кўплаб нобуд бўлади. Шунинг учун стабил шароитда танланиш узоқ яшаш ва озуқа тўплашга қаратилган бўлади.

Шундай қилиб, кейинги йилларда ривожланиш циклига оид назария ривожлантирилмоқда. Бунда кўпроқ кўпайишнинг функционал хусусиятларига эътибор берилмоқда. Маълумки, кўпчилик тирик организмлар жинсий йўл билан кўпаяди, мураккаб ривожланиш циклига эга бўлганлари эса жинсий ва жинссиз кўпайишнинг галланиши орқали ривожланади.

Ҳайвонот оламида ресурсларнинг кўпайиш ва соматик ривожланиш ўртасида тақсимланиши ҳам ҳар хил бўлади. Аниқланишича, репродуктив белгилар комбинациясининг ҳаммаси ҳам маълум бир систематик гурпулда ёки яшаш муҳитида учрамайди. Жумладан, денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг ривожланиш цикли асосан пелагик личинка ҳосил қилиш ва у билан боғлиқ бўлган йўналишда боради, яъни ташқи уругланиш, тухум кўйиш, сперматозоиднинг оддий тузилиши, тухумда сарикликнинг камлиги бунга мисол бўлади. Чучук сув ва қуруқликда яшайдиган ҳайвонларда пелагик личинка йўқ, уларда ички уругланиш содир бўлади, тухумида захира моддалар кўп бўлади.

### 3.3. Умуртқасиз ҳайвонлар ривожланиши

Умуртқасиз ҳайвонлар табиатда кенг тарқалган бўлиб, улар биосферанинг ҳамма қисмини эгаллаган. Ҳозиргача фанда 2,5 миллионга яқин умуртқасиз ҳайвонларнинг тури маълум. Улар турининг сони кўплигининг асосий сабабларидан бири умуртқасиз ҳайвонларнинг турли хил экологик шароитларга мослашганлигидир. Бу эса кўпайиш усуллариининг турли-туман бўлишига, кўплаб янги турлар пайдо бўлишига ва улар индивидлар сонининг ортишига сабаб бўлган. Умуртқасиз ҳайвонларнинг ер юзида сақланиб қолиши яшаш муҳити ва эгаллаган жойи, ҳаракатчанлиги, кўпайиши ва ривожланиш тезлиги билан белгиланади. Агар тур индивидлари ноқулай иқлим, физикавий ва кимёвий омиллардан ҳимоялана олмаса, нобуд бўлади. Девон даврида йирик ҳашаротлар яшаган бўлиб, улар асосий душмани бўлган стегоцифаллардан қочиб қутилиши учун тобора узокрокқа сакрашга интилганлар. Бу эса уларнинг аста-секин учишга мослашувига ёрдам бера бошлаган. Бундай мосланиш уларни йиртқичлардан қутқарган бўлсада, аммо уларнинг личинкалари стегоцефаллар қурбони бўлар эди. Дастлабки учар ҳашаротлар анча йирик ҳайвонлар бўлган. Масалан, Девон даврида яшаган ниначилар қанотини ёзганда 75 сантиметрга етар эди. Ер юзида птерозаврлар ва улардан кейин қушларнинг пайдо бўлиши йирик ҳашаротларнинг кўплаб нобуд бўлишига олиб келган. Нисбатан тез уча оладиган ва ташқи муҳит омилларига яхши мослаша олган ҳашаротлар сақланиб қолган ва насл қолдирган. Бунинг натижасида ҳашаротлар танаси тобора кичиклашиб борган ва улардан айрим турлари яширин ҳаёт кечиришга ўтган. Ўтроқ ҳаёт кечирувчи ковакичлилар ўз душманларидан қаттиқ скелети ва отилувчи ҳужайралари ёрдамида ҳимояланган. Аммо уларнинг эркин яшайдиган личинкалари медузалик бўгинларида ҳимоя воситалари ривожланмаганлиги туфайли кўплаб нобуд бўлган. Ковакичлилар жинссиз кўпайиш орқали тур сифатида сақланиб қолган.

Нинатанлилар ҳам бир неча ўзгаришларга учраган. Бу ҳайвонларнинг қадимги аждодларининг гавдаси тери билан қопланган ва оҳаксимон скелети бўлиб, ўтроқ ҳаёт кечирган. Уларнинг личинкаси планктон бўлиб, эркин ҳаёт кечирган ва бошқа ҳайвонларга ем бўлган. Палеозой эрасида нинатанлилар эркин ва фаол ҳаёт кечиришга ўтган. Шунинг учун улар ҳозиргача сақланиб қолган ва кенг тарқалган.

Бошоёкли моллюскалар Мезозой эрасида кам ҳаракатли бўлиб, гавдаси оҳаксимон скелет билан қоплаган. Аммо бундай ҳимоя усули моллюскалар учун етарли бўлмаганлиги сабабли фаол ҳаёт кечирадиган турлари келиб чиққан. Бунинг натижасида огир ва ноқулай бўлган чиганоқлари редуция-

ланган, тухумларини пиллага ўраб қўйган, ривожланишида эса личинка даври йўқолиб, тўғри ривожланишга ўтган. Учламчи даврда эса моллюскаларнинг юксак даражада тузилган вакилларида осминоглар пайдо бўлган.

Эволюция жараёнида содда ҳайвонлар, булутлар, ковакичлилар, ёлка оёқлилар, пластинка жабралилар, қисқичбақасимонлар тузилишида миллион йиллар давомида деярли ўзгаришлар бўлмаган. Бу ҳодисани ер қатламида топилган қадимги ҳайвонлар тузилишида ҳам кўриш мумкин. Бундай ҳолат денгиз ҳайвонларида ҳам учрайди. Чунки денгизларда экологик шароит кам ўзгарувчан бўлади.

Прогрессив эволюцион ўзгаришлар асосан чучук сувларда ва курукликда яшайдиган ҳайвонларда учрайди. Аммо бунда ҳам ҳайвонлар таракқиётида ўзгаришлар кам бўлганлигини кўриш мумкин. Чаёнлар, кўпоёқлилар, ниначилар бунга мисол бўла олади.

Ўзгарувчан шароитга ҳайвонларнинг тез мослашиши организмни интенсив ҳаёт кечириши билан боғлиқ бўлиб, бу турли хил белгилар пайдо бўлиши билан амалга ошади. Айниқса, бундай мослашувлар тез кўпайиш ва тез ўсиш орқали намоён бўлиши мумкин. Шунингдек, мослашиш тухумдаги захира озуқа моддалар миқдори ва тухумни кўриқлаш орқали ҳам амалга ошириши мумкин. Тухум ва ундан чиққан боласини кўриқлайдиган ҳайвонлар кўп тухум қўймайди. Ўз авлоди учун гамхўрлик қилмайдиган ҳайвонлар эса жуда кўп тухум қўяди. Қора денгизда яшайдиган чиганокли моллюска *Nassa verticulata* бир йилда 22000 та тухум қўйса, *Nassa perica* 10-15 та тухум қўяди, холос. Бир авлодга кирадиган бу икки тур бир хил ҳаёт кечиришсада, кўпайиш усули билан фарқ қилади. Биринчи турнинг тухумидан чиққан личинкалари планктон, планктон-пелагик эркин ҳаёт кечиради ва шунинг учун кўпчилиги ҳалок бўлади. Иккинчи тури эса тўғри ривожланади. Бу турларнинг қўядиган тухумлар сони ҳар хил бўлишининг асосий сабаби ҳам ана шундан иборат.

Тез кўпайиш ва тухумлар сонининг кўп бўлиши тур индивидлари сонининг тез ортишига олиб келади ва бундай турларда мутациялар пайдо бўлиш эҳтимоли юқори бўлади. Натижада уларда авлодлар алмашинуви тезлашади. Бу эса эволюцион жараёнларнинг тезлашишига олиб келади. Тўғри ривожланадиган тирик тугувчи ҳайвонларда ривожланиш чўзилади, авлодларнинг алмашинуви ва эволюцион жараёнлар секинлашади.

Жинссиз кўпайиш жинсий кўпайишга нисбатан эволюция учун катта аҳамиятга эга эмас. Чунки жинссиз кўпайиш натижасида мутациялар сони кам бўлиб, ўзгарувчанлик имкониятлари чегараланган бўлади. Жинссиз кўпайиш жараёнида турнинг генетик хусусиятлари мустаҳкамланади. Чунки

ёш организм она организмнинг белгиларини бутунлай такрорлайди. Уругланмай кўпайиш ҳайвоннинг яшайдиган жойини ва муҳитини тезда эгаллаши учун фойдалидир.

Ўзгарувчан шароитда ҳар хил шаклларнинг пайдо бўлиши турнинг яшаб қолиши учун катта аҳамиятга эга. Янги шакл асосан уругланиш йўли билан борадиган кўпайиш орқали пайдо бўлиши мумкин. Чунки жинсий кўпайиш жараёнида ирсий белгилар тез ўзгаради. Жинсий кўпайиш билан бир қаторда уругланмай кўпайиш ҳам тур эволюцияси учун муҳим аҳамиятга эга (К.М.Завадский, 1966).

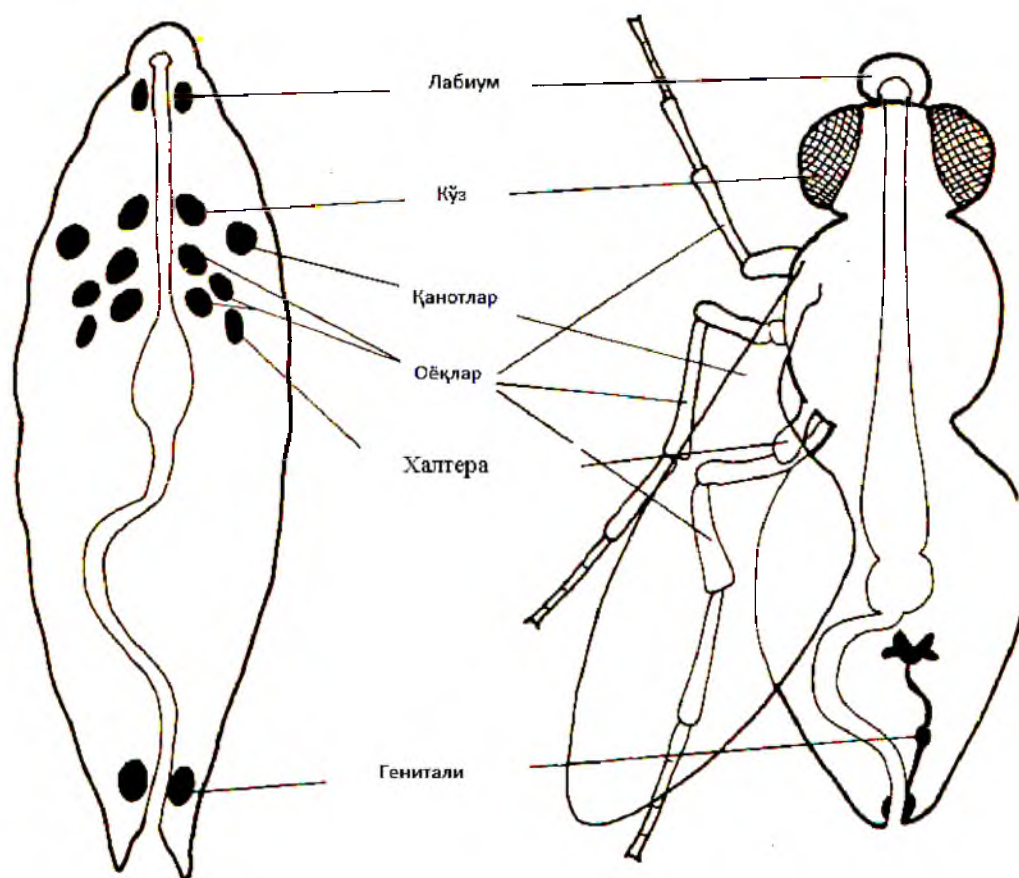
Хулоса қилиб айтганда, умуртқасиз ҳайвонларнинг ташқи муҳит омилларига мослашуви бир томондан морфологик тузилишини, иккинчи томондан эса кўпайиш усулларини ўзгартириши орқали юз берган. Умуртқасиз ҳайвонларнинг кўпайиши П.П.Иванов (1945), И.И.Шмальгаузен (1946), Г.А.Шмидт (1951, 1968), О.М.Иванова-Казас (1975-1981, 1995), Н.В.Тимофеев-Ресовский, Н.Н.Воронцов, А.В.Яблоков (1977) асарларида таҳлил қилинган.

Умуртқасиз ҳайвонлар жинсий ҳужайраларининг ўзаро учрашиши хилма-хил йўллар билан амалга ошади. Ташқи уругланиш йўли билан кўпаядиган ҳайвонларнинг деярли ҳаммасида жинсий ҳужайралар асосан тасодифий учрашади. Шунинг учун уларнинг жинсий безлари кўп сондаги жинсий ҳужайралар етиштиришга мослашган. Баъзи ташқи уругланадиган ҳайвонларда ҳам жинсий ҳужайраларнинг ўзаро учрашишига ёрдам берадиган омиллар мавжуд. Масалан, актиниялар, олджабралли моллюскалар, нинатанлилар тухум ва уруг ҳужайраларини ташқи муҳитга чиқаришдан олдин эркак ва ургочи индивидлар шундай жойлашадики, уларнинг орасидаги масофа чиқараётган жинсий ҳужайраларининг ўзаро учрашишига имкон беради. Актинияларнинг эркаги ва ургочиси кўпайиш пайтида бир-бирига жуда яқин келади, иккаласининг атрофида гумбаз ҳосил бўлади. Бу гумбазга жинсий ҳужайраларини чиқарадилар ва уругланиш содир бўлгандан кейин гумбаз ёрилади, уругланган тухум эса эркин ривожланади. Баъзи актиниялар гумбаз ҳосил қилмайди, лекин бир-бирига яқин турган актиниялар кўпайиш пайтида бир-бирига қараб эгилади ва эркаги чиқараётган уруг оқимида ургочиси тухум чиқаради.

Ички уругланиш тухум ҳужайраларнинг уругланиш имкониятини оширади. Бу жараён қўшилиш органлари орқали амалга ошади. Чунки уларда жинсий органлар жуда мураккаб тузилган. Ички уругланиш ковакичлилар, киприкли чувалчанглар, немертинлар, камтуклилар, зулуклар, ўргимчаксимонлар, кўпоёқлилар, ҳашаротлар ва бошқа ҳайвонларда

учрайди. Ички уругланиш тери оркали (баъзи зулуклар), сперматофоралар оркали (ўргимчаксимонлар) содир бўлиши ҳам мумкин.

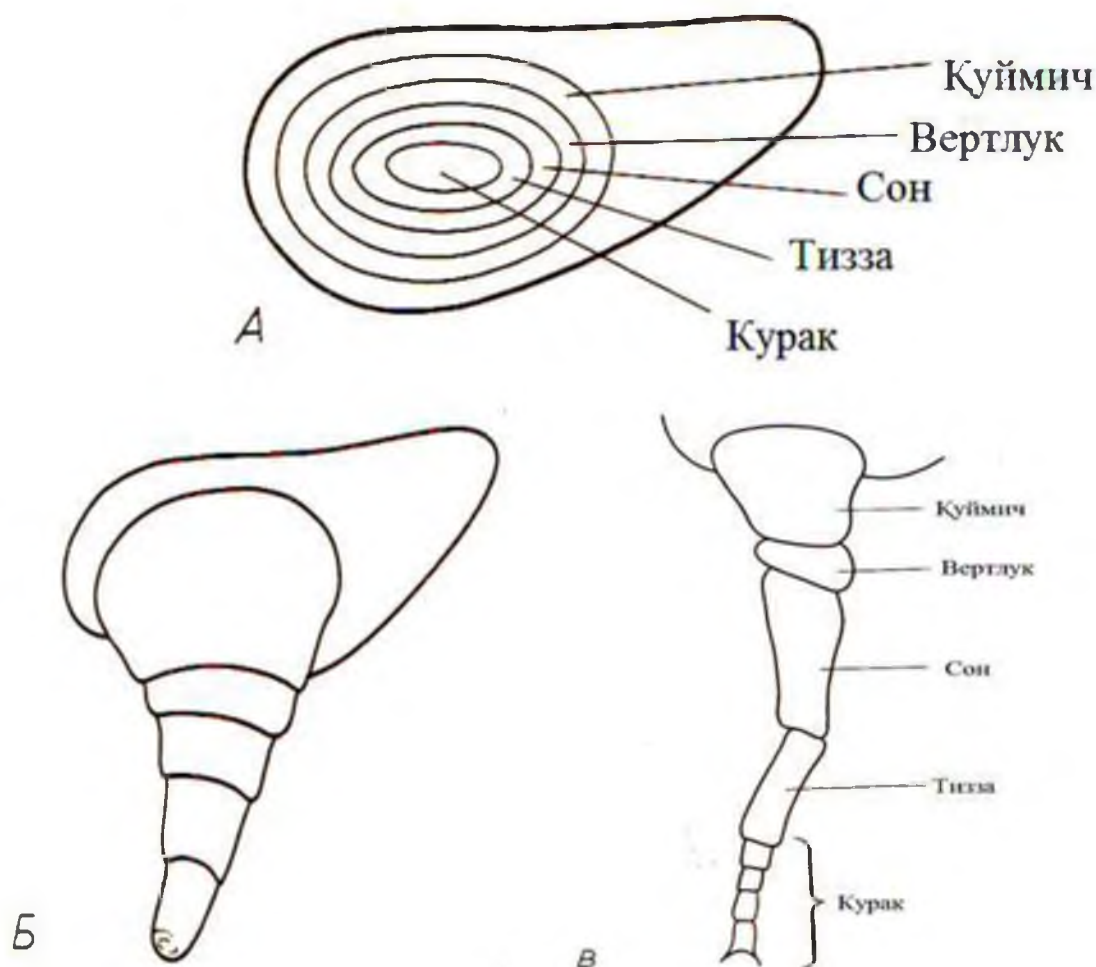
Уругланган тухум майдалана бошлайди. Умуртқасиз ҳайвонлар тухумида майдаланишнинг ҳамма турларини (тўла ва тўла бўлмаган) учратиш мумкин. Ривожланиш суръати айрим ҳайвонларда жуда тез кечади. Масалан, дрозифиланинг уругланган тухумидан бир суткадан кейин биринчи ёшдаги личинка чиқади. Яна бир суткадан кейин бу личинка туллаб иккинчи ёшдаги личинкага айланади. Бу личинка 2 кун интенсив озикланиб, гумбак даврига ўтади. Гумбакнинг кутикуласи қалинлашиб, гумбак қобигини ҳосил қилади. Бундай гумбак пупарий дейилади. Пупарий ичида ривожланиш давом этиб, 4 кун мобайнида имаго пайдо бўлади. Метаморфоз даврида имагога хос органлар гиподерманинг маълум қисмларидан пайдо бўлади. Бу органлар бир хил эпителиал хужайралардан тузилган бўлиб, уларнинг ядролари йирик, цитоплазмаси кам бўлади. Учинчи личинкалик даврининг охиридан бошлаб имагинал дискнинг ўсиши унинг хужайраларининг бўлиниши ҳисобидан амалга ошади. Имагинал дискнинг ҳар бир қисми маълум бир органни ҳосил қилишга детерминациялашган бўлади (35-расм).



**35-расм. Дрозифиланинг имагинал диски. Личинканинг имагинал диски ва ундан ҳосил бўлаётган имагинал органлар кўрсатилган (Р.Барнс ва б., 1992)**

Дискнинг детерминацияланганлиги тажрибалар йўли билан аниқланган. Агар дискнинг қанот ҳосил қиладиган қисмини ичак ҳосил бўладиган жойига кўчириб ўтказилса, ичакнинг ичида қанот ҳосил бўлади. Агар дискнинг оёқ ҳосил бўладиган қисмини қорин қисмига кўчириб ўтказилса, қорин қисмда қўшимча оёқ пайдо бўлади (36-расм).

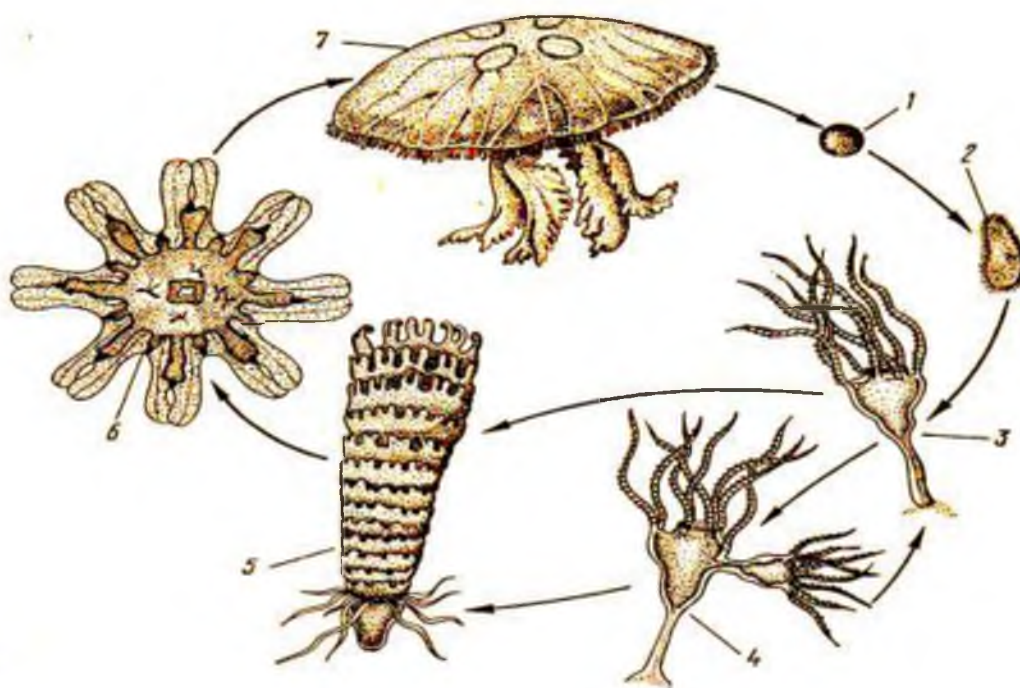
Имагинал дискнинг кўз ва жинсий органларни ҳосил қиладиган қисмларини кўчириб ўтказиш орқали ҳам шундай натижалар олинган. Аммо дрозофиланинг имагинал диски устида ўтказилган тажрибаларда бошқачароқ натижалар ҳам олинган. Жумладан, оёқ ҳосил бўладиган иккита диск қўшилганда фақат битта оёқ пайдо бўлган. Бу тажрибалардан шундай хулоса чиқариш мумкинки, имагинал дискларнинг маълум бир қисми маълум бир органни ҳосил қилишга ихтисослашмаган ва унга таъсир этиб ривожланиш йўналишини ўзгартириш мумкин.



**36-расм. Имагинал дискдан ҳашарот оёқларининг ривожланиши. А – оёқнинг презумптив харитаси; Б – имагинал дискдан оёқ қисмларининг ривожланиши; В-тўлиқ шаклланган оёқ қисмлари (Р.Барнс ва б., 1992)**

Дисклар детерминациясини ўзгартиришда кўчириб ўтказилган жойдаги тўқималар таъсири ҳам муҳим аҳамиятга эга. Маълумки, дисклардан органларнинг ҳосил бўлиши проторакал беши ишлаб чиқарадиган **экдизон** гормони таъсирида содир бўлади. Проторакал беши нерв тўқималари атрофида жойлашган бўлиб, уларнинг гормони метаморфоз жараёнининг ўтишини бошқаради (Э.Дьюкар, 1978). Метаморфознинг ҳар бир даврининг ўтишини бошқарадиган гормонлар мавжуд.

Шундай қилиб, дрозофиланинг ривожланиши мисолида курукликда яшайдиган ҳайвонлар индивидуал ривожланиши ниҳоятда мураккаб жараён эканлигига ишонч ҳосил қилиш мумкин. Фақат сувда яшаб кўпаядиган сцифомедузалар индивидуал ривожланиши қуйидагича содир бўлади. Сцифомедузалар ривожланиш циклида метагенез, яъни жинсий ва жинсиз кўпайиш галланиб туради. Булардан аурелиянинг кўпайиши яхшироқ ўрганилган (37-расм).



**37-расм. Аурелиянинг ривожланиши. 1 – тухум; 2 – планула; 3 – сцифистома; 4 – куртакланаётган сцифистома; 5 – стробилияция; 6-7 – эфира; 7 – жинсий вояга етган медуза (В.А.Догель, 1981)**

Аурелиянинг жинсий кўпайиши пайтида ички уругланиш содир бўлади. Ривожланишининг бошлангич давлари она организмдаги гастрровертикуляр бўшлиқда ўтади. Тухумнинг тўла ва текис майдаланиши натижасида катта бластоцел бўшлиқли бластула ҳосил бўлади. Гастрүляция жараёни икки усулда-инвагинация (ичга ботиб кириш) ва иммиграция (қайнаб чиқиш) йўли билан боради. Икки қаватли эмбрион устини



киприклар қоплаб, эркин сузиб юривчи планула личинкаси ҳосил бўлади. Маълум вақт эркин сузиб юрган планула личинкаси кенг қисми билан субстратга ёпишади. Ёпишган қисми чўзилиб пояга, юқори ёки гумбаз қисми эса гардишга айланади. Шундай қилиб, планула личинкасидан кадаҳсимон сцифистома ҳосил бўлади. Бу сцифистома вояга етиб жинссиз кўпаяди. Улар ён томонидан куртакланиб кўпаяди ва полипларни ҳосил қилади. Бу полиплар она организмдан ажралиб, жинсий вояга етмаган эркин сузиб юривчи жинсий бўгин-эфирани ҳосил қилади. Сцифистома бўлиниш йўли билан ҳам кўпайиши мумкин. Бундай кўпайишда дастлаб бир неча кўндаланг дисклар ҳосил қилади. Кейинчалик дискларнинг кирраларида сцифистомалар учун хос бўлган ўсимталар ҳосил бўлади. Шунинг учун ажралиб чиққан ҳар бир организмнинг четларида ўсимталар бўлади. Булар эркин ҳаёт кечирувчи эфиралар деб аталади. Эфиралар ўсимталарининг оралари тез ўсиб жинсий вояга етган медузалар шаклланади. Шундай қилиб, сцифомедузаларнинг ривожланиши бир неча эркин яшовчи личинкалик даврларни ўз ичига олади.

#### **3.4. Умуртқасиз ҳайвонлар эмбриогенези**

Умуртқасиз ҳайвонлар индивидуал ривожланишининг йўналиши эволюция жараёнида турли хил экологик шароитларга мослашуви натижасида пайдо бўлган. Г.А.Шмидт (1968), О.М.Иванова-Казас (1975-1981, 1995) ва бошқаларнинг мулоҳазаларига кўра, умуртқасиз ҳайвонларда учрайдиган эмбриогенез турлари қуйидагилар (3-жадвал).

**Бирламчи эркин личинкали эмбриогенез.** Эмбриогенезнинг бу турида тухумдан чиққан личинка вояга етган ҳайвондан ўзининг тузилиши билан кескин фарқ қилади. Бу личинканинг мустақил ҳаёт кечириши учун зарур бўлган барча органлари мавжуд. Ҳаракат органлари вазифасини киприклари бажаради. Бундай фаол ҳаёт кечирувчи личинкалар турнинг кенгрок тарқалишига ва хилма-хил экологик шароитларни эгаллашига имкон беради. Кўпчилик личинкаларда нерв ва сезги, овқат ҳазм қилиш, айирув органлари ҳам ривожланган бўлади. Баъзи умуртқасиз ҳайвонларнинг личинкаси мустақил овқатлана олмайди. Улар тухумдаги захира озик моддалар ҳисобига яшайди. Бундай личинкаларга ковакиччиларнинг планула, трематодларнинг мирацидий личинкалари мисол бўлади. Бирламчи эркин личинкали эмбриогенез ковакиччилар, булутлар, мишанкалар, немертинлар, ясси чувалчанглар, моллюскалар, қискичбақасимонларда учрайди. Иккиламчи огизлилардан елкаоёқлилар, нинатанлилар, ичак билан нафас олувчиларда ҳам шундай личинка учрайди. Аммо эмбриогенезнинг бу

тури чучук сувларда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонларнинг кўпчилик турлари учун хос эмас. Баъзи денгиз ҳайвонларининг ривожланиш циклида кетма-кет иккита личинкалик даври келиши мумкин. Масалан, денгиз ковакиччиларининг бластуласимон планула личинкаси кейинчалик сифонула личинкасига айланади. Булутларнинг бластуласимон личинкаси амфибластула ёки паренхимула личинкасига айланади. Тубан киприкчи чувалчангларда дастлаб бластуласимон личинкадан дуксимон личинка, ундан мюллер личинкаси пайдо бўлади.

Айрим ҳайвонларнинг личинкаси овқатланмасдан яшай олмайди. Трохофора, пилидий ва науплус личинкалари диатом сув ўтлари, ўсимликсимон хивчинлилар, бактериялар ва органик детритлар билан озикланади. Эркин яшайдиган личинкаларнинг аҳамияти шундан иборатки, уларнинг фаол ҳаракатчанлиги туфайли тур индивидларининг ареали кенгаяди ва овқат топиш имкониятлари ортади.

Шундай қилиб, бир хил шароитда яшайдиган, аммо ҳар хил систематик гуруҳларга кирадиган умуртқасиз ҳайвонларнинг личинкали эмбриогенези ўхшаш бўлади. Бу ўхшашлик эволюция жараёнида улар яшаётган муҳитининг таъсири туфайли келиб чиққан. Бундай ўхшашликни ҳалқали чувалчангларнинг трохофора, турбеллярияларнинг мюллер, немертинлар-нинг пилидий личинкаларини солиштириш орқали билиш мумкин. Шунингдек, бир-биридан узоқ систематик гуруҳларга кирадиган ҳайвонлар личинкалари ҳам ўхшаш бўлиши мумкин.

Жумладан, ҳалқали чувалчангларнинг трохофора личинкаси билан моллюскаларнинг трохофора личинкаси ва бу типларга кирадиган ҳайвонлар тухумининг спирал майдаланиши ҳам бир-бирига ўхшаш бўлади. Аммо уларда ўзига хос бўлган фарқли белгилар ҳам бор.

Личинканинг морфологик тузилиши унинг ҳаётини фаолиятларида қандай аҳамиятга эга? Ҳайвонлар индивидуал ривожланишида личинка эмбрионал ва жинсий вояга етган даврлар ўртасидаги оралик босқич ҳисобланади. Аммо бу таъриф личинкалик даврининг моҳиятини тўла очиб бера олмайди. Биринчи навбатда, личинканинг тузилишида ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларига мослашиш имконини берадиган белги ва хусусиятлар мавжудлигига алоҳида аҳамият бериш зарур. Бундай мослашиш белгиларига сезги, ҳаракат, овқатни тутиш ва ҳазм қилиш органларини мисол қилиб кўрсатиш мумкин. Личинкалик давридаги органларнинг бундан кейинги ривожланиши эволюцион, некробиотик, катастрофик йўллар билан бориши мумкин.

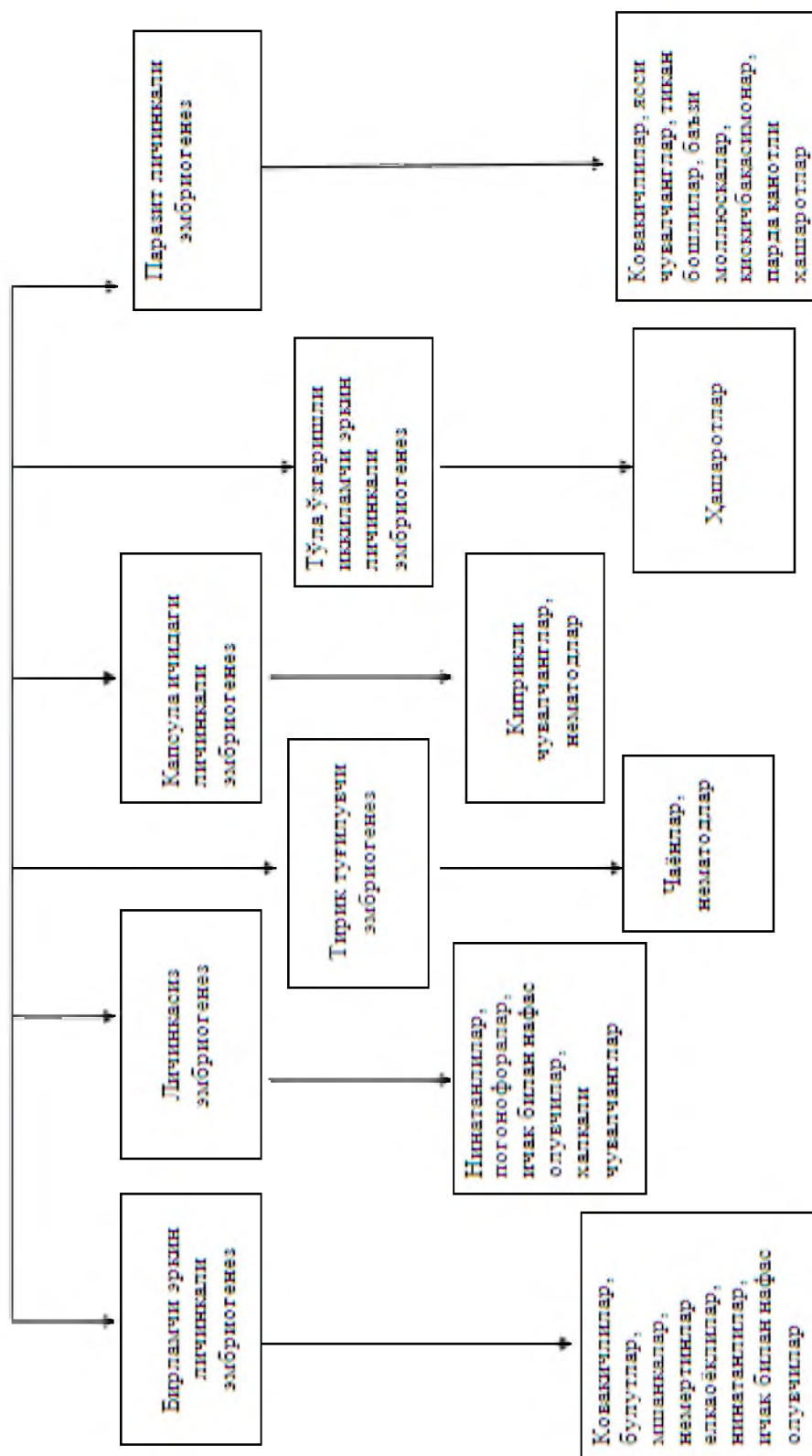
**Личинкасиэ эмбриогенез.** Бирламчи эркин личинкали эмбриогенездан личинкасиэ эмбриогенезнинг фарқи шундаки, бундай хайвонлар озик моддаларга бой бўлган тухум кўяди. Бу хайвонларнинг тухумидан чиққан боласи ота-онасига ўхшаш бўлганлиги учун ҳам бундай ривожланиш тўғри ривожланиш дейилади. Личинкасиэ эмбриогенезда эмбрионал ривожланиш тухумнинг ичида, тухумнинг бирламчи, иккиламчи, баъзан учламчи қобиги химоясида ўтади. Тухумдан, пилладан, капсуладан ёки тухумлар тўпламидан чиққан ёш индивид мустақил ёки она организми хисобидан озикланади.

Личинкасиэ эмбриогенез денгиз хайвонларидан нинатанлилар, погонофоралар, ичак билан нафас олувчилар, шунингдек, бошоёкли моллюскалар, ковакичлилар ва ҳалқали чувалчангларнинг айрим вакилларида учрайди. Чучук сувларда яшайдиган умуртқасиз хайвонлардан юмалоқ чувалчанглар, немертинлар, ҳалқали чувалчангларнинг айрим вакилларида личинкасиэ эмбриогенез учрайди. Тинч океанининг Владивосток яқинида учрайдиган кўп тукли чувалчангнинг бир тури сариклик моддасига бой бўлган тухумини махсус найчаларнинг ичига кўяди. Эмбрион тухум қобиги ичида ривожланади. Эмбрионда личинканинг баъзи органлари ривожланиб, тухумдан чиққан чувалчангда бир неча тукчали сомитлар бўлади.

Тупрокда ва ер юзасида яшайдиган умуртқасиз хайвонлардан ҳамма чувалчанглар, ўргимчаксимонлар, бирламчи канотсиз хашаротлар, баъзи кон сўрувчи хашаротларда ҳам личинкасиэ эмбриогенез учрайди. Масалан, битлар тухумини (сиркасини) сочга ёки пар ва патларга кўяди. Эмбрионал ривожланиш тухумнинг ичида ўтади ва тухумдан тўлиқ ривожланган бит чиқади. Баъзи хайвонлар насли, яъни тухуми учун гамхўрлик қилади. Масалан, майда зулук (*Helobdella stagnalis*) 21 тадан 61 тагача тухумларини пиллага ўраб кўяди. Бундай пиллаларнинг сони 7 тагача бўлиши мумкин. Зулук бу пиллаларни ўзининг қорин қисмига ёпиштириб кўяди ва тухумдан ёки пилладан янги организм чиққунча пиллаларни ўзи билан олиб юради.

Хулоса килиб айтганда, личинкасиэ эмбриогенез орқали ривожланадиган хайвонларнинг тухумидан чиққан боласи ота-она формаларига ўхшайди, аммо гавдасининг кичиклиги ва баъзи органларининг ривожланмаганлиги билан фарқ қилади.

Умурткасиз хайвонлар эмбриогенези турлари



**Капсула ичидаги личинкали эмбриогенез.** Бу йўл билан ривожланадиган ҳайвонлар гавдасининг ҳажми жуда майда, тухумида озик моддалар микдори кам бўлади. Ургочи ҳайвонлар бундай тухумларини тер безлари ёки жинсий каналларидан ажралиб чиқадиган оксил моддаларга аралаштириб ёки ўраб қўяди. Личинка ана шу оксил моддалар билан озикланиб ривожланади. Баъзи ҳайвонларнинг личинкаси тухумдан ёки сариклик беги ишлаб чиқарадиган сариклик моддаси ҳисобидан ҳам озикланиши мумкин. Айрим ҳолларда эса нобуд бўлган тухум (атрозияга учраган фолликула) ҳам личинка учун озуқа бўлиши мумкин. Капсула ичидаги личинкали эмбриогенезни биринчи марта И.И.Мечников аниқлаган. Бундай ривожланишни уч шохли турбелляриялар (*Triklada*) мисолида Г.А.Шмидт (1968) ўрганган. Аниқланишича, трикладаларнинг сариклик беги тухумдонидан алоҳида жойлашган. Ургочиси кичик тухумини пилланинг ичига қўяди. Айна шу пайтда сариклик безидан сариклик хужайралари ажралиб, пилланинг ичига қуйилади. Тухумнинг ичида ривожланиш давом этиб, ундан капсулага ўралган личинка чиқади. Личинканинг кўпчилик органлари тухумда сариклик моддаси камлиги туфайли етарли даражада ривожланмаган бўлади. Бундай личинкаларда дастлаб сариклик моддасини ютиб ўзида сақлайдиган органлар ривожланади. Провизор ҳалқум ва провизор ичак шундай органлардан бўлиб, уларда сариклик моддаси вақтинча сақланади. Бундай эмбрион гавдаси эктодерма ва энтодерма ўртасидаги таркоқ провизор хужайра элементларидан иборат бўлади. Эмбрионнинг дефинитив органлари эмбрион ичагининг бўшлиги сариклик моддаси билан тўлгандан кейин шакллана бошлайди. Дастлаб дефинитив энтодерма ҳосил бўлади. У сариклик моддасини ҳазм қилиш вазифасини бажаради. Шундан кейин турбелляриянинг бошқа органлари, яъни тери, оралик тўқима, нерв системаси, мускуллари, айирув ва жинсий органлари ривожлана бошлайди.

Юмалоқ чувалчанглардан трихинелла (*Trichinella spiralis*) яхши пиширилмаган чўчка гўшти билан одам ичагига тушади. Гўштнинг ичидаги капсуладан тезда личинка ичак бўшлигига чиқади ва 4 ҳафта ичида ундан жинсий вояга етган трихинелла чиқиб, самка ва самечи ўзаро қўшилади. Шундан кейин самечи ўлади, самкаси эса ингичка ичакнинг деворига кириб, у ерда 2 ойча яшайди ва 1500-10000 тагача личинка тугади. Шундан кейин самка яна ичак бўшлигига чиқади ва ўлади. Личинка қон ва лимфа оқими билан мускулларга боради ва ўз ҳаракати билан қўндаланг-таргил толали мускул толаларининг ўртасига жойлашиб, шу мускулнинг моддалари билан озикланади ва мускулни емиради. Икки ҳафтадан кейин атрофини мускуллар

орасидаги бириктирувчи тўқимадан ҳосил бўлган капсула ўраб олади. Капсуланинг девори углеродли қобик билан ўралиб, унинг ичида личинка 20 йилгача ўз тириклигини сақлаган ҳолда яшаши мумкин.

Немертинларнинг ривожланиши ясси чувалчангларнинг ривожланишига ўхшайди. Уларнинг личинкалари майдаланишнинг бошлангич даврини ўтаб бўлган, лекин ривожланишга улгурмаган ва ўлаётган тухумлар билан озикланади. Улар ривожланиши тўхтаган йирик тухумларнинг ҳазм қилиши учун ҳалқумининг ичакка ўтиш жойининг кучли сиқилиши ва шундан кейин ичакнинг кенгайиши муҳим аҳамиятга эга. Бунда ичак бўшлигида тескари босим ҳосил бўлади ва натижада ютилаётган тухум бу бўшлиққа тортилади.

Капсула ичидаги личинкали эмбриогенез ҳалқали чувалчанглардан ёмгир чувалчанги ва зулукларда ҳам учрайди. Жагли зулуклар тухумини қалин говак тўқимали, ичида оқсил моддаси бўлган йирик пилла ичига кўяди. Пилласини сув ҳавзалари яқинида кўйганлиги туфайли улар қуриб қолмайди. Балиқ зулуклари ҳар бир тухумини алоҳида пиллага ўраб кўяди. Эмбриогенезнинг бу тури қориноёқли моллюскаларда ҳам учрайди. Уларнинг личинкаси ривожланиши тўхтаган тухумлар ҳисобидан озикланади. Ҳар бир ривожланаётган тухумга юзлаб ривожланиши тўхтаган тухумлар тўғри келади. Личинка шаклланиб бўлгандан кейин ривожланиши тўхтаган тухумларни юта бошлайди.

Олджабралли моллюскалардан тирик тугувчи лужанка тирик туғиш билан биргаликда капсула ичидаги личинка ҳам кўяди. Личинкалари бачадонида алоҳида пиллачаларда ривожланади. Пиллани ёриб чиққан личинка маълум муддат бачадон бўшлигида яшайди. Бу даврда личинка бачадон безлари ишлаб чиқарган секретлар ҳисобидан озикланади ва ўсади. Шундай қилиб, капсула ичидаги личинкали эмбриогенез орқали ривожланадиган ҳайвонлар эмбриогенези маълум даражада химояланган жойда (капсула ичида) ўтади.

**Тўла ўзгаришли иккиламчи эркин личинкали эмбриогенез.** Эволюция жараёнида дастлаб бирламчи личинкали эмбриогенез пайдо бўлган. Ундан кейин эмбриогенезнинг бошқа турлари, жумладан, иккиламчи личинкали эмбриогенез келиб чиққан. Бу йўл билан ривожланадиган ҳашаротлар тухумини ўсимлик ёки ҳайвон тўқималарига, органик моддалар қолдиги ораларига кўяди. Тухумдан чиққан личинкалар шу моддалар билан озикланади. Личинка бундан кейинги ривожланиши давомида бир неча марта туллайди ва ғумбакка айланади.

Умуртқасиз ҳайвонлардан фақат тўла ўзгариш йўли билан ривожланадиган ҳашаротларда иккиламчи эркин личинкали эмбриогенез

учрайди. Уларнинг личинкалари турли хил озик моддалар билан озикланади. Личинкалик даври улар ҳаётининг асосий қисмини ташкил этади. Гумбак ва вояга етган даврлар хашаротлар ҳаётининг қисқа вақтини ташкил этади.

Иккиламчи личинкали эмбриогенез йўли билан ривожланадиган хашаротларда фаол личинка ҳаракатсиз гумбакка айланади, гумбакда хашаротнинг дефинитив органлари шаклланади ва имаго пайдо бўлади.

**Тирик туғилувчи эмбриогенез.** Эмбриогенезнинг бу турида уругланган тухумдан ривожланишнинг бошлангич давридаги кичик эмбрион пайдо бўлади. Эмбрион она организмнинг тухум йўлларида маълум вақт сақланиб туради. Чунки ана шу даврда ривожланаётган эмбрионда муҳим физиологик жараёнларни бажарадиган овқат ҳазм қилиш, нафас олиш, айирув ва бошқа органлар шаклланади. Натижада эмбрион она организмда ривожланиб, ёш имаго даврига айланади. Чаёнларда ривожланишнинг шу усули учрайди. Тропик чаённинг ривожланиши жуда майда, сариклик моддаси кам бўлган тухумдан бошланади. Бу тухум ургочи индивид тухум йўлларининг кенгайишидан ҳосил бўлган узунчоқ халта-дивертикулаларда сақланади. Тухумнинг тўла майдаланиши натижасида ҳосил бўлган бластомерлардан билатериал симметрияли эмбрион пайдо бўлади. Тухумида сариклик моддаси кам бўлгани учун ривожланаётган эмбрионга озик модда она организмдан етказиб берилади. Тухум етилиши олдидан тухум йўли деворларида ўсимталар пайдо бўлади. Бу ўсимталар озик моддаларни она организмдан эмбрионга етказиб беради. Бундан ташқари, эмбрион ана шу ўсимталар ишлаб чиқарган секрет билан ҳам озикланиши мумкин. Бу секрет махсус канал орқали эмбрион оғзига, ундан ичагига боради. Ичакда секрет сариклик моддаси каби тўпланиб боради. Шунинг учун ичак сариклик моддаси билан тўлгандай бўлиб кўринади. Дивертикула редукцияга учраганда, у ўзидан эмбрион учун озуқа ишлаб чиқаради. Балиқларда паразитлик қиладиган трематодлар ривожланиши ҳам тирик туғилувчи эмбриогенез йўли билан боради.

Она бачадонида ривожланаётган эмбрион ичида бештагача авлод бир-бирининг ичида жойлашганлигини биринчи марта И.И.Мечников аниқлаган. Трематодларнинг бу личинкаларини бир генерацияга (авлодга) мансуб дейиш мумкин. Чунки иккинчи, учинчи, тўртинчи, бешинчи авлодга кирадиган эмбрионлар пайдо бўлиши учун асос бўладиган хужайралар тухум хужайранинг майдаланиши даврида соматик хужайралар фарқланишидан олдин пайдо бўлади. Уларнинг бир нечтаси алоҳида эмбрион ҳосил қилиши мумкин. Ҳашаротлардан ширалар, икки қанотлилар, кўнгизларнинг баъзи турлари тирик тугади.

**Паразит личинкали эмбриогенез.** Бундай йўл билан ривожланадиган ҳайвонларнинг личинкалари бошқа тур ҳайвонларнинг организмида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Кейинчалик эркин яшашга ўтади ёки жинсий вояга етган паразитга айланади. Паразит личинкали эмбриогенез ковакичлилар, ясси чувалчанглар, тиканбошлилар, моллюскалар, қисқичбақа-симонлар, пардақанотли ҳашаротларда учрайди. Паразит личинкалар ривожланиши даврида ўз шаклини бир неча марта ўзгартириши мумкин. Наркомедузаларнинг уругланган тухумидан планула личинкаси ривожланади ва тезда лептомедуза соябонининг четки қисмига ёпишиб, кейин унинг ошқозон шохига ўтади ва паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Шундай қилиб, паразит личинка ҳосил бўлади. Личинканинг аборал томонидан куртакланиш йўли билан янги эркин сузиб юривчи личинка пайдо бўлади. Бу личинкаларнинг ҳар бирида соябон ривожланади ва улар эркин яшайдиган жинсий вояга етган медузага айланади.

Эркин яшайдиган турбелляриялар личинкасининг биринчи босқичи пилланинг ичида ўтади ва ундан эркин яшайдиган личинка пайдо бўлади. Бу личинка киприклар билан қопланган, овқат ҳазм қилиш органлари яхши ривожланган бўлиб, огиз, ҳалқум ва ичаклардан иборат. Бу личинка қисқичбақасимонларда паразитлик қилади. Личинка хужайранинг ичига киргандан кейин унинг киприклари, огзи ва томоғи редуцияланади.

Трематодлар, моногенетик сўргичлилар ва лентасимон чувалчанглар бир-биридан тузилиши ва физиологик хусусиятлари билан кескин фарк қиладиган бир неча личинкалик даврларни босиб ўтади. Трематодларда мирацидий личинкаси оралик хўжайин организмига киргандан кейин спорациста, редия ва церкария личинкалари пайдо бўлади. Церкария оралик хўжайиндан ташқи муҳитга чиққандан кейин адолескарияга айланади ва у дефинитив хўжайин организмига ўтади, яъни инвазион босқич ҳисобланади. Трематодларнинг спорациста ва редия личинкаси паразитлик билан ҳаёт кечиради. Улар овқатни осмотик йўл билан қабул қилади.

Лентасимон чувалчанглардан кенг лентецнинг (*Diphlobothrium latum*) тухумидан чиққан личинкаси киприклар билан қопланган бўлади. Бу личинка кароцидий дейилади ва у циклоп организмига ўтиб процеркоид личинкасига айланади. Циклопни сув билан ютган балиқ ичагида процеркоид плероцеркоид личинкасига айланади. Плероцеркоид балиқнинг мускулларига ўтади. Бу балиқнинг чала пиширилган гўштини истеъмол қилган одам ичагида плероцеркоид жинсий вояга етган кенг лентецга айланади.



Паразит личинкали эмбриогенез бўғимоёқлилардан денгиз ўргимчагида, қисқичбақасимонларда, ҳашаротларнинг айрим вакилларида учрайди. Қисқичбақасимонларнинг айрим турларининг личинкаси паразитлик қилиб ҳаёт кечириши шарт ҳисобланади, ўргимчакларнинг личинкаси эса вақтинча паразитлик қилади. Ҳашаротлардан пардақанотлилар туркумининг айрим турларининг личинкаси паразитлик қилиб ҳаёт кечиришга мослашган.

О.М.Иванова-Казас (1975-1981, 1995) пардақанотлилар устида ўтказган тадқиқотларига асосланиб, эмбриологиянинг экологик йўналишининг ривожланишига катта ҳисса қўшди. Бу тадқиқотлар зараркунанда ҳашарот-ларга қарши биологик кураш чораларини ишлаб чиқилишига асос бўлди.

Яйдоқчининг эмбрионида пайдо бўлган органлардан кейинчалик фақат сероза сақланиб қолади. Сероза ёрдамида эмбрион овқат билан таъминланиб туради. Шунинг билан биргаликда, сероза эмбрионни хўжайиннинг орган ва тўқималарига ёпишиб қолишидан ҳимоя қилади. Сероза ҳар хил йўллар билан ҳосил бўлади. Баъзан биринчи майдаланиш натижасида ҳосил бўлган бластомерларнинг бири эмбрионга озик моддаларни етказиб берадиган серозани ҳосил қилса, иккинчи бластомердан эмбрион ҳосил бўлади. Яйдоқчининг тухуми жуда кичик бўлиб, диаметри 26-30 мк, сариклик моддаси бўлмайди. Эмбрионал ривожланиши даврида хўжайин тўқима ва хужайралари ҳисобидан озикланади ва тухумга нисбатан бир неча юз, ҳатто минг марта катталашади, яъни ўсади. Паразит атрофида озик моддаларнинг кўплиги ва тезда провизор орган-серозанинг пайдо бўлиши полиэмбриония ҳодисасини пайдо бўлишига олиб келган.

О.М.Иванова-Казас (1975-1981, 1995) ҳам полиэмбриония ҳодисасини паразитизмга ўхшатади. Бу фикрни исботлаш учун иккита далил келтиради. Биринчидан, полиэмбриония йўли билан ривожланадиган организм паразитлик ҳаёти давомида атрофидаги жуда кўп озуқа моддалардан фойдаланади. Иккинчидан, полиэмбриония ҳодисаси кўпинча ихтисослашган паразитларда учрайди. Улар тухумини хўжайиннинг аниқ бир озуқага бой бўлган органига қўяди. Эволюция жараёнида моноэмбрионал ривожланишдан полиэмбрионал ривожланишга тухумдаги сариклик моддасининг йўқолганлиги туфайли ўтилган. Чунки агар тухумда сариклик моддаси бўлмаса, у тўла майдаланади ва пайдо бўлган ҳар бир бластомердан янги организм ҳосил бўлади.

## Назорат саволлари

1. Эмбриогенез нима?
2. Умуртқасиз ҳайвонлар эмбриогенезининг қандай турлари бор?
3. Умуртқасиз ҳайвонлар эмбриогенезининг эволюцион аҳамиятини айтиб беринг.
4. Бирламчи эркин личинкали эмбриогенезни тушунтириб беринг.
5. Личинкасиз эмбриогенезни мисоллар асосида тушунтиринг.
6. Капсула ичидаги личинкали эмбриогенезни айтиб беринг.
7. Тўла ўзгаришли иккиламчи эркин личинкали эмбриогенезни тушунтириб беринг.
8. Тирик тугилувчи эмбриогенезни тушунтиринг.
9. Паразит личинкали эмбриогенезни айтиб беринг.
10. Паразитология фани нимани ўрганади?
11. Умуртқасиз ҳайвонларда жинсни аниқлашнинг қандай усуллари бор?
12. Ҳайвонлар ҳаётида жинсий кўпайишнинг қандай аҳамияти бор?
13. Ҳайвонот оламида гермафродитизмнинг келиб чиқиш сабабларини тушунтиринг.
14. Синхрон кўпайиш нима?
15. Денгиз муҳитидаги геофизик омиллар ҳайвонлар ривожланиш циклига қандай таъсир этади?
16. Мозаик ва регуляцион ривожланиш нима?
17. Личинкали ривожланиш ва метаморфоз нима?
18. Ҳайвонлар ҳаётида личинканинг пайдо бўлиши нималар билан исботланади?

## **4-БОБ. БИР ХУЖАЙРАЛИЛАРНИНГ (PROTOZOA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖАНИШИ**

### **4.1. Бир хужайралиларнинг кўпайиши**

Бир хужайралилар кенжа дунёсига 30 мингдан ортиқ тур ҳайвонлар мансуб бўлиб, гавдаси битта хужайрадан иборат бўлса ҳам, улар жинссиз ва жинсий йўллар билан кўпайиш хусусиятига эгадир.

**Бир хужайрали ҳайвонларнинг кўпайиш турлари.** Бир хужайрали ҳайвонлар асосан жинссиз ва жинсий йўллар билан кўпаяди. Уларда **жинссиз кўпайишнинг** қуйидаги турлари учрайди:

**I. Монотомия.** Оддий иккига бўлиниб кўпайиш монотомия деб аталади. Она индивид деярли тенг иккита қиз индивидга бўлинади. Улар ўсиб она индивид ҳажмига тенглашади. Монотомия усули билан кўпайиш хужайраларнинг митоз бўлинишига ўхшайди, уларнинг фарқи шундаки, буларда бўлинишдан кейин алоҳида иккита организм ҳосил бўлади. Монотомиянинг асосан икки тури бор.

**1. Оддий ёки протозой бўлиниш.** Кўпайишнинг бу тури, асосан ҳаракатчан бир хужайралилардан хивчинлилар ва киприклиларда учрайди.

**2. Метазой бўлиниш.** Кўпайишнинг бу тури индивиднинг ҳаракатсиз ҳолатида содир бўлади. Бундай кўпайиш кўп хужайралилар хужайрасининг митоз бўлинишига ўхшайди ва амёбаларда, хламидомонадаларда учрайди.

Монотомиянинг яна бир ўзига хос тури куртакланишдир. Бунда она индивид цитоплазмаси бўртиб чикиб, тез ўсади, куртакка айланади ва алоҳида индивид ҳосил бўлади, лекин ядроси бўлинмайди, чунки она индивиддаги ядро кейинроқ бўлинади. Куртакланиш йўли билан кўпайиш тенг бўлмаган бўлинишдир. Чунки она индивид йирик, қиз индивид кичик бўлади. Куртакланишнинг бир неча турлари фарқланади. Жумладан, оддий ёки монотомик куртакланишда бир вақтда битта, кўп куртакланишда эса бир вақтнинг ўзида битта она индивиддан бир нечта қиз индивидлар ҳосил бўлиб, алоҳида яшайдиган индивидларга айланади.

Колония ҳосил қилиб яшаш ҳам эволюция жараёнида пайдо бўлган жинссиз кўпайиш натижасидир. Колония ҳосил қилиш бир хужайралиларнинг деярли барча синф вакилларида учрайди, споралиларда эса колония ҳосил бўлмайди. Колониялар вақтинчалик ва доимий бўлиши мумкин. Dinoflagellatalарнинг чизикли, Astomata (инфузория) халқали колонияси бунга мисол бўлади. Доимий колониялар ҳар хил тузилган бўлиши мумкин. Dinoflagellatанинг Polykrikos авлоди турларининг чизикли колонияси тўртта бир-биридан ажралиб кетмаган индивидлардан тузилган. Колониянинг барча аъзолари бир-бири билан плазматик мембрана орқали

богланган бўлади. Дарахтсимон колониялар хивчинлилар ва инфузорияларда кенг тарқалган бўлиб, булар ўтроқ ҳолда яшайди. Хивчинлилар колонияси индивидлари бир-бири билан поячалар ва колония аъзоларининг плазматик ипчалари орқали бирикишидан ҳосил бўлади. Поячали колонияларнинг айрим аъзолари (*Vorticellidae*) бир-бири билан боғлиқ бўлмаган ҳолда қисқаради. *Zoothamnium* авлоди турлари колонияларининг барча индивидлари бир-бири билан яқин алоқада бўлганлиги учун колония аъзолари бир вақтда қисқаради.

**II. Палинтомия** (кўп марта бўлиниш). Бир индивиднинг бир мартага, бирданига бир неча марта оддий бўлиниш йўли билан кўпайиши палинтомия дейилади. Палинтомия монотомиянинг бирданига бир неча марта такрорланишидир. Палинтомиянинг оралиқ формаси спороциста ҳосил бўлиши, охириги маҳсулоти эса зооспоралар ҳосил бўлишидир. Жумладан, *Dinoflagellata* туркумининг *Discodinium lunula* тури бўлиниш олдидан цистага ўралади. Она индивид ядроси икки марта бўлиниб тўртта спороциста ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар биридан шохга ўхшаш циста пайдо бўлади. Унинг ичида ядронинг бир неча марта бўлинишидан ҳосил бўлган хужайралар бир чизикда қатор бўлиб жойлашади. Шунинг учун бундай кўп марта бўлинишни чизикли палинтомия дейилади.

**III. Иккиламчи синтомия.** Айрим бир хужайралиларда ядро бир неча марта бўлингандан кейин шизонт тўғридан-тўғри кўп сонли мерозоитларга, спороциста ҳосил қилмасдан ажралиб кетиши иккиламчи синтомия ёки шизогония деб аталади. Масалан, *Tripanosoma lawesi*нинг базал таначаси ва ядросининг биринчи бўлинишидан кейин иккинчи хивчин ҳосил бўлади. Ядронинг кейинги бўлиниши натижасида тўртта ядро ҳосил бўлади, уларнинг учтасини базал таначасининг ёнидан янги хивчин ҳосил бўлади, биттасига она индивиднинг хивчини жойлашади. Ядролар ва хивчинларнинг кейинги бўлинишидан сўнг трипаносома цитоплазмаси ядролар сонига мувофиқ равишда ажралади. Ҳосил бўлган индивидларнинг биттасига она организмнинг хивчини, бошқаларига янги ўсиб чиққан хивчинлар жойлашади.

**Бир хужайралиларнинг жинсий кўпайиши.** Бир хужайралилар ривожланиш циклида жинсий кўпайиш ҳам учрайди. Бунга уларнинг физиологик ҳолати ёки ташқи муҳит омилларининг таъсири сабаб бўлиши мумкин. Бир хужайралиларнинг жинсий кўпайиши кўп хужайралилар тухумининг оталанишига ўхшайди. Буларда ҳам жинсий хужайралар ёки жинсий индивидлар ҳосил бўлади. Аммо инфузориялар жинсий кўшилиш даврида бир-бири билан кўшилиб кетмайди, балки вақтинча жуфтлашиб,

кичик (микронуклеус) ядроларини бир-бирига алмаштириб оладилар ва ажралиб кетадилар. Жинсий кўпайишнинг бу тури **конъюгация** деб аталади. Конъюгация натижасида кўпайиш содир бўлмайди, балки индивидлар янгиланади ва кўпайиш қобилятини тиклайди. Жинсий кўпаядиган барча содда ҳайвонларда икки хил гаметаларнинг кўшилиб кетиши ва зиготанинг ҳосил бўлиши содир бўлади. Гаметалар кўшилганда хромосомаларнинг диплоид набори тикланади. Гаметалар ҳосил бўлишида хромосомалар сонининг икки ҳисса камайиши хужайранинг мейоз бўлиниши орқали содир бўлади.

Икки хил гаметанинг тўлиқ кўшилиб зиготанинг ҳосил бўлиши копуляция дейилади. Копуляция икки хил бўлади.

1. **Гологам копуляцияда** гаметалар ва вегетатив индивид бир-бирдан фарқ қилмайди, фақат булар гаметаларининг цитоплазмасида крахмал доначалари бўлиши билан фарқ қилади. Копуляция натижасида ҳосил бўлган зигота бирданига цистага ўралади ва зигота бирданига вегетатив индивидга айланади. Вегетатив индивидларнинг хивчинлари копуляцияга киришиш олдидан йўқолади. Цистанинг ичида зиготада мейоз бўлиниш содир бўлиб тўртта кичик вегетатив индивид ҳосил бўлади. Улар вегетатив зооспоралар бўлиб, цистадан чиқиб вегетатив индивидларга айланади ва жинссиз кўпая бошлайди. Амёбалардан *Sappinia diploidea*да ҳам гологам копуляция содир бўлади. Бунда копуляцияда қатнашувчи амёба икки ядроли бўлади. Копуляцияга киришишдан олдин улар иккига бўлинади, кейин копуляцияланади ва цистага ўралади. Бунгача ҳар бир копулиантнинг иккала ядроси бир-бири билан кўшилиб кетади ва уларнинг ҳар бири биттадан ядро тутади. Бу ядролар шундан кейин бир-бири билан кўшилиб кетмай мустақил равишда мейозга учрайди. Уларнинг ҳар биридан учтадан майда йўналтирувчи танача ва биттадан тўлиқ шакланган ядро ҳосил бўлади. Бу ядролар зиготада бир-бири билан кўшилиб кетмайди, аммо бир-бирига зич жойлашади. Зигота цистадан чиқиб жинссиз кўпаяди ва икки ядроли амёбаларни ҳосил қилади.

2. **Мерогам копуляцияда** вегетатив индивид ўзига хос кўпайиш усулига эга бўлиб, вегетатив индивиддан тўғридан тўғри янги индивид ҳосил бўлмайди. Вегетатив индивиддан ҳосил бўладиган гаметалар сони иккитадан бир нечтагача бўлиши мумкин. Вегетатив индивид дастлаб цистага ўралади ва унинг ичида тиккасига иккига бўлиниб, иккита гаметани ҳосил қилади. Циста ичидаги гаметалар бир-биридан морфологик жиҳатдан фарқ қилмайди. Цистадан чиққандан кейин уларда фарқлар пайдо бўлади. Ургочи гаметанинг цитоплазмасида кучли бўялувчи доначалар бўлади ва улар

гавдасининг охирги қисмига яқин жойда кенг ҳалқа ҳосил қилади ва ундан кейинроқда ҳаракатчан ва ёпишқоқ бўртма жойлашади. Эркак гаметата эса булар бўлмайди, эркак гамета ургочи гаметанинг ёпишқоқ бўртмасига ёпишади ва кейинчалик унинг цитоплазмасига сўрилади. Шундан кейин ҳар иккала гаметанинг барча органоидлари емирилади ва ядролар бир-бирига қўшилиб кетади, яъни зигота ҳосил бўлади. Зиготада мейоз бўлиниш содир бўлиб, гаплоид хромосомали тўртта вегетатив индивидлар ҳосил бўлади.

**Конъюгация.** Конъюгациянинг копуляциядан фарқи шундаки, конъюгацияда икки индивид бир-бири билан қўшилиб кетмайди, балки вақтинча жуфтлашади. Бу даврда улар маълум бир ядроларини бир-бирига алмашиб оладилар ва бир-биридан ажралади. Конъюгация натижасида кўпайиш содир бўлмайди, Конъюгациянинг муҳим биологик аҳамияти шундан иборатки, ҳар иккала конъюгантнинг ирсий хусусиятлари ўзгаради, яъни янгиланади. Конъюгация фақат инфузорияларда учрайди. Конъюгация икки хил бўлади. Морфологик жихатдан бир хил инфузориялар ўртасида содир бўладиган конъюгация **изогам конъюгация** дейилади. Бунда конъюгацияга учраган ҳар бир конъюгантнинг макронуклеуси парчаланиб кетади, микронуклеуси эса икки марта мейоз (редукцион бўлиниш) йўли билан бўлинади. Ҳосил бўлган тўртта гаплоид ядродан учтаси дегенерацияга учрайди, биттаси эса яна бир марта бўлиниб, миграцияланувчи (кўчувчи) эркак пронуклеус ва стационар (ўтроқ) ургочи пронуклеусни ҳосил қилади. Цитоплазманинг юпқа пардаси билан қопланган миграцион ядро микрогамета, стационар ядро билан инфузориянинг гавдасини қолган қисми эса макрогамета ҳисобланади. Конъюгация пайтида ҳар бир конъюгантнинг микрогаметаси шеригининг танасига ўтади ва унинг макрогаметаси билан қўшилади, яъни “оталаниш” содир бўлади. Пронуклеуслар қўшилиб кетгач (синкарион) ҳар бир инфузориялар хромосомасининг диплоид набори тикланади. Кейин зигота ядроси икки марта бўлиниб тўрттадан ядро ҳосил бўлади. Ҳар биридан иккитадан ядро қўшилиб битта макронуклеусни, қолган иккитаси иккита микронуклеусни ҳосил қилади. Шундай қилиб, ҳар бир конъюгантда конъюгациягача бўлган ядролар сони тикланади ва кейин инфузориялар (конъюгантлар) бир-биридан ажралиб кетади.

Морфологик жихатдан ҳар хил инфузорияларда содир бўладиган конъюгация **анизогам ёки гетерогам конъюгация** дейилади. Колониал киприкли инфузорияларда микроконъюгантлар колониянинг алоҳида индивидларида икки-уч марта палинтомик бўлиниш содир бўлгандан кейин ҳосил бўлади. Улар колониядан ажралиб сувга сузиб юради ва колония бўйлаб ўрмалаб макроконъюгантни топади ва конъюгацияланади.

Макроконъюгантнинг микронуклеуси икки марта бўлинади, ҳосил бўлган тўртта ядродан учтаси эриб кетади, биттаси пронуклеусга айланади. Микроконъюгантнинг микронуклеуси эса уч марта бўлинади, ҳосил бўлган ядродан еттитаси ўлади, биттаси пронуклеусга айланади. Кейинчалик микроконъюгантнинг пронуклеуси макроконъюгантнинг цитоплазмасига кўчиб ўтади ва унинг пронуклеуси билан қўшилиб (синкарион) кетади. Кейин микроконъюгант бужмайиб қолади ва ўлади. Шундай қилиб, оталаниш бир ёклама бўлиб қолади. Анизогам конъюгация бошқа инфузорияларда, шунингдек кокцидияларда, грегарионаларда ҳам учрайди. Жумладан, грегарионаларда микрогамета макрогаметанинг ўзига сингдириб олади. Чунки уларда макрогамета микрогаметадан кичикроқ бўлади.

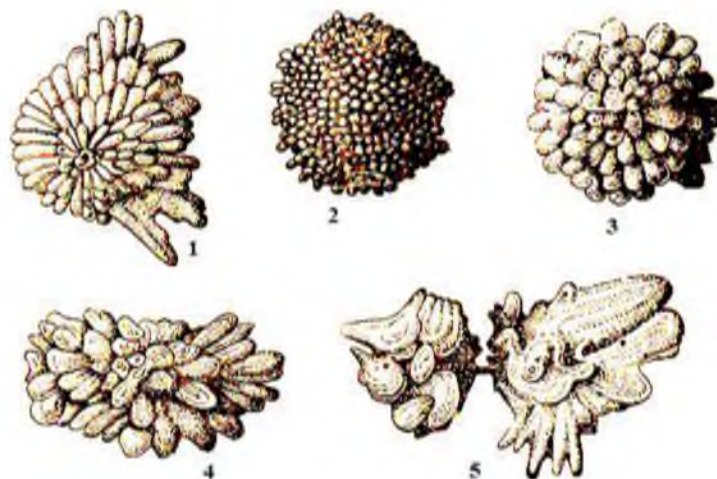
#### **4.2. Саркомастигофораларнинг (Sarcomastigophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Саркомастигофораларга 20000 дан ортиқ тур хайвонлар киради. Улар саркодалилар ва хивчинлилар синфларига бўлинади. уларнинг жинссиз ҳамда жинсий кўпаядиган турлари мавжуд.

**Саркодалиларнинг (Sarsodina) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.** Саркодалилар синфининг 11000 дан ортиқ тури бўлиб, улар кўпинча жинссиз ва айрим турлари жинсий йўл билан кўпаяди.

**Амёбаларнинг кўпайиши.** Кўпчилик амёбалар фақат иккига бўлиниш усули билан жинссиз кўпаяди. Амёба кўпайиш олдидадан ҳаракатдан тўхтади, гавдаси чўзилиб, кейин тенг иккига бўлинади (38-расм). Цитоплазманинг бўлиниши ядронинг митоз бўлинишидан кейин содир бўлади. Бунда *Amoeba proteus* гавдасида ўзига хос морфологик ўзгаришлар содир бўладигани, бу ўзгаришлар митоз фазаларига тўғри келади. Профазада амёба ҳаракатдан тўхтаб, ёлгон оёқларини тортиб олади ва гавдасининг устки қисми кичик псевдоподиялар билан қопланган бўлади. Цитоплазма тиниқлигини йўқотади.

Метафазада гавдаси чўзилишга тайёрланади. Анафазада ядро иккига бўлиниб, гавдаси чўзилади ва бўлиниш жойи аниқ кўринади. Телофазада гавдаси иккита қиз амёбага ажралади, псевдоподиялар нормал ҳолатга келади, цитоплазма ҳаракати кучаяди. Қиз амёбалар мустақил ҳаёт кечира бошлайди (39-расм).



**38-расм. Amoeba proteus бўлиниши даврида содир бўладиган морфологик ўзгаришлар.**

**1, 2 – бўлинишнинг бошланиши; 3, 4 – гавдасининг тортилиши; 5 – бўлинишнинг тугаши (Р.Барнс ва б., 1992)**

Баъзи амёбаларда ядро дастлаб икки, кейин тўрт ва ҳақозо тарзда бўлинади, шундан кейин цитоплазма ҳам шунча бўлакка бўлинади. Жинсий кўпайиш айрим турларида (*Amoeba diploidea*) учрайди. Амёбаларнинг кўпайиш тезлиги ҳарорат ва озиқ моддаларга боғлиқ. Жумладан, оддий амёбанинг бир марта бўлиниши учун оптимал шароитда (25°C градус) 24 соат, ҳарорат пасайганда (18°C) 40-50 соат давом этади. Оддий амёба бўлиниш циклида деярли G1-давр бўлмайди, С-давр ўртача 6-8 соат, G2-давр эса 36-45 соат давом этади.

Ноқулай шароитда амёба ва бошқа содда ҳайвонлар цистага ўралади. Бунда амёба гавдаси юмалоқлашади ва гавдасининг устида қалин қобик ҳосил бўлади. Циста сув қуриб қолганда ва ҳарорати ўзгарганда пайдо бўлиб, анабиоз ҳолатига ўтади ва амёбани ҳимоя қилади. Циста ҳолатида амёба шамол ёки бошқа йўллар билан табиатда кенг тарқалади. Қулай шароит келиши билан амёба цистадан чиқиб яна кўпая бошлайди.

**Паразит амёбалар. Ичбуруғ амёбаси (*Entamoeba histolytica*).** Амёбаларнинг айрим турлари, асосан Entamoebidae оиласининг вакиллари ҳайвонлар ва одамлар организмида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Жумладан, умуртқасиз ҳайвонлардан ковакиччилар, ҳалқали чувалчанглар ва ҳашаротлар, умуртқали ҳайвонлардан эса балиқлар, амфибиялар, судралиб юрувчилар ва айниқса сут эмизувчилар организмида ҳар хил турларга мансуб бўлган амёбалар паразитлик қилиб ҳаёт кечиради.





**39-расм. Amoeba proteus иккига бўлиниш йўли билан жинсиз кўпайиши (В.Ф.Натали, 1975)**

Одам организмида 7 тур амёба учрайди. Улардан Entamoeba histolytica (ичбуруг амёбаси) энг хавфли бўлиб, ичбуруг касаллигини келтириб чиқаради, бошқа турлари одам учун хавфли эмас.

Entamoeba histolyticани биринчи марта 1875 йил Петербург ҳарбий академиясининг профессори Ф.А.Леш беморнинг ахлатидан топган. 1903 йили немис олими Ф.Шаудинн одам ичагида камида икки тур амёба (E.histolytica ва E.coli) учрашини айтган эди. 1913 йили америкалик олимлар Е.Уолкер ва А.Селард бу фикрни тасдиқладилар. Уларнинг аниқлашича, бу икки тур амёба ядроларининг сони билан бир-биридан фарқ қилади. Жумладан, Entamoeba histolyticaда 4 ядро, Entamoeba colida 8 ядро бўлади. Entamoeba histolytica одам организмида учраса ҳам ҳамма вақт хавфли касаллик пайдо қилмайди. Бу ходиса “ташувчи” деган маънони билдиради ва ичбуруг амёбасининг ривожланиш циклини ўрганишда кўплаб янги мулоҳазалар пайдо бўлишига сабабчи бўлди.

Ичбуруг амёбаси одамнинг йўгон ичагида паразитлик қилади. Улар жуда майда бўлиб, 20-30 мкм дан ошмайди. Уларда экто ва эндоплазмалар аниқ чегараланган. Бу амёба жуда фаол ҳаракатланади. Ана шу ҳаракати даврида кўплаб калта ва йўгон псевдоподиялар ҳосил қилади. Уларнинг ёлгон оёқлари асосан эктоплазмадан ҳосил бўлади. Одам организмида амёбанинг паразитлик қилиши ва унинг турлари тўғрисида 2 та назария бор эди:

1. “Унитар” назария. Бу назарияга кўра, одам организмида учрайдиган паразит амёбалар цистада 4 ядроли бўлиб, *Ent.histolytica* турига киради. Улар ҳамма вақт одам учун патоген ҳисобланади, чунки ичакда у ёки бу даражада яралар ҳосил қилади. Бу назариянинг фаол тарафдори рус олими А.А.Филипченко эди. Унга В.Г.Гнездилов қарши чиқди. Унинг фикрича, амёбанинг кичик 4 ядроли формаси зарарсиз бўлиб, *Ent.hartmani* турига киради.

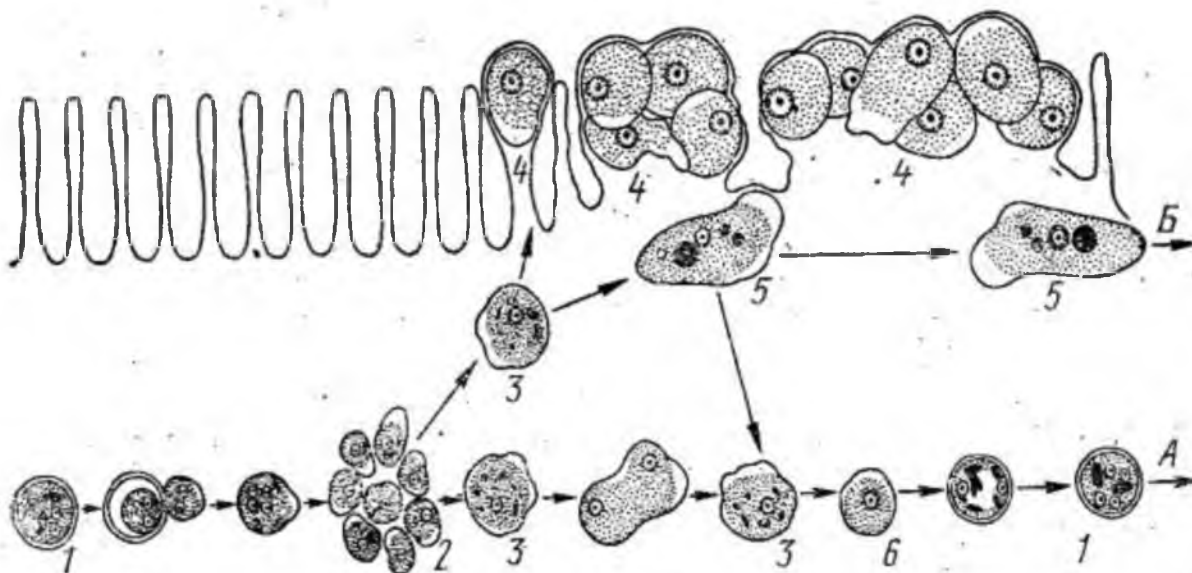
2. “Дуалистик” назария. Бу назарияни 1925 йилда француз олими Э.Брумпт асослади. Унинг фикрича, *Ent.histolytica* йигма тур бўлиб, ўзида 2 та мустақил турни бирлаштиради. Буларнинг бири патоген *Entamoeba dysenteriae*, иккинчиси зарарсиз *Entamoeba dispar*. Биринчиси иссиқ мамлакатларда, иккинчиси ўрта ва шимолий минтақаларда кенг тарқалган. Кейинги йилларда бу назария С.Гоар ишларида янада ривожлантирилди. Гоарнинг фикрича, ичбуруг амёбаси битта тур – *Entamoeba histolytica* ва 2 та ирқдан (Брумпт турларига тўғри келадиган) иборат бўлиб, касаллик келтириб чиқариши (паразитлик қилиши) ҳар хилдир. Аммо Гоар ишлари ҳам унитар назария тарафдорлари томонидан танқид қилинмоқда.

**Ривожланиш цикли.** Ичбуруг амёбаси ривожланиш цикли даврида 3 хил шаклда бўлади.

1. Майда вегетатив шакл-*forma minuta*
2. Йирик вегетатив шакл-*forma magna*
3. Циста.

**1. Майда вегетатив шакл ёки ичак форма – *forma minuta*.** Йўгон ичак деворида яшайдиган бу формаси жуда муҳимдир (40-расм). Булар бактериялар билан озикланиб, оддий бўлиниш йўли билан кўпаяди. Гавдасининг катталиги 13 мкм гача, ядроси шарсимон, псевдоподиялари калта, энли, секин ҳаракатланади.

Ҳазм вакуоласида доимо бактериялар бўлади. Ичагида амёбанинг фақат майда вегетатив формаси яшайдиган одамлар амалда соғлом бўлиб қолаверади. Организм заифлашганда амёбалар ичак деворининг ичига (ворсинкаларга) ўтади ва йирик вегетатив формага айланади. Ичагида майда вегетатив формани сақлайдиган одамлар ўзи касалланмайди, аммо касалликни ташувчи ва тарқатувчи бўлиб қолади.



40-расм. *Entamoeba histolytica* ривожланиш цикли. 1 – циста;  
 2 – трофозоит ҳосил бўлиши; 3 – ичак формаси; 4 – тўқима формаси;  
 5 – эритрофагия; 6 – циста олди босқичи (А.Қулмаматов, 1988)

**2. Йирик вегетатив форма-forma magna ёки тўқима формаси.** Бу форманинг катталиги 20-40 мкм, протоплазмаси шишасимон тиниқ, эктоплазма ва майда доначали ярим тиниқ энтоплазмага ажралиб туради. Серҳаракат, осмотик босим таъсирида эритроцитлар билан озикланади. Улар ўзларидан протеолитик (оқсилларни парчалайдиган) фермент ишлаб чиқариб, ичак тўқимасини емиради, натижада яралар ҳосил бўлади ва қон томирлари емирилиб, ичак йўлига қон оқиб чиқади (шунинг учун қон аралаш ич кетади). Ана шу қон томирларининг тешиклари орқали амёба қон томирига кириб, қон оқими билан жигар, бош ва орқа мия, ўпка ва бошқа органларга бориб тўпланади. Бу органларда улар тўқималарни емириб, йирингли яллигланишни келтириб чиқаради, некроз ҳосил бўлади, касаллик сурункали формага айланади. Ичак бўшлигига оқиб чиққан қоннинг таркибидаги эритроцитлар билан майда вегетатив форма ҳам озикланади. Қонга ўтган йирик вегетатив форма эритроцитлар билан озикланади. Бу формалар эритрофаглар ҳам деб аталади.

**3. Циста.** Амёбанинг йирик вегетатив формаси яна ичак бўшлигига ўтиб, майда вегетатив формага айланади ва цистага ўралиб ахлат билан ташқи муҳитга чиқиб туради. Бемор бир кеча-кундузда 300 млн тагача цистани ахлати билан ташқи муҳитга чиқаради. Циста ташқи муҳитнинг абиотик омилларига жуда чидамли бўлади: нам ахлатда 5 ҳафтагача, сувда 2 ойгача, хатто хлорли сувда ҳам маълум муддат тирик қолади. Агар циста одамни овқат ҳазм қилиш каналига тушса, ундан 4 та майда вегетатив форма ҳосил бўлади. Цистага ўралиш олдидан хроматоид танача ва иодофил

вакуоласи ҳосил бўлади. Цистанинг етилиши хроматоид танача ва иодофил вакуоласининг йўқолиши билан амалга ошади.

Маида ва катта вегетатив формаларнинг бир-бирига айланиш механизмлари ҳам ҳозиргача тўлиқ ўрганилган эмас. Бу жараёнларга кўплаб омиллар таъсир этса керак. Жумладан, овқат ҳазм қилиш органлари ишининг бузилиши, ҳароратнинг ўзгариши, овқат таркибининг ўзгариши (кечадан қолган овқат), секрет ишлаб чиқаришнинг бузилиши каби ҳолатлар бунга сабаб бўлса керак. Масалан, *Entamoeba invadens* тошбақада углеводли, илонларда оксилли муҳитда катта зарар етказди.

Кейинги йилларда ичбуруғ амёбаси ва ичак бактериялари ўртасидаги муносабат кўпроқ ўрганилмоқда. Агар бактерия бўлмаса амёба яшай олмайди ва касаллик ҳам пайдо қила олмайди. Бу ҳодисанинг механизми ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган.

Ҳар хил ҳайвонларда амёбиоз ҳар хил даражада ўтади. Жумладан, мушук ичбуруғ амёбасининг ҳамма ирқлари билан зарарланганда ҳам касаллик оғир ўтган, сичқонни кучсиз зарарлаган, одамда ҳам бу касаллик ҳар хил ўтади. Агар амёба узоқ вақт сунъий кўпайтирилса, унинг зарарлаш қобилияти пасаяди. Умуман, бу масалада ҳам ҳал этилмаган муаммо кўп.

Амёбанинг хўжайин ичаги тўқимасига қандай таъсир этиши механизми ҳам ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган. Ичбуруғ амёбасининг зарарлаш даражаси унинг фермент ишлаб чиқариш фаоллигига боғлиқ. *Ent. histolytica*нинг гиалуронидаза ферменти ичак эпителийси гистолизини тезлаштира керак. Бундан ташқари, фосфатаза, протеолитик ферментлар ҳам ишлаб чиқаради ва улар ҳам касалликнинг кечишига таъсир кўрсатади.

Ичбуруғ амёбасининг паразитлик қилиши унинг гавда деворидаги чуқурчаларда жойлашган мембранали тузилманинг бўлиши билан изоҳланса керак. Амёба хўжайин хўжайрасига тегиши билан мембранали тузилманинг фаолияти кучаяди. Шунинг учун амёбанинг ёнидаги хўжайра зарарсиз қолади. Демак, ичбуруғ амёбаси паразитлик қилиши даврида нима учун ич кетишининг сабаблари тўлиқ очиқ берилмаган.

**Амёбиоз ёки ичбуруғ.** Амёбиоз касаллигини ичбуруғ амёбаси – *Ent. histolytica* келтириб чиқаради. Бу хавфли касаллик иссиқ иқлимли мамлакатларда кўпроқ учрайди. Бу касалликнинг ўткир формасида ич кетиш, қон аралаш ич кетиш, йирингли, қонли ич кетиш, қаттиқ ич оғриш ҳолатлари кузатилади. Беморда озгина ҳарорат ҳам кўтарилади, сувсайди, кучсизлик, ҳолсизлик кузатилади. Ичакда яра ва некрозлар пайдо бўлади. Агар касаллик хроник (сурункали) формага ўтса, бемор йиллаб иш қобилиятини йўқотади,

иштаҳаси бўлмайди, боши огрийди. Агар амёбиоз “ташувчи” формасида бўлса, у организмда сақланади ва қулай шароитда ўткир формага айланади. Амёбиозни даволашда айна пайтда кўплаб препаратлар, жумладан антибиотиклар қўлланилади.

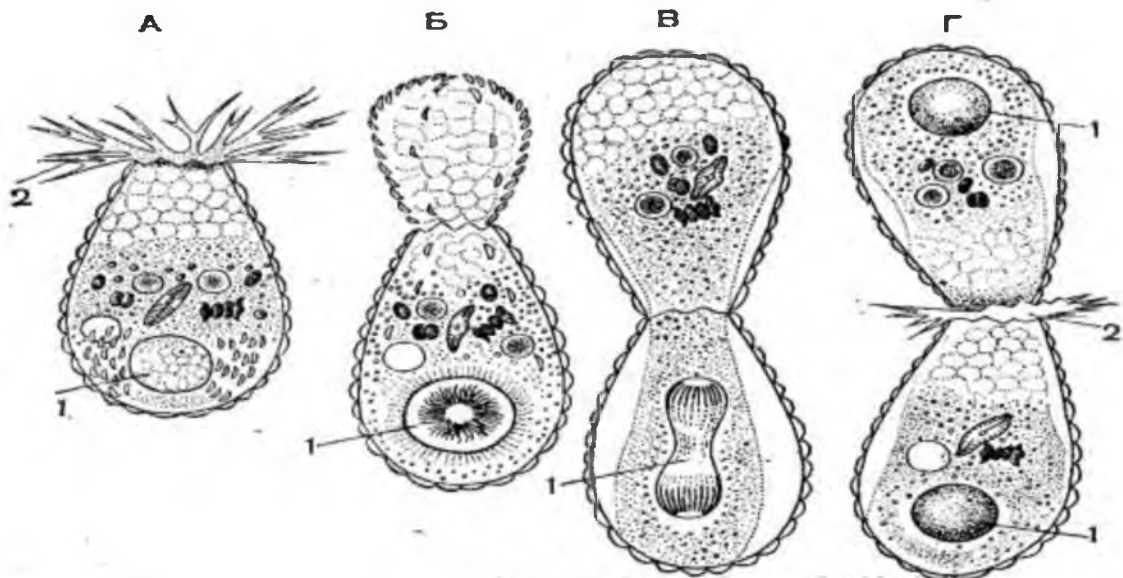
**Касалликнинг олдини олиш учун шахсий гигиена қоидаларига амал қилиш лозим.** Демак, ичбуруг касаллиги уч хил кўринишда бўлади.

1. Ўткир кўринишда улар ичакда яшайди ва суюқ ич кетиш содир бўлади.

2. Сурункали кўринишда улар ичакдан қонга ўтади ва турли органларда тўпланиб, некрозлар ҳосил қилади.

3. Ташувчи кўринишда улар ичак бўшлиғида яшайди. Бундай одамлар амалда соғлом бўлади, аммо циста ахлат билан ташқарига чиқиб, атрофдаги одамларни зарарлайди. Шунинг учун бундай одамлар ташувчи деб аталади.

**Чиганокли амёбаларнинг кўпайиши.** Бу амёбаларда чиганок борлиги туфайли оддий бўлиниб кўпайиши бир мунча ўзгарган. Чиганок каттиқ скелет қоплам бўлиб, уларнинг тенг бўлиниб кўпайишига йўл қўймайди (41-расм). Шунинг учун дастлаб цитоплазмасининг тахминан ярими чиганок тешигидан ташқарига чиқади. Бу қисмнинг атрофида янги чиганок ҳосил бўлади. Шу вақтда ядро ҳам бўлиниб, унинг биттаси янги амёбага ўтади



41-расм. Чиганокли амёбанинг (*Euglypha alveolata*) бўлиниш йўли билан жинсиз кўпайиши (Р.Барнс ва б., 1992)

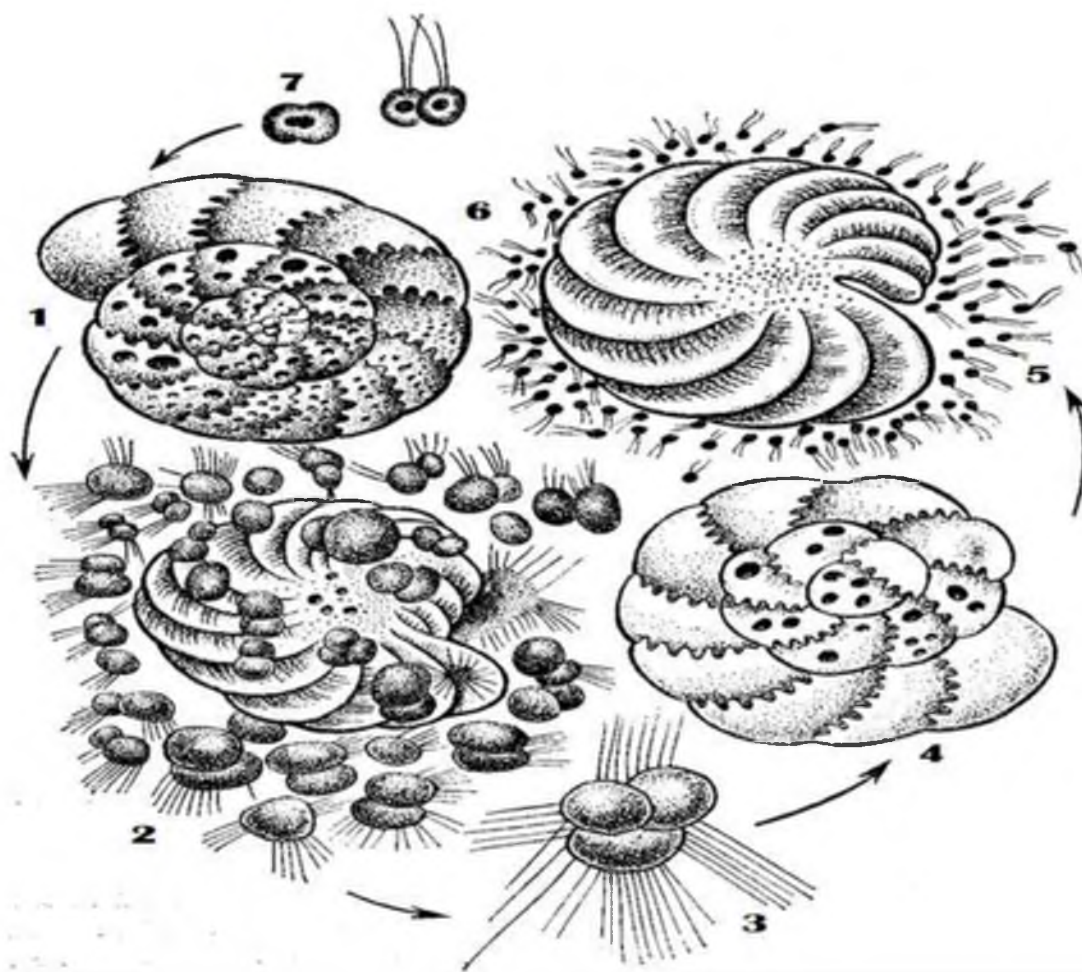
А – амёбанинг бўлинишгача кўриниши; Б – цитоплазматик қуртак ҳосил бўлиб, унинг устида скелет пластинкалар жойлашиши; В – ядро бўлиниб скелет пластинкаларнинг янги чиганок ҳосил қилиши; Г – бўлиниш тугаб ядроларнинг биттаси янги индивидга ўтиши; 1 – ядро;

2 – псевдоподиялар

Бу даврда цитоплазматик кўприк орқали туташиб турган амёбалар бири-бирдан ажралади ва мустақил ҳаёт кечира бошлайди.

**Фораминифераларнинг (Foraminifera) кўпайиши.** Фораминифералар чиганокли саркодалилар бўлиб, асосан денгиз тубида ва денгиз сувларида яшайди.

Фораминифералар жинссиз ва жинсий йўллار билан кўпаяди, айрим турларида кўпайишнинг бу усуллари галланади. Кўп камерали фораминифера (*Elphidium crispum*)нинг жинссиз кўпайиши қуйидагича бўлади (42-расм).



**42-расм. Фораминиферанинг (*Elphidium crispum*) ривожланиш цикли. 1 – микросферик индивид; 2 – шизогония йўли билан кўпаядиган индивидлар; 3 – макросферик индивид; 4 – жинсий вояга етган индивид; 5 – макросферик индивиддан гаметалар ҳосил бўлиши; 6 – гаметалар; 7 –гаметалар копуляцияси (Р.Барнс ва б., 1992)**

Дастлаб фораминифера ядроси кўп марта митоз бўлиниш йўли билан кўпайиб, кўп сондаги ядролар ҳосил бўлади. Охирги бўлиниш мейоз йўли билан содир бўлади ва у икки босқичдан иборат. Мейоз бўлинишдан кейин

хромосомалар набори диплоиддан гаплоидга айланади. Шундан кейин цитоплазма ядролар атрофини ўраб олади. Шундай қилиб, битта индивиддан бир неча юз кичик, бир ядроли индивидлар ҳосил бўлади. Улар қисқа псевдоподиялар ҳосил қилиб, она индивид чиганогидан сувга чиқади ва ўзининг устига дастлабки эмбрионал чиганок камерасини ҳосил қилади. Бир индивиднинг бир марта кўпайиши натижасида кўп сондаги қиз индивидлар ҳосил бўлиши шизогония дейилади. Янги ҳосил бўлган индивидларнинг эмбрион камераси она индивиднинг эмбрион камерасидан катта-кичиклиги билан фарқ қилади. Шунинг учун шизогония йўли билан кўпаядиган фораминиферанинг она индивиди микросферик ёки жинсسىз авлод, жинсий кўпаядиган индивиди эса макросферик ёки жинсий авлод дейилади.

Фораминифераларнинг баъзи турларида жинсسىз авлод ядролари катта кичиклиги ва бажарадиган вазифасига кўра фарқ қилади. Уларнинг йирик ядроси кўпайишдан ташқари ҳамма ҳаётини жараёнларини бошқаради. Бу ядро соматик, бошқалари генератив ядро дейилади. Соматик ядроларда хромосомалар диплоид наборда бўлиб, улар инфузорияларнинг макронуклеусларига ўхшайди, аммо соматик ядро ҳеч қачон полиплоид ҳолатда бўлмайди.

Макросферик индивидлар ўсиб ва кўп камерали чиганок ҳосил қилиб, фақат жинсий кўпаяди. Шундай қилиб, фораминифераларнинг макросферик индивидлари жинсий авлодни, микросферик индивидлари эса жинсسىз авлодни ҳосил қилади.

Макросферик индивиднинг ядроси кўп марта митоз йўли билан бўлинади ва цитоплазмаси ҳам ядро сонига мос равишда бўлинади. Натижада шизогониядан фарқ қилиб, юзлаб эмас, балки минглаб кичик хужайралар ҳосил бўлади. Бу хужайраларда псевдоподиялар эмас, хивчинлари бўлади. Булар жинсий хужайралар ёки гаметалар бўлиб, уларда хромосомалар гаплоид наборда бўлади. Чунки ядронинг охириги бўлиниши мейоз йўли билан содир бўлади. Гаметалар она индивид чиганогидан чиқади ва шу турнинг, аммо бошқа индивидда ҳосил бўлган гамета билан кўшилади, яъни гаметаларнинг ядролари ва цитоплазмалари бир-бири билан кўшилиб кетади. Бу жараён копуляция дейилади. Натижада бир ядроли, хромосомаси диплоид наборли зигота ҳосил бўлади. Зигота хивчинларини ташлаб чиганок ҳосил қилади. Шундай қилиб, микросферик индивиднинг эмбрион чиганогини ҳосил бўлади. Бу индивид ўсади, кўп камера ҳосил қилади ва шизогония йўли билан кўпая бошлайди.

Шундай қилиб, фораминифералар риволаниш циклида кўпайишнинг икки шакли галланади: жинсий кўпайиш гаметалар иштирокида содир

бўлади, жинссиз кўпайишда эса гаметалар иштрок этмайди, яъни агамета оркали кўпайиш содир бўлади. Агамета лотинча а – йўк, гамета – гамета деган маънони билдиради. Фораминифералар ривожланиш циклида икки хил авлод алмашинади: жинсий кўпаядиган авлод гамонтлар дейилади, жинссиз кўпаядиган авлод агамонт дейилади.

Фораминифералар ривожланиш циклида гаплоид ва диплоид босқичларнинг галланиши қизиқарли ҳолатдир. Таъкидлаш лозимки, мейоз кўп ҳужайралилардаги каби гаметалар ҳосил бўлиши олдидан эмас, балки жинссиз кўпайиш даврида содир бўлади. Бир турда бундай бир авлодни гаплоид, бошқаси диплоид бўлиши ҳайвонот оламида учрайдиган ягона битта ҳодисадир. Ўсимликлар оламида спорофит ва гаметофит бўгинлар алмашилиб туради ва ядронинг диплоид (спорофит) ҳамда гаплоид (гаметофит) даврлари галланади. Аниқланишича, бу ўхшашлик фораминифералар ва ўсимликларнинг келиб чиқишида қандайдир алоқа борлигидан далолат бермайди, аммо конвергент эволюцион таракқиётга қизиқарли мисол бўла олади.

Шундай қилиб, фораминифералар жинссиз кўпайганда шизогония усули билан, жинсий кўпайганда гаметалар ҳосил қилиш усули ва гаметаларни копуляцияси оркали кўпаяди. Кўпайишнинг бу усуллари тўғри галланади. Айрим фораминифераларда жинсий ва жинссиз кўпайишнинг галланиши мавсумий бўлиб, баҳор, ёз ойларида содир бўлади.

**Нурлиларнинг (Radiolaria) кўпайиши.** Нурлилар денгиз ҳайвонлари бўлиб, уларнинг 7000 дан ортиқ тури бор. Гавдасининг шакли турлитуманлиги ички скелетига боғлиқдир.

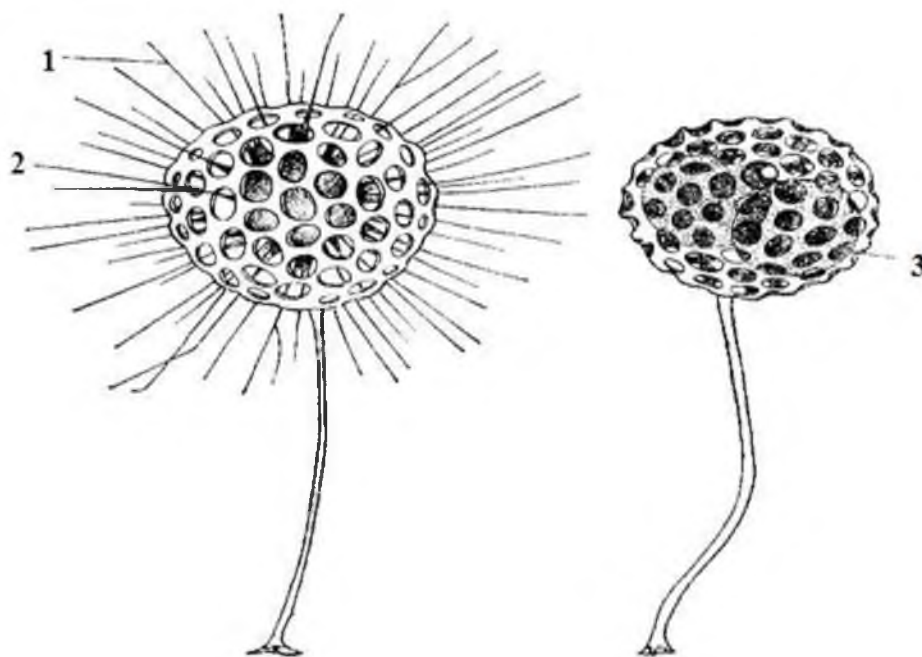
Кўпчилик турлари оддий иккига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Бу жараёнда скелети қиз ҳужайраларга тенг тақсимланиши, ёки янги индивидларнинг бирида янгидан ҳосил бўлиши мумкин. Ядро марказий капсулада жойлашган бўлиб, митоз йўли билан иккига бўлинади. Ядронинг бўлиниш даврида минглаб хромосомалар борлигини кузатиш мумкин. Аниқланишича, бундай ҳолат ядронинг полиплоидлигидан далолат беради. Нурлилар ядросининг полиплоидлиги бирламчи ҳодиса деб қабул қилинган. Айрим турларида бирламчи ядро кўплаб иккиламчи ядрога бўлиниб кетади. Уларда хромосома кам бўлади. Бу ядролар ҳар бирининг атрофини цитоплазма ўраб олади. Бу жинссиз кўпайиш бўлиб, фораминифераларнинг агамета йўли билан кўпайишига тўғри келади. Бу агаметалардан кейинчалик вояга етган радиолярия ривожланади. Уларнинг ядросида хромосомалар кўпаяди ва бирламчи полиплоид ядро ҳосил бўлади. Бу ҳодисанинг механизми ҳозирча тўлиқ ўрганилмаган.



Нурлиларнинг жинсий кўпайиши *Acantharia* туркуми вакилларида аниқланган, холос. Бунда радиоляриянинг гавдаси кўплаб кичик икки хивчинли гаметаларга бўлинади. Кейин бу гаметаларнинг иккитаси бир-бири билан кўшилади ва зиготани ҳосил қилади. Зиготадан вояга етган акантария ривожланади.

**Қуёшлиларнинг (*Heliozoa*) кўпайиши.** Қуёшсимонларга чучук сувларда ва денгизларда яшайдиган кўплаб турлар киради. Қуёшлилардан *Actinosphaerium* авлодининг вакиллари иккига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Бунда гавдаси иккита деярли тенг бўлакка ажрала бошлайди. Ядронинг бўлиниши иккита бўлиниш оралигида содир бўлади (43-расм).

Қуёшлиларнинг айрим турларида жинсий кўпайиш ҳам учрайди. *Actinophrys sol* турида жинсий кўпайиш кўйидагича содир бўлади. Улар бўлинади ва юпка қобик билан ўралади. Қиз хужайралар ядроси икки марта бўлинади, бунинг охириги мейоз йўли билан амалга ошади. Кейин иккита қиз индивидлар кўшилиб зиготани ҳосил қилади. Бу зигота маълум тинчлик даврдан кейин ривожланиб, вояга етган индивидга айланади. Жинсий кўпайишнинг бу тури **педогамия** дейилади. Айрим турларида ядролар сони 200 ва ундан ҳам кўп бўлади.



**43-расм. Қуёшлиларнинг (*Clathrulina elegans*) кўпайиши.**  
**А – вегетатив индивид; Б – кўпаядиган индивид; 1 – аксоподий;**  
**2 – скелет; 3 – она индивид скелетининг ичидаги қиз индивидлар**  
**(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

### Назорат саволлари

1. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб содда ҳайвонлар классификациясини айтиб беринг.
2. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб саркомастигофораларнинг классификациясини айтиб беринг.
3. Оддий амёбанинг кўпайишини тушунтиринг.
4. Чиганокли амёбанинг кўпайишини айтинг.
5. Ичбуруг амёбасининг тузилиши, ривожланиш циклини айтиб беринг.
6. Фораминифераларнинг кўпайишини тушунтиринг.
7. Нурлиларнинг кўпайишини айтиб беринг.
8. Куёшлиларнинг кўпайишини айтинг.
9. Бир ҳужайралиларнинг кўпайиш турларини айтинг.

#### 4.3. Хивчинлиларнинг (Mastigophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

Хивчинлиларнинг 7000 дан ортиқ тури бўлиб, улар табиатда жуда кенг тарқалган ва хилма-хил йўллар билан кўпаяди.

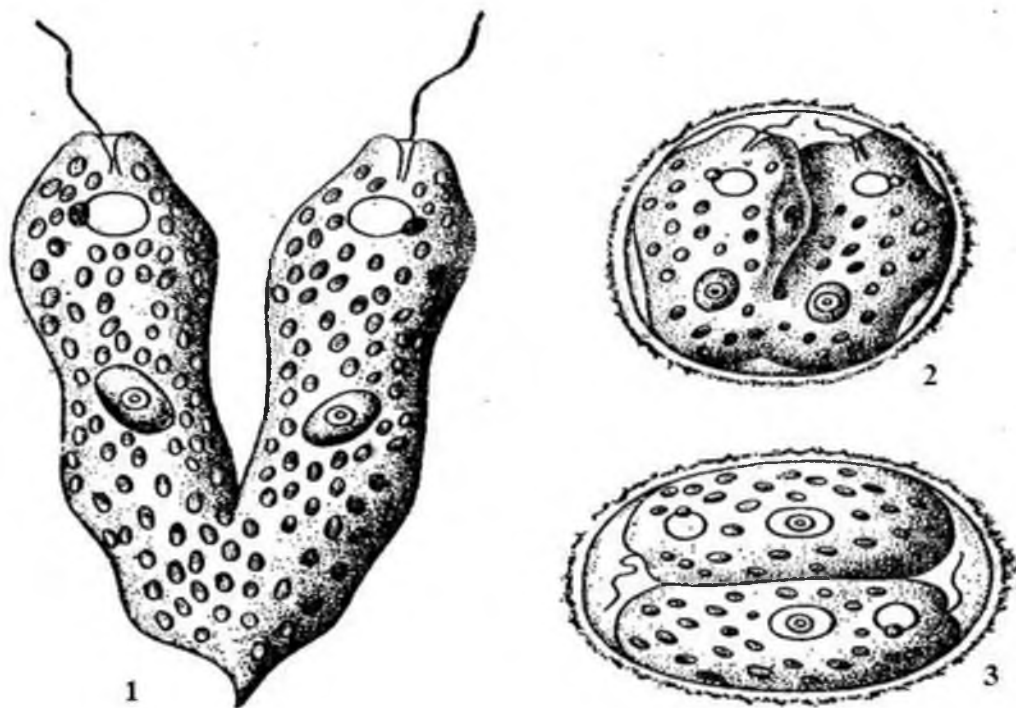
**Ўсимликсимон хивчинлиларнинг (Fhytomastigina) кўпайиши.** Ўсимликсимон хивчинлиларнинг кўпчилиги турларида фақат жинссиз кўпайиш учраши аниқланган. Уларнинг жинссиз кўпайиши, асосан иккига бўлиниш йўли билан амалга ошади ва ядронинг митоз йўли билан бўлинишидан бошланади. Шундан кейин олдинги қисмидан тиккасига иккига бўлинади (44-расм). Хивчини ёш индивидларнинг бирига ўтади ва иккинчисида янги хивчин ҳосил бўлади. Бошқа ҳолатларда бўлинаётган ҳужайранинг хивчини тушиб кетиб, ёш ҳужайраларнинг ҳар бирида янгидан хивчин ҳосил бўлади. Баъзи турларида хивчин тушиб кетиб, цистага ўралади ва циста ичида кўпаяди. Циста ичида бир неча марта кўпайганлиги учун гавдаси кичик бўлади. Ҳужайраларнинг бу усулда йириклашмасдан кетма-кет бўлиниши палинтомия дейилади. Бундай кўпайиш кўп ҳужайралилар тухум ҳужайрасининг майдаланишига ўхшайди. Хивчинлилар бўлиниши даврида хромотофоралари ҳам янги индивидларга тенг тақсимланади. Dinoflagellata туркумига кирадиган Ceratium hirundilla гавдасининг ўртасида огиз ва хивчинлари жойлашади, бўлиниш эса тиккасига содир бўлади. Кўпчилиги хивчинлиларда эса улар гавданинг ўртасида жойлашади. Бўлиниш кўндаланг, кийшиқ йўналишда, тенг бўлмаган ҳолда ўтади.

Хивчинлиларнинг кўпчилиги тиккасига иккига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Бунда бўлиниш текислиги тананинг узун ўқида тўғри келади.

Бўлиниш кўпроқ эркин ҳаракат қилаётган ҳолда юз беради. Дастлаб ядро митоз йўли билан бўлинади, кейин тана олдинги қисмидан бошлаб тиккасига бўлинади. Хивчин аппаратининг кинетосома ва базал таначаси ҳам иккига бўлинади.

Баъзан она индивиднинг хивчини қиз индивидларнинг биттасига ўтади, иккинчисига эса у кинетосомадан янгидан ҳосил бўлади. Бошқа ҳолатларда хивчинни ташлаб юборади ва иккала қиз индивидларда хивчин янгидан ҳосил бўлади.

Колония бўлиб яшайдиган вольвокслар жинссиз кўпайишида айрим хужайралар бир неча марта бўлиниб кўпаяди ва улардан янги колония ҳосил бўлади. Ўсимликсимон хивчинлиларнинг вакили *Dinodryonsertularia*да калониянинг ҳосил бўлиши бўлинган индивидларнинг бири иккинчисидан ажралиб кетмаслиги ва ўзаро алоқада қолиши натижасида амалга ошади.



44-расм. Яшил эвгленанинг кўпайиши. 1 – тиккасига бўлиниши; 2, 3 – циста ичида кўпайиши (В.А.Догель, 1981)

Дарахтсимон колониянинг ҳосил бўлишида индивидлардан ажраладиган ёпишқоқ дилдирак модда ва индивидларнинг қобиклари муҳим ўрин эгаллайди.

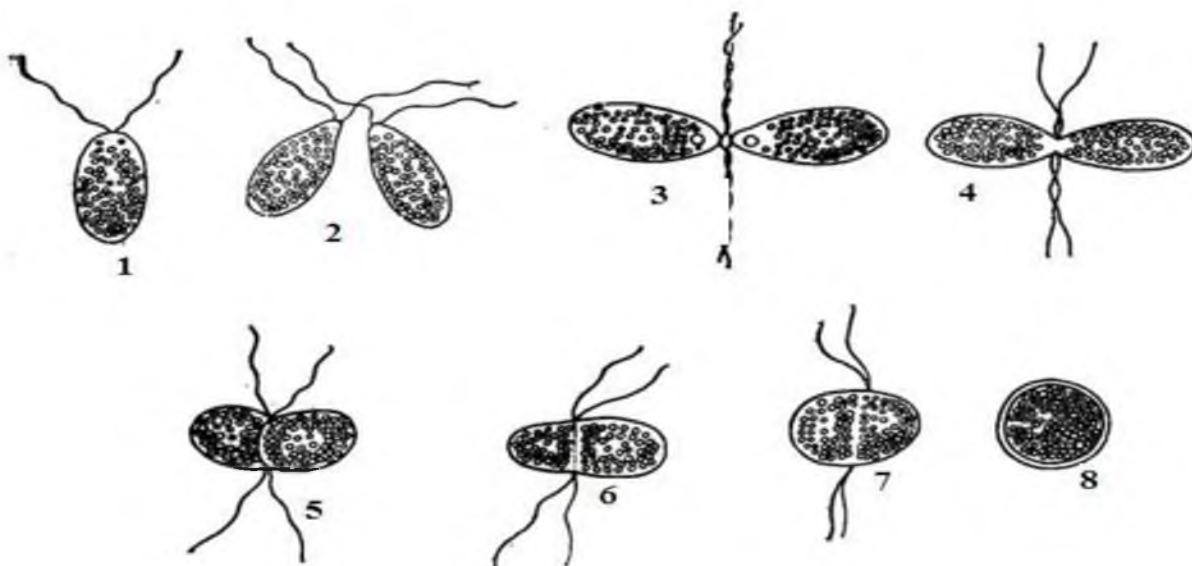
Фитомонадалар туркумидан *Eudorina elegans* ифлосланмаган кўл сувларида учрайди. Унинг колонияси кўпроқ 32, баъзан 16, 8 ёки 4 хужайрадан ташкил топади. Колония таркибига кирувчи хужайралар бири бири билан ёпишқоқ модда орқали алоқада бўлади. Эвдоринанинг колонияси

доимо шар шаклида бўлмай, овал шаклда ҳам бўлиши мумкин. Колониянинг катталиги 200 мк гача бўлади. Колонияда алоҳида хужайраларнинг жойлашишида ўзига хос қонуният мавжуд. Улар бир неча қатор (кават) бўлиб жойлашади. Биринчи ва охириги қатор 4 тадан, ўртадагилари 3 та қатор, ҳар бир қаторда 8 тадан хужайра жойлашади. Колониянинг барча хужайраларини бирлаштириб турувчи ёпишқоқ ялтироқ массанинг четки қисми анча зич, унинг ички қисми эса, аксинча ярим суюқ ҳолда бўлади.

Вольвокссимонлардан эвдориналар оиласининг ҳар хил турлари колонияларининг ҳосил бўлиши кўп хужайралилар тухумнинг майдаланишини эслатади, яъни колонияни ҳосил қилаётган хужайраларнинг бўлинишида ўсиш жараёни бўлмайди, майдаланиш (бўлиниш) давом этган сари майда хужайралар ҳосил бўлаверади. Масалан, эвдориналарда бу жараён бир кават хужайралар ҳосил қилувчи палинтомия (кўп марта бўлиниш) кўринишида содир бўлади, яъни 8 та хужайрадан иборат пластинка ҳосил бўлиб, 4 та хужайраси марказда бут (крест) шаклида жойлашади (45-расм).

Кейинги “майдаланиш” натижасида хужайраларнинг сони 32 га етади ва бу чуқур косачани А.А.Захваткин стомобластула деб атади. Палинтомия натижасида ҳосил бўлган пластинка дастлаб ичкарига эгилади. Буни инкурвация дейилади. Кейинчалик пластинка тескари томонга эгилади. Буни экскурвация дейилади. Натижада ҳар бир индивиднинг хивчин ва стигмалари ташқарига қараган ҳолда жойлашади ва шундай қилиб шарсимон колония ҳосил бўлади. Бу бластулани эслатади ва уни А.А.Захваткин экскурвацион ёки ҳақиқий бластула деб атади.

Хивчинлиларда жинсий кўпайиш ҳар хил турларида турлича содир бўлади. Хламидомонадаларда бир хил гаметалар ўзаро қўшилади. Бундай бир хил гаметалар изогаметалар дейилади. Изогаметаларнинг қўшилиши изогам копуляция дейилади (46-расм).

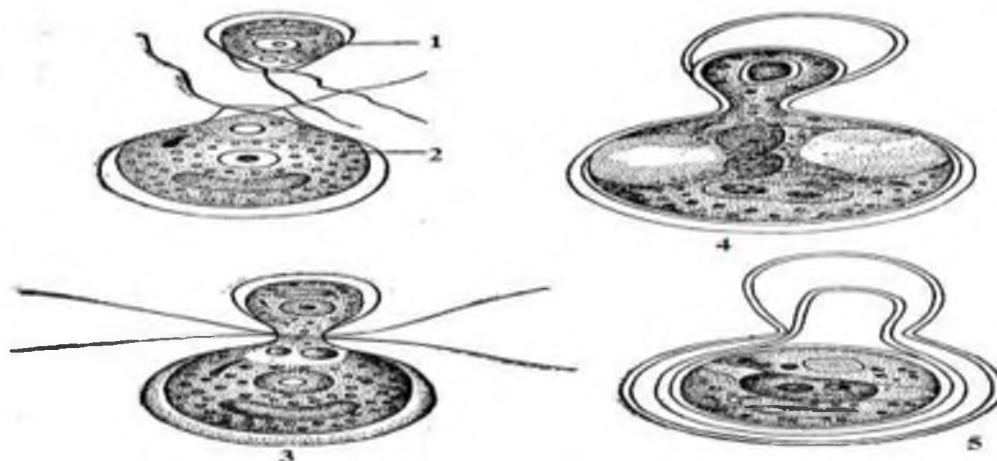


45-расм. *Polystoma uvella* изогам копуляцияси.

1 – гамета; 2-7 – гаметалар копуляциясининг кетма-кетлиги; 8 – цистага ўралаган зигота (В.А.Догель, 1981)

Хивчинлилар айрим турларининг гаметалари ўлчамига кўра бир-биридан фарқ қилади. Уларнинг йириклари макрогамета, кичиклари микрогамета дейилади. Микро- ва макрогаметаларнинг хивчинлилари бўлиб, бундай ҳар хил гаметалар анизогаметалар дейилади.

Анизогаметаларнинг ҳосил бўлиши жинс дифференциациясининг биринчи босқичи ҳисобланади. 10-20 минг индивиддан иборат бўлган *Volvox* колониясида гаметаларни алоҳида генератив индивидлар ҳосил қила олади. Колониянинг кўпчилик индивидлари вегетатив индивид бўлиб, жинсий кўпайишда иштирок этмайди. *Volvox* колониясидаги 25-30 индивид макрогаметаларни, 5-10 индивид микрогаметаларни ҳосил қилади.



46-расм. *Chlamydomonas braunii* изогам копуляцияси.

1 – микрогамета; 2 – макрогамета; 3-5 – гаметалар копуляциясининг кетма-кетлиги (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Макрогамета ҳосил бўлишида хужайра бўлинмайди, микрогамета ҳосил бўлишида хужайра бўлиниб, икки хивчинли 256 та микрогаметалар ҳосил бўлади. Микрогаметалар колониядан сувга чиқиб бошқа колонияга киради ва макрогамета билан кўшилиб зиготани ҳосил қилади.

Макрогамета кўп хужайралиларнинг тухум хужайрасига, микрогамета сперматозоидига ўхшайди. *Volvox*ларнинг бундай копуляцияси оогамия дейилади. Зиготанинг устки қисмида қалин қобик ҳосил бўлади, колония вегетатив хужайраларининг ҳаммаси ўлади. Кейин зигота кўп марта бўлиниб вольвокснинг янги колониясини ҳосил қилади. *Volvox globator*да микро ва макрогамета битта гермафродит колонияда етилади. *V. aureus* колониялари айрим жинсли бўлиб, биттаси фақат микрогамета, иккинчиси макрогамета ҳосил қилади.

Шундай қилиб, хивчинлиларнинг ҳар хил вакилларида жинсий жараён эволюциянинг ҳар хил босқичларида пайдо бўлганлигини, яъни уларда изогам копуляциядан оогамиягача бўлган ҳодисаларни кузатиш мумкин. Бу ҳодисаларни ўрганиш кўп хужайралиларда жинсий кўпайишнинг келиб чиқиши ва эволюциясини аниқлашда муҳим аҳамиятга эга.

**Ҳайвонсимон хивчинлиларнинг (*Zoomastigina*) кўпайиши.** Ҳайвонсимон хивчинлиларнинг бир қанча турлари денгиз ва чучук сувларда яшайди. Уларнинг кўпчилик турлари одам, ҳайвонлар ва ўсимликлар организмда паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Шунинг учун уларнинг кўпайиши ва ривожланиш цикли ҳам мураккаблашган.

**Кинетопластидлар (*Kinetoplastida*) туркуми.** Бу туркумга эркин яшайдиган ва паразит хивчинлилар киради. ***Trypanosomatina* кенжа туркуми** вакиллариининг ҳаммаси паразитлик қилиб ҳаёт кечиради ва уларнинг барчаси *Trypanosomatidae* оиласига мансубдир. Уларнинг ривожланиш цикли 2 хилда бўлади:

1. **Моногенетик турлар ёки ривожланиш цикли.** Буларнинг ривожланиш цикли битта хўжайин организмда ўтади ва бир хўжайиндан бошқасига фекал билан ташқарига чиққан циста орқали юқади. Булар асосан умуртқасиз ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш системасида (хашаротларда) паразитлик қилади.

2. **Дигенетик турлар ёки ривожланиш цикли.** Булар умуртқали ҳайвонларнинг қон плазмаси ва айрим хужайраларининг ичида яшаб паразитлик қилади. Паразит бир хўжайиндан бошқасига тарқатувчи орқали ўтади. Уларнинг ривожланиш циклида тарқатувчи (ташувчи) сифатида қон сўрувчи хашаротлар ёки зулуклар қатнашади. Хивчинли уларнинг овқат ҳазм қилиш системасида яшайди. Паразит асосий хўжайинга тарқатувчининг

сўлаклари (инокулятив) ёки фекали (кантаминатив) усуллар билан ўтади. Ўсимликларда паразитлик қиладиган трипанозоматидлар ҳам шу гуруҳга киради.

**Морфологияси ва физиологияси.** Трипанозоматидларнинг асосий хусусиятларидан бири уларнинг полиморфлиги, яъни бир турга кирадиган индивидлар ривожланиш циклининг ҳар хил даврларида бир-бирига ўхшамайдиган шаклларда бўлишидир (47-расм).

Трипанозоматидларнинг морфологик шакллари ҳужайрасининг шакли, кинетосома, кинетопласт ва мембранасининг тузилиши ва жойлашуви билан белгиланади.

1972 йилда С.Гоар ва Ф.Уоллес трипанозоматидларнинг янги морфологик классификациясини ишлаб чиқдилар. Ҳозирги пайтда хивчинлиларнинг 7 хил морфологик шакли фарқланади.

1. Трипомастигота шакли (формаси) – улар гавдасининг учи ингичкалашган, кинетосома ва кинетопласт ядродан кейинда жойлашган. Хивчини махсус хивчин чўнтагининг ичидан ўтади, кейин ташқи мембрана четидан олдинга қараб йўналади.

2. Эпимастигота шаклда кинетопласт ва кинетосома ядродан олдинда жойлашган. Хивчини чўнтак ичидан, кейин мембрана четидан ўтади ва калта бўлади.

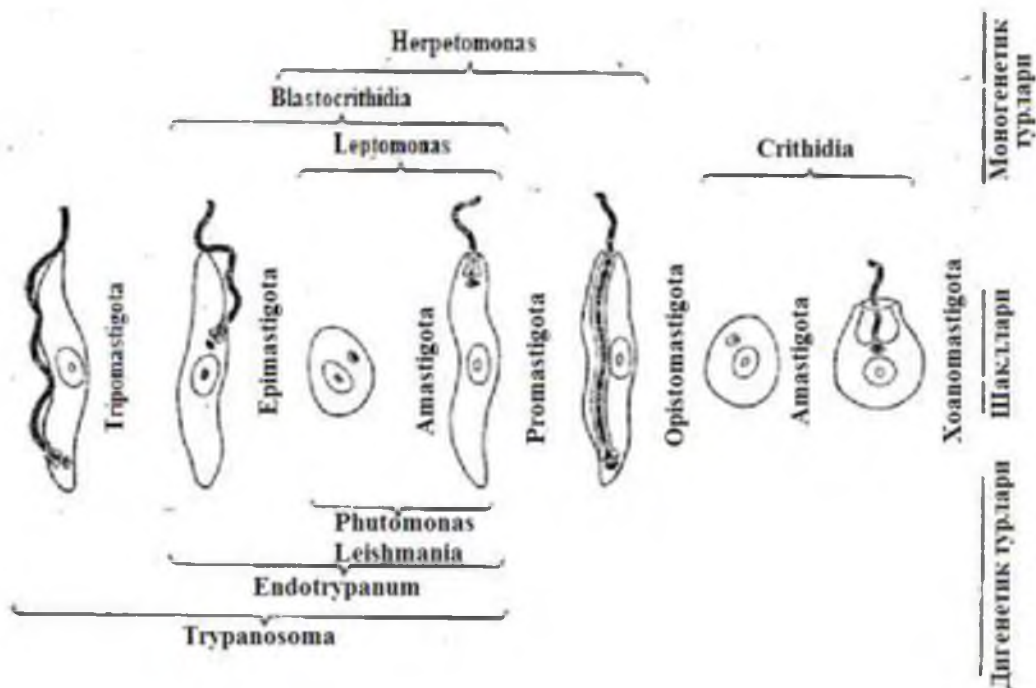
3. Опистомастигота шакли ташқи кўринишидан трипомастигота шаклига ўхшайди. Кинетопласт ва кинетосома гавдасининг кейинги қисмида, орқа томонида жойлашган. Хивчини чўнтак ичидан гавдасини учигача бориб, кейин ташқарига чиқади.

4. Промастигота шакли ҳам узун бўлиб, кинетосома ва кинетобласт гавдасининг олдинги қисмида жойлашган. Хивчини қисқа, чўнтақдан ташқарига чиқади.

5. Амастигота шакли овал ёки юмалоқ шаклда бўлиб, кичик, хивчини йўқ.

6. Сферомастигота шакли ташқи кўринишидан амастигота шаклига ўхшайди, фарқи буларда қисқа хивчин бор. Булар промастигота ва амастигота шакллариининг оралик формасидир.

7. Хоаномастигота шакли овал ёки ноксимон кўринишда, олдинги қисмида энли хивчин чўнтаги бор. Кинетосома ва кинетопласт олдинги қисмида жойлашган.



47-расм. Трипанозоматидларнинг морфологик шакллари ва уларнинг авлодларида учраши (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Трипанозоматидларнинг бир шаклдан бошқасига айланиши кинетосома ва кинетопластларнинг ҳаракати ва митохондрийнинг жойлашишига боғлиқ бўлади. Бу жараёнлар жиддий морфологик ўзгаришларга олиб келади.

**Кўпайиши.** Трипанозоматидлар оиласининг ҳамма вакиллари фақат жинссиз йўл билан, яъни оддий тиккасига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Кинетопласт ДНК синтези ва репликациясини охирига етказиб биринчи марта бўлинади. Янги кинетопластнинг ёнидан янги хивчин ҳосил бўлади. Шу даврда ядро митоз йўли билан бўлинади. Цитоплазманинг бўлиниши гавданинг олдинги қисмидан бошланади.

Оддий бўлиниш билан биргаликда баъзи турларда кўп марта бўлиниш ҳам содир бўлади. Бунда битта индивид бир марта кўпайиши даврида бир нечта тузилиши бир хил бўлган индивидларни ҳосил қилади, яъни тенг бўлиниш содир бўлади. Олдин ядро бир нечта тенг бўлақларга бўлинади, кейин цитоплазма ҳар бир ядронинг атрофини ўраб олади. Баъзан кўп марта бўлиниш даврида бир-бирига тенг бўлмаган индивидлар ҳосил бўлади. Айрим турларида гидранинг куртакланишига ўхшаш кўпайиш ҳам содир бўлади. Ҳосил бўлган ёш индивидлар маълум вақт она индивиднинг хивчинига ёпишиб яшайди.

Трипанозоматидларда жинсий кўпайиш учраши ҳақидаги маълумотлар тажрибалар орқали рад этилди. Баъзи хивчинлиларнинг бир жойга



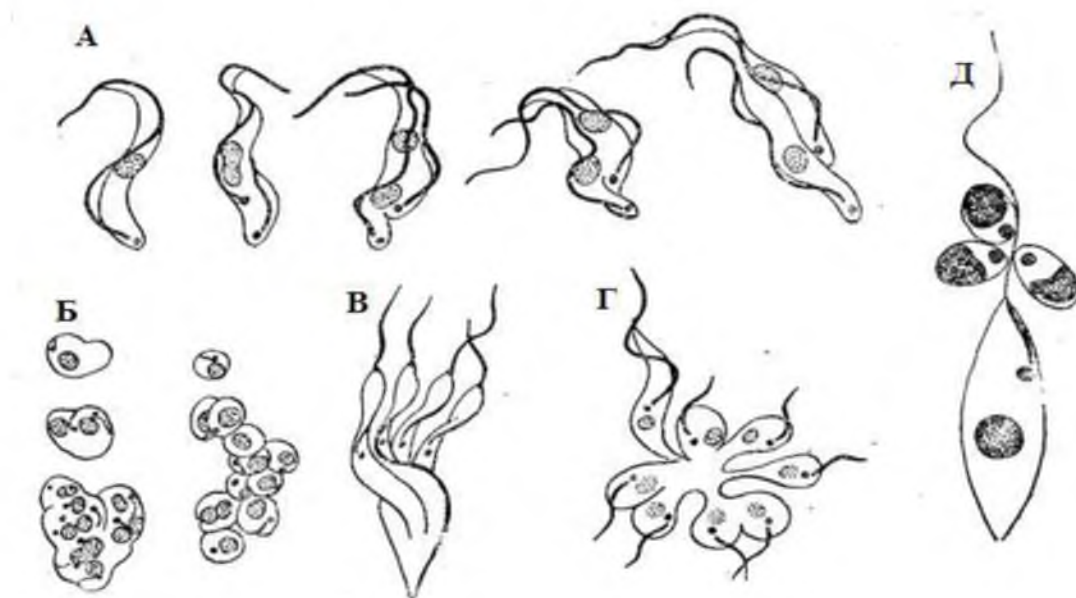
тўпланиши бир-бирига ирсий ахборот аламашади, деган фикрга асосланади. Бунда улар ядро ва кинетопластни қайта бўлиб олиши мумкин. Бу ҳолат жинсий кўпайишнинг ўрнини босиши мумкин. Аммо трипанозоматидларда жинсий кўпайиш учрамайди.

**Ривожланиш цикли.** Бу оила морфологик, физиологик, биологик хусусиятларига кўра бир-биридан фарқ қиладиган 8 та авлодни бирлаштиради. Уларнинг 4 таси моногенетик турлар бўлиб, асосан умуртқасиз ҳайвонлар, жумладан, ҳашаротлар организмида паразитлик қилади, 4 таси дигенетик турлар бўлиб, улар умуртқали ҳайвонлар организмида паразитлик қилади (48-расм).

Уларнинг ривожланиш циклида умуртқасиз ҳайвонлар тарқатувчи сифатида қатнашади.

Қуйидаги авлодлар моногенетик ривожланиш циклига эга:

**1. Leptomonas авлоди.** Бу авлод турларининг ривожланиш циклида промастигота ва амастигота шаклларининг галланиши содир бўлади. Промастигота хўжайиннинг ичагида яшайди ва интенсив кўпаяди. Амастигота асосан хўжайиннинг орқа ичагида яшаб, цистага айланади ва ташқи муҳитга чиқиб янги хўжайин организмига ўтади. Лептомонаслар асосан содда ҳайвонлар, нематодлар, моллюскалар ва ҳашаротлар организмида паразитлик қилади.



48-расм. Трипанозоматидларнинг кўпайиши.

А – *Trypanosoma vivax*да оддий, тенг иккига бўлиниш;

Б – *Trypanosoma zari*нинг амастигота шаклида кўп марта тенг бўлиниши; В – *Phytomonas elmassianii*нинг промастигота шаклида кўп марта тенг бўлиниши; Г – *Trypanosoma lewesi*нинг эпимастигота шаклида кўп марта тенг бўлмаган бўлиниши; Д – *Blastocrithidia familiaris*нинг эпимастигота шаклида тенг бўлмаган бўлиниши (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

**2. Crithidia авлоди.** Буларнинг ривожланиш циклида хоаномастигота ва амастигота шакллари галланади. Амастигота шакли ташқи муҳитга чиқиб янги хўжайинга ўтади. Ҳашаротларда паразитлик қилади.

**3. Blastocrithidia авлоди.** Бу авлод 3 хил шаклни: эпимастигота, промастигота ва амастиготаларнинг бир-бири билан галланиши орқали ривожланади. Эпимастигота ва промастигота ҳашаротларнинг (қандалалар) ичагида яшайди, амастигота тарқалишини таъминлайди.

**4. Herpetomonas авлоди.** Бу авлодга мансуб турлар ривожланиш циклида 3 хил шакл: опистомастигота, кейинчалик про-ва амастигота шакллари навбат билан галланади. Булар ҳашаротларнинг ичагида паразитлик қилади.

Дигенетик ривожланиш циклига эга бўлган авлодлар:

**5. Phytomonas авлоди.** Ривожланиш циклида амастигота ва промастигота шакллари бир-бирига айланади. Улар ўсимликларни (асосан Asslepiadacea оиласи) сут шираси билан озиқланади. Ўсимлик қандалалари (иккинчи хўжайин) уларнинг тарқатувчиси ҳисобланади.

**6. Leishmania авлоди.** Лейшманияларнинг ривожланиш циклида амастигота ва промастигота шакллари галланади. Умуртқали ҳайвонлар организмида амастигота (хўжайра ичида паразитлик қилади), қон сўрувчи икки қанотли ҳашаротлар (искабтопар) оғдат ҳазм қилиш системасида промастигота шакли яшайди.

**7. Endotrypanum авлоди.** Булар ривожланиш циклида 3 хил шакл: тарқатувчи искабтопар пашшаси организмида промастигота ва амастигота, умуртқали ҳайвонлардан ялқовларда эпимастигота шакли яшайди ва бир-бирига айланади.

**8. Trypanosoma авлоди.** Буларнинг ривожланиш циклида 4 хил шакл: амастигота, промастигота, эпимастигота ва трипомастигота галланади. Улар табиатда кенг тарқалган бўлиб, хилма хил умуртқали ҳайвонлар организмида паразитлик қилади. Баъзи турларида эволюция жараёнида айрим шакллар тушиб қолиши ҳисобидан ривожланиш цикли иккинчи марта қисқарган.

**Авлод: Leishmania Ross, 1903.** Лейшманиялар кўплаб умуртқали ҳайвонлар: балиқлар, рептилиялар, сут эмизувчилар ва одамлар организмида паразитлик қилади. Лейшманияларнинг тарқатувчиси қон сўрувчи икки қанотли ҳашаротлардан (Diptera) искабтопар (Phlebotomus) авлодининг турлари ҳисобланади. Иskabтопар организмида лейшманиянинг промастигота шакли ривожланади. Одам ва бошқа хўжайинлари организмига ўтганда амастигота шаклига айланади.

Одам организмида лейшманиянинг 2 тури (*Leishmania donovani*, *L.tropica*) паразитлик қилади. Шулардан *L.donovani* Ўрта Осиёда “кала-азар” ёки “кара-азар” ёки “бола лейшманиоз” касаллигини келтириб чиқаради. Бу касалликни умумий ёки висцериал лейшманиоз ҳам дейилади. У табиий манбали касаллик бўлиб, унинг манбалари Ҳиндистон, Шарқий Хитой ва Ўрта денгиз соҳиллари ҳисобланади. *L.donovani*нинг катталиги 2-4 мкм, танаси юмалоқ, овалсимон шаклда, ҳазм вакуоласи йўқ. Овқатни бутун гавда бўйлаб осмотик йўл билан қабул қилади.

Лейшмания одам гавдасида-жигар, талоқ, лимфа безлари, қон томирлари ва суяк кўмиги эндотелийсининг ҳужайраларида паразитлик қилади. Иккига бўлиниб кўпаяди. Лейшмания бирданига бир неча бўлақларга бўлиниб, бирданига 100-200 та индивид ҳосил қилади. Ўзи яшаётган ҳужайра емирилгандан кейин, улар лимфа ва қонга ўтиб, янги ҳужайраларга бориб кириб олади ва ўз фаолиятини давом эттиради.

**Ривожланиш цикли.** Соғлом искаптопар пашшаси касал одамни чаққанда қон билан лейшманияни ҳам қабул қилиб олади. Лейшмания пашшанинг ҳазм йўлида ривожланади ва ундан қонга ўтиб оғзидаги ҳазм безларига келади. Бу касал пашша соғлом одамни чаққанда лейшмания пашша сўлаги билан одам қонига ўтади. Одамда “кала-азар” деб аталувчи оғир касалликни келтириб чиқаради. Бу касаллик даврида беморнинг иситмаси чиқади, мадорсизланади, озиб кетади. Даволанмаса ўлимга олиб келади. Итлар ҳам бу касаллик билан оғрийди. Демак, касалликнинг олдини олиш учун искаптопар пашшасини ва дайди итларни йўқотиш керак. Таркибида сурьма бўлган препаратларни қабул қилиш лозим.

Лейшмания *L.tropica* турини биринчи марта тошкентлик олим П.Ф.Боровский 1897 йили аниқлаган. Лейшманиянинг бу тури келтириб чиқарадиган касаллик пендинка, шарқ куйдиргиси, боровский касаллиги ёки пашшахўрда деб юритилади. Бунда, одатда, баданнинг очик қисмларида: юзда, кўлларда, ялангоч ётганда эса гавданинг бошқа жойларидан искаптопар пашшаси чақади ва лейшманиянинг промастигота шакли одам организмига ўтади ва интенсив кўпайиб, амастигота шаклига айланади. Шу жойда олдин доначага ўхшаш шиш ҳосил бўлади. Кейин у ярага айланади. Яранинг яхши бўлиши олти ойдан бир йилгача, ҳатто ундан ҳам кўпга чўзилади. Яра яхши бўлиб кетса ҳам, унинг ўрни чандик бўлиб қолади. Пашша чаққанда 3-8 ойдан, ҳатто 1,5 йилдан ўтиб ҳам яра ҳосил бўлиши мумкин. Бу давр унинг инкубацион даври деб аталади. Лейшмания одамга 2 хил йўл билан: касал пашша одамни чаққанда ёки пашшани чақмаса ҳам тери устида ўлдирилса касаллик (яра) пайдо бўлади.

Лейшманиялар асосан иссиққонли хайвонлар: бўри, чиябўри, дайди итлар, мушуклар, каламуш ва юмронқозиклар организмида паразитлик қилади. Бу хайвонлар лейшманиознинг табиий резервуари ҳисобланади, яъни ўзида лейшманияни сақлайди. Бундай касалликлар табиий манбали (очагли) касалликлар ҳам деб аталади. Искарботпар пашшаси асосан ана шу кемирувчи ва ёввойи хайвонлар уясининг деворларида, эски деворлар орасида, ифлос ахлатли ва нам, зах жойларда яшаб кўпаяди ва табиий резервуарлардан қон сўриб ўзига лейшманияни юқтиради. Табиий манбали касалликлар ҳақидаги назария Е.Н.Павловский томонидан яратилган.

Лейшмания келтириб чиқарадиган касаллик лейшманиоз деб аталади. Лейшманиозга қарши курашда искарботпар пашшасини йўқотиш, кемирувчиларнинг тарқалишига йўл қўймаслик, жойларда пашшахоналардан фойдаланиш, пашша чақишига йўл қўймайдиган дориларни кечкурун қўл ва юзларга суртиб юриш лозим. Ҳозирча бу касалликнинг давоси топилган эмас.

**Авлод: Trypanosoma Gruby, 1843.** Бу авлод кўплаб полиморф турларни ўзига бирлаштиради ва асосан дигенетик ривожланиш циклига эга. Трипаносомалар умуртқали хайвонларнинг барча синф вакиллари, жумладан одамлар организмида паразитлик қилади, ривожланиш циклида тарқатувчи сифатида ҳашаротлар иштрок этади.

**Трипаносомаларнинг умуртқали хайвонлар организмида ривожланиши.** Улар умуртқали хайвонларнинг асосан қонида паразитлик қилади. Баъзи турлари тўқима хужайралари ичида паразитлик қилиши ҳам мумкин. Прimitив турларида ривожланиш цикли узок, тўлиқ, мураккаб давом этса, ихтисослашган турларида ривожланиш цикли қисқарган ва соддалашган. Масалан, ривожланиш цикли тўлиқ ўтадиган *Tr. cruzi* трипомастигота босқичида ички органлар хужайраларида-юрак, жигар, талок, эндотелий хужайраларида ривожланади. Трипомастигота амастиготага айланади, у эпимастиготага, кейин трипомастиготага айланади. Трипомастигота хужайрадан чиқиб, қандалаларга юқиши мумкин. Шу билан биргаликда юқоридаги босқичлар яна умуртқалилар қонида қайтадан такрорланиши ҳам мумкин.

Баъзи турларида (*Tr. lewesi*) хужайра ичида паразитлик қилиши қисқарган ва фақат қон плазмасида паразитлик қилади. Прimitив трипанозоматидларнинг характерли томони шундаки, улар иккига бўлиниб кўпаяди, баъзан кўп марта бўлиниб ҳам кўпаяди. Улар турли хил босқичларида (амастигота, эпимастигота, промастигота) кўпаяди. Трипомастигота босқичида кўпаймайди, бу босқич тарқатувчига-ҳашаротга

юқиш вазифасини бажаради. Юксак трипаносомалар (*Tr.vivax*, *Tr.brutsei*, *Tr.evansi* ва бошқалар) оддий, деярли бир хил ривожланиш циклига эга. Уларда фақат трипомастигота босқичи бўлиб, иккига бўлиниб кўпаяди.

**Трипаносомаларнинг тарқатувчилар организмида ривожланиши.** Уларнинг ривожланиш циклининг соддалашуви тарқатувчи организмида ҳам содир бўлган. Масалан, *Tr.suzi* қандала ичагида про-, эпи-, амастигота босқичларини босиб ўтади, *Tr.lewesi*да эса бу босқичлар қисқариб трипомастигота босқичи сақланиб қолган.

Ҳамма трипаносомаларда ривожланиш цикли метациклик трипаносома, яъни инвизион босқич ҳосил бўлиши билан якунланади. Прimitив трипаносомаларда бу босқич тарқатувчининг орқа ичагида содир бўлади ва фекал билан ташқарига чиқади. Бунда трипаносома умуртқалиларнинг терисига тушади ва тўқимага тарқалиб зарарлай бошлайди.

Юксак трипаносомаларнинг тарқатувчи организмида фақат 2 босқичи: трипо- ва эпимастигота шакллари бир-бирига айланади. Масалан, *Tr.brutsei*нинг трипомастигота шакли олдин це-це пашшасининг ўрта ичагида, кейин оғзидаги ҳазм безларига бориб эпимастигота шаклига ўтади. Эпимастигота интенсив кўпайиб метациклик трипомастиготага айланади. У оғзидаги ҳазм безларининг секрет оқиб чиқадиган каналининг йўлига, яъни пашша хартумининг учига туради. Пашша умуртқали ҳайвонларни чакқанда хартумдан ҳазм шираси билан трипаносомани ҳам хўжайин организмига юборади.

**Одамда учрайдиган трипаносомоз касалликлари.** Трипаносомалар келтириб чиқарадиган касалликлар умумий ном билан трипаносомоз касалликлари деб аталади. Улардан одамларда куйидагилари учрайди.

**Чағас касаллиги.** Бу касаллик Лотин Америкасида кўп тарқалган ва хавфли касаллик бўлиб, уни *Tr.suzi* тури келтириб чиқаради.

*Tr. suzi*нинг тарқатувчиси қон сўрувчи қандалалар: *Ponstrongylus megistus*, *Rhodnius prolixus*, *Triatoma infestans* турлари ҳисобланади. Метациклик трипаносома қандаланинг орқа ичагида жойлашади. Қандала кечаси ухлаб ётган одамнинг териси, шиллиқ қавати (кўз, бурун ва лабларидан) чақади ва кейин шу жойга ахлат ташлаб кетади. Ахлатнинг ичидаги трипаносома шу жойдан хўжайра ичига киради ва фаол кўпаяди. Бир-икки ҳафтадан кейин трипаносома қонга ўтади ва шундан бошлаб касалликнинг ўткир формаси бошланади. Трипаносома қон оқими билан юрак, нерв, овқат ҳазм қилиш органлари хўжайраларига бориб, уларни зарарлайди ва интенсив кўпайиб, амастигота формага айланади. Улар асосан

битта органга кўпроқ тўпланади, бу ўз вақтида касалликни аниқлашни қийинлаштиради. Энг кўп учрайдиган белгилари: шамоллаш, жигарнинг катталашиси, ичак гипер-трофияси ва унинг перисталтикасининг бузилиши, кейинчалик менингоэнцефалит, миокард ва бошқалардир. Чагас касаллиги 5 ёшгача бўлган болаларда оғир ўтади ва 14% гача ўлим билан тугаганлиги аниқланган.

Бу касалликнинг табиий манбалари опоссумлар, кемирувчилар, йиртқичлар, маймунлар, ит ва мушукларда сақланади. Бу касаллик тарқатувчи-кандала орқали одамдан одамга ўтиши ҳам мумкин. *Tr.sguzi* гақарши курашда кандалаларни ва табиий манбаларни йўқотиш мухим аҳамиятга эга.

**Уйқу касаллиги.** Бу касалликнинг қўзгатувчиси *Tr.gambiense* асосан Африкада кенг тарқалган. Уйқу касаллиги қадимдан маълум бўлса ҳам, унинг биологияси XX асрнинг бошларидан ўрганила бошланди. 1902 йилда Д.Даттон гарбий Африкада одам қонида паразитлик қиладиган трипаносомаларни топди ва уни *Tr.gambiense* деб атади. А.Кастеллани 1903 йилда трипаносома ва уйқу касаллиги ўртасидаги боғлиқликни, Д.Брюсс унинг ривожланиш циклини тўлиқ ўрганди ва унда одам билан це-це пашшаси иштрок этишини аниқлади.

*Tr.gambiense* це-це пашшаси организмида 2 та: ичагида трипомастигота, хазм безларида эпимастигота босқичларида бўлади. Эпимастигота бўлиниб кўпайиб, хазм безининг шира чиқарувчи йўлларида тўпланиб туради. Касал пашша одамни чакқанда трипаносомани одамга юқтиради. Одамда фақат трипомастигота босқичи бўлади. 9-10 кун у тери ости клетчаткасида яшайди, кейин қон ва лимфа оқими билан орқа мия суюқлигига, ундан бош мия хужайраларига ўтиб, уни зарарлайди. Бу касаллик сурункали ва ўткир кўринишларда учрайди.

Инкубацион даври 1,5-3 ҳафтадан 2 йилгача давом этади. Трипаносома тери остига кириши билан шамоллаш ва **“трипаносома шанкр”** кузатилади. Трипаносома қон ва лимфага миграцияси билан дармонсизланиш, лимфа тугунларининг шамоллаши кузатилади, иштаҳа йўқолади, бош айланади, пульс пасаяди. Сурункали босқичида бу давр бир неча йил, ўткир босқичида бир неча ҳафта давом этади. Яна нерв системасини зарарлайверса, психик ҳолатлар бузилиши, менингоэнцефалит, комага тушиш кузатилади. Даволанмаса ўлимга олиб келади.

Уйқу касаллигининг табиий манбалари катта дарёлар атрофида бўлиб, асосан саванналардаги антилопаларда учрайди. Антилопа касалланмайди, у ташувчи сифатида қолаверади. Касал одамдан соғлом одамга це-це пашшаси

(*Glossina palpalis* ва бошқа турлари) орқали ўтади. Нерв системасига ўтмай даволанса яхши натижа беради.

**Хайвонлар трипаносомозлари.** Трипаносомалар хайвонлар организмида бир қанча касалликларни келтириб чиқаради.

**“Нагана” касаллиги.** Бу касалликни *Tr.brutsei* тури келтириб чиқаради. Тарқатувчиси це-це пашшасининг ҳар хил турлари, умурткали хайвонлардан от, қорамол, туя, қўй, эчки хўжайинлари ҳисобланади. Инкубацион даври 4-5 ҳафта давом этиб, касаллик даврида шамоллаш ва кам конлик кузатилади. Молларнинг кўр бўлиб қолиши, нерв системасининг зарарланиши, пераллич каби белгилари кузатилади. Ўткир босқичида 6-12 ҳафтадан кейин уй хайвонлари ўлади. Бу ҳам табиий манбали касаллик бўлиб, табиатда ҳар хил ёввойи туёқлилар организмида сақланади.

**“Сурра” (су-ауру) касаллиги.** Бу касалликнинг кўзгатувчиси *Tr.evansae* тури бўлиб, от ва туяларда учрайди. Касаллик белгилари “Нагана”га ўхшайди. Паразитнинг табиатда айланиши трипомастигота шаклини ҳашаротлардан сўналар (*Tabanidae*) орқали тарқатилиши туфайли амалга ошади. Африка, Европа ва Осиёда учрайди.

**“Дуррина” ёки қочириш касаллиги.** Ўрта ер денгизи, Осиё ва Америкада кенг тарқалган бўлиб, кўзгатувчиси *Tr.yequiperdum*. Бу паразитнинг ривожланиш циклида тарқатувчи иштирок этмайди, фақат битта хўжайин-отлар иштирок этади. Касаллик бир хўжайиндан иккинчисига жинсий алоқа даврида ўтади. Сурункали ва ўткир босқичлари бўлади. Жинсий органлар шиллик қаватининг шамоллаши кузатилади. Кейинчалик у қон оқимига тушади ва териға, тери ости клетчаткасиға келиб тўпланади ва шамоллаш содир бўлади. Кейинчалик анемия, параллич, нерв системасининг бузилиши кузатилади. Сурункали формаси 4-5 йил давом этади. Ўткир босқичида 2-3 ойда ўлим содир бўлади. Трипаносомалар эволюция жараёнида *Blastocrithidia* авлодидан келиб чиққан, деган мулоҳазалар бор.

**Туркум: Polymastigida (Blochman) Reichenov, 1953. Кенжа туркум: Trichomonadina Honigberg, 1964.** Бу туркумға кирадиган хивчинлиларнинг ҳамма турлари паразит бўлиб, уларнинг энг муҳим характерли белгиси 3-5 ва ундан кўп хивчини ва гавдасининг ўртасидан ўтадиган ўқ орган аксостилнинг бўлишидир.

***Trishomonas vaginalis*** – қин трихомонадасининг катталиги 15-30 мкм, ноксимон шаклда бўлади. Бу паразит ҳамма жойда тарқалган бўлиб, эркак ва аёлларнинг сийдик йўлларида учрайди. Зарарланиш аёлларда 20-40%, эркакларда 15% ни ташкил этади. Қин трихомонадаси аёлларда огир

касалликларни келтириб чиқаради, эркакларда эса унча билинмайди. Улар, асосан, жинсий алоқа вақтида юқади.

**Кенжа туркумлар: Oxymonadina Honigberg, 1964, Hypermastigina Grassi et Foa, 1911.** Бу кенжа туркумларга ҳар хил термитлар ва ўсимликхўр суваракларда паразитлик қиладиган хивчинлилар киради. Уларнинг катталиги 0,5 ммгача бўлади.

**Морфологияси.** Буларда баъзи органоидлар: хивчин ва парабазал танача, баъзан ядро полимеризацияси (ядронинг кўп сонда учраши) кузатилади. Айниқса, хивчинларининг сони 100, баъзан ундан ҳам кўп бўлади. Ядроси гавдасининг олдинги қисмида жойлашган. Аксостил таянч вазифасини бажаради. Гавдасининг олдинги қисми баъзиларида хартумга ўхшаш тузилишга эга бўлиб, танаси қалпоқча билан ёпилган бўлади.

**Овқатланиши, кўпайиши ва ривожланиш цикли.** Бу кенжа туркумлардан *Hypermastigina* яхши ўрганилган бўлиб, уларда цитостома йўк ва ичакдаги овқат бўлаклари билан озиқланади. Овқат бўлаклари гавдасининг орқа қисмига ёпишади. Кейин ўша жой ичига ботиб киради ва ҳазм вакуоласи ҳосил бўлиб, ботиб кирган жой яна тўғриланиб кетади. Баъзилари амёбага ўхшаб псевдоподиялари билан овқатни камраб қабул қилади.

Термитлар ва ўсимликхўр сувараклар линька (пўст ташлаш) даврида тўғри ичакнинг хитинли қисми билан кўплаб хивчинлини ташқарига чиқаради. Линькадан кейин хивчинлилар тез кўпаяди. Қизиқарли томони шундаки, линькалар орасида хивчинлилар деярли кўпаймайди, чунки ташқарига чиқмайди. Бу эволюция жараёнида паразит ва хўжайин биологиясининг бир-бирига мослашганлигидир (В.А.Догель, 1962).

*Hypermastigina* хўжайин ичагидан ташқарида, ёки хўжайин ичагида *Hypermastigina* бўлмаса яшай олмайди. Л.Кливленд маълумотларига кўра, термит бу хивчинли бўлмаса, ўсимлик бўлақларини, тахтани ҳазм қила олмайди. Бу хивчинли ўзидан целлюлаза ферменти ишлаб чиқаради ва бу фермент клетчаткани ҳазм бўладиган даражага олиб келади. Битта термит ичагида 25000 гача хивчинли бўлиб, улар термитнинг овқатга бўлган талабини қондира олади. Шунинг учун линькадан кейин камайган хивчинли сонининг тикланиши муҳим аҳамиятга эга.

Суваракларда паразитлик қиладиганларининг ташқарига чиқиши циста ҳосил бўлиши билан амалга ошади. Циста ҳосил бўлишини линька вақтида ишлаб чиқариладиган гормонлар тезлаштиради. Линька вақтида ташқарига чиққан циста янги хўжайинларга, личинкаларга юқади.

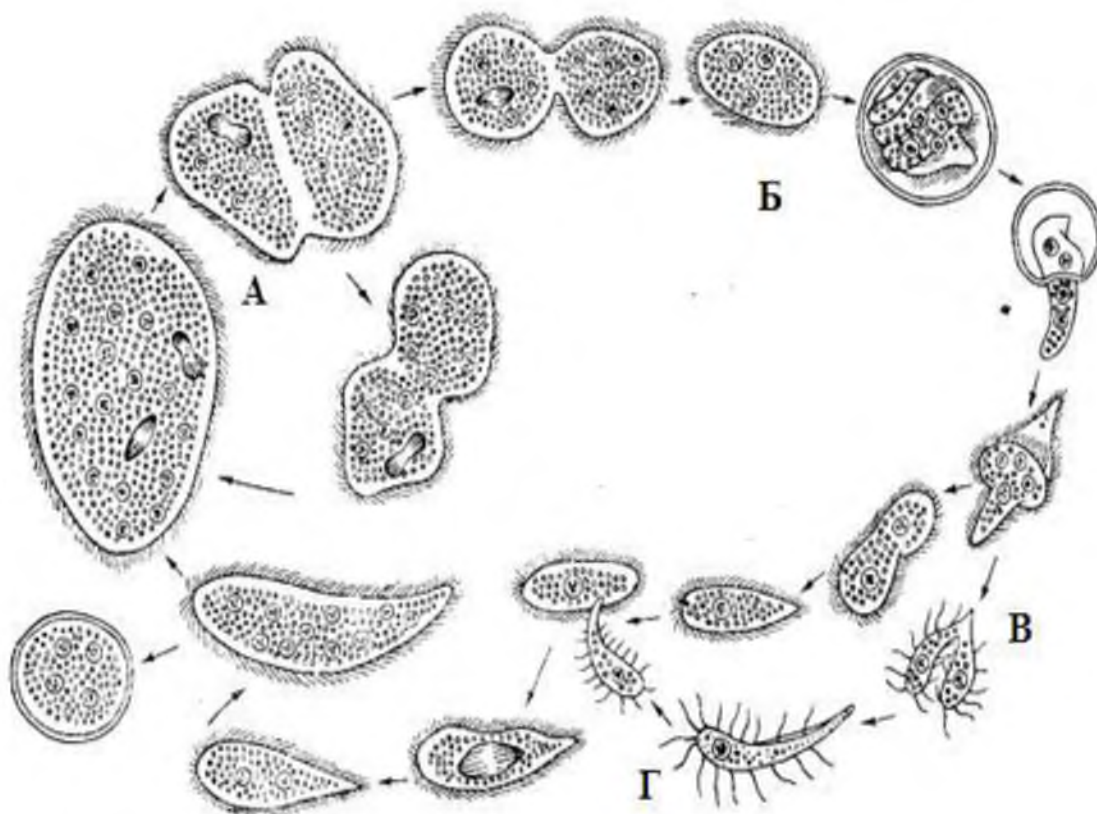


Термитларда паразитлик қиладиган *Hypermastigina*лар циста ҳосил қилмайди, шунинг учун ташқарига чиққан хивчинли хўжайин организмга ўтмаса тезда ўлади. Термитларнинг тухумдан чиққан личинкалари ёки линькадан кейинги личинкалари она термитларнинг анал тешигидан чиқаётган экскрементларининг томчиси ва унинг таркибидаги хивчинлини қабул қилиб олади. Бу хивчинлилар ичакка ўтиши учун ошқозон ва ўрта ичакдан ўтиши керак. Улардаги ферментатив ҳолат хивчинлига салбий таъсир этиши мумкин. Шунинг учун термитларда паразитлик қиладиган *Hypermastigina*да цистанинг ўрнини босадиган (циста бўлса ичакка зарарсиз ўтиб кетади) мослама ҳосил бўлган. В.А.Догелнинг кузатишича, хивчинли ичидаги ҳамма овқатни цитоплазмадан ташқарига чиқаради. Натижада цитоплазма кичиклашади, бужмаяди, хивчинлар гавдани ташқи томондан ҳимоя қилади ва ичакка зарарсиз ўтиб боради. Бундай тиришган хивчинли термит ичагида доимо бўлади. Ана шундай тиришган ҳолатдаги хивчинли термитдан чиқиб, термитларнинг личинкаларига юқади. *Hypermastigina*лар 2 га бўлиниб кўпаяди. Жинсий жараён фақат ўсимликхўр суваракларда паразитлик қиладиган турларида учрайди. Кливленд фикрича, жинсий жараён циста ҳосил бўлиши билан алмашиб туради. Цистадаги хивчинлининг органоидлари майдаланиб кетади, ядроси эса митоз йўли билан бўлинади. Кейин ҳосил бўлган янги 2 та ядронинг атрофини цитоплазма ўраб 2 та гамета: эркаклик ва ургочилик гаметалари ҳосил бўлади. Гаметаларни ташқи томондан фарқлаб бўлмайди. Цистадан ташқарига чиқиб морфологик жиҳатдан етишадилар. Ургочи гаметанинг охирида ёпишувчи чуқурча бўлади. Эркак гамета ана шу чуқурчага ёпишиб, у орқали цитоплазмага кириб олади. Шундан кейин эркак гамета органоидлари парчаланиб кетади ва эркак ҳамда ургочи гаметаларнинг ядроси кўшилиб кетади.

**Опалиналарнинг (*Opalinina*) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.** Бу кенжа синфга фақат *Opalinidae* оиласи киради. *Opalinidae* оиласининг ҳамма вакиллари паразитлик билан ҳаёт кечиради. Уларнинг кўпчилиги амфибиялардан *Anur*галарнинг ичагида, баъзи турлари амфибиялар, рептилияларда паразитлик қилади. Опалиналар кенг, овалсимон, чўзинчоқ шаклга эга бўлиб, йирик хивчини бор, 300-500 мкм узунликда бўлади. Цитостомаси йўқ, овқатни бутун гавда бўйлаб диффуз ҳолда олади (49-расм).

Гавдасининг четида, пелликуланинг тагида жуда кўплаб кинетосомалар бир қатор бўлиб жойлашади. Ундан жуда кўп бир қатор, калта хивчинлар бошланади. Бу хивчинларнинг жойлашиши

инфузорияларнинг киприкларига ўхшайди. Энтоплазма бўйлаб жуда кўплаб фибриллар жойлашган бўлиб, улар таянч вазифасини бажаради.



**49-расм. Опалинанинг ривожланиш цикли.**

**А – бўлиниб кўпайиши; Б – циста ҳосил бўлиши; В – ташқи муҳитда гаметалар ҳосил бўлиши; Г – гаметалар кўшилиши ва зигота ҳосил бўлиши (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Opaliniда ядро полимеризациясини кузатиш мумкин. Масалан, примитив Protoopalina ва Zelleriella авлоди вакилларида 2 ядро, Cerpedea авлодида 4 ядро бўлади. Opalini жинссиз ва жинсий йўллар билан кўпаяди.

Уларнинг ривожланиш цикли хўжайин ривожланиш циклига тўлиқ мос келади. Масалан, бақа ичагида паразитлик қиладиган Opalina ranarum йил давомида жинссиз, яъни оддий иккига бўлиниш йўли билан кўпаяди. Баҳорда бақа икра кўйишга тайёрланиши даврида опалина ҳам бақа ичагида жинсий кўпайишга тайёргарлик кўради. Бунда опалина интенсив бўлиниш йўли билан кўпаяди. Кўпайиш шунча тез амалга ошадики, ёш индивидлар нормал катталиққа етишга улгурмасдан яна бўлинади (палинтомия). Натижада жуда кўплаб майда, 3-12 ядроли цистага ўралишга тайёрланаётган индивид ҳосил бўлади. Улар тезда цистага ўралиб бақа ичагидан сувга чиқади. Бу жараён итбаликларнинг икрадан чиқиши билан бир вақтга тўғри келади.

Итбалиқ сув билан опалинанинг цистасини ютиб юборади. Бу опалиналарнинг бир қисми бақанинг ичагида цистадан чиқади ва ривожланади. Қолганлари яна бир неча марта бўлиниб кўпаяди ва натижада бир ядроли гаметалар ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган микро-ва макрогаметалар кўшилиб зигота ҳосил бўлади. Зигота цистага ўралиб яна сувга чиқади ва бошқа итбалиқларга юқади.

### **Назорат саволлари**

1. Зоологиядан олган билимларингизга асосланиб хивчинлиларга умумий таъриф беринг.
2. Хивчинлиларнинг жинссиз кўпайишини яшил эвглена мисолида тушунтиринг.
3. Вольвоксинг жинсий кўпайишини айтиб беринг.
4. Трипанозоматидларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
5. Трипанозоматидларнинг морфологик классификациясини айтиб беринг.
6. Лейшманияларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
7. Трипаносомаларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.
8. Одамда учрайдиган трипаносомоз касалликларини айтинг.
9. Ҳайвонларда учрайдиган трипаносомоз касалликларини айтинг.
10. Гипермастигиналарнинг ривожланиш циклини айтинг.
11. Опалиналарнинг тузилиши ва ривожланиш циклини тушунтиринг.

#### **4.4. Споралиларнинг (Sporozoa) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Споралиларнинг характерли белгилари қуйидагилар:

1. Споралиларнинг 3,5 мингдан ортиқ тури бўлиб, уларнинг ҳаммаси одам ва ҳайвонлар организмида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Споралилар асосан ҳужайра ичида, қонда паразитлик қилади.
2. Энг характерли белгиси, ниҳоятда мураккаб ривожланиш циклига эгаллиги, яъни 2 ва ундан ортиқ ҳужайра организмида ривожланади, яшаш муҳитини алмаштиради, яъни тўқимада ва қонда алмашиб паразитлик қилади.
3. Кўпайиши даврида жинсий ва жинссиз ёки шизонт авлодлар ҳосил бўлади. Жинсий кўпайиши туфайли гаметалар ҳосил бўлади. Улар кўшилиб зиготани ҳосил қилади. Зигота пўст билан ўралиб ооцистага айланади. Ооциста спорали ва спорозоитли спорозистага айланади. Споралиларнинг номи ҳам шундан олинган.

Буларнинг вакиллари морфологик, биологик жихатдан бир-бирдан фарқ қиладиган 3 та синфга бўлинади.

1. Кокцидиясимонлар – Coccidiomorpha
2. Грегариналар – Gregarinina
3. Пироплазмидлар – Piroplasmida

**Кокцидиясимонларнинг (Coccidiomorpha) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.** Бу синф вакилларида гаметогония, яъни жинсий гаметалар босқичининг бўлиши энг характерли хусусияти ҳисобланади. Ургочи гаметаларнинг (макрогаметацитларнинг) ривожланишидан битта йирик макрогамета ҳосил бўлади. Эркак микрогаметацитларнинг ривожланишидан эса кўплаб микрогаметалар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, гаметогония жараёнида ҳар хил сондаги, кагта-кичикликдаги ургочи ва эркак гаметалар ҳосил бўлади.

Бу синф 4 та туркумга бўлинади: Protococcidiida, Adeleida, Coccidiida, Naemosporidia.

**1-туркум: Protococcidiida Chessin, 1956.** Бу туркум яқин вақтдан бошлаб ўрганилмоқда. Улар денгиз умуртқасизлари, айниқса полихетларда паразитлик қилади. Споралиларнинг бошқа туркумларидан фарқ қилиб, Protococcidiida туркумининг вакиллари хўжайиннинг тана бўшлиги-целом ва ичак системасида паразитлик қилади.

Protococcidiida туркуми вакиллариининг ривожланиш циклида жинссиз кўпайиш учрамайди. Хўжайин организмига турли йўллар билан ўтган спорозоит ичак девори орқали целомга ўтади ва шизогония босқичини босиб ўтмасдан гаметацитлар (гамонт) ҳосил қилади. Битта макрогаметацит 1 та макрогамета, 1 та микрогаметацитдан 32 та микрогамета ҳосил бўлади (50-расм).

Бу гаметалар кўшилиб зигота, ундан ооциста ҳосил бўлади. Бу ооциста 250 та спора, ҳар бир спорадан 6 тадан спорозоитлар ҳосил бўлади. Ооциста ташқи муҳитга чиқади. Ана шу битта ооцистани ютган хўжайин 1500 тага яқин спорозоитларни қабул қилган ҳисобланади. Демак, бу паразит битта хўжайин организмида ривожланади.

**2-туркум: Adeleida Leger, 1911.** Бу туркум вакиллари жинссиз ва жинсий йўллар билан кўпаяди. Жинсий кўпайиши ўзига хос бўлиб, микрогамета макрогамета билан жуфтлашиб умумий пўстга ўралади.

Adeleida вакиллариининг кўпчилиги умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонларнинг хужайра ораларида, Caryolysus, Naemogregarina авлодлари вакиллари умуртқали ҳайвонларнинг қонида паразитлик қилади. Кўпчилик турларининг ривожланиш цикли хўжайин алмаштириш билан ўтади.

Масалан, *Kryolysus lacertae* учун биринчи хўжайин қон сўрувчи гамоз кана *Liponyssus saurogum*, иккинчи хўжайин калтакесак *Lacerta muratus* ҳисобланади. Паразитнинг жинссиз кўпайиши (шизогония) калтакесак организмида ўтади (51-расм).

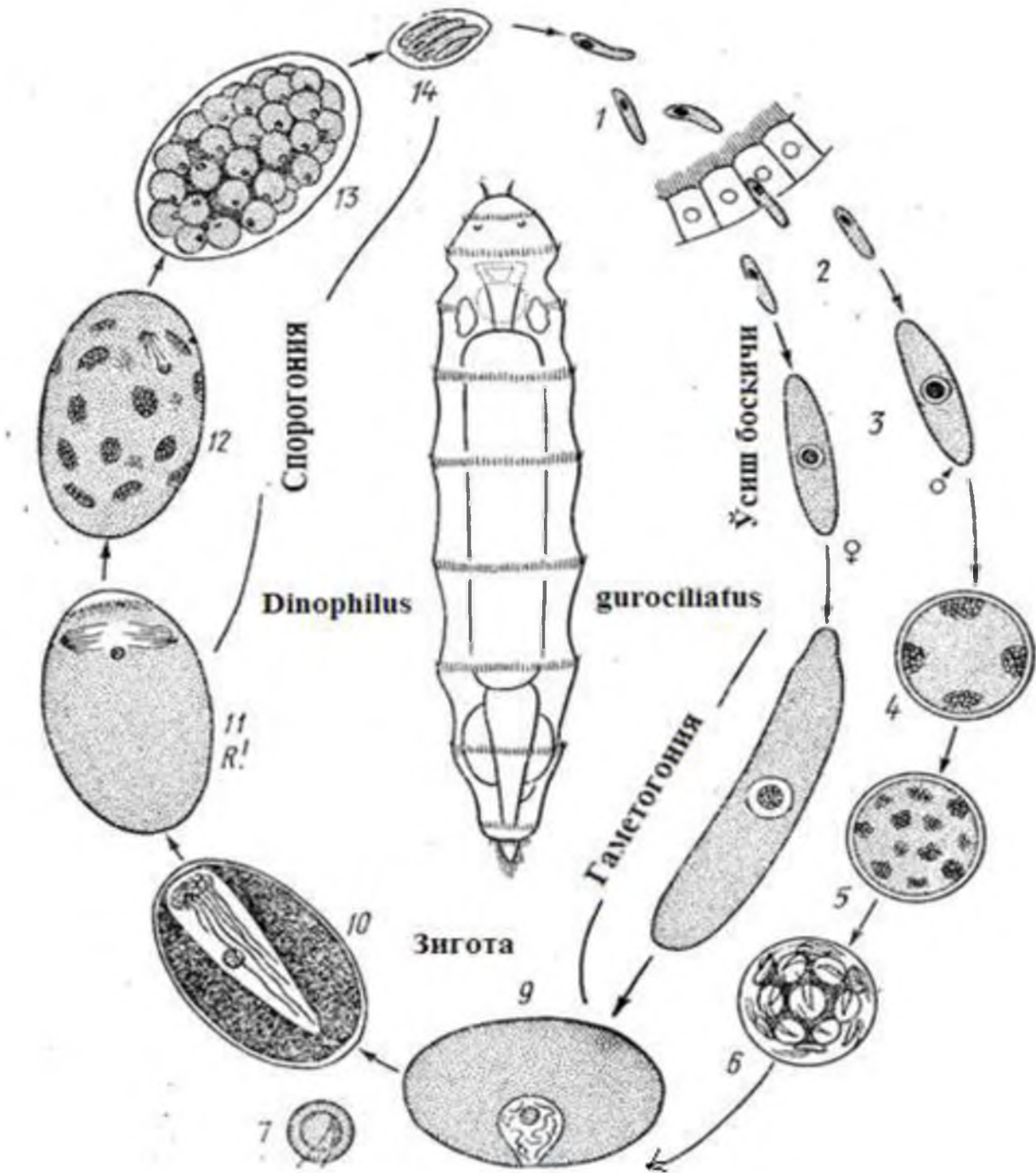
Спорозоитдан 8-30 та катта мерозоитлар ҳосил бўлиб, улар эндотелий хужайраларига кириб яна жинссиз кўпаяди. Кейинги авлод мерозоитлари кичик бўлиб, эритроцитларда паразитлик қилади ва гаметацитларни ҳосил қилади.

Паразитнинг кейинги ривожланиши иккинчи хўжайиннинг ичагида ўтади. Кана калтакесак қонини сўриш пайтида бу паразитнинг гаметаларини зарарланган эритроцит билан ўзига юқтиради. Кана ичагида эритроцит ҳазм бўлади ва гаметалар ўзаро жуфтлашиб ичак эпителийсига киради. Кейин зиготадан ооциста ҳосил бўлади, ундан спорациста ривожланади ва инвазион босқичга айланади. Калтакесакка ана шу зарарланган кана хужум қилганда калтакесак қанани ютиб юборади. Калтакесак ичагида кана ҳазм бўлади, паразит эса қолади ва яна ривожланади.

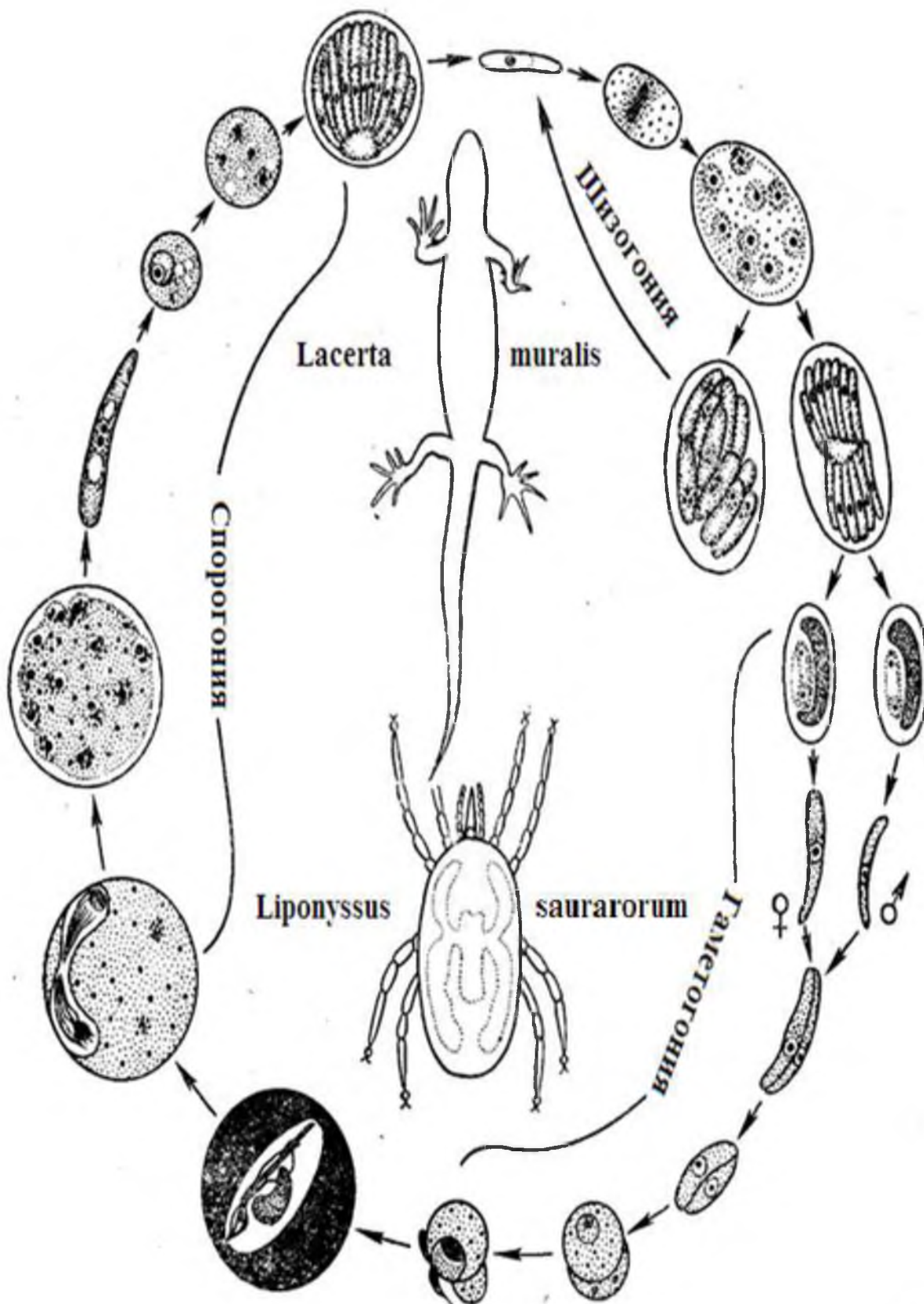
**3-туркум: Coccidiida labbe, 1879.** Бу туркум вакиллари турли хил умуртқали ва умуртқасиз ҳайвонларнинг овқат ҳазм қилиш органларида ва жигарида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Ҳар хил турдаги кокцидияларнинг ривожланиш цикли бир-бирига жуда ўхшаш бўлиб, уларнинг ривожланиши 3 та босқичдан: шизогония, гаметогония ва спорогониядан иборат. Шизогония ва гаметогония босқичлари хўжайин организмида (эндоген босқич), спорогония босқичи эса ташқи муҳитда (экзоген) ўтади.

**1. Шизогония.** Овқат ҳазм қилиш системасига озиқ моддалар билан кирган спороцистанинг пўсти эриб, унинг ичидан 4 та спора чиқади, ҳар бир споранинг ичида 2 тадан спорозоит бўлади. Споранинг пўсти эриб спорозоитлар ичак бўшлиғига чиқади ва тезликда ичак эпителий хужайраларига кириб олади. У ерда спорозоитлар юмалоклашади, катталашади. Спорозоитлар ичак эпителиал хужайраларини тешиб, ана шу тешик орқали ичкарига киради. Тезда паразит атрофини хўжайин хужайраси цитоплазмасидан ажралиб турадиган моддалардан ҳосил бўлган вакуола ўраб олади. Бу вакуола паразитофор вакуола деб аталади.

Спорозоитнинг ўзи юпка пўст билан қопланган бўлиб, кичик тешиклари бор. Уларни микропоралар дейилади. Спорозоит бўлиниб кўпаяди ва трофозоитларни ҳосил қилади.



50-расм. *Grellia dinophilus*нинг ривожланиш цикли  
 1-2 – спорозитнинг ичак деворидан тана бўшлиғига кириши;  
 3 – микро-ва макрогаметалар ҳосил бўлиши; 4-6 – микрогаметогенез;  
 7 – микрогамета; 8 – узун макрогамета; 9 – уруғланиш; 10 – зиготада  
 уруғланиш дуқи; 11 – мейоз (P<sub>1</sub> – редукция даври); 12-13 – ооциста ичида  
 ядронинг бўлиниши ва спора ҳосил бўлиши; 14 – олтита спорозитли етилган  
 спора (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)



51-расм. *Karyolysus lacertaeni*нинг ривожланиш цикли.

Шизогония қон томирларининг эндотелий хужайраларида содир бўлади. Гаметогония калтакесакнинг эритроцитларида ҳосил бўлади. Уруғланиш ва шизогония қананинг ички органларида содир бўлади (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

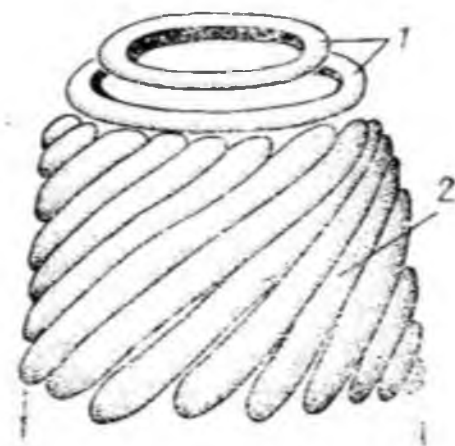
Трофозоит ўсиши билан микропоралар кўпаяди, ундан бошланадиган каналларнинг охири халтасимон шаклни олади. Бу халтада фосфатаза ферменти бўлади. Демак, микропоралар трофозоитларнинг “хужайра огзи” (ультрацитосома) бўлиб, моддалар алмашинувида қатнашади. Трофозоит вакуолага тушаётган овқат ҳисобидан озикланиб, катталашади. Жумладан, етилган трофозоит ёш трофозоитдан 100 баравар катта бўлади.

Трофозоитларнинг кўпайиши жинссиз, яъни шизогония типиди бўлади. Шунинг учун трофозоитлар шизонт деб ҳам аталади. Олдин ядро бир нечтага бўлинади ва кўп ядроли шизонт ҳосил бўлади. Ҳар бир ядро атрофини цитоплазма ўраб олади. Кейин ҳар бир ядро 2 га бўлинади ва 2 ядроли танача ҳосил бўлади. Ана шу ҳосил бўлган 2 ядроли танача мерозоит деб аталади. Тўлиқ етилган мерозоитлар хужайрани ёриб ичак бўшлигига чиқади.

Шизонтлар интенсив озикланади, РНК, рибосома ва ядрода кўплаб тўпланади. Моддалар алмашинуви анаэроб шароитда содир бўлади.

**Мерозоитнинг тузилиши ва физиологияси.** Мерозоит паразитнинг хужайиннинг зарарланган органига тарқалишини таъминловчи босқичи ҳисобланади. Мерозоит банан шаклига ўхшаш узун, икки учи ингичкалашган шаклда бўлади. Ядроси ўртада жойлашган бўлиб, асосан битта бўлади. Катталиги 2-30 мкм, ҳаракатчан бўлиб, 5-7 мкм.сек. тезликда ҳаракатланади.

Мерозоитлар 3 қаватли пелликула билан қопланган. Ядросини юқорисида микропоралари бўлади. Энг олдинги қисмида коноид жойлашган бўлиб, у конус шаклида, унинг девори бир бирига тегиб турадиган фибриллардан иборат (52-расм).

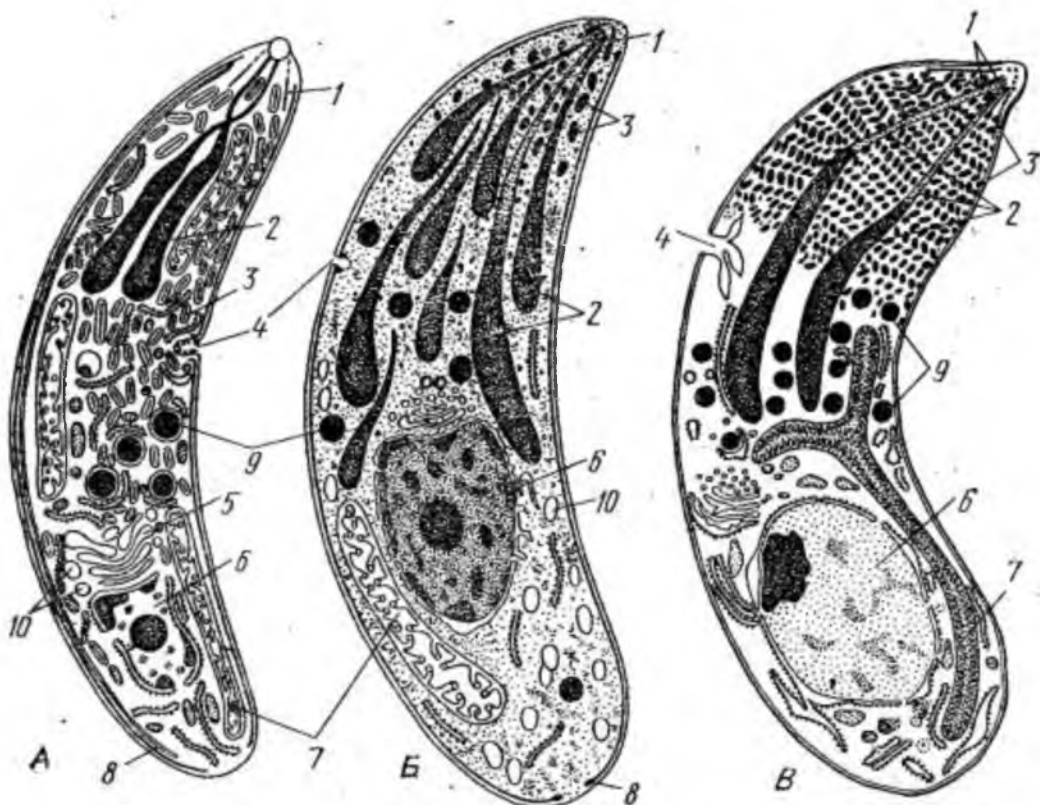


**52-расм. Коноиднинг тузилиши. 1-преконоидал халқа; 2-коноидни ҳосил қиладиган спиралсимон фибриллар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**



Унинг юқорисида 2 та халқа жойлашган. Каноид таянч органоид бўлиб, паразитни хужайра ичида тарқалишида муҳим аҳамиятга эга. Олдинги қисмида узун роптрий деган органоид жойлашган. У гавданинг олдинги учига очилади ва безга ўхшайди (53-расм).

Роптрий паразитни тарқалишини таъминлайди ва шу жараёнга ёрдам берадиган оксил ишлаб чиқаради. Мерозоитнинг икки ён томонидан микронайчалар ўтади. Аникланишича, бу найчалар қисқариб, гавда харакатини таъминлайди.



**53-расм. Мерозоитларнинг тузилиши.**

**А – Eimeria; Б – Toxoplasma; В – Sarcocystis. 1 – коноид; 2 – роптрий; 3 – микронема; 4 – ультрацитостома; 5 – гольжи аппарати; 6 – ядро; 7 – митохондрий; 8 – микронайчалар; 9-10 – захира озиқ моддалар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Мерозоитларнинг гавдасида кўплаб ипсимон микронемалар бор. Уларнинг вазифаси аникланмаган, роптрийга яқин вазифаларни бажаради, деган тахминлар бор. Мерозоитларда митохондрийларнинг бўлиши уларда аэроб овқатланиш мавжудлигини кўрсатади.

**2. Гаметогония.** Шизогония босқичи ҳар хил тезликда ўтади ва зарарланган организмда ҳар хил ёшдаги шизонтлар бир вақтда ривожланиши мумкин. Биринчи авлод мерозоитлари фақат шизонтга (мерозоитга) айланади ва яна жинссиз кўпаяди. Кейинги авлод мерозоитларининг бир

қисми, баъзан ҳаммаси гамонтга (гаметацитга) айланади. Гаметалар ҳосил бўлиши (гаметогония, гаметогенез ёки гамогония) уругланиш, зигота ҳосил бўлиши, ооциста шаклланиши жинсий жараён ҳисобланади.

**Гаметогенез.** Гаметалар ҳосил бўлиш жараёни гаметогенез деб аталади. Гаметалар 2 хилда бўлади: микрогамета, макрогамета.

**Микрогаметаларнинг ҳосил бўлиши ва тузилиши.** Ичак эпителий хужайраларига кирган мерозоитларнинг бир қисмидан микрогаметалар ҳосил бўлади. Уларни дастлаб трофозоитлардан фарқлаб бўлмайди. Микрогамета-лар мембранасида микропоралар, цитоплазмасида митохондрийлар, захира углеводлар бўлади.

Микрогаметалар интенсив ўсиб, 80-400 мартагача катталашади. Ўсиш даврида ядроси кўп марта бўлинади. Масалан, *Eimeria magna* да 1000 га яқин ядро ҳосил бўлади. Кинетосомасидан иккита орқага йўналган хивчин ҳосил бўлади. Ядро атрофида катталиги 5-8 мкм бўлган митохондрий пайдо бўлади. Олдинги қисмида перфораторий бўлиб, у тухумнинг пўстини тешиб, ичига киришига ёрдам беради. Микрогамета эркаклик жинсий хужайра (сперматозоид)га тўғри келади.

**Макрогаметанинг ҳосил бўлиши ва тузилиши.** Ургочилик гаметалари макрогамета деб аталади. Уларни тезда трофозоитлар ва микрогаметалардан фарқлаш мумкин. Ядроси цитоплазмага нисбатан тез ўсади, кейинчалик уларнинг ўсиши тенглашади.

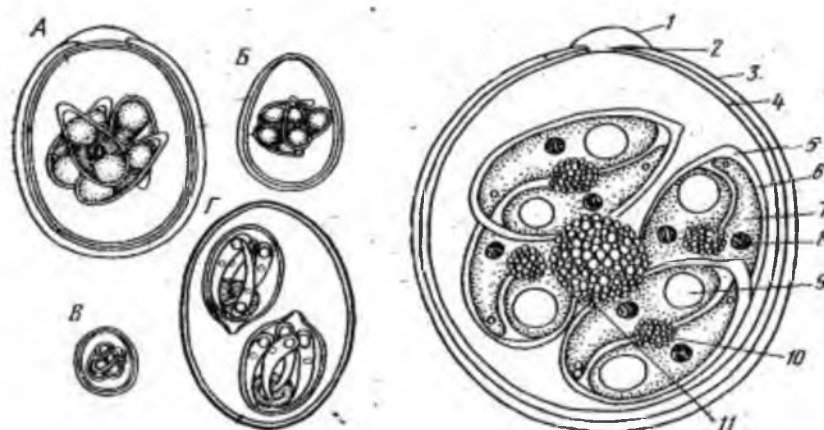
Етилган макрогамета овал шаклда бўлиб, катталиги 10-90 мкм келади. Макрогаметалар мембранасида микропоралар бўлиб, улар орқали озуқа киради. Хужайин организмдан интенсив озиқланиб, захира озуқа тўплайди. Бу захира озуқа ооцистанинг ташқи муҳитдаги даврида сарфланади. Цитоплазмасида оксил, глюкопротеинли гранулалар тўпланadi. Ундан ооциста пўсти ҳосил бўлади. Ядросида ядроча, РНК бўлиб, унда оксил синтезланишига ёрдам беради.

Макрогаметанинг ҳосил бўлиши куйидаги схема асосида боради: Мерозоит, гаметацит, макрогаметацит, макрогамета.

**1. Спорогония.** Микрогамета ичак бўшлигига чиқиб макрогаметани топиб олади ва перфораторий ёрдамида ичига киради. Ооциста пўсти ҳосил бўлгандан кейин ядролар ўзаро қўшилади ва зигота ҳосил бўлади (54-расм).

Глюкопротеинли гранулалардан ооцистанинг ташқи пўсти ҳосил бўлади ва у хар хил кимёвий моддаларни ичкарига киришидан сақлайди. Гранулаларнинг бир қисми цитоплазмада сақланади ва ундан споранинг пўсти ҳосил бўлади. Спора грекча экин, уруг деган маънони билдиради, яъни кўпаювчи ва тарқалувчи хужайра ҳисобланади. Ооциста грекча оон-тухум,

циста-пўст, яъни пўстга ўралган уругланган тухум хужайра, деган маънони билдиради. Спора шакллангандан кейинги ооциста спороциста дейилади, яъни пўст билан қопланган спора спороциста дейилади (55-расм).



**54-расм. Кокцидиялар ооцистасининг тузилиши ва типлари.**

**А – *Eimeria intricata*; Б – *E.fanrei*; В – *E.parva*; Г – *Isospora* sp.**

**1 – поляр қалпок; 2 – микропиле; 3 – ташки қобик; 4 – ички қобик;**

**5 – штидев таначаси; 6 – спора; 7 – спорозоит; 8 – спорозоит ядроси;**

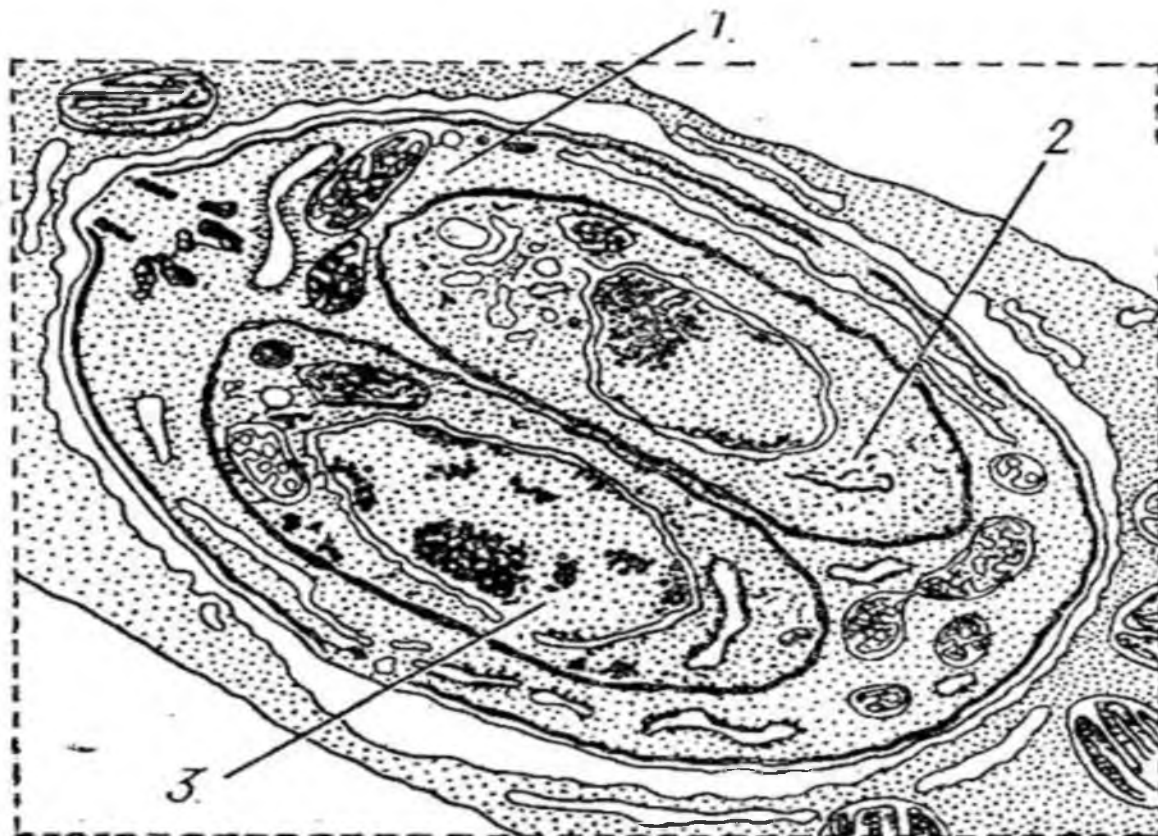
**9 – спорозоитнинг ёруғликни синдирувчи таначаси; 10 – споранинг қолдиқ таначаси; 11 – ооцистанинг қолдиқ таначаси**

**(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Шундай қилиб, ооциста шаклланади. Унинг шакли юмалоқ, овалсимон, тухумсимон, эллипсисимон, ноксимон ва ромбсимон бўлади. Ооциста хўжайин организмдан ташқи муҳитга чиқиб, “тарқатувчи” вазифасини бажаради ва ташқи муҳитда узок вақт яшай олади. Чунки унинг кейинги ривожланиши учун, яъни спора ва спорозоитларнинг шаклланиши учун қулай ҳарорат, намлик ва кислородли муҳит зарур. Аммо баъзи кокцидияларнинг ооцистаси (*Eimtria carpelli* ва бошқалар) кислородсиз муҳитда, хўжайин организмда ривожланади. Ташқи муҳитда, оптимум ҳарорат 20-29<sup>0</sup>С, ундан юқориси салбий таъсир этади, баъзилари –25<sup>0</sup>С совуқда ҳам чидайдди, лекин кўпаймайди. Уларнинг ривожланишида намлик муҳим аҳамиятга эга бўлиб, намлик етишмаса пўсти қуриб, тезда нобуд бўлади.

Ооцисталар кокцидияларнинг кўпчилик турларида спора ҳосил бўлгунча ташқи муҳитга чиқади. Спора ҳосил бўлиши ядронинг бўлиниши ва улар атрофини цитоплазма ўраб олиши билан бошланади. Натижада споробластлар ҳосил бўлади. Споробласт спора-уруг, бласт-куртак, деган маънони билдиради. Споробластлар ўртасида қолдиқ модда сифатида амилопектин ва липидлар бўлади. Споробластнинг устига хромодоидлар ва пластинкали гранулалар ҳисобидан пўст ҳосил бўлади. Споробластнинг

ядролари пўст ичида бўлинади. Шундай қилиб, спора ва унинг ичида спорозоитлар ҳосил бўлади. Ооциста ичида споралар ҳар хил сонда бўлади. Масалан, *Eimeria* авлодида 4 та спора, *Isospora* авлодида 2 та спора бўлади. Спора ичидаги спорозоитлар ҳам ҳар хил сонда бўлади.



**55-расм. *Toxoplasma gondii* эндодиогения ходисаси.**

**1 – иккита мерозоит шаклланаётган она хужайра (эндозоитлар);**

**2 – мерозоитлар; 3 – мерозоитлар ядроси**

**(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Споралар икки қаватли пўст билан қопланган бўлиб, бу пўст ҳар хил моддаларни ёмон ўтказди. Пўстда микропиле тешикчалари бўлиб, у оксилли тикин билан ёпилган бўлади ва протеолитик ферментлар ёрдамида эриб кетади. Спорозоитлар ноксимон ёки чувалчангсимон шаклда бўлади. Спорозоитлар тузилишига кўра мерозоитга яқин бўлади.

Шундай қилиб, спороциста етилади, яъни инвазион босқичга айланади. Ана шу етилган спороцистанинг ўзига озуқалар билан юқтирган ҳайвоннинг ошқозон ёки ичакларида спороцистанинг пўсти эриб спора чиқади, споранинг пўсти эриб спорозоитлар чиқади. Спорозоит трофозоитга айланади, ундан мерозоитлар ҳосил бўлади.

**Кокцидияларнинг ривожланиш цикли.** Кокцидиялардан куён кокцидиясининг (*Eimeria magna*) куён ўз ахлати билан ташқарига чиққан ва

етилган спороцистани сув ва озуқа билан ютиб юборади (51-расм). Овқат хазм қилиш системасида циста эриб ичидан спора, унинг ичидан спорозоитлар чиқади. Спорозоит ичак эпителий хужайрасининг ичига киради ва қисқа вақтда ўсиб вегетатив формага айланади. Уни трофозоит ёки шизонт ҳам дейилади ва у жинссиз кўпаяди. Натижада мерозоитлар ҳосил бўлади ва у ичак бўшлиғига чиқиб янги хужайраларга киради. Жинссиз кўпайиш бир неча марта такрорлангандан кейин гамонтлар (гаметацит) ҳосил бўлади. Микрогамета ичак бўшлиғига чиқиб макрогамета билан қўшилади ва зигота ҳосил бўлади. Зигота пўстга ўралиб ооцистага айланади ва ташқи муҳитга чиқади. Нормал кислород, ҳарорат ва намликда ооцистанинг ичида спора, споранинг ичида спорозоит ҳосил бўлади, яъни спороциста етилади ва яна инвазион босқичга айланади. Бу спороцистани яна қуён ютиб ўзини ўзи зарарлайди. Бу ҳодиса автоинвазия дейилади.

Демак, кокцидияларнинг ривожланиш цикли 2 босқичдан иборат: хужайра ичида шизогония ва гаметогония содир бўлади ва у эндоген давр дейилади. Спорогония ташқи муҳитда ўтади ва у экзоген давр деб аталади. Бундай схема асосида кокцидияларнинг кўпи ривожланади. Аммо бу схемадан бошқача йўл билан ривожланадиган турлари ҳам бор.

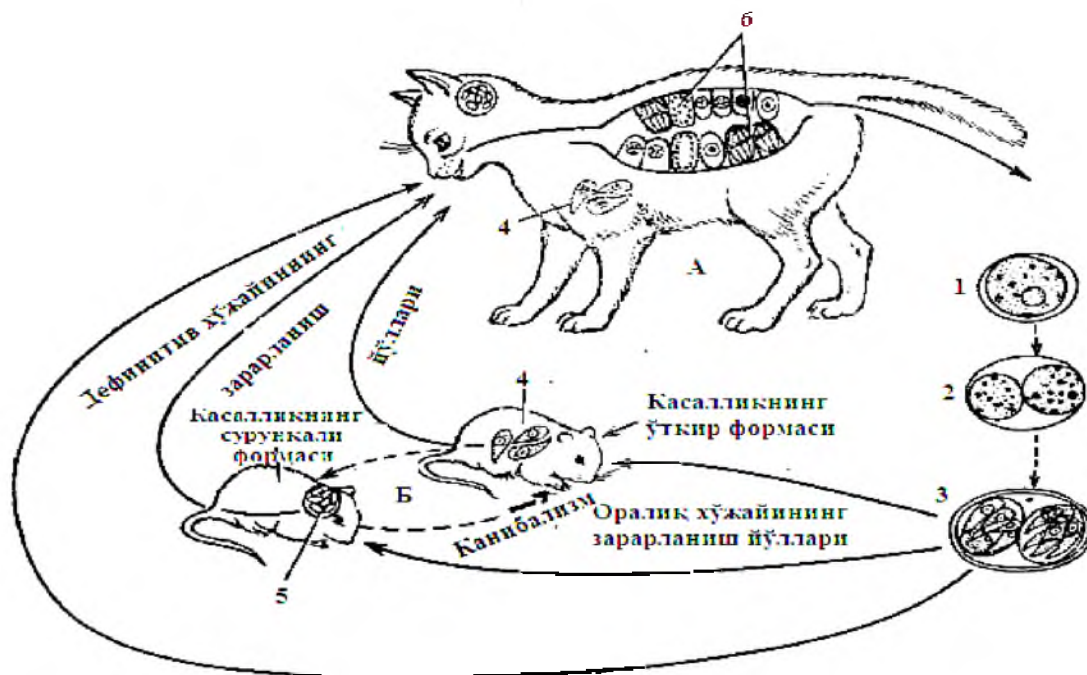
**Aggregatidae** оиласи вакиллариининг ривожланиш циклида оралик хўжайин ҳам иштирок этади. Жумладан, *Aggregata eberthi* ривожланиш циклида биринчи хўжайин краблар бўлиб, улар спороцистани сув ва озукалар билан ютиб зарарланади. Краб ичагида спороцистадан спора, ундан спорозоит чиқади ва ичак эпителийсига кириб олади ҳамда жинссиз кўпаяди. Гаметогония эса иккинчи хўжайин-каракатица организмида ўтади. Каракатица крабни еб, паразитни ўзига юктиради. Мерозоит каракатицанинг ичак деворига кириб, гамонт ҳосил қилади. Шу ерда ооциста ва спорогония босқичлари ўтади. Етилган ооциста ичакни зарарланган қисми билан ташқарига чиқади. Уни краб еб, яна зарарланади.

**Lankesterellidae** оиласи вакиллариининг ривожланиш циклининг ҳамма босқичлари битта хўжайин организмида ўтади. Масалан, бақада паразитлик қиладиган *Lankesterella minimi*нинг шизогония босқичи бақанинг ичак эпителийсида ўтади. Ҳосил бўлган мерозоит қонга ўтиб, бутун организмга тарқалади. Шизогония бутун организмда ўтиб, 20-25 кундан кейин гаметогония бошланади. Бу жараён ошқозон ости безида, буйракда содир бўлади. Шу ерда зигота, ооциста ва спорогония босқичлари ўтади. Етилган ооцистанинг пўсти нобуд бўлади ва спорозоит ундан чиқиб қизил қон таначаларига киради.

Спорозоитнинг ривожланиши бақага зулук хужум қилиб (*Hemitslepis marginata*) қон билан спорозоитни қабул қилгунча давом этади. Эритроцитдан чиққан спорозоит зулук ичак эпителийсига кириб олади, аммо унда ривожланмайди. Ана шу зулукни ютиб юборган бақа ичагида спорозоит шизонтга айланади. Демак, зулук “тарқатувчи” вазифасини бажаради.

**Оралик хўжайин иштирокида ривожланадиган кокцидиялар.** Баъзи кокцидиялар ривожланиш циклининг мураккаблиги туфайли улар хақидаги баъзи маълумотлар ва уларнинг систематик ўрни XX-асрнинг 80-йилларида хал бўлди. Улар қуйидагилар:

**1. *Toxoplasma gondii*** 1908 йилда Шимолий Африка кемирувчиси-*Stenodactylus gundi* ички органларидан топилди. Уларнинг ўзига хос жинсиз кўпайиши муҳим хусусиятидир. 1970 йилда бу турнинг кокцидияларга хослиги аниқланди. *Toxoplasma gondii*нинг ривожланиш цикли иккита хўжайин организмда ўтади (56-расм). Охирги хўжайин уй мушуги, йўлбарс, қоплон, оралик хўжайини эса кўплаб сут эмизувчилар, қушлар, одам ҳисобланади. Уларнинг ҳаммаси (кемирувчилар, донхўр қушлар, ўтхўр сут эмизувчилар) тупрокнинг устки қисмидан ўз озукасини олади ва овқатга кўшиб мушук фекалини ундаги ооциста билан олади.



**56-расм. *Toxoplasma gondii*нинг ривожланиш цикли.**

**А – дефинитив хўжайини (мушук); Б – оралик хўжайини (кемирувчилар)**

**1-3 – спорогония (ташки муҳитда); 4 – трофозоит (ички органларда); 5 – циста; 6 – ичак эпителий хужайраларида шизогония ва гаметогония (В.А.Догель, 1981)**

Ооциста овқат билан оралиқ хўжайин овқат ҳазм қилиш системасига тушади ва ундан спорозоит чиқади. Спорозоит ичак деворидан ўтиб ретикуло-эндотелиал системасига боради ва унда ўсиб жинссиз кўпаяди. Ундан ҳосил бўлган мерозоит жигар, буйрак, ўпка альвеолалари, нерв ва мускул системасига, юрак мускулига бориб паразитлик қилади.

Жинссиз кўпайиши хўжайиннинг ички органларида ўтади. Бунда она хужайра ички куртакланиш орқали иккита киз индивид (мерозоит)ни ҳосил қилади. Бундай жинссиз кўпайиш эндодиогения деб аталади (эндо-ички, дио-икки, гения-ривожланиш деган маънони билдиради) (57-расм). Бундай кўпайиш узоқ йиллар фақат токсоплазмаларга хос деб келинади. Анакланишича, эндодиогения *Eimeria* авлодига ҳам хос бўлган хусусият ҳисобланади. *Eimeria*да шизогония 2 босқичда ўтади. Олдин ядроси кўп марта бўлинади, кейин ҳар бир ядро яна бўлиниб, иккитадан мерозоит ҳосил бўлади. Бу ҳам эндодиогения ҳисобланади.

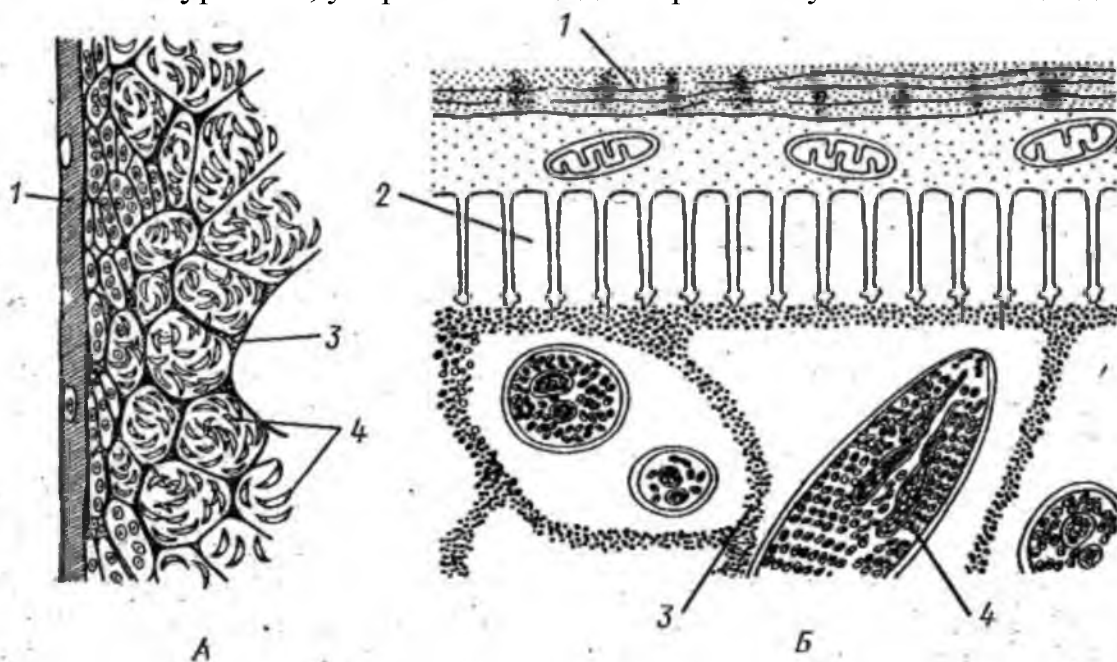
Касалликнинг ўткир босқичида паразит тез кўпаяди. Зарарланган хужайрада мерозоит кўп тўпланади, хужайра ўлгандан кейин улар хужайрадан чиқади. Бундай вақтинча тўпланиш псевдоциста дейилади. Шундан кейин паразитнинг кўпайиши секинлашади ва касаллик сурункали кўринишга айланади. Бу вақтда циста хужайрада кўпаяди, аммо хужайрадан мерозоит чиқмайди. Цитоплазма қолдиқлари тўпланган мерозоитларнинг атрофини ўраб пўст ҳосил қилади, яъни циста ҳосил бўлади. Ана шундай циста билан зарарланган хўжайинни еган мушук токсоплазмани ўзига юқтирган ҳисобланади. Мушук ташқи муҳитга чиққан ооцистани ўзига юқтириб зарарланиши ҳам мумкин, аммо тупроқ билан доимий алоқада бўлмаганлиги учун бундай зарарланиш кам учрайди.

Мушук ичагида *T.gondii* спорозоитлари цистадан чиқиб ичак орқали ҳар хил ички органларга кириб олади. Бунда улар ўсади ва эндодиогения йўли билан яна кўпаяди. Кейин улар яна ичакка чиқиб, ичак эпителийсига кириб олади. У ерда жинссиз кўпайиш, гаметогония, ооциста босқичлари ўтади ва ташқи муҳитга чиқади.

*T.gondii* ривожланиш цикли оралиқ хўжайинлари организмида миграция қилиши туфайли мураккаблашган. Бу паразит билан сичқон, қуён, кўй, чўчка, каптар, товук, одам ва бошқаларнинг табиий зарарланиши кузатилган. Табиатда кемирувчиларда канибализм, яъни ўз авлодини ейиши туфайли уларнинг кенг тарқалиши содир бўлади. Шунингдек, СПИД билан касалланган одамда токсоплазмоз фаоллашиб, кўпчилик ҳолатларда ўлимга олиб келади.

**2. Саркоспоридийлар (Sarcosporidia)** XIX асрнинг иккинчи ярмида аниқланган бўлиб, улар кенжа синф, баъзан мустақил синф сифатида қаралди. Буларнинг битта *Sarcocystis* авлоди бор. Улар умуртқалилар, асосан сут эмизувчиларнинг мускулида, айрим турлари шохли моллар ва чўчкаларда паразитлик қилади. Цистасининг узунлиги 1-5 см, шакли халтасимон, ясси бўлади. Скелет мускуллари, талок, қизилўнгач, диафрагма, юрак мускулларида паразитлик қилади. Циста ташқи томондан калин бириктирувчи тўқима билан қопланган. Унинг ичида кўплаб капсулалар бўлиб, унинг ичида мерозоитлар бўлади. Ана шу гўштни истеъмол қилган хайвон саркоспоридияни ўзига юқтиради. Мерозоит цистадан чиқади ва мускулнинг ичига таркалади. Бу трофозоитлар интенсив ўсиб, мускул хужайраларини емиради. Кейин ядроси кўп марта бўлиниб, ҳар бир бўлакчадан капсула ҳосил бўлади (56-расм).

1972 йилда М.Роммель шогирдлари билан саркаспоридияларнинг биологиясини ўрганиб, уларнинг кокцидияларга мансублигини аниқлади.



**57-расм. Саркоспоридийлар цистасининг тузилиши.**

**А – капсуласининг кўндаланг кесмаси; Б – цистанинг ички тузилиши. 1 – цистага келаётган мускул толаси; 2 – циста қобиғи; 3 – капсулалар оралиғи; 4 – мерозоитлар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Демак, саркоспоридийларнинг ривожланиш циклида 2 та хўжайин иштирок этади. Охири хўжайин йиртқичлар, одам, оралиқ хўжайин эса ўтхўр ва ердан озуқа олувчи хайвонлар ҳисобланади. Улар жинссиз кўпайиш даврида оралиқ хўжайин организмда миграция қилади. Ривожланиш циклининг ўзига хос томони шундаки, дефинитив хўжайинда (ит, мушук)



жинсий жараён ва спорогония даврлари ўтади, шизогония даври эса оралик хўжайин организмида ўтиб, ташқи муҳитга спора ва спорозоитлари тўлик шаклланган ооциста чиқади.

**Кокцидиоз касалликлари.** Кокцидиялар келтириб чиқарадиган касалликлар кокцидиоз деб аталади. Бу касаллик даврида ичак фаолиятининг бузилиши, қонли ичкетиш, иштаҳа йўқолиши, ориқлаш, ҳаракат пасайиши кузатилади. Бир неча кундан кейин ўлим содир бўлади.

Кокцидияларнинг қорамолларда 10 тури, қўй ва қушларда 10 тури, қуёнларда 8 тури, паррандаларда 10 тури паразитлик қилади. Ёш моллар тез ўлади, уларга кимёвий дорилар ҳам кам таъсир этади. Чорва молларининг маҳсулдорлиги камаяди, сифати бузилади. Касалликка қарши қуйидаги чоралар қўлланилиши лозим.

Касал моллар соғломларидан ажратилиб боқилади, молхоналар режа асосида дезинфекцияланади, моллар дала алмаштириб боқилади. Кокцидиоз одамларда ҳам оғир ўтади. Жумладан, токсоплазмоз яхши пиширилмаган гўшт орқали ўтади. Ҳомиладор аёлларнинг 30-40% ида токсоплазмоз учрайди. Бу касаллик онадан йўлдош орқали ҳомилага ўтади ва эрта, чала тугилиш, тугилган боланинг ўлими кузатилади. Тугилган бола кўр бўлиши (*Toxoplasma* кўриш марказига тўпланиши туфайли) содир бўлади. Ҳомиладор аёллар мушук билан алоқа қилмаслиги, шахсий гигиена қоидаларига риоя қилиши зарур.

**4-Туркум: Қон споралилар (*Haemosporidiidea*).** Бу туркумнинг турлари кам бўлиб, улар ҳаётининг маълум даврида умуртқали хайвонларнинг қонида паразитлик қилади. Шунинг учун шундай номланган. Умуртқалилар қонида шизогония ва гаметалар ҳосил бўлиш даврлари ўтади. Уларнинг хўжайиндан хўжайинга ўтиши қон сўрувчи пашшалар (*Diptera*) орқали амалга ошади. Пашша организмида жинсий жараён ва спорозоитлар ҳосил бўлиш даврлари ўтади.

Бу туркумнинг 3 та оиласи бор: *Plasmodiidae*, *Haemoproteidae*, *Leucocytozoidae*.

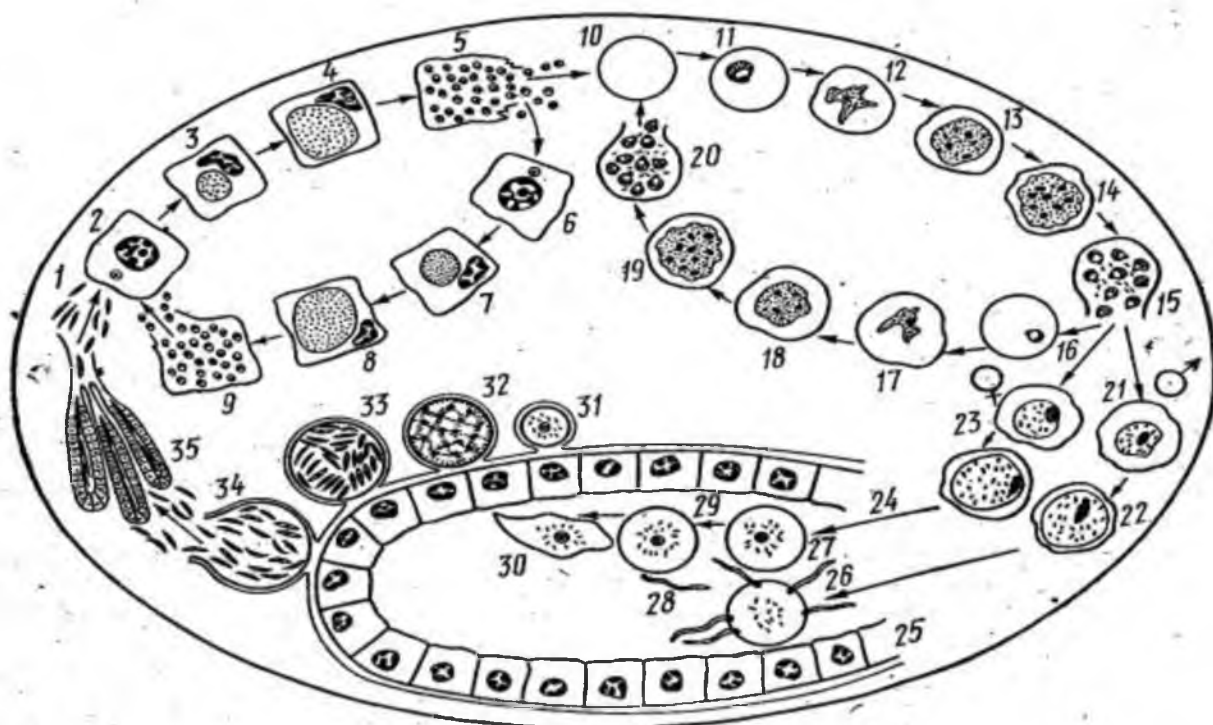
***Plasmodiidae* Mesnil, 1903.** Бу оиланинг 100 га яқин тури бўлиб, ҳаммаси *Plasmodium* авлодига киради. Улар сут эмизувчилар, қушлар ва рептилияларда паразитлик қилади. Одамда 4 тури (*Plasmodium vivax*, *Pl. falciparum*, *Pl. malariae*, *Pl. ovale*) паразитлик қилади. Буларнинг ҳаммаси оғир касалликлар келтириб чиқаради ва бу касалликлар умумий ном билан малярия деб аталади. Малярия “ёмон ҳаво” деган маънони билдиради.

Малярия ёки безгак касаллиги қадимдан, жумладан Гиппократ давридан ҳозиргача ўрганилиб келинмоқда. Аммо унинг ривожланиш цикли XX асрнинг 50 йилларида тўлиқ ўрганилди.

Малярия ҳақидаги дастлабки маълумотлар қадимги мисрликлар асарларида учрайди. Тиббиёт ходимлари уни намлик билан боғлаган. Чунки Нил дарёси тез-тез тошиб турган. Тошқиндан кейин дарё четларидаги кўлмак сувларда малярияни тарқатувчи безгак пашшаси кўпайиб касалликнинг кенг тарқалишига сабабчи бўлиши ёмон ҳаво билан боғланган. Қонда малярияни биринчи марта итальян врачлари Г.М.Ланчизи 1716 йилда топган. Аммо ҳақиқий малярияни кўриб таҳлил қилиш 1878 йилда француз олими А.Лаверанга, 1879 йилда рус олими В.И.Афанасьевга насиб этди. В.Я.Данилевский қушлар маляриясини ўрганди. И.И.Мечников малярия билан кокцидиялар ўртасидаги боғлиқликни аниқлади.

Малярия ривожланишида одам ва қон сўрувчи пашша иштирок этишини 1898 йилда итальян олимлари Б.Грасси, француз Д.Гросс аниқлаганлар. Қон томирига кирган малярия дастлаб эритроцитга эмас, балки жигар ёки талоқда ривожланишини биринчи марта англиялик олимлар Г.Шорт ва П.Гарнем 1947 йилда аниқлаганлар. Кейинчалик улар маляриянинг ривожланиш циклини ҳам аниқладилар.

**Безгак плазмодиясининг ривожланиш цикли.** Уларнинг ривожланиш цикли асосан 3 босқичдан иборат: 1. Экзоэритроцитар шизогония-ички органлар хужайраси ичида, яъни жигар ва талоқ хужайраси ичида жинссиз кўпайиши; 2. Эндоэритроцитар шизогония-эритроцит ичида жинссиз кўпайиши; 3. Паразитнинг тарқатувчи организмда ривожланиши (58-расм).



58-расм. Безгак плазмодиясининг ривожланиш цикли.

- 1 – спорозоитлар; 2 – жигардаги бир ядроли шизонтлар;  
 3-4 – экзоэритроцитар шизонтларнинг ривожланиш босқичлари;  
 5 – мерозоитларнинг жигар хужайраларидан чиқиши; 6-9 – экзо-эритроцитар шизогониянинг иккинчи босқичи; 10 – эритроцит; 11-14, 16-19 – эндоэритроцитар шизогония; 15 ва 20 – мерозоитларнинг эритроцитдан чиқиши; 21-22 – микрогамета ҳосил бўлиши;  
 23-24 – макрогамета ҳосил бўлиши; 25 – пашша ошқозони девори;  
 26 – микрогамета ҳосил бўлиши; 27 ва 29 – макрогамета;  
 28 – микрогамета; 30 – оокинета; 31-33 – ооциста таракқиёти;  
 34 – спорозоитларнинг гемоцелга чиқиши; 35 – сўлак безидаги спорозоитлар  
 (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Экзоэритроцитар ва эндоэритроцитар босқичлар одам организмида, 3-босқич эса анафелес пашшаси организмига ўтади. Безгакнинг одамда 4 та тури паразитлик қилади. **1.Уч кунлик безгак (*Plasmodium vivax*)**нинг ривожланиш цикли кўйидагича содир бўлади.

**1-босқич.** *Pl.vivax* билан зарарланган безгак пашшаси одам қонини сўраётганда пашша сўлак безларидаги спорозоитлар одам қонига ўтади. Булар қонда маълум вақт айланиб юрганидан кейин жигар, талок хужайраларига кириб олади. Бу органларнинг хужайрасида спорозоитлар озикланиб катталашади ва кўпая бошлайди. Спорозоитнинг ядроси катталашиб, кейин бир неча бўлакка бўлинади. Ядролар сонига қараб протоплазма ҳам ўшанча бўлакка бўлинади ва паразитнинг навбатдаги авлоди-мерозоитлар ҳосил бўлади. Демак, паразитнинг биринчи марта кўпайиши эритроцитдан ташқарида, яъни жигар ёки талок хужайраларида

ўтади. Шунинг учун ҳам бу давр экзоэритроциттар шизогония даври деб аталади.

**2-босқич.** Ҳосил бўлган мерозоитлар қонга чиқиб эритроцитларга кириб олади ва ундаги гемоглобин билан озикланади. Мерозоитлар эритроцитларда ўсиб, узук шаклини олади ва амёбага ўхшаш ҳаракатланади. Паразит ўсиб узук шаклини йўқотади ва бутун эритроцитнинг ичидаги гемоглобинни еб тугатади. Мерозоит эритроцитга киргандан тахминан 40 соатдан кейин эритроцитнинг ичини еб тугатади ва ядроси бир неча марта бўлиниб, 12-24 та мерозоит ҳосил бўлади. Кейин улар эритроцитнинг пўстини ёриб қонга чиқади. Шунингдек, бу жараёнга эритроцитнинг ичидаги босимнинг ортиши ҳам сабаб бўлади. Бу ҳодиса мерозоит эритроцитга киргандан 48 соат ўтгандан кейин содир бўлади. Қон плазмасига мерозоит билан бирга шизогония давомида ҳосил бўлган зарарли моддалар ҳам чиқади. Ана шу пайтда беморни безгак тутади, яъни ҳарорати 40-41<sup>0</sup>С га кўтарилиб, танада қаттиқ оғриқ пайдо бўлади ва калтироқ ҳолат рўй беради. Безгак тутишининг мунтазам такрорланиши плазмодиумнинг жинссиз циклининг қанча давом этишига боғлиқ. Қон плазмасига чиққан мерозоитлар қайтадан соғлом эритроцитларга кириб, жинссиз цикли янгидан бошланади ва яна 48 соатдан кейин навбатдаги мерозоитлар етилиб қонга чиқади ва беморни яна безгак тутади.

Бу жараён бир неча марта такрорлангандан кейин бемор қонида жинсий гаметаалар, яъни макрогаметацит ва микрогаметацит ҳосил бўлади. Гаметацитлар қонда кўп тўпланади, аммо ундан кейин ривожлана олмайди. Уларнинг бундан кейинги ривожланиши учун анафелес пашшасининг овқат ҳазм қилиш системасига ўтиши керак.

**3-босқич.** Анафелес пашшаси безгак билан касалланган одамнинг қонини сўрганда гаметацитларни ўзига юқтиради. Пашша ичагида гаметацитлар етилади. Битта микрогаметацитларнинг етилиши натижасида 4-8 та хивчинли микрогаметаалар ҳосил бўлади. Булар эркаклик жинсий ҳужайраси вазифасини бажаради. Макрогаметацитларнинг ҳам ядроси катталашиб, макрогаметага айланади. Ана шу микро ва макрогаметаалар пашша ичагида ўзаро кўшилиб зиготани ҳосил қилади. Зигота овалсимон юмалоқ шаклда бўлиб, пўсти бўлганлиги учун оокинета дейилади. Оокинета пашша ичак деворини тешиб ичкарига киради ва пўстга ўралади. Бу ооциста дейилади. Ооциста ядроси иккига бўлиниб 2 та спорозоит ҳосил бўлади. Етилган ооциста ёрилади, унинг ичидан спорозоитлар чиқиб гемолимфага, ундан пашша сўлак безларига келади. Бундай пашша одамни чакқанда одам

қонига сўлаги билан бирга жуда кўп спорозоитларни юқтиради. Спора ва спорозоитларнинг (спорогония) етилиши 10-14 кун давом этади.

Пашша организмида спорогония жараёнининг нормал кечиши учун +16-20<sup>0</sup>С иссиқлик зарур. Ташқи муҳит иссиқлиги бундан кам бўлса, спорогония тўхтаб қолади. Шунинг учун ҳам безгак касаллиги йилнинг маълум фаслида (бахор, ёз, куз ойларида), иссиқ иқлимли даврларда кўп учрайди.

**2. Plasmodium malariae** 4 кунлик безгак касаллигининг кўзгатувчиси бўлиб, унинг жинсиз кўпайиши, яъни шизогония даври 72 соат давом этади. Шизонтлар псевдоподийлар ҳосил қилмайди ва ҳаракатсиз бўлади. Мерозоитлар сони *Pl. vivax* дагига қараганда кам, улар 8-12 та ҳосил бўлади. Гаметацитлари майда, пашша организмида спорогония 20 кун давом этади.

**3. Plasmodium falciparum** тропик безгак касаллигини кўзгатувчиси бўлиб, улар асосан Африкада учрайди. Шизогония даври 48 соат давом этади. Мерозоитлари майда бўлиб, 20 тагача ҳосил бўлади. Гаметацитларининг тузилиши характерли бўлиб, учи юмалок, яъни ойсимон, ядролари йирик бўлади. Спорогония жараёни 16-20 кун давом этади.

**4. Plasmodium ovale** 4 кунлик безгак, жуда кам тарқалган, фақат Африканинг баъзи жойларида учрайди, холос.

**Плазмодиумнинг ҳар хил босқичларининг биологик ва мофологик тузилиши.** Экзоэритроцитар шизогония босқичидаги спорозоитлар споралилар бошқа вакиллариининг шу босқичига ўхшайди. Қон оқимида кирган спорозоитлар жигар ва талокқа бориб юмалоклашади ва криптозоитга айланади. Криптозоит “яширин босқич” деган маънони билдиради. Икки сутка давомида улар ўсади ва 2-2,5 мкм га етади. Кейин улар бўлиниб кўпайиб мерозоитларни ҳосил қилади. Тўқималарда мерозоитларнинг ҳосил бўлиши ҳар хил турларида ҳар хил бўлади. Жумладан, қушларда паразитлик қиладиганлари иккинчи генерациядан кейин эритроцитга кирадиган **мерозоитларни** ҳосил қилади, сут эмизувчиларда ва одамда эса биринчи генерациядан кейин ҳосил бўлади. Тўқималарда *Pl.vivax* 10.000, *Pl.falciparum* 30.000 мерозоит ҳосил қилади.

Экзоэритроцитар даври ҳар хил турларида турлича муддатда давом этади. Масалан, *Pl.vivax* 8 суткадан кейин мерозоит ҳосил қилиб қонга чиқади, *Pl.falciparum* 5,5 сутка, *Pl.gallinaceum* (қушларда паразитлик қилади) 120 соатда мерозоит ҳосил қилади. Баъзи турларида экзоэритроцитар босқичи доимий бўлиб, қонга доимий янги мерозоитлар (фанерозоитлар) чиқиб туради. Бу жараён иккиламчи экзоэритроцитар босқич деб аталади.

**Эндозэритроцитар шизогония.** Тўқимадан чиққан мерозоитлар эритроцитларга кириб яна янги мерозоитлар ҳосил қилади. Мерозоит олдинги қисми билан эритроцитга ёпишади ва фигоцитозга ўхшаш ёки амёбанинг овқатланишига ўхшаб эритроцитнинг ичига киради. Асосан, 1 та эритроцитга 1 та, баъзан 2-5 та (*Pl.falciparum*) мерозоит киради.

Мерозоитнинг трофозоитга айланиши ҳам баъзи ўзгаришлар орқали содир бўлади. Паразит юмалоқлашади, катталиги 1-2 мкм дан ошмайди. Ядронинг олдида катта вакуола пайдо бўлади, ядроси четга сурилади. Бу босқич “ҳалқа” деб аталади. Кейин кўплаб псевдоподийлар ҳосил бўлади. Бу босқич “амёбасимон шизонт” ёки “амёбасимон эмбрион” деб аталади. Цитоплазмада безгак пигменти грануласи-гемозоин пайдо бўлади ва унинг сони ортади. Кейин вакуола ва псевдоподий йўқолиб, ядро бўлина бошлайди. Ядролар сони *Pl.vivax*да 12-18 та, *Pl.malariae*да 6-12 та, *Pl.falciparum*да 12-14 та бўлади. Ядро атрофини цитоплазма қоплаб янги мерозоитлар ҳосил бўлади. Улар эритроцитда тўпланган ҳолда маълум вақт қолади. Эритроцит-нинг пўсти ёрилиб мерозоитлар қон плазмасига чиқади. Трофозоит эритроцитнинг ичидаги моддалар билан озикланиши туфайли катта хазм вакуоласи ҳосил бўлади. Асосий озукаси глюкоза ва унга яқин моддалардир. Трофозоит бошқа хужайраларга қараганда 25-100 баровар кўп глюкоза истеъмол қилади.

Иккита шизогония ўртасидаги трофозоитларнинг ривожланиши кушларда паразитлик қиладиганларида 24 соат, *Pl.gallinaceum*да 36 соат, *Pl.vivax*, *Pl.falciparum*да 48 соат, *Pl.malariae*да 72 соат давом этади.

Безгак мерозоитларининг катталиги 1-2 мкм дан ошмайди. Экзо- ва эндозэритроцитар мерозоитлар бир-биридан фарқ қилади. Экзоэритроцитар босқичи узунчоқ, эндозэритроцитар босқичи шарсимон бўлади. Ташқи томондан пелликула билан қопланган бўлиб, у учта қаватдан иборат. Мембрананинг тагида микронайчалар бор. Олдинги қисмида преконоидлари, роптрий ва мионемалари, марказида катта ядроси бор. Трофозоитнинг мерозоитга айланиши даврида роптрий, ички мембрана, микронайчалар йўқолади. Мерозоитлар кейинчалик кўпайиб трофозоитни, бир қисми эса гаметацитларни ҳосил қилади. Трофозоит яна мерозоит ва гаметацитларни ҳосил қилади, гаметацит эса гаметаларни ҳосил қилади.

**Спорогония ва жинсий жараён.** Макро- ва микрогаметацитлар *Plasmodium* авлодида 1-2 марта жинссиз кўпайишдан кейин ҳосил бўлади. Улар дастлабки даврда трофозоитга ўхшайди, кейинчалик фарқ қила бошлайди. Гаметацитлар юмалоқ бўлиб псевдоподияси ва вакуоласи бўлмайди.

Паразитнинг шакли ва катталиги ҳар бир турда доимий бўлади ва паразит кирган хужайралар катталашмайди, ҳаётининг давомийлиги узок эмас. Гаметацитлар тузилиши бошқа босқичларга ўхшайди. Ташки томондан мембрана билан қопланган. Трофозоитга ўхшаш бўлган гаметацитлар овқатланади. Йирик ҳазм вакуоласи ҳосил бўлади. Гаметацитлар умурткали ҳайвонлар организмда паразитнинг охириги босқичи бўлиб, кейинги ривожланиши анафелес пашшаси организмда ўтиши керак.

**Гаметогенез ва копуляция.** Гаметацитлардан гаметалар етилиши гаметогенез дейилади. Бу жараён гаметацитларнинг пашша овқат ҳазм қилиш системасига тушиши билан бошланади. Тарқатувчи сифатида пашшаларнинг *Culicidae* оиласи вакиллари иштирок этади. Қушларда паразитлик қиладиганлари учун тарқатувчи сифатида *Culex* ва *Aedes* авлодлари, сут эмизувчиларда асосан *Anopheles* авлоди вакиллари иштирок этади.

Овқат ҳазм қилиш системасида ёш, тўлиқ етилмаган гаметацитлар ва бошқа босқичлари ҳазм бўлиб кетади. Етилган гаметацитлар эритроцитдан чиқиб гаметаларга айланади. Макрогаметацит кўп ўзгаришга учрамасдан макрогаметага айланади ва уругланишга тайёр бўлади. Микрогаметогенез мураккаброқ кечади. Микрогаметацитнинг цитоплазмасида бир неча минутда кинетосома, кейин аксонема ҳосил бўлади. Аксонема ҳилпировчи мембрана ҳосил қилиб, мембрана четидан ҳаракат қиладди. Кейин ядро 8 тага бўлинади ва улар ҳам аксонема ёнида жойлашади. Уларнинг атрофини мембрана ўраб олади. Қолдиқ моддалардан 8 та хивчин ўсиб чиқади. Шундан кейин микрогамета тўлиқ шаклланган бўлади ва у жуда содда хивчинли тузилишга эга.

Ҳаракатчан микрогамета макрогаметанинг ичига кириб олади. Кейин ядролари қўшилиб, хромосомаси диплоид наборли зигота ҳосил бўлади. У тезда оокинетага айланади. Оокинета ҳаракатчан бўлиб, пашша организмда миграция қиладди. Унинг олдинги қисми ўткир бўлиб, споралиларга хос тузилган. Оокинета пашша ичаги деворига киради. Баъзан улар эпителий хужайраларининг орасига кириб олади. Ривожланишининг кейинги даврида улар тез ривожланади. Ичак деворида оокинета цистага ўралади, паразит катталашади. Бу ооциста дейилади. Бу босқичда спорозоитлар шаклланади.

**Ооциста ва спорозоитларнинг шаклланиши ва тузилиши.** Ёш ооцистанинг тузилиши оокинетадан фарқ қиладди. Микронайчалар, микронема йўқолади, ядроси бўлинади. Бу жараён ўзига хос бўлади. Унинг биринчи босқичи эндомиоз, кейин нормал митоз йўли билан боради ва

гаплоид наборли ядролар ҳосил бўлади. Ооцистага пўст орқали озука киради ва интенсив ўсиш содир бўлади.

Спорозоитларнинг шаклланиши даврида мембрана ичида, ҳар жойда мембрана ҳосил бўлади, ядролар, бошқа органоидлар ўша жойга бориб, мембранага ўралади. Шундай қилиб, ооцистада кўп сонли спорозоитлар ҳосил бўлади. Тўлиқ шаклланган спорозоитлар мерозоитга ўхшайди. У пелликула билан қопланган, узунчоқ бўлади. Спорозоитлари тўлиқ етилган ооцистанинг пўсти юпқа бўлади ва ёрилиб, спорозоитлар ичак деворидан пашша гемолимфасига ўтади. Гемоцел орқали пашшанинг сўлак безларига келиб тўпланadi. Пашша умуртқали ҳайвонларнинг конини сўрганда паразит уларнинг қон томирига кириб олади ва яна ривожланишини давом эттиради.

**Безгак касаллигининг тарқалиши ва унга қарши кураш чоралари.** Бу касаллик планетамизда жуда кенг тарқалган бўлиб, жаҳон Соғлиқни Сақлаш ташкилотининг (ЖССТ) тўлиқ бўлмаган маълумотига кўра, Ер шарида ҳар йили безгак билан 100 млнга яқин одам касалланади. Безгак айниқса Африка, Жанубий-Шарқий Осиё, Лотин Америкаси мамлакатларида кенг тарқалган. Махсус режа асосида олиб борилган тадбирлар туфайли Ўзбекистонда безгак 1960 йилга келиб тугатилган.

Безгак пашшалари қамишзор, ботқоқлик, жарлик, зовур, кўл ва ховуз сувларида, шолিপояларда яшаб кўпаяди. Пашша организмдаги безгак спорозоитлари 1,5-2 ойгача юқумли ҳолатда сақланиб туради. Одам организмда узок вақт яшайди ва янги пашшалар учун юқумли манба бўлиб қолади. Безгак билан зарарланган 1 та чивин 40 дан ортиқ одамни зарарлаши мумкин. Шунга кўра безгакка қарши 3 йўналишда:

**1.Безгакнинг инвазия манбаига таъсир кўрсатиш.** Бунда касал одамни даволаш лозим. Айни пайтда безгакнинг турли босқичларини даволайдиган жуда кўплаб кимёвий препаратлар ишлаб чиқилган.

**2.Анафелес пашшасига қарши курашиш.** Бунда турли воситалар ёрдамида бу пашшанинг ҳамма босқичларига қарши кураш олиб бориш зарур. Турли кимёвий препаратлардан фойдаланиш мумкин. Гомбузия балиги ҳам анафелес пашшасининг турли босқичларини еб, унинг сонини камайтиради.

**3.Аҳолини пашша чақишидан ҳимоя қилиш.** Бунда жойларда пашшахоналардан фойдаланиш, кечкурунлари баданга ҳар хил кимёвий дорилар суртиб, пашша чақишидан ҳимояланиш каби чоралар амалга оширилиши лозим.



Касал одам стационар ётиб даволанади. Ўзбекистонда безгак тугатилган дегани у яна қайта учрамайди дегани эмас. Шунинг учун анафелес пашшасига қарши профилактик ишлар доимий олиб борилиши лозим.

### **Назорат саволлари**

1. Зоологиядан олган билимларингизга асосланиб споралиларга умумий тавсиф беринг ва классификациясини айтинг.
2. Протококцидияларнинг ривожланиш циклини айтинг.
3. Аделеида туркумининг ривожланиш циклини айтиб беринг.
4. Кокцидияларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.
5. Кокцидияларнинг шизогония босқичи ва мерозоитининг тузилишини айтинг.
6. Гаметогония ва гаметаларнинг ҳосил бўлишини тушунтиринг.
7. Спорогония босқичини тушунтиринг.
8. Токсоплазманинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
9. Саркоспорийнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
10. Кокцидиоз касалликлари ва уларнинг олдини олиш чоралари ҳақида гапиринг.
11. Безгак плазмодиясининг тузилишини айтинг.
12. Безгак плазмодиясининг ривожланиш циклини тушунтиринг.
13. Безгак плазмодиясининг спороциста, спора, спорозоитларининг тузилишини айтинг.
14. Безгак касаллигининг олдини олиш ва унга қарши кураш чораларини айтинг.

### **4.5. Грегариаларнинг (Gregarinina) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Грегариаларга 500 га яқин тур хайвон киради. Уларнинг ҳаммаси бўғимоёклилар, халқали чувалчанглар, нинатанлиларнинг ичагида, органлари орасидаги бўшлиқларда ва тана бўшлигида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради.

Грегариалар ичак эпителий хужайраларининг ташқи томонидан паразитлик қилиши, яъни эктопаразитлиги улар гавдасининг йириклиги билан изоҳланади. Аммо кўпчилиги хужайра ичида паразитлик қилиши шарт бўлиб, бу давр қисқа вақт давом этади. Айрим грегариаларнинг ривожланиш циклида жинссиз кўпайиш – шизогония учрамайди, фақат гаметогония ва спорогония учрайди, холос. Аммо жуда кам турларида шизогония ҳам учрайди. Бундай ҳолат грегариаларнинг ривожланиш цикли

кокцидияларга ўхшашлигидан далолат беради. Шундай қилиб, грегариналарнинг тузилиши споралиларга ўхшаш бўлиб, паразитликка ихтисослашган.

**Классификацияси.** 1953 йилда франциялик зоолог П.Грассе грегариналарни 3 та туркумга бўлишни таклиф этди. Айни пайтда кўпчилик олимлар шу системани ёкламоқда.

**1. Архигрегариналар – Archigregarinida.** Бу туркумга примитив грегариналар киради ва улар бутун ҳаёти давомида споралиларнинг спорозоитига хос хусусиятларини саклаб қолади. Баъзи турларида шизогония ҳам учрайди. Улар асосан, полихетларнинг ичагида паразитлик қилади.

**2. Ҳақиқий грегариналар – Eugregarinida.** Бу энг катта туркум бўлиб, уларда шизогония босқичи умуман учрамайди. Асосан, бўғимоёқлиларнинг ичагида паразитлик қилади. *Gregarina*, *Monocystis* авлодларининг вакиллари кенг тарқалган.

**3. Неогрегариналар – Neogregarinida.** Буларнинг турлари кам бўлиб, уларда шизогония босқичи учрайди ва фақат хашаротларда паразитлик қилади. Шизогония буларда иккиламчи ҳодиса бўлса керак.

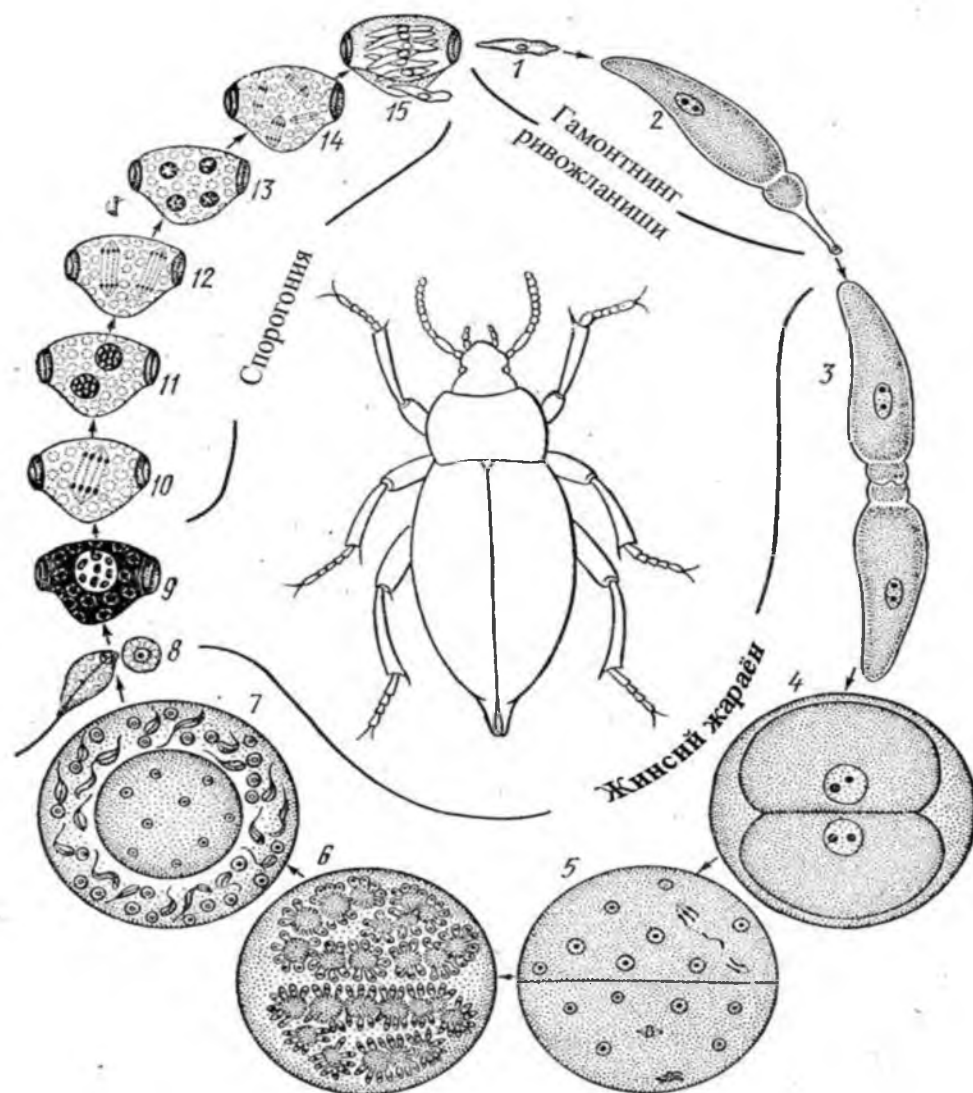
**Грегариналарнинг ривожланиш цикли.** Ҳақиқий грегариналарнинг ривожланиш цикли булар учун характерлидир (*Stylocephalis longicollis*, *Monocystis* sp). Ичида шаклланган спорозоитлари бўлган ооциста инвазиянинг бошланиши ҳисобланади (59-расм).

Хўжайин ооцистани ютганда спорозоит ооцистадан чиқиб хўжайин ичак деворига, кўпчилик ҳолатларда хўжайра ичида паразитлик қилади. Аммо хўжайра ичида паразитлик қилиш даври қисқа вақт давом этади ва паразит тезда ичак бўшлиғига чиқиб паразитлик қилишга ўтади. Тана бўшлиғи ёки органлар бўшлиғида паразитлик қиладиган турлари эса доимий яшайдиган жойига миграция қилади. Кейин спорозоитлар гамонтга айланади. Грегариналарнинг спорозоитдан кейинги босқичи гамонт дейилади. Гамонтларнинг интенсив кўпайувчи ва озикланувчи босқичи трофозоит ҳам дейилади. Кейин иккита грегарина бир-бири билан каттик бирлашади. Шу ҳолатда улар ҳаракатланади, озикланади, катталашади. Бу ҳодиса жинсий кўпайишнинг бошланиши бўлиб, сизигий деб аталади. Кейин ҳар иккала индивид овал шаклга келади, иккаласи битта пўстга ўралади, аммо индивидуал хусусиятларини йўқотмайди. Бу босқич гаметоциста дейилади. Гаметоцистанинг ичида гаметалар шаклланади.

*Stylocephalus longicollis* кўнгиз организмда ривожланади. Ҳар бир индивиднинг ядролари бир вақтнинг ўзида бир неча марта бўлиниб кўпаяди.

Ҳосил бўлган қиз ядроларнинг атрофини цитоплазма ўраб олади. Булар гаметаларга айланади ва гаметоцистандан ажралиб чиқади. Шундан кейин кўплаб қолдиқ танача ҳосил бўлади. Гаметалар ўзаро қўшилади ва зигота ҳосил бўлади. Зигота қалин пўст билан ўралиб ооцистага айланади.

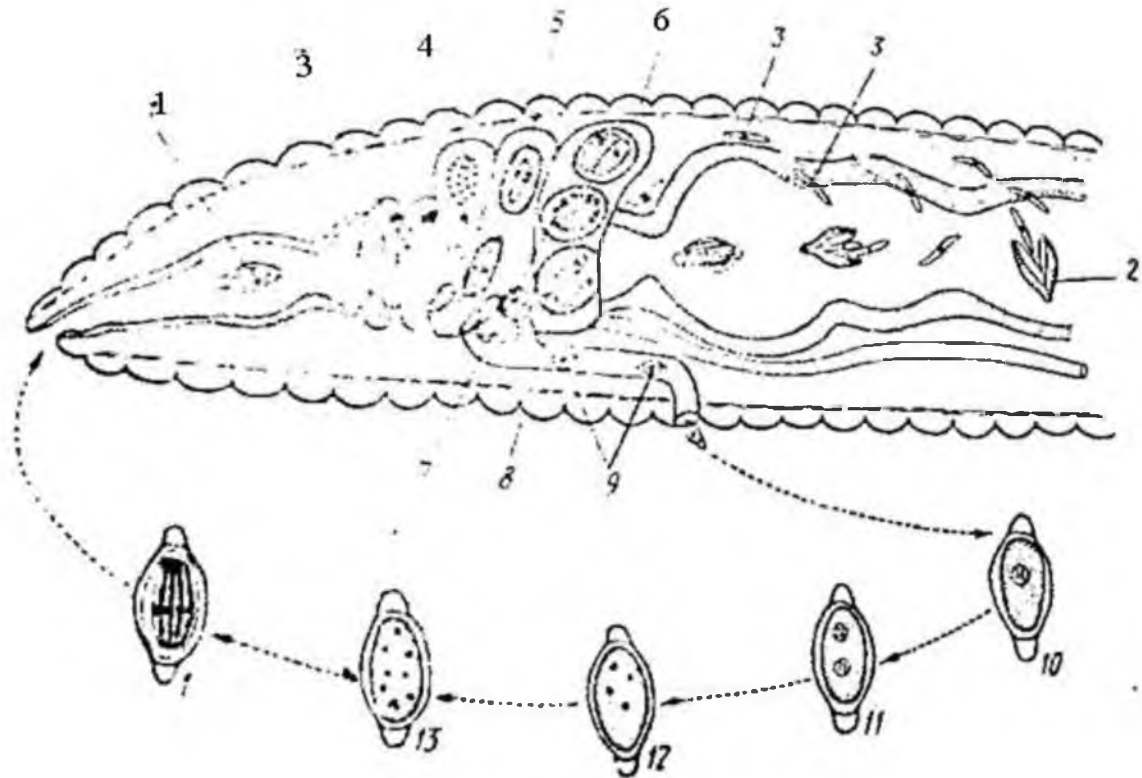
Ташқи муҳитга гаметоциста чиқади. Бу жараён гамонтлар ҳосил бўлганда ёки ооциста ҳолида ҳам содир бўлиши мумкин. Ооцистада спорогоний-спорозоитларнинг ҳосил бўлиши содир бўлади. Спора қатлами грегарионаларда ҳосил бўлмайди.



59-расм. Кўнғиз ичагида паразитлик қиладиган *Stylocephalus longicollis*нинг ривожланиш цикли. 1 – спорозоит; 2 – гамонт; 3 – сизигий; 4 – гаметоциста; 5 – гамонтда ядронинг бўлиниши; 6 – гамета ҳосил бўлиши; 7 – циста ичидаги эркин гамета; 8 – копуляция; 9 – ооциста ҳосил бўлиши; 10-15 – спорогония босқичлари (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Гаметоциста пўсти ёрилиб ооцисталар ташқи муҳитга сочилади. Баъзан ооцисталарнинг гаметоцистадан чиқиши хўжайин организмда содир бўлади. Бу ҳодиса ичакдан бошқа жойда (ички органларда) паразитлик қиладиган турларда содир бўлади.

*Monocystis* авлодининг вакиллари ёмғир чувалчангининг уруғ халтасида паразитлик қилади. Уларнинг баъзи ооцисталари ёмғир чувалчангининг уруғ йўли орқали ташқарига чиқади (60-расм).



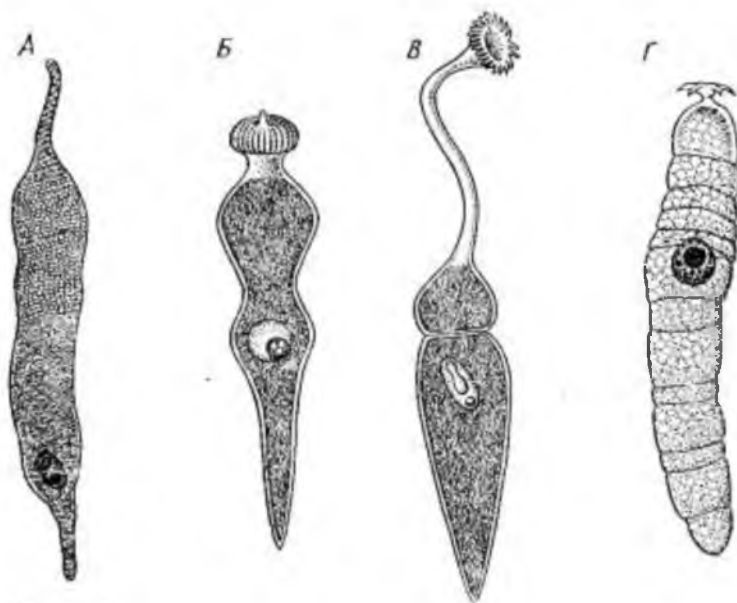
**60-расм. Ёмғир чувалчангининг уруғ халтасида паразитлик қиладиган *Monocystis* sp.нинг ривожланиш цикли.**

1 – етилган ооциста; 2 – ооцистадан спорозоитнинг чиқиши; 3 – спорозоит миграцияси; 4 – спорозоитнинг ёмғир чувалчангининг жинсий хужайралари тўпламига кириши; 5 – тўпланган жинсий хужайралар ичидаги ёш гамонт; 6 – гаметоциста; 7 – гамета ҳосил бўлиши; 8 – гаметоциста ва ооциста; 9 – хўжайин жинсий канали орқали ташқарига чиқаётган ооциста; 10-13 – спорогониянинг ташқи муҳитда ўтиши (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Кўпчилик архигрегариаларнинг ривожланиш цикли ҳам худди шундай йўл билан содир бўлади. Фақат баъзан тубан вакилларида шизогония босқичи ҳам учрайди. Бундай ҳолатда спорозоитлар ичак деворига кириши билан жинссиз кўпайишга киришади. Натижада кўплаб мерозоитлар ҳосил бўлади. Бу мерозоитлар гамонтлар ҳосил бўлишига асос солади. Уларнинг бирлашиши сизигий дейилиб, бу жараён жинсий кўпайишнинг бошланиши ҳисобланади.

Неогрегарианалар туркуми вакиллари бошқача йўл билан ривожланади. Буларда шизогония жараёни иккиламчи ходиса бўлса керак. Бу грегарианларнинг спорозонти гамонтга эмас, балки шизонтга, яъни мерозоитга айланади. Мерозоитлар ҳар хил ривожланади. Баъзиларидан яна мерозоитлар ҳосил бўлса, баъзиларидан гамонтлар ҳосил бўлиб, жинсий кўпайишга ўтади.

**Грегарианалар ривожланиш циклида ҳар хил босқичларининг морфологияси ва биологияси. Гамонтлар.** Ооцистадан озод бўлган спорозоитлар хўжайин ичагида гамонтга айланади. Бу жараён улар организмида чуқур ўзгаришлар содир бўлиши билан амалга ошади, яъни баъзи органоидлар йўқолиб, уларнинг ўрнига янгилари ҳосил бўлади. Кўпчилик грегарианалар ўз ривожланиши жараёнида хужайра ичида паразитлик қилиш босқичини босиб ўтади. Бунда спорозоит ичак эпителийсига кириб юмалоқлашади ва ўсади, катталашиб зарарланган хужайранинг кўп қисмини эгаллайди. Кейинчалик паразитнинг (гамонтнинг) бир қисми хужайрадан ичак бўшлиғига чиқиб туради. Гамонт олдинги қисми билан хужайрага ёпишиб туради. Кейин гамонт яна ўсиб, шу турга ўхшаш шаклни ҳосил қилади (61-расм).



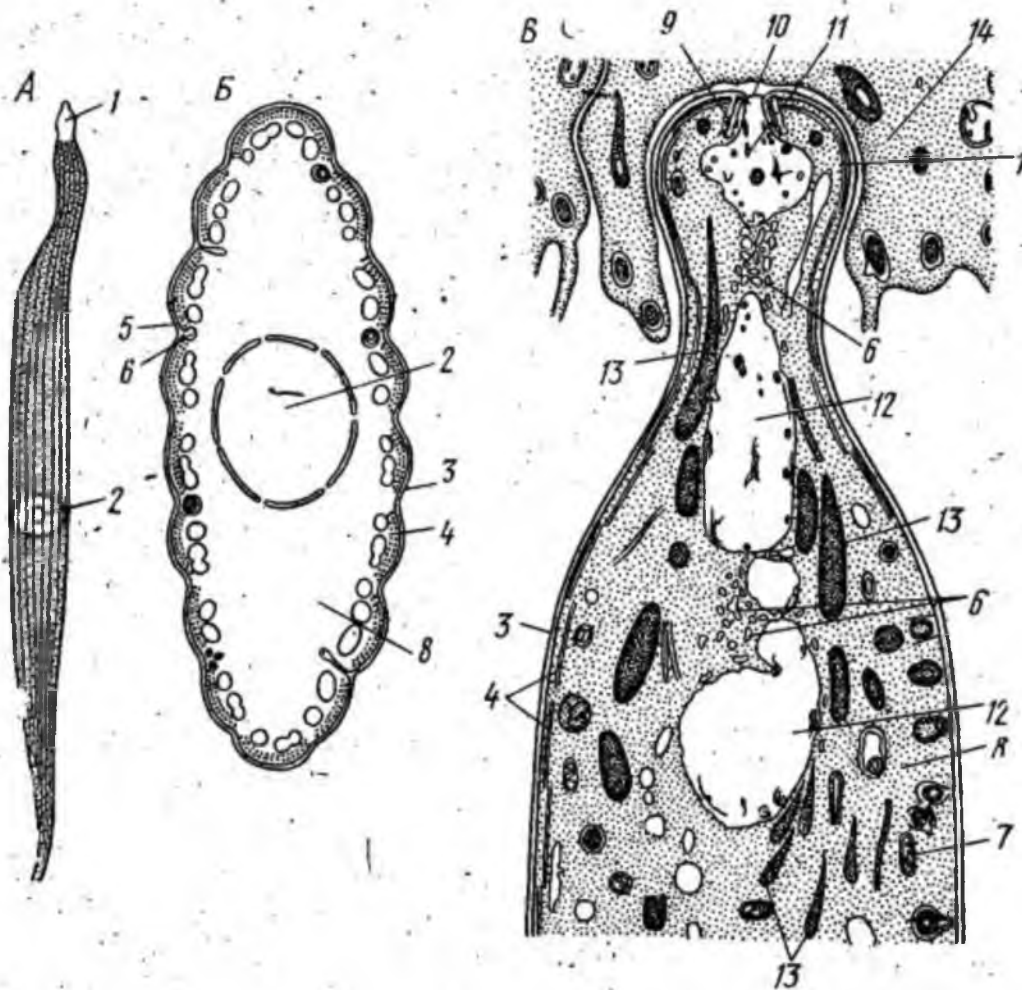
**61-расм. Ҳар хил гамонтлар.**

**А – *Monocystis proteiformis* гамонти; Б – *Schneideria mucronata* гамонти;  
В – *Menospora polyacantha* гамонти; Г – *Taeniocystis mira* гамонти  
(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Хужайра ичида паразитлик қилиш даврида баъзан чўзилиб йириклашади. Баъзи турларида (*Lankesteria*) гамонт жинсий жараёнгача хужайра ичида паразитлик қилади. Улар хужайрадан чиқиши билан сизигий

ҳосил қилади. Баъзан бунинг тескариси бўлиши ҳам мумкин. Бунда спорозоит олдинги қисми билан ҳужайрага ёпишади.

Етилган гамонтларнинг тузилиши ҳар хил бўлади. Архигрегарионалар полихетлар ичагида бутун ривожланиши давомида спорозоитга ўхшаш белгиларини сақлаб қолади, аммо йирик (300-400 мкм) бўлади. Етилган гамонтлар узун чувалчангсимон бўлиб, бош қисми гавдадан ажралиб туради. Бош қисми орқали паразит ичакка ёпишади ва уни мукрон (мисрон) дейилади (62-расм).



**62-расм. Гамонтнинг тузилиши.**

**1 – мукрон; 2 – ядро; 3 – пелликула; 4 – микронайчалар; 5 – микропора;  
6 – пиноцитоз вакуолалар; 7 – митохондрийлар; 8 – эндоплазма;  
9 – коноидлар; 10 – преконоидал ҳалқа; 12 – ҳазм вакуоласи;  
13 – роптрий; 14 – ичакнинг эпителий ҳужайралари (Т.А.Гинецинская,  
А.А.Добровольский, 1978)**

Паразитнинг бутун гавдаси бўйлаб ипсимон толали чуқурчалар ўтади. Яхши ривожланган пелликула 3 та мембранадан иборат бўлиб, унинг тагида кўплаб микронайчалар жойлашган. Бу микронайчалар паразитнинг ҳаракатини таъминласа керак. Чунки етилган гамонтлар фаол ҳаракатланади. Мукроннинг олдинги қисмида яхши ривожланган коноид ва 2-3 та

преконоидал халқалар бўлиб, улар споралиларнинг шунга ўхшаш тузилмаларининг аналоглари бўлса керак. Кўплаб роптрийлар ҳам шу томонга йўналган бўлади.

Примитив грегариналарда коноид цитостома вазифасини бажаради. У ёрдамида озуқа чайналади. Коноиднинг ичидан канал ўтиб, унинг охирида ҳазм вакуоласи ҳосил бўлади. Гавдасининг олдинги қисмида 2-3 таначада шундай вакуолалар жойлашади. Ҳазм вакуоласининг деворида кўплаб пиноцитоз халтачалари жойлашган.

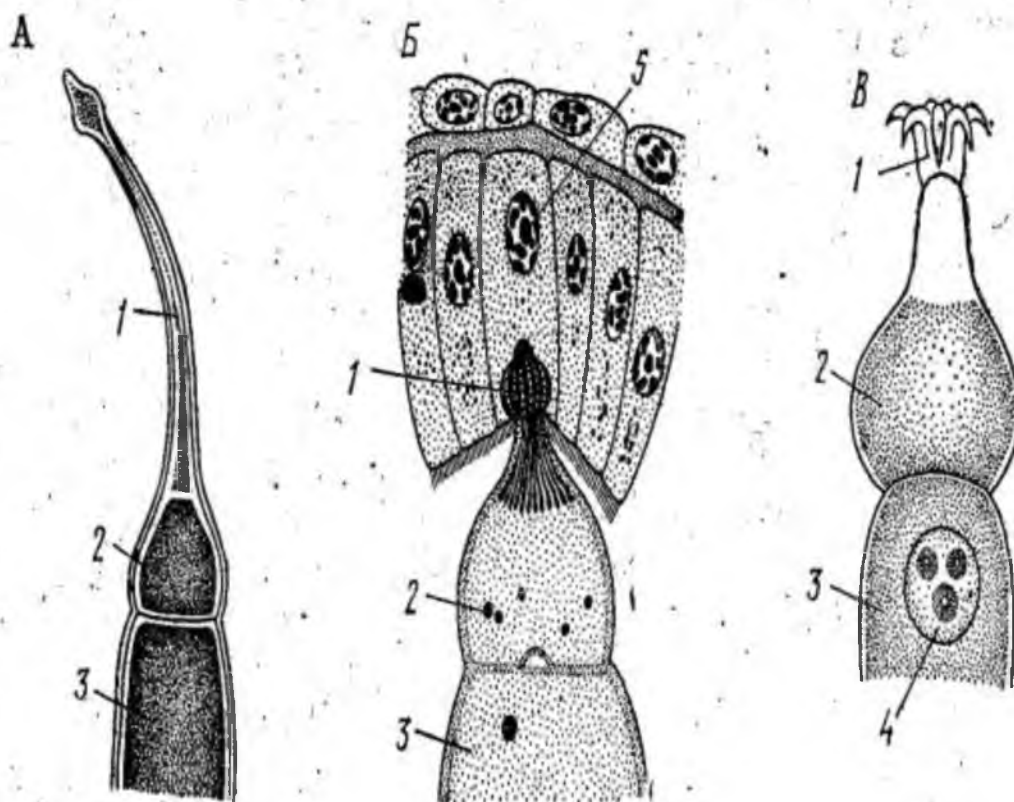
Роптрий ичакнинг эпителий ҳужайраларини эритишда ва ҳужайра ичидаги ҳазм жараёнида қатнашса керак. Чунки роптрийда кўплаб фосфатаза ферменти топилган бўлиб, унинг ўзи эса ҳазм вакуоласи билан боғланган. Архигрегариналарнинг овқат ҳазм қилишида кўплаб микропоралар ҳам қатнашади. Гавданинг марказида халтасимон ядро, цитоплазмада кўплаб митохондрийлар жойлашган. Гольжи аппаратининг ҳам сони кўп бўлади, донали эндоплазматик тўр ҳам ривожланган. Эндоплазма захира озик моддалардан парагликоген билан тўлган бўлади. Парагликоген кимёвий таркибига кўра полисахарид-амилопектин бўлиб, споралиларга хос захира модда ҳисобланади.

Eugregarinida гамонтлари турли-туман тузилган. Бу туркумнинг примитив вакиллари архигрегариналарга ўхшайди. Уларнинг гавдаси бўғимларга бўлинган, олдинги қисмида мукрон жойлашган. Лекин мукроннинг тузилиши ўзгарган. Коноид, баъзан роптрий ҳам йўқолади. Лекин преконоидал халта ва мукронал вакуола сақланиб қолади. Бу вакуола архигрегариналарнинг ҳазм вакуоласига ўхшаса керак.

Преконоидал халқа атрофи пелликула билан қопланмаган, балки оддий мембрана билан қопланган. Мукронал вакуола ана шунга келиб тақалади. Бу мукронал вакуола ҳар хил каналлар ёрдамида бошқа вакуолалар билан ҳам бирлашади. Мукроннинг ташқи пўстидан инфузорияларнинг мионемаларига ўхшаш ингичка фибриллар ана шу вакуолаларга келади.

Гамонтларнинг ҳужайра ичида ривожланадиган турларида мукрон трофик ва овқат сўриб олиш вазифаларини бажаради. Ичакда паразитлик қиладиганларида эса мукрон ичак ҳужайраларига ёпишиб туриш вазифасини бажаради. Мукроннинг юмалоқ ва эластик пўсти сўриш органи вазифасини бажаради, трофик функцияси ҳам сақланиб қолса керак. Ундаги цитоплазмада вакуолалар ҳосил бўлади, типик ҳужайравий органоидлар йўқолиб, майда вакуолалар ҳосил бўлади. Бу ўзгаришлар махсус энзимлар таъсирида пайдо бўлади. Кўпчилик грегариналарда мукрон йўқолган бўлиб, гавдаси куйидаги 2 ёки 3 та бўлимга бўлинган (63-расм).

1. Гавдасининг олдинги қисми эпимерит деб аталади ва у ёрдамида паразит хўжайин хужайрасига ёпишиб яшайди. Мукрон эпимеритдан фарк қилиб, грегарина гавдасидан ажралиб туради ва ҳеч қандай вакуола ҳосил қилмайди. Эпимерит хужайрага кириб туради. Эпимеритнинг шакли ҳам ҳар хил бўлади. Жумладан, шарсимон, хартумсимон, тишли бўлиши мумкин. Ёш грегарионаларда эпимерит овқатланишга фаол ёрдам беради. Чунки унинг цитоплазмасида кўплаб рибосома, гольжи аппарати, мураккаб вакуолалар бўлади. Эпимеритнинг овқатни қабул қилиш механизми тўлиқ ўрганилмаган. Баъзи грегарионаларда эпимерит узоқ вақт сақланади, баъзиларида эса ичакка тушиши билан эпимерит умуман йўқолади.



**63-расм. Ҳар хил грегарионалар гавдасининг тузилиши.**

**А – *Stylocephalus longicollis*; Б – *Puxinoides balani*; В – *Corycella armata*.**

**1 – эпимерит; 2 – протомерит; 3 – дейтомерит; 4 – ядро; 5 – ичак эпителий хужайраси (В.А.Догель,1981)**

2. Протомерит – ўрта қисм бўлиб, жуда кичик, кейинги қисмдан септа орқали ажралиб туради.

3. Дейтомерит – кейинги қисм бўлиб, баъзи грегарионаларда у бир неча бўғимлар ҳосил қилади.

*Eugregarinida* туркумининг ҳамма вакилларида пелликула ва эктоплазма ҳосил бўлган. Кўпчилик ҳақиқий грегарионаларда пелликуладан бутун гавдада ҳар хил тароксимон ўсимталар ҳосил бўлади. Ана шу тароклар



баъзан эктоплазмадан ажралиб базал мембранани ҳосил қилади. Тароқлар ўртасида кўплаб микропоралар жойлашган.

Баъзи турларининг эктоплазмасидан ҳар хил узунликдаги фибриллар ўсиб чиқади. Бу асосан ичакда ва унинг бўшлиқларида паразитлик қиладиган турларида пайдо бўлади. Eugregarinida туркуми вакиллариининг гавда копламидаги бу хусусиятлар уларнинг овқатланиши ва ҳаракатланишига ёрдам беради. Эпимерит йўқолгандан кейин овқат микропоралар орқали ичкарига кирса керак. Грегарианалар гавдасини эгмасдан, букмасдан ичакда ўрмалаб ҳаракатланади. Замонавий микроскоплар ёрдамида аниқланишича, грегарианаларнинг ҳаракатланишида пелликуляр тароқлар муҳим аҳамиятга эга.

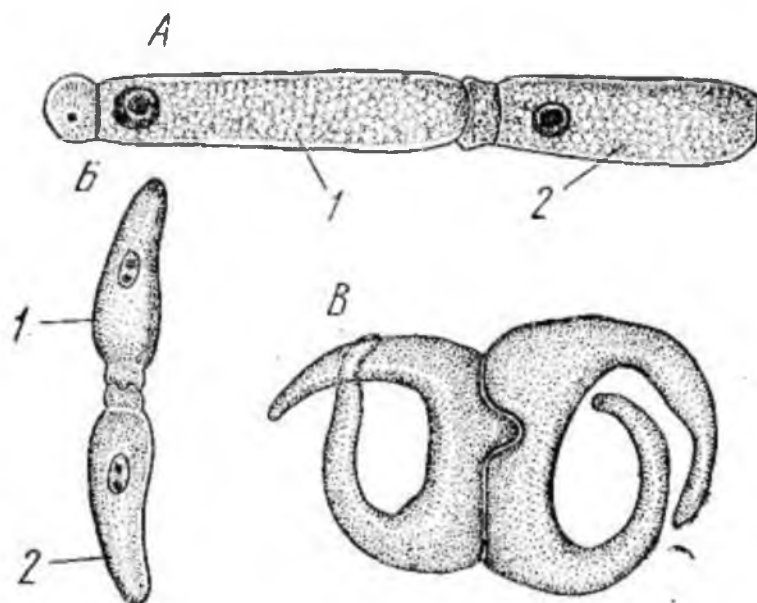
Экто-ва эндоплазмалар чегарасида кўплаб ҳар хил вакуола ва кўшилмалар бор. Кўшилмалардан, асосан, парагликоген доначалари кўплаб учрайди. Етилган гамонтларда улар кўп бўлиб, бутун эндоплазмани эгаллаган бўлади. Эндоплазмада гольжи аппарати, эндоплазматик тўр, митохондриий ва бошқа органоидлар ҳам жойлашган. Йирик ядро доимо гавданинг охириги бўлимида жойлашади.

Neogregarinida туркумининг вакилларида гавда бўлимларга бўлинмаган бўлади. Улар сизигий ҳосил бўлгунча споралиларга хос белгиларни саклаб туради. Гамонтнинг олдинги қисмида коноид, роптрий, мукронал вакуола, преконоидал халқа ва бошқалар жойлашган.

**Жинсий жараён. 1. Сизигий.** Гамонтларнинг бирлашиб сизигий ҳосил қилиши улар жинсий жараёнининг бошланиши ҳисобланади. Сизигий шакллари ҳам турлича бўлади. Битта индивид гавдасининг олдинги қисми (эпимерити) билан иккинчи индивиднинг орқа қисми (дейтомерити)га ёпишади. Олдинги грегариана примит, орқа грегариана сателлит дейилади. Сизигий ҳосил қилувчи индивидлар кўпинча олдинги қисми билан бир-бирига ёпишади (64-расм). Масалан, Eugregarinida, Neogregarinida туркумлари вакилларида шундай бўлади. Баъзилари эса орқа қисми билан (Archigregarinida), баъзилари гавдасининг ўрта қисми билан бир-бирига ёпишади (*Stylocephalus longicollis*).

Сизигийнинг давом этиши ҳам ҳар хил турларида турлича бўлади. Жумладан, хужайра ичида паразитлик қиладиган грегарианалар хужайрадан чиққандан кейин сизигий содир бўлади. Натижада қисқа вақтда гаметоциста ҳосил бўлади. Ичак бўшлигида паразитлик қиладиган турларида сизигий вояга етмасдан содир бўлади ва сизигийдан кейин ҳам уларнинг ўсиши ва ривожланиши узок вақт давом этади.

Иккита индивиднинг бир-бирига маҳкам ёпишиши улар гавдасининг юзасида баъзи ўзгаришлар пайдо бўлишига олиб келади. Кўпроқ сателлитда ўзгариш бўлади. Протомеритнинг базал мембранасида баъзи сўргичга ўхшаш ўсимталар пайдо бўлади. Ана шу сўргичлар примитнинг тароқларига маҳкам ёпишади. Сизигийда бирлашган ёш индивидлар пелликуласи бир-бирига қўшилиб кетади. Базал мембрана ва эктоплазма бу жараёнда иштирок этмайди. Баъзи турларида ўзаро ёпишган жойидан цитоплазматик йўлакчалар ҳосил бўлади. Ана шу йўлакчалар орқали эндоплазматик тўр каналлари ўтади. Бу ўз навбатида кўплаб физиологик жараёнлар билан боғлиқдир.



64-расм. Грегариналарда сизигий жараёни.

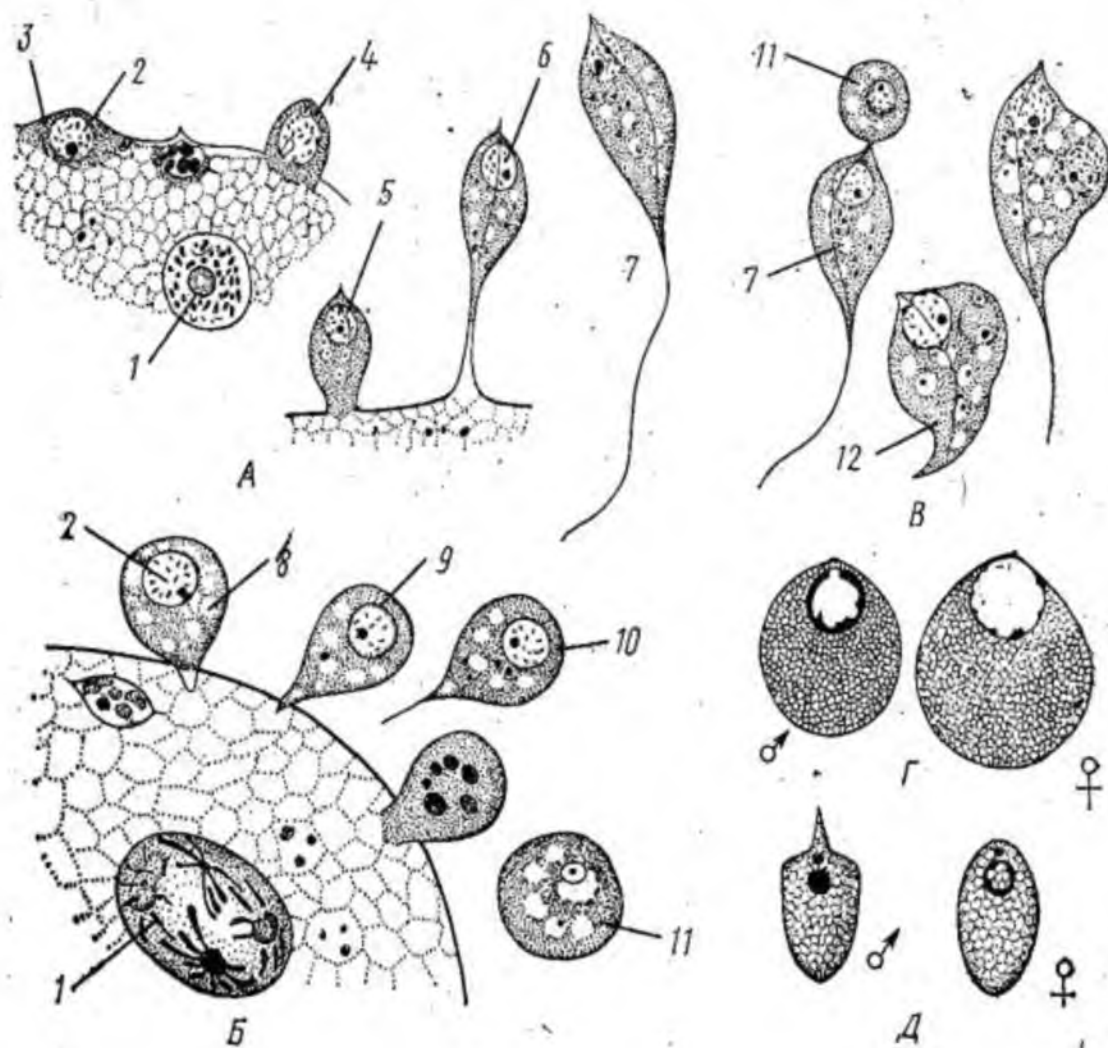
А – *Gregarina* sp.; Б – *Stylocephalus longicollis*; В – *Selenidium sabellariae*.  
1 – примит; 2 – сателлит (В.Ф.Натали, 1975)

**2. Гаметоцисталар ҳосил бўлиши.** Сизигийда бирлашган индивидлар юмалоқлашади, яъни 2 та индивид 1 та шарга ўхшаш шаклга келади ва ҳар бири яримшар шаклини олади. Гавдаси прото ва дейтомерит бўлимларга бўлинган турларда бу бўлимлар ўртасидаги септа йўқолади. Сизигийнинг устки қавати махсус пўст билан қопланади. Бу пўст бир неча қаватдан иборат бўлиб, мураккаб тузилишга эга бўлади ва энг устки қавати шилимшиқ моддадан иборат бўлади.

Гаметогенез ҳамма вақт гамонт ядросининг митоз бўлинишидан бошланади (65-расм).

Кўпчилик ҳолатларда бу жараён кўп марта такрорланади ва шунга кўра киз ядролар сони ҳам кўп бўлиши мумкин. Ана шу ядроларнинг шаклланиши соматик ва генератив ядролар ҳосил бўлишига олиб келади.

Соматик ядролар кам бўлиб, катта ва кейинчалик қолдиқ тана сифатида сақланиб қолади. Генератив ядролар эса кичик, кўп ва улар гамета ядроларини ҳосил қилади. Унинг атрофи цитоплазма билан ўралган бўлади. Кейинчалик булар гамонтдан куртакланиб ажралади. Шундай қилиб, гаметалар шаклланаши яқунланади (66-расм). Фойдаланилмаган цитоплазма ва ундаги соматик ядро бирламчи қолдиқ таначани ҳосил қилади.



65-расм. Грегариалар гаметасининг тузилиши.

А – *Stylocephalus longicollis*да эркаклик гаметаларининг ҳосил бўлиши;  
 Б – *Stylocephalus longicollis*да урғочилик гаметаларининг ҳосил бўлиши;

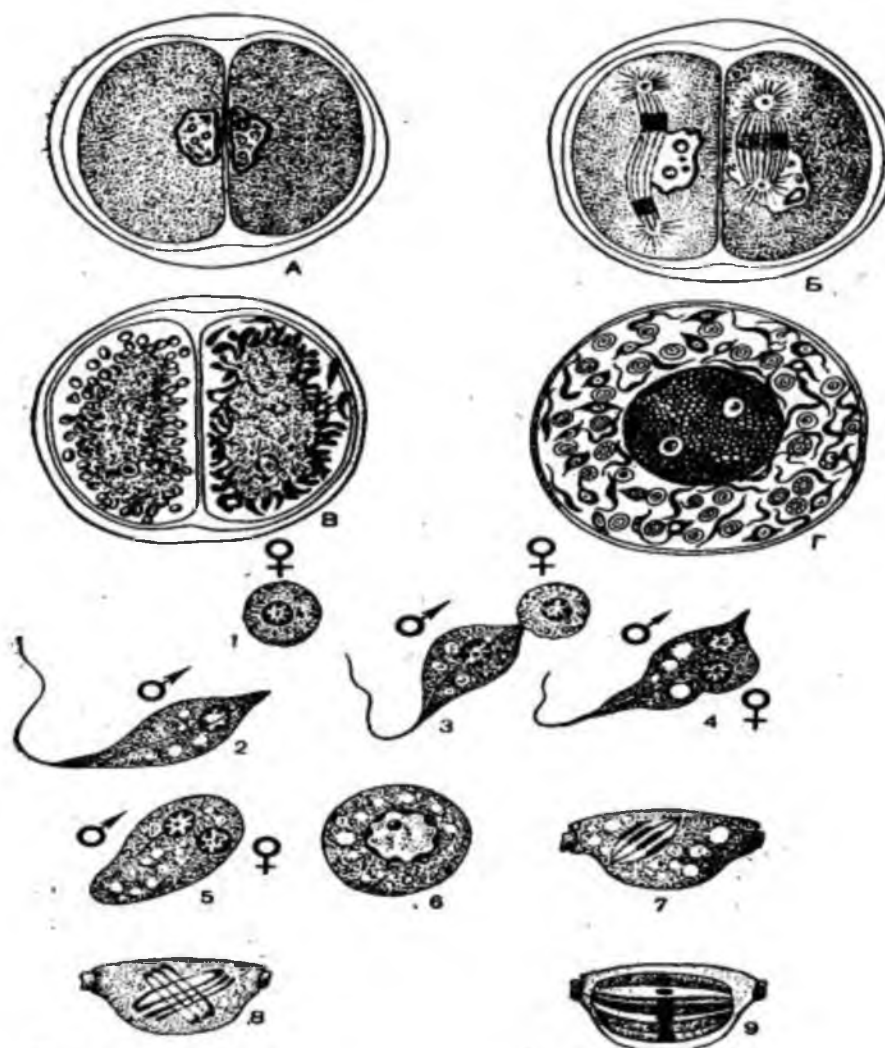
В – *Stylocephalus longicollis*да анизогам копуляция; Г – *Monocystis* sp.  
 гаметалари; Д – *Gonospora testiculi*. гаметалари.

1 – соматик ядро; 2 – генератив ядро; 3-6 – эркаклик гаметаларининг  
 ҳосил бўлиш босқичлари; 7 – етилган эркаклик гаметалари; 8-10 –  
 урғочилик гаметаларининг ҳосил бўлиш босқичлари; 11 – етилган  
 урғочилик гаметалари; 12 – зиготалари

(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Гаметоцистадаги гаметалар кўп бўлади. Фақат Neogregarinida туркумининг *Ophryocystis*, *Mattesia* ва бошқа авлодларида гаметалар сони иккиламчи камаяди ва бир индивиддан 1-2 та гамета ривожланади. Бу улар ривожланишида шизогония содир бўлиши билан изоҳланади.

Грегарианалар жинсий жараёнининг муҳим характерли белгиси, сизигийда иштирок этадиган ҳар бир индивиддан турли сонда гаметалар ҳосил бўлишидир. Чунки грегарианаларда жинсий жараён ёпиқ, яъни кам сондаги гаметоцисталар ўртасида содир бўлади ва ҳамма гаметалар кўшилиш имкониятига эгадир.



66-расм. Грегарианаларнинг жинсий кўпайиши.

А – цистага ўралган иккита грегарина; Б – улар ядроси бўлишининг бошланиши; В – ҳар хил гаметалар ҳосил бўлиши;

Г – макро- ва микрогаметалар копуляцияси; 1 – макрогамета;

2 – микрогамета; 3-4 – гаметаларнинг анизогам копуляцияси;

5-6 – зигота ҳосил бўлиши; 7-9 – спорозойтли спора ҳосил бўлиши

(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Грегарионалар копуляцияси изогамия ва анизогамия тарзида содир бўлиши мумкин. Гаметалар копуляцияси (қўшилиши) натижасида зигота ҳосил бўлади ва тезда қалин пўстга ўралиб ооцистага айланади. Грегарионаларнинг ооцистаси турли-туман бўлиб, юмалоқ, овал шаклда, битта, баъзан иккита тешиги (огизчаси) бўлиб, унинг ёпиб турадиган қапқоғи ҳам бор. Ана шу огизчалар орқали спорозоитлар ҳайвон ичагига чиқади. Баъзи грегарионалар ооцистасининг битта учида 1 та ёки 2 та ингичка ипсимон филаменти бўлади.

Ооцистанинг ичида спорозоитларнинг ҳосил бўлиши бошланади. Ҳамма споралилар каби грегарионаларда ҳам зигота ядросининг биринчи бўлиниши мейоз йўли билан боради ва 8 та гаплоид хромосомали қиз ядро ҳосил бўлади. Уларнинг атрофини цитоплазма ўраб спорозоит ҳосил бўлади. Грегарионаларда ичида спорозоити бўлган спора босқичи бўлмадлиги билан кокцидиялардан фарқ қилади. Грегарионаларнинг кўпчилигида ооциста 8 та спорозоитли бўлади. Аммо баъзи турларида 1 та ооцистада 4 та спорозоит (*Selenidium*), баъзиларида ўнлаб спорозоитлар (*Meroselepidium*) бўлади.

Грегарионаларда спорогония жараёни ташқи муҳитда ўтади, одатда ташқи муҳитга ооциста билан тўлган гаметоцисталар чиқади. Ооцистанинг гаметоцистадан ажралиши спорозоитларнинг шаклланишидан кейин содир бўлади ва бу жараён бир неча йўллар билан амалга ошади. Бунда гаметоцистадаги қолдиқ танача катта аҳамиятга эга. Ташқи муҳитда намликнинг ортиши туфайли қолдиқ танача шишади ва ҳажми катталашади. Натижада гаметоциста ичида босим ортиб кетади ва унинг деворлари ёрилиб етилган ооцисталар атрофга сочилади.

Кўпчилик турларида (*Gregarina*) қолдиқ таначадан кўшимча қатлам ҳосил бўлади ва у гаметоциста деворига ёпишади. Ундан учи берк бўлган найчалар-спородукт ҳосил бўлади. Кўшимча пўст шишиши ёки уни қисқариши натижасида гаметоцистанинг ичидаги босим ортиб кетади. Ана шу босим таъсирида ооцисталар спородукт найларидан ташқарига чиқиб кетади.

**Спорозоитлар.** Грегарионалар спорозоитларининг тузилиши споралилар бошқа вакиллариининг спорозоитларига ўхшайди. Ташқи томондан улар пелликула билан қопланган. Олдинги қисмида коноид, преконоидал халқа, роптрий бор. Ён томонларида микропора тешиклари жойлашган. Споралиларнинг бошқа вакилларидан фарқи шундаки, буларнинг баъзиларида мукронал вакуола бўлиб, унинг йўли коноид ичидан ўтади. Унинг функцияси ҳозирча аниқ эмас. Кўпчилик грегарионаларда

спорозоит гамонтга айланади, фақат жуда оз турларида спорозоитлардан шизонт ҳосил бўлади.

**Шизогония ва мерозоитлар.** Neogregarinida туркуми вакилларида облигат шизогония учрайди, Archigregarinida туркумининг айрим турларида жинсий кўпайиш ҳам учрайди.

Грегарианаларнинг шизонтлари хужайра ичида ёки хужайра ташқарисида, яъни ичак бўшлигида ва мальпиги найларида жойлашиши мумкин. Уларнинг шакли ва катталиги ҳар хил бўлади. Неогрегарианаларнинг шизонтлари тузилишига кўра, споралиларнинг шизоитларига ўхшайди, аммо баъзи белгилари фақат грегарианаларга хос бўлади. Шундай белгилардан бири мукрон бўлиб, у Eugregarinidанинг примитив мукронига ўхшайди. Мукронал вакуола ингичка фибрилга эга бўлади.

Шизонтларнинг овқатланиши гавда деворида жойлашган кўплаб микропоралар орқали амалга ошади. Мерозоитлар шизогония йўли билан ҳосил бўлади. Мерозоитларнинг ўзининг эса олдинги қисмида мукронал халқаси бўлади. Мерозоитларнинг бундан кейинги ривожланиши 2 хил бўлади:

1. Мерозоитларнинг бир гуруҳи жинссиз кўпайиб яна мерозоитларни ҳосил қилади.

2. Мерозоитларнинг иккинчи гуруҳи гамонтларга айланади.

**Грегарианаларнинг хўжайинлари билан муносабати.** Грегарианалар умуртқасиз хайвонларнинг кенг тарқалган паразитлари бўлишига карамай, паразит билан хўжайин ўртасидаги муносабатлар ҳозирча тўлиқ ўрганилмаган. Кўпчилик олимлар грегарианаларни комменсаллар деб ҳисоблайдилар (комменсализм 2 турга кирадиган 2 та индивиднинг биргаликда яшаб, бири иккинчисидан унга зарар етказмасдан фойда кўриши). Бунда грегариана хўжайинга патологик зарар етказмайди, деб ҳисоблайдилар. Жумладан, бу олимлар чигиртка грегариана билан интенсив зарарланса ҳам нормал ривожланишини мисол қилиб кўрсатадилар.

Баъзи олимлар грегариана билан хўжайини ўртасидаги муносабатни мутуализм деб баҳолайдилар (мутуализм икки турга кирадиган 2 та индивид бирга яшаб, ҳар иккаласи ҳам маълум даражада бир-биридан фойда кўриши). Америкалик олима Р.Самнер грегарианалар билан зарарланган қўнғиз нормал ўсишини ва умрининг узайишини кузатган. Унинг фикрича, қўнғиз грегариана ишлаб чиқарган фермент ва витаминларни истеъмол қилади. Бу гипотеза бошқа паразитологлар томонидан ҳам тасдиқланди.

Аммо Самнер маълумотлари хато бўлиб чиқди. Аниқланишича, грегарианалар маълум даврларда хўжайин учун зарарли таъсир этар экан.

Аниқ усуллар орқали қўйилган тажрибаларда маълум шароитлар ўзгариши кўнгиз личинкасининг ўлимига олиб келган.

Шундай қилиб, грегарианаларни ихтисослашган ва энг қадимги паразитлар қаторига киритиш мумкин. Уларнинг хўжайин билан алоқаси биргаликдаги узок эволюция жараёнида ташқи антогонистик белгиларининг билинмаслигига олиб келган. Аммо хўжайиндаги ҳар қандай физиологик ўзгаришлар (оч қолиш, ташқи ҳароратнинг ўзгариши ва бошқалар) бу муносабатларнинг ўзгаришига олиб келиши мумкин.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб грегарианаларга умумий таъриф беринг.
2. Грегарианаларнинг ривожланиш циклини айтинг.
3. Грегарианалар қандай усуллар билан кўпаяди?
4. Гамонтлар қандай ҳосил бўлади ва тузилишини айтиб беринг.
5. Грегарианаларнинг жинсий кўпайишини айтиб беринг.
6. Грегарианаларнинг спорозоити қандай ҳосил бўлади?
7. Грегарианаларда шизогония ва мерозоитлар қандай ҳосил бўлади?
8. Грегарианаларнинг хўжайинлари билан муносабати ҳақида гапиринг.

### **4.5. Пир оплазмидаларнинг (Piroplasmida) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Пироплазмидлар ўзига хос содда ҳайвонлар бўлиб, уларнинг систематикадаги ўрни ва бошқа содда ҳайвонлар билан филогенетик алоқаси ҳозирча тўлиқ ўрганилган эмас.

Пироплазмидларнинг ҳаммаси хўжайира ичида паразитлик қилади. Уларнинг ривожланиши хўжайин алмаштириш билан ўтади. Умуртқали ҳайвонларнинг қони ва ретикулоэндотелиал системасида паразитлик қилади. Ташувчилари иксод ва аргаз каналлари бўлиб, уларнинг ички органларида паразитлик қилади. Пироплазмидлар фақат жинссиз кўпайса керак. Уларнинг ҳаётида жинсий кўпайишни тасдиқловчи аниқ маълумотлар ҳозирча йўқ.

Пироплазмидлар биринчи марта 1888 йилда В.Бабес томонидан иситмаси кўтарилган қорамол қонидан топилган. 1893 йилда америкалик олимлар Т.Смит ва Ф.Кильборн қорамолларда техас иситмаси касаллигини топдилар ва бу касалликни табиатда айланишининг ва унинг паразит иксод канаси орқали бир ҳайвондан бошқасига ўтишини аниқладилар. 1893 йилда К.Старкович аниқлашича, Бабес аниқлаган қон паразити ва техас иситмаси

касаллиги бир хилдир. У бу паразитларни Бабес шарафига Babesia авлоди деб атади. Кейинчалик бу авлод Babesiidae оиласи даражасига кўтарилди.

Пироплазмидларнинг эритроцитларда паразитлик қилиши уларнинг споралиларга яқинлигини кўрсатади, баъзи олимлар улар ҳаётида хивчинли босқич борлиги учун хивчинлилар синфига киритадилар, амёбасимон шакли ва ҳаракати илдизоёқлиларга киритишга асос бўлади.

Пироплазмидларнинг систематикадаги ўрнини белгилашда уларда жинсий кўпайиш бор деган фикрга кўпроқ асосланилди. Е.Деннис деган олимнинг фикрича, пироплазмидлар жинсий кўпаяди, баъзи босқичларида хивчини бор. Шунга асосланиб, уларни споралиларга киритди ва хивчинлилар билан споралиларнинг оралиқ формаси деб атади. Аммо кўплаб олимлар бабезиялар ҳаёт циклида жинсий жараён борлигини аниқлай олмадилар. Ҳозир кўплаб зоологлар бабезиидларда жинсий жараён йўқ деб ҳисобламоқдалар.

Theileriidae оиласи вакиллари биринчи марта 1897 йилда немис олими Р. Кох касал сизир қонидан топган. Аммо уни бабезия деб атаган. 1903 йилда уни ретикуло-эндотелиал системада топди ва улар “Кох шарчалари” ёки “анор таначалар” деб номланди. 1907 йилда бабезия ва тейлерия ҳар хил эканлиги аниқланди. Кейинчалик Theileria авлод, Theileriidae оиласи асосланди. Р.Гондер, Э.Коудри, Э.Серджент ва бошқалар тейлерияларда жинсий кўпайиш, зигота ва спорогония босқичларини аниқлаган. Баъзи олимлар, жумладан Э.Рейхенов бу фикрларни тасдиқламади.

Пироплазмидлар ривожланишида жинсий жараён йўқ деган фикр уларни споралиларга бириктиришга ҳалақит бериб келди. Электрон микроскоп ёрдамида пироплазмидлар тузилишини ўрганиш натижасида, уларни споралиларга, айниқса қон споралиларига яқинлиги аниқланди. Пироплазмидларнинг споралиларга филогенетик яқинлиги кўплаб олимлар томонидан исботланди. Аммо уларда жинсий кўпайиш йўқлиги ҳозир ҳам систематикадаги ўрнини аниқлашга ҳалақит бермоқда.

**Пироплазмидларнинг ривожланиш цикли. Паразитнинг умуртқали хайвонлар организмда ривожланиши.** Айни пайтда пироплазмидлар умуртқалиларнинг ҳамма синфлари вакилларида топилган. Аммо асосий қисми сут эмизувчиларда аниқланган. Асосан, Theileriidae ва Piroplasmidae оилалари вакиллари ривожланиш цикли кўпроқ ўрганилган.

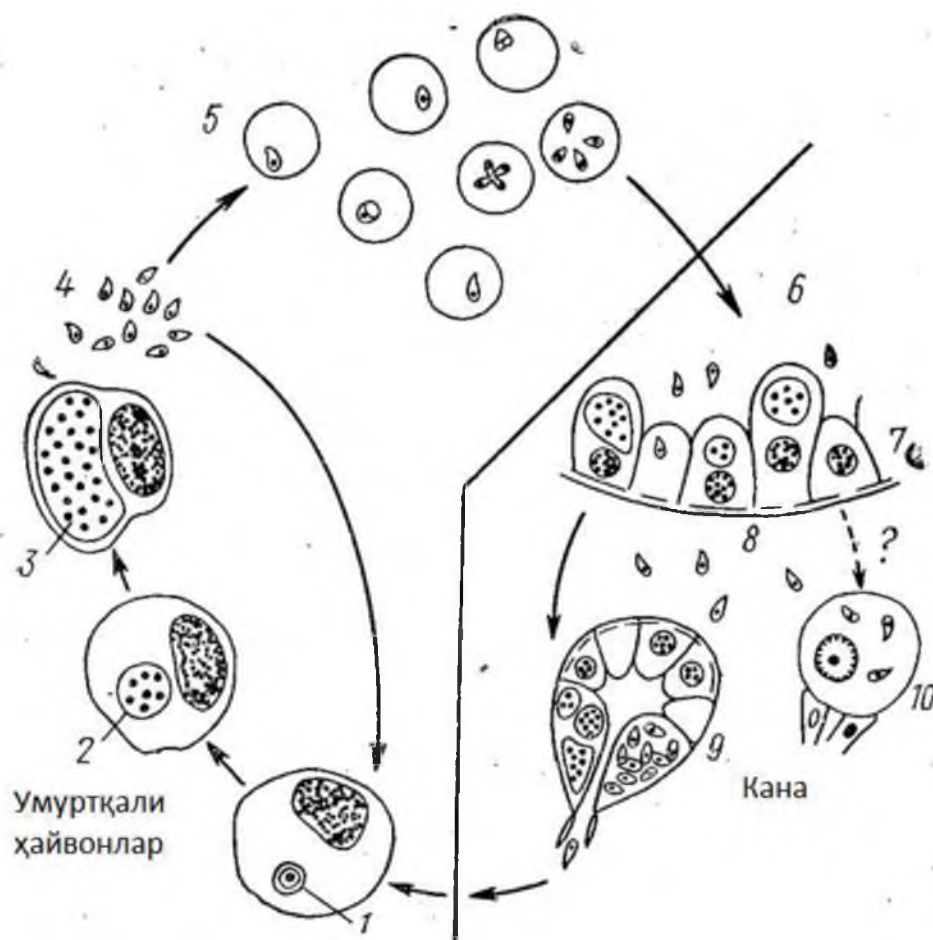
Каналар бир ядроли майда таначани умуртқали хайвон қон оқимида юборади. Адабиётларда бу танача спорозоит деб аталади. Пироплазмидларнинг спорозоити оддий шизогония йўли билан ҳосил бўлади. Theileriidae



спорозоитлари кейинги ривожланиши учун ретикуло-эндотелиал система хужайраларига кирази (67-расм).

Улар лимфа системасига, жигарга, шиллик пардага ва бошқа ички органларга ўрнашиб олади. Хужайрага ўрнашиб олган паразит юмалоклашади ва трофозоитга айланиб ўса бошлайди. Кейинчалик трофозоитдан шизогония йўли билан кўплаб бир хужайрали мерозоитлар ҳосил бўлади ва яна ретикуло-эндотелий хужайраларини зарарлайди. Ундан нисбатан йирик ядроли шизонтлар ҳосил бўлади. Улар “кох шарчалари” ёки “анор таначалар” деб аталади.

Бир неча марта ана шундай экзоэритроцитар (эритроцитдан ташқари) босқичдан кейин яна ҳосил бўлган мерозоитлар (тейлеритлар) эритроцит ичига кирази.



67-расм. Theileriaнинг ривожланиш цикли.

- 1 – ретикуло-эндотелий хужайрасидаги трофозоит; 2, 3 – “анор танача” ҳосил бўлиши босқичлари; 4 – эркин мерозоитлар; 5 – паразитнинг эндоэритроцитар босқичи; 6 – ичак бўшлиғидаги мерозоитлар; 7 – кана ичагининг эпителий хужайраларидаги шизонтлар; 8 – кананинг гемолимфасидаги мерозоитлар; 9 – кананинг сўлак безларидаги мерозоитлар ва шизонтлар; 10 – кананинг тухум хужайрасидаги мерозоитлар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Бабезиидларда тўқимада яшайдиган босқичи умуман учрамайди. Умурткали ҳайвонлар қонига кирган спорозоит бирданига эритроцитларнинг ичига киради. Спорозоитлар ва мерозоитларнинг трофозоитларига айланиши улар тузилишида маълум соддалашувларга олиб келган. Бу хусусияти билан улар қон споралиларига ўхшайди. Пелликуляр мембрана ва роптрий йўқолади, трофозоит юмалоқлашади. Паразитда митохондрий ва гольжи аппарати йўқ. Аммо вакуолага ўхшаш тузилма бўлиб, унинг 2 та мембранаси бор. Трофозоит эритроцит плазмасида яшайди, шакли халқасимон бўлиб, безгак плазмодиясининг трофозоитларига ўхшайди. Ичида гемоглобин бўлган йирик вакуола дастлабки электрон-микроскопик тадқиқотларда аниқланган. Дастлаб бу вакуолалар ҳазм вакуоласи бўлиб, улар гемоглобин билан озикланади, деб ҳисобланарди. Кейинчалик аниқланишча, бу вакуолалар паразитнинг мембранаси экан (68-расм).

Электрон микроскопик тадқиқотлар натижасида пироплазмидлар пиноцитоз йўли билан озикланиши аниқланди. Паразит мембранасидаги найчалар пиноцитоз вакуоласига озуқа олиб келади. Ана шу найчаларда овқат ҳазм бўладиган даражага келади. Бундан ташқари, *Babesia* авлоди вакилларида махсус найчалар бўлади. Улар паразит танасидан ташқарига чиқади ва эритроцит юзасига очилади. Баъзи олимлар буни қон плазмасини ютиш учун ҳосил бўлган мослама деб ҳисоблайдилар. Бошқалари эса уни экскретор система, деб атайдилар. Бу найлар орқали қон плазмасига мембрана қолдиқлари чиқарилганлиги кузатилган. Шундай қилиб, пироплазмидлар трофозоити озикланиш усулига кўра безгак плазмодияси трофозоитидан фарқ қилади. Бу уларда овқатни қабул қилиш ва уни ҳазм қилиш ҳар хиллигидан далолат беради. Гемоглобинни ҳазм бўлишида пироплазмидларда гемозин ҳосил бўлмайди.

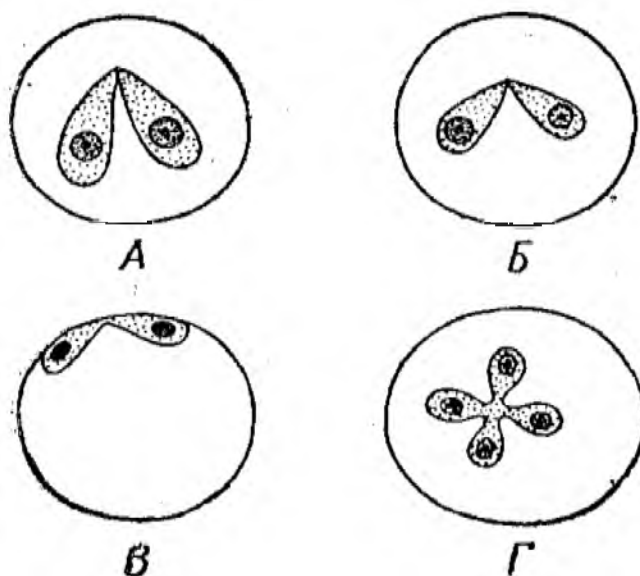
Трофозоитларнинг эритроцитларда кўпайиши фақат жинссиз йўл билан амалга ошади. Аммо бу ҳодиса ҳар хил пироплазмидларда шизогониянинг ҳар хил усуллари орқали амалга ошади. Жумладан, *Babesia* авлоди турларида трофозоитдан 2 та қиз мерозоитлар ҳосил бўлади. Мерозоитлар ноксимон шаклда бўлиб, эритроцитда учини бир-бирига қаратиб доимий шаклда жойлашади (69-расм).

*Babesia* оиласига кирадиган *Nuttallia* авлоди вакиллари жинссиз кўпайишда 4 та мерозоит ҳосил қилади ва улар крестга ўхшаб жойлашади. *Anthemosomal*ларда 8 та мерозоит ҳосил бўлади.

Ядросининг бўлиниши митоз йўли билан боради. Ядро қатталашади, шу вақтда ДНК синтези кузатилади, хромосомалар сони эндомиототик кўпаяди. Она ядро қатталаниши куртакланиб бўлиниш билан яқунланади.

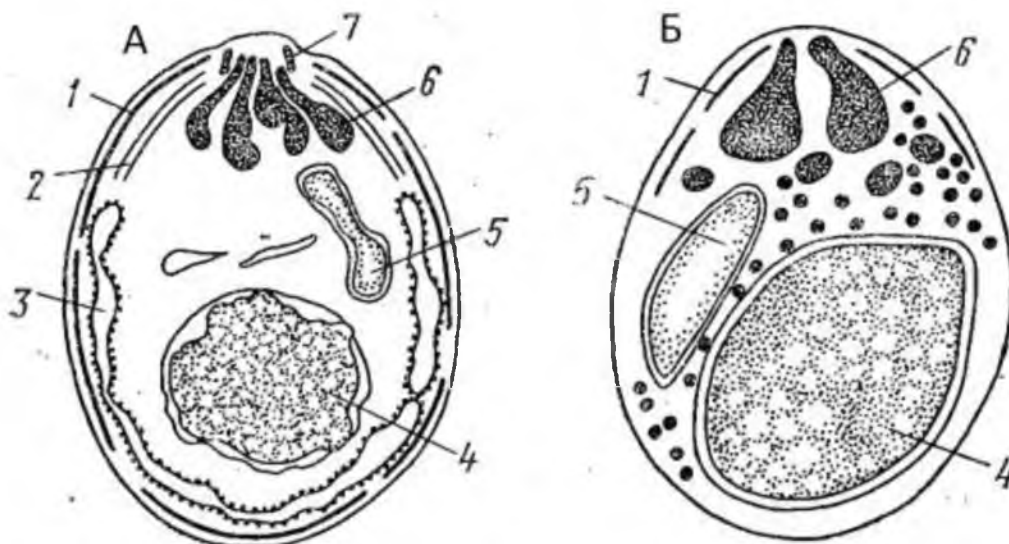
Тўлиқ шакланган пироплазмид мерозоити бошқа споралилар мерозоитига ўхшайди. Уларда яхши ривожланган роптрий, халқалар, пелликуляр мембраналар бўлади. Theileria ва Anthesomаларда типик микропоралар ҳам бўлади. Уларда каноид бўлмайди, бу босқичда баъзи турларида микронайчалар ҳам бўлмайди. Етилган мерозоитлар эритроцитни зарарлайди ва ривожланиш цикли яна такрорланади.

Babesiidae оиласи вакиллари эритроцитда жинсий кўпайиш пайтида, асосан сон жихатдан кўпаяди. Тейлеридлар эса асосан, ретикуло-эндотелий хужайраларида кўпаяди, эритроцитда улар деярли кўпаймайди.



**68-расм. Babesiidae оиласи вакиллари эритроцитар шакллари.**  
**А – Babesia bigemina; Б – B.bovis; В – B.divergens; Г – Nuttallia sp.**  
**(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Кейинги йилларда М.В.Крилов бабезидлар хўжайиннинг қон плазмаси-да кўпайишини аниқлади. Капилляр қон томирларида паразит кислород кўп бўлганлиги учун йирик шизонтлар ҳосил қилади, бу шизонтлардан кўплаб бир ядроли индивидлар ҳосил бўлади.



**69-расм. Пироплазмидлар мерозоитларининг тузилиши.**  
**1 – пелликуляр мембраналар; 2 – микронайчалар; 3 – узунчок**  
**эндоретикулум; 4 – ядро; 5 – икки қават мембранали тузилма;**  
**6 – ротрий; 7 – поляр халқа**  
**(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Паразитнинг бир умуртқали хўжайиндан иккинчисига ўтиши тарқатувчилар орқали амалга ошади. Тарқатувчилар учун инвазион босқич эритроцитар босқич ҳисобланади.

**Паразитнинг тарқатувчи организмда ривожланиши.** Пироплазмидларнинг махсус тарқатувчилари асосан Ixodidea катта оиласи, хақиқий иксод каналар Ixodidae оиласи вакиллари дир. Аргаз каналари (Argasidae) оиласи вакиллари пироплазмидларнинг тарқатувчиси сифатида кам қатнашса керак. Балиқлар ва амфибияларда паразитлик қиладиган Dactylosomidae пироплазмидлари паразит қисқичбақалар (Branchiura туркуми Argulus авлоди) томонидан тарқатилса керак.

Паразитнинг тарқатувчи организмдаги ривожланиши фақат бир неча турларида ўрганилган, холос. Олимларнинг фикрича, паразитнинг тарқатувчи организмдаги ривожланиши умуртқали ҳайвонлар организмдаги ривожланишига ўхшаб, ҳар хил шизогония усули билан боради.

Пироплазмидларнинг эритроцитдан чиқиши кана ичагида содир бўлади. Кўплаб олимларнинг фикрича, бунда паразитнинг кўпи ўлади. Babesia авлодининг вакиллари тарқатувчи организмда интенсив кўпаяди. Ичак бўшлигида майда шизонтлар ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар бири 2-6 та мерозоитга бўлинади. Бу мерозоитлар ичак эпителийсига кириб яна жинссиз кўпаяди ва йирик шизонтлар ҳосил бўлади. Кейин улар куртакланиб 50 га яқин индивид ҳосил бўлади. Улар яна эпителий хужайраларини зарарлайди

ёки хўжайин тана бўшлигига киради. Паразит гемолимфада кўпайиш қобилиятини сақлаб қолади. Гемолимфадан паразит ҳар хил ички органларга: сўлак безларига, гонадаларга, гиподермага боради.

Бабезиялар сўлак безларида шизогония йўли билан кўпаяди ва ноксимон мерозоитлар ҳосил бўлади. Бу мерозоитлар умуртқали ҳайвонлар учун инвазион ҳисобланади. Ноксимон мерозоитлар паразитни шу босқичдаги хўжайиннинг бошқа органларида ҳосил бўлган индивидларидан морфологик ва физиологик жиҳатдан фарқ қилади. Жумладан, ноксимон мерозоитлар булавкасимон мерозоитлардан 2 марта кичик бўлиб, булавкасимон мерозоитлар қон оқимида яшашга мослашган бўлади.

Гонадаларда паразитлик қиладиганлари, асосан кананинг тухумдонини зарарлайди ва унда нормал ривожланади. Ана шундай тухумдонда етишган тухумдан пайдо бўлган кана ўз сўлак безида паразитни сақлайди. Демак, паразит гонададан тухумга ўтади. Кана умуртқали ҳайвон қонини сўрганда паразитни хўжайин қонига юборади. Шундай қилиб, бабезиялар зарарланган тухумдан етилган ёки бевосита ичакдан сўлак безига келганлари хўжайин қонига ўтади. *Nuttallia* авлоди ҳам шундай ривожланади ва юқиш йўллари ҳам ўхшаш бўлади. Тейлерияларнинг тарқатувчи организмда ривожланиши ҳақида ҳар хил мулоҳазалар бор. Жумладан, паразит кананинг сўлак безларида кўпаяди ва бу босқич спорогония деб аталади.

Паразит кананинг ичак бўшлигида ва яна эпителий ҳужайраларида кўпаяди деган фикрлар ҳам бор. Аммо баъзи олимлар бу фикрга қарши чиқмоқдалар. Паразит кананинг бошқа органларида ҳам яшаши аниқланган.

Паразитнинг канадан умуртқалиларга юқиш йўллари ҳақида ҳам олимлар ўртасида ҳар хил фикрлар бор. Паразит тарқатувчида бир босқичдан бошқасига ўтмайди, деб келинар эди. Аниқланишича, бундай жараён содир бўлар экан. Паразит трансовариал йўл билан, яъни паразит билан зарарланган тухумдан етилган кана орқали ҳам умуртқали ҳайвонларга юқиши тейлерияларнинг баъзи турларида учрайди.

**Пироплазмидлар келтириб чиқарадиган касалликлар.** Пироплазмидлар уй ҳайвонларининг огир ва хавфли касалликларини келтириб чиқаради. Бу касалликлар авлод номи билан-бабезиоз, нутталиоз ва тейлериоз касалликлари деб аталади. Бу касалликларнинг белгиларида ўхшашликлар бўлиши билан биргаликда фарқлар ҳам бор. Бабезиоз (қўзгатувчиси *B.bigemina*, *B.bovis*, *B.ovis* ва бошқалар) ва тейлериоз (қўзгатувчиси *T.annulata*, *T.parva*, *T.mutans* ва бошқалар) билан қатта ва майда шохли моллар, нутталиоз (*Nuttallia equi*) билан от, эшак касалланади.

Бу касалликлар иссиқ иқлимли жойларда чорвачиликка катта зарар еткази. Жумладан, тейлериоз билан зарарланган сигир олдинги сутидан 70-75% ини беради, холос.

Клиник белгилари паразит қонга ўтгандан кейин маълум вақтдан кейин намоён бўлади. Инкубацион даври 10-15 кун давом этади. Касаллик даврида тана ҳарорати кўтарилади, жигар шишади, лимфа тугунлари катталашади, қон камаяди. Бабезиоз ёки “қон сийдик” касаллигида 2-3 кун ичида касаллик белгилари намоён бўлади. Тейлериозда қон ички органларга оқиб чиқиши характерлидир. Овқат ҳазм қилиш, айирув ва нерв системасида морфологик ва функционал ўзгаришлар содир бўлади. Касаллик ҳайвонни ҳолдан тойдиради, иштаҳаси йўқолади, ҳаракати камаяди ва даволанмаса кўпчилик ҳолларда ўлимга олиб келади.

Ҳайвоннинг табиий даволаниши уни паразитдан тўлиқ қутилди дегани эмас. Тейлерия ҳали қонда сақланиб қолади. Бу ҳайвонлар касалликни ташувчи бўлиб қолади. Иқлими ёмон жойларга олиб келинган янги қорамоллар бу касаллик билан тез касалланади. Жайдари моллар эса кўпинча ёшлигида тейлериоз билан касалланади. Қонда тейлериянинг сақланиб қолиши унда иммунитет ҳосил бўлишига олиб келади.

Паразитнинг тарқатувчи организмда ривожланиши унинг табиий манбалари билан боғлиқ. Babesiaлар кана тухумига ўтиб кана ва бабезия биргаликда ривожланганлиги учун ҳам табиатда узок вақт сақланиб қолади. Адабиётларда паразит кананинг 50 та генерацияси давомида сақланиб қолиши баён этилган. Демак, молларни ўтлоққа чиқармаса ҳам Babesia табиатда сақланиб қолади. Трансовариал йўл билан паразитнинг тарқалиши 1,2,3 хўжайинли каналарда сақланиб қолган паразит орқали амалга ошади. Агар кананинг личинка ва нимфаси имаго даврида яшайдиган хўжайинда яшаса, паразит улар ёрдамида умуртқали ҳайвонга киради. Вояга етмаган кана умуртқали ҳайвонга хужум қилганда паразит билан зарарланади. Линькадан кейин ҳосил бўлган имаго эса янги хўжайинни зарарлайди. Бир хўжайинли каналарнинг янги хўжайинни зарарлаши янги авлоди орқали амалга ошади. Нутталиятлар ва тейлериялар фақат 2 ва 3 хўжайинли каналар орқали хўжайинга юқади.

Пироплазмидларга қарши комплекс чоралар қўлланилади. Бу паразитга бевосита таъсир этадиган кимёвий препаратлар ҳозирча йўқ. Антибиотиклар, витаминлар, кофеин, глюкоза ва бошқалар билан биргаликда акаприн, аминокрихин, гемоспоридин, бигумаль, беренил ва бошқа препаратлар қўлланилади.

Бу касалликларни даволаш қийин бўлганлиги учун профилактик чоратадбирларга, яъни кана ва уй ҳайвонларининг алоқасига (учрашишига) йўл қўймаслик керак. Уй ҳайвонларини даштга эмас, маданий экинзорларда боқиш, бузоқларни боглаб боқиш, каналарни йўқотиш учун акарицидлардан фойдаланиш, молхоналарни акарицидлар билан ишлов бериш яхши натижалар беради. Кейинги йилларда кимёвий профилактикага, иммунизацияга катта эътибор берилмоқда.

**Споралилар эволюциясининг асосий йўналишлари.** Споралилар келиб чиқишига кўра паразит содда ҳайвонларнинг маълум мақсадга (паразитликка) йўналтирилган гуруҳидир. Жинссиз кўпайиш, ҳар бир органоидларнинг битталиги улар учун характерлидир. Споралилар ривожланиш цикли жинссиз кўпайиш (шизогония), жинсий кўпайиш ва спорогония босқичларининг навбатлашуvidан иборат бўлса ҳам ягона жараён ҳисобланади.

Споралилар ривожланиш циклининг эволюцияси 3 та йўналиш бўйича борган:

1. Ривожланиш циклининг иккиламчи қисқариши; 2. Ривожланиш циклининг иккиламчи мураккаблашуvi; 3. Эндоген ва экзоген ривожланиш циклининг ўзгариши.

Баъзи ҳолатларда споралиларнинг (*Eugregarinida*, *Protococcidiida*) жинссиз кўпайиши соддалашган. Турнинг сақланиб қолиниши учун зарур бўлган юқори маҳсулдорлиги, ооциста ҳосил бўлиши, сизигий пайдо бўлган.

Споралилар ривожланиш циклининг мураккаблашуvi уларнинг ривожланиш циклида оралик хўжайин иштирок этиши билан изоҳланади. Оралик хўжайиннинг иштироки доимий хўжайин хусусиятлари, жумладан, унинг йиртқичлиги билан изоҳланади. Доимий хўжайин, яъни йиртқич хўжайин тупроқ ёки тўхтаб қолган сув (у ерларда ооциста бўлади) билан алоқада бўлмайди. Бу эса доимий хўжайиннинг зарарланмаслигига олиб келади. Бундай ҳолатларда доимий хўжайин овқатланиш занжири орқали (йиртқич-ўлжа) зарарланади. Оралик хўжайин вазифасини эса тупроқ билан алоқада бўладиган кемирувчилар, ўтхўр ҳайвонлар бажаради. Бошқа ҳолатларда оралик хўжайин вазифасини ҳар хил қон сўрувчи умуртқасизлар (зулуклар, каналар, ҳашаротлар) бажаради ва паразитни бир умуртқали ҳайвондан бошқасига ўтказилади. Баъзи ихтисослашган паразитлар (*Adeleida*, *Piroplasmida*, *Haemosporidiida*) оралик хўжайин организмда ривожланиш циклининг анча қисмини ўтказилади (гаметогенез, копуляция, спорогония).

Кўпчилик споралиларда экзоген ва эндоген ривожланишини алмаштириб туриши характерлидир. Аммо В.А.Догель таъкидлаганидек,

споралилар ривожланишининг ташқи муҳитда ўтадиган қисмини иккиламчи қисқариши билан характерланади. Жумладан, *Eleutheroschizon* авлоди (*Protococcidiida*) вакиллари полихет ичагида шизогония ва гамонт ҳосил қилади, гамонт ташқарига чиқиб гамета, копуляция ва спорогония босқичларини босиб ўтади. Қолган ҳамма споралиларда жинсий жараён хўжайин организмида ўтади. Баъзи кокцидияларда ҳатто ооциста ҳам хўжайин организмида пайдо бўлади. Ўз навбатида экзоген босқич қисқаради. Баъзиларида эса экзоген босқич қисқариб, паразит бир хўжайиндан иккинчисига қон сўрувчи хайвонлар орқали ўтади.

Ҳозирги споралиларнинг аجدодлари умуртқасизларнинг паразити бўлган, жумладан, дастлабки *Coelomata*ларда паразитлик қилган, улардан халқали чувалчанглар ва бўғимоёқлилар келиб чиққан. Характерли томони шундаки, энг примитив споралилар (*Archigregarinida*, *Protococcidiida*) халқалиларда паразитлик қилади. Грегариналарнинг эволюцияси бўғимоёқлилар билан, *Coccidiomorpha*лар эволюцияси эса умуртқалилар билан боғлиқ.

Кўпчилик споралилар хужайра ичида паразитлик қилишга мослашган. Бундай ихтисошлашиш бирламчи эмас. Ҳозирги споралиларнинг аجدодлари бўшлиқларда жумладан, целомда ва ичак бўшлигида паразитлик қилган. Примитив *Protococcidiida*ларда бундай ҳолат сақланиб қолган.

Споралиларнинг хужайра ичида паразитлик қилишга ўтиши узок эволюция натижасидир. Жумладан, *Toxoplasma gondii* ва *Eimeria* турлари ичакдан тезда ичак деворига миграция қилиб, *T.gondii* ҳатто ичакка қайтиб келмайди.

Споралиларнинг тана бўшлигидан хужайра ичига паразитлик қилишга ўтиши спорозоитларнинг ноҳосдан хўжайин ичагига тушиб қолиши натижаси бўлиши мумкин. Балки паразит учун ичак бўшлиги ноқулай шароит бўлганлиги учун ундан қочиб хужайра ичига кирган бўлиши мумкин. Буни В.А.Догель “қочиш реакцияси” деб атаган. Ичак бўшлигидан қочиб лимфа, ретикуло-эндотелиал системага тушиб қолган. Бу йўлда кўплаб паразит ўлган, сақланиб қолганлари ана шу шароитга мослаша оладиган янги авлодлар берган. Ички паразитизм ана шу йўл билан пайдо бўлган. Дастлаб паразит организмлар ҳар хил органлар хужайраларига кириб олган. Бундай ҳолатлар споралиларда, жумладан, *T.gondii*да ҳам сақланиб қолган.

Споралиларнинг бундан кейинги эволюцияси ҳар хил хужайраларда паразитлик қилишга ихтисослашиш томон борган. Жумладан, мускул саркоплазмасида (*Sarcocystis*), эндотелий томирларида (*Haemoproteus*), қон



хужайраларида (қон споралилар, баъзи *Adeleida*), буйрак канали эпителийсида (*Eimeria truncata*), ичак эпителий хужайраларида (кўплаб кокцидиялар) паразитлик қилишга ихтисослашган.

Споралиларнинг умуртқалиларнинг турли хужайраларида паразитлик қилишга мослашиши турнинг тарқалиши билан боғлиқ. Ички органларда паразитлик қиладиган турларининг тарқалиши бир хўжайин иккинчисини истеъмол қилиши орқали амалга ошган. Ичакда паразитлик қиладиганларининг тарқалиши эса ташқи муҳитга тегишли босқичнинг чиқиши орқали амалга ошади. Шунинг учун споралиларнинг ичакда паразитлик қилиши кўпроқ тарқалган. Қонда паразитлик қиладиганлари қон сўрувчи оралик хўжайинлар орқали бошқа хўжайинга ўтади.

Ичакда паразитлик қиладиган кокцидиялар ва грегариналар маълум мосламалари орқали ичак эпителийсида паразитлик қилишга ўтиши ҳам ўзига хос эволюцион йўлни босиб ўтган бўлиши мумкин. Эволюция жараёнида ичакка тушиши билан улар ичак эпителийсига дуч келган. Жумладан, примитив *Eugregarinida*лар мукрон ёрдамида ичакка киради.

Паразитнинг ичак хужайралари юзасидан уни ичига кириши аста-секинлик билан борган. Дастлаб паразит хужайра мембранасини тешган, кейин паразитофор вакуола ҳосил бўлган, унда паразит яшаган.

Споралиларнинг хужайра ичида паразитликка ўтишининг қуйидаги 2 хусусияти бор:

1. Паразитнинг хужайра ичига кириши унинг ичакдан ташқи муҳитга чиқариб юборилиши хавфидан қутқаради.

2. Хужайра ичида яшаш хужайрадан мумкин қадар кўпроқ фойдаланиш имконини беради.

Споралиларнинг хужайра ичида паразитликка ўтиши чуқур ихтисослашиш ва иккиламчи морфологик ҳамда физиологик ўзгаришлар пайдо бўлиши билан боғлиқ. Бу ўзгаришлар эритроцитда паразитлик қиладиган турларда (*Haemosporidiida*, *Piroplasmida*) яхши ифодаланган. Уларнинг спорозоитлари ва мерозоитлари коноидини йўқотган, микронайчалари яхши ривожланмаган, баъзи турларида митохондрий йўқолган. Физиологик жиҳатдан баъзи турлари (безгак плазмодияси) моддалар алмашинуви жараёнини бажара олмайди ва керакли ферментларни хўжайин хужайрасидан олади.

Хулоса қилиб, споралилар эволюциясининг бир неча йўналишларини кўрсатиш мумкин:

- 1) фақат споралиларга хос тузилишнинг пайдо бўлиши, жумладан, тарқатувчи ва инвазион босқичлар;

2) умуртқасиз ҳайвонларда паразитлик қилишдан умуртқалиларда паразитлик қилишга ўтиш;

3) тана бўшлиғи ва ичак бўшлиғида паразитлик қилишдан ҳужайра ичида паразитлик қилишга ўтиш;

4) ривожланиш циклининг доимийлашуви, жинсий ва жинссиз кўпайишнинг навбатланиши. Бундан четга чиқиш ривожланиш циклининг содалашувига (жинссиз бўгиннинг тушиб қолишига), ёки мураккаблашувига (оралиқ хўжайинларда кўшимча жинссиз кўпайиш пайдо бўлишига) олиб келган. Бу эса иккиламчи ҳодиса ҳисобланади.

5) ташқи муҳитда экзоген тарқатувчи босқичнинг қисқариши, кейинчалик эса қон сўрувчи тарқатувчи хўжайиннинг пайдо бўлиши билан унинг йўқолишига олиб келган.

### **Назорат саволлари**

1. Пироплазмидларни ўрганилиш тарихини айтиб беринг.
2. Пироплазмидларнинг систематикадаги ўрнини изоҳлаб беринг.
3. Пироплазмидлар қандай усуллар билан кўпаяди?
4. Пироплазмидларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.
5. Пироплазмидларнинг умуртқали ҳайвонлар организмида ривожланишини айтиб беринг.
6. Пироплазмидларнинг тарқатувчи организмида ривожланишини тушунтиринг.
7. Пироплазмидлар келтириб чиқарадиган касалликларни айтинг.
8. Споралилар эволюциясининг асосий йўналишларини айтинг.

### **4.7. Книдоспоридияларнинг (Cnidosporidia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Яқин вақтларгача книдоспоридиялар споралиларга киритилар эди. Аммо улар тузилишининг айрим хусусиятлари, ривожланиш циклининг ўзига хослиги уларни содда ҳайвонларнинг алоҳида гуруҳи сифатида қаралишига олиб келди. Буларнинг характерли белгилари қуйидагилар:

1. Уларнинг кўпайиши ва тарқалиши учун хизмат қиладиган капсулалар споралар ривожланишининг деярли ҳамма босқичларида етилиб туриши жуда характерлидир. Спораларидаги капсулалар отилувчи ёки санчувчи иплар ҳосил қилганлиги учун булар шундай номланган, яъни санчувчи споралилар (книдоспоридиялар) деб номланган. Спораларида амёбасимон, 2 та ядроли эмбрион ва битта ёки бир нечта отилувчи (санчилувчи) капсулалари бўлади. Отилувчи капсулалар ипи (хивчини) ёрдамида хўжайин

организмига спорасини ёпиштиради. Бу эса уларнинг табиатда кенг тарқалишига ёрдам беради. Книдоспоридия книдос-санчилувчи, спора-спора, яъни спорани санчувчи капсула ёрдамида хўжайин организмига ёпишади деган маънони билдиради. Спора – бу кўпайиш ва тарқалишга хизмат қиладиган хужайра ҳисобланади.

2. Споралиларга хос бўлган жинсий, жинссиз кўпайиш босқичларининг навбатланиши книдоспоридияларда учрамайди.

3. Ривожланиш цикли доимо 2 ядроли амёбасимон зиготадан бошланади.

4. Ҳаётининг жуда кўп қисмида ҳосил бўладиган мураккаб тузилган кўп ядроли спорасининг бўлиши характерлидир.

5. Буларнинг 1000 га яқин тури бўлиб, ҳаммаси ҳайвонлар организмида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради.

6. Ядроти жинсий (генератив) ва соматик (вегетатив) вазифаларни бажаришга ихтисослашган.

**Классификацияси.** Буларнинг 1000 га яқин тури бўлиб, ҳаммаси паразитлик билан ҳаёт кечиради. Тузилишига кўра 2 та синфга бўлинади:

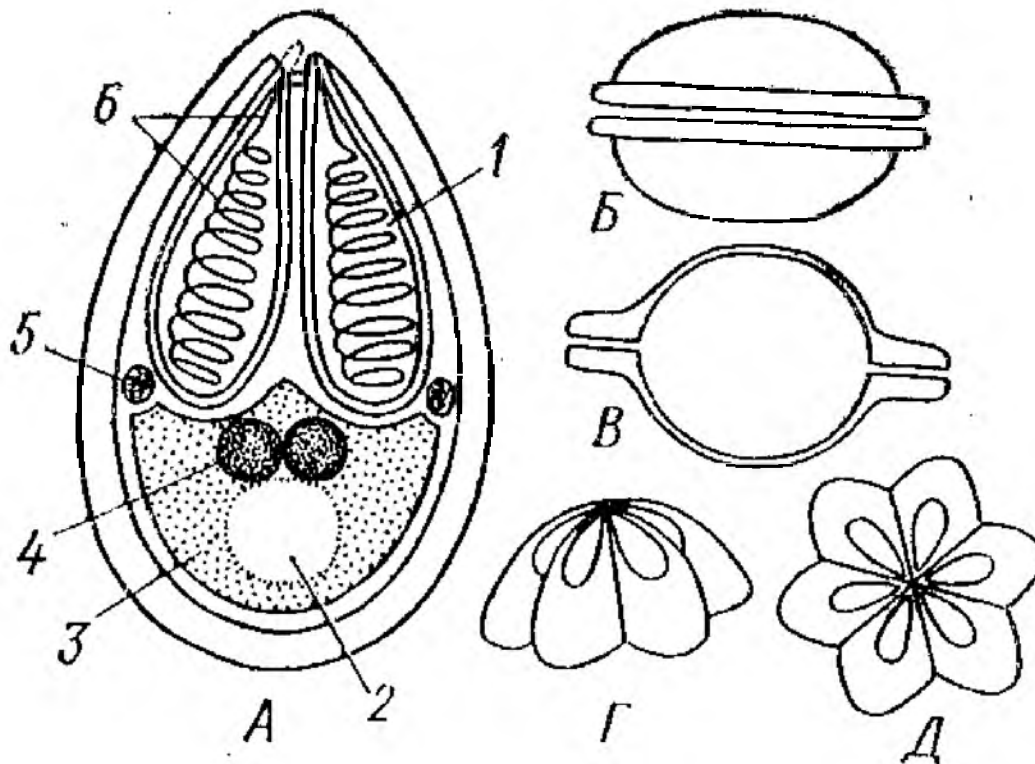
1. Шиллик споралилар (миксоспоридия) – *Myxosporidia*

2. Актиномицетлар – *Actinomyxidia*.

Актиномицетлар ҳалқали чувалчангларда паразитлик қилади, тури кам, вегетатив босқичи кучсиз ривожланган, жинсий жараёнлари номаълум.

**Шилимшиқ споралилар – *Myxosporidia*.** Булар XIX асрнинг ўрталарида фанга маълум бўлди. Уларни биринчи марта аниқлаш ва ўрганиш, систематикадаги ўрнини аниқлаш билан немис олими Бючли шугулланган. 1920 йилда Кудо деган олим буларнинг морфологиясини ўрганиб, шу асосда янги системасини таклиф этди. Кейинчалик америкалик олим Е.Нобле миксоспоридиялар ривожланиш циклини ўрганди. Лома деган олим уларнинг ультраструктурасини ўрганди. Рус олимларидан В.А.Догель (1932), айниқса С.С.Шульман (1966) миксоспоридияларга бағишлаб катта монография ёзган.

Миксоспоридияларнинг ривожланиш цикли тўлиқ хўжайин организмида ўтади. Хўжайин ташқи муҳитга сочилган спорани ютиб зарарланади. Спора жуда мураккаб тузилган (70-расм).



70-расм. Книдоспоридиялар спорасининг тузилиши. А-Б – *Mухobolus* спорасининг тузилиши; Г-Д – *Myltivalvulea* спорасининг тузилиши.  
 1 – поляр капсула; 2 – иодофил вакуола; 3 – амёбасимон эмбрион;  
 4 – амёбасимон эмбрион ядроси; 5 – поляр капсула хосил қилувчи хужайра ядроси; 6 – отилувчи ип  
 (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Улар кўп хужайрали бўлиб, 2 ёки кўп бўлаклардан иборат. Ҳар бир бўлакда махсус капсула бўлиб, у поляр ёки отувчи капсула деб аталади. Капсуланинг ичида спиралга ўхшаш ўралган отувчи иплар бўлади. Кўзгалиш даврида капсулани отади, бу иплар ана шунда спорани хўжайин ичагига ёки бошқа органига ёпиштириш вазифасини бажаради. Споранинг ичида амёбасимон эмбрион ёки спороплазма бўлиб, уларнинг 2 та гаплоид ядроси бўлади. Хўжайин овқат ҳазм қилиш системаси ферментлари таъсирида спора бўлаклари очилади ва амёбасимон эмбрион ичак бўшлигига чиқади. Ундан турли йўллар билан ўзининг паразитлик қиладиган жойига келади. Амёбасимон эмбриондан йирик кўп ядроли плазмодия хосил бўлади. Бу кўп ядроли плазмодия ички куртакланиш йўли билан панспоробласт хосил қилади. Ундан кейин споробласт, споробластдан споралар хосил бўлади. Споралар ташқи муҳитга чиқади ва янги хўжайинларни зарарлайди. Айни вақтда миксоспоридияларнинг 800 га яқин тури бўлиб, уларнинг кўпчилиги (700 га яқини) суякли балиқларда паразитлик қилади. Бундан ташқари,

қолганлари денгиз балиқларида, амфибияларда ва рептилияларда ҳам паразитлик қилади.

**Классификацияси.** Шилимшиқ споралиларнинг классификацияси улар спораларининг тузилишига асосланади. Шунга кўра 2 та кенжа синфга бўлинади:

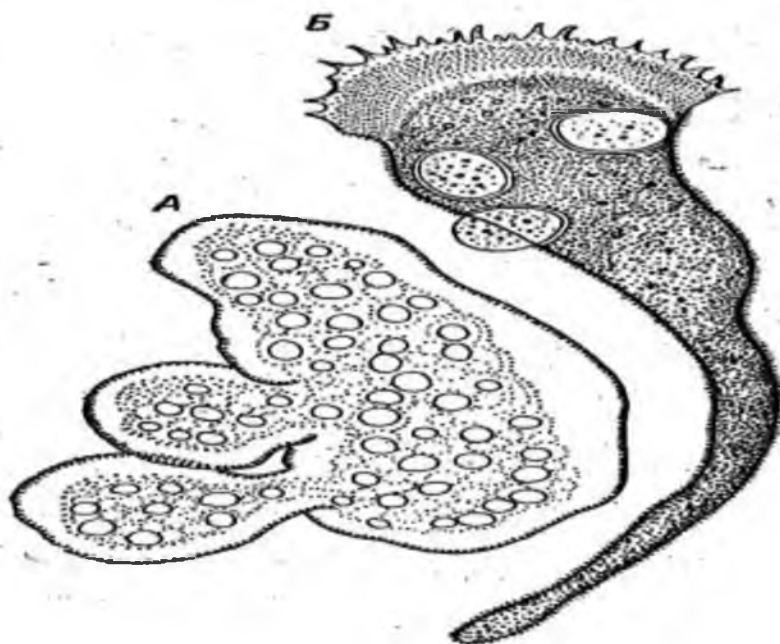
1. *Bivalvulea*-икки паллалилар.

Буларнинг споралари 2 та палладан иборат бўлади.

2. *Multivalvulea*-кўп паллалилар.

Буларнинг споралари кўп палладан иборат бўлади. Уларнинг турлари кўп эмас ва денгиз балиқларида паразитлик қилади.

**Миксоспоридияларнинг ривожланиш цикли ва тарқалиши. Вегетатив босқичининг тузилиши ва физиологияси.** Бу босқич ҳар хил катталиқда бўлиб, 15 мкдан 11 мм гача бўлади. Энг характерли белгиси ҳар хил катталиқдаги ядроларининг бўлишидир. Каттароқ ядроси соматик ёки вегетатив ядро дейилиб, у плазмодиянинг ҳаёт фаолиятини бошқариб туради. Кичик ядроси генератив ёки жинсий ядро дейилиб, у споробласт таркибида бўлади ва ундан спора шаклланади (71-расм).



71-расм. Плазмодиянинг жинссиз кўпайиши.

А – Ташқи куртакланиш (*Sphaerospora surgini*); Б – ички куртакланиш (*Muxidium lieberkuhni*) (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Яқин вақтларгача миксоспоридия плазмодияси кўп ядроли организм дейиларди. Аммо электрон микроскоп ёрдамида аниқланишича, ҳақиқий мембранали хужайра цитоплазмасидан ажралган ядро атрофини цитоплазма ўраб олади. Плазмодия цитоплазмаси шундай ташкил бўлганки, кўп хужайрали организмга ўхшайди, вегетатив ядролар алоҳида ажралган.

Хўжайин тана бўшлиги ва тўқималарида паразитлик қиладиган плазмодия морфологик жиҳатдан бир-биридан катта фарқ қилади. Масалан, баликнинг ўт пуфаги ва сийдик халтасида паразитлик қиладиган плазмодия нотўғри ёки овал шаклда бўлади. Эндоплазмасида кўплаб (100 га яқин) ядро ва генератив хужайралар бўлиб, цитоплазмасида эндоплазматик тўр, митохондрий ва хужайра кўшилмалари жойлашган. Бу плазмодия ҳаракатчанлиги ва псевдоподия ҳосил қилишига кўра амёбага ўхшайди. Псевдоподия кенг, катта, баъзан тармоқланади. Мускул ёки бошқа тўқималарда паразитлик қиладиган плазмодия кам ҳаракат, йирик (бир неча мм), шарсимон, овалсимон, дуксимон шаклларда бўлади. Улардаги ядролар сони ва генератив хужайралар сони 10 минглаб бўлади. Йирик плазмодиялар ташқи томонидан бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган капсула билан ўралган бўлиб, у циста деб аталади. Циста термини бу ерда шартли равишда қўлланилади. Бу тузилма тинчлик ва кўпайиш даврларига кўра цистадан фарқ қилади.

Плазмодия хужайра ичида жойлашиши ҳам мумкин. Масалан, *Neogregarina oviperda* хук балиги икрасида жойлашади. Аммо хужайра ичидаги паразитизм плазмодиянинг дастлабки босқичлари учун хосдир. Жумладан, мускулда паразитлик қиладиган миксоспоридия дастлаб саркоплазмада жойлашади. Мускул хужайраси ўлгандан кейин паразит ўлган хужайрадан чиқиб тўқимада паразитлик қилади. Плазмодия хўжайин ҳисобидан озикланади. Тана бўшлигида паразитлик қиладиганлари бутун гавда бўйлаб овқатни қабул қилади. Бу пиноцитоз ҳодисаси бўлиб, овқатни гавда девори ёнида ҳазм қилса керак. Чунки улар гавдаси деворида кўплаб микроворсинкалар бўлиб, унда фосфатаза ферменти бор. Тўқима формалари овқатни ҳар хил йўллар билан қабул қилади. Масалан, *Mухobolus ranae* бақанинг териси остида паразитлик қилади ва фагоцитоз йўли билан хўжайиннинг баъзи хужайраларини қамраб олади. *M. exiguus*, *Neogregarina psogospermtica* жабра капиллярларида яшаб эритроцитлар билан озикланади. *Mухosoma cerebralis*, *Mухobolus musculi* тўқимадаги гистолиз (тўқиманинг эриши) жараёнини юзага келтириб, шундан ҳосил бўлган моддалар билан озикланади. Плазмодия учун жинссиз кўпайиш хосдир. Унинг бошланиши амёбасимон эмбрион ядросининг биринчи бўлинишидир. Бунда гаплоид ядролар кўшилиб диплоид ядро ҳосил қилади. Кейинги бўлинишларда полиплоид соматик ва диплоид жинсий ядролар ҳосил бўлади. Цитоплазма эса бу жараёндан орқада қолади. Натижада маълум вақт давомида кўпайиш эмас, плазмодия ҳажмининг ортиши содир бўлади. Аммо бундай ўсишни ҳам бўлиниб кетади (плазмотомия). Йирик плазмодиялар ички ва ташқи

куртакланиб кўпаяди. Куртакда ҳар хил сондаги соматик ва генератив ядролар тушиб қолади. Ташқи куртак онадан осон ажралади, ички куртак эса она индивид ўлгандан кейин ундан ажралади.

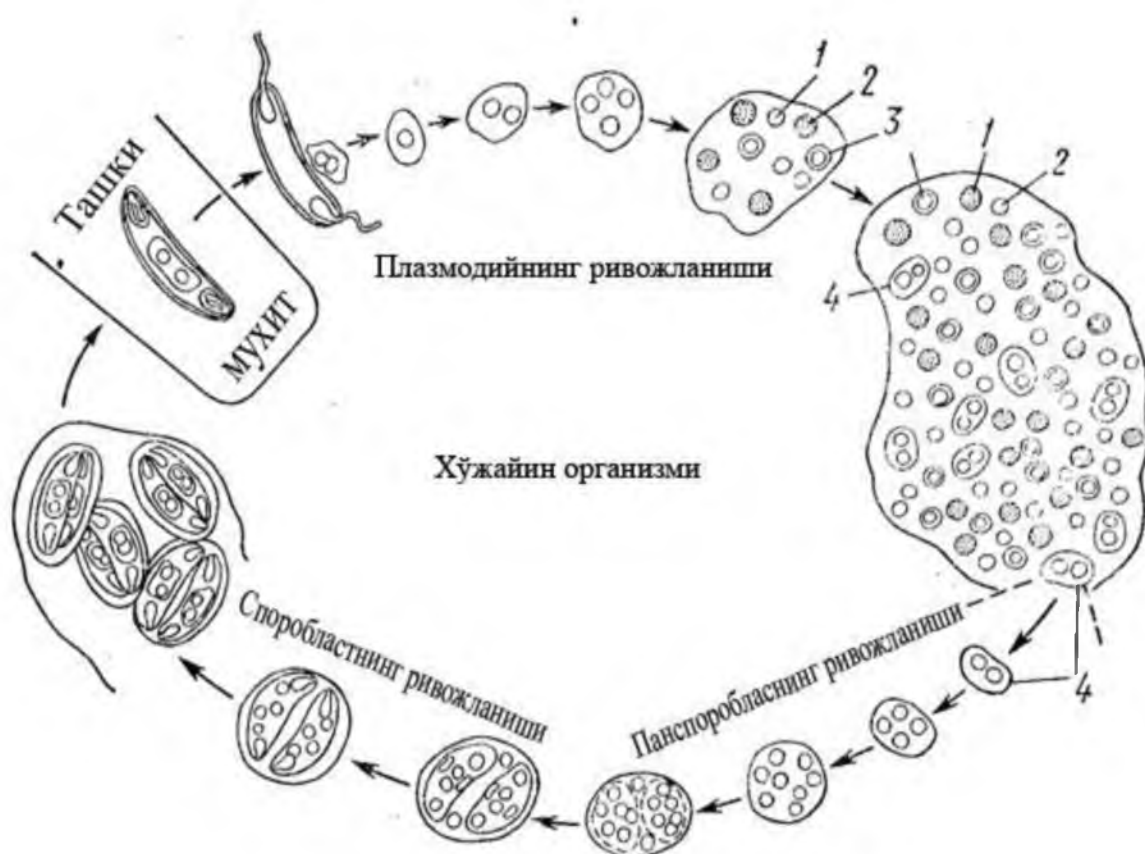
Баъзи ҳолатларда ички куртак онадан ажралмайди, балки цитоплазма ичида қолади. Бу панспоробласт дейилиб, ундан споробласт шаклланади, споробластдан спора ҳосил бўлади. Панспоробластдан ҳосил бўлаётган споралар сони ундаги генератив хужайралар сонига тенг бўлади. Битта она плазмодияда кўплаб панспоробластлар шаклланади. Аммо панспоробласт ҳеч қачон мустақил организм бўла олмайди.

Ички куртакланиш натижасида ҳосил бўлган бу панспоробластлар кўп хужайрали она плазмодиянинг органи даражасигача етади.

**Спора шаклланиши ва жинсий жараён.** Панспоробласт битта генератив хужайрадан шаклланиши мумкин (72-расм).

Уларнинг ҳар бири ўз навбатида 2 мартадан бўлинади. Натижада панспоробласт цитоплазмасида 8 та диплоид ядро ҳосил бўлади. Шу даврдан бошлаб бу ядролардан иккитаси бўлинмайди. Улар панспоробластнинг соматик ядролари бўлиб, вегетатив функцияларни бажаради. Қолган 6 та ядро яна бир марта мейоз йўли билан бўлиниб, 12 та гаплоид ядрони ҳосил қилади. Бу 12 та ядро 6 тадан бўлиб, 2 га ажралади ва шу пайтда ҳосил бўлаётган споробластни ташкил этади. Споробластнинг характерли томони унда соматик ядро бўлмайди. Ядролар атрофини цитоплазма ўраб олади ва споробласт кўп хужайрали бўлиб қолади. Уларнинг ҳар биридан битта спора ҳосил бўлади.

Спора ҳосил бўлиши споробласт хужайрасининг шаклланиши билан боғлиқдир. Кейин пўст ичидаги 2 та хужайра 2 та спорага ажралиб кетади. Улар шакллангандан кейин ядролари парчаланиб кетади. 2 та хужайра кўшилади. Улар ҳисобидан капсула етилади, унда отилувчи ип ҳосил бўлади. Бу хужайра ядроси споранинг битта томонига сурилади, кейин йўқолади. Споробластнинг марказида 2 та гаплоид ядроли амёбасимон эмбрион ҳосил бўлади. Баъзи турларининг цитоплазмасида йирик иодофил вакуола шаклланади. Унда углевод (гликоген) бўлиб, у захира энергетик резервуар вазифасини бажаради.



72-расм. Микоспоридияларнинг ривожланиш цикли.

1 – генератив ядро; 2 – вегетатив (соматик) ядро; 3 – генератив хужайра; 4 – панспоробласт (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Генератив хужайра ядроси митоз йўли билан бўлиниб 2 та диплоид ядро ҳосил қилади (73-расм).

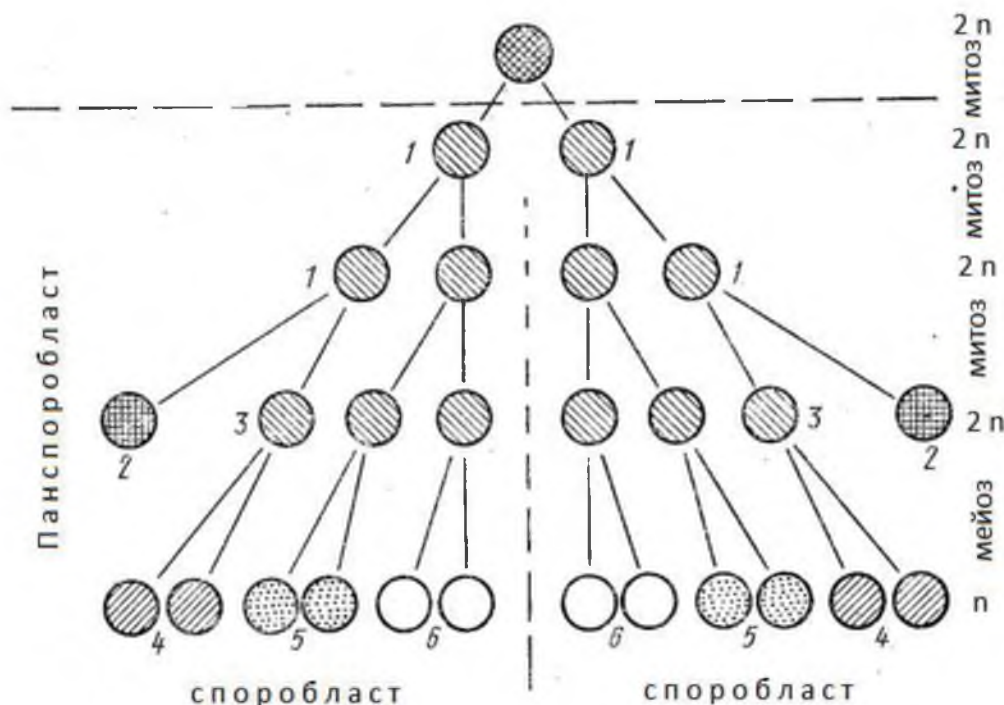
Спора шакллангандан кейин панспоробластнинг ҳамма цитоплазматик тузилмаси ва соматик ядроси парчаланиб кетади.

Микоспоридияларнинг жинсий жараёни катта қизиқиш уйғотмоқда. Узок вақтлар бу жараён мунозарали бўлиб келди. Ҳозир эса жинсий жараён автогамия йўли билан боради ва амёбасимон эмбрионнинг гаплоид ядролари кўшилган пайтда амалга ошади деб ҳисобланмоқда. Ядроларнинг кўшилиши эса спора тўлиқ шакллангандан кейин, баъзан эса амёбасимон эмбрион ичакда спорадан чиққандан кейин содир бўлади. Ядролар кўшилиши натижасида диплоид синкарион ҳосил бўлади. Микоспоридияларда қарама-қарши уругланиш йўқ.

**Споранинг морфологияси.** Микоспоридиялар спорасининг ташқи кўриниши, улар бўлақларининг шакли ва сони билан аниқланади. Оддий ҳолатларда бу 2 та ярим шар ўртасидан ип билан бирлашган. Спораларининг жойлашиши ва шаклига кўра эволюция жараёнида ҳар хил споралар пайдо



бўлган. Линзасимон, дуксимон ва узунчоқ шаклдаги споралар кўп учрайди. Паллаларнинг иккита ён томонидан ҳар хил шаклдаги ўсимталар чиққан.



**73-расм. Спора ҳосил бўлишида ядронинг ўзгариши жараёнлари.**  
**1 – панспоробласт ядроси; 2 – панспоробластнинг қолдик (вегетатив) ядроси;**  
**3 – споробласт ядроси; 4 – бўлакнинг гаплоид ядроси; 5 – поляр капсуланинг**  
**гаплоид ядроси; 6 – амёбасимон эмбрионнинг гаплоид ядроси**  
**(Т.А.Гинезинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Multivalvulea туркуми вакилларида 3, 6 қиррали, юлдузсимон ўсимталар пайдо бўлган. Бу қирралар амёбасимон эмбрионни қуриб қолишидан ва бошқа таъсиротлардан ҳимоя қилади. Немис олими Шеперклаус маълумотларига кўра, Muxosoma cerebralis спораси 12 йил давомида қуруқ ерда ҳаётини сақлаб қолган. Уй шароитида қуритилган миксоспоридия спораси 2 йилгача ҳаётини сақлаб қолган. Миксоспоридия споралари ҳар хил кимёвий таъсиротларга ҳам чидамли бўлади. Спорани қайнатилган сувга ва концентранган сульфат кислотага солинса эриб кетади. Паллаларнинг кимёвий таркиби аниқланмаган. Аммо унда хитин, целлюлоза йўқ, ДНК ва РНК қолдиқлари эса ядро билан боғлиқ бўлса керак.

Миксоспоридия спорасининг характерли томони унда отилувчи капсуланинг бўлишидир. Капсула юмалоқ, ноксимон ва овал шаклда бўлади ҳамда капсула споранинг бир томонида ёки 2-қутбида жойлашган бўлади. Кўпчилик ҳолатларда 2 та капсула бўлади. Капсуланинг ички вакуола бўшлиғи капсуланинг спиралсимон ипи билан тўла бўлади. Вакуоланинг

битта кутби бўш, битта бўшлигига капсула ёпишиб жойлашган бўлади. Кимёвий ёки механик таъсирот натижасида ип тезда очилади. Бу ипнинг кимёвий тузилиши ҳақида ҳозир аниқ фикр йўқ. Аммо у қўлқоп панжалари қўлдан чиққандек тезда отилиб чиқса керак.

Капсуланинг олдинги ингичка учида махсус қопқоқ бўлиб, у капсуланинг бўшлиққа чиқишига йўл қўймайди. Қопқоқнинг марказида махсус тикин бўлиб, унинг кимёвий таркиби капсуланинг таркибидан фарқ қилади. Ҳар иккала капсуланинг қопқоғи ташқарига очилади. Спора ичакка тушгандан кейин қопқоқнинг ташқарига очилиши ҳазм ферментларини унинг ичига кириб таъсирини тезлаштиради. Бу отувчи ипларнинг отилишини тезлаштира керак. Аммо бунинг механизми тўлиқ ўрганилмаган.

Отилувчи ип капсуладан чиқиб ичак ворсинкалари ичига ўралиб ёпишиб қолади ва спора ичакка ёпишиб қолади. Шундан кейин амёбасимон эмбрион спорадан озод бўлади. Аммо бунга тайёргарлик у ошқозондалигида бошланади. Эмбрион юмалоқлашади ва кичиклашади. Шу вақтда уларнинг ядроси кўшилиб синкарион ҳосил қилади. Ичакда ўт суюқлиги таъсирида спора паллалари очилади ва амёбасимон эмбрион ичак бўшлигига чиқади. Кейин паразит доимий яшаш жойига ўт йўли билан (агар у ўтда яшаса) ёки қон оқими билан боради.

**Хўжайинни зарарлашга мосланиши.** Балиқларнинг миксоспоридиялар билан зарарланиши пассив йўл билан, яъни спорани балиқ ноҳосдан ютиб юбориши орқали амалга ошади. Чунки спора ташки муҳитда сочилган бўлади. Шу муносабат билан уларда баъзи морфобиологик адаптациялар пайдо бўлган. Бу мосламалар паразитнинг хўжайин организмига тушишига ёрдам беради.

Бунда споранинг морфологик тузилиши катта аҳамиятга эга. Энг муҳими спора шундай тузилганки, уни хўжайин осон ютиб юборади. Жумладан, *Hennequya*, *Davisia* авлодларида спора палласида узун ўсимталар, *Geratomyxa* авлодида спора паллалари узунчоқ тузилишга эга, *Muxobolus* авлодида кичик ҳажмдаги юпка пўст билан қопланган. Бу мосламалар спорани сув юзасида туришига ёрдам беради. Уларнинг сув юзасидан тагига секин тушиши унинг овқат билан хўжайин организмига киришини тезлаштиради. Сув тагида яшайдиган ва озикланадиган балиқларнинг паразитлик қиладиган турларида бундай мосламалар йўқ ва улар сув тагига тез тушиб, ундаги балиққа сув тагидаги озуқа билан ўтади.

Миксоспоридияларнинг энг характерли биологик хусусияти, улар ривожланиш циклининг хўжайини ривожланиш циклига мослашганлигидир.

Жумладан, балиқлар жигари ва сийдик халтасида паразитлик қиладиган турларининг биологияси шунга мослашган. Улар балиқ икра кўяётганда спора ҳосил қилади. Чунки бундай миксоспоридиялар кам маҳсулдор ва кичик ҳажмда бўлади. Шунинг учун уни ёш балиқ ютиб юборади. Бошқача шароитда улар хўжайин организмига тушмаслиги ҳам мумкин. Тўқимада паразитлик қиладиган турлари кўплаб спора ҳосил қилади ва улар балиқлар икра кўйиши даврида спора ҳосил қилмайди. Чунки улар ёш балиқлар организмига (тўқимасига) тушишидан манфаотдор эмас.

Миксоспоридияларнинг тарқалишига гидрологик ва гидрокимёвий омиллар ҳам катта таъсир кўрсатади. Бунда сув ҳаракати муҳим аҳамиятга эга. Сув тўлқини спорани оқизиб тарқатади. Сув тагига тез чўкадиган споралар сув тўлқини ёки ҳаракати билан тарқалмайди. Миксоспоридиялар тарқалишига сув чуқурлиги, кимёвий таркиби ҳам катта таъсир кўрсатади.

**Миксоспоридияларнинг муҳим вакиллари ва уларнинг зарари.** Миксоспоридияларнинг ҳаммаси хўжайин организмига у ёки бу дражада зарар етказиши мумкин. Жумладан, улар хўжайин тўқима ва органларида паразитлик қилиб, бу органлар функциясининг бузилишига олиб келади. Аммо улар фақат паразитлик қилаётган органларга зарар етказиб қолмасдан, бутун организмнинг интоксикациясига сабабчи бўлади. Бўшлиқларда паразитлик қиладиган миксоспоридиялар тўқима формаларига нисбатан кам зарар етказиши мумкин. Масалан, ҳук балигини сийдик халтасида паразитлик қиладиган *Myxidium lieberkuhni* сийдик халтаси деворига кам зарар етказиши мумкин. Жигарда паразитлик қиладиган *Chloromyxum truttae* ўтнинг катталашувига сабабчи бўлади, функцияси бузилади, оғир ҳолатга тушган балиқ ўлади. Карпларнинг сийдик йўлида паразитлик қиладиган *Hofereilus cyprini* интоксикация ва балиқнинг ўлимига сабабчи бўлади.

Тўқималарда паразитлик қиладиган турлари бундан ҳам оғир оқибатларга олиб келади. Масалан, балиқлар кўзида паразитлик қиладиган *Myxobolus talievi* балиқларнинг кўр бўлиб қолишига сабабчи бўлади. Мускулларда паразитлик қиладиган *Telohanellus pyriformis*, *Myxobolus pfeifferi* мускулнинг зарарланишига олиб келади. Зарарланган жойда шиш, яра ҳосил бўлиб, инфекция киришига йўл очилади. Зарарланган балиқ гўшти истеъмолга яроқсиз бўлиб қолади.

Овланадиган денгиз балиқларининг мускулида паразитлик қиладиган *Kudoa* (*Multivalvulea* туркуми) авлоди вакиллари билан зарарланган балиқларнинг гўштини узоқ вақт музлатгичда сақласа ҳам паразит ўлмайди, балки балиқ музлагандан кейин зарарланиш қобиляти кучаяди.

*Myxosoma cerebralis* форель ва ласось балиқларининг тогай тўқимасида паразитлик қилади. Амёбасимон плазмодия тогай тўқимасини зарарлайди, у билан озикланади. Натижада тогайли скелет функцияси (таянч) бузилади. Айниқса, муозанат органлари фаолиятининг бузилиши хавфлидир. Касал балиқ мўлжал ололмасдан ўлади. Уларда умуртқа қийшайиши ҳам кузатилади, бош диформацияси, жағ қийшайиши, умумий интоксикация ва ўлим кузатилади. *Myxosoma cerebralis* асосан ёш балиқларни зарарлайди. Чунки уларда тогай кўп ва яхши ривожланган бўлади. Бу паразит билан сунъий сув ҳавзасидаги балиқлар табиий шароитдагиларига нисбатан кўпроқ зарарланади.

**Миксоспоридияларнинг келиб чиқиши ва эволюцияси.** С.С. Шульман (1966) фикрича, миксоспоридиялар вегетатив босқичининг хусусиятларига кўра, саркодалилардан, қайсидир паразит амёбалардан келиб чиққан бўлиши мумкин. Қадимги миксоспоридиялар амёбаларга яқин бўлиб, кичик, ҳаракатчан, кам спора ҳосил қилган. Бундай формалар бизгача сақланмаган, аммо балиқларнинг ўт халтасида паразитлик қиладиган миксоспоридиялар ана шундай примитив белгиларни сақлаб қолган. Масалан, *Ceratomyxa* авлоди кичик, 3-4 та ядроли бўлади. *Sphayeromyxa* спораси примитив тузилган бўлиб, нотекис пўстли паллалардан иборат.

Тўқималарда паразитлик қиладиган миксоспоридиялар иккиламчи келиб чиққан бўлиши мумкин. Чунки улар плазмодияси йирик бўлиб, маҳсулдорлиги ортган. Спораси такомиллашган бўлиб, тўқима қаршилигига бардош бера олади. Ичакка тушиб отилувчи иплар ёрдамида мустаҳкам ўрнашиб олади.

Примитив миксоспоридиялар ўт халтасида паразитлик қилиши уларнинг қадимги авлодлари ҳам шу органда паразитлик қилганлигини билдиради. Чунки ўт халтаси анатомик жиҳатдан ўн икки бармоқли ичак билан боғлиқдир. Шунинг учун балиқ ичагига тушган паразит ўт йўлига ўтган. Бошқа органларда паразитлик қилиши узок эволюция натижасидир. Бунда, биринчи навбатда, сийдик халтасида паразитлик қилишга ўтган. Бу орган ўт халтасига ўхшаш бўлиб, паразит ўзи мослашган органга ўхшаш жойни топган. Кейин паразит мальпиги найларида паразитлик қилишга мослашган. Бу (яъни мальпиги найлари буйракда бўлади) тўқимага паразитлик қилишга ўтишининг бошланиши ҳисобланади. Кейин нисбатан каттиқроқ тўқима-жабраларда паразитлик қилишга ўтган. Уларнинг бундан кейинги паразитлик қиладиган жойлари ҳар хил тўқималар бўлган. Шунинг учун тўқимада паразитлик қиладиган *Platyasporea* туркумининг турлари кўпдир.

Миксоспоридияларнинг бундай тўқимага паразитлик қилишга ўтиши чучук сув балиқлари паразитларига хос бўлиб, уни Шульман чучук сув балиқлари физиологияси билан боғлайди. Чунки денгиз балиқлари гипотоник, чучук сув балиқлари эса гипертоник хусусиятга эга. Бу экскрет чиқарувчи ва сув-туз муозанатини сақловчи буйрак билан боғлиқдир. Гипотоник балиқлар буйраги кўплаб гипотоник сийдик чиқаради. Бу бўшлиқларда паразитлик қиладиган миксоспоридияларнинг буйракда паразитлик қилишига олиб келган. Денгиз балиқларида сув доимо организмдан чиқиб кетади. Шунинг учун уларда мальпиги найлари кам бўлади ва унда паразит боришига имконият йўқ. Шу сабабли денгиз балиқларида бўшлиқларда паразитлик қиладиган миксоспоридиялар кўп учрайди, тўқима паразитлари кам учрайди. Тўқима формалари чучук сув балиқларида кўпроқ учрайди.

Тўқиманинг паразитга таъсир этиши паразитда ўзига хос мосламалар пайдо бўлишига олиб келган. Бу мосламалар линзасимон паллалар ҳосил бўлиши ва уларнинг махсус валик ёрдамида бирлашишдан иборатдир. Улар спорасининг эволюцияси бошқа йўл билан ҳам боради. Бу паллалар шаклининг ўзгариши ва сув юзасида туришига ёрдам берувчи ўсимталарнинг пайдо бўлишидир. Прimitив турларида (*Bipolaria* туркуми) капсулалар споранинг иккита қарама-қарши томонида жойлашади. Аммо капсулани ичак деворига ёпишиши унинг жойлашишига ҳам таъсир кўрсатган. Агар иплар бир нуктага отилса, улар спорани ичакка маҳкам ёпишишини таъминлайди. Эволюция жараёнида спорада капсулаларнинг яқин жойлашуви ҳам аста-секинлик билан пайдо бўлган.

Шундай қилиб, миксоспоридиялар эволюциясининг асосий йўналиши маҳсулдорлигининг ошиши томонга борган. Бунинг йўли эса тўқимада паразитлик қилишга ўтиш, спора тузилишининг такомиллашуви, хўжайинни зарарлашга мосланиш орқали борган.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб кнidosпоридияларга умумий таъриф беринг ва классификациясини айтинг.
2. Миксоспоридияларнинг тузилишини айтиб беринг.
3. Миксоспоридияларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.
4. Миксоспоридияларда спора шаклланиши ва жинсий жараён қандай содир бўлади?
5. Миксоспоридиялар спорасининг тузилишини айтиб беринг.
6. Миксоспоридиялар хўжайинга қандай зарар етказади?

7. Микроспоридияларнинг муҳим вакилларини ва уларнинг хўжайинга зарарини айтинг.

8. Микроспоридияларнинг келиб чиқиши ва эволюцияси ҳақида нималарни биласиз?

#### **4.8. Микроспоридияларнинг (Microsporidia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Микроспоридияларнинг характерли белгилари қуйидагилар:

1. Буларнинг 400 дан ортиқ тури мавжуд бўлиб, уларнинг ҳаммаси бўғим оёқлилар, айниқса хашаротлар ва оз қисми балиқлар организмда паразитлик қилиб ҳаёт кечиради.

2. Айрим турлари хашаротларда, айниқса паразит ва зараркунанда хашаротларда паразитлик қилади. Бу гиперпаразитизм ҳодисаси бўлиб, биологик жиҳатдан муҳим аҳамиятга эгадир.

3. Буларнинг ҳаммаси хўжайин хужайрасининг ичида паразитлик қилади ва хужайра ҳазм қилинишига тайёр турган озик моддалар билан озикланади. Шунинг учун уларда митохондрийлар бўлмайди.

4. Спораси бир хужайрали, бир ёки икки ядроли, споробластли (эмбрионли) бўлади.

5. Спорасининг ичида спиралга ўхшаш ўралган отилувчи ипи бўлади. Хўжайин хужайрасига ёки танасига бу ип отилади ва йўл (канал) очади. Кейин споробласт ана шу канал орқали хўжайин хужайраси ичига киради. Книдоспоридияларда эса отилувчи ип ёрдамида хўжайин ичак деворига ёпишади.

**Классификацияси.** Буларнинг 400 дан ортиқ тури мавжуд бўлиб, уларнинг ҳаммаси паразитлик билан ҳаёт кечиради. Тузилиши ва ривожланишига кўра улар 2 та синфга бўлинади.

**1. Рудиментар микроспоридиялар – Rudimicrosporea Sprague, 1977.** Бу синф вакилларининг спораси рудиментар, яъни оддий отилувчи аппаратдан, капсуладан иборат бўлади.

**2. Ҳақиқий микроспоридиялар – Microsporea Delphy, 1963.** Спораси такомиллашган отилувчи аппаратга эга бўлади. Бу синф 1 та туркумни ташкил этади: Микроспоридиялар – Microsporidia. Бу типнинг деярли ҳамма вакиллари шу синф ва туркумга киради.

**Туркум: Микроспоридиялар – Microsporidia Balbiani, 1892.** Микроспоридиялар ихтисослашган, хужайра ичида паразитлик қиладиган ҳайвонлар бўлиб, 400 дан ортиқ тури бор. Ривожланиш циклида спораси ва отилувчи ипларининг бўлиши микроспоридиялар ва микроспоридиялар

яқинлигининг белгиси деб келинар эди. Аммо электрон микроскопда спораларининг тузилишини ўрганиш шуни кўрсатдики, улар ўртасида катта фарқлар бор.

Микроспоридиялар келтириб чиқарадиган касалликлар ҳақидаги дастлабки маълумотлар XIX аср ўрталарида пайдо бўлди. Уларнинг систематикадаги ўрни XIX аср охирида Балбиани томонидан аниқланди. XX асрда уларни япон протозологи Кудо (1924) чуқур ўрганди. Айти пайтда уларни ўрганишга қизиқиш ортди. Айтиқса, электрон микроскопда уларни ўрганиш кўп муаммоларни ойдинлаштирди. Жумладан, чех олимлари Лома ва Вавра, кейинчалик Вайзер, Спраги микроспоридияларни ўргандилар. Россияда уларни И.В.Исси зараркунанда ҳашаротларга қарши биологик кураш воситаси сифатида фойдаланиш учун чуқур ўрганди.

**Тарқалиши.** Микроспоридиялар содда ҳайвонларнинг, ҳар хил чувалчангларнинг, мишанкаларнинг, қисқичбақасимонларнинг, ҳашаротларнинг ҳужайраси ичида паразитлик қилади. Умурткачилардан кўпроқ балиқлар зарарланади, баъзан сут эмизувчилар, жумладан одам ҳам зарарланиши аниқланган. Микроспоридияларнинг кўпчилиги гиперпаразит бўлиб, улар паразит содда ҳайвонлар ва чувалчангларнинг цитоплазмасида яшайди. Масалан, *Nosema franzelinae*, *Perezia lankesteriae* грегарионаларда, *Nosema balantidii* инфузорияларда, *Nosema malionis* балиқларнинг ўт йўлида паразитлик қиладиган *Ceratomyxa coris* плазмодиясида паразитлик қилади. *Nosema* авлодининг баъзи турлари трематодлар ва цистодларнинг паренхима ҳужайраларида паразитлик қилади. Улар кўплаб қон сўрувчи ҳашаротларда-бургалар, пашшалар, қандалалар ва балиқларда паразитлик қилади.

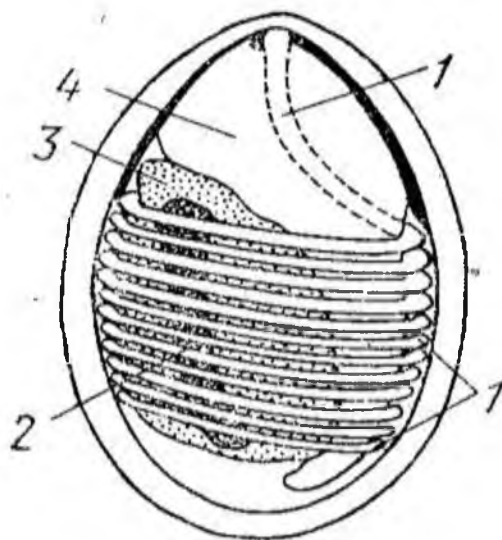
Микроспоридиялар ҳужайиннинг ҳар хил органларида паразитлик қилади. Ҳужайин организмга кириши билан ичак эпителийсига, ундан қон ёки лимфа билан бутун организмга тарқалади. Ҳашаротларнинг кўпинча ичагида, мальпиги найларида, ёғ таначасида яшайди. Асцидияларнинг ичагида, мишанкаларнинг жинсий беши, тана бўшлигида, балиқларнинг гавда қоплами, мускули, жинсий беши, нерв системасида, қуён, ит ва одамнинг юрак мускули ва бош миясида паразитлик қилади.

Микроспоридиялар билан ҳужайин ноҳосдан зарарланади. Спора ҳужайин ахлати билан ташқи муҳитга чиқади. Ҳашаротлардан капалаклар қўяётган тухумининг ташқи пўстида спора ёпишиб туриши ҳам мумкин. Баъзи ҳашаротларда канибализм ходисаси учрайди. Зарарланган наслини (личинкасини) еган соғлом ҳашарот микроспоридия билан зарарланади. Микроспоридиялар қушларнинг ҳашаротларни ёйиши натижасида улар ахлатлари орқали тарқалади. Баъзи микроспоридиялар трансовариал йўл

билан, яъни личинкалик даврида хўжайинни зарарлайди. Спора хўжайиннинг сперматофорасида бўлиши мумкин ва уругланиш даврида тухумга ўтади.

Микроспоридиялар ривожланишида тарқатувчи иштирок этмайди, аммо бошқа ҳайвонлар ёрдамида механик равишда тарқалиши ҳам мумкин.

**Ривожланиш цикли.** Уларнинг ривожланиш цикли спорасини хўжайин ичагига тушишидан бошланади ва янги спора ҳосил бўлиши билан тугайди. Микроспоридияларнинг спораси бир хужайрали, катталиги 2-5 мкм, калин пўст билан қопланган бўлиб, унинг таркибида мукополисахарид бор. Споранинг олдинги қисмида қопқоқчаси бўлади. Қопқоқ отилувчи ип билан туташ бўлиб, ип спиралга ўхшаш ва споранинг 2/3 қисмини эгаллайди (74-расм).



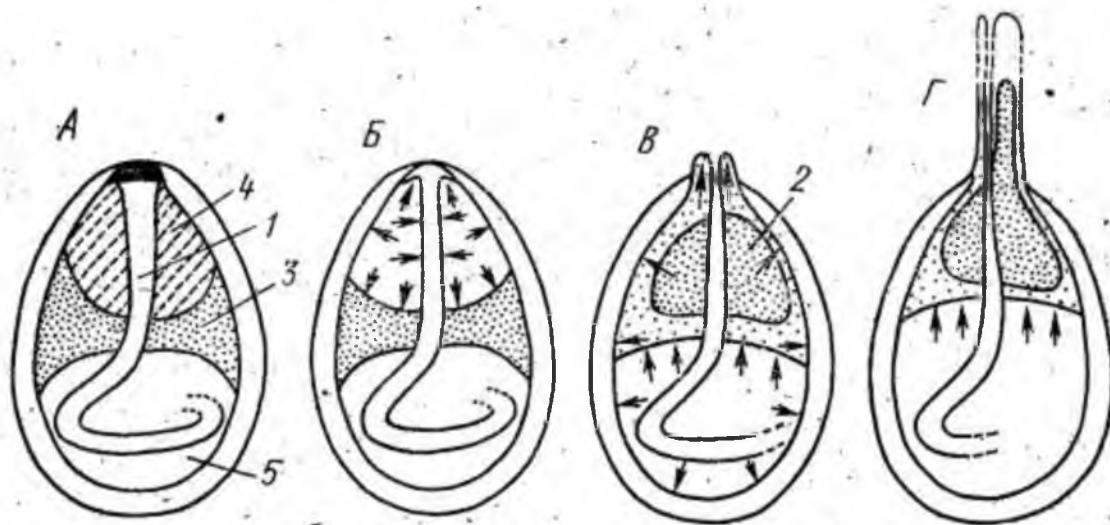
**74-расм. Микроспоридиялар спорасининг тузилиши.**

**1 – поляр ип; 2 – спораплазма ядроси; 3 – спороплазма; 4 – полярпласт (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Ипнинг узунлиги спорадан 10 баробар узун бўлади. Масалан, *Nosema bombicus* спораси 2-4 мкм, ипи 72 мкм узунликда бўлади. Споранинг марказида амёбасимон эмбрион бўлиб, уни спороплазма ҳам дейилади. Унда 1 ёки 2 та ядроси бўлади. Ундан олдинроқда фибрилсимон полярпласт жойлашган. Амёбасимон эмбрионнинг спорадан чиқиши отилувчи ипнинг отилишига боғлиқ. Ипнинг отилиш механизми электрон микроскоп ёрдамида аниқланди. Споранинг олдинги қисмида махсус жой бўлиб, ҳазм ферментлари унга таъсир эта олади (75-расм). Шу жойнинг емирилишидан кейин спорага ташқаридан (ичакдан) намлик кириб полярпластни суюлтиради. Полярпласт бўкиб (кўпчиб) амёбасимон эмбрионни орқага



суради ва вакуолага қисади. Натижада спорани ичида босим ортиб, отилувчи ипни отилишига сабабчи бўлади.



**75-расм. Микроспоридиялар поляр ипининг отилиш босқичларининг кетма-кетлиги ва спороплазманинг чиқиши.**

**1 – поляр ип; 2-3 – спороплазма; 4 – поляропласт; 5 – вакуола. Спора ичидаги босим йўналиши стрелкалар билан кўрсатилган (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

Бу жараён 10 соатлар вақтни ўз ичига олади. Отилувчи ип изидан амёбасимон эмбрион ҳам спорадан ажралиб, босим остида ташқарига чиқади.

Бунда отилувчи ип шприцни ишлаш принципида ишлайди ва амёбасимон эмбрион ичак эпителий хужайрасининг цитоплазмасига киради. Бунда амёбасимон эмбрионга ичак ферментлари таъсир эта олмайди. Чунки у спорадан босим остида, тезда ичак эпителий хужайрасига кириб кетади. Амёбасимон эмбрионнинг спорадан чиққан ҳолати планонт дейилади. Планонт тезда кўпайишга киришади. Кўпайиш натижасида ҳосил бўлган трофозоитлар бир қатор бўлиб жойлашади. Натижада микроспоридиялар учун хос бўлган лентасимон, одатда 8 ядроли трофозоит ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар биридан плазмодия ҳосил бўлади ва уни споронт деб аталади. Уларни споробласт ҳосил бўлишидан бошлаб панспоробласт деб аталади. Аммо бу панспоробласт микроспоридияларнинг панспоробласти билан келиб чиқиши жихатдан ҳар хил бўлади. Панспоробластда спора ҳосил бўлиши билан у хўжайин хужайрасининг цитоплазмасига киради.

Микроспоридия билан зарарланган хужайра цитоплазмасида вакуола-лар сони кўпаяди, ядро катталашади ва натижада хўжайин хужайраси катталашади. Паразит кўпайиши даврида цитоплазмага араллашиб, ядрони

четга суриб чиқаради. Ҳосил бўлган споралар хўжайин хужайраси ўлгандан кейин ундан ташқарига (ичак бўшлигига) чиқади.

Микроспоридияларнинг жинсий кўпайиши яхши ўрганилмаган. Баъзи маълумотларга қараганда, ҳар бир трофозоит ядроси бўлинади ва бу ядролар спорогониягача яна қайтадан кўшилади. Бошқа маълумотларга қараганда, синкарион амёбасимон эмбрион хўжайин хужайрасига киргунча ёки киргандан кейин ҳосил бўлади.

**Микроспоридияларнинг хўжайин организмга таъсири.** Микроспоридиоз касалликлар табиатда кенг тарқалган бўлиб, сурункали характерга эгадир. Бу касалликдан балиқларнинг (камбала, колюшка) ўлими кузатилган. Тут ипак қурти, чигирткалар кўплаб нобуд бўлади. Микро-споридиоз сурункали касаллик бўлса ҳам, хўжайиннинг маҳсулдорлигига ва сонига катта таъсир кўрсатади. Касал ҳайвон абиотик омилларга чидамсиз бўлади, касалланган ҳашарот линька ва диапауза даврида кўплаб нобуд бўлади.

Микроспоридия хўжайин хужайра ва тўқимасини емиради. Масалан, асалари *Nosema apis* билан зарарланганда ичак нормал ишламайди. *Thelohania* авлоди вакиллари дарё қисқичбақаси ва креветкаларнинг ён мускулларини емиради ва ҳаракатлана олмасдан ҳайвон кўпчилик ҳолатда ўлади. Дарё қисқичбақаси фарфор касаллиги даврида популяцияси камайиб, ов қилиш имконияти йўқолади. *Plistophora* авлоди вакиллари усач, буқача ва бошқа балиқлар мускулини зарарлаб ўлимга олиб келади.

Микроспоридиоз касаллигининг кечиши бошқа омиллар билан ҳам боғлиқ бўлади. Масалан, тут ипак қуртининг ипак ажратувчи беши фаолияти бузилиб, гумбак ўрамайди, хужайраларда аминокислоталар келиши камайиб, оқсил алмашинуви бузилади. Мальпиги найларида паразитлик қилиши натижасида интоксикация содир бўлади ва ҳашарот ўлади.

Микроспоридиялар хўжайиннинг эндокрин безларига ҳам таъсир кўрсатади. Натижада ҳашаротларда метаморфоз нормал кечмайди. Линькалар сони кўпаяди, личинка ўсиши тезлашади, аммо имагога айланиши кечикади ёки мутлақо содир бўлмайди. Ёнсузар қисқичбақаларда андроген безлар фаолияти бузилади. Натижада фақат самкалар ҳосил бўлади. Бу паразит учун катта аҳамиятга эга бўлиб, хўжайинга паразит тухум даврида юқади. Микроспоридиоз хўжайиннинг таъсирланиши ва характерига ҳам таъсир этади. Масалан, микроспоридиоз билан касалланган асаларилар уя қуриш инстинктини йўқотади, касал чигиртка миграция хусусиятини йўқотади.

Хўжайин жинсининг паразитга таъсири ҳам қизиқарлидир. Ургочи ҳашарот организмда паразит секин ривожланади. Касалланган ургочи

хашарот эркагига нисбатан қишнинг ноқулай шароитини яхши ўтказди. Масалан, пашшаларда паразитлик қиладиган *Thelohania* авлоди, қарам қопалагида паразитлик қиладиган *Nosema mesnili* шундай хусусиятга эга.

**Микроспоридиоз касалликлари.** Тут ипак қурти нозематози (**побрина**). Бу касалликнинг кўзгатувчиси *Nosema bombycis* Naegeli, 1857 бўлиб, тут ипак қуртининг ва бошқа қопалакларнинг личинкасини (қуртини) зарарлайди. Паразит хўжайиннинг ичак эпителий хужайраларида, ёғ таначаларида, мальпиги найчаларида, жинсий системасида ва бошқа органларида жойлашиб олади ва паразитлик қилади. Тажрибаларда 3 кундан кейин паразитнинг интенсив кўпайганлиги, 8 кундан кейин хўжайиннинг ҳамма органларида паразитнинг ҳар хил босқичларининг пайдо бўлганлиги қайд қилинган.

Касалликнинг ташки белгиси қурт ола-чипор бўлиб қолади. Бу эпидермис хужайраларининг зарарланганлиги белгиси ҳисобланади. Қурт кам ҳаракат бўлиб қолади ва кучли зарарланган бўлса, кўплаб ўлади. Зарарланган қурт пилла ўрамайди, агар пилла ўраса ҳам ундан ипак чиқмайди. Чунки паразит ипак ажратувчи безини ҳам зарарлаган бўлади. Кучсиз зарарланган қурт метаморфозини охирига етказди. Аммо ҳосил бўлаётган қопалакнинг ҳамма органлари нозема билан зарарланган бўлади. Ипак қурти самкаларининг тухумдонига паразитнинг споронти киради ва бу самка кўйган тухум ҳам нозема билан зарарланади. Паразит шундай қилиб табиатда кенг тарқалади. Демак, нозема ипак қуртининг ҳамма органларини ва ҳамма босқичларини зарарлайди.

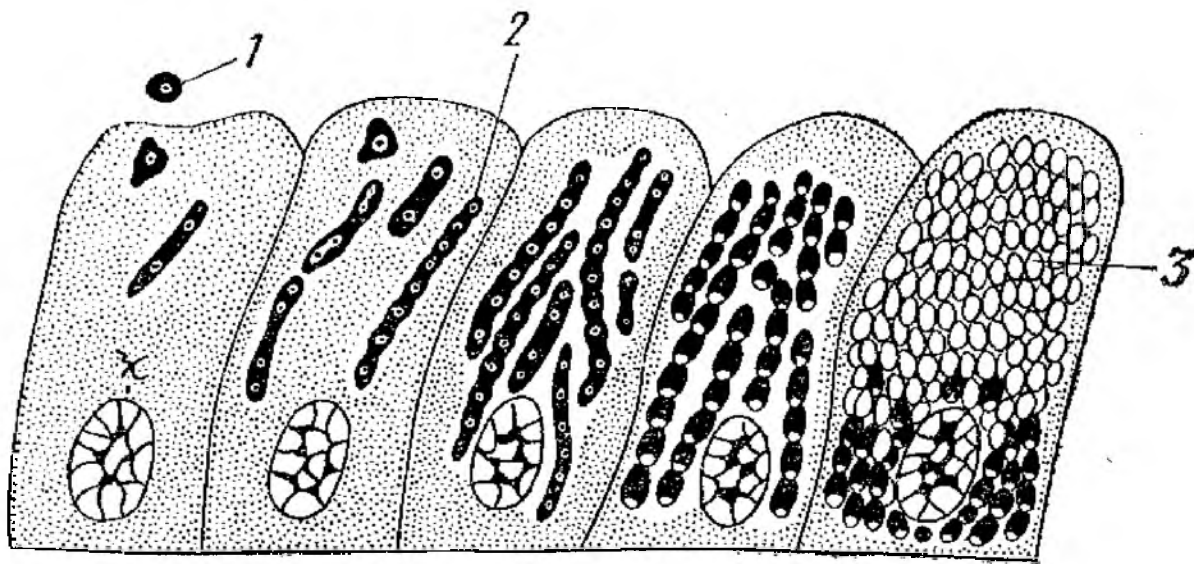
Ипак қурти овқат (тут барги) билан нозема спорасини ютиб юборади. Ичакда спорадаги отилувчи ип отилиб амёбасимон эмбрион ичак эпителий хужайраларига киради ва ундан ҳар хил органларига боради. Хужайра ичида паразит тез кўпайиб трофозоит ҳосил қилади. Трофозоитлар занжирсимон тузилма ҳосил қилади. Организмга киргандан 3 кундан кейин спора ҳосил қилади ва спора ахлат билан берилаётган барг устига тушади. Бу барг орқали спора шу хонадаги қуртлар организмга тушади ва зарарланади.

XIX асрда Францияда бу касаллик кенг тарқалиб ипакчиликка катта зарар етказди. Шунда ипакчилар буюк Луи Пастерга ёрдам сўраб мурожаат қиладилар. Касаллик сабаблари у даврда номаълум эди. Буюк олим *N.bombycis* ривожланиш циклини ўрганади ва шу асосда оддий ҳамда фойдали усул, яъни касалланган қуртни ёқиш ҳамда уруг олиш учун танлаш усулини тавсия этади. Ўзбекистонда махсус станциялар ташкил этилган бўлиб, улар хўжаликларни соғлом ипак қурти тухуми билан таъминлаш вазифасини бажаради.

**Асалари нозематози.** Бу касалликни пайдо қилувчи *Nosema apis* Zander, 1909 асалари ичагининг эпителий хужайраларида паразитлик қилади.

Нозематоз асаларининг юкумли касаллиги бўлиб, нозематоз билан етук асаларилар касалланади, личинкаларига бу касаллик таъсир қилмайди. Касалликни кўзгатувчи *Nosema apis* асалариларнинг ўрта ичагида паразитлик қилади. Бу ерга у зарарланган озуқа билан киради. Нозема споралар ҳосил қилиб, уларнинг ўсиши натижасида амёбулалар чиқади. Амёбулалар ўрта ичак хужайраларига кириб меронтларга айланади. Меронтлар ичак тўқимасининг хужайраларида споробластларни ҳосил қилади (76-расм).

Буларнинг ҳар бири биттадан спора ҳосил қилади. Спора кўпайиши натижасида емирилган тўқима хужайралари билан ўрта ичак тешигига ўтади, у ерда озуқа массаси билан бирга йўгон ичакка силжийди ва ахлат билан бирга ташқарига чиқарилади. Бундай ахлат асалари уясига, сувга, асалга, пергага тушганида улар нозема спораси билан зарарланади. Қурук ахлат ва инларда нозема споралари ҳаётчанлигини 2 йилгача сақлайди. Хазон, ўликлар орасида бир йилгача яшайди. 60<sup>0</sup>С иссиқ сувда споралар 10 мин, формалиннинг 4% ли эритмасида, 25<sup>0</sup>С ҳароратда бир соатдан кейин ҳалок бўлади. Споралар 10<sup>0</sup>-14<sup>0</sup>С дан паст ва 35-36<sup>0</sup>С дан юкори бўлган ҳароратда кўпаймайди.



**76-расм. Асалари ичак эпителийсининг *Nosema apis* билан зарарланиши.**

**1 – таркалаётган планонт; 2 – саккиз ядроли трофозоит;  
3 – споралар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

**Касалликнинг тарқалиш йўллари.** Касалликнинг манбаи касал асаларилардир. Улар ўзининг ахлати орқали перга, уялар ва сувни нозематоз билан заралантиради. Оила ичидаги соғлом асаларилар нозема спораси тушган асал, перга, сувларни истеъмол қилганда ёки касаллик манбаи тушган мум катакларни тозалаш пайтида ўзига нозематозни юктиради. Касаллик соғлом оилага умумий сув идишларидан, дезинфекция қилинмай қўйилган инлардан, асбоблардан ва бошқалардан ҳам ўтиши мумкин.

**Касалликнинг кечиши.** Қишлов ёмон шароитларда ўтганда (сифатсиз озука билан озиклантириш, арихоналарда эски, ифлос мум инларнинг бўлиши, қишловга қари она арилар билан кирилса, арихонада ҳароратнинг ўзгариши) нозематоз билан касалланиш қишнинг иккинчи ярмида пайдо бўла бошлайди. Баҳорга келиб, оилада насл пайдо бўла бошлаган вақтда асаларилар уларнинг яхши ривожланиши учун уяда ҳароратни ошира бошлайди, бу вақтда касал арилар сони ҳам ошиб бораверади, қисқа вақт ичида бутун оила нозематоз билан касалланиб қолади.

**Касаллик белгилари.** Асалариларнинг нозематоз билан касалланишининг характерли белгиларидан бири асалариларнинг безоватланиши, уларда ич кетиш, айрим асалариларнинг, баъзан бутун оиланинг ҳалок бўлишидир. Касал бўлган асалари гуждан ажралиб арихона деворида ўрмалаб, тагига тушиб, совукдан қотиб ўлади. Қишлов вақтида арихоналар тагида асаларилар ўлиги жуда кўп ётган бўлади. Ич кетиш бошланиши билан асаларилар уядан чиқиб кетишга ҳаракат қилади, уя бўйлаб ўрмалаб арихона ромларининг планкалари, арихона олдинги деворининг ички юзаси, баъзан ташқи деворини ҳам ахлатлари билан қора доғ қилиб булғайдилар. Арихоналарнинг деворларида эса оқиб тушган доғ қолади. Бундай доғларда жуда кўп миқдорда нозема споралари сақланади. Асалари ичаги нозема споралари билан тўлгани учун қорни катта бўлиб, улар соғломларидан анча катта кўринади.

Нозематоз даврида содир бўладиган патологик ўзгаришлардан бири ичакнинг ўрта ва орқа бўлимларининг катта бўлиб кетиши, ўрта ичак сегментациясининг йўқолиши, унинг ичидаги ахлатнинг сут рангли бўлишидир (соғлом асаларилар ичагида ахлат сариқ-қўнғир рангли бўлади).

**Касалликни аниқлаш.** Ўрта ичакдаги массани микроскопик текширишлардан ўтказиш ёрдамида нозема спораларининг бор-йўқлиги аниқланади. Текшириш лабораторияга нобуд бўлган асалариларнинг устки қатламидан 50 тадан кам бўлмаган асалари юборилади ҳамда ҳар бир нобуд бўлган оиладан намуна (асал ва пергаси билан битта мум ин) олинади. Учадиган асаларилар касал бўлганда лабораторияга ҳар бир оиладан 3-5 та

намуна юборилади. Ҳар бир намунага 50 тадан тирик асалари ёки яқинда нобуд бўлган асалари юборилади. Тирик ёки ўликлигидан қатъий назар ҳар бир оиладан олинган намунани алоҳида картон қутичаларга солиб устига оила номери ёзилади. Патологик материал билан бирга лабораторияга ветеринар мутахассиснинг илова қогози юборилади. Бу ҳужжатда ташкилот номи ёки асалари эгасининг фамилияси, исми, манзили, материал олинган кун, касаллик пайдо бўлган вақти ёки асалари оиласининг нобуд бўлган куни, ўлик асалариларнинг арихонанинг ичида жойлашган жойи, уянинг касал асаларилар ахлати билан ифлосланиш даражаси, уяда қолган асал ва перга микдори ва ҳоказолар кўрсатилади.

**Даволаш.** Нозематоз билан касалланган асалариларни даволаш учун фумагиллин органик кислоталар (сирка), шовул ёки равочдан фойдаланилади. Фумагиллинни даволаш шарбати ҳолида бир оилага 1 л ҳисобидан тайёрланади. 1 г фумагиллинга 4 мл хлороформ қўшилади ва устига 10 мл спирт қуйилади. Бу эритмани 30<sup>0</sup>С гача совутилган қанд шарбатига аралаштирилиб асаларилар озиклантирилади. Уялар қишки бинодан ташқарига чиқарилганда фумагиллин билан даволаш тавсия этилади. Уни бир оилага 1 л ҳисобида охурларга ҳар 7 кунда 1 мартадан, ҳаммаси бўлиб 4 марта берилади. Фумагиллин нозема спораларини ўлдирмайди, фақат уларнинг ривожланишини тўхтатади, шундай бўлса ҳам ундан фойдаланиш нозематознинг ривожланишини тўхтатиб, асаларилар оиласи кучсизланишининг олдини олади ва уларнинг нормал ривожланишига имкон яратилади. Сирка кислота шўр озик тариқасида берилади. Уни 10 л шарбатга 3 мл сирка эссенцияси ҳисобидан тайёрланади. Тайёр эритмани олиб қанд шарбатига (1 қисм қанд, 1 қисм сув) қуйиб яхшилаб аралаштирилади ва охурларга қуйилади. Бу озукани эрта баҳорда оиланинг кучига қараб 0,5 дан 1 л гача берилади. Оксалат кислотаси (0,3 г 1 л шарбатга)ни озгина илиқ сувда эритиб, охурларга қуйилади. Шовул билан равоч нордон озик сифатида ишлатилади. Бир челақ сувга 2 кг шовул ёки равоч солиб (танаси ва барглари) қайнатилади. Ўсимликлар титилиб пишгандан кейин сувини сузиб олиб бир челақ унча тўла бўлмаган қайнатмага тўла челақ шакар солинади. Нордон озукани баҳорда асалариларга тозаланиш учун, учиб чиқиб келгандан кейин берилади (кучига қараб 0,5-1л бир оилага), озикни кечқурун банкада арихона устига қуйилади. Эрта баҳорда оксалат ёки сирка кислотасини қўллаш ёки шовул, равочдан нордон озукани бериш нозематоз касали билан касалланган асалариларга самарали таъсир этади. Асаларичилик институти тажрибаларидан маълум бўлдики, асалари ичагидаги фаол

кислоталилик даражаси уларнинг овқат ҳазм қилиш жараёнини яхшилаб, ҳаётӣ фаолиятини оширади, касаликка қарши курашувчан бўлади.

**Қарши кураш чоралари.** Нозематоз билан касалланган аризорларга карантин эълон қилинади. Нозематоз шундай касалликки, у билан ҳар йили тинмай кураш олиб бориш керак. Бу курашнинг муваффақиятли усули бир вақтнинг ўзида ҳам даволаш, ҳам санитария-профилактика тадбирларини ўтказишдир. Санитария-профилактика тадбирларининг асосий вазифаси, касалликни бошқа оилаларга тарқалишининг олдини олиб, нозема спораларини йўқотишдир. Бунинг учун арихоналар ва ундаги асбоблар яхшилаб дезинфекция қилинади. Арихона ва унга солинган тахтача қуйидагича дезинфекция қилинади: улар мум ва прополис (асалари елими) дан тозаланади, ишқорнинг иссиқ эритмаси (600г эланган печка кули ёки 200 г кир содаси бир челақ сувда эритилади) билан асалариларнинг ахлати қотиб қолган излар ювилади, қуригандан кейин арихонанинг ичини ва тирқишларини кавшарлаш лампасининг ўти билан сал-пал қизаргунча қуйдириш керак. Ромлар, асаларичилик асбоблари ва асаларичилар кийимини Европа чиришидагидек дезинфекция қилинади. Мум инлар эса қуйидагича усулларда дезинфекция қилинади. Мум инлари формалин ёки формалин буги билан дезинфекция қилинади. Мум инларини сирка кислота билан ҳам дезинфекция қилиш мумкин.

**Профилактикаси.** Нозематоз касаллигининг пайдо бўлиш сабаби қишлоқнинг ноқулай келиши ва озуқа сифатининг пасайиб кетиши, яъни асаларилар қишлови учун яхши шароит тугдириб, уларни сифатли озуқа билан таъминлаш керак. Бундай озуқа ўсимликлар айни гуллаган даврда йиғилган асал ёки қанд шарбати бўлиши мумкин. Асаларилар қишлоқдан яхши ўтишлари учун қишлайдиган хонадаги ҳарорат, ташқаридаги ҳарорат қандай бўлмасин 2<sup>0</sup>С дан 4<sup>0</sup>С гача бўлиши керак. Шуни унутмаслик керакки, қишлоқда хонадаги ҳароратнинг 2<sup>0</sup>С дан паст бўлиши асалари учун 4<sup>0</sup>С дан баланд бўлганидан яхшироқ бўлади. Асаларилар қишлайдиган хона қуруқ ва шамоллатилган бўлиб, унинг ичи қоронги ва тинч бўлиши керак. Ҳар хил ширалардан йиғиб олинган асал қишлоқга ярамайди. Чунки у асалариларни токсикоз касалига олиб келади. Кучсиз оилаларда қишлоқ кийинроқ ўтади, шунинг учун қузда уларни қишлоқга тайёрлаган вақтда уч ораликдан кам бўлган кучсиз оилаларни бирлаштириб, унга ёшроқ ва сертухум она арини қўйиш керак. Сибирнинг ўрта қисмида асалариларнинг нозематоз билан касалланишининг асосий белгиларидан бири уларнинг безовталаниши ва ич кетишининг бошланишидир. Шу белгилар аниқлангандан кейин тезда арихонани шамоллатиш керак, бунинг учун ҳаво тортадиган туйнуклар ва

эшиклар очилади. Агарда ич кетиш март ойида аниқланса, у вақтда асалариларга вақтли учиб чиқиб келишга имконият бериш керак. Бундай учишда асаларилар йўгон ичагидаги тўлиб кетган ахлатни ташқи муҳитга чиқариб ташлайди. Бунинг учун  $10^0$ - $13^0$ С дан паст бўлмаган, шамолдан ёпиқ, қуёш нури тушадиган жой топиб шу ерда арихона эшиги очилиши керак. Бу ернинг атрофида  $100\text{ м}^2$  жойдаги қор сомон билан ёпилади. Арихона тагига тахтачалар қўйилиб, касал асалари бор арихоналар олиб чиқилади. Тайёргарлик ишлари битгач, арихона эшиги очилади ва асаларилар учиб чиқади, улар бироз уя атрофида айланиб, учиб бўлгандан кейин яна уяга киради ва эшиги ёпилади. Арихоналар яна ўз жойига қўйилади ва баҳорнинг иссиқ кунлари келгунча туради. Қишлоқ ўтадиган хонадан арихоналар аризорга чиқазилгандан кейин тезда уларни кўздан кечириб, касал бўлганлари ажратилади. Бу вақтда одатда инларда янги насл пайдо бўлиши мумкин, шунинг учун ташқаридаги ҳарорат  $+16^0$ С дан паст бўлмаслиги керак. Уяларда озука етарли бўлмаса, ариларнинг сони қисқартирилади. Асаларилар билан зич тўлиши ва иссиқлик сақлаши учун ромлар бир-бирига яқинроқ (8-9 мм узокликда) қўйилади ҳамда устидан, ёнидан ёпиб иситилади. Кунлар исий бошлаши билан фақат касалланган ромлар эмас, соғломлари ҳам янги, дезинфекция қилинган арихоналарга кўчирилади. Бўш арихоналар дезинфекция қилингунча яхшилаб ёпиб аризордан чиқарилади, чунки уларнинг ичига асаларилар кириб қолиши мумкин. Асалари оилаларини кўчиришдан олдин мум инлар сараланади, яроқсизлари янги дезинфекция қилинганлари билан алмаштирилади. Насли бор мум инлар асалари билан бирга тоза арихонага қўйилади. Агарда инлар турган ромларнинг ёғоч (брусок)ларида касал ариларнинг ахлат излари бор бўлса, уларни тозалаб 4% ли формалин эритмаси билан артиш керак. Уни пахта ёки мўй қалам билан суртилади. Бу ишни арихонанинг устида эмас, балки четроққа олиб, тагига қогоз ёйиб бажарилади. Кейинчалик бу қогозлар ёқиб юборилади. Ўрта Осиё шароитида асаларилар эркин қишлайди. Илик кунларда улар учиб чиқиб туради. Асалари оилаларини баҳорда кўздан кечириб, насл бор ромларни белгилаб, уларни уянинг четига яқинроқ қилиб қўйиш керак.

**Nosema saniculi** тури баъзи маълумотларга қараганда, одамларда кенг тарқалган склероз касаллигини келтириб чиқаради. Улар бош мияда паразитлик қилади. Агар шу маълумотлар тўлиқ тасдиқланса, яқин орада бу касалликни даъволаш учун керакли дорилар ишлаб чиқилса керак. Аввало склерознинг ўзи ҳам тўлиқ ўрганилмаган.



**Балиқлар микроспоридиозлари.** Балиқларда асосан *Glugea Thelohan*, 1891 авлоди вакиллари паразитлик қилади. Бу авлод вакиллари хўжайиннинг ҳар қандай органида паразитлик қилиши мумкин, аммо улар асосан мускулда ва тери остида паразитлик қилади. Зарарланган хўжайрани ҳажми катталашади, ядроси цитоплазмадан олдин бўлинади ва кўп ядроли гигант хўжайралар ҳосил бўлади. Бу гигант хўжайралар ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан иборат бўлган капсула билан қопланади. Натижада микроспоридияларга хос бўлган циста ҳосил бўлади.

***Glugea anomala*** колюшка балигининг типик паразити ҳисобланади. Балиқ паразитнинг спорасини ютиб зарарланади. Овқат ҳазм қилиш системасида спорадан чиққан амёбасимон эмбрион лейкоцитларда ёки эндотелиал ретикулум системасида тарқалиб интенсив кўпаяди. Натижада лентасимон 8 ядроли трофозоит атрофида цитоплазмадан паразитни ажратиб турувчи вакуола ҳосил бўлади. Паразитнинг интенсив кўпайиши ва гигант хўжайраларнинг ўсиши натижасида циста, унинг ичида эса споралар шаклланади. Цистаси жуда йирик бўлиб, оддий кўз билан ҳам кўриш мумкин. Циста тери остида бириктирувчи тўқимада, ичак деворларида, жигарда ва бошқа органларда жойлашиши мумкин. Цистанинг катталиги 3-6 мм га етиши мумкин.

**Микроспоридияларнинг аҳамияти.** Микроспоридияларнинг 100 дан ортиқ тури зараркунанда ҳашаротлар организмда паразитлик қилади ва ўлимга олиб келади. Бу ҳодиса, яъни паразитда паразитлик қилиш гиперпаразитизм дейилади. Ҳозирги вақтда ўрмончиликда ва қишлоқ хўжалигида зарар етказадиган паразит ёки зараркунанда ҳашаротларга қарши биологик усулда микроспоридиялардан фойдаланиш устида илмий тадқиқот ишлари олиб борилмоқда.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб микроспоридияларга умумий тавсиф беринг ва классификациясини айтинг.
2. Микроспоридияларнинг тарқалиш йўллари изохланг.
3. Микроспоридияларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.
4. Микроспоридияларнинг хўжайин организмга таъсирини тушунтиринг.
5. Тут ипак қурти нозематозининг ривожланиш циклини айтиб беринг.
6. Асалари нозематозининг ривожланиш циклини тушунтириб беринг.

7. Асалари нозематозининг олдини олиш ва қарши кураш чораларини айтиб беринг.

8. Баликлар микроспоридиози хақида нималарни биласиз?

9. Микроспоридияларнинг қишлоқ хўжалигидаги аҳамиятини айтиб беринг.

#### **4.9. Киприклилар ёки инфузорияларнинг (Ciliata ёки Infusoria)**

##### **кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Булар тузилиши ва физиологиясига кўра энг мураккаб тузилган содда хайвонлар бўлиб, қуйидаги ўзига хос характерли белгиларга эга:

1. Инфузориялар ривожланиши давомида доимо ёки маълум бир босқичида киприклари бўлади. Бу киприklar бутун гавдани қоплаб олган бўлиши ёки гавданинг бирор жойига тўпланган бўлиши мумкин. Киприklar донасимон кинетосомадан бошланган бўлиб, кинетосомалар ингичка ипчалар-кинетодесмалар орқали бир-бири билан бирлашган бўлади. Бундай бирлашиш натижасида таянч вазифасини бажарувчи курилма ҳосил бўлади. Киприklar инфузорияларда ҳаракат вазифасини бажаради. Киприklarнинг борлиги туфайли киприклилар деб номланади;

2. Инфузорияларнинг энг характерли белгиси ядролар дуализми, яъни 2 та ядроси бўлишидир. Катта ядроси полиплоид характерда, яъни хромосомалар набори бир неча карра ортган (конюгация даврида) бўлиб, соматик ядро ҳисобланади ва моддалар алмашинувини бошқаради. Кичик ядроси диплоид характерда бўлиб, хромосомалар набори нормал ( $2n$ ) сонда бўлади ва генератив ядро ҳисобланиб, унинг кўпайишни бошқаради;

3. Инфузориялар гавдаси пелликула билан қопланган бўлиб, доимий шаклга эга;

4. Овқат ҳазм қилиш органоидлари-огиз (цитостома), томоқ, ҳазм вакуоласи ва порошицадан (цитопрокт) иборат;

5. Қисқарувчи вакуоласи мураккаб тузилган бўлиб, резервуар ва олиб келувчи каналлардан иборат;

6. Пелликуласининг тагида ҳужум ва ҳимоя вазифасини бажарувчи трихоцисталари бор. Бу таначаларни механик ва кимёвий таъсиротлар пайтида душманга ёки ўлжага отади ва уларни ўлдиради ёки шол ҳолатига олиб келади;

7. Жинссиз, жинсий (конюгация), палинтотомия ва куртакланиш йўллари билан кўпаяди.

**Классификацияси.** Буларнинг вакиллари сувда, бир қисми паразитлик қилиб ҳаёт кечиришга мослашган бўлиб, 7000 дан ортиқ тури бор. Улар бири-биридан фарқ қилувчи 2 та синфга бўлинади:

1. Сўрувчи инфузориялар – Suctoria
2. Киприкли инфузориялар – Ciliata

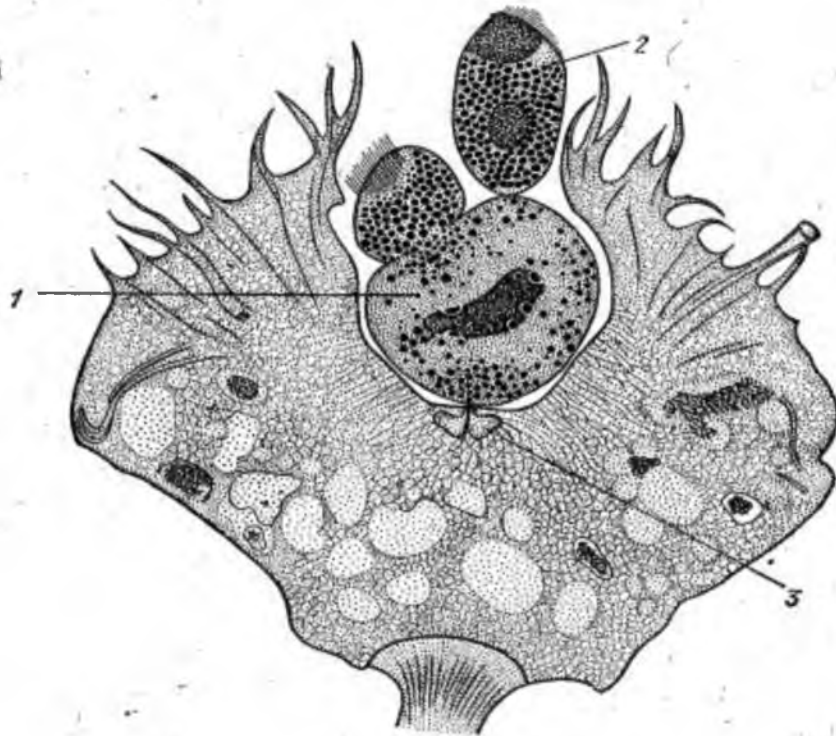
**Сўрувчи инфузориялар – Suctoria.** Булар вакиллари гавдаси ривожланишининг маълум даврларидагина киприклар билан қопланган бўлади. Ана шу хусусияти билан сўрувчи инфузориялар киприкли инфузориялардан фарқ қилади. Улар бошқа даврларда гавдасининг поячалари ёрдамида субстратга ёпишиб ўтроқ ҳаёт кечиради.

Сўрувчи инфузорияларнинг гавдаси сўрувчи таначалар, яъни пайпаслагичлар билан қопланган бўлиб, бу сўрувчи таначаларнинг ички каналчалари бор. Бу каналчаларнинг бир учи ташқи муҳит билан, бир учи эса эндоплазма билан туташган бўлади. Улар асосан инфузориялар билан озиқланади. Инфузориялар сўрувчи таначаларга тегиши билан ёпишиб қолади. Яна бир нечта сўрувчи таначалар ўлжага ёпишиб олади. Шундан кейин сўрувчи инфузориянинг пелликуласи эриб кетади ва эндоплазмаси ўлжани камраб олади. Натижада ҳазм вакуоласи ҳосил бўлади ва ўлжа ҳазм бўлади. Баъзиларида сўрувчи таначалар фақат овқатни ушлайди, холос.

Жинссиз кўпайишда куртакланиш йўли билан кўпаяди. Бунда куртак гавданинг ташқи томонида ёки ички томонида ҳосил бўлади. Ташқи куртакланишда олдин куртаклар бўртиб чиқади, кейин ядролар ҳар бир куртакка митоз йўли билан бўлиниб, кейин куртак она инфузориядан ажралиб кетади ва ҳосил бўлган янги индивид дарбадар ёки қидирувчи деб аталади (77-расм).

Ички куртакланишда олдин узукка ўхшаш айлана ҳосил бўлади. Ядро айланаларга бўлингандан кейин, уларда киприклар ҳосил бўлади. Улар она организмидан ташқарига чиқиб маълум муддат сузиб юради ва киприкларини ташлаб юборади, бирор субстратга ёпишиб яшайди. Пояча ҳосил бўлади.

Сўрувчи инфузориялар жинсий, яъни канъюгация йўли билан ҳам кўпаяди. Уларнинг ёш индивидларида киприкларнинг бўлиши сўрувчи инфузорияларни киприкли инфузориялардан келиб чиққанлигини билдиради.



**77-расм. Паразит сўрувчи инфузория (*Tachyblaston ephelotensis*) бошқа инфузорияга (*Ephelota gemmipara*) паразитлик қилиши.  
 1 – куртакланаётган паразит; 2 – шаклланган дайди; 3 – хўжайин цитоплазмасига кираётган паразитнинг “сўргичи” (В.А.Догель, 1981)**

Сўрувчи инфузориялар асосан ўтроқ ҳолда чучук сувларда, денгизларда яшайди. Баъзилари аниқ бир ҳайвонга ёпишиб яшайди. Масалан, *Tosophraya succorum* циклопларга ёпишиб яшайди. Баъзи турлари паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. *Sphaerophrya stentoris* инфузорияга олдин ёпишади, кейин унинг ичига кириб олади. У ерда бўлиниб кўпаяди, уларнинг ёш индивидларининг устки қисми киприклар билан қопланади (78-расм). Улар кейин бу инфузориялардан ташқарига чиқиб янги инфузорияларга кириб олади. Баъзи паразит турларида киприклар, хазм вакуоласи ва бошқа органоидлар қисқарган. Ривожланиш цикли эса аксинча мураккаблашган.

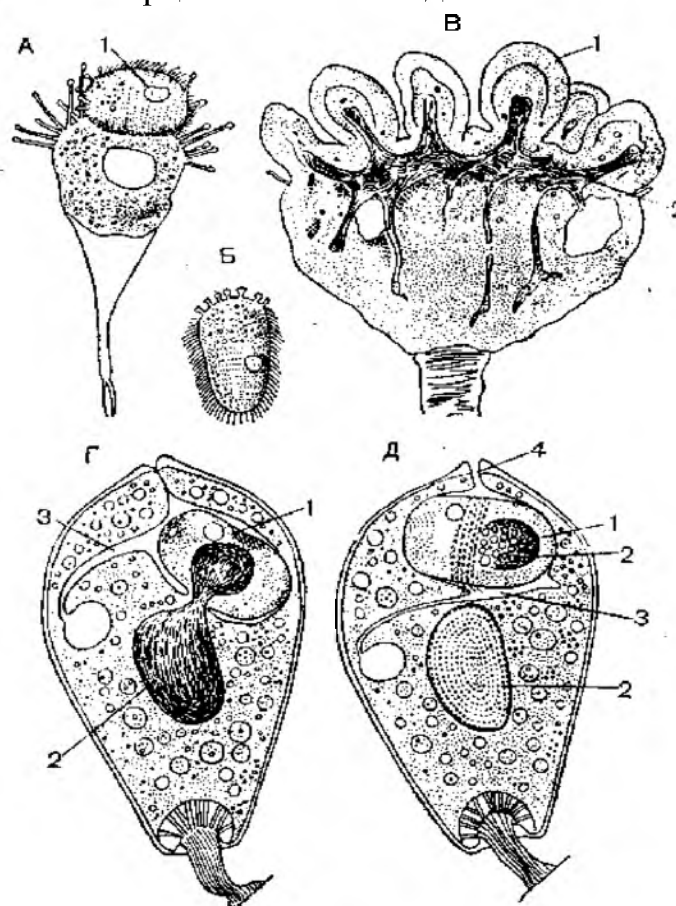
*Tachyblaston ephelotensis* денгиз сўрувчи инфузорияси *Ephelota gemmipara*нинг эктопаразити ҳисобланади. Паразитнинг дайдисини хўжайинни устида ўтиради. У ёпишган (ўтирган) жойда чуқурча ҳосил бўлади, паразит ана шу чуқурчага жойлашиб олади ва пайпаслагичи (сўрувчи таначаси) билан хўжайин организмидан озуқа сўриб озиқланади (79-расм).

Озуқанинг кўплиги туфайли интенсив озиқланиб, кейин куртакланиб кўпаяди. Куртак киприкли дайдига айланади. Етишмаган органоидлар кейинчалик янгидан ҳосил бўлади.

**Жинсий кўпайишида** 2 та индивид яқинлашади ва улар пелликуладан ўсиб ҳосил бўлган кўприк орқали кўшилади, яъни бир-бири билан туташади. Бу ҳодиса конъюгация деб аталади (80-расм).

Уларда макронуклеуслар протоплазмада эриб, сўрилиб кетади. Микронуклеус 2 марта мейоз йўли билан бўлинади. Натижада ҳар бир конъюгантда 4 тадан гаплоид набордаги хромосомали микронуклеуслар ҳосил бўлади. Улардан 3 тадани эриб кетади, 1 тадан микронуклеус қолади.

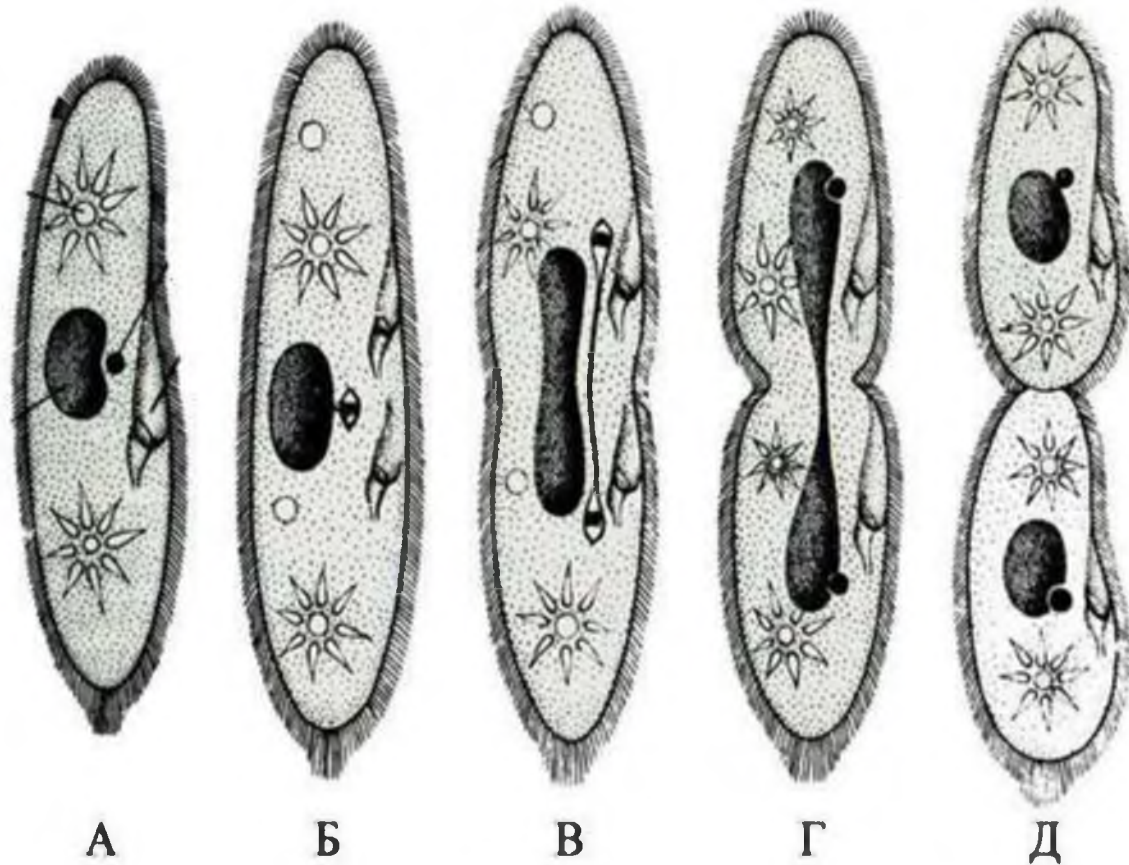
Улар яна бир мартадан бўлинади ва 2 тадан микронуклеус ҳосил бўлади (81-расм). Бу ядроларнинг 1 таси ҳаракатчан, буни миграцион микронуклеус деб аталади, 1 таси ҳаракатсиз, буни стационар микронуклеус деб аталади. Бу бўлинишлардан гаплоид наборли ядро ҳосил бўлади. Бу бўлинишлар мейоз бўлиниш орқали амалга ошади.



**78-расм. Сўрувчи инфузориялар ҳар хил турларининг куртакланиб кўпайиши.**

**А – Paracinetapatula битта куртак ҳосил қилиши; Б – Paracinetapatula дан ажралган дайди индивид; В – Ephelotagemmipara кўп куртак ҳосил қилиши; Г – Tosophrya suslorum ички куртакланиши, куртакни чиқариши; Камерага чиқиши тугалланмаган; Д – T.suslorumчи қариш камерасида етилган дайди индивид. 1 – куртак; 2 – макронуклеус; 3 – чиқариш камераси; 4 – чиқариш камерасининг тешиги (В.Ф.Натали, 1975)**

Конъюгантлар миграцион (ҳаракатчан) микронуклеусларини кўприк орқали алмаштириб оладилар. Кейин алмаштирилган миграцион микронуклеус билан стационар микронуклеус кўшилиб 1 та ядрони ҳосил қилади ва ўз навбатида хромосомаларнинг диплоид набори ҳам тикланади. Ҳосил бўлган ядро синкарион деб аталади (82-расм).

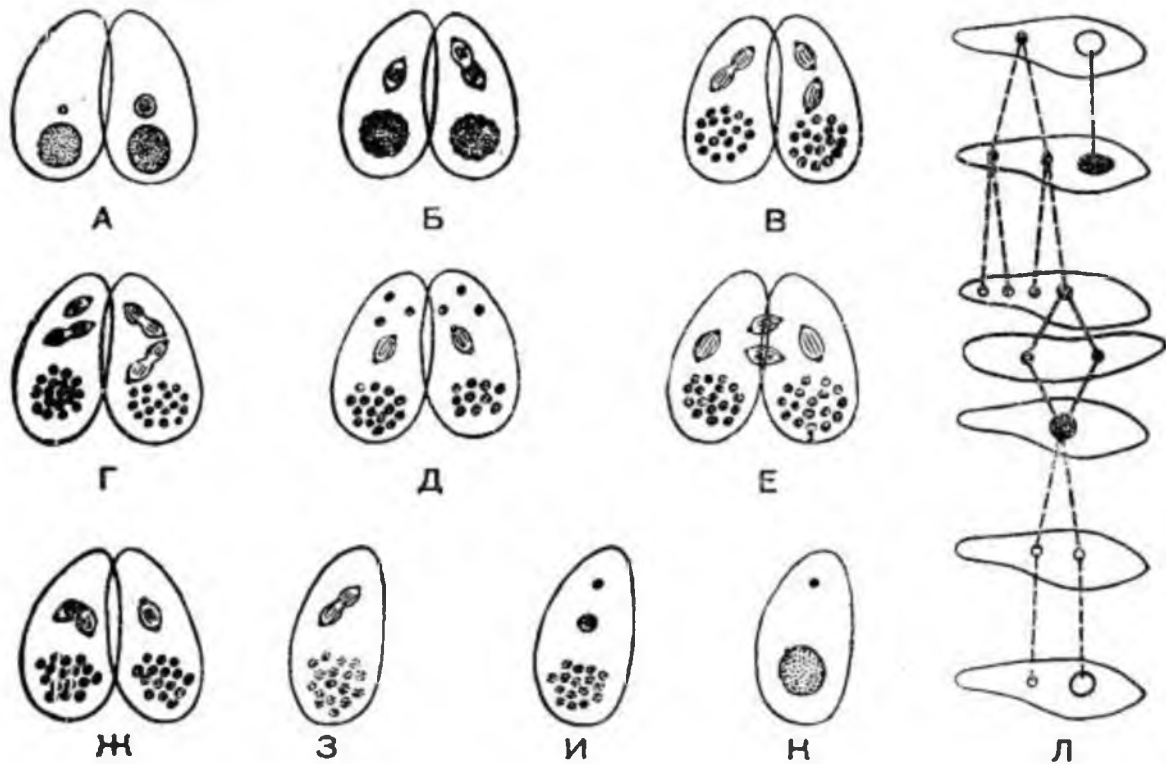


**79-расм. Инфузориянинг бўлиниш йўли билан жинсиз кўпайиши. А, Б – микронуклеус ва макронуклеуснинг бўлинишга тайёрланиши; В, Г – микронуклеус ва макронуклеус бўлинишининг бошланиши; Д – микронуклеус ва макронуклеуснинг бўлиниши (В.Ф.Натали, 1975)**

Конъюгация жараёнининг давомийлиги 12 соат, баъзи турларида бир неча сутка давом этиши мумкин.

Шундан кейин конъюгантлар бир-биридан ажралади. Микро ва макронуклеусларнинг қайтадан тикланиши эса ҳар бир эксконъюгантнинг ўзида содир бўлади.

Шундан кейин ҳар бир инфузорияда синкарион бир ёки бир неча марта, кўпчилик ҳолларда 4 марта бўлиниб, микронуклеус ва макронуклеус тикланади. Бунда 4 таси эриб кетади,



80-расм. Инфузорияларда конъюгация (А-К) ва аутогамия ходисалари. А – конъюгация бошланиши; Б-В – микронуклеуснинг биринчи бўлиниши; Г – микронуклеуснинг иккинчи бўлиниши; Д – ҳар бир конъюгатнинг тўртта микронуклеуснинг биттасида учинчи бўлинишнинг бошланиши; Е – миграцион пронуклеусларни алмаштириб олиши; Ж – пронуклеусларнинг қўшилиши; З, И, К – синкарионнинг бўлиниши ва янги ядро ҳосил бўлиши; Л – аутогамия схемаси (В.Ф.Натали, 1975)

1 тасидан микронуклеус, 3 таси қўшилиб макронуклеусни ҳосил қилади. Унинг полиплоидлиги ҳам ана шу даврда пайдо бўлади.

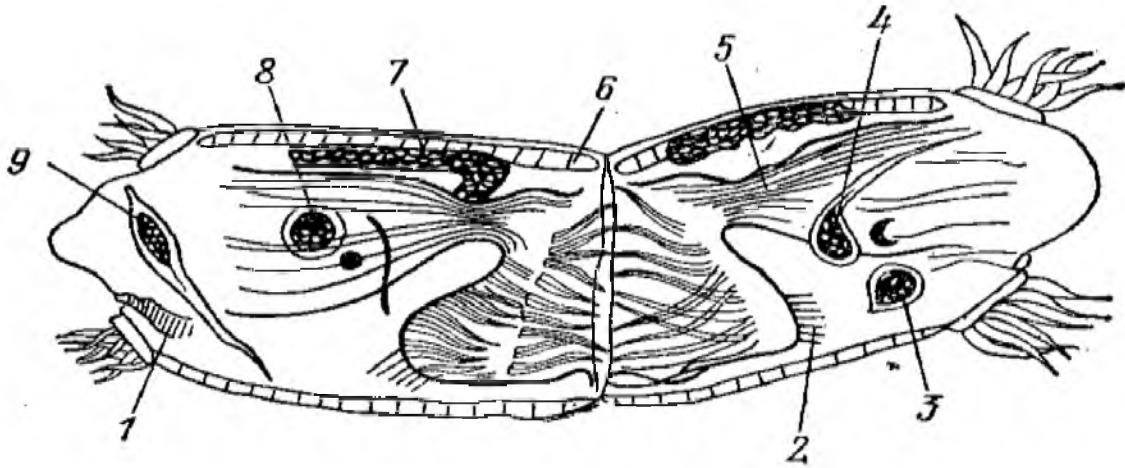
Конъюгациянинг биологик аҳамияти куйидагилардан иборат:

1. Кўришиб турибдики, конъюгация вақтида инфузория кўпаймайди, балки ундаги ядролар ва уларнинг таркиби ядроларни эриб кетиши туфайли янгиланади.

2. Конъюгация натижасида 2 та индивиднинг (ота ва она) белгилари бирлашиб, унинг ирсий белгиларини мустаҳкамлайди, атроф-муҳитнинг салбий омилларига чидамлилигини оширади.

3. Ядроларнинг эриши туфайли цитоплазмадаги эски моддалар йўқолиб, унинг ўрнини янгилари эгаллайди.

4. Макронуклеус янгидан ҳосил бўлади ва организмдаги физиологик жараёнларни интенсив бошқаради. Чунки кўп марта жинссиз кўпайиш туфайли организм эскиради, қарийди, синтез жараёнлари пасаяди. Конъюгация эса организмни бутунлай янгилайди ва ёшартиради.



**81-расм. Cycloposthium bialmatum конъюгацияси.**

**1 – порошица; 2 – мионема; 3 ва 8 – урғочилик ядро (пронуклеус);  
4 ва 9 – эркаклик ядро (пронуклеус); 5 – томоқ; 6 – скелет пластинка;  
7 – эриб кетаётган макронуклеус (В.А.Догель, 1981)**

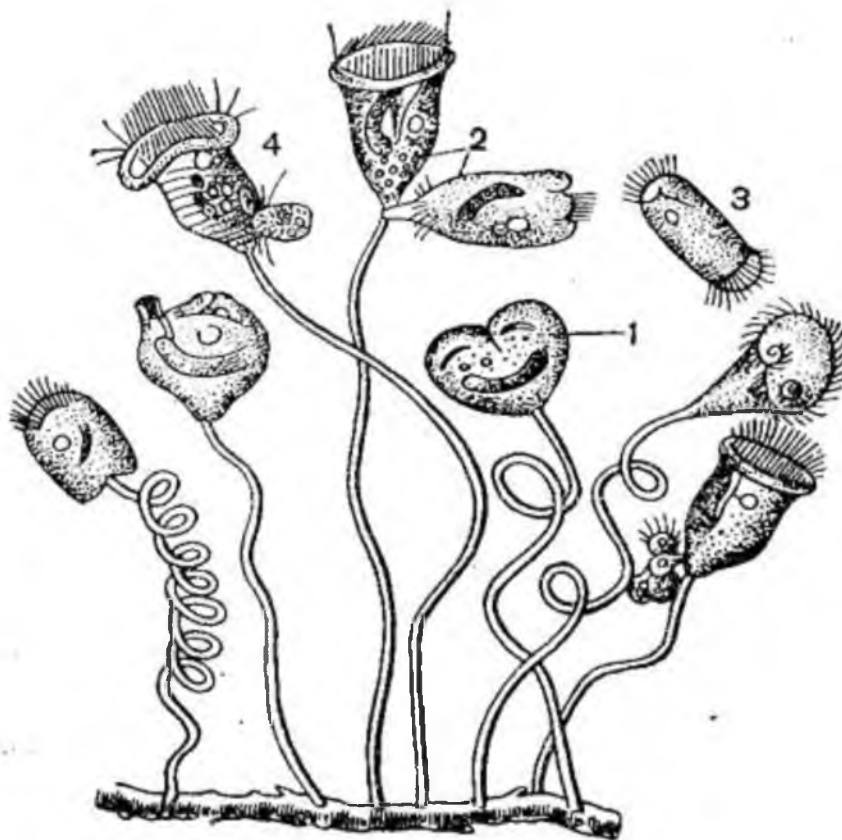
Конъюгация даврида янги инфузория ҳосил бўлмаса ҳам, юқоридагиларга асосланиб бу ходисани жинсий кўпайиш деб аташ мумкин. Конъюгациясиз инфузориялар 15000 мартагача жинссиз кўпайиши мумкин. Конъюгация ходисаси содир бўлмаса, жинссиз кўпайиш тўхтаб қолади (инфузория қарийди) ва инфузория тур сифатида тугаб кетади.

Конъюгация мумкин бўлмаган пайтларда (ноқулай шароитларда бўлса керак) ҳам инфузория организмнинг қайта тузилиши 25-30 жинссиз авлоддан кейин содир бўлиб туриши мумкинлиги аниқланган. Бу ходиса **автогамия** деб аталади. Автогамияда макронуклеус емирилиб, цитоплазмага сўрилиб кетади. Микронуклеус эса 2 марта бўлиниб кўпаяди ва 4 та ядро ҳосил қилади. Бу ядролардан 2 таси эриб кетади ва 2 таси кўшилиб синкарионни ҳосил қилади. Синкарион бўлиниб 2 та ядрони ҳосил қилади. Унинг биттасидан янги микронуклеус, биттасидан янги макронуклеус ҳосил бўлади. Демак, автогамия конъюгациянинг иккинчи ярими, яъни эксконъюгантлар организмда содир бўладиган қисми ёки эволюция жараёнида конъюгацияни иккиламчи қисқариши туфайли пайдо бўлган кўпайиш усулидир.

Қулай шароит бўлган пайтда инфузориялар жинссиз йўл билан кўпаяди. Ана шу жинссиз кўпайишнинг узокроқ давом этишини автогамия таъминлайди. Чунки бу даврда конъюгацияга ҳожат йўқ. Ноқулай шароитлар пайтида ҳам автоматия ходисаси содир бўлиб туради. Умуман, автогамияни механизми ва биологик аҳамияти ҳали тўлиқ ўрганилмаган.



Конъюгация билан автогамиянинг ўзаро фарқи шундаки, конъюгацияда 2 та индивид кўшилади, автогамияда индивидлар кўшилмайди. Бунда битта индивиднинг ўзида ядролар қайтадан тикланади. Озроқ миқдорда цитоплазма ва бошқа моддалар ҳам янгиланади.



82-расм. Сувойки (*Verticella*) кўпайиши.

1-2 – бўлиниш йўли билан кўпайиши; 3 – она индивиддан ажралган эркин сузиб юрувчи индивид; 4 – конъюгация (В.Ф.Натали, 1975)

Эндомиксиста макронуклеус эриб кетади. Микронуклеус 2 марта, баъзан 1 марта бўлиниб кўпаяди. Ҳосил бўлган ядроларнинг 2 тасидан микронуклеус ва макронуклеус ҳосил бўлади. Агар ортиқча ядролар ҳосил бўлган бўлса, улар эриб кетади. Эндомиксиста ядролар кўшилиб микро ёки макронуклеусни ҳосил қилмайди. Конъюгациянинг эндомиксистадан фарқи ҳам ана шундадир. Эндомиксистани ҳам аҳамияти организмни янгилаб жинссиз кўпайишни давомийлигини таъминлашга ёрдам беради.

**Киприкли инфузориялар – Siliata.** Булар вакилларининг гавдаси ҳаётининг ҳамма даврларида киприклар билан қопланган бўлади. Шунинг учун киприкли инфузориялар деб аталган. Бу киприклар ҳаракат органоиди ҳисобланади. Уларнинг қисқариши туфайли организмнинг ҳаракати юзага келади.

**Классификацияси.** Кейинги йилларда инфузорияларнинг ядроси, киприклари, кортекси (энтоплазмаси)нинг электрон микроскоп ёрдамида ўрганилиши уларнинг классификациясини тубдан ўзгаришига олиб келди. Аммо бу соҳадаги ишлар ҳали охирига етган эмас.

Инфузориялар систематикасининг асосини киприкларининг ва овқат ҳазм қилиш системасининг тузилиши ташкил этади. Шунга кўра, киприкли инфузориялар 3 та катта тур, 20 дан ортиқ туркум, 160 дан ортиқ оилага бўлинади. Катта туркумлари қуйидагилар:

1. Kinetofragmenophora
2. Oligohymenophora
3. Polyhymenophora.

**1-катта туркум: Kinetofragmenophora.** Нисбатан примитив, турли-туман инфузорияларни ўз ичига оладиган катта туркум бўлиб, гавдаси оддий киприклар билан қопланган. Бу киприклар гавдада деярли бир хил узоқликда жойлашган. Гавдасининг баъзи жойларида киприклар бўлмаслиги ҳам мумкин, огиз олди киприклари яхши ривожланмаган.

Бу катта туркум қуйидаги 4 та туркумга бўлинади:

1. Gymnostomata
2. Hypostomata
3. Entodiniomorpha
4. Astomata.

Ушбу туркумларнинг ҳаммасида ҳам паразит турлари кўп бўлиб, улар содда умуртқасизлардан сут эмизувчиларгача бўлган хайвонлар организмда паразитлик қилади.

Огизсиз инфузориялар – Astomata туркуми вакиллари умуртқасизларда, жумладан олигохетлар организмда паразитлик қилади. Айниқса, хўжайиннинг ичагида паразитлик қилади. Улар узун гавдали бўлиб, гавдасининг ўртасида лентасимон макронуклеус жойлашади. Унинг ёнида кўплаб қисқарувчи вакуолалари бор. Кўплаб инфузорияларда (Hopliophrya, Radiophrya, Mesniliella авлодлари) гавдасининг олдинги қисмида илмоққа ўхшаш сўргичи бўлади. Унда мионема ва таянч фибриллар бор. Булар паразитнинг хўжайин ичагига ёпишиб туришига ёрдам беради. Буларда цитостома, цитопрокт, ҳазм вакуоласи йўқ. Бу ходиса паразитлик ҳаёт кечириши, яъни доимо овқатнинг ичида яшаши билан изоҳланса керак.

Хўжайин ичагида паразитлик қиладиган турларида ўзига хос жинссиз кўпайиш, яъни тўғри куртакланиш содир бўлиши кузатилади. Бунда ҳосил бўлаётган қиз индивидлар она индивидлардан ажралиб кетмайди ва алоқасини узмайди. Она индивид гавдасининг охиридан куртак ҳосил бўлиб,

янги индивидлар ҳосил бўлади ва колонияга ўхшаб, бир-бирдан ажралмасдан яшайди.

*Thigmotrichalar*да паразитизм ва эктокомменсаллар тараққий этган. Улар кўпроқ пластинка жабрала моллюскаларда паразитлик қилади. Улар овқат ҳазм қилиш органларини, ҳатто баъзилари киприкларини ҳам йўқотган. Паразитлик босқичида (трофонт) трихоцистаси бўлмайди.

*Apostomata*ларнинг ривожланиш цикли мураккаб бўлиб, уни француз олимлари Шаттон ва Львов ўрганганлар. Етилган трофонт хўжайиндан ташқи муҳитга чиқиб, цистага ўралади ва махсус “кўпаювчи циста” ҳосил қилади. Цистанинг ичида палинтомия йўли билан интенсив кўпайиб, дайди индивидларни ҳосил қилади. Бу эркин яшовчи, турнинг тарқалишини таъминловчи босқич бўлиб, трихоциста ва киприклар билан қопланган бўлади. Дайди хўжайин гавда деворига (қисқичбақаларнинг) ўтириб цистага ўралади. Уларнинг бундан кейинги ривожланиши хўжайин линькаси ёки ўлими билан боғлиқ бўлади. Линька вақтида қисқичбақа ташлаган пўстга кириб, уни суюқлиги билан озикланади ва ўсади. Агар хўжайин ўлими билан боғлиқ бўлса, ўлган хўжайин организмга кириб, ундаги чириётган хужайралар билан озикланади. Маълум вақтдан кейин трофонт ўликдан чиқиб кўпайишга ўтади.

*Foettingeria actinarum* ривожланиш цикли хўжайин алмаштириши муносабати билан мураккаблашган. Бунда циста билан зарарланган қисқичбақани актиния ёки гидроид полип ҳазм қилади. Инфузория гастрал бўшлиқда цистадан чиқиб, эндопаразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Аммо улар кўпайиш учун ташқи муҳитга чиқади.

*Entodiniomorpha* вакилларининг кўпчилиги кавш қайтарувчи моллар ошқозонининг олдинги қисмида, яъни қатқоринида яшаб ( $1 \text{ см}^3$  ошқозон деворида 2 млн та, жами 1 кг огирликдаги инфузария) овқатнинг ҳазм бўлишига ёрдам беради ва ўзи ҳам шу овқат билан озикланади, яъни симбиоздир. *Entodiniomorpha* туркуми вакиллари ўтхўр сут эмизувчиларнинг ошқозони ва ичагида яшайди. Булар йирик, киприксиз инфузория бўлиб, уларнинг киприклари гавдасининг ҳар жойида сақланиб қолган. Қалин пелликуласи гавда шаклини доимий сақланишига ёрдам беради. Гавдасининг охирида ўзига хос ўсимтаси бор. Характерли белгиси мураккаб ички скелети бўлиб, у фибрил ва ўзига хос скелет пластинкадан иборат ҳамда пелликуланинг тагида жойлашган. Бу скелет томоқни мустаҳкам қилиб, йирик ва қаттиқ овқатни ютишга ёрдам беради (Догель, 1962). Бу скелет пластинкалари гликоген фибриллардан иборат бўлиб, катакча шаклида қурилган. Шундай қилиб, пластинкалар энергетик захира бўлиб, инфузория

оч қолганда тўлиқ сарфланиши мумкин (Дофлейн, Райхенов, 1953). Эктоплазмасида 1-15 та қисқарувчи вакуоласи бор. Узунроқ макронуклеус ва овал микронуклеуси энтоплазманинг юза қисмида жойлашган. Энтоплазманинг ички қисми эса эндоплазматик халта дейилади. Бу овқат хазм қилиш органларининг маркази ҳисобланади. Огзи гавданинг олдинги қисмида жойлашган бўлиб, у узун томоққа боради, томоқ цитоплазманинг ичига боради. Ушланган овқат энтоплазматик халтага боради ва хазм бўлади. Гавданинг орқа қисмида эктоплазмадан ўсиб чиққан анал найи бор. У орқа ичак вазифасини бажаради. Бундан ташқари мионемаси ҳам бор.

*Entodiniomorpha* кавш қайтарувчилар ва отларнинг қатқорини ва ичагида доимий яшайди. Улар циста ҳосил қилмайди. Зарарланиш фақат зарарланган ҳайвон сўлаги оққан ёки фекали тушган овқатни истеъмол қилиш орқали содир бўлади. *Entodiniomorpha* ларнинг сони ҳам кўп бўлади. Масалан, кўй ва эчки ошқозонининг 1 см<sup>3</sup> деворида 1-4 млн инфузория бўлади. Улар хўжайин овқатининг (гемицеллюлозанинг) ферментатив парчаланишига, ҳатто механик майдаланишига ҳам ёрдам беради.

Инфузория организмда тўпланган захира гликоген хўжайин учун маълум аҳамиятга эга бўлса керак. Кейинги йилларда хўжайин организмда инфузориялар В витаминининг синтез қилинишида қатнашади деган маълумотлар олинди. Келажакда *Entodiniomorpha* ва хўжайин муносабатлари чуқурроқ ўрганилиши керак.

**2-катта туркум: *Oligohymenophora*.** Бу катта туркум учун характерли белги уларнинг махсус огиз олди аппарати бўлиб, у 3 та мембранелла (улар огзининг чап томонида жойлашган) ва 1 та ўнг томонда жойлашган мембранадан иборат. Бу комплекс тетрахимиум дейилиб, уларнинг характерли авлоди-*Tetrahymena* номи билан аталган. Бу катта туркумнинг ҳамма вакилларида тетрахимиум бор.

Қуйидаги туркумлари бор:

1. *Hymenostomata*
2. *Peritricha*.

Айлана киприклар-*Peritricha*нинг характерли белгиси аборал (огиз олди)да 3 қатор киприклар жойлашганлигидир. Киприклардан мембрана ҳосил бўлган. *Peritricha* вакиллариининг кўпчилиги ўтрок, колония ҳосил қилади.

Жинссиз кўпайиши натижасида орқа қисмида киприклар тўплами ҳосил бўлади. Бу киприклар уларнинг тарқалишига ёрдам беради.

Ўтрок формаларидан (*Sessilia* кенжа туркуми) баликларнинг жабраси ва терисида, моллюскаларнинг жабрасида яшайдиган турлари бор. Бу

инфузорияларнинг гавдаси (*Apiosoma*, *Ellobiophrya* авлоди) бокал шаклида бўлиб, олдинги қисмида киприклар тўплами, орқа қисмида сўргичи бор. У ёрдамида инфузория хўжайиннинг паразитлик қиладиган жойига ёпишиб туради. *Apiosoma* хўжайин организмдан субстрат сифатида фойдаланади ва эктокоменсаллар ҳисобланади. Микроплантконлар билан озикланади. Харакатчан *Mobilis* кенжа турукуми вакиллари *Urseolariidae* оиласини ташкил этади ва хўжайиннинг устки қисми ёки жабрасига ёпишиб яшайди. Денгиз ва чучук сувларда яшайдиган турбелляриялар, полихетлар ва моллюскаларда асосан *Urseoloria* авлоди вакиллари паразитлик қилади. *Trichodina*, *Trichodinella*, *Tripartiella* вакиллари сувда яшайдиган умурткасизларда паразитлик қилади. Баъзи турлари балиқларда хавfli касалликлар пайдо қилади.

*Urseolariidae* оиласи вакиллари гавдасининг марказида макронуклеус жойлашган. Гавда олдинги қисмида айлана киприклар, орқа қисмида сўргич жойлашган. Сўргичда мионема ва окаймлена бўлиб, улар инфузорияларнинг хўжайин организмга ёпишишида муҳим аҳамиятга эга. Баъзиларининг сўргичида тишли ўсимталар бўлиб, у ҳам хўжайинга ёпишишини таъминлайди. Бу тишчалар эктоплазмадан иборат бўлиб, унинг нотекислиги маҳкам бирлашишига имкон беради.

*Trichodin*алар харакатчан бўлиб, хўжайиндан ажралиб, орқа киприклари ёрдамида сувда характланиб юра олади. *Trichodin*алар эктопаразит бўлиб, эркин инфузориялар каби бактерия ва бошқа майда умурткасиз ҳайвонлар билан озикланади. Аммо паразит сифатида хўжайин эпителий хўжайралари билан озиклана олади. Баъзи турлари (*Trichodina uginaria*) энтопаразитликка ўтган. Улар скат балиқларининг сийдик халтасида, буйрак каналларида, тухумдонида ва ичагида паразитлик қилади. *Trichodin*алар бу органларнинг эпителий хўжайраларини емириб, ҳосил бўлаётган чиринди (детритлар) билан озикланади.

**3-катта туркум: *Polyhymenophora*.** Бу катта туркум вакиллари огзининг олдида спиралга ўхшаш мембранеллалар жойлашган бўлиб, улар кўпаяётганга ўхшаб жойлашган. Бундан ташқари, яна киприклари бўлиб, улар гавда деворида жойлашган. Бу киприклар гавдада тенг тарқалган.

Қуйидаги туркумлари бор:

1. Тенг бўлмаган киприклар-*Heterotricha*
2. Қорин киприклар-*Hypotricha*
3. Оз киприклар-*Oligotricha*.

Бу катта туркумнинг кўплаб вакиллари паразит бўлиб, улар асосан *Heterotricha* туркумига киради. Улар орасида *Nyctotherus* авлоди вакиллари

қизикарлидир. Бу инфузорияларнинг гавдаси дукаксимон шаклда бўлади. Цитостома узун воронкасимон томоққа бирлашади, томоқ цитоплазмага боради. Томоқнинг ёнида макронуклеус, унинг ёнида эса микронуклеус жойлашган. Қисқарувчи вакуола канал ёрдамида ташқи муҳит билан бирлашган.

*Nyctotherus* авлоди вакиллари кўпоёқлилар, сувараклар, термитлар, кўнгизлар ва бошқа ҳашаротларнинг ичагида, умуртқалилардан амфибиялар, тошбақалар ва балиқларда паразитлик қилади.

**Balantidium** авлоди вакиллари кенг тарқалган. Булар йирик инфузориялар бўлиб, овал, узунчоқ шаклда, кўплаб қатор бўлиб жойлашган киприклари бор. Ядроси гавданинг марказида жойлашган, бир нечта қисқарувчи вакуоласи бор, ҳазм органоидлари (цитостома, ҳазм вакуоласи) яхши тараққий этган. *Balantidium* авлоди вакиллари умуртқасизларнинг (қисқичбақасимонларнинг, ҳашаротларнинг, моллюскаларнинг), умуртқалилардан амфибиялар *Anura* авлодининг ичагида учрайди.

Баъзи *Heterotrichalar* умуртқасизларнинг гавдаси устида, ичагида учрайди. Улар паразит эмас, балки экто ёки эндокомменсаллардир. Уларнинг баъзилари (*Metopus* авлоди) тузилишига кўра эркин яшовчиларга ўхшайди. *Licnophora* авлоди вакиллари эса голотурий ва бошқа нинатанлиларда, полихетлар ва моллюскалар танасига ёпишувчи сўргичлилари ёрдамида ёпишиб яшайди.

**Паразит инфузориялар келтириб чиқарадиган касалликлар.** Паразит инфузориялар келтириб чиқарадиган касалликлардан балиқлар касалликлари кенг тарқалган. Бундай касалликлардан ёш балиқлар, сунъий сув ҳавзалари ва аквариум балиқлари касалликлари катта аҳамиятга эга. Паразит инфузорияларнинг жуда оз тури одам ва бошқа ҳайвонларда паразитлик қилади.

**Балантидиоз.** Бу касаллик одамда учрайди ва уни *Balatidium coli* келтириб чиқаради. Катталиги 30-200 мкм, гавдаси спиралсимон киприклар билан қопланган. Перстом гавданинг олдинги қисмида жойлашган. Огзи воронкасимон томоққа очилади. Цитоплазмасида кўплаб ҳазм вакуолалари бор, гавдасининг охирида порошица жойлашган. Қисқарувчи вакуоласи 2 та бўлади. Йирик овалсимон макронуклеус ва микронуклеуси бор. 2 қаватли пўстга ўралган циста ҳосил қилади. Инфузориянинг ўзи ёки цистаси хўжайин организмидан ташқарида узоқ вақт яшайди. Сувда 7 суткагача, нам жойда цистаси 2 ойгача яшайди.

***B.coli*** одамнинг кенг тарқалган паразити бўлиб, йўгон ичакда яшайди. Улар бошқа ички органлардан ҳам топилган. Балантидийлар ичакдаги

углеводлар, бактерия, эритроцит, лейкоцит ва эпителий хужайралари билан озикланади. Балантидийлар ичак бўшлигида яшаб, ичак девори хужайраларига ҳам кириб олиши мумкин. Бу ҳодисанинг механизми ҳозиргача номаълум. В.А.Догель ва В.Г.Гнездилова фикрича, бунга углеводлар миқдори камайиши таъсир этиши мумкин.

Балантидийларда гиалуронидаза ферменти топилган. Бу фермент инфузориянинг тўқимага киришига ёрдам беради. Тўқимага кирагандан кейин интенсив кўпайиб кетади. Ана шундай жойда некроз, яралар ҳосил бўлади. Натижада яранинг диаметри 3-4 смга етиши мумкин ва ичак фаолиятига жуда катта салбий таъсир кўрсатади. Бу яралар валиксимон, четлари ёпик, ўртасида йиринг тўпланади. Четларида қон қотган бўлади. Чунки капилляр қон томирлари ёрилиб қон оқиб чиқади.

Балантидиоз ўткир ва сурункали кўринишларда бўлади. Сурункали кўринишдаги касаллик белгилари касалликнинг охирида намоён бўлади. Бундай ҳолатларда касаллик осон ўтади, ўткир формаси оғир ўтади. Бунда қоринда кучли оғриқ сезилади, ичак оғриги пайдо бўлади. Кучсизланиш, ич кетиш ёки дизентерия ҳосил бўлади. Яқин вақтларгача бу касалликдан 29% гача ўлим содир бўларди. 16 касалдан 13 таси ўлганлиги XIX аср охирида содир бўлган. Ҳозир бу касалликни антибиотиклар ёрдамида даволамоқдалар.

Балантидийни ичакда яшайдиганлари камдан-кам циста ҳосил қилади. Шунинг учун касалликка ташхис қўйишда аҳлатдаги ҳаракатчан инфузорияларга асосланилади.

Балантидийларни (*B.coli*) асосий тарқатувчиси чўчка ҳисобланади. Одамлардан фарқ қилиб, чўчка организмида балантидий кўплаб циста ҳосил қилади. Циста фекал билан ташқарига чиқади ва намликда ҳаётчанлигини сақлаб қолади. Бу циста озик-овқат ёки бошқа йўллар билан одамга юқади. Шунинг учун бу касаллик билан қишлоқ одамлари шаҳарликларга нисбатан кўпроқ зарарланади. Айниқса, чўчкачилик фермасида, колбаса цехида ишлайдиганлар бу касаллик билан кўпроқ касалланади. Шунинг учун балантидиозни касб касаллиги дейиш мумкин. Шунинг билан биргаликда чўчка билан алоқаси бўлмаганлар ҳам балантидиоз билан касалланганлиги аниқланган. Демак, бу касаллик одамдан одамга ҳам юқар экан. Тажрибада балантидия билан маймунлар осон зарарланганлиги аниқланган. Балантидиоз билан сичқон, ит ва баъзи катта ҳайвонлар ҳам зараланиши мумкин. Аммо улар бу касалликнинг тарқалишида катта аҳамиятга эга эмас.

**Хилодониазис.** Бу касалликни карп, форель ва бошқа балиқларда тенг киприкли инфузория *Chilodonella cyprini* келтириб чиқаради. Паразит

билиқнинг жабраси, териси ва қанотларига ёпишиб, емирилаётган эпителий хужайралари шираси билан озикланади. Касал балиқ организми яшил-ок рангли яралар билан қопланади. Чунки инфузориянинг интенсив кўпайиши кўплаб шира ажралишига олиб келади. Бу терининг нафас олиш функциясини бузади ва балиқ сувнинг устига чиқиб қолади. Кучли зарарланган балиқлар ўлади.

Шу йўл билан паразит бир хўжайиндан иккинчисига юқади. Ноқулай шароитда паразит цистага ўралади. *Ch. cyprii* совуксевар паразитдир. Улар учун 5-10<sup>0</sup>С оптимал ҳарорат ҳисобланади, аммо паразитнинг кўпайиши бундан ҳам паст ҳароратда давом этади. Шунинг учун баҳорда хилодониазис хавfli эмас, у қишки паразит ҳисобланади. Кучсиз балиқлар зарарланганда тез ўлади. Шунинг учун қишда ёш балиқларни озиклантириб туриш керак. Паразитнинг тарқалиши ва даволаш балиқлар сонига, зичлигига боғлиқ. Агар балиқ сони кўп бўлса зарарланиш ҳам кучли бўлади. Сув интенсив чиқиб турса, паразитнинг кўпайишига салбий таъсир этади.

Хилодониазисга қарши курашнинг муҳим шарти сувни ва балиқни дезинфекция ваннасидан ўтказиб туришдир. Иссиқда ховуздаги сувни мутлақо чиқариб, ховузни қиздириш керак. Иссиқда паразит цистаси ўлади.

**Ихтиофтириазис.** Тенг киприкли инфузория *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876 келтириб чиқарадиган балиқларнинг хавfli касаллиги ҳисобланади (83-расм). Паразит тери эпителий хужайраларига ўрнашиб олади. Жуда йирик (500-800 мкм) инфузория бўлиб, гавдаси тенг киприқлар билан бир хилда қопланган.

Гавдасининг марказида яримойсимон макронуклеуси бор. Цитостома кичик бўлиб, гавданинг олдинги қисмида жойлашган. Цитоплазмасида кўплаб ҳазм ва қисқарувчи вакуолалари бор. Трихоцистаси йўқ.

Паразитда гиалуронидаза ферменти бўлиб, у хўжайин хужайралари мембранасини емиради. Натижада паразит ичкарироқда жойлашиб олади. Паразит емирилган эпителий ва эритроцит хужайралари билан озикланади. Фаол озикланувчи формаси трофонт дейилади ва у интенсив озикланиб ўсади. Цитоплазмасида гликоген, нейтрал ёғ тўпланади ва улар кўпайиш пайтида сарфланади. Паразит ривожланишининг маълум босқичида хўжайин организмидан ташқарига чиқади.

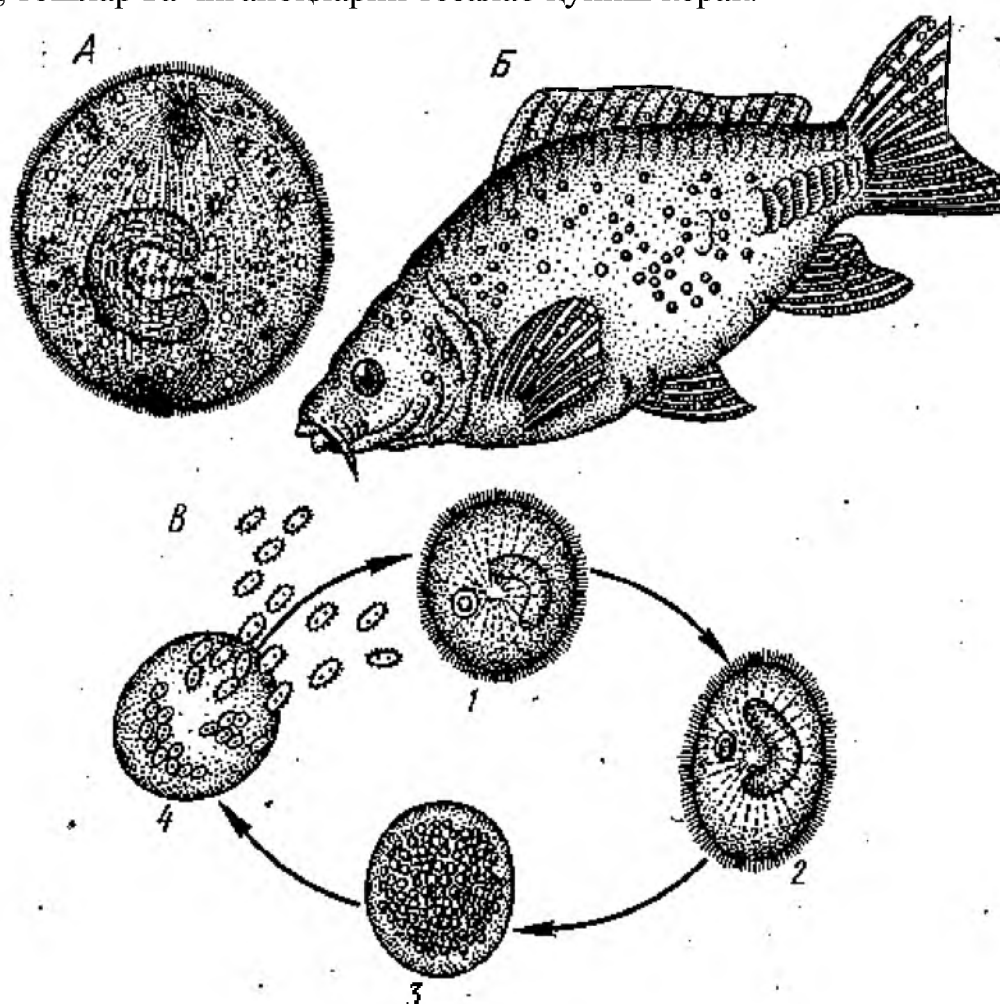
Ташқи муҳитда субстратга ёпишиб цистага ўралади ва кўпаювчи циста ҳосил қилади. Бу циста тез бўлиниб 2000 га яқин дайди формани ҳосил қилади, улар 30-40 мкм катталиқда бўлади. Уларнинг гавдасидаги захира гликоген ва ёғ эркин яшаш даврига етади. Дайди балиқ устига ёпишиб, гиалуронидаза ферменти ёрдамида балиқ терисининг ичига кириб олади ва



қисқа вақтда вояга етган (трофонт) формага айланади. Бу жараён 3 кундан 3 ҳафтагача давом этади.

Оптимал ҳароратда (25-27<sup>0</sup>С) ҳар хил балиқларда паразитлик қилиши мумкин. Айниқса, карпларда бу касаллик огир ўтади. Балиқнинг усти оқ рангли нуқталардан (шиш) иборат бўлиб қолади, жабраси емирилиб, қонсиз бўлиб қолади ва емирилади. Паразит балиқнинг кўзида ҳам паразитлик қилади ва кўр қилиб ташлайди. Балиқ ўлими 90-100% гача этади.

Бу паразитга қарши касал балиқни 0,0002% ли хин тузига, 0,001% ли триптофлавинга солиш керак, улар дайди формасини ўлдиради. Профилактикага амал қилиш керак. Ўлган балиқларни чиқариб ташлаш, ёввойи балиқларнинг балиқхоналарга киришига йўл қўймаслик, балиқларни тўйимли озуқалар билан боқиш керак. Декоратив балиқхоналардаги сув ўтлари, тошлар ва чиганокларни тозалаб қўйиш керак.



**83-расм. *Ichthyophthirius multifiliis* ривожланиш цикли.**

**А – трофонтнинг тузилиши; Б – ихтиофтриус билан зарарланган балиқ; В – ривожланиш цикли. 1 – балиқ терисидаги трофонт; 2 – эркин трофонт; 3 – Цистанинг кўпайиши; 4 – цистадан чиқаётган дайди индивидлар (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

**Триходиниазис.** Балиқларнинг териси ва жабрасида яшаб ўлимга олиб келувчи триходиниазис касаллигини *Trichodina domerguei* келтириб чиқаради. Паразитнинг механик таъсири (харакати, уриши) натижасида жабра хужайралари олдин шилимшиқ модда ишлаб чиқаради, кейин ўлади. Триходин ёпишган жойдан қон оқиб чиқади. Булар ёш қарп ва бошқа балиқлар учун хавфлидир. Терининг кучли зарарланган жойларида оқ доғлар ҳосил бўлиб, тери емирилиб тушади, нафас олиши бузилади. Қанотларини четларида доғлар ҳосил бўлади. Гавданинг ҳамма қисми эпителий хужайраларидан ажралган шилимшиқ модда билан қопланади. Зарарланган балиқ охири ўлади.

Касалликнинг олдини олиш учун балиқларни сийрак жойлаштириш керак, тўйимли озуқа билан боқиш, сувнинг оқиб чиқишини таъминлаш лозим. Ҳовузга ёввойи балиқлар кирмаслиги керак. Балиқларни 0,01% ли  $\text{KMnO}_4$ , 2% ли ош тузи ваннасига 10-20 минут сақлаш керак. Баъзи балиқларда паразитлик қиладиган триходинлар умуртқасизларда ҳам паразитлик қилади. Жумладан, *Trichodina pediculus* гидрада паразитлик қилади.

**Инфузориялар эволюциясининг асосий йўналишлари.** Инфузориялар эволюция жараёнида ягона йўналиш бўйича таракқий этмаган. Инфузориялар типига кўплаб паразит ва комменсал турлар кирадики, улар ҳар хил синф, туркумларга мансубдир. Бу турлар тузилиши ва хўжайин организмда паразитлик қилишга мосланишига кўра ҳар хилдир. Баъзи паразит турлари (*B.coli*) эркин яшовчи турларига хос бўлган белгиларни сақлаб қолган. Экто ва эндокомменсаллар эса бундан ҳам кўпроқ эркин формаларга ўхшайди. Масалан, денгиз нинатанлилари ичагида яшайдиган комменсаллар ўсимлик қолдиқлари, бактериялар ва майда инфузориялар билан озикланади. Бу инфузориялар денгиз нинатанлилари ичагида яшашга бир неча марта ўтган. Бошқа энтокомменсал *Entodiniomorpha* қовшовчи моллар ошқозонида яшайди. Булар билан хўжайин ўртасидаги муносабатлар мутуализмгача боради. Уларнинг ўзига хос тузилиши бой овқат муҳитида яшashi билан изоҳланади. Бу эса паразит гавдасининг катталашишига ва мураккаблашувига олиб келган. Баъзи энтокомменсалларда махсус ёпишув органоиди-сўргичлар пайдо бўлган.

Балиқлар ва умуртқасизларда паразитлик қиладиган инфузориялар тузилиши ва биологиясида чуқур ўзгаришлар содир бўлган. Бу ўзгаришлар эркин яшовчиларга хос органоидларнинг йўқолиши ва паразитизмга хос органоидларнинг пайдо бўлишидир. Жумладан, умуртқасизларда паразитлик қиладиган инфузорияларда хазм органоидлари йўқолган. Масалан,

Apostomatalarda цитостома яхши тараққий этмаган, Astomatalarda эса умуман йўқолган. Thigmotrichаларнинг ҳар хил босқичларида (моллюскаларнинг мантия бўшлигида паразитлик қилади) цитостома йўқолади. Натижада махсус сўрувчи органоид пайдо бўлади.

Баъзи умуртқасизларда паразитлик қиладиган инфузорияларда (Thigmotricha) киприклар йўқолган. Баъзи ҳолатларда трихоцисталар йўқолади. Чунки паразит (*Chilodonella cuprini*, *Ichthyophthirius multifiliis*) хужум ва химояга муҳтож эмас. Apostomata (*Foettingeria*)да паразит босқичида трихоциста бўлмайди, эркин яшовчи босқичда эса бўлади.

Паразит турларида ичак ёки тананинг ёпишишини таъминловчи сўргичлар пайдо бўлган. Бу сўргичлар мураккаб тузилишга эга. Уларда мионема, таянч фибриллар бўлади. Astomatalarda илмоқлар ва ўсимталар бўлиб, улар ҳам паразитнинг хўжайин организмига ёпишишига хизмат қилади.

Паразитлик ҳаёти паразитнинг кўпайиши ва ривожланиш циклига ҳам таъсир этади. Бу соҳада *Ichthyophthirius* ва *Foettingera* характерли бўлиб, оддий 2 га бўлиниш ўрнига палинтомия, яъни битта индивиддан тез бўлиниш ҳисобига минглаб дайди формалар ҳосил бўлади. Astomatalар бўлинишидан ўзига хос занжир ҳосил бўлади. Бу ҳам ичакда паразитлик қилишга ўзига хос эволюцион мослама ҳисобланади (Догель, 1947).

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб инфузорияларнинг умумий тавсифи ва классификациясини айтиб беринг.
2. Инфузорияларнинг тузилишини айтиб беринг.
3. Сўрувчи инфузорияларнинг тузилиши ва классификациясини айтиб беринг.
4. Инфузорияларнинг кўпайишини тушунтиринг.
5. Киприкли инфузория ривожланиш циклини тушунтиринг.
6. Паразит инфузориялар ривожланиш цикли ва уларнинг келтириб чиқарадиган касалликларини айтиб беринг.
7. Одамда паразитлик қиладиган инфузориялар ҳақида нималарни биласиз.
8. Балиқларга зарар етказадиган инфузориялар ҳақида гапиринг.
9. Инфузориялар эволюциясининг асосий йўналишлари нималардан иборат?

## **5-БОБ. КЎП ҲУЖАЙРАЛИЛАРНИНГ (METAZOA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ**

### **5.1. Личинкали ривожланиш ва метаморфознинг пайдо бўлиши**

Онтогенез эмбрионал ва постэмбрионал босқичларга бўлинади. Эмбрионал босқич ривожланишнинг дастлабки давридан (жинсий ҳужайралар етилишининг бошланишидан) тугилишгача ёки эмбрионнинг тухумдан ташқи муҳитга чиқишигача бўлган жараёнлар йигиндисини ўз ичига олади. Эмбрионал ривожланишнинг охирида ривожланаётган индивид жинсий вояга етган организмга ўхшаш ёки тузилишига кўра ундан кескин фарқ қилиши мумкин. Биринчи ҳолатда тўғри ривожланиш содир бўлиб, эмбриогенез натижасида ювенил (лотинча – ёш) организм пайдо бўлади. Ювенил организм жинсий вояга етган организмдан тўлиқ ривожланмаганлиги, гавда ўлчами кичиклиги, гавда пропорциясининг тенг эмаслиги ва баъзи иккинчи даражали хусусиятлари билан фарқ қилади. Иккинчи ҳолатда метаморфозли ёки личинкали ривожланиш содир бўлади. Личинка ривожланишнинг шундай даврики, бунда ҳайвон жинсий вояга етмасдан жинсий вояга етган давр учун хос бўлган дефинитив белгиларга, яъни фаол ҳаракатланиш ва мустақил озикланиш хусусиятларига эга бўлади. Личинка, одатда, ихтисослашган ҳаракат органига, ривожланган нерв ва сезги органларига, дифференциаллашган овқат хазм қилиш органларига эга бўлади. Личинканинг тузилиши эса жинсий вояга етган формасидан кескин фарқ қилади. Личинкада жинсий органлар шаклланмаган, аммо неотеник личинкалар бундан мустасно бўлади.

Эволюция жараёнида личинканинг келиб чиқиши ҳозирги даврда зоологлар томонидан кенг муҳокама қилинмоқда. Маълумки, личинка даври ҳайвонлар ривожланиш цикли ва онтогенези жараёнида бир неча марта ва ҳар хил усуллар билан пайдо бўлган. Ҳозирги ҳайвонлар личинкасининг қадимги дефинитив формаларининг ўзгарган шакли деб қабул қилиш мумкин. Бундай ҳолатда личинка даври анцестрал онтогенезнинг юксак даражада қайта қурилиши йўли билан ҳозирги ҳайвонлар аجدодларининг вояга етган даврига мос келадиган вакилларидан пайдо бўлишини бошлаб берган. Бу фикр шуни англатадики, репродуктив функция ана шу қайта қуриш даврида ўрин алмашган, яъни пайдо бўлган. Дастлаб анцестрал ҳайвонларнинг жинсий вояга етган вакили сифатида яшаган ҳайвонларни бирламчи личинка деб аташ мумкин.

Личинка онтогенезида дефинитив форма пайдо бўлиши ва ривожланиши учун кўшимча босқич сифатида пайдо бўлган. Бундай кўшимча босқичнинг адаптив аҳамияти жинсий вояга етган босқичга хос бўлган репродукция ва личинка босқичига хос бўлган энергетик ресурсни тўплаш босқичларини бир-биридан ажратишга асос бўлган. Личинканинг пайдо бўлиши унинг кўшимча озукаларни ўзлаштириши туфайли тур ареалининг кенгайишига олиб келган. Тўғри ривожланишнинг ўзгариши туфайли пайдо бўлган личинка иккиламчи личинка деб аталади. Бундай личинкаларда кўпчилик ҳолатларда шу босқичларга хос бўлган ихтисослашган органлар пайдо бўлади.

Личинканинг бирламчи ёки иккиламчи эканлигини аниқлаш ҳам мураккаб муаммо ҳисобланади. Денгиз умуртқасиз ҳайвонлари личинкасининг иккиламчи эканлигини П.П.Иванов (1937), Г.А.Шмидт (1951), Н.А.Ливанов (1955), булутлар ва ковакичлилар личинкасининг иккиламчилигини А.В.Ересковский (2001) каби олимлар эътироф этганлар. О.М.Иванова-Казас (1995) ва К.Нильсон (1998) фикрича, Metazoаларнинг қадимги аجدодлари пелагик ҳаёт кечирган. Кейинчалик онтогенезнинг қайта курилиши туфайли бентос шароитни ўзлаштириб, пелаго-бентос ривожланиш циклига ўтган формалар пайдо бўлган. Бу фикрга кўра, тубан кўп хужайралиларда личинкали ривожланиш бирламчи характерда бўлган.

Кейинги йилларда онтогенезда личинкали босқичнинг пайдо бўлиши тубан билатериал ҳайвонлар индивидуал ривожланишининг генетик механизмларини ўрганиш ва улар геноми эволюцияси маълумотларини ҳисобга олган ҳолда кўп хужайралилар филогенезини қайта кўриб чиқишда асос қилиб олинмоқда. Жумладан, Э.Дэвидсон (1998, 2000) ва унинг шогирдларининг фикрича, кўпчилик билатериал денгиз умуртқасизлари учун бирламчи личинка хосдир. Уларнинг фикрича, ҳозирги метаморфоз йўли билан ривожланадиган ҳайвонларнинг личинкасига ўхшайдиган денгиз ҳайвонлари Кембрий давригача яшаган. Ҳозирги личинкаларга ўхшаб, улар кичик (1 мм гача) ва кам турдаги бир неча минг хужайралардан иборат бўлган.

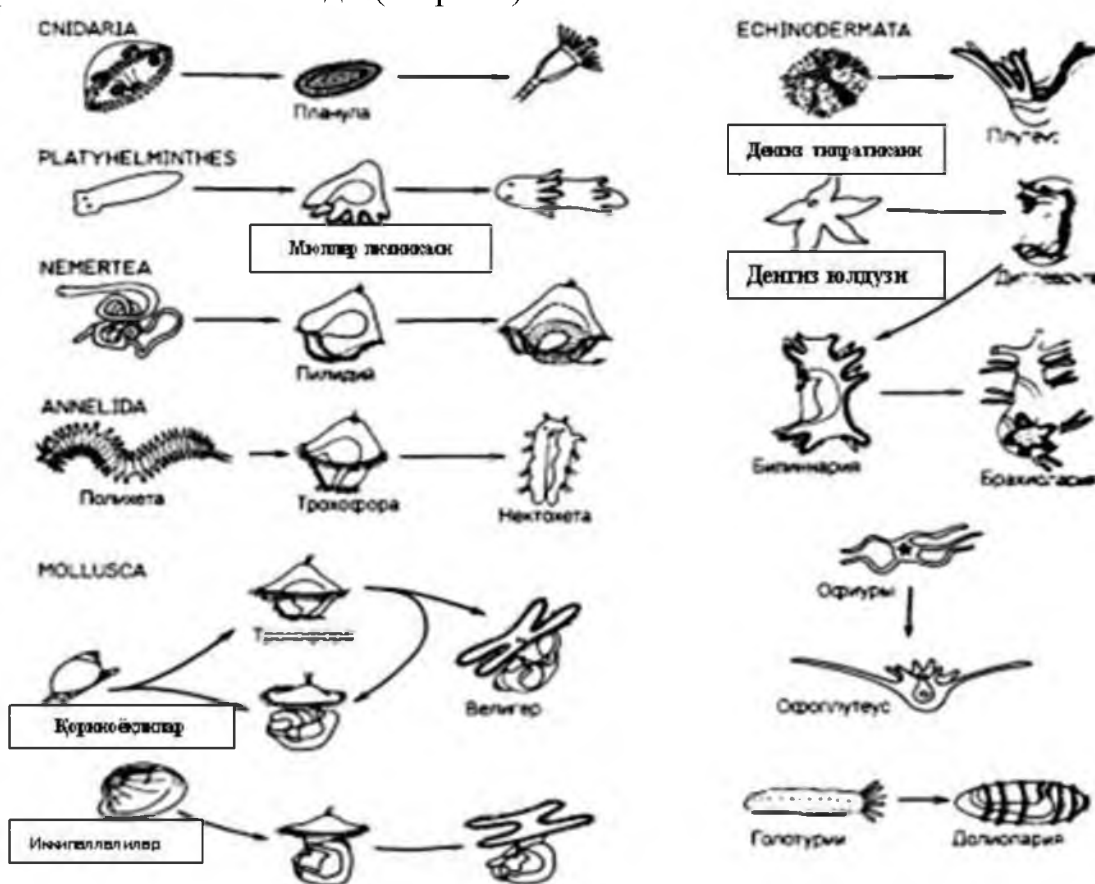
Дэвидсон ва унинг ҳамкасблари фикрича, билатериал ҳайвонлар аждоди онтогенезида личинкага ўхшаш қандайдир босқич бўлган. Бу босқич анцестрал формада ҳам, ҳозирги ҳайвонларда ҳам эмбриогенез туфайли “примитив типга” етиб борган. Бундай эмбриогенезга хос бўлган бластомерларнинг жойлашиши қатъий ва ўзгармас майдаланиш орқали ҳосил бўлиши туфайли асос солувчи хужайраларнинг бир неча қатори ҳосил бўлган. Бу хужайралардан генларнинг специфик экспрессияси орқали

эмбрионнинг ҳар хил қисмлари ҳосил бўлади. Буларда эмбриогенез 8-12 ҳужайра циклидан кейин тугалланади.

Асос солувчи ҳужайра спецификацияси тухум ҳужайра цитоплазматик детерминанти билан аниқланадиган автоном ёки ҳужайралар ўртасидаги алоқани талаб қиладиган боғлиқлик бўлиши мумкин. Эмбрионал ҳужайраларнинг ҳар томонлама ҳаракати фақат ҳужайра спецификациясидан кейин содир бўлади. Дэвидсон фикрича, примитив ривожланиш типиди транскрипцион тинчлик даври бўлмайди, зигота транскрипцияси майдаланиш босқичида содир бўлади. Эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврларида генетик система назоратини солиштирма текшириш асосида Дэвидсон тахмин қилишича, бу система ҳозирги билатериал ҳайвонларнинг аجدодларида ҳам бўлиши керак эди. Унинг фикрича, бирламчи билатериал ҳайвонлар метаморфоз йўли билан ривожланадиган ҳозирги денгиз умуртқасиз ҳайвонларининг личинкаларига ўхшайди. Унинг фикрича, анцестрал формаларнинг ҳозирги личинкалардан фарқи, анцестрал формалар жинсий ҳужайраларни (тухум ва сперматозоидни) ишлаб чиқарган. Онтогенезнинг юксак даражада қайта курилиши ва ҳозирги кўп ҳужайралилар фаунасига ўхшаш янги формаларнинг пайдо бўлишига аجدод формаларда захира ҳужайраларнинг махсус популяциясини (“set-aside-cells”) пайдо бўлиши сабаб бўлган. Бу ҳужайралар онтогенезнинг бошлангич даврларида ҳам дифференциаллашмаган бўлади. Бу захира ҳужайралар пролиферацияси ва спецификацияси янгидан ҳосил бўлган бошқаришнинг генетик системаси таъсирига учраган. Тахмин қилинишича, бундай захира ҳужайралар популяцияси бирламчи жинсий ҳужайралар дифференциациясини вақтинча тўхтатиб қўйиш орқали ҳосил бўлган бўлиши мумкин. Эволюция жараёнида дастлаб бундай маълум ҳужайралар спецификациясининг кечикиши билан борадиган онтогенез шакли анцестрал онтогенезга нисбатан айрим муваффақиятларга эга бўлган. Чунки улар гаметогенез жараёни учун зарур бўлган энергия захирасини тўплай олган. Яқинда аниқланган поляр гранулалари оксил баъзи умуртқасиз ҳайвонларнинг бирламчи жинсий ҳужайрасида транскрипция жараёнини блоклайди.

Табиатда организмлар етиштираётган ооцитлар сони ва унда тўпланадиган сариклик моддасининг миқдори бир-бирига тескари пропорцияда бўлади. Айрим ҳайвонлар сариклиги кам бўлган жуда кўп сондаги тухум қўяди. Масалан, денгиз типратиканининг самкаси бир йилда тахминан 400 млн та тухум қўяди. Аммо уларнинг ҳар бирида тўпланган сариклик моддаси жуда содда тузилган личинка шаклланишига етади, холос. Бундай ҳолатларда личинканинг фақат фаол озикланиши унинг

организмининг аста-секин мураккаблашувига олиб келади. Кўплаб ҳайвонлар онтогенезида кетма-кет, бир-бирини тўлдирадиган ва алмаштирадиган бир неча личинка-лик даврларни босиб ўтиши кузатилади. Бирмунча такомиллашган личинка ҳайвоннинг ювенил формасини ҳосил қилади. Масалан, полихетларда спирал майдаланиш натижасида трохофора личинкаси ҳосил бўлади, у сегментлашиб метатрохофорага айланади. Метатрохофора дифференциал-лашиб чувалчангсимон шаклга келади ва нектохетага (чувалчангнинг ювенил формаси) айланади. Нектохетанинг ўсиш зонасини пролифератив фаоллиги ва ўсаётган гавданинг сегментацияси туфайли гавда ўлчами бир неча баробар ўсиб, аста-секин дефинитив шаклга келади (84-расм).



84-расм. Ҳар хил ҳайвонларнинг личинкалари (Р.Барнс ва б., 1992)

Личинканинг бажарадиган вазифаси турли-туман бўлиб, унинг энг асосийси кейинги ривожланиш жараёнларини зарур энергия манбаи билан таъминлашдир. Умуртқасиз ҳайвонларнинг пелагик личинкаларини лецитотроф ва планктотроф формалари фаркланади. Лецитотроф личинкалар (грекча лецитос – тухум сариги, трофос – озикланиш) учун энергетик ресурс тухумда захираланган сариқлик моддаси ҳисобланади. Планктотроф личинкалар фитопланктонлар билан озикланади. Планктотроф личинкалар махсус личинкалик органлари – киприкли халқа (трохофора) ёки киприкли

иплари (диплеврула) ёрдамида овқат бўлақларини огиз бўшлиги томонга йўналтиради. Личинка асосан, сувда эрийдиган ва денгиз сувидан ушлаб олинган овқат бўлақлари билан озикланади (Дондуа, Феодорова, 1986, Jackle, 1995).

Планктотроф личинкаларнинг ҳосил бўлиши ва унинг эртароқ фаол озикланишга киришиш имконияти мавжудлиги тухумда сариклик моддаси жуда кам бўлса ҳам содир бўлади. Бу ходиса айниқса, ихтисослашган гонадаси бўлмаган хайвонлар учун муҳим аҳамиятга эга. Фаол озикланиш механизмини ишга туширишга йўналтирилган ривожланиш стратегияси захира сариклик ва бошқа энергияга бой бўлган моддалар ҳамда органеллалар кам бўлса, кўп сонда тухум қўйиш имкониятини беради. Лецитотроф личинкалар ривожланишида овқат ҳазм қилиш органлари кечроқ пайдо бўлади. Масалан, тубан кўп хужайралиларнинг бластуласимон паренхимула ва планула личинкасида тузилиши тўлиқ шаклланган овқат ҳазм қилиш системаси бўлмайди.

Личинканинг муҳим вазифаларидан яна бири ареал доирасида тарқалиш, шунингдек кейинги ривожланиши учун (бентос формаларда) қулай бўлган субстрат танлашдан иборат. Личинканинг ота-онаси ареалидан ташқарида тарқалиши адаптив характерда бўлиб, бу йўл орқали бошқа популяциялар билан генетик алоқа ўрнатишга ва генетик турлитуманликнинг пайдо бўлишига олиб келади. Бу вазифаларни бажариш учун личинкада ҳар хил ҳаракатланиш органлари, нерв системаси элементлари ривожланиши ва личинканинг субстратга ёпишишига ёрдам берадиган ихтисослашган хужайралар тўплами ёки органларнинг пайдо бўлиши орқали амалга ошади.

Кўплаб паразит хайвонларнинг личинкаси хўжайинни танлайди. Моногенетик сўргичлиларнинг онкомирацидий личинкасининг ҳаракатланишига ёрдам берадиган киприкли белбоги бор. Онкомирацидийда нерв ганглияси, кўзи, ичаклари, протонефридия каби органлари бор. Ҳар хил ёпишувчи диски ёрдамида итбаликнинг гавдасига ташки томондан ёпишади. Кейинчалик метаморфозга учраб, хўжайиннинг тўқимасига киради. Дигенетик сўргичлиларнинг мураккаб ривожланиш цикли давомида хўжайин алмаштиришини таъминлайдиган ҳар хил шаклдаги личинкалар ҳосил қилади. Сувга тушган тухумдан мирацидий (грекча мирацидос – болалик) личинкаси чиқади. Личинканинг олдинги қисмида хартуми ва унда кўзи, нерв ганглияси жойлашган. Мирацидий оралик хўжайин (одатда, моллюска) организмга киради ва спороцистага айланади. Спороцистадаги мирацидийга хос бўлган органлар редукцияга учрайди. Спороцистанинг



махсус генератив хужайралари янги партеногенетик авлод редия (Ф.Реди номи билан аталган)ни ҳосил қилади. Редия бирламчи хўжайин организмида қолади ва ўзининг генератив хужайралари ҳисобидан янги церкария (грекча церхас-дум) личинкасини ҳосил қилади. Церкарий ўзига хос дум ўсимтасига, иккита сўргичга, баъзан стилетга ва кўзга эга бўлган личинкадир. Церкарий бирламчи хўжайин организмдан чиқиб кетади ва сувда эркин ҳаёт кечириши давомида иккиламчи хўжайин тўқимасига киради. Бу ерда навбатдаги метаморфоз содир бўлади. Оралиқ хўжайинни истеъмол қилган доимий хўжайин овқат ҳазм қилиш системасида паразит чувалчанг личинкаси жинсий вояга етган чувалчангга айланади.

Личинканинг жинсий вояга етган формага айланиши ёки метаморфози (грекча метаморфос-қайта ташкил бўлиш, бошқа кўринишга кириш) дифференциаллашган личинканинг дефинитив тузилиш билан алмашишига олиб келади. Бу жараёнда личинкалик давридаги органлар емирилади. Бунда личинкани ташкил этадиган хужайралар чиқиндига айланади ёки ихтисослашиш охирига етмаган бўлса, дедифференциаллашиб янгидан ҳосил бўлаётган дефинитив организм қурилишига сарфланади. Баъзи ҳоатларда метаморфоз даврида личинкани ташкил этадиган қисмлари бири-бирдан ажралиб кетади. Масалан, немертинларнинг *Heteronemertini* туркуми вакиллари ривожланишида некротик метаморфоз содир бўлади. Бу хайвоннинг дефинитив гавдаси имагинал дискнинг эктодермал қисмини махсус қатламланишидан ҳосил бўлади. Бу қатламланган жой икки томондан ўсиб дефинитив тери қатламини ҳосил қилади. Пилидия ичида ҳосил бўлган ёш немертин личинка қобигини тешиб ташқарига чиқади. Метаморфознинг мураккаблиги личинкалик давридаги тўқима ва органларнинг қанчалик ихтисослашганлик даражасига боғлиқ. Личинка органлари ва тўқималари қанча кўпроқ ихтисослашган бўлса, унинг организми шунча кўпроқ ва чуқурроқ қайта қурилиб дефинитив организмга айланади.

Баъзи мишанкалар, асцидиялар, нинатанлилар личинкалик даврида жинссиз кўпайиш хусусиятига эга. Шунингдек, айрим хайвонлар личинкалик даврида жинсий йўл билан кўпаяди. Бундай ҳолатда личинкада жинсий вояга етган давридаги каби жинсий органлар ҳосил бўлади. Бу ҳам гетерохрония ҳодисасининг ўзига хос намоён бўлишидир. Жинсий вояга етгунча жинсий хужайралар етилиши прогенез, соматик хужайралар ривожланишининг кечикиши неотения деб аталади. Аксолотл думли амфибиялардан амбистома-нинг жинсий етилган личинкаси ҳисобланади. Буларнинг соматик жиҳатдан ривожланишининг кечикиши калқонсимон без

функциясини пасайиши ёки ҳали ишга тушмаганлиги билан боглик. Аксолотл популяцияси личинкалик даврини охириги боскичига етказмасдан ҳам яшайвериши мумкин.

**Ҳайвонлар ривожланишининг асосий типлари.** Ҳайвонлар ривожланиш типлари турли-тумандир. Бу фарқлар ривожланишнинг барча даврларида-майдаланиш, эмбрионнинг бирламчи дифференциацияси, ўк органларнинг ҳосил бўлиши, органогенез жараёнларида намоён бўлади. Тўғри ривожланадиган ҳайвонларда жинсий вояга етган организмнинг белги ва хусусиятлари эмбрионал боскичда пайдо бўлади. Ривожланишнинг метаморфозли йўналишида тухумдан чиққан личинка организми морфофизиологик жиҳатдан мутлақо қайта қурилиб, кейин дефинитив шаклга келади. Шундай бўлишига қарамасдан, ривожланишнинг турли-туман шакллари бир неча типларга бирлаштирилган. Албатта, бунда эмбриогенезнинг кўплаб хусусиятлари инобатга олинган.

XX-асрнинг биринчи яримида К.М.Бэр ўз даврида фанда маълум бўлган илмий далилларга асосланиб, ҳайвонлар ривожланишининг тўртта асосий режасини айтган эди (1828, 1837). Бу режалар ҳайвонларнинг маълум тузилиш типларига тўғри келади. К.М.Бэр таклиф қилган ҳайвонларнинг ривожланиш режаси эмбрионда шаклланаётган симметрияга мос келади. К.М.Бэр фикрича, ўзи классификацияланган ривожланиш типлари эволюцион жиҳатдан бир-бири билан боглик эмас, аммо тип доирасида куйидан юкорига борган сари эволюцион ўзгаришлар содир бўлишини тан олади.

О.М.Иванова-Казас (1995) ривожланишнинг 18 та типини асослаб беради. О.М.Иванова-Казас ривожланиш типи дейилганда, эволюцион ривожланиш жараёнида қадимги узок аждодларидан ёки кейинги яқин аждодларидан ирсийланган, бир-бири билан ўзаро боғланган морфогенетик жараёнлар йигиндиси тушунилади, деб таъкидлайди.

Ривожланиш типи доирасида яшаш шароити ва кўпайиш стратегияси таъсирида ҳар хил ривожланиш вариантлари пайдо бўлган. О.М.Иванова-Казас (1995) фикрича, онтогенетик жараёнга олиб келадиган ҳар бир янги ривожланиш типи хусусиятларининг айрим сабабларини ўрганиш эволюцион эмбриологиянинг асосий вазифаларидан бири ҳисобланади. Маълум бир гуруҳ ҳайвонларининг ривожланиш типи эволюция жараёнида шаклланган ва шу ҳайвоннинг филогенези билан боглик. Баъзан бу богликлик сўзсиз, айрим ҳолатларда эса бир монофилетик типга кирадиган ҳайвонларнинг индивидуал ривожланиши кўплаб муҳит шароитлари таъсирида бир-биридан фарқ қилади.

Замонавий филогенетика кўп хужайрали ҳайвонларнинг ҳар хил типлари ва синфларининг ўзаро қариндошлигини аниқлашда муҳим аҳамиятга эга бўлган молекуляр биологиянинг ДНКдаги ҳар хил генларда жойлашган нуклеотидлар кетма-кетлигининг ўхшашликлари ва фарқларига асосланади. 18S ва Нох генлар кластери бунга мисол бўлади. Ана шу маълумотларга асосан ҳозирги кўп хужайралилар (Metazoa) бешта гуруҳга бўлинади.

Ҳайвонот оламида энг қадимги ва алоҳида ажралиб турадиган гуруҳ булутлар (Porifera) биринчи гуруҳ ҳисобланади. Иккинчи гуруҳга икки қаватли (Diploblastica) ҳайвонлар Placozoa, Cnidaria, Stenophora типлари киради. Кейинги учта гуруҳ уч қаватли ва билатериал (Triploblastica ёки Bilateria) тузилиши билан характерланади. Буларнинг биринчи гуруҳи Ecdysozoa бўлиб, унга приапулидлар, нематодлар, бўғим оёқлиларни, иккинчи гуруҳи Lophotrochozoa моллюскалар, ҳалқали чувалчанглар, брахиоподалар, мишанкалар, форонидалар, ясси чувалчангларни бирлаштиради, учинчи гуруҳига Deuterostomia (ёки иккиламчи огизлиларга) нинатанлилар, чала хордалилар, хордалилар типлари киради. Бу гуруҳлар барчаси ривожланишининг дастлабки даврлари ўзига хос йўналишда ўтади. Масалан, иккиламчи огизлилар эмбрион ривожланиши даврида учта қават ва гастрюляция жараёнида бластопор (бирламчи огиз) билан боғлиқ бўлмаган ҳолда огиз тешиги (иккиламчи огиз) иккиламчи ҳосил бўлади. Ecdysozoa ва Lophotrochozoa гуруҳларида ҳам эктодерма, мезодерма ва энтодерма ҳосил бўлади, аммо буларда огиз бластопор ўрнида (бирламчи огиз) пайдо бўлади.

Ковакичилилар икки қаватли (эктодерма, энтодерма) ҳайвонлар ҳисобланади. Булутлар онтогенезида хужайралар дифференциацияси ўзига хос йўналишда содир бўлиб, уларда эмбрион қаватлари ҳосил бўлмайди, аммо баъзи тадқиқотчилар булутларни икки қаватли ҳайвонларга киритадилар.

Кейинги йилларда яна эволюцион эмбриология муаммоларига эътибор берилмоқда. Эволюцион биологиянинг умумий муаммоларини ечишда замонавий ривожланиш биологияси ютуқлари устувор аҳамиятга эга эканлиги аниқ бўлиб қолмоқда. Эмбрионал ривожланишнинг молекуляр-генетик механизмларининг тадқиқ қилиниши морфологик жиҳатдан ҳар хил типларга кирадиган ҳайвонлар ривожланишининг тузилиши юксак даражада консерватив бўлган генлар бошқариши ва йўналтириши аниқланди. Замонавий ривожланиш биологияси онтогенезнинг генетик механизми эволюциясининг қонуниятларини ўрганиш ва ечишга етиб келди. Ривожланиш биологиясининг бу муаммоларни ўрганадиган бўлими

эволюцион ривожланиш биологияси деб аталади. Индивидуал ривожланишда молекуляр-генетик система хайвонарнинг морфологик ўзгаришига олиб келишини тадқиқ қилиниши макроэволюция муаммоларини ўрганишда муҳим аҳамиятга эга бўлиб, бунинг натижасида умумбиологик қонуниятлар яратилиши мумкин.

Индивид ва унинг шаклининг (морфологиясининг) эволюцияси асосида янги ривожланиш дастурининг келиб чиқиши туради. Бундай дастур мутация натижасида келиб чиқади ва бу кўп босқичли генетик дастур ўзгариши маълум фенотип шаклланишига олиб келади. Агар табиий танланиш бундай ўзгарган фенотипни сақлаб қолса, бундай ҳолатда янги ривожланиш дастурини (генотипини) ҳам сақлаб қолади. Агар тур ичидаги морфологик эволюцион ўзгаришлар мутацияни редастурлашни ва танланишни талаб қилса, бундай ҳолатларда эволюция тур доирасидан ташқарига чиқади ва репродуктив алоҳидаланишга эҳтиёж сезади (W.Artur, 2002).

## **5.2. Говактанлиларнинг (Булутлар-Spongia ёки Porifera) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Говактанлилар примитив кўп хужайралилар бўлиб, тўқималари, жинсий органлари ва эмбрион қаватлари шаклланмаган. Табиатда уларнинг 9000 га яқин тури бўлиб, улар жинссиз ва жинсий йўллар билан кўпаяди.

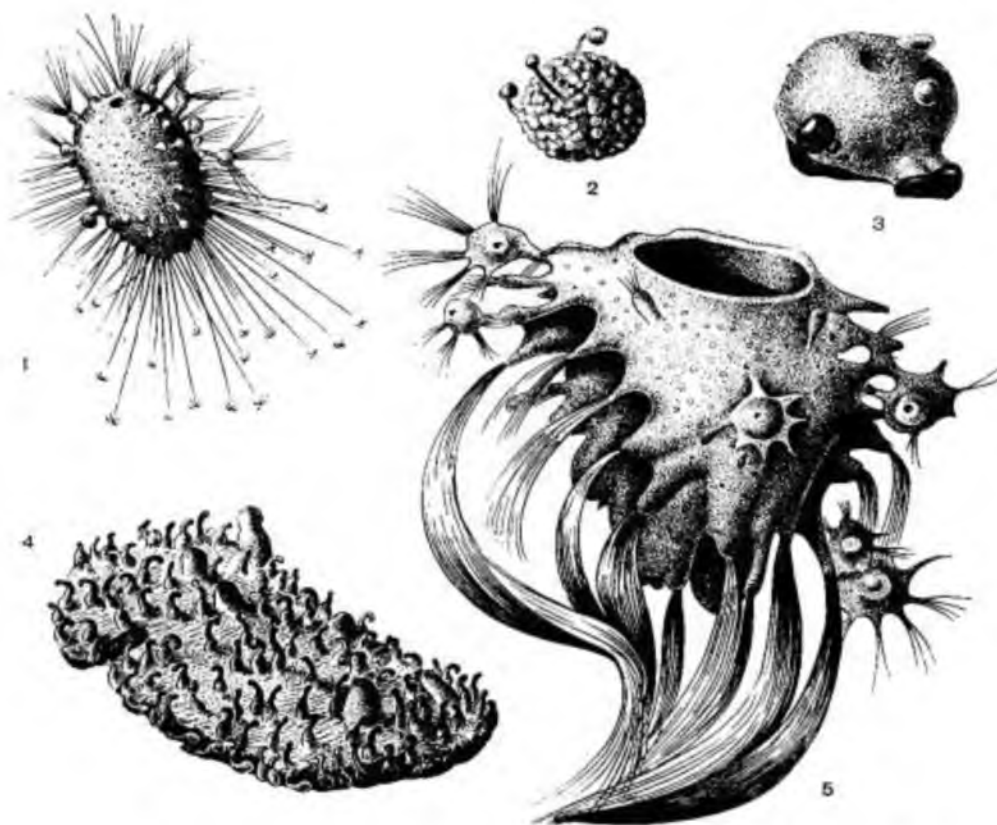
**Жинссиз кўпайиши.** Говактанлиларнинг жинссиз кўпайиши ташки ва ички куртакланиш, фрагментация, тиккасига бўлиниш, соматик эмбриогенез йўллари билан содир бўлади.

**Ташқи куртакланишда** говактанлилар гавдасининг маълум қисмида йўғонлашиш, яъни бўртма ҳосил бўлиб, шу жойи архецит хужайралар тўпланиши натижасида ташқи томонга қараб ўсади ва катталашгандан кейин парагастрал бўшлиги, ўзининг оскулуми ҳосил бўлади (85-расм). Ташқи куртакланиш натижасида ҳосил бўлган янги индивидларнинг кўпчилиги она организмдан ажралмасдан колония ҳосил қилади. Колониядаги индивидлар ўртасидаги чегара йўқолиб кетганидан ундаги индивидлар сонини оскулумлар сонига қараб билиб олиш мумкин.

Алоҳида яшайдиган говактанлиларда янги организм она организмдан ажралиб мустақил ҳаёт кечиради. Ташқи куртакланиш оҳак скелетли ва шишасимон говактанлиларда учрайди.

**Ички куртакланиш.** Чучук сувларда яшайдиган бодяга ички куртакланиш орқали кўпаяди. Кузда уларнинг мезоглиясидаги архецит

хужайралар кўпаяди ва бир жойга тўпланиб, **геммула** деб аталадиган шарсимон ички куртакни ҳосил қилади. Геммула икки қавват мугуз қобик билан ўралган хужайралар тўпланидан иборат. Бу қобиклар геммулани ноқулай шароитдан ҳимоя қилади. Қишда она бодяга ҳалок бўлади, геммула кишлаб қолади. Баҳорда геммула қобикдан ташқарига чиқиб, сув тубига ёпишади ва янги бодяга индивидуини ҳосил қилади.



**85-расм. Шишасимон ғовактанлиларда археоцитларнинг тўпланиши натижасида куртак пайдо бўлиши.**

**1 – *Anoxycalux ijimae*; 2 – *Polymatia kurilensis*; 3 – *Polylophus philippunsis*; 4 – *Polymastiamammillaris*; 5 – *Tethya aurantium* (В.А.Догель, 1981)**

Баъзан куртак скелет игналарининг учида ҳосил бўлади. Баъзан кўплаб куртаклар ҳосил бўлиб, бир-бири ва она организми билан ингичка ипчалар орқали ипга тизилган мунчоқ каби туташиб туради. Қулай шароитда уларнинг ҳар биридан ғовактанлиларнинг мустақил организми пайдо бўлади.

Бу индивидлар бир-бири билан бирлашиб, ғовактанлиларнинг колониясини ҳосил қилиши ҳам мумкин.

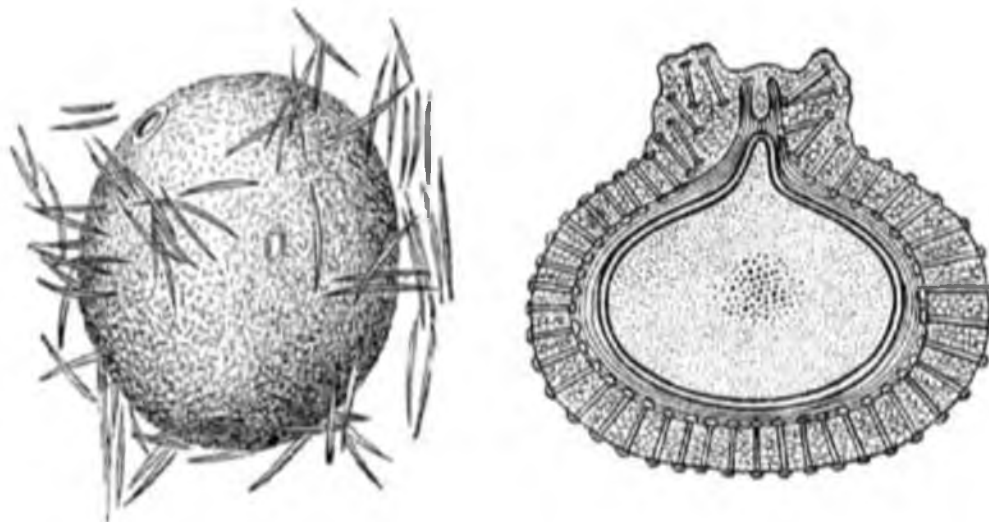
**Фрагментация.** Ноқулай шароитларда айрим ғовактанлилар организми икки ёки ундан ортиқ бўлақларга бўлиниб, редукцион таначаларга айланади. Бу жараён ғовактанлилар организмнинг бўлақларга бўлиниб тарқалиб кетиши орқали содир бўлади. Редукцион танача амебоцит

хужайралар тўпламидан иборат бўлиб, ташқи томондан эпителий хужайралари билан қопланган.

Қулай шароит келиши билан ундан янги говактанли организми ривожланади. Редукцион танача денгизда яшайдиган, шунингдек геммула ҳосил қилмайдиган говактанлиларда учрайди. **Геммула** чучук сувларда яшайдиган говактанлилар учун хос бўлиб, у мураккаб тузилган (86-расм).

Геммула ҳосил бўлишида озик моддаларга бой бўлган архецитлар тўплами мугуз капсула билан, кейин геммула микросклерасидан иборат бўлган ҳаво камераси билан қопланган. Капсула деворида тешикчалар бўлиб, ундан хужайранинг ичидаги моддалар ташқарига чикиб туради. Геммуланинг тинчлик даври бўлади. Тирик ёки ўлаётган говактанлиларда бундай геммулалар сони кўп бўлади. Қулай шароит келиши билан бу геммуланинг хужайралари дифференциаллаша бошлайди ва маълум шаклга эга бўлмаган ҳолда ташқи томонга қараб йириклашади. Натижада ёш говактанли пайдо бўлади.

Геммула баъзи денгиз говактанлиларида (*Suberites*, *Cliona*, *Haliclona*, *Dysidea* ва бошқалар) ҳам учрайди. Аммо улар содда тузилган бўлиб, махсус скелет элементлари бўлмайди. Тўртшухлалиларнинг айрим вакиллари (*Alectona*, *Thoosa*) планктон геммула ҳосил қилиб ривожланади. Уларнинг мезогилиясида қалқонли “личинка” ҳам бўлади. Бу личинка провизор кремнийли диск билан қопланган бўлиб, унда сув тубида ҳаркатланишга ёрдам берадиган узун игналари бўлади.



86-расм. Чучук сув говактанлиларининг геммула личинкаси.

Ўнгда – *Spongilla lacustris* геммуласи донадор юпка қобик билан қопланган, унинг устида микросклералар тартибсиз жойлашган; чапда – *Ephydatia blebingeria* геммуласи хитинли капсула, ҳавосимон қобик билан қопланган бўлиб, унинг ёнида микросклералар жойлашган (В.А.Догель, 1981)

Говактанлиларнинг жинссиз кўпайишга лаёқати юқори бўлса ҳам, улар индивидлари сонининг кўпайишида аҳамияти камроқдир. Айрим говактанлиларда жинссиз кўпайиш яхши ривожланмаган.

**Соматик эмбриогенез.** Соматик хўжайралардан янги организм пайдо бўлиши соматик эмбриогенез дейилади. Говактанлиларнинг соматик эмбриогенез йўли билан ривожланиш имконияти юқори бўлади. Агар говактанли гавдасининг бир бўлагини майдалаб, ун элайдиган элакдан ўтказилса, ундаги хўжайралар бир неча кун тириклик хусусиятини йўқотмайди ва ёлгон оёқлар чиқариб, фаол ҳаракатланади. Агар уларни бирор идишга солинса, улар гуруҳ-гуруҳ бўлиб тўпланади, лекин маълум шаклни ҳосил қилмайди. Натижада 6-7 кундан кейин кичик говактанли пайдо бўлади. Агар ҳар хил турларга кирадиган индивидларнинг хўжайралари майдаланиб, кейин битта идишга солиниб аралаштирилса, ҳар бир турнинг хўжайралари алоҳида-алоҳида гуруҳларни ҳосил қилиб тўпланади.

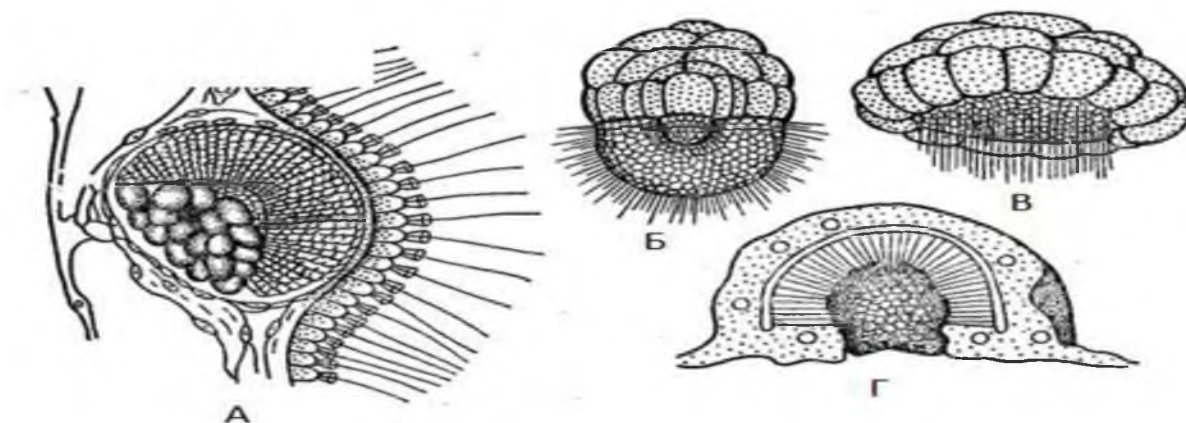
Соматик эмбриогенез ва фрагментация бир-бирига яқин бўлган ҳодисалар ҳисобланади. Соматик эмбриогенез йўли билан кўпайишда дедифференциация хусусиятига эга бўлган хўжайра бўлиши шарт. Бу хўжайралар ривожланиши соматик эмбриогенезга олиб келади.

Говактанлиларда **регенерация** хусусияти ҳам яхши ривожланган. Агар говактанлининг гавдасини икки бўлакка бўлиб, кейин улар бир-бирига ёпиштириб қўйилса, тезда бўлинган жойдаги жароҳат тикланиши кузатилган. Бир турнинг ҳар хил индивидларидан олинган бўлақлар бир-бири билан бирикиб кетади. Говактанлилар гавдасини бир неча бўлақларга бўлиб ташланса, ҳар бир бўлақдан мустақил организм пайдо бўлиши аниқланган. Аммо морфогенез жараёнлари гавданинг бир бутунлиги ва интеграциясига боғлиқ ҳолда бир турда турлича содир бўлиши мумкин. Аморф кўпогизли говактанлида диструкция ва соматик эмбриогенез устун бўлса, якка яшайдиган говактанлиларда, жумладан, денгиз апельсинида тикланиш, қайта қуриш, хўжайра моддаларининг қайта тақсимланиши орқали амалга ошади. Алоҳида яшайдиган ёки колониал говактанлилар гавдасида пайдо бўлган жароҳат тезда тикланади, яъни уларда регенерация хусусияти яхши ривожланган.

Шундай қилиб, говактанлиларда регенерация ҳодисасининг яхши ривожланганлиги уларнинг эволюцион жиҳатдан примитивлигидан далолат беради. Шунингдек, говактанлиларнинг хўжайралари тўлик ихтисослашмаган, яъни уларнинг хўжайралари тўқима даражасида дифференциаллашмаган.

**Жинсий кўпайиши.** Ғовактанлиларнинг баъзи турлари айрим жинсли бўлса, кўпчилик турлари гермафродит организмлардир. Ғовактанлиларнинг эркак ва ургочи индивидларини ташқи белгиларига кўра фарқлаб бўлмайди. Жинсий хужайралар мезоглиядаги амебоцит хужайраларнинг бир хили-археоцитлардан ёки дедифференциаллашган хоаноцитлардан ҳосил бўлади. Айрим жинсли ғовактанлиларнинг бир колонияси фақат тухум хужайра, иккинчиси фақат сперматозоид етиштириб чиқаради. Тухум хужайра мезоглияда қолади, сперматозоид эса мезоглиядан оскулум орқали чиқиб, сув оқими билан кўшни колонияга келади.

Ғовактанлиларда уругланиш жараёни ўзига хос бўлади. Сперматозоид хоаноцитларнинг ёқалари орқали ичига киради ва думини ташлаб юбориб, цистага айланади. Бундай сперматозоидли хоаноцит амёбасимон ҳолатга ўтади ва сперматозоидни ташувчи хужайра дейилади. Бу хужайра мезоглияга миграция қилади ва уни ооцит ютиб юборади. Натижада тухум ва уруг хужайраларининг гаплоид ядролари кўшилиб кетади (сингамия), яъни уругланиш содир бўлиб зигота ҳосил бўлади (87-расм).



87-расм.Оҳаксимон ғовактанли *Sycon garbanus*нинг ривожланиши.

А – она организмдаги эмбрион (псевдогаструла), йирик хужайралар бластоцел бўшлиғига ботиб кирган; Б – эркин сузиб юрвчи амфибластула, йирик хужайралар, бунда ҳам бластоцел бўшлиғига ботиб кирган; В – ичкарига кирган хивчинли хужайралар (гаструляция); Г – личинканинг субстратга ёпишиши ва метаморфознинг бошланиши (В.А.Догель, 1981)

Зигота ривожланишининг дастлабки боскичлари она организмнинг мезоглиясида ўтади. Ғовактанлилар ривожланиши жуда мураккаб ва ўзига хос йўллар билан ўтади. Оҳак скелетли ғовактанлилар ривожланишида уругланган тухум тўла ва дастлаб текис майдаланади. Натижада хивчинлари бир томонга жойлашган 8 та бластомер ҳосил қилади. Кейин эмбрион экваториал эгатча орқали 8 та микромер ва 8 та макромерга бўлинади. Микромерлар анимал қутбга, макромерлар вегетатив қутбга жойлашади.



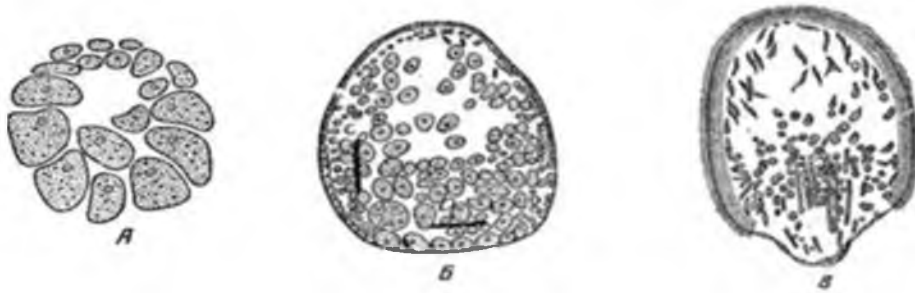
Кейинги майдаланиш микромерларда тезроқ, макромерларда эса секинроқ содир бўлади. Натижада икки хил хужайрали, бир қаторли, ичи ковак, шар шаклидаги амфибластула ҳосил бўлади.

Она организмида амфибластула айрим ўзгаришларга учраб, яна олдинги ҳолатига келади ва она организмдан сувга чиқади. Амфибластула олдинги қисмидаги хужайраларнинг хивчинларини кискартириши ҳисобидан сувда эркин сузиб юради. Орқа қисмидаги хужайралари эса дончасимон шаклга киради.

Маълум вақтдан кейин амфибластула олдинги қисми билан субстратга ёпишиб, ўтроқ ҳаёт кечира бошлайди. Кейин кичик хужайралар ичкарига, йирик хужайралар ташқарига қатламланиб, икки қаватли личинкага айланади. Кейинчалик ички қаватдаги хивчинли хужайралар хивчинли камерани, ташқи қаватдаги хужайралар эса дермал қаватни ва мезоглияни ҳосил қилади. Шундай қилиб, гастрүляция жараёни содир бўлади. Бу личинканинг бластопор тешиги ёпилади, хивчинли хужайраларнинг хивчини тушиб кетади (дедифференциалашади) ва интенсив равишда кўпаяди. Кейинчалик бу хужайралардан хитинли каналларнинг хоаноцитлари, ташқи қаватдаги йирик дончасимон хужайралардан говактанлиларнинг хоаноцитлардан ташқари ҳамма хужайралари ҳосил бўлади (88-расм).

Баъзи оддий говактанлиларнинг (*Oscarella lobularis* ва бошқалар) она организмида бир қаватли бластула, яъни целобластула ривожланади. Ундаги бластомерлар бир қатор хивчинлар билан копланган. Бу личинка она организмдан чиқиб сувда эркин сузиб юради. Унинг орқа қисми узун, кизгиш рангли хужайралардан, олдинги қисми рангсиз хужайралардан иборат. Бу личинка олдинги қисми билан субстратга ёпишади. Рангсиз хужайралари ичкарига ботиб киради, яъни инвагинация йўли билан гастрүляция жараёни содир бўлади. Ташқи хивчинли хужайраларнинг бир қисми таркалиб кетади. Бластопор тешиги ёпилади, хивчинли камеранинг ҳосил бўлиши олдинги қисм хужайраларидан мураккаб йўл билан амалга ошади. Говактанли гавдасининг қолган ҳамма қисми орқа қисм хужайраларининг кўпайиши ва дифференциацияси туфайли ҳосил бўлади.

Айрим говактанлиларда (*Monaxonida*, *Keratosa*) она организмдан паренхимула личинкаси чиқади.



**88-расм. Мухилла ривожланиши.**

**А – тухумнинг майдаланиши; Б – личинка ҳосил бўлиши;  
В – паренхимула личинкаси ва унинг ичида спикула элементларининг  
ҳосил бўлиши (В.А.Догель, 1981)**

Паренхимула личинкаси ташқи томондан хивчинли хужайралар билан қопланган. Ички томонидан хужайралар дифференциаллашиб амебоцитларга ва склеробластларга айланади. Личинка она организмдан ташқарига чиққунча скелет ниначалари, яъни спикула ҳосил бўла бошлайди.

Паренхимула қисқа вақт сувда эркин сузиб юради ва кейин олдинги қисми билан субстратга ёпишиб, юмалоқ шаклга киради. Кейин хивчинли хужайраларнинг ҳаммаси ичкарига миграция қилади ва хивчинлари йўқолади. Бу хужайралар хоаноцитларга айланиб хивчинли камерани ҳосил қилади. Шу вақтда ички хужайралар говактанлилар гавдасининг ташқи томонини, бир қисми мезоглияга кириш ва чиқиш каналларини, оскулумга олиб борувчи атриал бўшлиқни ҳосил қилади. Говактанлиларнинг бундай ривожланиши кўп хужайралиларда гастрүляция ходисасининг кейинги босқичларини мультиполяр иммиграция ва эпиболия турларига ўхшайди.

Чучук сув бодяга говактанлисида (*Spongilla lacustris*) эмбрионал ривожланиш янада мураккаблашган. Она организмдаги паренхимулада нафақат амебоцит ва склеробластлар, балки хивчинли камера ҳам шаклланган бўлади. Бундай паренхимуланинг каналлар системаси бўлмаса ҳам ёш говактанли деб аташ мумкин. Бу личинка хивчинли хужайралар билан қопланган бўлиб, она организмнинг оскулумидан сувга чиқади. Личинка сув тагида ўтроқ ҳаёт кечиришини бошлаши билан хивчинли хужайралар мезоглияга миграция қилади ва уларни амебоцитлар камраб олиб ҳазм қилиб юборади.

Шундай қилиб, бу ҳолатда хивчинли хужайралар личинканинг вақтинчалик ҳаракат органи вазифасини бажаради. Бу личинканинг бундан кейинги ривожланиши даврида каналлар системаси, гавда қоплами, атриал бўшлиқ ҳосил бўлади.

Кўп хужайралиларнинг эмбрионал ривожланиши даврида бластула ҳар хил катталиқдаги бластомерлардан иборат бўлади. Вегетатив қутбдаги йирик

бластомерлар энтодерма қаватни, анимал кутбдаги кичик бластомерлар эктодерма қаватни ҳосил қилади. Говактанлиларда эса бунинг тескариси содир бўлади. Бундан ташқари, говактанлиларда бластула деворининг икки марта ичкарига ботиб кириши кузатилади.

Говактанлиларнинг эмбрионал ривожланишида гастрүляция жараёнининг содир бўлиш йўлини аниқлаш муҳим назарий муаммо ҳисобланади. Бу масалада олимлар ўртасида бир неча хил фикрлар бор. Бир гуруҳ олимлар амфибластуланинг биринчи ичга ботиб киришига катта эътибор бермасдан, бу босқични ёлгон гастрүла (псевдогастрүла) деб, иккинчи ичга ботиб киришни ҳақиқий гастрүла деб атайдилар. Иккинчи гуруҳ олимлар эса биринчи ичга ботиб киришни ҳақиқий гастрүла деб атайдилар. Учинчи гуруҳ олимлар фикрича, говактанлилар эмбрионал ривожланишида бирламчи энтодерма ўрнида эктодерма (хивчинли хужайралар) ва аксинча ҳосил бўлади. Уларнинг фикрича, говактанлилар эмбрион ривожланиши даврида, эмбрион қаватларининг бузилиши содир бўлган. Шунинг учун баъзи зоологлар говактанлиларни ичи тескари ағдарилган ҳайвонлар (Enantiozoa) деб номлашни таклиф этмоқдалар.

Оҳак скелетсиз ва айрим оҳак скелетли говактанлилар эмбрионал ривожланиш даврида майдаланиши натижасида хивчинли, бир хил катталиқдаги хужайралардан иборат бўлган бластула ҳосил бўлади. Кейинчалик бу личинка сувга чиқиб, субстратга ёпишади ва унинг устки қисмидаги хивчинли хужайралар ичкарига кириб ёқали эпителий хужайраларини ҳосил қилади. Ички хужайралар ташқарига чиқиб, гавда коплами ва мезоглияни ҳосил қилади. Демак, бунда ҳам эмбрион қаватларининг бузилиши содир бўлади. Тўртинчи гуруҳ олимларининг фикрича, говактанлилар кўп хужайралиларнинг примитив вакиллари бўлиб, уларда ҳақиқий тўқима ва органлар шаклланмаган. Шунинг учун уларда эмбрион қаватлари ҳам бўлмайди. Бешинчи гуруҳ олимларининг фикрича, говактанлилар эмбрионал ривожланиши даврида эмбрион қаватларининг бузилиши ёки алмашиниши содир бўлмайди. Чучук сув говактанлиларида ташки ва хивчинли хужайралар личинканинг провизор ҳаракатланиш органи вазифасини бажаради, улар жинсий вояга етган говактанли организмнинг қурилишида иштирок этмайди. Бу мулоҳазаларнинг қайси бири тўғрилигини бундан кейинги говактанлилар индивидуал ривожланишини ўрганишга оид илмий тадқиқот ишлари орқали аниқлаш мумкин.

Говактанлилар личинкасининг устки хивчинли хужайраларини кинобластлар, яъни ҳаракатланишга ёрдам берадиган хужайралар дейиш мумкин. Бу хужайралар жинсий вояга етган говактанли ўтроқ ҳаёт

кечиришга ўтиши билан ичкарига киради ва сувни ҳаракатга келтириш вазифасини бажаради. Ички қаватдаги фагоцитобласт говактанлининг ҳамма хужайраларини ҳосил қилади. Ана шу ҳолатда говактанлининг бирламчи қаватларининг бузилиши ҳақида фикр юритиш мумкин. Демак, говактанлиларда эктодерма ва энтодерма қаватлар, бу қаватлардан ҳосил бўладиган органлар йўқ. Хужайралар интеграциясининг жуда пастлиги туфайли эволюция жараёнида уларда индивидуал ривожланишнинг турлитуман йўллариининг пайдо бўлишига олиб келган.

Говактанлиларда личинка метаморфози туфайли атриал бўшлиқ, оскулум, скелет элементлари ва гавда деворида кўплаб тешиқлар ҳосил бўлиши личинкадан кейинги **олинтус** ёки **рагон** босқичлар пайдо бўлишига олиб келади. **Олинтус** унча катта бўлмаган халтасимон асконоид типдаги тузилишга эга бўлган говактанлидир. Унинг бундан кейинги ўсиши ва ривожланиши туфайли тур ва авлодига боғлиқ ҳолда колониал аскон ёки алоҳида яшайдиган сикон ва лейконга айланади.

**Рагон** оддий говактанлилар ривожланиши даврида пайдо бўлади. Улар сикон типда тузилган бўлиб, катта атриал бўшлиғи ва юқорисида битта оскулуми бўлади. Маълум вақтдан кейин рагон лейкон типдаги ёш говактанлига айланади. Кремнеземли говактанлилар бундан мустасно бўлиб, улар ривожланишининг дастлабки босқичида содда (асконоидли) ирригацион система пайдо бўлади. Бу ходиса биогенетик қонуннинг бир кўриниши бўлиб, унга кўра, организмлар индивидуал ривожланиш даврида тарихий тараққиётининг маълум босқичларини такрорлайди. Говактанлилар эмбрионал ривожланишини А.В.Ересковский (2004) ўрганган.

**Говактанлилар колониал организм.** Говактанлиларнинг жуда оз тури алоҳида яшайди. Уларнинг тузилиши тўғри ёки симметрик, юқори қисмида битта огзи бор. Говактанлиларнинг кўпчилик турларининг ҳар бир индивидуида огизлар сони кўп бўлади. Бундай говактанлилар гавдаси ўсган сари ирригацион каналларга эҳтиёжи ортади ва огизлар кўпаяди. Бундай кўп огизли говактанлилар индивидуаллигини йўқотган ва улар бир-биридан ажратилса ҳам алоҳида-алоҳида яшаб кета олади. Буларни колония деб ҳам бўлмайди. Чунки ҳар бир огиз битта индивидга тааллуқли эмас. Уларда ҳайвонга хос алоҳида тузилиш белгилари ҳам йўқ. Демак, говактанлиларда индивидуаллик ва бир бутунлик шу даражада пастки, улар яхлит колония ҳам ҳосил қила олмайди. Аммо эволюция жараёнида колониянинг пайдо бўлиши ва тараққиётини ҳисобга олган ҳолда, бу кўп огизли говактанлини шартли равишда колония деб, гавданинг ҳар бир огизли қисмини эса зооид

(зоо-хайвон, эйдос-ўхшаш) деб аталади. Бу шартли атама говактанлиларнинг жинсий вояга етган даврини аниқ ифодалайди.

Нисбатан мураккаброқ тузилган кўп огизли говактанлиларда индивидуализация жараёни ва у билан боғлиқ ҳолда гавда тузилишининг оптималлиги ва гавда пропорциясига нисбатан огизнинг тўғри жойлашуви кузатилади.

Говактанлиларнинг жуда оз турида ҳақиқий колония ҳосил бўлиши кузатилади. Ҳақиқий колония бир неча говактанлилар организмнинг биргаликда яшашидан ҳосил бўлади. Баъзи тур говактанлиларнинг личинкаси ўтроқ ҳолатда яшашга ўтишдан ва метаморфоздан олдин хужайралари тўқилиб, кейин бир нечтаси бир-бирига ёпишиб, яхлит организм ҳолида йигилади. Айрим ҳолатларда личинкалар субстратга бир-бирига яқин жойлашиб, кейин табиий ҳолда ўсиш жараёнида бир-бири билан бирлашиб кетади ва колония ҳосил бўлади. Масалан, *Disyngadis similis* колониясининг ҳосил бўлишида 4 тадан 16 тагача индивид қатнашади.

**Говактанлиларнинг умр кўриши.** Говактанлиларнинг умри ҳар хил турларида бир неча ҳафта ва ойдан бир неча йилгача давом этиши мумкин. Оҳакли говактанлилар ўртача бир йилгача яшайди. Уларнинг баъзи турлари (*Sycon ciliatum*, *Grantia compressa*) жинсий вояга етиб, личинка ҳосил қилади ва бу личинка она организмдан чиқиши билан она индивид ўлади. Кичик тўрт шухлали ва кремнезем говактанлиларнинг кўпчилик турлари 1-2 йил яшайди. Йирик шишасимон ва оддий говактанлилар кўпроқ яшайди. Гавдаси 0,5м ва ундан узун бўлган турлари узоқ яшайди. Масалан, от говактанлисининг (*Hippospongia communis*) диаметри 1м бўлиб, мутахассислар фикрича 50 йилгача умр кўриши мумкин. Аммо говактанлилар секин ўсади, фақат қисқа умр кўрадиган турлари тез ўсади. Баъзи оҳакли говактанлилар (*Sycon ciliatum*) 14 кунда 3,5см ўсади ва бу максимал узунлиги ҳисобланади. Денгиз апельсинининг куртакланиши туфайли ҳосил бўлган индивиди она организмнинг узунлигига (диаметри 2-3 см) бир ой давомида етади. Узоқ яшайдиган от говактанлиси 6-7 йилда 30 см ўсади. Умуман, говактанлиларнинг ўсиши сувдаги озуқа миқдори, ҳарорат ва бошқа экологик омилларга боғлиқ бўлади.

Чучук сувларда яшайдиган говактанлилар бир неча ой яшайди, холос. Аммо уларнинг баъзилари кўп йиллик махсус тузилмани ҳосил қилади. Бундай говактанлининг огирлиги 1 кг дан ортиқ бўлиб, улар ички ўлик қисмдан ва ташқи тирик қаватдан иборат бўлади. Бу қуйидаги йўл билан ҳосил бўлади. Жинсий кўпайиш орқали пайдо бўлган личинка субстратга ёпишади ва колония ҳосил қилади. Гемула ҳосил қилиб, бу говактанли

ўлади. Қулай шароит келиши билан геммуладан шаклсиз ҳужайра элементлари чиқади. Булар ўлган говактанлининг устига бир-бири билан яқинлашиб ўсади ва ёш колонияни ҳосил қилади. Бу колония жинсий вояга етиб, жинсий кўпайишга киришади. Шу билан бир вақтда ёки маълум бир вақтдан кейин унинг ичида янги геммула ҳосил бўлади ва она организми ўлади. Кейинги йилда бу жараён яна такрорланади. Шундай қилиб, йирик колония ҳосил бўлади.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб говактанлилар типига тавсиф беринг, уларнинг классификацияси, тарқалиши ва аҳамиятини эсланг.

2. Говактанлиларда жинссиз кўпайишнинг қандай турлари учрайди?

3. Говактанлиларда ташқи куртакланиш орқали кўпайишни айтиб беринг.

4. Говактанлиларда ички куртакланиш орқали кўпайиш қандай содир бўлади?

5. Говактанлиларда фрагментация йўли билан кўпайиш қандай содир бўлади?

6. Говактанлиларнинг геммула личинкаси ҳақида нималарни биласиз?

7. Говактанлиларда соматик эмбриогенез қандай содир бўлади?

8. Говактанлиларнинг жинсий кўпайиш ҳодисасини гапириб беринг.

9. Говактанлиларнинг паренхимула личинкаси ҳақида нималарни биласиз.

10. Говактанлилар колонияси қандай ҳосил бўлади ва колония нима?

11. Говактанлиларнинг умр кўриши ва жинсий вояга етиши ҳақида нималарни биласиз?

12. Говактанлиларда гастрюляция жараёни қандай содир бўлади?

13. Личинкали ривожланиш ва метаморфоз қандай пайдо бўлган?

## 6-БОБ. КОВАКИЧЛИЛАРНИНГ (COELENTERATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 6.1. Ковакиччиларнинг (Coelenterata) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

Ковакиччиларнинг 9000 га яқин тури бўлиб, кўпчилик турлари денгизларда, айрим турлари чучук сувларда учрайди. Гавдасининг орал-аборал ўқи бўйича радиал-симметрик бўлиб, гавда девори ташқи эпидермис, ички гастродермис қаватлардан иборат. Гастродермис гастроваскуляр (целентерон) бўшлиққа тегиб туради ва овқат хазм қиш, моддаларни гавдага тарқатиш вазифаларини бажаради. Гастроваскуляр бўшлиқ огиз ва анал тешиги вазифаларини бажарадиган тешик орқали ташқи муҳит билан боғланади.

Эпидермис қаватда эпителиал-мускул, нерв, безли, отилувчи (нематоцитлар) ва дифференциаллашмаган мультипотент интерстициал *i*-хужайралар, гастродермисда эпителиал-мускул ва безли хужайралар бўлади. Ташқи ва ички қаватлар ўртасидаги мезоглияда коллагеннинг IV типи, фибронектин, гепаран-сульфат-протеогликан, ламинин ва бошқа моддалар учрайди. Scyphozoa синфи вакиллариининг мезоглиясида амебоцитларнинг алоҳида популяцияси учрайди. Ковакиччилар икки: полипоид ва медузоид типларда тузилган.

**Гидрасимонлар (Hydrozoa) синфи.** Гидрасимонларнинг 2800 тури бўлиб, улар жинсий ва жинссиз йўллар билан кўпаяди.

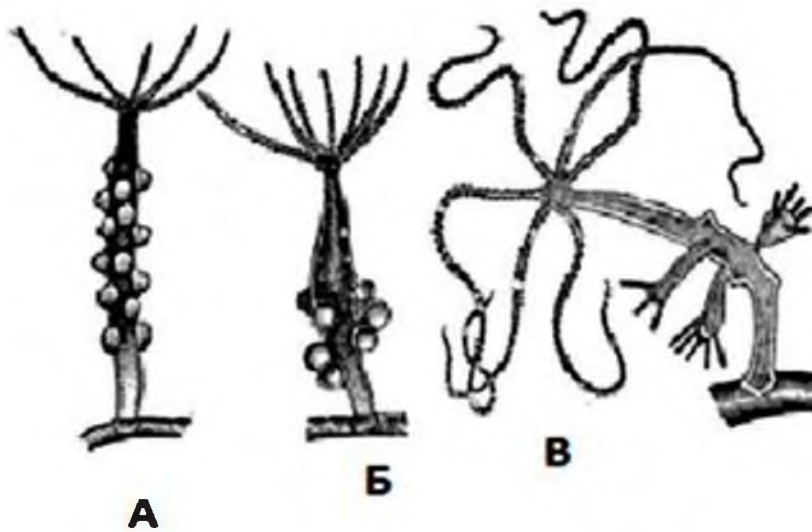
**Гидроидлар (Hydroidea) кенжа синфи. Гидралар (Hydrida) туркуми.** Гидраларнинг жинссиз кўпайиши куртакланиш орқали содир бўлади.

Гидра гавдасининг тахминан ўртасида куртак ҳосил бўладиган жойи бор. Ана шу жойдан баҳор-ёз ойлари давомида куртак ҳосил бўлади (89-расм). Дастлаб гидра танасида бўртма, яъни эктодерма ва энтодерманинг ташқи томонга бўртиб чиқиши туфайли куртак ҳосил бўлади. Интерстициал (оралик) хужайраларнинг бўлиниб кўпайиши туфайли куртак йириклашади.

Куртакнинг ички бўшлиғи она индивиднинг гастрал бўшлиғи билан туташ бўлади ва ундан озик моддаларни олиб туради. Куртакнинг эркин учида пайпаслагичлар ва огиз тешиги ҳосил бўлади. Шундай қилиб, шакланган ёш гидра она индивиддан ажралиб мустақил яшай бошлайди.

Озик моддалар ва сувдаги ҳарорат етарли бўлса, дастлабки куртак она индивиддан ажралмасдан 2-3 та янги куртаклар ҳосил қилади. Шундай

қилиб, қулай шароитда 12 кунда гидралар сони 8 марта ортганлиги аниқланган.



89-расм. *Hydra oligactis* куртакланиб кўпайиши.

А – эркак гонадалари; Б – урғочи гонадалари; В – куртакланаётган гидра (В.Ф.Натали, 1975)

**Регенерация.** Гидрада организм йўқолган қисмининг ўз-ўзидан қайта тикланиши, яъни регенерация хусусияти жуда кучли тараккий этган. Агар гидранинг гавдасини бир неча бўлакка бўлиб сувга ташланса, ҳар бир бўлагидан мустақил организм ривожланишини швед табиатшуноси А.Траамбле 1744 йилда биринчи марта кузатган ва “Ковакичлилар ҳақида мемуар” асарида баён этган.

Гидранинг регенерация хусусияти эмбриологлар томонидан хужайранинг бўлиниши ва дифференциациясининг умумий қонуниятларини ўрганишда кенг фойдаланилмоқда. Агар гидрани орал-аборал ўқи бўйича бир неча бўлакка бўлинса ҳам, шу ўқ бўйича тезда тикланган. Бунинг учун зарур бўлган ахборот орал-аборал градиент билан боғлиқ бўлиб, бу ахборот хужайрада маълум реакция (бўлиниш ва дифференциация) содир бўлишига олиб келади.

Хужайранинг митоз бўлиниши бутун гавда ўқи бўйлаб содир бўлади. Бўлиниш тезлиги орал қисмида секин ўтади. Умуман, хужайраларнинг бўлиниши ва “ҳаракати” орал қисмдан аборал қисмга пасайиб боради. Натижада ўлган хужайралар чиқариб ташланади (“линька” содир бўлади) ва хужайра чиқиб кетган жойдан куртак ҳосил бўлади. Шундай қилиб, хужайраларнинг доимий алмашинуви содир бўлади ва ҳайвон организми янгиланади.



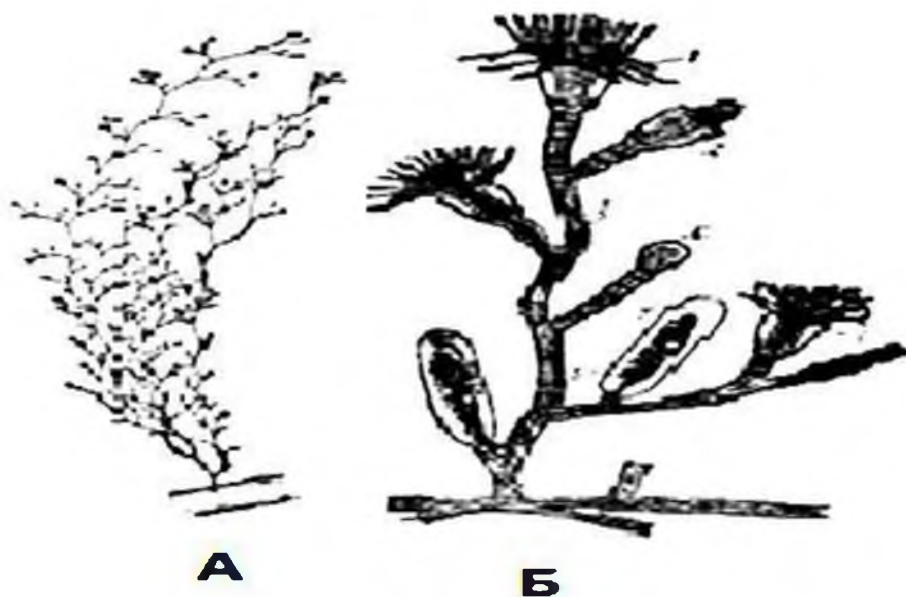
**Жинсий кўпайиши.** Табиатда гидранинг жинсий кўпайиши кузда, озик моддалар камайиши ва хароратнинг 15-17<sup>0</sup>С дан пасайиши билан бошланади. Гидраларнинг айрим турлари гермафродит, баъзи турлари эса айрим жинслидир.

Жинсий ҳужайралари эктодермадан ҳосил бўлади, эктодерманинг айрим интерстициал ҳужайраларидан куртак шаклидаги жинсий безлар (гонадалар) ҳосил бўлади. Гермафродит индивидларга ургочилик гонадалар аборал қисмида, эркаклик гонадаси орал қисмида жойлашади. Уругдондан кўп сондаги сперматозоидлар, тухумдондан фақат битта тухум ҳужайра ҳосил бўлади. Гермафродит индивидларда дастлаб сперматозоид, кейин тухум ҳужайра етишиб чиқади. Бундай ҳолат ўз-ўзини уруглантиришни бартараф этади. Сперматозоид сувга чикиб, сув оқими билан келиб кўшни колонияда етилган тухум ҳужайрани уруглантиради ва зигота ҳосил бўлади. Зиготанинг устида қобиқ ҳосил бўлади ва она индивиднинг экто- ва энтодерма қаватлари ўртасида қишлайди. Қишда она индивид нобуд бўлади, эрта баҳорда зигота ривожланиб ёш гидра ҳосил бўлади.

Шундай килиб, чучук сув гидрасида кўпайиш турларининг мавсумий алмашинуви, яъни озуқа кўп ва иқлим шароитлари қулай бўлган баҳор, ёз ойларида куртакланиб кўпаяди, озуқа камайган ва харорат пасайган куз ойларида жинсий кўпаяди.

**Денгиз гидроид полиплари (Leptolida) туркуми.** Гидроидлардан гидралар якка-якка бўлиб яшайди. Денгиз гидроид полиплари жуда кўп индивидлардан иборат бўлган колония ҳосил қилади. Колония куртакланиш орқали ҳосил бўладиган ёш полипларни она полипдан ажралиб кетмасдан, унинг ўзи ҳам куртакланиб, янги полиплар ҳосил қилиши туфайли вужудга келади. Бундай йўл билан ҳосил бўлган колония дарахт ёки бутага ўхшайди. Колония умумий поядан ва унда жойлашган жуда кўп шохлардан иборат. Ҳар бир шохнинг учида алоҳида индивид-гидрант жойлашади. Колониядаги ҳар бир индивид гидранинг битта куртагига ўхшайди. Гидрантларнинг гастрал бўшлиги колония пояси ва шохлари орқали ўтадиган бўшлиққа туташиб кетади. Шунинг учун ҳар бир гидрант тутиб олиб, ҳазм қилган овқат колониянинг ҳамма индивидлари ўртасида тенг тақсимланади. Колония пояси ташқи томондан юпка, тиниқ ва пишиқ органик моддадан иборат бўлган перидерма билан қопланган. Айрим гидроидларда перидерма гидрант танасигача этади, бошқаларида эса бу пўст гидрантни ўраб турадиган косача, яъни тека ҳосил қилади. Бу белгисига кўра, гидроидлар косачасиз (текасиз) ва косачали (текали) гуруҳларга бўлинади. Тека полип колонияси мустақкам бўлишини таъминлайди. Гидроид полиплар колонияси

куртакланиш орқали гидрантларни ва бластостил деб аталувчи медузаларни ҳосил қиладиган индивидларни ҳосил қилади (90-расм). Бластостил шакли ўзгарган гидрант бўлиб, ундан пайпаслагичлари ва огиз тешигининг бўлмаслиги билан фарқ қилади. Бластостил перидерма қобик-гонотека билан ўралган. Унинг учки қисмида қопқоқчаси бор. Бластостил куртакланиш орқали жинсий насл-медузаларни ҳосил қилади. Обелия колониясидан медузалар ана шу усул билан ҳосил бўлади.



90-расм. *Obelia* полипи.

А – колонияси; Б – колониянинг бир қисми.

1-2 – гидрант; 3 – тека; 4 – куртак; 5 – ривожланаётган медузали бластостил; 6 – гидротека; 7 – гонотека (В.Ф.Натали, 1975)

Кўпчилик гидраларда медузалар бевосита гидрантлардан куртакланиш орқали ҳосил бўлади. Обелия колониясидаги бластостиллардан ҳосил бўладиган медузалар қопқоқча очилиши билан сувга чиқиб, сузиб кетади. Медузалар айрим жинсли, уларда жинсий хужайралар шаклланади. Медузаларнинг тузилиши полипларга ўхшайди, лекин уларнинг танаси соябон шаклида бўлади.

Умуман, ҳаёт кечириш хусусиятига кўра, ковакичлилар ўтроқ яшовчи полипларга ва эркин яшовчи медузаларга ажратилади. Полиплар, одатда, колония ҳосил қилади, медузалар эса эркин яшайди. Лекин полиплар орасида ҳам яқка яшовчи ва секин ҳаракатланувчи вакиллари бор. Полиплар колонияси яқка полипнинг куртакланиши, лекин куртакларидан ажралиб она организмга қолиши туфайли ҳосил бўлади. Колония бир хил полиплардан

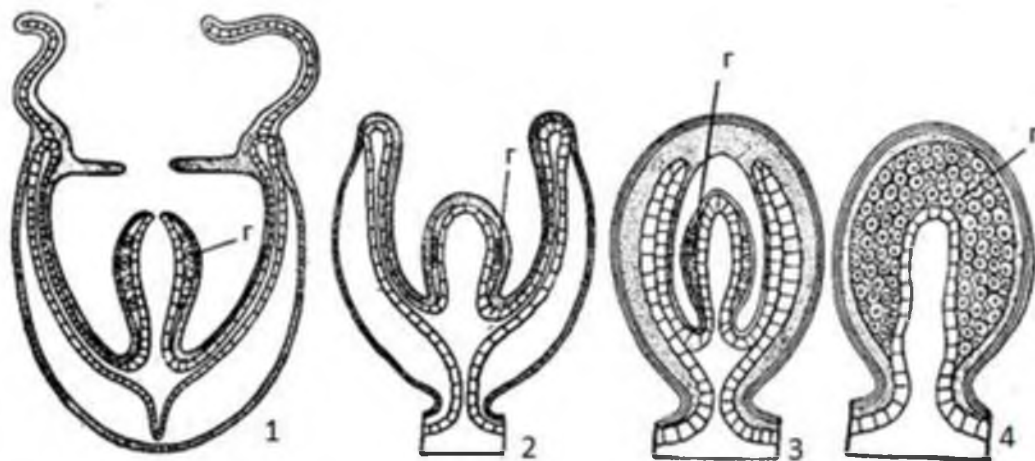
(мономорф колония) ёки ҳар хил полиплардан (полиморф колония) иборат бўлиши мумкин.

Денгиз гидроид полипларининг ҳаммасида гидрантлар куртакланиш орқали кўпаяди. Куртакланиш орқали ҳам гидрант, ҳам медуза авлоди ҳосил бўлиши мумкин. Бунинг фарқи шундаки, гидрантлар колониянинг поясидан, медуза гидрантнинг ўзидан куртакланиб ривожланади. Аммо айрим гидроид полипларда (Thecophora) медуза куртаги огзи ва пайпаслагичлари қисқарган ва гонотека қобиги ичида, махсус қопқоқ билан ёпилган гидрантлардан ҳосил бўлади. Бунинг натижасида ҳосил бўлган медуза бластостил деб аталади.

Айрим Scyphozoa полипларининг куртакланиши натижасида узоқ вақт тинч ҳолатда тура оладиган подоциста личинкасини ҳосил қилади. Кейинчалик қулай шароитда подоциста ҳаракатчан личинкага айланади. Шунга ўхшаш ҳолат Hydrozoоаларда ҳам учрайди. Жумладан, Leptolida туркуми вакилларида фрустуляция (лотинча *fristulum* – бўлак), яъни фрагментация йўли билан жинсиз кўпайиб, планулага ўхшаш фрустула личинкасини ҳосил қилади.

Гидроид полипларнинг жинсий авлоди медузалар ҳисобланади. Гидроид медузаларнинг кўпчилик турлари фақат жинсий йўл билан кўпаяди. Медузалар айрим жинсли бўлиб, жинсий безлари хартум эктодермасида (Athecata) ёки зонтик эктодерма қисмининг эгилган жойида, гастроваскуляр система радиал каналининг остида жойлашган (Thecophora).

Шундай қилиб, гидроид полипларда ҳар хил кўпаядиган авлодлар галланиши, яъни жинсиз авлод (гидрантлар) ва жинсий авлод (медуза) ҳосил бўлиши кузатилади. Жинснинг бундай галланиши метагенез деб аталади (91-расм). Жинс галланишининг биологик аҳамияти шундаки, эркин сузиб юрадиган медузалар пайдо бўлиб, сув оқими билан ҳаракатланиб турнинг тарқалишини таъминлайди. Аммо баъзи гидроид полипларда жинс галланиши даврида айрим медузалар куртакланиб янги медузаларни ҳосил қилади. Масалан, *Sarsia* хартумида куртак ҳосил қилади, ундан медуза пайдо бўлади. Шундай қилиб, уларнинг ривожланиш цикли янада мураккаблашган.



91-расм. Гидроид полипларнинг жинсий индивидларининг шакллари.

1 – медуза; 2 – медузоид; 3 – гонофора; 4 – споросак; г – гонада (В.А.Догель, 1981)

Кўплаб гидроид полиплардан эркин сузиб юрвчи медуза эмас, балки колониядан ажралиб кетмайдиган жинсий авлод ҳосил бўлади. Гидроид полипларнинг ҳар хил турларида мустақил яшаш қобилиятини йўқотган, бир мунча редукциялашган медузалар ҳосил бўлади. Уларнинг тузилишини соддалашуви ҳар хил турларида турлича бўлиши мумкин. Агар улар медузаларга ўхшашлигини сақлаб қолса, аммо колониядан ажралиб кетмаса ва оғиз ҳамда сезги органлари йўқолган бўлса, уларни медузалар деб аталади. Агар бошқа органлари ҳам редукцияга учраган бўлса, уларни гонофора, споросак деб аталади. Споросак энтодермик халта шаклида бўлиб, ичида энтодермал иплари, етилган жинсий ҳужайралари бўлади.

Шундай қилиб, медузаларнинг жинсий авлоди полиморф колониянинг “жинсий органига” айланади. Бир колониядан пайдо бўлган медуза, медузоид, гонофора ва споросак бир хил жинсий ҳужайра, яъни сперматозоид ёки тухум ҳужайра ҳосил қилади. Медуза ёки медузоид гавда қоплами емирилиб, етилган жинсий ҳужайралар сувга чиқади ва улар ўзаро қўшилиб уругланиш содир бўлади.

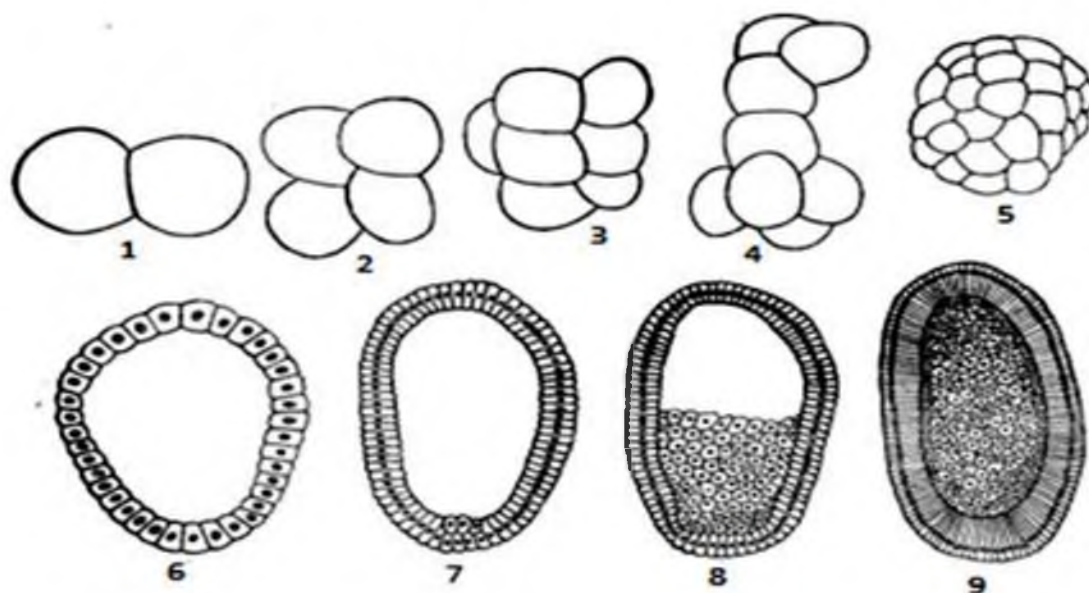
Айрим гидроид полиплар колониясида нафақат диморфизм, балки полиморфизм ҳодисаси ҳам учрайди, яъни колонияда гидрант ва медуза ёки медузоиддан ташқари куртакланиш йўли билан нематафора деган индивидлар ҳам ҳосил бўлади. Буларнинг оғиз ва пайпаслагичлари бўлмайди. Аммо отилувчи ҳужайралари кўп бўлиб, колонияни ҳимоя қилади.

**Ривожланиши.** Ковакичлиларнинг жинсий ҳужайралари интерстициал ҳужайралардан ҳосил бўлади. Гидраларни ўрганиш жараёнида

аниқланишича, i-хужайраларнинг жинсий хужайраларни ҳосил қиладиган алоҳида популяцияси бор. Оогенез жараёнида ооцитни озик моддалар билан таъминлашда фагоцитоз ва хужайралар бирлашуви муҳим аҳамиятга эга. Гидраларнинг гонадалари вақтинчалик, аммо Scyphozоада доимий гонада ҳосил бўлади.

Ковакичлиларда уругланиш ташқи, аммо айрим турларида ички уругланиш, Sagartia актиниясида ўзига хос копуляция ходисалари ҳам учрайди. Бундай ҳолатда ота-она индивидлар педал дискида умумий камера ҳосил бўлиб, унинг бўшлиғида уругланиш содир бўлади ва шу жойда уругланган тухум личинка давригача ривожланади.

Гидроид полипларнинг деярли ҳамма турларининг уругланган тухуми тўла ва дастлаб текис майдаланади (92-расм). Прimitив гидроидларда (Stomateca) бундай майдаланиш бластомерларнинг тартибсиз жойлашувига, яъни эмбрионнинг морула даврига олиб келади.

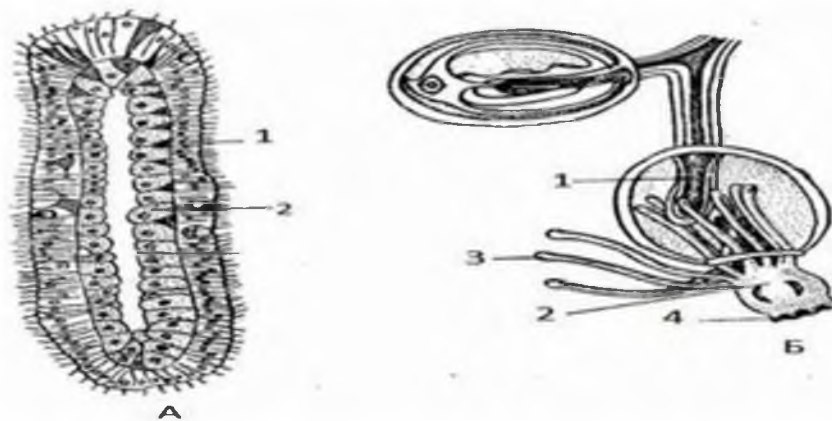


**92-расм. Гидроид (Stomateca) тухумининг майдаланиши ва паренхимула личинкасининг ҳосил бўлиши. 1-5 – майдаланиш; 6 – бластула; 7-8 – иммиграция жараёни; 9 – паренхимула (А.К.Дондуа, 2004)**

Ковакичлиларда майдаланишнинг турли типлари учрайди. Тўла ва тенг майдаланиш натижасида бластомерлар радиал жойлашади. Айрим турларида бластомерлар ўртасида алоқа кучсиз бўлиб, бластомерлар ўз жойини бошқа бластомерларга нисбатан ўзгартириши мумкин. Бундай ҳолатда псевдоспираллик кузатилади. Тенг бўлмаган майдаланишда бластомерлар тартибсиз жойлашади. Агар тухумда сариклик моддаси кўп бўлса, цитотомия содир бўлиши мумкин. Айрим турларида сарикликнинг

марказий қисми бўлинмайди. Бундай ҳолатда юзаки майдаланиш содир бўлади. Кейин бластомерлар маълум тартиб асосида жойлашиб эмбрионнинг бластула даврини ҳосил қилади. Бу босқичда эмбрион чўзилади ва киприклар билан қопланади. Бластуланинг бу тури целобластула деб аталади. Агар бластомерлар зич жойлашса, бластоцел бўшлиги бўлмайди ва стерробластула деб аталади. Агар ташқи қават сариклик устида жойлашган бўлса, буни перибластула деб аталади.

Бластула деворидаги бластомерлар бластоцел бўшлигига иммиграция йўли билан чиқиб, эмбрионнинг ички қаватини ҳосил қилади. Натижада эмбрион икки қаватли бўлиб қолади. Ташқи қавати эктодерма, ички қавати энтодерма деб аталади. Эмбрионнинг бир қаватли даврдан икки қаватли даврига ўтиши гастрүляция дейилади. Ковакичлиларда эмбрион қаватлари турли йўллар билан ҳосил бўлади. Ингрессия (лот. *Ingressus* – чиқиш) ва иммиграция усуллари кўпроқ учрайди. Ингрессияда целобластула деворидаги баъзи бластомерлар киприкларини йўқотади ва амебасимон ҳаракатланиб бластоцел бўшлигига чиқади ва уни тўлдиради. Уни поляр ингрессия огиз тешиги ҳосил бўладиган жойда содир бўлади, мультиполяр ингрессия эмбрионнинг устки қисмида содир бўлади. Бластула деворидан бластоцел бўшлигига бластомерлар алоҳида-алоҳида чиқади. Бу жараён деламинаця (лотинча *de* – ажралиш, *lamina* – пластинка, қават) дейилади. Бу бластомерлардан энтодерма ҳосил бўлади. Эпителиал қаватдан ҳам бластомерлар ажралади. Эпителиал морфогенезнинг бу типи инвагинация (лотинча *in* – ичкарига, *vaginatio* – қатламланиш) деб аталади. Моруладан эктодерма ва энтодерманинг ҳосил бўлиши хужайраларнинг қайта шаклланиши туфайли содир бўлади. Баъзи турларида эпиболия (грекча эпиболиа – қатлам), яъни микромерларга бўлинадиган макромерлар ҳосил бўлади. Айрим турларида эмбрион қаватлари аралаш усул билан ҳам ҳосил бўлади. Бунинг натижасида ҳосил бўлган личинка паренхимула дейилади (93-расм). Паренхимуланинг энтодерма қаватдаги бластомерлари бластоцелни бутунлай тўлдириб туради. Кейин бу бластомерлар тарқалиб бирламчи ичак бўшлигини-гастроцелни ҳосил қилади. Шундан кейин паренхимула планула личинкасига айланади.

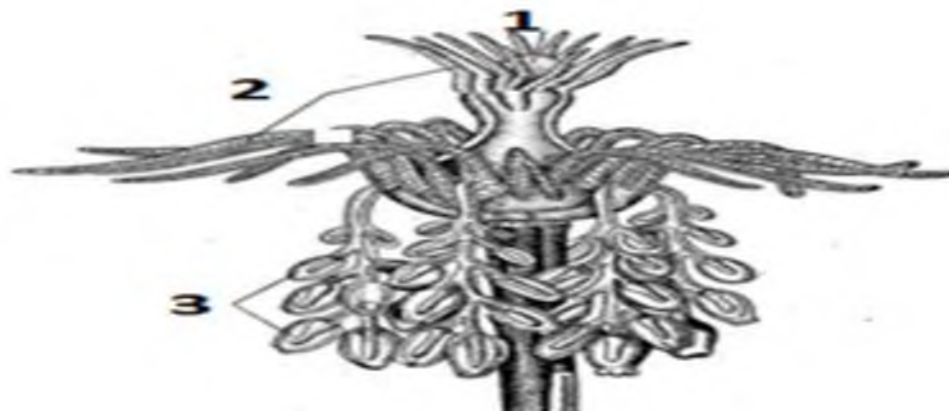


93-расм. Гидроид полиплар личинкаси.

А – планула; 1 – эктодерма; 2 – энтодерма; Б – актинула *Tubularia* гонофорадан чиқаётган пайти; 1 – гонофоранинг рукояткаси; 2 – актинула; 3 – пастки пайпаслагичи; 4 – юқоридаги пайпаслагичи (А.К.Дондуа, 2004)

Гидроидларда гастрюляция жараёни хар хил усул билан содир бўлиши мумкин. Айрим гидроидларда морула даврида бластодермадаги ташқи бластомерлар ичкарида жойлашганларига нисбатан тез ва кўпроқ бўлинади ҳамда кичикроқ бўлиб қолади. Кейин улар ичкаридаги йирик бластомерлардан ажралиб эктодерма қаватни, ичкаридагилари эса энтодермани ҳосил қилади. Гастрюляциянинг бу усули моруляр деляминция ёки қатламланиш дейилади.

Паренхимула ёки планула босқичида эпителиал хужайралар орасида интерстициал хужайралар жойлашади. Интерстициал хужайралар энтодерма қаватдан ҳосил бўлади. Планула узунчоқ ва олдинги томони кенгайган бўлади (94-расм). Одатда, планула лецитотроф, оогенез даврида тўпланган суюқ, донатор озуқа билан озикланади. Айрим Anthozoанинг планула личинкаси планктотроф бўлиб, инвагинация тугагандан кейин бластопор ўрнида огиз тешиги ҳосил бўлади.



94-расм. *Tubularia larinx* алохида гидранти ва унинг гонофораси.

1 – оғиз конуси; 2 – пайпаслагичлари; 3 – гонофоралар (А.К.Дондуа, 2004)

Паренхимула ёки планула личинкаси маълум вақт сувда сузиб юради ва кейин олдинги қисми билан, баъзи турлари ён томони билан субстратга ёпишади. Кейин учидан огиз ва пайпаслагичлар ҳосил бўлади. Бу полип куртакланиб янги колонияни ҳосил қилади.

*Tubularia* гидроидларнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлиб, ўзига хос индивидуал ривожланишга эга. Буларнинг гидроидга хос бўлган паренхимула ва планула личинкалик даврлари тухум пўстининг ичида, яъни гонофорада ўтади. Тухумдан икки қатор пайпаслагичли, мураккаб тузилган личинка чиқади. Бу личинка актинула дейилади.

Каспий денгизида учрайдиган *Moyerisia pallasii* гидроид полипи икки хил: сузиб юрувчи ва сув тагида субстратга ёпишиб яшайдиган полиплар ҳосил қилади. Улардан куртакланиш йўли билан ҳам полип, ҳам медуза ҳосил бўлади.

**Жинс галланиши.** Гидроид полиплар ҳаёти иккита, тузилиши ва кўпайиши билан бир-биридан фарқ қиладиган авлодларининг тўғри галланишидан иборат. Буларнинг бири полип бўлиб, ўтроқ ҳаёт кечиради ва фақат жинссиз йўл билан, яъни куртакланиб медуза ва полипни ҳосил қилади. Иккинчи авлоди медузалар бўлиб, полип колониясидан ажралиб сувда сузиб юради ва жинсий йўл билан кўпайиб полипларни ҳосил қилади. Жинсларнинг бундай галланиши ҳам метагенез деб аталади.

Айрим гидроидлар ривожланиш цикли жинс галланиши билан борса, баъзиларида бу схема бузилиши мумкин. Жумладан, айрим турларида бир авлод (медуза) ривожланишдан орқада қолади. Натижада медуза колониядан ажралмайди ва бластостилда қолади ҳамда ўзидан жинсий хужайралар етиштиради. Бундай медузалар ёки медузоидлар тўлиқ ривожланмаган огиз, сезги ва бошқа органлари билан фарқ қилади. Медуза ўзининг характерли хусусиятини йўқотиб жинсий хужайралар билан тўлган халтага ўхшайди. Улар колонияга ўтириб қолади ва гонофора дейилади.

Демак, медуза полипнинг жинсий органи вазифасини бажаради. Баъзан жинс галланишида медуза авлод полип авлоддан устунлик қилади ёки аксинча бўлиши мумкин. Демак, бундай ҳолатларда жинс галланиши содир бўлмайди ва бир авлод пайдо бўлади.

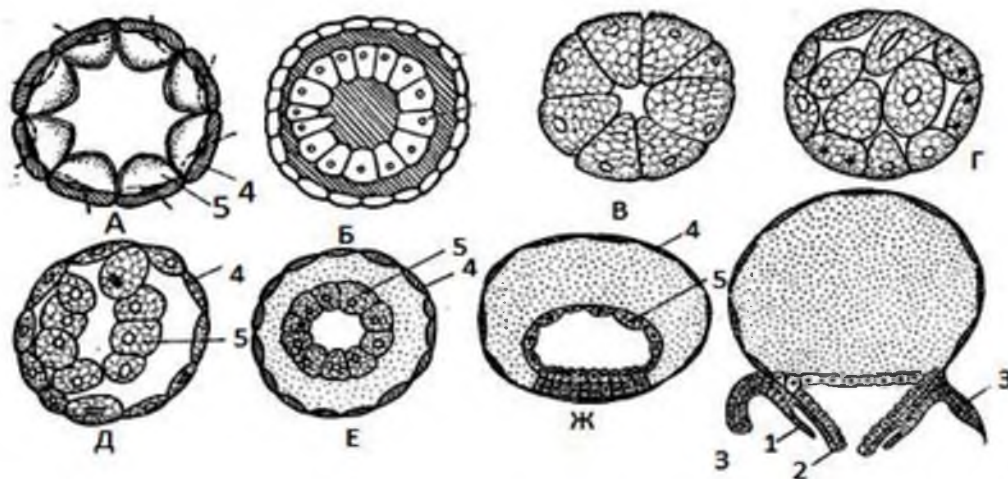
**Трахилидлар ёки трахимефузалар (*Trachylida*) туркуми.** Трахилидлар денгиз гидроид полипларидан ривожланиш циклида полип авлоди йўқлиги билан фарқ қилади. Буларда жинсий йўл билан кўпаядиган медузалар ҳосил бўлади.

Трахимефузаларнинг тухуми ва личинкаси сув тубида ривожланади. Тухуми тўла ва тенг майдаланади. Гастрүляция мультиполяр иммиграция



ёки целобластик деляминация йўллари билан содир бўлади. Бунда *Sicyonia* целобластула хужайралари тангенциал йўналиш бўйича майдаланади ва эктодерма, энтодерма каватлар ҳосил бўлади (95-расм).

*Liriope* турларида эктодерма деляминация ва иммиграциянинг аралаш усули билан ҳосил бўлади. Кейин мезоглия эктодермага яқинлашади ва унга тегади. Эктодерманинг ана шу жойи кенгаяди ва огиз тешиги, пайпаслагичлар, парус ҳосил бўлади. Ҳосил бўлган трахилид личинкаси медузага айланади. Трахилидларнинг айрим личинкалари бошқа трахилидлар организмда паразитлик қилиб яшаши ҳам мумкин.



95-расм. Трахимедузаларнинг эмбрионал ривожланиши.

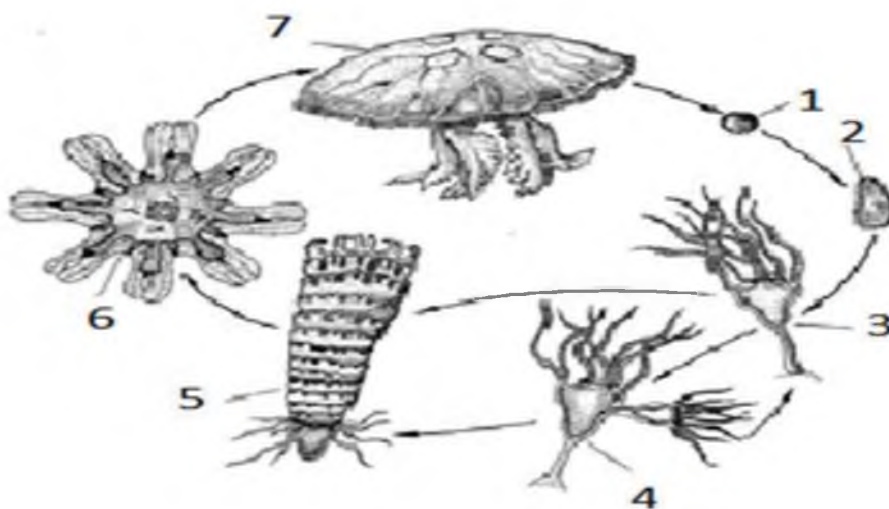
А-Б – *Geryonia* медузада деляминация; В-Е – *Liriope* медузада аралаш деляминация; В – целобластула; Г-Д – деляминация ва иммиграция йўли билан икки каватли босқичнинг ҳосил бўлиши; Е – эктодерма ва энтодерма ўртасида мезоглия ҳосил бўлиши; Ж-З – *Liriope* ривожланиши; 1 – парус; 2 – хартум; 3 – пайпаслагич; 4 – эктодерма; 5 – энтодерма (А.К.Дондуа, 2004)

**Сцифоидлар (Scyphozoa) синфи.** Сцифомедузаларнинг кўпчилиги айрим жинсли бўлиб, жинсий безлари энтодермадаги ошқозон чўнтакларида жойлашган. Унинг тагида, зонтикнинг пастки бўшлигида 4 та кенгайган жой бўлиб, улар субгенитал чуқурчалар дейилади. Бу чуқурчалар гонадага кислород келишини яхшилади. Етилган тухум ва сперматозоидлар гастроваскуляр система каналларига, ундан ошқозон ва огиз орқали ташқарига чиқади. Уругланиш ва тухумнинг ривожланиши сувда ўтади.

Сцифоидлар тухуми тўла ва тенг майдаланиб шарсимон бластулани ҳосил қилади (96-расм). Буларда гастрюляция кўпинча инвагинация, айрим турларида эса инвагинациядан кейин баъзи хужайралар бластоцел бўшлигига иммиграция қилиш орқали содир бўлади.

И.И.Мечников фикрича, эволюция жараёнида гастрюляциянинг инвагинация йўли униполяр иммиграциядан келиб чиққан. Инвагинацияни

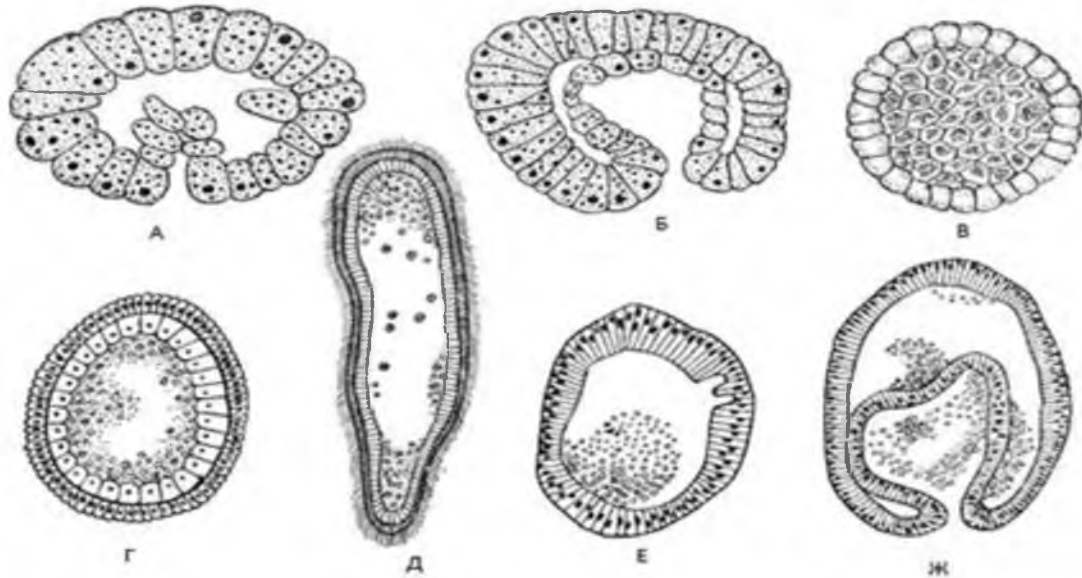
бластуланинг вегетатив қутбидаги бир гуруҳ хужайраларнинг биргаликдаги иммиграцияси деб ҳисоблаш мумкин. Гастроляциянинг бу усули ковакичлиларнинг юксак вакиллари: сцифоидлар ва олти шухлали коралл полипларга хосдир. Шундан кейин киприклар билан қопланган планула личинкаси ҳосил бўлади. Бу личинка маълум вақт сувда сузиб юради ва кейин сув тубидаги субстратга ёпишиб сцифистомага айланади. Унда огиз, дастлаб 4 та, 8 та, кейин 16 та пайпаслагичлар ҳосил бўлади. Гастрал бўшлигида тўртта радиал дўнглик ҳосил бўлиб, улар гастрал бўшлиқни бўлимларга бўлади.



**96-расм. Сцифоидлар ва коралл полипларнинг эмбрионал ривожланиши. А-Б – *Aurelia flavidula* медузада инвагинация йўли билан гастроляция содир бўлиши; В-Д – *Symphodium coralloides* саккиз шухлали коралл полип ривожланиши; В – морула; Г – деляминация йўли билан гастроляция содир бўлиши; Д – планула; Е-Ж – *Urticinacras sicornis* олти шухлали кораллда инвагинация йўли билан гастроляция содир бўлиши (А.К.Дондуа, 2004)**

Сцифистомалар куртакланиш йўли билан янги сцифистомаларни ҳосил қилади, айрим турлари колония ҳосил қилади (97-расм). Кейин сцифистома гавдасида ўзига хос қўндаланг куртаклар ҳосил бўлади.

Натижада ҳалқасимон бўлақлар ҳосил бўлиб, сцифистома гавдаси бир нечта четлари қирқилган дисклардан иборат бўлган стробилага айланади. Дисклар навбат билан стробиладан ажралиб чиқиб кетади ва ёш медузага-эфирага айланади. Бу жараён стробилияция деб аталади. Эфира эркин сузиб юради ва ундан ёш медуза ҳосил бўлади.



97-расм. Сцифомедузанинг (*Aurelia*) ривожланиши (Байер буйича).

1 – тухум; 2 – планула; 3 – сцифистома; 4 – куртакланаётган сцифистома; 5 – стробиляция; 6 – эфира; 7 – вояга етган медуза

Шундай қилиб, кўпчилик сцифоид медузаларда ҳам жинс галланиши, яъни жинсиз (сцифистома) ва жинсий (медуза) бўгин навбатланиши кузатилади. Аммо гидроидлардан фарқ қилиб, буларда сцифистома даври қисқа вақт давом этади, медуза даври эса улар ҳаётининг асосий қисмини ташкил этади. Айрим турларида жинс галланиши содир бўлмайди. Жумладан, *Pelagia noctiluca* медузасининг тухумидан ёш медуза чиқади.

**Коралл полиплар (*Anthozoa*) синфи.** Коралл полиплар жинсиз ва жинсий йўллар билан кўпаяди. Аммо уларда жинс галланиши содир бўлмайди. Жинсиз кўпайиш куртакланиш ёки тиккасига бўлиниш орқали содир бўлади. Жумладан, актиниялар тиккасига бўлиниб кўпаяди.

Корал полиплар айрим жинсли ёки гермафродит бўлиб, жинсий безлари энтодерма остидаги тўсикларда, мезентриал иплар яқинида ривожланади. Етилган жинсий хужайралар гастрал бўшлиққа тушади. Сперматозоид гастрал бўшлиқдан ташқарига чиқади, тухум хужайра эса гастрал бўшлиқда қолади ва шу жойда уругланиш содир бўлади. Уругланган тухум хужайра гастрал бўшлиқда ривожланади. Уларнинг тухуми тўла ва тенг майдаланади. Саккиз шухлали полипларда морула ҳосил бўлади. Гастроляция деляминация йўли билан содир бўлади. Тухумдан планула личинкаси чиқади. Олти шухлали полипларда бластула ҳосил бўлади. Гастроляция мураккаброқ усул бўлган инвагинация орқали содир бўлади. Планула ана шу индивиднинг огзи орқали сувга чиқади ва субстратга

ёпишиб полипга айланади. Айрим актинияларда плануланнинг полипга айланиши она индивиднинг гастрал бўшлигида содир бўлади.

Аникланишича, ҳам саккиз шухлалиларда, ҳам олти шухлалиларда дастлаб 8 та септа ва 8 та пайпаслагич куртаги пайдо бўлади. Метаморфознинг охирида олти шухлалиларда уларнинг сони олтитагача кискаради. Бундан хулоса шуки, эволюция жараёнида олти шухлалилар саккиз шухлалилардан келиб чиққан.

Шундай қилиб, ковакичлилар ҳар хил синфларининг вакиллари ривожланиш циклининг полип ёки медуза босқичида жинссиз кўпайиб, жинсий кўпайишга хос бўлган ҳаракатчан личинка ҳосил қилиши мумкин. Бу ҳодиса ҳам жинссиз, ҳам жинсий кўпайишда ишлайдиган ривожланишнинг қандайдир автоном дастури борлигидан далолат беради. Бу ҳолат алоҳида тадқиқотни талаб этади.

## **6.2. Тароқлиларнинг (Stenophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Тароқлиларнинг 200 га яқин тури бўлиб, уларнинг ҳаммаси гермафродит ва фақат жинсий йўл билан кўпаяди. Жинсий хужайралар эктодерма қаватдан етилади. Овқат ҳазм қилиш системасининг меридионал каналлини ёнининг бир томонида колбасимон тухумдон, иккинчи томонида уругдон шундай жойлашганки, кўшни меридионал каналлардаги бир хил жинсий безлар бир-бирига қараб жойлашган. Етилган жинсий хужайралар меридионал канал бўшлигига, ундан ташқарига чиқади ва уругланиш содир бўлади.

Тароқлиларнинг ривожланиши тўғри, метаморфозсиз ўтади. Тухуми тўла, лекин нотекис майдаланади. Анимал кутбдаги бластомерлар тез майдаланиб микромерларни, вегетатив кутбдагилари эса секин майдаланиб макромерларни ҳосил қилади. Гастроуляция эпиболия йўли билан содир бўлади. Микромерлардан эктодерма, макромерлардан энтодерма ҳосил бўлади. Микромерлар пастда махсус массани ҳосил қилади. Кейин макромерлар ичкарига қатламланади ва инвагинация содир бўлиб, бирламчи огиз ва гастрал бўшлиқ ҳосил бўлади. Эктодерма хужайралари огиз четларида ўсиб томоқни ҳосил қилади. Инвагинациягача энтодермадан бир гуруҳ кичик хужайралар ажралиб чиқади ва эмбрионнинг анимал кутбига қараб ҳаракатланади ва бластоцел бўшлигига, аникроги эктодерма ва энтодерма ўртасига келиб жойлашади. Ана шу жойда улар бутсимон пластинкани ҳосил қилади, ундан мезодерма ҳосил бўлади. Мезодермадан пайпаслагичларнинг мускули ва мезоглия ҳосил бўлади. Шундай қилиб,

биринчи марта ҳайвонот олами эволюцияси жараёнида эмбрионнинг учинчи қавати, яъни мезодерма ҳосил бўлган.

Тароқлиларнинг айрим турларида диссогения (грекча ди-икки, эвос-тугиш) ҳодисаси, яъни онтогенези даврида икки марта: личинкалик ва жинсий вояга етган даврларида жинсий ҳужайра етиштиради. Лекин личинкалик даврида қўйган тухумлари жинсий вояга етган давридагига нисбатан 2-3 марта кичик бўлади.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимингизга асосланиб ковакичлилар типининг характерли хусусиятларини изоҳланг ва классификациясини айтиб беринг.

2. Ковакичлиларда кўпайишнинг қандай турлари учрайди?

3. Ковакичлиларнинг куртакланиш йўли билан кўпайишини тушунтиринг.

4. Ковакичлиларда регенерация ҳодисасини тушунтиринг.

5. Гидроидларда жинсий кўпайишни тушунтиринг.

6. Денгиз гидроид полиплари қандай йўллар билан кўпаяди?

7. Жинс галланиши нима ва уни ковакичлилар мисолида тушунтиринг.

8. Сцифоидлар қандай йўллар билан кўпаяди?

9. Коралл полиплар кўпайишини тушунтиринг.

10. Тароқлиларнинг кўпайиши ва индивидуал ривожланишини айтиб беринг.

## **7-БОБ. ЯССИ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (PLATHELMINTHES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ**

### **7.1. Киприкли чувалчангларнинг (Turbellaria) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Киприкли чувалчангларнинг кўпчилик турлари гермафродит бўлиб, уларнинг жинсий органлари мураккаб тузилган ва хилма-хилдир. Улар гонадалар сони, тузилиши, кўшимча жинсий органлари билан бир-бирдан фарқ қилади.

Эркаклик жинсий органлари кўплаб уругдонлардан иборат бўлиб, улар паренхима хужайралари ичида жойлашган. Уругдонлардан бошланадиган уруг олиб чиқувчи каналлар йирик уруг каналига кўшилади. Икки томондаги уруг каналлар кўшилиб, уруг чиқарувчи канални ҳосил қилади. Бу канал мускулли кўшилиш органи пенисга келади. Пенис клоакага, клоака эса ташқарига очилади. Клоакага ургочилик жинсий канали ҳам очилади.

Ургочилик жинсий органлари кўплаб кичик тухумдонлар ёки иккита, битта тухумдондан иборат. Тухумдонлар сонининг камайиши уларнинг ҳақиқий тухум хужайра етиштириш имкониятини камайтиради ва бир қисми сариклик безига айланади. Сариклик безининг сариклик хужайраси кўплаб захира озик моддалар билан тўлган бўлиб, ҳақиқий тухум хужайрани озиклантириш вазифасини бажаради. Жинсий хужайраларнинг бир қисми тўлиқ етилмайди ва улар етилган жинсий хужайралар учун озуқа сифатида сарфланади. Бу эволюция жараёнида пайдо бўлган мослама ҳисобланади. Кейинчалик тухумдон дифференциаллашиб ҳақиқий тухумдон ва тухум хужайраси тўлиқ етилмаган (обортив тухум) сариклик безига айланади. Тухумдонлардан бошланадиган каналлар иккита тухум йўллариини ҳосил қилади. Халқумдан кейин иккита тухум йўли бирлашиб қинни ҳосил қилади. Қин жинсий клоакага очилади. Айрим турларида жинсий клоакага копулятив халта ҳам очилади. Унда урчиш вақтида қабул қилинган сперматозоид сақланади. Ҳар бир тухум хужайрада оз миқдорда сариклик моддаси бўлади. Буларнинг устидан тухум пўсти копланди. Бундай тухум энтолецитал тухумлар дейилади. Натижада мураккаб тухум хужайра ҳосил бўлади. Бундай тухум хужайра ясси чувалчангларнинг барчаси учун хосдир. Мураккаб тузилган турбеллярияларда тухумдон икки қисмга: бир қисми йирик бўлиб, ундан озуқа сифатида сарфланадиган тўлиқ шаклланмаган тухум хужайра етилса, иккинчи қисми кичик бўлиб, ундан тўлиқ етилган тухум хужайра етилади. Бу қисмлар мустақил жуфт органлар: тухумдон ва

сариклик безига айланади. Ҳосил бўлаётган тухум ҳужайрада умуман сариклик моддаси бўлмайди (алецитал тухум). Уругланишдан кейин тухум атрофини сарик ҳужайра, унинг устини эса тухум қобиғи ўраб олади. Бундай тухумлар экзолецитал тухумлар дейилади.

Туреллярияларда ички уругланиш содир бўлади. Бунда бир индивиднинг кўшилиш органи самка сифатида иштирок этаётган иккинчи индивиднинг жинсий клокасига киради ва уругланиш содир бўлади.

Турбелляриялар уругланган тухумини якка-якка ёки пилла ҳосил қилиб қўяди. Пиллани сувнинг тагидаги жисмларга, сув ўтларининг баргларига ёпиштириб қўяди (98-расм).



**98-Расм. Планариянинг ички тузилиши (В.Ф.Натали, 1975)**

Киприкли чувалчангларнинг ҳар хил турларида жинсий органлар системаси турлича тузилган. Жумладан, уларнинг айрим турларида жинсий органлар тухумдон ва сариклик безига бўлинмаган. Кўплаб турларида уругдонлари олигомеризацияга учраган, яъни кўшилиб кетган ва асосан уларнинг сони иккитага тушиб қолган (Rhabdocoela). Ичаксиз турбеллярияларда жинсий органлари примитив тузилган бўлиб, уларнинг жинсий ҳужайралари паренхимада жойлашган ва жинсий безлари шаклланмаган. Баъзи турларида жинсий каналлар ҳам бўлмайди. Ичаксиз турбеллярияларда жинсий тешик ҳам бўлмайди, жинсий ҳужайралар оғиз орқали ёки гавда деворининг ёрилиши орқали ташқарига чиқади. Бундай ходиса ковакичлилар жинсий ҳужайрасининг оғиз орқали ташқарига чиқишига ўхшайди. Уругланиш жараёни ҳам ўзига хос бўлиб, кўшилиш

органи иккинчи индивиднинг териси орқали сперматозоидни паренхима хужайраларига етказиб беради. Сперматозоид ҳаракатланиши туфайли тухум хужайрани топиб уруглантиради, яъни жинсий хужайралар бир-бирини ўзига жалб қилади. Шундай қилиб, айна пайтда турбелляриялар эволюцияси жинсий хужайраларни етиштириш ва ташқарига чиқаришда ўзига хос йўналишни топиб олишига қаратилган.

**Ривожланиши.** Турбеллярияларнинг энтолецитал тухуми тўла, нотекис майдаланади. Немертинлар, моллюскалар ва халқали чувалчангларнинг тухуми каби спирал типда майдаланади. Асоела вакилларида ўзига хос дуэт типдаги майдаланиш содир бўлиб, эмбрион шаклланиши тўртта эмас, балки иккита макромердан бошланади. Майдаланиш натижасида ҳосил бўлаётган микромерлар майдаланиш эгатларида қолиб кетиб, бир-биридан ажралмасдан дуэт бластомерлар ҳосил бўлади. Барча дуэтлар ҳосил бўлгандан кейин микромерлар бир-биридан ажралиб кетади. Ташқи томонга қолган микромерлардан эктодерма ҳосил бўлади, макромерлар эмбрионнинг ичкарасига кириб энтодерма ва мезодерма қаватларини ҳосил қилади. Юксак тузилган турбеллярияларнинг (Polyclada) сариқликка бой бўлган 4a- 4c ва 4A-4D бластомерлари эмбрион гавдасининг тузилишида катнашмайди. Улар емирилади ва озуқа сифатида сарфланиб кетади. Энтодерма ва мезодерма 4d бластомердан, биринчи майдаланиш натижасида ҳосил бўлган битта микромердан нерв хужайралари, учтасидан эктодерма ҳосил бўлади. Турбеллярияларнинг экзолецитал тухумидан ривожланадиган турларида сариқлик хужайралари махсус вителлофаг хужайралар томонидан фагоцитозга учрайди.

Турбеллярияларнинг кўпчилик турлари тўғри ривожланади, айрим турларида метаморфоз ҳодисаси кузатилади. Денгизларда яшайдиган кўп шохланган ичакли турбеллярияларнинг тухумидан ўзига хос тухумсимон шаклдаги мюллер ёки лобофора личинкаси чиқади. Дастлаб бу личинка радиал симметрияли, кейинчалик билатериал симметрияли шаклда бўлади. Бошининг қорин томонида, оғзининг олдинги томонида киприклар билан қопланган 8 та пайпаслагичга ўхшаш ўсимталари бўлади. Бундай личинкалар планктон ҳаёт кечиради ва денгиз турбеллярияларининг тарқалишини таъминлайди. Денгиз тўлқини билан турбелляриялар личинкаси кенг майдонларга тарқалади ва аста-секин жинсий вояга етган хайвонга айланади. Бу даврда уларнинг оғзи гавданинг олдинги қисмига силжийди, оғиз атрофидаги ўсимталар камаяди, гавдаси узунчоқ шаклга киради. Личинка сув тагига тушади ва билатериал симметрия ҳолатига ўтади.



Экзолецитал тухум ривожланиши бошқача йўл билан амалга ошади.

Экзолецитал тухумли оқ планария битта пилласининг ичида 20-40 та тухум ва 80-90 мингта сариқ хужайра бўлади. Сариқ хужайралар ҳар бир тухум хужайранинг атрофини ўраб олади ва кейинчалик сариқ хужайралар бир-бири билан кўшилиб кетади. Натижада синцитий ҳосил бўлади. Майдаланиш туфайли ҳосил бўлган бластомерлар сариклик массасида тарқоқ жойлашади. Бластомерлар уч гуруҳ хужайраларни ҳосил қилади, уларнинг икки гуруҳи сариклик моддасини истеъмол қилади (трофоцитлар), учинчи гуруҳи эса эмбрионнинг ўзини ҳосил қилади. Оқ планария тўғри ривожланади, яъни пилланинг ичида кичик планария шаклланади.

Жинссиз кўпайиш турбеллярияларнинг *Macrostomida*, *Gatenulida*, *Seriata* туркумлари вакилларида учрайди. Буларда жинссиз кўпайиш кўндаланг бўлинишдан бошланади. Айрим турлари бутун баҳор, ёз ойлари давомида жинссиз кўпаяди, кузга келиб жинсий кўпаяди. Жинссиз кўпайишда гавданинг ўртасида бўлинадиган жой ҳосил бўлиб, кейин орқа томондаги қисмнинг олдинги томонида огиз ва ҳалқум ҳосил бўлади. Чувалчангнинг бўлинишидан олдин қиз чувалчангларнинг гавдасида янги бўлинадиган жойлар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, бўлинаётган зооиднинг занжири ҳосил бўлади.

**Регенерация.** Оқ планарияда регенерация ходисаси жуда яхши ривожланган. Ноқулай шароитда (сувнинг ҳарорати ошганда ёки сувда кислород етишмай қолганда) планария майда бўлақларга бўлиниб кетиши ва қулай шароит тугилганида яна ҳар бир бўлақдан алоҳида организм ривожланиши мумкин. Битта планария гавдасини 279 бўлаққа бўлганда, ҳар бир бўлақдан тўлиқ организм шаклланганлиги тажрибада кузатилган.

Турбелляриялар кўп хужайралиларнинг келиб чиқиши ва эволюциясида муҳим аҳамиятга эга эканлиги В.Н.Беклемишев (1964), А.В.Иванов (1968), О.М.Иванова-Казас (1995) каби олимлар томонидан қайд этилган. А.В.Ивановнинг (1968) фикрича, ичаксиз турбелляриялар (*Acoela*) туркуми вакиллари фагоцителласимон аждоодларидан келиб чиққан бўлиб, улар барча бирламчи огизлиларнинг аждоодларидир. Чунки огиз тешигининг йўклиги уларнинг примитивлигидан далолат беради. Аммо айрим олимларнинг фикрича, паренхимада овқат ҳазм бўлиши, майдаланишнинг дуэт типининг мавжудлиги бу ҳайвонларнинг эволюцион жихатдан иккиламчи эканлигидан далолат беради (Smith, Tyler 1985; Ellis, Fausto-Sterling, 1997). Аммо молекуляр-биологик тадқиқотлар кўрсатишича, *Acoela* тукумининг *Acoelomorpha* вакиллари билатериал ҳайвонларнинг асосида турувчи анцестрал вакиллардир. Бошқа томондан турбеллярияларнинг

Rhabditophora ва уларга яқин бўлган Catenulida вакиллари моллюскалар ва ҳалқали чувалчангларнинг целомик аждодларига ўхшайди (Lockier et al., 2002).

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб ясси чувалчанглар типининг характерли хусусиятлари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Турбелляриялар жинсий органларининг тузилишини айтиб беринг.
3. Турбелляриллар тухумининг тузилишини айтиб беринг.
4. Турбеллярияларнинг ривожланиш циклини таҳлил қилинг.
5. Турбеллярияларнинг жинссиз кўпайишини айтиб беринг.

### **7.2. Трематодларнинг (Trematoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Трематодларнинг жинсий органлари жуда мураккаб тузилган. Ташқи жинсий тешиги организмни ҳар хил қисмида жойлашган. Эркаклик ва ургочилик жинсий тешиги бирлашиб умумий жинсий клоакани ҳосил қилади. Баъзиларида 2 та сўргич ўртасида 2 та жинсий тешик ёнма-ён жойлашган бўлиши мумкин (99-расм).

Эркаклик жинсий безлари 2 та, 1 та, баъзан кўп уругдонлардан иборат. Уларнинг ҳар биридан уруг йўллари бошланиб, улар қўшилиб ягона уруг йўлини ҳосил қилади. Уруг йўли ўз йўлида бир нечта уруг халтасини ҳосил қилади. Уруг йўли уруг сақловчи халта билан тугайди. Уруг халтасидан қўшилиш органи циррус бошланади. Циррус мускулли жинсий халтадан иборат бўлган бурсада жойлашган. Бурсада бир хужайрали простата безлари ҳам жойлашган. Уругдон овал, айлана шаклларида бўлади. Уруг йўлида киприкли эпителий хужайралари, ташқарисида мускуллар жойлашган.

Жинсий бурсада уруг сақловчи халта, простата беzi, уруг халта, циррус жойлашган. Баъзи турларида жинсий бурса йўқ. Умуман, бурса жинсий қўшилиш вақтида ургочи индивидуални ушлаб туриш вазифасини бажаради.

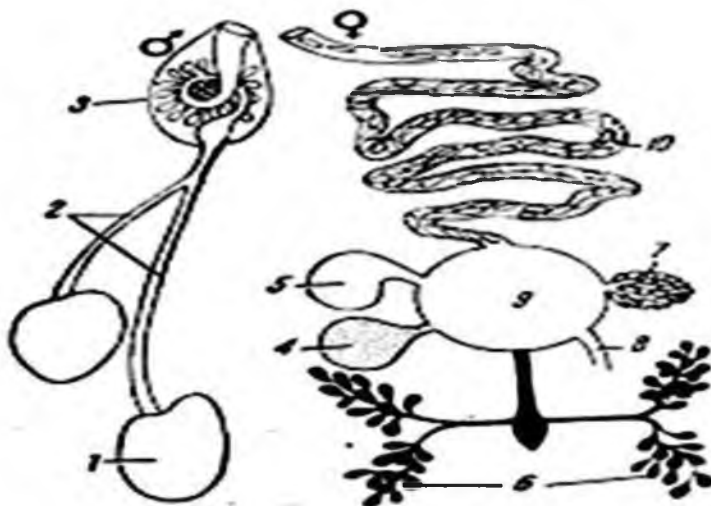
Ургочилик жинсий органлари нисбатан мураккаб тузилган бўлиб, оотипга тухумдон, лауреров канали, мелис таначаси, сариклик беzi, уруг қабул қилувчи халта, бачадон (қин) очилади. Тухумдон асосан битта бўлиб, овал, айлана шаклда бўлади. Тухум йўли қиска ва воронкасимон бўлиб, қисқарувчи мускулдан иборат. Бу мускулларнинг қисқариши туфайли тухум оотипга чиқади. Тухум йўли киприкли эпителий хужайралари билан қопланган. Мелис таначаси жуда кўплаб бир хужайрали безлардан иборат

бўлиб, унинг йўли ҳам оотипга қўйилади. Лауреров канали ҳам оотипга қўйилади. Бу каналнинг вазифаси ҳақида 2 хил фикр бор: 1. Бу канал қин вазифасини бажаради. Чунки бачадон уругланган тухум билан тўлиб, қўшилишга ва сперматозоидни уруг халтасига ўтишига йўл қўймайди. 2. Бу канал ортикча сариклик моддасини ташқарига чиқаради. Чунки ортикча сариклик тухум ҳосил бўлишига ҳалақит беради.

Уруг қабул қилувчи халта жинсий қўшилган пайтда алмаштириб олинган сперматозоидни ўзида сақлайди. Сариклик беzi ичак атрофида жойлашади ва кўплаб алоҳида фолликулалардан иборат. Сариклик беzi жуфт, тоқ бўлиши мумкин. Сарик безининг йўли орқали сариклик оотипга чиқади. Ундан тухум пўсти ҳосил бўлади ва бир қисми тухум учун озуқа ҳисобланади. Бачадон узун найсимон каналдан иборат бўлиб, оотипдан бошланади ва ташқи жинсий тешик билан тугайди. Оотипдан бошланган бачадон бир қанча бурилишлар ҳосил қилади ва шундай қилиб узаяди. Баъзи турларида бачадон бутунлай бўлмайди. Унда оотип метратермга, яъни бачадоннинг охирига туташади. У мускул билан қопланган бўлади.

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

**Тухумининг тузилиши.** Трематодаларнинг тухуми мураккаб тузилган бўлиб, уругланган тухум сариқ ёки қорамтир рангли тухум пўсти билан ўраб олинган сариклик хужайраларидан иборат. Тухум пўсти бир неча қаватдан иборат. Жигар қуртининг тухуми 3 қават ташқи, 1 қават ички пўстдан иборат. Ички қавати ярим ўтказувчан бўлиб, у орқали органик моддалар тухумнинг ичкарасига кириши мумкин. Трематодалар тухуми узунчоқ, овал шаклда, баъзиларида тухум учбурчак, ипсимон ўсимтали, колбасимон ва бошқа шаклларда бўлиши мумкин.



99-Расм. Трематодларнинг ички тузилиши.

1 – уруғдон, 2 – уруғ йўли, 3 – цирус халтаси, 4 – тухумдон, 5 – уруғ халтаси, 6 – сариклик, 7 – Мелис таначаси, 8 – лауреров канали, 9 – оотип, 10 – бачадон

Кўпчилик трематодларнинг тухумини битта қутбида қопкоғи бўлади. Личинка ана шу қопқоқни кўтариб ташқарига чиқади. Баъзи турларида бундай қопқоқ бўлмайди. Трематодлар тухумининг узунли 0,02-0,4 мм бўлади.

Тухумдонда етилган тухум тухум йўли орқали оотипга чиқади. Оотипда тухум сперматозоид билан учрашади. Сперматозоид ҳам уруғ халтасидан оотипга чиқади. Оотипда уругланиш жараёни содир бўлади. Тухум хужайра билан биргаликда оотипга сариклик хужайралари аниқ бир сонда чиқади. Масалан, *Zoogonus* авлодида 2 та, *Clonorchis*да 5-7 та, *Fasciola*да 30 та сариклик хужайралари оотипда ўзининг пўстидан озод бўлади. Бу пўстлар оотипда тўпланиб тухумни бирламчи пўстининг ҳосил бўлишида қатнашади. Уругланган тухум бачадонга тушади. Бу йўлда тухумнинг пўсти қалинлашади.

Мелис таначаларидан ажралиб чиқаётган секрет оотип ва бачадонга тушади ва тухумни бачадон давридан сирпаниб тушиб кетишига ёрдам беради. Баъзи олимларнинг фикрича, бу секрет сперматозоид фаоллигини оширади. Бошқа олимларнинг фикрича, бу секрет тухум пўстини ҳосил қилаётган сариклик хужайралари пўстини бир-бирига ёпиштиради. Тўлик етилган тухум бачадон бўйлаб ҳаракатланиб, унинг охирига-метратермга келади. Етилган тухум жинсий тешик орқали ташқарига чиқади. Ташқи муҳитга бу тухум хужайиннинг экскрементлари билан биргаликда чиқади. Қонда паразитлик қиладиган *Schistosomatidae* тухумлари илмоқлари ва ўсимталари билан қон темирини тешиб чиқади. Сангвиникол (*Sanguinicolidae*) тухумлари учбурчак шаклда бўлиб, улар баликлар жабра

капиллярларида бир нечтадан тўпланиб, хўжайинни ўлдиради ва капилляр деворини чиритиб ёриб чиқади. Натижада тухум сувга чиқиб, ундан мирацидий личинкаси чиқади.

**Кўпайиши ва гаметогенез.** Гермафродит трематодларнинг уругланиши 2 хил йўл билан боради: 1. Ўз-ўзини уруглантириш. Бунда циррус ташқарига чиқиб, бурилиб, ёнма-ён жойлашган ургочилик жинсий тешигига киради ва битта индивид ўзини ўзи уруглантиради. 2. Бир-бирини уруглантириш. Бунда 2 та индивид бир-бирига яқинлашиб бир-бирини уруглантиради. Айрим жинсли турларида (*Schistosomatidae*) ўзи-ўзини уруглантириш ходисаси учрамайди. Уларда самецнинг гинекофора каналида ётган самкани самец уруглантиради. Трематодлар жуда серпушт хайвонлардир. Масалан, *Fasciola psbuski* 1 суткада 25000, *F.hepatica* 1 ҳафтада 1 млн та тухум қўяди.

Трематодларда гаметогенез ходисаси ҳозирча тўлиқ ўрганилмаган. Трематодларнинг жинсий хужайралари гаплоид, соматик хужайралари эса диплоид хромосомалар наборига эга. Спороциста ва редиялар диплоид хромосомали бўлади. *Zoogonus mirus* турида хромосомалар сони 10 та, *F.hepatica*да 20 та, *Paragonimus kellicotti*да 16 та бўлади.

**Сперматогенез.** Уругдоннинг ташқи томонида бир қават йирик хужайралар жойлашган бўлиб, улар бирламчи сперматогонийлар ҳисобланади. Буларнинг ҳар биридан 2 тадан иккиламчи сперматогонийлар ҳосил бўлади. Улардан 4 та учламчи спермагонийлар ҳосил бўлади. Кейин митоз йўли билан 8 та бирламчи сперматоцитлар ҳосил бўлади. Улардан 16 та иккиламчи сперматоцитлар ҳосил бўлади. Бу сперматоцитлар мейоз йўли билан бўлиниб, гаплоид хромосома наборига эга бўлиб қолади. Улардан 32 та сперматидида ҳосил бўлади. Улар етилиб сперматозоидларга айланади ва уруг сақловчи халтага келиб тўпланади.

**Оогенез.** Тухумдоннинг периферик қисмида оогонийлар жойлашган. Митоз йўли билан бўлиниб биринчи тартибли, кейин иккинчи тартибли ооцитни ҳосил қилади. Улар тухумдоннинг ўртасига етиб келади. Ундан тухум йўлига тушиб тухум етилади ва уругланишга тайёр бўлади.

**Эмбрионал ривожланиши.** Уругланган тухум хужайра тезда тўлиқ ва нотекис майдаланади. Биринчи майдаланишдан кейин 2 та бир-бирига тенг бўлмаган бластомерлар ҳосил бўлади. Йириги эктодермал, кичиги пропатив бластомер дейилади. Эктодермал бластомер бир неча марта майдаланиб, кўплаб бластомерларни ҳосил қилади. Кейин бир нечта бластомерлар бошқаларидан ажралиб сариқлик пўстини ҳосил қилади. Шундан кейин биринчи марта пропатив бластомер 2 га бўлинади. Баъзи

трематодларда эктодермал бластомерлардан соматик структуралар, пропегатив бластомерлардан мирацидийнинг жинсий элементлари ҳосил бўлади. Баъзиларида пропегатив бластомерлардан паренхима хужайралари, мускуллар, безлар ҳосил бўлади.

Мирацидий ривожланишининг маълум босқичида «эмбрионал» бўшлиқ ҳосил бўлади, унда пропегатив бластомер жойлашади. Бу бластомер уругланган тухум вазифасини бажаради, яъни бу бластомер 2 га бўлиниб, пропегатив ва эктодермал бластомерларни ҳосил килади. Эктодермал бластомер кўп марта бўлиниб, мирацидий ичида эмбрион ҳосил килади. Бу эмбрион кейинги авлод-редияни ҳосил килади.

Трематодалар эмбрионал ривожланиши бачадонда ёки ташки муҳитда ўтади. Бу жараёнга ташки муҳит омиллари – ҳарорат, ёруглик, кислород катта таъсир кўрсатади. *F. hepatica* тухумида мирацидий ривожланиши 28-31°C да 14 кунда ўтади. 10°C дан паст ҳароратда ривожланиши тўхтади. Тухум ичида етилган мирацидий личинкаси тухум қопқогини кўтариб, сувга ёки нам жойга чиқади.

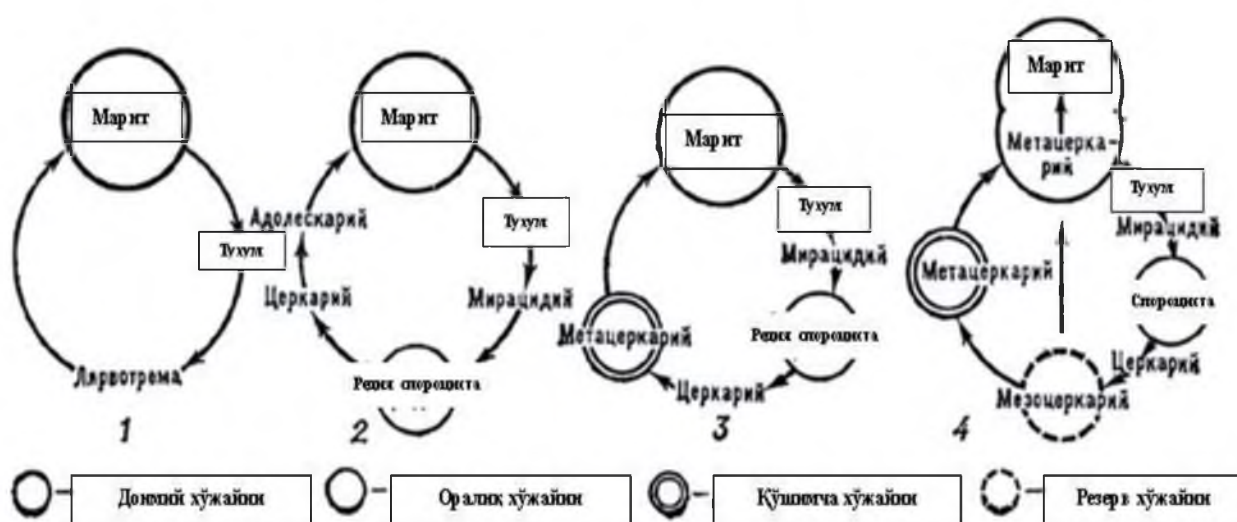
**Постэмбрионал ривожланиши. Она спороциста авлоди. Мирацидий.** Мирацидий личинкаси она спороциста авлоди бўлиб, сувда эркин сузиб юради. Улар жуда кичик (0,02-0,34 мм) бўлиб, йирик киприкли хужайралар (эпителиал пластинкалар) билан қопланган. Бу хужайраларнинг сони ва жойлашиши доимийдир. Бу хужайраларнинг цитоплазмасида кўплаб захира гликоген бўлиб, у киприклар ҳаракати учун зарур бўлган энергетик манба ҳисобланади. Бу эпителий хужайраларнинг тагида цитоплазматик тегумент (гиподерма), халқали ва бўйлама мускуллар жойлашган.

Мирацидийнинг сезги органлари яхши ривожланган. Гавдасининг олдинги қисмида 1 жуфт кўзи бўлади. Биринчи ва иккинчи қатор эпителий хужайраларининг ўртасида сенсиллалар жойлашган. Мирацидийнинг олдинги қисмида ҳаракатчан мускулли хартуми бўлиб, у моллюска организмни тешиб, унинг ичкарига кириш учун йўл очиш вазифани бажаради. Хартумнинг учидан махсус безнинг йўли очилади. Унинг секретари таркибида ферментлар бўлиб, улар моллюска гавдасини тешишга ва шу тешиқдан мирацидийни моллюска гавдасининг ичкарисига киришига ёрдам беради.

Мирацидийларнинг айирув органлари 2 та протонефредия каналидан иборат бўлиб, уларнинг ҳар бири мустақил ташқарига очилади. Мирацидийларнинг орқа қисмида бўшлиқ бўлиб, унда йирик эмбрион хужайралари жойлашган ва у партеногенетик тухум вазифасини бажаради.

**Мирацидийнинг биологияси.** Етилган мирацидий личинкаси узок вақт тухум пўсти ичида яшаши мумкин. Унинг ташқарига чиқишига ёруглик, харорат, намлик катта таъсир кўрсатади. Бу омиллар протеолитик ферментлар ишлаб чиқарадиган безлар фаолиятини тезлаштиради. Бу ферментлар тухум қопқогининг четларини эритиб, очилишига ёрдам беради. Очилган қопқоқдан тухумнинг ичига сув кириб, личинкани ташқарига чиқишига мажбур қилади. Сувга чиққан мирацидий фаол сузиб юради. Сузиш тезлиги 2 мм/сек бўлиб, у озикланмайди, яшаш муддати ўртача 12-24 соат давом этади. Захира озик моддалар (гликоген) сарфланиб тугагунча оралик хўжайин (моллюска)ни топиб ичига кириб олса, яшаб қолади, акс холда захира озик моддалар тугаши билан ўлади. Юқори хароратда мирацидий фаол ҳаракатланиб, захира озукани тез сарфлайди ва тез ўлади. Мирацидий сувда эриган кислород билан нафас олади. Мирацидий турнинг тарқатувчиси бўлиб, унинг вазифаси моллюскани топиб, ичига кириб олишдир. Унинг бутун биологик ва физиологик хусусиятлари ана шунга йўналтирилган (100-расм).

Личинка моллюскага тегиши билан унинг ичига киришга ҳаракат қилади. Демак, унда таксис ҳодисаси кучли ривожланган. Моллюскага теккан мирацидий ўзининг хартуми билан унга ёпишади. Кейин секреция безларидан ажралган секрет ёрдамида моллюска гавдасини тешиб (эпителий хужайраларини) унинг ичига кириб олади. Бу жараён 30 минутча давом этади.



100-расм. Трематодларнинг ривожланиш цикли (Р.Барнс ва б., 1992)

Шу пайтда мирацидийнинг эпителий пластинкаси тушиб кетади ва унинг тагидаги гиподерма она спороциста тегументига айланади. Баъзи трематодлар мирацидийси (Opisthorchiidae, Plagiorchiidae ва бошқалар) сувга

чиқмайди. Буларда эркин яшовчи личинкаси йўқ. Моллюскани мирацидий билан зарарланиши тухумни озука билан ютиш орқали амалга ошади. Моллюсканинг ичагида тухумдан мирацидий личинкаси чиқади.

**Она спороциста.** Мирацидий хўжайин организмига киргандан кейин метаморфозга учраб, жинсий етилган она спороцистага айланади. Метаморфоз натижасида она спороциста организми содалашади. Жумладан, уларнинг эпителиал пластинкаси, кўзи йўқолади. Тўлиқ шакланган спорациста моллюсканинг гемоцелига ёки мантия бўшлигига жойлашиб олади. Спороциста гавдаси халтага ўхшайди. Унинг ичида эмбрион хужайралари бўлиб, бу хужайраларнинг бўлинишидан эмбрион шарлари ҳосил бўлади. Улардан кейинги авлод-партенитлар ҳосил бўлади. Унинг ичаклари йўқ, овқатни бутун гавдаси билан қабул қилади. Бундай овқатланиш механизми ҳали тўлиқ ўрганилмаган. Марказий нерв системаси ва сезги органлари кучсиз ривожланган. Она спорациста партеногенетик йўл билан кўпаяди. Олий трематодларда (*Plagiorchiida*, *Strigeidida*) партеногенезнинг дастлабки босқичида ҳосил бўлган ҳар бир бластомердан 1 тадан эмбрион ҳосил бўлади. Бу ҳодиса полиэмбриония дейилади. Натижада битта она спороцистадан жуда кўп сонда эмбрион ҳосил бўлади. Ҳосил бўлаётган қиз индивидлар она спороциста танасида ҳосил бўлади. Она спороцистадан озод бўлган қиз индивидлар моллюсканинг жигарига миграция қилади.

**Қиз партеногенетик авлод. Редия.** Эмбрион шарларидан қиз авлодлар, яъни редия шаклланади. Редия ҳаракатчан, яхши ривожланган тери-мускул халтаси бор. Гавдасининг олдинги қисмида ҳалқали валик бўлиб, унда жинсий тешик-туғиш тешиги жойлашган. Ана шу тешик орқали янги авлод ташқарига чиқади. Гавдасининг орқа қисмида 2 та ўсимта бўлиб, у ҳаракат органи вазифасини бажаради.

Редиянинг марказий нерв системаси яхши ривожланган. У марказий ганглия ва нерв толаларидан иборат. Сезги органлари кучсиз ривожланган бўлиб, сенсилалардан иборат. Айирув органлари жуфт протонефриядан иборат бўлиб, унинг ҳар бир канали алоҳида тешик орқали ташқарига очилади.

Овқат ҳазм қилиш системаси мускулли томоқ ва халтасимон ичакдан иборат. Баъзиларининг томогида овқатни ҳазм бўлишига ёрдам берадиган безларнинг йўли ҳам очилади. Редия моллюска жигари билан озиқланади. Бундан ташқари, редия бутун гавдаси бўйлаб ҳам овқатни қабул қилади. Редия учун энергия манбаи гликоген бўлиб, уни паренхима ва томоқ мускулларида тўплайди.



Редия партогенетик йўл билан кўпаяди. Редиянинг тана бўшлигида эмбрион хужайралари бўлиб, улар майдаланиб янги авлодни ҳосил қилади. Битта редиядан 2-3 та киз редия ёки 6-10 та церкария ҳосил бўлади. Бир суткада 1 та зарарланган моллюскадан 100 тагача церкария сувга чиқади. Олдин бир неча марта редиядан редия ҳосил бўлади. Шундан кейин редиядан церкария ҳосил бўлади. Битта редия 2-2,5 ой умр кўриши мумкин.

**Қиз спороциста.** Трематодаларнинг баъзи гуруҳида (*Plagiorchiida*, *Strigeidida* туркумлари) она спороцистадан киз спороциста ҳосил бўлади. Бу киз спороциста редияга гомологдир. Қиз спороцистани тўлиқ етилмаган редия деб ҳисобласа ҳам бўлади. Аммо улар тўлиқ етилмасдан кўпайиш хусусиятига эга. Бу ходиса гипоморфоз дейилиб, паразит ҳайвонлар индивидуал ривожланишида кенг тарқалган ходисадир.

Қиз спороциста халтасимон, чувалчангсимон ёки ипсимон шаклда бўлади. Ёшлигида ҳаракатчан бўлиб, яхши ривожланган тери–мускул халтаси, сенсилласи бор. Нерв системаси 1 жуфт нерв ганглияси ва нерв стволидан иборат. Кейинчалик кам ҳаракатчан бўлиб, моллюска жигарига ёпишиб қолади. Қиз спороцистанинг олдинги қисмида тугиш тешиги бўлиб, ундан кейинги авлодни, яъни киз спороциста ёки церкарияни тугади. Эмбрион ривожланиши даврида полиэмбриония ходисаси, яъни кейинги авлоднинг кўп сонда пайдо бўлиши содир бўлади. Ҳисобларга қараганда, 1 та зарарланган моллюскадан 1 суткада 10000 га яқин церкария сувга чиқади.

Қиз спороцистанинг паренхимасида гликоген ва ёғ қолдиги тўпланadi. Агар спороциста гемолимфада жойлашса, унда ёғ тўпланмайди, гликоген кам миқдорда тўпланadi, жигарда жойлашса, унда ёғ ва гликоген кўп тўпланadi. Қиз спороцистанинг овқат ҳазм қилиш системаси йўқ. Уларнинг гавдасида кўплаб фермент ишлаб чиқарадиган безлари бўлиб, ана шу безлардан ажраладиган ферментлар овқатни бутун гавда бўйлаб ҳазм қилишга тайёрлайди. Кейин уни бутун гавда бўйлаб диффуз ҳолда сўриб олади.

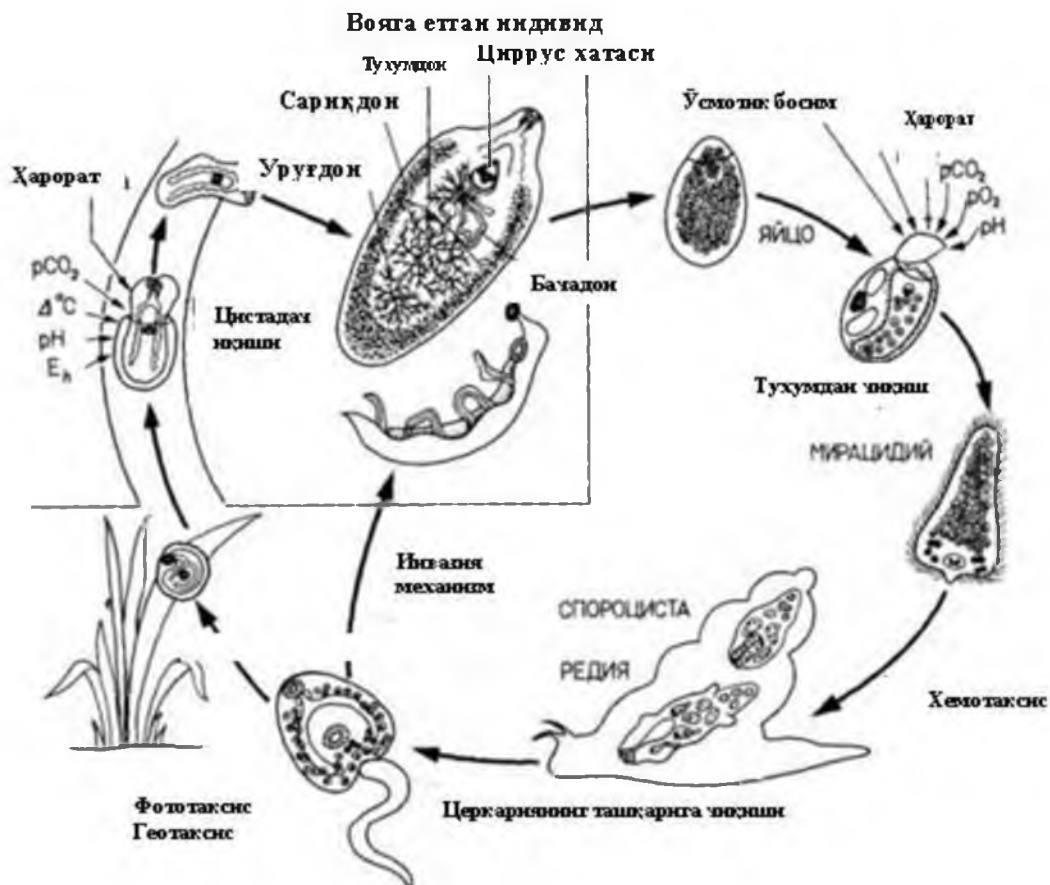
Моллюска паразитга қарши иммунологик реакция беради. Паразит моллюска гемолимфасига чўмилиб, ўз устига гемолимфа элементи-амебоцитни ўтиргизади. Кейин мантия бўшлигига ўтади. Мантия бўшлиги паразит билан хўжайиннинг алоқачиси ҳисобланади.

**Гермафродит авлодининг личинка босқичи. Церкарий ва унинг морфологияси.** Церкария редия ёки киз спороциста танасида шаклланади. У марит личинкаси ҳисобланади. Улар жуда ҳаракатчан, гавдаси 0,1-0,8 мм, ҳаракат органи-думи бор. Думида яхши ривожланган кўндаланг-таргил толали мускуллари бор. Думи 2 га айрилган ёки кўп тармоқланган бўлиб,

гавда юзасини кенгайтиради. Дум церкариянинг сувда сузишига ёрдам беради.

Церкариянинг гавдаси марит гавдасига ўхшайди (101-расм). Сўргичлари бўлиб, шаклланган овқат ҳазм қилиш системаси бор, аммо у ишламайди. Айирув органлари маритникига нисбатан кичик, жинсий органлари етилмаган, нерв системаси яхши тараққий этган, сезги органлари сенсиллалардан иборат.

Церкарияда безлар интенсив ривожланган. Бир неча хил безлар бор: ташқи муҳитга чиқаётганда цистоген безлари секретини циста ҳосил бўлишида иштирок этади. Циста ичида адолескария ноқулай шароитдан ҳимояланади. Иккинчи оралиқ хўжайинига кирадиган церкарияларда цистоген безлар ривожланмаган. Баъзи безлар секретини церкариянинг хўжайин гавдасини тешишига ёрдам беради. Парда ҳосил қилувчи безлар секретини церкарияни моллюска организмидаги хазм ферментларидан ҳимоя қилади.



101-расм. Трематодларнинг ривожланиш цикли (Smyth, Halton, 1983)

Церкарийнинг физиологияси ва биологияси. Шаклланган церкария моллюска танасидан ҳар бир тур учун ўзига хос шароитда ташқарига чиқади. Бу шароитларнинг асосийлари ёруғлик ва ҳарорат ҳисобланади. Баъзи турларида церкария моллюскадан қоронгиликда, баъзилари эса ёруғликда

ташқарига чиқади. Моллюскадан чикқан церкария озикланмайди. Улар захира глюкоген ҳисобидан озикланади. Гликоген асосан церкария шакллангандан кейин тўпланади. Гликоген бир хил тарқалмайди. Думда кўпроқ тўпланади. Чунки дум кўп ҳаракатланиб, гавдани умумий ҳаракатининг амалга оширилишига ёрдам беради.

Церкариялар аэробинт бўлиб, сувда эриган кислородни фаол сарфлайди. Уларнинг яшаш муддати захира гликогенга ва хароратга боғлиқдир. Церкариялар ўртача 24-28 соат яшайди. Агар шу даврда церкария хўжайинини топиб ичига кира олмаса ўлади. Иккинчи оралик хўжайин организмда ривожланишини давом эттирадиган турларида церкария сувда сузиб цистага ўралади.

Церкариялар биологиясида иккинчи оралик хўжайинни топишга қаратилган адаптациялар ҳам муҳим аҳамиятга эга. Бунда личинка таксислари хўжайинни топиш ва алоқа ўрнатиши учун муҳимдир. Масалан, иккинчи оралик хўжайини ёнсузарлар бўлган (*Gammarus*) турлари ёругликка салбий фототаксис беради. Аксинча, *Echinostomatidae* оиласи вакилларицеркарияларига ёруглик ижобий таъсир кўрсатади. Салбий геотаксис билан ижобий фототаксис аралашмаси церкарияни сувнинг юза қисмига чиқишига мажбур қилади. Моллюска ҳам сувни юзасига чиқиб нафас олади. *Strigeidae* оиласи вакиллари хемотаксис хусусиятига эгадир. Хеморецепция церкария тарқалишида муҳим аҳамиятга эга. Масалан, холесерол, аспарагин, глютамин, сут кислоталари ва бошқа хеморецепторлар субстратларнинг “яроқлилигини” текшириб кўради.

Церкариялар хўжайин гавда деворини махсус органлари ёрдамида тешиб ичкарига киради. Бу орган гавданинг олдинги қисмида жойлашган бўлиб, кутикуладан иборат. *Plagiorchiida* туркуми вакилларида бу орган кутикуладан тузилган стилетдир. Стилет огиз тешиги олдида жойлашган бўлиб, мускуллари бор, бу мускул стилетнинг ҳаракатини таъминлайди. Стилет скальпелга ўхшаб ҳашарот ёки амфибия гавда қопламани қирқади ва ҳосил бўлган тешик орқали ичкарига киради. *Strigeidida* туркуми вакиллари церкарияларининг стилети 2 га айрилган бўлади. Уларнинг огиз сўргичи “махсус олдинги органга” айланган бўлиб, унда илмоқлар бўлади. Бу органда мускуллар бўлиб, мускул ёрдамида ташқарига чиқиши ва ичкарига кириши мумкин. Шу орган ёрдамида хўжайин организмга кириб олади.

Хўжайин гавда қоплами механик бузилгандан кейин церкариянинг кимёвий аппаратлари ишга тушади. “Ичкарига кириш безидан” ажраладиган секрет тешилган жойдан ичкарига юборилади. Секрет таъсирида хўжайра пўсти эрийди. Бу даврда церкария жуда фаол бўлади. Кейин церкария

ичкарига кира бошлайди, бунга думи ҳам ёрдам беради. Церкариянинг кўп қисми ичкарига киргандан кейин думи узилиб ташқарига тушиб қолади. Кейин церкария доимий яшаш жойига келгунча ҳаракатланади. Бу жараён баъзан узокқа чўзилиб, безнинг ҳамма секретлари сарф бўлади. Церкария калин пўстга ўралиб (цитоген беи секретари ҳисобидан), навбатдаги босқичга (метацеркарияга) айланади.

**Метацеркария.** Трематодлар кўпчилигининг церкарияси моллюскадан чиққандан кейин ташқи муҳитда цистага ўралади. Личинка субстратга ўтириб, гавдаси шар шаклига келади, ён томонидан цистоген беи кўплаб секрет ажратади. Бу секретдан циста (қобик) ҳосил бўлади. Цистанинг баъзи қаватлари цистоген безининг секретидан ҳосил бўлади. Бу циста ичкаридан личинкани яхши ҳимоя қилади. Бу личинка адолескария деб аталади. Личинка эркин юрган пайтда ўсмайди, унда ўзгариш бўлмайди. Бу личинка (адолескария) церкариядан думи ва цистоген безининг йўқлиги билан фарқ қилади.

Церкария иккинчи оралик хўжайинда цистага ўраладиган трематодлар думини хўжайинга кириш жойида ташлайди. Цистага ўралиши мускулда, тери остида, бириктурувчи тўқимада, ичак деворида, жинсий безларда ва бошқа органларда содир бўлиши мумкин. Цистанинг пўсти юпқа бўлиб, унга озик моддалар киради. Чунки ичкаридаги метацеркария личинкаси ўсади, ривожланади, захира озик модда гликоген тўплайди. *Strigeidida* туркуми вакилларида церкария тўлиқ ўзгариб метацеркарияга айланади.

Метацеркария ёки адолескариялар ривожланиши охирги хўжайинда ниҳоясига етиб, жинсий вояга етган босқичга айланади. Аммо метацеркария баъзан партеногенетик йўл билан ҳам кўпаяди. Бунда у иккинчи оралик хўжайин организмда жинсий вояга етади. Бу ҳодиса **неотения** дейилади. Бу ҳолатда улар ривожланиш циклидан охирги хўжайин организмда паразитлик қиладиган марит босқичи тушиб қолади, яъни ривожланиш цикли иккинчи марта қисқарган бўлади. Бундай ҳолатда соматик ривожланиш генератив ривожланишдан орқада қолади. Масалан, *Ratzia* рагва турида шундай ҳолат учрайди.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб трематодлар тузилишини айтиб беринг.
2. Трематодлар ургочилик жинсий органлари ва уларнинг тузилишини айтиб беринг.
3. Трематодлар эркаклик жинсий органларининг тузилишини тушунтиринг.

4. Трематодларнинг уругланиши ва эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.

5. Трематодларнинг ҳар хил боскичдаги личинкаларининг тузилишини айтиб беринг.

6. Трематодларнинг хўжайин организмидаги ривожланишини тушунтиринг.

7. Трематодларнинг ривожланиш цикли ҳақида нималарни биласиз?

8. Жигар қурти мисолида трематодларнинг ривожланиш циклини айтиб беринг.

### **7.3. Моногенетик сўрғичлиларнинг (Monogenea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

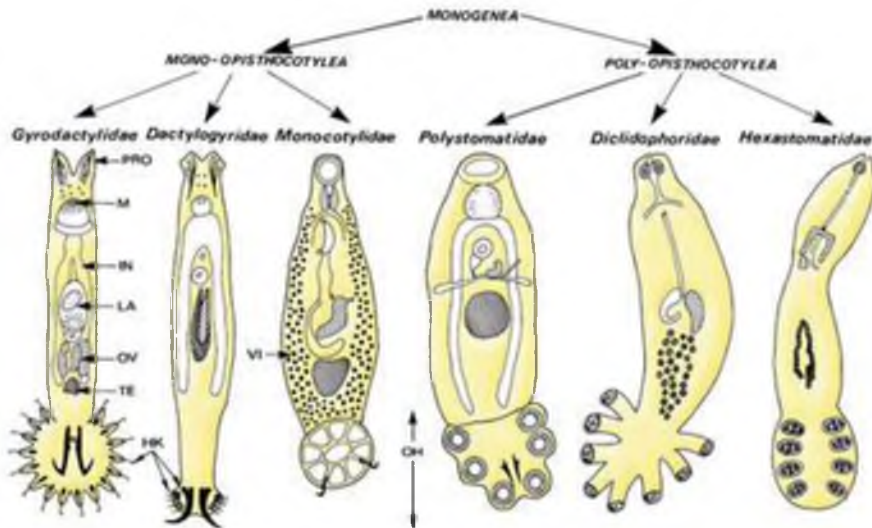
Моногенетикларнинг 2500 га яқин тури бўлиб, уларнинг ҳаммаси сув ҳайвонларида эктопаразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Моногенетиклар асосан гермафродит, кизилўнгачидан пастда жинсий атриум жойлашган бўлиб, ундан эркаклик ва ургочилик жинсий тешиклари ташқарига очилади. Баъзи моногенетикларда эркаклик ва ургочилик жинсий тешиклари алоҳида-алоҳида ташқарига очилади. Бундан ташқари, 2 та вагинал тешик бўлиб, улар қорин ёки елка томонидан ташқарига очилади.

**Эркаклик жинсий органлари** уругдон, уруг йўли, кўшимча без ва копулятив органлардан иборат. Уругдон битта, иккита ёки кўп бўлиши мумкин ва гавданнинг орқасида, тухумдондан кейинда жойлашган. Уругдондан узун уруг йўли бошланади. Уруг йўли битта ёки бир нечта кенгайган жой, яъни уруг халтасини ҳосил қилади. Унда сперма сақланади. Уруг халтаси девори мускулдан иборат бўлиб, у жинсий атриумга ёки копулятив органга очилади. Баъзан уруг халтаси хитинли найга айланади. Уруг халтасига простата беши ва бошқа безларнинг йўли ҳам қўйилади. Моногенетикларнинг копулятив органи мускулли пенис бўлиб, хитинли илмоқ ёки хитинли най ва бошқа хитинли мосламалар билан кучайган.

**Ургочилик жинсий органлари** ҳар хил тузилган. Асосан, улар тухумдон, сариклик беши, кўшимча без ва тухум йўли ҳамда умумий жинсий йўлдан иборат. Моногенетиклардан Gyrodactylidae оиласи вакиллари тирик тугади, бошқа ҳаммаси тухум қўйиш йўли билан кўпаяди. Моногенетиклар тухумдони доимо битта бўлиб, уругдондан олдинда жойлашади ҳамда ҳар хил шакл ва ҳажмларда бўлади (102-расм).

Тухумдондан калта тухум йўли бошланади. Тухум йўлига сариклик беши, кин, ичак ва жинсий безлардан секретлар қўйилади, уларнинг ҳаммаси оотипга боради. Сариклик беши 1, 2 ёки 3 та бўлиши мумкин. Ўнг ва чап

томондаги сариқлик безлари йўллари битта каналга бирлашади. Канал деворлари киприкли эпителий хужайралари билан қопланган ва мускулли бўлиб, улар секретнинг тез ҳаракатланишига ёрдам беради. Қин беши бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Кўпчилик ҳолларда у битта бўлиб, тухум йўлидан бошланади, баъзиларида 2 та бўлиб, улар сариқлик безидан бошланади.



102-расм. Ҳар хил моногенияларнинг тузилиши (Гильберт, 2016)

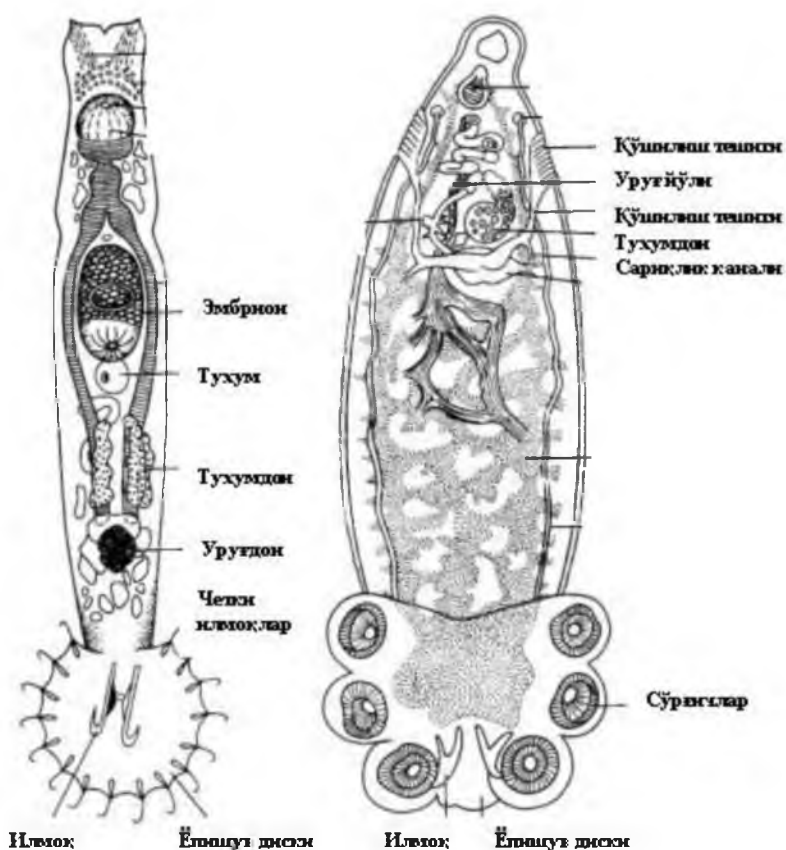
Қин тешиги (вагинал тешик) ён ёки елка томонидан ташқарига очилади.

Жинсий канал *Polystomatidae* ва *Oligonchoine*ларда тухум йўлидан бошланади ва ичак стволи ёнидан келиб ичакка қўйилади. Кўпчилик моногенияларда уруг қабул қилгич халта бўлиб, у тухум йўлининг кенгайишидан ёки ўзи алоҳида канал сифатида ҳосил бўлган. Бу халта сперматозоидни сақловчи халта вазифасини бажаради ва тухум йўлига очилади.

Оотип тухум йўлининг маълум қисми бўлиб, у тухумни шакллантириш вазифасини бажаради. Унга кўплаб бир хужайрали Мелис безларининг йўли ҳам очилади. Моногенияларнинг баъзи турларининг оотипига етилган тухум турмайди ва тухум жинсий атриумдан ташқарига чиқади. Бундай ҳолатларда оотип бачадон вазифасини ҳам бажаради. Баъзи турларида оотипдан бачадон бошланиб, унда етилган тухум маълум муддат сақланади. Бачадон узун бўлади, баъзиларида халтасимон бўлиши ҳам мумкин (103-расм).

*Gyrodactylidae* оиласи тирик тугиши муносабати билан жинсий органларининг тузилиши бошқаларидан катта фарқ қилади. Жумладан, *Gyrodactylus* авлоди учун “тухумдон-сариқлик” бўлиши ва сариқлик безининг бўлмаслиги билан фарқ қилади. *Gyrodactylus*ларнинг тухум хужайраси бошқа моногениялар тухум хужайрасининг тузилишидан фарқ

қилиб, сариқлиги кўп бўлади. Уларда қин ва ичак-жинсий беши ҳам бўлмайди. Уларнинг бачадонида эмбрион ривожланади ва етилгандан кейин ташқарига чиқади. Ташқарига чиққунча эмбрионда 1-2 та навбатдаги авлод ривожланади (набира авлод). Демак, бу оила вакиллари организмда эмбрион ривожланади, яъни тирик бола (эмбрион) тугади. Моногениялар оталаниши жараёнида бир индивид иккинчиси билан сперматозоид алмаштириб олади.



**103-расм. Моногениялар жинсий органларининг тузилиши (Гильберт, 2016)**

Баъзиларида ўзини-ўзи уруглантириш ҳодисаси ҳам учрайди. Вагинал канали бўлса, уругланиш шу каналда содир бўлади, агар бўлмаса, уругланиш бачадонда содир бўлади. Копулция *Polistoma integerrimum*да яхши ўрганилган. Б.Е.Биховский (1957) оталаниш жараёни, яъни тирик бақа сийдик халтасида иккита кўшилаётган чувалчанг бир-бирига ёпишиб турганини кузатади. Гавдасининг олдинги қисми билан бир-бирига ёпишиб навбат билан сперматозоид алмаштириб олади. Оталаниш жараёни 0,25-1, 1-2 минут давом этади. Агар бақанинг сийдик халтасида *P.itegerrimum* битта бўлса, у ўзини-ўзи уруглантиради.

Кўшалок моногения (спайник) – (*Diplozoon* авлоди)да ўзига хос қарама-қарши уругланиш ҳодисаси учрайди. Улар вояга етган пайтда бир-

бирига бирлашган ҳолда жуфт бўлиб яшайди. Битта индивид ургочилик жинсий безининг йўли иккинчи индивиднинг эркаклик жинсий беzi йўли билан туташ бўлади ва умри давомида бир-бирини уруглантириб юради, яъни ўз-ўзини уруглантириш содир бўлмайди.

Моногенияларнинг тухуми овал, шарсимон, ипсимон, пирамидасимон ва бошқа шаклларда бўлади. Тухумнинг юқори қутбида қопқокчаси ва филаменти, пастки қутбида оёқчаси бор. Тухум шакли тухум ҳосил бўладиган оотип конфигурациясининг юзасига боғлиқ. Тухумининг оёқчалари узун ёки калта бўлиши мумкин, оёқни эркин учида 5-6 қиррали юлдузчалари бўлиши мумкин. Баъзиларининг бир неча тухумида битта умумий оёғи бўлади. Филамент юқори қутбининг ортиги бўлиб, пастки оёқнинг шаклида бўлади. Филамент ҳам узун ипсимон бўлиши мумкин. Тухумининг ранги қорамтир, сарғиш бўлиши мумкин. Тухум сувда ёки жабрада, терида оёғи ёки филаментлари билан ёпишиб туради. Биховский (1957) кузатишича, *Nitzchia sturionis* осетр балигининг огзига маҳкам ёпишиб олади.

Моногениялар кўплаб тухум кўяди. *Dactylogurus* авлоди вакиллари бутун ёз давомида тухум кўяди. Тухумининг сони ҳароратга боғлиқ. *Dactylogurus anshoratus* 23<sup>0</sup>С да 1 суткада 8 тагача, 12-14<sup>0</sup>С да 4 тагача тухум кўяди. *D.vastator* 18<sup>0</sup>С да 1 суткада 10 тагача, 11,5<sup>0</sup>С да 5 та тухум кўяди. Кислороднинг камайиши ва ҳароратнинг кўтарилиши ҳам тухум сонининг ошишига олиб келади. *Polistoma integerrimum* бир баҳорда 2000-2500 тагача тухум кўяди (Биховский, 1957).

**Моногенияларнинг эмбрионал ривожланиши.** *Polistoma integerrimum* тухуми тўла ва нотекис майдаланади. Кейинчалик йирик бластомерлар ўртага, майдалари четга ажралиб эпиболик гастрүляция содир бўлади. Шундан кейин бластомерлар чегараси йўқолиб, синцитиал хужайралардан тўқима ва органлар ҳосил бўлади. Бошқа тухум кўювчи моногенияларда ҳам шу йўл билан эмбрионал ривожланиш содир бўлади.

Тирик тугувчи *Gyrodactylus* авлодининг эмбрионал ривожланишини И.И.Мечников (1870) ўрганган. Уларда ҳам майдаланиш нотекис боради. Майдаланишнинг дастлабки босқичларида йирик бластомерлар (макромер) ҳосил бўлиб, уларнинг атрофида кўплаб майда бластомерлар қатлами ҳосил бўлади. Майда бластомерлардан эмбрион ҳосил бўлади. Макромер яна бўлиниб майда хужайраларни ҳосил қилади ва ундан кейинги авлод (қиз) эмбриони (1 та) ҳосил бўлади. Макромер яна 2 марта бўлиниб, яна 2 та эмбрионнинг ҳосил бўлишига асос солади. Шундай қилиб, дастлабки 1 та тухумдан 4 та личинка ҳосил бўлади. Бу личинкалар бир-бирининг ичида



жойлашган бўлади ва навбат билан ривожланади. Катаринер (1904) бу ҳодисани ўрганиб полиэмбриония деб атади. Баъзи олимлар бу ҳодисани педогенез деб атайдилар.

Шундай қилиб, гиродактиллар эмбрионал ривожланиши она бачадонида ўтади ва етилган чувалчанг тугилади. Унинг ичида янги авлод эмбрион ҳолатида бўлади. Тухумдан личинка чиққунча бўлган давр хароратга боғлиқ. Нормал хароратда бу давр 3-35 кун давом этади. Э.М.Ляйман (1951) маълумотларига кўра, 8<sup>0</sup>С да *Dactylogyrus vastator* 27-28 кунда, 16<sup>0</sup>С да 6-7 кунда, 28<sup>0</sup>С да 3 кунда тухумдан личинка чиқади. 1963 йилда Прост аниқлашича, *D.anchoratus* тухумидан личинка 1,5-9 кунда чиқади. Бу жараёнга ёруглик ҳам таъсир этади. Б.Е.Биховский (1957) *Axine* авлодида ёруглик таъсирида личинка чиқишининг бошқарилиши мумкинлигини аниқлади. Тухумдан чиққан личинка тўғри ҳаракатланиб, кейинчалик тўғри келган жисмга урилиб тўхтади. Хўжайинига тўғри келиб унга ёпишиб олади ва парзитлик қила бошлайди. Личинканинг ҳаракатланиши паразитнинг тарқалишига катта ёрдам беради.

**Моногениялар личинкасининг тузилиши ва биологияси.** Эркин яшовчи, турнинг тарқалишини таъминлайдиган личинка *Gyrodactylidea* туркумидан ташқари моногенияларнинг ҳамма вакилларида учрайди. Личинка узунчоқ бўлиб, ташқи томондан киприкли эпителий хужайралари билан қопланган. Ана шу киприклар ёрдамида фаол ҳаракатланади. Прimitив турларида киприклар пластиксимон, 3 та бўлак бўлиб жойлашган. Ҳар бир бўлак ўртасида киприксиз жойлари бўлади. Юқори даражада тузилганларида (*Oligonchoinea*) эпителий хужайраларидан тузилган жойлари кўшилиб кетган бўлиб, уларнинг чегараси зўрга билинади.

Личинканинг орқа қисмида ёпишувчи диск бўлади. Баъзи турларида диск четларининг ўртасида илмиқлар бўлади. *Oligonchoinea*ларнинг дискида клапан ҳам бўлади. Личинканинг овқат ҳазм қилиш системаси огиз тешигидан бошланади. Префаринкс бўшлиги, мускулли томоқ яхши ривожланган. Ичаклари халтасимон, узун бўлади. Гавданинг олдинги қисмида бош беши бўлиб, у ташқарига очилади. Айирув органи, нерв системаси яхши ривожланган. Сизги органлари гавдасининг устидаги сенсиллалардан иборат. Ҳамма личинкаларида яхши ривожланган кўзи бўлади. Прimitив турларида 1 жуфт, олий моногенияларда 2 жуфт кўзи бўлади.

Моногениялар личинкаларини морфологик жиҳатдан 2 гуруҳга бўлиш мумкин:

1. Гавда қоплами кучсиз ривожланган, 2 жуфт кўзи ва қуролланган диски, унда 14-16 та четки илмоқчалари бўлган личинкалар. Бундай личинкалар *Dactylogyridae* *Tetraonshidae*, *Polystomatidae* каби *Polyonshoinea* кенжа синфи вакилларида учрайди.

2. Гавда қоплами яхши ривожланган, 1 жуфт кўзи, 10 та четки илмоқ ва ёпишувчи диски бўлган личинкалар. Бундай личинкалар *Oligonchoinea* кенжа синфи вакилларида учрайди.

Личинка доимо ҳаракатда бўлади. Кейинчалик личинка бирор жисмга урилиб, уни сенсиллалари билан текширади. Шу вақтда личинкада баъзи морфологик ўзгаришлар ҳам содир бўлади. Личинка тўғри ҳаракатланиши даврида инвазион эмас. Чунки бу даврда илмоқлар яхши ривожланмаган бўлади. Шунинг учун хўжайинга тушса ҳам унга ёпиша олмайди, айланасимон ҳаракатланиши даврида илмоқлари ривожланиб, инвазион босқичга ўтади. Личинканинг эркин яшаш муддати чегараланган. Бу муддат трематодларнинг мирацидий личинкаси каби захира озик модда-гликоген миқдорига боглиқ бўлади.

**Моногениялар личинкасининг метаморфози.** Ихтисослашган хўжайин организмига тушган личинка метаморфозга учрайди. Дастлаб киприкли гавда қопламини ташлаб юборади. Шу вақтда ёпишувчи диски кучли ривожланади. Бундай турларда илмоқлар йўқолади ёки яхши ривожланмайди. Унинг ўрнида сўргичлар ёки клапанлар ривожланади. Морфогенетик жараёнлар ички органларга ҳам таъсир этади, яъни ичаклар тез ривожланади, жинсий органлар шаклланади.

Метаморфоз муддати ва вояга етган чувалчангга айланиши ҳар хил турларида турлича бўлади. Кўплаб чучук сув балиқларида паразитлик қиладиган турлари бир неча кунда ривожланади. *Dactylogyrus* авлоди вакиллари 7-9 кундан кейин тухум қўяди. Аммо чувалчангларнинг етилиши баъзан узок давом этади. Бақа кўп сўргичлиси (*Polystoma integerrimum*)да бу муддат 2 йил давом этади.

Ёш, тўлиқ етилмаган чувалчанг мураккаб миграция қилади. Чунки вояга етган паразит билан личинканинг хўжайин организмида паразитлик қилиш жойи бир-бирига мос келмайди. Жумладан, балиқлар жабрасида паразитлик қиладиганлари личинкалик даврида балиқ танасига ташки томондан ёпишиб паразитлик қилади, кейин жабрага ўтади. Эндопаразит моногениялар янада мураккаб миграция қилади. Кўпчилик моногениялар балиқларда, асосан, балиқларнинг жабрасида паразитлик қилади. Аммо уларнинг бошқа органларида паразитлик қиладиганлари ҳам бор. Осетрсимон балиқ паразити *Nitzschia sturionis* хўжайин лаби ва огиз

бўшлигида паразитлик қилади, Gyrodactylidae оиласи вакиллари, одатда балиқларнинг сузгич қанотларида паразитлик қилади.

Моногенияларнинг эндопаразитлик қилиши кам учрайдиган ходисадир. Acolpenteron, Enterogyrus ва бошқа авлод вакиллари ички органларда (ичакда, сийдик халтасида), Amphibdeilla torpedinis жабрада, баъзан скатлар қон оқимида паразитлик қилади. Амфибиялар паразити Polystomatidae оиласи вакиллари хўжайин гавдаси устида, огиз бўшлигида, сийдик халтасида паразитлик қилади. Тошбақа паразити Polystomoides авлоди вакиллари ҳам эндопаразитликка мослашган. Улар огизда, кизилўнгачда, сийдик халтасида паразитлик қилади.

Шундай қилиб, моногениялар ҳақиқий эктопаразит ҳисобланади. Эндопазитизм буларда кам учрайди. Ҳақиқий бўлган хўжайинларида (амфибиялар ва рептелияларда) эндопаразитикка уриниш бўлган, яъни қаттиқ гавда қоплами, жабранинг йўқлиги эндопазитизмга ўтиш учун уринишга олиб келган.

**Моногенияларнинг ривожланиш цикли.** Моногениялар асосан, хўжайин алмаштирмасдан, битта хўжайин организмида ривожланади. Моногенетик сўргичлилар сўзи ҳам битта хўжайин организмида ривожланади (моно – бир, генетик – ривожланиш), деган маънони билдиради. Уларнинг ривожланиш цикли эволюция жараёнида хўжайин ривожланиш цикли билан уйғунлашиб кетган (104-расм).

Кўпайишига кўра моногениялар 2 та гуруҳга бўлинади:

1. Тирик тугувчилар (Gyrodactylidae). Улар хўжайиннинг вояга етган босқичида зарарлайди.

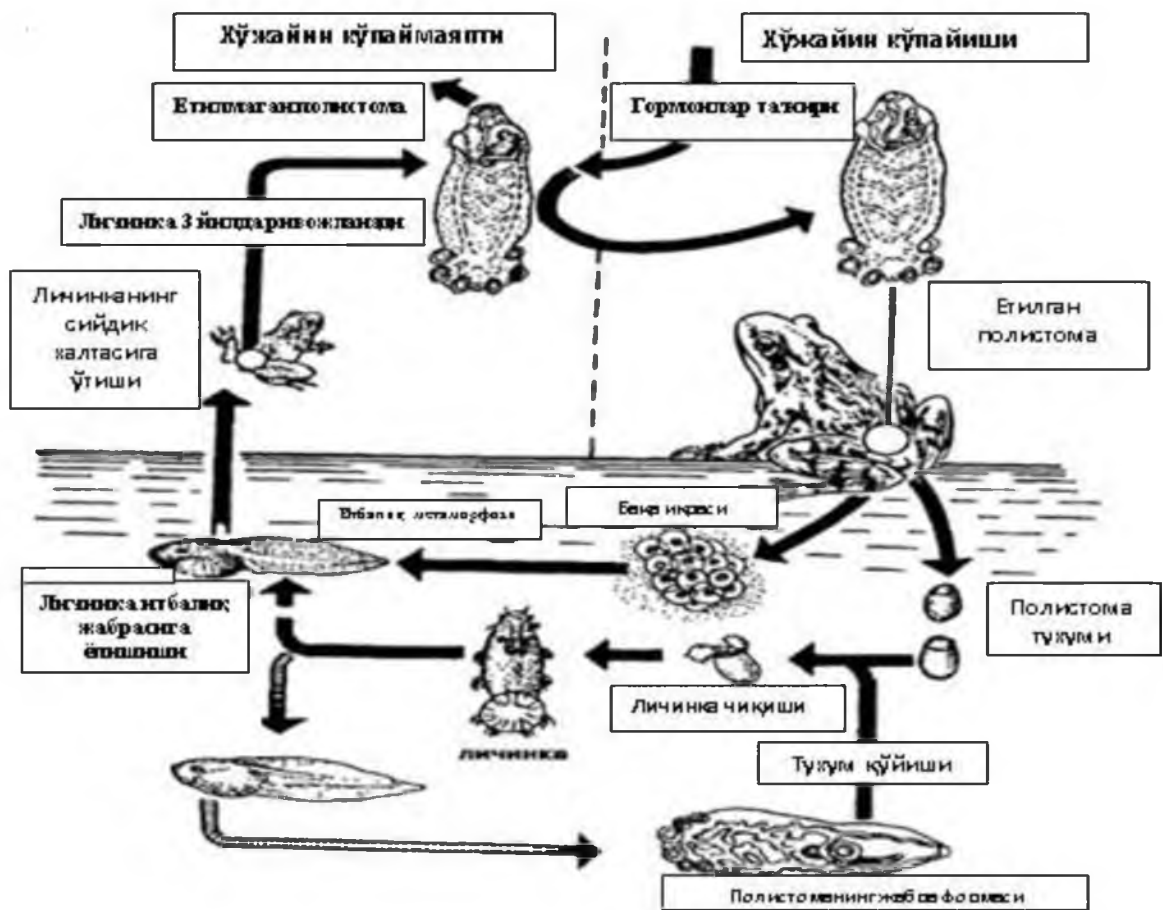
2. Тухум кўйиш йўли билан кўпаювчилар. Улар хўжайинни эркин сузиб юрувчи личинкалари ва вояга етган босқичини зарарлайди.

Энг содда ривожланиш цикл тухум кўйувчи моногенияларда учрайди. Улар хўжайинни ҳамма босқичи орқали зарарлаши мумкин (Б.Е.Биховский, 1957).

Биховский, Нагибина (1967) фикрича, пелагик балиқларда паразитлик қиладиган моногениялар ривожланиш циклида “оралиқ” хўжайин иштирок этади. Бу фикр баъзи Gotocotyle, Pritsea авлоди вакилларининг личинкаси плагик балиқлар жабрасида яшашига асосланади. Улар асосан, тез сузадиган йиртқич балиқларда паразитлик қилади. Чунки тухумдан чиққан эркин сузиб юрадиган личинка пелагик балиқ жабрасига тушиб қолади ва шу ерда сақланади ҳамда шу ердан турли йўллар билан “доимий” хўжайин организмига тушади.

**Dactylogyrus vastator**нинг ривожланиш цикли. Бу тур вакиллари карп ва сазан балиқларининг жабрасида паразитлик қилади. Бу паразитнинг ривожланиш цикли бир неча босқичдан иборат бўлиб, у хўжайин биологиясига ва гидрорежимга боғлиқ. Паразитнинг кўпайиши эрта баҳордан кузгача давом этади. Айниқса, паразит баҳорда сон жихатдан кўпаяди. Паразит тухуми ёш карп балиги яшайдиган жойда ривожланади. Кузда паразитнинг кўпайиши секинлашади. Қишда паразитнинг кўпи ўлади, жуда кам қисми сақланиб қолади. Қишдан сақланиб қолганлари баҳорда кўпаяди. Балиқларнинг зарарланиши қишда сақланиб қолган тухумдан чиққан личинка орқали бўлади.

**Dactylogyrus iwanovi** угор балигида паразитлик қилади. Балиқ дарёда юрган пайтда бу паразит билан зарарланади. Бу паразит бир йилдан ортиқ яшайди ва жинсий вояга етиши дарёда юрган пайтда содир бўлади. Келгуси йили хўжайин дарёга юрганда кўплаб тухум қўяди.



104-рasm. Моногенияларнинг ривожланиш цикли  
(Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

*Dactylogyrus* авлоди вакиллари гарбий Европа мамлакатларида кўплаб учрайди ва ёш балиқларнинг жабрасида паразитлик қилиб, жабра эпителий

хужайраларининг емирилишига олиб келади. Натижада балиқ нафас олмасдан, семиришдан ва ўсишдан орқада қолади, кучли шамоллайди ва ёппасига қирилиб кетади, бу касаллик дактилогироз деб аталади.

**Туркум: Gyrodactylidea, оила: Gyrodactylidae.** Булар денгиз ва чучук сувларда яшайдиган суякли балиқлар ва моллюскалар гавдасининг ташқарисида ва жабрасида паразитлик қилади. Булар ривожланиш циклининг характерли томони шундаки, янги хўжайинни паразит билан зарарланиши вояга етган паразит орқали содир бўлади. Хўжайинни зарарлайдиган махсус личинкалик босқичи бўлмайди.

**Балиқ гиродактиллари – Gyrodactylus elegans.** Буларнинг катталиги 0,6-0,8 мм бўлиб, танасининг олдинги учиди 2 та ўсимтаси ва орқа учиди ёпишувчи диски бўлади. Ҳазм органлари огиз, томоқ, 2 та кўр ўсимтали ичакдан иборат. Булар гермафродит бўлиб, баҳорда кўпаяди.

Қиз индивид тўлиқ етилган ҳолда тугилади. Баъзан қиз индивид тугилганидан кейин она индивид ўлади, баъзан эса маълум вақтдан кейин она индивид бачадонида янги тухум тушиб, майдаланади ва 4-5 суткадан кейин тугилишга тайёр эмбрион шаклланади. Қиз индивиднинг ҳаёти она индивид ҳаётидан фарқ қилади. Битта тухумдан тўрттагача индивид ҳосил бўлади. Тугилган қиз индивиднинг бачадонида яхши ривожланган эмбрион бўлиб, у бир суткалардан кейин тугилади. Бу тугилган янги индивид бачадонида ҳам эмбрион бўлади, у ҳам маълум вақтдан кейин тугилади. Жумладан, биринчи тугилган қиз индивид бачадонида 3 та, иккинчиси тугилганда 2 та, учинчиси тугилганда 1 та эмбрион бўлади, тўртинчиси тугилганда эмбрион бўлмайди. Тўртинчи тугилган индивид шу билан фарқ қиладики, у ўз тухумидан янги бола тугади. Олдинги учтаси эса онадан олган эмбрионни тугади. Шундан кейин эса тўртала индивид ҳам жинсий кўпаяди. Гиродактиллар карп, сазан, карас балиқлари териси, жабраси ва сузгич канотларида ёпишиб паразитлик қилади. Улар Украина, Беларуссия, Россия (Краснодар), Ўзбекистон ва бошқа жойлардаги балиқлар организмда кенг тарқалган. Бу касаллик гиродактилёз деб аталади. Касалланган балиқнинг териси рангсизланиб, шилимшиқ парда билан қопланади, нафас олиши кийинлашади.

Даволаш учун балиқлар 5% ли ош тузи эритмасидан ўтказилади. Ҳавзадаги сув ҳар 14 кунда алмаштирилиб турилиши керак.

**Бақа кўпсўрғичлиси-Polystoma integerrimum.** Булар яшил бақада (*Rana temporaria*) паразитлик қилади. Уларнинг ривожланиш цикли анча мураккаблашган. Қишда вояга етган полистома баканинг сийдик халтасида яшайди. Эрта баҳорда у кўплаб тухум ҳосил қилади. Шу вақтда бақа ҳам

икра қўяди. Полистома тухуми 20-50 кунда ривожланиб, ундан эркин сузиб юрувчи личинка чиқади. Шу пайтда бақанинг икрасидан итбалиқ чиқади. Паразит личинкаси итбалиқни ахтариб топиб унинг жабрасига кириб олади. Агар личинка жабрага ёпишган бўлса, тез ўсиб, “жабра формага” айланади. Жабра фармаси 20-25 кунда жинсий вояга етади.

Француз олими К. Комбес кузатувиға кўра, хўжайин клоакасига паразит ичак орқали эмас, балки елка орқали миграция қилиб, клоака тешиги орқали сийдик халтасига кириб олар экан. Агар паразит хўжайин ичагига кириб қолган бўлса, у тезда ўлади ва хазм бўлиб кетади. Хўжайин сийдик халтасида паразит тезда жинсий вояга етади. Хақиқий ёпишувчи диски шаклланади. Тўлиқ жинсий вояга етиши эса 2 йилдан кейин, яъни хўжайин билан бир вақтда жинсий вояга етади. Паразитнинг тухум қўйиши хўжайин икра қўйиши билан мос келади. Бақа сувда икра қўйиб, сувдан чиқиб кетади, шу пайтда паразитнинг жинсий фаоллиги пасаяди ва тухумини ташлайди.

Ҳар йили шу ҳолат такрорланади. Паразит хўжайинни бутун ҳаёти давомида фақат бир марта – итбалиқлик даврида зарарлайди. Паразит эса 5-6 ёшли бақада ҳам топилган. Демак, паразит шунча йил яшаши мумкин экан. Бақа фақат икра қўйиши даврида сувда яшайди. Паразит тухуми ана шу икрадан чиққан итбалиқда тараккий этади.

Паразит билан хўжайин биологиясининг бир-бирига мос келиши ҳам қизиқарлидир. Бақа жинсий фаоллиги улар қонига тушаётган гормонга боглиқ. Полистома эса облигат қон ёки гормон билан озикланувчи хайвондир. Ана шу омиллар паразитнинг жинсий фаоллигини оширса керак. Демак, паразит ва хўжайин биологияси эволюция жараёнида бир-бирига параллел равишда мослашган.

**Кўшалок моногения-Diplozoon paradoxum.** Булар лех ва карп балиқлари жабрасида паразитлик қилади. Ривожланиш цикли нисбатан мураккаб бўлиб, қишда ривожланган жинсий системаси бўлади, аммо пассив бўлади. Баҳор келиб иссиқ бўлиши билан кўпайишга киришади ва бутун баҳор давомида, айниқса май-июнь ойларида жинсий фаоллиги юқори бўлади. Жабрага қўйилган тухумдан 9-10 кунда личинка чиқади. Личинкалар олдин якка-якка юради, кейин иккитаси бирлашиб ривожланади. Ўзига жуфтлик топа олмаган паразит личинкаси қишда ўлиб кетади. Жуфтлашганлари эса келгуси баҳорда жинсий вояга етади.

Бу паразит асосан катта ёшдаги балиқларни зарарлайди, ёш балиқлар кам зарарланади. Агар ёш балиқлар ажратиб қўйилса, уларнинг зарарланиши кескин камаяди.

**Nitzschia sturionis** ривожланиш цикли. Ёпишувчи дискининг ўртасида 3 жуфт илмоқлари бор, 2та безли бош органи, кўплаб уругдони бўлиб, жинсий тешиги ён томондан ташқарига очилади.

Осетрсимон балиқларда паразитлик қилади. Волга дарёсидан Севрюга балиги Орол денгизига ўтказилган эди. Бу балиқ билан бирга *Nitzschia sturionis* ҳам Орол денгизига келиб қолган. Маълум вақтдан кейин Орол денгизида доимий яшайдиган осётр балигида ҳам паразитлик қилишга мослашди. Демак, табиий шароитдаги балиқлар миграцияси ёки иқлимлаштириш учун улар кўчириш моногенияларнинг ареалини кенгайтиришга олиб келар экан.

Моногениялар ривожланиш циклини умумлаштириб куйидаги хулосаларга келиш мумкин:

1 Кўплаб тадқиқотчилар фикрича, моногенияларда полиэмбриония ходисаси бир-бирининг ичида жойлашган 4 та эмбриондан иборат. Аммо баъзи адабиётларда бу ходиса гетерогония деб аталмоқда. Бундай кўпайиш, асосан, партеногенетик йўл билан боради. Гетерогония кўплаб паразит ҳайвонларда учрайдиган ходиса бўлиб, кўпайишнинг интенсивлашувига қаратилган ходиса ҳисобланади. Тирик тугишга ўтиш ва эркин личинка ҳосил бўлишининг йўқолиши паразитнинг тарқалишини кийинлаштиради. Бу юкори махсулдор-лик, яъни кўпроқ тухум кўйиш йўли билан копланиши мумкин.

2. Биховский, Нагибина фикрича, йиртқич балиқларда паразитлик қиладиган моногениялар ривожланиш циклида “оралиқ хўжайин” иштирок этади. Тухумдан чиққан личинка майда балиқлар жабрасига кириб яшаши мумкин. Бу оралиқ хўжайинда паразитнинг метаморфозининг дастлабки босқичлари ўтиши мумкин. Паразитнинг жинсий вояга етиши махсус хўжайин организмида ўтади. Махсус ёки охириги хўжайин оралиқ хўжайинни еб ўзига паразитни юктиради.

3. Моногениялар биологияси хўжайин биологиясига уйғунлашиб кетган. Чунки моногениялар паразитологик нуқтаи назардан нисбатан кам махсулдорликка эга, яъни улар кам тухум қўяди. Масалан, *P.integerrimum* 2000-2500 та, *Dactylogyrus vastator* 25-30 кун яшайди ва бир кеча-кундузда 10 та тухум қўяди. Бундай ҳамма паразитлар учун умумий бўлган “кўп сонли тухум” қоидасини моногенияларда бузилишининг сабаби уларнинг эволюцияси жинсий махсулдорлик ортиши томонга эмас, балки хўжайиннинг топишга, зарарлашга ва унинг организмига кириб олишга қаратилган.

4. Моногениялар, асосан, балиқларда паразитлик қилишга мослашган. Бошқа хўжайинлари ниҳоятда кам ва уларга кам зарар етказди.

### **Назорат саволлари**

1. Умурткасизлар зоологияси фанидан олган билимларингизга асосланиб моногениялар синфининг характерли хусусиятларини айтиб беринг.

2. Моногениялар ургочилик жинсий органларининг тузилишини айтиб беринг.

3. Моногенияларнинг эркаклик жинсий органларининг тузилишини айтиб беринг.

4. Моногенияларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.

5. Моногениялар личинкасининг тузилиши ва биологиясини айтиб беринг.

6. Моногениялар ривожланиш циклини тушунтиринг

#### **7.4. Цестодаларнинг (Cestoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

Цестодалар ёки лентасимон чувалчангларнинг 3500 дан ортиқ тури бўлиб, уларнинг ҳаммаси эндопаразитлик билан ҳаёт кечиради. Цестодаларнинг жинсий органлар системаси морфологик тузилишига кўра трематодларнинг жинсий органларига ўхшайди. Лекин цестодалар жинсий органлари тузилишининг характерли хусусияти шундаки, буларда жинсий органлар системаси ҳар бир пролотидда такрорланади, яъни гавдасида 1000 та пролотид бўлса, шунча сонда эркаклик ва ургочилик жинсий органлар системаси бўлади. Цестодаларнинг айрим турларида (монезия, диплидиум ва бошқаларда) ҳар бир пролотидда иккитадан эркаклик ва ургочилик жинсий органлари бўлади. Цестодалар (оцелятлар кенжа туркуми вакилларидан ташқари) барчаси гермафродитдир. Жинсий органлар системасининг ривожланганлиги пролотидларни стробиланинг қаерида жойлашганлигига боғлиқ. Бўйин қисмига яқин жойлашган пролотидларда жинсий органлар ҳали шаклланмаган, гавдасининг ўрта қисмида жойлашганларида тўлиқ ривожланган, гавданинг охириги қисмидаги пролотидларда жинсий органлари етилган (уруланган тухум билан тўлган) бўлади. Эркаклик ва ургочилик жинсий тешиклари битта умумий клоака орқали пролотидларнинг ён томонидан ташқарига очилади.

**Эркаклик жинсий органларига** уругдон, уруг йўллари, жинсий кўшилиш органлари киради. Уругдонлар сони 1 тадан 100 тагача бўлиши мумкин (105-расм). Уругдондан ингичка уруг олиб чиқувчи канал

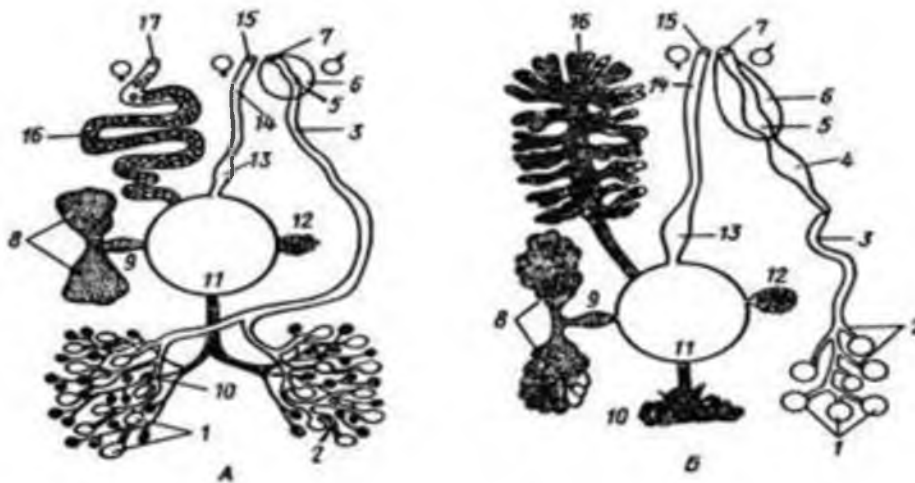


бошланади. Улар бирикиб копулятив органга борадиган йирик уруг каналани ҳосил қилади. Бу канал циррусга етгунча ва циррус ичида кенгайиб иккита уруг халтасини ҳосил қилади. Цирруснинг устки қисми силлиқ ёки кутикуляр ўсимталар билан қопланган. Айрим турларида циррус илмоқлар, ўсимталар билан қуролланган, бошқаларида эса стилетлари бўлиб, қинга киришига ёрдам беради. Айниқса, **Acoelata кенжа туркуми вакилларида қин тешиги йўклиги туфайли циррус** паренхимага етиб бориши лозим. Бурса турли-туман бўлиб, толали ва айлана мускулдан тузилган. Умуман, бурса жинсий қўшилиш вақтида ургочи индивидни ушлаб туриш вазифасини бажаради.

**Ургочилик жинсий органлари** тухумдонлар, сариқлик беzi, тухумни саклаш ва ташкарига чиқаришга ёрдам берадиган қўшимча безлар, каналлар ва резервуарлардан иборат. Ҳар бир проглотидда битта иккига ажралган тухумдон бўлади. Цестодаларнинг барча турларида тухум хужайралар тухумдоннинг периферик ва марказий қисмларида ҳар хил ривожланиш босқичларида бўлади.

Тухумдон проглотиднинг ўртасида, медуляр паренхимасида, яъни жинсий тешикнинг қарама-қарши томонида жойлашган. Бир проглотидда иккитадан жинсий орган бўлса, тухумдон проглотиднинг четларида жойлашади. Тухумдондан тухум йўли бошланади. Тухум йўли тухум хужайрани оотипга ўтказди. Тухум йўлига уруг қабул қилувчи халта ҳам очилади ва умумий канал бўлиб оотипга боради. Шунингдек, оотипга Мелис беzi ва сариқлик безининг канали ҳам очилади. Тухум оотипда тулик шаклланади.

Сариқлик беzi ҳар хил тузилган бўлиб, сариқлик фолликулаларида сариқлик хужайралари тўпланган бўлади ва цитоплазмасида сариқ рангли шарчалар бўлади. Сариқ шарчалар протеиндан иборат бўлиб, тухум пўчогининг ҳосил бўлишида қатнашади. Сариқлик каналлари битта йирик канал ҳосил қилиб, у ҳам оотипга очилади. Мелис беzi оотип чегарасидан бачадонга ўтади. Мелис беzi икки хил: узун ва йирик глобуляр хужайралардан иборат. Узун хужайралар бу секретнинг резервуарлари ҳисобланади. Мелис безининг вазифаси тулик аниқланмаган. Ҳозирча бу безнинг секретни тухумнинг пўчоқ қаватининг ҳосил бўлишида қатнашади, деган мулоҳазалар бор.



105-расм. Цестодалар жинсий органларининг тузилиши. 1 – уруғдон; 2 – уруғ чиқарувчи канал; 3, 4 – уруғ йўли, 5 – қўшилиш органи, 6 – унинг халтаси; 7 – эркаклик жинсий тешиги; 8 – тухумдон; 9 – тухум йўли, 10 – сариклик; 11 – оотип; 12 – Мелис беши; 13 – уруғ қабул қилувчи харта; 14 – кин; 15 – урғочилик жинсий тешиги; 16 – бачадон; 17 – бачадон тешиги (В.А.Догель, 1981)

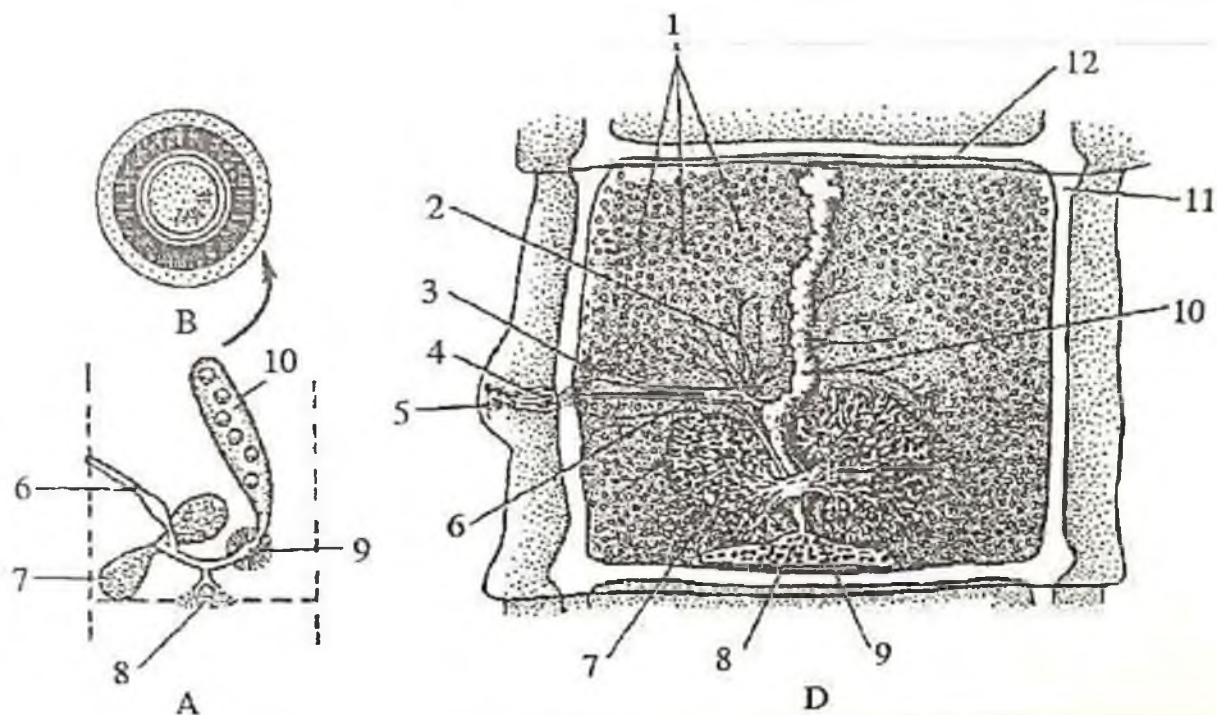
Қин ташқи жинсий орган билан уруғ қабул қилувчи халтани бирлаштиради ва ташқаридан ичкарига караб кутикулани, эпителийли каватлардан тузилган. Цестодаларнинг айрим турларида сперматозоид қабул қилгандан кейин қин атрофияга учрайди, *Ascoelata* вакилларида эса қин умуман бўлмайди. *Amabiliidae* вакилларида экскретор канал айирув ва қин вазибаларини бажаради. Айрим турларида битта проглоттид орқали қабул қилинган сперматозоид улар ўртасидаги ингичка каналча орқали бутун стробилага тарқалади. Бачадон оотипдан бошланиб, мустақил равишда ташқи муҳитга очилади. Бачадон гистологик жиҳатдан тухум йўлига ўхшайди. Цестодаларнинг бачадони тўғри канал, халтасимон, бужмайган халтасимон шаклларда бўлади. Бачадонга уругланган тухум келиши билан унинг девори кўплаб бирламчи ва иккиламчи кўр ўсимталар (дивертикулумлар) ҳосил қилади. Бачадоннинг шакли доимо ўзгариб туради, аммо онтогенезнинг маълум босқичида унинг шакли ва тузилиши доимий бўлади.

Етилган проглоттидлардаги бачадон уругланган тухум билан тўла бўлади (106-расм). Бу тухумлар қуйидаги йўллار билан ташқарига чиқади: 1) проглоттид узилгандан кейин бачадоннинг бузилиши (таграфилидлар); 2) бачадон қатланиши туфайли псевдоутерин тешиклар ҳосил бўлиши (трипаноринхларнинг бир қисми); 3) тухумнинг бачадон тешиги орқали ташқарига чиқиши (кенг лентец); 4) узилган проглоттидлар орқали (*Cyclophyllidae*).

Цестодаларнинг жинсий кўшилиши турлича бўлади. Баъзан циррус халтадан чиқиб ёнидаги қинга киради, яъни бир проглоттид ўз-ўзини уруглантиради. Айрим ҳолларда иккита индивиддаги проглоттидлар бири-бирини уруглантиради.

**Цестодалар тухумининг шаклланиши ва тузилиши.** Цестодалар тухумининг шаклланиши трематодларникига ўхшайди. Етилган тухум тухумдондан овикапт (тухум йўлининг тухумдон томонидаги кенг жойи) орқали тухум йўлига ўтади ва уруг халтасидан келаётган сперматозоидга дуч келади. Натижада уругланиш содир бўлиб, уругланган тухум оотипга келади. Шу вақтда сариклик резервуаридан сариклик хужайралари ҳам оотипга тушади ва тухум хужайрани ўраб олиб, ўзидан тухум пўчоғини ҳосил қиладиган “протеин” шарларини ажратади.

Оотипга тушган сариқ хужайра пўчоқ (сариклик) шарларидан озод бўлади. Ундаги протеин уругланган тухум хужайра пўстининг ҳосил бўлишида катнашади. Бачадондан ўтиши даврида тухум қобиғи кимёвий ўзгаришлар туфайли нотекис ва қорамтир бўлиб қолади. Ж.Смит (1956) фикрича, мелис бези секретини тухум қобиғи таркибига бевосита кирмайди, балки тухум қобиғи ҳосил бўлишининг қандайдир босқичини тезлаштиради.



106-расм. Цестодалар проглоттидларининг тузилиши.

А – гермафродит бўғим; Б – урғочилик жинсий органлари; В – тухум;  
 1 – уруғдон; 2 – циррус халтаси; 3 – уруғ йўли; 4 – бачадон; 5 – сариклик; 6 – сариклик канали; 7 – Мелис таначаси; 8 – тухум йўли; 9 – уруғ қабул қилувчи халта; 10 – қин; 11 – тухумдон; 12 – бачадоннинг ташқи йўли (В.Ф.Натали, 1975)

Цестодалар тухуми тузилишига кўра турли-туман бўлади. Тубан цестодалар бачадонида ташқи тешик бўлиб, тухум овал шаклда, калин кобикли, бир кутбида қопқоғи бор, унинг қарама-қарши кутбида моногениялар тухумининг оёғига гомолог бўлган ўсимтаси бор. Тухумнинг ичида тухум хужайра ва унинг атрофида сарик хужайралар бўлади. Тухумнинг ташқи қобиги жуда юмшоқ, филаментли бўлади. Тухум пўстининг ичида улар бачадондалигидаёқ эмбрион бўлади. Бу эмбрион онкосфера деб аталади. Бунинг ташқи томонини кобик, яъни эмбриофора ўраб туради. Эмбриофорани махсус эмбрион беши ишлаб чиқаради.

**Эмбрионал ривожланиши.** Мотомура (1929) ва Жонс (1945, 1951) тадқиқотлари туфайли цестодаларда хромосомалар сони аниқланди. Жумладан, *Archigetes siyeboldi* 2n 18 хромосома, *Davainea proglottina* 2n 18, *Taenia pisiformis* 2n 20 хромосомаси борлиги аниқланди.

Цестодаларнинг тухуми тўла ва нотекис майдаланади. Урунган тухумнинг митоз бўлиниши натижасида бир нечта макромер ва кўплаб микромерлар ҳосил бўлади. Макромерлар бластодерманинг хужайра қобигини, яъни эмбрионнинг устки қисмини қоплаб турувчи қаватни ҳосил қилади. Микромерлардан гастрұла ҳосил бўлади. Гастрұла хужайраларнинг бўлиниши туфайли эмбрион қобигини, яъни эмбриофорани ҳосил қиладиган иккинчи хужайралар қавати пайдо бўлади. Гастрұла хужайраларидан эмбрион, яъни онкосфера ҳосил бўлади.

Айрим цестодаларнинг тухуми сариклик моддасига бой бўлиб, уларда майдаланишнинг дастлабки босқичларини кузатиб бўлмайди. Шунинг учун уларда майдаланиш бошланиши ва эмбрион ҳосил бўлишини кузатиш мумкин, ҳолос.

Дубинин (1966) цестодаларнинг беш турида тухумнинг майдаланиш жараёнидан кароцидий личинкаси чиқишигача бўлган жараёнларни кузатди. Унинг кузатишича, дастлабки икки-уч кунда сувда сариклик хужайралари бўлиниб, сариклик қатламини ҳосил қилади. Учинчи-бешинчи кунларда сариклик хужайраларининг ҳажми камаяди, сариклик гранулалари тўлиқ сарфланади ва сариклик қатламидан эмбрионни ҳосил қиладиган макромерлар кўриниб қолади. Бу макромерлар кейинчалик синцитий ҳосил қилиб, кароцидийнинг ташқи ҳимоя қобигини ҳосил қилади. Бешинчи-еттинчи кунларда сариклик қатламидан эмбрион кўриниб қолади. Шу вақтдан бошлаб кароцидийнинг қобиги ва илмоқлари шакллана бошлайди. Илмоқлар ҳосил бўлгандан кейин бирламчи қобик остида кароцидийнинг иккиламчи киприкли эмбрионал қавати ҳосил бўлади. Бу қават

эмбриофорага тўғри келади. Шундан кейин кароцидийнинг учламчи қобиги ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, эмбрион ривожланишининг охири даврида бир неча қобигли эмбрион ҳосил бўлади. Устки қобикни айрим олимлар пўчоқ ёки харион деб атайдилар.

**Постэмбрионал ривожланиши.** Тухумдан онкосфера личинкаси чиқади, ундан марит ҳосил бўлади. Цестодалар ривожланиш циклининг муҳим хусусияти бир ёки икки оралик хўжайин алмаштириши билан ўтади. Оралик хўжайин организмида личинка баъзан жинссиз кўпайиши туфайли онкосфера пуфагининг ичида янги пуфаклар ҳосил қилади. Онкосфера тухум қобиги ичида ривожланади ва қобикдан оралик хўжайин организмга ёки сувга чиқади. Ичида онкосфера личинкаси бўлган ва маълум вақт сувда эркин сузиб юрадиган кароцидий ташқи ва ички қобиги, киприклар сони ва жойлашиши билан фарқ қилади. Онкосфера микроскопик эмбрион бўлиб, диаметри 10-20 мк, 3 жуфт эмбрионал илмоқлари бўлади. Онкосфера ички қисмида эпидермал без бўлиб, ундан герминатив хўжайралар ҳосил бўлади (107-расм).

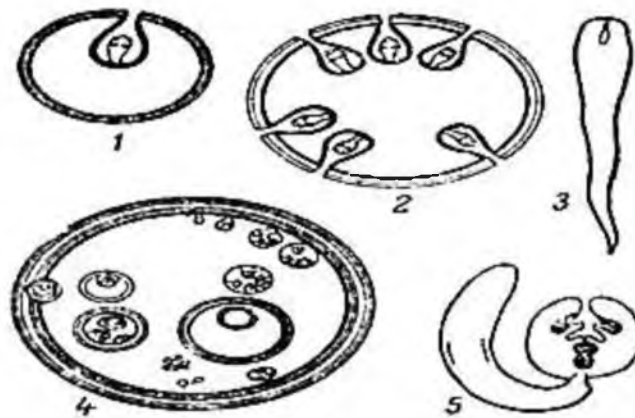
Қобикдан чиққан онкофсера фаол бўлади. Ҳаркатланувчи илмоқлари ёрдамида ичак деворига ёпишади ва 1-3 минутдан кейин қисқичбакасимонларнинг тана бўшлигига ўтади. Онкосфера личинкаси ўзгариб цистицеркоид (процеркоид, плероцеркоид, цистицерк) личинкасига айланади.

**Процеркоид.** Айрим цестодалар ривожланиш циклида тухумдан чиққан биринчи паразит личинка процеркоид деб аталади. Процеркоид асосан, қисқичбакасимонлар (Copepoda) организмида ривожланади. Циклоп ичагида кароцидийдан онкосфера ҳосил бўлиб, циклопнинг тана бўшлигига ўтади. Инвазион процеркоидда кўплаб морфологик ўзгаришлар содир бўлади. Жумладан, процеркоид ривожланиши жараёнида гавда ўлчами катталашади, мускул тўқимаси ва паренхима ривожланади, гавда қоплами ва айирув системаси такомиллашади. Шу даврда процеркоиднинг олдинги қисмида бирламчи ботрий ва личинканинг иккинчи оралик хўжайин тана бўшлигига киришига ёрдам берадиган вақтинчалик безлар ҳосил бўлади. Личинканинг охири қисмида церкомер ҳосил бўлади, унда ўз вазифасини бажармайдиган эмбрионал илмоқлар жойлашган бўлади.

Олимларнинг фикрича, процеркоиднинг инвазион личинкага айланиши ҳароратга, қисқичбакасимон организмидаги процеркоидлар сонига ва турнинг хусусиятларига боғлиқ. Масалан, *Diphyllobothrium latum*

процеркоиди 14-20<sup>0</sup>С да циклоп организмда 15-16 кунда инвазион босқичга айланади.

**Плероцеркоид.** Плероцеркоид псевдофиллидлар ва тетрафиллидларнинг иккинчи личинкалик босқичи бўлиб, уларнинг ривожланиши иккинчи оралик хўжайинлар (балиқлар, амфибиялар) тана бўшлигида давом этади. Процеркоид билан зарарланган циклопни истеъмол қилган балиқ тана бўшлиги, мускули, жигари ёки бошқа органларида процеркоид церкомерини йўкотади ва ҳажми катталаша бошлайди.



107-расм. Цестодалар личинкасининг тузилиши. 1 – цистицерк; 2 – ценур; 3 – плероцеркоид; 4 – эхинококк; 5 – цистицерк (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)

Ligulidae оиласи вакилларининг иккинчи оралик хўжайин организмда гавдасининг узунлигига ўсиши ва жинсий органлар системаси шаклланиши охирига етади, Schistocephalinae вакилларида гавдани проглотидларга бўлиниши бошланади.

Процеркоид ўсиши билан паренхиматоз мускуллар шаклланади, айирув органлари ўсади. Ёш плероцеркоид кутикуласида процеркоид илмоқлари сакланиб қолган бўлади, кейинчалик улар йўқолади ва уларнинг ўрнида ворсинкалар пайдо бўлади. Плероцеркоиднинг бундан кейинги ривожланиши даврида жинсий безлар ва уларнинг каналлари ҳамда ботрий ҳосил бўлади. Плероцеркоид 6-14 ойда инвазион босқичга ўтади.

**Цистицеркоид.** Айрим циклофиллид ва псевдофиллид личинкаси цистицеркоид деб аталади. Улар икки қаватли пуфакдан иборат бўлиб, ёпишув органи ва пуфаксимон дум (церкомер), уч жуфт эмбрионал илмоқлари бор.

Цистицеркоид онкосферанинг чўзилиши натижасида ҳосил бўлади. Охирги қисми яна чўзилади ва бўшлиқ ҳосил бўлиб пуфакка айланади. Хартумли ва сўргичли олдинги қисми пуфаксимон орқа қисмига сурилади ва

шундай қилиб икки қаватли пуфакни ҳосил қилади. Унинг ташқи қаватидан гавданинг орқа қисми, ички қаватидан олдинги қисми ҳосил бўлади. Бу икки қаватнинг ўртаси бирламчи локунни ҳосил қилади.

Сут эмизувчилар ва кушларнинг айрим гименолепидидларининг битта онкосферасидан церкомерининг ўсиши туфайли куртакланиб бир неча цистицеркоид ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар бири ажралиб алоҳида организмга айланиши ёки бир бири билан бирлашиб яшаши ҳам мумкин. К.И.Скрябин ва Е.М.Матевосян (1945) гименолепидидларнинг цистицеркоидини (лавроцист) стафилоциста, уроциста, церкоциста, рамицерк, моноцерк, диплоциста, стробилоцерк турларини фарқлайди.

Тениатлар личинкаси морфологик жиҳатдан ҳар хил бўлиб, оралик хўжайин организмда онкосфера пуфаксимон шаклга келиб, цистицеркнинг вариацияларидан (қуролланган ёки қуролланмаган цистицерк, стробилоцерк ценур, эхинококк) бирини ҳосил қилади.

**Цистицерк** ҳар хил катталиқдаги пуфаксимон шаклда бўлиб, пуфак ичида сўргичлар ва илмоқлар билан қуролланган сколекси бор. Пуфакдан сколекс чиққанда вояга етган лентасимон сколексига ўхшайди. Цистицеркнинг ташқи томонидан ўраб турган хўжайиннинг бириктирувчи тўқимасидан ҳосил бўлган капсула билан цистицерк кутикуласи ўртасида суюқлик бор.

**Ценур** суюқлик билан тўлган пуфак бўлиб, ичида кўплаб янги сколекс ҳосил қиладиган она сколекс (протосколекс) бўлади. Ҳар бир сколекс оралик хўжайин организмга тушса, жинсий вояга етган лентасимон чувалчангни ҳосил қилади.

**Стробилоцерк** яхши ривожланган сколекси бўлиб, ундан бошланган узун ёлгон бўғимли стробиласи кичик пуфак билан тугайди. Доимий хўжайин организмга тушиши билан пуфак ҳазм бўлиб кетади, олдинги қисми янги бўғимлар ҳосил қилади.

**Эхинококк** пуфаксимон шаклда бўлиб, унинг ички герминатив қобиги ўтказувчи капсула ва янги эмбрион протосколекси ҳамда иккиламчи (киз) пуфак ҳосил қилади.

**Альвеококк** жуда кўплаб майда, маълум шаклга эга бўлмаган, бир-бири билан бириккан, эмбрионал сколексли пуфакдан иборат.

**Кладотиридий** узунчоқ гавдали бўлиб, олдинги қисмида илмоқли сколекси бор. Оралик хўжайин (кемирувчилар) организмда личинка циста билан қопланади. Жинсий вояга етган цестода ҳосил бўлишида лавроцистанинг ҳамма босқичи қатнашади.

**Арматетратиридий** узунчоқ, қисман бўғимларга бўлинган гавдали, илмоқли, сўргичли сколекси бор. Гавданинг охири қисми айланасимон ўсимта билан тугайди. Личинка хўжайиннинг тана бўшлигида эркин юради. Личинканинг охири қисми жинсий вояга етган цестода ҳосил бўлишида катнашмайди.

**Цестодларнинг ривожланиш цикли. Қорамол солитёри (Taeniarhynchus saginatus).** Қорамол солитёри асосан, одамнинг ингичка ичагида паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Стробиласининг узунлиги 4-10 метр, эни эса 12-14 мм бўлиб, бош (сколекс), бўйин ва мингга яқин проглоттидлардан иборат. 1,5-2 мм катталиқдаги сколекси ноксимон кўринишда, унда ривожланган тўртта сўргичлари жойлашган. Сўргичлар ўртасида рудимент кўринишдаги хартум бўлиб, унда хитинли илмоқчалар бўлмайди. Шунинг учун ҳам уларни қуролланмаган лентасимон солитёр дейилади. Проглоттидлар паразитнинг бўйин қисмидан узоклашган сари йўгонлашиб боради. Жинсий органлари системаси тахминан 200-проглоттиддан бошлаб пайдо бўла бошлайди. Гермофродит проглоттидларда аввало эркаклик, сўнгра ургочилик жинсий аъзолари етилади. Уругдонлар сони ҳар бир проглоттидда 1000 га яқин, ҳар бир уругдондан ингичка уруг каналчаси бошланиб, охирида битта умумий уруг йўли орқали ташқарига очилади. Гавдасининг охирида жойлашган етук проглоттидларда бачадон шохланган, асосий бачадон ўқидан ён томонларига 18-35 та ўсимталар ўсиб чиқади. Бу ўсимталар ўз навбатида яна шохланиб, бутун проглоттид юзасини эгаллаб туради. Бачадон шохланиши турни аниқлашда асосий диагностик белги сифатида фойдаланилади. Масалан, чўчка солиётрида бачадон 7-10 та шохланган. Ана шу морфологик тузилишига кўра қорамол ва чўчка солиётрларини бир-биридан осон фарқлаш мумкин. Энг охири етилган проглоттиднинг узунлиги 16-20 мм, эни эса 4-7мм бўлиб, улар стробиладан якка-якка ажралиб, ўз ҳаракати ёки одам ичагининг қисқариши туфайли ташқи муҳитга чиқади. Қорамол солиётри ниҳоятда серпушт, битта проглоттидда 120000-175000 гача тухум бўлади. Тухумнинг шакли овалсимон, икки қаватли пўст билан ўралган, ранги саргиш-кўнғир тусда, ён томонларида ингичка ўсимталар (филамент) мавжуд.

Қорамол солитёрининг личинкалик босқичи ҳам паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Уни цистицерк (*Sycticercus bovis*) деб аталади. Цистоцеркнинг шакли овалсимон кўринишда, нўхат катталигича бўлиб, узунлиги 5-15 мм, эни эса 3-8 мм келади. Унинг ичида тўртта сўргичли сколекс жойлашган. Цистицерк ташқи томондан бириктирувчи тўқимадан

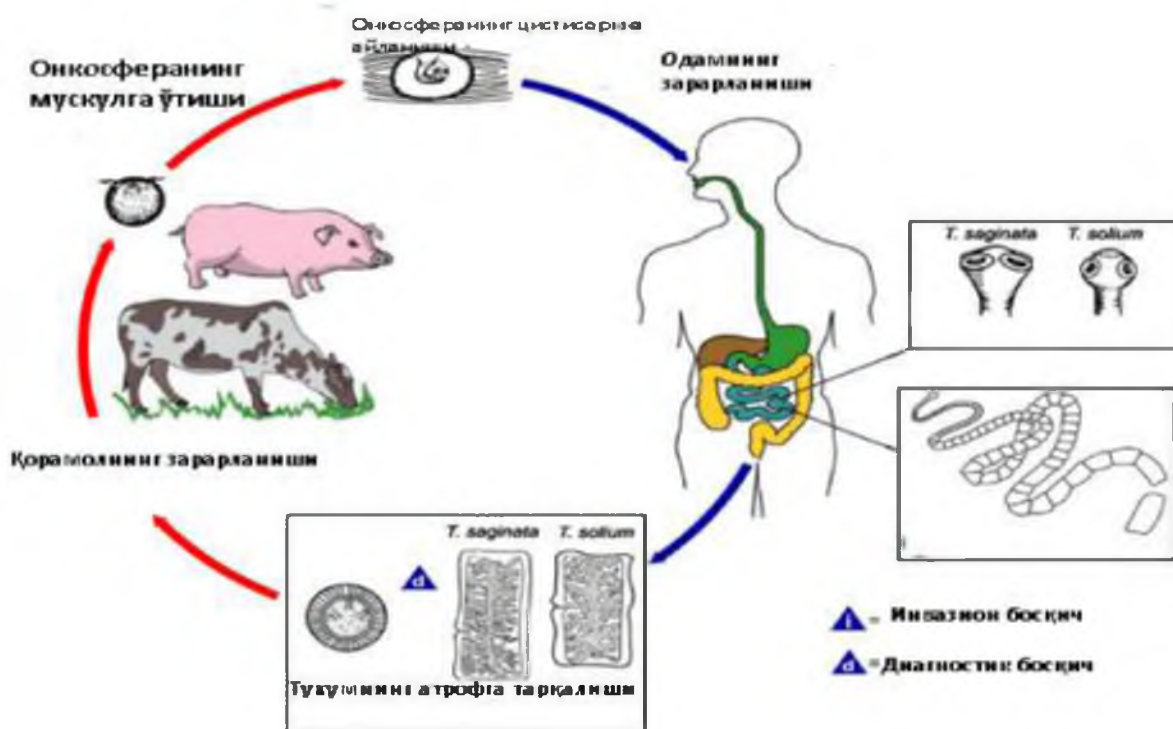


тузилган парда билан ўралган. Цистоцерк қорамоллар гўшти орасида яшайди ва финна дейилади (108-расм).

**Биологияси.** Қорамол солиётри биогельминт бўлиб, одам унинг ягона дефинитив хўжайини ҳисобланади. Қорамолдан ташқари буйвол, зебу ва кўтослар ҳам оралик хўжайинидир. Одам хом, чала пиширилган ёки чала ковурилган финна билан зарарланган қорамол гўштини истеъмол қилганида бу паразитни ўзига юктиради. Одам организмига тушган цистицеркнинг пўсти ошқозон шираси ҳамда ўт суюқлиги таъсирида эрийди ва ундан чиққан личинка сўргичлари ёрдамида ичак деворига мустаҳкам ёпишиб олиб, соат ва кун сайин ўсади ва ривожлана бошлайди. Бир суткада 7-8 см га ўсиб, бир ҳафтада унинг узунлиги ярим метрга етади. Икки-уч ойдан кейин эса жинсий вояга етган цестода (*Taeniarrhynchus saginatus*) ҳосил бўлади. У одам организмида 8-10 йилгача яшайди.

Паразитнинг етук проглоттидлари одам фекали орқали ташқи муҳитга чиқади ва турли механик ҳамда физик таъсирлар натижасида ёрилиб, ичида 6 та илмоқли личинкаси бўлган тухум атроф-муҳитга тарқалади. Қорамоллар ем-хашак, сув ва баъзан одам фекалини истеъмол қилиши орқали паразит тухумини ўзига юктиради. Қорамоллар ошқозонида, секретлар таъсирида, тухумнинг пўсти эриб кетади ва ундан чиққан личинка илмоқчалари ёрдамида меъда ёки ичак деворларини тешиб қон томирларига ўтади, қон билан организмга тарқалади ва скелет мускуллари, юрак, кўз, бош мия ва бошқа органларга ўрнашиб, ривожлана бошлайди. Маълум вақт (4,5-6 ой) дан кейин нўхат катталигича пуфаксимон формага айланади. Бу даврни финна, касалликни эса финноз дейилади. Паразит табиатда шу тариха айланади, яъни одамдан қорамолга ва аксинча қорамолдан одамга юқади.

Қорамол солитёрининг жинсий вояга етган формаси (*Taeniarrhynchus saginatus*) келтириб чиқарадиган касаллик тениаринхоз, личинкалик босқичи (*Suycercus bovis*) ҳосил қиладиган касаллик эса цистицеркоз деб аталади. Илгаридан маълумки, тениаринхоз билан асосан одам, цистицеркоз билан эса қорамол касалланади.



108-расм. Лентасимон чувалчангларнинг ривожланиш цикли

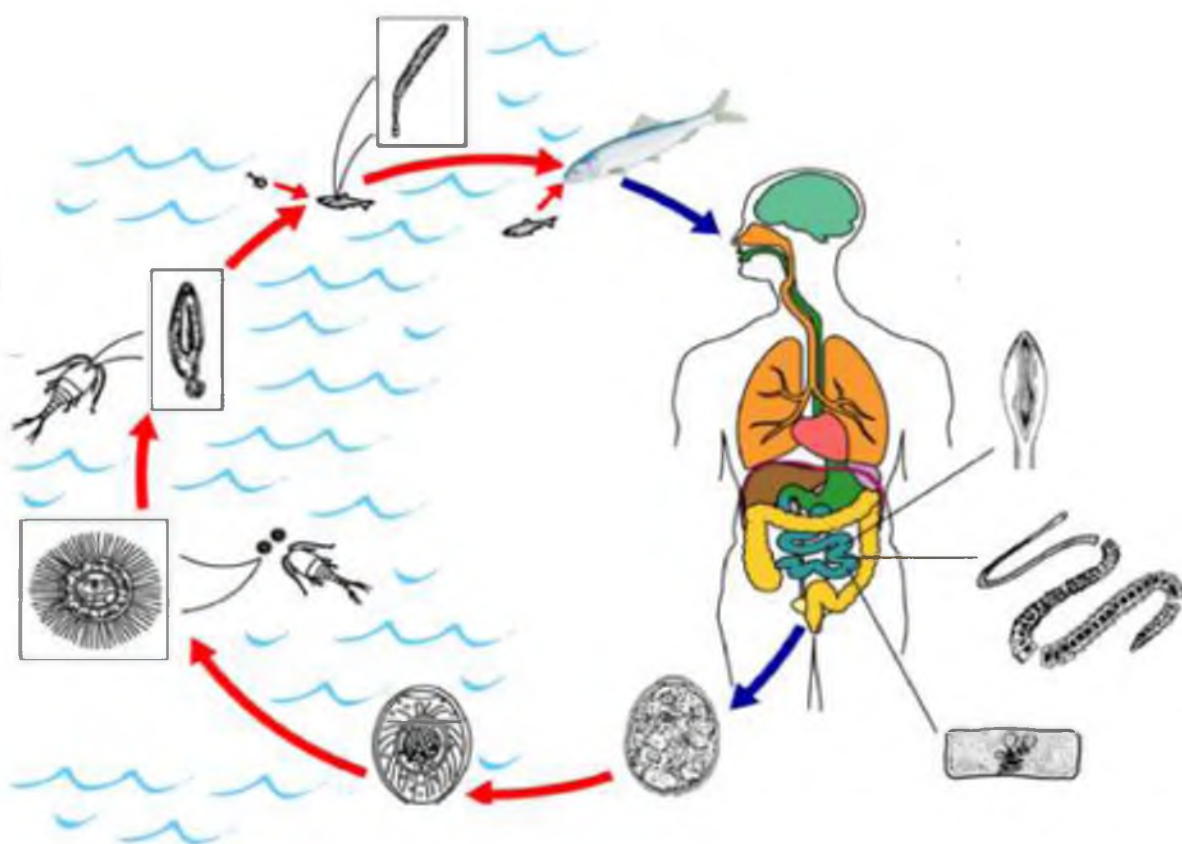
Ўзбекистон шароитида бу касаллик айниқса, Хоразм вилояти аҳолиси ўртасида кенг (13%) тарқалган. Бунга асосий сабаб, у ерда миллий таом қийма гўшти “ижжан”нинг (пиёз ва гармдори қўшилган хом қийма гўштини) истеъмол қилинишидир. Тениаринхоз, шунингдек Бухоро, Самарқанд вилоятлари ва Қорақалпоғистон Республикасида ҳам кенг тарқалган.

**Кенг лентец (*Diphyllobotrium latum*).** Кенг лентец лентасимон чувалчангларнинг энг узун ва йирик вакили бўлиб, одам ҳамда турли хил сут эмизувчи йиртқич ҳайвонлар (ит, мушук, тулки, айиқлар)нинг ичагида паразитлик қилади. Стробиласининг узунлиги 10-15 метр, эни эса 20-30 мм келади. Проглоттидлар сони ҳар бир индивидда 4000 тагача бўлиб, эни бўйига нисбатан узун бўлади. Сколекси, бошқа лентасимонлардан фарқ қилган ҳолда, алоҳида шакланмаган бўлиб, стробиланинг энсиз давоми кўринишидир. Сўргичлари иккита чуқур эгатчалар шаклидаги ботрийлардан иборат. Хитинли илмоқчалари бўлмайди (109-расм).

Гермафродит проглоттидлардаги жинсий органлар системаси қорамол солиётрининг жинсий органларига ўхшайди, лекин уларда учта тешик (бошқа солиётрларда иккита) ташқарига очилади, буларнинг бири бачадон тешиги, қолганлари эса қин ва уруг йўллари тешиги ҳисобланади. Мазкур тешиклар қорамол солиётридаги каби проглоттидларнинг ён томонларига очилмай, балки олдинги юзаси (вентрал) га очилади. Уругдонлар сони 700-800 тагача, тухумдони бир дона ва икки бўлакдан иборат. Етилган

бачадонлар ўзининг шохланиши билан бошқа лентасимон чувалчанглардан фарқ қилади. Бачадон шохлари узун, марказида розеткасимон шакл ҳосил қилади. Тухуми овалсимон кўринишда, кутбларидан бирида кичкина қопқоқчаси мавжуд, ранги сарғиш, узунлиги 0,068-0,071 мм, эни 0,045 мм гача бўлади.

**Биологияси.** Кенг лентецнинг ривожланиш циклида учта хўжайин иштирок этади. Доимий хўжайин-одам, мушук, ит, тулки, айиқ ва бошқалар, биринчи оралик хўжайини-сувда яшовчи майда қисқичбақасимонлар-циклоп ва диантомуслар (сув бургаси), иккинчи оралик хўжайини-балиқлар (олабуга, гулмоҳи ва бошқалар) ҳисобланади.



**109-расм. Цестодаларнинг ривожланиш цикли**

Доимий хўжайин организмдан ахлат билан ташқарига чиққан тухумлар фақат сувда ривожланади. Орадан 3-5 ҳафта ўтгач тухумдан усти киприкчалар билан қопланган, 6 та илмоқчали кароцидий личинкаси чиқади. Кароцидий сувда киприкчалари ёрдамида маълум вақт сузиб юриб, кенг лентецнинг табиатда тарқалишини таъминлайди. Кейинчалик кароцидийларни сувдаги қисқичбақасимонлардан циклоплар озиқ модда сифатида ютиб юборади. Циклоплар ичагида кароцидийлар устидаги киприкчаларни

ташлаб юборди ва тана бўшлигига ўтиб ривожланишини давом эттиради. 15-21 кундан кейин 0,5-0,6 мм узунликдаги иккинчи личинкалик босқичи, яъни процеркоидга айланади. Процеркоиднинг бош қисмида шарсимон ўсимта ва унинг ичида 6 дона илмоқчалари бўлади. Кейинчалик бу личинкалар билан зарарланган циклопларни балиқлар ютиб юборди. Балиқларнинг ошқозон-ичак системасида циклоплар хазм бўлиб, ундаги процеркоидлар овқат хазм қилиш органлари девори орқали ҳар хил органлар, кўпинча мускуллар орасига ўтиб олади ва у ерда ўз ривожланишини давом эттириб, 3-4 ҳафтадан кейин учинчи личинкалик босқичи – плероцеркоидни ҳосил қилади. Плеро-церкоиднинг узунлиги 5-6 мм гача бориб, бош қисмида сўргичлар-ботрийлар аниқ шаклланган бўлади. Бу инвазион (юқумли) босқичи ҳисобланади. Одам хом ёки чала пиширилган плероцеркоидли балиқ гўшти ёки икрасини истеъмол қилиш орқали паразитни ўзига юқтиради. Шунингдек, охириги хўжайин ҳисобланган бошқа гўштхўр ҳайвонлар ҳам ана шу йўл билан зарарланади. Одам организмида 21-36 кундан кейин паразит жинсий вояга етиб, 8-15 метр узунликка етади.

Кенг лентецнинг ривожланиш циклида иккита оралик ва битта доимий хўжайиндан ташқари яна тўртинчи-резервуар хўжайин ҳам иштирок этиши мумкин. Булар учун резервуар хўжайин ҳар хил йиртқич балиқлар ҳисобланади. Сувдаги кўпчилик йиртқич балиқлар паразит личинкалари билан зарарланган майда балиқлар билан озиқланади. Шунда майда балиқлар йиртқич балиқлар организмида хазм бўлиб кетади, лекин ундаги кенг лентецнинг плероцеркоид личинкаси ҳеч қандай зарарланмай, йиртқич балиқларнинг овқат хазм қилиш органлари деворлари орқали мускул ва бошқа органларга ўтади ва ўзининг тириклик ҳолатини сақлаб қолади. Натижада йиртқич балиқлар организмида паразитнинг личинкалари сони тобора ортиб боради. Битта чўртан балиқда 250 тагача плероцеркоид личинкалари учраши аниқланган. Бу ҳолат у ёки бу территорияда паразитнинг табиий манбаларини вужудга келтиради.

Кенг лентец келтириб чиқарадиган касаллик дифиллоботриоз касаллиги деб аталади. Кенг лентец одам организмида 15 йилгача ва ундан ҳам кўпроқ яшаши мумкин. Уларнинг гавдаси жуда йирик, кўп озиқ модда истеъмол қилади. Бир одамда 143 тагача кенг лентец учраши аниқланган. Дифиллоботриоз билан оғриган беморларда бош оғриши ва айланиши, иш қобилиятининг пасайиши, кўнгил беҳузур бўлиши, таъм билишининг бузилиши ва ич юришишнинг ўзгариши каби ҳолатлар кузатилади. Ичакдаги паразитлар одамда нормал қон яратилиши учун зарур бўлган витамин В<sub>12</sub>

етишмаслиги натижасида гемоглобин ва эритроцитлар миқдори камаяди, бу эса анемиянинг ривожланишига олиб келади.

**Ценур (Multiceps multiceps).** Ценур ёки мультицепс (Multiceps multiceps) 0,8-1 метр узунликдаги лентасимон, доимий хўжайини ит, тулки, бўри ва бошқа гўштхўр хайвонлардир. Унинг личинкалик боскичи (Coenurus serebralis) кўй, эчки, баъзан қорамоллар, туя, от, чўчка ва бугуларнинг бош ва орқа мияларида ўрнашиб, ценуроз деб аталувчи касалликни келтириб чикаради. Бу касаллик одамда ҳам учрайди.

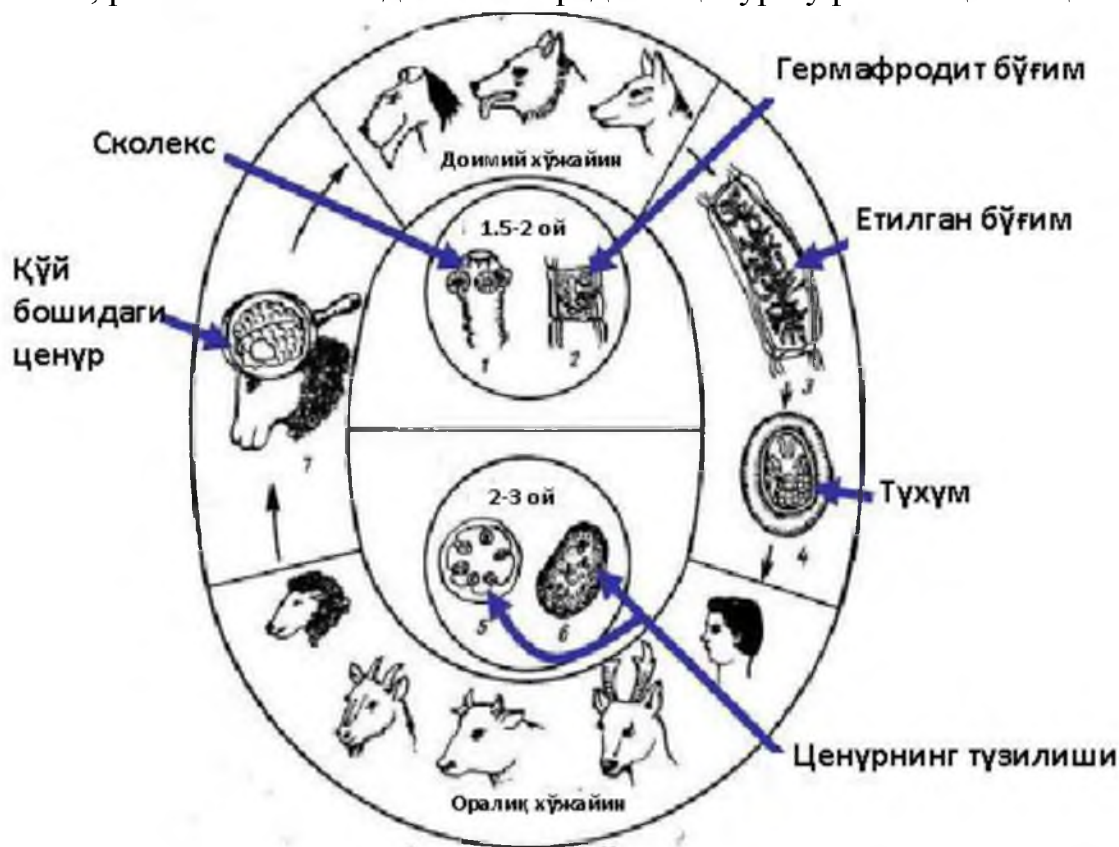
Мультицепс стробиласининг олдинги (ингичка) учигаги сколексида тўртта сўргич, хартумчасида эса икки қатор ҳар хил катталиқдаги 22-32 та илмоқчалар жойлашган. Стробиладаги проглоттидлар сони 200-250 та атрофида, уларнинг энг охирилариининг диаметри 5 мм га бориб, етилган бўгинлар ҳисобланади. Етилган бўгин бачадонида 16-26 тагача ён ўсимталар бўлиб, ҳаммаси тухум билан тўлиб туради. Она цестоднинг битта етилган проглоттидида 20-60 минг ва ундан ҳам кўпроқ тухумлар бўлиши мумкин. Тухумлар тўрт қаватли пўст билан ўралган, уларнинг диаметри 0,031-0,036 мм бўлади. Буларда бачадон берк бўлади.

Ценур личинкаси (Coenurus serebralis) айланма ёки чўзиқ шаклдаги пуфакдан иборат бўлиб, пуфак тиниқ суюқлик билан тўлган бўлади. Пуфакнинг ҳажми уларнинг ривожланишига ва миядаги жойлашишига қараб турлича бўлади. Унинг герминатив пардасида 100-250 та сколекслар тўп-тўп бўлиб жойлашади. Товук тухуми катталигига етган ценур пуфакчалари ташқи томонидан хитинлашган парда билан ўралган. Пуфакчаларининг ички герминатив пардасида ўрнашиб олган сколекслар ўзларининг тузилиши билан вояга етган давридаги цестодалар сколексларидан фарқ қилмайди. Ценур пуфакчалари спектрал анализ қилинганда унда 14 хил элемент (алюминий, кремний, магний, рух, барий, бор, фосфор, кальций ва бошқалар) борлиги аниқланган. Унинг ичини тўлдириб турган суюқлик таркибида эса тирозин, триптофан, глутамин, цистин, лизин, аргонин каби моддалар бўлади.

**Биологияси.** Мультицепс ит, бўри, тулки, чиябўри ва бошқа гўштхўр дефинитив хужайраларининг ингичка ичагида жинсий вояга етгач, тухумларга тўла етилган проглоттидлари стробиладан узилиб хўжайин ахлати билан ташқи муҳитга, яъни тупроқ, сув ва кўкатларга тушади. Ташқи муҳитга чиққан цестода проглоттидлари бир неча соат давомида ерда ёки ўтлар орасида ҳаракат қила бошлайди. Етилган бўгиннинг қисқариши натижасида ундан жуда кўп миқдорда тухум чиқади ва улар яйлов ҳамда сув манбаларига тушади (110-расм). Касалланган ит ахлати билан ҳар куни 20-30

тадан паразитнинг етилган проглоттидлари ташқи муҳитга чиқади. Айрим итларнинг ингичка ичакларида 200 ва ундан кўп сонда паразит бўлиши аниқланган. Итнинг ичагида вояга етган ценурлар бир неча ой, ҳатто икки йилгача яшаши мумкин. Паразит тухумлари ташқи муҳитда совуқ таъсирида ҳам узоқ вақт яшаб, ҳалок бўлмайди, ҳатто қор тагида қишлаши мумкин. Онкосфера +20°C ҳароратда қуритилганда ҳам 15 кунгача тириклик хусусиятини йўқотмайди.

Оралиқ хўжайинлар: кўй, эчки, қорамол, чўчка ва туялар ценур тухумлари сочилган яйловларда ўтлаганда ҳамда сув ичган пайтларида паразитнинг тухумларини ютиб юборадилар. Овқат ҳазм қилдирувчи секретлар таъсирида тухумнинг пўсти эриб кетади ва ундан жуда кичкина, уч жуфт илмоқчали онкосфера личинкаси чиқади. У қон томирлари орқали организмга тарқалади ва кўпинча қон оқими билан орқа ва бош мияга ўрнашиб, ривожланишини давом эттиради ва ценур пуфагини ҳосил қилади



110-расм. Ценурнинг ривожланиш цикли (А.Қулмаматов, 1988)

Ценур жуда секин ўсади. Ҳайвонлар зарарланганидан кейин икки ҳафта ўтгач, пуфакнинг диаметри 3-5 мм, олти ҳафтадан кейин 2-3 см, 2-3 ойдан кейин эса 3,5 см га етади ва шу вақтга келиб уларда сколекслар ривожланади.

Ит, бўри ва тулкилар ценуроз билан касалланган ҳайвонларнинг бош ва орқа мияларида жойлашиб олган пуфакларни истеъмол қилиш йўли билан

паразитни ўзига юктиради. Уларнинг ичакларида 41-73 кундан кейин жинсий вояга етган лентасимон ценур (*Multiceps, multiceps*) ривожланади. Ёш итларнинг ичакларида паразит тез вояга етади.

Ценуроз (айланчик, “тентак”) сурункали гижжа касаллиги бўлиб, у билан асосан, кўй ва эчкилар кўпроқ касалланади. Бу касалликка хос бўлган асосий хусусиятлардан бири, ценур пуфагининг бош ва орқа мияда катталашиб бориши оқибатида асаб системаси фаолиятининг бузилишидир. Бу касаллик билан оғриган ҳайвонлар безовталанади, типирчилайди, бир жойда туриб айланаверади. Ана шу белгиларига қараб ер шарининг турли зоналарида кенг тарқалган бу касалликни аниқлаш мумкин.

Ценуроз билан касалланган ҳайвонлар албатта ҳалок бўлади ёки мажбурий равишда гўштга сўйилади. Натижада ценуроз қишлоқ хўжалигига жуда катта иқтисодий зарар етказиши мумкин. Ценуроз касаллиги одамларда ҳам учраб туради. Уни даволаш хирургларнинг маҳоратига боғлиқ. Ценуроз билан касалланган ҳайвонларни даволашнинг бирдан-бир йўли-операция килиб, бош миядан паразит пуфагини олиб ташлашдан иборат.

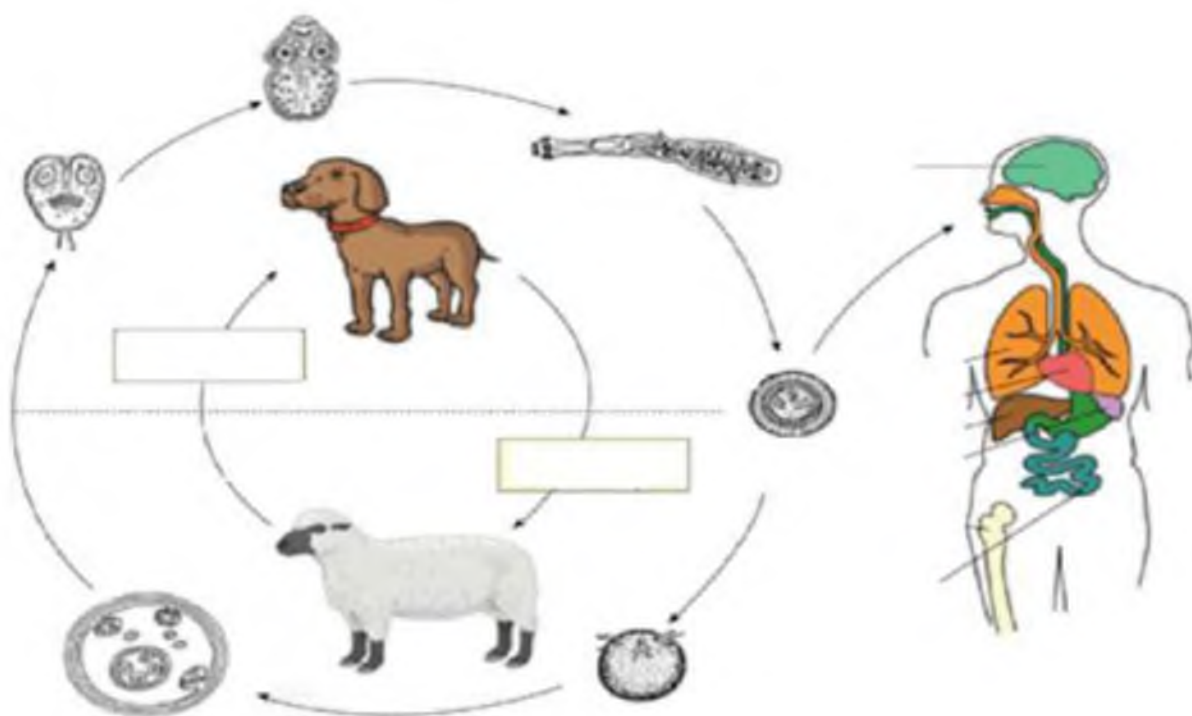
**Эхинококк (*Echinococcus granulosus*).** Эхинококк цестодаларнинг энг кичиги бўлса-да, лекин одам ва турли-туман ҳайвонлар учун у энг хавфли паразит ҳисобланади. Эхинококклар учун ит, бўри, чиябўри, тулки ва бошқа гўштхўр ҳайвонлар дефинитив хўжайин ҳисобланади. Эхинококкнинг жинсий вояга етган формалари дефинитив хўжайин ингичка ичакларининг олдинги қисмида яшайди. Одам, кўй, эчки, қорамол, туя ва чўчқалар, кемирувчилар ва шунга ўхшаш сут эмизувчиларнинг 60 дан ортиқ турлари эхинококк учун оралик хўжайин ҳисобланади.

Эхинококкнинг етилган гавдаси бошқа цестодалар каби сколекс ва 3-4 та проглоттидлардан иборат. Сколексда тўртта сўргич ва махсус хартумчасида икки қатор жойлашган 28-50 та хитинли илмоқчалари бўлади. Биринчи қатордаги илмоқчаларининг узунлиги 0,032-0,045 мм, иккинчи қатордагиси эса 0,020-0,38 мм узунликда бўлади. Сўргичларининг диаметри ўртача 0,13 мм. Сколексдан кейинги биринчи ва иккинчи проглоттидлар гермафродит бўлиб, унда 40-50 та уругдонлар, спирал шаклида ўралган уруг ташувчи найча, нок шаклидаги жинсий бурса, бўлакчи тухумдон, мелис таначаси ва сариқлик беши жойлашган. Жинсий тешиклари проглоттиднинг иккинчи ярмидан ташқарига очилади. Охириги етилган проглоттид бошқа проглоттидлардан узун бўлиб, унда бачадон қиска шохланган ва тухумлар билан тўла бўлади. Тухумлар сони 400 тадан 3000 тагача бўлиши мумкин. Тухумлар юмалоқ ва овалсимон шаклда, диаметри 0,028-0,036 мм. Вояга

етган эхинококк ит ва бошқа гўштхўр хайвонларнинг ингичка ичакларида олти ойдан кўпроқ яшайди.

Эхинококк эмбриони махсус пуфакча ичида ривожланади. Эмбрион жойлашган пуфакларнинг ичи суюқлик билан тўла бўлиб, бу суюқлик эмбрион учун ҳимоя ва озуқа вазифасини ўтайди. Эхинококк пуфаклари оралик хўжайин органларида онкосфера личинкасидан вужудга келади, буни эхинококкнинг пуфаклик даври (*Echinococcus unilocularis*) деб юритилади. Пуфаклар ҳар хил ўлчамда-нўхат донидан ёш боланинг калласини катталигича бўлади. Шунингдек, уларнинг сони ўн, юздан тортиб мингтагача бориши мумкин. Пуфак уч қаватли парда билан ўралган, ташқи биринчи қават бириктирувчи тўқима, иккинчиси кутикуляр хитинлашган ва энг ички учинчи қават герминатив, яъни эмбрион қаватдан иборат.

**Биологияси.** Эхинококк дефинитив ва оралик хўжайин иштирокида ривожланади. Эхинококкнинг етилган проглоттидлари асосий хўжайин-ит, бўри ва тулқиларнинг ахлати билан ташқарига чиқади ва фаол ҳаракат қилиб, 5-25 см масофадаги ўт, хашак ҳамда бошқа жисмларга ёпишади. Шу вақтда ундаги тухумлар сув, ўт ва ерга сочилади (111-расм).



**111-расм. Эхинококкнинг ривожланиш цикли**

Тухумларнинг атроф-муҳитга кенг тарқалиш сабабларидан бири, асосий хўжайин анус атрофи ифлосланади, уларнинг ифлос ерда ётиши, аганаши натижасида терисининг жуни ҳам ифлосланган бўлади. Мазкур хайвонларни овлаш, терисини шилиш, жасадини ёришда эхинококкнинг юқиш хавфи янада ортади. Эхинококк тухумлари иссиқ, совуқ ва



кургоқчиликка чидамли бўлиб, атрофга шамол ёрдамида ҳам тарқалади. Тухумлар сув, озик моддалар ва юқоридаги усуллар билан оралик хўжайинларига юқади ва финноз даврини ўша организмда ўтказиши. Одамга бу паразит аксарият итлар билан яқин алоқада бўлганда юқади.

Оралик хўжайин ошқозон-ичак системасига тушган тухумнинг устидаги пўсти секретлар таъсирида эриб кетади. Бунинг натижасида тухумдан чиққан личинка ичак эпителиал қаватини ёриб ўтиб, қон, лимфа томирлари орқали ички органлар (жигар, қон, баъзан юрак ва орқа мия) га бориб ўрнашади ва эхинококк пуфагини ҳосил қилади. Организмда эхинококк пуфагининг ўсиши секин ва узок (10-30 йилгача) давом этади ҳамда тобора катталашиб боради. Пуфак ичида эхинококк личинкаси ривожланади ва бош қисми ичкарига қайрилган илмоқчали шакллар ҳосил бўлади. Эхинококк пуфаклари билан зарарланган органларнинг ҳажми катталашиб, чуқур морфологик ва физиологик ўзгаришларга учрайди. Масалан, зарарланган ўпканинг массаси 32 кг, жигарники 50 кг, пуфакчалардаги суюқлик миқдори эса 12 литргача бориши мумкин. Суюқлик ўз навбатида организмни кучли зарарлайди.

Асосий хўжайинлар-ит, бўри, тулки ва чиябўрилар эхинококк пуфаклари билан зарарланган органларни истеъмол қилиш натижасида уларнинг ингичка ичакларида пуфакчалардаги сколекслардан жинсий вояга етган эхинококк ҳосил бўлади.

Эхинококк келтириб чиқарадиган касаллик эхинококкоз деб аталади. Эхинококкоз ер шарининг турли зоналарида, айниқса чорвачилиги ривожланган мамлакатларда (Австралия, Янги Зеландия, Шимолий Америка, Осиёдаги кўпгина мамлакатлар) кенг тарқалган. Эхинококкоз қишлоқ хўжалиги иқтисодиётига ва одамлар соғлиғига катта зарар етказиши. Илмий маълумотларга кўра, касалга чалинган бир бош қорақўл қўйдан ўртача 2,3 кг гўшт, 0,3 кг ёғ, 0,1 кг жигар, 0,4 кг ўпка, баҳорги қирқимда эса 90 г жун кам олинади. Бундан ташқари, эхинококк пуфакчалари билан зарарланган турли органлар (жигар, ўпка, юрак ва бошқалар) истеъмолга яроқсиз бўлиб қолади. Агар ана шу маҳсулотлар пул ҳисобига айлантирилса, жуда катта иқтисодий зарар кўрилатганлигини тасаввур қилиш қийин эмас.

Эхинококкоз одамларда ҳам кўп учраб туради. Эхинококкоз пуфакли формасининг даволаш усули ҳали ишлаб чиқилмаган. Одамлардаги эхинококк пуфакларини фақат хирургик операция йўли билан олиб ташлаш мумкин.

Эхинококкоз касаллиғига қарши курашнинг ягона йўли-профилактик тадбирлар бўлиб, касалликнинг келиб чиқишига йўл қўймасликдан

иборатдир. Бунинг учун дайди итлар, бўри ва тулкиларни камайтириш, хўжаликлардаги овчи ва отарлардаги кўрикчи итларни системали равишда дегельминтизациялаб туриш, сўйилган молларнинг эхинококк пуфакчалари билан зарарланган орган ва тўкималарини йўқотиш (ёкиб юбориш) ёки зарарсизлантириш лозим.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб ясси чувалчангларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Цестодаларнинг жинсий органлари тузилишини айтинг.
3. Цестодаларнинг эмбрионал ривожланишини айтинг.
4. Цестодалар личинкаларининг тузилиши ва турларини тушунтиринг.
5. Цестодаларнинг хўжайинларини айтинг.
6. Кенг лентецнинг ривожланиш циклини айтинг.
7. Ценурнинг ривожланиш циклини айтинг.
8. Эхинококкнинг ривожланиш циклини айтинг.
9. Цестодаларнинг зарари ҳақида фикр юритинг.

## 8-БОБ. ЮМАЛОҚ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (NEMATHELMINTHES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

Юмалоқ чувалчангларни бирламчи тана бўшлиқлилар деб ҳам аталади. Уларнинг тана бўшлиги схизоцел дейилиб, унда ички органлар жойлашган ва доимо суюқлик билан тўла бўлади. Шунинг учун ҳам уларнинг танаси доимо таранг бўлиб туради. Схизоцелдаги суюқлик орқали ичакда ҳазм бўлган озиқ моддалар хужайра ва тўқималарга тарқалади. Шунингдек, бу суюқлик айириш жараёнида ҳам иштирок этади, гавдани таранг холда сақлайди. Айрим маълумотларга кўра, табиатда юмалоқ чувалчангларнинг 100 млн тури бўлиб, айти пайтда уларнинг 20 000 га яқин тури ўрганилган, холос (А.К.Дондуа, 2004).

**Нематодалар (Nematoda) синфи.** Нематодаларнинг гавдаси юмалоқ ва ипсимон кўринишда, баъзи турларида гавдаси спиралсимон ўралган бўлади. Гавдасининг узунлиги бир неча мм дан 6-8 метргача бўлади. Нематодаларнинг кўпчилик турларида жинсий диморфизм аниқ ифодаланган. Эркаклари ургочиларига нисбатан анча кичик ва ингичка бўлади. Шунингдек, кўпчилик турлари эркакларининг дум қисмида, жинсий кўшилишида фаол иштирок этадиган бурса жойлашган (112-расм).

**Жинсий органларининг тузилиши.** Нематодалар айрим жинсли бўлиши билан трематодалар ва цестодалардан тубдан фарқ қилади. Буларда жинсий органлар системаси оддий тузилган ва найсимон каналлардан иборат.

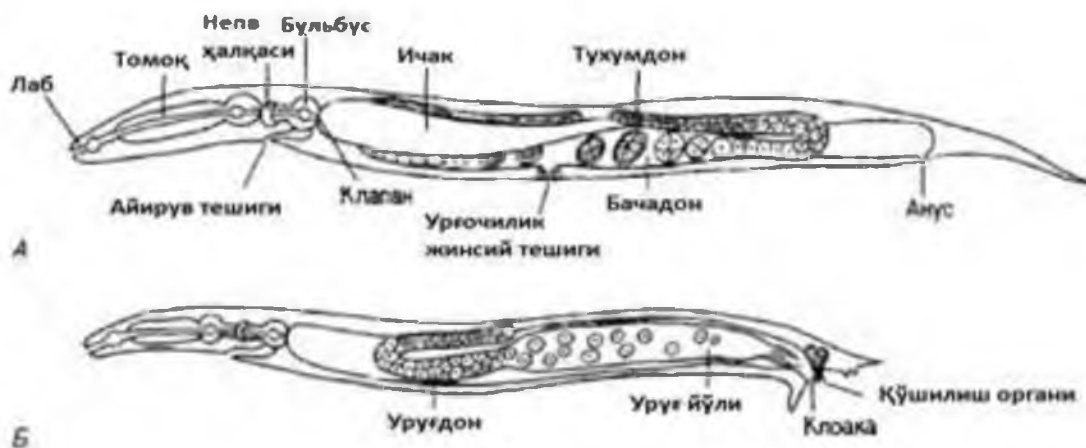
**Эркаклик** жинсий органлар системаси: битта уругдон, уруг йўли, уруг пуфаги, мускулли уруг сочувчи канал, спикула ва ёрдамчи органлар (рулек, бурса) дан иборат бўлади. Хитинли спикула кўпинча бир жуфт, шакли, катта-кичиклиги ва тузилишига кўра турлича бўлади. Шунинг учун бу орган систематик белги сифатида муҳим аҳамиятга эга. Эркаги ургочиси билан кўшилганда спикула қинга киради ва у орқали сперматозоидлар ургочи жинсий органларига ўтади. Рулек деб номланувчи орган спикула харакатини бошқаради. Бурса эса жинсий кўшилиш пайтида ургочисини ушлаб туриш вазифасини бажаради. Лекин кўпчилик нематодаларда бурса бўлмаслиги ҳам мумкин.

**Ургочилик** жинсий органлар системаси, асосан жуфт сонда бўлиб, у ипсимон кўринишдаги иккита тухумдон, тухум йўллари, бачадон ва киндан иборат бўлади. Ургочилик жинсий тешиги гавданинг вентрал қисмидан ташқарига очилади, бачадон деворида кўп сонда мускул ва безли хужайралар бўлади. Тухум хужайранинг уругланиши ва тухум пўстининг

шаклланиши бачадонда амалга ошади. Нематодаларнинг тухумлари ҳар хил шаклда бўлиб, катта-кичиклиги, пўстининг каватлари сонига қараб фаркланади. Тухумда кўпи билан 5 кават пўсти бўлади (аскаридаларда). Тухумнинг пўсти ҳар хил физиологик функцияларни бажаради ва тухумни турли-туман салбий омиллардан (қуриб қолишдан, иссиқ ва совуқдан, ҳар хил механик таъсирлар, кимёвий моддалар ва қуёш нурларидан) ҳимоя қилади. Қалин пўстли тухумларда эмбрион узок вақтгача (масалан, аскаридаларда 7 йилгача) ўзининг тириклик хусусиятини саклаб қолади. Нематодаларнинг тухумлари ташки муҳитга чиқиб туради. Нематодаларнинг сперматозоидлари бошқа ҳайвонлардаги каби ипсимон шаклда бўлмай, асосан юмалоқ, булавкасимон ёки амёбасимон кўринишларда бўлади.

Нематодаларнинг айрим турларида эутелия (грекча эутелиа-тежамкорлик, эҳтиёткорлик), яъни организмни ташкил этадиган ҳужайралар сонининг доимийлиги кузатилади. Жумладан, *Caenorhabditis elegans* эркак индивидининг эмбрионал ривожланишининг охирида гавдаси 560 та ҳужайрадан, эркак индивид вояга етганда 1031 та ҳужайрадан, гермафродит индивиди эса 959 та ҳужайрадан иборат бўлади.

**Эмбрионал ривожланиши.** Нематодаларнинг эмбрионал ривожланиши фақат паразит турларидан *Parascaris equorum* ва тупроқда учрайдиган *Caenorhabditis elegans*да яхшироқ ўрганилган. Табиийки, бундай кам маълумотлар уларнинг эмбрионал ривожланиши ҳақида тўлиқ тасаввур ҳосил қилиш учун етарли бўлмайди. Аниқланишича, бластомерларнинг тақдир ривожланишнинг дастлабки даврларида номаълум бўлади. Аскариданнинг (*Parascaris equorum*) эмбрионал ривожланишини биринчи марта Теодор Бовери (1862-1915) ўрганган. Унинг фикрича, дастлабки бир неча майдаланиш даврида, митоз содир бўлаётган вақтда хроматин диминуцияси (лотинча *diminuo*-майдалаш) ходисаси, яъни хромосома маълум қисмини ташлаб юбориши содир бўлади.



**112-расм. Нематодаларнинг жинсий органларининг тузилиши  
(В.А.Догель, 1981)**

Маълум бўлишича, хроматин диминуцияси фақат соматик тўқималарни ҳосил қиладиган бластомерларда содир бўлади, жинсий хужайраларни ҳосил қиладиган бластомерларда бу ҳодиса содир бўлмайди. Бовери аниқлашича, диминуция содир бўлиши цитоплазманинг анимал ва вегетатив кутбларини ҳосил қиладиган ҳар хил таркибий қисмлари билан боғлиқ. Аммо *C.elegans*да хроматин диминуцияси кузатилмаган. Диминуция туфайли соматик хужайралар хромосоманинг жинсни белгилайдиган қисмини ташлаб юборса керак, жинсий хужайрани ҳосил қиладиган бластомерларда диминуция учрамаслигининг сабаби ҳам ана шундадир. Балки гермафродит индивидларда, партеногенез, неотения, педогенез, прогенез йўллари билан кўпаядиган организмларда диминуция содир бўлмаслиги мумкин. Бу каби муаммолар келажакда алоҳида тадқиқотлар ўтказилишини талаб қилади.

*Parascaris equorum*да майдаланиш тўла, билатериал симметрик бўлиб, бластомерлар аниқ белгиланган жойда жойлашади. Биринчи майдаланиш эгати экватордан ўтади ва анимал АВ (S1) ҳамда вегетатив P1 бластомерлар ҳосил бўлади. “P”индекси жинсий хужайра, “S” индекси соматик хужайра ҳосил бўлишини билдиради. АВ бластомерлардан эктодерма ҳосил бўлади. Иккинчи майдаланиш ҳар хил йўналишда ўтади. АВ бластомерлар А ва В бастомерларга бўлинади. P1 бластомер майдаланиб S2 (EMSt) ва P2 бластомерларни ҳосил қилади. Натижада эмбрион Т-симон шаклни, кейинроқ эса ромбсимон кўринишни олади.

Кейинги майдаланиш натижасида S2 олдинги MSt ва орқа E хужайраларни ҳосил қилади. MSt бластомер кейинги майдаланиши натижасида мезодермал ва стомодеум хужайралар популяциясини ҳосил

қилади. P2 бластомер майдаланиб вентрал P3 ва дорсал S3 ёки дорсал эктодермани (C) ҳосил қилади. 16 бластомерлик даврига ўтишда P3 майдаланиб эктодермал D хужайрани ва жинсий хужайрани ҳосил қиладиган P4 хужайрани ҳосил қилади ҳамда у ҳам майдаланиб иккита бирламчи G1 ва G2 жинсий хужайраларни ҳосил қилади. *A. equorum* ва *C.elegans* эмбрионал ривожланишининг дастлабки даврларини цейтрафер видеоёзув ва компьютер таҳлили ёрдамида ўрганилганда, улар ўртасида ўхшашлик борлигини кўрсатди (Schnabel et al., 1997). Эмбрионнинг 24 бластомерлик даврида ёки P4 жинсий хужайра ажралгандан кейин E қиз хужайра эмбрионнинг ичига киради ва унда бир неча майдаланишдан кейин 20 та хужайрадан иборат бўлган ўрта ичакни ҳосил қилади. Бунда E қиз бластомер эмбрионнинг вентрал юзасига ўтиб яхши ривожланмаган бластопор тешиги ҳосил бўлади. Шу тешик орқали бирламчи жинсий хужайра эмбрионнинг ичига киради ва ичак куртагининг тагида жойлашади. Шунингдек, эмбрион ичига MSt бластомерлари ҳам киради. Юмалоқ чувалчангларда эмбрионнинг ички қаватини ҳосил бўлиши эпидея ёки эктодермал хужайраларнинг вентрал йўналишда тарқалиши орқали содир бўлади. Жинсий хужайралар, энтодермал ва мезодермал куртак хужайраларнинг эмбрион ичига тарқалиши туфайли уч қаватли эмбрион ҳосил бўлади.

**Нематодаларнинг кўпайиши ва ривожланиш цикли.** Нематодаларнинг жинсий кўшилишидан кейин ургочилик жинсий системасига тушган сперматозоидлар амёбасимон ҳаракат қилиб бачадонга ўтади ва у ерда тухум хужайра билан кўшилади. Урунган тухум хужайрада аста-секин пўст қаватлари шаклланади. Нематодалар тухум кўяди ёки тирик тугади. Шунга кўра улар икки гурпуга бўлинади:

1. Тухум кўйувчи нематодалар (аскаридалар, трихостронгилидлар).
2. Тирик тугувчи нематодалар (трихинелла, спируратлар).

Ташқи муҳитга чиққан нематодалар тухумидан қулай шароитда личинкалар ривожланади. Баъзи нематодаларда (аскаридалар, острица) личинка инвазион босқичгача тухумнинг ичида ривожланади ва хўжайин озик моддалар орқали личинкали тухумни ўзларига юктиради. Шаклланган личинкаларнинг тухумдан ташқарига чиқиши ҳамма нематодаларда бир хил эмас. Бир гуруҳ нематодаларда, масалан, гемонх, остертагия, буностомда личинка биринчи босқичдаёқ (Л-1) тухумдан ташқарига чиқади ва икки марта пўст ташлаб (линъка), инвазион босқичга айланади. Иккинчи гуруҳ нематодаларда, масалан, маршаллагияларда личинка иккинчи босқичда (Л-2), учинчи гуруҳ нематодаларда эса, масалан, нематодирус ва нематодирелла-ларда личинка фақат учинчи босқичда (Л-3) ташқарига

чиқади. Личинкаларни қайси босқичда ташқарига чиқиши тухумдаги озик модданинг миқдорига боғлиқ. Агар тухумда озик модда қанчалик оз бўлса, личинка тухумдан ташқарига шунчалик тез чиқади.

Умуман, нематодаларнинг индивидуал ривожланиши, яъни онтогенези 4 та линька (пўст ташлаш) ва 5 та ёшдан иборат. Бир ёшдан иккинчи ёшга ўтиш пўст ташлаш орқали содир бўлади. Шундан 1-2-3-4 босқичлар личинкалик, 5-босқич эса жинсий вояга етган (имаго) даври ҳисобланади. Деярли кўпчилик нематодаларда 2-3-4 личинкалик босқичлар ташқи муҳитда, эркин яшаш билан ўтади. 4-босқичдаги личинкалар инвазион ҳисобланади. Фақат ана шу ёшдаги личинкалар ўз хўжайини организмга ўтгач, кейинги ривожланишини давом эттира олади ва паразитлик қила оладиган босқичга (имаго) ўтади.

Нематодалар икки хил йўл билан ривожланади. 1. Ривожланиш циклида оралик хўжайин иштирок этади (филариатлар). Бу группа нематодалар бионематодалар (биогельминтлар) дейилади. 2. Ривожланиш циклида оралик хўжайин қатнашмайди (аскаридалар, трихостронгилидлар), бундай нематодалар геонематодалар (геогельминтлар) деб аталади.

Нематода личинкалари умумий гавда кўринишига кўра, жинсий вояга етган индивидга ўхшайди. Лекин улар морфологик тузилиши ва физиологик хусусиятларига кўра жинсий вояга етган индивиддан фарқ қилади. Жумладан, личинкаларда овқат ҳазм қилиш ва жинсий органлар системаси деярли шаклланмаган, шунингдек, турли омилларга тўлиқ мослашмаган бўлади. Ташқи муҳитда нематода личинкалари ҳарорат, намлик, ёруғлик, босим, радиация, кимёвий моддалар ва биотик омилларга ниҳоятда сезгир ҳамда адаптацияланган (мувофиқлашган) бўлади.

Рус олимлари нематодаларнинг ҳар хил систематик группаларини атрофлича ўрганиб, уларнинг биологик ривожланиш цикли маълум қонуниятлар асосида содир бўлишини аниқладилар. Жумладан, В.М.Ивашкин (1961) спируратларда 10 хил биологик ривожланиш цикл мавжудлигини аниқлади, А.А.Мозговой (1953) аскаридаларда 4 хил, К.И.Скрябин, Н.П.Шихобалова ва И.В.Орлов (1957) трихоцефалятларда 6 хил, Т.И.Попова (1955) эса стронгулоидларда 4 хил ривожланиш цикл борлигини исботладилар. Паразит нематодаларнинг ривожланиш цикли ниҳоятда хилма-хилдир. Бунинг сабаби уларнинг турли вақтда паразитизмга ўтиши ва ҳар хил ҳайвонлар организмда яшашга мослашганлигидадир.

Паразит нематодаларни ҳар томонлама ўрганишда К.И.Скрябин, Н.П.Шихобалова, Р.С.Шульц, В.М.Ивашкин, А.А.Мозговой, К.М.Рижиков, А.А.Парамонов, А.Т.Тўлаганов каби олимлар хизматлари ниҳоятда каттадир.

Ҳозирги вақтда олимлар томонидан паразит нематодалар бўйича 28 томлик (“Основы нематодологии”) капитал асар яратилган.

Нематодаларнинг ҳақиқий табиий системасини тузиш ишлари хали тугалланмаган. Уларнинг морфологияси, физиологияси ва эмбрионал ривожланишидаги турли-туманлик ҳамда филогенетик келиб чиқиши ҳақидаги ҳар хил фикрлар нематодалар классификациясини такомиллаштиришда янада чуқурроқ илмий-тадқиқот ишлари олиб борилиши кераклигини талаб қилмоқда.

Нематодаларнинг ҳозирча аниқланган 7000 дан ортик тури одам, ҳайвон ва ўсимликларда паразитлик қилади. Улар келтириб чиқарадиган касалликлар нематодозлар деб аталади. Нематодозлар, айниқса, чорвачиликда катта иқтисодий зарар етказиш билан бирга, одамлар саломатлиги учун ҳам энг хавфли касалликларни келтириб чиқариши мумкин.

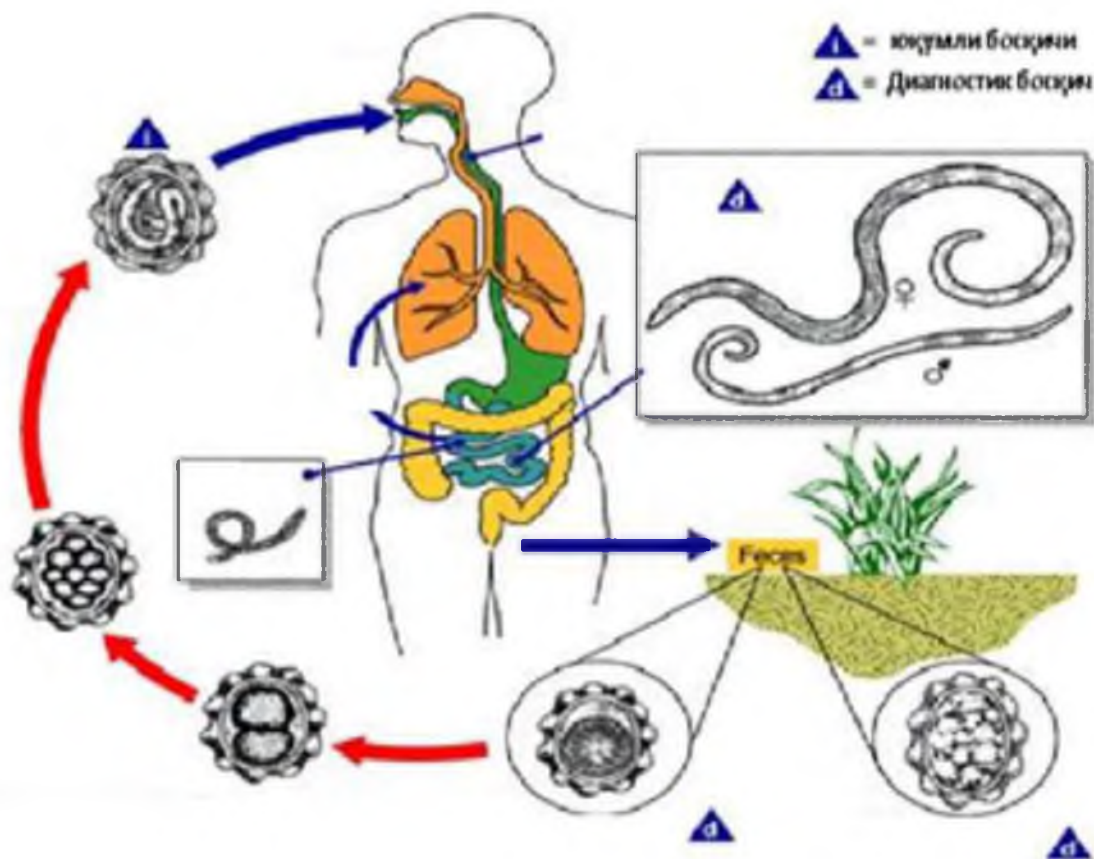
**Одам аскаридаси (*Ascaris lumbricoides*).** Бу паразит одам организмида учрайдиган нематодалардан энг йириги бўлиб, жинсий вояга етганлари одамнинг ингичка ичагида паразитлик қилиб яшайди. Одам аскаридаси айрим жинсли, уларда жинсий деморфизм ҳодисаси яхши ривожланган. Эркак аскарида гавдаси ургочи аскарида гавдасига нисбатан калта ва ингичка, думи гажаксимон қайрилган, 12-15 см узунликда бўлади. Ургочи аскарида йўгон, узунлиги 40-44 см га боради. Гавдасининг шакли ипсимон, ташки томондан кутикула билан ўралган. Олдинги учида жойлашган огзини учта лаблари ёпиб туради. Огиз бўшлиги найсимон қизилўнгачгача давом этади. Қизилўнгач ва ўрта ичак тўғри ичак билан туташган бўлади. Тўғри ичак ургочи аскаридаларда тананинг орқа учида, вентрал томондан анал тешиги орқали ташқарига очилади. Эркак аскаридаларда эса жинсий тешик, спикула ва орқа чиқарув тешиги умумий клоака орқали ташқарига очилади.

Ургочи аскариданнинг жинсий органлари жуфт найчалардан, эркак аскариданники эса тоқ найчадан тузилган. Ургочи аскарида жинсий тешиги (вульва) гавданнинг олдинги қисмидан ташқарига очилади. Аскариданнинг тухуми овалсимон шаклда, 5 қават пўст билан ўралган. Ташқи қобиги гадир-будир, жигар рангда бўлади. Шаклланган тухуми 0,05-0,07x0,04-0,05 мм катталиқда бўлади.

**Биологияси.** Аскарида тухумлари ташқи муҳитга чикқач, ундаги эмбрионнинг ривожланиши, асосан ҳарорат ва намликка боғлиқ бўлади. 20-26<sup>0</sup>С ҳарорат ва намлик етарли бўлганда уч ҳафта ичида тухумдан инвазион личинка чиқади (113-расм). Шунини алоҳида қайд қилиш лозимки, аскаридаларнинг тухуми калин пўстга ўралганлиги туфайли ташқи



муҳитнинг ноқулай омилларига бошқа гельминтларнинг тухумларига нисбатан чидамли бўлади. Масалан, 25-30<sup>0</sup>С совуқда 40 кунгача тирик қолади, инвазион тухумлар эса тупроқда 7-16 йилгача ҳаётчанлигини сақлаб қолиши мумкинлиги аниқланган.



**113-расм. Одам аскаридасининг ривожланиш цикли**

Одам аскаридаси оралиқ хўжайин иштирокисиз ривожланади. Паразитнинг ягона хўжайини одам ҳисобланади. Одам ариқ ва ҳовуз сувларини қайнатмасдан ичиши, мева ва сабзавотларни ювмасдан истеъмол қилиши, шахсий гигиена қоидаларига риоя қилмаслиги оқибатида аскариданинг тухумини ўзига юктиради. Ошқозон-ичак секрецияси таъсирида тухумнинг пўсти эриб кетади. Ундан озод бўлган ҳаракатчан личинкалар ичак девори орқали қон томирларига ўтади. Личинкалар қон оқими билан жигарга, юракка, ундан ўпка альвеолаларига етиб келади. Сўнгра альвеолалар деворини тешиб, нафас йўли-бронхиолаларга, кекирдак ва халқум орқали оғиз бўшлиғига ўтади.

Оғиздан сўлак ёки овқат билан қайта ютиб юборилади. Шу тариқа личинка яна ошқозонга тушади, ундан ингичка ичакка ҳаракатланиб ўтади ва 63-84 кундан кейин, личинка 40 см узунликдаги етук аскарیداга айланади.

Одам организмида аскариданинг миграция даври 10-12 кун давом этади. Аскарিদалар 11-12 ой яшай олади.

Ургочиси суткасига 200 дан 250 мингтагача тухум кўяди. Гельминтолог олимларнинг ҳисобларига қараганда, одам организмига аскаридалар ўз умрининг охиригача 50-60 миллионтагача тухум кўйиши мумкин. Аскариданинг бутун умри давомида қўйган тухумининг массаси ўз массасидан 1700 баравар ортиқ бўлиши аниқланган.

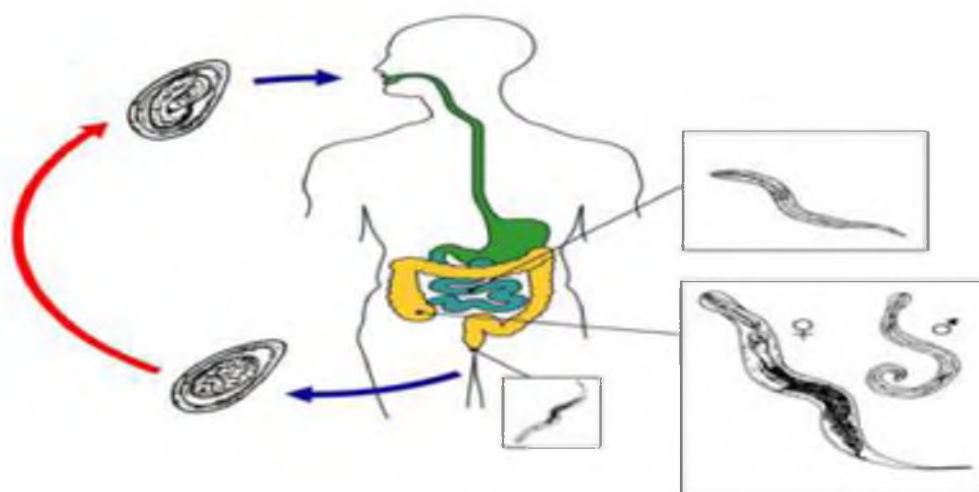
Аскаридалар келтириб чиқарадиган касаллик аскаридоз деб аталади. Одатда, одам ичагида бир неча, баъзан ўн ва юзлаб аскаридалар паразитлик қилади. Бу ҳолда аскаридалар ичак деворини яралайди, ичакларда тикилиб қолиб, овқат ўтмай қолишига олиб келади. Баъзан жигар ва бош мияни зарарлаб, кишини ўлимга олиб келган ҳолатлар ҳам кузатилган.

Аскаридоз ер шарининг деярли ҳамма жойларида учрайди. 1965 йилги маълумотга кўра, ҳисобга олинган гельминтозларнинг 75% ини аскаридоз ташкил этган. Ўзбекистонда тоғ ва тоғ ён багрларида яшайдиган аҳоли орасида бу касаллик тез-тез учраб туради. Аскаридозни, асосан, бемор одам ва уй пашшалари таркатади. Аскаридоз касаллигига қарши курашда дегельминтизация ва профилактика чораларига асосланилади.

**Острица (*Enterobius vermicularis*).** Острицалар одамларда, айниқса, ёш болаларда кенг тарқалган нематодалардан бўлиб, асосан, ичакда паразитлик қилади. Аскаридалар каби айрим жинсли, ургочисининг узунлиги 9-12 мм, эркаклари эса 3-5 мм келади. Эркак энтеробиус гавдасининг дум қисми гажаксимон қайрилган ва бир дона спикуласи бўлади. Ургочи острицанинг думи ингичка ва ўткир учли бўлади. Бош қисмида кутикуладан иборат везикула, унинг ўртасида эса уч лабли огиз жойлашган. Уларда қизилўнгач охири ёки ўрта қисми шарсимон ҳолда кенгайган, булбус (пиёзча) деб шунга айтилади. Ургочи энтеробиуснинг бачадони ривожланган ва доимо тухум билан тўла бўлади. Етилган тухуми овалсимон шаклда, рангсиз ва тиниқ, икки қават пўст билан ўралган. Тухумининг узунлиги 0,05-0,06 мм, эни 0,02-0,03 мм ўлчамда бўлади.

**Биологияси.** Острицалар ингичка ичакнинг охири, йўгон ичакнинг бошлангич қисмида паразитлик қилади. Етилган ургочи ва эркак индивидлар ингичка ичакда жуфтлашганидан сўнг эркак индивид ўлади (114-расм). Ургочилари фаол ҳаракатланиб, тўғри ичак девори бўйлаб юради ва орқа чиқарув тешигидан ўрмалаб ташқарига чиқади, сўнг анус атрофидаги тери бурмалари қатларига бир неча минг дона уругланган тухумларни қўйиб, ўзи ҳалок бўлади. Шундан кейин хўжайин ануси атрофида кучли қичиш пайдо бўлади. Ташқи муҳитда (кислородли шароитда) тухумлар 4-6 соатдан кейин

етилиб, инвазион боскичга айланади. Ана шу вақтда бемор ануси атрофини кашиши туфайли ундаги етилган тухумларни бармоқлари, хусусан тирноқлари орасига илаштириб олиб оғзига қайта теккизиши натижасида острица тухумларини ўзига юктиради. Бу ходиса автоинвазия дейилади. Оғиз орқали ютиб юборилган тухумлар одам организмида миграциясиз, тўғридан-тўғри ингичка ичакка, ичак шиллик пардасига ёпишиб олади. Паразитлар 20-25 кундан кейин жинсий вояга етади. Острицалар кўпинча ингичка ичакнинг кўр ўсимтаси ичига кириб қолиб, унинг деворини яллиглайди ва аппендицитнинг кўзгалишига сабабчи бўлади.



#### 114-расм. Бола острицасининг ривожланиш цикли

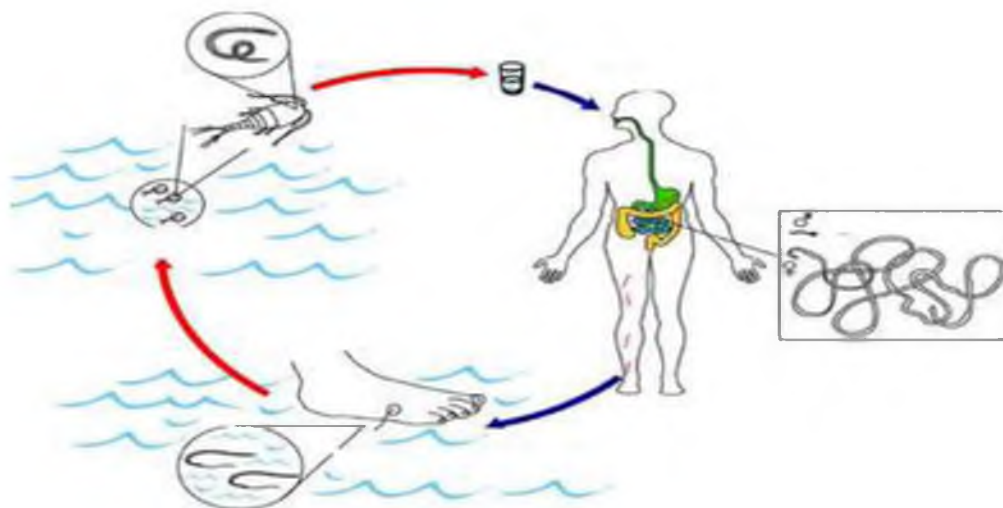
Острица туфайли вужудга келадиган касаллик энтеробиоз дейилади. Энтеробиуслар бевосита одам танасида ривожланиши мумкин, бундай ҳолатда ўздан қайта зарарланиш учун шароит яратилган бўлади. Бемор касалликнинг тарқалиш манбаи ҳисобланади. Паразит одамдан одамга бевосита муносабатда бўлганда ёки ўрин-тўшак, кийим-кечак, уй-рўзгор буюмлари орқали ҳам юкиши мумкин. Острицалар одам организмига механик ва токсик таъсир кўрсатади.

Ҳамиша ўздан зарарланиб туриш сабабли бу касалликни даволаш қийин кечади. Касалликнинг олдини олишда шахсий гигиенанинг барча қоидаларига риоя қилиш катта аҳамиятга эга.

**Ришта (*Dracunculus medinensis*).** Ришта ёки дракункул ипсимон кўринишдаги нематода бўлиб, Ўрта Осиё республикаларида ришта (ип) деб аталади. Ришта Ҳиндистонда нхриво, араб мамлакатларида ирқал-хибли, Гвинеяда иркон деб юритилади. Абу Али Ибн Сино риштани ирқал-алмедини деб атаган. Бу паразитни ва у келтириб чиқарадиган касалликни биринчи марта ўрганган ва ёзиб қолдирган ҳам Ибн Синодир.

Ришта айрим жинсли ҳайвон бўлиб, жинсий деморфизм ҳодисаси яққол кўринади. Ургочиларининг узунлиги 40-120 см, эни 0,5-1,5 см, эркак риштанинг узунлиги 12-30 см, эни 0,2-0,4 мм келади. Ургочиларининг жинсий органлар системаси бир жуфт тухумдон, тухум йўли ва тананинг асосий қисмини эгаллаган бачадондан иборат. Битта тухумдони тананинг юқори қисмида, иккинчиси эса тананинг пастки қисмида жойлашган. Буларда қиннинг ташқи тешиги берк ҳолда тугайди.

**Биологияси.** Ришта биогельминт бўлиб, ривожланиш циклида иккита хўжайин иштирок этади. Риштанинг доимий хўжайини одам, айрим ҳолларда маймун, ит, мушук, тулки, чиябўри, қоплон ва бошқа сут эмизувчилар бўлиб, жинсий вояга етган паразит, асосан тери ости клетчаткаси ва бириктирувчи тўқимада паразитлик қилиб яшайди. Оралик хўжайини эса, чучук сувларда яшайдиган циклопдир (115-расм).



**115-расм. Риштанинг ривожланиш цикли**

Ургочи ва эркак риштанинг жинсий кўшилиши ҳаётининг бошлангич даврларида рўй беради. Шундан кейин эркак ришта нобуд бўлади. Уругланган ургочи риштанинг бачадони ҳамда танаси катталашади. Риштанинг жинсий вояга етган ургочиси личинкалар кўйиш (тугиш) учун одамнинг қўл-оёқларига кўчади ва маълум вақтдан кейин терида диаметри 2-7 мм ли шишлар пайдо бўлади. Шишлар сувга текканда (қўл-оёқларни ювиш ва чўмилиш пайтида) ёрилади ва пайдо бўлган ёриқдан паразитнинг ҳаракатчан личинкалари сувга ўтади. Личинкалар сувда фаол сузиб, оралик хўжайини циклопни излайди. Циклоплар личинкани озик сифатида ютиб юборади. Паразит личинкаси циклоп танасида ривожланишни давом эттириб, 12-14 кундан кейин инвазион босқичга айланади. Одам ва бошқа доимий хўжайинлар сув орқали зарарланган циклопларни ютиб юборади ва риштани ўзига юқтиради. Ичакда ҳазм секретлари таъсирида циклоп ҳазм

бўлади, ундан чиққан личинкалар эса ичак девори орқали қон айланиш системасига ўтади ва худди аскардалар личинкаси каби организм бўйлаб миграция қилади. Миграция даври тугаллангач, личинка беморнинг тери ости ёғ қаватига жойлашиб олади. Личинка бир йилдан кейин жинсий вояга етади. Ургочи ришталар яна тери остига кўчиб, ҳаёт циклини яна такрорлайверади.

Ришта келтириб чиқарадиган касаллик дракункулёз деб аталади. Ришта касаллигига учраган беморда ургочи риштанинг тери остида ўлиб, бош қисмининг парчаланишидан бемор организмга захарли моддалар сўрилади. Натижада организмда ҳар хил тошмалар пайдо бўлади, бадан кичишиб, бош айланади, организм ориқлайди. Баъзан кўнгил айниши, қушиш, бўгинларнинг яллигланиши рўй беради.

Риштани атроф-муҳитга кенг тарқалишида асосий манба касалланган одам ҳисобланади. Бу касаллик иссиқ мамлакатларда: Африка қитъаси, Лотин Америкаси мамлакатлари ва Жанубий Осиё давлатларида кенг тарқалган. Ўзбекистонда бу касаллик асосан профессор Л.М.Исаев хизматли туфайли 1932 йилдаёқ тугатилган, яъни циклоп яшайдиган кўлмак сувлар йўқотилган.

**Трихинелла (*Trichinella spiralis*).** Трихинелла паразит нематодалардан энг майдаси бўлиб, кўпинча умуртқали ҳайвонлардан чўчка, ёввойи чўчка, каламуш, ит, айик, тулки, бўри, бўрсик, сассик кўзан, сувсар ва шунингдек, одамда паразитлик қилади. Трихинелланинг ҳаёт циклидаги ўзига хос хусусиятлардан бири шуки, ҳар бир индивид бир вақтнинг ўзида трихинелла учун ҳам охирги, ҳам оралик хўжайин ҳисобланади. Жумладан, трихинелла личинкалик даврини юқорида келтирилган ҳайвонлар ва одамнинг мускулларида (оралик хўжайин сифатида), жинсий вояга етган даврида эса шу организмларнинг ичак системасида яшайди (доимий хўжайин сифатида). Трихинелла айрим жинсли, ургочисининг узунлиги 3-4 мм, эни 0,06 мм, эркагининг узунлиги 1,4-1,6 мм, эни 0,04 мм келади. Вояга етган трихинелланинг бош қисми ингичкароқ, ундаги огиз бўшлигидан пармаловчи аппарат кўринишидаги стилет чиқиб туради. Қин эса гавданинг олдинги учи-қизилўнгачнинг ичакка туташган жойидан ташқарига очилади. Эркак трихинеллада жинсий аъзо-спикула бўлмайди. Бунинг эвазига шу органнинг вазифасини бажарувчи махсус тери бўртмаси бўлиб, у тананинг орқа қисмида жойлашган.

**Биологияси.** Трихинелла биогельминт, ҳаёт циклининг ҳамма босқичлари хўжайин организмда ўтади. Трихинелланинг ривожланиш циклида чўчка, ит, бўри, тулки, айик ва шунга ўхшаш ҳайвонлар, шунингдек,

одам трихинелла личинкаси билан зарарланган гўшти истеъмол қилиш орқали паразитни ўзига юқтиради. Ошқозонда турли секретлар таъсирида личинка капсуласи эриб, ундан озод бўлган 1 мм катталиқдаги личинка ингичка ичакка ўтади ва бу ерда тез ривожланиб, 3 суткада жинсий вояга етади. Эркак ва ургочи трихинеллалар ичак деворида жуфтлашади. Уругланган ургочи трихинелла бош қисми билан ичак шиллиқ қаватини пармалаб, ичкарига кириб олади ва икки ойлик ҳаёти давомида 1800 дан 2000 тагача тирик личинка тугади.

Эндигина тугилган личинкалар жуда серҳаракат бўлади, улар лимфа, кейин қон айланиш системасига кириб олиб, бутун организм бўйлаб миграция қилади. Миграциянинг 17-18-кунларидан бошлаб, личинкалар организмдаги скелет мускулларида тўхтади. Аксарият ҳолларда диафрагма мускуллари, қовургалараро мускуллар, қўл ва оёқ мускуллари, тил ва ҳатто кўз косаси мускулларида жойлашади. Шундан бошлаб, трихинелланинг ҳаётида алоҳида давр-мускул даври бошланади (116-расм). Мускулларда тўхтаган трихинеллалар ўсишда давом этади. Улар мускул ҳисобидан озикланади, бунинг натижасида мускул толалари емирилади, уларда моддалар алмашинуви ва физиологик ҳолат бузилади, яъни мускул толаларида дегенерация бошланади. Мускул толалари орасида трихинелла атрофида 2-3 ойлардан кейин бириктирувчи тўқималардан махсус капсула ҳосил бўлади. Личинка капсула ичида қолиб, спирал шаклида ўралади. Ана шу боисдан бу нематода трихинелла спиралис деб аталади. Трихинелла, гўштхўр ҳайвонларга хом гўшт орқали юкса, одамларга трихинелла личинкаси бўлган гўшти яхши пиширилмаган ҳолда истеъмол қилиш орқали ўтади.

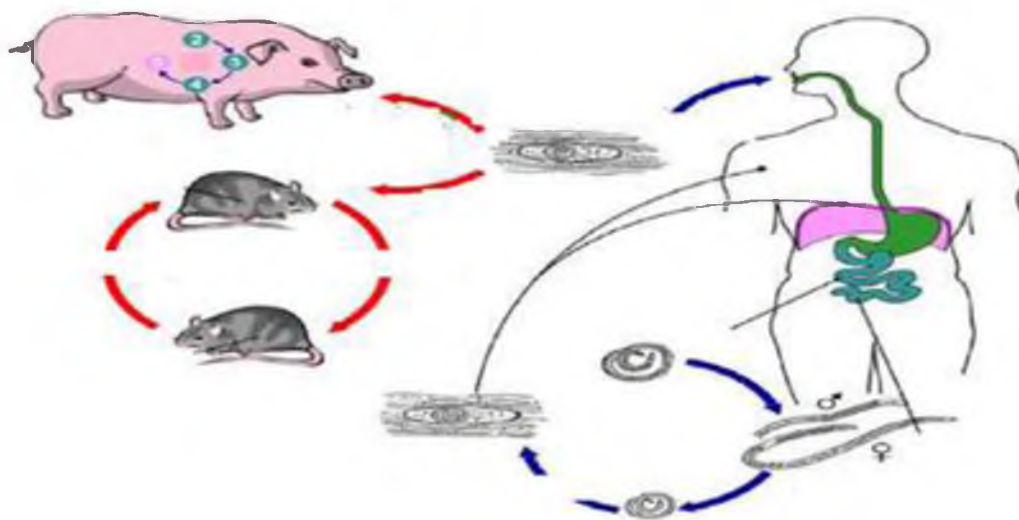
Трихинелла туфайли вужудга келадиган касаллик трихинеллез дейилади. Трихинеллез одамда жуда оғир кечадиган касаллик ҳисобланади. Трихинеллез билан зарарланган организмда дармонсизлик, мускулларда оғриқ сезиш, кўзнинг санчиб оғриши, кўнгил айнаши, қусиш, асабнинг бузилиши, тана ҳароратини кўтарилиши каби аломатлар кузатилади.

Трихинеллез чорвачиликка ҳам жуда катта зарар етказади. Бу касаллик, Австралия китъасидан ташқари, ер юзининг ҳамма қисмида учрайди. Айниса, Америка Қўшма Штатларида, Германия, Польша ва бошқа Европа мамлакатларида кенг тарқалган.

Ҳозирги даврда кўпгина мамлакатларда чўчка, ёввойи чўчка ва айиқларни сўйиш ва реализация қилишда давлат ветеринария назорати ўрнатилган. Мавжуд қонунга асосан ҳар бир жонивор гўштида трихинеллез бор-йўқлиги текширилади. Агар гўшдан трихинелла личинкалари топилса,

бу гўштни истеъмол қилиш ман этилади, бундай гўшт қуйдириш йўли билан йўқотилади. Бу касалликка қарши курашнинг асосий чораси профилактик тадбирлар ҳисобланади.

Трихинеллез табиий манбали касаллик ҳисобланади. Ҳозирги вақтда бу касалликнинг иккита: табиий ва синантроп манбалари мавжуд.



**116-расм. Трихинелланинг ривожланиш цикли**

Биринчи (табиий) манбаида ёввойи ҳайвонлардан бўри, тулки, енотсимон ит, бўрсик, халтали кемирувчилар, ҳашаротхўр сут эмизувчилар, куракоёқлилар ва майда гўштхўр ҳайвонлар иштирок этади. Иккинчи (синантроп) манба уй ҳайвонлари ва айрим кемирувчилардан иборат. Бу икки манба, бир-бирига нисбатан анча мустақил бўлса-да, лекин синантроп манба ҳисобида тобора кенг тарқалиб бормоқда.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб юмалок чувалчангларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Нематодаларнинг жинсий органларининг тузилишини айтинг.
3. Нематодаларнинг эмбрионал ривожланишини айтинг.
4. Нематодалар личинкаларининг тузилишини тушунтиринг.
5. Нематодаларнинг хўжайинларини айтинг.
6. Трихинелланинг ривожланиш циклини айтинг.
7. Одам аскаридасининг ривожланиш циклини айтинг.
8. Бола остирицасининг ривожланиш циклини айтинг.
9. Нематодаларга қарши қандай кураш чоралари қўлланилади?

## **9-БОБ. АКАНТОЦЕФАЛЛАР ЁКИ СКРЕБНИЛАРНИНГ (ACANTHOSERNALES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ**

Скребниларнинг 500 дан ортиқ тури бўлиб, уларнинг ҳаммаси паразитлик қилиб ҳаёт кечиради. Скребниларнинг тана бўшлигида халта шаклидаги лигамент деган орган бўлиб, унинг ичида жинсий безлар жойлашади. Баъзи турларида лигамент икки, баъзиларида бир бўлакдан иборат. Скребнилар айрим жинсли, самкаларининг жуфт тухумдони лигамент ичида жойлашган. Ундан тухум йўли бошланади. Ривожланишининг бошлангич босқичларида тухумдон лигамент ичида ёки тана бўшлигида эркин юрадиган тухум хужайраларига бўлиниб кетади. Тухум чиқарувчи канал ўзига хос тузилишдаги комплексдан иборат бўлиб, оналик кўнгиروги (девори мускулдан тузилган бўлиб, лигаментдан ёки тана бўшлигидан бошланади), тухум йўли, бачадон ва қиндан иборат. Аникланишича, оналик кўнгироги етилган тухумларни ажратиб тухум йўлига ўтказилади. Етилмаган тухумлар махсус вентрал тешик орқали лигаментга ёки тана бўшлигига қайтариб юборилади. Қин гавданнинг охиридан ташқарига очилади (117-расм).

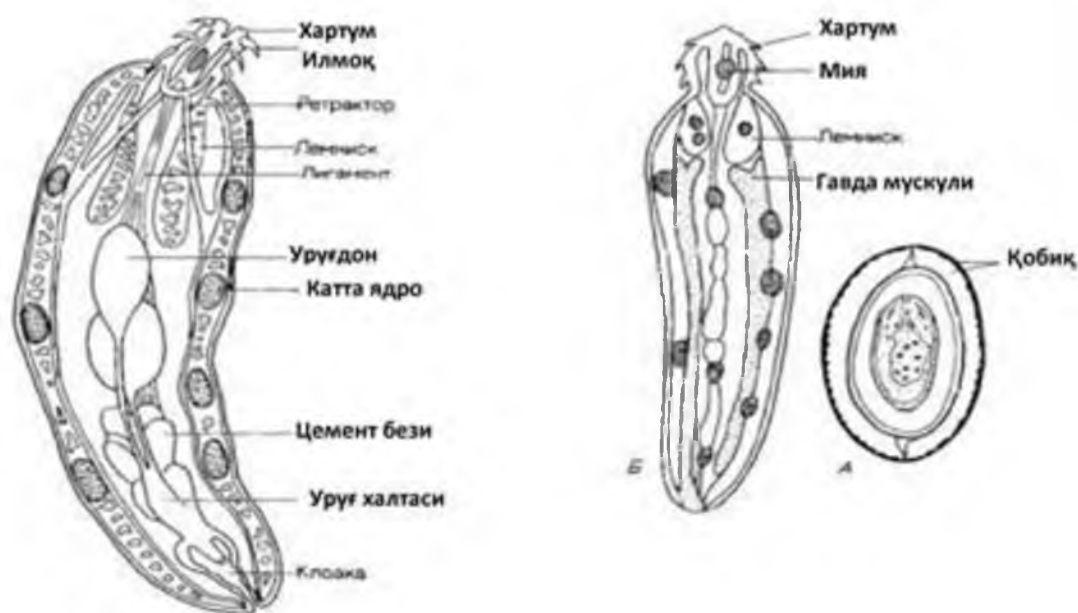
Эркаклик жинсий органлари уругдон, уруг йўли, цемент беzi, жинсий бурса ва кўшилиш органидан иборат. Уругдони шарсимон шаклда бўлиб, иккита бўлади. Улар олдин - кейин бўлиб лигаментнинг ичида жойлашган. Патологик жараёнлар пайтида уругдон битта бўлиши ҳам мумкин. Уругдон акантоцефалнинг личинкалик даврида, оралик хўжайин организмда шакллана бошлайди. Уругдондан уруг йўли бошланиб пенисга етмасдан кенгайиб уруг халтасини ҳосил қилади. Уругдон атрофида цемент беzi деган без бўлади. Унинг шакли ноксимон, найсимон ёки куртаксимон бўлади, сони 3, 4, 6, 8 та бўлиши мумкин ва бу сон авлоднинг диагностик белгиси ҳисобланади. Цемент безининг секретини махсус канал орқали пенисга келиб қуйилади. Бу без ёпишқоқ секрет ишлаб чиқаради ва бу секрет жинсий кўшилишдан кейин ургочи жинсий тешигининг огзини бекитиб ташлайди. Ван Клив (1949) цемент безининг учта турини фарқлайди. 1. Синцитиал цемент беzi кўп ядроли бўлади. 2. Кўп цемент беzi, ҳар бир безда битта ядро бўлади ва уларнинг ҳар бири алоҳида каналга эга. 3. Кўп цемент беzi, ҳар бир без алоҳида капсулага ўралган ва уларнинг ядро элементлари бўлади. Энг содда тузилишга эга бўлгани синцитиал цемент беzi бўлиб, ундан бошқа типдаги безлар ривожланади.

Кўшилиш органи-пенис мускулдан иборат бўлиб, бурса атрофида жойлашган. Бурса мускулдан иборат бўлиб, улар кўшилиш даврида самкани



ушлаб туриш вазифасини бажаради. Шу пайт пенис орқали сперматозоид ургочи жинсий йўллариға ўтади ва цемент безидан ҳам секрет ишлаб чиқарилиб, пенис орқали ургочи индивид жинсий йўлиға ўтади ва ургочи жинсий тешигини бекитиб, уругнинг қайтиб ташқарига чиқишиға йўл қўймайди.

Скребниларнинг тухуми овалсимон, узунчоқ бўлиб, тўртта, баъзан учта пўст билан қопланган (Петроченко, 1956, Вест, 1964). Етилган тухумда эмбрионал личинка ривожланади. Скребниларнинг тухуми ва эмбрионал личинкаси ҳар хил турларида турлича тузилган. В.И. Петроченко 1956 йилда тухум ва унинг ичидаги эмбрионал личинканинг тузилишини ўрганиб, уларни 3 та гуруҳга ажратди ва личинка номи билан атади.



**117-расм. Акантоцефаллар жинсий органларининг тузилиши (Т.А.Гинецинская, А.А.Добровольский, 1978)**

**1. Анэхинли личинка.** Бу турдаги личинкаларнинг гавдасида илмоқчалар ва ўсимталар бўлмайди, шакли овалсимон, бу личинка жойлашган тухум 3 қаватли пўст билан қопланган бўлади. Ичкиси юпқа, ўрта ва ташқиси қалин бўлиб, тез емирилади. Бу типдаги личинкалар неоэхиноринхинлар кенжа синфига кирувчи акантоцефалларда бўлади. Улар сув ҳайвонларида (балиқлар, сув тошбақаларида) паразитлик қилади.

**2. Геммэхинли личинка.** Буларнинг гавдаси чўзинчоқ бўлиб, гавдаси учининг бирида унча кўп бўлмаган сонда эмбрионал илмоқчалар жойлашган, ўсимталари йўқ, уч қаватли пўсти бор. Бу хилдаги личинкалар фақат эхиноринхинлар кенжа синфининг вакилларида учрайди. Улар сув ёки сув билан боглиқ бўлган ҳайвонларда (балиқлар, амфибиялар, кушлар, сут эмизувчиларда) паразитлик қилади.

**3. Голоэхинли личинка.** Бу типдаги личинкаларнинг устки қисми тўлиқ ўсимталар билан қопланган ва кам сондаги қиличсимон эмбрионал илмоқчалари ҳам бор. Бу личинка 3 та пўст билан қопланган бўлиб, овал шаклда бўлади. Бу хилдаги личинкалар гиганторинхинлар кенжа синфига кирадиган акантоцефалларда учрайди. Улар қурукликда яшайдиган ҳайвонларда паразитлик қилади ва ривожланиши қурукликда ўтади.

**Эмбрионал ривожланиши.** Тухумдон личинкалик давридан бошлаб ривожлана бошлайди ва охириги хўжайин организмига тушиши билан бу жараён тезлашади. Тухумдондан ооцит етилиши даврида захира озик моддалар тўпланadi ва тухум хўжайра тўлиқ етилади.

Уругдон ҳам худди тухумдон каби ривожланади ва охириги хўжайин организмидаги скребнида сперматозоид етилади. Скребниларда сперматозоид ипсимон шаклда бўлади. Сперматозоид ургочи индивид тана бўшлиги ёки лигаменти орқали тухумдонга, ундан тухум хўжайрага киради ва оталаниш жараёни содир бўлади. Оталанган тухум хўжайранинг атрофида иккинчи, қалинроқ пўст ҳосил бўлади ва тухум тухумдондан тана бўшлигига чиқиб, тухумда майдаланиш жараёни содир бўлади. Шу ерда личинка тухумнинг ичида ривожлана бошлайди.

Акантоцефалларнинг эмбрионал ривожланиши асосан 3 та турида яхши ўрганилган. В.И.Петроченко 1956 йилда *Polymorphus magnus* эмбрионал ривожланишини ўрганган. У қуйидагича содир бўлади: 16 та бластомер ҳосил бўлгунча майдаланиш тенг боради, кейин тартибсиз майдаланиб 2 қаватли эмбрион (гаструла) ҳосил бўлади. Бу жараён иммиграция йўли билан содир бўлади.

Скребнилар эмбрионал ривожланишининг характерли хусусияти шундаки, эмбрион ривожланишининг маълум даврида хўжайралар чегараси йўқолиб синцитий ҳосил бўлади ва бу синцитийда йирик ядро бўлади. Ана шу синцитийларнинг ҳар биридан кейинчалик маълум бир органлар шаклланади. Скребнилар личинкаси ва вояга етган индивиди маълум сондаги хўжайралардан иборат бўлади. Гиподермасида ҳаммаси бўлиб 6 та, хартум ретракторида 4 та ядроси бўлади.

**Постэмбрионал ривожланиши.** Ичида эмбрионал личинка ривожланаётган тухум охириги хўжайин ичагига, ундан фекал билан ташқи муҳитга чиқади. Личинканинг бундан кейинги ривожланиши учун тухум оралик хўжайин (хашаротлар, қисқичбақасимонлар) организмига тушиши керак.

**Скребниларнинг оралик хўжайин организмида ривожланиши.** Акантоцефаллар учун оралик хўжайин қисқичбақасимонлар, хашаротлар

ҳисобланади. Ван Клив (1937), Мур (1946), Кромптон (1964), В.И.Петроченко (1956) фикрларини умумлаштириб оралик хўжайин организмида скребниларни 3 та личинкалик босқичи содир бўлади, дейиш мумкин:

1. Эмбрионал личинкали тухумни ютиб юборган оралик хўжайин ичагида тухумдан **акантор** личинкаси чиқади. Бу личинка эмбрионал личинкадан фарқ қилмайди. Акантор оралик хўжайин ичак деворига кириб олади. Ундан тана бўшлигига ўтади ва ташқи томонини пўст қоплаб, пўст ичида личинка ривожланаверади. 20-22<sup>0</sup>С да ўрдак полиморфи 13-14 кунда, сут эмизувчи монилиформаси 22 кунда, макракантроинх 30 кунда ривожланади.

2. Акантор чўзилиб, ички органлари шакллана бошлайди ва акантор **преакантелла** личинкасига айланади. Бу босқичнинг характерли хусусияти органларининг интенсив ҳосил бўлишидир. Нерв ганглиялари, лигамент, жинсий безлар ҳосил бўла бошлайди. Шундай қилиб, бу босқичнинг охирида вояга етган индивиднинг ҳамма органлари шаклланади, аммо тўлик етилмаган бўлади. Бу босқич ҳам ҳар хил муддатларда етилади. Масалан, полиморфлар 22<sup>0</sup>С да 30-33 кунда етилиши мумкин.

**3. Акантелла босқичи.** Бу босқич инвазион босқич бўлиб, уни Кромптон (1964) цистакант деб аташни таклиф этган. Бу босқичнинг характерли хусусияти цистага ўралиб, тинч ҳолатга ўтишидир. Хартуми кинга кириб олади. Баъзи турлари (полиморфлар) тана бўшлигига йигилиб овал шаклга киради.

Солиштирма морфологик, гистокимёвий усуллар ёрдамида аниқланишича, акантелла пўсти бу капсула бўлиб, хўжайиндан паразитнинг химояланиши учун бириктирувчи тўқимадан ичак деворида ҳосил қилган химоя воситасидир. Ички пўстни эса паразитнинг ўзи ҳосил қилади. Капсула (ёки пўст) ҳамма скребниларда ҳосил бўлади.

Акантелла саргиш рангда бўлиб, оралик хўжайин организмида билиниб туради. Цистага ўралиши уни оралик хўжайин организмида узок вақт шу ҳолатда сақланишига ёрдам беради. Оралик хўжайин билан биргаликда акантелла личинкаси бўлган циста доимий хўжайин организмига тушади.

**Скребниларнинг доимий хўжайин организмида ривожланиши.** Скребниларнинг доимий хўжайинлари, яъни умуртқали ҳайвонларнинг зарарланиши акантелла личинкаси билан зарарланган оралик ёки резервуар хўжайинни ейиши орқали содир бўлади. Умуртқалиларнинг овқат ҳазм қилиш органларида оралик хўжайин ҳазм бўлади, акантелла цистадан чиқиб,

ичак деворига ёпишади ва тезда жинсий вояга етади. В.И.Петроченко (1956) маълумотларига кўра, *Polymorphus magnus* ўрдак ичагида 3-4 кунда жинсий вояга етади ва гавдаси 2 марта катталашади. Жинсий кўшилишдан кейин самкасининг тана бўшлигида оталаниш жараёни содир бўлиб, 5-6 кундан кейин эркин сузиб юрадиган уругланган тухум пайдо бўлади. Уругланишдан 23-25 кундан кейин тухум ташқи мухитга чиқа бошлайди. Демак, *P. magnus* ривожланиши 27-30 кун давом этади. *Moniliformis dubius* – сут эмизувчиларнинг жуфтсимон скребниси 35-40 кунда, улкан скребни *Macracanthorhynchus hirudinaceus* чўчка ичагида 78-82 кунда, балиқ скребниси *Leptorhynchoides thecatus* 56 кунда ривожланади.

Скребнилар жинсий вояга етгандан кейин умуртқалиларнинг ичагида жойлашиб олади. Жумладан, балиқлар ва амфибиялар ичагининг ҳар хил бўлимида, сут эмизувчиларнинг ингичка ичагида яшайди. Резервуар хўжайиннинг жигар, қизилўнгач ва мускулларида бўлади. Скребнилар охири хўжайин ичагида бир неча ойдан икки йилгача яшайди. Балиқлар, амфибиялар ва қушларда паразитлик қиладиган скребнилар албатта 1 йилдан ортиқ яшайди.

Скребнилар ҳаёти даврида кўплаб тухум кўяди. Вольфхюгель (1924) ва Хербович (1948) маълумотларига кўра, великан скребни 1 суткада 82-580 мингта тухум кўяди. В.И.Петроченко (1956) фикрича, бундай жинсий маҳсулдорлик кўплаб скребниларга хосдир.

**Скребниларнинг ривожланиш цикли.** Скребнилар доимий, оралик, баъзи турлари резервуар хўжайин иштирокида ривожланади. Скребниларнинг оралик хўжайини қисқичбақасимонлар, моллюскалар, ҳашаротлар каби доимий хўжайин учун озуқа бўла оладиган умуртқасиз ҳайвонлар ҳисобланади. Скребнилар ривожланиш циклига кўра 2 гуруҳга бўлинади:

1. Ривожланиш циклида сувда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонлар (қисқичбақасимонлар, моллюскалар) оралик хўжайин сифатида қатнашадиган скребнилар. Буларга неоэхиноринхинлар ва эхиноринхинлар кенжа синфлари киради.

2. Ривожланиш циклида қуруқликда яшайдиган умуртқасиз ҳайвонлар (ҳашаротлар) оралик хўжайин сифатида иштирок этадиган скребнилар. Буларга гиганторинхинлар кенжа синфи киради (фақат *Filicollis* авлоди бу гуруҳга кирмайди).

Скребнилар учун резервуар хўжайин сифатида сувда ривожланадиганларига ҳар хил балиқлар, қуруқликда ривожланадиганларига қуруқлик умуртқалилари: амфибиялар, рептелиялар, қушлар ва майда сут эмизувчилар қатнашади.

**Neoechinorhynchinea (неоэхиноринхинлар) кенжа синфи** вакилларида бир неча турини ривожланиш цикли аниқланган. *Neoechinorhynchus rutili* учун доимий хўжайин карп балиги, орлик хўжайин қисқичбақасимонлар-остракода личинкаси, *N.sylindratus* учун доимий хўжайин окунь, шук, угорь ва бошқа балиқлар, оралик хўжайин остракода-*Sypria globula*. Бу тур учун резервуар хўжайин *Lepomis pallidus* балигидир. *Neoechinorhynchus emydis* учун доимий хўжайин Шимолий Америка тошбақаси, оралик хўжайин моллюскалар, остракодалардир.

**Echinorhynchinea (эхиноринхинлар) кенжа синфи** вакилларида кўпчилигининг ривожланиш цикли аниқланган. Буларнинг охири хўжайини балиқлар, амфибиялар, сув қушлари ва денгиз сут эмизувчилари, оралик хўжайини қисқичбақасимонлар-ёнсузарлар, тенг оёкли қисқичбақалардир. Баъзи турлари учун балиқлар резервуар хўжайин сифатида иштирок этади.

*Echinorhynchus gadi* треска, камбала ва бошқа денгиз балиқларида паразитлик қилади, оралик хўжайини ёнсузарлардир.

*Acanthocephalus anguillaе*да доимий хўжайин чучук сув балиқлари, оралик хўжайин тенг оёкли қисқичбақа – *Asellus aquaticus*. *Leptorhynchoides thecatus* балиқларда паразитлик қилади, оралик хўжайини ёнсузар – *Hyalella azteca*, резервуар хўжайини кўплаб балиқлардир. *Corynosomas trumosum* доимий хўжайини денгиз сут эмизувчилари, қушлар, оралик хўжайини ёнсузарлар, резервуар хўжайини кўплаб денгиз ва чучук сув балиқларидир. Шу кенжа синфдан полиморфларнинг (*Polymorphus*) ривожланиш цикли билан тўлароқ танишамиз.

Ўрдакларда бу авлоднинг *Polymorphus minitus* ва *P.magnus* турлари паразитлик қилади. *P.minitus* асосан ингичка ичакда (70%), *P.magnus* эса йўгон ичакда (75%) учрайди. Булар сувда яшайдиган кўпчилик ёввойи паррандаларда ҳам учрайди.

*P.minitus* узунлиги 2,79-3,94 мм келадиган майда гельминтдир. Хартумининг шакли тухумсимон, узунасига жойлашган 16 қатор илмоқлар билан қуролланган. Ҳар бир қаторда 7-8 тадан илмоқчалар жойлашган. Хартумдан ташқари гавдасининг олдинги қисмида кўплаб ўсимталар жойлашган. Тухумлари узунчоқ, бўйи 0,106-0,111 мм, эни 0,017 мм келади.

*P.minitus*нинг ривожланиш циклида доимий хўжайин ўрдак ва бошқа сув қушлари, оралик хўжайин ҳар хил ёнсузарлар, саккиз турдан ортик балиқлар (угорь, атерина, хўкизча ва бошқалар) резервуар хўжайин сифатида қатнашади. Ўрдаклар ичагида паразит тухум қўяди ва уларнинг тухуми ахлат билан сувга чиқади. Тухумни сувда сузиб юрган ёнсузарлар сув ва озуқа билан ютиб юборади. Ёнсузар ичагида тухумдан акантор личинкаси

чиқади. Аканторлар ичак девори орқали 5 кунда ёнсузарнинг тана бўшлигига ўтиб, 14-15 кундан кейин преакантеллага, 30-33 кундан кейин эса инвазион акантеллага айланади.

Ўрдаклар танасида инвазион акантелласи бўлган ёнсузарни ютиб юборса, скребнини ўзига юктиради ва 27-30 кундан кейин улар жинсий вояга етиб, ургочилари тухум қўя бошлайди. Ёнсузарнинг танасида акантелла личинкаси бўлган пайтда резервуар хўжайин ҳисобланган балиқлар ютиб юборса, балиқ организмда ёнсузар ҳазм бўлиб, акантелла қолади. Бу резервуар балиқни ўрдаклар истеъмол қилганда акантелла ўрдакка юқади. Демак, полиморффислар оралиқ хўжайиндан, яъни ёнсузардан доимий хўжайинга ўтиши ҳам мумкин, 2-йўли оралиқ хўжайиндан резервуар хўжайинга, ундан доимий хўжайинга ўтиши ҳам мумкин. Бу паразит келтириб чиқарадиган касаллик полиморфоз деб аталади. Полиморфоз касаллигидан сақланиш учун профилактик чора тадбирлардан фойдаланиш лозим.

**Gigantorhynchinea (гиганторинхинлар) кенжа синфи** вакиллари ривожланиш цикли бир неча авлодларида ўрганилган. *Mediorhynchus grandis* кушларда паразитлик қилади, уларнинг оралиқ хўжайини тўгри қанотли ҳашаротлардир. Кемирувчилар паразити *Moniliformis moniaformis* учун сувараклар оралиқ хўжайиндир.

*Filicollis anatis* ривожланиш циклида тенг оёқли қисқичбақалар иштирок этади. Улкан скребнилар *Macracanthorhynchus hirudinaceus* учун доимий хўжайин чўчка, оралиқ хўжайини ҳар хил қўнгизлар (май қўнгизи, тилла қўнгиз, шохли қўнгиз ва гўнг қўнгизининг личинкалари, гумбаклари), резервуар хўжайин ҳар хил кемирувчилар ҳисобланди.

*M. satulinus*нинг доимий хўжайини ит, тулки, оралиқ хўжайини қоратанача (ҳашарот – *Adesmia gebleri*), резервуар хўжайини юмронқозик, хорки, латча ва бошқалардир.

Чўчка макраканторинхи – *Macracanthorhynchus hirudinaceus*нинг **ривожланиш цикли қуйидагича амалга ошади.**

Бу паразит акантоцефалларнинг энг йириги бўлиб, уй ва ёввойи чўчкалар, пекар, бурундук, олмахон ва кротларнинг ингичка ичагида паразитлик қилади. Бу паразит билан одам, маймун, қорамол ва ондатралар ҳам зарарланиши аниқланган. Уларнинг танаси узунчоқ, дум томони бир мунча ингичка, бош томони йўгонлашган. Эркакларининг узунлиги 7-15 см, ургочилари 6-8 см келади. Хартумида 36 та илмоқлари бўлиб, улар 12 та қатор бўлиб жойлашган. Илмоқларининг узунлиги 0,16 мм келади. Ургочиларининг жинсий органлари мураккаб тузилган. Етилган тухумлари

тўғридан-тўғри паразитни ўзининг тана бўшлигига тушиб сузиб юради ва ривожланади. Етилган тухумлар овалсимон, узунлиги 0,084-0,102 мм, эни 0,050-0,056 мм, ранги кўнгир бўлади. Гавдаси йирик бўлгани учун улкан макраканторинхус деб аталади.

**Биологияси.** Бу паразит биогельминт бўлиб, оралик хўжайинлари май кўнгизи, тилла кўнгиз, шохли кўнгиз ва гўнг кўнгизининг личинкалари, гумбаклари ва қанотли формаларидир. Булардан май кўнгизи ва тилла кўнгиз кўпроқ зарарланади (118-расм).

Ургочи макраканторинхуслар чўчқанинг ингичка ичагида ичида акантораси бўлган тухумларини кўяди. Ахлат билан ташқи муҳитга чиққан тухум май кўнгизи ёки тилла кўнгизлар личинкалари томонидан ютиб юборилади. Кейинчалик тухумдан чиққан акантора личинкаси ичак деворини тешиб, хўжайин тана бўшлигига ўтади. Бу ерда ривожланиб, акантора преакантелла ва ўз навбатида инвазион акантеллага айланади. Макраканторинхларнинг оралик хўжайин организмида ривожланиши йил фаслларига боглик. Агар кўнгиз личинкалари июнь ойида зарарланса, преакантелла 3,5-4 ойдан сўнг ривожланиб акантелла личинкасига айланади, аксинча кўнгиз личинкалари июль ойида ёки ундан кейинроқ зарарланса, акантелла 12-13 ойдан кейин пайдо бўлади. Янада кечроқ зарарланса, акантелла 241 кундан кейин пайдо бўлади. Акантелла гавдаси ясси ва узунчоқ, ранги оқ, узунлиги 3,6-6,6 мм келади.

Кўнгиз ривожланиши даврида (личинка, гумбак, қанотли даври) акантелла яшовчанлик қобилятини йўқотмайди. Унинг бутун умри давомида тирик қолади. Демак, чўчқалар кўнгизларнинг личинка, гумбак, имаго даврларида еб ўзига макраканторинхусларни юктириши мумкин. Акантелла оралик хўжайин организмида 2-3 йил, кўнгиз ўлгандан кейин 5-7 кун ўз ҳаётчилигини сақлаб қолиши мумкин. Чўчқаларнинг ҳазм қилиш органларида кўнгиз ҳазм бўлиб, ичидаги макраканторинхус акателласи ингичка ичакка борганда хартумини қинидан чиқариб, 36 та илмоқлари билан ичак шиллик қаватига ёпишиб олади. Ёпишган жойда ривожланиб, жинсий вояга етади. Инвазион личинкаларнинг дефинитив хўжайин организмига тушиб, жинсий вояга етган паразитга айланиши 70-110 кун давом этади. Чўчқа организмида 10 ойдан 23 ойгача яшайди.

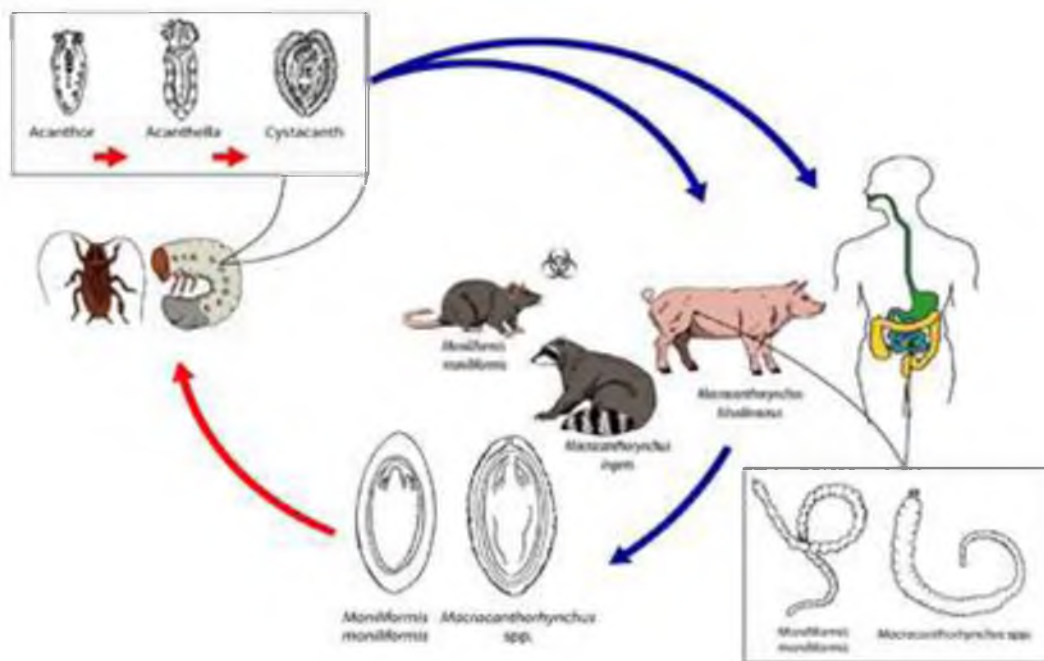
Макраканторинхлар келтириб чиқарадиган касаллик макраканторинхоз деб аталади. Бу касаллик айрим жойларда табиий манба ҳолда ривожланиб, у билан асосан 10 ойдан ошган чўчқалар касалланади. Чўчқа болалари катта ёшдагиларига қараганда бир мунча кўпроқ зарарланади. Бунинг сабаби ёш чўчқалар катта чўчқаларга қараганда ерни ковлай бошлайди, инвазия манбаи

май (март) ва тилла қўнгизлар личинкалари одатда 12-15 см чуқурликда бўлади.

Май қўнгизлари личинкалик ва гумбаклик даврида 60% гача макраканторинхус билан зарарланиши аниқланган бўлиб, ҳар бир ҳашаротда 130 тагача акантелла бўлиши мумкин. Тилла қўнгизлар эса табиий шароитда 25-100% зарарланиб, битта ҳашаротда 136 тагача акантелла бўлиши аниқланган. Макраканторинхоз чўчка организмда ноябрь-март ойларида юқори даражада ривожланади. Бу даврда ҳайвоннинг иштаҳаси бузилади, қон аралаш ичи кетади, жуда ориқлаб, ўсиши ва ривожланиши сусаяди. Кўпинча касаллик ҳайвонни нобуд бўлишига олиб келади.

Макракантаринхоз Ўзбекистон шароитида фақат ёввойи чўққаларда (80%) учраши аниқланган. Касалликка қарши курашишда асосан профилактик чораларга асосланилади. Жумладан, гўнгни биотермик ишлов бериш, чўққани далага чиқармаслик, зарарланган чўққаларни йўқотиш каби тарбирлар амалга оширилади.

**Қушлар филиколлези.** Бу касалликни *Filicollis anatis* келтириб чиқаради. Паразит ўрдак ва кўплаб сув ҳамда ботқоқлик қушларини ингичка ичагида паразитлик қилади.



**118-расм. Акантоцефалларнинг ривожланиш цикли**

Паразит ўртача катталиқда, колбасимон шаклда, гавдаси ўсимталар билан қопланган. Личинкаси узун, бармоқсимон, сенциллаларида хартуми шарсимон, юлдузсимон илмоқлар билан қопланган. Эркаклари гавдасининг олдинги қисми ўсимталар билан қопланган. Самкасининг узунлиги 10-25 мм, эни 4 мм, оқиш рангда, хартумида илмоқлари 18 қатор бўлиб жойлашган.



Тухуми 0,062-0,70 мм узунликда бўлади. Самецларининг узунлиги 6,0-8,0 мм, эни 1,4 мм, шакли ипсимон, оқ рангда бўлади.

Оралик хўжайини сув хўтикчаси (қисқичбақасимон) – *Asellus aquaticus*. Ривожланиш цикли полиморфусларга ўхшайди. Оралик хўжайин организмида 24-26<sup>0</sup>С да 25 кунда акантелла личинкасига айланади. Қушлар ичагида 29-30 кунда жинсий вояга етади. Қушлар иссиқ фаслда зарарланади.

Сув хўтикчаси бир йилдан ортиқ яшайди, шу даврда инвазия унинг организмида сақланади. *Filicollus* хартуми билан қушнинг ичагини зарарлайди ва шамоллашлар пайдо бўлади. Қуш ўсиш ва ривожланишдан орқада қолади, кучсизлик сезилади. Полиморфозга ўхшаш профилактик чораларга амал қилиш лозим.

Резервуар хўжайин иштирокда ривожланадиган турларининг ривожланиш цикли иккинчи марта мураккаблашган. Жумладан, эхиноринхинлар кенжа синфининг вакили *Corynosoma crumosum* тюленларни ичагида паразитлик қилади. Оралик хўжайини ёнсузар – (*Pontoporeia* авлоди), резервуар хўжайини балиқлар ҳисобланади. Ёнсузарни балиқлар ейди, ёнсузар ҳазм бўлади, акантелла эса тезда балиқнинг мускули ёки тана бўшлигига ўтади. Балиқ организмида акантелла ривожланмайди. Балиқ организмида 80-100 тагача акантелла бўлиши мумкин. Тюленлар ноҳосдан ёнсузарни ютиб скребнини оралик хўжайиндан ўзига юктириб олади. Тюленлар асосан балиқлар билан озиқланади ва балиқ, яъни резервуар хўжайин орқали тюлень кўпроқ скребнини ўзига юктиради.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб акантоцефалларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Акантоцефалларнинг ургочилик жинсий органларини айтинг.
3. Акантоцефалларнинг эркаклик жинсий органларини айтинг.
4. Акантоцефалларнинг уругланиши ва личинкалари турларини айтиб беринг.
5. Акантоцефалларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.
6. Акантоцефалларнинг постэмбрионал ривожланишини айтинг.
7. Акантоцефалларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.

## 10-БОБ. ҲАЛҚАЛИ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (ANNELIDA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

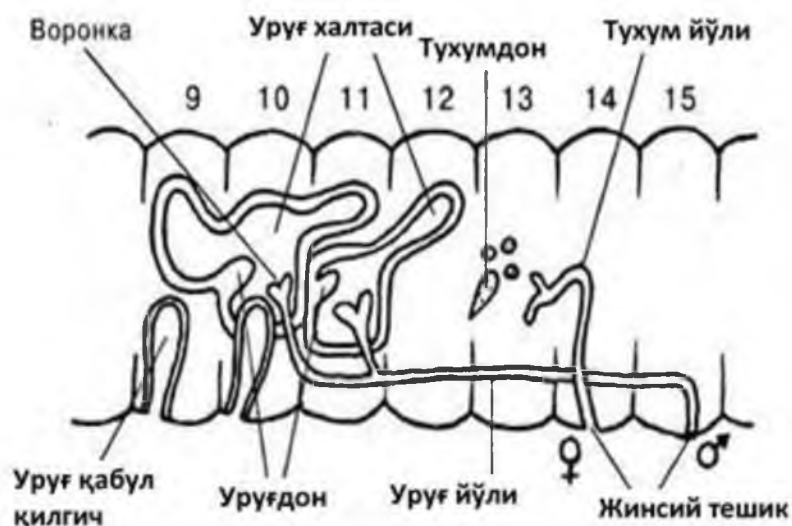
### 10.1. Кўп тукли ҳалқали чувалчангларнинг (Polychaeta) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

**Жинсий органларининг тузилиши.** Кўп тукли ҳалқали чувалчангларнинг кўпчилиги алоҳида жинсли бўлиб, уларнинг жинсий органлари ясси ва юмалоқ чувалчангларнинг жинсий органларига нисбатан содда тузилган. Айрим турларида жинсий безлар гавданинг барча сегментларида, баъзиларида маълум сегментларида, кўпчилик турларида эса гавданинг фақат охириги сегментларида жойлашган. Жинсий безлар перитонеал эпителий тўқимасидан ривожланади. Гонадалар эпителий хужайралари билан қопланган бўлиб, жинсий хужайралар (тухум ва сперматозоид) етилиши бошланиши билан эпителий ўсади ва жинсий хужайралар тана бўшлигига (целомга) чиқади. Целомдаги суюқликда эркин сузиб юриб, шу ерда сперматогенез ёки овогенез жараёнлари охирига етади. Айрим полихетларда жинсий канал бўлмайди ва жинсий хужайралар гавда деворини ёриб ташқарига чиқади. Кўпчилик турларида жинсий канал нефридияга бирлашиб кетган. Демак, нефридия айирув ва жинсий хужайраларни ташқарига чиқариш вазифаларини бажаради.

Полихетларнинг кўпчилигида уругланиш ташқарида содир бўлади, уларда копуляция содир бўлмайди. Saccostegus авлоди вакиллариининг ургочиларида уруг қабул қилувчи халта, эркаларида копулятив органи бўлиб, уларда копуляция жараёни содир бўлади.

Полихетларнинг кўпчилигида эпитокия ходисаси учрайди. Жумладан, Nereis жинсий вояга етиши билан ўзгара бошлайди, яъни гавдасининг жинсий хужайра етиштирмайдиган олдинги қисми аток, халқаларида жинсий хужайра етиштирадиган орқа қисми эпиток деб аталади. Гавдасининг бу икки қисми ташқи белгиларига кўра ҳам бир-биридан фарқ қилади (119-расм).

Бу фарқлар кўпроқ эпиток қисмдаги халқаларда яққол сезилади, яъни бу қисмдаги туклар кўпайиб ва йўгонлашиб параподиялари сузишга ёрдам берадиган органга айланади. Бу сегментлардаги ичаклар дегенерацияга учрайди, мускуллари редукцияланади ва бундай нереидларнинг шакли гетеронереида деб аталади. Булар жинсий вояга етмаган формасидан фарқ қилиб, пелагик ҳаёт кечиради ва денгиз суви юзасига чиқиб кўпаяди.



119-расм. Ҳалқали чувалчанглар жинсий органларининг тузилиши  
(В.А.Догель, 1981)

Палоло (*Eunie viridis*)да эпиток қисми жуда узун (20 см дан узун) бўлиб, у аток қисмдан ажралади ва сувда эркин сузиб юради. Бу ходиса йилнинг маълум вақтида содир бўлади ва сув юзасига жуда кўплаб чиқиб қолади. Палоло октябрь, ноябрь ойларида Тинч океанида, айниқса Самоа ва Фиджи ороллари атрофидаги сув юзасига чиқиб қолади. Шу пайт маҳаллий аҳоли уларни кўплаб йигиб олади ва истеъмол қилади. Айрим турларида олдинги ва орқа қисмлар бир-биридан ажралади ва олдинги қисмнинг орқа сегменти регенерацияга учраб, дум ҳосил бўлади. Орқа қисмнинг олдинги учида янгидан бош қисм пайдо бўлади.

*Autolytus*, *Myrionida* ва бошқаларида эпиток қисмда аток қисмдан ажралмасдан бош қисм пайдо бўлади, яъни битта ҳайвон регенерация зонаси билан тутшиб турган иккита ҳайвон кўринишида бўлади. Баъзан биринчи жинсий индивид ажралмасдан регенерация зонасидан 2-, 3- ва ҳоказо 30 тагача бир-бири билан бирлашиб турган жинсий индивидлар ҳосил бўлиши мумкин. Улар жинсий вояга етгандан кейин бир-биридан ажралади. Шундай қилиб, полихетларда регенерация ходисаси кучли ривожланган.

**Ривожланиши.** Полихетлар тухуми тўла ва спиралсимон майдаланади. Дастлаб икки марта меридионал майдаланиш натижасида 4 та тахминан бир хил А, В, С, D бластомерлар ҳосил бўлади. Булардан В бластомердан эмбрионнинг қорин томони, D бластомердан елка томони пайдо бўлади. Кейин бу 4 та бластомерлар 4 та юқори кичик (анимал) ва 4 та пастки йирик (вегетатив) бластомерларни ҳосил қилади. Кичик бластомерлар микромерлар, йириклари эса макромерлар деб аталади. Микромерлар 1a, 1b, 1c, 1d, макромерлар эса 1A, 1B, 1C, 1D деб

белгиланади. Шундан кейин майдаланиш яна давом этиб, бластомерлар сони ортиб бораверади. Ҳосил бўлаётган бластомерлардан 1a 1A бластомернинг устига, 1b 1B бластомерни устига ва ҳақозо жойлашади. Натижада бластомерлар спиралсимон жойлашади. Шунинг учун бундай майдаланиш спиралсимон майдаланиш деб аталади (120-расм).

Ривожланишнинг дастлабки даврларидан бошлаб ҳар бир бластомернинг кейинги тақдир аниқ бўлиб қолади. Умуман, дастлабки уч марта майдаланишдан ҳосил бўлган микромерлар личинканинг эктодерма каватини, 4-майдаланишдан ҳосил бўлган бластомерларнинг биттаси (4d) целомик мезодермани, 4-майдаланишнинг бошқа бластомерлари ва макромерларнинг барчаси энтодермани ҳосил қилади. Натижада шарсимон эмбрион пайдо бўлади. Бластоцелга энтодермал бластомерларнинг вегетатив кутбда қатламланиши туфайли гастрюла содир бўлади. Гастропор вегетатив кутбда, эмбрионнинг қорин томонининг экваторида жойлашади ва кейинроқ огиз тешигига айланади. Унинг қарама-қарши томонидан порошица очилади. Шундай қилиб, эмбрион полихетларга хос бўлган трохофора личинкасига айланади. Трохофора личинкаси тузилишига кўра умуман чувалчангга ўхшамайди.

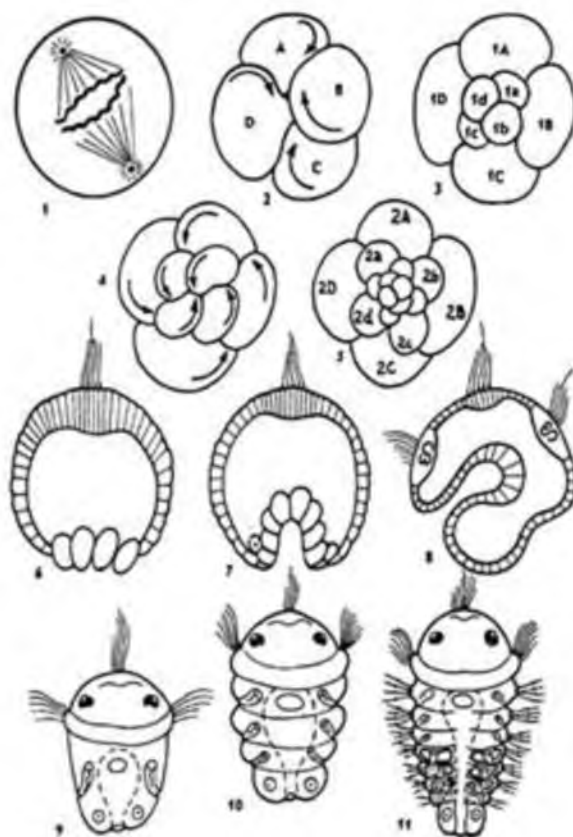
Трохофора планктон, киприклари ёрдамида сувда сузиб юрадиган личинка бўлиб, ранги ялтироқ, гавдаси шарсимон ёки эллипссимон шаклда бўлади. Олдинги (анимал) кутбида эктодермал хужайралардан тузилган қорамтир пластинкада жойлашган сезувчи киприклари бор. Огзининг олдинги қисмининг экваторида киприклар тўплами, яъни прототрох жойлашган. Айрим турларида огиздан кейин ҳам унча кўп ривожланмаган киприклар тўплами бор. Ичаклари огиздан бошланиб, порошица билан тугайди ва учта бўлимдан иборат. Олдинги ва орқа ичак эктодермадан, ўрта ичак эса энтодермадан ҳосил бўлади. Ичак билан гавда девори ўртасида бирламчи тана бўшлиғи жойлашган. Ичакларнинг четидан кичик жуфт протонефредия ўтади.

Личинканинг мезодермал мускул толалари бластопор ёнида жойлашган мезенхима хужайраларидан ҳосил бўлади. Мезодермал куртакнинг (сомитнинг) яна бири ичак ёнида жойлашган ва у 4d бластомерлардан ҳосил бўладиган мезобластлардан (телобластлардан) ривожланади. Маъум вақтдан кейин трохофорада метаморфоз жараёни бошланади. Личинканинг орқа (вегетатив) ярим шар қисми ўсиб, сегментлари сони 13 тагача етади. Ҳар бир сегментда параподиялар ва киприклар пайдо бўлади. Шу даврда ҳар иккала мезодермал хужайралар тез кўпайиб, ичакнинг ёнида иккита мезодермал бўшлиқни ҳосил қилади. Тезда

ташқи сегментация таъсирида мезодермал бўшлиқ хужайралари ҳар бир сегмент атрофида тўпланиб жойлашади. Бу хужайралар қалинлашиб, бўшлиқ ҳосил бўлади. Кейинчалик бу бўшлиқ иккиламчи тана бўшлиғи, яъни целомга айланади. Бу мезодермал бўшлиқ ёки сомитлар тери-муқкул халтасигача ўсиб соматоплевра, ичакнинг устки ва остки томонигача ўсиб спланхноплеврани ҳосил қилгунча ўсади. Ҳар бир сегментдаги целомни бири-биридан ажратиб турадиган икки қаватли диссепимент парда ҳосил бўлади. Целомни гавда деворидан ва ички органлардан ажратиб турадиган перитонеал эпителий сомитларнинг деворидан ҳосил бўлади. Ичаклар мезентерийларга осилгандек туради. Бу мезентерийлар жуфт сомитларнинг жуфтлашган жойидан ҳосил бўлади. Елка ва қорин мезентерийлари ўртасида бўшлиқ бўлиб, ундан елка ва қорин қон томирлари шаклланади. Шундай қилиб, ҳар бир сегментнинг ўзининг жуфт целомик бўшлиғи пайдо бўлади. Трохофора метаморфози даврида қорамтир пластинка хужайраларининг бир қисми тери остида тўпланиб бош мияни ҳосил қилади. Қорин томонидаги эктодерма валикларида қорин нерв стволи жойлашади. Кейинчалик улар бош мия билан боғланиб кетади. Шунингдек, эктодермадан кўз, пальпилар ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, сегментлашмаган бирламчи тана бўшлиқли трохофорадан гавдаси сегментлашган, метамер целомли навбатдаги метатрохофора личинкаси пайдо бўлади. Метатрохофоранинг гавдаси бош (простомия), бир қанча тана сегментлари ва анал (пигидия) ҳамда унинг охиридаги порошицадан иборат. Бош қисми трохофоранинг деярли ўзгармаган огиз олди ярим шаридан бошланади. Анал трохофора гавдасининг энг охириги қисми бўлиб, бирламчи мезодермал хужайралардан кейинги қисмини ўз ичига олади. Шундай қилиб, метатрохофора гавдасининг иккита бўлими (бош ва анал) тана сегментларидан кескин фарқ қилади. Бу сегментларнинг муҳим жиҳати шундаки, уларнинг ҳаммаси бир вақтда пайдо бўлади.

Метатрохофора маълум вақт ўзгармасдан сувда сузиб ёки бирор жисмга ёпишиб яшайди ва маълум вақтдан кейин яна метаморфозга учрайди. Аналнинг олдинги қисмида ўсиш зонаси пайдо бўлади ва ундаги хужайралар тез бўлиниб кўпаяди. Унинг олдинги қисмидаги хужайралар ҳам тезроқ бўлиниб кўпаяди ва тез ўсади, лекин дифференциаллашмаган тўқимадан иборат бўлади.



**120-расм. Полихетларнинг ривожланиши. 1 – биринчи майдаланиш; 2 – саккиз хужайрали босқичга ўтиши; 3-5 – саккиз бластомерлик даври; 6 – бластула; 7 – гастрюла; 8-9-10 – трохофора; 11 – нектохета (бластомерлар ичидаги сон ва ҳарфлар бластомерлар белгиланган) (А.К.Дондуа, 2004)**

Ана шу қисмдан янги сегментлар ҳосил бўлиб, гавдасининг олдинги қисмига жойлашади. Бу жараён жинсий вояга етган индивидда қанча сегмент бўлса, шунча сегмент ҳосил бўлгунча давом этади. Баъзан бирламчи мезодермал хужайралар ўсиш зонасида сақланиб қолиб, ўсишни таъминлайди. Аммо кўпчилик ҳолатларда бу хужайралар целом ҳосил бўлишига сарфланиб кетади ва мезодермал хужайралар ўсиш зонасидаги эктодермадан янгидан ҳосил бўлади. Мезодермал бўшлиқдан кетма-кет жуфт целомик халта ҳосил бўлади. Ҳар бир янгидан ҳосил бўлаётган сегмент шундай целомик халта билан таъминланади ва аста-секин бирламчи тана бўшлигини сиқиб чиқаради. Целомнинг тери-мускул халтаси томони эктодерма билан, ички томони ичак-мускул билан чегараланади. Шундай қилиб, бирламчи тана бўшлиги целомга (иккиламчи тана бўшлигига) айланади. Ҳар бир сегментдаги целомик халта навбатдаги сегментнинг целому билан диссепимент парда орқали ажралиб туради.

Мезодерманинг тери-мускул қавати томонидан гавда мускуллари, ичак-мускул қавати томонидан ичак мускуллари, гавда деворидан

перитонеал эпителий ва жинсий воронка (целомодукт) ҳосил бўлади. Ҳар бир сегментда параподий, унинг ички қорин томонида қорин нерв стволи, қорин нерв ганглияси, айирув органлари шаклланади.

Ҳалқали чувалчанглар дефинитив сегментларининг пайдо бўлиши иккиламчи ходиса ҳисобланади. Метаморфоз жараёнида дастлаб метатрохофора сегментлари, кейин бошқа органлар пайдо бўлган. Бу ходисани П.П.Иванов метамериянинг иккиламчи келиб чиқиши назариясида исботлаб берган. П.П.Иванов метатрохофоранинг унча кўп бўлмаган дастлабки сегментларини постларвал сегментлардан фарқлаш учун ларвал (личинка) сегментлар деб атади. Ларвал сегментлар бирданига ҳосил бўлиши, сегментация ташқи органлардан бошланиши, жинсий безлар ва жинсий воронка йўқлиги, баъзан целомда метамерлик йўқлиги билан фарқ қилади. Постларвал сегментлар ҳосил бўлиши жараёнида ўсиш зонасидаги мезодерма сегментацияланади, қон айланиш, жинсий без ва жинсий воронка ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, жинсий вояга етган метамер чувалчанг гавдаси куйидаги қисмлардан иборат бўлади: 1) трохофоранинг олдинги ярим шаридан ҳосил бўлган бош ёки простомиум; 2) бир неча ларвал сегментлар; 3) кўплаб постларвал сегментлар; 4) трохофора личинкаси гавдасининг охиридан ҳосил бўлган анал бўлими ёки пигидиум.

Олигомер чувалчанглар гавдасида фақат ларвал сегментлар бўлади. Шунинг учун улар кўпчилик ҳолатларда метатрохофора личинкасига ўхшайди. Метатрохофоранинг кейинчалик личинкалик даври чўзилиб, чувалчангсимон шаклга келади. Барча полихетларда ҳам тухумдан трохофора личинкаси чиқмайди. Баъзи турларида трохофора личинкасига мос босқичлар тухум ичида ўтиб, тухумдан метатрохофора ёки нектохета личинкалари чиқиши мумкин. Нектохета гавдаси икки бўлимдан иборат бўлиб, олдинги бўлими трохофоранинг олдинги бўлимига ўхшайди, орқа бўлими эса бир неча сегментлардан иборат бўлади.

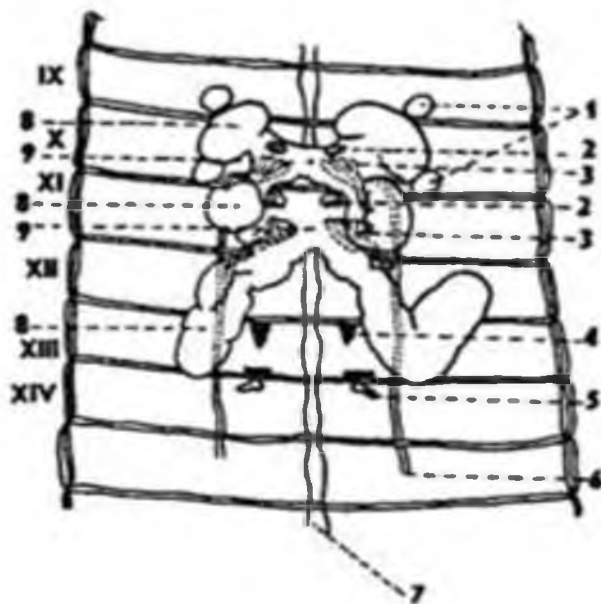
## **10.2. Кам туклиларнинг (*Oligochaeta*) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Полихетлардан фарқ қилиб, олигохетлар гермафродит ва жинсий органлари мураккаб тузилган. Ёмгир чувалчангининг жинсий органлари 9-15 сегментларда жойлашган. Эркаклик жинсий органлари 10-11 сегментларда жойлашган икки жуфт уругдондан иборат. Уругдонлар диссепимент парданинг қатламланишидан ҳосил бўлган учта уруг халта билан қопланган. Ҳар бир уругдон атрофини уруг олиб

кетувчи канал воронкалари ўраб туради. Бу каналлар уруг каналига айланиб 15-сегментдан ташқарига очилади (121-расм).

Уругдон ва уруг воронкасига жуда катта 3 жуфт уруг халталари бирлашади ва улар 9, 10, ва 12-сегментларда жойлашган. Тўлиқ етилмаган уруг хужайралари уругдондан уруг халтасига тушади ва шу ерда тўлиқ етилган сперматозоидга айланади. Сперматозоидлар кўшилиш пайтида воронка ва уруг йўли орқали ташқарига чиқарилади.

Ургочилик жинсий органлари кичик жуфт тухумдонлардан иборат бўлиб, 13-сегментда жойлашган. Шу сегментдан тухум йўли воронкаси бошланиб, 14-сегментдан ташқарига очилади. Шунингдек, 9- 10- сегментларда жойлашган икки жуфт уруг қабул қилувчи халта ҳам бўлиб, улар кўшилиш пайтида спермани қабул қилиб олади.



**121-расм. Ёмғир чувалчанги жинсий органларининг тузилиши.**

- 1 – уруг қабул қилувчи халта; 2 – уругдон; 3 – уруг йўли воронкаси;  
 4 – тухумдон; 5 – тухум йўли; 6 – уруг йўли; 7 – корин нерв занжири;  
 8 – уруг халтаси; 9 – уруг халтаси бўшлиғи, IX-XIVсегментлар (В.Ф.Натали, 1975)

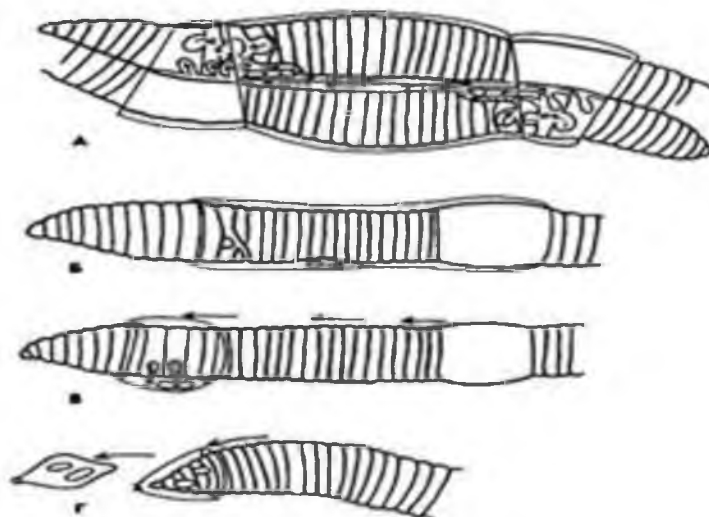
Олигохетларнинг 32-37-сегментларида жойлашган кўплаб бир хужайрали безлардан ажраладиган секрет қотиб, халқасимон (муфта) кўринишга келади ва уругланишдан кейин икки томони ёпилиб, тухум гумбагини ҳосил қилади. Шунингдек, бу безлардан ажраладиган оксилли суюқлик гумбак ичида ривожланаётган эмбрион учун озуқа сифатида сарфланади.

**Кўпайиши ва ривожланиши.** Жинсий вояга етган иккита чувалчанг гавдасининг олдинги қисми билан шундай жуфтлашадики, ҳар иккаласининг



уруг кабул қиладиган 9- 10- сегментлари бир-бирига мос келади (122-расм). Кейин белбоғлар ажратадиган секрет қотиб ҳалқа (муфта) ҳосил бўлади. Ҳар иккала чувалчанг 15-сегментидан сперматозоидни ташқарига чиқаради. Мускулларининг қисқариши туфайли махсус новчадан сперма муфта орқали уруг кабул қилувчи халтага ўтади. Шундай қилиб, иккита чувалчанг бир-бирига сперма алмаштириб олади ва шилимшиқ муфтадан чиқиб кетади.

Кейинчалик бу чувалчангларнинг ҳар бири гумбак учун зарур бўлган моддали янги муфта ҳосил қилади. Чувалчангнинг тўлқинсимон ҳаракати туфайли янги муфта бош томонга силжиб келади. Муфта 14-сегментга келганда тухум, кейинроқ уруг кабул қилгичдан сперма муфтанинг ичига қуйилади. Муфтанинг ичида уруғланиш содир бўлиб, муфта чувалчангнинг бошидан тушиб, икки томони ёпилади ва гумбак ҳосил бўлади. Олигохетлар тўғри (метаморфозсиз) ривожланади.



**122-расм. Ёмғир чувалчангининг кўпайиши. А – копуляция; Б – тухум қўйиши; В – уруғланиши; Г – гумбак ҳосил бўлиши (Р.Барнс ва б., 1992)**

Олигохетлар жинссиз йўл билан ҳам кўпаяди. Олигохетларнинг жинссиз кўпайишининг битта усули архитомия бўлиб, бунда олигохет гавдаси икки қисмга бўлинади. Маълум вақтдан кейин олдинги (бош) қисм учун дум, орқа (дум) қисм учун бош ҳосил бўлади. Архитомияда бўлиниш ва регенерация биргаликда содир бўлади, яъни ажралган қисмдан ҳам органлар (бош ва дум) ҳосил бўлади, ҳам жароҳатлар тикланади. Олигохетларда жинссиз кўпайишнинг яна бир тури паратомия бўлиб, бу усул *Stylaria lacustris* турида учрайди. Буларнинг гавдасини бир неча бўлақларга бўлиб ташласа, ҳар бир бўлагидан мустақил чувалчанг шаклланади, яъни регенерация содир бўлади.

Гумбакнинг ичида эмбрион ривожланиб, ундан тўлиқ шаклланган чувалчанг чиқади. Тубан олигохетларнинг (Naidomorpha) гумбагини ичида сув бўлиб, битта гумбакда бир нечта эмбрион ривожланади. Тухуми сариклик моддасига бой бўлиб, спирал майдаланади. Елка D бластомери йириклиги билан бошқа бластомерлардан фарқ қилади ва эмбрион шаклланишида муҳим аҳамиятга эга. Шу бластомердан мезодермал телобласт, 4 жуфт эктодермал телобласт ҳосил бўлиб, улардан тери қоплами ва нерв системаси пайдо бўлади.

Юксак олигохетларнинг (Lumbricomorpha) гумбаги оқсилли озик моддаларга бой, лекин тухумида сариклик моддаси кам бўлади. Шунинг учун гумбак ичидаги эмбрион оқсил билан фаол озикланганлиги учун “яширин личинка” деб аталади. Эмбрион гумбакдан чиқиш олдидан ўзгариб ёш чувалчангга айланади.

Олигохетлар чучук сувларда ёки ер юзасида яшайди, айрим турлари денгизларда учрайди. Чучук сувларда яшайдиганлари сув тубида ўрмалаб ёки инларига гавдасининг охири қисмини чиқариб тўлқинсимон ҳаракатлантиради ва шундай қилиб нафас олишини кучайтиради. Ер юзасида яшайдиганлари кундузи инларида, кечаси нам жойларга, ёмғир пайтида ташқарига чиқади, иссиқда гавдаси қуриб қолмасиги учун инларига кириб олади.

### **10.3. Зулукларнинг (Hirudinea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Зулуклар гермафродит ҳайвонлар бўлиб, уларнинг барчасининг жинсий органлари деярли бир хил тузилган ва 10- ҳамда 12-сегментларида жойлашган. Тиббиёт зулуги (*Hirudo medicinalis*)нинг эркаклик жинсий органлари гавдасининг ўртасида 9 жуфт уруг халтасидан иборат. Уруг халтаси кўп бўлиб, уларнинг бир нечтасининг бир халтага (жойга) йигилиши иккиламчи ҳодиса ҳисобланади. Уруг халтасидан ингичка уруг олиб кетувчи канал бошланиб, умумий уруг каналига қуйилади. Уругдон ортигидан чиққан уруг йўллари битта каналга, бу каналлар эса мускулли кўшилиш органига ва ундан ташқи жинсий тешикка келади. Айрим турларида кўшилиш органи гавдадан чиқиб турган найга ўхшайди.

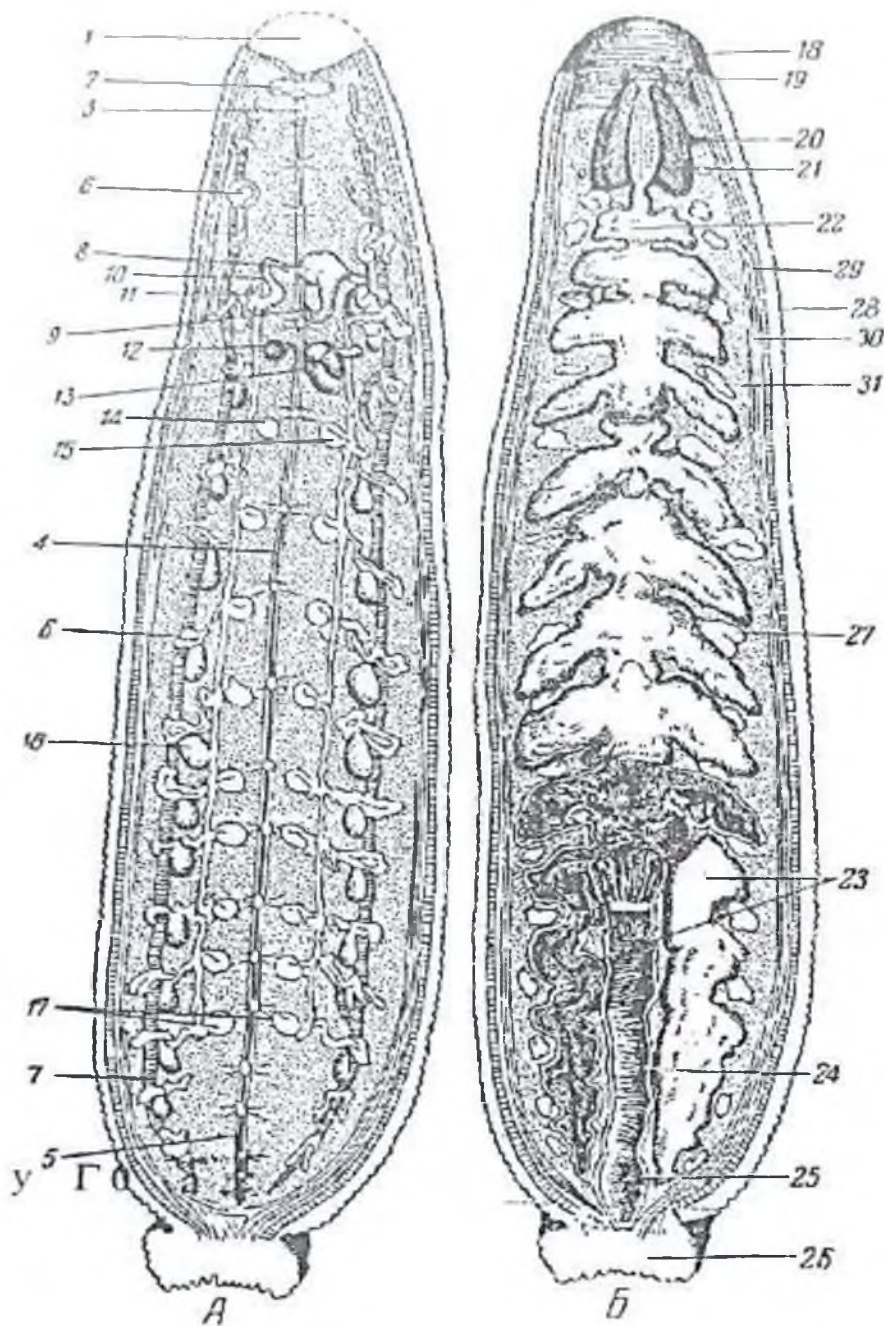
Зулукларда ҳам белбоғ сегментлари бўлиб, улар фақат кўпайиш даврида билинади. Ургочилик жинсий органлари халтада жойлашган бир жуфт тухумдондан иборат бўлиб, улардан бошланадиган тухум йўллари бирлашиб қисқа бачадон ва мускулли қинни ҳосил қилади. Қин 11-

сегментнинг ён томонидан ташқарига очиладиган ташқи жинсий тешикка очилади ва эркаклик жинсий тешигидан кейинда жойлашади (123-расм).

Зулуқларнинг жинсий органлари олигохетларнинг жинсий органарига ўхшайди. Олигохетларда ҳам, зулуқларда ҳам жинсий органлар целомда жойлашган. Бу ўхшашликни махсус гумбакнинг ичида тухум кўйиш ва эмбрионал ривожланишнинг шу гумбак ичида ўтишида ҳам кўриш мумкин. Буларнинг фарқи шундаки, олигохетларда уругланиш ташқи, яъни гумбакнинг ичида, зулуқларда эса уругланиш ички бўлади. Айрим турларида сперматофорали пакетларини чувалчангнинг бири иккинчисининг терисини устига кўяди. Маълум вақт терининг устига туради ва сперма таркибидаги биологик фаол моддалар ёрдамида терини юмшатиб, ундан ўтади ҳамда ургочилик жинсий органларига боради. Бундай ҳолатда уругланиш ички бўлади ва бу ходисани тери орқали уругланиш деб аталади. Зулуқларда урчишнинг бу турини биринчи марта А.О.Ковалевский аниқлаган.

Hirudinidae оиласининг айрим турларида копулятив органи бўлади. Копуляция пайтида бу орган орқали ургочилик жинсий органига сперматозоид киради. Гумбак белбоғ сегментларининг терисидаги безлардан ажралиб чиқадиган секретлардан ҳосил бўлади. Тиббиёт зулугида 9-11 сегментлар белбоғ сегментлари ҳисобланади. Уругланган тухум гумбакнинг ичига тушади. Гумбак қаттиқ, девори пергаментли моддадан иборат. Гумбак сув тубига ёки сув ўтларига ёпишиб олади.

Зулуқларнинг ривожланиши олигохетлар ривожланишига ўхшайди. Хартумли зулуқларнинг эмбрионал ривожланиши *Naidomorpha* ривожланишига ўхшайди, жагли зулуқларда “яширин личинка” даври бўлади. Гумбак ичидаги личинкада киприклар ва протонефридия ривожланган бўлади. Зиготанинг майдаланиши олигохетлар тухумининг майдаланишига жуда ўхшайди, яъни спирал майдаланиш содир бўлади. Эмбрион варақлари телобластик йўл билан ҳосил бўлади.



123-расм. Зулуклар жинсий органининг тузилиши.

- А – ичаги олиб ташланган; Б – ички тузилиши; 1 – оғиз сўрғичи;  
 2 – жағлар; 3 – бош ганглий; 4, 5 – корин нерв занжири;  
 6, 27 – метанефредий; 7 – ўнг ён лакун; 8 – қўшимча без; 9 – куйикиш органи;  
 10 – уруғ чиқариш найи; 11 – уруғдон ўсимтаси; 12 – тухумдон; 13 – қин; 14, 15  
 – уруғдоннинг олдинги жуфти; 16 – қовук;  
 17 – уруғдонларнинг кейинги жуфти; 18 – тананинг олдинги қисми;  
 19 – оғиз; 20 – халқум; 21 – ютиш безлари; 22 – ичак халталари биринчи  
 жуфти; 23 – ичак халталари ўнинчи жуфти; 24 – орқа ичак; 25 – тўғри ичак;  
 26 – орқа сўрғич; 28 – тери; 29 – халқа мускуллари; 30 – бўйлама мускуллар;  
 31 – паренхима (О.Мавлонов, Ш.Хуррамов, 1998)

Макромер D жуда катта аҳамиятга эга бўлиб, ундан бош қисмининг эктодерма ҳосилаларидан ташқари барча органлар ҳосил бўлади. Шу макромердан 5 жуфт йирик телобластлар ҳосил бўлиб, улар 10 та хужайралар қатламини ҳосил қилади. Бу қаватлар эмбрионнинг қорин томонига яқинроқда жойлашади. Уларнинг иккитасидан мезодермал қават, иккитасидан нерв ҳалқаси, қолган олтитасидан эктодерма ҳосил бўлади.

Зулуқларнинг ҳар бир гумбагининг ичида битта, айрим турларида 10 тагача личинка ривожланади. Тиббиёт зулугининг гумбаги 2 см узунликда бўлиб, битта гумбакнинг ичида 20 тагача личинка ривожланади. Айрим зулуқлар (*Helobdella stagnalis*) гумбагини қорнида олиб юради. Шундай қилиб, зулуқларда эркин личинкалик даври бўлмайди. Гумбак ичида ривожланаётган эмбрионда личинкалик органлари (киприклар, протонефридия) бўлади. Личинка гумбак ичидаги суюқликда яшайди ва кейинчалик метаморфоз содир бўлади. Метаморфоз даврида личинкалик давридаги органлари йўқолиб, дефинитив органлар пайдо бўлади ва гумбакдан ташқарига чиқади. Тиббиёт зулуги уч йилда жинсий вояга етади ва баҳорда кўпаяди. Г.Г.Шеголов зулуқларни лаборатория шароитида 1-1,5 йилда жинсий вояга етказиш методикасини ишлаб чиққан.

### Назорат саволлари

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб ҳалқали чувалчангларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Ҳалқали чувалчангларнинг ургочилик жинсий органларини айтинг.
3. Ҳалқали чувалчангларнинг эркаклик жинсий органларини айтинг.
4. Ҳалқали чувалчангларнинг уругланиши ва личинкаларининг турларини айтиб беринг.
5. Ҳалқали чувалчангларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.
6. Ҳалқали чувалчангларнинг постэмбрионал ривожланишини айтинг.
7. Ҳалқали чувалчангларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
8. Полихетлар кўпайиши ва ривожланишининг ўзига хос хусусиятларини айтинг.
9. Олигохетлар кўпайиши ва ривожланишининг ўзига хос хусусиятларини айтинг.
10. Зулуқларнинг кўпайиши ва ривожланишининг ўзига хос хусусиятларини айтинг.

## 11-БОБ. МОЛЛЮСКАЛАРНИНГ (MOLLUSCA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 11.1. Қориноёқлиларнинг (Gastropoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

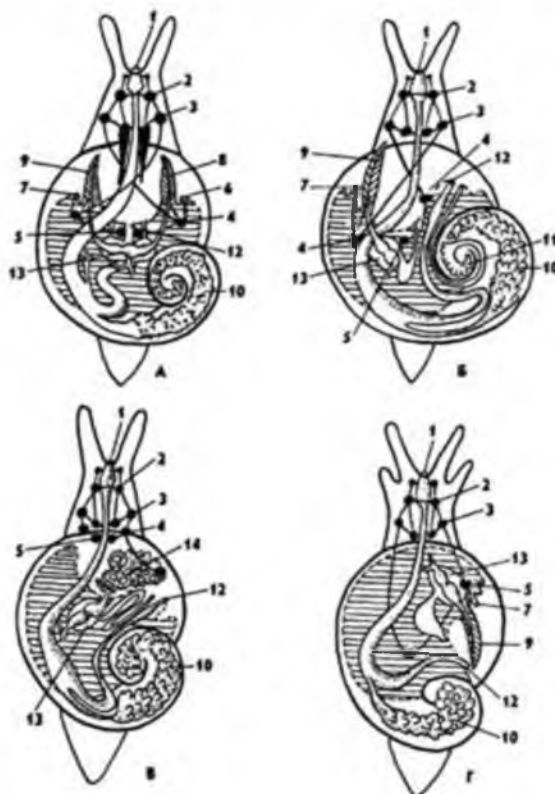
**Жинсий органларининг тузилиши.** Қориноёқли моллюскалар айрим жинсли (олджабралилар) ва гермафродит (ўпкалилар, орка жабралилар) бўлиши мумкин. Тубан қориноёқлиларнинг жинсий безларининг махсус чиқарув йўли йўқ. Уларнинг жинсий беzi ўнг буйрагига очилади. Жинсий безлари битта тухумдон ёки битта уругдондан, гермафродит турларида гермафродит безидан иборат, гермафродит беzi ҳам тухум, ҳам уруг хужайраларни ҳосил қилади, унинг ҳам канали битта бўлади.

Эркак моллюскаларда уруг йўли ва мускулли қўшилиш органи бор. Ургочи моллюскаларнинг тухум йўли кенгайиб бачадон ва уруг қабул қилувчи халтани ҳосил қилади. Жинсий йўллари анча мураккаб тузилган. Ток шилликқуртининг гермафродит безидан умумий жинсий канал бошланади. Бу каналга алоҳида оқсил безининг суюқлиги қуюлади, унинг секретидан тухум қобиги ҳосил бўлади. Жинсий йўлнинг кўп қисми кенгайган бўлиб, у тухум йўли вазифасини бажаради, ингичка, лекин камроқ қисми уруг йўли вазифасини бажаради. Кейинчалик бу умумий канал тухум йўли ва уруг йўлига ажралади. Уруг йўли мускулли қўшилиш органи (пенис)нинг ичидан ўтади. Тухум йўли кенгайиб бачадонни ҳосил қилади. Бачадон қин орқали клоакага очилади. Шунингдек, қинга уруг қабул қилувчи халта ва “севги ўқи” халтаси ҳам очилади. “Севги ўқи” халтасида оҳакли игналар бўлиб, бу игналарни отиб, қўшилиш пайтида бошқа индивидни қўзгатади, яъни эструс ҳосил қилади (эструс-куйиқиш). Шунингдек, қинга узунчоқ без секретини ҳам қуйилади, бу секретдан тухум пўчоги ҳосил бўлади (124-расм).

Моллюскаларда иккита индивид бир-бирини уруглантиради, яъни сперматозоидини алмаштириб олади. Пениснинг асосига уруг йўлидаги хивчинли бездан ажраладиган секрет ҳам қуйилади. Бу секрет сперматозоидни капсулага ўраб сперматофора ҳолатига олиб келади (125-расм).

**Ривожланиши.** Қориноёқли моллюскаларнинг кўпчилигида ички уругланиш содир бўлади. Уругланган тухумини пергаментли ёки ялтироқ моддали пилланинг ичига қўяди. Тухумининг ривожланиши Polychaeta тухумининг ривожланишига ўхшайди. Майдаланиши тўла, лекин тенг бўлмаган, спирал типда амалга ошади.

Майдаланиш натижасида макромерлар А, В, С, D ва шуларга мос тўртта микромерлар ҳосил бўлади. Мезодерманинг асосий қисми макромер D ва унинг ҳосиласи бўлган 4d бластомердан ҳосил бўлади. Целомик мезодерма иккита мезодермал қаватнинг хужайраларидан пайдо бўлади. Тубан Prosobranchia туркуми вакилларида огизолди киприкли (прототрох) трохофора личинкаси етилади. Кейин трохофора елканли ёки велигер личинкасига айланади. Prosobranchia ва Opisthobranchia кенжа синфларининг кўпчилиги вакилларида личинкадан елканли личинка чиқади.



**124-расм. Қориноёкли моллюскаларнинг тузилиши. 1 – оғиз; 2 – церебрал ганглия; 3 – плеврал ганглия; 4 – париетал ганглия; 5 – висцерал ганглия; 6, 7 – осфрадий; 8, 9 – ктенидий; 10 – жигар; 11 – жинсий без; 12 – анус; 13 – перикардий; 14 – қон томирлар (Р.Барнс ва б., 1992)**

Елканли личинка оғзининг олдида 2-4 та ён пластинкали ўсимта ва киприклар тўплами бўлади. Пластинкалар мерцателли елкан ҳосил қилади, личинканинг номи ҳам шундан олинган.

Елканли личинкада жинсий вояга етган моллюскага хос бўлган бир нечта белгилар бор. Унинг елка томонида эктодермадан ҳосил бўлиб қалинлашган жой пайдо бўлиб, у кейинчалик қалинлашади ва чиганоқ безига айланади. Унинг ўртасидан чиганоқнинг шохсимон қисми ҳосил бўлади. Кейин у чиганоқнинг юза қисмига чиқиб, ўса бошлайди. Гавдасининг қорин томонида, оғиздан орқада оёқ дўнгликлари, унда эса эктодермадан ҳосил

бўладиган статоцитлар жойлашган. Огизнинг олдида пайпаслагичлари ва кўзлари бор.

Эктодермадан ҳосил бўладиган чиганоқ бошлангичи орқасидаги қатламланган жойи мантия бўшлигини ёпиб туради. Елканли ва велигер личинкаларга хос бўлган характерли хусусият уларнинг корин томонида оёқлар ва елка томонида чиганоқ ҳосил бўлишидир. Велигер дастлаб, билатериал симметрик шаклда бўлади. Анал тешиги огиз тешиги билан бир каторда, гавдасининг охирида жойлашган. Бу даврда личинкада торсия, яъни ички бўшлиқ билан чиганоқ қисқа вақтда соат стрелкасига  $180^{\circ}$  қарши айланади. Бу жараён давомида чап томон тез ўсади, ўнг томон эса деярли ўсмайди.

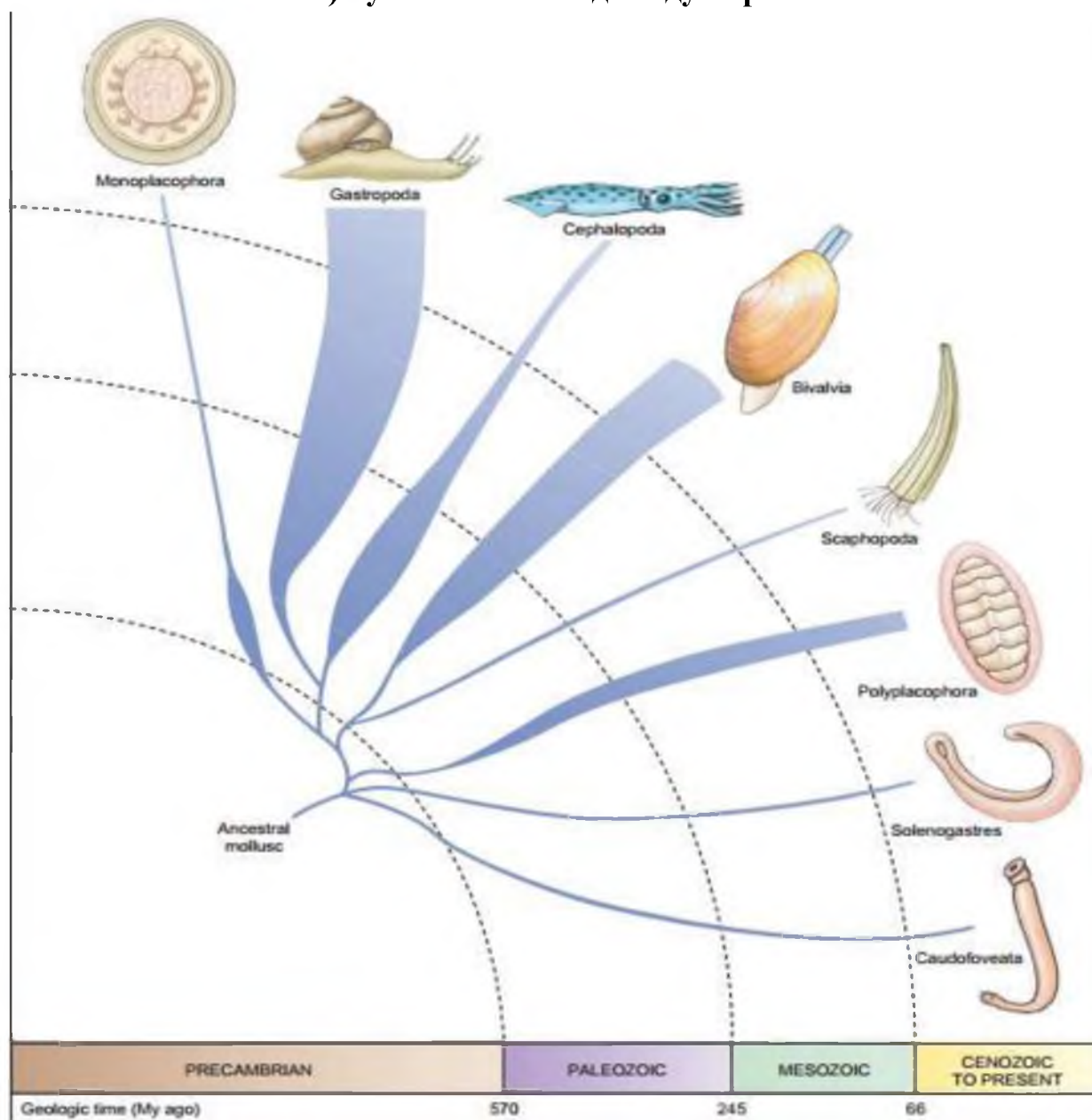


**125-расм. Қориноёқли моллюскалар жинсий органларининг тузилиши (В.Ф.Натали, 1975)**

Бу торсия натижасида анал тешиги ва мантия бўшлиги билан боғлиқ бўлган органлар (жабра, юрак, буйрак ва бошқалар) олдинга, бош томонга силжийди. Натижада ичаклар ҳалқа ҳосил қилиб, нерв стволи чалкашиши (плевропариетал коннектив), яъни хиастоневрия ҳосил бўлади. Плеврал ганглия бу чалкашишнинг тагида, париетал ганглия эса устида жойлашади. Ўнг ва чап томоннинг нотекис ўсиши ўнг томон органларининг редукциясига ёки тўлиқ йўқолишига олиб келади. Қориноёқлиларда ассимметрия ана шундай йўл билан пайдо бўлади. Чиганоқнинг спиралсимон айланиши кейинчалик пайдо бўлади. Моллюскалар целомик аметамер трохофор ҳайвонлардан келиб чиққан (126-расм). Кўпчилик чучук сув ва куруқлик қориноёқли моллюскалари тўғри ривожланади, яъни тухумдан жинсий вояга етган моллюскага ўхшаш организм чиқади (127-расм).



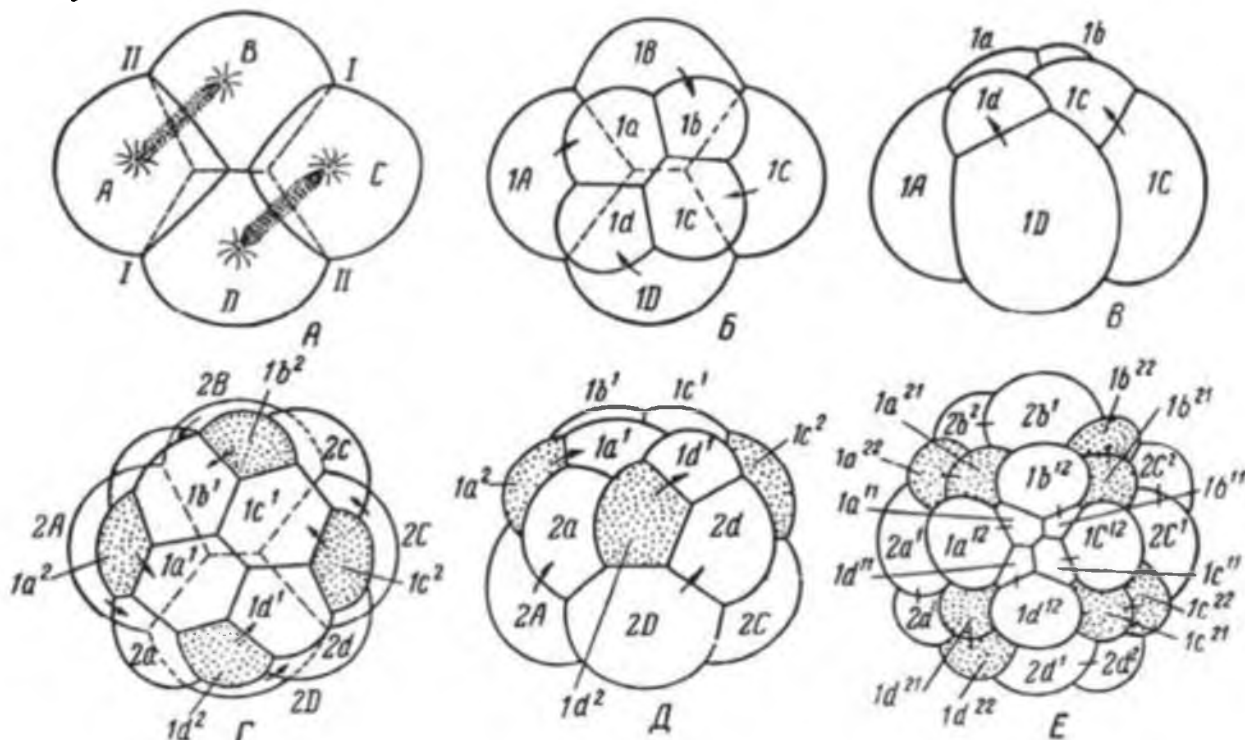
## 11.2. Пластинка жабралилар ёки икки паллалиларнинг (*Lamellibranchia* ёки *Bivalvia*) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши



126-расм. Моллюскаларнинг филогенетик шажараси (Nickman, 2008)

**Жинсий органларининг тузилиши.** Пластинка жабралиларнинг кўпчилиги айрим жинсли, аммо гермафродит турлари ҳам бор. Жинсий безлари жуфт ва тана паренхимасида, оёқларини устида жойлашган. Кўпчилик турларида жинсий каналлар оёқларининг асосидан, айирув тешигининг ёнидан ташқарига очилади. Гермафродит турларида тухумдон ва уругдони алоҳида-алоҳида ёки бир жуфт гермафродит бездан иборат. Кўпчилик пластинка жабралиларнинг ургочилари биттадан тухумини сувга ташлайди ва уругланиш сувда содир бўлади. Чучук сувларда учрайдиган

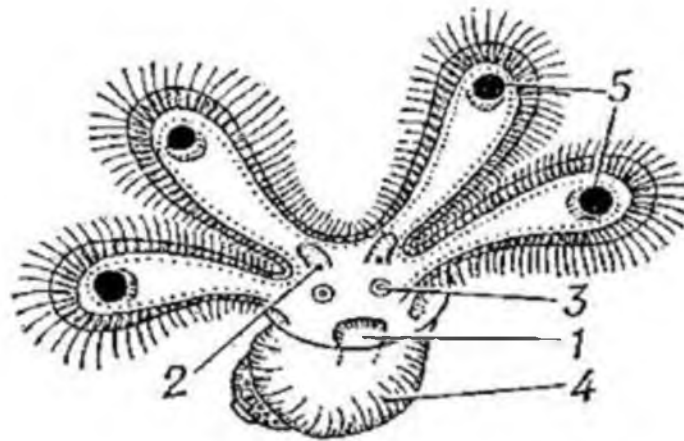
тишсиз, перловица тухумини ташки жабрасига қўяди, шу ерда личинка чикгунча сакланади.



127-расм. Моллюскалар эмбрионининг майдаланиши  
(А.К.Дондуа, 2004)

**Ривожланиши.** Пластинка жабралиларда уругланиш ташқи бўлади. Зиготанинг майдаланиши Gastropoda зиготасининг майдаланишига ўхшайди. Натижада трохофора типигаги личинка ҳосил бўлади. Кейин трохофоранинг елкасида дастлаб бир бутун пластинка шаклидаги чиганок шаклланади кейинчалик чиганокнинг ўрта чизигидан букилиб, шу жойида лигамент ҳосил бўлади ва икки паллали чиганокқа айланади.

Трохофора бир қанча ўзгаришлардан кейин қўплаб моллюскаларга хос бўлган елканли велигер личинкасига айланади (128-расм). Трохофоранинг юқори қисми узун киприклар билан қопланган диск, яъни сузишга ёрдам берадиган елканга айланади. Бу дискнинг ўртасида сезувчи киприклар жойлашган. Велигер икки паллали чиганокларининг ўртасидан елканларини чиқариб, сувда сузиб юради. Елканларининг тузилиши жинсий вояга етган моллюсканинг елканига ўхшайди. Унинг бошлангич оёғи, мантияси, нерв системаси, ошқозони, жигари ва бошқа органлари ривожланган, лекин айирув органлари протонефридия типига бўлади. Вақт ўтиши билан бу личинка сув тубидаги турли жисмларга ёпишиб яшайди ва жинсий вояга етган моллюскага айланади (129-расм).



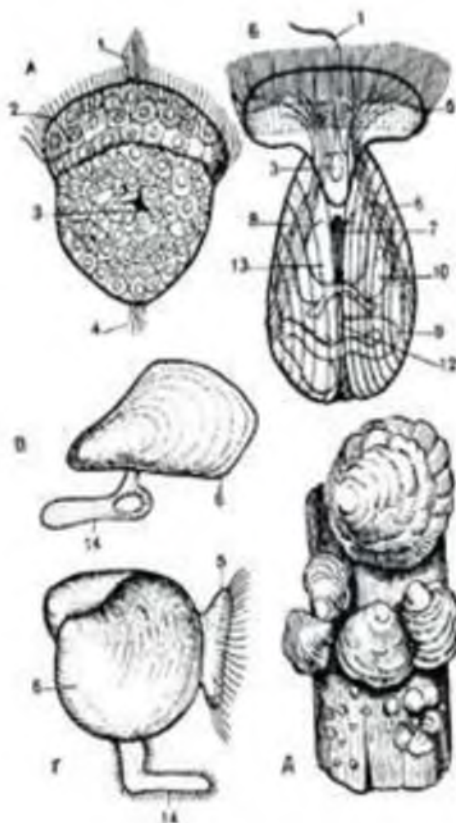
**128-расм. Велигер личинкасининг тузилиши. 1 – оёқ; 2 – кўз; 3 – статоцитлар; 4 – эмбрионал чиганок; 5 – парус (Р.Барнс ва б., 1992)**

Чучук сувларда яшайдиган тишсиз ташки ва ички жабраларининг ўртасига тухум кўяди. Шу ерда она организмдан кескин фарқ қиладиган глохидий личинкаси ривожланади. Глохидийнинг чиганок пластинкаси айлана шаклда, унинг қорин томонининг четларида ўткир, қайрилган бир жуфт тишлари бор. Юмалоқ чиганок паллаларини ёпиб турувчи мускуллари жинсий вояга етган моллюскалардаги каби иккита эмас, балки битта бўлади. Оёги ва жабралари ривожланмаган. Личинканинг қорин томонининг ўртасидаги биссус безларидан узун ва ёпишқоқ биссус иплари чиқиб туради. Ёнидан балиқлар сузиб ўтаётганда биссус иплари ёрдамида балиқнинг сузгич қанотларига ёки жабраларига ёпишиб олади. Балиқнинг териси каттиклиги туфайли личинка ёпишган жойдаги эпителий ўсиб, личинкани коплаб (камраб) олади. Глохидий ҳосил бўлган бу шишнинг ичида бир неча ҳафта озикланади, яшайди ва ўсиб, аста-секин ёш моллюскага айланади. Балиқнинг терисидаги шиш ёрилиб, ёш моллюска сув тубига тушади. Шундай қилиб, эволюция жараёнида тишсизнинг индивидуал ривожланишида озикланиш билан боглиқ бўлган вақтинчалик паразитизм ва секин юриб моллюсканинг тарқалишини таъминлаш учун хизмат қиладиган боскичлар пайдо бўлган.

### **11.3. Бошоёқли моллюскаларнинг (Cephalopoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Бошоёқли моллюскалар алоҳида жинсли, айрим турларида жинсий диморфизм ҳодисаси яхши ривожланган. Масалан, *Argonauta* самеди самкасига нисбатан анча кичик бўлади. Жинсий безлари тоқ бўлиб, целомда жойлашган. Етилган жинсий хужайралари целомда тўпланиб, жинсий каналлар орқали ташқарига чиқарилади. Жинсий

каналлари дастлаб жуфт бўлади, айрим турларида фақат чап жинсий канали бўлади (130-расм).



**129-расм. Икки паллали моллюскалар ичинкаларининг тузилиши. А – трохофора личинкаси; Б – велигер личинкаси; В – дрейссенанинг ўрмаловчи личинкаси; Г – устрицанинг ўрмаловчи личинкаси; Д – субстратга ёпишган ёш устрица; 1 – киприклар тўплами; 2 – прототрох; 3 – оғиз; 4 – орқа киприклар тўплами; 5 – парус; 6 – чиғаноқ; 7 – мантия бўшлиғи йўли; 8 – ретрактор мускули; 9 – ичак; 10 – жигар; 11 – кристалл таначалар халтаси; 12 – анал тешиги; 13 – оёқ ганглияси; 14 – оёқ (Л.В.Белоусов, 2005)**

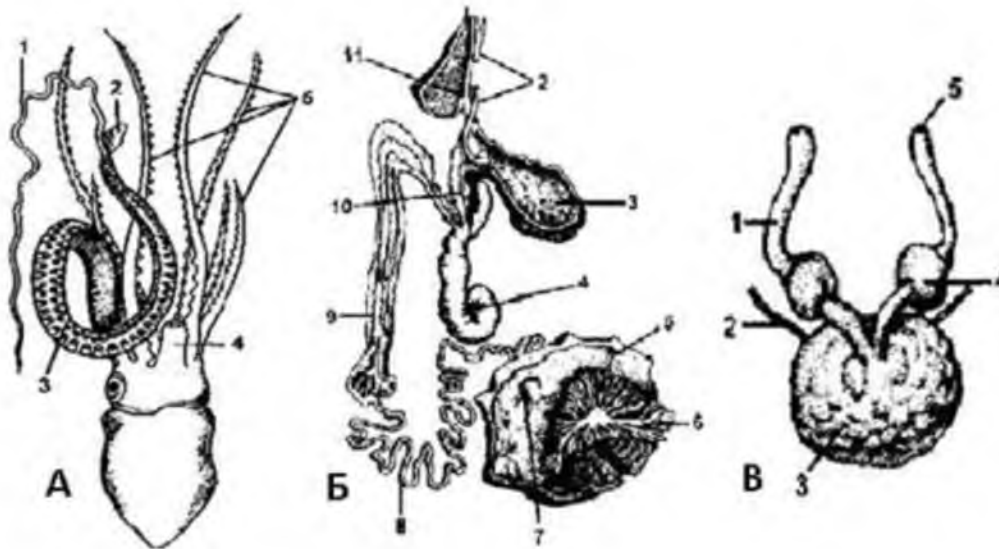
Бошоёқлиларнинг жинсий каналлари мураккаб ва ўзгарувчан тузилишга эга. *Seria* каракатицасининг уруг йўли кенгаювчи уруг халтаси ва сперматозоидни сперматофорага айлантирадиган эпителийдан иборат. Уруг халтасидан кейин уруг йўли яна ингичкалашади ва порошицадан ташқарига очиладиган сперматофора халтасини ҳосил қилади. Бошоёқлиларнинг уруг хужайралари бир-бири билан ёпишиб, қалин қобикқа ўралади ва сперматофорани ҳосил қилади. Сперматофора халтаси сперматозоид билан тўлади ва оғзи мураккаб тузилган қопқоқ билан ёпилади. Сперматофорадан махсус канал орқали сперматозоидлар ташқарига чиқади.

Ургочилик жинсий органлари калта тухум йўли ва унга қуйиладиган унча катта бўлмаган тухум йўли безидан иборат. Жинсий тешиги целом бўшлиғига очилади. Бу бўшлиққа яна иккита жуфт ва битта тоқ нидаментал

безларнинг йўли ҳам очилади. Бу безларнинг секретидан тухум пўчоги ҳосил бўлади.

Уругланиш, одатда, ургочисининг мантия бўшлигида содир бўлади. Эркак моллюскаларнинг пайпаслагичаридан бири бошқаларидан фарк қилиб, у копулятив орган вазифасини бажаради. Унинг ривожланган сўргичлари ва ўсимталари бўлади. Пайпаслагичнинг ичида махсус терисимон халта шаклланади. Пайпаслагичнинг охирида узун ипи бўлиб, ташқи муҳит билан иккита ип орқали боғланади. Пайпаслагич бўшлиги сперматофора билан тўлади. Аргонавтлар қўшилганда жинсий пайпаслагич узилиб тушади ва маълум вақт эркин сузиб юриб, кейин ургочисининг мантия бўшлигига киради. Кейинчалик сперматофорани ургочилик жинсий йўлига киритади. Ж.Кювье биринчи марта жинсий пайпаслагични ургочи индивид мантия бўшлигидан топганда уни қандайдир паразит, деб ҳисоблаган ва “гектокотил (юзта сўргич)” деб номлаганлиги учун ҳозир ҳам бошоёқлиларнинг жинсий пайпаслагичи гектокотил деб аталмоқда. Аммо Аристотель Кювьедан 2000 йил олдин осьминогнинг ўзгарувчан пайпаслагичини билган ва уругланиш жараёни учун унинг аҳамиятини тўғри таърифлаб берган.

**Ривожланиши.** Бошоёқлилар тухумининг сариклик моддасига бойлиги ва каттик қобик билан қопланганлиги эмбрионал ривожланишига таъсир этган. Уругланган тухумини ҳар хил жисмларга ёпиштириб қўяди. Майдаланиш тўла, дискодиал йўналишда боради, яъни бластомерларнинг анимал кутбидаги сарикликдан ҳоли бўлган қисми майдаланади. Эмбрион ривожланиши асосан анимал кутб ҳисобидан амалга ошади, чунки бош қисми сариклик томонда жойлашган, орқа қисми эса эркин ҳаракатланади. Сариклик эктодерма ва мезодермадан ажрала бошлайди. Эмбрион ўсган сари сариклик сарфланиб, унинг миқдори камаяди ва сариклик халтаси кичиклашиб бораверади. Пайпаслагичлари огиздан орқада икки қатор бўлиб жойлашади. Эмбрионал ривожланишнинг барча босқичлари тухумнинг ичида ўтади. Тухумдан чиққан ёш моллюска жинсий вояга етган даврига ўхшайди.



130-расм. Бошоёқли моллюскалар жинсий органларининг тузилиши

А. Эркак осминог: 1 – гектокотил ипининг охири; 2 – гектокотил халтаси; 3 – гектокотил букилиши; 4 – воронка; 5 – букилиш.

Б. Эркак осминог жинсий органи: 1 – ташки жинсий тешик; 2 – мускул; 3 – сперматофорли халта; 4 – простата беги; 5 – целом халтаси;

6 – уруғдон; 7 – уруғ йўли тешиги; 8 – уруғ йўли; 9 – уруғ халтаси; 10 – уруғ халтаси ва простата безининг бирлашиши; 11 – жинсий каналнинг кенгайиши.

В. Осминогнинг урғочилик жинсий органи: 1 – тухум йўли; 2 – тухумдонни ушлаб турадиган боғлам; 3 – тухумдон; 4 – тухумдон йўли беги; 5 – урғочилик жинсий тешиги (В.Ф.Натали, 1975)

### Назорат саволлари

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб моллюскаларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Моллюскалар жинсий органларининг тузилишини айтинг
3. Қориноёқли моллюскалар жинсий органларининг тузилишини айтинг.
4. Пластинка жабрала моллюскалар жинсий органларининг тузилишини айтинг.
5. Бошоёқли моллюскалар жинсий органларининг тузилишини айтинг
6. Моллюскаларнинг уругланиши ва личинкаларининг турларини айтиб беринг.
7. Моллюскаларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.
8. Моллюскаларнинг постэмбрионал ривожланишини айтинг.
9. Моллюскаларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.

## 12-БОБ. БЎҒИМОЁҚЛИЛАРНИНГ (ARTHROPODA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 12.1. Қисқичбақасимонларнинг (Crustacea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

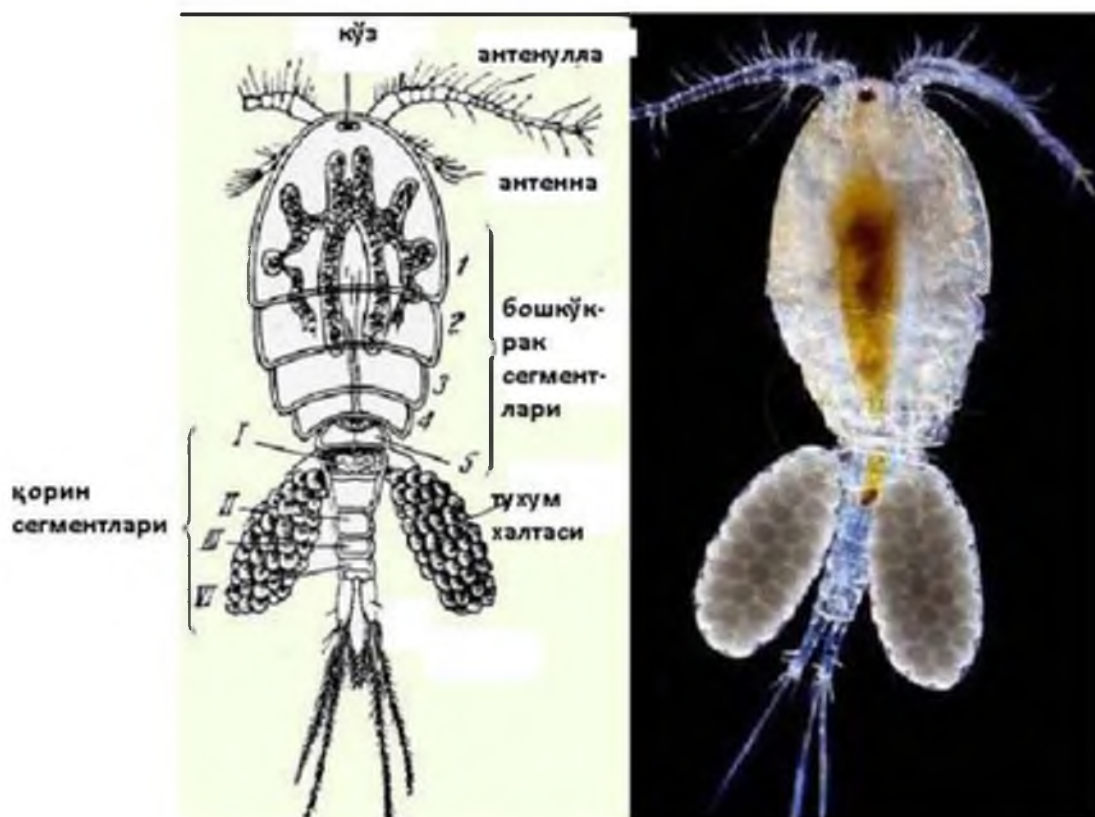
**Жинсий органларининг тузилиши.** Қисқичбақасимонлардан мўйлов оёқлилар гермафродит, бошқалари айрим жинсли бўлиб, жинсий диморфизм яхши ривожланган. Айрим қисқичбақасимонларда эркакларининг (артемияда) шакли ўзгарган антенна ва антенуллалари ургочисини тутиб туриш вазифасини бажаради. Дарё қисқичбақаси эркагининг қорин қисми ургочисиникига нисбатан ингичка, биринчи ва иккинчи қориноёқлари эса копулятив органга айланган.

Айрим примитив қисқичбақасимонларнинг жинсий безлари жуфт бўлиб, иккита халта ва улардан бошланиб ташқи мухит билан боғланган жинсий найлардан иборат. Баъзи турларида иккита жинсий безлари қўшилиб кетган, лекин жинсий найлари бир жуфт бўлади. Уруг йўлининг деворидаги безлардан ажраладиган секрет уруг хужайраларни бир-бирига ёпиштириб, анча йирик уруг қопчиги – сперматофорани ҳосил қилади. Копуляция жараёнида эркаклари сперматофораларини ургочисининг жинсий тешигига киритиб қўяди ёки унинг атрофидаги ўсимталарга осиб (ёпиштириб) қўяди. Ургочиларининг 6-, эркакларининг 8-қорин сегментида жинсий тешиги бор.

Кўпчилик қисқичбақаларда наслига гамхўрлик қилиш ҳодисаси учрайди, яъни уругланган тухумини жинсий тешиги атрофида ёки қориноёқларига ёпиштириб олиб юради. Қисқичбақаларнинг маҳсулдорлиги ҳам ҳар хил бўлади. Масалан, дарё қисқичбақасининг самкаси 200 та тухум қўяди, омарнинг самкаси қориноёқларида 90 000 та тухумини олиб юра олади, *Callinectes sapidus* краби 2 млн тагача тухум қўяди. Қисқичбақалар сперматозоидининг тузилиши ва ҳаёт кечириши қизиқарли бўлади. *Malacostraca* сперматозоиди ҳаракатсиз бўлади. Масалан, *Galathea* сперматозоиди иккита овал халтада жойлашган бўлиб, учта ўсимта чиқадиган ингичка пояча билан бирлашган. Сперматозоиднинг боши тухумнинг ичига киришига ёрдам беради, овал халтанинг дум томонидаги бўлими “дум капсуласи” деб аталади. Сперматозоид тухум йўлига кирганда ёнидан ўтаётган тухумларнинг бирига капсуласи билан ёпишади. Шу пайт “дум капсуласи”нинг охирида алоҳида тешик пайдо бўлади. Бу тешик орқали атрофидаги суюклик капсуланинг ичига киради. Капсула ичидаги дилдирок модда суюкликни ўзига шимиб, шишади ва ичкарига бу моддалар сигмасдан босим ортиб, ичкаридан ташқарига отилиб чиқади. Бу “портлаш”

туфайли сперматозоид тескари томонга интилиб, боши билан тухум хужайрани ичига кириб қолади. Сперматозоиднинг думи узилиб ташкарида қолади, боши ва бўйин қисми эса тухумнинг ичига киради. Қисқичбақаларнинг сперматозоиди оддий тузилган бўлиб, уругланиш одатдагидек содир бўлади. Айрим қисқичбақаларнинг сперматозоиди жуда узун бўлади. Масалан, Ostracoda сперматозоиди 6 мм бўлиб, ҳайвонни ўзидан 10 баробар узун ва бу ҳайвонот оламидаги энг узун сперматозоид ҳисобланади (131-расм).

Жабраоёқлилар кенжа синфи вакиллари тухум хужайраси уругланмасдан, яъни партеногенез йўли билан ҳам ривожланади. Баъзи турлари самкаларининг жинсий тешиги атрофида махсус уруг қабул қилгичи бўлиб, унда уруг хужайра сақланади. Жинсий тешик тананинг турли қисмларида жойлашган. Дарё қисқичбақаси эркакларининг жинсий тешиги бешинчи жуфт юриш оёқлари коксоподитларида, ургочиларида эса учинчи жуфт юриш оёқлари коксоподитларида жойлашган (132-расм).



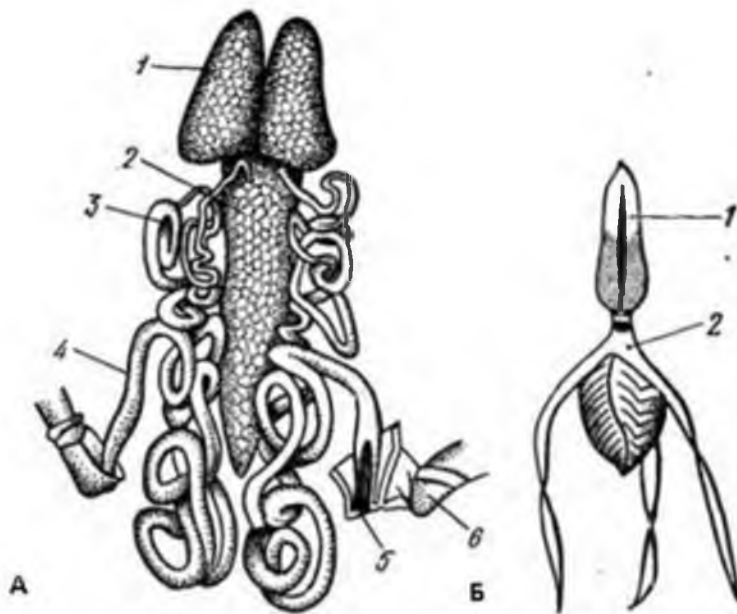
131-расм. Циклопнинг тузилиши

**Эмбрионал ривожланиши.** Қисқичбақасимонарнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлади. Агар тухумида сариклик кам (Copepoda) бўлса, халқали чувалчангларнинг тухуми каби тўла, лекин нотекис майдаланади. Бундай ҳолатда ривожланишнинг дастлабки босқичида



бластомерларнинг биттаси энтодерма ва мезодермал телобластни ҳосил қилади. Шунингдек, ҳатто саккизта бластомерлик даврида ҳам жинсий органлар шаклланганлиги аниқланган.

Айрим қисқичбақаларнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлиб, тўла бўлмаган, аммо юзаки майдаланади. Агар қисқичбакасимонларнинг тухуми изолецитал типда тузилган бўлса, майдаланиш спирал типда, телолецитал типда бўлса, майдаланиш радиал йўл билан боради. Юзаки майдаланиш тухумида сариклиги кўп бўлган юксак қисқичбакасимонларда кузатилади. Уларнинг ядроси юзага чиқиб бластодермани ҳосил қилади. Бластодерма ҳосил бўлгандан кейин эмбрионнинг вентрал томонига йиғилган ҳужайралардан эмбрион диски ҳосил бўлади. Айрим турларида бу диск эмбрионнинг юзасига чиққан ҳужайраларнинг амebasимон ҳаракати туфайли ҳосил бўлади. Айрим паразит эшкакоеклиларнинг тухуми нотекис майдаланади. Йирик ва сариклиги кўп бўлган тухум энтодермани, кейинчалик яна майдаланиб эктодерма ва мезодермани ҳосил қилади.



132-Расм. Дарё қисқичбақаси жинсий органларининг тузилиши.

А. 1 – уруғдоннинг жуфт қисми; 2 – уруғдоннинг ток қисми; 3 – уруғ йўли; 4 – уруғ чиқарувчи канал; 5 – жинсий тешик; 6 – орқа кўкрак оёғининг асоси. Б. 1 – сперматозоид хивчинининг капсуласи; 2 – бўйин қисми (В.А.Догель, 1981)

Қисқичбакасимонларда гастрүляция ҳам турли йўллар билан содир бўлади. Жумладан, мезодерма ва энтодерма иммиграция, инвагинация усуллари билан ҳосил бўлади. Аниқланишича, айрим турларида гастрүляция икки босқичда содир бўлиб, энтодерма ва мезодерма ҳар хил вақтларда ҳосил бўлади. Жабраоекли қисқичбақада (*Artemia salina*) гастрүляция

шундай усул билан содир бўлади. Дастлаб бу хужайраларнинг эмбрионнинг орқа томонига иммиграцияси содир бўлиб, мезодермани ҳосил қилади. Циклопларда кейинроқ бластуланнинг таркибида энтодермал ва мезодермал стомодеум бўлган эпителиал девори инвагинацияланади.

Баъзи қискичкасимонларда гастрүляциядан олдинроқ эмбрион дискининг ҳар хил қисмида жойлашган бластомерларнинг тақдирини аниқлаш мумкин. Жумладан, *Hemimysis lamorneae* эмбрионида V-симон шаклдаги доғ бор. Унинг ўрта қисмидан жинсий хужайралар, каудал қисмидан энтодерма, латерал эктотелобластдан мезодерма ҳосил бўлади.

Ҳосил бўлаётган эмбрион варақлари сегментланади. Унинг олдинги қисми яхши ривожланган бўлиб, бош ва ундаги кўзларни ҳосил қилади. Кейинги қисмидан дастлаб акрон ва антенна ҳамда мандибула ҳосил бўлади. Мезодерма баъзи жойларида целомик халтанинг икки қаторини ҳосил қилади. Аммо кейинчалик унинг баъзи жойлари бузилиб, мезодермал органларнинг (мускул, юрак ва бошқалар) ҳосил бўлишига сарфланади. Тана деворининг баъзи жойларида эса целомик девор сақланиб қолади, баъзи жойлари бирламчи тана бўшлиғи (эпителий хужайралар билан чегараланмаган) сифатида қолиб кетади. Шунинг учун бундай тана бўшлиғи аралаш, яъни миксоцел тана бўшлиғи дейилади. Баъзи турларида мезодерма сегментацияси йўқолади, целом шаклланмайди.

Шундай қилиб, қискичкасимонларнинг эмбрионал ривожланиши жараёнида гавда тузилиш режасининг таркиб топиши майдаланиш типига ёки гастрүляция усулига боғлиқ эмас, яъни бир хил гавда тузилиш режаси ҳар хил усуллар билан ҳосил бўлиши мумкин. Майдаланиш ва гастрүляциянинг бундай ҳар хил усули билатериал-симметрик ривожланиш ва эмбрионда уч жуфт куртак (антеннула, антенна ва мандибула) ҳамда бош қисм ҳосил бўлишига олиб келади. Эмбрионнинг орқа қисмида эктодермал ва мезодермал телобластда ўсиш зонаси жойлашган бўлиб, ундан гавданинг кўкрак ва абдоминал сегментлари ҳосил бўлади. Тухумда қандайдир сигналлар системаси бўлиб, у морфогенетик жараёнлар йўналишини белгиласа керак. Одатда, қискичкасимонларнинг эмбрионал ривожланиши науплиус личинкаси ҳосил бўлиши билан тугайди. Аммо юксак қискичкасимонларда науплиус босқичи тухумнинг ичида ўтиб, эмбрионал ривожланиш ёш ҳайвон ёки личинка ҳосил бўлиши билан тугайди. Унинг гавдасида нафакат науплиус, балки ўсиш зонасида эктобласт ва мезобласт ҳосил бўладиган метанауплиус сегменти ҳам бўлади. Қискичкасимонлар ривожланишининг генетик дастурини, молекуляр-биологик механизмини чуқурроқ ўрганиш келажак авлоднинг вазифасидир.

**Постэмбрионал ривожланиши.** Уругланган тухумнинг ривожланиш йўналиши тухумдаги сариклик моддасининг миқдorigа боғлиқ. Тухумида сариклик моддасининг миқдори кам бўлган қисқичбақалар тухуми тўлиқ, спиралсимон майдаланади. Агар тухум тўла майдаланса, постэмбрионал ривожланиш метаморфоз йўли билан боради. Тухумдан кичик науплиус личинкаси чиқади. Унинг тузилиши жуда примитив, дефинитив органлари постэмбрионал ривожланиш босқичида пайдо бўлади.

Агар қисқичбақасимонларнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлса, бундай тухумлар юзаки майдаланади. Буларда личинкалик даври тўлиқ тухум қобигининг ичида ўтади ва тухумдаги сариклик моддаси ҳисобидан озикланиб, тухумдан тўлиқ шаклланган ёш қисқичбақа чиқади, лекин жуда кичик бўлади. Бундай ривожланиш тўғри ривожланиш дейилади ва у баъзи дафниялар, мизидлар ва дарё қисқичбақасига хосдир.

Метаморфоз йўли билан ривожланадиган қисқичбақасимонларнинг ҳар хил гуруҳларида метаморфоз ҳар хил ўтади. Улар личинка даврларининг сони ва тузилиши билан бир-биридан фарқ қилади. Қисқичбақасимонларнинг кўпчилик гуруҳларини (жабраоёқлилар, мўйловоёқлилар, креветкалар) тухумидан ташқи томони сегментлашмаган науплиус личинкаси чиқади. Унинг уч жуфт оёғи: битта ўсимтали антенулла, икки тармоқли антенна ва мандибуладан иборат. Антенна жинсий вояга етган вакилларидаги каби оғиздан олдинда эмас, кейинроқда жойлашган. Науплиуснинг тоқ науплиал кўзи бор. Науплиус гавдасининг охирида анал тешиги, ундан олдинроқда ўсиш зонаси жойлашган. Ўсиш зонасидан янги сегментлар ва унинг ўсимталари гавданинг бошидан охирига қараб тартиб билан: дастлаб максилляр, кейин кўкрак ва қорин сегментлари ҳосил бўлади. Максилляр ва кўкрак сегментлари ҳосил бўлган личинка метанауплиус деб аталади. Метанауплиус ўзгариб жинсий вояга етган қисқичбақага айланади. Циклопларда учинчи – копепойд личинкалик даври ҳам бўлади.

Ривожланишида метаморфоз тўлиқ ифодаланадиган юксак қисқичбақаларда, айниқса креветкаларда дастлабки личинкалик даврлари науплиус ва метанауплиус бўлиб, буларнинг айрим турларида яна махсус протозоеа ва зоеа личинкалик даврлари ҳам бўлади. Протозоеа личинкалик даврининг муҳим хусусиятлари: 1) мураккаб фасеткали кўзларининг пайдо бўлиши; 2) оёқжағларининг ривожланиши; 3) гавдасининг бошқўкрак ва қорин қисмларга дифференциаллашуви. Зоеа даври протозоеадан навбатдаги кўкрак оёқлари пайдо бўлиши ва бошқўкрак ҳамда қорин қисмларининг янада кўпроқ дифференциаллашганлиги билан фарқ қилади. Буларнинг муҳим ўхшашлик жиҳати, кўкрак оёқлари зоеада ҳам, протозоеада ҳам икки

ўсимтали бўлади. Зоеа босқичи ҳар хил турларида турли хил ўсимталари, туклари бўлиши билан фарқ қилади. Аммо бу фарқлар эволюция жараёнида личинканинг планктон шароитга мослашганлиги муносабати билан пайдо бўлган иккиламчи ҳодисадир.

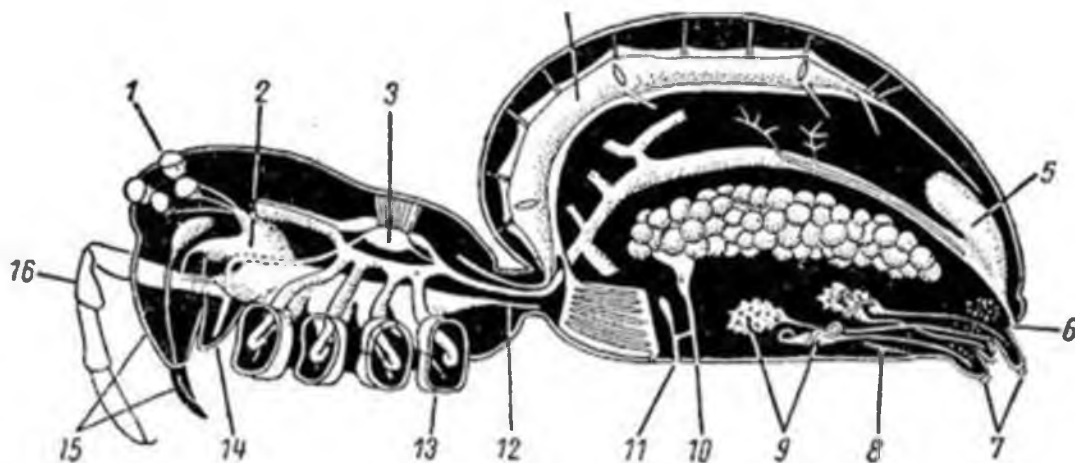
Креветкаларда зоеа личинкалик давридан кейин мизид даври бошланади. Бу личинка гавдасининг шакли ва бўғимларга бўлиниши билан жинсий вояга етган қискичбакага ўхшайди. Мизид даврининг энг характерли хусусияти кориноёқларининг бўлиши, аммо кўкрак оёқларининг икки ўсимталилигини сақланиб қолиши ҳисобланади. Бир неча линькадан кейин мизид ёш креветкага айланади. Айрим юксак қискичбақасимонларнинг ривожланиши қисқа йўл билан боради. Масалан, крабларда тухумдан бирданига бошкўкрак қисмида йирик ўсимта ҳосил бўлган зоеа личинкаси чиқади. Ундан крабнинг кейинги ривожланишига хос бўлган мегалоп личинкаси пайдо бўлади. Мегалоп крабга анча ўхшаш бўлади. Барча Ecdysozoa каби қискичбақасимонларнинг гавдасини қоплаб турадиган эпителий ҳужайралари кутикулага айланади ва ўсиши тўхтабди. Ўсиш фақат линькалар оралигида, янги сегментлар ҳосил бўлганда содир бўлиши мумкин.

## **12.2. Ўргимчаксимонларнинг (Arachnida) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Ўргимчаксимонлар турли-туман ва асосан куруклик ҳайвонларидир. Ўргимчаксимонлар алоҳида жинсли ҳайвонлар бўлиб, жинсий диморфизм ўргимчаклар ва каналарда яхши ривожланган. Ўргимчакларнинг самечи самкасига нисбатан кичик бўлади. Самецларининг педипальпи кўшилиш органига айланган. Жинсий безлари жуфт бўлади, лекин кўпчилик турларида жуфт безлар қисман кўшилиб, ток органга айланган. Масалан, чаёнлар эркагининг бир жуфт уругдони бор, лекин ургочиларининг тухумдонлари бир-бирига кўшилиб кетган бўлиб, эшик рамкаларининг шаклига ўхшайди (133-расм).

Ўргимчакларнинг самкасида корин сегментидан ташқарига очиладиган уруг қабул қилувчи халтаси бўлади. Шунингдек, бу канал бачадонга махсус канал орқали очилади. Эркаклари сперматозоидини педипальпининг махсус кўшилиш қисми (органи) орқали ургочисининг уруг қабул қилувчи халтасига юборади. Ундан сперматозоид бачадонга бориб, уругланиш содир бўлади. Каналарнинг айрим турларида партеногенез ҳодисаси ҳам учрайди. Баъзи чаёнларда уругланиш ички бўлади ва тирик тугади, янги тугилган ёш чаёнларни онаси елкасида олиб юради (134-расм).

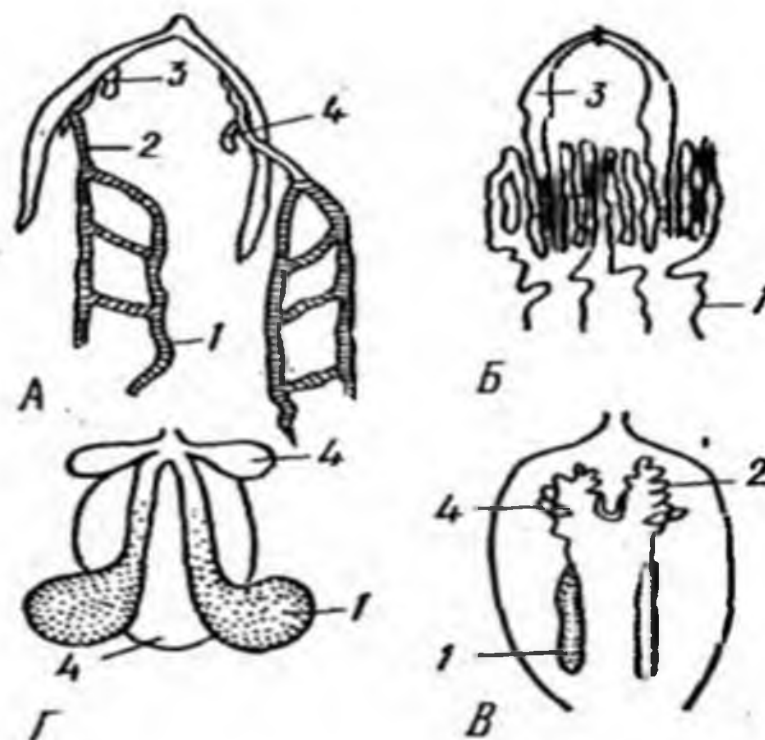
**Кўпайиши.** Ўргимчаксимонларнинг ривожланиш типлари ҳам турли туман бўлиб, кўпчилигининг уругланган тухуми тўғри (метаморфозсиз) ривожланади. Сувда яшайдиган ўргимчаксимонларда ташқи ва ички уругланиш, шунингдек сперматофора ёки копулятив органи орқали уругланиш содир бўлади. Сперматофора халтача шаклида бўлиб, эркаклик жинсий безларидан ажраладиган секрет билан аралашиб ташқарига чиқади. Бу суюқлик сперматозоидни қуриб қолишдан ҳимоя қилади, ҳаракатланишини енгиллаштиради. Сохта чаёнлар ва кўплаб каналарнинг эркаги сперматофорасини тупроққа қўяди, самкаси эса уни ташқи жинсий органи ёрдамида жинсий йўллариغا киритиб олади. Шу даврда эркаги ҳам, ургочиси ҳам ҳар хил ўйин ва ҳаракатлардан иборат бўлган “севги рақсига” тушадилар. Кўпчилик ўргимчаксимонларнинг эркаги хелицераси ёрдамида сперматофораларини ургочисининг жинсий тешигига киритиб қўяди, аммо айрим турларида копулятив органи бор. Баъзи турларида жинсий органлар билан боғлиқ бўлмаган гавда қисмлари копулятив орган вазифасини бажаради.



133-расм. Ўргимчак самкасининг тузилиши. 1 – кўзи; 2 – мияси; 3 – сўрувчи ошқозон; 4 – юрак; 5 – клоака; 6 – анус; 7 – ўргимчак ўсимтаси; 8 – трахея; 9 – ўргимчак бези; 10 – жинсий тешик; 11 – уруғ қабул қилувчи тешик; 12 – корин нерви; 13 – оёқ; 14 – оғиз; 15 – хелицера; 16 – педипальп (Кеснер, 1991)

**Эмбрионал ривожланиши.** Ўргимчаксимонларнинг кўпчилиги тухум қўйиб кўпаяди. Аммо чаёнлар, сохта чаёнлар, айрим каналарда тирик туғиш ходисаси кузатилади. Буларнинг тухуми йирик, сариқликка бой бўлиб, кўпчилигининг тухуми централецитал, айрим чаёнларда телолецитал типда тузилган. Майдаланиши дискодиал, тўла бўлмаган ва юзаки йўл билан боради. Уругланган централецитал типдаги тухум ядроси кетма-кет,

хужайра бўлинмасдан, яъни цитотомия содир бўлмасдан 2, 4, 8 ва хоқозо ядроларга бўлинади. Бу ядролар кейин хужайра четига чиқиб, атрофини цитоплазма ўраб олади ва кичик хужайралар ҳосил бўлади. Сариклик ўртада қолиб, атрофида бластомерлар жойлашади. Бластомерлар ана шу ўртадаги сариклик моддасидан трофобластлар ёрдамида озикланади ва бластомерлар эмбрионнинг юзасига чиқиб, дастлаб бластодермани, кейин бластулани ҳосил қилади.



134-Расм. Ўргимчаклар жинсий органларининг тузилиши.

А – чаён; Б – салпуг; В – ўргимчак; Г – кана; 1 – уруғдон; 2 – уруғ йўли; 3 – уруғ канали; 4 – қўшимча без (Р.Барнс ва б., 1992)

Агар тухум дискодиал майдаланса, эмбрион варақлари деламинация (чаёнларда) усули билан ҳосил бўлади. Юзаки майдаланишда гастрүляциядан олдин эмбрионнинг бўлажак вентрал томонига хужайралар тўпланиши туфайли дастлаб эмбрионал диски ҳосил бўлади ва кейин бўшлиққа чиқади. Эмбрион бўшлигининг кейинги қисмида хужайралар эктобласт ингрессияси натижасида мезэнтодерма ҳосил бўлади ва кейинроқ энтодерма ва мезодермага ажралади. Айрим қисқичбақасимонларда мезодерма иккита манбадан ҳосил бўлади. Бирламчи мезодерма ҳосил бўлгандан кейин бир неча “ларвал” сегментларга бўлинади. Эмбрионнинг охириги қисмида ўсиш зонаси ҳосил бўлиб, унда эктобласт хужайралар миграция қилиб, “постларвал” сегментларни ҳосил қиладиган мезодермага айланади. Чаёнларда эмбрион диски ҳосил бўлиши билан эмбрион

дискининг периферик қисмидан эмбрион қобиги, яъни амнион ва сероз қобиклар бошқа органларга боғлиқ бўлмаган ҳолда ҳосил бўлади. Бу провизор органлар эмбрион ривожланишининг хавфсиз ўтишига ёрдам беради. Ўргимчакларда бластокинез ёки реверсия ҳодисаси қайд этилган. Реверсия туфайли эмбрион бўшлиғи ҳосил бўлгунча эмбрионнинг елка томонида жойлашган сариклик массаси, унинг вентрал томонига жойлашади. Бўшликнинг симметрик бўлагининг бош ва думдан бошқа қисми вентрал чизиқ бўйича тарқалиб, сариклик юзаси бўйлаб ҳаракатлана бошлайди. Тухумнинг юзаси ва таркалаётган бўлақлар ўртаси эктодерма билан қопланган бўлади. Эмбрионнинг латерал томони бирлашганда хужайралар ҳаракати тўхтайдди.

Қисқичбақасимонларнинг айрим турларида эмбрионнинг қорин томонида кўп қаватли бластомерлардан иборат бўлган эмбрион қаватлари ҳосил бўлади. Унинг ташқи қавати эктодермага, ўрта қавати мезодермага, ички қавати энтодермага айланади. Кейинчалик бу қаватлардан органлар ҳосил бўлади.

Эмбриондаги сегментлар сони жинсий вояга етган индивидга нисбатан кўпроқ бўлади. Масалан, ўргимчак эмбрионининг қорин қисмида 12 та сегмент бўлади. Бу ўргимчакчаён ва чаённинг қорин сегментларига мос келади ва олдинги 4-5 тасида оёқлари ҳам бўлади. Кейинги ривожланиши даврида барча қорин сегментлари бирлашиб, бир бутун қоринни ҳосил қилади. Чаёнларнинг оёқлари 6-олдқорин сегментида ривожланади. Уларнинг олдингисидан жинсий қопқок, иккинчисидан тароксимон орган, кейингилари ўпка ривожланиши билан боғлиқ бўлади. Булар шуни кўрсатадики, ўргимчаксимонлар синфи вакиллари эволюция жараёнида бошқўкрак ва қорин қисмлари ривожланган, кўп сегментли ва оёқли ҳайвонлардан (аждоқлардан) келиб чиққан. Ўргимчаксимонларнинг кўпчилиги турлари тўғри ривожланади, айрим каналарда метаморфоз ҳодисаси учрайди.

### **12.3. Ҳашаротларнинг (Insecta) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Ҳашаротлар айрим жинсли ва уларда жинсий диморфизм ҳодисаси яхши ривожланган. Масалан, капалакларнинг эркаги ургочиларига нисбатан кичикроқ ва рангида ҳам фарқлар бўлади. Айрим кўнгизларнинг (бугу кўнгиз, шохли кўнгиз) эркагининг танасида турли хил ўсимталари бор. Баъзи ургочи ҳашаротлар (чирилдоқлар, темирчаклар, яйдоқчилар)нинг қорин қисмида тухум қўйгичи бўлади. Айрим ҳашаротлар (одимчи капалаклар)нинг эркаклари қанотли

бўлиб, ургочилари-нинг қанотлари кучсиз ривожланган ёки умуман, ривожланмаган.

Ҳашаротларнинг жинсий органлари қорин қисмида жойлашган. Самка ва самецларнинг жинсий органлари: 1) жуфт жинсий бездан; 2) жинсий хужайраларни ўтказувчи каналлардан; 3) қўшимча жинсий безлардан; 4) уругланиш жараёнининг содир бўлишига ёрдам берадиган мосламалар – самкаларида уруг қабул қилувчи халта ва қўшилиш халтаси, самецларида қўшилиш органларидан иборат. Шунингдек, самкаларида ҳар хил тузилган тухум қўйгичи ҳам бор.

Ургочилик жинсий органларининг асосий қисми тухумдондан иборат. Тухумдон жуфт без бўлиб, кўпчилик турларида ўзига хос тузилишга эга. Ҳар бир тухумдон бир нечта найчалардан иборат бўлиб, уларнинг эркин қисми ингичкалашган, тухумдонга бириккан қисми эса кенгайган. Бу найчалар барчасининг тухум йўли умумий тухум йўлига бирикади. Тухумдон найчаларининг сони ҳашаротларнинг систематикасида диагностик белги сифатида муҳим аҳамиятга эга. Уларнинг сони маълум тур ҳашаротда аниқ сонда бўлади, айниқса серпушт ҳашаротларда бу найчаларнинг сони кўпроқ бўлади. Масалан, суваракларнинг ҳар бир тухумдошида 16 та, асаларида 200, термитларда 2500 тагача шундай найчалар бўлади.

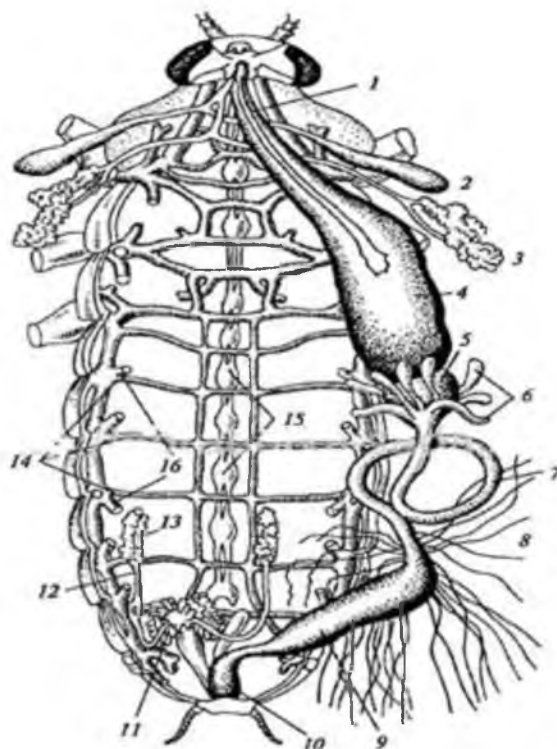
Тухум йўлининг берк учки ингичка қисмида бирламчи жинсий хужайралар, яъни оогонийлар бўлади. Улар ўсиб, кейинчалик ооцитга айланади. Ҳар бир ооцит фолликула хужайралари билан ўралган бўлади. Ооцитлар етилган сари тухум йўли томонга силжиб бораверади. Баъзи турларининг тухум йўлларида тухумни сариклик моддаси билан бойитадиган безлар ҳам бўлади. Тухум найчалари бирлашиб бир жуфт тухум йўлини ҳосил қилади ва улар бачадонга келади. Бачадон тухумни ўтказиш ва уругланиш жойи вазифаларини бажаради. Бачадонда уругланган тухумни капсулага ўрайдиган (суваракларда), кўзача ҳосил қиладиган (чигирткаларда), субстратга ёпиштирувчи (капалакларда) моддалар ишлаб чиқарувчи безлар бор. Шунингдек, бачадонга уруг қабул қилувчи халтанинг йўли ҳам очилади. Уруг қабул қилгич халтача шаклида бўлиб, сперманинг баъзан узоқ муддатларда сақланишига мослашган. Баъзи ҳашаротлар қўшилишдан кейин анча вақт ўтиб, уругланган тухумини эволюция жараёнида таркиб топган мосламасига қўяди. Масалан, асаларилар бир марта қабул қилган спермани 4-5 йил, яъни бутун ҳаёти давомида сақлаши ва уругланиш жараёнида фойдаланиши мумкин. Қўшилиш жараёнида сперма тўғридан-тўғри уруг қабул қилгич халтага эмас, баки халтасимон қўшилиш сумкасига, яъни бачадоннинг охиридан ёки олдинги қисмидан



ташқарига очиладиган тешикка қўйилади. Қўшилиш сумкаси бачадон билан махсус канал орқали боғланади. Уруг қабул қилувчи халтаси бўлмаган ургочи ҳашаротлар (сувараклар) уругланишида самец спермани қўшилиш халтасига киритиб қўяди, ундан бачадонга ўтади. Уруг қабул қилгич халтаси мавжуд бўлган ҳашаротлар уругланишида сперма қўшилиш сумкасидан уруг қабул қилгич халтага, ундан бачадонга ўтади.

Ургочилик жинсий органларига, шунингдек, саккизинчи ва тўққизинчи сегментлардан ва шу сегментлар оёгининг рудиментидан ҳосил бўладиган тухум қўйгич ҳам киради. Тухум қўйгич тухум қўйиш усулига мос равишда ҳар хил тузилишга ва узунликка эга. У баъзан ўсимликларнинг барги ёки поясини қовлаб ёки ҳайвонларнинг терисини тешиб ичига тухум қўйишга мослашган.

Ариларда ва тўрқанотлиларда жинсий органларни ёпиб турадиган ўсимта ҳам ўзгарган тухум қўйгич ҳисобланади. Ариларнинг тўққизинчи сегмент рудиментларидан бу ўсимтанинг футляри ҳосил бўлади. Бу футлярда иккита игнача (стилети) жойлашган бўлиб, улар ҳам саккизинчи сегмент оёқларининг ўзгаришидан ҳосил бўлган. Бу футлярда ҳосил бўлган найча захар бези билан ҳам туташади (135-расм).



**135-расм. Ҳашаротларнинг ички тузилиши. 1 – қизилўнгач; 2 – сўлак безининг резервуари; 3 – сўлак беzi; 4 – зоб; 5 – мускулли ошқозон; 6 – ўрта ичакнинг кўр ўсимтаси; 7 – ўрта ичак; 8 – мальпиги найлари; 9 – орқа ичак; 10 – тўғри ичак; 11 – уруғдон; 12 – уруғ йўли; 13 – қўшимча без; 14, 16 – трахея; 15 – қорин нерв занжири (В.А.Догель, 1981)**

Эркаклик жинсий органлари жуфт уругдондан бошланади. Бу уругдонлардан иккита уруг йўли бошланади. Баъзи турларида уруг йўлининг маълум жойи кенгайиб уруг халтасини ҳосил қилади. Жуфт уруг йўлларининг охирида эдеагус ёки пенис жойлашган. Уруг йўлларида сперматозоидни сперматофорага айлантирадиган секрет ишлаб чиқарувчи безларнинг ҳам йўли очилади.

**Ривожланиши.** Ҳашаротлар фақат жинсий йўл билан кўпаяди. Сувараклар бирданига 16 та тухум қўяди ва бу тухумларни махсус копчикларга жойлаб, маълум вақт давомида судраб юради. Уй чивини бир мартада 150 тагача, ҳаёти давомида 600 га яқин тухум қўяди. Асалариларнинг маликаси бир кунда 1000 тагача, бутун ҳаёти давомида эса 1,5 млн га яқин тухум қўяди. Асосан, ҳашаротларнинг тухуми уруглангандан кейин ривожлана бошлайди. Шунингдек, айрим ҳашаротларда партеногенез йўли билан кўпайиш ҳам учрайди. Жамоа бўлиб яшайдиган ҳашаротлар партеногенез йўли билан фақат эркакларини ҳосил қилади. Асалариларнинг ургочиси бир вақтнинг ўзида ҳам уругланган, ҳам уругланмаган тухум қўяди. Бу ҳодиса тухум қўйиладиган катакларнинг тузилишига боглиқ бўлади. Ишчи арилар тайёрлаган катакларнинг бир қисми бошқа арилар тайёрлаган катакларга нисбатан чуқурроқ ва шакли бошқачароқ бўлади. Маликаси тухумини катакча тубига қўйиш учун қорин қисмини сиқиб, тухум қўйгичини чўзади. Шунинг учун тухум қўйгичнинг тешиги бекилиб, жинсий йўллардан чиқаётган тухумга сперматозоид келмайди. Натижада уругланмаган тухум қўяди. Бундай катакларга қўйилган уругланмаган тухумлардан фақат эркак арилар чиқади. Юзароқ тузилган катакларга қўйилган уругланган тухумлардан эса озуканинг кўплиги ва хилма-хиллигига қараб ургочиси (маликаси) ёки ишчи арилар етилиб чиқади.

Баъзан ҳашаротлар икки жинслилик ва партеногенетик авлодларнинг галланиши йўли билан ҳам кўпаяди. Бу ҳодиса ургочиси қанотсиз бўлган ҳашаротларда учрайди. Масалан, ёз давомида шираларнинг партеногенез йўли билан тирик личинка тугадиган ургочилари ривожланади. Бу личинкалардан фақат ургочи индивидлар ривожланади. Партеногенетик ургочи ҳашаротлар охириги бўгинининг (кузнинг охиридаги) наслидан эса ургочи ва эркак ҳашаротлар етишади. Ургочи ҳашаротлар қўйган уругланган тухумлар қишлаб қолади ва баҳорда улардан ургочилари чиқади. Айрим чўпсимонлар, ёнгоқясарлар ва ўсимлик шираларининг эркаклари умуман номаълум, улар фақат партеногенез йўли билан кўпаяди.

Айрим ҳашаротлар (икки қанотлилар) личинкалик даврида ҳам кўпаяди. Бу ҳодиса педогенез деб аталади. Масалан, *Miastor* пашшаларининг

личинкалари кетма-кет педогенез йўли билан личинканинг бир неча янги авлодини ҳосил қилади. Охирги авлод личинкалари ривожланиб, эркак ва ургочи ҳашаротларни ҳосил қилади. Уругланган тухумдан яна партеногенетик личинкалар ривожланади. Баъзи ҳашаротлар (яйдоқчилар) кўпайишида полиэмбриония ҳодисаси учрайди. Бунда уругланган тухум майдаланишининг маълум боскичида бластомерлар бир неча мустакил ривожланадиган гуруҳларга ажралади ва бу гуруҳларнинг ҳар биридан алоҳида мустакил личинка, ундан организм ривожланади. Бу усул билан битта уругланган тухумдан 100 тагача, ҳатто ундан ҳам кўпроқ эмбрион ҳосил бўлиши мумкин. Полиэмбриониянинг биологик аҳамияти шундаки, паразит турларининг индивидлари сони кескин кўпаяди.

Ҳашаротларнинг бир мартага кўядиган тухумлари сони ҳам турлича бўлади. Масалан, чивинлар бутун ҳаёти давомида 600, асалари бир кунда 1000 та, ҳаёти давомида 1.500.000, термитлар бир кунда 30.000, ҳаёти давомида 10 млн тухум кўяди.

**Эмбрионал ривожланиши.** Кўпчилик ҳашаротларнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлиб, центролецитал типда тузилган, яъни ядросининг атрофида кам миқдорда цитоплазма бўлиб, у марказда жойлашган ва атрофини кўп миқдордаги сариклик моддаси қоплаб туради. Тухум ташки томондан мустаҳкам хитинли хорион билан, унинг тагида иккинчи сариклик қобиги билан қопланган. Хорионнинг анимал қутбидаги микропиле тешигидан тухумнинг ичига сперматозоид киради.

Ҳашаротларнинг тухуми центролецитал типда тузилганлиги учун ҳам юзаки майдаланади. Уругланган тухум ядроси бир неча марта майдаланади ва қиз ядролар цитоплазманинг марказидан плазматик иплар билан периферияга тортилади ва ташқи томонга қараб миграция қилади. Натижада тухум қобигининг тагидаги юзаси бир қават бластомерлар билан қопланади, яъни бластодерма ҳосил бўлади. Эмбрионнинг бўлажак корин томонида бўшлиқ ҳосил бўлади. Кейинчалик эмбрион барча бластомерлардан эмас, балки эмбрион бўшлигидаги бластомерлардан ривожланади. Кейин бу бўшлиқ ўртасидаги бластомерлар тез бўлиниб, унда ёрик пайдо бўлади. Бу эмбрион қаватлари пайдо бўлишининг бошланиши ҳисобланади. Кейинчалик бу ёрик бекилиб, устидан қопланган энтомезодермага эктодерма келади. Шу даврда эмбрион бўшлигининг атрофидан ичкарига қараб ўса бошлайди. Икки томондан ўсиб, эмбрион бўшлиги икки қават қобик билан қопланади. Булар эмбрионнинг иккита қобиги бўлиб, ташқиси сероз, ичкиси амнион деб аталади. Амнион билан эмбрион ўртасида суюқлик билан тўлган бўшлиқ ҳосил бўлади. Бу амнион бўшлиги деб аталади. Натижада эмбрион

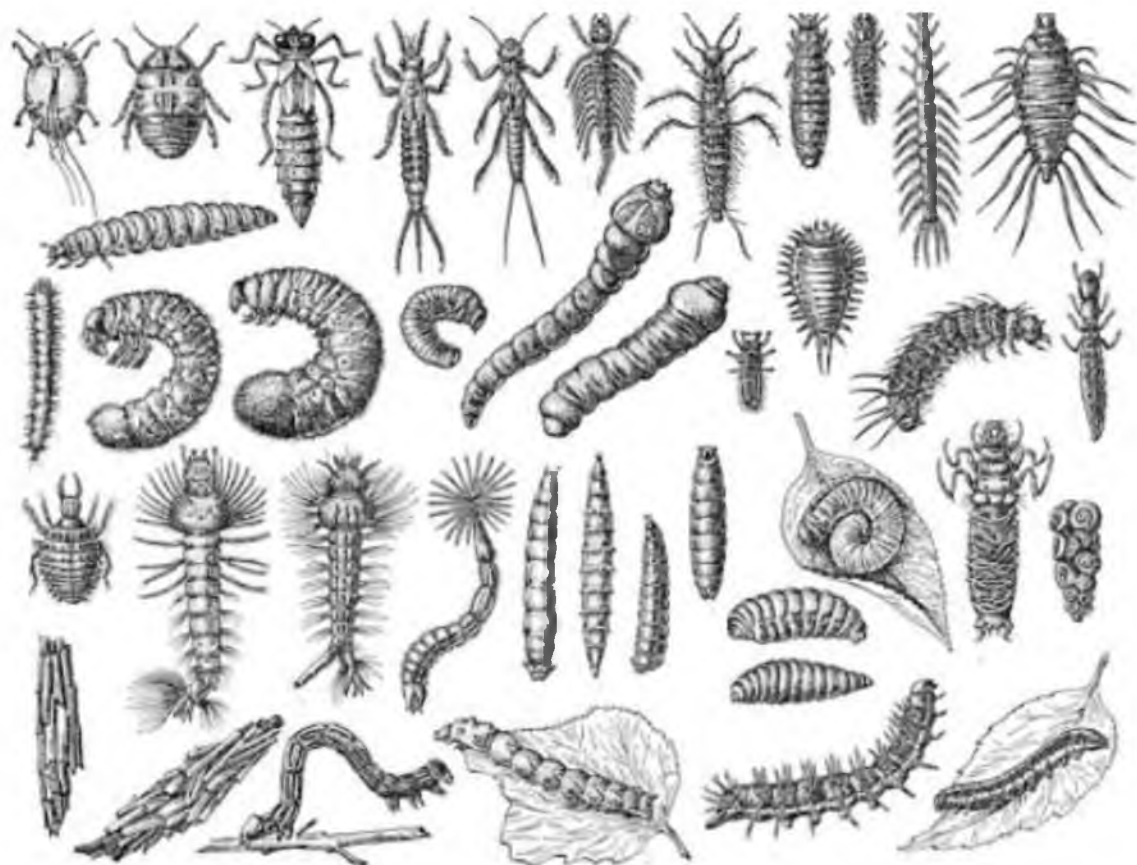
сариклик ичида ва ташки муҳитдан ажратиб турадиган хорион ҳамда амнион ва амнион бўшлигининг ичида қолади. Тахмин қилинишича, эмбрионнинг бу қобиклари дастлаб эмбрионнинг тухум ичига чуқурроқ жойлашуви туфайли пайдо бўлган бластокинез деб аталади. Бластокинез қисқа ва чала эмбрион қобиклиларга хос бўлиб, икки босқичдан иборат. Биринчи босқичи анатрепсис (грекча ана-юқори, трепсис-бурилиш) дейилади ва унда эмбрион сарикликка ботиб туради. Эмбрионнинг орқа томони сарикликка ботиб 180°С га бурилади. Қобикнинг орқа томони олдинга қараб ҳаракатланиши туфайли эмбрион U-симон шаклга келади ва кейин тўғри чизиқ шаклига келиб, бош қисми орқага қараб қолади. Эмбрионнинг ташки эктодермаси сариклик ичига кириб амнионни, ташқарида қолган эктодермадан сероза ҳосил бўлади. Бластокинезнинг иккинчи босқичи кататрепсис (грекча ката-юқоридан пастга, трепсис-бурилиш) бўлиб, бунда тесқари жараён, яъни сегментлашган ва ўсимталари ҳосил бўлган эмбрион сарикликнинг юзасига чиқади. Эволюцион жиҳатдан нисбатан ёш турларда бластокинез учрамайди (О.М.Иванова-Казас, 1995).

Эмбрион ривожланиши даврида гонадалар ҳам шаклланади. Жинсий хужайралар димуниция туфайли жуда эрта, баъзан ҳатто майдаланишнинг дастлабки босқичларида ҳосил бўлади. Примитив туркумларида бирламчи жинсий хужайралар эмбрионал ривожланишнинг кейинги босқичларида, юксак ҳашаротларда майдаланиш жараёнида ва бастодерма даврида ҳосил бўлади. Тухумнинг орқа қисмига тушган ядро атрофини поляр плазма ўраб, поляр хужайра ҳосил бўлади ва тухумнинг юзасига чиқади. Гастроляция жараёнида бирламчи жинсий хужайра эмбрионнинг ичига киради ва ўрта ичакнинг орқасига жойлашади. Эмбрион қобигининг тортилиши даврида жинсий хужайра орқа томондан олдинги томонга ҳаракатланиб ўтади. Гонаданинг соматик қисми латерал мезодермадан ҳосил бўлади. Гонадага миграция қилаётган бирламчи жинсий хужайрани махсус оксиллар ўзига жалб қилади. Дрозофилада гонада куртаги 5- қорин сегментида жойлашган.

Бу жараёнлар билан биргаликда эмбрион бўшлигида сегментация ҳам содир бўлади. Дастлаб бош, кейин кўкрак ва қорин сегментлари ҳосил бўлади. Бош ва қорин қисмида олдинги ва орқа ичаклари шакллана бошлайди ва барча сегментларда оёқлари ҳосил бўлади. Эмбрионнинг ташки ва ички сегментлари бир-бирига мос келади, целом ҳосил бўлади. Акрон ва тельсондан ташқари барча сегментларда мезодермик сомитлар пайдо бўлади. Кейин целом деворининг маълум қисмлари бузилиб, миксоцел, яъни аралаш тана бўшлиги пайдо бўлади. Эмбрион сегментацияси билан параллел равишда иккита эктодерма валиги қўшилиб, нерв системасини ҳосил қилади.

Целом деворининг бузилишидан ҳосил бўлган қолдиқдан мезодермал органлар, энтодермадан эса ўрта ичак ҳосил бўлади. Эмбрионнинг ички органлари ва тўқималари шаклланиши ниҳоясига етади. Эмбрион ривожланиши даврида сариклик моддаси ҳисобидан озикланади. Эмбрионал ривожланишнинг охирида сариклик қобиги ёрилади ва сўрилиб кетади. Тухумдан шаклланган личинка чиқади.

**Личинкасининг тузилиши.** Жинсий вояга етган ҳашаротдан личинка гавдасининг кичиклиги, айрим органларининг шаклланмаганлиги ва массасининг камлиги билан фарқ қилади. Личинкада жинсий органлар тўлиқ етилмаган, қанотлари ва бошқа айрим органлари йўқ, имаго (лотинча *imago*-чизги, портрет) шаклланмаган бўлади. Шунингдек, личинканинг махсус органлари бўлиб, бу органлар унинг ўсиши ва ривожланишини таъминлашга, захира озиқ моддалар тўплашига ёрдам беради (136-расм). Ҳашаротларнинг эпителиал қоплами каттик кутикуляр экзоскелетга айланади. Личинканинг ўсиши ва ривожланиши линька даврида содир бўлиб, линька даврида кутикула ва гавда қоплами ўртасидаги алоқа узилади. Линькадан кейин, навбатдаги кутикула ҳосил бўлгунча гавда ўсади. Ҳашаротларда линька жараёнини личинканинг проторакал безидан ишлаб чиқариладиган экдизон гормони бошқаради. Экдизон гормони таъсирида личинканинг гиподермаси ва кутикуласи бир-биридан ажралади. Линька жараёнининг содир бўлишини махсус танача (*corpore allata*) ишлаб чиқарадиган ювенил гормони назорат қилади. Агар бу танача хирургик йўл билан олиб ташланса, линька эртaroқ тугаб, пакана ҳайвон пайдо бўлади. Агар ёш личинкадан махсус танача каттарoқ личинкага трансплантация қилинса, личинка линька даврини тезроқ босиб ўтиб жуда йирик ҳашарот пайдо бўлади.



**136-Расм. Ҳашаротларнинг личинкалари**

Ҳар бир линкадан кейин экзоскелет ҳосил бўлиб, ўсиш тўхтайди. Кутикуляр экзоскелет ҳосил бўлиши имагинал босқичгача давом этади. Баъзи ҳашаротларда линькалар сони қатъий детерминациялашган ва кўп эмас (6 мартагача), айримларида яшаш муҳитига боғлиқ бўлиб, 20 дан 40 мартагача линька содир бўлиши мумкин. Немиметаболанинг ювенил (лотинча *juvenilis* – ёш) формаси курукликда яшайдиган ҳашаротларда нимфа (грекча нумфа – келинчак), сувда яшайдиганларида (бахорикорлар, кунли-лар) наяда (грекча наидас – сув келинчаги) деб аталади. Нимфа ёки наяда ўсиб имагога айланади.

Holometabolаларда личинка жинсий вояга етган формаларидан кескин фарқ қилади ва чувалчангга ўхшайди. Нимфадан фарқ қилиб, буларнинг личинкаси ўсиш ва ривожланиш жараёнида ўзининг личинкалик хусусиятларини сақлаб қолади. Вояга етган ҳайвоннинг белгилари, яъни гавда сегментацияси, канотлар, оёқлари гумбак даврида ҳосил бўлади. Личинканинг ривожланиши даврида унинг тўқималари полиплоидизацияланади, личинка вояга етган организмга айланиши даврида хромосомалари диплоид наборга айланади. Личинка метаморфози ҳар хил бўлади. Масалан, кўплаб пашшалар ва тўрқанотлилар метаморфози даврида личинкалик гиподерма

емирилади ва имагинал гиподерма билан алмашинади. Личинканинг лабиал беи емирилади, гистолиз ва фагоцитоз туфайли мукуллари кайта курилади, трахеяси янги кўринишга келади. Метаморфозда апоптоз ҳам мухим ахамиятга эга бўлади.

Жинсий вояга етган организмнинг дефинитив органлари имагинал диск иштирокида ёки личинканинг алоҳида тўпланган диплоид имагинал хужайраларидан ҳосил бўлади. Имагинал диск ва гистобласт дифференциацияси гумбак босқичида тегишли гормонал сигнал олингандан кейин содир бўлади. Хужайра спецификацияси (инглизча specification-аниклаш) бластодерма босқичида содир бўлади. **Спецификация** дейилганда, детерминациянинг эрта, оркага кайтадиган босқичи давомида хужайранинг бирламчи дастурланган тақдирининг намоён бўлиши тушунилади. Имагинал дискни ҳосил қилувчи хужайра спецификациясининг хусусияти бу хужайраларнинг олдиндан-оркага ва дорсо-вентрал ўқда кандай жойлашишига боғлиқ. Бу имагинал дискни ҳосил қилувчи детерминациялашган хужайралар амалда пролиферацияланмайди, аммо личинкалик даврида бу хужайралар бўлиниши тикланади ва дискнинг ўсишини таъминлайди. Дрозофилада 10 жуфт асосий имагинал диск ва битта тоқ жинсий органни ҳосил қилувчи диск бўлади. Дрозофиланинг канотларини ҳосил қилувчи имагинал диск 60 минг хужайрадан, оёкнинг имагинал диски 10 минг хужайрадан иборат бўлади.

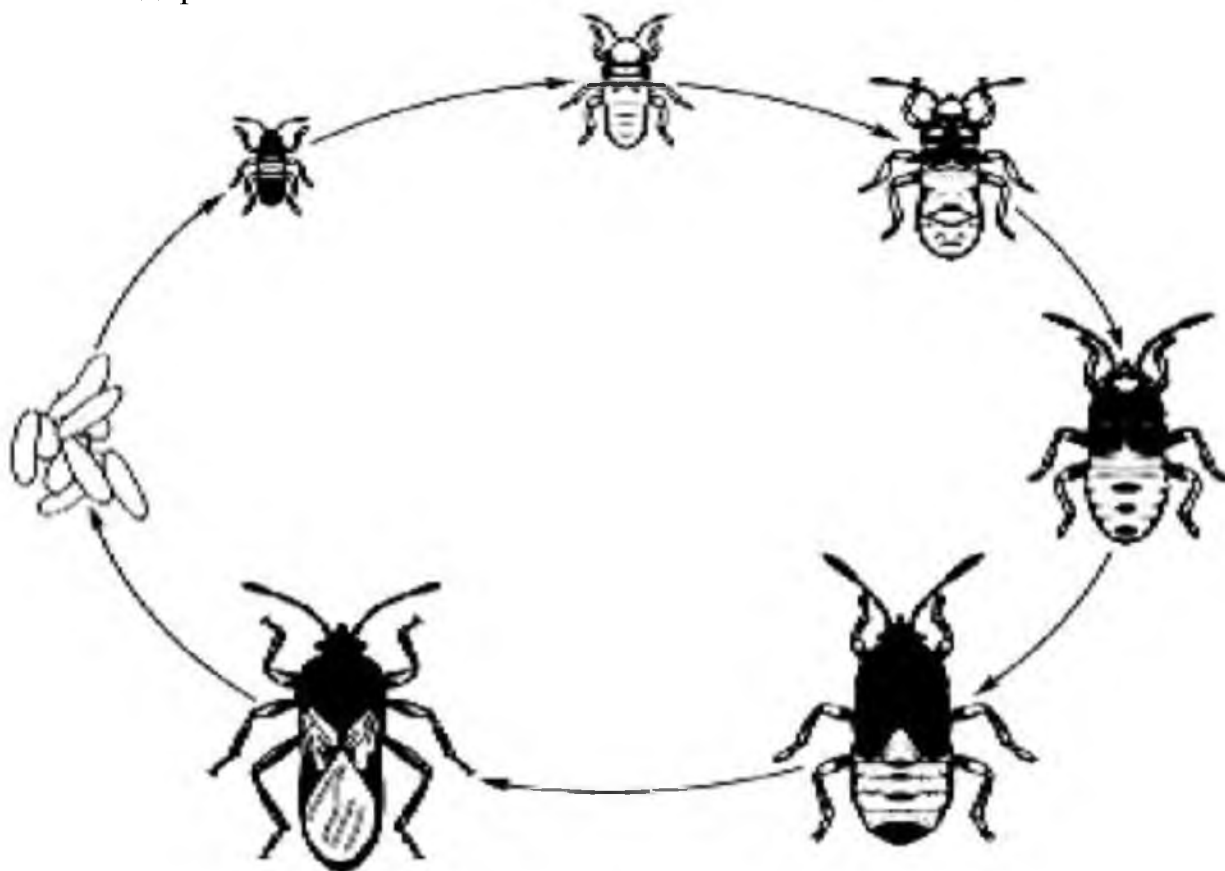
Тухумдан чиккан личинканинг имагинал диски эпителиал ўсма шаклида ҳосил бўлади. Имагинал дискнинг бир неча тури бор. Кутикула тагидаги имагинал диск содда, юза ва эркин жойлашган. Чукуррок жойлашган дисклар мураккаб тузилган. Гумбак босқичида экдистерон гормони таъсирида имагинал диск ташқи томонга қайрилиб жойлашади. Дискнинг марказий қисми маълум бир органнинг дистал, периферик қисми эса проксимал қисмини ҳосил қилади.

**Постэмбрионал ривожланиши.** Постэмбрионал ривожланиш дейилганда, тухумдан личинка чиқишидан ёки эмбрион тугилишидан табиий ўлимгача бўлган барча жараёнлар йигиндиси тушунилади. Тухумдан чиккан ҳашаротлар личинкасининг ривожланиши турли йўналишлар билан боради. Тубан тузилган мўйловсизлар (Protura) туркуми вакилларининг тухумидан чиккан ёш ҳашаротнинг корин бўлимидаги учта охириги сегментларининг етилмаганлиги билан жинсий вояга етган формасидан фарқ қилади. Бу сегментлар линькадан кейин ҳосил бўлади. Демак, тухумдан чиккан ҳашарот гавдасининг шаклланиши охирига етмаган бўлади. Постэмбрионал ривожланиш даврида гавдада янги сегментлар ҳосил бўлиши анаморфоз

(грекча анаморфозис –шаклнинг бузилиши) деб аталади. Бундай ривожланиш тубан ҳашаротлар ва кўпоёқларга хосдир (137-расм).

Ёпиқжаглилар кенжа синфи бошқа вакилларининг тухумидан чиққан ёш ҳашарот жинсий вояга етган даврига жуда ўхшаш бўлганлиги учун уларнинг ўсиши ва ривожланиши давомида ҳеч қандай метаморфозга хос бўлган муҳим ўзгаришлар содир бўлмайди. Уларнинг ривожланиши метаморфозсиз, тўғри йўналишда содир бўлади. Буларнинг гавда сегментлари сони тўлиқ бўлади, линька орқали гавдаси ўсади. Жинсий вояга етганида линька содир бўлиши орқали гавдасининг ўзгариши протометаболия (грекча протос – биринчи, морфос – ўзгариш) деб аталади.

Бунда тухумдан чиққан ёки тугилган ёш ҳайвон ота-онасига ўхшайди, аммо гавдаси бош, кўкрак ва қорин қисмларга ажралмаган бўлади. Ривожланиши жараёнида пўст ташлаб, гавдаси қисмларга ажралади. Тубан бирламчи ҳашаротлардан оёқдумлилар ёки подуралар (*Podura*) ёки (*Collembola*), диплуралар ёки икки думлилар (*Diplura*), қилдумлилар (*Thisanura*), баъзи кунлилар (*Ephemeroptera*) ва бошқа ҳайвонлар ривожланиши протоморфозга мисол бўлади. Протометаболияга эпиморфоз синонимдир.



137-расм. Ҳашаротларнинг чала ўзгариш йўли билан ривожланиши



Қанотли хашаротлар (Pterygota) ривожланиши ўзгариш, яъни метаморфоз (грекча метаморфозис-ўзгариш) йўли билан боради. Метаморфозли ривожланиш дейилганда, тухумдан чиққан личинканинг организми тўлиқ қайта қурилиб, кейин вояга етган хашаротга ёки имагога айланиши тушунилади.

Тухумдан чиққан личинка ёки нимфа анатомо-морфологик ва физиологик жиҳатдан ота-она формаларига ўхшамайди, маълум қайта қуришдан кейин ота-онасига ўхшайди ва жинсий вояга етади. Личинка махсус органларга эга бўлиб, бу органлар жинсий вояга етган формаларда бўлмайди. П.П.Иванов личинкани эркин яшашга ёрдам берадиган махсус органларга эга бўлган организм, деб таърифлайди. Шунинг учун личинканинг кейинги ривожланиши даврида жинсий вояга етган даврдаги прогрессив органлар ҳосил бўлиши билан биргаликда личинкалик даврдаги органлар редукцияси содир бўлади. Агар организмнинг бундай қайта қуришлари босқичма-босқич ўтса, уни эволюцион метаморфоз дейилади. Ҳалқали чувалчанглар ёки қисқичбақасимонларда шундай бўлади. Агар бу жараён қисқа вақтда содир бўлса, буни катастрофик метаморфоз дейилади. Айрим содда ҳайвонлар, ясси чувалчанглар ривожланиши шу йўл билан содир бўлади. Баъзан дегенератив жараёнлар прогрессив жараёнлардан устун туради ва буни некробиотик метаморфоз дейилади. Масалан, асцидиялар, қисқичбақасимон сақулинларда ривожланишнинг йўналиши шу йўл билан боради. Бунда личинка тузилишининг умумий дегенерацияси ва ҳайвон ҳаракатида пауза кузатилади. Метаморфознинг иккита типни фарқланади.

А. Чала ўзгариш ёки тўлиқсиз ўзгариш йўли билан ривожланиш гемиметаморфоз (Hemimetamorphos). Бунда тухумдан чиққан ҳайвон жинсий вояга етган ҳайвонга ўхшайди, лекин гавдасининг кичиклиги, жинсий органларининг тўлиқ етилмаганлиги ва баъзи органларининг йўқлиги билан жинсий вояга етган ҳайвондан фарқ қилади. Бундан кейинги ривожланиш даврида, масалан, хашаротлар бутун умри давомида 4-5 мартадан 40 мартагача пўст ташлайди. Ана шу пўст ташлаш (туллаш) туфайли гавда катталашади, органлар шаклланиши ниҳоясига етади. Чала ўзгариш йўли билан ривожланадиган хашаротлар 3 та: тухум, личинка ёки нимфа, имаго ёки жинсий вояга етган даврларни босиб утади (138-расм). Буларга хашаротларнинг кунлилар, ниначилар, сувараклар, бешиктерватарлар, тўғри қанотлилар, тери қанотлилар ва бошқа туркумлари киради. Чала ўзгариш йўли билан ривожланишнинг ҳам 2 та типни бор.

1. Гипоморфоз – *Hypomorphosis* (грекча хипо – паст, морфос – шакл). Бундай йўл билан ривожланадиган ҳайвонлар личинкаси гавдасининг кичиклиги, баъзи органларининг ривожланмаганлиги билан жинсий вояга етган формасидан фарқ қилади. Бу эволюция жараёни қанотларини йўқотган ҳашаротларга тааллуқли бўлиб, уларга иккиламчи қанотсизлар, момикхўрлар ва битлар туркумларининг вакиллари киради. Қанотларининг йўқлиги туфайли личинкаси ва имагоси бир-бирига ўхшайди. Аммо гавдасининг ҳажми, личинканинг мўйлов сегментларининг камлиги, ранги, церкисининг тузилиши билан вояга етган формаларидан фарқ қилади. Личинкаси билан имаго даврининг ўхшашликлари ва бир хил ҳаёт кечирганлиги туфайли яқин вақтларгача уларнинг ривожланиши тўғри ривожланиш деб юритилар эди.

2. Гиперморфоз – *Hypermorphosis* (грекча гипер – юқори, морфос – шакл). Бундай йўл билан ривожланадиган ҳайвоннинг личинкалик даври узок вақт давом этади. Шунинг учун баъзи олимлар гиперморфозни чала ва тўлиқ метаморфозларнинг оралик формаси бўлиб, эволюция жараёнида тўлиқ ўзгаришли ривожланиш гиперморфоздан келиб чиққан, деб ҳисоблайдилар. Ривожланишнинг бу тури тенг қанотли ҳашаротлар туркумининг оққанотлилар, қалқондорлар оилаларига, трипслар туркумига хосдир. Улар личинка даврининг охирида тинч ҳолатга ўтади, яъни овқатланмайди, ҳаракатланмайди. Бундай ҳолатни ёлгон гумбак ёки гумбак ҳам дейилади. Бундай личинка эса кўпинча нимфа дейилади. Бу личинка ва тинч нимфа бир-бирига ўхшашлиги билан тўлиқ ўзгаришли ҳашаротларнинг личинка ва гумбагидан фарқ қилади. Шунинг учун гиперморфозни чала ўзгаришли ривожланишнинг чузилган-узайган йўналиши, деб атаса ҳам бўлади.

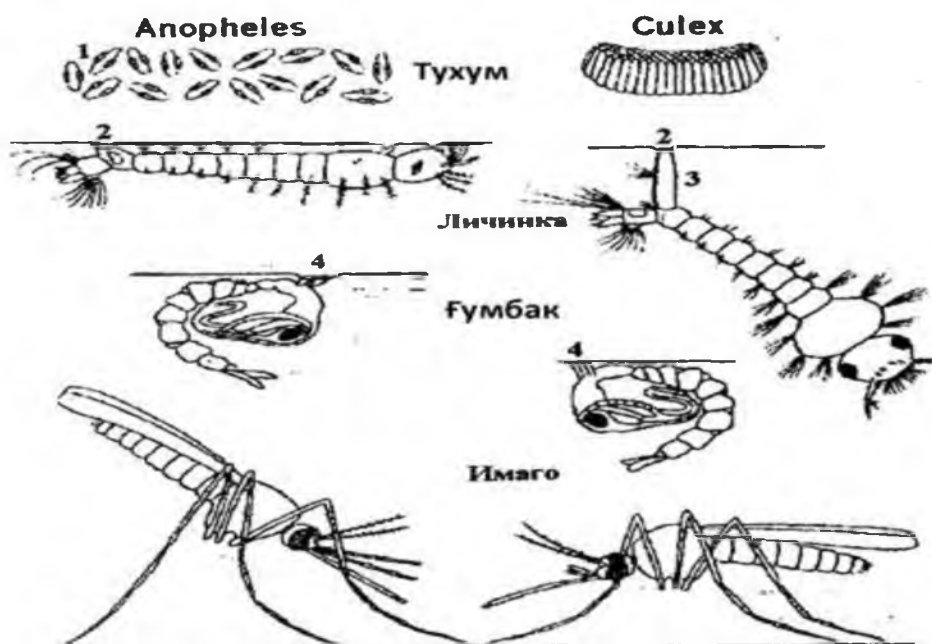
Б. Тўлиқ ўзгариш йўли билан ривожланиш ёки тўлиқ метаморфоз – голометаморфоз (*Holometamorphosis*). Бундай ривожланишда тухумдан чиққан личинка ташқи ва ички тузилишига кўра ота-она формаларига мутлақо ўхшамайди. Бундай личинка чин личинка ёки курт деб аталади ва баъзи личинкага хос органларнинг мавжудлиги, жинсий вояга етган даврдаги органларнинг йўқлиги билан фарқ қилади. Бундай ривожланишга баъзи ҳашаротлар, амфибиялар ривожланиши мисол бўлади.

Метаморфоз даврида ҳайвонларнинг ҳаёт тарзини ўзгартириши (булутлар, ковакичлилар, мишанкалар, асцидияларда планктон ҳаёт кечиришдан ўтроқ яшашга ўтиши, саккулиналарда эркин яшашдан паразитликка ўтиш), яшаш муҳитини ўзгартириши (амфибияларда сувдан қуруқликка ўтиши) кузатилади. Экологик муҳитнинг ўзгариши баъзан

хайвонлар филогенезига ҳам таъсир этган. Шунинг билан биргаликда бу ҳолат муҳим биологик аҳамиятга ҳам эга. Жумладан, ўтроқ ҳайвонларнинг планктон личинкалари ёки паразит ҳайвонларнинг эркин яшайдиган личинкалари ҳайвоннинг табиатда тарқалишини таъминлайди. Шунинг учун личинкаларнинг тузилиши ва ҳаёти палингенетик ва ценогенетик хусусиятларга эга. Масалан, нинатанлиларнинг личинкалари учун хос бўлган билатериал симметрия ва уч жуфт целомик халта мосланиш учун эмас, балки уларнинг эволюция жараёнида билатериал симметрик уч сегментли ҳайвонлардан келиб чиққанлигини билдиради. Денгиз юлдузларининг узун киприклари, голотуриянинг узун қўллари планктон ҳаёт кечириши муносабати билан иккиламчи пайдо бўлган ҳодиса, деб қаралмоғи керак.

Метаморфозли ривожланиш ҳайвонот оламида кенг тарқалган ҳодиса ҳисобланади. Содда тузилган булутлар, ковакичлилар метаморфоз йўли билан ривожланганлиги учун баъзи олимлар метаморфоз кўп хужайралилар онтогенезида дастлаб пайдо бўлган ҳодиса, деб ҳисоблайдилар (И.И.Ежиков 1939, А.А.Захваткин 1949).

Эволюция жараёнида кўплаб ҳайвонлар метаморфозли ривожланишдан тўғри ривожланишга ўтган. Бу жараён тухумда сариқлик моддасининг кўпроқ тўпланиши туфайли ҳайвонлар онтогенезининг маълум қисми тухум пўстининг ичида ўтишига имконият яратилган. Натижада личинканинг эмбрионизацияси, яъни эркин ҳаёт кечиришдан эмбрионал ривожланишга ўтган, личинка учун хос бўлган тузилишнинг ҳаммаси йўқолган, ривожланиш йўналиши соддалашган, чунки личинканинг қайта қурилиши йўқолган.



**138-расм. Анофелес пашшасининг ривожланиш цикли**

Тухумдан ота-онасига ўхшайдиган кичик ҳайвон чиқади. Аммо метаморфоз иккинчи марта пайдо бўлган ҳолатлар ҳам учрайди. Масалан, ҳашаротларнинг тўлиқ ўзгаришли метаморфози иккиламчи пайдо бўлган ходисадир. Берлезе-Ежиков назариясига кўра, ҳашаротларда бу ходиса тухумда сариклик моддасининг камайиши муносабати билан пайдо бўлган. Чунки озик моддалар камлиги туфайли эмбрионал ривожланиш даврида жинсий вояга етган давр учун хос бўлган органлар тўлиқ шаклланмайди.

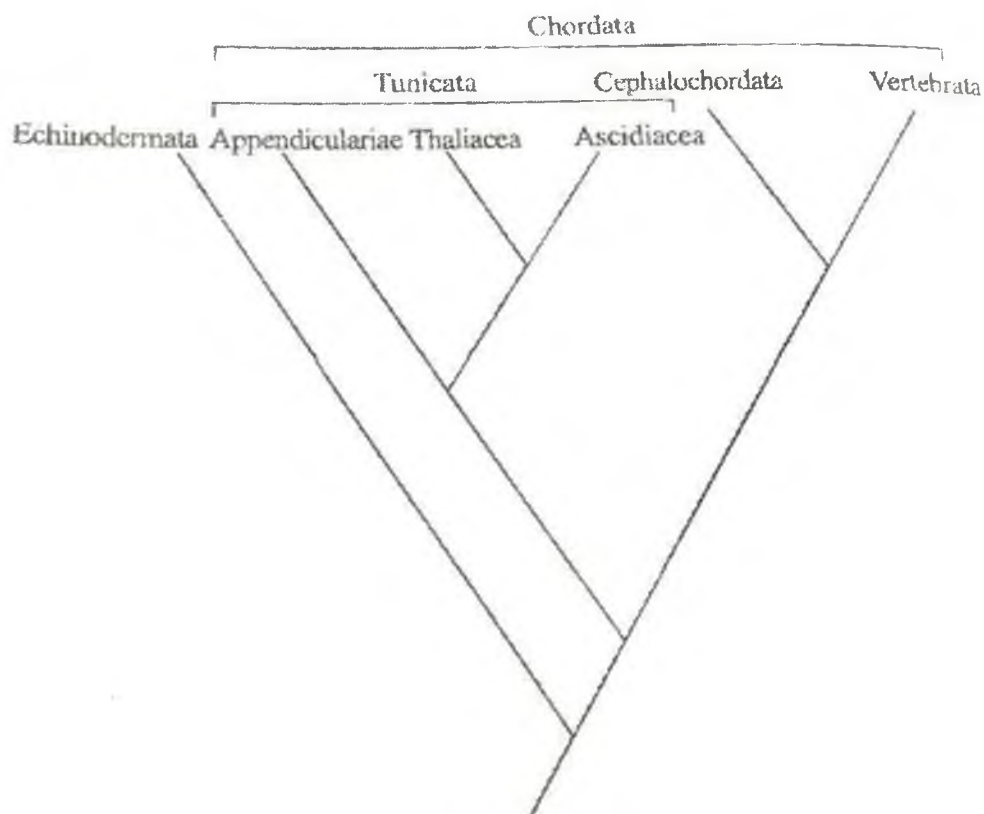
### **Назорат саволлари**

1. Умurtқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб бўғимоёқлиларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Қисқичбақасимонлар жинсий органларининг тузилишини айтинг.
3. Ўргимчаксимонлар жинсий органларининг тузилишини айтинг.
4. Ҳашаротлар жинсий органларининг тузилишини айтинг.
5. Бўғимоёқлиларнинг уругланиши ва личинкаларининг турларини айтиб беринг.
6. Бўғимоёқлиларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.
7. Бўғимоёқлиларнинг постэмбрионал ривожланишини айтинг.
8. Бўғимоёқлиларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
9. Ҳашаротларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.
10. Ҳашаротлар ривожланиш циклининг келиб чиқиши ва эволюциясини айтиб беринг.

## 13-БОБ. НИНАТАНЛИЛАРНИНГ (ECHINODERMATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 13.1. Иккиламчи оғизлиларнинг пайдо бўлиши

Билатериал ҳайвонларнинг учинчи гуруҳи иккиламчи оғизлилар (Deuterostomia) XX-асрнинг бошларида индивидуал ривожланишнинг морфологик хусусиятларини инобатга олган ҳолда алоҳида гуруҳ сифатида ажратилган эди. Иккиламчи оғизлиларга Нинатанлилар (Echinodermata), Чала хордалилар (Hemichordata), Хордалилар (Chordata) киради (139-расм). Иккиламчи оғизлиларнинг асосий фарқли белгиси сифатида оғиз ва анал тешигининг, шунингдек мезодерманинг ҳосил бўлиш усуллари асос қилиб олинган. Бирламчи оғизлиларда бластопор оғиз тешигига, иккиламчи оғизлиларда эса оғиз бластопорга боғлиқ бўлмаган ҳолда, унинг қарама қарши томонидан ҳосил бўлади. Иккиламчи оғизлиларда бластопор анал тешигига ёки эмбрионнинг орқа томонидаги нерв-ичак каналига айланади. Аммо айрим ҳайвонларда бу қонуниятдан четга чиқиш ҳолатлари кузатилганлиги учун ҳам бластопор тақдири бирламчи ва иккиламчи оғизлилар учун универсал таъриф бўла олмайди. Шундай бўлишига қарамасдан, иккиламчи оғизли ҳайвонларнинг онтогенези жараёнида оғиз корин томонда, бластопордан олдинда ҳосил бўлади (В.Н.Беклемишев, 1964). Эмбрионнинг устки томони ёпиклиги оғиз тешиги жойлашишини олдинги, нейроген томондан унинг қарама қарши, контрнейроген томонида жойлашишига олиб келади. Оғиз тешигини гавданинг контрнейроген томонида жойлашуви ва оғиз тешигини гавда юзасига чиқиши контрнейроген томонни вентрал, оғирлик кучи марказ томонга жойлашувига олиб келган. Бу хордалилар эволюцияси жараёнида вояга етган ҳайвоннинг дорсо-вентрал ўқининг ўзига хос инверсияси сифатида қабул қилинмоқда (В.В.Малахов, 1982). Иккиламчи оғизлилар эволюцияси гавданинг дефинитив полярлигининг ўзгариши билан боғлиқ. Иккиламчи оғизлиларда оғиз анимал соҳада, нейроген соҳа дорсал томонга жойлашади.



**139-расм. 18S рДНК кетма-кетлиги ўхшашлиги асосида иккиламчи оғизлиларнинг филогенетик алоқаси (Wada, Satoh, 1994)**

Тубан иккиламчи оғизлиларнинг ўзига хос хусусияти мезодерманинг энтероцел усулда ҳосил бўлишидир. Бундай ҳолатда мезодерма эпителиал ҳалтача шаклида ҳосил бўлиб, архентерон деворидан ажралиб туради. Бирламчи оғизлиларда мезодерманинг телобластик усулда ҳосил бўлиши ўзига хос хусусиятидир. Бунда майдаланиш жараёнида мезотелобласт хужайраларнинг пролиферацияси туфайли мезодерма ҳосил бўлади.

Билатериал ҳайвонларда мезодерма ҳар хил усуллар билан пайдо бўлади. Умуртқалиларда мезодерма эмбрион қобиғи хужайраларининг иммиграцияси натижасида ҳосил бўлади. Бирламчи ва иккиламчи оғизлиларнинг примитив вакилларида мезодерма телобластик ва энтероцел усуллар билан ҳосил бўлади.

Нинатанлиларнинг ўзига хос хусусиятларидан бири гавдаси ҳар хил пластинка ва игналардан тузилган биоминерал эндоскелетдан иборат бўлиб, улар бириктирувчи тўқимада ётади. Нинатанлиларнинг яна битта хусусияти амбулакрал системасининг, яъни ҳаракат органларининг локомотори вазифасини бажарувчи сувли томирларининг бўлишидир.

### **13.2. Нинатанлиларнинг (Echinodermata) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Нинатанлилар жинсий органларининг тузилиши.** Кўпчилик нинатанлилар алоҳида жинсли, аммо жинсий диморфизми яхши ривожланмаган. Айрим турларида радиал симметрияга мос равишда беш жуфт, баъзи турларида ундан ҳам кўп гонадалари бўлади. Денгиз юлдузлари, офиурлар ва лилияларда жуфт уруг йўллари интеррадиусга очилади. Денгиз типратиканларида ҳар бир жуфт уруг йўллари бирикиб тоқ жинсий йўлга айланади ва анус атрофидаги жинсий пластинкага очилади. Жинсий системасининг симметрияси шаклсиз типратиканларда бузилади. Чунки уларнинг ҳар бир радиациясида биттадан гонада бўлади, голотурияда эса битта тоқ гонада бўлади.

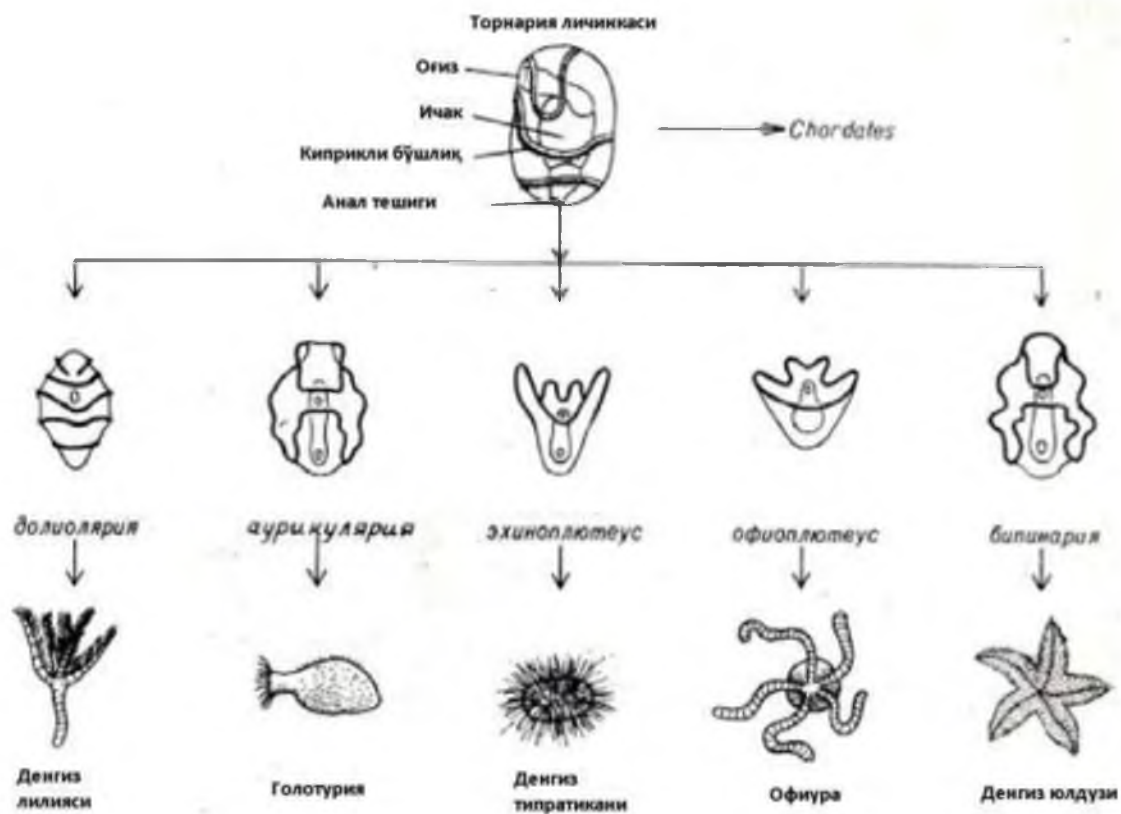
Нинатанлиларда уругланиш ташқи бўлади, кўплаб индивидлари тўпланиб бир жойда яшайди. Шу даврда жинсий хужайраларини сувга чиқаради (тухумли сув, сперматозоидли сув ҳосил бўлади) ва ташқи уругланиш содир бўлади. Маълум вақтдан кейин уругланган тухумдан планктон личинка чиқади. Тирик тугадиган турларида уругланган тухум она организмнинг махсус чўнтакчасида-чиқариш камерасида ривожланади. Чиқариш камерасининг каналидан тўлиқ шаклланган ёш индивид чиқади. Она индивид бу ёш индивидни маълум вақт ўз организмида олиб юради. Денгиз юлдузлари, типратиканлар, голотурияларда насл учун гамхўрлик шундай ифодаланади.

Денгиз юлдузлари, офиурлар, голотурияларда регенерация ҳодисаси яхши ривожланган. Денгиз юлдузларининг ҳар бир бўлинган нурлари ва дискидан янги организм пайдо бўлиши мумкин. Шунингдек, бу ҳайвонлар жинссиз йўл билан, яъни она организми бир неча бўлақларга бўлиниб, ҳар бир бўлагидан алоҳида янги организм ривожланади. Нинатанлиларда аутотомия ва у билан боғлиқ бўлган регенерация ҳодисаси ҳам учрайди. Денгиз юлдузларига ва офиурларга йиртқич ҳайвонлар ҳужум қилганда нурларини ташлаб юбориши, голотурия гавдасининг охириги кисмини майдалаб ташлаши ёки бутун ички органларини анал тешигидан ташқарига чиқариб ташлаши мумкин.

**Эмбрионал ва постэмбрионал ривожланиши.** Нинатанлиларнинг ривожланиши мураккаб билатериал личинкали метаморфоз йўли билан боради. Тухумининг майдаланиши тўла, радиал, баъзан тенг, аммо денгиз типратиканларида тенг бўлмаган типда ўтади. Зигота босқичида цитоплазмасида учта қават ҳосил бўлиб, улардан личинкалик даврининг эктодерма, энтодерма ва мезенхима қаватлари ҳосил бўлади. Эмбрионнинг

16 та бластомерлик даврида ўртача катталиқдаги (мезомер) 8 та бластомердан эктодерма, 4та йирик бластомерлардан (макромер) энтодерма, 4 та кичик бластомерлардан (микромер) мезенхима, яъни ривожланаётган личинканинг бириктирувчи тўқимаси ҳосил бўлади. Швециялик Свен Герстадиус (1939) денгиз типратиканининг эмбрионини 64 бластомерлик даврида ҳар хил бластомерларини изоляциялаб тажриба ўтказган. Анимал бластомерлар изоляцияланганда, таркибида фақат эктодермал ҳужайралари бўлган кичик бластуласимон эмбрион ҳосил бўлган. Бундай эмбрион “доимий бластула” деб номланади. Чунки фаол сузиб юради, аммо уларнинг ривожланиши давом этмайди, гастрүляция содир бўлмайди, киприкли эктодермал ҳужайралардан бошқа ҳужайралар ҳосил бўлмайди. Вегетатив ярим шар ҳужайраларидан экто-, энто ва мезодерма ҳосил бўлади. Денгиз типратикани эмбриони ҳужайралари спецификациясида асосий вазифани микромерлар бажаради. Жумадан, микромерлар энтодерма ҳосил бўлишини индукциялайди. Герстадиус тажрибаларининг кўрсатишича, мезомер ва микромерларни бирлаштирилса, презумтив эктодерма ҳужайраларининг бир қисми энтодермал куртакка айланиб плутеус шаклланади. Агар эмбрионнинг 16 бластомерлик даврида микромерлар анимал ярим шарга кўчириб ўтказилса, энтодерма ҳам вегетатив, ҳам анимал қутбда ҳосил бўлади. Шунга мос рившда иккита инвагинация ва иккита архентерон соҳа пайдо бўлади. Архентерон (грекча арх-ичак) бирламчи ичак ёки овқат ҳазм қилиш найи ҳисобланади. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида бластүланинг ҳар хил соҳасидаги ҳужайралар спецификацияси туфайли бластүланинг охирида бешта соҳа: орал эктодермаси, аборал эктодермаси, скелетоген ҳужайра ҳосил қилувчи йирик микромерлар, целомик мезодермани ҳосил қилувчи кичик микромерлар, ичакни ҳосил қилувчи ва бир қисми иккиламчи мезенхимага айланувчи вегетатив пластинка соҳалари ҳосил бўлади (E.Davidson, 1989, 1991). Бластүланинг ҳосил бўлиши эмбрионнинг эпителизацияси билан боғлиқ бўлиб, унда махсус ҳужайраларнинг алоқаси ва ички ҳамда ташқи ҳужайра матрикси пайдо бўлади. Шунингдек, бластула ҳужайраларида махсус фермент ҳосил бўлиб, у сариклик қобигининг ёрилишини тезлаштиради ва фаол сузиб юрувчи бластүланинг ташқи муҳитга чиқишини осонлаштиради (140-расм).



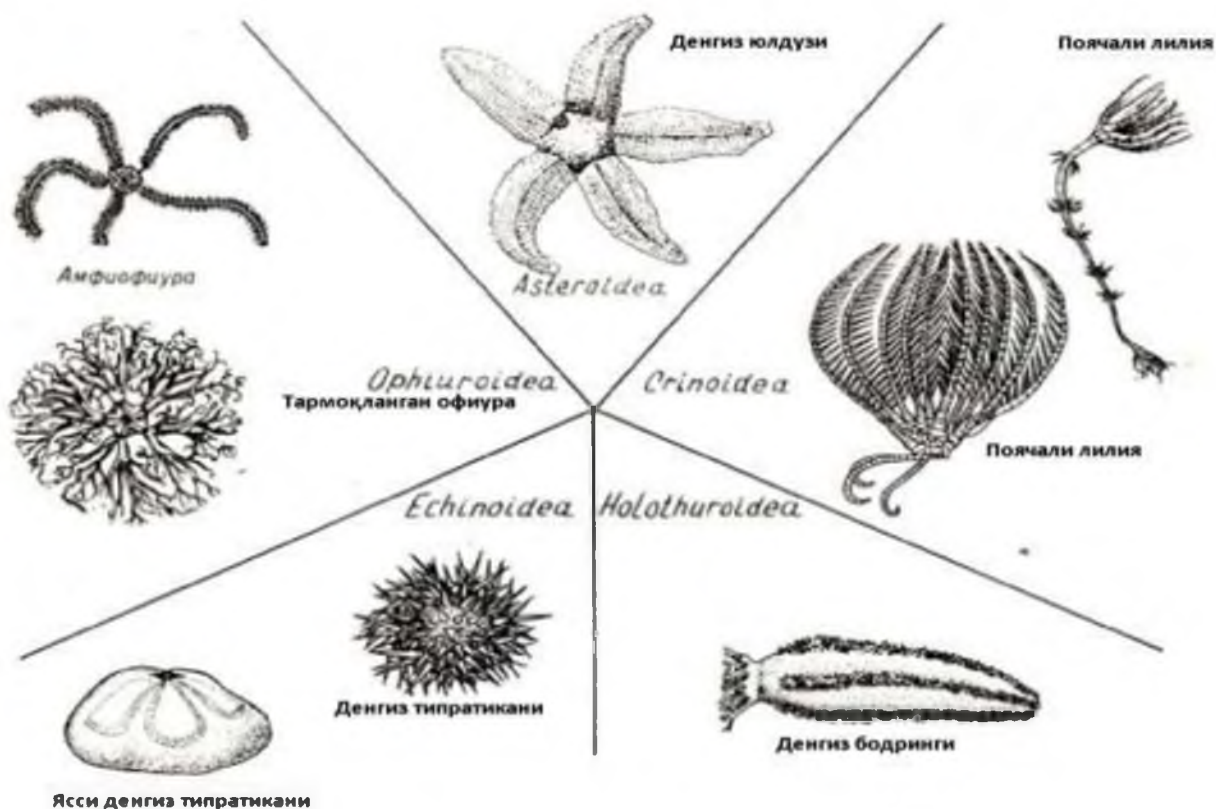


**140-расм. Нинатанлиларнинг ривожланиш цикли**

Нинатанлиларда майдаланиш туфайли хивчинли типик бластула ҳосил бўлади. Ана шу хивчинлар ёрдамида бластула ҳаракатланади ва у ҳаракатчан целобластула деб аталади. Бластуланинг энтодермал ўрта ичак ҳосил бўладиган пастки (вегетатив) қутби қатламланиб (инвагинация), бластула гастралага айланади. Бластопор личинканинг охирида жойлашади. Мезодерма иккита қуртақдан ҳосил бўлади. Биринчидан, гастрал қатламланишнинг бошланишида бошқа бластомерлардан ажралган майда бластомерлар бластоцел бўшлиғига чиқиб, мезенхима хужайраларининг ҳосил бўлишига ва тўпланишига олиб келади. Иккинчидан, мезодерманинг асосий қисми энтодермал ўрта ичакдан ҳосил бўлади. Ичакнинг юқори ёпик учки томони қайрилиб, олдинги ичак эктодермадан ҳосил бўлади. Шундай қилиб, ичаклар тўлиқ ҳосил бўлади.

Гастрүляциянинг кейинги босқичида архентерон хужайралар қайта силлиқланиб, ичаклар ингичка ва узун бўлиб қолади. Архентероннинг учидаги иккиламчи мезенхима тушиб кетиб, унинг хужайралари узун ипсимон филоподияни (лотинча *filum*-ип, грекча *pous*-оёқ) ҳосил қилади. Тахмин қийинишича, бу хужайралар архентерон ва бластула девори билан туташади ва филоподий қисқариши туфайли архентерон тортилади. Иккиламчи мезенхима бирламчи ичакнинг бўлажак орал томонга букилиши

оркали морфогенетик жараёнларда иштирок этади. Архентерон букилиши натижасида эктодермага яқинлашади ва стомодеумни ҳосил қилади. Бу билан бир вақтда гаструланинг анимал соҳаси қисқаради, вегетатив соҳаси кенгаяди, личинка конуссимон призма босқичига ўтади. Бу босқичда орал-аборал ўқ аниқ билинади, вегетатив соҳа ва бластопор личинканинг қорин томонига жойлашади. Эмбрионнинг анимал-вегетатив ўқи спецификацияси туфайли эктодерма, энтомеződерма ва скелетоген мезенхима ҳосил бўлиши гаметогенез жараёнида юзага келса, орал-аборал ўқининг жойлашуви уруғланишдан кейин, майдаланиш даврида аниқ бўлади. Бунда оксидланиш-кайтарилиш жараёнларининг интенсивлиги ҳам муҳим аҳамиятга эга бўлади. Оксидланиш жараёнларининг кучайиши орал қисмнинг ҳосил бўлишини тезлаштиради, оксидланишнинг пасайиши эса аборал соҳанинг ҳосил бўлишини тезлаштиради (141-расм).



141-расм. Турли хил нинатанлилар

Нинатанлилар метаморфоз йўли билан ривожланади, аммо айрим турларида личинкали ривожланиш йўқолган. Метаморфозли ривожланишда гастрүляциядан кейин личинка шаклланади ва у вояга етган организмга айланади. Личинкали ривожланишнинг иккита типи бор. Планктотроф личинкали ривожланишда майда планктон организмлар билан озикланадиган диплеврула личинкаси ҳосил бўлади, лецитотроф личинкали

ривожланишда оогенез даврида тухумда сариклик моддаси сифатида захираланган озик моддага бой бўлган тухумдан личинка ривожланади. Планктотроф личинка пелагик ҳаётга мослашиш учун ҳар хил мосламаларга эга бўлади. Денгиз юлдузида бипиннария, голотурияда аурикулярия, денгиз типратиканида плутеус, ундан эхиноплутеус, офиурларда плутеус, ундан офиоплутеус личинкалари пайдо бўлади. Лецитотроф личинкали ривожланишда фақат долиолярия личинкаси ҳосил бўлади.

Нинатанлиларда бластопор ёки унинг ўрни порошицага айланади, огиз эса унинг карама-қарши томонидан алоҳида қатламланиш натижасида ҳосил бўлади. Порошица қорин томонга силжийди ва личинка билатериал симметрияли бўлиб қолади. Личинканинг киприклар тўплами фақат огзи атрофида сақланиб қолади. Бу личинка нинатанлиларнинг деярли барча вакиллари учун хос бўлган диплеврула личинкаси деб аталади. Диплеврула личинкасининг бундан кейинги ривожланиши давомида турли даражада ўзгариши билан бир-биридан фарқ қилади. Диплеврула билатериал симметрияли ҳайвон бўлиб, бу эволюция жараёнида нинатанлилар билатериал-симметрик, метамер целомли ҳайвонлардан келиб чиққанлигини билдиради.

Диплеврула ўзгариб иккинчи личинкалик даврига ўтади. Бу давр нинатанлиларнинг ҳар хил синфларида бир-биридан фарқ қилади. Масалан, типратиканларда эхиноплутеус, офиурларда офиоплутеус, денгиз юлдузлари-да бипиннария, голотурияларда аурикулярия, лилияларда долиолярия личинкалари ҳосил бўлади. Бу личинкаларнинг деярли барчасида радиал қисм ва киприклари бўлади. Айрим нинатанлиларда яна бир неча личинкалик даврлари бўлади. Тирик тугадиган турларида личинкалик даврлари бўлмайди.

Голотурияларда диплеврула камроқ ўзгаради ва аурикулярия личинкасига айланади. Аурикуляриянинг гавдаси овал шаклда, огзи қорин томонида, киприкли, гавдаси кўплаб бурилишлардан иборат. Денгиз типратикани ва офиурларда киприклари ўхшаш бўлиб, бу даврдаги личинка умумий ном билан плутеус деб аталади. Плутеуснинг иплари 4 жуфт узун кўлларида жойлашган. Ҳар бир кўлида оҳакли ингичка игначалари жойлашган. Кейинчалик кўлларининг ўлчами узунлашади, шунинг учун киприклари ёрдамида сувда сузиб, личинканинг сувга чўкишига йўл қўймайди.

Денгиз юлдузларининг бипиннария личинкасининг оғизолди киприклар тўплами икки четга – преорал ва огиздан кейинги ҳалқаларни ҳосил қилади. Кейинги босқичларда бипиннариянинг киприк қаторлари

букилиб, гавдасининг олдинги қисмида учта махсус бўлим, яъни брахиолалар ҳосил бўлади. Буларни “қўллар” ҳам дейилади ва кейин бипиннария брахиолярияга айланади. Денгиз типратикани ва офиурларда жинсий вояга етган организм ўзи личинкасининг марказий қисмидан ҳосил бўлади. Немертинларга ўхшаб жинсий вояга етган давр гавдасининг ҳосил бўлишида личинканинг бошқа қисмлари катнашмайди ва ўлади. Плутеуснинг чап томонида эктодерма кенгайиб, йўгонлашиб эмбрионал дискни ҳосил қилади.

Нинатанлиларда метаморфоз, яъни личинканинг жинсий вояга етган организмга айланиши личинка организми тузилишининг чуқур қайта қурилиши, симметрия типининг ўзгариши, ташқи кўриниши ва ички тузилишининг мутлақо янгидан ташкил бўлиши билан боради. Шунинг учун метаморфозли ривожланишнинг бундай йўналиши катастрофик метаморфоз деб аталади.

Эктодерма қаватидан тери эпителийси, нерв системаси, сезги органлари, олдинги ва орқа ичаклар ҳосил бўлади. Личинка мезенхимасидан терининг бириктирувчи тўқимали қавати, скелет ва мускуллар пайдо бўлади. Энтодерма қаватидан фақат ўрта ичак ва унинг ҳосилалари ҳосил бўлади. Оғиз ҳосил бўлишидан олдин бирламчи ичак таркибидан целомик мезодерма ажралади. Бу жараён ҳар хил нинатанлиларда турлича кечади. Кўпинча целом ҳалтаси архентерон учиди (тоқ энтероцел) пайдо бўлади, баъзан целом ҳалтаси бирламчи ичакнинг ён деворида жуфт бўлиб ҳосил бўлади. Денгиз типратикани личинкасининг тоқ ҳалтаси ўнг ва чап целомга бўлинади. Улар ўз навбатида олдинги аксоцелга, ўрта гидроцелга ва орқа соматоцелга бўлинади. Чап аксоцел ва гидроцелдан амбулакрал система ривожланади. Ўнг аксоцел ва гидроцел кўпинча дегенерацияга учрайди, соматоцел мезентерий ва целомнинг чегерасини ҳосил қилади.

Шундай қилиб, целом мураккаб ўзгаришларга учраб, целомнинг орқа жуфт ҳалтасидан жинсий вояга етган организмнинг целоми ҳосил бўлади, дастлабки икки жуфти эса редукцияланади. Олдинги чап целом ҳалтасидан асосан амбулакрал система ҳосил бўлади. Дастлаб бу ҳалталар бир-бири билан туташган бўлади, олдингиси эса гидропор орқали ташқарига очилади. Кейинги ривожланиши давомида ҳар иккала ҳалта букилиб, олдинги ичакни коплаб олади ва амбулакрал системанинг халқасимон каналини ҳосил қилади. Халқасимон каналда бешта чўнтаксимон букилиш ҳосил бўлади. Кейин улар кучли чўзилади ва амбулакрал системанинг оёғи ва радиал каналига айланади. Олдинги ҳалтанинг бир қисми ва гидропордан мадрепорали пластинка қўшилган тошли канал ҳосил бўлади. Тошли канал

ёнида целомнинг бир қисмидан ўқ орган, псевдогемал система ва жинсий система куртаги ҳосил бўлади. Псевдогемал система каналининг чегараларида бирламчи тана бўшлиги қолдиқларидан қон айланиш системаси пайдо бўлади. Личинканинг кейинги метаморфози тананинг асосий ўқининг ўзгариши билан боғлиқ. Масалан, денгиз юлдузлари ва типратиканларнинг дастлаб огзи атрофида жойлашган мадрепори тананинг олдинги елка томонидаги анос ёнида жойлашади, огиз қорин томоннинг ўртасида жойлашади. Шундай қилиб, гавданинг елка томони аборал, қорин томони орал томонга айланади. Шунингдек, радиал симметрия деярли барча органлар системаси тузилишида намоён бўлади.

Нинатанлилар ривожланишининг таҳлили шуни кўрсатадики, улар эмбриогенезининг характерли хусусияти радиал майдаланиш, мезодерма қаватнинг энтероцел усулда пайдо бўлиши, иккиламчи огиз ҳосил бўлишидан иборат. Постэмбрионал ривожланиши даврида билатериал симметрияли диплеврула личинкаси ҳосил бўлиб, кейинчалик у радиал тузилиш элементларига эга бўлган бошқа личинкага айланади. Личинкадан жинсий вояга етган нинатанлилар катастрофик метаморфоз, яъни билатериал симметриядан гавда ўқи ўзгариб радиал симметрияли тузилишга ўтади. Ҳайвонот оламида фақат нинатанлилар онтогенези даврида гавда симметрияси ривожланишининг дастлабки даврида радиалдан (бластула, гастрюла даврларида) билатериал (диплеврула даврида) ва яна жинсий вояга етган даврда радиал симметрияга ўзгаради. Шунингдек, нинатанлиларнинг иккиламчи огизлиларга хос бўлган примитив ва прогрессив морфофизиологик хусусиятлари бир-бири билан алмашиб туради. Бу айниқса, нерв, қон айланиш, жинсий органлари системалари ривожланишида яққол сезилади. Нинатанлиларда махсус нафас олиш, айирув органлари йўқ. Буларнинг примитивлиги хужайра ичида овқат ҳазм бўлиши, жинссиз кўпайиш хусусиятига эгаллиги билан изоҳланади. Бу жараёнларнинг молекуляр-генетик механизмлари ҳозирча ўрганилмаган.

Нинатанлилар метаморфози даврида билатериал личинка гавдасидан бўлажак дефинитив организмнинг радиал симметрик гавдаси шаклланади. Бу имагинал диск ёки имагинал куртак деб аталади. Денгиз типратиканида бу гидроцелнинг қайта қурилиши, шунингдек эктодерманинг чап томонга қатламланиши орқали содир бўлади. Натижада амнион қобиқ ҳосил бўлади ва баъзи турларида бутун гавдани ташқи томондан ўраб олса, айримларида ташқи муҳит билан алоқаси сақланиб қолади. Нинатанлиларнинг ўзига хослиги амбулакрал, псевдогемал, мураккаб тери скелети каби органларининг мавжудлигидир. Эволюция жараёнида кам ҳаракат қиладиган

ҳаётга мослашиши радиал симметрия, ҳимоя воситалари (скелет, захарли безлар, аутономия), амбулакрал системалар, ниналар, нурлар ёрдамида ҳаракатланиш, овқатланиш адаптацияси, ривожланишида тарқатувчи босқичининг пайдо бўлишига олиб келган.

### **Назорат саволлари**

1. Умуртқасизлар зоологиясидан олган билимларингизга асосланиб нинатанлиларнинг умумий белгилари ва классификациясини айтиб беринг.
2. Нинатанлиларнинг ургочилик жинсий органларини айтинг.
3. Нинатанлиларнинг эркаклик жинсий органларини айтинг.
4. Нинатанлиларнинг уругланиши ва личинкаларининг турларини айтиб беринг.
5. Нинатанлиларнинг эмбрионал ривожланишини тушунтиринг.
6. Нинатанлиларнинг постэмбрионал ривожланишини айтинг.
7. Нинатанлиларнинг ривожланиш циклини тушунтиринг.

## 14-БОБ. ХОРДАЛИЛАР (CHORDATA) РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛИНИНГ АСОСИЙ ЙЎНАЛИШЛАРИ

### 14.1. Хордалилар ривожаниши

Хордалиларнинг тубан вакилларида асцидиялар гермафродит бўлиб, жинсий ва жинсиз, яъни куртакланиш йўллари билан кўпаяди. Куртакланиб кўпайишда уларнинг қорин томонида столон деб аталувчи куртак ҳосил қиладиган бўртма пайдо бўлади. Шу бўртмадан куртаклар ҳосил бўлиб, ҳар бир куртакдан алоҳида индивид пайдо бўлади. Улар колония бўлиб ёки якка ҳолда яшаши мумкин. Бошскелетсизлардан ланцетник айрим жинсли бўлиб, етилган жинсий хужайраларини сувга чиқаради, уругланиш сувда содир бўлади. Тўгараккогизлилар айрим жинсли бўлиб, уларда ҳам уругланиш сувда содир бўлади. Тогайли балиқлар айрим жинсли бўлиб, уругланиш ички бўлади. Тирик тугувчи вакилларида эмбрион тўлиқ шаклангунча бачадонда ривожланади. Тухум қўйиб кўпаядиган турларида эса тухумини калин пардага ўраб ташқарига чиқаради. Суякли балиқлар асосан айрим жинсли, денгиз окуни, денгиз караси каби жуда оз турлари гермафродит ҳисобланади. Амфибиялар айрим жинсли бўлиб, метаморфоз йўли билан ривожланади. Уларнинг кўпайиши ва ривожланиши асосан сувда ёки нам жойларда ўтади. Шундай қилиб, тубан хордалилар тухумининг тузилиши эволюция жараёнида уларни сувда ва нам жойларда яшаб кўпайишига мослашган. Қуруқликда яшашга ўтган умуртқалилардан судралиб юрувчилар айрим жинсли бўлиб, уларда ички уругланиш содир бўлади, тўғри ривожланади. Қушлар айрим жинсли, яхши ҳимояланган тухум қўйиб кўпаяди. Тухумдан жўжа ёки жиж бола очиб чиқади. Сутэмизувчилар жинсий органлари бошқа ҳайвонларга нисбатан мураккаб тузилган бўлиб, улар айрим жинсли, боласини сут билан боқади.

Шундай қилиб, юксак даражада ривожланган умуртқали ҳайвонларнинг кўпайиши ва индивидуал ривожланиши ҳам эволюция жараёнида такомиллашган. Бу такомиллашиш қуйидаги йўналишларда борган. Эволюция жараёнида хордалилар тухумининг ичида ёки она организмда эмбрион ривожланишини хавфсиз ўтишига ёрдам бериб, эмбрионал давр тугаши билан ўз фаолиятини тугатадиган провизор (вақтинчалик) органлар пайдо бўлган. Жумладан, эктодермадан ҳосил бўладиган сариклик халтаси сариклик моддасини ўраб туради. Сариклик халтаси деворидаги мезенхима хужайраларида озик моддалар дастлабки қайта ишланиб, эмбрионни озиклантириш ва нафас олишига ёрдам беради. Шунингдек, сариклик

халтаси деворларидаги мезодерма хужайралари эмбрионни қон билан таъминлашда иштирок этади.

Умурткали хайвонлар эмбрион ривожланиши даврида амнион парда ҳосил бўлишига қараб улар 2 гуруҳга бўлинади: 1. Анамниялар, буларга тўғарак огизлилар, балиқлар ва амфибиялар киради ҳамда уларнинг эмбрион ривожланиши даврида амнион парда ҳосил бўлмайди. 2. Амниоталар, буларга рептелилар, қушлар, сут эмизувчилар киради ва уларнинг эмбрион ривожланиши даврида амнион парда ҳосил бўлади. Бу икки гуруҳнинг фарқлари қуйидагилар: 1. Анамниялар тухуми сувда, амниоталар тухуми эса қуруқликда ривожланади. Баъзи амниоталар (тошбақалар, тимсоҳлар) сувда яшаса ҳам тухуми қуруқликда ривожланади. 2. Амниоталар тухуми қуруқликда ривожланишга мослашган, яъни тухуми бирламчи, иккиламчи, учламчи қобиклар билан қопланган бўлади. Анамнияларнинг тухуми эса ёпишқоқ, юпка парда билан қопланган. 3. Анамниялар ривожланишининг маълум қисми тухум ичида ўтади, кейин тухум қобигини ёриб ташқарига, сувга чиқади, амниоталарда эса эмбрион ривожланиши билан провизор органлар ҳосил бўлади, эмбрион ривожланиши қуруқликда ёки она организми ҳимоясида ўтади. 4. Анамниялар ва амниоталарнинг жинсий вояга етган формалари ҳам бир-биридан фарқ қилади. Жумладан, тери қоплами, тузилиши, ҳаёт кечириши эволюция жараёнида ўзгарган.

Амниоталарнинг эмбрионал ривожланиши даврида амнион ва сероз қобиклар ҳосил бўлиб, улар эмбрионни ташқи томондан ўраб туради. Амнион билан ҳомила ўртасидаги суюқлик ҳомила учун сувли муҳит яратиб, ҳомиланинг эркин ривожланишига шароит яратади, суюқликдаги моддалар концентрациясини тартибга солиб туради

**Анамниялардан амниоталарнинг келиб чиқиши.** Эволюция жараёнида баъзи амфибияларда личинкасиз ривожланиш пайдо бўлган. Амфибияларда амнион ва аллантоис пайдо бўлмайди. Амнион ва аллантоис эволюция жараёнида дастлаб судралиб юривчиларда пайдо бўлган. Чунки уларнинг ривожланишида метаморфоз йўли билан ривожланиш учрамайди. Эволюция жараёнида хайвонлар ривожланишининг йўналишини ўзгартириб, тухумини қуруқликда қўйиш орқали ривожланиш юксак умурткали хайвонларнинг ер юзида кенг тарқалишига олиб келган. Амфибиялар турли хил экологик муҳитда яшашга мослашган. Аммо уларнинг териси ялангоч, шилимшиқ модда билан қопланган бўлиб, нафас олишида иштирок этади. Чунки уларнинг ўпкаси организмнинг кислородга бўлган талабини тўла қондира олмайди. Терисининг ялангоч бўлиши организмни қуриб қолишдан сақлай олмайди. Шунинг учун улар нам ва сувга яқин жойларда ҳаёт



кечиради. Қурбақаларнинг ҳаёти асосан қурукликда ўтади. Уларни ҳатто чўлларда ҳам учратиш мумкин. Аммо қурбақаларнинг ҳам купайиш ва ривожланиш жараёни сувда ўтади. Шунинг учун қурбақалар ҳам баҳорда сувга яқин жойларда яшайди. Ўзбекистонда кенг тарқалган кўк қурбақасининг итбалиги 50-60 кундан кейин қурбақа шаклига эга бўлади. Унинг думи бир кунда йўқолади ва нафас олиш усули ўзгариб, ўпка орқали нафас олишга ўтади. Шундай қилиб, ўтхўр итбалиқдан йиртқичлик билан озикланадиган қурбақа пайдо бўлади. Аммо амфибияларнинг баъзи турлари бошқа усуллар билан ҳам ривожланади. Масалан, гвинея бақасининг тухуми анча йирик, терисимон пўст билан қопланган бўлиб, улар тухумини ҳар хил чуқурчаларда қўядилар. Тухумдан чиққан ёш индивид итбалиқ бўлмай, балки жинсий вояга етган индивиднинг шаклига ўхшайди. Бундай шаклда бўлишининг сабаби уларнинг метаморфоз даври тухумнинг ичида ўтишидир.

Судралиб юривчилар ташқи муҳит шароитига амфибияларга нисбатан яхшироқ мослашган бўлиб, уларнинг табиатда кенг тарқалганлиги бунинг исботи ҳисобланади. Амфибиялар ва рептилияларнинг бир-биридан фарқини уларнинг ривожланиш даврларини бир-бирига таққослаш орқали билиш мумкин. Амфибиялар ривожланиши эмбрион ва личинкалик даврлардан, рептилиялар ривожланиши эса эмбрион, хомила олди ва хомила даврлардан иборат. Эволюция жараёнида амниотик тухумлар пайдо бўлишининг зарурлиги ҳақида бир неча гипотезалар бор. Жумладан, Ромер(1957) фикрича, амниотик тухумлар рептилиялар қурукликка чиқишидан анча олдин пайдо бўлган ва қургоқчилик билан боғлиқ бўлган. Қургоқчилик шароитида тухумнинг пўчоги унинг қуриб қолишидан ва зарарланишидан ҳимоя қилувчи восита сифатида пайдо бўлган эволюциянинг маҳсулидир. Тихен (1960) амниотик тухумнинг келиб чиқишини қургоқчилик ёки қурукликка чиқиш билан боғлашни нотўғри деб ҳисоблайди. Унинг фикрича, амниотик тухумнинг пайдо бўлишига Тошқўмир давридаги тропик иқлим сабаб бўлган. У ўз фикрининг исботи сифатида суви кўп ва доимий зах ерларда яшайдиган айрим амфибияларнинг қурукликда тухум қўйишини келтиради. Амниотик тухумнинг қандай пайдо бўлганлигидан катъий назар, эволюция жараёнида бундай тухумнинг пайдо бўлиши рептилиялардан қушлар ва сут эмизувчилар келиб чиқишига асос бўлган. Эволюция жараёнида сут эмизувчилар тараққиёти аста секин мураккаблашиб борган. Сут эмизувчилардан ўрдақбурун, ехидна, проехиднанинг ривожланиши қушлар ва судралиб юривчиларнинг ривожланиши каби тухум қўйиш йўли билан боради. Сут эмизувчиларнинг бундан кейинги эволюцион тараққиёти

қопчиқлилар вакилларининг келиб чиқиши билан боглик. Қопчиқлилардан вергин оппосумининг ҳомиладорлиги 12 кун, калта думли кенгуруда эса 27 кун давом этади. Бўйи 3 м келадиган кенгурунинг янги тугилган боласи ёнгоқдек катталиқда бўлиб, жуда ночор бўлади. Америка оппосуми 57 кундан кейин боласини сутдан чиқариб, қопчиқдан ташқарида яшашга ўргатади. Бу вақтда боласининг катталиги уй сичқонича бўлади. Қопчиқлиларнинг тухумида сариклик моддаси камлиги ва аллантаиснинг жуда кичиклиги туфайли эмбрион бачадонда қисқа вақт ичида ривожланади. Йўлдошли сут эмизувчиларнинг келиб чиқиши ва эволюцияси даврида уларнинг жинсий органларида баъзи ўзгаришлар пайдо бўлган. Жумладан, кўп насл берадиган вакилларида икки шохли бачадон пайдо бўлган. Бундай содда бачадон қопчиқлилар учун ҳам ҳосдир. Бир шохли бачадон сут эмизувчиларнинг фақат 3 та туркуми: ялқовлар, кўршапалаклар ва приматлар, жумладан одамда бўлади. Қопчиқлилар ва йўлдошлиларнинг ривожланиш усуллари ҳам бир-биридан фарқ қилади.

Йўлдошли сут эмизувчиларнинг эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида трофобласт ҳосил бўлади. Бу провизор (вақтинчалик) орган эмбрионни озиклантиришдан ташқари уни ўраб турувчи қобик вазифасини ҳам бажаради. Қопчиқлиларда эса тухумнинг ўзидан қобик пайдо бўлади. Бундан ташқари, қопчиқлилар тухумида оксилли модда ҳам мавжуд. Қопчиқлилар ва йўлдошлилар эмбриони ривожланиши дастлабки даврининг фарқи шундаки, қопчиқлиларда майдаланиш бачадонда бошланса, йўлдошлиларда бу жараён тухум йўлларида бошланади. Тухум йўлларида эмбрион безли ҳужайралардан ишлаб чиқарилган секрет билан озикланади. Эмбрионда 8 та бластомер пайдо бўлгандан кейин, уларнинг 4 таси эмбрионнинг атрофида жойлашиб трофобластларга айланади ва озик моддаларни эмбрионга етказиб беради. Трофобласт грекча тропе – боқиш, озиклантириш, бласт – куртак, яъни эмбрионни озиклантирувчи ҳужайра деган маънони билдиради. Йўлдошлиларда тухум йўллари вазифасининг маълум даражада ўзгариши уларнинг тухумидаги учламчи қобикнинг йўқолишига сабаб бўлган. Судралиб юрувчилар ва қушлар тухум йўллариининг безлари тухумнинг учламчи қобигини ҳосил қиладиган моддаларни ишлаб чиқариш вазифасини ҳам бажаради. Учламчи қобик таркибига оксил, юпқа пергаментсимон ва охаксимон моддалар киради. Сут эмизувчиларда эса тухум йўллариининг безлари ривожланаётган эмбрионга озик модда ишлаб чиқариб беради. Ана шу озик моддани эмбрионга етказиб бериш учун трофобластлар эртароқ ҳосил бўлади. Типратиканларда трофобластлар эмбрионнинг 16 бластомерлик даврида, Америкада

яшайдиган сакровчи кемирувчида эса 4 бластомерлик даврида ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эволюция жараёнида анамниядан амниоталар пайдо бўлиши айрим эмбрионал мосламаларнинг ҳосил бўлишига олиб келган.

**Аллантоис ёки сийдик қопи** рептилиялар, кушлар ва сут эмизувчилар эмбрионида ҳосил бўлади. Аллантоис томирлари эмбрионни зарур кислород билан таъминлаш, айирув органи вазифаларини бажарадиган эволюцион мослама ҳисобланади.

**Йўлдошнинг ҳосил бўлиши.** Эмбрион билан она организми ўртасида алоқа боғланиши плацентация дейилади. Бу алоқа йўлдош ёки бола ўрни ҳосил бўлиши орқали ўрнатилади. Йўлдош ҳосил бўлишида эмбрионнинг вақтинчалик органлари иштирок этади. Уруғланиш содир бўлгандан кейин бластоциста (эмбрионнинг имплантацияга тайёр бўлган даври) бир ҳафта ичида имплантация, яъни бачадон деворига трофобластларнинг ворсинкалари орқали ёпишади ва катта хавфли давр ўтади. Аммо бу хавф йўлдош ҳосил бўлгунча давом этади. Ҳомила билан она организми ўртасидаги алоқа йўлдош орқали боғлангандек мустаҳкам бўлмайди. Иккинчи томондан трофобласт эмбриондан келаётган токсин моддаларни нейтраллай олмайди. Бу моддалар она жигарига келиб нейтралланади. Одамларда ҳомиладорликнинг 78-80-кунларига келиб йўлдош ҳосил бўлади.

Имплантациядан кейин блостодермик пуфакчанинг ўсиши билан йўлдошли ҳайвонларда эмбрионнинг озик моддаларга бўлган эҳтиёжи ортиб бораверади. Ривожланишнинг бошланғич даврларида эмбрион озик моддани она организмдан трофобласт орқали олади. Трофобласт иккита босим кучи таъсирида бўлади, яъни унга ташқи томондан она организми тўқималарининг босими таъсир этса, ички томондан амнион суюқлигининг босими таъсир этади. Бу босимларнинг таъсири трофобласт деворидаги ҳужайраларнинг нормал ўсиши ва кўпайишига ҳалақит беради. Натижада трофобластларнинг устки томони тугунчали, ўсимтали, ворсинкасимон бўлиб қолади. Бу бирламчи ворсинкалар бўлиб, уларга мезенхима ҳужайралари кўшилиши натижасида ташқи эпителий билан қопланган ўсимтага айланади. Трофобластда ворсинкалар ҳосил бўлгандан кейин бу тузилма хорион ёки сероза деб аталади. Хорион ворсинкаларининг жойлашишига қараб йўлдош ҳар хил бўлади. Улар эмбрионнинг қорин қисмининг рўпарасида ёки атрофида жойлашади. Хорионнинг ичкари томонини аллантоис қоплайди. Шунинг учун йўлдошни хориоаллантоис деб биргаликда ҳам номланади.

Сут эмизувчиларда киндик йўли қуйидача ҳосил бўлади. Тухум қўйиб кўпаядиган амниоталарга қараганда сут эмизувчиларда тухумнинг сариклик

халтаси кичикроқ бўлади. Йўлдошли сут эмизувчиларда энтодерма қаватнинг асосий қисми ичакнинг ҳосил бўлишига сарфланади. Шунинг учун сариқлик халтаси кичик бўлиб, аста-секин ҳажми камайиб боради ва ичак билан боғланиб ингичка пояча ҳосил қилади

Тухум қўювчи сут эмизувчиларда тухум она организмда турган пайтида тухум ўзининг тешиклари орқали она организмдан озикланади. Шунинг учун уларнинг тухум қўйишини “эрта тугуш” деб атаса ҳам бўлади. Халтали сут эмизувчиларда хорион бачадон шиллик қавати билан оддий бирикади. Буларда эмбрион бачадон безларидан ажралиб чиқадиган, хорион эпителийси билан сўрилиб, киндик томирлари орқали эмбрионга ўтадиган озик моддалар ҳисобига озикланади. Буларда озик моддалар оқиб турадиган махсус орган йўқ. Шунинг учун халталилар йўлдошли ҳайвонлар ҳисобланади.

Туғиш даврида ҳомила бачадон бўйни орқали ўтаётганда, унинг қобиклари йиртилади ва ташқарига амнион суюқлиги оқиб чиқади. Туғишдан кейин бачадонда шилимшиқ қобик эпителийси қайтадан тикланади. Аста-секин тухумдонда грааф пуфакчалари янгидан етила бошлайди, овуляция содир бўлади ва менструал цикл қайтадан тикланади.

Йўлдошнинг барча турларида она ва эмбрион қони ўзаро қўшилмайди. Агар бу қонлар қўшилса, иккала организм учун ҳам хавфлидир. Она қонидаги оксиллар ворсинкаларнинг тўсиги орқали ўта олмайди. Шунинг учун оксиллар аминокислоталар холида эмбрионга ўтади. Йўлдошнинг муҳим вазифаларидан бири она ва эмбрион қонидаги газлар алмашинуви ва нафас олиш жараёнини бошқаришдир. Йўлдош ички секреция безларининг вазифасини ҳам бажаради. Йўлдош эстроген, прогестрон ва гонодатроп гормонлар ишлаб чиқариши мумкин. Бу гормонлар жинсий безларга, сут безига, эмбрионнинг ўсишига таъсир этади ва йўлдошдаги қоннинг ивишига йўл қўймайди. Йўлдош она ва ҳомила ўртасида газлар ва моддалар алмашинуви содир бўлишини таъминлайди, қон ивишининг олдини оладиган, эмбрионга инфекциялар, токсинлар киришига йўл қўймайдиган моддалар, шунингдек, эмбрион ва она организми ривожланиши учун зарур бўлган гормонлар ишлаб чиқариш вазифаларини бажаради.

**Хордалиларнинг постэмбрионал ривожланиши.** Анамниялар гуруҳига кирадиган умуртқали ҳайвонларнинг териси доимо нам бўлиб туради, сув ва газни яхши ўтказди, кўп ҳужайрали тери безлари ишлаб чиқарадиган шилимшиқ модда терини қоплаб, намлаб туради. Ҳимоя қилувчи тангача ва қопловчи суяклар терининг бириктирувчи тўқимасидан келиб чиққан. Амниоталар гуруҳига кирувчи умуртқали ҳайвонларнинг

териси қурук бўлиб, ундаги безлар кескин қисқарган (сут эмизувчилардан ташқари), эпитеpmиснинг юза қатламида шох моддалар ҳосил бўлади, яъни хужайраларида кератогиолин моддаси тўпланади. Натижада тери сув ва газларни деярли ўтказмайди ҳамда бундай шох қоплагич моддалар терини қуриб қолишидан сақлайди.

Амниоталарнинг ҳимоя қилувчи терисидаги шох моддалар – тирноқлар, тангачалар, патлар ва жунлар эпидермис ҳосилалари ҳисобланади. Анамниялардаги ён чизик органлари амниоталарда йўқ. Амниоталарнинг гавда бўлимлари ҳам юксак даражада дифференциаллашиб, таянч функциясини бажарадиган жуфт оёқларнинг ўқ скелетига маҳкам бирикканлиги ҳам эволюция жараёнида уларнинг қуруқликда ҳаёт кечириши натижасида пайдо бўлган. Амниоталарнинг скелети тўлиқ суякка айланган, умуртқа поғонасининг бўйин бўлимида атлас ва эпстрофей умуртқалари бошининг ҳаракатчанлигини таъминлайди. Атлас халқа шаклида бўлса, эпстрофейда атласнинг халқасига кириб турадиган тишсимон ўсимтаси бор. Бўйин умуртқаларининг шу хилда тузилганлиги учун ҳам уларнинг боши жуда ҳаракатчан бўлади. Тана умуртқалари ўз навбатида кўкрак ва бел бўлимларига ажралади ва қовургалар кўкрак бўлимининг скелетини ташкил қилади, улар тўш суяги билан қўшилиб амниоталарга хос бўлган кўкрак қафасини ҳосил қилади. Бунинг натижасида уларнинг олдинги оёқлари кучли таянчга эга бўлади. Камида иккита умуртқадан ташкил топадиган думгаза чаноқ камари билан маҳкам бирикиб, орқа оёққа мустаҳкам таяч бўлади.

Қовургалар умуртқа поғонасига ҳам, тўш суягига ҳам ҳаракатчан бирикканлиги сабабли, шунингдек диафрагманинг мавжудлиги туфайли амниоталарнинг кўкрак қафаси нафас олганда ва чиқарганда кенгайиб торайиб туради. Бу эса ўпкани кенгайишига ва торайишига сабаб бўлади. Амниоталарнинг қон айланиш ва сийдик-таносил системалари ҳам анча дифференциаллашган. Қон айшланиш системасида юрак қоринчаси қисман бўлсада ўнг ва чап бўлақларга ажралган ҳамда артериал ствол ўпка артериялари билан аорта ёйига бўлинади. Бу эса артериал қон билан веноз қоннинг алоҳида-алоҳида оқишига сабаб бўлган. Сийдик-таносил системасида тана буйрагининг ўрнига чаноқ буйраги ҳосил бўлади ва бу буйрак айирув органи вазифасини бажаради. Ургочиларида тана буйраги Вольф найи билан бирга умуман йўқолиб кетади, эркакларда фақат уруғ чиқариш функциясини бажарадиган Вольф найи сақланиб қолади. Амниоталарнинг бош мияси ҳам анча кучли ривожланган. Айниқса, уларнинг олдинги мия ярим шарлари билан миячаси яхши таракқий этган.

Хордалиларнинг постэмбрионал ривожланиши даврида содир бўлган бундай прогрессив морфофизиологик ўзгаришлар уларни турли хил экологик шароитларда яшашига ва кўпайишига ёрдам берадиган эволюцион мосланишдир.

#### **14.2.Хордали хайвонлар эмбриогенези**

Хордалиларнинг индивидуал ривожланиши умурткасиз хайвонлар индивидуал ривожланишига нисбатан турли-туман эмаслигининг асосий сабаби, хордалиларнинг юксак даражада тараққий этганлиги, уларнинг эмбриони ота-она химоясида ўтишидир. Хордали хайвонларда индивидуал ривожланишнинг бирламчи эркин личинкали эмбриогенез, личинкасиз эмбриогенез, тирик туғишли эмбриогенез турлари учрайди (4-жадвал).

**Бирламчи эркин личинкали эмбриогенез.** Тубан хордали хайвонлардан асцидиялар ва бош скелетсизларда бирламчи эркин личинкали эмбриогенез учрайди. Бундай личинкалар орқали ривожланиш умурткалиларнинг айрим тубан вакилларига ҳам хос бўлиб, улар нимфа дейилади. Чунки уларнинг дефинитив органлари содда тузилган бўлади. Тўғарак огизлилардан миногаларда, балиқлардан тогайли ганоидларда, икки хил нафас олувчи, кўп қанотли ва суякли балиқларда, думли ва думсиз амфибияларнинг айрим вакилларида ривожланишнинг ана шу усули учрайди. Баъзи эркин личинкаларда овқат ҳазм қилиш органлари бўлмайди. Бундай личинкалар турнинг табиатда тарқалиши учун хизмат қилади. Асцидияларнинг личинкалари шундай хусусиятга эга. Бу личинка тухум қобигини ёриб чиқиши билан тезда сувнинг тагига тушади ва панжалари билан субстратга ёпишади ҳамда метаморфоз даври бошланади.

Амфибияларнинг эркин личинкасининг эмбрионал ривожланиши даврида бутун хайвонот олами учун умумий бўлган хусусиятлар билан биргаликда ўзига хос ривожланиш йўли ҳам пайдо бўлган. Жумладан, кулранг бақанинг эркин личинкаси ривожланишининг маълум даврига етгунча тухум қобиги химоясида ривожланади. Қобикдан чиққан пайтда кўп тармоқли ташқи жабраси шаклланади ва дум мускуллари яхши ривожланади. Яшил бақа ва кўл бақасининг итбалиқлари ривожланишининг дастлабки даврларида тухумдан чиқади, яъни тухумдан чиққан пайтда личинкадан олдинги даврда бўлади. Уларнинг ичаклари ва жаглари тўлиқ шаклланмаган, ташқи жабралари халта шаклида бўлади. Яшил ва оддий қурбақаларнинг итбалиқлари ривожланишининг бундан ҳам эртароқ босқичида тухумдан чиқади. Улар маълум вақт сув тагидаги субстратга

сўргичлари билан осилган ҳолда ёпишиб олиб, ривожланишини давом этдиришга мажбур бўлади.

Хулоса қилиб айтганда, ҳайвонларнинг нимфа ҳолидаги личинкаси тухум қобигидан чиққан пайтда анча содда тузилишга эга бўлади. Бу хусусиятига кўра, улар тўлиқ шаклланган личинкадан фарқ қилади.

С.Г.Крижановский (1949, 1956), Е.Н.Смирнов (1957), И.И.Смолянов (1957) ва бошқаларнинг суякли балиқлар устида олиб борган тадқиқотларидан маълум бўлдики, уларнинг эркин личинкали ривожланиши даврида уч хил мосланишлар пайдо бўлади. Мосланишнинг биринчи хили она организмда ривожланиш ва у билан боғлиқ ўзгаришлар тухумнинг қатталиги, шакли, тухумнинг иккиламчи қобигининг тузилиши билан боғлиқдир. Тухумдоннинг фолликула эпителийсининг хужайраларидан ажралиб чиқадиган секретдан ҳосил бўладиган қобик қаттиқ, сирти ўсимтали, гадир-будир, ҳар хил шакл ва узунликдаги ёпишқоқ тукчалар билан қопланган бўлади. Иккинчи гуруҳ мосланишга икра (увилдриқ) қуйишга ёрдам берадиган экологик омиллар киради. Учинчи гуруҳ мосланишларга эса личинка ўзининг тузилиши ва физиологик хусусиятлари киради.

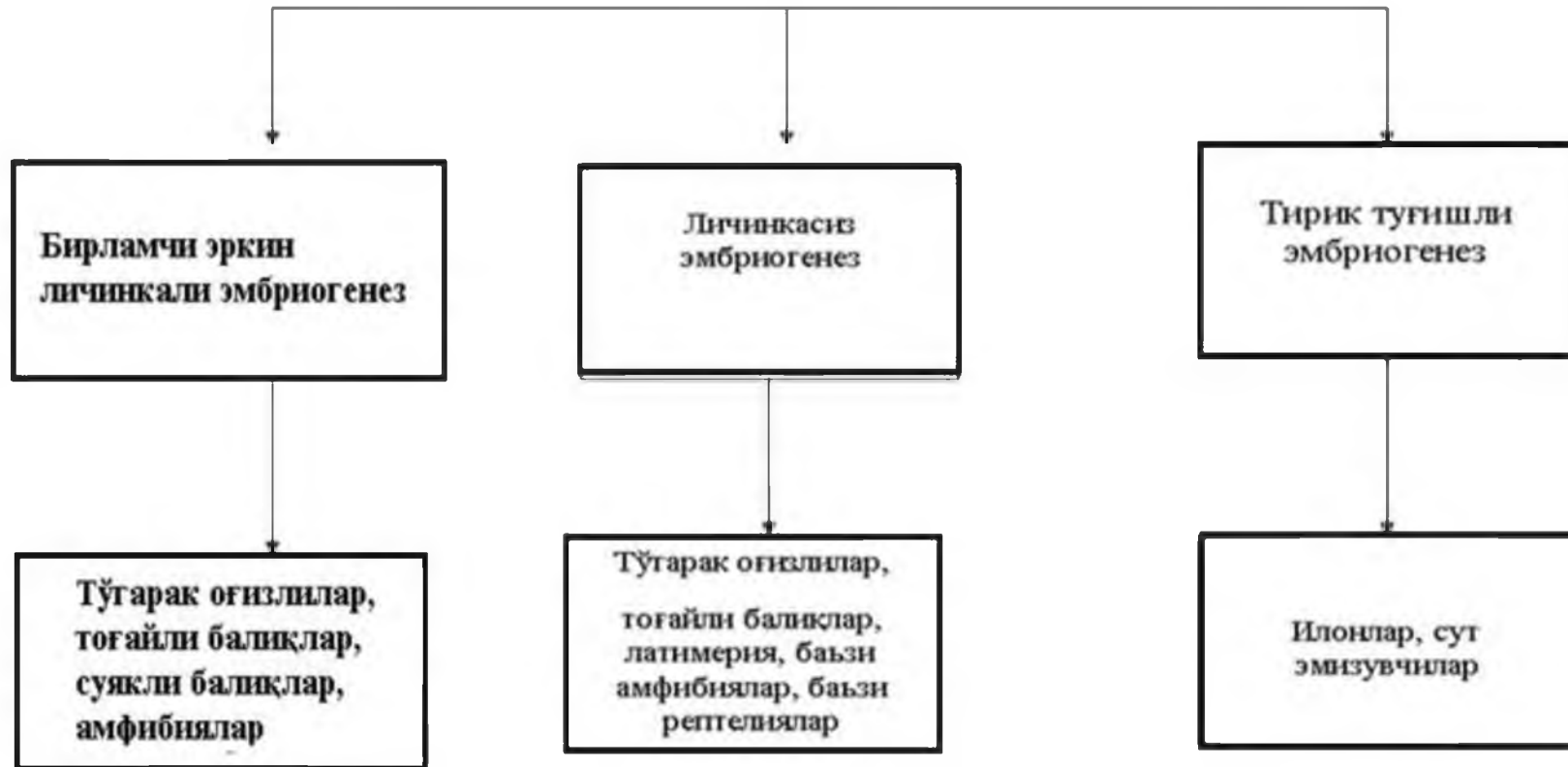
Балиқлар икрасини пана жойларга, ўзлари ясаган инларга қўяди. С.Г.Крижановский (1949) балиқларни ўз икраларини сочиб ташлайдиган (пелагофил ва ярим пелагофил), икрасини ўсимликларга ёпиштириб қўядиган (фитофил), икрасини тошлар устига қўядиган (литофил), икрасини кум, тупроқ устига қўядиган (псаммофил) гуруҳларга ажратади.

Суякли балиқлардан бир гуруҳи (жумладан, тиканли тахир балиқ) пластинка жабрали моллюскалар чиганогининг ичига 300 тагача икра қўяди. Тухумдан (икрадан) чиққан ёш личинкаси чувалчангсимон шаклда бўлади. Унинг терисининг устида ўсимтали тангачалари бўлиб, ўсимталарнинг учлари орқа томонга йўналган бўлади. Бу ўсимтали тангачалар личинка чиганокдан ташқарига чиққунча сақланиб туради. Личинка чиганокнинг ичида уч ҳафта давомида ривожланади ва кейин ташқарига чиқади. Тангачаларнинг бундай тузилиши ва жойлашиши личинканинг моллюска жабра пластинкалари орасида ҳаракатланишига ёрдам беради. Бу мослама ёрдамида личинка ҳаракатланиб, ўзи учун зарур бўлган озук ва кислородни топиб олади. Акс ҳолда личинка нобуд бўлади. Личинканинг боши ва унда жойлашган кўз чуқурчалари ҳайрон қоларли даражада кичик бўлади. Бундай ҳолатни улар яшайдиган жойга ўзига хос мосланиш деб қараш мумкин.

Амур тахир балиги моллюсканинг ҳар бир чиганогининг ичига 10-15 тадан икра қўяди. Улар личинкаларининг тиканли тахир балиқ личинкасидан

## Умуртқали ҳайвонлар эмбриогенезининг турлари

4-жадвал





фарқи шундаки, буларнинг личинкаси моллюска чиганогининг бўшлигига тарқалиб кетмасдан, тухум қобигидан чиққан жойида тўпланиб туради. Сариклик халтасининг деворида махсус қавариқ жойлар бўлиб, улар личинканинг моллюска жабра тўсиқлари орасида туриб қолишига ёрдам беради.

Суякли баликларнинг личинкаларида нафас олишга мосланиш хилма-хил бўлади. Жумладан, карпсимон баликларда бирламчи эмбрионал нафас олиш органи узунчоқ ва кенгроқ кювьер найчаларидан иборат бўлади. Карпсимон баликларда нафас олиш органи билан боғланган қон томирлари ҳам хилма-хил жойлашган бўлиб, улар орқадаги ёки анал тешиги ёнидаги сузгич қанот бурмаларида жойлашган бўлади. Баъзиларида эса сариклик моддаси халтасидаги жуфт ичак ости веналарида, бошқаларида жабра қопқоғи жойлашган аортанинг глоид бурмаси орқали нафас олиш содир бўлади.

С.Г.Крижановский (1950) Байкал кўли учун эндемик бўлган голомянкалар икки турининг кўпайишида ўзига хос мосланишлар пайдо бўлганлигини қайд этган. Булар тирик тугадиган баликлар бўлиб, улар бошқа тирик тугадиган баликлардан фарқ қилади. Бу фарқ шундан иборатки, бошқа баликлар анча йирик бола тугса, голомянкалар майда личинка тугади. Бу личинка пелагик ҳаёт кечиради, яъни ҳаракатчан бўлиб, сувдан овқат моддаларини топиб олиш хусусиятига эга бўлади.

Хулоса қилиб айтганда, турли хил ҳайвонларнинг личинкалари экологик омилларга турлича мослашади. Бу эса турнинг сақланиб қолишига, индивидлар сонининг ортишига ва ареалининг кенгайишига олиб келади. Бунинг натижасида эволюция жараёнида янги турлар пайдо бўлади.

**Личинкасиз ривожланиш.** Умurtқали ҳайвонлардан тоғайли баликлар (акулалар, скатлар, химералар), тўгарак огизлилардан миксиналар, чўтка қанотли баликлардан латимерия личинкасиз эмбриогенез йўли билан ривожланади. Айрим амфибиялар ва рептилияларда ҳам ривожланишнинг шу усули учрайди. Тухумли тирик тугадиган ҳайвонларда личинка ҳосил бўлишдан олдин тухум она организмида узоқ вақт давомида ривожланади. Бунда янги пайдо бўладиган индивид она организми томонидан ишончли химоя қилинади.

Оддий момо қурбақанинг ургочиси қўйган тухумларни эркаги оёқларининг ўртасига олиб, уни уруглантиради. Кейин тухумлар билан бирга тупроққа кўмилиб олади ва 11-17 кун тупроқ ичида ётади. Шундан кейин сувга қайтиб келади ва сувда сузиши орқали тухум қобигидан озод бўлиб, итбаликлар чиқишига ёрдам беради. Қўйган икраларини ишончли

кўриклаши туфайли уларнинг кўядиган икрасини сони икрасининг сувга кўядиган амфибияларга нисбатан кам бўлади. Оддий момо курбака кўпайиш мавсумида 3-4 марта икра кўяди ва ҳар бир марта 40-100 тадан икра кўяди. Улар бир мавсумда жами 400 тагача икра кўйиши мумкин. Демак, уларнинг бир мавсумда кўйган икраларининг сони тухумини кўрикламайдиган турларникига нисбатан 10 баробар кам бўлади. Масалан, кулранг бака бир мавсумда 2800-3000 тагача, кўк бака 4000-6000, кўк курбака 6000-10000 тагача икра кўяди.

Жанубий Америкада яшайдиган пипалар личинкаси ривожланади. Улар икрасини сувга ташлаш пайтида ургочисининг клоакиси тескари ағдарилиб ташқарига чиқади. Уруглантирувчи эркаги эса ташқарига чиққан клоакани босиб, ундаги икраларни битта-битта ситиб ташқарига чиқаради. Бу икралар кейин ургочисининг орқасига бир қатор бўлиб тизилиб жойлашиб қолади. Ургочиси 40 тадан 100 тагача икра кўяди. Уларнинг ҳар бири пипанинг орқасидаги диаметри 10 мм дан 15 мм гача бўлган махсус чуқурчаларга жойлашади. Натижада кўшни тухумлар бир-биридан юпқа сертомер парда билан ажралиб туради. Ҳар бир катакчанинг ички деворидан юпқа дилдиروق оксил қатлами ажралиб чиқиб, унинг устида кўнғир рангли қаттиқ қатламни ҳосил қилади. Ана шу қатлам ҳар бир катакчанинг устини копоқдек ёпиб туради ва шу катакчанинг ичида тухумнинг ривожланиши 82 кун давом этиб, кейин ёш ҳайвон ташқарига чиқади. Ургочи пипа катакчалар қолдиқларини тошларга ва ўсимликларга ишқалаб тушириб юборади ва унинг елка томонида янги тери ҳосил бўлади. Амфибияларнинг бу усул орқали ривожланишини “теридаги бўғозлик” деб аташ мумкин. Бунда ургочи ҳайвоннинг териси ривожланаётган эмбрионнинг нафас олишига ёрдам беради.

Жанубий Америкада яшайдиган митти дарвин бақасининг эркагида ўзига хос насл учун қайгуриш мавжуд. Эркак бака уругланган тухумини огиз бўшлигига киргизиб олади ва ундан гоҳ ўнг, гоҳ чап овоз халатасига туша бошлайди. Халтачалар ичида итбаликлар ўсиб борган сари бу халтачалар итбалиқ гавдасига мос равишда чўзилиб, ҳажми катталашади. Митти дарвин бақасининг тухумлари йирик бўлади, ургочилари кўйган тухумлар сони кам (14 тадан 16 тагача) бўлади. Ёш бақалар тўла шаклланган босқичга етгандан кейин овоз халтасидан ташқарига чиқади.

Хулоса қилиб айтганда, ҳайвонларда личинкаси эмбриогенез келиб чиқиши эволюция жараёнида тухумли тирик туғишнинг ҳар хил усулларининг пайдо бўлишига олиб келган. Юксак умуртқали ҳайвонлардан судралиб юривчилар ва қушлар, шунингдек тухум кўйиш йўли билан

кўпаядиган сут эмизувчилар личинкасиз эмбриогенез йўли билан ривожланади. Личинкасиз эмбриогенезни бирламчи эркин личинкали эмбриогенездан афзаллиги шундаки, бунда ҳар бир эмбрион ривожланиши даврида ташқи муҳитнинг зарарли таъсирларидан тухумнинг учламчи қобилиги орқали ҳимояланган бўлади.

Эмбрион, одатда, тухумдаги сариклик моддаси ҳисобига озикланади. Личинкасиз эмбриогенез даврида тухум ичига сув кириб туради. Куруқликда яшайдиган ҳайвонлар тухуми оксидланиш жараёни учун зарур бўлган кислородни атмосферадан олади. Чучук сув ва денгизда яшайдиган ҳайвонлар тухуми эса сувда эриган кислороддан фойдаланади.

Юксак ҳайвонларнинг личинкасиз эмбриогенези даврида тухум саригидан ташқари она организмидаги безлар ишлаб чиқарган моддалар, жумладан қушлар тухумининг оксили ҳам кўшимча озик сифатида сарфланади. Бу ҳодиса биринчи марта М.Г. Рогозина (1961) томонидан аниқланган.

Қушлар тирик бола туғишдан маҳрум бўлган ҳайвонлар ҳисобланади. Барча қушлар тухумдан чиққан боласининг ҳолатига кўра 2 гуруҳга бўлинади: жиш бола очадиган ва жўжа очадиган қушлар. Жиш бола очадиган қушлар билан жиш бола тугадиган сут эмизувчилар ривожланиши ўртасида маълум ўхшашликлар бор. Уларнинг ҳар иккаласининг болалари мускуллари яхши ривожланмаган ҳолда туғилади ёки тухумдан чиқади. Патлари ёки жун қоплами деярли бўлмайди. Улар ниҳоятда нимжон бўлиб, ота-онаси боқиб мажбур бўлади. Жиш бола очадиган қушларга чумқуқсимонлар, бойқушлар, кундузги йиртқич қушлар киради. Жўжа очадиган қушлар эмбриони тухум ичида нормал ривожланиб, кейин тухумдан чиқади. Уларнинг тухумдан чиққан болалари мускуллари яхши ривожланган, гавдаси пар ва патлар билан қопланган бўлади. Жўжа очадиган қушларга товуксимонлар, барча югурувчи қушлар, пингвинлар ва бошқа қушлар киради.

**Тирик туғишли ривожланиш.** Ривожланишнинг бу усули кўп жиҳатдан паразит личинкали ривожланишга ўхшайди. Аммо тирик туғишли ривожланишда личинка бошқа ҳайвон (хўжайин) ҳисобидан эмас, балки она организми ҳисобидан озикланади. Шунинг учун бундай ҳолатни паразитлик йўли билан озикланиш деб бўлмайди. Бунда личинкага хос хусусиятлар тўлиқ сақланиб қолган. Чунки ривожланаётган организм учун озик манбаи тухумдаги сариклик моддаси эмас, балки она организми ҳисобланади. Уларнинг тухумида сариклик моддаси кам ёки умуман бўлмайди (алецитал).

Тирик тугишли ривожланиш хайвонот оламининг уч типи вакилларида: мишанкалар, айрим бўғимоёқлилар (тропик чаёнлар) ва хордалиларда (тирик тугувчи асцидиялар, қопчиклилар ҳамда йўлдошли сут эмизувчиларда) учрайди. Буларнинг тухуми алецитал типда тузилган. Тирик тугувчи асцидиянинг тухуми ниҳоятда кичик бўлиб, диаметри 0,025 мм бўлади. Улар тухум йўлларида йўлдош ҳосил қилиб ривожланади. Йўлдош икки томондан ҳосил бўлади, яъни эмбрион томондан фолликула хужайраларидан, она организми томонидан эса тухум йўлларининг эпителий хужайраларининг ўсиши туфайли ҳосил бўлади. Асцидияларнинг тухуми ва эмбриони икки қават хужайралар билан қопланган бўлади. Ташқи қавати фолликула хужайраларидан ҳосил бўлади. Ички қавати эса тестал хужайралар ёки калимоцит деб аталувчи хужайралардан иборат бўлади. Бу иккала қаватнинг ўртасида хорион ҳосил бўлади.

Қопчикли ва йўлдошли сут эмизувчилар эмбрионининг ривожланиши даврида мосланиш характерида бўлган бир қанча хусусий белгилар пайдо бўлиши билан фарқ қилади. Таъкидлаш лозимки, қопчиклиларнинг тухуми йўлдошлиларнинг тухумидан анча йирик бўлиб, диаметри 0,25 мм бўлади.

Тухум қўйувчиларнинг тухумида ҳосил бўладиган учламчи қобик қопчиклиларнинг тухумида ҳам ҳосил бўлади. Учламчи қобик асосан оксилдан иборат бўлиб, унинг устки қисми терисимон тузилишга эга. Бу оксилли қобик эмбрион ривожланишининг дастлабки даврида озуқа сифатида сарфланади. Масалан, оппосумнинг эмбриони бачадонда фақат 13 кун ривожланади. Кейинги ривожланиши қопчикда давом этади ва боласини сут билан озиклантиради.

Йўлдошли сут эмизувчилардан ҳашаротхўрлар, ер қазарлар ва кирпиларнинг тухуми жуда майда бўлиб, диаметри 60-70мк га тенг. Йўлдошлилар эмбрионал ривожланишининг қопчиклилар эмбрионал ривожланишидан фарқи шундаки, йўлдошлиларда эмбрионнинг озикланишини таъминлайдиган трофобластлар барвақт ҳосил бўлади.

Эволюция жараёнида тирик тугишли ривожланиш личинкасиз ривожланишдан келиб чиққан бўлиши мумкин. Эволюция жараёнида ташқи муҳит омиллари тирик тугиш йўли билан ривожланишнинг пайдо бўлишига олиб келган асосий омил ҳисобланади. Баъзи сув илонларининг сувда ҳаёт кечириши, шунингдек, баъзи хайвонларнинг совуқ ёки иссиқ, шимолий ва тоғли жойларда яшаши шу омиллар жумласига киради.

Тупроқнинг қуруқлиги ва тухум қўйиш учун чуқурчалар қовлаш имконияти йўқлиги туфайли калтакесаклар, чарх илон, бўғма илон ва бошқа хайвонлар болаларини ер юзасида ёки пана жойларда асрайди. Дарахтлар

устида яшайдиган чипор илон ва бошқа илонлар ҳам эволюция жараёнида тирик туғишга мажбур бўлганлар. Тухум пўсти юмшоқ, пўчоги оҳаксиз ва юмшоқ, терисимон қобик билан қопланган рептилияларда тухум орқали тирик туғиш ходисаси учрайди.

Кузатишлардан маълум бўлишича, турли хил муҳит омиллари таъсирида бир турга кирадиган ҳайвонлар тирик туғиши ёки тухум қўйиш орқали кўпайиши мумкин. Денгиз сатҳидан 4000-5000 метр баландликда яшайдиган тибет тоғ юмалокбоши деб аталадиган калтакесак тирик тугади. Бу ҳайвон денгиз сатҳидан 2000-3000 метр баландликда тухум қўйиш орқали кўпаяди. *Laserta vivipera* деб аталувчи калтакесак ареалининг жанубида (Франция) тухум қўйиб кўпаяди, ареалининг шимолида тухумли тирик тугади.

Кўпчилик тирик тугувчи рептилияларда тухумнинг йириклиги сақланиб қолган. Айрим тирик тугувчи селяхияларда эмбрионнинг она организмдан озикланиши пайдо бўлган. Буларнинг ҳаммаси эволюция жараёнида тухум қўйиш орқали кўпайишдан тирик туғиш орқали кўпайишга ўтишнинг оралик кўриниши сифатида пайдо бўлган эмбрионал ривожланишнинг ўзига хос усули ҳисобланади.

#### **14.2. Ривожланиш усуллари эволюцияси**

Ҳайвонот дунёсининг индивидуал ривожланишининг таҳлилидан шу нарса маълум бўлдики, личинкали ривожланиш кенг тарқалган бўлиб, денгизда яшайдиган ҳайвонларнинг кўпчилиги шу йўл билан ривожланади. Жумладан, булутлар, ковакичлилар ривожланиши бунга мисол бўлади. Эволюция жараёнида чучук сув фаунаси денгиз фаунасидан келиб чиққанлиги эътиборга олинса, ривожланишнинг ҳамма турлари личинкали ривожланишдан келиб чиққан ва улар иккиламчи ҳодиса сифатида қаралмоғи лозим.

Ковакичлилар, булутлар ва нинатанлиларнинг бластуласимон личинкаси денгиз ҳайвонларининг бирламчи эркин личинкаларининг жуда қадимги формасидир. Бластуласимон личинканинг гавда девори бир қават хужайралардан иборат бўлиб, унинг ташқи томони киприклар билан қопланган. Бу киприклар хивчинлиларнинг хивчинларига ўхшаш бўлади. И.И.Мечниковнинг (1886) кўп хужайралиларнинг келиб чиқишига оид фагоцителла гипотезасига кўра, ҳозирги кўп хужайралилар хивчинлиларнинг ана шу вакилларида келиб чиққан.

Бутун умри давомида субстратга ёпишиб яшайдиган ҳайвонларда эркин личинка ҳосил бўлиши уларни табиатда нисбатан бир текис

тарқалишига олиб келган эволюцион мосланишдир. Эволюция жараёнида ривожланиш йўналишларининг хилма-хиллиги пайдо бўлган. Ривожланишнинг бир усулидан унга яқинроқ бўлган бошқа усуллари келиб чиққан. Жумладан, личинкасиз ривожланишдан эркин личинкали ривожланиш келиб чиққан.

Кузатишлардан маълум бўлишича, бир туркум ёки оилага кирадиган турларнинг кўпчилигида личинкали ривожланиш содир бўлади, ammo битта ёки бир нечта турларида личинкасиз ривожланиш учрайди. Масалан, кўп тукли халқали чувалчанглар ана шундай хайвонлардан бўлиб, уларнинг денгиз соҳилларида яшайдиган айрим турларида личинкасиз ривожланиш учрайди. Немертинларнинг денгизда яшайдиган кўпчилик турларида эркин личинкали ривожланиш содир бўлади. Ammo чучук сувларда яшайдиган айрим турларида личинкасиз эмбриогенез мавжуддир. Ўн оёқли қисқичбақаларда ҳам шундай ходиса кузатилади.

Бир турга кирадиган индивидларда баъзан личинкали ривожланиш (тухуми майда ва кам бўлган хайвонларда), баъзан личинкасиз ривожланиш (тухуми йирик, сариклик моддаси кўп ва тухум сони кўп бўлган хайвонларда) учраши ҳам кузатилган. Масалан, қисқичбақалардан *Palaemonetes varians* шимолда сариклик моддаси кам бўлган тухум кўяди ва метаморфоз йўли билан ривожланади. Жанубда эса бу қисқичбақа нўхатдек йирик тухум кўяди ва личинкасиз ривожланади.

Ўзаро яқин қариндош бўлган хайвонларда турли хил эмбриогенезлар пайдо бўлиши уларнинг яшаш шароити кескин фарқ қилиши билан изоҳланади. Кескин ихтисослашмаган паразитизм хусусиятига эга бўлган миногалар эркин личинкали эмбриогенез йўли билан ривожланади. Ихтисослашган паразитлик билан ҳаёт кечирадиган миксиналар эса йирик тухум кўйиб, личинкасиз эмбриогенез усули билан ривожланади. Буларнинг ривожланишида личинкасиз эмбриогенез эволюция жараёнида хайвоннинг химоя воситаси ва паразитизмга ихтисослашганлиги туфайли пайдо бўлган.

Чучук сувларда йиртқич хайвонларнинг таъсири унча кучли бўлмаганлиги сабабли осётрлар, икки хил нафас олувчилар, кўп қанотлилар ва балиқларнинг бошқа кўплаб турларида, амфибияларда личинкали ривожланиш сақланиб қолган. Денгизлардан чучук сувларга ўтган хайвонларда ҳам личинкасиз эмбриогенез вужудга келган бўлиши мумкин. Полихетларнинг кўпчилик вакиллари, содда зулуклар ва чучук сув немертинлари шундай хайвонлар ҳисобланади. Яшаш учун кураш босими кучайган шароитларда личинкасиз ривожланиш вужудга келиши кузатилади.

Бундай ҳолатларда ҳайвонлар яхши ҳимояланган тухум кўйиш ёки ўз ареалидан ташқарида кўпайишга ўтади.

Капсула ичидаги ривожланиш ҳам личинкасиз ривожланишдан келиб чиққан. Ёмгир чувалчангларининг кўпчилик турлари тухуми оксилли капсула ичида ривожланади. Бу оксил эмбрион учун озуқа ҳисобланади. Сувда яшайдиган кам тукли ҳалқали чувалчанглар тухумида сариқлик моддаси кўп бўлиб, уларнинг ривожланиши личинкасиз эмбриогенез усули билан боради.

Қориноёқли моллюскалар, тошбақалар, қушлар ва сут эмизувчилар организмида паразитлик килиб ҳаёт кечирадиган зулуклар личинкасиз эмбриогенез йўли билан ривожланади. Денгиз ва чучук сув баликларида паразитлик қиладиган балиқ зулуклари ривожланшида гумбак ҳам ҳосил бўлади. Буларда ҳар бир капсула ичида биттадан тухум ривожланади. Балиқ зулуклари эволюциясининг бошлангич даврларида ҳар бир гумбак ичида бир нечтадан тухум кўйган бўлиши мумкин. Кейинчалик эволюция жараёнида битта гумбак ичида биттадан тухум кўйган зулуклар яшаб қолган ва табиатда кенг тарқалиш имкониятига эга бўлган. Эҳтимол, бу жараёнга тез ҳаракатланадиган қаттиқ терибли балиқлар гавдасида паразитлик қиладиган зулуклар билан қориноёқли моллюскалар организмидаги шароитлар ўхшаш эмаслиги ҳам сабаб бўлгандир. Бунда Ч.Дарвин (1859) тахмин қилган қушлардаги уя паразитизми ҳодисаси, яъни бошқа қуш уясига бир дона тухум кўйишига ўхшаш ҳодиса содир бўлади. Ўзбекистондаги чугурчуқларга яқин бўлган Америка уя паразит қушларининг қадимги турлари шу жиҳатдан оралиқ форма бўлган бўлиши мумкин. Баъзан бу қушларнинг ўзлари уя қурадилар, баъзан эса бошқа қушларнинг уясини эгаллаб оладилар. Натижада бегона уядаги қуш болаларини уядан чиқариб ташлайдилар. Бу қушлар ўзининг тухумини баъзан ўзи босиб ётади, баъзан эса паразитлик қилади. Қушларнинг *Molothrus* авлодига мансуб турларда паразитизм мукамалроқ намоён бўлган. Бу қушлар ўз тухумини доимо бошқа қушлар уясига қўяди. Аммо битта уяга 15-20 тагача тухум қўйилганлиги учун қуш уларнинг ҳаммасини босиб ёта олмайди. *M. pecoris* турида уя паразитизмининг каккулардагидек кўриниши пайдо бўлган. Бу қуш бегона уяга ҳеч қачон биттадан ортиқ тухум қўймайди. Шунинг учун улар тухумдан чиққан боласини озуқа билан нормал таъминлай олади.

Тирик тугиш орқали ривожланиш личинкасиз ривожланишдан келиб чиққан. Бундай ривожланишга умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонларнинг кўплаб вакиллари мисол бўлади.

Онихофоралар тузилишидаги соддалик уларнинг курукликда ҳаёт кечиришга мослашганлигини билдиради. Бу эса уларни тирик туғишига ёрдам берадиган бир қатор мосланишлар пайдо бўлишига олиб келган. Улар эмбрионини тўла шаклланган ёш индивид ҳосил бўлгунча она организмида сақлайди (П.П.Иванов, 1937). Бирламчи трахеялилар тухумининг катталиги 0,04 дан 2,0 мм гача ўзгариб боради. Биринчи гуруҳ тухумларида сариклик моддаси жуда оз, иккинчи гуруҳ тухумларида эса кўп бўлади. Бу ҳайвоннинг Жанубий Америкада яшайдиган тирик туғувчи турининг 0,04 мм катталикдаги тухумидан бўйи 2,2 см келадиган эмбрион ривожланади. Бу эса она организмнинг учдан бир қисмига тенг демакдир. Янги Зеландия ва Австралияда яшайдиган бирламчи трахеяли ҳайвонлар диаметри 2 мм гача келадиган тухум кўяди ва бу тухумдан бўйи 2 мм келадиган ёш индивид очиб чиқади. Демак, бу ҳайвонларда тирик туғиш анча тараққий этган ҳодиса ҳисобланади. Трахеялиларнинг тирик туғувчи турларида эмбрионнинг катталиги тухумнинг катталигига боғлиқ бўлади. Йирик тухум кўядиган ҳайвонларнинг бачадонида 4-6 та эмбрион ривожланиши мумкин. Трахеялиларнинг Австралияда яшайдиган тухумининг диаметри 0,5 мм га етмайдиган турини бачадонида 53 тагача эмбрион ривожланганлиги аниқланган.

Умурткали ҳайвонларда тирик туғиш ҳодисаси дастлаб тухум кўйувчиларда пайдо бўлган. Акуласимонлар, амфибиялар ва рептилияларнинг йирик тухумларини жинсий йўлларда тутилиб қолиши ва ривожланишининг давом этиши, кам бўлсада учраб турадиган ҳодисадир. Тухум пўчоғининг йўқолиши ҳозирги қопчиқлиларда учрайдиган ривожланиш йўлининг вужудга келиши учун жуда муҳим сабаб бўлган. Қопчиқлиларда эмбрионни озик моддалар ва кислород билан таъминлайдиган орган аждодларига нисбатан такомиллашмаган. Шунинг учун уларнинг эмбриони тўла ривожланмаган ҳолда туғилади ва личинкалик даврида сут билан озикланиш учун махсус мосламалар (қопчиқ) пайдо бўлган. Қопчиқлилар ривожланишида ҳам тухум кўйувчилар ривожланишига хос бўлган белгилар мавжуд. Қопчиқлиларнинг тухуми тухум йўлларини бир кунда босиб ўтади. Уларнинг тухуми оксил билан таъминланган бўлиб, пардасимон қобиқ билан қопланган.

Йўлдошлиларнинг ҳамма турларида эмбрионнинг она организмида ривожланиши узок вақт давом этади. Чунки уларда аллантоисли йўлдош ҳосил бўлиб, бир қанча босқичларни ана шу йўлдош ёрдамида босиб ўтади. Қопчиқлиларнинг ҳомила босқичи эса қопчиқ ичида ўтади ва аллантоисли йўлдош йўқлиғи сабабли уларда фақат сариклик ҳалтаси йўлдош ҳисобидан



ривожланади. Йўлдошли ҳайвонларнинг аллантоисли йўлдоши фақат ҳомилани кислород ва озик моддалар билан таъминлаб қолмасдан, трофобластнинг кераксиз маҳсулотларини ташувчи орган сифатида ҳам муҳим аҳамиятга эга.

Ҳомиладорликнинг бошлангич даврларида одам, баъзи маймунлар ва жирафанинг трофобластларида кўп миқдорда гонадотроп гормон учрайди ва улар сийдик билан ташқи муҳитга чиқариб юборилади (Э.Дицфалузи, 1953).

Тадқиқотлардан маълум бўлишича, бутун ҳомиладорлик даврида трофобластнинг хужайра элементлари бу гормонни ишлаб чиқаради (Р.Ортман, 1960, Ж.Вебер, 1961). Тажрибаларда исботланишича, йўлдош гипофизга боғлиқ бўлмаган ҳолда пролактин гормонини ва тухумдонга боғлиқ бўлмаган ҳолда эстероген гормонини ишлаб чиқаради. Йўлдошнинг эндокрин вазифасини бажариши ва трофобластнинг пайдо бўлиши йўлдошли ҳайвонларнинг она организмида ривожланиш даврини узайтирувчи асосий восита бўлиб хизмат қилган.

#### **14.4. Организмларнинг филогенетик ўзгариш принциплари ва органларнинг мураккаблиги ҳамда қимматлилиги**

Эволюция жараёнида органларнинг тузилиши ва функцияси ўзгариб боради. Органлар функциясининг ўзгариши тузилишининг ҳам ўзгаришига олиб келади. Ҳар бир органнинг ўзгариши заминида ташқи ва ички муҳитнинг ўзгариши ётади. Органлар ўзгаришининг айрим томонлари Ч.Дарвин асарларида ҳам баён этилган. Дарвиннинг фикрича, бошқа балиқларда ҳаво пуфағи мувозанат вазифасини бажарса, икки томонлама нафас олувчи ва парда қанотли балиқларда нафас олиш функциясини бажаради. А.Н.Севарцов Ч.Дарвиннинг бу фикрларини янада ривожлантирди ва бу масалани анатомик тузилишдан физиологик йўналишга бурди ҳамда А.Дорн, Л.Плате, Н.Клейнберг, Д.М.Федотов ва бошқаларнинг ишларини хулосалаб, органларнинг филогенетик ўзгариш принципларини аниқлади ва уларни 2 гуруҳга бўлди:

1. Органлар асосий функциясининг фақат миқдор жиҳатидан ўзгаришига олиб борадиган эволюцион ўзгаришлар.

2. Органларнинг асосий функциясини сифат жиҳатдан ўзгаришига олиб борадиган эволюцион ўзгаришлар.

Филогенез жараёнида турли органларнинг бошидан кечириб ўтган ҳар қандай ўзгаришлари асосида доимо органларнинг мультифункционал хусусияти, яъни битта орган битта эмас, балки бир неча функцияни бажариши ётади. Аммо бу функциялардан бири асосий функция бўлиб, кўп

ишлатилади. Бошқалари эса иккинчи даражали функция ҳисобланади ва улар камдан-кам ишлатилади. Масалан, курукликда яшовчи сут эмизувчиларнинг оёқлари биринчи навбатда юриш вазифасини бажаради, шу билан биргаликда улар сузиш, қазиш, химоя ва хужум қилиш вазифаларини ҳам бажаради. Курукликда яшовчи қушларда кейинги оёқлар юриш вазифасини бажаради ва бу асосий функцияси ҳисобланади.

Органлар бажарадиган функциясининг миқдор жихатдан ўзгариши куйидаги усулларда бориши мумкин:

1. Органлар функциясининг интенсивлашуви;
2. Органларнинг субституцияси (алмашинуви);
3. Функциялар сонининг камайиши.

**1. Л.Платенинг органлар функциясини интенсивлашуви принципини** биринчи марта Л.Плате томонидан 1924 йилда ишлаб чиқилган эди. А.Н.Сверцов бу принципни иккига, яъни хужайра ва тўқилмалар функциясининг интенсивлашувига бўлади. Хужайра ва тўқима функциясининг интенсивлашуви органларнинг мультифункционал, яъни бир эмас, бир неча функцияларни бажариши хоссасига асосланади. Масалан, содда ҳайвонларда барча ҳаётий функциялар – озиқланиш, нафас олиш, таъсирланиш, ҳаракатланиш, урчиш, айриш битта хужайра томонидан бажарилади, яъни унинг функцияси интенсивлашган.

Кўп хужайрали организмларда функциянинг интенсивлашуви янада жадалроқ боради. Филогенез жараёнида бирор орган вужудга келиши учун қанча кўп хужайра иштирок этса, унинг функцияси шунча интенсивлашган бўлади. Ҳар қандай кўп хужайрали организмларнинг тўқималарини ташкил этадиган хужайралар бажараётган функциянинг бири асосий бўлиб, бошқалари керакли вақтда ишлатилади. Масалан, мускул филогенезида муртак хужайраларнинг ҳаракатланиш функцияси интенсивлашиб, урчқсимон шаклга кирган ва жуда кўплаб қисқарувчи толалар ҳосил бўлган. Улар сонининг ортиши туфайли ясси мускуллар ривожланган. Бу мускул хужайралари учун бошқа функциялар, масалан, айриш, таъсирланиш иккинчи даражали аҳамияти эга бўлиб қолган.

Органлар функциясининг интенсификацияси баъзан уларнинг прогрессив ривожланишига олиб келган. Масалан, умуртқали ҳайвонларда нафас олишнинг интенсивлашуви газлар алмашинуви хажмининг ортиши билан ўпка эпителийсининг кўпайиши альвеолаларнинг миқдор жихатдан кўпайиши ҳисобига рўй берган. Илонлар ва оёқсиз қалтақесакларда гавданинг ихчамлиги аждодларига нисбатан мускул сегментлари сонининг

ортиши, китлар сузгич функциясининг интенсивлашуви эса кўшимча бармоқлар сонининг ортиши хисобига амалга ошган.

**2. Н.Клейнбергнинг органлар субституцияси (алмашинуви) принципи.** 1868 йилда Н.Клейнберг томонидан аниқланган бу принципга мувофиқ, эволюция жараёнида аждодларнинг маълум органи авлодларда худди ўша функцияни бажарадиган бошқа орган билан алмашинади. Масалан, жагли зулукларда кон томирлари қисқарган бўлиб, уларнинг вазифасини лакунлар бажаради.

Хордали ҳайвонларнинг тубан формаларида хорда ўқ скелет вазифасини бажаради. Умуртқали ҳайвонлар онтогенезининг маълум босқичида хордадан ҳеч нарса ҳосил бўлмайди. Скелет дастлаб тогайдан иборат бўлиб, кейинчалик суякка айланади.

Органлар субституциясига оид барча ҳодисаларда функцияни олдинги органга нисбатан мураккаб тузилган органлар бажаради. Масалан, кактусларнинг баъзи хилларида фотосинтез функциясини, яъни баргнинг вазифасини поя бажаради. Қушларнинг қадимги аждодларида тиш бўлган. Ҳозирги замон қушларида тишлар атрофияга учраган. Уларнинг функциясининг тумшукнинг ўткир четлари бажаради. Бу ҳам органлар функциясини алмашганлигидан ва уларнинг қимматлилигининг ортганлигидан далолат беради.

**3. Функциялар сонининг камайиш принципи.** Бу принцип А.И.Сверцов томонидан аниқланган. Тарихий ривожланиш жараёнида организмнинг тузилиши унинг ўзгаришига сабаб бўлади. Масалан, от аждодлари тарихий ривожланиши туфайли беш бармоқли формадан бир туёқли формага айланган. Сут эмизувчиларнинг сувда яшайдиган вакиллари бўлган китлар, тюленлар, моржларда олдинги оёқлар ўзгариб, сузиш органига айланган ва уларда сузиш функцияси ривожланиши туфайли юриш ва бошқа функциялар қисқарган. Бу ходисалар филогенетик ривожланиш жараёнида маълум бир органнинг бир функцияси ривожланиб, бошқа функциясининг редукцияланишига сабабчи бўлганлигини кўрсатади.

Органлар филогенетик ўзгаришининг иккинчи йўналиши улар бажарадиган функцияларнинг сифат жиҳатдан ўзгариши билан боғлиқдир. Бу ҳам икки хилда бўлади:

1. Органлар бажарадиган функциянинг кенгайиши;
2. Органлар функциясининг алмашинуви.

**1. Органлар бажарадиган функциянинг кенгайиши принципи.** 1912 йилда Л.Плате томонидан аниқланган бу принципга кўра, борор орган бажариб келаётган биринчи даражали функция деярли ўзгармаса ҳам,

иккинчи даражали функциялар сони ортади. Масалан, икки паллали моллюскаларда жабра нафас олиш функциясини бажариш билан бирга озик моддаларни сув оқими билан огиз бўшлигига ҳайдаш вазифасини ҳам бажаради, яъни ўз функциясини кенгайтиради. Актинияларнинг мўйловлари фақат сезув органи бўлиб қолмай, ҳаракатланиш органи ҳам ҳисобланади. Қушлар тумшуги озикланишдан ташқари, патларни тозалаш, мойлаш, уя қуриш ва ҳимоя вазифаларини ҳам ўтайди.

## **2. Органлар бажарадиган функциянинг алмашилиши принципи.**

Бу принцип дастлаб Ч.Дарвин, кейин 1875 йилда А.Дорн томонидан аниқланган. Муҳит омилларининг ўзгариши туфайли биринчи ва иккинчи даражали функциялар ўзаро ўрин алмашилиши, яъни орган бажараётган асосий функция иккинчи даражали бўлиб қолиши ёки тамомила редукцияга учраши, унинг ўрнига иккинчи даражали функциялардан бирортаси биринчи даражали функцияга айланиши ва бунинг натижасида органнинг тузилиши ўзгариши мумкин. Масалан, асалари ва ариларнинг қорин қисмидаги 8 ва 9 жуфт оёқлари юриш функциясидан тухум хужайраларини сақлаш ва ҳимоя қилиш вазифасини бажаришга ўтган.

Органларнинг филогенетик ўзгариш принципи юқорида баён этилган принциплар билан тугалланмайди. Улар ниҳоятда хилма-хил бўлиб, органлар функциясининг фаоллашиши, иммобилизацияси, ажралишишиши улар жумласига киради.

**Органлар функциясининг фаоллашиши.** Бу ходиса янги функцияга эга бўлиш натижасида органнинг янгилинишидан иборат. Масалан, илонларда ҳаракатсиз жағли аждодлардан кейинчалик ҳаракатчан жағли формалар ривожланган. Бу ҳолатда заҳарли тишларнинг ҳаракатланиши озикланишга бўлган мосланиш билан боғлиқ. Бақаларда ҳаракатчан тос суяги, мушукларда ўткир тирноқлар шу усул билан ривожланган.

**Органлар функциясининг иммобилизацияси.** Бунда функциянинг олдинги фаоллиги йўқолади ёки сусаяди. Натижада илгари фаол бўлган органлар пассив органга, ҳаракатчан органлар ҳаракатланмайдиган органларга айланади. Масалан, қушларда бел думгаза билан бирлашиб ҳаракатланиш функциясини йўқотган.

**Органлар функциясининг ажралиши.** Бундай филогенетик ажралишда бир орган бир қанча мустақил бўлимларга ажралиб, уларнинг ҳар бир бўлаги алоҳида функцияни бажаради. Масалан, балиқларда тоқ сузгич канотларининг ажралиши натижасида олдинги бўлимлари (елка ва анал сузгич канотлари) бошқариш (руль), кейинги бўлимлари (дум сузгич канотлари) эса ҳаракатланиш органи вазифасини бажаради.

Хулоса қилиб айтганда, органларнинг филогенетик ўзгаришидан онтогенетик ўзгаришлар келиб чиқади. Буларнинг барчаси эволюцион мослама бўлиб, эмбрионал ривожланиш даврида пайдо бўлган.

**Органлар олигомеризацияси, полимеризацияси ва координацияси.**  
**Олигомеризация** ходисаси В.А.Догель томонидан аниқланган. Олигомеризация дейилганда, тарихий ривожланиш жараёнида ўхшаш органларнинг тузилиш жиҳатдан бирлашиши тушунилади. Бундай бирлашиш шу орган функциясининг кучсизланганлиги натижасида содир бўлади. Масалан, бугимоёқлиларда тана сегментлари қисқичбақасимонларда оёқлар, кўзлар сони, бош скелетсизлардан тўгарак огизлилар, суякли баликлар, амфибияларга ўтган сари жабра ёриқлари, баликлардан судралиб юрувчилар, сут эмизувчиларга ўтган сари тишлар сонининг камайиши рўй берганлиги олигомеризация ҳисобланади.

**Полимеризация** дейилганда, бир хил орган ёки тузилишнинг сон жиҳатдан ортиши унинг ҳаракатланиш функциясини орттиради ҳамда сезги қобилиятини кучайтиради. Ясси, лентасимон ва ҳалкали сегментларнинг такрорланиши полимеризация ҳисобланади.

Тарихий тараққиёт жараёнида органларнинг бир-бирига мосланиши органлар **координацияси** деб аталади. Органлар координациясининг эволюцияси организмнинг бир бутунлигини оширишга олиб келган. Табиий танланиш турли системадаги организмлар органларининг бир-бирига номувофиклигини ҳамда организмнинг бир бутунлигига путур етказувчи ирсий ўзгаришларни бартараф этади.

Прогрессив ихтисослашиш қоидаси биринчи марта Ш.Депере томонидан ифодалаб берилган. Бу қоидага биноан, ихтисослашиш йўналишига кирган организмлар гуруҳи ўзининг кейинги ривожланишида ҳам чуқур ихтисосланиш томон ўзгариб боради. Масалан, судралувчи умуртқалилар эволюция жараёнида учишга мослаша бошласа, у ҳолда эволюциянинг кейинги босқичларида учишга мосланишнинг мазкур йўналиши сақланади ва кучаяди. Тана ҳажмининг ортиши, моддалар алмашинувини тобора тежаш ҳам ихтисослашиш ҳисобланади. Тана ҳажмининг ортиши йирткич ҳайвонлардан ҳимояланиш, паразит ҳайвонларнинг организмга кириши муаммоларида катта аҳамиятга эга.  
**Органларнинг мураккаблиги ва қимматлилиги.** Эволюция жараёнида организмлар тузилишининг **мураккабланиши** билан параллел равишда органларнинг тузилиши ва вазифаларини ташкил этувчи айрим хусусиятларининг **қимматлилиги** ҳам ортиб борган, кўпайиш усуллари ва улар билан боғлиқ бўлган кўпайиш механизми ҳам такомиллашиб борган.

Маълум бир органнинг аҳамияти унинг табиий танланиш жараёнида пайдо бўлган “мураккаблиги” ва “қимматлилиги” билан баҳоланади. Мураккаблик организмга, қимматлилик эса органга ва унинг вазифаларига тааллуқли бўлиб, улар эволюция жараёнида бир систематик гуруҳдан ундан юқори турадиган систематик гуруҳга ўтган сари ортиб боради. Шунинг учун қимматлилик мураккабликка нисбатан кенгрок тушунча ҳисобланади. Кўпайиш билан боглиқ бўлган эволюцион соддалашув туфайли айрим организмларнинг тузилиши мураккаблашиб, уни ташкил этувчи органларнинг қимматлилиги ҳам ортиб борган. Жумладан, чуқур сувларда яшайдиган балиқларнинг 4 та оиласи (Caulophrynidae, Ceratidae, Neoceratidae, Linophrynidae) вакиллариининг самка ва самецларида кўпайиш жараёнида алоҳида морфофизиологик ўзгаришлар пайдо бўлади. Самеци самкасига нисбатан жуда кичик бўлиб (Ceratishol boelli турида самкасининг узунлиги 1 метр, самецининг узунлиги 15 мм), кўпайиш олдидан самеци самкасининг терисига кириб олади ҳамда унинг жағи, кўзи ва ичаги редукцияланиб, сперма ишлаб чиқарадиган ўсимтага (уругдон вазифасини бажарувчи) айланади. Бунда мураккаб органлар ўз тузилишини ўзгартириб, организмнинг айна ривожланиш босқичи учун қимматли бўлган жинсий органига айланади ва бу эволюция жараёнида пайдо бўлган, насл колдиришга қаратилган ўзига хос мосланиш ҳисобланади. Демак, табиий танланиш дейилганда, организмлар учун қимматли бўлган белгиларни излаш, топиш ва танлаш тушунилади. Эволюция жараёнида организм мураккабланишган сари қимматли белгиларни юзага келтириш имконияти ҳам ортиб боради. Чунки онтогенез ва филогенез ўртасидаги ўзаро алоқа органларда ҳосил бўлган ирсий ёки бошқа ахборотларнинг қимматлилиги билан баҳоланади. Биологик системалар мураккабланишган сари уларда қимматли ахборотлар ҳосил бўлиш имкониятлари ҳам ортиб боради. Эволюция жараёнида ҳайвонот олами оддийдан мураккабга қараб тараққий этган сари кўпайиш органларининг тузилиши ва кўпайиш усуллари ҳам мураккаблашиб борган (М.В.Волькенштейн, 1984).

Шундай қилиб, органлар функциясининг кўпайиши ёки камайиши, миқдор ва сифат жиҳатдан ўзгариши уларнинг мураккаблигини ёки қимматлилигини белгилашда муҳим омил ҳисобланади ва уларнинг барчаси эволюциянинг маҳсулидир.

### Назорат саволлари

1. Хордали ҳайвонларда ривожланишнинг қандай усуллари учрайди?
2. Хордалиларнинг бирламчи эркин личинкали ривожланишини тушунтириб беринг.
3. Хордали ҳайвонларнинг личинкасиз ривожланишини айтиб беринг.
4. Личинкасиз ривожланишнинг келиб чиқиши ва аҳамиятини айтиб беринг.
5. Хордали ҳайвонларнинг тирик тугилишли ривожланишини айтиб беринг.
6. Ривожланиш эволюцияси деганда нимани тушунасиз?
7. Ҳайвонларнинг индивидуал ривожланишида тухумдаги сариқлик моддаси қандай аҳамиятга эга?
8. Насл нима ва насл учун гамхўрлик нима?
9. Муҳит омиллари ривожланиш йўналишига қандай таъсир этган?
10. Трофобласт нима?
11. Органлар функциясининг сифат жиҳатдан ўзгариш принципарини айтинг.
12. Органлар функциясининг миқдор жиҳатдан ўзгариш принципарини айтинг.
13. Органлар мураккаблиги ва қимматлилиги нима?

## 15-БОБ. ХОРДАЛИЛАРНИНГ (CHORDATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 15.1. Умуртқали ҳайвонларнинг келиб чиқиши

Умуртқали ҳайвонларнинг бирламчи аجدодлари ҳозирча топилмаган. Аммо айрим олимлар умуртқали ҳайвонларнинг қадимги қазилма қолдиқларини текшириб, уларни 2 та бўлимга бўлишади: 1. Жагсизлар (Agnatha). 2. Жагогизлилар (Gnathostomata).

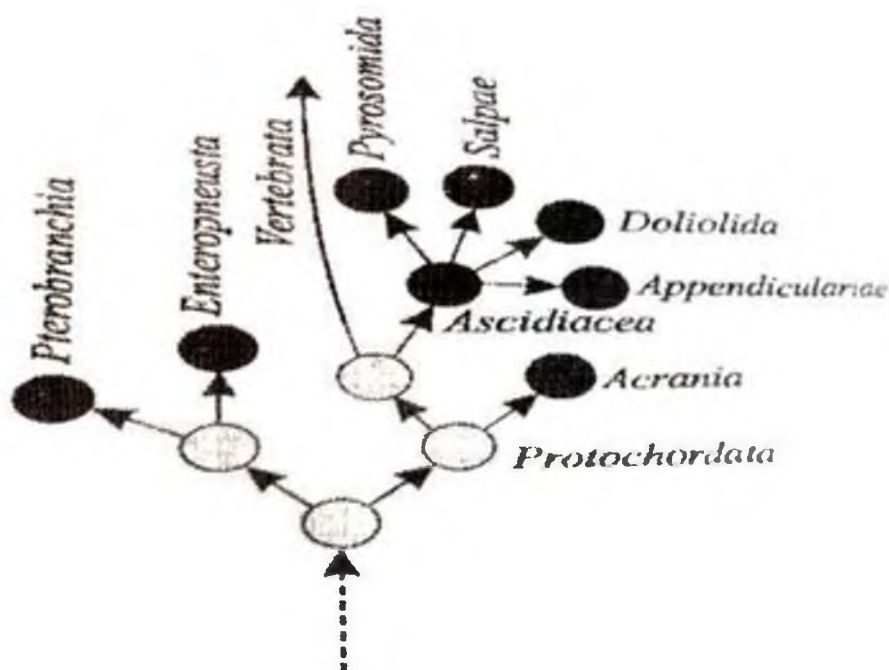
Жагсизлар бўлими қалқонлилардан, яъни балиқларга ўхшаш аجدодларидан келиб чиққан бўлиб, улар Силур даврида кенг тарқалган. Қалқонлилар эса қалқонсизлардан келиб чиққан деган тахминлар бор. Чунки Силур ва Девон даврларида жагсизларнинг вакиллари кенг тарқалган. Кейинчалик уларнинг кўпчилиги қирилиб кетиб, фақат битта йўналиши балиқларнинг териси ва жабрасида паразитлик қилиб яшаб қолган, яъни сақланиб қолган. Кейинчалик жагсизлардан жагогизлилар, яъни балиқлар, амфибиялар, судралиб юривчилар, қушлар ва сут эмизувчилар келиб чиққан (142-расм).

**Балиқларнинг** тангача кўринишдаги қолдиқлари фақат устки Силур давридаги қатамлардан топилган бўлиб, остки Девон даврида ҳар хил гуруҳларга кирадиган балиқлар пайдо бўлган. Аммо балиқларнинг қазилма қолдиқлари ер қатламларида яхши сақланмаганлиги учун уларнинг айрим гуруҳларининг келиб чиқиши ва эволюциясини тўлиқ ўрганиш имкони бўлмапти. Шундай бўлсада, палеонтологик материалларни назарий жиҳатдан таҳлил қилиш натижасида тўғарак огизлилар билан балиқлар битта умумий аجدоддан келиб чиққан, деган хулосага келинмоқда. Айрим олимларнинг фикрича, балиқлар дастлаб денгизда эмас, балки чучук сувларда пайдо бўлган ва денгизларга чучук сувлардан ўтган, деган мулоҳазалар илгари сурилмоқда.

**Амфибиялар** дастлабки курукликда яшашга ўтган умуртқали ҳайвонлар бўлганлиги учун уларнинг келиб чиқишини ўрганиш орқали барча ҳақиқий курукликда яшовчи умуртқалиларнинг келиб чиқишини изоҳлаб беришда муҳим аҳамиятга эга бўлмоқда. Умуртқалиларнинг сув муҳитидан курукликда яшашга ўтишида атмосфера кислороди билан нафас олишга, курукликда қаттиқ субстратда ҳаракатланишга мослашиши муҳим аҳамиятга эга бўлган. Амфибиялар келиб чиқиши ва эволюциясида бу икки омил ҳал қилувчи аҳамиятга эга бўлган. Бундан келиб чиқадики, амфибиялар келиб чиқиши икки хил нафас олувчи панжа қанотли балиқлар билан боғлиқ. Уски Девон даврида чучук сувларда яшовчи панжа қанотлилардан дастлабки амфибиялар, яъни ихтиостегидлар келиб чиққан. Уларнинг қолдиқлари



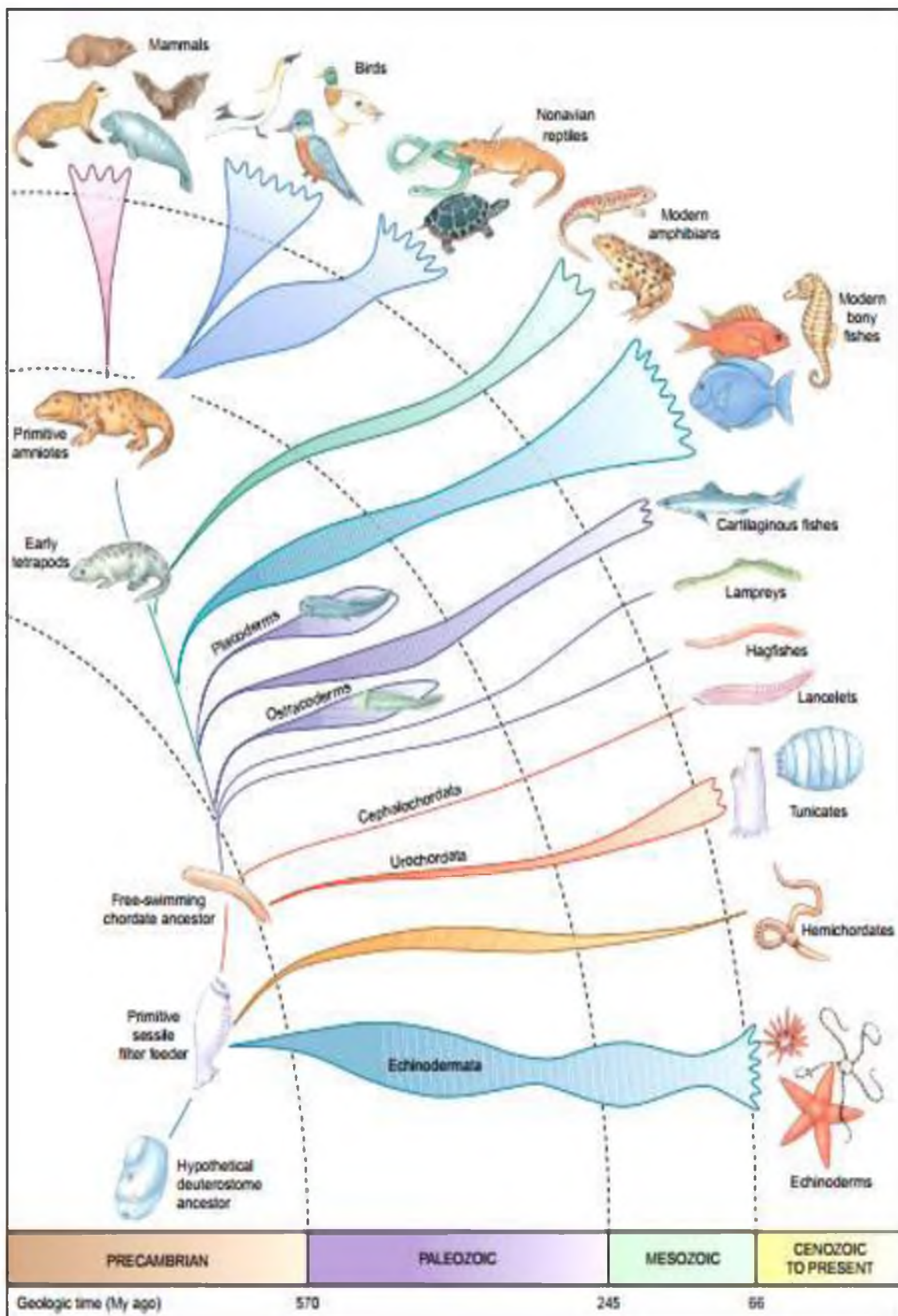
Гренландиядан, устки Девон даври катламларидан топилган. Бу ҳайвонлар ташқи кўринишига кўра ҳозирги думли амфибияларга анча ўхшаш бўлган. Бу ҳайвонлар сувда яшаган, лекин баъзан курукликка ҳам чиққан. Ихтиостегидлар Девон даврининг охирида панжа қанотли баликларни чучук сувлардан сиқиб чиқарган ва сув бўйидаги нам жойларни эгаллаб олган. Ҳозирги амфибиялар Мезозой эрасининг охири Кайназой эрасининг бошларида пайдо бўлган (143-расм).



**142-расм. Морфологик жихатдан хордалиларнинг филогенетик алоқаси (О.М.Иванова-Казас, 1995)**

Энг қадимги судралиб юривчилар устки Тошкўмир даврида бундан 300 млн йиллар олдин пайдо бўлган. Уларнинг қадимги аجدодлари бўлган стегосефаллардан ажралиб чиқиши Тошкўмир даврининг охирларида, 320 млн йиллар олдин примитив стегосефаллар-антрозаврлардан бошланган. Тошкўмир даврининг ўрталарида *Diplovertebron* амфибиялардан сеймуриаморфлар ажралиб чиққан, улар амфибиялар билан рептилияларнинг оралиқ формаси, лекин тузилишига кўра судралиб юривчиларга анча яқин бўлган. Уларда атлас ва эпистрофей шакллана бошлаган. Амниоталарга хос кўпайиш ва тухумнинг ҳаво муҳитида ривожланиши Тошкўмир даврида котилозаврлар пайдо бўлганда содир бўлган. Котилозаврлар қадимги ва ҳозирги судралиб юривчиларнинг пайдо бўлишини бошлаб берган аجدодларидан ҳисобланади. Улар Перм даврида ниҳоятда кўпайиб, Триас даврида қирилиб кетган. Перм даврининг охири Триас даврининг бошида судралиб юривчилар 150 млн йил давомида ер юзида ҳукумронлик қилган. Амфибияларнинг кўпчилиги қирилиб кетган. Судралиб юривчилар бу даврда

нафақат қуруқлик мухитини, балки ҳаво ҳамда сув мухитини ҳам эгаллаб олди.



143-расм. Хордалиларнинг филогенетик шажараси (Ніckman, 2008)

**Кушларнинг** келиб чиқишини исботлайдиган ажодлари ёки уларнинг қолдиқлари ҳозирча топилмаган. Кушларнинг ажодлари қадимги калтакесакчанокли судралиб юривчи архозаврлардан келиб чиққан. Кушлар Мезозой эрасининг учламчи ва Юра даврларида пайдо бўлган бўлиб, улар қадимги судралиб юривчиларнинг дарахтларда яшашга мослашган псевдозухиялар (*Pseudosuchia*) ёки текодонтларга (*Tecodontia*) яқин ажодларидан келиб чиққан. Чунки псевдозухиялардан динозаврлар, тимсоҳлар ва бошқа судралиб юривчилар вакиллари ҳам келиб чиққан ва кенг тарқалган.

Псевдозухияларнинг орнитозухиялар (*Ornitosuchus*) деган вакиллари морфологик жиҳатдан кушларга ўхшайди ва орқа оёқлари билан юрган, думи узун бўлган, оёқлари эса озиқ тутишга хизмат қилган. Улар дарахтларга ўрмалаб чиқа олган, орқа оёқларига таяниб, олдинги оёқларидаги бармоқлари билан шохларни ушлаган. Кейинчалик шохдан шохга сакраб ўтишни ўрганган. Оёқларида шох моддалар, гавдасида пар ва патлар пайдо бўла бошлаган.

Бундан 150 млн йиллар олдин яшаган археоптерикслар қадимги кушларнинг примитив вакиллари бўлган. Ана шу бирламчи кушлардан ҳозирги кушлар келиб чиққан. Кушларнинг терисини пат ва парлар билан қопланиши уларни иссиқ қонли бўлишига олиб келган.

**Сут эмизувчилар** Устки Тошқўмир ва Перм даврларида пайдо бўлган даррандасимон (*Theomorpha*) судралиб юривчилар кенжа синфига кирадиган йиртқич тишли судралиб юривчилардан (*Theriodontia*) келиб чиққан. Булар ўзларининг ажодлари ҳисобланган котилозаврлардан фарқлари кам бўлган ва амфибияларга хос бўлган кўплаб белгиларини сақлаб қолган. Перм ва Триас даврларида яшаган даррандасимон судралиб юривчилар озиқланишига кўра ўсимликхўрлар, йиртқичлар ва ҳаммахўрлар гуруҳларига бўлинган, Бўр даврида уларнинг йириклари кирилиб кетган, майдалари сақланиб қолган. Палеозой эрасининг охирларида сут эмизувчиларнинг йиртқич тишлари йўқолган. Сут эмизувчиларнинг ажодларига яқин бўлган формалар Юра даврининг ўрталарида пайдо бўлганлиги тахмин қилинмоқда ва улар уч бўртмалилар (*Trituberculata*) деб аталган. Қопчикли ва йўлдошли сут эмизувчилар ана шуларнинг йиртқич (*Cynodontia*) вакилларида келиб чиққан, деган мулоҳазалар айтилмоқда. Энг қадимги сут эмизувчилар эритротерийлар дейилиб, улар каламушдан кичикроқ бўлган.

Триас даврининг устки қатламларида топилган сут эмизувчилар икки гуруҳга бўлинган. Биринчи гуруҳига бирламчи даррандалар (*Prototheria*)

киради ва уларнинг гавдаси кичик, озиқ тишлари уч бўртмали бўлганлиги учун уч бўртматишлилар (Triconodontia) деб аталган. Уч бўртматишли сутэмизувчилардан Бўр даврида йўқолиб кетган кўп уч бўртматишлилар (Multituberculata) келиб чиққан ва кейинчалик улардан клоакалилар пайдо бўлган. Уч бўртматишлилар 3 та асосий гуруҳга (туркумга) бўлинади, буларнинг икkitаси, яъни уч бўртматишлилар (Triconodontia) ва симметрия бўртматишлилар (Symmetridontia) бутунлай қирилиб кетган ён шохчалар бўлса, учинчиси, яъни ҳақиқий уч бўртматишлилардан (Rontotheria) қопчиқлилар (Mursipialia) билан йўлдошлилар (Placentalia) келиб чиққан.

Қопчиқлилар Бўр даврида пайдо бўлган. Уларнинг энг қадимги қолдиқлари Шимой Америка ва Европада топилган. Бу ҳудудларда улар учламчи даврда кенг тарқалган. Мезозой эрасининг охирларида иқлим ўзгариб сут эмизувчилар иссиққонли бўлиши, тирик бола туғиши ва бош миясининг яхши тараққий этганлиги туфайли ретилияларга нисбатан кўпроқ яшаб қолган. Натижада рептилияларнинг аксарияти қисман муҳитнинг бевосита таъсирида, қисман сут эмизувчилар ва қушлар билан ҳаёт учун курашда енгилиб, қирилиб кетган ва уларнинг ўрнига табиатда йўлдошлилар ҳукмрон бўлиб қолган.

Йўлдошлилар ҳам уч бўртмалилардан Бўр даврининг бошида ажралиб чиққан. Уларнинг примитив гуруҳи-хашаротхўрлар вакиллари Мўгилистонда устки Бўр қатламаридан топилган. Эҳтимол, йўлдошлиларнинг бошқа барча туркумлари хашаротхўрлардан келиб чиққан бўлса керак.

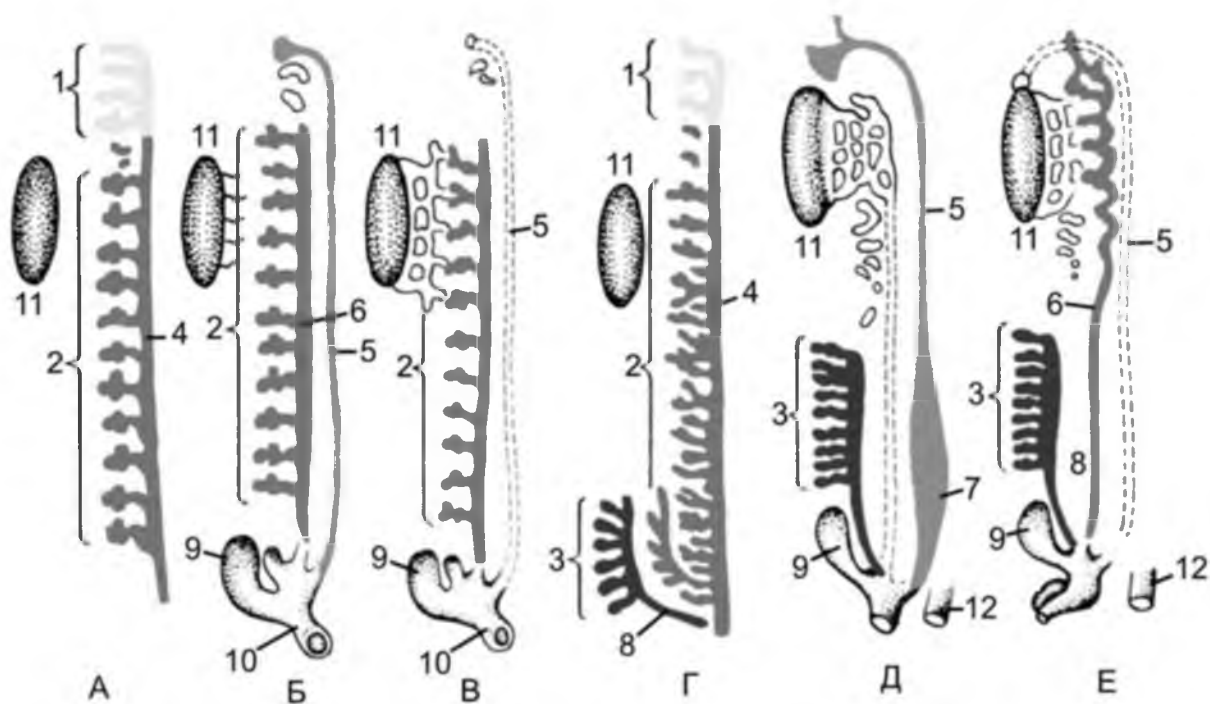
Шундай қилиб, иккиламчи огизлилар (Deuterostomia) целомик ҳайвонлар эволюциясида иккинчи йирик тармоқни ҳосил қилган. Буларга Нинатанлилар (Echinodermata), чалахордалилар (Hemichordata) ва хордалилар (Chordata) типлари киради. Иккиламчи огизлилар гавдаси эмбриогенез жараёнида учта сегментдан: огзи иккиламчи (бластопорнинг қаршисидан) ҳосил бўлади, мезодерма энтероцел усул билан шаклланади, териси эктодермал эпителийдан ва мезодермал кутикуладан ҳосил бўлади. Иккиламчи огизлилардан хордалилар, хордалилардан умурткалиларнинг (Vertebrata) кенжа типни вакиллари юксак эволюцион прогрессга учраган. Умурткалиларда нерв системаси ва сезги органларининг ривожланганлиги мураккаб ҳулқ атвори ва иссиққонлиликнинг пайдо бўлиши уларнинг Ер юзида кенг тарқалишига олиб келган.

## 15.2. Тоғайли балиқларнинг (*Chondrichthyes*) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

**Жинсий органларининг тузилиши.** Эркак акуланинг уругдонлари бир жуфт узунчоқ тана шаклида бўлиб, кизилўнгачининг ёнида, жигарининг тагида жойлашган. Уругдонлардан оқ ипга ўхшаш ингичка уруг чиқариш йўллари бошланади ва улар буйракнинг юқорисидаги, уругдон ортиги вазифасини бажарувчи учига очилади. Буйракнинг бу бўлимидан ўтадиган каналлар қорин юзасининг ички қирғоқлари бўйлаб ўтадиган уруг йўлларига айланади. Уруг йўлларининг кейинги учлари кенгайиб, юпка деворли уруг пуфагини ҳосил қилади. Уруг йўллари сийдик йўллари билан биргаликда сийдик-таносил сўргичига очилади.

Эркаклик жинсий хужайралари уруг каналларида шаклланади. Тўлиқ етилмаган сперматозоид уруг чиқариш йўллари орқали буйракнинг олдинги қисмидаги уругдон ортигига келиб, шу ерда тўлиқ етилади ва уруг пуфагига тўпланади. Уругланиш пайтида уруг пуфагининг девори қисқариб, сперматозоидларни клоакага туширади. Ундан копулятив орган орқали ургочисининг клоакасига ўтади.

Ургочиларининг жуфт тухумдонлари ҳам қизилўнгачнинг икки ёнида жойлашган. Жуфт тухум йўллари, яъни мюллер найлари қорин қисмида жойлашган. Тухум йўлларининг олдинги қисми жигар атрофидан ўтиб, жигарнинг қорин томондаги марказий палласида жойлашган умумий воронкага қўшилади. Тухум йўлларининг юқори қисмида биттадан юмалок бўртма бўлиб, унинг ичидаги безнинг секретини тухум қобигини ҳосил қилади. Тухум йўлларининг пастки кенгайган жойи бачадон деб аталади. У мустақил тешик сифатида сийдик сўргичининг ёнидан ташқарига очилади. Етилган тухум тухумдондан тана бўшлиғи орқали тухум йўлларининг воронкасимон учларига тушади. Тухум йўлларининг девори қисқариб туриши туфайли ичидаги тухум бачадон томонга қараб ҳаракатланади. Тоғайли балиқларда оталаниш ички бўлади, тухум ва сперматозоид тухум йўлларининг юқори қисмида қўшилади. Тирик тугувчи вакилларида эмбрион тўлиқ шакллангунча бачадонда ривожланади. Тухум қўйиб кўпаядиган турлари эса қалин парда билан ўралган тухумларини ташқарига қўяди (144-расм).



144-расм. Умуртқали ҳайвонларда жинсий ва айирув органларининг нисбати  
 А – нейтрал эмбрионал ҳолат; Б – анамниялар самкаси;  
 В – анамниялар самеди; Г – амниоталар эмбриони; Д – амниоталар самкаси;  
 Е – амниоталар самеди. 1 – пронефрос; 2 – мезонефрос;  
 3 – метанефрос; 4 – пронефрос канали; 5 – мюллер канали; 6 – вольф канали; 7  
 – бачадон; 8 – сийдик йўли; 9 – сийдик халтаси; 10 – клоака;  
 11 – сийдиктаносил синуси; 12 – жинсий орган; 13 – жинсий беши;  
 14 – уруғдон ўсиғи; 15 – уруғдон; 16 – тухумдон; 17 – тухум йўлли воронкаси;  
 18 – орқа ичак (Шмальгаузен, 1969)

Пластинка жабралиларда уруғланиш ички бўлади. Эркакларининг қорин сузгич қаноти ўзгариб, копулятив орган – птеригоподийга айланган. Ана шу орган ёрдамида эркаклари сперматозоидларини ургочи индивиднинг жинсий органига киритиб қўяди. Буларнинг тухумида захира озиқ моддалар кўп бўлади.

Тоғайли балиқлар тухум қўйиш, тирик тухум туғиш ва тирик туғиш йўллари билан қўпаяди. Тухум қўйиб қўпаядиган турларида тухум тухум йўллари орқали оксилли ва пўчок безлари ёнидан ўтаётганда каттик қобик билан ўралади ва тухумини сув тубига қўяди. Тирик тухум туғадиган турларида уруғланган тухум бачадонда маълум муддат сақланиб қолади. Бачадон деворида ўсимталар ҳосил бўлади ва эмбрион ана шу ўсимталар ажратиб чиқарадиган сутга ўхшаш суюқлик билан озиқланади. Тирик туғадиган турларида ҳам эмбрион бачадонда ривожланади. Уларнинг бачадонида бола ўрнига (йўлдошга) ўхшаш жой ҳосил бўлади ва эмбрион шу жойда озиқланиб ривожланади.

### 15.3. Суякли балиқларнинг (Osteichthyes) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

**Жинсий органларининг тузилиши.** Суякли балиқлар сузгич пуфагининг ёнида жуфт жинсий безлари жойлашган. Ургочиларининг тухумдони узунчоқ, майда доначали шаклда бўлади. Ургочиларида мюллер найи йўқолиб кетган. Тухумдонининг кейинги чўзилган қисми тухум йўли ҳисобланиб, битта тешик орқали сийдик-таносил сўргичига очилади.

Эркакларининг жуфт уругдони силлиқ ва ғуж узунчоқ таначадан иборат бўлиб, тана бўшлигида ургочиларининг тухумдони каби жойлашган. Эркакларида вольф найи сийдик найи вазифасини бажаради. Уругдонларининг кейинги бўлимлари калта уруг чиқариш йўлига айланган бўлиб, сийдик таносил сўргичига очилади.

Суякли балиқларнинг етилган жинсий хужайралари ташқи муҳитда, яъни сувга чиқарилади ва оталаниш сувда содир бўлади. Суякли балиқларнинг айрим турларида оталаниш ички бўлиши ҳам мумкин, оталанган тухумини сувда кўяди. Буларга Американинг субтропик ҳудудларидаги сувларда учрайдиган тишли карплар оиласига кирадиган балиқлар мансубдир. Шундай қилиб, суякли балиқлар асосан айрим жинсли, лекин денгиз окуни, денгиз караси гермафродит балиқлар ҳисобланади. Салака ва Тинч океани сельдларида партеногенез ҳодисаси ҳам учрайди. Бундай ҳолатда ривожланиш фақат эркин личинка босқичигача давом этади, холос. Чунки балиқларда партеногенез йўли билан пайдо бўлган индивидлар яшаб кета олмайди. Шунингдек, балиқларда партеногенезнинг гипогенез деб аталадиган усули ҳам учрайди. Бундай ҳолатда сперматозоид тухум ичига киради, лекин тухум ва сперматозоид ядролари ўзаро кўшилмайди. Шу йўл билан кўпаядиган карасларда фақат ургочи индивидлар пайдо бўлади. Шарқий Осиёда учрайдиган айрим балиқларда ривожланиш нормал давом этиб, ҳам эркак, ҳам ургочи индивидлар пайдо бўлади. Ўрта Осиёнинг Ғарбий қисмида учрайдиган популяцияларида эркаклари умуман учрамайди. Бундай ҳолатларда гипогенезга сабаб бўладиган уругланиш жараёни бошқа тур балиқларнинг эркаклари орқали амалга ошиши мумкин (Никольский, 1961).

**Эмбрионал ривожланиши.** Суякли балиқларнинг тухуми телолецитал типда тузилган. Цитопазма деярли барча тури тухумининг перифериясида жойлашган. Уругланишдан кейин цитопазма анимал кутбдаги ядро атрофини ўраб, кейинги ривожланиш учун муҳим бўлган цитоплазматик дўнгчалар ёки бластодискни ҳосил қилади. Ооцитнинг вегетатив кутбида сариқлик кўпроқ жойлашган.

Суякли балиқларнинг уругланган тухуми дискодиал майдаланади. Биринчи тўртта майдаланиш эгатлари меридионал ўтади, 16 та бластомерлик босқичидаги бластомерлардан тўртта марказдагиси сарикликдан ажралган, перифериядагилари эса сариклик билан боғланган бўлади. Майдаланиш жараёнида бластомерларнинг тақдири ҳали аниқ бўлмайди. Майдаланишнинг охирида бластомерлар ташқи ва ички қаватларга ажралади. Бластомерлар ўртасида ва бластомерлар билан сариклик ўртасидаги алоқани аниқлаш учун сарикликка родаминдекстран инъекция қилинганда, бу модда сарикликдан бластомерга эркин ўтганлиги, аммо йирик молекулалар ўта олмаслиги кузатилган.

Майдаланиш дискобластула ҳосил бўлиши билан яқунланади. Бластуланинг пастиди сариклик билан боғланган синцитиал перибласт жойлашади. Бластула даврида фақат эмбрионнинг ташқи перидерма қаватини ҳосил қиладиган хужайралар ихтисослашади. Дастлабки босқичларда синхрон майдаланиш содир бўлади. Масалан, данио балигида биринчи олти марта синхрон майдаланади. Кейинчалик бластула даврида ядро-цитоплазма нисбати тенглашади, хужайра цикли узокроқ давом этади ва майдаланишнинг синхронлиги ҳам йўқолади. Бу ривожланишнинг муҳим даври бўлиб, бластуланинг ўрта даврига ўтиш нуқтаси деб аталади. Бу даврнинг муҳим жиҳати шундаки, шу даврдан бошлаб хужайра автономлиги бошланади. Бу эса морфогенетик жараёнларнинг бошланишига олиб келади.

Сариклик моддасининг камайиши билан гастрүляция жараёни бошланади ва бластодиск перифериясида эмбрион ҳалқаси ёки четки валик ҳосил бўлади. Ички хужайралар эпителий тагидаги эпибласт ва сариклик синцитиал қаватининг тагидаги мезэнтодерма қаватларга ажралади. Бу ходиса данио балигида бластодиск четларининг инволюцияси туфайли, *Fundulus*да ингрессия туфайли содир бўлади.

Хужайралар тақдирини маркирлаб ўрганиш асосида Ч.Киммел (1995) данио балигининг презумтив харитасини тузди. Анимал кутбдаги эктодерма хужайраларининг вентрал томонидан эпидермис, дорсал томонидан бош ва орқа мия, сезги органлари ҳосил бўлади. Экватордаги энтодермал хужайралардан томоқ, жигар ва ичаклар ҳосил бўлади.

Ўртадаги мезодермал хужайралардан хорда, юрак, қон хужайралари ҳосил бўлади. Демак, гастрүляциянинг дастлабки босқичида гавданинг дорсо-вентрал ва орқа ўқи ҳосил бўлади.

Гастрүляциянинг кейинги босқичида ички хужайралар конвергенцияси туфайли эмбрион қалқони ҳосил бўлади. Эпибласт ва гипобласт хужайралари экваторнинг битта меридианида тўпланади. Хужайраларнинг



кенгликларда ҳаракати туфайли эмбрион қалқони қалинлашади. Эмбрион қалқони амфибиялар бластопорининг елка лабига гомолог ҳисобланади. Эмбрион қалқони соҳасида медиолатерал интеркаляция содир бўлиши натижасида қалқон қисқаради ва эмбрион узунлигига чўзилади. Эмбрионни ҳосил қиладиган бластомерлар конвергенцияси ва тортилиши давомида генлар экспрессиясини кўриш мумкин. Масалан, tail (ntl) гени бўйича экспрессияни дастлаб эмбрион ҳалқасида кузатиш мумкин. Кейинчалик экспрессия характери ва кўлами ўзгариб, ўқ мезодерма ҳосил бўладиган жойда қолади. snail 1 (sna 1) гени экспрессияси эмбрион қалқонидан бошқа жойларда содир бўлади.

Гастроляция жараёнида биринчи навбатда эмбрион қалқони соҳасида дастлабки энтодерма материали инволюцияга учрайди. Кейин хорда материали чиқиб кетади ва четки қисмдан энтодермал хужайралар ҳаракатга келади. Четки қисм орқали бўлажак мезенхима хужайралари ҳам аралашади. Балиқлар гастроляцияси даврида бластопорнинг вентрал ва четки лаблари ҳосил бўлмайди. Кейинчалик инволюцияга учраган хужайралар бластодиск охирининг четида жойлашиб, ундан мезодерма ҳосил бўлади.

Конвергенция туфайли ўқ органлар ҳосил бўлиши билан биргаликда гастроляция давомида эпиболия жараёни ҳам давом этади. Сариклик моддаси нотекис тарқалади. Эмбрионнинг кейинги қисмида инволюция давом этиб, эпиболия секинлашади. Сарикликнинг устки қисми эмбриондан ташқари эктодерма ва мезенхима билан қопланади. Бу қатламдан кейинчалик сарикликнинг қон томири ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эмбрионнинг махсус органи, яъни оогенез даврида тўпланган захира озиқ моддаларни қайта ишлайдиган ва трансформация қиладиган сариклик ҳалтаси ҳосил бўлади. Сариклик ҳалтаси эволюция жараёнида тухумнинг тузилишига боғлиқ бўлмаган ҳолда бир неча марта пайдо бўлган.

Умуртқали ҳайвонларга хос бўлган гавда тузилишининг шаклланиши гастроляциядан кейин ҳам давом этади. Гастроляциядан кейин, асосан нерв системаси, хорда пайдо бўлиши ва дифференциацияси ҳамда гавда сегментацияси содир бўлади. Эмбрион гавдасининг дифференциацияси эса олдиндан орқа томонга қараб содир бўлади.

Сегментация дастлаб хорданинг ҳар иккала томонида жойлашган параксиал мезодермал бўшлиқда содир бўлади ва сомитлар ҳосил бўлади. Сомитлар сони турли хил балиқларда турлича бўлиши мумкин. Жумладан, даниода 30-34 та, ласосларда 63-64 та сомит ҳосил бўлади. Балиқлар сомитларининг камида иккита субпопуляцияси, яъни мускулларни ҳосил қиладиган миотом, скелетларни ҳосил қиладиган склеретомдан иборат

бўлади. Шунингдек, балиқларда юксак тузилган умуртқалиларга хос бўлган учинчи гуруҳ сомитлар, яъни терини (дерма) ҳосил қиладиган дерматом ҳам пайдо бўлади. Сомитлар дифференциацияси мураккаб ҳужайра транслокацияси билан боғлиқ. Мускулларни ҳосил қиладиган сомитлар хордага яқин жойлашган бўлиб, сомит ҳосил бўлгандан кейин бу ҳужайралар латерал томонга миграция қилади ва юза қисм мускулларини, ички томондагилари эса ички мускулларни ҳосил қилади. Склеротом ҳужайралари дастлаб вентрал, кейин дорсал томонга миграция қилади ва скелет ҳосил бўлишида иштирок этади.

Гастрюляция охирида нейроэктодерма узун ҳужайралардан иборат бўлган нерв пластинкаси ҳолатига келади. Нейрула босқичида симметрик жойлашган ўнг ва чап пластинка яқинлашади ва зич нерв ҳужайраларидан иборат бўлган нейрал кил ҳосил бўлади. Бунда пластинканинг латерал чегарасида жойлашган ҳужайралар дорсал ҳолатга, марказда жойлашганлари вентрал ҳолатга тушиб қолади. Кейинчалик нейрал кил юмалоқлашиб, гавданинг бошидан охирига қараб ўтадиган цилиндрик ҳолатга келади. Нерв ҳужайралари четга жойлашиб ёки кавитацияланиб, нерв найини ҳосил қилади.

Нерв найининг олдинги қисми кенгайди. Даниода 18 сомитлик даврида нерв найининг бош мия ҳосил бўладиган олдинги бўлими 10 қисмга ажралади. Уларни нейромерлар дейилади. Иккита олдинги нейромердан олдинги ва оралиқ мия, учинчи нейромердан ўрта мия, охириги еттита нейромердан орқа мия ҳосил бўлади ва улар ромбомерлар деб аталади.

**Жинсий диморфизм.** Балиқларда ташқи томондан жинсий фарқлар деярли сезилмайди. Аммо айрим турларида эркак ва ургочи индивидларни ташқи кўринишига (белгиларига) қараб ажратиш мумкин. Масалан, чуқур сувларда яшайдиган қармоқчи балиқларнинг эркаги ниҳоятда кичик бўлиб, ургочисининг танасига ёпишиб, ургочисининг танасидан ажраладиган секрет билан озикланиб яшайди. Шунинг учун эволюция жараёнида уларнинг тиши ривожланмаган ва мустақил озиклана олмайди.

Урчиш олдида ласосларнинг эркаклари очроқ рангга киради, жаглари ҳам ўзгариб, илмоқдек қайрилади, тишлари йириклашади, елкаларида ўрқачлар пайдо бўлади. Балиқларнинг жинсий балогатга етиш даври ҳам турлича бўлади. Масалан, гамбузия, буқа балиқ, килкалар 1 йилда, чўртан балиқлар 2-4 йилда, илон балиқлар 2-9 йилда, белуга 14-23 йилда, орол мўйловдори, бакра балиқлар 8-15 йилда жинсий вояга етади.

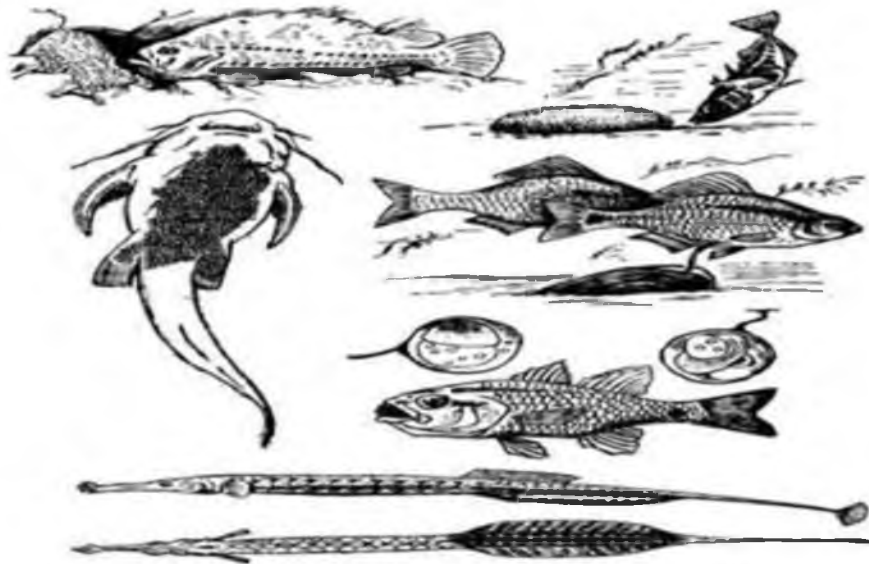
Балиқлар икки йўналишда: 1) тухум қўйиш йўли билан; 2) тирик туғиш йўли билан кўпаяди. Гигант акулалар, денгиз олабугаси, гамбузия, қиличдум

балиқлар тирик тугади. Суякли балиқларнинг деярли ҳаммаси айрим жинсли бўлиб, ташқи уругланиш орқали кўпаяди. Суякли балиқлар бошқа умурткали хайвонларга нисбатан ниҳоятда серпушт бўлади. Тухумларининг, яъни увилдириқларининг сони турли хил балиқларда турлича бўлади. Масалан, ласослар 6-20 мингта, кета балиги 2-5 мингта, леш 90-350 мингтагача, белуга 300 мингдан 8 млн гача, судак 300-900 мингта, зогора балиқ 400 мингдан 1,5 млн гача, треска 2,5-10 млн, ой балиқ 300 млн тагача тухум кўяди. Шулардан 1% и яшаб қолади, холос.

Кўпайиш олдидан балиқларнинг жинсий органлари йириклашиб, гавдасининг 25% ини ташкил этади. Кўпчилик балиқларнинг тухуми она организмдан ташқарида уруғланади. Шунинг учун ҳам балиқлар тухумининг уругланиш имконияти камлиги эволюция жараёнида уларнинг серпушт бўлишига олиб келган. Шунингдек, сперматозоиднинг сувда ҳаётчанлиги ҳам узоқ давом этмайди. Масалан, тез оқадиган сувларда кета ва горбуша сперматозоиди 10-15 сек, секин оқадиган сувларда учрайдиган рус бакра балиги, узун тумшук бакра балиги сперматозоиди 230-290 сек яшайди. Волга сельдларининг сувга тушган спермаси бир минутдан кейин 10%, ўн минутдан кейин эса жуда оз қисми ҳаётчанлигини сақлаб қолади, холос. Секин оқадиган сувларда учрайдиган балиқларнинг сперматозоиди нисбатан узоқроқ яшайди. Масалан, океан сальдининг сперматозоиди бир суткагача ўзининг уруғлантириш қобилиятини сақлаб қолади.

Балиқларнинг тухуми сувга тушгандан кейин ялтироқ кобикқа ўралади. Бу кобикдан сперматозоиднинг тухум ичига кириш имконияти камаяди. Бундан ташқари, балиқларнинг тухуми сувда уруғланади ва ҳеч қандай ҳимоявий тўсиққа ва кўриқлайдиган воситага эга эмас (145-расм). Шунинг учун ҳам балиқларнинг икраси, личинкаси ва ёш балиқлар кўплаб нобуд бўлади.

Каспийдаги овладиган балиқларнинг тухумдан чиккан личинкаларининг 10% га яқини ривожланиб денгизга ўтади, 90% и нобуд бўлади. Узун тумшукли бакра балигининг 0,01%, Амур кузги кетасининг 0,13-0,58%, Атлантика ласосининг 0,125%, лешч балигининг 0,006-0,022% тухумидан личинка чиқиб жинсий вояга етган балиққа айланади. Демак, балиқларнинг кўп тухум кўйиши серпуштликдан ҳам муҳимроқ бўлган турнинг сакланиб қолишига қаратилган эволюцион мосланиши ҳисобланади.



**145-расм. Суякли балиқларнинг насл учун ғамхўрлик қилиши**

Балиқлар йилнинг турли фаслларида урчийди. Масалан, ласослар кузда ва қишда, олабугалар, чўртан балиқлар баҳорда, карпсимонлар ёзда урчийди. Суякли балиқлар ривожланиши метаморфоз йўли билан амалга ошади. Тухумдан 3-8 кунда чавоқлари чиқади. Дастлаб тухумдан чиққан балиқ чавоқлари тухумнинг сариқлик халтасидаги қолдиқ сариқлик моддаси билан, кейинчалик эса ўзлари фаол озиқланади.

Акулалар ва тишли карпларнинг эркаларида қорин сузгич канотининг бир қисми ўзгариб копулятив органга айланган. Бу орган ёрдамида етилган сперматозоид ургочисининг клоакасига юборади. Айрим балиқлар (елетс) йилига бир марта, кўпчилик балиқлар (зогора балиқ, оқ кумуш, товон балиқ) ҳар йили бир неча марта увилдириқ ташлайди. Суякли балиқларнинг икралари юмшоқ бўлиб, яхши химояланмаган ва кўпчилиги уругланмасдан ҳалок бўлади.

Балиқлар бошқа кўплаб умурткали ҳайвонлардан аниқ кўпайиш мавсумига эга эмаслиги билан фарқ қилади. Бу хусусиятига кўра балиқлар уч гуруҳга бўлинади:

1. Баҳор ва ёзнинг дастлабки даврида кўпаядиган балиқлар. Буларга осётрлар, зогора балиқлар, лакқа балиқлар, чўртан балиқлар киради.

2. Кузда ва қишда кўпаядиган балиқлар. Буларга ласослар, гулмой, треска ва бошқа балиқлар киради.

3. Тропик денгизларда яшайдиган балиқлар йил давомида кўпайиши мумкин.

Балиқларнинг айрим турларида насл учун ғамхўрлик ҳодисаси учрайди ва шунинг учун улар жуда кам тухум кўяди. Масалан, чучук сув тикан

балигининг эркаги урчиш олдидан сув тагида сувўтларидан шар шаклидаги уя куради ва унга ургочиларини жалб қилади. Кейин урчиб, бу уяга 20-100 та икра кўяди. Эркаги бу тухумларни уруглантиради ва 10-15 кун кўриқлайди. Денгиз тойчаси ва денгиз игна балиқлари эркагининг қорин томонида тери халтаси бор. Шу халтада уругланган икраларини олиб юради. Америка лакқа балигининг эркаги 50 тага яқин уругланган тухумларини огзида олиб юради ва улар бу даврда озикланмайди. Тиялия балигининг ургочиси ҳам 100 дан ортиқ уругланган тухумини огзида олиб юради. Баъзи балиқлар тирик тугади. Горчак балиги эса тухумларини бақачаноқларнинг мантия бўшлигига кўяди. Аспредо лакқачасининг қорин териси тухум кўйиш даврида анча калинлашиб юмшайди. Тухуми сочилиб эркаги уларни уруглантиргандан кейин ургочилари сочилган тухумларини йигиб қорнига ёпиштириб олади ва худди ариларнинг уясига ўхшаб қолади. Игна балиқлар ва денгиз отчопарлари эркакларининг қорин томонида халтача шаклидаги тери қатлами ҳосил бўлади ва унда ургочилари тухум кўяди. Денгиз игна балиқларида териси қорин томонга қайрилиб, тухум кўяди. Денгиз отчопарининг тухум халтасининг ички девори ўзаро тутшиб, қон томирларига бой бўлган камера ҳосил қилади. Бу эмбрионда газлар алмашинувига ҳам таъсир этса керак.

Балиқлар ёзда тез ўсиб, қишда ўсишдан тўхтайдди. Уларнинг бундай нотекис ўсиши тангачалари ва суюқларига таъсир этади. Натижада тангачаларида аниқ кўриниб турадиган халқалар ҳосил бўлади. Ёзда ҳосил бўладиган халқалар кенг, қишда ҳосил бўладиганлари эса тор бўлади. Ана шу халқаларнинг сони ва шаклига қараб балиқларнинг ёшини аниқлаш мумкин. Айрим балиқлар узок умр кўради. Масалан, белуга 100 йил, камбала ва лакқа балиқлар 50-60 йил, трескалар 15 йил умр кўради. Умуман, балиқлар 1-2 йилдан (буқача балиқ) 100 йил ва ундан ҳам кўпроқ умр кўради. Балиқларнинг ривожланиш цикли озикланиш, қишлаш ва кўпайиш даврларига бўлинади.

**Балиқларнинг миграцияси.** Миграция дейилганда, ҳайвонларнинг бир жойдан бошқа жойга кўчиши тушунилади. Балиқларнинг миграцияси актив ва пассив бўлади. Пассив миграция қилишига турли омиллар таъсир этади. Масалан, сув оқими билан кам ҳаракатланадиган пелагик балиқлар ва айрим балиқларнинг личинкалари ҳаракатланади. Актив миграцияда балиқлар ўзи танлаб олган йўналиши бўйича ҳаракат қилади. Айрим балиқлар кучли оқим ва шаршарага қарши ҳам ҳаракатланади. Кўпчилик балиқлар (осётрлар, ласослар, налим, сельдлар, трескалар) денгиз ва

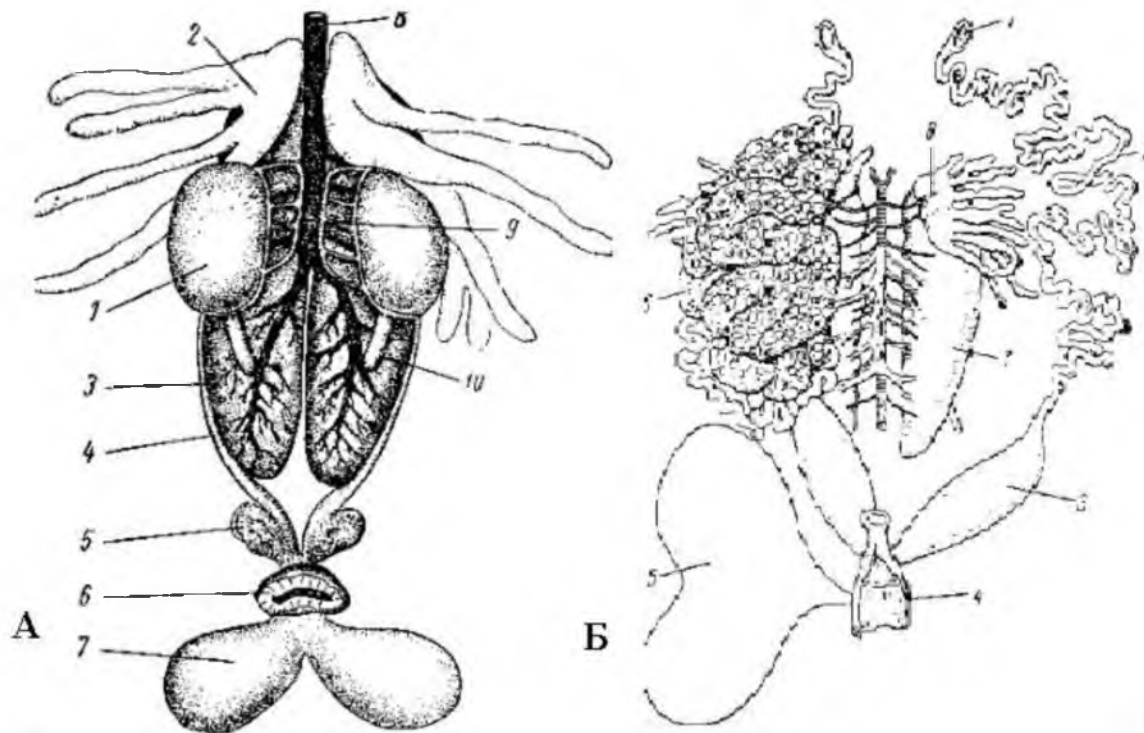
океандан тухум кўйиш учун дарёларга ўтади ва тухум кўйиб, яна доимий яшаш жойига қайтиб боради.

Европа ва Шимолий Америка дарёларида яшайдиган илон баликлар тухум кўйиш учун дарёлардан Атлантика океанига 7000-8000 км йўл босиб ўтиб, Шимолий Америка яқинидаги Саргассо денгизига келиб 1000 м чуқурликка увилдиригини ташлайди ва ўзлари ҳалок бўлади. Уругланган тухумларидан чиккан чавоклари океан ва денгизлар оша 2 йил сузиб юриб, ота-онаси яшаган дарёга келади ва 20 йил давомида ўсиб, кейин жинсий вояга етади. Баликларнинг урчиши билан боглиқ бўлган миграциясининг асосий сабаби, улар икра ва ёш баликларни ҳалок бўлишдан саклайди, душманларидан химоя қилади. Саргассо денгизига икра билан озикланадиган ҳайвонлар кам учрайди.

#### **15.4. Амфибияларнинг (Amphibia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Сувда ҳамда курукликда яшовчиларда жинсий безлар жуфт бўлиб, жинсий ва сийдик йўллариининг ўзаро муносабати тогайли баликларникига ўхшайди. Донадор тухумдонлари тутқичга осилган ва эрта баҳорда бутун тана бўшлигини эгаллайди. Тухумдоннинг ёнида кўп бўлмали ёг таначаси жойлашган. Ёг таначаси кишда жинсий хужайралар етилишини таъминлайдиган озука сифатида сарфланади. Ингичка ва узун тухум йўллари мюллер найларидан иборат. Ҳар бир тухум йўлининг тухумдон томонидаги учи кенгайиб, тана бўшлигига очилади. Кейинги учи кенгайиб, бачадонни ҳосил қилади ва у клоакага очилади. Ургочи индивидларида вольф найлари фақат сийдик йўли вазифасини бажаради. Етилган тухум хужайра тухумдондан чиқиб, тана бўшлигига ва ундан тухум йўлига тушиб, оксилли парда билан ўралади. Тухум йўлидан тухум бачадонга тушади ва ундан клоака орқали ташқи муҳитга чиқади (146-расм).

Юмалоқ шаклдаги уругдонлари буйракларининг олдинги четида жойлашган. Уругдоннинг устки томонида ёг таначалари бор. Ҳар бир уругдондан бир нечта ингичка уруг чиқарувчи найлар чиқади, бу найчалар буйраклардан ўтиб, вольф найига очилади. Вольф найи эркаларида ҳам уруг, ҳам сийдик йўли вазифасини бажаради. Вольф найининг пастки қисмида уруг пуфаги ҳосил бўлади. Вольф найи сийдик-таносил тешиги билан клоака орқали ташқарига очилади.



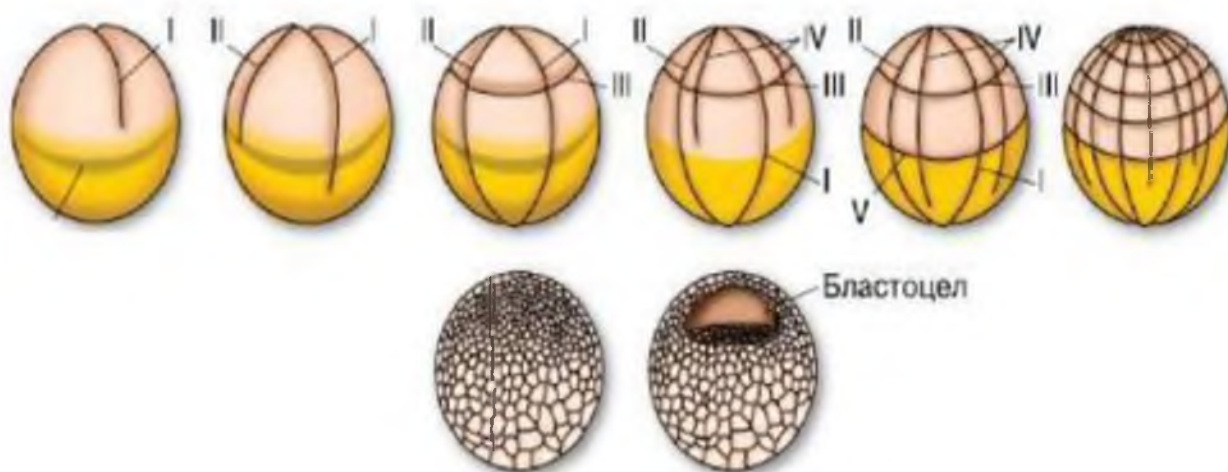
146-расм. Бақанинг жинсий аъзолари. А – эркак 1 – уруғдон; 2 – ёғ таначаси; 3 – буйрак; 4 – сийдик йўли; 5 – уруғ халтаси; 6 – клоака; 7 – сийдик халтаси; 8 – орқа вена; 9 – уруғ олиб кетувчи канал; 10 – буйрак усти бези. Б – урғочи 1 – тухум йўли воронкаси; 2 – тухум йўли; 3 – тухумдоннинг танаси; 4 – клоака; 5 – сийдик халтаси; 6 – ўнг тухумдон; 7 – буйрак; 8 – ёғ таначаси (Дадаев, Сапаров, 2019)

Денгизларда яшайдиган амфибияларда уругланиш ташқарида, яъни сувда ўтади. Эркаклари олдинги оёқлари билан ургочиларини кўлтиклаб олади. Эркакларининг олдинги оёқ бармоқларида тангача шаклидаги кадок (мазол) бўлиб, бу ургочиларини ушлаб туришига ёрдам беради. Ташқарига чиқарилган тухум хужайралари тезда уруғ хужайралари билан оталанади.

Амфибиярнинг маҳсулдорлиги жуда ўзгарувчан бўлади. Масалан, кўл бақалари 10 000 тадан 12 000 тагача, кўл қурбақаси 3-8 мингта тухум қўяди, ўтлоқ бақаси 1500-3000 та, тритонлар 100-600 та, филломедузалар 100 тагача, яман учувчи бақаси 70 тагача, пипалар 50-100 та, Дарвин ринодермаси 20-30 та, Сейлон илон балиги 10-15 та тухум қўяди.

**Эмбрионал ривожланиши.** Амфибияларнинг тухумида сариқлик моддасининг миқдори ўртача (телолецитал) бўлиб, асосан вегетатив қутбда жойлашган. Уруглангандан кейин 3-4 соат ўтгач, зигота тўлиқ, лекин тенг бўлмаган йўл билан майдаланади. Биринчи ва иккинчи майдаланиш эгатлари меридионал йўналишда ўтади ва тўртта бластомер ҳосил бўлади. Учинчи майдаланиш эгатчаси горизантал текисликда ўтади. Ундан кейинги майдаланиш вертикал ва горизантал текисликда ўтиб, шар шаклидаги

бластула ҳосил бўлади. Бластуланинг девори бир қатор бластомерлардан ташкил топган бўлиб, унинг юқори томони анимал, пастки томони вегетатив кутб деб аталади. Вегетатив кутб бластомерлари анимал кутб бластомерларига нисбатан йирикроқ бўлади. Тахминан бир сутка ўтгач, бластуланинг вегетатив кутби бластоцелга ботиб (инвагинация) қиради, анимал кутбнинг бластомерлари эса вегетатив кутб бластомерларини устидан қоплаб олади. Бунинг натижасида гастрұла ҳосил бўлади, унинг гастропор тешиги сариклик қопқоғи ҳосил қиладиган вегетатив кутб бластомерлари билан тўла бўлади (147-расм).



**147-расм. Бақа тухумининг майдаланиши**

Вегетатив кутб марказида жойлашган ҳужайралардан ривожланиши давомида энтодерма, ундан олдинда жойлашган ҳужайралардан асосий ичак ва хорда (мезодерма), анимал кутбдаги ҳужайралардан нерв системаси ҳосил бўлади. Тухум майдалана бошлагандан 2-3 кун ўтгач, гастропор тешиги ўртасида оқ доғга ўхшаш сариклик қопқоғи тор ҳалқа холига келади, 3-4 кундан кейин эмбрионнинг бўйи чўзилади, гастропор торайиб, кичкина тирқиш шаклига келади ва унинг олдида бир-бирига параллел жойлашган иккита валик ҳосил бўлади. Улар олдинги томондан кўндаланг валик билан ўзаро туташади. Бу валикларнинг орасида марказий нерв системаси муртаги-медуляр пластинка жойлашади. Бундан 1-2 кундан кейин валиклар бир-бири билан қўшилиб кетади. Уларнинг орасидаги медуляр пластинка қайрилиб туташади ва нерв найига айланади. Шундан кейин эмбрионнинг бош ва дум қисмлари аниқ билиниб қолади.

Амфибиялар тоғайли бош қисмининг ҳосил бўлишида краниал нерв тароғи ҳужайралари кўпроқ иштирок этади. Бу ҳодиса умурткали ҳайвонлар бош қисмининг пайдо бўлиши эволюциясида, уларнинг аجدодлари бўлган протохордаталарнинг гавда тузилишини тўлдирувчи сифатида муҳим



янгилик эканлиги тўғрисидаги назариянинг исботи деб қабул қилинмоқда (Gans, Northcutt, 1983). Аниқланишича, нерв тароги хужайралари эктодермадан ҳосил бўлган бўлса ҳам, у тогайнинг янги манбаи ва у краниал сохада традицион скелетоген мезодермал манбанинг (сомитнинг) катнашмаётганлигининг ўрнини босади. Амфибиялар эмбрионининг нейруляция босқичи тугаши билан умурткалилар учун умумий бўлган тузилишга, яъни фарингула (лот. Pharynx – томоқ) босқичига ўтади. Бу босқичда томоқнинг икки ёнида жойлашган жабра ёриқлари ҳосил бўлади. Шунингдек, бу босқичда эпидермал эпителий тагидаги нерв найи орқа мия ва тана нерв чигалига айланади. Краниал хужайралардан фарқ қилиб, тана нерв чигали хондрогенез кобилиятига эга эмас.

Нерв найининг тагида хорда жойлашган. Хорда ва нерв найининг ҳар иккала томонида параксиал мезодерма жойлашади. Эмбрион ривожланиши жараёнида бу мезодерма метамер жойлашган сомитларнинг сегментларга бўлинишига ёрдам беради. Ҳар бир сомит склеротом, дерматом ва миотомга бўлинади. Склеротом хужайралари хондробласт сифатида дифференциаллашиб, ўқ скелетнинг бошлангич тогайини ҳосил қилади. Дерматом дерманинг бириктирувчи тўқимасини, миотом кўндаланг-таргил толали мускулни ҳосил қилади.

Вентрал миотомнинг энтодермал ичакдан бошлаб ҳар иккала томонидан ён мезодермал пластинка ўраб олади. Латерал мезодерма тананинг целомик бўшлигини ҳосил қилади. У эпителий тагидаги ташқи париетал варақчага (соматик мезодерма) ва ичак билан чегараланган ички висцерал варақчага (спланхнотик мезодерма) бўлинади. Париетал варақча эпидермис билан биргаликда соматоплевра, висцерал варақча энтодермал эпителий билан биргаликда спланхноплевра дейилади. Париетал варақча кўндаланг-таргил толали мускулни, висцерал варақча силлиқ толали мускулни ва мезентерийни ҳосил қилувчи манба бўлиб хизмат қилади. Мезодерманинг ҳосил қиладиган сомитларни дорсал (эпимер) ва четки пластинкалари (гипомер) ўртасида оралик мезодерма (мезомер) жойлашган. Оралик мезодермадан жинсий ва айирув органлари ҳосил бўлади. Айирув органлари амфибиялар ривожланишининг турли босқичларда пронефрос ёки мезонефросдан иборат.

Зигота ҳосил бўлгандан тахминан бир ҳафта ўтгандан кейин, эмбрион деярли тўлиқ шаклланади. Яна 1-2 кундан кейин эса эмбрион тухум пардасини ёриб, личинка – итбалиқ ташқарига чиқади. Зигота ҳосил бўлишидан тухумдан личинка чиққунча тахминан 5-30 кун вақт ўтади.

Чунки эмбрионнинг ривожланиши бевосита ташқи муҳит ҳароратига боғлиқ бўлади.

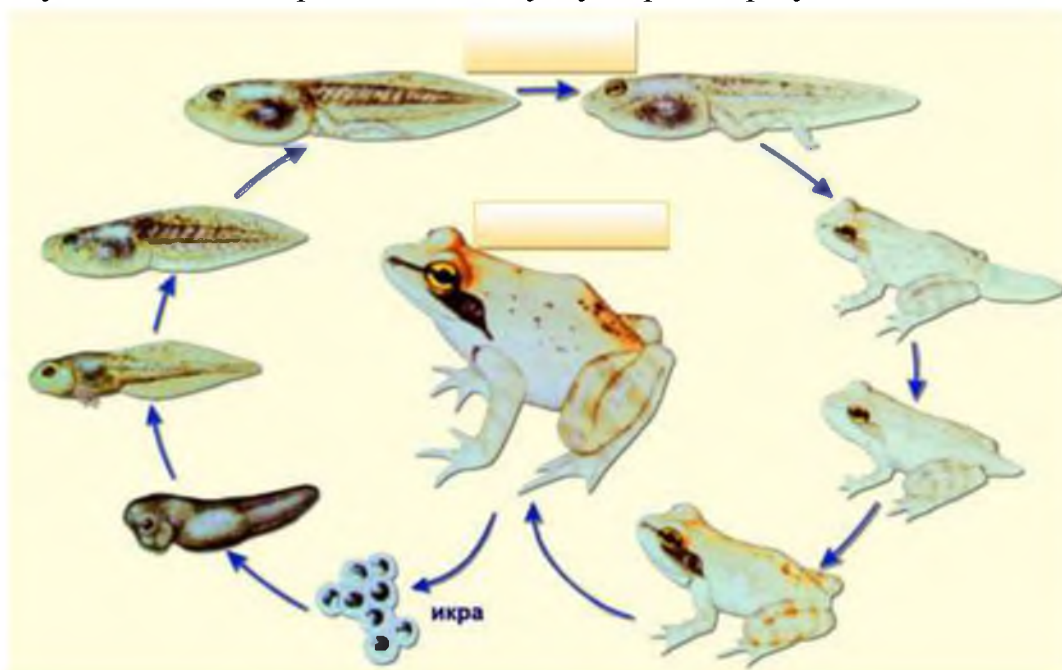
**Урчиши.** Амфибияларда жинсий диморфизм унчалик сезилмайди. Думсизларнинг кўпчилигида эркаклари ургочиларига нисбатан кичикрок бўлади. Тарокли тритон эркакларининг баҳорда орқа томонида ва думида тери бурмалари кучли ривожланиб, қон томирларининг зич тўри ҳосил бўлади. Думсизлар эркакларининг олдинги оёқ панжаларининг учки бармоқларидаги кадоклар урчиш даврида кўпроқ ривожланади. Бу кадоклар ургочиларини ушлашга ва ёпишишига ёрдам беради.

Амфибиялар ривожланиши даврида, кўпинча яшаш жойини алмаштиради. Чунки амфибияларнинг кўпчилиги балиқлар сингари тухум кўйиш ва тухумини ташқи муҳитда уруглантириш йўли билан сувда оталантириш усулини сақлаб қолган. Барча амфибияларнинг кўпайиши учун умумий бўлган хусусият тухум кўйиш орқали кўпайиш, тухумнинг ривожланиши ва ундан итбаликнинг чиқиши сувда амалга ошиши билан боғлиқдир. Бу ҳодиса балиқлар каби амфибияларнинг ҳам бирламчи хусусияти ҳисобланади. Амфибияларнинг айрим вакилларида сувдан ташқарида (курукликда) кўпайиши ва ривожланишига имкон берадиган мосламалар пайдо бўлган. Аммо бундай мосламалар иккиламчи характерга эгадир.

Амфибияларнинг ҳаёт кечириши ва урчиши турлича бўлади. Думсиз амфибиялар, асосан, ташқи уругланиш орқали кўпаяди. Думли ва оёқсиз амфибияларнинг кўпчилигида ички оталаниш содир бўлади. Лекин барча амфибияларнинг тухумининг ва личинкасининг ривожланиши сувда ўтади. Думсиз амфибияларнинг сувсиз муҳитда (курукликда ёки нам жойда) ташқи уругланиши балиқсимон аждодларидан мерос бўлиб қолган. Балиқларнинг икрасига ўхшаш амфибияларнинг икраси ҳам шиллиқ парда билан қопланган. Бу парда уларнинг тухумини куриб қолишдан ҳимоя қилади. Лекин балиқлардан фарқ қилиб, амфибиялар итбалигида нафас олиш, ҳаракатланиш, овқат ҳазм қилиш органлари жинсий вояга етган формаларининг шундай органларидан кескин фарқ қилади. Бунинг сабаби, балиқларнинг жинсий вояга етган формалари ҳам, тухумдан чиккан чавоқлари ҳам бир хил-сувли муҳитда яшайди. Амфибияларда эса ривожланиши жараёнида яшаш муҳити алмашинади. Шунинг учун амфибияларнинг итбалигида метаморфоз жараёни тугашидан олдинрок, курукликда яшайдиган организмларга хос бўлган белгилар пайдо бўла бошлайди. Метаморфоз тугашидан бир ой илгари олдинги ва орқа оёқларини муртаги пайдо бўлади. Итбалиқда ички бурун тешиклари очила бошлайди.

**Амфибиялар метаморфози.** Айрим амфибияларда тухумдан чиққан личинка кескин ўзгариш йўли билан жинсий вояга етган индивидга айланади, яъни амфибияларда тўлиқ ўзгаришли метаморфоз содир бўлади. Метаморфоз барча органларга таъсир этади (148-расм).

Думли ва думсиз амфибияларнинг фарқи уларнинг озикланиши билан боғлиқ бўлиб, думлиларнинг личинкаси жинсий вояга етган индивидларига ўхшаб, майда умуртқасиз ҳайвонлар билан озикланади, яъни йирқичлик қилади. Шунинг учун уларда озукани тутадиган бақувват жагогизлари тезда ҳосил бўлади ва ичакларида ҳам маълум ўзгаришлар бўлган.

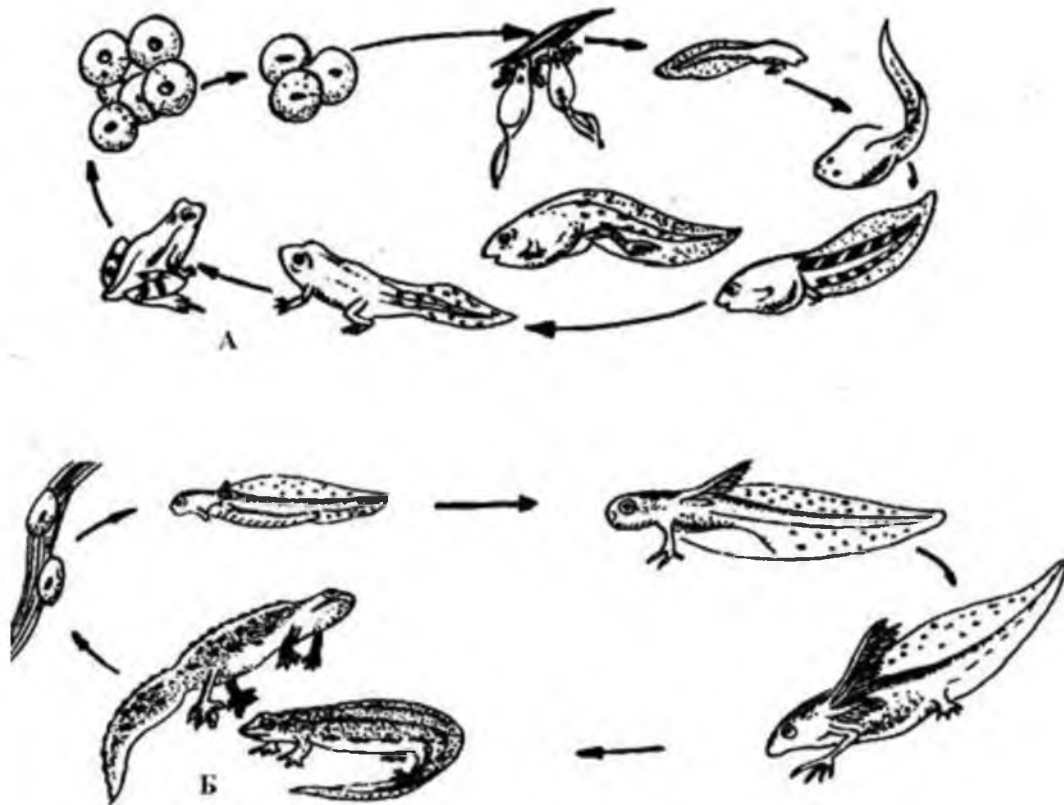


**148-расм. Амфибиялар метаморфози (Наумов, 1995)**

Овқат ахтаришга ёрдам берадиган кўзлари ҳам бақаларнинг итбалигига нисбатан эртароқ пайдо бўлади. Думсиз амфибияларнинг итбалиқлари сув ўсимликлари, чириётган ўсимлик ва ҳайвон қолдиқлари, баъзи турлари эса умуртқасиз ҳайвонлар билан озикланади. Демак, итбалиқнинг истеъмол қиладиган озиги жинсий вояга етган думсизларнинг озигидан фарқ қилади. Овқат ҳазм қилиш системаси тузилишида ҳам фарқлар бор. Итбалиқнинг оғзи бақа ёки қурбаканинг оғзига асло ўхшамайди. Унинг оғзи жуда кичик бўлиб, лаблари кичикроқ ҳартум ёки оғиз олди воронкасини ҳосил қилади. Воронканинг ичкарасида 2 та бақувват жагдан иборат бўлган тумшуги бор. Лабларининг атрофида ва ички юзасида майда-майда шох (муғуз) тишчалари бўлади (149-расм).

Думли ва думсиз амфибияларнинг личинкалари ҳар хил ҳаёт кечириши муносабати билан уларнинг тузилиши ҳам ҳар хил бўлади. Шунга мос

равишда уларнинг метаморфози ҳам ҳар хил бўлади. Масалан, думли амфибияларнинг личинкалари аста-секин жинсий вояга етган организмга айланади, яъни ривожланишининг дастлабки даврларида оёқлари ўсиб чиқади, кейин тери-ўпка орқали нафас олишга ўтади, ташқи жабралари йўқолиб, жабра тешиклари битиб кетади, териси ўзгаради.



149-расм. Бақа (А) ва тритоннинг (Б) ривожланиши

Думсиз амфибияларда эса личинкасининг тузилиши ўзгаришларга учрайди, яъни итбаликнинг оёқлари ўсиб чиққандан кейин овқатланмайди, унинг ичаги резорбацияланади, кейин шох жаглари тушиб, огзи жинсий вояга етган думсизларнинг огзига ўхшаш шаклга келади, ҳаводан нафас олишга киришади, қон айланиш системаси ўзгаради, думи йўқолади ва тери қоплагичи ўзгаради. Личинкалик давридаги пронефрос буйраги ўрнига мезонефрос буйрак пайдо бўлади. Уларнинг ичаги қисқаради, ён чизик органлари йўқолади. Шундай қилиб, ўсимликлар билан озикланадиган итбаликдан ҳайвонлар билан озикланадиган бақа пайдо бўлади. Жинсий вояга етган ҳайвонларда нафас олиш вазифасини тери ва ўпка бажаради.

Тухумида сариклик моддаси кўп бўлган амфибиялар эркин личинкасиз йўл билан тўғри ривожланади. Жумладан, Жанубий Американинг тропик ўрмонларида учрайдиган *Eleutherodactylus* авлодининг 500 дан ортиқ тури бўлиб, улар тўғри ривожланади. Аммо тўғри ривожланишда ҳам жабра

ёриқлари, ташқи жабра каби личинкалик органлари пайдо бўлиб, улар эмбрионал даврда, яъни ёш ҳайвон тухум қобиғидан чиқишидан олдин дефинитив органлар билан алмашинади. Метаморфознинг морфогенетик жараёнларининг молекуляр-биологик механизмлари ҳозирча тўлиқ ўрганилмаган.

**Итбалиқ.** Думсизларнинг тухумдан чиққан личинкаси ёки итбалиги махсус органи-сўргичи ёрдамида сув ўсимликларига ёки бошқа жисмларга ёпишади. Итбалиқнинг узун думи, бошининг икки ёнида 2-3 жуфт ташқи жабралари бўлади. Лекин оёқлари ҳали ривожланмаган, аммо ён чизик органлари бўлади. Тез орада ташқи жабралари йўқолади. Уларнинг ўрнига жабра япроқлари бўлган уч жуфт жабра ёриқлари пайдо бўлади. Бир неча кундан кейин итбалиқнинг огзи пайдо бўлади. Огзи атрофида ва унинг ички юзасида майда тишчалар ҳамда жағлар ҳосил бўлади. Шу пайтдан бошлаб итбалиқлар сувўтлар билан озиклана бошлайди. Ривожланишининг 20-25 кунларида олдин орқа оёқлари, кейин олдинги оёқлари ўсиб чиқади. Шу даврдан бошлаб хоаналар ва ҳиқилдоқ ёриқлари пайдо бўлади, ўпкалари ривожлана бошлайди, қон айланиш системаси қайта ташкил бўлади, мезонефрос буйрак ҳосил бўлади.

Метаморфоз охирида олдинги оёқлари ташқарига чиқади, жабра ёриқлари битиб кетади, жағлари ва тишлари тушиб кетади. Кўзлари катталашади, скелетининг шаклланиши тугайди, думи йўқолади ва итбалиқ бақага айланади. Думли амфибияларда тухумдан анча шаклланган личинка чиқади. Думлари яхши ривожланган, ташқи жабралари анча катта бўлади. Иккинчи кундаёқ жабра ёриқлари очилади. Огзи ҳосил бўлади ва личинка озиклана бошлайди. 2-3 ҳафтада аввал олдинги, кейин орқа оёқлари пайдо бўлади. Ўпкаси ривожланади, қон айланиш системаси ўзгаради ва ташқи жабралари қискара бошлайди.

**Неотения ва прогенез.** Думсиз амфибияларнинг (бақа, курбақа, жерлянка) итбалиги ўз метаморфозини тугатмасдан, келгуси йилгача личинкалик ҳолатида қолади. Улар ўсишдан тўхтамаганлиги туфайли йирик бўлади. Бироқ улар кўпайиш қобилятига эга бўлмайди. Бундай ҳолат чала неотения дейилади. Думлиларнинг айрим турларини личинкаси вояга етган формаларини катталигича бўлиб, улар личинка кўринишида бўлса ҳам жинсий хужайралари етилади ва улар урчиди. Агар ҳайвон личинкалик даврида кўпайса прогенез, агар соматик ривожланиши кечикиб, личинкалик даврида кўпайса неотения деб аталади. Бу ҳодиса думли амфибияларнинг кўплаб турларида учрайди. Айниқса, личинкаси аксолотл деб аталадиган америка амбистомасида бу ҳодиса яхши намоён бўлади. Кузатишлардан

маълум бўлишича, ҳарорати юқори бўлган сувларда яшайдиган амбистомаларда метаморфоз содир бўлади ҳамда бир мунча тезроқ ўтади. Аксинча, ҳарорати паст бўлган чуқур сув ҳавзаларида, кўпинча неотеник личинка-аксолотл пайдо бўлади. Айрим илмий далиллар шуни кўрсатадики, доимий жабрали думли амфибиялар метаморфозга учраш лаёқатини йўқотган неотеник личинкалардир. Улар думли амфибияларнинг ҳар хил гуруҳларидан келиб чиққан. Масалан, Техас горида яшайдиган кўр тритон ва Америкада яшайдиган ўпкасиз тритон, протей, амфиума ва бошқа кўпгина турлари саламандраларнинг қандайдир турининг неотеник личинкаси бўлиши мумкин. Тутқунликда аксолотлнинг амфистомага айланишига ривожланаётган организмга маълум кимёвий моддалар таъсир этдириш орқали эришиш мумкин. Аксолотлда қалқонсимон без ривожланмаганлиги аниқланган. Қалқонсимон безнинг тироксин гормони аксолотл организмга киритилса, метаморфоз тезлашганлиги аниқланган. Умуман, амфибиялар метаморфозини қалқонсимон безнинг гипоталамус назоратида ишлаб чиқарадиган трийодтиронин гормони кўпроқ, тироксин гормони эса камроқ тезлаштиради. Гипофизнинг пролактин гормони эса трийодтиронин гормонини ишлаб чиқарилишини секинлаштиради. Тез ривожланишга ҳаёт шароитининг ўзгариши ҳам таъсир этади. Айрим ҳолатларда аксолотлнинг сувда ва қуруқликда яшаши, ўпка ёки жабра ёрдамида нафас олишининг кийинлашиши метаморфозни тезлаштириши мумкин. Бу озикланиш, намлик ва ҳароратга боғлиқ.

**Амфибияларнинг қуруқликда ривожланиши.** Амфибиялар қуруқликка чиқиши муносабати билан уларнинг ривожланиши куйидаги икки йўналишда боради: 1. Чала қуруқликда ривожланиш. Бунда тухум ёки личинка ривожланишининг илк давридаёқ сувдан ташқарида ривожлана бошлайди. 2. Батамом қуруқликда ривожланиш. Бунда тухум ҳам, личинка ҳам ривожланишининг барча даврларини сувдан ташқарида ўтказади.

Биринчи гуруҳга кирадиган ўпкасиз тритонлар ўз тухумларини қуруқликдаги нам ерларга қўяди. Тухумдан личинка чиқиб, сувга тушади ва сувда тўла ривожланади ёки тухумнинг ичида етилган индивидга айланади. Кўплаб квакшалар ва филомедузалар сувнинг устига уя қуради, яъни улар барглари бир-бирига яқин турган четини орқа оёқ панжалари билан тутиб туради ва барглاردан шу тариқа ҳосил бўлган новга тухум қўяди. Тухумнинг шиллиқ пардаси баргнинг четларига қолади ва уя ҳосил бўлади. Баъзи ҳолларда тухум ота-она индивиднинг гавдасига маълум даражада ёпишган ҳолда қуруқликда ривожланади. Сейлон червягаси уясига гуж қилиб қўйган тухумларини гавдаси билан ўраб олади ва тухум метаморфозсиз (тўғри)

ривожланади. Европанинг ўрта минтақаларида яшайдиган момо қурбақанинг эркаги ургочиси томонидан тасбеҳ шаклида бир-бирига ёпиштириб қўйган тухумларини орқа оёқ панжаларига ўраб олиб юради. Тухумдан итбалиқлар чиқадиган вақтда эркак момо қурбақа сувга тушади ва етилган тухумлардан итбалиқлар чиқиб сувда ривожланади. Чилида яшайдиган бақанинг эркаги ургочиси қўйган тухумни товуш халтасида олиб юради ва итбалиқлар шу ерда егилиб тухумдан чиқади. Итбалиқнинг ўсиши натижасида эркагининг товуш халтаси шу қадар катталашиб кетадики, ҳатто бақа кизилўнгачи билан ошқозонини сиқиб қўяди. Натижада бундай бақалар вақтинча озикланмайди. Жанубий Америкада учрайдиган халтали квакшаларнинг тухумлари ургочиларининг елка томонидаги чуқурчаларда ривожланади ва бу чуқурчаларнинг оғзи тери бурмалари билан ёпилган бўлади. Итбалиқлар тухумдан чиқиб онасининг елкасидаги чуқурчадан сувга тушиб, ривожланишини сувда давом эттиради. Америка пипаси тухумини елка томонидаги майда-майда чуқурчаларга олиб юради. Тухумли чуқурчаларнинг усти шох моддадан иборат бўлган қопқоқчалар билан ёпилади. Эмбрион чуқурча деворидаги тери орқали она организми ҳисобидан озикланади ва нафас олади.

Тухумдан тирик туғиш оддий саламандраларда учрайди. Уларнинг тухуми тухум йўлларида личинка давригача ривожланади. Бу личинка кейинги ривожланишини сувда давом эттиради. Тог саламандраси тухумини ривожланишининг барча босқичлари тухум йўлида ўтади. Африка саҳроларида учрайдиган қурбақалар тирик бола тугади. Умуман, иқлими қуруқ ҳудудларда ва баланд тоғларда амфибиялар тухумдан тирик туғиш ёки тирик туғиш йўллари билан қуруқликда ривожланади.

**Амфибияларнинг насл учун қайғуриши.** Қўпчилик амфибиялар насл учун қайгурмайди. Аммо айрим амфибияларда насл учун қайғуриш ҳодисаси намоён бўлади. Бундай ҳолатларда маҳсулдорлиги кескин камаёди. Думли ва оёқсиз амфибияларда насл учун гамхўрлик қилиши яхши ривожланган бўлиб, уларнинг бу хусусияти думсизлар билан рақобат қилишига имкон беради. Думли ва оёқсиз амфибияларнинг нисбатан оз, лекин йирик (сарикликка бой) тухум қўйиши уларда тухумнинг ички уругланиши ва насл учун гамхўрлик қилиши билан боғлиқ. Масалан, тритонларнинг эркаги ургочисини бевосита уруглантирмасдан, сперматофорали пакетларини сувга ташлайди, ургочилари эса бу пакетларни клоакаси билан тутиб олади. Одатдаги тритонда насл учун қайғуриш бир мунча мураккаброқ кўринишда намоён бўлади. Унинг ургочиси кўпинча ҳар бир тухумини сув ўсимликлари баргларига ўраб қўяди, эркаклари эса бу тухумни қўриқлайди. Худди

шундай ҳолат еттисув тритонида ва тўрт бармокли сибир тритонида ҳам кузатилади. Айрим думли ва оёқсизларнинг эркаклари курукликка ургочиси кўйган тухумни гавдаси билан ўраб олиб, куриб қолишдан ва йирткичлардан ҳимоя қилади. Масалан, оёқсизлар туркумининг вакиллари 20-30 та тухумларини ер ковакларига, илдиз ва тошлар остига қўйиб, уларни танаси билан босиб иситади. Оёқсиз амфибияларнинг баъзи вакилларида эмбрионал ривожланишнинг барча даврлари тухум йўлларида ўтади. Бу ҳам эволюция жараёнида пайдо бўлган насл учун гамхўрлик қилишнинг бир кўринишидир.

**Амфибияларнинг цикллилиги.** Амфибияларда кеча-кундуз ва фасллар цикллилиги учрайди. Уларнинг тинч ва фаоллик даврлари тўғри тартибда алмашилиб туради. Қурбақалар, баъзи бақалар, тритонлар каби курукликда яшайдиган турлари кечаси фаол бўлади. Чунки улар намлик ва ҳароратга кўп жиҳатдан боғлиқ бўлади. Яшил бақалар ёзда сутка давомида фаол ҳаёт кечиради. Фасл цикллилиги ҳам ҳар хил ҳарорат ва намлик шароитида турлича бўлади. Ҳарорат ва намлик доимо бир хил бўладиган тропик ўрмонларда фасл ва суткалик цикллилик бўлмайди. Ҳарорат юқори бўладиган жойларда, ёгингарчилик ва кургоқчилик даврлари ўзгариб турадиган жойларда йиллик цикллилик яққол кўринади.

Амфибиялар барча юксак умуртқалилар шажарасининг бошлангич нуктасида жойлашган бўлиб, уларни ўрганиш фақат зоология фани учун эмас, балки кўплаб биология фанлари ривожланиши учун муҳим маълумотлар манбаи ҳисобланади. Айни пайтда амфибияларнинг 7000 га яқин тури фанда маълум бўлиб, ҳар йили амфибияларнинг кўплаб янги турлари аниқланмоқда. Кейинги йилларда думлилар ва думсизларнинг кўплаб полиплоид турларининг аниқланиши биология фанида муҳим янгилик бўлди. Бразилиялик герпетолог В.Бесак биринчи марта Жанубий Америка шохли жабасининг тетраплоид (*Odontophrynoides americanus*) ва октоплоид (*Geratophris dorsata* ва *G. ornata*) турларини аниқлади. Энг муҳими уларда хромосомалар набори тўрттадан ва саккизтаданлиги биринчи марта аниқланди. Бу соҳада яхши ўрганилган ва лабораторияда осон кўпайтириладиган Африка бақасини (*Xenopus* авлоди) швейцариялик биологлар ўрганиши жараёнида уларнинг бир нечта тетраплоид ва гаплоид хромосома наборли турларини аниқладилар. Украиналик зоолог Е.М.Писанц томонидан Ўрта Осиёнинг Жанубий тоғларида тарқалган жабаларнинг тетраплоид (*Bufo donatensis*) турининг топилиши фанда қутилмаган янгилик бўлди.

Буларнинг барчаси айрим жинсли ҳайвонларда полиплоидия ҳодисаси учрамайди, деган гоёга тўғри келмасини англаб олиш учун муҳим аҳамиятга



эгадир. Агар табиатда думсиз амфибияларнинг самка ва самецлари бўлса, улар одатдагидек кўпаяди. Америкалик олим Т.Аззел томонидан топилган саламандралар *Ambistoma* авлодининг янги триплоид турини фақат самкаси мавжуд бўлиб, партеногенез ёки гипогенез йўли билан кўпаяди. Гипогенез йўли билан кўпайишда самечи ҳам бўлиши керак. Дастлаб бир жинсли саламандра икки жинсли ота-она турларнинг табиий гибридизацияси туфайли келиб чиққан. Уларнинг кўпчилиги ҳозир ҳам Америкада яшайди.

“Яшил бақа муаммоси” билан Европа зоологлари интенсив шугулланмоқдалар. XX-асрнинг 70-йилларида польшалик герпетелог Л.Бергер Европада учрайдиган кўл бақаси *Rana esculenta* кенг тарқалган *R. ridibunda* ва *R. lessonae* ота-она турларининг табиий гибридизацияси натижасида пайдо бўлганлигини аниқлади. Бу ҳодисани кейинги кузатишлар натижасида шу нарса аниқ бўлдики, *R. esculenta* ареалининг ҳар хил жойларида ота-она турларини ҳар иккаласи ёки биттаси билан биргаликда ёки уларсиз яшаб, “ота-онасиз” популяция ҳосил қилиши мумкин экан. Аникланишича, бу турнинг самка ва самецлари чатишиб, ота-она турига ўхшаш *Rana ridibunda* турини ҳосил қилади. Бу ирсиятнинг цитогенетик механизми билан боғлиқ бўлиб, гибридогенез ёки кредитогенез деб аталади. Яшил бақани ўрганиш давом этмоқда, аммо ҳозирги кунда олинган натижалар кўрсатишича, биз жуда кенг тарқалган амфибиялар ҳақида жуда оз билимга эгамиз. Тахмин қилиш мумкинки, кўплаб ўрганилмаган, биз фақат номини биладиган ҳайвонларда фанда ҳали очилмаган жуда кўплаб сирлар бор. Бу каби муаммолар ёш авлодни илм-фанга қизиқишига сабаб бўлиши лозим.

### Назорат саволлари

1. Умуртқали ҳайвонларнинг келиб чиқишини исботлайдиган қандай далиллар бор?
2. Тоғайли балиқларнинг жинсий органлари тузилишини айтинг.
3. Суякли балиқларнинг жинсий органлари тузилишини айтинг.
4. Суякли ва тоғайли балиқларнинг эмбрионал ривожланишини солиштириб таҳлил қилинг.
5. Балиқларда циклик ҳодисасини изоҳланг.
6. Балиқларнинг махсулдорлиги, ёши, жинсий вояга етиши ҳақида таҳлилий маълумотлар келтиринг.
7. Амфибияларнинг жинсий органлари тузилишини айтинг.
8. Амфибиялар метаморфозига қандай омиллар сабаб бўлади?
9. Амфибияларнинг личинкаси тузилишини айтинг.
10. Генетика фанидан олган билимларингизга асосланиб амфибияларда хромосомалар наборини таҳлил қилинг.

## 16-БОБ. АМНИОТАЛАРНИНГ (AMNIOTA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ

### 16.1. Анамниялар (Anamnia) ва амниоталарнинг (Amniota) асосий фарқлари

Умуртқали ҳайвонлар эмбрионал ривожланиши даврида амнион парда ҳосил бўлишига кўра икки гуруҳга бўлинади: 1. Анамниялар (Anamnia), буларга тўгарак огизлилар, балиқлар ва амфибиялар киради. 2. Амниоталар (Amniota), буларга судралиб юрувчиар, қушлар ва сут эмизувчилар киради. Анамниялар ва амниоталарга кирадиган умуртқали ҳайвонлар қуйидаги хусусиятлари билан бир-биридан фарқ қилади.

**Экологик фарқлар.** Анамнияларга кирадиган умуртқали ҳайвонларнинг ҳаёти бутунлай ёки қисман сув билан боғлиқ бўлиб, улар бутун ҳаётини ёки ҳаётининг илк ривожланиш даврларини (тухумлик, личинкалик даврларини) сувда ўтказади. Айрим амфибиялар ривожланиши даврида сувдан ташқарига чиқиб ривожланади, аммо бу эволюция нуқтаи назардан иккиламчи ҳодиса ҳисобланади. Демак, анамниялар гуруҳига кирадиган умуртқали ҳайвонлар, асосан бирламчи сув ҳайвонлари ҳисобланади, яъни уларнинг аجدодлари бир умр сувда яшаб ҳаёт кечирган ҳайвонлардир.

Амниоталар гуруҳига кирадиган умуртқали ҳайвонлар эса аксинча, ҳақиқий қуруқликда яшайдиган ҳайвонлар ҳисобланади. Ҳаётининг бир қисмини, баъзи турлари эса ҳаётини бир умр (китсимонлар) сувда ўтказишлари ҳам эволюция жараёнида пайдо бўлган иккиламчи мослама ҳисобланади. Бу гуруҳга кирадиган умурқали ҳайвонлардан китсимонлар туркумининг вакиллари сувда яшаб, тирик тугади. Бу гуруҳнинг бошқа вакилларида эса уругланиш ички, личинкалик даври йўқ, ривожланиши метаморфозсиз ўтади. Бу эса амниоталар гуруҳига кирадиган умуртқали ҳайвонларни бирламчи қуруқликда яшовчи ҳайвонлар эканлигидан далолат беради.

**Тухум пардасидаги фарқлар.** Анамниялар гуруҳига кирувчи умуртқали ҳайвонларнинг тухумлари ёпишқоқ, юпқа парда билан қопланган бўлади, амниоталарнинг тухумлари эса жуда қаттиқ пўст билан қопланган бўлиб, бу пўст тухумни ташқи муҳитнинг ноқулай омиллари таъсиридан, қуриб қолишдан сақлайди. Тухум пўсти пергаментсимон ёки охакни шимиб қаттиклашган бўлади.

**Эмбрионал ривожланишининг фарқлари.** Ҳар иккала гуруҳга кирадиган умуртқали ҳайвонларда эволюция жараёнида дастлаб эмбрион фақат тухум пардаси билан ўралган ҳолда, тухум пўсти ичида ривожланган. Анамнияларда ривожланишнинг кейинги даврларида эмбрион тухум

пардасини ёриб ташқарига, яъни сувга чиқади. Личинка дастлаб тухум сариклиги билан озикланади ва жабра оркали нафас олиб, ривожланишини сувда давом эттиради. Амниоталарда эса ривожланишининг илк даврларида эмбрион атрофида тухум юзасидан ҳалқасимон бурма кўтарилиб чиқа бошлайди. Бу бурма катталашиб, эмбрионни ўраб олади, учлари бир-бирига яқинлашиб, кўшилиб кетади ва натижада ички ҳамда ташқи варақлари бир-бирига туташ бўлиб қолади. Ҳосил бўлган варақларнинг ташқиси сероз парда, ичкиси эса амнион парда деб аталади. Натижада эмбрион амниотик бўшлиқнинг ичида қолади. Бу бўшлиқнинг ичида махсус амнион суюқлиги тўпланadi ва эмбрион худди анамнияларнинг эмбриони сувда сузиб юргандек, амнион суюқлигида сузиб юради. Демак, анамнияларнинг эмбрионини куриб қолишдан сувли муҳит ҳимоя қилса, амниоталарнинг эмбрионини амниотик суюқлик куриб қолишдан ва ҳар хил механик ҳамда физик таъсирлардан ҳимоя қилади. Аммо амниоталар эмбриони кичик бўшлиқда бўлганлиги учун анамнияларнинг эмбриони каби нафас ола олмайди ва диссимилияция маҳсулотларини уларга ўхшаб ташқи муҳитга чиқара олмайди. Шунинг учун ҳам амниоталар эмбрионида амнион парда ҳосил бўлиши даврида аллантоис ёки сийдик қобиги (пуфаги) ҳам ҳосил бўлади.

Эмбрионнинг сийдик пуфаги эмбрион ичагини кейинги кисмининг бўртиб чиқиши туфайли ҳосил бўлади ва кенгайиб, амнион билан сероз парда орасидаги бўшлиқда жойлашади. Эмбрион ўзидан ажраладиган парчаланиш маҳсулотларини аллантоисга чиқаради. Аллантоис эмбрионнинг нафас олиш органи вазифасини ҳам бажаради. Чунки аллантоиснинг ташқи девори кон томирларига бой бўлиб, сероз парда билан кўшилади ва капиллярлари ичидаги кон билан ташқи муҳит ўртасида тухумнинг майда тешикчали каттик пўсти оркали газлар алмашинуви содир бўлади. Тубан амниоталарда шундай ҳолат содир бўлади, сут эмизувчиларда эса аллантоис хорион билан биргаликда йўлдошни ҳосил қилади.

**Жинсий вояга етган индивидларининг фарқлари.** Анамниялар билан амниоталар ўртасидаги фарқлар жинсий вояга етган индивидларида ҳам кузатилади. Анамнияларнинг териси доимо нам бўлиб туради, сув ва газни яхши ўтказadi, кўп ҳужайрали тери безлари ишлаб чиқарадиган шилимшиқ моддалар доимо терини қоплаб, намлаб туради. Ҳимоя қилувчи таначалар ва қопловчи суяклар терининг бириктирувчи тўқимасидан келиб чиққан. Амниоталарнинг териси қуруқ бўлиб, уларнинг терисидаги безлар кескин кискарган (сут эмизувчилардан ташқари), эпидермиснинг юза қисмида шох моддалар ҳосил бўлади, яъни ҳужайраларида кератогиолин

тўпланади. Натижада тери сув ва газларни деярли ўтказмайди ҳамда бундай шох қоплагич моддалар терини қуриб қолишдан сақлайди.

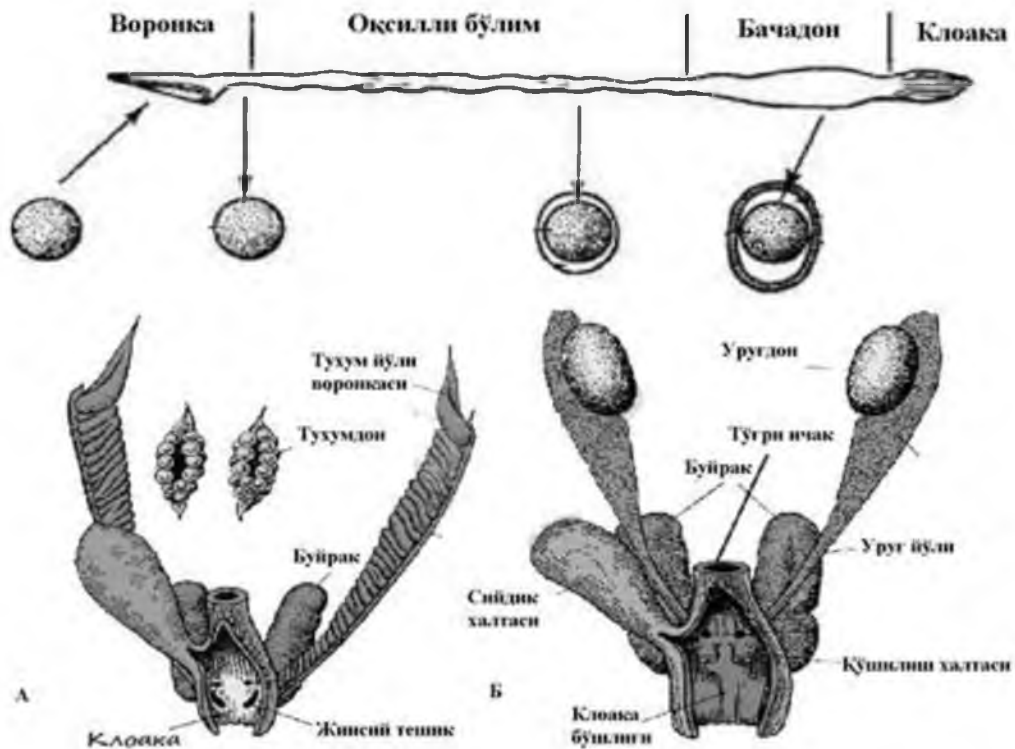
Амниоталарнинг гавдасини химоя қилувчи терисидаги шох ҳосилалари бўлган тирноқлар, тангачалар, патлар ва жунлар эпидермисдан ҳосил бўлган. Анамнияларнинг гавдасидаги ён чизик органлари амниоталар гавдасида мутлақо бўлмайди. Амниоталарнинг гавда бўлимлари ҳам маълум даражада дифференциаллашиб, таянч вазифани бажарадиган жуфт оёқларининг ўқ скелетига мустаҳкам бирикканлиги ҳам уларнинг қуруқликда ҳаёт кечиришига ёрдам беради. Амниоталарнинг скелети тўлиқ суякка айланган, умуртқа погонасининг бўйин бўлимида атлас ва эпистрофей умуртқалари бошининг ҳаракатчанлигини таъминлайди.

Бўйин умуртқаларининг биринчиси – атлас ҳалқа шакида бўлса, иккинчиси – эпистрофейда атласнинг ҳалқасига кириб турадиган тишсимон ўсимтаси бор. Бўйин умуртқаларининг шундай тузилганлиги учун ҳам боши жуда ҳаракатчан бўлади. Оёқ скелетлари кучли ривожланган. Тана умуртқалари ўз навбатида кўкрак ва бел бўлимларига ажралади ҳамда қовургалар кўкрак бўлимининг скелетини ташкил этади. Улар тўш суяги билан қўшилиб амниоталарга хос бўлган кўкрак қафасини ҳосил қилади. Бунинг натижасида уларнинг олдинги оёқлари кучли таянчга эга бўлади. Камида иккита умуртқадан ташкил топган думгазаси чанок суяклари билан мустаҳкам бирикиб, орқа оёкка мустаҳкам таянч бўлади.

Қовургалар умуртқа погонасига ҳам, тўш суягига ҳам ҳаракатчан бирикканлиги сабабли амниоталарнинг кўкрак қафаси кенгайиб, торайиб туради. Бу эса ўпка ҳажмининг ортишига олиб келади. Амниоталарнинг қон айланиш системасида юрак қоринчаси қисман бўлсада, ўнг ва чап бўлақларга ажралган ҳамда артериал ствол ўпка артериялари билан аорта ёйига бўлинган. Бу эса артериал ва веноз қонларнинг алоҳида-алоҳида оқишига сабаб бўлади. Сийдик-таносил системасида тана буйраги ўрнида чанок буйраги ҳосил бўлади ва шу буйрак айирув органи вазифасини бажаради. Тана буйраги эса вольф найи билан бирга ургочиларида тамомла йўқолиб кетади ёки эркакларидан уруг чиқариш вазифасини бажарадиган вольф найи сақланиб қолади. Амниоталарнинг бош мияси кучли ривожланган. Айниқса, уларнинг олдинги мия яримшарлари билан миячаси яхши ривожланган. Шундай қилиб, ана шу фарқли белгиларга асосаниб умуртқали ҳайвонлар анамниялар ва амниоталар гуруҳларига ажратилади.

## 16.2. Судралиб юривчиларнинг (Reptilia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши

**Жинсий органларининг тузилиши.** Судралиб юривчиларнинг жинсий безлари тана бўшлигида, умуртка погонасининг икки ёнида жойлашган. Уругдонлар мезонефрос қолдиги бўлган ўсимтага эга. Ўсимта каналчалари эркак рептилияларда, бошқа юксак умурткалилар каби фақат уруг йўли вазифасини бажарадиган вольф каналига очилади. Гаттериялардан ташқари, барча рептилияларнинг урчиш органи бор (150-расм). Калтакесаклар ва илонларда урчиш органи клокасининг орқа деворининг тўқималарини ўсишидан ҳосил бўлиб, урчиш вақтида ташқарига бўртиб чиқади. Тимсоҳлар ва тошбақаларда копулятив органи тоқ бўлиб, у ҳам клоака деворининг бўртишидан ҳосил бўлади.



150-расм. Урғочи (А) ва эркак (Б) рептилияларнинг жинсий органларининг тузилиши (Наумов, 1995)

Йирик тухум қўйганлиги учун рептилиялар тухумдонидан айрим ўзгаришлар содир бўлган. Тухум йўлининг воронкасимон учи тана бўшлигига, пастки учи эса клоакага очилдиган юпқа деворли мюллер найидан иборат. Амфибиялардан фарқ қилиб, буларда личинкалик даври бўлмайди. Тухум тухум йўлининг пастки қисмидан ўтаётганда ундаги безлардан ажралдиган секретлардан пергаментсимон ёки оҳак моддасидан иборат бўлган пўстлоқ ҳосил бўлади. Бу безлар амфибияларда бўлмаслиги

билан фарқ қилади. Умуман, рептилиялар ва амфибиялар жинсий органларининг тузилиши бир-бирига ўхшайди.

**Кўпайиши.** Амфибиялардан фарқ қилиб, судралиб юривчилар курукликда урчийди ва курукликда ривожланади. Сувда яшайдиган турлари ҳам урчиш даврида, албатта, курукликка чиқади.

Судралиб юривчиларда уругланиш ички бўлиб, амфибиялардан фарқ қилади ва буларда личинкалик даври бўлмайди. Шунинг учун тухумдан чиққан болалари ота-она формаларига ўхшайди ва улар яшайдиган шароитда яшайди. Урчиш даврида уларнинг фаоллиги ортади. Курукликда урчиш тухум тузилишига ва ривожланишига ҳам таъсир этган. Амфибияларнинг тухумига караганда рептилияларнинг тухуми йирик бўлади. Тухумда сариклик моддаси кўп, оқи умуман бўлмаганлиги учун эмбрион бевосита (метаморфозсиз) ривожланади. Судралиб юривчилар амфибияларга нисбатан кам тухум кўяди. Бунинг сабаби, судралиб юривчиларнинг кўпчилигида насл учун гамхўрлик қилишнинг намоён бўлиши (тухумларини тупрокка кўмиб кўйиши, уя қуриши) ҳамда қалин, терига ўхшаш тухум пўчогининг пайдо бўлиши билан боғлиқ. Тухум пўчоги тухумни механик таъсирлардан, қуриб қолишдан ва ҳар хил микроорганизмларнинг тухум ичига киришидан ҳимоя қилади. Барча рептилияларнинг тухуми устки томондан толали қобик билан қопланган. Бундай толали қобикка кальций тузлари шимилиши натижасида оҳакли пўчоқ ҳосил бўлади. Тимсоҳлар ва тошбақалар тухумида яна эмбрионал ривожланишини таъминлайдиган сув захираси вазифасини бажарадиган оксил қобик ҳам бўлади. Рептилиялар эмбрионал ривожланишида сув иккита манбадан олинади. Биринчиси, сариклик моддаси таркибидаги мойнинг оксидланиши туфайли ҳосил бўлса, иккинчиси, ташқи муҳитдан тухум қобиги орқали киради. Агар амфибиялар тухумида 8-11% мой бўлса, рептилиялар тухумида 40% гача мой бўлади. Ёғлар карбонат ангидрид ва сувга парчаланadi. Ҳосил бўлаётган газлар эмбрионга зарар бермасдан ташқи муҳитга чиқиб кетади. Аммо судралиб юривчилар эмбриони ривожланиши даврида фақат ёғ эмас, балки оксил парчаланиши натижасида ҳам кераксиз маҳсулотлар ҳосил бўлади. Рептилияларда оксил парчаланиши туфайли мочевина эмас, сийдик кислотаси ҳосил бўлади. Сийдик кислотаси эмбрионга яхши сўрилмаслиги билан мочевинадан фарқ қилади ва шунинг учун эмбрионга зарар етказмайди. Шунингдек, орқа ичакнинг қорин томонидан халтасимон ўсимта сифатида аллантоис ҳосил бўлади. Аллантоис сийдикдан сувни ажратиб олиб, уни махсус кон томирлари ёрдамида эмбрион танасига бериб, сийдикни организмдан чиқаришда иштирок этади.

Рептилияларда тухум йўлининг айрим қисмларидан ҳосил бўладиган толали ва оксилли қобикдан ташқари, ниҳоятда катта аҳамиятга эга бўлган амнион, сероз, аллантоис қобиклари ҳам ҳосил бўлади. Бу қобиклар эмбрион ривожланишининг хавфсиз ўтишини таъминлашга ёрдам беради. Рептилиялар ривожланишининг дастлабки даврларида эмбрион сариклик моддасига ботиб туради. Эмбрион бош қисмининг олдинги томонида амниотик кават пайдо бўлади. Бу кават орқага қараб ўсиб, эмбрионнинг устини қоплайди ва амнион бўшлиғи ҳосил бўлиб, унинг ичи суюқлик билан тўлади. Эмбрион ана шу суюқликнинг ичида туради ва ривожланади.

Судралиб юривчилар, асосан, 20-30 тадан, айрим тимсоҳлар, тошбақалар эса 50-100 тагача тухум қўяди. Кичик калтакесаклар бир йилда бир неча марта 1-2 тадан тухум қўяди. Кавказ қоя калтакесаги (*Laserta armeniasa*) партеногенез йўли билан ҳам қўпаяди, яъни уругланмаган тухум қўяди. Бундай турларининг популяцияси фақат ургочи индивидлардан иборат бўлади.

Кўпчилик рептилиялар тухумларини яхши кизийдиган тупрок ораларига қўяди. Айрим турлари тухумларини қоя-тошлар ёриқлари, дарахт пўстлоқларининг орасига қўяди. Тимсоҳлар тухумини ердан қовлаган уяларига қўйиб, устини барг ва ўсимлик қолдиқлари билан ёпиб қўяди ва ургочилари уяни қўриқлайди. Эчкемарлар, капча илонлар, баъзи бўғма илонлар ҳам тухумини қўриқлайди.

Рептилиялар тухумининг ривожланиши ҳароратга боғлиқ. Ўзбекистонда рептилиялар  $+12$   $+15^{\circ}\text{C}$  да ривожланади, лекин  $+40$   $+42^{\circ}\text{C}$  иссиқ ҳарорат тухумнинг нобуд бўлишига олиб келиши мумкин. Саҳроларда яшайдиган судралиб юривчилар тухумларини соя жойлардаги чуқурчаларга қўяди. Ўзбекистонда яшайдиган судралиб юривчиларнинг тухуми 2-3 ой давомида ривожланади. Судралиб юривчилар вақти-вақти билан тухум қўяди. Илонлар бир йилда бир марта, гекконлар 2 марта, калтакесак ва тошбақалар 3-4 марта тухум қўяди. Бир йилда қўядиган тухумларининг сони неча марта тухум қўйишига, тухумининг ҳажмига ва ҳайвон ёшига боғлиқ бўлади. Судралиб юривчилар орасида тухум қўйиб ташлаб кетадиган турлари ҳам бор.

Судралиб юривчиларнинг тирик тугадиган турлари ҳам учрайди. Уларнинг тухуми юмшоқ парда билан қопланган бўлиб, ташқи муҳит ва она организми билан газлар, моддалар алмашинувига имкон беради. Тошбақалар ва тимсоҳларда бу ҳодиса учрамайди. Тирик тугишнинг асосий сабаби, уругланган тухумнинг тухум йўлида тўхтаб қолиб, қисман ривожланишидир. Масалан, тез калтакесакнинг тухуми тухум йўлида 15-20 кун тўхтаб қолади,

тухум ичида эмбрион қисман ривожланади. Оддий сувилоннинг тухуми тухум йўлида бир ой давомида тўхтаб қолади. Натижада тухум йўлида эмбрион ривожланишининг маълум босқичлари ўтади. Бошқа турларида (тирик тугар калтакесаклар, қора илонларда) эмбрион тухум йўлида тухум пўстини ёриб чиққунча сақланиб қолади. Тухумни ерга қўйиши билан ундан тирик бола чиқади. Бу ҳодисани тухумдан тирик туғиш деб аталади. Чунки бундай ҳолатда эмбрион она организми ҳисобидан ривожланмайди, балки тухумдаги захира озик моддалар ҳисобидан ўсиб ривожланади. Судралиб юрувчиларнинг айрим турларида тирик туғиш ҳодисаси ҳам учрайди. Масалан, цинклар ва баъзи калтакесакларда тухумдаги толали парда редукцияланиб кетади ва тухум йўлининг бир қисми хорионга тегиб туради. Хорионда тухум йўли деворига ботиб кирадиган дўмбоқчалар ҳосил бўлади. Бунда тухумдаги сариклик моддаси камаяди, эмбрион кўпроқ она организми ҳисобидан озикланади. Бу ҳолат тирик туғишга сабабчи бўлади.

Рептилияларда тухумдан тирик туғишнинг асосий сабаби, улар яшайдиган иқлимнинг совуқлиги ҳисобланади. Чунки ташқи муҳитда совуқ ҳарорат бўлса ҳам, она организмида тухум ривожланиши учун зарур бўлган ҳарорат етарли бўлади. Бу ҳам эволюция жараёнида пайдо бўлган насл учун қайгуришга қаратилган мослама ҳисобланади. Шунингдек, битта турга кирадиган индивидлар (тибет юмалокбош калтакесаги-*Phrynoscephales teobadi*) денгиз сатҳидан 2-3 минг м баландликда тухум қўйиб қўпайса, 4-5 минг м баландликда тирик тугади. Тирик туғишнинг яна бир сабаби судралиб юрувчиларнинг айрим турларининг сувда ҳамда қисман дарахт ва ер остида ҳаёт кечириши билан боғлиқ. Масалан, денгиз илонлари, баъзи хамелеонлар шундай ҳаёт кечиради. Шимолга борган сари ва тоғ чўққиларига кўтарилган сари тирик туғувчи судралиб юрувчилар сони ортиб боради. Судралиб юрувчиларда жинсий вояга етиш ҳам турли хил турларида турлича бўлади. Масалан, тимсоҳлар ва айрим тошбақалар 8-10 йилда, илонлар 3-5 йилда, йирик калтакесаклар 2-3 йилда, майда калтакесаклар 9-10 ойда жинсий вояга етади. Судралиб юрувчиларнинг тухумида сариклик моддаси кўп бўлганлиги учун тўла бўлмаган, яъни тухумнинг сарикликдан холи бўлган қисми майдаланади ва гастрюляция жараёни ўзига хос усулда ўтиб, майдаланиш дискодиал йўл билан боради.

Калтакесакларнинг думидан ушланса, ён томонга қаттиқ бурилиб, думини узиб (ташлаб) юборади. Ҳайвоннинг ўз гавдасидан бир қисмини узиб ташлаб юбориши аутотомия деб аталади. Думининг узилиш ҳодисаси бир-бирига кириб турган бир қанча мускуллардан ва учлари дум илдизига қараган айрим конуссимон мускулларнинг қисқариши туфайли юзага



келади. Узилган дум ўрнига янгиси ўсиб чиқади. Агар дум тўлиқ узилмай, шикастланган бўлса, ёнидан иккинчи дум ўсиб чиқади. Баъзан бир нечта думли калтакесаклар учрашининг сабаби ҳам шундадир. Хулоса қилиб айтганда, судралиб юривчилар эмбриогенези ва ривожланиш цикли ҳозирча тўлиқ ўрганилмаган.

**Рептилияларнинг цикллиги.** Рептилиялар яшаётган жойининг иқлими ва бошқа шароитларига қараб сутка ёки мавсум давомида тинч ва фаоллик даврлари ўзгариб туради.

**Суткалик цикллиги.** Рептилиялар иссиқликни сезувчи ҳайвонлар бўлганлиги учун ўрта минтақаларда яшайдиганлари кундузи овга чиқади, фақат гекконлар тунда фаол бўлади. Тропик саҳроларда кундузи иссиқ бўлганлиги учун улар кечаси фаол бўлади. Ўрта Осиёда ҳарорат юқори бўлганлиги учун рептилиялар сутка давомида турар жойларини ўзгартириб туради. Улар эрталаб қуёш тушмайдиган томонга, ҳарорат иссиб кетганда эса тепаликлардаги ўсимликларнинг шоҳларига чиқиб олади. Баҳор ойларида сутканинг иссиқ вақтларида фаол бўлади. Умуман, рептилиялар учун +20-40°C иссиқ ҳарорат оптимал ҳисобланади.

**Мавсумий цикллиги.** Мавсумий цикллилик субтропикларда яшайдиган рептилияларда аниқроқ намоён бўлади. Иссиқ ва илиқ иқлимли минтақаларда улар кўпаяди, ўсади, тарқалади ва ёг захираларини тўплайди. Рептилияларда фаоллик ҳароратга боғлиқ ҳолда чўзилиши ёки қисқариши мумкин. Жумладан, тирик тугар калтакесак (*Lacerta vivipara*) Жанубий Европада 9 ой, Россияда 3,5 ой, Шимолда эса бундан ҳам камроқ муддатда фаол ҳаёт кечиради.

Рептилияларда совуққа чидамлилигига боғлиқ ҳолда кишки уйқуга кетиш ҳар хил турларида турлича бўлади. Масалан, оддий чўл қора илони (*Vipera berus*) баҳорда ўзи яшаб турган ҳудуддаги барча илонлардан олдин уйқудан уйғонади ва ҳаммасидан кейин уйқуга кетади. Агар ҳарорат доимий оптимал бўлса, рептилиялар кишки уйқуга кетмаслиги ҳам мумкин. Масалан, Ўрта Осиёнинг иссиқ минтақаларида агама ва гекконлар йил бўйи ухламасдан фаол ҳаёт кечиради. Рептилиялар қишда кемирувчилар уясида, ер ёриқларида ва ковакларда қишлайди.

Сувилонлар гўнглар ва ертўлаларда, чипор илонлар горларда, ботқоқлик тошбақалари сув тубида қишлайди. Айрим турлари озуқа йўқлиги учун ёзда ҳам уйқуга кетади. Масалан, Ўрта Осиёда яшайдиган чўл тошбақаси май ойининг охири, июннинг бошларида озикланадиган ўсимликлари қуриб қолганлиги ва озуқа йўқлиги учун уйқуга кетади. Бу уйқу кишки уйқуга уланиб кетади. Қишки уйқудан эрта баҳорда уйғонади ва

кўпайишга киришади. Май-июнь ойларида ургочи тошбакалар 3 марта 2-6 тадан тухум кўяди. Булардан август-октябрь ойларида майда, устки ва остки калконлари котмаган тошбакалар чикади. Рептилияларнинг душманлари кўплиги, нокулай хароратнинг таъсири туфайли уларнинг сони кескин кўпайиб кетмайди.

### **16.3. Қушларнинг (Aves) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Қушлар айрим жинсли ҳайвонлар бўлиб, ургочиларида фақат битта чап тухумдони бўлади. Ўнг тухумдони айрим пайтларда фақат кундузги йирткич қушларда, яполокқушларда, гагаларда, тўтиқушларда ва товуксимонларда бўлади. Уругдонлардан бошланган уруг йўли клоакага очилади. Қушларнинг айрим турларида уруг йўллари клоакага кенгайиб, уруг халтасини ҳосил қилади, бу уруг халтада ортикча сперматозоид сакланади. Қушларнинг айрим турларида копулятив органи бўлади. Масалан, туяқушларда, гозсимонларда клоака деворининг бир қисми бўртиб чиқиб, тоқ копулятив органга айланади. Қаргалар, лайлақлар ва тувалоқларда копулятив органлари рудимент ҳолда бўлади. Кўплаб қушларда копулятив органари бўлмайди, уларнинг эркаги ва ургочиси клоакаларини бир-бирига яқинлаштириб, эркаги клоакаси орқали ургочисини клоакасига спермасини юборади ва оталаниш ички бўлади.

Қушларнинг тухумдони донатор бўлиб, чап буйраги олдида жойлашган. Кўпайиш даврида тухумдони узум шингилига ўхшаш шаклга келади. Шингилдаги ҳар бир узумга ўхшаш дона ичида тухум хужайраси бўлган юпқа қобикли пуфакча (фолликула) бўлади. Пуфакча етилган сари унда озик моддалар кўпроқ тўпланади ва тухум хужайранинг сариқлик моддасига айланади. Тухум хужайра тухумдондан етилиб тухум йўлига тушади. Тухум йўлини тана бўшлиги томонининг учи воронкасимон кўринишда, пастки учи эса клоакага очилади (151-расм).

Етилган тухум тана бўшлигига, ундан тухум йўлининг воронкасимон учига ўтади ва тухум йўли бўйлаб пастга туша бошлайди. Қушларнинг тухум йўли бир неча бўлимдан иборат. Тухум йўлининг фаллопий найи деб аталадиган энг узун қисмининг ички томони оксил безлардан иборат бўлиб, бурмалар шаклида бўлади. Тухум бу қисмдан ўтаётганда оксил безларидан ишлаб чиқарилган секретлардан ҳосил бўлган оксил парда билан ўралади. Бу қисмдан товуклар тухуми 3-6 соатда ўтади. Кейинги қисмдан ўтаётганда тухум икки кават пергаментсимон қобик билан ўралади. Тухум йўлининг ундан кейинги кенгрок, лекин девори юпкарок бўлган қисми бачадон дейилади. Бу қисмда қаттиқ оҳақ, пўчок, тухумга ранг берувчи пигментлар

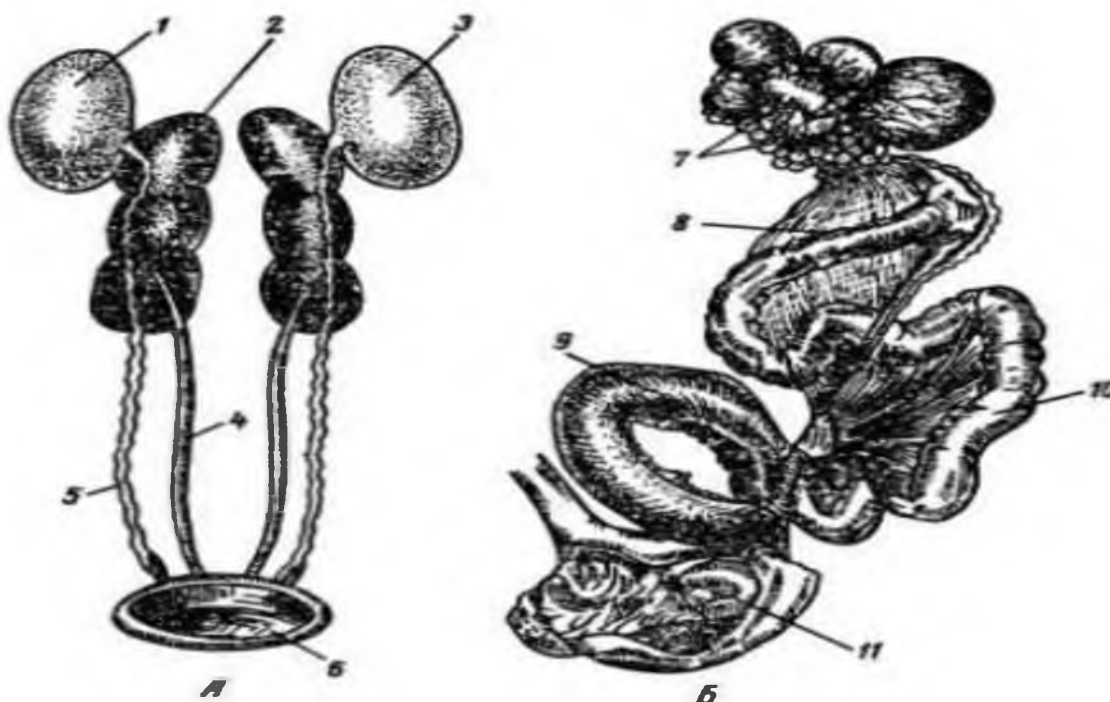
ва пўчоқ ости қобиги ҳосил бўлади. Бачадондан тухум 12-20 соат давомида ўтади. Бачадон ўз навбатида тор қинга очилади, қин эса клоакага очилади. Кўпчилик қушларда ўнг тухумдон ва тухум йўли рудимент ҳолда сақланиб қолган.

Ургочи қушларда ўнг тухумдон ва ўнг тухум йўлининг редукцияланишига уларнинг йирик тухум қўйиши ва тухумнинг тухум йўлида 1-2 сутка давомида туриб қолиши сабаб бўлиши мумкин. Товуқларнинг тухуми тухум йўлидан бир суткада, каптарларда 41 соатда клоакага тушади. Қушлар тирик тугмаслигининг яна бир сабаби тухумнинг овуляцияси билан боғлиқ. Тирик тугадиган (тирик тухум тугадиган) балиқлар, амфибиялар, рептилиялар ва сут эмизувчиларнинг тухуми нисбатан қисқа вақтда етилади. Қушларда эса тухум тухумдондан 24-72 соатда етилиб чиқади. Тухум дейилганда, тухумнинг сариқдон деб аталадиган қисми тушунилади. Тухумни тўлдирувчи бошқа қисмлари, жумладан оқсил тухумдондан эмас, балки тухум йўлларида хосил бўлади.

Тухум хужайра тухум йўлида уруғланади. Тухумдаги сариқлик моддаси устки томондан юпка парда билан қопланган. Сариқликнинг анимал кутбида эмбрион диски жойлашган. Бу диск очик рангли доғлар кўринишида бўлади. Сариқлик қобигига куюқ оқсилдан иборат бўлган ипчалар бириккан бўлади. Шунинг учун ҳам сариқлик тухумнинг ўртасида ипчаларга осилгандек туради. Сариқлик эмбрионнинг ривожланиши учун зарур бўлган озик моддалар ва сувдан иборат. Масалан, товуқ тухуми сариқлигини таркибида 50% сув, 23% ёғ, 16% протеинлар, 11% липидлар бор. Ғоз тухуми таркибида эса 44% сув, 36% ёғ, 17% протеин ва 3% бошқа моддалар бўлади.

Сариқлик тухум йўлининг юқори қисми – фаллопий найи орқали пастга ҳаракат қилиб келаётганда оқсил парда билан ўралади, бачадондан ўтаётганда эса оқсил ташқи томондан 2 қават юпка парда билан ўралади. Тухумнинг пойнак (тўмтоқ) томонида 2 та парда бир-биридан узоклашиб, уларнинг ўртасида ҳаво камераси ҳосил бўлади. Ҳаво камераси ҳарорат таъсирида, тухум ҳажми ўзгарганда захира ҳаво манбаи вазифасини бажаради. Сариқлик атрофидаги оқсил, асосан тухумни (сарикликни) ҳар хил механик, физик таъсирлардан ва шикастланишлардан ҳимоя қилади ҳамда эмбрион ривожланиши учун зарур бўлган сув манбаи ҳисобланади. Товуқ тухуми оқсили таркибида 87% сув, 12% протеинлар ва 1% бошқа моддалар бор. Шунини алоҳида таъкидлаш керакки, тухум пўчоғи бачадон безлари атрофидан ўтаётганда чўзилувчан суюқ масса шаклида бўлади ва бу масса тезда қотади. Қушларнинг тухуми (сариклиги) оқсил парда билан қоплана бошлашдан олдин фаллопий найининг юқори қисмида уруғланади.

Агар тухум уругланмаса, у палагда бўлади ва бундай тухумлардан эмбрион ривожланмайди. Сарикликнинг устидаги оксил қатламдан тухумнинг иккала кутбига узун бурма оксил иплар-халазалар чиқади ва тухум пўчогининг ички пардасига бирикади. Натижада сариклик тухумнинг марказида муаллак ҳолда туради. Айрим қушларнинг тухуми ташқарига чиқиш олдидан тухум йўлида бўёвчи моддалар билан бўялиб қолади. Дарахт ковакларида ёки бошқа пана жойларда уя қурадиган қушларнинг тухуми бир хил оқ ёки ҳаво рангда бўлади. Очиқ жойларда уя қурадиган қушларнинг тухумида ҳар хил холлари бўлади. Қушлар биттадан тухум қўяди. Тухум ташқи томондан майда тешикчали, оҳакли қобик (пўчок) билан қопланган.



151-расм. Қушлар жинсий органларининг тузилиши  
(А – эркак, Б – урғочи)

1, 3 – ўнг ва чап уруғдон; 2 – ўнг буйрак; 4 – сийдик йўли; 5 – уруғ йўли; 6 – клоака; 7 – тухумдон; 8 – ягона тухум йўли; 9 – бачадон; 10 – тухум йўлининг оксил ишлаб чиқарувчи қисми; 11 – клоака  
(Л.В.Белоусов, 2005)

Тухумнинг тўмтоқ, яъни пойнак томонида тешикчалар кўп бўлади. Бу тешикчалар орқали ривожланаётган эмбрионга ташқи муҳитдан ҳаво кириб, газлар алмашинуви содир бўлиб туради. Товуқ тухумидаги бундай тешиклар сони 7 мингтагача бўлади. Тухум пўчогининг 89-97% ини оҳакли моддалар, оз қисмини магний карбонат ва 3-5% ини органик моддалар ташкил этади. Тухум пўчоги тухумни ҳар хил механик таъсиротлардан ва қуриб қолишдан ҳимоя қилади, газлар алмашинувида қатнашади, ривожланаётган эмбрион скелетининг ҳосил бўлишида қисман сарфланади. Пўчок ташқи томондан

юпка парда билан копланган бўлиб, у тухумга ҳар хил микроорганизмларнинг киришига йўл қўймайди. Шунинг учун жўжа очишга қўйиладиган тухумларни ювмаслик керак, акс ҳолда тухум пўчогининг устидаги пардаси шикастланади ва эмбрион ҳар хил микроорганизмлар билан касалланиши мумкин.

Қушлар эмбрионининг ривожланиши тухум йўлларида бошланади. Қушлар тухум қўйгандан кейин уни босиб ётади, натижада она организми ҳарорати таъсирида эмбрион тез ривожланади ва муҳим ўзгаришлар содир бўлади. Қушлар эмбриони ривожланишининг дастлабки даврларида вояга етган қушга мутлако ўхшамайди, яъни эмбрионнинг боши жуда катта, тумшуги кичик думбоқча шаклида, оғзи бошининг олдинги чеккасида кўндаланг жойлашган бўлади. Бўйнида бир неча жуфт жабра ёриқлари кўришиб туради. Эмбрион ривожланишининг дастлабки даврларида қушларнинг дум умурткалари узун бўлиб, олдинги оёқлари орқа оёқларидан фарқ қилмайди. Бундай ҳолатни калтакесаклар, тимсоҳлар ва тошбакалар эмбриони ривожланишида кўриш мумкин. Бу эса қушлар билан судралиб юрувчиларнинг келиб чиқишида яқин қариндошлик борлигидан далолат беради. Эмбрион ривожланишининг кейинги босқичида борган сари қушларга ўхшай бошлайди, яъни уларда бошлангич парлар пайдо бўлади, тумшуги катталашади, думининг ўсиши секинлашади. Тухумдан чиқишдан олдин қушнинг боласи ҳаво камерасини иккинчи қобигини тумшуги билан тешиб, биринчи марта ўпка билан нафас ола бошлайди ва чийиллаган овоз чиқара бошлайди. Эмбрион ривожланиши даврида пўчок таркибидаги оҳак қисман скелет ҳосил бўлишида сарфланади, тухум ичидаги тузларнинг миқдори 4-5 марта ошади, тухум пўчоги юпкалашиб қолади ва жўжаларни пўчокни ёриб чиқиши енгиллашади. Кейин тухум ичидаги жўжалар тумшугининг мугузли учлари билан тухум пўчоғини тешиб, маълум вақтдан кейин ташқарига чиқади. Умуман, қушларнинг тухумини ичида эмбрион маълум ҳароратда, яъни  $+38$   $+39^{\circ}\text{C}$  да ва маълум шароитлар етарли бўлганда ривожланади. Бундай шароитни қушлар тухумини босиб ётганда яратади.

Қушлар тухумни босгандан кейин уларнинг эмбрионида қон айланиш ва нерв системаси, қўпайиш органлари, бошлангич ичакнинг бир қисми пайдо бўла бошлайди. Масалан, чумчуқлар ва бошқа майда қушларнинг тухумидан бола очиб чиқишига 12-14 кун, каптарлар 15-18 кун, товуклар 21 кун, оққушлар ва йирик йиртқич қушлар 45 кун, туяқушлар 70 кун керак бўлади. Каптарлар, чумчуқлар, қорашақшақ, йиртқич қушлар, қарга, қизилиштон, тўтиқушлар, ҳамма сайроқи қушлар, пингвинларнинг жўжалари тухумдан чиққанда заиф, кўзи юмиқ, усти ёлонғоч ёки ҳар жойи момиқ

билан қопланган ҳолда бўлади. Бу қушларнинг жўжалари оёқларида тура олмайди ва узоқ вақт давомида уясидан чиқиб кета олмайди. Ота-оналари уларга ҳар хил озукалар олиб келиб озиклантиради ва душманлардан ҳимоя қилади. Каптарлар ўз болаларини дастлаб махсус сут билан боқади. Улар бу сутни жигилдоида ишлаб чиқаради. Жўжалари учадиган бўлгандан кейин бу қушлар жўжаларини боқишни тўхтатади. Тухумдан бундай заиф бола очадиган қушлар жиж бола очадиган қушлар деб аталади.

Товуқ, қур, булдурук, ўрдак, гоз, окқуш, қирговул, бедана ва турналарнинг тухумидан кўзи очик, усти парлар билан қопанган жўжалари чиқади. Булар бир неча соатдан кейин ёки тухумдан чиққандан бир кун ўтиб уясидан ташқарига чиқиши ва ҳатто онасининг изидан юриб, мустакил озикланиши мумкин. Бундай қушларга жўжа очувчи қушлар дейилади. Бундай жўжалар ҳам дастлабки кунларда исинишга эҳтиёж сезади ва онасининг қанотларини остига яшириниб гавдасини иситади (152-расм).

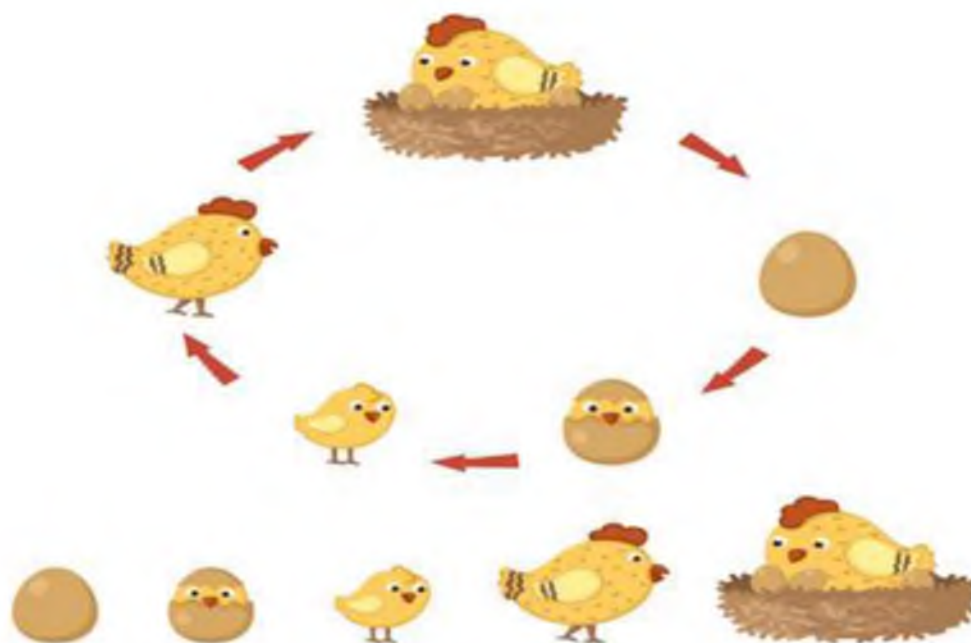
**Қушларнинг кўпайиши.** Қушларнинг урчиши тухум қўйувчи тубан умуртқали ҳайвонлардан фарқ қилиб, барча қушларда насл учун қайгуриш ҳодисаси кузатилади. Қушлар тухум қўйгандан кейин тухумини махсус қурилган уясида босиб ётади ва гавда ҳарорати билан тухумни иситади. Тухумдан чиққан жўжасини маълум вақтгача боқиши уларнинг кўпчилигининг яшаб қолишини таъминлайди ва бу қушларнинг кам тухум қўйишининг ўрнини босадиган эволюцион мосламадир.

Айрим қушларда жинсий диморфизм сезилмайди. Масалан, каптарлар, гозлар, яполоққушлар шулар жумласидандир. Аммо айрим қушларнинг ургочиси эркагидан патларининг ранги ва катта-кичиклиги билан фарқ қилади. Одатда, эркак қушлар ургочисига нисбатан йирик, ҳар хил рангларда бўлиши билан фарқ қилади (товуқсимонлар, ўрдаклар). Казуарлар, кивилар, лочинсимонларда аксинча, ургочилари эркакларига нисбатан йирик бўлади. Қушларнинг эркаклари турли хил овозлар чиқариб сайрайди, айниқса, бу ҳолат полигам қушларда яхшироқ сезилади. Шунингдек, айрим қушларнинг эркакларида ургочиларида учрамайдиган ҳар хил кокиллар, тожлар, ёқалар, турли хил шаклдаги тери ва шох ўсимталари бўлиши билан ҳам фарқ қилади. Қушларнинг эркакларида кекирдагининг пастки қисмида жойлашган овоз аппаратининг мускул торлари ургочилариникига караганда кучлироқ ривожланган бўлади.

Жинсий диморфизм пингвинлар, гагалар, узунқанотлар, майналар, қаргалар ва бошқа айрим тур қушларда умуман сезилмайди. Балиқчилар, чистиклар, лойхўрақлар ва чумқуқсимонларнинг айрим турларида жинсий диморфизм кучсиз ривожланган. Эркак ва ургочи қушларнинг бир-бири

билан муносабати турли кушларда ҳар хил бўлади. Айрим кушларнинг эркаги билан ургочиси узоқ йиллар давомида бирга яшайди. Бу ҳодиса, яъни битта эркаги битта ургочиси билан яшаши ва кўшилиши моногамия ҳодисаси дейилади. Бундай кушларга лайлақлар, йирткич кушлар, тўтилар киради.

Шунингдек, оккушлар, йирткич кушлар ва лайлақларнинг эркаклари ургочилари билан узоқ вақт, ҳатто бир умр бирга яшайди. Ғозлар, ўрдақларнинг баъзи турлари, айрим чумчуксимонларнинг эркаклари ва ургочилари фақат кўпайиш даврида бирга яшайди.



**152-расм. Қушларнинг ривожланиши**

Тухум босиб, жўжа очиб чиққандан кейин улар ажралиб кетади.

Айрим тур ўрдақларнинг эркак ва ургочиси бирга уя қургандан кейин ажралиб кетади. Баъзи кушларнинг эркак ва ургочиси фақат кўпайиш даврида бирга яшаб, кейин ажралиб кетади. Бундай кушларнинг битта эркаги бир кўпайиш мавсумида бир нечта ургочиларини уруглантиради, яъни битта эркаги бир гала ургочилари билан бирга яшайди. Бу ҳодиса полигамия деб аталади. Полигам кушларга асосан, товуксимонлар туркуми вакиллари киради. Лекин полигам кушлардан айримларида полиандрия, яъни битта ургочиси кўплаб эркаклари билан бирга яшайди ва уругланади. Бу ҳодиса яшириндумлилар ва лайлақлар туркуми вакилларида кузатилади.

Кўпчилик кушларда кўпайишдан олдин ва кўпайиш даврида ток (кўнарға) деб аталадиган ҳодиса кузатилади. Урчиш вақтида эркак кушлар ургочиларини ўзига жалб қилиш мақсадида ҳар хил овозлар чиқаради, сайрайди, бир-бирлари билан уришиб чўқишади, ҳар хил шакллар ҳосил

қилиб учади, ўйнайди, пар ва патларини ёйиб бир-бирига ўзини намойиш қилади. Бу ток ҳодисаси деб аталади. Ток ҳодисаси эркак қушларни ургочисини ёки ургочилари эркакларини танлаш учун ўзини намойиш қиладиган хатти-харакатидир.

Қушлар, одатда, бир йилда бир марта кўпаяди, айрим қушлар эса бир йилда 2-3 марта ҳам кўпаяди. Қушлар амфибиялар ва рептилияларга нисбатан жуда кам тухум кўяди, яъни қушлар 1 тадан 26 тагача тухум кўяди. Масалан, кайралар, йирик балиқчилар, йирик йирткич қушлар 1 тадан тухумини қоялар остига кўяди, каптарлар, турналар 2 тадан, кўпчилик балиқчилар, булдуруқлар 3 тадан, лойхўрақлар 4 тадан, майда йирткич қушлар, чумчуқсимонлар 4-6 тадан, кулранг ўрдақлар 7-13 та, какулар 10-12 та, ёввойи ўрдақлар 6-14 тагача тухум кўяди.

Қушларда тухумларининг катта-кичиклиги, ранги, шакли ҳам турлича бўлади. Энг катта тухум Африка туяқушининг тухуми бўлиб, унинг оғирлиги 1,5 кг, энг кичик тухум калибри қушининг тухуми бўлиб, унинг катталиги нўхатдек бўлади. Қушлар тухумининг ранги оқ, қорамтир, холдор ва яна турли рангларда бўлиши мумкин.

Полигам қушларнинг тухумини ургочилари босади. Айрим қушларнинг тухумини ургочилари ва эркаклари навбатлашиб босади. Масалан, товуксимонлар, кўплаб чумчуқсимонлар ва гозсимонларнинг фақат ургочиси, Австралия ва Африка туяқушлари, балиқчиларнинг фақат эркаклари, кўпчилик қушларнинг эркаги ва ургочиси навбатлашиб кўйилган тухумини босади. Эркак ва ургочи қушлар сутканинг маълум вақтларини ҳам бўлиб олганлар. Масалан, қизилиштонларнинг эркаги кечаси, ургочиси кундузи тухум босади, ёввойи каптарларнинг эркаги куннинг биринчи яримида тухумни босади. Қушларнинг самкаси тухум босганда самецлари уяни ҳимоя қилиш, самецлари тухум босганда самкалари озуқа олиб келиш билан шугулланади. Айрим қушлар тухум босиб ётганда узоқ вақт очликка чидайди ва гавдасидаги захира ёғ ҳисобидан озикланади. Масалан, гагалар 28 кун, эмулар 60 кун озикланмасдан тухум босади.

Тухумни босиб ётиш муддати, яъни инкубация даври майда чумчуқсимонларда 9-12 сутка, қизилиштонларда 14 сутка, қаргаларда 17-19 сутка, қузгунларда 18-20 сутка, беданаларда 20-21 сутка, қирговулларда 21-25 сутка, ёввойи гозларда 25-28 сутка, оққушларда 30-40 сутка, Африка туяқушларида 42 сутка давом этади. Қушлар тухумини босиб ётганда, уларнинг эмбрионида қон айланиш ва нерв системаси, кўриш органлари, ичакларининг бир қисми пайдо бўла бошлайди.



**Эмбрионал ривожланиши.** Қушларнинг тухуми дискодиал майдаланади. Майдаланиш олдидан тухумнинг анимал қутбидаги цитоплазманинг фаол қисмида диаметри 3 мм бўлган рангли бластодиск, атрофида эса қорамтир цитоплазма (перибласт) пайдо бўлади. Тухум тухум йўлидан ўтиш жараёнида эпибласт ва гипобласт бир-биридан ажралади. Товуқ тухумининг овуляциясидан бошлаб ташқарига чиққунча ўтадиган 25 соатнинг 20 соати давомида тухум ингичка томони билан тухум йўли деворининг қисқариши туфайли клоака томонга ҳаракатланиб боради. Бунда янгидан ҳосил бўлган учламчи қобик ҳам тухум ҳаракатини енгиллаштиради. Кетма-кет майдаланиш натижасида бластодиск бластодермага айланади. Бластодерма дастлаб бир қават, 32 бластомерлик даврдан бошлаб эса бир неча қават бластомерлардан иборат бўлади.

Бир неча майдаланишдан кейин эмбрионнинг олд-орқа қутби, яъни бластодискнинг юқори қутбида ингичка хужайралар қатлами (Коллар ўроги) ҳосил бўлиб, эмбрионнинг пастидаги бўшлиққа томон ўсади. Бу кейинчалик эмбрионнинг орқа қисмига айланади. Коллар ўроги ҳосил бўлишидан олдин эмбрионнинг пастидаги бўшлиққа бластодискдан алоҳида ва бир гуруҳ хужайралар кўчиб ўтади. Бу хужайралар дастлаб бирламчи гипобластни, кейин олдинга қараб ўсаётган Коллар ўроги билан бирлашиб иккиламчи гипобластни ҳосил қилади. Бирламчи гипобласт хужайралари чиқиб кетгандан кейин бластодискнинг ташқи қавати эпибласт деб аталади. Эпибласт билан гипобластнинг ўртасидаги бўшлиқ бластоцелга айланади. Иккиламчи гипобласт олд-орқа қутбни белгилайди. Бирламчи ва иккиламчи гипобластдан фақат эмбриондан ташқари энтодерма (эндофил), яъни эмбрионал ичак таркибига кирмайдиган, аммо сарикликни устида тарқалган ва сариклик халтаси ҳосил бўлишида қатнашадиган энтодерма ҳосил бўлади. Эпибласт ва гипобласт ажралгандан кейин бластодерманинг марказий қисми ялтроқ бўлиб қолади ва *area pellucida* (ялтроқ қисм) деб аталади. Бластодерманинг (перибласт) ташкил этадиган хужайраларнинг четларига сариклик тўплангани учун қорамтир рангда бўлади. Буни *area* ораса (қорамтир қисм) дейилади. Эмбрионнинг орқа қисмида бу икки қисм ўртасида хужайралар тўпланиб бирламчи бўшлиқни ҳосил қилади. Ундан бирламчи ариқча ҳосил бўлиб, олдинги қисмида бирламчи чуқурча (гензен халқаси) ҳосил бўлади. Бирламчи ариқчанинг олдинги қисмида, яъни гензен халқаси соҳасида, эпибласт тагида дефинитив энтодерма хужайралари иммиграцияси бошланади. Бу энтобласт дейилади ва гастрюляция иккинчи босқичининг бошланиши ҳисобланади.

Гензен ҳалқаси ва бирламчи ариқча деворидан эмбрионнинг бўлажак мезодерма хужайралари иммиграцияси бошланади. Иммиграция жараёнида бу хужайралар эпибластга хос бўлган эпителиал хусусиятини йўкотади ва алохида кўринишда, бир-бири билан туташмаган бўлади. Гензен ҳалқаси орқали олдинги томонга иммиграция қилган мезобластнинг марказий қисмидан мезодерма ва хордани ҳосил қиладиган хорда ўсимтасига айланади. Бирламчи ариқча четидан иммиграция қилган хужайралардан эмбриондан ташқари мезодерма ҳосил бўлади. Кейинчалик унинг бир жойга тўпланиб, ҳосил бўлган кон оролчасидан эмбрионнинг қон айланиш системаси ҳосил бўлади.

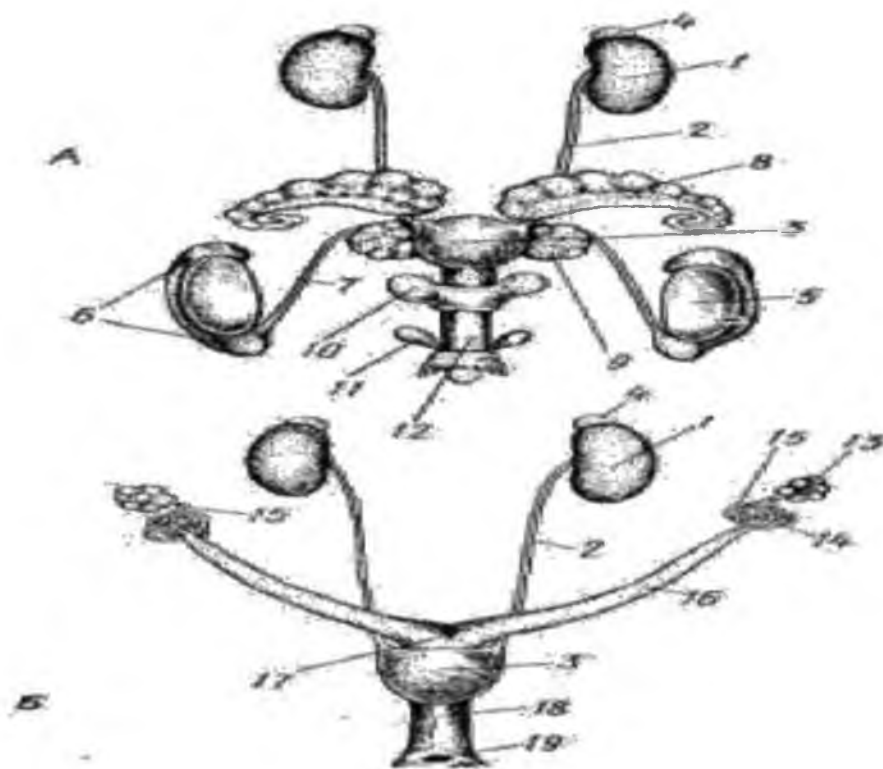
Эмбрион ўқиға кейинроқ иммиграция қилган мезобласт хужайраларидан мезодерманинг ён пластинкалари, умумий ўқға яқин жойлашганларидан мезодерма сомитлари ҳосил бўлади. Бирламчи ариқчадан хужайралар чиқиб кетган сари у юпкалашади ва гензен ҳалқаси янада орқароққа жойлашади. Натижада у эмбрионнинг орқа томонида жойлашиб анал тешигига айланади. Гипобласт билан эпибласт ўртасидаги сариклик ҳалтасига эмбриондан ташқари мезодерма хужайралари таркалади. Сариклик ҳалтаси деворидан ҳосил бўлган кон томирлари системаси эмбрионда газлар ва моддалар алмашинуви, айирув органлари вазифаларини бажаради.

Товук эмбриони ривожланишининг биринчи кунини охирида унинг олдинги қисми бластодискдан бўртиб чиқиб бош қисми ҳосил қиладди. Унинг четлари орқага чўзилиб тана қисми ҳосил қиладди. Инкубациянинг иккинчи кунини бошида юрак куртаклари пайдо бўлади. У висцерал мезодерма варагининг кегайган жойи сифатида пайдо бўлиб, доимо энтодерма билан боглиқ бўлади. Инкубациянинг 30-соатларида 10 жуфт мезодермал сомитлар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, эмбрион тўлиқ шаклланади ва жўжа очиб чиқади.

#### **16.4. Сут эмизувчиларнинг (Mammalia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши**

**Жинсий органларининг тузилиши.** Сут эмизувчиларнинг жинсий органлари бошка умуртқали ҳайвонларнинг жинсий органларига нисбатан анча мураккаб тузилган. Эркақларининг жинсий органлари овал танача шаклидаги жуфт уругдондан иборат бўлиб, гавдасида турлича жойлашган. Клоакаликлар, китсимонлар, филлар, даманлар, каркидонларда уругдон бутун умр бўйи тана бўлигининг орқа томонида туради. Типратиканлар ва товушқонларда уругдон фақат урчиш ва жинсий фаоллик даврида тана бўшлигидан ёргоққа тушади. Кўршапалақлар, жуфт туёқликлар, йиртқичлар

ва маймунларда эса уругдон бутун умри давомида ёргодда туради. Мезонефроснинг қолдиги бўлган ёгсимон танача шаклидаги уругдон ортиги уругдонга тегиб туради. Уругдондан уругдон ортиги оркали уруг йўллариининг пастки қисмида кенгайган, узунчоқ қайрилган, шохсимон уруг пуфакчаси ҳосил бўлади. Уруг пуфаги ортиқча уругни сақлаб туриш вазифасини бажаради. Уруг каналининг сийдик чиқариш каналига қуйиладиган жойидаги чегарасида простата ва купер безларининг йўллари ҳам очилади (153-расм). Простата безининг секретини уругни суюлтиради. Жинсий органда говак тана бўлиб, у сийдик-таносил найини ўраб туради, унинг бўшлиғи қон билан тўлганда жинсий орган таранг тортилади. Сийдик-таносил канали жинсий олат ичидан ўтади. Купер ва препуциал безлар ҳам жинсий органлар билан боғлиқ бўлиб, купер безининг секретини уругни суюлтиради, препуциал бези эса хидли суюқлик ишлаб чиқаради. Бу хидли суюқлик ҳиди оркали эркак ва ургочи индивидлар бир-бирини топиб олади ва жинсий кўзгалишига ёрдам беради.



153-

153-расм. Сут эмизувчилар жинсий органларининг тузилиши.

А – самец; Б – самка. 1 – буйрак; 2 – сийдик йўли; 3 – сийдик халтаси; 4 – буйрак усти бези; 5 – уругдон; 6 – уругдон ортиғи; 7 – уруг йўли; 8 – уруг халтаси; 9 – қисқарувчи без; 10 – купер бези; 11 – препуциал без; 12 – жинсий орган; 13 – тухумдон; 14 – тухум йўли; 15 – тухум йўлининг воронкаси; 16 – бачадон шохи; 17 – бачадон; 18 – қин; 19 – жинсий тешик (Наумов, 1995)

Сут эмизувчилар ургочисининг жинсий органлари жуфт тухумдондан иборат. Уларнинг тухумдонини ҳажми бошқа умуртқали ҳайвонларнинг тухумдонидан кичик бўлиб, шакли овалсимон, япалоқ ва усти гадир-будир, буйракларга яқин жойда, тана бўшлигида жойлашган. Тухумдондан мюллер найларига гомолог бўлган тухум йўллари чиқади. Жуфт тухум йўлларининг кенг воронкасимон учи тухумдонга яқин жойга, тана бўшлигига очилади. Тухум йўлининг тухумдонга яқин, усти букилмали қисми фаллопиев найи, пастки кенгайган қисми бачадон деб аталади. Бачадон шохлари тор ва узунчоқ қинга очилади. Қиннинг ташқи томони даҳлизга, яъни сийдик-таносил каналига айланади. Чунки унга сийдик пуфаги ҳам очилади. Қин даҳлизи сийдик-таносил тешиги билан бирлашиб ташқарига очилади. Унинг пастки четида кичик ўсимта шакидаги клитор бўлиб, клитор кўплаб тешикли тўқималардан ташкил топган.

Бир тешиклиларнинг тухум йўллари жуфт бўлиб, фаллопиев найлари бачадонларга бўлинади. Улар бевосита сийдик-таносил синусига айланади. Қопчиқлиларда эса жуфт қин ҳам бор. Йўлдошлиларда иккала қин ҳам бор. Уларнинг иккала қини бир-бирига қўшилиб, битта тор қинни ҳосил қилади. Кемирувчиларнинг, қуёнларнинг, филларнинг бачадони жуфт бўлиб, ҳар бири мустақил равишда қинга очилади. Сичқонлар, чўчқалар ва йиртқичларда бачадонлари жуфт, аммо қинга умумий тешик билан очилади. Бачадонлари қиннинг кўп қисми билан қўшилиб кетган икки шохли бачадон йиртқичлар, китсимонлар, жуфт ва тоқ туёқлиларда, бачадонлари бир-бирига тўлиқ қўшилиб кетган оддий бачадон чала маймунлар, маймунлар, одам ва баъзи кўршапалакларда бўлади. Бир тешиклилардан ташқари барча сут эмизувчиларнинг тухумида сариқлик моддаси камлиги учун уларнинг тухумини ҳажми кичик бўлади.

Сут эмизувчиларнинг барчасида ички уругланиш содир бўлади ва тирик бола тугади. Бир тешиклиларда чала тугиш ҳодисаси содир бўлади, яъни уларнинг тухуми бачадонда турган вақтида она организми ҳисобидан озикланади ва ўсади. Бу озик моддалар тухумнинг пергаментсимон пўстидаги тешикчалардан ўтади.

**Кўпайиши.** Кўпайиш олдидан денгиз мушуги ва кўплаб тюленлар очик денгизга, яъни болалайдиган ётоқларига миграция қилади. Масалан, Шимолий Атлантикада тарқалган ва муз устида болалайдиган греланд тюлени ҳар хил ерда болаловчи учта пода ҳосил қилади. Бу подалар кузда болалайдиган жойига миграция қилади. Агар озуқа танқислиги сезилса, сут эмизувчилар бошқа жойларга кўчиб кетади.

Сут эмизувчиларнинг кўпчилик туркумлари вакилларида жинсий диморфизм яққол билинади. Куракоёқлиларда, жуфт туёқлиларда, айрим хартумлиларда, маймунларда, йиртқичларда жинсий диморфизм сезилади. Кулоқли тюленларнинг эркаклари ургочиларидан анча йирик бўлади. Эркак моржларнинг қозик тишлари анча йўгон ва терисининг калинлашишидан алоҳида думбокчалар ҳосил бўлади. Бу думбокчалар моржлар бир-бири билан уришганда ҳимоя вазифасини бажаради.

Сут эмизувчилар айрим жинсли, уругланиши ички, кўпчилик вакиллари тирик бола тугади. Асосан, болаларини уяларида тугиб, тарбиялайди. Болаларини сут билан боқади ва насл учун қайгуради. Сут эмизувчилар бола тугиш усулига қараб уч гуруҳга бўлинади. 1. Тухум қўйиб кўпайиш. Бу гуруҳга кирадиган сут эмизувчиларнинг тухуми сариклик моддасига бой бўлиб, тугилганда эмбрион (бола) анча ривожланган бўлади. Тухумни онаси уясида бола чиккунча босиб ётади (ўрдакбурун) ёки қорин томонида жойлашган халтасининг ичида ривожланади (ехидна, проехидна). Бу халтачаларда маълум вақтдан кейин оталанган тухумдан бола чиқади ва халта ичида жойлашган сут безларидан ажралиб чикқан сутни ялаб озикланади. Ўрдакбурун ва ехидна оталанган ҳамда ривожланишининг маълум қисмини она организмида ўтказган тухумни ташқи муҳитга (уясига) қўяди. Масалан, ургочи ўрдакбурун жинсий органида тухум оталангандан кейин 15 кун, ехидналар эса 16 кун тухум йўлида ривожланиб, кейин ташқарига чиқаради. Ташқи муҳитда эса ўрдакбурун тухумидан 9-10 кундан кейин, ехидна тухумидан 10-11 кундан кейин боласи чиқади. Буларнинг тухуми йирик (10-20 мм) бўлиб, таркибида сариклик моддаси кўп бўлади. 2. Чала бола тугиб кўпайиш. Бу гуруҳга кирадиган сут эмизувчиларнинг эмбриони (боласи) бачадонида ривожланади, лекин йўлдош ҳосил бўлмайди. Бундай чала тугилган боласини онаси қорин томонида жойлашган халтасида олиб юради. Янги тугилган боласи сутни ўзи эма олмайди, халта ичидаги сут безлари онаси томонидан бола оғзига тўгрилаб қўйилади ёки сут безларининг мускулларини қисқариши туфайли ажралиб чикқан сутни ялаб озикланади. Бу гуруҳга халтали сут эмизувчилар киради. Уларнинг тухуми 0,2-0,4 мм ва сариклиги ҳамда оксили кам, кўпчилигида биттадан, факат опоссиумларда 10 тагача тухум етилади. 3. Яхши ривожланган бола тугиб кўпайиш. Бу гуруҳга кирадиган сут эмизувчилар тўлиқ ривожланган, ота-онасига ўхшайдиган тирик бола тугади. Тугилган болаларини ўзлари бемалол оналарини эмиб озикланади. Кўпчилик турларининг болалари тугилгандан кейин тезда туриб юра олади, чунки бу гуруҳга кирадиган сут

эмизувчиларнинг болалари йўлдош орқали она организми ҳисобидан озикланади. Бу гуруҳга йўлдошли сут эмизувчилар киради.

Йўдошлиларнинг тухуми жуда майда (0,05-0,2 мм) бўлиб, уларнинг тухумида оксил ва сариқлиги деярли бўлмайди. Кўпчилигида бирданига 15-18 тагача тухум етилади. Она организмда эмбрион ривожланишининг давомийлиги қуйидаги учта омилга боғлиқ. 1. Ҳайвоннинг гавдасини катта-кичиклигига боғлиқ. Масалан, эмбрион ривожланиши малла полевкада (гавдасининг катталиги 10 см) 18 кун, ундан каттароқ бўлган кулранг полевкада (13 см) 20 кун, ундан каттароқ пасюк каламушида 22 кун, хомякда (35 см) 30 кун, тулкида (90 см) 52 кун давом этади. 2. Бола тугадиган жойнинг қулайлиги. Кўпчилик сут эмизувчилар яхши қурилган горда, инда бола тугади. Масалан, ёввойи қуёнда ҳомиладорлик 30 кун давом этади ва териси ёлонгоч ҳамда ҳали кўзи кўрмайдиган боласини уясида тугади. Товушқонда ҳомиладорлик 50 кун давом этади ва кўзи очик, териси жун билан қопланган боласини инда эмас, балки очик жойда тугади. Айрим турларида ҳомиладорлик узоқ вақт давом этади, яхши ривожланган боласи тезда онасини изидан юриб кетади. 3. Ҳомиладорликнинг давомийлиги тухумнинг уругланиши билан эмбрионнинг она бачадони деворига ёпишиши, яъни имплантация билан йўлдош ҳосил бўлиши ўртасидаги муддатнинг давомийлигига боғлиқ. Бу йўлдошли сут эмизувчиларга хосдир. Эмбрион терисидаги ёғ безларидан ажраладиган секретлар бутун эмбрион гавдасининг барча жойини қалин қатлам бўлиб қоплаб туради ва туғиш вақтида боланинг она жинсий йўлларидадан ўтишини осонлаштиради.

**Сут эмизувчиларнинг балоғатга етиш муддатлари.** Сут эмизувчилар турли ёшда жинсий балоғатга етади. Йирик сут эмизувчилар анча кечроқ жинсий вояга етади. Жумладан, филлар 10-15 ёшда, каркидонлар 12-20 ёшда, жайронлар 2-4 ёшда, бўрилар 1 ёшда, майда кемирувчилар 1 ойда, айиқ, йўлбарслар 3-4 ёшда урчиш қобилятига эга бўлади. Жуда кўплаб сут эмизувчилар фақат урчиш даврида жуфтлашади, баъзи турларининг вакиллари бутун умр бўйи жуфт бўлиб яшайди. Аммо отлар, эшаклар, бугулар, айрим туёқлилар полигам бўлиб, уларда насл учун гамхўрлик қилиш вазифасини ургочилари бажаради. Моногам турларида эса насл учун гамхўрлик қилишни ҳам эркаги, ҳам ургочиси бажаради.

Сут эмизувчилар, асосан, бир йилда бир марта бола тугади, аммо айрим турлари бир йилда бир неча марта болалашни мумкин. Масалан, товушқонлар, тийнлар бир йилда уч мартагача, филлар, моржлар, йўлбарслар 2-3 йилда бир марта кўпаяди ва биттадан бола тугади. Делфинлар, бугулар ҳар йили кўпаяди ва биттадан бола тугади. Итлар,

сувсарлар ҳар йили икки марта кўпаяди ва кўп бола тугади. Оқ сичқонлар 18 тагача, норкалар 13 тагача, каламуш, сичқонлар 18 тагача бола тугади.

Сут эмизувчиларнинг ҳомиладорлик ва тугиш даврлари узок бўлганлиги учун ҳам уларнинг куйиқиш, кўшилиш даврлари ҳам ҳар хил бўлади. Масалан, ит, бўри, тулки қишнинг охирида, ҳомиладорлик даври қисқа вақт давом этадиган типратиканлар, норка, қуёнлар, кемирувчилар баҳорда, сувсар, бўрсик ёзнинг ўрталарида, туёқлилар кузда куйикади ва кўшилади. Совуқ минтакаларда яшайдиган сут эмизувчилар асосан, баҳорда урчийди, айиқлар инида ётиб қишда тугади, тюленлар ҳам қишда тугади.

Турли хил сут эмизувчиларда ҳомиладорлик даври турлича бўлади. Уларнинг бу даври ҳайвоннинг катта кичиклигига, ташқи муҳит омилларига боғлиқ бўлади. Масалан, олаҳуржунда ҳомиладорлик даври 11-13 кун, уй сичқонида 18-24 кун, ондатрада 25-26 кун, сугурда 30-40 кун, қуёнда 30 кун, олмахонда 35-40 кун, итда 60 кун давом этади. Болаларини уяда ёки ин-уяда тугадиган арслонларда ҳомиладорлик 4 ой, айиқда 7-8 ой, нутрияда 129-133 кун, соболда 230-280 кун давом этади.

Болаларини ер юзасида тугадиган сут эмизувчиларнинг ҳомиладорлик даври янада узокроқ давом этади. Чунки уларнинг болалари анча ривожланган бўлиб, тугилгандан биринчи кундан бошлаб онасини изидан эргашиб юради. Масалан, бугуларда ҳомиладорлик даври 8-9 ой, от ва эшакда 11 ой, туяларда 1 йил, қўй ва эчкиларда 5-6 ой, қорамолларда 9 ой, филда 20 ой давом этади. Урчиш тезлиги ҳайвон умрининг узоклигига ва индивидларнинг нобуд бўлиш тезлигига ҳам боғлиқ бўлади. Одатда, узок умр кўрадиган ҳайвонлар секин кўпаяди. Масалан, филлар 70-80 йил, айиқлар 30-40 йил, отлар 30 йил, итлар 10-15 йил, сичқонлар 1-2 йил яшайди.

**Эмбрионал ривожланиши.** Бир тешиклиларнинг (ехидна, ўрдакбурун) тухуми сарикликка бой бўлиб, дискодиал майдаланади. Кейинги ривожланиши яхши ўрганилмаган, аммо рептилияларнинг ривожланишига ўхшайди, деган мулоҳазалар бор. Халталиларнинг тухумида сариклик кам ва майдаланиш даврида сариклик ажралиб кетади ҳамда иккита алецитал бластомер ҳосил бўлади.

Юксак (йўлдошли) сут эмизувчиларнинг тухуми алецитал, аммо бластомерларида оз миқдорда сариклик бўлади, у ҳам кейинчалик ажралиб кетади. Сут эмизувчиларнинг тухуми тўлиқ майдаланади, аммо майдаланишнинг бирор типига мос келмайди. Бластомерлар бир-бири билан яхши боғланмаганлиги учун жойланишини ўзгартириши мумкин ва асинхрон майдаланади. Тубан умуртқалилар ва умуртқасизларга нисбатан юксак сут

эмизувчилар эмбрионал ривожланишида жуда эрта, ҳатто 2-4 бластомерлик даврида эмбрион геноми, 8 бластомерлик даврида оксил трансляцияси ишлай бошлайди. Сут эмизувчилар эмбрионал ривожланишида бластомерларнинг эртарок зич жойлашиши, яъни компактизацияси бошланади. Натижада зич морула (стерробластула) ҳосил бўлади. Стерробластулада тезда (сичкон эмбрионида 16 бластомерлик даврида) ташки рангли ва ички корамтир хужайралар массаси ҳосил бўлади. Кейинчалик ташки каватидан трофобласт, ички каватидан эмбрионнинг ўзи ҳосил бўлади. Шундай қилиб, хужайра-ларнинг эмбрионал ва эмбриондан ташқари қисмларга ажралиши тубан амниоталарга нисбатан эртарок содир бўлади.

Сут эмизувчилар эмбрионал ривожланишининг дастлабки даврларида эмбрион ҳалқаси ва унга мос келадиган трофобластнинг жойлашиши маълум даражада сперматозоидни тухум хужайрага кириш нуктасига ва редукцион таначани ажралиш нуктасига боғлиқ бўлади. Аниқанишича, сичқонларда бу нукталарнинг бирлаштирадиган чизик майдаланаётган тухумнинг экваторига 74% мос келади. Аммо сперматозоиднинг тухумга кириш нуктаси эмбрион ҳалқасининг юқори ҳалқасига 17%, трофобластнинг марказий қисмига 9% мос келади.

Сут эмизувчиларнинг тухумини майдаланиши бошқариладиган жараён бўлиб, эмбрионал ривожланишнинг дастлабки даврларида детерминациялаш-маган бўлади ва уни тажриба йўли билан ўзгартириш мумкин. Жумладан, сичқон эмбрионининг 4 бластомерлик даврида битта бластомерини кўчириб бошқа эмбрионнинг юза қисмига қўйилса, ундан трофобласт, агар бу бластомерни эмбрионнинг ички қисмига жойлаштирилса, ундан эмбрион-нинг маълум бир органи ҳосил бўлади. Демак, бластомернинг тақдирини унинг жойлашишига боғлиқ бўлади. Тезда (сичқонларда 32 бластомерлик босқичида) трофобласт хужайраларидан ажралган суюқлик билан тўлган катта бўшлиқ ҳосил бўлади. Бу босқичдаги эмбрион бластоциста дейилади. Бундан кейин эмбрион ҳалқасида ички, бластоцистага караган кават ҳосил бўлади. Буни энтодерма ёки гипобласт дейилади ва у қушларнинг эмбрионини гипобластга гомолог ҳисобланади. Бу гипобластдан сариклик халтасининг девори ҳосил бўлади. Аммо сут эмизувчилар тухумида сариклиги йўқ, лекин сариклик халтаси деворини ҳосил бўлиш жараёни қушлар ва рептилияларнинг шу жараёнига ўхшаш бўлади. Сут эмизувчиларда бу ҳодисанинг учраши рекапитуляцияга яққол мисол бўлиб, эволюция жараёнида аждодлар белгиларини такрорланишидир.



Гипобласт ажралгандан кейин эмбрион ҳалқасининг қолган қисми эпипласт деб аталади. Сут эмизувчилар эмбрионал ривожланишининг ўзига хос хусусияти, уларда эртароқ (сариклик халтаси ҳосил бўлиши билан бир вақтда) амнион бўшиғини пайдо бўлишидир. Сут эмизувчиларнинг айрим турларида трофобласт эмбрионнинг устини қоплаши туфайли амнион парда ҳосил бўлади. Сут эмизувчиларнинг кўпчилик турларида эса амнион бўшлиғи кавитацион ёки шизоцел усул билан, яъни эмбрион ҳалқаси хужайраларини тарқалиши орқали ҳосил бўлади. Амнион бўшлигининг пастки, гипобластга яқин жойи эмбрион қалқони шаклида, қопқоғи амнион қобигига гомолог, трофобласт сероз қобикқа гомолог ҳисобланади.

Эмбрионнинг ўзи бирламчи бўшлиқ, бирламчи ариқча, гензен ҳалқаси босқичларини босиб ўтиб, тубан амниоталар каби эмбрион қалқонидан ривожланади. Айрим сут эмизувчиларда (учар сичқонлар, денгиз чўчқачаси) мезодермал халта рептилияларники каби ҳосил бўлади. Айрим турларида қушлар каби гензен ҳалқасидан олдинда, ичида бўшлиғи бўлмаган зич хордал ўсма ўсиб чиқади.

Кейинги йилларда аниқланишича, сут эмизувчилар эмбрионида гензен ҳалқаси чап-ўнг висцерал диссимметрия органлари (юракни чап, жигарни ўнг томонда жойлашиши ва бошқалар) жойлашиш маркази ҳисобланади. Гензен ҳалқаси чуқурча шаклида бўлиб, унинг хужайралари киприкли, алоҳида типда (моноцилий) тузилган бўлиб, одатий киприкка нисбатан тесқари, яъни тебраниб эмас, одимлаб ҳаракатланади. Агар юқоридан қаралса, киприклар чапдан ўнгга соат стрелкаси бўйича қисқаради. Бундай ҳаракатланиш динеин оксиленинг изомерияси билан аниқланади. Киприкларнинг ҳар 9 та периферик дублети микронайчалар билан бирлашган бўлади. Гензен ҳалқасини ювиб турадиган суюқлик эмбрионнинг чап томонида оқим ҳосил қилади. Бу оқим йўналиши диссимметрияни аниқлайди. Агар оқим ҳосил бўлмаса (динеин синтезини пасайтирувчи махсус генетик касаллик пайтида), эмбрионнинг “чап-ўнг” ва “ўнг-чап” томонлари тенг миқдорда бўлади. Агар эмбрионнинг ўнг томонига сунъий оқим ҳосил қилинса *situs inversus*, яъни юрак ўнг томонда, жигар чап томонда пайдо бўлади. *nodal* гени экспрессияси даврида оқим йўналиши гавданинг қайси томонида содир бўлишини қандай аниқлаш бўйича иккита назария бор. Биринчи назарияга кўра, гензен ҳалқаси хужайралари қандайдир “морфоген” модда ишлаб чиқариб, эмбрионнинг чап томонига оқим ҳосил қилади ва бу ген экспрессиясига сабабчи бўлади. Иккинчи назарияга биноан, чап томонга қандайдир модда эмас, механик сигнал берилганда, бу сигнал ҳаракатсиз киприклар тўпламига таъсир этади. Унинг

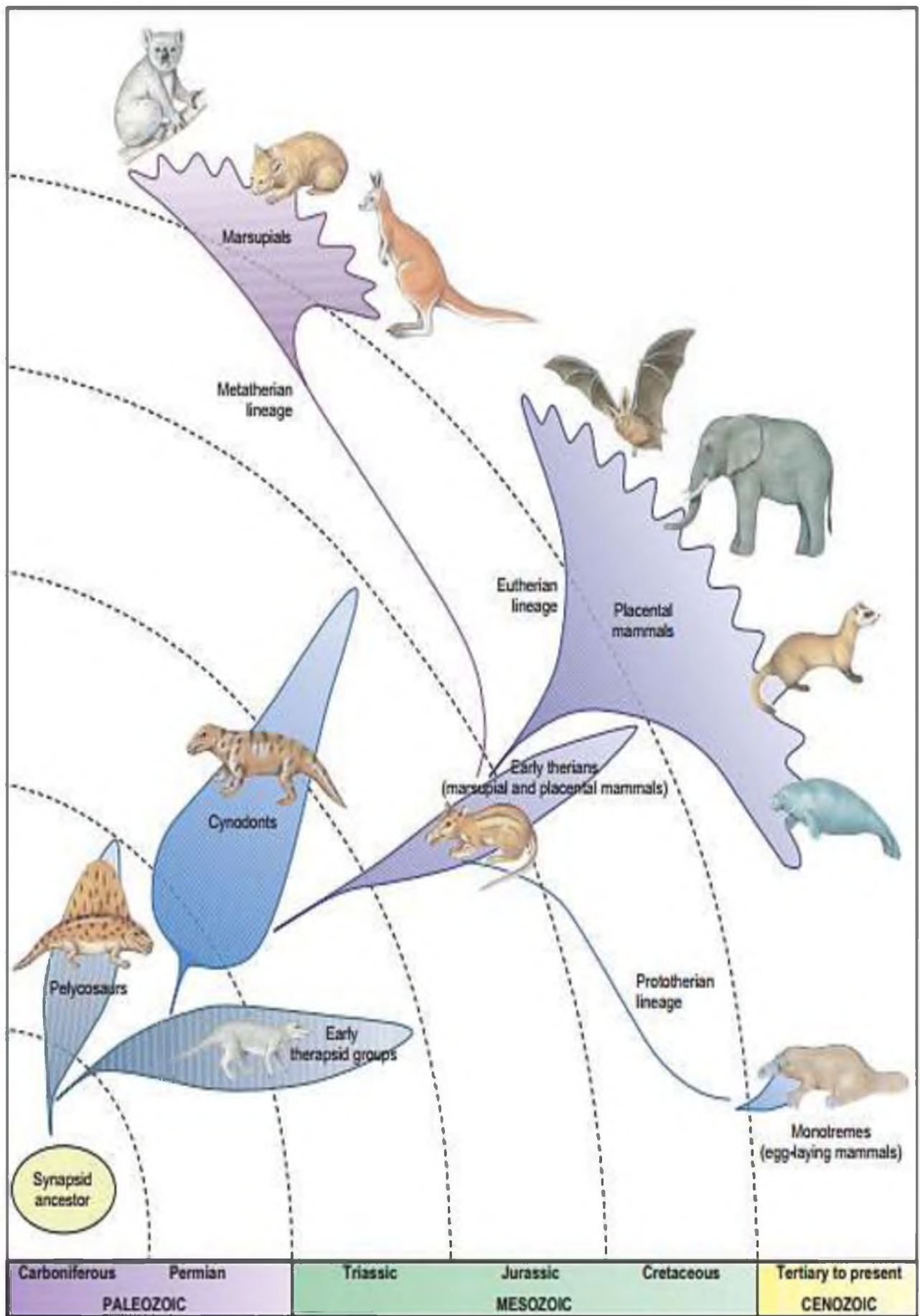
механорецепторларга таъсири плазматик мембранада кальций канали очилишига олиб келади. Айнан ҳужайра ичида кальций концентрациясини ортиши *podal* гени экспрессиясини бошланишига олиб келади.

Сут эмизувчиларнинг бирламчи бўшлиги кушлардаги каби эмбрион ва эмбриондан ташқари мезодермани ҳосил қилади. Бу мезодерманинг куртаклари бирламчи бўшликнинг проксимал эпибласт деб аталадиган орқа қисмидан ҳосил бўлади. Сут эмизувчиларда гоноцитлар худди шу проксимал эпибластдан пайдо бўлади. Бунинг учун унинг трофобласт билан индукцияси талаб этилади. Индукцияловчи агент сифатида BMP оксили катнашади. Эмбриондан ташқари мезодерма ҳужайраларининг асосий қисми трофобласт билан сариклик ҳалтасининг ўртасига киради. Приматларда бирламчи мезенхима бундан ҳам олдин, эмбрион калкони шаклланишидан анча олдин трофобласт билан бир вақтда ҳосил бўлади. Эмбриондан ташқари мезодерма (мезенхима) массасидан лакунлар ҳосил бўлиб, кейин улар бир-бири билан кўшилади ва эмбриондан ташқари целомни ҳосил қилади. Бу вақтда трофобластларда кўплаб бирламчи ворсинкалар ўсиб чиқади. Улардан кейинчалик эмбриондан ташқари мезодерма ўсиб, шу жойда қон томирларини ҳосил қилади. Трофобласт ворсинкалари ундан ўсиб чиққан қон томирлари билан биргаликда иккиламчи ворсинка, трофобластнинг ўзи иккиламчи ворсинкалар билан биргаликда хорион деб аталади. Буларнинг барчаси сут эмизувчилар келиб чиқиши ва эволюциясида муҳимдир (154-расм).

Сут эмизувчилар эмбрионида кейинроқ аллантоисга ўхшаш ўсма пайдо бўлади. Баъзан бу ўсмани аллантоис оёғи деб аталади. Бу ўсма фақат эмбриондан ташқари мезодермадан тузилган бўлиб, эмбрион ва она қон айланиш системаси ўртасида алоқа ўрнатадиган қон томирларига бой бўлади. Бу алоқа эмбрионнинг бачадон деворига имплантацияси туфайли ўрнатилади.

**Йўлдош ҳақида.** Йўлдош сут эмизувчиларнинг йўлдошлилар кенжа синфига хос бўлиб, у аллантоиснинг ташқи девори билан сероз қобикнинг бир қисми кўшилиши натижасида ҳосил бўлади. Хорионнинг ташқи юзасидаги ворсинкалар бачадон деворига ботиб киради ва ҳақиқий йўдош ҳосил бўлади. Бунда эмбрион қон томирлари билан туташади ва эмбрион она қони билан озикланишига имконият яратилади.

Хориондаги тукларнинг (ўсикларнинг) хорионга қандай ўрнашганига қараб йўлдош қуйидаги турларга бўлинади. 1. Диффузли йўлдош. Бунда ворсинкалар хорионга бир текис тарқалади. Бундай йўлдош китсимонлар, чала маймунлар ва туёклиларда бўлади.



154-расм. Сут эмизувчиларнинг филогенетик шажараси (Нісман, 2008)

2. Бўлакчали йўлдош. Бунда йўлдош туклари тўп-тўп бўлиб, бутун хорион юзасига тарқалган бўлади. Бундай йўлдош кавш қайтарувчиларда бўлади. 3. Ҳалқасимон ёки зонал йўлдош. Хорион туклари кенг белбоғ шаклида бўлиб, эмбрионни кўндалангига ўраб олади. Бундай йўлдош итлар, хартумлилар ва куракоёклиларда учрайди. 4. Дискодиал йўлдош. Туклари бир жойда тўпланиб, диск ҳосил қилади. Бундай йўлдош кемирувчилар, хашаротхўрлар ва маймунларда учрайди.

Йўлдошлиларнинг айримларида бола тугилгандан кейин йўлдоши тушади, айримларида эса тушмайди. Йўлдошнинг тушиш ёки тушмаслиги хорион туклари йўлдошнинг она қисмида қанчалик мустаҳкам бирикканлигига боғлиқ. Биринчи ҳолатда бола йўлдоши (хорион) ва бола ташқарига чиқади, бунинг натижасида маълум миқдорда қон ҳам оқиб чиқади. Дискодиал йўлдошларнинг кўпчилиги тушадиган йўлдош турига киради. Тушмайдиган йўлдошда хорион ворсинкалари бачадон пардаси билан бўш бириккан бўлиб, тугиш даврида пардасидан осон чиқиб кетади. Диффузли ва бўлакчали йўлдошлар тушмайдиган йўлдошлар типига киради. Аллантоиснинг ташқи пардаси билан сероз парда қўшилиши натижасида хорион говаксимон тузилишга келиб қолади. Хорионнинг ворсинкалари бачадон эпителийси билан бирикади. Бу ерда она организми билан боғлиқлик вужудга келади. Натижада эмбрионда газлар алмашинуви ва озикланиш содир бўлади. Бир тешиклиларда йўлдош бўлмайди, халталиларда эса йўлдош рудимент ҳолда сақланиб қолган.

### **Назорат саволлари**

1. Анамниялар билан амниоталарни солиштиринг ва ўхшашликлар ҳамда фарқларни аниқланг.
2. Рептилияларнинг тухуми тузилишини айтинг.
3. Рептилияларнинг эмбрионал ривожланишини таҳлил қилинг.
4. Рептилияларнинг циклилиги, ҳаёт кечириши, кўпайиши билан боғлиқ бўлган муаммоларни аниқланг.
5. Қушларнинг жинсий органлари бошқа умуртқалиларнинг жинсий органлардан қандай фарқ қилади?
5. Қушлар тухумининг тузилишини таҳлил қилинг.
6. Қушларнинг кўпайишини таҳлил қилинг.
7. Сут эмизувчиларнинг жинсий органлари тузилишини айтинг.
8. Сут эмизувчиларнинг эмбрионал ривожланишини айтинг.
9. Сут эмизувчиларнинг эмбрионал ривожланишини хавфсиз ўтишига ёрдам берадиган провизор органлар ҳақида нималарни биласиз?
10. Ҳайвонлар кўпайиши ва индивидуал ривожланиши билан боғлиқ бўлган қандай муаммоларга дуч келаяпсиз?

## ГЛОССАРИЙ

**Агам** – а – йўк, gomos – кўшилиш.

**Регенерация** – regeneratio – тикланиш.

**Партеногенез** – партенос – киз холида, генезис – тугилиш.

**Гипогенез** – уругланишда эркак пронуклеусининг иштирок этмаслиги.

**Андрогенез** – уругланишда ургочи пронуклеусининг иштирок этмаслиги.

**Гетерогония** – бир марта уругланиш, кейинги марта партеногенез йўли билан кўпайиш.

**Метагенез** – жинссиз ва жинсий бўгинларнинг галланиши.

**Генаратив хужайралар** – жинсий хужайралар.

**Соматик хужайралар** – тана (жинсий бўлмаган) хужайралар.

**Гоноцит, гаметобласт** – бирламчи жинсий хужайралар.

**Овуляция** – фолликула қобигининг ёрилиб, биринчи тартибли овоцитнинг корин бўшлигига чиқиши.

**Фолликула** – тухумдонда жойлашган тухум хужайралар

**Атрезия** – тухум хужайранинг ўлиши ва фолликуланинг ўрнида атретик тана ҳосил бўлиши.

**Менструация** – тухум хужайра уругланмаганда бачадон шиллик қаватининг кўчиб тушиши.

**Гаметогенез** – жинсий хужайраларнинг ривожланиши.

**Овогенез** – тухум хужайраларининг ривожланиши.

**Сперматогенез** – уруг хужайранинг ривожланиши.

**Сперматофора** – сперматозоидларнинг махсус капсула билан ўралган холати.

**Моноспермия** – тухум хужайранинг битта сперматозоид билан уругланиши.

**Полиспермия** – тухум хужайранинг бир неча сперматозоид билан уругланиши.

**Майдаланиш** – зиготанинг бўлиниб, бластомерларни ҳосил қилиши.

**Бластомер** – зиготанинг бўлинишидан ҳосил бўлган хужайралар (бласто – ниш, куртак, мер – бўлак).

**Бластула** – эмбрионнинг бир қаватлик даври.

**Морула** – бластоцел бўшлиги бластомерлар билан тўлган эмбрион.

**Гастроула** – гастер – қоринча, эмбрионнинг икки қаватлик даври.

**Эктодерма** – экто – ташки, дерма – қават, эмбрионнинг ташки қавати.

**Энтодерма** – энто – ички, дерма – қават, эмбрионнинг ички қавати.

**Мезодерма** – мезо – ўрта, дерма – қават, эмбрионнинг ўрта қавати.

**Инвагинация** – бластула вегетатив қутубнинг бластоцел бўшлигига ботиб кириши.

**Иммиграция** – бластомерларнинг бластула деворидан бластоцел бўшлигига кўчиб ўтиши.

**Деляминация** – катламланиш, бластула деворидаги бластомерларнинг икки қаватга ажралиши.

**Импантация** – им – ичкарига, плантаре – ёпишиб жойлашиш, эмбрионнинг бачадон шиллик қаватига ёпишиши.

**Провизор органлар** – эмбрион ривожланишининг хафсиз ўтишини таъминлаб, эмбрионал давр тугаши билан ўз фаолиятини тугатадиган органлар (сариклик халтаси, трофобласт, амнион, сероз парда, аллантоис, хорион, йўлдош, киндик ипи).

**Нейруляция** – эмбрионал ривожланиш даврида ўқ органларнинг ҳосил бўлиши.

**Дифференциация** – келиб чиқиши умумий бўлган хужайраларда морфологик, физиологик ва функционал фарқларнинг пайдо бўлиши.

**Метаморфоз** – метаморфозис – ўзгариш.

**Онтогенез** – онтос – мавжудот, генезис – ривожланиш.

**Биогенетик қонун** – онтогенезда филогенезнинг қисқа ва тез такрорланиши.

**Филэмбриогенез** – эмбрион таракқиёти даврида аجدод белгиларига нисбатан ўзгарган ёки янги белгиларнинг пайдо бўлиши.

**Жинсий диморфизим** – эркак ва ургочи организмларнинг бир-биридан ташқи белгиларига кўра фарқланиши, ди – икки, морфос – шакл.

### Фойдаланилган адабиётлар

1. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология: В 3 т. –М.: Мир, 1994-1996.
2. Александрова С. А., Боголюбова Н.А. Молекулярные и кеточные основы онтогенеза. –СПб.: Изд-во СПбГПУ, 2011.
3. Алматов Л.А. Ҳайвонларнинг индивидуал ривожланиш биологияси курси бўйича лаборатория ишларини бажаришга оид методик кўрсатмалар. – Самарқанд, 1990.
4. Афанасьев Ю.И. и др. Лабораторные занятия по курсу гистологии, цитологии и эмбриологии. –М.: Высшая школа, 1990.
5. Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. –М.: Мир, 1992.
6. Бадалхўжаев И., Мадумаров Т.А. Индивидуал тараққиёт биологиясидан амалий машгулотлар. –Андижон, 2006.
7. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. –М.: Изд-во МГУ, 2005.
8. Газарян К.Г., Белоусов Л.В. Биология индивидуального развития животных. –М.: Высшая школа, 1983.
9. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. –М.: Высшая школа, ч.1-2, 1978.
10. Гилберт С. Биология развития. –М.: Мир, 2010.
11. Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология. –М.: Изд-во Академия, 2004.
12. Голиченков В.А., Семёнова М.Л (ред). Практикум по эмбриологии. –М.: Изд-во Академия, 2004.
13. Дадаев С., Сапаров Қ. Зоология. –Т.: Чўлпон, 2019.
14. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. –М.: Высшая школа, 1981.
15. Дондуа А.К. Биология развития. Т.1, 2. –СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004, 2005.
16. Токин Б.П. Общая эмбриология. –М.: Высшая школа, 1987.
17. Солихбоев И.К. Индивидуал тараққиёт биологияси. –Т.: Университет, 1988, 84 б.
18. Солихбоев И.К. Ривожланиш биологияси. –Т.: Университет, 1992, 92 б.
19. Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. –Л.: Наука, 1968.
20. Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск, 1975 Т.1, 1977 Т.2, 1978 Т.3, Т.4, 1979 Т.5, 1981 Т.6.
21. Иванова-Казас О.М. Эволюционная эмбриология животных. –СПб.: Наука, 1995. 565 с.
22. Жизнь животных. 1-7 т., –М.: Просвещение, 1981-1986.

23. Озернюк Н.Д., Исаева В.В. Эволюция онтогенеза. –М.: Тов-во научных изданий КМК, 2016. 407 с.
24. Мавлонов О., Хуррамов Ш., Эшова Х. Умуртқасизлар зоологияси. –Т.: Ўзбекистон энциклопедияси, 2006.
25. Мануилова Н.А. Гистология ва эмбриология асослари. –Т.: Ўқитувчи, 1970.
26. Мусаев Д.А., Тўрабеков Ш., Саидкаримов А.Т., Алматов А.С., Раҳимов А.К. Генетика ва селекция асослари. –Т. “Фан ва технология”, 2011.
27. Наумов С.П. Умурткалилар зоологияси. –Т.: Ўқитувчи, 1995.
28. Натали В.Ф. Зоология беспозвоночных. –М.: Просвещение, 1975.
29. Нейфах А.А. Биология развития // Актуальные проблемы биологической науки. –М.: Просвещение, 1984. С.41-67.
30. Новиков Н.И., Святенко Е.С. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии и эмбриологии. –М.: Высшая школа, 1984.
31. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. –М.: Просвещение, 1988.
32. Рэфф Р., Кофман Т. Эмбрионы, гены, эволюция. –М.: Мир, 1986.
33. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Петтену. В 2 т. –М.: Мир, 1983.
34. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. –М.: Мир, 1988.
35. Корочкин Л.И. Влияние концепции целостности живых систем на становление системной биологической парадигмы // Природа биологического познания. –М.: Наука, 1991. С.142-162.
36. Корочкин Л.И. Взаимодействие генов в развитии. –М.: Наука, 1997.
37. Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. –М.: Наука, 1999.
38. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития (генетический аспект). –М.: Из-во МГУ, 2002.
39. Корочкин Л.И., Михайлов А.Т. Введение в нейрогенетику. –М.: Наука, 2000.
40. Колот Н.В., Волкова Н.Е., Воробьева Л.И. Механизмы онтогенеза. Харьков, ХНУ, 2011.
41. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. –М.: Медицинское информативное агентство, 2002.
42. Қулмаматов А.Қ. Паразит умуртқасиз хайвонлар. –Т.: Ўқитувчи, 1988.
43. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология. –М.: Мир, 1989.
44. Холикназаров Б. Индивидуал ривожланиш биологияси. –Т.: 2006.
45. Холикназаров Б. Назарий биология ҳақида. Биология фанининг долзарб муаммолари. Андижон, 2017, 21-23б.



46. Холиқназаров Б. Биогенетик конун, онтогенез, ривожланиш цикл: тарихи, хозирги ҳолати, муаммо ва ечимлар. Хоразм Маъмун академияси ахборотномаси. 2019-1. 13-20 б.
47. Ғафуров А.Т., Ғайзуллаев С.С. Эволюцион таълимот. –Т., Алоқачи, 2009.
48. Ярыгин В.Н. и др. Биология. –М., Высшая школа, кн. 1, 2, 1999.
49. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. –М., Владос, 2004.
50. Шмидт Ғ.А. Эмбриология животных. –М.: Наука, ч.1-2, 1951-1953.
51. Balinsky В.И. An Introduction to Embriology. –Philadelphia, London, Toronto: W.B.Saunders Company, 1975.
52. Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Cambridge University Press. 1977. 501 p.
53. Halder O., Gallayert P., Gering W. Induction of yetstopits yeyes by targeted yexpressed of the yeyeless gene in Drosophila // Ssiyense, 1995. V.267. P.1778-1792.
54. Skot Gilbert. Development biology. –Sunderlend Massachusetts, USA 2010.
55. Skot Gilbert, Michel Baressi. Development biology. –Sunderlend Massachusetts, USA 2016.

## М У Н Д А Р И Ж А

<b>1-БОБ. ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШНИНГ МОЛЕКУЛЯР-ГЕНЕТИК ВА БИОКИМЁВИЙ АСОСЛАРИ.....</b>	<b>4</b>
1.1. Ген ҳақида.....	4
1.2. Организмлар тузилишининг молекуляр-генетик таъминоти.....	23
1.3. Ривожланаётган организмни сегментацияланиши ва унинг генетик назорат килиниши.....	30
1.4. Гомеозис генларнинг индивидуал ривожланишдаги аҳамияти.....	31
1.5. Эмбрионал индукция ва уни назорат қиладиган генлар.....	43
1.6. Детерминация ва трансдетерминациянинг генетик хусусиятлари.....	58
1.7. Хужайраларнинг генетик дастурланган ўлими (апоптоз).....	74
1.8. Генлар экспрессиясининг тўқима даражаси.....	78
1.9. Эмбрион варақлари тўғрисидаги назариянинг ҳозирги ҳолати.....	85
1.10. Эмбрион ривожланиши даврида дастлабки (бирламчи) жинсий хужайраларнинг пайдо бўлиши.....	89
<b>2-БОБ. БИОГЕНЕТИК ҚОНУН, ОНТОГЕНЕЗ ВА РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛ ҲАҚИДА.....</b>	<b>96</b>
2.1. Онтогенез ҳақида.....	96
2.2. Индивидуал ривожланишда онтогенез ва филогенез қонуниятларининг уйғунлиги.....	108
2.3. Ривожланиш цикл ҳақида.....	124
2.4. Онтогенезда кўпайиш турларининг алмашилишини келиб чиқиши ва эволюцияси.....	133
<b>3-БОБ. ҲАЙВОНЛАР РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛИНИНГ БИОЛОГИК АСОСЛАРИ.....</b>	<b>153</b>
3.1. Ривожланиш циклда кўпайиш турларини галланиши.....	153
3.2. Умurtқасиз ҳайвонлар ривожланиш циклининг асосий йўналишлари.....	155
3.3. Умurtқасиз ҳайвонлар ривожланиши.....	178
3.4. Умurtқасиз ҳайвонлар эмбриогенези.....	184
<b>4-БОБ. БИР ХУЖАЙРАЛИЛАРНИНГ (PROTOZOA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>194</b>
4.1. Бир хужайралиларнинг кўпайиши.....	198
4.2. Саркомастигофораларнинг (Sarcomastigophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	209
4.3. Хивчинлиларнинг (Mastigophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	226

4.4. Споралиларнинг (Sporozoa) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	226
4.5. Грегариналарнинг (Gregarinina) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	248
4.6. Пироплазмидаларнинг (Piroplasmida) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	262
4.7. Книдоспоридияларнинг (Cnidosporidia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	273
4.8. Микроспоридияларнинг (Microsporidia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	285
4.9. Киприкдилар ёки инфузорияларнинг (Ciliata ёки Infusoria) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	297
<b>5-БОБ. КЎП ҲУЖАЙРАЛИЛАРНИНГ (METAZOA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>315</b>
5.1. Личинкали ривожланиш ва метаморфозни пайдо бўлиши.....	315
5.2. Говактанлиларнинг (Булутлар-Spongia ёки Porifera) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	323
<b>6-БОБ. КОВАКИЧЛИЛАРНИНГ (COELENTERATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>334</b>
6.1. Ковакичлиларнинг (Coelenterata) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	334
6.2. Тароқлиларнинг (Stenophora) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	347
<b>7-БОБ. ЯССИ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (PLATHELMINTHES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>349</b>
7.1. Киприкли чувалчангларнинг (Turbellaria) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	349
7.2. Трематодларнинг (Trematoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	353
7.3. Моногенетик сўргичлиларнинг (Monogenea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	364
7.4. Цестодларнинг (Cestoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	375
<b>8-БОБ. ЮМАЛОҚ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (NEMATHELMINTHES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>393</b>
<b>9-БОБ. АКАНТОЦЕФАЛЛАР ЁКИ СКРЕБНИЛАРНИНГ (ACANTHOCERNALES) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>407</b>

<b>10-БОБ. ҲАЛҚАЛИ ЧУВАЛЧАНГЛАРНИНГ (ANNELIDA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>417</b>
10.1. Кўп тукли ҳалқали чувалчангларнинг (Polychaeta) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	417
10.2. Кам туклиларнинг (Oligochaeta) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	422
10.3. Зулукларнинг (Hirudinea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	425
<b>11-БОБ. МОЛЛЮСКАЛАРНИНГ (MOLLUSCA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>429</b>
11.1. Қорин оёқлиларнинг (Gastropoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	429
11.2. Пластинка жабралилар ёки икки паллалиларнинг (Lamellibranchia ёки Bivalvia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	432
11.3. Бошоёқли моллюскаларнинг (Cephalopoda) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	434
<b>12-БОБ. БЎГИМОЁҚЛИЛАРНИНГ (ARTHROPODA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>438</b>
12.1. Қисқичбақасимонларнинг (Crustacea) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	438
12.2. Ўргимчаксимонларнинг (Arachnida) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	443
12.3. Ҳашаротларнинг (Insecta) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	446
<b>13-БОБ. НИНАТАНЛИЛАРНИНГ (ECHINODERMATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>460</b>
13.1. Иккиламчи огизлиларнинг пайдо бўлиши.....	460
13.2. Нинатанлиларнинг (Echinodermata) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	462
<b>14-БОБ. ХОРДАЛИЛАР (CHORDATA) РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛИНИНГ АСОСИЙ ЙЎНАЛИШЛАРИ.....</b>	<b>470</b>
14.1. Хордалилар ривожланиши.....	470
14.2. Хордали ҳайвонлар эмбриогенези.....	477
14.3. Ривожланиш усуллари эволюцияси.....	484
14.4. Организмларнинг филогенетик ўзгариш принциплари ва органларнинг мураккаблиги ҳамда қимматлилиги.....	488
<b>15-БОБ. ХОРДАЛИЛАРНИНГ (CHORDATA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>495</b>

15.1. Умуртқали ҳайвонларнинг келиб чиқиши.....	495
15.2. Тоғайли балиқларнинг (Chondrichthyes) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	500
15.3. Суякли балиқларнинг (Osteichthyes) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	502
15.4. Амфибияларнинг (Amphibia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	509
<b>16-БОБ. АМНИОТАЛАРНИНГ (AMNIOTA) КЎПАЙИШИ ВА ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШИ.....</b>	<b>521</b>
16.1. Анамниялар (Anamnia) ва амниоталарнинг (Amniota) асосий фарқлари.....	521
16.2. Судралиб юривчиларнинг (Reptilia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	524
16.3. Қушларнинг (Aves) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	529
16.4. Сут эмизувчиларнинг (Mammalia) кўпайиши ва индивидуал ривожланиши.....	537
<b>Глоссарий.....</b>	<b>548</b>
<b>Фойдаланилган адабиётлар.....</b>	<b>550</b>

**ЎЗБЕКИСТОН РЕСПУБЛИКАСИ**  
**ОЛИЙ ВА ЎРТА МАХСУС ТАЪЛИМ ВАЗИРЛИГИ**

**ТЕРМИЗ ДАВЛАТ УНИВЕРСИТЕТИНИНГ**  
**ПЕДАГОГИКА ИНСТИТУТИ**

**Бегали Холикназаров**

**ИНДИВИДУАЛ РИВОЖЛАНИШ**  
**БИОЛОГИЯСИ**

**2-китоб**

**(ривожланиш биологияси)**

**ўқув қўлланма**

Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта махсус таълим вазирлиги  
5140100 биология таълим йўналиши талабалари учун ўқув  
қўлланма сифатида тавсия этилган

**Мухаррир З.Н.Буранов**

Босишга рухсат этилди 20.10.2021й. Бичими 60X84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Босма табағи 34,75. Шартли босма табағи 33,75. Адади 600 нусха.

Баҳоси келишилган нархда.

“Университет” нашриёти. Тошкент, Талабалар шаҳарчаси, ЎзМУ  
маъмурий биноси.

Ўзбекистон Миллий университети босмахонасида босилди. Тошкент,  
Талабалар шаҳарчаси, ЎзМУ.

