

**O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta
maxsus ta'lim vazirligi**

**Z. M. Bobur nomidagi
Andijon Davlat universiteti**

Zoologiya va biokimyo kafedrası

Badalxo'jayev I.

SITOLOGIYA

(ma'ruza matnlari)



Andijon – 2021

Ushbu “Sitologiya” dan ma’ruzalar matni Andijon davlat universiteti Tabiiy fanlar fakulteti Uslubiy metodik Kengashining 2020 yil 25 dekabr 10 sonli yig’ilishi qarori bilan chop etishga ruxsat etildi.

Qo’llanma yangi kredit-modul namunaviy dasturi va rejasi (2020) asosida yozilib, unda sitologiya rivojlanish tarixi, metodlari va hujayraning tuzilishi yorug’lik va elektron mikroskopik dalillar asosida berildi. Har bir mavzuning ohirida mustahkamlash uchun savollar keltirildi.

Taqrizchilar:

biologiya fanlari doktori, professor A.Zaynobiddinov
biologiya fanlari nomzodi, dotsent K.Zokirov

So'z boshi

Amaldagi o'quv rejasiga ko'ra sitologiyadan kunduzgi bo'limda 30 soat ma'ruza, 30 soat amaliy mashq'ulotlar uchun ajratilgan.

Hozirgi davrda o'zbek tilida sitologiyadan I. Badalxodjayev va Madumarov T. larning(2019) Oliygo'ha talabalari uchun darsligi mavjud. Bundan tashqari Boyqobilov va Ikromovlarning "Sitologiya"(1980), Sottiboyev va Qo'chqorovlarning "O'simlik hujayrasi"(1990) o'quv qo'llanmalari na'munaviy dasturda ko'rsatilgan barcha masalalarni yoritib bera olmaydi. Shuning uchun ham 2020 yilda chiqqan yangi modul tizimiga asoslangan namunaviy dastur va rejaga asoslangan holda Sitologiyadan ma'ruza matnlari yozilishi maqsadga muvofiq bo'lib qoldi.

Matnda sitologiyaning rivojlanish tarixi, hujayraning elektron mikroskopik tuzilishi, organoidlarning nozik tuzilishlari va funksiyalari eng yangi ma'lumotlar asosida bayon etildi.

1-ma'ruza. Kirish. Sitologiyaning predmeti va vazifalari. Hujayra nazariyasi.

Reja.

1. Sitologiya hujayra xaqidagi fandir.
2. Sitologiyaning ob'ektlari.
3. Sitologiyaning muammolari.
4. Sitologiyaning qisqacha rivojlanish tarixi.
 - 4.1. Dastlabki mikroskopning paydo bo'lishi.
 - 4.2. Dastlabki mikroskopik kuzatishlar.
 - 4.3. "Hujayra" atamasining fanga kiritilishi.
5. Preformizm va epigenez nazariyalari.
6. Hujayra nazariyasi.
7. O'zbekiston olimlarining hujayra bijlogiyasining o'rganishdagi xizmatlari.

Sitologiya - tirik materiyaning tuzilishini elementar birligi bo'lgan hujayralarning kelib chiqishi, ishlashi va qayta tiklanishi xaqidagi fandir. U hujayralarning strukturasini, protoplazmaning nozik tuzilishini, undagi hayotiy protsesslarni sodir bo'lishini o'rgatadi. Sitologik tekshirishlarning ob'ektlari ko'p hujayrali organizmlarning hujayralari bakterial hujayralar, sodda hayvon - hujayralardir.

Ko'p hujayrali organizmlarning hujayralari to'qimalarning tarkibiga kiradi, ularning hayot faoliyatlari bir butun organizmni muvofiqlashtiruvchi ta'sirga bo'ysunadi. Bakteriya, sodda hayvonlarda "hujayra" va "Organizm" tushunchalari bir-biriga mos keladi; bunda biz mustaqil hayot kechira oladigan hujayra-organizmlar to'g'risida gapirishga xaqimiz. Bir hujayrali organizmlar olamida turli yashash muxitiga moslashgan bo'lgan juda xilma-xil formalar mavjud. Hujayra - organizmlar orasida biz juda murakkab tuzilgan va ancha sodda tuzilgan, geterotrof va autotrof, erkin yashovchi va parazit, suvda va quruqlikda yashovchi va boshqa formalarni uchratamiz. Tirik tabiat taraqqiyotida ko'p hujayralilarni kelib chiqishi organizmlarni ularning hujayralari o'rtasida funksiyalarni taqsimlanishi hisobiga moslanish uchun yangi imkoniyatlarni paydo qildi. Funksional mutaxassislashish natijasida juda ko'p xil to'qima hujayralari vujudga keldi. Masalan, sut emizuvchilar tanasida diametri 6-8 mk keladigan va shaklini doimo o'zgartirib turadigan kichik limfotsitlar bilan birga uzunligi xattoki 1 metr va undan ham ortik o'simtalarga ega bo'lgan nerv hujayralari bo'ladi.

Hujayrani tashkil bo'lishidagi filogenetik protsesslar asta-sekin murakkablashishning uzok yo'li bosib o'tildi. Hozirgi vaqtda juda ko'p bakteriya va ko'k-yashil suv o'tlarining orasida tipik yadro va umumhujayraviy organoidlar majmuasiga ega bo'lmagan turlari uchraydi. Ammo, bularda ham yadroning asosini tashkil etuvchi DNKning oqsil bilan birikmasi bo'ladi. Bu esa, yadro sitoplazma sistemalarini shakllanishini ba'zi oraliq stadiyalarini progressiv

rivojlanishiga qobiliyatli ekanligiga guvohlik beradi. Bakteriya va ko'k-yashil suv o'tlarida shakllangan yadro bo'lmasada, ularni sitologiyada o'rganilishi zarur.

Viruslarga kelsak, ularni sitologiyani ob'ektlari qatoriga kiritishga asos yo'q. Chunki viruslarni strukturalari bilan hujayralarning tuzilishi o'rtasida umumiylik yo'q. Ular hujayraning hayot faoliyatini bioximik asosini tashkil qiluvchi fermentlarga ega emas, shuning uchun o'zlarining modda almashuviga ega emas. Viruslarning o'sishi va ko'payishi faqat ular kiradigan hujayralarning fermentativ sistemasi faoliyati hisobiga amalga oshadi.

Hujayra, barcha tirik sistemalar kabi biologik evolyutsiya natijasida tug'ilgan, taraqqiy etayotgan, o'zining bir - butunligini ushlab turuvchi va qayta tiklovchi, tashqi muxitdan kelgan energiya va moddalar hisobiga ko'paya oladigan sistema hisoblanadi. Bundan ko'rinadiki hujayrani o'rganishda uchta asosiy problema-evolyutsiya, avtoregulyatsiya va avtoreproduksiyalarni hal qilishni ko'zda to'tish kerak.

Biologiyani har qanday bo'limi tirik ob'ektlarning faqat ma'lum bir aspektdamorfologik, fiziologik, bioximik, genetik va boshqalarda o'rgansa, siologiya o'z ob'ekti- hujayrani har tomonlama o'rganadi.

Hujayra barcha yashayotgan organizmlarning struktura, funksional va genetik asosi bo'lgani uchun hamma biologik fanlar sistemasining markazida bo'ladi. Sitologiya tirik tabiat xaqidagi fanning "Og'ir industriyasi" bo'lib, uning qay darajada taraqqiy etganligiga, biologiya, meditsina va qishloq xo'jaligining muhim muammolarini ishlab chiqishdagi muvaffaqiyatlariga bog'liqdir.

Sitologiyaning metodlari va ma'lumotlaridan foydalanmay havfli o'sma, yaralarni bitib ketishi, nurdan zararlanish mexanizmlari, dorivor va zaharli moddalarni ta'siri, immunitet, gibridlashda pushtsizlik va boshqa amaliy jihatdan muhim muammolarni hal qilish mumkin emas.

Sitologiya rivojlanishining asosiy bosqichlari.

Hujayraviy tuzilish xaqidagi tasavvurlarni paydo bo'lishi.

Sitologiya mustaqil fan sifatida o'tgan asrning oxirida paydo bo'lsada, hujayra xaqidagi ta'limot XVII asrdan boshlangan. Sitologiyaning rivojlanishi mikroskopning kashf qilinishi uni takomillanishi bilan bog'lik bo'lgani uchun, sitologik tekshirishlarning material bazasi bo'lib xizmat kilgan texnik muvaffaqiyatlarga to'xtalish zarur.

Mikroskoplarni yaratilishi va takomillashuvi.

Yaqin vaqtlarga qadar birinchi mikroskop ko'z oynak oynalarini silliqlovchi Gollandiyani Middelburg shahridan bo'lgan Gans va Zahariy Yansenlar tomonidan yaratilgan deb kelingan edi. Bu juda ko'p darsliklarga kiritildi. Ammo, bu ma'lumotlar, aftidan xato ekan.

Birinchi mikroskopni Galiley tomonidan 1609-1610 yillarda avvalroq (1608) o'zi yasagan "yer durbini-teleskop" asosida ixtiro etildi. Bunday mikroskop uchun linzalarni Galileyning chizmasi asosida Batssi tomonidan silliqlandi. Bu murakkab

mikroskop ob'ektni kattalashtirib teskari tasvirini beruvchi ob'ektivdan va okulyardan tashkil topgan edi.

Galileyning birinchi mikroskopi uzun naychadan iborat bo'lib, u bilan ishlash ancha noqulay edi. Bu mikroskop ilmiy ishlarda qo'llanilmadi va yo'qolib ketdi. Tez orada Gollandiyada shunga o'xshash mikroskoplar ishlab chiqildi. 1617-1619 yillarda Angliyalik (millati golland) fizik va astrolog¹ Kornelius Drebbel tomonidan mikroskopning yangi modeli ishlandi.

Drebbel mikroskopi Galileynikidan farq qilib, ob'ektiv va okulyarlarning linzalari qabariq edi. Bu mikroskop ham ilmiy ishlarda qo'llanilmasada, keyinchalik xuddi shunday tipdagi mikroskoplar keng tarqaldi. Drebbel o'zining kuyovi Kuffler bilan bu "Murakkab mikroskopni" ko'p ishlab chiqara boshladilar va butun Yevropaga tarqaldi.

1624 yilda Galiley o'zining mikroskopini ancha takomillashtirib qayta ishladi va 30-40 marta kattalashtirish xususiyatiga ega bo'lib qoldi.

Italiyada Angliyadagiga nisbatan mikroskopga ko'proq ahamiyat berildi. Galiley Rimdagi o'zi a'zo bo'lgan "O'tkir zehnlilar akademiyasi"ga 1624 yilda o'z mikroskopini sovg'a qildi. 1625 yilda akademiyaning a'zosi Stelluti mikroskopda qilingan asalarilar organlarini tuzilishi haqidagi kuzatishlarini e'lon qildi. Jumladan, u birinchi bo'lib hashoratlarning ko'zini fasetali tuzilishini ochdi.

Galileyni mikroskopini F. Chezi (1628) ishlatib paporotniklarni sporangiylarini o'rgandi. "Mikroskop" terminini birinchi bo'lib Iogann Faber 1625 yilda ishlatdi. Galileyni mayda predmetlarni ko'rish uchun ishlatadigan asbobini "mikroskop" deb atadi. Bu termin hozirgi vaqtgacha saqlanib kelmoqda.

XVIII asr oxiriga kelib mikroskopni faqat usta hunarmandlar tomonidan ishlab chiqarila boshlandi. Mikroskoplar industriyasining markazi London (Djon Keff ustaxonasi) bo'lib qoldi. Bu mikroskoplar yordamida hattoki 5 mk gacha bo'lgan ob'ektlarni ko'rish mumkin bo'ldi. Bu mikroskoplarda chetki nurlarni kesib turadigan halqali diafragmalar qo'llanildi.

XVIII asrdayoq juda ko'p yirik olimlar mikroskopik ishlarni murakkablashishini tushungan edilar. Bu haqda Italiya tabiatshunosi Feliks Fontana shunday deydi:

"Mikroskopda har kim ham ko'rishi mumkin, ammo ko'rgani haqida faqat ba'zilargina fikrlay oladi". Bu ajoyib fikr hozirgi kungacha o'zining aktualligini saqlab qolmoqda.

Birinchi mikroskoplar Pyotr I tomonidan Rossiyaga keltirildi. U 1698 yilning may oyida Gollandiyaning Delfte shaxriga Levengukni oldiga boradi. Levenguk unga ilonbalikni kapilyarlarida konni aylanishini namoyish qildi. Pyotr1 mikroskopik ishlarga shunday qiziqib qoldiki, u mikroskop sotib olish bilan birga o'zi bilan Gollandiyadan A. Shepper degan taniqli oyna silliqlovchi ustani ham Rossiyaga olib keladi. Peterburg fanlar Akademiyasida maxsus ustaxona tashkil qilinib, deyarli 100 yil davomida kattalashtiradigan asboblarni ishlab chiqarildi.

¹ Astrologiya - yulduzlarga qarab odamlarning taqdirini aytib berish bilan shug'illanadigan fan.

Arxiv materiallarini ko'rsatishicha rus ustalari ota-bola Belyayevlar, Matveev, Remezov, Kulibinlar mustaqil ravishda o'zlari yangi takomillashgan mikroskoplarni 1726 yildan boshlab chiqara boshladilar.

Keyinchalik mikroskoplarning yangi modellari ishlab chiqarildi va juda ko'p mutaxassisliklardagi olimlarning ish kuroli bo'lib qoldi.

“XVII va XVIII-asrlarda mikroskop ilmiy tekshirish ishlarida kam qo'llanilgan. Birinchi bo'lib mikroskopni ilmiy tekshirish ishlarida Londondagi Kirollik jamiyati

(Korelevskoye obhestvo) ning kotibi ko'p kirrali olim (fizik, astronom, geolog va biolog) Robert Guk qo'lladi. Fan tarixida uning 1665 yilda bosilib chiqqan "Mikrofotografiya yoki mikroskopda tekshirilgan mayda tanachalarni fiziologik tasviri" asari ma'lum. Bu asarida Guk o'zi yasagan takomillashgan mikroskopni tasvirini va unda kilgan kuzatish natijalarini bayon kilgan. Guk o'z kuzatishlarini ma'lum bir maqsad va vazifa ko'ymagan holda olib bordi.

Guk boshqa predmetlar (kichkina ignani uchi, yupqa batist, siydikdagi qum, sovuqda yerda hosil bo'lgan shakllar, chumolilar va boshqalar) qatori o'simliklarni yupqa kesmalarini ham o'rgandi. U bu xaqdagi kuzatishlarini “Po'kakni sxematizmi yoki tuzilishi va boshqa shu kabi teshikli tanachalarni hujayra va teshiklari xaqida” deb nomlangan bobda bayon qildi. Guk ko'rsatdiki “Po'kakning moddalari xavo bilan to'lgan, bu xavo esa bir-biridan ajralib turuvchi mayda kutichalar yoki katakchalarga butunlay kamalgandir”. Guk bu bushlik hujayralarni asalari katakchalari bilan solishtiradi. Bu bilan hujayra ochilgani yo'q. Guk nomlagan “hujayra” termini ancha vaqtgacha o'simlik va hayvonlarni mikroskopik tuzilishlarini solishtirishga tuskinlik qildi. Guk uchun po'kakning mikroskopik tuzilishini tasvirlash, faqat uni mikroskopga bo'lgan qiziqishini vaqtinchalik bir epizodi edi holos. Ammo, uning ikkita zamondoshi mikroskopni o'simliklarning tuzilishini o'rganishga sistemali qo'lladilar. Ulardan biri M.Malpigi 1671 yili “O'simliklar anatomiyasi xaqidagi tasavvurlar”, 1672- 1675 yillarda “O'simliklar anatomiyasi” asarlarini bostirib chiqardi. 1671 yilda N.Gryu o'zining “O'simliklar anatomiyasining boshlanishi” asarini London Kirollik jamiyatiga takdim etdi.

Malpigi va Gryular o'simliklarni mikroskopik tuzilishini o'rganib ularni turli qismlari uz tarkibida “pufakchalar yoki haltachalar” to'tishini aniqladilar. Gryu botaniqaga “to'qima” terminini kiritdi, ammo “hujayra” tushunchasi kabi bu ham hozirgi zamon ma'nosidan butunlay farqlanadi.

A. Levenjuk XVII-asrning to'rtinchi yirik mikroskopisti edi. Uning mutaxassisligi savdogar bo'lib, umrining deyarli 50 yilini mikroskop ostida mayda organizmlarni kuzatishga bag'ishladi va 1680 yilda London Qirollik jamiyati (Hozirgi fanlar akademiyasiga o'xshaydi) ga a'zo qilib saylandi. Levenjuk uz kuzatishlarini 1696 yilda “Tabiat sirlari” nomli asarda bayon qildi. U bir hujayrali organizmlarning boy olamini ochgan, hayvonlarning hujayralari – eritrotsitlar va spermatozoidlarni ¹ ko'rgan birinchi olim bo'lgan. Lekin, Levenjuk bu

¹ Odam spermatozoidini Levenjuk rahbarligida ishlagan student Gamm 1675 yilda ochdi

kuzatishlarini yetarlicha baholay olmadi va hayvonlarni hujayraviy tuzilishlari xaqida xulosa chiqarmadi.

XVIII –asrda hayvon va odamning jinsiy hujayralari tekshirildi va murtakning boshlang'ich taraqqiyoti ozmi, ko'pmi bayon etildi. Gametalarning jinsiy ko'payishdagi ahamiyati umuman to'g'ri tushunilgan bo'lsada, tuxum hujayralari va spermalarning

otalanish protsessidagi nisbiy roli ko'p tomonlama noaniq, ularning nozik tuzilishlari esa noma'lum bo'lib qoldi. Ko'pchilik olimlar, masalan, A.Levenhuk, Svammerdam, Malpigi, Galler va Bonnelar jinsiy ko'payishni mohiyatini yaxshi tushunmadilar. Ular jinsiy hujayralardan bulguvchi organizmning to'la tashkil topgan mo'rtagi joylashgan bo'ladi deb, preformizm (preformare- avvaldan shakllangan) nazariyasini ilgari surdilar.

Preformistlar ikki guruxga bo'linib, ulardan ba'zilari spermaning ichida (animalculare- animalkulistlar), qolganlari esa tuxum hujayraning ichida (ovium-ovistlar) bo'lgusi organizmning uni hamma organlari bilan to'la tashkil topgan mayda Murtagi joylashgan deb hisobladilar, binobarin bu bilan ular individual taraqqiyotni qism va organlar kattaligini ortib borishga tenglashtirdilar.

XVIII-asr o'rtalarida preformistlar orasida "Joylab qo'yish nazariyasi" tarqaldi. Bunga binoan eng birinchi urg'ochini tuxumdoniga u yaratilgan momentda barcha keyingi avlodlarini murtaklari joylab qo'yilgan bo'ladi. Hatto Italiya olimi Antonio Vallisneri (1661-1730) Momo Havoning tuxumdonida o'tgan hozirgi yashayotgan va kelgusi avlodlarni hammasini tayyor murtaklari joylab qo'yilgan deb hisobladi.

Bu nazariyaga qarshi o'laroq Epigenezning (epigenesis- keyin kelib chiqmoq) tarafdorlari fikricha butun qism va organlar embrional taraqqiyot protsessida yangidan kelib chiqadilar. Epigenez nazariyasining asoschisi va yirik namoyondasi Peterburg fanlar akademiyasining a'zosi Kaspar Fridrix Volf edi. U 1759 yilda 26 yoshida "Kelib chiqish nazariyasi" nomli asar yozib dissertatsiya yoqladi. Volfning hayvonlarni embrional taraqqiyoti ustidagi ishlari, turlarning o'zgarishlarini ko'rsatuvchi dalillardan biri sifatida foydalanilgan preformizm nazariyasining asossizligini ishonarli qilib ko'rsatib berdi, Lekin K.Volfning ilmiy epigenez nazariyasi o'sha vaqtda rivojlanmay qolib ketdi. Taxminan 50 yildan keyin 1828- yilda Peterburg fanlar akademiyasining akademigi Karl Maksimovich Ber o'zining "Hayvonlar taraqqiyoti tarixi" asari bilan epigenezni yanada rivojlantirdi. Ber sut emizuvchilar va odamning tuxumini ko'rgan, uni rivojlanishini o'rgangan birinchi olim. Peterburg fanlar akademiyasi Berning 50 yillik ilmiy faoliyatini nishonlab, maxsus medal ta'sis etib, unga quyidagi so'zlar yozib qo'yildi: tuxumdan boshlab u odamga odamni ko'rsatdi.

XIX asrning boshlaridan o'simliklarning har xil organ va to'qimalarni hujayraviy tuzilishlarini ko'pchilik olimlar tasvirlashlari biologlarni hamma o'simliklar hujayralardan tashkil topgan deb asta-sekin ishonishiga olib keldi. Diqqatni "shilimshiq shira" deb ta'riflangan hujayraning ichidagi narsaga qaratila boshlandi.

Hujayraning muhim komponentlaridan biri bo'lgan yadroni 1830 yilda birinchi bo'lib chex olimi Yan Purkiniya tovukni tuxum hujayrasida ochdi va uni "Mo'rtak pufakchasi" deb nomladi. Ancha keyinroq 1831-1833 yillarda Shotlandiya sayyoxi va fizigi Robert Broun (1773-1858) ("Broun harakati" ni ham shu olim ochgan edi.) tomonidan orxideya o'simligining "hujayra shirasida" yadro kuzatildi. Broun buni "Nukleus" ya'ni, "Yadro" deb nomladi.

Gerkel elementar organizm- hujayra bilan neorganik materiya o'rtasidagi o'tish pogonalarini izladi. U organik mavjudotlar olamini hayvonlar, o'simliklar va protistlar dunyosiga bo'ladi. Protistlarning uz navbatida sitod (yoki monerlar) va hujayralarga buldi. Sitodlar deb protoplazmani yadrosiz qismlarini harakterlaydi. Gerkel xuddi shu qismlarni tirik bilan ulik o'rtasidagi bog'lovchi zveno deb hisoblaydi, hujayra esa evolyutsiya jihatidan ancha yuqori turuvchi organizmdir. Chunki u protoplazma va yadrodan tashkil topadi. Hujayra nazariyasini keyingi rivojlanishida Vilgelm Ru ("Organizmda qismlarni ko'rashishi" 1883) va Maks Fervornlarni ("Umumiy fiziologiya" 1895) xizmatlari ham kattadir.

Hujayra nazariyasining yaratilishi biologiyada butun tirik tabiatni hal qiluvchi dalillaridan biri bo'lib chiqdi. Hujayra nazariyasining yaratilishi ahamiyati jihatidan energiyaning saqlanishi va Darvincha tabiiy tanlash nazariyasiga teng tabiatning muhim kashfiyotlaridan biridir.

Hujayraning ochilishi va hujayra nazariyasining yaratilishi tirik tabiatning asosiy qonuniyatlarini tushuntirishga yordam beradi.

Mikroskopning takomillashishi bilan parallel holda, biologik obe'ktlarni mikroskopik tekshirishlarga tayyorlashni optimal usullari ishlab chiqarildi. Tirik to'qimalar yoki ulim oldi o'zgarishlarining boshlangich bosqichlarida turgan to'qimalarni kuzatish urniga o'rganishlar faqat fiksatsiyalar konservlangan materiallarda olib borila boshlandi. Kullanishga hozirgi vaqtda keng tarqalgan fiksatorlar: xrom kislotasi (1850), pikrin kislotasi (1865), formalin va boshqalar, shuningdek ikki yoki ko'proq moddalardan tashkil topgan murakkab fiksatorlar kiritildi.

Yetarli yupqa kesmalar olish uchun biologik obe'ktlarni parafinga, jelatinga, selloidinga va boshqalarga solish yo'li bilan zichlash metodlari ishlab chiqildi va belgilangan aniq kalinlikda kesmalar olishga imkoniyat beradigan mikrotomlar yaratildi.

O'tgan asrning o'rtalaridan boshlab mikroskopiya qilinayotgan obe'kt-larni bo'yash metodlari keng tarqaldi. Qo'llanishga karmin, gematoqsilin, har xil anilin bo'yoklar kiritildi.

Butun mikroskopiya texnikasini tubdan yaxshilanishi bizning asrimizni boshlarida tekshiruvchilarga asosiy hujayra organoidlarni topishga, yadroning tuzilishini va hujayraning bo'linishi qonuniyatlarini aniqlashga, otalanishning mexanizmlarini va jinsiy hujayralarning yetilishini ma'nosini ochib berishga imkon berdi. 1888 yilda hujayra markazi, 1894 yilda mitoxondriya, 1898 yilda Goldji apparati ochildi. Bu organoidlarni ochilishi sitoplazmada hujayraning hayot faoliyati va funksional aktivligi bilan bog'lik bo'lgan muhim va turli-tuman protseslar bo'lib turishini ko'rsatdi.

Hujayra yadrosida xromatinli stuktura topildi (Flemning, 1880 y) va bayon etildi. Bu strukturalarni ko'p- hujayraliklarda, ularning hujayralarini bo'linishida yaxshi ko'rinadigan xromosomlar bilan aloqasi topildi. Hujayralarda xromosomlar sonining doimiyligi va xromoso-malarni individualligi isbotlandi.

Hujayraning mitotik bo'linishini ochilishi va to'la tekshirilishi (E. Strasburger 1878, V. Flemning 1882) uning hamma bosqichlarini bayon qilishga mitotik apparatni hosil bo'lishini va xromosomalarni qiz hujayralar orasida tekis tarqalishini kuzatishga imkon berdi. Huddi shu davrda jinsiy ko'payishning sitologik asoslari to'la tekshirilgan edi. Gomologik xromosoma-larning tarqalishi va gametalarda xromosomalarning sonini 2 marta kamayishi bilan boradigan reduksion bo'linish - meoz ning, hayvonlarda (O. Gertvig) va o'simliklarda (E. Strasburger) otalanishning ochilishi irsiyatda yadroning rolini tushinishga imkon berdi. Mendel qonunlarini ikkinchi marta ochilishidan keyin tez orada, 1901 yilda sitologiya va genetikani ko'shilishidan irsiyatning xromosom nazariyasi va sitogenetika tug'ildi.

XIX asrning ikkinchi yarmi, XX asrning boshida hujayra xaqidagi ta'limotni rivojlanishiga sitologlar I. D. Chistyakov (mitotik bo'linishning davrlarini bayon qilish),

I. N. Gorojankin (o'simliklarda otalanishning sitologik asoslarini o'rganish) va ayniksa, 1898 yilda o'simliklarda ikkilanma otalanishni ochgan S. T. Novashinlar katta xissa ko'shdilar.

Hujayrani o'rganishdagi yutuqlar shunga olib keldiki, tirik organizmlarning asosiy tuzilish birligi sifatida hujayraga biologlarning dikkati ko'proq qaratildi. Hujayralarning tuzilish xususiyatlarida va funksiyalarida biologiyaning ko'p fundamental problemalarini yechishga kalit yotganligi tobora ayon bula bordi. Shu bilan birga hujayralarni o'rganish o'zining ham metodik, ham nazariy xususiy problemalarini tugdirdi. Shularning hammasi XIX asrning oxirida sitologiyani biologiyaning mustaqil bo'limi bo'lib ajralib chiqishiga olib keldi.

Hujayra nazariyasi

Hujayra nazariyasi mikroskopik texnikaning hujayra haqidagi tasavvurlarni rivojlanishi natijasida paydo bo'ldi.

Hujayra nazariyasi shakllanishining bir necha bosqichlarini keltirish mumkin. XIX asr boshlaridagi mikroskopik tekshirishlar hujayrani turli obyektlarda to'liqroq o'rganilishi bilan xarakterlanadi.

Olimlar elementar birlikni topishga uzoq vaqtlardan buyon harakat qilib keldi, ammo ularning ishlarida aniqlik bo'lmadi. Nemis tabiatshunosi va naturfilosofi Lorens Oken (1779-1881) bu birlikni hujayra deb bildi. U o'zining "Naturfilosofiya darsligi" (1809) va boshqa asarlarida hujayra haqidagi tasavvurlarni yuqori pog'onaga ko'tardi. U o'simlik va hayvon to'qima katakchalari va pufakchalari va erkin yashovchi mikroskopik organizmlar – "**infuzoriyalar**" ni hujayra deb hisobladi. Uning asarlari nazariy fikrlarni rivojlanishiga va aniq tekshirishlar olib borilishiga katta ta'sir qildi.

Oken fikricha murakkab organizmlar elementar organizmlar yig'indisidan iborat, ular bir butun organizmning umumiy hayoti bilan yashaydi, shu bilan birga ular nisbatan mustaqil bo'lib qoladilar. Bu elementar organizmlar ichida suyuq moddani ushlovchi zich qobiqqa ega bo'lgan pufakchalardir. Ularni mikroskop ostida turli organizmlar to'qimalarida ko'rish mumkin. Oken ularni "falsafiy nuqtai nazardan qarab infuzoriyalar" deb atash mumkin deydi.

Shunga yaqin fikrni fransuz tabiatshunosi J.L.Leklerk Byuffon (1707-1788) ham bergan edi.

Oken juda ko'p o'simlik va hayvon to'qimalarini mikroskop yordamida o'rgandi. U o'zining "Naturfilosofiya darsligi" da organizmlarning mikroskopik tuzilishi haqida quyidagi fikrlarni ilgari surdi:

1. Barcha organik dunyo shilimshiqdan kelib chiqqan va ular turli shakllardagi shilimshiqlardir.

2. Dastlabki shilimshiq dengiz shilimshig'idir.

3. Dastlabki organik boshlang'ich shilimshiq nuqtadir.

4. Dastlabki organik tanalar pufakchalardir.

5. Dastlabki organik pufakcha filosofik nuqtai nazardan infuzoriyalardir.

6. Organik massa infuzoriyalardan tashkil topgan ekan, butun organik dunyo ham infuzoriyalardan kelib chiqishi kerak.

O'simlik va hayvonlar infuzoriyalarning metamorfozi – shakl o'zgarganlaridir. Okenning o'simlik va hayvonlar tuzilishi haqidagi fikrlarini juda soddaligi va ba'zan to'g'ri emasligi mikroskopik texnika va tekshirishlarni rivojlanmaganligidan deb qarash mumkin.

Shunday bo'lsa ham, uning ishlari keyingi olimlarning bu masalani tabiiy-ilmiy asosda o'rganishlariga zamin yaratdi, u aslida murakkab organizmlar (ko'p hujayralilar) ni tuzilish prinsiplarini asoslab berdi.

Oken 1833- yilda "Umumiy tabiiy tarix" asarini yozdi va bunda 1809- yilda ilgari surgan fikrlarini takrorladi. Bu kitobni Shvan yaxshi bilgan edi, ehtimol bu asar uning "Hujayra nazariyasi" ni yaratishiga turtki bo'lgandir.

Hujayra nazariyasining shakllanishiga hissa qo'shgan olimlardan biri Peterburg tibbiy-jarrohlik akademiyasining professori P.F.Goryaninovdir. 1834-1847-yillar ichida u o'zining bir nechta kitoblarini chop etib bu sohaga e'tiborni qaratdi.

Goryaninov ko'proq botanika sohasida ish olib bordi. U tirik organizmlarning ikki podsholikka bo'ldi. Birinchisi-shaklsiz yoki molekulyar, ikkinchisi-organik yoki hujayraviy. U o'zining "Tabiat sistemasi" (1834) asarida "Organik tanalar hujayraviy tuzilishga ega bo'lib, u hayotning yuqori bosqichi sifatida o'simliklardan tortib, odamlargacha ko'rinadi. Organik dunyo-bu avvalambor hujayraviy podsholikdir" deydi. 1843-yilda u "Barcha organik podsholik hujayraviy tuzilishga ega bo'lgan tanachalardir" degan fikrni aytadi. U hujayrani paydo bo'lishini quyidagicha tasavvur qiladi. Dastlab kichkinagina birlamchi pufakchani o'rab olgan shilimshiq donachasi **yadroni** yoki **sitoblastni** hosil qiladi, u keyinchalik hujayraga aylanadi. Shu yo'l bilan soddaga tuzilgan tanacha hosil bo'ladi.

Shunday qilib, Goryaninov hayotning paydo bo'lishi muammosini hujayraning paydo bo'lishi bilan bog'lab, o'z zamondoshlaridan ancha ilgari ketdi.

Goryaninovning qarashlarida Oken (hujayrani hosil bo'lishi), Shleyden va Shvanlarning (sitogenezis) hujayra hosil bo'lishi nazariyalarini birlashganini ko'rish mumkin. U o'z fikrini davom ettirib, hujayra paydo bo'lgandan keyin o'zini-o'zi hosil qiladi deb hisoblaydi. 1847-yilda chiqqan asarida hujayra ko'payishining ikki usulini bayon qildi. Birinchisi-to'siq (peregorodka) hosil qilish bilan, ikkinchisi-kurtaklanib ko'payish.

Goryaninov "barcha tiriklik tuxumdan" paydo bo'lgani uchun, tuxumni ham hujayra deb bilmoq kerak, degan fikrni berdi.

B.M.Kozo-Polyanskiy (1947) va B.Ye.Raykov (1951) lar ta'kidlaganidek Goryaninov nemis olimlaridan ancha ilgari hujayra nazariyasining ba'zi tomonlarini shakllantirdi. Aslida u hujayra nazariyasining asosiy prinsipi bo'lgan "hujayra tirik mavjudodlarning tuzilishining universal modeli" ekanligini aniq bayon qildi. U "barcha tirik mavjudodlar hujayralardan tashkil topgan va hujayralar hujayralardan hosil bo'ladi" deb takidhladi.

XIX asrning 20-yillarida o'simlik va hayvon to'qimalarining mikroskopik tuzilishini fransuz olimlaridan A. Dyutroshe (1776-1847), P.J.Tyurpen (1775-1840) va F.Raspayl (1794-1878) lar o'rgandilar. Bu olimlar o'simlik va hayvonlarda ancha keng tarqalgan mikrostrukturalar hujayralardir, ulardan murakkabroq mikroorganlar (tomirlar, tolalar) kelib chiqadi, deb qaradilar.

1824- yilda Dyutroshe "hayvonlarning barcha to'qimalari, organlari hujayraviy to'qimalardir", deb o'z fikrlarini umumlashtirdi. Bu tezis aslida Shvann shakllantirgan hujayra nazariyasining asosiy tomonlaridan biri edi.

Organizmlarning hujayraviy tuzilishi haqida ko'p olimlar o'z fikrlarini bayon qilishgan, jumladan, 1806 – yilda taniqli botanik Lyudolf Treviranus o'zining "O'simliklarning ichki tuzilishi va ularda shiraning harakati" asarida yetarlicha aniqlik bilan suv tashuvchi tomirlarni (naycha) hujayralardan rivojlanishini bayon qildi.

Fransua Raspaylning fikrlari ham ancha qiziqarli. U o'simlik hujayralari bilan hayvon to'qimalarining pufakchalarini solishtirishga harakat qildi.

Z.S.Katsnelson (1963) barcha bu kuzatishlarni "**soxta hujayra nazariyalari**" deb atadi, ular hujayra nazariyasining shakllanishiga asos yaratdi. Shuni ta'kidlash kerakki, hayvonlar gistologiyasi bu davrda mavjud edi. "**Gistologiya**" atamasini taniqli fransuz anatomi Mari Fransua Ksave Bisha (1771-1802) ning shogirdi K.Mayer tomonidan 1819-yilda fanga kiritilgan edi. Bisha (1801) mikroskopsiz ham to'qimalarni juda yaxshi bilgan va ularni klassifikatsiyalagan edi.

U 21 xil to'qimani farqlay olgan va hayvon organlari ularning turli kombinatsiyasidan hosil bo'ladi, deb ta'kidlagan.

Hayvonlar gistologiyasi chex olimi Yan Purkine va uning maktabi tomonidan yaratildi. 1837 va 1839 yillarda ilmiy jamiyatlarda u umumlashtiruvchi ma'ruzalar qildi. Unda o'zining "**donachalar nazariyasi**" ni bayon qildi. Purkine donachalar deb hujayralarni nazarda tutdi, o'simlik "hujayra"si bilan hayvonlar "donacha"larini analog (o'xshash) ekanligi haqida yozdi. Uning faktik dalillari o'zining aniqligi bilan boshqalardan ajralib turadi. Hattoki, Shvanni dalillarini

ham Purkine maktabi dalillari bilan bir qatarga qo'yib bo'lmaydi. Purkine hujayra nazariyasini shakllantirishga juda yaqin keldi. U o'simlik va hayvon hujayralarini taqqoslay olmagan bo'lsada, uning hayvonlarning hujayraviy strukturalari haqidagi faktik materiallari tengsiz edi. Purkine hayvon organizmini hujayralardan tuzilganligini asosladi.

Purkine maktabi hujayra nazariyasini shakllantirishga juda yaqin kelgan bo'lsa-da, uni I.Myuller maktabi amalga oshirdi.

Myullerning shogirdlari qatoriga Ya.Genle, T.Shvann, R.Remak, K. Lyudvig, A.Kyolliker, V.Valdeyer, R.Virxov, E.Bryukke, E.Dyubua-Reymon, V.Gelmgols va boshqalarni qo'shish mumkin. Myullerda

I. Pirogov ham o'qigan, ma'ruzalarida hayvonlarda har xil tajribalar va mikroskopik preparatlar ko'rsatgani unda juda katta taassurot qoldirdi. Myuller to'garak og'izlilarning solishtirma anatomiyasi bilan shug'ullanar ekan, u mikrostrukturasi jihatidan xorda va o'simlik hujayralarini o'xshashligi bor ekanligini aniqladi.

T.Shvann Myullerning laboratoriyasida besh yil ishladi. U meda shirasi fermentini ochib, unga **pepsin** deb nom berdi.

Shvanning xizmati shundan iborat bo'ldiki, u hujayra haqidagi tasavvurlarni uning kelib chiqishi bilan bog'ladi. "O'simlik va hayvon hujayralari prinsipial jihatdan o'zaro o'xshash (gomolog), chunki ular bir xil kelib chiqishga ega" degan tezisni berdi.

Shvann 1837- yilda Matias Shleydenning ishi bilan tanishdi (hali bosilib chiqmagan), 1838- yilda esa uchta kichikroq maqolalarini e'lon qildi va ularda hujayra nazariyasining asoslarini bayon qildi.

Shunday qilib, hujayralarning kelib chiqishini umumiyliги hujayra nazariyasiga qo'yilgan fundament bo'ldi va u biologiyaning keyingi rivojlanishiga katta ta'sir o'tkazdi.

Neyse shahrida T.Shvanga 1909- yilda haykal o'rnatildi, shu kuni ilmiy maktabdoshi, do'sti va yirik olim V.Valdeyer nutq so'zlab "Biz "hujayra" deb atayotgan mikroskopik mayda strukturalarni Shvann ochgani yo'q, u faqat bizni uning ahamiyatini tushunishimizni o'rgatdi", dedi. Shvangacha bu masala 20-30 yil davomida o'rganildi, ammo faqat Shvann bu nazariyani ilmiy asoslangan nazariyaga aylantirdi.

M.Shleyden(1804-1881) o'simliklarning o'sish jarayonida hujayralarning hosil bo'lishini o'rgandi, ammo hujayra nazariyasi bilan shug'ullanmadi. Shleydenning asosiy xizmati shundaki, u organizmda hujayraning paydo bo'lish masalasini aniq qo'ya olganligidadir. Shleydenning eng muhim tasavvurlaridan biri hujayrani organizm deb ataganidir. U "bu mayda o'ziga xos organizm qanday bo'ladi" degan savolga javob berishga harakat qilib, o'zining "**hujayra hosil bo'lishi nazariyasi**" (**sitogenezis**) ni yaratdi. Muhimi shundaki, Shleyden hujayra hosil bo'lishini uning yadrosini hosil bo'lishi bilan bog'ladi.

Shunday qilib, olimlar e'tibori hujayra qobig'idan uning ichidagi strukturalarga, birinchi navbatda yadroga qaratildi.

Shleyden nazariyasiga ko'ra hujayraning paydo bo'lishi quyidagicha amalga oshadi. Tirik massani tashkil qilgan shilimshiqda kichkina yumaloq tanacha hosil

bo'ladi. Uning atrofiga sferik quyuqlashgan donachalar to'planadi. Bu qism membrana-qobiq bilan o'raladi, hujayra yadrosi deb ataluvchi yumaloq tanacha hosil bo'ladi. Buning atrofida o'z navbatida studenistik donachali massa yig'iladi va u ham qobiq bilan o'raladi. Shu bilan hujayraning paydo bo'lishi yakunlanadi. Shleyden hujayrani sitoblastemadan hosil bo'lishini umumiy prinsip deb bildi, bu nazariyaning hato ekanligi keyinchalik isbotlandi. Shunga qaramay u katta ijobiy ahamiyatga ega bo'ldi. Chunki, bu hujayraning paydo bo'lishi, hujayralarning gomologik ekanligi problemasiga olib keldi.

T.Shvann sitogenez nazariyasida, birinchi bo'lib to'qima va organlar hujayralarining o'xshashligini tasdiqlovchi barcha organizmlarning mikroskopik strukturalari rivojlanishining umumiy prinsipi topildi, deb hisobladi. Yuqorida ko'rdikki, hujayra strukturalarining umumiylik g'oyasi bir necha olimlar tomonidan ilgari surilgan edi. Lekin, bu fikr aniq shakllanmagan va dalillarga asoslanmagan edi. Bu masala Shvann tomonidan a'lo darajada hal kilindi. U 1839 yilda "Hayvon va o'simlik strukturalari va o'sishining mosligi ustidagi mikroskopik tekshirishlar" nomli asarida o'z nazariyasini bayon qildi.

Shvanning hujayra nazariyasining asosiy tomonlari quyidagilardan iborat: 1) barcha to'qimalar hujayralardan tashkil topgan; 2) ularni paydo bo'lishi umumiy prinsipda bo'ladi. Ammo, Shvann Shleydenning sitogenezis nazariyasini qabul qildi. Faqat Shvann hujayraning hosil bo'lishi avvaldan mavjud hujayra ichidagina emas, oraliq moddadan ham hosil bo'lishi mumkin deb hisobladi. Shvanning hujayra nazariyasining 3- qoidasi har bir alohida hujayraning mustaqil hayot kechira olishidan iborat. Shvann organizmning umumiy hayot faoliyati alohida hujayralarning hayot faoliyatining umumiy yig'indisidan iborat, organizmdan ajratib olingan hujayra yashay olmaydi, deb bildi.

Shunday qilib, Shvanning hujayra nazariyasining uchinchi qoidasini qisqacha "organizmning xossalari alohida hujayralar xossalariining arifmetik yig'indisidan iborat", deb aytish mumkin.

Shvann nazariyasi o'z davrida juda katta ahamiyatga ega bo'ldi, chunki u organizm tuzilishi g'oyasini asoslangan holda qo'yabildi va fanga "hujayra nazariyasi" atamasini kiritdi.

Tez orada, "Hujayra nazariyasi" eng ilg'or g'oya sifatida ko'pchilik tomonidan qabul qilindi va yangi izlanishlarga yo'l ochdi.

Shvanning organizmlarning mikroskopik tuzilishi haqidagi nazariyasini tan olgan holda, biologiyaning keyingi rivojiga to'sqinlik qilgan tomonlari borligini ham ko'rsatish kerak. Birinchidan, Shvann tasavvurida hujayra qobiq bilan o'ralgan pufakcha yoki bo'shliqligicha qoldi. U hujayra strukturalariga tavsif berar ekan asosiy e'tiborni hujayra qobig'iga qaratdi. Bu bilan Shvann o'zidan oldingi Meyen, Dyutroshe va boshqalarni fikriga qo'shilgan holda qoldi. Shleydenning sitogenez nazariyasini to'g'ridan-to'g'ri qabul qilgani ham hujayra hosil bo'lish mexanizmini to'g'ri ochib bermasligiga sabab bo'ldi.

Shvanning organizm hujayralarning o'ziga xos "Davlati" degan fikri ham noto'g'ri bo'lib chiqdi.

Hujayraning hosil bo'lishi va sitogenez nazariyasi haqidagi Purkinening shogirdi Gabriel Valentin (1810-1883) ishlariga qisqacha to'xtalamiz. U o'zining

“Odam va hayvon hujayrasi” (1842) maqolasida barcha tirik mavjudodlarni, birinchi navbatda o‘simliklar tuzilishining asosiy morfologik elementi hujayra ekanligini tan oldi. U hujayra hosil bo‘lishini to‘rt xilni farqlaydi. Ulardan uchasi sitogenez nazariyasining har xil variantlari bo‘lib, to‘rtinchisi hujayraning bo‘linish yo‘li bilan hosil bo‘lishidir.

Sitogenez nazariyasiga oxirgi zarbani mashhur patolog Rudolf Virxov (1821-1902) berdi. Qayerda yangi hujayra paydo bo‘lsa, u yerda albatta hujayraviy to‘qima bo‘ladi. Virxov hujayra nazariyasining keyingi rivojlanishiga katta ta’sir qildi. U o‘zining patologiyaga oid ishlarida hujayra faqat bo‘linish yo‘li bilan ko‘payishini isbotladi. Uning asosiy asari “Sellyulyar patologiya”(1858), hujayra nazariyasini ko‘rib chiqishga bag‘ishlangan. U hujayra eng tuban morfologik element va ularning to‘plamidan barcha tirik mavjudodlar hosil bo‘ladi, hujayradan tashqarida haqiqiy hayot bo‘lmaydi, deydi.

Shunday qilib, Virxov hujayra uchun bir butunlik xos va uning hayot faoliyati o‘ziga xos deb, alohida ta’kidlaydi.

Virxov fikriga ko‘ra hujayrada sodir bo‘ladigan har qanday jarayon fizik-kimyoviydir. Hujayra tirik birlik bo‘lib, u bir butun bo‘lgandagina shunday bo‘lib qoladi. Bu qarash tubdan yangi fikr edi. Hujayra morfologiyasini bayon qilishda hech qanday yangilik kiritmadi. Hayvon hujayralari o‘simlik hujayralaridan sellyulozali qobig‘i yo‘qligi bilan farqlanishini ko‘rsatib berdi.

Virxov hujayralar doimiy strukturalar bo‘lib, ular faqat bo‘linish yo‘li bilan hosil bo‘ladi, degan fikrni quyidagicha ifodaladi: “har qanday hujayra hujayradan” (Omnis cellula e cellula). Virxov hujayra bo‘linayotgan vaqtda yadroni kuzatib bo‘lmashini ko‘rsatdi.

Virxov sitogenez nazariyasini yo‘qqa chiqarib, uning o‘rniga hujayraning bo‘linishi, uning yagona ko‘payish usuli ekanini isbotlab “Hujayra nazariyasi” ni mustahkam asosga qo‘ydi. U har bir individni o‘ziga xos “jamoaviy tuzilish”dan iborat, u organizmda o‘ziga xos ijtimoiy (sotsial) tabiatni shakllantiradi. Organizm hayot faoliyati bir –biriga yaqindan bog‘liq bo‘lgan ko‘plab sonli mustaqil birliklardan iborat. Bunday birliklar (hujayralar) mustaqil hayotiy faollikka ega, deb yozadi.

Shvanning hujayra nazariyasining keyingi rivojlanishi sifatida ko‘ringan Virxovning tasavvurlari “hujayralar jamoasi” yoki “hujayra davlati” nazariyasi, degan nomni oldi. Virxov shunday qilib, tirikni tuzilishining elementar birligi hujayra ekanini isbotlab berdi. Shuning uchun ham hujayra nazariyasini, ba’zan Shvann-Virxov nazariyasi deb ham ataladi, bu albatta, haqiqat.

Hujayra haqidagi yangi talqinni protsistolog va neyrogistolog Maks Shulse (1861) berdi va hayvonlarning barcha organlarini hujayraviy tuzilishini umumiy ekanligini asoslashga harakat qildi. Shu yili Venali fiziolog va gistolog Ernst Bryukke ham shunga o‘xshash fikrni berdi. Bu ikki olimning ishlari fanning keyingi taraqqiyotini belgilab berdi. Shulsening “Muskul tanachalari haqida va nimani hujayra deb atamoq kerak” (1864) degan asarida hujayraning tuzilishini ta’riflab berdi. Bunga qadarli hujayraning tuzilishini muhim xususiyati uning qobig‘ini borligi degan fikr hukm surar edi. Masalan, Remak maydalanayotgan tuxum blastomerlarini ham qobig‘i borligini isbotlagan edi.

Ammo, Shulse e'tiborni ko'proq yadroga qaratdi. Yadro cho'ziluvchan, yarimsuyuq protoplazma bilan o'ralgan, uning eng chetki qismi gomogen bo'lib, "hujayra ichida yadro joylashgan protoplazmadan iborat. Barcha hayotiy jarayonlarning substrati (joyi) protoplazmadir. Yadro ham hozircha ma'lum bo'lmagan ahamiyatga ega" degan fikrni berdi.

Shunday qilib, hujayraga berilgan bunday ta'rifdan so'ng hujayra qobig'i haqidagi fikrlar orqaga surildi. Shulse hujayra qobig'ining bo'lishi shart emas, chunki protoplazma yetarli darajada quyuq va ilashimli bo'lgani uchun o'zini morfologik shaklini saqlay oladi, dedi. Bu bilan u juda katta hatoga yo'l qo'ydi.

E.Bryukke o'zining "Elementar organizm" (1861) nomli asarida hujayra murakkab tuzilgan bo'ladi, u tirik bilan, o'likni bir-biridan farqlantiradi, degan fikrni berdi. Bu uning katta xizmatidir. Bryukke hujayrani "elementar organizm" deb atagan bo'lsa ham, uni hujayra atamasi bilan almashtirishni maqsad qilib qo'ymadi. Uning fikricha protoplazma faqat gomogenga o'xshaydi xolos. Tirik mavjudotda juda ko'p jarayonlar kuzatiladi. Murakkab organizmda turli vazifalarni turli organlar bajargani kabi hujayradagi turli strukturalar ham turli vazifalarni bajaradi, hujayra-bu kichkinagina tirik mavjudotdir deydi.

Bryukkeni protoplazmaning tarkibida mikroskopik strukturalarning bo'lishi haqidagi g'oyasi keyingi olimlarning 30-40 yil izlanishlari natijasida tasdig'ini topdi. Hozirgi zamon elektronmikroskopik va gistologik texnikani qo'llanilishi protoplazmani Bryukke o'ylagandan ham murakkab tuzilishga egaligini ko'rsatdi.

Hujayraning murakkab tuzilgan murakkab organizmga tenglashtirish nuqtai nazar, uning o'rganishga bo'lgan umumiy qarashni ham o'zgartirib yubordi. Gistologiyaning ma'nosi shu vaqtdan e'tiboran elementar organizm (hujayra)larning shakli va vazifasini, shuningdek ularning to'qima va organlar tarkibida o'zaro aloqalarini o'rganishga qaratildi. Bu fikr ayniqsa, fransuz gistologi Jan Batist Karnua (1836-1899) tomonidan aniq shakllandi. U fanga "**hujayra biologiyasi**" tushunchasini kiritdi va 1884 yilda bosilib chiqqan kitobini ham "hujayra biologiyasi" deb atadi. U G.Treviaratus (1802) va J.B. Lamark tomonidan fanga kiritilgan "**biologiya**" so'zi hayotni o'rganish ma'nosini beradi, chunki hujayra tirik elementar organizm bo'lgani uchun uning biologiyasini o'rganish kerak, deb ko'rsatdi.

Karnua o'sha zamonda to'plangan faktik materiallarga asoslanib, hujayra biologiyasining uch yo'nalishini aniqlab berdi:

- 1) umumiy qonuniyatlarni aniqlab beruvchi-umumiy hujayra biologiyasi;
- 2) biror guruh organizm hujayralarini qiyosiy o'rganuvchi-qiyosiy hujayra biologiyasi;
- 3) birorta organizm to'qima va organlari tarkibiga kiruvchi hujayralarni o'rganuvchi-xususiy hujayra biologiyasi.

Sitologiya va gistologiya fanlarining rivojlanishida O'zbekiston olimlari ham o'zlarining munosib hissalarini qo'shdilar. O'zbekiston Fanlar Akademiyasi Biokimyo institutida akademik J.X.Hamidov rahbarlik qilgan jamoa tomonidan radiatsiya ta'sirida endokrin bezlar va neyroendokrin sistemalar morfofiziologiyasida bo'ladigan o'zgarishlarga oid ilmiy ishlarni zamonaviy usullar yordamida yoritib berildi. Hozirgi vaqtda bu jamoa neyronlarning o'sishi,

rivojlanishi va tabaqalanishida muhim vazifani bajaradigan, nerv o'sishini ta'minlaydigan omillarni har xil to'qima va organlardan ajratib olish kabi muammolar bilan shug'ullanmoqda. So'nggi yillarda jamoa tomonidan sog'lom hayvon genini boshqa urug'langan tuxum hujayraga kiritish, kelajakda irsiy kasalliklarni yo'qotish, hamda zotli mollarni tanlab olish kabi irsiyat omillari va hujayra injeneriyasi, biotexnologiya va tashqi muhit ta'siriga biologik membranalarning reaksiyasi (1988) kabi muammolari yoritilib berilmoqda. Toshkent davlat tibbiyot Akademiyasi (sobiq institut) da esa akademik K.A.Zufarov rahbarligida O'zbekistonda birinchi bo'lib tibbiyot sohasida elektron-mikroskopik, avtoradiografik hamda sitokimyoviy usullari yo'lga qo'yildi. Buyrak, meda-ichak sistemasining sitologiyasi, sitokimyosi va elektron mikroskopiyasi K.A.Zufarov jamoasi ishida asosiy o'rin egallaydi. Endilikda olimlar oldida hujayra biologiyasi, gistologiya va immunologiya hamda biotexnologiya sohasida olib borilishi lozim bo'lgan ulkan tadqiqotlarni rivojlantirish, molekulyar biologiya, qiyosiy gistologiya, muammolarini yoritib berish turibdi.

Bundan tashqari, O'zbekiston Fanlar Akademiyasining akademiklari Yo.X.To'raqulov va Islombekovlar bo'qoq bezi hujayralarida yod moddasi yetishmasligidan bo'qoq kasalligining kelib chiqishini avtoradiografiya usulini qo'llash orqali isbot qilib berdilar. Ular bu ishlari uchun xalqaro Davlat mukofotiga sazovor bo'ldilar. Shuningdek, Yo.X.To'raqulov hujayralarning kimyoviy va biokimyoviy tuzilishlari ustida ham bir qancha ishlarni olib bordi (1968, 1980).

Shunday qilib, har qanday fanning xarakterlaydigan uchta asosiy belgi-tekshirish ob'ekti, vazifasi va uslubiga ega bo'lgan sitologiya mustaqil fan bo'lib shakllandi.

Hujayra nazariyasining hozirgi holati

Hujayra nazariyasining asosiy tomonlari quyidagilardan iborat:

- 1) hujayra tirik materiya taraqqiyotining muhim bosqichidir;
- 2) hujayra barcha tirik organizmlar tuzilishining elementar birligi, aniqrog'i, to'liq qimmatli elementar tirik sistemadir;
- 3) hujayra faqat morfologik emas, balki fiziologik tuzilish birlik hamdir;
- 4) barcha hujayralar gomologikdir;
- 5) ko'p hujayralilarni filogenetik, shuningdek ontogenetik kelib chiqishi hujayralarning fiziologik faolligi va genetik imkoniyatlarini chegaralash bilan yuz beradi. Boshqacha qilib aytganda, hujayralar gomologik strukturalar bo'lib qolgan holda, ular bir-birlariga analog bo'lmay qoladilar. Ko'p hujayrali organizmning tanasini shakllanishi albatta, uning tashkil qiluvchi hujayralarning determinatsiyalanuvi, ixtisoslashuvi va mutaxassislashuvi bilan yuz beradi, bu esa ularning xossalari ham o'z aksini topadi;
- 6) har qanday hujayra o'ziga xos xarakterli xususiyatlarga ega va ma'lum doiradagi vazifalarni bajara oladi. Muhimi shuki, ixtisoslanish oxiri to'liq hayotiy xususiyatlarni chegaralanishiga olib keladi;

- 7) ontogenezni birin-ketin keladigan ixtisoslashuv va differentsiatsiya jarayonlari, deb qarash kerak, bunda hujayra elementlarining soni ortib borib gistosistemani hosil qiladi;
- 8) hech bir hujayrani u yashayotgan muhitdan ajralgan holda qarash mumkin emas. Bu astalik bilan shakllanayotgan ma'lum arxitektonikaga (strukturaga) ega bo'lgan hujayra sistemasidir. Bu hujayra nazariyasining eng muhim tomonlaridan biridir;
- 9) bu sistemalilik avvalom bor, uni tashkil qilgan hujayra elementlarining xossalari ko'rinadi. Ular, ham morfologik, ham fiziologik jihatdan o'zlarining individualligini sezilarli darajada yo'qotadi, ya'ni hujayralar mustaqil hayot faoliyatga qobiliyatini yo'qotadi. Bu hodisa hujayra integratsiyasi deyiladi;
- 10) tizimlilik (sistemalilik) tushunchasiz organizm haqida tasavvur hosil qilish mumkin emas. Har bir tizim hosil bo'lish bosqichi yangi sifat hosil qilish ehtiyoji bilan yuzaga keladi. Ko'p hujayrali organizm xususiyati shu bilan xarakterlanadi.

Organizm tarkibida tizimlilik tushunchasiz bir butun organizmning mustaqil tuzilish birligi bo'lgan hujayra haqida to'g'ri tasavvur hosil qilib bo'lmaydi. Binobarin, hujayraning barcha hayotiy faoliyati o'zining shaxsiy xususiyatlari va o'zidan yuqori turgan tizim xususiyatlari bilan belgilanadi.

Shunday qilib, organizm bir-biriga bog'liq tizimlarning o'ziga xos majmuasidan iboratdir. Birinchi elementar biologik sistema-hujayradir, oxirgisi eng oliy sistema-organizmdir.

Hayot muammosi-bu tashkil bo'lish muammosidir. U turli murakkablikdagi sistemalar bilan xarakterlanadi.

Sitologiyaning rivojlanishi hujayra nazariyasining asosiy koidalarini tuligicha tasdiqladi. Hujayralarning shakli juda xilma-xil, ularning diametrlari millimetrdan bir necha mingdan bir qismidan to bir necha santimetrgacha bo'lishiga karamasdan hujayra haqiqatdan ham tirik materiyaning elementar birligi ekan. U uz ichiga mustaqil yashash qobiliyatiga ega bo'lgan mayda birliklarni olmaydi va hujayrani maydalashga qilingan har xil urinishlar oxiri hayotiy protsesning to'xtashiga va tirik materiyaning bo'linib ketishiga olib keladi. Beistisno hamma hujayralarning ko'payishi bo'linish yo'li bilan bo'ladi. Yangi hujayralar har kachon oldingi yashayotganlardan kelib chiqadi.

Hozirgi vaqtda hujayra nazariyasining faqat bitta koidasi e'tirof etilmay qoldi. Viruslarning ochilishi ko'rsatdiki, "hujayradan tashqarida hayot yo'q" deb takidlash xato ekan. Viruslar ham hujayralar kabi ikki asosiy komponentlardan – nuklein kislotasi va oqsillardan tashkil topsa ham, viruslarning va hujayralarning strukturalari keskin farq qiladiki viruslarni materiyaning hujayraviiy shakli deb bo'lmaydi. Viruslar o'zlarining shaxsiy strukturalarining komponentlarini-nuklein kislotalari va oqsillarini mustaqil sintez qilish qobiliyatlariga ega emaslar. Ularni ko'payishi faqat hujayraning fermentativ sistemalarini ishlatish bilangina mumkin. Shuning uchun virus tirik materiyaning elementar birligi bo'la olmaydi. Hujayrani organizmda sodir bo'ladigan asosiy bioximik reaksiyalarni markazi, irsiyatni

tashuvchi materialni asosi sifatidagi ahamiyati sitologiyani muhim umumbiologik soxaga aylantirdi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Sitologiya fani nima haqida baxs qiladi?
2. Sitologiyaning ob'ektlari nimalar?
3. Dastlabki mikroskoplarni kimlar ixtiro qilganlar?
4. Preformizm nazariyasining mohiyati nimadan iborat?
5. Epigenez nazariyasining mohiyati nimadan iborat?
6. Hujayra nazariyasining mohiyati nimadan iborat?
7. Hujayra nazariyasining shakllanishining asoschilari kimlar?
8. Hujayra nazariyasining asosiy qoidalari nimalardan iborat?

2-Maruza. Hujyralarning o'rgabish usullari. Hujjralarning asosiy tuzilish tiplari .

R e j a

1. Optik tekshirish metodlari.
 - 1.1 Yorug'lik mikroskoplaridan foydalanish.
 - 1.2 Korongilashtirilgan maydonli mikroskopiya.
 - 1.3 Faza -kontrastik mikroskopiya.
 - 1.4 Interferension mikroskopiya.
 - 1.5 Polyarizatsion mikroskopiya.
2. Sitofizikaviy tekshirish metodlari
 - 2.1 Rentgen struktura analizi
 - 2.2 Fluorescent mikroskopiya
 - 2.3 Radioavtografiya metodi
3. Ultra strukturani tekshirish metodi.
 - 3.1 Elektron mikroskopiya
4. Gomogenatlarni fraksiyalash metodi.
 - 4.1 Ultratsentrifugalash
5. Sitokimyoviy metod
6. Tirik hujayralarni tekshirish metodlari.
 - 6.1 Tirik holda bo'yash metodi
 - 6.2 To'qimalar kulturasi
 - 6.3 Mikroxirurgiya
 - 6.4 Mikrokinometodi.
7. Hujayraning tuzilish tiplari:
 - 7.1. Prokariot hujayralar;
 - 7.2. Eukariot hujayralar;
 - 7.3. Hayvon hujayralari;
 - 7.4. O'simlik hujayralari.

Optik tekshirish metodlari.

Yorug'lik mikroskoplaridan foydalanish.

Hozirgi zamon sitologiyasi ko'p sonli va xilma-xil tekshirish metodlariga ega bo'lib, ularsiz hujayraning tuzilishi va funksiyasi to'g'risidagi bilimlarini tuplanishi va takomil topishi mumkin bo'lmagan bo'lur edi.

Quyida biz sitologiyada eng ko'p qo'llaniladigan metodlar xaqida tuxtalamiz. Zamonaviy yorug'lik mikroskoplari juda mutaxassis-lashgan asbob bo'lib, hujayrani o'rganishda birinchi darajali rolini saqlab kelmoqda. Yorug'lik mikroskoplarini kattalashtirish qobiliyati ularni eng qisqa oralig'ga ega bo'lgan ikki nuqtani alohida ko'rsata olishiga bog'lik bo'ladi. Masalan: Ikkita nuqta oralig'idagi masofa qancha yaqin bo'lsa, shu mikroskopni ko'rsatish qobiliyati shuncha yuqori bo'ladi. Boshqacha qilib aytganda mikroskopda ko'rinadigan zarrachalar qancha mayda bo'lsa, mikroskopni ko'rsata olish darajasi ham shuncha ortiq bo'ladi.

Mikroskopni ko'rsatish qobiliyati ob'ektivni aperturasi ya'ni optik sistemaning ishlovchi teshigini kattaligiga va yorug'likni tulkin uzunligiga bog'lik. Mikroskopni ko'rsatish darajasi quyidagi formula bilan topiladi:

$$a = 0,61 \frac{\lambda}{n \sin \alpha}$$

bu yerda a- ikki nuqta oralig'idagi eng qisqa masofa

λ -yorug'likni to'lqin uzunligi

n- muxitning yorug'lik sindirish ko'rsatkichi

α - ob'ektivni optik o'ki bilan ob'ektivga tushayotgan nur o'rtasidagi burchak-nurlarni difraksiya burchagi. 0,61- o'zgarmas kattalik

Kasrni maxrajidagi kattalik $n \sin \alpha$, har bir ob'ektiv uchun doimiy bo'lib, u sonli apertura deb nomlanadi. Bu qanchalik katta bo'lsa a shunchalik kichik bo'ladi, ya'ni mikroskopni ko'rsata olish qobiliyati shuncha katta bo'ladi.

Mikroskopni ko'rsatish qobiliyati ikki yo'l bilan orttiriladi. 1) Ob'ektivni sonli aperturasini ko'paytirish orqali; 2).Preparatni yoritayotgan yorug'likni tulkin uzunligini qisqartirish bilan.

Sonli aperturani ortirish uchun immersion ob'ektivlardan foydalaniladi. Bunday ob'ektiv bilan preparatni o'rtasidagi bushlik immersion suyuqliklar bilan to'ldiriladi. Havoni yorug'lik sindirish ko'rsatikichini 1 ga teng desak, immersion suyuqliklar qatoriga kiruvchi suvniki, - 1,33; glitserinniki -1,45, kedr yoginiki - 1,51 ga teng bo'ladi.

Mikroskopni ko'rsata olish qobiliyatini oshirishni ikkinchi usulida yorug'lik nurlarining tulkin uzunligidan ancha qisqa bo'lgan ultrabinfsha nurlardan foydalaniladi.

Qorong'ilatilgan maydonli mikroskopiya.

Korongi maydonda preparatlarni o'rganish maxsus kondensor yordamida amalga oshiriladi. Qorong'i maydonli kondensor odatdagi kondensordan farq qilib, yorug'lik manbaidan tushayotgan juda kiyshik chetki nurlarnigina o'tkazadi. Chetki nurlar katta og'ish burchagiga egaligi uchun ular ob'ektivga tushmaydi, natijada mikroskopni ko'rish maydoni korong'i bo'lib qoladi, tarqoq nurlar bilan

yoritilgan ob'ekt esa yaxshi ko'rinadi. Odatda preparatlarda har xil optik zichlikka ega bo'lgan strukturalar bo'ladi. Bu strukturalar umumiy korong'i maydonda turlicha nurlanishi tufayli aniq ko'rinadi (tindal effekti). Bu usul bilan turli tirik hujayralarni kuzatish mumkin bo'ladi.

Fazakontrastik mikroskopiya.

Biologik mikroskoplarda deyarli kuzatib bo'lmaydigan ba'zi tirik preparatlarni kontrastligini faza kontrastik moslama yordamida keskin o'ttiriladi.

Bu metod yaltiroq preparatni turli qismlarini atrof muxitdan nur sindirish ko'rsatkichi bilan farqlanishiga asoslanadi. Bunda preparatdan utayotgan yorug'lik turlicha tezlikda tarqaladi, ya'ni fazalarni siljishi yuz beradi. Faza o'zgarishlari turli ko'rinishdagi yorug'lik tulkinlariga aylanadi, natijada kuz bilan ko'rib bo'ladigan kontrastik tasvir hosil bo'ladi. Faza kontrastik moslamani qo'llash tirik hujayrani organoidlari, kiritmalari va boshqa qismlarini buzilmagan holda o'rganishga katta imkoniyatlar ochib beradi.

Interferension mikroskopiya.

Bu metod faza kontrastik metodga o'xshash bo'lib, bo'yalmagan yaltiroq ob'ektlarni kontrastik tasvirini hosil qilishda qo'llaniladi. Shuningdek bunda hujayrani quruq holdagi og'irligini ham aniqlash mumkin. Buning uchun maxsus interferension mikroskop ishlatiladi. Yorug'lik manbaidan kelayotgan nur ikkita parallel shoxchalargayuqorigi va pastkilarga ajratiladi. Pastki shoxcha preparat orqali o'tadi va uni yorug'lik tulkini fazasi o'zgaradi, yuqorigi shoxchaniqi o'zgarmaydi. Preparatdan keyin, ya'ni ob'ktiv prizmasida har ikkala shoxcha birlashadi va o'zaro ta'sirlashadi (inter ferensiyalashadi). Natijada turlicha kalinlikka va turlicha nur sindirish qobiliyatiga ega bo'lgan preparatni qismlari turlicha bo'yalgan holda ko'rinadi.

Polyarizatsion mikroskopiya.

Bu metod hujayra va to'qimalarning turli strukturalarini qutblangan nurlarni sindira olishiga asoslanadi. Ba'zi strukturalar, masalan bo'linish dukining iplari, miofibrillar, kiprikli epiteliyni kipriklari va boshqalar molekulalarning maxsus joylanishi bilan harakterlanadi. Ular ikki xil nur sindirish qobiliyatiga ega bo'ladigan anizotrop strukturalardir. Biologik mikroskopdan farq qilib kondensordan avval polyarizator qo'yiladi. Preparatdan keyin esa, kondensator va analizator joylashtiriladi. U ob'ektni nur sindirishini uganishga imkon beradi. Bu metod hujayradagi zarracha va boshqa strukturalarni ikki yoklama nur sindirishi orqali aniq ko'rishga imkon beradi. Preparatga maxsus ishlov berilgandan so'ng xattoki hujayrani u yoki bu qismini molekulyar tuzilishini aniqlash mumkin.

Sitofizikaviy tekshirish metodi. Rentgen struktura tahlili.

Bu metod rentgen nurlarini difraksiyasiga asoslangan. Ko'proq hujayrani sitoplazmasi va yadrosi tarkibidagi oqsil, nuklein kislotasi molekulasi va boshqa moddalarni o'rganish uchun qo'llaniladi. Bu metod molekulalarni bushlikda joylashishini, ularni oralig'idagi masofani o'lchashga va molekulani strukturasini o'rganishga imkon beradi.

Fluorescent mikroskopiya.

Faza kotrastik mikroskopga o'xshash fluorescent-lyuminescent mikroskopiya ham tirik hujayrani o'rganishga imkon beradi.

Fluoresensiya deb ob'ektni o'ziga yutgan yorug'lik energiyasi paydo kilgan nurlanishiga aytiladi. Fluoresensiyani ultrabinafsha, ko'k va binafsha nurlar yordamida hosil qilish mumkin. Hujayrada bo'ladigan juda ko'p moddalar o'zlarining fluoresensiyasiga ega. Bu birlamchi fluoresensiya deyiladi. Masalan: yashil pigment xlorofill, vitaminlardan A, V₁ va boshqalar.

Ammo hujayrada bo'ladigan ko'pchilik moddalar o'zlarini shaxsiy fluoresensiyasiga ega bo'lmaydi. Bunday moddalar maxsus ishlov berilgandagina turli bo'yoqlarga bo'yalganday ko'rinadi. Buni ikkilamchi fluoresensiya deb ataladi.

Ikkilamchi fluoresensiya hosil qiladigan bo'yoqlarni fluroxromlar deyiladi.

Bu metod nuklein kislotalarni joylashishini, hujayrani strukturalarini o'zgarishini, uni tirik yoki o'lik holda ekanligini bilishga imkon beradi.

Radioavtografiya metodi.

Nishonlangan atomlar sitologiyada hujayrada boradigan turli bioximik protsendlarni, masalan, oqsillar sintezi, nuklein kislotalar reproduksiyasi, hujayra qobiqini o'tkazuv-chanligini va boshqalarni o'rganishga keng qo'llanilyapti. Bu maqsadda radioaktiv izotoplardan ³H tritiy, ¹⁴S, ³²r, ³⁵s, ¹³¹J va boshqalar qo'llanilmoqda. Bu usulda tekshiriladigan ob'ektga o'zida radioaktiv element tutgan modda turli usullar bilan kiritiladi. Turli muddatlardan so'ng ulardan gistologik kesmalar tayyorlanadi. Bu usul nishonlangan aminokislotalarning turli organlar oqsillariga kirish tezligini aniqlashda, nuklein kislotalarni hosil bo'lishini nishonlangan dori moddalarni organizmda tarqalishini, kalkonsimon bez hujayralarida yod almashinishini aniqlashda yaxshi natijalar beradi.

Ultrastrukturalarni tekshirish usuli. Elektron mikroskopiya.

1933 yilda elektron mikroskopni ishlab chiqilgandan so'ng hujayrani o'rganishda yangi davr boshlandi.

Agar zamonaviy yorug'lik mikroskoplarini maksimal kattalashtirish qobiliyati 3600 marta (30x120) bo'lsa, elektron mikroskopniki milliongacha va undan ham ortikdir. Bunda xattoki 4 A kattalikdagi zarrachani ham ko'ra olish mumkin. Uning yordamida hujayraning juda ko'p eng muhim organoidlarini ko'rishga imkon tuqildi. Elektron mikroskoplarning oddiy yorug'lik mikroskop-laridan asosiy farqi shundaki, bunda yorug'lik nuri urniga elektronlarni tez okimi qo'llaniladi. Shisha linzalar esa elektromagnit maydonlari bilan almashtirilgan. Elektronlar manbai yoki katod bo'lib, elektr toki bilan qizdirilib turiladigan volfram ip xizmat qiladi. Elektronlar anodga tomon harakat qilayotganida kichkina teshikdan o'tadi, so'ng ob'ektga yo'naladi, shunda ob'ekt kattalashadi va ekranda ko'rinadi.

Bu metodda faqat maxsus usullar bilan tayyorlangan ob'ektlargina o'rganiladi. Bu mikroskoplarda ko'rish uchun kalinligi 20-40 nm bo'lgan ultra yupqa kesmalar ishlatiladi. Kesmalar maxsus ultramikrotomlarda tayyorlanadi.

Tirik ob'ektlarni esa o'rganilmaydi. Elektron mikroskop ayniksa, keyingi 30-35 yil davomida hujayrani juda mayda strukturalarini o'rganishga keng qo'llanilmoqda. Ammo, bunday mikroskoplarda ob'ektlardan tayyorlangan kesmalargina o'rganiladi. Hujayralarning bir butun va tirik holda ko'rishga imkon bermaydi. Shuning uchun olimlar skanirlangan elektron mikroskoplarni yaratdilar. Uning yordamida tirik yoki fiksatsiyalangan obe'ktlarni x15 dan x20000 martagacha kattalashtirib ko'rish mumkin.

Gomogenatlarni fraksiyalash usuli. Ultrasentrifugalash.

Ultrasentrifugani yaratilishi bilan sitologiyada yangi kuzatishlarga imkoniyatlar yaratildi. Bu asbob minutiga 100000 martaga yaqin aylanishida hujayraning juda mayda alohida qismlari - yadrosi, pardasi, qobig'i, mitoxondriya, ribosoma va boshqa komponentlarni ajratib olish, hamda ularning strukturalari va funksiyasini tekshirishga imkon beradi.

Ajratish va tekshirishning mazkur barcha yo'llari yuqori kuchlanishli maydon hosil qilish yo'li bilan vujudga keltiriladigan og'irlik kuchini tezlanishiga asoslanadi. Zichligi kam bo'lgan, erimay suyuqlikda kalkib yurgan zarrachalar og'irlik kuchi ta'sirida cho'ka boshlaydi. Odatda zarracha qancha kichik bo'lsa, u shuncha sekin cho'kadi. Shuning uchun chukishini tezlashtirmasdan turib ularni ajratish uchun juda ko'p vaqt kerak bo'ladi.

Cho'kish jarayonini tezlashtirish maqsadida yerning tortish kuchi ultrasentrifugada paydo bo'ladigan markazdan qochirma kuch bilan almashtiriladi. Eng mukammal ultrasentrifugani Shved olimi Svedberg yasadi va birinchi bo'lib foydalandi. Hujayrani tarkibiy qismlarga ajratishning hozirgi zamon usullari to'qimalarni gomogenizatsiyalash yoki hujayra chegarlarini turli-tuman mexanik yoxud kimyoviy vositalar yordamida bo'zish yo'li bilan ularning zichligi va sirtining katta kichikligiga muvofiq ravishda bo'laklarga ajratishdan iborat. Hujayradan quyi darajada tashkil topgan fraksiyalarni ajratib olish uchun muayyan vaqt davomida turli aylanish tezligida sentrifugallashtirishdan foydalaniladi.

Ultrakimyoviy usul.

Bu metod yordamida moddalarni 10 dan 0,01 mg gacha miqdorini aniqlash mumkin. Bu metod sitologiyada hujayrani tarkibida bo'ladigan oqsillar, fosfor, aminokislotalar, nuklein kislotalar, kandlar va boshqalarni miqdorini aniqlashda ishlatiladi.

Juda ko'pchilik sitologik tekshirish ishlarida moddalarning eng oz miqdorini aniqlash talab qilinadi. Shu hollarda ultramikroximiyaviy metodlardan foydalaniladi. Bunda maxsus apparaturalar masalan, juda oz miqdor moddani tortishga imkon beradigan tarozilar, kapilyar pipetka, ultramikrobyuretk va boshqalar ishlatiladi. Bu metod bilan hujayradagi moddani 10^{-10} - 10^{-12} g miqdorigacha aniqlanishi mumkin.

Sitoximik usul.

Sitoximik reaksiyalar yuqori darajali o'ziga hoslikka ega. Eng tipik hollarda hujayrada bo'lgan ma'lum moddalar bilan tashqaridan kiritilgan moddalar o'rtasidagi reaksiya natijasida bo'yalgan mahsulot hosil bo'ladi va mikroskoplarda ko'rinadi.

Bu metod bilan hujayraning tarkibidagi oqsillar, ularning tarkibidagi aminokislotalardan tirozin, trip tofan, gistidin, arginin va boshqalar aniqlanadi. Shu asosda hujayrani kimyoviy tuzilishi o'rganiladi.

Nuklein kislotalaridan DNK Felgin reaksiyasi yordamida aniqlanadi. Kuchsiz gidroliz qilinganda DNK ni purinli asosi ajraladi va DNK da aldegid gruppasi bushab qoladi ($> Cq0$). Bu aldegid gruppasi Shiff reaksiyasi orqali aniqlanadi. U rangsiz fuksinli oltingugurt kislotasi bilan birikib kizgish binafsha rangni hosil qiladi.

Ribonuklein kislotasi asosli bo'yoqlardan tionin, azur II, pirorinlar bilan bo'yash orqali aniqlanadi. Sitoximiyaviy metod orqali shuningdek polisaxaridlar, lipidlar, fermentlar, neorganik moddalar ham aniqlanadi.

Tirik hujayralarni tekshirish usullari.

Vaqtinchalik preparatlardan foydalanish.

Tirik hujayralarni va to'qimalarni mikroskopda tekshirish har xil maqsadlar uchun qo'llaniladi: hujayralarni har xil tashqi ta'sirlarda o'zgarishini o'rganish uchun, hujayradagi modda almashinishini qonuniyatlarini ochish uchun, hujayraviy tuzilishlarni o'rganish uchun, sitoplazmani okishini, hujayrani o'tkazuvchanligini bilish uchun va boshqalar uchun.

Tirik hujayralarni o'rganish uchun maxsus preparatlar tayyorlanadi. Mayda organizmlar predmet oynasiga bir tomchi suv bilan birga qo'yiladi, ustidan yopgich oyna bilan yopiladi va mikroskopda tekshirilaveriladi.

O'simlik hujayralarining suvda, sovuq qonli yoki issiq qonli hayvonlar hujayralarini esa fiziologik eritmalarida yoki boshqa maxsus eritmalarda o'rganiladi.

Tirik holda bo'yash usuli.

Tirik hujayrani o'rganish usullariga yana to'qimalarni o'stirish usuli kiradi. To'qima va hujayralarni (invitro) va organizm ichida (in vivo) ustirish mumkin. To'qimalar organizmdan tashqarida ustirilganda maxsus ozik muxitga o'tkazilishi kerak. Bu muxitda hujayra harakatlanish, bo'linish va tabaqalanish (differensirovka) qobiliyatini saqlab qoladi. To'qima bo'lakchalari steril muxitda fiziologik suyuqlik saqlovchi Petri idishida solib maydalanadi. So'ngra mayda bo'lakchalar oziq muxitiga o'tkazilib $38-39^{\circ}S$ da saqlanadi. Har bir 3-4 kundan so'ng ularni yangi ozik muxitiga o'tkazib turish kerak. Shu yo'l bilan to'kimani 10 yillab saqlash mumkin.

Bundan tashqari to'kima tuzilmalari hayvonning hayoti davrida yoki vital (in vivo-hayot) bo'yash mumkin. Bu usul tirik hujayra va to'kimalarning tuzilishini, ba'zi bir moddalarning hujayraga kirish va undan chiqishini kuzatishga imkon beradi. Hayot davrida bo'yash uchun tripan ko'ki (0,5 % li), litiyli karmin (20 %

li), metilen ko'ki (0,1 yoki 0,01 %) larni va boshqa zaharli bo'lmagan moddalarni ishlatish mumkin.

Bu moddalarni hujayra yoki organizm yashayotgan muxit suyuqligida eritish zarur. Bo'yash muddatlari 15 minutdan 60 minutgacha bo'ladi.

Mikrokinosyomka usuli.

Tirik ob'ektlar tadkik qilinayotganda tuzilmalarni mikroqinos'yomka, ya'ni mikroskop ostida suratga olish alohida urin to'tadi. Bu usul hujayrada ketayotgan jarayonlarni normal, sekinlashgan, tezlashgan holda kinoga olishga imkon beradi. Buning uchun Seytraffer kurilmasidan foydalaniladi. U xoxlagan intervallarda suratga olish (kadrlar qilish) uchun xizmat qilish masalan, hujayralarning bo'linishi juda tez sodir bo'lishi mumkin, bu holda normaga nisbatan tezroq olinsa (kadrlar ko'proq qilinsa), ekranda bu jarayon sekinroq o'tadi, natijada normal sharoidda payqamay qolinadigan holatlarni yaxshiroq kuzatish mumkin bo'ladi. Aksincha uzok davom etadigon jarayonlar(masalan, gulni ochilishi kabi)ni ekranda qisqa muddatda kuzatish uchun kinoga olinayotganda kamroq kadrlar qilinadi(normal holda 16 kadr 1 sekundda olinadi) masalan, 1 minutda 1ta kadr va xokazo. Natijida normal holda 10 soat ketadigan jarayon ekranda 5-6 minutda kuzatilishi mumkin

Bu metod hujayra va organizmda bulayotgan jarayonlarni faqat kuzatish usuligina emas, balki ularni xujjatlashtirish metodi hamdir.

Sitologiyada bu sanab utilgan metodlardan tashqari hujayra qismlarini (yadro va boshqalar) bir hujayradan ikkinchisiga ko'chirib o'tkazish kabi metodlardan ham foydalaniladi. Shunga asoslanib ikki tur amyobalarning yadrolari o'zaro almashtirildi.

Keltirilgan fikr va dalillardan ko'rinib turibdiki, hozirgi zamon sitologiyasi hujayrani har tomonlama to'liq o'rganishga imkon beradigan juda ko'p metodlarga ega ekan. Hujayraning tuzilishini yaxshiroq o'rganish uchun ularni tirik holda maxsus bo'yoqlar orqali bo'yaladi. Bu bo'yoqlar hujayraga zaharli ta'sir qilmaydi, sitoplazma diffuziya holda, boshqa qismlar esa turlicha bo'yaladi.

Bu bo'yoqlardan tripan ko'ki, litiyli karmin, neytral kizil, metilen ko'ki va boshqalarni keltirish mumkin.

To'qimalar kulturasi

Juda ko'p sitologik problemalarni hal qilish uchun laboratoriyalarda ko'pchilik sodda hayvon - hujayralarni yoki ko'phujayralilarni hujayralarini o'stirish, ko'paytirish talab qilinadi. Buning uchun maxsus shart-sharoidlar kerak. Avvalo har-xil idishlar kerak. Undan tashqari har-bir tur hujayra yoki to'qima uchun maxsus mineral yoki ozukali muxit kerak. Masalan, infuzoriya-tufelkalarini somon suvida, salat suvida va boshqalarda ko'paytirish mumkin. Hozirgi vaqtda 60 dan ortik komponentlardan iborat "199" nomli muxit har-xil to'qimalarni ustirish uchun ishlatilmoqda.

Tirik hujayra va to'qimalarni ustirish uchun ma'lum daraja issiklik kerak. Masalan, issik konli hayvonlar to'qimalari 37⁰ S da ustiriladi.

Mikroxirurgiya.

Mikrooperatsiyalar alohida hujayralarda yoki to'qimalarda maxsus mikromanepulyator deb ataluvchi asbob ishlab chiqilgach o'tkazila boshlandi.

Bu operatsiyalar uchun kuchli kattalashtiradigan mikroskoplar, mahsus mikro asboblari kerak. Mikroxirurgiya (mikrurgiya) metodi to'qimalarni hujayralarini ajratishda, bir hujayrali hayvonlarni bir kulturadan (muxitdan) boshqa muxitga ko'chirishda qo'llaniladi. Ohirgi vaqtda bir hujayradan yadroni, yadrochani yoki boshqa organoidlarni olib, boshqa hujayragi qo'yish operatsiyalari bajarilmoqda. Buning uchun sodda hayvonlarning yirik hujayralari, ba'zi ko'p hujayrali hayvonlarning yirik hujayralari (amfibiylarni) ishlatiladi. Bir amyobani (chuchuk suv amyobasi) yoki infuzoriyani (stentor) yadrosini boshqa indtvidga ko'chirish shu metod bilan amalga oshirilmoqda.

Bu operatsiyalar yadroni va sitoplazmani hujayra hayotidagi rolini o'rganishga ularni irsiy belgilarini tashishdagi rolini bilishga yordam beradi.

Prokaryotlar - bakteriyalar va ko'k-yashil suv o'tlari. Prokaryotlar taxminan 4 yoki 3,5 milliard yil oldin organik molekulalarning tasodifan to'planishi natijasida paydo bo'lgan. Bular tuzilish jixatidan eng oddiy organizmlardir. Bakteriyalar sharsimon yoki tayoqsimon shakilli bo'ladi. Kattaligi bir necha mikrometrga teng. Ularning barchasi qattiq himoya qobig'iga (hujayra devori) ega bo'lib uning asosiy komponenti - **glikopeptid mureindir**.

Hujayra qobiq'i ostida **plazmatik membrana-plazmalemma** joylashadi va u o'zida DNK, RNK, oqsillarni ushlaydi. Prokaryotlarning DNKsi sitoplazmaning markazyda zichlangan ingichkaxalqa shaklida bo'ladi. Transkripsiya jarayonida u bir butun holda ikkilanadi, shuning uchun u bitta **replikondir**. Ba'zan "bakterial xromosoma" deb nomlanadi. Nukleoid.

Prokaryotik hujayralar sitoplazmasida yuqori darajada ixtisoslashgan organoidlar mavjud emas. Ularning sitoplazmasida eng kichik tuzilmalar shaklida lizosomalar va prokaryotik tipdagi ribosomalar(70S) bo'ladi. **Ribosomalar 50S va 30S- katta va kichik subbirliklardan iborat.**

Energetik va biokimyoviy jarayonlar sodir bo'lishi uchun bakteriyalar plazmolemmasi **mezosomalar** deb ataladigan ichki **burmalarni** hosil qiladi, ularga fermentlar o'rnashadi.

Energiya olishning asosiy usullari glikoliz, nafas olish, fotosintezdir.

Tabiatda bakteriyalar barcha ekologik joylarni egallaydi. Ularning orasida ikkita guruh farqlanadi - tuproq va suvda yashovchi **eubakteriyalar** va ekstremal ekologik sharoitda yashaydigan **archibakteriyalar**. Archbakteriyalar: anaerob sharoit, issiq kislotali muhit, juda sho'r sharoit, metall ishlab chiqaruvchi anaeroblardir. Eubakteriyalar: grammusbat va grammanfiylardir.

Eukaryotlar (yadrolilar). Ular yirikroq, murakkabroq tuzilgan va evolyutsion jihatdan keyinroq paydo bo'lgandir . Bularga o'simliklar, hayvonlar va zamburuq'lar kiradi. Eng muhim ajralib turadigan xususiyat gialoplazmadan qo'shaloq membrana bilan ajratilgan yadroning mavjudligidir. Gialoplazmada organoidlar va sitoskelet mavjud. U sitoplazmani tartibga soladi, tsiklozni (sitoplazmaning harakati) ta'minlaydi. Membrana organoidlarining membranasi lipoproteidlar tomonidan tashkil etilgan. Barcha membranalar yopiq. Ichki membranalar hujayraning bo'shliqlarini yoki qismlarini chegalab turadi, ularni har

tomondan qoplydi, sitoplazmadan ajratadi. Sitoplazmaning bunday bo'linmalarga bo'linishi **kompartmentalizatsiya** deyiladi.

Bu nima uchun. Bu turli xil kimyoviy reaksiyalar va mahsulotlarni ajratish uchun kerak. Shuningdek, ichki membranalar ferment birikish joyidir.

Eukaryotik hujayraning asosiy kompartmentlari :

1) Yadro - bu polinuklein kislotalarni saqlash va sintez qilish joyi. Hujayra hajmining 6%.

2) Sitosol - sitoplazmatik organoidlar bilan o'ralgan sitoplazma. 45-55%

3) Endoplazmatik to'r. Granulyar va agranulyar. Granulali Etda ribosomalar joylashgan bo'lib, ular membranani va eksport qilinuvchi oqsillarni sintez qiladi. 10%.

4) Golgi kompleksi. Organik moddalarni ajratish), to'plash, pishib etilish va ajralib chiqish jarayoni amalga oshiriladi. 6%

5) ATFni sintez qiluvchi **mitoxondriya va plastidlar**. 22%

6) Lizosomalar moddalarning parchalanishini amalga oshiradi. 1%

7) Peroksizomalar - fermentlar (katalaza - 40%) yordamida oksidlanish reaksiyalarini ta'minlaydi. 1%

Prokaryotik hujayralarning tuzilishi

Turli prokaryotik hujayralarning ultrayupqa kesmalarini o'rganayotganda ular uchun umumiy bo'lgan bir qator elementlar ko'zga tashlanadi. Hujayraning tashqi sinchini hujayra qobiq'i hosil qiladi. Uning ostida hujayrani har tomondan o'rab turgan va uni tashqi muhitdan ajratib turadigan yopiq plazma membranasi yotadi.

Elektron mikroskopda sitoplazmaning asosiy moddasi elektron zichligi past bo'lgan bir hil yoki mayda donador moddaga o'xshaydi.

Giploplazmada ingichka fibrillyar oqsil tuzilmalari ko'p uchraydi, bu hujayra tarkibiga gelning mustahkamligini beradi. Sitoplazmaning asosiy moddasi uning zichligi va tartibini osongina o'zgartiradigan tuzilma gel ekanligiga ishonch xosil qilingan. Prokaryotik hujayralarda sitoplazmaning markaziy zonasi ko'pincha elektron mikroskopda yaxshi ko'rinadi. Ushbu zonada siz chigallashgan yoki bir-biriga o'ralgan ingichka fibrillalarning massasini ko'rishingiz mumkin - bular DNK molekulalari.

Prokaryotlarning genetik apparati bitta ulkan (uzunligi bir necha millimetrgacha) DNK molekulasini bilan ifodalanadi. Bunday ulkan DNK molekulasini ba'zan **bakterial xromosoma (yoki genoforma)** deb atashadi, bu ma'lum bir sohada plazma membranasi bilan bog'liq. Hujayrada bunday ulkan molekula nisbatan murakkab shaklda katlanarak nisbatan ixcham shaklga kelib, hujayraning markaziy engil zonasi sifatida elektron mikroskopda ko'rinadigan nukleoid hosil qiladi. Yorug'lik mikroskopida Fyolgen reaksiyasi yordamida DNKn o'z ichiga olgan nukleoid zonasi osongina aniqlanadi.

Hujayraning bo'linishi paytida geneoforning plazma membranasi bilan bog'lanishi reduksiya qilingan DNK molekulalarining qiz hujayralari orasida tartibli va to'g'ri taqsimlanishini ta'minlaydi.

Ekaryotik hujayralar singari prokaryotik hujayralarning ham plazma membranasi qalinligi taxminan 7-10 nm ga teng bo'lib, qo'shaloq lipoprotein

qatlamidan tuzilgan. U ionlarning erkin tarqalishini keskin cheklaydi, ya'ni osmotik to'siq rolini o'ynaydi, shuningdek hujayraga turli moddalarning kirib borishini va ularning hujayradan chiqishini boshqaradi. Membrana nafaqat ionlarni, balki past molekulyar og'irlikdagi organik birikmalarni (uglevodlar, nukleotidlar, aminokislotalar va boshqalarni) ham faol ravishda uzatish tizimidan foydalanib, moddalarni tanlab tashishda ishtirok etadi.

Prokaryotlarda ATF sinteziga olib keladigan oksidlovchi fosforillanish bilan shug'ullanadigan fermentlar tizimi plazma membranasida yoki uning hujayra ichidagi o'simtalarida joylashadi. Prokaryotlarning plazma membranasida ko'pincha sitoplazmaga naysimon yoki plastinkasimon o'simtlarni ajratadi. Ularning ba'zilari mezosomalarning naysimon tuzilmalarini hosil qiladi. Boshqa hollarda, tekis parallel joylashgan hujayra ichi tsisternalarni hosil qiladi. Ko'k-yashil suv o'tlarida bunday yassi membranali pufakchalar to'plami - tilakoidlar tarkibida nur yutuvchi pigmentlar mavjud va ular fotosintez jarayonlarida qatnashadilar.

Fototrofik binafsha bakteriyalarda plazma membranasining hujayraga kirib borishi va keyinchalik membrana pufakchalari parchalanishi natijasida sitoplazmaning katta joylari mayda vakuolalar - xromatoforlar bilan to'ladi, ularning membranalarida ham nur yutuvchi pigmentlar mavjud (fotosintez va fosforillanishda ishtirok etadigan bakterioxlorofil va karotinoidlar) bo'lib ular fotosintez va fosforillanishda qatnashadi. Ularning barchasi gialoplazmada joylashadi. Gialoplazmada juda ko'p miqdorda ribosomalar bo'lib ular polisoma kompleksini hosil qiladi. Ma'lumki, eukaryotik hujayralar prokariot hujayralardan murakkab shakllangan hujayra yadrosi va membranali organoidlarning butun majmui mavjudligi bilan ajralib turadi.

DNK, hujayra yadrosining asosiy tarkibiy qismi sifatida yirik (odamlarda bir necha santimetr gacha) molekulalar ko'rinishida bo'ladi. Eukaryotik yadrolarning DNKsi qator maxsus oqsillar (gistonlar) bilan kompleksda bo'lib, murakkab deoksiribonukleoprotein molekulalarini (DNP yoki xromatin) hosil qiladi. Xromosomalarning shakllanishi uchun asos bo'lib xizmat qiladi. Hujayra yadrosini tashkillanishining yana bir o'ziga xos xususiyati yadro qobiq'idir. U har biri taxminan 7 nm qalinlikdagi ikkita lipoproteinli membranadan iborat.

Membranalar orasida o'rtacha kengligi taxminan 40 nm bo'lgan perinuclear bo'shliq bo'ladi. Har qanday hujayra membranasida kabi, ikkala yadro membranasida ham yadro moddasini o'rab turuvchi yagona uzluksiz qatlamni hosil qiladi. Shunday qilib, yadro sitoplazmadan ikkita membrana va perinuclear bo'shliq bilan ajralib turadi. Barcha eukaryotik organizmlarning hujayralarining yadro membranasida maxsus tuzilmalar mavjud bo'lib, ular orqali yadro tarkibi va gialoplazma o'rtasidagi bog'liqlik amalga oshiriladi.

Bu yadro teshiklari-poralardir. Ular yadro qobiq'ining tashqi va ichki membranalarining birikishidan hosil bo'lgan teshiklar-poralardir. Membrananing birlashgan joylari yumaloq shaklga ega. Shunday qilib, yadro qobiq'ining katta maydonini shunday yumaloq teshiklar egallaydi. Shu bilan birga, gialoplazmaning yadro (karyoplazma) tarkibiga to'g'ridan-to'g'ri, aloqasi yoki o'tishi kuzatilmaydi, chunki teshiklar, xuddi fibrillalar va diafragma bo'lgan maxsus murakkab oqsil tuzilmalari bilan yopilgan bo'ladi. Shunday qilib, yadro poralari, "poralar

kompleksi”ni xosil qiladi. Ushbu tuzilmalar sitoplazma va yadro o'rtasida moddalarni tashishda muhim rol o'ynaydi..

Prokaryotik hujayralardan farqli o'laroq, yadro hujayralarining gialoplazmasida bir qator maxsus oqsil tuzilmalari kuzatiladi. Bular mikrotnaychalar, tonofibrillalar, mikrofilamentlardir.

Turli xil eukaryotik hujayralar uchun plazma membranasining maxsus funktsional faolligi xarakterlidir, bu zarralarni qabul qilish bilan bog'liq - endotsitoz. Ushbu jarayon hujayra yuzasida makromolekulalarning (pinotsitoz holatida) yoki alohida zarralarning (fagotsitoz) yopishishi (sorbsiyasi) bilan bog'liq. Keyin plazma membranasining bir qismi ichkariga kirib, hujayra yuzasidan ajralib chiqadi va sitoplazma chuqurligida ushlangan zarralar bilan birga hazm qilish vakuolasiga aylanadi.

Eukaryotik hujayralarda oqsil sintezi tizimi ikki xil ko'rinishda keltirilgan. Hujayraning hayotiy faoliyatini ta'minlash uchun zarur bo'lgan oqsillarni sintezi, prokaryotik hujayralardagi kabi, gialoplazmada joylashgan erkin poliribozomalarda sodir bo'ladi. Bunday poliribozomalarda sitoplazmatik matritsaning oqsillari, mikrotnaychalarning oqsillari, mikrofilamentlar, membranalarning ba'zi oqsillari va boshqalar sintezlanadi. Eukaryotik hujayralarda prokaryotik hujayralarga qaraganda ko'proq darajada "eksport uchun" sintez qilingan, ajralib chiqadigan oqsillarni sintez qilish tizimi xarakterlidir.. Bog'langan ribosomalarga ega membranalarni tizimi donador (qo'pol) endoplazmik retikulum yoki ergastoplazma deb ataladi. Hujayra ergastoplazmatik elementlarga qanchalik boy bo'lsa, ajratilgan oqsillarning sintez darajasi shunchalik yuqori bo'lsa, hujayra bu jihatdan shunchalik ixtisoslashgan bo'ladi.

Ergastoplazma, ayniqsa, mo'l-ko'l oqsil sekretsiasini (oshqozon osti bezi, jigar va boshqalarni) ishlab chiqaradigan va chiqaradigan har xil bezlarning sekretor hujayralarida, oqsillarni chiqaradigan biriktiruvchi to'qima hujayralarida (plazma hujayralari, fibroblastlar, xondroblastlar va boshqalar), asab hujayralarida aniq namoyon bo'ladi.

Ergastoplazmaning membrana kanallari va bo'shliqlari orqali sintez qilingan oqsil mahsuloti hujayraning turli qismlariga o'tkazilishi mumkin, ammo uni hujayradan chiqarib yuborish uchun maxsus membrana tizimi - Golji apparati mavjud.

Morfologik nuqtai nazardan, bu hujayra organoidi katta va kichik vakuolalarning ko'pligi bilan bog'liq bo'lgan yassi membranali xaltalardan tashkil topgan zona bilan ifodalanadi. Ergastoplazmaning ribosomalarida sintez qilingan oqsillar harakatlanadi va Golji apparati zonasiga etkaziladi. Bu erda ergastoplazmaning kanallari ribosomalarni yo'qotadi, kichik vakuolalar kanallardan ajralib chiqadi, ular bo'shliqlaridagi oqsillar bilan birga Golji apparati vakuolalari zonasiga kiradi. Bu erda bu vakuolalar bir-biri bilan birlashadi, o'sadi va ulardagi oqsil mahsuloti bir qator o'zgarishlarga uchraydi ("pishadi").

Golji apparati tizimida polisaharidlarning sintezi ham sodir bo'ladi, ular oqsillar bilan bog'lanib, murakkab glikoproteinlar molekulalarini (musinlar) hosil qilishi mumkin. O'zida tayyor mahsuloti bo'lgan Golji apparati membranali xaltalari va tsisternalari vakuola shaklida ajraladi, membrana tomon harakatlanadi.

Ular tsitoplazmatik membrana bilan boq'lanadi, ularning membranalari bir-biriga quyilib ketadi va ekskret mahsuloti tashqariga ajraladi. Shu tarzda hujayradan oqsil sintezi va polisaxaridlar hosil bo'ladi. O'simliklarda tsellyuloza hujayra membranasi Golji elementlari (diktiozomalar) faolligi tufayli hosil bo'ladi. Tsellyuloza molekulalari Golji apparatida sintez qilinadi va hujayradan uning membranalaridan ajralgan vakuolalar yordamida chiqariladi. Sekreksiya mahsulotlari o'simliklarning glandular hujayralarida ham ajralib chiqadi. Golji apparati tizimining barcha bosqichlari katta miqdordagi ATP iste'mol qilish bilan bog'liq.

Maxsus uyali organoidlarning - lizosomalarning mavjudligi ergastoplazmadagi oqsil sintezi tizimi va Golji apparati faoliyati bilan bog'liq. Ular tarkibida zich tarkibli membrana bilan cheklangan pufakchalar mavjud bo'lib, ular tarkibida oqsillarni, nuklein kislotalarni, polisakkaridlarni va lipidlarni parchalaydigan ko'p miqdordagi gidrolitik fermentlar (gidrolazalar) mavjud. Ushbu fermentlarning butun to'plami ergastoplazmada sintezlanadi, Golji apparatida tashiladi, uning tarkibida gidrolazalar bo'lgan bunday pufakchalar ajralib chiqadi. Bular **birlamchi lizosomalar** deb ataladi. Lizosomalarda hazm qilinmagan mahsulotlarning bir qismi ularda qoladi (**telolizosomlar**). Ular hujayralardan chiqarilishi mumkin • sekreksiya ajralishiga o'xshash yoki hujayralarda uzoq vaqt qolishi mumkin. Lizosomalar funktsional nuqsonli hujayra tarkibiy qismlarini hazm qilishda ishtirok etadi, masalan mitoxondriya, membrana bo'laklari va boshqalar. Bunday holda **avtolizozomlar** yoki **autofagosomalar** rivojlanadi.

Lizosomalar hujayralar tomonidan ovqat hazm qilish, hujayradan tashqaridagi tarkibiy qismlarning parchalanishi uchun ishlatiladi. Masalan, makrofaglarning lizosomal fermentlari hujayradan ajralib, hujayradan tashqari substratlarning gidrolizida ishtirok etishi mumkin.

Eukaryotik hujayralar sitoplazmasining yana bir membrana tizimi bu silliq endoplazmatik retikulum deb ataladi. U membranalar bilan chegaralangan, turli yo'nalishlarda aralashgan va vakuolalar bilan tor kanallar bilan ifodalanadi.

Ushbu tizimning membranalarida ribosomalar mavjud emas .. U hujayra ichidagi polisakkaridlarni (hayvonlarda va zamburug'larda - glikogen), yog'li moddalarni, yuqori hayvonlarda ba'zi gormonlarni sintez qilishda ishtirok etadi, deb ishoniladi. Yumshoq endoplazmatik retikulum efir moylari va terpenlarni sintez qilishda ishtirok etgan o'simlik hujayralarida yaxshi ifoda etilgan.

Vakuolyar tizimning rivojlanishi o'simlik hujayralariga xosdir. Bunday hujayralarning katta qismini vakuolalar egallaydi. va haqiqiy gyaloplazmani organoidlari bilan plazma membranasiga suradi. Yosh, Bo'linadigan yosh hujayralarda, dastlab, endoplazmatik retikulum elementlaridan tashqari, hech qanday maxsus vakuolalar ajralmaydi. O'simlik hujayralarining vakuolyar tizimining funktsional ahamiyati juda yuqori. Vakuolalar bo'shlig'ida hujayra turli xil metabolizm mahsulotlarini to'playdi, alkaloidlarni, hujayra rangini beradigan pigmentlarni ajratadi.

Eukaryotik hujayralar gyaloplazmasida membrana organoidlari - o'simliklarga xos bo'lgan mitoxondriya va plastidalar joylashgan; mitoxondriyalarda burmalar plastinka yoki ingichka naychalar shaklida bo'ladi. Mitoxondriyaning ichki

membranalarida oksidlovchi fosforillanish fermentlari joylashadi, bu hujayrada ATF ning asosiy ishlab chiqaruvchilari sifatida mitoxondriyalarning asosiy funktsional yukini belgilaydi. Ichki membrana qancha burmalar hosil qilsa, mitoxondriyaning funktsional faolligi shuncha yuqori bo'ladi. Mitoxondriyal matritsada trikarboksilik kislota tsiklining eruvchan fermentlari va boshqa ferment tizimlari mavjud. Mitoxondriyaning o'ziga xos avtoproduksiya tizimi mavjud

Ko'rib turganingizdek, mitoxondriyaning tuzilishi bakterial hujayraning tuzilishiga juda o'xshaydi, bu erda oksidlovchi fosforillanish tizimi plazma membranasi ichki yuzasida joylashgan. Xloroplastlarning tuzilishi, asosan, fotosintezlovchi ko'k-yashil suv o'tlari hujayralariga o'xshaydi. Bundan tashqari, ushbu organoidlar guruhi o'ziga xos avtonom * oqsil sintezi tizimi bilan ajralib turadi. Bularning barchasi bu organellalarning eukaryotik hujayra tanasida simbiyotik kelib chiqishi haqidagi farazni keltirib chiqardi.

Va nihoyat, gialoplazmadagi ko'plab ökaryotik hujayralarda membrana tuzilishiga ega bo'lmagan, ammo mikronaychalardan iborat organoidlar bo'lishi mumkin. Bular sentriolalar va bazal tanalar; ular yuqori o'simliklarda bo'lmaydi. tuban o'simliklarda xarakatchan jinsiy hujayralarda uchraydi. Hayvon hujayralarida sentriollar mavjud; mitoz paytida bo'linish duklari qutblari zonasida joylashgan.

Shu bilan birga, bazal tanachasi bo'lgan ko'plab sodda hayvonlar hujayralari mitoz jarayonida sentriolar tuzilmalarining ishtirokisiz bo'linadi. Yuqori o'simliklarning hujayralari ham mitoz bilan bo'linadi, ammo hech qanday sentriol belgilari yo'q. Ushbu tuzilmalarning funktsional ahamiyati hali aniqlanmagan. Ehtimol, ular mitoz paytida siliya mikrotubulalarini yoki shpindel mikrotubulalarini hosil qiluvchi oqsillarni, tubulinlarni polimerizatsiyasini keltirib chiqarishi mumkin.

Eukaryotik organizmlarning hujayralari.

Organik moddalar hosil bo'lishining manbasi eranligini xicobga olgan holda, eukaryotik hujayralar bilan tanishishni yashil o'simlik hujayralaridan boshlash maqsadga muvofiqdir.

Hayvon hujayralaridan farqli o'laroq, o'simlik hujayralarida hujayraning tirik qismini o'rab turgan zich, odatda uglevodli qobiq (protoplast), fotosintez jarayonini olib boradigan xloroplastlar, hujayra sharbati bilan to'lgan katta vakuolalar bo'ladi. Biroq, ba'zi o'simlik hujayralarida, masalan, suv o'tlari gametalari va zoosporalaridaqobiq bo'lmaydi, ular tashqi muhitdan hayvon hujayrasi kabi plazma membranasi bilan ajralib turadi. Yashil plastidlar faqat organik moddalarni sintez qilish uchun quyosh nuri energiyasidan foydalanadigan o'simliklarga xosdir. Tayyor organik moddalardan foydalanadigan geterotrofik organizmlar (zamburuqlar)ularga ega emas.

Vakuolalar o'sishini allaqachon tugatgan hujayralarga xosdir.

Tuban o'simliklarda hujayra ko'pincha bir butun, mustaqil yashaydigan tirik organizmdir. Bunday bir hujayrali o'simliklarga misol sifatida yashil suv o'tlari (xlorella, xlamidomonadalar) va ba'zi zamburuq'lar kiradi. Ko'p hujayrali o'simlik

tanasi har xil o'lcham, shakl, ichki tuzilishga ega va turli funktsiyalarni bajaradigan ko'plab hujayralar majmuasidan iborat.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Optik tekshirish metodlariga nimalar kiradi?
2. Sitofizikaviy metodlarga nimalar kiradi?
3. Elektron mikroskoplarning qanday xillarini bilasiz?
4. Gomogenatlarni fraksiyalash metodining mohiyati nimadan iborat?
5. Prokariotlar nima?
6. Eukariotlar nima?

3-Ma'ruza. Sitoplazmatik membrana.

R e j a

1. Sitoplazmatik membrana.
 - 1.1. Membrananing tuzilishi.
 - 1.2. Sitoplazmatik membrananing funksiyasi.
2. Hujayralarning bir-birlari bilan birlashadigan joydagi maxsus strukturalari.
3. Membranali strukturalarning birlashish harakterlari
4. O'simlik hujayralari qobig'ining o'ziga xos tuzilishi.
5. Fagotsitoz.
6. Pinotsitoz.

Sitoplazmatik membrana.

Hujayra membranalarining, tashqi sitoplazmatik membrana, organoidlar membranalarining barchasi uchun umumiy bo'lgan xususiyat ularning yupqa (6-10nm) bo'lishi, lipoproteid xarakterda bo'lishi va yopiq sistema ekanligidir. Hujayrada erkin uchi bo'lgan ochiq membrana bo'lmaydi. Hujayra membranalari doimo bo'shliq yoki qismlarni chegaralab turadi, shunday qilib, ularni muhitdan ajratib turadi. Plazmatik membrana hujayraning murakkab shaklga va ko'plab o'simalarga ega bo'lgan yuzasini butunlay qoplab turadi, hech qayerida uzilib qolmaydi. U sitoplazmaning ichidagi strukturalarni tashqi muhitdan ajratib turadi. Hujayra ichi yopiq membranalar pufakchalar-sharsimon yoki yassi shaklli vakuolalarni hosil qiladi. Yassi vakuolalar membrana xaltalari yoki sisternlarni hosil qiladi. Ko'p hollarda, membranalar bilan o'ralgan bo'shliqlar murakkab tuzilishga ega bo'ladi. Ular to'rtinchi hosil qiladi, bu holda ham bo'shliqlar uziksiz membrana bilan chegaralanadi va gialoplazmani vakuola va sisternlarning ichki moddalaridan ajratib turadi.

Mitoxondriya va plastidlarning membranalari ham shunday xususiyatga ega. Ular, ichidagi narsalarni membranali bo'shliqlar va gialoplazmadan ajratib turadi. Yadro qobig'i ham ikki membranali sharsimon xalta ko'rinishida bo'ladi. Yadro qobig'i membranalari karioplazma va xromosomalarni bir-biridan, perinuklear bo'shliq va gialoplazmadan chegaralab ajratib turadi.

Hujayra membranalarining bu umumiy xususiyatlari ularning kimyoviy tarkibi va lipoproteid tabiatidan kelib chiqadi.

Hujayra membranasi kimyoviy tuzilishi va xususiyatlari

Ko'pchilik membranalarining lipid va oqsillarining massasi deyarli teng (40 - 60 %), ammo son jihatidan mayda lipid molekulalari ko'proq bo'ladi. Lipidlarning turli-tumanligi yuqori emas, oqsillarning turli-tumanligi esa yuqori bo'ladi.

Lipidlarga organik moddalarning suvda yomon eriydigan (**gidrofob**) va organik kislota va yog'larda yaxshi eriydigan (**lipofil**) lari kiradi. Hujayra membranasi uchrovchi lipidlarning xarakterlari gliserolidlar (kefalin, letsitin, kardiolipin), sfingolipidlar (sfingomelin, serebrozid) va xolestrinlardir. O'simlik hujayralarida xolestrin topilgan emas, ularda fitosterinlar uchraydi. Bakteriyalarda sterinlar bo'lmaydi. Membrana lipidlarning xarakterli xususiyati shundan iboratki, ularning molekulasida ikkita funksional qismlarga ajraladi: yog' kislotalaridan tashkil topgan qutbsiz, zaryad ushlaydigan dum va zaryadli qutbli boshchalarga. Qutbli bosh qismi o'zida manfiy zaryadni ushlaydi yoki neytral (bir vaqtni o'zida ham musbat, ham manfiy zaryadlar ushlovchi) bo'lishi mumkin. Lipidlarning qutbsiz dum qismni ushlashi ularning yog' va organik kislotalarda yaxshi erishini ko'rsatadi.

Agar qutbli lipidlarni suv bilan aralashtirilsa misellalardan tuzilgan emulsiya hosil bo'ladi. Bunda zaryadsiz (gidrofob) dumlar misella markazida bir xil fazani hosil qiladi, zaryadlangan gidrofil boshcha suv fazasiga chiqib turadi. Xolestrinning o'zi misella hosil qilmaydi, ammo qutbli lipidlar misellasiga osongina bog'lanib aralash tipdagi misellalarni hosil qiladi. Aksincha, lipidlarga ozgina suv qo'shilsa to'ntarilgan shaklli misellalar hosil bo'ladi: ularning gidrofob dumlari yog' fazasiga chiqib turadi, zaryadli (gidrofob) boshchalar misella ichida joylashadi.

Suv yuzasida qutbli lipidlar eritmasi monomolekulyar pardani hosil qiladi, unda suv fazasiga zaryadli (gidrofil) boshchalar yo'naladi, zaryadsiz dumchalar nisbatan gidrofob havo fazasiga qaragan bo'ladi. Membranadan ajratib olingan (ekstraksiya qilingan) lipidlarni yoki turli lipidlarni olib suv bilan aralashtirib bimolekulyar qatlam (membrana)ni olish mumkin. Qatlamni periferik-suv fazasiga qaragan qismi, asosan zaryadli boshchalarni tutadi, zaryadsiz dumchalar markaziy gidrofob zonani hosil qiladi. Bunday sun'iy sistemalarda lipid misellalari va membranalar oqsillar bilan o'zlarining qutbli zonalarini yoki gidrofob dumchalari orqali o'zaro ta'sirlashishi mumkin va sun'iy lipoproteid membranani hosil qiladi. U hujayradan ajratib olinadigan membrana bilan juda o'xshash bo'ladi. Ularning qalinligi 7,5 nm ga teng. Osmiy to'rt oksidi bilan bo'yalganda elektron mikroskopda uch qavatli struktura ko'rinadi. Ikkita periferik qoramtir qatlam, har biri 2,5 nm li va oqish, markaziy taxminan 2,5 nm li strukturalar hosil bo'ladi. Tabiiy hujayra membranalari ham xuddi shunday tuzilishga ega bo'ladi. Turli hujayra membranalari bir-biridan lipidlarning soni bilan farqlanadi. Masalan, plazmatik membrana 35-40 %, mitoxondriya membranasi-27-29 % lipid ushlaydi.

Shvann hujayralarining mielinli qobig'ida 80% gacha lipid bo'ladi. Hujayra membranalarini bir-biridan lipid tarkibi orqali keskin farqlanadi.

Masalan, hayvonlar hujayrasining plazmatik membranasini xolesteringa boy (30 % gacha) va ularda letsitin oz bo'ladi, mitoxondriya membranasida esa aksincha, fosfolipidlar ko'p, xolestrin oz bo'ladi.

Endoplazmatik to'r fraksiyasida umumiy lipidlarning tarkibidagi barcha fosfolipidlarning 60-70 % i letsitin-fosfatidilxoliga to'g'ri keladi, ular plazmatik mebranada esa 25-35 % bo'ladi.

Umuman olganda, plazmatik membrana xolesterin va sfingolipidlar miqdorining ko'pligi bilan xarakterlidir. Ular mitoxondriya, endoplazmatik to'r va boshqa sitoplazmatik membranalarda kam bo'ladi.

Lipidlarning tarkibi membrananing ikki tomonida har xil, bu bilipid qatlamning asimmetrikligini belgilaydi. Kimyoviy belgi qo'yish metodi orqali plazmatik membrananing tashqi yuzasida 80 % sfingomielin, 75% fosfatidilxolin va 20% fosfatidiletanolamin, ichkisida esa barcha fosfatidilserin va 80% fosfatidiletanolamin joylashishi aniqlandi.

Hujayra membranasini tarkibidagi lipid molekulalari juda harakatchan, ular membrana tekisligida sekundiga million marta ko'chishi (joyini o'zgartirishi) mumkin, ammo bir qavatdan ikkinchisiga o'tib ketishi juda kam holda uchirashi mumkin. Membrana oqsillari xuddi shunday oquvchi lipid qatlam bilan bog'liq. Hujayra membranasida oqsillarning miqdori har xil. Mitoxondriyalarda, boshqa membranalardagiga nisbatan oqsillar juda ko'p. Oqsil molekulalarining xillari jihatidan membranalari turlicha bo'ladi. Ularning bir qismi ion bog' orqali lipidlarning boshchalari bilan bog'lanadi va tuz eritmalarida oson ajratiladi. Boshqalari lipidlarning qutbli qismlari orqali bog'lanadi.

Oson ajraladigan oqsillar ko'proq membrananing sitoplazma tomoniga qaragan qismlarida joylashadi, ularni membrananing **periferik oqsillari** deyiladi. Plazmatik membrana bu oqsillar kortikal qatlam oqsil strukturalari bilan yaqindan bog'langan bo'ladi.

Oqsillarning ko'p qismi membrana tarkibida lipidlar bilan gidrofob bog'lar orqali ta'sirlashadi. Shu narsa aniqlandiki, ko'pchilik membrana oqsillari ikki qismdan tashkil bo'lar ekan. Birinchisi-qutbli aminokislotalarni ko'p tutgan va ikkinchisi-qutblanmagan aminokislotalarni ko'p tutgan qismlar. Bunday oqsillar membrananing lipidli qatlamida shunday joylashadiki, ularning qutblanmagan qismlari membrananing lipidlarini gidrofob qismi turgan yog'li qismiga botganday ko'rinadi. Bunday oqsillarning qutblangan qismlari lipidlarning bosh qismi bilan ta'sirlashadi va suvli faza tomonga qaragan bo'ladi. Gidrofob yo'l bilan o'zaro aloqada bo'ladigan bunday oqsillar suv fazada amalda ajralmaydi. Ularni membrananing buzib, ulardagi lipidlarni ajratish mumkin. Membrananing bunday oqsillari **integral** (bog'langan) **oqsillar** deyiladi.

Membrananing integral oqsillari o'rtacha 8 nm bo'ladi, ba'zan 35 nm gacha yetadi. Odatda ular o'ta asimmetrik oqsillar bo'lib, membrana ham asimmetrik joylashadi.

Membrana oqsillarini biologik ahamiyatiga ko'ra uch guruhga bo'lish mumkin. Birinchisi fermentlar, ikkinchisi retseptor oqsillar va uchinchilari

struktura oqsillari. Membrana tarkibida bu elementlar to'plami juda katta va turli-tuman bo'ladi. Masalan, jigar hujayrasi plazmatik membranasi tarkibida 24 xil fermentlar topilgan. Har xil membranalarining o'zlariga xos fermentlar to'plami bo'ladi. Masalan, plazmatik membranada ionlarni transportida qatnashuvchi kaliy, natriyga bog'liq ATF-aza joylashadi. Mitoxondriyalarda elektronlarni tashuvchi oqsillar to'plami va oksidlash fosforillanish va ATF sintezini amalga oshiruvchi oqsillari to'plami bo'ladi.

Retseptorli oqsillar u yoki bu xil moddalarni tanigandek ular bilan bog'lanadi. Bularga fotoretseptor oqsillar kiradi.

Struktura oqsillari yaxshi o'rganilmagan.

Shunday qilib, membranalarining kimyoviy turli sifatliiligi faqat lipidlar bilan emas, balki oqsillar bilan ham belgilanar ekan.

Barcha hujayra membranalari uchun umumiy bo'lgan xususiyat ularning lipoproteid tuzilishidir; bir-biriga o'xshamaslik esa, ularning lipid va oqsil tarkibini son va sifat jihatidagi farqlardan iborat. Masalan, endoplazmatik to'r membranalari va mitoxondriyaning ichki membranasi lipid va oqsillarining tarkibi va soni keskin farqlanadi.

Membrananing karbonsuvli qismi asosan, oqsil molekulalarining karbonsuv zanjiri bilan **kovalent** bog'langan glikoproteinlardan iborat. Membrana karbonsuvlari zanjiriga galaktoza, mannoza, fruktoza, saxaroza, N-atsetilglyukozamin, N-atsetilgalaktozamin, pentoza-arabinoza, ksilozalar kiradi. Membrananing karbonsuvli komponenti plazmatik membrananing vazifa bajarishida katta ahamiyatga ega.

Elektron mikroskopik tekshirishlar hujayra membranasining uch qavatli tuzilishini isbotlab berdi. Ayniqsa, nerv tolasining mielinli qobig'ining membranasida bu yaxshi ko'rinadi. Ikkita qoramtir qavat har biri 2,5 nm dan iborat va ancha keng oqsil qavat ularning oralig'ida joylashadi. Bunday ko'rinish fiksator va kontrastlovchi moddalar sifatida OsO_4 va KMnO_4 ishlatilganda paydo bo'ladi. Muzlatib yorish metodini qo'llaganda, hech qanday kimyoviy modda ta'sir etmagan holda ham membrananing uch qavatli strukturasini ko'rinaradi. Mielinli qobiqning membranasining bunday tuzilishi rentgenstruktura tahlili metodini qo'llash orqali ham isbotlandi.

Bu kuzatishlar asosida "**elementar membrana**" gipotezasi ilgari surildi. Bunga asosan hujayralarning barcha membranalari "**sendvich**" (oqsil-lipid-oqsil) tipida tuzilgan. Lipid o'rta bimolekulyar qavat bo'lib, unda lipid molekulalarining gidrofob uchlari bir-biriga qarab yo'nalgan, gidrofil qismi lipid qavatni ikki yonida joylashgan oqsil qavat tomonga yo'nalgan bo'ladi. Bu nazariya keyinchalik membrana teshiklar (pora) bo'lishi bilan to'ldirildi.

Muzlatib yorish metodini qo'llash, membrananing yorilishi o'rta lipid zona orqali bo'lishini ko'rsatdi. Bu vaqtda lipid qavat tarkibida joylashgan globulalar massasi (oqsil tabiatli) ochilib qoladi yalang'ochlanadi)(ilova,4). Bunday globullalarning kattaligi 4-8 nm ga teng. Bu ma'lumotlar asosida membrananing mozaikali tuzilishi modelini yaratishga erishildi. Membrana zich joylashmagan globulyar membranalaridan iborat bo'lib, ularning oralig'idagi bo'shliqlar lipid molekulalar bilan to'lgan bo'ladi.

Oqsillarning bir qismi, faqat lipidlarning qutbli guruhlar bilan bog'liq bo'lib, bilipid qatlam yuzasida joylashadi, boshqa oqsillar o'zlarining gidrofob xususiyatlari tufayli qisman yoki to'liq lipid qatlamga botgan holda joylashadi, uchinchilari membranani butunlay teshib o'tgan holda joylashadi. Shunisi qiziqki, lipid molekulalarining ko'p qismi (70 %) oqsillar bilan bog'lanmaydi, shuning uchun oqsil molekulalari "**lipid ko'lda**"suzib yurgandek ko'rinadi. Shuning uchun ancha suyuq holdagi lipoproteid katlami bo'ylab faqat lipidlar emas, balki oqsil molekulalari ham harakatlanaoladi. Shu yo'l bilan oqsil molekulalari membrana yuzasida to'planishi va tarqalishi mumkin. U plazmatik membranani o'rganishda ko'zga yaxshi tashlanadi. Membrana moddalarning sitoplazma va muhit o'rtasida, ikkinchi tomondan gialoplazma va vakuola yoki membrana bo'shliqlari o'rtasida erkin diffuziyasini chegaralab turadi. Har bir membrananing o'ziga xos funksional xususiyatlari, ko'pchiligi fermentlar bo'lgan oqsil komponentlari orqali belgilanadi.

Hujayrada membrana elementlarining miqdori va kattaligi ortib, kamayib turishi mumkin, ya'ni **membranogenez** va **membrana parchalanishi** yuz berib turadi.

Plazmatik membrana yoki plazmalemma hujayraning boshqa membranalar orasida alohida o'rin tutadi va kimyoviy tuzilishiga ko'ra lipoprotein kompleksi hisoblanadi. Bu yuza periferik struktura bo'lib hujayrani tashqi tomondan chegaralab, hujayraga ta'sir qiluvchi barcha moddalar va stimullar bilan bevosita aloqasini ta'minlaydi. Plazmatik membrana boshqa barcha hujayra membranalaridan qalin -10 nm qalinlikda bo'ladi. Bunday bo'lishiga sabab, uning ichki tomonidan ancha zich periferik qatlam, tashqi tomonda esa-karbonsuvli qatlam joylashadi. Plazmatik membrananing asosiy komponentlari lipidlar (40 %), oqsillar (60%) va karbonsuvlar (2-10%)dir. Plazmalemma avval aytganimizdek, xolesteringa boy, uning fosfolipidlaridan to'yingan yog' kislotalari ko'proq bo'ladi. Plazmatik membrana oqsillari tarkibi har xil bo'ladi, bu uning funksiyasining turli-tumanligi bilan bog'liq. Ko'pchilik fermentlar plazmatik membranada to'plangan glikoproteid kompleks – glikokaliksda joylashadi. Glikokaliks tarkibiga turli karbonsuvlar kiradi, ular membrananing quruq vaznini 10 % chasini tashkil qiladi. Karbonsuvlardan glyukuron kislota, geksozamin, fukoza va sial kislota bo'ladi. Bu karbonsuvlar membrana tarkibiga kiruvchi oqsillar bilan bog'langan, shoxlanuvchi uzun polisaxaridlar zanjirini hosil qiladi. Tashqi polisaxarid qatlam jelesimon (quyuq kiselsimon) tuzilishga ega bo'lib, u hujayraaro yog'lovchi modda hisoblanadi. Glikokaliksning bunday tuzilishi har xil moddalarning diffuziyasini susaytiradi. Bu yerda hujayradan ajralib chiqqan, glikokaliks zonasi bilan Ca^{++} yoki Mg^{++} ionlari orqali bog'langan fermentlar joylashadi. Bu fermentlar turli moddalarning hujayra tashqarisida parchalanib, hujayraga kira oladigan holga o'tishiga olib keladi. Ba'zi hayvon hujayralarining elektron mikroskopik tekshirishlarda hujayra membranasini qoplab turgan tolali qavat kuzatiladi. Bu glikokaliks qobig'i ichak epiteliysi hujayralarida yaxshi ko'rinadi. Bu membranani g'ilof shaklida qoplab turadi. Buning qalinligi 3-4 nm bo'lib, barcha hayvon hujayralari membranalarida topilgan.

Plazmatik membrana doimo yangilanib turadi. Membranada mayda pufakchalarning hosil bo'lishi va hujayraning ichiga uzilib tushishi yuz berib turadi (endotsitoz), uning o'rniga hujayraning ichidan vakuolalarning membranaga qo'shilishi orqali membrananing yangi qismi vujudga keladi.

Sitoplazmatik membranaga ichki tomondan zich joylashgan **kortikal qatlam** (cortex-teri) o'ziga xos xususiyatlarga ega, 0,1-0,5 mkm qalinlikdagi bu qismda ribosomalar, membrana pufakchalari bo'lmaydi, ammo sitoplazmaning fibrilyar elementlari-mikrofilamentlar va mikronaychalar ko'plab uchraydi. Sitoplazmaning kortikal qatlamining asosiy fibrilyar komponenti tutamlarga bog'lanmagan aktinli mikrofibrillar to'ri hisoblanadi. Bu joyda plazmatik membrananing integral oqsillari joylashadi. Ular lektinlar bilan bog'lanib, pinotsitoz pufakchalarini hosil bo'lishida qatnashadi.

Infuzoriyalarda plazmatik membrana pelikulaning hosil bo'lishida qatnashadi. Pelikula olti burchakli tuzilmalar hosil qiladi, ularning o'rtasida kiprikcha joylashadi. Pellikulyar tuzilmalarning qattiqligi sitoplazmatik membrana va kortikal qatlamni to'shab turuvchi sitoplazmatik elementlarga ham bog'liq.

Evglenaning pelikulasi do'ngchalarining membranaga yaqin joylarida membrana vakuolalaridan tashqari mikronaychalar va mikrofilamentlarning parallel tutami joylashadi. Bunday fibrilyar periferik armatura burmalangan ko'p qatlamli membrana bilan birgalikda pelikulaning qattiq strukturasi hosil qiladi.

Plazmatik membrananing o'sishi. Hujayra bo'lingandan keyin, hosil bo'lgan qiz hujayralarning hajmi ortadi, shu bilan birga plazmatik membrananing maydoni ham ortadi. Plazmatik membrananing tez o'sishi ekzotsitozdagi kabi sitoplazmatik pufakchalarni plazmatik membranaga tezlik bilan qatorlanishi orqali bo'ladi. Bu yerda, sekretsiyadagi kabi hujayraichi membranali pufakchalari plazmatik membranaga ichki tomondan keladi va membrana bilan quyilib ketadi, shunday qilib plazmatik membrananing yuzasi kengayadi. Shu prinsip asosida plazmatik membrananing zaxalangan joyi tiklanadi. Masalan, miksomiset plazmodiysi-Physarum polycephalum ga shisha kapillyarni tiqib, plazmatik membranasiz qismi olindi va 1,2,3,4,5,6 sekund oralig'ida fiksatsiya qilindi va preparatlar elektron mikroskop yordamida o'rganildi. Bu zamburug' sitoplazmasi ichida shilimshiq bo'lgan ko'p miqdor mayda pufakchalarning bo'lishi bilan xarakterlanadi. Bunday pufakchalar membranasiz joyda to'planib yassi vakuolalarni hosil qiladi, ular tashqi membranaga parallel joylashadi, bir-birlari bilan quyilib, membranani hosil qiladi.

Shunday qilib, plazmatik membrana qayta tiklanadi (14 rasm). Bunday hol ekzotsitoz, endotsitoz, pinotsitozlarda ham ro'y beradi. Membrananing qayta tiklanishida asosiy rolni Golji apparatidan hosil bo'lgan membranali vakuolalar sistemasi o'ynaydi.

Mitoz vaqtida vakuolyar sistema (endoplazmatik to'r, Golji apparati) ko'plab, alohida mayda pufakchalarga ajralib ketadi va periferiyaga siljiydi. Bu membranali vakuolalar o'sayotgan hujayra membranasiga qo'shib ketadi va plazmatik membrananing kengayishiga xizmat qiladi.

O'simlik hujayralari bo'linishida plazmatik membrananing hosil bo'lishida Golji apparatining membranali vakuolalarining roli aniq isbot qilingan.

Plazmatik membrananing vazifalari

Plazmatik membrana juda ko'p muhim vazifalarni bajaradi, ularning ichida asosiylari-sitoplazma moddalarini tashqi muhitdan chegaralovchi va turli moddalarning hujayra ichiga, shuningdek, undan tashqariga o'tkazish vazifalaridir. Transport funksiyasiga suv, ionlar, past molekulali moddalarning passiv transporti va shu moddalarning konsentratsiya gradientiga teskari aktiv transporti, yuqori molekulali birikmalar va komplekslarni transportining turli shakllari (endotsitoz) kiradi. Plazmatik membrana ulardan tashqari, hujayrada hosil bo'lgan mahsulotlarni hujayradan chiqarishga ham xizmat qiladi. U hujayradan tashqarida biopolimerlarni parchalanishida ham ishtirok etadi.

Plazmalemma yuzasida turli retseptor strukturalar joylashadi, ularni tashqi faktorlar va qo'shni hujayralar bilan ta'sirlanishini amalga oshiradi. Shu yo'l bilan membrana signallarni hujayra ichiga o'tkazishda qatnashadi. Plazmalemma ko'p hujayrali organizmlar hujayralari aloqalarida ishtirok etadi. Plazmatik membrananing ayrim qismlari ixtisoslashgan hayvon hujayralarida hujayraning maxsus o'simtali- mikroso'rg'ichlar, kipriklar, retseptor o'simtalar va boshqalar hosil bo'lishida ishtirok etadi. Plazmatik membrana hujayraning bo'linishida muhim rol o'ynaydi.

Transport funksiyasi. Plazmatik membrana yarim o'tkazish xususiyatiga ega. U orqali turli moddalar turli tezlikda o'tadi, molekulalar qancha yirik bo'lsa, plazmatik membrana orqali ular shuncha sekin, past molekulalilar esa tez o'tadi. Bu xususiyat plazmatik membrananing osmotik barer ekanligini namoyon qiladi. Suv va unda erigan gazlar maksimal (yuqori) o'tish qobiliyatiga ega, ionlar esa ularga nisbatan yuz ming marta kam tezlikda kiradi. Shuning uchun, agar hujayrani, tuzlar konsentratsiyasi hujayranikidan past bo'lgan (gipotonik) eritmaga solinsa, suv hujayra ichiga muhitdan katta tezlikda kiradi, hujayraning hajmi ortadi va plazmatik membrananing yorilib ketishiga ("**gipotonik shok**") olib keladi. Aksincha, eritrotsitni tuzlar konsentratsiyasi yuqori bo'lgan eritma (gipertonik) ga solinsa, hujayradagi suv eritmaga chiqadi, hujayra burishib, hajmi kamayadi- **plazmoliz** yuz beradi). Suvning hujayraga kirishi va undan chiqishi nisbatan past tezlikda bo'ladi, ya'ni molekulalar diffuziyasiga nisbatan yuz ming marta sekin boradi. Avval aytganimizdek, plazmatik membranada teshiklar-poralar bo'ladi ($d=0,3-0,8$ nm), ularning soni juda ko'p emas, hujayra yuzasining 0,06 % ini tashkil qiladi. Plazmatik membrananing ionlarga nisbatan o'tkazuvchanligi ancha past va turli ionlarning o'tishi turlicha tezlikda boradi. K^+ , Na^+ kationlarining o'tishi yuqori tezlikda bo'ladi, anionlar (Cl^-) juda kam tezlikda o'tadi. Ionlarning bunday transporti maxsus olib o'tuvchi ionlar, **ionoforlar** orqali bo'ladi. Ba'zi antibiotiklar, masalan, valinomisin membranaga joylashib olib K^+ ionlarini tanlab biriktirib, ularni membrana orqali o'tkazishi mumkin. Ionlarning tashuvchilar orqali membranadan o'tishi konsentratsiya gradientiga bog'liq holda amalga oshadi.

Mayda organik molekulalar membrana orqali sekin o'tadi. Ularning o'tish tezligi qancha yuqori bo'lsa, ular yog'larda shuncha yaxshi eriydi. Binobarin, konsentratsiya gradienti bo'yicha moddalarning passiv diffuziyasida membrana

qutbsiz moddalar uchun erituvchi va qutblilar va birinchi navbatda ionlar uchun **molekulyar elak** sifatida ishlaydi(ilovalar,8). Lekin membrana orqali moddalar konsentratsiya gradientiga teskari faol holda ham o'tadi. Bu jarayonlar ATF ni ajralishidan hosil bo'lgan energiya hisobiga yuz beradi. Bu yerda ionlarni o'tkazilishida nasoslar-makromolekulyar komplekslar, birinchi navbatda o'tkazuvchilardan tashqari energiya beruvchi va regulyator-tartibga soluvchi sistemalar qatnashadi. Nasoslarning ishini o'rganish uchun qon eritrotsiti eng yaxshi ob'ekt hisoblanadi. Bunday hujayralarda K^+ , Na^+ ionlarining konsentratsiyasi qon plazmasidagiga nisbatan butunlay boshqacha bo'lar ekan.

Eritrotsit sitoplazmasida qon plazmasidagiga nisbatan K^+ ioni ko'p (150), Na^+ esa oz (96) bo'lar ekan. Bunday K^+ va Na^+ ionlarining hujayra ichi konsentratsiyasi hujayra sitoplazmasi uchun xarakterlidir.

Agar eritrotsitlarni sovitilsa yoki ularga turli zaharlar ta'sir ettirilsa, K^+ , Na^+ larning hujayra va plazmadagi konsentratsiyasi tenglashadi. Agar eritrotsitlarni bir qancha muddat 37^0 haroratda ushlansa, bir qancha vaqtdan so'ng K^+ ionlari kamayadi va Na^+ hujayraga kiradi. Agar muhitga glyukoza qo'shilsa eritrotsitlar yana konsentratsiya gradientiga teskari holda Na^+ ionlarini ajratadi va K^+ ionlarini to'play boshlaydi.

Bundan ko'rinadiki, ionlar konsentratsiyasini muayyan holda ushlab turish energetik metabolizmga bog'liq bo'lar ekan. Buning uchun ATFni parchalanishidan ajralgan energiya zarur, ATF esa glyukozaning oksidlanishi natijasida sintezlanadi. ATF ning bir fosfat bog'ini gidrolizi ikkita K^+ ionini ichkariga va uchta Na^+ ionini tashqariga o'tkazilishini ta'minlaydi(ilovalar,9).

ATF ning parchalanishi plazmatik membranada joylashgan ATFaza fermenti yordamida yuz beradi.

Na^+ - K^+ nasosi ishida bir molekula ATFning gidroliz vaqtida 100mimg molekulyar og'irlikka ega bo'lgan membrana oqsili fosforlanadi, keyin bu oqsil hujayra tashqarisidagi K^+ ni biriktiradi va uni membrana orqali ichkariga o'tkazadi, u defosforlanib shu vaqtning o'zida Na^+ ni tashqariga chiqaradi. Na^+ - K^+ nasosi oqsili ajratib olindi, u ikki subbirliklardan tashkil topadi va membranani teshib o'tib turadi.

Ca^{++} ning o'tkazilishi ham nasos va oqsil kompleksiga bog'liq holda yuz beradi.

Energiya sarflanish bilan yuz beradigan bunday konsentratsiya gradientiga teskari holda ko'pchilik organik molekulalar (qandlar, aminokislotalar v.b.) o'tkaziladi. Bu jarayonlar Na^+ transporti bilan bog'liq bo'lib, unda maxsus olib o'tuvchi oqsillar ishtirok etadi.

Biopolimerlarning yirik molekulalari plazmatik membrana orqali amalda o'tkazilmaydi. Shunday bo'lsada, ba'zi oqsillar (masalan, RNK aza) butun intakt hujayraga kiradi. Bu, aftidan, RNK aza molekulasining membrana lipidlari o'rtasidagi gidrofob ta'sirlashishiga bog'liqdir. Odatda oqsillar, nuklein kislotalar, lipidlar, polisaxaridlar, hujayradan tashqarida yoki uning yuzasida parchalanadi, monomerlarga qadarli gidrolizlanadi (membrana oldi ovqat hazm qilish), hosil bo'lgan monomerlar esa membrana orqali faol transport qilinadi.

Ba'zi hollarda, makromolekulalar yoki ularning agregatlari ham hujayraga kiradi, bu **endotsitoz** orqali bo'ladi. Odatda, endotsitozni **fagotsitoz** va **pinotsitoz**larga bo'lishadi. Fagotsitoz-hujayra tomonidan yirik tanachalarni (ba'zan, hattoki hujayrani ham) ushlab va o'zlashtirish hodisasi bo'lib, uni birinchi bo'lib I.I.Mechnikov tomonidan bayon qilindi. Pinotsitoz dastlab, hujayra tomonidan suv yoki har xil moddalarning suvli eritmalarini o'zlashtirilishi-yutilishi deb e'tirof etilgan edi. Hozirgi vaqtda bu ikki jarayon o'xshash yuz berishi aniqlandi, shuning uchun, bu atamalarni yutilgan moddalarning hajmi bilan farqlanishini aks ettirish uchun ishlatish mumkin. Bu jarayonlar uchun umumiylik shundan iboratki, yutilayotgan modda plazmatik membrana yuzasida membrana bilan vakuola shaklida o'rab olinadi, u esa asta-sekin hujayraning ichiga ko'chadi. Bu jarayonlar ham energiya sarf bo'lishi orqali sodir bo'ladi, ATF sintezi to'xtasa, bu jarayon ham dastlab susayadi, keyin to'xtaydi.

Endotsitoz yutiladigan moddaning plazmolemma yuzasiga yopishishidan boshlanadi. Tajribada bunday modda sifatida ferritin oqsilidan foydalanish mumkin, u o'zida temir tutganligi uchun elektron mikroskopda yaxshi ko'rinadi, shuning uchun bu jarayonni barcha bosqichlarini kuzatish mumkin. Dastlab, ferritin molekulalari plazmatik membrananing yuza qismiga to'planadi. Molekulaning yopishishi (**sorbsiya**) yuz beradi. Bunda gilikaliksning tarkibi muhim rol o'ynaydi. Molekulalar ular yordamida membranaga o'tiradi. Endotsitozning dastlabki bosqichi (**adsorbsiya**) hujayra tomonidan energiya sarf qilinmay yuz beradi.

Plazmatik membrana yuzasiga modda o'tirgandan so'ng shu joydagi membrana ichkariga qarab egiladi va yumaloqlashib membranadan uziladi, plazmatik membrana ostida erkin pufakchalar shaklida joylashadi. Pufakcha ajralgan joy bitib ketadi.

Pinotsitoz pufakchalari silliq membranalarda hosil bo'ladi, ular keyinchalik bir-birlari bilan quyilishib ketib, yiriklashadi, ularning ichida yutilgan moddalardan tashqari gidrolitik fermentlar hosil bo'ladi. Bu fermentlar biopolimerlarni monomerlargacha parchalaydi, ular faol transport qilinish orqali pufakcha membranasidan gialoplazmaga o'tadi. Yutilgan moddalar plazmatik membranadan hosil bo'lgan vakuolalar membranasida ichida hazm bo'ladi (hujayra ichi ovqat hazm bo'lishi). Gidrolaza fermentining hosil bo'lishi boshqa membranali sistema-Golji apparati va lizosomalar bilan bog'liq bo'ladi.

Pinotsitoz har xil tip hujayralarda keng tarqalgan. U ayniqsa, ichak epiteliysi hujayralarida (enterotsitlar) exshi ko'rinadi. Ichakning bo'shlig'iga qaragan hujayraning apikal qismi pinotsitoz pufakchalari bilan to'lgan bo'ladi. Ayrim moddalar pinotsitozni chaqirishi mumkin. Masalan, amyobalarda muhitga aminokislotalar, oqsillar va tuzlar qo'shilsa pinotsitoz kuchayadi.

Hujayra yuzasida moddalarning ushlanishi va ularni sitoplazmaga pinotsitoz orqali o'tkazilishi keng tarqalgan. Bu faqat hayvon hujayralaridagina emas, balki yuqori o'simlik hujayralari, tuban zamburug'lar, bir hujayralilar, hattoki bakteriyalarda ham kuzatiladi.

Yirik zarrachalar, bakteriya, hujayra qismlarini yutilishi-fagotsitoz ko'pchilik erkin yashovchi hujayralar va ba'zi hayvon hujayralarida kuzatiladi. Tuban va

yuksak o'simlik hujayralari va bakteriyalarning zich qobig'i bo'lgani uchun ular da fagotsitoz kuzatilmaydi. Zich qobiq-pelikulaga ega bo'lgan bir qancha sodda hayvonlarda endotsitoz og'iz zonasidagina yuz beradi va hujayraga kirgan zarralar ovqat hazm qilish vakuolalariga tushadi.

Plazmatik membrana ba'zi moddalarni tashqariga chiqarishda ham qatnashadi. Moddalarning tashqariga chiqarilishi **ekzotsitoz** deb yuritiladi. Bu yo'l bilan turli oqsillar, mukopolisaxaridlar, yog' tomchilari hujayradan tashqariga chiqariladi. Bunda hujayra ichidagi mahsulotlar vakuolalarga yoki pufakchalarga joylashib, membrana bilan o'ralib, plazmatik membranaga yaqinlashadi, shu joyda membranada teshikcha hosil bo'lib, pufakchalar tashqariga chiqib, membrana bitib ketadi. O'simliklarda shu yo'l bilan sitoplazmadan hujayra po'stini hosil bo'lishida qatnashadigan ba'zi polisaxaridlar (gemisellyulozalar) tashqariga chiqariladi.

Endotsitoz yo'li bilan tashqariga ajralgan gidrolitik fermentlar glikokaliks qatlamida ushlanib qoladi va hujayra membranasi yaqinida biopolimerlar va organik moddalarni hujayra tashqarisida parchalanishi yuz beradi. Huddi shu yo'l bilan geterotrof bakteriya va zamburug'larda hujayradan tashqarida moddalarni parchalanishi yuz beradi. Oziqani bunday hazm bo'lishi hayvonot dunyosida ayniqsa keng tarqalgan. Sutemizuvchilarning ichak epiteliysining glikokalikslarga boy bo'lgan cho'tkali hoshiya zonasida ko'pgina turli-tuman fermentlar uchraydi. Ularning ba'zilari jigarda hosil bo'lsa, ba'zilari epiteliy hujayralari tomonidan ishlab chiqariladi. Ular yordamida hujayradan tashqarida ovqat hazm bo'lishi yuz beradi.

Plazmalemmaning retseptor funksiyalari. Bu funksiyalar plazmatik membranada kimyoviy yoki fizik faktorlarni sezishga moslashgan strukturalarning joylashishiga bog'liq bo'ladi. Hujayraning yuzasi turli agentlar bilan maxsus ta'sirni belgilovchi komponentlar-**retseptor**larning katta to'plamini o'zida ushlaydi. Bunda retseptorlar sifatida membrananing oqsillari yoki glikokaliksning elementlari (polisaxaridlar, glikoproteidlar) xizmat qiladi.

Alohida moddalar ta'siriga sezuvchan bunday qismlar hujayraning butun yuzasiga sochilgan yoki ayrim joylariga to'plangan bo'lishi mumkin.

Bakterial hujayralar yoki hayvonlarning alohida hujayralari yuzasida zonalar bo'lib, o'sha joylar orqali viruslar bog'lanadi. Shunisi qiziqki, har xil viruslar hujayra membranasi turli qismlari orqali bog'lanadi yoki bitta bakteriyaning yuzasida bir necha tip retseptorlar bo'lishi mumkin.

Hujayra yuzasida, ko'proq uning lipoproteid membranasi fiziologik faol moddalardan gormonlarni, mediatorlar v.b. ni bog'lovchi har xil retseptorlar joylashadi.

Ko'pchilik hujayra retseptorlarining roli faqat maxsus moddalarni bog'lashdan iborat bo'lmay, ular hujayraning yuzasidan signallarni ichkariga uzatish vazifasini ham bajaradi. Nerv uchlaridan ajraladigan atsetilxolin muskul tolasidagi retseptor bilan bog'lanib, Na^+ ni hujayraga kirish impul'sini chaqiradi (membrana depolyarizatsiyasi) va nerv-muskul uchi zonasida 2000 tagacha ion kanallarini ochadi.

Hujayra yuzasida turli-tuman va o'ziga xos retseptorlar to'plami (**nabor**) o'z hujayralarini boshqalarnikidan ajratib oladigan belgilarning (**marker**) murakkab sistemasini hosil qiladi. O'xshash hujayralar bir-birlar bilan ta'sirlashib, yuza qismlari orqali yopishib qoladi (**kon'yugatsiya**).

Plazmatik membranada fizik faktorlarni sezuvchi o'ziga xos retseptorlar joylashadi. Fotosintez qiluvchi bakteriyalar va ko'k yashil suv o'tlari plazmatik membranasida oqsillar-retseptorlar (xlorofillar) bo'ladi, ular yorug'likning kvantlari bilan ta'sirlashadi.

Hujajralararo bog'lanishlar

Ko'phujayrali organizmlarda hujayralararo aloqalar hisobiga turli yo'llar bilan saqlanib turadigan hujayralar to'plami hosil bo'ladi.

Embrional to'qimalarda, ayniqsa rivojlanishning dastlabki bosqichlarida hujayralar yopishish xususiyati hisobiga bir-biri bilan bog'langan holda bo'ladi. Bu **adgeziya** bo'lib, hujayralarning yuza qismini o'ziga xos ta'sirlashishidir. Buning mexanizmi to'liq o'rganilmagan bo'lsada, uni plazmatik membrananing lipoproteidlari va glikokaliksi o'rtasidagi o'zaro ta'siridan kelib chiqadi, deb hisoblash mumkin. Embrional hujayralarning bunday o'zaro ta'sirida membranalar oralig'ida doimo 20 nm kenglikdagi yoriqcha qoladi va u glikokaliksi bilan to'lgan bo'ladi. To'qimalarning glikokaliksini bir butunligini buzuvchi (mukazalar, mukopolisaxaridlar) yoki plazmatik membranani buzuvchi (proteazalar), fermentlar bilan ishlash hujayralarni bir-biridan ajralib (dissotsiatsiya), mustaqil bo'lib ketishiga olib keladi. Agar bu faktorni olinsa, hujayralar yana birlashib oladilar. Shu yo'l bilan bir-biridan rangi bilan farqlanuvchi (sariq va to'q sariq) bulut(*Spongia*)larning hujayralarini dissotsiatsiyalash mumkin. Bu hujayralarni birgalikda saqlanganda (dissotsiyalovchi faktor bo'lmaganda) ikki xil: faqat sariq va to'q sariq hujayralar to'plami (agregati) hosil bo'ladi. Demak aralash suspenziyadan ko'phujayrali strukturasini qayta tiklab olar ekan. Shunga o'xshash natija amfibiylar embrionining ajratilgan hujayralarida ham olindi. Bunda ektoderma, entoderma va mezoderma hujayralarining har biri o'z xillari bilan topishib birlashadi.

Ko'phujayrali organizmlarning to'qima va organlarining tarkibidagi hujayralarning bir-birlari bilan birlashishi murakkab, maxsus hujayralararo birlashtiruvchi strukturalar yordamida amalga oshadi. Bunday strukturalar ko'proq chegara to'qimalarda – epiteliylarda ko'zga tashlanadi. Elektron mikroskopik tekshirishlar yordamida bunday strukturalarning nozik tuzilishlari haqida ma'lumotlar to'plandi.

Barcha hujayralararo bog'lanishlarni uch guruhga: 1) **hujayralararo yopishgan (adgeziv)**; 2) **ajratuvchi**; 3) **kommunikatsion (bog'lovchi)** larga bo'linadi. Birinchilariga oddiy birikish, qulf va desmosomalar kiradi. Ikkinchisiga-zich bog'lanish, uchinchisiga-yoriqchali (hayvonlarda) va plazmodesmali (o'simliklarda) birikishlar kiradi. Nerv hujayralari o'simtalarida o'ziga xos **sinaptik** bog'lanish kuzatiladi. Jigar hujayralarida bog'lanishlarning barcha xillari uchraydi.

Oddiy birikish turli kelib chiqishga ega bo'lgan har xil hujayralarning aloqasidir. Epiteliy hujayralarining yuzalari shu yo'l bilan birikadi. Bunda qo'shni hujayralar membranalari orasida 15-20 nm kenglikdagi bo'shliq qoladi. Bu bo'shliq membrana usti komponentlaridan tashkil topadi. Bu zonaga hujayra sitoplazmasi tomonidan hech qanday qo'shimcha maxsus strukturalar yaqin kelmaydi.

Tishsimon (qulf) birikish bir hujayra plazmatik membranasining qabarib chiqqan joyini, ikkinchisining qabarib chiqqan qismiga kirishi orqali birikishidir. Bu duradgorlikdagi chokga o'xshaydi. Bunday birikishda ham membranalararo bo'shliq oddiy birikishdagi kabi ko'rinishda bo'ladi. Hujayralararo birikishning bunday xili ko'pchilik epiteliylarda uchraydi va u hujayralarni yagona plast holida mexanik mahkamlanishini ta'minlaydi.

Tasmasimon desmosoma tipidagi bog'lanish ichak epiteliysi, buyrak kanallari, bez yo'llari, yurak muskuli va silliq muskul hujayralariga xosdir.

Yopishish zonasi hujayraning atrofiga belbog'ni hosil qiladi. Bu ko'proq zich bog'lanishdan keyin boshlanadi. Shu joyda membranalararo bo'shliq biroz kengayadi (25-30nm) va oqsil tabiatli modda bilan to'lgan bo'ladi. Sitoplazma tomonidan bu joyga 7 nm qalinlikdagi ingichka mikrofilamentlar to'rt hosil qilib joylashadi.

Haqiqiy desmosoma chegara epiteliysida ko'proq uchraydi. Desmosoma zonasida plazmatik membranaga sitoplazma tomonidan zichlangan modda yaqin joylashadi, shuning uchun bu joy qalinlashgandek ko'rinadi. Uning ostida ingichka fibrillar – tonofibrillar joylashadi, ular ko'p hollarda ilmoq hosil qilib, sitoplazmaga qaytadi.

Yana ham ingichkaroq filamentlar membranalararo bo'shliqdagi markaziy zich qavatni hosil qiladi. Ko'p sonli desmosomalar hujayralarni qattiq, shu bilan birga elastik to'qima hosil bo'lishini ta'minlaydi.

Zich (tutashuvchi) birikish ikki plazmatik membrananing tashqi qavatlarini maksimal yaqinlashishidir. Ko'p hollarda, membranalarning uch qavatlilik ko'rinadi. Ikkala membrananing tashqi ikki osmiofil qavati go'yoki bir-biriga quyilib ketadi va bitta umumiy qavatni hosil qiladi. Membranalarning quyilishi bir necha nuqtali yaqinlashish orqali bo'ladi. Zich birikish endoteliy, mezoteliy, ependima hujayralarida uchraydi. Bu to'qimalar kulturasida fibroblastlar, embrional epiteliy va mezenxima hujayralarida ham kuzatilgan.

Tirqishli birikishlar hujayralarning kommunikatsion bog'lanishi hisoblanadi. Bular kimyoviy moddalarni bir hujaradan ikkinchisiga to'g'ridan-to'g'ri o'tkazish uchun xizmat qilib, katta fiziologik ahamiyatga ega bo'ladi.

Bu birikishning xarakterli tomoni qo'shni hujayralar plazmatik membranalarining 2-3 nm oraliqqacha yaqinlashishidan iborat. Birikish zonasi 0,5 -5 mkm dan iborat bo'lib, unga 8-10 nm tanachalar geksogonal joylashadi. Ular orasida 2 nm diametrli kanalchalar bo'lib, ular **konneksonlar** deb ataladi. O'sha teshiklar orqali yonma-yon turgan hujayralar sitoplazmasi to'g'ridan-to'g'ri kimyoviy aloqada bo'ladi. Birikish zonasida 10-20 dan bir necha mingtagacha konneksonlar bo'lishi mumkin, bu hujayralarning funksional holatiga bog'liq bo'ladi. Konneksionlarni turli metodlar yordamida ajratib

o'rganilganda, ularning har biri molekulyar og'irligi 20 ming bo'lgan oqsil konnektinning oltitadan subbirligidan tuzilgan. Ular bir-birlari bilan birikib, konnektinlar markazida kanalchasi bo'lgan silindrik agregat-konneksonni hosil qiladi. Har bir konneksion shunday joylashadiki, u yonma-yon turgan hujayralar plazmatik membranasini bir xil joyidan teshib o'tib turadi, yani uning kanali orqali ikkala hujayra sitoplazmasi aloqada bo'ladi.

Konneksonlar kanali orqali ionlar, kichik molekulali moddalar bir hujayradan ikkinchisiga o'tib turadi. Shu narsa aniqlandiki, konneksionlar qisqarib, kanal diametrini o'zgartirishi mumkin, shu orqali ular hujayralar o'rtasidagi moddalar transportini boshqarishi mumkin ekan.

Tirqishli birikishning funksional ahamiyati ikki qanotli hasharotlarning so'lak bezlarining gigantik hujayralarini o'rganish vaqtida ochildi. Yonma-yon turgan ikkita hujayraga elektrodlar kiritilsa, ularning membranalari elektrga kam qarshilik qilar ekan va shuning uchun hujayralar o'rtasida tok o'tar ekan. Bundan tashqari, agar bir hujayraga fluoressiyalanuvchi bo'yoq kiritilsa u yonidagi hujayraga ham tezda tarqaladi. Sutemizuvchilarning to'qimalari kulturasida turli bo'yoqlarni qo'llash yoriqsimon birikish orqali molekulyar og'irligi 1000 ga va kattaligi 2 nm dan ortmagan moddalarning o'tishi isbotlandi. Ular orasida turli ionlar, aminokislotalar, nukleotidlar, qandlar, vitaminlar, steroidlar, gormonlar uchraydi. Oqsil ham, nuklein kislotalar ham bu joydan o'ta olmaydi.

Yurak miokardining barcha muskul hujayralari tirqishli birikish orqali bog'langan bo'ladi. Bu ko'p sondagi hujayralarning sinxron qisqarishiga sharoit yaratadi.

Tirqishli birikishning bir butunligi va ish bajarishi hujayradagi Ca^{++} ionlarining miqdoriga bog'liq. Odatda, Ca^{++} ionlarining soni hujayrada oz bo'ladi. To'qimalar kulturasida bitta hujayraga Ca^{++} ionini kiritilsa, yonidagi hujayraga o'tmas ekan. Bir qancha vaqt o'tib, kiritilgan Ca^{++} ionlari mitoxondriyalarga yig'ilganidan so'ng tirqishli birikishning strukturasi va funksiyasi tiklanadi. Bu tibbiyotda katta amaliy ahamiyatga ega.

Sinaptik birikish (sinapslar). Bu nerv to'qimasi uchun xarakterli bo'lib, u ikki neyron o'rtasida yoki neyron va retseptor yoki effektor o'rtasida hosil bo'ladi. Sinapslar ikkita hujayra birikishining qismlari bo'lib, ta'sir yoki qo'zg'alishni bir tomonlama o'tkazishga ixtisoslashgandir. Sinapslar nerv hujayralarining o'simtalarida-dendrit va aksonlarning chetki qismlarida hosil bo'ladi. Neyronlararo sinapslar odatda, noxsimon kengaygan ko'rinishda bo'lib, nerv hujayrasi o'simtasining oxiriga joylashadi. Nerv hujayralarining birining bu chetki (terminal) kengaygan qismi boshqa hujayraning tanasi yoki uning o'simtasi bilan birikishi mumkin. Nerv hujayralarining periferik o'simtali (aksonlar) effektor hujayralar yoki retseptor hujayralar bilan o'ziga xos birikishni hosil qilishi mumkin. Binobarin, sinaps-bu ikkita hujayra qismlari o'rtasida hosil bo'ladigan strukturadir (desmosomaga o'xshash). Bu hujayralarning membranalari hujayralararo bo'shliq-kengligi 20-30 nm bo'lgan, sinaptik yoriqcha orqali ajralgandir. Ko'proq bu bo'shliqda ingichka tolali, membranaga perpendikulyar joylashgan material ko'rinadi. Sinaptik birikish joyida bir hujayraning

membranasini **presinaptik** deb, ikkinchi-impulsni qabul qiluvchi hujayraning membranasini **postsinaptik** deb ataladi. Presinaptik membrana yaqinida ko'p sonli mayda vakuolalar, mediatorlar bilan to'lgan sinaptik pufakchalar bo'ladi. Nerv impulsi o'tish lahzasida sinaptik pufakchalar sinaptik yoriqchaga ichidagi moddalarni chiqaradi.

Postsinaptik membrana odatdagi membranadan qalinroq ko'rinadi, chunki sitoplazma tomonida bu joyga ingichka fibrillar to'planadi.

Sinaptik nerv uchlarini nerv to'qimasi komponentlarining fraksiyalash orqali ajratib olish mumkin. Hujayra qismlari buzilsa ham qo'shni hujayralarning nerv uchlari ajraladi, ammo bir-biridan faqat ajralib ketmaydi. Bundan ko'rinadiki, sinapslar nerv qo'zg'alishini o'tkazish vazifasidan tashqari, o'zaro ta'sirlashuvchi hujayralarni bir-biriga mustahkam bog'lash vazifasini ham bajarar ekan.

Plazmodesmalar. Bunday birikish o'simlik hujayralarida uchraydi. Plazmodesmalar ingichka kanalchalar bo'lib, yonma-yon turuvchi hujayralarni bir-biriga biriktiradi, bu kanallarning diametri 40-50 nm. Kanallarni o'rab turuvchi membrana yonidagi hujayra plazmatik membranasiga bevosita o'tadi. Plazmodesmalar hujayralarni ajratib turuvchi hujayra po'stini ham teshib o'tishi mumkin. Shunday qilib, ba'zi o'simlik hujayralarida plazmodesmalar qo'shni turgan hujayralar gialoplazmasini birlashtiradi.

Shuning uchun, bu holda, bir hujayra tanasini boshqasidan ajralishi aniq bo'lmaydi, buni **sinsitiy** deb atash to'g'riroq bo'ladi, ya'ni ko'p hujayralar xududlarini sitoplazmatik ko'priklar orqali birikishidir.

Plazmodesmalarning ichiga qo'shni hujayralarning endoplazmatik to'r sistemalarini birlashtiruvchi membrananing naysimon elementlarini ham kiritish mumkin.

Plazmodesmalar hujayralar bo'linishida birlamchi hujayra qobig'i shakllanayotganda hosil bo'ladi. Yosh hujayrada plazmodesmalar soni 1000 ga yaqin bo'ladi. Hujayra qariganda ular kamayadi.

Plazmodesmalarning funksional roli juda katta. Ular yordamida oziqa moddalar, ionlar va boshqa birikmalar tutgan eritmalarni aylanishi (sirkulyatsiya) yuz beradi. Lipid tomchilar ham plazmodesma orqali harakatlanadi. Hujayraning o'simlik viruslari bilan zararlanishi ham plazmodesmalar orqali yuz beradi.

O'tgan asrlardayoq yorug'lik mikroskoplari yordamida o'simlik hujayralarini kalin qobig'ini, ko'pchilik sodda hayvonlarning zich pellikulasini ko'rishga erishilgan edi. Ammo, elektron mikroskopik tekshirishlarni ko'rsatishicha bunday strukturalar tashqi sitoplazmatik membrananing ko'shimcha qismlari ekan holos. Ular juda ko'p hayvon hujayralarida bo'lmaydi, natijada ko'p vaqtgacha ularda qobiqning bor-yo'qligi muammo bo'lib keldi, uni yorug'lik mikroskoplarida ko'rib bo'lmadi.

Elektron mikroskopik tekshirishlar barcha o'simlik va hayvon organizmlarining har qanday hujayralari, bakteriya va sodda hayvonlar juda yupqa sitoplazmatik membrana yoki plazmolemma deb ataluvchi tashqi qobiqqa ega ekanligini ko'rsatdi. Bunday qobiqning kalitligi 75 A atrofida bo'ladi va uning yorug'lik mikroskoplarida ko'rinmasligi tabiiydir.

Tashki sitoplazmatik membrana doimo 3 kavatdan tashkil topadi. Tashki va ichki kavatlar bir qator joylashgan oqsil molekulalaridan, o'rta kavat esa, ikki qator joylashgan lipid molekulasidan iborat bo'ladi. Har bir qavatning qalinligi taxminan 25 Å dir. Membrananing bunday tuzilishini birinchi bo'lib J. Daniyelli (1934, 1952) aniqlagan. Keyinchalik 3 kavatli membrana, elementar membrana deb ataldi. Bu birinchi marta aksonlarni miyelinli qobig'ini tekshirishda (Shvan hujayralarida) aniqlandi.

Elementar membrana ko'pchilik o'simlik va hayvon hujayralarida, sodda hayvonlarda va bakteriyalarda ham topildi. Shuning uchun elementar membrana hamma organizmlar hujayralari uchun xos bo'lgan biologik strukturadir.

Ammo, N.Sharon (1970) bakterial hujayraning zich-mustaxkam qobig'ini aminokislota va qandlarni qoldigidan iborat bitta gigantik molekuladan tashkil topgan deb faraz qiladi. Anashu qobiq juda yupqa plazmolemmanni qoplab olib, uni ximoya qiladi.

Ba'zi hujayralarda elementar membrana yagona qobiq shaklida bo'ladi. Masalan, konning shaklli elementlarini, jigar, oshkozon osti bezi, buyrak, ichak epiteliysi, teri, muskul hujayralarini, amyobani va boshqalarni qobiqlarini keltirish mumkin.

Lekin ko'pchilik hujayralarda tashqi qobiq bir necha elementar membranadan tashkil topgan bo'lib, murakkabroq tuzilishga ega. Bunga aksonning miyelinli kobogini misol qilish mumkin. Elektron mikroskopik tekshirishlarni ko'rsatishicha u bir-biriga juda zich joylashgan elementar membranalar naboridan iborat ekan.

Sodda hayvonlarning qobig'i-pellikula ham bir-biridan unchalik uzak bo'lmagan oraliqda joylashgan bir necha elementar membranadan tashkil topgan bo'ladi.

Keyingi yillarda olib borilgan elektron mikroskopik tekshirishlar hujayra organoidlaridan endoplazmatik tur, mitoxondriy, lizosomalarning ham tashqi sitoplazmatik membranaga egaligini ko'rsatdi. Bu esa, hujayraning membranali strukturalarining tuzilishini birligidan dalolat beradi.

Sitoplazmatik membranani hujayralarning bo'linishida va boshqa protsesslarda hosil bo'lishi xaqida quyidagicha tasavvurlar bor: elementar membrana sitoplazmada, qandaydir organoidlarda yoki yadroda odatda yangidan hosil bo'lmaydi; har bir yangi mebrana hujayrada avvaldan mavjud bo'lgan membrana asosida yoki matritsa bo'lib xizmat qiladigan membranani qoldigidan kelib chiqadi.

Sitoplazmatik membrananing funksiyasi.

Tashki sitoplazmatik membrana juda ko'p muhim biologik funksiyalarni bajaradi. Ulardan biri shuki, membrana hujayra bilan tashqi muxit o'rtasidagi doimiy modda almashinuvini tartibga solib turadi. Bu uning o'tkazuvchanlik xususiyatiga asoslangan. Hozirgi vaqtda membrana juda mayda teshikchalarni-poralarni mavjudligi aniqlangan (d-8Å), ular orqali ma'lum kattaliklardagi ion va molekulalar o'tadi.

Tashqi membrana fermentativ aktivdir. Unda fosfataza gruppasiga kiruvchi fermentlar (ishqoriy fosfataza, ATF-aza) va moddalarni parchalab hujayraga

kiraoladigan holga keltiradigan boshqa bir necha fermentlar topilgan. Sitoplazmatik membrana hujayraning ovqatlanishida faol katnashadi. Bunda hujayra membranasini harakatchanligi, uning turli ko'rinishdagi har-xil o'simtalar hosil qilishi namoyon bo'ladi. Bu o'simtalar yordamida ovqatlik va boshqa qattiq donachalarni shuningdek, suyuqlikni mayda tomchilarini ushlaydi. Tashqi membrana hujayrani ichidagi narsalarni tashqi muxitdan ajratish bilan ximoya yoki mexanik rolni o'ynaydi. Membrananing eng muhim va o'ziga xos xususiyatlaridan biri qisman shikastlanganda oson va juda tez qayta tiklanishidir. Juda ko'pchilik hujayralarning yuzasida ularning funksional faoliyati bilan bog'lik bo'lgan har-xil strukturalar hosil bo'ladi. Masalan, ichak epiteliysi yuzasida juda ko'p bir-biriga yaqin joylashgan o'simtalar mikrovorsinkalar(mikroso'rq'ichlar) bor, 2 ta mikrovorsinka oralig'idagi masofa 200 mkm dan ortmaydi.

Hujayralarning bir-birlari bilan birlashadigan joyidagi maxsus strukturalar.

Ko'pchilik to'qimalarning hujayralari (prizmatik epiteliy) bir-biri bilan maxsus mutaxassislashgan strukturalarsiz birikadi. Hujayralarning bir-biriga tegib turuvchi yuzalari "Sementlovchi" moddaning juda yupqa qavati hisobiga birikadi. Bu qabat oqsil va karbon suvlarni o'zida tutadi. Har xil epitelial to'qimalarni, tomirlarni endoteliyalarini, miokardni hujayralari bir-birlari bilan maxsus tuzilma desmosoma orqali birikadi. Xar bir desmosoma yonma-yon turgan hujayraning yuzasini qalinlashishidan hosil bo'ladi. Bir-birlari bilan yonma-yon turgan hujayralarni tashqi membranasini xech qachon qo'shib ketmaydi, ular odatdagi 3 qavatli strukturasini saqlaydi. Har ikkala hujayrani orasida doimo yoriqsimon oraliq (100-150 A) ko'rinib turadi. Hujayrani desmosoma bor joyi bilan bir-biriga mustahkamroq birlashadi. Bu xodisani mexanizmi hali yaxshi tekshirilmagan.

Membranali strukturalarning birlashish harakteri.

Sementlovchi modda hujayralarni bir-biriga mustaxkam biriktirishshiga qaramay, u elastik xususiyatga ega. Hujayralarni bir-birlari bilan bog'lash bilan birga u ularni qandaydir harakatlanishini, qaytadan gruppalanishini ta'minlaydi. Odam va hayvonlarda doimo qon elementlari yangilanib turadi. Qon hosil qiluvchi (ilik, qora jigar va limfatik tugunlar) to'qimalarda retikulyar hujayralarning bir qismi ajralib chiqadi va qonning shaklli elementlarini hosil qiladigan hujayralarga aylanadi, ular rivojlanib qonga kiradi.

Xuddi shu kabi spermatozoid va tuxum hujayralar ham yetilganda jinsiy bezlar to'qimalaridan ajraladi. Hujayralararo bog'lanishni bu dinamikligi hamma ko'p hujayrali organizmlar uchun xos bo'lib, hujayralar birikishini muhim xususiyatlaridan biridir. Hujayraviy bog'lanishlarni o'ziga xosligi va uni hosil qiluvchi faktorlar hujayralarni bir-biridan ajratish yo'li bilan o'rganiladi. Masalan, Moskona sut emizuvchilar buyragi to'qimalarining hujayralarini va fibroblastlarini o'rgandi. Tripsin yordamida hujayralarni bir-biridan ajratdi (to'qimalar kulturasida) va ayrim-ayrim hujayralar suspenziyasini oldi, so'ng har ikkala xil hujayralarni aralashtirib yubordi va maxsus muxitda o'stirdi. Bir necha soatdan

keyin hujayralar o'z tiplari- xillari bilangina birikkanini aniqladi. Bu ko'pchilik bulutlarda va boshqa hayvonlarda ham qilingan.

O'simlik hujayrasi qobiq'ining o'ziga xos tuzilishi

O'simlik hujayralari, hayvon hujayralaridan farq qilib, tashqi sitoplazmatik membranaga qalin po'st qo'shilgan bo'ladi, u membrana usti qurilmasi bo'lib hisoblanadi. 2 ta qo'shni hujayralar qobiqlari orasida hujayraaro modda bo'lib, qobiqlarni mahkam birlashtiradi.

O'simlik hujayrasi qobiqlarining muhim belgilaridan biri ularda yorituvchi mikroskoplarda yaxshi ko'rinadigan katta teshiklar-poralarni bo'lishidir. 2 ta qo'shni hujayralar poralari qat'iy bir-biri ro'parasiga joylashadi, ular yordamida qo'shni hujayralar sitoplazmasi o'rtasida kontakt amalga oshadi.

Ko'pchilik avtotrof o'simlik hujayralarining qobiqlari tarkibiga sellyuloza, gemitsellyuloza va pektin, zamburug'larda esa-xitin kiradi.

Elektron mikroskopik tekshirishlarni ko'rsatishicha o'simlik hujayrasi qobiqlari poralarida ko'pgina uzun, nozik fibrillar bo'ladi. Har bir fibrillni diametri 250-300 A. Fibrillar hujayralarni uzun o'qiga paralel holda yoki spiral holda joylashadi. Poralar bor joyda ular g'ovak kigizga o'hshash narsani xosil qiladi. Bularni plazmadesma kanallari deb ham ataladi. O'simlik qobiqlari ham birinchi navbatda mexanik funksiyani bajaradi. Xuddi skelet kabi o'simlikni mustahkam tayanchi bo'ladi. Suvni ko'p porlanishidan va infeksiyani kirishidan saqlaydi.

Fagotsitoz

Fagotsitoz protsessi sitoplazmatik membrananing aktiv faoliyati va harakatlanuvchanligi bilan bog'liq.

Fagotsitoz xodisasini I.I.Mechnikov tomonidan topilgan. Fagotsitoz-bu hujayralarni nisbatan qattiq donachalarni aktiv yutishidir (gr-phagos-yutmoq, kytos-hujayra).

Fagotsitoz tabiatda keng tarqalgan bo'lib, hayvonot dunyosi taraqqiyotini, sodda hayvonlardan boshlab hamma pog'onalarida uchraydi. Juda ko'p sodda hayvonlar, ayniqsa, amyobalar uchun fagotsitoz ovqatlanish usulidir. Amyoba tanasini istagan qismi bilan ovqatlikni ushlaydi. Bunda amyoba ovqatlikni atrofni oqib o'tadi va ovqatlik sitoplazmaga kirib qoladi, u yerda hazm bo'ladi.

Fagotsitoz va hujayra ichida hazm qilish, tuban umurtqasizlarda katta rol o'ynaydi. Yuqori darajada taraqqiy etgan, hazm organlariga ega bo'lgan organizmlarda fagotsitoz protsessi ximoya vazifasini bajaradi. Organizmga tushib qolgan yot tanachalarni chiqarib tashlaydi. Bundan tashqari fagotsitoz parchalanayotgan (degeneratsiyaga uchrayotgan) to'qimalardagi o'lgan hujayralarni yo'qotishda ham katta ahamiyatga ega. Masalan: amfibiylarni metamorfozida itbaliqni dumini yo'qolishi protsessi fagotsitoz yo'li bilan boradi.

Sut emizuvchilarda fagotsitoz vazifasiga oq qon tanachalari va makrofaglariga kiruvchi biriktiruvchi to'qima gistiotsitlari, suyak miyasining (ko'migining) retikulyar hujayralari va shuningdek, jigarni va gipofizni endoteliya hujayralari ega. Shuning uchun bu hujayralarni fagotsitoz faoliyati organizmni

unga tushgan yot tanachalardan va zararli mikroorganizmlardan saqlashda katta ahamiyatga ega.

Leykotsit va makrofaglarni faoliyati tufayli organizm ko'pchilik kasalliklarga beriluvchi bo'lmaydi. Bu asosda I.I. Mechnikov **immunitetni fagotsitar nazariyasini** yaratdi.

Hujayralar nisbatan katta tanachalardan tashqari ancha mayda bo'lgan kolloid tabiatli tanachalarni ham ushlashi va hazm qilishi mumkin. Bunday mayda tanachalarni fagotsitozini elektron mikroskop tekshirishlarida aniqlanadi va ultrafagotsitoz deb ataladi. Bunga misol qilib makrofaglarni tirik holda bo'yovchi bo'yoq moddalarini ushlashi va sitoplazmada toplashini olish mumkin.

Pinotsitoz

Sodda hayvonlar va ko'p hujayrali organizmlar faqat qattiq zarrachalarni ushlashgagina emas, balki tashqi muxitdagi suyuqlik tomchilarini yutish xususiyatiga ham egadirlar. Buni birinchi bo'lib Lyuis 1831 yilda makrofag va fibroblastlarni o'sishini o'rganayotib kuzatgan edi.

Suyuqlik tomchilarini ushlash va yutish protsessi ichishni eslatadi, hujayralar atrofdagi suyuqliklarni xuddi ichadi. Shuning uchun Lyuis bu xodisani pinotsitoz (gr. pino- ichaman, kytos-hujayra) deb nomlagan.

Makrofag va fibroblastlarda suyuqlikni yutish sitoplazmani tashqi qismidan do'ng yoki o'simta hosil bo'lishidan boshlanadi. Bu o'simta psevdopodiylarga o'xshaydi. Ular dastlab mayda tomchilarni qoplaydi, keyin yuqori qismlari bir-biri bilan yopishadi, tomchilar sitoplazma ichida qoladi.

Amyobalarda sal boshqacharoq bo'lishi mumkin. Dastlab sitoplazmada konussimon do'ng hosil bo'ladi. Uni uchida kichkina voronkasimon botiq hosil bo'ladi. Keyin u ingichka kanal shaklini oladi. Suyuqlik tomchilari kanalni tubidan ichkariga ajralib kiradi. Pinotsitoz tomchilari kattaligi 50 μ A dan bir necha mk gacha bo'ladi. Xamma o'simlik va hayvon hujayralarida pinotsitoz kuzatilgan.

Pinotsitoz xodisasini elektron miroskop bilan nozik tekshirishlar shuni ko'rsatdiki hujayraga kiruvchi tomchi membranani bir qismi bilan o'rab olinadi. Pinotsitoz tomchi ajralganda membrana chetlari birlashib ketadi. Shunday qilib, pinotsitoz tomchisini hosil bo'lishidan tashqari sitoplazmatik membrane ham aktiv qatnashadi va har bir pinotsitoz tomchisini devori membranani birikishidan hosil bo'ladi. Pinotsitoz yo'li bilan hujayraga har xil moddalar erigan holda, kolloid eritma holida va suspenziya holida kiradi.

Bu yo'l bilan hujayraga tashqi membrana orqali kira olmaydigan yirik molekulali moddalardan oqsillar, nuklein kislotalar, nukleoproteidlar kiradi.

Hujayraga kirgan moddalar keyinchalik sitoplazmada foydalaniladi. Bu pinotsitoz tomchilarini lizosomalar bilan birikishi tasdiqlaydi. Bu eng so'ngi vaqtlardagina aniqlandi. Lekin ular qanday o'zgarishlarga uchrashi hozircha aniq emas. Hozirgi vaqtda bu jarayonlar juda ko'p olimlar tomonidan o'rganilmoqda.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Elementar membrana nima?

2. Hujayra membranasining tuzilishi qanday?
3. Hujayra membranasining kimyoviy tarkibi qanday?
4. Sitoplazmatik membrananing vazifasi nimalardan iborat?
5. Hujayralararo boq'lanishlar nima va ularning qanday xillarini bilasiz?
6. Usimlik xujayrasi qobigining tuzilishi qanday?
7. Fagotsitoz nima?
8. Pinotsitoz nima?

4-ma'ruza. Sitoplazma va vakuolyar tizim.

Reja.

1. Sitoplazmaning tuzilishi.
 - 1.1. Gialoplazma.
 - 1.2. Hujayraning kimyoviy tuzilishi.
2. Vakuolyar tizim.
 - 2.1. Endoplazmatik to'r.
 - 2.2. Ribosomalar.

Sitoplazma

Hamma organizmlarning hujayralari hayot faoliyatning barcha tomonlarini o'zida namoyon qiluvchi yagona tuzilish planiga ega.

Hujayra uch asosiy komponentlardan-tashqi membrana, sitoplazma va yadrodan tashkil topadi. Fransuz biologik Feliks Dyujarden 1835 yilda sodda organizmlarning protoplazmasiga e'tibor berib, uni "**sarkoda**" deb atadi. Chex anatomi va gistologi Yan Purkine 1840 yilda tuxum va hayvonlar embrioni hujayralaridagi tirik moddani (yadrodan tashqari) atash uchun "**protoplazma**" terminini biologiyaga kiritdi.

V.Vul (V. Vohl, 1844) hujayrani hujayra qobig'idan tashqari barcha qismlarini **protoplazma** deb hisobladi.

Strasburger protoplazmani **nukleoplazmaga** (yadro plazmasi) va **sitoplazmaga** bo'ladi.

Hujayraning tanasi va uning ichidagi narsalari tashqi muhitdan yoki ko'p hujayrali organizmlarning hujayralari bir-birlaridan sitoplazmatik membrana orqali ajralib turadi. Sitoplazmatik membrananing tashqi yuzasida hujayra qobig'i yoki devori joylashadi. U prokariotlarda, ayniqsa, o'simlik hujayralarida juda yaxshi ko'rinadi. Hujayraning yadrodan tashqari barcha qismlari **sitoplazma** deb ataladi. Hujayra ichidagi barcha organoidlarni tutib turuvchi tirik suyuq massani **protoplast** deb ataladi. U sirt tomondan hujayra devoriga yopishib turuvchi sitoplazmaning tashqi membranasini **plazmalemma** bilan o'ralgan bo'lib, **tonoplast** qavatini bilan esa vakuoladan chegaralanib turadi. Protoplast sitoplazma, membrana va organoidlardan tarkib topgan bo'lib, bu organoidlar sitoplazmaning **mezoplazma** qatlamida joylashadi va o'zaro yaqin fiziologik munosabatda

bo'ladi. Sitoplazma protoplastning asosiy massasini tashkil qiladi, boshqa organoidlar esa sitoplazma ichida bo'ladi.

Hayvon hujayralarida sitoplazmaning bunday asosiy moddasini **matriks** yoki **gialoplazma** deb ataladi.

Sitoplazma ilashuvchan shilimshiq, rangsiz, tiniq, yarimsuyuq holatdagi modda. Lekin sitoplazmaning suyuqlik holati o'zgarishi mumkin. Faol yashayotgan o'simlik hujayralarida u suyuq bo'lsa, tinch holatdagi quruq, spora va urug'larda deyarli qattiq holda bo'ladi.

Eukariotik hujayralarning sitoplazmasi bir xil emas. Tuzilishi va tarkibiga ko'ra u o'z ichiga gialoplazma, membranali va membranasiz komponentlarni oladi.

Bir membranali komponentlarga vakuolyar sistema (endoplazmatik to'r, Golji apparati, lizosomalar, vakuolalar), membranali organellalar (mitoxondriya va plastidlar), membranasiz komponentlarga esa, hayvon hujayralari uchun xarakterli bo'lgan sentriolalar, membranasiz makromolekulyar kompleks va strukturalar-ribosomalar, mikronaychalar va mikrofilamentlar kiradi.

Gialoplazma

Gialoplazma (hyaline-yaltiroq) sitoplazma matriksi bo'lib, hujayraning eng muhim qismi, uning haqiqiy ichki muhitini anglatadi. Unda yadro va hujayraning barcha organoidlari joylashadi.

Elektron mikroskop ostida sitoplazma matriksi gomogen yoki mayda donachali struktura holida ko'rinadi. Gialoplazma o'z ichiga turli biologik polimerlar-oqsillar, nuklein kislotalar, polisaxaridlarni biriktiruvchi murakkab kolloid sistema hisoblanadi. Bu sistema **zol** (suyuq) holatidan **gel** va aksincha, geldan zol holatiga o'ta oladi.

Elektron mikroskopik va fizik-kimyoviy usullarni qo'llash orqali sitoplazma tashkillangan, tartibga solingan ko'p komponentli sistema ekanligi haqida tasavurlar hosil bo'ldi. Gialoplazmaning ayrim zonalari sharoit va funksional holatiga qarab o'zining agregat holatini o'zgartira oladi. Masalan, tubulin oqsili molekulalarining ayrimlari gialoplazmada tarqalgan holda bo'lib, ma'lum vaqtda ular yig'ilishib mikronaychalarning uzun naysimon strukturasini hosil qiladi. Mikronaychalarning o'z-o'zini yig'ish xususiyati qaytar jarayon hisoblanadi. Hujayra hayotining sharoiti o'zgarsa, mikronaychalar tubulini monomer molekulalarga parchalanib ketadi.

Ko'pchilik hujayralarda, amyobalarda, turli epiteliy hujayralarida gialoplazma ingichka iplarni tutadi, ular bir-birlarini turli yo'nalishlarda kesib o'tib kigizga o'xshash strukturani hosil qiladi.

Shunday qilib, dastlab qaraganda gomogen bo'lib ko'ringan gialoplazmada oqsil molekulalarining turli fibrillyar, ipsimon komplekslari hosil bo'lishi yoki parchalanib ketishi mumkin ekan.

Agar hujayra gomogenatidan yadro, membranali strukturalar va ribosomalarni cho'kmaga tushirilsa, cho'kma usti suyuqligi (**sitozol**) gialoplazmaning barcha kimyoviy komponentlarini o'z ichiga oladi.

Gialoplazma tarkibiga makromolekulyar moddalardan asosan, turli globulyar oqsillar va sitoplazmatik matriks fermentlari kiradi. Ular eukariotik hujayralar umumiy oqsillarining 20-25 % ini tashkil qiladi. Bakterial hujayralarda gialoplazma oqsillari umumiy oqsillarning 50 % ini tashkil qiladi.

Matriksning eng muhim fermentlariga glikoliz fermentlari, qand, azotli asos, aminokislotalar, lipid va boshqa muhim birikmalar metabolizmi fermentlari kiradi. Matriksda oqsil sintezida aminokislotalar va DNK larni faollashtiruvchi fermentlar bo'ladi. Hujayraning osmotik, bufer xususiyatlari gialoplazma strukturasiga bog'liq bo'ladi.

Gialoplazmaning eng muhim xususiyatlaridan biri shuki, u yarim suyuq muhit sifatida hujayraning barcha strukturalarini birlashtiradi va ularning bir-birlari bilan ta'sirlanishini ta'minlaydi. Gialoplazma orqali aminokislotalar, yog' kislotalari, nukleotidlar, qandlarning hujayra ichida tashilishi amalga oshadi. Gialoplazmada ionlarning plazmatik membranaga va undan tashqariga, mitoxondriyalarga, yadro va vakuolalarga doimiy oqimi bo'lib turadi. Gialoplazma ATF molekulasini massasini saqlash va ko'chib turish zonasi hisoblanadi.

Faqat gialoplazma orqali suvda erigan turli moddalarning hujayraga kirishi va chiqishi amalga oshadi. Gialoplazmaga **fagotsitoz** yo'li bilan nisbatan qattiq zarrachalar, **pinotsitoz** yo'li bilan esa suyuq tomchilar kiradi. Bu moddalar gialoplazmada turli joylarga tarqaladi va o'zgarishlarga uchraydi.

Gialoplazmada zahira moddalarning to'planishi sodir bo'ladi. Gialoplazma struktura va morfologik jihatdan to'liq o'rganilmagan.

1980 yilda K.Porter elektron mikroskop orqali hujayra gialoplazmasida **mikrotrabekulyar to'r** (sistema) deb ataluvchi strukturani kuzatdi. U o'ta yupqa kesmalarda yaxshi ko'rinmaydi, ammo butun hujayralarni o'rganilganda sitoplazmaning ayniqsa, chetki qismlarida uch o'lchamli to'r shaklida ko'rinadi. Bu sistema bir-birini turli yo'nalishlarda kesib o'tuvchi va hujayra ichi komponentlari-mikronaychalar, turli fibrill strukturalar, membranali organellalar va plazmatik membranalarni bir-biriga bog'lovchi ingichka(yo'g'onligi 2-3nm) fibrilli to'rdan iborat bo'ladi. Fibrillar kesishgan joylarda ribosomalar guruhi (polisoma) joylashadi. Ingichka iplar sistemasi gialoplazmani oqsillarga boy bo'lgan suyuq va trabekulalar oralig'idagi suyuq fazaga ajratadi.

Trabekulyar sistema bir-biri bilan birikib murakkab kompleksni hosil qiluvchi turli oqsillardan tashkil topadi. Uning funksional ahamiyati hujayraichi sinchini hosil qilishdangina iborat bo'lmay, ular sitoplazmada turli organoidlar, fermentlarning doimiy joylashishlarini ham ta'minlaydi. Bu sistema tashqi muhit faktorlarining o'zgarishi natijasida parchalanib ketishi mumkin.

Sitoplazmaning kimyoviy tarkibi

Sodda hayvonlar, o'simlik va hayvon hujayralari o'xshash moddalarni o'z tarkibida tutadi. Bu ularning kelib chiqishini umumiy ekanligini ko'rsatadi.

Tirik hujayra sitoplazmasini, uning murakkab qurilishini buzmaganda holda kimyoviy tahlil qilib bo'lmaydi. Sitoplazmani oddiy uy haroratida hujayra tarkibidan ajratib olinsa, uning tirik holatiga xos kimyoviy tarkibi buzilishi

mumkin. Shuning uchun sitoplazmani ajratib olish va kimyoviy tahlil qilish 0-4⁰S da olib boriladi.

Hujayraning tarkibida 60 ga yaqin kimyoviy element borligi aniqlangan. Hujayrada faqat tirik tabiat uchun xos deb hisoblanishi mumkin bo'lgan element topilgan emas.

Hujayraning tarkibida kimyoviy birikmalardan suv-75-85% ni, oqsillar-10-20%, yog'lar-1-5%, karbonsuvlar-0,2-2,0%, nuklein kislotalar-1-2%, past molekulali organik moddalar –0,1-0,5% va anorganik moddalar-1,0-1,5% tashkil qiladi.

Suv hujayraning hayotida katta ahamiyatga ega, uning ishtirokida murakkab biokimyoviy jarayonlar amalga oshadi. Hujayrada suv erkin va bog'langan holda bo'ladi. Moddalar almashinuvi jarayonida o'zaro reaksiyaga kiruvchi moddalarning erituvchisi sifatida suv ishtirok etadi. Bog'langan suv (hamma suvning 4,5% i) oqsil molekulalari tomonidan ushlab turiladi va sitoplazmaning tarkibiga kiradi. Suv sitoplazmaning oqsil moddalar va boshqa murakkab organik moddalarning mayda zarrachalari bilan birga **dispers sistema** hosil qiladi. Dispers lotincha so'z bo'lib, tarqalmoq ma'nosini anglatadi. Bunda suv **dispers muhiti** deb atalib, unda tarqalgan moddalarning mayda zarrachalari **dispers fazasi** deyiladi.

Sitoplazma quruq moddasining asosini yuqori molekulali oqsillar tashkil qilganligi uchun u kolloidli tabiatga ega.

Agar kolloid eritmadagi misellalar zolzaryadlarini va gidrat qatlamlarini butunlay yo'qotsa, kolloid zarrachalari bir-biri bilan yopishib yirik zarrachalar hosil qilgan holda muhitdan ajralib chiqib ketadi. U hodisaga **koagulyatsiya** (ivish) deb ataladi. Bunday holda kolloid zarracha yana qaytib zol holatiga kelmaydi. Ko'pchilik gidrofil kolloidlari eritmalarda, jumladan sitoplazmada, muhitdagi suv kamaya borishi bilan kolloid zarrachalari butun eritma ichida tutash to'rlar hosil qiladi, natijada muhit o'z harakatchanligini yo'qotadi. Shunday qilib, kolloid zarracha bir butun tutash fazadan va muhitdan iborat bo'lib qoladi. Bunday hodisa **studenlashish** deb ataladi. Kolloid zarrachaning ivigan holati **gel** deb ataladi.

Ivigan vaqtda faza bilan muhit bir-biridan ajralmaydi. Iviq yana suv shimib zol holatiga o'tishi mumkin. Masalan, urug' pishib yetilayotganda u suv yo'qotib hujayralardagi sitoplazma iviq holatiga o'tadi. Urug'ning unish paytida unga suv shimilib sitoplazmaning ilgari kolloid holati tiklanadi. Bu sitoplazmaning eng muhim xususiyatlaridan biridir.

Hujayrada sintez va parchalanish, kolloidlar koagulyatsiyadan gellarning hosil bo'lishi va ularning yana qaytadan zolga aylanish jarayonlari to'xtovsiz bo'lib turadi. Bu jarayonlarni qanchalik shiddat bilan borishi sitoplazma kolloidlari bilan elektrolitlari orasida uzluksiz kechadigan munosabatlarga bog'liq. Bu munosabat natijasida sitoplazma kolloidlaridagi oqsil moddalar o'z zaryadlarini tez o'rgartiradi. Bu hol sitoplazma kolloidining barqarorligini ta'minlaydi va unda boradigan fiziologik jarayonlarni odatdan tashqari ravishda kengaytiradi. 50-60⁰S da sitoplazma tirikga xos strukturasi yo'qotib, undagi oqsillar denaturatsiyaga uchraydi. Lekin 70-80⁰ haroratli suv muhitda

yashaydigan bakteriyalar va ko'k-yashil suv o'tlari, qaynoq buloqlarda yashaydigan baliqlar ham mavjud. Pichan tayoqchasi deb ataladigan bakteriyalarning sporalari 30 minut davomida qaynatilganda ham o'lmaydi.

Hujayra tarkibidagi suv yo'qotilsa, u kam faol bo'lib qoladi va barcha hayotiy belgilarni yo'qotishi va **anabioz** holatiga tushishi mumkin.

Hujayradagi barcha reaksiyalar faqat suv ishtirokida bo'ladi. Masalan, oqsillar, yog'lar va karbonsuvlarning parchalanishi suv bilan bo'ladi. Bunday reaksiyalar **gidroliz** deyiladi.

Hujayradan suvni chiqarib yuborilganda miqdor va ahamiyat jihatidan birinchi o'rinni oqsillar egallaydi. Oqsil hujayraning quruq holdagi og'irligini 50-80% ini tashkil etadi.

Oqsillar-g'oyat murakkab moddalardir. O'zining kimyoviy tarkibiga ko'ra azot, uglerod, kislorod va vodorodning birikmalari hisoblanadi. Azotning ishtirok etishi bular uchun xos bo'lib, u tufayli oqsil birikmalari karbonsuv va yog'lardan ajralib turadi. Oqsillar sanab o'tilgan elementlardan tashqari oltingugurt, fosfor saqlaydi. Quruq oqsil moddasining taxminan, 50 % ini uglerod, 21,5-23,5 % ini kislorod, 15-17% ini azot, 6,3% ini vodorod va 0,3-2,5 % ini oltingugurt va fosfor tashkil qiladi.

Oqsillar nihoyatda xilma-xildir va tarkibining murakkabligi bilan bir-biridan farqlanadi. Ularning har-xil turlari organizmda bir xil ahamiyatga ega emas.

Oddiy oqsillar-**proteinlar** orasida haqiqiy oqsillar-**albuminlar** (qon zardobi oqsili) va **globulinlar** (qon fibrini, muskul oqsili) eng muhimlaridir. Shuningdek, proteinlarga tayanch to'qimalarda asosiy material bo'lib xizmat qiluvchi va qaynatganda yelim beruvchi albuminoidlar (**kollagen, xondrin, keratin**) ham kiradi.

Hujayra hayotida murakkab oqsillarning oqsil bo'lmagan moddalar bilan birikmalarining ahamiyati ham katta. Sitoplazma tarkibidagi oqsillarning ko'p qismi lipoidlar bilan birikib **lipoprotoidlar** (mitoxondriyalarda, ichki to'rsimon apparatda), nuklein kislotalari bilan birikib **nukleoproteidlar** (yadro, sitoplazmada), karbonsuvlar bilan birikib **glikoproteidlar** (shilimshiq), turli pigmentlar bilan birikib **xromoproteinlar** (plastidlarda) ni hosil qiladi. Tarkibiga temir kiradigan murakkab oqsil **gemoglobindir**.

Oqsillarni yana **proteinlar** deb ham ataladi (protos-birinchi, asosiy). Bu uning hayotdagi birinchi darajali ahamiyatini ifodalaydi.

Oqsillarning molekulyar og'irliklari juda ham kattadir. Tuxumning oqsili albuminning molekulyar og'irligi 36000 ga, muskulning oqsili aktomiozinniki 1,5 mln ga, qonning oqsili gemoglobinniki esa 63000 ga teng.

Oqsil molekulalarining tuzilishida minglab atomlar ishtirok etadi. Shuning uchun ularni **makromolekulali** moddalar deyiladi. Oqsillar polimerlar hisoblanib, ularni hosil qilishda odatdagidek, bir xil monomerlar ishtirok etmaydi, balki 20 xildan ortiq aminokislotalar ishtirok etadi. Ularning tarkibida aminogruppa - NH₂ va karboksil gruppaa-COOH bo'lganligi uchun **aminokislotalar** deb ataladi.

Monomerlar bir-birlari bilan peptid bog'-NH-CO- hosil qilib birlashadilar. Hosil bo'lgan birikma **peptid** deb ataladi. Shu yo'l bilan bir necha aminokislota birikadi. Shuning uchun har qanday oqsil **polipeptiddir**.

Oqsil molekulasi tarkibidagi aminokislotalarning o‘zaro joylashish tartibi va miqdori ularning turli-tumanligini belgilaydi. Agar oqsil tarkibidagi biron aminokislotalaning zanjirdagi o‘rni o‘zgartirilsa, yoki bir aminokislota ikkinchi aminokislota bilan almasha butunlay boshqa xususiyatga ega bo‘lgan oqsil molekulasi hosil bo‘ladi. Binobarin, hayotning asosini oqsil moddalari tashkil qilgan ekan, yer yuzidagi o‘simlik va hayvonot dunyosining turli-tumanligi ham cheksizdir.

Har xil tashqi faktorlar ta’siri ostida oqsil molekulasining tuzilishi o‘zgaradi buni **denaturatsiya** deyiladi.

Hujayraning hayotida oqsillarning roli juda katta va xilma–xildir. Hujayrada bo‘ladigan reaksiyalar hujayra katalizatorlari yordamida boradi. Bunday **biologik katalizatorlar oqsillar, fermentlar** yoki **enzimlar** deb ataladi.

Oqsillar ovqat hazm qilish fermentlari ta’sirida oddiy birikmalarga oson ajralib ketadi. Oddiy oqsillar parchalanishidan hosil bo‘lgan so‘nggi mahsulot-aminokislotalardir. Parchalanishdan hosil bo‘lgan aminokislotalar yangi oqsillar tuzilishiga sarflanadi. Hujayraning xususiyati ham shuki, u ovqat mahsulotlaridagi oqsillarning aminokislotalaridan o‘ziga xos bo‘lgan oqsillar sintezlaydi.

Bundan tashqari oqsillar **signal** funksiyasiga ega. Hujayraning har xil ichki va tashqi muhitning o‘zgarishiga javobi hujayra ichi reaksiyalari yordamida bo‘ladi.

Hujayraning hamma harakat reaksiyalari maxsus qisqaruvchi oqsillar yordamida bo‘ladi. Yuqori hayvonlarning muskullarida, sodda hayvonlarning xivchinlarida va boshqa har qanday qisqaruvchi qismlarda oqsillar bo‘ladi. Ular adenozintrifosfat kislotasi (ATF) bilan ta’sirlashib uni yemiradi, o‘zlari esa qisqaradilar. Shunday qilib, oqsillar **qisqarish** funksiyasiga egadirlar.

Ma’lumki, kislorod **gemoglobin** (qonning oqsili) bilan birikib, tananing barcha qismlariga tarqaladi. Bu oqsilning **transport** funksiyasidir.

Agar organizmga chetdan yot tanachalar-moddalar tushib qolsa, organizmda maxsus **antitela** deb ataluvchi oqsillar ishlab chiqariladi, u yot tanachani biriktirib olib uni zararsiz holga keltiradi. Bu oqsillarning **himoya** vazifani bajarishini ko‘rsatadi.

Nihoyat, oqsillar hujayra va uning struktura elementlarining **qurilish materiallari** hamdir.

Hujayrada jamg‘ariladigan oqsillar ham bo‘ladi va ularni **konstitutsion oqsillar** deb ataladi.

Bundan tashqari, hujayraning tarkibida uning faolligini ta’minlovchi energiya manbai bo‘lgan karbonsuvlar, yog‘lar va yog‘simon moddalar ham bo‘ladi. Ma’lumki, hujayralarning harakati, sekretsiya, biosintetik jarayonlar va boshqalar energiya sarf bo‘lishi bilan bo‘ladi. Bu energiyani hujayra karbonsuvlarning parchalanishi va oksidlanishidan oladi. Bundan tashqari, karbonsuvlar hujayralarning qurilishida ishtirok etadi. Masalan, o‘simlik hujayralarining devorlari kletchatkaning karbonsuvidan tuzilgan. O‘simlik hujayralarining quruq og‘irligining 90% ini, hayvon hujayralarining esa 1% ini **karbonsuvlar** tashkil etadi.

Karbonsuvlar faqat uchta elementdan: uglerod, vodorod va kisloroddan tashkil topgan. Bular uchun xarakterligi shuki, vodorod bilan kislorod xuddi suvdagi kabi 2:1 nisbatda bo'ladi. Demak, karbonsuvlar – uglerodning suv bilan birikmasi bo'lib, nomi ham shundan kelib chiqqan. Karbonsuvlarning umumiy formulasi $C_n(H_2O)_n$, shu bilan birga tabiiy karbonsuvlarda uglerod atomlarining soni 5,6 yoki shu sonlarga bo'linadigan marta ko'p songa teng bo'ladi.

Karbonsuvlar **oddiy** va **murakkab** bo'ladi. Murakkab karbonsuvlar shakarli gruppalar yoki **monosaxaridlar** deb ataluvchi oddiy karbonsuvlarga parchalanadi. Hujayradagi almashinuvda, qonda va to'qima shirasida uchrovchi oddiy karbonsuv–**glyukoza** muhim rol o'ynaydi. Murakkab karbonsuvlar **polisaxaridlar** deb atalib, to'rttadan ortiq miqdordagi monosaxaridlardan tashkil topadi.

Karbonsuvli eritmalar hayvon hujayralarida **glikogen** shaklida bo'ladi. Bu modda suvda yaxshi eriydi va diffuziya yordamida oson tarqalib ketadi. Odatda, fiksatorlar uni har xil kattalikdagi zich bo'lakchalar shaklida cho'kmaga tushiradi. Glikogen jigar hujayralarida oson topiladi, bu yerda ayniqsa ovqatlangandan so'ng ko'p bo'ladi. Jigar hujayralarining glikogeni elektron mikroskopda ko'rinadigan zarrachalardan tuzilgan. Elektron mikroskopik tekshirishlar ularning hosil bo'lishi, endoplazmatik to'r bilan bog'liqligini ko'rsatdi; glikogen miqdori sun'iy ozaytirilganda endoplazmatik to'r ko'payadi, oshirilganda esa, aksincha kamayadi. Glikogenning sintezida ishtirok etuvchi fermentlar shu turning membranalarini bilan bog'liq deb taxmin qilinmoqda. Glikogen muskul tolalarida juda ko'p miqdorda bo'ladi, bu yerda u muskul tolalari bajaradigan ishlar uchun asosiy energiya manbai bo'lib hisoblanadi. Muskullardagi glikogen miqdori oziqlanish, ish bajarish va boshqalarga bog'liq holda anchagina o'zgarib turadi. Glikogen nerv hujayralarida ham topildi, ularda uning bo'lishi mumkinligi yaqinlashib tan olinmas edi.

Yog'lar ham har qanday o'simlik va hayvon hujayralarida bo'ladi. Ko'pchilik hujayralarning 5-15% , yog' to'qimalari hujayralarining esa 90%gacha qismini yog'lar tashkil etadi.

Hujayrada yana yog'simon moddalar-lipoidlar va ularning oqsillar bilan birikmalari **lipoproteinlar** bo'ladi. Ular ham karbonsuvlar va yog'lar kabi energetik funksiyaga ega. Ba'zan ular himoya funksiyasini ham namoyon qiladi.

Ba'zi kasalliklarda yog'ning ajralishida sitoplazma va umuman hujayraning hamma qismi buziladi, bu uning tabiiy bo'lmagan holatidan darak beradi va **yog'li buzilish** deb ataladi. Odatda esa, sitoplazmada yog'ning to'planishi hujayraning nobud bo'lishiga olib kelmaydi. Uni sarflab bo'lgach hujayra dastlabki holatiga qaytadi.

Ekskretlar-almashinuv mahsulotlari bo'lib, hayotiy jarayonlarda ishtirok etmaydi va zararli moddalar sifatida organizmdan chiqarib yuboriladi.

Sekretlar-bezli hujayralar faoliyatining mahsulotlaridir. Ekskretlarga qarama-qarshi o'laroq, ular organizm uchun zarur bo'lgan moddalardir. Bular hujayrada to'planib keyinchalik esa undan chiqarilib yuboriladi. Hujayra mahsulotlarining bu kategoriyasiga fermentlar ham kiritiladi.

Pigmentli kiritmalar deb, hujayrada to'planib unga rang beruvchi bo'yalgan moddalarga aytiladi. Pigmentlarning ko'p xili bor. **Melanin** deb ataluvchi

qoramtir-jigarrang yoki qora pigmentlar juda katta ahamiyatga ega. Ular, asosan, epitelial va ba'zi biriktiruvchi to'qima hujayralarida uchraydi. Melaninlar kimyoviy jihatdan g'oyat chidamli granulalar shaklida bo'ladi, ular epiteliyda to'planib, teri va sochlarga qoramtir rang beradi.

Pigmentlarga oqsil-globindan va bo'yalgan modda gemdan tashkil topgan qonning bo'yaluvchi moddasi-**gemoglobin** ham kiradi. Gemoglobin temir saqlaganligi tufayli kislorod bilan osongina mustahkam bo'lmagan birikma hosil qiladi va organizmda kislorodni tashib yuruvchi modda hisoblanadi.

Vakuolyar tizim.

Sitoplazmaning membranali strukturalari ikki guruhga bo'linadi. Ulardan biri vakuolyar sistemadir. Unga endoplazmatik to'r, undan hosil bo'ladigan turli vakuolalar, Golji apparatining vakuolyar kompleksi, lizosomalar kiradi. Bularda chegaralovchi bir qavatli membrana bo'ladi.

Ikkinchi guruhga ikki membranali organoidlar mitoxondriyalar va plastidlar kiradi. Bular bir-biriga o'tmaydigan ichki va tashqi membranalarga ega bo'ladi. Yadroning qo'sh membranasining tashqisi endoplazmatik to'rga o'tishi mumkin.

Vakuolyar sistemaga morfologik va funksional jihatdan farqlanuvchi turli komponentlar kirishidan qat'iy nazar, u bir butun sistema hisoblanadi. Uning alohida elementlari turli funksiyalarni bajaradi va bir-birlarini to'ldiradi.

Bir membranali organoidlar.

Endoplazmatik to'r

Hujayraning bu organoidi 1945-1946 yillarda ochildi. K.Porter, A.Klod va Fulmanlar fibroblastlarning sitoplazmasida to'rsimon strukturani ko'rib qoldilar va ularni elektron mikroskop yordamida batafsil tekshirdilar. Bu strukturalar sitoplazmaning ichki qismlarida – endoplazmada joylashganligi uchun ularni, Porter **endoplazmatik** to'r yoki **endoplazmatik retikulum** deb nomladi.

Keyinroq, Porter va Paladellar turli hujayralardan ultrayupqa kesmalarni elektron mikroskopda o'rganib, endoplazmatik to'r membrana bilan chegaralangan murakkab kanalchalar, pufakchalar, vakuolalar va sisternlarning o'zaro tutashishidan iborat murakkab tarmoqlangan to'r-sistema ekanligini aniqladilar.

Endoplazmatik to'r kanalining ichi suyuqlik bilan to'la bo'lib, tarkibi sitoplazma matriksiga o'xshaydi. Endoplazmatik to'rning membranasini ham uch qavatli membrana tuzilishiga ega. Endoplazmatik to'rni qay darajada taraqqiy etganligi hujayralarning qay darajada differensiallanganiga bog'liq. Bo'linayotgan hujayralarda u kam taraqqiy etgan, yetilgan hujayralarda esa, yaxshi taraqqiy etgan bo'ladi.

Endoplazmatik to'r membranalarni nozik kuzatishlarning ko'rsatishicha, ularning sirtida yumaloq, qattiq granulalar joylashgan, ular **ribosomalar** deb ataladi.

Membrananing ba'zi joylarida bu granulalar bo'lmaydi. Shuning uchun endoplazmatik to'rni ikki turi farq qilinadi: 1) **granulyar** yoki **dag'al**; 2) **silliqlik endoplazmatik to'rlar**. Endoplazmatik to'r membranasining kimyoviy tarkibi

biokimyoviy tahlil orqali aniqlandi. Uning tarkibida oqsillar va lipidlar mavjud. Undan tashqari bir qancha fermentlarga, masalan, ATF -azaga ega.

Bu organoid barcha o'simlik va hayvon hujayralarida topilgan, ammo bakteriyalarda bor-yo'qligi aniqlanmagan.

Donachali endoplazmatik to'r. Ultra yupqa kesmalarda bu organoid yopiq membranali holda ko'rinadi. Unda uzun xaltalar, sisternlar joylashadi. Hujayraning funksional holatiga bog'liq holda sisternlarning kengligi turlicha bo'lar ekan. Ularning eng tor qismi 20 nm, kengaygan qismi esa bir necha mkm bo'lishi mumkin. Bu membranalarining gialoplazmaga qaragan tomoniga yumaloq donachalar-ribosomalar joylashadi.

Differensial sentrifugalashda gomogenatdan yadro va **makrosom** (mitoxondrial fraksiya) fraksiyasini ajratib olingandan so'ng, **mikrosoma** fraksiyasini ham ajratib olish mumkin. Oshqozon osti bezining barcha fraksiyalari ichida dengiz cho'chqachasida mikrosoma fraksiyasi oqsil sintez qilish bo'yicha eng faol hisoblanadi. Bu fraksiya elektron mikroskopda zich donachalar bilan qoplangan mayda vakuolalar holida ko'rinadi. Membrana eritib yuborilgandan so'ng, bu donachalarning sof fraksiyasini olish mumkin, ular ribonukleoproteidlar – ribosomalardir.

Buni birinchi bo'lib, Dj.Palade ochdi va uni ribonukleoproteid (**palade donachalari**) ekanini aniqladi. Hozirgi vaqtda bu donachalar ribosoma ekanligi isbotlangan. Ribosomalar noto'g'ri shaklli donachalar bo'lib, diametri 150-350 Å keladi. Ichak tayoqchasini elektron mikroskopik tekshirishlar uning ribosomasini har xil kattalikdagi ikki subbirlikdan iborat ekanini ko'rsatdi. Katta subbirlikning o'rta qismi biroz botiq bo'ladi, o'sha joyga kichik subbirlik joylashadi. Katta subbirlikning ko'ndalang kesigi 150-180 Å bo'lib, uchburchak, trapetsiya yoki ko'pburchak shakllidir. Har ikkala subbirlik yadrochadan hosil bo'ladi, ammo ularning birikib, ribosoma hosil bo'lishi sitoplazmada amalga oshadi. Ribosomalar endoplazmatik to'r devorida bir-birlari bilan bitta axborot RNK si orqali birikkan **polisoma** holida joylashadi. Ribosomalar endoplazmatik to'rning membranasiga katta subbirligi bilan birikkan bo'ladi.

Donachali endoplazmatik to'r ixtisoslashmagan hujayralarda yoki past metabolitik faollikka ega bo'lgan hujayralarda tarqoq membranali strukturalar holida ko'rinadi. Faol funksional holatdagi hujayralarda endoplazmatik to'r ayrim joylarda to'plangan holda joylashadi, ularni **ergastoplazma** deb ataladi. Masalan, jigar va nerv hujayralarida donachali endoplazmatik to'r ayrim zonalarga to'plangan (Berg tanachasi) holda, ayrim nerv hujayralaridagi tigroid kabi joylashadi. Oshqozon osti bezi hujayralarida ergastoplazma zich tanachalar shaklida hujayraning bazal va yadro atrofi zonasida joylashadi.

Endoplazmatik to'rda polisomalarning bo'lishi, donachali endoplazmatik to'rni oqsil sintez qilishning muhim o'rni ekanligini ko'rsatadi.

Ribosomalarning soni ularning sintetik faolligiga bog'liq bo'ladi. Sekret ishlab chiqarmayotgan hujayralarning endoplazmatik to'r membranalarida 25 % hujayra ribosomasi bo'ladi. Laktatsiya stimullashtirilgan hujayralarda ularning soni 70% ga ortadi. Hujayralarning ixtisoslashuvi davrida ribosomalar soni ozayib ketadi. Masalan, kemiruvchilarning jigarini qisman olib tashlanganda

qolgan qismida hujayralarning ko'payishi keskin ortadi. Bu donachali endoplazmatik to'rni reduksiyasi va uning ribosomalarini kamayishi bilan yuz beradi. Membranalar bilan bog'liq bo'lmagan ribosomalar 40% ga yetadi. Bu hol turli patologik holatlarda ham kuzatiladi.

Endoplazmatik to'r ribosomalari bilan barcha oqsillar sintezi bog'liq emas, balki uning bir qismi bog'liqdir.

Embrional, ixtisoslashmagan hujayralar, shish hosil qiluvchi va qayta tiklanayotgan to'qima hujayralarida sitoplazmada ribosomalar asosan membranalar bilan bog'liq bo'lmaydi. Ular polisomal ko'rinishida gialoplazmada joylashadi (22 rasm). Kuchli oqsil sintezi ketayotgan ixtisoslashgan, bo'linishdan to'xtagan (oshqozon osti bezi, sut bezi, nerv hujayralari) hujayralar gialoplazmasi erkin ribosomalarni juda oz tutadi, ularning ko'p qismi endoplazmatik to'r membranasi bilan bog'liq bo'ladi.

Bu tekshirishlardan shu ma'lum bo'ldiki, hujayra o'zining ehtiyoji uchun zarur bo'lgan oqsillarni gialoplazma ribosomalarida sintezlaydi. Endoplazmatik to'r membranalaridagi ribosomalar esa hujayradan chiqarib yuboriladigan-**“eksport”** qilinadigan oqsillarni sintezlaydi. Haqiqatdan ham, ko'phujayrali organizmlarning donachali endoplazmatik to'rga boy bo'lgan ko'pchilik hujayralari ko'p miqdor oqsillarni sintezlaydi va tashqariga chiqaradi. Masalan, oshqozon osti bezi atsinus hujayralari ichakda ovqatni parchalovchi ko'p miqdor oqsil-fermentlarni (proteazin, lipaza, nukleaza v.b.) sintezlaydi va ajratib chiqaradi: jigar hujayrasi-qon albuminini; plazmositlar- γ -globulinlarni; sut bezi-kazeinni; so'lak bezi-ovqat hazm qilish fermentlari, amilaza va RNK azani v.b. O'simliklarda ham shunga o'xshash bo'ladi: oqsil ishlovchi bezli hujayralar endoplazmatik to'rga boy bo'ladi. Boshqacha qilib aytganda, ko'p hujayrali organizmlarda ergastoplazma hujayradan chiqariladigan, boshqa hujayralar faoliyati uchun zarur bo'lgan yoki butun organizm funksiyasi bilan bog'liq bo'lgan (ovqat hazm qilish fermentlari, qon plazmasi oqsili, gormonlar v.b.) oqsillarini sintezlaydi.

Bir hujayralilarda ham eksport qiluvchi oqsilni sintezlovchi donachali endoplazmatik to'r kuzatilgan. Bunday oqsillar ichida faqat hujayradan tashqarida ovqat hazm qilishda ishtirok etadigan fermentlarga emas, balki glikokaliksning oqsillari va glikoproteidlari ham bo'ladi. Donachali endoplazmatik to'r eksport qilinadigan oqsillarni sintezidan tashqari, hujayra ichi ovqat hazm qilishda ishtirok etadigan fermentlarni sintezida ham qatnashadi. Bu fermentlar fagotsitar yoki pinotsitoz vakuolalariga tushib, u yerda makromolekulalarni parchalaydi.

Donachali endoplazmatik to'r va uning faoliyatining mahsuli- oqsillarni o'rganish shuni ko'rsatdiki, ko'p hollarda, bu membranali tuzilma ribosomalarida shu hujayra moddalar almashinuvida ishtirok etmaydigan, o'ziga**“kerak bo'lmagan”**, ba'zan zararli oqsillar sintezlanar ekan. Masalan, sut bezi hujayralari ularning o'sishi va ko'payishi uchun hech kerak bo'lmaydigan sut kazeinini sintezlaydi. Ovqat hazm qilish bezlari hujayralari turli makromolekulali moddalarni parchalaydigan gidrolitik fermentlarni ishlab chiqaradi. Shuning uchun, bunday fermentlarni hujayra gialoplazmasiga chiqarilishi, shu hujayraning o'limiga (**avtoliz**) olib kelishi mumkin. Ammo bunday bo'lmaydi,

chunki sintezlangan bu moddalar tezda endoplazmatik to‘r membranasi orqali o‘tib, vakuolalarga tushadi va gialoplazma hamda uning boshqa strukturalaridan ajraladi. Bunday oqsillar endoplazmatik to‘r membrana sistemasi orqali ajraladi va membrana bo‘shliqlarida to‘planadi. Binobarin, donachali endoplazmatik to‘rning roli ribosomalarda oqsil sintezlashdangina iborat emas, balki bu mahsulotlarni hujayrada ishlayotgan oqsillardan ajratish (**izolyatsiya** qilish)dan ham iboratdir.

Bugungi kunda donachali endoplazmatik to‘rning eng muhim vazifasi, uning qanday ixtisoslashganligi yoki qaysi taksonomik guruh hujayralariga mansub ekanligidan qat’iy nazar, hujayra membranasi hosil qilish va qurishdan iboratligi isbotlangan. Endoplazmatik to‘r elementlari barcha membrana oqsillari va lipidlarini sintezlaydi. Bundan tashqari, aynan donachali endoplazmatik to‘rda lipoproteid membrananing yig‘ilishi amalga oshadi.

Bu jarayon stomatit vezikulyar virusi(VSV)da yaxshi kuzatilgan. Bu RNK ushlovchi virus uncha ko‘p bo‘lmagan sondagi oqsil va uni qoplovchi lipoproteid membranadan iborat. Yetilgan virus tanachasida bir molekula RNK dan tashqari ribonukleoproteid kompleksiga kiruvchi oqsil (N-oqsil), bu kompleksni atrof membrana bilan biriktiruvchi oqsil (M-oqsil) va membranali qobiqning maxsus oqsili(G-oqsil) bo‘ladi. Virusning membranasi u yashayotgan xo‘jayin hujayrasi materialidan hosil bo‘ladi. Virus nukloidi(RNP) chiqishi vaqtida plazmatik membranada qisqa mikroso‘rg‘ichni eslatuvchi(VSV) virus tanachasi shakllanadi. G-oqsil yordamida u sog‘lom hujayraga yopishadi, VSV membranasi va hujayra membranasi quyilishib ketadi va virus ribonukleoprotidi hujayra sitoplazmasiga tushadi, u yerda infeksiyon jarayon boshlanadi.

Hujayra-xo‘jayinning odatdagi oqsillari sintezi to‘xtaydi, faqat virus oqsillari xo‘jayin ribosomalarida sintezlana boshlaydi. Virus RNK si faqat besh xil oqsil molekulalarini kodlaydi. Ulardan ikkitasi viruslar genomini replikatsiya va transkripsiya qilish uchun zarur bo‘lgan fermentlar, uchinchisi-N-oqsil, to‘rtinchisi–M-oqsilni, beshinchisi- maxsus glikoprotein-G-oqsilni kodlaydi. G-oqsil virus tanasini qoplab turuvchi membrananing integral oqsili hisoblanadi. U 550 amino-kislotadan tuzilgan bo‘lib, ikkita yon polisaxarid zanjirga ega. U membranada asimmetrik joylashgan, uning ko‘p qismi karbonsuvli zanjiri bilan tashqariga chiqib turadi, membrananing sitoplazma tomonida 30 ta aminokislota joylashadi. VSV virusi bilan hujayra zararlanganda, uning RNK sidan besh xil i-RNK hosil bo‘ladi, ular yordamida xo‘jayin–hujayra ichida virusning besh xil oqsili sintezlanadi.

Bu tajribalardan kelib chiqadiki, endoplazmatik to‘r, Golji apparati, sekretor vakuolalar va plazmatik membranalarining integral oqsillarining kelib chiqishi bir xil. Ular donachali endoplazmatik to‘rda hosil bo‘ladi va shakllanadi. Keyinchalik, shu ma’lum bo‘ldiki, lipidli komponentning ham sintezi va membranaga qo‘shilishi ham donachali endoplazmatik to‘rda bo‘lar ekan. Bundan ko‘rinadiki, donachali endoplazmatik to‘r hujayra membranalarining haqiqiy “**fabrika**”si ekan.

Silliq endoplazmatik to‘r. Silliq endoplazmatik to‘r membranali sistemaning bir qismi hisoblanadi. Morfologik jihatdan u ham mayda vakuolalar, kanallarni hosil qiluvchi membranalaridan iborat. Kanallar tarmoqlanishi yoki bir-biriga quyilib ketishi mumkin. Donachali endoplazmatik to‘rdan farq qilib silliq

endoplazmatik to‘r membranalarida ribosomalar bo‘lmaydi, silliq endoplazmatik to‘r vakuolalari va kanallarining diametri 50-100 nm bo‘ladi. Bu membranali elementlarning zichligi har xil. Ko‘p hollarda, silliq kanallar to‘plam yoki zonalar hosil qiladi. Masalan, ichak epiteliysi hujayralarida silliq endoplazmatik to‘r asosan, hujayraning apikal qismida, so‘rish yuzasiga yaqin joyda joylashadi, jigar hujayralarida esa glikogen yig‘ilgan joy bilan bog‘liq bo‘ladi. Urug‘don va ba‘zi o‘simlik hujayralarida silliq endoplazmatik to‘r sitoplazmaning asosiy hajmini tashkil qiladi.

Silliq endoplazmatik to‘rni donachali endoplazmatik to‘r bilan tutashib ketishi ko‘p marta kuzatilgan. Donachali endoplazmatik to‘r sisternlari ribosomalarini yo‘qotib, “silliq” bo‘lib qolishi tez-tez kuzatiladi. Bunday sisternlar tez orada silliqlikini yo‘qotib, tarmoqlanadi va silliq endoplazmatik to‘r naylari va kanallariga aylanadi. Silliq endoplazmatik to‘r, donachalilardan hosil bo‘lgani uchun, ularga nisbatan u ikkilamchi hisoblanadi. Kalamushning embrioni tug‘ilishidan oldin uning jigar hujayralarida donachali endoplazmatik to‘r ko‘plab hosil bo‘ladi. Tug‘ilgandan so‘ng birdaniga ular silliq endoplazmatik to‘rga aylanadi.

Qator biokimyoviy va avtoradiografik tekshirishlarning ko‘rsatishicha, donachali endoplazmatik to‘rning hajmi ortadi, o‘sadi va yangi sintezlanayotgan membranalar hisobiga ribosomalarini yo‘qotib, silliq endoplazmatik to‘rga aylanadi. Masalan, radioaktiv moddalarni hujayraga kiritilganda, radioaktiv belgi donachali endoplazmatik to‘rda, ancha vaqt o‘tgandan keyin esa, silliq endoplazmatik to‘rda ko‘rinadi.

Bu ikki xil endoplazmatik to‘r topografik aloqada bo‘lish va umumiy kelib chiqish xususiyatiga ega bo‘lsada, ular turli vazifalarni bajaradi. Avval aytilgandek, silliq endoplazmatik to‘rda ribosomalarning bo‘lmasligi, uni oqsil sintezida ishtirok etmasligini ko‘rsatadi. Ularning faoliyati ko‘proq lipid va ba‘zi hujayraichi polisaxaridlarini sintezi bilan bog‘liq. Ularning trigliserid va lipidlarni sintezida qatnashishi ichak epiteliysi hujayralarining yog‘larni so‘rishini o‘rganish jarayonida aniqlandi. Ichakning bo‘shlig‘ida yog‘lar, yog‘ kislotalari va monogliseridlarga qadar parchalanadi. Ichak hujayralarining apikal qismida silliq endoplazmatik to‘r kanallarida osmiofil donachalar yig‘iladi, bu hujayraga kirgan moddalardan lipid va lipoproteidlarni qaytadan, yangi sintezlanganini ko‘rsatadi, ular Golji apparati vakuolalari yordamida hujayradan tashqariga chiqariladi va limfaga o‘tkaziladi.

Mayda lipid va lipoproteidlarning silliq endoplazmatik to‘r kanallari bo‘shliqlarida Golji apparati zonasida to‘planishi jigar hujayralarida ham kuzatildi. Jigar hujayralarida glikogen, donachali endoplazmatik to‘rdan holi bo‘lgan, ammo silliq endoplazmatik to‘r pufakchalari ko‘p bo‘lgan zonada to‘planadi.

Jigarda silliq endoplazmatik to‘r zonasining kattayishi, hujayrada sodir bo‘ladigan patalogik jarayonlar bilan ham bog‘liq. Organizm turli moddalar bilan zaharlanganda silliq endoplazmatik to‘r zonasida zaharli moddalarning parchalanishi va zararsiz holga kelishi **detoksikasiya** yuz beradi.

Shunday qilib, jigar hujayralari organizmni detoksikasiyasini silliq endoplazmatik to‘r orqali amalga oshiradi.

Ko'ndalang chiziqli muskul tuqimasida silliq endoplazmatik to'r vakuola va kanallari har bir miofibrilni atrofidan o'raydi.

Bu yerda silliq endoplazmatik to'r ATF ta'sirida kalsiy ionlarini faol o'tkazish va to'plash xususiyatiga ega bo'ladi, bu muskul tolasining bo'shashishiga olib keladi. Kalsiy nasosi oqsillari sarkoplazmatik to'r membranalarining integral oqsillari hisoblanadi.

Hozirgi vaqtgacha endoplazmatik to'rni qaysi materialdan hosil bo'lishi aniqlanmagan. Ammo, bu organoidni tashqi sitoplazmatik membrana bilan yaqindan aloqada ekanligi ana shuning hisobiga yoki yadro bilan yaqindan aloqada bo'lgani uchun, uning membranasi hisobiga endoplazmatik to'r membranasi hosil bo'lsa kerak, deb taxminlash mumkin. Bu taxminni quyidagi tahlil tasdiqladi. Bug'doyning endospermasini elektron mikroskopik tekshirishda, uning hujayralarida yadroning membranasi xaltasimon o'simtalar hosil qilishi aniqlandi, undan esa endoplazmatik to'rning sisternlari hosil bo'ladi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Sitoplazmaning tuzilishi qanday?
2. Gialoplazma nima, uning ahamiyatini bayon qiling?.
3. Hujayraning kimyoviy tuzilishi qanday?.
4. Vakuolyar tizim nima?.
5. Endoplazmatik to'rning tuzilishini ayting?
6. Endoplazmatik to'rning funksiyasi qanday?
7. Ribosomalar qaerda joylashadi?.

5-ma'ruza. Goldji apparati va lizosomalar.

Reja

1. Goldji apparatining ochilish tarixi.
2. Diktiosoma va diktiokinez.
3. Goldji apparatining ultrastrukturasi.
4. Goldji apparatining funksiyasi.
5. Lizosomalar va ularning xillari.

1898 yili Italiyalı vrach, gistolog K.Golji o'zi ishlab chiqqan to'qimalarni kumush bilan ishlash metodini qo'llab, nerv hujayralari sitoplazmasida o'ziga xos to'rsimon strukturalarni kuzatdi va uni **ichki to'rsimon apparat** deb nomladi. Keyinchalik, bunday strukturalar nisbatan qisqa muddat ichida turli sistematik va to'qima guruhlariga ega bo'lgan hayvon hujayralarida ham topildi va endi bu organoid **Golji apparati** nomi bilan atala boshlandi.

Golji apparatini qiyosiy o'rganish orqali juda ko'p faktik materiallar jamlandi (Nasonov, 1924; Tokin, 1963 v.b.).

Golji apparatining strukturasi turli hujayralarda bir-biridan farqlanadi. Umurtqasiz hayvonlar hujayralarida ko'proq **"diffuziya"** shaklli, ya'ni alohida-alohida **diktiosoma** deb ataluvchi elementlar shaklida bo'ladi. Ular disksimon, tayoqchasimon, yarim oysimon, vergulsimon yoki donacha shaklida bo'lishi mumkin. Umurtqali hayvonlarning hujayralarida ko'proq, Golji kuzatgandek

to'rsimon shaklda tuzilgan. Turli ob'ektlarda bu organoid kattaligi, to'ring zichligi va tuzilishi bilan faqlanadi.

Ko'p hayvonlarda, hujayralarning ixtisoslashuvi davrida diffuziyali shakl to'rsimon bilan almashinishi mumkin. Ko'rshapalaklarning bir xil to'qimalari hujayralari diffuziyali bo'lsa, boshqa xil to'qimalari to'rsimon ko'rinishdagi Golji apparatiga ega bo'ladi. Olimlar bu ikki xil strukturali Golji apparatining umumiy xususiyati, ularning plastinkali tuzilishidir, deb ko'rsatadilar.

Golji apparati qiz hujayralarda yangidan ona hujayra materialidan teng miqdorda hosil bo'ladi. Perronchito (1910) buni **diktiokinez** deb atadi. Bunda hattoki, to'rsimon strukturalar ham alohida diktiosomalarga ajraladi.

Chensov (1984) membranalar to'plamini alohida zonasini diktiosoma deb atadi. Diktiosomada yassi membranaviy xaltachalar yoki sisternlar taxlangandek joylashadi. Alohida sisternning qalinligi o'zgaruvchan, uning markazida membranalar yaqinlashadi (25 nm), periferiyada esa membrananing kengaygan qismlari-ampulalar bo'ladi. Bunday xaltachalarning soni 5-10, bir hujayralilarning ayrimlarida ularning soni 20 taga yetadi. Zich joylashgan sisternlardan tashqari, Golji zonasida ko'plab vakuolalar bo'lib, ularning maydalari asosan Golji zonasining periferiyasida joylashadi. Ba'zan yassi sisternlar ampulalarining kengaygan qismlaridan yangi yassi sisternlarni ajralayotganini ham kuzatiladi.

Diktiosoma zonasida **proksimal** va **distal** qismlar farqlanadi. Sekret ishlab chiqarayotgan hujayralarda, odatda, Golji apparati qutblangan, uning proksimal qismi sitoplazma va yadroga qaragan, distal qismi esa hujayraning yuzasiga yo'nalgan bo'ladi. Proksimal qismga mayda silliq pufakchalar va qisqa membranali sisternlar zonasi kirib boradi. Diktiosomaning proksimal qismiga membranali bo'shliqlarning to'rsimon yoki bulutsimon sistemasi birikadi. Bu sistema endoplazmatik to'r elementlarini Golji apparati zonasiga o'tish joyi hisoblanadi. Distal qismi yirik vakuolalarning bo'lishi, ko'p hollarda, sekretiya mahsulotlarini tutishi bilan xarakterlanadi. Distal qismidan vakuolalar ajralishi mumkin, ular pinotsitoz jarayonida plazmalemmadan ajralayotgan pufakchaga o'xshaydi. Golji apparatining diffuziyali shaklida, har bir alohida qism diktiosomalardan iborat bo'ladi. O'simlik hujayralarida, sodda hayvonlar va ko'pchilik umurtqasizlarda diktiosomaning diffuziyali tipi ustunlik qiladi. Odatda, bitta hujayraga 20 ta diktiosoma to'g'ri keladi.

Golji apparatining membranali elementlari endoplazmatik to'rda sintezlangan moddalarning to'planishida, ularning kimyoviy o'zgarishida, yetilishida qatnashadi. Apparatning sisternlarida polisaxaridlar sintezlanadi, ularning oqsillar bilan o'zaro ta'siri natijasida mukoproteidlar hosil bo'ladi. Eng muhimi shuki, Golji apparati elementlari yordamida tayyor sekretlar hujayradan tashqariga chiqariladi. Bundan tashqari, Golji apparati, lizosomalarning hosil bo'lish manbai hisoblanadi.

Golji apparatining sekretlarni tashqariga chiqarishdagi roli oshqozon osti bezining **ekzokrin** hujayralarida yaxshi o'rganilgan. Bu hujayralar ko'p miqdor sekretor donachalarning bo'lishi bilan xarakterlidir. Zimogen donachalar tarkibida proteaza, lipaza, karbogidraza, nukleaza fermentlari bo'ladi.

Sekretsiyada bu zimogen donachalarning mahsulotlari hujayradan bez bo'shlig'iga chiqariladi, keyin u ichak bo'shlig'iga oqib tushadi. Oshqozon osti bezining hujayralaridan ajralayotgan modda, asosan oqsil bo'lgani uchun radioaktiv moddalar yordamida uning hosil bo'lishi va hujayradan chiqarilishini o'rganish mumkin.

Buning uchun hayvonga tritiy bilan nishonlangan aminokislota-leysin kiritiladi va elektron mikroskopik avtoradiografiya yordamida belgining turli muddatlarda tarqalishi kuzatiladi. Shu narsa ma'lum bo'ldiki, belgi 3-5 minut davomida hujayraning donachali endoplazmatik to'rda sintezlanayotgan oqsil zanjiriga o'tiradi. Keyinroq, 20-40 minut o'tgandan so'ng, belgi endoplazmatik to'rdan tashqari Golji apparati vakuolalari zonasida ko'rinadi. Binobarin, oqsil endoplazmatik to'rda sintezlangandan so'ng, Golji zonasiga o'tkaziladi. Yana ham keyinroq, 60 minutdan so'ng, belgi zimogen donachalar zonasida, undan so'ng esa, bezning atsinus bo'shlig'iga o'tadi. Shunday qilib, Golji apparati sekretiya qilinuvchi oqsil va uning hujayradan tashqariga chiqarishni oraliq zvenosi ekanligi aniqlandi. Bu jarayon sut bezi, ichakning bokalsimon hujayralarida, qadahsimon bez v.b. da ham o'rganildi va o'xshash natijalar olindi. Ribosomalarda sintezlangan chetga chiqariladigan (eksport qilinayotgan) oqsil ajraladi, endoplazmatik to'r sisternlarida yig'iladi va Golji apparati zonasiga tashiladi. Bu yerda endoplazmatik to'rning silliq qismidan o'zida sintezlangan oqsil tutgan mayda vakuolalar ajraladi, ular diktiosomaning proksimal qismi vakuolalari zonasiga o'tadi. Bu yerda vakuolalar bir-birlari bilan va diktiosomaning yassi sisternlari bilan quyilib ketishi mumkin. Shunday yo'l bilan Golji apparati sisternlari bo'shliqlarida oqsil moddalarning to'planishi yuz beradi. Keyin bu oqsillar zichlashib, sekretor donachalarga aylanishi yoki erigan holda qolishi mumkin. So'ng, Golji apparati sisternlarining ampulyar kengaymalaridan, ichida oqsillari bo'lgan vakuolalar ajraladi. Vakuolalar ham bir-birlari bilan quyilishib ketib, yiriklashadi. Shundan keyin, sekretor vakuolalar hujayraning yuza qismiga siljiydi, plazmatik membranaga tegadi va uning membranasi bilan quyilib ketadi va shunday qilib, vakuolalarning ichidagi narsalar hujayralar tashqarisiga chiqadi. Bu jarayon-**eksruziya** (chiqarib tashlash) morfologik jihatdan pinotsitozni anglatadi, faqat teskari tartibda bo'ladi. Bu jarayon **ekzotsitoz** deb atalishi mumkin. Endoplazmatik to'r vakuolalarini Golji apparati zonasiga, u yerdan plazmatik membranaga migratsiyasini boshqarish mexanizmi aniq emas. Shu narsa aniqki, bu jarayon hujayraning energetik qobiliyatiga bog'liq. ATF sintetzi to'xtatilsa, vakuolalar tashilishi ham to'xtaydi. Sekretor vakuolalar migratsiyasini sitoplazmaning mikronaychalar va qisqaruvchi mikrofilamentlarini buzish orqali ham to'xtatish mumkin. Bu shuni ko'rsatadiki, vakuolalar harakati hujayraning sitoskelet komponentlari tomonidan boshqarilar ekan. Shuni ta'kidlash kerakki, sekret mahsulotlarining hosil bo'lishidan tortib, hujayradan chiqarilgunga qadar, u membrana bilan o'ralgan bo'ladi.

Golji apparati zonasida metabolitik jarayonlar ham yuz beradi. Ko'pchilik oqsillarning ba'zi aminokislotalari fosforlanadi, atsetillanadi yoki glyukozalanadi. Glyukozalanish alohida aminokislotalarni qandlar bilan birikishidan kelib chiqadi.

Oqsillarning qand va polisaxaridlar bilan birikishidan sekretiya mahsulotlaridan glikoproteid va mukoproteid (mutsinlar) kabi murakkab oqsillar hosil bo‘ladi.

Oqsilning qandlar bilan dastlabki birikishi donachali endoplazmatik to‘rda yuz beradi. Polisaxarid zanjirlarining keyingi o‘shishi Golji apparatida sodir bo‘ladi. Bu ichak epiteliysining bokalsimon hujayralarida avtoradiografiya metodi orqali isbotlandi.

Kutilganidek, oqsil komponenti donachali endoplazmatik to‘rda hosil bo‘ldi, keyin esa Golji zonasiga ko‘chadi, undan sekretor vakuolalarga o‘tdi, so‘ng hujayradan tashqariga chiqarib yuborildi.

Binobarin, chiqarib yuboriladigan polisaxaridlarning sintezi Golji apparati sisternlarida bo‘ladi. O‘simlik hujayralari qobig‘i matriksining polisaxaridlari (gemisellyuloza, pektin)ning sintezi ham Golji apparatida amalga oshadi. Bundan tashqari, o‘simlik hujayralari diktiosomalarida shilimshiq va mutsinlarining sintezi kuzatiladi.

O‘simlik qobig‘ining asosiy polisaxaridi-sellyuloza plazmatik membrana yuzasida maxsus fermentlar yordamida sintezlanadi. Golji apparati vakuolalarida yig‘ilgan lipid molekulalarining qayta sintezi natijasida murakkab oqsil lipoproteid hosil bo‘ladi, ular esa hujayradan tashqariga vakuolalar orqali chiqarib tashlanadi.

Bir hujayralilarning qisqaruvchi vakuolalari Golji apparatining kengaygan sisternlari hisoblanadi. Vakuola qisqargan vaqtda u plazmatik membrana bilan quyilib ketadi, uning ichidagi moddalar esa ekzotsitoz yo‘li bilan hujayradan tashqariga chiqib ketadi.

Oqsil sekretlarining hosil bo‘lishi va yetilishida oqsillarning zichlanib **“etilishi”** va sekret donachalariga aylanishi kuzatiladi. Bu jarayon vakuoladagi moddalarning suvsizlanishi- **“qurishi”** bilan sodir bo‘ladi.

Golji apparatining doimiy ishida sekretning tashqariga chiqarilishi uzliksiz ravishda apparatning membranasini plazmatik membrana bilan quyilishi orqali bo‘ladi. Go‘yoki apparatdan plazmalemmaga membrana oqimi kelib turadi. Shu bilan birga apparat membranasiga endoplazmatik to‘rdan membranali vakuolalarning oqimi ham kelib turadi. Endoplazmatik to‘r membranasini bevosita plazmalemmaga o‘tishi juda kam kuzatiladi.

Hujayra bo‘linayotganda Golji apparatining to‘rsimon strukturalari diktiosomalarga parchalanib ketadi va qiz hujayralarga passiv va tasodifan tarqaladi. Hujayraning o‘shishi davomida diktiosomalarning umumiy soni ortadi.

Golji apparati har-xil hujayralarda turlicha tarqalsada, uning yadro atrofida joylashishi ko‘proq uchraydi. Ba‘zan, to‘rsimon apparat hujayra markazining atrofida, qutbli epiteliy hujayralarida esa, yadro bilan hujayraning apikal yuzasi oralig‘ida joylashadi. Golji apparatining siljishi hujayraning funksional holatiga bog‘liq bo‘ladi. Buyrak kanalining epiteliy hujayralarida bu organoid bo‘shliqqa goh yaqinlashadi, goh undan uzoqlashadi.

Fazakontrastik mikroskop orqali Golji apparatini tirik hujayralarda ham ko‘rishga erishildi (Dalton, 1983).

Bu organoidning submikroskopik tuzilishi bir va ko‘p hujayrali hayvonlar, shuningdek o‘simliklarning turli hujayralarida o‘xshash ekanligi isbotlandi

(Haguenan a. Bernhard, 1955); Dalton, 1961; Kurosumi, 1961). Bu barcha hujayralarning doimiy qismi ekanligini ko'rsatadi.

Golji apparatining ultrastruktura elementi silliq yoki **“agranulyar”** membrana hisoblanadi. U bir-biri bilan bog'liq va bir-biriga o'tuvchi komponentlardan iborat uch kategoriyaga bo'linadi.

1. Parallel juft membrana shaklida ko'rinadigan, **yassi xaltachalar yoki sisternlar**. Odatda, sisternning bo'shlig'i 150 Å, uchki qismlari kengaygan, qo'shni sisternlar oralig'i 500 Å atrofida bo'ladi.

2. **Yirik vakuolalar**. Ular sisternlarning kengaygan uchlaridan ajraladi.

3. **Mayda pufakchalar** (diametri 300-600 Å). Ular ko'p hollarda sistern membranalari bilan aloqada bo'ladi.

To'liq uch komponentli ultrastruktura ko'proq oqsil mahsulotlari ishlab chiqaradigan turli bez hujayralarida uchraydi.

Apparatning sistern va vakuolalarining ichidagi strukturalar turli hujayralarda o'zlarining elektron zichligi bilan farqlanadi.

Ko'pchilik mualliflar, apparatning membranasini bir qavatli deb biladilar, ammo Yamamota (Yamamota, 1963) nerv hujayralarida bu organoidning membranasini xuddi plazmatik membrana kabi uch qavatli ekanligini isbotladi.

Ko'pchilik umurtqasizlarning hujayralari, sodda hayvonlar va o'simliklar hujayralarining apparatini diktiosomalari ko'p sonli yassi sisternlardan iborat, vakuolyar sistema esa kuchsiz rivojlanadi. Shuning uchun ham sisternlar apparatning asosiy tarkibiy qismi hisoblanadi.

Shunisi qiziqki, sodda hayvonlarda apparatning tipik ultrastrukturasi qisqaruvchi vakuola atrofida emas, balki parabazal tanacha tarkibida joylashadi. Qisqaruvchi vakuola zonasida esa, silliq endoplazmatik to'r joylashadi.

Golji apparatining ultrastrukturasi hujayraning boshqa qismlari bilan aloqasi ham o'rganilgan. Ko'pchilik mualliflar apparat membranasini va endoplazmatik to'r o'rtasidagi to'g'ri anastamozlar bo'lishini aniqladilar. Ba'zi olimlar fikriga ko'ra apparat membranasini va endoplazmatik to'r o'rtasidagi to'g'ri anastamozlar bo'lmagan holda, donachali endoplazmatik to'r apparatga yaqin kelib ribosomalarini yo'qotib, silliqlashadi. To'ring bunday elementlarini **o'tuvchi qismlar** deb yuritiladi. Ular uchun xarakterli narsa shuki, ulardan mayda pufakchalar kurtaklanib ajraladi, ular apparat tomonga ko'chib, uning tarkibiga kiradi. Shuni hisobga olib, Essner va Novikov (1962) lar Golji apparatining tarkibini sistern va yirik vakuolalardan iborat, mayda pufakchalar esa apparat va endoplazmatik to'ring dinamik aloqasini ta'minlovchi **“transport”** strukturalaridir deb hisoblaydilar.

Golji apparatining kimyoviy tarkibini sentrifuga yordamida ajratib olingan fraksiyalarni sitokimyoviy reaksiyalar, biokimyoviy tahlil usullari orqali o'rganildi. Tekshirishlarning ko'rsatishicha, unda lipidlar, deyarli teng miqdorda oqsil va fosfolipidlar bo'ladi. Bular apparatning membranalari ham hujayraning boshqa faol membranali komponentlaridan mitoxondriyalar, endoplazmatik to'r, yadro qobig'i, plazmatik membranadagi kabi oqsil-lipid kompleksidan tuzilganligidan dalolat beradi.

Golji apparatining fermentativ faoliyatini o'rganish unda turli fosfatazalar- ishqoriy, kislotali, nukleoziddifosfataza, tiamin-pirofosfokinazalarni bo'lishini ko'rsatdi. Novikov v.b. (1961) sitokimyoviy va elektron mikroskopik metodlar orqali kislotali fosfatazani apparatning o'zini elementlarida emas, balki unga yaqin joylashgan lizosomalar va sekretor donachalarda joylashganligini isbot qildilar.

O'simlik hujayralarining Golji apparatida faqat nukleoziddifosfataza uchraydi, tiaminpirofosfokinaza esa bo'lmaydi. Golji apparati bilan turli-tuman ob'ektlarning hujayralarida sekret mahsulotlari, kiritmalar, metabolitlar, hujayraga yot bo'lgan tanachalar, vital bo'yoq granulalari bog'liq ekanligi isbotlangan. Bu sohada Nasonov va uning shogirdlarining xizmatlari katta. Ular apparatning ichida ham kiritmalar hosil bo'lishini ta'kidlaydilar.

Turli tip hujayralarda Golji apparati moddalarni yig'ish va zichlash vazifasini bajaruvchi umumiy organoid ekanligi haqidagi Nasonovning fikrlari to'g'ri bo'lib chiqdi. Ko'pchilik sekretor mahsulotlar Golji apparati sisternining kengaygan uchida zichlanadi, keyin undan sekret vakuolasi sifatida ajraladi.

Varshavskiy v.b.larning (1963) ko'rsatishicha, oshqozon osti bezi hujayrarsida ximotripsinogeni endoplazmatik to'rda sintezlanishi 2-5 davom etadi, uning Golji apparatida yig'ilishi esa, 11,7 minut davom etadi. U apparatdan ajralgan kiritmada 36 minut ushlanadi, keyin sekret sifatida ajratiladi. Shunday qilib, endoplazmatik to'rda sintezlangan mahsulotlar Golji apparatiga o'tadi.

Osteoblastlarning kulturasida Golji apparatini tirik holda seytrafer mikrokinos'yomka metodi orqali o'rganildi. Uning strukturalari va kattaligi o'zgarib turadi, undan davriy ravishda mayda pufakchalar sitoplazmaga ajralib chiqadi. O'simlik hujayralarining bo'linishida, qiz hujayralarning oralig'idagi membrananing hosil bo'lishida qatnashadi (Rose, 1961).

Ko'plab kuzatishlar, neyronlarda boshqa bezli hujayralardagi kabi Golji apparatining vazifasi endoplazmatik to'rda sintezlangan oqsil moddalarni yig'ish, zichlashdan iboratligini ko'rsatdi.

Golji apparati eukariotik organizmlarning barcha hujayralarida (sutemizuvchilarning eritrotsitidan tashqari) bo'ladi, ammo hamma hujayralar oqsil, lipid va polisaxaridlarni sintezlash qobiliyatiga ega emas. Muskul hujayralari, ko'pchilik qon hujayralari (donachali leykotsitlar), qoplovchi epiteliy hujayralari aniq ifodalangan sekretiya qobiliyatiga ega emas, ammo, ular yaxshi rivojlangan Golji apparatiga ega.

Barcha hujayralar, qanday ixtisoslashganligidan qat'iy nazar, membranalarini doimo qayta tiklab, yangilab turadi. Chunki, ularning membranalari doimo o'zlarining retseptorlari orqali turli narsalar bilan ta'sirlashib, endotsitozda qatnashadi va har-xil o'simtalarni hosil qiladi. Bunda muhim rolni Golji apparati o'ynaydi.

Lizosomalar

1955 yilda sichqonning jigarini bioximik metodlar bilan tekshirish paytida lizosomalar ochildi (De-Dyuv). Mitoxondriyalar fraksiyasini ikki qismga ajratildi: 1) xaqiqiy mitoxondriyalar va ularga tegishli fermentlar bo'lgan og'ir fraksiyasi, 2) ko'pgina gidrolitik fermentlar tutgan yengil qismi. Keyingi tahlillarning ko'rsatishicha, bu yengil qism o'zida gidrolitik fermentlarni tutadi,

ular kattaligi taxminan 1mk bo'lgan maxsus **lizosoma** deb ataluvchi tanachalarda to'planadi. Har bir lizosoma mustahkam membrana bilan o'ralgan bo'lib, uning ichida kamida o'n ikki xil gidrolitik fermentlar bo'ladi.

Lizosomalar xilma-xil shakldagi vakuolalarga o'xshash organoidlar bo'lib, ularni De-Dyuv uch guruhga bo'ladi: **haqiqiy lizosomalar, prolizosomalar va postlizosomalar**. Haqiqiy lizosomalarning o'zi yana ikki guruhga: **birlamchi va ikkilamchi lizosomalarga** bo'linadi.

Hozirgi vaqtda lizosomalar faqat hayvonlar hujayrasi uchungina emas, balki barcha tirik organizmlar hujayralari uchun universal organoid ekanligi aniqlandi. Lizosomalardagi fermentlarning passiv holda bo'lishi, ularning asosiy xususiyatidir, bu avvalo, ularning o'rab turgan membranalariga bog'liq. Ilgarilari bu organoidlarning polimorfligi qayd qilingan bo'lsa, so'nggi yillarda lizosomalarning turli shakllari, ularning rivojlanishidagi turli bosqichlari ekanligi ma'lum bo'ldi.

Lizosomalar organizm hujayralaridagi oqsil va nuklein kislotalarini hujayra ichida parchalanishi va ularning yangilanishi uchun zarur fermentlar tutuvchi vakuolasimon organoidlardir. Hujayraning ichki ovqat hazm qilish organoidlari sifatida lizosomalar maxsus strukturaga ega bo'lgan membrana bilan qurshalganki, uni lizosoma fermentlari buza olmaydi.

Lizosomalar biologik jihatdan muhim ahamiyatga ega bo'lgan oqsil, nuklein kislotalari va polisaxaridlarni parchalaydi. Bu moddalar hujayraga ovqat sifatida fagotsitoz va pinotsitoz yo'li bilan kiradi. Lizosoma ularni parchalanishida-**lizisida** qatnashadi. Shuning uchun bu organoidni nomi ham lizosoma (lisis- eritish va soma-tana) deb nomlangan. Lizosomalarning yig'indisini hujayraning "**ovqat hazm qilish sistemasi**" deb atash mumkin, chunki ular hujayraga kirayotgan barcha moddalarni o'zgarishida ishtirok etadi.

Undan tashqari, lizosomalarning fermentlari ta'sirida hujayraning o'lgan ba'zi bir strukturalari yoki butun bir hujayralar hazm bo'lib ketishi mumkin. Lizosomalar ba'zi bir organlarni, masalan, itbaliq dumining rezorbsiyasida, yo'q bo'lishida asosiy rolni o'ynaydi.

Lizosomalarning fermentlari o'zi turgan hujayrani ham hazm qilib yuborishi mumkin. Lekin bu fermentlar passiv bo'lib, ovqat hazm qilishda ishtirok etmaydi. Olimlarning fikriga ko'ra, hujayralarni "o'zini hazm bo'lib ketishidan" lizosomalarning membranalari saqlaydi. Bu membrananing bir butunligi buzilsa, hujayra va uning organoidlari ham hazm bo'lib ketishi mumkin. Lizosomalar hozirgi vaqtda barcha hujayralarda topilgan.

Lizosomalar fraksiyasini turli organlardan, shu jumladan buyrak hujayralaridan ham ajratib olindi. Buyrak hujayralarining lizosomalari kiritilgan yot tanachalarni yig'ish xususiyatiga ega ekan. Masalan, peroksidaza kiritilgandan so'ng lizosomalar kattalashib, yot oqsillar gidrolitik fermentlar bilan birga ajratib olingan lizosomalar frak-siyasida to'planadi. Bundan xulosa qilish mumkinki, lizosomalar yot tanachalarni zaharsizlantiradi (detoksikatsiya) va hazm qiladi.

Ta'kidlangandek, lizosomalarning fraksiyasi juda ko'p gidrolazalarni tutadi. Lizosomalar uchun belgi (marker) bo'lib hisoblanadigan **kislotali fosfomoneksteraza** (nordon fosfataza) o'shalar jumlasidandir.

Elektron mikroskop ostida lizosomalar fraksiyasi 0,2-0,4 mkm kattalikdagi turli-tuman pufakchalardan iboratligi aniqlandi.

Ular qalinligi 7 nm li bir qavat membrana bilan o'ralgan. Lizosomalar fraksiyasida zich moddalar bilan to'lgan vakuolalar ushlovchi membranalar to'plami va zich bir xil tanachalar ushlovchi pufakchalar bo'ladi.

Lizosomalarning ichida, ko'p hollarda mitoxondriya va endop-lazmatik to'r fragmentlarini ham ko'rish mumkin. Boshqacha qilib aytganda, bu fraksiya morfologik jihatdan bir xil emas.

Morfologiyasiga qarab lizosomalarning to'rt xili: **birlamchi** va **ikkilamchi lizosomalar**, **autofagosomalar** va **qoldiq tanachalar** farqlanadi.

Birlamchi lizosomalar 100 nm kattalikdagi mayda membranali strukturalardir. Ular faol nordon fosfataza ushlovchi strukturasiz modda bilan to'lgandir. Birlamchi lizosomalarni Golji apparatining periferik qismidagi mayda vakuolalardan amalda ajratish qiyin. Bundan tashqari, ular ham nordon fosfataza tutadi. Bu ferment donachali endoplazmatik to'rda sintezlanadi, keyin diktiosomaning proksimal qismlariga o'tadi va oxiri birlamchi lizosomalarda to'planadi. Birlamli lizosomaning hosil bo'lishi zimogen donachalarning hosil bo'lishiga juda o'xshaydi.

Gol'ji apparati bilan funksional munosabatda bo'lgan silliq endoplazmatik to'rning maxsus qismlaridan birlamchi lizosomalarni mayda pufakchalar holida uzilib chiqishi kuzatilgan.

Olimlar tomonidan olib borilgan tajribalar, gidrolaza fermentlarini granulyar endoplazmatik to'r devoridagi ribosomalar tomonidan sintez qilinishi va silliq retikulum kanallari orqali dastlab Gol'ji apparatiga va undan birlamchi lizosomaga o'tishini ko'rsatdi. Birlamchi lizosomalar, odatda yumaloq, oval shaklda bo'lib, qalinligi 50-90 nm keladigan membrana bilan o'ralgan.

Tajribalar, birlamchi lizosomalarni fagotsitoz yoki pinotsitoz vakuolalari bilan quyilishib, ikkilamchi lizosomalar yoki hujayra ichi ovqat hazm qilish vakuolasini hosil qilishini isbotladi. Hujayraga kirishi zarur bo'lgan moddalarning plazmolemma yuzasiga adsorbsiyasi va sitoplazmaning ichkariga invoginatsiyasi orqali, endotsitoz yo'li bilan geterofag tipidagi ikkilamchi lizosoma hosil bo'ladi. Shu bilan birga birlamchi lizosomalarning passiv gidrolaza fermentlari faollashadi, ular ekzogen moddalarni parchalay boshlaydi. Lizosoma ichida boradigan hazm jarayonining oxirgi mahsulotlari-aminokislotalar, nukleotidlar va boshqalar geterofagolizosoma membranasi orqali diffuziya qilinib, sitoplazmaga chiqadi. Bu moddalar hujayraning nafas olishiga sarflanadi yoki zarur makromolekulalarning biosintezida ishtirok etadi. Qiyin hazm bo'ladigan yoki hazm bo'lmaydigan moddalar qoldiq tanalarda to'planadi, plazmolemma orqali ekzotsitoz qilinadi.

Birlamchi lizosomaning tarkibidagi moddalar endotsitoz vakuola bo'shlig'i bilan birikib, birlamchi lizosoma gidrolazalari substratni parchalay boshlaydi. Agar sichqon organizmiga yot oqsil peroksidazani kiritilsa, u endotsitoz

vakuolalarida (fagosomalarda) to'plana boshlaydi. Gistokimyoviy reaksiyalar yordamida elektron mikroskopda peroksidazani bunday vakuolalarda aniqlash mumkin. Birlamchi lizosomalar bu vakuolalarga yaqinlashadi, ularning membranalari birlashib ketadi va hosil bo'lgan yangi vakuolada peroksidaza va fosfataza faolligi kuzatiladi. U vakuola, o'zining morfologik tuzilishiga ko'ra endotsitoz yo'li bilan kirgan komponentlarni tutgan ikkilamchi lizosomalar hisoblanadi. Hujayra lizosomalarining kattaligi va strukturasidagi turli-tumanlik birinchi navbatda, birlamchi lizosomalarning endotsitoz vakuolalarining quyilishi mahsuloti bo'lgan ikkilamchi lizosomalarning har xilligi bilan bog'liq. Shunday qilib, ikkilamchi lizosomalar hujayra ichi ovqat hazm qilish vakuolalaridan boshqa narsa emas. Ularning fermentlari birlamchi lizosomalar orqali yetkazib beriladi. Shuning uchun bunday lizosomalarning kattaligi va tarkibi yutiladigan modda yoki tanachalarga bog'liq bo'ladi.

Lizosomalar bir-biri bilan quyilishib yiriklashishi mumkin.

Lizosoma tarkibiga kiruvchi yutilgan modalarning keyingi taqdiri gidrolazalar bilan ularni monomerlargacha parchalash va gialoplazmaga o'tkazilishi bilan xarakterlanadi. Gialoplazmada ular parchalanib sintetik va almashinish jarayonlariga kirishib ketadi. Ammo, biogen makromolekulalarni parchalanishi-hazm bo'lishi oxirigacha yetmasligi mumkin. Bu holda lizosoma bo'shliqlarida hazm bo'lmagan mahsulotlarni yig'ilishi, ikkilamchi lizosomalarni telolizosomalarga yoki qoldiq tanachalarga o'tishi yuz beradi. Bu tanachalar endi ko'p gidrolitik fermentlarni tutmaydi, ularning moddalari zichlashadi va qayta tuziladi. Shu yo'l bilan qarigan odamlarning hujayralarida "**qarilik pigmenti - lipofussin**" to'planadi.

Ba'zan, qoldiq tanachalar ekzotsitoz yo'li bilan hujayradan chiqarib tashlanadi yoki ayrimlari hujayra o'lguncha saqlanadi.

Lizosomalar barcha eukariot hujayralarda uchraydi. Ular bir hujayrali tuban o'simliklarda, zamburug'larda va sodda hayvonlarda ham topilgan. Ammo, ularning uchrash tezligi har xil hujayralar va to'qimalar uchun turlicha. Hayvon hujayralaridan leykotsitlar, jigar va buyrak hujayralarida lizosomalar ko'p uchraydi.

Autolizosomalar (autofagosoma) ko'pchilik hujayralarda doimo uchraydi. Morfologiyasi jihatidan ular ikkilamchi lizosomalarga kiradi. Ammo, bularning vakuolalarida sitoplazmatik strukturalar va ularning fragmentlari, mitoxondriyalar, plastidlar, endoplazmatik to'r elementlari, ribosomalar, glikogen donachalari v.b. uchraydi. Autofagosomalarning hosil bo'lishi to'liq o'rganilmagan.

Hujayra ichiga kirgan moddalarning hazm qilinishidan tashqari, hujayrada sitoplazmaning ma'lum bir qismini qurshab o'rab olinishi natijasida autofagosomalar yoki autofagosomal vakuolalar hosil bo'ladi. Bular birlamchi lizosomalar bilan qo'shib, ikkilamchi lizosoma autofagolizosomani hosil qiladi va ularning ichida qolgan sitoplazma qismlari (mitoxondriya, plastid, endoplazmatik to'r qismlari va boshqalar) asta-sekin hazm bo'lib ketadi.

Tekshirishlarning ko'rsatishicha, autofagosomalar faqat birlamchi lizosomalar bilan qo'shib qolmay, ular autofagolizosomalar, geterofagolizosomalar, qoldiq tanachalar va geterofagosomalar bilan ham qo'shila

olar ekan. Autofagotsitoz jarayoni sifatida hujayra och qolganda, uning qismlarini metabolizmga jalb qilib, hujayra hayotini ma'lum vaqtgacha ushlab turadi.

Autofagotsitozning funksional ahamiyati ham yaxshi o'rganilmagan. Lekin, taxmin qilinishicha ular buzilgan hujayra komponentlarini o'ziga biriktirib olib, ularni yo'q qiladi. Bunda ular hujayraichi tozalovchilari rolini o'ynaydi. Hujayralar zararlanganda autofagosomalarning soni ortadi. Lizosomalarning fermentlari o'lgan hujayralarni avtolizida qatnashadi.

Turli patologik jarayonlarda lizosomalar sonining ko'payishi odatdagi hol hisoblanadi.

Tuxumning otalanishi jarayonida spermatozoidning akrosomasi lizosomaga o'xshash vakuol bo'lib, gidrolitik fermentlardan gialuronidaza va proteazalarni ushlaydi, ular spermatozoidning plazmatik membranasi bilan quyilib ketib, tuxumning yuzasiga to'kiladi. Vakuoladan ajralgan fermentlar tuxumning polisaxarid va oqsil qobiqlarini parchalaydi va spermatozoid yadrosini tuxum sitoplazmasiga kirishiga imkon yaratadi.

Lizosomalar hujayrada mustaqil struktura emas, ular endoplazmatik to'r va Golji apparati faoliyati orqali paydo bo'ladi va sekretor vakuolalarini eslatadi. Ularning asosiy vazifasi ekzogen va endogen makromolekulalarni hujayraichi parchalanishida qatnashadi.

6-ma'ruza. Peroxisomalar, cferosomalar va o'simlik hujayralari vakuolalari.

Reja

1. Peroxisomalar
2. Sferosomalar.
3. O'simlik hujayralari vakuolalari.

Peroxisomalar

Hujayradan ultratsentrifugalash orqali ajratib olingan, tarkibi katalaza va peroksidaza fermentlariga boy bo'lgan "**mikrotanacha**"lar **peroksisomalar** deb ataladi. Ular mitoxondriyalardan maydaroq bo'ladi va kristlari bo'lmaydi. Bular 0,3-1,5 mkm kattalikdagi vakuolalar bo'lib bir qavatli membrana bilan qoplangan. Tanachaning markazi (**sersevina**) da kristalga o'xshash, fibrill va naychalardan hosil bo'lgan struktura joylashadi. Sersevinada uratoksidaza fermenti bo'ladi.

Peroxisomalardagi fermentlar tarkibi turlichadir. Barg hujayralarida bo'ladigan peroksisomalar fotonafas olish fermentlari tutadi. Yog'larga boy urug'larning hujayralaridagi peroksisomalarning bir xili-**glioksisomalar** urug'lar o'sayotgan vaqtida yog' kislotalaridan uglevodlar hosil qilishda ishtirok etadi.

Peroxisomalar sodda hayvonlarda, yuksak o'simliklarda va ba'zi embrional to'qimalarda, umurtqali hayvonlarning asosan jigar va buyrak hujayralarida topilgan. Kalamushning jigar hujayrasida o'rtacha 70-100 ta peroksisoma bo'ladi.

De-Dyuv fikriga ko'ra, barcha eukariotlar peroksisomalari umumiy kelib chiqishga ega. Barcha peroksisomalar metabolizmiga ko'ra turli-tuman funksiyalarni o'zida mujassamlashtirgan, ba'zi jihatlardan mitoxondriyalarga o'xshab ketadigan oksidlovchi zarrachalardan kelib chiqqan. Ba'zi olimlar peroksisomalar endoplazmatik to'rt membranasining kengaygan uchlarida hosil bo'lsa kerak, degan fikrni beradi. Yashil o'simliklarda peroksisomalar mitoxondriyalar va plastidlar bilan yaqindan aloqada bo'ladi.

Dastlab, peroksisomalar jigar va buyrak hujayralardan ajratib olindi. Peroksisomalar fraksiyasida vodorod peroksid metabolizmi bilan bog'liq bo'lgan fermentlar uchraydi. Bu fermentlar (oksidaza, uratoksidaza, oksidaza d-aminokislota) faoliyatida vodorod peroksid va uni parchalovchi katalaza hosil bo'ladi. Jigar hujayralari peroksisomalarida barcha oqsillarning 40%i bo'lib, matriksda joylashadi. Vodorod peroksid hujayra uchun zaharli bo'lgani uchun, peroksisoma katalazasi himoya vazifasini bajaradi.

Hayvon va ba'zi o'simliklarda peroksisomalar yog' va karbonsuvlarni o'zgarishida muhim rol o'ynaydi.

Sferosomalar

Sferosomalar diametri 100-150 nm keladigan mayda pufakcha shaklidagi organoidlardir. Ularni 1880 yilda Ganstayn tomonidan ochildi va "**mikrosoma**" deb ataldi. Shakliga qarab, bu mikrosomani keyinchalik "**sferosoma**" deb ataldi.

Sferosomalar endoplazmatik to'rdan hosil bo'ladi. Bunda endoplazmatik to'rt kanalchalari uchidan kichkina sharchalar uzilib chiqib, tez o'sa boshlaydi va diametri 1000-1500Å ga yetadi. Bu bir qavat membrana bilan o'ralgan sharchalar **prosferosomalar** deb ataladi. Sferosomaning o'sishi va qayta qurilishida unda yog' to'planadi va yog' tomchisiga aylanadi.

Sferosoma tarkibida yog'dan tashqari oqsillar va lipaza fermenti bo'ladi. Lekin, turli o'simliklarning sferosoma fraksiyasida lipazadan tashqari proteaza, esteraza, nordon fosfataza, RNKaza va DNKaza fermentlari ham topilgan.

Barcha sferosomalar uchun universal ferment-lipazaning bo'lishi sferosomalar hujayrada yog' sintez qiladigan va o'zida to'playdigan organoid ekanligini ko'rsatadi. Sferosomada olein, linol, linolein, araxidon kislotalari kabi qator to'ynmagan yog' kislotalari sintez qilinadi. Bu organoidda yog' almashinishining fermentlaridan tashqari, boshqa fermentlarning ham bo'lishi, ularda yana qo'shimcha funksiyalar borligidan dalolat beradi.

O'simlik hujayralari vakuolalari

Barcha o'simlik hujayralari sitoplazmasida vakuolalar bo'lib, ular muhim vazifalarni bajaradi. Yosh hujayralarda bir nechta mayda vakuolalar bo'lib, hujayra ixtisoslashgan sari, ular bir-biriga quyilib ketib, bitta yoki bir nechta yirik vakuolani hosil qiladi, u ko'p hollarda hujayraning umumiy hajmini 80% gacha qismini egallaydi. Markaziy vakuolalar bir qavat membrana bilan sitoplazmadan ajralib turadi. Bu membrana **tonoplast** deb ataladi. Vakuola ichini to'ldirib turgan suyuqlikni **hujayra shirasi** deb ataladi(1-ilova b ga qarang). Markaziy vakuola endoplazmatik to'rdan ajralgan mayda pufakchalardan hosil bo'ladi. Bu

yirik vakuola yadro va hujayra organoidlarini chetga surib qo'yadi. Vakuola hujayra shirasi bilan to'lgan bo'lib, uning tarkibida turli anorganik tuzlar, qandlar, organik kislotalar va ularning tuzlari, boshqa past molekulali birikmalar, shuningdek ba'zi yuqori molekulali moddalar, masalan oqsillar bo'ladi.

Markaziy vakuolaning eng muhim vazifalaridan biri, hujayrani **turgor** bosimini ushlab turishdan iborat. Vakuolada erigan molekulalar uning osmotik konsentratsiyasini hosil qiladi. Vakuola shirasining molekulyar konsentratsiyasi hujayra tonoplast membranasining yarim o'tkazish xususiyati, vakuolani **osmometr** sifatidagi rolini yuzaga keltiradi va hujayraga mustahkamlik va turgor-taranglik xususiyatlarni paydo qiladi.

Vakuola gialoplazmaning metabolitik faoliyatidan tonoplast orqali ajralgan bo'ladi, ammo hujayra vakuoladan zaxira moddalarni yig'adigan joy sifatida foydalanadi. Bundan tashqari, undan metabolitik qoldiqlarni ekskretsiya qilish uchun ham foydalanadi. Vakuola orqali ekskretsiya qilinadigan metabolitlarning xili juda ko'p. Ularning ichida turli alkaloidlar (nikotin, kofein) va polifenollar ham o'rin olgan. Vakuolada ko'plab glyukozidlar, jumladan turli pigmentlar, masalan, antotsianlar to'planadi.

Vakuola shirasida anorganik moddalardan kaliy, natriy, kalsiy fosfatlari, organik kislotalar tuzlari to'planadi. Tonoplastni **ekskretsiyada** ishtirok etadi deyish mumkin.

Vakuolada qandlar eritma shaklida bo'ladi. Urug'larning hujayralari vakuolalarida oqsillar to'planadi. Oqsillarning to'planishi aleyron vakuolalarida amalga oshadi, keyin albumin va globulinlar qo'shiladi. So'ng vakuolalar suvsizlanadi va qattiq aleyron tanachalariga aylanadi. Urug' unayotganda bu tanachalar yana suvni qabul qiladi va vakuolalarga aylanadi, bu vakuolalarda fermentlar faollashadi. Aleyron donachalari lizosomalarini eslatadi. Urug' unayotganda undagi zaxira oqsillar hazm bo'ladi. Aleyron vakuolalarida, shuningdek mayda va yirik vakuolalarda gidrolitik fermentlar bo'ladi. Tonoplast orqali vakuolaga o'tgan turli moddalar o'zgarishlarga uchraydi.

Sitoplazmaning vakuolyar tizim strukturasi bir butundir. Uning alohida elementlari qayta tuzilish va funksiyasi o'zgarishi vaqtida biridan ikkinchisiga o'tishi kuzatiladi. Yadroning tashqi membranasini donachali endoplazmatik to'r membranasiga bevosita o'tadi. Donachali endoplazmatik to'r membranasini silliq endoplazmatik to'rda davom etadi.

Endoplazmatik to'r membrana elementlaridan tonoplast, sferosoma, peroksisoma membranalari hosil bo'ladi. Endoplazmatik to'rning ikkala xilining membranalari mayda vakuolalar shaklida Golji apparati tarkibiga kiradi, u yerda membrananing qayta qurilishi va qalinlashishi yuz beradi.

Golji apparati membranalardan sekretor vakuolalar va lizosomalar membranalari hosil bo'ladi, ularning har biri ekzotsitoz yoki birlamchi lizosomalarini fagosomalar bilan qo'shib ketishida plazmatik membrana bilan quyilishi mumkin. Shularni hisobga olsak, hujayra vakuolalarining barcha tizimi bir butun deb aytish mumkin. Bu tizimda ikkita kichik tizimni farqlash mumkin. Biri donachali endoplazmatik to'r bo'lib, uning membranasini plazmalemma bilan,

ikkinchi kichik tizim Golji apparati orqali vakuolalar oqimi va lizosomalar hosil bo'lishi orqali aloqada bo'ladi.

Mustahkamlash uchun savollar:

1. Peroxisomalarning tuzilishi va funksiyasi nimalardan iborat?
2. Sferosomalarning tuzilishi va funksiyasi qanday?
3. Osimlik hujayralari vakuolalari haqida nimalarni bilasiz?

7-ma'ruza. Hujayraning tayanch-harakat tizimi.

Reja.

1. Biologik harakatlar.
2. Sikloz.
3. Muskullar qisqarishi.
4. Mikrofilamentlar.
5. Oraliq filamentlar.
6. Mikronaychalar.
7. Sentiolalar.
8. Bo'linish duki mikronaychalari.
9. Bazal tanacha, kiprik va xivchinlar.

Hujayra harakatlari hujayraning mexanik energiyasini namoyon qiladi. U hujayraning faolligini ko'rsatuvchi ob'ektiv ko'rsatkich hisoblanadi. To'qimalarda hujayralar harakatini kuzatish bilan biz uni xaqiqatdan ham tirik ekaniga ishonch hosil kilamiz.

Biologik harakatning shakllari va funksiyasi juda ham turli-tumandir. Yuqori hayvonlarning bo'shliqdagi harakati, shuningdek uning ichki organlari-ichak, bachadon, yurak, qon tomirlari harakatlari har xil muskullarning qisqarishi bilan yuzaga keladi. O'simliklar uchun **tropizm** va **nastiya** deb ataluvchi sekin harakatlar xarakterli. Lekin ba'zi o'simliklarda-mimoza va boshqalarda ancha tez reaksiyalar kuzatiladi. Sodda hayvonlar va yuqori hayvonlarning erkin yashovchi hujayralari amyoboid harakat qiladi yoki maxsus moslamalar - kipriklar va xivchinlar yordamida harakat qiladilar.

Biologik harakat reaksiyalari organizmlarning harakatidagina ishlatilmaydi, balki ular hujayraning ichidagi bo'ladigan jarayonlarda ham muhim rol o'ynaydi.

Hujayraning gialoplazmasi to'xtovsiz harakatda bo'ladi, u bilan birga mitoxondriyalar va boshqa hujayra ichidagi organoidlar harakat qiladi.

Hujayraning funksional holatiga qarab mitoxondriyalar qisqaradi yoki bo'shashadi. Hujayralarning bo'linishida xromosomalar juda murakkab harakat qiladi. Ribosomalar oqsillar biosintezida informatsion RNK bo'ylab harakat qiladi; sintezlangan ipsimon oqsil molekulasi matrisadan chiqadi va murakkab harakat qiladi. Informatsion RNK DNK molekulasi bo'ylab harakat qiladi, ikki zanjirli DNK reduplikatsiya vaqtida yoyilib ketadi va boshqalar.

Protoplazmaning oqishi - sikloz

Bu harakatni yirik vakuola atrofida yupqa sitoplazmatik parda hosil qiladigan o'simlik hujayralarida (elodeya) kuzatish ancha qulay. Sitoplazmaning periferik qismlarida to'xtovsiz harakat kuzatiladi va xloroplastlarni hamda hujayradagi granulalarni hosil bo'lgan joydan boshqa qismlarga siljitadi. Analogik harakatlarni yuqori hayvonlarning to'qimlari kulturasida ko'proq kuzatiladi. Bu harakatlarni mikrokinematografiya metodi yordamida o'rganiladi.

Hujayra ichidagi harakatlarga yana mitotik harakatni ham kiritiladi. Bu harakat hujayra markazi va xromosomalarni siljishi bilan xarakterlanadi. Sitoplazmaning barcha harakatlarini **sikloz** deb ataladi.

Ba'zi hujayralar ixtisoslashgan strukturalar-kipriklar va xivchinlarga ega bo'lib, ular hujayralarni yoki ularning atrofidagi suyuqlikni harakatga keltiradi. Shu narsa isbotlandiki, qandaydir harakat apparati, albatta qandaydir hujayraichi tayanch, sinch yoki skelet tuzilmalari bilan bog'liq bo'lar ekan. Shuning uchun hujayraning bunday tuzilmalarini **harakat-tayanch** sistema deb atash mumkin.

Hujayraning haqiqiy harakat komponentlariga turli mikrofilamentlar va mikronaychalarga to'plangan oqsillarni, hujayraichi tayanch yoki skelet strukturalariga esa mikrofibrillar va mikronaychalarni kiritish mumkin.

Barcha harakat apparatlarining ishini yaxshi tushunish uchun birinchi navbatda muskullarning qisqarishini o'rganish zarur.

Miofibrillar, muskullar qisqarishi

Muskul to'qimasi hujayralarining sitoplazmasida qisqaruvchi ipchalar-**miofibrillar** bo'ladi. Ular ayniqsa, skelet muskullarida, yurak muskuli va silliq muskullarda ko'plab bo'ladi. Skelet va yurak muskulida miofibrillar o'ziga xos tuzilgan bo'lib, ular ko'ndalang yo'lli bo'lib ko'rinadi. Yorug'lik mikroskopida miofibrillar tutamining barcha qismlari bir xil emas, unda qoramtir va oqish qismlar bo'ladi. Qoramtir disklarni **anizotrop disk** deb (A-disk), oqishlarini-**izotrop disk** deb (I-disk) ataladi. I-disk Z chiziq orqali ikkiga ajraladi. Har bir miofibrill (yo'g'onligi 0,5 mkm) navbatlashib joylashadigan qismlardan tuzilgan bo'ladi: $A+0,5I+Z+0,5I+A+0,5I$.v.b. Shunday qilib, miofibrillning tuzilish va funksional birligi ikki Z chiziqlarining oralig'i-**sarkomera** ekan. Sarkomeraning kattaligi bo'shashgan holda bir xil (hayvonning turiga qarab 1,8-2,8mkm) bo'ladi. Sarkomeraning tuzilishi elektron mikroskop orqali o'rganildi. Ma'lum bo'lishicha, miofibrill o'z navbatida yana ham ingichkaroq ipchalar-**protofibrillardan** tashkil topar ekan, ularning diametri sarkomeraning turli qismlarida turlicha bo'ladi. I disklarda uzunligi 1 mkm atrofida bo'lgan ingichka (7nm) iplar, A disklarda ingichka iplardan tashqari uzunligi 1,5 mkm bo'lgan yo'g'on (16 nm) iplar ham bo'lar ekan. Protofibrillar bir-biriga parallel holda joylashadi, biri ikkinchisiga o'tmaydi. Agar e'tibor berib qaralsa, sarkomeraning uzunasiga protofibrillarning uchta: Z chiziq bilan birikkan ingichka, keyin yo'g'on va yana Z chiziq bilan birikkkan ingichka qismlar ko'zga tashlanadi. A disk zonasida yo'g'on fibrilldan tashqari Z chiziqdan keladigan ingichka fibrillni oxiri joylashadi.

Ingichka iplar asosan aktin, qisman tropomiozin va troponin, yo'g'onlari-miozin oqsilidan tarkib topganligi aniqlangan. Z disklar α -aktin va desmin oqsillaridan tuzilgan. Aktinning molekulyar og'irligi 43,5 ming bo'lib, kattaligi 3 nm keladigan globulyar oqsildir. U ATF va ba'zi oqsil faktorlari ishtirokida yo'g'onligi 7 nm gacha bo'lgan ipsimon strukturalarga aylanadi. Bunday aktin fibrillari bir-biri atrofida aylanuvchi ikkita spiraldan tashkil topgan. Yo'g'on iplarning tarkibiga kiruvchi miozin juda yirik oqsil (mol. og'irligi 470 ming) bo'lib, 6 ta zanjirdan tuzilgan. Ulardan ikkitasi uzun bo'lib, biri ikkinchisini spiral holda o'raydi; 4 tasi qisqa bo'lib, ular uzun ipning uchiga birikadi va globulyar "**boshcha**"ni hosil qiladi, u ATF aza faolliligi ega bo'lib, aktin bilan bog'lanib aktomiozinni hosil qiladi, u esa qisqarish xususiyatiga ega bo'ladi.

Miozinning uzun (150 nm) molekulalari bog'lam (tutam) ni hosil qiladi, uning tarkibiga 300 ta shunday molekulalar kiradi. Bunday yo'g'onlashgan (16nm) miozin protofibrillarida uzun iplar "dumi-dumiga" qaragan holda yotadi, natijada miozinning boshchasi bunday iplarning oxirida joylashadi, o'rta qismida esa boshchalar bo'lmaydi. Boshchalar ko'ndalang ko'priklar hosil qiladi, ular aktin va miozin iplarini bir-biriga bog'laydi. Boshchaning aktin bilan bunday bog'lanishida **aktomiozin** kompleksi hosil bo'ladi.

Aktin protofibrillari bir uchi orqali Z disk bilan bog'langan. Z disk tarmoqlangan α -aktin oqsil molekulasidan iborat, u miofibrillarga ko'ndalang joylashgan fibrillyar to'rni hosil qiladi. Z diskga ikki tomondan qo'shni sarkomeralarning aktin iplari birikadi. Z disklarning vazifasi sarkomeralarni bir-biriga bog'lashdan iborat, ular qisqaruvchi strukturalar hisoblanmaydi. Umuman olganda, muskulda qisqaruvchi, o'z uzunligini qisqartuvchi molekula yo'q. Qisqarishni yuzaga kelishi Z disklar orasidagi masofani kichrayishi, ya'ni sarkomeralar uzunligini kichrayishi hisobiga amalga oshadi. Muskul qisqarishi mexanizmi miofibrilda joylashgan barcha sarkomeralar oralig'ini bir vaqtda kichrayishidan iborat. G.Xaksli muskullar qisqarishi asosida yo'g'on va ingichka iplarni bir-biriga nisbatan siljishi yotadi, degan fikrni ilgari surdi. Bunda yo'g'on-miozinli iplar aktinli iplar orasiga kiradi va Z disklarini bir-biriga yaqinlashtiradi. Bu **sirpanuvchi iplar** modeli faqat ko'ndalang yo'lli muskullarni emas, balki barcha qisqaruvchi strukturalarning qisqarishini tushunishga imkon beradi.

Silliq muskullarda ham aktin va miozinli iplar bor, ammo ko'ndalang yo'lli muskuldagidek to'g'ri joylashmagan. Ularda sarkomeralar yo'q, aktinli protofibrillar tutami asosida qat'iy tartibli bo'lmagan holda miozin molekulalari joylashadi va skelet muskuldagi kabi yo'g'on tuzilma hosil qilmaydi.

Muskul hujayralaridan boshqa hujayralar ham harakatlana oladi, ayrim qismlari qisqara oladi. Ularda ko'ndalang chiziqli fibrillar yo'q, bunday hujayralarda harakat jarayonlari turli xil mikrofilamentlar yordamida amalga oshadi.

Mikrofilamentlar

Mikrofilamentlar deyarli barcha hayvon va o'simlik hujayralarida topilgan. Ular uzunligi 7 nm keladigan ingichka oqsil ipchalardir. Mikrofilamentlar ayniqsa, sitoplazmaning yuza (kortikal) qatlamida, harakatchan hujayralarning psevdopodiylarida uchraydi va turli yo'nalishlarda bir-birini kesib o'tuvchi

ingichka ipchalardan iborat to'rtini hosil qiladi. Bundan tashqari, ular ingichka ichakning epiteliysi hujayralarida ham uchraydi va hujayraning tanasi bo'ylab o'tadigan tutamlarni hosil qiladi.

Lyuminessent mikroskop orqali mikrofilamentlarning tarkibida aktin va boshqa oqsillarning borligi aniqlangan. Mikrofilamentlarni to'qimalar kulturasida fibroblastlarda o'rganish qulay ekan, chunki ular shisha idish bo'ylab faol harakatlanadi. Agar uni shishadan ajratilsa, u yumaloqlashib oladi. Oynaga yopishib olsa, yuza bo'ylab cho'ziladi. Bunda u bir necha ko'rinishni (bosqich) namoyon qiladi: yopishishni boshlanishi, radial yassilanish va qutblanish (Vasilev, Gelfrand, 1981.). Hujayra substratga o'tirgach radial cho'zilishni boshlarida harakatlanish xususiyatini namoyon qiladi, o'z atrofiga psevdopodiylarni chiqaradi, ularning uchlari substratga yopishadi. Bunday hujayralar radial yassilangandan so'ng qutblana boshlaydi. Bu vaqtda psevdopodiylar hujayraning bir tomonida, uning faolroq qismida qoladi. Sitoplazmaning xuddi shu qismi fibroblastni harakat yo'nalishini belgilaydi-hujayra qutblanish bosqichiga o'tib harakatlana boshlaydi, hujayraning boshqa yuzalari faolligini yo'qotib, barqaror bo'lib qoladi.

Fibroblastlarning harakatini birinchi bo'lib, V.Lyuis mikrokinoni qo'llash orqali o'rgandi. U psevdopodiylar joylashgan qism ayollar ko'ylagining etagiga o'xshash kengaygan burmali bo'lishini, uning qirg'oqlarida **lamellopodiy** deb ataluvchi o'simtalar hosil bo'lishini kuzatdi. Ularning uchlari substratga mustahkam yopishganda o'sha tomonga qarab hujayra tortiladi, agar yopishmasa lamellopodiy sitoplazmaga tortib olinadi.

Fluorescent metodini qo'llash orqali qutblangan, harakatlanayotgan fibroblastlarni o'rganish, hujayraning faol qismi korteksida, hujayra tanasida harakat yo'nalishi bo'ylab joylashgan mikrofilament tutamlarida va psevdopodiylarning qirg'oqlarida aktinni bo'lishi kuzatildi.

Shu metod yordamida hujayrada qisqarish jarayonida ishtirok etuvchi miozin, α -aktin, tropomiozin bo'lishi aniqlandi.

α -aktinin mikrofilamentlar tutami plazmatik membranaga yaqinlashgan va lamellopodiy substratga mustahkam birikkan qismida joylashadi. Shuningdek, u mikrofilamentlar tutami tarkibida ham uchrab, yo'l-yo'l ko'rinishni namoyon qiladi. Bu holda α -aktinin Z disk miofibrillariga o'xshash fibrilyar aktin molekulalarini bir-biriga bog'laydi.

Fibroblastlarning miozini muskul miozinidan aminokislotalarning joylashish tartibi bilan farqlanadi va u yo'g'on fibrillar hosil qilmaydi.

Aktomiozin oqsili kompleksiga kiruvchi tropomiozin ham mikrofilamentlar tutami tarkibida topilgan. Mikrofilamentlar harakatning hujayraviy shaklini ta'minlovchi elementar strukturalar hisoblanadi.

Ichak epiteliysi so'rg'ichlarida plazmatik membranaga valin oqsili yordamida birikadigan aktinli mikrofilamentlar topilgan.

Mikrofilament tutamlari hujayraning harakatida va uning alohida komponentlarining harakatini ta'minlovchi kuchli qisqaruvchi strukturalarni paydo bo'lishida qatnashadi. Ehtimol, hujayra ichidagi barcha organellalarning

harakati ham mikrofilamentlar bilan bog'liq bo'lsa kerak. Sitoplazmaning harakati-**sikloz** ham shu bilan bog'liq.

Oraliq filamentlar

Oraliq filamentlar mikrofibrillar deb ham atalib, yo'g'onligi 10 nm ga teng bo'ladi, shuning uchun ularni **10 nm filamentlar** (100Å) deb atashadi. Ular odatda tutamlar hosil qiladi va asosan sitoplazmaning periferiyasida joylashadi, ammo ularni yadro atrofida joylashganligi ham kuzatilgan. Kimyoviy tarkibi jihatidan ular turli-tuman bo'ladi. Masalan, epiteliy hujayralarida **keratin (tonofilamentlar)**, mezenxima hujayralarida-**vimentin**, muskul hujayralarida-**desmin**, nerv hujayralarida-**neyrofibrill** oqsili ko'rinishida uchraydi. Oraliq filamentlar asosan mexanik, skelet yoki sinch vazifasini bajaradi. Ko'pchilik epiteliy hujayralarida, ayniqsa teri epiteliysida ular yo'g'on tonofibrill tutamini hosil qiladi. Ular bu hujayralarga egiluvchanlik, taranglik va mustahkamlik beradi. Bular ko'pchilik desmosomalar bilan birikib, haqiqiy mexanik funksiyani namoyon qiladi.

Oraliq filamentlar mikrofilamentlar va mikronaychalar kabi harakatchandir. Masalan, fibroblastlar yassilanishi vaqtida ular dastlab yadro atrofiga yig'iladi, keyinroq esa hujayraning periferik qismlarida ham kuzatiladi. Hujayra bo'linishida ular ikkita taqasimon strukturaga ajraladi, keyinchalik qiz hujayralarning yadrosini o'rab oladi. Bu kuzatishlar oraliq filamentlar yadroni sitoplazmaning muayyan joyida turishini ta'minlarmikin, degan fikrga ham olib keladi.

Mikronaychalar

1963 yilda hayvonlar va o'simliklar hujayrasi sitoplazmasining tashqi qatlamlarida diametri 250 Å, devorining qalinligi 50-80Å, uzunligi bir necha mk keladigan naychasimon organoidlar ochildi. Buni dastlab, Robertis va Frasti tomonidan mielinli nerv tolasidan ajratilgan aksoplazmada kuzatdilar va **mikronaychalar** deb nomladilar.

Mikronaychalarning ochilishi uchun o'simlik to'qimalarini fiksatsiya qilishning yangi usullarini ishlab chiqilgandan keyingina imkon yaratildi.

Mikronaychalar oqsillardan iborat bo'lib, membranali tuzilishga ega emas. Ular aniq morfologik tuzilishga egaligi uchun hujayraning boshqa komponentlaridan oson ajratiladi. Mikronaychalar barcha eukariotik hujayralarda topilgan, bakteriya va prokariotlarda topilgan emas. Bular barcha hujayralarda o'xshash tuzilish va vazifaga ega.

Mikronaychalar sitoplazmada erkin, ba'zan vaqtinchalik to'plamlar hosil qilib joylashadi. Masalan, o'simlik va hayvon hujayralarida duk iplarini hosil qiladi. Ular murakkab tuzilgan sentriola va bazal tanachalar tarkibiga kiradi. Mikronaychalar kiprik va xivchinlarning tuzilish birligi hisoblanadi. Mikronaychalar to'g'ri, tarmoqlanmagan, ichi bo'sh silindrlardir. Ularning tashqi diametri 24±2 nm, ichkisi 15 nm, devorining qalinligi 5 nm. Mikronaychalar devori zich joylashgan, kattaligi 5 nm atrofida bo'lgan yumaloq subbirlıklardan iborat. Elektron mikroskop ostida mikronaychalarning ko'ndalang kesimida 13 ta subbirlilik ko'rinadi, ular bir qavatli xalqani hosil qiladi. Ajratib olingan

mikronaychalarni turli metodlar orqali o'rganish, ularning devori ipsimon strukturalar (protofilament) bo'lib, ular uzunasiga joylashgan 5 nm keladigan globulalardan tuzilganligini ko'rsatadi. Bu globulyar fibrillar bir-biriga zich joylashib, mikronaycha devorini hosil qiladigan xalqasimon qatlamlarni shakllantiradi. Sodda hayvonlarning kiprik, xivchin, bo'linish dukining mikronaychalari o'xshash tuzilish va xususiyatga ega. Ular faqat mikronaychalar uchun xos bo'lgan oqsil-**tubulinlar**dan tuzilgan. Elektroforez metodini qo'llash orqali mikronaychalarda ikki xil: α - va β - tubulinlar bo'lishi aniqlandi. Ular **dimerlarni** hosil qiladi va mikronaychalar devorini tashkil qiluvchi subbirliklar hisoblanadi.

Mikronaychalar tarkibiga tubulinlardan tashqari 20 ga yaqin yuqori molekulali qo'shimcha oqsillar ham kiradi va mikronaychalarning shakllanishida tubulinlarni polimerlanishida qatnashadi.

Mikronaychalarning hosil bo'lish jarayoni (sborka) o'z-o'zini yig'ish asosida bo'ladi. Buni kerakli sharoitlarni yaratib, 37⁰ S da probirkada amalga oshirish ham mumkin. Muhitga tayyor mikronaychalar ko'shish orqali tubulinlarni polimer holiga o'tishini tezlashtirish mumkin. Shuningdek, probirkada mikronaychalarni parchalash (razborka) yoki depolimerlash ham mumkin, buning uchun muhitga Ca⁺⁺ ionlari yoki kolxisin qo'shiladi. Tabiiy sharoitda sitoplazmada doimo mikronaychalarning yig'ilishi va parchalanishi yuz berib turadi. Tirik hujayralarda yangi mikronaychalar sentriollarda, bazal tanachalarda, mitotik xromosoma kinetoxorlarida hosil bo'ladi, ular "**mikronaychalar shakllanishi markazlari**" hisoblanadi.

Shu narsa isbotlandiki, alohida tubulinlar ham, mikronaychalar ham o'zlari qisqarish xususiyatiga ega emas ekan.

Sentriolalar

Sentriolalar Flemming (1875) va Beneden (1876) lar tomonidan topilgan. Ular hujayra markazi tarkibiga kiradi. Hujayra markazi esa Boveri (1888) tomonidan yetilayotgan askarida tuxumida kuzatilgan.

Ba'zi ob'ektlarda sentriolalar juft (**diplosoma**) bo'lib, sitoplazmaning oqish zonasi bilan o'ralgan, undan radial holda ingichka fibrillar tarqaladi, uni **sentrosfera** deb ataladi. Sentriola va sentrosfera birgalikda hujayra markazi yoki **sentrosomani** hosil qiladi. Sentriolalar hayvon hujayralarida doimo bo'ladi, ammo sodda hayvonlar, yuksak o'simlik va tuban zamburug' hujayralarida kuzatilmagan. Hujayraning bo'linishida sentriolalardan bo'linish duki hosil bo'ladi va qutblarga joylashadi. Sentriolalarning nozik tuzilishi elektron mikroskop yordamida o'rganildi.

Har bir sentriola 0,3-0,6 mkm uzunlikdagi silindr shaklida bo'lib, uning diametri 0,1-0,15 mkm dir. Silindrning devori 9 guruh mikronaychalardan tashkil bo'lgan. Har bir guruh esa 3 tadan naycha (**triplet**) dan tuzilgan. Hamma hujayralar sentriolalari naychalarining soni bir xil va doimiy. Sentriolalar juft bo'lib, bir-biriga perpendikulyar joylashadi, ammo hech qachon bir-biriga tegib turmaydi(ilova,24). Tripletning birinchi mikronaychasi (A-mikronaycha) ning diametri 25 nm va devorining qalinligi 5 nm bo'lib, 13 ta globulyar subbirlikdan

tashkil topgan. Har bir tripletning uzunligi sentriola uzunligiga teng. Ikkinchi va uchinchi(V va S) mikronaychalarni A- mikronaychadan farqi shuki, ularning har biri 11 tadan subbirliklardan iborat va qo'shni mikronaychalar bir-biriga zich joylashadi. Har bir triplet silindrning markaziga nisbatan taxminan 40^0 li burchak hosil qilib joylashadi.

Odatda interfaza hujayralarida doimo ikkita sentriolalar **duplet** yoki diplosoma hosil qilib yonma-yon joylashadi. Diplosomada bir sentriolaga ikkinchisi perpendikulyar joylashadi. Ulardan biri "**ona**", ikkinchisi "**qiz**" sentriolalardir. Ikkala sentriolalar uchlari bilan shunday yaqinlashganki, qiz sentriolaning proksimal uchi ona sentriolaning yuzasiga qaragan holda joylashadi. Ona sentriolasining distal uchida tripletlarda **o'simta (shpor)** shaklida amorf modda joylashadi. Qiz sentriolada ular bo'lmaydi.

Har bir sentriola atrofida strukturasiz yoki ingichka tolali matriks bo'ladi. Yana sentriola atrofida bir nechta qo'shimcha strukturalar: **satellitlar**, mikronaychalar moslamalari, sentrosfera hosil qiluvchi qo'shimcha mikronaychalar bo'ladi.

Elektron mikroskopik tekshirishlarning ko'rsatishicha sentrosfera shu'lalari diplosomadan tarqalayotgan mikronaychalar ekan. Ona sentriola atrofida joylashgan perisentriolyar satellitlar sentriola devorida joylashadigan konussimon oyoqchasi va shu oyoqchada tugaydigan boshchadan tuzilgan. Satellitlarning soni har xil bo'lib, sentriolaning turli qismlarida joylashadi. Bundan tashqari, sentriola bilan struktura jihatidan bog'liq bo'lmagan uning yonida joylashgan mayda zich tanachalar bo'ladi, unga bir yoki bir nechta mikronaychalar keladi. Mikronaychalar satellitlar boshchalariga ham keladi. Bu qo'shimcha mikronaychalar sentriolaning mikronaychalaridan bevosita chiqmaydi, ular faqat satellitlar bilan yoki matriks bilan tutashgan bo'ladi. Xuddi shu mikronaychalar sentriolalar atrofida sentrosferani hosil qiladi.

Qo'shimcha strukturalarni mikronaychalarning tubulinlardan yig'ilishi markazlari deyish mumkin. Sentriolalarning kimyoviy tuzilishi o'rganilmagan, ammo shunga qaramay sentriola mikronaychalari tarkibiga tubulinlarni kirishiga barcha asoslar bor.

Interfaza hujayrasida sentriolalar yadro va yadro membranasi bilan bog'liq bo'lar ekan. Ultratsentrifuga yordamida yadro ajratilganda u bilan birga barcha sentriolalar ham shu fraksiyada bo'ladi. Sentriolalarning yadro bilan aloqasi asosan mikrofilamentlar va oraliq filamentlar orqali amalga oshadi.

Bo'linish duki mikronaychalari

Mitotik bo'linish deyarli barcha eukariotik hujayralar hamda sodda hayvon hujayralariga xosdir. Mitozda maxsus struktura-**bo'linish duki** hosil bo'ladi, uning tuzilishi asosida mikronaychalar yotadi. Bo'linish duki xromosomalarni qiz hujayralarga tarqalishida qatnashadi. Mitoz tugagach u yo'q bo'lib ketadi. Dukning paydo bo'lishi va joylashishi turlicha bo'ladi, bu hayvon hujayralarida yaxshi o'rganilgan. Bo'linish duki xromosomalar bilan birgalikda **mitotik apparat**ni tashkil qiladi, bu dengiz yulduzining maydalanayotgan tuxumidan ajratib olingan. Uning tuzilishi gantelsimon shaklda bo'lib, ikkita sentriolalari

bilan sentrosfera va duk iplari bo'lgan oraliq zonalardan iborat. Bu zonalarning barchasida ko'plab mikronaychalar bo'ladi.

Bo'linish dukining markaziy qismi mikronaychalari sentrosfera mikronaychalari kabi sentriolalar va maxsus struktura-**kinetoxorlar** atrofida tubulinni polimerlanishi natijasida hosil bo'ladi.

Kinetoxor uzunligi 0,3-0,6 mkm, yo'g'onligi 0,1-0,15 mkm bo'lgan uch qavatli struktura hisoblanadi. Uning periferiyasida ikkita qoramtir (yo'g'onligi 30-50 nm) qavat bo'ladi, u o'rtasidan oqish zona bilan bo'lingan. Tashqi qavat duk mikronaychalari bilan, ichkisi xromosomaning birlamchi qisilmasi bilan bog'liq.

Yuksak organizmlarda bo'linish dukida kinetoxorlardan qutblarga boruvchi hamda qutblar zonasidan chiquvchi tolalar farqlanadi. Qutbdan chiquvchi mikronaychalar bo'linish dukidan biroz nariroqqa boradi, g'uyoki bir qutbdan chiqqan mikronaychalar boshqa qutbdan chiqqanlarini markaziy zonada bir-birini yopadi. Tuban eukariotlarda qutblararo mikronaychalar bayon qilingan.

Mitotik duk profazada yadro qobig'i parchalanayotganda hosil bo'la boshlaydi. U vaqtda sentriolada o'sib borayotgan mikronaychalar xromosomalarni ekvator tekisligiga go'yoki itarib boradi. Bo'linish dukining to'liq shakllanishi qutb va kinetoxor mikronaychalari hisobiga bo'ladi. Hayvon hujayralari metafazasida qutb mikronaychalari ekvatorial zonada yoki undan bir oz o'tib tugaydi. Shuning uchun, bo'linish duki bir-biriga kirib boruvchi ikki yarimta bo'linish dukidan hosil bo'lgandek ko'rinadi. Prometafaza bosqichidagi hujayrani sentrifuga qilinganda bu ikki yarimtaliklar alohida-alohida cho'kmaga tushadi.

O'simlik hujayralari va sodda hayvonlar mitotik bo'linadi va bo'linish duki hosil bo'ladi, ammo sentriolalar bo'lmaydi va xromosomalarning tarqalishi sentriola ishtirokisiz amalga oshadi.

Bo'linish dukining kimyoviy tuzilishi to'liq o'rganilmagan, ammo uning asosiy massasi (90%) oqsil, qisman RNK (6%), lipidlar va polisaxaridlardan tashkil topganligi aniqlangan. Oqsillardan tubulin 10-12%, boshqa oqsillar unga hamroh bo'ladi. Ultrayupqa kesmalarda bo'linish duki zonasida mikronaychalardan tashqari yakka holdagi ribosomalar, membranali mayda pufakchalar, fibrillar ham ko'rinadi. Bo'linish duki tubulinlari xususiyatlari jihatidan boshqa strukturalardagilarga o'xshaydi.

Tirik hujayrada bo'linish duki past harorat, yuqori bosim va kolxisin ta'sirida parchalanib ketadi. Kolxisindan shu yo'l bilan poliploid hujayralar olinadi.

Anafazada xromosomalarning harakati mexanizmi ko'pchilikni e'tiborini tortadi. Bu fazada xromosomalar harakatida ikki bosqich kuzatiladi. Dastlab kinetoxordan chiqqan mikronaychalar tutami qisqaradi (kaltayadi) va xromosomalar qarama-qarshi qutblarga tortila boshlaydi. Keyin bo'linish dukining qo'shimcha uzayishi yuz beradi va xromosomalarni qutblarga tortadi. Sodda hayvonlarda bo'linish dukining besh marta uzayishi kuzatilgan.

Xromosomalarning harakati haqidagi gipotezaning biri **mikronaychalarni yig'ish va parchalanishiga** asoslangan. Xromosomalar harakati kinetoxor fibrillarining kaltayishi hisobiga bo'ladi. Bu gipotezaga asosan, qutblarda

kinetoxor mikronaychalarning parchalanishi yuz beradi, ammo ular qutblar bilan bog'liq holda qoladi, natijada xromosomalar ular tomon harakatlanadi. Bir vaqtning o'zida tubulinlarni qo'shimcha polimerizatsiyasi hisobiga qutb mikronaychalari uzayadi va ikkinchi bosqichda qutblarga tarqalishiga olib keladi. Bunda tubulinlarni yig'ish va parchalanishini boshqarishda asosiy rolni Ca^{++} ionlari o'ynaydi.

Ikkinchi gipoteza **sirpanuvchi mikronaychalar gipotezasidir**. Ba'zi ob'ektlarda yonma-yon turgan mikronaychalarni bog'lovchi ko'ndalang ko'priklar topilgan, ular antiparallel mikronaychalar sirpanishini yuzaga keltiradi va xromosomalar qutblarga tortiladi, bo'linish duki uzayadi. Shu gipotezaning ikkinchi variantida xromosomalarning harakat mexanizmi mikronaychalarning aktin va miozinga o'xshash qisqaruvchi oqsillari bilan bog'liq.

Shunday qilib, xromosomalarning tarqalish mexanizmi hozirgacha to'liq o'rganilmagan.

Bazal tanacha, kiprik va xivchinlar

Turli organizmlarning har xil hujayralari maxsus harakat moslamalarga- kiprik va xivchinlarga ega. Yorug'lik mikroskoplarida ular hujayraning ingichka o'simalari shaklida ko'rinadi. Ularning asosida sitoplazmada yaxshi bo'yaluvchi mayda donachalar-**bazal tanachalar** bo'ladi.

Kiprik va xivchinlarning nozik tuzilishida farqlar yo'q. Kipriklar ko'p sonli, ingichka va qisqa, xivchinlar esa kam sonli va yo'g'on bo'ladi. Bu strukturalar kiprikli epiteliyda, erkaklik jinsiy hujayrasida, ko'pchilik sodda hayvonlarda bo'ladi. Ammo, o'simliklardan yo'sin (mox), paportnik, yuksak zamburug'lar, miksomisetlarning harakatchan zoosporalarida ham uchraydi.

Yuksak o'simlik va yuksak zamburug' hujayralari va ba'zi sodda hayvonlar (sporalilar) kiprik va xivchinlarga ega bo'lmaydi. Hattoki, ularning erkaklik jinsiy hujayralari ham xivchinsiz bo'ladi.

Kiprik sitoplazmaning silindrsimon o'simtasi bo'lib, ularning diametri doimo 200 nm ga teng. U hamma tomonidan sitoplazmatik membrana bilan o'ralgan. O'simtaning ichida asosan mikronaychalardan tuzilgan murakkab tuzilma-**aksonema** joylashadi. Kiprikning pastki-proksimal qismi va bazal tanacha sitoplazmaga botib turadi. Aksonema va bazal tanachalarning diametri bir xil-150 nm bo'ladi. Kiprikning ko'ndalang kesmasida aksonemaning o'rab turuvchi plazmatik membrana ko'rinadi. U o'z tarkibida bazal tanacha yoki sentrioladan farq qilib, mikronaychalarni aksonema silindrining tashqi devorini hosil qiluvchi to'qqiz guruh dupletlarni tutadi. Mikronaycha dupletlari aksonema radiusiga nisbatan taxminan 10^0 ga burilgan holda joylashadi. Periferik dupletlardan tashqari aksonema markazida bir juft mikronaychalar joylashadi.

Shunday qilib, aksonemada 20 ta uzunasiga ketgan mikronaychalar joylashadi, bazal tanacha va sentriolalarda esa ular 27 ta bo'ladi.

Bazal tanacha tuzilish jihatidan sentriola bilan bir xil. U ham 9 guruh tripletlardan tuzilgan, qo'lcha, markaziy o'q (vtulka) va proksimal qismida joylashgan spisalarga ega. Bazal tanachada ham konussimon boshchali satellitlar va boshqa qo'shimcha strukturalar bo'ladi. Ko'p hollarda, kiprikning asosida diplosomaga o'xshash bir-biriga perpendikulyar holda joylashgan bir juft bazal

tanachalar bo'ladir. Bazal tanacha plazmalemma sentriolaning distal qismidagi ortig'i (pridatka) ga o'xshash o'zining ortiqlari bilan r kamlanadi.

Kiprik va xivchinlarning asosida ko'p noillarda, ildizcha yoki **kinetodesmalar** uchraydi. Ular ingichka iplardan iborat tutamni hosil qiladi. Kinetodesmalarning ahamiyati aniq emas.

Sentriolalar va kipriklarning bazal tanachalarining tuzilishini o'xshashligi, bu tuzilmalarning gomologik yoki bir xil degan nazariyaga asos bo'ldi. Bunga ko'ra, sentriolalar navbatlashib duk iplarini va kiprik hamda xivchinlarni hosil qilishga xizmat qiladi. Ba'zan bazal tanacha har ikki vazifani bir vaqtda bajaradi (xivchinlilarda). Boshqacha qilib aytganda, sentriola va bazal tanacha bir organellaning muqobil shakllari hisoblanadi. Spermiogenezdada sentriola aynan shunday xususiyatni namoyon qiladi. Spermatogoniylarda diplosoma bo'lib, hujayraning bo'linishida ishtirok etadi, ular bo'linish duki tarkibiga kiradi. Spermatidada diplosomadagi sentriolalardan biri xivchinning aksonemasini tashkil bo'lishi markazi bo'ladir, ikkinchisi esa bu jarayonda ishtirok etmaydi va hosil bo'lgan bazal tanacha bilan yonma-yon joylashadi. Urug'lanishda spermatozoid tuxum sitoplazmasiga yadrodan tashqari bazal tanachani ham olib keladi. U sentrosferani hosil qilib, sentriol sifatida zigotani maydalanishida qatnashadi.

Sentriola va bazal tanachalar faqat morfologik o'xshash bo'lib qolmay, ular ko'payish jihatidan ham o'xshash bo'ladir. Bazal tanacha ham kiprikni hosil bo'lishida tubulinlar polimerlanishining markazi hisoblanadi, ammo sentrioladan farq qilib, tripletlar tarkibiga kiruvchi mikronaychalar bilan bog'liq holda bu jarayonda qatnashadi.

Sitoplazmada sintezlangan tubulinlar kiprikning uchiga ko'chadi va o'sayotgan mikronaychaga qo'shiladi. Kiprik va xivchinlarning bunday o'sishi ularning regeneratsiyasida ham kuzatiladi. Ko'proq, kiprikning o'sishi hujayraning ichidagi sentriolalardan birida boshlanadi. Bunda sentriolaning distal qismida vakuola hosil bo'ladir, uning membranasi keyinchalik, kiprikning tashqi membranasi bo'lib qoladi.

Kiprik yoki xivchinli hujayralar harakatlana oladilar. Agar hujayra to'qima tarkibida bo'lsa kiprik va xivchinlar suyuqliklarni harakatga keltiradi. Odatda, hujayra xivchin tutgan tomoni bilan ilgariga harakatlanadi. Ba'zi hayvon spermalarida xivchin orqada joylashib, hujayrani oldinga qarab itaradi.

Ko'p kipriklar ham erkin hujayraning harakatini ta'minlaydi. Epiteliyning kipriklari suyuqlik oqimini yuzaga keltiradi. Traxeya epiteliysining bitta hujayrasida 300 ta kipriklar bo'ladir, infuzoriyada qatorlashib joylashgan kipriklar 10-14 mingtagacha yetadi.

Kiprik va xivchinlar harakatlanayotganda ularning uzunligi qisqarmaydi, shuning uchun ularni qisqaradi deyish hato. Kipriklarning harakat traektoriyasi har xil: mayatniksimon, ilmoqsimon, to'lqinsimon, voronkasimon.

Kipriklarning harakati tartibli bo'ladir. Kiprik va xivchinlarning harakatga kelish mexanizmi aniq emas. Hujayradan ajratib olingan xivchin va kipriklarga ATF qo'shilsa harakat tiklanadi. Kiprikni tashkil qiluvchi tubulin qisqarmaydi, qisqaruvchi oqsil uning tarkibidagi **dinein** hisoblanadi, u ATF aza faolligiga ega.

Oxirgi vaqtda kiprikning harakatini o'rganishga "sirpanuvchi iplar" (muskullardagi kabi) gipotezasi ilgari surilmoqda.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Qanday biologic harakatlarni bilasiz?
2. Sikloz nima?
3. Miofibrillar qaerlarda nuc hraydi?
4. Mikrofilamentlar qanday tuzilgan?
5. Oraliq filamentlar nima?
6. Mikronaychalar qanday tuzilgan?
7. Sentriolalar qanday tuzilgan va ularning vazifasini bayon qiling?
8. Bo'linish duklari nima va ularning vazifasi nimalardan iborat?
9. Bazal tanacha, kiprik va xivchinlarni tuzilishi qanday?

8-ma'ruza. Ribosomalar va oqsil biosintezi.

Reja.

1. Ribosomalar.
2. Oqsil biosintezi:
 - 2.1. Oqsillar sintezi hujayraning muhim funksiyasi.
 - 2.2. Gen va kodlash
 - 2.3. DNK kodi
 - 2.4. Transkripsiya
 - 2.5. Translyatsiya
 - 2.6. Genlar repressiyasi
 - 2.7. Oqsil biosintezida fermentlarning roli
 - 2.8. Oqsil biosintezi energetikasi
 - 2.9. Oqsil biosintezi va ratsional oziqlanish

Ribosomalar

Ribrosomalar 1880 yilda Ganstayn tomonidan ochildi va dastlab mikrosomalar deb ataldi. Uning nozik tuzilishlari faqat elektron mikroskop orqaligina aniqlandi.

Ribosomalar dumalok shaklli bo'lib, diametri 150-350A keladi. Ichak tayokchasini elektron mikroskopik tekshirishlar bu bakteriya ribosomasini har xil kattalikdagi 2 subbirlikdan iborat ekanini ko'rsatdi. Katta subbirlikni, kichik subbirlak bilan birikkan joyi kabarik yuzaga ega, ikkinchisini esa shu joyi biroz botik bo'ladi. Katta sub-birlikni kundalang kesigi 150-180 A bo'lib, uchburchak, trapetsiya yoki ko'pburchak shakllidar. Har ikkala sub-birlik yadrocha hosil bo'ladi, ammo ularning birikib, ribosoma hosil qilishi sitoplazmada amalga oshadi.

Avval aytilganidek, juda ko'p ribosomalar granulyar endoplazmatik tur membranalariga joylashgan bo'ladi. Bundan tashqari ancha ko'p mikdor

ribosomalar sitoplazmani asosiy moddasi ichida erkin holda joylashgan. Ular xech qanday membranali strukturalar bilan bog'lik emas.

Ribosomalar yadroda ham topilgan. Ulardan bir qismi karioplazmada erkin joylashsa, qolganlari esa ipsimon strukturalar bilan bog'lik bo'ladi.

Hozirgi vaqtda ribosomalar mitoxondriyalarda va o'simlik hujayralarining plastidalarida ham topilgan. Ribosomalar ribonukleoproteidlarning bo'lakchalari bo'lib, ular deyarli bir xil mikdordagi oqsil va RNK dan iborat. Har bir ribosomaning molekulyar og'irligi 3 mln atrofida bo'lib, uning 60% i ribosomal RNKga, 40% i esa oqsilga to'g'ri keladi. Bitta ribosomada 2-3 ta RNK joylashadi. Ribosomalar har bir hujayraning albatta bo'ladigan organoididir.

Oqsil sintezini amalga oshirishda hamma ribosomalar ham aktiv rol o'ynamaydi. Oqsil sintezi ko'proq endoplazmatik tur membranalarida joylashgan ribosomalar ishtirokida bo'ladi. Yadrodagi ribosomalarda yadro oqsillari sintez bo'ladi. Mitoxondriya va plastidlardagi ribosomalar esa o'sha organoidlarning oqsillarini sintez qilishda ishtirok etadi.

Oxirgi tekshirishlarni ko'rsatishicha 5-70 ribosomadan iborat ribosoma kompleksi bir bo'lib, sintezda ishtirok etar ekan. Buni poliribosoma deyiladi. Bunda ribosomalar bir-birlari bilan ingichka iplar bilan bog'langan, ular I-RNK molekulasidan iborat.

Ribosomalar hujayraning kayerida hosil bo'lishi xaqidagi masala hozirgacha aniq yechilgan emas, ammo ribosomalarning 1) yadrochada hosil bo'lishi, so'ng ularni yadroga o'tishi, undan esa sitoplazmaga o'tishi ancha ishonarli dalillar bilan isbotlandi.

2) ribonukleoproteid, aminokislota va fermentlardan sitoplazmada hosil bo'lishi mumkin.

Oqsil biosintezi.

Oqsillar sintezi hujayraning muhim funksiyasi.

Oqsillar hayot protsessida juda muhim rol o'ynaydi hujayralarning tashqi ko'rinishi ham, ularning barcha bioximiyaviy va funksional xossalari ham oqsillarga bog'lik. Normal hayot faoliyati davomida oqsillarning molekullari asta-sekin eskiradi, ularning strukturasi va funksiyasi buziladi. Fermentlar katalitik aktivligini yuqotadi, qisqaruvchi oqsillar qisqarmay kuyadi va xoqazo. Shunday o'zgargan, chala kimmatli bo'lib qolgan oqsillar pirovard natijada hujayradan chiqib ketadi, ularning urniga yangi molekullar vujudga keladi, ayni vaqtda hujayraning tarkibi ham faoliyati ham buzilmaydi.

Har qanday tirik hujayra oqsillar sintezlay oladi, bu esa hujayraning eng muhim va harakterli xossalardan biridir. Hujayralarning o'sish davrida ayniksa oqsillarning biologik sintezi kuchli bo'ladi. Bu vaqtda hujayra o'zining organoidlarini va membranalarining oqsillarini sintezlaydi. Shunisi muhimki, hujayra har qanday oqsillarni emas, balki shu hujayraga xos bo'lgan oqsillarni sitezlay oladi. Gemoglobinni kon hujayralari sintezlaydi-yu, jigar hujayralari sintezlamaydi; insulinni meda osti bezining hujayralari sintezlaydi-yu, miya hujayralari sintezlamaydi. Binobarin, oqsil sintezlash xossasi irsiyat yo'li bilan hujayradan hujayraga utib, umrbod saqlanadi.

Juda yirik murakkab molekula bo'lgan oqsil molekulasini qanday sintezlanadi, zarur aminokislotalar qanday tanlanadi, ular qanday qilib joy-joyiga quyiladi. Muayyan va kat'iy tartib bilan birlashtiriladi degan savollar yaqin vaqtgacha yechib bo'lmaydigan musbat hisoblanardi. Endilikda bu masalalar asosan oydinlashtirildi, ularning hal qilinish XX-asr biologiyasi bilan bioximiyasining eng katta muvaffaqiyatidir.

Sobiq Sovet bioximiklaridan A.N Belozerskiy, A.S Spirin va boshqalarni xizmatlari natijasida oqsillarning biosintezida DNK ning roli ochildi. DNK molekulalarining juda yirik ekanligini bilamiz. Ular oqsilning eng yirik molekulaisidan ham unlarcha va yuzlarcha marta uzun; unlarcha, xatto yuzlarcha oqsil molekulalarini DNK zanjiri buylab ketma-ket terib chiqish mumkin. hozirgi vaqtda har bir molekula DNK bir necha xil oqsillarni sintezlashda katnashishi isbot etilgan.

Gen va kodlash.

DNK ning bir molekula oqsil sintezini belgilab beradigan har bir qismi gen deb ataladi. Har bir gen DNK kush siralining bir qismi bo'lib, unda qandaydir bir oqsil strukturasi xaqidagi axborot bor. Shunday qilib, DNK molekulasini bir qancha genlarga bo'linadi, ularning soni DNK da yozilgan oqsil molekulalari strukturasi xaqidagi axborotlar soniga teng bo'ladi.

Oqsil strukturasi DNK strukturasi qanday qilib belgilab berishini tushunish uchun shunday misol keltiraylik. Signallarni va telegrammalarni yuborishga yordam beradigan Morze alifbesini ko'pchilik biladi. Morze alifbesida alfavitning barcha harflari qisqa va uzun signallarning birikmalari- nuqta va tirelar bilan ko'rsatiladi. Xozirgi vaqtda telegrafiyada boshqa belgi ishlatilmoqda. Har qanday harf mo'sibat va manfiy elektr impulslari bilan beriladi. Bunda bir impuls bitta harfni belgila olmaydi, shuning uchun telegrafchilar ularni turli kombinatsiyalarda ishlatadi. Masalan A harfi Q---Q, B harfi --QQ-, V harfi esa -QQ-Q bilan ko'rsatiladi va xokazo. Demak, har bir harf 5 ta impuls bilan beriladi, bundan oz impulsli kombinatsiya esa hamma harflarni belgilay olmaydi. Kibernetikada shunday bir ob'ektlarni (harflarni) boshqa ob'ektlar (impulslar) orqali ifodalashni kodlash deb yuritiladi. Shartli qisqartmalar yigindisi kod yoki shifr deb ataladi. Morze alifbesi kodga misoldir. Morze kodini biladigan kishi musbat va manfiy impulslar tushirilgan telegraf lentasini kulga olib, undagi yozuvlarni ma'nosini biladi, shifr (kod) ni ochib beradi.

DNK molekulasini ketmakket joylashgan bir necha mingta 4 xil nukleotiddan iborat bo'lib, oqsil strukturasi belgilab beradigan kod hisoblanadi. Morze kodida har bir harfga musbat va manfiy impulslarning muayyan birikmasi mos kelgani kabi, DNK kodini har bir aminokislota ketma-ket bog'langan nukleotidlarni muayyan birikmasi mos keladi.

DNK kodi.

Morze kodida 2 ta belgi bor, barcha harflarni ifodalash uchun yuqorida aytganimizdek bu belgilarni 5 tadan kombinatsiyasi ishlatiladi. DNK kodi esa oddiyroq. DNK molekulasini tashkil etgan nukleotidlar to'rt xil. Bularni uchtdan mumkin bo'lgan kombinatsiyalarini soni oltmish to'rtta, turli aminokislotalar esa

atigi 20 xil. Shunday qilib, barcha aminokislotalarning kodini topish uchun nukleotidlarning har xil uchliklari yetib ortadi. Bu uchliklarni tripletlar deb ataladi.

DNK kodining ma'nosini deyarli butunlay tuliq aniqlash mumkin bo'ladi. DNK kodining mohiyati shundan iborat: har bir aminokislota DNK zanjirining yonma-yon turuvchi uchta nukleotididan tuzilgan qismi mos keladi. Masalan, T-T-A dan iborat bo'lgan DNK zanjirining qismi lizin degan aminokislota, A-S-A qismi sisteinga, S-AA qismi valinga mos keladi va xokazo. Genda nukleotidlar: A-S-A-T-T-T-A-A-S-S-AA-G-G-G tartibda joylashgan deylik. Bu qatorni tripletlarga ajratib, oqsil molekulasida kaysi aminokislotalar qanday tartib bilan joylashganini darrov aniqlaymiz: A-S-Asistein; T-T-T lizin A-A-S leysin; S-A-A valin; G-G-G prolin.

Transkripsiya

Oqsil sintezida DNK ning o'zi bevosita katnashmasligi, hujayra yadrosida DNK borligi, oqsil esa sitoplazmadagi juda maydi strukturalar- ribosomalarda sintezlanishi aniqlangan. DNK da faqat oqsillar strukturasi xaqidagi axborot(informatsiya) bo'ladi va saqlanadi.

Maxsus oqsillar hujayrada nuklein namunasi bilan sintezlanadi. Hujayralarni bo'linishida kiz hujayradari ana shu namunani oladilar. Ular esa DNK reproduksiyasi da hosil bo'ladi. Xuddi mana shu taxminni fan tasdiqlamoqda. Buni tajribalarda isbotlandi.

Ana shu tajribalardan biri viruslar ustida o'tkazildi. Ma'lumki viruslar juda ajoyib tuzilmalar bo'lib ular tirik bilan ulik chegarasida turadi. Virus oqsilli qobiq bilan uralgan, bir molekula nuklein kislotasidan iborat. Viruslarning kattaligi 16-300 mk gacha bo'ladi.

Xamma viruslar qanday hujayralarni zararlashiga qarab 3 ta katta gruppagabakterial, o'simlik va hayvon viruslariga bo'linadi. Bakteriya-larlda parazitlik qiluvchi viruslar faglar deb ataladi.

Fag bakteriya bilan tuknashganda uning oqsilli qobiqi tashqarida kolib, nuklein kislotasi baktenriyaning ichiga kiradi. Bu nishonli atomlarni qo'llash orqali aniq isbot etilgan. Bakterial hujayraga virusning birgina nuklein kislotasi kirgandan 20-30 minut utgach hujayra buzilib undan 100-200 ta virus tanachalari chiqadi. Bunda hujayraga kirgan nuklein kislotasi uz nusxasinigina hosil qilmay, balki fagni maxsus oqsilli qobig'ini ham ishlab chiqibdi.

Shunday qilib, virusni oqsil qobig'i molekulasidagi aminokislo-talarni joylanish tartibi xaqidagi axborotni hujayraga nuklein kislotasi olib kiradi.

Nuklein kislotalarini oqsil sintezidagi rolini yana ham ishonchliroq bo'lishi uchun olimlar bir qancha tajribalar qildilar.

Tamaki o'simligida mozaika kasalligini tarqatuvchi viruslarni ma'lum usullar bilan nuklein kislotasi va oqsilli qismlarga ajratildi. Chiqargan kasallikni mana shu qismlarni har biri bilan hujayrani zararlash mumkinmi? degan savolga javob berishga urinib kurildi. Bu qismlar ayrim holda hujayraga kirib bir butun virus keltirib chaqirarmikin?

Ma'lum bo'lishicha virusni faqat oqsilli qismi hujayraga xech qanday ta'sir kilmas ekan, nuklein kislotasini o'zi esa hujayraga kirib, bir butunligi buzilmagan

virus paydo qiladigan protsessni hosil kilar ekan. Eng harakterlisi shuki, hujayra buzilganda undan oqsilli qobiqqa uralgan normal viruslar chiqadi.

Nuklein kislotasi ishtirokida ana shu virusga xos oqsilli qobiq hosil bo'lishi uchun namuna nuklein kislotasi bo'ladi. Shu bilan birga hujayrani oqsil tanasi bilan zararlashni effektsizligi uni boshqa oqsil molekulasini hosil bo'lishi uchun namuna bula olmasligini ko'rsatadi. Demak, oqsil uz kopiyasini o'zi yarata olmaydi.

Eksperimentatorlar tomonidan bundan ham qiziqroq tajribalar o'tkazildi. Juda nozik metodlarni qo'llab viruslarni ikki shtammi-A va V lardan oqsilli va nuklein kislotasi qismlarini ajratildi, ulardan esa turli kombinatsiyada, masalan, A shtammini nuklein kislotasi V ni oqsilli qobig'idan iborat va buning aksicha kombinatsiyalarda yangi gibrid viruslar hosil qilindi.

Ana shu viruslar bilan hujayra zararlantirilsa, har bir shtammga xos bo'lgan kasalliklar bunda qanday sodir bo'lar ekan? Zararlangan hujayra buzilganda undan qanday yangi hosil bo'lgan viruslar chiqar ekan? degan savollar paydo bo'ladi.

Ma'lum bo'lishicha kasallanishni harakteri nukleinli qismga bog'lik ekan, ya'ni birinchi holda A shtammga xos bo'lar ekan, chunki nuklein kislotali qism ana shundan olingan edi. Xamma yangi hosil bo'lgan viruslar A shtamiga xos bo'ladi.

Olimlar o'rtasida yana boshqa savol tug'ildi. Agar nuklein kislotasi nukleotidlarni joylanish tartibi oqsildagi aminokislotalarni tartibini belgilasa, u holda nuklein kislotasi molekulasi tarkibini o'zgarishi yangi hosil bo'ladigan oqsilni ham tarkibini o'zgarishiga olib keladimi? Buni ham tajribada isbot etildi.

Tamakini mozaika kasalligini tarqatuvchi virusni oqsilini dastlabki strukturasi hozirgi vaqtda aniqlangan. Bu virusni nuklein kislotasi ajratib olindi. Olimlar unga nitrat kislotasi ta'sir etdirdilar va uning sitozi nukleotidini uratsilga aylantirdilar. Keyin tamakini zararlantirildi. Zararlangan hujayralarda bu viruslar ko'paydi, hosil bo'lgan viruslarni oqsilli qobig'i ximiyaviy analiz qilindi. Bunda aminokislotalarni ham joylanish tartibini o'zgarishini kuzatildi.

Demak virusni nuklein kislotasi hujayraga kirib uz-o'zini hosil qilish yo'li bilan ko'payar ekan. Bunda kurilish materiali sifatida hujayrani nukleotidlaridan foydalanadi va usha virusga xos bo'lgan oqsil qobig'ini sintezida axborotni manbai nuklein kislotasi bo'lar ekan.

Oqsil sintezi uchun ribosomalarga axborotning aniq nusxalari yuboriladi. DNK da sintezlanadigan va uning strukturasi aniq nusxa ko'chiradigan RNK axborot yuborishga yordam beradi. RNK nukleotidlarining ketma-ket joylashish tartibi gen zanjirlaridan birida nukleotidlarining ketma-ket joylashish tartibini aniq takrorlaydi. Shunday qilib, shu gen strukturasi axborot guyo RNK ga ko'chirib beriladi. Bu protsess transkripsiya deb ataladi. (lotincha "transkripsio" –nusxa ko'chirish, ko'chirib olish demakdir) har bir gendan RNK ning istaganicha nusxasini ko'chirib olish mumkin. Oqsillar tarkibi xaqidagi axborotni yetkazib beradigan shu RNK ni informatsion RNK (i RNK) deb ataladi.

Gendagi nukleotidlarning tarkibi va ketma-ket joylashish tartibi RNK ga qanday ko'chirilishini tushunish uchun DNK ning kush spiralli molekulasini tuzilishiga asos bo'lgan to'ldirish prinsipini eslaylik. Bir zanjirdagi nukleotidlar

ikkinchi zanjirdagi karama-qarshi yotgan nukleotidlar harakterini belgilab berishini yuqorida aytgan edik. Agar bir zanjirda A nukleotid tursa, ikkinchi zanjirning usha joyida T bo'ladi. G ning qarshisida esa hamisha S turadi. Boshqa kombinatsiyalar bo'lmaydi. Informatsion RNK sintezida ham bir nukleotid qarshisida informatsion RNK ning to'ldiruvchi nukleotidi turadi. Shunday qilib, G DNK qarshisida –S RNK, SRNK qarshisida – G RNK, A DNK qarshisida – U RNK, SDNK qarshisida –A RNK turadi. Natijada hosil buluvchi RNK zanjiri uz nukleotidlarining tarkibi va ketma-ket joylashish tartibi jihatidan DNK zanjirlaridan biridagi nukleotidlarning tarkibidan va ketma-ket joylashish tartibidan ko'chirib olingan aniq nusxa hisoblanadi. Informatsion RNK molekulalari oqsil sintezlanadigan joyga, ya'ni ribosomalarga boradi.

Oqsilning tuzilish materiali, ya'ni aminokislotalar ham sitoplazmadan usha joyga boradi. Ovkot oqsillarining parchalanishi natijasida hosil bo'ladigan aminokislotalar hujayralar sitoplazmasida doim mavjud.

Aminokislotalar ribosomaga mustaqil ravishda bormay, ribosomalarga aminokislotalarni tashib borishga moslashgan maxsus RNK molekulalari ishtirokida boradi. Bular transport RNK (t-RNK) deb ataladi. Bu RNK molekulasining bir uchida aminokislotalarni osongina va maxkam biriktira oladigan struktura bor. Transport RNK ning ikkinchi uchida shu aminokislotalarga kodi mos keladigan nukleotidlar tripleti bor.

Masalan, lizin aminokislotalari t-RNK molekulasining bir uchida lizin "qo'nadigan maydoncha", ikkinchi uchida esa nukleotidlar tripleti: U-U-U bor. Hozirgi vaqtda kamida 20 ta har xil aminokislotalar va shunga yarasha kamida 20 turli t-RNK mavjudligi ravshan. Demak, har bir aminokislotalarni tashiydigan o'ziga xos transport RNK bor. RNK timinli nukleotid (T) urniga uratsilli nukleotid (U) borligini eslatib utaylik.

Translyatsiya

Oqsil strukturasini xaqida nukleotidlarning ketma-ket joylashish tartibi shaklida i-RNK ga yozib qo'yilgan axborot so'ngra sintezlanadigan polipeptid zanjiridagi aminokislotalarning ketma-ket joylashish tartibi shaklida beriladi. Bu protsess translyatsiya deb ataladi (lotincha "translyatsiya beriladi, uzatiladi). Ribosomalarda translyatsiya qanday ruy berishini, ya'ni axborot nukleik kislotalar tilidan oqsillar tiliga qanday o'tkazilishini tushunish uchun ribosomaning tuzilishini eslaylik. Ribosomalar i-RNK tashib utuvchi tuxumsimon jismlar shaklida bo'ladi. Birinchi ribosomaga i-RNK ipsimon molekulasi kiradi-da oqsil sintezini boshlaydi. Oqsil molekulasi yigilgan sayin ribosoma i-RNK buylab urmaydi. Ribosoma oldinga qarab 50-100 A siljigach, i-RNK ga yangi ribosoma kelib joylashadi va birinchi ribosoma kabi oqsil sintezi boshlaydi va avvalgi ribosoma ketidan yuradi. Sungra i-RNK ga navbatdagi ribosomalar joylashaveradi. Ularning hammasi bir xil ish bajaradi. har bir ribosoma i-RNK ning ikkinchi uchiga yetgach sintez tamom bo'ladi, ribosoma o'zi yasagan "buyum" bilan birga sitoplazmaga tushadi. Bu yerda ribosomalar tarqalib ketadi va yangidan sintetik protsessda katnashaveradi. Sintezlangan oqsil molekulasi esa endoplazmatik to'rga kiradi va hujayraning kaysi joyiga oqsilning bu turi kerak bo'lsa, usha joyga shu

tur orqali boradi. Qisqa vaqtdan keyin ikkinchi ribosoma ishini tugatadi, so'ngra uchinchi tugatadi va xokazo. Ularning o'rniga esa yangilari keladi va oqsil sintezi uzuluksiz davom etaveradi.

I-RNK molekulasi bir yo'la joylashadigan ribosomalar soni i-RNK ning uzunligiga bog'lik. Masalan, gemoglobin oqsilining miyosintezini dasturga soladigan i-RNK ning uzunligi kariyib 1500 A bo'lib, unda 5 tagacha ribosoma joylasha oladi. Bir molekula i-RNK da bir yo'la joylasha oladigan ribosomalar gruppasi poliribosoma yoki qisqacha, polisoma deb ataladi.

Endi ribosomaning ishlash mexanizmini mukammalroq ko'rib chiqaylik. Ribosoma iRNK da harakatlangan vaqtda uning kichik bir qismiga tegib turadi. Bu qismining kattaligi nuleotidlarning atigi 1 tripletini tashkil etadi. Ribosoma i-RNK da bir tekis harakatlanmayli, uzulikli, kadamlab yuradi-bir triplet dan ikkinchi tripletgacha siljib boradi. Ribosomaning iRNK ga tegib turadigan joy yaqinida oqsil "yigiladigan" punkt bor: polipeptid zanjirni hosil qiladigan, ya'ni aminokislotalar o'rtasida peptid bog'larni hosil qiladigan ferment – sintetaza shu punktda joylashadi va ishlaydi.

Ribosomalarda oqsil molekulasi kuydagi mexanizmga muvofiq yigiladi. Polisoma tarkibiga kiradigan har bir ribosomaga tevarak-atrofdagi muxitdan aminokislotalarni "ortgan" tRNK molekulalari uzuluksiz okim bo'lib keladi. Bular kodli uchi bilan, shu payt ribosomada turgan i-RNK nuleotidlarni tripletiga tegadi. T-RNK ning karma-qarshi (aminokislotalar joylashgan) uchi ayni vaqtda oqsil yigilayotgan punkt yaqiniga kelib qoladi. Ammo t-RNK ning kod tripleti shu paytda ribosomada turgan i-RNK tripletiga komplementar (bir-birini to'ldiruvchisi bo'lganda) bo'lib chiqqandagina t-RNK olib kelgan aminokislota t-RNK dan ajraladi va oqsil molekulasining tarikbiga kiradi. Ribosoma shu vaqtda i-RNK buylab bir tripletga oldinga "qadam" tashlaydi, bo'shagan t-RNK esa ribosomadan sitoplazmaga chiqib ketadi. Bu t-RNK yangi aminokislota molekulasini ushlab oladi va uni ishlabturgan ribosomaga olib kirib oqsil sintezida yana ishtirok etaveradi. Ribosoma i-RNK buylab shu tarika sekin-asta, ketma-ket tripletlar osha harakatlanib boradi va polipeptid bogi zveno ketidan zveno olib o'sadi. hujayraning ajoyib organoidi bo'lgan ribosoma shunday ishlaydi, uni oqsil sintezining "molekulyar avtomati" deb atash mumkin.

Yaqinda ximiklar laboratoriya sharoidida insulin oqsilini sintezladilar. Insulin molekulasida ikki zanjir (A va V) bo'lib ular disulfid bog'lar orqali o'zaro birikkan. A zanjirini sintez qilish uchun 89 bosqichni, V zanjirini sintez qilish uchun esa 138 bosqichni amalga oshirishga to'g'ri keldi. Shunday qilib, insulinni sintez qilish uchun 227 bosqichni amalga oshirish uchun 10 kishi 3 yil mobaynida ish olib bordi. Ayni shu vaqtda tirik hujayrada oqsil molekulasining sintezi sekunda sodir bo'ladi. Shunday tezlikning sababi, akademik V.A. Engelgard ko'rsatganidek, hujayrada amalga oshadigan sintetik reksiyalar prinsipining xaddan tashqari mukammalligidir.

Genlar repressiyasi

Ko'p hujayrali organizmlarni tashkil etuvchi har xil hujayralar bir – birlaridan morfologik, funksional va bioximik tomonlari bilan farqlanadilar.

Hujayralar o'rtasidagi bioximik farqlar ulardagi oqsillarni turlicha bo'lishida ko'rinadi. Masalan muskul hujayralarida ularga xos bo'lgan qisqaruvchi oqsillar aktin va miozin bo'ladi; eritrotsitlarda kislorodni tashuvchi oqsil gemoglobin bo'ladi; oshqozon osti bezi hujayralarida oqsil – fermentlaridan tripsin, aminorazalar, lipaza, oqsil gormonlardan insulin va boshqalar ishlab chiqariladi. Shuni takidlash kerakki oqsillarning xususiyatlari organizmni taraqqiyoti davomida o'zgaradi; otalangan tuxum hujayrasida miozin ham, geoglobulin ham, insulin ham bo'lmaydi. Ularning hammasi hujayralar differentsiatsiyasi protsesida paydo bo'ladi.

Turli zujayralarda oqsillar nabori turlicha bular ekan, demak ularda genlarning nabori ham turlicha bo'lishi kerak. Ma'lumki har bir hujayra bo'linganda hosil bo'lgan kiz hujayralarga bir xil mikdordagi irsiy material-DNK tushadi. Binobarn har bir hujayra u qanday tipda tuzilganligidan kat'iy nazar har bir genlar naborini va bir xil genetik axborot zapasini to'tadi. Bu xulosa ko'pchilik tekshirishlarda tasdiqlanmoqda. Masalan, o'simlikni bitta hujayrasidan normal katta o'simlik yetishtirishga erishildi. Bundan ko'rinadiki, differentsiyallangan hujayra o'ziga xos nabor oqsillarningina sintezlashga qodir bo'lishiga qaramay, unda shu organizmni barcha oqsillari sintezi to'g'risidagi axborot yashiringan holda saqlanar ekan. Har qanday differentsiyalangan hujayra yadrosini yadrosizlantirilgan tuxum hujayrasiga ko'chirib o'tkazilganda undan normal organizm rivojlanadi. Bu va shu kabi boshqa eksperimentlar ham mazkur organizmlarning barcha hujayralarining gen nabori yoki DNKsi bir xil ekanini ko'rsatadi, ammo hujayra uning ma'lum bir qisminigina ishlatar ekan. Xisoblarni ko'rsatishcha hujayra o'zida tutgan gen fondining 1000G'1 qismini ishlatar ekan. Binobarn, hujayrada bo'lgan ko'p sonli (drozofila pashshasida 500 ta gen topilgan) genlardan faqat ozginasi aktiv holda bo'ladi. Boshqacha qilib aytganda sintezlay oladigan juda ko'p sonli oqsillardan faqat ayrimlarinigina sintezlaydi. Bundan quyidagi xulosa kelib chiqadi hujayradagi genlarning asosiy qismi repressiyalangan holda bular ekan, ya'ni hujayrada bo'lgan axborotni berilish qandaydir holda to'sib qo'yilgan bo'ladi.

Repressiyaning mexanizmi hozircha aniq emas. Shuning uchun bu xaqda turli gipotezalar ilgari surilgan. Ulardan ko'proq tarqalgan buyicha axborot transskripsiya darajasida, ya'ni iRNK ga o'tishida yuz beradi. Yukorida ko'rsatilganidek, transskripsiya RNK –polimeraza fermenti ishtirokida bo'ladi. U gen buylab urmalab yuradi va i-RNK hosil bo'ladi. Albatta bu sintezni amalga oshishi uchun RNK polimeraza fermenti makromolekulasi gen biln fazoviy yakinlashishi kerak. Bu esa faqat gen bush bo'lgan holdagina yuz beradi. Agar u bush bo'lmasa, ya'ni uning yuzasi biron modda bilan birikkan holda band bo'lsa, genni RNK-polimeraza bilan o'zaro aloqasi yuz bermaydi-transkripsiya protsessi yuz bermaydi, tegishli oqsilni sintezi repressiyalanadi. Gen yuzasining egallovchi modda, ya'ni repressor giston tipidagi oqsil bo'lsa kerak degan taxmin qilishga yetarli asos bor.

Axborot okimini chegaralash transkripsiya darajasidagin a emas, balki translyatsiya darajasida ya'ni i-RNK matritsasida oqsil sintezlanayotganda ham yuz berishi mumkin. Bu soxada quyidagi gipoteza ilgari surildi: ba'zi germonlar ta'siri ostida ribosomaning i-RNK buylab harakati kuchli tormozlanishi yoki

butunlay tuxtalishi mumkin. Boshqa xil gipotezaga asosan, oqsil sintezining borishiga o'sib borayotgan polipeptid zanjir ta'sir ko'rsatadi: gormonlarni yoki ba'zi past molekulali maxsus moddalarni ta'sirida ribosoma strukturasini o'zgaradi va u matritsaga maxkam birikib qoladi. Natijada oqsil sintezi tormozlanadi.

Oqsil biosintezida fermentlarning roli

Oqsil sintezi protsessining har bir bosqichida fermentlar albatta ishtirok etadi. Oqsil sintezining barcha reaksiyalari maxsus fermentlar katalizatorligida boradi. Genning boshidan oxirigacha DNK molekulasi buylab "urmalaydigan" va orqasida i-RNK ning tayyor molekulasini qoldirib ketadigan ferment RNK – polimeraza i-RNK sintezini olib boradi. Bu protsessda gen faqat sintez uchun dastur beradi, sintez protsessini esa ferment amalga oshiradi.

Transport RNK larning aminokislotalarini ushlab olishga va ularni biriktirishiga imkon beradigan maxsus fermentlar bor. Nixoyat, aminokislotalarni o'zaro biriktiradigan ferment ribosomada oqsilni yigish protsessida ishlaydi.

Oqsil biosintezining energetikasi

Oqsil biosintezining yana bir tomoni uning energetikasidir. Har qanday simetik protsessi endotermik reaksiya bo'lib energiya sarf qilishga muxtojdir. Oqsil biosintezi quyidagi simetik reaksiyalar zanjiridan iborat: 1) i-RNK sintezi; 2) aminokislotalarni t-RNK bilan birikishi va 3) oqsil molekulasining "yig'ilishi". Bu reaksiyalarning hammasi energiya sarflanishi yo'li bilan boradi. Oqsil sintezi uchun zarur energiya ATF ning parchalanishidan hosil bo'ladi. Biosintezning har bir zvenosi ATF ning molekulasining parchalanish reaksiyasi bilan birga amalga oshadi.

Oqsil biosintezi va ratsional oziqlanish

Oqsil biosintezi, katta amaliy ahamiyatga ega bo'lgan masalalarga bog'liqdir.

Ulardan ba'zilar ratsional oziqlanish problemasida katta ahamiyatga egadir. Yukorida aytdikki, oqsil sintezi uchun aminokislotalar zarur bo'ladi.

O'simliklar va ba'zi bakteriya turlari aminokislotalarni oddiy neorganik moddalardan sintezlay oladi. Yuqori taraqqiy etgan hayvonlar va odamlar aminokislotalarni ovqat moddalar tarkibidagi oqsillardan oladi. Agar hayvon va odamlar ovqati oqsilida barcha 20 xil aminokislotalar bo'lsa, oqsil biosintezi normal boradi. Sut, tuxum va go'sht oqsillari barcha 20 xil aminokislotalarga ega. Bu mahsulotlar bilan oziqlanish hujayrani barcha kerakli aminokislotalar bilan ta'minlashni kafolatlaydi.

Ammo, ba'zi boshqa xil mahsulotlar, shu jumladan o'simlik oqsillari aminokislotalarni tegishli naborini o'zida tutmaydi. U hollarda organizm uz hujayralarini yetarli aminokislotalar bilan ta'minlay olmaydi va oqsil sintezi buziladi. Shuning uchun, ratsional bo'lmagan oziqlanishda hujayrani o'sishi va hayot faoliyatida, shuningdek, butun organizmda jiddiy buzilishlar yuz berishi mumkin. Shunday qilib oqsillarning biologik sintezi hujayralarning normal hayot faoliyatini negizidir.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Oqsil sintezlovchi organoid nima va qanday tuzilgan?
2. DNK kodi nima?
3. Transkripsiya nima?
4. Translyatsiya nima?

9-ma'ruza. Plastidlar

Reja

1. Plastidlarning ochilishi.
2. Plastidlarning xillari.
3. Xloroplastning tuzilishi.
4. Fotosintez apparatining pigmentlari.
5. Fotosintez .
6. Xromoplaslar.
7. Leykoplaslar.
8. Plastidlarning ontogenezi va funksional qayta qurilishi

1676 yilda A. Levenguk yashil o'simlik (tuban) hujayralarida yashil donachalarni kuzatdi va ularni **xromatoforalar** (grekcha chroma-bo'yoq, rang va phoros-olib yuruvchi, tashuvchi) deb nomladi. Keyinchalik, Shimper (Schimper, 1883) yashil barg hujayralarida yashil donachalardan tashqari yana sariq, to'qsariq va hatto rangsiz donachalarni ham bo'lishini kuzatdi va ularning barchasini birgalikda **plastidlar** (grekcha plastides-yaratuvchi, hosil qiluvchi), rangsiz plastidlarni **leykoplastlar**, yashillarini **xloroplastlar**, boshqa rangdagilarni **xromoplastlar** deb atadi. (Bular bir-biriga aylanish xususiyatiga ega, masalan, mevalar pishayotganda, kuzda barglarining ranggi o'zgarayotganda xloroplastlar xromoplastlarga, rangsiz leykoplastlar xloroplastlarga aylanadi. Tuban yashil o'simliklarda odatda, faqat bir xil plastid- xromatoforalar bo'ladi.

Plastidlar sitoplazmaning membranali organoidi bo'lib, unda moddalarning sintezi, birinchi navbatda fotosintez amalga oshadi (xloroplast). Ular bakteriyalar, ba'zi suvo'tlari, miksomisetlar va zamburug'lardan tashqari barcha o'simliklarda uchraydi.

Plastidlarda kraxmal, oqsil, karbonsuv va yog'lar sintezlanadi. Bu jarayonlar o'simliklarning modda almashinuvi bilan bog'liq, plastidlar bo'lishi hayvon va o'simlik organizmlarining modda almashinuvini ham turlicha bo'lishiga olib keladi.

Plastidlarning shakli odatda, uzunchoq bo'lib, uzunligi 5-10 mkm, yo'g'onligi 2-4 mkm bo'ladi. Ammo, ba'zi suvo'tlari xromatoforalarining uzunligi 50 mkm ga yetadi. Ularning soni hujayrada bittadan (tuban suvo'tlari- xlamidomonadada) 100 tagacha (yuksak o'simlik) bo'lishi mumkin. Tamakining

hujayrasida ularning soni hattoki, 1000 tagacha yetadi. Yuksak o'simliklarning barg hujayralarida plastidlar 20-50 dona bo'ladi.

Yuksak o'simliklarning rangli va rangsiz plastidlarining shakli odatda disksimon, suvo'tlarining xromatoforolari esa tayoqchasimon, kosachasimon, tasmasimon, yulduzsimon va boshqa shakllarda bo'ladi. Xloroplastlarning tuzilishi, umuman olganda mitoxodriyalarni eslatadi. Bu organoid tashqi va ichki membranalar bilan qoplangan bo'lib, ular plastidlarni sitoplazmadan ajratib turadi. Membranalarning har birining qalinligi 7 nm atrofida, ular bir-biridan oralig'i 20-30 nm membranalararo bo'shliq bilan ajralgan. Plastidlarning ichki qismini matriks yoki **stroma** deb atalib, unga ichki membranadan o'sib chiqqan burmacha shaklidagi strukturalar joylashadi.

Yuksak o'simliklarning yetilgan plastidlarining ichki membranasi ikki xil tipda tuzilgan bo'ladi. Bular-stromaning yassi, uzun **lamellalari**, yassi disksimon vakuola yoki yopiq xaltachalarning membranalari-**tilakoid**lardir, ularning har birini **plastina** deb ham ataladi. Tilakoidlar taxlab qo'yilgan tangachalarga o'xshash shaklni hosil qiladi, ularni **qirralar** deb ataladi. Ular stromaning yassi xaltasimon burmachalari-lamellalarda joylashadi. Lamellalar plastidning uzunasiga stromada tarmoqlanib bir tekislikda yotuvchi to'rsimon strukturani hosil qiladi. Ammo, turli tekisliklarda joylashgan lamellalar bir-birlari bilan qo'shib ketmaydilar. Shunday qilib, stroma lamellalari xloroplastning qirralarini birlashtiradi. Bitta qirrada 50 tagacha tilakoid joylashadi. Qirralarning soni yuksak o'simlik xloroplastidlarida 40-60 ta bo'ladi. Qirralarning tarkibiga tilakoidlardan tashqari lamellalarning bir qismi ham kiradi. Tilakoidlar bir-biriga shunday yaqin joylashadiki, ularning tashqi membranalari bir-biriga juda yaqin joylashganligi uchun birikkan zich qavatni hosil qiladi. Ammo, tilakoid xaltachalar doimo berk bo'ladi va hech qachon stroma lamellalari bo'shlig'i bilan tutashmaydi.

Xloroplastlar tilakoidlarining ichki membranalarini elektron mikroskopik tekshirishlar ularni subbirliklardan tuzilganligini ko'rsatdi. Ularning qalinligi 10 nm, yuzasi 18,5 – 15,5 nmga teng. Bu subbirliklar **kvantosomalar** deb ataluvchi fotosintetik birlikka to'g'ri keladi. Kvantosomalar xlorofill, karotinoidlar, xinonlar va har xil lipidlarni ushlaydi. Har bir kvantosoma 4 ta subbirlikka bo'linadi. Tilakoidlarning membranalarida mitoxondriyalarning qo'ziqorinsimon tanachalariga o'xshash sferik zarrachalar joylashadi, ular tarkibida ATF sintetaza ushlovchi fermentativ kompleks xisoblanadi.

Xloroplastlarning matriksida 1-2 % karotinoidlar va fermentlar, oz miqdorda RNK va DNK, ribosomalar va yog' tomchilari bo'ladi. Xloroplastning 75 % i suv, 25% i quruq moddadan iborat. Quruq moddaning 30-45% ini oqsil, 10% ini magniy, temir, rux, mis birikmalari, 10-15% ini zaxira moddalar va 20-40% ini lipidlar tashkil qiladi.

Xloroplastlarning yashil pigmenti tilakoidlarning ichida joylashadi, shuning uchun stroma rangsiz ko'rinadi. Xlorofill donachalari kattaligi 70-120 Å keladigan globulalardan tuzilgan, globulaning ichida esa kvantosomalar bo'lib, ular fotosintezni amalga oshiradi. Har bir plastid tashqi tomonidan oqsil molekulalari

qavati bilan chegaralanadi, ularning oralig'ida xlorofill va lipid molekulari joylashadi.

Xloroplastlarning rangi faqat xlorofilga bog'liq bo'lmaydi, ular karotin va karotinoidlarni ham ushlaydi. Ular sariqdan qizil va jigarrangacha bo'yaladi.

Bundan tashqari, fikobilinlardan fikotsianin va fikoeritrinlar bo'ladi, ular qizil va ko'k-yashil suvo'tlarida uchraydi.

Xloroplastlar sitoplazma ichida doimo harakatlanadi. Yorug'lik ta'sirida ular hujayra ichidagi o'rnini o'zgartirishi mumkin. Kuchli yorug'lik xloroplastlarda **manfiy fototaksis** qo'zg'atib, ular hujayraning yon devoriga to'planadi va o'zlarining o'tkir qirralarini yorug'lik manbaiga qaratadi. Kuchsiz yorug'lik xloroplastlarda **musbat fototaksis** ko'zg'atib, ular hujayraning yorug'lik manbaiga nisbatan perpendikulyar joylashgan devoriga to'planadi va o'zlarining keng sathini nurga toblaydi. Buning biologik mohiyati shundaki, birinchi holda xloroplast kuchli yorug'likdan kuyib qolishdan saqlansa, ikkinchi holda xloroplast o'zining keng sathi bilan yorug'likdan ko'proq foydalanish imkoniyatiga ega bo'ladi.

Fotosintez apparatining pigmentlari

Yuksak yashil o'simliklar va yashil suvo'tlarga yashil tus berib turgan pigmentlar, kvantasomalarda joylashgan bo'ladi. Bular fotosintez jarayonida yorug'lik energiyasini kimyoviy energiyaga aylantirib, sintez bo'ladigan organik moddalar tarkibida jamg'arilishida katalizatorlik qiladi.

Xlorofill pigmentlari murakkab strukturali organik moddalar bo'lib, tarkibidagi magniy atomi to'rtta pirrol xalqasiga bog'langan va tusi yashildir. Bularga xlorofill-A, xlorofill-B, xlorofill-S, xlorofill-D va bakterioxlorofill kiradi.

Ko'k yashil xlorofill-A($S_{55}N_{72}O_6N_4M_g$) va yashil xlorofill-B($S_{55}N_{70}O_6N_4M_g$) tarkibiga ega. Bular yashil o'simliklarda kuzatiladi. Yashil plastidlardagi xlorofill pigmentlari bilan birikkan holda **karotinoidlar** deb ataluvchi pigmentlar ham bo'ladi. Bularndan eng muhimlari karotin va ksantofillardir.

Suvo'tlarning xromatoforida xlorofill bilan birga qizil pigment fikoeritrin ($S_{35}N_{47}N_4O_8$) qizil suvo'tlarda va ba'zan ko'k yashil suvo'tlarda bo'lib, xlorofillning yashil tusini berkitib yuboradi. Ko'k pigment-fikatsian ($S_{34}N_{42}N_4O_9$) ko'k-yashil suvo'tlarda va ba'zan qizil suvo'tlarning xromatoforida xlorofill va fikoeritrin pigmentlari bilan birga uchraydi. Bu qizil pigmentlar dengiz chuqurligiga kam boradigan qizil nurning o'rniga sariq va yashil nurlarni yutish vazifasini bajaradi, yana xlorofillni faollashtiradi. Bu dengizning kuchsiz yorug'lik sharoitida suvo'tlarning oziqlanishida katta rol o'ynaydi.

Karotinoidlarning organizmda o'ynaydigan fiziologik roli hali yaxshi o'rganilgan emas. Lekin, karotinoidlar o'simliklarning o'sishida, jinsiy jarayonlarda, fotosintezda yorug'lik energiyasini yashil pigmentlarga yo'naltirishda katta rol o'ynaydi. Hayvon jinsiy mahsulotlari (tuxum)da karotinoidlarning bo'lishi, ularning ko'payishida ham katta rol o'ynashini ko'rsatadi.

Agar biron o'simlik urug'ini qorong'i sharoitda undirib, unib chiqqan niholni qorong'i yerda o'stirsak, bunday o'simlik yashillana olmaydi. Uning rangi sariq yoki och sariq tusga kirib qolaveradi. Bunday o'simlikka **etiollangan o'simlik** deb

ataladi. Etiollangan o'simlik qorong'ida qoldiraverilsa, u oziqlana olmay oxiri nobud bo'ladi. Lekin bunday o'simlik yorug'likka olib chiqilsa, uning plastidlarida xlorofill sintezi boshlanib, asta-sekin yashillana boradi, o'simlik havodan oziqlana boshlaydi.

Tuban o'simliklarning ba'zilar, qulay oziqlanish va temperatura sharoitida qorong'ida ham normal rivojlanib, yashillana oladi. Masalan, peladiktion yashil bakteriya qorong'ida chiriyotgan organik moddalar hisobiga geterotrof oziqlanadi. Bunday qobiliyatni ko'k-yashil suvo'tlardan nostokda, ba'zi yashil suvo'tlarda, moxlarda, ayrim paprotniklarda uchratish mumkin. Hatto, ba'zi ninabargli o'simliklarda ham qorong'ida o'stirilganda u qadar kuchli bo'lmasada, har holda yashillanish hollari kuzatilgan. S.I.Lebedev fikricha, bu hol ochiq urug'lilar evolyutsiya jihatidan, yopiq urug'lilarga qaraganda paprotniklarga yaqin turishini ko'rsatadi.

S.I.Lebedevning kuzatishlariga qaraganda, yopiq urug'li o'simliklar **etioplantlari** stromasida qorong'ida sariq pigmentlar-karotinoidlar sintezlana oladi. Yashil pigmentlarning sintezi uchun esa yorug'lik energiyasi kerak bo'ladi. Tuproqda juda oz miqdorda bo'lsada, temir birikmalari bo'lmasa o'simliklar yashillana olmaydi. Bunday temir tanqisligidan o'simlikning rangsizlanishiga **xloroz** deyiladi. Kasallik tuproqda bir oz temir sulfat tuzini solish bilan davolanadi. Temir ionlari plastidlarda xlorofill pigmentlarining sintezida katalizatorlik qiladi.

Xlorofillning kimyoviy tarkibida magniy elementi bo'lgani tufayli o'simlikning yashillanishi uchun uning mineral oziqlari qatori magniy birikmalari ham bo'lishi kerak.

Fotosintez

O'simlikning oziqlanishi haqida birinchi fikr yuritgan kishi qadimgi yunonistonlik olim Aristotel edi.

1771 yilda ingliz olimi Jozef Pristli ikkita shisha qalpoq olib, birining tagiga sichqon, ikkinchisining tagiga sichqon bilan yalpiz shoxini joylashtiradi. Bir necha soatdan so'ng, birinchi qalpoq tagidagi sichqon o'lganini, ikkinchisidagi yashab qolganini ko'radi. Shunga asosan, Pristli hayvonlar havoni ifloslaydi, o'simliklar qandaydir yo'l bilan «**iflos**» havoni tozalaydi, nafas olish uchun yaroqli holga keltiradi, degan xulosaga kelgan edi. Lekin bu jarayonning borishi uchun o'simlikka yorug'lik ham kerak ekanligini 1778-1779 yillarda gollandiyalik vrach Ingenxauz juda ko'p tajribalar bilan isbotladi. Shu bilan birga u qorong'ida o'simlikning barcha organlari havoni ham «**buzadi**», degan xulosaga keldi. 1782 yilda Jan-Senebe tajribalar orqali yashil o'simliklar atmosferadan karbonat angidridni o'zlashtirib kislorod ajratishini ya'ni o'simliklar tomonidan havoning tozalanishi, ularning havodan oziqlanishi bilan bog'liq ekanini aniqladi.

1782 yilda shveysariyalik olim Geodor Sossyur o'simliklar oziqlanishida faqat karbonat angidrididan emas, balki tuproqdagi suv va mineral moddalardan ham foydalanishini isbotladi.

1812 yilda fransiyalik olimlardan Pelte va Kvantular o'simlikdan birinchi bo'lib, yashil moddani ajratib olishga muvaffaq bo'ldilar, bu moddaga **xlorofill** degan nom berdilar.

Uzoq vaqtlargacha yorug'lik yashil o'simliklarga nima uchun kerakligi, xlorofill pigmentlarining nima ahamiyati borligi muammo bo'lib kelgan. XIX asr

o'rtalarida amerikalik olim Djon Dreper, so'ngra nemis olimlaridan Glius Saks va Vilgelm Pfefferlar o'zlarining tajribalari asosida yorug'lik o'simliklarga plastidlarni qo'zg'atuvchi ta'sir qilishi uchun zarur degan xulosaga keldilar.

K.E.Timiryazev o'z tajribalari asosida yorug'lik xloroplastni qo'zg'atish uchun kerak emas, balki suv va karbonat angidriddan organik modda sintez bo'lishi uchun energiya manbai bo'lib xizmat qilishini isbotladi. Quyosh energiyasi fotosintez uchun sarflanar ekan, u sintez bo'layotgan organik moddalar tarkibida kimyoviy energiyaga aylanib, jamg'arilishini ochdi.

K.E.Timiryazev quyosh nurining barcha spektrlari xloroplast tomonidan yutilmay, faqat qizil va ko'k sapsar spektrlar yutilib, shu spektrlarning energiyasigina havodan olingan karbonat angidrid, tuproqdan olingan suv va turli mineral moddalarni o'zgartirib, uglevodlar, oqsillar, yog'lar kabi murakkab organik moddalarni tuzishga sarflanishini aniqladi.

1903-1906 yillarda rus olimi M.S.Svet xlorofill ustida olib borgan tajribalarini yakunlab, xlorofill pigmenti ikki pigmentning aralashmasi («alfa» va «beta») ekanini ko'rsatdi.

Nemis olimi Vilshtetter bu ikki yashil pigmentlarni **xlorofill «a»** va **xlorofill «b»** deb atadi, va bu atamalar fanda saqlanib qoldi. Vilshtetter xlorofill molekulasida temir atomi emas, balki magniy atomi borligini, u xlorofill molekulasida hayvonlar qonidagi gemoglobin bilan struktura jihatidan o'xshash ekanini uzil-kesil isbot qildi.

Keyingi yillarda fotosintez jarayonida uglerodning taqdirini aniqlash uchun radiofaol karbon S^{14} qo'llanila boshlandi. Bu ishlar fotosintez mexanizmini aniqlashda katta samara berdi. SO_2 atmosferasida olib borilgan tajribalarning dastlabki sekundlarida S^{14} ning turli moddalarda, keyin fosforglisirin kislotasida, monosaxaridlarda, saxarozada va bir qancha vaqtdan keyin kraxmalda va oqsilda paydo bo'lishi aniqlandi. Bu fotosintez jarayoni qator bosqichlarda borishini ko'rsatadi.

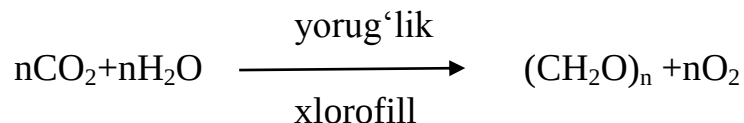
Fotosintez qiluvchi hujayralar o'zlarining turli moddalarga bo'lgan ehtiyojini fotosintez hisobiga qondiradi. Shu bilan birga, bu hujayralar o'simlikning barcha yashil bo'lmagan hujayralarini uglevodlar bilan ta'minlaydi. Uglevodlarning eng muhim tashuvchi formasi saxaroza bo'lib, elaksimon naylar orqali harakat qilib, sarflanadigan to'qimalarga va jamg'ariladigan joylarga boradi. Uglevodlar odatda kraxmal shaklida to'planadi. Jamg'aruvchi to'qimalar leykoplastlari (amiloplastlar)da saxaroza ikkilamchi kraxmalga aylanib to'planadi.

Fotosintez qiluvchi hujayralarda sintez bo'lgan uglevodlar kun davomida sarflanadi va boshqa to'qimalarga tashiladi. Tashuvchi sistemaga jalb qilinmay qolgan qismi esa xloroplastlar stromasida vaqtincha birlamchi kraxmal holida to'planadi.

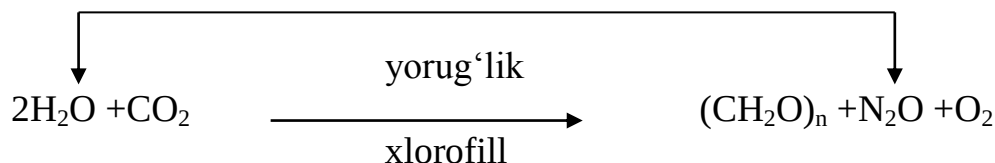
Xloroplastlarda fotosintetik jarayonlar ketadi va bunda karbonat angidridni bog'lab, oxiri qandni sintezlaydi, kislorodni esa ajratib chiqaradi. Yashil o'simliklar yashil pigmentlari yordamida quyoshning yorug'lik energiyasini yutadi va uni kimyoviy energiyaga aylantiradi. Muayyan to'lqin uzunlikka ega bo'lgan yorug'lik nurini yutilishi xlorofill molekulasi strukturasida o'zgarishlar paydo bo'lishiga olib keladi va xlorofill qo'zg'algan, faollashgan holga o'tadi.

Faollashgan xlorofildan ajralgan energiya qator oraliq jarayonlardan so'ng muayyan sintetik jarayonlarga uzatiladi.

Fotosintezning ixcham holdagi reaksiyasi quyidagicha:



Bu yerda eng muhim yakuniy jarayon- karbonat angidridni bog'lash, suv ishtirokida karbonsuvlarni hosil qilish va kislorodni ajratishdir. Ajralgan kislorod molekulasi suvning gidrolizidan hosil bo'ladi. Binobarin, yuqoridagi formulani quyidagicha yozish mumkin:



Biokimyoviy tekshirishlar bu reaksiya, jarayonlarning murakkab zanjiridan iborat ekanligini ko'rsatdi. U o'z ichiga ikki: **yorug'lik** va **qorong'i** fazalarni oladi. Birinchisi faqat yorug'likda xlorofillar tomonidan yutilishi bilan sodir bo'ladi (**Xill reaksiyasi**), ikkinchisi qorong'ida ketadi va karbonsuvni sintezi uchun zarur bo'lgan SO_2 ni tiklanishi yuz beradi.

Yorug'lik fazasida fotofosforillanish va ADF, fosfat kislota ishtirokida ATF ni sintezi yuz beradi. Shuningdek, bunda koferment NADF (nikotinamidadenindinukleotid fosfat) ni tiklanishi va NADF.N ga aylanishi kuzatiladi. Ular keyingi qorong'ilik fazasida ishlatiladi.

Fotosintezning qorong'ilik fazasida NADF va ATF energiyasi hisobiga atmosfera karbonat angidridini tiklanishi va uning vodorod bilan bog'lanishi hisobiga karbonsuv hosil bo'ladi (**Kalvin sikli**).

Biokimyoviy tekshirishlar qorong'i faza reaksiyalarida ishtirok etuvchi fermentlar plastidlarning matriksi komponentlarini tutuvchi suvda eriydigan fraksiyalardabo'lishini ko'rsatdi. Ammo, CO_2 katalizini amalga oshiruvchi ferment tilakoidlarning yuzasida joylashadi.

Xromoplastlar

Xromoplastlar o'simlikning vegetativ organlari, gullari va meva hujayralarida uchraydi va shu organlarga tegishli rang berib turadi.

Xromoplastlarning sariq, qizil, jigar rang, to'q sariq, qo'ng'ir-qizil rangda bo'lishi ularning stromasida xilma-xil karotinoidlarning mavjudligidandir. Karotinoidlar deb ataluvchi pigmentlardan karotin ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}$), ksantafill ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}_2$), lapksantin ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}_3$)larni ko'rsatish mumkin. Hozir fanga karotinoidlarning 58 turi ma'lum. Turli o'simlik xromoplastlaridagi karotinoidlarning turi va ularning miqdoriy nisbatlari turlicha bo'ladi. Qizil sabzining har 100 g ho'l ildiz mevasida 5,4 -19,8 mg gacha karotin va oz miqdorda likopin bo'ladi.

Xromoplastlar odatda xloroplastlarning o'zgarishidan, qarishidan hosil bo'ladi. G'o'r mevalarning pishishida ulardagi yashil xlorofill pigmentlar va granalar parchalanib, stromada qisman lamellalar va karotinoid kristallar adsorbsiyalangan holda qoladi. Ko'pincha karotinoidlar sitoplazmada erigan holda to'planadi. Karotinoidlar sitoplazmada to'plangan yog'da erib, ularni sarg'aytiradi.

Lekin ko'p mevalarning ko'k, to'q qizil, pushti rangda bo'lishi xromoplastlardan emas. Chunki ularning rangi hujayra shirasidagi pigmentlarga bog'liq bo'ladi. Qizil atirgul tojibarglari va ko'plab boshqa o'simlik organlarining rangi ham xromoplastlar, ham hujayra shirasi pigmentlaridan hosil bo'ladi. Lekin ularning stromasida karotinoidlarning ko'p miqdorda to'planib, turli shakldagi kristallar hosil qilishlari xromoplastlarning turli shakllarga kirishiga olib keladi. Masalan, sabzining ildizmevasida karotinning kristallanishi natijasida xromoplastlari tayoqcha, uchburchak, romb va boshqa shakllarga kiradi.

Xromoplastlarda ba'zan kraxmal, hatto oqsil kristallari yoki yog' tomchilari uchraydi.

Xromoplastlarda karotinoidlarning yetilish tipiga qarab, ular globulyar, fibrillyar (naychali) va kristallik tiplariga bo'linadi. Ko'p uchraydigan plastoglobulalarning o'lchami va miqdori o'simlik turiga qarab o'zgaradi.

Fibrillyar tipidagi xloroplastlarda (qalampir mevasi hujayralarida) plastoglobulalardan tashqari karotinoidlar parallel joylashgan uzun iplar (yoki naychalar) hosil qiladi. Kristall tipidagi xromoplastlarda (sabzining ildizmevasi, tarvuz mevasi va boshqalarda) karotinoidlar turli shakldagi kristallarni hosil qiladi. Bu holda xromoplastning shakli ko'pincha shu kristallarga bog'liq bo'ladi.

Xromoplastlar tufayli o'simlik guli va mevalarning turli rangga kirishining biologik ahamiyati shundaki, bunda gullarga hasharotlar jalb qilinib, ularning chetdan changlanishini amalga oshiradi. Mevalarga qushlar va boshqa hayvonlarning jalb qilinishi esa o'simlikning urug'larini mumkin qadar katta maydonga tarqalishini ta'minlaydi.

Leykoplastlar

1854 yilda Kryuger plastidlar orasida eng mayda, rangsiz va aniq shaklga ega bo'lmagan leykoplastlarni topdi. Ularning ichki tirik massasi qo'shqavat membrana bilan qurshalgan bo'lib, ichki strukturasida lamellalar juda oz bo'ladi. Lekin leykoplastlar yorug'lik tasirida ichki lamellalar strukturasini rivojlantirib, yashil plastidlarga aylanish xususiyatiga ega.

Leykoplastlarning eng muhim xususiyati ularning stromasida zaxiralanishi zarur bo'lgan qandning polimerlab, ikkilamchi kraxmalga aylantirishidir. Leykoplastlar odatda o'simlikning yorug'lik kirolmaydigan, rangsiz to'qimalarida kuzatiladi. Chunonchi, ular meristema to'qimalarida, sporalarida, gametalarida, urug'larida, tugunchalarida, ildizpoya va boshqa kraxmal to'planadigan organlari to'qimalarida bo'ladi. Leykoplastlarni bir pallali o'simliklardan trodeskansiya, orxideya, savrinjon va boshqalarning epidermis to'qimasi hujayralarida ham kuzatish mumkin (etioplastlar). Leykoplastlar mayda bo'lganligidan ularni mikroskopda ko'rish va sonini aniqlash qiyin. Ular ayniqsa, hujayra yadrosi atrofida ko'p uchraydi. Yorug'lik tushadigan organlardagi leykoplastlardan etioplastlarda, odatda kraxmal to'plana olmaydi.

Stromasida glyukozaning polimerlash qobiliyatiga ega bo'lgan leykoplastlarga **amiloplastlar** deb ataladi. Lekin proplastidlarda ham, kunduzi barg xloroplastlarida ham mayda donachalar holida fotosintezdan hosil bo'lgan glyukozadan kraxmal sintezlanadi, uni **birlamchi kraxmal** deb ataladi. Tunda, ya'ni qorong'i sharoitda bu kraxmal gidrolizlanib saxarozaga, to'plovchi to'qimaga borib amiloplastlarda **ikkilamchi kraxmal**ga aylanadi. Kraxmal donachalari g'alladoshlarda ikki xil bo'ladi. Chunonchi bug'doy, arpa, qora bug'doyda oddiy, sholi, sulida murakkab donachalar holida bo'ladi. G'alladoshlar va kartoshkada kraxmal donachalarining ontogenezi Frey-Vissling shunday tasvirlaydi: bug'doy, arpa va qora bug'doy amiloplastlari stromasida kraxmal to'planadigan birlamchi xilum (kindik) bir joyda hosil bo'ladi. Xilum atrofida sutka davomida bir qatlam kraxmal o'rinishib, kraxmal donachasining diametri oxiri 20-30 mmk ga yetadi. Bunday yirik kraxmal donachasining shakli disksimon bo'ladi. Bu tipdagi kraxmal donachasining xilumi markazda joylashib, uning sutkalik qatlamlari xilum atrofida barobar qalinlikda konsentrik o'rinishadi. Shuning uchun bunday donachalarga **konsentrik donachalar** deb ataladi. Bunday yirik donachalar gullashdan 6-9 sutka o'tganda paydo bo'ladi. Gullashidan 9-12 kun keyin ancha mayda va ko'p sondagi kraxmal donachalari hosil bo'ladi. Eng kattasining diametri 10 mmk keladigan bu donachalar mitoxondriyalarga o'xshab ketganligi uchun, ularni «**mitoxondriya kraxmali**» deb ham yuritiladi. Lekin elektron mikroskopik tekshirishlar, amiloplastlarda mayda va yirik donachalar hosil bo'lishini ko'rsatdi. Amiloplastlarda kraxmalning birlamchi markazlari paydo bo'lishidan 3 sutka keyin, plastid membranasining sirtida pufaksimon o'simtalar hosil bo'ladi. Shunday qilib, sferik amiloplast oraliqlaridagi stroma pufakchalar bilan to'lib ketadi. Ular leykoplastlardan uzilib chiqadi yoki u bilan tutash holida qolib, ichi kraxmal bilan to'ladi. Ikkala xil kraxmal donachalari o'simlik gullashidan 24 sutka o'tar-o'tmas yetilib bo'ladi. Mayda kraxmal donachalarining ultrastrukturasi ham qavatlar kuzatiladi. Kraxmal donachalaridagi qavatlar soni ularning necha sutkada yetilganini ko'rsatadi. Sholi va sulida amiloplastlar stromasida ko'p sonda xilumlar hosil bo'lib, ular kundan-kunga yangi kraxmal qatlami hisobiga o'sib boradi va bir-birlariga tegib, siqilish natijasida ko'p burchakli shaklga kirib qoladi. Hosil bo'lgan murakkab kraxmal donachasidagi bu mayda kraxmal donachalari orasida stroma qoldig'i qoladi. Shuning uchun murakkab kraxmal donachalari osonlik bilan mayda donachalarga parchalanib ketadi. Sholiining bu kraxmal donachalari juda mayda bo'lib, undan yuqori sifatli upa tayyorlanadi.

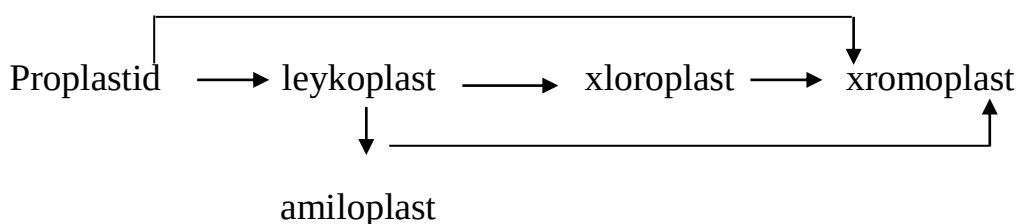
Kartoshka kraxmali oddiy va yarim murakkab donachalar holida bo'lib, uning qatlamlari eksentrik joylashadi, hamma qatlamlarining bir tomoni yupqa, boshqa tomoni qalin bo'ladi. Bu qatlamlar optik mikroskop ostida, suvli muhitda yaxshi ko'rinadi. Lekin bu qatlamlarning hosil bo'lishi sutkalik rejimga bog'liq emas. Mikroskopda ko'rish mumkin bo'lgan keng qatlamlar 18,5 soatda hosil bo'lsa, eng yupqa qavatlarining hosil bo'lishi 2 soat davom etadi. G'alladoshlar kraxmal donachalaridan farqli o'laroq, kartoshka kraxmali donachasining qatlamlari fotosintezning sutkalik rejimiga bog'liq bo'lmagan holda doimiy yorug'likda ham paydo bo'laveradi. Kartoshka kraxmali donachasining kattaligi 70-100 mk ga teng keladi. Kraxmal donachasining morfologiyasi va ichki strukturasi turli o'simliklarda turlicha bo'ladi.

Plastidlarning ontogenezi va funksional qayta qurilishi

Plastidlarning hosil bo'lishi masalasi bilan ko'pchilik olimlar qiziqishgan. Ipsimon suv o'ti spirogiraning vegetativ ko'payishi davrida hujayraning bo'linishi uning xromatoforasining ham bo'linishi bilan borishi kuzatildi. Keyinchalik, bir hujayrali suv o'ti xlamidomonadada bu jarayon o'rganildi. Ma'lum bo'lishicha, yadro bo'linishi bilanoq **pirenoid** (pirenoid- xromatofora tarkibiga kiruvchi mayda vakuolalar bilan o'ralgan zona, uning atrofida kraxmal to'planadi) ikkilanadi, so'ng gigantik xromatofora ikki qismga ajraladi, ularning har biri qiz hujayralarning biriga tushadi va o'sib avvalgi kattaligiga yetadi.

Xloroplastning xuddi shunday teng taqsimlanishi zoosporalarning hosil bo'lishida ham kuzatiladi. Gametalar qo'shib zigota hosil bo'lganda, yadrolar quyilishib ketgach, xloroplastlar dastlab ingichka ko'prikcha orqali birikkan holda bo'ladi, so'ng ular quyilishib ketib, bitta yirik plastidni hosil qiladi. Yuksak o'simliklarda ham xloroplastlarni bo'linishi, oz bo'lsada kuzatilgan.

Xloroplastlarning sonini ortishi va turli plastidlarning hosil bo'lishi asosida proplastidlar yotishi isbot etilgan, u quyidagicha shaklda izohlanadi:



Plastidlarning ontogenetik o'zgarishlari qaytmas ekanligi isbotlangan. Yuksak o'simliklarda xloroplastlarning hosil bo'lishi va rivojlanishi proplastidlarning o'zgarishi asosida boradi.

Proplastidlar qo'shmembranali mayda (0,4-1mkm) pufakchalar hisoblanadi. Ular sitoplazma vakuolalaridan qo'sh membranali va ichidagi narsalari ancha zich ekanligi bilan farqlanadi. Ichki membranadan mayda o'simtalar va vakuolalar hosil bo'lishi mumkin. Proplastidlar ko'proq bo'linayotgan o'simlik hujayralarida uchraydi, ularning sonini ortishi bo'linish yo'li bilan sodir bo'ladi. Proplastidlarning keyingi taqdiri o'simlikning rivojlanishi sharoitiga bog'liq.

Yorug'lik yetarli bo'lganda proplastidlar xloroplastlarga aylanadi. Dastlab ularda ko'ndalang joylashgan membranali burmalar paydo bo'ladi. Ulardan bir xillari proplastidning uzunasiga davom etib, stromaning lamellarini, boshqalari tilakoid bo'shliqlarini hosil qiladi, ular taxlanib yetuk xloroplast qirralari shakllanadi. Qorong'ida esa plastidlarning rivojlanishi boshqacharoq bo'ladi. Bu etiollangan o'simliklarda yaxshi kuzatiladi. Bunday o'simlik hujayralarida dastlab plastidlarning hajmi ortadi, ammo ichki membrana sistemasi lamellar strukturalarini shakllantirmaydi, balki ko'plab mayda pufakchalar ba'zi joylarda to'planib, hattoki murakkab panjarasimon strukturalarni hosil qiladi. Yorug'likka olib chiqilsa tezlik bilan ulardan lamella va tilakoidlar sistemasi to'liq shakllanadi. Bir vaqtni o'zida xlorofill va fotosintetik jarayonlarda ishtirok etadigan fermentlar sistemasi rivojlanadi, o'simlik yashil tusga kiradi.

Xloroplastlarning tarixiy kelib chiqishi haqida **simbiotik nazariya** mavjud. Buni birinchi bo'lib 1905 yilda Merejkovskiy ilgari surdi. Bu nazariyaning mohiyati shundan iboratki, xloroplastlar geterotrof va prokariot ko'k-yashil suvo'tlari hujayralarining birgalikda yashashidan kelib chiqadi. Bu fikr 19 va 20 asrlarda bir qancha olimlar tomonidan rivojlantirildi. Unga asos sifatida xloroplastlar bilan ko'k yashil suvo'tlarining tuzilishidagi va asosiy funksiyasidagi, birinchi navbatda fotosintetik jarayonlarga layoqati o'xshashliklari keltiriladi.

Ko'k yashil suvo'tlarining tuban o'simlik hujayralari va bir hujayralilar o'rtasidagi haqiqiy **endosimbioz** haqida ko'plab ma'lumotlar bor. Ular xo'jayin-hujayraning fotosintez mahsulotlari bilan ta'minlab turadi. Tajribalarda ajratib olingan xloroplastlar ba'zi hujayralarni tanlab ulardan endosimbiont sifatida foydalanishi mumkin ekan.

Yuksak suvo'tlari bilan oziqlanadigan ko'pchilik umurtqasizlarda (kolovratki, mollyuska) intakt xloroplastlar hayvonning ovqat hazm qilish bezlari hujayralari ichiga kirgan hollari kuzatilgan. Ba'zi o'simlikxo'r mollyuskalar hujayralarida fotosintetik sistemasi ishlab turgan intakt xloroplastlar topilgan.

Olimlar to'qimalar kulturasida sharoitida sichqon fibroblastiga xloroplastni pinotsitoz yo'li bilan kiritishgan. Xloroplastlar hujayradagi gidrolitik fermentlar ta'siriga uchramagan. Xloroplastlarni tutgan bunday hujayralar bo'linib bir necha avlod bergan, intakt xloroplastlar esa fotosintetik reaksiyalarni amalga oshirgan.

Xloroplastlarni sun'iy muhitda kulturasini yaratishga urinishlar bo'ldi. Bunday xloroplastlar 100 soat davomida intakt holda qolib, fotosintezni amalga oshirdi, RNK sintezi bo'ldi, hattoki 24 soat davomida bo'lindi ham, ammo keyinchalik ularni faolligi susayib, oxiri halok bo'ldi.

Bu kuzatishlar va qator biokimyoviy ishlar ko'rsatdiki, xloroplastlarning avtonomligi uzoqqa bormas ekan, chunki juda ko'pchilik jarayonlar yadroning genetik boshqaruvida bo'lar ekan. Bu dalillar xloroplastlarni mitoxondriyalar kabi chegaralangan avtonomlikka ega bo'lgan strukturalar, deb tan olishga majbur etadi.

10-ma'ruza. Mitoxondriyalar.

Reja.

1. Mitoxondriyalarni ochilishi.
2. Mitoxondriyalarning kattaligi va soni.
3. Mitoxondriyaning tuzilishi.
4. Mitoxondriyaning funksiyasi.
5. Mitoxondriyalarning bo'linish xillari.
6. Mitoxondrial DNK.
7. Mitoxondroya va xloroplaslar o'rtasidagi o'xshashlik va farqlar.

Mitoxondriyalarning ochilishi.

Mitoxondriyani birinchi bo'lib, 1850 yilda Kelliker hasharotlarning muskul hujayrasida topdi va **sarkosoma** deb atadi(bu atama hozirgi vaqtgacha muskul to'qimasi hujayrasi uchun qo'llaniladi). So'ng, 1890 yilda Altman mitoxondriyalarni fuksin bilan bo'yash metodini qo'llash orqali o'rganib, ularni **bioblastlar** deb atadi. Mixaelis mitoxondriyani yanus yashili bilan tirik holda bo'yash metodini qo'lladi va ularni oksidlanish jarayonida aloqasi borligini ko'rsatib berdi. 1894 yilda Benda sichqonning rivojlanayotgan urug'don hujayrasida mitoxondriyani kuzatdi va dastlab **xondrosoma**, keyinroq **mitoxondriya** deb atadi (grekcha mitos-ip, xondrion-donacha).

1938 yili Varburg oksidlanish reaksiyalari ATF sintezi bilan bog'liqligini ko'rsatdi. Bu organoid hozirgi vaqtda barcha eukariot avtotrof va geterotrof organizmlar hujayralarida topilgan. O'simlik hujayralarida uni F.Meves birinchi bo'lib kuzatdi.

Mitoxondriyalarning shakli yumaloq, ovalsimon, tayoqchasimon, ipsimon yoki kuchli tarmoqlangan tanachalar shaklida bo'ladi. Ularning kattaligi ham shakli kabi har xil. Yumaloq mitoxondriyaning diametri 0,2-1 mkm, tayoqchasimonlarining uzunligi - 7 mkm gacha, ipsimonlariniki 15-20 mkm gacha bo'ladi. Mitoxondriyalarning soni ham turli hujayralarda turlicha. Masalan, ba'zi hasharotlarning yetilgan spermalarida 5-7 ta, jigar hujayrasida-2500 tagacha bo'lishi mumkin.

Mitoxondriyalarning soni hujayraning funksional faolligiga bog'liq. Uchadigan qushlarning ko'krak muskul hujayralarida, uchmaydigan qushlarning xuddi shunday hujayralaridagiga nisbatan ancha ko'p bo'ladi. Bitta hujayraning ontogenezing turli bosqichlarida mitoxondriyaning soni turlicha, masalan, yosh embrional hujayralarda, qariyotgan hujayralardagiga nisbatan ancha ko'p bo'ladi.

Mitoxondriyalarning turli hujayralarda joylashishi ham har xil bo'ladi. Odatda, mitoxondriyalar sitoplazmaning ATF ga ehtiyoji kuchli bo'lgan qismida to'planadi. Skelet muskullarida miofibrillarga yaqin joyda joylashadi. Shunga o'xshash kiprikli, xivchinli hujayralarda mitoxondriyalar plazmalemma ostida, bevosita ularning asosida joylashadi. Ularning ishi uchun ATF zarur. Aksonda nerv impulsini o'tkazadigan sinapslar atrofiga joylashadi. Ko'pchilik hujayralarda mitoxondriyalar odatda, sitoplazmada bir xil tarqaladi, bu nerv, epiteliy hujayralarida va ko'pchilik sodda hayvonlarda shunday bo'ladi. Ammo, ayrim hujayralarda ular hujayraning faolroq qismida joylashadi. Masalan, sekretor hujayralarda ular sekret ishlab chiqaradigan qismida joylashadi. Ko'p hollarda, mitoxondriyalar yadro atrofiga tarqalgan.

Mitoxondriyalar endoplazmatik to'r bilan bevosita funksional aloqada bo'ladi. Elektron mikroskopik tekshirishlar achitqilarning hujayralarida 2-3 ta kuchli tarmoqlangan mitoxondriyalar bo'lishini ko'rsatdi.

Xuddi shu kabi holat ko'ndalang chiziqli muskullarda ham kuzatiladi. Muskul tolasining tikkasiga kesmalarida, ko'p sonli yumaloq mitoxondriyalar miofibrillar orasida ko'rinadi. Ko'ndalang kesimida esa, muskul mitoxondriyalari o'rgimchaksimon shaklda bo'lib, ularning o'simtali tarmoqlanib, boshqa qo'shni mitoxondriyalar o'simtali bilan birlashib ketadi va mitoxondrial to'rni hosil qiladi.

Ba'zi ma'lumotlarga qaraganda, har qanday hujayrada bitta mitoxondriya bo'lib, u kuchli tarmoqlanadi. Masalan, tripanosomada, evglenalarda, xlorellalarda bitta yirik mitoxondriya bo'ladi va u kuchli tarmoqlanadi. Bunday mitoxondriyalar sutemizuvchilarning to'qimalar kulturasida va ko'pchilik o'simlik hujayralarida ham topildi.

Hisoblarga ko'ra, odamning jigar hujayrasida 1000 ta mitoxondriya bo'ladi, u sitoplazma hajmini 20 % ini tashkil qiladi. Jigar hujayrasining barcha mitoxondriyalari yuzasining maydoni uning plazmatik membranasidan 4-5 marta ko'p. Ovotsitlarda mitoxondriyalar juda ko'p bo'ladi, ularning soni 300 mingta, gigantik amyoba Chaos chaosda 500 mingta bo'ladi.

Yashil o'simliklarda, hayvon hujayralaridan ancha kam bo'ladi, chunki ularning funksiyasini qisman xloroplastlar bajaradi.

Ba'zi hujayralarda mitoxondriyalar bir-birlari bilan quyilib ketishi va bitta gigantik mitoxondriyani hosil qilishi mumkin. Bu spermatogoniylarda kuzatilgan. Spermatozoidda ko'pincha bitta gigantik mitoxondriya bo'lib, xivchinining o'rta qismini spiral holda o'rab turadi. Anaerob va parazit bir hujayralilarda mitoxondriyalar bo'lmaydi.

Mitoxondriyaning nozik tuzilishi elektron mikroskop yordamida yaxshi o'rganildi. Bu organoid tashqi tomonidan ikki qavat membrana bilan qoplangan. Tashqi mitoxondrial membrana uni gialoplazmadan ajratib turadi. Bu membrana odatda, silliq, qalinligi 7 nm atrofida bo'ladi va boshqa membranali strukturalar bilan birikmaydi.

Tashqi membranani ichki membranadan kengligi 10-20 nm bo'lgan membranalararo bo'shliq ajratib turadi. Ichki membrananing qalinligi ham tashqiniki bilan bir xil va uch qavatli tuzilishga (elementar membrana) ega. Bu ikki membrana mitoxondriyaning qobig'ini tashkil qiladi.

Ichki membranadan mitoxondriyaning bo'shlig'i-matriksga yo'nalgan o'simtalar-taroqlar yoki **kristlar** chiqadi. Ular faqat ichki membrana bilan qoplangan. Kristlar membranalarining oralig'i ham 10-20 nm ga teng. Kristlarni mitoxondriyaning uzun o'qiga nisbatan joylashishi turli hujayralarda turlicha. Perpendikulyar joylashish jigar, buyrak hujayralarida, uzunasiga-yurak muskulida kuzatiladi.

Bir hujayrali o'simlik va hayvonlar, ba'zi yuksak o'simlik va hayvon turlari hujayralarida ichki membrana o'simtaları naysimon bo'lib, ularning diametri 50 nm ga yetadi. Kristlar mitoxondriya bo'shlig'ini to'liq ajratmaydi. Kristlarning soni va rivojlanish darajasi to'qima va hujayralarning funksional faolligiga bog'liq, jigar qurtining sporotsistasi mitoxondriyalarining kristlari juda oz. Parazit suvga chiqib, faol hayot kechira boshlashi bilan ularning soni ortadi.

O'simlik hujayralarida mitoxondriyalar kristlarni kam ushlaydi, ammo sekretor hujayralarda ularning soni ko'p bo'ladi.

Mitoxondriyaning matriksi mayda, donachali tuzilishga ega, ba'zida unda ingichka iplar va donachalar ko'rinadi. Hozirgi vaqtda ingichka iplar DNK, donachalar esa ribosomalar ekanligi isbot qilingan. Matriksda ko'p miqdor oqsil va boshqa organik birikmalar ham bo'ladi.

Mitoxondriyalar ATF sintezlaydi, bu organik substrat va ADF ni fosforlanishi jarayoni natijasida yuz beradi. Mitoxondriyalar kimyoviy jihatdan murakkab bo'lib, uning tarkibiga oqsil, lipidlar va nuklein kislotalar kiradi. Oqsillar mitoxondriyaning quruq og'irligining 65-70 % ini, lipidlar (asosan fosfolipidlar) - 25-30 % ini tashkil qiladi. Mitoxondriyalarda RNK ning miqdori juda oz, oxirgi vaqtda ularning tarkibida DNK borligi ishonchli dalillar bilan isbot qilindi. Bu dalillar mitoxondriyalarda DNK ning sintezlanishi va ularning ikkilanishidan dalolat beradi. Bulardan tashqari mitoxondriyalarda A, B₆, B₁₂, K, E va boshqa vitaminlar ham topilgan.

Mitoxondriyalarning muhim bioximik xususiyatlaridan biri, unda hujayraning energetik almashinuvida ishtirok etuvchi fermentlarning bo'lishidir. Bu fermentlarga birinchi navbatda suksinatdegidrogenaza va sitoxromoksidazalar kiradi. Nafas olish zanjirining trikarbon kislotalari va Krebs sikllarida qatnashadigan fumaratdegidrogenaza, malatdegidrogenazalar ham mitoxondriyalarda bo'ladi.

Hujayralarda oksidlanish va energiya to'planishi bir-biriga bog'liq bo'lgan bir necha bosqichlarda o'tadi.

Mitoxondriyalarning vazifasi biokimyoviy va boshqa metodlarni qo'llash orqali o'rganildi. Mitoxondriyalarni ko'proq hujayraning **“energetik stansiyalari”** deb ham ataladi, chunki ular avval aytilganidek, karbonsuv, aminokislotalar va yog' kislotalarining oksidlaydigan ko'plab fermentlarni tutadi. Bunday reaksiyalar natijasida energiya ajralib chiqadi, ular hujayrada bevosita ishlatilmay, mitoxondriyalarda sintezlanadigan ATF da yig'iladi. Energiyaning ajralish reaksiyasi mitoxondriya membranalarida joylashgan elementar tanachalar bilan bog'liq. Elementar tanachalarni ba'zi adabiyotlarda **“qo'ziqorinsimon tanachalar”** deb ham ataladi.

Mitoxondriyalar yangilanib turuvchi strukturalar hisoblanadi. Sitoplazmaning boshqa organellalari kabi mitoxondriyalarning soni ham ortadi, bu ayniqsa hujayraning bo'linishi va funksional faolligi ortganida yaxshi kuzatiladi. Jigar hujayrasidagi mitoxondriyaning o'rtacha hayoti 10 kunni tashkil qiladi. O'layotgan mitoxondriyalar o'rniga yangilari hosil bo'ladi. Bu jarayon ba'zan juda tez amalga oshadi.

Mitoxondriyalarning hosil bo'lishi haqida uchta gipoteza bor: 1) mitoxondriyalar hujayrada yangidan hosil bo'ladi; 2) mitoxondriyalar hujayraning boshqa membranali strukturalaridan hosil bo'ladi; 3) mitoxondriyalarning sonini ortishi avvaldan mavjud bo'lgan mitoxondriyalarning bo'linishi yo'li bilan yuz beradi.

Birinchi gipotezaga asosan mitoxondriyalar sitoplazmaga tarqalgan mitoxondriyaning alohida elementlaridan **“yig'ish”** jarayoni hisobiga hosil bo'ladi. Ammo, bu gipoteza aniq isbotlanmagan.

Ikkinchi g'oya bo'yicha ancha elektron mikroskopik dalillar mavjud. Jumladan, mitoxondriyaning tashqi membranasining endoplazmatik to'r va plazmatik membrana bilan aloqasi kuzatilgan. Bunday doimiy aloqalarga asoslanib, ko'pchilik olimlar ixtiyoriy dinamik sxemalarni tuzganlar. Masalan, plazmatik membrana ichkariga botib, ikki qavatli, ichida bo'shlig'i bo'lgan

xaltachalar hosil qiladi, ular keyinchalik plazmatik membranadan ajralib, mitoxondriyalarga aylanadi, degan fikrlar ilgari surildi. Ammo, afsuski bu ishlar faqat tasodifiy rasmlar kolleksiyasiga asoslangan va tajribada tasdiqlanmagan. Shunga qaramay, bu gipoteza ancha keng tarqalgan.

Ko'plab o'tkazilgan tajribalarda olingan natijalar mitoxondriyalar avvalgi mavjud mitoxondriyalarning o'sishi va bo'linishdan hosil bo'lishini tasdiqladi. Bu fikr dastlab (1893) Altman tomonidan ilgari surilgan edi. Seytrafer moslamasi yordamida mitoxondriyalarni tirik holda bo'linishini, uzun mitoxondriyalarni qisqaroqlarini hosil qilishini (fragmentatsiya) kuzatildi. Bu jarayon ayniqsa, bir hujayrali suv o'tlarida aniq ko'rinadi. Mitoxondriyaning bo'linishi hujayra bo'linishi bilan bir vaqtda sodir bo'ladi. Elektron mikroskop ostida mitoxondriyalarni belbog' hosil qilish orqali bo'linishini ko'rish mumkin (32 rasm).

Achitqilar mitoxondriyalari haqida ko'proq ma'lumotlar bor. Achitqi hujayralari aerob sharoitda kristla niq ko'ringan mitoxondriyalarga ega. Achitqilarni anaerob sharoitga ko'chirilsa, ularning hujayralarida tipik mitoxondriyalar ko'rinmaydi, ularning o'rnida mayda membranali pufakchalar ko'rinadi. Ma'lum bo'ldiki, anaerob sharoitda achitqi hujayralari to'liq nafas olish zanjiriga ega bo'lmas ekan. Aerob sharoitda ularda tezlik bilan nafas olish fermentlari sintezlanadi, kislorodga bo'lgan talab keskin ortadi, sitoplazmada normal mitoxondriyalar paydo bo'ladi.

Bu kuzatishlar hujayrada **promitoxondriyalar** bo'lishi va aerob sharoitda ular normal mitoxondriyalarni hosil qilishini ko'rsatdi.

Bunday jarayon mitoxondriyalarning bo'linishida ham kuzatiladi: mitoxondriyaning membranalari miqdori ortadi, shu bilan birga ularga xos fermentlar ham sintezlanadi.

Zavarzin va Xarazovalarning fikriga ko'ra (1982) mitoxondriyalarning bo'linishi uch usulda yuz beradi: 1) belbog'li, 2) kurtaklanish va 3) mitoxondriya ichida mayda mitoxondriyalarning hosil bo'lishi. Mitoxondriyaning bo'linishi oldidan uning DNK sining ikkilanishi yuz beradi. Bu yadro DNK siga bog'liq bo'lmagan holda sodir bo'ladi.

Mitoxondrial DNK 1963 yilda Nass tomonidan ochildi. Bu DNK qo'shaloq, xalqali zanjirdan iborat. Bu odatda, mitoxondriyaning ichki membranasiga yopishgan bo'ladi. Bitta mitoxondriyada 2-10 ta DNK molekulasi bo'lishi mumkin. Uning uzunligi achitqilarda 5 mkm, o'simlik hujayralarida 30 mkm ga teng. Mitoxondrial DNK da axborot ko'p emas, u 15-75 ming juft asosdan iborat bo'lib, o'rtacha 25-125 oqsil zanjirini kodlashi mumkin. Mitoxondriyada oqsil sintezining barcha apparati mavjud.

Oqsil sintezi uchun zarur bo'lgan axborot mitoxondriyaning DNK sida joylashgan. Sintezni amalga oshiradigan ribosoma, fermentlar va oqsillar tarkibiga kiradigan aminokislotalar mitoxondriya matriksida bo'ladi.

Mitoxondriyaning matriksida uning DNK si asosida RNK ning sintezlanishi yuz beradi. Mitoxondriyada axborot, transport va ribosomal RNK lar bo'ladi. Mitoxondrial r-RNK va ribosomalar sitoplazmadagidan keskin farqlanadi.

O'simlik hujayralari sitoplazmasida ribosoma 80S, mitoxondriyada u 70S, hayvon hujayralarida esa yana ham mayda 50S tipda bo'ladi.

Mitoxondriyalarning o'ziga xos tuzilishi va unda avtonom oqsil sintezi yuz berishi, mitoxondriyalarning **endosimbiotik** kelib chiqishi to'g'risidagi gipotezani paydo bo'lishiga olib keldi. Bunga asosan, mitoxondriyalar qachonlardir bakteriya kabi organizm bo'lib, u eukariotik hujayra bilan simbioz yashagan. Bu fikrni Altman o'zining "**bioblast**" nazariyasida ilgari surgan edi. Keyinchalik, evolyutsiya jarayonida bu xususiyat mustahkamlanibgina qolmay, qayta qurilish ham yuz berdi. Bunda mitoxondriya o'zining genetik materialining bir qismini yo'qotdi va cheklangan avtonomik xususiyatli strukturaga aylandi. Buni ba'zi faktlar tasdiqlaydi. Hisoblarni ko'rsatishicha mitoxondriyalarning DNK si kichik bo'lgani uchun mitoxondrial oqsillarning barchasini kodlay olmaydi. Mitoxondrial DNK faqat mitoxondriyaning umumiy strukturasi bir qisminigina kodlaydi.

Hozirgi vaqtda mitoxondrial oqsillarning ko'p qismi hujayra yadrosi tomonidan genetik boshqarilishi haqida dalillar bor.

Mitoxondriya va xloroplastlar o'rtasidagi o'xshashlik va farqlar

Mitoxondriyalar membranalar bilan xloroplastlar membranalar o'rtasida ko'p jihatdan o'xshashliklar bor. Mitoxondriyalar ham xloroplastlar kabi kuchli rivojlangan ichki membranalar sistemasiga ega. Ayni vaqtda bu ikkala organoidlar hujayra metabolizmi bilan chambarchas bog'liq bo'ladi. Elektron mikroskopda sinchiklab kuzatilganda bu ikkala organoidlar membranalar globulyar shakldaligi ko'rinadi. Nafas olishda yoki fotosintezda elektronlarni tashuvchi fermentlar ikkala organoidlarning ichki membranalar tarkibiga kiradi. Membranalarning bunday subbirliklari membranada mustaqil harakatlana oladi. Bu hol membranalaridagi turli komponentlarni -fermentlarni bir-birlariga izchil ta'sir qilishlariga sharoit tug'diradi.

Shunday qilib, elektron tashuvchi turli komponentlarning membranadan olgan o'rni elektronlarni tartibli ravishda tez va ma'lum yo'nalishda fermentdan fermentga tashilishini ta'minlaydi. Elektronlarning tashilishida ishtirok etuvchi oqsillar shakli va o'lchami jihatidan farq qiladi. Shuning uchun mitoxondriya va xloroplastlar ichki membranalar doimiy va bir jinsli bo'lmaydi. Bu membranalarning mozaikasi ham bir-birlaridan farqlanadi. Bundan tashqari bu ikkala organoid o'z membranalar tarkibi bo'yicha ham farq qiladi. Membranalar tarkibining farqlanishi organoidlar funksiyalarining o'ziga xosligidandir. Mitoxondriyalardagi qator fermentlar va ATF sintezi xloroplastlarnikiga o'xshab ketadi. Bunda xloroplast quyoshning yorug'lik energiyasidan foydalansa, mitoxondriyalar quyoshning organik moddalar molekulasiga bog'liq holda kimyoviy bog' ko'rinishiga aylangan energiyasidan foydalanadi.

Xloroplast va mitoxondriyalarning o'xshashligi energetik jarayonlarning umumiyliги bilangina chegaralanmaydi. Xloroplastlar ham mitoxondriyalar kabi bo'linadi. Bu jarayonni tirik hujayralarda mikrokinos'yomka yordamida kuzatilgan. Xloroplastlarning bo'linishi ularning ikkilanishidan so'ng yuz beradi. Ularning DNK si yadro DNK sidan farq qilib, kattaligi 40 mkm va xalqali ko'rinishga ega. Har bir xloroplastda 10-50 molekula DNK bo'ladi. Xloroplastlarning ribosomalari ham o'ziga xos bo'ladi. Xlamidomonadalar

xloroplasti ribosomasining katta subbirligi 26 ta, kichik subbirligi esa 22 ta oqsil ushlaydi, vaholangki shu turning hujayralari sitoplazmasi ribosomasining katta subbirligi 39 ta, kichik subbirligi 26 ta oqsil ushlaydi. Xloroplastlarning tRNK va iRNKlari mitoxondriyalarnikiga o'xshaydi.

Xloroplastlarning DNKsi sutemizuvchilarning mitoxondriyanikidan 8 marta ko'p va u kamida 100-150 ta oqsilni kodlaydi. Tekshirishlar shuni ko'rsatdiki, xloroplastning genomi o'zining ribosomal RNK sini, qisman iRNK va tRNK ni kodlaydi. Xloroplastning qolgan oqsillarini sintezi haqidagi axborot yadro DNK sida bo'ladi. Umuman olganda, xloroplastlarda o'rtacha 30 ta oqsil sintezlanadi. Shunday qilib, xloroplastlar DNKsi mitoxondriyalar DNK siga nisbatan kengroq axborotga ega ekan.

Oqsil sintezi xloroplastlarda yaxshi o'rganilgan. U xloroplast stromasida joylashgan ribosomalarda amalga oshadi. Bu ribosomalar avval aytilgandek, sitoplazma ribosomalaridan kattaligi, strukturasi va kimyoviy tarkibi jihatidan ancha farqlanadi. Oqsil sintezini, xloroplast stromasida joylashgan, diametri 30-35 Å keladigan ingichka ip shaklidagi DNK boshqaradi.

11-ma'ruza. Yadro.

R e j a

1. Yadro barcha bo'linishga qobiliyatli hujayralarni muhim qismidir.
2. Yadroning shakli, soni va yadro-sitoplazma nisbati.
3. Yadroning kimyoviy tuzilishi.
4. Yadroning fermentlari.
5. Nuklein kislotalar.
 - 5.1.DNK
 - 5.2.RNK
6. Yadro qobig'i.
7. Yadro shirasi-karioplazma.
8. Yadrocha.
9. Hujayraning funksiyasida yadroning roli.

Yadro bo'linishga qobiliyati har qanday o'simlik va hayvon hujayralarining muhim qismidir. U sitoplazmadan odatda aniq chegara bilan ajralib turadi. Bo'yalmagan tirik hujayralarda yadro bir jinsli pufakchadek ko'rinadi. Ba'zan yirik yoki mayda donachali strukturalar ko'rinadi. Xamma hollarda ham o'zining yorug'lik sindirish ko'rsatkichi bilan farqlanadigan yadrocha ancha aniq ajralib turadi.

Bakteriyalar va ba'zi ko'k-yashil suv o'tlari shakllangan yadroga ega emas; ularni yadrolari yadrochasiz va sitoplazmadan aniq ko'rinadigan yadro membranasi bilan ajralib turmaydi. Lekin yadroning asosiy komponenti irsiy axborotni olib yuruvchi xromosomalar hamma hujayralarda bo'ladi.

Yadroni tuzilishi va funksiyasi o'tgan asrni oxiridan to hozirgi kungacha jadal suratlar bilan o'rganilmoqda, Uning bo'linish protsessidagi va bo'linish oralig'idagi - interfaza holatlari kuzatiladi. Kuyida interfaza yadrosining tuzilishi bilan tanishamiz.

Yadroning shakli, soni va yadro-sitoplazma munosabati.

Yadroning shakllari har xil va ko'pchilik hollarda hujayraning shakliga mos keladi. Dumalok hujayralarda yadro dumalok, cho'ziklarda, masalan silliq muskul hujayralarda yadro ham cho'zik bo'ladi. Lekin ko'pchilik shoxlangan hujayralarida, masalan nerv hujayralarda yadro odatda dumalok bo'ladi.

Yadroni soni turli hujayralarda turlicha bo'ladi, bir yadroli hujayralar tipik bo'ladi. Ammo, ba'zi jigar va togay hujayralari ikki yadroli, kundalang yo'lli muskul tolalari ko'p yadroli, suv o'tlaridan vasheriya hujayralari xattoki bir necha yuz yadroli bo'lishi mumkin.

Yadro-sitoplazma munosabati deganda yadroning xajmini, sitoplazma xajmiga nisbati tushiniladi. Bu ma'lum tip hujayralarda, muayyan sharoidda o'zgarmas bo'ladi. Buning ma'nosi shuki, ma'lum xajm yadro, ma'lum massa sitoplazmani kontrol qilish qobiliyatiga ega bo'ladi. Ma'lumki, zigota maydalanayotganda borgan sari kichik o'lchamli blastomerlar hosil bo'lib boradi, ammo yadro bilan sitoplazma xajmi o'rtasidagi nisbat doim saqlanadi.

Yadroning kimyoviy tuzilishi.

Ultratsentrifuga yordamida yemirilgan hujayralardan yadrolarning toza fraksiyasini ajratishga erishildi, ular kimyoviy analiz qilinib, alohida komponentlarni nisbatlari aniqlandi.

Yadroning quruq moddasini asosiy massasini 70-96%ini oqsillar va nuklein kislotalar tashkil qiladi; undan tashqari yadroda lipidlar va boshqa sitoplazmaga xos moddalar bo'ladi.

Yadro oqsillari 2 tipda bo'ladi. 1). gistonlar yoki protaminlar - asosiy oqsillar. Protaminlar baliklarni spermasida, boshqa hamma hujayralarda esa gistonlar topilgan. Yadrodagi gistonlarni mikdori nisbatan doimiy va DNK mikdoriga proporsional o'zgaradi. DNK bilan ular dezoksiribonukleoproteinlarni hosil qiladi. 2).yuqoriroq molekulyar og'irlikka ega bo'lgan kislotali oqsillarning yadrodagi mikdori turlicha bo'lishi mumkin.

Asosli oqsillar yadro xromatini tarkibiga kiradi; kislotali oqsillar esa ko'proq yadro qobiqlarida, yadrochada va karioplazmada bo'ladi.

Lipidlar mikdori juda oz bo'lib, asosan yadro qobig'ida joylashadi.

Mineral moddalardan yadroda fosfor, kaliy, natriy, kalsiy va magniylar topilgan.

Yadroning fermentlari.

Yadroning fermentlari giston emas oqsillardan tashkil topgan. Yadroning nuklein kislotalar metabolizmida katnashuvchi fermentlari eng muhimlaridir. Ularga DNKni sintezini amalga oshiruvchi DNK-polimeraza kiradi. RNK-polimeraza esa DNK bilan shuningdek, fermentlardan nukleozionrifosfataza va gistonatsetilazalarga ham bog'likdir.

Yadroda nukleozitlarni metabolizmi bilan bog'lik bo'lgan adenozin dezaminaza, nukleozitfosfarilaza va guanazalar ayniqsa ko'p topiladi. Yadroda yana eruvchi glikoliz fermentlaridan aldolaza, yenuklaza, piruvatkinaza va 3-glitseraldegitfosfat dehidrogenazalar uchraydi. Bu fermentlarni bo'lishi ATFni yadroda hosil bo'lishini asosiy yo'li glikolitik aktivlikdan kelib chiqadi deb xulosa chiqarishga asos bo'ladi.

Nuklein kislotalar.

Nuklein kislotalari dastlab yadroda topildi va ajratib olindi. Ularning 2 xili ma'lum: DNK va RNK deyarli hamma vaqt yadroda bo'ladi, RNK esa ham yadroda va sitoplazmada bo'ladi. DNK molekulasiining strukturasi jihatidan ximiyada ma'lum bo'lgan birona ham birikmaga o'xshamaydi. DNK molekulasi bir-birining atrofida spiral shaklida buralgan 2 ta paralel zanjirdan iborat. DNKdagi qo'shaloq spiral juda uzun bo'ladi, deyarli 5mk ga yetadi. DNK molekulasi eng yirik oqsil molekulasidan 50 barobar uzunroq. Shunga muvofiq holda DNK molekulyar og'irligi juda katta bo'lib, 10 malnga yetadi. Yakinda moluklyar og'irligi 130 mln li DNK topildi, uning molekulasiining uzunligi 50-60 mk. Bu rakamlar qo'shaloq spiralga taaluqli bo'lib, har bir ipga uning yarmi to'g'ri keladi.

Ximiyaviy jihatdan DNKning har bir zanjiri polimer bo'lib, uning monomerlari nukleotidlardir. Nukleotid 3ta molekulaning: 1) azotli asos-purin yoki pirimidin, 2) oddiy karbon suv-pentoza-riboza yoki dezoksiriboza, 3) fosfat kislota molekulalarining ximiyaviy yo'l bilan birlashidan hosil bo'lgan birikma.

DNK molekulasiining tuzilishida 4 xil nukleotid katnashadi. Bular azotli asosining strukturasi jihatidagina farq qiladi.

Bir nukleotiddagi azotli asos adenin deb ataladi, nukleotid ham xuddi shu nom bilan ataladi. 2- nukleotidning azotli asosi guanin, nukleotidi guanin deb yuritiladi. 3nukleotiddagi azotli asos sitozin deb nukleotidi esa sitozin nukleotidi deb yuritiladi. Nixoyat 4- nukleotiddagi azotli asos timin deb, uning nukleotidi timin nukleotidi deb yuritiladi.

Nukleotidlarni nomlarini qisqargan holda ularning birinchi harflari bilan nomlanadi, ya'ni: Adenin-A, Guanin-G, Sitozin-S va Timin-T.

Har bir DNK da nukleotidlar kat'iy, muayyan va hamisha doimiy tartibda joylashadi. Har xil DNKlar faqat nukleotidlarning joylanish tartibi bilan farqlanadi.

Sungi yillarda tekshirishlarni ko'rsatishicha DNK ning bir zanjiridagi nukleotidlarning joylanishi 2-zanjirdagi nukleotidlar tarkibiga kat'iy bog'lik. Bir zanjirdagi nukleotidni rufarasiga 2- zanjirni nukleotidi joylashadi va DNK molekulasida shotisimon ko'rinishni hosil qiladi. Tekshirishlarni ko'rsatishicha pogonalar azotli asoslarni xoxlagancha kombinatsiyada birikishidan hosil bo'lmas ekan. Molekulalarning konstruksiyasi mustaxkam bo'lishi uchun pogonalari bir xil uzunlikka ega bo'lishi kerak. Lekin adenin bilan guanin o'zlarining kattaligi jihatidan timin bilan sitozindan ancha yirik. adenin va guanin 12 A bo'lsa, timin va sitozin 8 A. Har 2 la zanjir orasidagi masofa esa 20 A ga teng. Bu har bir pogonani azotli asosini kattaroq, 2-sini esa kichikroq bo'lishini ko'rsatadi. Bu holda quyidagi kombinatsiyalar bo'lishi mumkin:

**ADENIN-TIMIN
ADENIN-SITIZIN**

**GUANIN-TIMIN
GUANIN- SITIZIN**

Ammo, azotli asosni ximiyaviy tuzilishi bir-birlari bilan xoxlagan kombinatsiyalarda birikishiga imkon bermaydi: Adenin sitozi bilan, guanin esa timin bilan birika olmaydi. Shuning uchun DNKning molekulyar shotisi quyidagicha pogonalargagina ega bo'ladi:

ADENIN-TIMIN	TIMIN-ADENIN
GUANIN-SITOZIN	SITOZIN-GUANIN

DNKning qo'shaloq zanjiri molekulasida azotli asoslar xuddi shu kombinatsiyadagina uchraydi. Agar qandaydir usul bilan DNK molekulasidan biror azotli asosni olib tashlasak, uni o'rnini faqat xuddi shunday asos olishi mumkin, boshqalarini kattaligi jihatidan ham, ximiyaviy bog hosil qilish jihatidan ham to'g'ri kelmaydi.

Maktabda bu temani o'tishda xuddi shu o'rinda o'quvchilarga unchalik murakkab bo'lmagan masala, ya'ni DNKni bir zanjiridagi nukleotidlarni tartibi aniq bo'lgan holda, 2- zanjirdagi nukleotidlarni tartibini aniqlashni topshirishimiz mumkin. DNKni bir zanjiri doskaga chiziladi, o'quvchilar esa 2-zanjirini to'ldirishadi. Bu bilan o'quvchilarda DNK avtoreproduksiyasi ka'ida dastlabki tushincha hosil bo'ladi.

Molekulyar pogonani hosil bo'lishi uchun adenin timinning zaruriy to'ldiruvchisi hisoblanadi, guanin va sitozi bir-birini to'ldiruvchilari bo'ladi. Shularni hisobga olganda DNK molekulasini har 2la zanjirini nukleotidlari bir-biriga to'ldiruvchilardir.

Agar DNK molekulasining zanjiridan birisi tegishli nukleotidlarga va fermentlarga ega bo'lgan ximiyaviy muxitda ushlab mumkin desak u holda zanjir avtomatik ravishda 2-sini to'zib olar edi. Bunda hosil bo'lgan 2- zanjir avvalgisini to'ldiruvchisi bular edi. Shunday qilib qulay sharoidda kerakli nukleotidlar yetarli bo'lganda maxsus fermentlar ishtirokida ajralgan DNK zanjirlaridan DNK molekulasi hosil bo'ladi. Bu

DNK reduplikatsiyasi yoki avtoreproduksiyasi deyiladi. Hujayralar bo'linishidan avval xuddi shu yo'l bilan DNK miqdori 2 xissa ortadi va kiz hujayralaridagi DNKni miqdori ona hujayralardagi bilan tenglashadi.

DNK reduplikatsiyasi oqsil-fermentlarning faoliyati natijasida amalga oshadi.

Ferment DNK polimeraza 2 zanjirli DNK molekulasi buylab guyo "urmalab" boradi va orqasida 2ta yangi DNK hosil bulaveradi.

RNK-ribonuklein kislotasi.

RNK strukturasida ko'shaloq spiral bo'lmaydi. Ular DNKni zanjirlaridan biri kabi tuzilgan. RNK ham DNK kabi polimer. Ularni monomerleri ham nukleotidlardir. Ular ham 4 xil bo'lib, ulardan 3 tasini azotli asosi DNKdagi bilan bir xil - A, G, S. DNKdagi timinni urniga RNKda unga yaqin bo'lgan uratsil bo'ladi. T bilan uni farqi timindagi metal gruppani ortikligidandir. Shuning uchun timinni metiluratsil deb yuritiladi. Yana DNK bilan RNKni farqi karbon suvli qismini harakterida ham DNKda dezoksiriboza bo'lsa RNKda riboza bo'ladi. Shuning uchun DNK va RNK deb nomlangan.

Nukleotidlar DNKdagidek bir-biri bilan uglevod va fosfor kislotasi orqali birikadi.

DNKdan farq qilib, RNKning mikdori doimiy emas. Oqsil sintezi bulayotgan hujayralarda uning mikdori ortadi.

RNK ni bir necha xillari bor. Ulardan biri transport RNK (T-RNK). Bu RNK ning molekulasi ancha qisqa, hammasi bo'lib, 80-100 nukleotiddan tashkil topgan. Molekulyar og'irligi esa 25-30 ming ga teng. T-RNK faqat sitoplazmada bo'ladi. Ularning vazifasi aminokislotalarini oqsil sintezlanayotgan ribosomaga tashishdan iborat. Umumiy RNKning 9-10%ni tashkil etadi.

RNKning 2- xili informatsion RNK- I-RNK molekulasi 300-3000 nukleotiddan iborat bo'lib molekulasining og'irligi 20000-1mln

I-RNK molekulasi ham yadro va sitoplazmada bo'ladi. uning vazifasi DNKdan ribosomada sintezlanayotgan oqsil strukturasi informatsiyani olib o'tishdan iborat. Uning mikdori umumiy RNKni 1 % ini tashkil qiladi.

RNK ning 3 xili ribosomal RNK (r-RNK) dir. Bu eng uzun RNK bo'lib, uning tarkibiga 3-5 ming nukleotid kiradi, molekulyar og'irligi 1-1,5 mln. R-RNK ribosomaning ko'pgina qismini tashkil qiladi. Umumiy RNK ning 90% ini tashkil qiladi.

Yadro qobig'i.

Yadro qobig'i 2 kavatli bo'ladi: ichki va tashqi yadro membranalaridan iborat. Ular orasida perinuklear bo'shliq joylashadi. Tashqi yadro membranasida odatda endoplazmatik to'r kanallari bilan aloqada bo'ladi. Har bir membrana eyementar membrana tuzilishiga ega.

Yadro qobig'i juda ko'p teshiklarga (poraga) ega. Ular tashqi va ichki membranalarni birikishidan hosil bo'ladi, ularning soni turlicha.

Bu teshiklar orqali karioplazma sitoplazma bilan bevosita kontakt (aloqada) da bo'ladi. Teshiklar orqali ancha katta molekulyar nukleozitlar, nukleotidlar, aminokislota va oqsillar oson o'ta oladi. Shunday qilib, sitoplazma va yadro o'rtasida aktiv almashinuv amalga oshadi.

Yadro shirasi - karioplazma.

U stukturasiz holda xromosoma va yadrolarni o'rab turadi. Yadro shirasini ilashimlilik sitoplazmaning asosiy moddasi ilashimlilikidek. Yadro shirasini kislotaliligi sitoplazmaniqidan biroz yuqori. Karioplazmada oqsillar va RNK bo'ladi. I. B. Zbarskiyning bergan ma'lumotlariga qaraganda sichkonning jigar hujayrasi karioplazmasida 92-98% (quruq og'irligi) globo'lin fraksiyasi oqsili va 2-8% RNK bo'ladi. Yana yadroda nuklein kislotani sintezida ishtirok etuvchi fermentlar va ribosomalar bo'ladi.

Yadrocha.

Yadrocha tipik interfaza yadrosining doimiy qismi bo'lib, membranaga ega bo'lmagan birdan bir strukturadir. Uning kattaligi har xil bo'lib, u hujayraning funksional holatiga bog'lik. Yirik yadrochalar odatda embrional hujayralarda yoki oqsilni aktiv sintezlayotgan hujayralarda, sut emizuvchilarni ootsitlarida, nerv hujayralarida va ba'zi bezlar hujayralarida uchraydi. Yadrochalar aktiv maydalanayotgan tuxum hujayralarda bo'lmaydi. Ba'zan hujayralar bir qancha yadrochaga ega bo'ladi, ularni ko'pchiligi amfibiyalarni sotsitlarini intensiv o'sish davrida hosil bo'ladi.

Yadrocha fizik xususiyatlariga ko'ra yadroning zichlanganroq qismi hisoblanadi. Yadrochaning ximiyaviy tarkibi RNK konsentratsiyasi biroz yuqoriligi bilan ajralib turadi. Yadrochani asosiy komponentlari kislotali oqsillar (fosfoproteinlar) va RNK dir. Bularidan tashqari yadrochada bog'langan yoki erkin holdagi kalsiy, kaliy, magniy, temir va rux fosfatlari uchraydi. Yadrochada DNKni mavjudligi aniqlanmagan.

Yadrochalarning funksiyasi sito-plazmani ta'minlovchi ribosomalarni hosil qilish yoki yigishdir. Buni quyidagi misolda ko'rish mumkin. Ba'zi bakalar ustida o'tkazilgan eksperimentlarda (xeporis) gomozigota holidagi tuxumda yadrocha bo'lmagan. Bunda otalangan tuxum blastula stadiyasigacha rivojlangan. Blastomerlarni yadrolarida ribosomalar hosil bo'lmaydi, murtak o'ladi, blastula stadiyasigacha taraqqiy etishi ovogonez vao'tidagi hosil bo'lgan ribosomalar hisobiga bo'ladi.

Binobarin, ribosomalar yadrochalarda shakllanadi, lekin ribosomalarning hosil qiluvchi RNK va oqsillar xromosomalar bilan aniqlanadi. Hozirgi vaqtda yadrochada yigiladigan RNK ni DNK qismidan hosil bo'lishi aniqlangan. Yadrochaning oqsili kandan hosil bo'lishi hozirgacha aniq emas. Kurinishicha u yadrochani o'zida hosil bo'lib RNK bilan birlashib, ribosomani hosil qiladi. Yadrocha doimiy struktura emas: u mitozni boshlanishiga yukolib ketib, telofazaning oxirida yana hosil bo'ladi. Yadrochaning RNK va oqsili yoki yadrochaning tashkilotchisi oblastiga tarqaladi yoki RNK yangidan sintezlanadi, so'ng RNK va oqsil yadrocha tashkilotchisi oblastida to'planadi.

Ba'zi ma'lumotlarga ko'ra yadrochalar yadro membranasi orqali sitoplazmaga chiqar ekan. Yadrochalar bir biri bilan qo'shilib ketishi yoki ko'rtaklanishi mumkin.

Xujayraning funksiyasida yadroning roli

O'tgan asr oxirlarida o'tkazilgan tajribalarda amyoba yoki infuzoriyalarning yadrosiz qismlarini kesib olingan, ular bir qancha vaqtdan so'ng ulgan. Mufassalroq tekshirishlarni ko'rsatishicha yadrosini olib tashlangan amyobalar yashaydi, ammo operatsiyadan so'ng tezdayok ovqatlanmay kuyadi va biroz vaqtdan so'ng uladi. Agarda yadrosizlantirilgan hujayraga yana yadroni olib kirilsa, normal hayot faoliyat tiklanadi, bir qancha vaqtdan so'ng amyoba bo'lina boshlaydi. Yadrosizlantirilgan dengiz kiprisi tuxumi partenogenetik ko'payishga stimulyatsiya qilinganda maydalanadi, ammo bu ham keyinchalik uladi.

Ayniksa qiziq tajribalar bir hujayrali yirik suv o'ti atsetabulyariyada qilinadi. Yadrosizlantirilgandan so'ng u yashabgina kolmay ma'lum vaqtgacha yadrosiz qismlarini tikladi. Binobarin, yadro olib tashlanganda hammadan avval ko'payish xususiyati buziladi, qandaydir vaqtgacha hayot faoliyat saqlansa ham, oxiri bunday hujayralar uladi. Biokimyoviy tekshirish-larni ko'rsatishicha yadrosizlantirilganda hujayra RNK sintezlamas ekan. Oqsil sintezi esa ancha vaqtgacha yadrosizlantirlganga qadar shakllangan informatsion RNK va ribosomalar hisobiga davom etadi.

Yadroning rolini yanada yakkolroq illyustratsiyasini sut emizuvchilarning yadrosiz eritrotsiti berishi mumkin. Bu tabiatni o'zi tomonidan quyilgan

eksperimentdir. Eritorsitlar yetilib borib gemoglobin tuplaydilar, keyin yadrosini tashlab yuborib, 120 kun davomida yashaydilar va ish bajaradilar. Ular ko'paya olmaydilar. Yadrosi olib tashlangan retikulotsit deb ataluvchi hujayralar ham oqsil sintezini davom ettiradi, ammo RNK sintezlay olmaydilar.

Yadroni olib tashlash sitoplazmaga yadroning xromosomasida joylashgan DNK molekulasida sintezlanadigan yangi RNK larni kelishini to'xtatadi. Ammo, bu sitoplazmada avvaldan mavjud bo'lgan informatsion RNK ni oqsilni sintez qilishini davom ettirishiga halakit bermaydi. RNK yemirilgandan so'ng oqsil sintezi tuxtaydi, ammo eritrotsit uzok vaqt yashaydi va unchalik ko'p oqsil sarf bo'lmaydigan funksiyasini bajaradi.

Yadrosini olib tashlangan dengiz kiprisi tuxumi ovogonez vaqtida tuplangan RNK hisobiga yashashni davom ettiradi va bo'linishi ham mumkin.

Yadro RNK sintezini murakkab koordinatsiyasi va regulyatsiyasini amalga oshiradi. Xamma uch xil RNK DNK dan hosil bo'ladi. Turli metodlar bilan (radiografiya) aniqlanishicha RNK sintezi yadroda-xromatin va yadrochada boshlanadi va sintezlanib bo'lgan RNK esa sitoplazmaga o'tadi.

Shunday qilib, yadro sitoplazmada bo'ladigan oqsilni sintezini dasturini tuzadi. Ammo yadro o'zi ham sitoplazmaning ta'siriga uchraydi, yadroni normal ishlashi uchun zarur bo'lgan, sitoplazmada sintezlangan fermentlar yadrochaga o'tadi. Masalan, sitoplazmada DNK - polimeraza fermenti sintezlanadi, usiz DNK molekulasi avtoreproduksiyasi bo'lmaydi.

Shuning uchun, yadro va sitoplazmaning o'zaro ta'siri to'g'risida gapirish lozim.

Bunda kiz hujayralarga beriluvchi irsiy informatsiyani o'zida tutuvchi yadro ustunlik rolini o'ynaydi.

Olimlar mikroxirurgiya metodi yordamida shoxlangan va dumalok amyobalarning yadrolarini almashtirdilar. Bunda yadroning ta'sirida amyobalarning tanasi shakli o'zgaradi. Agar oddiy amyobani yadrosini olib. shoxlangan amyobaga, shoxlangannikini oddiy amyobaga ko'chirilsa u holda usha yadroni ta'sirida oddiy amyoba shoxlangan amyobani shakliga kiradi va aksincha. Demak, yadro irsiy belgilarni tashuvchi mexanizm bo'lib xizmat kilar ekan.

Buni tut ipak kurtini chatishtirish ustidagi tajribalar ham tasdiqlaydi. Bunda faqat otalik yoki onalik jinsiy hujayralardan avlodlar olindi. Bunda otalikni sitoplazmasi saqlanadi. Lekin avlodda belgi, masalan, rang yadro tomonidan olib kiriladigan belgiga xos bo'ladi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Yadroning tuzilishi qanday?
2. Nuklein kislotalar qanday tuzilgan?
3. Yadro qobig'i qanday tuzilgan?
4. Yadrochaning ahamiyati.

12-ma'ruza. Xromatin va xromosomalar.

REJA

1. Xromatinlar
2. Xromosomalar
 - 2.1 Xromosomalar soni
 - 2.2 Xromosomalarning kattaligi va morfologiyasi
 - 2.3 Xromosomalarning ultra strukturasini
 - 2.4 Xromosomaning kimyoviy tarkibi
 - 2.5 Xromosoma nabori
 - 2.6 Jinsiy xromosomalar
3. Kariotipning o'zgarishi
4. Xromosomalar reduplikatsiyasi
5. Xromosomalarning spirallanishi
6. Xromosomalar mutatsiyalari.
7. Mustahkamlash uchun savollar.

1880 yilda Flemming fiksatsiyalangan yadrodagi kuchli bo'yaluvchi strukturalarni "**Xromatin**" deb atadi. Xromatinli strukturalarning ko'pchiligi asosli (ishqoriy) bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Bu uning kislotali xususiyatga egaligini ko'rsatadi. Xuddi shunday xususiyatga xromosomalar ham ega, bu uning tarkibidagi DNK ga bog'liq. Ba'zi xromatinlar kislotali bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Shundan, asosli yoki kislotali bo'yoqlar bilan bo'yalishini ko'rsatuvchi "**bazixromatin**" va "**oksixromatin**" tushunchalari kelib chiqqan.

Xromatin strukturalariga yadrochaatrofi xromatini va **xromotsentrlar** ham kiradi.

Adabiyotlarning ko'rsatishicha, xromatin va xromosomalarning kimyoviy tarkibi o'xshash ekan. Mitoz vaqtida xromatin butunlay xromosomalarda to'planadi. Juda ko'pchilik biokimyoviy ishlarda "**xromatin**" va "**xromosoma**" atamaları sinonim sifatida ishlatiladi. Bunday xulosa, mitotik va interfaza xromosomalarining bir xil emasligini hisobga olinsa, unchalik to'g'ri bo'lmaydi. Hozirgi vaqtda "xromatin" termini fiksatsiyalangan yadrodagi xromosomaning kimyoviy ekvivalenti ma'nosini olmoqda. "**Xromosoma**" atamasini fanga 1888 yilda Valdeyer tomonidan kiritildi.

Shunday qilib, "xromatin" tushunchasi dastlab faqat morfologik tushuncha edi. Lekin Geydengayn (1907) xromatinning xususiyati nuklein kislotasi bilan bog'liqligini bilgan edi. Xromatindan hujayraning bo'linishida xromosoma hosil bo'ladi.

Tekshirishlarning ko'rsatishiga qaraganda, mitotik va interfaza xromosomalari tuzilishining asosini dezoksiribonukleoproteid (DNP) molekulasini tashkil qiladi. Bu eng kichik struktura birligidir. Buni birinchi bo'lib X.Ris(1957) kuzatdi va **elementar xromosoma fibrillari** deb nomladi.

Agar ajratib olingan xromatin nukleazalar (DNKaza, endonukleaza) bilan ishlansa, DNK molekulasining parchalanishini ma'lum bir bosqichida DNK, taxminan 200 nukleotid juftlaridan iborat qismlarga parchalanib ketadi,

keyinchalik ma'lum bo'ldiki, DNK ning bu qismlari 9 xil giston molekulari bilan bog'liq ekan.

Sakkiz xil gistonlar (oktomer) **nukleosoma** deb ataluvchi tanachaning asosini tashkil qiladi. Nukleosomalar elektron mikroskopik kuzatishlarda ham aniqlandi. Bunda kattaligi 100 Å keladigan globulalar DNK ipiga marjondek tizilib joylashadi. Bu marjonlar giston oktomerlari yoki nukleosom "**sersevinalari**" dir. Keyinroq, sersevina tarkibiga 8 xil gistonlardan tashqari 140 juft asoslardan tashkil bo'lgan DNK ning qismi ham kirishi aniqlandi.

DNK ning qolgan qismi (60 juft nukleotid) "**linker**" yoki nukleosoma oralig'i deb ataladi, u gistonlar oktomerlarini tutmaydi. Agar fibrillar DNK aza bilan ishlansa diametri 20-30 nm keladigan alohida globulalarga parchalanadi, ularni **nukleomeralar** (sverxbusina) deb ataladi. Bunday nukleomeradagi DNK ning kattaligi 8-10 nukleosomaga teng. Interfaza yadrolarida xromatin o'zining zich shaklini yo'qotib g'ovaklashadi va parchalanib (dekondensatsiya) ketadi. Interfaza yadrolarida xromatin o'zining zich shaklini yo'qotib g'ovaklashadi va parchalanib (dekondensatsiya) ketadi. Har xil hujayra yadrolarida bunday dekon-densatsiya turli darajada bo'lishi mumkin. Agar xromosoma yoki uning qismi to'liq dekon-densatsiyalangan bo'lsa, bu zonalarini **diffuziyalangan xromosoma** deb ataladi.

Xromosoma qanchalik ko'p diffuzlangan bo'lsa, ularda sintetik jarayonlar shunchalik kuchli bo'ladi.

Xromosomalar to'liq g'ovaklashmaganda interfaza yadrosida zichlangan xromatin (kondensirlangan xromatin yoki geteroxromatin) qismlari kuzatiladi.

Mitoz davrida xromatin eng ko'p kondensirlangan (zichlangan) bo'ladi va xromosoma shaklida ko'rinadi. Bu vaqtda xromosomalarda hech qanday sintetik jarayonlar kuzatilmaydi. Shunday qilib, xromosomalar ikki xil struktur funksional holatida bo'lishi mumkin ekan: 1) qisman yoki to'liq dekon-densirlangan ishchi holati, bu vaqtda yadroda transkripsiya va reduplikatsiya jarayonlari bo'ladi; 2) metabolitik tinchlik holati-faol bo'lmagan, maksimal kondensirlangan holat. Bu vaqtda ular genetik materialni qiz hujayralarga taqsimlash va o'tkazish vazifasini bajaradi.

Xromosomalar yadroning asosiy funksional avtoreproduksiyalovchi strukturasidir. Ularda DNK yig'iladi va yadroning funksiyasiga bog'liq bo'ladi.

Juda ko'pchilik hollarda xromosomalar faqat bo'linayotgan hujayralarda ko'rinadi. Bo'linish davrida fiksatsiyalangan hujayralarda ham, tirik hujayralarda ham xromosomalarning soni, kattaligi, morfologiyasini va tabiatini aniqlash mumkin. Xromosomalarning nozik tuzilishlarini elektron mikroskoplarni ishlatish, avtoradiografik va biokimyoviy metodlarni qo'llash orqali o'rganiladi.

Xromosomalarning soni va kariotip.

Ko'pchilik organizmlar ikkita gametalarning bir-biri bilan qo'shilishi-birlashishi natijasida rivojlanadilar. Erkaklik va urg'ochilik gametalarida xromosomalar soni teng, **gaploid** sonda bo'ladi. Shuning uchun organizmlarning tana hujayralarining xromosomalari soni undan ikki marta ko'p **diploid** sonda

bo'ladi (somatik sonda). Har bir gaploid to'plam xromosomalar n bilan, diploidi esa- $2n$ bilan belgilanadi.

Diploid nabor shakli va kattaligi jihatidan bir xil xromosomalaridan iborat bo'ladi. Bunday xromosomalar **gomologik** xromosomalar deb atalib, lotin alifbosining bir xil harflari AA yoki boshqa harflar bilan belgilanadi. Xromosomalar sonining doimiyligi va ularning morfologik individualligi, individga, turga, ba'zan avlodga mansub bo'lgan xromosoma nabori to'plamini spetsifikligini ta'minlaydi. Har ikkala jins uchun umumiy bo'lgan xromosomalar **autosomalar** deyiladi.

Xromosoma kompleksining o'xshatish mumkin bo'lgan belgilar yig'indisi **kariotip** deb ataladi. Kariotipning sxematik belgisi **idiogramma**dir. Kariotiplarning har xil bo'lishi individ yoki turlarning irsiyat jihatidan turliligini ko'rsatadi.

Xromosomalar soni shu o'simlik va hayvon turlarining doimiy sistematik belgisi bo'lib, undan organizmlarning taksonomik holatini aniqlash uchun foydalaniladi(47 rasm). Xromosomalar sonining o'zgarishi bilan turlar ham o'zgarib ketadi. O'simlik va hayvon turlarida xromosomalar soni har xil. Ularning soni diploid hujayralarda ikkitadan 1600 tagacha bo'lgan holatlari kuzatilgan. Masalan, murakkabguldoshlar oilasiga mansub bo'lgan gaplopapus o'simligida $2n=4$ va nematodalardan *Ascaris megalocephala*da $2n=2$ va ayrim hasharotlarda bir necha 100 taga yetadi. Ayrim radiolariyalarda xromosomalar soni 1000-1600 tagacha, paportnikning ayrim turlarida- 500 ta, tut daraxtida 308 ta, daryo qisqichbaqasida 196 ta xromosomalar bo'ladi.

Xromosomalarning morfologiyasi

Metafazada xromosomalarning kattaligi nisbatan o'zgarmas bo'ladi. Bir nabordagi xromosomalarning biri boshqalaridan katta bo'lishi mumkin. Har xil organizmlarning hujayralarida xromosomalarning uzunligi 0,2-50 mk, yo'g'onligi 0,2-2mk gacha bo'lishi mumkin. Odam xromosomasining uzunligi taxminan 4-6 mk.

Metafazada xromosomalarning shakli **sentromera**-birlamchi qisilmani joylanishi, ikkilamchi qisilma va yo'ldoshning borligiga bog'liq.

Sentromera xromosoma yelkalarining chegarasini belgilaydi va uni odatda birlamchi qisilma deyiladi. Ko'pchilik hayvon va o'simlik xromosomalari bitta sentromerali (1ta qisilmali) bo'ladi. Ba'zilarida ikkita yoki bir nechta sentromera bo'lishi mumkin. Ba'zi xromosomalar esa, ko'rinadigan sentromeralarga ega emas (diffuziya holda). Bo'linish vaqtida sentromeralarga duk (vereteno) iplari birikadi.

Sentromeralarning joylanishi bir juft xromosoma uchun doimiy bo'ladi. Sentromeralarning holatiga qarab xromosomalar **metatsentrik**-har ikki yelkasi teng, **submetatsentrik**-teng bo'lmagan yelkali va **akrotsentrik**-bitta yelkasi juda qisqa, hatto ajratib bo'lmaydiganlarga bo'linadi. Ma'lum bo'lmagan sababga ko'ra sentromera xromosomalarning bir uchiga joylashmaydi, shuning uchun **telotsentrik**-bir yelkali xromosomalar uchramaydi.

Ko'pchilik hollarda xromosomalar ikkilamchi qisilmalarga ega. Ayrim ikkilamchi qisilmalar yadrochaning hosil bo'lishi bilan bog'liq bo'lgan mutaxassislashgan qismlardir. Shuning uchun, ularni **nukleopolyar zona** yoki yadrocha tashkilotchisi deb aytiladi.

Odatda, har bir to'plamda ikkita xromosoma bo'lib, ularni **yadrocha xromosomalari** deyiladi. Boshqa ikkilamchi qisilmalar yadrocha hosil bo'lishi bilan bog'liq emas va ularning roli aniq emas.

Sentromera yoki **kinetoxor**-xromosomalarning ikki yelkasining birikkan joyiga- birlamchi qisilmaga o'rtnashgandir. Bu qism oqish holda ko'rinadi, maxsus bo'yoqlarda yaxshi bo'yalmaydi. Bu zona sentromera(kinetoxor yoki kinomer) deyiladi, uni Darlington 1937 yilda bayon qildi. Bu plastinkasimon struktura bo'lib, disk shakliga ega. U ingichka fibrill orqali xromosoma tanasi bilan bog'langan.

Kinetoxor struktura va funksional jihatidan kam o'rganilgan. Ammo, u tubulinlarni polimerlanish markazlaridan biri hisoblanadi. Undan mitotik apparatning sentriolalarga yo'nalgan mikronaychalari o'sib chiqadi. Bu mikronaychalar tutami mitozda xromosomalarning qutblarga tortilishida qatnashadi. Xromosoma bitta (**monotsentrik**), goho ikki (**disentrik**) va ko'p sentromerali (**polisentrik**) yoki diffuz sentromerali bo'lishi mumkin. Ikkilamchi tortmalar xromosomalarning morfologik belgilari hisoblanib, uning doimiyliigi va o'rtnashgan joyi, xromosomalarni identifikatsiya qilishda muhim vazifani bajaradi.

Jinsiy xromosomalar

Juda ko'p ayrim jinsli yuqori hayvonlarning diploid naborida bitta yoki ikkita toq xromosomalar bo'ladi. Ular **jinsiy xromosomalar** deb, qolganlari esa **autosomal** deb nom olgan. Erkaklarda bitta, urg'ochilarda ikkita jinsiy xromosomalar bo'lgan hollar ochilgan. Sutemizuvchilarda, amfibiyalarda va ko'pchilik hasharotlarda yirik xromosoma **X** harfi bilan, kichigi esa - **Y** bilan belgilanadi. Urg'ochilar ikkita bir xil **X** xromosomalarga ega.

Gametalarning hosil bo'lishida har bir xromosomalar juftidan faqat bittasi yetilgan jinsiy hujayraga o'tadi. Shuning uchun **XX** xromosomalari urg'ochi individlarda hamma gametalar bittadan **X** xromosomaga ega. **XY** xromosomalari erkak individlarda esa, ikki xil spermatozoidlar hosil bo'ladi: 50 % **X** va 50 % **Y** xromosomalari. **X** xromosoma **Y** xromosomadan bir necha marta katta bo'lganligi uchun unda DNK ham shuncha marta ko'p bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda, aksincha, bir xil tarkibli xromosomalar erkaklarda hosil bo'ladi. Bu hollarda jinsiy xromosomalarni **W**, **Z** bilan belgilanadi. Bu kapalaklarda, qushlarda uchraydi. Shunday qilib, jinslarda farqlanadigan xromosomalar jinsiy xromosomalardir.

Xromosomalar ultrastrukturasi

Xromosomalarning tuzilishini submikroskopik tekshirishlarni ko'rsatishicha, ularning asosida qalinligi 40-100 Å bo'lgan elementar iplar yotadi. Ular DNK dan, asosli oqsil giston va oz miqdor kislotali oqsildan iborat. Kesmalarni

dezoksiribonukleaza deb ataluvchi DNK ni parchalaydigan ferment bilan ishlanganda elementar iplarning markaziy qismi yo'qolib ketadi; binobarin, u elementar ipning uzunasiga o'tgan ikki zanjirli DNK molekulasidan tuzilgan.

Elementar iplar barcha tekshirilgan organizmlarining yadrolari xromosomalarining tarkibida, shuningdek interfaza yadrolarida ham topilgan. Shuning uchun hamma hujayralarda, hujayraning hamma sikllarida xromosomaning tuzilish birligi-nukleoproteidning ipsimon molekulasi ekanini isbot etilgan deb, qarash kerak. Har bir elementar ip tarkibiga ikki molekula DNK kiradi va ipning uzunasiga joylashadi. Bir necha elementar iplardan iborat tutam **xromonema** (xromatin iplari) ni hosil qiladi.

Xromonemalarni mitozning profazasida zichlashish (kondensatsiya) ning dastlabki bosqichlarida, hamda telofazada xromosomalar dekontensatsiyasida kuzatish mumkin.

Xromatidalaridan xromosomalar shakllanadi. Xromosomalar ikki xil funksional holatda, birinchisi-**kondensatsiyalangan** (hujayra bo'linishida) va ikkinchisi-**dekondensatsiyalashgan**-interfaza yadrosida bo'ladi.

Xromosomalarning kimyoviy tarkibi.

Xromosomalarning asosiy komponentlari DNK va asosli oqsillar (proteinlar va gistonlar) dir. DNK ning asosli oqsil bilan kompleksi-dezoksiribonukleoprotein hamma xromosomalarning 90% massasini tashkil etadi. DNK ning miqdori har bir tur uchun doimiy, RNK va kislotali oqsillarning miqdori esa o'zgaruvchan bo'ladi va xromosomalarning tashkil bo'lishida asosiy rol o'ynamaydi. Mineral komponentlardan kalsiy, magniy ionlari bo'ladi.

Kariotipning o'zgarishi.

Hujaraylarning normal xromosoma noborini o'zgarishi xromosomalar strukturalarining o'zgarishi bilan bog'liq. Xromosomalarning sonini o'zgarishiga **poliploidiya** va **aneuploidiyalar** kiradi. Poliploidiyada xromosomalar soni gaploiddagiga nisbatan karrali nisbatda o'zgaradi, natijada, odatdagi diploid ($2n$) hujayra o'rnida triploid ($3n$), tetraploid ($4n$), oktaploid ($8n$) hujayralar hosil bo'ladi. Odamlarda diploid hujayra 46 ta, triploidlar esa 69 ta xromosomaga ega bo'ladi.

Poliplodiya o'simliklar dunyosida keng tarqalgan. Ko'pchilik turlar xromosomalar sonininig karrali ikkilanishi natijasida hosil bo'ladi (jadval,1).

1-jadval

Bug'doy poliploidlari

Turlar	Diploid hujayralarda xromosomalar soni($2n$)	Gametalarda xromosomalar soni(n)
Triticum monococcum	14	7
Triticum dicoccum	28	14
Triticum vulgare	42	21

Poliploidiyani eksperimental yo'l bilan hosil qilish juda oson. Buning uchun hujayra bo'linayotganda alkaloid kolxisin ta'sir ettiriladi. Bunda mitotik apparat buziladi, ikkilangan xromosomalar qutblarga tortila olmay o'rtada qoladi. Kolxisinning ta'siri to'xtatilgandan so'ng xromosomalar umumiy yadroni hosil qiladi. Bunday xromosomalar soni 2 marta ko'p bo'ladi.

Shu yo'l bilan olingan poliploidiyalar seleksiyada keng ishlatiladi. Bizda triploid shakarqamish, tetraploid bug'doy keng tarqalgan.

Aneuploidiyada xromosomalar sonining ortishi yoki kamayishi gaploidga nisbatan karrali nisbatda bo'lmaydi. Bunday organizmlar kam hayotiy bo'ladi. Aneuploid hujayralar ko'p hujayrali organizmlarda hujayraning bo'linishini normal bo'lmaganidan doimo hosil bo'lib turadi, ular tezda o'ladi.

Xromosomalar reduplikatsiyasi

Xromosomalarning ikkilanishi asosida DNK avtosintezi yotadi. Bir vaqtning ichida oqsil sintezi ham bo'lgani uchun, uni xromosomalar reduplikatsiyasi deb aytish mumkin.

Xromosomalar reduplikatsiyasini tahlili uchun radiofaol indikator-nishonlangan vodorod atomi-tritiy tutuvchi timidin keng qo'llanilmoqda.

Timidin DNK molekulasida bo'luvchi maxsus azotli asos timinni o'tmishdoshidir. Nishonli atom tritiyga ega bo'lgan timidin timinga aylanib yangi sintezlangan DNK tarkibiga birikadi. Radiofaol belgiga qarab yangi sintezlangan DNK va xromosomaning taqdirini kuzatish mumkin. Bunday tekshirishlar avtoradiografiya metodi bilan o'tkaziladi. Radiofaollik maxsus fotoplyonkalarga ko'chiriladi, preparatlarda esa bir vaqtning ichida belgini ham, xromosomani ham ko'rish mumkin.

Teylorning birinchi tajribalari (1957) bu haqda aniq natijalar berdi. Reduplikatsiya o'tgan hamma xromosomalar belgisi bo'lib qolgan. Har bir ikkilangan xromosoma ham eski, ham yangi sintezlangan DNK ni o'zida tutadi. Avval nishonlangan xromosomalar radiofaol timidinsiz muhitda bo'linganda, ham nishonli, ham nishonsiz xromosomalar hosil bo'ladi. Bu tajribalarni ko'rsatishicha, har bir xromosoma ikkita subbirlik-xromatidalarni o'zida tutadi.

Ikkala ipning har biri o'zini yonida, keyinchalik xromosomaga aylanadigan yangi ipni hosil qiladi. Har bir xromosoma esa bitta eski poluxromatiddan va bitta yangi sintezlangan nishonli DNK tutuvchi poluxromatidadan iborat. Shuning uchun birinchi mitozda (nishonli timidin kiritilganda) ikkala xromosoma nishonli bo'ladi. Keyingi bo'linishda har bir poluxromatida DNK ni yangidan sintezlaydi, ammo bu nishonsiz bo'ladi. Ikkita yangi xromosomadan faqat bittadan poluxromatida nishonli bo'ladi. Nishonning bunday tarqalishi **polukonservativ** tarqalish deyiladi.

S-davrda hujayrada DNK va xromosoma reduplikatsiyasi qat'iy tartibda o'tadi. Har bir xromosoma reduplikatsiyasi ma'lum vaqtda boshlanib, ma'lum vaqtda tugaydi va bu vaqt har xil xromosomalar uchun turlicha bo'ladi. Xromosomalarning alohida uchastkalarida ham reduplikatsiya bir vaqtda boshlanib, bir vaqtda tugamaydi. Shunday qilib, reduplikatsiya har xil

xromosomalarda ham, shuningdek xromosomaning uzinasi bo'ylab ham asinxron-turli vaqtda yuz beradi. Buning mexanizmi hali aniq emas. Aftidan, i-RNK sintezi ketayotgan xromosomalarning despirallangan qismlari har qachon S-davrning birinchi yarmida reduplikatsiyaga uchraydi, spirallangan nafaol qismlar esa, S-davrning ikkinchi yarmida reduplikatsiyaga uchraydi.

Odamning ba'zi xromosomalari (1,2,16) reduplikatsiyasi xromosomalarda uchlarida ancha tez boshlanadi va sentromera zonasida tugaydi. Kondensatsiya holidagi xromosomalarda yoki ularning ba'zi qismlarida reduplikatsiya ancha keyin tugashi ham mumkin. Masalan, odam hujayrasida S-davrning oxirida har doim jinsiy xromatin hosil qiluvchi ikkinchi X-xromosoma reduplikatsiyalanadi.

Xromosomalarning spirallanishi

Xromosomalarda **tashqi** va **ichki** spirallanadi. Tashqi spirallanish (interfazada xromosoma, xromatid yoki poluxromatidlarning buralishi natijasida vujudga keladi) va ichki spirallanish (profaza va metafaza oralig'ida bo'ladi, ya'ni alohida yoki ikkita qiz xromatidlarning ichida) bo'ladi. Ichki spirallanish meyoza yaxshi kuzatiladi. Xromosomada katta va kichik spiral bo'lib, katta spiral ma'lum diametrga yetgach, kichik spiral paydo bo'la boshlaydi. Har ikkala spiral xromosomalarda ikkilanishini vujudga keltiradi va uni **ikkilangan spiral** deyiladi.

Profazadan boshlab xromosomalarda kuchli spirallana boshlaydi. Metafazada kichik spiralning spirallanishi tufayli spiralning diametri kattalashadi va yo'g'onlashadi. Anafazada spiral strukturasi o'zgarmaydi, telofazada spiral bo'shashadi, despirallashadi va interfaza holiga o'tadi. Ikki yoki undan ko'proq xromosoma iplarining o'zaro buralishidan ikki tip spirallar hosil bo'ladi.

Paranemik spirallanishda iplar biri ikkinchisiga kirib turgandek bo'lib, ular bir-birlaridan oson ajraladi.

Plektionemik spirallanishda iplar soch o'rilishi kabi bo'ladi va ularning bir-birlaridan ajralishi qiyin bo'ladi.

Hayvon hujayralari profaza xromosomalarda ham xromonemalar yaxshi ko'rinadi. Bu ikki holda alohida xromonemalar bir-biriga yaqin turgan xalqalar shaklida ko'rinadi.

Metafaza bosqichida ultrayupqa kesmalarda xromosoma tarkibida xromomeralar ko'rinmaydi. Kechki anafaza, ertaki telofazada mitotik xromosomalarda dekondensatsiyasi yuz bergan sari xromonemalar ko'rinda boshlaydi. Anafaza oxirida xromosomalarda qarama-qarshi qutblarga yetib borganda yo'g'onligi 0,2 mk keladigan xromonemalar ko'rinadi. Bu davrda xromosomaning barcha strukturasi g'ovaklashadi, xromonemalar bir-biridan ajraladi. Bu jarayon ayniqsa, telofazada juda yaxshi ko'rinadi.

Xromosomalarda uzunasi bo'ylab qora belbog'lar ya'ni diskalar joylashadi. Diskalar oralig'ida oqish zonalar bo'ladi. Diskalar doimo intensiv bo'yaladi.

Ayrim ikki qanotli hashoratlar lichinkasining ma'lum rivojlanish davrida diskalar yo'g'onlashib, o'lchami kattalashadi, ularni **pufflar** yoki **Balbiyani xalqasi** deyiladi. Pufflar bitta diskadan yoki yonidagi diskalardan ham hosil bo'lishi mumkin. Ularning ba'zilari **lampa cho'tkasi** tipidagi xromosomalarga o'xshash bir qator halqalarni hosil qilib yon o'simtalar berishi mumkin.

Lampa choʻtkasi tipidagi xromosomalar politen xromosomalaridan ham uzun boʻlib, meyoznining birinchi boʻlinishida diplonema bosqichida kuzatiladi. Bunda xromosomaning markazi kamida toʻrtta xromatiddan tashkil boʻladi, ularga yon oʻsimtalar birikadi.

Xromosoma mutatsiyalari.

Xromosoma tarkibidagi barcha oʻzgarishlar mutatsiyalar hisoblanadi. Buning natijasida organizmning genotipi oʻzgaradi, bu esa organizm fenotipida aks etadi-namoyon boʻladi.

Xromosoma mutatsiyalarining quyidagi xillari mavjud: 1) gen yoki nuqtali mutatsiya; 2) xromosoma ichi va xromosomalararo qayta qurilishlar; a) xromosomadagi qayta qurilishlar; b) xromosoma fragmentatsiyasi; d) xromosoma ichi qismlarini almashuvi; 3) xromosoma sonini oʻzgarishi: a) gaploid sonli xromosomalar sonining ortishi yoki kamayishi; b) diploid naborda xromosomalar sonini oʻzgarishi; v) generativ va somatik mutatsiyalar.

Mutatsiyalar xar qanday toʻqima hujayralarida sodir paydo boʻlishi mumkin. Agar mutatsiya jins boshlanqʻ ichi va jinsiy hujayralarda sodir boʻlsa, uni generativ deb, tananing boshqa hujayralarda sodir boʻlsa somatik mutatsiya deb ataladi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Xromatin nima?
2. Kariotip nima?
3. Xromosomaning nozik tuzulishi qanday?
4. Xromosomalarning qanday xillari bor?
5. Jinsiy xromosomalar qaysilar?
6. Kariotipning oʻzgarishi.
7. Xromosomalar qanday ikkilanadi?
8. Xromosomalar spirallanishining qanday xillari bor?
9. Xromosoma mutatsiyasi nima?

13-maʼruza. Hujayra reproduksiyasi. Mitoz va uning xillari. Amitoz.

Reja

1. Mitoz
2. Mitotik sikl
3. Avtosintetik va getorosintetik interfazalar
4. Mitoz xillari
5. Mitotik faollikni boshqarilishi
6. Endomitoz
7. Endoreproduksiya
8. Amitoz

Hujayralarning boʻlinishi umumiy reproduksiyaning bir qismidir. Hujayra elementar biologik sistema sifatida boʻlinish yoʻli bilan oʻzining uzluksiz hayotini davom ettiradi.

Ko'p hujayrali organizmlar bitta hujayradan-zigotadan bo'linish yo'li bilan rivojlanadilar. Bu organizmning o'sishi hujayralarning sonini ortishi bilan bo'ladi. Bir hujayrali organizmlar bo'linishida 2 ta organizm hosil bo'ladi, ya'ni bo'linish bu turning individini sonini ortishi uchun xizmat qiladi. Katta organizmlarda o'sish to'xtagan bo'lsa, hujayralarning bo'linishi davom etadi. Bu bilan fiziologik reproduksiya amalga oshiriladi.

Ammo, hamma hujayralar ham bo'linavermaydi. Masalan, sut emizuvchilarning nerv hujayralari rivojlanishning ma'lum bosqichlarida bo'linishdan to'xtaydi.

Mitoz. O'simlik, hayvon va sodda hayvonlar uchun umumiy bo'linish usuli mitozdir. Bu protsessning biologik ma'nosi shuki, bunda ikkita kiz hujayralar hosil bo'lib, ular bir xil sondagi xromosomalar va ularda bo'lgan DNK ga ega.

Mitozga tayyorgarlik. Ko'payayotgan hujayralar hayotida bo'linish oralig'idagi davr- interfaza va aynan mitoz farqlanadi.

Interfazada hujayra o'sadi, ishlaydi va mitozga tayyorlanadi. Hujayralarning bo'linishga tayyorlanishida qator jarayonlar amalga oshadi.

1. Sitoplazmaning hamma makromolekulali komponentlarining ikkilanishini ta'minlovchi hujayraning o'sishi
2. Xromosomalarning reduplikatsiyasi
3. Mitotik markazlarning ikkilanishi
4. Mitotik apparatning oqsillarini sintezi
5. Energiya zaxirasini tuplanishi

Hujayraning o'sishida bir vaqtning o'zida yadro va sitoplazmaning massasi oradi. Bunda yadroning sitoplazmaga nisbati hamma tip hujayralar uchun nisbatan o'zgarmas bo'lib qoladi.

Otalangan tuxumninng maydalanishida o'sish fazasi bo'lmaydi. Bo'linish juda tez bo'ladi va borgan sari mayda hujayralar hosil bo'ladi. Somatik hujayralar esa bo'linishdan so'ng, avvalgi kattaligiga o'sib yetadi, keyin mitozga kirishadi. Mitoz vaqtida sintetik protsesslar vaqtincha tuxtab turadi. Bunda I-RNK ni hosil bo'lishi va sitoplazmaga o'tishi tuxtaydi.

Mitoz hujayrani hamma qismini o'z ichiga olsa ham ko'proq yadroni tabiati (xromosomalarni hosil bo'lishi) va mitotik apparatni hosil kilayotgan hujayra markazining (sentrila) fuksiyasi qiziqtiradi.

Hujayralarning mitotik bo'linishi quyidagi 4 ta bosqichga ajratiladi: profaza, metofaza, anafaza va telofaza.

Profaza. Bo'linishni boshlanishi, hujayrani qanday shaklli bo'lishidan kat'iy nazar uning qutblanishi bilan harakterlanadi. Kutblanish sentriolalarni qarama-qarshi tomonga tarqalishi va ular orasida vereteno (duk)ni hosil bo'lishi bilan amalga oshadi.

Qutblarni mavjudligi bo'linayotgan hujayra ekvatori tekisligini (yuzasini) belgilaydi. Sentriolalarni va vereteno iplarini mitotik apparat deb ataladi. Sentriolalarni tarqalishi ertaki profazada boshlanadi, mitotik apparatni to'liq shakllanishi esa profazani oxirida tugaydi. Oxirgi ma'lumotlarga qaraganda sentriola ham hujayrani avtoreproduksilovchi sistemasiga karar ekan. Hujayra

bo'linishi boshlanguncha sentriolalar ikkilangan, ya'ni soni ikki marta ortgan bular ekan.

Ajratib olingan mitotik apparatni analiz qilishni ko'rsatishicha, uni 90 protsenti oqsillardan, qisman RNK, polisaharid va lipidlardan iborat ekan. Mitotik apparatning oqsillarini mitoz boshlanguncha ham sitoplazmada bo'ladi. Mitotik apparatning iplari sitoplazmani boshqa qismga nisbatan zichlanganroqdir.

Shunday qilib, profaza davrida sitoplazmada ikkilangan sentriolalar qutblarga tarqalar ekan, mitotik apparatni avval sintezlangan oqsillari esa veretenoni hosil kilar ekan.

Bu fazada yadro biroz bo'rtadi, xromosomalarning spirallanishi natijasida xromatin iplari yugonroq bo'lib qoladi. Keyinroq spirallanishni davom etish natijasida xromosomalar yugonlashadi va alohida iplar shaklida ko'rinadi. Bu vaqtda xromosomalarni qo'shaloq ekanligi bilinadi. Shu bilan birga yadrocha erib ketadi. Ko'p hollarda yadrochani RNK si yukolib ketmay xromosoma bilan bog'lik bo'ladi.

Profazaning oxirgi bosqichi yadro qobig'ini yemirilishi bo'ladi. Ultrabinafsha nurlarni ta'siri ostida profazaning boshlanishini orqaga qaytarish, ya'ni interfazaga qaytarish mumkin ekan. Ammo profazaning o'rtasidan qaytarish mumkin emas-baribir hujayra bo'linadi.

Metafaza. Yadro qobig'i erib ketgandan keyin xromosomalar sitoplazmada tartibsiz holda joylashadi. Metafazada xromosomalar kaltalashadi va ekvatorga kuchib ekvaor plastinkaisni hosil qiladi. Xromosomalarning bu harakati **metakinez** deb ataladi. Kalta tortgan xromosomalarda markaziy tortma sentromera yoki kinetoxor aniq ko'rinadi. Ko'p kuzatishlarni ko'rsatishicha metakinezda asosiy rolni kinetoxor o'ynaydi. Bu vaqtda mitotik apparat tuligicha tashkil topgan bo'ladi. Ularning iplari orasida kinetoxorlarga birikkan, bir qutbdan ikkinchi qutbga tortilgan iplarni ko'rish mumkin. Elektron mikroskopni ko'rsatishicha vereteno iplari diametri 150-200 A keladigankanallar tutamidan iborat ekan. Ular hamma vaqt kinetoxor bilan bog'lik bo'ladi. Xromosomalar 2 qutbni o'rtasida joylashadi. Kinetoxorlari buzilganda xromosomalar harakat qila olmaydilar.

Metafazada xromosomalarning joylanishi veretenoni faoliyatidan kelib chiqadi. Xromosomalar birlamchi tortma rayonida kayrilgan bo'ladi, kinetoxorlar aniq ekvator tekisligiga joylashadi. Agarda metafazada kolxitsin ta'sir ettirilsa, vereteno yemiriladi, xromosomalar qutblarga tarqala olmaydi. hujayra bo'lina olmay, tetraploid bo'lib qoladi. Metafazada xromosomalar yaxshi ko'ringan uchun ularni sanash oson bo'ladi .

Anafaza. Bu fazada xromosomalar ekvator tekisligidan qutblarga tomon harakat qiladi. Ularni harakati passiv bo'lib 1 minutda 1mk masofani o'tadi.

Xromosomalarning harakati vereteno iplarining qisqarishi bilan bog'lik bo'libgina kolmay, bu vaqtda hujayrani o'zi ham cho'zilgan bo'ladi, bu qutblar orasidagi masofani orttiradi va u bilan xromosomalarni tarqalishiga imkon beradi.

Shunday qilib, bu fazada kinetoxorlar bilan birikkan kiz xromosomalar ajralishadi va qutblarga harakat qiladi. Shuning uchun avval ikkilangan xromosomalar 2 ga teng taqsimlanadi.

Telofaza. Bu fazada tarqalgan xromosomalar qutblarda g'uj bo'lib tuplanadi va xromosomalar atrofida alohida pufakchalar hosil bo'ladi, ular bir biri bilan qo'shilib, yadroni ichki membranasini hosil qiladi. Tashqi yadro membranasini endoplazmatik turni sisternlaridagi pufakchalardan tiklanadi. Yadroning tiklanishi xromosomalarni despiriallanishi va yadrochani hosil bo'lishi bilan tugaydi.

Sitokinez.

Anafazani oxiri yoki telofazani boshida sitoplazmaning ajralishi- sitokinez yuz beradi. Xayvon hujayralarida ekvatorda egatcha hosil bo'lib, u chukurlashadi. Bu sitoplazmaning tashqi qobig'ini qisqarishidan hosil bo'ladi. O'simlik hujayralarida ekvator tekisligida, elektron mikroskopni ko'rsatishicha pufakchalar bo'ladi. Ular birbirlari bilan qo'shilib har ikkali hujayrani membranasini hosil qiladi. So'ng bu membranada sellyulozali qobiq hosil bo'ladi. Har ikkala hosil bo'lgan hujayrani birikkan joyida kichkinagina tanacha – fragmoplast shakllanadi. U vereteno iplarining qoldigidir.

Mitotik sikl.

Mitozni mohiyati kiz hujayralarga DNK ni to'g'ri taqsimlanishidir. Shuning uchun asosiy e'tibor DNK va xromosoma ikkilanishini vaqti va mexanizmiga karatiladi. Govard va Pelklar (1953) nishonli atomlar yordamida birinchi bo'lib, DNK sintezini interfazani o'rtasida bo'lishini va olti soat davom etishini aniqladilar. Nishonni timinni DNK reduplikatsiyasini o'rganishga qo'llash mitotik yoki hujayraning bo'linishi sikllarini aniq o'rganishga imkon beradi. Somatik hujayralarda DNK ikkilanishi bo'linish boshlanguncha tugaydi va hujayra mitozga xromosomalar reduplikatsiyasi tugagandan biroz vaqt o'tgandan keyin kirishadi. Interfazani uch davrga bo'lish mumkin:

1- bo'linish tugagandan keyingi – postmitotik davr G1;

2- DNK sintezi davri – S va

3-premitotik yoki postsintetik davr G2. Bu davrdan keyin hujayra mitozga kiradi.

Butun siklni aylana shaklida ifodalab bunda mitozdan mitozgacha bo'lgan davrlarni yoylarda vaqtga proporsional qilib ko'rsatish mumkin.

Avrosintetik va geterosintetik interfazalar.

Katta organizmning to'kimalarining hujayralarini har qanday populyatsiyalarida deyarli doimo ko'payayotgan hujayralari bilan birga bo'linishdan tuxtab differensiallangan holatga o'tgan hujayralar ham uchraydi. Interfazaning bu ikki holatini avrosintetik va geterosintetik interfazalar deb nomlanadi. Odatda bo'linayotgan hujayralar qancha ko'p bo'lsa, geterosintetik hujayralar miqdori shuncha kam bo'ladi. Barcha ko'payayotgan hujayralar miqdori - **proliferativ pul**- avtoradiografik metodi orqali aniqlanadi.

Hujayralar sikldan mitotik bo'linishdan keyin yoki mitoz boshlanishdan avval chiqadilar. Ko'pchilik to'kimalarni geterosintetik interfaza holdagi hujayralari hujayra sikliga qaytishi mumkin.

Mitozning xillari.

Hujayraning bo'linishi olib keladigan natija va hosil bo'lgan hujayralarning keyingi takdiriga qarab mitozni 3 xil farq qilinadi: 1) to'g'ri, 2) asimmetrik va 3) o'zgartuvchi. **To'g'ri mitozdan** so'ng ikkita bir xil hujayralar hosil bo'ladi va ular keyinchalik bo'linib deyarli bir xil hujayralarni hosil qiladi.

Asimmetrik mitozda har xil kattalikka ega bo'lgan ikkita hujayra hosil bo'ladi. Ularni biri normal bo'linish qobiliyatiga ega, ikkinchisi esa yoki faqat bo'lina olmaydi, yoki bir necha avloddan so'ng bo'linishdan to'xtovchi hujayralar hosil qiladi. Asimmetrik mitozni har xil kattalikdagi hujayralar hosil qiladigan tuxumning spiral maydalanishida kuzatish osonroq. Bunda yirik makromerlar va mayda mikromerlar bo'ladi. Bunday mitozni dastlab **differensiyallanuvchi mitoz** deb nomlangan.

O'zgartuvchi mitozda hosil bulayotgan ikkala hujayra keyinchalik qaytmas o'zgarishga uchraydi. Masalan, teri epiteliysida bazal membranadan siljiyotgan hujayralar sitoplazmada shox moddasini yig'adi va bo'linish qobiliyatini yo'qotadi. Bunday mitozlarni kelib chiqish mexanizmi noaniq.

Mitotik faollikni boshqarilishi.

Hujayralarni mitotik va interfaza bo'linish holatlarini o'rganish doimo yangilanib turadigan to'qimalarni hujayralarida umumiy qonuniyat borligini aniqlashga olib keldi.

Bu qonuniyatga asosan ko'payish yo'li bilan hosil bo'layotgan hujayralar soni o'layotgan hujayralar soniga teng bo'ladi. Aftidan, to'qimani tashkil qilgan hujayralar populyatsiyasi o'z-o'zini boshqaruvchi sistema bo'lsa kerak.

Mitoz sohasida yirik mutaxassis bo'lgan D. Meziya, har bir normal hujayra bo'linish qobiliyatiga ega, ammo ko'p hollarda tormozlangan yoki to'silgan (blokirovana) bo'ladi deb hisoblaydi. Uning tasavvuricha, hujayralarning mitotik faolligini boshqarilishi tormozlash yoki tormozni olish prinsipi bo'yicha amalga oshiriladi. Albatta, tormozlash har xil darajada, hattoki qaytmas darajagacha bo'lishi mumkin. Bu tasavvur organizmda hujayralarning faolligini boshqarilishi bilan mos keladi. Mitotik faollik yoki vaqt birligi ichida bo'linayotgan hujayralarning nisbiy miqdori turli darajada bo'ladi. Turli organlar hujayralarida mitozning sutkali ritmlari aniqlangan. Eng ko'p miqdor mitoz tinchlik davriga, organizmning yoki organing kuchli funksiyasiga past mitotik faollik to'g'ri keladi. Ko'p hollarda bu hujayraning mitotik faolligi gormonlarni ta'siri natijasida yuzaga keladi. Masalan, qo'zg'olish davrida mitozning kam bo'lishiga sabab bu hollarda ko'p miqdorda ishlab chiqariluvchi adrenalin ta'siridir. Bo'linayotgan hujayralarning sonini o'zgarishi mitozni fazalarini o'zgarishi hisobiga emas, balki interfazaning turli davrlarini o'zgarishiga bog'liq. Masalan, mitozdan avvalgi G2 va keyingi G1 davrlar ayniqsa, turli ta'sirlarga sezuvchan bo'ladi. Hujayralarning bu davrlarda ushlanib qolishi interfazani cho'zilishiga va bo'linayotgan hujayralarning umumiy sonini kamayishiga olib keladi.

Bularning hammasi mitotik faollikka qandaydir umumiy boshqaruvchi mexanizm ta'sir qiladi degan xulosaga olib keladi.

Endomiroz, politeniya va polisomariya.

Rivojlanish va differensiallanish vaqtida bo'linayotgan hujayralarda yuz beradigan protsesslar diqqatga sazovordir. Teytler (1953) suv o'rgimchagi *Gerris lateralis* da vereteno hosil bo'lmay va yadro qobig'i yo'qolmay xromosomalarni reduplikatsiyasi va ularning tarqalishini aniqladi. Bu protsessni u **endomitoz** deb atadi. Ko'pchilik hollarda endomitotik yadroda mitozdagi fazalardagidek fazalarni ko'rish mumkin. Bu fazalarni **endoprafaza**, **endometofaza**, **endoanafaza** va **endotelofaza** deb nomlanadi. Normal holda 21 (2n) xromosomaga ega bo'lgan turni xromosomalarining soni, bu protsess tufayli hattoki 2048 gacha yetishi mumkin. To'g'ri qanotli hashoratlarni urug'donining epiteliysida yuqori ploiddlikka ega bo'lgan **endoploid yoki polisomatik** yadrolar topildi.

Sut emizuvchilarda uchrovchi shish hosil qiluvchi hujayralarda reduplikatsiya tez-tez uchrab turadi. Xromosomani reduplikatsiyasi politeniya va polisomatiya yo'li bilan yuz beradi. Politeniya qiz xromatidalar tarqalib ketmasdan, ko'p ipli politen xromosoma hosil qiladi. Polisomatiya kiz xromatidalar tarqalib ketadi va xromosomalar normal sondagi iplardan tashkil topadi. Ba'zan bitta hujayrada politeniya va polisomatiya bo'lishi mumkin. Mitotik faollik yuqori bo'lgan to'qima hujayralarida xromosomalarni soni doimiy bo'ladi. Agar hujayralarni bo'linishi reduplikatsiyaga nisbatan sekin borsa politeniya va polisomatiya kelib chiqadi. Hujayralarni bo'linishi reduplikatsiyadan tezroq yuz borsa somatik reduksiya-somatik hujayralarda xromosomalarni sonini kamayishi yuz beradi. Bu ba'zi hashoratlarda va yuqori o'simlik hujayralarida tez-tez uchrab turadi.

Endoreproduksiya

Mitotik siklda S1 –davridan keyin G2 davri keladi, uni o'tab hujayra bo'lina boshlaydi. Shu G2 davrida oqsil moddalari ishlab chiqariladi, ular esa mitozni ishga soluvchi mexanizm bo'lib qoladi. Shuning uchun DNK sintezi mitozni boshlab beruvchi bevosita sabab bo'lmaydi. Aftidan, shuning uchun ko'pchilik hollarda xromosomalar ikkilangandan so'ng hujayralar bo'linmaydi. DNK reduplikatsiyasi natijasida yadro va hujayra kattayadi, poliploid bo'lib qoladi, ammo hujayralar soni ortmaydi. Bunday hodisa –bo'linishsiz xromosomalar reduplikatsiyasi evolyutsiya protsessida ishlab chiqilgan bo'lib hujayralar soni ko'paymagan holda organlarni o'sishini ta'minlaydi.

Xromosomalar va DNK reduplikatsiyasi hosil bo'ladigan, ammo mitoz boshlanmaydigan hamma hollarni **endoreproduksiya** deb nomlangan. U jigar hujayralarida, sut emizuvchilarni siydik chiqaruvchi yo'llar epiteliylarida doimiy jarayon sifatida bo'lib turadi.

Endovitozni funksional ahamiyati shuki u hujayrani uzluksiz faoliyatini ta'minlaydi. Masalan, kartoshkani mayda tugunaklarini hujayralari mitotik yo'l bilan ko'payadi, keyinchalik yosh tugunaklar yadrolarida endomitotik fazalarni ko'rish mumkin. Endomitozga o'tish intensiv kraxmal hosil bo'lishga to'g'ri keladi.

Endomitoz doimo poliploidiyaga va hujayralarni kattaligini ortishiga olib kelgani uchun, uni DNK va xromosomalar reduplikatsiyasi deb bilmoq kerak.

Amitoz

Bu yadroning tortilib ikki qismga to'g'ri bo'linishidir. Amitoz o'tgan asrni o'rtalarida bayon etilgan bo'lib, hujayralar ko'payishini yagona shakli deb qabul qilingan edi. Faqat 70-yillarda mikroskop texnikasi yaxshi rivojlanishi tufayli bo'linish jarayoni ancha murakkab ekanligi aniqlandi.

Dastlabki olimlar amitoz deb hujayrada ikkita yoki ko'proq sondagi yadroni bo'lishini tushunganlar. Hozirgi vaqtda amitoz deb yadroni interfaza holatida bo'linishiga aytiladi.

Amitozni aniqlash va tahlilini qiyinligi shuki, hozircha DNK sintezi, xromosomalar reduplikatsiyasi va amitotik bo'linish o'rtasidagi aniq nisbat ma'lum emas.

Ba'zi olimlar umuman amitozni hujayralar reduplikatsiya-sini ma'lum shakli ekanini inkor etadilar.

Amitoz bitta yadroni teng ikkiga bo'lishiga olib keladi. Amitozni boshqa formasida yadro fragmentatsilanib har kattalikdagi yadrolar hosil bo'ladi. Ba'zan yadro bo'linadi, ammo plazmatomiya bo'lmaydi. Bo'linishda yadro interfaza holida qoladi va hujayra ishlashdan tuxtamaydi. Shuning uchun, amitozni mitotik apparat hosil qilmay, xromosomalar spirallanmay yadroni bo'linishi deb qarash kerak.

Amitozda genetik materialni qiz hujayralarga to'g'ri taxsimlanishi hali aniq emas.

Shuning uchun, A.A. Zavarzin shunday fikr berdi va u hozir ko'pchilik tomonidan tasdiqlanmoqda: xech qanday "generativ amitozlar" (ko'payishni amitozlari) yuk. Amitozni hujayra yadrosini funktsional holatlaridan biri deb qarash lozim. Bundan kelib chiqadiki, Flemming tomonidan berilgan "amitoz" termini, hujayralarni ko'payish usuli ma'nosini yo'qotdi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Mitozning mohiyati nimadan iborat?
2. Mitotik sikl nima?
3. Mitozning qanday xillari bor?
4. Amitoz nima?

14-ma'ruza. Meyoz. Jinsiy ko'payish sitologiyasi.

Reja

1. Jinsiy hujayraning rivojlanishi
 - 1.1 . Spermatogenez
 - 1.2 . Ovogenez
2. Meyoz
 - 2.1 .Yetilishining birinchi bo'linishi
 - 2.2 .Yetilishining ikkinchi bo'linishi
3. Meyozning biologik ahamiyati

Jinsiy hujayralarning rivojlanishi

Xayvon va o'simliklarning ko'payishi jinsiy bo'lishi mumkin, ya'ni u mutaxassislashgan jinsiy hujayralar: tuxum va spermatozoidlar tomonidan amalga oshiriladi yoki vegetativ yo'l bilan, ya'ni somatik hujayralar gruppasi tomonidan amalga oshadi. Jinsiy ko'payish yoki sitogoniya ko'p hujayrali xayvon va o'simliklarga ham, ko'pchilik sodda hayvonlarga ham xos. Birlamchi jinsiy hujayralarning somatik hujayralardan ajralishi, ko'pchilik hayvonlarda, odatda embrional taraqqiyotning dastlabki bosqichlarida bo'ladi. Song hujayralar jinsiy bezga yig'iladi. Shunday qilib birlamchi jinsiy hujayralardan va somatik hujayralardan iborat - jinsiy bezning kurtagi - boshlangichi hosil bo'ladi. Ba'zi tuban hayvonlarda (bulutlar, kovak ichlilar) somatik hujayralar jinsiy hujayralarga aylanish qobiliyatiga ega; umurtqalilarda bu topilgan emas. Jinsiy hujayralar jinsiy bezlarda rivojlanadi. Spermatozoidlar urug'donlarda, tuxum hujayralar esa tuxumdonlarda rivojlanadi.

Spermatogenez.

Spermatozoidlarning rivojlanish sikli spermatogenez (sperma-urug', genesis - rivojlanish, kelib chiqish) deb aytiladi.

Spermatogenez birlamchi jinsiy hujayra spermatogoniydan boshlanadi va to'rt davrga bo'linadi: 1- ko'payish, 2- o'sish, 3- yetilish, 4- shakllanish yoki spermiogenezlarga bo'linadi.

Spermatogoniylar xromatini yirik, ancha intensiv bo'yalgan bo'lakchalar holida bir tekisda tarqalgan, nisbatan katta yadroli odatdagi hujayralardir. Ko'payish davrida spermatogoniylar mitotik yo'l bilan intensiv bo'linadi. Bu ularning miqdorini birmuncha ortishiga olib keladi. Spermatogoniylarning bo'linish soni turli hayvonlarda turlicha bo'ladi. Spermatogoniylarni qobiqlari yupqa va oson o'tkazuvchan bo'ladi va ular orqali kiruvchi oziq moddalar hujayralarning intensiv bo'linishi uchun energiya manbai bo'lib xizmat qiladi. Spermatogoniylarni ko'payishi urug'donni ko'payish zonasida bo'ladi.

Bir qancha ketma-ket mitotik bo'linishlardan so'ng o'sish davri keladi, bu davrda jinsiy hujayralar bo'linmaydi. Shimiladigan oziq moddalar sitoplazma tomonidan assimilyatsiya qilinadi va hujayralarning intensiv o'sishiga sabab bo'ladi. Jinsiy xujayralar birinchi tartib spermatotsitlar bo'lib qoladi. O'sish davrida ularning yadrosida turli o'zgarishlar ro'y beradi; Bu o'zgarishlar urug'donning o'sish zonasida yuz beradi.

Yetilish davri hujayraning 2 marta birin-ketin bo'linishi bilan karakterlanadi. 1 - bo'linishda hosil bo'lgan hujayralar 2 - tartib spermatotsitlar deb nomlanadi.

Yetilishning 2 - bo'linishida hosil bo'luvchi hujayralarni spermatidalar deb ataladi. Spermatozoidni yetilish jarayoni urug'donning yetilish zonasida yuz beradi.

Yetilishdan so'ng spermatozoid rivojlanishining so'ngi-4- shakllanish davri keladi. Bunda spermatida spermatozoidga aylanadi. Spermatidada bo'ladigan o'zgarishlar yana ham tushunarli bo'lishi uchun dastlab tipik spermatozoidning tuzilishi bilan tanishamiz. Har bir tur hayvonning ma'lum bir shakldagi spermatozoidlari bo'ladi. Sut emizuvchi hayvonlarning spermatozoidlari dumli bo'ladi. Dumsizlari yumoloq chuvalchanglarda, qisqichbaqasimonlarda va boshqa ba'zi umurtqasiz hayvonlarda uchraydi.

Dumli spermatozoidlar tipik bo'lib, boshcha, bo'yincha va dumchadan iborat. Dumcha harakat organella bo'lib hisoblanadi. Boshcha sharsimon yoki cho'ziqroq shaklli bo'lib oldida zichlanganroq qism-akrosoma joylashadi. Akrosoma biroz o'tkirlashgan bo'lib, boshchani juda oz qismini egallaydi. Qolgan Bo'shliqda yadro joylashadi. Spermatozoidning yadrosi gomogen bo'ladi. Elektron mikroskopni ko'rsatishicha, yadro juda ko'p zich o'ralgan fibrillarga ega. Boshcha bilan dumcha o'rtasida bo'yincha joylashadi. Bo'yinchani yuqori qismida sentriola joylashib, u uzunasiga ketgan tolalar fibrillar bilan o'ralgan. Bu yerda bir qancha tipik mitoxondriylar topilgan. Dumchani asosiy qismi 9 ta juft - chetki va ikkita toq - markaziy fibrillardan tuzilgan. (kiprik va xivchin tuzilishi kabi).

Yetilishning ikkinchi bo'linishi natijasida hosil bo'lgan spermatida tipik yumaloq hujayradir: yadrosining strukturalari yaxshi ifodalangan, sitoplazmada esa shakllangan spermatozoidlarda kuchli o'zgargan holda buluvchi barcha organoidlar bo'ladi. Spermatida xiyla kichik hujayradir, chunki u o'sishini yetilish davri boshlanguncha to'xtatgan birinchi tartib spermatotsitning ikki marta bo'linishi natijasida hosil bo'lgandir. Shunga qaramasdan unda sitoplazmaning nisbiy miqdori, undan keyinchalik hosil bo'ladigan spermatozoiddagiga nisbatan ko'pdir.

Spermatozoidning shakllanishi – spermiogenez, yadroni hujayrani keyinchalik oldingi uchi bo'lib qoladigan qismiga ko'chishidan boshlanadi. Shuning bilan birga yadro shirasining to'planishi hisobiga quyiqlashadi va spermatozoid boshchasi shaklini ola boshlaydi. Ayni zamonda ikkala sentriollar ular o'rab turuvchi tig'iz sferadan chiqib yadro ko'chib o'tgan tomonning qarshi tomoniga joylashadi. Shu bilan birga ular hujayraning uzun uchi bo'ylab shunday joylashadiki, ulardan bittasi, ikkinchisiga nisbatan yadrodan uzoqroqda bo'lib qoladi. Birinchisidan hujayradan chiqib turuvchi dumchani oq ipiga aylanuvchi xivchin o'sib chiqadi. Protoflazmaning sentriollar bilan chegaralangan qismi bo'yinchani hosil qiladi. Sentriollar bilan yonma-yon turgan Golji apparati hujayraning oldingi qismiga ko'chib o'tadi va akrosoma hosil bo'lishida ishtirok etadi. Spermatidalar organoidlarning qaytadan tuzilishi bilan parallel holda sitoplazma yadrodan borgan sari ko'proq ajraladi va oq ip bo'ylab sirg'anib tushadi. Sitoplazmaning ozroq qismi dumchani uchida, uncha katta bo'lmagan xoshiya shaklida qoladi, ko'proq qismi esa hujayradan tamoman chiqib ketadi, yadro kichrayib qoladi. Xromosoma va undagi DNK ning miqdori o'zgarmaydi. Barcha bu qayta tuzilishlar natijasida spermatida kichkinagina harakatchan hujayra spermatozoidga aylanadi. U gaploid sondagi xromosomaga ega bo'ladi.

Ovogenez

Tuxum hujayrasining rivojlanish sikli ovogenez (ovum-tuxum, genesis-rivojlanish, kelib chiqish) deb ataladi. Ovogenez birlamchi jinsiy hujayra ovogoniydan boshlanadi va uch davrga bo'linadi. 1) ko'payish, 2) o'sish va 3) yetilish.

Ko'payish davrida ovogoniylar mitotik bo'linadi, bu esa hujayralarning sonini anchagina ortishiga olib keladi. Bu davr hujayralarining xususiyatlari spermatogenezdagi kabi bo'ladi.

Bir qancha mitotik bo'linishlar o'tishi bilan hujayralar o'sish davriga o'tadi, bu vaqtda ovogoniy birinchi tartib ovotsitga aylanadi. Bu hujayra ham ovogoniy

kabi oziq moddalarni oson o'tkazadi. Elektron mikroskop tadqiqotlari orqali ovotsitlarning (amfibiy va sut emizuvchilarda) qobig'ida bu hujayralarning shimuvchi yuzasini anchagina kengaytiruvchi mikrovorsinkalar topilgan. Ovogenez vaqtida ovotsitning sitoplazmasida va yadrolarida RNK ning miqdori ortadi. Bu unda shu kislota bilan bog'lik bo'lgan oqsil sintezining aktivligini ko'rsatadi.

Usish kichik va katta davrlarga bo'linadi. Ulardan birinchisida ovotsit sitoplazmasining ortishi hisobiga o'sadi, yadrosining xajmi biroz o'zgaradi. Katta o'sish davri hujayraga kirayotgan oziq moddalar donachalar yoki plastinkalar ko'rinishida ajraladigan maxsus oqsil sariklarning hosil bo'lishi hisobiga yuz beradi. Bir xil hayvonlarda sariklik ko'p hosil bo'ladi va shunga ko'ra tuxum anchagina kattalashib ketadi, boshqalarida u kam ajraladi va tuxumning kattaligi uncha o'zgarmaydi. Sariklik tuplanishi tufayli urg'ochilik jinsiy hujayralarning o'sish davri erkaklik jinsiy hujayralaridagiga nisbatan anchagina uzunroqdir.

Birinchi tartib ovotsit yadrosida yuz beradigan murakkab o'zgarishlar birinchi tartib spermatotsit yadrosida kuzatiladigan o'zgarishlarga o'xshaydi.

Yetilish davrida ikkita: reduksion va ekvatsion bo'linish yuz beradi. Biroq urg'ochilarda bu o'zgarishlar natijasida bitta birinchi tartib ovotsitdan, erkaklardagidek to'rtta jinsiy hujayra emas, balki bitta hosil bo'ladi. Bu hujayra sitoplazmasining bir tekisda taqsimlanmasligi natijasida sodir bo'ladi. Birinchi bo'linishda, qiz hujayralardan bittasiga sitoplazmaning juda ozgina qismi, boshqasiga esa, deyarli xammasi ko'chadi, hosil bo'lgan kichkina hujayra birinchi yo'llovchi (qutb) tanacha deb ataladi. U keyinchalik rivojlanmaydigan ikkita yo'llovchi tanachaga bo'linadi. Yetilishning birinchi bo'linishida hosil bo'lgan ikkinchi hujayra juda katta bo'ladi va ikkinchi tartib ovotsit deb ataladi. Yetilishning ikkinchi bo'linishida bu hujayraning yana kichkina hujayra-ikkinchi yo'llovchi tanacha va juda katta yetilgan tuxum hujayra hosil bo'ladi. Shunday qilib, ovogonez protsessida uchta kichkina hujayrachalar va bitta yirik yetilgan tuxum hosil bo'ladi, shakllanish davri bo'lmaydi. Tuxum hujayra ham gaploid xromosomaga ega. Spermatozid va tuxum hujayralarida gaploid sondagi xromosomalarning hosil bo'lishi yetilishning birinchi bo'linishida reduksion bo'linadigan, ya'ni meyoza (meiosis-kamayish reduksiyasi) deb ataluvchi protsessga bog'liq.

Meyoz

Spermatotsit va ovotsitlarni yetilish protsessida bo'ladigan ikkita bo'linish mitozdan qator belgilari bilan farq qiladi. Bu o'zgarish ko'proq yetilishning birinchi bo'linishi protsessida bo'ladi. Profazani boshlanishiga mitozdagidek, DNK reduplikatsiyasi yuz beradi. Yetilishni birinchi bo'linishi profazasi oltita bosqichga bo'linadi: proleptonema, zigonema, paxinema, diplonema va diakinez.

Proleptonema bosqichi mitozning ertaki profazasiga to'g'ri keladi. Xromosomalar xaddan tashqari ingichka bo'lib qiyinlik bilan farqlanadi. Ular orasida faqat jinsiy xromosomalargina yaxshiroq ajralib turadi.

Leptonema xromosomalar uzun va ingichka ip shaklida bo'lib, unda juda ko'p bo'rtmalar- xromomeralar joylashadi. Xromosomalari soni kam bo'lgan

hujayralarda iplarni sanash mumkin va ular diploid sonda ($2n$) bo'ladi. Leptonema xromosomalari ko'pincha qutblangan bo'lib, sentromerasi bilan bir tomonga yo'nalgan bo'ladi. Xromosomalarni bunday o'ziga xos joylashishi "buket" deb nom olgan.

Zigonema juft gomologik xromosomalarni konyugatsiyasidan-juftlashishidan boshlanadi. Ba'zan dastlab xromosomalarni qutbiy uchlari birikadi va qarama-qarshi tomonlarga tarqaladi, boshqa hollarda esa, konyugatsiya xromosomani turli qismlarida bir vaqtda bo'ladi, (lokal konyugatsiya). Konyugatsiya juda aniq va o'ziga xos amalga oshadi: gomologik xromosomalarni xar birining ma'lum qismlari ikkinchisining xuddi shu qismiga to'g'ri keladi, xattoki bir xromosomadagi xromomera ikkinchasidagiga to'g'ri keladi.

Paxinema bosqichida xromosomalarni konyugatsiyasi tugaydi. Ular qisqarib ancha yo'g'on iplarni hosil qiladi. Maxsus metodlar orqali bu vaqtda har bir xromosomani juft strukturalar ekanini aniqlash mumkin. Shu stadiyaning taxminan o'rtasida, yadroda yarim sondagi xromosomalarni bo'lgandek ko'rinadi, chunki har bir birlik tikasiga birikkan gomologik xromosomalardan tashkil topgan bivaleit yoki «holida» tetrada bo'ladi.

Gomologik xromosomalarning har biri uz sentromerasiga egaligi tufayli bivaleitda ikkita sentromera bo'ladi. Paxinema bosqichining o'rtasida har bir gomolog konyugatsiya tekisligiga perpendikulyar holda tikkasiga yoriladi. Shunday qilib har bir bivaleit endi 4 tadan xromatididan tashkil topadi. Har bir gomologik xromosomalarni xromatidalarini qiz xromatidalar deb ataladi.

Xromosomalarni tikkasiga yorilishi bilan bir vaqtda ajralishi va gomologik xromatidalar ularni almashtirishi yuz berishi mumkin. Xromatidalarini qismlari joylarini almashtirib xromatidaning qolgan qismi bilan quyilishib ketadi. Bu protsessni chatishish yoki **krossingover** deb ataladi. Diplonema stadiyasida tig'iz birikkan xromosomalarni bir-birini itarishib tarqala boshlaydi. Ammo, bu bo'linish to'liq bo'lmaydi, chunki ular krossingover yuz bergan nuqtada, ya'ni xiazmada o'zaro birikkan holda qoladi. Xiazma deyarli barcha o'simlik va hayvonlar hujayralarida topilgan. Har bir bivalentda kamida bitta xiazma hosil bo'ladi, ba'zilarida u ko'proq bo'lishi mumkin.

Diakinez bosqichida xromosomalarning qisqarishi kuchayadi, shu bilan birga terminalizatsiya, ya'ni xiazmani sentromeradan xromosomaning uchlari tomon siljishi yuz beradi, bir vaqtini o'zida oraliq xiazmalar soni kamayadi.

Xromatidalar metafaza boshlanguncha terminal xiazmalar orqali birikkan holda qoladi.

Prometofaza 1 da xromosomalarning spirallanishi maksimumga yetadi. Keyinchalik yadro qobig'i yo'q bo'lib ketadi va **Metafaza 1** ni boshlanishiga xromosomalarni ekvatorga joylashadi. Bubosqichda gomologik xromosomalarni sentromeralari bilan qarama-qarshi qutblarga qaragan holda joylashadi. Sentromeralarni bir-biridan borgan sari uzoqlashadi va xromosomalarni ajralib ketishga tayyor holga keladi.

Anafaza 1 bosqichida har bir gomologik xromosomani qiz xromatidlari, sentromerlar orqali birikkan holda juft bo'lib tegishli qutblarga harakat qiladi. Shuni takidlash kerakki, krossingoverda gomologik xromatidalar bir-birlarini

qismlarini almashtiradi. Shuning uchun anafaza bosqichida yuz berilgan ajralishdan so'ng ota va ona xromosomalarni tarkibi o'zgaradi. Ularni ikkita xromatidalar aralash tarkibga ega, ikkitasi esa dastlabki harakterni saqlaydi.

Telofaza 1 xromosomalar qarama-qarshi qutblarga borib yetiganda boshlanadi. Xromosomalar birinchi bo'linishi natijasida ikkita qiz hujayralar-erkaklarda ikkita ikkinchi tartib spermatotsit, urg'ochilarda-bitta birinchi tartib ovotsit va bitta yo'llovchi tanacha hosil bo'ladi.

Meyozning ikkinchi bo'linishi

Yetilishning birinchi bo'linishi interfazasidan so'ng qisqagina **profaza II** bo'lib, unda vereteno hosil bo'ladi va metafaza II boshlanishidan darak beradi.

Metafaza II da xromosomalar soni somatik hujayralarnikidan ikki marta kam bo'ladi. Xromosomalar ekvator tekisligiga joylashadi, sentromeralar bo'linadi va **anafaza II** da ikkita kiz xromatidalar qarama-qarshi qutblarga yo'naladi. Meyozning ikkinchi bo'linishi davrida ona xromosomalarning tikkasiga yorilishidan hosil bo'lgan xromatidalar ajralishi yuz beradi. **Telofaza II** da hosil bo'lgan to'rtta yadroni har biriga bittadan xromatida tushadi, endi u **xromosoma** deb ataladi. Hamma 4 ta yadroda gaploid sondagi xromosoma bo'ladi.

Meyozning biologik ahamiyati.

Meyozning mohiyati tarkibida ota va onaning har biridan faqat bittadan gomologik xromosoma tutgan to'rtta har xil yadroni hosil bo'lishidan iborat. Ammo, krossingover tufayli xromosomalar butunlay ota yoki onaning dastlabki xromosoma materialidan tashkil bo'lmaydi, balki har ikalasini ayrim qismlaridan tashkil topadi. Shunday qilib, meyozi irsiy birliklar (genlar) ning taqsimlanish mexanizmi bo'lib, ularni tasodifiy va mustaqil qayta gruppalanishini ta'minlaydi, bu esa krossingover protsessi orqali amalga oshadi. Meyoz protsessi bo'lmasa turlarni evolyutsiyasi va tirik tabiatni shunchalik turli-tumanligi sodir bo'lmagan bo'lur edi. Meyozni o'rganish irsiyatning xromosoma nazariyasini tushunish uchun zaruriy shartdir.

Olimlarning fikricha meyozni juda ham o'zgargan mitoz deb qarash zarur. Bunda xromosomalarni konyugatsiya va tikkasiga ajralish vaqtlari nisbatan o'zgargan bo'ladi. Meyozda profaza erta boshlanadi, shuning uchun gomologik xromosomalar ikkilanmay turib konyugatsiyalanadi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Spermatogenez nima?
2. Ovogenez nima?
3. Meyozning mohiyati qanday?
4. Profaza I ning qanday bosqichlari bo'ladi?

15-ma'ruza. Nekroz, apoptoz va ularning ahamiyati. Hujayra o'limining sabablari.

Reja

1. Hujayralarning hayoti.
2. Metamorfozda hujayralarning o'limi.
3. Hujayralarning tabiiy o'limi.
4. Yadroning piknozi.
5. Katabioz.
6. Hujayra patologiyasi.
7. Qarishda yadroning o'zgarishi.
8. Nekroz va paraneekroz.
9. Apoptoz va uning ahamiyati.

Har bir organizm ma'lum muddat yashaydi. Shuningdek, har qanday hujayraning hayoti ham chegaralangan. Bir organizmga kiruvchi turli hujayralarning yashash muddati ham har xil. Ammo, ba'zi hujayralar, masalan, sodda hayvon hujayrasi o'lmaydi, deyish mumkin. Sodda hayvon bo'linganda, bir hujayra hayoti yangi hujayralarda davom etadi. Shuningdek, jinsiy yo'l bilan ko'payadigan organizmlarning jinsiy hujayralari otalanish orqali avlodlarni bog'laydi.

Organizm hujayralarining o'limi normal holat bo'lib, quyidagi ikki kategoriyani o'z ichiga oladi; 1) toliqish orqali hujayra o'limi; 2) normal rivojlanish va differensiyalanish jarayonlaridagi o'lim.

Odam organizmi taxminan 3 trillion hujayralardan tashkil topgan bo'ladi. Shulardan, taxminan 250 mld hujayra eritrotsitlardir. Ularning hayoti 120 kun desak, har kuni 2 mldi yangilanib turadi. Ovqat hazm qilish sistemasida yana 70 mld hujayra har kuni o'ladi va ularning o'rniga yangilari paydo bo'ladi.

Odamning barcha hujayralari yetti yil davomida to'liq yangilanadi. Ammo, nerv hujayralari organizm hayoti davomida vazifa bajaraveradi, qandaydir nerv hujayra o'lsa u yangilanmaydi, chunki bu hujayralar differensiallangan va bo'linish qobiliyatini yo'qotgan bo'ladi.

Odam tanasining tashqi qoplag'ichi doimo hujayralar bo'linadigan va ularning almashinuvi yuz beradigan qismi hisoblanadi. Epiteliyda hujayralarning almashinish jarayoni juda tez amalga oshadi. Yuza qatlam hujayralari o'lib, ularning o'rniga yangilari bilan to'ldiriladi.

Sutemizuvchilarda hujayralarning almashinuvi ayniqsa, qon hujayralarida keng tarqalgan. Ammo, bu hujayralar qonning o'zidan emas, balki qon hosil qiluvchi to'qimalardan kelib chiqadi. Eritrotsitlar, leykotsitlar va limfotsitlar suyak ko'migida, limfatik tugun, timus va taloqda rivojlanadi.

Tekshirishlarning ko'rsatishicha, kalamushning ichak epiteliysi har 38 kunda, oshqozon epiteliysi har 3 kunda yangilanadi. Odam ingichka ichak epiteliysi har 7-8 kunda to'lig'icha yangilanadi.

Metamorfozda hujayralarning o'limi tananing umumiy shakli, shuningdek, organlar bir hayot tarzidan ikkinchisiga o'tayotganda yuz beradi. Amfibiylar metamorfozida itbaliq baqaga aylanadi. Bu jarayonda itbaliqda oyoqlar o'sib chiqadi, uning dum qismiga qon orqali fagotsitlar to'planadi va dumni hazm qilib yuboradi. Bundan tashqari nafas olish, ovqat hazm qilish va ayrish sistemalari ham chuqur o'zgarishlarga uchraydi. Metamorfoz deyarli barcha organ va to'qimalarni

o'zgartirib yuboradi. Avval jabra bilan nafas oluvchi, o'simlik bilan oziqlanuvchi itbaliq, o'pka bilan nafas oluvchi, dumsiz, to'rt oyoqli yirtqichga aylanadi (60 rasm). Baqalarda metamorfozni **tiroksin** gormoni orqali boshqarish mumkin. Turli hasharotlarda metamorfoz har-xil kechadi va hamma hollarda ham o'zgarishlarning hosil bo'lishi hujayralarning o'limi bilan bog'liq bo'lishi muhim emas.

Oddiy metamorfozda lichinkalarning u yoki bu to'qima hujayralari o'sadi va katta davr individining to'qimasini hosil qiladi. Bunday, to'liq bo'lmagan metamorfozda, lichinkalarning katta davrga o'tishida hasharotlarning umumiy shaklida kuchli o'zgarishlar sodir bo'lmaydi. Asosiy o'zgarish reproduktiv sistemasining o'sishi va rivojlanishida bo'ladi. Bularga misol qilib chigirtka, so'zanak va suvaraklarni olish mumkin.

To'liq o'zgaruvchi metamorfozda lichinka va voyaga yetgan organizmlar keskin farqlanadi. Lichinka yoki qurtni g'umbakga aylanishida uning to'qimalari to'lig'icha yemiriladi. Voyaga yetgan individ pilla ichida lichinkaning hujayralari qoldiqlari hisobiga rivojlanadi. Bu **ekdizon** degan gormon yordamida amalga oshadi. U po'st tashlashni ham boshqaradi.

Tabiiy o'lim bilan o'layotgan organizmda hujayralar o'limi haqida ma'lumotlar kam. Qari hujayralar morfologik jihatdan farqlanadi. Odamlardagi qari hujayralarda pigment to'planadi, leki buni qarish jarayoni bilan aloqasi isbotlanmagan. Hozirgi vaqtda shu narsa aniqki, yosh qolish uchun hujayra bo'linishi kerak. Ixtisoslanishga o'tgan hujayralar o'limga mahkum.

Qarish jarayoni qator morfologik va fizik-kimyoviy o'zgarishlar bilan boradi. Xarakterlilaridan biri, "**charchash**" pigmentining yig'ilishidir, u nerv hujayralari va miokard to'qimalarida yaqqol, jigar, buyrak, tuxumdon, qalqonsimon bez hujayralarida qamroq ko'rinadi. Pigment, kimyoviy nuqtai nazardan lipidlarning oksidlanish natijasidir.

Boshqa sitologik o'zgarishlardan yog'ni to'planishi, bazofil moddalarning kamayishi, hujayra hajmining kengayishidir. Bu ko'proq ko'ndalang yo'lli muskul tolalarida ko'zga tashlanadi.

Hujayralarning qarishini o'rganish uchun to'qimalar kulturasidan foydalanish yaxshiroq natija beradi, chunki bunda qarish va hujayraning o'limi bir kulturaning o'zida sodir bo'ladi. Organizmda bo'lgani kabi kulturadagi hujayralar ham bir necha bosqichlarni o'taydi, ammo ular tezroq yuz beradi. Bu bosqichlar quyidagilar: 1)massani ortishi; 2)differensiallanish va tashkillanish; 3)muvozanat; 4)qarish; 5)o'lim va erib ketish.

Qarish, o'sishning susayishi va minimal faollikka moslashuv, hujayralararo moddaning hosil bo'lishi, o'layotgan hujayralar miqdorining ko'payishi, energiyaning kamayishidan boshlanadi va oxiri hujayra morfologiyasining o'zgarishi yuz beradi. Bu o'zgarishlar dastlab kulturaning chetki qismlarida ko'rinadi va odatda sitoplazmaning vakuollashuvi va yog'ning infiltratsiyasi bilan xarakterlanadi. Bu o'zgarishlardan so'ng hujayraning parchalanishi kuzatiladi.

Qarish jarayonida yadro ko'proq bo'yaladi va bujmayadi, uning qismlari yo'qolib ketadi. Bu jarayon **yadroning piknozi** (gr.**piknoz-zich**) deb ataladi va

hujayraning o'limiga olib keladi. Bunda hujayraning hayoti va uning yashayotgan muhiti muhim ahamiyatga ega.

Qarishda qondagi doimiylikni boshqarib turuvchi mexanizm buziladi. Shu bilan birga har-xil to'qima suyuqliklari ham o'zgaradi. Shunday qilib, hujayraning qarishi ichki muhitning ham qarishi bilan boradi. Bu ikki jarayon bir-biriga bog'liq bo'ladi.

Olimlar qarishning birlamchi sababi turli gormonlarning sintezini kamayishidir degan fikrga keldilar.

Karrelning tekshirishlariga ko'ra, qon plazmasida to'qima kulturasining o'sishini tezlatuvchi shu bilan birga bu jarayonni sekinlashtiruvchi moddalar ham bo'ladi. Hayvonning yoshi o'sib borgan sari, bu modda ham ko'payib boradi va qariganda uning miqdori maksimumga yetadi.

Shuni takidlash kerakki, to'qima suyuqligi hujayraning hayot faoliyati mahsuloti hisoblanadi, shuning uchun undagi o'sishni susaytiruvchi moddaning ko'payishi qarishning sababi emas, balki qarishning natijasidir.

Hujayraning qarishi oxiri **katabioz** (gr.kata-past,bios-hayot) va o'limga olib keladi. Hujayraning o'limi hayot faoliyatining qaytmas to'xtashidir. Lekin, bu jarayon qachon kelishi aniq emas. Ammo, protoplazmaning tez koagulyatsiyasini hosil qiluvchilar ta'sirida(fiksatsiya, qizdirish, zaharlar) yuz beradigan o'lim boshqa jarayon. Hujayra o'limining ishonchli sitologik mezon deb, sitoplazma va yadroning tirik holda bo'yovchi bo'yoqlar (neytral qizil, metilen ko'ki) bilan diffuziyali bo'yalishini hisoblaydilar. Tirik hujayrada bu moddalar donachalarda yoki sitoplazmatik vakuolalarda yig'iladi, hujayra o'lgandan keyin sitoplazma va yadroning diffuziyali bo'yalishi kuzatiladi.

Hujayra hamma funksiyalarni bajarib bo'lgandan keyin nazorat tizimi asosida hayotdan ketishi **apoptoz**dir.Bunda hujayra tarkibini tashkil qilgan molekulalarini asta-sekinlik bilan bosqichma-bosqich bo'laklarga bo'linishi sodir bo'ladi.

Tirik holda bo'yovchi neytral qizil bilan bo'yash orqali hujayra o'limining quyidagi mezonlari aniqlandi:1)granula va vakuolalardan bo'yoqning yo'qolishi; 2)sitoplazma va yadroning diffuziyali bo'yalishi; 3)yadro qobig'ining aniq ko'rinishi; 4)sitoplazma va yadro tuzilishining o'zgarishi.

Hujayra o'limi juda tez bo'lganda, barcha fermentlarning faoliyati bir vaqtda to'xtaydi. Hujayra tuzilishida o'limdan keyingi o'zgarishlar kuzatilmaydi. Ammo, hujayraning tez o'lishi kam yuz beradi. Hujayra asta-sekin o'lganda, o'limoldi o'zgarishlari **-nekrobioz** kuzatiladi.

Apoptozni nekroz bilan umuman tenglashtirib bo'lmaydi.Nekroz bu hujayrani avvaldan rejalashtirilmagan halokati bo'lib,buning natijasida nafaqat hujayraning o'zi,yon hujayralar va to'qimalar ham halok bo'ladi.Apoptozga qarama-qarshi nekroz hujayrani boshqaruvchi tizimi tomonidan nazorat qilinmaydi,natijada hujayradagi metabolik jarayonlar halokatga uchraydi,bu jarayonda lipolitik va proteolitik enzimlarning gidrolitik faolliklari maksimal darajada kuchayadi.

Ammo apoptozni roli organizmni individual rivojlanishini ma'lum bir bosqichlarida qatnashishi bilangina chegeralanib qolmaydi.Agar hujayraga virus kirib qolsa,bunday hujayralarni apoptoz orqali yo'q qilinadi.Natijada yonida

joylashgan sog'lom hujayralar virusning o'tishidan yoki zaharlanishidan saqlanib qoladi.

O'limdan keyingi o'zgarishlar hujayra o'lganidan keyin faoliyat ko'rsatadigan hujayra fermentlari faoliyatidan kelib chiqadi. Bular gidrolitik fermentlar bo'lib, yirik oqsil molekulalarini parchalaydi (**proteoliz**). Kislorod yetishmasligidan anaerob bijg'ishni paydo bo'lishiga va turli kislotalarni (sut kislota) hosil bo'lishiga olib keladi. Hujayraga suv kiradi va uni shishiradi.

Hujayra o'lgandan keyingi hodisalardan biri, protoplazmaning qaytmas koagullanishidir, bundan keyin hujayraning hazm bo'lishi va sitoplazmaning suyulishi yuz beradi.

Hujayra patologiyasi.

Bir hujayrali va ko'p hujayrali organizmlar, shuningdek to'qimalar tarkibidagi hujayralar tashqi muhit faktorlari ta'siri ostida struktura va funksional o'zgarishlarga uchrashi va ularning hayotiy funksiyalari buzilishlari yoki **patologiyaga** uchrashlari mumkin. Bir hujayrali organizmlardagi patologik o'zgarishlar, ularning ayrim hujayralari buzilishi natijasida paydo bo'ladi va bu dastlab ularning strukturalarini vaqtinchalik o'zgarishlari ko'rinishida namoyon bo'ladi, keyinchalik esa, umuman, shu organizm-hujayraning o'limi bilan yakunlanadi. Ko'p hujayrali organizmlarning bir guruh hujayralari turli ta'sirlar natijasida o'zgarishlarga, buzilishlarga uchraydi va boshqa guruh hujayralarda ikkilamchi o'zgarishlarni keltirib chiqaradi. Bu esa, bir butun organizmning patologik o'zgarishlariga olib keladi va turli kasalliklar rivojlanadi. Shunday qilib, ko'p hujayralilarda patologik o'zgarishlar ayrim guruh hujayralardan boshlanar ekan. Bu g'oyani birinchi bo'lib R.Virxov o'zining "Hujayra patologiyasi" asarida bayon qilgan edi. Masalan, qandli diabet kasalining kelib chiqishiga e'tibor berilsa, oshqozon osti bezi gormonini ishlab chiqaruvchi Langergans orolchalari β -hujayralarining faoliyatining buzilishi-patologiyasidan boshlanadi. Bu kasallik qon miqdorining ortib ketishi-**giperglikemiya** bo'lib, jigar, buyrak va tomirlar tizimida patologik o'zgarishlar paydo bo'lishi bilan xarakterlanadi. Bunday hujayralarda o'zida polipeptid tabiatli gormon ushlovchi sekretor β -donachalar miqdorining kamayib ketishi kuzatiladi. Shunday qilib, bunday og'ir kasallik hujayraning maxsus oqsilining sintezi va ajralishining buzilishidan boshlanar ekan.

Hujayralarning turli patologik o'zgarishlarini o'rganish tibbiyot masalalari bilan bog'liq bo'lgani uchun ham katta ahamiyatga egadir. Hozirgi zamon biologiyasi hujayrani yagona kompleks va ixtisoslashgan tizim deb qaraydi. Bu tizimda ayrim funksiyalar bir-birlariga bog'liq va muvofiqlashgandir. Bitta hujayradagi patologik o'zgarish o'z-o'zidan boshqa hujayralarni ham tezlik bilan o'ziga jalb qiladi. Masalan, $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ga bog'liq ATF aza orqali hujayra membranasi buzilsa, sitoplazmada keskin ravishda ion tarkibi o'zgaradi, u esa mitoxondriya, yadro va vakuolalar funksiyasining buzilishiga sabab bo'ladi. Mitoxondriya vazifasining dastlabki buzilishi ATF miqdorini kamaytiradi. Bu esa, o'z navbatida hujayra membranasi o'tkazuvchanligiga va barcha energiya sarf bo'lishi bilan bog'liq jarayonlarning pasayishiga olib keladi. Boshqacha qilib aytganda, har qanday umumhujayra funksiyasining buzilishi, albatta bir-biriga bog'liq bo'lgan hujayraichi hodisalari zanjirini hosil qiladi. Bunday o'zgarishlarga

uchragan hujayralar, ta'sir etayotgan faktorlarga moslashish, unga qarshi kurashib, patologik o'zgarishlarni yo'q qilishi yoki o'lishi mumkin.

Shuni ta'kidlash kerakki, ko'p hujayrali organizmlarda bir guruh hujayralarning patologiyasi yoki o'limi sog'lom organizmda sodir bo'lib turadigan odatdagi jarayon hisoblanadi. Masalan, sezilarli tashqi ta'sirlarsiz doimo ayrim hujayralar o'lib, ularning o'rniga yangilari hosil bo'lib turadi. Masalan, qon hujayralari, qoplovchi va ichak epiteliy hujayralari uzluksiz o'lib, yangilanib turadi. Bu holda, qandaydir avvaldan belgilab qo'yilgan (zaprogrammirovannoe) hujayraning o'limiga olib keluvchi funksiyalarning to'xtashi yuz beradi. Vaqtinchalik organlar tarkibiga kiruvchi ko'plab hujayralar embrional taraqqiyot jarayonida o'ladi. Bunga misol qilib, itbaliqning dumi, sutemizuvchilarning embriondan tashqari qobiqlarining parchalanishi (rezorbsiya) ni keltirish mumkin.

Buzilishga xarakterli umumhujayraviy reaksiya hujayralarni turli bo'yoqlarni qabul qilaolishida ko'rinadi. Masalan, tirik normal hujayralar muhitda erigan bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Bunday tirik bo'yash dastlab hujayraga bo'yoqni kirishiga, keyin esa ularni donachalar holida yig'ilishiga olib keladi. Bu jarayon sitoplazmada yuz beradi, yadro esa bo'yalmagan holda qoladi. Agar hujayra turli ta'sirlar natijasida buzilsa, donachalar hosil bo'lmaydi, sitoplazma va yadro bir xil diffuz holida bo'yaladi.

Yadro strukturalarining ko'proq o'zgarishlari xromatinning kondensatsiyasi bo'lib, u yadrodagi sintetik jarayonlarni susayishida ko'rinadi. Hujayra o'limida xromatin koagulyatsiyaga uchraydi, yadro ichida dag'al strukturalar to'planadi (**piknoz**), bu ko'proq yadroning umumiy qisilishi (**kariopiknoz**) yoki erishi (**kariolizis**) bilan tugaydi.

Ribosomal RNK sintezi to'xtaganda yadrocha bujmayadi, donachalarni yo'qotadi, parchalanadi yoki unda bo'shliqlar paydo bo'ladi. Ribosomalar yetilishi to'xtatilganda yadrocha yiriklashadi, ammo yetilgan ribosomalarni tutmaydi. Yadro qobig'ida ko'proq uchraydigan o'zgarishlar perinuklear bo'shliqning kengayishi, yadro qobig'ining konturini buzilishida ko'rinadi, bu yadro piknozi bilan birga sodir bo'ladi. Buzilishning dastlabki bosqichlarida hujayra o'simtali va mikrovorsinkalarning yo'qolishi kuzatiladi. Keyinroq esa, plazmatik membrananing o'zgarishi hujayra yuzasida o'simtalar yoki mayda pufakchalarning paydo bo'lishi kuzatiladi. Ko'proq, hujayra yuzasi qaynayotgandek ko'rinadi.

Hujayralarning turli-tuman patologik o'zgarishlarida membranalararo bo'shlig'ini kengayishi va mitoxondriyalarning shishib ketishi kuzatiladi. Bu dastlab, mitoxondriya kristlarining kattaligi va sonining kamayishida ko'rinadi, oxiri mitoxondriyaning membranasi yorilib, uning matriksi gialoplazma bilan aralashib ketadi.

Endoplazmatik to'rda ko'proq, vakuolalarning mayda pufakchalarga ajralib ketishi kuzatiladi. Donachali endoplazmatik to'r ribosomalari soni kamayadi, bu esa oqsil sintezining susayishiga olib keladi. Ba'zan, endoplazmatik to'r kanallarida moddalarning to'planishi yuz beradi. Bu sintezlangan moddalarning Golji apparatiga transport qilinishini buzilishidan kelib chiqadi. Golji apparati sistemlari ham kengayadi yoki mayda vakuolalarga parchalanadi, ularning ichida sekretiya mahsulotlari to'planadi.

Lizosoma faoliyati ham o'zgaradi, bu ikki xil ifodalanadi: birinchisi-lizosomalarning o'zlari ham patologik o'zgarishlarga uchraydi, ikkinchisi-boshqa hujayra komplekslari o'zgarishlariga lizosomaning reaksiyasi ko'rinishida bo'ladi. Lizosoma apparatining faollashuvi ko'proq, hujayraichi strukturalarining buzilishiga javob sifatida bo'ladi va avtofagosomalar hosil bo'ladi. Hujayra buzilganda mitotik faollik keskin pasayadi, mitotik apparati buzilishi natijasida hujayra mitozning turli bosqichlarida to'xtab qoladi. Kolxisin yordamida mikronaychalar buzilsa ham shu natijaga olib keladi.

Turli ta'sirlar ostida sitoplazmada yuz berayotgan o'zgarishlarning yig'indisini "**paranekroz**" deb ataladi. Hujayralarda patologik jarayonlarning rivojlanishi, noqulay ta'sir olib tashlanganda yoki to'xtatilganda to'xtaydi, demak bu jarayon qaytardir.

Ammo, qaytmas buzilishlarda hujayra o'ladi. Hujayra darajasidagi patologik o'zgarishlar faqat hujayraning buzilib ketishi ko'rinishidagina bo'lmaydi Bunda turli moddalarning to'planishi kuzatiladi. Patologik anatomiyada buni "**distrofiya**" deyiladi. Yog' distrofiyasida hujayrada yog' tomchi shaklida yig'iladi. Buni **yog' infiltratsiyasi** deyiladi.

Glikogen to'planishi ham hujayraning boshqarish jarayonini buzilishidan kelib chiqadi. Hujayrada jarayonlarning boshqarilishi buzilishi o'smalarning paydo bo'lishiga ham olib keladi. Bunda hujayralarni boshqarib bo'lmaydigan darajada tez ko'payishi va ularning morfologik o'zgarishlari kuzatiladi. O'sma hujayralari organizm tomonidan boshqarilishdan butunlay chiqib ketadi, avtonom holga o'tadi. Avtonomlik ularning organizmning istalgan joyida yashashiga imkon beradi. Shuning uchun ham, bunday kasallik organizmning turli qismlariga tez tarqab ketadi. Shunday qilib, hujayra genomining boshqarish funksiyasiga yangi faktorlar kiritiladi. Qiz hujayralarga defektli axborotni uzluksiz berilishi genotipni o'zgarishi orqali bo'ladi.

Mustahkamlash uchun savollar.

1. Hujayralarning hayotini davomiyligi qanday?.
2. Metamorfozda hujayralarning o'limisodir boladi?.
3. Hujayralarning tabiiy o'limi.
4. Yadroning piknozi nima?.
5. Katabioz nima?.
6. Nekroz va paranekroz xaqida nimalarni bilasiz?.
7. Apoptoz nima va uning ahamiyati qanday?.

Adabiyotlar

1. Abdulov I.A., Xalbekova X. Hujayra biologiyasi. Uslubiy qo'llanma. Toshkent, 2019. 250 b.;
2. Badalxodjaev I., Madumarov T. Sitologiya. Darslik. Andijon, Hayot nashriyoti, 2019, 252 bet.
3. Karp G . Cell and molecular biology. USA, 2013. – P. 850.;
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточной биологии. М.МГУ, 2014.
5. Abdulov I.A., Qodirova N.Z. Sitologiya. Uslubiy qo'llanma. Toshkent, 2014.132b.;

6. Билич Г.Л. Биология, цитология, гистология, анатомия человека. Санкт-Петербург, "Союз". 2001.-444с.
7. Заварзин А.А., Харазова А.А. Основы общей цитологии. Л.ЛГУ, 1982, 210 с.
8. Sottiboev I., Qo'chqorov Q. O'simlik hujayrasi. Toshkent, «O'qituvchi», 1991.

Internet manbalar:

1. <http://www.bio.bsu.by/phha/>
2. <http://www.ziyonet.uz>
3. <https://utube.uz/ru/video/15dae08f8fbec3f> – Badalho'jayev I., Videomaruza, Sitologiya, 2016

MUNDARIJA.

So'z boshi	3
1-ma'ruza. Kirish. Sitologiyaning predmeti va vazifalari. Hujayra nazariyasi.	4
2-Maruz. Hujyralarning o'rgabish usullri. Hujajralarning asosiy tuzilish tiplari	19
3-Ma'ruza. Sitoplazmatik membrana.	32
4-ma'ruza. Sitoplazma va vakuolyar tizim.	50
5-ma'ruza. Goldji apparati va lizosomalar.	62
6-ma'ruza. Peroxisomalar, cferosomalar va o'simlik hujayralari vakuolalari.	71
7-ma'ruza. Hujayraning tayanch-harakat tizimi.	74
8-ma'ruza. Ribosomalar va oqsil biosintezi.	84
9-ma'ruza. Plastidlar	93
10-ma'ruza. Mitoxondriyalar.	102
11-ma'ruza. Yadro.	108
12-ma'ruza. Xromatin va xromosomalar.....	115
13-ma'ruza. Hujayra reproduksiyasi. Mitoz va uning xillari. Amitoz.	122
14-ma'ruza. Meyoz. Jinsiy ko'payish sitologiyasi.	128
15-ma'ruza. Nekroz, apoptoz va ularning ahamiyati. Hujayra o'limining sabablari.	133
Adabiyotlar	139

