

И.Бадалходжаев,Т.Мадумаров

Ц И Т О Л О Г И Я

(Университетларнинг биология
йўналиши талабалари учун дарслик)

Андижон 2017

Ушбу рисола Андижон давлат университети Илмий кенгашининг 2013 йил 13 мартдаги қарори билан(№ 6 баённома) дарслик сифатида чоп этишга тавсия этилган.

Ушбу дарслик биология таълими йўналиши талабалари учун мўлжалланган намунавий дастур(2013)га мувофиқ ёзилган бўлиб,унда хужайранинг текшириш усуллари, мембрана, цитоплазма, ядро ва органоидларнинг тузилиши, вазифалари баён қилинган.

***Тақризчилар:биология фанлари доктори, профессор
Л.М.Саидбоева,
биология фанлари доктори, профессор
М.Мамадиев***

***Муҳаррир:биология фанлари доктори, профессор
М.Аҳмедов***

Сўз боши

XIX асрнинг буюк кашфиётларидан бири шубҳасиз Т.Шван(1939) ва М.Шлейден(1938) яратган ҳайвон ва ўсимликларнинг ҳужайравий тузилиши ҳақидаги таълимот–“Ҳужайра назарияси” саналади. Шундан, деярли икки аср ўтиб бораётган бўлсада, бу масала бутун дунё биолог олимларининг диққат эътиборида бўлиб қолмоқда.

Ҳозирга қадар кўпчилик олимлар ҳужайранинг тузилишини ўрганиш борасида кенг қамровли тадқиқотлар олиб борганлар, бу изланишлар натижалари уларнинг илмий ишлари, соҳада монография ва қўлланмаларида ўз аксини топди. Шу ўринда Э.Вильсоннинг 1925 йилда эълон қилинган “Ҳужайра ва унинг ривожланиш ва ирсиятдаги роли” рисоласини алоҳида таъкидлаш лозим. У 1936, 1940 йилларда рус тилига таржима қилинди ва узок вақт асосий қўлланма вазифасини ўтади.

Кейинчалик, Э.Робертис, В.Новинский ва Ф.Саэсларнинг “Умумий цитология” монографиясининг 1960 йил инглиз тилидаги ҳамда 1962 йилдаги рус тилидаги нашри асосида 1971 йилда “Ҳужайра биологияси” асари чоп этилди. Мазкур монографиянинг илмий қиммати шундан иборат эдики, унда ҳужайранинг физик-кимёвий ташкилланиши, уни ўрганиш услублари, ўсимлик ва ҳайвон ҳужайралари тузилишининг ўзига хос хусусиятлари, митоз ва мейоз, ҳужайранинг ўтказувчанлиги ва ҳаракат реакциялари, функционал ихтисослашуви каби масалалар кенг талқин этилган эди.

1965 йилда рус тилида Л.Н.Жинкин ва П.П.Румянцевлар таҳрири остидаги “Цитологиядан қўлланма”нинг 1-томи босилиб чикди. Э.Робертиснинг ҳаммуаллифликдаги монографиясидаги мавзулардан ташқари, бунда ҳужайра структураларининг ферментатив хусусиятлари, кўк яшил сув ўтлари, бактерия ва замбуруғларнинг қиёсий цитологиясига, ҳужайра метаболизми, энергия алмашинувига алоҳида эътибор қаратилганлиги билан аҳамиятлидир.

1968 йилда В.П.Михайлов томонидан ёзилган “Цитологияга кириш” монографияси ҳам юқоридаги режа асосида, аммо қисқа ҳолда ёзилган. Унда цитологиянинг табиатшуностликдаги аҳамияти ва оқсилнинг биологик синтези талқин этилган.

А.С.Трошин ва унинг ҳаммуаллифлари томонидан яратилган (1970) дарслигидан олий ўқув юртларида, деярли 30 йилдан ортиқ давр мобайнида фойдаланиб келинди.

Цитологияни ўрганишда асосий адабиётлар каторидан мустаҳкам ўрин олган “Хужайра” ўқув қўлланмаси Америкалик таниқли олимлар К.Свенсон ва П.Уэбстерларнинг қаламига мансуб бўлиб, унинг инглиз тилидаги тўртинчи наشري (1977) 1980 йилда рус тилига таржима қилинди. Бу китоб хужайра ҳақидаги ўша давргача маълум бўлган барча маълумотларни ўз ичига жамлаган. Унда муаллифлар ўсимлик, ҳайвон ва бактериал хужайраларнинг тузилиши ва вазифасини қиёсий баён қилдилар, бунинг учун электрон микроскопик фотолар, оригинал схемалардан унумли фойдаландилар.

1978 йилда Москва университетининг профессори Ю.С.Ченцовнинг “Умумий цитология” дарслигининг биринчи наشري, 1984 йилда эса иккинчи наشري чоп этилди. Дарслик муаллиф маърузаларининг якуний жамламаси сифатида хужайра назарияси, цитологиянинг ўрганиш услублари, хужайра ядроси, цитоплазмаси, кўпайиши ва патологияси бўйича маълумотларни ўзида мужассамлаштирган эди.

Ўзбек тилидаги дастлабки “Цитология” ўқув қўлланмаси 1980 йилда Т.Б.Бойқобилов ва Т.Х.Икромовлар томонидан яратилди ва у ҳозирга қадар ҳам ўз аҳамиятини йўқотгани йўқ.

А.А.Заварзин, А.Д.Харазоваларнинг “Умумий цитология асослари” ўқув қўлланмаси бир мунча ихчам бўлиб, 1982 йилда нашр этилган.

И.Соттибоев ва Қ.Қўчқаровларнинг “Ўсимлик хужайраси” (1991) китоби ўсимлик хужайраларининг хилма-хиллиги, хужайра қобиғининг тузилиши ва органоедлари ҳақидаги маълумотларни қамраб олган.

Цитологияга оид адабиётлар таҳлилидан маълум бўлдики, кейинги ўн йилликда амал қилиб келаётган дарслик ва ўқув қўлланмалари фан дастури талабларини тўлиқ қамраб олмаган. Бу ҳолат ўз навбатида муаллифларнинг бўйича мазкур дарсликни яратишларига туртки бўлди.

Ушбу дарслик И.Бадалходжаевнинг кўп йиллар давомида “Цитология” бўйича олиб борган машғулотларининг маруза матнлари ҳамда Ю.С.Ченцовнинг “Умумий цитология” (1984) дарслиги асосида ёзилди.

Илк марта ўзбек тилида яратилган ушбу дарсликда айрим камчиликлар бўлиши табиий. Шундан келиб чиққан ҳолда, дарслик ҳақидаги барча мулоҳаза ва таклифлар муаллифлар томонидан самимий қабул қилинади, зеро буларнинг барчаси дарсликни мукамаллашиб оммалашувига ҳизмат қилади.

Кириш

I қисм . Цитология фанининг мазмуни

Цитология-тирик материя тузилишининг элементар бирлиги бўлган хужайраларнинг келиб чиқиши, ишлаши ва қайта тикланиши ҳақидаги фандир. У хужайраларнинг структураси, протоплазманинг нозик тузилиши, ундаги ҳаётий жараёнларнинг содир бўлиши, муҳит шароитларига мослашуви ва кўпгина бошқа жараёнларни ўргатади. Биология ривожланишининг ҳозирги босқичи фанларнинг тобора ихтисослашуви билан характерланади. Бу нарса тирик материя тузилишининг хужайра даражаси ҳақидаги фаннинг тараққиётида яққол кўринади.

Цитология нисбатан ёш фан, унинг бошқа биологик фанлардан ажралиб мустақил фан бўлганига 100-120 йил бўлди. Илк бор хужайраларнинг тузилиши ҳақидаги маълумотлар Карнуанинг 1884 йилда босилиб чиққан “Хужайра биологияси” китобида жамланди.

Цитологик текширишларнинг объектлари кўп хужайрали организмларнинг хужайралари, бактериал хужайралар, содда ҳайвон- хужайралардир.

Хужайра биологик фаолликнинг асосий бирлиги бўлиб, у муҳитда ўзини-ўзи ҳосил қилиш хусусиятига эга. Унда ҳаётий хусусиятларнинг барча хоссалари жамланган, шароит яхши бўлганда уларни ўзида сақлаши ва авлодларга ўтказиши мумкин.

Хужайра планетамиз табиатида элементар, функционал ва генетик бирлик ролини ўйнаб, барча организмлар ҳаёт фаолиятининг асосини ташкил қилади.

Табиатда хужайравий шаклларнинг прокариот ва эукариот хиллари мавжуд.

Прокариот хужайралар жуда ҳам майда, 300-500 нм диаметрга эга. Уларнинг морфологик ажралиб турадиган ядроси йўқ. Бундай хужайраларда мембранали системалар, хужайра маркрзи бўлмайди. Генетик аппарат халқали хромосомадан иборат, у асосли оксил-гистонларни тутмайди. Улар учун хужайраичи ҳаракати ва амёбоид ҳаракатланиш характерли эмас. Бундай хужайралар митоз йўли билан бўлинмайдилар. Бу тип хужайраларга **бактериялар ва кўк –яшил сув ўтлари киради.**

Эукариотик хужайравий тузилиш икки хил бўлади. Улардан **биринчиси**, битта хужайрадан ташкил топади ва физиологик жиҳатидан тўлиқ қимматли индивид ҳисобланади. Шу муносабат билан уларда органлар вазифасини бажарадиган майда тузилмалар

бўлади, малалан, цитостом, цитофаринкс, қисқарувчи вакуолалар, генератив ва вегетатив ядролар (инфузорияларда).

Эукариот ҳужайралар ичидаги структураларнинг юқори даражада ташкилланиши **компаратментализация** йўли билан амалга ошади. Компаратментализация ҳужайра ичидаги структураларнинг кимёвий тузилиши билан фарқланадиган қисмларга ажратади ҳамда ҳужайрада модда ёки жараёнларни бўшлиқда тарқалишини таъминлайди. Алоҳида компартмент органелла (лизосома) ёки унинг қисми (митохондриянинг ички мембранасидан ҳосил бўлган бўшлиқлар)дир.

Компаратментларнинг шаклланишида биологик мембрана муҳим ролни эгаллайди.

Эукариот ҳужайраларда компартментализация туфайли барча структуралар ўртасида вазифалар тақсимоти амалга ошади. Шу билан бирга турли органеллалар бир-бирлари билан муайян алоқада бўлади.

Бактерия ҳамда содда ҳайвонларда “ҳужайра” ва “организм” тушунчалари бир-бирига мос келади; бунда биз мустақил ҳаёт кечири оладиган ҳужайра – организмлар тўғрисида гапиришга ҳақлимиз. Бир ҳужайрали организмлар оламида турли яшаш муҳитига мослашган жуда мураккаб шунингдек, анча содда тузилган, гетеротроф ва аутотроф, эркин ва паразит, сувда ҳамда қуруқликда яшовчи формаларни учратамиз.

Иккинчи хил ташкилланиш кўп ҳужайрали организмлар (ўсимлик ва ҳайвон) ҳужайраларидир. Улар тўқималарнинг мувофиқлаштирувчи таъсирига бўйсунган ҳолда ташкилланади ва вазифа бажаради.

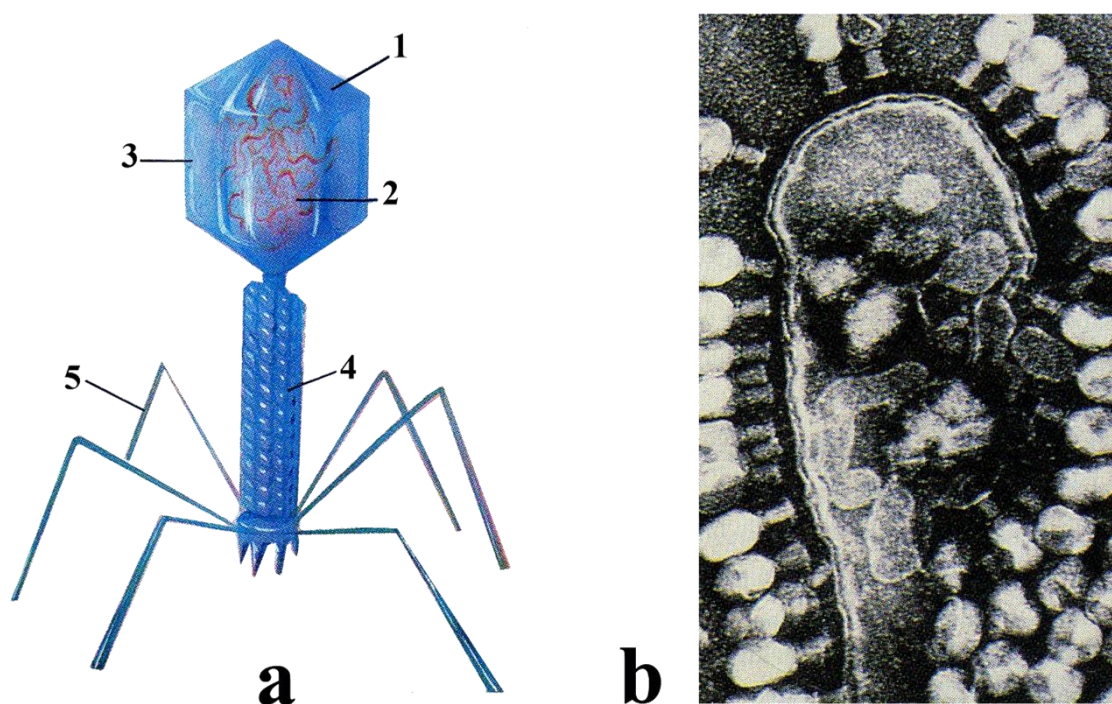
Тирик табиат тараққиётида кўп ҳужайралиларнинг келиб чиқиши уларнинг ҳужайралари ўртасида функцияларнинг тақсимланиши ҳисобига мосланиш учун янги имкониятларни пайдо қилди. Функционал мутахассислашиш натижасида жуда кўп хил тўқима ҳужайралари вужудга келди. Масалан, сут эмизувчилар танасида диаметри 6-8 мк келадиган ва шаклини доимо ўзгартириб турадиган кичик лимфоцитлар билан бирга узунлиги, ҳаттоки 1 метр ва ундан ҳам ортиқ ўсимталарга эга бўлган нерв ҳужайралари бўлади.

Ҳужайранинг ташкил бўлишидаги филогенетик жараёнлар аста-секин мураккаблашишнинг узоқ йўлини босиб ўтди. Ҳозирги вақтда жуда кўп бактерия ва кўк-яшил сув ўтларининг орасида типик ядро ва умумҳужайравий органоидлар комплексига эга бўлмаган

турлари учрайди. Аммо, буларда ҳам ядронинг асосини ташкил этувчи ДНКнинг оқсил билан бирикмаси бўлади. Бу эса, ядро-цитоплазма тизимлари шаклланишининг баъзи оралик босқичларини прогрессив ривожланишига олиб келди. Бактерия ва кўк-яшил сув ўтларида шаклланган ядро бўлмасада, уларни цитологияда ўрганилиши зарур.

Вирусларга келсак, уларни цитологиянинг объектлари қаторига киритишга асос йўқ. Чунки вирусларнинг структуралари билан ҳужайраларнинг тузилиши ўртасида умумийлик йўқ. Уларда ҳужайра ҳаёт фаолиятининг биокимёвий асосини ташкил қилувчи ферментлар бўлмайди, шунинг учун ўзларининг модда алмашувига эга эмас. Вирусларнинг ўсиши ва кўпайиши фақат улар кирадиган ҳужайраларнинг ферментатив системаси фаолияти ҳисобига амалга ошади.

Вируслар ҳам ҳужайралар каби икки асосий компонентлардан – нуклеин кислота ва оқсиллардан ташкил топса ҳам уларни материя уюшмасининг ҳужайравий шакли деб бўлмайди(1 расм).



1-расм.Вируснинг схематик тузилиши (а) ва унинг Escherichia coli бактерияси ичида жойлашуви фотоси(б).1-бошчаси;2-ДНК;3-протеин қобиғи;4-дум қисми;5-думнинг ўсимталари.

Ҳужайрани, организмда содир бўладиган асосий биокимёвий реакцияларнинг маркази, ирсиятни ташувчи материалнинг асоси

сифатидаги аҳамияти цитологияни муҳим умумбиологик соҳага айлантирди.

Ҳужайра, барча тирик системалар каби биологик эволюция натижасида келиб чиққан, тараққий этаётган, ўзининг бир бутунлигини ушлаб турувчи ва қайта тикловчи, ташқи муҳитдан келган энергия ва моддалар ҳисобига кўпая оладиган система ҳисобланади. Бундан кўринадики, ҳужайрани ўрганишда учта асосий муаммо волюция, авторегуляция ва авторепродукцияларни ҳал қилишни кўзда тутиш керак.

Биологиянинг ҳар қандай бўлими тирик объектларнинг фақат маълум бир аспектда-морфологик, физиологик, биокимёвий, генетик ва бошқаларда ўрганса, цитология ўз объекти- ҳужайрани ҳар тамонлама ўрганади.

Ҳужайра барча яшаётган организмларнинг структура, функционал ва генетик асоси бўлгани учун ҳамма биологик фанлар системасининг марказида туради. Цитология тирик табиат ҳақидаги фаннинг “Оғир индустрияси” дир.

Цитологиянинг методлари ва маълумотларидан фойдаланмасдан ҳавfli ўсма, яраларни битиб кетиши, нурдан зарарланиш механизмлари, доривор ва захарли моддаларнинг таъсири, иммунитет, гибридлашда пуштсизлик ва бошқа амалий жиҳатдан муҳим муаммоларни ҳал қилиш мумкин эмас.

I боб. Цитологиянинг ривожланиш тарихи

Ҳужайравий тузилиш ҳақидаги тасаввурларнинг пайдо бўлиши.

Цитология мустақил фан сифатида ўтган асрнинг охирида пайдо бўлсада, ҳужайра ҳақидаги маълумотлар XVII асрдан бошланган. Цитологиянинг ривожланиши микроскопнинг кашф қилиниши, уни такомилланиши билан боғлиқ бўлгани учун, цитологик текширишларнинг материал базаси бўлиб хизмат қилган техник муваффақиятларга тўхталиш зарур.

Микроскопларнинг яратилиши ва такомиллашуви.

Яқин вақтларга қадар биринчи микроскоп кўз ойнак ойналарини силлиқловчи Голландиянинг Мидделбург шахридан бўлган Ганс ва Захарий Янсенлар томонидан яратилган деб келинган эди. Бу жуда кўп дарсликларга киритилди. Аммо, бу маълумотлар, афтидан хато экан.

Биринчи микроскопни Галилей томонидан 1609-1610 йилларда, аввалроқ (1608) ўзи ясаган “ер дурбини-телескоп” асосида ихтиро этилди. Бундай микроскоп учун линзаларни Галилейнинг чизмаси асосида Бацци томонидан силлиқланди. Бу мураккаб микроскоп объектни катталаштириб тескари тасвирини берувчи объективдан ва окулярдан ташкил топган эди.

Галилейнинг биринчи микроскопи узун найчадан иборат бўлиб, у билан ишлаш анча ноқулай эди. Бу микроскоп илмий ишларда қўлланилмади ва йўқолиб кетди. Тез орада Голландияда шунга ўхшаш микроскоплар ишлаб чиқилди. 1617-1619 йилларда Англиялик (миллати голланд) физик ва астролог Корнелиус Дреббел томонидан микроскопнинг янги модели ишланди.

Дреббел микроскопи Галилейникидан фарқ қилиб, объектив ва окулярларнинг линзалари қабарик эди. Бу микроскоп ҳам илмий ишларда қўлланилмасда, кейинчалик худди шундай типдаги микроскоплар яратилишига йўл очди. Дреббел ўзининг куёви Куффлер билан бу “Мураккаб микроскопни” кўп ишлаб чиқара бошладилар ва бутун Европага тарқалди.

1624 йилда Галилей ўзининг микроскопини анча такомиллаштириб қайта ишлади ва у 30-40 марта катталаштириш хусусиятига эга бўлиб қолди.

Италияда Англиядагига нисбатан микроскопга кўпроқ аҳамият берилди. Галилей Римдаги ўзи аъзо бўлган “Ўтқир зеҳнлилар академияси”га 1624 йилда ўз микроскопини совға қилди. 1625 йилда академиянинг аъзоси Стеллутти микроскопда қилинган асаларилар органларининг тузилиши ҳақидаги кузатишларини эълон қилди. Жумладан, у биринчи бўлиб ҳашаротларнинг кўзини фасетали тузилишини очди.

Галилейнинг микроскопини Ф.Чези (1628) ишлатиб папоротникларнинг спорангийларини ўрганди.

“**Микроскоп**” терминини биринчи бўлиб Иоганн Фабер 1625 йилда ишлатди. Галилейнинг майда предметларни кўриш учун ишлатадиган асбобини “микроскоп” деб атади. Бу термин ҳозирги вақтгача сақланиб келмоқда.

XVIII аср охирига келиб микроскопни фақат уста ҳунармандлар томонидан ишлаб чиқарила бошланди. Микроскоплар индустриясининг маркази Лондон (Джон Кефф устахонаси) бўлиб қолди. Бу микроскоплар ёрдамида ҳаттоки 5 мк гача объектларни кўриш имконияти туғилди. Бу микроскопларда четки нурларни кесиб турадиган халқали диафрагмалар қўлланилди.

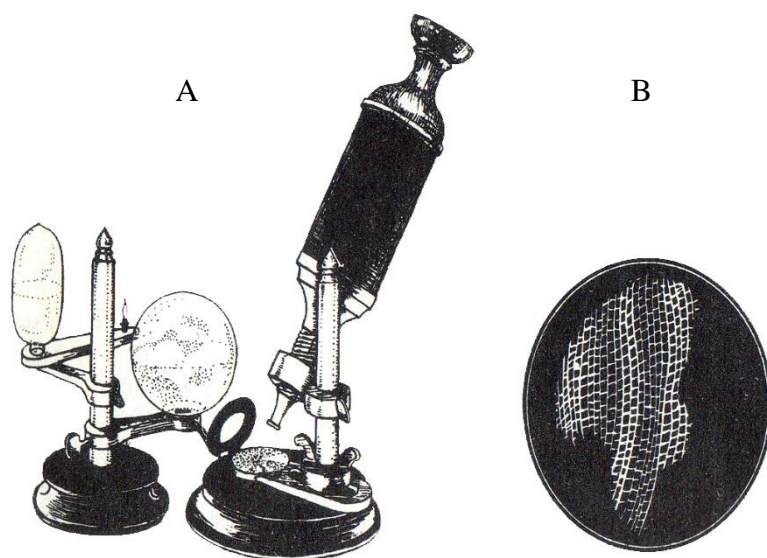
XVIII асрдаёқ жуда кўп йирик олимлар микроскопик ишларнинг мураккаблашишини тушунган эдилар. Бу ҳақда Италия табиатшуноси Феликс Фонтана шундай дейди: “Микроскопда ҳар ким ҳам кўриши мумкин, аммо кўргани ҳақида фақат баъзиларгина фикрлай олади”. Бу ажойиб фикр ҳозирги кунгача ўзининг актуаллигини сақлаб келмоқда.

Биринчи микроскоплар Пётр I томонидан Россияга келтирилди. У 1698 йилнинг май ойида Голландиянинг Делфте шахрига Левенгукнинг олдига боради. Левенгук унга илонбалиқнинг капиллярларида қоннинг айланишини намоиш қилди. Пётр I микроскопик ишларга шундай қизиқиб қолдики, у микроскоп сотиб олиш билан бирга, Голландиядан А. Шеппер деган таниқли ойна силлиқловчи устани ҳам Россияга олиб келди. Петербург Фанлар Академиясида махсус устахона ташкил қилиниб, деярли 100 йил давомида катталаштирадиган асбоблар ишлаб чиқарилди. Архив материалларининг кўрсатишича, рус усталари ота-бола Беляевлар, Матвеев, Ремезов, Кулибинлар мустақил равишда ўзлари янги такомиллашган микроскопларни 1726 йилдан бошлаб чиқара бошладилар. Кейинчалик микроскопларнинг янги моделлари ишлаб чиқарилди ва жуда кўп мутахассисликлардаги олимларнинг иш куроли бўлиб қолди.

XVII ва XVIII асрларда микроскоп илмий текшириш ишларида кам қўлланилган. Биринчи бўлиб микроскопни илмий текшириш ишларида Лондондаги Қироллик жамиятининг котиби, кўп қиррали олим (физик, астроном, геолог ва биолог) Роберт Гук ишлади. Фан тарихида унинг 1665 йилда босилиб чиққан "Микрофотография ёки микроскопда текширилган майда таначаларнинг физиологик тасвири" асари маълум. Бу асарида Гук ўзи ясаган такомиллашган микроскопнинг тасвирини ва унда амалга оширган кузатиш натижаларини баён қилди (2 расм). Гук ўз кузатишларини маълум бир мақсад ва вазифа қўймаган ҳолда олиб борди.

Гук бошқа предметлар (кичкина игна учи, юпқа батист, сийдикдаги қум, совуқда ерда ҳосил бўлган шакллар, чумолилар ва бошқалар) қатори ўсимликларнинг юпқа кесмаларини ҳам ўрганди. У бу ҳақдаги кузатишларини “Пўкакнинг схематизми ёки тузилиши ва бошқа шу каби тешикли таначаларнинг хужайра ва тешиклари ҳақида” деб номланган бобда баён қилди. Гук кўрсатдики, “Пўкакнинг моддалари ҳаво билан тўлган, бу ҳаво эса бир-биридан ажралиб турувчи майда қутичалар ёки катакчаларга бутунлай камалгандир”. Гук бу хужайраларни асалари катакчалари билан

солиштиради. Бу билан хужайра очилгани йўқ. Гук номлаган “хужайра” термини анча вақтгача ўсимлик ва ҳайвонларнинг микроскопик тузилишларини солиштиришга тўсқинлик қилди. Гук учун пўкакнинг микроскопик тузилишини тасвирлаш, фақат уни микроскопга бўлган қизиқишини вақтинчалик бир эпизоди эди ҳолос. Аммо, унинг иккита замондоши микроскопни ўсимликларнинг тузилишини ўрганишга системали қўлладилар. Улардан бири М.Мальпиги 1671 йили “Ўсимликлар анатомияси ҳақидаги тасаввурлар”, 1672-1675 йилларда “Ўсимликлар анатомияси” асарларини бостириб чиқарди. 1671 йилда Н.Грю ўзининг “Ўсимликлар анатомиясининг бошланиши” асарини Лондон Қироллик жамиятига тақдим этди.



2-расм.Роберт Гукнинг микроскопи(А) ва у кўрган пўкакнинг тузилиши(Б)

Мальпиги ва Грюлар ўсимликларнинг микроскопик тузилишини ўрганиб, уларнинг турли қисмлари ўз таркибида “пуфакчалар ёки халтачалар” тутишини аниқладилар. Грю ботаникага “тўқима” атамасини киритди, аммо “хужайра” тушунчаси каби бу ҳам ҳозирги замон маъносидан бутунлай фарқланади.

А. Левенгук XVII асрнинг тўртинчи йирик микроскописти эди. Унинг мутахассислиги савдогар бўлиб, умрининг деярли 50 йилини микроскоп остида майда организмларни кузатишга бағишлади ва 1680 йилда Лондон Қироллик жамияти (Ҳозирги фанлар академиясига ўхшайди) га аъзо қилиб сайланди. Левенгук ўз кузатишларини 1696 йилда “Табиат сирлари“ номли асарига баён қилди. У бир хужайрали организмларнинг бой оламини очган,

хайвонларнинг хужайралари – эритроцитлар ва сперматозоидларни кўрган биринчи олим бўлган. Лекин, Левенгук бу кузатишлирини етарлича баҳолай олмади ва хайвонларнинг хужайравий тузилишлари ҳақида хулоса чиқармади.

XVIII асрда хайвон ва одамнинг жинсий хужайралари текширилди ва муртакнинг бошланғич тараққиёти озми -кўпми баён этилди. Гаметаларнинг жинсий кўпайишдаги аҳамияти умуман тўғри тушунилган бўлсада, тухум хужайралари ва спермаларнинг оталаниш жараёнидаги нисбий роли кўп томонлама ноаниқ, уларнинг нозик тузилишлари эса номаълум бўлиб қолди. Кўпчилик олимлар, масалан, А.Левенгук, Сваммердам, Мальпиги, Галлер ва Боннелар жинсий кўпайишнинг моҳиятини яхши тушунмадилар. Улар жинсий хужайраларда бўлгувси организмнинг тўла ташкил топган муртаги жойлашган бўлади деб, **преформизм** (преформаре-аввалдан шаклланган) назариясини илгари сурдилар. Преформистлар икки гуруҳга бўлиниб, улардан баъзилари сперманинг ичида (анималкуларе-**анималкулистлар**), қолганлари эса тухум хужайранинг ичида (**овиум-овистлар**) бўлгувси организмнинг уни ҳамма органлари билан тўла ташкил топган майда муртаги жойлашган деб ҳисобладилар, бинобарин, бу билан улар индивидуал тараққиётни қисм ва органлар катталигини ортиб боришига тенглаштирдилар.

XVIII аср ўрталарида преформистлар орасида “Жойлаб кўйиш назарияси” тарқалди. Бунга биноан энг биринчи урғочининг тухумдонига, у яратилган вақтда, барча кейинги авлодларнинг муртаклари жойлаб кўйилган бўлади. Ҳатто Италия олими Антонио Валлиснери (1661-1730) Момо Ҳавонинг тухумдонига ўтган, ҳозирги яшаётган ва келгувси авлодларнинг ҳаммасини тайёр муртаклари жойлаб кўйилган деб ҳисоблади.

Бу назарияга қарши ўлароқ **эпигенез**нинг (эпигенезис- кейин келиб чиқмоқ) тарафдорлари фикрича бутун қисм ва органлар эмбрионал тараққиёт жараёнида янгидан келиб чиқадилар. Эпигенез назариясининг асосчиси ва йирик намоёнчаси Петербург Фанлар Академиясининг аъзоси Каспар Фридрих Вольф эди. У 1759 йилда 26 ёшида “Келиб чиқиш назарияси” номли асар ёзиб, диссертация ёқлади. Вольфнинг хайвонларнинг эмбрионал тараққиёти устидаги ишлари, турларнинг ўзгармаслигини кўрсатувчи далиллардан бири сифатида фойдаланилган преформизм назариясининг асоссизлигини ишонарли қилиб кўрсатиб берди. Лекин, К.Вольфнинг илмий эпигенез назарияси ўша вақтда ривожланмай қолиб кетди.

Тахминан, 50 йилдан кейин 1828 йилда Петербург Фанлар Академиясининг академиги Карл Бер ўзининг “Ҳайвонлар тараққиёти тарихи” асари билан эпигенезни янада ривожлантирди. Бер сут эмизувчилар ва одамнинг тухумини кўрган, унинг ривожланишини ўрганган биринчи олим эди. Петербург Фанлар Академияси Бернинг 50 йиллик илмий фаолиятини нишонлаб, махсус медал таъсис этиб, унга куйидаги сўзлар ёзиб қўйилди: “тухумдан бошлаб у, одамга одамни кўрсатди”.

XIX асрнинг бошларидан ўсимликларнинг ҳар хил орган ва тўқималарининг хужайравий тузилишларини кўпчилик олимлар тасвирлашлари биологларни ҳамма ўсимликлар хужайралардан ташкил топган деб, аста-секин ишонишига олиб келди. Дикқатни “**шилимшиқ шира**” деб таърифланган хужайранинг ичидаги нарсага қаратила бошланди.

Хужайранинг муҳим компонентларидан бири бўлган **ядрони** 1830 йилда биринчи бўлиб чех олими Ян Пуркинъе товукнинг тухум хужайрасида очди ва уни “**Муртак пуфакча**” деб номлади. Анча кейинроқ, 1831-1833 йилларда Шотландия сайёҳи ва физиги Роберт Броун (1773-1858) (“Броун ҳаракати” ни ҳам шу олим очган эди.) томонидан орхидея ўсимлигининг “хужайра ширасида” ядро кузатилди. Броун буни “**Нуклеус**” яъни, “**Ядро**” деб номлади.

Геккел элементар организм-хужайра билан ноорганик материя ўртасидаги ўтиш поғоналарини излади. У органик мавжудотлар оламини **ҳайвонлар, ўсимликлар ва протистлар** дунёсига ажратди. Протистларни ўз навбатида **цитод** (ёки монерлар) ва **хужайраларга** бўлди. Цитодлар деб протоплазманинг ядросиз қисмларини характерлайди. Геккел худди шу қисмларни тирик билан ўлик ўртасидаги боғловчи звено деб ҳисоблайди. Хужайра эса эволюция жиҳатидан анча юқори турувчи организмдир. Чунки у протоплазма ва ядродан ташкил топади.

Микроскопнинг такомиллашиши билан параллел ҳолда, биологик объектларни микроскопик текширишларга тайёрлашни оптимал усуллари ишлаб чиқилди. Тирик тўқималар ёки ўлим олди ўзгаришларининг бошланғич босқичларида турган тўқималарни кузатиш ўрнига, ўрганишлар фақат фиксацияланган материалларда олиб борила бошланди. Қўлланишга ҳозирги вақтда кенг тарқалган фиксаторлар: хром кислотаси (1850), пикрин кислотаси (1865), формалин ва бошқалар, шунингдек икки ёки кўпроқ моддалардан ташкил топган мураккаб фиксаторлар киритилди.

Замонавий микроскопик техника Чех олими Ян Пуркинъе ва унинг шогирдлари ишларидан бошланган дейиш ўринли. Биринчи бўлиб Пуркинъе тўқималарни бўяш (индиго в.б.), препаратларни тиниқлаштирувчи моддаларни қўллаш (канада бальзами) ни бошлаб берди. Муболағасиз айтиш мумкинки ҳайвонлар гистологияси Пуркинъе ва унинг шогирдлари томонидан яратилди.

Етарли юпқа кесмалар олиш учун биологик объектларни парафинга, желатинга, целлоидинга ва бошқаларга солиш йўли билан зичлаш методлари ишлаб чиқилди ва белгиланган аниқ қалинликда кесмалар олишга имконият берадиган **микротомлар** яратилди. Уни биринчи бўлиб Ошатц яратди, аммо “**микротом**” атамасини фанга Пуркинъе киритди (1838).

Ўтган асрнинг ўрталаридан бошлаб микроскопия қилинаётган объектларни бўяш методлари кенг тарқалди. Кармин, гематоксилин, ҳар хил анилинли бўёқлар ишлатила бошланди.

Бутун микроскопия техникасининг тубдан яхшиланиши ХХ асрнинг бошларида, текширувчиларга асосий хужайра органоидларини топишга, ядронинг тузилишини ва хужайранинг бўлиниши қонуниятларини аниқлашга, оталанишнинг механизмларини ва жинсий хужайраларнинг етилишининг маъносини очиб беришга имкон берди. 1888 йилда **хужайра маркази** (Бовери), 1894 йилда **митохондрия**, 1898 йилда **Голджи аппарати** очилди. Бу органоидларнинг очилиши цитоплазмада хужайранинг ҳаёт фаолияти ва функционал фаоллиги билан боғлиқ бўлган муҳим ва турли-туман жараёнлар бўлиб туришини кўрсатди.

Хужайра ядросида хроматинли структура топилди (Флемминг, 1880) ва баён этилди. Бу структураларни кўп хужайралиларда, уларнинг хужайраларини бўлинишида яхши кўринадиган **хромосомалар** билан алоқаси топилди. Хужайраларда **хромосомалар сонининг доимийлиги** ва **хромосомаларнинг индивидуаллиги** исботланди.

Хужайранинг митотик бўлинишини очилиши ва тўла текширилиши (Е. Страсбургер; 1878, В. Флемминг, 1882) унинг ҳамма босқичларини баён қилишга, митотик аппаратни ҳосил бўлишини ва хромосомаларнинг қиз хужайралар орасида текис тарқалишини кузатишга имкон берди.

Худди шу даврда жинсий кўпайишнинг цитологик асослари тўла текширилган эди. Гомологик хромосомаларнинг тарқалиши ва гаметаларда хромосомаларнинг сонини 2 марта камайиши билан берадиган **редукцион бўлиниш** - мейознинг, ҳайвонларда (О.

Гертвиг) ва ўсимликларда (Е. Страсбургер) оталанишнинг очилиши ирсиятда ядронинг ролини тушинишга имкон берди. Мендель қонунларининг иккинчи марта очилишидан кейин тез орада, 1901 йилда цитология ва генетиканинг қўшилишидан **ирсиятнинг хромосома** назарияси ва **цитогенетика** туғилди.

XIX асрнинг иккинчи ярми, XX асрнинг бошида хужайра ҳақидаги таълимотнинг ривожланишига цитологлар И. Д. Чистяков (митотик бўлинишнинг даврларини баён қилиш), И. Н. Горожанкин (ўсимликларда оталанишнинг цитологик асосларини ўрганиш) ва айниқса, 1898 йилда ўсимликларда иккиланма оталанишни очган С. Т. Навашинлар катта ҳисса қўшдилар.

Цитология ва гистология фанларининг ривожланишида Ўзбекистон олимлари ҳам ўзларининг муносиб ҳиссаларини қўшдилар. Ўзбекистон Фанлар Академияси Биокимё институтида академик Ж.Х.Ҳамидов раҳбарлик қилган жамоа томонидан радиация таъсирида эндокрин безлар ва нейроэндокрин системалар морфофизиологиясида бўладиган ўзгаришларга оид илмий ишлар замонавий усуллар ёрдамида ёритиб берилди. Ҳозирги вақтда бу жамоа нейронларнинг ўсиши, ривожланиши ва табақаланишида муҳим вазифани бажарадиган, нерв ўсишини таъминлайдиган омилларни ҳар хил тўқима ва органлардан ажратиб олиш каби муаммолар билан шуғуланмоқда. Сўнгги йилларда жамоа томонидан соғлом ҳайвон генини бошқа уруғланган тухум хужайрага киритиш, келажакда ирсий касалликларни йўқотиш, ҳамда зотли молларни танлаб олиш каби ирсият омиллари ва хужайра инженерияси, биотехнология ва ташқи муҳит таъсирига биологик мембраналарнинг реакцияси (1988) каби муаммолари ёритилиб берилмоқда. Тошкент давлат тиббиёт Академияси(собик институт)да эса академик К.А.Зуфаров раҳбарлигида Ўзбекистонда биринчи бўлиб тиббиёт соҳасида электрон-микроскопик, автордиографик ҳамда цитокимёвий усуллари йўлга қўйилди. Буйрак, меда-ичак системасининг цитологияси, цитокимёси ва электрон микроскопияси К.А. Зуфаров жамоаси ишида асосий ўрин эгаллайди. Эндиликда олимлар олдида хужайра биологияси, гистология ва иммунология ҳамда биотехнология соҳасида олиб борилиши лозим бўлган улкан тадқиқотларни ривожлантириш, молекуляр биология, қиёсий гистология, муаммоларини ёритиб бериш турибди.

Бундан ташқари, Ўзбекистон Фанлар Академиясининг академиклари Ё.Х.Тўрақулов ва Ислombeковлар бўқоқ беги

хужайраларида йод моддаси етишмаслигидан бўқоқ касаллигининг келиб чиқишини автордиография усулини қўллаш орқали исбот қилиб бердилар. Улар бу ишлари учун халқаро Давлат мукофотиغا сазовор бўлдилар. Шунингдек, Ё.Х. Тўрақулов хужайраларнинг кимёвий ва биокимёвий тузилишлари устида ҳам бир қанча ишларни олиб борди (1968,1980).

Хужайраларнинг шакли жуда хилма-хил, уларнинг диаметрлари бир неча микрондан, бир неча сантиметргача бўлишига қарамасдан хужайра ҳақиқатдан ҳам тирик материянинг элементар бирлиги бўлиб қолмоқда. У ўз ичига мустақил яшаш қобилиятига эга бўлган майда бирликларни олмайди ва хужайрани майдалашга қилинган ҳар хил уринишлар охири ҳаётий жараённинг тўхташига ва тирик материянинг бўлиниб кетишига олиб келади. Беистисно, ҳамма хужайраларнинг кўпайиши бўлиниш йўли билан бўлади. Янги хужайралар ҳар қачон олдинги яшаётганлардан келиб чиқади.

Хужайрани ўрганишдаги ютуқлар шунга олиб келдики, тирик организмларнинг асосий тузилиш бирлиги сифатида хужайрага биологларнинг диққати кўпроқ қаратилди. Хужайраларнинг тузилиш хусусиятлари ва функцияларида биологиянинг кўп фундаментал муаммоларини ечишга калит ётганлиги тобора аён бўла борди. Шу билан бирга хужайраларни ўрганиш ўзининг ҳам методик, ҳам назарий, хусусий муаммоларини туғдирди. Шуларнинг ҳаммаси XIX асрнинг охирида цитологияни биологиянинг мустақил бўлими бўлиб ажралиб чиқишига олиб келди.

II боб.Хужайра назарияси

Хужайра назарияси микроскопик техниканинг хужайра ҳақидаги тасаввурларни ривожланиши натижасида пайдо бўлди.

Хужайра назариясининг шаклланишининг бир неча босқичларини келтириш мумкин. XIX аср бошларидаги микроскопик текширишлар хужайрани турли объектларда тўлиқроқ ўрганилиши билан характерланади.

Олимлар элементар бирликни топишга узоқ вақтлардан буён ҳаракат қилиб келди, аммо уларнинг ишларида аниқлик бўлмади. Немис табиатшуноси ва натурфилософи Лоренц Окен (1779-1881) бу бирликни хужайра деб билди. У ўзининг “Натурфилософия дарслиги” (1809) ва бошқа асарларида хужайра ҳақидаги тасаввурларни юқори поғонага кўтарди. У ўсимлик ва ҳайвон тўқималари катакчалари ва пуфакчалари ва эркин яшовчи

микроскопик организмлар – “**инфузориялар**” ни ҳужайра деб ҳисоблади. Унинг асарлари назарий фикрларни ривожланишига ва аниқ текширишлар олиб борилишига катта таъсир қилди.

Окен фикрича мураккаб организмлар элементар организмлар йиғиндисидан иборат, улар бир бутун организмнинг умумий ҳаёти билан яшайди, шу билан бирга улар нисбатан мустақил бўлиб қоладилар. Бу элементар организмлар ичида суюқ моддани ушловчи зич қобикга эга бўлган пуфакчалардир. Уларни микроскоп остида турли организмлар тўқималарида кўриш мумкин. Окен уларни “фалсафий нуқтаи назардан қараб инфузориялар” деб аташ мумкин дейди.

Шунга яқин фикрни француз табиатшуноси Ж.Л. Леклерк Бюффон (1707-1788) ҳам берган эди.

Окен жуда кўп ўсимлик ва ҳайвон тўқималарини микроскоп ёрдамида ўрганди. У ўзининг “Натурфилософия дарслиги” да организмларнинг микроскопик тузилиши ҳақида қуйидаги фикрларни илгари сурди:

1. Барча органик дунё шилимшиқдан келиб чиқган ва улар турли шакллардаги шилимшиқлардир.
2. Дастлабки шилимшиқ денгиз шилимшиғидир.
3. Дастлабки органик бошланғич шилимшиқ нуқтадир.
4. Дастлабки органик таналар пуфакчалардир.
5. Дастлабки органик пуфакча философик нуқтаи назардан инфузориялардир.
6. Органик масса инфузориялардан ташкил топган экан, бутун органик дунё ҳам инфузориялардан келиб чиқиши керак.

Ўсимлик ва ҳайвонлар инфузорияларнинг метаморфози – шакл ўзгарганларидир. Океннинг ўсимлик ва ҳайвонлар тузилиши ҳақидаги фикрларини жуда соддалиги ва баъзан тўғри эмаслиги микроскопик техника ва текширишларни ривожланмаганлигидан деб қараш мумкин.

Шундай бўлса ҳам, унинг ишлари кейинги олимларнинг бу масалани табиий - илмий асосда ўрганишларига замин яратди, у аслида мураккаб организмлар (кўп ҳужайралилар) ни тузилиш принципларини асослаб берди.

Окен 1833 йилда “Умумий табиий тарих” асарини ёзди ва бунда 1809 йилда илгари сурган фикрларини такрорлади. Бу китобни Шван яхши билган эди, эҳтимол бу асар унинг “Ҳужайра назарияси” ни яратишига туртки бўлгандир.

Хужайра назариясининг шаклланишига ҳисса қўшган олимлардан бири Петербург тиббий – жарроҳлик академиясининг профессори П.Ф.Горяниновдир. 1834-1847 йиллар ичида у ўзининг бир нечта китобларини чоп этиб бу соҳага эътиборни қаратди.

Горянинов кўпроқ ботаника соҳасида иш олиб борди. У тирик организмларнинг икки подшоликка бўлди. Биринчиси-шаклсиз ёки молекуляр, иккинчиси-органик ёки ҳужайравий. У ўзининг “Табиат системаси” (1834) асарида “Органик таналар ҳужайравий тузилишга эга бўлиб, у ҳаётнинг юқори босқичи сифатида ўсимликлардан тортиб, одамларгача кўринади. Органик дунё бу аввалам бор ҳужайравий подшоликдир” дейди. 1843 йилда у “Барча органик подшолик ҳужайравий тузилишга эга бўлган таначалардир” деган фикрни айтади. У ҳужайрани пайдо бўлишини қуйидагича тасаввур қилади. Дастлаб кичкинагина бирламчи пуфакчани ўраб олган шилимшиқ доначаси **ядрони** ёки **цитобластни** ҳосил қилади, у кейинчалик ҳужайрага айланади. Шу йўл билан содда тузилган танача ҳосил бўлади.

Шундай қилиб, Горянинов ҳаётнинг пайдо бўлиши муаммосини ҳужайранинг пайдо бўлиши билан боғлаб, ўз замондошларидан анча илгари кетди.

Горяниновнинг қарашларида, Окен (ҳужайрани ҳосил бўлиши), Шлейден ва Шванларнинг (цитогенезис) ҳужайра ҳосил бўлиши назарияларини бирлашганини кўриш мумкин. У ўз фикрини давом эттириб, ҳужайра пайдо бўлгандан кейин ўзини –ўзи ҳосил қилади деб ҳисоблайди. 1847 йилда чиққан асарида ҳужайра кўпайишининг икки усулини баён қилди. Биринчиси-тўсиқ (перегородка) ҳосил қилиш билан, иккинчиси-куртакланиб кўпайиш.

Горянинов “барча тириклик тухумдан” пайдо бўлгани учун, тухумни ҳам ҳужайра деб билмоқ керак, деган фикрни берди.

Б.М.Козо-Полянский (1947) ва Б.Е.Райков (1951)лар тақидлаганидек Горянинов немис олимларидан анча илгари ҳужайра назариясининг баъзи томонларини шакллантирди. Аслида у ҳужайра назариясининг асосий принципи бўлган “ҳужайра тирик мавжудодларнинг тузилишининг универсал модели” эканлигини аниқ баён қилди. У “барча тирик мавжудодлар ҳужайралардан ташкил топган ва ҳужайралар ҳужайралардан ҳосил бўлади” деб таъкидлади.

XIX асрнинг 20 йилларида ўсимлик ва ҳайвон тўқималарининг микроскопик тузилишини француз олимларидан А. Дютроше (1776-1847), П.Ж.Тюрпен (1775-1840) ва Ф.Распайл (1794-1878) лар

ўргандилар. Бу олимлар ўсимлик ва ҳайвонларда анча кенг тарқалган микроструктуралар ҳужайралардир, улардан мураккаброк микроорганлар (томирлар, толалар) келиб чиқади, деб қарадилар.

1824 йилда Дютроше “ҳайвонларнинг барча тўқималари, органлари ҳужайравий тўқималардир”, деб ўз фикрларини умумлаштирди. Бу тезис аслида Шванн шакллантирган ҳужайра назариясининг асосий томонларидан бири эди.

Организмларнинг ҳужайравий тузилиши ҳақида кўп олимлар ўз фикрларини баён қилишган, жумладан, 1806 – йилда таниқли ботаник Людольф Тревиранус ўзининг “Ўсимликларнинг ички тузилиши ва уларда ширанинг ҳаракати” асарида етарлича аниқлик билан сув ташувчи томирларни (найча) ҳужайралардан ривожланишини баён қилди.

Франсуа Распайлнинг фикрлари ҳам анча қизиқарли. У ўсимлик ҳужайралари билан ҳайвон тўқималарининг пуфакчаларини солиштиришга ҳаракат қилди.

З.С.Кацнельсон (1963) барча бу кузатишларни “**сохта ҳужайра назариялари**” деб атади, улар ҳужайра назариясининг шаклланишига асос яратди. Шунини таъкидлаш керакки, ҳайвонлар гистологияси бу даврда мавжуд эди. “**Гистология**” атамасини таниқли француз анатоми Мари Франсуа Ксавье Биша (1771-1802) нинг шогирди К.Майер томонидан 1819 йилда фанга киритилган эди. Биша (1801) микроскопсиз ҳам тўқималарни жуда яхши билган ва уларни классификациялаган эди. У 21 хил тўқимани фарқлай олган ва ҳайвон органлари уларнинг турли комбинациясидан ҳосил бўлади, деб таъкидлаган.

Ҳайвонлар гистологияси чех олими Ян Пуркинъе ва унинг мактаби томонидан яратилди. 1837 ва 1839 йилларда илмий жамиятларда у умумлаштирувчи маърузалар қилди. Унда ўзининг “**доначалар назарияси**” ни баён қилди. Пуркинъе доначалар деб ҳужайраларни назарда тутди, ўсимлик “ҳужайра”си билан ҳайвонлар “донача” ларини аналог (ўхшаш) эканлиги ҳақида ёзди. Унинг фактик далиллари ўзининг аниқлиги билан бошқалардан ажралиб туради. Ҳаттоки, Шванни далилларини ҳам Пуркинъе мактабиники билан бир қаторга қўйиб бўлмайди. Пуркинъе ҳужайра назариясини шакллантиришга жуда яқин келди. У ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларини таққослай олмаган бўлсада, унинг ҳайвонларнинг ҳужайравий структуралари ҳақидаги фактик материаллари тенгсиз эди. Пуркинъе ҳайвон организмни ҳужайралардан тузилганлигини асослади.

Пуркинъе мактаби хужайра назариясини шакллантиришга жуда яқин келган бўлсада, уни И.Мюллер мактаби амалга оширди.

Мюллернинг шогирдлари қаторига Я.Генле, Т. Шванн, Р. Ремак, К. Людвиг, А. Кёлликер, В. Вальдейер, Р. Вирхов, Э.Брюкке, Э. Дюбуа-Реймон, В.Гельмгольц ва бошқаларни кўшиш мумкин. Мюллерда И. Пирогов ҳам ўқиган, маърузаларида ҳайвонларда ҳар хил тажрибалар ва микроскопик препаратлар кўрсатгани унда жуда катта таасурот қолдирди. Мюллер тўғарак оғизлиларнинг солиштирма анатомияси билан шуғулланар экан, у микроструктураси жиҳатидан хорда ва ўсимлик хужайраларини ўхшашлиги бор эканлигини аниқлади.

Т. Шванн Мюллернинг лабораториясида беш йил ишлади. У медашираси ферментини очиб, унга **пепсин** деб ном берди.

Шваннинг хизмати шундан иборат бўлдики, у хужайра ҳақидаги тасаввурларни унинг келиб чиқиши билан боғлади. “Ўсимлик ва ҳайвон хужайралари принципиал жиҳатдан ўзаро ўхшаш (гомолог), чунки улар бир хил келиб чиқишга эга ” деган тезисни берди.

Шванн 1837 йилда Матиас Шлейденнинг иши билан танишди (ҳали босилиб чиқмаган), 1838 йилда эса учта кичикроқ мақолаларини эълон қилди ва уларда хужайра назариясининг асосларини баён қилди.

Шундай қилиб, хужайраларнинг келиб чиқишини умумийлиги хужайра назариясига қўйилган фундамент бўлди ва у биологиянинг кейинги ривожланишига катта таъсир ўтказди.

Нейсе шахрида Т. Шванга 1909 йилда ҳайкал ўрнатилди, шу кун илмий мактабдоши, дўсти ва йирик олим В.Вальдейер нутқ сўзлаб “Биз “хужайра” деб атаётган микроскопик майда структураларни Шванн очгани йўқ, у фақат бизни унинг аҳамиятини тушунишимизни ўргатди”, деди. Швангача бу масала 20-30 йил давомида ўрганилди, аммо фақат Шванн бу назарияни илмий асосланган назарияга айлантди.

М.Шлейден(1804-1881) ўсимликларнинг ўсиш жараёнида хужайраларнинг ҳосил бўлишини ўрганди, аммо хужайра назарияси билан шуғулланмади. Шлейденнинг асосий хизмати шундаки, у организмда хужайранинг пайдо бўлиш масаласини аниқ қўя олганлигидадир. Шлейденнинг энг муҳим тасаввурларидан бири хужайрани организм деб атаганидир. У “бу майда ўзига хос организм қандай бўлади” деган саволга жавоб беришга ҳаракат қилиб, ўзининг “хужайра ҳосил бўлиши назарияси” (цитогенезис)

ни яратди. Муҳими шундаки, Шлейден ҳужайра ҳосил бўлишини унинг ядросини ҳосил бўлиши билан боғлади.

Шундай қилиб, олимлар эътибори ҳужайра қобиғидан унинг ичидаги структураларга, биринчи навбатда ядрога қаратилди.

Шлейден назариясига кўра ҳужайранинг пайдо бўлиши қуйидагича амалга ошади. Тирик массани ташкил қилган шилимшиқда кичкина юмалоқ танача ҳосил бўлади. Унинг атрофига сферик қуюқлашган доначалар тўпланади. Бу қисм мембрана-қобик билан ўралади, ҳужайра ядроси деб аталувчи юмалоқ танача ҳосил бўлади. Бунинг атрофида ўз навбатида студенистик доначали масса йиғилади ва у ҳам қобик билан ўралади. Шу билан ҳужайранинг пайдо бўлиши яқунланади. Шлейден ҳужайрани цитобластемадан ҳосил бўлишини умумий принцип деб билди, бу назариянинг ҳато эканлиги кейинчалик исботланди. Шунга қарамай у катта ижобий аҳамиятга эга бўлди. Чунки, бу ҳужайранинг пайдо бўлиши, ҳужайраларнинг гомологик эканлиги проблемасига олиб келди.

Т.Шванн цитогенез назариясида, биринчи бўлиб тўқима ва органлар ҳужайраларининг ўхшашлигини тасдиқловчи барча организмларнинг микроскопик структуралари ривожланишининг умумий принципи топилди, деб ҳисоблади. Юқорида кўрдикки, ҳужайра структураларининг умумийлик ғояси бир неча олимлар томонидан илгари сурилган эди. Лекин, бу фикр аниқ шаклланмаган ва далилларга асосланмаган эди. Бу масала Шванн томонидан аъло даражада ҳал килинди. У 1839 йилда “Ҳайвон ва ўсимлик структуралари ва ўсишининг мослиги устидаги микроскопик текширишлар” номли асарида ўз назариясини баён қилди.

Шваннинг ҳужайра назариясининг асосий томонлари қуйидагилардан иборат: 1) барча тўқималар ҳужайралардан ташкил топган; 2) уларни пайдо бўлиши умумий принципда бўлади. Аммо, Шванн Шлейденнинг цитогенезис назариясини қабул қилди. Фақат Шванн ҳужайранинг ҳосил бўлиши аввалдан мавжуд ҳужайра ичидагина эмас, оралиқ моддадан ҳам ҳосил бўлиши мумкин деб ҳисоблади. Шваннинг ҳужайра назариясининг 3- қоидаси ҳар бир алоҳида ҳужайранинг мустақил ҳаёт кечира олишидан иборат. Шванн организмнинг умумий ҳаёт фаолияти алоҳида ҳужайраларнинг ҳаёт фаолиятининг умумий йиғиндисидан иборат, организмдан ажратиб олинган ҳужайра яшай олмайди, деб билди.

Шундай қилиб, Шваннинг ҳужайра назариясининг учинчи қоидасини қисқача “организмнинг хоссалари алоҳида ҳужайралар

хоссаларининг арифметик йиғиндисидан иборат”, деб айтиш мумкин.

Шванн назарияси ўз даврида жуда катта аҳамиятга эга бўлди, чунки у организм тузилиши ғоясини асосланган ҳолда қўябилди ва фанга “хужайра назарияси” атамасини киритди.

Тез орада, “Хужайра назарияси” энг илғор ғоя сифатида кўпчилик томонидан қабул қилинди ва янги изланишларга йўл очди.

Шваннинг организмларнинг микроскопик тузилиши ҳақидаги назариясини тан олган ҳолда, биологиянинг кейинги ривожига тўсқинлик қилган томонлари борлигини ҳам кўрсатиш керак. Биринчидан, Шванн тасавурида хужайра қобиқ билан ўралган пуфакча ёки бўшлиқлигича қолди. У хужайра структураларига тавсиф берар экан асосий эътиборни хужайра қобиғига қаратди. Бу билан Шванн ўзидан олдинги Мейен, Дютроше ва бошқаларни фикрига қўшилган ҳолда қолди. Шлейденнинг цитогенез назариясини тўғридан-тўғри қабул қилгани ҳам хужайра ҳосил бўлиш механизмини тўғри очиб бермаслигига сабаб бўлди.

Шваннинг организм хужайраларнинг ўзига хос “Давлати” деган фикри ҳам нотўғри бўлиб чиқди.

Хужайранинг ҳосил бўлиши ва цитогенез назарияси ҳақидаги Пуркинъенинг шогирди Габриэл Валентин (1810-1883) ишларига қисқача тўхталамиз. У ўзининг “Одам ва ҳайвон хужайраси” (1842) мақоласида барча тирик мавжудодларни, биринчи навбатда ўсимликлар тузилишининг асосий морфологик элементи хужайра эканлигини тан олди. У хужайра ҳосил бўлишини тўрт хилини фарқлайди. Улардан учтаси цитогенез назариясининг ҳар хил вариантлари бўлиб, тўртинчиси хужайранинг бўлиниш йўли билан ҳосил бўлишидир.

Цитогенез назариясига охирги зарбани машҳур патолог Рудольф Вирхов (1821-1902) берди. Қаерда янги хужайра пайдо бўлса, у ерда албатта хужайравий тўқима бўлади. Вирхов хужайра назариясининг кейинги ривожланишига катта таъсир қилди. У ўзининг патологияга оид ишларида хужайра фақат бўлиниш йўли билан кўпайишини исботлади. Унинг асосий асари “Целлюляр патология”(1858), хужайра назариясини кўриб чиқишга бағишланган. У хужайра энг тубан морфологик элемент ва уларнинг тўпламидан барча тирик мавжудодлар ҳосил бўлади, хужайрадан ташқарида ҳақиқий ҳаёт бўлмайди, дейди.

Шундай қилиб, Вирхов хужайра учун бир бутунлик хос ва унинг ҳаёт фаолияти ўзига хос деб, алоҳида таъкидлайди.

Вирхов фикрига кўра ҳужайрада содир бўладиган ҳар қандай жараён физик-кимёвийдир. Ҳужайра тирик бирлик бўлиб, у бир бутун бўлгандагина шундай бўлиб қолади. Бу қараш тубдан янги фикр эди. Ҳужайра морфологиясини баён қилишда ҳеч қандай янгилик киритмади. Ҳайвон ҳужайралари ўсимлик ҳужайраларидан целлюлозали қобиғи йўқлиги билан фарқланишини кўрсатиб берди.

Вирхов ҳужайралар доимий структуралар бўлиб, улар фақат бўлиниш йўли билан ҳосил бўлади, деган фикрни қуйидагича ифодалади: “ҳар қандай ҳужайра ҳужайрадан” (*Omnis cellula e cellula*). Вирхов ҳужайра бўлинаётган вақтда ядрони кузатиб бўлмаслигини кўрсатди.

Вирхов цитогенез назариясини йўққа чиқариб, унинг ўрнига ҳужайранинг бўлиниши, унинг ягона кўпайиш усули эканини исботлаб “Ҳужайра назарияси” ни мустақкам асосга қўйди. У ҳар бир индивидни ўзига хос “жамоавий тузилиш”дан иборат, у организмда ўзига хос ижтимоий (социал) табиатни шакллантиради. Организм ҳаёт фаолияти бир–бирига яқиндан боғлиқ бўлган кўплаб сонли мустақил бирликлардан иборат. Бундай бирликлар (ҳужайралар) мустақил ҳаётий фаолликка эга, деб ёзади.

Шваннинг ҳужайра назариясининг кейинги ривожланиши сифатида кўринган Вирховнинг тасаввурлари “ҳужайралар жамоаси” ёки “ҳужайра давлати” назарияси, деган номни олди. Вирхов шундай қилиб, тирикни тузилишининг элементар бирлиги ҳужайра эканини исботлаб берди. Шунинг учун ҳам ҳужайра назариясини, баъзан Шванн-Вирхов назарияси деб ҳам аталади, бу албатта, ҳақиқат.

Ҳужайра ҳақидаги янги талқинни процистолог ва нейрогистолог Макс Шульце (1861) берди ва ҳайвонларнинг барча органларини ҳужайравий тузилишини умумий эканлигини асослашга ҳаракат қилди. Шу йили Венали физиолог ва гистолог Эрнст Брюкке ҳам шунга ўхшаш фикрни берди. Бу икки олимнинг ишлари фаннинг кейинги тараққиётини белгилаб берди. Шульценнинг “Мускул таначалари ҳақида ва нимани ҳужайра деб атамоқ керак” (1864) деган асарида ҳужайранинг тузилишини таърифлаб берди. Бунга қадарли ҳужайранинг тузилишини муҳим хусусияти унинг қобиғини борлиги деган фикр ҳуқум сураб эди. Масалан, Ремак майдаланаётган тухум бластомерларини ҳам қобиғи борлигини исботлаган эди.

Аммо, Шульце эътиборни кўпроқ ядрога қаратди. Ядро чўзилувчан, яримсуюқ протоплазма билан ўралган, унинг энг четки

қисми гомоген бўлиб, “хужайра ичида ядро жойлашган протоплазмадан иборат. Барча ҳаётий жараёнларнинг субстрати (жойи) протоплазмадир. Ядро ҳам ҳозирча маълум бўлмаган аҳамиятга эга” деган фикрни берди.

Шундай қилиб, хужайрага берилган бундай таърифдан сўнг хужайра қобиғи ҳақидаги фикрлар орқага сурилди. Шульце хужайра қобиғининг бўлиши шарт эмас, чунки протоплазма етарли даражада қуюқ ва илашимли бўлгани учун ўзини морфологик шаклини сақлай олади, деди. Бу билан у жуда катта ҳатога йўл қўйди.

Э.Брюкке ўзининг “Элементар организм” (1861) номли асарида хужайра мураккаб тузилган бўлади, у тирик билан ўликни бир-биридан фарқлантиради, деган фикрни берди. Бу унинг катта хизматидир. Брюкке хужайрани “элементар организм” деб атаган бўлса ҳам, уни хужайра атамаси билан алмаштиришни мақсад қилиб қўймади. Унинг фикрича протоплазма фақат гомогенга ўхшайди холос. Тирик мавжудотда жуда кўп жараёнлар кузатилади. Мураккаб организмда турли вазифаларни турли органлар бажаргани каби хужайрадаги турли структуралар ҳам турли вазифаларни бажаради, хужайра-бу кичкинагина тирик мавжудотдир, дейди.

Брюккени протоплазманинг таркибида микроскопик структураларнинг бўлиши ҳақидаги ғояси кейинги олимларнинг 30-40 йил изланишлари натижасида тасдиғини топди. Ҳозирги замон электронмикроскопик ва гистологик техникани қўлланилиши протоплазмани Брюкке ўйлагандан ҳам мураккаб тузилишга эғалигини кўрсатди.

Хужайранинг мураккаб тузилган мураккаб организмга тенглаштириш нуқтаи назар, унинг ўрганишга бўлган умумий қарашни ҳам ўзгартириб юборди. Гистологиянинг маъноси шу вақтдан эътиборан элементар организм (хужайра)ларнинг шакли ва вазифасини, шунингдек уларнинг тўқима ва органлар таркибида ўзаро алоқаларини ўрганишга қаратилди. Бу фикр, айниқса, француз гистологи Жан Батист Карнуа (1836-1899) томонидан аниқ шаклланди. У фанга “**хужайра биологияси**” тушунчасини киритди ва 1884 йилда босилиб чиққан китобини ҳам “хужайра биологияси” деб атади. У Г.Тревиаратус (1802) ва Ж. Б. Ламарк томонидан фанга киритилган “**биология**” сўзи ҳаётни ўрганиш маъносини беради, чунки хужайра тирик элементар организм бўлгани учун унинг биологиясини ўрганиш керак, деб кўрсатди.

Карнуа ўша замонда тўпланган фактик материалларга асосланиб, хужайра биологиясининг уч йўналишини аниқлаб берди:

- 1) умумий қонуниятларни аниқлаб берувчи-умумий ҳужайра биологияси;
- 2) бирор гуруҳ организм ҳужайраларини қиёсий ўрганувчи-қиёсий ҳужайра биологияси;
- 3) бирорта организм тўқима ва органлари таркибига кирувчи ҳужайраларни ўрганувчи-хусусий ҳужайра биологияси.

Шундай қилиб, ҳар қандай фаннинг характерлайдиган учта асосий белги-текшириш объекти, вазифаси ва услубига эга бўлган цитология мустақил фан бўлиб шаклланди.

Ҳужайра назариясининг ҳозирги ҳолати

Ҳужайра назариясининг асосий томонлари қуйидагилардан иборат:

- 1) ҳужайра тирик материя тараққиётининг муҳим босқичидир;
- 2) ҳужайра барча тирик организмлар тузилишининг элементар бирлиги, аниқроғи, тўлиқ қимматли элементар тирик системадир;
- 3) ҳужайра фақат морфологик эмас, балки физиологик тузилиш бирлик ҳамдир;
- 4) барча ҳужайралар гомологикдир;
- 5) кўп ҳужайралиларни филогенетик, шунингдек онтогенетик келиб чиқиши ҳужайраларнинг физиологик фаоллиги ва генетик имкониятларини чегаралаш билан юз беради. Бошқача қилиб айтганда, ҳужайралар гомологик структуралар бўлиб қолган ҳолда, улар бир-бирларига аналог бўлмай қоладилар. Кўп ҳужайрали организмнинг танасини шаклланиши албатта, унинг ташкил қилувчи ҳужайраларнинг детерминациялануви, ихтисослашуви ва мутахасислашуви билан юз беради, бу эса уларнинг хоссаларида ҳам ўз аксини топади;
- 6) ҳар қандай ҳужайра ўзига хос характерли хусусиятларга эга ва маълум доирадаги вазифаларни бажара олади. Муҳими шуки, ихтисосланиш охири тўлиқ ҳаётий хусусиятларни чегараланишига олиб келади;
- 7) онтогенезни бирин-кетин келадиган ихтисослашув ва дифференциация жараёнлари, деб қараш керак, бунда ҳужайра элементларининг сони ортиб бориб гистосистемани ҳосил қилади;
- 8) ҳеч бир ҳужайрани у яшаётган муҳитдан ажралган ҳолда қараш мумкин эмас. Бу асталик билан шаклланаётган маълум архитектоникага (структурага) эга бўлган ҳужайра системасидир. Бу ҳужайра назариясининг энг муҳим томонларидан биридир;

9) бу системалилик аввалом бор, уни ташкил қилган хужайра элементларининг хоссаларида кўринади. Улар, ҳам морфологик, ҳам физиологик жиҳатдан ўзларининг индивидуаллигини сезиларли даражада йўқотади, яъни хужайралар мустақил ҳаёт фаолиятга қобилятини йўқотади. Бу ҳодиса хужайра интеграцияси дейилади; 10) тизимлилик (системалилик) тушунчасисиз организм ҳақида тасаввур ҳосил қилиш мумкин эмас. Ҳар бир тизим ҳосил бўлиш босқичи янги сифат ҳосил қилиш эҳтиёжи билан юзага келади. Кўп хужайрали организм хусусияти шу билан характерланади.

Организм таркибида тизимлилик тушунчасисиз бир бутун организмнинг мустақил тузилиш бирлиги бўлган хужайра ҳақида тўғри тасаввур ҳосил қилиб бўлмайди. Бинобарин, хужайранинг барча ҳаётий фаолияти ўзининг шахсий хусусиятлари ва ўзидан юқори турган тизим хусусиятлари билан белгиланади.

Шундай қилиб, организм бир-бирига боғлиқ тизимларнинг ўзига хос мажмуасидан иборатдир. Биринчи элементар биологик система-хужайрадир, охириги энг олий система-организмдир.

Ҳаёт муаммоси-бу ташкил бўлиш муаммосидир. У турли мураккабликдаги системалар билан характерланади.

III боб. Хужайранинг текшириш методлари.

Ҳозирги замон цитологияси кўп сонли ва хилма-хил текшириш методларига эга бўлиб, уларсиз хужайранинг тузилиши ва функцияси тўғрисидаги билимларни тўпланиши ва такомил топиши мумкин бўлмаган бўлур эди.

Қуйида биз цитологияда энг кўп қўлланиладиган методлар ҳақида тўхталамиз.

Оптик методлар.

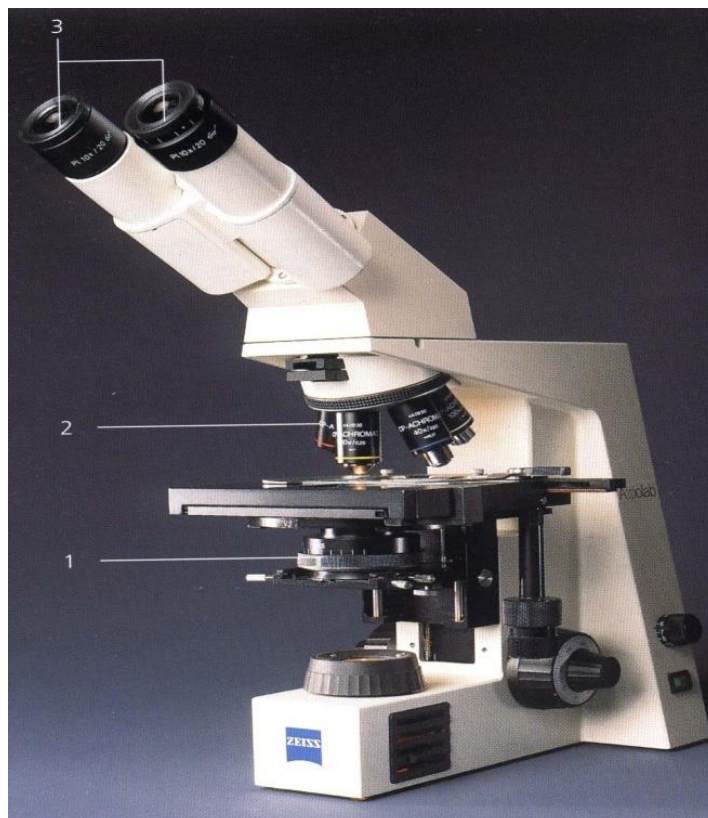
Ёруғлик микроскопларидан фойдаланиш.

Замонавий ёруғлик микроскоплари (3-расм) жуда мутахасислашган асбоб бўлиб, хужайрани ўрганишда биринчи даражали ролини сақлаб келмоқда. Ёруғлик микроскопларининг катталаштириш қобиляти уларнинг энг қисқа оралиғга эга бўлган икки нуқтани алоҳида кўрсата олишига боғлиқ бўлади.

Масалан: иккита нуқта оралиғидаги масофа қанча яқин бўлса, шу микроскопнинг кўрсатиш қобиляти шунча юқори бўлади. Бошқача қилиб айтганда, микроскопда кўринадиган заррачалар қанча майда

бўлса, микроскопнинг кўрсата олиш даражаси ҳам шунча оптик бўлади. Микроскопнинг кўрсатиш қобилияти объективнинг апертураси яъни оптик системанинг ишловчи тешигини катталиги ва ёруғликнинг тўлқин узунлигига боғлиқ. Микроскопнинг кўрсатиш даражаси қуйидаги формула билан топилади:

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



3-расм. Замонавий ёруғлик микроскопи(Карл Зеисс).
1-конденсори; 2-объективлар; 3-окулярлар.

бу ерда:

a - икки нукта оралиғидаги энг қисқа масофа,

λ - ёруғликнинг тўлқин узунлиги,

n - муҳитнинг ёруғлик синдириш кўрсаткичи,

α - объективнинг оптик ўқи билан объективга тушаётган нур ўртасидаги бурчак- нурларнинг дифракция бурчаги,

0,61- ўзгармас катталиқ.

Касрнинг махражидаги катталиқ $n \sin \alpha$ ҳар бир объектив учун доимий бўлиб, у **сонли апертура** деб номланади. Бу қанчалик катта

бўлса а шунчалик кичик бўлади, яъни микроскопнинг кўрсата олиш қобилияти шунча катта бўлади.

Микроскопнинг кўрсатиш қобилияти икки йўл билан орттирилади:1) объективнинг сонли апертурасини кўпайтириш;2) препаратни ёритаётган ёруғликнинг тўлқин узунлигини қисқартириш билан.

Сонли апертурани орттириш учун **иммерсион** объективлардан фойдаланилади. Бундай объектив билан препарат ўртасидаги бўшлиқ иммерсион суюқликлар билан тўлдирилади. Ҳавони ёруғлик синдириш кўрсаткичсини 1 га тенг десак, иммерсион суюқликлар қаторига кирувчи сувники - 1,33, глицеринники -1,45, кедр ёғиники -1,51 га тенг бўлади.

Микроскопнинг кўрсата олиш қобилиятини оширишнинг иккинчи усулида ёруғлик нурларининг тўлқин узунлигидан анча қисқа бўлган ультрабинафша нурлардан фойдаланилади.

Биологик микроскоп ўтувчи ёруғликда ёритиладиган препаратларни ўрганишга мўлжалланган. Бу микроскоплар хужайралар ва бошқа объектларни ўрганишда энг кўп қўлланилади. Аммо, биологик микроскопларда асосан фиксация қилиниб, бўялган препаратларни ўрганилиши мумкин. Кўпчилик тирик бўялмаган хужайралар ўтувчи ёруғликда рангсиз ва тиниқ бўлиб кўринади, шунинг учун уларни тўлиқ ўрганиб бўлмайди.

Бу микроскопларни МБИ 1,2,3..6..12, МБР 1,2,3, Биолом, Ергавал, Ампивал, МБС1,2,3,4..9, Фазаконтрастик, Интерференцион, Флуоресцент, Поляризация, Қоронғи майдонли, Ультра бинафша хиллари мавжуд.

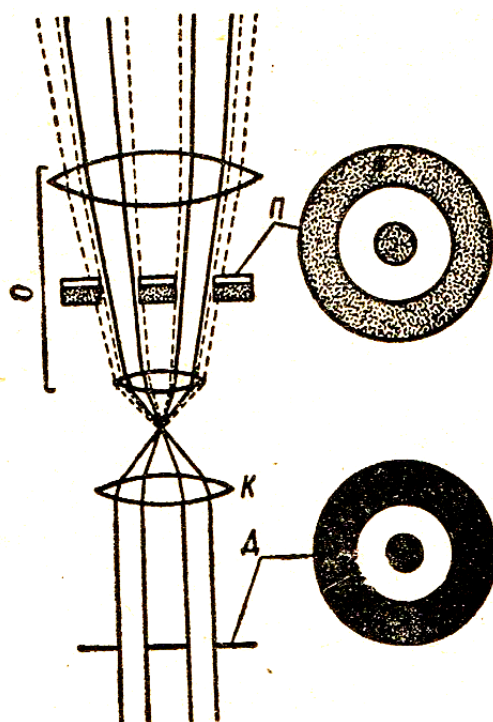
Қоронғилатилган майдонли микроскопия. Қоронғи майдонда препаратларни ўрганиш махсус конденсор ёрдамида амалга оширилади. Қоронғи майдонли конденсор одатдаги конденсордан фарқ қилиб, ёруғлик манбаидан тушаётган жуда қийшиқ четки нурларнигина ўтказди. Четки нурлар катта оғиш бурчагига эгаллиги учун улар объективга тушмайди, натижада микроскопнинг кўриш майдони қоронғи бўлиб қолади, тарқоқ нурлар билан ёритилган объект эса яхши кўринади. Одатда препаратларда ҳар хил оптик зичликка эга бўлган структуралар бўлади. Бу структуралар умумий қоронғи майдонда турлича нурланиши туфайли аниқ кўринади (тиндал эффекти). Бу усул билан турли тирик хужайраларни кузатиш мумкин бўлади.

Фаза контрастик микроскопия. Биологик микроскопларда деярли кузатиб бўлмайдиган баъзи тирик препаратларни

контрастлигини фаза контрастик мослама ёрдамида кескин орттирилади.

Бу мослама биологик микроскоп конденсорининг ўрнига ўрнатилади. У фазали объективлар тўплами (О), ҳалқасимон пластинка (П), ҳалқали диафрагмалар тўплами (Д)ни ушловчи конденсор (К) дан ташкил топади. Ҳалқали диафрагмалар ва фазали пластинкаларни бир-бирига мослаштирилганда объектнинг контрастлиги орттирилади (4 расм).

Фаза контрастик микроскопия усули ўрганилаётган бўялмаган тузилмаларнинг бизга зарур бўлган контрастлигини таъминлайди. Объектни қанча яхши кўриш нурнинг қанча синишига боғлиқ. Ёруғлик нури объектдан қанча тез ўтса, унинг ёритилиши, демак, контрастлиги шунча ортади, бинобарин, ҳужайра тузилмалари ҳам шунга яраша яхши кўринади.



4-расм. Фаза контрастик мослама.

Ҳозирги вақтда ҳужайра ва тўқималарни ўрганишда фаза контрастли микроскоп кенг миқёсда қўлланилмоқда. Бунда организмдан ажратиб олинган ҳужайраларни физиологик эритмага солиб, унинг нозик структурасини кузатиш ва микроплёнкаларга туширилган сурат орқали ундаги барча жараёнларни батафсил ўрганиш мумкин.

Бу метод ялтироқ препаратнинг турли қисмларини атроф муҳитдан нур синдириш кўрсаткичи билан фарқланишига асосланади. Бунда препаратдан ўтаётган ёруғлик турлича тезликда тарқалади, яъни фазаларнинг силжиши юз беради. Фаза

ўзгаришлари турли кўринишдаги ёруғлик тўлқинларига айланади, натижада кўз билан кўриб бўладиган контрастик тасвир ҳосил бўлади. Фаза контрастик мосламани қўллаш тирик ҳужайранинг органонидлари, киритмалари ва бошқа қисмларини бузилмаган ҳолда ўрганишга катта имкониятлар очиб беради.

Интерференцион микроскопия. Бу метод фаза контрастик методга ўхшаш бўлиб, бўялмаган ялтироқ объектларнинг контрастик тасвирини ҳосил қилишда қўлланилади. Шунингдек, бунда ҳужайранинг қуруқ ҳолдаги оғирлигини ҳам аниқлаш мумкин. Бунинг учун махсус интерференцион микроскоп ишлатилади. Ёруғлик манбаидан келаётган нур тутами иккита параллел шохчаларга-юқориги ва пасткиларга ажратилади. Пастки шохча препарат орқали ўтади ва уни ёруғлик тўлқинининг фазаси ўзгаради, юқориги шохчаники ўзгармайди. Препаратдан кейин, яъни объектив призмасида ҳар иккала шохча бирлашади ва ўзаро таъсирлашади (интерференциялашади). Натижада турлича қалинликка ва турлича нур синдириш қобилиятига эга бўлган препаратнинг қисмлари турлича бўялган ҳолда кўринади.

Бу микроскоп ёрдамида объектнинг қалинлиги, таркибидаги қуруқ моддалар миқдори, сув, липидлар, нуклеин кислоталар ва оксиллар миқдорини аниқлаш мумкин. Бунда бўялган препаратда ядро-қизил, цитоплазма-зангори тусда кўринади.

Поляризация микроскопия. Бу метод ҳужайра ва тўқималарнинг турли структураларини кутбланган нурларни синдира олишига асосланади. Баъзи структуралар, масалан бўлиниш дукининг иплари, миофибриллар, киприкли эпителийнинг киприклари ва бошқалар молекулаларнинг махсус жойланиши билан характерланади. Улар икки хил нур синдириш қобилиятига эга бўладиган **анизотроп** структуралардир. Биологик микроскопдан фарқ қилиб конденсордан аввал **поляризатор** қўйилади. Препаратдан кейин эса, **конденсатор** ва **тахлилатор** жойлаштирилади. У объектнинг нур синдиришини ўрганишга имкон беради. Бу метод ҳужайрадаги заррача ва бошқа структураларнинг икки ёқлама нур синдириши орқали аниқ кўришга имкон беради. Препаратга махсус ишлов берилгандан сўнг ҳаттоки, ҳужайранинг у ёки бу қисмини молекуляр тузилишини ҳам аниқлаш мумкин.

Флуоресцент микроскопия. Фаза котрастик микроскопга ўхшаш флуоресцент-люминесцент микроскопия ҳам тирик ҳужайрани ўрганишга имкон беради.

Флуоресценция деб объектни ўзига ютган ёруғлик энергияси пайдо қилган нурланишига айтилади. Флуоресценцияни ультрабинафша, тўлқин узунлиги 0,27-0,4 мкм ли спектрнинг кўк ва бинафша нурлари ёрдамида ҳосил қилиш мумкин. Хужайрада бўладиган жуда кўп моддалар ўзларининг флуоресценциясига эга. Бу **бирламчи флуоресценция** дейилади. Масалан: яшил пигмент-хлорофилл, витаминлардан А, В ва бошқалар.

Аммо, хужайрада бўладиган кўпчилик моддалар ўзларининг шахсий флуоресценциясига эга бўлмайди. Бундай моддалар махсус ишлов берилгандагина турли бўёқларга бўялгандай кўринади. Буни **иккиламчи флуоресценция** деб аталади. Иккиламчи флуоресценция ҳосил қиладиган бўёқларни **флуорохромлар** дейилади. Уларга тўқ сариқ акридин, флуоресцин, родамин ва бошқалар киради.

Бу метод нуклеин кислоталарнинг жойлашишини, хужайранинг структураларининг ўзгаришини, уни тирик ёки ўлик ҳолда эканлигини билишга имкон беради. Препаратларни тўқ сариқ акридин билан ишланганда хужайрадаги ДНК яшил рангда, РНК эса қизил рангда кўринади .

Ультрабинафша микроскопия. Ультрабинафша нурлар (УФ) одамнинг кўзига кўринмайди, шунинг учун улар билан хужайра структураларини бевосита ўрганиб бўлмайди. Хужайраларни УФ нурлар ёрдамида ўрганиш учун Е.М.Брумберг (1939) ультрабинафша микроскоп - МУФ – 1 ни ясади. Хужайранинг таркибига кирувчи ҳар хил моддалар УФ нурни синдириш хусусиятига эга. Тирик ёки фиксация қилинган бўялмаган хужайраларда турли моддалар бундай микроскопда битта фотопластинканинг ўзига 3 марта расмга олинади. Расмга олиш учун УФ тўлқинининг шундай узунлиги танланадики, ҳар бир зонада фақат бир хил моддани синдириш чизиғи жойлашади. Бошқа зонадаги нурларни синдирмайди.

Шунинг учун, кўринган моддалар барча расмларда турлича бўлади. Бу расмларни **хромоскоп** деб аталувчи асбобга жойлаштирилади. Бу асбоб битта расмни кўк, иккинчисини яшил, учинчисини қизил нурларда кўрсатади. Натижада препаратнинг уч хил рангли тасвири ҳосил бўлади, булар хромоскопда бирлаштирилади, бу охириги тасвирда хужайранинг турли моддалари турли рангларга бўялган бўлиб кўринади. Бу микроскоп ёрдамида одатдаги биологик микроскопларда кўринганга қараганда икки марта кичик (0,1 мкм) заррачаларни ҳам кўриш мумкин.

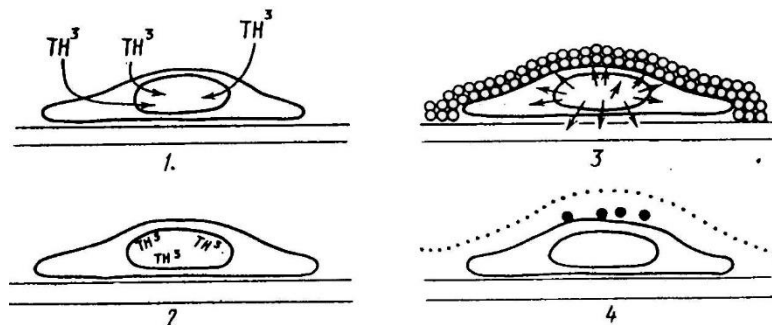
Ультрабинафша микроскоп ёрдамида УФ нурларни синдириш миқдори асосида турли моддаларнинг ҳужайрадаги миқдорини ҳисоблаш мумкин.

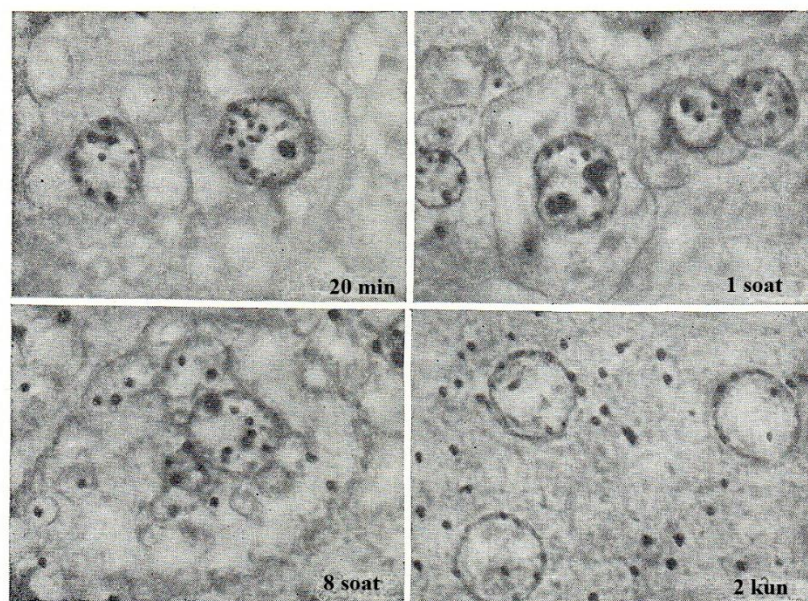
IV боб. Цитофизикавий текшириш методлари.

Рентген-структура таҳлили. Бу метод рентген нурларининг дифракциясига асосланган. Кўпроқ ҳужайранинг цитоплазмаси ва ядроси таркибидаги оксил, нуклеин кислотаси молекуласи ва бошқа моддаларни ўрганиш учун қўлланилади. Бу метод молекулаларни бўшлиқда жойлашишини, уларнинг оралиғидаги масофани ўлчашга ва молекуланинг структурасини ўрганишга имкон беради.

Радиоавтография методи. Нишонланган атомлар цитологияда ҳужайрада борадиган турли биохимик жараёнларни масалан, оксиллар синтези, нуклеин кислоталар репродукцияси, ҳужайра қобиғининг ўтказувчанлиги ва бошқаларни ўрганишда кенг қўлланилади. Бу мақсадда радиоактив изотоплардан H^3 -третий, C^{14} , P^{32} , S^{35} , J^{131} ва бошқалар қўлланилмоқда. Бу усулда текшириладиган объектга ўзида радиоактив элемент тутган модда турли усуллар билан киритилади, турли муддатлардан сўнг улардан гистологик кесмалар тайёрланади.

Препарат тайёрлаш одатдаги гистологик препаратлар тайёрлаш усули билан деярли бир хил. Лекин фарқи шундаки, бунда микротом ёрдамида олинган кесмалар алоҳида фотоэмульсияга солиб қўйилади (коронғида). Бу вақтда радиоактив моддалар нури тўқималарга фотоэмульсия орқали ўтиб, кумуш бромид доначаларини сенсibiliзация қилади. Ҳар хил муддатлардан сўнг шу коронғи жойда уларни худди фотография қоғозларини тайёрлагандек, “проявитель” ва бошқа эритмаларга солиб ишлов берилади. Шунда тўқиманинг радиоактив моддалар тўпланган жойида кумуш доначалари кўплаб йиғилиб қолади ва улар қора нуқталар шаклида кўринади. Бинобарин, ана шу кумуш моддаларнинг йиғилган миқдорига қараб, шу органдаги моддалар алмашинуви тез ёки секин бораётгани ҳақида фикр билдириш мумкин.





В

5-расм. Авторадиография методи. А-авторадиографлар ҳосил қилиш схемаси. 1-нишонланган тимидиннинг ҳужайрага киритилиши, 2-унинг ядро ДНКсига бирикиши, 3-фотоэмулсия билан қопланган ҳужайра, 4-ҳужайрада нишонланган модданинг қора доғлар шаклида ёнидан ва 5-устидан кўриниши. В-каламushнинг жигар ҳужайрасида нишонланган РНК ҳосил бўлиш босқичлари автографлари (дастлаб белги фақат ядрога, кейин эса цитоплазмада кўринади).

Масалан, ҳайвоннинг қалқонсимон безига радиоактив изотоп J^{131} юбориб, уни мазкур орган қандай қабул қилишига қараб, безнинг функцияси ортганлиги ёки сусайганлигини аниқлаш мумкин. Бу усул нишонланган аминокислоталарнинг турли органлар оқсилларига кириш тезлигини аниқлашда, нуклеин кислоталарнинг ҳосил бўлишини, нишонланган дори моддаларни организмда тарқалишини, қалқонсимон без ҳужайраларида йод алмашинувини аниқлашда яхши натижалар беради (5 расм).

У боб. Ультратруктурани текшириш методи

Электрон микроскопия

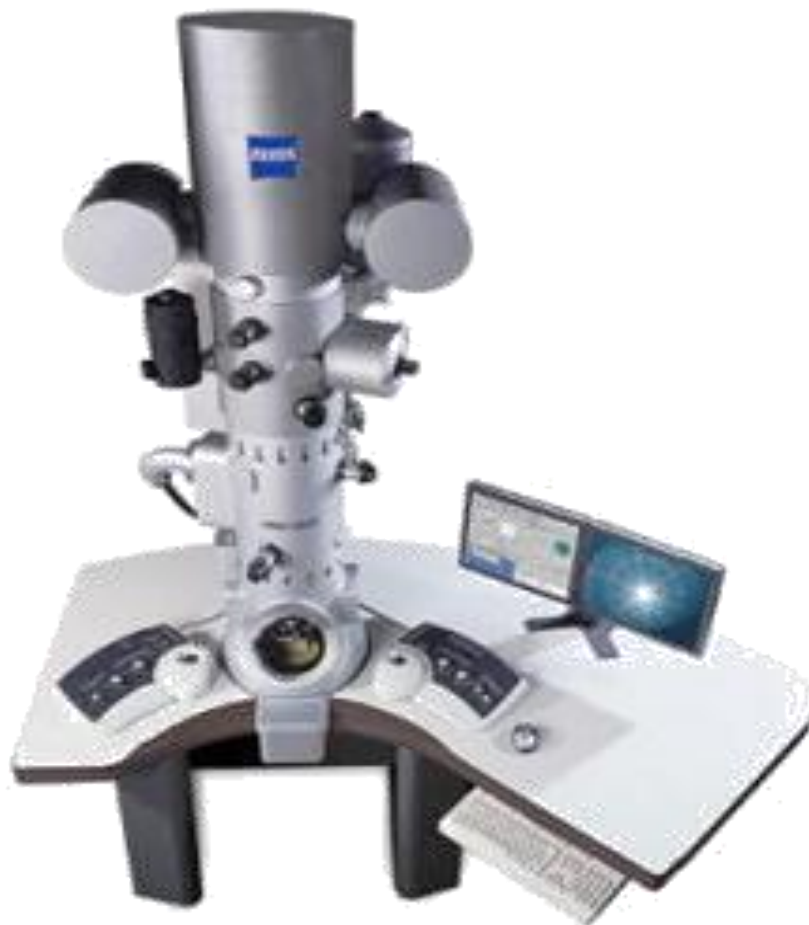
1933 йилда электрон микроскопни ишлаб чиқилгандан сўнг хужайрани ўрганишда янги давр бошланди.

Агар замонавий ёруғлик микроскопларининг максимал катталаштириш қобилияти 3600 марта бўлса, электрон микроскопники миллионгача ва ундан ҳам ортиқдир. Бунда ҳаттоки 1 Å катталикдаги заррачани ҳам кўра олиш мумкин. Унинг ёрдамида хужайранинг жуда кўп энг муҳим органоидларини кўришга имкон туғилди.

Электрон микроскопларнинг оддий ёруғлик микроскопларидан асосий фарқи шундаки, бунда ёруғлик нури ўрнига электронларнинг тез оқими қўлланилади. Шиша линзалар эса, электромагнит майдонлари билан алмаштирилган. Электронлар манбаи ёки катод бўлиб, электр токи билан қиздирилиб туриладиган вольфрам ип хизмат қилади. Электронлар ҳаракат қилаётганида аноднинг марказида жойлашган кичкина тешиқдан ўтиб, магнит ғалтагига йўналади, ғалтак конденсор вазифасини бажаради. Электронлар конденсор орқали ўтиб объектга йўналади, ундан кейин магнит ғалтагига ўтади. У объектив линза вазифасини бажаради, ундан катталашган ҳолдаги тасвир кейинги магнит ғалтагига ўтади. Бу ғалтак проекцион линза–окуляр вазифасини бажаради ва объект катталашган ҳолда кўринади, у экранга туширилади ёки расмга олинади(6 расм).

Оддий микроскопда ҳайвонлар тўқимасининг микроскопик тузилишини ўрганиш учун кесмаларнинг қалинлиги 3-5 мкм бўлиши керак. Бундан қалин бўлса, хужайралар қавати ортиб кетиб, объектнинг тасвири аниқ кўринмайди, уларни ўқиш яна ҳам қийинлашади. Электрон микроскопнинг афзаллиги шундаки, тўқималардан олинadиган кесма анча юпқа (0,2 мкм) бўлади. Албатта, бундай кесмалар, одатда, **ультрамикротомдан** фойдаланиб тайёрланади. Бунинг учун эса микротом столга қимирламайдиган қилиб ўрнатилади, пичоқлари алоҳида шишадан ясалади. Кесманинг қалинлигини металл стерженнинг кенгайиши таъминлайди. Оддий микроскопда объектнинг қалинлиги, яъни хужайра ёки ядроларнинг йирик- майдалиги, уларнинг диаметри “**микрон**” билан ўлчанса, электрон микроскопда “**нанометр**” билан, аксари ҳолларда эса “**ангстрем**”(Å) билан ўлчанади. Аммо, бундай микроскопларда объектлардан тайёрланган кесмаларгина ўрганилади. Хужайраларнинг бир бутун ва тирик ҳолда кўришга

имкон бермайди. Шунинг учун олимлар сканирланган электрон микроскопларни яратдилар.



6-расм. Замонавий электрон микроскоп(Карл Зеисс).

Унинг ёрдамида тирик ёки фиксацияланган объектларни $\times 15$ дан $\times 20000$ мартагача катталаштириб кўриш мумкин.

Ҳажмий (растрловчи, сканирланган) электрон микроскоп хужайранинг юзасини уч ўлчамли кўринишини ўрганади. Бу методда электронлар тутами (зонд) объект юзасидан ҳаракатланади ва олинган ахборотни электрон нурли найга юборади. Тасвир иккиламчи электронларда олинади. Бу методда фиксацияланган ёки махсус қуритилган объект парга айланган металл (олтин) билан юпқа парда ҳолида қопланади. Ундан қайтган электронлар сигнални электрон нурли найга ўтказувчи тузилмага тушади. Сканирланган микроскоп фокусининг чуқурлиги туфайли уч ўлчамли тасвир ҳосил бўлади.

Ҳажмий электрон микроскоп ёрдамида хужайранинг у ёки бу қисмининг кимёвий таркиби ҳақида ахборот олиш ҳам мумкин.

Музлатиб чиқариб ташлаш (травления) методи. Бунда объект дастлаб тезлик билан суюқ азот ёрдамида музлатилади, кейин шу ҳароратдаги махсус вакуум қурилмага ўтказилади. У ерда совитилган “пичоқ” ёрдамида музлатилган объект ёрилади. Бунда музлаган хужайранинг ички қисми очилиб қолади. Вакуумда қотган сувнинг бир қисми чиқариб ташланади, яланғочланиб қолган юза аста-секинлик билан парга айланган углерод, кейин эса металл билан юпқа қатлам қилиб қопланади. Шундай қилиб музлаган, аммо, тирик ҳолдаги структурасини сақлаган яланғоч юзадан плёнка-реплика олинади. Кейин хона ҳароратида объект кислотада эритилади, аммо плёнка-реплика бутун қолади, уни электрон микроскопда ўрганилади. Бу методнинг иккита афзаллиги бор:1)табiiй(натив) намуналардан қилинган репликаларни ўрганади;2) хужайра мембранаси юзасининг рельефини ўрганади. Бу метод ҳам хужайранинг юзасида, ҳам ичида глобулаларнинг жойлашишини ва мембрана структура жиҳатидан бир хил эмаслигини кўришга имкон беради.

VI боб.Хужайра гомогенатларини фракциялаш методи.

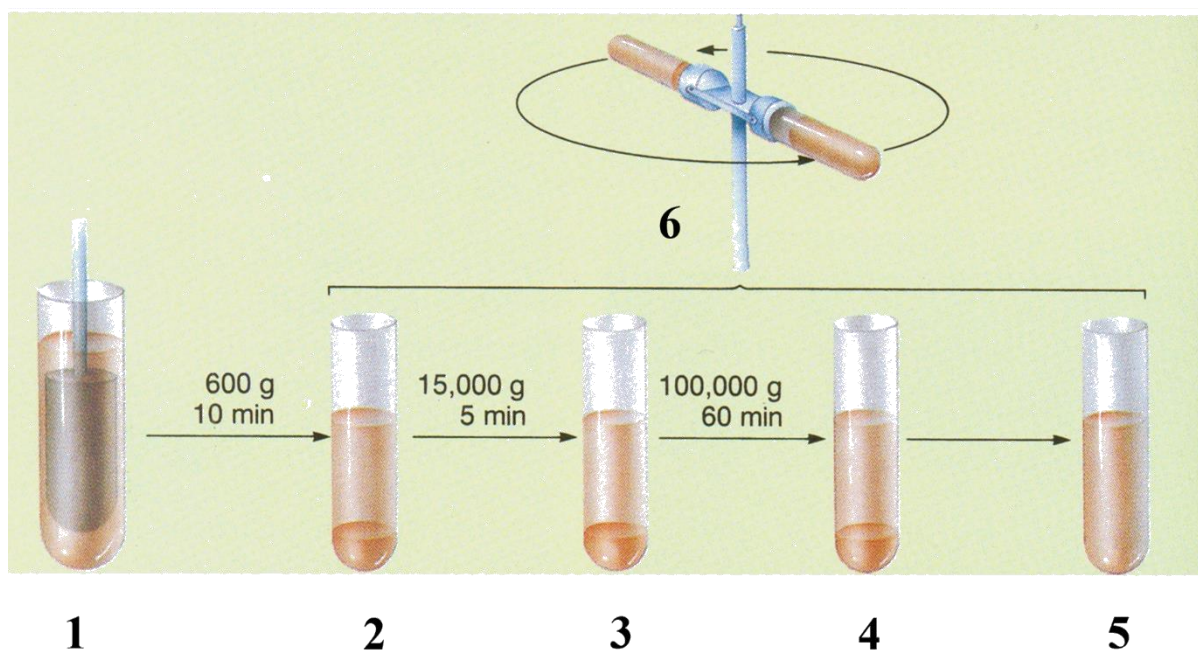
Ультрацентрифугалаш. Ультрацентрифугани ишлаб чиқилиши билан цитологияда янги кузатишларга имкониятлар яратилди. Бу асбоб минутига 100000 мартага яқин айланишда хужайранинг жуда майда, алоҳида қисмлари-ядроти, пардаси, қобиғи, митохондрия, рибосома ва бошқа компонентларини ажратиш олиш, ҳамда уларнинг структураси ва функциясини текширишга имкон беради. Энг мукамал ультрацентрифугани Швед олими Сведберг ясади ва биринчи бўлиб фойдаланди.

Ажратиш ва текширишнинг мазкур усули юқори кучланишли майдон ҳосил қилиш йўли билан вужудга келтирилдиган оғирлик кучини тезланишига асосланади. Зичлиги кам бўлган, эрима суюқликда қалқиб юрган заррачалар оғирлик кучи таъсирида чўка бошлайди. Чўкиш жараёнини тезлаштириш мақсадида ернинг тортиш кучи ультрацентрифугада пайдо бўладиган марказдан қочирма куч билан алмаштирилади. Одатда заррача қанча кичик бўлса, у шунча секин чўкади. Шунинг учун чўкишни тезлаш-тирмасдан туриб уларни ажратиш учун жуда кўп вақт керак бўлади.

Хужайранинг таркибий қисмларга ажратишнинг ҳозирги замон усуллари тўқималарни гомогенизациялаш ёки хужайра чегарларини

турли-туман механик ёки кимёвий воситалар ёрдамида бузиш йўли билан уларнинг зичлиги ва сиртининг катта-кичиклигига мувофиқ равишда бўлакларга ажратишдан иборат.

Хужайраларнинг центрифугалашдан олдин уларни бир хил масса ҳолига келгунча майдаланади, бу **гомогенат** дейилади. Гомогенат махсус асбоб-**гомогенизатор**да ҳосил қилинади. Гомогенлаш паст ҳарорат ($0-4^{\circ}$) да олиб борилади. Олинган гомогенатни фракция (қисм) га ажратиш учун у яна центрифугаланади.



7-расм. Центрифугалаш методи.

1-гомогенизатор; 2-центрифуга; 3-ядролар; 4-чўкмада митохондрия ва лизосомалар; 5-чўкмада рибосомалар ва эндоплазматик тўр; 6-цитоплазманинг суюқ қисми (цитозол).

Бунда хужайранинг ядроси ва органоидлари ўз солиштирма оғирлигига қараб, пробирка тубига чўкабошлайди. Солиштирма оғирлиги катта бўлгани учун аввал ядро чўкади. Кейин митохондрия, лизосома, микросомалар чўкади. Пробирканинг устки қисмида тўпланган суюқлик хужайра шираси ҳисобланади. Центрифугалаб олинган хужайра моддаларининг биокимёвий хусусиятлари аниқланади, оқсиллар, нуклеин кислоталар, ферментлар ва хужайра таркибига кирадиган ядро ва бошқа органоидлар ўрганилади.

Хужайрадан қуйи даражада ташкил топган фракцияларни ажратиш олиш учун муайян вақт давомида турли айланиш тезлигида центрифугалашдан фойдаланилади (7 расм).

VII боб. Цитокимёвий метод.

Цитокимёвий реакциялар юқори даражали ўзига хосликка эга. Энг типик ҳолларда ҳужайрада бўлган маълум моддалар билан ташқаридан киритилган моддалар ўртасидаги реакция натижасида бўялган маҳсулот ҳосил бўлади ва микроскопларда кўринади.

Бу метод ўз олдида ҳужайра структураларининг кимёвий тузилишини ўрганишни кўяди. Цитокимёвий текширишлар орқали ҳужайрада биологик фаол моддаларнинг тарқалиши, миқдори аниқланади. Тегишли цитокимёвий реакциялардан сўнг бу моддалар микроскопларда бўялган ҳолда кўринади. Цитокимёвий таҳлил методлари жуда хилма-хил. Улардан бири ферментатив эритишдир. Агар асосли бўёқлар ишлатилса, улар тўғри келган оксил, нуклеин кислота ва муцинларнинг кислотали қисми билан бирикиши мумкин. Масалан, азур бўёғи цитоплазма, ядро ва ядрочанинг кислотали қисми билан бирикиб, уларни бўяйди. Агар препаратни РНК-аза ферменти билан олдиндан ишланган бўлса, цитоплазма ва ядроча кучсиз бўялади, ядро эса ўз рангини ўзгартирмайди. Агар ДНК-аза билан препарат ишланса, ядро ўзининг рангини тўлиқ йўқотади. Бундан, РНК цитоплазма ва ядрочада, ДНК эса ядрода жойлашади, деган ҳулоса келиб чиқади.

Бўяшнинг турли ўзига хос бўёқлари бўлиб, улар орқали у ёки бу модданинг ҳужайрада жойлашишини аниқлаш мумкин.

Бу метод билан ҳужайранинг таркибидаги оксиллар, уларнинг таркибидаги аминокислоталардан тирозин, триптофан, гистидин, аргинин ва бошқалар аниқланади. Шу асосда ҳужайранинг кимёвий тузилиши ўрганилади.

Нуклеин кислоталаридан ДНК Фельген реакцияси ёрдамида аниқланади. Кучсиз гидролиз қилинганда ДНК нинг пуринли асоси ажралади ва ДНК да альдегид группаси бўшаб қолади. Бу альдегид группаси Шифф реакцияси орқали аниқланади. У рангсиз фуксинли олтингурут кислотаси билан бирикиб қизғиш бинафша рангни ҳосил қилади.

Рибонуклеин кислотаси асосли бўёқлардан тионин, азур ИИ, пиронинлар билан бўяш орқали аниқланади. Цитокимёвий метод орқали шунингдек, полисахаридлар, липидлар, ферментлар, анорганик моддалар ҳам аниқланади.

VIII боб.Тирик ҳужайраларни текшириш методлари.

Вақтинчалик препаратлардан фойдаланиш.

Тирик ҳужайралар ва тўқималарни микроскопда текшириш ҳар хил мақсадлар учун қўлланилади: ҳужайраларни ҳар хил ташқи таъсирларда ўзгаришини ўрганиш, ҳужайрадаги модда алмашилиши қонуниятларини очиш, ҳужайравий тузилишларни ўрганиш, цитоплазманинг оқиши, ҳужайранинг ўтказувчанлигини билиш ва бошқалар учун.

Тирик ҳужайраларни ўрганиш учун махсус препаратлар тайёрланади. Майда организмлар предмет ойнасига бир томчи сув билан бирга қуйилади, устидан ёпқич ойна билан ёпилади ва микроскопда текшираверилади.

Ўсимлик ҳужайраларини сувда, совуққонли ёки иссиққонли ҳайвонлар ҳужайраларини эса физиологик эритмаларда ёки бошқа махсус эритмаларда ўрганилади.

Тўқималар культураси методи организмдан ташқарида ҳужайраларнинг кўпайиши ва ҳаёт кечириши учун муҳит яратишга асосланган.

Ёруғлик микроскопларида тирик ҳужайраларни кўриш мумкин. Қисқа муддат кузатиш учун ҳужайраларни предмет ойнасидаги суюқ муҳитга солинади. Агар уларни узоқ муддат кузатиш керак бўлса, махсус нам камералардан фойдаланилади.

Объект сифатида бир ҳужайрали организмлар, қон ҳужайралари, турли тўқималардан ажратиб олинган ҳужайралардан фойдаланиш мумкин. Барча ҳолларда, ҳужайра махсус танлаб олинган муҳитда ўрганилади. Эркин яшовчи бир ҳужайрали организмлар табиий шароитда яшайдиган муҳитда ўрганилади. Баъзи содда ҳайвонлар учун сунъий муҳит ишлаб чиқилган, унда улар яшаши, кўпайиши мумкин. Одатда, бу мослаштирилган тузлар эритмаси бўлиб, унга микроорганизмлар қўшилади, улар овқатлик бўлиб хизмат қилади.

Қон ҳужайралари ёки кўп ҳужайралиларнинг эркин ҳужайралари плазма томчисида ёки махсус синтетик муҳитда ўрганилади.

Суспензия ҳолида ҳужайралар культурасини яратиш назарий жиҳатдан тўлиқ автоматлаштирилиши мумкин.

Ҳужайраларни муаллақ ҳолда кўпайтиришда ҳужайраларнинг кўпайиши анча тез боради.

Хужайралар клонини олиш методи ҳам ишлаб чиқилган. Бунда иссиққонли ҳайвонларнинг алоҳида хужайраларидан колониялар ҳосил қилинади. Бунда хужайраларни микрокапиллярларга жойланади ва хужайралар кўпайган сари муҳит ҳажмини ҳам орттириб борилади. Хужайралар культурасини идишнинг тубида яратиш ҳам кенг тарқалган. Бунда 50 тадан 300 тагача хужайра муҳитга солинади. Ҳосил бўлган хужайралар колониясини қайта клонлаш мумкин ва битта хужайрадан кўплаб культура (линия) олиш мумкин. Клонлаш орқали хужайралар популяциясини майдалаб, сублинияларни ҳам олиш мумкин.

Хужайра популяцияларнинг культурасини яратиш методини такомиллашуви орқали турлича келиб чиқишга эга бўлган ўнлаб хужайра штамmlарини ҳосил қилинган. Бундай штамmlар чегарасиз муддат ўзгармай қолиши мумкин.

Жуда кўп цитологик проблемаларни ҳал қилиш учун лабораторияларда кўпчилик содда ҳайвон - хужайраларни ёки кўп хужайралиларнинг хужайраларини ўстириш, кўпайтириш талаб қилинади. Бунинг учун махсус шарт-шароитлар керак.

Ўсимлик ва ҳайвонлар хужайрасини ўстиришда ўзига хос озик моддалар танлаш анча қийин. Ҳайвонлар хужайраси, аввало қонда ва муртак суюқлигида, физиологик эритмаларда ўстирилади. Тўқима ва хужайраларни организмдан ташқарида (*in vitro*) ўстириш учун уларнинг нормал ўсиши ва ривожланишини таъминлаш керак. Бактерия ва содда ҳайвонлар пробиркада, Петри ва Кох косачасида, шиша идишларда, микроаквариумларда, кўп хужайрали организмлар хужайраси буюм ойнаси чуқурчасида, Каррел косачаси ва шиша идишларда ўстирилади. Бактериялар, содда ҳайвонлар, бир хужайрали сув ўтлар ва кўп хужайрали организмларни ўстириш учун минерал ва органик озик моддалар муҳити танланади. Бактериялар культураси озик муҳитида, инфузория ва туфелькалар пичан ёки сомон ивигмаларида, амёба культураси минерал муҳитда ўстирилади.

Ҳозирги вақтда 60 дан ортиқ компонентлардан иборат “199” номли муҳит ҳар-хил тўқималарни ўстириш учун ишлатилмоқда.

Ҳайвон орган ва тўқималарининг хужайраларини хужайра культураси шароитида ўрганилади. Ўсимликлар тўқимасини ўстириш 1892 йили Фехтинг, 1898 йили Рехингер, 1902 йили эса Габерланд, ҳайвонлар тўқималарини ўстириш 1907 йили Гаррисон, 1910 йили Бурров, 1911-1914 йилларда Каррел ва 1916 йили Максимовлар томонидан ишлаб чиқилди. Бу методни энг содда

варианти, озиқа муҳити билан тўлдирилган камерага унча катта бўлмаган тўқима парчаси солинади. Маълум вақтдан сўнг бундай парчанинг қирғоқларида хужайраларнинг кўпайиши ва ўсиши бошланади.

Бошқа ҳолда ажратиб олинган тўқима парчаси трипсин ферменти ёки **хелатон версен эритмаси** билан ишланади, натижада тўқима хужайралари алоҳида-алоҳида бўлиб тарқалиб кетади (диссоциация). Кейин уни, ичида озиқа муҳити бўлган идишга солинади, у жойда хужайралар идиш тубига тушади, ойнага ёпишиб кўпая бошлайди. Шу йўл билан бир қават хужайра культураси ҳосил бўлади, уни тирик ҳолда кузатиш қулай бўлади.

Ҳайвон тўқималаридан дастлабки культурани ҳосил қилиш учун эмбрионал материалдан фойдаланиш яхши натижа беради.

Тирик хужайрани ўрганиш усулларига яна **тўқималарни ўстириш усули** киради. Тўқима ва хужайраларни (*in vitro*) ва организм ичида (*in vivo*) ўстириш мумкин. Тўқималар организмдан ташқарида ўстирилганда махсус озиқ муҳитга ўтказилиши керак. Бу муҳитда хужайра ҳаракатланиш, бўлиниш ва табақаланиш (дифференцировка) қобилиятини сақлаб қолади. Тўқима бўлакчалари стерил муҳитда физиологик суюқлик сақловчи Петри идишига солиб майдаланади. Сўнгра майда бўлакчалар озиқ муҳитига ўтказилиб 38-39⁰С да сақланади. Ҳар 3-4 кундан сўнг уларни янги озиқ муҳитига ўтказиб туриш керак. Шу йўл билан тўқимани 10 йиллаб сақлаш мумкин.

Организмдан ташқарида хужайралар культурасини яратишда муҳитни янгилаб туришдан ташқари тегишли ҳароратни ушлаб туриш ҳам зарур. Совуққонли ҳайвонлар учун +20⁰С, иссиққонлилар учун +37⁰С.

Хужайралар культураси ҳозирги вақтда фақат цитологик текширишлар учун эмас, балки генетик, вирусологик, биокимёвий текширишларда ҳам қўлланилмоқда.

Ҳозирги вақтда ўсимлик хужайраларининг ҳам культураси яратилган. Бунинг учун ўсимлик тўқимасининг бир парчаси хужайра қобиғини эритувчи фермент билан ишланади. Ажралиб кетган хужайралар культурал муҳитга солинади, у ерда улар кўпайиб, кўпаяётган хужайралар зонасини ҳосил қилади.

Тирик хужайралар устидаги кузатишлар, одатда расмга олинади, тезлаштирувчи ёки секинлаштирувчи қурилма – цейтрафер орқали кинога олинади. Шу йўл билан хужайраларнинг бўлиниши,

фагоцитоз, цитоплазманинг оқиши, киприкларнинг ҳаракати каби жараёнларни кузатиш мумкин.

Тирик ҳолда бўяш методи. Хужайралар структура элементларининг тузилишини тирик ҳолда ўрганиш муҳим аҳамиятга эга. Бунинг учун хужайраларни тирик ҳолда бўяш методидан фойдаланилади, бунда тирик хужайра учун нисбатан кам захарли бўлган тирик ҳолда бўёвчи бўёқлардан фойдаланилади. Кимёвий тузилишига кўра улар ароматик катор органик бирикмаларга киради. Уларнинг кислотали ва асосли хусусиятга эга бўлганлари мавжуд. Кислотали бўёқлардан кўпроқ трипан кўки (0,5% ли) ва литилий кармин (20% ли) ишлатилади. Асосли бўёқлардан энг кўп нейтрал қизил (1:20000 ёки 1:50000) ва метилен кўки (1:1000 ёки 1:10000) қўлланилади.

Тирик ҳолда (витал) бўяш турли цитологик масалаларни ечишга ёрдам беради. Бу метод хужайранинг турли структураларини ўрганишга имкон беради. Масалан, янус билан бўяш орқали митохондрияларни, метилен кўки билан бўяш орқали нерв системаси ўрганилади. Бу метод турли таъсирлар натижасида хужайрада содир бўладиган ўзгаришларни аниқлашга имкон беради. Шу йўл билан “**паранекроз**” ҳодисаси ўрганилди.

Бундан ташқари тўқима тузилмаларини **ҳайвоннинг ҳаёти даврида ёки витал** (in vivo-ҳаёт) бўяш мумкин. Хужайраларнинг структура элементларини ҳар томонлама ўрганиш учун фиксация қилишдан аввал улар бўялади. Бунда, асосан, хужайрага кирган бўёқлар оксиллар билан бирикади, бутун цитоплазмага тарқалади ва айрим ҳолларда цитоплазмада донача ҳолида тўпланади.

Бу усул тирик хужайра ва тўқималарнинг тузилишини, баъзи бир моддаларнинг хужайрага кириши ва ундан чиқишини кузатишга имкон беради. Ҳаёт даврида бўяш учун ишлатилайган бўёқ моддаларни хужайра ёки организм яшаётган муҳит суюқлигида эритиш зарур. Бўяш муддатлари 15 минутдан 60 минутгача бўлади.

Бу бўёқлар хужайрага захарли таъсир қилмайди, цитоплазма диффузия ҳолда, бошқа қисмлар эса турлича бўялади.

Ҳозирги замон цитофизиологияси учун биринчи навбатда ажратиб олинган хужайраларнинг физиологик жараёнларини ўрганишга интилиш характерлидир.

Кейинги йилларда хужайраларнинг физиологик ҳолатларини ўрганиш методлари кенгайди. Биринчидан, алоҳида мускул ва нерв толаларини ажратишнинг методлари ишлаб чиқилди, иккинчидан, бош оёқли моллюскаларнинг гигантик нерв толалари топилди. Бу

толалар **аксоплазмани** чиқариб, уни сунъий эритмалар билан алмаштириш, хужайрага турли моддаларни ва мураккаб электродларни киритиш методлари билан ўрганилади. Бу методлар хужайра ўтказувчанлиги ва биоэлектрик ҳодисаларни ўрганишда муҳим аҳамиятга эга. Қатор янги методлар тўқимадан ажратиб олинмаган хужайраларнинг физиологик хусусиятларини ўрганишга имкон беради. Микроэлектрод техникасини қўллаш одатдаги электрофизиологик методларни соф цитологик методга айлантирди. Охирги йилларда микроэлектродлар хужайраици РН ва баъзи катионларнинг хужайра ичида ўрганишга эришилди. Бундан ташқари тирик хужайраларнинг эластиклик, нур тарқатиш, нур синдириш, электр ўтказувчанлик ва бошқа хусусиятлари ҳам ўрганилмоқда.

Хужайраларни баъзи бўёқларни гранула ҳолда йиғиш хоссаси ёт таначаларга нисбатан физиологик ҳимоя деб қаралади. Ҳақиқатдан ҳам Навашин ва унинг шогирдлари томонидан хужайра заҳаланганда гранула ҳосил қилиш сусайишини аниқладилар. Бир вақтни ўзида цитоплазманинг бўялиши кучаяди ва ядро бўяла бошлайди.

Тирик хужайрани бўяшнинг яна бир хили эозиннинг 1% ли сувли эритмаси билан бўяшдир. Бу метод тирик хужайраларни ўлик хужайралардан ажратишга имкон беради. Эозин ўлик хужайраларни диффузия ҳолда пушти рангга жуда тез бўяйди, тирик хужайраларни эса бўямайди. Шундай қилиб, витал бўёқлар билан хужайраларнинг бўялишига қараб, турли таъсирлар натижасида хужайраларни функционал ҳолати тўғрисида фикр юритиш мумкин.

Бу методни аҳамияти хужайра томонидан бўёқнинг йиғилишини белгиловчи миқдорий метод ишлаб чиқилиши билан кучайиб кетди. Витал бўяш методи хужайранинг бир бутунлигини бузадиган факторларнинг таъсир механизмини аниқлашда ва хужайра ўтказувчанлиги масалаларини ўрганишда кенг қўлланади.

IX боб. Микрокиносъёмка методи.

Тирик объектлар тадқиқ қилинаётганда тузилмаларни микрокиносъёмка, яъни микроскоп остида суратга олиш алоҳида ўрин тутади. Бу усул хужайрада кетаётган жараёнларни нормал, секинлашган, тезлашган ҳолда кинога олишга имкон беради. Бунинг учун **Цейтраффер** қурилмасидан фойдаланилади. У хоҳлаган интервалларда суратга олиш (кадрлар қилиш) учун хизмат қилади,

масалан, хужайраларнинг бўлиниши жуда тез содир бўлиши мумкин, бу ҳолда одатдагига нисбатан тезроқ олинса (кадрлар кўпроқ қилинса), экранда бу жараён секинроқ ўтади, натижада нормал шароитда пайқамай қолинадиган ҳолатларни яхшироқ кузатиш мумкин бўлади. Аксинча, узоқ давом этадиган жараёнлар(масалан, гулнинг очилиши каби) ни экранда қисқа муддатда кузатиш учун кинога олинаётганда камроқ кадрлар қилинади. Масалан, 1 минутда 1та кадр ва ҳоказо. Натижада одатий ҳолда 10 соат кетадиган жараён экранда 5-6 минутда кузатилиши мумкин

Бу метод хужайра ва организмда бўлаётган жараёнларни фақат кузатиш усулигина эмас, балки уларни хужжатлаштириш методи ҳамдир.

Х боб.Микрохирургия методи.

Цитологлар биринчи микрооперацияни ҳайвонлар организми устида ўтказдилар, бунда улар лупа ва препаровал игнадан фойдаландилар ҳолос.

Микрооперациялар алоҳида хужайраларда ёки тўқималарда махсус **микроманипулятор** деб аталувчи асбоб ишлаб чиқилгач ўтказила бошланди.

1901 йилда Схоутен Голландияда, 1904 йилда Барбер АҚШ да бир-биридан беҳабар дастлабки микроманипуляторни яратишди. 1912 йилда Чахотин, 1918 йилда Чемберсон, 1920 йилда Петерфи, Тейлор ва 1949 йилда Фонбрюнлар микроманипуляторларни янги, қулай моделларини яратдилар (8 расм).



8-расм. Янги авлод компьютерли микроманипулятори.

Охирги вақтларда телевизион, осциллоскопли, электрон мосламали, компьютерли микроманипуляторлар ишлаб чиқарилиб, қилинаётган микрооперациялар теле-ёки компьютер экранларида кўриниб туради.

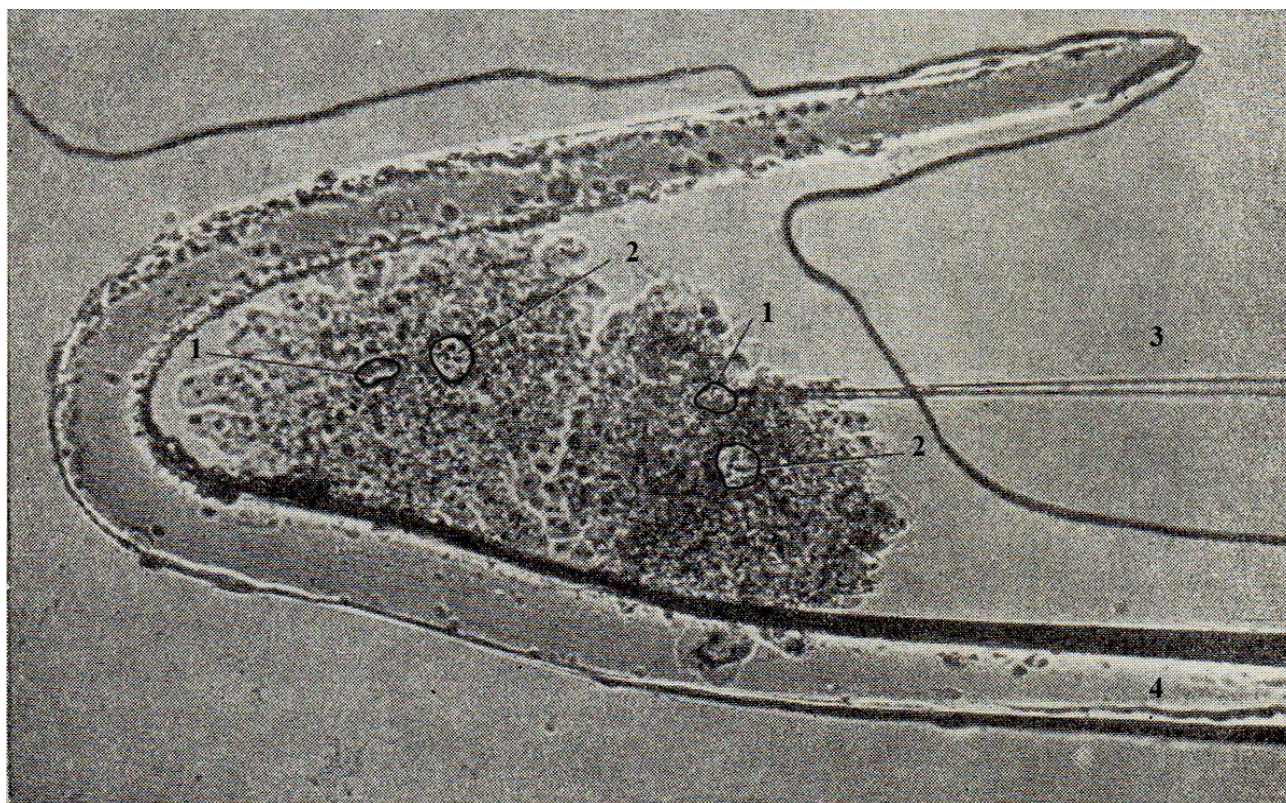
Микрохирургик операция ўтказиладиган объектни махсус ишлаб чиқилган қандайдир муҳит-физиологик эритма, вазелин ёғи, қон плазмаси ёки зардоби қуйилган ойнали камерага жойлаштирилади. Оддий осма томчидаги хўжайра ёпқич ойнага ёпишиши учун микросўрғич орқали ортикча сув сўриб олинади. Баъзан томчи томизиладиган жойга желатина ёки агар –агарни 1-2 % ли эритмаси суртилади, унга хўжайра анча мустаҳкам ўрнашади ва микрооперацияни ўтказишга қулайлик пайдо бўлади.

Бу метод тўқима ёки микроорганизмлар хўжайраларини ажратиш ва янги муҳитга ўтказишда кенг қўлланилади. Бундай операциялар шиша найчадан қилинган микросўрғич ёки микроилмоқчалар ёрдамида амалга оширилади. Бу метод дастлаб Тейлор ва Фарбер (1924)лар томонидан *Euplotes* киприкли инфузория микро-нуклеусини ажратиб олиш ва уни бошқа индивидга жойлашда ишлатилган эди. Бир амёбадан ядросини олиб бошқасига кўчириш (**трансплантация**) дастлаб (1914) Барбер томонидан, кейинчалик кўпчилик табиатшунослар томонидан амалга оширилди.

Командон ва Фонбрюн (1939) таклиф қилган методга асосан ядролар кўчириб ўтказиладиган иккита хўжайра илмоқча ёрдамида бир жойда ушлаб турилади, эгилган микросўрғич орқали ядро бир хўжайрадан иккинчисига итариб киргизилади(9 расм).

Шу усул билан Даниелли (1960) ўз шогирдлари билан ядро ва цитоплазманинг ирсиятдаги ролини аниқлаш мақсадида амёбаларда гетеротрансплантация (ҳар хил ядроларни кўчириб ўтказиш) ни

амалга оширди. Буни амфибийларда ҳам амалга оширилди (Гурдон,1963).



9-расм. Амёба ядроларининг кўчириб ўтказиш.

1-ядро;2-қисқарувчи вакуола;3-шиша микроигна;4-микроилмоқ.

Кўчириб ўтказилган қисмларнинг ирсиятдаги ролини ва кейинги тақдирини кузатиш учун тўқималар культураси энг қулай усул ҳисобланади. Бу операциялар ядро ва цитоплазмани ҳужайра ҳаётидаги ролини ўрганишга, уларнинг ирсий белгиларни ташишдаги ролини билишга ёрдам беради.

II қисм. Ҳужайра ва унинг тузилиши.

Ҳужайраларнинг шакли ва ўлчамлари. Барча ўсимлик, ҳайвон ва одам организми ҳужайралардан тузилган. Уларнинг ҳужайралари ўхшаш морфологик ва физиологик белгиларга эга бўлади. Улар ядро, цитоплазма ва ҳужайра қобиғидан ташкил топади.

Ҳужайра-бу одам, ҳайвон ва ўсимликлар организми тузилиши ва таракқиётининг асосида ётувчи тирик модданинг тузилиш формаларидан биридир.

Ядрони ўраб турувчи протоплазма **цитоплазма** деб аталади. Унда махсус ихтисослашган тузилмалар ва киритмалар бўлади. Муайян

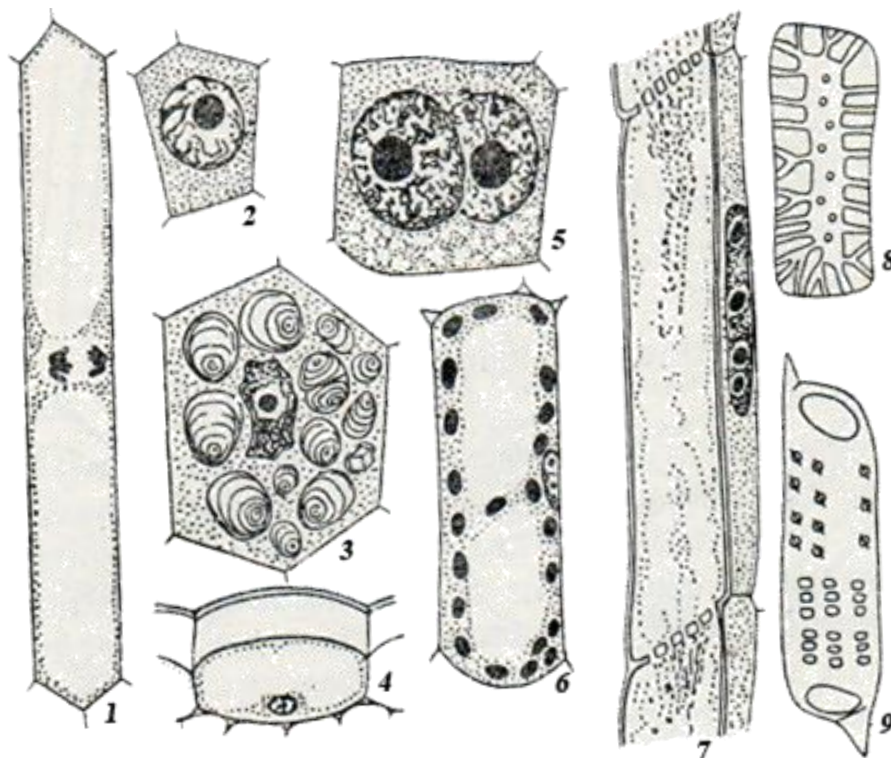
вазифа бажаришга мослашган тузилмалар **органонидлар** бўлиб, улардан бир хиллари ҳамма ҳайвон ва ўсимлик ҳужайраларида учраса, баъзилари фақат ҳайвон ёки фақат ўсимлик ҳужайраларида учрайди.

Ўсимлик ва ҳайвон ҳужайралари тузилишида умумийлик бўлишига қарамай, улар ташқи кўриниши, катталиги, ички тузилишлари билан бир-биридан фаркланадилар(илова 1 а,б).

Ҳужайранинг шакли сирт таранглигига ва цитоплазманинг илашимлилигига, ёнма-ён турган ҳужайраларнинг бир-бирига механик таъсир этишига в.б. га боғлиқ. Кўп ҳужайралар суюқ муҳитда сирт таранглиги қонуниятларига бўй сунган ҳолда сферик шаклга киради. Лейкоцитлар айланиб юривчи қонда ана шундай шаклга эга бўлади, турли таъсирлар натижасида ёлғон оёқлар чиқариб амёбоид ҳаракатланади ёки нотўғри шаклга эга бўлади.

Ўсимлик ва ҳайвон ҳужайралари шакли жиҳатидан бир –биридан кескин фаркланади. Ўсимлик ҳужайралари бир-бирларига нисбатан ҳосил қилган босими натижасида одатда, бир хил полигонал шакл ҳосил қилиб зич жойлашади.

Ўсимлик ҳужайралари турли-туман шаклли бўлиб, улар шакли жиҳатидан икки гуруҳга бўлинади. Паренхима шаклли ҳужайралар-эни бўйидан кам фарқ қиладиган ёки фарқ қилмайдиган ҳужайралардир. Ҳайвонларнинг эпителий тўқималарини ташкил қилувчи бундай ҳужайраларни кубсимон деб аталади. Баъзи паренхима ҳужайралари юмалоқ бўлади (10 расм).



10-расм. Ўсимлик ҳужайраларининг шакллари.

1,2-меристематик ҳужайралар;3-крахмал йиғувчи паренхима ҳужайраси;4-эпидермис ҳужайраси;5-икки ядроли ҳужайра;6-баргнинг ассимиляциян тўқимаси ҳужайраси;7-тўрсимон най ҳужайраси;8-тошсимон ҳужайра;9-найсимон тўқима ҳужайраси.

Прозенхима шаклли ҳужайраларнинг бўйи энидан бир неча марта узун бўлади. Ҳайвонларнинг бундай ҳужайраларини цилиндрсимон деб аталади.

Аксинча, ҳайвон ҳужайралари хилма-хил бўлиб, шакллари юмалоқ, овалсимон, дуксимон, призматик, юлдузсимон бўлиши мумкин. Кўпчилик ҳайвон ҳужайраларининг ўзига хос шакли вазифаси билан боғлиқ бўлади, масалан, трофик (озиклантирувчи) аҳамиятга эга бўлган ҳаракатчан тўқималардан қон ҳужайралари юмалоқ бўлади ва суяқ плазмада эркин ҳаракатланади. Аксинча, нерв ҳужайраларининг шакли мураккаб бўлиб, кўзғалишни катта масофага ўтказувчи ўсимталар билан таъминланган. Улар бир, икки ёки кўп ўсимтали бўлиши мумкин. Силлиқ мускул тўқимасининг ҳужайралари чўзинчоқ, дуксимон бўлиб, уларнинг қисқариши ва бўшашиши натижасида ҳаракат юзага келади(11 расм). Эпителий ва бириктирувчи тўқималарнинг ҳужайралари ясси, кубсимон, цилиндрсимон, дуксимон, нотўғри шаклли-ўсимтали бўлса, ғовак бириктирувчи тўқиманинг ҳужайралари юлдузсимон, амёбасимон, юмалоқ в.б. шаклли бўлиши мумкин.

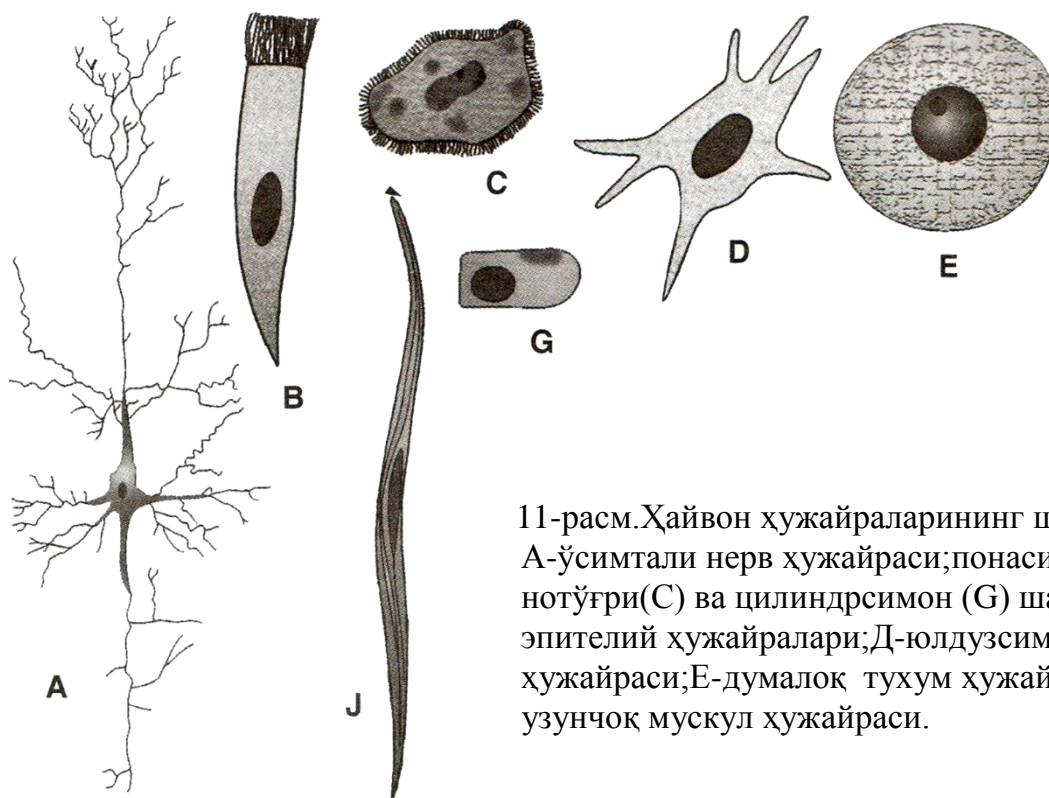
Эритроцитлар овалсимон, тухум ҳужайралар эса юмалоқ, овал ёки узунчоқ бўлади. Ўзгарувчан шаклли ҳужайралар (амёба, лейкоцитлар) ва доимий шаклли (сперматозоид, инфузория, эритроцит, эпителий ва нерв ҳужайралар) лар учрайди.

Мезенхима ва ретикуляр ҳужайралар эса ўсимтали бўлиб, улар орқали бир-бири билан тутшиб кетиб, синцитийларни ҳосил қилади.

Ўсимлик ҳужайралари, одатда, ҳайвонларникидан анчагина йирик бўлади, унинг протоплазмасида кўп миқдорда ҳужайра шираси сақланади. Вакуола у билан ҳужайранинг деярли ҳамма қисмини шундай тўлдириб турадики, ядро цитоплазманинг четки қисмида ёки цитоплазманинг озгина қисми билан ўралган ҳолда ҳужайранинг ўртасида жойлашади.

Ҳужайра шираси ўраб турган муҳитдан сувни тортиб олиб, ҳужайра пўстини таранг сақлаб турувчи жуда катта ички босим-

тургорни ҳосил қилади. Бу ўсимлик ҳужайраларининг ва улар томонидан пайдо бўлган кўламларнинг таранглигига сабаб бўлади.



11-расм. Ҳайвон ҳужайраларининг шакллари. А-ўсимтали нерв ҳужайраси; понасимон (В), нотўғри (С) ва цилиндрсимон (G) шакли эпителий ҳужайралари; Д-юлдузсимон суяк ҳужайраси; Е-думалок тухум ҳужайраси; J-узунчоқ мускул ҳужайраси.

Биргина ҳужайранинг тузилиши ва вазифасида организмдаги барча ҳужайралар учун хос бўлган умумий ўхшашлик бўлсада, конкрет ҳолатда улар фақат муайян вазифани бажаришга ихтисослашган. Шунга кўра, ҳужайраларнинг шакли турли-тумандир. Масалан, қопловчи эпителий ҳужайралари ясси, кубсимон, цилиндрсимон шаклда бўлса, қисқариш вазифасини бажарадиган мускул ҳужайралари дуксимон ҳужайралардир ёки цилиндрсимон толачалардан ташкил топган. Нерв ҳужайралари таъсирни ўтказишга мослашган бўлиб турлича ривожланган ўсимталарга эга.

Ҳужайраларнинг ўлчамига келсак, бир ўсимликнинг ўзида турли катталиқдаги ҳужайраларни кузатиш мумкин. Масалан, гўзада шундай ҳужайра борки, уни оддий кўз билан кўриб, қўл билан ушлаш мумкин. Масалан, пахта толаси бир ҳужайрадан иборат бўлиб, узунлиги 65-70 мм гача бўлади.

Ўсимликнинг асосий тўқимасини ташкил қилган паренхима ҳужайраларининг узунлиги 0,015 – 0,070 мм гача бўлади. Айниқса, мева паренхимаси ҳужайраси йирик бўлиб, эни 1 мм гача боради.

Прозенхима шаклли хужайралар анча узун бўлади. Масалан, кичитки ўт пўстлоқ толаси 80 мм узунликда, рами (толали ўсимлик) ники 200-500 мм бўлади. Баъзи ўсимликларда учрайдиган бўғимсиз сут найчалари битта хужайрадан иборат бўлиб, ундан ўсимликнинг барча органларига шохлар тарқалган бўлади. Бу хилдаги найчаларнинг умумий узунлиги бир неча ўн метрга бориши мумкин.

Хужайраларнинг ҳажми ҳам турли-тумандир. Ўсимлик ва ҳайвонларда оддий кўз билан кўринадиган хужайралар бўлади. Масалан, кушларнинг тухумининг диаметри бир неча см бўлса, жуда кўпчилик бошқа хужайраларнинг диаметри микронлар билан ўлчанади. Хужайраларнинг ҳажми тана катталигига боғлиқ бўлмайди, ҳар бир тур организм учун бир хил бўлади.

Бактерияларнинг хужайралари аксинча, жуда майда бўлади ва улар микронлар билан ўлчанади. Масалан, тупроқ бактериялари хужайраларининг узунлиги 1-4, йўғонлиги 0,5-1 микрон бўлади.

Кўп хужайралиларда хужайраларнинг сони астрономик бўлади. Масалан, одам танасидаги хужайраларнинг сони бир неча миллиардлар билан ўлчанади. Шу билан бирга кўп сонли содда ҳайвон, микроскопик сув ўтлари ва бактериялар биттагина хужайрадан ташкил топган. Бир хужайралилар бир бутун мустақил организмлардир. Шунинг учун улар ўзларининг физиологик хусусиятлари билан кўп хужайрали организмларнинг битта хужайрасидан фарқланади.

Ш қисм. Цитоплазма. Хужайранинг вакуоляр тизими.

Ҳамма организмларнинг хужайралари ҳаёт фаолиятнинг барча томонларини ўзида намоён қилувчи ягона тузилиш планига эга.

Хужайра уч асосий компонентлардан-ташқи мембрана, цитоплазма ва ядродан ташкил топади.

Хужайранинг танаси ва унинг ичидаги нарсалари ташқи муҳитдан ёки кўп хужайрали организмларнинг хужайралари бир-бирларидан цитоплазматик мембрана орқали ажралиб туради. Цитоплазматик мембрананинг ташқи юзасида хужайра қобиғи ёки девори жойлашади. У прокариотларда, айниқса, ўсимлик хужайраларида жуда яхши кўринади. Хужайранинг ядродан ташқари барча қисмлари **цитоплазма** деб аталади. Хужайра ичидаги барча

органонидларни тутиб турувчи тирик суюқ массани **протопласт** деб аталади. У сирт томондан хужайра деворига ёпишиб турувчи цитоплазманинг ташқи мембранаси-**плазмалемма** билан ўралган бўлиб, **тонопласт** қавати билан эса вакуоладан чегараланиб туради. Протопласт цитоплазма, мембрана ва органонидлардан таркиб топган бўлиб, бу органонидлар цитоплазманинг **мезоплазма** қатламида жойлашади ва ўзаро яқин физиологик моносабатда бўлади. Цитоплазма протопластнинг асосий массасини ташкил қилади, бошқа органонидлар эса цитоплазма ичида бўлади.

Ҳайвон хужайраларида цитоплазманинг бундай асосий моддасини **матрикс** ёки **гиалоплазма** деб аталади.

Цитоплазма илашувчан шилимшиқ, рангсиз, тиниқ, яримсуюқ ҳолатдаги модда. Лекин цитоплазманинг суюқлик ҳолати ўзгариши мумкин. Фаол яшаётган ўсимлик хужайраларида у суюқ бўлса, тинч ҳолатдаги куруқ, спора ва уруғларда деярли қаттиқ ҳолда бўлади.

Эукариотик хужайраларнинг цитоплазмаси бир хил эмас. Тузилиши ва таркибига кўра у ўз ичига гиалоплазма, мембранали ва мембранасиз компонентларни олади.

Бир мембранали компонентларга вакуоляр система (эндоплазматик тўр, Гольжи аппарати, лизосомалар, вакуолалар), мембранали органеллалар (митохондрия ва пластидлар), мембранасиз компонентларга эса, ҳайвон хужайралари учун характерли бўлган центриолалар, мембранасиз макромолекуляр комплекс ва структуралар-рибосомалар, микронайчалар ва микрофиламентлар киради.

XI боб. Цитоплазма. Гиалоплазма.

Гиалоплазма (hyaline-ялтироқ) цитоплазма матрикси бўлиб, хужайранинг энг муҳим қисми, унинг хақиқий ички муҳитини англатади. Унда ядро ва хужайранинг барча органонидлари жойлашади.

Электрон микроскоп остида цитоплазма матрикси гомоген ёки майда доначали структура ҳолида кўринади. Гиалоплазма ўз ичига турли биологик полимерлар-оқсиллар, нуклеин кислоталар, полисахаридларни бириктирувчи мураккаб коллоид система ҳисобланади. Бу система **зол** (суюқ) ҳолатидан **гель** ва аксинча, гелдан зол ҳолатига ўта олади.

Электрон микроскопик ва физик-кимёвий усулларни қўллаш орқали цитоплазма ташкилланган, тартибга солинган кўп компонентли система эканлиги ҳақида тасавурлар ҳосил бўлди. Гиалоплазманинг айрим зоналари шароит ва функционал ҳолатига қараб ўзининг агрегат ҳолатини ўзгартира олади. Масалан, тубулин оқсили молекулаларининг айримлари гиалоплазмада тарқалган ҳолда бўлиб, маълум вақтда улар йиғилишиб микронайчаларнинг узун найсимон структурасини ҳосил қилади. Микронайчаларнинг ўз-ўзини йиғиш хусусияти қайтар жараён ҳисобланади. Ҳужайра ҳаётининг шароити ўзгарса, микронайчалар тубулини мономер молекулаларга парчаланиб кетади.

Кўпчилик ҳужайраларда, амёбаларда, турли эпителий ҳужайраларида гиалоплазма ингичка ипларни тутади, улар бир-бирларини турли йўналишларда кесиб ўтиб кигизга ўхшаш структурани ҳосил қилади.

Шундай қилиб, дастлаб қараганда гомоген бўлиб кўринган гиалоплазмада оқсил молекулаларининг турли фибрилляр, ипсимон комплекслари ҳосил бўлиши ёки парчаланиб кетиши мумкин экан.

Агар ҳужайра гомогенатидан ядро, мембранали структуралар ва рибосомаларни чўкмага туширилса, чўкма усти суюқлиги (**цитозол**) гиалоплазманинг барча кимёвий компонентларини ўз ичига олади.

Гиалоплазма таркибига макромолекуляр моддалардан асосан, турли глобуляр оқсиллар ва цитоплазматик матрикс ферментлари киради. Улар эукариотик ҳужайралар умумий оқсилларининг 20-25 % ини ташкил қилади. Бактериал ҳужайраларда гиалоплазма оқсиллари умумий оқсилларнинг 50 % ини ташкил қилади.

Матрикснинг энг муҳим ферментларига гликолиз ферментлари, қанд, азотли асос, аминокислоталар, липид ва бошқа муҳим бирикмалар метаболизми ферментлари киради. Матриксда оқсил синтезида аминокислоталар ва ДНК ларни фаоллаштирувчи ферментлар бўлади. Ҳужайранинг осмотик, буфер хусусиятлари гиалоплазма структурасига боғлиқ бўлади.

Гиалоплазманинг энг муҳим хусусиятларидан бири шуки, у ярим суюқ муҳит сифатида ҳужайранинг барча структураларини бирлаштиради ва уларнинг бир-бирлари билан таъсирланишини таъминлайди. Гиалоплазма орқали аминокислоталар, ёғ кислоталари, нуклеотидлар, қандларнинг ҳужайра ичида ташилиши амалга ошади. Гиалоплазмада ионларнинг плазматик мембранага ва ундан ташқарига, митохондрияларга, ядро ва вакуолаларга доимий

оқими бўлиб туради. Гиалоплазма АТФ молекуласи массасини сақлаш ва кўчиб туриш зонаси ҳисобланади.

Фақат гиалоплазма орқали сувда эриган турли моддаларнинг хужайрага кириши ва чиқиши амалга ошади. Гиалоплазмага **фагоцитоз** йўли билан нисбатан қаттиқ заррачалар, **пиноцитоз** йўли билан эса суюқ томчилар киради. Бу моддалар гиалоплазмада турли жойларга тарқалади ва ўзгаришларга учрайди.

Гиалоплазмада захира моддаларнинг тўпланиши содир бўлади. Гиалоплазма структура ва морфологик жиҳатдан тўлиқ ўрганилмаган.

1980 йилда К.Портер электрон микроскоп орқали хужайра гиалоплазмасида **микротрабекуляр тўр** (система) деб аталувчи структурани кузатди. У ўта юпқа кесмаларда яхши кўринмайди, аммо бутун хужайраларни ўрганилганда цитоплазманинг айниқса, четки қисмларида уч ўлчамли тўр шаклида кўринади. Бу система бир-бирини турли йўналишларда кесиб ўтувчи ва хужайра ичи компонентлари-микронайчалар, турли фибрилл структуралар, мембранали органеллалар ва плазматик мембраналарни бир-бирига боғловчи ингичка(йўғонлиги 2-3нм) фибрилли тўрдан иборат бўлади. Фибриллар кесишган жойларда рибосомалар гуруҳи (полисома) жойлашади. Ингичка иплар системаси гиалоплазмани оксилларга бой бўлган суюқ ва трабекулалар оралиғидаги суюқ фазага ажратади(илова,2).

Трабекуляр система бир-бири билан бирикиб мураккаб комплексни ҳосил қилувчи турли оксиллардан ташкил топади. Унинг функционал аҳамияти хужайраичи синчини ҳосил қилишдангина иборат бўлмай, улар цитоплазмада турли органоидлар, ферментларнинг доимий жойлашишларини ҳам таъминлайди. Бу система ташқи муҳит факторларининг ўзгариши натижасида парчаланиб кетиши мумкин.

Цитоплазманинг кимёвий таркиби.

Содда ҳайвонлар, ўсимлик ва ҳайвон хужайралари ўхшаш моддаларни ўз таркибида тутати. Бу уларнинг келиб чиқишини умумий эканлигини кўрсатади.

Тирик хужайра цитоплазмасини, унинг мураккаб қурилишини бузмаган ҳолда кимёвий таҳлил қилиб бўлмайди. Цитоплазмани оддий уй ҳароратида хужайра таркибидан ажратиб олинса, унинг тирик ҳолатига хос кимёвий таркиби бузилиши мумкин. Шунинг

учун цитоплазмани ажратиб олиш ва кимёвий таҳлил қилиш 0-4 °C да олиб борилади.

Хужайранинг таркибида 60 га яқин кимёвий элемент борлиги аниқланган. Хужайрада фақат тирик табиат учун хос деб ҳисобланиши мумкин бўлган элемент топилган эмас.

Хужайранинг таркибида кимёвий бирикмалардан сув-75-85% ни, оксиллар-10-20%, ёғлар-1-5%, карбонсувлар-0,2-2,0%, нуклеин кислоталар-1-2%, паст молекулали органик моддалар –0,1-0,5% ва анорганик моддалар-1,0-1,5% ташкил қилади.

Сув хужайранинг ҳаётида катта аҳамиятга эга, унинг иштирокида мураккаб биокимёвий жараёнлар амалга ошади. Хужайрада сув эркин ва боғланган ҳолда бўлади. Моддалар алмашинуви жараёнида ўзаро реакцияга кирувчи моддаларнинг эритувчиси сифатида сув иштирок этади. Боғланган сув (хамма сувнинг 4,5% и) оксил молекулалари томонидан ушлаб турилади ва цитоплазманинг таркибига киради. Сув цитоплазманинг оксил моддалар ва бошқа мураккаб органик моддаларнинг майда заррачалари билан бирга **дисперс система** ҳосил қилади. Дисперс лотинча сўз бўлиб, тарқалмоқ маъносини англатади. Бунда сув **дисперс муҳити** деб аталиб, унда тарқалган моддаларнинг майда заррачалари **дисперс фазаси** дейилади.

Цитоплазма куруқ моддасининг асосини юқори молекулали оксиллар ташкил қилганлиги учун у коллоидли табиатга эга.

Агар коллоид эритмадаги мицеллалар зользарядларини ва гидрат қатламларини бутунлай йўқотса, коллоид заррачалари бир-бири билан ёпишиб йирик заррачалар ҳосил қилган ҳолда муҳитдан ажралиб чиқиб кетади. У ходисага **коагуляция** (ивиш) деб аталади. Бундай ҳолда коллоид заррача яна қайтиб золь ҳолатига келмайди. Кўпчилик гидрофил коллоидлари эритмаларда, жумладан цитоплазмада, муҳитдаги сув камая бориши билан коллоид заррачалари бутун эритма ичида туташ тўрлар ҳосил қилади, натижада муҳит ўз ҳаракатчанлигини йўқотади. Шундай қилиб, коллоид заррача бир бутун туташ фазадан ва муҳитдан иборат бўлиб қолади. Бундай ҳодиса **студенлашиш** деб аталади. Коллоид заррачанинг ивиган ҳолати **гель** деб аталади.

Ивиган вақтда фаза билан муҳит бир-биридан ажралмайди. Ивиқ яна сув шимиб золь ҳолатига ўтиши мумкин. Масалан, уруғ пишиб етилаётганда у сув йўқотиб хужайралардаги цитоплазма ивиқ ҳолатига ўтади. Уруғнинг униш пайтида унга сув шимилиб

цитоплазманинг илгариги коллоид ҳолати тикланади. Бу цитоплазманинг энг муҳим хусусиятларидан биридир.

Ҳужайрада синтез ва парчаланиш, коллоидлар коагуляциядан гелларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг яна қайтадан зольга айланиш жараёнлари тўхтовсиз бўлиб туради. Бу жараёнларни қанчалик шиддат билан бориши цитоплазма коллоидлари билан электролитлари орасида узлуксиз кечадиган муносабатларга боғлиқ. Бу муносабат натижасида цитоплазма коллоидларидаги оксил моддалар ўз зарядларини тез ўргартиради. Бу ҳол цитоплазма коллоидининг барқарорлигини таъминлайди ва унда борадиган физиологик жараёнларни одатдан ташқари равишда кенгайтиради. 50-60⁰С да цитоплазма тирикга хос структурасини йўқотиб, ундаги оксиллар денатурацияга учрайди. Лекин 70-80⁰ ҳароратли сув муҳитда яшайдиган бактериялар ва кўк-яшил сув ўтлари, қайноқ булоқларда яшайдиган балиқлар ҳам мавжуд. Пичан таёқчаси деб аталадиган бактерияларнинг споралари 30 минут давомида қайнатилганда ҳам ўлмайди.

Ҳужайра таркибидаги сув йўқотилса, у кам фаол бўлиб қолади ва барча ҳаётий белгиларни йўқотиши ва **анабиоз** ҳолатига тушиши мумкин.

Ҳужайрадаги барча реакциялар фақат сув иштирокида бўлади. Масалан, оксиллар, ёғлар ва карбонсувларнинг парчаланиши сув билан бўлади. Бундай реакциялар **гидролиз** дейилади.

Ҳужайрадан сувни чиқариб юборилганда миқдор ва аҳамият жиҳатидан биринчи ўринни оксиллар эгаллайди. Оксил ҳужайранинг қуруқ ҳолдаги оғирлигини 50-80% ини ташкил этади.

Оксиллар-ғоят мураккаб моддалардир. Ўзининг кимёвий таркибига кўра азот, углерод, кислород ва водороднинг бирикмалари ҳисобланади. Азотнинг иштирок этиши булар учун хос бўлиб, у туфайли оксил бирикмалари карбонсув ва ёғлардан ажралиб туради. Оксиллар санаб ўтилган элементлардан ташқари олтингугурт, фосфор сақлайди. Қуруқ оксил моддасининг тахминан, 50 % ини углерод, 21,5-23,5 % ини кислород, 15-17% ини азот, 6,3% ини водород ва 0,3-2,5 % ини олтингугурт ва фосфор ташкил қилади.

Оксиллар ниҳоятда хилма-хилдир ва таркибининг мураккаблиги билан бир-биридан фарқланади. Уларнинг ҳар-хил турлари организмда бир хил аҳамиятга эга эмас.

Оддий оксиллар-**протеинлар** орасида ҳақиқий оксиллар-**альбуминлар** (қон зардоби оксили) ва **глобулинлар** (қон фибрини, мускул оксили) энг муҳимларидир. Шунингдек, протеинларга таянч

тўқималарда асосий материал бўлиб хизмат қилувчи ва қайнатганда елим берувчи альбуминоидлар (**коллаген, хондрин, кератин**) ҳам киради.

Ҳужайра ҳаётида мураккаб оқсилларнинг оқсил бўлмаган моддалар билан бирикмаларининг аҳамияти ҳам катта. Цитоплазма таркибидаги оқсилларнинг кўп қисми липоидлар билан бирикиб **липопротоидлар** (митохондрияларда, ички тўрсимон аппаратда), нуклеин кислоталари билан бирикиб **нуклеопротеидлар** (ядро, цитоплазмада), карбонсувлар билан бирикиб **гликопротеидлар** (шилимшиқ), турли пигментлар билан бирикиб **хромопротеинлар** (пластидларда) ни ҳосил қилади. Таркибига темир кирадиган мураккаб оқсил **гемоглобин**дир.

Оқсилларни яна **протеинлар** деб ҳам аталади (протос-биринчи, асосий). Бу унинг ҳаётдаги биринчи даражали аҳамиятини ифодалайди.

Оқсилларнинг молекуляр оғирликлари жуда ҳам каттадир. Тухумнинг оқсили альбуминнинг молекуляр оғирлиги 36000 га, мускулнинг оқсили актомиозинники 1,5 млн га, қоннинг оқсили гемоглобинники эса 63000 га тенг.

Оқсил молекулаларининг тузилишида минглаб атомлар иштирок этади. Шунинг учун уларни **макромолекулали** моддалар дейилади. Оқсиллар полимерлар ҳисобланиб, уларни ҳосил қилишда одатдагидек, бир хил мономерлар иштирок этмайди, балки 20 хилдан ортиқ аминокислоталар иштирок этади. Уларнинг таркибида аминокислота - NH_2 ва карбоксил группа- COOH бўлганлиги учун **аминокислоталар** деб аталади.

Мономерлар бир-бирлари билан пептид боғ- NH-CO- ҳосил қилиб бирлашадилар. Ҳосил бўлган бирикма **пептид** деб аталади. Шу йўл билан бир неча аминокислота бирикади. Шунинг учун ҳар қандай оқсил **полипептид**дир.

Оқсил молекуласи таркибидаги аминокислоталарнинг ўзаро жойлашиш тартиби ва миқдори уларнинг турли-туманлигини белгилайди. Агар оқсил таркибидаги бирон аминокислотанинг занжирдаги ўрни ўзгартирилса, ёки бир аминокислота иккинчи аминокислота билан алмашса бутунлай бошқа хусусиятга эга бўлган оқсил молекуласи ҳосил бўлади. Бинобарин, ҳаётнинг асосини оқсил моддалари ташкил қилар экан, ер юзидаги ўсимлик ва ҳайвонот дунёсининг турли-туманлиги ҳам чексиздир.

Ҳар хил ташқи факторлар таъсири остида оқсил молекуласининг тузилиши ўзгаради буни **денатурация** дейилади.

Хужайранинг ҳаётида оқсилларнинг роли жуда катта ва хилма-хилдир. Хужайрада бўладиган реакциялар хужайра катализаторлари ёрдамида боради. Бундай **биологик катали-зоторлар оқсиллар, ферментлар ёки энзимлар** деб аталади.

Оқсиллар овқат ҳазм қилиш ферментлари таъсирида оддий бирикмаларга осон ажралиб кетади. Оддий оқсиллар парчаланишидан ҳосил бўлган сўнгги маҳсулот-аминокислоталардир. Парчаланишдан ҳосил бўлган аминокислоталар янги оқсиллар тузилишига сарфланади. Хужайранинг хусусияти ҳам шуки, у овқат маҳсулотларидаги оқсилларнинг аминокислоталаридан ўзига хос бўлган оқсиллар синтезлайди.

Бундан ташқари оқсиллар **сигнал** функциясига эга. Хужайранинг ҳар хил ички ва ташқи муҳитнинг ўзгаришига жавоби хужайраичи реакциялари ёрдамида бўлади.

Хужайранинг ҳамма ҳаракат реакциялари махсус қисқарувчи оқсиллар ёрдамида бўлади. Юқори ҳайвонларнинг мускулларида, содда ҳайвонларнинг хивчинларида ва бошқа ҳар қандай қисқарувчи қисмларда оқсиллар бўлади. Улар аденозинтрифосфат кислотаси (АТФ) билан таъсирлашиб уни емиради, ўзлари эса қисқарадилар. Шундай қилиб, оқсиллар **қисқариш** функциясига эгадирлар.

Маълумки, кислород **гемоглобин** (қоннинг оқсили) билан бирикиб, тананинг барча қисмларига тарқалади. Бу оқсилнинг **транспорт** функциясидир.

Агар организмга четдан ёт таначалар-моддалар тушиб қолса, организмда махсус **антитела** деб аталувчи оқсиллар ишлаб чиқарилади, у ёт таначани бириктириб олиб уни зарарсиз ҳолга келтиради. Бу оқсилларнинг **химоя** вазифани бажаришини кўрсатади.

Ниҳоят, оқсиллар хужайра ва унинг структура элементларининг **қурилиш материали** ҳамдир.

Хужайрада жамғариладиган оқсиллар ҳам бўлади ва уларни **конституцион оқсиллар** деб аталади.

Бундан ташқари, хужайранинг таркибида унинг фаоллигини таъминловчи энергия манбаи бўлган карбонсувлар, ёғлар ва ёғсимон моддалар ҳам бўлади. Маълумки, хужайраларнинг ҳаракати, секреция, биосинтетик жараёнлар ва бошқалар энергия сарф бўлиши билан бўлади. Бу энергияни хужайра карбон-сувларнинг парчаланиши ва оксидланишидан олади. Бундан ташқари, карбонсувлар хужайраларнинг қурилишида иштирок этади.

Масалан, ўсимлик ҳужайраларининг деворлари клетчатканинг карбонсувидан тузилган. Ўсимлик ҳужайраларининг қуруқ оғирлигининг 90% ини, ҳайвон ҳужайраларининг эса 1% ини **карбонсувлар** ташкил этади.

Карбонсувлар фақат учта элементдан: углерод, водород ва кислороддан ташкил топган. Булар учун характерлиги шуки, водород билан кислород худди сувдаги каби 2:1 нисбатда бўлади. Демак, карбонсувлар – углероднинг сув билан бирикмаси бўлиб, номи ҳам шундан келиб чиққан. Карбонсувларнинг умумий формуласи $C_n (H_2O)_n$, шу билан бирга табиий карбонсувларда углерод атомларининг сони 5,6 ёки шу сонларга бўлинадиган марта кўп сонга тенг бўлади.

Карбонсувлар **оддий** ва **мураккаб** бўлади. Мураккаб карбонсувлар шакарли группалар ёки **моносахаридлар** деб аталувчи оддий карбонсувларга парчаланadi. Ҳужайрадаги алмашинувда, қонда ва тўқима ширасида учровчи оддий карбонсув –**глюкоза** муҳим рол ўйнайди. Мураккаб карбонсувлар **полисахаридлар** деб аталиб, тўрттадан ортиқ миқдордаги моносахаридлардан ташкил топади.

Карбонсувли эритмалар ҳайвон ҳужайраларида **гликоген** шаклида бўлади. Бу модда сувда яхши эрийди ва диффузия ёрдамида осон тарқалиб кетади. Одатда, фиксаторлар уни ҳар хил катталиқдаги зич бўлакчалар шаклида чўкмага туширади. Гликоген жигар ҳужайраларида осон топилади, бу ерда айниқса овқатлангандан сўнг кўп бўлади. Жигар ҳужайраларининг гликогени электрон микроскопда кўринадиган заррачалардан тузилган. Электрон микроскопик текширишлар уларнинг ҳосил бўлиши, эндоплазматик тўр билан боғлиқлигини кўрсатди; гликоген миқдори сунъий озайтирилганда эндоплазматик тўр кўпаяди, оширилганда эса, аксинча камаяди. Гликогеннинг синтезида иштирок этувчи ферментлар шу турнинг мембраналари билан боғлиқ деб тахмин қилинмоқда. Гликоген мускул толаларида жуда кўп миқдорда бўлади, бу ерда у мускул толалари бажарадиган ишлар учун асосий энергия манбаи бўлиб ҳисобланади. Мускуллардаги гликоген миқдори озикланиш, иш бажариш ва бошқаларга боғлиқ ҳолда анчагина ўзгариб туради. Гликоген нерв ҳужайраларида ҳам топилди, уларда унинг бўлиши мумкинлиги яқингача тан олинмас эди.

Ёғлар ҳам ҳар қандай ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларида бўлади. Кўпчилик ҳужайраларнинг 5-15% , ёғ тўқималари ҳужай-раларининг эса 90%гача қисмини ёғлар ташкил этади.

Ҳужайрада яна ёғсимон моддалар-липоидлар ва уларнинг оксиллар билан бирикмалари **липопротеинлар** бўлади. Улар ҳам карбонсувлар ва ёғлар каби энергетик функцияга эга. Баъзан улар химоя функциясини ҳам намоён қилади.

Баъзи касалликларда ёғнинг ажралишида цитоплазма ва умуман ҳужайранинг ҳамма қисми бузилади, бу унинг табиий бўлмаган ҳолатидан дарак беради ва **ёғли бузилиш** деб аталади. Одатда эса, цитоплазмада ёғнинг тўпланиши ҳужайранинг нобуд бўлишига олиб келмайди. Уни сарфлаб бўлгач ҳужайра дастлабки ҳолатига қайтади.

Экскретлар-алмашинув маҳсулотлари бўлиб, ҳаётий жараёнларда иштирок этмайди ва зарарли моддалар сифатида организмдан чиқариб юборилади.

Секретлар-безли ҳужайралар фаолиятининг маҳсулотларидир. Экскретларга қарама-қарши ўлароқ, улар организм учун зарур бўлган моддалардир. Булар ҳужайрада тўпланиб кейинчалик эса ундан чиқарилиб юборилади. Ҳужайра маҳсулотларининг бу категориясига ферментлар ҳам киритилади.

Пигментли киритмалар деб, ҳужайрада тўпланиб унга ранг берувчи бўялган моддаларга айтилади. Пигментларнинг кўп хили бор. **Меланин** деб аталувчи қорамтир-жигарранг ёки қора пигментлар жуда катта аҳамиятга эга. Улар, асосан, эпителиал ва баъзи бириктирувчи тўқима ҳужайраларида учрайди. Меланинлар кимёвий жиҳатдан ғоят чидамли гранулалар шаклида бўлади, улар эпителийда тўпланиб, тери ва сочларга қорамтир ранг беради.

Пигментларга оксил-глобиндан ва бўялган модда гемдан ташкил топган қоннинг бўялувчи моддаси-**гемоглобин** ҳам киради. Гемоглобин темир сақлаганлиги туфайли кислород билан осонгина мустаҳкам бўлмаган бирикма ҳосил қилади ва организмда кислородни ташиб юрувчи модда ҳисобланади.

ХII боб. Цитоплазматик мембрана.

Ҳужайра мембраналарининг, ташқи цитоплазматик мембрана, органоидлар мембраналарининг барчаси учун умумий бўлган хусусият уларнинг юпқа (6-10нм) бўлиши, липопротеид характерда бўлиши ва ёпиқ система эканлигидир. Ҳужайрада эркин учи бўлган

очиқ мембрана бўлмайди. Хужайра мембраналари доимо бўшлиқ ёки қисмларни чегаралаб туради, шундай қилиб, уларни муҳитдан ажратиб туради. Плазматик мембрана хужайранинг мураккаб шаклга ва кўплаб ўсимталарга эга бўлган юзасини бутунлай қоплаб туради, ҳеч қаерида узилиб қолмайди. У цитоплазманинг ичидаги структураларни ташқи муҳитдан ажратиб туради. Хужайраиçi ёпиқ мембраналар пуфакчалар-шарсимон ёки ясси шаклли вакуолаларни ҳосил қилади. Ясси вакуолалар мембрана халталари ёки цистернларни ҳосил қилади. Кўп ҳолларда, мембраналар билан ўралган бўшлиқлар мураккаб тузилишга эга бўлади. Улар тўрни ҳосил қилади, бу ҳолда ҳам бўшлиқлар узликсиз мембрана билан чегараланади ва гиалоплазмани вакуола ва цистернларнинг ички моддаларидан ажратиб туради.

Митохондрия ва пластидларнинг мембраналари ҳам шундай хусусиятга эга. Улар, ичидаги нарсаларни мембранали бўшлиқлар ва гиалоплазмадан ажратиб туради. Ядро қобиғи ҳам икки мембранали шарсимон халта кўринишида бўлади. Ядро қобиғи мембраналари кариоплазма ва хромосомаларни бир-биридан, перинуклеар бўшлиқ ва гиалоплазмадан чегаралаб ажратиб туради.

Хужайра мембраналарининг бу умумий хусусиятлари уларнинг кимёвий таркиби ва липопротеид табиатидан келиб чиқади.

Хужайра мембранасининг кимёвий тузилиши ва хусусиятлари.

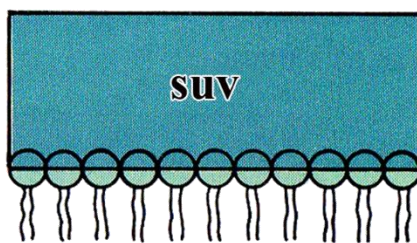
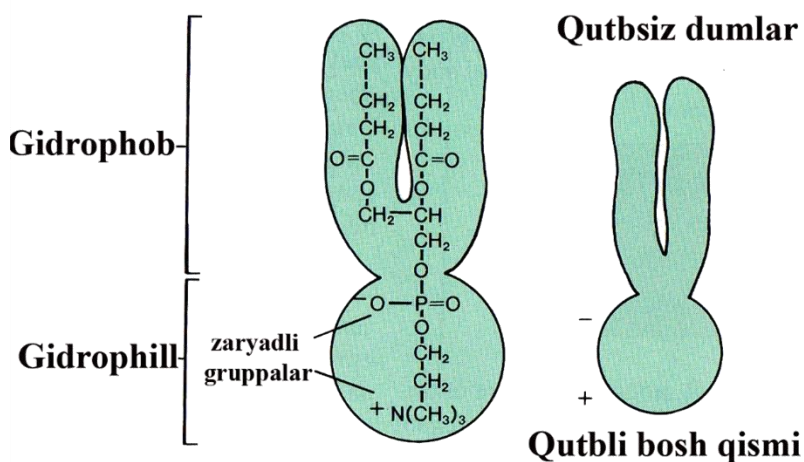
Кўпчилик мембраналарнинг липид ва оксилларининг массаси деярли тенг (40 -60 %), аммо сон жиҳатидан майда липид молекулалари кўпроқ бўлади. Липидларнинг турли -туманлиги юқори эмас, оксилларнинг турли-туманлиги эса юқори бўлади.

Липидларга органик моддаларнинг сувда ёмон эрийдиган (**гидрофоб**) ва органик кислота ва ёғларда яхши эрийдиган (**липофил**) лари киради. Хужайра мембранасида учровчи липидларнинг характерлилари глицеролидлар (кефалин, лецитин, кардиолипин), сфинголипидлар (сфингомиелин, цереброзид) ва холестеринлардир. Ўсимлик хужайраларида холестерин топилган эмас, уларда фитостеринлар учрайди. Бактерияларда стеринлар бўлмайди. Мембрана липидларининг характерли хусусияти шундан иборатки, уларнинг молекуласи иккита функционал қисмларга ажралади: ёғ кислоталаридан ташкил топган кутбсиз, заряд ушламайдиган дум ва зарядли кутбли бошчаларга (12 расм). Кутбли бош қисми ўзида манфий зарядни ушлайди ёки нейтрал (бир вақтни

ўзида ҳам мусбат, ҳам манфий зарядлар ушловчи) бўлиши мумкин. Липидларнинг қутбсиз дум қисми ушлаши уларнинг ёғ ва органик кислоталарда яхши эришини кўрсатади.

Агар қутбли липидларни сув билан аралаштирилса мицеллалардан тузилган эмульсия ҳосил бўлади. Бунда зарядсиз (гидрофоб) думлар мицелла марказида бир хил фазани ҳосил қилади, зарядланган гидрофил бошча сув фазасига чиқиб туради. Холестриннинг ўзи мицелла ҳосил қилмайди, аммо қутбли липидлар мицелласига осонгина боғланиб аралаш типдаги мицеллаларни ҳосил қилади. Аксинча, липидларга озгина сув қўшилса тўнтарилган шаклли мицеллалар ҳосил бўлади: уларнинг гидрофоб думлари ёғ фазасига чиқиб туради, зарядли (гидрофоб) бошчалар мицелла ичида жойлашади (илова,3).

Сув юзасида қутбли липидлар эритмаси мономолекуляр пардани ҳосил қилади, унда сув фазасига зарядли (гидрофил) бошчалар йўналади, зарядсиз думчалар нисбатан гидрофоб ҳаво фазасига қараган бўлади. Мембранадан ажратиб олинган (экстракция қилинган) липидларни ёки турли липидларни олиб сув билан аралаштириб бимолекуляр қатлам (мембрана)ни олиш мумкин. Қатламни периферик-сув фазасига қараган қисми, асосан зарядли бошчаларни тутати, зарядсиз думчалар марказий гидрофоб зонани ҳосил қилади. Бундай сунъий системаларда липид мицеллалари ва мембраналар оксиллар билан ўзларининг қутбли зоналари ёки гидрофоб думчалари орқали ўзаро таъсирлашиши мумкин ва сунъий липопротеид мембранани ҳосил қилади. У хужайрадан ажратиб олинган мембрана билан жуда ўхшаш бўлади.



12-расм. Мембрана липид қаватининг тузилиши

Уларнинг қалинлиги 7,5 нм га тенг. Осмий тўрт оксиди билан бўялганда электрон микроскопда уч қаватли структура кўринади. Иккита периферик қорамтир қатлам, ҳар бири 2,5 нм ли ва оқиш, марказий тахминан 2,5 нм ли структуралар ҳосил бўлади. Табиий ҳужайра мембраналари ҳам худди шундай тузилишга эга бўлади.

Турли ҳужайра мембраналари бир-биридан липидларнинг сони билан фарқланади. Масалан, плазматик мембрана 35-40 %, митохондрия мембранаси-27-29 % липид ушлайди. Шванн ҳужайраларининг миелинли қобиғида 80% гача липид бўлади.

Ҳужайра мембраналари бир-биридан липид таркиби орқали кескин фарқланади. Масалан, ҳайвонлар ҳужайрасининг плазматик мембранаси холестринга бой (30 % гача) ва уларда лецитин оз бўлади, митохондрия мембранасида эса аксинча, фосфолипидлар кўп, холестрин оз бўлади.

Эндоплазматик тўр фракциясида умумий липидларнинг таркибидаги барча фосфолипидларнинг 60-70 % и лецитин-фосфатидилхолинга тўғри келади, улар плазматик мембранада эса 25-35 % бўлади.

Умуман олганда, плазматик мембрана холестерин ва сфинголипидлар миқдорининг кўплиги билан характерлидир. Улар митохондрия, эндоплазматик тўр ва бошқа цитоплазматик мембраналарда кам бўлади.

Липидларнинг таркиби мембрананинг икки томонида ҳар хил, бу билипид қатламнинг асимметриклигини белгилайди. Кимёвий белги қўйиш методи орқали плазматик мембрананинг ташқи юзасида 80 % сфингомиелин, 75% фосфатидилхолин ва 20% фосфатидилэтаноламин, ичкисида эса барча фосфатидилсерин ва 80% фосфатидилэтаноламин жойлашиши аниқланди.

Ҳужайра мембранаси таркибидаги липид молекулалари жуда ҳаракатчан, улар мембрана текислигида секундига миллион марта

кўчиши (жойини ўзгартириши) мумкин, аммо бир қаватдан иккинчисига ўтиб кетиши жуда кам ҳолда учраши мумкин. Мембрана оқсиллари худди шундай оқувчи липид қатлам билан боғлиқ. Ҳужайра мембранасида оқсилларнинг миқдори ҳар хил. Митохондрияларда, бошқа мембраналардагига нисбатан оқсиллар жуда кўп. Оқсил молекулаларининг хиллари жиҳатидан мембраналар турлича бўлади. Уларнинг бир қисми ион боғ орқали липидларнинг бошчалари билан боғланади ва туз эритмаларида осон ажратилади. Бошқалари липидларнинг қутбли қисмлари орқали боғланади.

Осон ажраладиган оқсиллар кўпроқ мембрананинг цитоплазма томонига қараган қисмларида жойлашади, уларни мембрананинг **периферик оқсиллари** дейилади. Плазматик мембранада бу оқсиллар кортикал қатлам оқсил структуралари билан яқиндан боғланган бўлади.

Оқсилларнинг кўп қисми мембрана таркибида липидлар билан гидрофоб боғлар орқали таъсирлашади. Шу нарса аниқландики, кўпчилик мембрана оқсиллари икки қисмдан ташкил бўлар экан. Биринчиси-қутбли аминокислоталарни кўп тутган ва иккинчиси - қутбланмаган аминокислоталарни кўп тутган қисмлар. Бундай оқсиллар мембрананинг липидли қатламида шундай жойлашадикки, уларнинг қутбланмаган қисмлари мембрананинг липидларини гидрофоб қисми турган ёғли қисмига ботгандай кўринади. Бундай оқсилларнинг қутбланган қисмлари липидларнинг бош қисми билан таъсирлашади ва сувли фаза томонга қараган бўлади. Гидрофоб йўл билан ўзаро алоқада бўладиган бундай оқсиллар сув фазада амалда ажралмайди. Уларни мембранани бузиб, улардаги липидларни ажратиш мумкин. Мембрананинг бундай оқсиллари **интеграл (боғланган) оқсиллар** дейилади.

Мембрананинг интеграл оқсиллари ўртача 8 нм бўлади, баъзан 35 нм гача етади. Одатда улар ўта асимметрик оқсиллар бўлиб, мембранада ҳам асимметрик жойлашади.

Мембрана оқсилларини биологик аҳамиятига кўра уч гуруҳга бўлиш мумкин. Биринчиси ферментлар, иккинчиси рецептор оқсиллар ва учинчилари структура оқсиллари. Мембрана таркибида бу элементлар тўплами жуда катта ва турли-туман бўлади. Масалан, жигар ҳужайраси плазматик мембранаси таркибида 24 хил ферментлар топилган. Ҳар хил мембраналарнинг ўзларига хос ферментлар тўплами бўлади. Масалан, плазматик мембранада ионларни транспортида қатнашувчи калий,натрийга боғлиқ АТФ-

аза жойлашади. Митохондрияларда электронларни ташувчи оксиллар тўплами ва оксидлаш фосфорилланиш ва АТФ синтезини амалга оширувчи оксиллари тўплами бўлади.

Рецепторли оксиллар у ёки бу хил моддаларни танигандек, улар билан боғланади. Буларга фоторецептор оксиллар киради.

Структура оксиллари яхши ўрганилмаган.

Шундай қилиб, мембраналарнинг кимёвий турли сифатлилиги фақат липидлар билан эмас, балки оксиллар билан ҳам белгиланар экан.

Барча ҳужайра мембраналари учун умумий бўлган хусусият уларнинг липопротеид тузилишидир; бир-бирига ўхшамаслик эса, уларнинг липид ва оксил таркибини сон ва сифат жиҳатидаги фарқлардан иборат. Масалан, эндоплазматик тўр мембраналари ва митохондриянинг ички мембранаси липид ва оксилларининг таркиби ва сони кескин фарқланади.

Мембрананинг карбонсувли қисми асосан, оксил молекулаларининг карбонсув занжири билан **ковалент** боғланган гликопротеинлардан иборат. Мембрана карбонсувлари занжирига галактоза, манноза, фруктоза, сахароза, N-ацетилглюкозамин, N-ацетилгалактозамин, пентоза-арабиноза, ксилозалар киради. Мембрананинг карбонсувли компоненти плазматик мембрана-нинг вазифа бажаришида катта аҳамиятга эга.

Электрон микроскопик текширишлар ҳужайра мембрана-сининг уч қаватли тузилишини исботлаб берди. Айниқса, нерв толасининг миелинли қобиғининг мембранасида бу яхши кўринади. Иккита қорамтир қават ҳар бири 2,5 нм дан иборат ва анча кенг оксил қават уларнинг оралиғида жойлашади. Бундай кўриниш фиксатор ва контрастловчи моддалар сифатида OsO_4 ва $KMnO_4$ ишлатилганда пайдо бўлади. Музлатиб ёриш методини қўллаганда, ҳеч қандай кимёвий модда таъсир этмаган ҳолда ҳам мембрананинг уч қаватли структураси кўринаверади. Миелинли қобиқнинг мембранасининг бундай тузилиши рентгенструктура таҳлили методини қўллаш орқали ҳам исботланди.

Бу кузатишлар асосида “**элементар мембрана**” гипотезаси илгари сурилди. Бунга асосан ҳужайраларнинг барча мембраналари “**сэндвич**” (оксил-липид-оксил) типидида тузилган. Липид ўрта бимолекуляр қават бўлиб, унда липид молекулаларининг гидрофоб учлари бир-бирига қараб йўналган, гидрофил қисми липид қаватни икки ёнида жойлашган оксил қават томонга йўналган бўлади. Бу

назария кейинчалик мембранада тешиклар (пора) бўлиши билан тўлдирилди.

Музлатиб ёриш методини қўллаш, мембранани ёрилиши ўрта липид зона орқали бўлишини кўрсатди. Бу вақтда липид қават таркибида жойлашган глобулалар массаси (оқсил табиатли) очилиб қолади яланғочланади)(илова,4). Бундай глобуллаларнинг катталиги 4-8 нм га тенг. Бу маълумотлар асосида мембрананинг мозаикали тузилиши моделини яратишга эришилди. Мембрана зич жойлашмаган глобуляр мембраналардан иборат бўлиб, уларнинг оралиғидаги бўшлиқлар липид молекулалар билан тўлган бўлади .

Оқсилларнинг бир қисми, фақат липидларнинг кутбли гуруҳлари билан боғлиқ бўлиб,билипид қатлам юзасида жойлашади, бошқа оқсиллар ўзларининг гидрофоб хусусиятлари туфайли қисман ёки тўлиқ липид қатламга ботган ҳолда жойлашади, учинчилари мембранани бутунлай тешиб ўтган ҳолда жойлашади. Шуниси қизиқки, липид молекулаларининг кўп қисми (70 %) оқсиллар билан боғланмайди, шунинг учун оқсил молекулалари “липид кўлда”сузиб юргандек кўринади. Шунинг учун анча суюқ ҳолдаги липопроteid катлами бўйлаб фақат липидлар эмас, балки оқсил молекулалари ҳам ҳаракатланаолади. Шу йўл билан оқсил молекулалари мембрана юзасида тўпланиши ва тарқалиши мумкин. У плазматик мембранани ўрганишда кўзга яхши ташланади(илова,5). Мембрана моддаларнинг цитоплазма ва муҳит ўртасида, иккинчи томондан гиалоплазма ва вакуола ёки мембрана бўшлиқлари ўртасида эркин диффузиясини чегаралаб туради. Ҳар бир мембрананинг ўзига хос функционал хусусиятлари, кўпчилиги ферментлар бўлган оқсил компонентлари орқали белгиланади.

Ҳужайрада мембрана элементларининг миқдори ва катталиги ортиб, камайиб туриши мумкин, яъни **мембраногенез** ва **мембрана парчаланиши** юз бериб туради.

Плазматик мембрана ёки плазмалемма ҳужайранинг бошқа мембраналари орасида алоҳида ўрин тутади ва кимёвий тузилишига кўра липопроtein комплекси ҳисобланади. Бу юза периферик структура бўлиб ҳужайрани ташқи томондан чегаралаб, ҳужайрага таъсир қилувчи барча моддалар ва стимуллар билан бевосита алоқасини таъминлайди. Плазматик мембрана бошқа барча ҳужайра мембраналаридан қалин -10 нм қалинликда бўлади. Бундай бўлишига сабаб, унинг ички томонидан анча зич периферик қатлам, ташқи томонда эса-карбонсувли қатлам жойлашади. Плазматик мембрананинг асосий компонентлари липидлар (40 %), оқсиллар

(60%) ва карбонсувлар (2-10%)дир. Плазмалемма аввал айтганимиздек, холестеринга бой, унинг фосфолипидларидан тўйинган ёғ кислоталари кўпроқ бўлади. Плазматик мембрана оксиллари таркиби ҳар хил бўлади, бу унинг функциясининг турли-туманлиги билан боғлиқ. Кўпчилик ферментлар плазматик мембранада тўпланган гликопротеид комплекс – гликокаликсда жойлашади (илова, б). Гликокаликс таркибига турли карбонсувлар киради, улар мембрананинг қуруқ вазини 10 % часини ташкил қилади. Карбонсувлардан глюкурон кислота, гексозамин, фукоза ва сиал кислота бўлади. Бу карбонсувлар мембрана таркибига кирувчи оксиллар билан боғланган, шохланувчи узун полисахаридлар занжирини ҳосил қилади. Ташқи полисахарид қатлам желесимон (қуюқ киселсимон) тузилишга эга бўлиб, у ҳужайрааро ёғловчи модда ҳисобланади. Гликокаликснинг бундай тузилиши ҳар хил моддаларнинг диффузиясини сусайтиради. Бу ерда ҳужайрадан ажралиб чиққан, гликокаликс зонаси билан Ca^{++} ёки Mg^{++} ионлари орқали боғланган ферментлар жойлашади. Бу ферментлар турли моддаларнинг ҳужайра ташқарисида парчаланиб, ҳужайрага кира оладиган ҳолга ўтишига олиб келади. Баъзи ҳайвон ҳужайраларининг электрон микроскопик текширишларда ҳужайра мембранасини қоплаб турган толали қават кузатилади. Бу гликокаликс қобиғи ичак эпителийси ҳужайраларида яхши кўринади. Бу мембранани ғилоф шаклида қоплаб туради. Бунинг қалинлиги 3-4 нм бўлиб, барча ҳайвон ҳужайралари мембраналарида топилган.

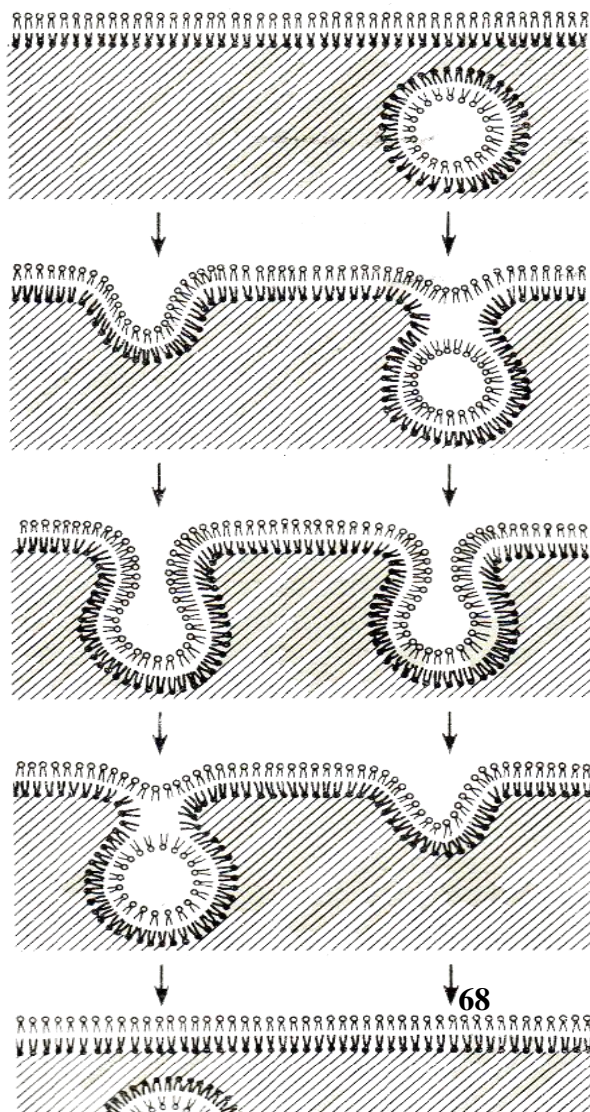
Плазматик мембрана доимо янгиланиб туради. Мембранада майда пуфакчаларнинг ҳосил бўлиши ва ҳужайранинг ичига узилиб тушиши юз бериб туради (эндоцитоз), унинг ўрнига ҳужайранинг ичидан вакуолаларнинг мембранага кўшилиши орқали мембрананинг янги қисми вужудга келади.

Цитоплазматик мембранага ички томондан зич жойлашган **кортикал қатлам** (cortex-тери) ўзига хос хусусиятларга эга, 0,1-0,5 мкм қалинликдаги бу қисмда рибосомалар, мембрана пуфакчалари бўлмайди, аммо цитоплазманинг фибриляр элементлари-микрофиламентлар ва микронайчалар кўплаб учрайди. Цитоплазманинг кортикал қатламининг асосий фибриляр компоненти тутамларга боғланмаган актинли микрофибриллар тўри ҳисобланади. Бу жойда плазматик мембрананинг интеграл оксиллари жойлашади. Улар лектинлар билан боғланиб, пиноцитоз пуфакчаларини ҳосил бўлишида қатнашади.

Инфузорияларда плазматик мембрана пеликуланинг ҳосил бўлишида қатнашади. Пеликула олти бурчакли тузилмалар ҳосил қилади, уларнинг ўртасида киприкча жойлашади. Пелликуляр тузилмаларнинг қаттиқлиги цитоплазматик мембрана ва кортикал қатламни тўшаб турувчи цитоплазматик элементларга ҳам боғлиқ.

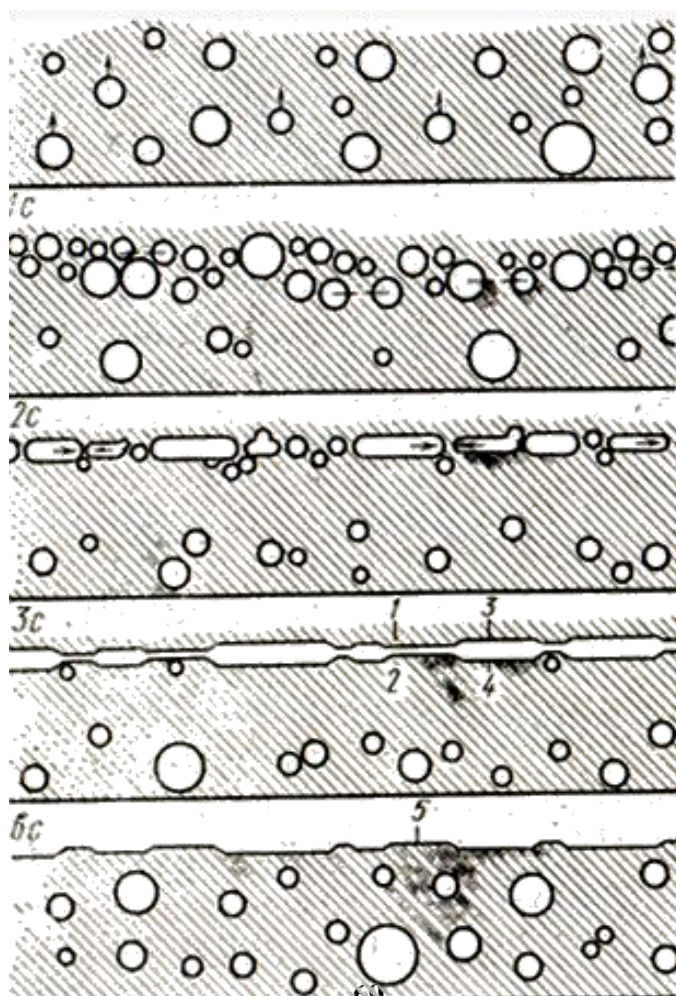
Эвгленанинг пеликуласи дўнгчаларининг мембранага яқин жойларида мембрана вакуолаларидан ташқари микронайчалар ва микрофиламентларнинг параллел тутами жойлашади. Бундай фибриляр периферик арматура бурмаланган кўп қатламли мембрана билан биргаликда пеликуланинг қаттиқ структурасини ҳосил қилади.

Плазматик мембрананинг ўсиши. Хужайра бўлингандан кейин, ҳосил бўлган қиз хужайраларнинг ҳажми ортади, шу билан бирга плазматик мембрананинг майдони ҳам ортади. Плазматик мембрананинг тез ўсиши экзоцитоздаги каби цитоплазматик пуфакчаларни плазматик мембранага тезлик билан қаторланиши орқали бўлади. Бу ерда, секрециядаги каби хужайраици мембранали пуфакчалари плазматик мембранага ички томондан келади ва мембрана билан қуйилиб кетади, шундай қилиб плазматик мембрананинг юзаси кенгаяди(13 расм).



13-расм.Хужайра мембранали
вакуолаларининг плазматик
мембрана билан бирикиши

Шу принцип асосида плазматик мембрананинг захаланган жойи тикланади. Масалан, миксомицет плазмодийси—*Physarum polycephalum* га шиша капиллярни тикиб, плазматик мембранасиз қисми олинди ва 1,2,3,4,5,6 секунд оралиғида фиксация қилинди ва препаратлар электрон микроскоп ёрдамида ўрганилди. Бу замбуруғ цитоплазмаси ичида шилимшиқ бўлган кўп микдор майда пуфакчаларнинг бўлиши билан характерланади. Бундай пуфакчалар мембранасиз жойда тўпланиб ясси вакуолаларни ҳосил қилади, улар ташқи мембранага параллел жойлашади, бир-бирлари билан қуйилиб, мембранани ҳосил қилади. Шундай қилиб, плазматик мембрана қайта тикланади (14 расм).



14-расм. Миксомицет захаланган плазмаси юзасида плазмалемманинг қайта тикланиши. 1-дегенерацияга учраётган плазма; 2- сақланиб қолган плазма; 3-плазматик мембрана пуфакчаларининг қуйилишида ҳосил бўлган дистал (3), проксимал (4) қисмлари; 5-янги ҳосил бўлган плазмалемма.

Бундай ҳол экзоцитоз, эндоцитоз, пиноцитозларда ҳам рўй беради. Мембрананинг қайта тикланишида асосий ролни Гольжи аппаратидан ҳосил бўлган мембранали вакуолалар системаси ўйнайди.

Митоз вақтида вакуоляр система (эндоплазматик тўр, Гольжи аппарати) кўплаб, алоҳида майда пуфакчаларга ажралиб кетади ва периферияга силжийди. Бу мембранали вакуолалар ўсаётган хужайра мембранасига қўшилиб кетади ва плазматик мембрананинг кенгайишига хизмат қилади.

Ўсимлик хужайралари бўлинишида, плазматик мембрананинг ҳосил бўлишида, Гольжи аппаратининг мембранали вакуолаларининг роли аниқ исбот қилинган.

Плазматик мембрананинг вазифалари.

Плазматик мембрана жуда кўп муҳим вазифаларни бажаради, уларнинг ичида асосийлари-цитоплазма моддаларини ташқи муҳитдан чегараловчи ва турли моддаларнинг хужайра ичига, шунингдек, ундан ташқарига ўтказиш вазифаларидир. Транспорт функциясига сув, ионлар, паст молекулали моддаларнинг пассив транспорти ва шу моддаларнинг концентрация градиентига тескари актив транспорти, юқори молекулали бирикмалар ва комплексларни транспортининг турли шакллари (эндоцитоз) киради. Плазматик мембрана улардан ташқари, хужайрада ҳосил бўлган маҳсулотларни хужайрадан чиқаришга ҳам хизмат қилади. У хужайрадан ташқарида биополимерларни парчаланишида ҳам иштирок этади.

Плазмалемма юзасида турли рецептор структуралар жойлашади, уларни ташқи факторлар ва қўшни хужайралар билан таъсирланишини амалга оширади. Шу йўл билан мембрана сигналларни хужайра ичига ўтказишда қатнашади. Плазмалемма кўп хужайрали организмлар хужайралари алоқаларида иштирок этади. Плазматик мембрананинг айрим қисмлари ихтисослашган

хайвон хужайраларида хужайранинг махсус ўсимталари-микросўрғичлар, киприклар, рецептор ўсимталар ва бошқалар ҳосил бўлишида иштирок этади. Плазматик мембрана хужайранинг бўлинишида муҳим рол ўйнайди.

Транспорт функцияси. Плазматик мембрана ярим ўтказиш хусусиятига эга. У орқали турли моддалар турли тезликда ўтади, молекулалар қанча йирик бўлса, плазматик мембрана орқали улар шунча секин, паст молекулалар эса, тез ўтади. Бу хусусият плазматик мембрананинг осмотик барьер эканлигини намоён қилади. Сув ва унда эриган газлар максимал (юқори) ўтиш қобилиятига эга, ионлар эса уларга нисбатан юз минг марта кам тезликда киради. Шунинг учун, агар хужайрани, тузлар концентрацияси хужайраникидан паст бўлган (гипотоник) эритмага солинса, сув хужайра ичига муҳитдан катта тезликда киради, хужайранинг ҳажми ортади ва плазматик мембрананинг ёрилиб кетишига (“**гипотоник шок**”) олиб келади. Аксинча, эритроцитни тузлар концентрацияси юқори бўлган эритма (гипертоник) га солинса, хужайрадаги сув эритмага чиқади, хужайра буришиб, ҳажми камаяди-**плазмолиз** юз беради(илова,7). Сувнинг хужайрага кириши ва ундан чиқиши нисбатан паст тезликда бўлади, яъни молекулалар диффузиясига нисбатан юз минг марта секин боради. Аввал айтганимиздек, плазматик мембранада тешиклар –поралар бўлади ($d=0,3-0,8$ нм) , уларнинг сони жуда кўп эмас, хужайра юзасининг 0,06 % ини ташкил қилади. Плазматик мембрананинг ионларга нисбатан ўтказувчанлиги анча паст ва турли ионларнинг ўтиши турлича тезликда боради. K^+ , Na^+ катионларининг ўтиши юқори тезликда бўлади, анионлар (Cl^-) жуда кам тезликда ўтади. Ионларнинг бундай транспорти махсус олиб ўтувчи ионлар, **ионофоралар** орқали бўлади. Баъзи антибиотиклар, масалан, валиномицин мембранага жойлашиб олиб K^+ ионларини танлаб бириктириб, уларни мембрана орқали ўтказиши мумкин. Ионларнинг ташувчилар орқали мембранадан ўтиши концентрация градиентига боғлиқ ҳолда амалга ошади.

Маида органик молекулалар мембрана орқали секин ўтади. Уларнинг ўтиш тезлиги қанча юқори бўлса, улар ёғларда шунча яхши эрийди. Бинобарин, концентрация градиенти бўйича моддаларнинг пассив диффузиясида мембрана кутбсиз моддалар учун эритувчи ва кутблилар ва биринчи навбатда ионлар учун **молекуляр элак** сифатида ишлайди(илова,8). Лекин мембрана

орқали моддалар концентрация градиентига тесқари фаол ҳолда ҳам ўтади. Бу жараёнлар АТФ ни ажралишидан ҳосил бўлган энергия ҳисобига юз беради. Бу ерда ионларни ўтказилишида насослар-макромолекуляр комплекслар, биринчи навбатда ўтказувчилардан

Объект	Концентрация, мэкв/л			
	K ⁺	Na ⁺	Cl ⁻	Ca ²⁺
Эритроцит.....	150	96	74	70,1
Қон плазмаси.....	5	144	111	3,2

ташқари энергия берувчи ва регулятор-тартибга солувчи системалар қатнашади. Насосларнинг ишини ўрганиш учун қон эритроцити энг яхши объект ҳисобланади. Бундай ҳужайраларда K⁺, Na⁺ ионларининг концентрацияси қон плазмаси-дагига нисбатан бутунлай бошқача бўлар экан (1-жадвал).

1-жадвал

Одам эритроцити ва плазмасида ионлар концентрацияси

Жадвалдан кўришиб турибдики, эритроцит цитоплазмасида қон плазмасидагига нисбатан K⁺ иони кўп (150), Na⁺ эса оз (96) бўлар экан. Бундай K⁺ ва Na⁺ ионларининг ҳужайраичи концентрацияси ҳужайра цитоплазмаси учун характерлидир.

Агар эритроцитларни совитилса ёки уларга турли захарлар таъсир эттирилса, K⁺, Na⁺ ларнинг ҳужайра ва плазмадаги концентрацияси тенглашади. Агар эритроцитларни бир қанча муддат 37 ° ҳароратда ушланса, бир қанча вақтдан сўнг K⁺ ионлари камаяди ва Na⁺ ҳужайрага киради. Агар муҳитга глюкоза қўшилса эритроцитлар яна концентрация градиентига тесқари ҳолда Na⁺ ионларини ажратади ва K⁺ ионларини тўплай бошлайди.

Бундан кўринадики, ионлар концентрациясини муайян ҳолда ушлаб туриш энергетик метаболизмга боғлиқ бўлар экан. Бунинг учун АТФ ни парчаланишидан ажралган энергия зарур, АТФ эса глюкозанинг оксидланиши натижасида синтезланади. АТФ нинг бир фосфат боғини гидролизи иккита K⁺ ионини ичкарига ва учта Na⁺ ионини ташқарига ўтказилишини таъминлайди(илова,9).

АТФ нинг парчаланиши плазматик мембранада жойлашган АТФ аза ферменти ёрдамида юз беради.

$\text{Na}^+ - \text{K}^+$ насоси ишида бир молекула АТФ нинг гидролиз вақтида 100 минг молекуляр оғирликка эга бўлган мембрана оксиди фосфорланади, кейин бу оксид хужайра ташқарисидаги K^+ ни бириктиради ва уни мембрана орқали ичкарига ўтказди, у дефосфорланиб шу вақтнинг ўзида Na^+ ни ташқарига чиқаради. $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ насоси оксиди ажратиб олинди, у икки суббирликлардан ташкил топади ва мембранани тешиб ўтиб туради.

Ca^{++} нинг ўтказилиши ҳам насос ва оксид комплексига боғлиқ ҳолда юз беради.

Энергия сарфланиш билан юз берадиган бундай концентрация градиентига тескари ҳолда кўпчилик органик молекулалар (кандлар, аминокислоталар в.б.) ўтказилади. Бу жараёнлар Na^+ транспорти билан боғлиқ бўлиб, унда махсус олиб ўтувчи оксиллар иштирок этади.

Биополимерларнинг йирик молекулалари плазматик мембрана орқали амалда ўтказилмайди. Шундай бўлсада, баъзи оксиллар (масалан, РНК аза) бутун интакт хужайрага киради. Бу, афтидан, РНК аза молекуласининг мембрана липидлари ўртасидаги гидрофоб таъсирлашишига боғлиқдир. Одатда оксиллар, нуклеин кислоталар, липидлар, полисахаридлар, хужайрадан ташқарида ёки унинг юзасида парчаланади, мономерларга қадарли гидролизланади (мембрана олди овқат ҳазм қилиш), ҳосил бўлган мономерлар эса мембрана орқали фаол транспорт қилинади.

Баъзи ҳолларда, макромолекулалар ёки уларнинг агрегатлари ҳам хужайрага киради, бу **эндоцитоз** орқали бўлади. Одатда, эндоцитозни **фагоцитоз** ва **пиноцитоз**ларга бўлишади. Фагоцитоз-хужайра томонидан йирик таначаларни (баъзан, ҳаттоки хужайрани ҳам) ушлаш ва ўзлаштириш ҳодисаси бўлиб, уни биринчи бўлиб И.И.Мечников томонидан баён қилинди. Пиноцитоз дастлаб, хужайра томонидан сув ёки ҳар хил моддаларнинг сувли эритмаларини ўзлаштирилиши-ютилиши деб эътироф этилган эди. Ҳозирги вақтда бу икки жараён ўхшаш юз бериши аниқланди, шунинг учун, бу атамаларни ютилган моддаларнинг ҳажми билан фарқланишини акс эттириш учун ишлатиш мумкин. Бу жараёнлар учун умумийлик шундан иборатки, ютилаётган модда плазматик мембрана юзасида мембрана билан вакуола шаклида ўраб олинади, у эса аста-секин хужайранинг ичига кўчади. Бу жараёнлар ҳам энергия сарф бўлиши орқали содир бўлади, АТФ синтези тўхтаса, бу жараён ҳам дастлаб сусаяди, кейин тўхтади.

Эндоцитоз ютиладиган модданинг плазмолемма юзасига ёпишишидан бошланади. Тажрибада бундай модда сифатида ферритин оксидан фойдаланиш мумкин, у ўзида темир тутганлиги учун электрон микроскопда яхши кўринади, шунинг учун бу жараённи барча босқичларини кузатиш мумкин. Дастлаб, ферритин молекулалари плазматик мембрананинг юза қисмига тўпланади. Молекуланинг ёпишиши (**сорбция**) юз беради. Бунда гиликокаликснинг таркиби муҳим роль ўйнайди. Молекулалар улар ёрдамида мембранага ўтиради. Эндоцитознинг дастлабки босқичи (**адсорбция**) хужайра томонидан энергия сарф қилинмай юз беради.

Плазматик мембрана юзасига модда ўтиргандан сўнг шу жойдаги мембрана ичкарига қараб эгилади ва юмалоқлашиб мембранадан узилади, плазматик мембрана остида эркин пуфакчалар шаклида жойлашади. Пуфакча ажралган жой битиб кетади(илова,10).

Пиноцитоз пуфакчалари силлиқ мембраналарда ҳосил бўлади, улар кейинчалик бир-бирлари билан қўйилишиб кетиб, йириклашади, уларнинг ичида ютилган моддалардан ташқари гидролитик ферментлар ҳосил бўлади. Бу ферментлар биополимерларни мономерларгача парчалайди, улар фаол транспорт қилиниш орқали пуфакча мембранасидан гиалоплазмага ўтади. Ютилган моддалар плазматик мембранадан ҳосил бўлган вакуолалар мембранаси ичида ҳазм бўлади (хужайраичи овқат ҳазм бўлиши). Гидролаза ферментининг ҳосил бўлиши бошқа мембранали система-Гольжи аппарати ва лизосомалар билан боғлиқ бўлади.

Пиноцитоз ҳар хил тип хужайраларда кенг тарқалган. У айниқса, ичак эпителийси хужайраларида (энтероцитлар) эҳши кўринади. Ичакнинг бўшлиғига қараган хужайранинг апикал қисми пиноцитоз пуфакчалари билан тўлган бўлади. Айрим моддалар пиноцитозни чақириши мумкин. Масалан, амёбаларда муҳитга аминокислоталар, оксиллар ва тузлар қўшилса пиноцитоз кучаяди.

Хужайра юзасида моддаларнинг ушланиши ва уларни цитоплазмага пиноцитоз орқали ўтказилиши кенг тарқалган. Бу фақат ҳайвон хужайраларидагина эмас, балки юқори ўсимлик хужайралари, тубан замбуруғлар, бир хужайралилар, ҳаттоки бактерияларда ҳам кузатилади.

Йирик заррачалар, бактерия, хужайра қисмларини ютилиши-фагоцитоз кўпчилик эркин яшовчи хужайралар ва баъзи ҳайвон хужайраларида кузатилади. Тубан ва юксак ўсимлик хужайралари ва бактерияларнинг зич қобиғи бўлгани учун уларда фагоцитоз

кузатилмайди. Зич қобиқ-пеликулага эга бўлган бир қанча содда ҳайвонларда эндоцитоз оғиз зонасидагина юз беради ва ҳужайрага кирган зарралар овқат ҳазм қилиш вакуолаларига тушади.

Плазматик мембрана баъзи моддаларни ташқарига чиқаришда ҳам қатнашади. Моддаларнинг ташқарига чиқарилиши **ЭКЗОЦИТОЗ** деб юритилади. Бу йўл билан турли оқсиллар, мукополисахаридлар, ёғ томчилари ҳужайрадан ташқарига чиқарилади. Бунда ҳужайра ичидаги маҳсулотлар вакуолаларга ёки пуфакчаларга жойлашиб, мембрана билан ўралиб, плазматик мембранага яқинлашади, шу жойда мембранада тешикча ҳосил бўлиб, пуфакчалар ташқарига чиқиб, мембрана битиб кетади. Ўсимликларда шу йўл билан цитоплазмадан ҳужайра пўстини ҳосил бўлишида қатнашадиган баъзи полисахаридлар (гемицеллюлозалар) ташқарига чиқарилади.

Эндоцитоз йўли билан ташқарига ажралган гидролитик ферментлар гликокаликс қатламида ушланиб қолади ва ҳужайра мембранаси яқинида биополимерлар ва органик моддаларни ҳужайра ташқарисида парчаланиши юз беради. Худди шу йўл билан гетеротроф бактерия ва замбуруғларда ҳужайрадан ташқарида моддаларни парчаланиши юз беради. Озиқани бундай ҳазм бўлиши ҳайвонот дунёсида айниқса кенг тарқалган. Сут эмизувчиларнинг ичак эпителийсининг гликокаликсларга бой бўлган чўткали хошия зонасида кўпгина турли-туман ферментлар учрайди. Уларнинг баъзилари жигарда ҳосил бўлса, баъзилари эпителий ҳужайралари томонидан ишлаб чиқарилади. Улар ёрдамида ҳужайрадан ташқарида овқат ҳазм бўлиши юз беради.

Плазмалемманинг рецептор функциялари. Бу функциялар плазматик мембранада кимёвий ёки физик факторларни сезишга мослашган структураларнинг жойлашишига боғлиқ бўлади. Ҳужайранинг юзаси турли агентлар билан махсус таъсирни белгиловчи компонентлар-**рецептор**ларнинг катта тўпламини ўзида ушлайди. Бунда рецепторлар сифатида мембрананинг оқсиллари ёки гликокаликснинг элементлари (полисахаридлар, гликопротеидлар) хизмат қилади.

Алоҳида моддалар таъсирига сезувчан бундай қисмлар ҳужайранинг бутун юзасига сочилган ёки айрим жойларига тўпланган бўлиши мумкин(илова, 11).

Бактериал ҳужайралар ёки ҳайвонларнинг алоҳида ҳужайралари юзасида зоналар бўлиб, ўша жойлар орқали вируслар боғланади. Шуниси қизиқки, ҳар хил вируслар ҳужайра мембранасининг турли

қисмлари орқали боғланади ёки битта бактериянинг юзасида бир неча тип рецепторлар бўлиши мумкин.

Ҳужайра юзасида, кўпроқ унинг липопроteid мембранасида физиологик фаол моддалардан гормонларни, медиаторлар в.б. ни боғловчи ҳар хил рецепторлар жойлашади.

Кўпчилик ҳужайра рецепторларининг роли фақат махсус моддаларни боғлашдан иборат бўлмай, улар ҳужайранинг юзасидан сигналларни ичкарига узатиш вазифасини ҳам бажаради. Нерв учларидан ажраладиган ацетилхолин мускул толасидаги рецептор билан боғланиб, Na^+ ни ҳужайрага кириш импульсини чақиради (мембрана деполяризацияси) ва нерв-мускул учи зонасида 2000 тагача ион каналларини очади.

Ҳужайра юзасида турли-туман ва ўзига хос рецепторлар тўплами (**набор**) ўз ҳужайраларини бошқаларникидан ажратиб оладиган белгиларнинг (**маркер**) мураккаб системасини ҳосил қилади. Ўхшаш ҳужайралар бир-бирлар билан таъсирлашиб, юза қисмлари орқали ёпишиб қолади (**конъюгация**).

Плазматик мембранада физик факторларни сезувчи ўзига хос рецепторлар жойлашади. Фотосинтез қилувчи бактериялар ва кўк яшил сув ўтлари плазматик мембранасида оксиллар-рецепторлар (хлорофиллар) бўлади, улар ёруғликнинг квантлари билан таъсирлашади.

XIII боб. Ҳужайралараро боғланишлар.

Кўпҳужайрали организмларда ҳужайралараро алоқалар ҳисобига турли йўллар билан сақланиб турадиган ҳужайралар тўплами ҳосил бўлади.

Эмбрионал тўқималарда, айниқса ривожланишнинг дастлабки босқичларида ҳужайралар ёпишиш хусусияти ҳисобига бир-бири билан боғланган ҳолда бўлади. Бу **адгезия** бўлиб, ҳужайраларнинг юза қисмини ўзига хос таъсирлашишидир. Бунинг механизми тўлиқ ўрганилмаган бўлсада, уни плазматик мембрананинг липопроteidлари ва гликокаликси ўртасидаги ўзаро таъсирдан келиб чиқади, деб ҳисоблаш мумкин. Эмбрионал ҳужайраларнинг бундай ўзаро таъсирида мембраналар оралиғида доимо 20 нм кенгликдаги ёриқча қолади ва у гликокаликс билан тўлган бўлади. Тўқималарнинг гликокаликсини бир бутунлигини бузувчи (муказалар, мукополисахаридлар) ёки плазматик мембранани бузувчи (протеазалар), ферментлар билан ишлаш ҳужайраларни

бир-биридан ажралиб (диссоциация), мустақил бўлиб кетишига олиб келади. Агар бу факторни олинса, хужайралар яна бирлашиб оладилар. Шу йўл билан бир-биридан ранги билан фарқланувчи (сарик ва тўқ сарик) булут(Spongia)ларнинг хужайраларини диссоциациялаш мумкин. Бу хужайраларни биргаликда сақланганда (диссоциацияловчи фактор бўлмаганда) икки хил: фақат сарик ва тўқ сарик хужайралар тўплами (агрегати) ҳосил бўлади. Демак, аралаш суспензиядан кўпхужайрали структурасини қайта тиклаб олар экан. Шунга ўхшаш натижа амфибийлар эмбрионининг ажратилган хужайраларида ҳам олинди. Бунда эктодерма, энтодерма ва мезодерма хужайраларининг ҳар бири ўз хиллари билан топишиб бирлашади.

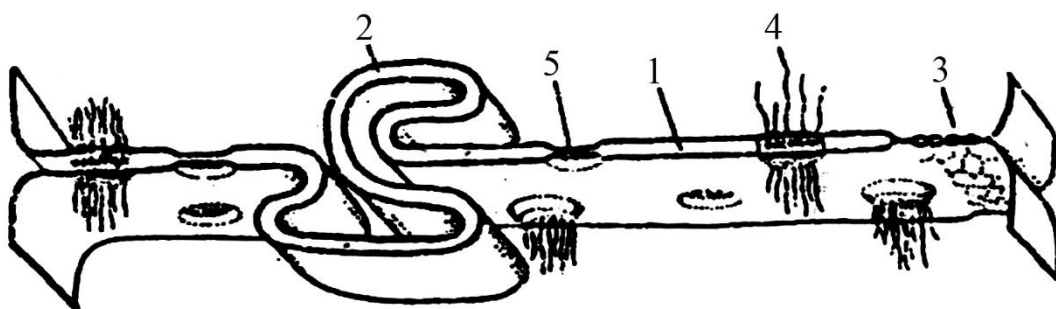
Кўпхужайрали организмларнинг тўқима ва органларининг таркибидаги хужайраларнинг бир-бирлари билан бирлашиши мураккаб, махсус хужайралараро бирлаштирувчи структуралар ёрдамида амалга ошади. Бундай структуралар кўпроқ чегара тўқималарда – эпителийларда айниқса кўзга ташланади. Электрон микроскопик текширишлар ёрдамида бундай структураларнинг нозик тузилишлари ҳақида маълумотлар тўпланди.

Барча хужайралараро боғланишларни уч гуруҳга: 1) **хужайралараро ёпишган(адгезив)**; 2) **ажратувчи**; 3) **коммуни-кацион (боғловчи)**ларга бўлинади. Биринчиларига, оддий бирикиш, кулф ва десмосомалар киради. Иккинчисига, зич боғланиш, учинчисига, ёриқчали (ҳайвонларда) ва плазмодесмали (ўсимликларда) бирикишлар киради(илова,12). Нерв хужайралари ўсимталарида ўзига хос **синаптик** боғланиш кузатилади. Жигар хужайраларида боғланишларнинг барча хиллари учрайди(15 расм).

Оддий бирикиш турли келиб чиқишга эга бўлган ҳар хил хужайраларнинг алоқасидир. Эпителий хужайраларининг юзалари шу йўл билан бирикади. Бунда қўшни хужайралар мембраналари орасида 15-20 нм кенгликдаги бўшлиқ қолади. Бу бўшлиқ мембрана усти компонентларидан ташкил топади. Бу зонага хужайра цитоплазмаси томонидан ҳеч қандай қўшимча махсус структуралар яқин келмайди.

Тишсимон (кулф) бирикиш бир хужайра плазматик мембранасининг қабариб чиққан жойини, иккинчисининг қабариб чиққан қисмига кириши орқали бирикишидир. Бу дурадгорликдаги чокга ўхшайди. Бундай бирикишда ҳам мембраналараро бўшлиқ оддий бирикишдаги каби кўринишда бўлади. Хужайралараро бирикишнинг бундай хили кўпчилик эпителийларда учрайди ва у

хужайраларни ягона пласт ҳолида механик маҳкамланишини таъминлайди.



15-расм. Мембраналараро алоқаларнинг умумий схемаси.
1-оддий, 2-тишсимон, 3-зич, 4-десмосома, 5- тирқишсимон алоқалар.

Тасмасимон десмосома типидаги боғланиш ичак эпителийси, буйрак каналлари, без йўллари, юрак мускули ва силлиқ мускул хужайраларига хосдир. Ёпишиш зонаси хужайранинг атрофида белбоғни ҳосил қилади. Бу кўпроқ зич боғланишдан кейинок бошланади. Шу жойда мембраналараро бўшлиқ бироз кенгайди (25-30нм) ва оқсил табиатли модда билан тўлган бўлади. Цитоплазма томонидан бу жойга 7 нм қалинликдаги ингичка микрофиламентлар тўр ҳосил қилиб жойлашади.

Ҳақиқий десмосома чегара эпителийсида кўпроқ учрайди. Десмосома зонасида плазматик мембранага цитоплазма томонидан зичланган модда яқин жойлашади, шунинг учун бу жой қалинлашгандек кўринади. Унинг остида ингичка фибриллар – тонофибриллар жойлашади, улар кўп ҳолларда илмоқ ҳосил қилиб, цитоплазмага қайтади (16 расм).

Яна ҳам ингичкароқ филаментлар мембраналараро бўшлиқдаги марказий зич қаватни ҳосил қилади. Кўп сонли десмосомалар хужайраларни қаттиқ, шу билан бирга эластик тўқима ҳосил бўлишини таъминлайди. **Зич (туташувчи) бирикиш** икки плазматик мембрананинг ташқи қаватларини максимал яқинлашишидир. Кўп ҳолларда мембраналарнинг уч қаватлилиги кўринади. Иккала мембрананинг ташқи икки осмиофил қавати гўёки бир-бирига қуйилиб кетади ва битта умумий қаватни ҳосил

килади. Мембраналарнинг қуйилиши бир неча нуқтали яқинлашиш орқали бўлади.

Зич бирикиш эндотелий, мезотелий, эпендима хужайраларида учрайди. Бу тўқималар культурасида фибробластлар, эмбрионал эпителий ва мезенхима хужайраларида ҳам кузатилган.



16-расм. Мембраналаро алоқалар.

Икки қўшни цилиндрсимон эпителий хужайраларининг зич алоқаларидесмосоманинг кўриниши.

Тирқишли бирикишлар хужайраларнинг коммуникацион боғланиши ҳисобланади. Булар кимёвий моддаларни бир хужарадан иккинчисига тўғридан-тўғри ўтказиш учун хизмат қилиб, катта физиологик аҳамиятга эга бўлади. Бу бирикишнинг характерли томони қўшни хужайралар плазматик мембрана-ларининг 2-3 нм ораликдагача яқинлашишидан иборат. Бирикиш зонаси 0,5 -5 мкм дан иборат бўлиб, унга 8-10 нм таначалар гексогонал жойлашади. Улар орасида 2 нм диаметрли каналчалар бўлиб, улар **коннексонлар** деб аталади. Ўша тешиқлар орқали ёнма-ён турган хужайралар цитоплазмаси тўғридан-тўғри кимёвий алоқада бўлади. Бирикиш зонасида 10-20 дан бир неча мингтагача коннексонлар бўлиши мумкин, бу хужайраларнинг функционал ҳолатига боғлиқ бўлади. Коннексонларни турли методлар ёрдамида ажратиб ўрганилганда, уларнинг ҳар бири молекуляр оғирлиги 20 минг бўлган оқсил коннектиннинг олтитадан суббирлигидан тузилган.

Улар бир-бирлари билан бирикиб, коннектинлар марказида каналчаси бўлган цилиндрик агрегат-коннексонни ҳосил қилади. Ҳар бир коннексон шундай жойлашадики, у ёнма-ён турган хужайралар плазматик мембранасини бир хил жойидан тешиб ўтиб туради, яни унинг канали орқали иккала хужайра цитоплазмаси алоқада бўлади.

Коннексонлар канали орқали ионлар, кичик молекулали моддалар бир хужайрадан иккинчисига ўтиб туради. Шу нарса аниқландики, коннексонлар қисқариб, канал диаметрини ўзгартириши мумкин, шу орқали улар хужайралар ўртасидаги моддалар транспортини бошқариши мумкин экан.

Тирқишли бирикишнинг функционал аҳамияти икки қанотли ҳашаротларнинг сўлак безларининг гигантик хужайраларини ўрганиш вақтида очилди. Ёнма-ён турган иккита хужайрага электродлар киритилса, уларнинг мембраналари электрга кам қаршилиқ қилар экан ва шунинг учун хужайралар ўртасида ток ўтар экан. Бундан ташқари, агар бир хужайрага флуоресцияланувчи бўёқ киритилса у ёнидаги хужайрага ҳам тезда тарқалади. Сут эмизувчиларнинг тўқималари культурасида турли бўёқларни қўллаш ёриқсимон бирикиш орқали молекуляр оғирлиги 1000 га ва катталиги 2 нм дан ортмаган моддаларнинг ўтиши исботланди. Улар орасида турли ионлар, аминокислоталар, нуклеотидлар, қандлар, витаминлар, стероидлар, гормонлар учрайди. Оксил ҳам, нуклеин кислоталар ҳам бу жойдан ўта олмайди.

Юрак миокардининг барча мускул хужайралари тирқишли бирикиш орқали боғланган бўлади. Бу кўп сондаги хужайраларнинг синхрон қисқаришига шароит яратади.

Тирқишли бирикишнинг бир бутунлиги ва иш бажариши хужайрадаги Ca^{++} ионларининг миқдорига боғлиқ. Одатда, Ca^{++} ионларининг сони хужайрада оз бўлади. Тўқималар культурасида битта хужайрага Ca^{++} ионини киритилса, ёнидаги хужайрага ўтмас экан. Бир қанча вақт ўтиб, киритилган Ca^{++} ионлари митохондрия ларга йиғилганидан сўнг тирқишли бирикишнинг структураси ва функцияси тикланади. Бу тиббиётда катта амалий аҳамиятга эга.

Синаптик бирикиш (синапслар). Бу нерв тўқимаси учун характерли бўлиб, у икки нейрон ўртасида ёки нейрон ва рецептор ёки эффектор ўртасида ҳосил бўлади. Синапслар иккита хужайра бирикишининг қисмлари бўлиб, таъсир ёки кўзғалишни бир томонлама ўтказишга ихтисослашгандир. Синапслар нерв хужайраларининг ўсимталарида-дендрит ва аксонларнинг четки

қисмларида ҳосил бўлади. Нейронлараро синапслар одатда, ноксимон кенгайган кўринишда бўлиб, нерв хужайраси ўсимтасининг охирига жойлашади. Нерв хужайраларининг бирининг бу четки (терминал) кенгайган қисми бошқа хужайранинг танаси ёки унинг ўсимтаси билан бирикиши мумкин. Нерв хужайраларининг периферик ўсимталари (аксонлар) эффектор хужайралар ёки рецептор хужайралар билан ўзига хос бирикишни ҳосил қилиши мумкин. Бинобарин, синапс-бу иккита хужайра қисмлари ўртасида ҳосил бўладиган структурадир (десмосомага ўхшаш). Бу хужайраларнинг мембраналари хужайралараро бўшлиқ-кенглиги 20-30 нм бўлган, синаптик ёриқча орқали ажраландир. Кўпроқ бу бўшлиқда ингичка толали, мембранага перпендикуляр жойлашган материал кўринади. Синаптик бирикиш жойида бир хужайранинг мембранасини **пресинаптик** деб, иккинчи-импульсни қабул қилувчи хужайранинг мембранасини **постсинаптик** деб аталади. Пресинаптик мембрана яқинида кўп сонли майда вакуолалар, медиаторлар билан тўлган синаптик пуфакчалар бўлади. Нерв импульси ўтиш лаҳзасида синаптик пуфакчалар синаптик ёриқчага ичидаги моддаларни чиқаради.

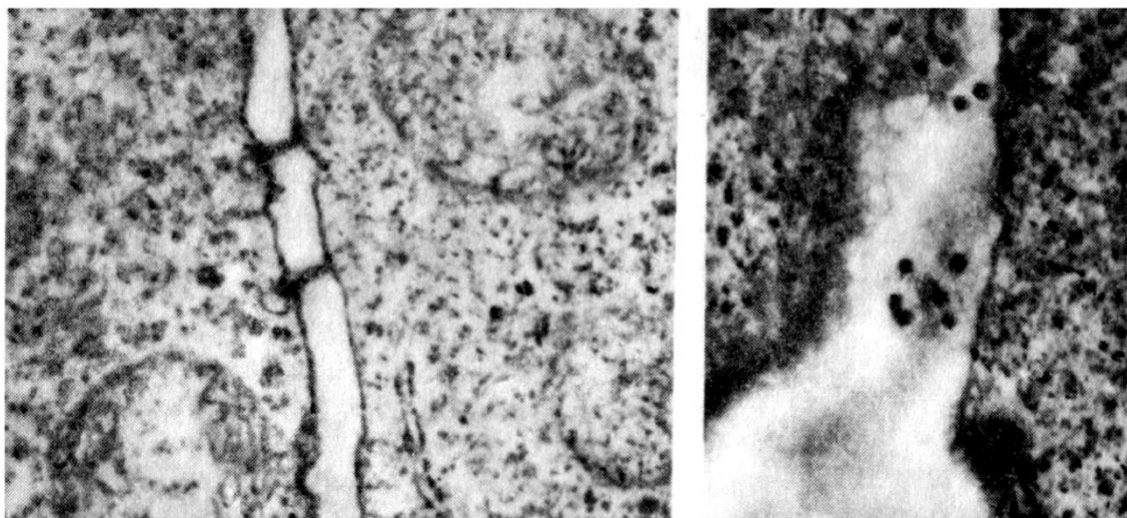
Постсинаптик мембрана одатдаги мембранадан қалинроқ кўринади, чунки цитоплазма томонида бу жойга ингичка фибриллар тўпланади.

Синаптик нерв учларини нерв тўқимаси компонентларининг фракциялаш орқали ажратиб олиш мумкин. Хужайра қисмлари бузилса ҳам кўшни хужайраларнинг нерв учлари ажралади, аммо бир-биридан фақат ажралиб кетмайди. Бундан кўринадикки, синапслар нерв қўзғалишини ўтказиш вазифасидан ташқари, ўзаро таъсирлашувчи хужайраларни бир-бирига мустаҳкам боғлаш вазифасини ҳам бажарар экан(илова,13).

Плазмодесмалар. Бундай бирикиш ўсимлик хужайраларида учрайди. Плазмодесмалар ингичка каналчалар бўлиб, ёнма-ён турувчи хужайраларни бир-бирига бириктиради, бу каналларнинг диаметри 40-50 нм. Каналларни ўраб турувчи мембрана ёнидаги хужайра плазматик мембранасига бевосита ўтади. Плазмодесмалар хужайраларни ажратиб турувчи хужайра пўстини ҳам тешиб ўтиши мумкин. Шундай қилиб, баъзи ўсимлик хужайраларида плазмодесмалар кўшни турган хужайралар гиалоплазмасини бирлаштиради(17 расм).

Шунинг учун, бу ҳолда, бир хужайра танасини бошқасиникидан ажралиши аниқ бўлмайди, буни **синцитий** деб аташ тўғрироқ

бўлади, яъни кўп хужайралар худудларини цитоплазматик кўприклар орқали бирикишидир.



А

В

17- расм. Хужайралараро алоқаларнинг плазмодесма хилининг электрон микроскопик тузилиши. А-кўшни хужайралар орасидаги 2 та плазмодесма, В-плазмодесмаларнинг кўндаланг кесмаси.

Плазмодесмаларнинг ичига кўшни хужайраларнинг эндоплазматик тўр цистернларини бирлаштирувчи мембрананинг найсимон элементларини ҳам киритиш мумкин.

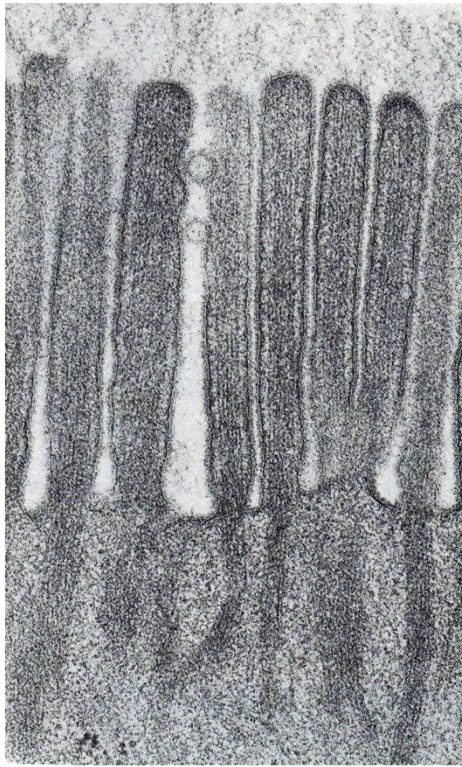
Плазмодесмалар хужайралар бўлинишида бирламчи хужайра қобиғи шаклланаётганда ҳосил бўлади. Эндигина бўлиниш натижасида ҳосил бўлган хужайраларда плазмодесмалар сони жуда

кўп - битта ҳужайрада 1000 га яқин бўлади. Ҳужайра қариганда уларнинг сони камаяди.

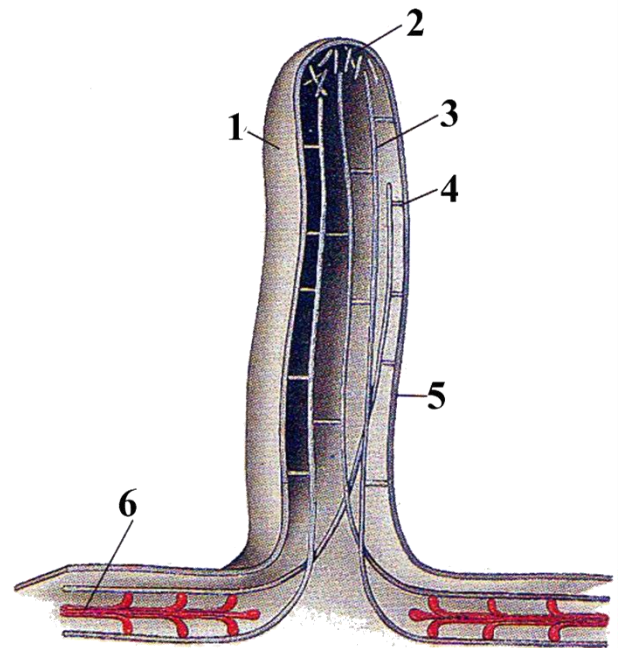
Плазмодесмаларнинг функционал роли жуда катта. Улар ёрдамида озиқа моддалар, ионлар ва бошқа бирикмалар тутган эритмаларни айланиши (циркуляция) юз беради. Липид томчилар ҳам плазмодесма орқали ҳаракатланади. Ҳужайранинг ўсимлик вируслари билан зарарланиши ҳам плазмодесмалар орқали юз беради.

Плазматик мембрананинг ихтисослашган структуралари.

Кўпчилик ҳайвон ҳужайраларининг плазматик мембраналари турли ўсимталар ҳосил қилиши мумкин. Уларга хивчинлар, киприклар ва сезувчи ҳужайраларнинг ўсимталари киради. Эпителий ҳужайралари, фибробластлар, лейкоцитларнинг юзасида **микросўрғичлар** бўлади, улар цитоплазманинг ўсимталари бўлиб, плазматик мембрана билан ўралган, учи тўмтоқ цилиндрлардир. Микросўрғичларнинг йўғонлиги 100 нм атрофида бўлади. Ҳар хил тип ҳужайраларда уларнинг сони ва узунлиги турличадир. Микросўрғичлар ичак ва буйракнинг **чўткали хошия** деб аталувчи эпителийсида энг кўп бўлади. Бу ерда улар ҳужайранинг апикал юзасида зич қатламни ҳосил қилади. Уларнинг баландлиги 0,6-0,8 мкм. Битта ичак эпителийси ҳужайрасига 3000 тагача микросўрғич тўғри келади. Микро-сўрғичлар оралиғидаги тор бўшлиқларда плазматик мембранадаги гликокаликслар қалин қатламни ҳосил қилади, у орқали сўриш жараёнида турли моддалар ўтади. Микросўрғичларнинг маркази орқали узунасига филаментлар жойлашади, улар цитоплазмада тўр ҳосил қилиб тугайди(18 расм).



a



b

18-расм. Ҳайвон ҳужайраси микросўрғичининг электрон микроскопик (a) ва схематик (b) тузилиши.

1-микросўрғич; 2- α -актин; 3-актин филаменти; 4-кўндаланг филамент; 5-плазматик мембрана; 6-миозин.

Микросўрғичларнинг жойлашиши турли ҳужайраларда ҳар-хил бўлади. Чўткали хошия эпителийси ҳужайраларида улар ичакнинг бўшлиғига қараган ҳолда жойлашади.

Жигар ҳўжайраларида микросўрғичлар қисқа ва кам сонли бўлиб, ўт капиллярлари зонасида ва қон томир капиллярларига қараган ҳужайранинг базал қисмида жойлашади. Агар жигар ҳужайраларини бир-биридан ажратилса, ҳар бир ҳужайранинг ҳамма томони микросўрғичлар билан қопланганлигини кўриш мумкин.

Микросўрғичларнинг катталиги ва сони турли тўқима ҳужайраларида доимий бўлмайди. Қалқонсимон без ҳужайраларида тинч ҳолатда улар қисқа ва оз, безнинг иши кучайиб тўпланган гормон қонга ўтганда, улар узаяди ва сони ортади. Баъзи умуртқасизларда микросўрғичлар дарахтсимон шохланади. Сўлак

безлари мальпигий найлари хужайралари микросўрғичларида митохондриялар бўлади.

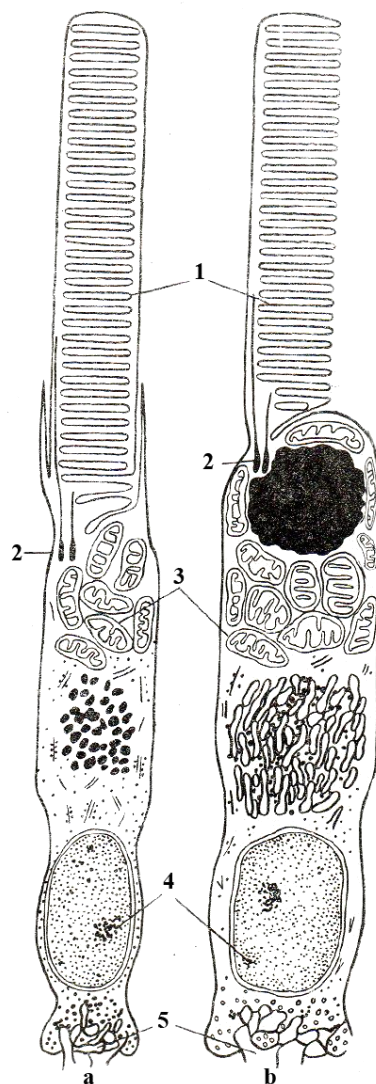
Микросўрғичлар хужайранинг юзасини кенгайтиради, бу айниқса ичак эпителийсида яққол кўринади. 1мм^2 эпителий юзасида $2 \cdot 10^8$ та микросўрғичлар жойлашади.

Умуртқали ҳайвонлар кўзининг тўр пардаси ёруғлик сезувчи рецепторлари таёқча ва колбасимон хужайралардир. Таёқчаларнинг ихтисослашувида уларнинг охирида мембрана билан ўралган киприксимон танача-цитоплазматик ўсимта ривожланади.

У микронайчалар билан тўлган бўлади, уларнинг асосида базал танача жойлашади. Кейин киприкнинг юқориғи қисми кенгаяди, мембрана пуфакчалари ва плазматик мембрана бурмалари билан тўлади. Хужайранинг бу қисмининг ўсиши натижасида унинг ҳамма қисми зич жойлашган ясси халтачалар шаклидаги пластинкалар билан тўлади. Шундай қилиб, таёқчанинг ташқи қисми иситиш радиаторига ўхшаш бурмали структурага айланади(19 расм).

Кимёвий, эшитиш ва бошқа рецептор хужайралар ҳам плазматик мембрана билан қопланган цитоплазматик ўсимталардан ҳосил бўлади.

Плазматик ўсимталарнинг **киприк** ва **хивчин** хиллари. Улар цитоплазматик мембрана билан қопланган, базаль танача билан боғланган микронайчалар тизимини ушлайди. Киприкларнинг диаметри тахминан 200 нм, узунлиги 20 мкм га тенг. Киприкларнинг сони ҳар-хил бўлади, агар киприк битта ва йўғон бўлса хивчин деб аталади, унинг узунлиги 1 мкм дан 2 мм гача бўлади.



19-расм.Кўзнинг ёруғлик сезувчи таёкча (a)ва колба(b) хужайралари.

1-ташқи сегмент;2-базаль танача;

3- ички сегмент;4-ядро;5-синаптик зона

Уларинг тузилиши ва вазифалари ҳақида кейинги бобларда алоҳида баён қилинади.

Ломасомалар-ўсимлик ҳужайралари плазматик мембранасининг бурмаланишидан ҳосил бўладиган мембрананинг пуфакчалари ёки найчаларидир. Улар ҳужайра пўсти билан плазматик мембрананинг оралиғида ҳужайранинг периферик қисмида жойлашади. Уларнинг вазифаси аниқ эмас.

XIV боб. Ҳужайра қобиғи ёки пўсти.

Кўпчилик бир ҳужайралилар ва ҳайвонларнинг ҳужайралари плазматик мембранасининг ташқи юзасида гликокаликс қатлами

бўлади. Улар плазматик мембрана липид ва оксиллари билан бириккан полисахаридларнинг узун, шохланган молекулаларини ўз ичига олади.

Прокариот ва ўсимлик ҳужайраларида бошқачароқ бўлади. Уларда ҳужайранинг ташқи томонида зич, кўп қатламли тузилма-ҳужайра қобиғи ёки ҳужайра пўсти жойлашади.

Бу ҳам гликокаликс каби плазматик мембрана ташқарисида жойлашадиган **экстроцеллюлар** структура ҳисобланади.

Ҳужайра пўсти ҳужайранинг ҳаёт фаолияти маҳсулотидир. Уларнинг компонентлари ҳужайра томонидан синтезланади, цитоплазмадан ташқарига чиқарилади ва плазматик мембрана яқинида мураккаб, бир хил бўлмаган комплекс тарикасида тўпланади. Булар умумий тузилиш хусусиятига эга.

Ҳужайра пўстининг тузилиши асоси ҳам гликокаликсники каби полисахаридлардир. Уларнинг муҳим хусусиятлари шундаки, улар сув, туз ва кўпчилик органик моддаларни жуда яхши ўтказади.

Баъзи ҳужайраларнинг пўстлари мустақкам бўлиб, сувни ўтказмаслиги мумкин, уларнинг пўстларини мембранасида кўшимча туз ва органик моддалар, масалан, лигнин, кутин в.б. тўпланган бўлади.

Ҳужайра пўстининг аҳамияти жуда катта. Бу фақат химоя қобиғи ёки ташқи синчгина эмас, балки бу ҳужайранинг тургор ҳолатини таъминловчи фактор ҳамдир.

Агар ҳар қандай ҳужайрани ҳайвон организмидан олиб, сувга жойлаштирсак, қисқа вақт ўтгандан кейин ҳужайра шишиб ёрилиб кетади. Бундай бўлишига сабаб сув плазматик мембрана орқали туз ва органик моддалар концентрацияси юқорироқ бўлган цитоплазмага ўтади. Бунда ҳужайранинг ички ҳажми ортади ва плазматик мембрана ёрилиб кетади. Ҳайвон организмда бундай бўлмайди, чунки ҳужайралар туз ва моддалар концентрацияси цитоплазманикига яқин бўлган ички муҳит суюқлиги билан ўралган бўлади.

Чучук сувларда эркин яшовчи бир ҳужайралилар бемалол яшайверади, чунки уларда цитоплазмадан сувни сўриб олувчи насос-қисқарувчи вакуола доимо ишлаб туради. Денгиз, океанларнинг шўр сувларида яшовчи бир ҳужайралиларда қисқарувчи вакуола бўлмайди, аммо уларнинг цитоплазмаси муҳитга нисбатан **изотоник** бўлади.

Агар бактериал ёки ўсимлик ҳужайрасини сувга солсак ўзгариш бўлмайди, агар ҳужайра пўсти турли ферментлар билан емирилса,

шу заҳоти ҳужайралар шишиб, ёрилиб кетади. Демак, ҳужайра пўсти бунга йўл қўймас экан. Бактерия ва ўсимлик ҳужайралари кўпроқ гипотоник сув муҳитида яшайди, уларнинг қисқарувчи вакуолалари бўлмайди, аммо мустаҳкам ҳужайра қобиғи бўлади. Ҳужайрага сувни кириши билан ички босим-тургор пайдо бўлади, у сувни кейинги киришига йўл қўймайди.

Шуниси қизиқки, кўпчилик тубан ўсимликлар, масалан яшил сув ўтлари яхши ривожланган ҳужайра қобиғига эга бўлади, аммо жинсий кўпайиш вақтида, ҳаракатчан зооспоралар ҳосил бўлаётганда улар қобиқни йўқотади ва қисқарувчи вакуолалар ҳосил бўлади.

Ўсимлик ҳужайраси қобиғининг тузилиши

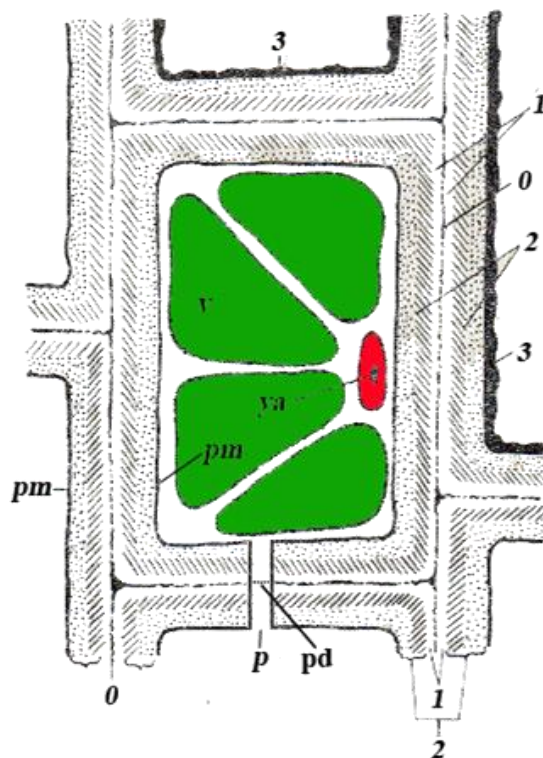
Ўсимлик ҳужайралари ҳайвон ҳужайраларидан фарқ қилиб, плазматик мембранага қалин пўст қўшилган бўлади, бу мембрана усти қурилмаси ҳисобланади.

Ўсимлик ҳужайраси қобиғи плазматик мембрана иштирокида ҳосил бўлади ва экстраҳужайравий кўп қатламли тузилма сифатида ҳужайранинг юзасини ҳимояловчи **ташқи скелет** ҳисобланади. Ҳужайра қобиғи икки компонентдан: 1) кўп сув тутувчи аморф пластик гелсимон матриксдан; 2) таянч фибрилляр системадан тузилган. Пўстни мустаҳкамлиги ва ҳўл бўлмаслик хусусиятлари уларда қўшимча полимер моддалар ва тузларнинг бўлишига боғлиқ(20 расм).

Кимёвий жиҳатдан ўсимлик ҳужайраси қобиғининг асосий компонентлари структурали полисахаридлардир. Ҳужайра пўсти матрикси таркибига концентрик ишқорларда эрувчи полисахаридлар, гемицеллюлозалар ва пектин моддалар киради.

Матрикс фибриллар билан боғланган юмшоқ пластик масса ҳисобланади. Ҳужайра қобиғи толали компонентлари глюкозанинг чизикли охланмаган полимери бўлган **целлюлоза**дан тузилган. Целлюлозанинг бундай молекулалари тутамлар ёки толаларни ҳосил қилади.

Ҳужайра қобиғида целлюлоза фибрилларни ҳосил қилади, улар ўз навбатида субмикроскопик микрофибриллардан тузилган, улар эса кўплаб параллел жойлашган целлюлоза молекулаларидан тузилган(илова, 14).



20-расм. Ўсимлик хужайра қобиғининг тузилиш схемаси.
 0-ўрта пластинка; 1-бирламчи қобик, 2-иккиламчи қобик қатламлари,
 3-учламчи қобик; pm-плазматик мембрана, v-.вакуола, ya-ядро, p-пора,
 pd-плазмодесма.

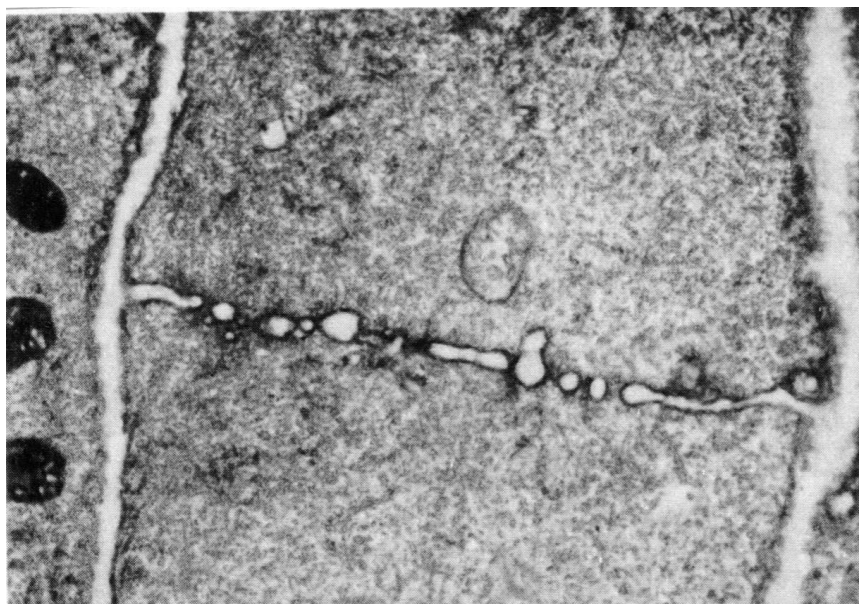
Хужайра қобиғи таркибига целлюлоза, гемицеллюлоза ва пектинлардан ташқари қўшимча компонентлар ҳам киради ва ўзига хос хусусиятларни беради. Масалан, хужайра қобиғига лигниннинг **инкрустацияси** (қўшилиш) хужайра қобиғини ёғочланишига олиб келади, бу унинг мустаҳкамлигини ортттиради. Бундай қобикларда лигнин матрикснинг пластик моддаси билан алмашинади ва асосий модда ролини эгаллайди. Баъзи хужайра қобиғида кутин ва суберин деган моддалар бўлиб, улар хужайранинг пўкаклашишига олиб келади. Эпидермис хужайралари юзасида воск тўпланади ва сув ўтказмайдиган қатламни ҳосил қилади, бу эса сувни ортикча йўқотилишини олдини олади.

Хужайра қобиғининг ҳосил бўлиши.

Нишонланган моддаларни қўллаш хужайра қобиғининг ўсишида хужайранинг барча юзасига, унинг тузилишида қатнашадиган моддалар ажралишини кўрсатди. Матрикснинг аморф моддалари-

гемицеллюлоза ва пектинлар Гольжи аппарати вакуолаларида синтезланади ва плазмалемма орқали экзоцитоз йўли билан ажралади. Целлюлозанинг фибриллари плазмалемма юзасида жойлашган махсус ферментлар ёрдамида синтезланади.

Одатда, ихтисослашган, вояга етган ҳужайраларда қобик кўп қатламли бўлади. Қатламларда целлюлоза фибриллари турли йўналишларда жойлашади. Ҳужайра қобиғининг **бирламчи, иккиламчи** ва **учламчилари** фарқланади. Буни тушиниш учун ҳужайра бўлинганидан кейин ҳужайра қобиғининг ҳосил бўлишини ўрганмоқ керак. Ўсимлик ҳужайраси бўлинишида хромосомалар қутбларга тарқалгандан сўнг экватор текислигида мембранали пуфакчаларнинг тўпланишини кўриш мумкин, улар ҳужайранинг марказида бир-бирлари билан қўйилишиб кетади(21 расм).



21-расм. Пиёз илдиз туки ҳужайраси бўлинишининг телофаза босқичида қиз ҳужайралар қобиғининг ҳосил бўлиши.

Бу жараён марказда бошланиб, периферияга тарқалади. Шу йўл билан ҳужайра пластинкаси шаклланади. Унинг марказида матрикснинг аморф моддаси жойлашади. Дастлабки вакуолалар Гольжи аппарати мембраналаридан ҳосил бўлиши исбот қилинган.

Ўсаётган ҳужайра пластинкаси уч қаватдан ташкил топади: фақат аморф матриксдан ташкил бўлган марказий-ўрта пластинка ва иккита периферик-гемицеллюлоза ва целлюлоза фибрилларига эга бўлган бирламчи қобиклардан иборат (21 расм). Агар ўрта пластинка дастлабки ҳужайраларнинг фаолиятидан ҳосил бўлса,

бирламчи қобик янги ҳосил бўлган хужайралардан ажралган гемицеллюлоза ва целлюлоза фибрилларидан ҳосил бўлади.

Хужайра қобиғининг кейинги қалинлашуви энди ҳар иккила янги ҳосил бўлган хужайраларнинг фаолияти ҳисобига бўлади.

Хужайранинг ташқарисида Гольжи аппарати пуфакчаларининг цитоплазмадан ташқарига чиққандан кейин, у ерда целлюлоза фибрилларининг синтези ва полимерланиши юз беради. Шундай қилиб, аста секин иккиламчи қобик шаклланади.

Бирламчи ва иккиламчи қобикларни бир-биридан ажратиш қийин, чунки улар бир неча оралик қатламлар билан бириккан бўлади. Шаклланган хужайра қобиғининг асосий массасини иккиламчи қобик ташкил қилади.

Бирламчи қобикнинг ҳосил бўлишида целлюлоза фибриллари ҳали оз бўлади ва улар хужайранинг бўлғувси узун ўқига деярли перпендикуляр жойлашади. Кейинчалик улар параллель ҳолга ўтади. Кўпинча, иккиламчи қобик остида учламчи қобикни ҳам кўриш мумкин. Уни ҳақиқий цитоплазманинг юза қатламини дегенерацияга учраши натижасида ҳосил бўлган, қуриб қолган қисми деб қараш мумкин.

Агар гипотоник муҳитда хужайра қобиғини йўқотилиб, муҳитни изотоник қилинса, қобиксиз хужайра-протопласт шарсимон шаклни (**сферопласт**) олади. Муҳитда етарли миқдорда озика моддалар, тузлар ва Ca^{++} ионлари бўлса, хужайра яна қайтадан қобиғини тиклайди. Агар муҳитга ауксин гормони қўшилса, бу хужайралардан колония ҳосил бўлади, ҳаттоки бир бутун ўсимлик ҳосил бўлиши ҳам мумкин.

Ўсимлик хужайраси қобиғининг муҳим хусусиятларидан бири уларда ёритувчи микроскопларда яхши кўринадиган тешик-пораларнинг бўлишидир. Иккита қўшни хужайралар поралари қатъий бир-бири рўпарасига жойлашади, улар ёрдамида қўшни хужайралар цитоплазмаси ўртасида алоқа ўрнатилади(20 расм).

XVбоб. Вакуоляр система

Цитоплазманинг мембранали структуралари икки гуруҳга бўлинади. Улардан бири–вакуоляр системадир. Унга эндоплазматик тўр, ундан ҳосил бўладиган турли вакуолалар, Гольжи аппаратининг вакуоляр комплекси, лизосомалар киради. Буларда чегараловчи бир қаватли мембрана бўлади.

Иккинчи гуруҳга икки мембранали органоидлар митохондриялар ва пластидлар киради. Булар бир-бирига ўтмайдиган ички ва ташқи мембраналарга эга бўлади. Ядронинг қўш мембранасининг ташқиси эндоплазматик тўрға ўтиши мумкин.

Вакуоляр системага морфологик ва функционал жиҳатдан фарқланувчи турли компонентлар киришидан қатъий назар, у бир бутун система ҳисобланади. Унинг алоҳида элементлари турли функцияларни бажаради ва бир-бирларини тўлдиради.

Бир мембранали органоидлар **Эндоплазматик тўр**

Хужайранинг бу органоиди 1945-1946 йилларда очилди. К.Портер, А.Клод ва Фулманлар фибробластларнинг цитоплазмасида тўрсимон структурани кўриб қолдилар ва уларни электрон микроскоп ёрдамида батафсил текширдилар. Бу структуралар цитоплазманинг ички қисмида – эндоплазмада жойлашганлиги учун уларни, Портер **эндоплазматик тўр** ёки **эндоплазматик ретикулум** деб номлади.

Кейинроқ, Портер ва Паладелар турли хужайралардан ультраюққа кесмаларни электрон микроскопда ўрганиб, эндоплазматик тўр мембрана билан чегараланган мураккаб каналчалар, пуфакчалар, вакуолалар ва цистернларнинг ўзаро туташидан иборат мураккаб тармоқланган тўр-система эканлигини аниқладилар.

Эндоплазматик тўр каналининг ичи суюқлик билан тўла бўлиб, таркиби цитоплазма матриксига ўхшайди. Эндоплазматик тўрнинг мембранаси ҳам уч қаватли мембрана тузилишига эга. Эндоплазматик тўрни қай даражада тараққий этганлиги хужайраларнинг қай даражада дифференциалланганига боғлиқ. Бўлинаётган хужайраларда у кам тараққий этган, етилган хужайраларда эса, яхши тараққий этган бўлади.

Эндоплазматик тўр мембраналарини нозик кузатишларни кўрсатишича, бу мембраналарнинг сиртида юмалоқ, қаттиқ гранулалар жойлашган экан, улар **рибосомалар** деб аталади.

Мембрананинг баъзи жойларида бу гранулалар бўлмайди. Шунинг учун эндоплазматик тўрни икки тури фарқ қилинади:

1) **грануляр** ёки **дағал**; 2) **силлиқ эндоплазматик тўрлар**. Эндоплазматик тўр мембранасининг кимёвий таркиби биокимёвий таҳлил орқали аниқланди. Унинг таркибида оксиллар ва липидлар мавжуд. Ундан ташқари бир қанча ферментларга, масалан, АТФ – азага эга.

Бу органоид барча ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларида топилган, аммо бактерияларда бор-йўқлиги аниқ эмас.

Доначали эндоплазматик тўр. Ультра юпқа кесмаларда бу органоид ёпиқ мембранали ҳолда кўринади. Унда узун халталар, цистернлар жойлашади. (илова,15). Ҳужайранинг функционал ҳолатига боғлиқ ҳолда цистернларнинг кенглиги турлича бўлар экан. Уларнинг энг тор қисми 20 нм, кенгайган қисми эса бир неча мкм бўлиши мумкин. Бу мембраналарнинг гиалоплазмага қараган томонига юмалоқ доначалар-рибосомалар жойлашади.

Дифференциал центрифугалашда гомогенатдан ядро ва **макросом** (митохондриял фракция) фракциясини ажратиб олингандан сўнг, **микросома** фракциясини ҳам ажратиб олиш мумкин. Ошқозон ости безининг барча фракциялари ичида денгиз чўчқачасида микросома фракцияси оксил синтез қилиш бўйича энг фаол ҳисобланади. Бу фракция электрон микроскопда зич доначалар билан қопланган майда вакуолалар ҳолида кўринади. Мембрана эритиб юборилгандан сўнг, бу доначаларнинг соф фракциясини олиш мумкин, улар рибонуклеопротеидлар – рибосомалардир.

Буни биринчи бўлиб, Дж.Паладе очди ва уни рибонуклеопротеид (**паладе доначалари**) эканини аниқлади. Ҳозирги вақтда бу доначалар рибосома эканлиги исботланган. Рибосомалар нотўғри шаклли доначалар бўлиб, диаметри 150-350 Å келади. Ичак таёқчасини электрон микроскопик текширишлар унинг рибосомасини ҳар хил катталиқдаги икки суббирликдан иборат эканини кўрсатди(илова,15,с). Катта суббирликнинг ўрта қисми бироз ботик бўлади, ўша жойга кичик суббирлик жойлашади. Катта суббирликнинг кўндаланг кесиги 150-180 Å бўлиб, учбурчак, трапеция ёки кўпбурчак шаклидир. Ҳар иккала суббирлик ядрочадан ҳосил бўлади, аммо уларнинг бирикиб, рибосома ҳосил бўлиши цитоплазмада амалга ошади. Рибосомалар эндоплазматик тўр деворида бир-бирлари билан битта ахборот РНК си орқали бириккан **полисома** ҳолида жойлашади. Рибосомалар эндоплазматик тўрнинг мембранасига катта суббирлиги билан бириккан бўлади.

Доначали эндоплазматик тўр ихтисослашмаган ҳужайраларда ёки паст метаболитик фаолликка эга бўлган ҳужайраларда тарқоқ мембранали структуралар ҳолида кўринади. Фаол функционал ҳолатдаги ҳужайраларда эндоплазматик тўр айрим жойларда тўпланган ҳолда жойлашади, уларни **эргастоплазма** деб аталади. Масалан, жигар ва нерв ҳужайраларида доначали эндоплазматик тўр

айрим зоналарга тўпланган (Берг таначаси) ҳолда, айрим нерв хужайраларидаги тигроид каби жойлашади. Ошқозон ости беши хужайраларида эргастоплазма зич таначалар шаклида хужайранинг базал ва ядро атрофи зонасида жойлашади.

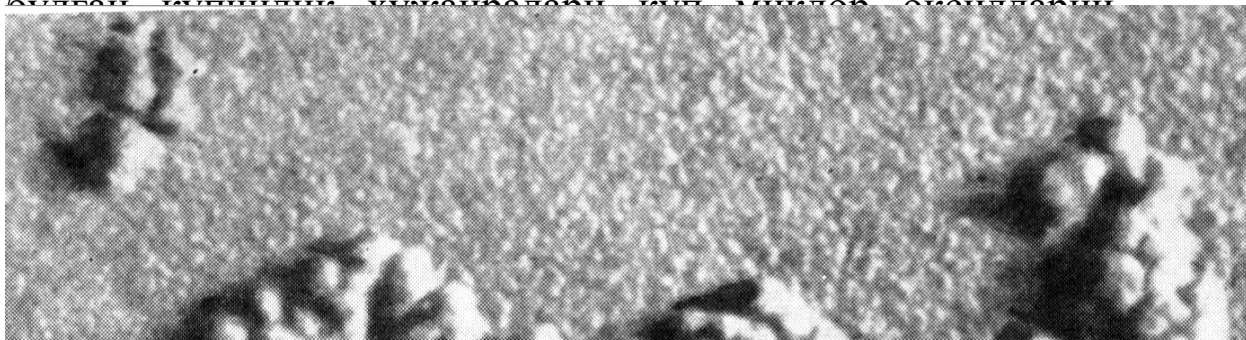
Эндоплазматик тўрда полисомаларнинг бўлиши, доначали эндоплазматик тўрни оқсил синтез қилишнинг муҳим ўрни эканлигини кўрсатади.

Рибосомаларнинг сони уларнинг синтетик фаоллигига боғлиқ бўлади. Секрет ишлаб чиқармаётган хужайраларнинг эндоплазматик тўр мембраналарида 25 % хужайра рибосомаси бўлади. Лактация стимуллаштирилган хужайраларда уларнинг сони 70% га ортади. Хужайраларнинг ихтисослашуви даврида рибосомалар сони озайиб кетади. Масалан, кемирувчиларнинг жигарини қисман олиб ташланганда қолган қисмида хужайраларнинг кўпайиши кескин ортади. Бу доначали эндоплазматик тўрни редукцияси ва унинг рибосомаларини камайиши билан юз беради. Мембраналар билан боғлиқ бўлмаган рибосомалар 40% га етади. Бу ҳол турли патологик ҳолатларда ҳам кузатилади.

Эндоплазматик тўр рибосомалари билан барча оқсиллар синтези боғлиқ эмас, балки унинг бир қисми боғлиқдир.

Эмбрионал, ихтисослашмаган хужайралар, шиш ҳосил қилувчи ва қайта тикланаётган тўқима хужайраларида цитоплазмада рибосомалар асосан мембраналар билан боғлиқ бўлмайди. Улар полисомалар кўринишида гиалоплазмада жойлашади (22 расм). Кучли оқсил синтези кетаётган ихтисослашган, бўлинишдан тўхтаган (ошқозон ости беши, сут беши, нерв хужайралари) хужайралар гиалоплазмаси эркин рибосомаларни жуда оз туттади, уларнинг кўп қисми эндоплазматик тўр мембранаси билан боғлиқ бўлади.

Бу текширишлардан шу маълум бўлдики, хужайра ўзининг эҳтиёжи учун зарур бўлган оқсилларни гиалоплазма рибосомаларида синтезлайди. Эндоплазматик тўр мембраналаридаги рибосомалар эса хужайрадан чиқариб юбориладиган-“экспорт” қилинадиган оқсилларни синтезлайди. Ҳақиқатдан ҳам, кўпхужайрали организмларнинг доначали эндоплазматик тўрга бой бўлган ўқилларни хужайралардан кўп миқдор оқсилларни



22-расм. Полиомиелит вируси полирибосомаларининг электрон микроскопда кўриниши (x115 000).

синтезлайди ва ташқарига чиқаради. Масалан, ошқозон ости беги ацинус хужайралари ичакда овқатни парчаловчи кўп миқдор оксил-ферментларни (протеазин, липаза, нуклеаза в.б.) синтезлайди ва ажратиб чиқаради: жигар хужайраси-қон альбуминини; плазма-цитлар-γ-глобулинларни; сут беги-казеинни; сўлак беги-овқат ҳазм қилиш ферментлари, амилаза ва РНК азани в.б., ўсимликларда ҳам шунга ўхшаш бўлади: оксил ишловчи беги хужайралар эндоплазматик тўрға бой бўлади. Бошқача қилиб айтганда, кўп хужайрали организмларда эргастоплазма хужайрадан чиқариладиган, бошқа хужайралар фаолияти учун зарур бўлган ёки бутун организм функцияси билан боғлиқ бўлган (овқат ҳазм қилиш ферментлари, қон плазмаси оксили, гормонлар в.б.) оксилларини синтезлайди.

Бир хужайралиларда ҳам экспорт қилувчи оксилни синтезловчи доначали эндоплазматик тўр кузатилган. Бундай оксиллар ичида фақат хужайрадан ташқарида овқат ҳазм қилишда иштирок этадиган ферментларгина эмас, балки гликокаликсининг оксиллари ва гликопротеидлари ҳам бўлади. Доначали эндоплазматик тўр экспорт қилинадиган оксилларни синтездан ташқари, хужайра ичи овқат ҳазм қилишда иштирок этадиган ферментларни синтезида ҳам қатнашади. Бу ферментлар фагоцитар ёки пиноцитоз вакуолагарига тушиб, у ерда макромолекулаларни парчалайди.

Доначали эндоплазматик тўр ва унинг фаолиятининг маҳсули-оқсилларни ўрганиш шуни кўрсатдики, кўп ҳолларда, бу мембранали тузилма рибосомаларида шу хужайра моддалар алмашинувида иштирок этмайдиган, ўзига “**керак бўлмаган**”, баъзан зарарли оқсиллар синтезланар экан. Масалан, сут беги хужайралари уларнинг ўсиши ва кўпайиши учун ҳеч керак бўлмайдиган сут казеинини синтезлайди. Овқат ҳазм қилиш безлари хужайралари турли макромолекулали моддаларни парчалайдиган гидролитик ферментларни ишлаб чиқаради. Шунинг учун, бундай ферментларни хужайра гиалоплазмасига чиқа-рилиши, шу хужайранинг ўлимига (**автолиз**) олиб келиши мумкин. Аммо бундай бўлмайди, чунки синтезланган бу моддалар тезда эндоплазматик тўр мембранаси орқали ўтиб, вакуоаларга тушади ва гиалоплазма ҳамда унинг бошқа структураларидан ажралади. Бундай оқсиллар эндоплазматик тўр мембрана системаси орқали ажралади ва мембрана бўшлиқларида тўпланади. Бинобарин, доначали эндоплазматик тўрнинг роли рибосомаларда оқсил синтезлашдангина иборат эмас, балки бу маҳсулотларни хужайрада ишлаётган оқсиллардан ажратиш (**изоляция** қилиш)дан ҳам иборатдир.

Бугунги кунда доначали эндоплазматик тўрнинг энг муҳим вазифаси, унинг қандай ихтисослашганлиги ёки қайси таксономик гуруҳ хужайраларига мансуб эканлигидан қатъий назар, хужайра мембранасининг ҳосил қилиш ва қуришдан иборатлиги исботланган. Эндоплазматик тўр элементлари барча мембрана оқсиллари ва липидларини синтезлайди. Бундан ташқари, айнан доначали эндоплазматик тўрда липопроteid мембрананинг йиғилиши амалга ошади.

Бу жараён стоматит везикуляр вирус (**VSV**) да яхши кузатилган. Бу РНК ушловчи вирус унча кўп бўлмаган сондаги оқсил ва уни қопловчи липопроteid мембранадан иборат. Етилган вирус таначасида бир молекула РНК дан ташқари рибонуклеопроteid комплексига кирувчи оқсил (**N-оқсил**), бу комплексни атроф мембрана билан бириктирувчи оқсил (**M-оқсил**) ва мембранали қобиқнинг маҳсус оқсил (**G-оқсил**) бўлади. Вируснинг мембранаси у яшаётган хўжайин хужайраси материалдан ҳосил бўлади. Вирус нуклоид (**РНП**) чиқиши вақтида плазматик мембранада қисқа микросўрғични эслатувчи (**VSV**) вирус таначаси шаклланади. **G-оқсил** ёрдамида у соғлом хужайрага ёпишади, **VSV** мембранаси ва хужайра мембранаси қуйилишиб кетади ва вирус

рибонуклеопротиди ҳужайра цитоплазмасига тушади, у ерда инфекция жараён бошланади.

Ҳужайра-ҳўжайиннинг одатдаги оксиллари синтези тўхтайди, фақат вирус оксиллари ҳужайин рибосомаларида синтезлана бошлайди. Вирус РНК си фақат беш хил оксил молекулаларини кодлайди. Улардан иккитаси вируслар геномини репликация ва транскрипция қилиш учун зарур бўлган ферментлар, учинчиси -N-оксил, тўртинчиси – М-оксилни, бешинчиси- махсус гликопротеин - G-оксилни кодлайди. G-оксил вирус танасини қоплаб турувчи мембрананинг интеграл оксили ҳисобланади. У 550 аминокислотадан тузилган бўлиб, иккита ён полисахарид занжирга эга. У мембранада асимметрик жойлашган, унинг кўп қисми карбонсувли занжири билан ташқарига чиқиб туради, мембрананинг цитоплазма томонида 30 та аминокислота жойлашади. VSV вируси билан ҳужайра зарарланганда, унинг РНК сидан беш хил и-РНК ҳосил бўлади, улар ёрдамида ҳўжайин – ҳужайра ичида вируснинг беш хил оксили синтезланади.

Бу тажрибалардан келиб чиқадики, эндоплазматик тўр, Гольжи аппарати, секретор вакуолалар ва плазматик мембраналарнинг интеграл оксилларининг келиб чиқиши бир хил. Улар доначали эндоплазматик тўрда ҳосил бўлади ва шаклланади. Кейинчалик, шу маълум бўлдики, липидли компонентнинг ҳам синтези ва мембранага кўшилиши ҳам доначали эндоплазматик тўрда бўлар экан. Бундан кўринадики, доначали эндоплазматик тўр ҳужайра мембраналарининг ҳақиқий “**фабрика**” си экан.

Силлик эндоплазматик тўр. Силлик эндоплазматик тўр мембранали системанинг бир қисми ҳисобланади. Морфологик жиҳатдан у ҳам майда вакуолалар, каналларни ҳосил қилувчи мембраналардан иборат. Каналлар тармоқланиши ёки бир-бирига қуйилиб кетиши мумкин. Доначали эндоплазматик тўрдан фарқ қилиб силлик эндоплазматик тўр мембраналарида рибосомалар бўлмайди, силлик эндоплазматик тўр вакуолалари ва каналларининг диаметри 50-100 нм бўлади. Бу мембранали элементларнинг зичлиги ҳар хил. Кўп ҳолларда, силлик каналлар тўплам ёки зоналар ҳосил қилади. Масалан, ичак эпителийси ҳужайраларида силлик эндоплазматик тўр асосан, ҳужайранинг апикал қисмида, сўриш юзасига яқин жойда жойлашади, жигар ҳужайраларида эса гликоген йиғилган жой билан боғлиқ бўлади. Уруғдон ва баъзи ўсимлик ҳужайраларида силлик эндоплазматик тўр цитоплазманинг асосий ҳажмини ташкил қилади.

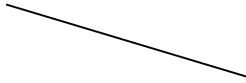
Силлиқ эндоплазматик тўрни доначали эндоплазматик тўр билан тутшиб кетиши кўп марта кузатилган (илова,15-6). Доначали эндоплазматик тўр цистернлари рибосомаларини йўқотиб, “силлиқ” бўлиб қолиши тез-тез кузатилади. Бундай цистернлар тез орада силлиқлигини йўқотиб, тармоқланади ва силлиқ эндоплазматик тўр найлари ва каналларига айланади. Силлиқ эндоплазматик тўр, доначалилардан ҳосил бўлгани учун, уларга нисбатан у иккиламчи ҳисобланади. Каламушнинг эмбриони туғилишидан олдин унинг жигар хужайраларида доначали эндоплазматик тўр кўплаб ҳосил бўлади. Туғилгандан сўнг бирданига улар силлиқ эндоплазматик тўрга айланади.

Қатор биокимёвий ва автордиографик текширишларнинг кўрсатишича, доначали эндоплазматик тўрнинг ҳажми ортади, ўсади ва янги синтезланаётган мембраналар ҳисобига рибосомаларини йўқотиб, силлиқ эндоплазматик тўрга айланади. Масалан, радиоактив моддаларни хужайрага киритилганда, радиоактив белги доначали эндоплазматик тўрда, анча вақт ўтгандан кейин эса, силлиқ эндоплазматик тўрда кўринади.

Бу икки хил эндоплазматик тўр топографик алоқада бўлиш ва умумий келиб чиқиш хусусиятига эга бўлсада, улар турли вазифаларни бажаради. Аввал айтилгандек, силлиқ эндоплазматик тўрда рибосомаларнинг бўлмаслиги, уни оксил синтезида иштирок этмаслигини кўрсатади. Уларнинг фаолияти кўпроқ липид ва баъзи хужайраичи полисахаридларини синтези билан боғлиқ. Уларнинг триглицерид ва липидларни синтезида қатнашиши ичак эпителийси хужайраларининг ёғларни сўришини ўрганиш жараёнида аниқланди. Ичакнинг бўшлиғида ёғлар, ёғ кислоталари ва моноглицеридларга қадар парчаланadi. Ичак хужайраларининг апикал қисмида силлиқ эндоплазматик тўр каналларида осмиофил доначалар йиғилади, бу хужайрага кирган моддалардан липид ва липопротеидларни қайтадан, янги синтезланганини кўрсатади, улар Гольжи аппарати вакуолалари ёрдамида хужайрадан ташқарига чиқарилади ва лимфага ўтказилади.

Майда липид ва липопротеидларнинг силлиқ эндоплазматик тўр каналлари бўшлиқларида Гольжи аппарати зонасида тўпланиши жигар хужайраларида ҳам кузатилди. Жигар хужайраларида





23-расм. Силлик эндоплазматик тўрнинг(1) кўндаланг йўлли мускул толасида жойлашуви схемаси. 2-митохондрия.

гликоген, доначали эндоплазматик тўрдан ҳоли бўлган, аммо силлик эндоплазматик тўр пуфакчалари кўп бўлган зонада тўпланади.

Жигарда силлик эндоплазматик тўр зонасининг каттайиши, хужайрада содир бўладиган паталогик жараёнлар билан ҳам боғлиқ. Организм турли моддалар билан заҳарланганда силлик эндоплазматик тўр зонасида заҳарли моддаларнинг парчаланиши ва зарарсиз ҳолга келиши-детоксикация юз беради.

Шундай қилиб, жигар хужайралари организмни детоксикациясини силлик эндоплазматик тўр орқали амалга оширади.

Кўндаланг чизикли мускул туқимасида силлик эндоплазматик тўр вакуола ва каналлари ҳар бир миофибрилни атрофидан ўрайди (23 расм).

Бу ерда силлик эндоплазматик тўр АТФ таъсирида кальций ионларини фаол ўтказиш ва тўплаш хусусиятига эга бўлади, бу мускул толасининг бўшашишига олиб келади. Кальций насоси оқсиллари саркоплазматик тўр мембраналарининг интеграл оқсиллари ҳисобланади.

Ҳозирги вақтгача эндоплазматик тўрни қайси материалдан ҳосил бўлиши аниқланмаган.

Аммо, бу органоидни ташқи цитоплазматик мембрана билан яқиндан алоқада эканлиги ана шунинг ҳисобига ёки ядро билан яқиндан алоқада бўлгани учун, унинг мембранаси ҳисобига эндоплазматик тўр мембранаси ҳосил бўлса керак, деб тахминлаш мумкин. Бу тахминни қуйидаги таҳлил тасдиқлади. Буғдойнинг эндоспермасини электрон микроскопик текширишда, унинг хужайраларида ядронинг мембранаси халтасимон ўсимталар ҳосил қилиши аниқланди, ундан эса эндоплазматик тўрнинг цистерналари ҳосил бўлади.

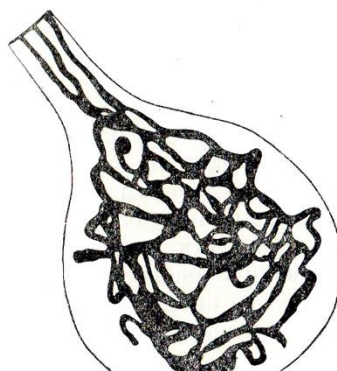
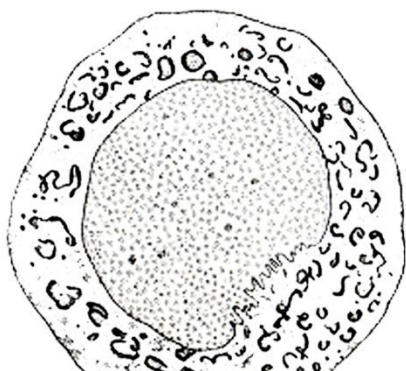
Гольжи аппарати

1898 йили Италияли врач, гистолог К. Гольжи ўзи ишлаб чиққан тўқималарни кумуш билан ишлаш методини қўллаб, нерв хужайралари цитоплазмасида ўзига хос тўрсимон структураларни кузатди ва уни **ички тўрсимон аппарат** деб номлади. Кейинчалик, бундай структуралар нисбатан қисқа муддат ичида турли систематик ва тўқима гуруҳларига эга бўлган ҳайвон хужайраларида ҳам топилди ва энди бу органоид **Гольжи аппарати** номи билан атала бошланди.

Гольжи аппаратини қиёсий ўрганиш орқали жуда кўп фактик материаллар жамланди (Насонов, 1924; Токин, 1963 в.б.).

Гольжи аппаратининг структураси турли хужайраларда бири-бирдан фарқланади. Умуртқасиз ҳайвонлар хужайраларида кўпроқ “**диффузия**” шаклли, яъни алоҳида-алоҳида **диктиосома** деб аталувчи элементлар шаклида бўлади. Улар дисксимон, таёқчасимон, ярим ойсимон, вергулсимон ёки донача шаклида бўлиши мумкин. Умуртқали ҳайвонларнинг хужайраларида кўпроқ, Гольжи кузатгандек тўрсимон шаклда тузилган. Турли объектларда бу органоид катталиги, тўрнинг зичлиги ва тузилиши билан фарқланади (24 расм).

Кўп ҳайвонларда, хужайраларнинг ихтисослашуви даврида диффузияли шакл тўрсимон билан алмашилиши мумкин. Кўршапалакларнинг бир хил тўқималари хужайралари диффузияли бўлса, бошқа хил тўқималари тўрсимон кўринишдаги Гольжи аппаратига эга бўлади. Олимлар бу икки хил структурали Гольжи



24-расм. Гольжи аппаратининг турли шаклларининг ёруғлик микроскопида кўриниши. 1-моллюсканинг диффуз ҳолдаги, 2,3,4-тўрсимон шаклдаги Гольжи аппарати.

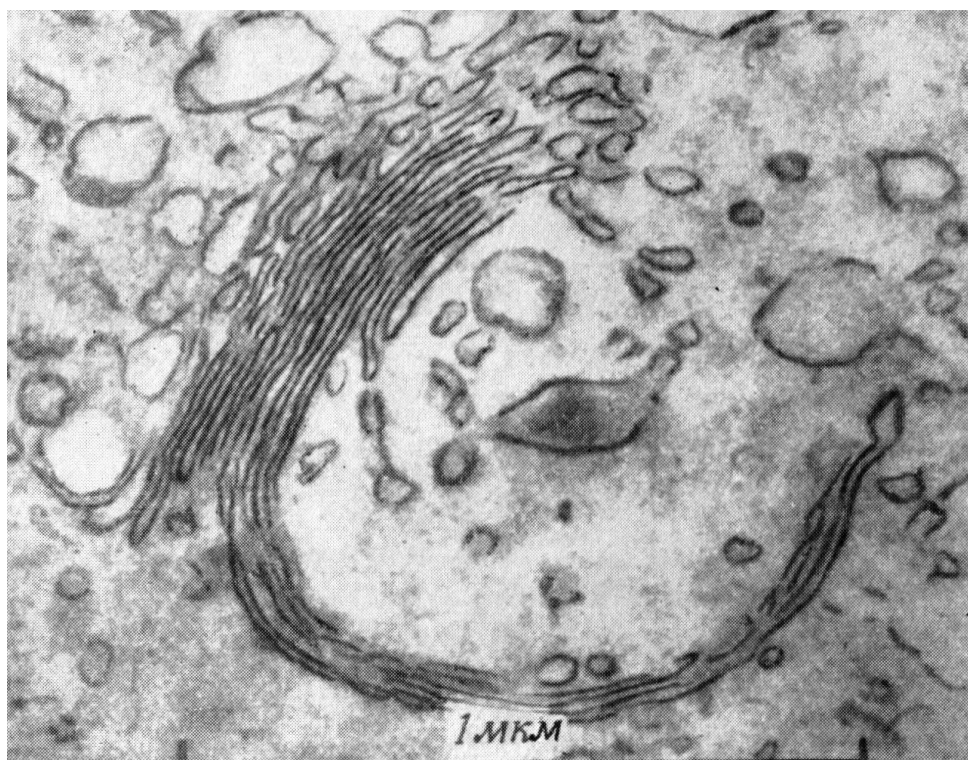
аппаратининг умумий хусусияти, уларнинг пластинкали тузилишидир, деб кўрсатадилар.

Гольжи аппарати қиз хужайраларда янгидан она хужайра материалидан тенг миқдорда ҳосил бўлади. Перрончито (1910) буни **диктиокинез** деб атади. Бунда ҳаттоки, тўрсимон структуралар ҳам алоҳида диктиосомаларга ажралади (25 расм).

Ченцов (1984) мембраналар тўпламини алоҳида зонасини диктиосома деб атади. Диктиосомада ясси мембранавий халтачалар ёки цистернлар тахлангандек жойлашади. Алоҳида цистерннинг қалинлиги ўзгарувчан, унинг марказида мембраналар яқинлашади (25 нм), периферияда эса мембрананинг кенгайган қисмлари-ампулалар бўлади. Бундай халтачаларнинг сони 5-10, бир хужайралиларнинг айримларида уларнинг сони 20 тага етади. Зич жойлашган цистернлардан ташқари, Гольжи зонасида кўплаб вакуолалар бўлиб, уларнинг майдалари асосан Гольжи зонасининг перифериясида жойлашади. Баъзан ясси цистернлар ампулаларининг кенгайган қисмларидан янги ясси цистернларни ажралаётганини ҳам кузатилади.



А

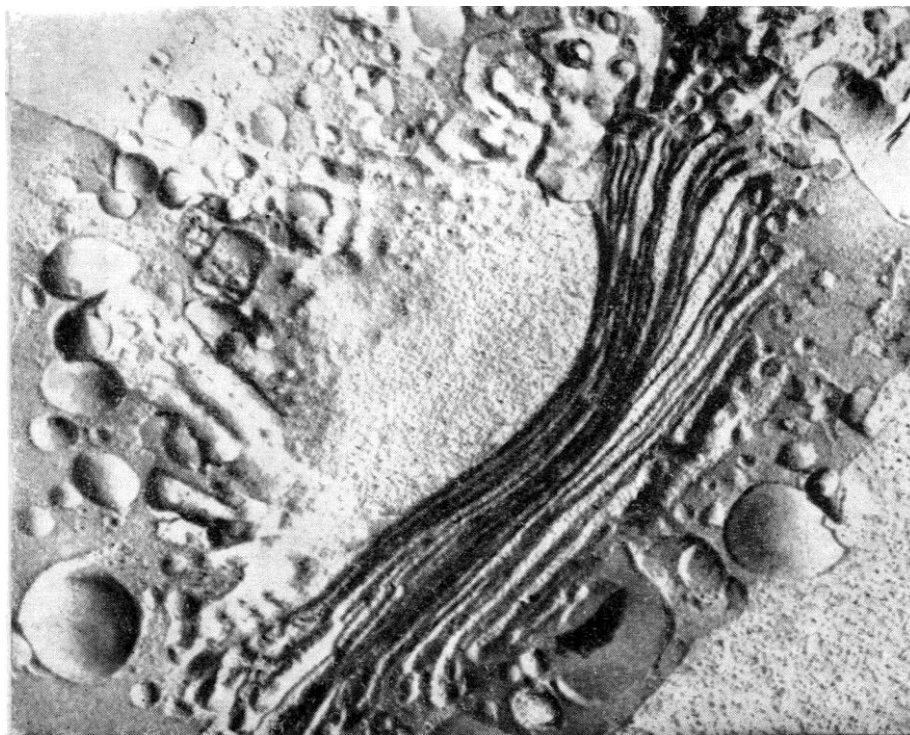


В

25-расм. Шилликкурт хужайрасида Гольжи аппаратининг сферик кўриниши (А) ва унинг парчланиш лаҳзаси(В). 1-эндоплазматик тўр, 2-диктиосома.

Диктиосома зонасида **проксимал** ва **дистал** қисмлар фарқланади. Секрет ишлаб чиқараётган хужайраларда, одатда, Гольжи аппарати қутбланган, унинг проксимал қисми цитоплазма ва ядрога қараган, дистал қисми эса хужайранинг юзасига йўналган бўлади. Проксимал қисмга майда силлик пуфакчалар ва қисқа мембранали цистернлар зонаси кириб боради.

Диктиосоманинг проксимал қисмига мембранали бўшлиқларнинг тўрсимон ёки булутсимон системаси бирикади. Бу система эндоплазматик тўр элементларини Гольжи аппарати зонасига ўтиш жойи ҳисобланади. Дистал қисми йирик вакуоаларнинг бўлиши, кўп ҳолларда, секреция маҳсулотларини тутиши билан характерланади. Дистал қисмидан вакуоалар ажралиши мумкин, улар пиноцитоз жараёнида плазмалеммадан ажралаётган пуфакчага ўхшайди(26 расм,илова,16). Гольжи аппаратининг диффузияли шаклида, ҳар бир алоҳида қисм диктиосомалардан иборат бўлади. Ўсимлик ҳужайраларида, содда ҳайвонлар ва кўпчилик умуртқасизларда диктиосоманинг диффузияли типи устунлик қилади. Одатда, битта ҳужайрага 20 та диктиосома тўғри келади



26-расм. Гольжи аппаратининг электрон микроскопик тасвири (x 52 000). Расмда цистернлар ва улар билан боғлиқ бўлган пуфакчалар кўзга ташланади.

Гольжи аппаратининг мембранали элементлари эндоплазматик тўрда синтезланган моддаларнинг тўпланишида, уларнинг кимёвий ўзгаришида, етилишида қатнашади. Аппаратнинг цистернларида полисахаридлар синтезланади, уларнинг оқсиллар билан ўзаро таъсири натижасида мукопротеидлар ҳосил бўлади. Энг муҳими шуки, Гольжи аппарати элементлари ёрдамида тайёр секретлар

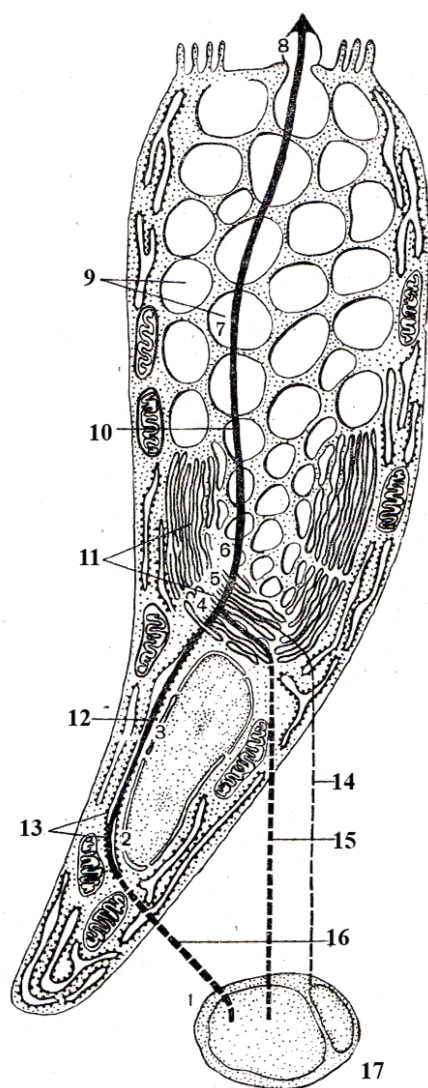
ҳужайрадан ташқарига чиқарилади. Бундан ташқари, Гольжи аппарати, лизосомаларнинг ҳосил бўлиш манбаи ҳисобланади.

Гольжи аппаратининг секретларни ташқарига чиқаришдаги роли ошқозон ости безининг **экзокрин** ҳужайраларида яхши ўрганилган (илова,17). Бу ҳужайралар кўп миқдор секретор доначаларнинг бўлиши билан характерлидир. Зимоген доначалар таркибида протеаза, липаза, карбогидраза, нуклеаза ферментлари бўлади. Секрецияда бу зимоген доначаларнинг маҳсулотлари ҳужайрадан без бўшлиғига чиқарилади, кейин у ичак бўшлиғига оқиб тушади. Ошқозон ости безининг ҳужайраларидан ажралаётган модда, асосан оқсил бўлгани учун радиоактив моддалар ёрдамида унинг ҳосил бўлиши ва ҳужайрадан чиқарилишини ўрганиш мумкин. Бунинг учун ҳайвонга тритий билан нишонланган аминокислота–лейцин киритилади ва электрон микроскопик автордиография ёрдамида белгининг турли муддатларда тарқалиши кузатилади. Шу нарса маълум бўлдики, белги 3-5 минут давомида ҳужайранинг доначали эндоплазматик тўрда синтезланаётган оқсил занжирига ўтиради. Кейинроқ, 20-40 минут ўтгандан сўнг, белги эндоплазматик тўрдан ташқари Гольжи аппарати вакуолалари зонасида кўринади. Бинобарин, оқсил эндоплазматик тўрда синтезлангандан сўнг, Гольжи зонасига ўтказилади. Яна ҳам кейинроқ, 60 минутдан сўнг, белги зимоген доначалар зонасида, ундан сўнг эса, безнинг ацинус бўшлиғига ўтади. Шундай қилиб, Гольжи аппарати секреция қилинувчи оқсил ва унинг ҳужайрадан ташқарига чиқаришни оралик звеноси эканлиги аниқланди. Бу жараён сут бези, ичакнинг бокалсимон ҳужайраларида, қадахсимон без в.б. да ҳам ўрганилди ва ўхшаш натижалар олинди. Рибосомаларда синтезланган четга чиқариладиган (экспорт қилинаётган) оқсил ажралади, эндоплазматик тўр цистернларида йиғилади ва Гольжи аппарати зонасига ташилади. Бу ерда эндоплазматик тўрнинг силлик қисмидан ўзида синтезланган оқсил тутган майда вакуолалар ажралади, улар диктиосоманинг проксимал қисми вакуолалари зонасига ўтади. Бу ерда вакуолалар бир-бирлари билан ва диктиосоманинг ясси цистернлари билан қуйилиб кетиши мумкин. Шундай йўл билан Гольжи аппарати цистернлари бўшлиқларида оқсил моддаларнинг тўпланиши юз беради. Кейин бу оқсиллар зичлашиб, секретор доначаларга айланиши ёки эриган ҳолда қолиши мумкин. Сўнг, Гольжи аппарати цистернларининг ампуляр кенгаймаларидан, ичида оқсиллари бўлган вакуолалар ажралади. Вакуолалар ҳам бир-бирлари билан қуйилишиб кетиб,

йириклашади. Шундан кейин, секретор вакуолалар хужайранинг юза қисмига силжийди, плазматик мембранага тегади ва унинг мембранаси билан қуйилиб кетади ва шундай қилиб, вакуолаларнинг ичидаги нарсалар хужайралар ташқарисига чиқади. Бу жараён-эксерузия (чиқариб ташлаш) морфологик жихатдан пиноцитозни англатади, фақат тескари тартибда бўлади. Бу жараён экзоцитоз деб аталиши мумкин. Эндоплазматик тўр вакуолаларини Гольжи аппарати зонасига, у ердан плазматик мембранага миграциясини бошқариш механизми аниқ эмас. Шу нарса аниқки, бу жараён хужайранинг энергетик қобилиятига боғлиқ. АТФ синтези тўхтатилса, вакуолалар ташилиши ҳам тўхтайдди. Секретор вакуолалар миграциясини цитоплазманинг микронайчалар ва қисқарувчи микрофиламентларини бузиш орқали ҳам тўхтатиш мумкин. Бу шуни кўрсатадики, вакуолалар ҳаракати хужайранинг цитоскелет компонентлари томонидан бошқариладди экан. Шуни таъкидлаш керакки, секрет маҳсулотларининг ҳосил бўлишидан тортиб, хужайрадан чиқарилгунга қадар, у мембрана билан ўралган бўлади.

Гольжи аппарати зонасида метаболитик жараёнлар ҳам юз беради. Кўпчилик оқсилларнинг баъзи аминокислоталари фосфорланади, ацетилланади ёки глюкозланади. Глюкозаланиш алоҳида аминокислоталарни қандлар билан бирикишидан келиб чиқади. Оқсилларнинг қанд ва полисахаридлар билан бирикишидан секреция маҳсулотларидан гликопротеид ва мукопротеид (муцинлар) каби мураккаб оқсиллар ҳосил бўлади.

Оқсилнинг қандлар билан дастлабки бирикиши доначали эндоплазматик тўрда юз беради. Полисахарид занжирларининг кейинги ўсиши Гольжи аппаратида содир бўлади. Бу ичак эпителийсининг бокалсимон хужайраларида автордиография методи орқали исботланди(27расм). Кутилганидек, оқсил компоненти доначали эндоплазматик тўрда ҳосил бўлди, кейин эса Гольжи зонасига кўчади, ундан секретор вакуолаларга ўтди, сўнг хужайрадан ташқарига чиқариб юборилди. Бинобарин, чиқариб юбориладиган полисахаридларнинг синтези Гольжи аппарати цистерналарида бўлади. Ўсимлик хужайралари қобиғи матриксининг полисахаридлари (гемицеллюлоза, пектин)нинг синтези ҳам Гольжи аппаратида амалга ошади. Бундан ташқари, ўсимлик хужайралари диктиосомаларида шилимшиқ ва муцинларининг синтези кузатилади.



27-расм. Ичакнинг кадахсимон хужайрасида муциннинг ҳосил бўлиш босқичлари. Модда қон томидан(1)хужайрага киради.Оқсиллар аминокислоталардан эндоплазматик тўр(2)да жойлашган рибосома(13)ларда синтезланиб,у орқали(3) ҳаракатланиб,Гольжи аппарати(11)ўтади.Бу вақтда оддий қандлар(15)Гольжи аппарати (11) цистернларига киради ва у ерда оқсил(4)билан бирикади ва гликопротеид (10)ни ҳосил қилади, унга сульфат (5,14)қўшилади. Гольжи аппарати халтачаларида ҳосил бўлган гликопротеид(10), хужайра юзаси(7)га силжиётган шилимшиқ глобулаларига (6,9) айланади, улар эса ташқари(8)га ажралади.

Ўсимлик қобиғининг асосий полисахариди-целлюлоза плазматик мембрана юзасида махсус ферментлар ёрдамида синтезланади. Гольжи аппарати вакуолаларида йиғилган липид молекулаларининг қайта синтези натижасида мураккаб оқсил липопротеид ҳосил бўлади, улар эса хужайрадан ташқарига вакуолалар орқали чиқариб ташланади.

Бир хужайралиларнинг қисқарувчи вакуолалари Гольжи аппаратининг кенгайган цистернлари ҳисобланади. Вакуола

кисқарган вақтда у плазматик мембрана билан қуйилиб кетади, унинг ичидаги моддалар эса экзоцитоз йўли билан хужайрадан ташқарига чиқиб кетади. Оксил секретларининг ҳосил бўлиши ва етилишида оксилларнинг зичланиб “**етилиши**” ва секрет доначаларига айланиши кузатилади. Бу жараён вакуоладаги моддаларнинг сувсизланиши- “**қуриши**” билан содир бўлади.

Гольжи аппаратининг доимий ишида секретнинг ташқарига чиқарилиши узликсиз равишда аппаратнинг мембранасини плазматик мембрана билан қуйилиши орқали бўлади. Гўёки аппаратдан плазмалеммага мембрана оқими келиб туради. Шу билан бирга аппарат мембранасига эндоплазматик тўрдан мембранали вакуолаларнинг оқими ҳам келиб туради. Эндоплазматик тўр мембранасини бевосита плазмалеммага ўтиши жуда кам кузатилади.

Хужайра бўлинаётганда Гольжи аппаратининг тўрсимон структуралари диктиосомаларга парчаланиб кетади ва қиз хужайраларга пассив ва тасодифан тарқалади. Хужайранинг ўсиши давомида диктиосомаларнинг умумий сони ортади.

Гольжи аппарати ҳар-хил хужайраларда турлича тарқалсада, унинг ядро атрофида жойлашиши кўпроқ учрайди. Баъзан, тўрсимон аппарат хужайра марказининг атрофида, кутбли эпителий хужайраларида эса, ядро билан хужайранинг апикал юзаси оралиғида жойлашади. Гольжи аппаратининг силжиши хужайранинг функционал ҳолатига боғлиқ бўлади. Буйрак каналининг эпителий хужайраларида бу органоид бўшлиққа гоҳ яқинлашади, гоҳ ундан узоқлашади.

Фазаконтрастик микроскоп орқали Гольжи аппаратини тирик хужайраларда ҳам кўришга эришилди. (Dalton, 1983).

Бу органоиднинг субмикроскопик тузилиши бир ва кўп хужайрали ҳайвонлар, шунингдек ўсимликларнинг турли хужайраларида ўхшаш эканлиги исботланди (Haguenan a. Bernhard, 1955); Dalton, 1961; Kurosumi, 1961). Бу барча хужайраларнинг доимий қисми эканлигини кўрсатади.

Гольжи аппаратининг ультраструктура элементи силлиқ ёки “**агрануляр**” мембрана ҳисобланади. У бир-бири билан боғлиқ ва бир-бирига ўтувчи компонентлардан иборат уч категорияга бўлинади.

1. Параллель жуфт мембрана шаклида кўринадиган, **ясси халтачалар ёки цистернлар**. Одатда, цистерннинг бўшлиғи 150 Å, учки қисмлари кенгайган, кўшни цистернлар оралиғи 500 Å атрофида бўлади.

2. **Йирик вакуолалар.** Улар цистернларнинг кенгайган учларидан ажралади.

3. **Майда пуфакчалар** (диаметри 300-600 Å). Улар кўп ҳолларда цистерн мембраналари билан алоқада бўлади.

Тўлиқ уч компонентли ультраструктура кўпроқ оксил маҳсулотлари ишлаб чиқарадиган турли без хужайраларида учрайди.

Аппаратнинг цистерн ва вакуолаларининг ичидаги структуралар турли хужайраларда ўзларининг электрон зичлиги билан фарқланади.

Кўпчилик муаллифлар аппаратнинг мембранасини бир қаватли деб билдилар, аммо Ямамота (Yamamoto, 1963) нерв хужайраларида бу органоиднинг мембранасини худди плазматик мембрана каби уч қаватли эканлигини исботлади.

Кўпчилик умуртқасизларнинг хужайралари, содда ҳайвонлар ва ўсимликлар хужайраларининг аппаратини диктиосомалари кўп сонли ясси цистернлардан иборат, вакуоляр система эса кучсиз ривожланади. Шунинг учун ҳам цистернлар аппаратнинг асосий таркибий қисми ҳисобланади.

Шуниси қизиқки, содда ҳайвонларда аппаратнинг типик ультраструктураси қисқарувчи вакуола атрофида эмас, балки парабазал танача таркибида жойлашади. Қисқарувчи вакуола зонасида эса, силлиқ эндоплазматик тўр жойлашади.

Гольжи аппаратининг ультраструктурасини хужайранинг бошқа қисмлари билан алоқаси ҳам ўрганилган. Кўпчилик муаллифлар аппарат мембранаси ва эндоплазматик тўр ўртасидаги тўғри анастамозлар бўлишини аниқладилар. Баъзи олимлар фикрига кўра аппарат мембранаси ва эндоплазматик тўр ўртасидаги тўғри анастамозлар бўлмаган ҳолда, доначали эндоплазматик тўр аппаратга яқин келиб рибосомаларини йўқотиб, силлиқлашади. Тўрнинг бундай элементларини **ўтувчи қисмлар** деб юритилади. Улар учун характерли нарса шуки, улардан майда пуфакчалар куртакланиб ажралади, улар аппарат томонга кўчиб, унинг таркибига киради. Шунинг ҳисобга олиб, Эсснер ва Новиков (1962) лар Гольжи аппаратининг таркибини цистерн ва йирик вакуолалардан иборат, майда пуфакчалар эса аппарат ва эндоплазматик тўрнинг динамик алоқасини таъминловчи **“транспорт”** структураларидир деб ҳисоблайдилар.

Гольжи аппаратининг кимёвий таркибини центрифуга ёрдамида ажратиб олинган фракцияларни цитокимёвий реакциялар,

биокимёвий таҳлил усуллари орқали ўрганилди. Текширишларнинг кўрсатишича, унда липидлар, деярли тенг миқдорда оксил ва фосфолипидлар бўлади. Булар аппаратнинг мембраналари ҳам ҳужайранинг бошқа фаол мембранали компонентларидан митохондриялар, эндоплазматик тўр, ядро қобиғи, плазматик мембранадаги каби оксил-липид комплексидан тузилганлигидан далолат беради.

Гольжи аппаратининг ферментатив фаолиятини ўрганиш унда турли фосфатазалар-ишқорий, кислотали, нуклеозиддифосфатаза, тиамин-пирофосфокиназаларни бўлишини кўрсатди. Новиков в.б. (1961) цитокимёвий ва электрон микроскопик методлар орқали кислотали фосфатазани аппаратнинг ўзини элементларида эмас, балки унга яқин жойлашган лизосомалар ва секретор доначаларда жойлашганлигини исбот қилдилар.

Ўсимлик ҳужайраларининг Гольжи аппаратида фақат нуклеозиддифосфатаза учрайди, тиаминпирофосфокиназа эса бўлмайди. Гольжи аппарати билан турли-туман объектларнинг ҳужайраларида секрет маҳсулотлари, киритмалар, метаболитлар, ҳужайрага ёт бўлган таначалар, витал бўёқ гранулалари боғлиқ эканлиги исботланган. Бу соҳада Насонов ва унинг шогирдларининг хизматлари катта. Улар аппаратнинг ичида ҳам киритмалар ҳосил бўлишини таъкидлайдилар.

Турли тип ҳужайраларда Гольжи аппарати моддаларни йиғиш ва зичлаш вазифасини бажарувчи умумий органоид эканлиги ҳақидаги Насоновнинг фикрлари тўғри бўлиб чиқди. Кўпчилик секретор маҳсулотлар Гольжи аппарати цистернининг кенгайган учида зичланади, кейин ундан секрет вакуоласи сифатида ажралади.

Варшавский в.б.ларнинг (1963) кўрсатишича, ошқозон ости бези ҳужайрасида химотрипсиногенни эндоплазматик тўрда синтезланиши 2-5 давом этади, унинг Гольжи аппаратида йиғилиши эса, 11,7 минут давом этади. У аппаратдан ажралган киритмада 36 минут ушланади, кейин секрет сифатида ажратилади. Шундай қилиб, эндоплазматик тўрда синтезланган маҳсулотлар Гольжи аппаратида ўтади.

Остеобластларнинг культурасида Гольжи аппаратини тирик ҳолда цейтрафер микрокиносъёмка методи орқали ўрганилди. Унинг структуралари ва катталиги ўзгариб туради, ундан даврий равишда майда пуфакчалар цитоплазмага ажралиб чиқади. Ўсимлик ҳужайраларининг бўлинишида, қиз ҳужайраларнинг оралиғидаги мембрананинг ҳосил бўлишида қатнашади (Rose, 1961).

Кўплаб кузатишлар, нейронларда бошқа безли хужайралардаги каби Гольжи аппаратининг вазифаси эндоплазматик тўрда синтезланган оксил моддаларни йиғиш, зичлашдан иборатлигини кўрсатди.

Гольжи аппарати эукариотик организмларнинг барча хужайраларида (сут эмизувчиларнинг эритроцитидан ташқари) бўлади, аммо ҳамма хужайралар оксил, липид ва полисахаридларни синтезлаш қобилиятига эга эмас. Мускул хужайралари, кўпчилик қон хужайралари (доначали лейкоцитлар), қопловчи эпителий хужайралари аниқ ифодаланган секреция қобилиятига эга эмас, аммо, улар яхши ривожланган Гольжи аппаратига эга.

Барча хужайралар, қандай ихтисослашганлигидан қатъий назар, мембраналарини доимо қайта тиклаб, янгилаб туради. Чунки, уларнинг мембраналари доимо ўзларининг рецепторлари орқали турли нарсалар билан таъсирлашиб, эндоцитозда қатнашади ва ҳар-хил ўсимталарни ҳосил қилади. Бунда муҳим рольни Гольжи аппарати ўйнайди.

Лизосомалар

1955 йилда сичқоннинг жигарини биохимик методлар билан текшириш пайтида лизосомалар очилди (Де-Дюв). Митохондриялар фракциясини икки қисмга ажратилди: 1) ҳақиқий митохондриялар ва уларга тегишли ферментлар бўлган оғир фракцияси, 2) кўпгина гидролитик ферментлар тутган енгил қисми. Кейинги таҳлилларнинг кўрсатишича, бу енгил қисм ўзида гидролитик ферментларни тутади, улар катталиги тахминан 1мк бўлган махсус **лизосома** деб аталувчи таначаларда тўпланади. Ҳар бир лизосома мустақам мембрана билан ўралган бўлиб, унинг ичида камида ўн икки хил гидролитик ферментлар бўлади.

Лизосомалар хилма-хил шаклдаги вакуолаларга ўхшаш органоидлар бўлиб, уларни Де-Дюв уч гуруҳга бўлади: **ҳақиқий лизосомалар, пролизосомалар ва постлизосомалар**. Ҳақиқий лизосомаларнинг ўзи яна икки гуруҳга: **бирламчи ва иккиламчи лизосомаларга** бўлинади.

Ҳозирги вақтда лизосомалар фақат ҳайвонлар хужайраси учунгина эмас, балки барча тирик организмлар хужайралари учун универсал органоид эканлиги аниқланди. Лизосомалардаги ферментларнинг пассив ҳолда бўлиши, уларнинг асосий

хусусиятидир, бу аввало, уларнинг ўраб турган мембраналарига боғлиқ. Илгарилари бу органоидларнинг полиморфлиги қайд қилинган бўлса, сўнгги йилларда лизосомаларнинг турли шакллари, уларнинг ривожланишидаги турли босқичлари эканлиги маълум бўлди.

Лизосомалар организм ҳужайраларидаги оксил ва нуклеин кислоталарини ҳужайра ичида парчаланиши ва уларнинг янгилиниши учун зарур ферментлар тутувчи вакуоласимон органоидлардир. Ҳужайранинг ички овқат ҳазм қилиш органоидлари сифатида лизосомалар махсус структурага эга бўлган мембрана билан қуршалганки, уни лизосома ферментлари буза олмайди.

Лизосомалар биологик жиҳатдан муҳим аҳамиятга эга бўлган оксил, нуклеин кислоталари ва полисахаридларни парчалайди. Бу моддалар ҳужайрага овқат сифатида фагоцитоз ва пиноцитоз йўли билан киради. Лизосома уларни парчаланишида-**лизис**да қатнашади. Шунинг учун бу органоидни номи ҳам лизосома (*lisis*-эритиш ва *soma*-тана) деб номланган. Лизосомаларнинг йиғиндисини ҳужайранинг **“овқат ҳазм қилиш системаси”** деб аташ мумкин, чунки улар ҳужайрага кираётган барча моддаларни ўзгаришида иштирок этади.

Ундан ташқари, лизосомаларнинг ферментлари таъсирида ҳужайранинг ўлган баъзи бир структуралари ёки бутун бир ҳужайралар ҳазм бўлиб кетиши мумкин. Лизосомалар баъзи бир органларни, масалан, итбалиқ думининг резорбциясида, йўқ бўлишида асосий рольни ўйнайди.

Лизосомаларнинг ферментлари ўзи турган ҳужайрани ҳам ҳазм қилиб юбориши мумкин. Лекин бу ферментлар пассив бўлиб, овқат ҳазм қилишда иштирок этмайди. Олимларнинг фикрига кўра, ҳужайраларни **“ўзини ҳазм бўлиб кетишидан”** лизосомаларнинг мембраналари сақлайди. Бу мембрананинг бир бутунлиги бузилса, ҳужайра ва унинг органоидлари ҳам ҳазм бўлиб кетиши мумкин. Лизосомалар ҳозирги вақтда барча ҳужайраларда топилган.

Лизосомалар фракциясини турли органлардан, шу жумладан буйрак ҳужайраларидан ҳам ажратиб олинди. Буйрак ҳужайраларининг лизосомалари киритилган ёт таначаларни йиғиш хусусиятига эга экан. Масалан, пероксидаза киритилгандан сўнг лизосомалар катталашиб, ёт оксиллар гидролитик ферментлар билан бирга ажратиб олинган лизосомалар фракциясида

тўпланади. Бундан хулоса қилиш мумкинки, лизосомалар ёт таначаларни заҳарсизлантиради (детоксикация) ва ҳазм қилади.

Таъкидлангандек, лизосомаларнинг фракцияси жуда кўп гидролазаларни тутати. Лизосомалар учун белги (маркер) бўлиб ҳисобланадиган **кислотали фосфомонэстераза** (нордон фосфатаза) ўшалар жумласидандир.

Электрон микроскоп остида лизосомалар фракцияси 0,2-0,4 мкм катталиқдаги турли-туман пуфакчалардан иборатлиги аниқланди (28 расм).

Улар қалинлиги 7 нм ли бир қават мембрана билан ўралган. Лизосомалар фракциясида зич моддалар билан тўлган вакуолалар ушловчи мембраналар тўплами ва зич бир хил таначалар ушловчи пуфакчалар бўлади.

Лизосомаларнинг ичида, кўп ҳолларда митохондрия ва эндоплазматик тўр фрагментларини ҳам кўриш мумкин. Бошқача қилиб айтганда, бу фракция морфологик жиҳатдан бир хил эмас.

Морфологиясига қараб лизосомаларнинг тўрт хили: **бирламчи** ва **иккиламчи лизосомалар**, **аутофагосомалар** ва **қолдиқ таначалар** фарқланади. Бирламчи лизосомалар 100 нм катталиқдаги майда мембранали структуралардир. Улар фаол нордон фосфатаза ушловчи структурасиз модда билан тўлгандир. Бирламчи лизосомаларни Гольжи аппаратининг периферик қисмидаги майда вакуолалардан амалда ажратиш қийин. Бундан ташқари, улар ҳам нордон фосфатаза тутати. Бу фермент доначали эндоплазматик тўрда синтезланади, кейин диктиосоманинг проксимал қисмларига ўтади ва охири бирламчи лизосомаларда тўпланади. Бирламчи лизосоманинг ҳосил бўлиши зимоген доначаларнинг ҳосил бўлишига жуда ўхшайди.

Гольжи аппарати билан функционал муносабатда бўлган силлиқ эндоплазматик тўрнинг махсус қисмларидан бирламчи лизосомаларни майда пуфакчалар ҳолида узилиб чиқиши кузатилган.



28-расм. Лизосомаларнинг ҳосил бўлиши ва уларнинг хужайрадаги жараёнларда иштироки.

1-эндоплазматик тўрда гидролитик ферментларни синтезланиши; 2-уларни Гольжи аппаратиغا ўтиши; 3-бирламчи лизосомаларнинг ҳосил бўлиши; 4-гидролазларнинг чиқариб ташланиши ва уларни хужайрадан ташқари парчаланишларда ишлатилиши (5); 6-эндоцитоз вакуолалари; 7-улар билан бирламчи лизосомаларнинг бирикиши; 8-иккиламчи лизосомаларнинг ҳосил бўлиши; 9-телолизосомалар; 10- қолдиқ таначаларнинг экскрецияси; 11-бирламчи лизосомалардан аутофагосомалар(12)нинг ҳосил бўлиши.

Олимлар томонидан олиб борилган тажрибалар, гидролаза ферментларини грануляр эндоплазматик тўр деворидаги рибосомалар томонидан синтез қилиниши ва силлиқ ретикулум каналлари орқали дастлаб Гольжи аппаратиغا ва ундан бирламчи лизосомага ўтишини кўрсатди. Бирламчи лизосомалар, одатда юмалоқ, овал шаклда бўлиб, қалинлиги 50-90 нм келадиган мембрана билан ўралган.

Тажрибалар, бирламчи лизосомаларни фагоцитоз ёки пиноцитоз вакуолалари билан қуйилишиб, иккиламчи лизосомалар ёки хужайра ичи овқат ҳазм қилиш вакуоласини ҳосил қилишини исботлади. Хужайрага кириши зарур бўлган моддаларнинг плазмолемма юзасига адсорбцияси ва цитоплазманинг ичкарига

инвогинацияси орқали, эндоцитоз йўли билан гетерофаг типдаги иккиламчи лизосома ҳосил бўлади. Шу билан бирга бирламчи лизосомаларнинг пассив гидролаза ферментлари фаоллашади, улар экзоген моддаларни парчалай бошлайди.

Лизосома ичида борадиган ҳазм жараёнининг охириги маҳсулотлари–аминокислоталар, нуклеотидлар ва бошқалар гетерофаголизосома мембранаси орқали диффузия қилиниб, цитоплазмага чиқади. Бу моддалар хужайранинг нафас олишига сарфланади ёки зарур макромолекулаларнинг биосинтезида иштирок этади. Қийин ҳазм бўладиган ёки ҳазм бўлмайдиган моддалар қолдиқ таналарда тўпланади, плазмолемма орқали экзоцитоз қилинади.

Бирламчи лизосоманинг таркибидаги моддалар эндоцитоз вакуола бўшлиғи билан бирикиб, бирламчи лизосома гидролазалари субстратни парчалай бошлайди. Агар сичқон организмга ёт оқсил пероксидазани киритилса, у эндоцитоз вакуолаларида (фагосомаларда) тўплана бошлайди. Гистокимёвий реакциялар ёрдамида электрон микроскопда пероксидазани бундай вакуолаларда аниқлаш мумкин. Бирламчи лизосомалар бу вакуолаларга яқинлашади, уларнинг мембраналари бирлашиб кетади ва ҳосил бўлган янги вакуолада пероксидаза ва фосфатаза фаоллиги кузатилади. У вакуола, ўзининг морфологик тузилишига кўра эндоцитоз йўли билан кирган компонентларни тутган иккиламчи лизосомалар ҳисобланади. Хужайра лизосомаларининг катталиги ва структурасидаги турли-туманлик биринчи навбатда, бирламчи лизосомаларнинг эндоцитоз вакуолаларининг қуйилиши маҳсулоти бўлган иккиламчи лизосомаларнинг ҳар хиллиги билан боғлиқ. Шундай қилиб, иккиламчи лизосомалар хужайра ичи овқат ҳазм қилиш вакуолаларидан бошқа нарса эмас. Уларнинг ферментлари бирламчи лизосомалар орқали етказиб берилади. Шунинг учун бундай лизосомаларнинг катталиги ва таркиби ютиладиган модда ёки таначаларга боғлиқ бўлади.

Лизосомалар бир-бири билан қуйилишиб йириклашиши мумкин.

Лизосома таркибига кирувчи ютилган моддаларнинг кейинги тақдири гидролазалар билан уларни мономерларгача парчалаш ва гиалоплазмага ўтказилиши билан характерланади. Гиалоплазмада улар парчланиб синтетик ва алмашилиш жараёнларига киришиб кетади. Аммо, биоген макромолекулаларни парчланиши-ҳазм бўлиши охиригача етмаслиги мумкин. Бу ҳолда лизосома бўшлиқларида ҳазм бўлмаган маҳсулотларни йиғилиши, иккиламчи

лизосомаларни телозлизосомаларга ёки қолдиқ таначаларга ўтиши юз беради. Бу таначалар энди кўп гидролитик ферментларни тутмайди, уларнинг моддалари зичлашади ва қайта тузилади. Шу йўл билан қариган одамларнинг хужайраларида “**қарилик пигменти - липофусцин**” тўпланади.

Баъзан, қолдиқ таначалар экзоцитоз йўли билан хужайрадан чиқариб ташланади ёки айримлари хужайра ўлгунча сақланади.

Лизосомалар барча эукариот хужайраларда учрайди. Улар бир хужайрали тубан ўсимликларда, замбуруғларда ва содда ҳайвонларда ҳам топилган. Аммо, уларнинг учраш тезлиги ҳар хил хужайралар ва тўқималар учун турлича. Ҳайвон хужайраларидан лейкоцитлар, жигар ва буйрак хужайраларида лизосомалар кўп учрайди.

Аутолизосомалар (аутофагосома) кўпчилик хужайраларда доимо учрайди. Морфологияси жиҳатидан улар иккиламчи лизосомаларга киради. Аммо, буларнинг вакуолаларида цитоплазматик структуралар ва уларнинг фрагментлари, митохондриялар, пластидлар, эндоплазматик тўр элементлари, рибосомалар, гликоген доначалари в.б. учрайди. Аутофагосомаларнинг ҳосил бўлиши тўлиқ ўрганилмаган.

Хужайра ичига кирган моддаларнинг ҳазм қилинишидан ташқари, хужайрада цитоплазманинг маълум бир қисмини куршаб ўраб олиниши натижасида аутофагосомалар ёки аутофагосомал вакуолалар ҳосил бўлади. Булар бирламчи лизосомалар билан қўшилиб, иккиламчи лизосома аутофаголизосомани ҳосил қилади ва уларнинг ичида қолган цитоплазма қисмлари (митохондрия, пластид, эндоплазматик тўр қисмлари ва бошқалар) аста-секин ҳазм бўлиб кетади.

Текширишларнинг кўрсатишича, аутофагосомалар фақат бирламчи лизосомалар билан қўшилиб қолмай, улар аутофаголизосомалар, гетерофаголизосомалар, қолдиқ таначалар ва гетерофагосомалар билан ҳам қўшила олар экан. Аутофагоцитоз жараёни сифатида хужайра оч қолганда, унинг қисмларини метаболизмга жалб қилиб, хужайра ҳаётини маълум вақтгача ушлаб туради.

Аутофагоцитознинг функционал аҳамияти ҳам яхши ўрганилмаган. Лекин, тахмин қилинишича улар бузилган хужайра компонентларини ўзига бириктириб олиб, уларни йўқ қилади. Бунда улар хужайраичи тозаловчилари ролини ўйнайди. Хужайралар

зарарланганда аутофагосомаларнинг сони ортади. Лизосомаларнинг ферментлари ўлган хужайраларни автолизидида қатнашади.

Турли патологик жараёнларда лизосомалар сонининг кўпайиши одатдаги ҳол ҳисобланади.

Тухумнинг оталаниши жараёнида сперматозоиднинг акросомаси лизосомага ўхшаш вакуол бўлиб, гидролитик ферментлардан гиалуронидаза ва протеазаларни ушлайди, улар сперматозоиднинг плазматик мембранаси билан қуйилиб кетиб, тухумнинг юзасига тўкилади. Вакуоладан ажралган ферментлар тухумнинг полисахарид ва оксил қобикларини парчалайди ва сперматозоид ядросини тухум цитоплазмасига киришига имкон яратади.

Лизосомалар хужайрада мустақил структура эмас, улар эндоплазматик тўр ва Гольжи аппарати фаолияти орқали пайдо бўлади ва секретор вакуоаларини эслатади. Уларнинг асосий вазифаси экзоген ва эндоген макромолекуларни хужайраичи парчаланишида қатнашади.

Пероксисомалар

Хужайрадан ультрацентрифугалаш орқали ажратиб олинган, таркиби каталаза ва пероксидаза ферментларига бой бўлган “**микротанача**”лар **пероксисомалар** деб аталади. Улар митохондриялардан майдароқ бўлади ва кристалари бўлмайди. Булар 0,3-1,5 мкм катталиқдаги вакуоалар бўлиб бир қаватли мембрана билан қопланган. Таначанинг маркази (**серцевина**) да кристалга ўхшаш, фибрилл ва найчалардан ҳосил бўлган структура жойлашади. Серцевинада уратоксидаза ферменти бўлади.

Пероксисомалардаги ферментлар таркиби турличадир. Барг хужайраларида бўладиган пероксисомалар фотонафас олиш ферментлари тутди. Ёғларга бой уруғларнинг хужайраларидаги пероксисомаларнинг бир хили-**глиоксисомалар** уруғлар ўсаётган вақтида ёғ кислоталаридан углеводлар ҳосил қилишда иштирок этади.

Пероксисомалар содда ҳайвонларда, юксак ўсимликларда ва баъзи эмбрионал тўқималарда, умуртқали ҳайвонларнинг асосан жигар ва буйрак хужайраларида топилган. Каламушнинг жигар хужайрасида ўртача 70-100 та пероксисома бўлади.

Де-Дюв фикрига кўра, барча эукариотлар пероксисомалари умумий келиб чиқишга эга. Барча пероксисомалар метаболизмига

кўра турли–туман функцияларни ўзида мужассамлаштирган, баъзи жиҳатлардан митохондрияларга ўхшаб кетадиган оксидловчи заррачалардан келиб чиққан. Баъзи олимлар пероксисомалар эндоплазматик тўр мембранасининг кенгайган учларида ҳосил бўлса керак, деган фикрни беради. Яшил ўсимликларда пероксисомалар митохондриялар ва пластидлар билан яқиндан алоқада бўлади.

Дастлаб пероксисомалар жигар ва буйрак хужайралардан ажратиб олинди. Пероксисомалар фракциясида водород пероксид метаболизми билан боғлиқ бўлган ферментлар учрайди. Бу ферментлар (оксидаза, уратоксидаза, оксидаза d-аминокислота) фаолиятида водород пероксид ва уни парчаловчи каталаза ҳосил бўлади. Жигар хужайралари пероксисомаларида барча оксилларнинг 40%и бўлиб, матриксда жойлашади. Водород пероксид хужайра учун захарли бўлгани учун, пероксисома каталазаси ҳимоя вазифасини бажаради.

Ҳайвон ва баъзи ўсимликларда пероксисомалар ёғ ва карбонсувларни ўзгаришида муҳим роль ўйнайди.

Сферосомалар

Сферосомалар диаметри 100-150 нм келадиган майда пуфакча шаклидаги органоидлардир. Уларни 1880 йилда Ганстайн томонидан очилди ва “**микросома**” деб аталди. Шаклига қараб, бу микросомани кейинчалик “**сферосома**” деб аталди.

Сферосомалар эндоплазматик тўрдан ҳосил бўлади. Бунда эндоплазматик тўр каналчалари учидан кичкина шарчалар узилиб чиқиб, тез ўса бошлайди ва диаметри 1000-1500Å га етади. Бу бир қават мембрана билан ўралган шарчалар **просферосомалар** деб аталади. Сферосоманинг ўсиши ва қайта қурилишида унда ёғ тўпланади ва ёғ томчисига айланади.

Сферосома таркибида ёғдан ташқари оқсиллар ва липаза ферменти бўлади. Лекин, турли ўсимликларнинг сферосома фракциясида липазадан ташқари протеаза, эстераза, нордон фосфатаза, РНКаза ва ДНКаза ферментлари ҳам топилган.

Барча сферосомалар учун универсал фермент-липазанинг бўлиши сферосомалар хужайрада ёғ синтез қиладиган ва ўзида тўплайдиган органоид эканлигини кўрсатади. Сферосомада олеин, линол, линолеин, арахидон кислоталари каби қатор тўйинмаган ёғ

кислоталари синтез қилинади. Бу органоидда ёғ алмашилишининг ферментларидан ташқари, бошқа ферментларнинг ҳам бўлиши, уларда яна қўшимча функциялар борлигидан далолат беради.

Ўсимлик ҳужайралари вакуолалари

Барча ўсимлик ҳужайралари цитоплазмасида вакуолалар бўлиб, улар муҳим вазифаларни бажаради. Ёш ҳужайраларда бир нечта майда вакуолалар бўлиб, ҳужайра ихтисослашган сари, улар бири-бирига қуйилиб кетиб, битта ёки бир нечта йирик вакуолани ҳосил қилади, у кўп ҳолларда ҳужайранинг умумий ҳажмини 80% гача қисмини эгаллайди. Марказий вакуолалар бир қават мембрана билан цитоплазмадан ажралиб туради. Бу мембрана **тонопласт** деб аталади. Вакуола ичини тўлдириб турган суюқликни **ҳужайра шираси** деб аталади (1-илова b га қаранг). Марказий вакуола эндоплазматик тўрдан ажралган майда пуфакчалардан ҳосил бўлади. Бу йирик вакуола ядро ва ҳужайра органоидларини четга суриб қўяди. Вакуола ҳужайра шираси билан тўлган бўлиб, унинг таркибида турли анорганик тузлар, қандлар, органик кислоталар ва уларнинг тузлари, бошқа паст молекулали бирикмалар, шунингдек баъзи юқори молекулали моддалар, масалан оксиллар бўлади.

Марказий вакуоланинг энг муҳим вазифаларидан бири, ҳужайрани **тургор** босимини ушлаб туришдан иборат. Вакуолада эриган молекулалар унинг осмотик концентрациясини ҳосил қилади. Вакуола ширасининг молекуляр концентрацияси ҳужайра тонопласт мембранасининг ярим ўтказиш хусусияти, вакуолани **осмометр** сифатидаги ролини юзага келтиради ва ҳужайрага мустаҳкамлик ва тургор- таранглик хусусиятларни пайдо қилади.

Вакуола гиалоплазманинг метаболитик фаолиятдан тонопласт орқали ажралган бўлади, аммо ҳужайра вакуоладан захира моддаларни йиғадиган жой сифатида фойдаланади. Бундан ташқари, ундан метаболитик қолдиқларни экскреция қилиш учун ҳам фойдаланади. Вакуола орқали экскреция қилинадиган метаболитларнинг хили жуда кўп. Уларнинг ичида турли алькалоидлар (никотин, кофеин) ва полифеноллар ҳам ўрин олган. Вакуолада кўплаб глюкозидлар, жумладан турли пигментлар, масалан, антоцианлар тўпланади.

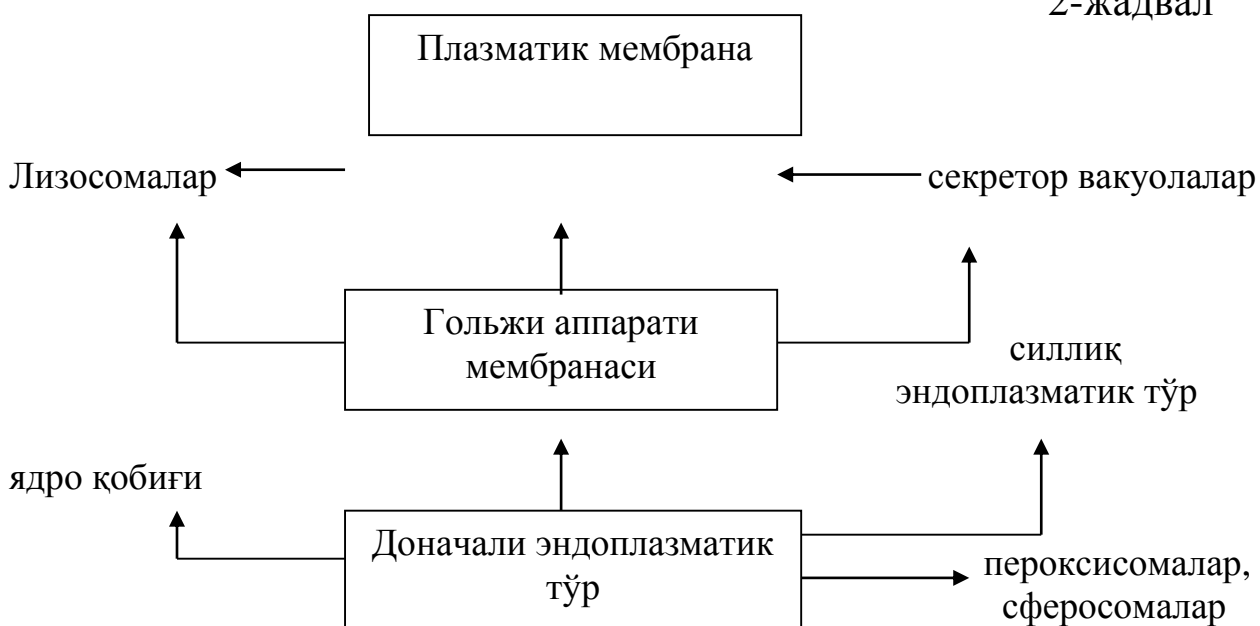
Вакуола ширасида аорганик моддалардан калий, натрий, кальций фосфатлари, органик кислоталар тузлари тўпланади. Тонопластни **эксекрецияда** иштирок этади дейиш мумкин.

Вакуолада қандлар эритма шаклида бўлади. Уруғларнинг хужайралари вакуолаларида оксиллар тўпланади. Оксилларнинг тўпланиши алейрон вакуолаларида амалга ошади, кейин альбумин ва глобулинлар қўшилади. Сўнг вакуолалар сувсизланади ва қаттиқ алейрон таначаларига айланади. Уруғ унаётганда бу таначалар яна сувни қабул қилади ва вакуолаларга айланади, бу вакуолаларда ферментлар фаоллашади. Алейрон доначалари лизосомаларни эслатади. Уруғ унаётганда ундаги захира оксиллар ҳазм бўлади. Алейрон вакуолаларида, шунингдек майда ва йирик вакуолаларда гидролитик ферментлар бўлади. Тонопласт орқали вакуолага ўтган турли моддалар ўзгаришларга учрайди.

Цитоплазманинг вакуоляр тизим структураси бир бутундир. Унинг алоҳида элементлари қайта тузилиш ва функцияси ўзгариши вақтида бирдан иккинчисига ўтиши кузатилади. Ядронинг ташқи мембранаси доначали эндоплазматик тўр мембранасига бевосита ўтади. Доначали эндоплазматик тўр мембранаси силлиқ эндоплазматик тўрда давом этади.

Эндоплазматик тўр мембрана элементларидан тонопласт, сферосома, пероксисома мембраналари ҳосил бўлади. Эндоплазматик тўрнинг иккала хилининг мембраналари майда вакуолалар шаклида Гольжи аппарати таркибига киради, у ерда мембрананинг қайта қурилиши ва қалинлашиши юз беради.

2-жадвал



Гольжи аппарати мембраналаридан секретор вакуолалар ва лизосомалар мембраналари ҳосил бўлади, уларнинг ҳар бири экзоцитоз ёки бирламчи лизосомаларни фагосомалар билан қўшилиб кетишида плазматик мембрана билан қуйилиши мумкин. Шуларни ҳисобга олсак, ҳужайра вакуолаларининг барча тизими бир бутун деб айтиш мумкин. Бу тизимда иккита кичик тизимни фарқлаш мумкин. Бири доначали эндоплазматик тўр бўлиб, унинг мембранаси плазмалемма билан, иккинчи кичик тизим Гольжи аппарати орқали вакуолалар оқими ва лизосомалар ҳосил бўлиши орқали алоқада бўлади (2 жадвал).

IV қисм.

Цитоплазманинг мембранали органеллалари.

Митохондрия ва пластидлар эукариотик ҳужайраларнинг қўш-мембранали органоидларидир. Митохондриялар барча ҳайвон ва ўсимлик ҳужайраларида, пластидлар эса ўсимлик ҳужайраларида бўлади. Бу икки органоид ўхшаш тузилиш планига ва баъзи функционал умумийликка эга, лекин морфологик, кимёвий тузилиши ва асосан метаболитик жараёнлари билан бир-биридан фарқланади. Уларнинг тузилишидаги умумийлик шундаки, улар гиалоплазмадан иккита мембрана-ташқи ва ички мембраналар билан ажралган бўлади. Шунинг учун уларнинг ҳар иккаласида ҳам иккитадан бўшлиқ ёки оралиқ кузатилади. Биттаси-ички ва ташқи мембраналар оралиғида (мембраналараро), иккинчиси- асосийси, ички мембрана билан чегараланган матрикс. Уларнинг тузилишидаги яна бир умумийлик шуки, ички мембрана матриксга йўналган бурмалар, халталар, қирралар, чуқур ботиклар ҳосил қилади. Бу жойларда, шу асосий физиологик органеллаларни функцияларни бажарувчи метаболитик марказлари жойлашади. Бу органеллаларнинг матриксда эса, шу ҳужайранинг мембранали органеллалари ва уларнинг авторепродукциясининг элементлари жойлашади.

Митохондрия ва пластидларнинг муҳим функцияси барча жараёнлар учун зарур бўлган АТФни синтезлашидир. Ўсимлик пластидларида бундан ташқари фотосинтез амалга ошади.

XVI боб. Митохондриялар

Митохондрияни биринчи бўлиб, 1850 йилда Келликер ҳашаротларнинг мускул хужайрасида топди ва **саркосома** деб атади(бу атама ҳозирги вақтгача мускул тўқимаси хужайраси учун қўлланилади). Сўнг, 1890 йилда Альтман митохондрияларни фуксин билан бўяш методини қўллаш орқали ўрганиб, уларни **биобластлар** деб атади. Михаэлис митохондрияни янус яшили билан тирик ҳолда бўяш методини қўлади ва уларни оксидланиш жараёнида алоқаси борлигини кўрсатиб берди. 1894 йилда Бенда сичқоннинг ривожланаётган уруғдон хужайрасида митохондрияни кузатди ва дастлаб **хондросома**, кейинроқ **митохондрия** деб атади (грекча митос-ип, хондрион-донача).

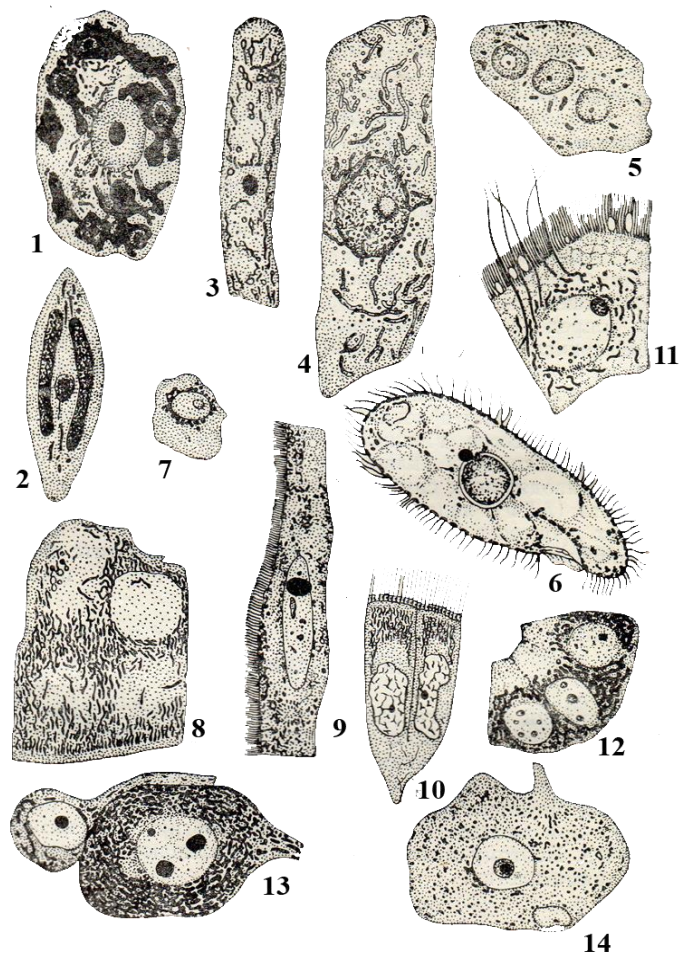
1938 йили Варбург оксидланиш реакциялари АТФ синтези билан боғлиқлигини кўрсатди.

Бу органоид ҳозирги вақтда барча эукариот автотроф ва гетеротроф организмлар хужайраларида топилган. Ўсимлик хужайраларида уни Ф.Мевес биринчи бўлиб кузатди.

Митохондрияларнинг шакли юмалоқ, овалсимон, таёқчасимон, ипсимон ёки кучли тармоқланган таначалар шаклида бўлади(29 расм). Уларнинг катталиги ҳам шакли каби ҳар хил. Юмалоқ митохондриянинг диаметри 0,2-1 мкм, таёқчасимонларининг узунлиги - 7 мкм гача, ипсимонлариники 15-20 мкм гача бўлади. Митохондрияларнинг сони ҳам турли хужайраларда турлича. Масалан, баъзи ҳашаротларнинг етилган спермаларида 5-7 та, жигар хужайрасида-2500 тагача бўлиши мумкин.

Митохондрияларнинг сони хужайранинг функционал фаоллигига боғлиқ. Учадиган қушларнинг кўкрак мускул хужайраларида, учмайдиган қушларнинг худди шундай хужайраларидагига нисбатан анча кўп бўлади. Битта хужайранинг онтогенезининг турли босқичларида митохондриянинг сони турлича, масалан, ёш эмбрионал хужайраларда, қариётган хужайралардагига нисбатан анча кўп бўлади.

Митохондрияларнинг турли хужайраларда жойлашиши ҳам ҳар хил бўлади. Одатда, митохондриялар цитоплазманинг АТФ га эҳтиёжи кучли бўлган қисмида тўпланади. Скелет мускулларида миофибрилларга яқин жойда жойлашади. Шунга ўхшаш киприкли, хивчинли хужайраларда митохондриялар плазмалемма остида, бевосита уларнинг асосида жойлашади. Уларнинг иши



29-расм. Бўялган митохондрияларнинг ёруғлик микроскопида кўриниши. 1-спирогира хужайрасининг таёқчасимон ва ипсимон митохондриялари; 2-диатом сув ўти, 3-замбуруғ гифлари, 4-нартиснинг сперматофити, 5-миксомицет плазмодийси, 6-инфузория, 7-медуза хужайраси, 8-ўргамчакнинг мальпигий найи хужайраси, 9-ҳашарот ичак эпителийси хужайраси, 10-бақанинг ичак эпителийси хужайраси, 11-селяхий балиғининг хужайраси, 12-сичқоннинг буйрак хужайраси, 13-сичқоннинг мия хужайраси, 14-одамнинг спинал ганглия хужайрасида митохондрияларнинг шакллари.

учун АТФ зарур. Аксонда нерв импульсини ўтказадиган синапслар атрофида жойлашади. Кўпчилик хужайраларда митохондриялар одатда, цитоплазмада бир хил тарқалади, бу нерв, эпителий хужайраларида ва кўпчилик содда ҳайвонларда шундай бўлади. Аммо, айрим хужайраларда улар хужайранинг фаолроқ қисмида жойлашади. Масалан, секретор хужайраларда улар секрет ишлаб чиқарадиган қисмида жойлашади. Кўп ҳолларда, митохондриялар ядро атрофида тарқалган.

Митохондриялар эндоплазматик тўр билан бевосита функционал алоқада бўлади. Электрон микроскопик текширишлар ачитқиларнинг хужайраларида 2-3 та кучли тармоқланган митохондриялар бўлишини кўрсатди. Худди шу каби ҳолат

кўндаланг чизиқли мускулларда ҳам кузатилади. Мускул толасининг тиккасига кесмаларида, кўп сонли юмалоқ митохондриялар миофибриллар орасида кўринади. Кўндаланг кесимида эса, мускул митохондриялари ўргимчаксимон шаклда бўлиб, уларнинг ўсимталари тармоқланиб, бошқа кўшни митохондриялар ўсимталари билан бирлашиб кетади ва митохондриялар тўрғун ҳосил қилади.

Баъзи маълумотларга қараганда, ҳар қандай ҳужайрада битта митохондрия бўлиб, у кучли тармоқланади. Масалан, трипаносомада, эвгленаларда, хлореллаларда битта йирик митохондрия бўлади ва у кучли тармоқланади. Бундай митохондриялар сут эмизувчиларнинг тўқималар культурасида ва кўпчилик ўсимлик ҳужайраларида ҳам топилди.

Ҳисобларга кўра одамнинг жигар ҳужайрасида 1000 та митохондрия бўлади, у цитоплазма ҳажмини 20 % ни ташкил қилади. Жигар ҳужайрасининг барча митохондриялари юзасининг майдони унинг плазматик мембранасиникидан 4-5 марта кўп. Овоцитларда митохондриялар жуда кўп бўлади, уларнинг сони 300 мингта, гигантик амёба Чаос чаос да 500 мингта бўлади.

Яшил ўсимликларда, ҳайвон ҳужайралариникидан анча кам бўлади, чунки уларнинг функциясини қисман хлоропластлар бажаради.

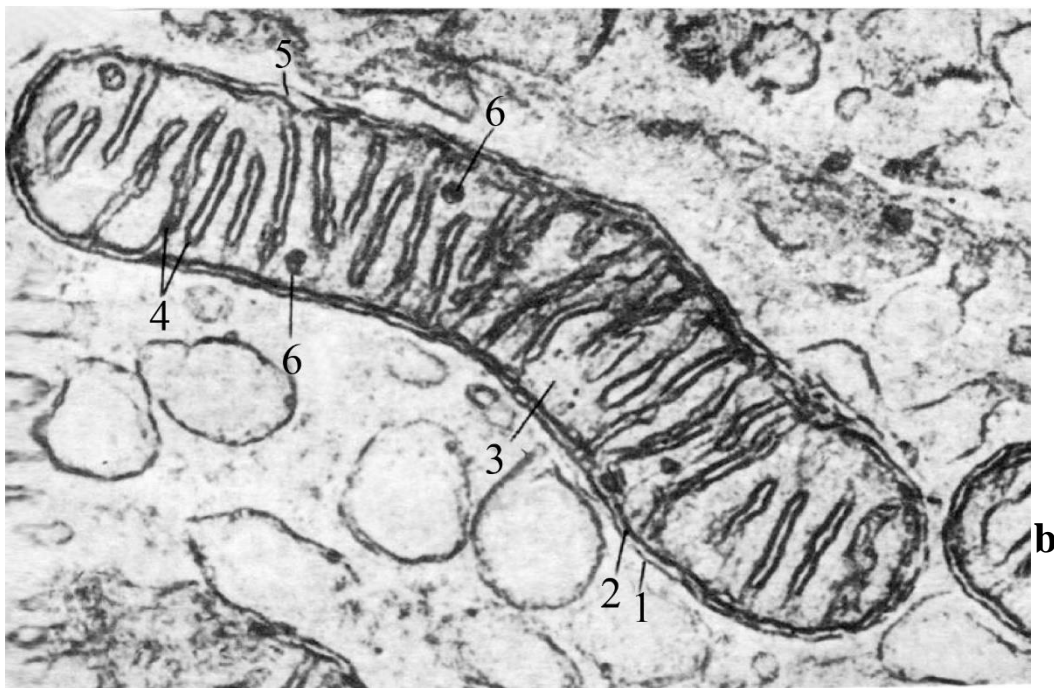
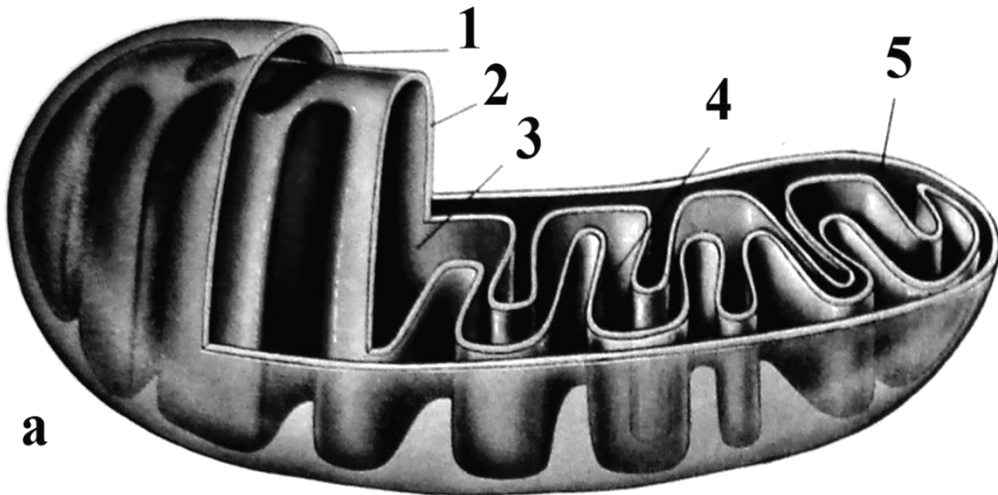
Баъзи ҳужайраларда митохондриялар бир-бирлари билан қуйилиб кетиши ва битта гигантик митохондрияни ҳосил қилиши мумкин. Бу сперматогонийларда кузатилган. Сперматозоидда кўпинча битта гигантик митохондрия бўлиб, хивчиннинг ўрта қисмини спирал ҳолда ўраб туради.

Анаэроб ва паразит бир ҳужайралиларда митохондриялар бўлмайди.

Митохондриянинг нозик тузилиши электрон микроскоп ёрдамида яхши ўрганилди. Бу органоид ташқи томонидан икки қават мембрана билан қопланган. Ташқи митохондрия мембрана уни гиалоплазмадан ажратиб туради. Бу мембрана одатда, силлиқ, қалинлиги 7 нм атрофида бўлади ва бошқа мембранали структуралар билан бирикмайди.

Ташқи мембранани ички мембранадан кенглиги 10-20 нм бўлган мембраналараро бўшлиқ ажратиб туради. Ички мембрананинг қалинлиги ҳам ташқиники билан бир хил ва уч қаватли тузилишга (элементар мембрана) эга. Бу икки мембрана митохондриянинг қобиғини ташкил қилади.

Ички мембранадан митохондриянинг бўшлиғи-матриксга йўналган ўсимталар-тароқлар ёки **кристлар** чиқади. Улар фақат ички мембрана билан қопланган(30 расм). Кристлар мембраналарининг оралиғи ҳам 10-20 нм га тенг. Кристларни митохондриянинг узун ўқиغا нисбатан жойлашиши турли ҳужайраларда турлича. Перпендикуляр жойлашиш жигар, буйрак ҳужайраларида, узунасига – юрак мускулида кузатилади.



b

30-расм. Митохондриянинг тузилиши:а-схематик,б-электрон микроскопик:
1-ташки, 2-ички мембрана, 3- матрикс, 4- кристлар,5-мембраналараро бўшлик,
6-рибосома.

Бир ҳужайрали ўсимлик ва ҳайвонлар, баъзи юксак ўсимлик ва ҳайвон турлари ҳужайраларида ички мембрана ўсимталари найсимон бўлиб, уларнинг диаметри 50 нм га етади. Кристаллар митохондрия бўшлиғини тўлиқ ажратмайди. Кристалларнинг сони ва ривожланиш даражаси тўқима ва ҳужайраларнинг функционал фаоллигига боғлиқ, жигар қуртининг спороцистаси митохондрияларининг кристаллари жуда оз. Паразит сувга чиқиб, фаол ҳаёт кечира бошлаши билан уларнинг сони ортади.

Ўсимлик ҳужайраларида митохондриялар кристаллари кам ушлайди, аммо секретор ҳужайраларда уларнинг сони кўп бўлади.

Митохондриянинг матрикси майда, доначали тузилишга эга, баъзида унда ингичка иплар ва доначалар кўринади. Ҳозирги вақтда ингичка иплар ДНК, доначалар эса рибосомалар эканлиги исбот қилинган. Матриксда кўп миқдор оқсил ва бошқа органик бирикмалар ҳам бўлади.

Митохондриялар АТФ синтезлайди, бу органик субстрат ва АДФ ни фосфорланиши жараёни натижасида юз беради. Митохондриялар кимёвий жиҳатдан мураккаб бўлиб, унинг таркибига оқсил, липидлар ва нуклеин кислоталар киради. Оқсиллар митохондриянинг қуруқ оғирлигининг 65-70 % ини, липидлар (асосан фосфолипидлар) - 25-30 % ини ташкил қилади. Митохондрияларда РНК нинг миқдори жуда оз, охириги вақтда уларнинг таркибида ДНК борлиги ишончли далиллар билан исбот қилинди. Бу далиллар митохондрияларда ДНК нинг синтезланиши ва уларнинг иккиланишидан далолат беради. Булардан ташқари митохондрияларда А, В₆, В₁₂, К, Е ва бошқа витаминлар ҳам топилган.

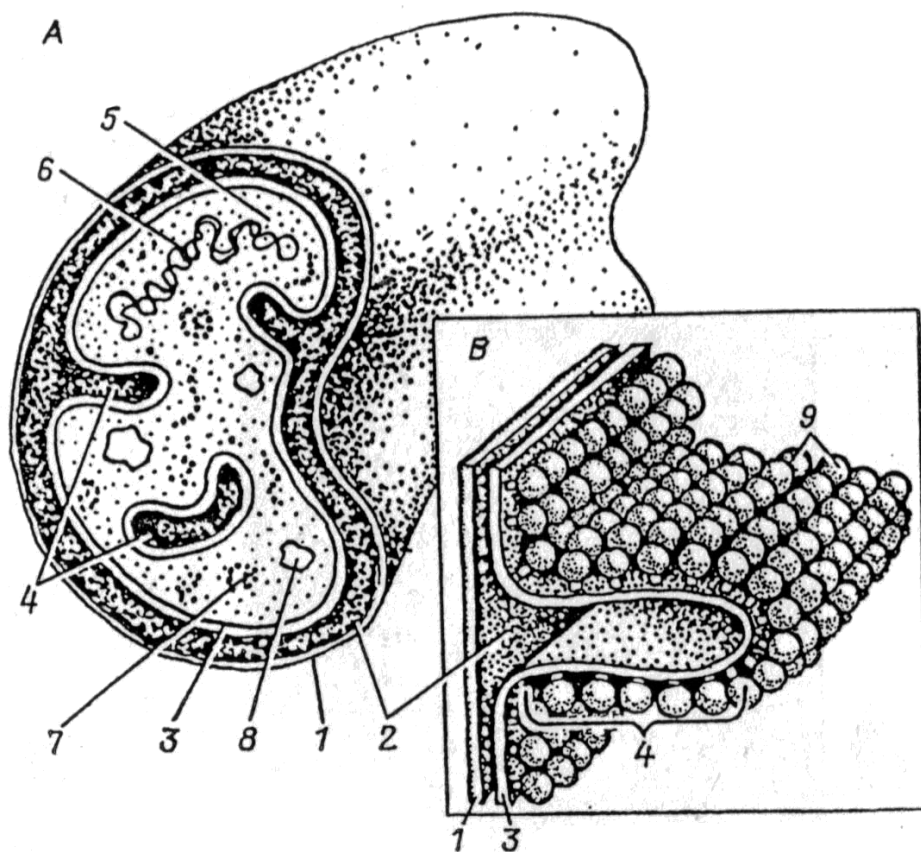
Митохондрияларнинг муҳим биохимик хусусиятларидан бири унда ҳужайранинг энергетик алмашинувида иштирок этувчи ферментларнинг бўлишидир. Бу ферментларга биринчи навбатда сукцинатдегидрогеназа ва цитохромоксидазалар киради. Нафас олиш занжирининг трикарбон кислотаси ва Кребс циклларида қатнашадиган фумаратдегидрогеназа, малатдегидрогеназалар ҳам митохондрияларда бўлади.

Ҳужайраларда оксидланиш ва энергия тўпланиши бир-бирига боғлиқ бўлган бир неча босқичларда ўтади.

Митохондрияларнинг вазифаси биокимёвий ва бошқа методларни қўллаш орқали ўрганилди. Митохондрияларни кўпроқ ҳужайранинг “**энергетик станциялари**” деб ҳам аталади, чунки улар аввал айтилганидек, карбонсув, аминокислоталар ва ёғ

кислоталарининг оксидлайдиган кўплаб ферментларни тутати. Бундай реакциялар натижасида энергия ажралиб чиқади, улар хужайрада бевосита ишлатилмай, митохондрияларда синтезланадиган АТФ да йиғилади. Энергиянинг ажралиш реакцияси митохондрия мембраналарида жойлашган элементар таначалар билан боғлиқ. Элементар таначаларни баъзи адабиётларда “қўзқоринсимон таначалар” деб ҳам аталади(31 расм).

Митохондриялар янгилашиб турувчи структуралар ҳисобланади. Цитоплазманинг бошқа органеллалари каби митохондрияларнинг сони ҳам ортади, бу айниқса хужайранинг бўлиниши ва функционал фаоллиги ортганида яхши кузатилади. Жигар хужайрасидаги митохондриянинг ўртача ҳаёти 10 кунни ташкил қилади. Ўлаётган митохондриялар ўрнига янгилари ҳосил бўлади. Бу жараён баъзан жуда тез амалга ошади.



31-расм. Митохондриянинг ультраструктураси схемаси.

А –митохондриянинг кўндаланг кесмаси,Б-қўзқоринсимон таначалар жойлашган крист:1-ташқи мембрана,2-мембраналараро бўшлиқ,3-ички мембрана,4-кристлар, 5-матрикс,6-ДНК,7-рибосомалар,8-калций фосфат конкрецияси,9-қўзқоринсимон таначалар (АТФ).

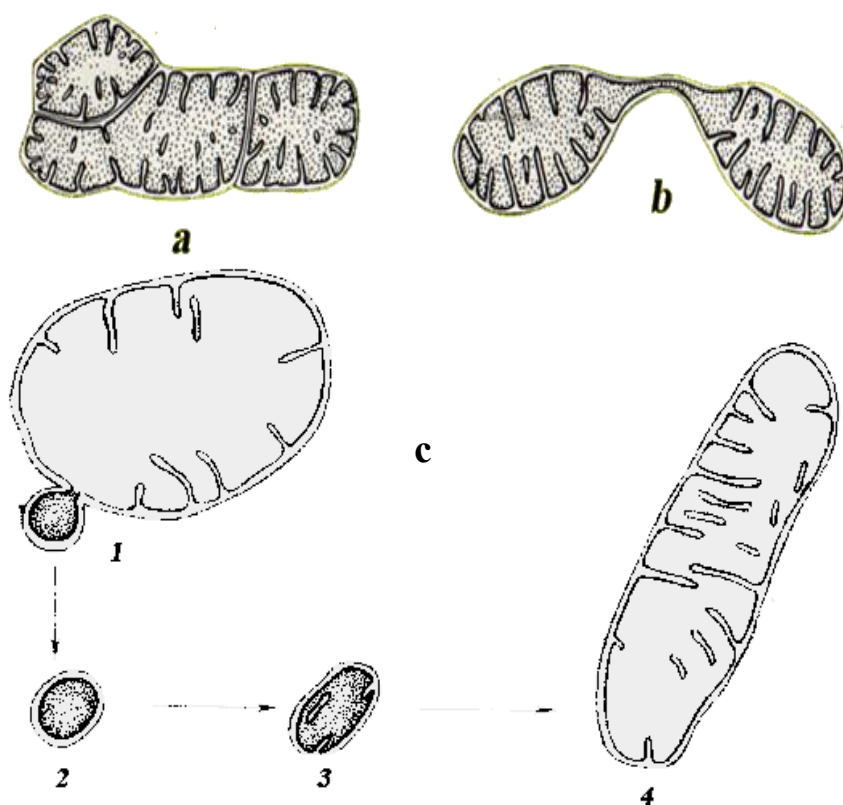
Митохондрияларнинг ҳосил бўлиши ҳақида учта гипотеза бор: 1) митохондриялар ҳужайрада янгидан ҳосил бўлади; 2) митохондриялар ҳужайранинг бошқа мембранали структураларидан ҳосил бўлади; 3) митохондрияларнинг сонини ортиши аввалдан мавжуд бўлган митохондрияларнинг бўлиниши йўли билан юз беради.

Биринчи гипотезага асосан митохондриялар цитоплазмага тарқалган митохондриянинг алоҳида элементларидан “**йиғиш**” жараёни ҳисобига ҳосил бўлади. Аммо, бу гипотеза аниқ исботланмаган.

Иккинчи ғоя бўйича анча электрон микроскопик далиллар мавжуд. Жумладан, митохондриянинг ташқи мембранасининг эндоплазматик тўр ва плазматик мембрана билан алоқаси кузатилган. Бундай доимий алоқаларга асосланиб, кўпчилик олимлар ихтиёрий динамик схемаларни тузганлар. Масалан, плазматик мембрана ичкарига ботиб, икки қаватли, ичида бўшлиғи бўлган халтачалар ҳосил қилади, улар кейинчалик плазматик мембранадан ажралиб, митохондрияларга айланади, деган фикрлар илгари сурилди. Аммо, афсуски бу ишлар фақат тасодифий расмлар коллекциясига асосланган ва тажрибада тасдиқланмаган. Шунга қарамай, бу гипотеза анча кенг тарқалган.

Кўплаб ўтказилган тажрибаларда олинган натижалар митохондриялар аввалги мавжуд митохондрияларнинг ўсиши ва бўлинишдан ҳосил бўлишини тасдиқлади. Бу фикр дастлаб (1893) Альтман томонидан илгари сурилган эди. Цейтрафер мосламаси ёрдамида митохондрияларни тирик ҳолда бўлинишини, узун митохондрияларни қисқароқларини ҳосил қилишини (фрагментация) кузатилди. Бу жараён айниқса, бир ҳужайрали сув ўтларида аниқ кўринади. Митохондриянинг бўлиниши ҳужайра бўлиниши билан бир вақтда содир бўлади. Электрон микроскоп остида митохондрияларни белбоғ ҳосил қилиш орқали бўлинишини кўриш мумкин (32 расм).

Ачитқилар митохондриялари ҳақида кўпроқ маълумотлар бор. Ачитқи ҳужайралари аэроб шароитда кристалари аниқ кўринган митохондрияларга эга. Ачитқиларни анаэроб шароитга кўчирилса, уларнинг ҳужайраларида типик митохондриялар кўринмайди, уларнинг ўрнида майда мембранали пуфакчалар кўринади. Маълум бўлдики, анаэроб шароитда ачитқи ҳужайралари тўлиқ нафас олиш занжирига эга бўлмас экан. Аэроб шароитда уларда тезлик билан нафас олиш ферментлари синтезланади, кислородга бўлган талаб кескин ортади, цитоплазмада нормал митохондриялар пайдо



32-расм. Митохондриянинг бўлиниш хиллари.
 а-тўсиқ ҳосил қилиб; б-тортилиб; в-куртакланиб бўлиниш; 1-куртакли митохондрия; 2-ажралган куртак; 3-промитохондрия; 4-шаклланган митохондрия.

бўлади. Бу кузатишлар ҳужайрада **промитохондриялар** бўлиши ва аэроб шароитда улар нормал митохондрияларни ҳосил қилишини кўрсатди.

Бундай жараён митохондрияларнинг бўлинишида ҳам кузатилади: митохондриянинг мембраналари миқдори ортади, шу билан бирга уларга хос ферментлар ҳам синтезланади.

Заварзин ва Харазоваларнинг фикрига кўра (1982) митохондрияларнинг бўлиниши уч усулда юз беради: 1) белбоғли, 2) куртакланиш ва 3) митохондрия ичида майда митохондрияларнинг ҳосил бўлиши. Митохондриянинг бўлиниши олдидан унинг ДНК сининг иккиланиши юз беради. Бу ядро ДНК сига боғлиқ бўлмаган ҳолда содир бўлади.

Митохондриал ДНК 1963 йилда Насс томонидан очилди. Бу ДНК кўшалок, халқали занжирдан иборат. Бу одатда, митохондриянинг ички мембранасига ёпишган бўлади. Битта митохондрияда 2-10 та ДНК молекуласи бўлиши мумкин. Унинг узунлиги ачиткиларда 5 мкм, ўсимлик ҳужайраларида 30 мкм га тенг. Митохондриал ДНК да

ахборот кўп эмас, у 15-75 минг жуфт асосдан иборат бўлиб, ўртача 25-125 оқсил занжирини кодлаши мумкин. Митохондрияда оқсил синтезининг барча аппарати мавжуд.

Оқсил синтези учун зарур бўлган ахборот митохондриянинг ДНК сида жойлашган. Синтезни амалга оширадиган рибосома, ферментлар ва оқсиллар таркибига кирадиган аминокислоталар митохондрия матриксида бўлади.

Митохондриянинг матриксида унинг ДНК си асосида РНК нинг синтезланиши юз беради. Митохондрияда ахборот, транспорт ва рибосомал РНК лар бўлади. Митохондриял р-РНК ва рибосомалар цитоплазмадагидан кескин фарқланади. Ўсимлик хужайралари цитоплазмада рибосома 80С, митохондрияда у 70С, ҳайвон хужайраларида эса яна ҳам майда 50С типда бўлади.

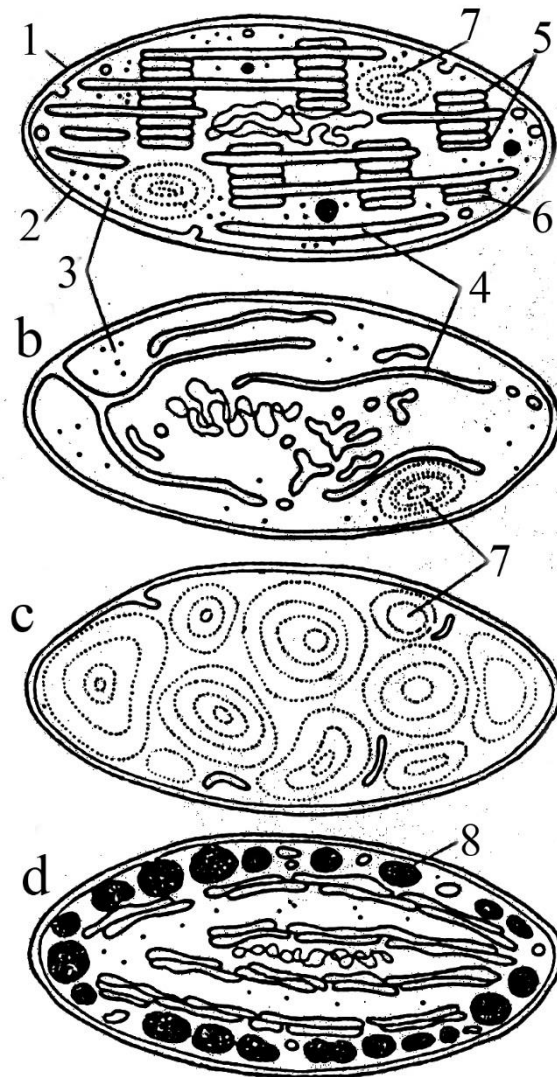
Митохондрияларнинг ўзига хос тузилиши ва унда автоном оқсил синтези юз бериши, митохондрияларнинг **эндосимбиотик** келиб чиқиши тўғрисидаги гипотезани пайдо бўлишига олиб келди. Бунга асосан, митохондриялар қачонлардир бактерия каби организм бўлиб, у эукариотик хужайра билан симбиоз яшаган. Бу фикрни Альтман ўзининг “**биобласт**” назариясида илгари сурган эди. Кейинчалик, эволюция жараёнида бу хусусият мустақамланибгина қолмай, қайта қурилиш ҳам юз берди. Бунда митохондрия ўзининг генетик материалининг бир қисмини йўқотди ва чекланган автономик хусусиятли структурага айланди. Буни баъзи фактлар тасдиқлайди. Ҳисобларни кўрсатишича митохон-дрияларнинг ДНК си кичик бўлгани учун митохондриял оқсиларнинг барчасини кодлай олмайди. Митохондриял ДНК фақат митохондриянинг умумий структурасини бир қисминигина кодлайди.

Ҳозирги вақтда митохондриял оқсилларнинг кўп қисми хужайра ядроси томонидан генетик бошқарилиши ҳақида далиллар бор.

XVII боб. Пластидлар

1676 йилда А. Левенгук яшил ўсимлик (тубан) хужайраларида яшил доначаларни кузатди ва уларни **хроматофоралар** (грекча chroma-бўёқ, ранг ва phoros-олиб юрувчи, ташувчи) деб номлади. Кейинчалик, Шимпер (Schimper, 1883) яшил барг хужайраларида яшил доначалардан ташқари яна сариқ, тўқсариқ ва ҳатто рангсиз доначаларни ҳам бўлишини кузатди ва уларнинг барчасини биргаликда **пластидлар** (грекча plastides-яратувчи, ҳосил қилувчи),

рангсиз пластидларни лейкопластлар, яшилларини-хлоропластлар, бошқа рангдагиларни хромопластлар деб атади. (33 расм). Булар бир-бирига айланиш хусусиятига эга, масалан, мевалар пишаётганда, кузда баргларининг рангги ўзгараётганда хлоропластлар хромопластларга, рангсиз лейкопластлар хлоропластларга айланади. Тубан яшил ўсимликларда одатда, фақат бир хил пластид- хроматофоралар бўлади.



33-расм. Пластидларнинг тузилиш хиллари: а-хлоропласт, в-лейкопласт, с-аминопласт ва d-хромопластларнинг тузилиши: 1-ташқи мембрана, 2-ички мембрана, 3-матрикс (строма), 4-строма ламеллалари, 5-кирралар, 6-тилакоид, 7-крахмал доначалар, 8-липид томчилари.

Пластидлар цитоплазманинг мембранали органоиди бўлиб, унда моддаларнинг синтези, биринчи навбатда фотосинтез амалга ошади

(хлоропласт). Улар бактериялар, баъзи сувўтлари, миксомицетлар ва замбуруғлардан ташқари барча ўсимликларда учрайди.

Пластидларда крахмал, оксил, карбонсув ва ёғлар синтезланади. Бу жараёнлар ўсимликларнинг модда алмашинуви билан боғлиқ, пластидлар бўлиши ҳайвон ва ўсимлик организмларининг модда алмашинувини ҳам турлича бўлишига олиб келади.

Пластидларнинг шакли одатда, узунчоқ бўлиб, узунлиги 5-10 мкм, йўғонлиги 2-4 мкм бўлади. Аммо, баъзи сувўтлари хроматофораларининг узунлиги 50 мкм га етади. Уларнинг сони ҳужайрада биттадан (тубан сувўтлари-хламидомонадада) 100 тагача (юксак ўсимлик) бўлиши мумкин. Тамакининг ҳужайрасида уларнинг сони ҳаттоки, 1000 тагача етади. Юксак ўсимликларнинг барг ҳужайраларида пластидлар 20-50 дона бўлади.

Юксак ўсимликларнинг рангли ва рангсиз пластидларининг шакли одатда дисксимон, сувўтларининг хроматофоралари эса таёқчасимон, косачасимон, тасмасимон, юлдузсимон ва бошқа шаклларда бўлади.

Хлоропластларнинг тузилиши, умуман олганда митохондрияларни эслатади. Бу органоид ташқи ва ички мембраналар билан қопланган бўлиб, улар пластидларни цитоплазмадан ажратиб туради. Мембраналарнинг ҳар бирининг қалинлиги 7 нм атрофида, улар бир-биридан оралиғи 20-30 нм мембраналараро бўшлиқ билан ажралган. Пластидларнинг ички қисмини матрикс ёки **stroma** деб аталиб, унга ички мембранадан ўсиб чиққан бурмача шаклидаги структуралар жойлашади. Юксак ўсимликларнинг етилган пластидларининг ички мембранаси икки хил типда тузилган бўлади. Булар строманинг ясси, узун **ламеллалари**, ясси дисксимон вакуола ёки ёпиқ халтачаларнинг мембраналари-**тилакоидлар**дир, уларнинг ҳар бирини **пластина** деб ҳам аталади. Тилакоидлар тахлаб қўйилган тангачаларга ўхшаш шаклни ҳосил қилади, уларни **қирралар** деб аталади. Улар строманинг ясси халтасимон бурмачалари-ламеллаларда жойлашади. Ламеллалар пластиднинг узунасига стромада тармоқланиб бир текисликда ётувчи тўрсимон структурани ҳосил қилади. Аммо, турли текисликларда жойлашган ламеллалар бир-бирлари билан қўшилиб кетмайдилар. Шундай қилиб, строма ламеллалари хлоропластнинг қирраларини бирлаштиради. Битта қиррада 50 тагача тилакоид жойлашади. Қирраларнинг сони юксак ўсимлик хлоропластларида 40-60 та бўлади. Қирраларнинг таркибига тилакоидлардан ташқари ламеллаларнинг бир қисми ҳам киради. Тилакоидлар бир-бирига

шундай яқин жойлашадики, уларнинг ташқи мембраналари бири-бирига жуда яқин жойлашганлиги учун бириккан зич қаватни ҳосил қилади. Аммо, тилакоид халтачалар доимо берк бўлади ва ҳеч қачон строма ламеллалари бўшлиғи билан туташмайди(илова,18).

Хлоропластлар тилакоидларининг ички мембраналарини электрон микроскопик текширишлар уларни суббирликлардан тузилганлигини кўрсатди. Уларнинг қалинлиги 10 нм, юзаси 18,5 – 15,5 нмга тенг. Бу суббирликлар **квантосомалар** деб аталувчи фотосинтетик бирликка тўғри келади. Квантосомалар хлорофилл, каротиноидлар, хинонлар ва ҳар хил липидларни ушлайди. Ҳар бир квантосома 4 та суббирликка бўлинади. Тилакоидларнинг мембраналарида митохондрияларнинг кўзқоринсимон таначаларига ўхшаш сферик заррачалар жойлашади, улар-таркибида АТФ синтетаза ушловчи ферментатив комплекс ҳисобланади.

Хлоропластларнинг матриксида 1-2 % каротиноидлар ва ферментлар, оз миқдорда РНК ва ДНК, рибосомалар ва ёғ томчилари бўлади. Хлоропластнинг 75 % и сув, 25% и қуруқ моддадан иборат. Қуруқ модданинг 30-45% ини оқсил, 10% ини магний, темир, рух, мис бирикмалари, 10-15% ини захира моддалар ва 20-40% ини липидлар ташкил қилади.

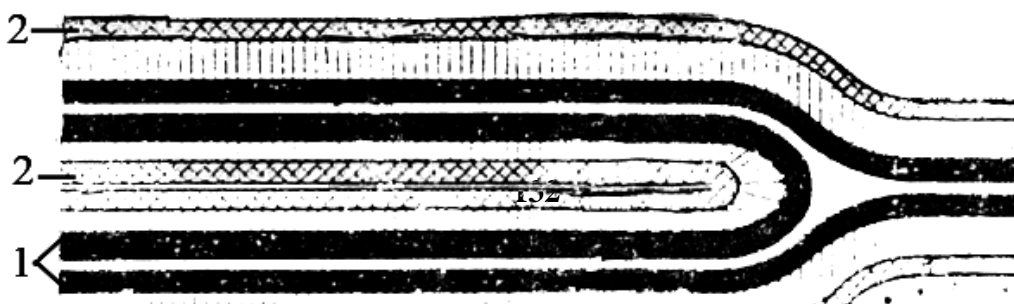
Хлоропластларнинг яшил пигменти тилакоидларнинг ичида жойлашади, шунинг учун строма рангсиз кўринади. Хлорофилл доначалари катталиги 70-120 Å келадиган глобулалардан тузилган, глобуланинг ичида эса квантосомалар бўлиб, улар фотосинтезни амалга оширади. Ҳар бир пластид ташқи томонидан оқсил молекулалари қавати билан чегараланади, уларнинг оралиғида хлорофилл ва липид молекулалари жойлашади(34 расм).

Хлоропластларнинг ранги фақат хлорофилга боғлиқ бўлмайди, улар каротин ва каротиноидларни ҳам ушлайди. Улар сариқдан қизил ва жигарранггача бўялади.

Бундан ташқари, фикобилинлардан фикоцианин ва фикоэритринлар бўлади, улар қизил ва кўк-яшил сувўтларида учрайди.

Хлоропластлар цитоплазма ичида доимо ҳаракатланади. Ёруғлик таъсирида улар ҳужайра ичидаги ўрнини ўзгартириши мумкин. Кучли ёруғлик хлоропластларда **манфий фототаксис**

7



34-расм. Хлоропластнинг макромолекуляр тузилиш схемаси.
1-оқсил, 2-липид молекулалари, 3-хлорофилл доначалари,
4- элементар мембрана, 5-ламелла, 6-строма, 7-кирралар.

қўзғатиб, улар ҳужайранинг ён деворига тўпланади ва ўзларининг ўткир кирраларини ёруғлик манбаига қаратади. Кучсиз ёруғлик хлоропластларда **мусбат фототаксис** қўзғатиб, улар ҳужайранинг ёруғлик манбаига нисбатан перпендикуляр жойлашган деворига тўпланади ва ўзларининг кенг сатҳини нурга тоблайди. Бунинг биологик моҳияти шундаки, биринчи ҳолда хлоропласт кучли ёруғликдан қуйиб қолишдан сақланса, иккинчи ҳолда хлоропласт ўзининг кенг сатҳи билан ёруғликдан кўпроқ фойдаланиш имкониятига эга бўлади.

Фотосинтез аппаратининг пигментлари

Юксак яшил ўсимликлар ва яшил сувўтларга яшил тус бериб турган пигментлар, квантасомаларда жойлашган бўлади. Булар фотосинтез жараёнида ёруғлик энергиясини кимёвий энергияга айлантириб, синтез бўладиган органик моддалар таркибида жамғарилишида катализаторлик қилади.

Хлорофилл пигментлари мураккаб структурали органик моддалар бўлиб, таркибидаги магний атоми тўртта пирроль халқасига боғланган ва туси яшилдир. Буларга хлорофилл-А, хлорофилл-В, хлорофилл-С, хлорофилл-Д ва бактериохлорофилл киради.

Кўк яшил хлорофилл-А ($C_{55}H_{72}O_6N_4M_g$) ва яшил хлорофилл-Б ($C_{55}H_{70}O_6N_4M_g$) таркибига эга. Булар яшил ўсимликларда кузатилади. Яшил пластидлардаги хлорофилл пигментлари билан бириккан ҳолда **каротиноидлар** деб аталувчи пигментлар ҳам бўлади. Булардан энг муҳимлари каротин ва ксантофиллардир.

Сувўтларнинг хроматофоридида хлорофилл билан бирга қизил пигмент фикоэритрин ($C_{35}H_{47}N_4O_8$) қизил сувўтларда ва баъзан кўк яшил сувўтларда бўлиб, хлорофиллнинг яшил тусини беркитиб юборади. Кўк пигмент-фикациан ($C_{34}H_{42}N_4O_9$) кўк-яшил сувўтларда ва баъзан қизил сувўтларнинг хроматофоридида хлорофилл ва фикоэритрин пигментлари билан бирга учрайди. Бу қизил пигментлар денгиз чуқурлигига кам борадиган қизил нурнинг ўрнига сариқ ва яшил нурларни ютиш вазифасини бажаради, яна хлорофиллни фаоллаштиради. Бу денгизнинг кучсиз ёруғлик шароитида сувўтларнинг озикланишида катта роль ўйнайди.

Каротиноидларнинг организмда ўйнайдиган физиологик роли ҳали яхши ўрганилган эмас. Лекин, каротиноидлар ўсимликларнинг ўсишида, жинсий жараёнларда, фотосинтезда ёруғлик энергиясини яшил пигментларга йўналтиришда катта роль ўйнайди. Ҳайвон жинсий маҳсулотлари (тухум)да каротиноидларнинг бўлиши, уларнинг кўпайишида ҳам катта роль ўйнашини кўрсатади.

Агар бирон ўсимлик уруғини қоронғи шароитда ундириб, униб чиққан ниҳолни қоронғи ерда ўстирсак, бундай ўсимлик яшиллана олмайди. Унинг ранги сариқ ёки оч сариқ тусга кириб қолаверади. Бундай ўсимликка **этиолланган ўсимлик** деб аталади. Этиолланган ўсимлик қоронғида қолдираверилса, у озиклана олмай охири нобуд бўлади. Лекин бундай ўсимлик ёруғликка олиб чиқилса, унинг пластидларида хлорофилл синтези бошланиб, аста-секин яшиллана боради, ўсимлик хаводан озиклана бошлайди.

Тубан ўсимликларнинг баъзилари, қулай озикланиш ва температура шароитида қоронғида ҳам нормал ривожланиб, яшиллана олади. Масалан, пеладиктион яшил бактерия қоронғида чириётган органик моддалар ҳисобига гетеротроф озикланади. Бундай қобилятни кўк-яшил сувўтлардан ностокда, баъзи яшил сувўтларда, мохларда, айрим папоротникларда учратиш мумкин. Ҳатто, баъзи нинабаргли ўсимликларда ҳам қоронғида ўстирилганда у қадар кучли бўлмасада, ҳар ҳолда яшилланиш ҳоллари кузатилган. С.И.Лебедев фикрича, бу ҳол очик уруғлилар эволюция жиҳатидан, ёпиқ уруғлиларга қараганда папоротникларга яқин туришини кўрсатади.

С.И.Лебедевнинг кузатишларига қараганда, ёпиқ уруғли ўсимликлар **этиоплантлари** стромасида қоронғида сариқ пигментлар-каротиноидлар синтезлана олади. Яшил пигментларнинг синтези учун эса ёруғлик энергияси керак бўлади. Тупроқда жуда оз миқдорда бўлсада, темир бирикмалари бўлмаса ўсимликлар яшиллана олмайди. Бундай темир танқислигидан ўсимликнинг рангсизланишига **хлороз** дейилади. Касаллик тупроқда бир оз темир сульфат тузини солиш билан даволанади. Темир иони пластидларда хлорофилл пигментларининг синтезида катализаторлик қилади.

Хлорофиллнинг кимёвий таркибида магний элементи бўлгани туфайли ўсимликнинг яшилланиши учун унинг минерал озиқлари қатори магний бирикмалари ҳам бўлиши керак.

Фотосинтез

Ўсимликнинг озиқланиши ҳақида биринчи фикр юритган киши қадимги юнонистонлик олим Аристотель эди.

1771 йилда Инглиз олими Жозеф Пристли иккита шиша қалпоқ олиб, бирининг тагига сичқон, иккинчисининг тагига сичқон билан ялпиз шохини жойлаштиради. Бир неча соатдан сўнг, биринчи қалпоқ тагидаги сичқон ўлганини, иккинчисидаги яшаб қолганини кўради. Шунга асосан, Пристли ҳайвонлар ҳавони ифлослайди, ўсимликлар қандайдир йўл билан «**ифлос**» ҳавони тозалайди, нафас олиш учун яроқли ҳолга келтиради, деган хулосага келган эди. Лекин бу жараённинг бориши учун ўсимликка ёруғлик ҳам керак эканлигини 1778-1779 йилларда голландиялик врач Ингенхауз жуда кўп тажрибалар билан исботлади. Шу билан бирга у қоронғида ўсимликнинг барча органлари ҳавони ҳам «**бузади**», деган хулосага келди. 1782 йилда Жан-Сенебье тажрибалар орқали яшил ўсимликлар атмосферадан карбонат ангидридни ўзлаштириб кислород ажратишини яъни ўсимликлар томонидан ҳавонинг тозаланиши, уларнинг ҳаводан озиқланиши билан боғлиқ эканини аниқлади.

1782 йилда швейцариялик олим Геодор Соссюр ўсимликлар озиқланишида фақат карбонат ангидриддан эмас, балки тупроқдаги сув ва минерал моддалардан ҳам фойдаланишини исботлади.

1812 йилда франциялик олимлардан Пельте ва Квантулар ўсимликдан биринчи бўлиб, яшил моддани ажратиб олишга муваффақ бўлдилар, бу моддага **хлорофилл** деган ном бердилар.

Узоқ вақтларгача ёруғлик яшил ўсимликларга нима учун кераклиги, хлорофилл пигментларининг нима аҳамияти борлиги муаммо бўлиб келган. XIX аср ўрталарида америкалик олим Джон Дрепер, сўнгра немис олимларидан Глиус Сакс ва Вильгельм Пфедферлар ўзларининг тажрибалари асосида ёруғлик ўсимликларга пластидларни кўзгатувчи таъсир қилиши учун зарур деган хулосага келдилар.

К.Е.Тимирязев ўз тажрибалари асосида ёруғлик хлоропластни кўзгатиш учун керак эмас, балки сув ва карбонат ангидриддан органик модда синтез бўлиши учун энергия манбаи бўлиб хизмат қилишини исботлади. Қуёш энергияси фотосинтез учун сарфланар экан, у синтез бўлаётган органик моддалар таркибида кимёвий энергияга айланиб, жамғарилишини очди.

К.Е.Тимирязев қуёш нурунининг барча спектрлари хлоропласт томонидан ютилмай, фақат қизил ва кўк сапсар спектрлар ютилиб, шу спектрларнинг энергиясигина ҳаводан олинган карбонат ангидрид, тупроқдан олинган сув ва турли минерал моддаларни ўзгартириб, углеводлар, оксиллар, ёғлар каби мураккаб органик моддаларни тузишга сарфланишини аниқлади.

1903-1906 йилларда рус олими М.С.Цвет хлорофилл устида олиб борган тажрибаларини яқунлаб, хлорофилл пигменти икки пигментнинг аралашмаси («алфа» ва «бета») эканини кўрсатди.

Немис олими Вильштеттер бу икки яшил пигментларни **хлорофилл «а»** ва **хлорофилл «б»** деб атади, ва бу атамалар фанда сақланиб қолди. Вильштеттер хлорофилл молекуласида темир атоми эмас, балки магний атоми борлигини, у хлорофилл молекуласи ҳайвонлар қонидаги гемоглобин билан структура жиҳатидан ўхшаш эканини узил-кесил исбот қилди.

Кейинги йилларда фотосинтез жараёнида углероднинг тақдирини аниқлаш учун радиофаол карбон C^{14} қўлланила бошланди. Бу ишлар фотосинтез механизмини аниқлашда катта самара берди. CO_2 атмосферасида олиб борилган тажрибаларнинг дастлабки секундларида C^{14} нинг турли моддаларда, кейин фосфорглицирин кислотасида, моносахаридларда, сахарозада ва бир қанча вақтдан кейин крахмалда ва оксилда пайдо бўлиши аниқланди. Бу фотосинтез жараёни қатор босқичларда боришини кўрсатади.

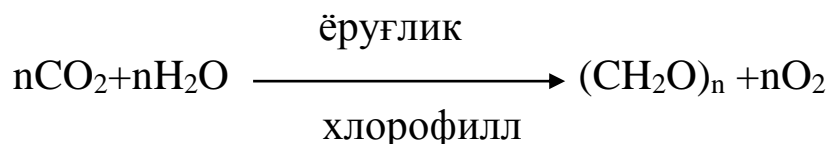
Фотосинтез қилувчи ҳужайралар ўзларининг турли моддаларга бўлган эҳтиёжини фотосинтез ҳисобига қондиради. Шу билан бирга, бу ҳужайралар ўсимликнинг барча яшил бўлмаган ҳужайраларини углеводлар билан таъминлайди. Углеводларнинг энг муҳим ташувчи

формаси сахароза бўлиб, элаксимон найлар орқали ҳаракат қилиб, сарфланадиган тўқималарга ва жамғариладиган жойларга боради. Углеводлар одатда крахмал шаклида тўпланади. Жамғарувчи тўқималар лейкопластлари (амилопластлар)да сахароза иккиламчи крахмалга айланиб тўпланади.

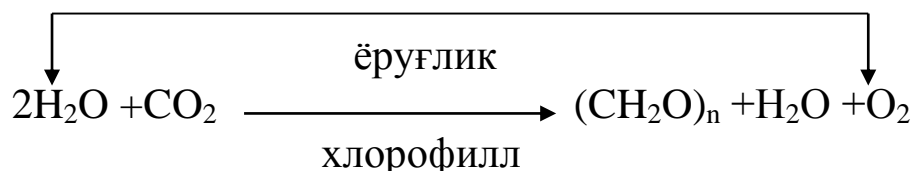
Фотосинтез қилувчи ҳужайраларда синтез бўлган углеводлар кун давомида сарфланади ва бошқа тўқималарга ташилади. Ташувчи системага жалб қилинмай қолган қисми эса хлоропластлар стромасида вақтинча бирламчи крахмал ҳолида тўпланади.

Хлоропластларда фотосинтетик жараёнлар кетади ва бунда карбонат ангидридни боғлаб, охири қандни синтезлайди, кислородни эса ажратиб чиқаради. Яшил ўсимликлар яшил пигментлари ёрдамида қуёшнинг ёруғлик энергиясини ютади ва уни кимёвий энергияга айлантиради. Муайян тўлқин узунликка эга бўлган ёруғлик нуруни ютилиши хлорофилл молекуласи структурасида ўзгаришлар пайдо бўлишига олиб келади ва хлорофилл кўзғалган, фаоллашган ҳолга ўтади. Фаоллашган хлорофилдан ажралган энергия қатор оралиқ жараёнлардан сўнг муайян синтетик жараёнларга узатилади.

Фотосинтезнинг ихчам ҳолдаги реакцияси қуйидагича:



Бу ерда энг муҳим якуний жараён- карбонат ангидридни боғлаш, сув иштирокида карбонсувларни ҳосил қилиш ва кислородни ажратишдир. Ажралган кислород молекуласи сувнинг гидролизидан ҳосил бўлади. Бинобарин, юқоридаги формулани қуйидагича ёзиш мумкин:



Биокимёвий текширишлар бу реакция, жараёнларнинг мураккаб занжиридан иборат эканлигини кўрсатди. У ўз ичига икки: **ёруғлик** ва **қоронғи** фазаларни олади. Биринчиси фақат ёруғликда хлорофиллар томонидан ютилиши билан содир бўлади (**Хилл**

реакцияси), иккинчиси қоронғида кетади ва карбонсувни синтези учун зарур бўлган CO_2 ни тикланиши юз беради.

Ёруғлик фазасида фотофосфорилланиш ва АДФ, фосфат кислота иштирокида АТФ ни синтези юз беради. Шунингдек, бунда кофермент НАДФ (никотинамидадениндинуклеотид фосфат) ни тикланиши ва НАДФ.Н га айланиши кузатилади. Улар кейинги қоронғилик фазасида ишлатилади.

Фотосинтезнинг қоронғилик фазасида НАДФ ва АТФ энергияси ҳисобига атмосфера карбонат ангидридини тикланиши ва унинг водород билан боғланиши ҳисобига карбонсув ҳосил бўлади (**Кальвин цикли**).

Биокимёвий текширишлар қоронғи фаза реакцияларида иштирок этувчи ферментлар пластидларнинг матрикси компонентларини тутувчи сувда эрийдиган фракцияларда бўлишини кўрсатди. Аммо, CO_2 катализини амалга оширувчи фермент тилакоидларнинг юзасида жойлашади.

Хромопластлар

Хромопластлар ўсимликнинг вегетатив органлари, гуллари ва мева ҳужайраларида учрайди ва шу органларга тегишли ранг бериб туради.

Хромопластларнинг сарик, қизил, жигар ранг, тўқ сарик, кўнғир-қизил рангда бўлиши уларнинг стромасида хилма-хил каротиноидларнинг мавжудлигидандир. Каротиноидлар деб аталувчи пигментлардан каротин ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}$), ксантафилл ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$), лапксантин ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_3$)ларни кўрсатиш мумкин. Ҳозир фанга каротиноидларнинг 58 тури маълум. Турли ўсимлик хромопластларидаги каротиноидларнинг тури ва уларнинг миқдорий нисбатлари турлича бўлади. Қизил сабзининг ҳар 100 г ҳўл илдиз мевасида 5,4 — 19,8 мг гача каротин ва оз миқдорда ликопин бўлади.

Хромопластлар одатда хлоропластларнинг ўзгаришидан, қаришидан ҳосил бўлади. Ёўр меваларнинг пишишида улардаги яшил хлорофилл пигментлар ва граналар парчаланиб, стромада қисман ламеллалар ва каротиноид кристаллар адсорбцияланган ҳолида қолади. Кўпинча каротиноидлар цитоплазмада эриган ҳолда тўпланади. Каротиноидлар цитоплазмада тўпланган ёғда эриб, уларни сарғайтиради.

Лекин кўп меваларнинг кўк, тўқ қизил, пушти рангда бўлиши хромопластлардан эмас. Чунки уларнинг ранги ҳужайра ширасидаги

пигментларга боғлиқ бўлади. Қизил атиргул тожибарглари ва кўплаб бошқа ўсимлик органларининг ранги ҳам хромопластлар, ҳам хужайра шираси пигментларидан ҳосил бўлади. Лекин уларнинг стромасида каротиноидларнинг кўп миқдорда тўпланиб, турли шаклдаги кристаллар ҳосил қилишлари хромопластларнинг турли шаклларга киришига олиб келади. Масалан, сабзининг илдизмевасида каротиннинг кристалланиши натижасида хромопластлари таёқча, учбурчак, ромб ва бошқа шаклларга киради.

Хромопластларда баъзан крахмал, ҳатто оксил кристаллари ёки ёғ томчилари учрайди.

Хромопластларда каротиноидларнинг етилиш типига қараб, улар глобуляр, фибрилляр (найчали) ва кристаллик типларига бўлинади. Кўп учрайдиган пластоглобулаларнинг ўлчами ва миқдори ўсимлик турига қараб ўзгаради.

Фибрилляр типдаги хлоропластларда (каламбир меваси хужайраларида) пластоглобулалардан ташқари каротиноидлар параллел жойлашган узун иплар (ёки найчалар) ҳосил қилади. Кристалл типдаги хромопластларда (сабзининг илдизмеваси, тарвуз меваси ва бошқаларда) каротиноидлар турли шаклдаги кристалларни ҳосил қилади. Бу ҳолда хромопластнинг шакли кўпинча шу кристалларга боғлиқ бўлади.

Хромопластлар туфайли ўсимлик гули ва меваларнинг турли рангга киришининг биологик аҳамияти шундаки, бунда гулларга ҳашаротлар жалб қилиниб, уларнинг четдан чангланишини амалга оширади. Меваларга қушлар ва бошқа ҳайвонларнинг жалб қилиниши эса ўсимликнинг уруғларини мумкин қадар катта майдонга тарқалишини таъминлайди.

Лейкопластлар.

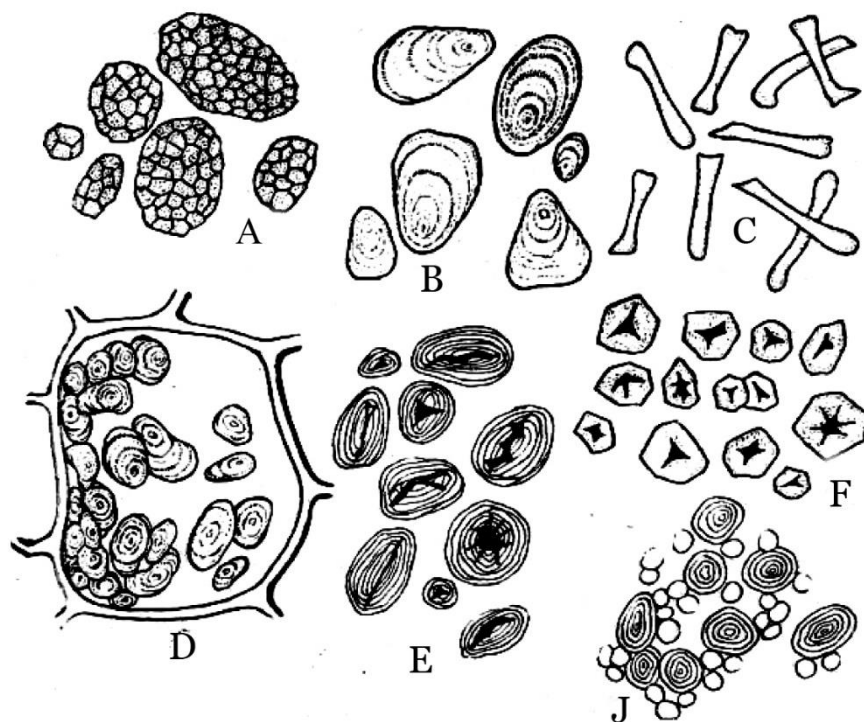
1854 йилда Крюгер пластидлар орасида энг майда, рангсиз ва аниқ шаклга эга бўлмаган лейкопластларни топди. Уларнинг ички тирик массаси кўшқават мембрана билан қуршалган бўлиб, ички структурасида ламеллалар жуда оз бўлади. Лекин лейкопластлар ёруғлик тасирида ички ламеллалар структурасини ривожлантириб, яшил пластидларга айланиш хусусиятига эга.

Лейкопластларнинг энг муҳим хусусияти уларнинг стромасида захираланиши зарур бўлган қанднинг полимерлаб, иккиламчи крахмалга айлантиришидир. Лейкопластлар одатда ўсимликнинг ёруғлик киролмайдиган, рангсиз тўқималарида кузатилади. Чунончи, улар меристема тўқималарида, спораларида, гаметаларида,

уруғларида, тугунчаларида, илдизпоя ва бошқа крахмал тўпланадиган органлари тўқималарида бўлади. Лейкопластларни бир паллали ўсимликлардан тродесканция, орхидея, савринжон ва бошқаларнинг эпидермис тўқимаси хужайраларида ҳам кузатиш мумкин (этиопластлар). Лейкопластлар майда бўлганлигидан уларни микроскопда кўриш ва сонини аниқлаш қийин. Улар айниқса, хужайра ядроси атрофида кўп учрайди. Ёруғлик тушадиган органлардаги лейкопластлардан этиопластларда, одатда крахмал тўплана олмайди.

Стромасида глюкозанинг полимерлаш қобилиятига эга бўлган лейкопластларга **амилопластлар** деб аталади. Лекин пропластидларда ҳам, кундузи барг хлоропластларида ҳам майда доначалар ҳолида фотосинтездан ҳосил бўлган глюкозадан крахмал синтезланади, уни **бирламчи крахмал** деб аталади. Тунда, яъни қоронғи шароитда бу крахмал гидролизланиб сахарозага, тўпловчи тўқимага бориб амилопластларда **иккиламчи крахмалга** айланади. Крахмал доначалари ғалладошларда икки хил бўлади. Чунончи буғдой, арпа, қора буғдойда оддий, шоли, сулида мураккаб доначалар ҳолида бўлади. Ғалладошлар ва картошкада крахмал доначаларининг онтогенезини Фрей-Висслинг шундай тасвирлайди: буғдой, арпа ва қора буғдой амилопластлари стромасида крахмал тўпланадиган бирламчи хилум (киндик) бир жойда ҳосил бўлади. Хилум атрофида сутка давомида бир қатлам крахмал ўрнашиб, крахмал доначасининг диаметри охири 20-30 ммк га етади. Бундай йирик крахмал доначасининг шакли дисксимон бўлади. Бу типдаги крахмал доначасининг хилуми марказда жойлашиб, унинг суткалик қатламлари хилум атрофида баробар қалинликда концентрик ўрнашади. Шунинг учун бундай доначаларга **концентрик доначалар** деб аталади. Бундай йирик доначалар гуллашдан 6-9 сутка ўтганда пайдо бўлади. Гуллашидан 9-12 кун кейин анча майда ва кўп сондаги крахмал доначалари ҳосил бўлади. Энг каттасининг диаметри 10 ммк келадиган бу доначалар митохондрияларга ўхшаб кетганлиги учун, буларни «**митохондрия крахмали**» деб ҳам юритилади. Лекин электрон микроскопик текширишлар, амилопластларда майда ва йирик доначалар ҳосил бўлишини кўрсатди. Амилопластларда крахмалнинг бирламчи марказлари пайдо бўлишидан 3 сутка кейин, пластид мембранасининг сиртида пуфаксимон ўсимталар ҳосил бўлади. Шундай қилиб, сферик амилопласт оралиқларидаги строма пуфакчалар билан тўлиб кетади. Улар лейкопластлардан узилиб чиқади ёки у билан туташ ҳолида

қолиб, ичи крахмал билан тўлади. Иккала хил крахмал доначалари ўсимлик гуллашидан 24 сутка ўтар-ўтмас етилиб бўлади. Майда крахмал доначаларининг ультраструктурасида ҳам қаватлар кузатилади. Крахмал доначаларидаги қаватлар сони уларнинг неча суткада етилганини кўрсатади. Шоли ва сулида амилопластлар стромасида кўп сонда хилумлар ҳосил бўлиб, улар кундан-кунга янги крахмал қатлами ҳисобига ўсиб боради ва бир-бирларига тегиб, сиқилиш натижасида кўп бурчакли шаклга кириб қолади. Ҳосил бўлган мураккаб крахмал доначасидаги бу майда крахмал доначалари орасида строма қолдиғи қолади. Шунинг учун мураккаб крахмал доначалари осонлик билан майда доначаларга парчаланиб кетади. Шолининг бу крахмал доначалари жуда майда бўлиб, ундан юқори сифатли упа тайёрланади.



35-расм. Турли ўсимликларнинг крахмал доначалари:

А-сулининг мураккаб крахмал доначаси, В-картошканинг оддий крахмал доначаси, С-сутлама ўтнинг, D-ёронгул барг банди ҳужайрасининг, Е-ловиянинг, F-маккажухорининг, J-буғдойнинг крахмал доначалари.

Митохондрия ва хлоропластлар ўртасидаги ўхшашлик ва фарқлар.

Митохондриялар мембраналари билан хлоропластлар мембраналари ўртасида кўп жиҳатдан ўхшашликлар бор. Митохондриялар ҳам хлоропластлар каби кучли ривожланган ички мембраналар системасига эга. Айни вақтда бу иккала органоидлар

хужайра метаболизми билан чамбарчас боғлиқ бўлади. Электрон микроскопда синчиклаб кузатилганда бу иккала органоидлар мембраналари глобуляр шаклдалиги кўринадди. Нафас олишда ёки фотосинтезда электронларни ташувчи ферментлар иккала органоидларнинг ички мембраналари таркибига киради. Мембраналарнинг бундай суббирликлари мембранада мустақил ҳаракатлана олади. Бу ҳол мембраналардаги турли компонентларни - ферментларни бир-бирларига изчил таъсир қилишларига шароит туғдиради. Шундай қилиб, электрон ташувчи турли компонентларнинг мембранадан олган ўрни электронларни тартибли равишда тез ва маълум йўналишда ферментдан ферментга ташилишини таъминлайди. Электронларнинг ташилишида иштирок этувчи оксиллар шакли ва ўлчами жиҳатидан фарқ қилади. Шунинг учун митохондрия ва хлоропластлар ички мембраналари доимий ва бир жинсли бўлмайди. Бу мембраналарнинг мозаикаси ҳам бир-бирларидан фарқланади. Бундан ташқари бу иккала органоид ўз мембраналари таркиби бўйича ҳам фарқ қилади. Мембраналар таркибининг фарқланиши органоидлар функцияларининг ўзига хослигидандир. Митохондриялардаги қатор ферментлар ва АТФ синтези хлоропластларникига ўхшаб кетади. Бунда хлоропласт қуёшнинг ёруғлик энергиясидан фойдаланса, митохондриялар қуёшнинг органик моддалар молекуласига боғлиқ ҳолда кимёвий боғ кўринишига айланган энергиясидан фойдаланади. Хлоропласт ва митохондрияларнинг ўхшашлиги энергетик жараёнларнинг умумийлиги билангина чегараланмайди. Хлоропластлар ҳам митохондриялар каби бўлинади. Бу жараённи тирик хужайраларда микрокиносъёмка ёрдамида кузатилган. Хлоропластларнинг бўлиниши уларнинг иккиланишидан сўнг юз беради. Уларнинг ДНК си ядро ДНК сидан фарқ қилиб, катталиги 40 мкм ва халқали кўринишга эга. Ҳар бир хлоропластда 10-50 молекула ДНК бўлади. Хлоропластларнинг рибосомалари ҳам ўзига хос бўлади. Хламидомонадалар хлоропласти рибосомасининг катта суббирлиги 26 та, кичик суббирлиги эса 22 та оксил ушлайди, ваҳолангки шу турнинг хужайралари цитоплазмаси рибосомасининг катта суббирлиги 39 та, кичик суббирлиги 26 та оксил ушлайди. Хлоропластларнинг тРНК ва иРНКлари митохондрияларникига ўхшайди. Хлоропластларнинг ДНК си сут эмизувчиларнинг митохондрияникидан 8 марта кўп ва у камида 100-150 та оксилни кодлайди. Текширишлар шуни кўрсатдики, хлоропластнинг геноми ўзининг рибосомал РНК сини, қисман иРНК ва тРНК ни кодлайди.

Хлоропластнинг қолган оксилларини синтези ҳақидаги ахборот ядро ДНК сида бўлади. Умуман олганда, хлоропластларда ўртача 30 та оксил синтезланади. Шундай қилиб, хлоропластлар ДНКси митохондриялар ДНК сига нисбатан кенгроқ ахборотга эга экан.

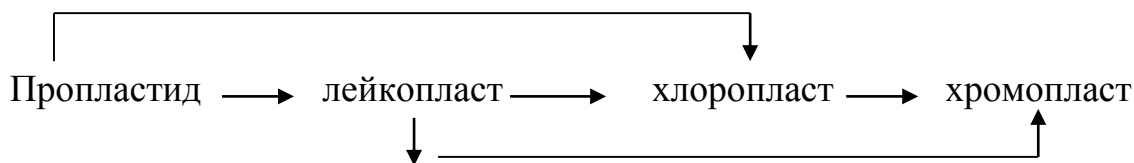
Оксил синтези хлоропластларда яхши ўрганилган. У хлоропласт стромасида жойлашган рибосомаларда амалга ошади. Бу рибосомалар аввал айтилгандек, цитоплазма рибосомаларидан катталиги, структураси ва кимёвий таркиби жиҳатидан анча фарқланади. Оксил синтезини, хлоропласт стромасида жойлашган, диаметри 30-35 Å келадиган ингичка ип шаклидаги ДНК бошқаради.

Пластидларнинг онтогенези ва функционал қайта қурилиши

Пластидларнинг ҳосил бўлиши масаласи билан кўпчилик олимлар қизиқишган.

Ипсимон сув ўти спирогиранинг вегетатив кўпайиши даврида хужайранинг бўлиниши унинг хроматофорасининг ҳам бўлиниши билан бориши кузатилди. Кейинчалик, бир хужайрали сув ўти хламидомонадада бу жараён ўрганилди. Маълум бўлишича, ядро бўлиниши биланок **пиреноид** (пиреноид- хроматофора таркибига кирувчи майда вакуолалар билан ўралган зона, унинг атрофида крахмал тўпланади) иккиланади, сўнг гигантик хроматофора икки қисмга ажралади, уларнинг ҳар бири қиз хужайраларнинг бирига тушади ва ўсиб аввалги катталигига етади.

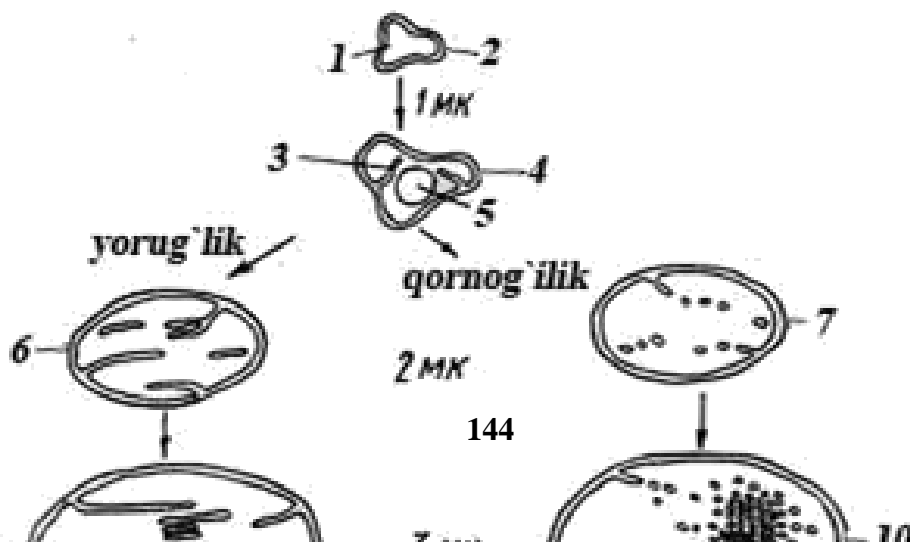
Хлоропластнинг худди шундай тенг тақсимланиши зооспораларнинг ҳосил бўлишида ҳам кузатилади. Гаметалар кўшилиб зигота ҳосил бўлганда, ядролар қуйилишиб кетгач, хлоропластлар дастлаб ингичка кўприкча орқали бириккан ҳолда бўлади, сўнг улар қуйилишиб кетиб, битта йирик пластидни ҳосил қилади. Юксак ўсимликларда ҳам хлоропластларни бўлиниши, оз бўлсада кузатилган. Хлоропластларнинг сонини ортиши ва турли пластидларнинг ҳосил бўлиши асосида пропластидлар ётиши исбот этилган, у қуйидагича шаклда изоҳланади:



Пластидларнинг онтогенетик ўзгаришлари қайтмас эканлиги исботланган. Юксак ўсимликларда хлоропластларнинг ҳосил бўлиши ва ривожланиши пропластидларнинг ўзгариши асосида боради(36 расм).

Пропластидлар кўшмембранали майда (0,4-1мкм) пуфакчалар ҳисобланади. Улар цитоплазма вакуолаларидан кўш мембранали ва ичидаги нарсалари анча зич эканлиги билан фарқланади. Ички мембранадан майда ўсимталар ва вакуолалар ҳосил бўлиши мумкин. Пропластидлар кўпроқ бўлинаётган ўсимлик хужайраларида учрайди, уларнинг сонини ортиши бўлиниш йўли билан содир бўлади. Пропластидларнинг кейинги тақдири ўсимликнинг ривожланиши шароитига боғлиқ.

Ёруғлик етарли бўлганда пропластидлар хлоропластларга айланади. Дастлаб уларда кўндаланг жойлашган мембранали бурмалар пайдо бўлади. Улардан бир хиллари пропластиднинг узунасига давом этиб, строманинг ламеллаларини, бошқалари тилакоид бўшлиқларини ҳосил қилади, улар тахланиб етук хлоропласт кирралари шаклланади. Қоронғида эса пластидларнинг ривожланиши бошқачароқ бўлади. Бу этиолланган ўсимликларда яхши кузатилади. Бундай ўсимлик хужайраларида дастлаб пластидларнинг ҳажми ортади, аммо ички мембрана системаси ламеллалар структураларини шакллантормайди, балки кўплаб майда пуфакчалар баъзи жойларда тўпланиб, ҳаттоки мураккаб панжарасимон структураларни ҳосил қилади. Ёруғликка олиб чиқилса тезлик билан улардан ламелла ва тилакоидлар системаси тўлиқ шаклланади. Бир вақтни ўзида хлорофилл ва фотосинтетик жараёнларда иштирок этадиган ферментлар системаси ривожланади, ўсимлик яшил тусга киради.



36-расм. Хлоропластларнинг онтогенези. Чапда-хлоропластларнинг ёруғликда нормал, ўнгда-уларни қоронғида ривожланиши. 1-строма; 2-инициал танача; 3-ички мембрананинг ичкарига ўсиб кириши; 4-пропластида; 5-крахмал доначаси; 6-ички ламелляр тизимнинг ҳосил бўлиши; 7-ички мембранадан ҳосил бўлган пуфакчалар; 8-қирра ҳосил бўлиши; 9-қирра; 10-проламелляр танача; 11-ламелланинг ҳосил бўлиши; 12-строма ламелласи; 13-ёғ томчиси; 14-тўлиқ шаклланган хлоропласт.

Хлоропластларнинг тарихий келиб чиқиши ҳақида **симбиотик назария** мавжуд. Буни биринчи бўлиб 1905 йилда Мережковский илгари сурди. Бу назариянинг моҳияти шундан иборатки, хлоропластлар гетеротроф ва прокариот кўк-яшил сувўтлари ҳужайраларининг биргаликда яшашидан келиб чиқади. Бу фикр 19 ва 20 асрларда бир қанча олимлар томонидан ривожлантирилди. Унга асос сифатида хлоропластлар билан кўк яшил сувўтларининг тузилишидаги ва асосий функциясидаги, биринчи навбатда фотосинтетик жараёнларга лаёқати ўхшашликлари келтирилади.

Кўк яшил сувўтларининг тубан ўсимлик ҳужайралари ва бир ҳужайралилар ўртасидаги ҳақиқий **эндосимбиоз** ҳақида кўплаб маълумотлар бор. Улар хўжайин-ҳужайранинг фотосинтез маҳсулотлари билан таъминлаб туради. Тажрибаларда ажратиб

олинган хлоропластлар баъзи хужайраларни танлаб улардан эндосимбионт сифатида фойдаланиши мумкин экан.

Юксак сув ўтлари билан озиқланадиган кўпчилик умуртқасизларда (коловратки, моллюска) интакт хлоропластлар ҳайвоннинг овқат ҳазм қилиш безлари хужайралари ичига кирган ҳоллари кузатилган. Баъзи ўсимликхўр моллюскалар хужайра-ларида фотосинтетик системаси ишлаб турган интакт хлоропласт-лар топилган.

Олимлар тўқималар культураси шароитида сичқон фибробластига хлоропластни пиноцитоз йўли билан киритишган. Хлоропластлар хужайрадаги гидролитик ферментлар таъсирига учрамаган. Хлоропластларни тутган бундай хужайралар бўлиниб бир неча авлод берган, интакт хлоропластлар эса фотосинтетик реакцияларни амалга оширган.

Хлоропластларни сунъий муҳитда культурасини яратишга уринишлар бўлди. Бундай хлоропластлар 100 соат давомида интакт ҳолда қолиб, фотосинтезни амалга оширди, РНК синтези бўлди, ҳаттоки 24 соат давомида бўлинди ҳам, аммо кейинчалик уларни фаоллиги сусайиб, охири ҳалок бўлди.

Бу кузатишлар ва қатор биокимёвий ишлар кўрсатдики, хлоропластларнинг автономлиги узоққа бормас экан, чунки жуда кўпчилик жараёнлар ядронинг генетик бошқарувида бўлар экан. Бу далиллар хлоропластларни митохондриялар каби чегараланган автономликка эга бўлган структуралар, деб тан олишга мажбур этади.

V қисм. Мембранага эга бўлмаган органеллалар

XVIII боб. Хужайранинг таянч- ҳаракат тизими

Хужайра ҳаракатлари хужайранинг механик энергиясини намоён қилади. У хужайранинг фаоллигини кўрсатувчи объектив кўрсаткич ҳисобланади. Тўқималарда хужайралар ҳаракатини кузатиш билан биз уни ҳақиқатдан ҳам тирик эканига ишонч ҳосил қиламиз.

Биологик ҳаракатнинг шакллари ва функцияси жуда ҳам турлитумандир. Юқори ҳайвонларнинг бўшлиқдаги ҳаракати, шунингдек унинг ички органлари-ичак, бачадон, юрак, қон томирлари ҳаракатлари ҳар хил мускулларнинг қисқариши билан юзага келади. Ўсимликлар учун **тропизм** ва **настия** деб аталувчи секин ҳаракатлар характерли. Лекин баъзи ўсимликларда-мимоза ва бошқаларда анча

тез реакциялар кузатилади. Содда ҳайвонлар ва юқори ҳайвонларнинг эркин яшовчи ҳужайралари амёбоид ҳаракат қилади ёки махсус мосламалар - киприклар ва хивчинлар ёрдамида ҳаракат қиладилар.

Биологик ҳаракат реакциялари организмларнинг ҳаракатидагина ишлатилмайди, балки улар ҳужайранинг ичидаги бўладиган жараёнларда ҳам муҳим роль ўйнайди.

Ҳужайранинг гиалоплазмаси тўхтовсиз ҳаракатда бўлади, у билан бирга митохондриялар ва бошқа ҳужайра ичидаги органоидлар ҳаракат қилади.

Ҳужайранинг функционал ҳолатига қараб митохондриялар қисқаради ёки бўшашади. Ҳужайраларнинг бўлинишида хромосомалар жуда мураккаб ҳаракат қилади. Рибосомалар оқсиллар биосинтезида информацион РНК бўйлаб ҳаракат қилади; синтезланган ипсимон оқсил молекуласи матрицадан чиқади ва мураккаб ҳаракат қилади. Информацион РНК ДНК молекуласи бўйлаб ҳаракат қилади, икки занжирли ДНК редупликация вақтида ёйилиб кетади ва бошқалар.

Протоплазманинг оқиши - циклоз.

Бу ҳаракатни йирик вакуола атрофида юпқа цитоплазматик парда ҳосил қиладиган ўсимлик ҳужайраларида (элодея) кузатиш анча қулай. Цитоплазманинг периферик қисмларида тўхтовсиз ҳаракат кузатилади ва хлоропластларни ҳамда ҳужайрадаги гранулаларни ҳосил бўлган жойдан бошқа қисмларга силжитади. Аналогик ҳаракатларни юқори ҳайвонларнинг тўқимлари культурасида кўпроқ кузатилади. Бу ҳаракатларни микрокинемато- графия методи ёрдамида ўрганилади.

Ҳужайра ичидаги ҳаракатларга яна митотик ҳаракатни ҳам киритилади. Бу ҳаракат ҳужайра маркази ва хромосомаларни силжиши билан характерланади. Цитоплазманинг барча ҳаракатларини **циклоз** деб аталади.

Баъзи ҳужайралар ихтисослашган структуралар-киприклар ва хивчинларга эга бўлиб, улар ҳужайраларни ёки уларнинг атрофидаги суюқликни ҳаракатга келтиради. Шу нарса исботландики, қандайдир ҳаракат аппарати, албатта қандайдир ҳужайраичи таянч, синч ёки скелет тузилмалари билан боғлиқ бўлар экан. Шунинг учун ҳужайранинг бундай тузилмаларини **ҳаракат-таянч** система деб аташ мумкин.

Хужайранинг ҳақиқий ҳаракат компонентларига турли микрофиламентлар ва микронайчаларга тўпланган оксилларни, хужайраичи таянч ёки скелет структураларига эса микрофи-бриллар ва микронайчаларни киритиш мумкин.

Барча ҳаракат аппаратларининг ишини яхши тушуниш учун биринчи навбатда мускулларнинг қисқаришини ўрганиш зарур.

Мускуллар қисқариши.

Мускул тўқимаси хужайраларининг цитоплазмасида қисқарувчи ипчалар-**миофибриллар** бўлади. Улар айниқса, скелет мускулларида, юрак мускули ва силлиқ мускулларда кўплаб бўлади. Скелет ва юрак мускулида миофибриллар ўзига хос тузилган бўлиб, улар кўндаланг йўлли бўлиб кўринади. Ёруғлик микроскопида миофибриллар тутамининг барча қисмлари бир хил эмас, унда қорамтир ва оқиш қисмлар бўлади. Қорамтир дискларни **анизотроп диск** деб (А-диск), оқишларини-**изотроп диск** деб (I-диск) аталади. I-диск Z чизиқ орқали иккига ажралади. Ҳар бир миофибрилл (йўғонлиги 0,5 мкм) навбатлашиб жойлашадиган қисмлардан тузилган бўлади: $A+0,5I+Z+0,5I+A+0,5I$. в.б. Шундай қилиб, миофибриллнинг тузилиш ва функционал бирлиги икки Z чизиқларининг оралиғи-**саркомера** экан. Саркомеранинг катталиги бўшашган ҳолда бир хил (ҳайвоннинг турига қараб 1,8-2,8 мкм) бўлади. Саркомеранинг тузилиши электрон микроскоп орқали ўрганилди. Маълум бўлишича, миофибрилл ўз навбатида яна ҳам ингичкароқ ипчалар-**протофибриллардан** ташкил топар экан, уларнинг диаметри саркомеранинг турли қисмларида турлича бўлади. I дискларда узунлиги 1 мкм атрофида бўлган ингичка (7 нм) иплар, А дискларда ингичка иплардан ташқари узунлиги 1,5 мкм бўлган йўғон (16 нм) иплар ҳам бўлар экан. Протофибриллар бири-бирига параллел ҳолда жойлашади, бири иккинчисига ўтмайди. Агар эътибор бериб қаралса, саркомеранинг узунасига протофибрилларнинг учта: Z чизиқ билан бириккан ингичка, кейин йўғон ва яна Z чизиқ билан бириккан ингичка қисмлар кўзга ташланади. А диск зонасида йўғон фибриллдан ташқари Z чизиқдан келадиган ингичка фибриллни охири жойлашади (илова, 19).

Ингичка иплар асосан актин, қисман тропомиозин ва тропонин, йўғонлари – миозин оксидидан таркиб топганлиги аниқланган. Z дисклар α -актин ва десмин оксилларидан тузилган. Актиннинг

молекуляр оғирлиги 43,5 минг бўлиб, катталиги 3 нм келадиган глобуляр оқсилдир. У АТФ ва баъзи оқсил факторлари иштирокида йўғонлиги 7 нм гача бўлган ипсимон структураларга айланади. Бундай актин фибриллари бир-бири атрофида айланувчи иккита спиралдан ташкил топган. Йўғон ипларнинг таркибига кирувчи миозин жуда йирик оқсил (мол. оғирлиги 470 минг) бўлиб, 6 та занжирдан тузилган. Улардан иккитаси узун бўлиб, бири иккинчисини спирал ҳолда ўрайди; 4 таси қисқа бўлиб, улар узун ипнинг учига бирикади ва глобуляр “**бошча**”ни ҳосил қилади, у АТФ аза фаоллиги эга бўлиб, актин билан боғланиб актомиозинни ҳосил қилади, у эса қисқариш хусусиятига эга бўлади.

Миозиннинг узун (150 нм) молекулалари боғлам (тутам) ни ҳосил қилади, унинг таркибига 300 та шундай молекулалар киради. Бундай йўғонлашган (16нм) миозин протофибрилларида узун иплар “думи-думига” караган ҳолда ётади, натижада миозиннинг бошчаси бундай ипларнинг охирида жойлашади, ўрта қисмида эса бошчалар бўлмайди. Бошчалар кўндаланг кўприклар ҳосил қилади, улар актин ва миозин ипларини бир-бирига боғлайди. Бошчанинг актин билан бундай боғланишида **актомиозин** комплекси ҳосил бўлади.

Актин протофибриллари бир учи орқали Z диск билан боғланган. Z диск тармоқланган α -актин оқсил молекуласидан иборат, у миофибрилларга кўндаланг жойлашган фибрилляр тўрни ҳосил қилади. Z дискга икки томондан қўшни саркомераларнинг актин иплари бирикади. Z дискларнинг вазифаси саркомераларни бир-бирига боғлашдан иборат, улар қисқарувчи структуралар ҳисобланмайди. Умуман олганда, мускулда қисқарувчи, ўз узунлигини қисқартувчи молекула йўқ. Қисқаришни юзага келиши Z дисклар орасидаги масофани кичрайиши, яъни саркомералар узунлигини кичрайиши ҳисобига амалга ошади. Мускул қисқариши механизми миофибрилда жойлашган барча саркомералар оралиғини бир вақтда кичрайишидан иборат. Г.Хаксли мускуллар қисқариши асосида йўғон ва ингичка ипларни бир-бирига нисбатан силжиши ётади, деган фикрни илгари сурди. Бунда йўғон-миозинли иплар актинли иплар орасига киради ва Z дискларини бир-бирига яқинлаштиради. Бу **сирпанувчи иплар** модели фақат кўндаланг йўлли мускулларни эмас, балки барча қисқарувчи структураларнинг қисқаришини тушунишга имкон беради. (илова,20).

Силлиқ мускулларда ҳам актин ва миозинли иплар бор, аммо кўндаланг йўлли мускулдагидек тўғри жойлашмаган. Уларда саркомералар йўқ, актинли протофибриллар тутами асосида қатъий тартибли бўлмаган ҳолда миозин молекулалари жойлашади ва скелет мускулдаги каби йўғон тузилма ҳосил қилмайди.

Мускул ҳужайраларидан бошқа ҳужайралар ҳам ҳаракатлана олади, айрим қисмлари қисқара олади. Уларда кўндаланг чизикли фибриллар йўқ, бундай ҳужайраларда ҳаракат жараёнлари турли хил микрофиламентлар ёрдамида амалга ошади.

Микрофиламентлар

Микрофиламентлар деярли барча ҳайвон ва ўсимлик ҳужайраларида топилган. Улар узунлиги 7 нм келадиган ингичка оқсил ипчалардир. Микрофиламентлар айниқса, цитоплазманинг юза (кортикал) қатламида, ҳаракатчан ҳужайраларнинг псевдоподийларида учрайди ва турли йўналишларда бир-бирини кесиб ўтувчи ингичка ипчалардан иборат тўрни ҳосил қилади. Бундан ташқари, улар ингичка ичакнинг эпителийси ҳужайраларида ҳам учрайди ва ҳужайранинг танаси бўйлаб ўтадиган тутамларни ҳосил қилади.

Люминесцент микроскоп орқали микрофиламентларнинг таркибида актин ва бошқа оқсилларнинг борлиги аниқланган. Микрофиламентларни тўқималар культурасида фибробластларда ўрганиш қулай экан, чунки улар шиша идиш бўйлаб фаол ҳаракатланади. Агар уни шишадан ажратилса, у юмалоқлашиб олади. Ойнага ёпишиб олса, юза бўйлаб чўзилади. Бунда у бир неча кўринишни (босқич) намоён қилади: ёпишишни бошланиши, радиал яссиланиш ва қутбланиш (Васильев, Гельфранд, 1981.). Ҳужайра субстратга ўтиргач радиал чўзилишни бошларида ҳаракатланиш хусусиятини намоён қилади, ўз атрофига псевдоподийларни чиқаради, уларнинг учлари субстратга ёпишади. Бундай ҳужайралар радиал яссилангандан сўнг қутблана бошлайди. Бу вақтда псевдоподийлар ҳужайранинг бир томонида, унинг фаолроқ қисмида қолади. Цитоплазманинг худди шу қисми фибробластни ҳаракат йўналишини белгилайди-ҳужайра қутбланиш босқичига ўтиб ҳаракатлана бошлайди (илова, 21), ҳужайранинг бошқа юзалари фаоллигини йўқотиб, барқарор бўлиб қолади.

Фибробластларнинг ҳаракатини биринчи бўлиб, В.Люис микрокинони қўллаш орқали ўрганди. У псевдоподийлар жойлашган қисм аёллар кўйлагининг этагига ўхшаш кенгайган бурмали бўлишини, унинг қирғоқларида **ламеллоподий** деб аталувчи ўсимталар ҳосил бўлишини кузатди. Уларнинг учлари субстратга мустаҳкам ёпишганда ўша томонга қараб хужайра тортилади, агар ёпишмаса ламеллоподий цитоплазмага тортиб олинади.

Флуоресцент методини қўллаш орқали кутбланган, ҳаракатланаётган фибробластларни ўрганиш, хужайранинг фаол қисми кортексида, хужайра танасида ҳаракат йўналиши бўйлаб жойлашган микрофиламент тутамларида ва псевдоподийларнинг қирғоқларида актинни бўлиши кузатилди.

Шу метод ёрдамида хужайрада қисқариш жараёнида иштирок этувчи миозин, α -актин, тропомиозин бўлиши аниқланди (илова,22).

α -актинин микрофиламентлар тутами плазматик мембранага яқинлашган ва ламеллоподий субстратга мустаҳкам бириккан қисмида жойлашади. Шунингдек, у микрофиламентлар тутами таркибида ҳам учраб, йўл-йўл кўринишни намоён қилади. Бу ҳолда α -актинин Z диск миофибрилларига ўхшаш фибриляр актин молекулаларини бир-бирига боғлайди.

Фибробластларнинг миозини мускул миозинидан аминокислоталарнинг жойлашиш тартиби билан фарқланади ва у йўғон фибриллар ҳосил қилмайди.

Актомиозин оқсили комплексига кирувчи тропомиозин ҳам микрофиламентлар тутами таркибида топилган. Микрофиламентлар ҳаракатнинг хужайравий шаклини таъминловчи элементар структуралар ҳисобланади.

Ичак эпителийси сўрғичларида плазматик мембранага валин оқсили ёрдамида бирикадиган актинли микрофиламентлар топилган.

Микрофиламент тутамлари хужайранинг ҳаракатида ва унинг алоҳида компонентларининг ҳаракатини таъминловчи кучли қисқарувчи структураларни пайдо бўлишида қатнашади. Эҳтимол, хужайра ичидаги барча органеллаларнинг ҳаракати ҳам микрофиламентлар билан боғлиқ бўлса керак. Цитоплазманинг ҳаракати-циклоз ҳам шу билан боғлиқ.

Оралик филаментлар

Оралик филаментлар микрофибриллар деб ҳам аталиб, йўғонлиги 10 нм га тенг бўлади, шунинг учун уларни **10 нм филаментлар** (100\AA) деб аташади. Улар одатда тутамлар ҳосил қилади ва асосан цитоплазманинг перифериясида жойлашади, аммо уларни ядро атрофида жойлашганлиги ҳам кузатилган (илова,23). Кимёвий таркиби жиҳатидан улар турли-туман бўлади. Масалан, эпителий ҳужайраларида **кератин (тонофиламентлар)**, мезенхима ҳужайраларида-**виментин**, мускул ҳужайраларида-**десмин**, нерв ҳужайраларида-**нейрофибрилл** оксигени кўринишида учрайди. Оралик филаментлар асосан механик, скелет ёки синч вазифасини бажаради. Кўпчилик эпителий ҳужайраларида, айниқса тери эпителийсида улар йўғон тонофибрилл тутамини ҳосил қилади. Улар бу ҳужайраларга эгиловчанлик, таранглик ва мустаҳкамлик беради. Булар кўпчилик десмосомалар билан бирикиб, ҳақиқий механик функцияни намоён қилади.

Оралик филаментлар микрофиламентлар ва микронайчалар каби ҳаракатчандир. Масалан, фибробластлар яссиланиши вақтида улар дастлаб ядро атрофига йиғилади, кейинроқ эса ҳужайранинг периферик қисмларида ҳам кузатилади. Ҳужайра бўлинишида улар иккита тақасимон структурага ажралади, кейинчалик қиз ҳужайраларнинг ядросини ўраб олади. Бу кузатишлар оралик филаментлар ядрони цитоплазманинг муайян жойида туришини таъминлармикин, деган фикрга ҳам олиб келади.

Микронайчалар

1963 йилда ҳайвонлар ва ўсимликлар ҳужайраси цитоплазманинг ташқи қатламларида диаметри 250\AA , деворининг қалинлиги $50-80\text{\AA}$, узунлиги бир неча мк келадиган найчасимон органоидлар очилди. Буни дастлаб, Робертис ва Фрасти томонидан миелинли нерв толасидан ажратилган аксоплазмада кузатдилар ва **микронайчалар** деб номладилар.

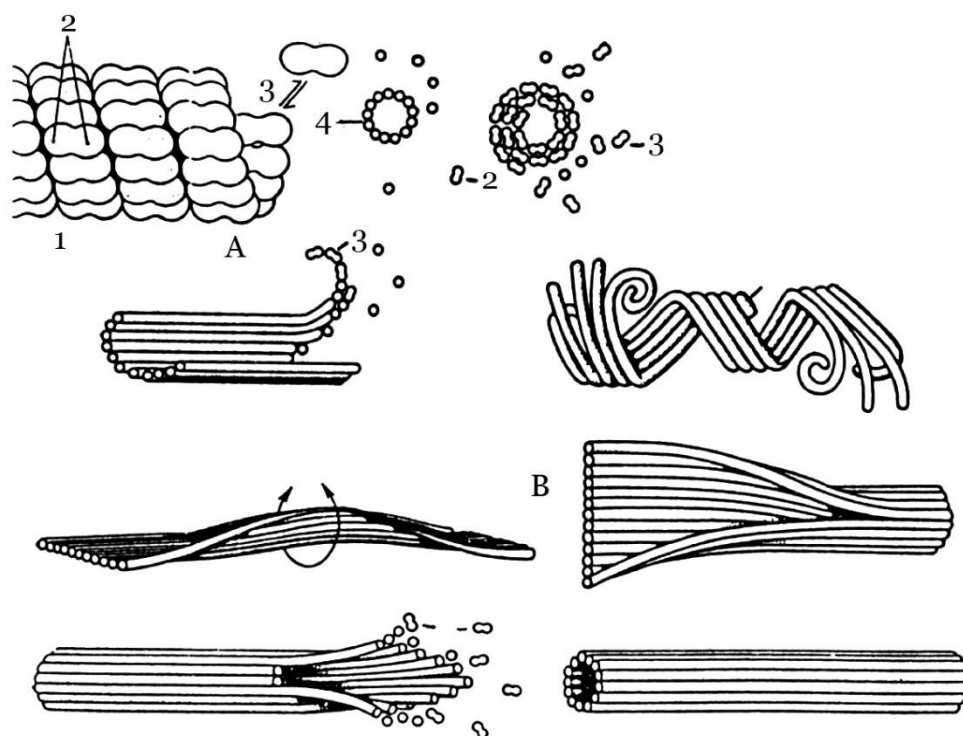
Микронайчаларнинг очилиши учун ўсимлик тўқималарини фиксация қилишнинг янги усуллари ишлаб чиқилгандан кейингина имкон яратилди.

Микронайчалар оксиллардан иборат бўлиб, мембранали тузилишга эга эмас. Улар аниқ морфологик тузилишга эгаллиги учун ҳужайранинг бошқа компонентларидан осон ажратилади. Микронайчалар барча эукариотик ҳужайраларда топилган, бактерия

ва прокариотларда топилган эмас. Булар барча ҳужайраларда ўхшаш тузилиш ва вазифага эга.

Микронайчалар цитоплазмада эркин, баъзан вақтинчалик тўпламлар ҳосил қилиб жойлашади. Масалан, ўсимлик ва ҳайвон ҳужайраларида дук ипларини ҳосил қилади. Улар мураккаб тузилган центриола ва базаль таначалар таркибига киради. Микронайчалар киприк ва хивчинларнинг тузилиш бирлиги ҳисобланади. Микронайчалар тўғри, тармоқланмаган, ичи бўш цилиндрлардир. Уларнинг ташқи диаметри 24 ± 2 нм, ичкиси 15 нм, деворининг қалинлиги 5 нм. Микронайчалар девори зич жойлашган, катталиги 5 нм атрофида бўлган юмалоқ суббирликлардан иборат. Электрон микроскоп остида микронайчаларнинг кўндаланг кесимида 13 та суббирлик кўринади, улар бир қаватли халқани ҳосил қилади. Ажратиб олинган микронайчаларни турли методлар орқали ўрганиш, уларнинг девори ипсимон структуралар (протофиламент) бўлиб, улар узунасига жойлашган 5 нм келадиган глобулардан тузилганлигини кўрсатади. Бу глобуляр фибриллар бир-бирига зич жойлашиб, микронайча деворини ҳосил қиладиган халқасимон қатламларни шакллантиради. Содда ҳайвонларнинг киприк, хивчин, бўлиниш дукиннинг микронайчалари ўхшаш тузилиш ва хусусиятга эга. Улар фақат микронайчалар учун хос бўлган оксил-**тубулинлардан** тузилган. Электрофорез методини қўллаш орқали микронайчаларда икки хил: α - ва β - тубулинлар бўлиши аниқланди. Улар **димерларни** ҳосил қилади ва микронайчалар деворини ташкил қилувчи суббирликлар ҳисобланади.

Микронайчалар таркибига тубулинлардан ташқари 20 га яқин юқори молекулали кўшимча оксиллар ҳам киради ва микронайчаларнинг шаклланишида тубулинларни полимерланишида қатнашади.



37-расм. Микронайчалар.

А-микронайчаларда тубулин суббирликларининг жойлашиш схемаси.

В-микронайчаларнинг тубулинлардан йиғилиши.

1-суббирликларнинг спирал жойлашуви, 2-суббирликларнинг икки қисмдан тузилганлиги, 3-суббирликларнинг ажралиб, қайта бирлашуви, 4-микронайчанинг кўндаланг кесиги

Микронайчаларнинг ҳосил бўлиш жараёни (сборка) ўз-ўзини йиғиш асосида бўлади. Буни керакли шароитларни яратиб, 37⁰ С да пробиркада амалга ошириш ҳам мумкин. Муҳитга тайёр микронайчалар кўшиш орқали тубулинларни полимер ҳолига ўтишини тезлаштириш мумкин. Шунингдек, пробиркада микронайчаларни парчалаш (разборка) ёки деполимерлаш ҳам мумкин, бунинг учун муҳитга Са⁺⁺ ионлари ёки колхицин қўшилади. Табиий шароитда цитоплазмада доимо микронайчаларнинг йиғилиши ва парчаланиши юз бериб туради (37 расм).

Тирик хужайраларда янги микронайчалар центриолларда, базал таначаларда, митотик хромосома кинетохорларида ҳосил бўлади, улар “**микронайчалар шаклланиши марказлари**” ҳисобланади.

Шу нарса исботландики, алоҳида тубулинлар ҳам, микронайчалар ҳам ўзлари қисқариш хусусиятига эга эмас экан.

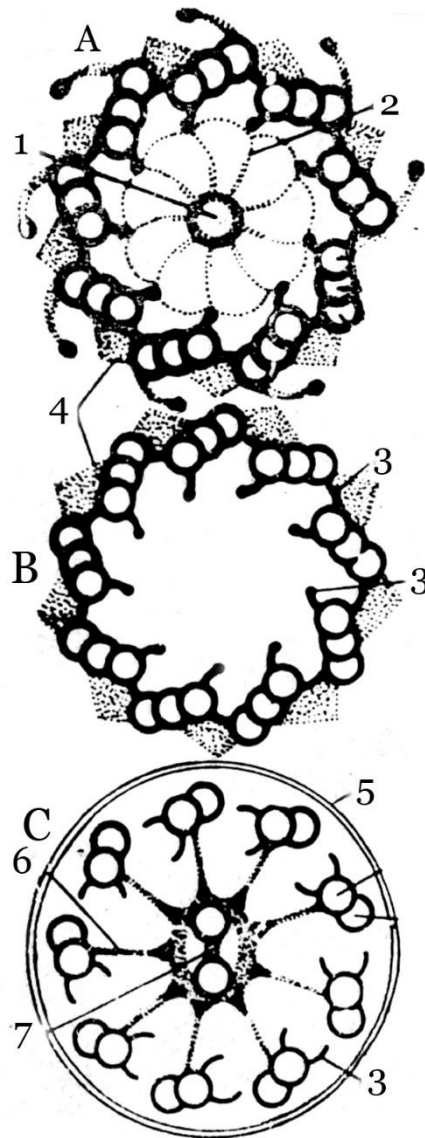
Центриолалар

Центриолалар Флемминг (1875) ва Бенеден (1876) лар томонидан топилган. Улар ҳужайра маркази таркибига киради. Ҳужайра маркази эса Бовери (1888) томонидан етилаётган аскарарида тухумида кузатилган.

Баъзи объектларда центриолалар жуфт (**диплосома**) бўлиб, цитоплазманинг оқиш зонаси билан ўралган, ундан радиал ҳолда ингичка фибриллар тарқалади, уни **центросфера** деб аталади. Центриола ва центросфера биргаликда ҳужайра маркази ёки **центросомани** ҳосил қилади. Центриолалар ҳайвон ҳужайраларида доимо бўлади, аммо содда ҳайвонлар, юксак ўсимлик ва тубан замбуруғ ҳужайраларида кузатилмаган. Ҳужайранинг бўлинишида центриолалардан бўлиниш дуки ҳосил бўлади ва кутбларга жойлашади.

Центриолаларнинг нозик тузилиши электрон микроскоп ёрдамида ўрганилди. Ҳар бир центриола 0,3-0,6 мкм узунликдаги цилиндр шаклида бўлиб, унинг диаметри 0,1-0,15 мкм дир. Цилиндрнинг девори 9 гуруҳ микронайчалардан ташкил бўлган. Ҳар бир гуруҳ эса 3 тадан найча (**триплет**) дан тузилган. Ҳамма ҳужайралар центриолалари найчаларининг сони бир хил ва доимий. Центриолалар жуфт бўлиб, бир-бирига перпендикуляр жойлашади, аммо ҳеч қачон бир-бирига тегиб турмайди(илова,24). Триплетнинг биринчи микронайчаси (А-микронайча)нинг диаметри 25 нм ва деворининг қалинлиги 5 нм бўлиб, 13 та глобуляр суббирликдан ташкил топган. Ҳар бир триплетнинг узунлиги центриола узунлигига тенг. Иккинчи ва учинчи(В ва С) микронайчаларни А-микронайчадан фарқи шуки, уларнинг ҳар бири 11 тадан суббирликлардан иборат ва кўшни микронайчалар бир-бирига зич жойлашади. Ҳар бир триплет цилиндрнинг марказига нисбатан тахминан 40^0 ли бурчак ҳосил қилиб жойлашади(38 расм).

Центриоланинг таркибига триплетлардан ташқари кўшимча структуралар ҳам киради. А-микронайчадан “**кўлча ёки ўсимта**” чиқади, уларнинг ташқиси кўшни триплетнинг С-микронайчаси томон, ичкиси—цилиндрнинг марказига йўналади. Центриола цилиндрининг марказий қисми араванинг ғилдирагига ўхшаш структурадан иборат. У диаметри 25 нм ли “**втулка**” (**тиқин**) ва 9 та **спицадан** иборат. Спицалар ҳар бир триплетнинг А-микронайчаси томон йўналган. Бундай структуралар



38-

расм.
Центриола ва

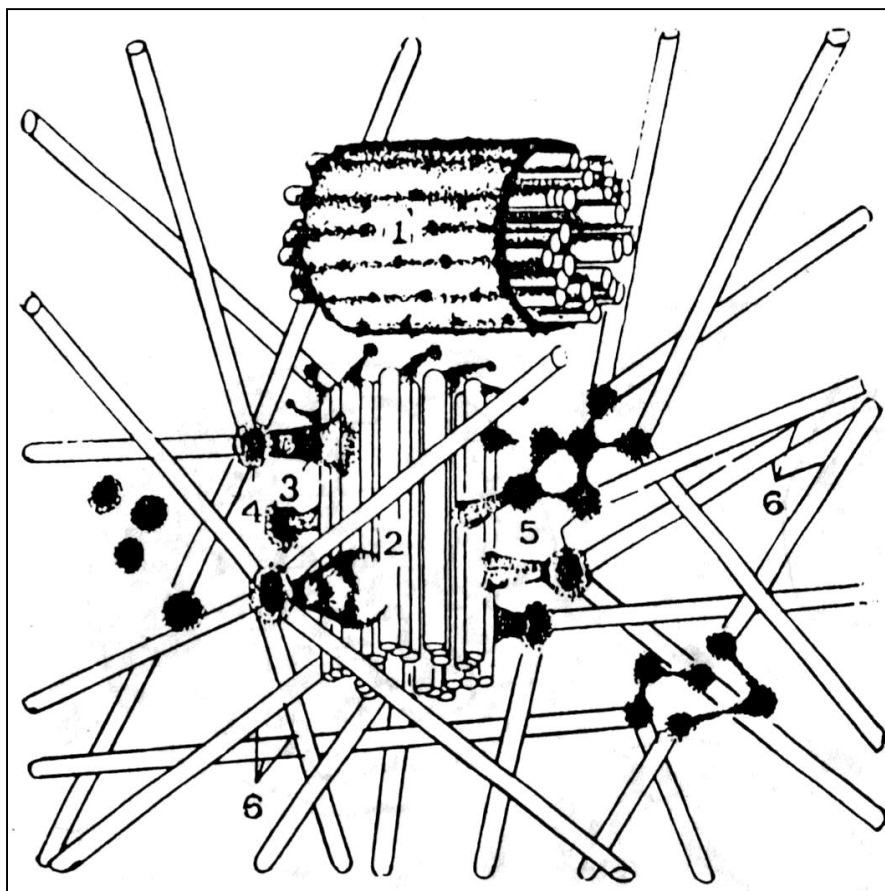
киприкчаларнинг кўндаланг кесмаси схемаси.

А-центриоланинг проксимал қисми, В-дистал қисми, С-киприкчанинг кесмаси.
1-марказий найча, 2-радиал найчалар (спицалар), 3-қўлча, 4-аморф модда,
5-киприкчани ўраб турувчи мембрана, 6-киприкнинг спицаси, 7-киприкчани муфта билан ўралган марказий микронайчалари.

центриоланинг бир учида жойлашади, бу центриола цилиндрини кутбий бўлишига олиб келади. Центриоланинг дистал учида бундай тузилмалар бўлмайди.

Одатда интерфаза хужайраларида доимо иккита центриолалар **дуپлет** ёки диплосома ҳосил қилиб ёнма-ён жойлашади. Диплосомада бир центриолага иккинчиси перпендикуляр жойлашади. Улардан бири “**она**”, иккинчиси “**қиз**” центриолалардир. Иккала центриолалар учлари билан шундай яқинлашганки, қиз центриоланинг проксимал учи она центриоланинг

юзасига қараган ҳолда жойлашади. Она центриоласининг дистал учида триплетларда ўсимта (шпор) шаклида аморф модда жойлашади. Қиз центриолада улар бўлмайди.



39-расм. Аксолотл лейкоцити диплосомасининг тузилиши.
1-она центриола, 2-қиз центриола, 3-сателлит оёқчаси, 4-сателлит бошчаси,
5-микронайчаларнинг бирлашиш жойи, 6-микронайчалар.

Ҳар бир центриола атрофида структурасиз ёки ингичка толали матрикс бўлади. Яна центриола атрофида бир нечта қўшимча структуралар: **сателлитлар**, микронайчалар мосламалари, центросфера ҳосил қилувчи қўшимча микронайчалар бўлади (39 расм).

Электрон микроскопик текширишларнинг кўрсатишича центросфера шуьлалари диплосомадан тарқалаётган микронайчалар экан. Она центриола атрофида жойлашган перицентриоляр сателлитлар центриола деворида жойлашадиган конуссимон оёқчаси ва шу оёқчада тугайдиган бошчадан тузилган. Сателлитларнинг сони ҳар хил бўлиб, центриоланинг турли қисмларида жойлашади. Бундан ташқари, центриола билан структура жиҳатидан боғлиқ бўлмаган унинг ёнида жойлашган

майда зич таначалар бўлади, унга бир ёки бир нечта микронайчалар келади. Микронайчалар сателлитлар бошчаларига ҳам келади. Бу қўшимча микронайчалар центриоланинг микронайчаларидан бевосита чиқмайди, улар фақат сателлитлар билан ёки матрикс билан туташган бўлади. Худди шу микронайчалар центриолалар атрофида центросферани ҳосил қилади.

Қўшимча структураларни микронайчаларнинг тубулинлардан йиғилиши марказлари дейиш мумкин. Центриолаларнинг кимёвий тузилиши ўрганилмаган, аммо шунга қарамай центриола микронайчалари таркибига тубулинларни киришига барча асослар бор.

Интерфаза ҳужайрасида центриолалар ядро ва ядро мембранаси билан боғлиқ бўлар экан. Ультрацентрифуга ёрдамида ядро ажратилганда у билан бирга барча центриолалар ҳам шу фракцияда бўлади.

Центриолаларнинг ядро билан алоқаси асосан микрофиламентлар ва оралик филаментлар орқали амалга ошади.

Бўлиниш дуки микронайчалари.

Митотик бўлиниш деярли барча эукариотик ҳужайралар ҳамда содда ҳайвон ҳужайраларига хосдир. Митозда махсус структура – **бўлиниш дуки** ҳосил бўлади, унинг тузилиши асосида микронайчалар ётади. Бўлиниш дуки хромосомаларни киз ҳужайраларга тарқалишида қатнашади. Митоз тугагач у йўқ бўлиб кетади. Дукнинг пайдо бўлиши ва жойлашиши турлича бўлади, бу ҳайвон ҳужайраларида яхши ўрганилган. Бўлиниш дуки хромосомалар билан биргаликда **митотик аппаратни** ташкил қилади, бу денгиз юлдузининг майдаланаётган тухумидан ажратиб олинган. Унинг тузилиши гантелсимон шаклда бўлиб, иккита центриолалари билан центросфера ва дук иплари бўлган оралик зоналардан иборат. Бу зоналарнинг барчасида кўплаб микронайчалар бўлади.

Бўлиниш дукининг марказий қисми микронайчалари центросфера микронайчалари каби центриолалар ва махсус структура-**кинетохорлар** атрофида тубулинни полимерланиши натижасида ҳосил бўлади.

Кинетохор узунлиги 0,3-0,6 мкм, йўғонлиги 0,1-0,15 мкм бўлган уч қаватли структура ҳисобланади. Унинг перифериясида иккита

қорамтир (йўғонлиги 30-50 нм) қават бўлади, у ўртасидан оқиш зона билан бўлинган. Ташқи қават дук микронайчалари билан, ичкиси хромосоманинг бирламчи қисилмаси билан боғлиқ (илова,25).

Юксак организмларда бўлиниш дукида кинетохорлардан қутбларга борувчи ҳамда қутблар зонасидан чиқувчи толалар фарқланади. Қутбдан чиқувчи микронайчалар бўлиниш дукидан бироз нарироққа боради, гуёки бир қутбдан чиққан микронайчалар бошқа қутбдан чиққанларини марказий зонада бир-бирини ёпади. Тубан эукариотларда қутблараро микронайчалар баён қилинган.

Митотик дук профазада ядро қобиғи парчаланаётганда ҳосил бўла бошлайди. У вақтда центриолада ўсиб бораётган микронайчалар хромосомаларни экватор текслигига гўёки итариб боради. Бўлиниш дукининг тўлиқ шаклланиши қутб ва кинетохор микронайчалари ҳисобига бўлади. Ҳайвон ҳужайралари метафазасида қутб микронайчалари экваториал зонада ёки ундан бир оз ўтиб тугайди. Шунинг учун, бўлиниш дуки бир-бирига кириб борувчи икки яримта бўлиниш дукидан ҳосил бўлгандек кўринади. Прометафаза босқичидаги ҳужайрани центрифуга қилинганда бу икки яримталиклар алоҳида-алоҳида чўкмага тушади.

Ўсимлик ҳужайралари ва содда ҳайвонлар митотик бўлинади ва бўлиниш дуки ҳосил бўлади, аммо центриолалар бўлмайди ва хромосомаларнинг тарқалиши центриола иштирокисиз амалга ошади.

Бўлиниш дукининг кимёвий тузилиши тўлиқ ўрганилмаган, аммо унинг асосий массаси (90%) оқсил, қисман РНК (6%), липидлар ва полисахаридлардан ташкил топганлиги аниқланган. Оқсиллардан тубулин 10-12%, бошқа оқсиллар унга ҳамроҳ бўлади. Ультраюпқа кесмаларда бўлиниш дуки зонасида микронайчалардан ташқари якка ҳолдаги рибосомалар, мембранали майда пуфакчалар, фибриллар ҳам кўринади. Бўлиниш дуки тубулинлари хусусиятлари жиҳатидан бошқа структуралардагиларга ўхшайди.

Тирик ҳужайрада бўлиниш дуки паст ҳарорат, юқори босим ва колхицин таъсирида парчаланиб кетади. Колхициндан шу йўл билан полиплоид ҳужайралар олинади.

Анафазада хромосомаларнинг ҳаракати механизми кўпчиликни эътиборини тортади. Бу фазада хромосомалар ҳаракатида икки босқич кузатилади. Дастлаб кинетохордан чиққан микронайчалар тутами қисқаради (калтаяди) ва хромосомалар қарама-қарши қутбларга тортила бошлайди. Кейин бўлиниш дукининг қўшимча

узайиши юз беради ва хромосомаларни кутбларга тортади. Содда ҳайвонларда бўлиниш дукининг беш марта узайиши кузатилган.

Хромосомаларнинг ҳаракати ҳақидаги гипотезанинг бири **микронайчаларни йиғиш ва парчаланишига** асосланган. Хромосомалар ҳаракати кинетохор фибрилларининг калтайиши ҳисобига бўлади. Бу гипотезага асосан, кутбларда кинетохор микронайчаларнинг парчаланиши юз беради, аммо улар кутблар билан боғлиқ ҳолда қолади, натижада хромосомалар улар томон ҳаракатланади. Бир вақтнинг ўзида тубулинларни кўшимча полимеризацияси ҳисобига кутб микронайчалари узаяди ва иккинчи босқичда кутбларга тарқалишига олиб келади. Бунда тубулинларни йиғиш ва парчаланишини бошқаришда асосий ролни Ca^{++} ионлари ўйнайди.

Иккинчи гипотеза **сирпанувчи микронайчалар гипотезасидир**. Баъзи объектларда ёнма-ён турган микронайчаларни боғловчи кўндаланг кўприклар топилган, улар антипараллел микронайчалар сирпанишини юзага келтиради ва хромосомалар кутбларга тортилади, бўлиниш дуки узаяди. Шу гипотезанинг иккинчи вариантида хромосомаларнинг ҳаракат механизми микронайчаларнинг актин ва миозинга ўхшаш қисқарувчи оқсиллари билан боғлиқ.

Шундай қилиб, хромосомаларнинг тарқалиш механизми ҳозиргача тўлиқ ўрганилмаган.

Базаль танача, киприк ва хивчинлар.

Турли организмларнинг ҳар хил ҳужайралари махсус ҳаракат мосламаларга-киприк ва хивчинларга эга. Ёруғлик микроскопларида улар ҳужайранинг ингичка ўсимталари шаклида кўринади. Уларнинг асосида цитоплазмада яхши бўялувчи майда доначалар-**базаль таначалар** бўлади.

Киприк ва хивчинларнинг нозик тузилишида фарқлар йўқ. Киприклар кўп сонли, ингичка ва қисқа, хивчинлар эса кам сонли ва йўғон бўлади. Бу структуралар киприкли эпителийда, эркаклик жинсий ҳужайрасида, кўпчилик содда ҳайвонларда бўлади. Аммо, ўсимликлардан йўсин (мох), папортник, юксак замбуруғлар, миксомицетларнинг ҳаракатчан зооспораларида ҳам учрайди.

Юксак ўсимлик ва юксак замбуруғ ҳужайралари ва баъзи содда ҳайвонлар (споралилар) киприк ва хивчинларга эга бўлмайди.

Ҳаттоки, уларнинг эркаклик жинсий хужайралари ҳам хивчинсиз бўлади.

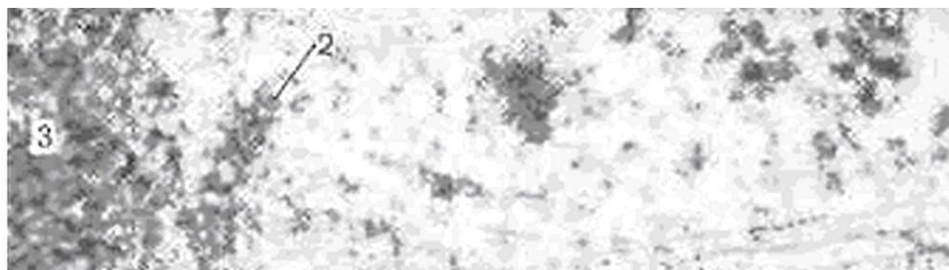
Киприк цитоплазманинг цилиндрсимон ўсимтаси бўлиб, уларнинг диаметри доимо 200 нм га тенг. У ҳамма томонидан цитоплазматик мембрана билан ўралган. Ўсимтанинг ичида асосан микронайчалардан тузилган мураккаб тузилма-аксонема жойлашади. Киприкнинг пастки-проксимал қисми-базаль танача цитоплазмага ботиб туради. Аксонема ва базаль таначаларнинг диаметри бир хил-150 нм бўлади (40 расм).

Киприкнинг кўндаланг кесмасида аксонеманинг ўраб турувчи плазматик мембрана кўринади. У ўз таркибида базаль танача ёки центриоладан фарқ қилиб, микронайчаларни аксонема цилиндрининг ташқи деворини ҳосил қилувчи тўққиз гуруҳ дуплетларни тутди. Микронайча дуплетлари аксонема радиусига нисбатан тахминан 10^0 га бурилган ҳолда жойлашади. Периферик дуплетлардан ташқари аксонема марказида бир жуфт микронайчалар жойлашади.

Шундай қилиб, аксонемада 20 та узунасига кетган микронайчалар жойлашади, базаль танача ва центриолаларда эса улар 27 та бўлади.

Базаль танача тузилиш жиҳатидан центриола билан бир хил. У ҳам 9 гуруҳ триплетлардан тузилган, қўлча, марказий ўқ (втулка) ва проксимал қисмида жойлашган спицаларга эга. Базаль таначада ҳам конуссимон бошчали сателлитлар ва бошқа қўшимча структуралар бўлади. Кўп ҳолларда, киприкнинг асосида диплосомага ўхшаш бир-бирига перпендикуляр ҳолда жойлашган бир жуфт базаль таначалар бўлади. Базаль танача плазмалеммага центриоланинг дистал қисмидаги ортиғи (придатка) га ўхшаш ўзининг ортиқлари билан маҳкамланади.

Базаль танача ва аксонема бир-бири билан боғланган бир бутун система ҳисобланади. Базаль танача триплетининг А ва В микронайчалари аксонема дуплетининг А ва В микронайчаларида давом этади. Аксонема ва базаль таначанинг ички қисми бир-биридан фарқланади. Кўпроқ, базаль таначанинг аксонемага ўтиш зонасида кўндаланг пластинка бўлади, у бу икки қисми бир-биридан ажратади.



с

40-расм. Микронайчалар: а-дук иплари микронайчалари(1), кинетохор(2), хромосома(3); б-хивчинлининг киприк микронайчалари; с-киприкни катгалаштирилгани: 1-плазматик мембрана, 2-базаль танача, 3-киприк, 4-цитоплазматик ўсимта, 5-цитоплазманинг микронайчалари, 6-гликоген, 7-киприкнинг периферик микронайчалари, 8-марказий микронайча.

Киприк ва хивчинларнинг асосида кўп ҳолларда, илдизча ёки **кинетодесмалар** учрайди. Улар ингичка иплардан иборат тутамни ҳосил қилади. Кинетодесмаларнинг аҳамияти аниқ эмас.

Центриолалар ва киприklarнинг базаль таначаларининг тузилишини ўхшашлиги, бу тузилмаларнинг гомологик ёки бир хил деган назарияга асос бўлди. Бунга кўра, центриолалар навбатлашиб дук ипларини ва киприк ҳамда хивчинларни ҳосил қилишга хизмат

қилади. Баъзан базаль танача ҳар икки вазифани бир вақтда бажаради (хивчинлиларда). Бошқача қилиб айтганда, центриола ва базаль танача бир органелланинг муқобил шакллари ҳисобланади. Спермиогенезда центриола айнан шундай хусусиятни намоён қилади. Сперматогонийларда диплосома бўлиб, ҳужайранинг бўлинишида иштирок этади, улар бўлиниш дуки таркибига киради. Сперматидида диплосомадаги центриолалардан бири хивчиннинг аксонемасини ташкил бўлиши маркази бўлади, иккинчиси эса бу жараёнда иштирок этмайди ва ҳосил бўлган базаль танача билан ёнма-ён жойлашади. Уруғланишда сперматозоид тухум цитоплазмасига ядродан ташқари базаль таначани ҳам олиб келади. У центросферани ҳосил қилиб, центриол сифатида зиготани майдаланишида қатнашади.

Центриола ва базаль таначалар фақат морфологик ўхшаш бўлиб қолмай, улар кўпайиш жиҳатидан ҳам ўхшаш бўлади. Базаль танача ҳам киприкни ҳосил бўлишида тубулинлар полимерланишининг маркази ҳисобланади, аммо центриоладан фарқ қилиб, триплетлар таркибига кирувчи микронайчалар билан боғлиқ ҳолда бу жараёнда қатнашади.

Цитоплазмада синтезланган тубулинлар киприкнинг учига кўчади ва ўсаётган микронайчага кўшилади. Киприк ва хивчинларнинг бундай ўсиши уларнинг регенерациясида ҳам кузатилади. Кўпроқ, киприкнинг ўсиши ҳужайранинг ичидаги центриолалардан бирида бошланади. Бунда центриоланинг дистал қисмида вакуола ҳосил бўлади, унинг мембранаси кейинчалик, киприкнинг ташқи мембранаси бўлиб қолади.

Киприк ёки хивчинли ҳужайралар ҳаракатлана оладилар. Агар ҳужайра тўқима таркибида бўлса киприк ва хивчинлар суюқликларни ҳаракатга келтиради. Одатда, ҳужайра хивчин тутган томони билан илгарига ҳаракатланади. Баъзи ҳайвон спермаларида хивчин орқада жойлашиб, ҳужайрани олдинга қараб итаради.

Кўп киприклар ҳам эркин ҳужайранинг ҳаракатини таъминлайди. Эпителийнинг киприклари суюқлик оқимини юзага келтиради. Трахея эпителийсининг битта ҳужайрасида 300 та киприклар бўлади, инфузорияда қаторлашиб жойлашган киприклар 10-14 мингтагача етади.

Киприк ва хивчинлар ҳаракатланаётганда уларнинг узунлиги қисқармайди, шунинг учун уларни қисқаради дейиш ҳато. Киприкларнинг ҳаракат траекторияси ҳар хил: маятниксимон, илмоқсимон, тўлқинсимон, воронкасимон.

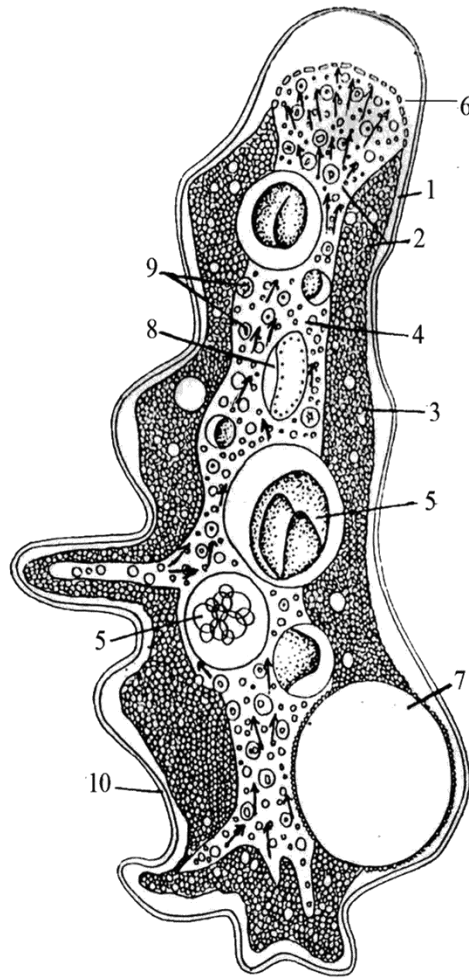
Киприкларнинг ҳаракати тартибли бўлади. Киприк ва хивчинларнинг ҳаракатга келиш механизми аниқ эмас. Хужайрадан ажратиб олинган хивчин ва киприкларга АТФ қўшилса ҳаракат тикланади. Киприкни ташкил қилувчи тубулин қисқармайди, қисқарувчи оксил унинг таркибидаги **динеин** ҳисобланади, у АТФ аза фаоллигига эга. Охирги вақтда киприкнинг ҳаракатини ўрганишга “сирпанувчи иплар” (мускуллардаги каби) гипотезаси илгари сурилмоқда.

Амебоид ҳаракат.

Амебоид ҳаракат тирик ҳайвон ҳужайраси ҳаёт фаолиятининг механик намоён бўлишидир. Бунда протоплазма ҳаракати билан бир вақтда ҳужайра ҳам деформацияга учрайди; ҳужайра шаклини фаол ўзгартиради. Псевдоподийлар ҳосил бўлади уларга цитоплазма оқиб киради.

Бу ҳаракатни амёбаларда осонроқ кузатиш мумкинлиги учун **амёбоид ҳаракат** деб номланган. Бу ҳаракатни бошқа ҳужайраларда ҳам кузатиш мумкин. Масалан, лейкоцит, мезенхима, эндотелия ва эпителия ҳужайралари шундай ҳаракатланиши мумкин.

Яллиғланиш жараёнларида лейкоцит қон томирлардан чиқиб, амёбоид ҳаракат қилиб, яллиғланган жойга боради. Мастнинг классик текширишларининг кўрсатишича, амёбанинг протоплазмаси тиниқ эктоплазмадан, кўпроқ қисмини ташкил қилувчи гранулали эндоплазмадан иборат. Эктоплазма псевдоподийлар охирида анча кенгайиб гиалинли қалпоқни ҳосил қилади. Бу олим эндоплазмада икки қисм: ҳаракатсиз периферик қисм- **плазмагел** ва амёба ҳаракатланганда оқувчи марказий қисм- **плазмозолни** фарқлайди. Амёбанинг олдинги қутбида плазмагел бўлмайди ёки юпқа қаватни ҳосил қилади, шунинг учун амёбани оғзи боғланмаган қопга ўхшатиш мумкин. Бундай шароитда эндоплазма (плазмозол) псевдоподийларга оқиб ўтади, унинг орқасидан протоплазманинг қолган қисмлари ҳам силжийди (41 расм, илова, 26).



41-расм. Амёбоид ҳаракатнинг схемаси.

1-эктоплазма, 2-эндоплазма, 3-плазмагел, 4-плазмазол, 5-овқат ҳазм қилиш вакуоласи, 6-гиалинли қалпоқ, 7-қисқарувчи вакуола, 8-ядро, 9-кристаллар, 10-плазмолемма

Амёбоид ҳаракатни муҳим факторларидан бири қаттиқ юзага **адгезия**дир (бирон нарсага ёпишиш). Амёба суяқликда эркин турганда псевдоподиялар чиқариши мумкин лекин олдинга қараб ҳаракат қила олмайди: агар амёба бирор қаттиқ юзага ёпиша олса илгарилама ҳаракат қилиши мумкин бўлади. Амёбоид ҳаракатни амалга оширувчи факторларга хужайраларни ўзига тортиш ёки ўзидан итариш хусусиятларига эга моддаларни ҳам киритиш керак.

Таксислар.

Бу ҳодиса хужайранинг таъсирланувчанлигига боғлиқ бўлади. Масалан, энг содда ҳайвонлар муҳит шароитининг ўзгаришига жавоб реакциясини таъсирловчи факторга нисбатан

ҳаракатланишида намоён қилади. Бундай ҳаракат **таксис** деб аталади. Ҳужайра таъсирловчига интилишига ёки ундан қочишига қараб таксислар мусбат ёки манфий бўлиши мумкин. Масалан, энг содда ҳайвонлар таъсирловчи томон ҳаракат қилса, **мусбат ёки тўғри таксис** деб, таъсирловчидан қочса, **манфий ёки тескари таксис** деб аталади.

Таксислар қандай факторлар таъсирида юзага келишига қараб бир неча хил бўлади. Ёруғлик таъсирига жавобан бўладиган ҳаракатлар **фототаксис** деб аталади. Масалан, ичида эвгленалар бўлган аквариум ҳамма томонидан бир хилда ёритилса, улар бутун сув қатламида бир текис тарқалади. Аквариумнинг бирор қисми кўпроқ ёритилса, эвгленалар ана шу жойга тўпланиб ёруғликка нисбатан тўғри фототаксис намоён бўлади.

Агар таъсирловчи кимёвий модда бўлса, бунга жавобан ҳаракатланиш **хемотаксис** деб аталади. Бу туфелькаларда анча осонроқ кўринади. Масалан, пробиркага туфелькали сув қуйилса, бир неча вақтдан сўнг туфелькаларнинг ҳаммаси кислород кўпроқ бўлган сувнинг юқори қатламига тўпланади- **тўғри хемотаксис** юз беради.

Яна бир мисол келтирайлик: икки томчи туфелькали сув буюм ойнасига алоҳида-алоҳида томизилиб, улардан бирига 1-2 дона ош тузи кристалидан солинса ва иккала томчи 1-1 и билан торгина сувли кўприк билан бирлаштирилса, вақт ўтиши билан барча туфелькалар кристаллар бўлмаган томчига ўтишади-**манфий ёки тескари хемотаксис** юз беради.

Таксислар яна температура таъсирида ҳам юзага келиши мумкин. Бундай ҳаракатланиш **термотаксис** деб аталади. Буни ҳам инфузория туфелькада осон кузатилади. Масалан, туфелькалар бўлган сув капиллярга қуйилади. Уни бир томонидан муз билан совитилади, иккинчи томонидан эса, иситилади(38-40°C). Бунда туфелькалар капиллярни ҳар икки томонидан қочадилар-**манфий термотаксис** юз беради ва 24-26°C температурага эга бўлган ўрта қисмига тўпланади, шу 24-26°C температурага нисбатан **мусбат термотаксис** юз беради. Ўсимликларда ҳам ёруғлик таъсирига жавоб бўлувчи ҳаракатни кузатилади. Ўсимликлардаги бундай султ ҳаракат реакциялари **тропизм** деб аталади. Агар тропизм ёруғлик тасирига нисбатан юз берса **фототропизм** деб аталади. Ўсимликлар ёруғлик кўп тушган томонга қайрилади.

Баъзи ўсимлик ҳужайралари таъсирловчиларга жуда тез жавоб реакцияси кўрсатади. Масалан, “Тегсасўлар” ўсимлигига тегиб

кетилса ёки қоронғиликга ё температура юқори бўлган жойга қўйилса, барглари тезда ғуж бўлиб, сўлиб қолади, таъсир тўхтатилса аввалги ҳолига дарҳол қайтади.

Худди шундай таъсирга тез жавоб реакцияси росянка (шудринг) деб аталувчи ўсимликда ҳам кузатилади. Бу ўсимлик ҳашаротхўр бўлиб, унинг майда сезувчи тукчалар жойлашган баргларига қўнган ҳашаротга туклардан ёпишқоқ шира ажралади ва ҳашаротни ҳаракатланишига йўл қўймайди. Бу шира ферментларга эга бўлиб ҳашаротни ўзлашиб кетишига имкон беради.

VI қисм

Ҳужайра ядроси

Эукариотик ҳужайраларнинг энг муҳим хусусияти цитоплазмадан мембрана орқали ажралиб турадиган **ядронинг** бўлишидир(42 расм). Бўялмаган тирик ҳужайраларда ядро бир жинсли пуфакчадек кўринади. Баъзан йирик ёки майда доначали структуралар бўлади. Ҳамма ҳолларда ҳам ўзининг ёруғлик синдириш кўрсаткичи билан фарқланадиган ядроча аниқ ажралиб туради. Ҳужайра назариясининг муаллифларидан Шлейден ва Шванлар ҳужайранинг ўсиши ва ривожланишида марказий ролни ядро ўйнашлигини тахмин қилган эдилар. Улар, бу роль нимадан иборат ва у қандай намоён бўлиши ҳақида аниқ тасаввурга эга бўлмаган бўлсада, уларнинг тахминлари кейинчалик тўлиқ тасдиқланди.

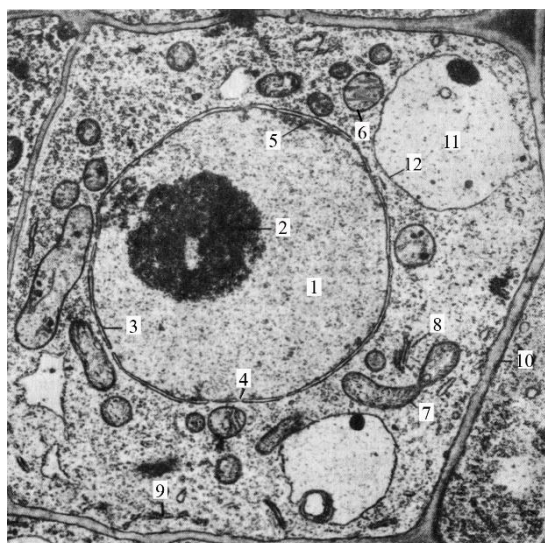
Ядронинг энг муҳим аҳамияти шундаки, бу ҳужайра, тўқима, орган ва бутун организм учун зарур бўлган барча ахборотни ўзида тутуди, тинимсиз борадиган барча физиологик, биокимёвий жараёнларни бошқариб туради.

Бактериялар ва баъзи кўк яшил сув ўтлари шаклланган ядрога эга эмас; уларнинг ядролари ядрочасиз ва цитоплазмадан аниқ кўринадиган ядро мембранаси билан ажралиб турмайди. Лекин ядронинг асосий компоненти ирсий ахборотни олиб юрувчи хромосомалар ҳамма ҳужайраларда бўлади.

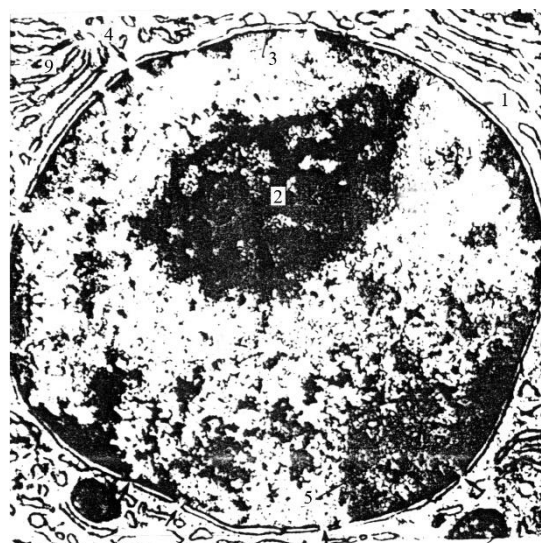
Бундай ҳужайраларни **прокариотлар** дейилади. Уларнинг ядро зонаси ҳам эукариотларники каби ролни бажаради(илова,27).

Юксак ўсимликларнинг тўрсимон найлари ҳужайралари, эритроцитлар ҳаётининг кўп даврида ядрога эга бўлмайди, аммо улар ҳам ихтисослашмаган вақтда ядроли бўлади. Ядронинг сони

турли ҳужайраларда турлича, бир ядроли ҳужайралар типик ҳисобланади. Аммо, кўп ядроли ҳужайралар ҳам учрайди.



А



В

42-расм. Ядронинг тузилиши.

А-ўсимлик, В-ошқозон ости бези ҳужайралари ядросининг электрон микроскопик тузилиши.

1-ядро, 2-ядроча, 3-ядро қобиғи, 4-пора, 5-хроматин, 6-митохондрия, 7-хлоропласт, 8-Гольжи аппарати, 9-эндоплазматик тўр, 10-ҳужайра қобиғи, 11-вакуола, 12-тонопласт.

Баъзан, бу бир неча ҳужайраларнинг қўшилиб кетишидан юзага келади. Масалан, кўндаланг чизиқли мускулларда, юксак ўсимликларнинг сут томирларида ядронинг сони кўп, сув ўтларидан вашерия ҳужайраларида ҳаттоки, бир неча юзта бўлиши мумкин.

Ядро-цитоплазма муносабати деганда ядронинг ҳажмини цитоплазма ҳажмига нисбати тушунилади. Бу, маълум тип ҳужайраларда, муайян шароитларда ўзгармас бўлади. Бунинг маъноси шуки, маълум ҳажм ядро, маълум масса цитоплазмани назорат қилиш қобилиятига эга бўлади. Энергия алмашиш нуқтаи назаридан қаралса, бу дегани ядро ҳужайрани тегишли ахборот билан турли каналлар орқали таъминлашини кўрсатади.

Маълумки, **зигота** майдаланаётганда борган сари кичик ўлчамли бластомерлар ҳосил бўлиб боради, аммо ядро билан цитоплазма ҳажми ўртасидаги нисбат доимо сақланади.

Бир ҳужайрали содда ҳайвон туфелъкада одатда иккита ядро бўлади. Улардан бири генетик ахборот манбаи бўлиб хизмат қилса, иккинчиси ҳужайранинг метаболитик фаолиятини бошқаради.

Ядронинг шакллари ҳар хил ва кўпчилик ҳолларда ҳужайранинг шаклига мос келади. Юмалоқ ҳужайраларда ядро юмалоқ, чўзиқларда, масалан силлиқ мускул ҳужайраларида ядро ҳам чўзиқ бўлади. Лекин кўпчилик ҳужайраларда ядронинг шакли ҳужайра шаклига мос келмайди. Масалан, кўплаб ўсимтали нерв, суяк ҳужайраларида ядро юмалоқ бўлади. Ўсимлик ҳужайраларида марказий вакуола ядрони ҳужайра мембранасига суриб қўяди ва унинг шакли линзасимон бўлиб қолади. Лейкоцитларда полиморф, яъни турли-туман шаклда: занжирсимон, бўлакчали, ҳасипсимон, ловиясимон, баъзи ҳашарот ва ўргимчакларнинг тўри ҳужайраларида ядро кўп тармоқли бўлади. (илова,28) Ядро-ларнинг шаклини бундай турли-туман бўлишининг сабаби аниқ эмас, аммо уни метаболитик жараёнларнинг тезлигини орттирувчи омил деб қараш мумкин.

Ядронинг йирик–майдалиги ҳужайранинг шаклига боғлиқ. Ядроларнинг ўлчами, шакли ташқи муҳит таъсирига, физиологик ҳолатларига, овқат моддаларига, ядро структурасига ва функциясига қараб ўзгариб туради.

Ўсимликларнинг турли органларидаги ҳужайралар ядросининг ўлчами ҳам ҳар хил бўлади. Ёш ҳужайраларда ядро ҳужайранинг марказий қисмида жойлашади. Ҳужайра вояга етганда, унинг ичида бир ёки бир неча вакуоалар ҳосил бўлади, бу ҳолда ядро цитоплазма билан биргаликда ҳужайранинг деворига қисилган ҳолда жойлашади(илова,29). Баъзи ҳужайраларда вакуола йириклашиб, цитоплазма ингичка иплар ҳолида ҳужайра марказидан турли йўналишларда кесиб ўтади. Бундай ҳужайраларда ядро шу цитоплазматик иплар билан ўралган ҳолда ҳужайранинг марказида жойлашади.

Ҳужайранинг ядроси бир бутун ва мураккаб структурали бўлиб, ядро пўсти, кариолемма ёки нуклеолемма, хроматин структуралари (хромосомалар), ядро шираси (кариолимфа ёки кариоплазма), бир-иккита, баъзан бир неча ядрочадан ташкил топган.

Ядроларни интерфаза ядросига (бўлинмаётган ядро) (илова,30) ва ҳужайра бўлиниши давридаги ядрога ажратиш мумкин.

Ядро қобиғи Заварзин ва Харазова (1982)ларнинг фикрига кўра ядронинг юза аппарати таркибига киради. Бу аппарат учта асосий компонентлардан: **ядро қобиғи, периферик зич пластинка ва пора комплекси**дан тузилган. Ядро қобиғи цитоплазманинг умумий цитоплазма мембранали системасининг ихтисослашган қисми ҳисобланади. У яссилашган цистернлардан тузилган бўлиб, у ташқи ва ички мембраналардан иборат. Бу икки мембрана фақат ядро поралари зонасида бир-бирига ўтади. Бу зонада пора комплекси оқсиллари жойлашади. Пора комплекси бўшлиқда тўғри жойлашган периферик ва марказий глобулалардан тузилган. Пора комплекси оқсил глобулалари билан яқиндан алоқада бўладиган зич пластинкада ядро матриксининг периферик қисмини ташкил қилади. Бу пластинка ички мембрана остида жойлашиб, икки хил вазифани бажаради. Биринчидан, бу ядро матриксининг бошқа структуралари билан бирга ядро хроматинини тартибли жойлашишини таъминлайди, иккинчидан, пора комплексининг ташкил қилиш вазифасини бажаради. Ядро қобиғининг ташқи ва ички мембраналари кенглиги 20-60 нм келадиган перинуклеар бўшлиқ орқали ажралиб туради. Ядро мембраналари морфологик жиҳатдан бошқа хужайра ичи мембраналаридан фарқланмайди. Уларнинг қалинлиги 7 нм атрофида бўлади.

Ядро қобиғи ядро моддаларини цитоплазмадан ажратиб турувчи икки қаватли қопга ўхшайди. Бундай тузилишга ядро қобиғидан ташқари фақат митохондрия ва пластидлар мембраналаригина эга.

Ташқи мембрана бевосита хужайра цитоплазмаси билан бириккан бўлади ва унинг тузилиши эндоплазматик тўр мембранасига ўхшайди.

Ташқи ядро мембранасида эргастоплазма мембранасидаги каби кўплаб рибосомалар жойлашади. Кўплаб кузатишлар, ташқи ядро мембранасининг бевосита эргастоплазма каналлари системасига ўтганини кўрсатди, бу икки мембранали структураларнинг тузилишини бир хил эканлигини тасдиқлайди. Кўпчилик ҳайвон ва ўсимлик хужайралари ядро қобиғининг ташқи мембранаси жуда нотекис, унда турли катталиқдаги бўртиб чиққан цитоплазмага йўналган ўсимталар бўлади. Булар ташқи ядро мембранасининг цитоплазма билан тегиб турган юзасини, баъзан, юзлаб марта орттириб юборади.

Ички мембрана хромосома материали билан алоқада бўлади. Баъзи ҳолларда, ички ядро мембранаси остида фиброз ёки зич

катлам (ламина) жойлашади, бу ҳамма организм хужайраларида ҳам бўлавермайди. Масалан, каламушнинг жигар хужайрасида у фақат ядро мембранасининг липид компонентини эритиб юборилганда кўринади. Баъзи лейкоцитларда эса, кўшимча ишлов берилмаса ҳам у кўринаверади. Бундан ташқари, ядро қобиғига яқин жойлашган Гольжи аппарати билан ядро мембранаси цистерналари ўртасида вақтинчалик алоқалар ҳам кузатилади. Ядро мембранасидан пуфакчалар ажралиб, Гольжи аппарати цистерналарига кўшилади, ёки аксинча, Гольжи аппаратидан ажралган пуфакчалар ядро мембранасига кўшилади. Айниқса, буни митоз даврида қиз хужайраларда ядро қобиғини ҳосил бўлишдаги иштирокида кўриш мумкин. Хуллас, ядро мембранасини цитоплазманинг мембранали структуралари билан алоқаси шубҳасиздир. Ядро ва цитоплазма ўртасидаги вақтинчалик динамик алоқалар ядро қобиғининг айрим жойларини (локал) парчаланиши орқали бўлади. Буни сутэмизувчиларнинг нейронларида кузатилади. Бу йўл билан рибосома суббирликларининг ядродан цитоплазмага транспорти амалга ошади.

Ядронинг ички мембранасида нафас олиш ферментларининг тўлиқ набори жойлашади, деган фикр тасдиқланмади.

Ядро мембранасининг вазифаси турли моддаларнинг ядродан цитоплазмага ва цитоплазмадан ядрога икки томонлама транспортини таъминлашдан иборат. Аммо, ядро қобиғи бошқа мембранали структуралардан фарқ қилиб, ўзида поралар (тешиклар)ни ушлайди(илова,31).

Тешиклар орқали анча катта молекулали нуклеозитлар, неклеотидлар, аминокислота ва оксиллар осон ўтади. Аммо, поралар орқали моддаларнинг ўтиши осонгина амалга ошмас экан. Электрон микроскопик расмларда кўринишича поралар электрон зич материал билан қопланган бўлар экан. Шунинг учун поралар орқали моддаларнинг ўтиши қандайдир молекуляр даражадаги ахборот каналлари орқали бошқарилади дейиш мумкин, яъни моддаларнинг ўтиши зарурияти туғилгандагина тешиклар очилади, кейин бекилади.

Келиб чиқиши ва биологик аҳамияти жиҳатидан **зич пластинка** ва у билан боғлиқ бўлган **мураккаб глобуляр оксиллар-поралар комплекси**-ядро мембранасининг тузилиш ва функционал ихтисослашган қисмидир.

Ядро поралари ташқи ва ички ядро мембраналарининг бирикишидан ҳосил бўладиган диаметри 80-90 нм бўлган

тешиклардир. Ядро поралари оддий тешик эмас, у орқали ядро ва цитоплазма моддалари бевосита алоқада бўлади.

Ядро тешиклари комплекси октагонал симметрияга эга. Тешик атрофида уч қатор, ҳар бир қаторда 8 тадан глобулалар жойлашади. Бир қатор ядро томонда, бир қатор цитоплазма томонда, учинчиси тешик марказида жойлашади. Глобулаларнинг ҳар бирининг катталиги 25 нм. Глобулалар (гранула) дан фибрилл ўсимталар чиқади. Периферик глобулалардан чиқаётган фибриллар марказда учрашиб, диафрагмани ҳосил қилади. Поранинг ўртасида марказий глобулани кўриш мумкин(илова,31 с).

Ҳар бир ҳужайрада поралар катталиги ва сони доимий. Ҳужайранинг функционал ҳолатига ва ядронинг катталигига боғлиқ ҳолда баъзи ўзгаришлар кузатилади. Масалан, тўқималар культурасида фаол кўпаяётган ҳужайралар ядросида 1 мкм² юзада 20 тагача поралар бўлиб, ядро юзасини 15% ини ташкил қилади ва бир ядрога 12 мингта тешик тўғри келади.

Ядро пораларининг сони ҳужайранинг метаболитик фаоллигига ҳам боғлиқ. Ҳужайрада синтетик жараёнлар қанча кучли бўлса, поралар шунча кўп бўлади. Масалан, эритробластларда гемоглобиннинг кучли синтези ва тўпланиши даврида ядрога 1 мкм² да 30 га яқин пора бўлса, бу жараён тугаганидан сўнг, 5 мкм² га 30 та пора тўғри келади.

Пора комплексини баъзан, ҳужайранинг бошқа мембранали структураларида ҳам кузатилади. Масалан, доначали эндоплазматик тўр мембраналарида поралар бўлади, аммо уларнинг функционал аҳамияти аниқ эмас.

Кўпчилик ҳолларда ядро қобиғи митоз даврида парчаланиб кетиб, ҳужайра бўлиниб бўлгач қайтадан тикланади.

XX боб. Ядро шираси - кариоплазма.

Ядронинг кимёвий тузилиши.

У структурасиз ҳолда хромосома ва ядроларни ўраб туради. Ядро ширасининг илашимлилиги цитоплазманинг асосий моддаси илашимлилигидек. Ядро ширасининг кислоталилиги цитоплазманикидан биров юқори. Кариоплазмада оксиллар ва РНК бўлади. И.Б.Збарскийнинг берган маълумотларига қараганда, сичқоннинг жигар ҳужайраси кариоплазмасида 92-98% (курук оғирлиги) глобулин фракцияси оксили ва 2-8% РНК бўлади. Яна

ядрода нуклеин кислотанинг синтезида иштирок этувчи ферментлар ва рибосомалар бўлади.

Ультрацентрифуга ёрдамида емирилган хужайралардан ядроларнинг тоза фракциясини ажратишга эришилди, улар кимёвий таҳлил қилиниб, алоҳида компонентларни нисбатлари аниқланди.

Ядронинг қуруқ моддасининг асосий массасини 70-96%ини оқсиллар ва нуклеин кислоталар ташкил қилади; ундан ташқари ядрода липидлар ва бошқа цитоплазмага хос моддалар ҳам учрайди.

Ядро оқсиллари 2 типда бўлади. 1) гистонлар ёки протаминлар - асосли оқсиллар. Протаминлар балиқларнинг спермасида, бошқа ҳамма хужайраларда эса гистонлар топилган. Ядродаги гистонларнинг миқдори нисбатан доимий ва ДНК миқдорига пропорционал ўзгаради. ДНК билан улар дезоксирибонуклеопротеинларни ҳосил қилади. 2) юқори оқ молекуляр оғирликка эга бўлган кислотали оқсилларнинг ядродаги миқдори турлича бўлиши мумкин. Хужайрадаги ДНК нинг 99% и ядродаги хроматин таркибида бўлади.

Асосли оқсиллар ядро хроматини таркибига киради; кислотали оқсиллар эса кўпроқ ядро қобиқларида, ядрога ва кариоплазмада бўлади.

Липидлар миқдори жуда оз бўлиб, асосан ядро қобиғида жойлашади.

Минерал моддалардан ядрода фосфор, калий, натрий, кальций ва магнийлар топилган.

Ядронинг ферментлари.

Ядронинг ферментлари гистон эмас оқсиллардан ташкил топган. Ядронинг нуклеин кислоталар метаболизмида қатнашувчи ферментлари энг муҳимларидир. Уларга ДНК синтезини амалга оширувчи ДНК-полимераза киради. РНК-полимераза эса ДНК, шунингдек ферментлардан нуклеозидфосфатаза ва гистонацетилазаларга ҳам боғлиқдир.

Ядронинг ферментатив таркибининг характерловчи энг муҳим белгиларидан бири, унда цитохромоксилаза ва сукциндегидрогеназа каби энг муҳим оксидловчи ферментларнинг бўлмаслигидир.

Ядрода нуклеозитларни метаболизми билан боғлиқ бўлган аденозин дезаминаза, нуклеозитфосфорилаза ва гуаназалар айниқса

кўп топилади. Ядрога яна эрувчи гликолиз ферментларидан альдолаза, енулаза, пируваткиназа ва 3-глицеральдегид дегидрогеназалар учрайди. Бу ферментларнинг бўлиши АТФни ядрога ҳосил бўлишининг асосий йўли гликолитик фаолликдан келиб чиқади, деб хулоса чиқаришга асос бўлади.

Ядро ферментларини икки гуруҳга ажратиш мумкин, улардан бири ҳамма жойда учрайди, иккинчиси-баъзи бир тўқима ҳужайраларида учрайди холос. Биринчи гуруҳ ферментларидан нуклеозидлар (аденозиндезаминаза, нуклеозидфосфорилаза ва гуаназа) алмашинуви билан боғлиқ бўлганлар ядрога кўп миқдор учрайди. Хогебум ва Шнейдер (1952) лар фикрига кўра, улардан энг муҳим аҳамиятга эга бўлгани ва фақат ядрога учрайдигани нуклеозидфосфорилазадир. Бу фермент НАД коферментининг синтезида қатнашади. Бошқа ферментлар, масалан эстераза, ядрога ҳар хил миқдорда учрайди. Ишқорий фосфатаза, нуклеотидфосфатаза ва β -глюкокуронидаза ядрога фақат бўлмайди, ёки жуда оз миқдорда бўлади. Каталаза ва аргиназа баъзи ядроларда учрайди, бошқаларда эса бўлмайди. Ферментларнинг ядрога турли миқдорда учраши ва уларни ҳужайранинг физиологик ҳолатига боғлиқ ҳолда ферментлар фаоллигини ўзгариб туриши, бир организмнинг турли ҳужайраларидаги ядролар ўзларининг кимёвий таркиби ва ферментатив ихтисослашуви жиҳатидан бир-биридан фарқланишини кўрсатади.

XXI боб. Ядроча

Барча эукариот ҳужайраларнинг ядросида битта ёки бир нечта юмалоқ таначалар бўлиб, улар **ядрочалар** ёки **нуклеоллар**дир. Ядрочанинг умумий хусусиятидан бири базофиллигидир, бу унинг таркибида РНК нинг кўп бўлганлигидан келиб чиқади. Бу хусусият барча ихтисослашмаган, ихтисослашган, эмбрионал, қайта тикланаётган, шиш ҳосил қилувчи тўқима ҳужайраларида кўзга ташланади. Ядроча мастақил структура ёки органоид эмас, у хромосома интерфазада фаол вазифа бажараётган локусидан ҳосил бўлади, буни **ядроча ташкилотчиси** деб аталади (Мак Клинтон, 1934).

Ядроча ташкилотчиси ДНК сида рибосомал РНК ҳосил бўлади ва оксилли қобик билан ўралиб, рибосомага айланади, улар

ядрочадан чиқиб, кариоплазма ёки цитоплазмада оксил синтезида қатнашади.

Ядроча типик интерфаза ядросининг доимий қисми бўлиб, мембранага эга бўлмаган бирдан бир структурадир(илова,32). Унинг катталиги ҳар хил бўлиб, у ҳужайранинг функционал ҳолатига боғлиқ. Йирик ядрочалар одатда эмбрионал ҳужайраларда ёки оксилни фаол синтезлаётган ҳужайраларда, сут эмизув-чиларнинг ооцитларида, нерв ҳужайраларида ва баъзи без ҳужайраларида учрайди. Ядрочалар фаол майдаланаётган тухум ҳужайраларида бўлмайди. Баъзан ҳужайралар бир қанча ядрочага эга бўлади, уларнинг кўпчилиги амфибийларнинг ооцитларини интенсив ўсиш даврида ҳосил бўлади.

Ядроча физик хусусиятларига кўра ядронинг зичланганроқ қисми бўлиб, кучли нур синдириш хусусиятига эга. Ядрочанинг кимёвий таркиби РНК концентрацияси бироз юқорилиги билан ажралиб туради. Ядрочанинг асосий компонентлари кислотали оксиллар (фосфопротеинлар) ва РНК дир. Булардан ташқари, ядрочада боғланган ёки эркин ҳолдаги кальций, калий, магний, темир ва рух фосфатлари учрайди. Ядрочада ДНКнинг мавжудлиги аниқланмаган. Ядрочаларнинг функцияси цитоплазмани таъминловчи рибосомаларни ҳосил қилиш ёки йиғишдир. Бунини куйидаги мисолда кўриш мумкин. Баъзи бақалар устида ўтказилган тажрибаларда гомозигота ҳолидаги тухумда ядроча бўлмаган. Бунда оталанган тухум бластула босқичигача ривожланган. Бластомерларнинг ядроларида рибосомалар ҳосил бўлмайди, муртак ўлади, бластула босқичигача тараққий этиши овогонез вақтида ҳосил бўлган рибосомалар ҳисобига бўлади.

Бинобарин, рибосомалар ядрочаларда шаклланади, лекин рибосомаларнинг ҳосил қилувчи РНК ва оксиллар хромосомалар билан боғлиқ бўлади. Ҳозирги вақтда ядрочада йиғиладиган РНК ни ДНК дан ҳосил бўлиши аниқланган, аммо ядрочанинг оксили қандай ҳосил бўлиши ҳозиргача аниқ эмас. Кўринишича, у ядрочанинг ўзида ҳосил бўлиб, РНК билан бирлашиб, рибосомани ҳосил қилади.

Ядроча доимий структура эмас: у митознинг бошланишига йўқолиб кетиб, телофазанинг охирида яна ҳосил бўлади. Ядрочанинг РНК ва оксили ядрочанинг ташкилотчиси зонасида йиғилади ёки РНК янгидан синтезланади, сўнг РНК ва оксил ядроча ташкилотчиси зонасида тўпланади ва ядроча шаклланади. Ядрочалар ядро мембранаси орқали цитоплазмага чиқади.

Ядрочанинг сони ядроча ташкилотчиси сонига ва ядронинг плоидлигига боғлиқ ҳолда ортиб боради. Буни тасдиқловчи далиллар думсиз бақалардан *Xenopus laevis* нинг мутант формаларида олинган. Мутация бир хромосомада иккиламчи қисилманинг йўқолиши (делеция) билан боғлиқ экан, бинобарин, битта ядроча ташкилотчиси йўқолган бўлади.

Гомозиготали мутант эмбрионларда ядрочалар ҳосил бўлмайди ва улар тухумдан чиқибок ўлади. Гетерозиготали формаларда эса, доимо битта ядроча ва битта ядроча ташкилотчиси бўлади (бир геномда). Баъзан битта ядрочанинг ҳосил бўлишида бир неча ядроча ташкилотчиси қатнашиши мумкин. Масалан, буғдой ва жавдар буғдой дурагайида иккала турнинг бир неча хромосомалари битта йирик ядрочани ҳосил бўлишида қатнашади. Ядрочаларнинг бир-бирига қуйилиб кетиши ва куртакланишини микрокино методи орқали кузатилган.

Ядроча хужайранинг бошқа структураларига нисбатан жуда зич, РНК концентрацияси ва РНК синтези юқори бўлган структурадир. Масалан, спинал ганглий хужайраларида ядрочанинг зичлиги ядроникидан уч марта, цитоплазманикдан бирярим марта ортиқ. Ядрочанинг 60-90% и оқсилдан иборат. Ядрочанинг зичлиги юқори бўлганлиги учун, уни хужайра ядролари гомогенатидан осонгина ажратиб олиш мумкин.

Цитокимёвий текширишлар, ядрочада кислотали фосфопротеидлар ва асосли (гистон эмас) оқсиллар бўлишини кўрсатди. Ядрочада РНК нинг концентрацияси хужайранинг бошқа компонентлариникидан доимо юқори бўлади. Ядрочада РНК нинг концентрацияси ядроникидан 2-8 марта, цитоплазманикдан 1-3 марта юқори бўлади. Масалан, сичқоннинг жигар хужайрасида ядро, ядроча ва цитоплазмадаги РНК нисбати-1:7,3:4,1 га, ошқозон ости беги хужайрасида эса-1:9,6:6,6 га тенг. Текширишлар цитоплазматик РНК ни ядрочада синтезланишини тасдиқлади, 70-90% цитоплазматик РНК рибосомал РНК ҳисобланади.

Ядрочанинг ультраструктураси

Замонавий методларни қўллаш ядрочанинг морфологик тузилишини унинг вазифасига боғлиқ ҳолда ўрганишга имкон берди. Турли ҳайвон ва ўсимлик хужайралари ядрочаларини ўрганиш уларни тўрсимон ёки толали тузилишга эгаллигини

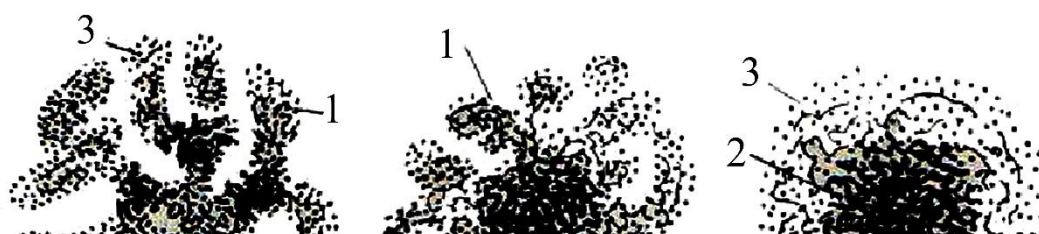
кўрсатди. Бу структураларни диффузия ҳолдаги анча зич масса бирлаштирган бўлади. Толали структураларни махсус ишлов берилган препаратларда ёруғлик микроскопларида ҳам кўриш мумкин. Толали қисмни **нуклеонема** деб, диффузия ҳолдаги гомоген қисмни- аморф қисм ёки модда деб аташ қабул қилинган. Яна ҳам аниқроқ кузатишлар ядрочанинг асосий компонентлари диаметри 15 нм зич гранулалар ва йўғонлиги 4-8 нм бўлган ингичка фибриллар эканлигини кўрсатди. Кўп ҳолларда, фибриллар зич марказий зонага тўпланган бўлиб, бу жойда гранулалар бўлмайди. Гранулалар периферик қисмда тарқалган. Бу зонада йўғонлиги 4-8 нм фибриллар ғовак ҳолда жойлашади. Гранулалар ҳам, фибриллар ҳам рибонуклеопротеидлардан тузилган(43 расм).

Ядрочанинг ультраструктураси РНК синтезининг фаоллигига боғлиқ. РНК синтези кучли бўлаётганда ядрочада кўплаб гранулалар кўринади, синтез тўхташи билан уларнинг сони кескин камайиб кетади, ядроча зич фибриляр таначага айланади.

Маълумки, ядроча профазада йўқ бўлиб кетади ва телофазанинг ўртасида яна пайдо бўлади. Бу ораликда РНК синтези тўхтайтиди. Профазанинг охирида ядрочанинг ҳажми, гранулаларнинг сони камаяди, фибриляр компонент майда ғовак қисмларга парчаланиб кетади. Фибриляр ва грануляр компонентлар ядро моддаси ичига тарқаб кетади ва хромосомалар оралиғини тўлдиради. Ядрочанинг қайта ҳосил бўлиши хужайрада РНК синтезининг тикланиши даврига тўғри келади. Ядрочанинг митоз давридаги тақдирини қуйидагича тасаввур қилиш мумкин. Ўрта профазада рРНК синтези тўхташи билан ядроча ғоваклашади ва тайёр рибосомалар кариоплазмага чиқади, ундан цитоплазмага ўтади.

Профаза хромосомалари зичлашаётганда ядрочанинг фибриляр компоненти ва қисман грануляр қисми хромосомлар юзасига тўпланиб, митотик хромосом матриксининг асосини ҳосил қилади. Митозга қадар синтезланган бу фибриляр–доначали материал хромосомалар орқали қиз хужайраларга ўтади.

Телофазанинг бошланишида хромосомалар иплари ёзилаётганда хромосома матрикси компонентлари ажралади. Унинг фибриляр қисми майда тўпланлар–ядрочаолди структуралари ҳосил қилади, улар бир-бири билан қўшилиб кетади, гранулалар пайдо бўлади ва телофазанинг охирида РНК синтези тикланади, нормал вазифа бажарадиган ядроча шаклланади.



43-расм. Ядрочанинг тузилиш хиллари схемаси.
1- нуклеолонема, 2- фибрилляр, 3- грануляр зоналар.

Хужайранинг функциясида ядронинг роли

Ўтган аср охирларида ўтказилган тажрибаларда амёба ёки инфузорияларнинг ядросиз қисмларини кесиб олинган, улар бир қанча вақтдан сўнг ўлган. Муфассалроқ текширишларнинг кўрсатишича ядроси олиб ташланган амёбалар яшайди, аммо операциядан сўнг, тездаёқ овқатланмай қўяди ва биров вақтдан сўнг ўлади. Агарда ядросизлантирилган хужайрага яна ядрони олиб кирилса, нормал ҳаёт фаолият тикланади, бир қанча вақтдан сўнг амёба бўлина бошлайди. Ядросизлантирилган денгиз кирписи тухуми партеногенетик кўпайишга стимуляция қилинганда майдаланади, аммо бу ҳам кейинчалик ўлади.

Ядронинг ролини янада яққолроқ иллюстрациясини сут эмизувчиларнинг ядросиз эритроцити бериши мумкин. Бу табиатни ўзи томонидан қўйилган экспериментдир. Эритроцитлар етилиб бориб гемоглобин тўплайдилар, кейин ядросини ташлаб юбориб, 120 кун давомида яшайдилар ва иш бажарадилар, аммо улар кўпая олмайдилар.

Ядрони олиб ташлаш, цитоплазмага ядронинг хромосомасида жойлашган ДНК молекуласида синтезланадиган янги РНК ларни келишини тўхтатади. Аммо, бу цитоплазмада аввалдан мавжуд бўлган информатсион РНК ни оксилни синтез қилишини давом эттиришига халақит бермайди. РНК емирилгандан сўнг оксил синтези тўхтайдди, аммо эритроцит узок вақт яшайди ва унчалик кўп оксил сарф бўлмайдиган функциясини бажаради.

Ядросини олиб ташланган денгиз кирписи тухуми овогонез вақтида тўпланган РНК ҳисобига яшашни давом эттиради ва бўлиниши ҳам мумкин.

Олимлар микрохирургия методи ёрдамида шохланган ва юмалоқ амёбаларнинг ядроларини алмаштирдилар. Бунда ядронинг таъсирида амёбаларнинг танасининг шакли ўзгаради. Агар оддий амёбанинг ядросини олиб, шохланган амёбага, шохланганникини оддий амёбага кўчирилса, у ҳолда ўша ядрони таъсирида оддий амёба шохланган амёбани шаклига киради ва аксинча.

Буни тут ипак қуртини чатиштириш устидаги тажрибалар ҳам тасдиқлайди. Бунда фақат оталик ёки оналик жинсий хужайралардан авлодлар олинди. Бунда оталикни цитоплазмаси сақланади. Лекин авлодда белги, масалан, ранг ядро томонидан олиб кириладиган белгига хос бўлади.

Лекин сперматозоидлар ядросини ўраб олган арзимаган миқдордаги цитоплазма, унинг ташқи муҳитдан озик моддалар ютишига, ассимиляция қилишига ва узоқ вақт ҳаёт кечиришига сабабчи бўлади. Демак, ядро билан цитоплазма ўзаро физиологик боғлиқ ҳолда, бирининг яшаши иккинчисининг яшаши учун зарур бўлган ҳолдагина яшайдилар.

Герасимов тажрибасига кўра, хужайра ядроси пластидлар нинг, жумладан яшил пластидларнинг ўсиши ва кўпайишига ҳам таъсир қилади. Тажриба учун бир хужайрали кўп ядроли Вашерия сувўтининг ҳар хил турларининг хужайрасини кесиб, протопластини майда шарлар ҳолатида сувга қўйиб юборилган. Ўзида ядро сақлаб қолган шарчаларда дарҳол пўст ҳосил бўлган, ядросиз шарчалар эса яланғоч ҳолида қолган ва нобуд бўлган.

Кўпчилик олимларнинг фикрича, ядро хужайра пўстининг қалинлашишига ва ўсишига ўзида ишлаб чиқариладиган махсус ферментлар ва гормонлар ёрдамида таъсир қилади.

Хужайра ядроси цитоплазманинг бошқа органоидлари билан яқин физиологик муносабатда бўлгани ҳолда хужайрадаги моддалар алмашинувининг нормал боришига ҳам таъсир кўрсатади.

Олимлар ядронинг хужайра ҳаётидаги родини чуқур ўрганиш мақсадида бир хужайрали ҳайвонлар ва ўсимликларнинг ҳар хил турларига мансуб хужайралардаги ядроларни алмаштириб кўрганлар. Масалан, ацетабулярия деган сувўтнинг йирик хужайраси товонча ва қалпоқчалардан иборат. Ацетабуляриянинг ҳар хил турларида (*Acetabularia mediterranea*, *A.crenulata*) қалпоқчанинг шакли турлича бўлади ва қалпоқча узиб ташланса, у яна қайтиб тикланади. Агар бир турга оид ацетабуляриянинг хужайра ядросини иккинчи турга тегишли, қалпоғи олдиндан олиб ташланган индивид хужайрасидаги ядрога алмаштириб қўйилса, бу

қайта тикланадиган қалпоқчанинг шакли иккала тур қалпоқчаларнинг оралиқ формасида бўлади. Бундан маълум бўлишича, ядро хужайралардаги шакл ҳосил қилиш жараёнларига ҳам таъсир қила олади.

Ядро хужайра цитоплазмасининг бошқа органоидларига ҳам кучли таъсир қилади. Буни қуйидаги тажрибадан кўриш мумкин: ацетабулярия ядроси фақат хужайра ҳаёт циклининг охирида, жинсий кўпайиш хужайралари (гаметалар) ҳосил қилаётганда бўлина бошлайди. Лекин “ёш” хужайранинг ядросини олиб, уни гамета ҳосил қилишга киришаётган шу турнинг бошқа “кекса” индивид ядросига алмаштириб қўйилса, “ёш” хужайра ядроси “кекса” хужайра протопласти ичида бўлиниб, кўпайиб, гамета ҳосил қила бошлайди. Шунга асосан, А. Гизе цитоплазмада ядронинг бўлинишга ундайдиган махсус моддалар тўпланиб борса керак, деган хулосага келган. Бу тажриба хужайранинг барча органоидлари орасида физиологик муносабат борлигини кўрсатади.

Ядро РНК синтезини мураккаб координацияси ва регуляциясини амалга оширади.

Ҳамма уч хил РНК ДНК дан ҳосил бўлади. Турли методлар билан (радиография) аниқланишича, РНК синтези ядро-хроматин ва ядрочада бошланади ва синтезланиб бўлган РНК эса цитоплазмага ўтади.

Шундай қилиб, ядро цитоплазмада бўладиган оксил синтезининг дастурини тузади. Аммо, ядро ўзи ҳам цитоплазманинг таъсирига учрайди, ядронинг нормал ишлаши учун зарур бўлган, цитоплазмада синтезланган ферментлар ядрочага ўтади. Масалан, цитоплазмада ДНК - полимераза ферменти синтезланади, усиз ДНК молекуласи авторепродукцияси бўлмайди.

Шунинг учун, ядро ва цитоплазманинг ўзаро таъсири тўғрисида гапириш лозим. Бунда қиз хужайраларга берилувчи ирсий информацияни ўзида тутувчи ядро устунлик ролини ўйнайди.

VII Қисм

Хроматин ва унинг фаолияти

XXII боб Хромосомалар ва уларининг тузилиши.

1880 йилда Флемминг фиксацияланган ядродаги кучли бўялувчи структураларни “**Хроматин**” деб атади. Хроматинли структураларнинг кўпчилиги асосли (ишқорий) бўёқлар билан бўялади. Бу унинг кислотали хусусиятга эгаллигини кўрсатади. Худди шундай хусусиятга хромосомалар ҳам эга, бу унинг таркибидаги ДНК га боғлиқ. Баъзи хроматинлар кислотали бўёқлар билан бўялади. Шундан, асосли ёки кислотали бўёқлар билан бўялишини кўрсатувчи “**базихроматин**” ва “**оксихроматин**” тушунчалари келиб чиққан.

Хроматин структураларига ядроаатрофи хроматини ва **хромоцентрлар** ҳам киради.

Адабиётларнинг кўрсатишича, хроматин ва хромосомаларнинг кимёвий таркиби ўхшаш экан. Митоз вақтида хроматин бутунлай хромосомаларда тўпланади. Жуда кўпчилик биокимёвий ишларда “**хроматин**” ва “**хромосома**” атамалари синоним сифатида ишлатилади. Бундай ҳулоса, митотик ва интерфаза хромосомаларининг бир хил эмаслигини ҳисобга олинса, унчалик тўғри бўлмайди. Ҳозирги вақтда “хроматин” термини фиксацияланган ядродаги хромосоманинг кимёвий эквиваленти маъносини олмоқда. “**Хромосома**” атамасини фанга 1888 йилда Вальдейер томонидан киритилди.

Шундай қилиб, “хроматин” тушунчаси дастлаб фақат морфологик тушунча эди. Лекин Гейденгайн (1907) хроматиннинг хусусияти нуклеин кислотаси билан боғлиқлигини билган эди. Хроматиндан ҳужайранинг бўлинишида хромосома ҳосил бўлади.

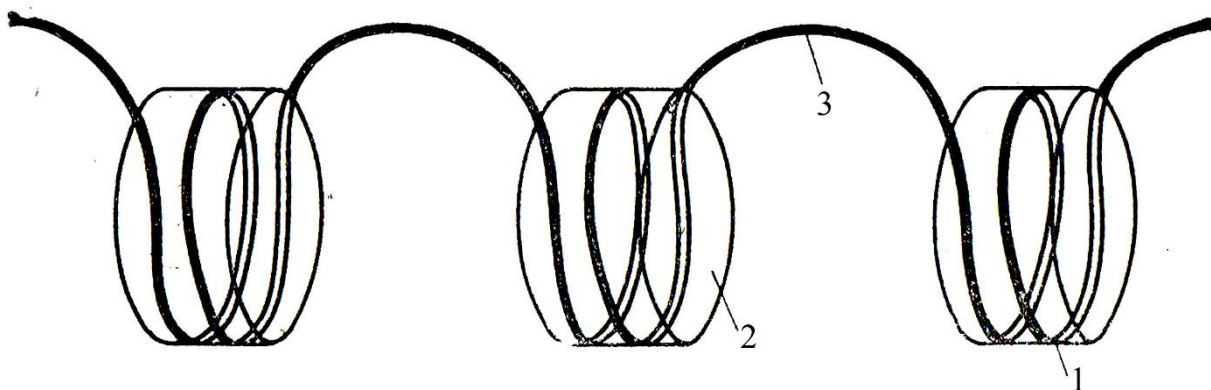
Текширишларнинг кўрсатишига қараганда, митотик ва интерфаза хромосомалари тузилишининг асосини дезоксири-бонуклеопротеид (ДНП) молекуласи ташкил қилади. Бу энг кичик структура бирлигидир. Буни биринчи бўлиб Х.Рис(1957) кузатди ва **элементар хромосома фибриллари** деб номлади.

Агар ажратиб олинган хроматин нуклеазалар (ДНКаза, эндонуклеаза) билан ишланса, ДНК молекуласининг парчаланишини маълум бир босқичида ДНК, тахминан 200 нуклеотид жуфтларидан иборат қисмларга парчаланиб кетади, кейинчалик маълум бўлдики, ДНК нинг бу қисмлари 9 хил гистон молекулалари билан боғлиқ экан.

Саккиз хил гистонлар (октомер) **нуклеосома** деб аталувчи таначанинг асосини ташкил қилади. Нуклеосомалар электрон микроскопик кузатишларда ҳам аниқланди. Бунда катталиги 100 Å келадиган глобулалар ДНК ипига маржондек тизилиб жойлашади. Бу

маржонлар гистон октомерлари ёки нуклеосом “серцевиналари” дир. Кейинроқ, серцевина таркибига 8 хил гистонлардан ташқари 140 жуфт асослардан ташкил бўлган ДНК нинг қисми ҳам кириши аниқланди(44 расм).

ДНК нинг қолган қисми (60 жуфт нуклеотид) “линкер” ёки нуклеосома оралиғи деб аталади, у гистонлар октомерларини тутмайди. Агар фибриллар ДНК аза билан ишланса диаметри 20-30 нм келадиган алоҳида глобулаларга парчаланadi, уларни **нуклеомералар** (сверхбусина) деб аталади. Бундай нуклеомерадаги ДНК нинг катталиғи 8-10 нуклеосомага тенг. Интерфаза ядроларида хроматин ўзининг зич шаклини йўқотиб ғоваклашади ва парчаланиб (деконденсация) кетади. Интерфаза ядроларида хроматин ўзининг зич шаклини йўқотиб ғоваклашади ва парчаланиб (деконденсация) кетади. Ҳар хил хужайра ядроларида бундай деконденсация турли даражада бўлиши мумкин. Агар хромосома ёки унинг қисми тўлиқ деконденсацияланган бўлса, бу зоналарни **диффузияланган хромосома** деб аталади



44-расм. Нуклеосоманинг тузилиш схемаси.
1-ДНК молекуласи; 2-серцевина; 3-уларни бириктирувчи ДНК қисми-линкер.

Хромосома қанчалик кўп диффузланган бўлса, уларда синтетик жараёнлар шунчалик кучли бўлади.

Хромосомалар тўлиқ ғоваклашмаганда интерфаза ядросида зичланган хроматин (конденсирланган хроматин ёки гетерохроматин) қисмлари кузатилади.

Митоз даврида хроматин энг кўп конденсирланган (зичланган) бўлади ва хромосома шаклида кўринади. Бу вақтда хромосомаларда

ҳеч қандай синтетик жараёнлар кузатилмайди. Шундай қилиб, хромосомалар икки хил структур функционал ҳолатида бўлиши мумкин экан: 1) қисман ёки тўлиқ деконден-сирланган ишчи ҳолати, бу вақтда ядрога транскрипция ва редупликация жараёнлари бўлади; 2) метаболитик тинчлик ҳолати—фаол бўлмаган, максимал конденсирланган ҳолат. Бу вақтда улар генетик материални қиз ҳужайраларга тақсимлаш ва ўтказиш вазифасини бажаради.

Хромосомалар-ядронинг асосий функционал авторепродукция-ловчи структурасидир. Уларда ДНК йиғилади ва ядронинг функциясига боғлиқ бўлади.

Жуда кўпчилик ҳолларда хромосомалар фақат бўлинаётган ҳужайраларда кўринади. Бўлиниш даврида фиксацияланган ҳужайраларда ҳам, тирик ҳужайраларда ҳам хромосомаларнинг сони, катталиги, морфологиясини ва табиатини аниқлаш мумкин. Хромосомаларнинг нозик тузилишларини электрон микроскопларни ишлатиш, автордиографик ва биокимёвий методларни қўллаш орқали ўрганилади.

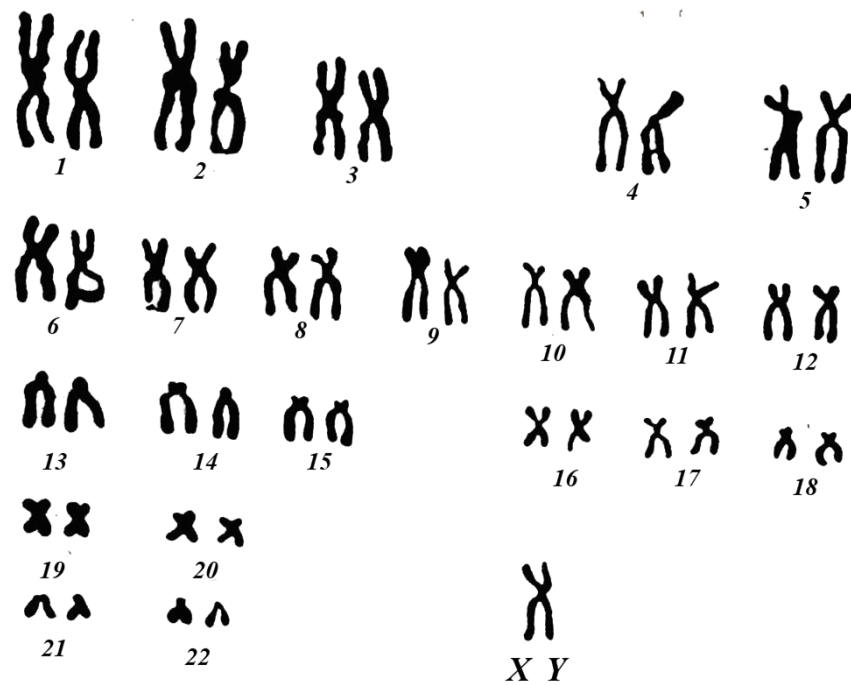
Хромосомаларнинг сони ва кариотип.

Кўпчилик организмлар иккита гаметаларнинг бир-бири билан қўшилиши-бирлашиши натижасида ривожланадилар. Эркаклик ва урғочилик гаметаларида хромосомалар сони тенг, **гаплоид** сонда бўлади. Шунинг учун организмларнинг тана ҳужайраларининг хромосомалари сони ундан икки марта кўп **диплоид** сонда бўлади (соматик сонда). Ҳар бир гаплоид тўплам хромосомалар n билан, диплоиди эса- $2n$ билан белгиланади.

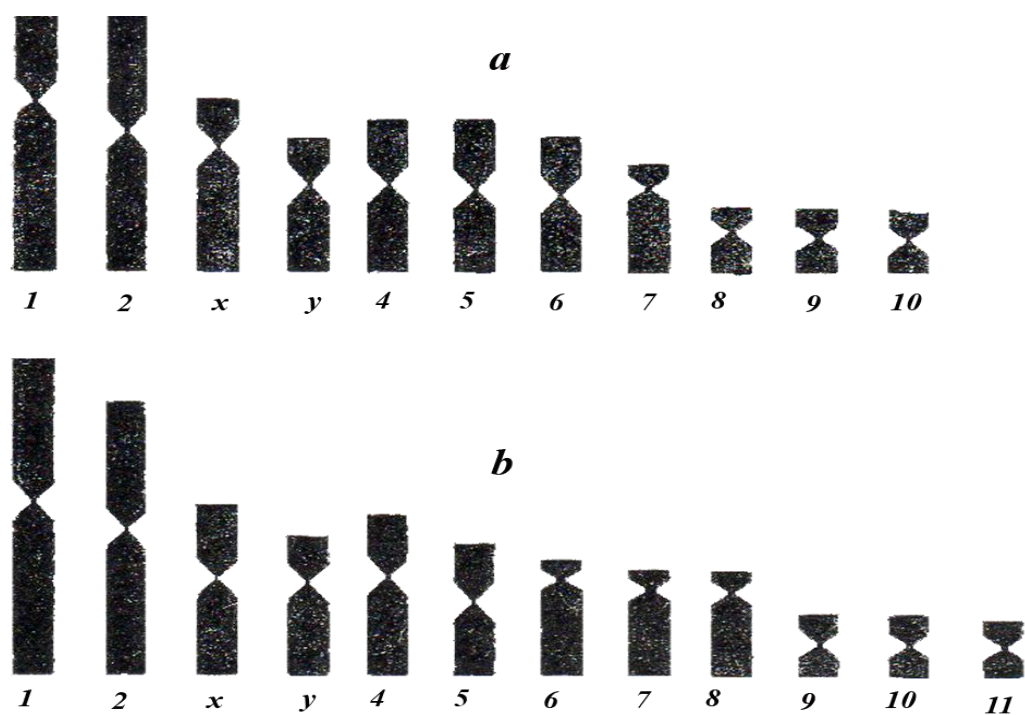
Диплоид набор шакли ва катталиги жиҳатидан бир хил хромосомалардан иборат бўлади. Бундай хромосомалар **гомологик** хромосомалар деб аталиб, латин алифбосининг бир хил ҳарфлари AA ёки бошқа ҳарфлар билан белгиланади. Хромосомалар сонининг доимийлиги ва уларнинг морфологик индивидуаллиги, индивидга, турга, баъзан авлодга мансуб бўлган хромосома набори тўпламини спецификлигини таъминлайди. Ҳар иккала жинс учун умумий бўлган хромосомалар **аутосомалар** дейилади.

Хромосома комплексининг ўхшатиш мумкин бўлган белгилар йиғиндиси **кариотип** деб аталади (45 расм). Кариотипнинг схематик белгиси **идиограмма**дир (46 расм). Кариотипларнинг ҳар хил бўлиши индивид ёки турларнинг ирсият жиҳатидан турлилигини кўрсатади.

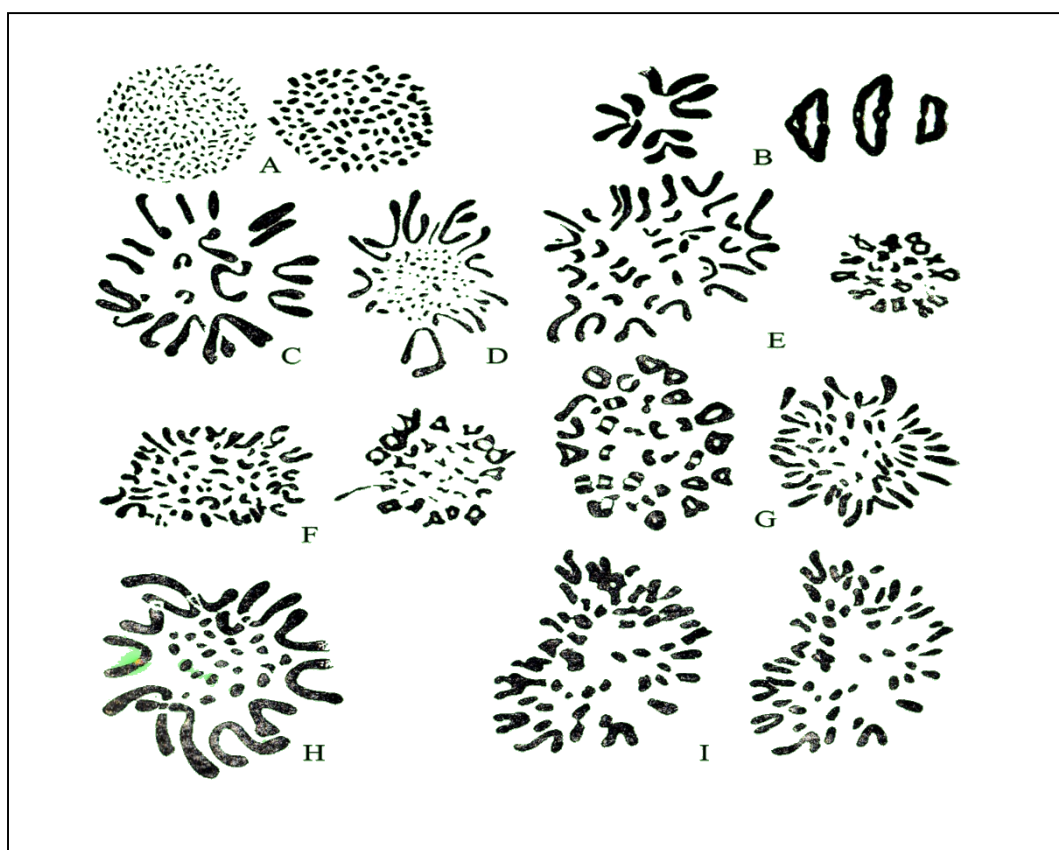
Хромосомалар сони шу ўсимлик ва ҳайвон турларининг доимий систематик белгиси бўлиб, ундан организмларнинг таксономик ҳолатини аниқлаш учун фойдаланилади(47 расм). Хромосомалар сонининг ўзгариши билан турлар ҳам ўзгариб кетади. Ўсимлик ва ҳайвон турларида хромосомалар сони ҳар хил. Уларнинг сони диплоид ҳужайраларда иккитадан 1600 тагача бўлган ҳолатлари кузатилган. Масалан, мураккабгулдошлар оиласига мансуб бўлган гаплопапус ўсимлигида $2n=4$ ва нематодалардан *Ascaris megalocephalada* $2n =2$ ва айрим ҳашаротларда бир неча 100 тага етади. Айрим радиоларияларда хромосомалар сони 1000-1600 тагача, папортникнинг айрим турларида- 500 та, тут дарахтида 308 та, дарё қисқичбақасида 196 та хромосомалар бўлади .



45-расм.Одам хромосомалари кариотиби.



46-расм. Даур (а) ва хитой суғурлари (б) хромосомаларининг идиограммаси



47-расм. Турли организмлар хромосомалари тўплами.
 А-дарё қисқичбақаси ($2n=196$), В-*Culex* пашшаси ($2n=6$), С-балиқники (шука) ($2n=18$), D-товуқ, Е-мушук ($2n=38$), F-от ($2n=66$), G-хўкиз ($2n=60$), H-саламандра ($2n=34$), I-қўйники ($2n=54$).

Хромосомаларнинг морфологияси

Метафазада хромосомаларнинг катталиги нисбатан ўзгармас бўлади. Бир набордаги хромосомаларнинг бири бошқаларидан катта бўлиши мумкин. Ҳар хил организмларнинг хужайраларида хромосомаларнинг узунлиги 0,2-50 мк, йўғонлиги 0,2-2мк гача бўлиши мумкин. Одам хромосомасининг узунлиги тахминан 4-6 мк.

Метафазада хромосомаларнинг шакли **центромера**-бирлачи қисилма(перетяжка) ни жойланиши, иккиламчи қисилма ва йўлдошнинг борлигига боғлиқ.

Центромера хромосома елкаларининг чегарасини белгилайди ва уни одатда бирламчи қисилма дейилади. Кўпчилик ҳайвон ва ўсимлик хромосомалари битта центромерали (1та қисилмали) бўлади. Баъзиларида иккита ёки бир нечта центромера бўлиши мумкин. Баъзи хромосомалар эса, кўринадиган центромераларга эга эмас(диффузия ҳолда). Бўлиниш вақтида центромераларга дук(веретено) иплари бирикади.

Центромераларнинг жойланиши бир жуфт хромосома учун доимий бўлади. Центромераларнинг ҳолатига қараб хромосомалар **метацентрик**-ҳар икки елкаси тенг, **субметацентрик**-тенг бўлмаган елкали ва **acroцентрик**-битта елкаси жуда қисқа, ҳатто ажратиб бўлмайдиганларга бўлинади. Маълум бўлмаган сабабга кўра центромера хромосомаларнинг бир учига жойлашмайди, шунинг учун **телоцентрик**-бир елкали хромосомалар учрамайди(48 расм).

Кўпчилик ҳолларда хромосомалар иккиламчи қисилмаларга эга. Айрим иккиламчи қисилмалар ядрочанинг ҳосил бўлиши билан боғлиқ бўлган мутахассислашган қисмлардир. Шунинг учун, уларни **нуклеопольяр зона** ёки ядроча ташкилотчиси деб айтилади.

Одатда, ҳар бир тўпламда иккита хромосома бўлиб, уларни **ядроча хромосомалари** дейилади.

Бошқа иккиламчи қисилмалар ядроча ҳосил бўлиши билан боғлиқ эмас ва уларнинг роли аниқ эмас.

Центромера ёки **кинетохор**—хромосомаларнинг икки елкасининг бириккан жойига- бирламчи қисилмага ўрнашгандир. Бу қисм оқиш ҳолда кўринадиган, махсус бўёқларда яхши бўялмайди. Бу зона центромера(кинетохор ёки киномер) дейилади(илова,33), уни Дарлингтон 1937 йилда баён қилди. Бу пластинкасимон структура

48-расм. Хромосомаларнинг тузилиш хиллари
1-acrocentрик, 2-субметацентрик, 3-метацентрик хромосомалар.

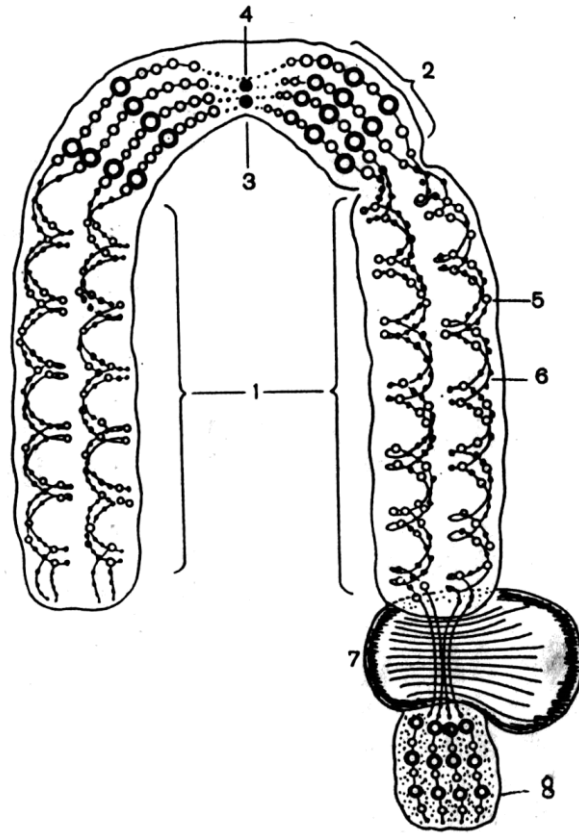
бўлиб, диск шаклига эга. У ингичка фибрилл орқали хромосома танаси билан боғланган.

Кинетохор структура ва функционал жиҳатидан кам ўрганилган. Аммо, у тубулинларни полимерланиш марказларидан бири ҳисобланади. Ундан митотик аппаратнинг центриолаларга йўналган микронайчалари ўсиб чиқади. Бу микронайчалар тутами митозда хромосомаларнинг кутбларга тортилишида қатнашади. Хромосома битта (**моноцентрик**), гоҳо икки (**дицентрик**) ва кўп центромерали (**полицентрик**) ёки диффуз центромерали бўлиши мумкин. Иккиламчи тортмалар хромосомаларнинг морфологик белгилари ҳисобланиб, унинг доимийлиги ва ўрнашган жойи, хромосомаларни идентификация қилишда муҳим вазифани бажаради (49 расм).

Теломера-хромосоманинг чекка қисми ҳисобланади, хромосома елкалари теломералар билан тугайди. Баъзи ўсимлик ва ҳайвон хромосомалари теломераларида ДНК жойлашиши мумкин.

Хромосоманинг теломерали учлари бошқа хромосомалар ёки уларнинг фрагментлари билан боғлана олмайдилар.

Йўлдошлар-хромосомаларнинг морфологик элементи бўлиб, **сателлит** дейилади. Бу юмалоқ ёки овал танача бўлиб, нозик хроматин ипчаси билан хромосомадан ажралган бўлади. Йўлдош диаметри хромосома йўғонлигига тенг ёки бир оз кичик бўлади.



49-расм. Хромосоманинг тузилиши.
 1-эухроматин, 2-гетерохроматин, 3-бирламчи қисилма, 4-центромера, 5-хроматида, 6-хромонема, 7-иккиламчи қисилма, 8-йўлдош.

Жинсий хромосомалар

Жуда кўп айрим жинсли юқори ҳайвонларнинг диплоид наборида битта ёки иккита тоқ хромосомалар бўлади. Улар **жинсий хромосомалар** деб, қолганлари эса **аутосомалар** деб ном олган. Эркакларда битта, урғочиларда иккита жинсий хромосомалар бўлган ҳоллар очилган. Сут эмизувчиларда, амфибияларда ва кўпчилик ҳашаротларда йирик хромосома **X** ҳарфи билан, кичиги эса - **Y** билан белгиланади. Урғочилар иккита бир хил **X** хромосомаларга эга.

Гаметаларнинг ҳосил бўлишида ҳар бир хромосомалар жуфтдан фақат биттаси етилган жинсий хужайрага ўтади. Шунинг учун **XX** хромосомали урғочи индивидларда ҳамма гаметалар биттадан **X** хромосомага эга. **XУ** хромосомали эркак индивидларда эса, икки

хил сперматозоидлар ҳосил бўлади: 50 % X ва 50 % Y хромосомали X хромосома Y хромосомадан бир неча марта катта бўлганлиги учун унда ДНК ҳам шунча марта кўп бўлади. Баъзи ҳайвонларда, аксинча, бир хил таркибли хромосомалар эркакларда ҳосил бўлади. Бу ҳолларда жинсий хромосомаларни **W,Z** билан белгиланади. Бу капалакларда, қушларда учрайди. Шундай қилиб, жинсларда фарқланадиган хромосомалар жинсий хромосомалардир.

Хромосомалар ультраструктураси

Хромосомаларнинг тузилишини субмикроскопик текширишларни кўрсатишича, уларнинг асосида қалинлиги 40-100 Å бўлган элементар иплар ётади. Улар ДНК дан, асосли оксил гистон ва оз миқдор кислотали оксилдан иборат. Кесмаларни дезоксрибонуклеаза деб аталувчи ДНК ни парчалайдиган фермент билан ишланганда элементар ипларнинг марказий қисми йўқолиб кетади; бинобарин, у элементар ипнинг узунасига ўтган икки занжирли ДНК молекуласидан тузилган.

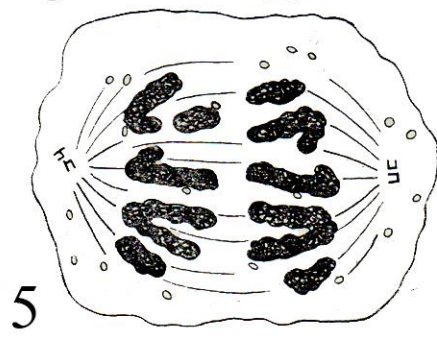
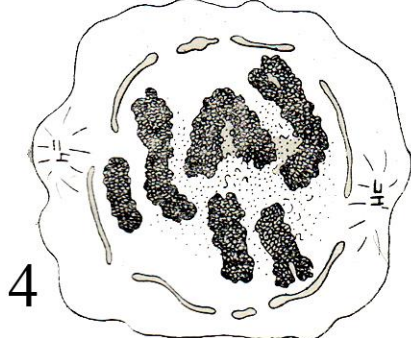
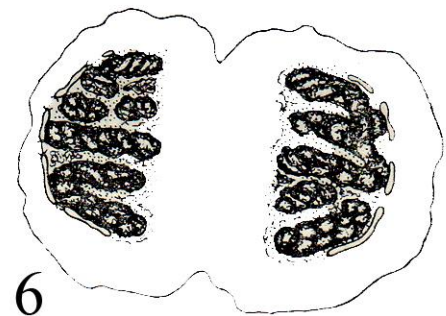
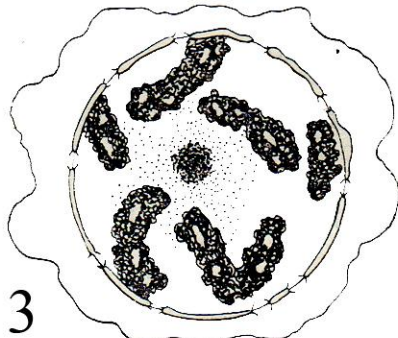
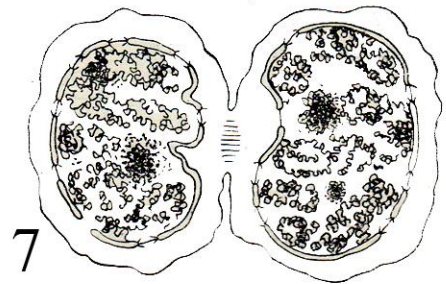
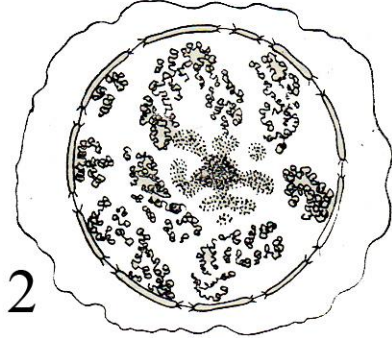
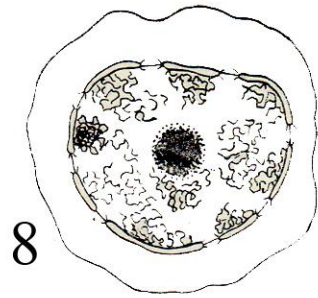
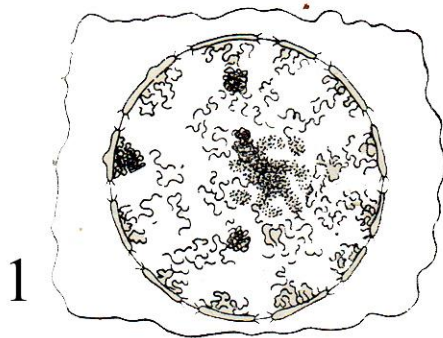
Элементар иплар барча текширилган организмларининг ядролари хромосомаларининг таркибида, шунингдек интерфаза ядроларида ҳам топилган.

Шунинг учун ҳамма ҳужайраларда, ҳужайранинг ҳамма циклларида хромосоманинг тузилиш бирлиги-нуклеопротеиднинг ипсимон молекуласи эканини исбот этилган деб, қараш керак.

Ҳар бир элементар ип таркибига икки молекула ДНК киради ва ипнинг узунасига жойлашади. Бир неча элементар иплардан иборат тутам **хромонема** (хроматин иплари) ни ҳосил қилади.

Хромонемаларни митознинг профазасида зичлашиш (конденсация) нинг дастлабки босқичларида, ҳамда телофазада хромосомалар деконденсациясида кузатиш мумкин (50 расм).

Крепс ўсимлиги ҳужайраси профазасида ультраюпқа кесмаларда конденсация юз бераётган хромосомаларда диаметри 0,2-0,3 мк бўлган ипсимон хроматин кўринади. Профазага ўтган сари бу иплар бир-бирига зичлашиб хромосомаларни шакллантиради. Профазанинг охирида бу иплар бир-бирига шундай яқин жойлашадики, уларни энди алоҳида-алоҳида иплар шаклида кўриб бўлмайди.



50-расм.Хромосома конденсация цикли схемаси.

1-интерфазада гетерохроматин қисмлар конденсирланган;2-профаза бошланишида хромонемалар кўринадиган хромосома конденсацияси;3-ўрта профаза, хромонемалар яқинлашиши ҳисобига конденсация;4-кечки профаза,тўлиқ конденсирланган хромосомалар;5-метафаза ва анафазада бу ҳолат сақланади;6-телофазанинг бошланиши,хромосомалар деконденсацияси;7-кечки телофаза,хромонемалар деконденсацияси ва ядрони янги интерфаза босқичига(8)ўтиши.

Хромонемаларнинг спиралланишини митотик хромосомаларнинг сунъий деконденсация қилинганда ҳам кўриш мумкин.

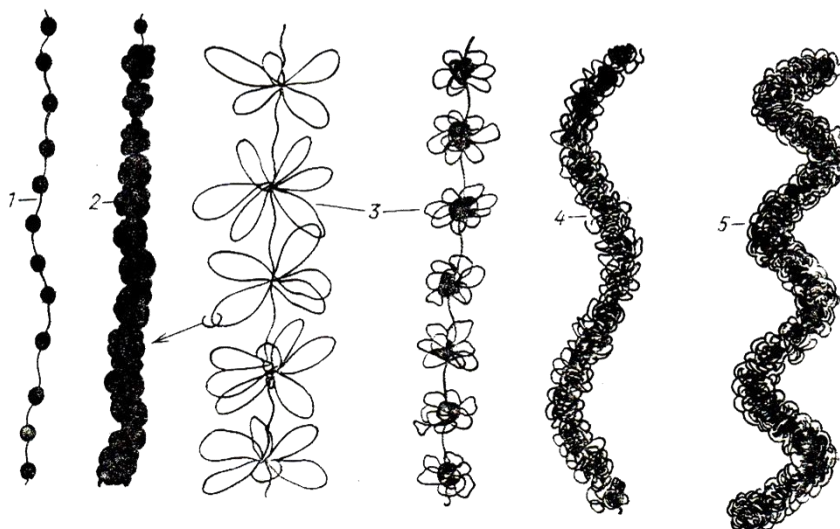
Хромонемалар ғоваклашиши вақтида уларни ҳам янада ингичқароқ иплардан ташкил топганлигини пайқаш мумкин.

Хромосомалар тузилишини ўрганилганда мейотик ёки митотик профазада хромосомаларнинг бутун узунлиги бўйлаб йўфонлашган қисмлар-**хромомералар**ни кўриш мумкин. Бу структуралар мейотик хромосомаларда лептотенадан диплотенага ўтиш вақтида кузатилади, уларнинг катталиги 0,1-0,3 мк келади. Хромомераларнинг сони, уларнинг жойлашиши ҳар бир хромосома

учун доимий бўлади. Политен хромосомаларда хромомералар жуда яхши кўринади(илова,34). Битта хромомера таркибида ДНК нинг 50-70 минг нуклеотиди бўлади, бу бир геннинг ДНК си катталигига тўғри келади.

Шундай қилиб, хромосомалар тузилишининг энг кичик бирлиги дезоксирибонеклеопроteidларнинг фибрилларидир. Улардан хромомералар ҳосил бўлади. Хромомералар бирлашиб хромономаларни, улар эса **хроматидаларни** ҳосил қилади.

Хроматидалардан хромосомалар шаклланади (51 расм). Хромосомалар икки хил функционал ҳолатда, биринчиси- **конденсацияланган** (ҳужайра бўлинишида) ва иккинчиси- **деконденсациялашган** – интерфаза ядросида бўлади.



51-расм.Хроматин компактланишининг турли даражалари.
1-нуклеосома;2-нуклеомер;3-хромомер;4-хромомера;5-хромосома.

Хромосомаларнинг кимёвий таркиби.

Хромосомаларнинг асосий компонентлари ДНК ва асосли оксиллар (протеинлар ва гистонлар) дир.ДНК нинг асосли оксил билан комплекси-дезоксирибонуклеопроtein ҳамма хромосомаларнинг 90% массасини ташкил этади. ДНК нинг миқдори ҳар бир тур учун доимий, РНК ва кислотали оксилларнинг миқдори эса ўзгарувчан бўлади ва хромосомаларнинг ташкил бўлишида асосий роль ўйнамайди. Минерал компонентлардан кальций, магний ионлари бўлади.

Кариотипнинг ўзгариши

Хужарайларнинг нормал хромосома ноборини ўзгариши хромосомалар структураларининг ўзгариши билан боғлиқ. Хромосомаларнинг сонини ўзгаришига **полиплоидия** ва **анеуплоидиялар** киради. Полиплоидияда хромосомалар сони гаплоиддагига нисбатан каррали нисбатда ўзгаради, натижада, одатдаги диплоид ($2n$) хужайра ўрнида триплоид ($3n$), тетраплоид ($4n$), октаплоид ($8n$) хужайралар ҳосил бўлади. Одамларда диплоид хужайра 46 та, триплоидлар эса 69 та хромосомага эга бўлади.

Полиплоидия ўсимликлар дунёсида кенг тарқалган. Кўпчилик турлар хромосомалар сонининг каррали иккиланиши натижасида ҳосил бўлади (жадвал,3).

3 жадвал

Бўғдой полиплоидлари.

Турлар	Диплоид хужайраларда хромосомалар сони($2n$)	Гаметаларда хромосомалар сони(n)
Triticum monococcum	14	7
Triticum dicoccum	28	14
Triticum vulgare	42	21

Полиплоидияни экспериментал йўл билан ҳосил қилиш жуда осон. Бунинг учун хужайра бўлинаётганда алколоид-колхицин таъсир эттирилади. Бунда митотик аппарат бузилади, иккиланган хромосомалар қутбларга тортила олмай ўртада қолади. Колхициннинг таъсири тўхтатилгандан сўнг хромосомалар умумий ядрони ҳосил қилади. Бундай хромосомалар сони 2 марта кўп бўлади.

Шу йўл билан олинган полиплоидиялар селекцияда кенг ишлатилади. Бизда триплоид шакарқамиш, тетраплоид бўғдой кенг тарқалган.

Анеуплоидияда хромосомалар сонининг ортиши ёки камайиши гаплоидга нисбатан каррали нисбатда бўлмайди. Бундай организмлар кам ҳаётий бўлади. Анеуплоид хужайралар кўп хужайрали организмларда хужайранинг бўлинишини нормал бўлмаганидан доимо ҳосил бўлиб туради, улар тезда ўлади.

Хромосомалар редупликацияси

Хромосомаларнинг иккиланиши асосида ДНК автосинтези ётади. Бир вақтни ичида оксил синтези ҳам бўлгани учун, уни хромосомалар редупликацияси деб айтиш мумкин.

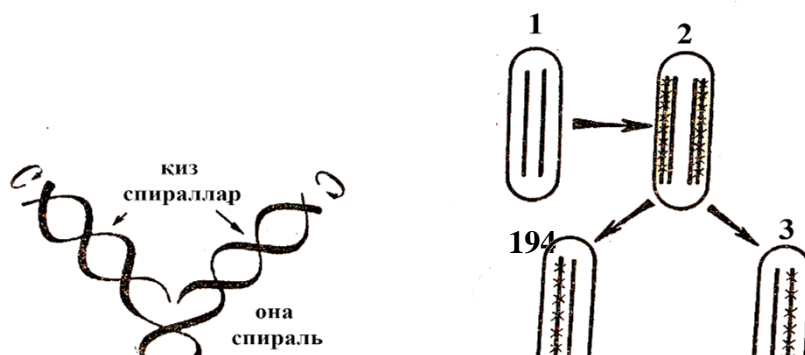
Хромосомалар редупликациясини тахлили учун радиофаол индикатор-нишонланган водород атоми-третий тутувчи тимидин кенг қўлланилмоқда.

Тимидин ДНК молекуласида бўлувчи махсус азотли асос тиминни ўтмишдошидир. Нишонли атом третийга эга бўлган тимидин тиминга айланиб янги синтезланган ДНК таркибига бирикади. Радиофаол белгига қараб янги синтезланган ДНК ва хромосоманинг тақдирини кузатиш мумкин. Бундай текширишлар автордиография методи билан ўтказилади. Радиофаоллик махсус фотоплёнкаларга кўчирилади, препаратларда эса бир вақтни ичида белгини ҳам, хромосомани ҳам кўриш мумкин.

Тейлорнинг биринчи тажрибалари (1957) бу ҳақда аниқ натижалар берди. Редупликация ўтган ҳамма хромосомалар белгили бўлиб қолган. Ҳар бир иккиланган хромосома ҳам эски, ҳам янги синтезланган ДНК ни ўзида тутуди. Аввал нишонланган хромосомалар радиофаол тимидинсиз муҳитда бўлинганда, ҳам нишонли, ҳам нишонсиз хромосомалар ҳосил бўлади. Бу тажрибаларни кўрсатишича, ҳар бир хромосома иккита суббирлик-хроматидаларни ўзида тутуди.

Иккала ипнинг ҳар бири ўзини ёнида, кейинчалик хромосомага айланадиган янги ипни ҳосил қилади. Ҳар бир хромосома эса битта эски полухроматиддан ва битта янги синтезланган нишонли ДНК тутувчи полухроматидадан иборат. Шунинг учун биринчи митозда (нишонли тимидин кирититилганда) иккала хромосома нишонли бўлади.

Кейинги бўлинишда ҳар бир полухроматида ДНК ни янгидан синтезлайди, аммо бу нишонсиз бўлади. Иккита янги хромосомадан фақат биттадан полухроматида нишонли бўлади. Нишоннинг бундай тарқалиши полуконсерватив тарқалиш дейилади (52 расм).



52-расм. Хромосомалар редупликацияси схемаси.

А-ДНК спиралининг ёзилиши; В- тимидин билан нишонланган хроматиданинг биринчи ва иккинчи бўлишлардаги ҳолати: 1-иккита хроматидали нормал хромосома; 2-ДНК синтези ва митоздан олдин хроматидаларнинг иккиланиши; 3-биринчи бўлинишда, нишонланган ва нишонланмаган хроматидаларни ажралиши; 4-иккинчи бўлиниш олдидан нишонланмаган хроматидаларни ҳосил бўлиши; 5-иккинчи бўлиниш ва хроматидаларнинг тарқалиши.

S-даврда хужайрада ДНК ва хромосома редупликацияси қатъий тартибда ўтади. Ҳар бир хромосома редупликацияси маълум вақтда бошланиб, маълум вақтда тугайди ва бу вақт ҳар хил хромосомалар учун турлича бўлади. Хромосомаларнинг алоҳида участкаларида ҳам редупликация бир вақтда бошланиб, бир вақтда тугамайди. Шундай қилиб, редупликация ҳар хил хромосомаларда ҳам, шунингдек хромосоманинг узинаси бўйлаб ҳам асинхрон-турли вақтда юз беради. Бунинг механизми ҳали аниқ эмас. Афтидан, и-РНК синтези кетаётган хромосомаларнинг деспиралланган қисмлари ҳар қачон S-даврнинг биринчи ярмида редупликацияга учрайди, спиралланган нофаол қисмлар эса, S-даврнинг иккинчи ярмида редупликацияга учрайди.

Одамнинг баъзи хромосомалари (1,2,16) редупликацияси хромосомалар учларида анча тез бошланади ва центромера зонасида тугайди. Конденсация ҳолидаги хромосомаларда ёки уларнинг баъзи қисмларида редупликация анча кейин тугаши ҳам мумкин. Масалан, одам хужайрасида S-даврнинг охирида ҳар доим жинсий хроматин ҳосил қилувчи иккинчи X-хромосома редупликацияланади.

Хромосомаларнинг спиралланиши.

Хромосомалар **ташқи** ва **ички** спиралланади. Ташқи спиралланиш (интерфазада хромосома, хроматид ёки полухроматидларнинг буралиши натижасида вужудга келади) ва ички спиралланиш (профаза ва метафаза оралиғида бўлади, яъни алоҳида ёки иккита қиз хроматидларнинг ичида) бўлади. Ички спиралланиш мейозда яхши кузатилади. Хромосомада катта ва кичик спирал бўлиб, катта спирал маълум диаметрга етгач, кичик спирал пайдо бўла бошлайди. Ҳар иккала спирал хромосомалар иккиланганини вужудга келтиради ва уни **иккиланган спирал** дейилади.

Профазадан бошлаб хромосомалар кучли спираллана бошлайди. Метафазада кичик спиралнинг спиралланиши туфайли спиралнинг диаметри катталашади ва йўғонлашади. Анафазада спирал структураси ўзгармайди, телофазада спирал бўшашади, деспираллашади ва интерфаза ҳолига ўтади. Икки ёки ундан кўпроқ хромосома ипларининг ўзаро буралишидан икки тип спираллар ҳосил бўлади. **Паранемик** спиралланишда иплар бири иккинчисига кириб тургандек бўлиб, улар бир-бирларидан осон ажралади.

Плектонемик спиралланишда иплар соч ўрилиши каби бўлади ва уларнинг бир-бирларидан ажралиши қийин бўлади (53 расм). Ҳайвон ҳужайралари профаза хромосомаларида ҳам хромонемалар яхши кўринади. Бу икки ҳолда алоҳида хромонемалар бир-бирига яқин турган халқалар шаклида кўринади.

Метафаза босқичида ультраюпқа кесмаларда хромосома таркибида хромомералар кўринмайди. Кечки анафаза, эртаки телофазада митотик хромосомалар деконденсацияси юз берган сари хромонемалар кўрина бошлайди. Анафаза охирида



A



B

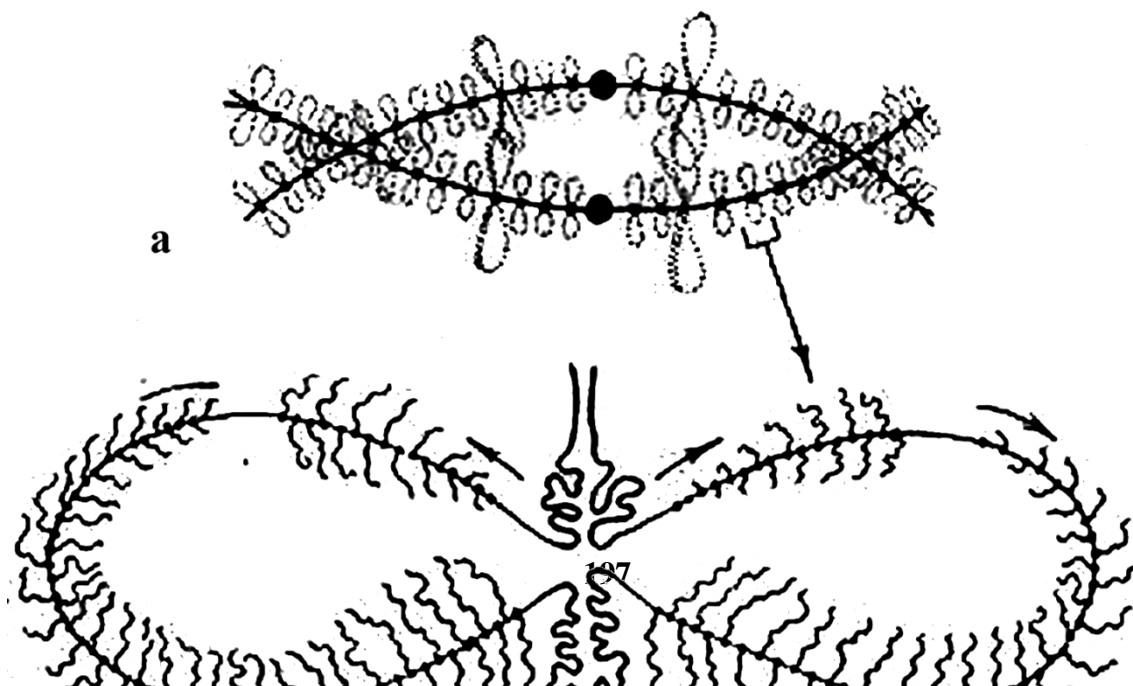
53-расм. Хромосомаларнинг спиралланиш схемалари.
А-паранемик, В-плектонемик.

хромосомалар қарама-қарши қутбларга етиб борганда йўғонлиги 0,2 мк келадиган хромонемалар кўринади. Бу даврда хромосоманинг барча структураси ғоваклашади, хромонемалар бир-биридан ажралади. Бу жараён айниқса, телофазада жуда яхши кўринади.

Хромосомаларда узунаси бўйлаб қора белбоғлар яъни дисклар жойлашади. Дисклар оралиғида оқиш зоналар бўлади. Дисклар доимо интенсив бўялади.

Айрим икки қанотли ҳашоратлар личинкасининг маълум ривожланиш даврида дисклар йўғонлашиб, ўлчами катталашади, уларни **пуффлар** ёки **Балбияни халқаси** дейилади. Пуффлар битта дискдан ёки ёнидаги дисклардан ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Уларнинг баъзилари **лампа чўткаси** типидagi хромосомаларга ўхшаш бир қатор ҳалқаларни ҳосил қилиб ён ўсимталар бериши мумкин(54 расм).

Лампа чўткаси типидagi хромосомалар политеп хромосомаларидан ҳам узун бўлиб, мейознинг биринчи бўлинишида диплонома босқичида кузатилади. Бунда хромосоманинг маркази камида тўртта хроматиддан ташкил бўлади, уларга ён ўсимталар бирикади.



54-расм. Диплотена боскичида “лампа чёткаси” хромосомаларининг тузилиши. а-икки хиазмали бивалентда жуфт ён ўсимталарини ҳосил бўлиши; б-қиз хроматидасида жойлашган бир жуфт ён ўсимталар.

XXIII боб. Нуклеин кислоталар.

Нуклеин кислоталар биринчи бўлиб 1868 йилда Ф. Мишер томонидан лейкоцит ҳамда сперматозоидларнинг ядроларида топилди. “**Нуклеин кислоталар**” атамаси 1889 йилда қабул қилинди.

Нуклеин кислоталарининг 2 хили маълум: **дезоксирибонуклеин кислотаси-ДНК ва рибонуклеин кислотаси-РНК**. ДНК деярли ҳамма вақт ядрода, РНК эса ҳам ядрода, ҳам цитоплазмада бўлади. ДНК молекуласининг структураси жиҳатидан кимёда маълум бўлган биронта ҳам бирикмага ўхшамайди. ДНК молекуласи бир-бирининг атрофида спирал шаклида буралган 2 та параллел занжирдан иборат (илова, 35 б). ДНКдаги қўшалок спирал жуда узун бўлади, деярли 5 мк га етади. ДНК молекуласи энг йирик оксил молекуласидан 50 баробар узунроқ. Шунга мувофиқ ҳолда ДНКнинг молекуляр оғирлиги жуда катта бўлиб, 10 млнга етади. Яқинда молекуляр оғирлиги 130 млн ли ДНК топилди, унинг молекуласининг узунлиги 50-60 мк. Бу рақамлар қўшалок спиралга тааллуқли бўлиб, ҳар бир ипга унинг ярми тўғри келади.

Кимёвий жиҳатдан ДНКнинг ҳар бир занжири **полимер** бўлиб, унинг мономерлари **нуклеотидлар**дир. Уларнинг сони миллионгача бўлиши мумкин. Полинуклеотид занжирида нуклеотидларнинг бирин-кетин жойлашиши нуклеин кислоталарнинг бирламчи структурасини ифодалайди. Бу ҳар бир нуклеин кислота учун ўзига хос бўлади ва у молекуланинг турли-туман бўлишини таъмин-

лайди. Ҳар бир тур организмда нуклеин кислоталар ўзига хос нуклеотидлар бирин-кетинлигига эга, бу уларнинг ўзига хос белги ва хусусиятга эга бўлишига олиб келади.

Нуклеин кислоталарнинг иккиламчи структураси нуклеотид аъзоларнинг масофавий жойланишидан келиб чиқади. Параллел занжирда ёнма-ён жойлашган нуклеотидларнинг водород боғ орқали **комплементар** бирикишидан ДНК ҳосил бўлади. Эукариот хужайраларда нуклеин кислоталарнинг ҳар икки хили бўлади, вируслар эса фақат улардан бири – ДНК ёки РНК ни ушлайди.

Нуклеин кислоталарнинг биологик аҳамияти генетик ахборотни сақлаш, реализация қилиш ва узатишдан иборат. Нуклеин кислоталар иммунологик, нейрологик, шунингдек, биосинтетик жараёнларни бошқаришни амалга оширади. Нуклеотид 3та молекуланинг: 1) азотли асос-пурин ёки пиримидин, 2) оддий карбон сув-пентоза-рибоза ёки дезоксирибоза, 3) фосфат кислота молекулаларининг кимёвий йўл билан бирикишидан ҳосил бўлган бирикмадир.

ДНК молекуласининг тузилишида 4 хил нуклеотид қатнашади. Булар азотли асосининг структураси жиҳатидангина фарқ қилади.

Бир нуклеотиддаги азотли асос аденин деб аталади, нуклеотид ҳам худди шу ном билан аталади. 2-нуклеотиднинг азотли асоси гуанин, нуклеотида гуанин деб юритилади. 3-нуклеотиддаги азотли асос цитозин деб, нуклеотида ҳам цитозин, 4-нуклеотиддаги азотли асос тимин деб, унинг нуклеотида тимин деб аталади (илова,35).

Нуклеотидларнинг номлари қисқарган ҳолда уларнинг биринчи ҳарфлари билан номланади, яъни: Аденин-А, Гуанин-Г, Цитозин-Ц ва Тимин-Т.

Ҳар бир ДНК да нуклеотидлар қатъий, муайян ва ҳамisha доимий тартибда жойлашади. Ҳар хил ДНКлар фақат нуклеотидларнинг жойланиш тартиби билан фарқланади. Шунингдек, ДНК нинг ўнг ва чапга бурилганлари ҳам кузатилган(илова,36).

Сўнгги йилларда текширишларни кўрсатишича, ДНК нинг бир занжиридаги нуклеотидларнинг жойланиши 2-занжирдаги нуклеотидлар таркибига қатъий боғлиқ. Бир занжирдаги нуклеотиднинг рўпарасига 2- занжирнинг нуклеотида жойлашади ва ДНК молекуласида шотисимон кўринишни ҳосил қилади. У азотли асосларнинг хоҳлаганча комбинацияда бирикишидан ҳосил бўлмас экан. Молекулаларнинг конструкцияси мустаҳкам бўлиши учун поғоналари бир хил узунликка эга бўлиши керак. Лекин аденин билан гуанин ўзларининг катталиги жиҳатидан тимин билан

цитозиндан анча йирик. Аденин ва гуанин 12 Å бўлса, тимин ва цитозиннинг ҳар бирининг катталиги 8 Å. Икки занжир орасидаги масофа эса 20 Å га тенг. Шунинг учун поғонанинг ҳосил бўлишида битта катта, битта кичик азотли асос қатнашиши шарт.

Аммо, азотли асоснинг кимёвий тузилиши бир-бирлари билан хоҳлаган комбинацияларда бирикишига имкон бермайди: Аденин цитозин билан, гуанин эса тимин билан бирика олмайди. Шунинг учун ДНКнинг молекуляр шотиси қуйидагича поғоналаргагина эга бўлади:

аденин-тимин	тимин-аденин
гуанин-цитозин	цитозин-гуанин

ДНКнинг қўшалок занжири молекуласида азотли асослар худди шу комбинациядагина учрайди. Агар қандайдир усул билан ДНК молекуласидан бирор азотли асосни олиб ташласак, унинг ўрнини фақат худди шундай асос олиши мумкин, бошқалари катталиги жиҳатидан ҳам, кимёвий боғ ҳосил қилиш жиҳатидан ҳам тўғри келмайди. ДНК нинг бундай тузилиш принципи **комплементарлик** дейилади.

Молекуляр поғонанинг ҳосил бўлиши учун аденин тиминнинг, гуанин цитозоннинг зарурий тўлдирувчилари ҳисобланади. Шуларни ҳисобга олганда ДНК молекуласининг ҳар иккала занжирининг нуклеотидлари бир-бирига тўлдирувчилардир.

Агар ДНК молекуласининг занжиридан бирини тегишли нуклеотидларга ва ферментларга эга бўлган кимёвий муҳитда ушлаш мумкин десак, у ҳолда занжир автоматик равишда иккинчисини тузиб олар эди. Бунда ҳосил бўлган иккинчи занжир аввалгисининг тўлдирувчиси бўлади.

Шундай қилиб, қулай шароитда керакли нуклеотидлар етарли бўлганда, махсус ферментлар иштирокида ажралган ДНК занжирларидан янги ДНК молекулалари ҳосил бўлади. Бу ДНК **редупликацияси, репликацияси** ёки **авторепродукцияси** дейилади. Хужайралар бўлинишдан аввал худди шу йўл билан ДНК миқдори 2 ҳисса ортади ва қиз хужайралардаги ДНКнинг миқдори она хужайралардаги билан тенглашади.

ДНК редупликацияси оксил-ферментларнинг фаолияти натижасида амалга ошади. Фермент ДНК полимераза 2 занжирли ДНК молекуласи бўйлаб гуё “ўрмалаб” боради ва орқасида иккита янги ДНК ҳосил бўлаверади(илова,37).

РНК-Рибонуклеин кислотаси.

РНК структурасида кўшалок спирал бўлмайди. Улар ДНК занжирларидан бири каби тузилган. РНК ҳам ДНК каби полимер. Уларнинг мономерлари ҳам нуклеотидлардир. Улар ҳам 4 хил бўлиб, улардан 3 тасининг азотли асоси ДНКдаги билан бир хил - А, Г, Ц. ДНКдаги тиминни ўрнига РНКда унга яқин бўлган **урацил (У)** бўлади. Тимин билан унинг фарқи тиминдаги метил группанинг ортиқлигидадир. Шунинг учун тиминни метилурацил деб юритилади. Яна ДНК билан РНКнинг фарқи карбон сувли қисмининг характерида ҳамдир. ДНКда дезоксирибоза бўлса РНКда рибоза бўлади. Шунинг учун ДНК-**дезоксирибонуклеин** кислота ва РНК-**рибонуклеин кислота** деб номланган. Нуклеотидлар ДНК дагидек бир-бири билан углевод ва фосфор кислотаси орқали бирикади.

ДНКдан фарқ қилиб, РНКнинг миқдори доимий эмас. Оксил синтези бўлаётган хужайраларда унинг миқдори ортади.

РНК нинг бир неча хиллари бор. Улардан бири **транспорт РНК (т-РНК)**. Бу РНК нинг молекуласи анча қисқа, ҳаммаси бўлиб, 80-100 нуклеотиддан ташкил топган. Молекуляр оғирлиги эса 25-30 мингга тенг. Т-РНК фақат цитоплазмада бўлади. Уларнинг вазифаси аминокислоталарни оксил синтезлаётган рибосомага ташишдан иборат. Умумий РНКнинг 9-10% ини ташкил этади.

РНКнинг 2-хили **ахборот ёки информатсион РНК(м-РНКдеб ҳам аталади)**, унинг молекуласи 300-3000 нуклеотиддан иборат бўлиб, молекуляр оғирлиги 20000-1млн гача. И-РНК молекуласи ҳам ядро, ҳам цитоплазмада бўлади, унинг вазифаси ДНКдан рибосомада синтезланаётган оксил структурасига ахборотни олиб ўтишдан иборат. Унинг миқдори умумий РНКнинг 1 % ини ташкил қилади.

РНК нинг 3-хили **рибосомал РНК (р-РНК)** дир. Бу энг узун РНК бўлиб, унинг таркибига 3-5 минг нуклеотид киради, молекуляр оғирлиги 1-1,5 млн. Р-РНК рибосоманинг кўпгина қисмини, умумий РНК нинг 90% ини ташкил қилади. Барча хил РНК лар ДНК дан ҳосил бўлади (илова,38)

VIII қисм

Хужайраларнинг кайта тикланиши.

XXIV боб. Хужайранинг митотик ва ҳаётӣ цикли.

Хужайра назариясининг асосий қоидаларидан бири, хужайра янгидан ҳосил бўлмайди, балки аввалдан мавжуд бўлган хужайранинг бўлиниши йўли билан ҳосил бўлишидир. Одам организмни ташкил қилган миллиардлаб хужайралар оталанган тухум-зиготанинг кетма-кет бўлиниши натижасида ҳосил бўлади. Кетма-кет бўлинишлар янги хужайраларнинг пайдо бўлишига олиб келади, улардан эса кўп хужайрали организмнинг турли структуралари ривожланади. Муртақ, хужайраларнинг кўпайиши ва ихтисослашуви ҳисобига ўсади ва вояга етган организмга айланади.

Организмнинг ривожланиши жараёнида хужайраларнинг кўпайиши ҳар бир турнинг генетик аппарати назорати остида амалга ошади. Хужайраларнинг кўпайиши организмнинг бутун ҳаёти давомида, унинг ички талаби, ички ва ташқи муҳит шароитларига боғлиқ ҳолда юз беради. Ўсимликларнинг ўсиши уларнинг маълум қисмларида янги хужайраларнинг пайдо бўлиши натижасида юз беради. Масалан, меристема учигаги хужайраларнинг кўпайиши ҳисобига илдиз ва поянинг бўйига ўсиши, камбий хужайраларининг кўпайиши ҳисобига эса уларнинг йўғонлашиши юз беради. Булардан фарқ қилиб, ҳайвонларда вояга етган организмда тана мутаносиблиги юзага келгач, фақат шу организмнинг ўлган хужайраларининг ўрнини қоплаш учунгина хужайраларнинг бўлиниши содир бўлиб туради.

Хужайраларнинг кўпайиши битта хужайрадан иккита хужайранинг шунчаки ҳосил бўлишигина эмас, балки она хужайрадаги ахборот билан айнан бир хил ахборотга эга бўлган иккита хужайранинг ҳосил бўлишидир. Шунинг учун, хужайранинг иккиланиши жараёнини хужайрада бўладиган ахборотни аниқ иккиланиши ва қиз хужайраларга бир хил тарқалиши усули деб билмоқ керак.

Маълумки, ДНК бошқарув маркази ҳисобланганлиги учун хужайра бўлинишида ядрогаги ўзгаришларга эътиборни қаратмоқ даркор. Барча эукариот хужайраларда кўпайиш жараёни умуман олганда ўхшаш, аммо баъзи модификациялар ҳам учраши мумкин.

Прокариот хужайралар мураккаб махсус тузилмалар ҳосил қилмай, тўғри -бинар йўли билан бўлинади. Бунда янги икки ДНК молекуласи қиз хужайраларга тўғри тақсимланади.

Одатда, хужайра бўлинишидан аввал хромосомалар иккиланади ва ДНК синтезланади. Бу барча прокариот ва эукариот хужайралар учун умумийдир.

Хужайраларнинг бўлиниши умумий репродукция (қайта ишлаб чиқариш)нинг бир қисмидир. Хужайра элементар биологик система сифатида бўлиниш йўли билан ўзининг узулуксиз ҳаётини давом эттиради.

Бир хужайрали организмлар бўлинишида иккита организм ҳосил бўлади, яъни бўлиниш бу турнинг индивиди сонининг ортиши учун хизмат қилади. Умуман олганда, хужайранинг иккиланиши циклик жараён ҳисобланади, чунки бир иккиланишнинг маҳсули бўлган қиз хужайралар яна бўлинади.

Хужайранинг бир бўлинишдан иккинчи бўлинишга қадарли ҳаётини **хужайра цикли** дейилади. Бу турли хужайралар учун ҳар хил бўлади. Масалан, бактериял хужайралар учун у 20-30 мин, туфелька инфузорияси учун-12-14 соат, карнайча инфузорияси учун -2-3 сутка, амёба учун – 5 суткани ташкил қилади. Хужайра циклининг давомийлиги ҳарорат ва атроф муҳит шароитларига боғлиқ. Хужайра цикли иккита асосий босқичларга бўлинади:

- 1) ядро материалининг тўғри тақсимланишини таъминловчи митоз;
- 2) митозга тайёргарлик содир бўладиган икки бўлиниш оралиғи-интерфаза.

Кўп хужайрали организмлар хужайраларининг кўпайиши ҳар хил. Ҳайвон организми хужайралари эртаки эмбриогенезда тез-тез бўлинса, катта ёшда бу қобилиятни йўқотади. Юмалоқ чувалчангларда хужайраларнинг бўлиниши эмбрионал таракқиёт тугагандан сўнг тўхтайтиди.

Юксак умуртқалиларда турли тўқима ва орган хужайраларининг бўлиниш қобилияти ҳар хил. Буларда бўлиниш қобилиятини тўлиқ йўқотган хужайралар бўлади (нерв). Организмда доимо янгиланиб турадиган тўқима хужайралари (эпителий, бириктирувчи тўқима) ҳам бор. Эпителийнинг базал қатлами хужайралари, ингичка ичак крипталарининг (шилимишиқ қобикнинг ботиб киришидан ҳосил бўлган найчалар) хужайралари, кўмик ва талоқ хужайралари доимо кўпайиб туради ва ўлган хужайралар ўрнини тўлдиради.

Катта организмларда ўсиш тўхтаган бўлса ҳам хужайраларнинг бўлиниши давом этади. Бу билан **физиологик регенерация** амалга ошади.

XXV боб. Митоз

Ўсимлик, ҳайвон ва содда ҳайвонлар учун умумий бўлиниш усули **митоздир**. Бу жараённинг биологик маъноси шуки, бунда иккита қиз ҳужайралар ҳосил бўлиб, улар бир хил сондаги хромосомалар ва уларда бўлган ДНК га эга.

Митозга тайёргарлик. Кўпаяётган ҳужайралар ҳаётида бўлиниш оралиғидаги давр- интерфаза ва айнан митоз фарқланади.

Интерфазада ҳужайра ўсади, ишлайди ва митозга тайёрланади. Ҳужайраларнинг бўлинишга тайёрланишида қатор жараёнлар амалга ошади:

1. Цитоплазманинг ҳамма макромолекулали компонентларининг иккиланишини таъминловчи ҳужайранинг ўсиши;
2. Хромосомаларнинг редупликацияси;
3. Митотик марказларнинг иккиланиши;
4. Митотик аппарат оқсилларининг синтези;
5. Энергия захирасини тўпланиши.

Ҳужайранинг ўсишида бир вақтнинг ўзида ядро ва цитоплазманинг массаси ортади. Бунда ядронинг цитоплазмага нисбати ҳамма тип ҳужайралар учун нисбатан ўзгармас бўлиб қолади.

Оталанган тухумнинг майдаланишида ўсиш фазаси бўлмайди. Бўлиниш жуда тез бўлади ва борган сари майда ҳужайралар ҳосил бўлади. Соматик ҳужайралар эса бўлинишдан сўнг, аввалги катталигига ўсиб етади, кейин митозга киришади. Митоз вақтида синтетик процесслар вақтинча тўхтаб туради. Бунда и-РНК нинг ҳосил бўлиши ва цитоплазмага ўтиши тўхтади.

Митоз ҳужайранинг ҳамма қисмини ўз ичига олса ҳам, кўпроқ ядронинг табиати (хромосомаларнинг ҳосил бўлиши) ва митотик аппаратни ҳосил қилаётган ҳужайра марказининг (центриола) функцияси қизиқтиради.

Ҳужайраларнинг митотик бўлиниши қуйидаги 4 та босқичга ажратилади: **профаза, метафаза, анафаза** ва **телофаза** (илова,39).

Профаза. Бўлинишнинг бошланиши, ҳужайранинг қандай шакли бўлишидан қатъий назар унинг қутбланиши билан характерланади. Қутбланиш центриолаларни қарама-қарши томонга тарқалиши ва улар орасида **веретено (дук)**ни ҳосил бўлиши билан амалга ошади. Қутбларнинг мавжудлиги бўлинаётган ҳужайра экватори текислигини (юзасини) белгилайди. Центриолалар ва веретено ипларини **митотик аппарат** деб аталади. Центриолаларнинг тарқалиши эртаки профазада бошланади,

митотик аппаратнинг тўлиқ шаклланиши эса профазанинг охирида тугайди. Охирги маълумотларга қараганда, центриола ҳам хужайранинг авторепродукцияловчи системасига қарар экан. Хужайра бўлиниши бошлангунча центриолалар иккиланган, яъни сони икки марта ортган бўлар экан (илова,39).

Ажратиб олинган митотик аппаратни таҳлил қилишнинг кўрсатишича, унинг 90 проценти оқсиллардан, қисман РНК, полисахарид ва липидлардан иборат экан. Митотик аппаратнинг оқсиллари митоз бошлангунча ҳам цитоплазмада бўлади. Митотик аппаратнинг иплари цитоплазманинг бошқа қисмига нисбатан зичланганроқдир.

Шундай қилиб, профаза даврида цитоплазмада иккиланган центриолалар кутбларга тарқалар экан, митотик аппаратнинг аввал синтезланган оқсиллари эса веретенони ҳосил қилар экан. Бу фазада ядро бироз бўртади, хромосомаларнинг спиралланиши натижасида хроматин иплари йўғонроқ бўлиб қолади. Кейинроқ, спиралланишнинг давом этиши натижасида хромосомалар йўғонлашади ва алоҳида иплар шаклида кўринади. Бу вақтда хромосомаларнинг қўшалок эканлиги билинади. Шу билан бирга ядроча эриб кетади. Кўп ҳолларда, ядрочанинг РНК си йўқолиб кетмай хромосома билан боғлиқ бўлади. Профазанинг охирги босқичи ядро қобиғининг емирилиши бўлади. Ультрабинафша нурлар таъсири остида профазанинг бошланишини орқага қайтариш, яъни интерфазага қайтариш мумкин экан. Аммо, профазанинг ўртасидан қайтариш мумкин эмас-барибир хужайра бўлинади.

Метафаза. Ядро қобиғи эриб кетгандан кейин хромосомалар цитоплазмада тартибсиз ҳолда жойлашади. Метафазада хромосомалар калталашади ва экваторга кўчиб экватор пластинкасини ҳосил қилади. Хромосомаларнинг бу ҳаракати **метакинез** деб аталади.

Калта тортган хромосомаларда марказий тортма (перетяжка) центромера ёки кинетохор аниқ кўринади. Кўп кузатишларнинг кўрсатишича метакинезда асосий ролни кинетохор ўйнайди. Бу вақтда митотик аппарат тўлиғича ташкил топган бўлади. Уларнинг иплари орасида кинетохорларга бириккан, бир кутбдан иккинчи кутбга тортилган ипларни кўриш мумкин. Электрон микроскопни кўрсатишича, веретено иплари диаметри 150-200 Å келадиган найчалар тутамидан иборат экан. Улар ҳамма вақт кинетохор билан боғлиқ бўлади(илова,33 га қаранг). Хромосомалар икки кутбнинг

ўртасида жойлашади Кинетохорлари бузилганда хромосомалар ҳаракат қила олмайдилар.

Метафазада хромосомаларнинг жойланиши веретенонинг фаолиятидан келиб чиқади. Хромосомалар бирламчи тортма қисмида қайрилган бўлади, кинетохорлар аниқ экватор текислигига жойлашади(илова,39,b).

Агарда метафазада колхицин таъсир эттирилса, веретено емирилади, хромосомалар кутбларга тарқала олмайди,хужайра бўлина олмай, тетраплоид бўлиб қолади.

Метафазада хромосомалар яхши кўрингани учун уларни санаш осон бўлади .

Анафаза. Бу фазада хромосомалар экватор текислигидан кутбларга томон ҳаракат қилади. Уларнинг ҳаракати секин бўлиб, 1 минутда 1мк масофани ўтайди.

Хромосомаларнинг ҳаракати веретено ипларининг қисқариши билан боғлиқ бўлибгина қолмай, бу вақтда хужайранинг ўзи ҳам чўзилган бўлади, бу кутблар орасидаги масофани орттиради ва у билан хромосомаларнинг тарқалишига имкон беради (илова,39,c).

Шундай қилиб, бу фазада кинетохорлар билан бириккан қиз хромосомалар ажралишади ва кутбларга ҳаракат қилади. Шунинг учун аввал иккиланган хромосомалар 2 га тенг тақсимланади.

Телофаза. Бу фазада тарқалган хромосомалар кутбларда ғуж бўлиб тўпланади ва хромосомалар атрофида алоҳида пуфакчалар ҳосил бўлади, улар бир-бири билан қўшилиб, ядронинг ички мембранасини ҳосил қилади. Ташқи ядро мембранаси эндоплазматик тўрнинг цистерналаридаги пуфакчалардан тикланади. Ядронинг тикланиши хромосомаларнинг деспириалланиши ва ядрочанинг ҳосил бўлиши билан тугайди (илова,39,d).

Цитокинез. Анафазанинг охири ёки телофазанинг бошида цитоплазманинг ажралиши-**цитокнез** юз беради. Ҳайвон хужайраларида экваторда эгатча ҳосил бўлиб, у чуқурлашади. Бу цитоплазманинг ташқи қобиғининг қисқаришидан ҳосил бўлади.

Ўсимлик хужайраларида экватор текислигида, электрон микроскопнинг кўрсатишича пуфакчалар бўлади. Улар бир-бирлари билан қўшилиб ҳар иккали хужайранинг мембранасини ҳосил қилади(21 расмга қаранг). Сўнг, бу мембранада целлюлозали қобиқ ҳосил бўлади. Ҳар иккала ҳосил бўлган хужайранинг бириккан жойида кичкинагина танача-**фрагмопласт** шаклланади. У веретено ипларининг қолдиғидир.

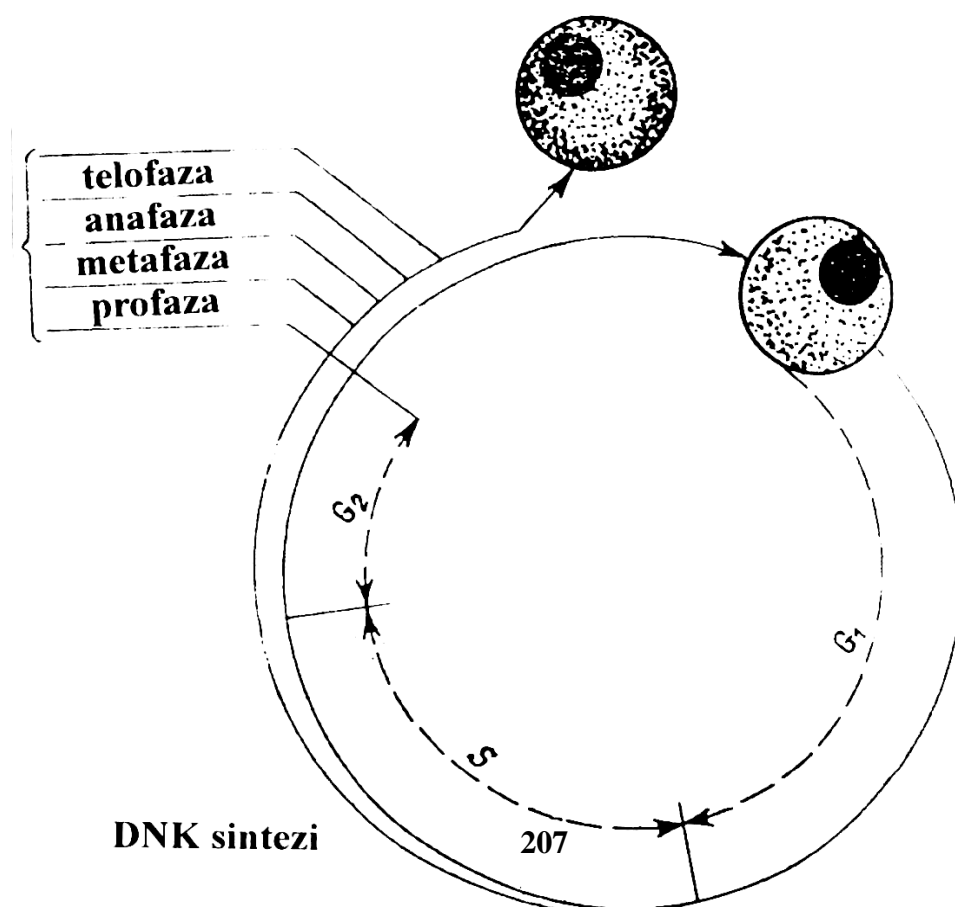
Митотик цикл

Митознинг моҳияти киз ҳужайраларга ДНК нинг тўғри тақсимланишидир. Шунинг учун, асосий эътибор ДНК ва хромосома иккиланишининг вақти ва механизмига қаратилади. Говард ва Пелклар (1953) нишонли атомлар ёрдамида биринчи бўлиб, ДНК синтезини интерфазанинг ўртасида бўлишини ва олти соат давом этишини аниқладилар. Нишонли тиминни ДНК редупликациясини ўрганишга қўллаш митотик ёки ҳужайранинг бўлиниши цикллари аниқ ўрганишга имкон беради. Соматик ҳужайраларда ДНК иккиланиши бўлиниш бошлангунча тугайди ва ҳужайра митозга хромосомалар редупликацияси тугагандан биров вақт ўтгандан кейин киришади.

Интерфазани уч даврга бўлиш мумкин:

1. Бўлиниш тугагандан кейинги – постмитотик давр -G1;
2. ДНК синтези даври – S
3. Премитотик ёки постсинтетик давр- G2. Бу даврдан кейин ҳужайра митозга киради.

Бутун циклни айлана шаклида ифодаласак, бунда митоздан митозгача бўлган даврларни ёйларда вақтга пропорционал қилиб кўрсатиш мумкин (55 расм)

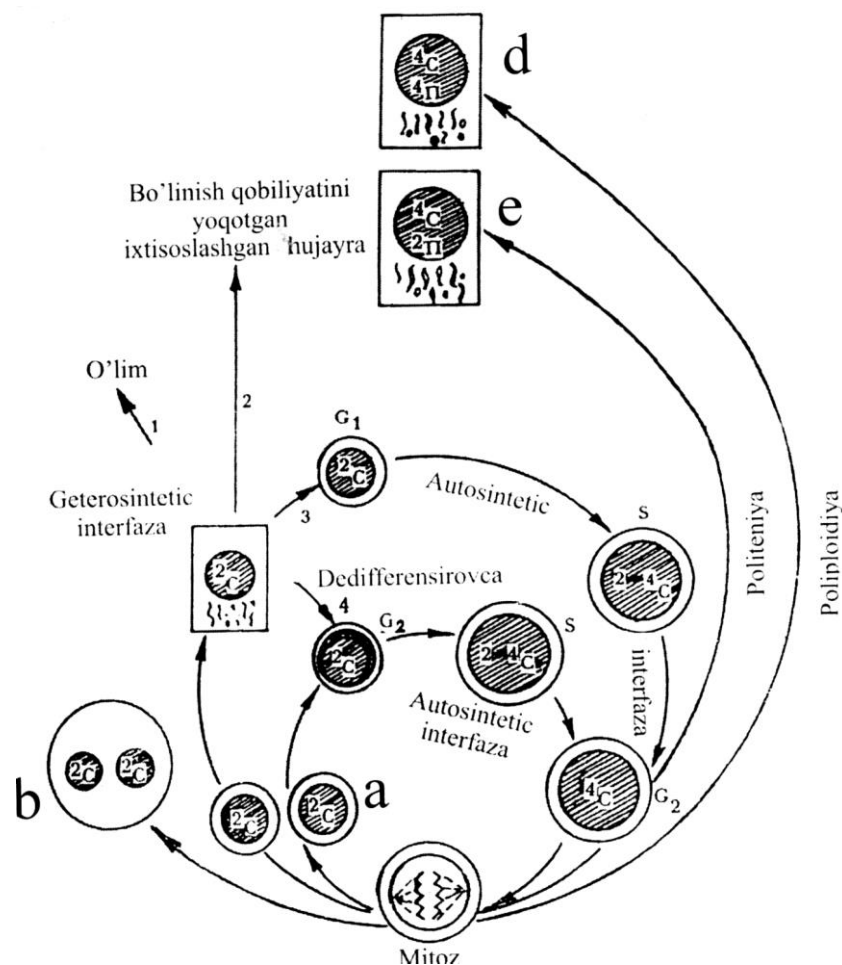


55-расм. Митотик цикл.
M-митоз, G₁-митоздан кейинги давр, S-синтетик давр,
G₂-синтездан кейинги постсинтетик давр.

Автосинтетик ва гетеросинтетик интерфазалар

Катта организм тўқималари ҳужайраларининг ҳар қандай популяцияларида деярли доимо, кўпаяётган ҳужайралар билан бирга бўлинишдан тўхтаб дифференциалланган ҳолатга ўтган ҳужайралар ҳам учрайди. Интерфазанинг бу икки ҳолатини **автосинтетик** ва **гетеросинтетик** интерфазалар деб номланади. Одатда бўлинаётган ҳужайралар қанча кўп бўлса, гетеросинтетик ҳужайралар миқдори шунча кам бўлади. Барча кўпаяётган ҳужайралар миқдори – **пролифератив пул** – автордиография методи орқали аниқланади.

Ҳужайралар циклдан митотик бўлинишдан кейин ёки митоз бошланишдан аввал чиқадилар. Кўпчилик тўқималарнинг гетеросинтетик интерфаза ҳолдаги ҳужайралари ҳужайра циклига қайтиши мумкин (56 расм).



56-расм. Хужайранинг ҳаёт циклидаги гетеросинтетик ва автосинтетик интерфазаларининг ўзаро муносабати (Bloch, Cadman, 1955).

Митознинг хиллари

Хужайранинг бўлиниши олиб келадиган натижа ва ҳосил бўлган хужайраларнинг кейинги тақдирига қараб митозни 3 хили фарқ қилинади: 1) тўғри (стволовой), 2) асимметрик ва 3) ўзгартувчи.

Тўғри митоздан сўнг иккита бир хил хужайралар ҳосил бўлади ва улар кейинчалик бўлиниб деярли бир хил хужайраларни ҳосил қилади.

Асимметрик митозда ҳар хил катталиқка эга бўлган иккита хужайра ҳосил бўлади. Уларнинг бири нормал бўлиниш қобилиятига эга, иккинчиси эса ёки фақат бўлина олмайди, ёки бир неча авлоддан сўнг бўлинишдан тўхтовчи хужайралар ҳосил қилади. Асимметрик митозни ҳар хил катталиқдаги хужайралар ҳосил қиладиган тухумнинг спирал майдаланишида кузатиш осонроқ. Бунда йирик макромерлар ва майда микромерлар ҳосил бўлади.

Бундай митозни дастлаб **дифференциялланувчи митоз** деб номланган.

Ўзгартувчи митозда ҳосил бўлаётган иккала хужайра кейинчалик қайтмас ўзгаришга учрайди. Масалан, тери эпителийсида базал мембранадан силжиётган хужайралар цитоплазмада шох моддасини йиғади ва бўлиниш қобилятини йўқотади. Бундай митозларни келиб чиқиш механизми ноаниқ.

Ҳайвон ва ўсимлик хужайраларининг баён қилинган митотик бўлиниши хилларидан ташқари плевромитоз ва ортомитоз хиллари ҳам фарқланади. Митознинг анча соддароқ хили **плевромитоздир**. Бунинг **ёпиқ плевромитоз** хилида (ядро қобиғи эримаё хромосомаларнинг тарқалиши юз беради) микронайчалар ҳосил қилувчи марказлар (ЦОМТ) сифатида центриолалар эмас, балки ядро мембранасининг ички юзасида жойлашган бошқа структуралар қатнашади. Булар аниқ морфологияга эга бўлмаган центриоляр пластинкалардир. Улардан микронайчалар бошланади. Улар иккита бўлиб, бир –биридан ажраб кетади ва ядро мембранаси билан алоқаси узилади, натижада хромосомалар билан алоқадор иккита ярим дук ипи (полуверетено) ҳосил бўлади. Митотик аппарат ҳосил бўлиши ва хромосомаларнинг тарқалиши ядро қобиғи остида амалга ошади. Бундай митоз кўпроқ содда ҳайвонларда, замбуруғларда учрайди. **Ярим ёпиқ плевромитозда** шаклланган митотик аппаратнинг кутбларида ядро қобиғи эриб кетади.

Ортомитозда ЦОМТ цитоплазмада жойлашади ва ярим дук эмас, балки икки кутбли бўлиниш дуки ҳосил бўлади. Ортомитознинг очик(одатдаги митоз), ярим очик ва ёпиқ хиллари мавжуд. Ярим очик ортомитозда цитоплазмадаги ЦОМТ дан бисимметрик бўлиниш дуки ҳосил бўлади, унинг кутбларидан бошқа жойда ядро мембранаси сақланиб қолади. Бу митоз яшил сув ўтларида, грегарионаларда, қизил сув ўтларида учрайди. Тўлиқ ортомитозда ядро қобиғи тўлиқ сақланади, унинг остида ҳақиқий бўлиниш дуки шаклланади. Микронайчалар кариолимфа (кариоплазма) да ядро ичи ЦОМТ дан ҳосил бўлади ва плевромитоздан фарқ қилиб ядро қобиғи билан боғлиқ бўлмайди. Бу митоз инфузорияларнинг микронуклеуси учун характерлидир (илова,40).

Баён қилинган бу икки митоз, асосан бўлиниш дуки структураларини келиб чиқишига асосланган.

Митотик фаолликни бошқарилиши

Хужайраларнинг митотик ва интерфаза бўлиниш ҳолатларини ўрганиш доимо янгилашиб турадиган тўқималар хужайраларида умумий қонуният борлигини аниқлашга олиб келди. Бу қонуниятга кўра кўпайиш йўли билан ҳосил бўлаётган хужайралар сони ўлаётган хужайралар сонига тенг бўлади. Афтидан, тўқимани ташкил қилган хужайралар популяцияси ўз-ўзини бошқарувчи система бўлса керак.

Митоз соҳасида йирик мутахассис бўлган Д.Мезия ҳар бир нормал хужайра бўлиниш қобилятига эга, аммо кўп ҳолларда тормозланган ёки тўсилган (блокирована) бўлади, деб ҳисоблайди. Унинг тасаввурича, хужайраларнинг митотик фаоллигини бошқарилиши тормозлаш ёки тормозни олиш принципи бўйича амалга оширилади. Албатта, тормозлаш ҳар хил даражада, ҳаттоки қайтмас даражагача бўлиши мумкин. Бу тасаввур организмда хужайраларнинг фаоллигини бошқарилиши билан мос келади. Митотик фаоллик ёки вақт бирлиги ичида бўлинаётган хужайраларнинг нисбий миқдори турли даражада бўлади. Турли органлар хужайраларида митознинг суткали ритмлари аниқланган. Энг кўп миқдор митоз тинчлик даврига, организмнинг ёки органнинг кучли функциясига паст митотик фаоллик тўғри келади. Кўп ҳолларда бу хужайранинг митотик фаоллиги гормонларни таъсири натижасида юзага келади. Масалан, қўзғолиш даврида митознинг кам бўлишига сабаб, бу ҳолларда кўп миқдорда ишлаб чиқарилувчи адреналин таъсиридир. Бўлинаётган хужайраларнинг сонини ўзгариши митоз фазаларини ўзгариши ҳисобига эмас, балки интерфазанинг турли даврларини ўзгаришига боғлиқ. Масалан, митоздан аввалги-G2 ва кейинги-G1 даврлар, айниқса турли таъсирларга сезувчан бўлади. Хужайраларнинг бу даврларда ушланиб қолиши интерфазанинг чўзилишига ва бўлинаётган хужайраларнинг умумий сонини камайишига олиб келади. Буларнинг ҳаммаси митотик фаолликка қандайдир умумий бошқарувчи механизм таъсир қилади, деган хулосага олиб келади.

XXVI боб. Амитоз

Бу ядронинг тортилиб икки қисмга тўғри бўлинишидир. Амитоз ўтган асрнинг ўрталарида баён этилган бўлиб, хужайралар кўпайишининг ягона усули деб қабул қилинган эди (Флемминг, 1882). Фақат 70-йилларда микроскопик техникани яхши ривожланиши туфайли бўлиниш процесси анча мураккаб эканлиги аниқланди.

Дастлабки олимлар амитоз деб хужайрада иккита ёки кўпроқ сондаги ядронинг бўлишини тушунганлар. Ҳозирги вақтда амитоз деб ядрони интерфаза ҳолатида бўлинишига айтилади.

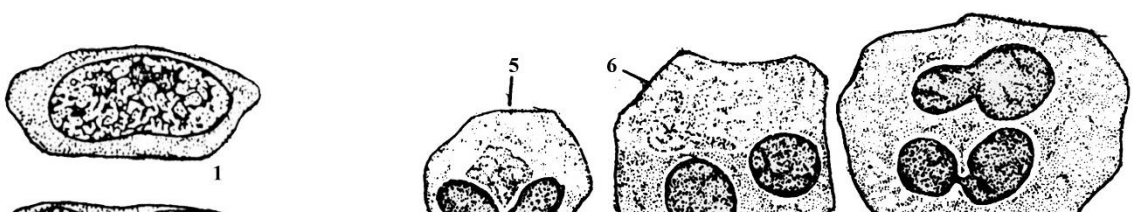
Амитозни аниқлаш ва анализнинг қийинлиги шуки, ҳозирча ДНК синтези, хромосомалар редупликацияси ва амитотик бўлиниш ўртасидаги аниқ нисбат маълум эмас. Баъзи олимлар умуман амитозни хужайралар редупликациясининг маълум шакли эканини инкор этадилар.

Амитоз битта ядронинг тенг иккига бўлинишига олиб келади. Амитознинг бошқа шаклида ядро фрагментацияланиб, ҳар-хил катталиқдаги ядролар ҳосил бўлади. Баъзан ядро бўлинади, аммо **плазматомия** содир бўлмайди. Бўлинишда ядро интерфаза ҳолида қолади ва хужайра ишлашдан тўхтамайди. Шунинг учун, амитозни митотик аппарат ҳосил қилмай, хромосомалар спиралланмай ядронинг бўлиниши деб қараш керак (57 расм). Амитозда генетик материалнинг қиз хужайраларга тўғри тақсимланиши ҳали аниқ эмас.

Амитоз бўлиниши устидаги кўплаб кузатишларнинг кўрсатишига караганда, у деярли, доимо қариган, ўлимга маҳкум бўлган ёки дегенерацияга учраётган, кейинчалик тўлиқ қимматли хужайралар ҳосил бўлмайдиган хужайраларда учрар экан. Масалан, амитоз ҳайвонларнинг эмбрион қобикларида, тухумдоннинг фолликуляр хужайраларида, трофобластнинг гигантик хужайраларида учрайди. Ўсимликларда ихтисослашган ва ўлиб бораётган хужайраларда (картошка туганаги паренхимасида, эндоспермда в.б.) ҳам учрайди.

Кўп ҳолларда, амитоз турли патологик ҳолатларда, яллиғланишда, қайта тикланишда учрайди. Амитоз бўлинишдан сўнг митотик бўлиниш бўлган ҳолатлар кузатилмаган.

Амитоз инфузорияларда алоҳида аҳамиятга эга. Уларнинг макронуклеуси кўндалангига иккига бўлинади, сўнг цитоплазма ҳам бўлинади. Шу вақтнинг ўзида микронуклеус митотик бўлинади. Бу бўлиниш орқали организм кўпаяди.



57-расм.Амитоз.

1,2,3,4-сийдик пуфаги эпителий хужайрасининг амитотик бўлиниш босқичлари;5-8-9-ядронинг тортилиб иккига бўлиниши;6-амитозга учраган иккита думалоқ ядро тутувчи хужайра;7-икки ядроли хужайрада амитотик бўлиниш;10-иккита узунчок ядроли амитотик хужайра;11-амитозда ҳар-хил ядроли хужайраларнинг ҳосил бўлиши;12-ядро фрагментларининг ҳосил бўлиши;13-ҳар-хил ядроли хужайранинг ҳосил бўлиши.

Шунинг учун, А.А Заварзин шундай фикр берди ва у ҳозир кўпчилик томонидан тасдиқланмоқда: ҳеч қандай “**генератив амитозлар**” (кўпайишнинг амитозлари) йўқ. Амитозни хужайра ядросининг функционал ҳолатларидан бири деб қараш лозим. Бундан келиб чиқадики, Флемминг томонидан берилган “амитоз” термини, хужайраларнинг кўпайиш усули маъносини йўқотди.

XXVII боб. Мейоз

Мейоз ёки **редукцион** бўлиниш, ядро бўлинишининг мураккаб жараёни бўлиб, хромосомалар диплоид ҳолатдан гаплоидга ўтади.

Организмлар тараққиётида икки хил гаметаларнинг куйилишидан бошлаб, янги организмнинг пайдо бўлгунигача, хужайрада хромосомалар сонининг қонуний ўзгаришини кузатиш мумкин. Бу **гаплофаза**—гаплоид тўпламли хромосомаларга эга бўлган фаза ва **диплофаза**—диплоид тўпламли фазалардир. Бу фазаларнинг давомийлиги турли систематик гуруҳларда турлича бўлади.

Масалан, замбуруғларнинг ҳаётини циклида гаплоид фаза кўпроқ, бошқа организмларда эса аксинча, диплоид фаза кўпроқ бўлади. Организм ҳаётини циклининг қайси босқичида боришига қараб, мейоз уч типга бўлинади: **зиготали, гаметали ва оралик. Зиготали (бошланғич) тип.** Мейоз тухум оталаниши биланок зиготада юз беради. Бу тип аскомицетлар, базидиомицетлар, айрим сув ўтлари, споралилар ва бошқа организмлар учун характерлидир. Буларнинг ҳаётини циклида гаплофаза устун бўлади. Фазаларнинг оддий галланиши яшил сув ўтларидан хламидомонадада яхши кўринади (илова,42). Унинг эркин яшовчи ҳужайраси вегетатив йўл билан кўпаяди. Бошланғич ҳужайра кўп марта бўлинади ва 2-8 та зооспораларни ҳосил қилади. Уларнинг ҳар бири ўсиб бошланғич индивид катталигига етади ва яна шу йўл билан жинссиз кўпайиши мумкин.

Жинсий кўпайишда дастлаб, бошланғич ҳужайранинг бўлинишидан гаплоид хромосомали гаметалар ҳосил бўлади. Кейин иккита гамета кўшилишиб (**копуляция**), қуйилишиб кетади ва диплоид тўпламли зиготани ҳосил қилади. Бу энди мейозга киришади, натижада тўртта вегетатив гаплоид ҳужайралар ҳосил бўлади ва цикл янгидан қайтарилади. Бунда диплоид фаза (диплофаза ёки **спорофит фаза**) жуда қисқа вақт давом этади, гаплоид фаза (гаплофаза ёки **гаметофит фаза**) ҳаётини циклининг кўпроқ қисмини эгаллайди.

Зиготали мейоз спорогира ўсимлигида қуйидагича содир бўлади: бу ўсимликнинг талломи ҳужайралари гаплоид хромосомали бўлади. Шунинг учун, талломдаги хоҳлаган ҳужайра жинсий жараёнга бевосита киришиб, бир-бири билан ёки таллом ҳужайралари билан **конъюгация**ланиб диплоид хромосомага эга бўлган зиготани ҳосил қилади. Қулай шароитда зигота мейозга киришиб, тўрт дона гаплоид хромосомали спорогирани ҳосил қилади.

Зиготали мейоз энг қадимги бўлиниш типидир. Бир талломдаги ҳужайраларнинг ўзаро конъюгацияси зигота ҳужайраларининг генотипини бойитмайди. Ҳар хил талломли ҳужайраларнинг ўзаро конъюгацияси эволюция жиҳатидан бир қадам олға силжиш дейиш мумкин. Чунки, зиготада икки ҳужайранинг генетик хусусиятлари жамланади.

Гаметали мейоз гаметаларнинг етилиши даврида содир бўлади. Бу кўп ҳужайрали ва баъзи, бир ҳужайрали ҳайвонларда ва тубан ўсимликларда учрайди. Бунда организмлар ҳаётини циклида диплоид

фаза устунлик қилади. Бунга мисол қилиб, фақат жинсий йўл билан кўпаядиган сув ўти *Кодиумни* олиш мумкин. Йирик урғочи гамета, майда эркаклик гамета билан кўшилиб зиготани ҳосил қилади, у ўсиб диплоид ўсимликка айланади. Унда жинсий органлар ривожланади ва гаплоид гаметаларни ҳосил қилади. Шундай қилиб, бу ерда гаплофаза анча қисқарган бўлади. Бундай кўпайиш усули сут эмизувчи ҳайвонлар учун ҳам хос бўлиб, гаплоид гаметаларнинг кўшилишидан диплоид зигота ҳосил бўлади, ундан эса диплоид организм ривожланади.

Эркаклик жинсий хужайраларининг ҳосил бўлишидаги мейоз туфайли тўртта гаплоид хромосомали сперматозоидлар ҳосил бўлади, улар хромосомаларининг таркиби жиҳатидан фарқланади.

Тухум хужайранинг ривожланишида мейоз туфайли битта етилган йирик тухум хужайра ва учта кутб таначалар ҳосил бўлади (илова,43).

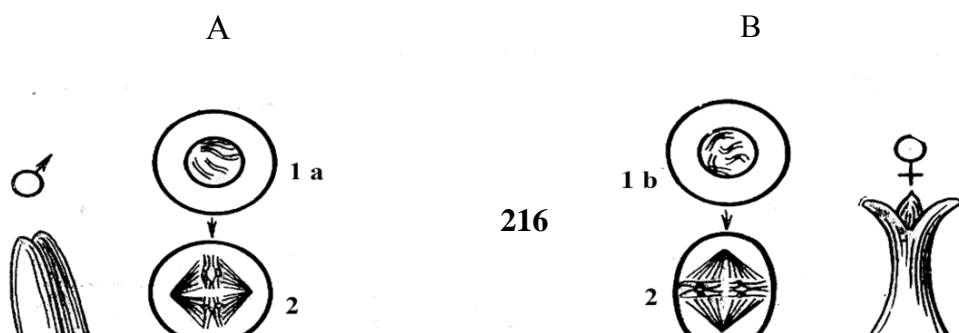
Оралик (спорали) тип мейоз. Бу юксак ўсимликларда учрайди, гамета ҳосил бўлмай туриб, спорофит организмда **микро-ва мегаспоралар** ҳосил қиладиган хужайралар мейоз йўли билан бўлинади. У спора ҳосил бўлиш даврида, спорофит ва гаметофит фаза оралиғида тугайди (58 расм). Ўсимликларда мейоз бўғинлар галланиши билан боғлиқ бўлган бўлиниш бўлиб, ўсимликнинг ҳаёт циклида гаметофит билан спорофитнинг галланиши бўлади. Спорофит ва гаметофит ўсимлик ҳаётининг цикли–онтогенезининг турли босқичларидир. Гулли ўсимликларнинг спорофит босқичи узоқ давом этиб, унинг хужайралари хромосомалари диплоид тўпламлидир. Гаметофит босқич эса узоқ давом этмайди. Мейоз спорофит босқичининг охирида содир бўлиб, жинсиз кўпайиш споралар бериш билан якунланади, натижада микроспора (чанг хужайраси) дан ота гаметофити (икки хужайрали чанг) макроспоралар (мегаспора) дан она гаметофити (муртак халтаси) ҳосил бўлади. Споралар мейоз бўлинишдан ҳосил бўлганлиги учун, уларнинг хромосомалари спорофит хужайраларнинг хромосомалари сони ($2n$) дан икки марта кам (n) бўлади. Гаметофитлар ривожланишидан гаметалар ҳосил бўлади. Зигота аввало спорофитни беради. Микроспора гулнинг чангчи уялари ташкил бўлаётган даврда уларнинг ичини тўлғазган урғочи хужайраларнинг мейоз бўлинишидан, **мегаспора** эса уруғчи гул тугунчасида ҳосил бўладиган уруғ куртаклардаги **археспора** хужайраларининг мейоз бўлинишидан ҳосил бўлади.

Гаметофитларнинг ривожланишида уларнинг гаплоид сондаги хромосомаларга эга бўлган генератив ядролари митоз йўли билан бўлиниб **микрогамета (сперма)** ва **мегагамета (тухум)** ҳосил қилади. Демак, бу бўлинишда хромосомаларнинг гаплоид сони сақланади. Гаметаларнинг кўшилиши (уруғланиш)дан сўнг, иккита гаплоид гамета хромосомаларини ўзида мужассамлаган - $2n$ хромосом сонга эга бўлган ёш ўсимлик (спорофит) ҳосил бўлади. Эволюцион ривожланиш жараёнида зиготали мейоздан гаметали ва спорали мейоз келиб чиққан.

Митоз бўлинишдан мейоз бўлиниш қатор хусусиятлари билан фарқланади. Митоз бўлинишда, бўлинишдан олдин хромосомалар сони икки баробар ортади. Қиз ҳужайралар митотик бўлинган она ҳужайра сингари диплоид хромосома сонига эга бўлади.

Мейознинг бир хусусияти шундаки, ДНК нинг 99,7 % и мейоз бошланмай туриб синтез бўлса, унинг қолган қисми мейоз профазасида синтез бўлади. Мейоз циклида гистон оқсилларининг синтезланиш даври ДНК синтезланиш даврига тўғри келмайди. Бу жараёнлар синхрон бормайди. Ўсимликларда ДНК синтези мейоз профазасининг бошланғич даврида тугайди (зигонема- пахинема).

Гистонлар синтези эса, баъзи олимлар фикрича, профаза I нинг охирида (диакинезда), хромосомаларнинг максимал спираллашган даврида тугайди. Спора она ҳужайраларининг мейоз циклига ўтиш сабабларидан бири, тапетумдан ферментларнинг чанг уяларига ўтишидир. Мейоз жараёнида ҳужайра икки марта бўлинади (I ва II). Биринчи бўлинишга **гетеротипик** ва иккинчи бўлинишга **гомотипик** бўлиниш деб аталади. Булар бир хил фазалардан (профаза, метафаза, анафаза ва телофаза) иборат бўлади, лекин улар тенг қимматли эмасдир. Бу иккала бўлиниш давомида бир ҳужайрадан тўртта гаплоид ҳужайралар ҳосил бўлади.



58-расм. Чанг доначалари(А) ва муртак халтаси(В) нинг гулли ўсимликларда ҳосил бўлиши.

1 а-чангнинг она хужайраси; 1 б-мегаспоранинг она хужайраси; 2-мейознинг метафаза I ва метафаза II боскичлари; 4 а-тўртта микроспорадан иборат тетрада; 4 б-тўртта мегаспорадан иборат тетрада; 5-чанг доначасида биринчи митоз; 6-гаплофазанинг ҳосил бўлиши; 7-чанг найчасининг ядроси; 8-спермалар; 9-етилган чанг доначалари; 10-учта мегаспоранинг дегенерацияси; 11-тухум; 12-муртак халтаси

Хромосомалар фақат бир марта, биринчи бўлинишдагина икки марта кўпаяди. Натижада ҳар бир хромосома дихроматидли бўлиб қолади. Мейознинг биринчи бўлинишидаёқ гомологик хромосомалар конъюгацияси хромосомалар жуфтлашиши содир бўлади. Бу ерда диплоид сондаги хромосомалар маълум сондаги бивалентларга бўлиниб кетади.

Кейинроқ, ҳар бир жуфт хромосома аъзолари (гомологлари) хужайра қутбларига тортилади. Қутбларга хромосома жуфтларидан биттадан

хромосома тортилиши натижасида, хужайранинг ҳар бир кутбида гаплоид сондаги хромосомалар тўпланади.

Шундай қилиб, мейознинг биринчи бўлинишида хромосомалар икки баробар ортади (ҳар бир хромосома дихроматидли бўлиши ҳисобига). Жуфт хромосомаларнинг кутбларга тортилиши бошқа жуфтларга боғланмаган ҳолда боради. Ота ва она хромосомалари иккала кутбга тенг миқдорда тортилмайди. Бир кутбга ота хромосомалари кўпроқ тортилиши ёки аксинча бўлиши мумкин. Лекин ҳар кутбда хромосома гаплоид сонда бўлади. Демак, биринчи бўлинишда ҳосил бўлган гаплоид хужайралардаги хромосомалар таркиби бир хил бўлмайди. Шундай қилиб, бир организм бир хил сондаги (гаплоид), лекин турли таркибдаги хромосомаларга эга бўлган гаметалар ҳосил қила олади. Бу ҳол ирсий хусусиятларнинг наслдан наслга ўтишида ақс этади. Зиготада ота хромосом таркиби кўпроқ бўлса, у организм отасига тортади, аксинча она хромосомалари таркиби кўп бўлса онасига тортади.

Гомологик хромосомаларнинг мейоздаги конъюгацияси биологик жиҳатдан катта аҳамиятга эга. Мейознинг биринчи бўлиниш профазазида конъюгация ва бирлашиш (синапсис)лардан ташқари, яна жуда муҳим жараён-кроссинговер (хромосомаларнинг ўзаро чалкашуви) содир бўлиб, гомологик хромосомалар хроматидлари орасида генлар алмашинади. Кроссинговер жараёни эндонуклеаза ва лигаза типидagi ферментлар иштирокида боради.

Кроссинговерда хромосомалар бир-бирлари билан чалкашади ва тўртта хроматидлардан тузилган бивалентлар ичида хроматидлар узилиб, тўртта хроматидлар орасида гомологик қисмлар алмашинади. Хромосомаларда генлар тўплами ўз ҳолича қолади. Ота хромосомалари билан она хромосомалари хроматидлараро генлар алмашиниши мумкин. Бунда хроматидлар комбинацияланиб қолади. Чунки уларнинг бир қисм генлари ота хроматидларидан, иккинчи қисми она хроматидларидан иборат бўлиб қолади. Бундай ҳолларда ирсий ўзгаришлар пайдо бўлиб, улар зурриётларда ақс этиши мумкин.

Шундай қилиб, мейоз бўлиниш натижасида хужайра диплоид ҳолатдан гаплоид ҳолатга ўтади. Бундай механизм тирик табиатда ҳар бир турнинг ўзига хос хромосом сонининг бўғиндан-бўғинга сақланиб боришини таъминлайди. Бундан ташқари, мейозда хромосомаларнинг янги бирикишлари, генлар рекомбинацияси келиб чиқиб, келажак зурриётларда ирсий ўзгаришлар пайдо бўлишига, улардаги хилма-хилликка сабабчи бўлади.

Мейоз фазалари

Мейознинг биринчи бўлиниши ўз ичига тўрт фазани олади: профаза I, метафаза I, анафаза I ва телофаза I.

Мейоз учун характерли нарса шуки, етилишнинг биринчи бўлиниши профазасида етилаётган жинсий хужайралар ядроси хромосомасида махсус қайта қурилишлар юз беради.

Профаза I ядро структура элементларида чуқур ва мураккаб ўзгаришлар борадиган ва жуда узоқ давом этадиган (бир неча соатдан, бир неча суткагача) фаза бўлиб, ўз навбатида бешта босқични ўтайди:

1. Лептотена – ингичка иплар босқичи;
2. Зиготена – жуфтлашган иплар босқичи;
3. Пахитена – хромосомаларнинг тиккасига ажралиши ва хроматидалар қисмларининг алмашинуви – кроссинговер босқичи;
4. Диплотена – жуфт иплар босқичи;
5. Диакинез – жуфт иплар ҳаракати босқичи.

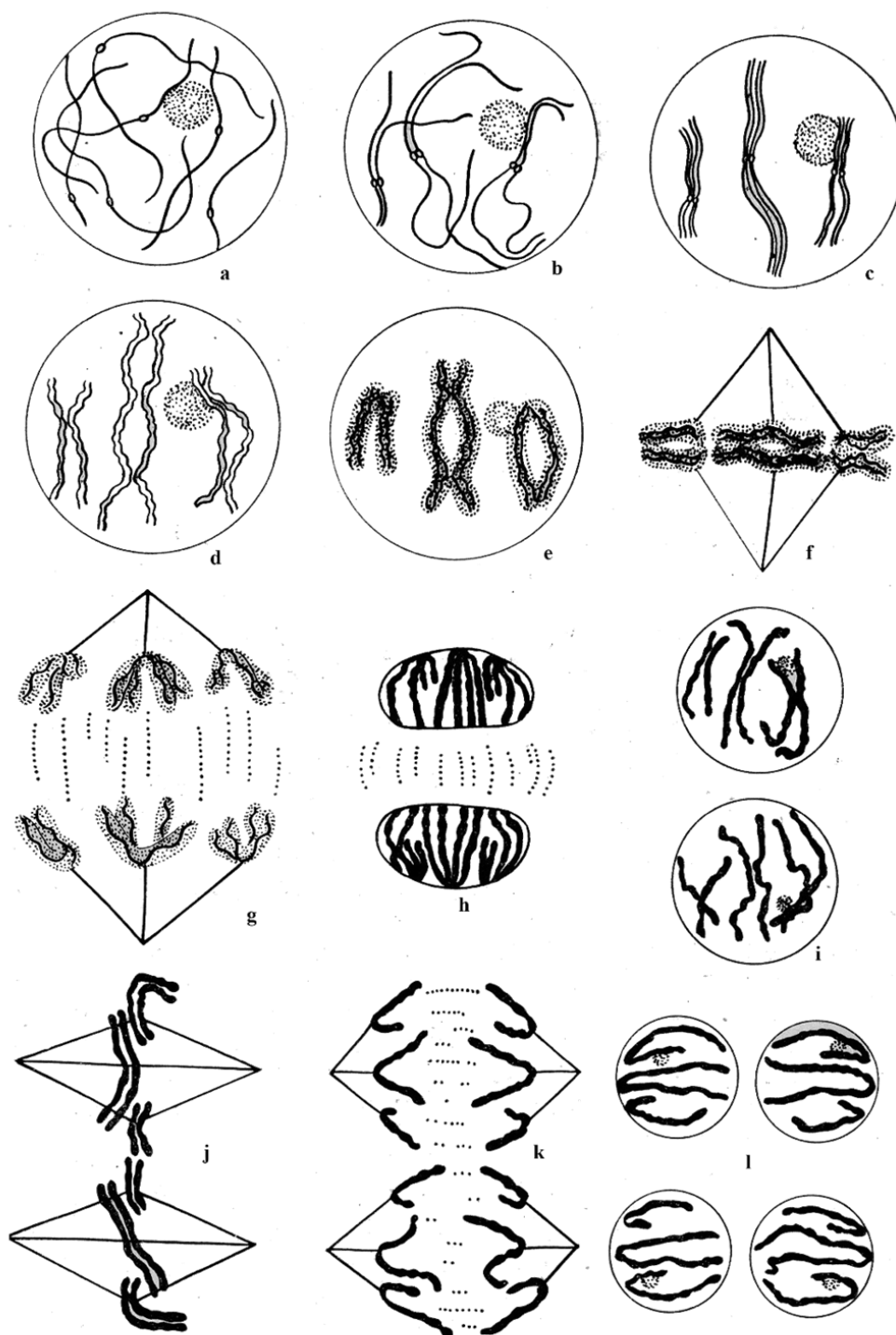
Лептотенада хромосомалар узун ва ингичка ип шаклида бўлиб, унда жуда кўп бўртмалар-хромомералар жойлашади.

Хромосомалари сони кам бўлган хужайраларда ипларни санаш мумкин ва улар диплоид сонда ($2n$) бўлади. Лептотена хромосомалари кўпинча қутбланган бўлиб, центромераси билан бир томонга йўналган бўлади. Хромосомаларнинг бундай ўзига хос жойлашиши “**букет**” деб ном олган.

Лептотенада гомологик хромосомалар конъюгациясига тайёргарлик кетади. Бу босқичда ҳар бир хромосома бирлашиш юзаси бўйлаб оқсил табиатли структура билан боғланган бўлади, у зиготена босқичида **синаптоменал** комплексини ҳосил бўлишида қатнашади (59 расм).

Зиготена жуфт гомологик хромосомаларнинг конъюгациясидан-жуфтлашишидан бошланади. Баъзан дастлаб хромосомаларнинг қутбий учлари бирикади ва қарама-қарши томонларга тарқалади, бошқа ҳолларда эса, конъюгация хромосоманинг турли қисмларида бир вақтда бўлади (локал конъюгация). Конъюгация жуда аниқ ва ўзига хос амалга ошади: гомологик хромосомаларнинг ҳар бирининг маълум қисмлари иккинчисининг худди шу қисмига тўғри келади,

ҳаттоки бир хромосомадаги хромомера иккинчасидагига тўғри келади.



59-расм. Мейознинг босқичлари:

а-лептотена; б-зиготена; в-пахитена; д-диplotена; е-диакинез; ф-метафаза I; г-анафаза I; ҳ-интеркинез; ж-метафаза II; к-анафаза II; л-телофаза II

Пахитена босқичида хромосомалар конъюгацияси тугайди. Улар қисқариб анча йўғон ипларни ҳосил қилади. Махсус методлар орқали бу вақтда ҳар бир хромосомани жуфт структуралар эканини

аниқлаш мумкин. Шу босқичнинг тахминан ўртасида, ядрога ярим сондаги хромосомалар бўлгандек кўринади, чунки ҳар бир бирлик тиккасига бириккан гомологик хромосомалардан ташкил топган **бивалент** ёки **тетрада** ҳолида бўлади.

Гомологик хромосомаларнинг ҳар бири ўз центромерасига эгалиги туфайли бивалентда иккита центромера бўлади. Пахитена босқичининг ўртасида ҳар бир гомолог конъюгация текислигига перпендикуляр ҳолда тиккасига ёрилади. Шундай қилиб, ҳар бир бивалент энди 4 тадан хроматидадан ташкил топади. Ҳар бир гомологик хромосомаларнинг хроматидалари **қиз хроматидалар** деб аталади.

Хромосомаларнинг тиккасига ёрилиши билан бир вақтда ажралиши ва гомологик хроматидалар ўхшаш қисмларининг алмаштириши юз бериши мумкин. Хроматидаларнинг қисмлари жойларини алмаштириб хроматиданинг қолган қисми билан қуйилишиб кетади. Бу процессни **чатишиш** ёки **кроссинговер** деб аталади (илова,44).

Диплотена босқичида тўғиз бириккан хромосомалар бир-бирини итаришиб тарқала бошлайди. Аммо, бу бўлиниш тўлиқ бўлмайди, чунки улар кроссинговер юз берган нуқтада, яъни хиазмада ўзаро бириккан ҳолда қолади. Хиазма деярли барча ўсимлик ва ҳайвонлар ҳужайраларида топилган. Ҳар бир бивалентда камида битта хиазма ҳосил бўлади, баъзиларида у кўпроқ бўлиши мумкин.

Диакинез босқичида хромосомаларнинг қисқариши кучаяди, шу билан бирга терминализация, яъни хиазмани центромерадан хромосоманинг учлари томон силжиши юз беради, бир вақтнинг ўзида оралиқ хиазмалар сони камади. Бу ҳужайра бўлинишига ўтиш босқичидир.

Хроматидалар метафаза бошлангунча терминал хиазмалар орқали бириккан ҳолда қолади.

Метафаза I да бивалентлар экватор пластинкаси ҳосил қилиб жойлашади. Бу босқичда гомологик хромосомалар центромералари билан қарама-қарши қутбларга қараган ҳолда жойлашади. Центромералар бир-биридан борган сари узоқлашади ва хромосомалар ажралиб кетишга тайёр ҳолга келади.

Анафаза I босқичида ҳар бир гомологик хромосоманинг қиз хроматидлари, центромералар орқали бириккан ҳолда жуфт бўлиб тегишли қутбларга ҳаракат қилади.

Шуни таъкидлаш керакки, кроссинговерда гомологик хроматидалар бир-бирларининг қисмларини алмаштиради. Шунинг

учун анафаза босқичида юз берган ажралишдан сўнг ота ва она хромосомаларнинг таркиби ўзгаради. Уларнинг иккита хроматидалари аралаш таркибга эга, иккитаси эса дастлабки ҳолатини сақлайди.

Телофаза I хромосомалар қарама-қарши қутбларга бориб етганда бошланади. Хромосомалар анча вақтгача ўзларининг морфологик белгиларини сақлаган ҳолда қолади. Телофазадан сўнг интерфаза келади ва у одатдаги митоздагидан фарқ қилмайди.

Ҳайвонларда мейознинг биринчи бўлиниши натижасида иккита қиз хужайралар-эркакларда иккита иккинчи тартиб сперматоцит, урғочиларда-битта биринчи тартиб овоцит ва битта йўлловчи танача ҳосил бўлади. **Мейознинг иккинчи бўлиниши.** Етилишнинг биринчи бўлиниши интерфазасидан сўнг қисқагина **профаза II** бўлиб, унда веретено ҳосил бўлади ва **метафаза II** бошланишидан дарак беради.

Метафаза II да хромосомалар сони соматик хужайраларникидан икки марта кам бўлади. Хромосомалар экватор текислигига жойлашади, центромералар бўлинади ва **анафаза II** да иккита қиз хроматидалар қарама-қарши қутбларга йўналади. Мейознинг иккинчи бўлиниши даврида она хромосомаларнинг тиккасига ёрилишидан ҳосил бўлган хроматидаларнинг ажралиши юз беради.

Телофаза II да ҳосил бўлган тўртта ядронинг ҳар бирига биттадан хроматида тушади, энди у хромосома деб аталади. Ҳамма 4 та ядрога гаплоид сондаги хромосома бўлади (илова 43 га қаранг).

Мейознинг биологик аҳамияти

Мейознинг моҳияти, таркибида ота ва онанинг ҳар биридан фақат биттадан гомологик хромосома тутган тўртта ҳар хил ядронинг ҳосил бўлишидан иборат. Аммо, кроссинговер туфайли хромосомалар бутунлай ота ёки онанинг дастлабки хромосома материалдан эмас, балки ҳар иккаласининг айрим қисмларидан ташкил топади.

Шундай қилиб, мейоз **ирсий бирликлар (генлар)**нинг тақсимланиш механизми бўлиб, уларнинг тасодифий ва мустақил қайта группаланишини таъминлайди, бу эса кроссинговер процесси орқали амалга ошади. Мейоз процесси бўлмаса турларнинг эволюцияси ва тирик табиатнинг шунчалик турли-туманлиги содир бўлмаган бўлар эди.

Мейозни ўрганиш ирсиятнинг хромосома назариясини тушуниш учун зарурий шартдир.

Олимларнинг фикрича, мейозни жуда ҳам ўзгарган митоз деб қараш зарур. Бунда хромосомаларнинг конъюгация ва тиккасига ажралиш вақтлари нисбатан ўзгарган бўлади. Мейозда профаза эрта бошланади, шунинг учун гомологик хромосомалар иккиланмай туриб конъюгацияланади.

XXVIII боб. Эндорепродукция

Ривожланиш ва дифференциалланиш вақтида бўлинаётган хужайраларда юз берадиган процесслар диққатга сазовордир. Тейтлер (1953) сув ўргимчаги *Gerris lateralis* да веретено ҳосил бўлмай ва ядро қобиғи сақланган ҳолда хромосомаларнинг редупликацияси ва уларнинг тарқалишини аниқлади. Бу процессни у **эндомитоз** деб атади. Бошқа ҳолларда, полиплоид хужайралар бўлиниш дукининг бузилиши ҳисобига пайдо бўлади. Бу вақтда хромосоманинг митотик конденсацияси юз беради. Кўпчилик ҳолларда, эндомитотик ядро митоздаги фазалардагидек фазаларни кўриш мумкин. Бу фазаларни **эндопрофаза**, **эндометафаза**, **эндоанафаза** ва **эндотелофаза** деб номланади (илова,41). Нормал ҳолда 21 (2n) хромосомага эга бўлган турни хромосомаларининг сони, бу процесс туфайли ҳаттоки, 2048 гача етиши мумкин. Тўғри қанотли хашаротлар уруғдонининг эпителийсида юқори плоидликка эга бўлган **эндоплоид** ёки **полисоматик** ядролар топилди.

Сут эмизувчиларнинг шиш ҳосил қилувчи хужайраларида редупликация тез-тез учраб туради. Хромосоманинг редупликацияси **политения** ва **полисоматия** йўли билан юз беради. Политенияда қиз хроматидалар тарқалиб кетмасдан, кўп ипли политен хромосома ҳосил қилади. Политенияда S даврда ДНК репликациясида ҳосил бўлган янги қиз хромосомалар деспиралиланган ҳолда қолади, аммо улар тарқалмай бир-бири ёнида қолади ва митотик конденсация (зичлашиш)га учрамайди. Бу ҳақиқий интерфаза хромосомалари навбатдаги репликацияга учрайди, иккиланади ва тарқалиб кетмайди. Аста-секинлик билан репликация ва тарқалмаслик натижасида интерфаза ядросида кўп сонли, политен хромосома ҳосил бўлади. Бундай гигантик политен хромосомалар ҳеч қачон митозда иштирок этмайди. Булар ҳақиқий интерфаза хромосомалари бўлиб, улар ДНК ва РНК синтезида

иштирок этади. Улар митотик хромосомалардан кескин фарқланади ва бир неча марта йўғон бўлади. Масалан, дрозософила пашшаси политен хромосомаси митотикникидан минг марта каттадир.

Политения икки қанотли ҳашаротлар личинкаси сўлак бези, ичак, мальпигий томирлар хужайраларида, ёғ таначаларида учрайди. Ўсимликлардан пиёзнинг синергид, буғдойнинг антипод хужайраларида политения кузатилган. Бир хужайралилардан стилонихия инфузорияси макронуклеусида ҳам политения топилган.

Дрозософила пашшасининг сўлак бези хужайрасида 6-8 цикл редупликация содир бўлади ва умумий 1024 плоидликка олиб келади. Баъзи хирономидлар (уларнинг личинкаси **мотыл** деб аталади) хужайрасида плоидлик 8-32 мингга етади.

Политен хромосомалар тузилиши билан ҳам ажралиб туради. Улар узунлиги бўйича бир хил эмас: дисклар, дисклараро қисм ва пуфлардан иборат. Дисклар конденсирланган хромосома қисмларидир. Дисклар бир-биридан йўғонлиги билан фарқланиши мумкин. Уларнинг сони хирономидлар политен хромосомасида 1,5-2,5 мингта, дрозософилада 5 мингта бўлади.

Дисклар бир-бирларидан дисклараро қисм орқали ажралиб туради. Бу қисм дискдагига қараганда анча ғовак жойлашган хроматин ипларидан тузилган. Икки қанотли ҳашаротлар хромосомасида кўп ҳолларда, шишган жойлар-**пуфлар** учрайди. Пуфлар дискларнинг ўрнида деконденсация ва ғоваклашиш ҳисобига пайдо бўлади ва уларда РНК синтезланади. Бинобарин, пуфлар интерфаза ядросининг транскрипцияловчи қисми, дисклар эса хромосоманинг фаол бўлмаган қисмлари ҳисобланади. Политен хромосомалар ДНК аза ферменти билан ишланганда дисклараро қисмларда ДНК нинг бўлиши аниқланди. Крикнинг фикрига кўра, дисклараро қисмда деконденсация ҳолидаги генлар бўлади, дискларда эса генлар фаол бўлмайди. Бу фикр кейинчалик тасдиқланди.

Полисоматияда қиз хроматидалар тарқалиб кетади ва хромосомалар нормал сондаги иплардан ташкил топади. Баъзан битта хужайрада политения ва полисоматия бўлиши мумкин. Митотик фаоллик юқори бўлган тўқима хужайраларида хромосомаларнинг сони доимий бўлади. Агар хужайраларнинг бўлиниши редупликацияга нисбатан секин борса, политения ва полисоматия келиб чиқади. Хужайраларнинг бўлиниши редупликациядан тезроқ бўлса, **соматик редукция** юз беради.

Бундай ҳужайраларда хромосомаларнинг сони камаяди. Бу баъзи хашаротлар ва юқори ўсимлик ҳужайраларида тез-тез учраб туради.

Митотик циклда G1 дан кейин G2 даври келади, уни ўтаб ҳужайра бўлина бошлайди. Шу G2 даврда оксил моддалари ишлаб чиқарилади, улар эса митозни ишга солувчи механизм бўлиб қолади. Шунинг учун, ДНК синтези митозни бошлаб берувчи бевосита сабаб бўлмайди. Шу сабабли, кўп ҳолларда хромосомалар иккилангандан сўнг ҳужайралар бўлинмайди. ДНК редупликацияси натижасида ядро ва ҳужайра каттаяди, полиплоид бўлиб қолади, аммо ҳужайралар сони ортмайди. Бу ҳодиса–бўлинишсиз хромосомалар редупликацияси, эволюция процессида ишлаб чиқилган бўлиб, ҳужайралар сони кўпаймаган ҳолда органларнинг ўсишини таъминлайди.

Нормал диплоид ҳайвон ва ўсимлик организмлари орган ва тўқималарида йирик ядроли ҳужайралар учрайди, уларда ДНК нинг миқдори $2n$ га нисбатан каррали миқдорда кўп бўлади. Бу ҳужайралар бўлинганда яна худди шу нарса такрорланади. Бу ҳужайралар соматик полиплоидия натижасидир.

Хромосомалар ва ДНК редупликацияси ҳосил бўладиган, аммо митоз бошланмайдиган ҳамма ҳолларни **эндорепродукция** деб номланган. У жигар ҳужайраларида, сут эмизувчиларнинг сийдик чиқарувчи йўллар эпителийларида доимий процесс сифатида бўлиб туради.

Эндомитознинг функционал аҳамияти шуки, у ҳужайрани узулуксиз фаолиятини таъминлайди. Масалан, картошканинг майда тугунаклари ҳужайралари митотик йўл билан кўпаяди, кейинчалик ёш тугунақлар ядроларида эндомитотик фазаларни кўриш мумкин. Эндомитозга ўтиш интенсив крахмал ҳосил бўлиш даврига тўғри келади.

Эндомитоз доимо полиплоидияга ва ҳужайралар катталигининг ортишига олиб келгани учун, уни ДНК ва хромосомалар редупликацияси деб билмоқ керак.

IX қисм. Ҳужайра ўлими.

XXIX боб. Ҳужайра ўлимнинг сабаблари. Некроз.

Ҳар бир организм маълум муддат яшайди. Шунингдек, ҳар қандай ҳужайранинг ҳаёти ҳам чегараланган. Бир организмга кирувчи турли ҳужайраларнинг яшаш муддати ҳам ҳар хил. Аммо, баъзи ҳужайралар, масалан, содда ҳайвон ҳужайраси ўлмайди, дейиш мумкин. Содда ҳайвон бўлинганда, бир ҳужайра ҳаёти янги

хужайраларда давом этади. Шунингдек, жинсий йўл билан кўпаядиган организмларнинг жинсий хужайралари оталаниш орқали авлодларни боғлайди.

Организм хужайраларининг ўлими нормал ҳолат бўлиб, куйидаги икки категорияни ўз ичига олади; 1) толиқиш орқали хужайра ўлими; 2) нормал ривожланиш ва дифференцияланиш жараёнларидаги ўлим.

Одам организми тахминан 3 триллион хужайралардан ташкил топган бўлади. Шулардан, тахминан 250 млрд хужайра эритроцитлардир. Уларнинг ҳаёти 120 кун десак, ҳар куни 2 млрд янгиланиб туради. Овқат ҳазм қилиш системасида яна 70 млрд хужайра ҳар куни ўлади ва уларнинг ўрнига янгилари пайдо бўлади.

Одамнинг барча хужайралари етти йил давомида тўлиқ янгиланади. Аммо, нерв хужайралари организм ҳаёти давомида вазифа бажараверади, қандайдир нерв хужайра ўлса у янгиланмайди, чунки бу хужайралар дифференциалланган ва бўлиниш қобилиятини йўқотган бўлади.

Одам танасининг ташқи қоплағичи доимо хужайралар бўлинадиган ва уларнинг алмашинуви юз берадиган қисми ҳисобланади. Эпителийда хужайраларнинг алмашилиш жараёни жуда тез амалга ошади. Юза қатлам хужайралари ўлиб, уларнинг ўрни янгилари билан тўлдирилади.

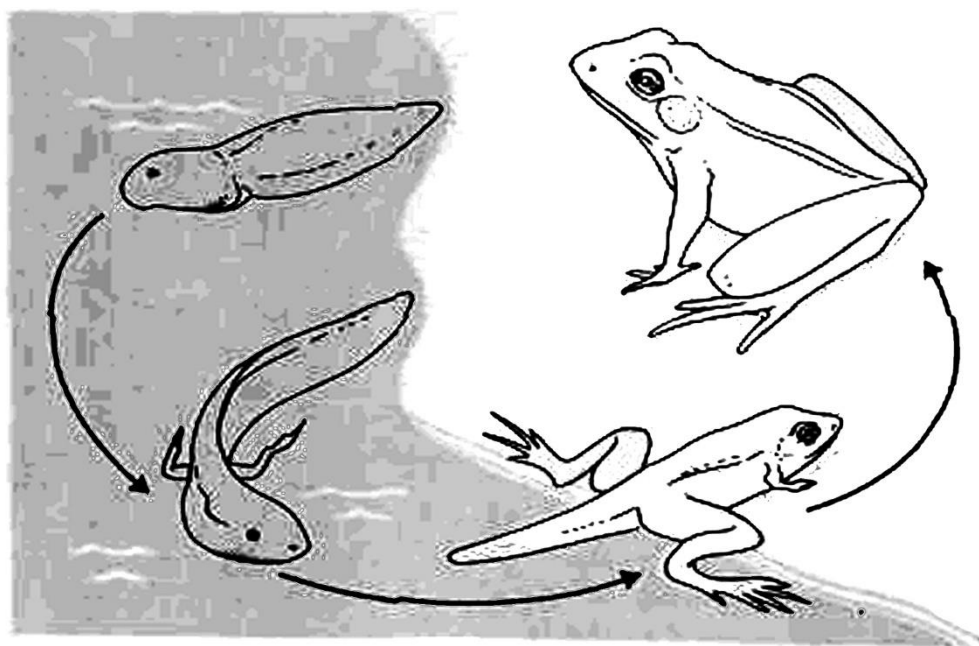
Сут эмизувчиларда хужайраларнинг алмашинуви айниқса, қон хужайраларида кенг тарқалган. Аммо, бу хужайралар қоннинг ўзидан эмас, балки қон ҳосил қилувчи тўқималардан келиб чиқади. Эритроцитлар, лейкоцитлар ва лимфоцитлар суяк кўмигида, лимфатик тугун, тимус ва талокда ривожланади.

Текширишларнинг кўрсатишича, каламушнинг ичак эпителийси ҳар 38 кунда, ошқозон эпителийси ҳар 3 кунда янгиланади. Одам ингичка ичак эпителийси ҳар 7-8 кунда тўлиғича янгиланади.

Метаморфозда хужайраларнинг ўлими тананинг умумий шакли, шунингдек, органлар бир ҳаёт тарзидан иккинчисига ўтаётганда юз беради. Амфибийлар метаморфозда итбалиқ бақага айланади. Бу жараёнда итбалиқда оёқлар ўсиб чиқади, унинг дум қисмига қон орқали фагоцитлар тўпланади ва думни ҳазм қилиб юборади. Бундан ташқари нафас олиш, овқат ҳазм қилиш ва айриш системалари ҳам чуқур ўзгаришларга учрайди. Метаморфоз деярли барча орган ва тўқималарни ўзгартириб юборади. Аввал жабра билан нафас олувчи, ўсимлик билан озиқланувчи итбалиқ, ўпка билан нафас олувчи, думсиз, тўрт оёқли йиртқичга айланади (60 расм). Бақаларда

метаморфозни **тироксин** гормони орқали бошқариш мумкин. Турли ҳашаротларда метаморфоз ҳар-хил кечади ва ҳамма ҳолларда ҳам ўзгаришларнинг ҳосил бўлиши ҳужайраларнинг ўлими билан боғлиқ бўлиши муҳим эмас

Оддий метаморфозда личинкаларнинг у ёки бу тўқима ҳужайралари ўсади ва катта давр индивидининг тўқимасини ҳосил қилади.



60-расм.Бақанинг метаморфози схемаси.

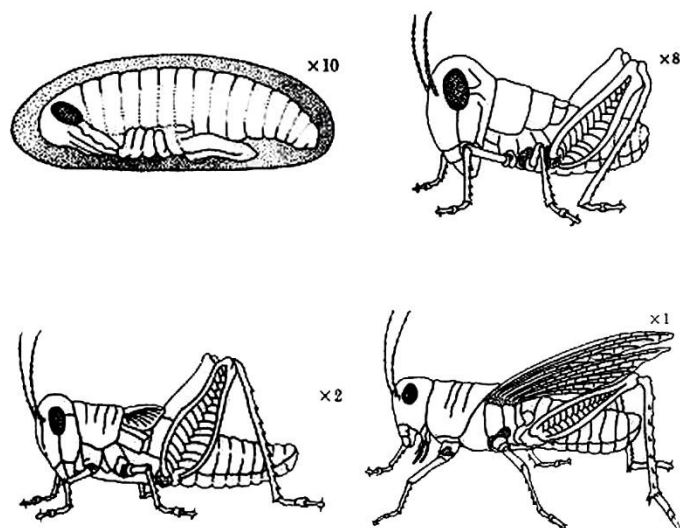
Бундай, тўлиқ бўлмаган метаморфозда, личинкаларнинг катта даврга ўтишида ҳашаротларнинг умумий шаклида кучли ўзгаришлар содир бўлмайди. Асосий ўзгариш репродуктив системасининг ўсиши ва ривожланишида бўлади. Буларга мисол қилиб чигиртка, сўзанак ва суваракларни олиш мумкин(61 расм).

Тўлиқ ўзгарувчи метаморфозда личинка ва вояга етган организмлар кескин фарқланади. Личинка ёки қуртни ғумбакга айланишида унинг тўқималари тўлиғича емирилади. Вояга етган индивид пилла ичида личинканинг ҳужайралари қолдиқлари ҳисобига ривожланади. Бу **экдизон** деган гормон ёрдамида амалга ошади. У пўст ташлашни ҳам бошқаради.

Табиий ўлим билан ўлаётган организмда ҳужайралар ўлими ҳақида маълумотлар кам. Қари ҳужайралар морфологик жиҳатдан фарқланади. Одамлардаги қари ҳужайраларда пигмент тўпланади, леки буни қариш жараёни билан алоқаси исботланмаган.

Ҳозирги вақтда шу нарса аниқки, ёш қолиш учун ҳужайра бўлиниши керак. Ихтисосланишга ўтган ҳужайралар ўлимга маҳкум.

Қариш жараёни қатор морфологик ва физик-кимёвий ўзгаришлар билан боради. Характерлиларидан бири, “чарчаш” пигментининг йиғилишидир, у нерв ҳужайралари ва миокард тўқималарида яққол, жигар, буйрак, тухумдон, қалқонсимон без ҳужайраларида қамроқ кўринади. Пигмент, кимёвий нуқтаи назардан липидларнинг оксидланиш натижасидир.



61-расм. Чигиртканинг чала метаморфози.

Бошқа цитологик ўзгаришлардан ёғни тўпланиши, базофил моддаларнинг камайиши, ҳужайра ҳажмининг кенгайишидир. Бу кўпроқ кўндаланг йўлли мускул толаларида кўзга ташланади.

Ҳужайраларнинг қаришини ўрганиш учун тўқималар культурасидан фойдаланиш яхшироқ натижа беради, чунки бунда қариш ва ҳужайранинг ўлими бир культуранинг ўзида содир бўлади. Организмда бўлгани каби культуродаги ҳужайралар ҳам бир неча босқичларни ўтайди, аммо улар тезроқ юз беради. Бу босқичлар қуйидагилар: 1) массани ортиши; 2) дифференциалланиш ва ташкилланиш; 3) мувозанат; 4) қариш; 5) ўлим ва эриб кетиш.

Қариш ўсишнинг сусайиши ва минимал фаолликка мослашув, ҳужайралараро модданинг ҳосил бўлиши, ўлаётган ҳужайралар миқдорининг кўпайиши, энергиянинг камайишидан бошланади ва охири ҳужайра морфологиясининг ўзгариши юз беради. Бу ўзгаришлар дастлаб культуранинг четки қисмларида кўринади ва одатда цитоплазманинг вакуоллашуви ва ёғнинг инфилтрацияси билан характерланади. Бу ўзгаришлардан сўнг ҳужайранинг парчаланиши кузатилади.

Қариш жараёнида ядро кўпроқ бўялади ва бужмаяди, унинг қисмлари йўқолиб кетади. Бу жараён **ядронинг пикнози** (гр.**пикноз-зич**) деб аталади ва ҳужайранинг ўлимига олиб келади. Бунда ҳужайранинг ҳаёти ва унинг яшаётган муҳити муҳим аҳамиятга эга.

Қаришда қондаги доимийликни бошқариб турувчи механизм бузилади. Шу билан бирга ҳар-хил тўқима суюқликлари ҳам ўзгаради. Шундай қилиб, ҳужайранинг қариши ички муҳитнинг ҳам қариши билан боради. Бу икки жараён бир-бирига боғлиқ бўлади.

Олимлар қаришнинг бирламчи сабаби турли гормонларнинг синтезини камайишидир деган фикрга келдилар.

Каррелнинг текширишларига кўра, қон плазмасида тўқима культурасининг ўсишини тезлатувчи шу билан бирга бу жараённи секинлаштирувчи моддалар ҳам бўлади. Ҳайвоннинг ёши ўсиб борган сари, бу модда ҳам кўпайиб боради ва қариганда унинг миқдори максимумга етади.

Шуни такидлаш керакки, тўқима суюқлиги ҳужайранинг ҳаёт фаолияти маҳсулоти ҳисобланади, шунинг учун ундаги ўсишни сусайтирувчи модданинг кўпайиши қаришнинг сабаби эмас, балки қаришнинг натижасидир.

Ҳужайранинг қариши охири **катабиоз** (гр.ката-паст,биос-ҳаёт) ва ўлимга олиб келади. Ҳужайранинг ўлими ҳаёт фаолиятининг қайтмас тўхташидир. Лекин бу жараён қачон келиши аниқ эмас. Аммо, протоплазманинг тез коагуляциясини ҳосил қилувчилар таъсирида(фиксация,қиздириш, захарлар) юз берадиган ўлим бошқа жараён. Ҳужайра ўлимининг ишончли цитологик мезони деб, цитоплазма ва ядронинг тирик ҳолда бўёвчи бўёқлар (нейтрал қизил, метилен кўки) билан диффузияли бўялишини ҳисоблайдилар. Тирик ҳужайрада бу моддалар доначаларда ёки цитоплазматик вакуолаларда йиғилади, ҳужайра ўлгандан кейин цитоплазма ва ядронинг диффузияли бўялиши кузатилади.

Тирик ҳолда бўёвчи нейтрал қизил билан бўяш орқали ҳужайра ўлимининг қуйидаги мезонлари аниқланди:1)гранула ва вакуолалардан бўёқнинг йўқолиши; 2)цитоплазма ва ядронинг диффузияли бўялиши; 3)ядро қобиғининг аниқ кўриниши; 4)цитоплазма ва ядро тузилишининг ўзгариши.

Ҳужайра ўлими жуда тез бўлганда, барча ферментларнинг фаолияти бир вақтда тўхтади. Ҳужайра тузилишида ўлимдан кейинги ўзгаришлар кузатилмайди. Аммо, ҳужайранинг тез ўлиши

кам юз беради. Хужайра аста-секин ўлганда, ўлимолди ўзгаришлари –**некробиоз** кузатилади.

Ўлимдан кейинги ўзгаришлар хужайра ўлганидан кейин фаолият кўрсатадиган хужайра ферментлари фаолиятидан келиб чиқади. Булар гидролитик ферментлар бўлиб, йирик оксил молекулаларини парчалайди (**протеолиз**). Кислород етиш-маслигидан анаэроб бижғишни пайдо бўлишига ва турли кислоталарни (сут кислота) ҳосил бўлишига олиб келади. Хужайрага сув киради ва уни шиширади.

Хужайра ўлгандан кейинги ҳодисалардан бири, протоплазманинг қайтмас коагулланишидир, бундан кейин хужайранинг ҳазм бўлиши ва цитоплазманинг суюлиши юз беради.

Хужайра патологияси. Бир хужайрали ва кўп хужайрали организмлар, шунингдек тўқималар таркибидаги хужайралар ташқи муҳит факторлари таъсири остида структура ва функционал ўзгаришларга учраши ва уларнинг ҳаётий функциялари бузилишлари ёки **патологияга** учрашлари мумкин. Бир хужайрали организмлардаги патологик ўзгаришлар, уларнинг айрим хужайралари бузилиши натижасида пайдо бўлади ва бу дастлаб уларнинг структураларини вақтинчалик ўзгаришлари кўринишида намоён бўлади, кейинчалик эса умуман шу организм –хужайранинг ўлими билан яқунланади. Кўп хужайрали организмларнинг бир гуруҳ хужайралари турли таъсирлар натижасида ўзгаришларга, бузилишларга учрайди ва бошқа гуруҳ хужайраларда иккиламчи ўзгаришларни келтириб чиқаради. Бу эса, бир бутун организмнинг патологик ўзгаришларига олиб келади ва турли касалликлар ривожланади. Шундай қилиб, кўп хужайралиларда патологик ўзгаришлар айрим гуруҳ хужайралардан бошланар экан. Бу ғояни биринчи бўлиб Р.Вирхов ўзининг “Хужайра патологияси” асарида баён қилган эди. Масалан, қандли диабет касалининг келиб чиқишига эътибор берилса, ошқозон ости беши гормонини ишлаб чиқарувчи Лангерганс оролчалари β -хужайраларининг фаолиятининг бузилиши-патологиясидан бошланади. Бу касаллик қон миқдорининг ортиб кетиши-**гипергликемия** бўлиб, жигар, буйрак ва томирлар тизимида патологик ўзгаришлар пайдо бўлиши билан характерланади. Бундай хужайраларда ўзида полипептид табиатли гормон ушловчи секретор β -доначалар миқдорининг камайиб кетиши кузатилади. Шундай қилиб, бундай оғир касаллик хужайранинг махсус оксиленинг синтези ва ажралишининг бузилишидан бошланар экан.

Хужайраларнинг турли патологик ўзгаришларини ўрганиш тиббиёт масалалари билан боғлиқ бўлгани учун ҳам катта аҳамиятга эгадир. Ҳозирги замон биологияси хужайрани ягона комплекс ва ихтисослашган тизим деб қарайди. Бу тизимда айрим функциялар бир-бирларига боғлиқ ва мувофиқлашгандир. Битта хужайрадаги патологик ўзгариш ўз-ўзидан бошқа хужайраларни ҳам тезлик билан ўзига жалб қилади. Масалан, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ га боғлиқ АТФ аза орқали хужайра мембранаси бузилса, цитоплазмада кескин равишда ион таркиби ўзгаради, у эса митохондрия, ядро ва вакуолалар функциясининг бузилишига сабаб бўлади. Митохондрия вазифасининг дастлабки бузилиши АТФ миқдорини камайтиради. Бу эса, ўз навбатида хужайра мембранаси ўтказувчанлигига ва барча энергия сарф бўлиши билан боғлиқ жараёнларнинг пасайишига олиб келади. Бошқача қилиб айтганда, ҳар қандай умумхужайра функциясининг бузилиши, албатта бир-бирига боғлиқ бўлган хужайраичи ҳодисалари занжирини ҳосил қилади. Бундай ўзгаришларга учраган хужайралар, таъсир этаётган факторларга мослашиш, унга қарши курашиб, патологик ўзгаришларни йўқ қилиши ёки ўлиши мумкин.

Шуни таъкидлаш керакки, кўп хужайрали организмларда бир гуруҳ хужайраларнинг патологияси ёки ўлими соғлом организмда содир бўлиб турадиган одатдаги жараён ҳисобланади. Масалан, сезиларли ташқи таъсирларсиз доимо айрим хужайралар ўлиб, уларнинг ўрнига янгилари ҳосил бўлиб туради. Масалан, қон хужайралари, қопловчи ва ичак эпителий хужайралари узлуксиз ўлиб, янгиланиб туради. Бу ҳолда қандайдир аввалдан белгилаб қўйилган (запрограммированное) хужайранинг ўлимига олиб келувчи функцияларнинг тўхташи юз беради. Вақтинчалик органлар таркибига кирувчи кўплаб хужайралар эмбрионал тараққиёт жараёнида ўлади. Бунга мисол қилиб, итбалиқнинг думи, сут эмизувчиларнинг эмбриондан ташқари қобикларининг парчаланиши (резорбция) ни келтириш мумкин.

Бузилишга характерли умумхужайравий реакция хужайраларни турли бўёқларни қабул қилаолишида кўринади. Масалан, тирик нормал хужайралар муҳитда эриган бўёқлар билан бўялади. Бундай тирик бўяш дастлаб хужайрага бўёқни киришига, кейин эса уларни доначалар ҳолида йиғилишига олиб келади. Бу жараён цитоплазмада юз беради, ядро эса бўялмаган ҳолда қолади. Агар хужайра турли таъсирлар натижасида бузилса, доначалар ҳосил бўлмайди, цитоплазма ва ядро бир хил диффуз ҳолида бўялади.

Ядро структураларининг кўпроқ ўзгаришлари хроматиннинг конденсацияси бўлиб, у ядродаги синтетик жараёнларни сусайишида кўринади. Хужайра ўлимида хроматин коагуляцияга учрайди, ядро ичида дағал структуралар тўпланади (**пикноз**), бу кўпроқ ядронинг умумий қисилиши (**кариопикноз**) ёки эриши (**кариолизис**) билан тугайди.

Рибосомал РНК синтези тўхтаганда ядроча бужмаяди, доначаларни йўқотади, парчаланаяди ёки унда бўшлиқлар пайдо бўлади. Рибосомалар етилиши тўхтатилганда ядроча йириклашади, аммо етилган рибосомаларни тутмайди. Ядро қобиғида кўпроқ учрайдиган ўзгаришлар перинуклеар бўшлиқнинг кенгайиши, ядро қобиғининг контурини бузилишида кўринади, бу ядро пикнози билан бирга содир бўлади. Бузилишнинг дастлабки босқичларида хужайра ўсимталари ва микроворсинкаларнинг йўқолиши кузатилади. Кейинроқ эса, плазматик мембрананинг ўзгариши-хужайра юзасида ўсимталар ёки майда пуфакчаларнинг пайдо бўлиши кузатилади. Кўпроқ, хужайра юзаси қайнаётгандек кўринади.

Хужайраларнинг турли-туман патологик ўзгаришларида мембраналараро бўшлиғини кенгайиши ва митохондрияларнинг шишиб кетиши кузатилади. Бу дастлаб, митохондрия кристаларининг катталиги ва сонининг камайишида кўринади, охири митохондриянинг мембранаси ёрилиб, унинг матрикси гиалоплазма билан аралашиб кетади.

Эндоплазматик тўрда кўпроқ вакуолаларнинг майда пуфакчаларга ажралиб кетиши кузатилади. Доначали эндоплазматик тўр рибосомалари сони камаяди, бу эса оқсил синтезининг сусайишига олиб келади.

Баъзан эндоплазматик тўр каналларида моддаларнинг тўпланиши юз беради. Бу синтезланган моддаларнинг Гольжи аппаратига транспорт қилинишини бузилишидан келиб чиқади. Гольжи аппарати цистернлари ҳам кенгайаяди ёки майда вакуолаларга парчаланаяди, уларнинг ичида секреция маҳсулотлари тўпланади.

Лизосома фаолияти ҳам ўзгаради, бу икки хил ифодаланади: биринчиси-лизосомаларнинг ўзлари ҳам патологик ўзгаришларга учрайди, иккинчиси-бошқа хужайра комплекслари ўзгаришларига лизомосанинг реакцияси кўринишида бўлади.

Лизосома аппаратининг фаоллашуви кўпроқ, хужайраичи структураларининг бузилишига жавоб сифатида бўлади ва автофагосомалар ҳосил бўлади.

Хужайра бузилганда митотик фаоллик кескин пасаяди, митотик аппарати бузилиши натижасида хужайра митознинг турли босқичларида тўхтаб қолади. Колхицин ёрдамида микронайчалар бузилса ҳам шу натижага олиб келади.

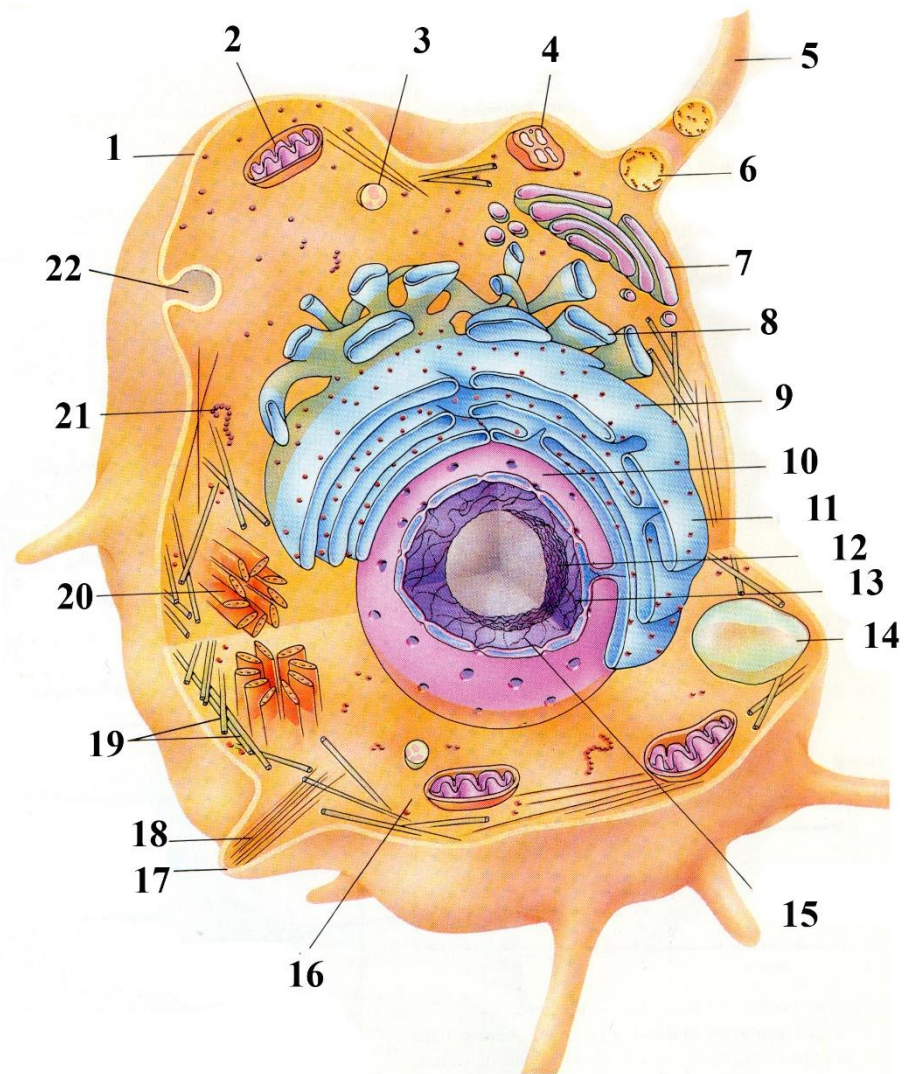
Турли таъсирлар остида цитоплазмада юз бераётган ўзгаришларнинг йиғиндисини “**паранекроз**” деб аталади.

Хужайраларда патологик жараёнларнинг ривожланиши, ноқулай таъсир олиб ташланганда ёки тўхтатилганда тўхтайдди, демак бу жараён қайтардир.

Аммо, қайтмас бузилишларда хужайра ўлади. Хужайра даражасидаги патологик ўзгаришлар фақат хужайранинг бузилиб кетиши кўринишидагина бўлмайди Бунда турли моддаларнинг тўпланиши кузатилади. Патологик анатомияда буни “**дистрофия**” дейилади. Ёғ дистрофиясида хужайрада ёғ томчи шаклида йиғилади. Буни **ёғ инфильтрацияси** дейилади.

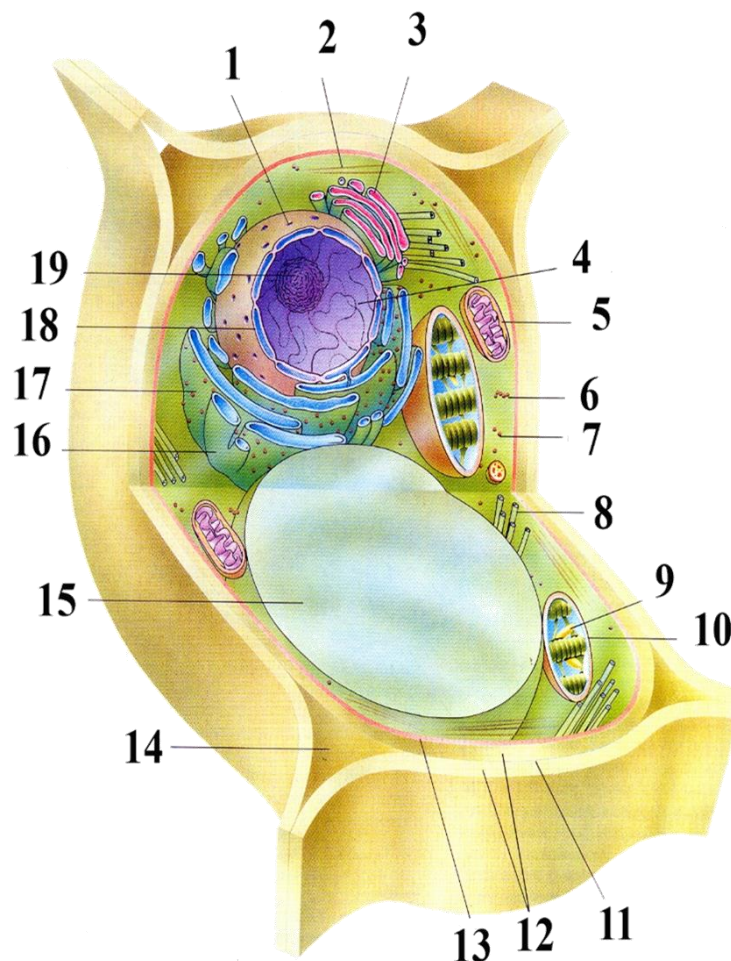
Гликоген тўпланиши ҳам хужайранинг бошқариш жараёнини бузилишидан келиб чиқади. Хужайрада жараёнларнинг бошқарилиши бузилиши ўсмаларнинг пайдо бўлишига ҳам олиб келади. Бунда хужайраларни бошқариб бўлмайдиган даражада тез кўпайиши ва уларнинг морфологик ўзгаришлари кузатилади. Ўсма хужайралари организм томонидан бошқарилишдан бутунлай чиқиб кетади, автоном ҳолга ўтади. Автономлик уларнинг организмнинг исталган жойида яшашига имкон беради. Шунинг учун ҳам, бундай касаллик организмнинг турли қисмларига тез тарқаб кетади. Шундай қилиб, хужайра геномининг бошқариш функциясига янги факторлар киритилади. Қиз хужайраларга дефектли ахборотни узлуксиз берилиши генотипни ўзгариши орқали бўлади.

ИЛОВЛАР



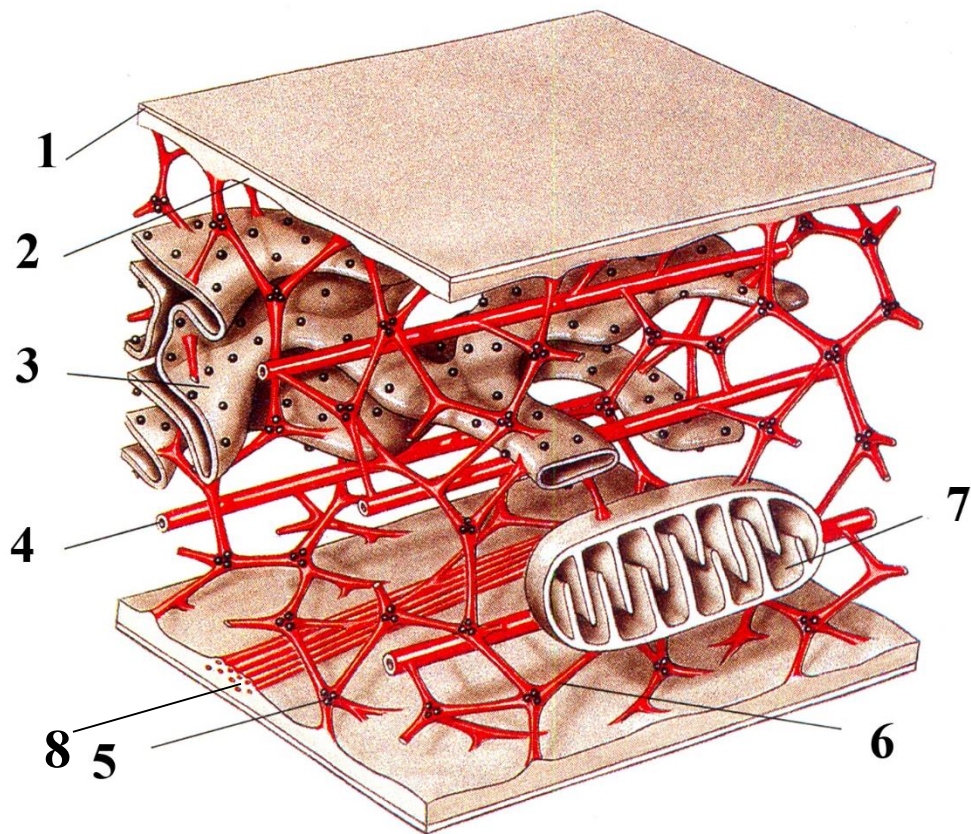
1-илова.(а).Ҳайвон ҳужайрасиниг тузилиши.

1-плазматик мембрана;2-митохондрия;3-микротанача;4-лизосома;5-киприк;6-базал танача;7-Гольжи аппарати;8-силлик эндоплазматик тўр;9-рибосома;10-ядро қобиғи;11-доначали эндоплазматик тўр;12-ядроча;13-ядро;14-вакуола;15-хроматин;16-цитозол;17-микроворсинка;18-актин филамент;19-микронайчалар;20-центриола;21-полисома;22-пуфакча.

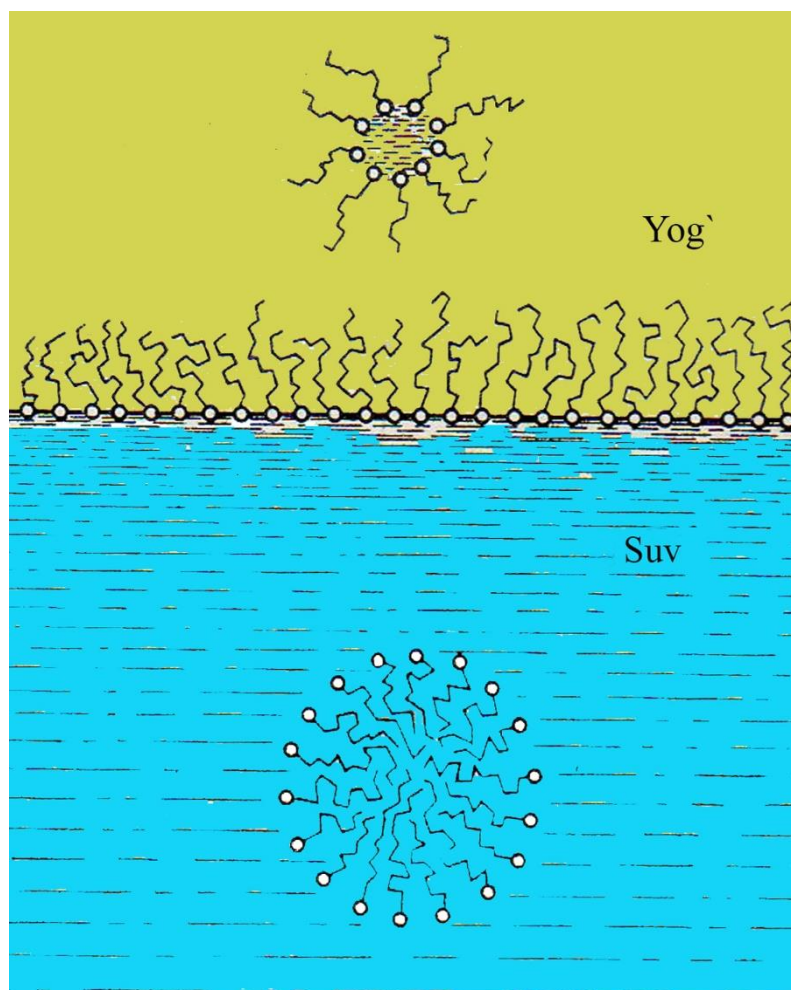


1-илова.(b).Ўсимлик ҳужайрасиниг тузилиши.

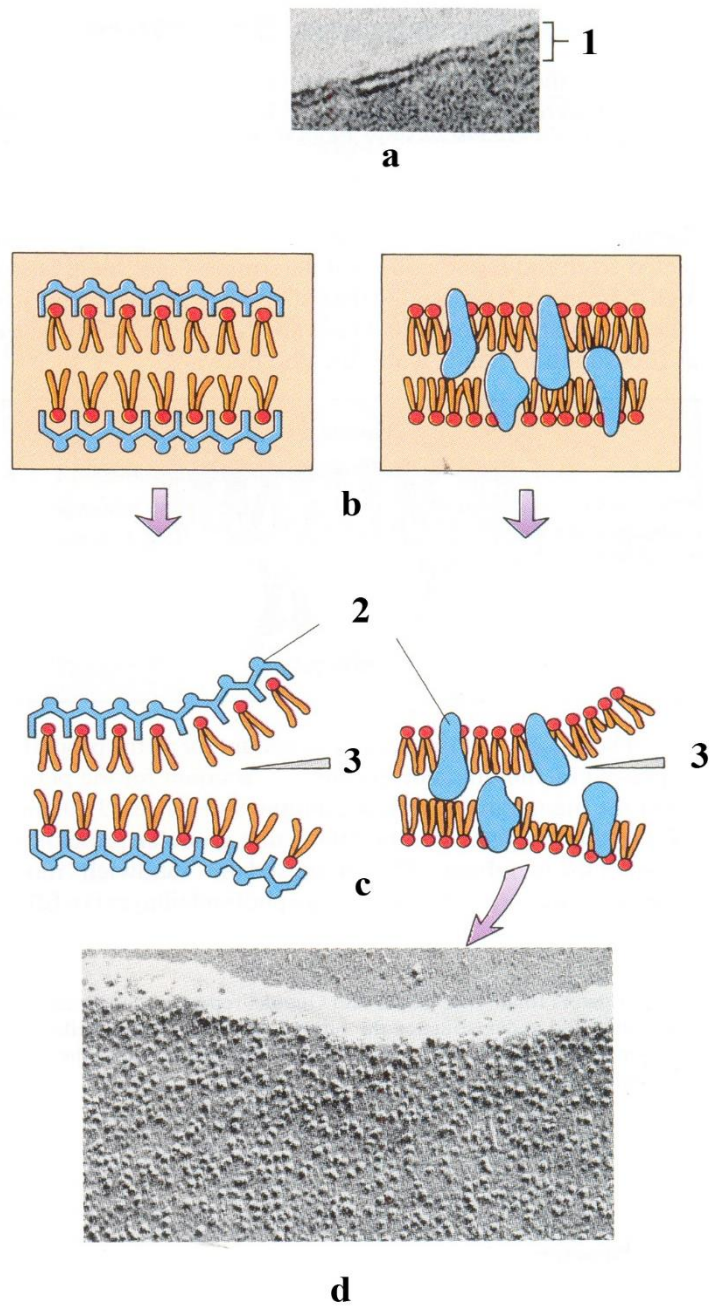
1-ядро пораси;2-скелет микронайчалари;3- Гольжи аппарати;4- ядро;5- митохондрия;6- полисома 7- рибосома;8- микронайчалар;9-хлоропласт;10- хлоропласт қобиғи;11-ўрта пластинка;12-целлюлозали пўст;13-плазматик мембрана;14-ҳужайралараро бўшлиқ;15-вакуола;16-силлик эндоплазматик тўр;17-доначали эндоплазматик тўр;18-ядро қобиғи;19-ядроча.



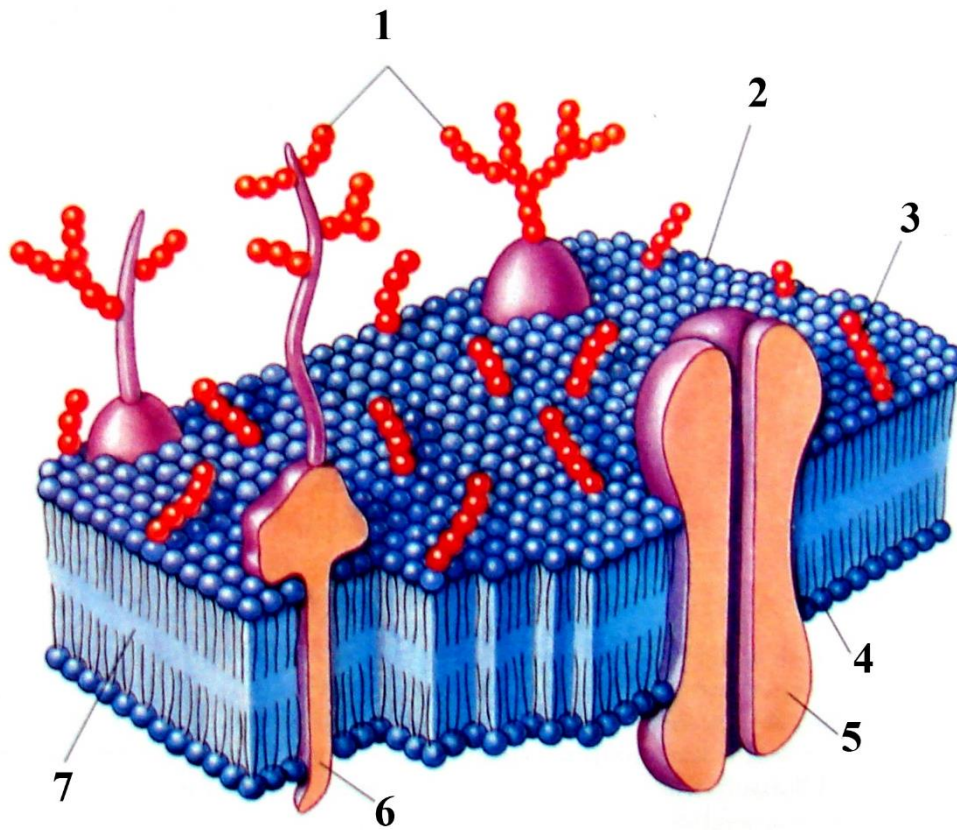
2-илова.Трабекуляр система.Цитоскелет.
 1-ташқи мембрана;2-ички мембрана;3-доначали эндоплазматик тўр;
 4-микронайча;5-рибосома;6-микрофиламент;7-митохондрия;8-актин
 филамент тутами.



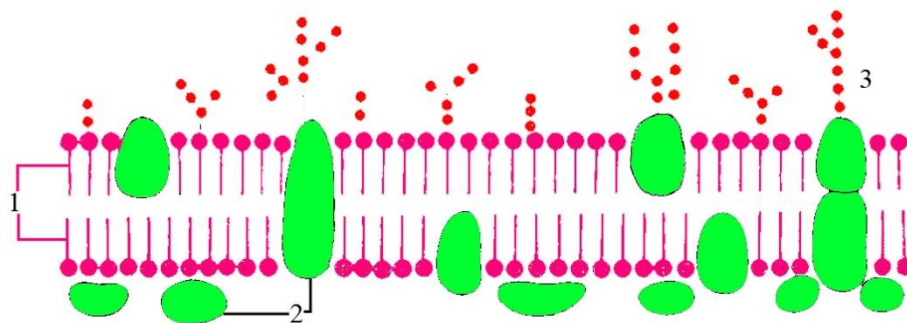
3-илова. Липидларнинг мономолекуляр қатлами ва липид мицелласининг сув ва ёғда кўриниши.



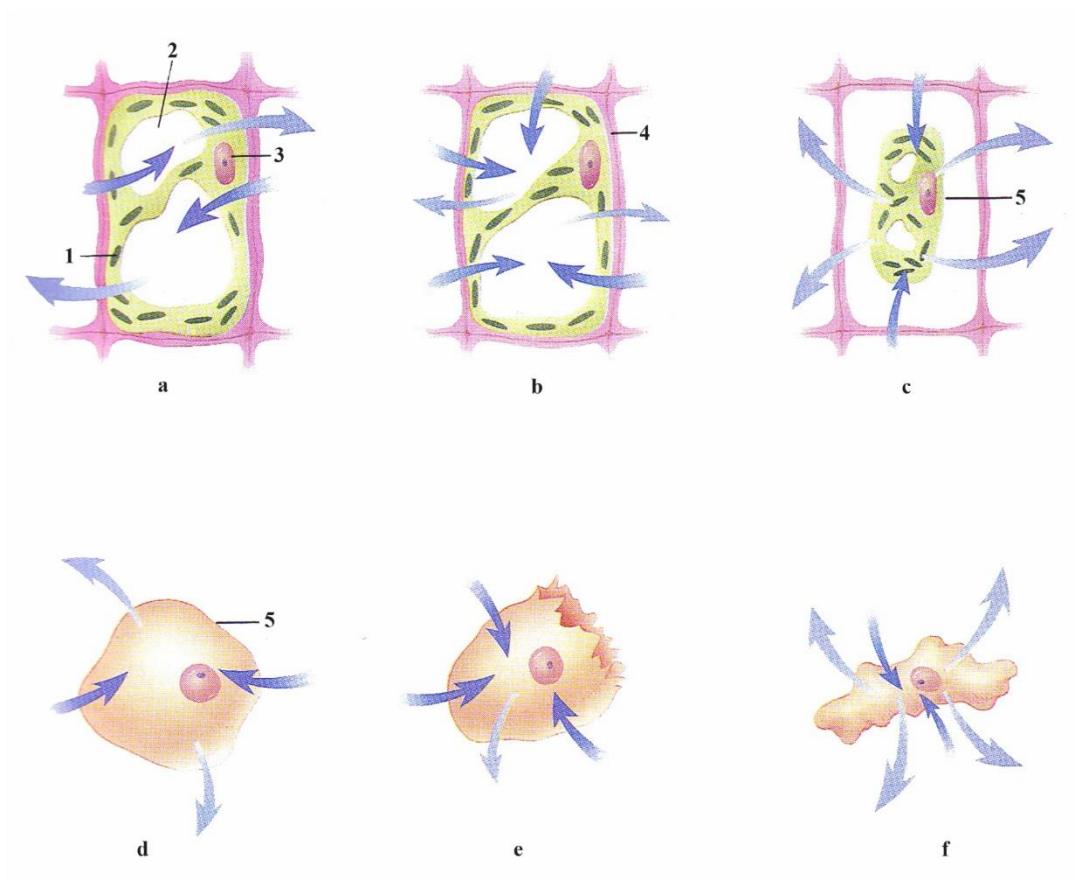
4-илова. Цитоплазматик мембрана.
 а-электрон микроскопик фото; б-элементлар мембрананинг Робертсон модели. Зингер ва Николсон суяк мозаика модели; в-музлатиб ажралган мембрана схемаси; д-электрон микроскопик фото. 1-плазматик мембрана; 2-оксил молекулалари; 3-мембранани ажратувчи фактор-қайчи.



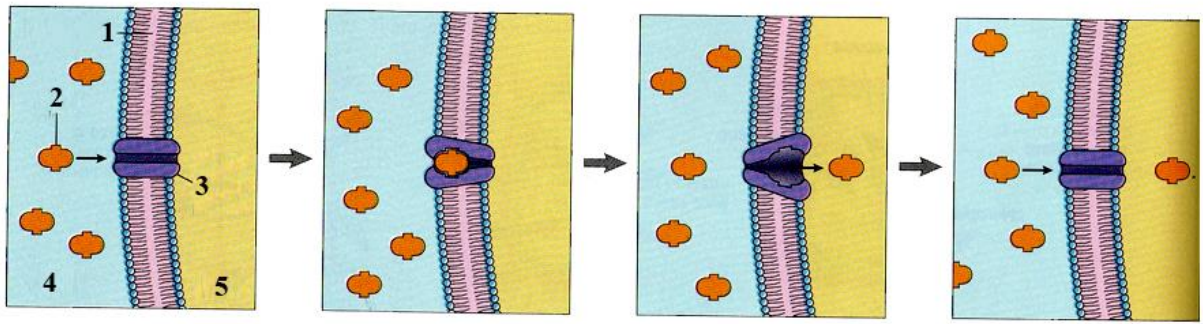
5-илова. Цитоплазматик мембрананинг суюқ-мозаик модели.
 1-карбогидрат занжир; 2-мембрананинг ташқи юзаси; 3-гликолипид;
 4-мембрананинг ички юзаси; 5-протеин транспорт канали; 6-
 протеин ретцептор юзаси ; 7-қутбсиз зона.



6-илова. Плазматик мембранинг тузилиш схемаси.
1-липид молекулалари;2-оқсил молекулалари;3-гликокаликс қатлами.



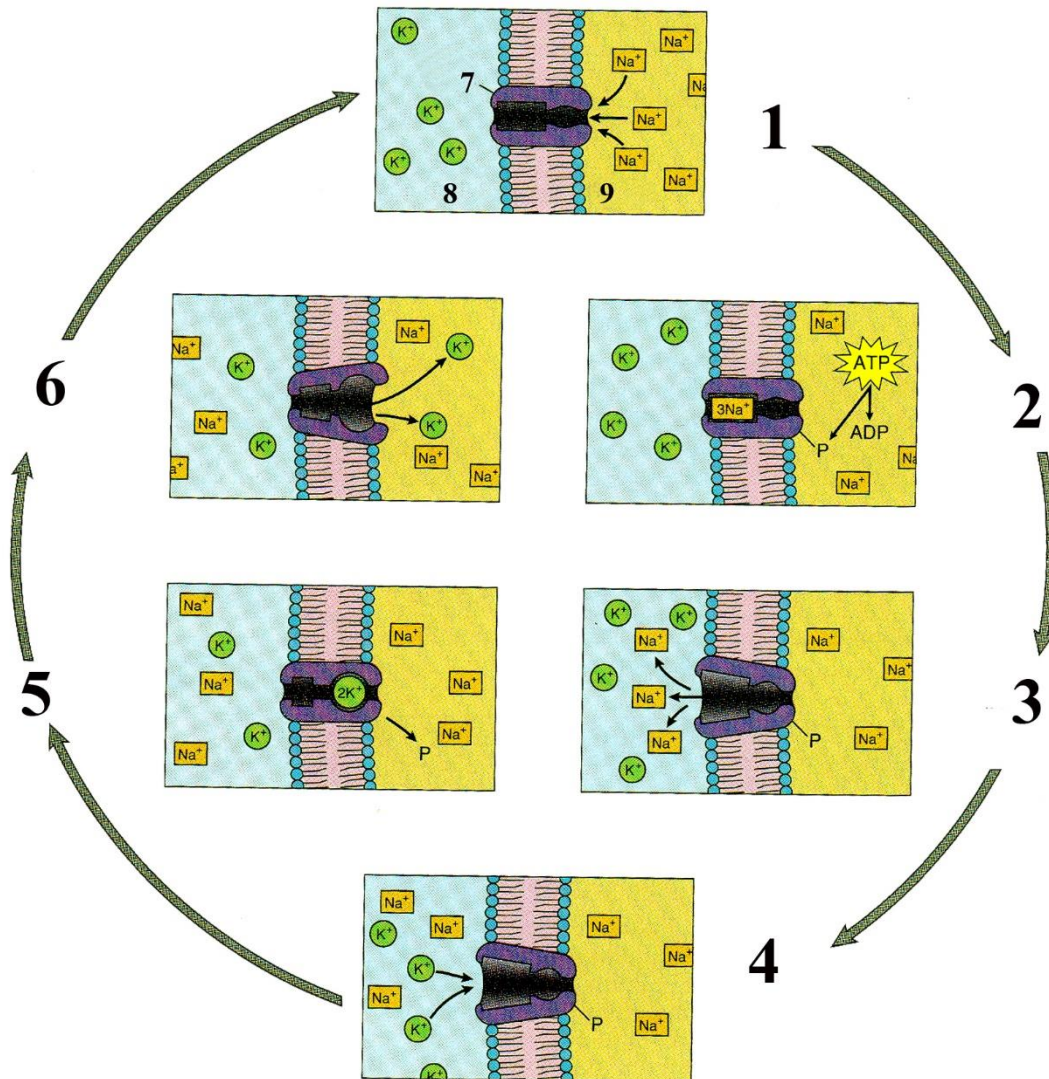
7-илова. Ўсимлик(a,b,c) ва ҳайвон(d,e,f)ҳужайрасида осмос ходисаси.
Ҳужайралар изотоник(a,d),гипотоник(b,e),гипертоник(c,f) эритмаларда.
1-хлоропласт;2-вакуола;3-ядро;4-ҳужайра қобиғи;5-плазматик мембрана.



X

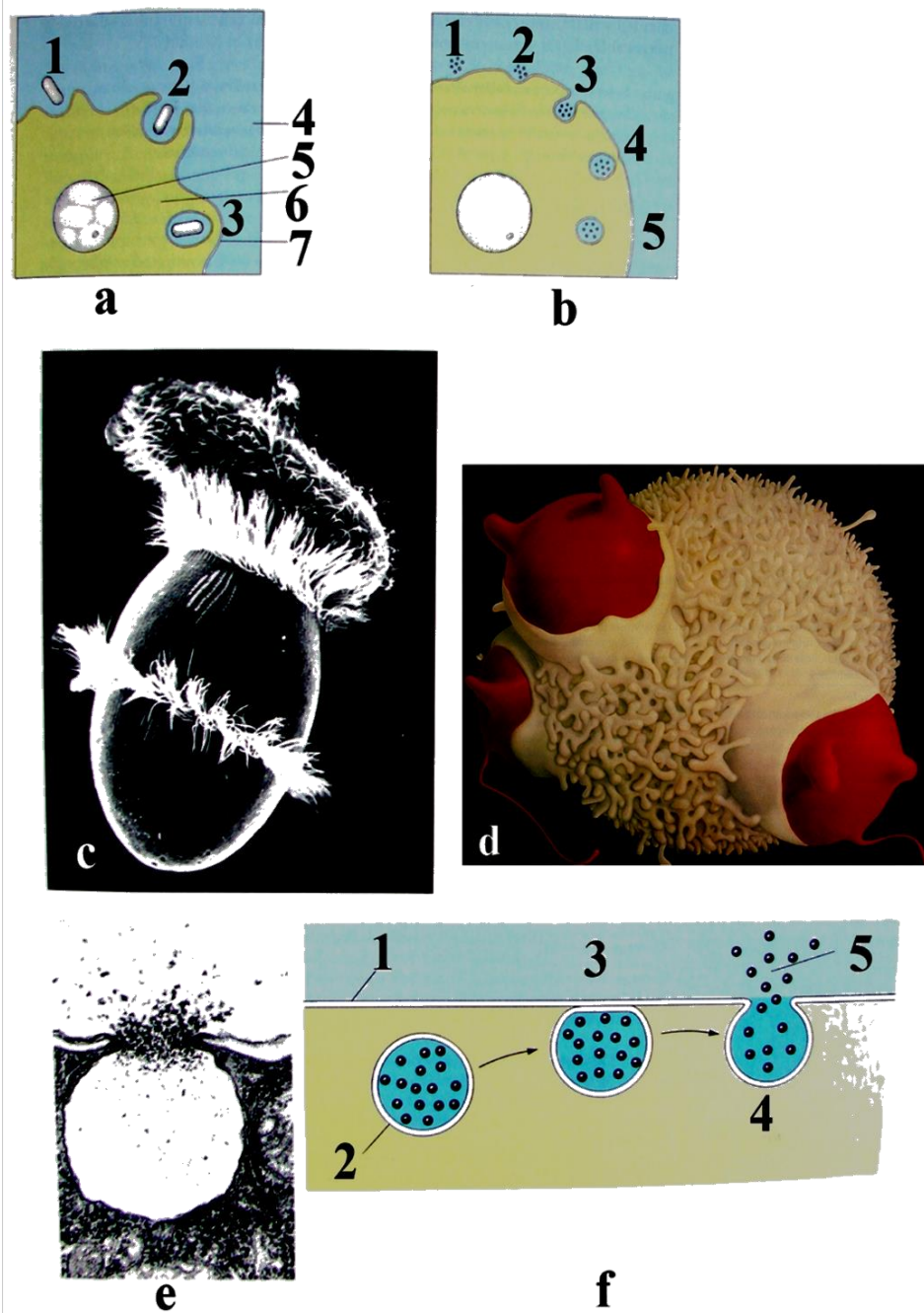
8-илова. Моддаларни пасив ташилиши.

1-мембрана; 2-эритмадаги модда; 3-ташувчи оксил; 4-эритма; 5-цитоплазма.



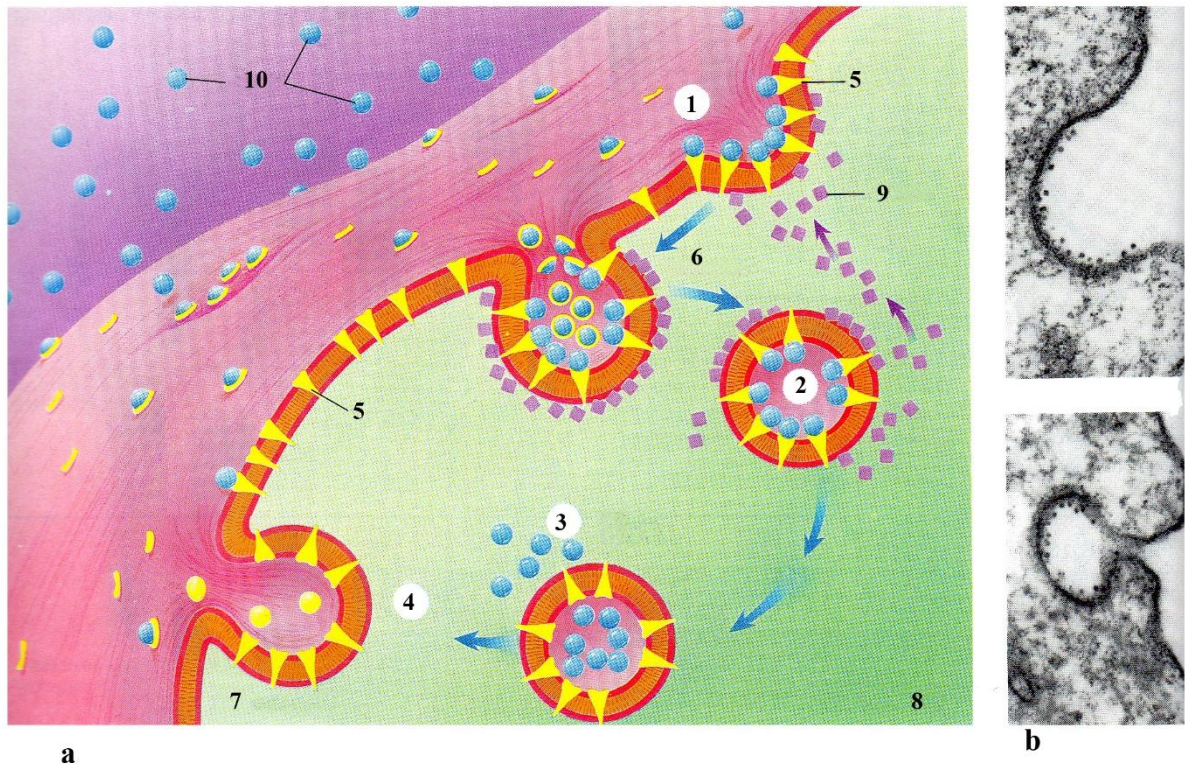
9-илова. Натрий-калий насоси ёрдамида ионларни ўтказилиши.

1-ташувчи оксил канали ёпиқ ҳолда, 3Na^+ хужайрадан чиқишга тайёр; 2-АТФнинг парчаланиши ва фосфат кислотани ажралиши, 3Na^+ ни ташувчи оксилга бириктириши; 3- 3Na^+ ни ташувчи оксилдан ажралиши; 4-ташувчи оксил каналини очилиши ва 2K^+ ни хужайрага киришга тайёр ҳолати; 5- 2K^+ ни ташувчи оксил каналига кириши; 6- 2K^+ ни ташувчи оксилдан ажралиши; 7-ташувчи оксил; 8-эритма; 9-хужайраичи.

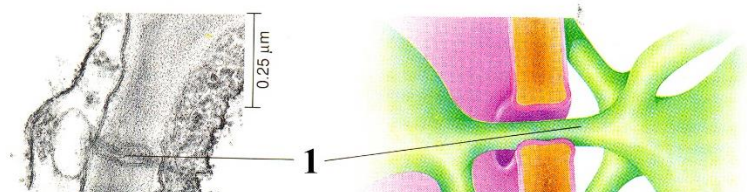


10-илова.Эндоцитоз ва экзоцитоз.

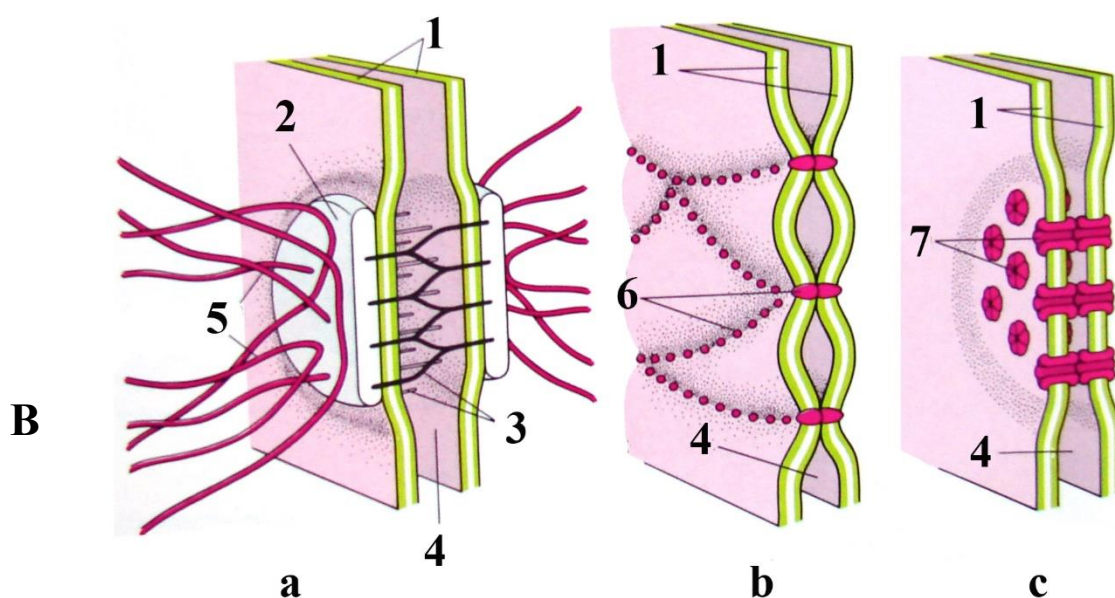
а-фагоцитоз;1,2,3-фагоцитоз босқичлари;4-муҳит;5-ядро;6-цитоплазма;7-плазматик мембрана;б-пиноцитоз;1-5 пиноцитоз босқичлари;с-Дидиниум насутум йирик тухумсимон содда ҳайвон инфузорияни ютиш лаҳзаси;д- Макрофагнинг 3та йирик хужайраларни фагацитоз қилиш лаҳзаси;экзоцитоз:е-электрон микроскопик фото,ф-схема: 1-плазматик мембрана;2-секретор пуфакча;3-муҳит;4-цитоплазма;5-секрет маҳсулот.



11-илова.Мембрананинг рецептор функцияси.
 а-рецептор-эндоцитоз ва экзоцитоз жараёнлари схемаси,б-эндоцитоз пуфакчасининг ҳосил бўлиши(электрон микроскопик расм).
 1-рецептор ва ҳужайрага кирадиган модда – лиганда;2-мембранадан ажралган,ичида лиганда бўлган пуфакча;3-цитоплазмадан ташқарига чиқариладиган лиганда;4-экзоцитоз пуфакчаси;5-рецептор;6-эндоцитоз;7-экзоцтоз;8-цитоплазма;9-эндоцитоз ҳақидаги импульсни рецепторга етказувчи модда – клатрин;10-муҳитдаги лиганда.



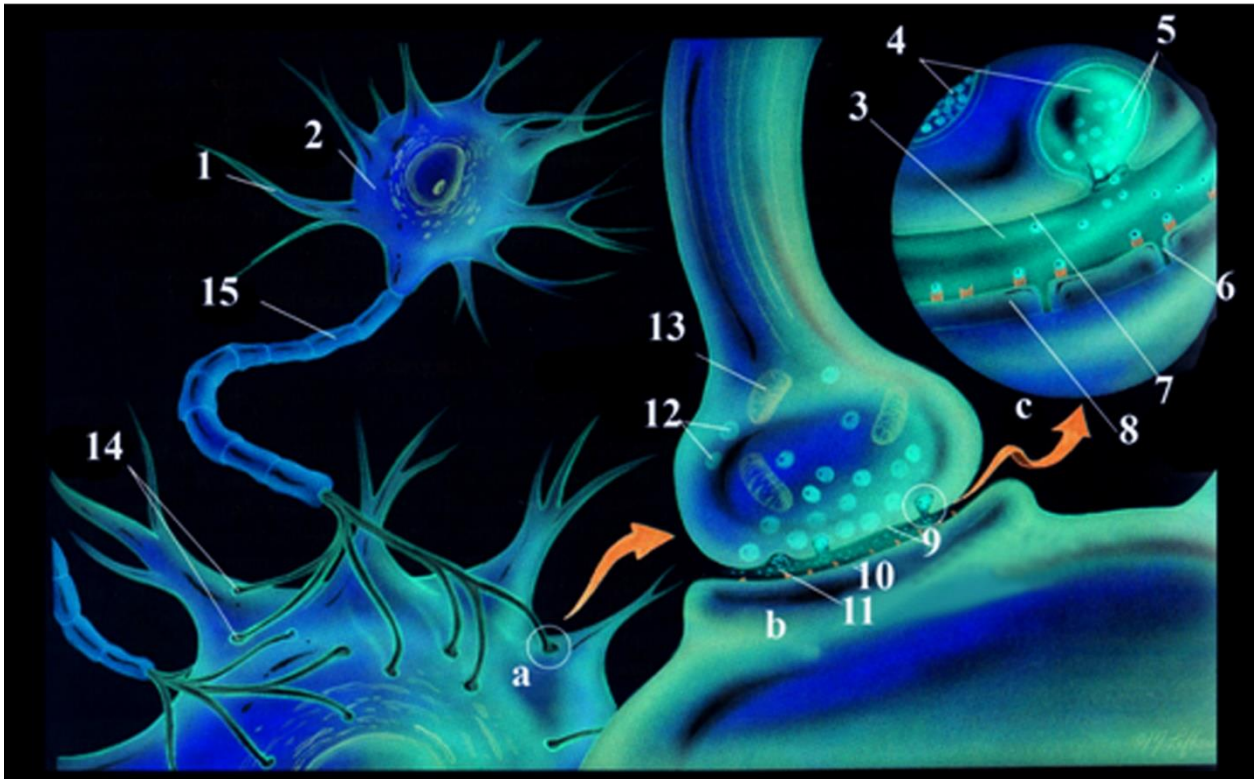
A



12-илова.Хужайралараро алоқалар.

А.Ўсимлик хужайралари алоқалари: а-электрон микроскопик фото; б-схема.1-плазмодесма; 2-хужайра қобиғи; 3-мембрана.

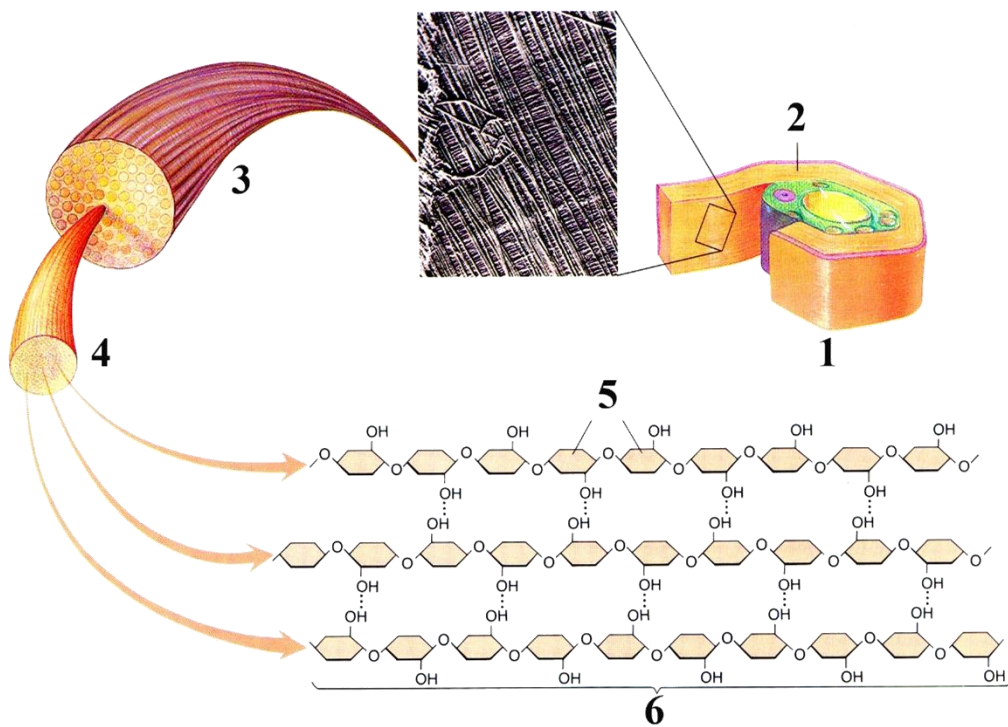
В.Ҳайвон хужайралари алоқалари: а-десмосомали бирикиш; б-зич бирикиш;с-тирқишли бирикиш.1-плазматик мембрана; 2-цитоплазматик диск; 3-хужайралараро филаментлар; 4-хужайралараро бўшлиқ; 5-цитоскелет филаментлар; 6-зич бирикиш; 7-мембрана каналлари-тирқишли бирикиш.



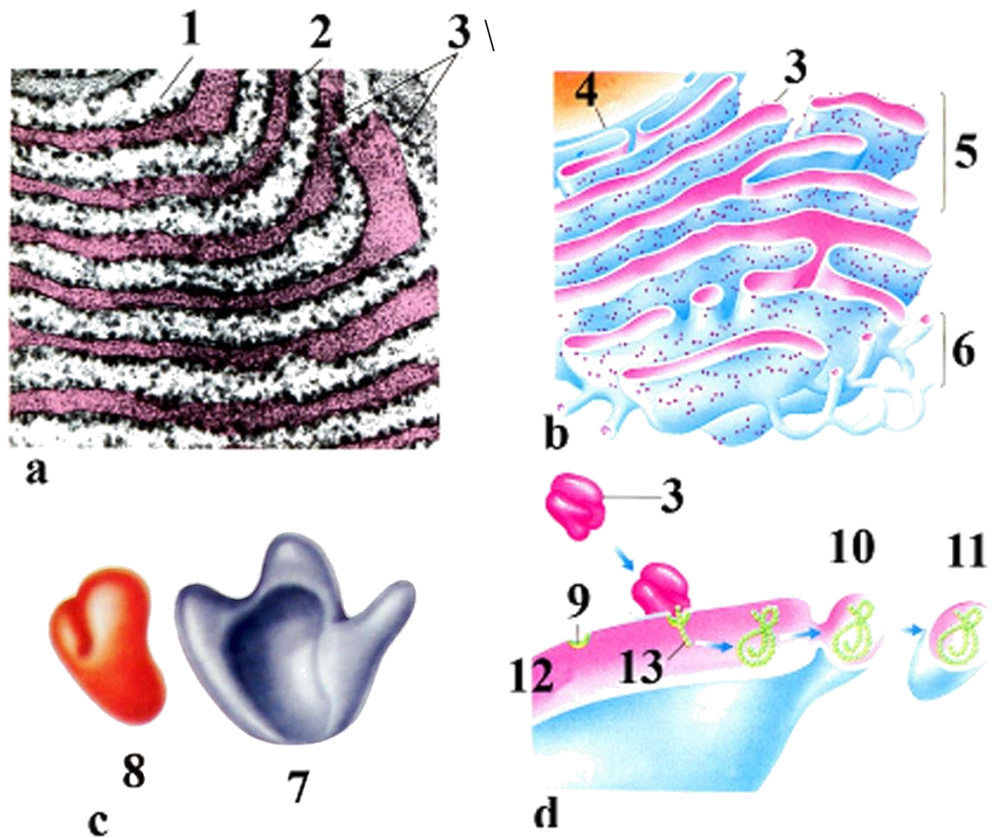
13-илова.Синапс .

а-умумий кўриниши; б-синапс; с-унинг катталаштирилган кўриниши.

1-дендрид; 2-хужайранинг танаси; 3,11-синаптик бўшлиқ;
 4,12-синаптик пуфак; 5-нерв ўтказувчи моддалар– медиаторлар;
 6-ион канали; 7,9-пресинаптик мембрана; 8,10-постсинаптик мембрана; 13-митохондрия; 14-синаптик учлар; 15-аксон.

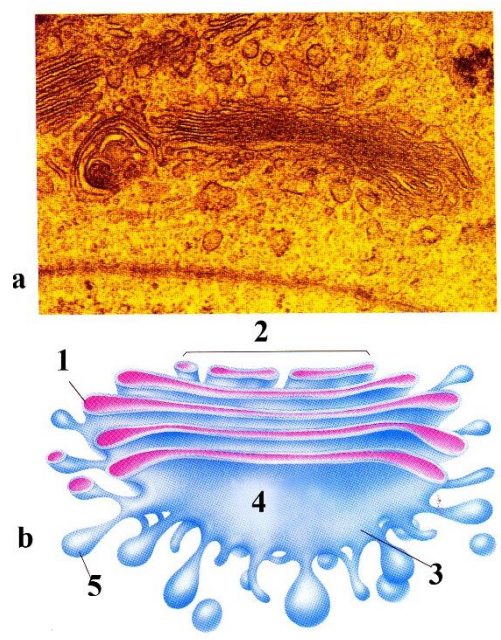


14-илова. Ўсимлик ҳужайраси қобиғи целлюлоза
фибрилининг тузилиши.
1-ўсимлик ҳужайраси; 2-ҳужайра қобиғи; 3-фибрилл;
4-микрофибрилл; 5-целлюлоза молекуласи; 6- целлюлоза
полимери.

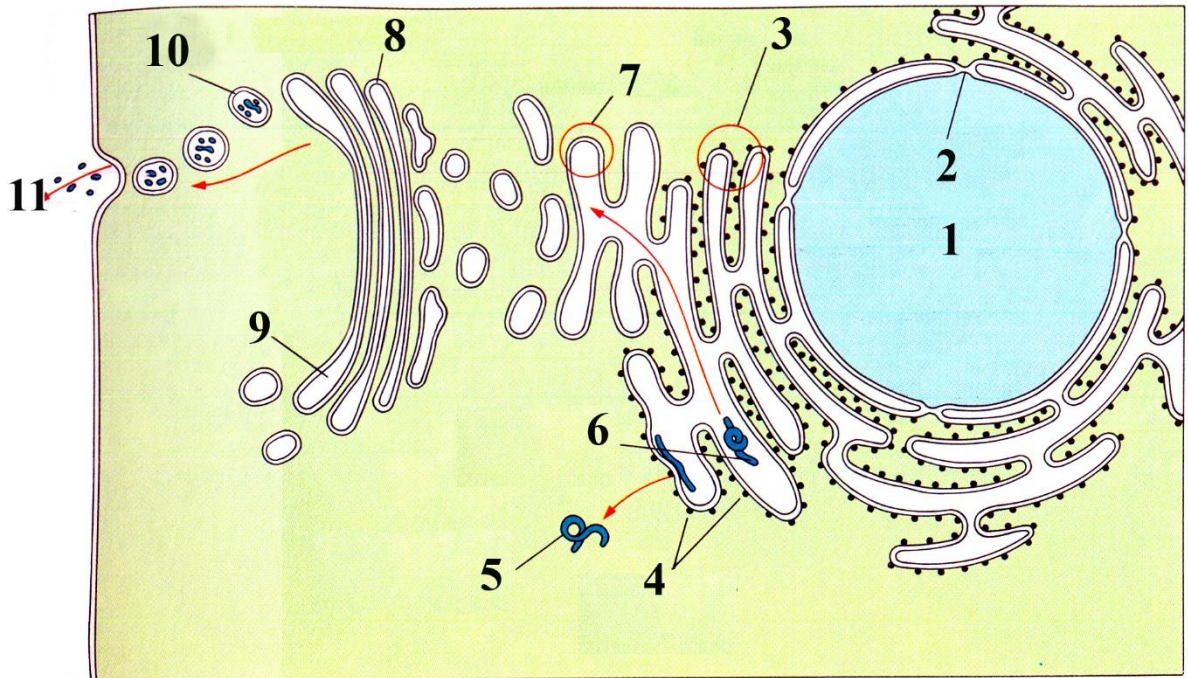


15-илова. Доначали эндоплазматик тўр.

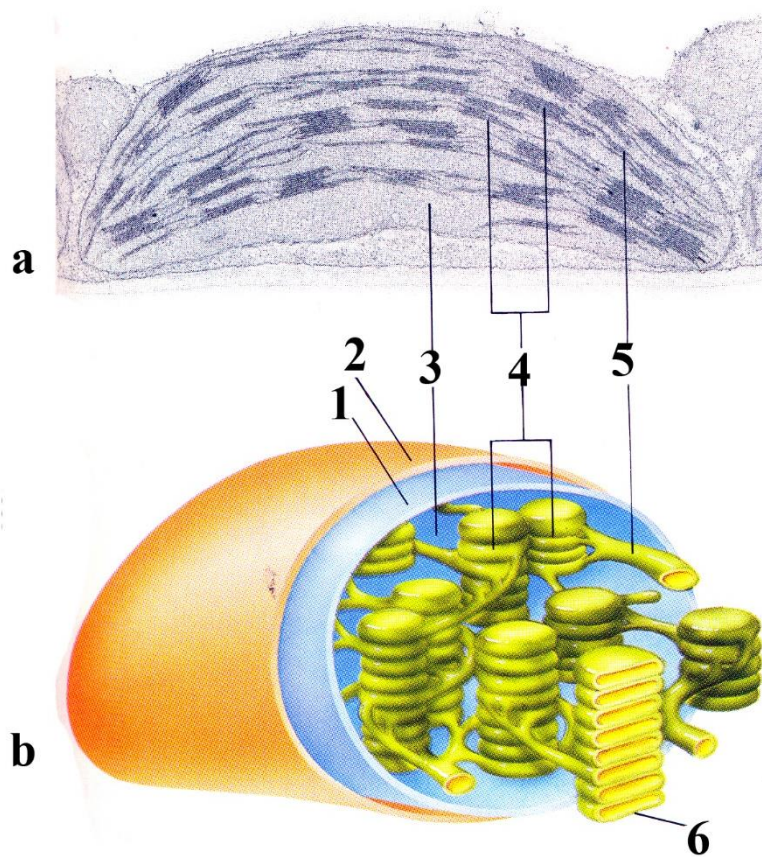
а-электрон микроскопик фото; б-доначали ЭТ схемаси;
 с-рибосома; д-ЭТ нинг транспорт функцияси. 1-цитозол;
 2-эндоплазматик тўр; 3-рибосома; 4-ядро қобиғи; 5-доначали ЭТ;
 6-силлик ЭТ; 7-рибосоманинг катта суббирлиги; 8- кичик
 суббирлик; 9-рецептор оқсил; 10-пуфакчанинг шаклланиши;
 11-пуфакчанинг ажралиши; 12-ЭТ бўшлиғи; 13-протеин
 молекуласи.



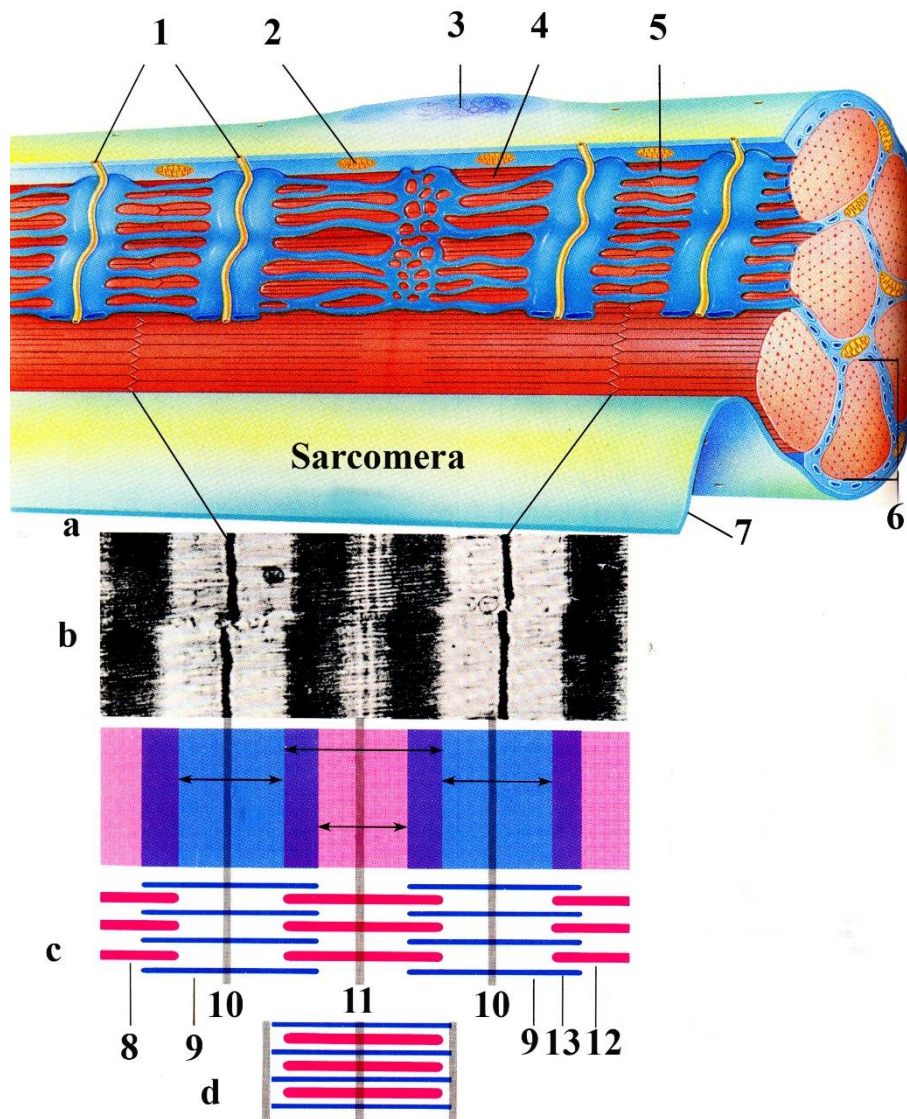
16-илова. Ҳайвон ҳужайраси Гольжи аппаратида лизосомаларнинг ҳосил бўлиши.
а-электрон микроскопик фото; б-схематик тузилиши.
1-халтачалар; 2-юза қисмининг шаклланиши; 3-етилаётган юза;
4-марказий қисм; 5-секрет пуфакча ёки лизосома.



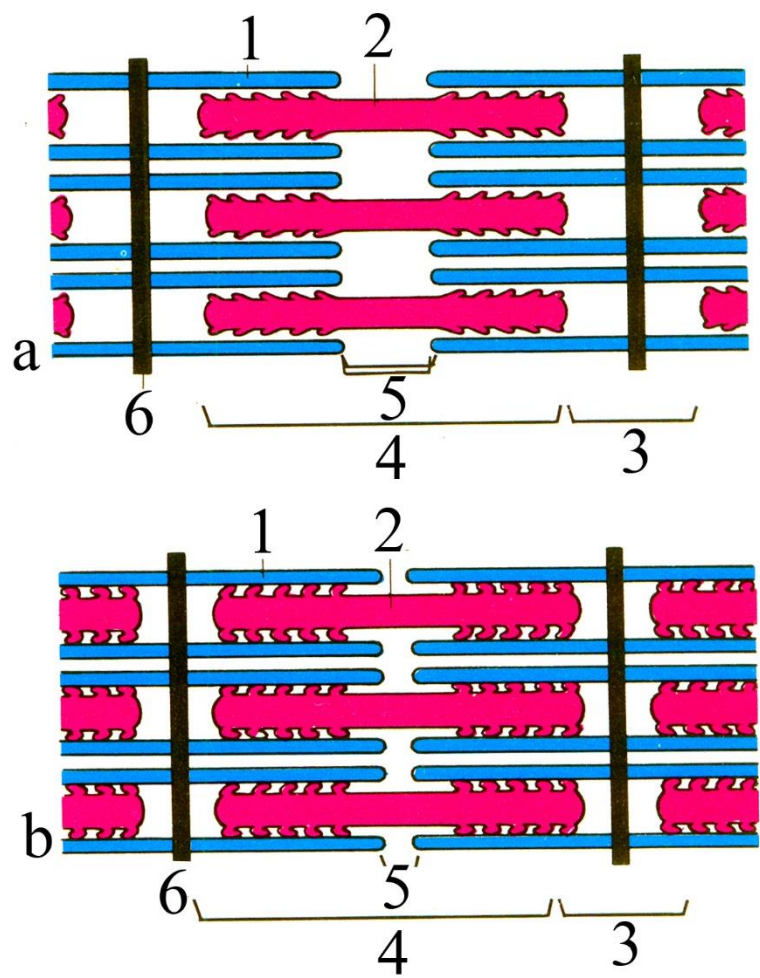
17-илова. Гольжи аппаратининг секрет ажралишидаги роли.
 1-ядро; 2-ядро пораси; 3-доначали эндоплазматик тўр;
 4-рибосомалар; 5-хужайра учун ишлатиладиган
 синтезланган оқсил; 6-экспорт қилинадиган оқсил; 7-силлик
 эндоплазматик тўр; 8-Гольжи аппарати; 9-цистерн;
 10-секретор пуфакча; 11-секреция маҳсулоти.



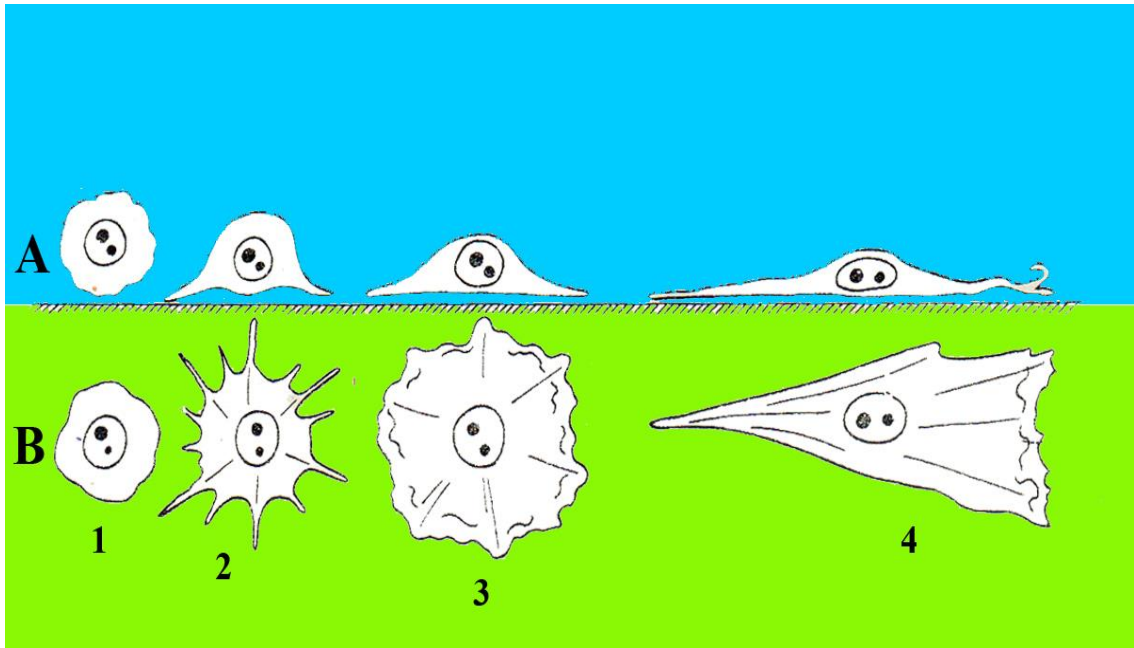
18-илова.Хлоропластнинг тузилиши:
электрон микроскопик(а)схематик(б).
1-ички мембрана; 2-ташқи мембрана; 3-строма;
4-қирра-грана; 5-ламелла; 6-тилакоидлар.



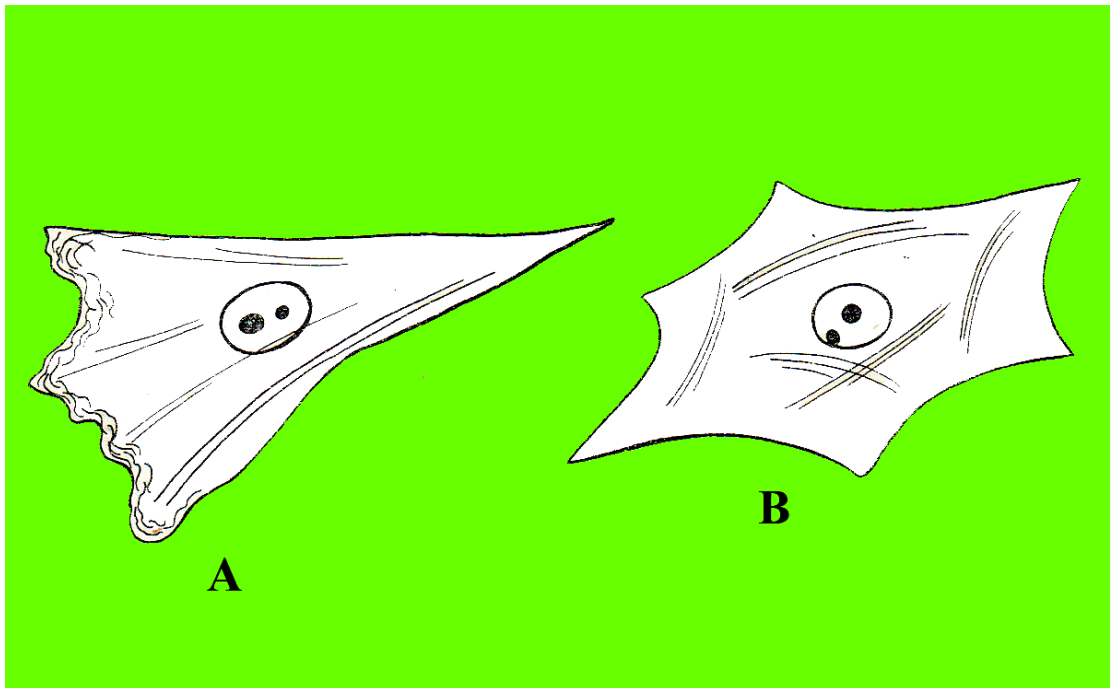
19-илова. Мускул толасининг тузилиши.
 а-схематик тузилиши; б-электрон микроскопик
 фотоси; с- саркомеранинг схематик тузилиши.
 1-Т – найча; 2-митохондрия; 3-ядро; 4-саркоплазма;
 5-саркоплазматик тўр; 6-миофибрилл; 7-сарколемма;
 8-миозин; 9-актин; 10-Z чизик; 11- М чизик; 12-йўгон
 филамент; 13-ингичка филамент.



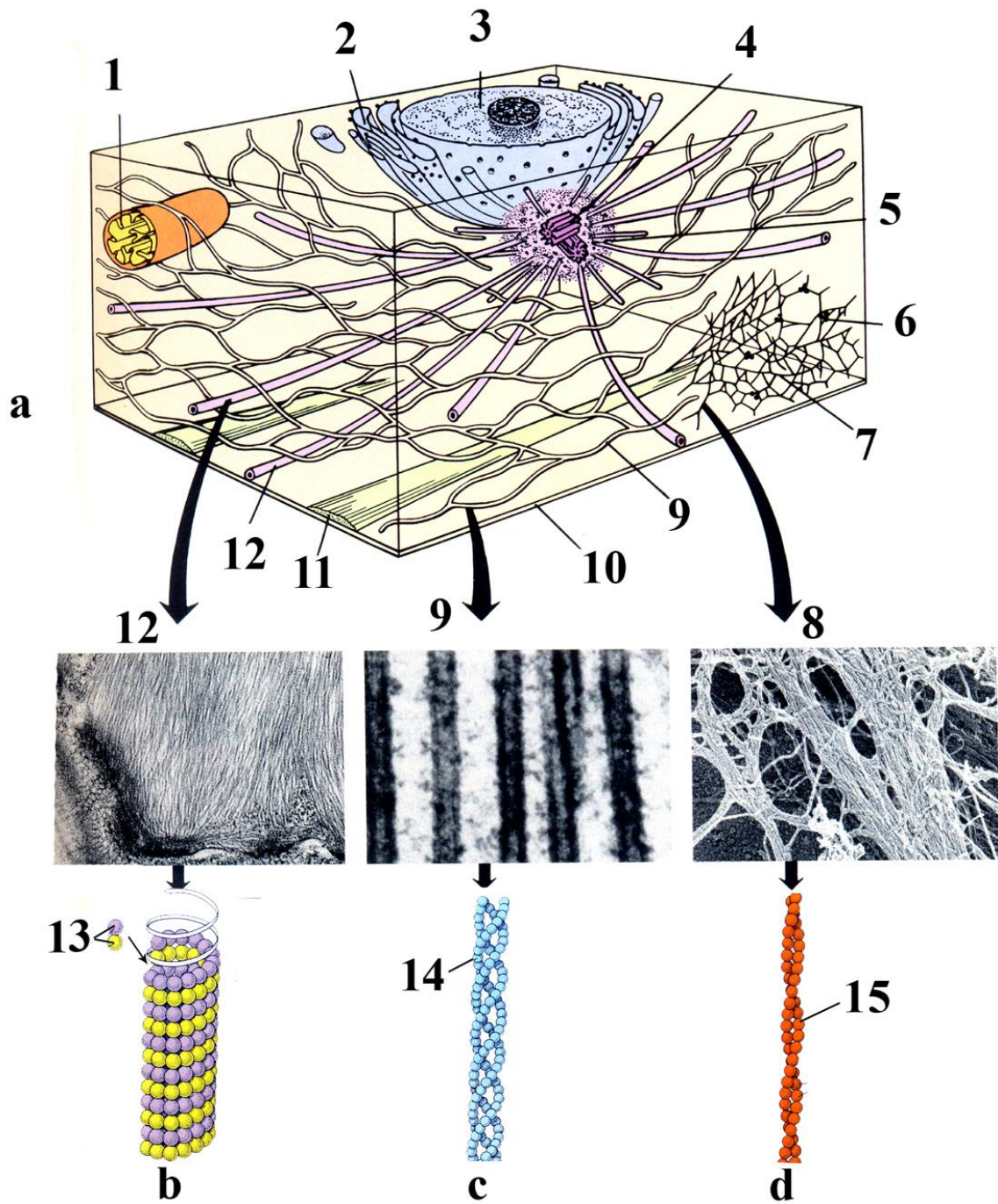
20-илова.Мускул қисқариши.
 а-бўшашган саркомера; б-қисқарган саркомера.
 1-актин; 2-миозин; 3-І диск; 4-А диск; 5- Х зона; 6- Z чизиқ.



21-илова.Фибробластларнинг субстратга ёпишиши ва яссиланиши.
 А-ёнидан кўриниши;В-устидан кўриниши.
 1-эркин хужайра;2,3-радиал яссиланиш;4-поляризация босқичи.

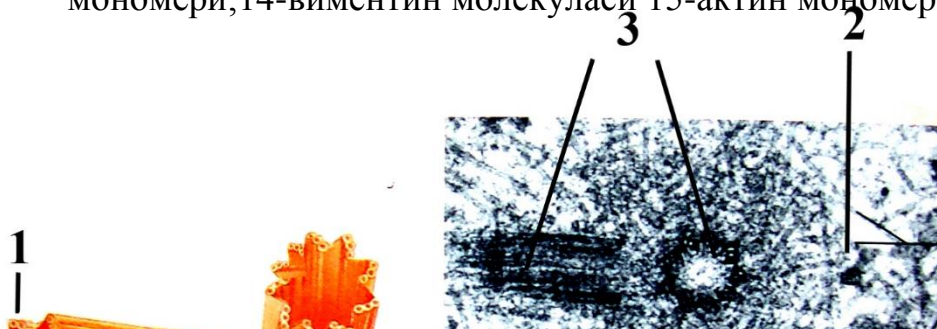


22-илова.Актин микрофиламентларнинг ҳаракатланаётган(А)
 ва тинч ҳолдаги фибробластларда(В) жойлашуви.



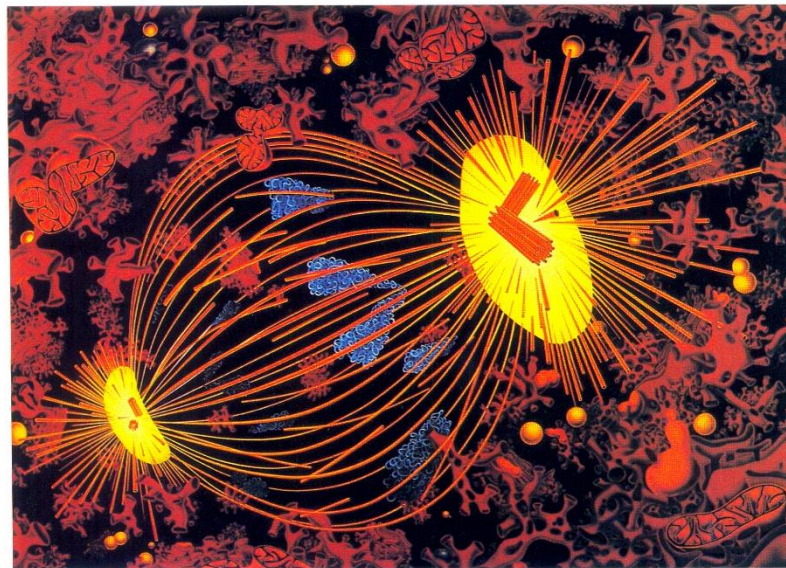
23-илова. Цитоскелет.

a-цитоскелет элементларининг фазовий жойлашуви; b-микронайчалар; c-оралиқ филламентлар; d-актин филламентлар. 1-митохондрия; 2-доначали эндоплазматик тўр; 3-ядро; 4-центриола; 5-центросфера; 6-полисома; 7-актин тўри; 8-актин филламент; 9-оралиқ филламент; 10-плазматик мембрана; 11-актин филламент тутами; 12-микронайча; 13-тубилин мономер; 14-виментин молекуласи 15-актин мономер.

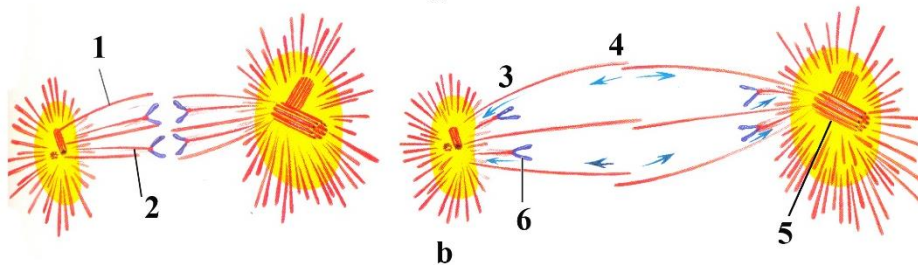


24-илова.Центриола.

а-схемаси;б-фотоси. 1-микронайчалар;2-дук иплари;3-центриолалар



а



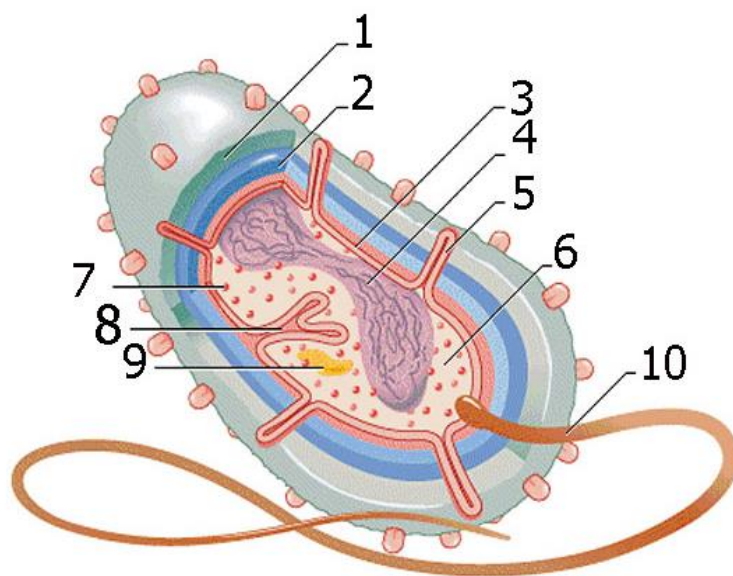
б

25-илова.Бўлиниш дуки.

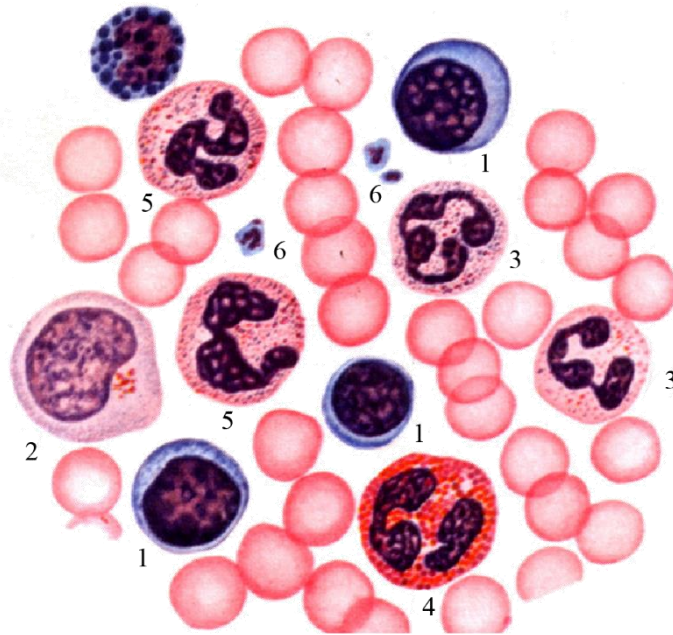
а-умумий кўриниши;б-эртаки ва кечки анафазалар.
1-күтб микронайчалар;2-кинетохор микронайчалар;
3-күтбларга тортилиш;4-микронайчаларнинг узилиши;
5-центриола;6-хромосомалар.



26-илова. Амёбада псевдоподийларнинг ҳосил бўлиши.
 1-цитоплазма; 2-қисқарувчи вакуола; 3-ядро; 4- псевдоподийлар;
 5- ҳазм вакуоласи;

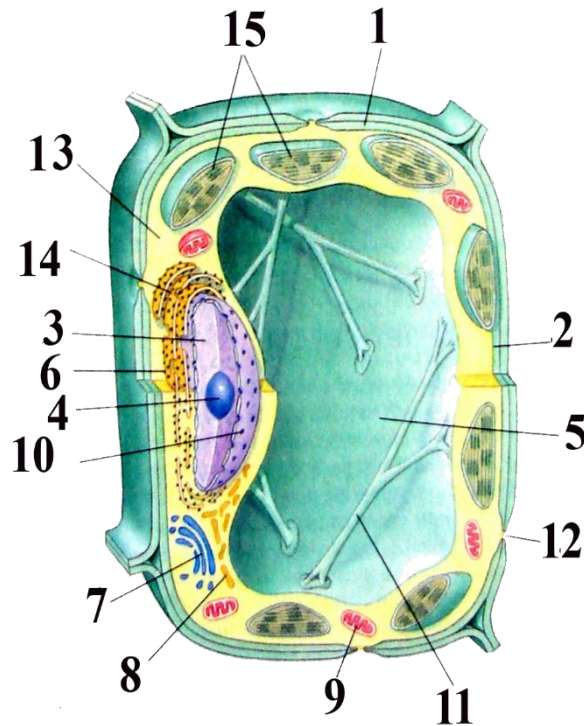


27-илова. Бактериал ҳужайранинг тузилиш схемаси.
 1- капсула; 2- ҳужайра қобиғи; 3- ҳужайра мембранаси;
 4- нуклеоид (хромосома); 5- цитоплазматик ўсимталар;
 6- цитоплазма; 7- рибосома; 8- мезосома; 9-киритма
 10-хивчин.



28-илова. Ядроларнинг турли-туманлиги (одам қони).

1-думалоқ ядроли лимфоцитлар;2-ловиясимон ядроли моноцитлар;
3-занжирсимон ядроли нейтрофил;4-бўлакчали ядроли эозинофил;
5-хасипсимон ядроли базофил;6-пластинкасимон ядроли тромбоцит.

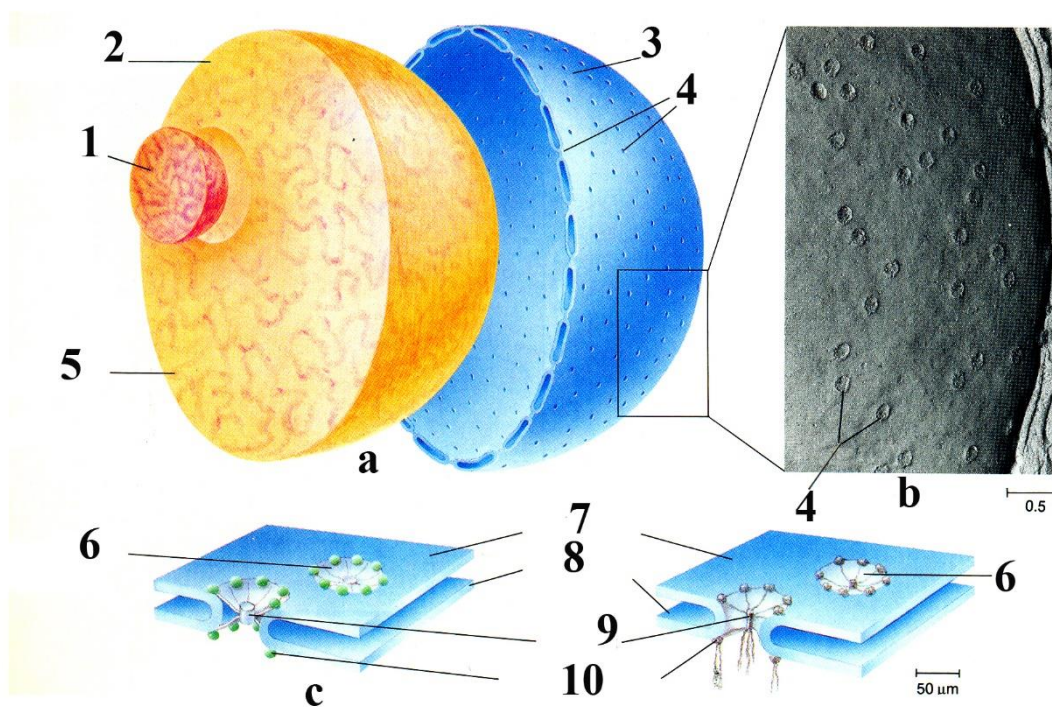


29-илова.Йирик вакуолали ўсимлик ҳужайрасининг электронмикроскопик схемаси.

1-ҳужайра пўсти;2-плазматик мембрана;3-ядро;4-ядроча;
5-вакуола;6-рибосома;7-Гольжи комплекси;8-силлиқ
эндоплазматик тўр;9-митохондрия;10-ядро пораси;
11-цитоплазматик тортма;12-ҳужайра тешиги;13-цитоплазма;
14-доначали эндоплазматик тўр;15-хлоропласт.



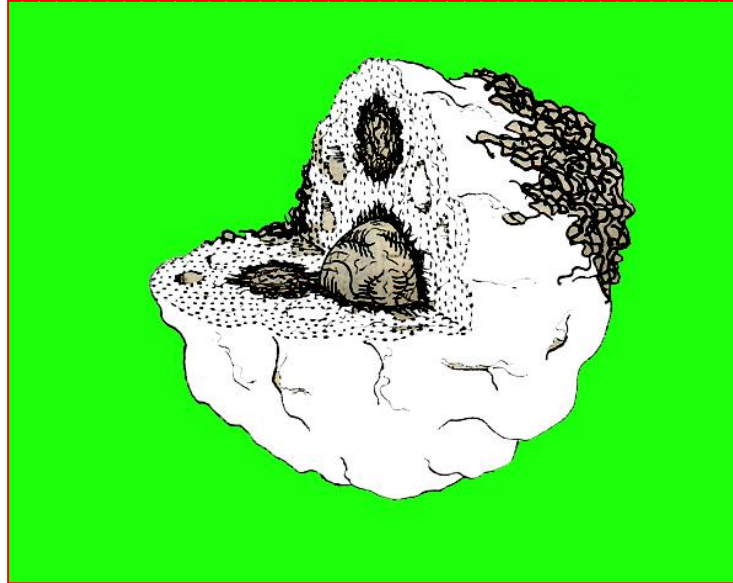
30-илова.Ошқозон ости беzi ҳужайрасининг интерфаза ядроси.
(Азан бўёғи билан бўялган) ядроча қизил, хрононема ва
хромоцнтрлар кўк,ядро шираси оқиш рангда,



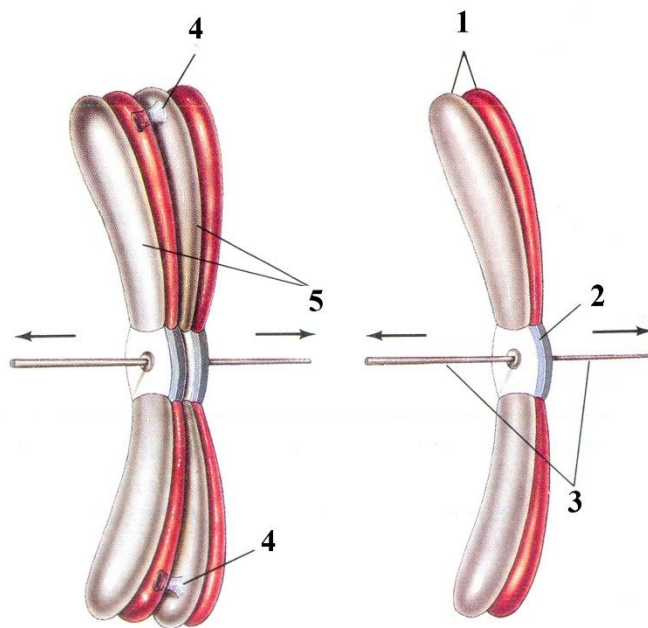
31-илова.Ядронинг тузилиши.

Ядронинг(а), ядро порасининг(с)схематик тузилиши;
ядро қобиғининг электронмикроскопик фотоси(б).

1-ядроча;2-нуклеоплазма;3-ядро қобиғи;4-ядро пораси;
5-хроматин;6-ядро пораси комплекси;7-ташқи мембрана;
8-ички мембрана;9-марказий тешиқ;
10-пора комплексининг марказий грануласи.



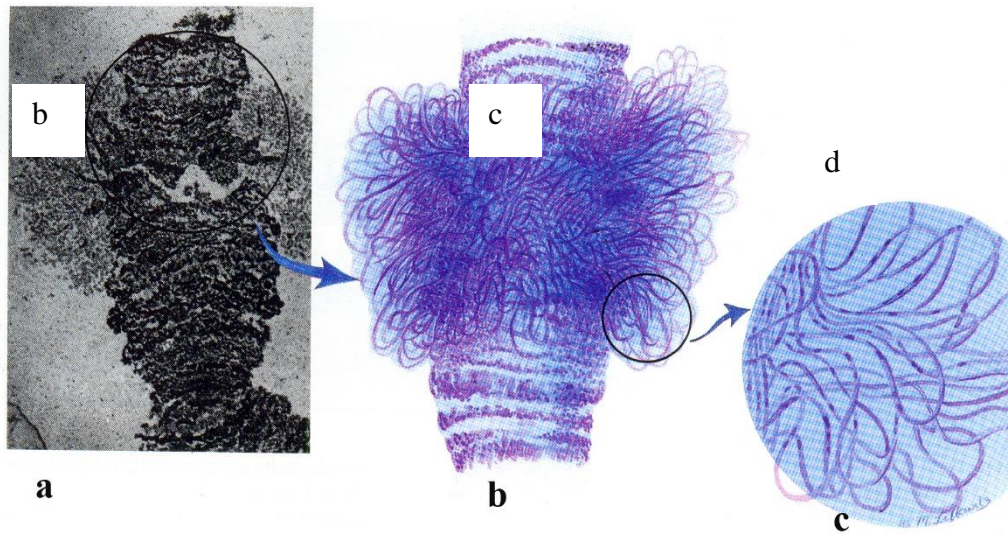
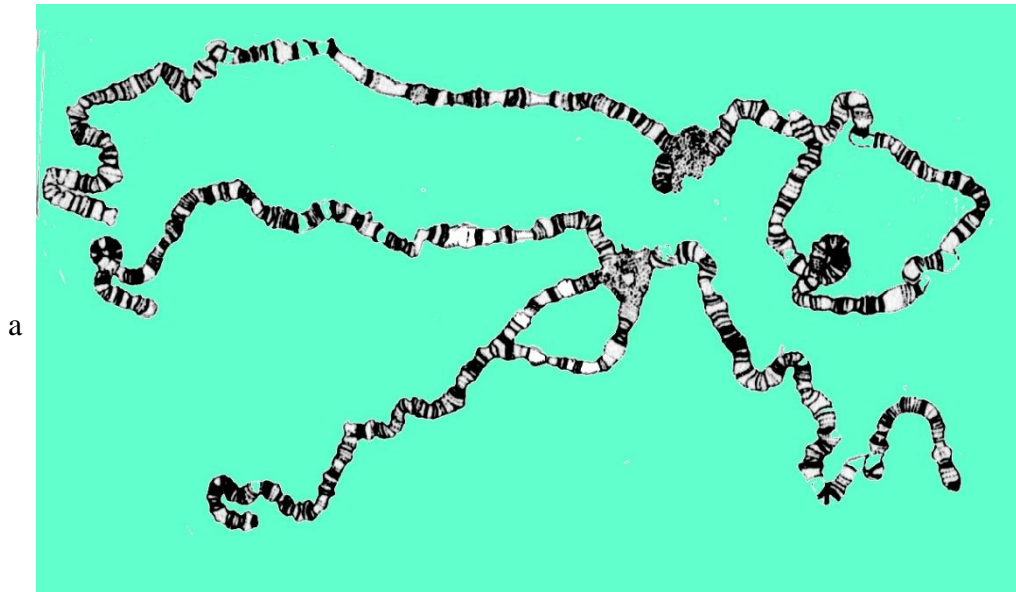
32- илова. Ядроча ва бир фибриляр марказнинг уч ўлчамли кўриниши.



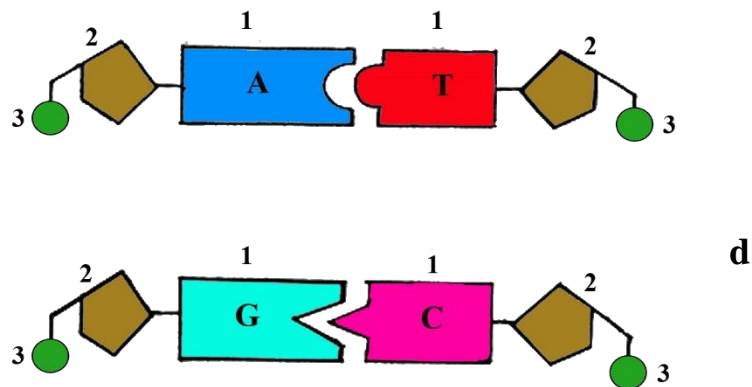
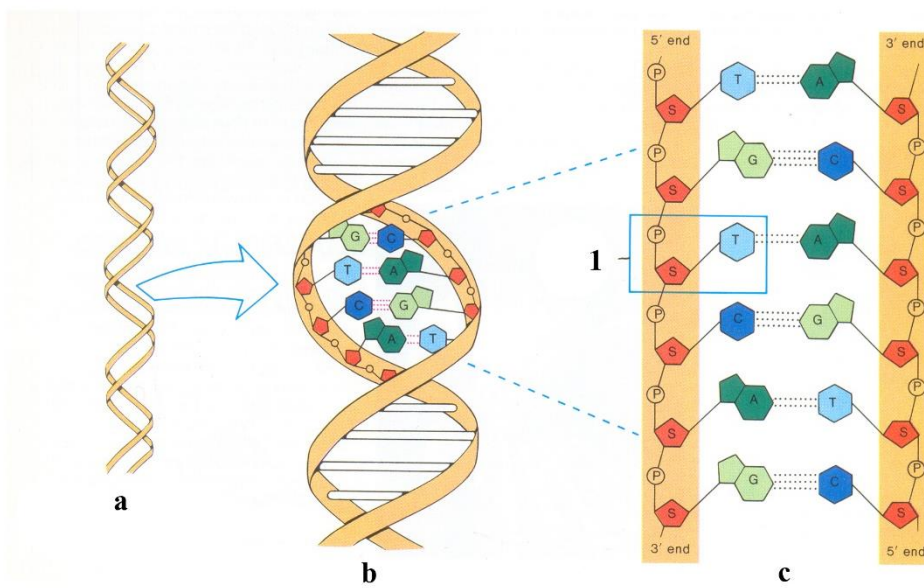
33-илова. Хроматидлар.

а-мэйоз; б-митоз.

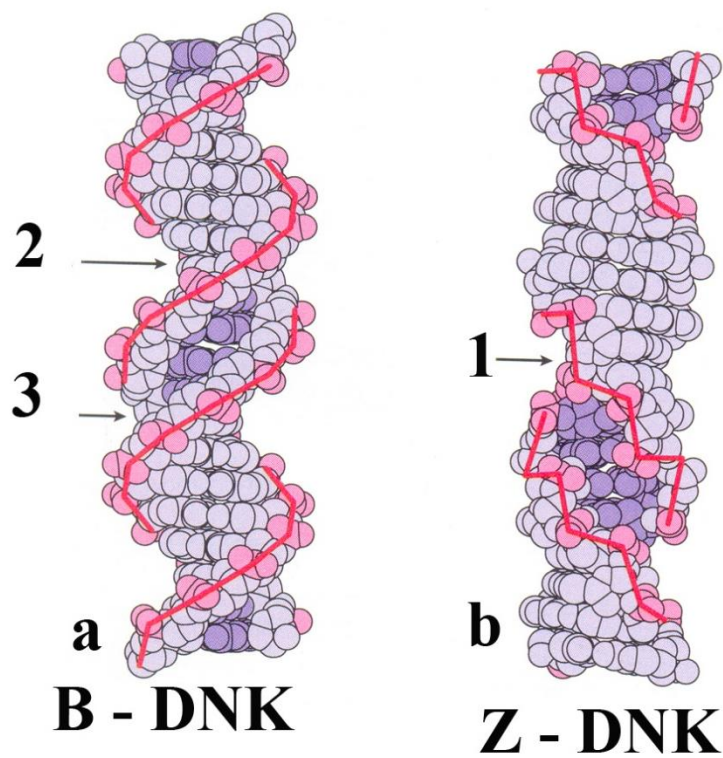
1-хроматидлар; 2-кинетохор; 3-дук микронайчаси;
4-четки хиазмалар; 5-гомологлар



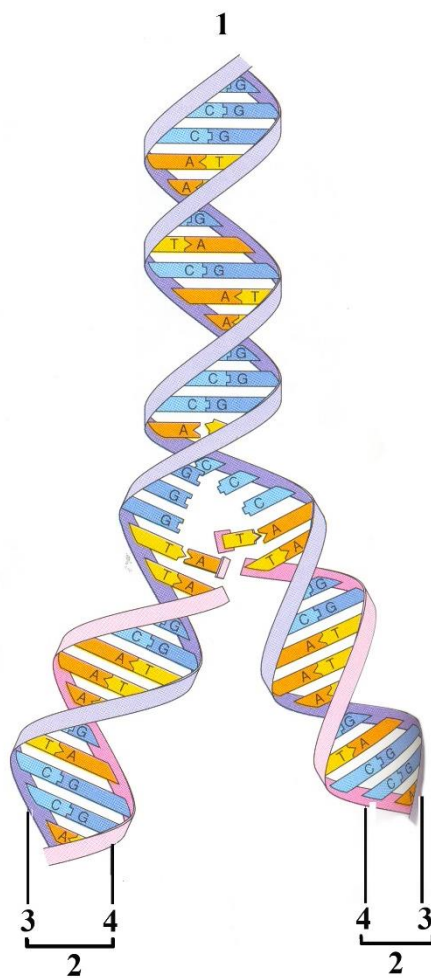
34-илова. Политен хромосомалар (а), унинг бир қисмини электронмикроскопик фотоси (b), унинг бир қисмини турли даражада катталаштирилгани (с,d).



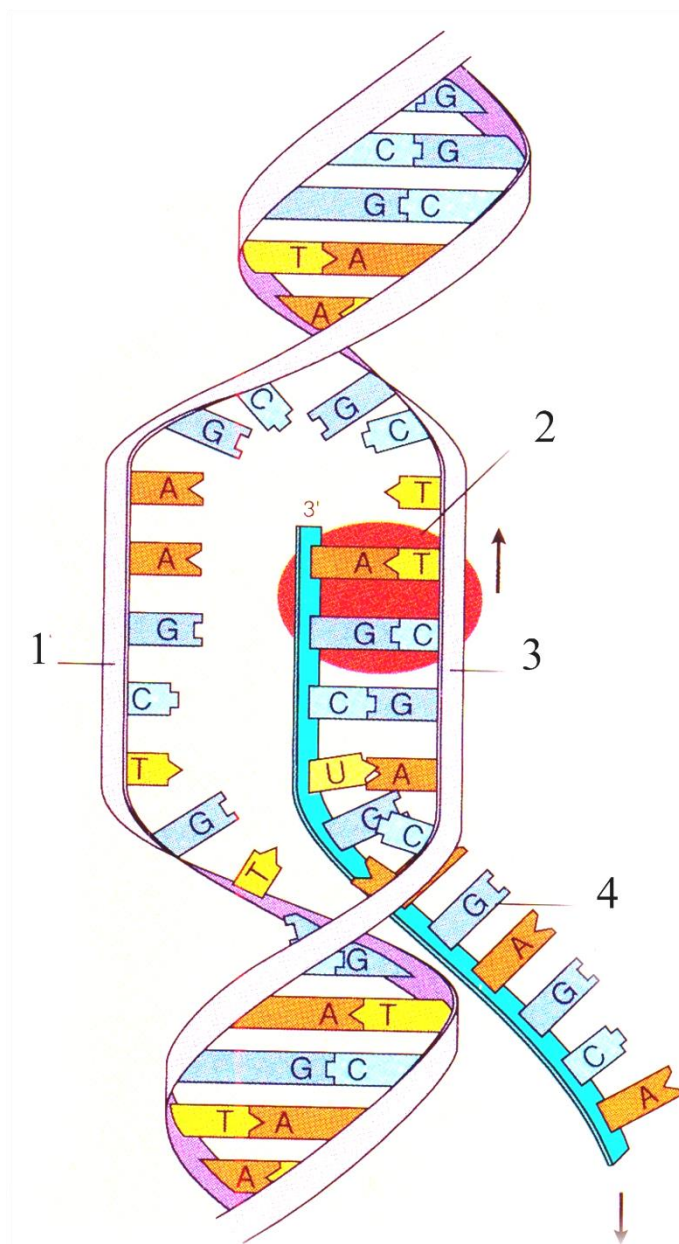
35-илова. ДНК нинг тузилиши.
 а-ДНК қўшалоқ спирали; б-ДНК нинг комплементар тузилиши;
 с, d-нуклеотидларнинг тузилиши.
 1-А, Т, G, С- азотли асослар; 2-карбонсув; 3-фосфат кислота.



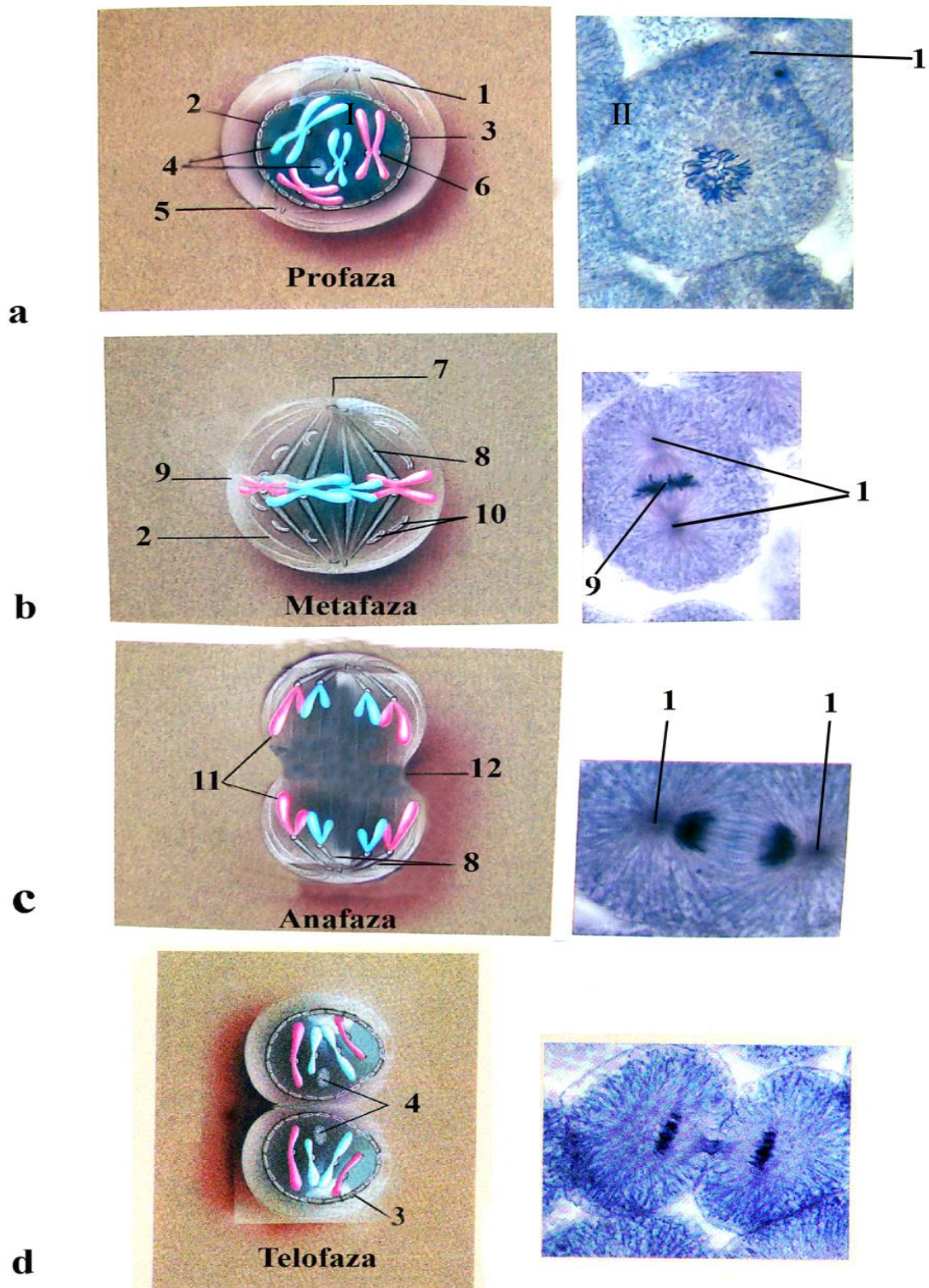
36-илова. ДНК нинг икки хил буралиши.
 а-ўнга буралган; б-чапга буралган.
 1-эгатча; 2-катта эгатча; 3-кичик эгатча.



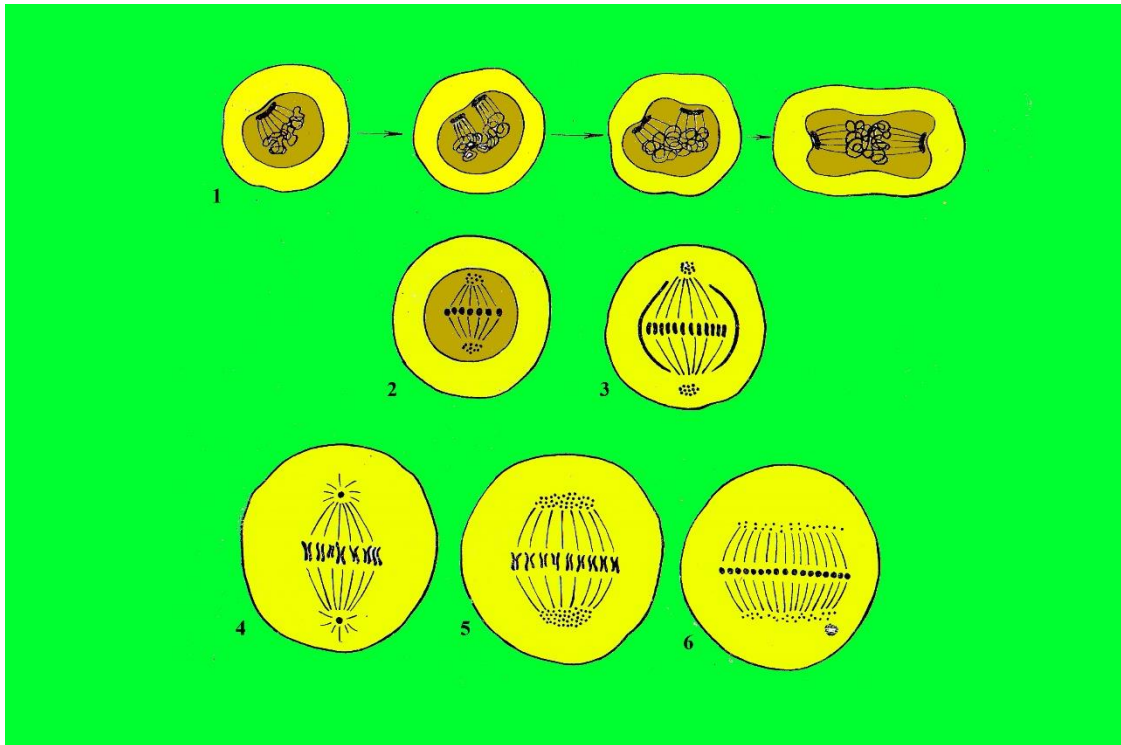
37-илова. ДНК нинг репликацияси.
 1-она молекула; 2-қиз молекулалар; 3-эски занжир; 4-янги занжир.



38-илова. ДНК дан РНК нинг синтезланиши.
 1-фаол бўлмаган ДНК; 2-РНК полимераза;
 3-РНК синтезланаётган ДНК занжири;
 4-синтезланган и-РНК.

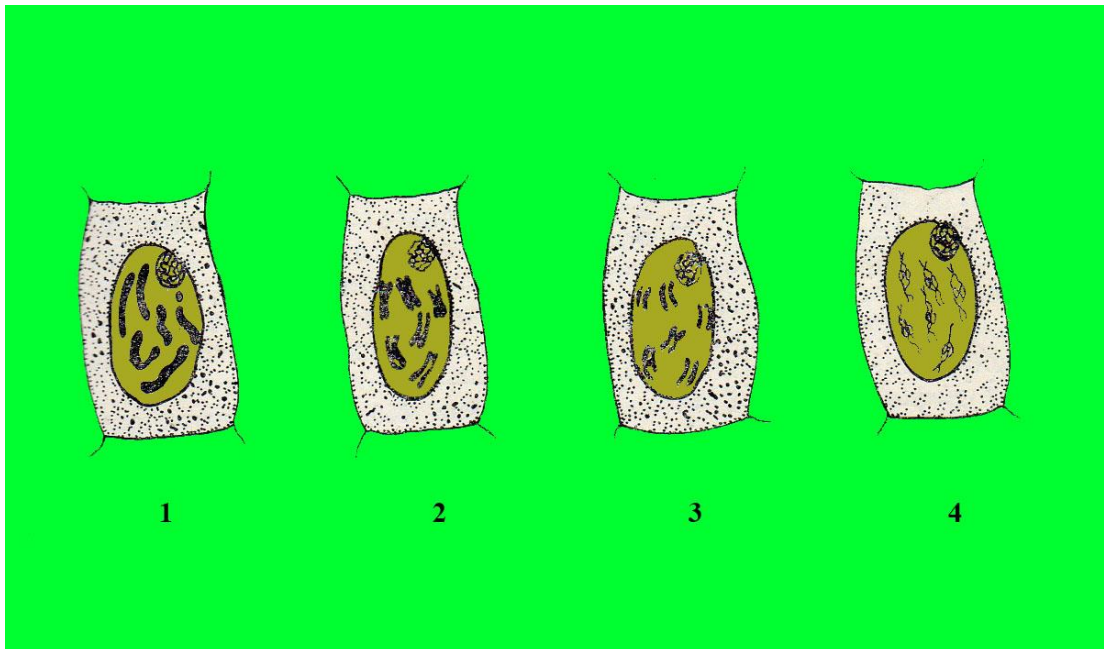


39-илова. Митоз: I-схема; II-микрофото
 а-профаза; б-метафаза; в-анафаза; д-телофаза. 1-юлдузча;
 2-қутбларга тортилган микронайчалар; 3-ядро қобиғи;
 4-ядроча; 5-центриола; 6-хромосома; 7-қутб; 8-микронайчалар;
 9-экватор пластинкаси; 10-ядро қобиғи қолдиқлари;
 11-қиз хромосомалар; 12-бўлиниш эгатчаси.

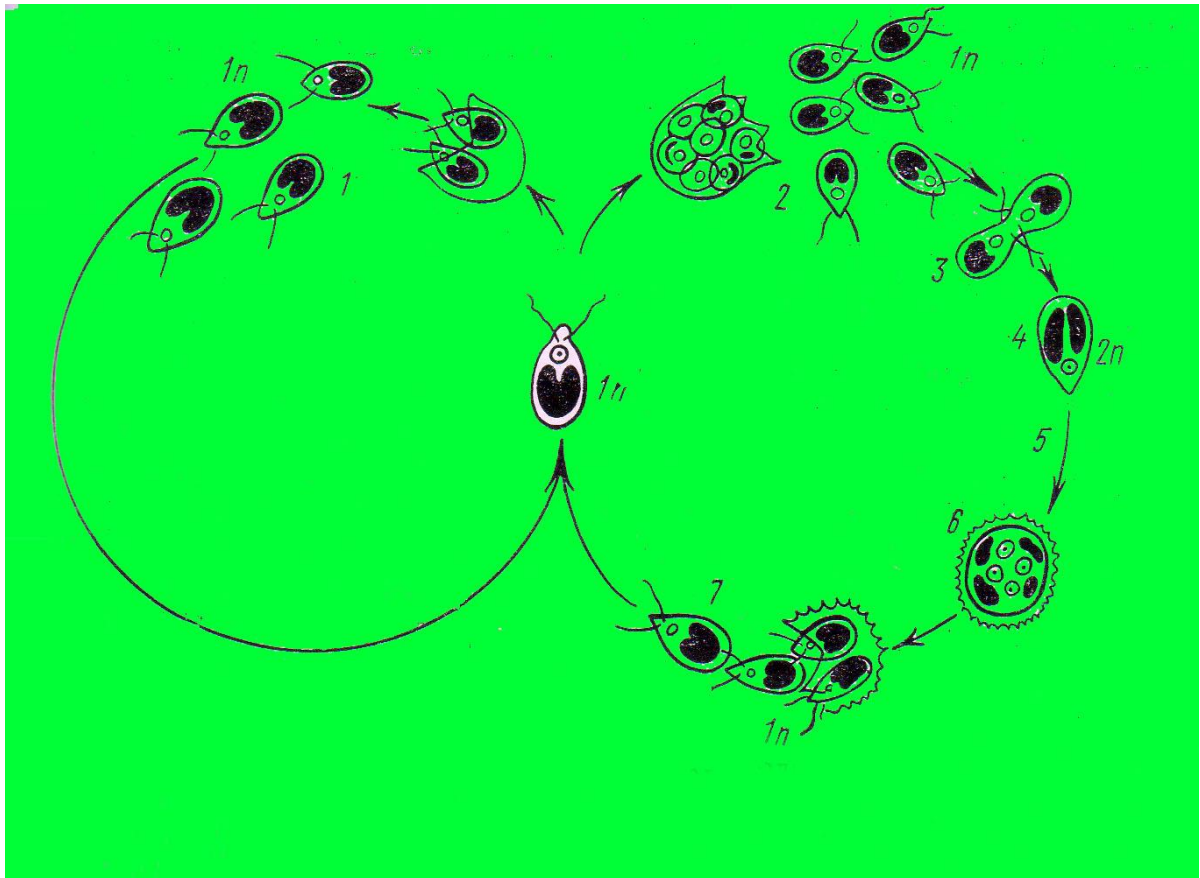


40-илова. Эукариотик организмлар хужайраларининг митотик бўлиниш типлари.

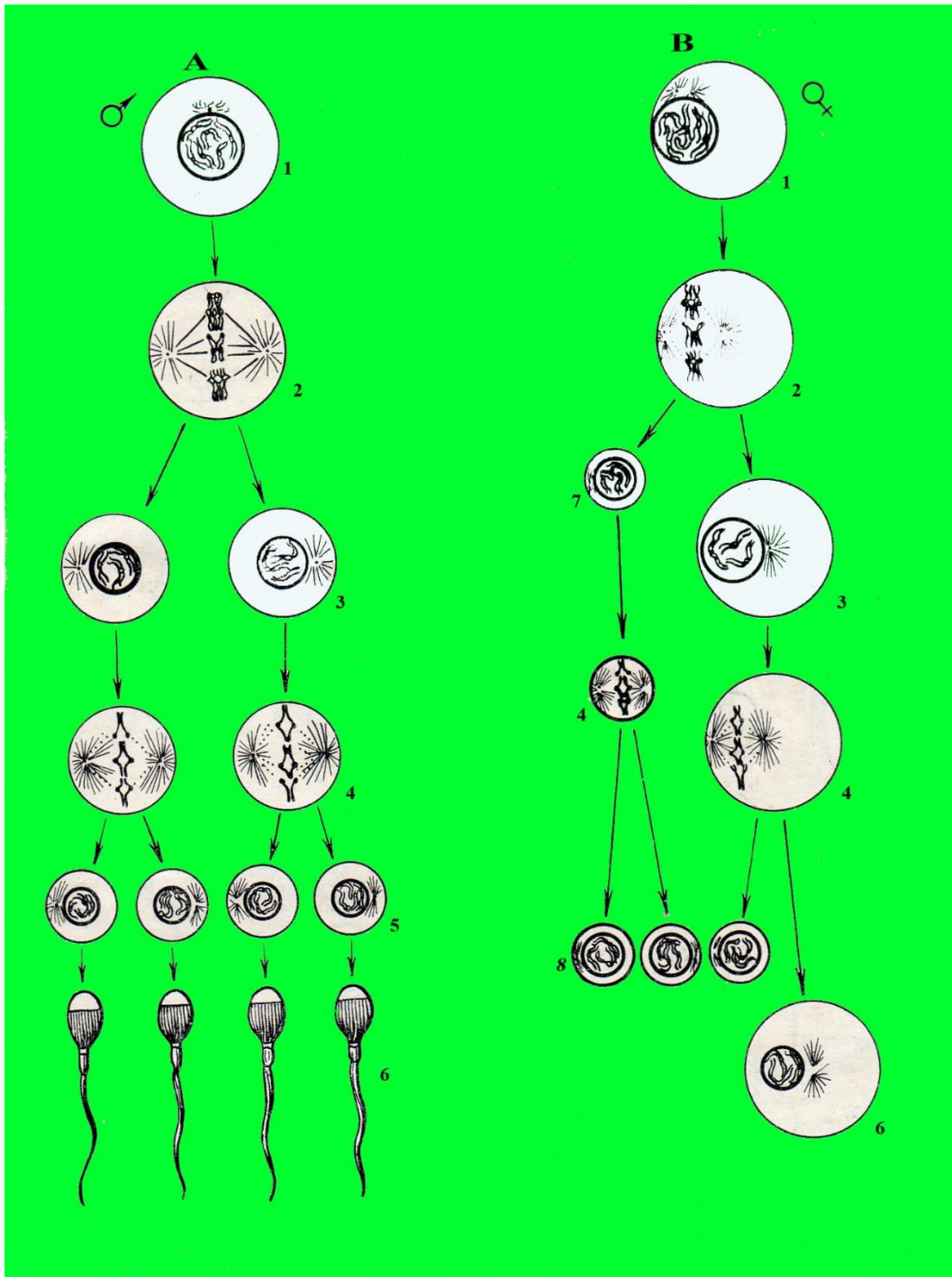
1-ачитқи хужайрасининг плевромитози; 2-ёпик ортомитоз; 3-ярим ёпик ортомитоз; 4-хайвон хужайраси митози; 5-юксак ўсимликлар хужайраси митози; 6-амёба хужайраси митози.



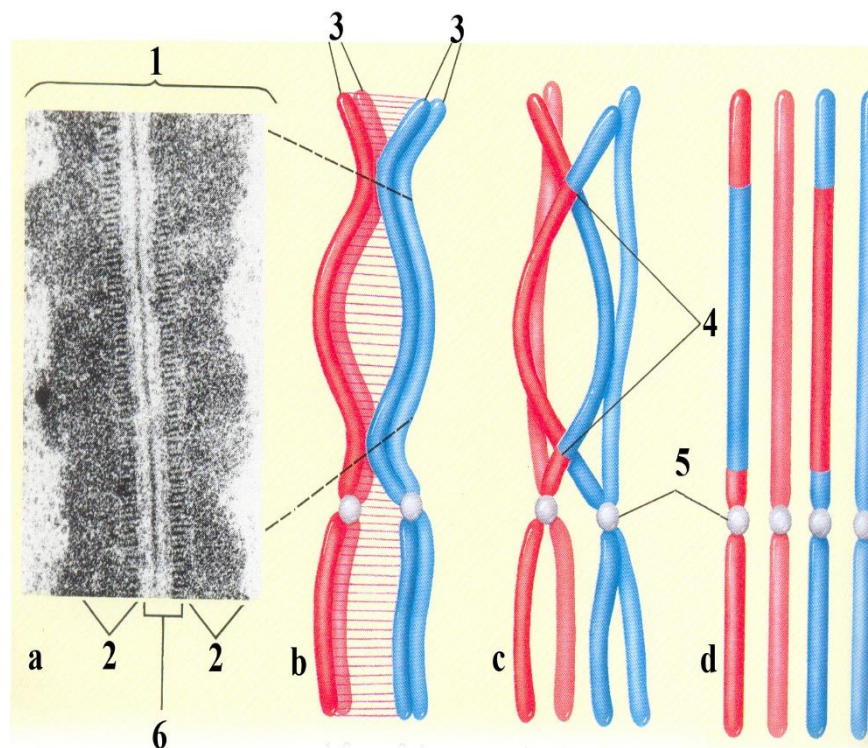
41-илова. Шпинат тапетуми хужайрасида эндомитоз схемаси. 1-эндопрофаза; 2-эндометафаза; 3-эндоанафаза; 4-эндотелофаза.



42-илова. Яшил сув ўтининг ривожланиш цикли.
 1-жинссиз кўпайиш зооспоралари; 2-гаметалар ҳосил бўлиши;
 3-гаметалар копуляцияси; 4-зигота; 5-мейотик бўлиниш;
 6-спора ўсиш олдидан; 7-зооспоранинг чиқиши.



43-илова. Сперматозоид (А) ва тухумнинг (В) ривожланиш цикли .
 1-биринчи тартибли сперматоцит ва ооцит; 2-мейознинг биринчи метафазаси; 3-иккинчи тартибли сперматоцит ва ооцит; 4-етилишнинг иккинчи бўлиниши метафазаси; 5-сперматидалар; 6-сперматозоидлар ва етилган тухум; 7-биринчи кутб танача ; 8-иккиламчи кутб таначалар.



44-илова. Кроссингвер (профаза I).
 а-бивалентнинг электронмикроскопик фотоси; б-бивалент;
 с- кроссингвер; д-қиз хроматидлар.
 1-бивалент; 2-хроматидлар; 3-қиз хроматидлар; 4-хиазма;
 5-центромера; 6-нуклеопротеин.

АДАБИЁТЛАР

Асосий

1. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. Изд-во “Колос”, М., 1987.
2. Заварзин, А.А., Харазова. А.Д. Основы общей цитологии. Л., Изд-во Ленингр.ун-та, 1982.
3. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М., Мир, 1980.
4. Ченцов. Ю.С.Общая цитология. М., Изд-во Моск. ун-та, 1984.

Кўшимча

5. Бадалходжаев И.Цитология фанидан маъруза матнлари. Анд., 2013.
6. Бадалходжаев И.Цитология фанидан ўқув – услубий мажмуа. Анд., 2013.
7. Бергельсон Л.Д. Биологические мембраны. М., Наука, 1975.
8. Билич Г.Л. Биология,цитология,гистология,анатомия человека. Изд-во Союз Санкт-Петербург, 2011.
9. Босток К., Самрен Э. Хромосомы эукариотической клетки. М., Мир, 1981.
10. Бойқобилов Т.Б., Икромов Т.Х. Цитология.Т., “Ўқитувчи”,1980.
11. Вермель Е.М. История учения о клетке. М., Наука, 1981.
12. Елифанова О.И., Терских В.В., Захаров А.Ф. Радиоавтография. М., Наука, 1977.
13. Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. М., Наука, 1976.
14. Захаров А.Ф. Хромосомы человека. М., Медицина, 1977.
15. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. М., Мир, т. 1,2, 1982.
16. Зуссман М. Биология развития. Изд-во «Мир», 1977.
17. Лёви А., Сикевич Ф. Структура и функции клетки. М., Мир, 1971.
18. Лизосомы,методы исследования. М., Мир, 1980.
19. Мирахмедов А.К., Джураева М.М., Хамидов Д.Х. Реакция биологических мембран на факторы внешнего воздействия. Изд-во Фан, Т., 1988.
20. Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ,1963.
21. Покровский А.А., Тутельян В.А. Лизосомы. М., Наука, 1976.
22. Робертис Э.де., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. М., Мир,1971.
23. Ролан Ж., Сёлоши Д. Атлас по биологии клетки. М., Мир,1978.

24. Руководство по цитологии. М., Наука, т.1,2. 1965.
25. Соттибоев И., Қўчқоров Қ. Ўсимлик хужайраси. Т., “Ўқитувчи”, 1991.
26. Трошин А.С., Браун А.Д., Вахтин Ю.Б., Жинкин Л.Н., Суханова К.М. Цитология. М., Изд-во «Просвещение», 1970.
27. Уэйли У. Аппарат Гольджи. М., 1978.
28. Финеан Дж., Колмен Р., Мичелл Р. Мембраны и их функции в клетке. М., Мир, 1977.
29. Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М., Мир, 1968.
30. Фрей-Висслинг А. Сравнительная органеллография цитоплазмы. М., Мир, 1976.
31. Хэм,Кормак. Гистология. М., Мир, т.1. 1983.
32. Цитология и генетика мейоза. М., Наука, 1975.
33. Ченцов Ю.С., Поляков В.Ю. Ультраструктура клеточного ядра. М., Наука, 1974.
34. Ченцов Ю.С. Малый практикум по цитологии. М., Изд-во Моск. ун-та ,1977 .
35. Шаламов В.А., Авцин А.П. Патология клетки. М., Медицина, 1980.
36. Raven&Johnson. Understanding BIOLOGY.Santa Clara, 1988.
37. Sylvia S.Mader. BIOLOGY. England, 1993.

Web сайтлар:

1. <http://www.ziyonet.uz>.
2. www.pedagog.uz
3. www.maik.ru
4. www.edu.ru

МУНДАРИЖА:

Сўз боши.	3
Кириш	
I ҚИСМ.Цитология фанининг мазмуни.	6
I боб.Цитологиянинг ривожланиш тарихи.	9
II боб.Хужайра назарияси.	17
III боб.Хужайранинг текшириш методлари.	27
IV боб. Цитофизикавий текшириш методлари.	33
V боб.Ультраструктурани текшириш методи.	35
VI боб.Хужайра гомогенатларини фракциялаш методи.	37
VII боб.Цитокимёвий метод.	39
VIII боб.Тирик хужайраларни текшириш методлари.	40
IX боб.Микрокиносъёмка методи.	45
X боб.Микрохирургия методи.	45
II ҚИСМ.Хужайра ва унинг тузилиши.	48
III ҚИСМ.Цитоплазма. Хужайранинг вакуоляр тизими.	52
XI боб.Цитоплазма.Гиалоплазма.	53
XII боб.Цитоплазматик мембрана.	61
XIII боб.Хужайралараро боғланишлар.	77
XIV боб.Хужайранинг қобиғи ёки пўсти.	86
XV боб.Вакуоляр система.Эндоплазматик тўр.	91
Гольжи аппарати.	100
Лизосомалар.	110
Ўсимлик хужайралари вакуолалари.	118
IV ҚИСМ.Цитоплазманинг мембранали органеллалари.	120
XVI боб.Митохондриялар.	121
XVII боб.Пластидлар.	129
V ҚИСМ.Мембранага эга бўлмаган органеллалар.	146
XVIII боб.Хужайранинг таянч-ҳаракат тизими.	146
VI ҚИСМ.Хужайра ядроси.	167
XIX боб.Ядро қобиғи	170

XX боб. Ядро шираси–кариоплазма.Ядронинг кимёвий тузилиши.	172
XX I боб. Ядроча.	174
VII ҚИСМ. Хроматин ва унинг фаолияти.	
XXII боб.Хромосомалар ва уларнинг тузилиши.	181
XXIII боб.Нуклеин кислоталар.	197
VIII ҚИСМ.Хужайраларнинг кайта тикланиши.	
XXIV боб.Хужайранинг митотик ва ҳаётий цикли.	201
XXV боб. Митоз.	203
XXVI боб.Амитоз.	211
XXVII боб.Мейоз.	212
XXVIII боб.Эндорепродукция.	222
IX ҚИСМ.Хужара ўлими.	
XXIX боб. Хужара ўлимининг сабаблари.Некроз.	225
Иловалар.	233
Адабиётлар.	270

Икрамиддин Бадалходжаев
Толибжон Мадумаров

1. Цитология фанининг мазмуни
2. Хужайра назарияси
3. Хужайранинг текшириш методлари
4. Цитофизикавий текшириш методлари
5. Ультраструктурани текшириш методи
6. Хужайра гомогенатларини фракциялаш методи
7. Цитокимёвий метод
8. Тирик хужайраларни текшириш методлари
9. Микрокиносъёмка методи
10. Микрохирургия методи
11. Хужайра ва унинг тузилиши
12. Цитоплазма. Хужайранинг вакуоляр тизими
13. Цитоплазма. Гиалоплазма
14. Цитоплазматик мембрана
15. Хужайралараро боғланишлар
16. Хужайранинг қобиғи ёки пўсти
17. Вакуоляр система. Эндоплазматик тўр
18. Гольжи аппарати
19. Лизосомалар
20. Ўсимлик хужайралари вакуолалари
21. Цитоплазманинг мембранали органеллалари
22. Митохондриялар
23. Пластидлар
24. Мембранага эга бўлмаган органеллалар
25. Хужайранинг таянч-ҳаракат тизими
26. Хужайра ядроси
27. Ядро қобиғи
28. Ядро шираси–кариоплазма. Ядронинг кимёвий тузилиши
29. Ядроча
30. Хроматин ва унинг фаолияти.

- 31.Хромосомалар ва уларнинг тузилиши**
- 32.Нуклеин кислоталар**
- 33.Хужайраларнинг кайта тикланиши.**
- 34.Хужайранинг митотик ва ҳаётий цикли**
- 35. Митоз**
- 36.Амитоз**
- 37.Мейоз**
- 38.Эндорепродукция**
- 39.Хужара ўлими.**
- 40. Хужара ўлимининг сабаблари.Некроз**