

I.BADALXODJAEV,T.MADUMAROV

S I T O L O G I Y A

(Universitetlarning biologiya -5140100
yoʻnalishi talabalari uchun darslik)

Andijon 2018

Sitologiya darsligi universitetlarning biologiya – 5140100
yo'nalishi talabalari uchun O'zbekiston Respublikasi Oliy va o'rta
maxsus ta'lim vazirligining 2018-yil "25" avgustdagi "744"- sonli
buyrug'iga asosan chop etishga ruhsat etilgan.

Malumki, shu vaqtgacha "Sitologiya" kursidan dastur asosida
darslik yozilgan emas. Shuni hisobga olib, ushbu darslikda
bakteriyalar, sodda hayvonlar, o'simlik va hayvon hujayralarining
nozik tuzilishlarini qiyosiy-evolutsion nuqtaiy nazardan bayon qilindi.

Taqrizchilar: biologiya fanlari doktori, professor
L.M.Saidboyeva,
biologiya fanlari doktori, professor
M.Mamadiev

Muharrir: biologiya fanlari bo'yicha falsafa doktori, dotsent
A.K.Xusanov

So‘z boshi

XIX asrning buyuk kashfiyotlaridan biri shubhasiz T.Shvan(1939) va M.Shleyden(1938) yaratgan hayvon va o‘simliklarning hujayraviy tuzilishi haqidagi ta’limot– “Hujayra nazariyasi” sanaladi. Shundan, deyarli ikki asr o‘tib borayotgan bo‘lsada, bu masala butun dunyo biolog olimlarining diqqat e’tiborida bo‘lib qolmoqda.

Hozirga qadar ko‘pchilik olimlar hujayraning tuzilishini o‘rganish borasida keng qamrovli tadqiqotlar olib borganlar, bu izlanishlar natijalari ularning ilmiy ishlari, sohada monografiya va qo‘llanmalarida o‘z aksini topdi. Shu o‘rinda E.Vilsonning 1925 yilda e’lon qilingan “Hujayra va uning rivojlanish va irsiyatdagi roli” risolasini alohida ta’kidlash lozim. U 1936, 1940 yillarda rus tiliga tarjima qilindi va uzoq vaqt asosiy qo‘llanma vazifasini o‘tadi.

Keyinchalik, E.Robertis, V.Novinskiy va F.Saeslarning “Umumiy sitologiya” monografiyasining 1960 yil ingliz tilidagi hamda 1962 yildagi rus tilidagi nashri asosida 1971 yilda “Hujayra biologiyasi” asari chop etildi. Mazkur monografiyaning ilmiy qimmati shundan iborat ediki, unda hujayraning fizik-kimyoviy tashkillanishi, uni o‘rganish uslublari, o‘simlik va hayvon hujayralari tuzilishining o‘ziga xos xususiyatlari, mitoz va meyoza, hujayraning o‘tkazuvchanligi va harakat reaksiyalari, funksional ixtisoslashuvi kabi masalalar keng talqin etilgan edi.

1965 yilda rus tilida L.N.Jinkin va P.P.Rumyansevlar tahriri ostidagi “Sitologiyadan qo‘llanma”ning 1-tomi bosilib chiqdi. E.Robertisning hammualliflikdagi monografiyasidagi mavzulardan tashqari, bunda hujayra strukturalarining fermentativ xususiyatlari, ko‘k yashil suv o‘tlari, bakteriya va zamburug‘larning qiyosiy sitologiyasiga, hujayra metabolizmi, energiya almashinuvi alohida e’tibor qaratilganligi bilan ahamiyatlidir.

1968 yilda V.P.Mixaylov tomonidan yozilgan “Sitologiyaga kirish” monografiyasi ham yuqoridagi reja asosida, ammo qisqa holda yozilgan. Unda sitologiyaning tabiatshunoslikdagi ahamiyati va oqsilning biologik sintezi talqin etilgan.

A.S.Troshin va uning hammualliflari tomonidan yaratilgan (1970) darsligidan oliy o'quv yurtlarida, deyarli 30 yildan ortiq davr mobaynida foydalanib kelindi.

Sitologiyani o'rganishda asosiy adabiyotlar qatoridan mustahkam o'rin olgan "Hujayra" o'quv qo'llanmasi Amerikalik taniqli olimlar K.Svenson va P.Uebsterlarning qalamiga mansub bo'lib, uning ingliz tilidagi to'rtinchi nashri (1977) 1980 yilda rus tiliga tarjima qilindi. Bu kitob hujayra haqidagi o'sha davrgacha ma'lum bo'lgan barcha ma'lumotlarni o'z ichiga jamlagan. Unda mualliflar o'simlik, hayvon va bakterial hujayralarning tuzilishi va vazifasini qiyosiy bayon qildilar, buning uchun elektron mikroskopik fotolar, original sxemalardan unumli foydalandilar.

1978 yilda Moskva universitetining professori Yu.S.Chensovning "Umumiy sitologiya" darsligining birinchi nashri, 1984 yilda esa ikkinchi nashri chop etildi. Darslik muallif ma'ruzalarining yakuniy jamlamasi sifatida hujayra nazariyasi, sitologiyaning o'rganish uslublari, hujayra yadrosi, sitoplazmasi, ko'payishi va patologiyasi bo'yicha ma'lumotlarni o'zida mujassamlashtirgan edi.

O'zbek tilidagi dastlabki "Sitologiya" o'quv qo'llanmasi 1980 yilda T.B.Boyqobilov va T.X.Ikromovlar tomonidan yaratildi va u hozirga qadar ham o'z ahamiyatini yo'qotgani yo'q.

A.A.Zavarzin, A.D.Xarazovalarning "Umumiy sitologiya asoslari" o'quv qo'llanmasi bir muncha ihcham bo'lib, 1982 yilda nashr etilgan.

I.Sottiboev va Q.Qo'chqarovlarning "O'simlik hujayrasi" (1991) kitobi o'simlik hujayralarining xilma-xilligi, hujayra qobig'ining tuzilishi va organoidlari haqidagi ma'lumotlarni qamrab olgan.

Sitologiyaga oid adabiyotlar tahlilidan ma'lum bo'ldiki, keyingi o'n yillikda amal qilib kelayotgan darslik va o'quv qo'llanmalari fan dasturi talablarini to'liq qamrab olmagan. Bu holat o'z navbatida mualliflarning bo'yicha mazkur darslikni yaratishlariga turtki bo'ldi.

Ushbu darslik I.Badalxodjaevning ko'p yillar davomida "Sitologiya" bo'yicha olib borgan mashg'ulotlarining maruza matnlari hamda Yu.S.Chensovning "Umumiy sitologiya" (1984) darsligi asosida yozildi.

Ilk marta o‘zbek tilida yaratilgan ushbu darslikda ayrim kamchiliklar bo‘lishi tabiiy. Shundan kelib chiqqan holda, darslik haqidagi barcha mulohaza va takliflar mualliflar tomonidan samimiy qabul qilinadi, zero bularning barchasi darslikni mukammallashib ommalashuviga hizmat qiladi.

Kirish

I qism. Sitologiya fanining mazmuni

Sitologiya-tirik materiya tuzilishining elementar birligi bo'lgan hujayralarning kelib chiqishi, ishlashi va qayta tiklanishi haqidagi fandir. U hujayralarning strukturasi, protoplazmaning nozik tuzilishi, undagi hayotiy jarayonlarning sodir bo'lishi, muhit sharoitlariga moslashuvi va ko'pgina boshqa jarayonlarni o'rgatadi. Biologiya rivojlanishining hozirgi bosqichi fanlarning tobora ixtisoslashuvi bilan xarakterlanadi. Bu narsa tirik materiya tuzilishining hujayra darajasi haqidagi fanning taraqqiyotida yaqqol ko'rinadi.

Sitologiya nisbatan yosh fan, uning boshqa biologik fanlardan ajralib mustaqil fan bo'lganiga 100-120 yil bo'ldi. Ilk bor hujayralarning tuzilishi haqidagi ma'lumotlar Karnuaning 1884 yilda bosilib chiqqan "Hujayra biologiyasi" kitobida jamlandi.

Sitologik tekshirishlarning ob'ektlari ko'p hujayrali organizmlarning hujayralari, bakterial hujayralar, sodda hayvon- hujayralardir.

Hujayra biologik faollikning asosiy birligi bo'lib, u muhitda o'zini-o'zi hosil qilish xususiyatiga ega. Unda hayotiy xususiyatlarning barcha xossalari jamlangan, sharoit yaxshi bo'lganda ularni o'zida saqlashi va avlodlarga o'tkazishi mumkin.

Hujayra planetamiz tabiatida elementar, funksional va genetik birlik rolini o'ynab, barcha organizmlar hayot faoliyatining asosini tashkil qiladi.

Tabiatda hujayraviy shakllarning prokariot va eukariot xillari mavjud.

Prokariot hujayralar juda ham mayda, 300-500 nm diametrda ega. Ularning morfologik ajralib turadigan yadrosi yo'q. Bunday hujayralarda membranali sistemalar, hujayra markazi bo'lmaydi. Genetik apparat xalqali xromosomadan iborat, u asosli oqsil-gistonlarni tutmaydi. Ular uchun hujayra ichi harakati va amyoboid harakatlanish xarakterli emas. Bunday hujayralar mitoz yo'li bilan bo'linmaydilar. Bu tip hujayralarga **bakteriyalar va ko'k –yashil suv o'tlari kiradi.**

Eukariotik hujayraviy tuzilish ikki xil bo'ladi. Ulardan **birinchisi**, bitta hujayradan tashkil topadi va fiziologik jihatidan to'liq qimmatli individ

hisoblanadi. Shu munosabat bilan ularda organlar vazifasini bajaradigan mayda tuzilmalar bo‘ladi, malalan, sitostom, sitofarinks, qisqaruvchi vakuolalar, generativ va vegetativ yadrolar (infuzoriyalarda).

Eukariot hujayralar ichidagi strukturalarning yuqori darajada tashkillanishi **kompartmentalizatsiya** yo‘li bilan amalga oshadi. Kompartimentalizatsiya hujayra ichidagi strukturalarning kimyoviy tuzilishi bilan farqlanadigan qismlarga ajratadi hamda hujayrada modda yoki jarayonlarni bo‘shliqda tarqalishini ta‘minlaydi. Alohida kompartment organella (lizosoma) yoki uning qismi (mitoxondriyaning ichki membranasidan hosil bo‘lgan bo‘shliqlar)dir.

Kompartmentlarning shakllanishida biologik membrana muhim rolni egallaydi.

Eukariot hujayralarda kompartmentalizatsiya tufayli barcha strukturalar o‘rtasida vazifalar taqsimoti amalga oshadi. Shu bilan birga turli organellalar bir-birlari bilan muayyan aloqada bo‘ladi.

Bakteriya hamda sodda hayvonlarda “hujayra” va “organizm” tushunchalari bir-biriga mos keladi; bunda biz mustaqil hayot kechira oladigan hujayra – organizmlar to‘g‘risida gapirishga haqlimiz. Bir hujayrali organizmlar olamida turli yashash muhitiga moslashgan juda murakkab shuningdek, ancha sodda tuzilgan, geterotrof va autotrof, erkin va parazit, suvda hamda quruqlikda yashovchi formalarni uchratamiz.

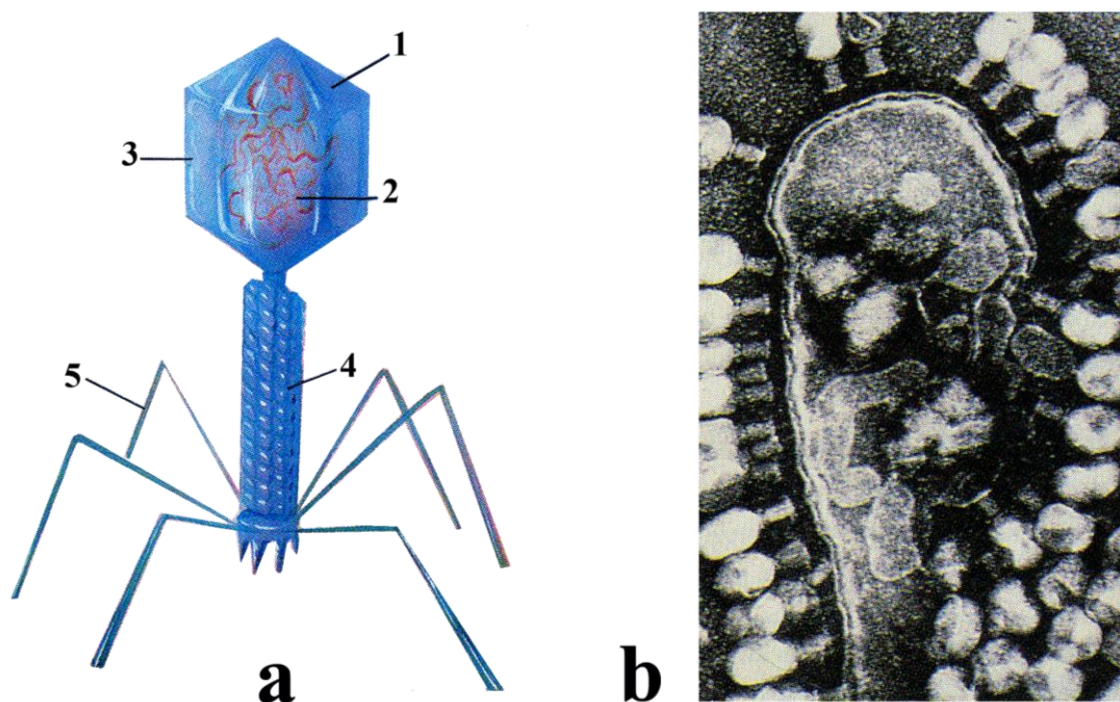
Ikkinchi xil tashkillanish ko‘p hujayrali organizmlar (o‘simlik va hayvon) hujayralaridir. Ular to‘qimalarning muvofiqlashtiruvchi ta‘siriga bo‘ysungan holda tashkillanadi va vazifa bajaradi.

Tirik tabiat taraqqiyotida ko‘p hujayralilarning kelib chiqishi ularning hujayralari o‘rtasida funksiyalarning taqsimlanishi hisobiga moslanish uchun yangi imkoniyatlarni paydo qildi. Funksional mutaxassislashish natijasida juda ko‘p xil to‘qima hujayralari vujudga keldi. Masalan, sutemizuvchilar tanasida diametri 6-8 mk keladigan va shaklini doimo o‘zgartirib turadigan kichik limfotsitlar bilan birga uzunligi, hattoki 1 metr va undan ham ortiq o‘simtalarga ega bo‘lgan nerv hujayralari bo‘ladi.

Hujayraning tashkil bo'lishidagi filogenetik jarayonlar asta-sekin murakkablashishning uzoq yo'lini bosib o'tdi. Hozirgi vaqtda juda ko'p bakteriya va ko'k-yashil suv o'tlarining orasida tipik yadro va umumhujayraviy organoidlar kompleksiga ega bo'lmagan turlari uchraydi. Ammo, bularda ham yadroning asosini tashkil etuvchi DNKning oqsil bilan birikmasi bo'ladi. Bu esa, yadro-sitoplazma tizimlari shakllanishining ba'zi oraliq bosqichlarini progressiv rivojlanishiga olib keldi. Bakteriya va ko'k-yashil suv o'tlarida shakllangan yadro bo'lmasada, ularni sitologiyada o'rganilishi zarur.

Viruslarga kelsak, ularni sitologiyaning ob'ektlari qatoriga kiritishga asos yo'q. Chunki viruslarning strukturalari bilan hujayralarning tuzilishi o'rtasida umumiyluk yo'q. Ularda hujayra hayot faoliyatining biokimyoviy asosini tashkil qiluvchi fermentlar bo'lmaydi, shuning uchun o'zlarining modda almashuviga ega emas. Viruslarning o'sishi va ko'payishi faqat ular kiradigan hujayralarning fermentativ sistemasi faoliyati hisobiga amalga oshadi.

Viruslar ham hujayralar kabi ikki asosiy komponentlardan – nuklein kislota va oqsillardan tashkil topsa ham ularni materiya uyushmasining hujayraviy shakli deb bo'lmaydi(1 rasm).



1-rasm. Virusning sxematik tuzilishi (a) va uning *Escherichia coli* bakteriyasi ichida joylashuvi fotosi(b). 1-boshchasi; 2-DNK; 3-protein qobig'i; 4-dum qismi; 5-dumning o'simalari.

Hujayrani, organizmda sodir bo'ladigan asosiy biokimyoviy reaksiyalarning markazi, irsiyatni tashuvchi materialning asosi sifatidagi ahamiyati sitologiyani muhim umumbiologik sohaga aylantirdi.

Hujayra, barcha tirik sistemalar kabi biologik evolyutsiya natijasida kelib chiqqan, taraqqiy etayotgan, o'zining bir butunligini ushlab turuvchi va qayta tiklovchi, tashqi muhitdan kelgan energiya va moddalar hisobiga ko'paya oladigan sistema hisoblanadi. Bundan ko'rinadiki, hujayrani o'rganishda uchta asosiy muammo volyutsiya, avtoregulyatsiya va avtoreproduksiyalarni hal qilishni ko'zda tutish kerak.

Biologiyaning har qanday bo'limi tirik ob'ektlarning faqat ma'lum bir aspektda-morfologik, fiziologik, biokimyoviy, genetik va boshqalarda o'rgansa, sitologiya o'z ob'ekti- hujayrani har tamonlama o'rganadi.

Hujayra barcha yashayotgan organizmlarning struktura, funksional va genetik asosi bo'lgani uchun hamma biologik fanlar sistemasining markazida turadi. Sitologiya tirik tabiat haqidagi fanning "Og'ir industriyasi"dir.

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

I bob.Sitologiyaning rivojlanish tarixi

Hujayraviy tuzilish haqidagi tasavvurlarning paydo bo'lishi

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

Mikroskoplarning yaratilishi va takomillashuvi

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

Birinchi mikroskopni Galiley tomonidan 1609-1610 yillarda, avvalroq (1608) o‘zi yasagan “er durbini-teleskop” asosida ixtiro etildi. Bunday mikroskop uchun linzalarni Galileyning chizmasi asosida Batssi tomonidan silliqlandi. Bu murakkab mikroskop ob’ektni kattalashtirib teskari tasvirini beruvchi ob’ektivdan va okulyardan tashkil topgan edi.

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

Drebbel mikroskopi Galileynikidan farq qilib, ob’ektiv va okulyarlarning linzalari qabariq edi. Bu mikroskop ham ilmiy ishlarda qo‘llanilmasada, keyinchalik xuddi shunday tipdagi mikroskoplar yaratilishiga yo‘l ochdi. Drebbel o‘zining kuyovi Kuffler bilan bu “Murakkab mikroskopni” ko‘p ishlab chiqara boshladilar va butun Yevropaga tarqaldi.

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

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

Galileyning mikroskopini F.Chezi (1628) ishlatib paporotnik- larning sporangiylarini o‘rgandi.

“**Mikroskop**” terminini birinchi bo‘lib Iogann Faber 1625 yilda ishlatdi. Galileyning mayda predmetlarni ko‘rish uchun ishlatadigan asbobini "mikroskop" deb atadi. Bu termin hozirgi vaqtgacha saqlanib kelmoqda.

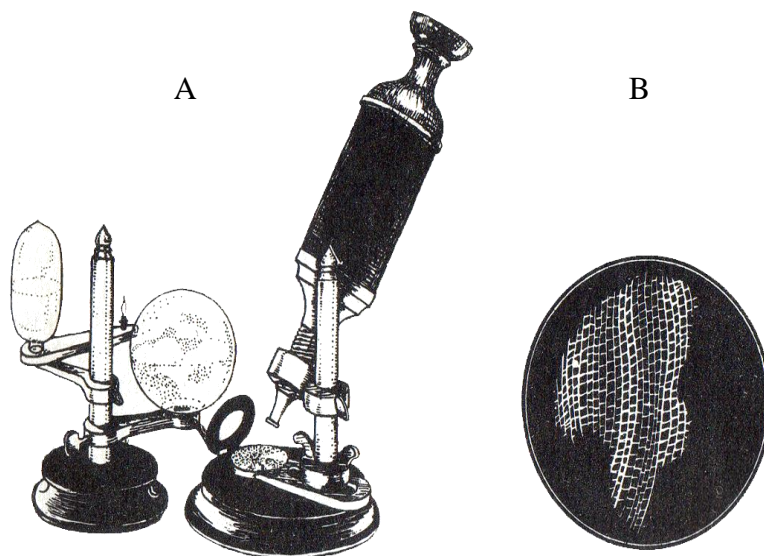
XVIII asr oxiriga kelib mikroskopni faqat usta hunarmandlar tomonidan ishlab chiqarila boshlandi. Mikroskoplar industriyasining markazi London (Djon Keff ustaxonasi) bo‘lib qoldi. Bu mikroskoplar yordamida hattoki 5 mk gacha ob’ektlarni ko‘rish imkoniyati tug’ildi. Bu mikroskoplarda chetki nurlarni kesib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

XVIII asrdayoq juda ko‘p yirik olimlar mikroskopik ishlarning murakkablashishini tushungan edilar. Bu haqda Italiya tabiatshunosi Feliks Fontana shunday deydi: “Mikroskopda har kim ham ko‘rishi mumkin, ammo ko‘rgani haqida faqat ba’zilargina fikrlay oladi”. Bu ajoyib fikr hozirgi kungacha o‘zining aktualligini saqlab kelmoqda.

Birinchi mikroskoplar Pyotr I tomonidan Rossiyaga keltirildi. U 1698 yilning may oyida Gollandiyaning Delfte shaxriga Levengukning oldiga boradi. Levenguk unga ilonbaliqning kapillyarlarida qonning aylanishini namoyish qildi. Pyotr I mikroskopik ishlarga shunday qiziqib qoldiki, u mikroskop sotib olish bilan birga, Gollandiyadan A. Shepper degan taniqli oyna silliqlovchi ustani ham Rossiyaga olib keldi. Peterburg Fanlar Akademiyasida maxsus ustaxona tashkil qilinib, deyarli 100 yil davomida kattalashtiradigan asboblarni ishlab chiqarildi. Arxiv materiallarining ko‘rsatishicha rus ustalari ota-bola Belyaevlar, Matveev, Remezov, Kulibinlar mustaqil ravishda o‘zlari yangi takomillashgan mikroskoplarni 1726 yildan boshlab chiqara boshladilar. Keyinchalik mikroskoplarning yangi modellari ishlab chiqarildi va juda ko‘p mutaxassisliklardagi olimlarning ish quroli bo‘lib qoldi.

XVII va XVIII asrlarda mikroskop ilmiy tekshirish ishlarida kam qo‘llanilgan. Birinchi bo‘lib mikroskopni ilmiy tekshirish ishlarida Londondagi Qirollik jamiyatining kotibi, ko‘p qirrali olim (fizik, astronom, geolog va biolog) Robert Guk ishladi. Fan tarixida uning 1665 yilda bosilib chiqqan "Mikrofotografiya yoki mikroskopda tekshirilgan mayda tanachalarning fiziologik tasviri" asari ma’lum. Bu asarida Guk o‘zi yasagan takomillashgan mikroskopning tasvirini va unda

amalga oshirgan kuzatish natijalarini bayon qildi(2 rasm). Guk o'z kuzatishlarini ma'lum bir maqsad va vazifa qo'ymagan holda olib bordi.



2-rasm.Robert Gukning mikroskopi(A) va u ko'rgan po'kakning tuzilishi(B)

Guk boshqa predmetlar (kichkina igna uchi, yupqa batist, siydikdagi qum, sovuqda yerda hosil bo'lgan shakllar, chumolilar va boshqalar) qatori o'simliklarning yupqa kesmalarini ham o'rgandi. U bu haqdagi kuzatishlarini "Po'kakning sxematizmi yoki tuzilishi va boshqa shu kabi teshikli tanachalarning hujayra va teshiklari haqida" deb nomlangan bobda bayon qildi. Guk ko'rsatdiki, "Po'kakning moddalari havo bilan to'lgan, bu havo esa bir-biridan ajralib turuvchi mayda qutichalar yoki katakchalarga butunlay qamalgandir". Guk bu hujayralarni asalari katakchalari bilan solishtiradi. Bu bilan hujayra ochilgani yo'q. Guk nomlagan "**hujayra**" termini ancha vaqtgacha o'simlik va hayvonlarning mikroskopik tuzilishlarini solishtirishga to'sqinlik qildi. Guk uchun po'kakning mikroskopik tuzilishini tasvirlash, faqat uni mikroskopga bo'lgan qiziqishini vaqtinchalik bir epizodi edi holos. Ammo, uning ikkita zamondoshi mikroskopni o'simliklarning tuzilishini o'rganishga sistemali qo'lladilar. Ulardan biri M.Mal'pigi 1671 yili "O'simliklar anatomiyasi haqidagi tasavvurlar", 1672-1675 yillarda "O'simliklar anatomiyasi" asarlarini bostirib chiqardi. 1671 yilda N.Gryu o'zining "O'simliklar anatomiyasining boshlanishi" asarini London Qirollik jamiyatiga taqdim etdi.

Malpigi va Gryular o'simliklarning mikroskopik tuzilishini o'rganib, ularning turli qismlari o'z tarkibida "pufakchalar yoki xaltachalar" tutishini aniqladilar. Gryu botanikaga "to'qima" atamasini kiritdi, ammo "hujayra" tushunchasi kabi bu ham hozirgi zamon ma'nosidan butunlay farqlanadi.

A. Levenguk XVII asrning to'rtinchi yirik mikroskopisti edi. Uning mutaxassisligi savdogar bo'lib, umrining deyarli 50 yilini mikroskop ostida mayda organizmlarni kuzatishga bag'ishladi va 1680 yilda London Qirollik jamiyati (Hozirgi fanlar akademiyasiga o'xshaydi) ga a'zo qilib saylandi. Levenguk o'z kuzatishlarini 1696 yilda "Tabiat sirlari" nomli asarida bayon qildi. U bir hujayrali organizmlarning boy olamini ochgan, hayvonlarning hujayralari – eritrotsitlar va spermatozoidlarni ko'rgan birinchi olim bo'lgan. Lekin, Levenguk bu kuzatishlarini yetarlicha baholay olmadi va hayvonlarning hujayraviiy tuzilishlari haqida xulosa chiqarmadi.

XVIII asrda hayvon va odamning jinsiy hujayralari tekshirildi va murtakning boshlang'ich taraqqiyoti ozmi-ko'pmi bayon etildi. Gametalarning jinsiy ko'payishdagi ahamiyati umuman to'g'ri tushunilgan bo'lsada, tuxum hujayralari va spermalarning otalanish jarayonidagi nisbiy roli ko'p tomonlama noaniq, ularning nozik tuzilishlari esa noma'lum bo'lib qoldi. Ko'pchilik olimlar, masalan, A. Levenguk, Svammerdam, Malpigi, Galler va Bonnelar jinsiy ko'payishning mohiyatini yaxshi tushunmadilar. Ular jinsiy hujayralarda bo'lguvsi organizmning to'la tashkil topgan murtagi joylashgan bo'ladi deb, **preformizm** (preformare-avvaldan shakllangan) nazariyasini ilgari surdilar. Preformistlar ikki guruhga bo'linib, ulardan ba'zilar spermaning ichida (animalkulare-**animalkulistlar**), qolganlari esa tuxum hujayraning ichida (ovium-**ovistlar**) bo'lg'usi organizmning uni hamma organlari bilan to'la tashkil topgan mayda murtagi joylashgan deb hisobladilar, binobarin, bu bilan ular individual taraqqiyotni qism va organlar kattaligini ortib borishiga tenglashtirdilar.

XVIII asr o'rtalarida preformistlar orasida "Joylab qo'yish nazariyasi" tarqaldi. Bunga binoan eng birinchi urg'ochining tuxumdoniga, u yaratilgan vaqtda, barcha keyingi avlodlarning murtaklari joylab qo'yilgan bo'ladi. Hatto Italiya olimi Antonio Vallisneri (1661-1730) Momo Havoning tuxumdonida o'tgan, hozirgi

yashayotgan va kelguvsi avlodlarning hammasini tayyor murtaklari joylab qo'yilgan deb hisobladi.

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

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

Hujayraning muhim komponentlaridan biri bo'lgan **yadroni** 1830 yilda birinchi bo'lib chex olimi Yan Purkine tovuqning tuxum hujayrasida ochdi va uni “**Murtak pufakcha**” deb nomladi. Ancha keyinroq, 1831-1833 yillarda Shotlandiya sayyohi va fizigi Robert Broun (1773-1858) (“Broun harakati” ni ham shu olim ochgan edi.) tomonidan orxideya o'simligining “hujayra shirasida” yadro kuzatildi. Broun buni “**Nukleus**” ya'ni, “**Yadro**” deb nomladi.

Gekkel elementar organizm-hujayra bilan noorganik materiya o'rtasidagi o'tish pog'onalarini izladi. U organik mavjudotlar olamini **hayvonlar**, **o'simliklar** va **protistlar** dunyosiga ajratdi. Protistlarni o'z navbatida **sitod** (yoki monerlar) va

hujayralarga bo'ldi. Sitodlar deb protoplazmaning yadrosiz qismlarini xarakterlaydi. Gekkel xuddi shu qismlarni tirik bilan o'lik o'rtasidagi bog'lovchi zveno deb hisoblaydi. Hujayra esa evolyutsiya jihatidan ancha yuqori turuvchi organizmdir. Chunki u protoplazma va yadrodan tashkil topadi.

Mikroskopning takomillashishi bilan parallel holda, biologik obe'ktlarni mikroskopik tekshirishlarga tayyorlashni optimal usullari ishlab chiqildi. Tirik to'qimalar yoki o'lim oldi o'zgarishlarining boshlang'ich bosqichlarida turgan to'qimalarni kuzatish o'rniga, o'rganishlar faqat fiksatsiyalangan materiallarda olib borila boshlandi. Qo'llanishga hozirgi vaqtda keng tarqalgan fiksatorlar: xrom kislota (1850), pikrin kislota (1865), formalin va boshqalar, shuningdek ikki yoki ko'proq moddalardan tashkil topgan murakkab fiksatorlar kiritildi.

Zamonaviy mikroskopik texnika Chex olimi Yan Purkine va uning shogirdlari ishlaridan boshlangan deyish o'rinli. Birinchi bo'lib Purkine to'qimalarni bo'yash (indigo v.b.), preparatlarni tiniqlashtiruvchi moddalarni qo'llash (kanada balzami) ni boshlab berdi. Mubolag'asiz aytish mumkinki hayvonlar gistologiyasi Purkine va uning shogirdlari tomonidan yaratildi.

Yetarli yupqa kesmalar olish uchun biologik ob'ektlarni parafinga, jelatinga, selloidinga va boshqalarga solish yo'li bilan zichlash metodlari ishlab chiqildi va belgilangan aniq qalinlikda kesmalar olishga imkoniyat beradigan **mikrotomlar** yaratildi. Uni birinchi bo'lib Oshats yaratdi, ammo "**mikrotom**" atamasini fanga Purkine kiritdi (1838).

O'tgan asrning o'rtalaridan boshlab mikroskopiya qilinayotgan obe'ktlarni bo'yash metodlari keng tarqaldi. Karmin, gematoksilin, har xil anilinli bo'yoqlar ishlatila boshlandi.

Butun mikroskopiya texnikasining tubdan yaxshilanishi XX asrning boshlarida, tekshiruvchilarga asosiy hujayra organoidlarini topishga, yadroning tuzilishini va hujayraning bo'linishi qonuniyatlarini aniqlashga, otalanishning mexanizmlarini va jinsiy hujayralarning yetilishining ma'nosini ochib berishga imkon berdi. 1888 yilda **hujayra markazi** (Boveri), 1894 yilda **mitoxondriya**, 1898 yilda **Goldji apparati** ochildi. Bu organoidlarning ochilishi sitoplazmada hujayraning hayot

faoliyati va funksional faolligi bilan bog'liq bo'lgan muhim va turli-tuman jarayonlar bo'lib turishini ko'rsatdi.

Hujayra yadrosida xromatinli struktura topildi (Flemming, 1880) va bayon etildi. Bu strukturalarni ko'p hujayralilarda, ularning hujayralarini bo'linishida yaxshi ko'rinadigan **xromosomalar** bilan aloqasi topildi. Hujayralarda **xromosomalar sonining doimiyliigi** va **xromosomalarning individualligi** isbotlandi.

Hujayraning mitotik bo'linishini ochilishi va to'la tekshirilishi (E. Strasburger; 1878, V.Flemming, 1882) uning hamma bosqichlarini bayon qilishga, mitotik apparatni hosil bo'lishini va xromosomalarning qiz hujayralar orasida tekis tarqalishini kuzatishga imkon berdi.

Xuddi shu davrda jinsiy ko'payishning sitologik asoslari to'la tekshirilgan edi. Gomologik xromosomalarning tarqalishi va gametalarda xromosomalarning sonini 2 marta kamayishi bilan boradigan **reduksion bo'linish - meyo**zning, hayvonlarda (O.Gertvig) va o'simliklarda (E.Strasburger) otalanishning ochilishi irsiyatda yadroning rolini tushinishga imkon berdi. Mendel qonunlarining ikkinchi marta ochilishidan keyin tez orada, 1901 yilda sitologiya va genetikaning qo'shilishidan **irsiyatning xromosoma** nazariyasi va **sitogenetika** tug'ildi.

XIX asrning ikkinchi yarmi, XX asrning boshida hujayra haqidagi ta'limotning rivojlanishiga sitologlar I.D.Chistyakov (mitotik bo'linishning davrlarini bayon qilish), I.N.Gorojankin (o'simliklarda otalanishning sitologik asoslarini o'rganish) va ayniqsa, 1898 yilda o'simliklarda ikkilanma otalanishni ochgan S.T.Navashinlar katta hissa qo'shdilar.

Sitologiya va gistologiya fanlarining rivojlanishida O'zbekiston olimlari ham o'zlarining munosib hissalarini qo'shdilar. O'zbekiston Fanlar Akademiyasi Biokimyo institutida akademik J.X.Hamidov rahbarlik qilgan jamoa tomonidan radiatsiya ta'sirida endokrin bezlar va neyroendokrin sistemalar morfofiziologiyasida bo'ladigan o'zgarishlarga oid ilmiy ishlar zamonaviy usullar yordamida yoritib berildi. Hozirgi vaqtda bu jamoa neyronlarning o'sishi, rivojlanishi va tabaqalanishida muhim vazifani bajaradigan,nerv o'sishini ta'minlaydigan omillarni har xil to'qima va organlardan ajratib olish kabi

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

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

Hujayralarning shakli juda xilma-xil, ularning diametrlari bir necha mikrondan,bir necha santimetr gacha bo'lishiga qaramasdan hujayra haqiqatdan ham tirik materiyaning elementar birligi bo'lib qolmoqda. U o'z ichiga mustaqil yashash qobiliyatiga ega bo'lgan mayda birliklarni olmaydi va hujayrani maydalashga qilingan har xil urinishlar,oxiri hayotiy jarayonning to'xtashiga va tirik materiyaning bo'linib ketishiga olib keladi. Beistisno, hamma hujayralarning ko'payishi bo'linish yo'li bilan bo'ladi. Yangi hujayralar har qachon oldingi yashayotganlardan kelib chiqadi.

Hujayrani o'rganishdagi yutuqlar shunga olib keldiki, tirik organizmlarning asosiy tuzilish birligi sifatida hujayraga biologlarning diqqati ko'proq qaratildi.

Hujayralarning tuzilish xususiyatlari va funksiyalarida biologiyaning ko'p fundamental muammolarini yechishga kalit yotganligi tobora ayon bo'la bordi. Shu bilan birga hujayralarni o'rganish o'zining ham metodik, ham nazariy, xususiy muammolarini tug'dirdi. Shularning hammasi XIX asrning oxirida sitologiyani biologiyaning mustaqil bo'limi bo'lib ajralib chiqishiga olib keldi.

II bob.Hujayra nazariyasi

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

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

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

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

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

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

1. Barcha organik dunyo shilimshiqdan kelib chiqqan va ular turli shakllardagi shilimshiqlardir.
2. Dastlabki shilimshiq dengiz shilimshig‘idir.
3. Dastlabki organik boshlang‘ich shilimshiq nuqtadir.
4. Dastlabki organik tanalar pufakchalardir.
5. Dastlabki organik pufakcha filosofik nuqtai nazardan infuzoriyalardir.
6. Organik massa infuzoriyalardan tashkil topgan ekan, butun organik dunyo ham infuzoriyalardan kelib chiqishi kerak.

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

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

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

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

Goryaninov ko‘proq botanika sohasida ish olib bordi. U tirik organizmlarning ikki podsholikka bo‘ldi. Birinchisi-shaklsiz yoki molekulyar, ikkinchisi-organik yoki hujayraviy. U o‘zining “Tabiat sistemasi” (1834) asarida “Organik tanalar hujayraviy tuzilishga ega bo‘lib, u hayotning yuqori bosqichi sifatida o‘simliklardan tortib, odamlargacha ko‘rinadi. Organik dunyo-bu avvalam bor hujayraviy podsholikdir” deydi. 1843 yilda u “Barcha organik podsholik

hujayraviy tuzilishga ega bo'lgan tanachalardir" degan fikrni aytadi. U hujayrani paydo bo'lishini quyidagicha tasavvur qiladi. Dastlab kichkinagina birlamchi pufakchani o'rab olgan shilimshiq donachasi **yadroni** yoki **sitoblastni** hosil qiladi, u keyinchalik hujayraga aylanadi. Shu yo'l bilan sodda tuzilgan tanacha hosil bo'ladi.

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

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

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

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

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

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

Organizmlarning hujayraviy tuzilishi haqida ko'p olimlar o'z fikrlarini bayon qilishgan, jumladan, 1806 – yilda taniqli botanik Lyudolf Treviranus o'zining

“O‘simliklarning ichki tuzilishi va ularda shiraning harakati” asarida yetarlicha aniqlik bilan suv tashuvchi tomirlarni (naycha) hujayralardan rivojlanishini bayon qildi.

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

Z.S.Katsnelson (1963) barcha bu kuzatishlarni “**soxta hujayra nazariyalari**” deb atadi, ular hujayra nazariyasining shakllanishiga asos yaratdi. Shuni ta’kidlash kerakki, hayvonlar gistologiyasi bu davrda mavjud edi. “**Gistologiya**” atamasini taniqli fransuz anatomi Mari Fransua Ksave Bisha (1771-1802) ning shogirdi K.Mayer tomonidan 1819 yilda fanga kiritilgan edi. Bisha (1801) mikroskopsiz ham to‘qimalarni juda yaxshi bilgan va ularni klassifikatsiyalagan edi. U 21 xil to‘qimani farqlay olgan va hayvon organlari ularning turli kombinatsiyasidan hosil bo‘ladi, deb ta’kidlagan.

Hayvonlar gistologiyasi chex olimi Yan Purkine va uning maktabi tomonidan yaratildi. 1837 va 1839 yillarda ilmiy jamiyatlarda u umumlashtiruvchi ma’ruzalar qildi. Unda o‘zining “**donachalar nazariyasi**” ni bayon qildi. Purkine donachalar deb hujayralarni nazarda tutdi, o‘simlik “hujayra”si bilan hayvonlar “donacha”larini analog (o‘xshash) ekanligi haqida yozdi. Uning faktik dalillari o‘zining aniqligi bilan boshqalardan ajralib turadi. Hattoki, Shvanni dalillarini ham Purkine maktabiniki bilan bir qatorga qo‘yib bo‘lmaydi. Purkine hujayra nazariyasini shakllantirishga juda yaqin keldi. U o‘simlik va hayvon hujayralarini taqqoslay olmagan bo‘lsada, uning hayvonlarning hujayraviiy strukturalari haqidagi faktik materiallari tengsiz edi. Purkine hayvon organizmini hujayralardan tuzilganligini asosladi.

Purkine maktabi hujayra nazariyasini shakllantirishga juda yaqin kelgan bo‘lsada, uni I.Myuller maktabi amalga oshirdi.

Myullerning shogirdlari qatoriga Ya.Genle, T.Shvann, R.Remak, K. Lyudvig, A.Kyolliker, V.Valdeyer, R.Virxov, E.Bryukke, E.Dyubua-Reymon, V.Gelmgols va boshqalarni qo‘shish mumkin. Myullerda I. Pirogov ham o‘qigan, ma’ruzalarida hayvonlarda har xil tajribalar va mikroskopik preparatlar ko‘rsatgani unda juda katta taasurot qoldirdi. Myuller

to'g'arak og'izlilarning solishtirma anatomiyasi bilan shug'ullanar ekan, u mikrostrukturasi jihatidan xorda va o'simlik hujayralarini o'xshashligi bor ekanligini aniqladi.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Hujayraning hosil bo'lishi va sitogenez nazariyasi haqidagi Purkinening shogirdi Gabriel Valentin (1810-1883) ishlariga qisqacha to'xtalamiz. U o'zining "Odam va hayvon hujayrasi" (1842) maqolasida barcha tirik mavjudodlarni, birinchi navbatda o'simliklar tuzilishining asosiy morfologik elementi hujayra ekanligini tan oldi. U hujayra hosil bo'lishini to'rt xilni farqlaydi. Ulardan uchta sitogenez nazariyasining har xil variantlari bo'lib, to'rtinchisi hujayraning bo'linish yo'li bilan hosil bo'lishidir.

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

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

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

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

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

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

Hujayra haqidagi yangi talqinni protsistolog va neyrogistolog Maks Shulse (1861) berdi va hayvonlarning barcha organlarini hujayraviy tuzilishini umumiy ekanligini asoslashga harakat qildi. Shu yili Venali fiziolog va gistolog Ernst Bryukke ham shunga o'xshash fikrni berdi. Bu ikki olimning ishlari fanning keyingi taraqqiyotini belgilab berdi. Shulsening "Muskul tanachalari haqida va nimani hujayra deb atamoq kerak" (1864) degan asarida hujayraning tuzilishini ta'riflab berdi. Bunga qadarli hujayraning tuzilishini muhim xususiyati uning

qobig'ini borligi degan fikr hukum surar edi. Masalan, Remak maydalanayotgan tuxum blastomerlarini ham qobig'i borligini isbotlagan edi.

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

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

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

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

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

tomonidan fanga kiritilgan “**biologiya**” so‘zi hayotni o‘rganish ma’nosini beradi, chunki hujayra tirik elementar organizm bo‘lgani uchun uning biologiyasini o‘rganish kerak, deb ko‘rsatdi.

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

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

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

Hujayra nazariyasining hozirgi holati

Hujayra nazariyasining asosiy tomonlari quyidagilardan iborat:

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

7) ontogenezni birin-ketin keladigan ixtisoslashuv va differentsiatsiya jarayonlari, deb qarash kerak, bunda hujayra elementlarining soni ortib borib gistosistemani hosil qiladi;

8) hech bir hujayrani u yashayotgan muhitdan ajralgan holda qarash mumkin emas. Bu astalik bilan shakllanayotgan ma'lum arxitektonikaga (strukturaga) ega bo'lgan hujayra sistemasidir. Bu hujayra nazariyasining eng muhim tomonlaridan biridir;

9) bu sistemalilik avvalom bor, uni tashkil qilgan hujayra elementlarining xossalari ko'rinadi. Ular, ham morfologik, ham fiziologik jihatdan o'zlarining individualligini sezilarli darajada yo'qotadi, ya'ni hujayralar mustaqil hayot faoliyatga qobiliyatini yo'qotadi. Bu hodisa hujayra integratsiyasi deyiladi;

10) tizimlilik (sistemalilik) tushunchasiz organizm haqida tasavvur hosil qilish mumkin emas. Har bir tizim hosil bo'lish bosqichi yangi sifat hosil qilish ehtiyoji bilan yuzaga keladi. Ko'p hujayrali organizm xususiyati shu bilan xarakterlanadi.

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

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

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

III bob.Hujayraning o'rganish metodlari

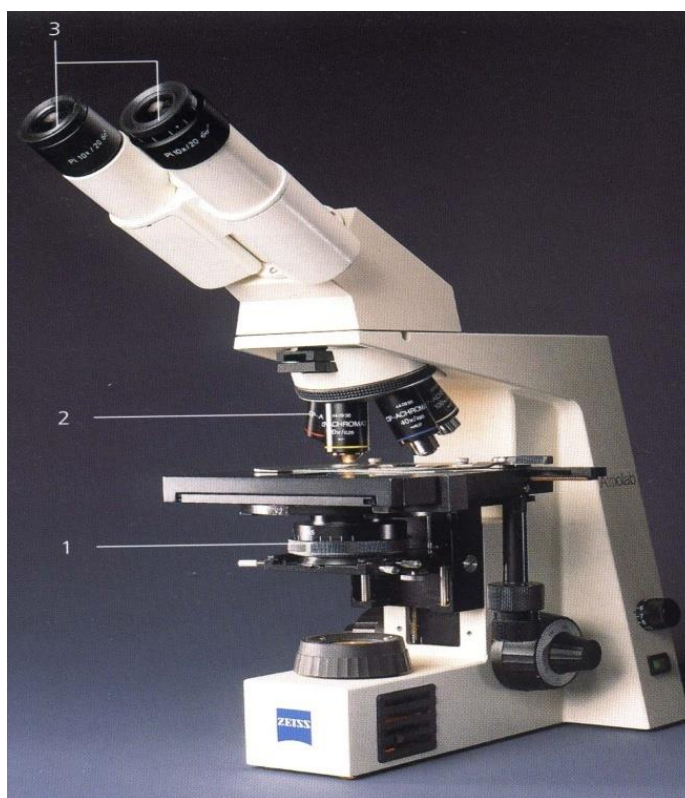
Hozirgi zamon sitologiyasi ko'p sonli va xilma-xil tekshirish metodlariga ega bo'lib, ularsiz hujayraning tuzilishi va funksiyasi to'g'risidagi bilimlarni to'planishi va takomil topishi mumkin bo'lmagan bo'lur edi.

Quyida biz sitologiyada eng ko'p qo'llaniladigan metodlar haqida to'xtalamiz.

Optik metodlar

Yorug'lik mikroskoplaridan foydalanish

Zamonaviy yorug'lik mikroskoplari (3-rasm) juda mutaxassislashgan asbob bo'lib, hujayrani o'rganishda birinchi darajali rolini saqlab kelmoqda. Yorug'lik mikroskoplarining kattalashtirish qobiliyati ularning eng qisqa oralig'ga ega bo'lgan ikki nuqtani alohida ko'rsata olishiga bog'liq bo'ladi.



3-rasm. Zamonaviy yorug'lik mikroskopi(Karl Zeiss).
1-kondensori; 2-ob'ektivlar; 3-okulyarlar.

Masalan: ikkita nuqta oralig'idagi masofa qancha yaqin bo'lsa, shu mikroskopning ko'rsatish qobiliyati shuncha yuqori bo'ladi. Boshqacha qilib aytganda, mikroskopda ko'rinadigan zarrachalar qancha mayda bo'lsa, mikroskopning ko'rsata olish darajasi ham shuncha ortiq bo'ladi. Mikroskopning ko'rsatish qobiliyati ob'ektivning aperturasi ya'ni optik sistemaning ishlovchi teshigini kattaligi va yorug'likning to'lqin uzunligiga bog'liq. Mikroskopning ko'rsatish darajasi quyidagi formula bilan topiladi:

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

bu yerda:

d- ikki nuqta oralig'idagi eng qisqa masofa,

λ - yorug'likning to'lqin uzunligi,

n- muhitning yorug'lik sindirish ko'rsatkichi,

α - ob'ektivning optik o'qi bilan ob'ektivga tushayotgan nur o'rtasidagi burchak-nurlarning difraksiya burchagi,

0,61- o'zgarmas kattalik.

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

Mikroskopning ko'rsatish qobiliyati ikki yo'l bilan orttiriladi:1) ob'ektivning sonli aperturasini ko'paytirish;2) preparatni yoritayotgan yorug'likning to'lqin uzunligini qisqartirish bilan.

Sonli aperturani orttirish uchun **immersion** ob'ektivlardan foydalaniladi. Bunday ob'ektiv bilan preparat o'rtasidagi bo'shliq immersion suyuqliklar bilan to'ldiriladi. Havoni yorug'lik sindirish ko'rsatikichini 1 ga teng desak, immersion suyuqliklar qatoriga kiruvchi suvniki - 1,33, gliserinniki -1,45, kedr yog'iniki -1,51 ga teng bo'ladi.

Mikroskopning ko'rsata olish qobiliyatini oshirishning ikkinchi usulida yorug'lik nurlarining to'lqin uzunligidan ancha qisqa bo'lgan ultrabinafsha nurlardan foydalaniladi.

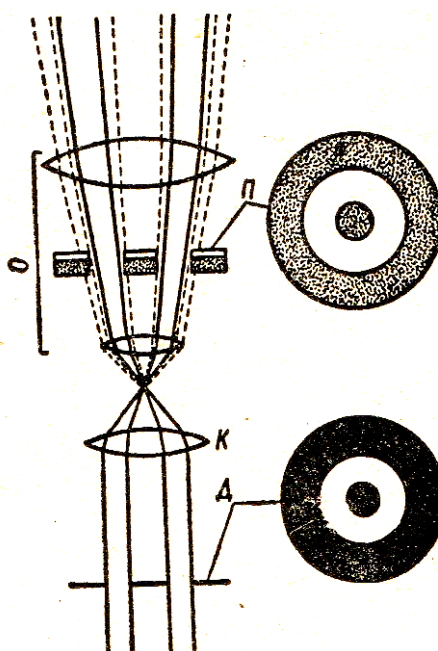
Biologik mikroskop o'tuvchi yorug'likda yoritiladigan preparatlarni o'rganishga mo'ljallangan. Bu mikroskoplar hujayralar va boshqa ob'ektlarni o'rganishda eng ko'p qo'llaniladi. Ammo, biologik mikroskoplarda asosan fiksatsiya qilinib, bo'yalgan preparatlarni o'rganilishi mumkin. Ko'pchilik tirik bo'yalmagan hujayralar o'tuvchi yorug'likda rangsiz va tiniq bo'lib ko'rinadi, shuning uchun ularni to'liq o'rganib bo'lmaydi.

Bu mikroskoplarni MBI 1,2,3..6..12, MBR 1,2,3, Biolam, Yergaval, Ampival, MBS1,2,3,4..9, Fazakonstrastik, Interferension, Fluouessent, Polyarizatsion, Qorong'i maydonli, Ultra binafsha xillari mavjud.

Qorong'ilatilgan maydonli mikroskopiya. Qorong'i maydonda preparatlarni o'rganish maxsus kondensor yordamida amalga oshiriladi. Qorong'i maydonli kondensor odatdagi kondensordan farq qilib, yorug'lik manbaidan tushayotgan juda qiyshiq chetki nurlarnigina o'tkazadi. Chetki nurlar katta og'ish burchagiga egaligi uchun ular ob'ektivga tushmaydi, natijada mikroskopning ko'rish maydoni qorong'i bo'lib qoladi, tarqoq nurlar bilan yoritilgan ob'ekt esa yaxshi ko'rinadi. Odatda preparatlarda har xil optik zichlikka ega bo'lgan strukturalar bo'ladi. Bu strukturalar umumiy qorong'i maydonda turlicha nurlanishi tufayli aniq ko'rinadi (tindal effekti). Bu usul bilan turli tirik hujayralarni kuzatish mumkin bo'ladi.

Faza kontrastik mikroskopiya. Biologik mikroskoplarda deyarli kuzatib bo'lmaydigan ba'zi tirik preparatlarni kontrastligini faza kontrastik moslama yordamida keskin orttiriladi.

Bu moslama biologik mikroskop kondensorining o'rniga o'rnatiladi. U fazali ob'ektivlar to'plami (O), halqasimon plastinka (P), halqali diafragmalar to'plami (D)ni ushlovchi kondensor (K) dan tashkil topadi. Halqali diafragmalar va fazali plastinkalarni bir-biriga moslashtirilganda ob'ektning kontrastligi orttiriladi (4 rasm).



4-rasm.Faza kontrastik moslama.

Faza kontrastik mikroskopiya usuli o'rganilayotgan bo'yalmagan tuzilmalarning bizga zarur bo'lgan kontrastligini ta'minlaydi. Ob'ektni qancha yaxshi ko'rish nurning qancha sinishiga bog'liq. Yorug'lik nuri ob'ektdan qancha tez o'tsa, uning yoritilishi, demak, kontrastligi shuncha ortadi, binobarin, hujayra tuzilmalari ham shunga yarasha yaxshi ko'rinadi.

Hozirgi vaqtda hujayra va to'qimalarni o'rganishda faza kontrastli mikroskop keng miqyosda qo'llanilmoqda. Bunda organizmdan ajratib olingan hujayralarni fiziologik eritmaga solib, uning nozik strukturasini kuzatish va mikroplyonkalarga tushirilgan surat orqali undagi barcha jarayonlarni batafsil o'rganish mumkin.

Bu metod yaltiroq preparatning turli qismlarini atrof muhitdan nur sindirish ko'rsatkichi bilan farqlanishiga asoslanadi. Bunda preparatdan o'tayotgan yorug'lik turlicha tezlikda tarqaladi, ya'ni fazalarning siljishi yuz beradi. Faza o'zgarishlari turli ko'rinishdagi yorug'lik to'lqinlariga aylanadi, natijada ko'z bilan ko'rib bo'ladigan kontrastik tasvir hosil bo'ladi. Faza kontrastik moslamani qo'llash tirik hujayraning organoidlari, kiritmalari va boshqa qismlarini buzilmagan holda o'rganishga katta imkoniyatlar ochib beradi.

Interferension mikroskopiya. Bu metod faza kontrastik metodga o'xshash bo'lib, bo'yalmagan yaltiroq ob'ektlarning kontrastik tasvirini hosil qilishda qo'llaniladi. Shuningdek, bunda hujayraning quruq holdagi og'irligini ham aniqlash mumkin. Buning uchun maxsus interferension mikroskop ishlatiladi. Yorug'lik manбайдan kelayotgan nur tutami ikkita parallel shoxchalarga-yuqorigi va pastkilarga ajratiladi. Pastki shoxcha preparat orqali o'tadi va uni yorug'lik to'lqinining fazasi o'zgaradi, yuqorigi shoxchaniki o'zgarmaydi. Preparatdan keyin, ya'ni ob'ktiv prizmasida har ikkala shoxcha birlashadi va o'zaro ta'sirlashadi (interferensiyalashadi). Natijada turlicha qalinlikka va turlicha nur sindirish qobiliyatiga ega bo'lgan preparatning qismlari turlicha bo'yalgan holda ko'rinadi.

Bu mikroskop yordamida ob'ektning qalinligi, tarkibidagi quruq moddalar miqdori, suv, lipidlar, nuklein kislotalar va oqsillar miqdorini aniqlash

mumkin. Bunda bo'yalgan preparatda yadro-qizil, sitoplazma-zangori tusda ko'rinadi.

Polyarizatsion mikroskopiya. Bu metod hujayra va to'qimalarning turli strukturalarini qutblangan nurlarni sindira olishiga asoslanadi. Ba'zi strukturalar, masalan bo'linish dukining iplari, miofibrillar, kiprikli epiteliyning kipriklari va boshqalar molekulalarning maxsus joylanishi bilan xarakterlanadi. Ular ikki xil nur sindirish qobiliyatiga ega bo'ladigan **anizotrop** strukturalardir. Biologik mikroskopdan farq qilib kondensordan avval **polyarizator** qo'yiladi. Preparatdan keyin esa, **kondensator** va **tahlilator** joylashtiriladi. U ob'ektning nur sindirishini o'rganishga imkon beradi. Bu metod hujayradagi zarracha va boshqa strukturalarning ikki yoqlama nur sindirishi orqali aniq ko'rishga imkon beradi. Preparatga maxsus ishlov berilgandan so'ng hattoki, hujayraning u yoki bu qismini molekulyar tuzilishini ham aniqlash mumkin.

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

Fluoressensiya deb ob'ektni o'ziga yutgan yorug'lik energiyasi paydo qilgan nurlanishiga aytiladi. Fluoressensiyani ultrabinafsha, to'liq uzunligi 0,27-0,4 mkm li spektrning ko'k va binafsha nurlari yordamida hosil qilish mumkin. Hujayrada bo'ladigan juda ko'p moddalar o'zlarining fluoressensiyasiga ega. Bu **birlamchi fluoressensiya** deyiladi. Masalan: yashil pigment-xlorofill, vitaminlardan A, V va boshqalar.

Ammo, hujayrada bo'ladigan ko'pchilik moddalar o'zlarining shaxsiy fluoressensiyasiga ega bo'lmaydi. Bunday moddalar maxsus ishlov berilgandagina turli bo'yoqlarga bo'yalganday ko'rinadi. Buni

ikkilamchi fluoressensiya deb ataladi. Ikkilamchi fluoressensiya hosil qiladigan bo'yoqlarni **fluoroxromlar** deyiladi. Ularga to'q sariq akridin, flyuoressin, rodamin va boshqalar kiradi.

Bu metod nuklein kislotalarning joylashishini, hujayraning strukturalarining o'zgarishini, uni tirik yoki o'lik holda ekanligini bilishga imkon beradi. Preparatlarni to'q sariq akridin bilan ishlanganda hujayradagi DNK yashil rangda, RNK esa qizil rangda ko'rinadi .

Ultrabinafsha mikroskopiya. Ultrabinafsha nurlar (UF) odamning ko'ziga ko'rinmaydi, shuning uchun ular bilan hujayra strukturalarini bevosita o'rganib bo'lmaydi. Hujayralarni UF nurlar yordamida o'rganish uchun Ye.M.Brumberg (1939) ultrabinafsha mikroskop - MUF – 1 ni yasadi. Hujayraning tarkibiga kiruvchi har xil moddalar UF nurni sindirish xususiyatiga ega. Tirik yoki fiksatsiya qilingan bo'yalmagan hujayralarda turli moddalar bunday mikroskopda bitta fotoplastinkaning o'ziga 3 marta rasmga olinadi. Rasmga olish uchun UF to'liqlinining shunday uzunligi tanlanadiki, har bir zonada faqat bir xil moddani sindirish chizig'i joylashadi. Boshqa zonadagi nurlarni sindirmaydi.

Shuning uchun, ko'ringan moddalar barcha rasmlarda turlicha bo'ladi. Bu rasmlarni **xromoskop** deb ataluvchi asbobga joylashtiriladi. Bu asbob bitta rasmni ko'k, ikkinchisini yashil, uchinchisini qizil nurlarda ko'rsatadi. Natijada preparatning uch xil rangli tasviri hosil bo'ladi, bular xromoskopda birlashtiriladi, bu oxirgi tasvirda hujayraning turli moddalari turli ranglarga bo'yalgan bo'lib ko'rinadi. Bu mikroskop yordamida odatdagi biologik mikroskoplarda ko'ringanga qaraganda ikki marta kichik (0,1 mkm) zarrachalarni ham ko'rish mumkin. Ultrabinafsha mikroskop yordamida UF nurlarni sindirish miqdori asosida turli moddalarning hujayradagi miqdorini hisoblash mumkin.

IV bob. Sitofizikaviy o'rganish metodlari

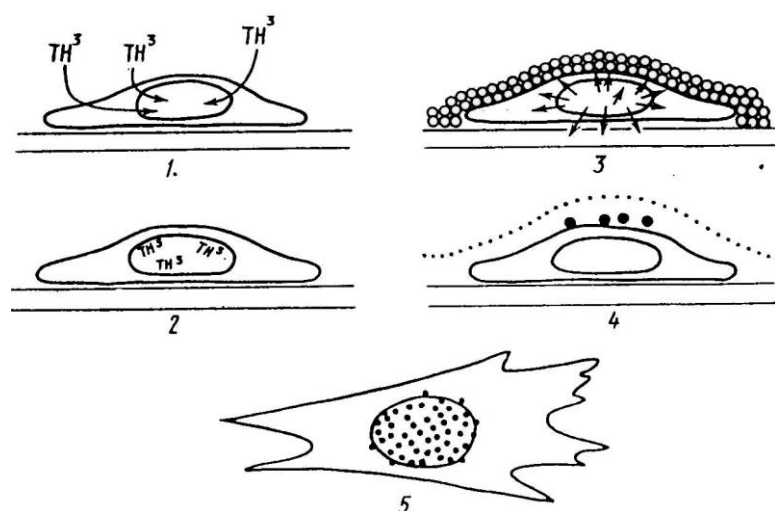
Rentgen-struktura tahlili. Bu metod rentgen nurlarining difraksiyasiga asoslangan. Ko'proq hujayraning sitoplazmasi va yadrosi tarkibidagi oqsil, nuklein kislotalari molekulasi va boshqa moddalarni o'rganish uchun qo'llaniladi. Bu metod molekulalarni bo'shliqda joylashishini, ularning oralig'idagi masofani o'lchashga va molekulaning strukturasini o'rganishga imkon beradi.

Radioavtografiya metodi. Nishonlangan atomlar sitologiyada hujayrada boradigan turli bioximik jarayonlarni masalan, oqsillar sintezi, nuklein kislotalar reproduksiyasi, hujayra qobig'ining o'tkazuvchanligi va boshqalarni o'rganishda keng qo'llaniladi. Bu maqsadda radioaktiv izotoplardan H^3 -tritiy, S^{14} , P^{32} , S^{35} , J^{131}

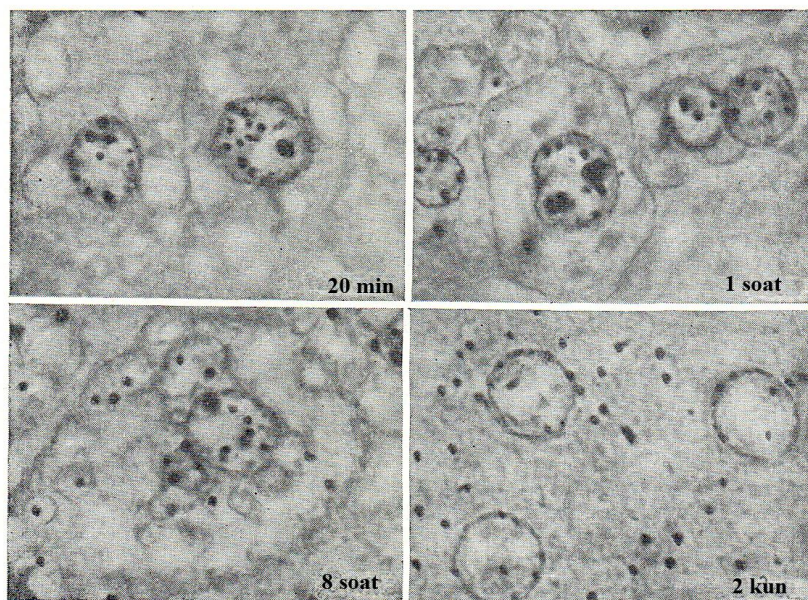
va boshqalar qo'llanilmoqda. Bu usulda tekshiriladigan ob'ektga o'zida radioaktiv element tutgan modda turli usullar bilan kiritiladi, turli muddatlardan so'ng ulardan gistologik kesmalar tayyorlanadi.

Preparat tayyorlash odatdagi gistologik preparatlar tayyorlash usuli bilan deyarli bir xil. Lekin farqi shundaki, bunda mikrotom yordamida olingan kesmalar alohida fotoemulsiyaga solib qo'yiladi (qorong'ida). Bu vaqtda radioaktiv moddalar nuri to'qimalarga fotoemulsiya orqali o'tib, kumush bromid donachalarini sensibilizatsiya qiladi. Har xil muddatlardan so'ng shu qorong'i joyda ularni xuddi fotografiya qog'ozlarini tayyorlagandek, "proyavitel" va boshqa eritmalarga solib ishlov beriladi. Shunda to'qimaning radioaktiv moddalar to'plangan joyida kumush donachalari ko'plab yig'ilib qoladi va ular qora nuqtalar shaklida ko'rinadi. Binobarin, ana shu kumush moddalarning yig'ilgan miqdoriga qarab, shu organdagi moddalar almashinuvi tez yoki sekin borayotgani haqida fikr bildirish mumkin.

Masalan, hayvonning qalqonsimon beziga radioaktiv izotop J^{131} yuborib, uni mazkur organ qanday qabul qilishiga qarab, bezning funksiyasi ortganligi yoki susayganligini aniqlash mumkin. Bu usul nishonlangan aminokislotalarning turli organlar oqsillariga kirish tezligini aniqlashda, nuklein kislotalarning hosil bo'lishini, nishonlangan dori moddalarni organizmda tarqalishini, qalqonsimon bez hujayralarida yod almashinuvini aniqlashda yaxshi natijalar beradi (5 rasm).



A



B

5-rasm. Avtoradiografiya metodi. **A**-avtoradiograflar hosil qilish sxemasi. 1-nishonlangan timidinning hujayraga kiritilishi, 2-uning yadro DNKsiga birikishi, 3-fotoemulsiya bilan qoplangan hujayra, 4-hujayrada nishonlangan moddaning qora dog‘lar shaklida yonidan va 5-ustidan ko‘rinishi. **B**-kalamushning jigar hujayrasida nishonlangan RNK hosil bo‘lish bosqichlari avtoagraflari (dastlab belgi faqat yadroda, keyin esa sitoplazmada ko‘rinadi).

V bob. Ultrastrukturani o‘rganish metodi

Elektron mikroskopiya

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

Agar zamonaviy yorug‘lik mikroskoplarining maksimal kattalashtirish qobiliyati 3600 marta bo‘lsa, elektron mikroskopniki milliongacha va undan ham ortiqdir. Bunda hattoki 1\AA kattalikdagi zarrachani ham ko‘ra olish mumkin. Uning yordamida hujayraning juda ko‘p eng muhim organoidlarini ko‘rishga imkon tug‘ildi.

Elektron mikroskoplarning oddiy yorug‘lik mikroskoplaridan asosiy farqi shundaki, bunda yorug‘lik nuri o‘rniga elektronlarning tez oqimi qo‘llaniladi. Shisha linzalar esa, elektromagnit maydonlari bilan almashtirilgan. Elektronlar manbai yoki katod bo‘lib, elektr toki bilan qizdirilib turiladigan volfram ip xizmat

qiladi. Elektronlar harakat qilayotganida anodning markazida joylashgan kichkina teshikdan o'tib, magnit g'altagiga yo'naladi, g'altak kondensor vazifasini bajaradi. Elektronlar kondensor orqali o'tib ob'ektga yo'naladi, undan keyin magnit g'altagiga o'tadi. U ob'ektiv linza vazifasini bajaradi, undan kattalashgan holdagi tasvir keyingi magnit g'altagiga o'tadi. Bu g'altak proeksion linza –okulyar vazifasini bajaradi va ob'ekt kattalashgan holda ko'rinadi, u ekranga tushiriladi yoki rasmga olinadi(6 rasm).

Oddiy mikroskopda hayvonlar to'qimasining mikroskopik tuzilishini o'rganish uchun kesmalarning qalinligi 3-5 mkm bo'lishi kerak. Bundan qalin bo'lsa, hujayralar qavati ortib ketib, ob'ektning tasviri aniq ko'rinmaydi, ularni o'qish yana ham qiyinlashadi. Elektron mikroskopning afzalligi shundaki, to'qimalardan olinadigan kesma ancha yupqa (0,2mkm) bo'ladi. Albatta, bunday kesmalar, odatda, **ultramikrotomdan** foydalanib tayyorlanadi. Buning uchun esa mikrotom stolga qimirlamaydigan qilib o'rnatiladi, pichoqlari alohida shishadan yasaladi. Kesmaning qalinligini metall sterjenning kengayishi ta'minlaydi. Oddiy mikroskopda ob'ektning qalinligi, ya'ni hujayra yoki yadrolarning yirik-maydaligi, ularning diametri "**mikron**" bilan o'lchansa, elektron mikroskopda "**nanometr**" bilan, aksari hollarda esa "**angstrom**"(Å) bilan o'lchanadi. Ammo, bunday mikroskoplarda ob'ektlardan tayyorlangan kesmalargina o'rganiladi. Hujayralarning bir butun va tirik holda ko'rishga imkon bermaydi. Shuning uchun olimlar skanirlangan elektron mikroskoplarni yaratdilar.

Uning yordamida tirik yoki fiksatsiyalangan ob'ektlarni x15 dan x20000 martagacha kattalashtirib ko'rish mumkin.

Hajmiy (rastrlovchi, skanirlangan) elektron mikroskop hujayraning yuzasini uch o'lchamli ko'rinishini o'rganadi. Bu metodda elektronlar tutami (zond) ob'ekt yuzasidan xarakatlanadi va olingan axborotni elektron nurli nayga yuboradi. Tasvir ikkilamchi elektronlarda olinadi. Bu metodda fiksatsiyalangan yoki maxsus quritilgan ob'ekt parga aylangan metall (oltin) bilan yupqa parda holida qoplanadi. Undan qaytgan elektronlar signalni elektron nurli nayga o'tkazuvchi tuzilmaga tushadi. Skanirlangan mikroskop fokusining chuqurligi tufayli uch o'lchamli tasvir hosil bo'ladi.



6-rasm. Zamonaviy elektron mikroskop(Karl Zeiss).

Hajmiy elektron mikroskop yordamida hujayraning u yoki bu qismining kimyoviy tarkibi haqida axborot olish ham mumkin.

Muzlatib chiqarib tashlash (travleniya) metodi. Bunda ob’ekt dastlab tezlik bilan suyuq azot yordamida muzlatiladi, keyin shu haroratdagi maxsus vakuum qurilmaga o’tkaziladi. U yerda sovutilgan “pichoq” yordamida muzlatilgan ob’ekt yoriladi. Bunda muzlagan hujayraning ichki qismi ochilib qoladi. Vakuumda qotgan suvning bir qismi chiqarib tashlanadi, yalang’ochlanib qolgan yuza asta-sekinlik bilan parga aylangan uglerod, keyin esa metall bilan yupqa qatlam qilib qoplanadi. Shunday qilib muzlagan, ammo, tirik holdagi strukturasini saqlagan yalang’och yuzadan plyonka – replika olinadi. Keyin xona haroratida ob’ekt kislotada eritiladi, ammo plyonka-replika butun qoladi, uni

elektron mikroskopda o'rganiladi. Bu metodning ikkita afzalligi bor: 1)tabiiy(nativ) namunalardan qilingan replikalarni o'rganadi; 2)hujayra membranasi yuzasining relefini o'rganadi. Bu metod ham hujayraning yuzasida, ham ichida globulalarning joylashishini va membrana struktura jihatidan bir xil emasligini ko'rishga imkon beradi.

VI bob.Hujayra gomogenatlarini fraksiyalash metodi

Ultratsentrifugalash. Ultratsentrifugani ishlab chiqilishi bilan sitologiyada yangi kuzatishlarga imkoniyatlar yaratildi. Bu asbob minutiga 100000 martaga yaqin aylanishda hujayraning juda mayda, alohida qismlari-yadrosi, pardasi, qobig'i, mitoxondriya, ribosoma va boshqa komponentlarini ajratib olish, hamda ularning strukturasi va funksiyasini tekshirishga imkon beradi. Eng mukammal ultratsentrifugani Shved olimi Svedberg yasadi va birinchi bo'lib foydalandi.

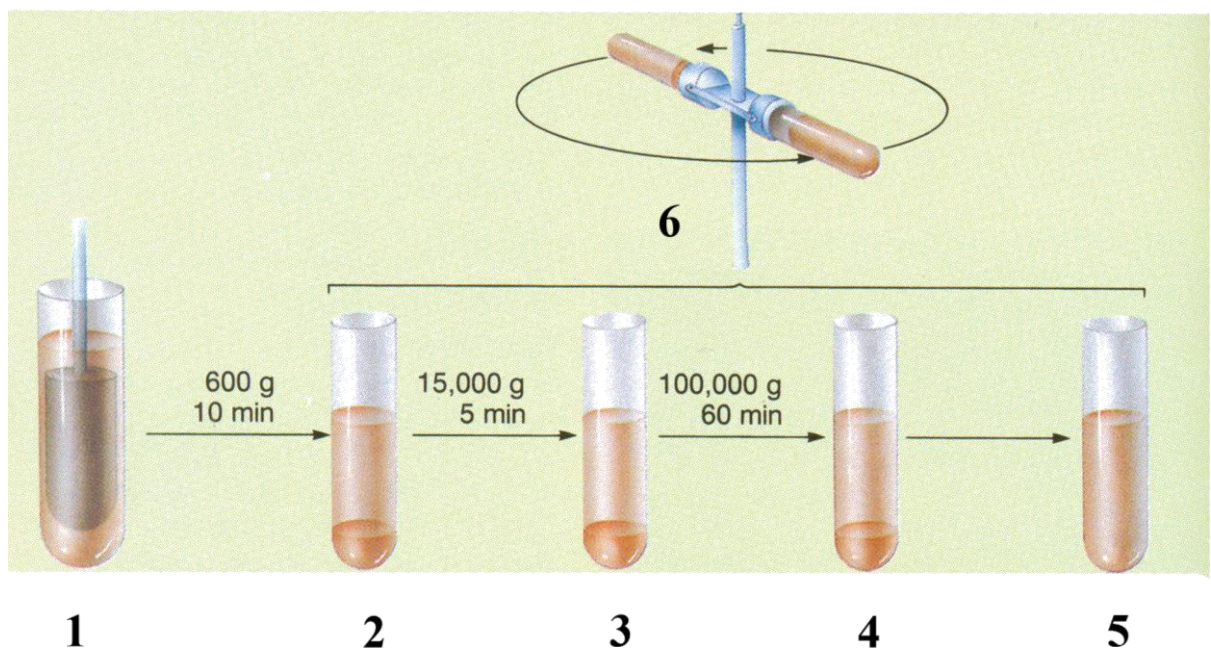
Ajratish va tekshirishning mazkur usuli yuqori kuchlanishli maydon hosil qilish yo'li bilan vujudga keltiriladigan og'irlik kuchini tezlanishiga asoslanadi. Zichligi kam bo'lgan, erimay suyuqlikda qalqib yurgan zarrachalar og'irlik kuchi ta'sirida cho'ka boshlaydi. Cho'kish jarayonini tezlashtirish maqsadida yerning tortish kuchi ultratsentrifugada paydo bo'ladigan markazdan qochirma kuch bilan almashtiriladi. Odatda zarracha qancha kichik bo'lsa, u shuncha sekin cho'kadi. Shuning uchun cho'kishni tezlashtirmasdan turib ularni ajratish uchun juda ko'p vaqt kerak bo'ladi.

Hujayraning tarkibiy qismlarga ajratishning hozirgi zamon usullari to'qimalarni gomogenizatsiyalash yoki hujayra chegarlarini turli-tuman mexanik yoki kimyoviy vositalar yordamida buzish yo'li bilan ularning zichligi va sirtining katta-kichikligiga muvofiq ravishda bo'laklarga ajratishdan iborat.

Hujayralarning sentrifugalashdan oldin ularni bir xil massa holiga kelguncha maydalanadi, bu **gomogenat** deyiladi. Gomogenat maxsus asbob-**gomogenizator**da hosil qilinadi. Gomogenlash past harorat ($0-4^0$) da olib boriladi. Olingan gomogenatni fraksiya (qism) ga ajratish uchun u yana sentrifugalanadi.

Bunda hujayraning yadrosi va organoidlari o'z solishtirma og'irligiga qarab, probirka tubiga cho'kaboshlaydi. Solishtirma og'irligi katta bo'lgani uchun avval yadro cho'kadi. Keyin mitoxondriya, lizosoma, mikrosomalar cho'kadi. Probirkaning ustki qismida to'plangan suyuqlik hujayra shirasi hisoblanadi. Sentrifugalab olingan hujayra moddalarining biokimyoviy xususiyatlari aniqlanadi, oqsillar, nuklein kislotalar, fermentlar va hujayra tarkibiga kiradigan yadro va boshqa organoidlar o'rganiladi.

Hujayradan quyi darajada tashkil topgan fraksiyalarni ajratib olish uchun muayyan vaqt davomida turli aylanish tezligida sentrifugalashdan foydalaniladi (7 rasm).



7-rasm.Sentrifugalash metodi.

1-gomogenizator;2-cho'kmada yadrolar; 3-cho'kmada mitoxondriya va lizosomalar;4-cho'kmada ribosomalar va endoplazmatik to'r; 5-sitoplazmaning suyuq qismi (sitozol); 6-sentrifuga.

VII bob. Sitokimyoviy metod

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

Bu metod o'z oldiga hujayra strukturalarining kimyoviy tuzilishini o'rganishni qo'yadi. Sitokimyoviy tekshirishlar orqali hujayrada biologik faol moddalarning tarqalishi, miqdori aniqlanadi. Tegishli sitokimyoviy reaksiyalardan so'ng bu moddalar mikroskoplarda bo'yalgan holda ko'rinadi. Sitokimyoviy tahlil metodlari juda xilma-xil. Ulardan biri fermentativ eritishdir. Agar asosli bo'yoqlar ishlatilsa, ular to'g'ri kelgan oqsil, nuklein kislota va mutsinlarning kislotali qismi bilan birikishi mumkin. Masalan, azur bo'yog'i sitoplazma, yadro va yadrochaning kislotali qismi bilan birikib, ularni bo'yaydi. Agar preparatni RNK-aza fermenti bilan oldindan ishlangan bo'lsa, sitoplazma va yadrocha kuchsiz bo'yaladi, yadro esa o'z rangini o'zgartirmaydi. Agar DNK-aza bilan preparat ishlansa, yadro o'zining rangini to'liq yo'qotadi. Bundan, RNK sitoplazma va yadrochada, DNK esa yadroda joylashadi, degan hulosasi kelib chiqadi.

Bo'yashning turli o'ziga xos bo'yoqlari bo'lib, ular orqali u yoki bu moddaning hujayrada joylashishini aniqlash mumkin.

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

Nuklein kislotalaridan DNK Felgen reaksiyasi yordamida aniqlanadi. Kuchsiz gidroliz qilinganda DNK ning purinli asosi ajraladi va DNK da aldegid gruppasi bo'shab qoladi. Bu aldegid gruppasi Shiff reaksiyasi orqali aniqlanadi. U rangsiz fuksinli oltingugurt kislotalari bilan birikib qizg'ish binafsha rangni hosil qiladi.

Ribonuklein kislotalari asosli bo'yoqlardan tionin, azur II, pironinlar bilan bo'yash orqali aniqlanadi. Sitokimyoviy metod orqali shuningdek, polisaxaridlar, lipidlar, fermentlar, anorganik moddalar ham aniqlanadi.

VIII bob. Tirik hujayralarni tekshirish metodlari

Vaqtinchalik preparatlardan foydalanish

Tirik hujayralar va to'qimalarni mikroskopda tekshirish har xil maqsadlar uchun qo'llaniladi: hujayralarni har xil tashqi ta'sirlarda o'zgarishini o'rganish, hujayradagi modda almashinishi qonuniyatlarini ochish, hujayraviy tuzilishlarni

o'rganish, sitoplazmaning oqishi, hujayraning o'tkazuvchanligini bilish va boshqalar uchun.

Tirik hujayralarni o'rganish uchun maxsus preparatlar tayyorlanadi. Mayda organizmlar buyum oynasiga bir tomchi suv bilan birga quyiladi, ustidan qoplag'ich oyna bilan yopiladi va mikroskopda tekshiraveriladi.

O'simlik hujayralarini suvda, sovuqqonli yoki issiqqonli hayvonlar hujayralarini esa fiziologik eritmalarda yoki boshqa maxsus eritmalarda o'rganiladi.

To'qimalar kulturasini metodi organizmdan tashqarida hujayralarning ko'payishi va hayot kechirishi uchun muhit yaratishga asoslangan.

Yorug'lik mikroskoplarida tirik hujayralarni ko'rish mumkin. Qisqa muddat kuzatish uchun hujayralarni predmet oynasidagi suyuq muhitga solinadi. Agar ularni uzoq muddat kuzatish kerak bo'lsa, maxsus nam kameralardan foydalaniladi.

Ob'ekt sifatida bir hujayrali organizmlar, qon hujayralari, turli to'qimalardan ajratib olingan hujayralardan foydalanish mumkin. Barcha hollarda, hujayra maxsus tanlab olingan muhitda o'rganiladi. Erkin yashovchi bir hujayrali organizmlar tabiiy sharoitda yashaydigan muhitda o'rganiladi. Ba'zi sodda hayvonlar uchun sun'iy muhit ishlab chiqilgan, unda ular yashashi, ko'payishi mumkin. Odatda, bu moslashtirilgan tuzlar eritmasi bo'lib, unga mikroorganizmlar qo'shiladi, ular ovqatlik bo'lib xizmat qiladi.

Qon hujayralari yoki ko'p hujayralilarning erkin hujayralari plazma tomchisida yoki maxsus sintetik muhitda o'rganiladi.

Suspenziya holida hujayralar kulturasini yaratish nazariy jihatdan to'liq avtomatlashtirilishi mumkin.

Hujayralarni muallaq holda ko'paytirishda hujayralarning ko'payishi ancha tez boradi.

Hujayralar klonini olish metodi ham ishlab chiqilgan. Bunda issiqqonli hayvonlarning alohida hujayralaridan koloniyalar hosil qilinadi. Bunda hujayralarni mikrokapillyarlarga joylanadi va hujayralar ko'paygan sari muhit hajmini ham orttirib boriladi. Hujayralar kulturasini idishning tubida yaratish ham

keng tarqalgan. Bunda 50 tadan 300 tagacha hujayra muhitga solinadi. Hosil bo'lgan hujayralar koloniyasini qayta klonlash mumkin va bitta hujayradan ko'plab kultura (liniya) olish mumkin. Klonlash orqali hujayralar populyatsiyasini maydalab,subliniyalarni ham olish mumkin.

Hujayra populyatsiyalarning kulturasini yaratish metodini takomillashuvi orqali turlicha kelib chiqishga ega bo'lgan o'nlab hujayra shtammlarini hosil qilingan. Bunday shtammlar chegarasiz muddat o'zgarmay qolishi mumkin.

Juda ko'p sitologik problemalarni hal qilish uchun laboratoriyalarda ko'pchilik sodda hayvon - hujayralarni yoki ko'p hujayralilarning hujayralarini o'stirish, ko'paytirish talab qilinadi. Buning uchun maxsus shart-sharoitlar kerak.

O'simlik va hayvonlar hujayrasini o'stirishda o'ziga xos oziq moddalar tanlash ancha qiyin. Hayvonlar hujayrasi, avvalo qonda va murtak suyuqligida, fiziologik eritmalarda o'stiriladi. To'qima va hujayralarni organizmdan tashqarida (in vitro) o'stirish uchun ularning normal o'sishi va rivojlanishini ta'minlash kerak. Bakteriya va sodda hayvonlar probirkada, Petri va Kox kosachasida, shisha idishlarda, mikroakvariumlarda, ko'p hujayrali organizmlar hujayrasi buyum oynasi chuqurchasida, Karrel kosachasi va shisha idishlarda o'stiriladi. Bakteriyalar, sodda hayvonlar, bir hujayrali suv o'tlar va ko'p hujayrali organizmlarni o'stirish uchun mineral va organik oziq moddalar muhiti tanlanadi. Bakteriyalar kulturasida oziq muhitida, infuzoriya va tufelkalar pichan yoki somon ivitmalarida, amyoba kulturasida mineral muhitda o'stiriladi.

Hozirgi vaqtda 60 dan ortiq komponentlardan iborat "199" nomli muhit har-xil to'qimalarni o'stirish uchun ishlatilmoqda.

Hayvon organ va to'qimalarining hujayralarini hujayra kulturasida o'rganiladi. O'simliklar to'qimasini o'stirish 1892 yili Fexting, 1898 yili Rexinger, 1902 yili esa Gaberland, hayvonlar to'qimalarini o'stirish 1907 yili Garrison, 1910 yili Burrov, 1911-1914 yillarda Karrel va 1916 yili Maksimovlar tomonidan ishlab chiqildi. Bu metodni eng sodda varianti, oziqa muhiti bilan to'ldirilgan kameraga uncha katta bo'lmagan to'qima parchasi solinadi. Ma'lum vaqtdan so'ng bunday parchaning qirg'oqlarida hujayralarning ko'payishi va o'sishi boshlanadi.

Boshqa holda ajratib olingan to'qima parchasi tripsin fermenti yoki **xelaton versen eritmasi** bilan ishlanadi, natijada to'qima hujayralari alohida- alohida bo'lib tarqalib ketadi (dissotsiatsiya). Keyin uni, ichida oziqa muhiti bo'lgan idishga solinadi, u joyda hujayralar idish tubiga tushadi, oynaga yopishib ko'paya boshlaydi. Shu yo'l bilan bir qavat hujayra kulturasi hosil bo'ladi, uni tirik holda kuzatish qulay bo'ladi.

Hayvon to'qimalaridan dastlabki kulturani hosil qilish uchun embrional materialdan foydalanish yaxshi natija beradi.

Tirik hujayrani o'rganish usullariga yana **to'qimalarni o'stirish usuli** kiradi. To'qima va hujayralarni (in vitro) va organizm ichida (in vivo) o'stirish mumkin. To'qimalar organizmdan tashqarida o'stirilganda maxsus oziq muhitga o'tkazilishi kerak. Bu muhitda hujayra harakatlanish, bo'linish va tabaqalanish (differensirovka) qobiliyatini saqlab qoladi. To'qima bo'lakchalari steril muhitda fiziologik suyuqlik saqlovchi Petri idishiga solib maydalanadi. So'ngra mayda bo'lakchalar oziq muhitiga o'tkazilib 38-39⁰S da saqlanadi. Har 3-4 kundan so'ng ularni yangi oziq muhitiga o'tkazib turish kerak. Shu yo'l bilan to'qimani 10 yillab saqlash mumkin.

Organizmdan tashqarida hujayralar kulturasini yaratishda muhitni yangilab turishdan tashqari tegishli haroratni ushlab turish ham zarur. Sovuqqonli hayvonlar uchun +20⁰S, issiqqonlilar uchun +37⁰S.

Hujayralar kulturasi hozirgi vaqtda faqat sitologik tekshirishlar uchun emas, balki genetik, virusologik, biokimyoviy tekshirishlarda ham qo'llanilmoqda.

Hozirgi vaqtda o'simlik hujayralarining ham kulturasi yaratilgan. Buning uchun o'simlik to'qimasining bir parchasi hujayra qobig'ini erituvchi ferment bilan ishlanadi. Ajralib ketgan hujayralar kultural muhitga solinadi, u yerda ular ko'payib, ko'payayotgan hujayralar zonasini hosil qiladi.

Tirik hujayralar ustidagi kuzatishlar, odatda rasmga olinadi, tezlashtiruvchi yoki sekinlashtiruvchi qurilma – seytraffer orqali kinoga olinadi. Shu yo'l bilan hujayralarning bo'linishi, fagotsitoz, sitoplazmaning oqishi, kipriklarning harakati kabi jarayonlarni kuzatish mumkin.

Tirik holda bo'yash metodi. Hujayralar struktura elementlarining tuzilishini tirik holda o'rganish muhim ahamiyatga ega. Buning uchun hujayralarni tirik holda bo'yash metodidan foydalaniladi, bunda tirik hujayra uchun nisbatan kam zaharli bo'lgan tirik holda bo'yovchi bo'yoqlardan foydalaniladi. Kimyoviy tuzilishiga ko'ra ular aromatik qator organik birikmalarga kiradi. Ularning kislotali va asosli xususiyatga ega bo'lganlari mavjud. Kislotali bo'yoqlardan ko'proq tripan ko'ki (0,5% li) va litiliy karmin (20% li) ishlatiladi. Asosli bo'yoqlardan eng ko'p neytral qizil (1:20000 yoki 1:50000) va metilen ko'ki (1:1000 yoki 1: 10000) qo'llaniladi.

Tirik holda (vital) bo'yash turli sitologik masalalarni yechishga yordam beradi. Bu metod hujayraning turli strukturalarini o'rganishga imkon beradi. Masalan, yanus bilan bo'yash orqali mitoxondriyalarni, metilen ko'ki bilan bo'yash orqali nerv sistemasi o'rganiladi. Bu metod turli ta'sirlar natijasida hujayrada sodir bo'ladigan o'zgarishlarni aniqlashga imkon beradi. Shu yo'l bilan **"paranekroz"** hodisasi o'rganildi.

Bundan tashqari to'qima tuzilmalarini **hayvonning hayoti davrida yoki vital** (in vivo-hayot) bo'yash mumkin. Hujayralarning struktura elementlarini har tomonlama o'rganish uchun fiksatsiya qilishdan avval ular bo'yaladi. Bunda, asosan, hujayraga kirgan bo'yoqlar oqsillar bilan birikadi, butun sitoplazmaga tarqaladi va ayrim hollarda sitoplazmada donacha holida to'planadi.

Bu usul tirik hujayra va to'qimalarning tuzilishini, ba'zi bir moddalarning hujayraga kirishi va undan chiqishini kuzatishga imkon beradi. Hayot davrida bo'yash uchun ishlatiladigan bo'yoq moddalarni hujayra yoki organizm yashayotgan muhit suyuqligida eritish zarur. Bo'yash muddatlari 15 minutdan 60 minutgacha bo'ladi.

Bu bo'yoqlar hujayraga zaharli ta'sir qilmaydi, sitoplazma diffuziya holda, boshqa qismlar esa turlicha bo'yaladi.

Hozirgi zamon sitofiziologiyasi uchun birinchi navbatda ajratib olingan hujayralarning fiziologik jarayonlarini o'rganishga intilish xarakterlidir.

Keyingi yillarda hujayralarning fiziologik holatlarini o'rganish metodlari kengaydi. Birinchidan, alohida muskul va nerv tolalarini ajratishning metodlari

ishlab chiqildi, ikkinchidan, bosh oyoqli mollyuskalarning gigantik nerv tolalari topildi. Bu tolalar **aksoplazmani** chiqarib, uni sun'iy eritmalar bilan almashtirish, hujayraga turli moddalarni va murakkab elektrodnlarni kiritish metodlari bilan o'rganiladi. Bu metodlar hujayra o'tkazuvchanligi va bioelektrik hodisalarni o'rganishda muhim ahamiyatga ega. Qator yangi metodlar to'qimadan ajratib olinmagan hujayralarning fiziologik xususiyatlarini o'rganishga imkon beradi. Mikroelektrod texnikasini qo'llash odatdagi elektrofiziologik metodlarni sof sitologik metodga aylantirdi. Oxirgi yillarda mikroelektrodlar hujayraichi RN va ba'zi kationlarning hujayra ichida o'rganishga erishildi. Bundan tashqari tirik hujayralarning elastiklik, nur tarqatish, nur sindirish, elektr o'tkazuvchanlik va boshqa xususiyatlari ham o'rganilmoqda.

Hujayralarni ba'zi bo'yoqlarni granula holda yig'ish xossasi yot tanachalarga nisbatan fiziologik himoya deb qaraladi. Haqiqatdan ham Navashin va uning shogirdlari tomonidan hujayra zahalanganda granula hosil qilish susayishini aniqladilar. Bir vaqtni o'zida sitoplazmaning bo'yalishi kuchayadi va yadro bo'yala boshlaydi.

Tirik hujayrani bo'yashning yana bir xili eozinning 1% li suvli eritmasi bilan bo'yashdir. Bu metod tirik hujayralarni o'lik hujayralardan ajratishga imkon beradi. Eozin o'lik hujayralarni diffuziya holda pushti rangga juda tez bo'yaydi, tirik hujayralarni esa bo'yamaydi. Shunday qilib, vital bo'yoqlar bilan hujayralarning bo'yalishiga qarab, turli ta'sirlar natijasida hujayralarni funksional holati to'g'risida fikr yuritish mumkin.

Bu metodni ahamiyati hujayra tomonidan bo'yoqning yig'ilishini belgilovchi miqdoriy metod ishlab chiqilishi bilan kuchayib ketdi. Vital bo'yash metodi hujayraning bir butunligini buzadigan faktorlarning ta'sir mexanizmini aniqlashda va hujayra o'tkazuvchanligi masalalarini o'rganishda keng qo'llaniladi.

IX bob. Mikrokinos'yomka metodi

Tirik ob'ektlar tadqiq qilinayotganda tuzilmalarni mikrokinos'yomka, ya'ni mikroskop ostida suratga olish alohida o'rin tutadi. Bu usul hujayrada ketayotgan jarayonlarni normal, sekinlashgan, tezlashgan holda kinoga olishga imkon beradi.

Buning uchun **Seytraffer** qurilmasidan foydalaniladi. U xoxlagan intervallarda suratga olish (kadrlar qilish) uchun xizmat qiladi, masalan, hujayralarning bo‘linishi juda tez sodir bo‘lishi mumkin, bu holda odatdagiga nisbatan tezroq olinsa (kadrlar ko‘proq qilinsa), ekranda bu jarayon sekinroq o‘tadi, natijada normal sharoitda payqamay qolinadigan holatlarni yaxshiroq kuzatish mumkin bo‘ladi. Aksincha, uzoq davom etadigan jarayonlar(masalan, gulning ochilishi kabi) ni ekranda qisqa muddatda kuzatish uchun kinoga olinayotganda kamroq kadrlar qilinadi. Masalan, 1 minutda 1ta kadr va hokazo. Natijada odatiy holda 10 soat ketadigan jarayon ekranda 5-6 minutda kuzatilishi mumkin

Bu metod hujayra va organizmda bo‘layotgan jarayonlarni faqat kuzatish usuligina emas, balki ularni hujjatlashtirish metodi hamdir.

X bob.Mikroxirurgiya metodi

Sitologlar birinchi mikrooperatsiyani hayvonlar organizmi ustida o‘tkazdilar, bunda ular lupa va preparoval ignadan foydalandilar holos.

Mikrooperatsiyalar alohida hujayralarda yoki to‘qimalarda maxsus **mikromanipulyator** deb ataluvchi asbob ishlab chiqilgach o‘tkazila boshlandi.

1901 yilda Sxouten Gollandiyada, 1904 yilda Barber AQSh da bir-biridan bexabar dastlabki mikromanipulyatorni yaratishdi. 1912 yilda Chaxotin, 1918 yilda Chemberson, 1920 yilda Peterfi, Teylor va 1949 yilda Fonbryunlar mikromanipulyatorlarni yangi, qulay modellarini yaratdilar (8 rasm).

Oxirgi vaqtlarda televizion, ossiloskopli, elektron moslamali, kompyuterli mikromanipulyatorlar ishlab chiqarilib, qilinayotgan mikrooperatsiyalar tele-yoki kompyuter ekranlarida ko‘rinib turadi.

Mikroxirurgik operatsiya o‘tkaziladigan ob’ektni maxsus ishlab chiqilgan qandaydir muhit-fiziologik eritma, vazelin yog‘i, qon plazmasi yoki zardobi quyilgan oynali kameraga joylashtiriladi. Oddiy osma tomchidagi xo‘jayra yopqich oynaga yopishishi uchun mikroso‘rg‘ich orqali ortiqcha suv so‘rib olinadi. Ba‘zan tomchi tomiziladigan joyga jelatina yoki agar –agarni 1-2 % li eritmasi surtiladi, unga hujayra ancha mustahkam o‘rnashadi va mikrooperatsiyani o‘tkazishga qulaylik paydo bo‘ladi.

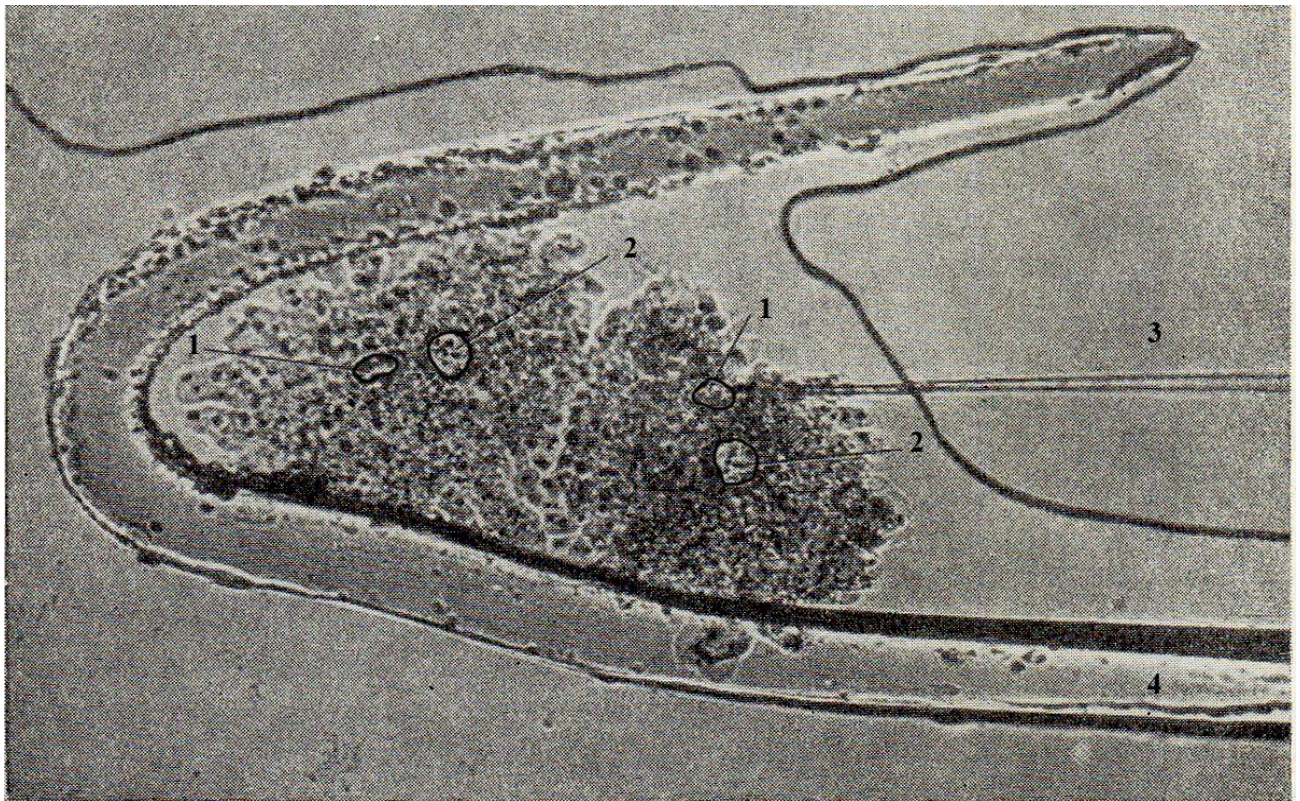


8-rasm. Yangi avlod kompyuterli mikromanipulyatori.

Bu metod to‘qima yoki mikroorganizmlar hujayralarini ajratish va yangi muhitga o‘tkazishda keng qo‘llaniladi. Bunday operatsiyalar shisha naychadan qilingan mikroso‘rg‘ich yoki mikroilmoqchalar yordamida amalga oshiriladi. Bu metod dastlab Teylor va Farber (1924)lar tomonidan Euplotes kiprikli infuzoriya mikronukleusini ajratib olish va uni boshqa individga joylashda ishlatilgan edi. Bir amyobadan yadrosini olib boshqasiga ko‘chirish (**transplantatsiya**) dastlab (1914) Barber tomonidan, keyinchalik ko‘pchilik tabiatshunoslar tomonidan amalga oshirildi.

Komandon va Fonbryun (1939) taklif qilgan metodga asosan yadrolar ko‘chirib o‘tqaziladigan ikkita hujayra ilmoqcha yordamida bir joyda ushlab turiladi, egilgan mikroso‘rg‘ich orqali yadro bir hujayradan ikkinchisiga itarib kirgiziladi(9 rasm).

Shu usul bilan Danielli (1960) o‘z shogirdlari bilan yadro va sitoplazmaning irsiyatdagi rolini aniqlash maqsadida amyobalarda geterotransplantatsiya (har xil yadrolarni ko‘chirib o‘tqazish) ni amalga oshirdi. Buni amfibiylarda ham amalga oshirildi (Gurdon,1963).



9-rasm.Amyoba yadrolarining ko‘chirib o‘tkazish.
1-yadro;2-qisqaruvchi vakuola;3-shisha mikroigna;4-mikroilmoq.

Ko‘chirib o‘tqazilgan qismlarning irsiyatdagi rolini va keyingi taqdirini kuzatish uchun to‘qimalar kulturasida eng qulay usul hisoblanadi. Bu operatsiyalar yadro va sitoplazmani hujayra hayotidagi rolini o‘rganishga, ularning irsiy belgilarni tashishdagi rolini bilishga yordam beradi.

II qism.Hujayra va uning tuzilishi

Hujayralarning shakli va o‘lchamlari. Barcha o‘simlik, hayvon va odam organizmi hujayralardan tuzilgan. Ularning hujayralari o‘xshash morfologik va fiziologik belgilarga ega bo‘ladi. Ular yadro, sitoplazma va hujayra qobig‘idan tashkil topadi.

Hujayra-bu odam, hayvon va o‘simliklar organizmi tuzilishi va taraqqiyotining asosida yotuvchi tirik moddaning tuzilish formalaridan biridir.

Yadroni o‘rab turuvchi protoplazma **sitoplazma** deb ataladi. Unda maxsus ixtisoslashgan tuzilmalar va kiritmalar bo‘ladi. Muayyan vazifa bajarishga moslashgan tuzilmalar **organoidlar** bo‘lib, ulardan bir xillari hamma hayvon va

o'simlik hujayralarida uchrasa, ba'zilar faqat hayvon yoki faqat o'simlik hujayralarida uchraydi.

O'simlik va hayvon hujayralari tuzilishida umumiylik bo'lishiga qaramay, ular tashqi ko'rinishi, kattaligi, ichki tuzilishlari bilan bir-biridan farqlanadilar (ilova 1 a,b).

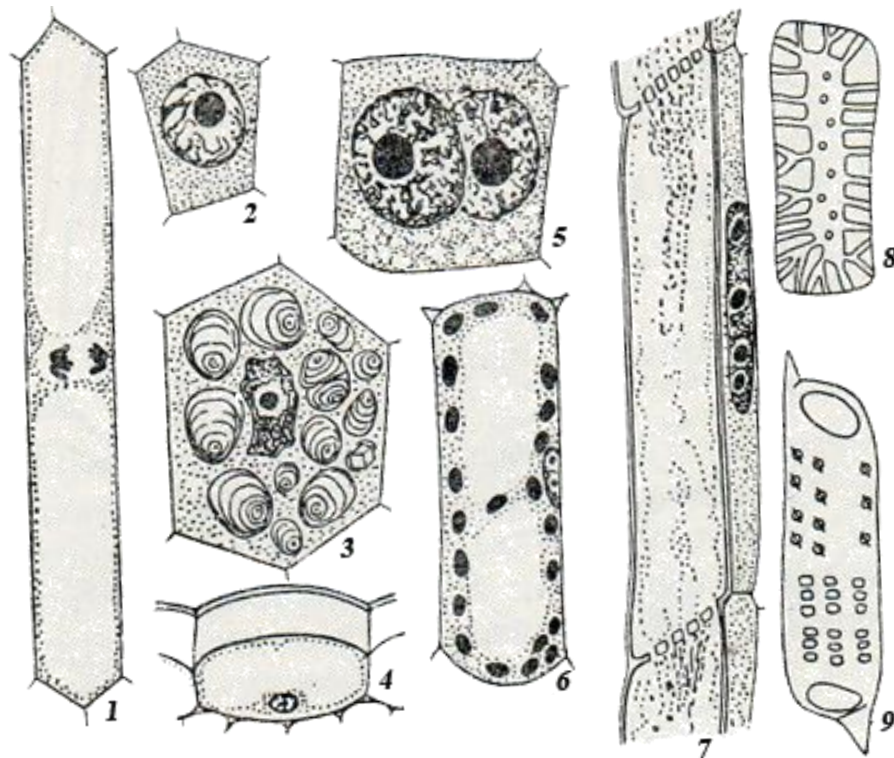
Hujayraning shakli sirt tarangligiga va sitoplazmaning ilashimliligiga, yonmayon turgan hujayralarning bir-biriga mexanik ta'sir etishiga v.b. ga bog'liq. Ko'p hujayralar suyuq muhitda sirt tarangligi qonuniyatlariga bo'y sungan holda sferik shaklga kiradi. Leykotsitlar aylanib yuruvchi qonda ana shunday shaklga ega bo'ladi, turli ta'sirlar natijasida yolg'on oyoqlar chiqarib amyoboid harakatlanadi yoki noto'g'ri shaklga ega bo'ladi.

O'simlik va hayvon hujayralari shakli jihatidan bir-biridan keskin farqlanadi. O'simlik hujayralari bir-birlariga nisbatan hosil qilgan bosimi natijasida odatda, bir xil poligonal shakl hosil qilib zich joylashadi.

O'simlik hujayralari turli-tuman shaklli bo'lib, ular shakli jihatidan ikki guruhga bo'linadi. Parenxima shaklli hujayralar eni bo'yidan kam farq qiladigan yoki farq qilmaydigan hujayralardir. Hayvonlarning epiteliy to'qimalarini tashkil qiluvchi bunday hujayralarni kubsimon deb ataladi. Ba'zi parenxima hujayralari yumaloq bo'ladi (10 rasm).

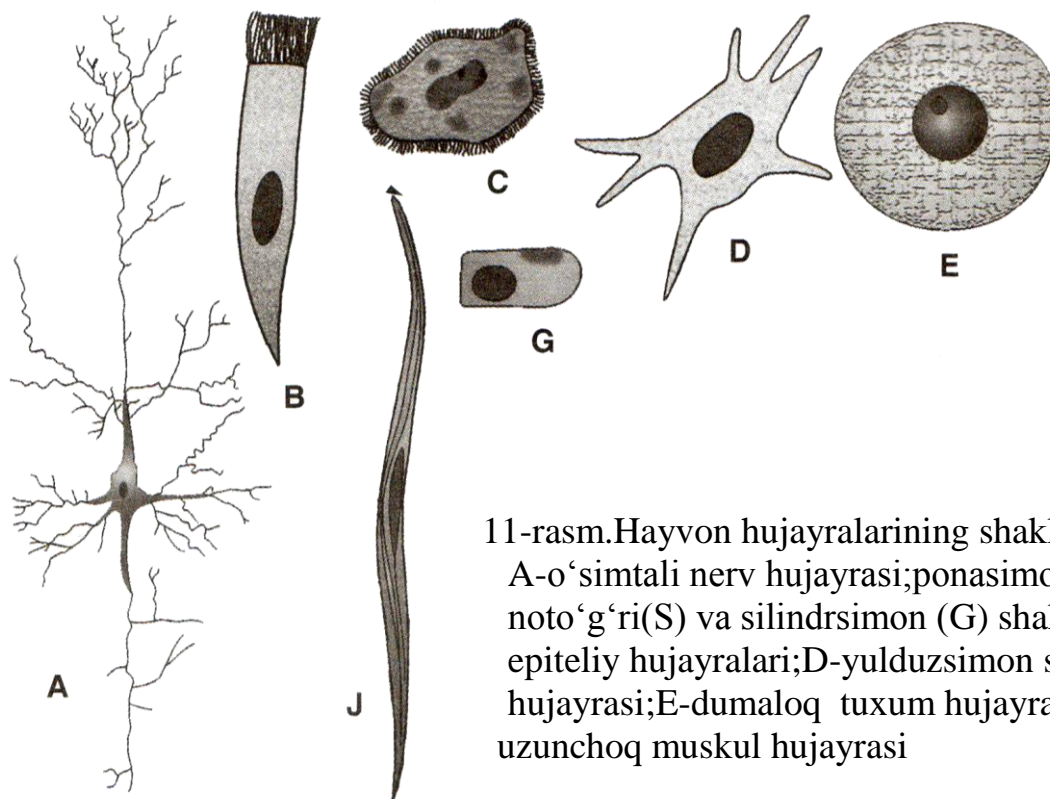
Prozenxima shaklli hujayralarning bo'yi enidan bir necha marta uzun bo'ladi. Hayvonlarning bunday hujayralarini silindrsimon deb ataladi.

Aksincha, hayvon hujayralari xilma-hil bo'lib, shakllari yumaloq, ovalsimon, duksimon, prizmatik, yulduzsimon bo'lishi mumkin. Ko'pchilik hayvon hujayralarining o'ziga xos shakli vazifasi bilan bog'liq bo'ladi, masalan, trofik (oziqlantiruvchi) ahamiyatga ega bo'lgan harakatchan to'qimalardan qon hujayralari yumaloq bo'ladi va suyuq plazmada erkin harakatlanadi. Aksincha, nerv hujayralarining shakli murakkab bo'lib, qo'zg'alishni katta masofaga o'tkazuvchi o'simtalar bilan ta'minlangan. Ular bir, ikki yoki ko'p o'simtali bo'lishi mumkin. Silliqli muskul to'qimasining hujayralari cho'zinchoq, duksimon bo'lib, ularning qisqarishi va bo'shashishi natijasida harakat yuzaga keladi (11 rasm).



10-rasm.O'simlik hujayralarining shakllari.

1,2-meristematik hujayralar;3-kraxmal yig'uvchi parenxima hujayrasi;4-epidermis hujayrasi;5-ikki yadroli hujayra;6-bargning assimilyatsion to'qimasi hujayrasi;7-to'rsimon nay hujayrasi;8-toshsimon hujayra;9-naysimon to'qima hujayrasi.



11-rasm.Hayvon hujayralarining shakllari.

A-o'simtali nerv hujayrasi;ponasimon(B), noto'g'ri(S) va silindrsimon (G) shaklli epiteliy hujayralari;D-yulduzsimon suyak hujayrasi;E-dumaloq tuxum hujayrasi;J-uzunchoq muskul hujayrasi

Epiteliy va biriktiruvchi to'qimalarning hujayralari yassi, kubsimon, silindrsimon, duksimon, noto'g'ri shaklli-o'simtali bo'lsa, g'ovak biriktiruvchi to'qimaning hujayralari yulduzsimon, amyobasimon, yumaloq v.b. shaklli bo'lishi mumkin.

Eritrotsitlar ovalsimon, tuxum hujayralar esa yumaloq, oval yoki uzunchoq bo'ladi. O'zgaruvchan shaklli hujayralar (amyoba, leykotsitlar) va doimiy shaklli (spermatozoid, infuzoriya, eritrotsit, epiteliy va nerv hujayralar) lar uchraydi.

Mezenxima va retikulyar hujayralar esa o'simtali bo'lib, ular orqali bir-biri bilan tutashib ketib, sinsitiylarni hosil qiladi.

O'simlik hujayralari, odatda, hayvonlarnikidan anchagina yirik bo'ladi, uning protoplazmasida ko'p miqdorda hujayra shirasi saqlanadi. Vakuola u bilan hujayraning deyarli hamma qismini shunday to'ldirib turadiki, yadro sitoplazmaning chetki qismida yoki sitoplazmaning ozgina qismi bilan o'ralgan holda hujayraning o'rtasida joylashadi.

Hujayra shirasi o'rab turgan muhitdan suvni tortib olib, hujayra po'stini tarang saqlab turuvchi juda katta ichki bosim- **turgorni** hosil qiladi. Bu o'simlik hujayralarining va ular tomonidan paydo bo'lgan ko'lamlarning tarangligiga sabab bo'ladi.

Birgina hujayraning tuzilishi va vazifasida organizmdagi barcha hujayralar uchun xos bo'lgan umumiy o'xshashlik bo'lsada, konkret holatda ular faqat muayyan vazifani bajarishga ixtisoslashgan. Shunga ko'ra, hujayralarning shakli turli-tumandir. Masalan, qoplovchi epileliy hujayralari yassi, kubsimon, silindrsimon shaklda bo'lsa, qisqarish vazifasini bajaradigan muskul hujayralari duksimon hujayralardir yoki silindrsimon tolachalardan tashkil topgan. Nerv hujayralari ta'sirni o'tkazishga moslashgan bo'lib turlicha rivojlangan o'simtalarga ega.

Hujayralarning o'lchamiga kelsak, bir o'simlikning o'zida turli kattalikdagi hujayralarni kuzatish mumkin. Masalan, g'o'zada shunday hujayra borki, uni oddiy ko'z bilan ko'rib, qo'l bilan ushlash mumkin. Masalan, paxta tolasi bir hujayradan iborat bo'lib, uzunligi 65-70 mm gacha bo'ladi.

O'simlikning asosiy to'qimasini tashkil qilgan parenxima hujayralarining uzunligi 0,015 – 0,070 mm gacha bo'ladi. Ayniqsa, meva parenximasida hujayralari yirik bo'lib, eni 1 mm gacha boradi.

Prozenxima shaklli hujayralar ancha uzun bo'ladi. Masalan, qichitqi o't po'stloq tolasi 80 mm uzunlikda, rami (tolali o'simlik) niki 200-500 mm bo'ladi. Ba'zi o'simliklarda uchraydigan bo'g'imsiz sut naychalari bitta hujayradan iborat bo'lib, undan o'simlikning barcha organlariga shoxlar tarqalgan bo'ladi. Bu xildagi naychalarning umumiy uzunligi bir necha o'n metrga borishi mumkin.

Hujayralarning hajmi ham turli–tumandir. O'simlik va hayvonlarda oddiy ko'z bilan ko'rinadigan hujayralar bo'ladi. Masalan, qushlarning tuxumining diametri bir necha sm bo'lsa, juda ko'pchilik boshqa hujayralarning diametri mikronlar bilan o'lchanadi. Hujayralarning hajmi tana kattaligiga bog'liq bo'lmaydi, har bir tur organizm uchun bir xil bo'ladi.

Bakteriyalarning hujayralari aksincha, juda mayda bo'ladi va ular mikronlar bilan o'lchanadi. Masalan, tuproq bakteriyalari hujayralarining uzunligi 1-4, yo'g'onligi 0,5-1 mikron bo'ladi.

Ko'p hujayralilarda hujayralarning soni astronomik bo'ladi. Masalan, odam tanasidagi hujayralarning soni bir necha milliardlar bilan o'lchanadi. Shu bilan birga ko'p sonli sodda hayvon, mikroskopik suv o'tlari va bakteriyalar bittagina hujayradan tashkil topgan. Bir hujayralilar bir butun mustaqil organizmlardir. Shuning uchun ular o'zlarining fiziologik xususiyatlari bilan ko'p hujayrali organizmlarning bitta hujayrasidan farqlanadi.

III qism. Sitoplazma.Hujayraning vakuolyar tizimi

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

Hujayra uch asosiy komponentlardan-tashqi membrana, sitoplazma va yadrodan tashkil topadi.

Hujayraning tanasi va uning ichidagi narsalari tashqi muhitdan yoki ko'p hujayrali organizmlarning hujayralari bir-birlaridan sitoplazmatik membrana orqali ajralib turadi. Sitoplazmatik membrananing tashqi yuzasida hujayra qobig'i yoki

devori joylashadi. U prokariotlarda, ayniqsa, oʻsimlik hujayralarida juda yaxshi koʻrinadi. Hujayraning yadrodan tashqari barcha qismlari **sitoplazma** deb ataladi. Hujayra ichidagi barcha organoidlarni tutib turuvchi tirik suyuq massani **protoplast** deb ataladi. U sirt tomondan hujayra devoriga yopishib turuvchi sitoplazmaning tashqi membranasi-**plazmalemma** bilan oʻralgan boʻlib, **tonoplast** qavati bilan esa vakuoladan chegaralanib turadi. Protoplast sitoplazma, membrana va organoidlardan tarkib topgan boʻlib, bu organoidlar sitoplazmaning **mezoplazma** qatlamida joylashadi va oʻzaro yaqin fiziologik munosabatda boʻladi. Sitoplazma protoplastning asosiy massasini tashkil qiladi, boshqa organoidlar esa sitoplazma ichida boʻladi.

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

Sitoplazma ilashuvchan shilimshiq, rangsiz, tiniq, yarimsuyuq holatdagi modda. Lekin sitoplazmaning suyuqlik holati oʻzgarishi mumkin. Faol yashayotgan oʻsimlik hujayralarida u suyuq boʻlsa, tinch holatdagi quruq, spora va urugʻlarda deyarli qattiq holda boʻladi.

Eukariotik hujayralarning sitoplazmasi bir xil emas. Tuzilishi va tarkibiga koʻra u oʻz ichiga gialoplazma, membranali va membranasiz komponentlarni oladi.

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

XI bob. Gialoplazma

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

Elektron mikroskop ostida sitoplazma matriksi gomogen yoki mayda donachali struktura holida koʻrinadi. Gialoplazma oʻz ichiga turli biologik polimerlar-

oqsillar, nuklein kislotalar, polisaxaridlarni biriktiruvchi murakkab kolloid sistema hisoblanadi. Bu sistema **zol** (suyuq) holatidan **gel** va aksincha, geldan zol holatiga o'ta oladi.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sitoplazmaning kimyoviy tarkibi

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

Tirik hujayra sitoplazmasini, uning murakkab qurilishini buzmaganda holda kimyoviy tahlil qilib bo'lmaydi. Sitoplazmani oddiy uy haroratida hujayra tarkibidan ajratib olinsa, uning tirik holatiga xos kimyoviy tarkibi buzilishi mumkin. Shuning uchun sitoplazmani ajratib olish va kimyoviy tahlil qilish 0-4 °S da olib boriladi.

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

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

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

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

Agar kolloid eritmadagi misellalar zolzaryadlarini va gidrat qatlamlarini butunlay yo'qotsa, kolloid zarrachalari bir-biri bilan yopishib yirik zarrachalar hosil qilgan holda muhitdan ajralib chiqib ketadi. U hodisaga **koagulyatsiya** (ivish) deb ataladi. Bunday holda kolloid zarracha yana qaytib zol holatiga kelmaydi. Ko'pchilik gidrofil kolloidlari eritmalarda, jumladan sitoplazmada, muhitdagi suv kamaya borishi bilan kolloid zarrachalari butun eritma ichida tutash

to'rlar hosil qiladi, natijada muhit o'z harakatchanligini yo'qotadi. Shunday qilib, kolloid zarracha bir butun tutash fazadan va muhitdan iborat bo'lib qoladi. Bunday hodisa **studenlashish** deb ataladi. Kolloid zarrachaning ivigan holati **gel** deb ataladi.

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

Hujayrada sintez va parchalanish, kolloidlar koagulyatsiyadan gellarning hosil bo'lishi va ularning yana qaytadan zolga aylanish jarayonlari to'xtovsiz bo'lib turadi. Bu jarayonlarni qanchalik shiddat bilan borishi sitoplazma kolloidlari bilan elektrolitlari orasida uzluksiz kechadigan munosabatlarga bog'liq. Bu munosabat natijasida sitoplazma kolloidlaridagi oqsil moddalar o'z zaryadlarini tez o'rgartiradi. Bu hol sitoplazma kolloidining barqarorligini ta'minlaydi va unda boradigan fiziologik jarayonlarni odatdan tashqari ravishda kengaytiradi. 50-60⁰S da sitoplazma tirikga xos strukturasini yo'qotib, undagi oqsillar denaturatsiyaga uchraydi. Lekin 70-80⁰ haroratli suv muhitda yashaydigan bakteriyalar va ko'k-yashil suv o'tlari, qaynoq buloqlarda yashaydigan baliqlar ham mavjud. Pichan tayoqchasi deb ataladigan bakteriyalarning sporalari 30 minut davomida qaynatilganda ham o'lmaydi.

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

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

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

Oqsillar-g'oyat murakkab moddalardir. O'zining kimyoviy tarkibiga ko'ra azot, uglerod, kislorod va vodorodning birikmalari hisoblanadi. Azotning ishtirok

etishi bular uchun xos bo'lib, u tufayli oqsil birikmalari karbonsuv va yog'lardan ajralib turadi. Oqsillar sanab o'tilgan elementlardan tashqari oltingugurt, fosfor saqlaydi. Quruq oqsil moddasining taxminan, 50 % ini uglerod, 21,5-23,5 % ini kislorod, 15-17% ini azot, 6,3% ini vodorod va 0,3-2,5 % ini oltingugurt va fosfor tashkil qiladi.

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

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

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

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

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

Oqsil molekulalarining tuzilishida minglab atomlar ishtirok etadi. Shuning uchun ularni **makromolekulali** moddalar deyiladi. Oqsillar polimerlar hisoblanib, ularni hosil qilishda odatdagidek, bir xil monomerlar ishtirok etmaydi, balki 20 xildan ortiq aminokislotalar ishtirok etadi. Ularning tarkibida aminogruppa - NH_2 va karboksil gruppasi - COOH bo'lganligi uchun **aminokislotalar** deb ataladi.

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

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

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

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

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

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

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

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

Agar organizmga chetdan yot tanachalar-moddalar tushib qolsa, organizmda maxsus **antitela** deb ataluvchi oqsillar ishlab chiqariladi, u yot tanachani biriktirib

olib uni zararsiz holga keltiradi. Bu oqsillarning **himoya** vazifani bajarishini ko'rsatadi.

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

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

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

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

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

Karbonsuvli eritmalar hayvon hujayralarida **glikogen** shaklida bo'ladi. Bu modda suvda yaxshi eriydi va diffuziya yordamida oson tarqalib ketadi. Odatda, fiksatorlar uni har xil kattalikdagi zich bo'lakchalar shaklida cho'kmaga tushiradi. Glikogen jigar hujayralarida oson topiladi, bu yerda ayniqsa ovqatlanandan so'ng ko'p bo'ladi. Jigar hujayralarining glikogeni elektron mikroskopda ko'rinadigan

zarrachalardan tuzilgan. Elektron mikroskopik tekshirishlar ularning hosil bo'lishi, endoplazmatik to'r bilan bog'liqligini ko'rsatdi; glikogen miqdori sun'iy ozaytirilganda endoplazmatik to'r ko'payadi, oshirilganda esa, aksincha kamayadi. Glikogenning sintezida ishtirok etuvchi fermentlar shu turning membranalari bilan bog'liq deb taxmin qilinmoqda. Glikogen muskul tolalarida juda ko'p miqdorda bo'ladi, bu yerda u muskul tolalari bajaradigan ishlar uchun asosiy energiya manbai bo'lib hisoblanadi. Muskullardagi glikogen miqdori oziqlanish, ish bajarish va boshqalarga bog'liq holda anchagina o'zgarib turadi. Glikogen nerv hujayralarida ham topildi, ularda uning bo'lishi mumkinligi yaqingacha tan olinmas edi.

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

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

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

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

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

Pigmentli kiritmalar deb, hujayrada to'planib unga rang beruvchi bo'yalgan moddalarga aytiladi. Pigmentlarning ko'p xili bor. **Melanin** deb ataluvchi qoramtir-jigarrang yoki qora pigmentlar juda katta ahamiyatga ega. Ular, asosan, epitelial va ba'zi biriktiruvchi to'qima hujayralarida uchraydi. Melaninlar

kimyoviy jihatdan g'oyat chidamli granulalar shaklida bo'ladi, ular epiteliyda to'planib, teri va sochlarga qoramtir rang beradi.

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

XII bob.Sitoplazmatik membrana

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

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

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

Hujayra membranasining kimyoviy tuzilishi va xususiyatlari

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

Lipidlarga organik moddalarning suvda yomon eriydigan (**gidrofob**) va organik kislota va yog'larda yaxshi eriydigan (**lipofil**) lari kiradi. Hujayra membranasida uchrovchi lipidlarning xarakterlilari gliserolidlar (kefalin, letsitin, kardiolipin), sfingolipidlar (sfingomielin, serebrozid) va xolestrinlardir. O'simlik hujayralarida xolestrin topilgan emas, ularda fitosterinlar uchraydi. Bakteriyalarda sterinlar bo'lmaydi. Membrana lipidlarining xarakterli xususiyati shundan iboratki, ularning molekulasi ikkita funksional qismlarga ajraladi: yog' kislotalaridan tashkil topgan qutbsiz, zaryad ushlaymaydigan dum va zaryadli qutbli boshchalarga (12 rasm). Qutbli bosh qismi o'zida manfiy zaryadni ushlaydi yoki neytral (bir vaqtning o'zida ham musbat, ham manfiy zaryadlar ushlovchi) bo'lishi mumkin. Lipidlarning qutbsiz dum qismni ushlashi ularning yog' va organik kislotalarda yaxshi erishini ko'rsatadi.

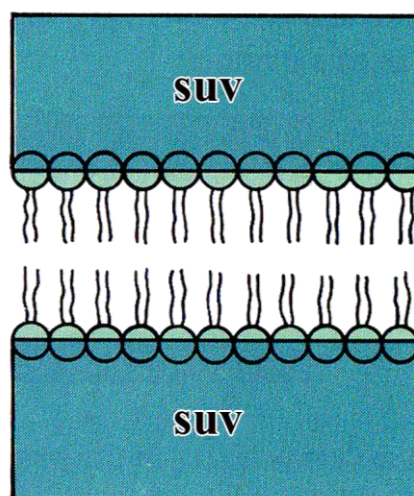
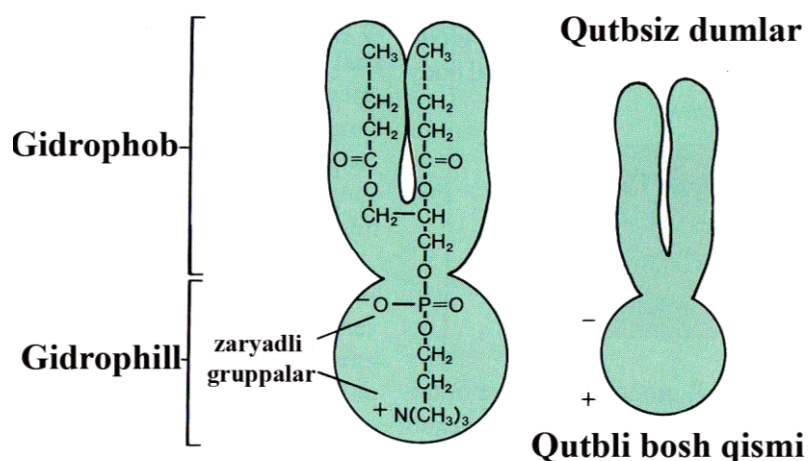
Agar qutbli lipidlarni suv bilan aralashtirilsa misellalardan tuzilgan emulsiya hosil bo'ladi. Bunda zaryadsiz (gidrofob) dumlar misella markazida bir xil fazani hosil qiladi, zaryadlangan gidrofil boshcha suv fazasiga chiqib turadi. Xolestrinning o'zi misella hosil qilmaydi, ammo qutbli lipidlar misellasiga osongina bog'lanib aralash tipdagi misellalarni hosil qiladi. Aksincha, lipidlarga ozgina suv qo'shilsa to'ntarilgan shaklli misellalar hosil bo'ladi: ularning gidrofob dumlari yog' fazasiga chiqib turadi, zaryadli (gidrofob) boshchalar misella ichida joylashadi (ilova,3).

Suv yuzasida qutbli lipidlar eritmasi monomolekulyar pardani hosil qiladi, unda suv fazasiga zaryadli (gidrofil) boshchalar yo'naladi, zaryadsiz dumchalar nisbatan gidrofob havo fazasiga qaragan bo'ladi. Membranadan ajratib olingan (ekstratsiya qilingan) lipidlarni yoki turli lipidlarni olib suv bilan aralashtirib bimolekulyar qatlam (membrana)ni olish mumkin. Qatlamni periferik-suv fazasiga qaragan qismi, asosan zaryadli boshchalarni tutadi, zaryadsiz dumchalar markaziy

gidrofob zonani hosil qiladi. Bunday sun'iy sistemalarda lipid misellalari va membranalar oqsillar bilan o'zlarining qutbli zonalari yoki gidrofob dumchalari orqali o'zaro ta'sirlashishi mumkin va sun'iy lipoproteid membranani hosil qiladi. U hujayradan ajratib olinadigan membrana bilan juda o'xshash bo'ladi. Ularning qalinligi 7,5 nm ga teng. Osmiy to'rt oksidi bilan bo'yalganda elektron mikroskopda uch qavatli struktura ko'rinadi. Ikkita periferik qoramtir qatlam, har biri 2,5 nm li va oqish, markaziy taxminan 2,5 nm li strukturalar hosil bo'ladi. Tabiiy hujayra membranalar ham xuddi shunday tuzilishga ega bo'ladi.

Turli hujayra membranalar bir-biridan lipidlarning soni bilan farqlanadi. Masalan, plazmatik membrana 35-40 %, mitoxondriya membranasi-27-29 % lipid ushlaydi. Shvann hujayralarining mielinli qobig'ida 80% gacha lipid bo'ladi.

Hujayra membranalar bir-biridan lipid tarkibi orqali keskin farqlanadi.



12-rasm.Membrana bilipid qavatining tuzilishi

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

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

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

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

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

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

Oqsillarning ko'p qismi membrana tarkibida lipidlar bilan gidrofob bog'lar orqali ta'sirlashadi. Shu narsa aniqlandiki, ko'pchilik membrana oqsillari ikki qismdan tashkil bo'lar ekan. Birinchisi-qutbli aminokislotalarni ko'p tutgan va ikkinchisi-qutblanmagan aminokislotalarni ko'p tutgan qismlar. Bunday oqsillar

membrananing lipidli qatlamida shunday joylashadiki, ularning qutblanmagan qismlari membrananing lipidlarini gidrofob qismi turgan yog‘li qismiga botganday ko‘rinadi. Bunday oqsillarning qutblangan qismlari lipidlarning bosh qismi bilan ta’sirlashadi va suvli faza tomonga qaragan bo‘ladi. Gidrofob yo‘l bilan o‘zaro aloqada bo‘ladigan bunday oqsillar suv fazada amalda ajralmaydi. Ularni membranani buzib, ulardagi lipidlarni ajratish mumkin. Membrananing bunday oqsillari **integral** (bog‘langan) **oqsillar** deyiladi.

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

Membrana oqsillarini biologik ahamiyatiga ko‘ra uch guruhga bo‘lish mumkin. Birinchisi fermentlar, ikkinchisi retseptor oqsillar va uchinchilari struktura oqsillari. Membrana tarkibida bu elementlar to‘plami juda katta va turli-tuman bo‘ladi. Masalan, jigar hujayrasi plazmatik membranasi tarkibida 24 xil fermentlar topilgan. Har xil membranalarning o‘zlariga xos fermentlar to‘plami bo‘ladi. Masalan, plazmatik membranada ionlarni transportida qatnashuvchi kaliy, natriyga bog‘liq ATF-aza joylashadi. Mitoxondriyalarda elektronlarni tashuvchi oqsillar to‘plami va oksidlash fosforillanish va ATF sintezini amalga oshiruvchi oqsillari to‘plami bo‘ladi.

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

Struktura oqsillari yaxshi o‘rganilmagan.

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

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

Membrananing karbonsuvli qismi asosan, oqsil molekulalarining karbonsuv zanjiri bilan **kovalent** bog‘langan glikoproteinlardan iborat. Membrana

karbonsuvlari zanjiriga galaktoza, mannoza, fruktoza, saxaroza, N-atsetilglyukozamin, N-atsetilgalaktozamin, pentoza-arabinoza, ksilozalar kiradi. Membrananing karbonsuvli komponenti plazmatik membrananing vazifa bajarishida katta ahamiyatga ega.

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

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

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

Oqsillarning bir qismi, faqat lipidlarning qutbli guruhlari bilan bog'liq bo'lib, bilipid qatlam yuzasida joylashadi, boshqa oqsillar o'zlarining gidrofob xususiyatlari tufayli qisman yoki to'liq lipid qatlamga botgan holda joylashadi, uchinchlari membranani butunlay teshib o'tgan holda joylashadi. Shunisi qiziqki, lipid molekulalarining ko'p qismi (70 %) oqsillar bilan bog'lanmaydi, shuning

uchun oqsil molekulalari "lipid ko'lda" suzib yurgandek ko'rinadi. Shuning uchun ancha suyuq holdagi lipoproteid katлами bo'ylab faqat lipidlar emas, balki oqsil molekulalari ham harakatlanaoladi. Shu yo'l bilan oqsil molekulalari membrana yuzasida to'planishi va tarqalishi mumkin. U plazmatik membranani o'rganishda ko'zga yaxshi tashlanadi(ilova,5). Membrana moddalarning sitoplazma va muhit o'rtasida, ikkinchi tomondan gialoplazma va vakuola yoki membrana bo'shliqlari o'rtasida erkin diffuziyasini chegaralab turadi. Har bir membrananing o'ziga xos funksional xususiyatlari, ko'pchiligi fermentlar bo'lgan oqsil komponentlari orqali belgilanadi.

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

Plazmatik membrana yoki plazmalemma hujayraning boshqa membranalari orasida alohida o'rin tutadi va kimyoviy tuzilishiga ko'ra lipoprotein kompleksi hisoblanadi. Bu yuza periferik struktura bo'lib hujayrani tashqi tomondan chegaralab, hujayraga ta'sir qiluvchi barcha moddalar va stimullar bilan bevosita aloqasini ta'minlaydi. Plazmatik membrana boshqa barcha hujayra membranalaridan qalin -10 nm qalinlikda bo'ladi. Bunday bo'lishiga sabab, uning ichki tomonidan ancha zich periferik qatlam, tashqi tomonda esa-karbonsuvli qatlam joylashadi. Plazmatik membrananing asosiy komponentlari lipidlar (40 %), oqsillar (60%) va karbonsuvlar (2-10%)dir. Plazmalemma avval aytganimizdek, xolesteringa boy, uning fosfolipidlaridan to'yingan yog' kislotalari ko'proq bo'ladi. Plazmatik membrana oqsillari tarkibi har xil bo'ladi, bu uning funksiyasining turli-tumanligi bilan bog'liq. Ko'pchilik fermentlar plazmatik membranada to'plangan glikoproteid kompleks – glikokaliksda joylashadi (ilova,6). Glikokaliks tarkibiga turli karbonsuvlar kiradi, ular membrananing quruq vaznini 10 % chasini tashkil qiladi. Karbonsuvlardan glyukuron kislota, geksozamin, fukoza va sial kislota bo'ladi. Bu karbonsuvlar membrana tarkibiga kiruvchi oqsillar bilan bog'langan, shoxlanuvchi uzun polisaxaridlar zanjirini hosil qiladi. Tashqi polisaxarid qatlam jelesimon (quyuq kiselsimon) tuzilishga ega bo'lib, u hujayraaro yog'lovchi modda hisoblanadi. Glikokaliksning bunday tuzilishi har xil moddalarning diffuziyasini susaytiradi. Bu yerda hujayradan ajralib

chiqqan, glikokaliks zonasi bilan Ca^{++} yoki Mg^{++} ionlari orqali bog'langan fermentlar joylashadi. Bu fermentlar turli moddalarning hujayra tashqarisida parchalanib, hujayraga kira oladigan holga o'tishiga olib keladi. Ba'zi hayvon hujayralarining elektron mikroskopik tekshirishlarda hujayra membranasini qoplab turgan tolali qavat kuzatiladi. Bu glikokaliks qobig'i ichak epiteliysi hujayralarida yaxshi ko'rinadi. Bu membranani g'ilof shaklida qoplab turadi. Buning qalinligi 3-4 nm bo'lib, barcha hayvon hujayralari membranalarda topilgan.

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

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

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

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

Plazmatik membrananing o'sishi. Hujayra bo'lingandan keyin, hosil bo'lgan qiz hujayralarning hajmi ortadi, shu bilan birga plazmatik membrananing maydoni ham ortadi. Plazmatik membrananing tez o'sishi ekzotsitozdagi kabi sitoplazmatik pufakchalarni plazmatik membranaga tezlik bilan qatorlanishi orqali

bo'lad. Bu yerda, sekretsiyadagi kabi hujayraichi membranali pufakchalari plazmatik membranaga ichki tomondan keladi va membrana bilan quyilib ketadi, shunday qilib plazmatik membrananing yuzasi kengayadi(13 rasm). Shu prinsip asosida plazmatik membrananing zaxalangan joyi tiklanadi. Masalan, miksomiset plazmodiysi–Physarum polycephalum ga shisha kapillyarni tiqib, plazmatik membranasiz qismi olindi va 1,2,3,4,5,6 sekund oralig'ida fiksatsiya qilindi va preparatlar elektron mikroskop yordamida o'rganildi. Bu zamburug' sitoplazmasi ichida shilimshiq bo'lgan ko'p miqdor mayda pufakchalarning bo'lishi bilan xarakterlanadi. Bunday pufakchalar membranasiz joyda to'planib yassi vakuolalarni hosil qiladi, ular tashqi membranaga parallel joylashadi, bir-birlari bilan quyilib, membranani hosil qiladi.

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

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

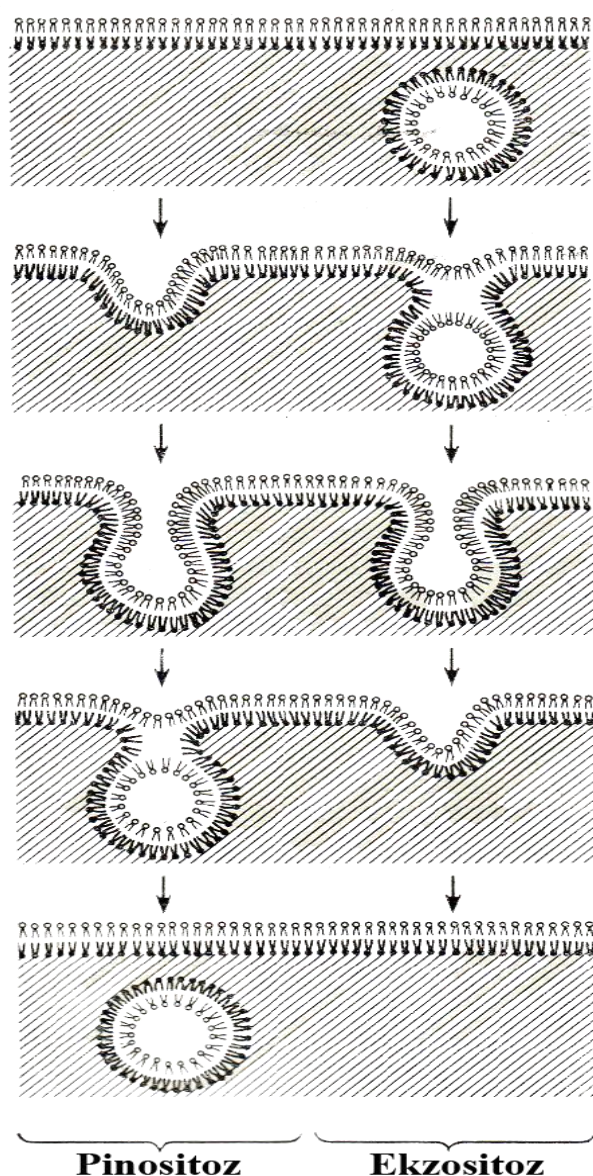
O'simlik hujayralari bo'linishida plazmatik membrananing hosil bo'lishida Golji apparatining membranali vakuolalarining roli aniq isbot qilingan.

Plazmatik membrananing vazifalari

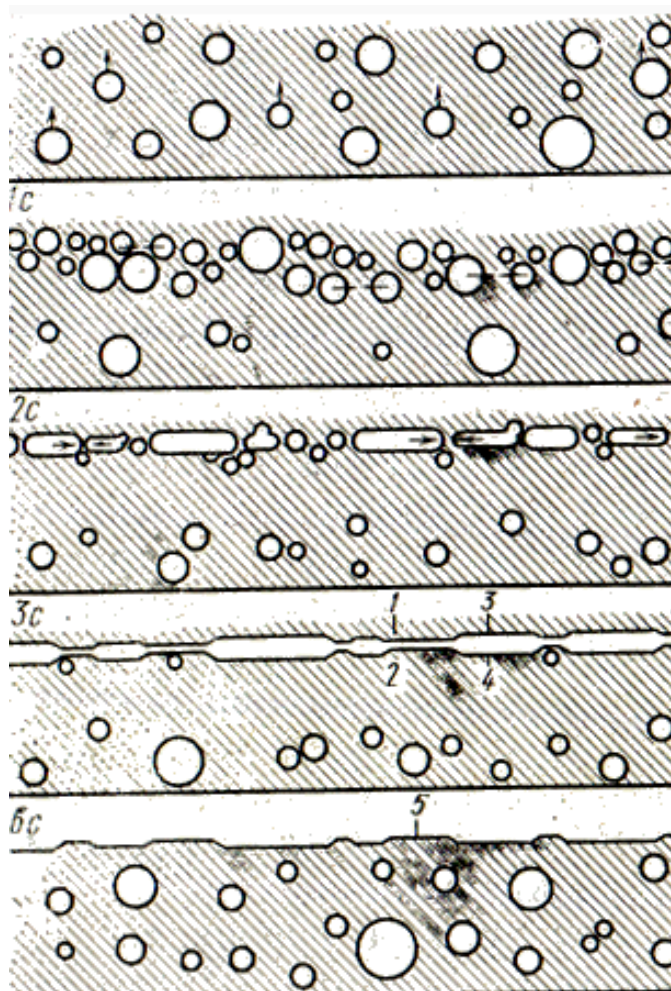
Plazmatik membrana juda ko'p muhim vazifalarni bajaradi, ularning ichida asosiylari-sitoplazma moddalarini tashqi muhitdan chegaralovchi va turli moddalarning hujayra ichiga, shuningdek, undan tashqariga o'tkazish vazifalaridir. Transport funksiyasiga suv, ionlar, past molekulali moddalarning passiv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

bo‘lgan mahsulotlarni hujayradan chiqarishga ham xizmat qiladi. U hujayradan tashqarida biopolimerlarni parchalanishida ham ishtirok etadi.

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



13-rasm. Hujayra membranali vakuolalarining plazmatik membrana bilan birikishi



14-rasm. Miksomiset zahalangan plazmasi yuzasida plazmalemmaning qayta tiklanishi.

1-degeneratsiyaga uchrayotgan plazma; 2- saqlanib qolgan plazma; 3-plazmatik membrana pufakchalarining quyilishida hosil bo'lgan distal (3), proksimal (4) qismlari; 5-yangi hosil bo'lgan plazmalemma.

Transport funksiyasi. Plazmatik membrana yarim o'tkazish xususiyatiga ega. U orqali turli moddalar turli tezlikda o'tadi, molekulalar qancha yirik bo'lsa, plazmatik membrana orqali ular shuncha sekin, past molekulalilar esa tez o'tadi. Bu xususiyat plazmatik membrananing osmotik barer ekanligini namoyon qiladi. Suv va unda erigan gazlar maksimal (yuqori) o'tish qobiliyatiga ega, ionlar esa ularga nisbatan yuz ming marta kam tezlikda kiradi. Shuning uchun, agar hujayrani, tuzlar konsentratsiyasi hujayranikidan past bo'lgan (gipotonik) eritmaga solinsa, suv hujayra ichiga muhitdan katta tezlikda kiradi, hujayraning hajmi ortadi va plazmatik membrananing yorilib ketishiga ("**gipotonik shok**") olib keladi. Aksincha, eritrotsitni tuzlar konsentratsiyasi yuqori bo'lgan eritma (gipertonik) ga solinsa, hujayradagi suv eritmaga chiqadi, hujayra burishib, hajmi kamayadi-

plazmoliz yuz beradi(ilova,7). Suvning hujayraga kirishi va undan chiqishi nisbatan past tezlikda bo‘ladi, ya’ni molekulalar diffuziyasiga nisbatan yuz ming marta sekin boradi. Avval aytganimizdek, plazmatik membranada teshiklar–poralar bo‘ladi ($d=0,3-0,8$ nm) , ularning soni juda ko‘p emas, hujayra yuzasining 0,06 % ini tashkil qiladi. Plazmatik membrananing ionlarga nisbatan o‘tkazuvchanligi ancha past va turli ionlarning o‘tishi turlicha tezlikda boradi. K^+ , Na^+ kationlarining o‘tishi yuqori tezlikda bo‘ladi, anionlar (Cl^-) juda kam tezlikda o‘tadi. Ionlarning bunday transporti maxsus olib o‘tuvchi ionlar, **ionoforalar** orqali bo‘ladi. Ba’zi antibiotiklar, masalan, valinomisin membranaga joylashib olib K^+ ionlarini tanlab biriktirib, ularni membrana orqali o‘tkazishi mumkin. Ionlarning tashuvchilar orqali membranadan o‘tishi konsentratsiya gradientiga bog‘liq holda amalga oshadi.

Mayda organik molekulalar membrana orqali sekin o‘tadi. Ularning o‘tish tezligi qancha yuqori bo‘lsa, ular yog‘larda shuncha yaxshi eriydi. Binobarin, konsentratsiya gradienti bo‘yicha moddalarning passiv diffuziyasida membrana qutbsiz moddalar uchun erituvchi va qutblilar va birinchi navbatda ionlar uchun **molekulyar elak** sifatida ishlaydi(ilova,8). Lekin membrana orqali moddalar konsentratsiya gradientiga teskari faol holda ham o‘tadi. Bu jarayonlar ATF ni ajralishidan hosil bo‘lgan energiya hisobiga yuz beradi. Bu yerda ionlarni o‘tkazilishida nasoslar-makromolekulyar komplekclar,birinchi navbatda o‘tkazuvchilardan tashqari energiya beruvchi va regulyator-tartibga soluvchi sistemalar qatnashadi. Nasoslarning ishini o‘rganish uchun qon eritrotsiti eng yaxshi ob’ekt hisoblanadi. Bunday hujayralarda K^+ , Na^+ ionlarining konsentratsiyasi qon plazmasidagiga nisbatan butunlay boshqacha bo‘lar ekan (1-jadval).

1-jadval

Odam eritrotsiti va plazmasida ionlar konsentratsiyasi

Ob’ekt	Konsentratsiya, mekv/l			
	K^+	Na^+	Cl^-	Ca^{2+}
Eritrotsit.....	150	96	74	70,1
Qon plazmasi.....	5	144	111	3,2

Jadvaldan ko‘rinib turibdiki, eritrotsit sitoplazmasida qon plazmasidagiga nisbatan K^+ ioni ko‘p (150), Na^+ esa oz (96) bo‘lar ekan. Bunday K^+ va Na^+ ionlarining hujayraichi konsentratsiyasi hujayra sitoplazmasi uchun xarakterlidir.

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

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

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

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

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

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

Biopolimerlarning yirik molekulalari plazmatik membrana orqali amalda o‘tkazilmaydi. Shunday bo‘lsada, ba’zi oqsillar (masalan, RNK aza) butun intakt hujayraga kiradi. Bu, aftidan, RNK aza molekulasiining membrana lipidlari

o'rtasidagi gidrofob ta'sirlashishiga bog'liqdir. Odatda oqsillar, nuklein kislotalar, lipidlar, polisaxaridlar, hujayradan tashqarida yoki uning yuzasida parchalanadi, monomerlarga qadarli gidrolizlanadi (membrana oldi ovqat hazm qilish), hosil bo'lgan monomerlar esa membrana orqali faol transport qilinadi.

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

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

Plazmatik membrana yuzasiga modda o'tirgandan so'ng shu joydagi membrana ichkariga qarab egiladi va yumaloqlashib membranadan uziladi, plazmatik membrana ostida erkin pufakchalar shaklida joylashadi. Pufakcha ajralgan joy bitib ketadi(ilova,10).

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

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

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

Yirik zarrachalar, bakteriya, hujayra qismlarini yutilishi-fagotsitoz ko'pchilik erkin yashovchi hujayralar va ba'zi hayvon hujayralarida kuzatiladi. Tuban va yuksak o'simlik hujayralari va bakteriyalarning zich qobig'i bo'lgani uchun ular fagotsitoz kuzatilmaydi. Zich qobiq-pelikulaga ega bo'lgan bir qancha sodda hayvonlarda endotsitoz og'iz zonasidagina yuz beradi va hujayraga kirgan zarralar ovqat hazm qilish vakuolalariga tushadi.

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

bo'lishida qatnashadigan ba'zi polisaxaridlar (gemisellyulozalar) tashqariga chiqariladi.

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

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

Alohida moddalar ta'siriga sezuvchan bunday qismlar hujayraning butun yuzasiga sochilgan yoki ayrim joylariga to'plangan bo'lishi mumkin(ilova,11).

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

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

Ko'pchilik hujayra retseptorlarining roli faqat maxsus moddalarni bog'lashdan iborat bo'lmay, ular hujayraning yuzasidan signallarni ichkariga uzatish vazifasini ham bajaradi. Nerv uchlaridan ajraladigan atsetilxolin muskul tolasidagi retseptor bilan bog'lanib, Na^+ ni hujayraga kirish impul'sini chaqiradi (membrana

depolyarizatsiyasi) va nerv-muskul uchi zonasida 2000 tagacha ion kanallarini ochadi.

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

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

XIII bob. Hujayralararo bog'lanishlar

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

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

embrionining ajratilgan hujayralarida ham olindi. Bunda ektoderma, entoderma va mezoderma hujayralarining har biri o'z xillari bilan topishib birlashadi.

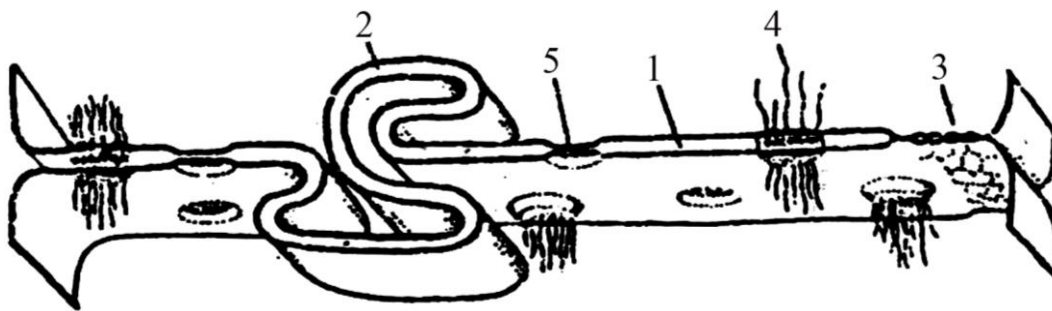
Ko'phujayrali organizmlarning to'qima va organlarining tarkibidagi hujayralarning bir-birlari bilan birlashishi murakkab, maxsus hujayralararo birlashtiruvchi strukturalar yordamida amalga oshadi. Bunday strukturalar ko'proq chegara to'qimalarda – epiteliylarda ko'zga tashlanadi. Elektron mikroskopik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

Barcha hujayralararo bog'lanishlarni uch guruhga:1) **hujayralararo yopishgan(adgeziv)**; 2)**ajratuvchi**; 3) **kommunikatsion (bog'lovchi)** larga bo'linadi. Birinchilariga oddiy birikish, qulf va desmosomalar kiradi. Ikkinchisiga-zich bog'lanish, uchinchisiga-yoriqchali (hayvonlarda) va plazmodesmali (o'simliklarda) birikishlar kiradi(ilova,12). Nerv hujayralari o'simtalarida o'ziga xos **sinaptik** bog'lanish kuzatiladi. Jigar hujayralarida bog'lanishlarning barcha xillari uchraydi(15 rasm).

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

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

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



15-rasm. Membranalararo aloqalarning umumiy sxemasi.
1-oddiy, 2-tishsimon, 3-zich, 4-desmosoma, 5- tirqishsimon aloqalar.

Yopishish zonasi hujayraning atrofida belbogʻni hosil qiladi. Bu koʻproq zich bogʻlanishdan keyin boshlanadi. Shu joyda membranalararo boʻshliq biroz kengayadi (25-30nm) va oqsil tabiatli modda bilan toʻlgan boʻladi. Sitoplazma tomonidan bu joyga 7 nm qalinlikdagi ingichka mikrofilamentlar toʻr hosil qilib joylashadi.

Haqiqiy desmosoma chegara epiteliysida koʻproq uchraydi. Desmosoma zonasida plazmatik membranaga sitoplazma tomonidan zichlangan modda yaqin joylashadi, shuning uchun bu joy qalinlashgandek koʻrinadi. Uning ostida ingichka fibrillar – tonofibrillar joylashadi, ular koʻp hollarda ilmoq hosil qilib, sitoplazmaga qaytadi (16 rasm).

Yana ham ingichkaroq filamentlar membranalararo boʻshliqdagi markaziy zich qavatni hosil qiladi. Koʻp sonli desmosomalar hujayralarni qattiq, shu bilan birga elastik toʻqima hosil boʻlishini taʼminlaydi.

Zich (tutashuvchi) birikish ikki plazmatik membraning tashqi qavatlarini maksimal yaqinlashishidir. Koʻp hollarda, membranalar uch qavatlilik koʻrinadi. Ikkala membraning tashqi ikki osmiofil qavati goʻyoki bir-biriga quyilib ketadi va bitta umumiy qavatni hosil qiladi. Membranalar quyilishi bir necha nuqtali yaqinlashish orqali boʻladi. Zich birikish endoteliy, mezoteliy, ependima hujayralarida uchraydi. Bu toʻqimalar kulturasida fibroblastlar, embrional epiteliy va mezenxima hujayralarida ham kuzatilgan.

Tirqishli birikishlar hujayralarning kommunikatsion bogʻlanishi hisoblanadi. Bular kimyoviy moddalarni bir hujaradan ikkinchisiga toʻgʻridan-toʻgʻri oʻtkazish uchun xizmat qilib, katta fiziologik ahamiyatga ega boʻladi.



16-rasm. Membranalararo aloqalar.

Ikki qo'shni silindrsimon epiteliy hujayralarining zich aloqalari-desmosomaning ko'rinishi.

Bu birikishning xarakterli tomoni qo'shni hujayralar plazmatik membranalarining 2-3 nm oraliqqacha yaqinlashishidan iborat. Birikish zonasi 0,5 -5 mkm dan iborat bo'lib, unga 8-10 nm tanachalar geksogonal joylashadi. Ular orasida 2 nm diametrli kanalchalar bo'lib, ular **konneksonlar** deb ataladi. O'sha teshiklar orqali yonma-yon turgan hujayralar sitoplazmasi to'g'ridan-to'g'ri kimyoviy aloqada bo'ladi. Birikish zonasida 10-20 dan bir necha mingtagacha konneksonlar bo'lishi mumkin, bu hujayralarning funksional holatiga bog'liq bo'ladi. Konneksonlarni turli metodlar yordamida ajratib o'rganilganda, ularning har biri molekulyar og'irligi 20 ming bo'lgan oqsil konnektinning oltitadan subbirligidan tuzilgan. Ular bir-birlari bilan birikib, konnektinlar markazida kanalchasi bo'lgan silindrik agregat-konneksonni hosil qiladi. Har bir konnekson shunday joylashadiki, u yonma-yon turgan hujayralar plazmatik membranasini bir xil joyidan teshib o'tib turadi, yani uning kanali orqali ikkala hujayra sitoplazmasi aloqada bo'ladi.

Konneksonlar kanali orqali ionlar, kichik molekulali moddalar bir hujayradan ikkinchisiga o'tib turadi. Shu narsa aniqlandiki, konneksonlar qisqarib, kanal

diametrini o'zgartirishi mumkin, shu orqali ular hujayralar o'rtasidagi moddalar transportini boshqarishi mumkin ekan.

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

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

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

Sinaptik birikish (sinapslar). Bu nerv to'qimasi uchun xarakterli bo'lib, u ikki neyron o'rtasida yoki neyron va retseptor yoki effektor o'rtasida hosil bo'ladi. Sinapslar ikkita hujayra birikishining qismlari bo'lib, ta'sir yoki qo'zg'alishni bir tomonlama o'tkazishga ixtisoslashgandir. Sinapslar nerv hujayralarining o'simtalarida-dendrit va aksonlarning chetki qismlarida hosil bo'ladi. Neyronlararo sinapslar odatda, noksimon kengaygan ko'rinishda bo'lib, nerv hujayrasi o'simtasining oxiriga joylashadi. Nerv hujayralarining birining bu chetki (terminal) kengaygan qismi boshqa hujayraning tanasi yoki uning o'simtasi bilan birikishi mumkin. Nerv hujayralarining periferik o'simtali (aksonlar) effektor hujayralar yoki retseptor hujayralar bilan o'ziga xos birikishni hosil qilishi

mumkin. Binobarin, sinaps-bu ikkita hujayra qismlari o'rtasida hosil bo'ladigan strukturadir (desmosomaga o'xshash). Bu hujayralarning membranalari hujayralararo bo'shliq-kengligi 20-30 nm bo'lgan, sinaptik yoriqcha orqali ajralgandir. Ko'proq bu bo'shliqda ingichka tolali, membranaga perpendikulyar joylashgan material ko'rinadi. Sinaptik birikish joyida bir hujayraning membranasini **presinaptik** deb, ikkinchi-impulsni qabul qiluvchi hujayraning membranasini **postsinaptik** deb ataladi. Presinaptik membrana yaqinida ko'p sonli mayda vakuolalar, mediatorlar bilan to'lgan sinaptik pufakchalar bo'ladi. Nerv impulsi o'tish lahzasida sinaptik pufakchalar sinaptik yoriqchaga ichidagi moddalarni chiqaradi.

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

Sinaptik nerv uchlarini nerv to'qimasi komponentlarining fraksiyalash orqali ajratib olish mumkin. Hujayra qismlari buzilsa ham qo'shni hujayralarning nerv uchlari ajraladi, ammo bir-biridan faqat ajralib ketmaydi. Bundan ko'rinadiki, sinapslar nerv qo'zg'alishini o'tkazish vazifasidan tashqari, o'zaro ta'sirlashuvchi hujayralarni bir-biriga mustahkam bog'lash vazifasini ham bajarar ekan(ilova,13).

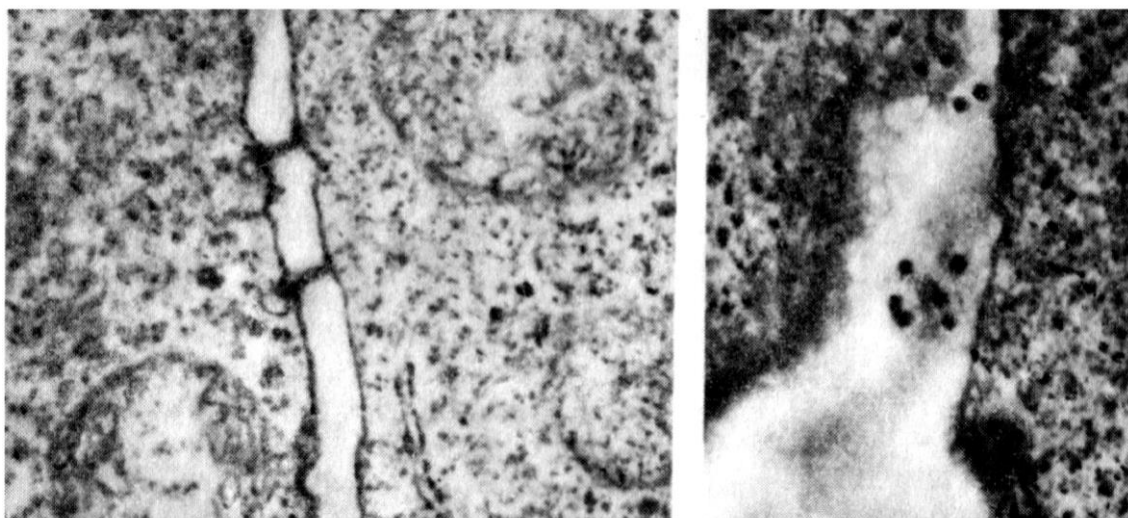
Plazmodesmalar. Bunday birikish o'simlik hujayralarida uchraydi. Plazmodesmalar ingichka kanalchalar bo'lib, yonma-yon turuvchi hujayralarni bir-biriga biriktiradi, bu kanallarning diametri 40-50 nm. Kanallarni o'rab turuvchi membrana yonidagi hujayra plazmatik membranasiga bevosita o'tadi. Plazmodesmalar hujayralarni ajratib turuvchi hujayra po'stini ham teshib o'tishi mumkin. Shunday qilib, ba'zi o'simlik hujayralarida plazmodesmalar qo'shni turgan hujayralar gialoplazmasini birlashtiradi(17 rasm).

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

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

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

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



A

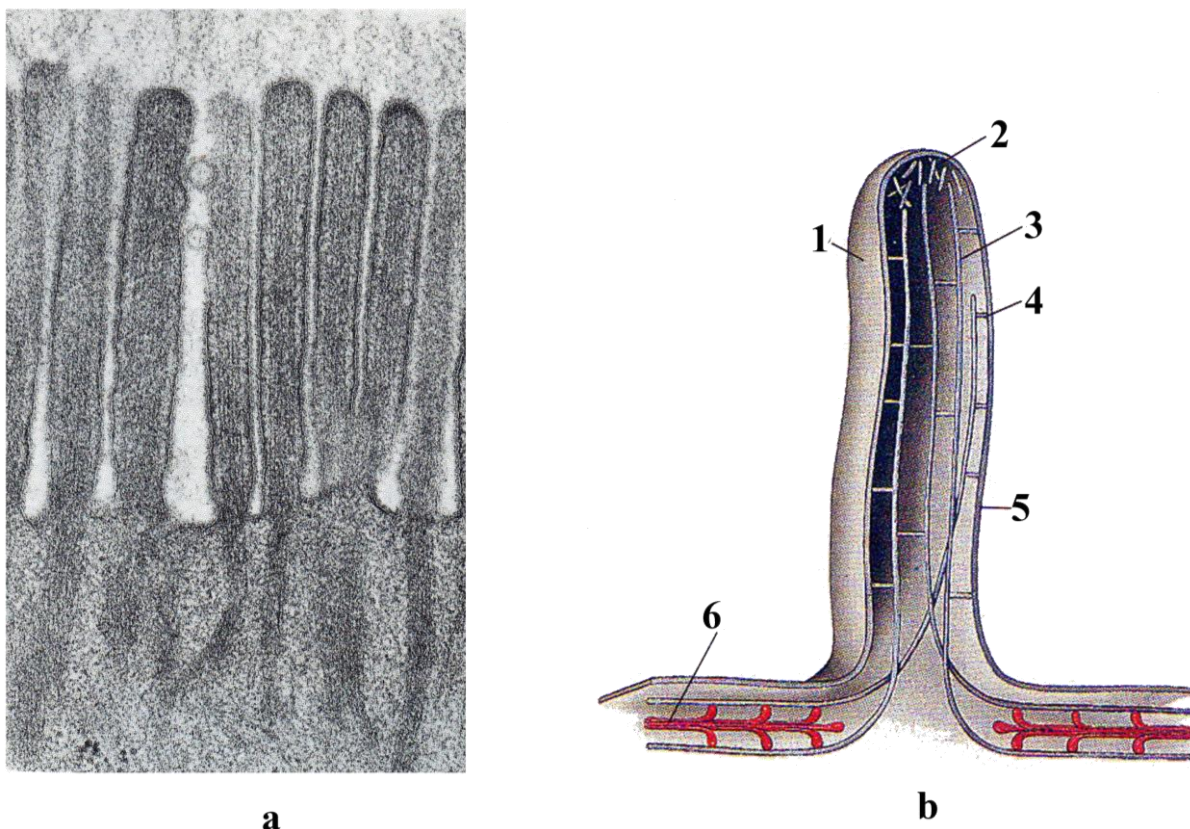
B

17- rasm. Hujayralararo aloqalarning plazmodesma xilining elektron mikroskopik tuzilishi. A-qo'shni hujayralar orasidagi 2 ta plazmodesma, B- plazmodesmalarning ko'ndalang kesmasi.

Plazmatik membrananing ixtisoslashgan strukturalari

Ko'pchilik hayvon hujayralarining plazmatik membranalari turli o'simtalar hosil qilishi mumkin. Ularga xivchinlar, kipriklar va sezuvchi hujayralarning o'simtalar kiradi. Epiteliy hujayralari, fibroblastlar, leykotsitlarning yuzasida **mikroso'rg'ichlar** bo'ladi, ular sitoplazmaning o'simtalar bo'lib, plazmatik membrana bilan o'ralgan, uchi to'mtoq silindrlardir. Mikroso'rg'ichlarning yo'g'onligi 100 nm atrofida bo'ladi. Har xil tip hujayralarda ularning soni va uzunligi turlichadir. Mikroso'rg'ichlar ichak va buyrakning **cho'tkali hoshiya** deb ataluvchi epiteliysida eng ko'p bo'ladi. Bu yerda ular hujayraning apikal yuzasida

zich qatlamni hosil qiladi. Ularning balandligi 0,6-0,8 mkm. Bitta ichak epiteliysi hujayrasiga 3000 tagacha mikroso'rg'ich to'g'ri keladi. Mikroso'rg'ichlar oralig'idagi tor bo'shliqlarda plazmatik membranadagi glikokalikslar qalin qatlamni hosil qiladi, u orqali so'rish jarayonida turli moddalar o'tadi. Mikroso'rg'ichlarning markazi orqali uzunasiga filamentlar joylashadi, ular sitoplazmada to'r hosil qilib tugaydi (18 rasm).



18-rasm. Hayvon hujayrasi mikroso'rg'ichining elektron mikroskopik (a) va sxematik (b) tuzilishi.

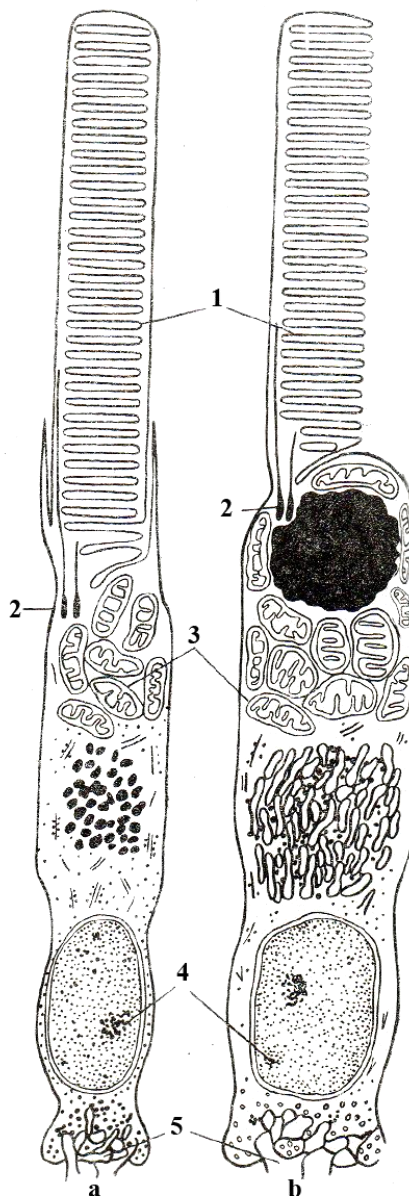
1-mikroso'rg'ich; 2- α -aktin; 3-aktin filamenti; 4-ko'ndalang filament; 5-plazmatik membrana; 6-miozin.

Mikroso'rg'ichlarning joylashishi turli hujayralarda har-xil bo'ladi. Cho'tkali hoshiya epiteliysi hujayralarida ular ichakning bo'shlig'iga qaragan holda joylashadi.

Jigar ho'jayralarida mikroso'rg'ichlar qisqa va kam sonli bo'lib, o't kapillyarlari zonasida va qon tomir kapillyarlariga qaragan hujayraning bazal qismida joylashadi. Agar jigar hujayralarini bir-biridan ajratilsa, har bir hujayraning hamma tomoni mikroso'rg'ichlar bilan qoplanganligini ko'rish mumkin.

Mikroso'rg'ichlarning kattaligi va soni turli to'qima hujayralarida doimiy bo'lmaydi. Qalqonsimon bez hujayralarida tinch holatda ular qisqa va oz, bezning ishi kuchayib to'plangan gormon qonga o'tganda, ular uzayadi va soni ortadi. Ba'zi umurtqasizlarda mikroso'rg'ichlar daraxtsimon shoxlanadi. So'lak bezlari malpigiylari hujayralari mikroso'rg'ichlarida mitoxondriyalar bo'ladi.

Mikroso'rg'ichlar hujayraning yuzasini kengaytiradi, bu ayniqsa ichak epiteliysida yaqqol ko'rinadi. 1mm^2 epiteliy yuzasida $2 \cdot 10^8$ ta mikroso'rg'ichlar joylashadi.



19-rasm. Ko'zning yorug'lik sezuvchi tayoqcha (a) va kolba (b) hujayralari. 1-tashqi segment; 2-bazal tanacha; 3- ichki segment; 4-yadro; 5-sinaptik zona

Umurtqali hayvonlar koʻzining toʻr pardasi yorugʻlik sezuvchi retseptorlari tayoqcha va kolbasimon hujayralardir. Tayoqchalarning ixtisoslashuvida ularning oxirida membrana bilan oʻralgan kipriksimon tanacha-sitoplazmatik oʻsimta rivojlanadi.

U mikronaychalar bilan toʻlgan boʻladi, ularning asosida bazal tanacha joylashadi. Keyin kiprikning yuqorigi qismi kengayadi, membrana pufakchalari va plazmatik membrana burmalari bilan toʻladi. Hujayraning bu qismining oʻsishi natijasida uning hamma qismi zich joylashgan yassi xaltachalar shaklidagi plastinkalar bilan toʻladi. Shunday qilib, tayoqchaning tashqi qismi isitish radiatoriga oʻxshash burmali strukturaga aylanadi(19 rasm).

Kimyoviy, eshitish va boshqa retseptor hujayralar ham plazmatik membrana bilan qoplangan sitoplazmatik oʻsimtalardan hosil boʻladi.

Plazmatik oʻsimtalarning **kiprik** va **xivchin** xillari. Ular sitoplazmatik membrana bilan qoplangan, bazal tanacha bilan bogʻlangan mikronaychalar tizimini ushlaydi. Kipriklarning diametri taxminan 200 nm, uzunligi 20 mkm ga teng. Kipriklarning soni har-xil boʻladi, agar kiprik bitta va yoʻgʻon boʻlsa xivchin deb ataladi, uning uzunligi 1 mkm dan 2 mm gacha boʻladi

Ularining tuzilishi va vazifalari haqida keyingi boblarda alohida bayon qilinadi.

Lomasomalar-oʻsimlik hujayralari plazmatik membranasining burmalanishidan hosil boʻladigan membrananing pufakchalari yoki naychalardir. Ular hujayra poʻsti bilan plazmatik membrananing oraligʻida hujayraning periferik qismida joylashadi. Ularning vazifasi aniq emas.

XIV bob. Hujayra qobigʻi yoki poʻsti

Koʻpchilik bir hujayralilar va hayvonlarning hujayralari plazmatik membranasining tashqi yuzasida glikokaliks qatlami boʻladi. Ular plazmatik membrana lipid va oqsillari bilan birikkan polisaxaridlarning uzun, shoxlangan molekulalarini oʻz ichiga oladi.

Prokariot va oʻsimlik hujayralarida boshqacharoq boʻladi. Ularda hujayraning tashqi tomonida zich, koʻp qatlamli tuzilma-hujayra qobigʻi yoki hujayra poʻsti joylashadi.

Bu ham glikokaliks kabi plazmatik membrana tashqarisida joylashadigan **ekstrotsellyular** struktura hisoblanadi.

Hujayra po'sti hujayraning hayot faoliyati mahsulotidir. Ularning komponentlari hujayra tomonidan sintezlanadi, sitoplazmadan tashqariga chiqariladi va palazmatik membrana yaqinida murakkab, bir xil bo'lmagan kompleks tariqasida to'planadi. Bular umumiy tuzilish xususiyatiga ega.

Hujayra po'stining tuzilishi asosi ham glikokaliksniki kabi polisaxaridlardir. Ularning muhim xususiyatlari shundaki, ular suv, tuz va ko'pchilik organik moddalarni juda yaxshi o'tkazadi.

Ba'zi hujayralarning po'stlari mustahkam bo'lib, suvni o'tkazmasligi mumkin, ularning po'stlarini membranasida qo'shimcha tuz va organik moddalar, masalan, lignin, kutin v.b. to'plangan bo'ladi.

Hujayra po'stining ahamiyati juda katta. Bu faqat himoya qobig'i yoki tashqi sinchgina emas, balki bu hujayraning turgor holatini ta'minlovchi faktor hamdir.

Agar har qanday hujayrani hayvon organizmidan olib, suvga joylashtirsak, qisqa vaqt o'tgandan keyin hujayra shishib yorilib ketadi. Bunday bo'lishiga sabab suv plazmatik membrana orqali tuz va organik moddalar konsentratsiyasi yuqoriroq bo'lgan sitoplazmaga o'tadi. Bunda hujayraning ichki hajmi ortadi va plazmatik membrana yorilib ketadi. Hayvon organizmida bunday bo'lmaydi, chunki hujayralar tuz va moddalar konsentratsiyasi sitoplazmanikiga yaqin bo'lgan ichki muhit suyuqligi bilan o'ralgan bo'ladi.

Chuchuk suvlarda erkin yashovchi bir hujayralilar bermalol yashayveradi, chunki ularda sitoplazmadan suvni so'rib oluvchi nasos-qisqaruvchi vakuola doimo ishlab turadi. Dengiz, okeanlarning sho'r suvlarida yashovchi bir hujayralilarda qisqaruvchi vakuola bo'lmaydi, ammo ularning sitoplazmasi muhitga nisbatan **izotonik** bo'ladi.

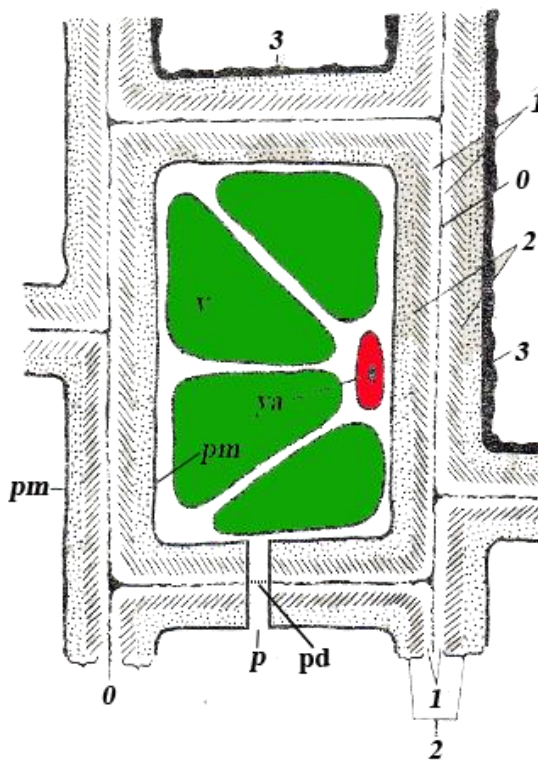
Agar bakterial yoki o'simlik hujayrasini suvga solsak o'zgarish bo'lmaydi, agar hujayra po'sti turli fermentlar bilan yemirilsa, shu zahoti hujayralar shishib, yorilib ketadi. Demak, hujayra po'sti bunga yo'l qo'ymas ekan. Bakteriya va o'simlik hujayralari ko'proq gipotonik suv muhitida yashaydi, ularning qisqaruvchi vakuolalari bo'lmaydi, ammo mustahkam hujayra qobig'i bo'ladi.

Hujayraga suvni kirishi bilan ichki bosim-turgor paydo bo‘ladi, u suvni keyingi kirishiga yo‘l qo‘ymaydi.

Shunisi qiziqki, ko‘pchilik tuban o‘simliklar, masalan yashil suv o‘tlari yaxshi rivojlangan hujayra qobig‘iga ega, ammo jinsiy ko‘payish vaqtida, harakatchan zoosporalar hosil bo‘layotganda ular qobiqni yo‘qotadi va qisqaruvchi vakuolalar hosil bo‘ladi.

O‘simlik hujayrasi qobig‘ining tuzilishi

O‘simlik hujayralari hayvon hujayralaridan farq qilib, plazmatik membranaga qalin po‘st qo‘shilgan bo‘ladi, bu membrana usti qurilmasi hisoblanadi. O‘simlik hujayrasi qobig‘i plazmatik membrana ishtirokida hosil bo‘ladi va ekstrahujayraviy ko‘p qatlamli tuzilma sifatida hujayraning yuzasini himoyalovchi **tashqi skelet** hisoblanadi. Hujayra qobig‘i ikki komponentdan: 1) ko‘p suv tutuvchi amorf plastik gelsimon matriksdan; 2) tayanch fibrillyar sistemadan tuzilgan. Po‘stni mustahkamligi va ho‘l bo‘lmaslik xususiyatlari ularda qo‘shimcha polimer moddalar va tuzlarning bo‘lishiga bog‘liq(20 rasm).



20-rasm.O‘simlik hujayra qobig‘ining tuzilish sxemasi.
0-o‘rta plastinka;1-birlamchi qobiq,2-ikkilamchi qobiq qatlamlari,
3-uchlamchi qobiq; pm-plazmatik membrana,v-vakuola,ya-yadro,
p-pora,pd-plazmodesma.

Kimyoviy jihatdan o'simlik hujayrasi qobig'ining asosiy komponentlari strukturali polisaxaridlardir. Hujayra po'sti matriksi tarkibiga konsentrik ishqorlarda eruvchi polisaxaridlar, gemisellyulozalar va pektin moddalar kiradi.

Matriks fibrillar bilan bog'langan yumshoq plastik massa hisoblanadi. Hujayra qobig'i tolali komponentlari glyukozaning chiziqli oxlanmagan polimeri bo'lgan **sellyuloza**dan tuzilgan. Sellyulozaning bunday molekulalari tutamlar yoki tolalarni hosil qiladi.

Hujayra qobig'ida sellyuloza fibrillarni hosil qiladi, ular o'z navbatida submikroskopik mikrofibrillardan tuzilgan, ular esa ko'plab parallel joylashgan sellyuloza molekulalaridan tuzilgan(ilova,14).

Hujayra qobig'i tarkibiga sellyuloza, gemisellyuloza va pektinlardan tashqari qo'shimcha komponentlar ham kiradi va o'ziga xos xususiyatlarni beradi. Masalan, hujayra qobig'iga ligninning **inkrustatsiyasi** (qo'shilish) hujayra qobig'ini yog'ochlanishiga olib keladi, bu uning mustahkamligini orttiradi. Bunday qobiqlarda lignin matriksning plastik moddasi bilan almashinadi va asosiy modda rolini egallaydi. Ba'zi hujayra qobig'ida kutin va suberin degan moddalar bo'lib, ular hujayraning po'kaklashishiga olib keladi. Epidermis hujayralari yuzasida vosk to'planadi va suv o'tkazmaydigan qatlamni hosil qiladi, bu esa suvni ortiqcha yo'qotilishini oldini oladi.

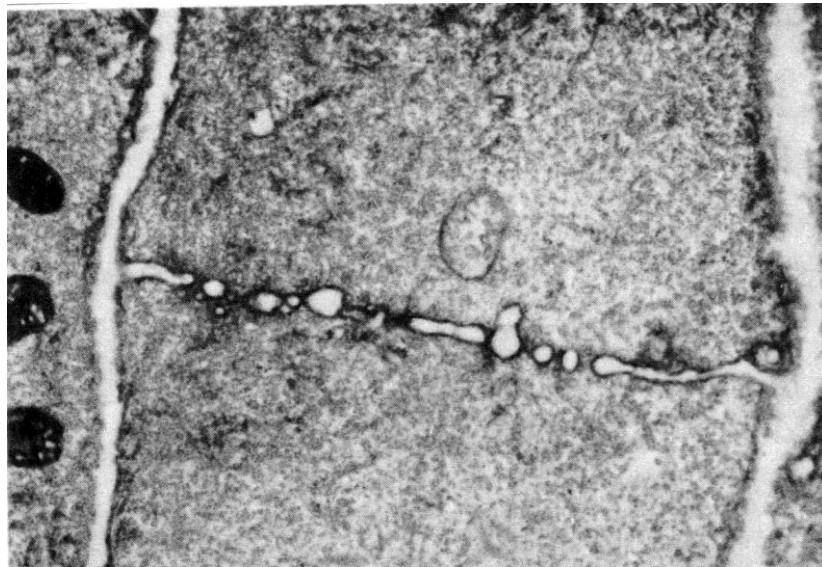
Hujayra qobig'ining hosil bo'lishi.

Nishonlangan moddalarni qo'llash hujayra qobig'ining o'sishida hujayraning barcha yuzasiga, uning tuzilishida qatnashadigan moddalar ajralishini ko'rsatdi. Matriksning amorf moddalari-gemisellyuloza va pektinlar Golji apparati vakuolalarida sintezlanadi va plazmalemma orqali ekzotsitoz yo'li bilan ajraladi. Sellyulozaning fibrillari plazmalemma yuzasida joylashgan maxsus fermentlar yordamida sintezlanadi.

Odatda, ixtisoslashgan, voyaga yetgan hujayralarda qobiq ko'p qatlamli bo'ladi. Qatlamlarda sellyuloza fibrillari turli yo'nalishlarda joylashadi. Hujayra qobig'ining **birlamchi**, **ikkilamchi** va **uchlamchilari** farqlanadi. Buni tushinish uchun hujayra bo'linganidan keyin hujayra qobig'ining hosil bo'lishini o'rganmoq

kerak. O'simlik hujayrasi bo'linishida xromosomalar qutblarga tarqalgandan so'ng ekvator tekisligida membranali pufakchalarning to'planishini ko'rish mumkin, ular hujayraning markazida bir-birlari bilan quyilishib ketadi(21 rasm). Bu jarayon markazda boshlanib, periferiyaga tarqaladi. Shu yo'l bilan hujayra plastinkasi shakllanadi. Uning markazida matriksning amorf moddasi joylashadi. Dastlabki vakuolalar Golji apparati membranalaridan hosil bo'lishi isbot qilingan.

O'sayotgan hujayra plastinkasi uch qavatdan tashkil topadi: faqat amorf matriksdan tashkil bo'lgan markaziy-o'rta plastinka va ikkita periferik-gemisellyuloza va sellyuloza fibrillariga ega bo'lgan birlamchi qobiqlardan iborat (21 rasm). Agar o'rta plastinka dastlabki hujayralarning faoliyatidan hosil bo'lsa, birlamchi qobiq yangi hosil bo'lgan hujayralardan ajralgan gemisellyuloza va sellyuloza fibrillaridan hosil bo'ladi.



21-rasm. Piyoz ildiz tuki hujayrasi bo'linishining ohirida qiz hujayralar qobig'ining hosil bo'lishi.

Hujayra qobig'ining keyingi qalinlashuvi endi har ikkila yangi hosil bo'lgan hujayralarning faoliyati hisobiga bo'ladi.

Hujayraning tashqarisida Golji apparati pufakchalarining sitoplazmadan tashqariga chiqqandan keyin, u yerda sellyuloza fibrillarining sintezi va polimerlanishi yuz beradi. Shunday qilib, asta sekin ikkilamchi qobiq shakllanadi.

Birlamchi va ikkilamchi qobiqlarni bir-biridan ajratish qiyin, chunki ular bir necha oraliq qatlamlar bilan birikkan bo'ladi. Shakllangan hujayra qobig'ining asosiy massasini ikkilamchi qobiq tashkil qiladi.

Birlamchi qobiqning hosil bo'lishida sellyuloza fibrillari hali oz bo'ladi va ular hujayraning bo'lg'uvsi uzun o'qiga deyarli perpendikulyar joylashadi. Keyinchalik ular parallel holga o'tadi. Ko'pincha, ikkilamchi qobiq ostida uchlamchi qobiqni ham ko'rish mumkin. Uni haqiqiy sitoplazmaning yuza qatlamini degeneratsiyaga uchrashi natijasida hosil bo'lgan, qurib qolgan qismi deb qarash mumkin.

Agar gipotonik muhitda hujayra qobig'ini yo'qotilib, muhitni izotonik qilinsa, qobiqsiz hujayra-protoplast sharsimon shaklni (**sferoplast**) oladi. Muhitda yetarli miqdorda oziqa moddalar, tuzlar va Ca^{++} ionlari bo'lsa, hujayra yana qaytadan qobig'ini tiklaydi. Agar muhitga auksin gormoni qo'shilsa, bu hujayralardan koloniya hosil bo'ladi, hattoki bir butun o'simlik hosil bo'lishi ham mumkin.

O'simlik hujayrasi qobig'ining muhim xususiyatlaridan biri ularda yorituvchi mikroskoplarda yaxshi ko'rinadigan teshik-poralarning bo'lishidir. Ikkita qo'shni hujayralar poralari qat'iy bir-biri ro'parasiga joylashadi, ular yordamida qo'shni hujayralar sitoplazmasi o'rtasida aloqa o'rnatiladi(20 rasm).

XVbob. Vakuolyar sistema

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

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

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

Bir membranali organoidlar.

Endoplazmatik to‘r

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

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

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

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

Membrananing ba’zi joylarida bu granulalar bo‘lmaydi. Shuning uchun endoplazmatik to‘rni ikki turi farq qilinadi: 1) **granulyar** yoki **dag‘al**; 2) **silliq endoplazmatik to‘rlar**. Endoplazmatik to‘r membranasi kimyoviy tarkibi biokimyoviy tahlil orqali aniqlandi. Uning tarkibida oqsillar va lipidlar mavjud. Undan tashqari bir qancha fermentlarga, masalan, ATF -azaga ega.

Bu organoid barcha o‘simlik va hayvon hujayralarida topilgan, ammo bakteriyalarda bor-yo‘qligi aniq emas.

Donador endoplazmatik to‘r. Ultra yupqa kesmalarda bu organoid yopiq membranali holda ko‘rinadi. Unda uzun xaltalar, sisternlar joylashadi(ilova,15). Hujayraning funksional holatiga bog‘liq holda sisternlarning kengligi turlicha bo‘lar ekan. Ularning eng tor qismi 20 nm, kengaygan qismi esa bir necha mkm

bo'lishi mumkin. Bu membranalarning gialoplazmaga qaragan tomoniga yumaloq donachalar-ribosomalar joylashadi.

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

Buni birinchi bo'lib, Dj.Palade ochdi va uni ribonukleoproteid (**palade donachalari**) ekanini aniqladi. Hozirgi vaqtda bu donachalar ribosoma ekanligi isbotlangan. Ribosomalar noto'g'ri shaklli donachalar bo'lib, diametri 150-350 Å keladi. Ichak tayoqchasini elektron mikroskopik tekshirishlar uning ribosomasini har xil kattalikdagi ikki subbirlikdan iborat ekanini ko'rsatdi(ilova,15,s). Katta subbirlikning o'rta qismi biroz botiq bo'ladi, o'sha joyga kichik subbirlik joylashadi. Katta subbirlikning ko'ndalang kesigi 150-180 Å bo'lib, uchburchak, trapetsiya yoki ko'pburchak shakllidir. Har ikkala subbirlik yadrochadan hosil bo'ladi, ammo ularning birikib, ribosoma hosil bo'lishi sitoplazmada amalga oshadi. Ribosomalar endoplazmatik to'r devorida bir-birlari bilan bitta axborot RNK si orqali birikkan **polisoma** holida joylashadi. Ribosomalar endoplazmatik to'rning membranasiga katta subbirligi bilan birikkan bo'ladi.

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

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

Ribosomalarning soni ularning sintetik faolligiga bog'liq bo'ladi. Sekret ishlab chiqarmayotgan hujayralarning endoplazmatik to'ra membranalarida 25 % hujayra ribosomasi bo'ladi. Laktatsiya stimullashtirilgan hujayralarda ularning soni 70% ga ortadi. Hujayralarning ixtisoslashuvi davrida ribosomalar soni ozayib ketadi. Masalan, kemiruvchilarning jigarini qisman olib tashlanganda qolgan qismida hujayralarning ko'payishi keskin ortadi. Bu donachali endoplazmatik to'ra reduksiyasi va uning ribosomalarni kamayishi bilan yuz beradi. Membranalar bilan bog'liq bo'lmagan ribosomalar 40% ga yetadi. Bu hol turli patologik holatlarda ham kuzatiladi.

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

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

Bu tekshirishlardan shu ma'lum bo'ldiki, hujayra o'zining ehtiyoji uchun zarur bo'lgan oqsillarni gyaloplazma ribosomalarda sintezlaydi. Endoplazmatik to'ra membranalaridagi ribosomalar esa hujayradan chiqarib yuboriladigan- **“eksport”** qilinadigan oqsillarni sintezlaydi. Haqiqatdan ham, ko'phujayrali organizmlarning donachali endoplazmatik to'rga boy bo'lgan ko'pchilik hujayralari ko'p miqdor oqsillarni sintezlaydi va tashqariga chiqaradi. Masalan, oshqozon osti bezi atsinus hujayralari ichakda ovqatni parchalovchi ko'p miqdor oqsil-fermentlarni (proteazin, lipaza, nukleaza v.b.) sintezlaydi va ajratib chiqaradi: jigar hujayrasi-qon albuminini; plazmositlar- γ -globulinlarni; sut bezi-kazeinni; so'lak bezi-ovqat hazm qilish fermentlari, amilaza va RNK azani v.b. O'simliklarda ham shunga o'xshash bo'ladi: oqsil ishlovchi bezli hujayralar endoplazmatik to'rga boy bo'ladi.

Boshqacha qilib aytganda, ko'p hujayrali organizmlarda ergastoplazma hujayradan chiqariladigan, boshqa hujayralar faoliyati uchun zarur bo'lgan yoki butun organizm funksiyasi bilan bog'liq bo'lgan (ovqat hazm qilish fermentlari, qon plazmasi oqsili, gormonlar v.b.) oqsillarini sintezlaydi.



22-rasm. Poliomieliit virusi poliribosomalarining elektron mikroskopda ko'rinishi (x115 000).

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

Donachali endoplazmatik to'r va uning faoliyatining mahsuli- oqsillarni o'rganish shuni ko'rsatdiki, ko'p hollarda, bu membranali tuzilma ribosomalarida shu hujayra moddalar almashinuvida ishtirok etmaydigan, o'ziga "**kerak**

bo‘lmagan”, ba’zan zararli oqsillar sintezlanar ekan. Masalan, sut bezi hujayralari ularning o‘sishi va ko‘payishi uchun hech kerak bo‘lmaydigan sut kazeinini sintezlaydi. Ovqat hazm qilish bezlari hujayralari turli makromolekulali moddalarni parchalaydigan gidrolitik fermentlarni ishlab chiqaradi. Shuning uchun, bunday fermentlarni hujayra gialoplazmasiga chiqarilishi, shu hujayraning o‘limiga (**avtoliz**) olib kelishi mumkin. Ammo bunday bo‘lmaydi, chunki sintezlangan bu moddalar tezda endoplazmatik to‘r membranasini orqali o‘tib, vakuolalarga tushadi va gialoplazma hamda uning boshqa strukturalaridan ajraladi. Bunday oqsillar endoplazmatik to‘r membrana sistemasi orqali ajraladi va membrana bo‘shliqlarida to‘planadi. Binobarin, donachali endoplazmatik to‘rning roli ribosomalarda oqsil sintezlashdangina iborat emas, balki bu mahsulotlarni hujayrada ishlayotgan oqsillardan ajratish (**izolyatsiya** qilish)dan ham iboratdir.

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

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

Hujayra-xo‘jayinning odatdagi oqsillari sintezi to‘xtaydi, faqat virus oqsillari xo‘jayin ribosomalarida sintezlana boshlaydi. Virus RNK si faqat besh xil oqsil

molekulalarini kodlaydi. Ulardan ikkitasi viruslar genomini replikatsiya va transkripsiya qilish uchun zarur bo'lgan fermentlar, uchinchi-N-oqsil, to'rtinchi-M-oqsilni, beshinchi- maxsus glikoprotein-G-oqsilni kodlaydi. G-oqsil virus tanasini qoplab turuvchi membrananing integral oqsili hisoblanadi. U 550 amino-kislotadan tuzilgan bo'lib, ikkita yon polisaxarid zanjirga ega. U membranada asimmetrik joylashgan, uning ko'p qismi karbonsuvli zanjiri bilan tashqariga chiqib turadi, membrananing sitoplazma tomonida 30 ta aminokislota joylashadi. VSV virusi bilan hujayra zararlanganda, uning RNK sidan besh xil i-RNK hosil bo'ladi, ular yordamida xo'jayin-hujayra ichida virusning besh xil oqsili sintezlanadi.

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

Silliq endoplazmatik to'r. Silliq endoplazmatik to'r membranali sistemaning bir qismi hisoblanadi. Morfologik jihatdan u ham mayda vakuolalar, kanallarni hosil qiluvchi membranalardan iborat. Kanallar tarmoqlanishi yoki bir-biriga quyilib ketishi mumkin. Donachali endoplazmatik to'rdan farq qilib silliq endoplazmatik to'r membranalarida ribosomalar bo'lmaydi, silliq endoplazmatik to'r vakuolalari va kanallarining diametri 50-100 nm bo'ladi. Bu membranali elementlarning zichligi har xil. Ko'p hollarda, silliq kanallar to'plam yoki zonalar hosil qiladi. Masalan, ichak epiteliysi hujayralarida silliq endoplazmatik to'r asosan, hujayraning apikal qismida, so'rish yuzasiga yaqin joyda joylashadi, jigar hujayralarida esa glikogen yig'ilgan joy bilan bog'liq bo'ladi. Urug'don va ba'zi o'simlik hujayralarida silliq endoplazmatik to'r sitoplazmaning asosiy hajmini tashkil qiladi.

Silliq endoplazmatik to'rni donachali endoplazmatik to'r bilan tutashib ketishi ko'p marta kuzatilgan(ilova,15-6). Donachali endoplazmatik to'r sisternlari ribosomalarini yo'qotib, **“silliq”** bo'lib qolishi tez-tez kuzatiladi. Bunday

sisternlar tez orada silliqqligini yo'qotib, tarmoqlanadi va silliq endoplazmatik to'r naylari va kanallariga aylanadi. Silliq endoplazmatik to'r, donachalilardan hosil bo'lgani uchun, ularga nisbatan u ikkilamchi hisoblanadi. Kalamushning embrioni tug'ilishidan oldin uning jigar hujayralarida donachali endoplazmatik to'r ko'plab hosil bo'ladi. Tug'ilgandan so'ng birdaniga ular silliq endoplazmatik to'rga aylanadi.

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

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

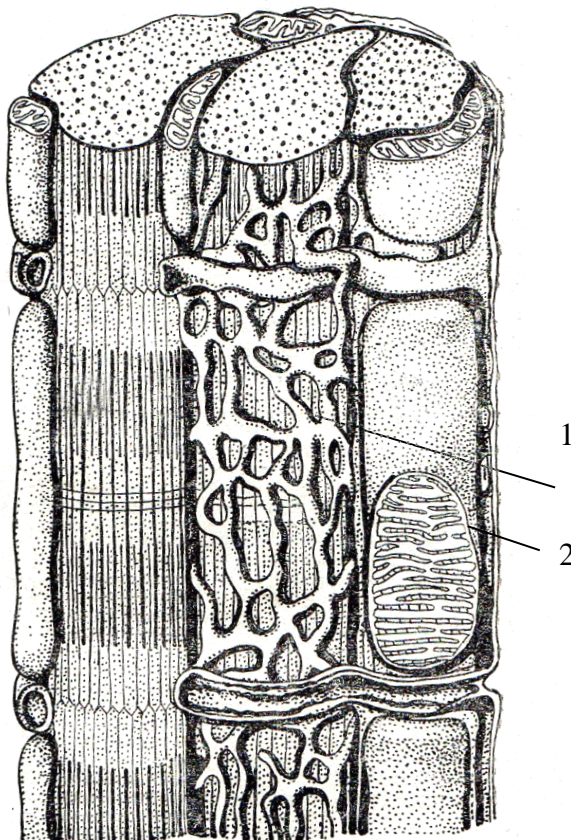
Mayda lipid va lipoproteidlarning silliq endoplazmatik to'r kanallari bo'shliqlarida Golji apparati zonasida to'planishi jigar hujayralarida ham kuzatildi. Jigar hujayralarida glikogen, donachali endoplazmatik to'rdan holi bo'lgan, ammo silliq endoplazmatik to'r pufakchalari ko'p bo'lgan zonada to'planadi.

Jigarda silliq endoplazmatik to'r zonasining kattayishi, hujayrada sodir bo'ladigan patalogik jarayonlar bilan ham bog'liq. Organizm turli moddalar bilan

zaharlanganda silliq endoplazmatik to‘r zonasida zaharli moddalarning parchalanishi va zararsiz holga kelishi-**detoksikatsiya** yuz beradi.

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

Ko‘ndalang chiziqli muskul tuqimasida silliq endoplazmatik to‘r vakuola va kanallari har bir miofibrilni atrofidan o‘raydi (23 rasm).



23-rasm.Silliq endoplazmatik to‘rning(1) ko‘ndalang yo‘lli muskul tolasida joylashuvi sxemasi.2-mitoxondriya.

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

Hozirgi vaqtgacha endoplazmatik to‘rni qaysi materialdan hosil bo‘lishi aniqlanmagan. Ammo, bu organoidni tashqi sitoplazmatik membrana bilan yaqindan aloqada ekanligi ana shuning hisobiga yoki yadro bilan yaqindan aloqada bo‘lgani uchun, uning membranasi hisobiga endoplazmatik to‘r membranasi hosil

bo'lsa kerak, deb taxminlash mumkin. Bu taxminni quyidagi tahlil tasdiqladi. Bug'doyning endospermasini elektron mikroskopik tekshirishda, uning hujayralarida yadroning membranasi xaltasimon o'simtalar hosil qilishi aniqlandi, undan esa endoplazmatik to'ring sisternlari hosil bo'ladi.

Golji apparati

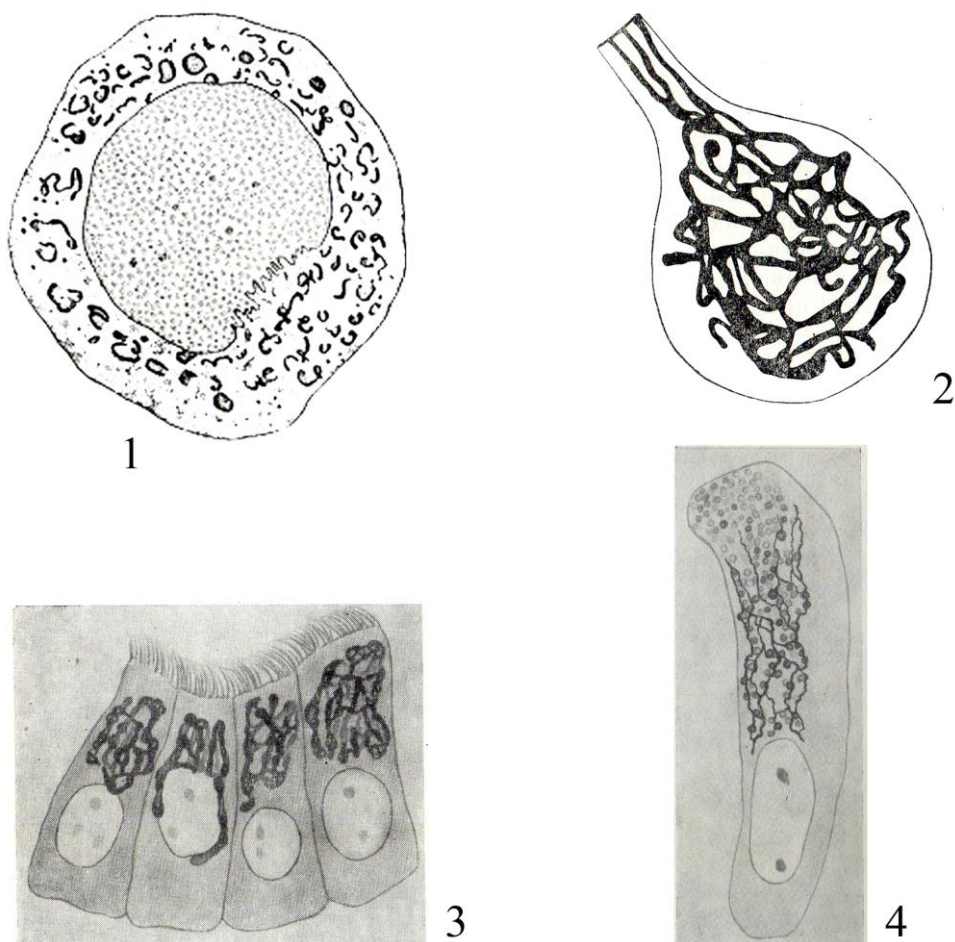
1898 yili Italiyali vrach, gistolog K.Golji o'zi ishlab chiqqan to'qimalarni kumush bilan ishlash metodini qo'llab, nerv hujayralari sitoplazmasida o'ziga xos to'rsimon strukturalarni kuzatdi va uni **ichki to'rsimon apparat** deb nomladi. Keyinchalik, bunday strukturalar nisbatan qisqa muddat ichida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

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

Golji apparatining strukturasi turli hujayralarda bir-biridan farqlanadi. Umurtqasiz hayvonlar hujayralarida ko'proq "**diffuziya**" shaklli, ya'ni alohida-alohida **diktiosoma** deb ataluvchi elementlar shaklida bo'ladi. Ular disksimon, tayoqchasimon, yarim oysimon, vergulsimon yoki donacha shaklida bo'lishi mumkin. Umurtqali hayvonlarning hujayralarida ko'proq, Golji kuzatgandek to'rsimon shaklda tuzilgan. Turli ob'ektlarda bu organoid kattaligi, to'ring zichligi va tuzilishi bilan faqlanadi(24 rasm).

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

Golji apparati qiz hujayralarda yangidan ona hujayra materialidan teng miqdorda hosil bo'ladi. Perronchito (1910) buni **diktiokinez** deb atadi. Bunda hattoki, to'rsimon strukturalar ham alohida diktiosomalarga ajraladi(25 rasm).



24-rasm. Golji apparatining turli shakllarining yorug'lik mikroskopida ko'rinishi. 1-mollyuskaning diffuz holdagi, 2,3,4-to'rsimon shakldagi Golji apparati.

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

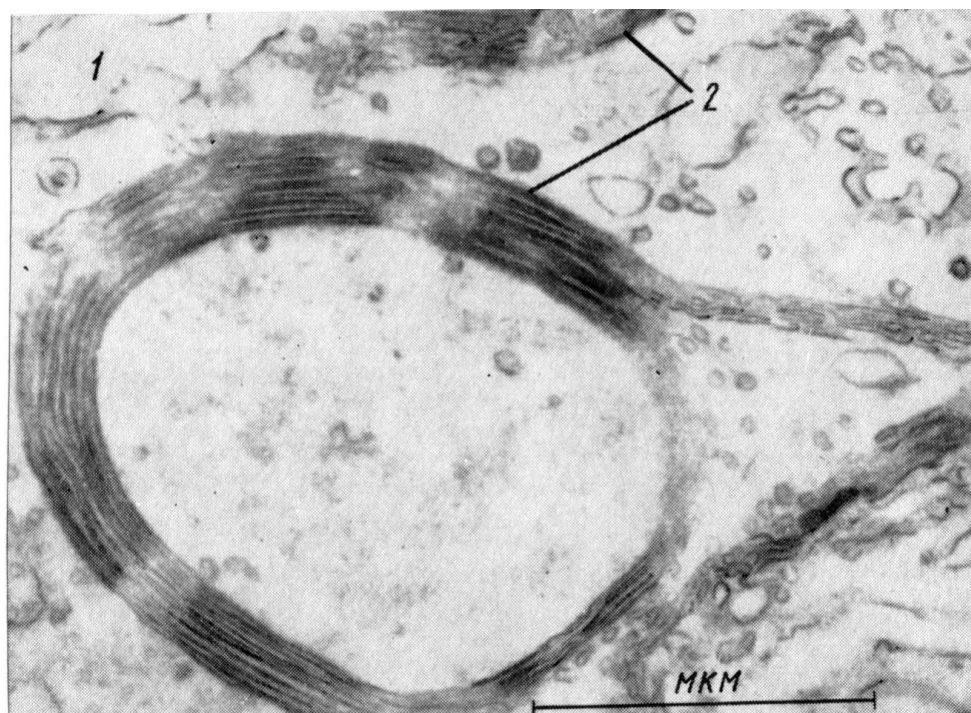
Diktiosoma zonasida **proksimal** va **distal** qismlar farqlanadi. Sekret ishlab chiqarayotgan hujayralarda, odatda, Golji apparati qutblangan, uning proksimal qismi sitoplazma va yadroga qaragan, distal qismi esa hujayraning yuzasiga yoʻnalgan boʻladi. Proksimal qismga mayda silliq pufakchalar va qisqa membranali sisternlar zonasi kirib boradi. Diktiosomaning proksimal qismiga membranali boʻshliqlarning toʻrsimon yoki bulutsimon sistemasi birikadi. Bu sistema endoplazmatik toʻr elementlarini Golji apparati zonasiga oʻtish joyi hisoblanadi. Distal qismi yirik vakuolalarning boʻlishi, koʻp hollarda, sekretiya mahsulotlarini tutishi bilan xarakterlanadi. Distal qismidan vakuolalar ajralishi mumkin, ular pinotsitoz jarayonida plazmalemmadan ajralayotgan pufakchaga oʻxshaydi(26 rasm,ilova,16). Golji apparatining diffuziyali shaklida, har bir alohida qism diktiosomalardan iborat boʻladi. Oʻsimlik hujayralarida, sodda hayvonlar va koʻpchilik umurtqasizlarda diktiosomaning diffuziyali tipi ustunlik qiladi. Odatda, bitta hujayraga 20 ta diktiosoma toʻgʻri keladi.

Golji apparatining membranali elementlari endoplazmatik toʻrda sintezlangan moddalarning toʻplanishida, ularning kimyoviy oʻzgarishida, yetilishida qatnashadi. Apparatning sisternlarida polisaxaridlar sintezlanadi, ularning oqsillar bilan oʻzaro taʼsiri natijasida mukoproteidlar hosil boʻladi. Eng muhimi shuki, Golji apparati elementlari yordamida tayyor sekretlar hujayradan tashqariga chiqariladi. Bundan tashqari, Golji apparati, lizosomalarning hosil boʻlish manbai hisoblanadi.

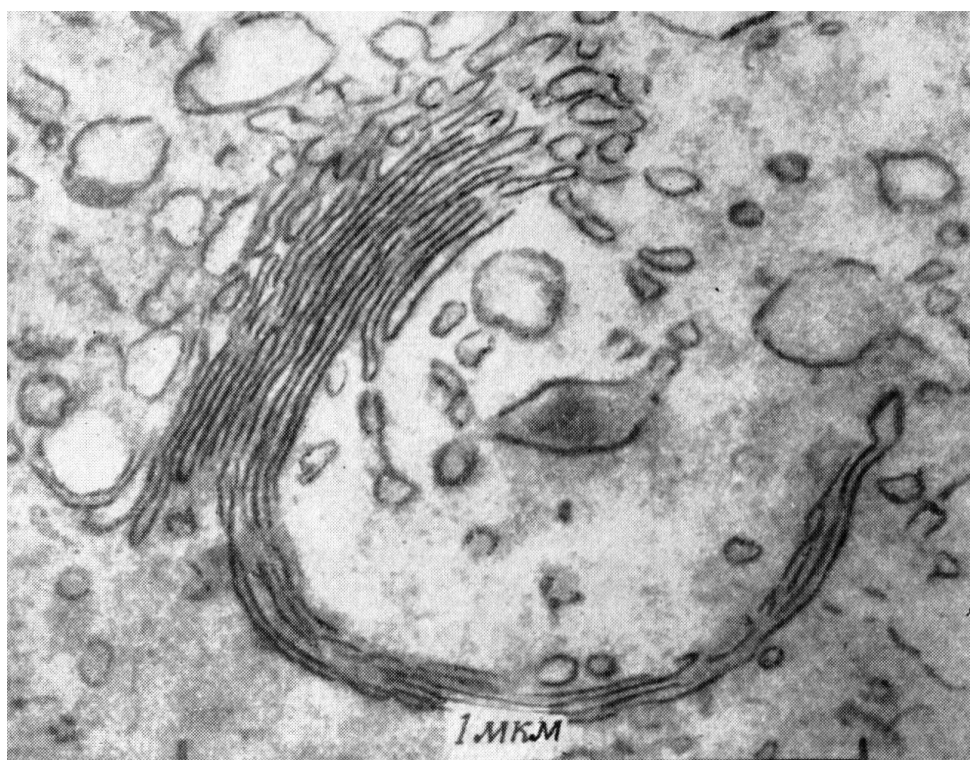
Golji apparatining sekretlarni tashqariga chiqarishdagi roli oshqozon osti bezining **ekzokrin** hujayralarida yaxshi oʻrganilgan (ilova,17). Bu hujayralar koʻp miqdor sekretor donachalarning boʻlishi bilan xarakterlidir. Zimogen donachalar tarkibida proteaza, lipaza, karbogidraza, nukleaza fermentlari boʻladi.

Sekretyada bu zimogen donachalarning mahsulotlari hujayradan bez boʻshligʻiga chiqariladi, keyin u ichak boʻshligʻiga oqib tushadi. Oshqozon osti bezining hujayralaridan ajralayotgan modda, asosan oqsil boʻlgani uchun radioaktiv moddalar yordamida uning hosil boʻlishi va hujayradan chiqarilishini oʻrganish mumkin.

A



B



25-rasm. Shilliqqurt hujayrasida Golji apparatining sferik ko‘rinishi (A) va uning parchalanish lahzasi(B). 1-endoplazmatik to‘r, 2-diktiosoma.

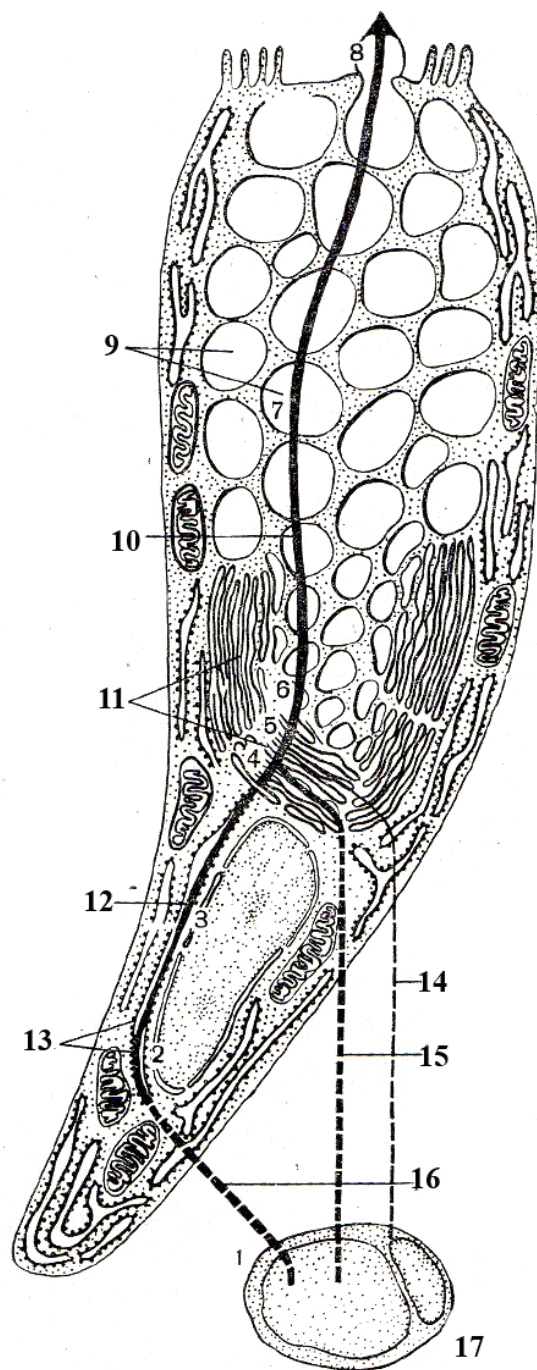


26-rasm. Golji apparatining elektron mikroskopik tasviri (x 52 000). Rasmda sisternalar va ular bilan bog'liq bo'lgan pufakchalar ko'zga tashlanadi.

Buning uchun hayvonga tritiy bilan nishonlangan aminokislota-leysin kiritiladi va elektron mikroskopik avtoradiografiya yordamida belgining turli muddatlarda tarqalishi kuzatiladi. Shu narsa ma'lum bo'ldiki, belgi 3-5 minut davomida hujayraning donachali endoplazmatik to'rda sintezlanayotgan oqsil zanjiriga o'tiradi. Keyinroq, 20-40 minut o'tgandan so'ng, belgi endoplazmatik to'rdan tashqari Golji apparati vakuolalari zonasida ko'rinadi. Binobarin, oqsil endoplazmatik to'rda sintezlangandan so'ng, Golji zonasiga o'tkaziladi. Yana ham keyinroq, 60 minutdan so'ng, belgi zimogen danachalar zonasida, undan so'ng esa, bezning atsinus bo'shlig'iga o'tadi. Shunday qilib, Golji apparati sekretiya qilinuvchi oqsil va uning hujayradan tashqariga chiqarishni oraliq zvenosi ekanligi aniqlandi. Bu jarayon sut bezi, ichakning bokalsimon hujayralarida, qadahsimon bez v.b. da ham o'rganildi va o'xshash natijalar olindi. Ribosomalarda sintezlangan chetga chiqariladigan (eksport qilinayotgan) oqsil ajraladi, endoplazmatik to'r sisternalarida yig'iladi va Golji apparati zonasiga tashiladi. Bu yerda endoplazmatik to'rning silliq qismidan o'zida sintezlangan oqsil tutgan

mayda vakuolalar ajraladi, ular diktiosomaning proksimal qismi vakuolalari zonasiga o'tadi. Bu yerda vakuolalar bir-birlari bilan va diktiosomaning yassi sisternlari bilan quyilib ketishi mumkin. Shunday yo'l bilan Golji apparati sisternlari bo'shliqlarida oqsil moddalarning to'planishi yuz beradi. Keyin bu oqsillar zichlashib, sekretor donachalarga aylanishi yoki erigan holda qolishi mumkin. So'ng, Golji apparati sisternlarining ampulyar kengaymalaridan, ichida oqsillari bo'lgan vakuolalar ajraladi. Vakuolalar ham bir-birlari bilan quyilishib ketib, yiriklashadi. Shundan keyin, sekretor vakuolalar hujayraning yuza qismiga siljiydi, plazmatik membranaga tegadi va uning membranasi bilan quyilib ketadi va shunday qilib, vakuolalarning ichidagi narsalar hujayralar tashqarisiga chiqadi. Bu jarayon-**eksruziya** (chiqarib tashlash) morfologik jihatdan pinotsitozni anglatadi, faqat teskari tartibda bo'ladi. Bu jarayon **ekzotsitoz** deb atalishi mumkin. Endoplazmatik to'r vakuolalarini Golji apparati zonasiga, u yerdan plazmatik membranaga migratsiyasini boshqarish mexanizmi aniq emas. Shu narsa aniqki, bu jarayon hujayraning energetik qobiliyatiga bog'liq. ATF sintetzi to'xtatilsa, vakuolalar tashilishi ham to'xtaydi. Sekretor vakuolalar migratsiyasini sitoplazmaning mikronaychalar va qisqaruvchi mikrofilamentlarini buzish orqali ham to'xtatish mumkin. Bu shuni ko'rsatadiki, vakuolalar harakati hujayraning sitoskelet komponentlari tomonidan boshqarilar ekan. Shuni ta'kidlash kerakki, sekret mahsulotlarining hosil bo'lishidan tortib, hujayradan chiqarilgunga qadar, u membrana bilan o'ralgan bo'ladi.

Golji apparati zonasida metabolitik jarayonlar ham yuz beradi. Ko'pchilik oqsillarning ba'zi aminokislotalari fosforlanadi, atsetillanadi yoki glyukozalanadi. Glyukozalanish alohida aminokislotalarni qandlar bilan birikishidan kelib chiqadi. Oqsillarning qand va polisaxaridlar bilan birikishidan sekretiya mahsulotlaridan glikoproteid va mukoproteid (mutsinlar) kabi murakkab oqsillar hosil bo'ladi. Oqsilning qandlar bilan dastlabki birikishi donachali endoplazmatik to'rda yuz beradi. Polisaxarid zanjirlarining keyingi o'sishi Golji apparatida sodir bo'ladi. Bu ichak epiteliysining bokalsimon hujayralarida avtoradiografiya metodi orqali isbotlandi(27rasm).



27-rasm. Ichakning qadahsimon hujayrasida mutsinning hosil bo‘lish bosqichlari.

Modda qon tomirdan(1,17)hujayraga kiradi.Oqsillar aminokislotalardan(16) endoplazmatik to‘r(2)da joylashgan ribosoma(13)larda sintezlanib,u orqali(3) harakatlanib,Golji apparatiga(11)o‘tadi.Bu vaqtda oddiy qandlar(15)Golji apparati (11) sisternlariga kiradi va u yerda oqsil(4)bilan birikadi va glikoproteid (10)ni hosil qiladi, unga sulfat (5,14)qo‘shiladi. Golji apparati xaltachalarida hosil bo‘lgan glikoproteid(10), hujayra yuzasi(7)ga siljiyotgan shilimshiq globulalariga (6,9) aylanadi, ular esa tashqari(8)ga ajraladi.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Bu organoidning submikroskopik tuzilishi bir va ko‘p hujayrali hayvonlar, shuningdek o‘simliklarning turli hujayralarida o‘xshash ekanligi isbotlandi (Haguenan a. Bernhard, 1955); Dalton, 1961; Kurosumi, 1961). Bu barcha hujayralarning doimiy qismi ekanligini ko‘rsatadi.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Golji apparatining ultrastrukturasi hujayraning boshqa qismlari bilan aloqasi ham o‘rganilgan. Ko‘pchilik mualliflar apparat membranasini va endoplazmatik to‘r

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

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

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

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

Turli tip hujayralarda Golji apparati moddalarni yig'ish va zichlash vazifasini bajaruvchi umumiy organoid ekanligi haqidagi Nasonovning fikrlari to'g'ri bo'lib

chiqdi. Ko'pchilik sekretor mahsulotlar Golji apparati sisternining kengaygan uchida zichlanadi, keyin undan sekret vakuolasi sifatida ajraladi.

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

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

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

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

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

Lizosomalar

1955 yilda sichqonning jigarini bioximik metodlar bilan tekshirish paytida lizosomalar ochildi(De-Dyuv). Mitoxondriyalar fraksiyasini ikki qismga ajratildi:1) xaqiqiy mitoxondriyalar va ularga tegishli fermentlar bo'lgan og'ir

fraksiyasi, 2) ko'pgina gidrolitik fermentlar tutgan yengil qismi. Keyingi tahlillarning ko'rsatishicha, bu yengil qism o'zida gidrolitik fermentlarni tutadi, ular kattaligi taxminan 1mk bo'lgan maxsus **lizosoma** deb ataluvchi tanachalarda to'planadi. Har bir lizosoma mustahkam membrana bilan o'ralgan bo'lib, uning ichida kamida o'n ikki xil gidrolitik fermentlar bo'ladi.

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

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

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

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

Undan tashqari, lizosomalarning fermentlari ta'sirida hujayraning o'lgan ba'zi bir strukturalari yoki butun bir hujayralar hazm bo'lib ketishi mumkin.

Lizosomalar ba'zi bir organlarni, masalan, itbaliq dumining rezorbsiyasida, yo'q bo'lishida asosiy rolni o'ynaydi.

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

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

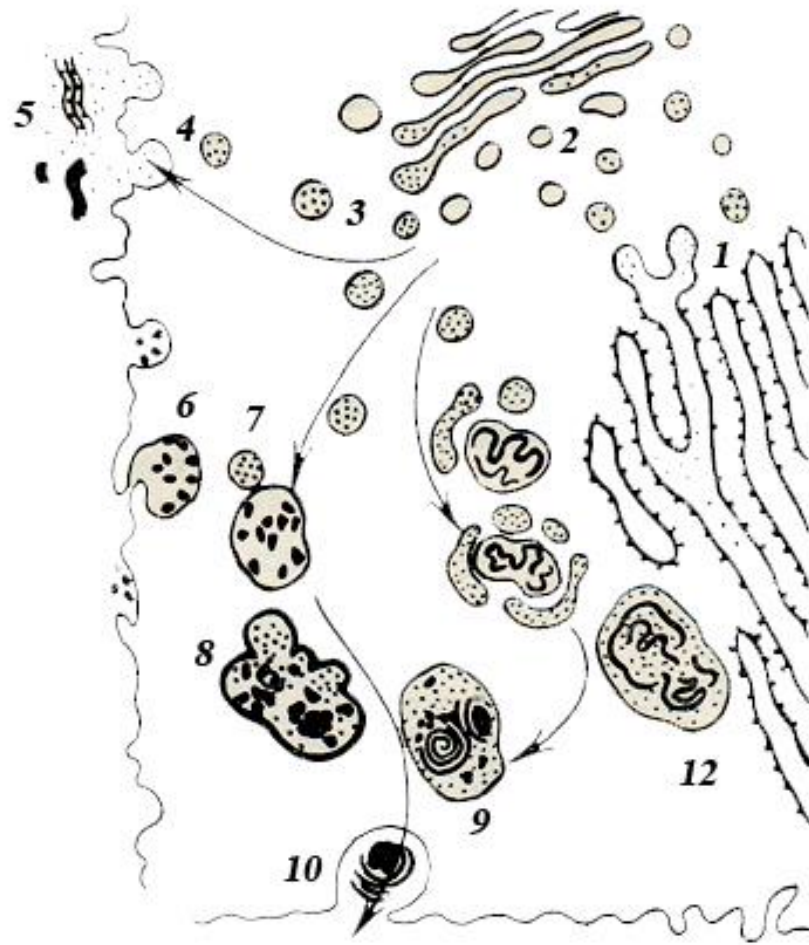
Ta'kidlangandek, lizosomalarning fraksiyasi juda ko'p gidrolazalarni tutadi. Lizosomalar uchun belgi (marker) bo'lib hisoblanadigan **kislotali fosfomoneksteraza** (nordon fosfataza) o'shalar jumlasidandir.

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

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

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

Morfologiyasiga qarab lizosomalarning to'rt xili: **birlamchi** va **ikkilamchi lizosomalar**, **autofagosomalar** va **qoldiq tanachalar** farqlanadi(28 rasm).



28-rasm. Lizosomalarning hosil bo'lishi va ularning hujayradagi jarayonlarda ishtiroki.

1-endoplazmatik to'rdagi gidrolitik fermentlarni sintezlanishi; 2-ularni Golji apparatiga o'tishi; 3-birlamchi lizosomalarning hosil bo'lishi; 4-gidrolazlarning chiqarib tashlanishi va ularni hujayradan tashqari parchalanishlarda ishlatilishi (5); 6-endotsitoz vakuolalari; 7-ular bilan birlamchi lizosomalarning birikishi; 8-ikkilamchi lizosomalarning hosil bo'lishi; 9-telolizosomalar; 10- qoldiq tanachalarning ekskretsiyasi; 11-birlamchi lizosomalardan autofagosomalar(12)ning hosil bo'lishi.

Birlamchi lizosomalar 100 nm kattalikdagi mayda membranali strukturalardir. Ular faol nordon fosfataza ushlovchi strukturasiz modda bilan to'lgandir. Birlamchi lizosomalarni Golji apparatining periferik qismidagi mayda vakuolalardan amalda ajratish qiyin. Bundan tashqari, ular ham nordon fosfataza tutadi. Bu ferment

donachali endoplazmatik to'rdagi sintezlanadi, keyin diktiosomaning proksimal qismlariga o'tadi va oxiri birlamchi lizosomalarda to'planadi. Birlamli

lizosomaning hosil bo'lishi zimogen donachalarning hosil bo'lishiga juda o'xshaydi.

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

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

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

Birlamchi lizosomaning tarkibidagi moddalar endotsitoz vakuola bo'shlig'i bilan birikib, birlamchi lizosoma gidrolazalari substratni parchalay boshlaydi. Agar sichqon organizmiga yot oqsil peroksidazani kiritilsa, u endotsitoz vakuolalarida (fagosomalarda) to'plana boshlaydi. Gistokimyoviy reaksiyalar yordamida elektron mikroskopda peroksidazani bunday vakuolalarda aniqlash mumkin. Birlamchi lizosomalalar bu vakuolalarga yaqinlashadi, ularning membranalari birlashib ketadi va hosil bo'lgan yangi vakuolada peroksidaza va fosfataza faolligi kuzatiladi. U vakuola, o'zining morfologik tuzilishiga ko'ra

endotsitoz yo‘li bilan kirgan komponentlarni tutgan ikkilamchi lizosomalar hisoblanadi. Hujayra lizosomalarining kattaligi va strukturasidagi turli-tumanlik birinchi navbatda, birlamchi lizosomalarning endotsitoz vakuolalarining quyilishi mahsuloti bo‘lgan ikkilamchi lizosomalarning har xilligi bilan bog‘liq. Shunday qilib, ikkilamchi lizosomalar hujayra ichi ovqat hazm qilish vakuolalaridan boshqa narsa emas. Ularning fermentlari birlamchi lizosomalar orqali yetkazib beriladi. Shuning uchun bunday lizosomalarning kattaligi va tarkibi yutiladigan modda yoki tanachalarga bog‘liq bo‘ladi.

Lizosomalar bir-biri bilan quyilishib yiriklashishi mumkin.

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

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

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

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

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

Tekshirishlarning ko'rsatishicha, autofagosomalar faqat birlamchi lizosomalar bilan qo'shib qolmay, ular autofagolizosomalar, geterofagolizosomalar, qoldiq tanachalar va geterofagosomalar bilan ham qo'shila olar ekan. Autofagotsitoz jarayoni sifatida hujayra och qolganda, uning qismlarini metabolizmga jalb qilib, hujayra hayotini ma'lum vaqtgacha ushlab turadi.

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

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

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

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

Peroksisomalar

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

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

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

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

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

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

Sferosomalar

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

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

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

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

O'simlik hujayralari vakuolalari

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

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

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

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

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

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

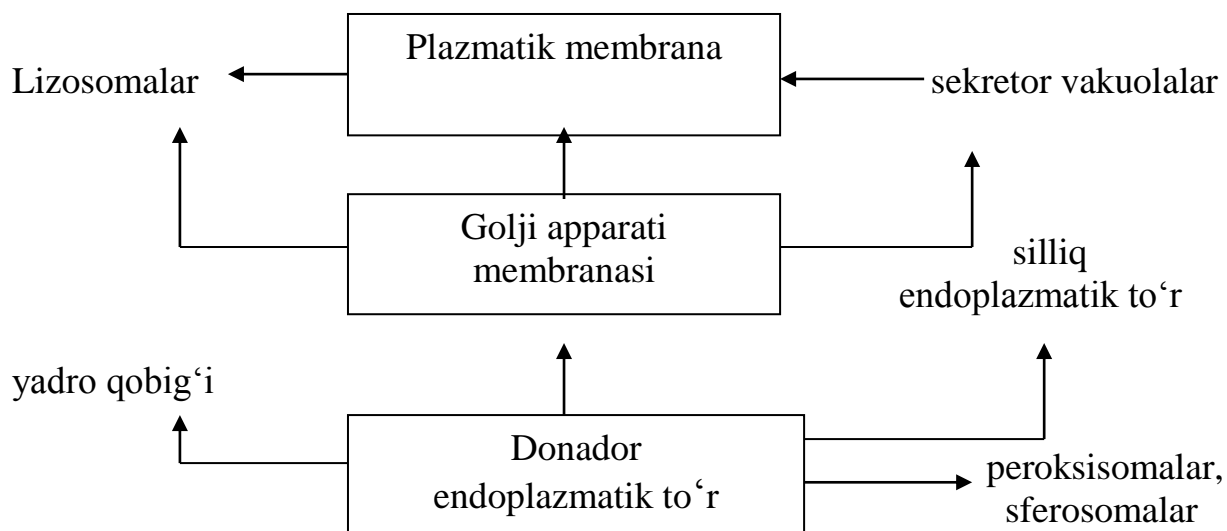
Sitoplazmaning vakuolyar tizim strukturasi bir butundir. Uning alohida elementlari qayta tuzilish va funksiyasi o'zgarishi vaqtida biridan ikkinchisiga

o'tishi kuzatiladi. Yadroning tashqi membranasi donachali endoplazmatik to'r membranasiga bevosita o'tadi. Donachali endoplazmatik to'r membranasini silliq endoplazmatik to'rda davom etadi.

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

Golji apparati membranalaridan sekretor vakuolalar va lizosomalar membranalarini hosil bo'ladi, ularning har biri ekzotsitoz yoki birlamchi lizosomalarni fagosomalar bilan qo'shib ketishida plazmatik membrana bilan quyilishi mumkin. Shularni hisobga olsak, hujayra vakuolalarining barcha tizimi bir butun deb aytish mumkin. Bu tizimda ikkita kichik tizimni farqlash mumkin. Biri donachali endoplazmatik to'r bo'lib, uning membranasi plazmalemma bilan, ikkinchi kichik tizim Golji apparati orqali vakuolalar oqimi va lizosomalar hosil bo'lishi orqali aloqada bo'ladi (2-jadval).

2-jadval



IV qism.

Sitoplazmaning membranali organellalari

Mitoxondriya va plastidlar eukariotik hujayralarning qo'sh- membranali organoidlaridir. Mitoxondriyalar barcha hayvon va o'simlik hujayralarida, plastidlar esa o'simlik hujayralarida bo'ladi. Bu ikki organoid o'xshash tuzilish planiga va ba'zi funksional umumiylikka ega, lekin morfologik, kimyoviy tuzilishi va asosan metabolitik jarayonlari bilan bir-biridan farqlanadi. Ularning tuzilishidagi umumiylik shundaki, ular gialoplazmadan ikkita membrana-tashqi va ichki membranalar bilan ajralgan bo'ladi. Shuning uchun ularning har ikkalasida ham ikkitadan bo'shliq yoki oraliq kuzatiladi. Bittasi-ichki va tashqi membranalar oralig'ida (membranalararo), ikkinchisi- asosiysi, ichki membrana bilan chegaralangan matriks. Ularning tuzilishidagi yana bir umumiylik shuki, ichki membrana matriksiga yo'nalgan burmalar, xaltalar, qirralar, chuqur botiqlar hosil qiladi. Bu joylarda, shu asosiy fiziologik organellalarni funksiyalarni bajaruvchi metabolitik markazlari joylashadi. Bu organellalarning matriksida esa, shu hujayraning membranali organellalari va ularning avtoreproduksiyasining elementlari joylashadi.

Mitoxondriya va plastidlarning muhim funksiyasi barcha jarayonlar uchun zarur bo'lgan ATFni sintezlashidir. O'simlik plastidlarida bundan tashqari fotosintez amalga oshadi.

XVI bob. Mitoxondriyalar

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

1938 yili Varburg oksidlanish reaksiyalari ATF sintezi bilan bog'liqligini ko'rsatdi.

Bu organoid hozirgi vaqtda barcha eukariot avtotrof va geterotrof organizmlar hujayralarida topilgan. O'simlik hujayralarida uni F.Meves birinchi bo'lib kuzatdi.

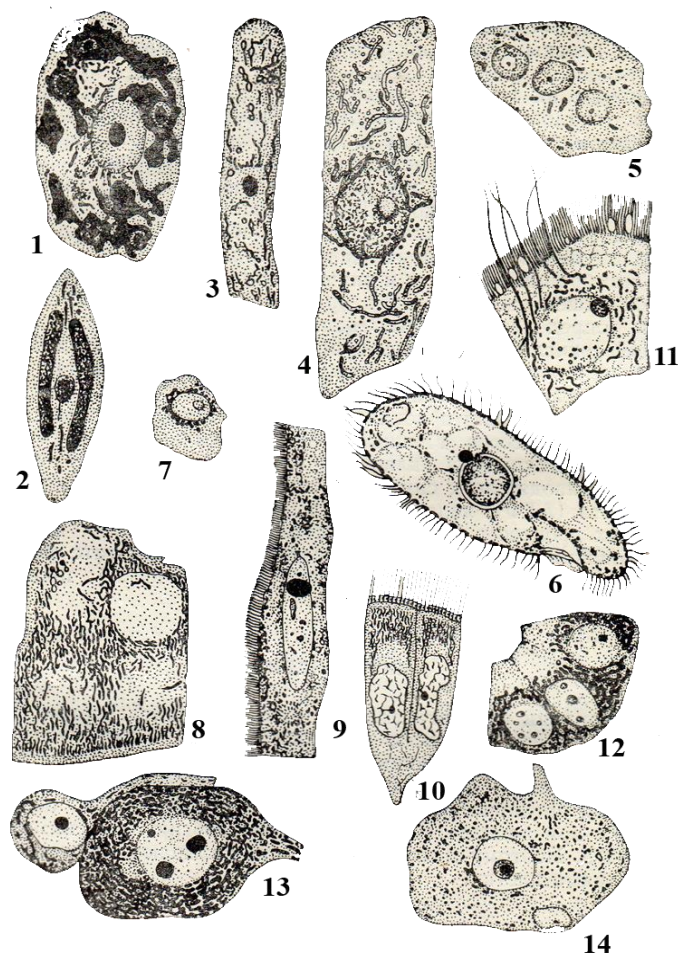
Mitoxondriyalarning shakli yumaloq, ovalsimon, tayoqchasimon, ipsimon yoki kuchli tarmoqlangan tanachalar shaklida bo'ladi (29 rasm).

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

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

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

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



29-rasm. Boʻyalgan mitoxondriyalarning yorugʻlik mikroskopida koʻrinishi. 1-spirogira hujayrasining tayoqchasimon va ipsimon mitoxondriyalari; 2-diatom suv oʻti; 3-zamburugʻ gʻiflari; 4-nartisning spermatofiti; 5-miksomiset plazmodiysi; 6-infuzoriya; 7-meduza hujayrasi; 8-oʻrgamchakning malpigiya nayi hujayrasi; 9-hasharot ichak epiteliysi hujayrasi; 10-baqaning ichak epiteliysi hujayrasi; 11-selyaxiy baligʻining hujayrasi; 12-sichqonning buyrak hujayrasi; 13-sichqonning miya hujayrasi; 14-odamning spinal gangliya hujayrasida mitoxondriyalarning shakllari.

Xuddi shu kabi holat koʻndalang chiziqli muskullarda ham kuzatiladi. Muskul tolasining tikkasiga kesmalarida, koʻp sonli yumaloq mitoxondriyalar miofibrillar orasida koʻrinadi. Koʻndalang kesimida esa, muskul mitoxondriyalari oʻrgimchaksimon shaklda boʻlib, ularning oʻsimtalari tarmoqlanib, boshqa qoʻshni mitoxondriyalar oʻsimtalari bilan birlashib ketadi va mitoxondrial toʻrni hosil qiladi.

Baʼzi maʼlumotlarga qaraganda, har qanday hujayrada bitta mitoxondriya boʻlib, u kuchli tarmoqlanadi. Masalan, tripanosomada, evglenalarda, xlorellalarda

bitta yirik mitoxondriya bo'ladi va u kuchli tarmoqlanadi. Bunday mitoxondriyalar sutemizuvchilarning to'qimalar kulturasida va ko'pchilik o'simlik hujayralarida ham topildi.

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

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

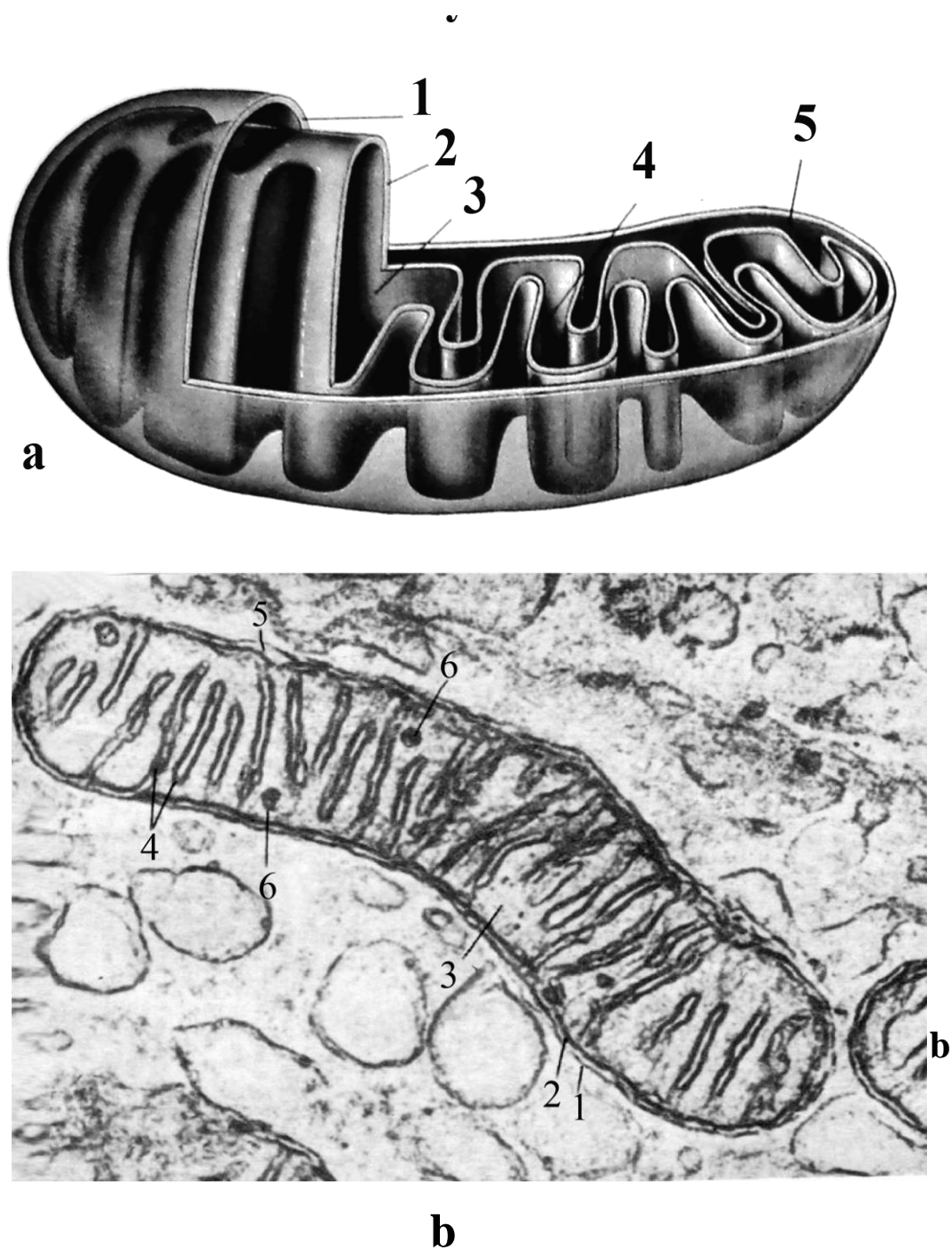
Ba'zi hujayralarda mitoxondriyalar bir-birlari bilan quyilib ketishi va bitta gigantik mitoxondriyani hosil qilishi mumkin. Bu spermatogoniylarda kuzatilgan. Spermatozoidda ko'pincha bitta gigantik mitoxondriya bo'lib, xivchinning o'rta qismini spiral holda o'rab turadi.

Anaerob va parazit bir hujayralilarda mitoxondriyalar bo'lmaydi.

Mitoxondriyaning nozik tuzilishi elektron mikroskop yordamida yaxshi o'rganildi. Bu organoid tashqi tomonidan ikki qavat membrana bilan qoplangan. Tashqi mitoxondrial membrana uni gialoplazmadan ajratib turadi. Bu membrana odatda, silliq, qalinligi 7 nm atrofida bo'ladi va boshqa membranali strukturalar bilan birikmaydi.

Tashqi membranani ichki membranadan kengligi 10-20 nm bo'lgan membranalararo bo'shliq ajratib turadi. Ichki membrananing qalinligi ham tashqiniki bilan bir xil va uch qavatli tuzilishga (elementar membrana) ega. Bu ikki membrana mitoxondriyaning qobig'ini tashkil qiladi.

Ichki membranadan mitoxondriyaning bo'shlig'i-matriksga yo'nalgan o'simtalar-taroqlar yoki **kristlar** chiqadi. Ular faqat ichki membrana bilan qoplangan(30 rasm). Kristlar membranalarining oralig'i ham 10-20 nm ga teng. Kristlarni mitoxondriyaning uzun o'qiga nisbatan joylashishi turli hujayralarda turlicha. Perpendikulyar joylashish jigar, buyrak hujayralarida, uzunasiga-yurak muskulida kuzatiladi.



30-rasm. Mitoxondriyaning tuzilishi:a-sxematik,b-elektron mikroskopik:
1-tashqi, 2-ichki membrana, 3- matriks, 4- kristlar,5-membranalararo bo'shliq,
6-ribosoma.

Bir hujayrali o'simlik va hayvonlar, ba'zi yuksak o'simlik va hayvon turlari hujayralarida ichki membrana o'simtalari naysimon bo'lib, ularning diametri 50 nm ga yetadi. Kristlar mitoxondriya bo'shlig'ini to'liq ajratmaydi. Kristlarning soni va rivojlanish darajasi to'qima va hujayralarning funksional faolligiga bog'liq, jigar qurtining sporotsistasi mitoxondriyalarining kristlari juda oz. Parazit suvga chiqib, faol hayot kechira boshlashi bilan ularning soni ortadi.

O'simlik hujayralarida mitoxondriyalar kristllarni kam ushlaydi, ammo sekretor hujayralarda ularning soni ko'p bo'ladi.

Mitoxondriyaning matriksi mayda, donachali tuzilishga ega, ba'zida unda ingichka iplar va donachalar ko'rinadi. Hozirgi vaqtda ingichka iplar DNK, donachalar esa ribosomalar ekanligi isbot qilingan. Matriksda ko'p miqdor oqsil va boshqa organik birikmalar ham bo'ladi.

Mitoxondriyalar ATF sintezlaydi, bu organik substrat va ADF ni fosforlanishi jarayoni natijasida yuz beradi. Mitoxondriyalar kimyoviy jihatdan murakkab bo'lib, uning tarkibiga oqsil, lipidlar va nuklein kislotalar kiradi. Oqsillar mitoxondriyaning quruq og'irligining 65-70 % ini, lipidlar (asosan fosfolipidlar) - 25-30 % ini tashkil qiladi. Mitoxondriyalarda RNK ning miqdori juda oz, oxirgi vaqtda ularning tarkibida DNK borligi ishonchli dalillar bilan isbot qilindi. Bu dalillar mitoxondriyalarda DNK ning sintezlanishi va ularning ikkilanishidan dalolat beradi. Bulardan tashqari mitoxondriyalarda A, B₆, B₁₂, K, E va boshqa vitaminlar ham topilgan.

Mitoxondriyalarning muhim bioximik xususiyatlaridan biri, unda hujayraning energetik almashinuvida ishtirok etuvchi fermentlarning bo'lishidir. Bu fermentlarga birinchi navbatda suksinatdegidrogenaza va sitoxromoksidazalar kiradi. Nafas olish zanjirining trikarbon kislotalari va Krebs sikllarida qatnashadigan fumaratdegidrogenaza, malatdegidrogenazalar ham mitoxondriyalarda bo'ladi.

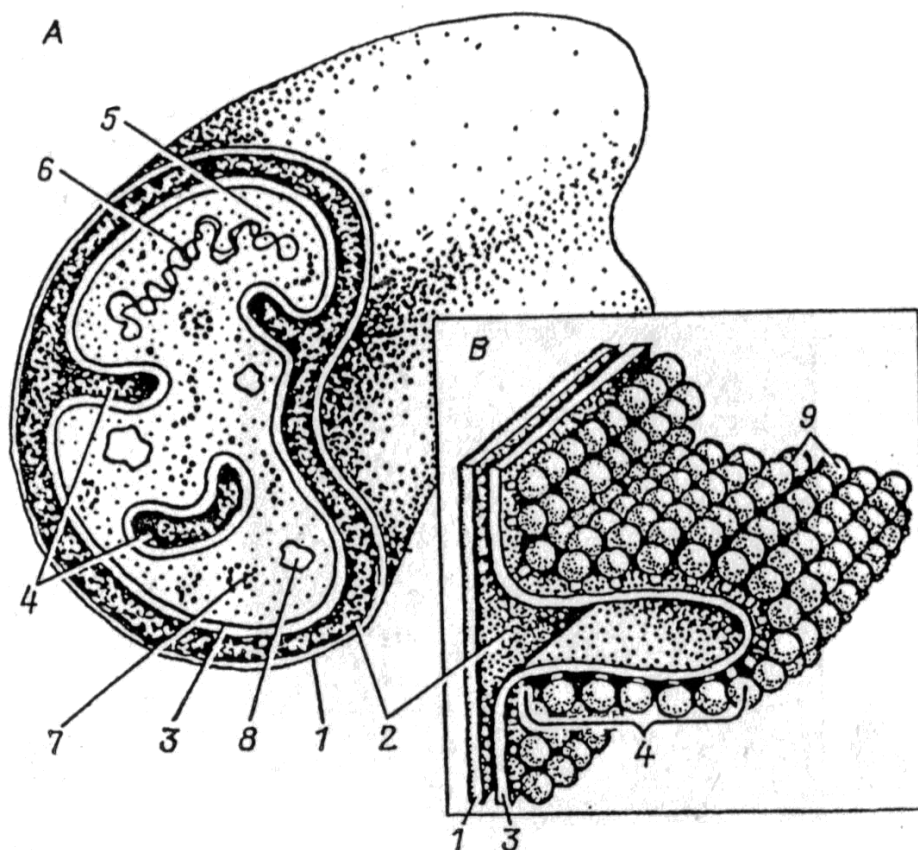
Hujayralarda oksidlanish va energiya to'planishi bir-biriga bog'liq bo'lgan bir necha bosqichlarda o'tadi.

Mitoxondriyalarning vazifasi biokimyoviy va boshqa metodlarni qo'llash orqali o'rganildi. Mitoxondriyalarni ko'proq hujayraning **“energetik stansiyalari”** deb ham ataladi, chunki ular avval aytilganidek, karbonsuv, aminokislotalar va yog' kislotalarining oksidlaydigan ko'plab fermentlarni tutadi. Bunday reaksiyalar natijasida energiya ajralib chiqadi, ular hujayrada bevosita ishlatilmay, mitoxondriyalarda sintezlanadigan ATF da yig'iladi. Energiyaning ajralish reaksiyasi mitoxondriya membranalarida joylashgan elementar tanachalar bilan

bog‘liq. Elementar tanachalarni ba’zi adabiyotlarda “**qo‘ziqorinsimon tanachalar**” deb ham ataladi(31 rasm).

Mitoxondriyalar yangilanib turuvchi strukturalar hisoblanadi. Sitoplazmaning boshqa organellalari kabi mitoxondriyalarning soni ham ortadi, bu ayniqsa hujayraning bo‘linishi va funksional faolligi ortganida yaxshi kuzatiladi. Jigar hujayrasidagi mitoxondriyaning o‘rtacha hayoti 10 kunni tashkil qiladi. O‘layotgan mitoxondriyalar o‘rniga yangilari hosil bo‘ladi. Bu jarayon ba’zan juda tez amalga oshadi.

Mitoxondriyalarning hosil bo‘lishi haqida uchta gipoteza bor: 1) mitoxondriyalar hujayrada yangidan hosil bo‘ladi; 2) mitoxon-driyalar hujayraning boshqa membranali strukturalaridan hosil bo‘ladi; 3)mitoxondriyalarning sonini ortishi avvaldan mavjud bo‘lgan mitoxondriyalarning bo‘linishi yo‘li bilan yuz beradi



31-rasm. Mitoxndriyaning ultrastrukturasi sxemasi.

A –mitoxondriyaning ko‘ndalang kesmasi,B-qo‘ziqorinsimon tanachalar joylashgan krist:1-tashqi membrana,2-membranalararo bo‘shliq,3-ichki membrana,4-kristlar, 5-matriks,6-DNK,7-ribosomalar,8-kalsiy fosfat konkretsiyasi,9-qo‘ziqorin- simon tanachalar (ATF).

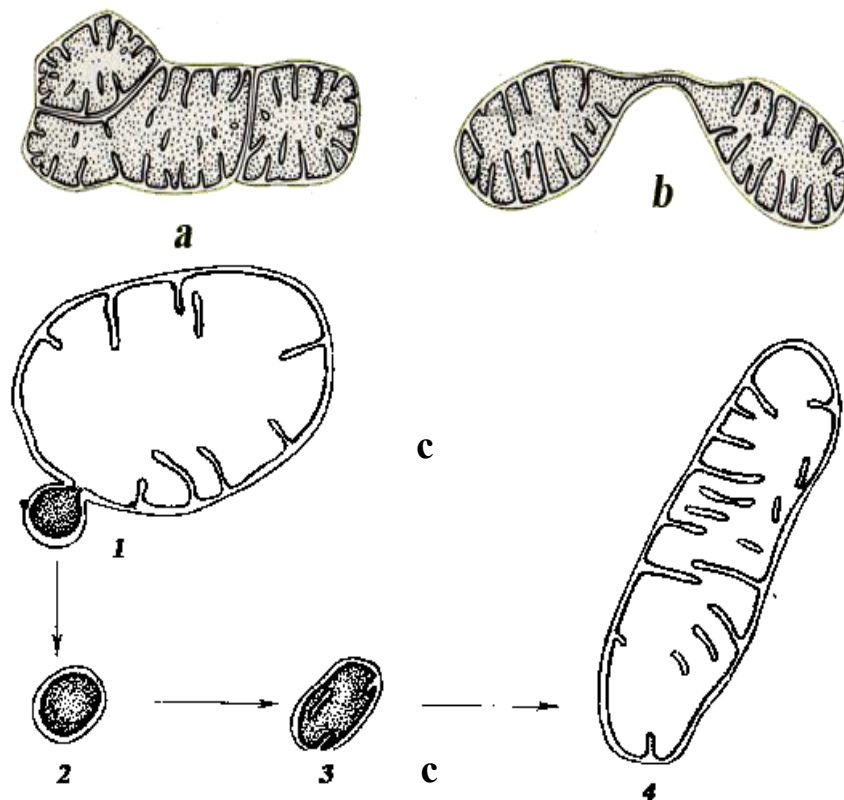
Birinchi gipotezaga asosan mitoxondriyalar sitoplazmaga tarqalgan mitoxondriyaning alohida elementlaridan “**yig‘ish**” jarayoni hisobiga hosil bo‘ladi. Ammo, bu gipoteza aniq isbotlanmagan.

Ikkinchi g‘oya bo‘yicha ancha elektron mikroskopik dalillar mavjud. Jumladan, mitoxondriyaning tashqi membranasining endoplazmatik to‘r va plazmatik membrana bilan aloqasi kuzatilgan. Bunday doimiy aloqalarga asoslanib, ko‘pchilik olimlar ixtiyoriy dinamik sxemalarni tuzganlar. Masalan, plazmatik membrana ichkariga botib, ikki qavatli, ichida bo‘shlig‘i bo‘lgan xaltachalar hosil qiladi, ular keyinchalik plazmatik membranadan ajralib, mitoxondriyalarga aylanadi, degan fikrlar ilgari surildi. Ammo, afsuski bu ishlar faqat tasodifiy rasmlar kolleksiyasiga asoslangan va tajribada tasdiqlanmagan. Shunga qaramay, bu gipoteza ancha keng tarqalgan.

Ko‘plab o‘tkazilgan tajribalarda olingan natijalar mitoxondriyalar avvalgi mavjud mitoxondriyalarning o‘sishi va bo‘linishdan hosil bo‘lishini tasdiqladi. Bu fikr dastlab (1893) Altman tomonidan ilgari surilgan edi. Seytrafer moslamasi yordamida mitoxondriyalarni tirik holda bo‘linishini, uzun mitoxondriyalarni qisqaroqlarini hosil qilishini (frag-mentatsiya) kuzatildi. Bu jarayon ayniqsa, bir hujayrali suv o‘tlarida aniq ko‘rinadi. Mitoxondriyaning bo‘linishi hujayra bo‘linishi bilan bir vaqtda sodir bo‘ladi. Elektron mikroskop ostida mitoxondriyalarni belbog‘ hosil qilish orqali bo‘linishini ko‘rish mumkin (32 rasm).

Achitqilar mitoxondriyalari haqida ko‘proq ma’lumotlar bor. Achitqi hujayralari aerob sharoitda kristlari aniq ko‘ringan mitoxondriyalarga ega. Achitqilarni anaerob sharoitga ko‘chirilsa, ularning hujayralarida tipik mitoxondriyalar ko‘rinmaydi, ularning o‘rnida mayda membranalı pufakchalar ko‘rinadi. Ma’lum bo‘ldiki, anaerob sharoitda achitqi hujayralari to‘liq nafas olish zanjiriga ega bo‘lmas ekan.

Aerob sharoitda ularda tezlik bilan nafas olish fermentlari sintezlanadi, kislorodga bo‘lgan talab keskin ortadi, sitoplazmada normal mitoxondriyalar paydo bo‘ladi.



32-rasm.Mitoxondriyaning bo'linish xillari.
a-to'siq hosil qilib;b-tortilib;c-kurtaklanib bo'linish:1-kurtakli mitoxondriya;
2-ajralgan kurtak;3-promitoxondriya;4-shakllangan mitoxondriya.

Bu kuzatishlar hujayrada **promitoxondriyalar** bo'lishi va aerob sharoitda ular normal mitoxondriyalarni hosil qilishini ko'rsatdi.

Bunday jarayon mitoxondriyalarning bo'linishida ham kuzatiladi: mitoxondriyaning membranalari miqdori ortadi, shu bilan birga ularga xos fermentlar ham sintezlanadi.

Zavarzin va Xarazovalarning fikriga ko'ra (1982) mitoxondriyalarning bo'linishi uch usulda yuz beradi:1) belbog'li, 2)kurtaklanish va 3)mitoxondriya ichida mayda mitoxondriyalarning hosil bo'lishi. Mitoxondriyaning bo'linishi oldidan uning DNK sining ikkilanishi yuz beradi. Bu yadro DNK siga bog'liq bo'lmagan holda sodir bo'ladi.

Mitoxondrial DNK 1963 yilda Nass tomonidan ochildi. Bu DNK qo'shaloq, xalqali zanjirdan iborat. Bu odatda, mitoxondriyaning ichki membranasiga yopishgan bo'ladi. Bitta mitoxondriyada 2-10 ta DNK molekulasiga bo'lishi mumkin. Uning uzunligi achitqilarda 5 mkm, o'simlik hujayralarida 30 mkm ga teng. Mitoxondrial DNK da axborot ko'p emas, u 15-75 ming juft asosdan iborat

bo'lib, o'rtacha 25-125 oqsil zanjirini kodlashi mumkin. Mitoxondriyada oqsil sintezining barcha apparati mavjud.

Oqsil sintezi uchun zarur bo'lgan axborot mitoxondriyaning DNK sida joylashgan. Sintezni amalga oshiradigan ribosoma, fermentlar va oqsillar tarkibiga kiradigan aminokislotalar mitoxondriya matriksida bo'ladi.

Mitoxondriyaning matriksida uning DNK si asosida RNK ning sintezlanishi yuz beradi. Mitoxondriyada axborot, transport va ribosomal RNK lar bo'ladi. Mitoxondrial r-RNK va ribosomalar sitoplazmadagidan keskin farqlanadi. O'simlik hujayralari sitoplazmasida ribosoma 80S, mitoxondriyada u 70S, hayvon hujayralarida esa yana ham mayda 50S tipda bo'ladi.

Mitoxondriyalarning o'ziga xos tuzilishi va unda avtonom oqsil sintezi yuz berishi, mitoxondriyalarning **endosimbiotik** kelib chiqishi to'g'risidagi gipotezani paydo bo'lishiga olib keldi. Bunga asosan, mitoxondriyalar qachonlardir bakteriya kabi organizm bo'lib, u eukariotik hujayra bilan simbioz yashagan. Bu fikrni Altman o'zining "**bioblast**" nazariyasida ilgari surgan edi. Keyinchalik, evolyutsiya jarayonida bu xususiyat mustahkamlanibgina qolmay, qayta qurilish ham yuz berdi. Bunda mitoxondriya o'zining genetik materialining bir qismini yo'qotdi va cheklangan avtonomik xususiyatli strukturaga aylandi. Buni ba'zi faktlar tasdiqlaydi. Hisoblarni ko'rsatishicha mitoxondriyalarning DNK si kichik bo'lgani uchun mitoxondrial oqsillarning barchasini kodlay olmaydi. Mitoxondrial DNK faqat mitoxondriyaning umumiy strukturasini bir qisminigina kodlaydi.

Hozirgi vaqtda mitoxondrial oqsillarning ko'p qismi hujayra yadrosi tomonidan genetik boshqarilishi haqida dalillar bor.

XVII bob. Plastidlar

1676 yilda A.Levenjuk yashil o'simlik (tuban) hujayralarida yashil donachalarni kuzatdi va ularni **xromatoforalar** (grekcha chroma-bo'yoq, rang va phoros-olib yuruvchi, tashuvchi) deb nomladi. Keyinchalik, Shimper(Schimper, 1883) yashil barg hujayralarida yashil donachalardan tashqari yana sariq, to'qsariq va hatto rangsiz donachalarni ham bo'lishini kuzatdi va ularning barchasini birgalikda **plastidlar** (yunoncha plastides-yaratuvchi, hosil qiluvchi),

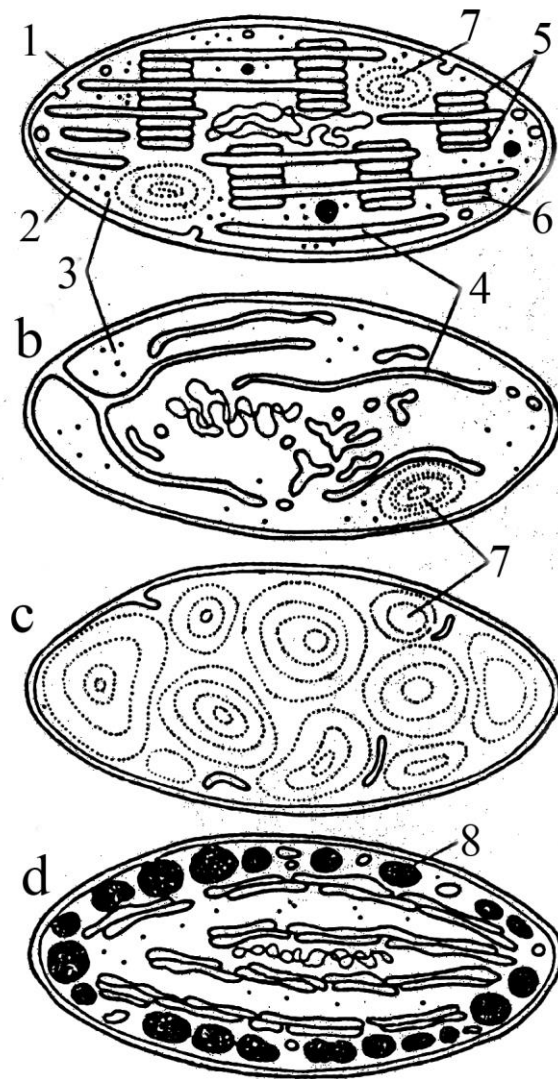
rangsiz plastidlarni **leykoplastlar**, yashillarini-**xloroplastlar**, boshqa rangdagilarni **xromoplastlar** deb atadi. (33 rasm). Bular bir-biriga aylanish xususiyatiga ega, masalan, mevalar pishayotganda, kuzda barglarining ranggi o'zgarayotganda xloroplastlar xromoplastlarga, rangsiz leykoplastlar xloroplastlarga aylanadi. Tuban yashil o'simliklarda odatda, faqat bir xil plastid- xromatoforalar bo'ladi.

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

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

Plastidlarning shakli odatda, uzunchoq bo'lib, uzunligi 5-10 mkm, yo'g'onligi 2-4 mkm bo'ladi. Ammo, ba'zi suvo'tlari xromatoforalarining uzunligi 50 mkm ga yetadi. Ularning soni hujayrada bittadan (tuban suvo'tlari-xlamidomonadada) 100 tagacha (yuksak o'simlik) bo'lishi mumkin. Tamakining hujayrasida ularning soni hattoki, 1000 tagacha yetadi. Yuksak o'simliklarning barg hujayralarida plastidlar 20-50 dona bo'ladi.

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



33-rasm. Plastidlarning tuzilish xillari: a-xloroplast, b-leykoplast, c-aminoplast va d-xromoplastlarning tuzilishi: 1-tashqi membrana, 2-ichki membrana, 3-matriks (stroma), 4-stroma lamellalari, 5-granalar, 6-tilakoid, 7-kraxmal donachalar, 8-lipid tomchilari.

Yuksak oʻsimliklarning yetilgan plastidlarining ichki membranasi ikki xil tipda tuzilgan boʻladi. Bular-stromaning yassi, uzun **lamellalari**, yassi disksimon vakuola yoki yopiq xaltachalarning membranalari-**tilakoid**lardir, ularning har birini **plastina** deb ham ataladi. Tilakoidlar taxlab qoʻyilgan tangachalarga oʻxshash shaklni hosil qiladi, ularni **granalar** deb ataladi. Ular stromaning yassi xaltasimon burmachalari-lamellalarda joylashadi. Lamellalar plastidning uzunasiga stromada tarmoqlanib bir tekislikda yotuvchi toʻrsimon strukturani hosil qiladi. Ammo, turli tekisliklarda joylashgan lamellalar bir-birlari bilan qoʻshilib ketmaydilar. Shunday qilib, stroma lamellalari xloroplastning qirralarini

birlashtiradi. Bitta qirrada 50 tagacha tilakoid joylashadi. Qirralarning soni yuksak o'simlik xloroplastidlarida 40-60 ta bo'ladi. Qirralarning tarkibiga tilakoidlardan tashqari lamellalarning bir qismi ham kiradi. Tilakoidlar bir-biriga shunday yaqin joylashadiki, ularning tashqi membranalari bir-biriga juda yaqin joylashganligi uchun birikkan zich qavatni hosil qiladi. Ammo, tilakoid xaltachalar doimo berk bo'ladi va hech qachon stroma lamellalari bo'shlig'i bilan tutashmaydi(ilovalar,18).

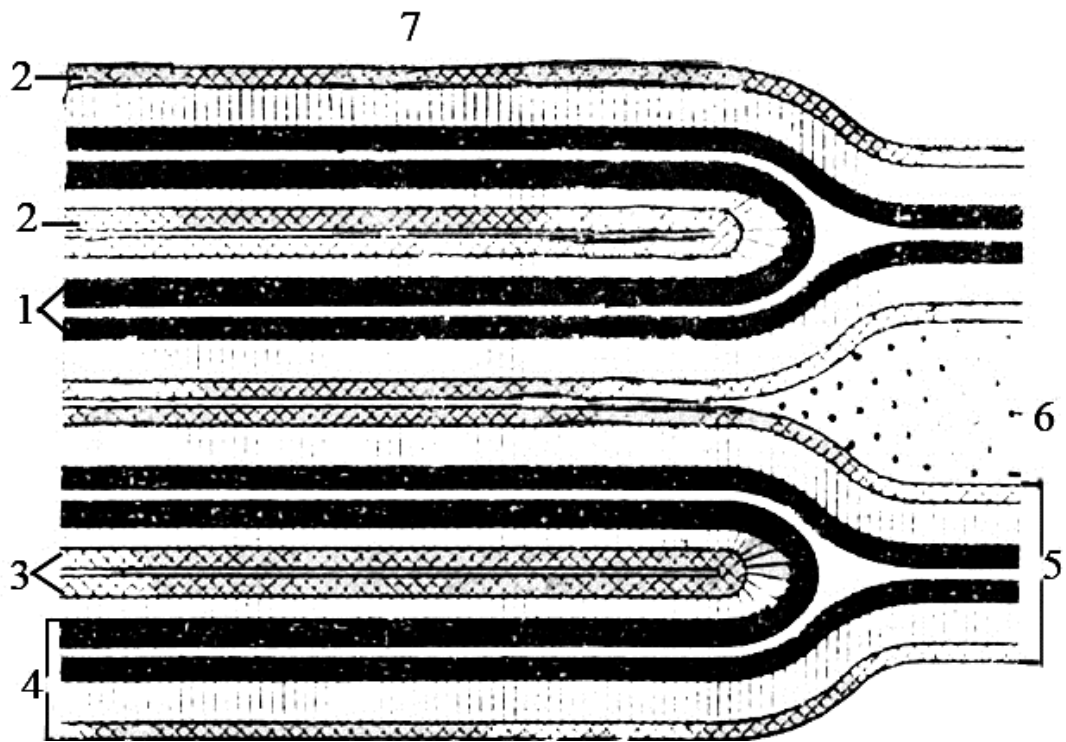
Xloroplastlar tilakoidlarining ichki membranalarini elektron mikroskopik tekshirishlar ularni subbirliklardan tuzilganligini ko'rsatdi. Ularning qalinligi 10 nm, yuzasi 18,5 – 15,5 nmga teng. Bu subbirliklar **kvantosomalar** deb ataluvchi fotosintetik birlikka to'g'ri keladi. Kvantosomalar xlorofill,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

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

Xloroplastlarning yashil pigmenti tilakoidlarning ichida joylashadi, shuning uchun stroma rangsiz ko'rinadi. Xlorofill donachalari kattaligi 70-120 Å keladigan globulalardan tuzilgan, globulaning ichida esa kvantosomalar bo'lib, ular fotosintezni amalga oshiradi. Har bir plastid tashqi tomonidan oqsil molekulalari qavati bilan chegaralanadi, ularning oralig'ida xlorofill va lipid molekulalari joylashadi(34 rasm).

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

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



34-rasm.Xloroplastning makromolekulyar tuzilish sxemasi.
1-oqsil, 2-lipid molekulalari, 3-xlorofill donachalari, 4- elementar membrana, 5-lamella,6-stroma, 7-granalar.

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

Fotosintez apparatining pigmentlari

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

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

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

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

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

Agar biron o'simlik urug'ini qorong'i sharoitda undirib, unib chiqqan niholni qorong'i yerda o'stirsak, bunday o'simlik yashillana olmaydi. Uning rangi sariq yoki och sariq tusga kirib qolaveradi. Bunday o'simlikka **etiollangan o'simlik** deb ataladi. Etiollangan o'simlik qorong'ida qoldiraverilsa, u oziqlana olmay oxiri nobud bo'ladi. Lekin bunday o'simlik yorug'likka olib chiqilsa, uning plastidlarida xlorofill sintezi boshlanib, asta-sekin yashillana boradi, o'simlik havodan oziqlana boshlaydi.

Tuban o'simliklarning ba'zilar, qulay oziqlanish va temperatura sharoitida qorong'ida ham normal rivojlanib, yashillana oladi. Masalan, peladiktion yashil bakteriya qorong'ida chiriyotgan organik moddalar hisobiga geterotrof oziqlanadi. Bunday qobiliyatni ko'k-yashil suvo'tlardan nostokda, ba'zi yashil suvo'tlarda,

moxlarda, ayrim paporotniklarda uchratish mumkin. Hatto, ba'zi ninabargli o'simliklarda ham qorong'ida o'stirilganda u qadar kuchli bo'lmasada, har holda yashillanish hollari kuzatilgan. S.I.Lebedev fikricha, bu hol ochiq urug'lilar evolyutsiya jihatidan, yopiq urug'lilarga qaraganda paporotniklarga yaqin turishini ko'rsatadi.

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

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

Fotosintez

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

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

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

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

Uzoq vaqtlargacha yorug‘lik yashil o‘simliklarga nima uchun kerakligi, xlorofill pigmentlarining nima ahamiyati borligi muammo bo‘lib kelgan. XIX asr o‘rtalarida amerikalik olim Djon Dreper, so‘ngra nemis olimlaridan Glius Saks va Vilgelm Pfefferlar o‘zlarining tajribalari asosida yorug‘lik o‘simliklarga plastidlarni qo‘zgatuvchi ta’sir qilishi uchun zarur degan xulosaga keldilar.

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

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

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

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

Keyingi yillarda fotosintez jarayonida uglerodning taqdirini aniqlash uchun radiofaol karbon S^{14} qo‘llanila boshlandi. Bu ishlar fotosintez mexanizmini aniqlashda katta samara berdi. SO_2 atmosferasida olib borilgan tajribalarning

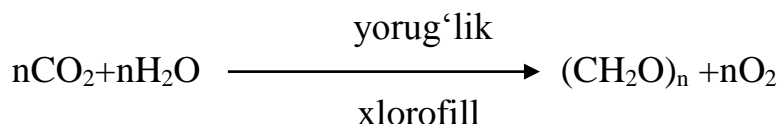
dastlabki sekundlarida S^{14} ning turli moddalarda, keyin fosforqlisrin kislotasida, monosaxaridlarda, saxarozada va bir qancha vaqtdan keyin kraxmalda va oqsilda paydo bo'lishi aniqlandi. Bu fotosintez jarayoni qator bosqichlarda borishini ko'rsatadi.

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

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

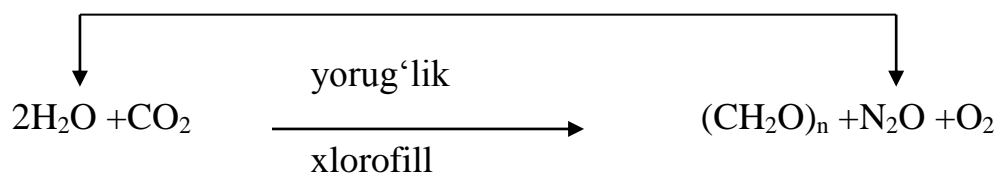
Xloroplastlarda fotosintetik jarayonlar ketadi va bunda karbonat angidridni bog'lab, oxiri qandni sintezlaydi, kislorodni esa ajratib chiqaradi. Yashil o'simliklar yashil pigmentlari yordamida quyoshning yorug'lik energiyasini yutadi va uni kimyoviy energiyaga aylantiradi. Muayyan to'lqin uzunlikka ega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

Fotosintezning ixcham holdagi reaksiyasi quyidagicha:



Bu yerda eng muhim yakuniy jarayon- karbonat angidridni bog'lash, suv ishtirokida karbonsuvlarni hosil qilish va kislorodni ajratishdir. Ajralgan kislorod

molekulasi suvning gidrolizidan hosil bo‘ladi. Binobarin, yuqoridagi formulani quyidagicha yozish mumkin:



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

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

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

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

Xromoplastlar

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

Xromoplastlarning sariq, qizil, jigar rang, to‘q sariq, qo‘ng‘ir-qizil rangda bo‘lishi ularning stromasida xilma-xil karotinoidlarning mavjudligidir. Karotinoidlar deb ataluvchi pigmentlardan karotin ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}$), ksantafill ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}_2$), lapksantin ($\text{S}_{40}\text{N}_{56}\text{O}_3$)larni ko‘rsatish mumkin. Hozir fanga karotinoidlarning 58 turi ma’lum. Turli o‘simlik xromoplastlaridagi karotinoidlarning turi va ularning miqdoriy nisbatlari

turlicha bo'ladi. Qizil sabzining har 100 g ho'l ildiz mevasida 5,4 -19,8 mg gacha karotin va oz miqdorda likopin bo'ladi.

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

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

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

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

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

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

Leykoplastlar

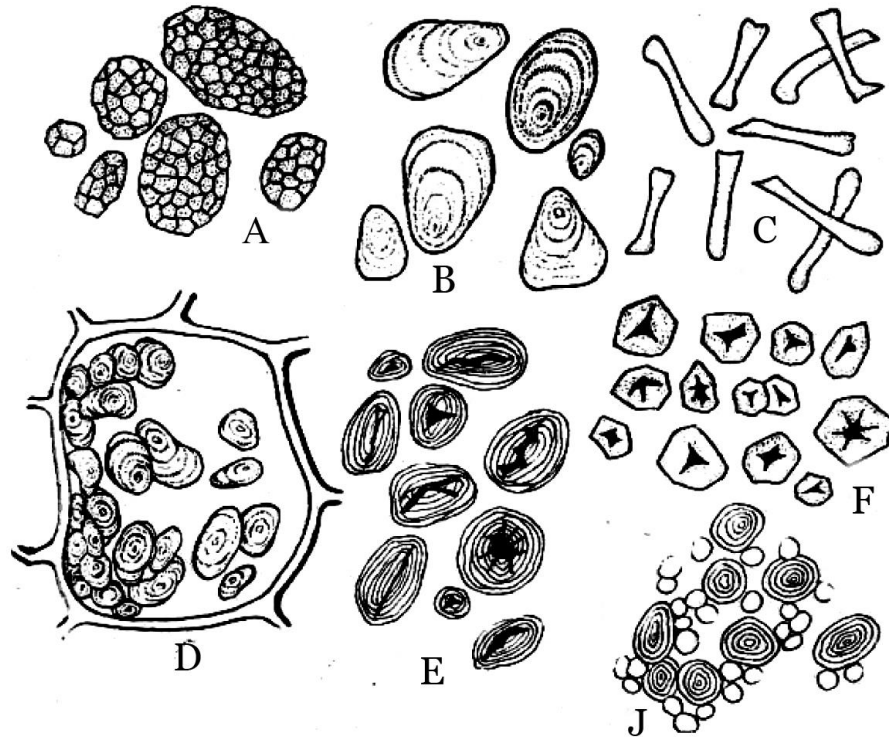
1854 yilda Kryuger plastidlar orasida eng mayda, rangsiz va aniq shaklga ega bo'lmagan leykoplastlarni topdi. Ularning ichki tirik massasi qo'shqavat membrana bilan qurshalgan bo'lib, ichki strukturasida lamellalar juda oz bo'ladi. Lekin leykoplastlar yorug'lik ta'sirida ichki lamellalar strukturasini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

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

Stromasida glyukozaning polimerlash qobiliyatiga ega bo'lgan leykoplastlarga **amiloplastlar** deb ataladi. Lekin proplastidlarda ham, kunduzi barg xloroplastlarida ham mayda donachalar holida fotosintezdan hosil bo'lgan glyukozadan kraxmal sintezlanadi, uni **birlamchi kraxmal** deb ataladi. Tunda, ya'ni qorong'i sharoitda bu kraxmal gidrolizlanib saxarozaga, to'plovchi to'qimaga borib amiloplastlarda **ikkilamchi kraxmalga** aylanadi. Kraxmal donachalari g'alladoshlarda ikki xil bo'ladi. Chunonchi bug'doy, arpa, qora bug'doyda oddiy, sholi, sulida murakkab donachalar holida bo'ladi. G'alladoshlar va kartoshkada kraxmal donachalarining ontogenezini Frey-Vissling shunday tasvirlaydi: bug'doy, arpa va qora bug'doy amiloplastlari stromasida kraxmal to'planadigan birlamchi xilum (kindik) bir joyda hosil bo'ladi. Xilum atrofida sutka davomida bir qatlam kraxmal o'rnashib, kraxmal donachasining diametri oxiri 20-30 mmk ga yetadi. Bunday yirik kraxmal donachasining shakli disksimon bo'ladi. Bu tipdagi kraxmal donachasining xilumi markazda joylashib, uning sutkalik qatlamlari xilum atrofida barobar qalinlikda konsentrik o'rnashadi. Shuning uchun bunday donachalarga **konsentrik**

donachalar deb ataladi. Bunday yirik donachalar gullashdan 6-9 sutka o'tganda paydo bo'ladi. Gullashidan 9-12 kun keyin ancha mayda va ko'p sondagi kraxmal donachalari hosil bo'ladi. Eng kattasining diametri 10 mmk keladigan bu donachalar mitoxondriyalarga o'xshab ketganligi uchun, ularni «**mitoxondriya kraxmali**» deb ham yuritiladi. Lekin elektron mikroskopik tekshirishlar, amiloplastlarda mayda va yirik donachalar hosil bo'lishini ko'rsatdi. Amiloplastlarda kraxmalning birlamchi markazlari paydo bo'lishidan 3 sutka keyin, plastid membranasining sirtida pufaksimon o'simtalar hosil bo'ladi. Shunday qilib, sferik amiloplast oraliqlaridagi stroma pufakchalar bilan to'lib ketadi. Ular leykoplastlardan uzilib chiqadi yoki u bilan tutash holida qolib, ichi kraxmal bilan to'ladi. Ikkala xil kraxmal donachalari o'simlik gullashidan 24 sutka o'tar-o'tmas yetilib bo'ladi. Mayda kraxmal donachalarining ultrastrukturasida ham qavatlar kuzatiladi. Kraxmal donachalaridagi qavatlar soni ularning necha sutkada yetilganini ko'rsatadi. Sholi va sulida amiloplastlar stromasida ko'p sonda xilumlar hosil bo'lib, ular kundan-kunga yangi kraxmal qatlami hisobiga o'sib boradi va bir-birlariga tegib, siqilish natijasida ko'p burchakli shaklga kirib qoladi. Hosil bo'lgan murakkab kraxmal donachasidagi bu mayda kraxmal donachalari orasida stroma qoldig'i qoladi. Shuning uchun murakkab kraxmal donachalari osonlik bilan mayda donachalarga parchalanib ketadi. Sholining bu kraxmal donachalari juda mayda bo'lib, undan yuqori sifatli upa tayyorlanadi.

Kartoshka kraxmali oddiy va yarim murakkab donachalar holida bo'lib, uning qatlamlari ekssentrik joylashadi, hamma qatlamlarining bir tomoni yupqa, boshqa tomoni qalin bo'ladi. Bu qatlamlar optik mikroskop ostida, suvli muhitda yaxshi ko'rinadi. Lekin bu qatlamlarning hosil bo'lishi sutkalik rejimga bog'liq emas. Mikroskopda ko'rish mumkin bo'lgan keng qatlamlar 18,5 soatda hosil bo'lsa, eng yupqa qavatlarning hosil bo'lishi 2 soat davom etadi. G'alladoshlar kraxmal donachalaridan farqli o'laroq, kartoshka kraxmali donachasining qatlamlari fotosintezning sutkalik rejimiga bog'liq bo'lmagan holda doimiy yorug'likda ham paydo bo'laveradi. Kartoshka kraxmali donachasining kattaligi 70-100 mk ga teng keladi. Kraxmal donachasining morfologiyasi va ichki strukturasi turli o'simliklarda turlicha bo'ladi (35 rasm).



35-rasm. Turli oʻsimliklarning kraxmal donachalari:

A-sulining murakkab kraxmal donachasi, B-kartoshkaning oddiy kraxmal donachasi,

C-sutlama oʻtning, D-yorongul bargi bandi hujayrasining, E-loviyaning, F-makkajuxorining, J-bugʻdoyning kraxmal donachalari.

Mitoxondriya va xloroplastlar oʻrtasidagi oʻxshashlik va farqlar

Mitoxondriyalar membranalari bilan xloroplastlar membranalari oʻrtasida koʻp jihatdan oʻxshashliklar bor. Mitoxondriyalar ham xloroplastlar kabi kuchli rivojlangan ichki membranalar sistemasiga ega. Ayni vaqtda bu ikkala organoidlar hujayra metabolizmi bilan chambarchas bogʻliq boʻladi. Elektron mikroskopda sinchiklab kuzatilganda bu ikkala organoidlar membranalari globulyar shakldaligi koʻrinadi. Nafas olishda yoki fotosintezda elektronlarni tashuvchi fermentlar ikkala organoidlarning ichki membranalari tarkibiga kiradi. Membranalarning bunday subbirliliklari membranada mustaqil harakatlana oladi. Bu hol membranalardagi turli komponentlarni -fermentlarni bir-birlariga izchil taʼsir qilishlariga sharoit tugʻdiradi.

Shunday qilib, elektron tashuvchi turli komponentlarning membranadan olgan o'zni elektronlarni tartibli ravishda tez va ma'lum yo'nalishda fermentdan fermentga tashilishini ta'minlaydi. Elektronlarning tashilishida ishtirok etuvchi oqsillar shakli va o'lchami jihatidan farq qiladi. Shuning uchun mitoxondriya va xloroplastlar ichki membranalari doimiy va bir jinsli bo'lmaydi. Bu membranalarning mozaikasi ham bir-birlaridan farqlanadi. Bundan tashqari bu ikkala organoid o'z membranalari tarkibi bo'yicha ham farq qiladi. Membranalar tarkibining farqlanishi organoidlar funksiyalarining o'ziga xosligidandir. Mitoxondriyalardagi qator fermentlar va ATF sintezi xloroplastlarnikiga o'xshab ketadi. Bunda xloroplast quyoshning yorug'lik energiyasidan foydalansa, mitoxondriyalar quyoshning organik moddalar molekulasiga bog'liq holda kimyoviy bog' ko'rinishiga aylangan energiyasidan foydalanadi. Xloroplast va mitoxondriyalarning o'xshashligi energetik jarayonlarning umumiyliги bilangina chegaralanmaydi. Xloroplastlar ham mitoxondriyalar kabi bo'linadi. Bu jarayonni tirik hujayralarda mikrokinos'yomka yordamida kuzatilgan. Xloroplastlarning bo'linishi ularning ikkilanishidan so'ng yuz beradi. Ularning DNK si yadro DNK sidan farq qilib, kattaligi 40 mkm va xalqali ko'rinishga ega. Har bir xloroplastda 10-50 molekula DNK bo'ladi. Xloroplastlarning ribosomalari ham o'ziga xos bo'ladi. Xlamidomonadalar xloroplasti ribosomasining katta subbirligi 26 ta, kichik subbirligi esa 22 ta oqsil ushlaydi, vaholangki shu turning hujayralari sitoplazmasi ribosomasining katta subbirligi 39 ta, kichik subbirligi 26 ta oqsil ushlaydi. Xloroplastlarning tRNK va iRNKlari mitoxondriyalarnikiga o'xshaydi. Xloroplastlarning DNKsi sutemizuvchilarning mitoxondriyanikidan 8 marta ko'p va u kamida 100-150 ta oqsilni kodlaydi. Tekshirishlar shuni ko'rsatdiki, xloroplastning genomi o'zining ribosomal RNK sini, qisman iRNK va tRNK ni kodlaydi. Xloroplastning qolgan oqsillarini sintezi haqidagi axborot yadro DNK sida bo'ladi. Umuman olganda, xloroplastlarda o'rtacha 30 ta oqsil sintezlanadi. Shunday qilib, xloroplastlar DNKsi mitoxondriyalar DNK siga nisbatan kengroq axborotga ega ekan.

Oqsil sintezi xloroplastlarda yaxshi o'rganilgan. U xloroplast stromasida joylashgan ribosomalarda amalga oshadi. Bu ribosomalar avval aytilgandek, sitoplazma ribosomalaridan kattaligi, strukturasi va kimyoviy tarkibi jihatidan

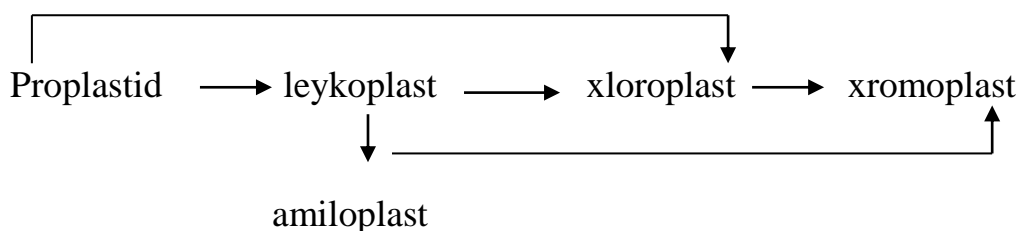
ancha farqlanadi. Oqsil sintezini, xloroplast stromasida joylashgan, diametri 30-35 Å keladigan ingichka ip shaklidagi DNK boshqaradi.

Plastidlarning ontogenezi va funksional qayta qurilishi

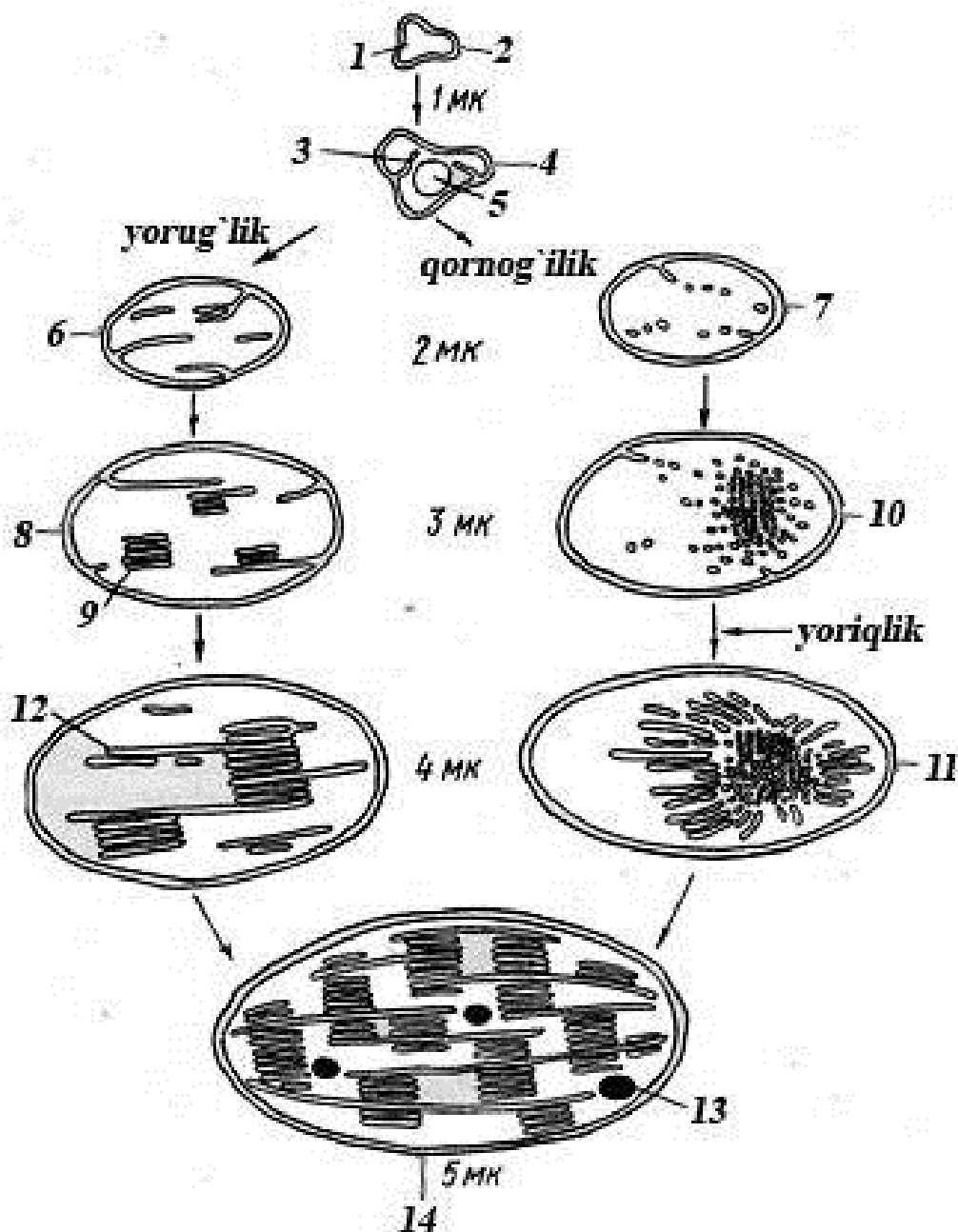
Plastidlarning hosil bo'lishi masalasi bilan ko'pchilik olimlar qiziqishgan.

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

Xloroplastning xuddi shunday teng taqsimlanishi zoosporalarning hosil bo'lishida ham kuzatiladi. Gametalar qo'shib zigota hosil bo'lganda, yadrolar quyilishib ketgach, xloroplastlar dastlab ingichka ko'priqcha orqali birikkan holda bo'ladi, so'ng ular quyilishib ketib, bitta yirik plastidni hosil qiladi. Yuksak o'simliklarda ham xloroplastlarni bo'linishi, oz bo'lsada kuzatilgan. Xloroplastlarning sonini ortishi va turli plastidlarning hosil bo'lishi asosida proplastidlar yotishi isbot etilgan, u quyidagicha shaklda izohlanadi:



Plastidlarning ontogenetik o'zgarishlari qaytmas ekanligi isbotlangan. Yuksak o'simliklarda xloroplastlarning hosil bo'lishi va rivojlanishi proplastidlarning o'zgarishi asosida boradi(36 rasm).



36-rasm. Xloroplastlarning ontogenezi. Chapda-xloroplastlarning yorug'likda normal, o'ngda-ularni qorong'ida rivojlanishi. 1-stroma; 2-inisial tanacha; 3-ichki membrananing ichkariga o'sib kirishi; 4-proplastida; 5-kraxmal donachasi; 6-ichki lamellyar tizimning hosil bo'lishi; 7-ichki membranadan hosil bo'lgan pufakchalar; 8- grana hosil bo'lishi; 9-grana; 10-prolamellyar tanacha; 11-lemellaning hosil bo'lishi; 12-stroma lamellasi; 13-yog' tomchisi; 14-to'liq shakllangan xloroplast.

Proplastidlar qo'shmembranali mayda (0,4-1mkm) pufakchalar hisoblanadi. Ular sitoplazma vakuolalaridan qo'sh membranali va ichidagi narsalari ancha zich ekanligi bilan farqlanadi. Ichki membranadan mayda o'simtalar va vakuolalar hosil bo'lishi mumkin. Proplastidlar ko'proq bo'linayotgan o'simlik

hujayralarida uchraydi, ularning sonini ortishi bo'linish yo'li bilan sodir bo'ladi. Proplastidlarning keyingi taqdiri o'simlikning rivojlanishi sharoitiga bog'liq.

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

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

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

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

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

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

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

V qism.Membranaga ega bo'lmagan organellalar

XVIII bob.Hujayraning tayanch- harakat tizimi

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

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

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

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

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

Protoplazmaning oqishi - sikloz

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

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

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

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

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

Muskullar qisqarishi

Muskul to'qimasi hujayralarining sitoplazmasida qisqaruvchi ipchalar-**miofibrillar** bo'ladi. Ular ayniqsa, skelet muskullarida, yurak muskuli va silliq muskullarda ko'plab bo'ladi. Skelet va yurak muskulida miofibrillar o'ziga xos tuzilgan bo'lib, ular ko'ndalang yo'lli bo'lib ko'rinadi. Yorug'lik mikroskopida miofibrillar tutamining barcha qismlari bir xil emas, unda qoramtir va oqish qismlar bo'ladi. Qoramtir disklarni **anizotrop disk** deb (A-disk), oqishlarini **izotrop disk** deb (I-disk) ataladi. I-disk Z chiziq orqali ikkiga ajraladi. Har bir miofibrill (yo'g'onligi 0,5 mkm) navbatlashib joylashadigan qismlardan tuzilgan bo'ladi: $A+0,5I+Z+0,5I+A+0,5I$.v.b. Shunday qilib, miofibrillning tuzilish va funksional birligi ikki Z chiziqlarining oralig'i-**sarkomera** ekan. Sarkomeraning kattaligi bo'shashgan holda bir xil (hayvonning turiga qarab 1,8-2,8mkm) bo'ladi. Sarkomeraning tuzilishi elektron mikroskop orqali o'rganildi. Ma'lum bo'lishicha, miofibrill o'z navbatida yana ham ingichkaroq ipchalar-**protofibrillardan** tashkil topar ekan, ularning diametri sarkomeraning turli qismlarida turlicha bo'ladi. I disklarda uzunligi 1 mkm atrofida bo'lgan ingichka (7nm) iplar, A disklarda ingichka iplardan tashqari uzunligi 1,5 mkm bo'lgan yo'g'on (16 nm) iplar ham bo'lar ekan. Protofibrillar bir-biriga parallel holda joylashadi, biri ikkinchisiga o'tmaydi. Agar e'tibor berib qaralsa, sarkomeraning uzunasiga protofibrillarning uchta: Z chiziq bilan birikkan ingichka, keyin yo'g'on va yana Z chiziq bilan birikkkan ingichka qismlar ko'zga tashlanadi. A disk zonasida yo'g'on fibrilldan tashqari Z chiziqdan keladigan ingichka fibrillni oxiri joylashadi (ilova,19).

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

globulyar “**boshcha**”ni hosil qiladi, u ATF aza faolliligi ega bo‘lib, aktin bilan bog‘lanib aktomiozinni hosil qiladi, u esa qisqarish xususiyatiga ega bo‘ladi.

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

Aktin protofibrillari bir uchi orqali Z disk bilan bog‘langan. Z disk tarmoqlangan α -aktin oqsil molekulasidan iborat, u miofibrillarga ko‘ndalang joylashgan fibrillyar to‘rni hosil qiladi. Z diskga ikki tomondan qo‘shni sarkomeralarning aktin iplari birikadi. Z disklarning vazifasi sarkomeralarni bir-biriga bog‘lashdan iborat, ular qisqaruvchi strukturalar hisoblanmaydi. Umuman olganda, muskulda qisqaruvchi, o‘z uzunligini qisqartuvchi molekula yo‘q. Qisqarishni yuzaga kelishi Z disklar orasidagi masofani kichrayishi, ya‘ni sarkomeralar uzunligini kichrayishi hisobiga amalga oshadi. Muskul qisqarishi mexanizmi miofibrilda joylashgan barcha sarkomeralar oralig‘ini bir vaqtda kichrayishidan iborat. G.Xaksli muskullar qisqarishi asosida yo‘g‘on va ingichka iplarni bir-biriga nisbatan siljishi yotadi, degan fikrni ilgari surdi. Bunda yo‘g‘on-miozinli iplar aktinli iplar orasiga kiradi va Z disklarini bir-biriga yaqinlashtiradi. Bu **sirpanuvchi iplar** modeli faqat ko‘ndalang yo‘lli muskullarni emas, balki barcha qisqaruvchi strukturalarning qisqarishini tushunishga imkon beradi. (ilova,20).

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

Muskul hujayralaridan boshqa hujayralar ham harakatlana oladi, ayrim qismlari qisqara oladi. Ularda ko‘ndalang chiziqli fibrillar yo‘q, bunday

hujayralarda harakat jarayonlari turli xil mikrofilamentlar yordamida amalga oshadi.

Mikrofilamentlar

Mikrofilamentlar deyarli barcha hayvon va o'simlik hujayralarida topilgan. Ular uzunligi 7 nm keladigan ingichka oqsil ipchalardir. Mikrofilamentlar ayniqsa, sitoplazmaning yuza (kortikal) qatlamida, harakatchan hujayralarning psevdopodiyalarida uchraydi va turli yo'nalishlarda bir-birini kesib o'tuvchi ingichka ipchalardan iborat to'rni hosil qiladi. Bundan tashqari, ular ingichka ichakning epiteliysi hujayralarida ham uchraydi va hujayraning tanasi bo'ylab o'tadigan tutamlarni hosil qiladi.

Lyuminessent mikroskop orqali mikrofilamentlarning tarkibida aktin va boshqa oqsillarning borligi aniqlangan. Mikrofilamentlarni to'qimalar kulturasida fibroblastlarda o'rganish qulay ekan, chunki ular shisha idish bo'ylab faol harakatlanadi. Agar uni shishadan ajratilsa, u yumaloqlashib oladi. Oynaga yopishib olsa, yuza bo'ylab cho'ziladi. Bunda u bir necha ko'rinishni (bosqich) namoyon qiladi: yopishishni boshlanishi, radial yassilanish va qutblanish(Vasilev, Gelfrand,1981,). Hujayra substratga o'tirgach radial cho'zilishni boshlarida harakatlanish xususiyatini namoyon qiladi, o'z atrofiga psevdopodiyalarni chiqaradi, ularning uchlari substratga yopishadi. Bunday hujayralar radial yassilangandan so'ng qutblana boshlaydi. Bu vaqtda psevdopodiyalar hujayraning bir tomonida, uning faolroq qismida qoladi. Sitoplazmaning xuddi shu qismi fibroblastni harakat yo'nalishini belgilaydi-hujayra qutblanish bosqichiga o'tib harakatlana boshlaydi (ilova,21), hujayraning boshqa yuzalari faolligini yo'qotib, barqaror bo'lib qoladi.

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

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

Shu metod yordamida hujayrada qisqarish jarayonida ishtirok etuvchi miozin, α -aktin, tropomiozin bo'lishi aniqlandi (ilova,22).

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

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

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

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

Mikrofilament tutamlari hujayraning harakatida va uning alohida komponentlarining harakatini ta'minlovchi kuchli qisqaruvchi strukturalarni paydo bo'lishida qatnashadi. Ehtimol, hujayra ichidagi barcha organellalarning harakati ham mikrofilamentlar bilan bog'liq bo'lsa kerak. Sitoplazmaning harakati-**sikloz** ham shu bilan bog'liq.

Oraliq filamentlar

Oraliq filamentlar mikrofibrillar deb ham atalib, yo'g'onligi 10 nm ga teng bo'ladi, shuning uchun ularni **10 nm filamentlar** (100Å) deb atashadi. Ular odatda tutamlar hosil qiladi va asosan sitoplazmaning periferiyasida joylashadi, ammo ularni yadro atrofida joylashganligi ham kuzatilgan (ilova,23). Kimyoviy tarkibi jihatidan ular turli-tuman bo'ladi. Masalan, epiteliy hujayralarida **keratin** (**tonofilamentlar**), mezenxima hujayralarida-**vimentin**, muskul hujayralarida-

desmin, nerv hujayralarida-**neyrofibrill** oqsili ko‘rinishida uchraydi. Oraliq filamentlar asosan mexanik, skelet yoki sinch vazifasini bajaradi. Ko‘pchilik epiteliy hujayralarida, ayniqsa teri epiteliysida ular yo‘g‘on tonofibrill tutamini hosil qiladi. Ular bu hujayralarga egiluvchanlik, taranglik va mustahkamlik beradi. Bular ko‘pchilik desmosomalar bilan birikib, haqiqiy mexanik funksiyani namoyon qiladi.

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

Mikronaychalar

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

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

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

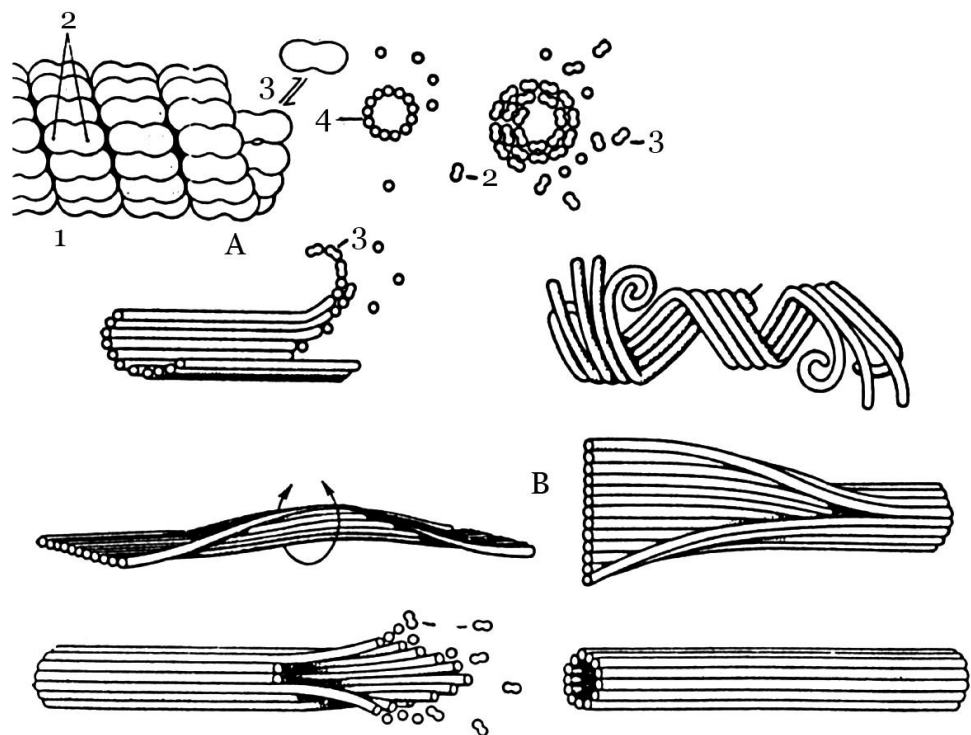
Mikronaychalar sitoplazmada erkin, ba‘zan vaqtinchalik to‘plamlar hosil qilib joylashadi. Masalan, o‘simlik va hayvon hujayralarida duk iplarini hosil qiladi. Ular murakkab tuzilgan sentriola va bazal tanachalar tarkibiga kiradi. Mikronaychalar kiprik va xivchinlarning tuzilish birligi hisoblanadi. Mikronaychalar to‘g‘ri, tarmoqlanmagan, ichi bo‘sh silindrlardir. Ularning tashqi

diametri 24 ± 2 nm, ichkisi 15 nm, devorining qalinligi 5 nm. Mikronaychalar devori zich joylashgan, kattaligi 5 nm atrofida bo'lgan yumaloq subbirliklardan iborat. Elektron mikroskop ostida mikronaychalarning ko'ndalang kesimida 13 ta subbirlik ko'rinadi, ular bir qavatli xalqani hosil qiladi. Ajratib olingan mikronaychalarni turli metodlar orqali o'rganish, ularning devori ipsimon strukturalar (protofilament) bo'lib, ular uzunasiga joylashgan 5 nm keladigan globulalardan tuzilganligini ko'rsatadi. Bu globulyar fibrillar bir-biriga zich joylashib, mikronaycha devorini hosil qiladigan xalqasimon qatlamlarni shakllantiradi. Sodda hayvonlarning kiprik, xivchin, bo'linish dukining mikronaychalari o'xshash tuzilish va xususiyatga ega. Ular faqat mikronaychalar uchun xos bo'lgan oqsil- **tubulinlardan** tuzilgan. Elektroforez metodini qo'llash orqali mikronaychalarda ikki xil: α - va β - tubulinlar bo'lishi aniqlandi. Ular **dimerlarni** hosil qiladi va mikronaychalar devorini tashkil qiluvchi subbirliklar hisoblanadi.

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

Mikronaychalarning hosil bo'lish jarayoni (sborka) o'z-o'zini yig'ish asosida bo'ladi. Buni kerakli sharoitlarni yaratib, 37^0 S da probirkada amalga oshirish ham mumkin. Muhitga tayyor mikronaychalar ko'shish orqali tubulinlarni polimer holiga o'tishini tezlashtirish mumkin. Shuningdek, probirkada mikronaychalarni parchalash (razborka) yoki depolimerlash ham mumkin, buning uchun muhitga Ca^{++} ionlari yoki kolxisin qo'shiladi. Tabiiy sharoitda sitoplazmada doimo mikronaychalarning yig'ilishi va parchalanishi yuz berib turadi (37 rasm). Tirik hujayralarda yangi mikronaychalar sentriollarda, bazal tanachalarda, mitotik xromosoma kinetoxorlarida hosil bo'ladi, ular "**mikronaychalar shakllanishi markazlari**" hisoblanadi.

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



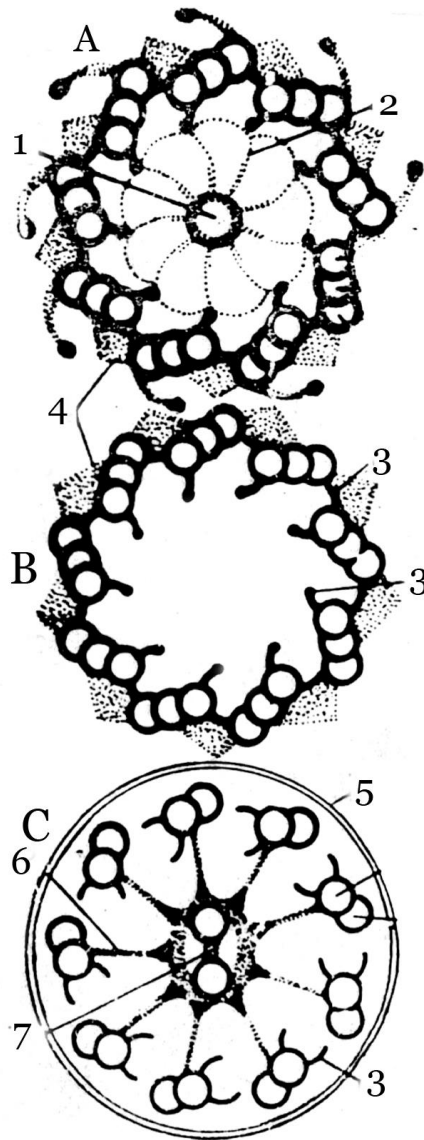
37-rasm. Mikronaychalar.

A-mikronaychalarda tubulin subbirliklarining joylashish sxemasi. B-mikronaychalarning tubulinlardan yig'ilishi. 1-subbirliklarni spiral joylashuvi, 2-subbirliklarning ikki qismdan tuzilganligi, 3-subbirliklarning ajralib, qayta birlashuvi, 4-mikronaychanning ko'ndalang kesigi

Sentriolalar

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

Ba'zi ob'ektlarda sentriolalar juft (**diplosoma**) bo'lib, sitoplazmaning oqish zonasi bilan o'ralgan, undan radial holda ingichka fibrillar tarqaladi, uni **sentrosfera** deb ataladi. Sentriola va sentrosfera birgalikda hujayra markazi yoki **sentrosomani** hosil qiladi. Sentriolalar hayvon hujayralarida doimo bo'ladi, ammo sodda hayvonlar, yuksak o'simlik va tuban zamburug' hujayralarida kuzatilmagan. Hujayraning bo'linishida sentriolalardan bo'linish duki hosil bo'ladi va qutblarga joylashadi. Sentriolalarning nozik tuzilishi elektron mikroskop yordamida o'rganildi (38-rasm).



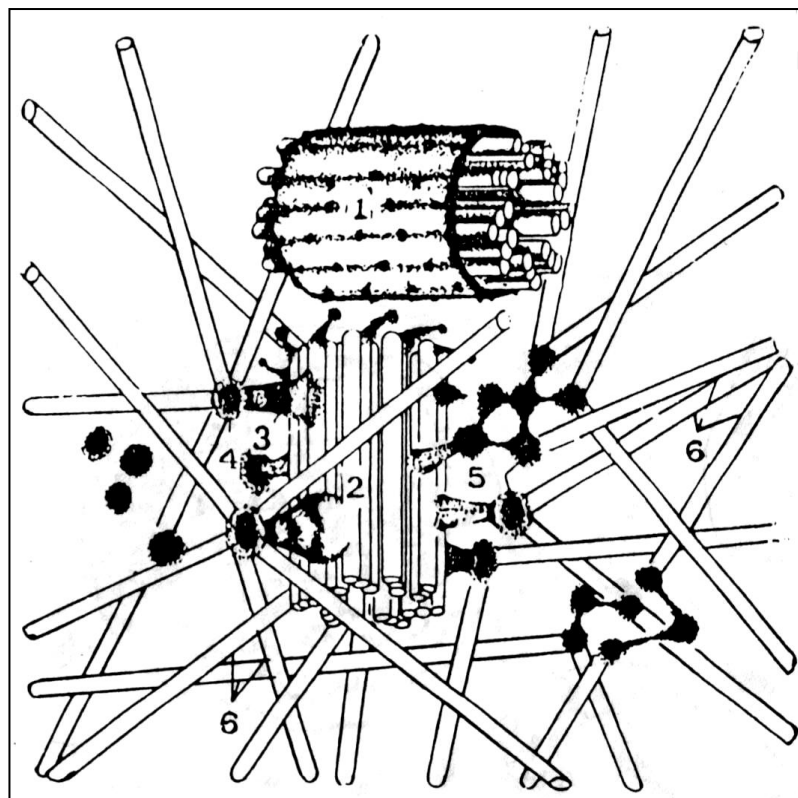
38-rasm. Sentriola va kiprikchalarning ko'ndalang kesmasi sxemasi. A-sentriolaning proksimal qismi, B-distal qismi, C-kiprikchaning kesmasi. 1-markaziy naycha, 2-radial naychalar (spisalar), 3-dastacha, 4-amorf modda, 5-kiprikchani o'rab turuvchi membrana, 6-kiprikning spisasi, 7-kiprikchani mufta bilan o'ralgan markaziy mikronaychalari.

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

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

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

Har bir sentriola atrofida strukturasisiz yoki ingichka tolali matriks bo'ladi. Yana sentriola atrofida bir nechta qo'shimcha strukturalar: **satellitlar**, mikronaychalar moslamalari, sentrosfera hosil qiluvchi qo'shimcha mikronaychalar bo'ladi (39 rasm).



39-rasm. Aksolotl leykotsiti diplosomasining tuzilishi.
1-ona sentriola, 2-qiz sentriola, 3-satellit oyoqchasi, 4-satellit boshchasi,
5-mikronaychalarning birlashish joyi, 6-mikronaychalar.

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

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

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

Bo'linish duki mikronaychalari

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

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

Kinetoxor uzunligi 0,3-0,6 mkm, yo'g'onligi 0,1-0,15 mkm bo'lgan uch qavatli struktura hisoblanadi. Uning periferiyasida ikkita qoramtir (yo'g'onligi 30-50 nm) qavat bo'ladi, u o'rtasidan oqish zona bilan bo'lingan. Tashqi qavat duk mikronaychalari bilan, ichkisi xromosomaning birlamchi qisilmasi bilan bog'liq (ilova,25).

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

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

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

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

ko‘rinadi. Bo‘linish duki tubulinlari xususiyatlari jihatidan boshqa strukturalardagilarga o‘xshaydi.

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

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

Xromosomalarning harakati haqidagi gipotezaning biri **mikronaychalarni yig‘ish va parchalanishiga** asoslangan. Xromosomalar harakati kinetoxor fibrillarining kaltayishi hisobiga bo‘ladi. Bu gipotezaga asosan, qutblarda kinetoxor mikronaychalarning parchalanishi yuz beradi, ammo ular qutblar bilan bog‘liq holda qoladi, natijada xromosomalar ular tomon harakatlanadi. Bir vaqtning o‘zida tubulinlarni qo‘shimcha polimerizatsiyasi hisobiga qutb mikronaychalari uzayadi va ikkinchi bosqichda qutblarga tarqalishiga olib keladi. Bunda tubulinlarni yig‘ish va parchalanishini boshqarishda asosiy rolni Ca^{++} ionlari o‘ynaydi.

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

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

Bazal tanacha, kiprik va xivchinlar

Turli organizmlarning har xil hujayralari maxsus harakat moslamalarga-kiprik va xivchinlarga ega. Yorug‘lik mikroskoplarida ular hujayraning ingichka

o'simalari shaklida ko'rinadi. Ularning asosida sitoplazmada yaxshi bo'yaluvchi mayda donachalar-**bazal tanachalar** bo'ladi.

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

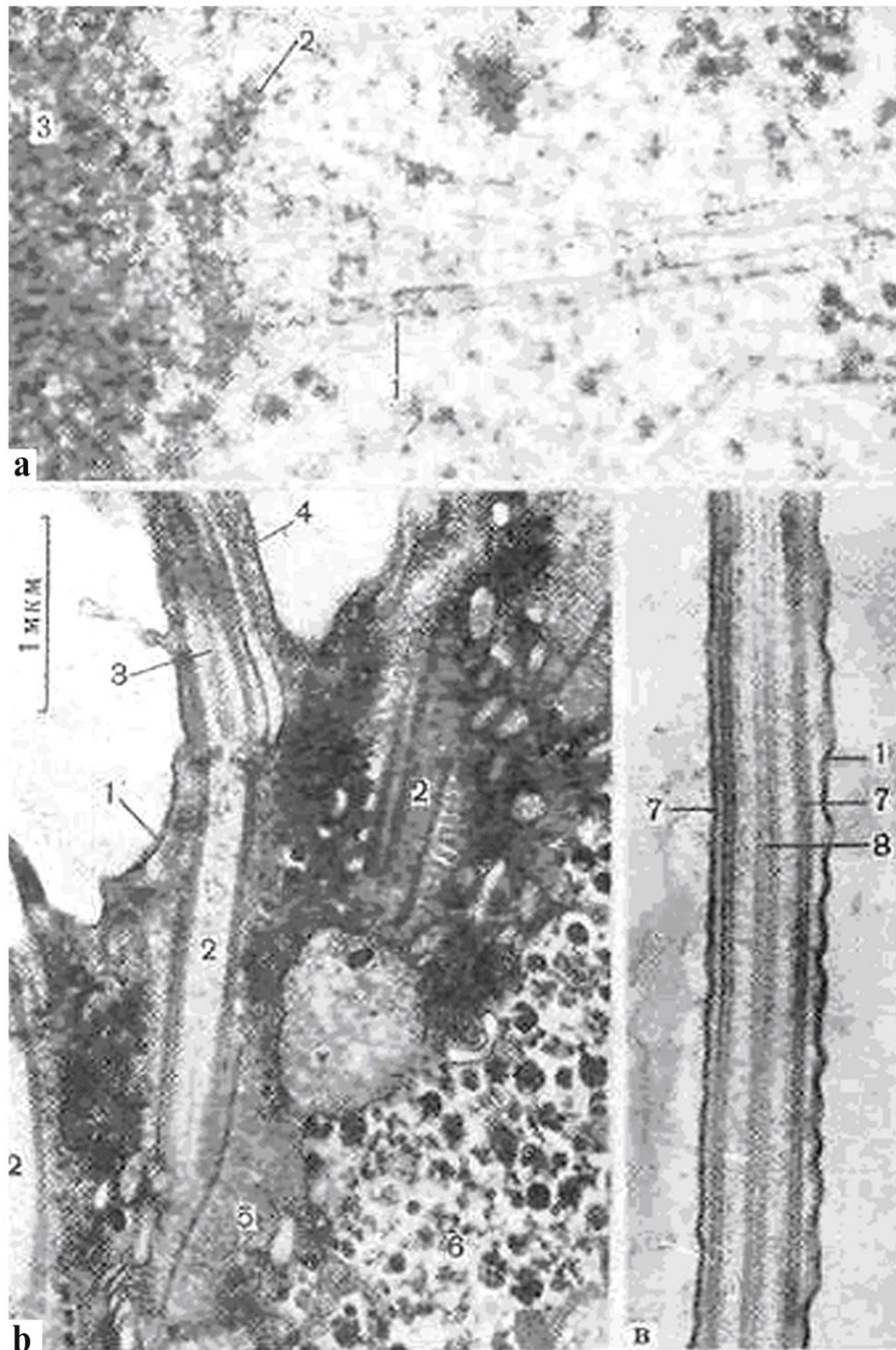
Yuksak o'simlik va yuksak zamburug' hujayralari va ba'zi sodda hayvonlar (sporalilar) kiprik va xivchinlarga ega bo'lmaydi. Hattoki, ularning erkaklik jinsiy hujayralari ham xivchinsiz bo'ladi.

Kiprik sitoplazmaning silindrsimon o'simtasi bo'lib, ularning diametri doimo 200 nm ga teng. U hamma tomonidan sitoplazmatik membrana bilan o'ralgan. O'simtaning ichida asosan mikronaychalardan tuzilgan murakkab tuzilma-**aksonema** joylashadi. Kiprikning pastki-proksimal qismi va bazal tanacha sitoplazmaga botib turadi. Aksonema va bazal tanachalarning diametri bir xil-150 nm bo'ladi (40 rasm).

Kiprikning ko'ndalang kesmasida aksonemaning o'rab turuvchi plazmatik membrana ko'rinadi. U o'z tarkibida bazal tanacha yoki sentrioladan farq qilib, mikronaychalarni aksonema silindrining tashqi devorini hosil qiluvchi to'qqiz guruh dupletlarni tutadi. Mikronaycha dupletlari aksonema radiusiga nisbatan taxminan 10^0 ga burilgan holda joylashadi. Periferik dupletlardan tashqari aksonema markazida bir juft mikronaychalar joylashadi.

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

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



40-rasm. Mikronaychalar: a-duk iplari mikronaychalari(1), kinetoxor(2), xromosoma(3); b-xivchinlining kiprik mikronaychalari; s-kiprikni kattalashtirilgani: 1-plazmatik membrana, 2-bazal tanacha, 3-kiprik, 4-sitoplazmatik o'simta, 5-sitoplazmaning mikronaychalari, 6-glikogen, 7-kiprikning periferik mikronaychalari, 8-markaziy mikronaycha. Bazal tanacha va aksonema bir-biri bilan bog'langan bir butun sistema hisoblanadi. Bazal tanacha tripletining A va V mikronaychalari aksonema dupletining A va V mikronaychalarida davom etadi. Aksonema va bazal tanachaning ichki qismi bir-biridan farqlanadi. Ko'proq, bazal tanachaning aksonemaga o'tish zonasida ko'ndalang plastinka bo'ladi, u bu ikki qismni bir-biridan ajratadi.

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

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

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

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

Kiprik yoki xivchinli hujayralar harakatlana oladilar. Agar hujayra to'qima tarkibida bo'lsa kiprik va xivchinlar suyuqliklarni harakatga keltiradi. Odatda,

hujayra xivchin tutgan tomoni bilan ilgariga harakatlanadi. Ba'zi hayvon spermalarida xivchin orqada joylashib, hujayrani oldinga qarab itaradi.

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

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

Kipriklarning harakati tartibli bo'ladi. Kiprik va xivchinlarning harakatga kelish mexanizmi aniq emas. Hujayradan ajratib olingan xivchin va kipriklarga ATF qo'shilsa harakat tiklanadi. Kiprikni tashkil qiluvchi tubulin qisqarmaydi, qisqaruvchi oqsil uning tarkibidagi **dinein** hisoblanadi, u ATF aza faolligiga ega. Oxirgi vaqtda kiprikning harakatini o'rganishga "sirpanuvchi iplar" (muskullardagi kabi) gipotezasi ilgari surilmoqda.

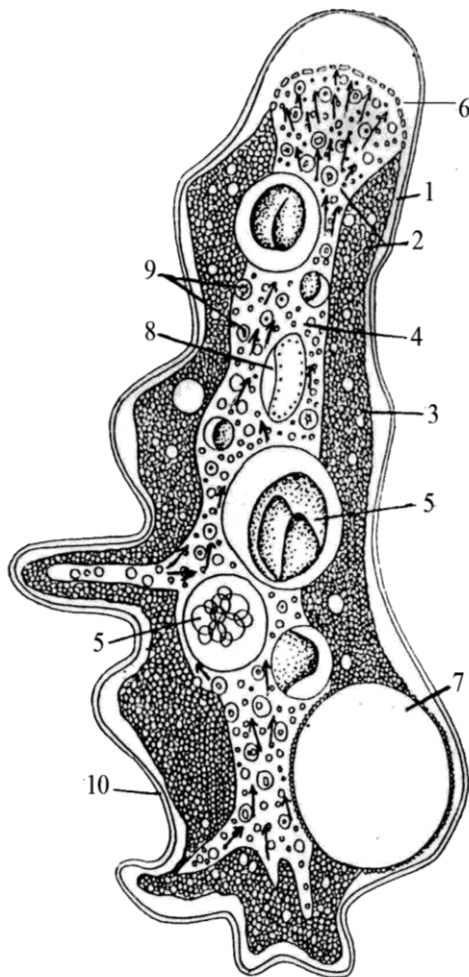
Amyoboid harakat

Amyoboid harakat tirik hayvon hujayrasi hayot faoliyatining mexanik namoyon bo'lishidir. Bunda protoplazma harakati bilan bir vaqtda hujayra ham deformatsiyaga uchraydi; hujayra shaklini faol o'zgartiradi. Psevdopodiylar hosil bo'ladi ularga sitoplazma oqib kiradi.

Bu harakatni amyobalarda osonroq kuzatish mumkinligi uchun **amyoboid harakat** deb nomlangan. Bu harakatni boshqa hujayralarda ham kuzatish mumkin. Masalan, leykotsit, mezenxima, endoteliya va epiteliya hujayralari shunday harakatlanishi mumkin.

Yallig'lanish jarayonlarida leykotsit qon tomirlardan chiqib, amyoboid harakat qilib, yallig'langan joyga boradi. Mastning klassik tekshirishlarining ko'rsatishicha, amyobaning protoplazmasi tiniq ektoplazmadan, ko'proq qismini tashkil qiluvchi granulali endoplazmadan iborat. Ektoplazma psevdopodiylar oxirida ancha kengayib gialinli qalpoqni hosil qiladi. Bu olim endoplazmada ikki qism: harakatsiz periferik qism-**plazmagel** va amyoba harakatlanganda oquvchi

markaziy qism-**plazmozol**ni farqlaydi. Amyobaning oldingi qutbida plazmagel bo'lmaydi yoki yupqa qavatni hosil qiladi, shuning uchun amyobani og'zi bog'lanmagan qopga o'xshatish mumkin. Bunday sharoitda endoplazma (plazmozol) psevdopodiylarga oqib o'tadi, uning orqasidan protoplazmaning qolgan qismlari ham siljiydi (41 rasm,ilova,26).



41-rasm. Amyoboid harakatning sxemasi.

1-ektoplazma, 2-endoplazma, 3-plazmagel, 4-plazmazol, 5-ovqat hazm qilish vakuolasi, 6-gialinli qalpoq, 7-qisqaruvchi vakuola, 8-yadro, 9-kristallar, 10-plazmolemma

Amyoboid harakatni muhim faktorlaridan biri qattiq yuzaga **adgeziya**dir (biron narsaga yopishish). Amyoba suyuqlikda erkin turganda psevdopodiyalar chiqarishi mumkin lekin oldinga qarab harakat kila olmaydi: agar amyoba biror qattiq yuzaga yopisha olsa ilgari lama harakat qilishi mumkin bo'ladi. Amyoboid harakatni

amalga oshiruvchi faktorlarga hujayralarni o'ziga tortish yoki o'zidan itarish xususiyatlariga ega moddalarni ham kiritish kerak.

Taksislar

Bu hodisa hujayraning ta'sirlanuvchanligiga bog'liq bo'ladi. Masalan, eng sodda hayvonlar muhit sharoitining o'zgarishiga javob reaksiyasini ta'sirlovchi faktorga nisbatan harakatlanishida namoyon qiladi. Bunday harakat **taksis** deb ataladi. Hujayra ta'sirlovchiga intilishiga yoki undan qochishiga qarab taksislar musbat yoki manfiy bo'lishi mumkin. Masalan, eng sodda hayvonlar ta'sirlovchi tomon harakat qilsa, **musbat** yoki **to'g'ri taksis** deb, ta'sirlovchidan qochsa, **manfiy** yoki **teskari taksis** deb ataladi.

Taksislar qanday faktorlar ta'sirida yuzaga kelishiga qarab bir necha xil bo'ladi. Yorug'lik ta'siriga javoban bo'ladigan harakatlar **fototaksis** deb ataladi. Masalan, ichida evglenalar bo'lgan akvarium hamma tomonidan bir xilda yoritilsa, ular butun suv qatlamida bir tekis tarqaladi. Akvariumning biror qismi ko'proq yoritilsa, evglenalar ana shu joyga to'planib yorug'likka nisbatan to'g'ri fototaksis namoyon bo'ladi.

Agar ta'sirlovchi kimyoviy modda bo'lsa, bunga javoban harakatlanish **xemotaksis** deb ataladi. Bu tufelkalarda ancha osonroq ko'rinadi. Masalan, probirkaga tufelkali suv quyilsa, bir necha vaqtdan so'ng tufelkalarining hammasi kislorod ko'proq bo'lgan suvning yuqori qatlamiga to'planadi- **to'g'ri xemotaksis** yuz beradi.

Yana bir misol keltiraylik: ikki tomchi tufelkali suv buyum oynasiga alohida-alohida tomizilib, ulardan biriga 1-2 dona osh tuzi kristalidan solinsa va ikkala tomchi 1-1 i bilan torgina suvli ko'prik bilan birlashtirilsa, vaqt o'tishi bilan barcha tufelkalar kristallar bo'lmagan tomchiga o'tishadi-**manfiy** yoki **teskari xemotaksis** yuz beradi.

Taksislar yana temperatura ta'sirida ham yuzaga kelishi mumkin. Bunday harakatlanish **termotaksis** deb ataladi. Buni ham infuzoriya tufelkada oson kuzatiladi. Masalan, tufelkalar bo'lgan suv kapillyarga quyiladi. Uni bir tomonidan muz bilan sovutiladi, ikkinchi tomonidan esa, isitiladi(38-40°S). Bunda tufelkalar

kapillyarni har ikki tomonidan qochadilar-**manfiy termotaksis** yuz beradi va 24-26°S temperaturaga ega bo'lgan o'rta qismiga to'planadi, shu 24-26°S temperaturaga nisbatan **musbat termotaksis** yuz beradi. O'simliklarda ham yorug'lik ta'siriga javob bo'luvchi harakatni kuzatiladi. O'simliklardagi bunday sust harakat reaksiyalari **tropizm** deb ataladi. Agar tropizm yorug'lik tasiriga nisbatan yuz bersa **fototropizm** deb ataladi. O'simliklar yorug'lik ko'p tushgan tomonga qayriladi.

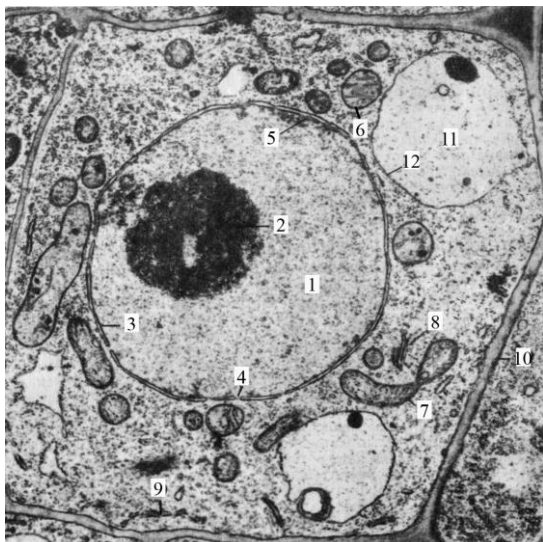
Ba'zi o'simlik hujayralari ta'sirlovchilarga juda tez javob reaksiyasi ko'rsatadi. Masalan, "Tegsaso'lar" o'simligiga tegib ketilsa yoki qorong'ilikka, yo temperatura yuqori bo'lgan joyga qo'yilsa, barglari tezda g'uj bo'lib, so'lib qoladi, ta'sir to'xtatilsa, avvalgi holiga darhol qaytadi.

Xuddi shunday ta'sirga tez javob reaksiyasi rosyanka (shudring) deb ataluvchi o'simlikda ham kuzatiladi. Bu o'simlik hasharotxo'r bo'lib, uning mayda sezuvchi tukchalar joylashgan barglariga qo'ngan hasharotga tuklardan yopishqoq shira ajraladi va hasharotni harakatlanishiga yo'l qo'ymaydi. Bu shira fermentlarga ega bo'lib hasharotni o'zlashib ketishiga imkon beradi.

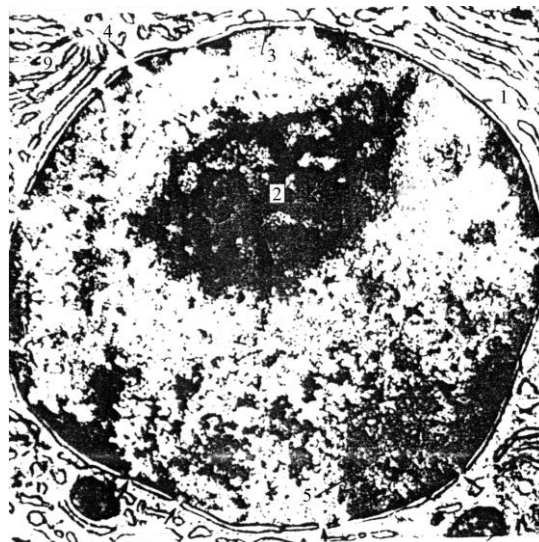
VI qism.Hujayra yadrosi

Eukariotik hujayralarning eng muhim xususiyati sitoplazmadan membrana orqali ajralib turadigan **yadroning** bo'lishidir(42 rasm). Bo'yalmagan tirik hujayralarda yadro bir jinsli pufakchadek ko'rinadi. Ba'zan yirik yoki mayda donachali strukturalar bo'ladi. Hamma hollarda ham o'zining yorug'lik sindirish ko'rsatkichi bilan farqlanadigan yadrocha aniq ajralib turadi. Hujayra nazariyasining mualliflaridan Shleyden va Shvanlar hujayraning o'sishi va rivojlanishida markaziy rolni yadro o'ynashligini taxmin qilgan edilar. Ular, bu rol nimadan iborat va u qanday namoyon bo'lishi haqida aniq tasavvurga ega bo'lmagan bo'lsada, ularning taxminlari keyinchalik to'liq tasdiqlandi.

Yadroning eng muhim ahamiyati shundaki, bu hujayra, to'qima, organ va butun organizm uchun zarur bo'lgan barcha axborotni o'zida tutadi, tinimsiz boradigan barcha fiziologik, biokimyoviy jarayonlarni boshqarib turadi.



A



B

42-rasm. Yadroning tuzilishi.

A-o'simlik,B-oshqozon osti bezi hujayralari yadrosining elektron mikroskopik tuzilishi.

1-yadro, 2-yadrocha, 3-yadro qobig'i, 4-pora, 5-xromatin,6-mitoxndriya, 7-xloroplast, 8-Golji apparati, 9-endoplazmatik to'r,10-hujayra qobig'i, 11-vakuola, 12-tonoplast.

Bakteriyalar va ba'zi ko'k yashil suv o'tlari shakllangan yadroga ega emas; ularning yadrolari yadrochasiz va sitoplazmadan aniq ko'rinadigan yadro membranasi bilan ajralib turmaydi. Lekin yadroning asosiy komponenti irsiy axborotni olib yuruvchi xromosomalar hamma hujayralarda bo'ladi.

Bunday hujayralarni **prokariotlar** deyiladi. Ularning yadro zonasi ham eukariotlarniki kabi rolni bajaradi(ilova,27).

Yuksak o'simliklarning to'rsimon naylari hujayralari, eritrotsitlar hayotining ko'p davrida yadroga ega bo'lmaydi, ammo ular ham ixtisoslashmagan vaqtda yadroli bo'ladi. Yadroning soni turli hujayralarda turlicha, bir yadroli hujayralar tipik hisoblanadi. Ammo, ko'p yadroli hujayralar ham uchraydi.

Ba'zan, bu bir necha hujayralarning qo'shilib ketishidan yuzaga keladi. Masalan, ko'ndalang chiziqli muskullarda, yuksak o'simliklarning sut tomirlarida yadroning soni ko'p, suv o'tlaridan vasheriya hujayralarida hattoki, bir necha yuzta bo'lishi mumkin.

Yadro-sitoplazma munosabati deganda yadroning hajmini sitoplazma hajmiga nisbati tushuniladi. Bu, ma'lum tip hujayralarda, muayyan sharoitlarda o'zgarmas

bo'ladi. Buning ma'nosi shuki, ma'lum hajm yadro, ma'lum massa sitoplazmani nazorat qilish qobiliyatiga ega bo'ladi. Energiya almashish nuqtai nazaridan qaralsa, bu degani yadro hujayrani tegishli axborot bilan turli kanallar orqali ta'minlashini ko'rsatadi.

Ma'lumki, **zigota** maydalanayotganda borgan sari kichik o'lchamli blastomerlar hosil bo'lib boradi, ammo yadro bilan sitoplazma hajmi o'rtasidagi nisbat doimo saqlanadi.

Bir hujayrali sodda hayvon tufelkada odatda ikkita yadro bo'ladi. Ulardan biri genetik axborot manbai bo'lib xizmat qilsa, ikkinchisi hujayraning metabolitik faoliyatini boshqaradi.

Yadroning shakllari har xil va ko'pchilik hollarda hujayraning shakliga mos keladi. Yumaloq hujayralarda yadro yumaloq, cho'ziqlarda, masalan silliq muskul hujayralarida yadro ham cho'ziq bo'ladi. Lekin ko'pchilik hujayralarda yadroning shakli hujayra shakliga mos kelmaydi. Masalan, ko'plab o'simtali nerv, suyak hujayralarida yadro yumaloq bo'ladi. O'simlik hujayralarida markaziy vakuola yadroni hujayra membranasiga surib qo'yadi va uning shakli linzasimon bo'lib qoladi. Leykotsitlarda polimorf, ya'ni turli-tuman shaklda: zanjirsimon, bo'lakchali, hasipsimon, loviyasimon, ba'zi hasharot va o'rgimchaklarning to'ri hujayralarida yadro ko'p tarmoqli bo'ladi(ilova,28). Yadrolarning shaklini bunday turli-tuman bo'lishining sababi aniq emas, ammo uni metabolitik jarayonlarning tezligini orttiruvchi omil deb qarash mumkin.

Yadroning yirik-maydaligi hujayraning shakliga bog'liq. Yadrolarning o'lchami, shakli tashqi muhit ta'siriga, fiziologik holatlariga, ovqat moddalariga, yadro strukturasiga va funksiyasiga qarab o'zgarib turadi.

O'simliklarning turli organlaridagi hujayralar yadrosining o'lchami ham har xil bo'ladi. Yosh hujayralarda yadro hujayraning markaziy qismida joylashadi. Hujayra voyaga yetganda, uning ichida bir yoki bir necha vakuolalar hosil bo'ladi, bu holda yadro sitoplazma bilan birgalikda hujayraning devoriga qisilgan holda joylashadi(ilova,29). Ba'zi hujayralarda vakuola yiriklashib, sitoplazma ingichka iplar holida hujayra markazidan turli yo'nalishlarda kesib o'tadi. Bunday

hujayralarda yadro shu sitoplazmatik iplar bilan o'ralgan holda hujayraning markazida joylashadi.

Hujayraning yadrosi bir butun va murakkab strukturali bo'lib, yadro po'sti, kariolemma yoki nukleolemma, xromatin strukturalari (xromosomalar), yadro shirasi (kariolimfa yoki karioplazma), bir-ikkita, ba'zan bir necha yadrochadan tashkil topgan.

Yadrolarni interfaza yadrosiga (bo'linmayotgan yadro) (ilova,30) va hujayra bo'linishi davridagi yadroga ajratish mumkin.

XIX bob.Yadro qobig'i

Yadro qobig'i Zavarzin va Xarazova (1982)larning fikriga ko'ra yadroning yuza apparati tarkibiga kiradi. Bu apparat uchta asosiy komponentlardan: **yadro qobig'i, periferik zich plastinka va po'ra kompleksidan** tuzilgan. Yadro qobig'i sitoplazmaning umumiy sitoplazma membranali sistemasining ixtisoslashgan qismi hisoblanadi. U yassilashgan sisternlardan tuzilgan bo'lib, u tashqi va ichki membranalaridan iborat. Bu ikki membrana faqat yadro poralari zonasida bir-biriga o'tadi. Bu zonada po'ra kompleksi oqsillari joylashadi. Po'ra kompleksi bo'shliqda to'g'ri joylashgan periferik va markaziy globulalardan tuzilgan. Po'ra kompleksi oqsil globulalari bilan yaqindan aloqada bo'ladigan zich plastinkada yadro matriksining periferik qismini tashkil qiladi. Bu plastinka ichki membrana ostida joylashib, ikki xil vazifani bajaradi. Birinchidan, bu yadro matriksining boshqa strukturalari bilan birga yadro xromatinini tartibli joylashishini ta'minlaydi, ikkinchidan, pora kompleksining tashkil qilish vazifasini bajaradi. Yadro qobig'ining tashqi va ichki membranalari kengligi 20-60 nm keladigan perinuklear bo'shliq orqali ajralib turadi. Yadro membranalari morfologik jihatdan boshqa hujayra ichi membranalaridan farqlanmaydi. Ularning qalinligi 7 nm atrofida bo'ladi.

Yadro qobig'i yadro moddalarini sitoplazmadan ajratib turuvchi ikki qavatli qopga o'xshaydi. Bunday tuzilishga yadro qobig'idan tashqari faqat mitoxondriya va plastidlar membranalarigina ega. Tashqi membrana bevosita hujayra

sitoplazmasi bilan birikkan bo'ladi va uning tuzilishi endoplazmatik to'rt membranasiga o'xshaydi.

Tashqi yadro membranasida ergastoplazma membranasidagi kabi ko'plab ribosomalar joylashadi. Ko'plab kuzatishlar, tashqi yadro membranasining bevosita ergastoplazma kanallari sistemasiga o'tganini ko'rsatdi, bu ikki membranali strukturalarning tuzilishini bir xil ekanligini tasdiqlaydi. Ko'pchilik hayvon va o'simlik hujayralari yadro qobig'ining tashqi membranasini juda notekis, unda turli kattalikdagi bo'rtib chiqqan sitoplazmaga yo'nalgan o'simtalar bo'ladi. Bular tashqi yadro membranasining sitoplazma bilan tegib turgan yuzasini, ba'zan, yuzlab marta orttirib yuboradi.

Ichki membrana xromosoma materiali bilan aloqada bo'ladi. Ba'zi hollarda, ichki yadro membranasini ostida fibroz yoki zich qatlam (lamina) joylashadi, bu hamma organizm hujayralarida ham bo'lavermaydi. Masalan, kalamushning jigar hujayrasida u faqat yadro membranasining lipid komponentini eritib yuborilganda ko'rinadi. Ba'zi leykotsitlarda esa, qo'shimcha ishlov berilmasa ham u ko'rinaveradi. Bundan tashqari, yadro qobig'iga yaqin joylashgan Golji apparati bilan yadro membranasini sistemlari o'rtasida vaqtinchalik aloqalar ham kuzatiladi. Yadro membranasidan pufakchalar ajralib, Golji apparati sistemlariga qo'shiladi, yoki aksincha, Golji apparatidan ajralgan pufakchalar yadro membranasiga qo'shiladi. Ayniqsa, buni mitoz davrida qiz hujayralarda yadro qobig'ini hosil bo'lishdagi ishtirokida ko'rish mumkin. Xullas, yadro membranasini sitoplazmaning membranali strukturalari bilan aloqasi shubhasizdir. Yadro va sitoplazma o'rtasidagi vaqtinchalik dinamik aloqalar yadro qobig'ining ayrim joylarini (lokal) parchalanishi orqali bo'ladi. Buni sutemizuvchilarning neyronlarida kuzatiladi. Bu yo'l bilan ribosoma subbirliklarining yadrodan sitoplazmaga transporti amalga oshadi.

Yadroning ichki membranasida nafas olish fermentlarining to'liq nabori joylashadi, degan fikr tasdiqlanmadi.

Yadro membranasining vazifasi turli moddalarning yadrodan sitoplazmaga va sitoplazmadan yadroga ikki tomonlama transportini ta'minlashdan iborat. Ammo,

yadro qobig'i boshqa membranali strukturalardan farq qilib, o'zida po'ralar (teshiklar)ni ushlaydi(ilova,31).

Teshiklar orqali ancha katta molekulali nukleozitlar, nekleotidlar, aminokislota va oqsillar oson o'tadi. Ammo, po'ralar orqali moddalarning o'tishi osongina amalga oshmas ekan. Elektron mikroskopik rasmlarda ko'rinishicha po'ralar elektron zich material bilan qoplangan bo'lar ekan. Shuning uchun poralar orqali moddalarning o'tishi qandaydir molekulyar darajadagi axborot kanallari orqali boshqariladi deyish mumkin, ya'ni moddalarning o'tishi zaruriyati tug'ilgandagina teshiklar ochiladi, keyin bekiladi.

Kelib chiqishi va biologik ahamiyati jihatidan **zich plastinka** va u bilan bog'liq bo'lgan **murakkab globulyar oqsillar-poralar kompleksi**-yadro membranasi tuzilish va funksional ixtisoslashgan qismidir.

Yadro poralari tashqi va ichki yadro membranalarining birikishidan hosil bo'ladigan diametri 80-90 nm bo'lgan teshiklardir. Yadro poralari oddiy teshik emas, u orqali yadro va sitoplazma moddalari bevosita aloqada bo'ladi.

Yadro teshiklari kompleksi oktagonal simmetriyaga ega. Teshik atrofida uch qator, har bir qatorda 8 tadan globulalar joylashadi. Bir qator yadro tomonda, bir qator sitoplazma tomonda, uchinchi teshik markazida joylashadi. Globulalarning har birining kattaligi 25 nm. Globulalar (granula) dan fibrill o'simtalar chiqadi. Periferik globulalardan chiqayotgan fibrillar markazda uchrashib, diafragmani hosil qiladi. Poraning o'rtasida markaziy globulani ko'rish mumkin(ilova,31 c).

Har bir hujayrada poralar kattaligi va soni doimiy. Hujayraning funksional holatiga va yadroning kattaligiga bog'liq holda ba'zi o'zgarishlar kuzatiladi. Masalan, to'qimalar kulturasida faol ko'payayotgan hujayralar yadrosida 1 mkm² yuzada 20 tagacha po'ralar bo'lib, yadro yuzasini 15% ini tashkil qiladi va bir yadroga 12 mingta teshik to'g'ri keladi.

Yadro po'ralarining soni hujayraning metabolitik faolligiga ham bog'liq. Hujayrada sintetik jarayonlar qancha kuchli bo'lsa, po'ralar shuncha ko'p bo'ladi. Masalan, eritroblastlarda gemoglobinning kuchli sintezi va to'planishi davrida yadroda 1 mkm² da 30 ga yaqin po'ra bo'lsa, bu jarayon tugaganidan so'ng, 5 mkm² ga 30 ta po'ra to'g'ri keladi.

Po'ra kompleksini ba'zan, hujayraning boshqa membranali strukturalarida ham kuzatiladi. Masalan, donachali endoplazmatik to'r membranalarida poralar bo'ladi, ammo ularning funksional ahamiyati aniq emas.

Ko'pchilik hollarda yadro qobig'i mitoz davrida parchalanib ketib, hujayra bo'linib bo'lgach qaytadan tiklanadi.

XX bob. Yadro shirasi - karioplazma

Yadroning kimyoviy tuzilishi

U strukturasiz holda xromosoma va yadrolarni o'rab turadi. Yadro shirasining ilashimliligi sitoplazmaning asosiy moddasi ilashimliligidek. Yadro shirasining kislotaliligi sitoplazmanikidan biroz yuqori. Karioplazmada oqsillar va RNK bo'ladi. I.B.Zbarskiyning bergan ma'lumotlariga qaraganda, sichqonning jigar hujayrasi karioplazmasida 92-98% (quruq og'irligi) globulin fraksiyasi oqsili va 2-8% RNK bo'ladi. Yana yadroda nuklein kislotalarning sintezida ishtirok etuvchi fermentlar va ribosomalar bo'ladi.

Ultratsentrifuga yordamida yemirilgan hujayralardan yadrolarning toza fraksiyasini ajratishga erishildi, ular kimyoviy tahlil qilinib, alohida komponentlarni nisbatlari aniqlandi.

Yadroning quruq moddasining asosiy massasini 70-96%ini oqsillar va nuklein kislotalar tashkil qiladi; undan tashqari yadroda lipidlar va boshqa sitoplazmaga xos moddalar ham uchraydi.

Yadro oqsillari 2 tipda bo'ladi. 1) gistonlar yoki protaminlar - asosli oqsillar. Protaminlar baliqlarning spermasida, boshqa hamma hujayralarda esa gistonlar topilgan. Yatrodagi gistonlarning miqdori nisbatan doimiy va DNK miqdoriga proporsional o'zgaradi. DNK bilan ular dezoksiribonukleoproteinlarni hosil qiladi.

2) yuqoriroq molekulyar og'irlikka ega bo'lgan kislotali oqsillarning yatrodagi miqdori turlicha bo'lishi mumkin. Hujayradagi DNK ning 99% i yatrodagi xromatin tarkibida bo'ladi.

Asosli oqsillar yadro xromatini tarkibiga kiradi; kislotali oqsillar esa ko'proq yadro qobiqlarida, yadrocha va karioplazmada bo'ladi.

Lipidlar miqdori juda oz bo'lib, asosan yadro qobig'ida joylashadi.

Mineral moddalardan yadroda fosfor, kaliy, natriy, kalsiy va magniylar topilgan.

Yadroning fermentlari.

Yadroning fermentlari giston emas oqsillardan tashkil topgan. Yadroning nuklein kislotalar metabolizmidagi qatnashuvchi fermentlari eng muhimlaridir. Ularga DNK sintezini amalga oshiruvchi DNK-polimeraza kiradi. RNK-polimeraza esa DNK, shuningdek fermentlardan nukleozidfosfataza va gistonasetilazalarga ham bog'liqdir.

Yadroning fermentativ tarkibining xarakterlovchi eng muhim belgilaridan biri, unda sitoxromoksilaza va suksindegidrogenaza kabi eng muhim oksidlovchi fermentlarning bo'lmashligidir.

Yadroda nukleozitlarni metabolizmi bilan bog'liq bo'lgan adenzin dezaminaza, nukleozitfosforilaza va guanazalar ayniqsa ko'p topiladi. Yadroda yana eruvchi glikoliz fermentlaridan aldolaza, yenzulaza, piruvatkinaza va 3-gliserinaldegid degidrogenazalar uchraydi. Bu fermentlarning bo'lishi ATPni yadroda hosil bo'lishining asosiy yo'li glikolitik faollikdan kelib chiqadi, deb xulosa chiqarishga asos bo'ladi.

Yadro fermentlarini ikki guruhga ajratish mumkin, ulardan biri hamma joyda uchraydi, ikkinchisi-ba'zi bir to'qima hujayralarida uchraydi xolos. Birinchi guruh fermentlaridan nukleozidlar (adenozindezaminaza, nukleozidfosforilaza va guanaza) almashinuvi bilan bog'liq bo'lganlar yadroda ko'p miqdor uchraydi. Xogebum va Shneyder (1952) lar fikriga ko'ra, ulardan eng muhim ahamiyatga ega bo'lgani va faqat yadroda uchraydigan nukleozidfosforilazadir. Bu ferment NAD kofermentining sintezida qatnashadi. Boshqa fermentlar, masalan esteraza, yadroda har xil miqdorda uchraydi. Ishqoriy fosfataza, nukleotidfosfataza va β -glyukokuronidaza yadroda faqat bo'lmaydi, yoki juda oz miqdorda bo'ladi. Katalaza va arginaza ba'zi yadrolarda uchraydi, boshqalarda esa bo'lmaydi. Fermentlarning yadroda turli miqdorda uchrashi va ularni hujayraning fiziologik holatiga bog'liq holda fermentlar faolligini o'zgarib turishi, bir organizmning turli hujayralaridagi yadrolar o'zlarining kimyoviy tarkibi va fermentativ ixtisoslashuvi jihatidan bir-biridan farqlanishini ko'rsatadi.

XXI bob. Yadrocha

Barcha eukariot hujayralarning yadrosida bitta yoki bir nechta yumaloq tanachalar bo'lib, ular **yadrochalar** yoki **nukleollardir**. Yadrochaning umumiy xususiyatidan biri bazofilligidir, bu uning tarkibida RNK ning ko'p bo'lganligidan kelib chiqadi. Bu xususiyat barcha ixtisoslashmagan, ixtisoslashgan, embrional, qayta tiklanayotgan, shish hosil qiluvchi to'qima hujayralarida ko'zga tashlanadi. Yadrocha mastaqil struktura yoki organoid emas, u xromosoma interfazada faol vazifa bajarayotgan lokusidan hosil bo'ladi, buni **yadrocha tashkilotchisi** deb ataladi (Mak Klintok, 1934).

Yadrocha tashkilotchisi DNK sida ribosomal RNK hosil bo'ladi va oqsilli qobiq bilan o'ralib, ribosomaga aylanadi, ular yadrochadan chiqib, karioplazma yoki sitoplazmada oqsil sintezida qatnashadi.

Yadrocha tipik interfaza yadrosining doimiy qismi bo'lib, membranaga ega bo'lmagan birdan bir strukturadir(ilovalar,32). Uning kattaligi har xil bo'lib, u hujayraning funksional holatiga bog'liq. Yirik yadrochalar odatda embrional hujayralarda yoki oqsilni faol sintezlayotgan hujayralarda, sutemizuvchilarning ootsitlarida, nerv hujayralarida va ba'zi bez hujayralarida uchraydi. Yadrochalar faol maydalanayotgan tuxum hujayralarida bo'lmaydi. Ba'zan hujayralar bir qancha yadrochaga ega bo'ladi, ularning ko'pchiligi amfibiylarning ootsitlarini intensiv o'sish davrida hosil bo'ladi.

Yadrocha fizik xususiyatlariga ko'ra yadroning zichlanganroq qismi bo'lib, kuchli nur sindirish xususiyatiga ega. Yadrochaning kimyoviy tarkibi RNK konsentratsiyasi biroz yuqoriligi bilan ajralib turadi. Yadrochaning asosiy komponentlari kislotali oqsillar (fosfoproteinlar) va RNK dir. Bulardan tashqari, yadrochada bog'langan yoki erkin holdagi kalsiy, kaliy, magniy, temir va rux fosfatlari uchraydi. Yadrochada DNKning mavjudligi aniqlanmagan. Yadrochalarning funksiyasi sitoplazmani ta'minlovchi ribosomalarni hosil qilish yoki yig'ishdir. Buni quyidagi misolda ko'rish mumkin. Ba'zi baqalar ustida o'tkazilgan tajribalarda gomozigota holidagi tuxumda yadrocha bo'lmagan. Bunda otalangan tuxum blastula bosqichigacha rivojlangan. Blastomerlarning yadrolarida

ribosomalar hosil bo'lmaydi, murtak o'ladi, blastula bosqichigacha taraqqiy etishi ovogonez vaqtida hosil bo'lgan ribosomalar hisobiga bo'ladi.

Binobarin, ribosomalar yadrochalarda shakllanadi, lekin ribosomalarning hosil qiluvchi RNK va oqsillar xromosomalar bilan bog'liq bo'ladi. Hozirgi vaqtda yadrochada yig'iladigan RNK ni DNK dan hosil bo'lishi aniqlangan, ammo yadrochaning oqsili qanday hosil bo'lishi hozirgacha aniq emas. Ko'rinishicha, u yadrochaning o'zida hosil bo'lib, RNK bilan birlashib, ribosomani hosil qiladi.

Yadrocha doimiy struktura emas: u mitozning boshlanishiga yo'qolib ketib, telofazaning oxirida yana hosil bo'ladi. Yadrochaning RNK va oqsili yadrochaning tashkilotchisi zonasida yig'iladi yoki RNK yangidan sintezlanadi, so'ng RNK va oqsil yadrocha tashkilotchisi zonasida to'planadi va yadrocha shakllanadi. Yadrochalar yadro membranasi orqali sitoplazmaga chiqadi.

Yadrochaning soni yadrocha tashkilotchisi soniga va yadroning ploidliligiga bog'liq holda ortib boradi. Buni tasdiqlovchi dalillar dumsiz baqalardan *Xenopus laevis* ning mutant formalarida olingan. Mutatsiya bir xromosomada ikkilamchi qisilmaning yo'qolishi (deletsiya) bilan bog'liq ekan, binobarin, bitta yadrocha tashkilotchisi yo'qolgan bo'ladi.

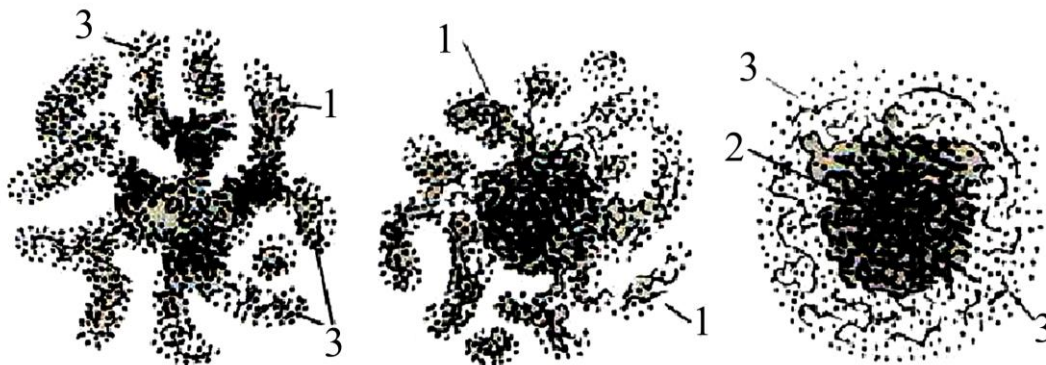
Gomozigotali mutant embrionlarda yadrochalar hosil bo'lmaydi va ular tuxumdan chiqiboq o'ladi. Geterozigotali formalarda esa, doimo bitta yadrocha va bitta yadrocha tashkilotchisi bo'ladi (bir genomda). Ba'zan bitta yadrochaning hosil bo'lishida bir necha yadrocha tashkilotchisi qatnashishi mumkin. Masalan, bug'doy va javdar bug'doy duragayida ikkala turning bir necha xromosomalari bitta yirik yadrochani hosil bo'lishida qatnashadi. Yadrochalarning bir-biriga quyilib ketishi va kurtaklanishini mikrokino metodi orqali kuzatilgan.

Yadrocha hujayraning boshqa strukturalariga nisbatan juda zich, RNK konsentratsiyasi va RNK sintezi yuqori bo'lgan strukturadir. Masalan, spinal gangliy hujayralarida yadrochaning zichligi yadronikidan uch marta, sitoplazmanikidan biryarim marta ortiq. Yadrochaning 60-90% i oqsildan iborat. Yadrochaning zichligi yuqori bo'lganligi uchun, uni hujayra yadrolari gomogenatidan osongina ajratib olish mumkin.

Sitokimyoviy tekshirishlar, yadrochada kislotali fosfoproteidlar va asosli (giston emas) oqsillar bo'lishini ko'rsatdi. Yadrochada RNK ning konsentratsiyasi hujayraning boshqa komponentlarinikidan doimo yuqori bo'ladi. Yadrochada RNK ning konsentratsiyasi yadronikidan 2-8 marta, sitoplazmanikidan 1-3 marta yuqori bo'ladi. Masalan, sichqonning jigar hujayrasida yadro, yadrocha va sitoplazmadagi RNK nisbati-1:7,3:4,1 ga, oshqozon osti bezi hujayrasida esa-1:9,6:6,6 ga teng. Tekshirishlar sitoplazmatik RNK ni yadrochada sintezlanishini tasdiqladi, 70-90% sitoplazmatik RNK ribosomal RNK hisoblanadi.

Yadrochaning ultrastrukturasi

Zamonaviy metodlarni qo'llash yadrochaning morfologik tuzilishini uning vazifasiga bog'liq holda o'rganishga imkon berdi. Turli hayvon va o'simlik hujayralari yadrochalarini o'rganish ularni to'rsimon yoki tolali tuzilishga egaligini ko'rsatdi. Bu strukturalarni diffuziya holdagi ancha zich massa birlashtirgan bo'ladi. Tolali strukturalarni maxsus ishlov berilgan preparatlarda yorug'lik mikroskoplarida ham ko'rish mumkin. Tolali qismni **nukleonema** deb, diffuziya holdagi gomogen qismni- amorf qism yoki modda deb atash qabul qilingan. Yana ham aniqroq kuzatishlar yadrochaning asosiy komponentlari diametri 15 nm zich granulalar va yo'g'onligi 4-8 nm bo'lgan ingichka fibrillar ekanligini ko'rsatdi. Ko'p hollarda, fibrillar zich markaziy zonaga to'plangan bo'lib, bu joyda granulalar bo'lmaydi. Granulalar periferik qismda tarqalgan. Bu zonada yo'g'onligi 4-8 nm fibrillar g'ovak holda joylashadi. Granulalar ham, fibrillar ham ribonukleoproteidlardan tuzilgan(43 rasm).



43-rasm.Yadrochaning tuzilish xillari sxemasi.
1-nukleolonema,2-fibrillyar,3-granulyar zonalar.

Yadrochaning ultrastrukturasi RNK sintezining faolligiga bog'liq. RNK sintezi kuchli bo'layotganda yadrochada ko'plab granularlar ko'rinadi, sintez to'xtashi bilan ularning soni keskin kamayib ketadi, yadrocha zich fibrilyar tanachaga aylanadi.

Ma'lumki, yadrocha profazada yo'q bo'lib ketadi va telofazaning o'rtasida yana paydo bo'ladi. Bu oraliqda RNK sintezi to'xtaydi. Profazaning oxirida yadrochaning hajmi, granularlarning soni kamayadi, fibrilyar komponent mayda g'ovak qismlarga parchalanib ketadi. Fibrilyar va granulyar komponentlar yadro moddasi ichiga tarqab ketadi va xromosomalar oralig'ini to'ldiradi. Yadrochaning qayta hosil bo'lishi hujayrada RNK sintezining tiklanishi davriga to'g'ri keladi. Yadrochaning mitoz davridagi taqdirini quyidagicha tasavvur qilish mumkin. O'rta profazada rRNK sintezi to'xtashi bilan yadrocha g'ovaklashadi va tayyor ribosomalar karioplazmaga chiqadi, undan sitoplazmaga o'tadi.

Profaza xromosomalari zichlashayotganda yadrochaning fibrilyar komponenti va qisman granulyar qismi xromosomalar yuzasiga to'planib, mitotik xromosom matriksining asosini hosil qiladi. Mitozga qadar sintezlangan bu fibrilyar-donachali material xromosomalar orqali qiz hujayralarga o'tadi.

Telofazaning boshlanishida xromosomalar iplari yozila-yotganda xromosoma matriksi komponentlari ajraladi. Uning fibrilyar qismi mayda to'plamlar-yadrochaoldi strukturalari hosil qiladi, ular bir-biri bilan qo'shib ketadi, granularlar paydo bo'ladi va telofazaning oxirida RNK sintezi tiklanadi, normal vazifa bajaradigan yadrocha shakllanadi.

Hujayraning funksiyasida yadroning roli

O'tgan asr oxirlarida o'tkazilgan tajribalarda amyoba yoki infuzoriyalarning yadrosiz qismlarini kesib olingan, ular bir qancha vaqtdan so'ng o'lgan. Mufassalroq tekshirishlarning ko'rsatishicha, yadrosi olib tashlangan amyobalar yashaydi, ammo operatsiyadan so'ng, tezdayoq ovqatlanmay qo'yadi va biroz vaqtdan so'ng o'ladi. Agarda yadrosizlantirilgan hujayraga yana yadroni olib kirilsa, normal hayot faoliyat tiklanadi, bir qancha vaqtdan so'ng amyoba bo'lina

boshlaydi. Yadrosizlantirilgan dengiz kirpisi tuxumi partenogenetik ko‘payishga stimulyatsiya qilinganda maydalanadi, ammo bu ham keyinchalik o‘ladi.

Yadroning rolini yanada yaqqolroq illyustratsiyasini sutemizuvchilarning yadrosiz eritrotsiti berishi mumkin. Bu tabiatni o‘zi tomonidan qo‘yilgan eksperimentdir. Eritrotsitlar yetilib borib gemoglobin to‘playdilar, keyin yadrosini tashlab yuborib, 120 kun davomida yashaydilar va ish bajaradilar, ammo ular ko‘paya olmaydilar.

Yadroni olib tashlash, sitoplazmaga yadroning xromosomasida joylashgan DNK molekulasida sintezlanadigan yangi RNK larni kelishini to‘xtatadi. Ammo, bu sitoplazmada avvaldan mavjud bo‘lgan informatsion RNK ni oqsilni sintez qilishini davom ettirishiga xalaqit bermaydi. RNK yemirilgandan so‘ng oqsil sintezi to‘xtaydi, ammo eritrotsit uzoq vaqt yashaydi va unchalik ko‘p oqsil sarf bo‘lmaydigan funksiyasini bajaradi.

Yadrosini olib tashlangan dengiz kirpisi tuxumi ovogonez vaqtida to‘plangan RNK hisobiga yashashni davom ettiradi va bo‘linishi ham mumkin.

Olimlar mikroxirurgiya metodi yordamida shoxlangan va yumaloq amyobalarning yadrolarini almashtirdilar. Bunda yadroning ta‘sirida amyobalarning tanasining shakli o‘zgaradi. Agar oddiy amyobaning yadrosini olib, shoxlangan amyobaga, shoxlangannikini oddiy amyobaga ko‘chirilsa, u holda o‘sha yadroni ta‘sirida oddiy amyoba shoxlangan amyobani shakliga kiradi va aksincha.

Buni tut ipak qurtini chatishtirish ustidagi tajribalar ham tasdiqlaydi. Bunda faqat otalik yoki onalik jinsiy hujayralardan avlodlar olindi. Bunda otalikni sitoplazmasi saqlanadi. Lekin avlodda belgi, masalan, rang yadro tomonidan olib kiriladigan belgiga xos bo‘ladi.

Lekin spermatozoidlar yadrosini o‘rab olgan arzimagan miqdordagi sitoplazma, uning tashqi muhitdan oziq moddalar yutishiga, assimilyatsiya qilishiga va uzoq vaqt hayot kechirishiga sababchi bo‘ladi. Demak, yadro bilan sitoplazma o‘zaro fiziologik bog‘liq holda, birining yashashi ikkinchisining yashashi uchun zarur bo‘lgan holdagina yashaydilar.

Gerasimov tajribasiga ko'ra, hujayra yadrosi plastidlarning, jumladan yashil plastidlarning o'sishi va ko'payishiga ham ta'sir qiladi. Tajriba uchun bir hujayrali ko'p yadroli Vasheriya suvo'tining har xil turlarining hujayrasini kesib, protoplastini mayda sharlar holatida suvga qo'yib yuborilgan. O'zida yadro saqlab qolgan sharchalarda darhol po'st hosil bo'lgan, yadrosiz sharchalar esa yalang'och holida qolgan va nobud bo'lgan.

Ko'pchilik olimlarning fikricha, yadro hujayra po'stining qalinlashishiga va o'sishiga o'zida ishlab chiqariladigan maxsus fermentlar va gormonlar yordamida ta'sir qiladi.

Hujayra yadrosi sitoplazmaning boshqa organoidlari bilan yaqin fiziologik munosabatda bo'lgani holda hujayradagi moddalar almashinuvining normal borishiga ham ta'sir ko'rsatadi.

Olimlar yadroning hujayra hayotidagi rolini chuqur o'rganish maqsadida bir hujayrali hayvonlar va o'simliklarning har xil turlariga mansub hujayralardagi yadrolarni almashtirib ko'rganlar. Masalan, atsetabulyariya degan suvo'tning yirik hujayrasi tovoncha va qalpoqchalardan iborat. Atsetabulyariyaning har xil

turlarida (*Acetabularia mediterranea*, *A.crenulata*) qalpoqchaning shakli turlicha bo'ladi va qalpoqcha uzib tashlansa, u yana qaytib tiklanadi. Agar bir turga oid atsetabulyariyaning hujayra yadrosini ikkinchi turga tegishli, qalpog'i oldindan olib tashlangan individ hujayrasidagi yadroga almashtirib qo'yilsa, bu qayta tiklanadigan qalpoqchaning shakli ikkala tur qalpoqchalarning oraliq formasida bo'ladi. Bundan ma'lum bo'lishicha, yadro hujayralardagi shakl hosil qilish jarayonlariga ham ta'sir qila oladi.

Yadro hujayra sitoplazmasining boshqa organoidlariga ham kuchli ta'sir qiladi. Buni quyidagi tajribadan ko'rish mumkin: atsetabulyariya yadrosi faqat hujayra hayot siklining oxirida, jinsiy ko'payish hujayralari (gametalar) hosil qilayotganda bo'lina boshlaydi. Lekin "yosh" hujayraning yadrosini olib, uni gameta hosil qilishga kirishayotgan shu turning boshqa "keksa" individ yadrosiga almashtirib qo'yilsa, "yosh" hujayra yadrosi "keksa" hujayra protoplasti ichida bo'linib, ko'payib, gameta hosil qila boshlaydi. Shunga asosan, A. Gize sitoplazmada yadroning bo'linishga undaydigan maxsus moddalar to'planib borsa kerak, degan

xulosaga kelgan. Bu tajriba hujayraning barcha organoidlari orasida fiziologik munosabat borligini ko'rsatadi.

Yadro RNK sintezini murakkab koordinatsiyasi va regulyatsiyasini amalga oshiradi.

Hamma uch xil RNK DNK dan hosil bo'ladi. Turli metodlar bilan (radiografiya) aniqlanishicha, RNK sintezi yadroda-xromatin va yadrochada boshlanadi va sintezlanib bo'lgan RNK esa sitoplazmaga o'tadi.

Shunday qilib, yadro sitoplazmada bo'ladigan oqsil sintezining dasturini tuzadi. Ammo, yadro o'zi ham sitoplazmaning ta'siriga uchraydi, yadroning normal ishlashi uchun zarur bo'lgan, sitoplazmada sintezlangan fermentlar yadrochaga o'tadi. Masalan, sitoplazmada DNK -polimeraza fermenti sintezlanadi, usiz DNK molekulasi avtoreproduksiyasi bo'lmaydi.

Shuning uchun, yadro va sitoplazmaning o'zaro ta'siri to'g'risida gapirish lozim. Bunda qiz hujayralarga beriluvchi irsiy informatsiyani o'zida tutuvchi yadro ustunlik rolini o'ynaydi.

VII qism.Xromatin va uning faoliyati

XXII bob. Xromosomalar va ularining tuzilishi

1880 yilda Flemming fiksatsiyalangan yadrodagi kuchli bo'yaluvchi strukturalarni "**Xromatin**" deb atadi. Xromatinli strukturalarning ko'pchiligi asosli (ishqoriy) bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Bu uning kislotali xususiyatga egaligini ko'rsatadi. Xuddi shunday xususiyatga xromosomalar ham ega, bu uning tarkibidagi DNK ga bog'liq. Ba'zi xromatinlar kislotali bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Shundan, asosli yoki kislotali bo'yoqlar bilan bo'yalishini ko'rsatuvchi "**bazixromatin**" va "**oksixromatin**" tushunchalari kelib chiqqan.

Xromatin strukturalariga yadrochaatrofi xromatini va **xromotsentrlar** ham kiradi.

Adabiyotlarning ko'rsatishicha, xromatin va xromosomalarning kimyoviy tarkibi o'xshash ekan. Mitoz vaqtida xromatin butunlay xromosomalarda to'planadi. Juda ko'pchilik biokimyoviy ishlarda "**xromatin**" va "**xromosoma**" atamaları sinonim sifatida ishlatiladi. Bunday xulosa, mitotik va interfaza

xromosomalarining bir xil emasligini hisobga olinsa, unchalik to'g'ri bo'lmaydi. Hozirgi vaqtda "xromatin" termini fiksatsiyalangan yadrodagi xromosomaning kimyoviy ekvivalenti ma'nosini olmoqda. "**Xromosoma**" atamasini fanga 1888 yilda Valdeyer tomonidan kiritildi.

Shunday qilib, "xromatin" tushunchasi dastlab faqat morfologik tushuncha edi. Lekin Geydengayn (1907) xromatinning xususiyati nuklein kislotasi bilan bog'liqligini bilgan edi. Xromatindan hujayraning bo'linishida xromosoma hosil bo'ladi.

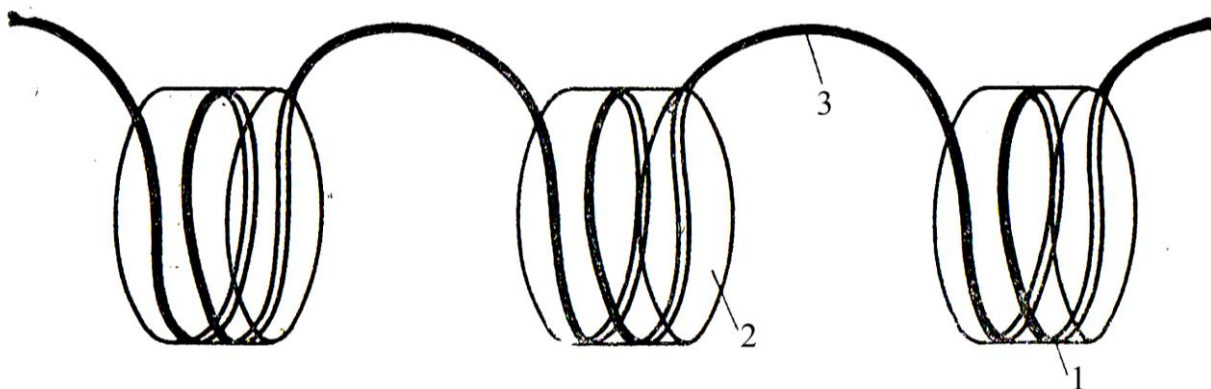
Tekshirishlarning ko'rsatishiga qaraganda, mitotik va interfaza xromosomalari tuzilishining asosini dezoksiribonukleoproteid (DNP) molekulasi tashkil qiladi. Bu eng kichik struktura birligidir. Buni birinchi bo'lib X.Ris(1957) kuzatdi va **elementar xromosoma fibrillari** deb nomladi.

Agar ajratib olingan xromatin nukleazalar (DNKaza, endonukleaza) bilan ishlansa, DNK molekulasining parchalanishini ma'lum bir bosqichida DNK, taxminan 200 nukleotid juftlaridan iborat qismlarga parchalanib ketadi, keyinchalik ma'lum bo'ldiki, DNK ning bu qismlari 9 xil giston molekulari bilan bog'liq ekan.

Sakkiz xil gistonlar (oktomer) **nukleosoma** deb ataluvchi tanachaning asosini tashkil qiladi. Nukleosomalar elektron mikroskopik kuzatishlarda ham aniqlandi. Bunda kattaligi 100 Å keladigan globulalar DNK ipiga marjondek tizilib joylashadi. Bu marjonlar giston oktomerlari yoki nukleosom "**sersevinallari**" dir. Keyinroq, sersevina tarkibiga 8 xil gistonlardan tashqari 140 juft asoslardan tashkil bo'lgan DNK ning qismi ham kirishi aniqlandi(44 rasm).

DNK ning qolgan qismi (60 juft nukleotid) "**linker**" yoki nukleosoma oralig'i deb ataladi, u gistonlar oktomerlarini tutmaydi. Agar fibrillar DNK aza bilan ishlansa diametri 20-30 nm keladigan alohida globulalarga parchalanadi, ularni **nukleomeralar** (sverxbusina) deb ataladi. Bunday nukleomeradagi DNK ning kattaligi 8-10 nukleosomaga teng. Interfaza yadrolarida xromatin o'zining zich shaklini yo'qotib g'ovaklashadi va parchalanib (dekondensatsiya) ketadi. Interfaza yadrolarida xromatin o'zining zich shaklini yo'qotib g'ovaklashadi va parchalanib (dekondensatsiya) ketadi. Har xil hujayra yadrolarida bunday

dekondensatsiya turli darajada bo'lishi mumkin. Agar xromosoma yoki uning qismi to'liq dekondensatsiyalangan bo'lsa, bu zonalar **diffuziyalangan xromosoma** deb ataladi.



44-rasm. Nukleosomaning tuzilish sxemasi.

1-DNK molekulasi; 2-sersevin, 3-ularni biriktiruvchi DNK qismi-linker.

Xromosoma qanchalik ko'p diffuzlangan bo'lsa, ularda sintetik jarayonlar shunchalik kuchli bo'ladi.

Xromosomalar to'liq g'ovaklashmaganda interfaza yadrosida zichlangan xromatin (kondensirlangan xromatin yoki geteroxromatin) qismlari kuzatiladi.

Mitoz davrida xromatin eng ko'p kondensirlangan (zichlangan) bo'ladi va xromosoma shaklida ko'rinadi. Bu vaqtda xromosomalarda hech qanday sintetik jarayonlar kuzatilmaydi. Shunday qilib, xromosomalar ikki xil struktur funksional holatida bo'lishi mumkin ekan: 1)qisman yoki to'liq dekondensirlangan ishchi holati, bu vaqtda yadroda transkripsiya va reduplikatsiya jarayonlari bo'ladi; 2)metabolitik tinchlik holati-faol bo'lmagan, maksimal kondensirlangan holat. Bu vaqtda ular genetik materialni qiz hujayralarga taqsimlash va o'tkazish vazifasini bajaradi.

Xromosomalar yadroning asosiy funksional avtoreproduksiyalovchi strukturasidir. Ularda DNK yig'iladi va yadroning funksiyasiga bog'liq bo'ladi.

Juda ko'pchilik hollarda xromosomalar faqat bo'linayotgan hujayralarda ko'rinadi. Bo'linish davrida fiksatsiyalangan hujayralarda ham, tirik hujayralarda ham xromosomalarning soni, kattaligi, morfologiyasini va tabiatini aniqlash

mumkin. Xromosomalarning nozik tuzilishlarini elektron mikroskoplarni ishlatish, avtoradiografik va biokimyoviy metodlarni qo'llash orqali o'rganiladi.

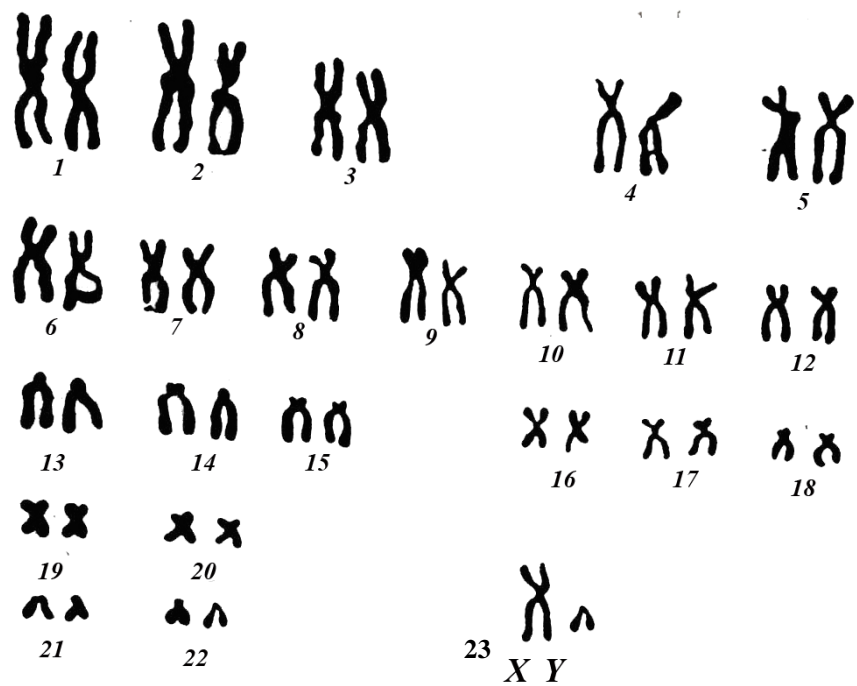
Xromosomalarning soni va kariotip.

Ko'pchilik organizmlar ikkita gametalarning bir-biri bilan qo'shilishi-birlashishi natijasida rivojlanadilar. Erkaklik va urg'ochilik gametalarida xromosomalar soni teng, **gaploid** sonda bo'ladi. Shuning uchun organizmlarning tana hujayralarining xromosomalari soni undan ikki marta ko'p **diploid** sonda bo'ladi (somatik sonda). Har bir gaploid to'plam xromosomalar n bilan, diploidi esa- $2n$ bilan belgilanadi.

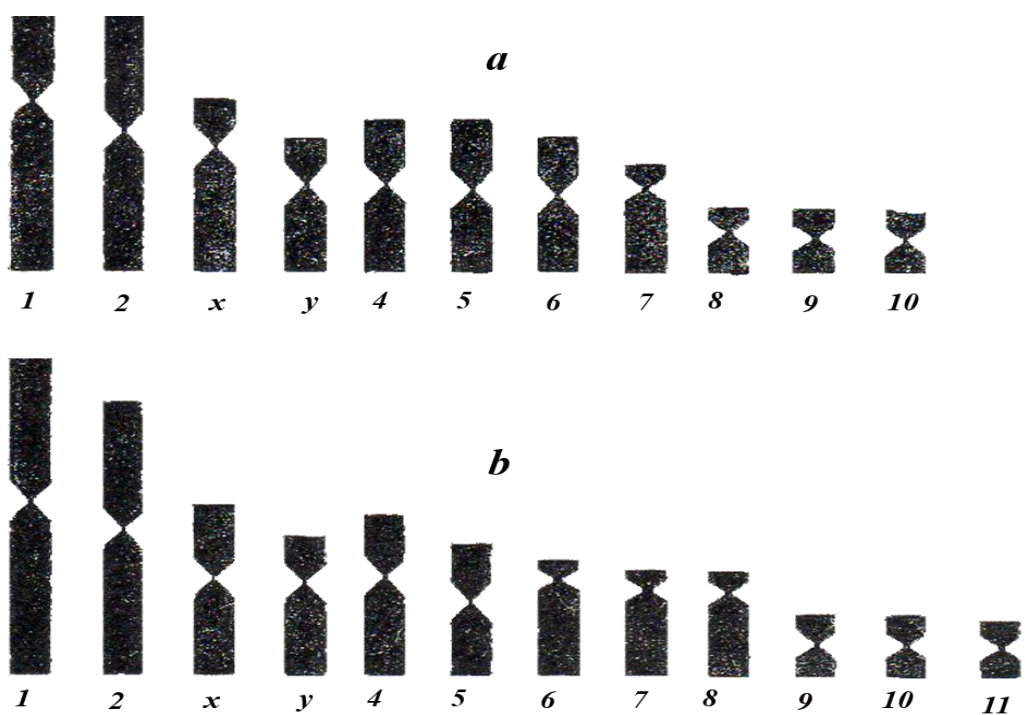
Diploid nabor shakli va kattaligi jihatidan bir xil xromosomalardan iborat bo'ladi. Bunday xromosomalar **gomologik** xromosomalar deb atalib, lotin alifbosining bir xil harflari AA yoki boshqa harflar bilan belgilanadi. Xromosomalar sonining doimiyligi va ularning morfologik individualligi, individga, turga, ba'zan avlodga mansub bo'lgan xromosoma nabori to'plamini spetsifikligini ta'minlaydi. Har ikkala jins uchun umumiy bo'lgan xromosomalar **autosomalar** deyiladi.

Xromosoma kompleksining o'xshatish mumkin bo'lgan belgilar yig'indisi **kariotip** deb ataladi(45 rasm). Kariotipning sxematik belgisi **idiogramma**dir(46 rasm). Kariotiplarning har xil bo'lishi individ yoki turlarning irsiyat jihatidan turliligini ko'rsatadi.

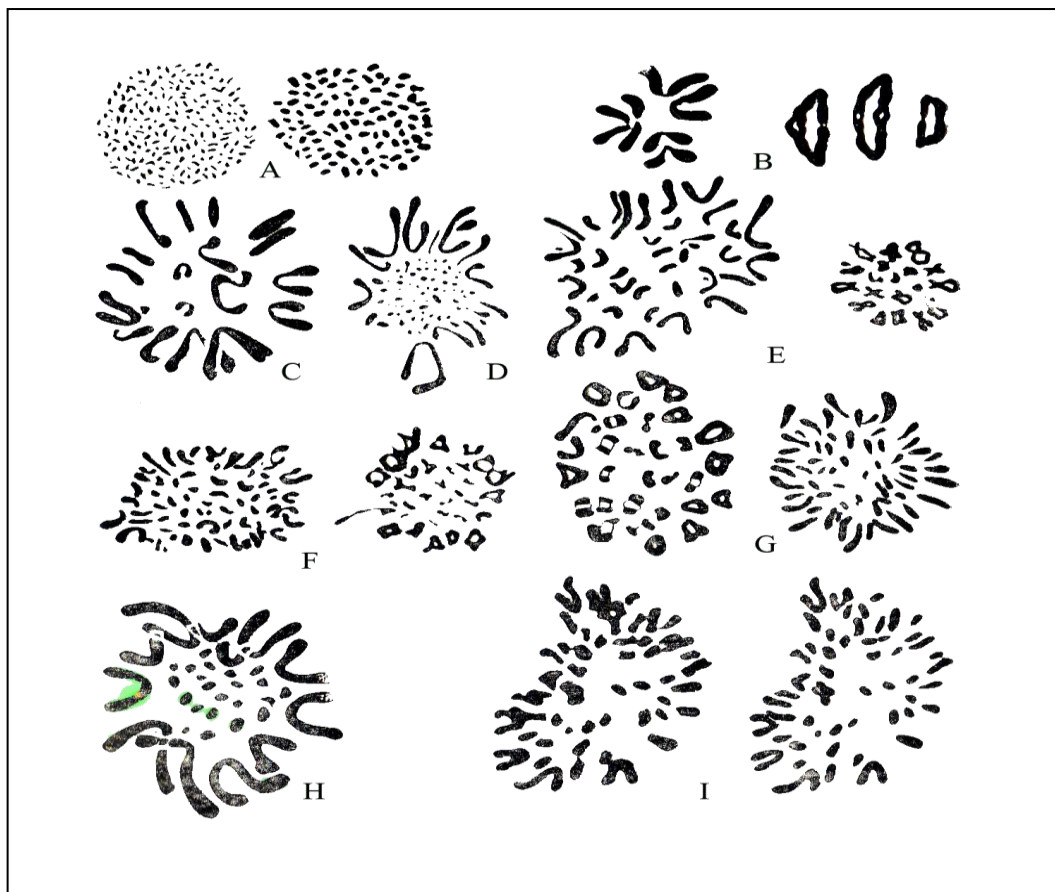
Xromosomalar soni shu o'simlik va hayvon turlarining doimiy sistematik belgisi bo'lib, undan organizmlarning taksonomik holatini aniqlash uchun foydalaniladi(47 rasm). Xromosomalar sonining o'zgarishi bilan turlar ham o'zgarib ketadi. O'simlik va hayvon turlarida xromosomalar soni har xil. Ularning soni diploid hujayralarda ikkitadan 1600 tagacha bo'lgan holatlari kuzatilgan. Masalan, murakkabguldoshlar oilasiga mansub bo'lgan gaplopapus o'simligida $2n=4$ va nematodalardan *Ascaris megalocephala*da $2n=2$ va ayrim hasharotlarda bir necha 100 taga yetadi. Ayrim radiolariyalarda xromosomalar soni 1000-1600 tagacha, paportnikning ayrim turlarida- 500 ta, tut daraxtida 308 ta, daryo qisqichbaqasida 196 ta xromosomalar bo'ladi .



45-rasm. Erkak odam xromosomalari kariotipi.



46-rasm. Daur (a) va xitoy og'malari (hamyachkov) (b) xromosomalarining idiogrammasi



47-rasm. Turli organizmlar xromosomalari to'plami.

A-daryo qisqichbaqasi ($2n=196$), B-Culex pashshasi ($2n=6$), C-baliqniki (cho'rtan baliq) ($2n=18$), D-tovuq, E-mushuk ($2n=38$), F-ot ($2n=66$), G-ho'kiz ($2n=60$), H-salamandra ($2n=34$), I-qo'yniki ($2n=54$).

Xromosomalarning morfologiyasi

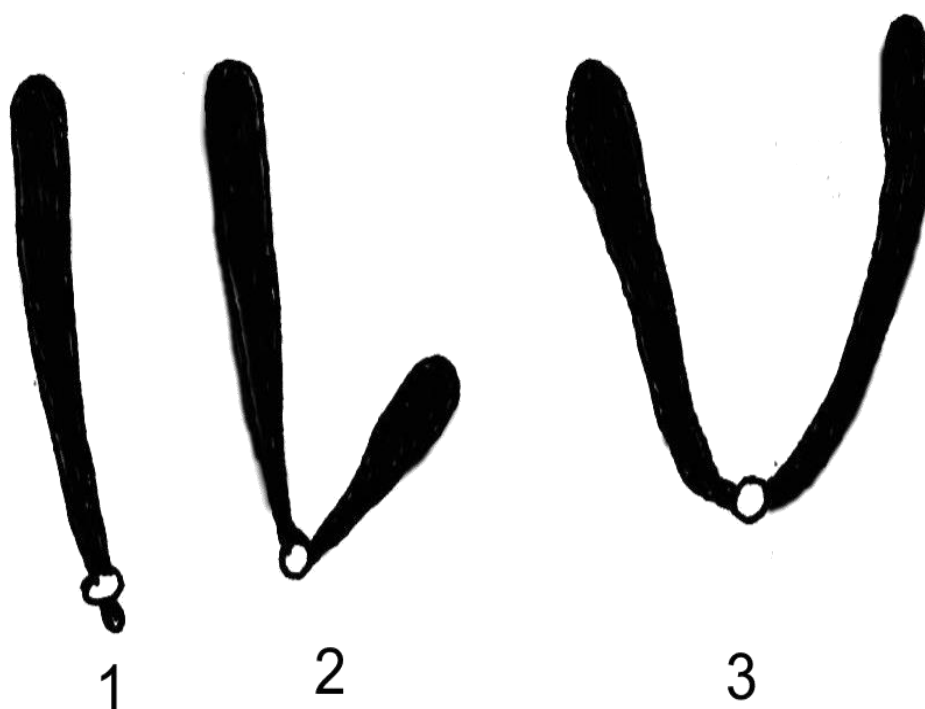
Metafazada xromosomalarning kattaligi nisbatan o'zgarmas bo'ladi. Bir nabordagi xromosomalarning biri boshqalaridan katta bo'lishi mumkin. Har xil organizmlarning hujayralarida xromosomalarning uzunligi 0,2-50 mk, yo'g'onligi 0,2-2mk gacha bo'lishi mumkin. Odam xromosomasining uzunligi taxminan 4-6 mk.

Metafazada xromosomalarning shakli **sentromera**-birlamchi qisilma(peretyajka) ni joylanishi, ikkilamchi qisilma va yo'ldoshning borligiga bog'liq.

Sentromera xromosoma yelkalarining chegarasini belgilaydi va uni odatda birlamchi qisilma deyiladi. Ko'pchilik hayvon va o'simlik xromosomalari bitta sentromerali (1ta qisilmali) bo'ladi. Ba'zilarida ikkita yoki bir nechta sentromera

bo'lishi mumkin. Ba'zi xromosomalar esa, ko'rinadigan sentromeralarga ega emas(diffuziya holda). Bo'linish vaqtida sentromeralarga duk(vereteno) iplari birikadi.

Sentromeralarning joylanishi bir juft xromosoma uchun doimiy bo'ladi. Sentromeralarning holatiga qarab xromosomalar **metatsentrik**-har ikki yelkasi teng, **submetatsentrik**-teng bo'lmagan yelkali va **akrotsentrik**-bitta yelkasi juda qisqa, hatto ajratib bo'lmaydiganlarga bo'linadi. Ma'lum bo'lmagan sababga ko'ra sentromera xromosomalarning bir uchiga joylashmaydi, shuning uchun **telotsentrik**-bir yelkali xromosomalar uchramaydi(48 rasm).



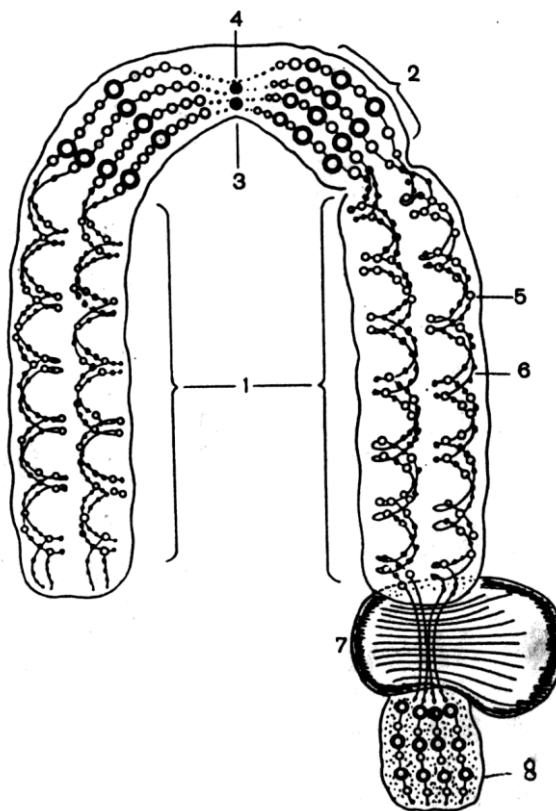
48-rasm. Xromosomalarning tuzilish xillari
1-akrotsentrik, 2-submetatsentrik, 3-metatsentrik xromosomalar.

Ko'pchilik hollarda xromosomalar ikkilamchi qisilmalarga ega. Ayrim ikkilamchi qisilmalar yadrochaning hosil bo'lishi bilan bog'liq bo'lgan mutaxassislashgan qismlardir. Shuning uchun, ularni **nukleopolyar zona** yoki yadrocha tashkilotchisi deb aytiladi.

Odatda, har bir to'plamda ikkita xromosoma bo'lib, ularni **yadrocha xromosomalari** deyiladi. Boshqa ikkilamchi qisilmalar yadrocha hosil bo'lishi bilan bog'liq emas va ularning roli aniq emas.

Sentromera yoki **kinetoxor**-xromosomalarning ikki yelkasining birikkan joyiga- birlamchi qisilmaga oʻrnatilgan. Bu qism oqish holda koʻrinadi, maxsus boʻyoqlarda yaxshi boʻyalmaydi. Bu zona sentromera(kinetoxor yoki kinomer) deyiladi(ilovalar,33), uni Darlington 1937 yilda bayon qildi. Bu plastinkasimon struktura boʻlib, disk shakliga ega. U ingichka fibrill orqali xromosoma tanasi bilan bogʻlangan.

Kinetoxor struktura va funksional jihatidan kam oʻrganilgan. Ammo, u tubulinlarni polimerlanish markazlaridan biri hisoblanadi. Undan mitotik apparatning sentriolalarga yoʻnalgan mikronaychalari oʻsib chiqadi. Bu mikronaychalar tutami mitozda xromosomalarning qutblarga tortilishida qatnashadi. Xromosoma bitta (**monotsentrik**), goho ikki (**disentrik**) va koʻp sentromerali (**polisentrik**) yoki diffuz sentromerali boʻlishi mumkin. Ikkilamchi tortmalar xromosomalarning morfologik belgilari hisoblanib, uning doimiyliigi va oʻrnatilgan joyi, xromosomalarni identifikatsiya qilishda muhim vazifani bajaradi (49- rasm).



49-rasm. Xromosomaning tuzilishi.
1-euxromatin, 2-geteroxromatin, 3-birlamchi belbogʻ, 4-sentromera, 5-xromatida, 6-xromonema, 7-ikkilamchi belbogʻ, 8-yoʻldosh

Jinsiy xromosomalar

Juda ko'p ayrim jinsli yuqori hayvonlarning diploid naborida bitta yoki ikkita toq xromosomalar bo'ladi. Ular **jinsiy xromosomalar** deb, qolganlari esa **autosomalar** deb nom olgan. Eraklarda bitta, urg'ochilarda ikkita jinsiy xromosomalar bo'lgan hollar ochilgan. Sutemizuvchilarda, amfibiyalarda va ko'pchilik hasharotlarda yirik xromosoma **X** harfi bilan, kichigi esa - **Y** bilan belgilanadi. Urg'ochilar ikkita bir xil **X** xromosomalarga ega.

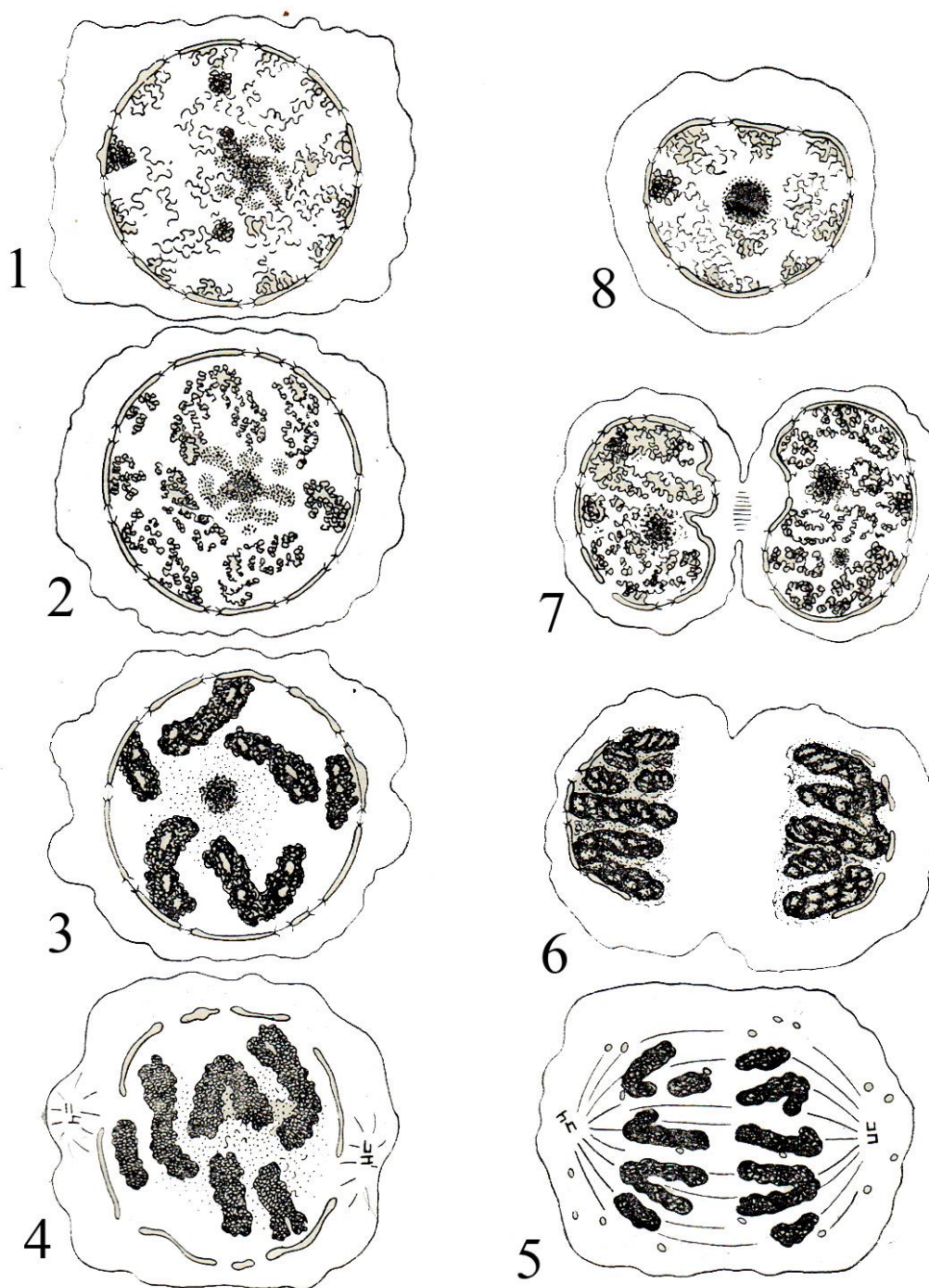
Gametalarning hosil bo'lishida har bir xromosomalar juftidan faqat bittasi yetilgan jinsiy hujayraga o'tadi. Shuning uchun **XX** xromosomalari urg'ochi individlarda hamma gametalar bittadan **X** xromosomaga ega. **XY** xromosomalari erkak individlarda esa, ikki xil spermatozoidlar hosil bo'ladi: 50 % **X** va 50 % **Y** xromosomalari. **X** xromosoma **Y** xromosomadan bir necha marta katta bo'lganligi uchun unda DNK ham shuncha marta ko'p bo'ladi. Ba'zi hayvonlarda, aksincha, bir xil tarkibli xromosomalar erkaklarda hosil bo'ladi. Bu hollarda jinsiy xromosomalarni **W,Z** bilan belgilanadi. Bu kapalaklarda, qushlarda uchraydi. Shunday qilib, jinslarda farqlanadigan xromosomalar jinsiy xromosomalardir.

Xromosomalar ultrastrukturalari

Xromosomalarning tuzilishini submikroskopik tekshirishlarni ko'rsatishicha, ularning asosida qalinligi 40-100 Å bo'lgan elementar iplar yotadi. Ular DNK dan, asosli oqsil giston va oz miqdor kislotali oqsildan iborat. Kesmalarni dezoksribonukleaza deb ataluvchi DNK ni parchalaydigan ferment bilan ishlanganda elementar iplarning markaziy qismi yo'qolib ketadi; binobarin, u elementar ipning uzunasiga o'tgan ikki zanjirli DNK molekulasidan tuzilgan.

Elementar iplar barcha tekshirilgan organizmlarining yadrolari xromosomalarning tarkibida, shuningdek interfaza yadrolarida ham topilgan. Shuning uchun hamma hujayralarda, hujayraning hamma sikllarida xromosomaning tuzilish birligi-nukleoproteidning ipsimon molekulasini ekanini isbot etilgan deb, qarash kerak.

Har bir elementar ip tarkibiga ikki molekula DNK kiradi va ipning uzunasiga joylashadi. Bir necha elementar iplardan iborat tutam **xromonema** (xromatin iplari) ni hosil qiladi.

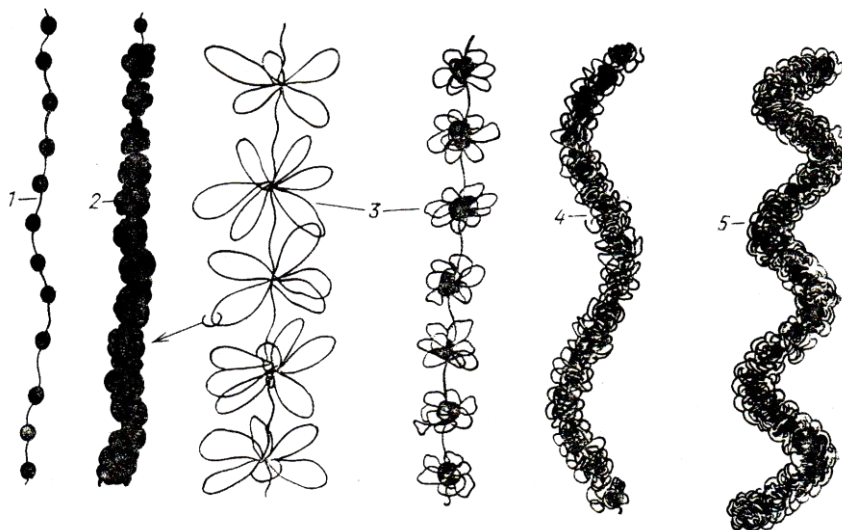


50-rasm.Xromosoma kondensatsiya sikli sxemasi.

1-interfazada geteroxromatin qismlar kondensirlangan; 2-profaza boshlanishida xromonemalar ko'rinadigan xromosoma kondensatsiyasi; 3-o'rta profaza, xromonemalar yaqinlashishi hisobiga kondensatsiya; 4-kechki profaza, to'liq kondensirlangan xromosomalar; 5-metafaza va anafazada bu holat saqlanadi; 6-telofazaning boshlanishi, xromosomalar decondensatsiyasi; 7-kechki telofaza, xromonemalar decondensatsiyasi va yadroni yangi interfaza bosqichiga(8)o'tishi.

Xromonemalarni mitozning profazasida zichlashish (kondensatsiya) ning dastlabki bosqichlarida, hamda telofazada xromosomalar dekontensatsiyasida kuzatish mumkin(50rasm).

Xromatidalardan xromosomalar shakllanadi(51 rasm). Xromosomalar ikki xil funksional holatda, birinchisi-**kondensatsiyalangan** (hujayra bo‘linishida) va ikkinchisi-**dekontensatsiyalashgan**-interfaza yadrosida bo‘ladi.



51-rasm.Xromatin kompaktlanishining turli darajalari.
1-nukleosoma;2-nukleomer;3-xromomer;4-xromonema;5-xromosoma.

Xromosomalarning kimyoviy tarkibi.

Xromosomalarning asosiy komponentlari DNK va asosli oqsillar (proteinlar va gistonlar) dir.DNK ning asosli oqsil bilan kompleksi-dezoksiribonukleoprotein

hamma xromosomalarning 90% massasini tashkil etadi. DNK ning miqdori har bir tur uchun doimiy, RNK va kislotali oqsillarning miqdori esa o‘zgaruvchan bo‘ladi va xromosomalarning tashkil bo‘lishida asosiy rol o‘ynamaydi. Mineral komponentlardan kalsiy, magniy ionlari bo‘ladi.

Kariotipning o'zgarishi

Hujaraylarning normal xromosoma noborini o'zgarishi xromosomalar strukturalarining o'zgarishi bilan bog'liq. Xromosomalarning sonini o'zgarishiga **poliploidiya** va **aneuploidiyalar** kiradi. Poliploidiyada xromosomalar soni gaploiddagiga nisbatan karrali nisbatda o'zgaradi, natijada, odatdagi diploid ($2n$) hujayra o'rnida triploid ($3n$), tetraploid ($4n$), oktaploid ($8n$) hujayralar hosil bo'ladi. Odamlarda diploid hujayra 46 ta, triploidlar esa 69 ta xromosomaga ega bo'ladi.

Poliploidiya o'simliklar dunyosida keng tarqalgan. Ko'pchilik turlar xromosomalar sonining karrali ikkilanishi natijasida hosil bo'ladi (jadval,3).

3 jadval

Bug'doy poliploidlari

Turlar	Diploid hujayralarda xromosomalar soni($2n$)	Gametalarda xromosomalar soni(n)
Triticum monococcum	14	7
Triticum dicoccum	28	14
Triticum vulgare	42	21

Poliploidiyani eksperimental yo'l bilan hosil qilish juda oson. Buning uchun hujayra bo'linayotganda alkaloid kolxisin ta'sir ettiriladi. Bunda mitotik apparat buziladi, ikkilangan xromosomalar qutblarga tortila olmay o'rtada qoladi. Kolxisinning ta'siri to'xtatilgandan so'ng xromosomalar umumiy yadroni hosil qiladi. Bunday xromosomalar soni 2 marta ko'p bo'ladi.

Shu yo'l bilan olingan poliploidiyalar seleksiyada keng ishlatiladi. Bizda triploid shakarqamish, tetraploid bug'doy keng tarqalgan.

Aneuploidiyada xromosomalar sonining ortishi yoki kamayishi gaploidga nisbatan karrali nisbatda bo'lmaydi. Bunday organizmlar kam hayotiy bo'ladi. Aneuploid hujayralar ko'p hujayrali organizmlarda hujayraning bo'linishini normal bo'lmaganidan doimo hosil bo'lib turadi, ular tezda o'ladi.

Xromosomalalar reduplikatsiyasi

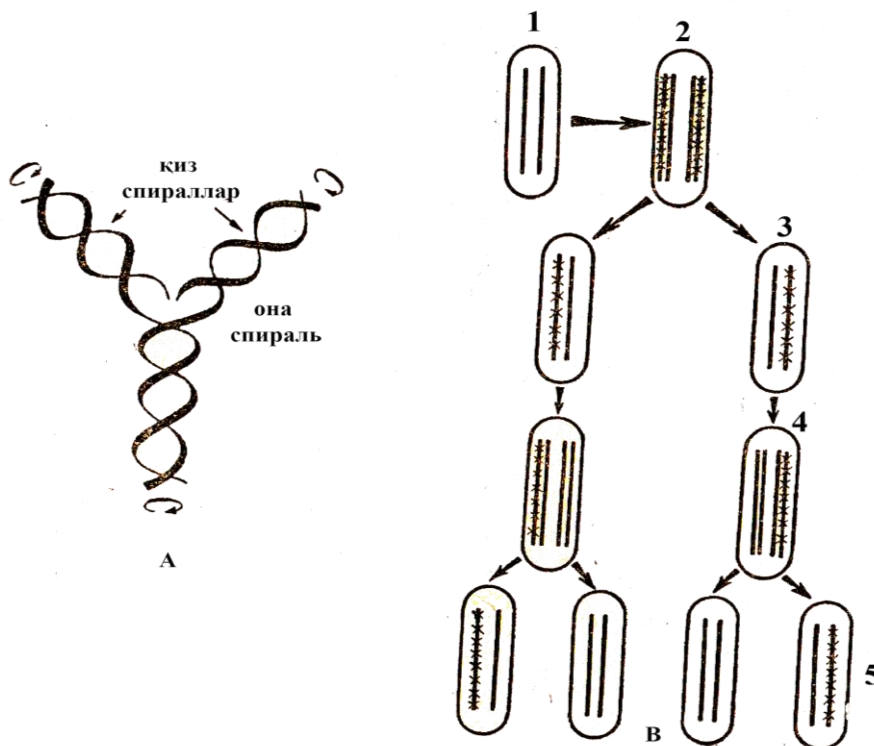
Xromosomalarning ikkilanishi asosida DNK avtosintezi yotadi. Bir vaqtni ichida oqsil sintezi ham bo'lgani uchun, uni xromosomalalar reduplikatsiyasi deb aytish mumkin.

Xromosomalalar reduplikatsiyasini tahlili uchun radiofaol indikator-nishonlangan vodorod atomi-tritiy tutuvchi timidin keng qo'llanilmoqda.

Timidin DNK molekulasida bo'luvchi maxsus azotli asos timinni o'tmishdoshidir. Nishonli atom tritiyga ega bo'lgan timidin timinga aylanib yangi sintezlangan DNK tarkibiga birikadi. Radiofaol belgiga qarab yangi sintezlangan DNK va xromosomaning taqdirini kuzatish mumkin. Bunday tekshirishlar avtoradiografiya metodi bilan o'tkaziladi. Radiofaollik maxsus fotoplyonkalarga ko'chiriladi, preparatlarda esa bir vaqtni ichida belgini ham, xromosomani ham ko'rish mumkin.

Teylorning birinchi tajribalari (1957) bu haqda aniq natijalar berdi. Reduplikatsiya o'tgan hamma xromosomalalar belgili bo'lib qolgan. Har bir ikkilangan xromosoma ham eski, ham yangi sintezlangan DNK ni o'zida tutadi. Avval nishonlangan xromosomalalar radiofaol timidinsiz muhitda bo'linganda, ham nishonli, ham nishonsiz xromosomalalar hosil bo'ladi. Bu tajribalarni ko'rsatishicha, har bir xromosoma ikkita subbirlik-xromatidalarini o'zida tutadi.

Ikkala ipning har biri o'zini yonida, keyinchalik xromosomaga aylanadigan yangi ipni hosil qiladi. Har bir xromosoma esa bitta eski poluxromatiddan va bitta yangi sintezlangan nishonli DNK tutuvchi poluxromatidadan iborat. Shuning uchun birinchi mitozda (nishonli timidin kiritilganda) ikkala xromosoma nishonli bo'ladi. Keyingi bo'linishda har bir poluxromatida DNK ni yangidan sintezlaydi, ammo bu nishonsiz bo'ladi. Ikkita yangi xromosomadan faqat bittadan poluxromatida nishonli bo'ladi. Nishonning bunday tarqalishi polukonservativ tarqalish deyiladi (52 rasm).



52-rasm.Xromosomalar reduplikatsiyasi sxemasi.

A-DNK spiraling yozilishi;V- timidin bilan nishonlangan xromatidaning birinchi va ikkinchi bo‘lihlardagi holati:1-ikkita xromatidali normal xromosoma;2-DNK sintezi va mitozdan oldin xromatidalarning ikkilanishi;3-birinchi bo‘linishda, nishonlangan va nishonlanmagan xromatidalarni ajralishi;4-ikkinchi bo‘linish oldidan nishonlanmagan xromatidalarni hosil bo‘lishi;5-ikkinchi bo‘linish va xromatidalarning tarqalishi.

S-davrda hujayrada DNK va xromosoma reduplikatsiyasi qat’iy tartibda o‘tadi. Har bir xromosoma reduplikatsiyasi ma’lum vaqtda boshlanib, ma’lum vaqtda tugaydi va bu vaqt har xil xromosomalar uchun turlicha bo‘ladi. Xromosomalarning alohida uchastkalarida ham reduplikatsiya bir vaqtda boshlanib, bir vaqtda tugamaydi. Shunday qilib, reduplikatsiya har xil xromosomalarda ham, shuningdek xromosomaning uzinasi bo‘ylab ham asinxron-turli vaqtda yuz beradi. Buning mexanizmi hali aniq emas. Aftidan, i-RNK sintezi ketayotgan xromosomalarning despirallangan qismlari har qachon S-davrning birinchi yarmida reduplikatsiyaga uchraydi, spirallangan nafaol qismlar esa, S-davrning ikkinchi yarmida reduplikatsiyaga uchraydi.

Odamning ba’zi xromosomalari (1,2,16) reduplikatsiyasi xromosomalar uchlarida ancha tez boshlanadi va sentromera zonasida tugaydi. Kondensatsiya

holidagi xromosomalarda yoki ularning ba'zi qismlarida reduplikatsiya ancha keyin tugashi ham mumkin. Masalan, odam hujayrasida S-davrning oxirida har doim jinsiy xromatin hosil qiluvchi ikkinchi X-xromosoma reduplikatsiyalanadi.

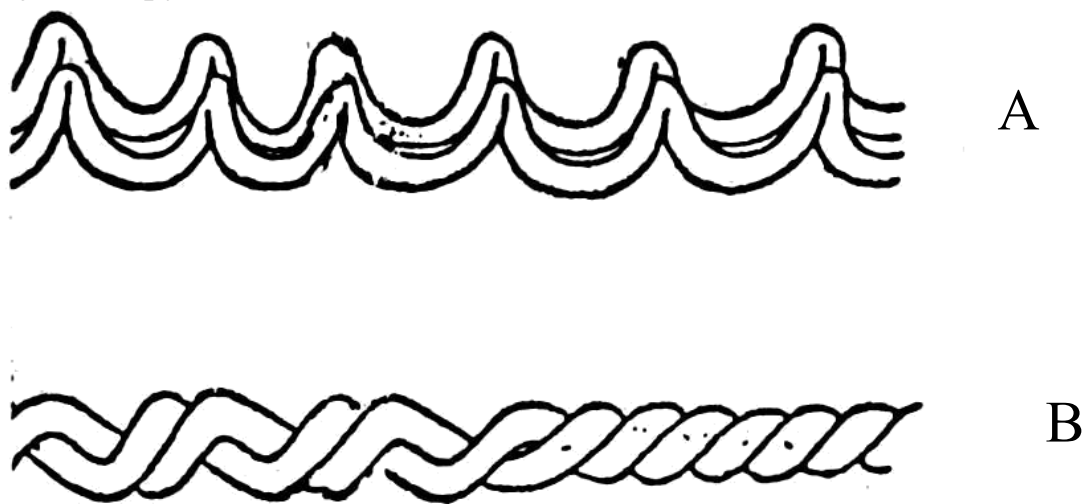
Xromosomalarning spirallanishi

Xromosomalar **tashqi** va **ichki** spirallanadi. Tashqi spirallanish (interfazada xromosoma, xromatid yoki poluxromatidlarning buralishi natijasida vujudga keladi) va ichki spirallanish (profaza va metafaza oralig'ida bo'ladi, ya'ni alohida yoki ikkita qiz xromatidlarning ichida) bo'ladi. Ichki spirallanish meyoza yaxshi kuzatiladi. Xromosomada katta va kichik spiral bo'lib, katta spiral ma'lum diametrga yetgach, kichik spiral paydo bo'la boshlaydi. Har ikkala spiral xromosomalar ikkilanishini vujudga keltiradi va uni **ikkilangan spiral** deyiladi.

Profazadan boshlab xromosomalar kuchli spirallana boshlaydi. Metafazada kichik spiralning spirallanishi tufayli spiralning diametri kattalashadi va yo'g'onlashadi. Anafazada spiral strukturasi o'zgarmaydi, telefozada spiral bo'shashadi, despirallashadi va interfaza holiga o'tadi. Ikki yoki undan ko'proq xromosoma iplarining o'zaro buralishidan ikki tip spirallar hosil bo'ladi.

Paranemik spirallanishda iplar biri ikkinchisiga kirib turgandek bo'lib, ular birbirlaridan oson ajraladi.

Plektonemik spirallanishda iplar soch o'rilishi kabi bo'ladi va ularning birbirlaridan ajralishi qiyin bo'ladi (53-rasm).



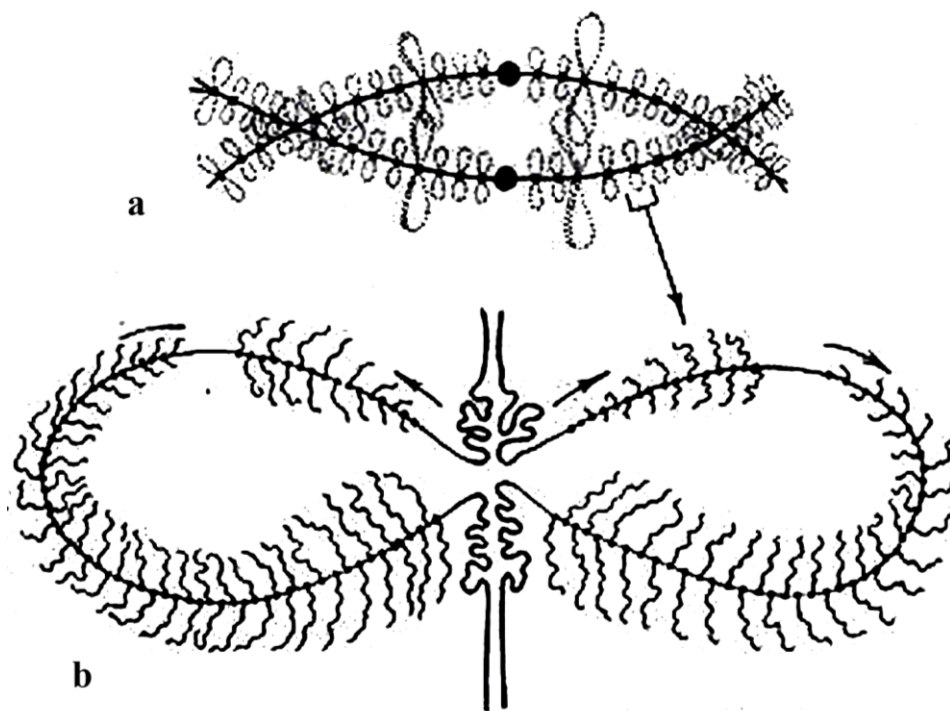
53-rasm. Xromosomalarning spirallanish sxemalari: A-paranemik, B-plektonemik.

Hayvon hujayralari profaza xromosomalarida ham xromonemalar yaxshi ko‘rinadi. Bu ikki holda alohida xromonemalar bir-biriga yaqin turgan xalqalar shaklida ko‘rinadi.

Metafaza bosqichida ultrayupqa kesmalarda xromosoma tarkibida xromomeralar ko‘rinmaydi. Kechki anafaza, ertaki telofazada mitotik xromosomalar dekonkonsatsiyasi yuz bergan sari xromonemalar ko‘rina boshlaydi. Anafaza oxirida xromosomalar qarama-qarshi qutblarga yetib borganda yo‘g‘onligi 0,2 mk keladigan xromonemalar ko‘rinadi. Bu davrda xromosomaning barcha strukturasi g‘ovaklashadi, xromonemalar bir-biridan ajraladi. Bu jarayon ayniqsa, telofazada juda yaxshi ko‘rinadi.

Xromosomalarda uzunasi bo‘ylab qora belbog‘lar ya‘ni disklar joylashadi. Disklar oralig‘ida oqish zonalar bo‘ladi. Disklar doimo intensiv bo‘yaladi.

Ayrim ikki qanotli hashoratlar lichinkasining ma‘lum rivojlanish davrida disklar yo‘g‘onlashib, o‘lchami kattalashadi, ularni **pufflar** yoki **Balbiyani xalqasi** deyiladi. Pufflar bitta diskdan yoki yonidagi disklardan ham hosil bo‘lishi mumkin. Ularning ba‘zilari **lampa cho‘tkasi** tipidagi xromosomalarga o‘xshash bir qator halqalarni hosil qilib yon o‘simtalar berishi mumkin(54 rasm).



54-rasm. Diplotena bosqichida “lampa cho‘tkasi”simon xromosomalarining tuzilishi.

a-ikki xiazmalı bivalentda juft yon o‘simtalarini hosil bo‘lishi; b-qiz xromatidasida joylashgan bir juft yon o‘simtalar.

Lampa choʻtkasi tipidagi xromosomalar politen xromosomalaridan ham uzun boʻlib, meyoza birinchi boʻlinishida diplonema bosqichida kuzatiladi. Bunda xromosomaning markazi kamida toʻrtta xromatiddan tashkil boʻladi, ularga yon oʻsimtalar birikadi.

XXIII bob. Nuklein kislotalar

Nuklein kislotalar birinchi boʻlib 1868 yilda F. Misher tomonidan leykotsit hamda spermatozoidlarning yadrolarida topildi. **“Nuklein kislotalar”** atamasi 1889 yilda qabul qilindi.

Nuklein kislotalarining 2 xili maʼlum: **dezoksiribonuklein kislotalari-DNK va ribonuklein kislotalari-RNK**. DNK deyarli hamma vaqt yadroda, RNK esa, ham yadroda, ham sitoplazmada boʻladi. DNK molekulasi strukturasi jihatidan kimyoda maʼlum boʻlgan bironta ham birikmaga oʻxshamaydi. DNK molekulasi bir-birining atrofiga spiral shaklida buralgan 2 ta parallel zanjirdan iborat (ilova, 35 b).

DNKdagi qoʻshaloq spiral juda uzun boʻladi, deyarli 5mk ga yetadi. DNK molekulasi eng yirik oqsil molekulasidan 50 barobar uzunroq. Shunga muvofiq holda, DNKning molekulyar ogʻirligi juda katta boʻlib, 10 mln ga yetadi. Yaqinda molekulyar ogʻirligi 130 mln li DNK topildi, uning molekulasi uzunligi 50-60 mk. Bu raqamlar qoʻshaloq spiralga taalluqli boʻlib, har bir ipga uning yarmi toʻgʻri keladi.

Kimyoviy jihatdan DNKning har bir zanjiri **polimer** boʻlib, uning monomerlari **nukleotidlardir**. Ularning soni milliongacha boʻlishi mumkin. Polinukleotid zanjirida nukleotidlarning birin-ketin joylashishi nuklein kislotalarning birlamchi strukturasi ifodalaydi. Bu har bir nuklein kislota uchun oʻziga xos boʻladi va u molekulaning turli-tuman boʻlishini taʼminlaydi. Har bir tur organizmda nuklein kislotalar oʻziga xos nukleotidlar birin-ketinligiga ega, bu ularning oʻziga xos belgi va xususiyatga ega boʻlishiga olib keladi.

Nuklein kislotalarning ikkilamchi strukturasi nukleotid aʼzolarining masofaviy joylanishidan kelib chiqadi. Parallel zanjirda yonma-yon joylashgan nukleotidlarning vodorod bogʻ orqali **komplementar** birikishidan DNK hosil

bo‘ladi. Eukariot hujayralarda nuklein kislotalarning har ikki xili bo‘ladi, viruslar esa faqat ulardan biri-DNK yoki RNK ni ushlaydi.

Nuklein kislotalarning biologik ahamiyati genetik axborotni saqlash, realizatsiya qilish va uzatishdan iborat. Nuklein kislotalar immunologik, neyrologik, shuningdek, biosintetik jarayonlarni boshqarishni amalga oshiradi. Nukleotid 3ta molekulaning: 1) azotli asos-purin yoki pirimidin, 2) oddiy karbonsuv-pentoza-riboza yoki dezoksiriboza, 3) fosfat kislota molekulalarining kimyoviy yo‘l bilan birikishidan hosil bo‘lgan birikmadir.

DNK molekulasining tuzilishida 4 xil nukleotid qatnashadi. Bular azotli asosining strukturasi jihatidagina farq qiladi.

Bir nukleotiddagi azotli asos adenin deb ataladi, nukleotid ham xuddi shu nom bilan ataladi. 2-nukleotidning azotli asosi guanin, nukleotidi guanin deb yuritiladi. 3-nukleotiddagi azotli asos sitozin deb, nukleotidi ham sitozin, 4-nukleotiddagi azotli asos timin deb, uning nukleotidi timin deb ataladi (ilova,35).

Nukleotidlarning nomlari qisqargan holda ularning birinchi harflari bilan nomlanadi, ya’ni: Adenin-A, Guanin-G, Sitozin-S va Timin-T.

Har bir DNK da nukleotidlar qat’iy, muayyan va hamisha doimiy tartibda joylashadi. Har xil DNKlar faqat nukleotidlarning joylanish tartibi bilan farqlanadi. Shuningdek, DNK ning o‘ng va chapga burilganlari ham kuzatilgan(ilova,36).

So‘nggi yillarda tekshirishlarni ko‘rsatishicha, DNK ning bir zanjiridagi nukleotidlarning joylanishi 2-zanjirdagi nukleotidlar tarkibiga qat’iy bog‘liq. Bir zanjirdagi nukleotidning ro‘parasiga 2- zanjirning nukleotidi joylashadi va DNK molekulasida shotisimon ko‘rinishni hosil qiladi. U azotli asoslarning xoxlagancha kombinatsiyada birikishidan hosil bo‘lmas ekan. Molekulalarning konstruksiyasi mustahkam bo‘lishi uchun pog‘onalari bir xil uzunlikka ega bo‘lishi kerak. Lekin adenin bilan guanin o‘zlarining kattaligi jihatidan timin bilan sitozindan ancha yirik. Adenin va guanin 12 Å bo‘lsa, timin va sitozinning har birining kattaligi 8 Å. Ikki zanjir orasidagi masofa esa 20 Å ga teng. Shuning uchun pog‘onaning hosil bo‘lishida bitta katta, bitta kichik azotli asos qatnashishi shart.

Ammo, azotli asosning kimyoviy tuzilishi bir-birlari bilan xohlagan kombinatsiyalarda birikishiga imkon bermaydi: Adenin sitozin bilan, guanin esa

timin bilan birika olmaydi. Shuning uchun DNKning molekulyar shotisi quyidagicha pogʻonalargagina ega boʻladi:

adenin-timin	timin-adenin
guanin-sitozin	sitozin-guanin

DNKning qoʻshaloq zanjiri molekulasida azotli asoslar xuddi shu kombinatsiyadagina uchraydi. Agar qandaydir usul bilan DNK molekulasidan biror azotli asosni olib tashlasak, uning oʻrnini faqat xuddi shunday asos olishi mumkin, boshqalari kattaligi jihatidan ham, kimyoviy bogʻ hosil qilish jihatidan ham toʻgʻri kelmaydi. DNK ning bunday tuzilish prinsipi **komplementarlik** deyiladi.

Molekulyar pogʻonaning hosil boʻlishi uchun adenin timinning, guanin sitozonning zaruriy toʻldiruvchilari hisoblanadi. Shularni hisobga olganda DNK molekulasining har ikkala zanjirining nukleotidlari bir-biriga toʻldiruvchilardir.

Agar DNK molekulasining zanjiridan birini tegishli nukleotidlarga va fermentlarga ega boʻlgan kimyoviy muhitda ushlash mumkin desak, u holda zanjir avtomatik ravishda ikkinchisini tuzib olar edi. Bunda hosil boʻlgan ikkinchi zanjir avvalgisining toʻldiruvchisi boʻladi.

Shunday qilib, qulay sharoitda kerakli nukleotidlar yetarli boʻlganda, maxsus fermentlar ishtirokida ajralgan DNK zanjirlaridan yangi DNK molekulalari hosil boʻladi. Bu DNK **reduplikatsiyasi**, **replikatsiyasi** yoki **avtoreproduksiyasi** deyiladi. Hujayralar boʻlinishdan avval xuddi shu yoʻl bilan DNK miqdori 2 hissa ortadi va qiz hujayralardagi DNKning miqdori ona hujayralardagi bilan tenglashadi.

DNK reduplikatsiyasi oqsil-fermentlarning faoliyati natijasida amalga oshadi. Ferment DNK polimeraza 2 zanjirli DNK molekulasi boʻylab guyo “oʻrmalab” boradi va orqasida ikkita yangi DNK hosil boʻlaveradi(ilova,37).

RNK-Ribonuklein kislotalari

RNK strukturasida koʻshaloq spiral boʻlmaydi. Ular DNK zanjirlaridan biri kabi tuzilgan. RNK ham DNK kabi polimer. Ularning monomerlari ham nukleotidlardir. Ular ham 4 xil boʻlib, ulardan 3 tasining azotli asosi DNKdagi

bilan bir xil - A, G, S. DNKdagi timinni o'rniga RNKda unga yaqin bo'lgan **uratsil** (U) bo'ladi. Timin bilan uning farqi timindagi metil gruppaning ortiqligidadir. Shuning uchun timinni metiluratsil deb yuritiladi. Yana DNK bilan RNKning farqi karbon suvli qismining xarakterida hamdir. DNKda dezoksiriboza bo'lsa RNKda riboza bo'ladi. Shuning uchun DNK-**dezoksiribonuklein** kislota va RNK-**ribonuklein kislota** deb nomlangan. Nukleotidlar DNK dagidek bir-biri bilan uglevod va fosfor kislota orqali birikadi.

DNKdan farq qilib, RNKning miqdori doimiy emas. Oqsil sintezi bo'layotgan hujayralarda uning miqdori ortadi.

RNK ning bir necha xillari bor. Ulardan biri **transport RNK (t-RNK)**. Bu RNK ning molekulasi ancha qisqa, hammasi bo'lib, 80-100 nukleotiddan tashkil topgan. Molekulyar og'irligi esa 25-30 mingga teng. T-RNK faqat sitoplazmada bo'ladi. Ularning vazifasi aminokislotalarni oqsil sintezlayotgan ribosomaga tashishdan iborat. Umumiy RNKning 9-10% ini tashkil etadi.

RNKning 2-xili **axborot yoki informatsion RNK(m-RNKdeb ham ataladi)**, uning molekulasi 300-3000 nukleotiddan iborat bo'lib, molekulyar og'irligi 20000-1mln gacha. I-RNK molekulasi ham yadro, ham sitoplazmada bo'ladi, uning vazifasi DNKdan ribosomada sintezlanayotgan oqsil strukturasi axborotni olib o'tishdan iborat. Uning miqdori umumiy RNKning 1 % ini tashkil qiladi.

RNK ning 3-xili **ribosomal RNK (r-RNK)** dir. Bu eng uzun RNK bo'lib, uning tarkibiga 3-5 ming nukleotid kiradi, molekulyar og'irligi 1-1,5 mln. R-RNK ribosomaning ko'pgina qismini, umumiy RNK ning 90% ini tashkil qiladi. Barcha xil RNK lar DNK dan hosil bo'ladi (ilova,38)

VIII qism. Hujayralarning qayta tiklanishi

XXIV bob. Hujayraning mitotik va hayotiy sikli

Hujayra nazariyasining asosiy qoidalaridan biri, hujayra yangidan hosil bo'lmaydi, balki avvaldan mavjud bo'lgan hujayraning bo'linishi yo'li bilan hosil bo'lishidir. Odam organizmini tashkil qilgan milliardlab hujayralar otalangan tuxum-zigotaning ketma-ket bo'linishi natijasida hosil bo'ladi. Ketma-ket bo'linishlar yangi hujayralarning paydo bo'lishiga olib keladi, ulardan esa ko'p

hujayrali organizmning turli strukturalari rivojlanadi. Murtak, hujayralarning ko'payishi va ixtisoslashuvi hisobiga o'sadi va voyaga yetgan organizmga aylanadi.

Organizmning rivojlanishi jarayonida hujayralarning ko'payishi har bir turning genetik apparati nazorati ostida amalga oshadi. Hujayralarning ko'payishi organizmning butun hayoti davomida, uning ichki talabi, ichki va tashqi muhit sharoitlariga bog'liq holda yuz beradi. O'simliklarning o'sishi ularning ma'lum qismlarida yangi hujayralarning paydo bo'lishi natijasida yuz beradi. Masalan, meristema uchidagi hujayralarning ko'payishi hisobiga ildiz va poyaning bo'yiga o'sishi, kambiy hujayralarining ko'payishi hisobiga esa ularning yo'g'onlashishi yuz beradi. Bulardan farq qilib, hayvonlarda voyaga yetgan organizmda tana mutanosibligi yuzaga kelgach, faqat shu organizmning o'lgan hujayralarining o'rnini qoplash uchungina hujayralarning bo'linishi sodir bo'lib turadi.

Hujayralarning ko'payishi bitta hujayradan ikkita hujayraning shunchaki hosil bo'lishigina emas, balki ona hujayradagi axborot bilan aynan bir xil axborotga ega bo'lgan ikkita hujayraning hosil bo'lishidir. Shuning uchun, hujayraning ikkilanishi jarayonini hujayrada bo'ladigan axborotni aniq ikkilanishi va qiz hujayralarga bir xil tarqalishi usuli deb bilmoq kerak.

Ma'lumki, DNK boshqaruv markazi hisoblanganligi uchun hujayra bo'linishida yadrodagı o'zgarishlarga e'tiborni qaratmoq darkor. Barcha eukariot hujayralarda ko'payish jarayoni umuman olganda o'xshash, ammo ba'zi modifikatsiyalar ham uchrashi mumkin.

Prokariot hujayralar murakkab maxsus tuzilmalar hosil qilmay, to'g'ri -binar yo'li bilan bo'linadi. Bunda yangi ikki DNK molekulasi qiz hujayralarga to'g'ri taqsimlanadi.

Odatda, hujayra bo'linishidan avval xromosomalar ikkilanadi va DNK sintezlanadi. Bu barcha prokariot va eukariot hujayralar uchun umumiydir.

Hujayralarning bo'linishi umumiy reproduksiya (qayta ishlab chiqarish)ning bir qismidir. Hujayra elementar biologik sistema sifatida bo'linish yo'li bilan o'zining uzuluksiz hayotini davom ettiradi.

Bir hujayrali organizmlar bo‘linishida ikkita organizm hosil bo‘ladi, ya’ni bo‘linish bu turning individi sonining ortishi uchun xizmat qiladi. Umuman olganda, hujayraning ikkilanishi siklik jarayon hisoblanadi, chunki bir ikkilanishning mahsuli bo‘lgan qiz hujayralar yana bo‘linadi.

Hujayraning bir bo‘linishdan ikkinchi bo‘linishga qadarli hayotini **hujayra sikli** deyiladi. Bu turli hujayralar uchun har xil bo‘ladi. Masalan, bakterial hujayralar uchun u 20-30 min, tufelka infuzoriyasi uchun 12-14 soat, karnaycha infuzoriyasi uchun 2-3 sutka, amyoba uchun 5 sutkani tashkil qiladi. Hujayra siklining davomiyligi harorat va atrof muhit sharoitlariga bog‘liq. Hujayra sikli ikkita asosiy bosqichlarga bo‘linadi: 1) yadro materialining to‘g‘ri taqsimlanishini ta’minlovchi mitoz; 2) mitozga tayyorgarlik sodir bo‘ladigan ikki bo‘linish oralig‘i-interfaza.

Ko‘p hujayrali organizmlar hujayralarining ko‘payishi har xil. Hayvon organizmi hujayralari ertaki embriogeneza tez-tez bo‘linsa, katta yoshda bu qobiliyatni yo‘qotadi. Yumaloq chuvalchanglarda hujayralarning bo‘linishi embrional taraqqiyot tugagandan so‘ng to‘xtaydi.

Yuksak umurtqalilarda turli to‘qima va organ hujayralarining bo‘linish qobiliyati har xil. Bularda bo‘linish qobiliyatini to‘liq yo‘qotgan hujayralar bo‘ladi (nerv). Organizmda doimo yangilanib turadigan to‘qima hujayralari (epiteliy, biriktiruvchi to‘qima) ham bor. Epiteliyning bazal qatlami hujayralari, ingichka ichak kriptalarining (shilimshiq qobiqning botib kirishidan hosil bo‘lgan naychalar) hujayralari, ko‘mik va taloq hujayralari doimo ko‘payib turadi va o‘lgan hujayralar o‘rnini to‘ldiradi.

Katta organizmlarda o‘sish to‘xtagan bo‘lsa ham hujayralarning bo‘linishi davom etadi. Bu bilan **fiziologik regeneratsiya** amalga oshadi.

XXV bob. Mitoz

O‘simlik, hayvon va sodda hayvonlar uchun umumiy bo‘linish usuli **mitoz**dir. Bu jarayonning biologik ma’nosi shuki, bunda ikkita qiz hujayralar hosil bo‘lib, ular bir xil sondagi xromosomalar va ularda bo‘lgan DNK ga ega.

Mitozga tayyorgarlik. Ko‘payayotgan hujayralar hayotida bo‘linish oralig‘idagi davr- interfaza va aynan mitoz farqlanadi.

Interfazada hujayra o'sadi, ishlaydi va mitozga tayyorlanadi. Hujayralarning bo'linishga tayyorlanishida qator jarayonlar amalga oshadi:

1. Sitoplazmaning hamma makromolekulali komponentlarining ikkilanishini ta'minlovchi hujayraning o'sishi;
2. Xromosomalarning reduplikatsiyasi;
3. Mitotik markazlarning ikkilanishi;
4. Mitotik apparat oqsillarining sintezi;
5. Energiya zahirasi to'planishi.

Hujayraning o'sishida bir vaqtning o'zida yadro va sitoplazmaning massasi ortadi. Bunda yadroning sitoplazmaga nisbati hamma tip hujayralar uchun nisbatan o'zgarmas bo'lib qoladi.

Otalangan tuxumninng maydalanishida o'sish fazasi bo'lmaydi. Bo'linish juda tez bo'ladi va borgan sari mayda hujayralar hosil bo'ladi. Somatik hujayralar esa bo'linishdan so'ng, avvalgi kattaligiga o'sib yetadi, keyin mitozga kirishadi. Mitoz vaqtida sintetik protsesslar vaqtincha to'xtab turadi. Bunda i-RNK ning hosil bo'lishi va sitoplazmaga o'tishi to'xtaydi.

Mitoz hujayraning hamma qismini o'z ichiga olsa ham, ko'proq yadroning tabiati (xromosomalarning hosil bo'lishi) va mitotik apparatni hosil qilayotgan hujayra markazining (sentrila) funksiyasi qiziqtiradi.

Hujayralarning mitotik bo'linishi quyidagi 4 ta bosqichga ajratiladi: **profaza**, **metafaza**, **anafaza** va **telofaza** (ilova,39).

Profaza. Bo'linishning boshlanishi, hujayraning qanday shaklli bo'lishidan qat'iy nazar uning qutblanishi bilan xarakterlanadi. Qutblanish sentriolalarni qarama-qarshi tomonga tarqalishi va ular orasida **vereteno (duk)**ni hosil bo'lishi bilan amalga oshadi. Qutblarning mavjudligi bo'linayotgan hujayra ekvatori tekisligini (yuzasini) belgilaydi. Sentriolalar va vereteno iplarini **mitotik apparat** deb ataladi. Sentriolalarning tarqalishi ertaki profazada boshlanadi, mitotik apparatning to'liq shakllanishi esa profazaning oxirida tugaydi. Oxirgi ma'lumotlarga qaraganda, sentriola ham hujayraning avtoreproduksiyalovchi sistemasiga qarar ekan. Hujayra bo'linishi boshlanguncha sentriolalar ikkilangan, ya'ni soni ikki marta ortgan bo'lar ekan (ilova,39).

Ajratib olingan mitotik apparatni tahlil qilishning ko'rsatishicha, uning 90 protsenti oqsillardan, qisman RNK, polisaxarid va lipidlardan iborat ekan. Mitotik apparatning oqsillari mitoz boshlanguncha ham sitoplazmada bo'ladi. Mitotik apparatning iplari sitoplazmaning boshqa qismiga nisbatan zichlanganroqdir.

Shunday qilib, profaza davrida sitoplazmada ikkilangan sentriolalar qutblarga tarqalar ekan, mitotik apparatning avval sintezlangan oqsillari esa veretenoni hosil qilar ekan. Bu fazada yadro biroz bo'rtadi, xromosomalarning spirallanishi natijasida xromatin iplari yo'g'onroq bo'lib qoladi. Keyinroq, spirallanishning davom etishi natijasida xromosomalar yo'g'onlashadi va alohida iplar shaklida ko'rinadi. Bu vaqtda xromosomalarning qo'shaloq ekanligi bilinadi. Shu bilan birga yadrocha erib ketadi. Ko'p hollarda, yadrochaning RNK si yo'qolib ketmay xromosoma bilan bog'liq bo'ladi. Profazaning oxirgi bosqichi yadro qobig'ining yemirilishi bo'ladi. Ultrabinafsha nurlar ta'siri ostida profazaning boshlanishini orqaga qaytarish, ya'ni interfazaga qaytarish mumkin ekan. Ammo, profazaning o'rtasidan qaytarish mumkin emas-baribir hujayra bo'linadi.

Metafaza. Yadro qobig'i erib ketgandan keyin xromosomalar sitoplazmada tartibsiz holda joylashadi. Metafazada xromosomalar kaltalashadi va ekvatorga ko'chib ekvator plastinkasini hosil qiladi. Xromosomalarning bu harakati **metakinez** deb ataladi.

Kalta tortgan xromosomalarda markaziy tortma (peretyajka) sentromera yoki kinetoxor aniq ko'rinadi. Ko'p kuzatishlarning ko'rsatishicha metakinezda asosiy rolni kinetoxor o'ynaydi. Bu vaqtda mitotik apparat to'lig'icha tashkil topgan bo'ladi. Ularning iplari orasida kinetoxorlarga birikkan, bir qutbdan ikkinchi qutbga tortilgan iplarni ko'rish mumkin. Elektron mikroskopni ko'rsatishicha, vereteno iplari diametri 150-200 Å keladigan naychalar tutamidan iborat ekan. Ular hamma vaqt kinetoxor bilan bog'liq bo'ladi(ilova,33 ga qarang). Xromosomalar ikki qutbning o'rtasida joylashadi Kinetoxorlari buzilganda xromosomalar harakat qila olmaydilar.

Metafazada xromosomalarning joylanishi veretenoning faoliyatidan kelib chiqadi. Xromosomalar birlamchi tortma qismida qayrilgan bo'ladi, kinetoxorlar aniq ekvator tekisligiga joylashadi(ilova,39,b).

Agarda metafazada kolxisin ta'sir ettirilsa, vereteno yemiriladi, xromosomalar qutblarga tarqala olmaydi, hujayra bo'lina olmay, tetraploid bo'lib qoladi.

Metafazada xromosomalar yaxshi ko'ringani uchun ularni sanash oson bo'ladi.

Anafaza. Bu fazada xromosomalar ekvator tekisligidan qutblarga tomon harakat qiladi. Ularning harakati sekin bo'lib, 1 minutda 1mk masofani o'taydi.

Xromosomalarning harakati vereteno iplarining qisqarishi bilan bog'liq bo'libgina qolmay, bu vaqtda hujayraning o'zi ham cho'zilgan bo'ladi, bu qutblar orasidagi masofani orttiradi va u bilan xromosomalarning tarqalishiga imkon beradi (ilova,39,c).

Shunday qilib, bu fazada kinetoxorlar bilan birikkan qiz xromosomalar ajralishadi va qutblarga harakat qiladi. Shuning uchun avval ikkilangan xromosomalar 2 ga teng taqsimlanadi.

Telofaza. Bu fazada tarqalgan xromosomalar qutblarda g'uj bo'lib to'planadi va xromosomalar atrofida alohida pufakchalar hosil bo'ladi, ular bir-biri bilan qo'shilib, yadroning ichki membranasini hosil qiladi. Tashqi yadro membranasini endoplazmatik to'ring sisternlaridagi pufakchalardan tiklanadi. Yadroning tiklanishi xromosomalarning despiriallanishi va yadrochani hosil bo'lishi bilan tugaydi (ilova,39,d).

Sitokinez. Anafazaning oxiri yoki telofazaning boshida sitoplazmaning ajralishi-**sitokinez** yuz beradi. Hayvon hujayralarida ekvatorida egatcha hosil bo'lib, u chuqurlashadi. Bu sitoplazmaning tashqi qobig'ining qisqarishidan hosil bo'ladi.

O'simlik hujayralarida ekvator tekisligida, elektron mikroskopning ko'rsatishicha pufakchalar bo'ladi. Ular bir-birlari bilan qo'shilib har ikkali hujayraning membranasini hosil qiladi(21 rasmga qarang). So'ng, bu membranada sellulyozali qobiq hosil bo'ladi. Har ikkala hosil bo'lgan hujayraning birikkan joyida kichkinagina tanacha-**fragmoplast** shakllanadi. U vereteno iplarining qoldig'idir.

Mitotik sikl

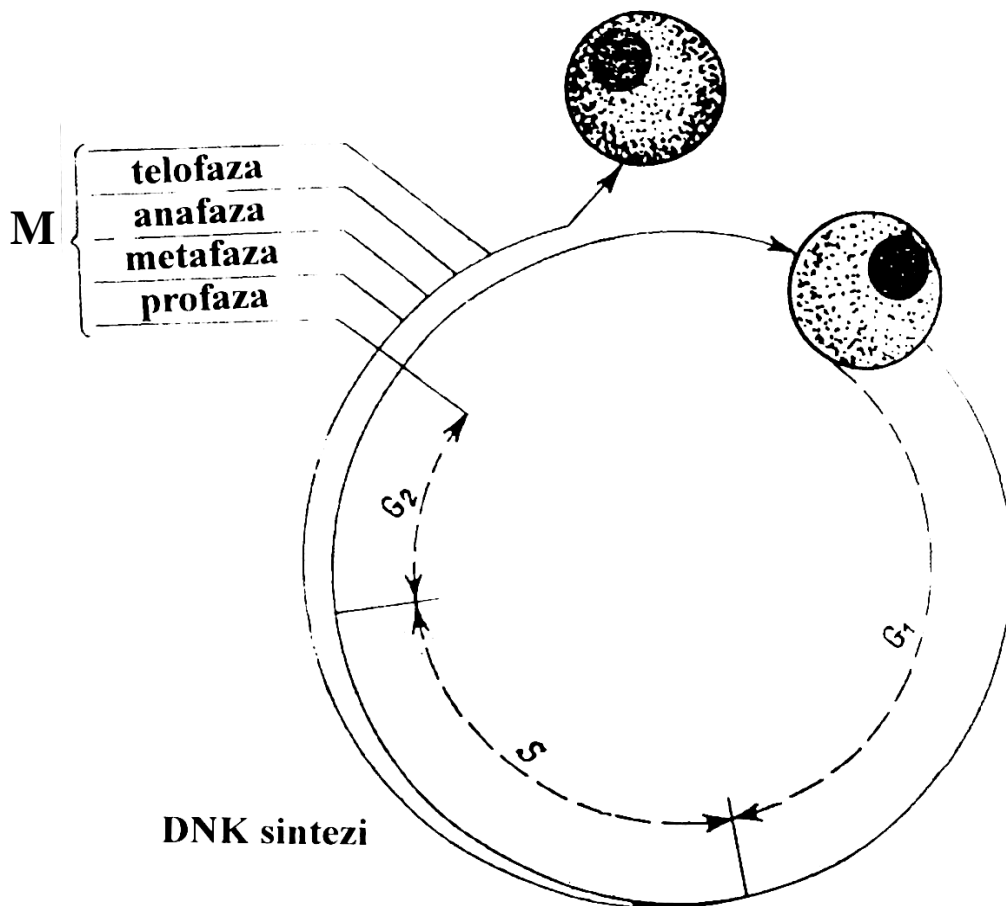
Mitozning mohiyati qiz hujayralarga DNKning to'g'ri taqsimlanishidir. Shuning uchun, asosiy e'tibor DNK va xromosoma ikkilanishining vaqti va

mexanizmiga qaratiladi. Govard va Pelklar (1953) nishonli atomlar yordamida birinchi bo‘lib, DNK sintezini interfazaning o‘rtasida bo‘lishini va olti soat davom etishini aniqladilar. Nishonli timinni DNK reduplikatsiyasini o‘rganishga qo‘llash mitotik yoki hujayraning bo‘linishi sikllarini aniq o‘rganishga imkon beradi. Somatik hujayralarda DNK ikkilanishi bo‘linish boshlanguncha tugaydi va hujayra mitozga xromosomalar reduplikatsiyasi tugagandan biroz vaqt o‘tgandan keyin kirishadi.

Interfazani uch davrga bo‘lish mumkin:

1. Bo‘linish tugagandan keyingi – postmitotik davr -G₁;
2. DNK sintezi davri – S
3. Premitotik yoki postsintetik davr- G₂. Bu davrdan keyin hujayra mitozga kiradi.

Butun siklni aylana shaklida ifodalasak, bunda mitozdan mitozgacha bo‘lgan davrlarni yoylarda vaqtga proporsional qilib ko‘rsatish mumkin (55 rasm)



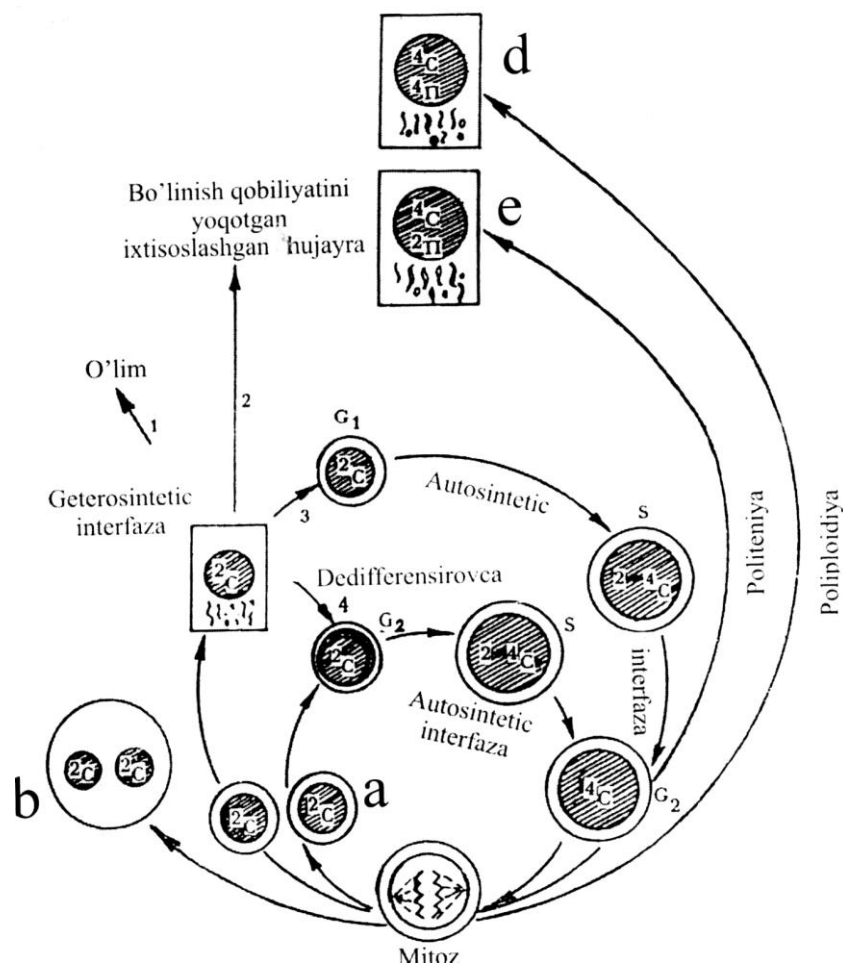
55-rasm. Mitotik sikl.

M-mitoz; G₁-mitozdan keyingi davr; S-sintetik davr;
G₂-sintezdan keyingi postsintetik davr.

Avtosintetik va geterosintetik interfazalar

Katta organizm to'qimalari hujayralarining har qanday populyatsiyalarida deyarli doimo, ko'payayotgan hujayralar bilan birga bo'linishdan to'xtab differensiallangan holatga o'tgan hujayralar ham uchraydi. Interfazaning bu ikki holatini **avtosintetik** va **geterosintetik** interfazalar deb nomlanadi. Odatda bo'linayotgan hujayralar qancha ko'p bo'lsa, geterosintetik hujayralar miqdori shuncha kam bo'ladi. Barcha ko'payayotgan hujayralar miqdori-**proliferativ pul-**avtoradiografiya metodi orqali aniqlanadi.

Hujayralar sikldan mitotik bo'linishdan keyin yoki mitoz boshlanishdan avval chiqadilar. Ko'pchilik to'qimalarning geterosintetik interfaza holdagi hujayralari hujayra sikliga qaytishi mumkin (56 rasm).



56-rasm. Hujayraning hayot siklidagi geterosintetik va avtosintetik interfazalarining o'zaro munosabati (Bloch, Cadman, 1955).

Mitozning xillari

Hujayraning bo'linishi olib keladigan natija va hosil bo'lgan hujayralarning keyingi taqdiriga qarab mitozni 3 xil farq qilinadi: 1) to'g'ri (stvolovoy), 2) asimmetrik va 3) o'zgartuvchi.

To'g'ri mitozdan so'ng ikkita bir xil hujayralar hosil bo'ladi va ular keyinchalik bo'linib deyarli bir xil hujayralarni hosil qiladi.

Asimmetrik mitozda har xil kattalikka ega bo'lgan ikkita hujayra hosil bo'ladi. Ularning biri normal bo'linish qobiliyatiga ega, ikkinchisi esa yoki faqat bo'lina olmaydi, yoki bir necha avloddan so'ng bo'linishdan to'xtovchi hujayralar hosil qiladi. Asimmetrik mitozni har xil kattalikdagi hujayralar hosil qiladigan tuxumning spiral maydalanishida kuzatish osonroq. Bunda yirik makromerlar va mayda mikromerlar hosil bo'ladi. Bunday mitozni dastlab **differensiyallanuvchi mitoz** deb nomlangan.

O'zgartuvchi mitozda hosil bo'layotgan ikkala hujayra keyinchalik qaytmas o'zgarishga uchraydi. Masalan, teri epiteliysida bazal membranadan siljiyotgan hujayralar sitoplazmada shox moddasini yig'adi va bo'linish qobiliyatini yo'qotadi. Bunday mitozlarni kelib chiqish mexanizmi noaniq.

Hayvon va o'simlik hujayralarining bayon qilingan mitotik bo'linishi xillaridan tashqari plevromitoz va ortomitoz xillari ham farqlanadi. Mitozning ancha soddaroq xili **plevromitozdir**. Buning **yopiq plevromitoz** xilida (yadro qobig'i erimay xromosomalarning tarqalishi yuz beradi) **mikronaychalar hosil qiluvchi markazlar (SOMT)** sifatida sentriolalar emas, balki yadro membranasining ichki yuzasida joylashgan boshqa strukturalar qatnashadi. Bular aniq morfologiyaga ega bo'lmagan sentriolyar plastinkalardir. Ulardan mikronaychalar boshlanadi. Ular ikkita bo'lib, bir-biridan ajrab ketadi va yadro membranasini bilan aloqasi uziladi, natijada xromosomalar bilan aloqador ikkita yarim duk ipi (poluvereteno) hosil bo'ladi. Mitotik apparat hosil bo'lishi va xromosomalarning tarqalishi yadro qobig'i ostida amalga oshadi. Bunday mitoz ko'proq sodda hayvonlarda, zamburug'larda uchraydi. **Yarim yopiq plevromitozda** shakllangan mitotik apparatning qutblarida yadro qobig'i erib ketadi.

Ortomitozda SOMT sitoplazmada joylashadi va yarim duk emas, balki ikki qutbli bo‘linish duki hosil bo‘ladi. Ortomitozning ochiq(odatdagi mitoz), yarim ochiq va yopiq xillari mavjud. Yarim ochiq ortomitozda sitoplazmadagi SOMT dan bisimmetrik bo‘linish duki hosil bo‘ladi, uning qutblaridan boshqa joyda yadro membranasi saqlanib qoladi. Bu mitoz yashil suvo‘tlarida, gregarinalarda, qizil suv o‘tlarida uchraydi. To‘liq ortomitozda yadro qobig‘i to‘liq saqlanadi, uning ostida haqiqiy bo‘linish duki shakllanadi. Mikronaychalar kariolimfa (karioplazma) da yadro ichi SOMT dan hosil bo‘ladi va plevromitozdan farq qilib yadro qobig‘i bilan bog‘liq bo‘lmaydi. Bu mitoz infuzoriyalarning mikronukleusi uchun xarakterlidir (ilova,40).

Bayon qilingan bu ikki mitoz, asosan bo‘linish duki strukturalarini kelib chiqishiga asoslangan.

Mitotik faollikning boshqarilishi

Hujayralarning mitotik va interfaza bo‘linish holatlarini o‘rganish doimo yangilanib turadigan to‘qimalar hujayralarida umumiy qonuniyat borligini aniqlashga olib keldi. Bu qonuniyatga ko‘ra ko‘payish yo‘li bilan hosil bo‘layotgan hujayralar soni o‘layotgan hujayralar soniga teng bo‘ladi. Aftidan, to‘qimani tashkil qilgan hujayralar populyatsiyasi o‘z-o‘zini boshqaruvchi sistema bo‘lsa kerak.

Mitoz sohasida yirik mutaxassis bo‘lgan D.Meziya har bir normal hujayra bo‘linish qobiliyatiga ega, ammo ko‘p hollarda tormozlangan yoki to‘silgan (blokirovana) bo‘ladi, deb hisoblaydi. Uning tasavvuricha, hujayralarning mitotik faolligini boshqarilishi tormozlash yoki tormozni olish prinsipi bo‘yicha amalga oshiriladi. Albatta, tormozlash har xil darajada, hattoki qaytmas darajagacha bo‘lishi mumkin. Bu tasavvur organizmda hujayralarning faolligini boshqarilishi bilan mos keladi. Mitotik faollik yoki vaqt birligi ichida bo‘linayotgan hujayralarning nisbiy miqdori turli darajada bo‘ladi. Turli organlar hujayralarida mitozning sutkali ritmlari aniqlangan. Eng ko‘p miqdor mitoz tinchlik davriga, organizmning yoki organning kuchli funksiyasiga past mitotik faollik to‘g‘ri keladi. Ko‘p hollarda bu hujayraning mitotik faolligi gormonlarni ta’siri natijasida yuzaga keladi. Masalan, qo‘zg‘olish davrida mitozning kam bo‘lishiga sabab, bu

hollarda ko'p miqdorda ishlab chiqariluvchi adrenalin ta'siridir. Bo'linayotgan hujayralarning sonini o'zgarishi mitoz fazalarini o'zgarishi hisobiga emas, balki interfazaning turli davrlarini o'zgarishiga bog'liq. Masalan, mitozdan avvalgi-G2 va keyingi-G1 davrlar, ayniqsa turli ta'sirlarga sezuvchan bo'ladi. Hujayralarning bu davrlarda ushlanib qolishi interfazaning cho'zilishiga va bo'linayotgan hujayralarning umumiy sonini kamayishiga olib keladi. Bularning hammasi mitotik faollikka qandaydir umumiy boshqaruvchi mexanizm ta'sir qiladi, degan xulosaga olib keladi.

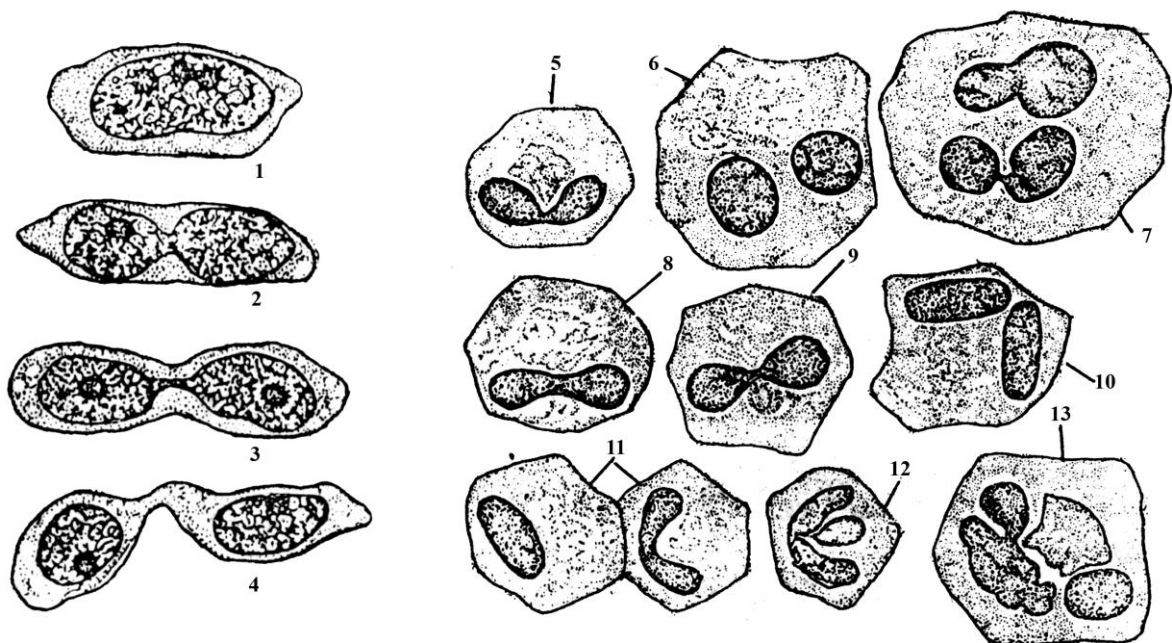
XXVI bob. Amitoz

Bu yadroning tortilib ikki qismga to'g'ri bo'linishidir. Amitoz o'tgan asrning o'rtalarida bayon etilgan bo'lib, hujayralar ko'payishining yagona usuli deb qabul qilingan edi (Flemming, 1882). Faqat 70-yillarda mikroskopik texnikani yaxshi rivojlanishi tufayli bo'linish protsessi ancha murakkab ekanligi aniqlandi.

Dastlabki olimlar amitoz deb hujayrada ikkita yoki ko'proq sondagi yadroning bo'lishini tushunganlar. Hozirgi vaqtda amitoz deb yadroni interfaza holatida bo'linishiga aytiladi.

Amitozni aniqlash va analizning qiyinligi shuki, hozircha DNK sintezi, xromosomalar reduplikatsiyasi va amitotik bo'linish o'rtasidagi aniq nisbat ma'lum emas. Ba'zi olimlar umuman amitozni hujayralar reduplikatsiyasining ma'lum shakli ekanini inkor etadilar.

Amitoz bitta yadroning teng ikkiga bo'linishiga olib keladi. Amitozning boshqa shaklida yadro fragmentatsiyalanib, har-xil kattalikdagi yadrolar hosil bo'ladi. Ba'zan yadro bo'linadi, ammo **plazmatomiya** sodir bo'lmaydi. Bo'linishda yadro interfaza holida qoladi va hujayra ishlashdan to'xtamaydi. Shuning uchun, amitozni mitotik apparat hosil qilmay, xromosomalar spirallanmay yadroning bo'linishi deb qarash kerak (57 rasm). Amitozda genetik materialning qiz hujayralarga to'g'ri taqsimlanishi hali aniq emas.



57-rasm.Amitoz.

1,2,3,4-siydik pufagi epiteliy hujayrasining amitotik bo‘linish bosqichlari;5-8-9-yadroning tortilib ikkiga bo‘linishi;6-amitozga uchragan ikkita dumaloq yadro tutuvchi hujayra;7-ikki yadroli hujayrada amitotik bo‘linish;10-ikkita uzunchok yadroli amitotik hujayra;11-amitozda har-xil yadroli hujayralarning hosil bo‘lishi;12-yadro fragmentlarining hosil bo‘lishi;13-har-xil yadroli hujayraning hosil bo‘lishi.

Amitoz bo‘linishi ustidagi ko‘plab kuzatishlarning ko‘rsatishiga qaraganda, u deyarli, doimo qarigan, o‘limga mahkum bo‘lgan yoki degeneratsiyaga uchrayotgan, keyinchalik to‘liq qimmatli hujayralar hosil bo‘lmaydigan hujayralarda uchraydi. Masalan, amitoz hayvonlarning embrion qobiqlarida, tuxumdonning follikulyar hujayralarida, trofoblastning gigantik hujayralarida uchraydi. O‘simliklarda ixtisoslashgan va o‘lib borayotgan hujayralarda (kartoshka tuganagi parenximasida, endospermida v.b.) ham uchraydi.

Ko‘p hollarda, amitoz turli patologik holatlarda, yallig‘lanishda, qayta tiklanishda uchraydi. Amitoz bo‘linishdan so‘ng mitotik bo‘linish bo‘lgan holatlar kuzatilmagan.

Amitoz infuzoriyalarda alohida ahamiyatga ega. Ularning makronukleusi ko‘ndalangiga ikkiga bo‘linadi, so‘ng sitoplazma ham bo‘linadi. Shu vaqtning o‘zida mikronukleus mitotik bo‘linadi. Bu bo‘linish orqali organizm ko‘payadi. Shuning uchun, A.A Zavarzin shunday fikr berdi va u hozir ko‘pchilik tomonidan tasdiqlanmoqda: hech qanday “**generativ amitozlar**” (ko‘payishning amitozlari)

yo‘q. Amitozni hujayra yadrosining funksional holatlaridan biri deb qarash lozim. Bundan kelib chiqadiki, Flemming tomonidan berilgan “amitoz” termini, hujayralarning ko‘payish usuli ma’nosini yo‘qotdi.

XXVII bob. Meyoz

Meyoz yoki **reduksion** bo‘linish, yadro bo‘linishining murakkab jarayoni bo‘lib, xromosomalar diploid holatdan gaploidga o‘tadi.

Organizmlar taraqqiyotida ikki xil gametalarning quyilishidan boshlab, yangi oranizmning paydo bo‘lgunigacha, hujayrada xromosomalar sonining qonuniy o‘zgarishini kuzatish mumkin. Bu **gaplofaza**-gaploid to‘plamli xromosomalarga ega bo‘lgan faza va **diplofaza**-diploid to‘plamli fazalardir. Bu fazalarning davomiyligi turli sistematik guruhlarda turlicha bo‘ladi. Masalan, zamburug‘larning hayotiy siklida gaploid faza ko‘proq, boshqa organizmlarda esa aksincha, diploid faza ko‘proq bo‘ladi. Organizm hayotiy siklining qaysi bosqichida borishiga qarab, meyoza uch tipga bo‘linadi: **zigotali**, **gametali** va **oraliq**.

Zigotali (boshlang‘ich) tip. Meyoz tuxum otalanishi bilanoq zigotada yuz beradi. Bu tip askomisetlar, bazidiomisetlar, ayrim suvo‘tlari, sporalilar va boshqa organizmlar uchun xarakterlidir. Bularning hayotiy siklida gaplofaza ustun bo‘ladi. Fazalarning oddiy gallanishi yashil suvo‘tlaridan xlamidomonadada yaxshi ko‘rinadi (ilova,42). Uning erkin yashovchi hujayrasi vegetativ yo‘l bilan ko‘payadi. Boshlang‘ich hujayra ko‘p marta bo‘linadi va 2-8 ta zoosporalarni hosil qiladi. Ularning har biri o‘tib boshlang‘ich individ kattaligiga yetadi va yana shu yo‘l bilan jinssiz ko‘payishi mumkin.

Jinsiy ko‘payishda dastlab, boshlang‘ich hujayraning bo‘linishidan gaploid xromosomal gametalar hosil bo‘ladi. Keyin ikkita gameta ko‘shilishib (**kopulyatsiya**), quyilishib ketadi va diploid to‘plamli zigotani hosil qiladi. Bu endi meyoza kirishadi, natijada to‘rtta vegetativ gaploid hujayralar hosil bo‘ladi va sikl yangidan qaytariladi. Bunda diploid faza (diplofaza yoki **sporofit faza**) juda qisqa vaqt davom etadi, gaploid faza (gaplofaza yoki **gametofit faza**) hayotiy siklning ko‘proq qismini egallaydi.

Zigotali meyoz spirogira o'simligida quyidagicha sodir bo'ladi: bu o'simlikning tallomi hujayralari gaploid xromosomal bo'ladi. Shuning uchun, tallomdagi xoxlagan hujayra jinsiy jarayonga bevosita kirishib, bir-biri bilan yoki tallom hujayralari bilan **kon'yugatsiyalanib** diploid xromosomaga ega bo'lgan zigotani hosil qiladi. Qulay sharoitda zigota meyozga kirishib, to'rt dona gaploid xromosomal spirogirani hosil qiladi.

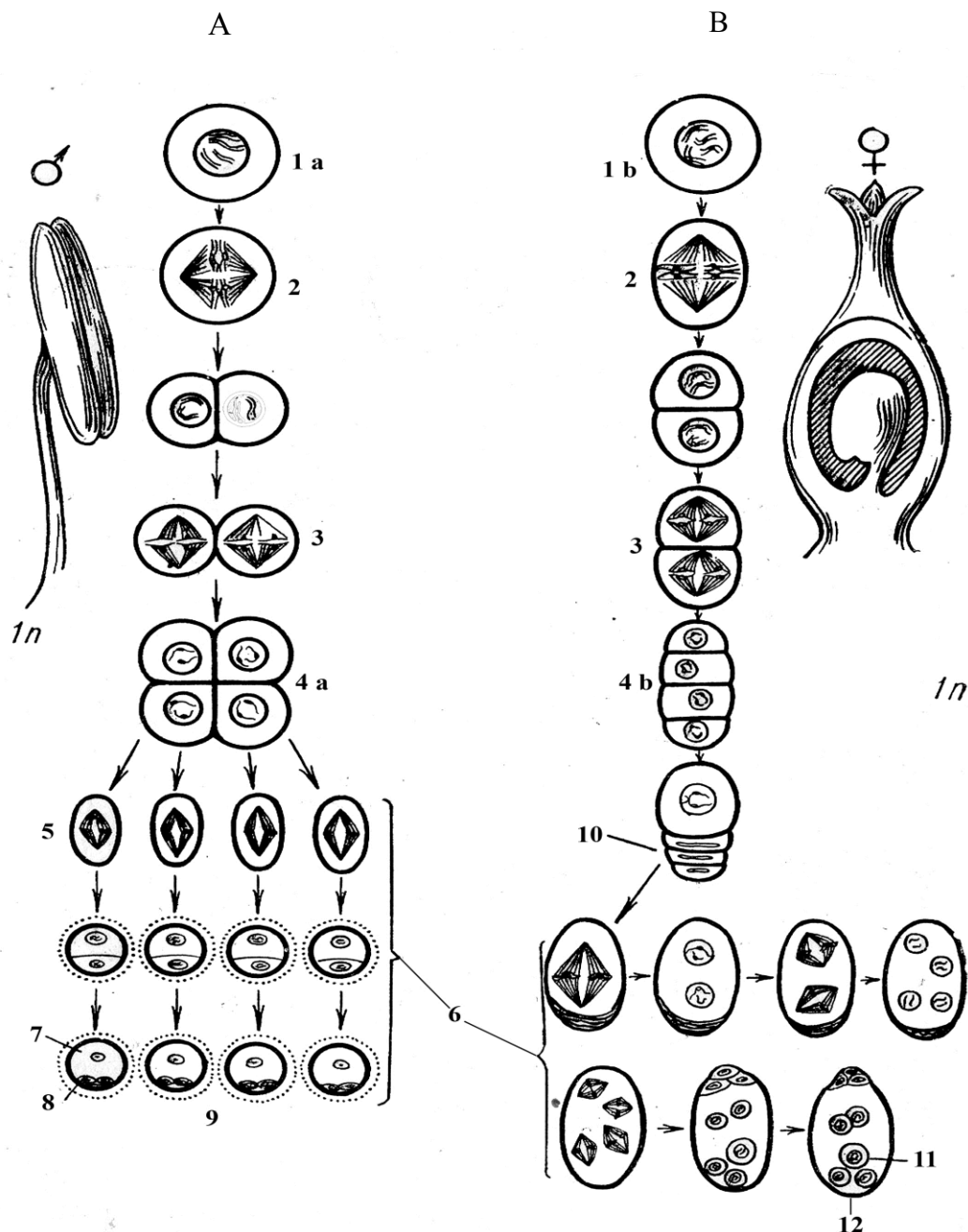
Zigotali meyoz eng qadimgi bo'linish tipidir. Bir tallomdagi hujayralarning o'zaro kon'yugatsiyasi zigota hujayralarining genotipini boyitmaydi. Har xil tallomli hujayralarning o'zaro kon'yugatsiyasi evolyutsiya jihatidan bir qadam olg'a siljish deyish mumkin. Chunki, zigotada ikki hujayraning genetik xususiyatlari jamlanadi.

Gametali meyoz gametalarning yetilishi davrida sodir bo'ladi. Bu ko'p hujayrali va ba'zi, bir hujayrali hayvonlarda va tuban o'simliklarda uchraydi. Bunda organizmlar hayotiy siklida diploid faza ustunlik qiladi. Bunga misol qilib, faqat jinsiy yo'l bilan ko'payadigan suvo'ti ***Kodiumni*** olish mumkin. Yirik urg'ochi gameta, mayda erkaklik gameta bilan qo'shilib zigotani hosil qiladi, u o'sib diploid o'simlikka aylanadi. Unda jinsiy organlar rivojlanadi va gaploid gametalarni hosil qiladi. Shunday qilib, bu yerda gaplofaza ancha qisqargan bo'ladi. Bunday ko'payish usuli sutemizuvchi hayvonlar uchun ham xos bo'lib, gaploid gametalarning qo'shilishidan diploid zigota hosil bo'ladi, undan esa diploid organizm rivojlanadi.

Erkaklik jinsiy hujayralarining hosil bo'lishidagi meyoz tufayli to'rtta gaploid xromosomal spermatozoidlar hosil bo'ladi, ular xromosomalarining tarkibi jihatidan farqlanadi.

Tuxum hujayraning rivojlanishida meyoz tufayli bitta yetilgan yirik tuxum hujayra va uchta qutb tanachalar hosil bo'ladi (ilova,43).

Oraliq (sporali) tip meyoz. Bu yuksak o'simliklarda uchraydi, gameta hosil bo'lmay turib, sporofit organizmda **mikro-** va **megasporalar** hosil qiladigan hujayralar meyoz yo'li bilan bo'linadi. U spora hosil bo'lish davrida, sporofit va gametofit faza oralig'ida tugaydi (58 rasm).



58-rasm.Chang donachalari(A) va murtak xaltasi (B) ning gulli o'simliklarda hosil bo'lishi.

1 a-changning ona hujayrasi;1 b-megasporaning ona hujayrasi;2-meyozning metafaza I va metafaza II bosqichlari;4 a-to'rtta mikrosporadan iborat tetrada;4 b-to'rtta megasporadan iborat tetrada;5-chang donachasida birinchi mitoz;6-gaplofazaning hosil bo'lishi;7-chang naychasining yadrosi;8-spermalar;9-etilgan chang donachalari;10-uchta megasporaning degeneratsiyasi; 11-tuxum;12-murtak xaltasi

O'simliklarda meyoz bo'g'inlar gallanishi bilan bog'liq bo'lgan bo'linish bo'lib, o'simlikning hayot siklida gametofit bilan sporofitning gallanishi bo'ladi. Sporofit va gametofit o'simlik hayotiy sikli-ontogenezining turli bosqichlaridir.

Gulli o'simliklarning sporofit bosqichi uzoq davom etib, uning hujayralari xromosomalari diploid to'plamlidir. Gametofit bosqich esa uzoq davom etmaydi. Meyoz sporofit bosqichning oxirida sodir bo'lib, jinssiz ko'payish sporalar berish bilan yakunlanadi, natijada mikrospora (chang hujayrasi) dan ota gametofiti (ikki hujayrali chang) makrosporalar (megaspora) dan ona gametofiti (murtak xaltasi) hosil bo'ladi. Sporalar meyoz bo'linishdan hosil bo'lganligi uchun, ularning xromosomalari sporofit hujayralarning xromosomalari soni ($2n$) dan ikki marta kam (n) bo'ladi. Gametofitlar rivojlanishidan gametalar hosil bo'ladi. Zigota avvalo sporofitni beradi. Mikrospora gulning changchi uyalari tashkil bo'layotgan davrda ularning ichini to'lg'azgan urg'ochi hujayralarning meyoz bo'linishidan, **megaspora** esa urug'chi gul tugunchasida hosil bo'ladigan urug' kurtaklardagi **arxespora** hujayralarining meyoz bo'linishidan hosil bo'ladi.

Gametofitlarning rivojlanishida ularning gaploid sondagi xromosomalarga ega bo'lgan generativ yadrolari mitoz yo'li bilan bo'linib **mikrogameta (sperma)** va **megagameta (tuxum)** hosil qiladi. Demak, bu bo'linishda xromosomalarning gaploid soni saqlanadi. Gametalarning qo'shilishi (urug'lanish)dan so'ng, ikkita gaploid gameta xromosomalarni o'zida mujassamlagan- $2n$ xromosom songa ega bo'lgan yosh o'simlik (sporofit) hosil bo'ladi. Evolyutsion rivojlanish jarayonida zigotali meyozdan gametali va sporali meyoz kelib chiqqan.

Mitoz bo'linishdan meyoz bo'linish qator xususiyatlari bilan farqlanadi. Mitoz bo'linishda, bo'linishdan oldin xromosomalar soni ikki barobar ortadi. Qiz hujayralar mitotik bo'lingan ona hujayra singari diploid xromosoma soniga ega bo'ladi.

Meyozning bir xususiyati shundaki, DNK ning 99,7 % i meyoz boshlanmay turib sintez bo'lsa, uning qolgan qismi meyoz profazasida sintez bo'ladi. Meyoz siklida giston oqsillarining sintezlanish davri DNK sintezlanish davriga to'g'ri kelmaydi. Bu jarayonlar sinxron bormaydi. O'simliklarda DNK sintezi meyoz profazasining boshlang'ich davrida tugaydi (zigonema- paxinema).

Gistonlar sintezi esa, ba'zi olimlar fikricha, profaza I ning oxirida (diakinezda), xromosomalarning maksimal spirallashgan davrida tugaydi. Spora ona hujayralarining meyoz sikliga o'tish sabablaridan biri, tapetumdan fermentlarning

chang uyalariga o'tishidir. Meyoz jarayonida hujayra ikki marta bo'linadi (I va II). Birinchi bo'linishga **geterotipik** va ikkinchi bo'linishga **gomotipik** bo'linish deb ataladi. Bular bir xil fazalardan (profaza, metafaza, anafaza va telofaza) iborat bo'ladi, lekin ular teng qimmatli emasdir. Bu ikkala bo'linish davomida bir hujayradan to'rtta gaploid hujayralar hosil bo'ladi.

Xromosomalar faqat bir marta, birinchi bo'linishdagina ikki marta ko'payadi. Natijada har bir xromosoma dixromatidli bo'lib qoladi. Meyozning birinchi bo'linishidayoq gomologik xromosomalar kon'yugatsiyasi xromosomalar juftlashishi sodir bo'ladi. Bu yerda diploid sondagi xromosomalar ma'lum sondagi bivalentlarga bo'linib ketadi. Keyinroq, har bir juft xromosoma a'zolari (gomologlari) hujayra qutblariga tortiladi. Qutblarga xromosoma juftlaridan bittadan xromosoma tortilishi natijasida, hujayraning har bir qutbida gaploid sondagi xromosomalar to'planadi.

Shunday qilib, meyoziy birinchi bo'linishida xromosomalar ikki barobar ortadi (har bir xromosoma dixromatidli bo'lishi hisobiga). Juft xromosomalarning qutblarga tortilishi boshqa juftlarga bog'lanmagan holda boradi. Ota va ona xromosomalari ikkala qutbga teng miqdorda tortilmaydi. Bir qutbga ota xromosomalari ko'proq tortilishi yoki aksincha bo'lishi mumkin. Lekin har qutbda xromosoma gaploid sonda bo'ladi. Demak, birinchi bo'linishda hosil bo'lgan gaploid hujayralardagi xromosomalar tarkibi bir xil bo'lmaydi. Shunday qilib, bir organizm bir xil sondagi (gaploid), lekin turli tarkibdagi xromosomalar ega bo'lgan gametalar hosil qila oladi. Bu hol irsiy xususiyatlarning nasldan naslga o'tishida aks etadi. Zigotada ota xromosom tarkibi ko'proq bo'lsa, u organizm otasiga tortadi, aksincha ona xromosomalari tarkibi ko'p bo'lsa onasiga tortadi.

Gomologik xromosomalarning meyozdagi kon'yugatsiyasi biologik jihatdan katta ahamiyatga ega. Meyozning birinchi bo'linish profazasida kon'yugatsiya va birlashish (sinapsis)lardan tashqari, yana juda muhim jarayon-krossingover (xromosomalarning o'zaro chalkashuvi) sodir bo'lib, gomologik xromosomalar xromatidlari orasida genlar almashinadi. Krossingover jarayoni endonukleaza va ligaza tipidagi fermentlar ishtirokida boradi.

Krossingoverda xromosomalar bir-birlari bilan chalkashadi va to'rtta xromatidlardan tuzilgan bivalentlar ichida xromatidlar uzilib, to'rtta xromatidlar

orasida gomologik qismlar almashinadi. Xromosomalarda genlar to'plami o'z holicha qoladi. Ota xromosomalari bilan ona xromosomalari xromatidlararo genlar almashinishi mumkin. Bunda xromatidlar kombinatsiyalanib qoladi. Chunki, ularning bir qism genlari ota xromatidlaridan, ikkinchi qismi ona xromatidlaridan iborat bo'lib qoladi. Bunday hollarda, irsiy o'zgarishlar paydo bo'lib, ular zurriyotlarda aks etishi mumkin.

Shunday qilib, meyoz bo'linish natijasida hujayra diploid holatdan gaploid holatga o'tadi. Bunday mexanizm tirik tabiatda har bir turning o'ziga xos xromosom sonining bo'g'indan-bo'g'inga saqlanib borishini ta'minlaydi. Bundan tashqari, meyozda xromosomalarning yangi birikishlari, genlar rekombinatsiyasi kelib chiqib, kelajak zurriyotlarda irsiy o'zgarishlar paydo bo'lishiga, ulardagi xilma-xillikka sababchi bo'ladi.

Meyoz fazalari

Meyozning birinchi bo'linishi o'z ichiga to'rt fazani oladi: profaza I, metafaza I, anafaza I va telofaza I.

Meyoz uchun xarakterli narsa shuki, yetilishning birinchi bo'linishi profazasida yetilayotgan jinsiy hujayralar yadrosi xromosomasida maxsus qayta qurilishlar yuz beradi.

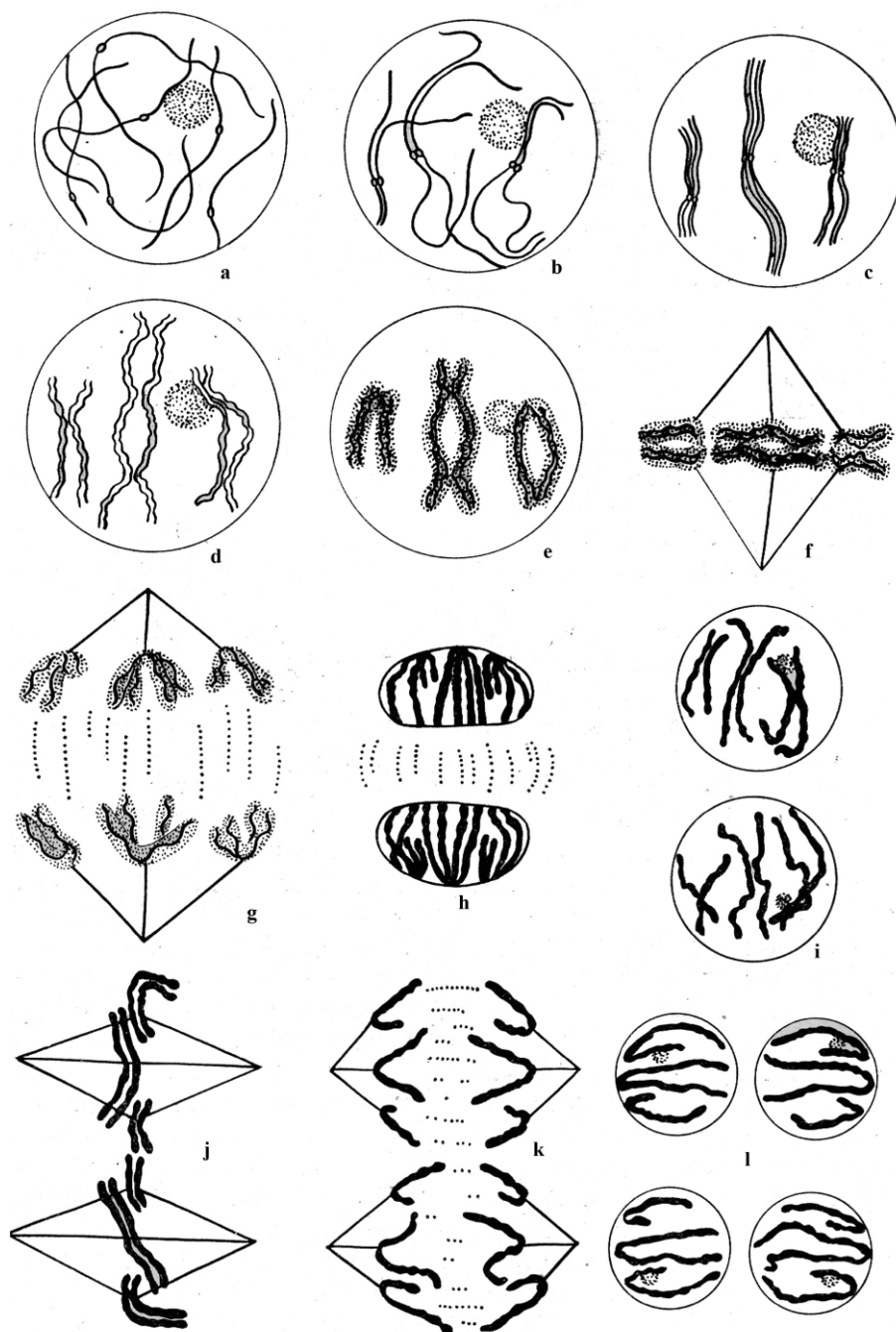
Profaza I yadro struktura elementlarida chuqur va murakkab o'zgarishlar boradigan va juda uzoq davom etadigan (bir necha soatdan, bir necha sutkagacha) faza bo'lib, o'z navbatida beshta bosqichni o'taydi:

1. Leptotena – ingichka iplar bosqichi;
2. Zigotena – juftlashgan iplar bosqichi;
3. Paxitena – xromosomalarning tikkasiga ajralishi va xromatidalar qismlarining almashinuvi – krossingover bosqichi;
4. Diplotena – juft iplar bosqichi;
5. Diakinez – juft iplar harakati bosqichi.

Leptotenada xromosomalar uzun va ingichka ip shaklida bo'lib, unda juda ko'p bo'rtmalar-xromomeralar joylashadi. Xromosomalari soni kam bo'lgan hujayralarda iplarni sanash mumkin va ular diploid sonda ($2n$) bo'ladi. Leptotena

xromosomalari ko‘pincha qutblangan bo‘lib, sentromerasi bilan bir tomonga yo‘nalgan bo‘ladi. Xromosomalarning bunday o‘ziga xos joylashishi “**buket**” deb nom olgan.

Leptotenada gomologik xromosomalar kon'yugatsiyasiga tayyorgarlik ketadi. Bu bosqichda har bir xromosoma birlashish yuzasi bo‘ylab oqsil tabiatli struktura bilan bog‘langan bo‘ladi, u zigotena bosqichida **sinaptomenal** kompleksini hosil bo‘lishida qatnashadi (59 rasm).



59-rasm.Meyozning bosqichlari:

a-leptotena;b-zigotena;c-paxitena;d-diplotena;e-diakinez;f-metafaza I; g-anafazaI;h-interkinez;j-metafazaII;k-anafazaII;l-telofazaII

Zigotena juft gomologik xromosomalarning kon'yugatsiyasidan-juftlashishidan boshlanadi. Ba'zan dastlab xromosomalarning qutbiy uchlari birikadi va qarama-qarshi tomonlarga tarqaladi, boshqa hollarda esa, kon'yugatsiya xromosomaning turli qismlarida bir vaqtda bo'ladi (lokal kon'yugatsiya). Kon'yugatsiya juda aniq va o'ziga xos amalga oshadi: gomologik xromosomalarning har birining ma'lum qismlari ikkinchisining xuddi shu qismiga to'g'ri keladi, hattoki bir xromosomadagi xromomera ikkinchasidagiga to'g'ri keladi.

Paxitena bosqichida xromosomalar kon'yugatsiyasi tugaydi. Ular qisqarib ancha yo'g'on iplarni hosil qiladi. Maxsus metodlar orqali bu vaqtda har bir xromosomani juft strukturalar ekanini aniqlash mumkin. Shu bosqichning taxminan o'rtasida, yadroda yarim sondagi xromosomalar bo'lgandek ko'rinadi, chunki har bir birlik tikkasiga birikkan gomologik xromosomalardan tashkil topgan **bivalent** holida bo'ladi.

Gomologik xromosomalarning har biri o'z sentromerasiga egaligi tufayli bivalentda ikkita sentromera bo'ladi. Paxitena bosqichining o'rtasida har bir gomolog kon'yugatsiya tekisligiga perpendikulyar holda tikkasiga yoriladi. Shunday qilib, har bir bivalent endi 4 tadan xromatidadan tashkil topadi. Har bir gomologik xromosomalarning xromatidalari **qiz xromatidalar** deb ataladi.

Xromosomalarning tikkasiga yorilishi bilan bir vaqtda ajralishi va gomologik xromatidalar o'xshash qismlarining almashtirishi yuz berishi mumkin. Xromatidalarning qismlari joylarini almashtirib xromatidaning qolgan qismi bilan quyilishib ketadi. Bu jarayonni **krossingover** deb ataladi (ilova,44).

Diplotena bosqichida tig'iz birikkan xromosomalar bir-birini itarishib tarqala boshlaydi. Ammo, bu bo'linish to'liq bo'lmaydi, chunki ular krossnigover yuz bergan nuqtada, ya'ni xiazmada o'zaro birikkan holda qoladi. Xiazma deyarli barcha o'simlik va hayvonlar hujayralarida topilgan. Har bir bivalentda kamida bitta xiazma hosil bo'ladi, ba'zilarida u ko'proq bo'lishi mumkin.

Diakinez bosqichida xromosomalarning qisqarishi kuchayadi, shu bilan birga terminalizatsiya, ya'ni xiazmani sentromeradan xromosomaning uchlari tomon

siljishi yuz beradi, bir vaqtning o'zida oraliq xiazmalar soni kamayadi. Bu hujayra bo'linishiga o'tish bosqichidir.

Xromatidalar metafaza boshlanguncha terminal xiazmalar orqali birikkan holda qoladi.

Metafaza I da bivalentlar ekvator plastinkasi hosil qilib joylashadi. Bu bosqichda gomologik xromosomalar sentromeralari bilan qarama-qarshi qutblarga qaragan holda joylashadi. Sentromeralar bir-biridan borgan sari uzoqlashadi va xromosomalar ajralib ketishga tayyor holga keladi.

Anafaza I bosqichida har bir gomologik xromosomaning qiz xromatidlari, sentromeralar orqali birikkan holda juft bo'lib tegishli qutblarga harakat qiladi.

Shuni ta'kidlash kerakki, krossingoverda gomologik xromatidalar bir-birlarining qismlarini almashtiradi. Shuning uchun anafaza bosqichida yuz bergan ajralishdan so'ng ota va ona xromosomalarning tarkibi o'zgaradi. Ularning ikkita xromatidalar aralash tarkibga ega, ikkitasi esa dastlabki holatini saqlaydi.

Telofaza I xromosomalar qarama-qarshi qutblarga borib yetganda boshlanadi. Xromosomalar ancha vaqtgacha o'zlarining morfologik belgilarini saqlagan holda qoladi. Telofazadan so'ng interfaza keladi va u odatdagi mitozdagidan farq qilmaydi.

Hayvonlarda meyoza birinchi bo'linishi natijasida ikkita qiz hujayralar-erkaklarda ikkita ikkinchi tartib spermatotsit, urg'ochilarda-bitta birinchi tartib ovotsit va bitta yo'llovchi tanacha hosil bo'ladi.

Meyozning ikkinchi bo'linishi. Yetilishning birinchi bo'linishi interfazasidan so'ng qisqagina **profaza II** bo'lib, unda vereteno hosil bo'ladi va **metafaza II** boshlanishidan darak beradi.

Metafaza II da xromosomalar soni somatik hujayralarnikidan ikki marta kam bo'ladi. Xromosomalar ekvator tekisligiga joylashadi, sentromeralar bo'linadi va **anafaza II** da ikkita qiz xromatidalar qarama-qarshi qutblarga yo'naladi. Meyozning ikkinchi bo'linishi davrida ona xromosomalarning tikkasiga yorilishidan hosil bo'lgan xromatidalarining ajralishi yuz beradi.

Telofaza II da hosil bo'lgan to'rtta yadroning har biriga bittadan xromatida tushadi, endi u xromosoma deb ataladi. Hamma 4 ta yadroda gaploid sondagi xromosoma bo'ladi (ilova 43 ga qarang).

Meyozning biologik ahamiyati

Meyozning mohiyati, tarkibida ota va onaning har biridan faqat bittadan gomologik xromosoma tutgan to'rtta har xil yadroning hosil bo'lishidan iborat. Ammo, krossingover tufayli xromosomalar butunlay ota yoki onaning dastlabki xromosoma materialidan emas, balki har ikkalasining ayrim qismlaridan tashkil topadi.

Shunday qilib, meyoziq **irsiy birliklar (genlar)**ning taqsimlanish mexanizmi bo'lib, ularning tasodifiy va mustaqil qayta gruppalanishini ta'minlaydi, bu esa krossingover protsessi orqali amalga oshadi. Meyoz protsessi bo'lmasa turlarning evolyutsiyasi va tirik tabiatning shunchalik turli-tumanligi sodir bo'lmagan bo'lar edi.

Meyozni o'rganish irsiyatning xromosoma nazariyasini tushunish uchun zaruriy shartdir.

Olimlarning fikricha, meyoziq juda ham o'zgargan mitoz deb qarash zarur. Bunda xromosomalarning kon'yugatsiya va tikkasiga ajralish vaqtlari nisbatan o'zgargan bo'ladi. Meyozda profaza erta boshlanadi, shuning uchun gomologik xromosomalar ikkilanmay turib kon'yugatsiyalanadi.

XXVIII bob. Endoreproduksiya

Rivojlanish va differensiallanish vaqtida bo'linayotgan hujayralarda yuz beradigan protsesslar diqqatga sazovordir. Teytler (1953) suv o'rgimchagi *Gerris lateralis* da duk hosil bo'lmay va yadro qobig'i saqlangan holda xromosomalarning reduplikatsiyasi va ularning tarqalishini aniqladi. Bu jarayonni u **endomitoz** deb atadi. Boshqa hollarda, poliploid hujayralar bo'linish dukining buzilishi hisobiga paydo bo'ladi. Bu vaqtda xromosomaning mitotik kondensatsiyasi yuz beradi. Ko'pchilik hollarda, endomitotik yadroda mitozdagi fazalardagidek fazalarni ko'rish mumkin. Bu fazalarni **endoprofaza**,

endometafaza, endoanafaza va **endotelofaza** deb nomlanadi (ilova,41). Normal holda $21 (2n)$ xromosomaga ega bo'lgan turni xromosomalarining soni, bu protsess tufayli hattoki, 2048 gacha yetishi mumkin. To'g'ri qanotli hasharotlar urug'donining epiteliysida yuqori ploidlikka ega bo'lgan **endoploid** yoki **polisomatik** yadrolar topildi.

Sutemizuvchilarning shish hosil qiluvchi hujayralarida reduplikatsiya tez-tez uchrab turadi. Xromosomaning reduplikatsiyasi **politeniya** va **polisomatiya** yo'li bilan yuz beradi. Politeniyada qiz xromatidalar tarqalib ketmasdan, ko'p ipli politen xromosoma hosil qiladi. Politeniyada S davrda DNK replikatsiyasida hosil bo'lgan yangi qiz xromosomalar despirallangan holda qoladi, ammo ular tarqalmay bir-biri yonida qoladi va mitotik kondensatsiya (zichlashish)ga uchramaydi. Bu haqiqiy interfaza xromosomalari navbatdagi replikatsiyaga uchraydi, ikkilanadi va tarqalib ketmaydi. Asta-sekinlik bilan replikatsiya va tarqalmaslik natijasida interfaza yadrosida ko'p sonli, politen xromosoma hosil bo'ladi. Bunday gigantik politen xromosomalar hech qachon mitozda ishtirok etmaydi. Bular haqiqiy interfaza xromosomalari bo'lib, ular DNK va RNK sintezida ishtirok etadi. Ular mitotik xromosomalardan keskin farqlanadi va bir necha marta yo'g'on bo'ladi. Masalan, drozofila pashshasi politen xromosomasi mitotiknikidan ming marta kattadir.

Politeniya ikki qanotli hasharotlar lichinkasi so'lak bezi, ichak, malpigiya tomirlar hujayralarida, yog' tanachalarida uchraydi. O'simliklardan piyozning sinergid, bug'doyning antipod hujayralarida politeniya kuzatilgan. Bir hujayralilardan stilonixiya infuzoriyasi makronukleusida ham politeniya topilgan.

Drozofila pashshasining so'lak bezi hujayrasida 6-8 sikl reduplikatsiya sodir bo'ladi va umumiy 1024 ploidlikka olib keladi. Ba'zi xironomidlar (ularning lichinkasi **motil** deb ataladi) hujayrasida ploidlik 8-32 mingga yetadi.

Politen xromosomalar tuzilishi bilan ham ajralib turadi. Ular uzunligi bo'yicha bir xil emas: disklar, disklararo qism va puflardan iborat. Disklar kondensirlangan xromosoma qismlaridir. Disklar bir-biridan yo'g'onligi bilan farqlanishi mumkin. Ularning soni xironomidlar politen xromosomasida 1,5-2,5 mingga, drozofilada 5 mingga bo'ladi.

Disklar bir-birlaridan disklararo qism orqali ajralib turadi. Bu qism diskdagiga qaraganda ancha g'ovak joylashgan xromatin iplaridan tuzilgan. Ikki qanotli hasharotlar xromosomasida ko'p hollarda, shishgan joylar-**puflar** uchraydi. Puflar diskarning o'rnida dekonkonsatsiya va g'ovaklashish hisobiga paydo bo'ladi va ularda RNK sintezlanadi. Binobarin, puflar interfaza yadrosining transkripsiyalovchi qismi, disklar esa xromosomaning faol bo'lmagan qismlari hisoblanadi. Politen xromosomalar DNK aza fermenti bilan ishlanganda disklararo qismlarda DNK ning bo'lishi aniqlandi. Krikning fikriga ko'ra, disklararo qismda dekonkonsatsiya holidagi genlar bo'ladi, disklarda esa genlar faol bo'lmaydi. Bu fikr keyinchalik tasdiqlandi.

Polisomatiyada qiz xromatidalar tarqalib ketadi va xromosomalar normal sondagi iplardan tashkil topadi. Ba'zan bitta hujayrada politeniya va polisomatiya bo'lishi mumkin. Mitotik faollik yuqori bo'lgan to'qima hujayralarida xromosomalarning soni doimiy bo'ladi. Agar hujayralarning bo'linishi reduplikatsiyaga nisbatan sekin borsa, politeniya va polisomatiya kelib chiqadi. Hujayralarning bo'linishi reduplikatsiyadan tezroq bo'lsa, **somatik reduksiya** yuz beradi. Bunday hujayralarda xromosomalarning soni kamayadi. Bu ba'zi hasharotlar va yuqori o'simlik hujayralarida tez-tez uchrab turadi.

Mitotik siklda G1 dan keyin G2 davri keladi, uni o'tab hujayra bo'lina boshlaydi. Shu G2 davrda oqsil moddalari ishlab chiqariladi, ular esa mitozni ishga soluvchi mexanizm bo'lib qoladi. Shuning uchun, DNK sintezi mitozni boshlab beruvchi bevosita sabab bo'lmaydi. Shu sababli, ko'p hollarda xromosomalar ikkilangandan so'ng hujayralar bo'linmaydi. DNK reduplikatsiyasi natijasida yadro va hujayra kattayadi, poliploid bo'lib qoladi, ammo hujayralar soni ortmaydi. Bu hodisa bo'linishsiz xromosomalar reduplikatsiyasi, evolyutsiya protsessida ishlab chiqilgan bo'lib, hujayralar soni ko'paymagan holda organlarning o'sishini ta'minlaydi.

Normal diploid hayvon va o'simlik organizmlari organ va to'qimalarida yirik yadroli hujayralar uchraydi, ularda DNKning miqdori $2n$ ga nisbatan karrali miqdorda ko'p bo'ladi. Bu hujayralar bo'linganda yana xuddi shu narsa takrorlanadi. Bu hujayralar somatik poliploidiya natijasidir.

Xromosomalar va DNK reduplikatsiyasi hosil bo'ladigan, ammo mitoz boshlanmaydigan hamma hollarni **endoreproduksiya** deb nomlangan. U jigar hujayralarida, sutemizuvchilarning siydik chiqaruvchi yo'llar epiteliylarida doimiy protsess sifatida bo'lib turadi.

Endomitozning funksional ahamiyati shuki, u hujayrani uzuluksiz faoliyatini ta'minlaydi. Masalan, kartoshkaning mayda tugunaklari hujayralari mitotik yo'l bilan ko'payadi, keyinchalik yosh tugunaklar yadrolarida endomitotik fazalarni ko'rish mumkin. Endomitozga o'tish intensiv kraxmal hosil bo'lish davriga to'g'ri keladi.

Endomitoz doimo poliploidiyaga va hujayralar kattaligining ortishiga olib kelgani uchun, uni DNK va xromosomalar reduplikatsiyasi deb bilmoq kerak.

IX qism.Hujayra o'limi.

XXIX bob.Hujayra o'limining sabablari. Nekroz.

Har bir organizm ma'lum muddat yashaydi. Shuningdek, har qanday hujayraning hayoti ham chegaralangan. Bir organizmga kiruvchi turli hujayralarning yashash muddati ham har xil. Ammo, ba'zi hujayralar, masalan, sodda hayvon hujayrasi o'lmaydi, deyish mumkin. Sodda hayvon bo'linganda, bir hujayra hayoti yangi hujayralarda davom etadi. Shuningdek, jinsiy yo'l bilan ko'payadigan organizmlarning jinsiy hujayralari otalanish orqali avlodlarni bog'laydi.

Organizm hujayralarining o'limi normal holat bo'lib, quyidagi ikki kategoriyani o'z ichiga oladi;1) toliqish orqali hujayra o'limi; 2) normal rivojlanish va differensiyalanish jarayonlaridagi o'lim.

Odam organizmi taxminan 3 trillion hujayralardan tashkil topgan bo'ladi. Shulardan, taxminan 250 mld hujayra eritrotsitlardir. Ularning hayoti 120 kun desak, har kuni 2 mldi yangilanib turadi. Ovqat hazm qilish sistemasida yana 70 mld hujayra har kuni o'ladi va ularning o'rniga yangilari paydo bo'ladi.

Odamning barcha hujayralari yetti yil davomida to'liq yangilanadi. Ammo, nerv hujayralari organizm hayoti davomida vazifa bajaraveradi, qandaydir nerv hujayra

o'lsa u yangilanmaydi, chunki bu hujayralar differensiallangan va bo'linish qobiliyatini yo'qotgan bo'ladi.

Odam tanasining tashqi qoplag'ichi doimo hujayralar bo'linadigan va ularning almashinuvi yuz beradigan qismi hisoblanadi. Epiteliyda hujayralarning almashinish jarayoni juda tez amalga oshadi. Yuza qatlam hujayralari o'lib, ularning o'rni yangilari bilan to'ldiriladi.

Sutemizuvchilarda hujayralarning almashinuvi ayniqsa, qon hujayralarida keng tarqalgan. Ammo, bu hujayralar qonning o'zidan emas, balki qon hosil qiluvchi to'qimalardan kelib chiqadi. Eritrotsitlar, leykotsitlar va limfotsitlar suyak ko'migida, limfatik tugun, timus va taloqda rivojlanadi.

Tekshirishlarning ko'rsatishicha, kalamushning ichak epiteliysi har 38 kunda, oshqozon epiteliysi har 3 kunda yangilanadi. Odam ingichka ichak epiteliysi har 7-8 kunda to'lig'icha yangilanadi.

Metamorfozda hujayralarning o'limi tananing umumiy shakli, shuningdek, organlar bir hayot tarzidan ikkinchisiga o'tayotganda yuz beradi. Amfibiylar metamorfozida itbaliq baqaga aylanadi. Bu jarayonda itbaliqda oyoqlar o'sib chiqadi, uning dum qismiga qon orqali fagotsitlar to'planadi va dumni hazm qilib yuboradi. Bundan tashqari nafas olish, ovqat hazm qilish va ayrish sistemalari ham chuqur o'zgarishlarga uchraydi. Metamorfoz deyarli barcha organ va to'qimalarni o'zgartirib yuboradi. Avval jabra bilan nafas oluvchi, o'simlik bilan oziqlanuvchi itbaliq, o'pka bilan nafas oluvchi, dumsiz, to'rt oyoqli yirtqichga aylanadi. Baqalarda metamorfozni **tiroksin** gormoni orqali boshqarish mumkin. Turli hasharotlarda metamorfoz har-xil kechadi va hamma hollarda ham o'zgarishlarning hosil bo'lishi hujayralarning o'limi bilan bog'liq bo'lishi muhim emas.

Oddiy metamorfozda lichinkalarning u yoki bu to'qima hujayralari o'sadi va katta davr individining to'qimasini hosil qiladi. Bunday, to'liq bo'lmagan metamorfozda, lichinkalarning katta davrga o'tishida hasharotlarning umumiy shaklida kuchli o'zgarishlar sodir bo'lmaydi. Asosiy o'zgarish reproduktiv sistemasining o'sishi va rivojlanishida bo'ladi. Bularga misol qilib chigirtka, so'zanak va suvaraklarni olish mumkin.

To'liq o'zgaruvchi metamorfozda lichinka va voyaga yetgan organizmlar keskin farqlanadi. Lichinka yoki qurtni g'umbakga aylanishida uning to'qimalari to'lig'icha yemiriladi. Voyaga yetgan individ pilla ichida lichinkaning hujayralari qoldiqlari hisobiga rivojlanadi. Bu **ekdizon** degan gormon yordamida amalga oshadi. U po'st tashlashni ham boshqaradi.

Tabiiy o'lim bilan o'layotgan organizmda hujayralar o'limi haqida ma'lumotlar kam. Qari hujayralar morfologik jihatdan farqlanadi. Odamlardagi qari hujayralarda pigment to'planadi, leki buni qarish jarayoni bilan aloqasi isbotlanmagan.

Hozirgi vaqtda shu narsa aniqki, yosh qolish uchun hujayra bo'linishi kerak. Ixtisoslanishga o'tgan hujayralar o'limga mahkum.

Qarish jarayoni qator morfologik va fizik-kimyoviy o'zgarishlar bilan boradi. Xarakterlilaridan biri, "**charchash**" pigmentining yig'ilishidir, u nerv hujayralari va miokard to'qimalarida yaqqol, jigar, buyrak, tuxumdon, qalqonsimon bez hujayralarida qamroq ko'rinadi. Pigment, kimyoviy nuqtai nazardan lipidlarning oksidlanish natijasidir.

Boshqa sitologik o'zgarishlardan yog'ni to'planishi, bazofil moddalarning kamayishi, hujayra hajmining kengayishidir. Bu ko'proq ko'ndalang yo'lli muskul tolalarida ko'zga tashlanadi.

Hujayralarning qarishini o'rganish uchun to'qimalar kulturasidan foydalanish yaxshiroq natija beradi, chunki bunda qarish va hujayraning o'limi bir kulturaning o'zida sodir bo'ladi. Organizmda bo'lgani kabi kulturadagi hujayralar ham bir necha bosqichlarni o'taydi, ammo ular tezroq yuz beradi. Bu bosqichlar quyidagilar: 1)massani ortishi; 2)differensiullanish va tashkillanish; 3)muvozanat; 4)qarish; 5)o'lim va erib ketish.

Qarish, o'sishning susayishi va minimal faollikka moslashuv, hujayralararo moddaning hosil bo'lishi, o'layotgan hujayralar miqdorining ko'payishi, energiyaning kamayishidan boshlanadi va oxiri hujayra morfologiyasining o'zgarishi yuz beradi. Bu o'zgarishlar dastlab kulturaning chetki qismlarida ko'rinadi va odatda sitoplazmaning vakuullashuvi va yog'ning infiltratsiyasi bilan xarakterlanadi. Bu o'zgarishlardan so'ng hujayraning parchalanishi kuzatiladi.

Qarish jarayonida yadro ko‘proq bo‘yaladi va bujmayadi, uning qismlari yo‘qolib ketadi. Bu jarayon **yadroning piknozi** (yun.**piknoz-zich**) deb ataladi va hujayraning o‘limiga olib keladi. Bunda hujayraning hayoti va uning yashayotgan muhiti muhim ahamiyatga ega.

Qarishda qondagi doimiylikni boshqarib turuvchi mexanizm buziladi. Shu bilan birga har-xil to‘qima suyuqliklari ham o‘zgaradi. Shunday qilib, hujayraning qarishi ichki muhitning ham qarishi bilan boradi. Bu ikki jarayon bir-biriga bog‘liq bo‘ladi.

Olimlar qarishning birlamchi sababi turli gormonlarning sintezini kamayishidir degan fikrga keldilar.

Karrelning tekshirishlariga ko‘ra, qon plazmasida to‘qima kulturasining o‘rishini tezlatuvchi shu bilan birga bu jarayonni sekinlashtiruvchi moddalar ham bo‘ladi. Hayvonning yoshi o‘rib borgan sari, bu modda ham ko‘payib boradi va qariganda uning miqdori maksimumga yetadi.

Shuni takidlash kerakki, to‘qima suyuqligi hujayraning hayot faoliyati mahsuloti hisoblanadi, shuning uchun undagi o‘rishni susaytiruvchi moddaning ko‘payishi qarishning sababi emas, balki qarishning natijasidir.

Hujayraning qarishi oxiri **katabioz** (gr.kata-past,bios-hayot) va o‘limga olib keladi. Hujayraning o‘limi hayot faoliyatining qaytmas to‘xtashidir. Lekin, bu jarayon qachon kelishi aniq emas. Ammo, protoplazmaning tez koagulyatsiyasini hosil qiluvchilar ta’sirida(fiksatsiya, qizdirish, zaharlar) yuz beradigan o‘lim boshqa jarayon. Hujayra o‘limining ishonchli sitologik mezoni deb, sitoplazma va yadroning tirik holda bo‘yovchi bo‘yoqlar (neytral qizil, metilen ko‘ki) bilan diffuziyali bo‘yalishini hisoblaydilar. Tirik hujayrada bu moddalar donachalarda yoki sitoplazmatik vakuolalarda yig‘iladi, hujayra o‘lgandan keyin sitoplazma va yadroning diffuziyali bo‘yalishi kuzatiladi.

Hujayra hamma funksiyalarni bajarib bo‘lgandan keyin nazorat tizimi asosida hayotdan ketishi **apoptoz**dir. Bunda hujayra tarkibini tashkil qilgan molekulalarini asta-sekinlik bilan bosqichma-bosqich bo‘laklarga bo‘linishi sodir bo‘ladi.

Tirik holda bo‘yovchi neytral qizil bilan bo‘yash orqali hujayra o‘limining quyidagi mezonlari aniqlandi:1)granula va vakuolalardan bo‘yoqning yo‘qolishi;

2)sitoplazma va yadroning diffuziyali bo'yalishi; 3)yadro qobig'ining aniq ko'rinishi; 4)sitoplazma va yadro tuzilishining o'zgarishi.

Hujayra o'limi juda tez bo'lganda, barcha fermentlarning faoliyati bir vaqtda to'xtaydi. Hujayra tuzilishida o'limdan keyingi o'zgarishlar kuzatilmaydi. Ammo, hujayraning tez o'lishi kam yuz beradi. Hujayra asta-sekin o'lganda, o'limoldi o'zgarishlari **-nekrobioz** kuzatiladi.

Apoptozni nekroz bilan umuman tenglashtirib bo'lmaydi. Nekroz bu hujayrani avvaldan rejalashtirilmagan halokati bo'lib, buning natijasida nafaqat hujayraning o'zi, yon hujayralar va to'qimalar ham halok bo'ladi. Apoptozga qarama-qarshi nekroz hujayrani boshqaruvchi tizimi tomonidan nazorat qilinmaydi, natijada hujayradagi metabolik jarayonlar halokatga uchraydi, bu jarayonda lipolitik va proteolitik enzimlarning gidrolitik faolliklari maksimal darajada kuchayadi.

Ammo apoptozni roli organizmni individual rivojlanishini ma'lum bir bosqichlarida qatnashishi bilangina chegeralanib qolmaydi. Agar hujayraga virus kirib qolsa, bunday hujayralarni apoptoz orqali yo'q qilinadi. Natijada yonida joylashgan sog'lom hujayralar virusning o'tishidan yoki zaharlanishidan saqlanib qoladi.

O'limdan keyingi o'zgarishlar hujayra o'lganidan keyin faoliyat ko'rsatadigan hujayra fermentlari faoliyatidan kelib chiqadi. Bular gidrolitik fermentlar bo'lib, yirik oqsil molekulalarini parchalaydi (**proteoliz**). Kislorod yetishmasligidan anaerob bijg'ishni paydo bo'lishiga va turli kislotalarni (sut kislota) hosil bo'lishiga olib keladi. Hujayraga suv kiradi va uni shishiradi.

Hujayra o'lgandan keyingi hodisalardan biri, protoplazmaning qaytmas koagullanishidir, bundan keyin hujayraning hazm bo'lishi va sitoplazmaning suyulishi yuz beradi.

Hujayra patologiyasi. Bir hujayrali va ko'p hujayrali organizmlar, shuningdek to'qimalar tarkibidagi hujayralar tashqi muhit faktorlari ta'siri ostida struktura va funksional o'zgarishlarga uchrashi va ularning hayotiy funksiyalari buzilishlari yoki **patologiyaga** uchrashlari mumkin. Bir hujayrali organizmlardagi patologik o'zgarishlar, ularning ayrim hujayralari buzilishi natijasida paydo bo'ladi va bu dastlab ularning strukturalarini vaqtincha o'zgarishlari ko'rinishida namoyon

bo‘ladi, keyinchalik esa, umuman, shu organizm-hujayraning o‘limi bilan yakunlanadi. Ko‘p hujayrali organizmlarning bir guruh hujayralari turli ta’sirlar natijasida o‘zgarishlarga, buzilishlarga uchraydi va boshqa guruh hujayralarda ikkilamchi o‘zgarishlarni keltirib chiqaradi. Bu esa, bir butun organizmning patologik o‘zgarishlariga olib keladi va turli kasalliklar rivojlanadi. Shunday qilib, ko‘p hujayralilarda patologik o‘zgarishlar ayrim guruh hujayralardan boshlanar ekan. Bu g‘oyani birinchi bo‘lib R.Virxov o‘zining “Hujayra patologiyasi” asarida bayon qilgan edi. Masalan, qandli diabet kasalining kelib chiqishiga e’tibor berilsa, oshqozon osti bezi gormonini ishlab chiqaruvchi Langergans orolchalari β -hujayralarining faoliyatining buzilishi-patologiyasidan boshlanadi. Bu kasallik qon miqdorining ortib ketishi-**giperglikemiya** bo‘lib, jigar, buyrak va tomirlar tizimida patologik o‘zgarishlar paydo bo‘lishi bilan xarakterlanadi. Bunday hujayralarda o‘zida polipeptid tabiatli gormon ushlovchi sekretor β -donachalar miqdorining kamayib ketishi kuzatiladi. Shunday qilib, bunday og‘ir kasallik hujayraning maxsus oqsilining sintezi va ajralishining buzilishidan boshlanar ekan.

Hujayralarning turli patologik o‘zgarishlarini o‘rganish tibbiyot masalalari bilan bog‘liq bo‘lgani uchun ham katta ahamiyatga egadir. Hozirgi zamon biologiyasi hujayrani yagona kompleks va ixtisoslashgan tizim deb qaraydi. Bu tizimda ayrim funksiyalar bir-birlariga bog‘liq va muvofiqlashgandir. Bitta hujayradagi patologik o‘zgarish o‘z-o‘zidan boshqa hujayralarni ham tezlik bilan o‘ziga jalb qiladi. Masalan, $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ga bog‘liq ATF aza orqali hujayra membranasi buzilsa, sitoplazmada keskin ravishda ion tarkibi o‘zgaradi, u esa mitoxondriya, yadro va vakuolalar funksiyasining buzilishiga sabab bo‘ladi. Mitoxondriya vazifasining dastlabki buzilishi ATF miqdorini kamaytiradi. Bu esa, o‘z navbatida hujayra membranasi o‘tkazuvchanligiga va barcha energiya sarf bo‘lishi bilan bog‘liq jarayonlarning pasayishiga olib keladi. Boshqacha qilib aytganda, har qanday umumhujayra funksiyasining buzilishi, albatta bir-biriga bog‘liq bo‘lgan hujayraichi hodisalari zanjirini hosil qiladi. Bunday o‘zgarishlarga uchragan hujayralar, ta’sir etayotgan faktorlarga moslashish, unga qarshi kurashib, patologik o‘zgarishlarni yo‘q qilishi yoki o‘lishi mumkin.

Shuni ta'kidlash kerakki, ko'p hujayrali organizmlarda bir guruh hujayralarning patologiyasi yoki o'limi sog'lom organizmda sodir bo'lib turadigan odatdagi jarayon hisoblanadi. Masalan, sezilarli tashqi ta'sirlarsiz doimo ayrim hujayralar o'lib, ularning o'rniga yangilari hosil bo'lib turadi. Masalan, qon hujayralari, qoplovchi va ichak epiteliy hujayralari uzluksiz o'lib, yangilanib turadi. Bu holda, qandaydir avvaldan belgilab qo'yilgan (zaprogrammirovannoe) hujayraning o'limiga olib keluvchi funksiyalarning to'xtashi yuz beradi. Vaqtinchalik organlar tarkibiga kiruvchi ko'plab hujayralar embrional taraqqiyot jarayonida o'ladi. Bunga misol qilib, itbaliqning dumi, sutemizuvchilarning embriondan tashqari qobiqlarining parchalanishi (rezorbsiya) ni keltirish mumkin.

Buzilishga xarakterli umumhujayraviy reaksiya hujayralarni turli bo'yoqlarni qabul qilaolishida ko'rinadi. Masalan, tirik normal hujayralar muhitda erigan bo'yoqlar bilan bo'yaladi. Bunday tirik bo'yash dastlab hujayraga bo'yoqni kirishiga, keyin esa ularni donachalar holida yig'ilishiga olib keladi. Bu jarayon sitoplazmada yuz beradi, yadro esa bo'yalmagan holda qoladi. Agar hujayra turli ta'sirlar natijasida buzilsa, donachalar hosil bo'lmaydi, sitoplazma va yadro bir xil diffuz holida bo'yaladi.

Yadro strukturalarining ko'proq o'zgarishlari xromatinning kondensatsiyasi bo'lib, u yadrodagi sintetik jarayonlarni susayishida ko'rinadi. Hujayra o'limida xromatin koagulyatsiyaga uchraydi, yadro ichida dag'al strukturalar to'planadi (**piknoz**), bu ko'proq yadroning umumiy qisilishi (**kariopiknoz**) yoki erishi (**kariolizis**) bilan tugaydi.

Ribosomal RNK sintezi to'xtaganda yadrocha bujmayadi, donachalarni yo'qotadi, parchalanadi yoki unda bo'shliqlar paydo bo'ladi. Ribosomalar yetilishi to'xtatilganda yadrocha yiriklashadi, ammo yetilgan ribosomalarni tutmaydi. Yadro qobig'ida ko'proq uchraydigan o'zgarishlar perinuklear bo'shliqning kengayishi, yadro qobig'ining konturini buzilishida ko'rinadi, bu yadro piknozi bilan birga sodir bo'ladi. Buzilishning dastlabki bosqichlarida hujayra o'simtali va mikrovorsinkalarning yo'qolishi kuzatiladi. Keyinroq esa, plazmatik membrananing o'zgarishi hujayra yuzasida o'simtalar yoki mayda pufakchalarning paydo bo'lishi kuzatiladi. Ko'proq, hujayra yuzasi qaynayotgandek ko'rinadi.

Hujayralarning turli-tuman patologik o'zgarishlarida membranalararo bo'shlig'ini kengayishi va mitoxondriyalarning shishib ketishi kuzatiladi. Bu dastlab, mitoxondriya kristlarining kattaligi va sonining kamayishida ko'rinadi, oxiri mitoxondriyaning membranasi yorilib, uning matriksi gialoplazma bilan aralashib ketadi.

Endoplazmatik to'rda ko'proq, vakuolalarning mayda pufakchalarga ajralib ketishi kuzatiladi. Donachali endoplazmatik to'r ribosomalari soni kamayadi, bu esa oqsil sintezining susayishiga olib keladi.

Ba'zan, endoplazmatik to'r kanallarida moddalarning to'planishi yuz beradi. Bu sintezlangan moddalarning Golji apparatiga transport qilinishini buzilishidan kelib chiqadi. Golji apparati sisternlari ham kengayadi yoki mayda vakuolalarga parchalanadi, ularning ichida sekretiya mahsulotlari to'planadi.

Lizosoma faoliyati ham o'zgaradi, bu ikki xil ifodalanadi: birinchisi-lizosomalarning o'zlari ham patologik o'zgarishlarga uchraydi, ikkinchisi-boshqa hujayra komplekslari o'zgarishlariga lizosomaning reaksiyasi ko'rinishida bo'ladi.

Lizosoma apparatining faollashuvi ko'proq, hujayraichi strukturalarining buzilishiga javob sifatida bo'ladi va avtofagosomalar hosil bo'ladi.

Hujayra buzilganda mitotik faollik keskin pasayadi, mitotik apparati buzilishi natijasida hujayra mitozning turli bosqichlarida to'xtab qoladi. Kolxisin yordamida mikronaychalar buzilsa ham shu natijaga olib keladi.

Turli ta'sirlar ostida sitoplazmada yuz berayotgan o'zgarishlarning yig'indisini **“paranekroz”** deb ataladi.

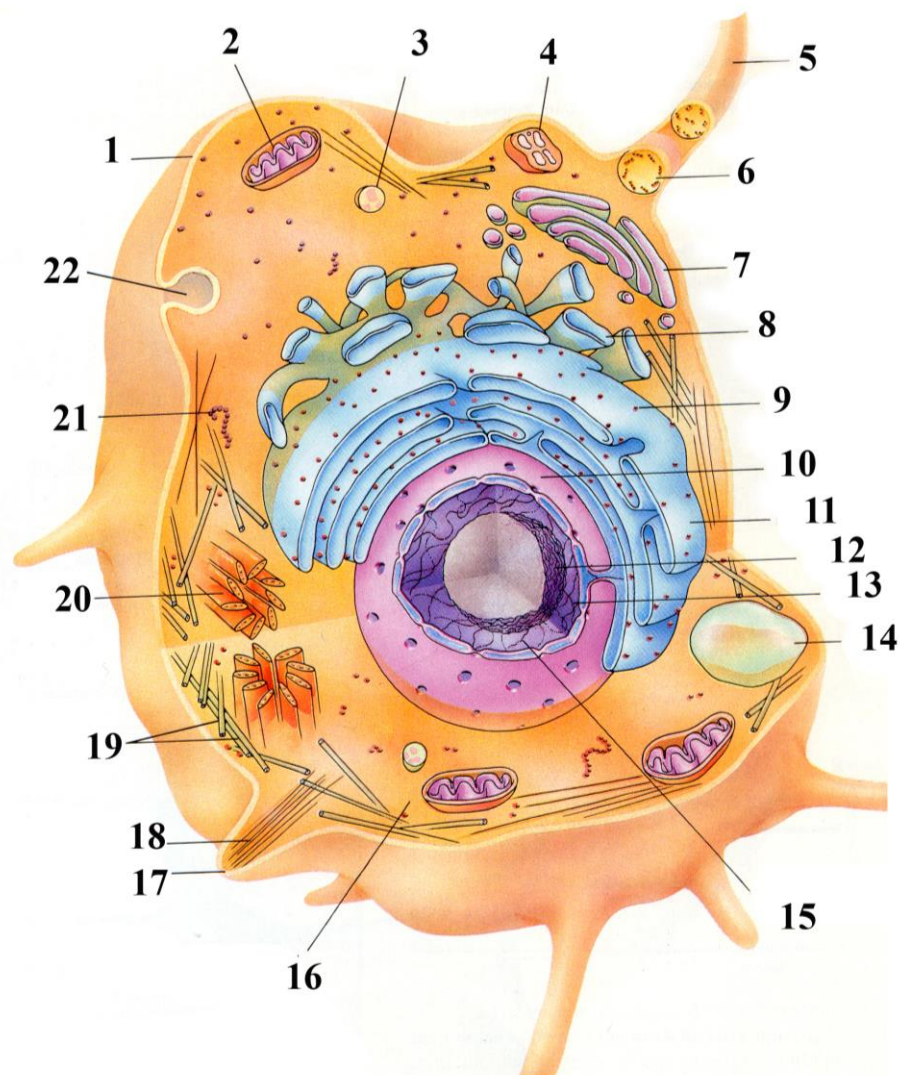
Hujayralarda patologik jarayonlarning rivojlanishi, noqulay ta'sir olib tashlanganda yoki to'xtatilganda to'xtaydi, demak bu jarayon qaytardir.

Ammo, qaytmas buzilishlarda hujayra o'ladi. Hujayra darajasidagi patologik o'zgarishlar faqat hujayraning buzilib ketishi ko'rinishidagina bo'lmaydi Bunda turli moddalarning to'planishi kuzatiladi. Patologik anatomiyada buni **“distrofiya”** deyiladi. Yog' distrofiyasida hujayrada yog' tomchi shaklida yig'iladi. Buni **yog' infiltratsiyasi** deyiladi.

Glikogen to'planishi ham hujayraning boshqarish jarayonini buzilishidan kelib chiqadi. Hujayrada jarayonlarning boshqarilishi buzilishi o'smalarning paydo

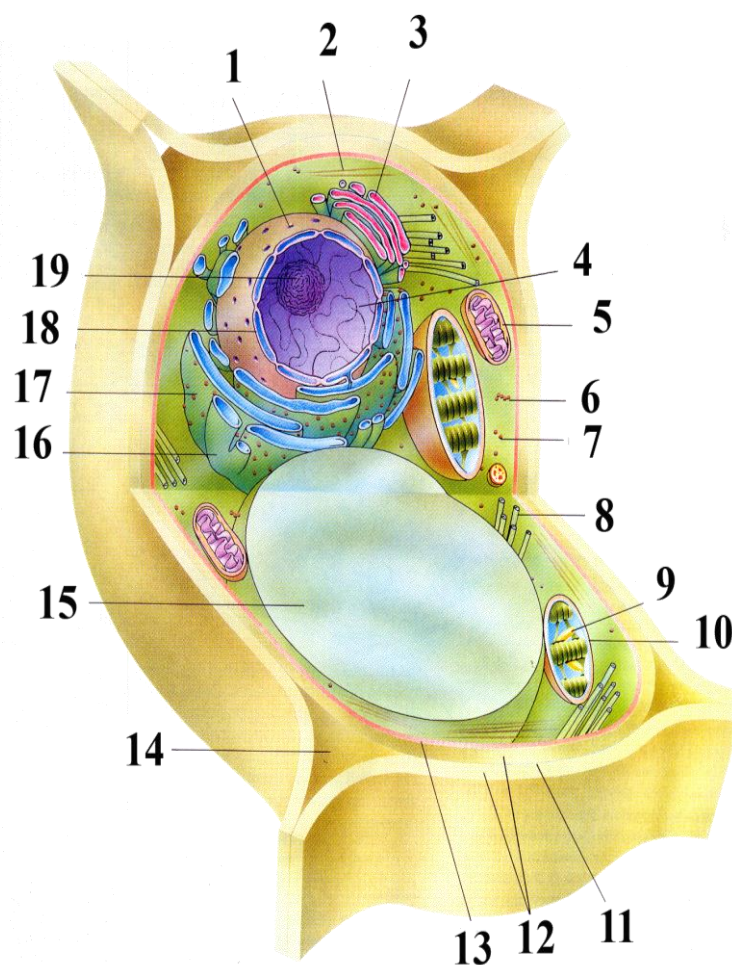
bo'lishiga ham olib keladi. Bunda hujayralarni boshqarib bo'lmaydigan darajada tez ko'payishi va ularning morfologik o'zgarishlari kuzatiladi. O'sma hujayralari organizm tomonidan boshqarilishdan butunlay chiqib ketadi, avtonom holga o'tadi. Avtonomlik ularning organizmning istalgan joyida yashashiga imkon beradi. Shuning uchun ham, bunday kasallik organizmning turli qismlariga tez tarqab ketadi. Shunday qilib, hujayra genomining boshqarish funksiyasiga yangi faktorlar kiritiladi. Qiz hujayralarga defektli axborotni uzluksiz berilishi genotipni o'zgarishi orqali bo'ladi.

I L O V A L A R



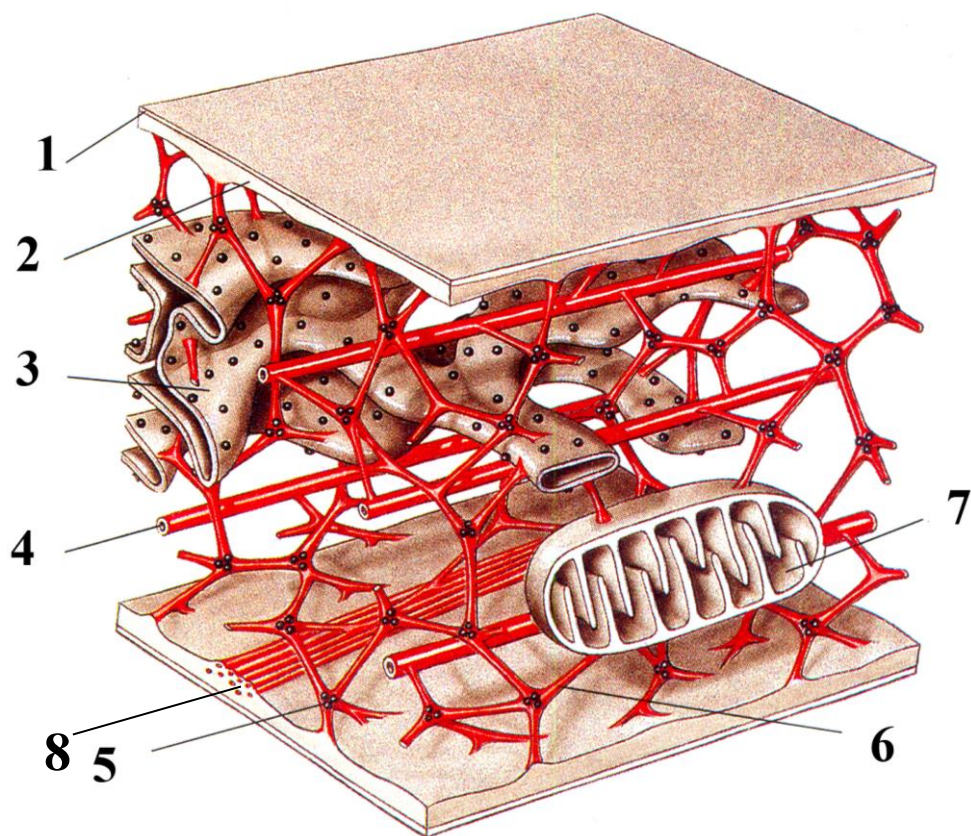
1-ilova.(a).Hayvon hujayrasinig tuzilishi.

1-plazmatik membrana; 2-mitoxondriya; 3-mikrotanacha; 4-lizosoma; 5-kiprik; 6-bazal tanacha; 7-Golji apparati; 8-silliqliq endoplazmatik to'r; 9-ribosoma; 10-yadro qobig'i; 11-donachali endoplazmatik to'r; 12-yadrocha; 13-yadro; 14-vakuola; 15-xromatin; 16-sitozol; 17-mikrovorsinka; 18-aktin filament; 19-mikronaychalar; 20-sentriola; 21-polisoma; 22-pufakcha.



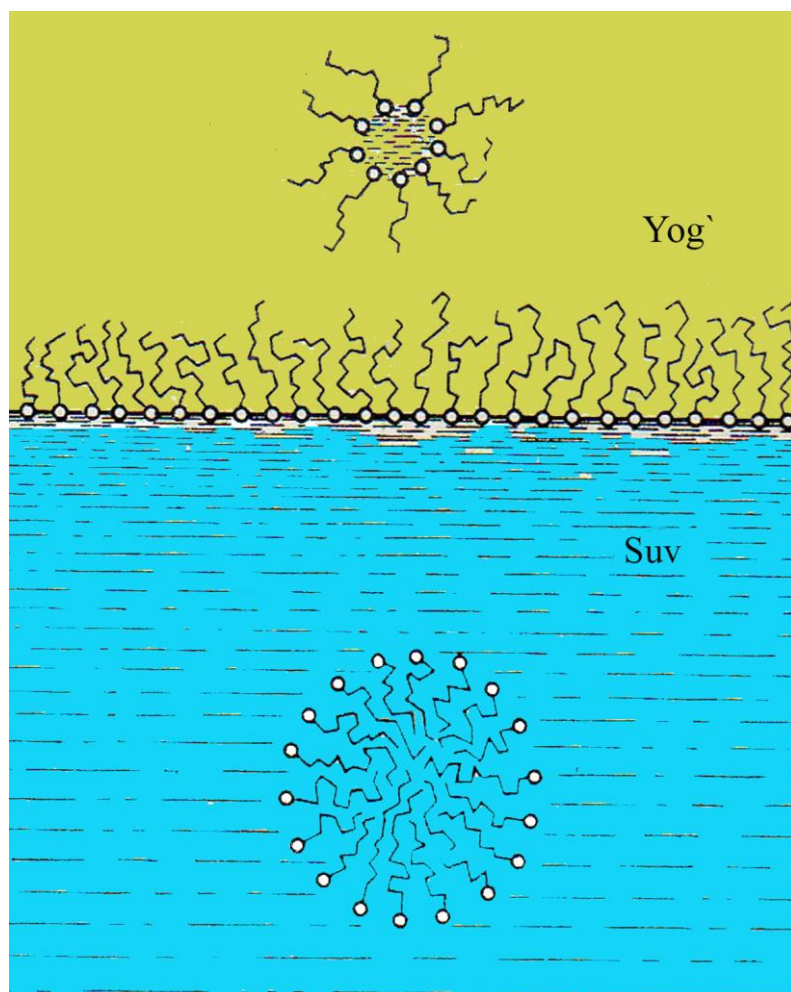
1-ilova.(b).O'simlik hujayrasinig tuzilishi.

1-yadro porasi; 2-skelet mikronaychalari; 3- Golji apparati; 4- yadro; 5-mitoxondriya; 6- polisoma; 7- ribosoma; 8- mikronaychalar; 9-xloroplast;10-xloroplast qobig'i;11-o'rta plastinka;12-sellyulozali po'st;13-plazmatik membrana;14-hujayralararo bo'shliq;15-vakuola;16-silliq endoplazmatik to'r;17-donachali endoplazmatik to'r;18-yadro qobig'i;19-yadrocha.

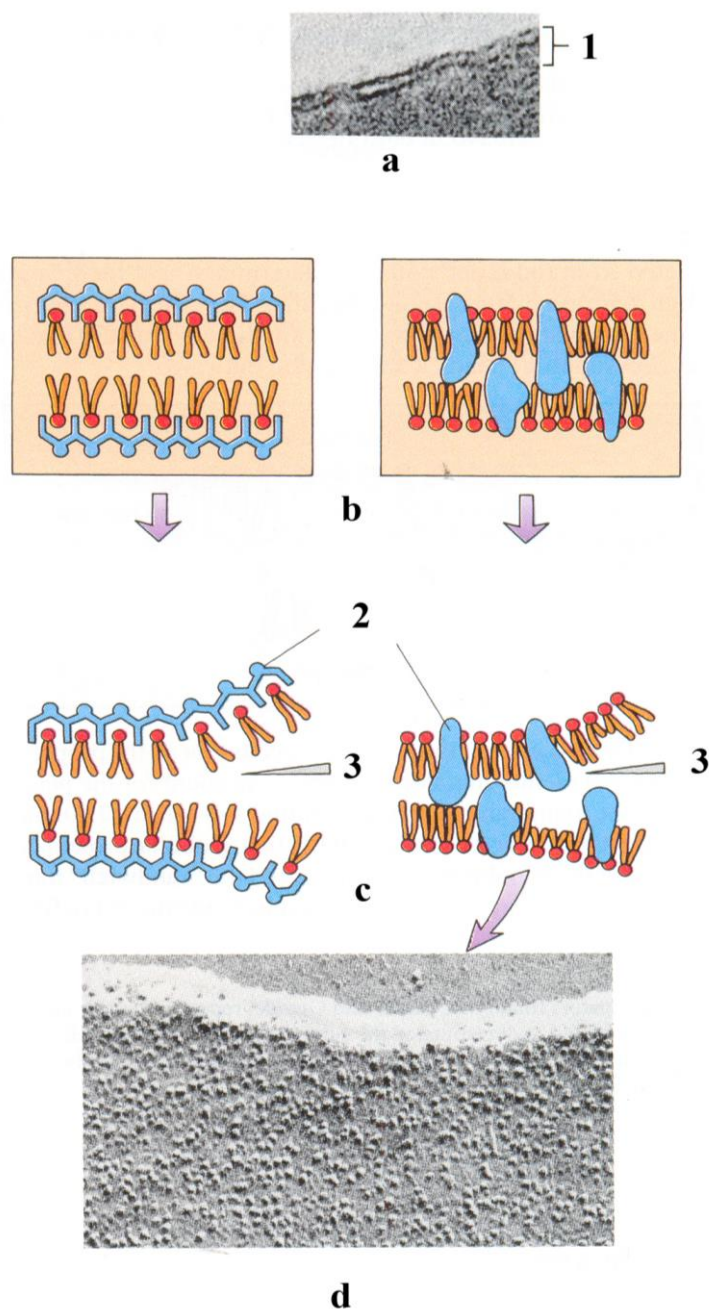


2-ilova.Trabekulyar sistema.Sitoskelet.

1-tashqi membrana; 2-ichki membrana; 3-donachali endoplazmatik to‘r;
4-mikronaycha; 5-ribosoma; 6-mikrofilament; 7-mitoxondriya;
8-aktin filament tutami.

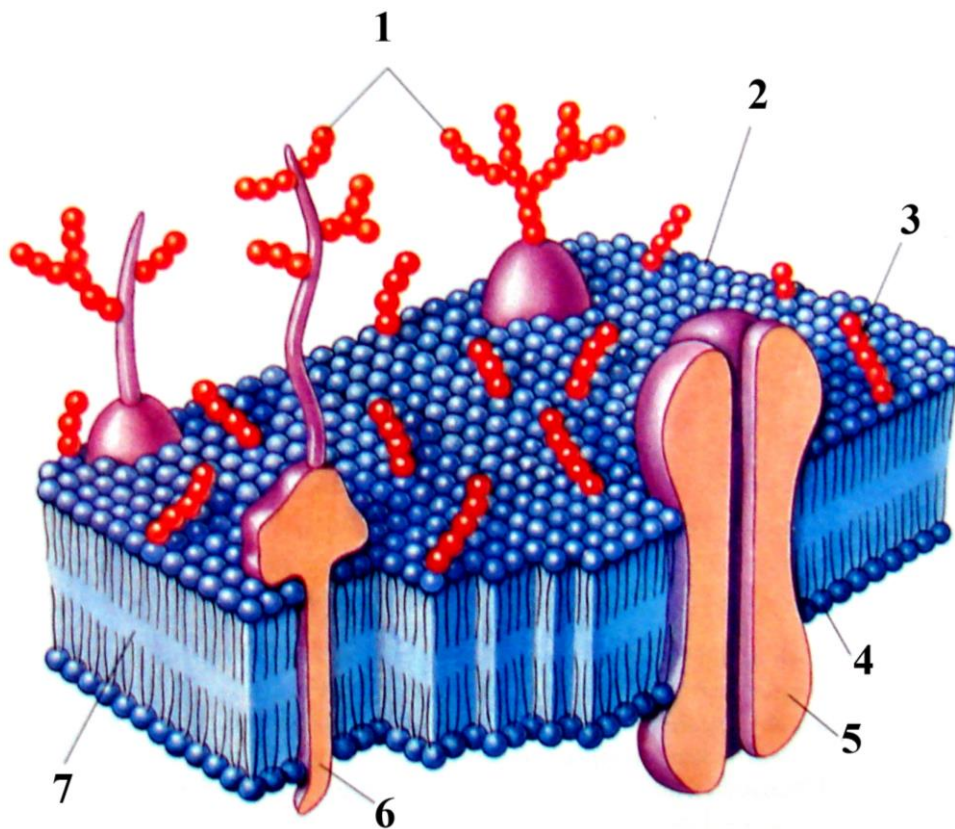


3-ilova. Lipidlarning monomolekulyar qatlami va lipid misellasining suv va yog'da ko'rinishi.

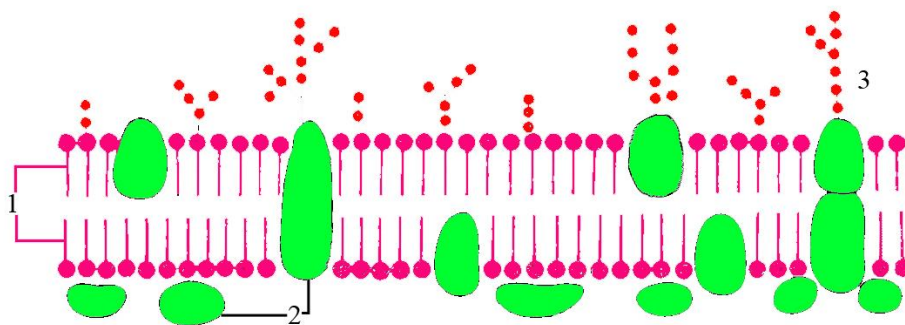


4-ilova.Sitoplazmatik membrana.

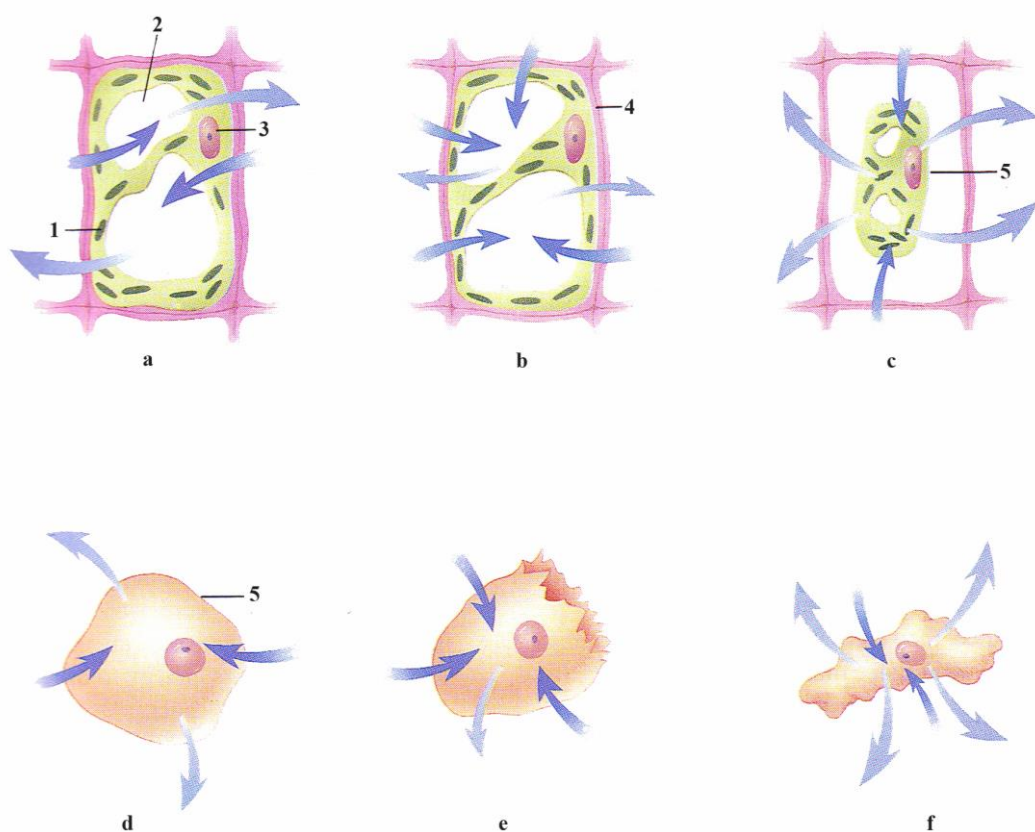
a-elektron mikroskopik foto; b-elemntlar membrananing Robertson modeli.Zinger va Nikolson suyuq mozaika modeli;c-muzlatib ajralgan mambrana sxemasi; d-elektron mikroskopik foto.1-plazmatik membrana; 2-oqsil molekulalari; 3-membranani ajratuvchi faktor-qaychi.



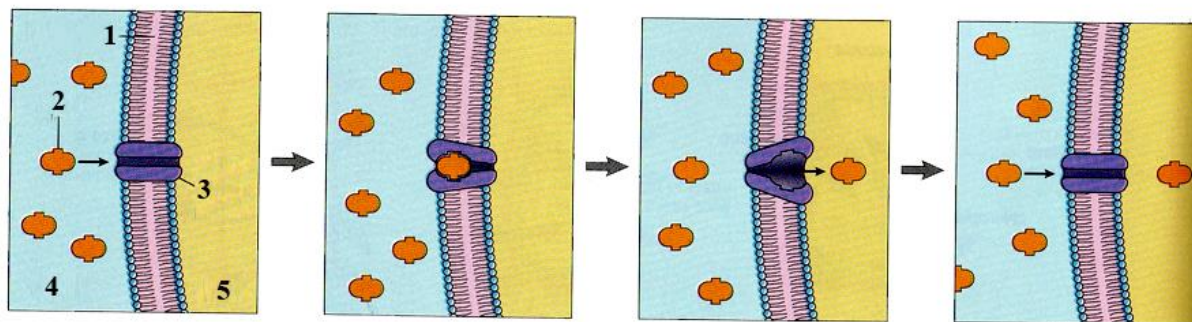
5-ilova. Sitoplazmatik membrananing suyuq-mozaik modeli.
 1-karbogidrat zanjir; 2-membrananing tashqi yuzasi; 3-glikolipid;
 4-membrananing ichki yuzasi; 5-protein transport kanali; 6-protein
 retseptor yuzasi ; 7-qutbsiz zona.



6-ilova. Plazmatik membranining molekulyar tuzilish sxemasi.
1-lipid molekullari; 2-oqsil molekullari; 3-glikokaliks qatlami.



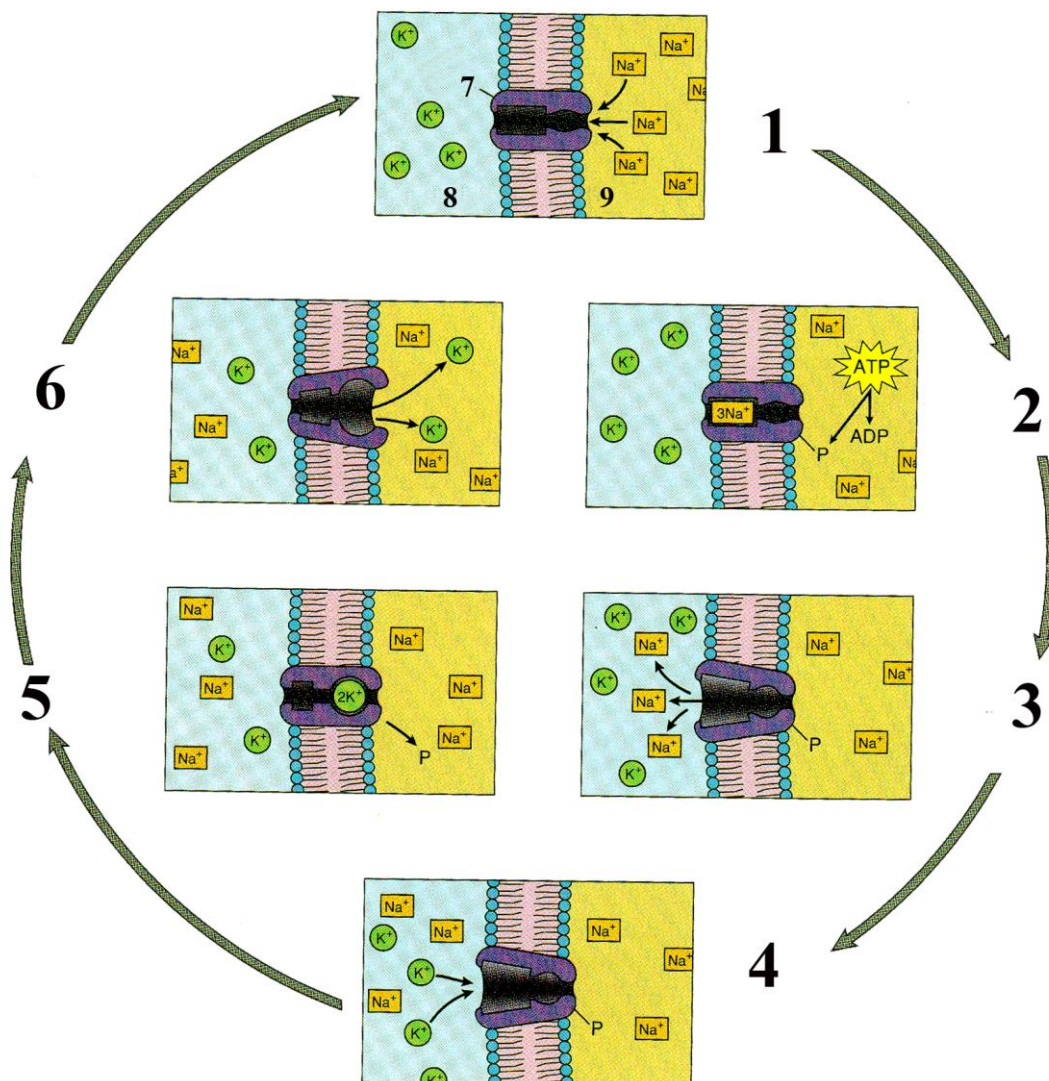
7-ilova. Oʻsimlik(a,b,c) va hayvon(d,e,f) hujayrasida osmos hodisasi.
Hujayralar izotonik(a,d), gipotonik(b,e), gippertonik(c,f) eritmalarida.
1-xloroplast; 2-vakuola; 3-yadro; 4-hujayra qobigʻi;
5-plazmatik membrana.



X

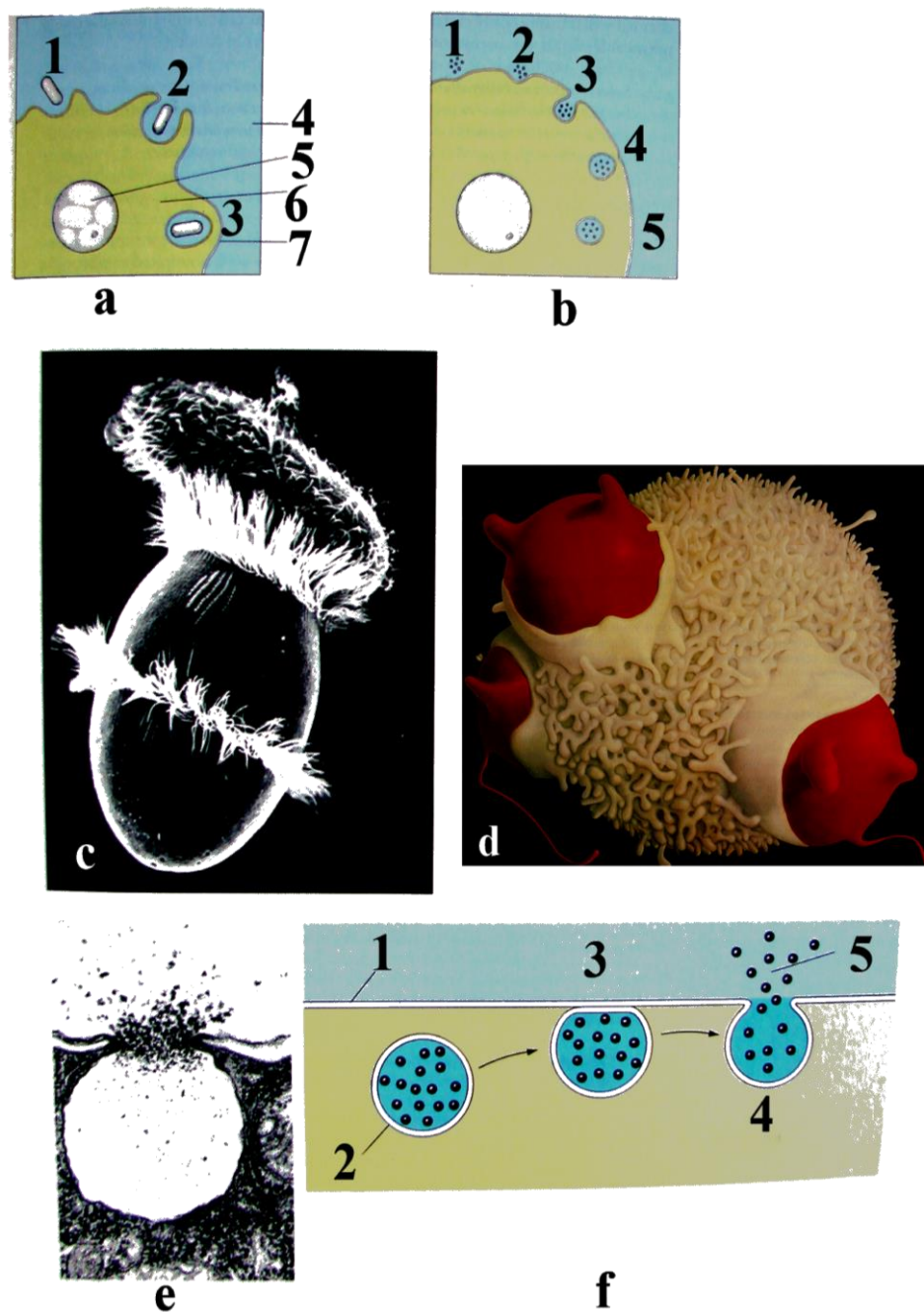
8-ilova. Moddalarni passiv tashilishi.

1-membrana; 2-eritmadagi modda; 3-tashuvchi oqsil; 4-eritma; 5-sitoplazma.



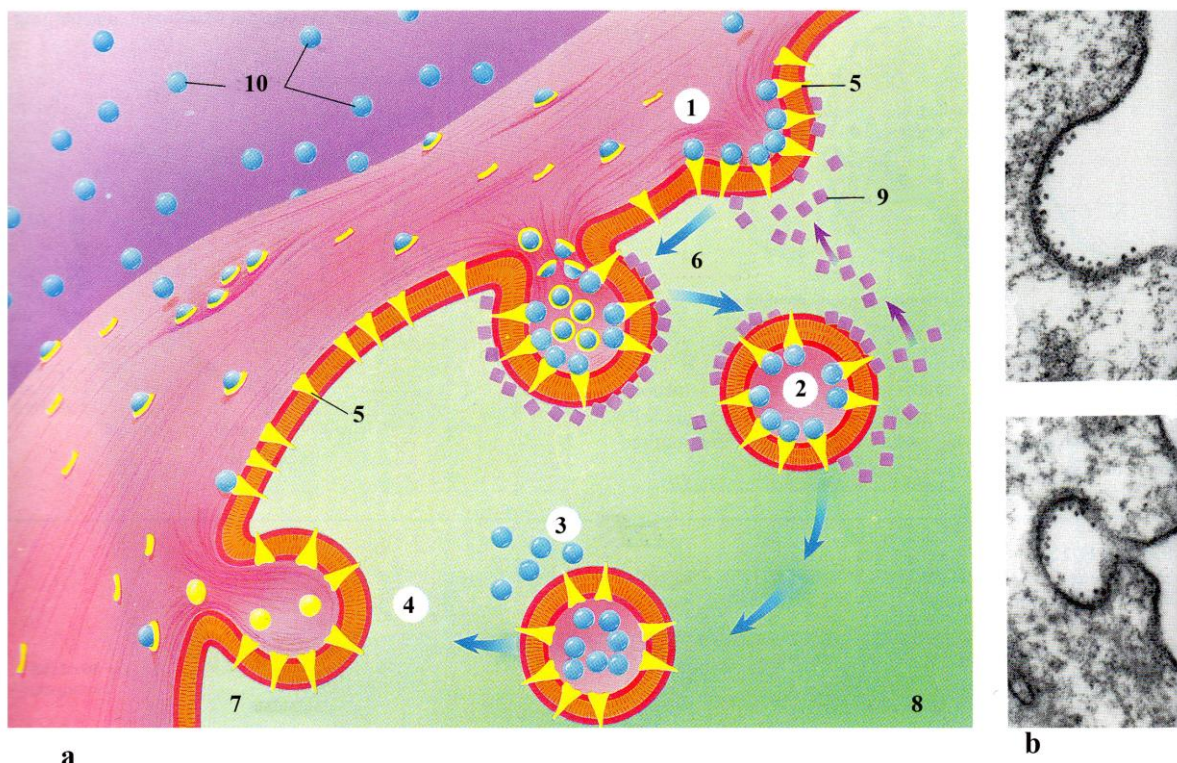
9-ilova. Natriy-kaliy nasosi yordamida ionlarni o'tkazilishi.

1-tashuvchi oqsil kanali yopiq holda, 3Na^+ hujayradan chiqishga tayyor; 2-ATFning parchalanishi va fosfat kislotani ajralishi, 3Na^+ ni tashuvchi oqsilga birikishi; 3- 3Na^+ ni tashuvchi oqsildan ajralishi; 4-tashuvchi oqsil kanalini ochilishi va 2K^+ ni hujayraga kirishga tayyor holati; 5- 2K^+ ni tashuvchi oqsil kanaliga kirishi; 6- 2K^+ ni tashuvchi oqsildan ajralishi; 7-tashuvchi oqsil; 8-eritma; 9-hujayraichi.



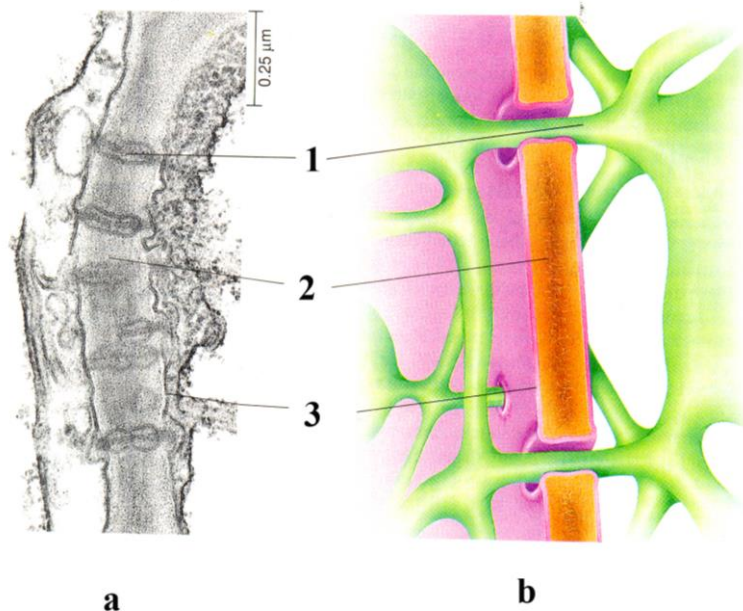
10-ilova. Endotsitoz va ekzotsitoz.

a-fagotsitoz; 1,2,3-fagotsitoz bosqichlari; 4-muhit; 5-yadro; 6-sitoplazma; 7-plazmatik membrana; b-pinotsitoz; 1-5 pinotsitoz bosqichlari; c-*Didinium nasutum* yirik tuxumsimon sodda hayvon infuzoriyani yutish lahzasi; d- Makrofagning 3ta yirik hujayralarni fagotsitoz qilish lahzasi; ekzotsitoz: e-elektron mikroskopik foto, f-sxema: 1-plazmatik membrana; 2-sekretor pufakcha; 3-muhit; 4-sitoplazma; 5-sekret mahsulot.

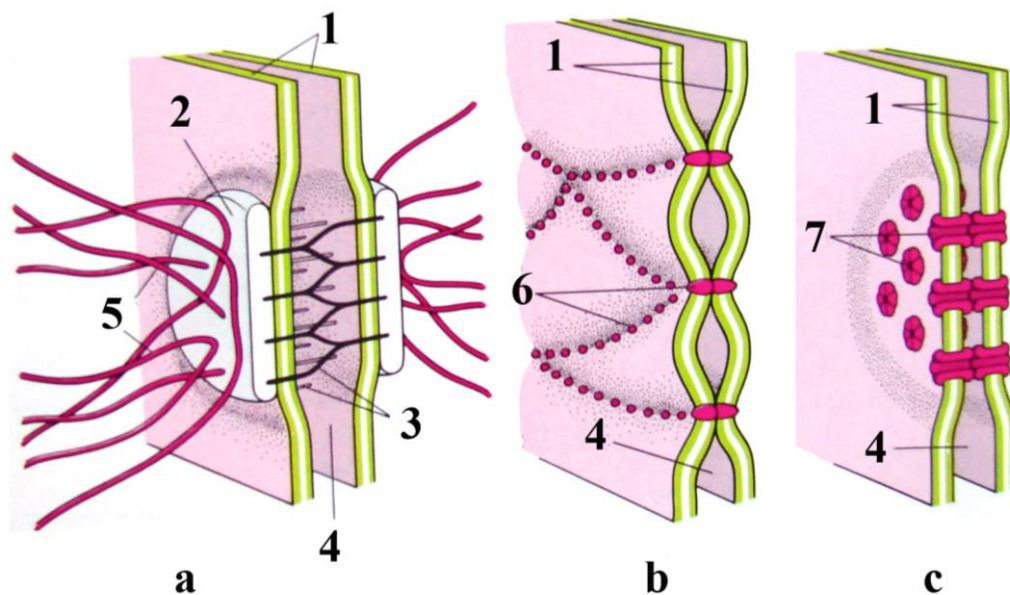


11-ilova. Membrananing retseptor funksiyasi.
a-retseptor-endotsitoz va ekzotsitoz jarayonlari sxemasi, b-
endotsitoz pufakchasining hosil bo'lishi (elektron mikroskopik
rasm).
1-retseptor va hujayraga kiradigan modda – liganda; 2-
membranadan ajralgan, ichida liganda bo'lgan pufakcha; 3-
sitoplazmadan tashqariga chiqariladigan liganda; 4-ekzotsitoz
pufakchasi; 5-retseptor; 6-endotsitoz; 7-ekzotsitoz; 8-sitoplazma; 9-
endotsitoz haqidagi impulsni retseptorga yetkazuvchi modda –
klatrin; 10-muhitdagi liganda.

A



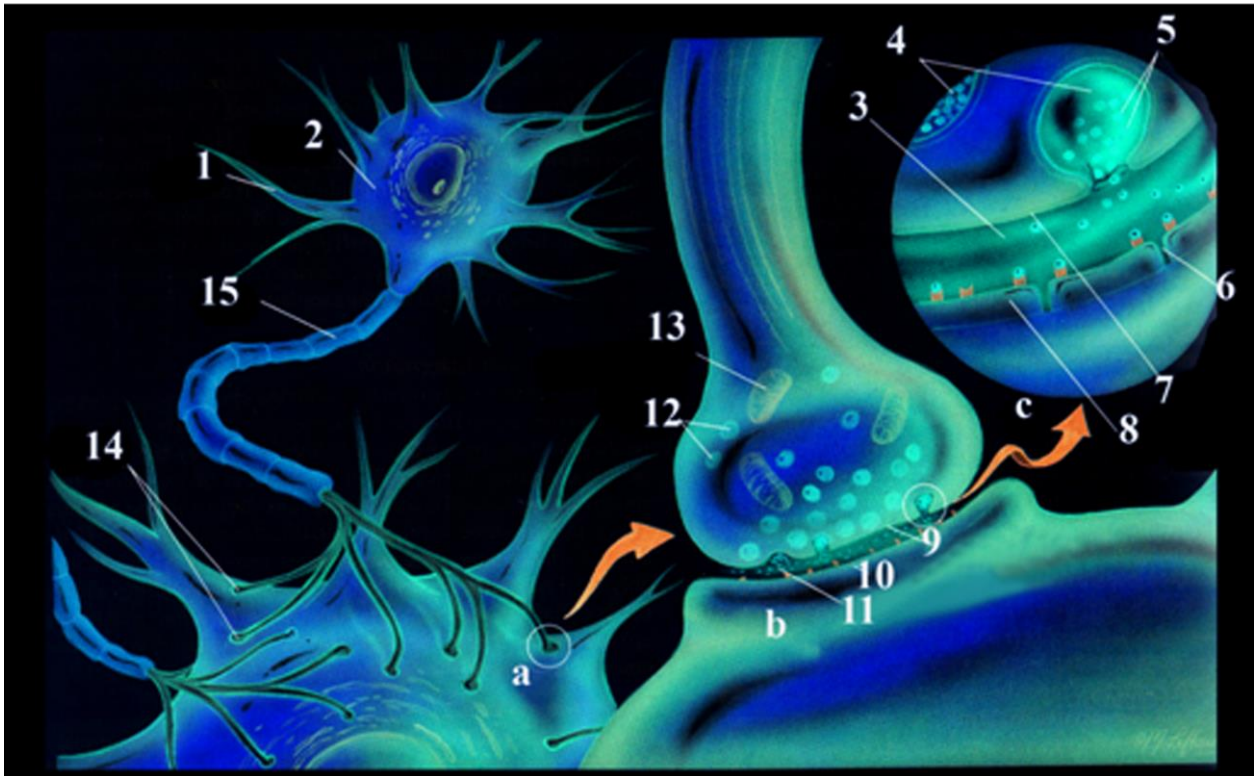
B



12-ilova. Hujayralararo aloqalar.

A. Oʻsimlik hujayralari aloqalari: a - elektron mikroskopik foto; b - sxema. 1 - plazmodesma; 2 - hujayra qobigʻi; 3 - membrana.

B. Hayvon hujayralari aloqalari: a - desmosomali birikish; b - zich birikish; c - tirqishli birikish. 1 - plazmatik membrana; 2 - sitoplazmatik disk; 3 - hujayralararo filamentlar; 4 - hujayralararo boʻshliq; 5 - sitoskelet filamentlar; 6 - zich birikish; 7 - membrana kanallari-tirqishli birikish.



13-ilova.Sinaps .

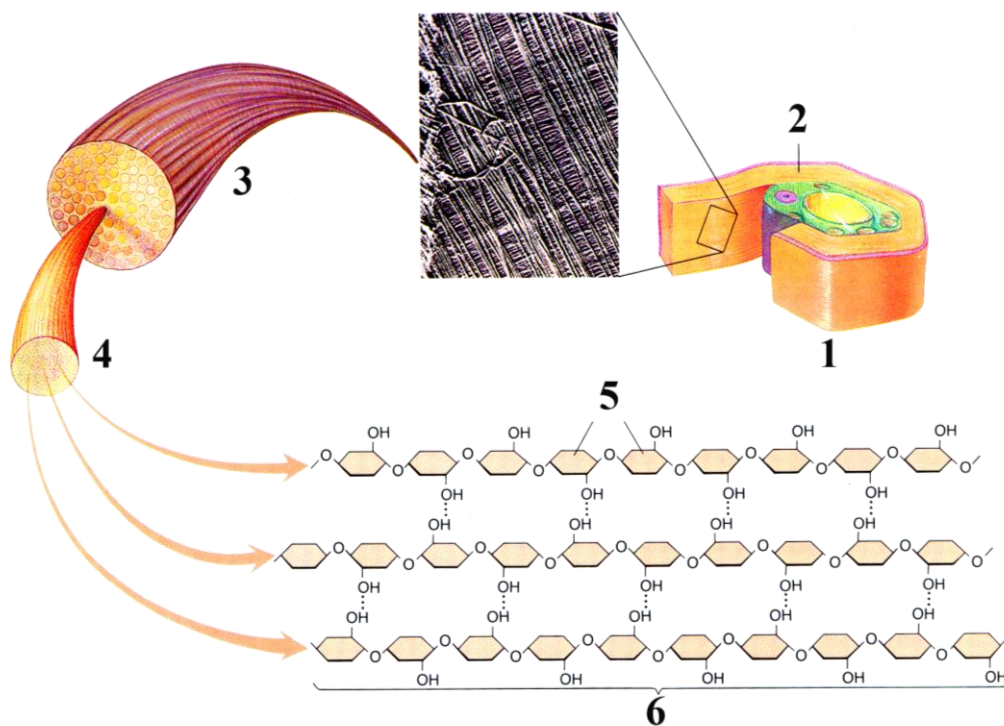
a-umumiy koʻrinishi; b-sinaps; c-uning kattalashtirilgan koʻrinishi.

1-dendrid; 2-hujayraning tanasi; 3,11-sinaptik boʻshliq;

4,12-sinaptik pufak; 5-nerv oʻtkazuvchi moddalar– mediatorlar; 6-

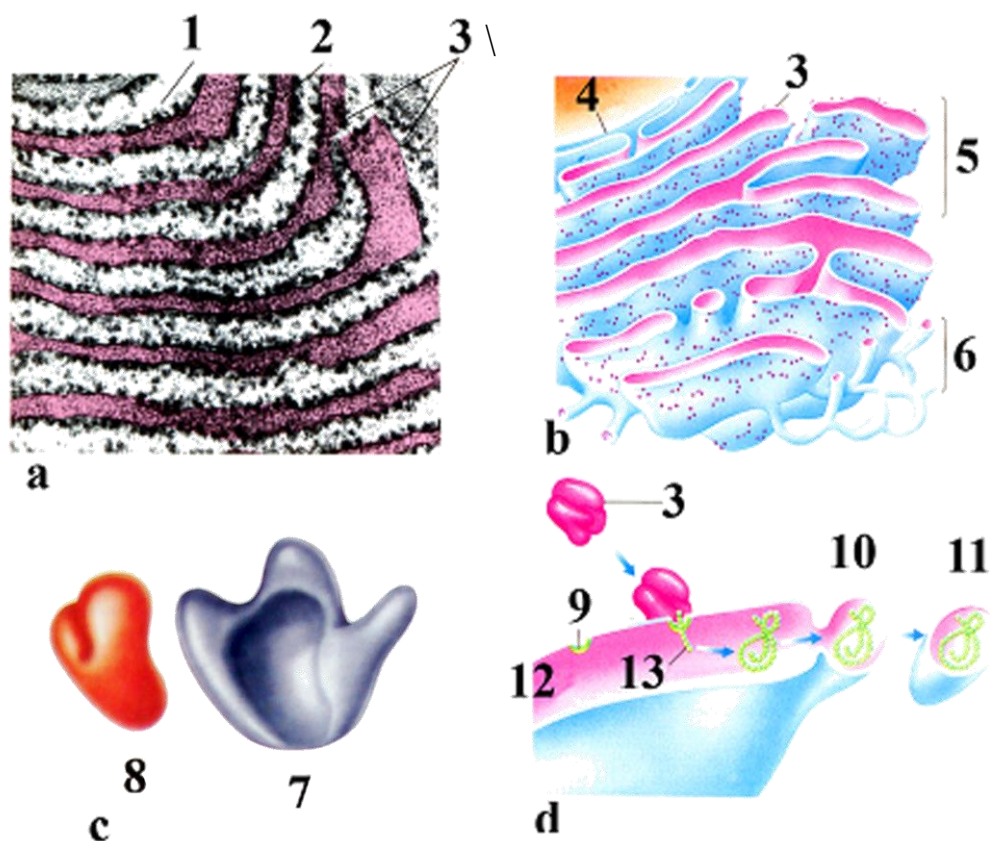
ion kanali; 7,9-presinaptik membrana; 8,10-postsinaptik membrana;

13-mitohondriya; 14-sinaptik uchlar; 15-akson.



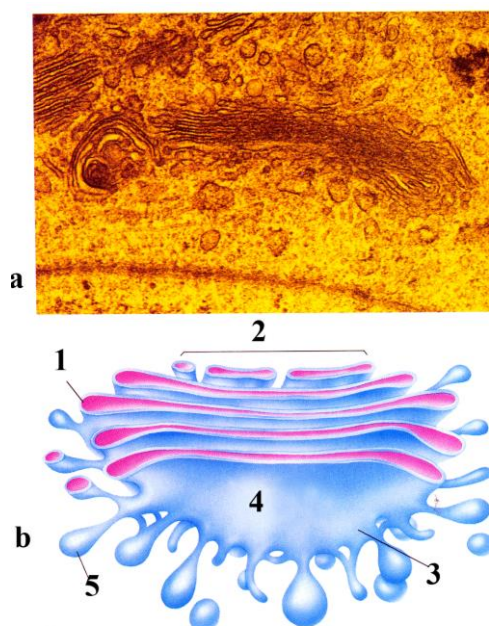
14-ilova. O'simlik hujayrasi qobig'i selyuloza fibrilining tuzilishi.

1-o'simlik hujayrasi; 2-hujayra qobig'i; 3-fibrill;
4-mikrofibrill; 5-selyuloza molekulas; 6- selyuloza polimeri.

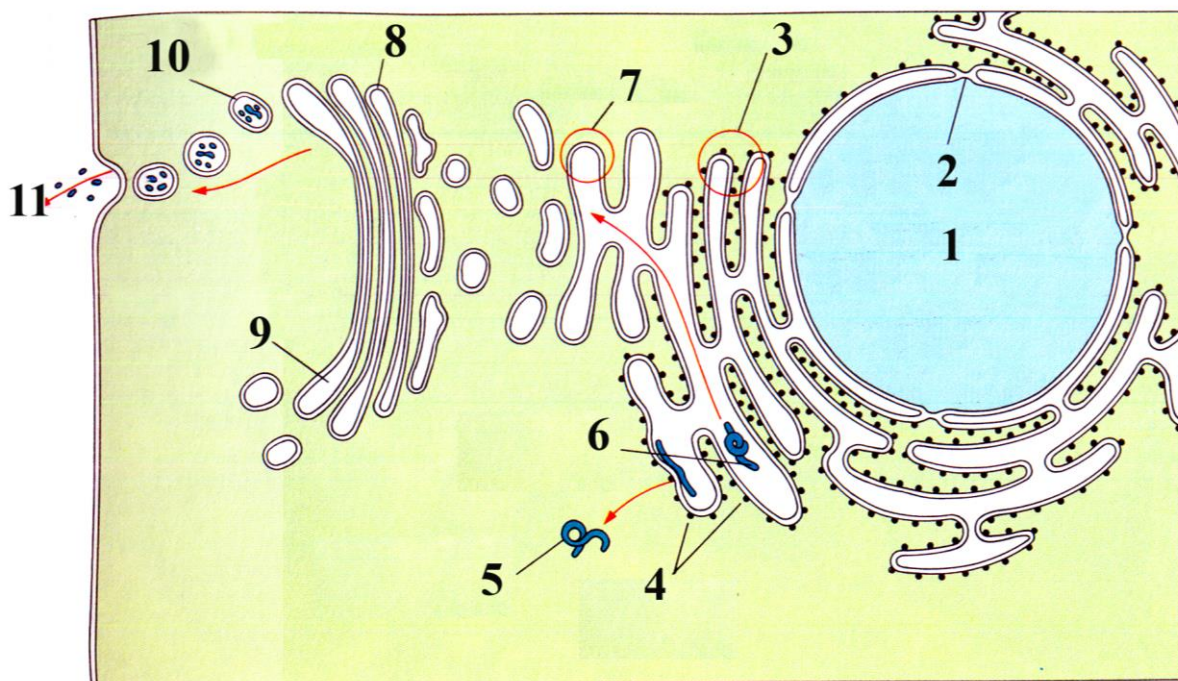


15-ilova. Donador endoplazmatik to'ra.

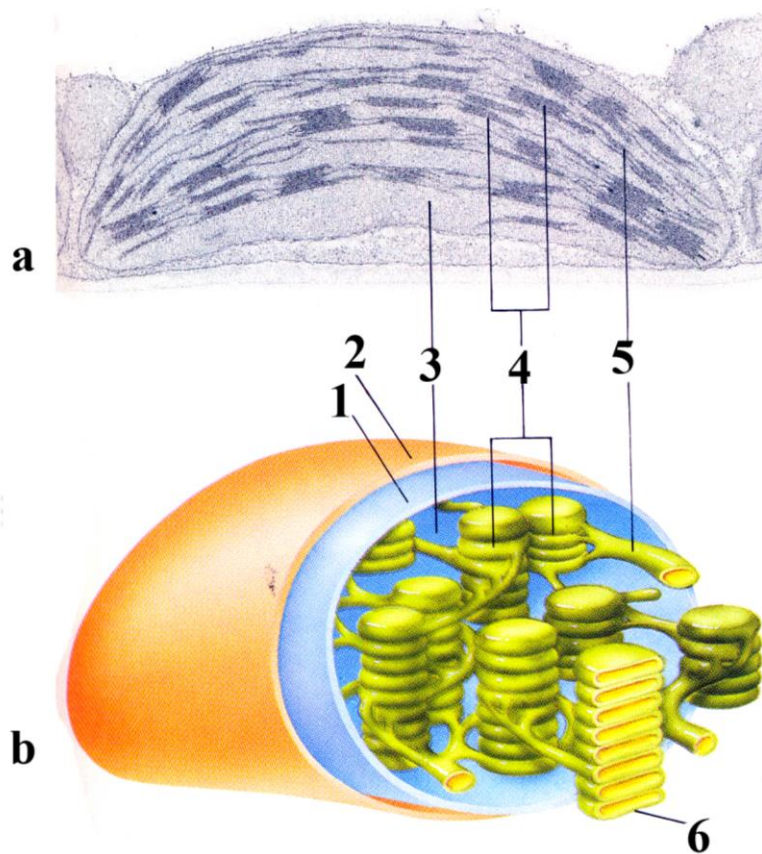
a-elektron mikroskopik foto; b-donachali ET sxemasi;
 c ribosoma; d-ET ning transport funksiyasi. 1-sitozol;
 2-endoplazmatik to'ra; 3-ribosoma; 4-yadro qobig'i; 5-donachali ET;
 6-silliqlik ET; 7-ribosomaning katta subbirligi; 8- kichik subbirligi; 9-
 retseptor oqsil; 10-pufakchaning shakllanishi;
 11-pufakchaning ajralishi; 12-ET bo'shlig'i; 13-protein molekulasi.



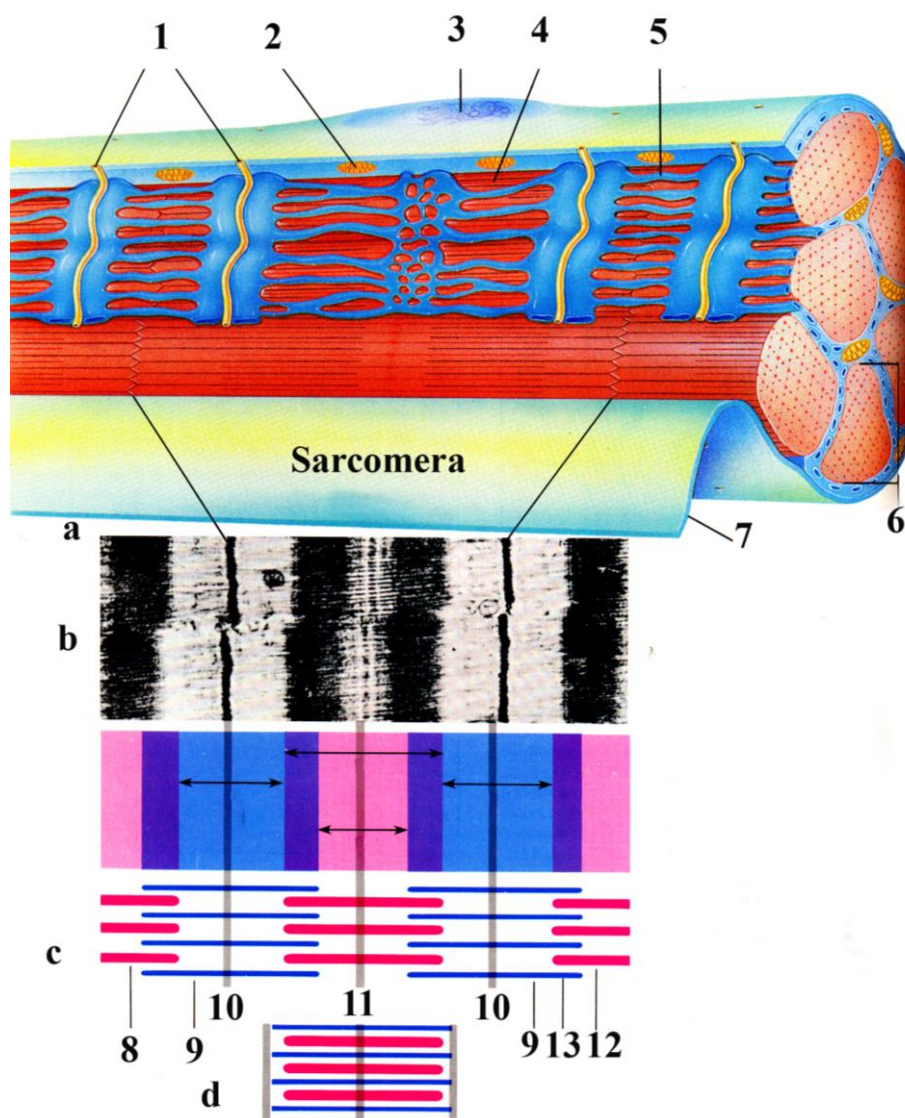
16-ilova. Hayvon hujayrasi Golji apparatida
lizosomalarning hosil bo'lishi.
a-elektron mikroskopik foto; b-sxematik tuzilishi.
1-xaltachalar; 2-yuza qismining shakllanishi; 3-etilayotgan yuza; 4-
markaziy qism; 5-sekret pufakcha yoki lizosoma.



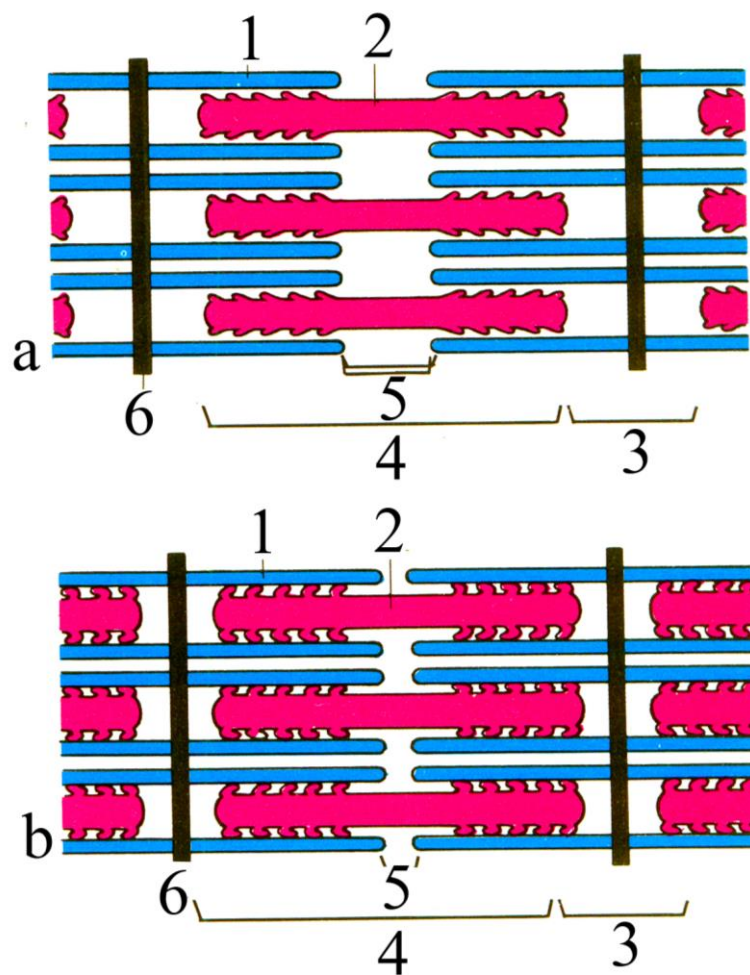
17-ilova. Golji apparatining sekret ajralishidagi roli.
 1-yadro; 2-yadro porasi; 3-donachali endoplazmatik to'r;
 4-ribosomalar; 5-hujayra uchun ishlatiladigan sintezlangan oqsil;
 6-eksport qilinadigan oqsil; 7-silliqlik endoplazmatik to'r; 8-Golji
 apparati; 9-sistern; 10-sekretor pufakcha; 11-sekretsiya mahsuloti.



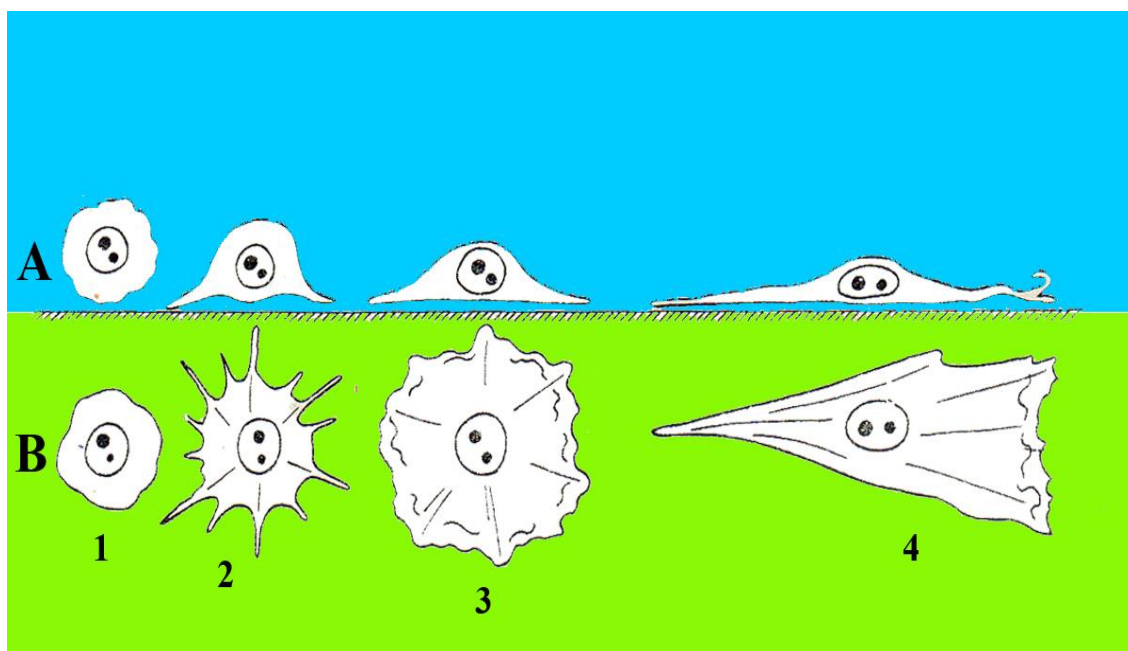
18-ilova. Xloroplastning tuzilishi:
elektron mikroskopik(a) sxematik(b).
1-ichki membrana; 2-tashqi membrana; 3-stroma;
4-qirra-grana; 5-lamella; 6-tilakoidlar.



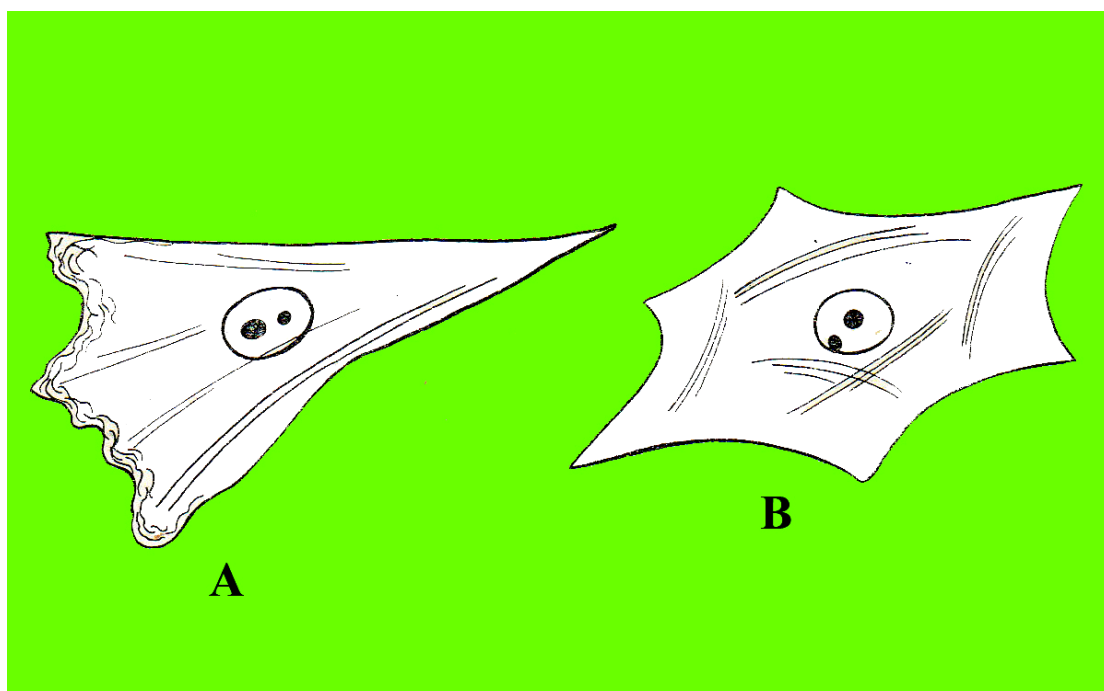
19-ilova. Muskul tolasining tuzilishi.
a-sxematik tuzilishi; b-elektron mikroskopik
fotosi; c- sarkomeraning sxematik tuzilishi.
1-T – naycha; 2-mitoxondriya; 3-yadro; 4-sarkoplazma;
5-sarkoplazmatik to'r; 6-miofibrill; 7-sarkolemma;
8-miozin; 9-aktin; 10-Z chiziq; 11- M chiziq; 12-yo'g'on
filament; 13-ingichka filament.



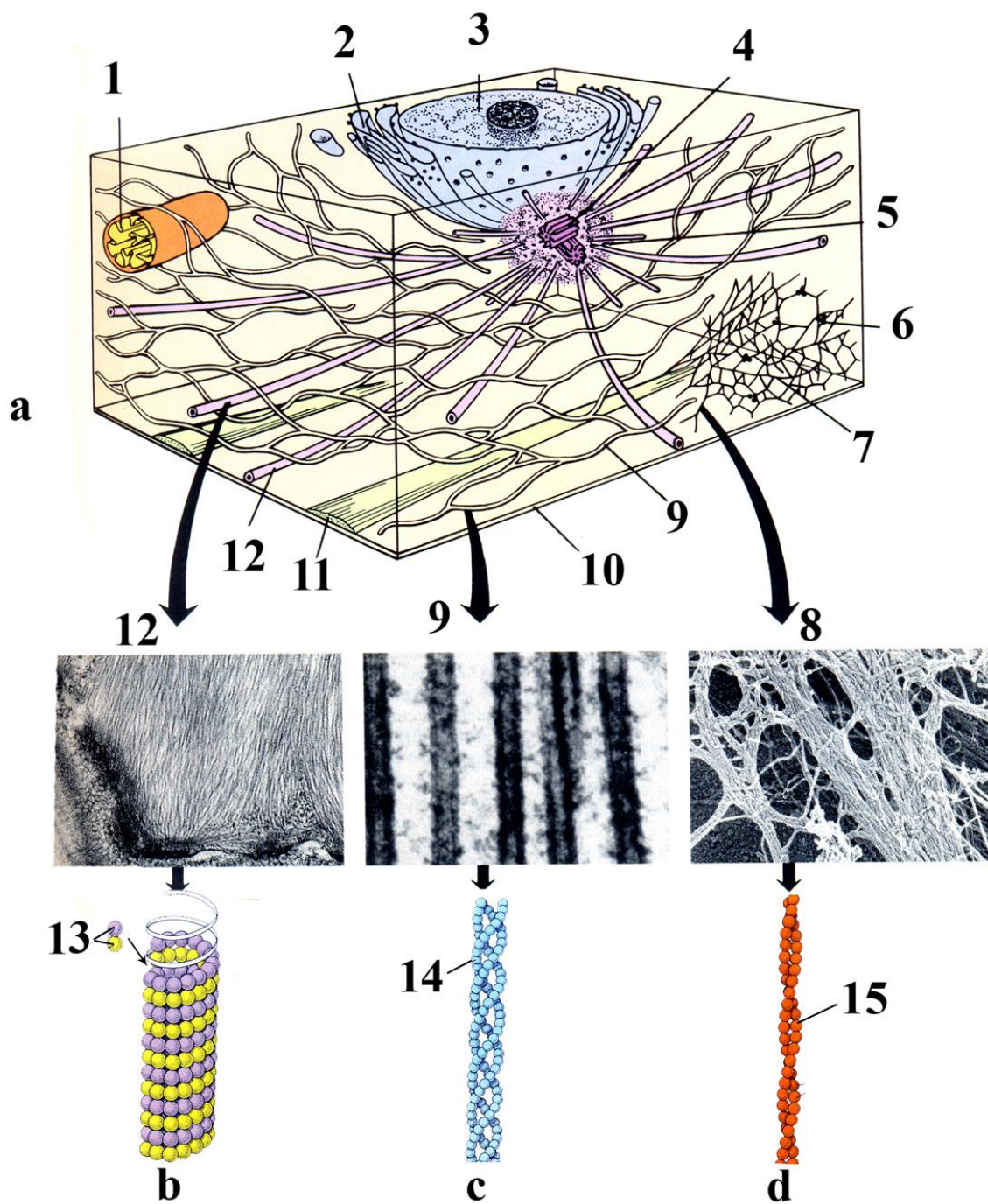
20-ilova. Muskul qisqarishi.
a-bo'shashgan sarkomera; b-qisqargan sarkomera.
1-aktin; 2-miozin; 3-I disk; 4-A disk; 5- X zona; 6- Z chiziq.



21-ilova. Fibroblastlarning substratga yopishishi va yassilanishi.
 A-yonidan koʻrinishi; B-ustidan koʻrinishi.
 1-erkin hujayra; 2,3-radial yassilanish; 4-polyarizatsiya bosqichi.

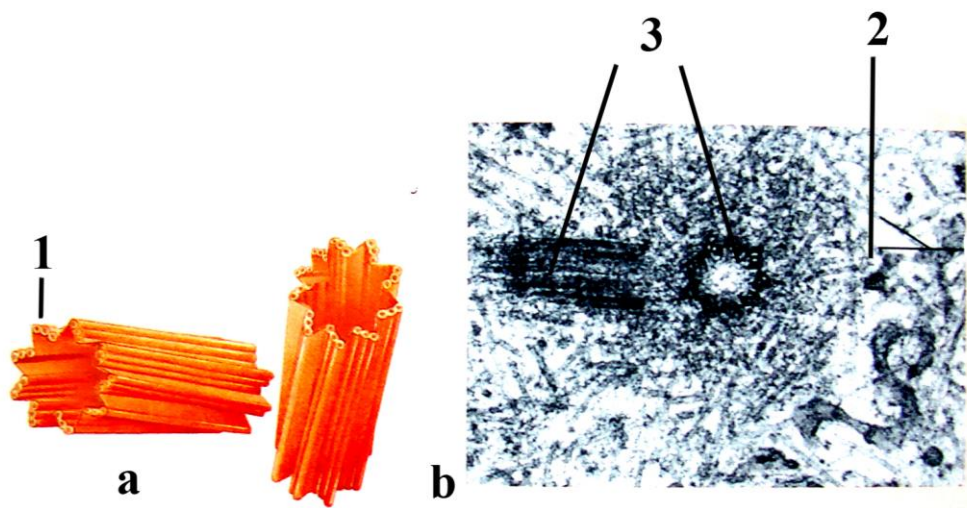


22-ilova. Aktin mikrofilamentlarning harakatlanayotgan(A)
 va tinch holdagi fibroblastlarda(B) joylashuvi.



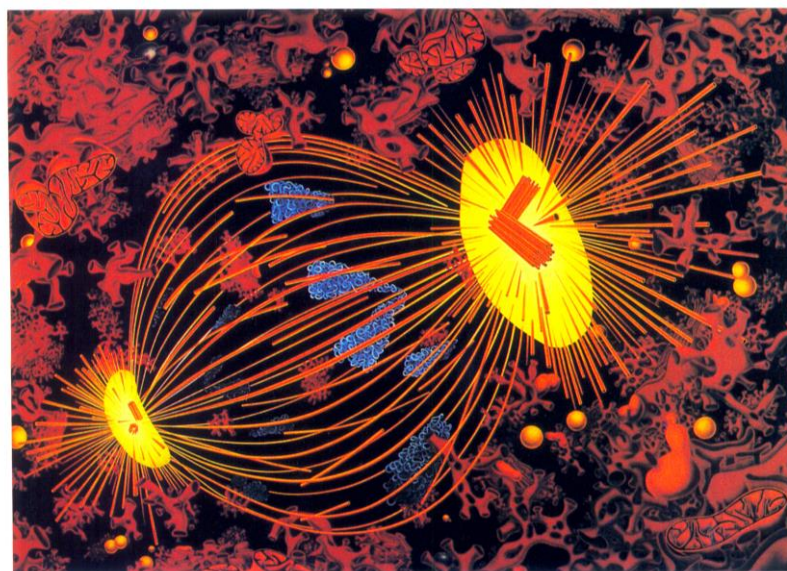
23-ilova.Sitoskelet.

a-sitoskelet elementlarining fazoviy joylashuvi;b-mikronaychalar;c-oraliq filamentlar;d-aktin filamentlar.
 1-mitoxondriya;2-donachali endoplazmatik to‘r;3-yadro;4-sentriola;5-sentrosfera;6-polisoma;7-aktin to‘ri;8-aktin filament;9-oraliq filament;10-plazmatik membrana;11-aktin filament tutami;12-mikronaycha;13-tubilin monomeri;14-vimentin molekulasi 15-aktin monomer.

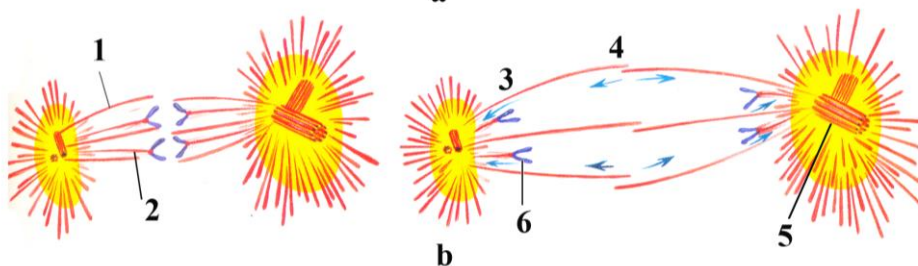


24-ilova.Sentriola.

a-sxemasi;b-fotosi. 1-mikronaychalar;2-duk iplari;3-sentriolalar



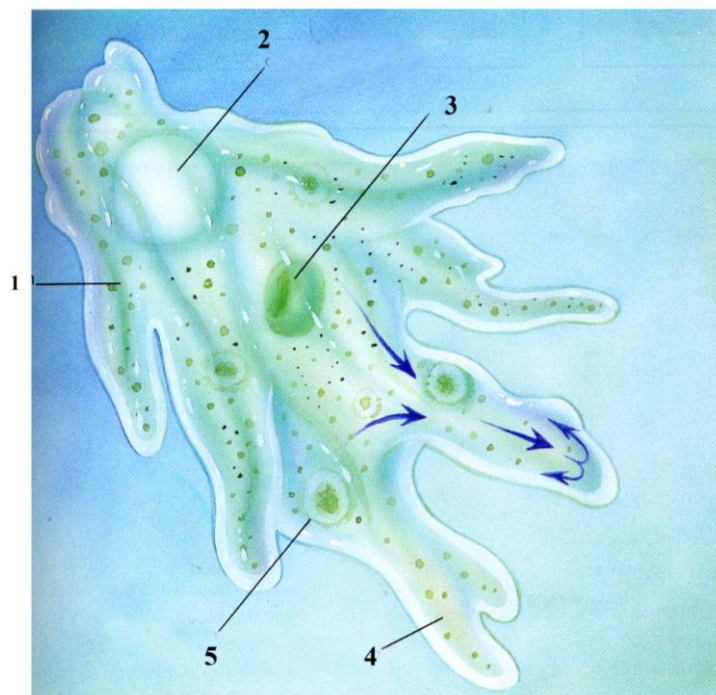
a



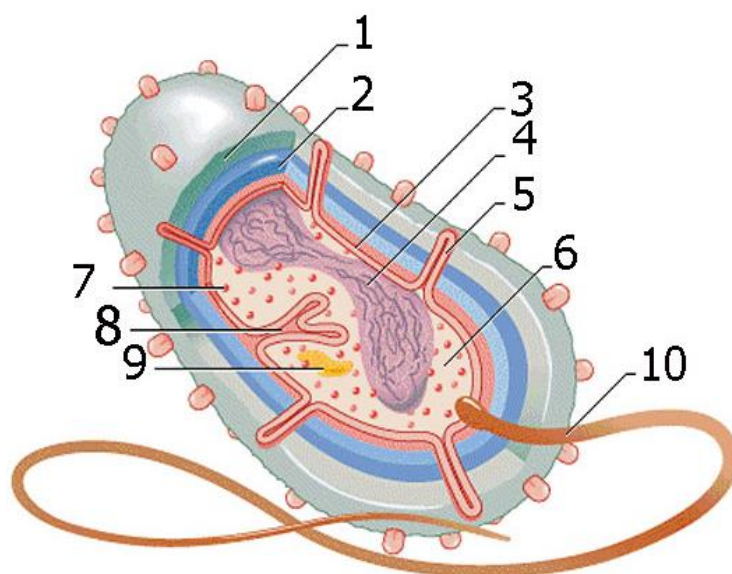
b

25-ilova.Bo'linish duki.

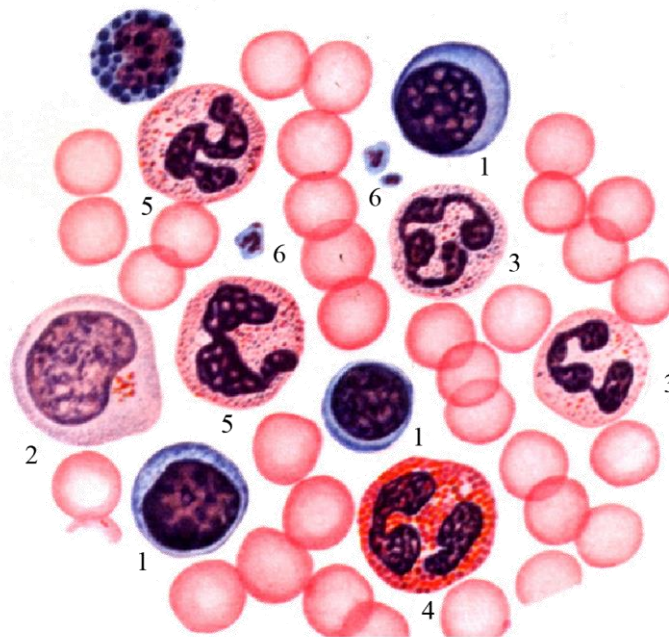
a-umumiy ko'rinishi;b-ertaki va kechki anafazalar.
1-qutb mikronaychalar;2-kinetoxor mikronaychalar;
3-qutblarga tortilish;4-mikronaychalarning uzilishi;
5-sentriola;6-xromosomalar.



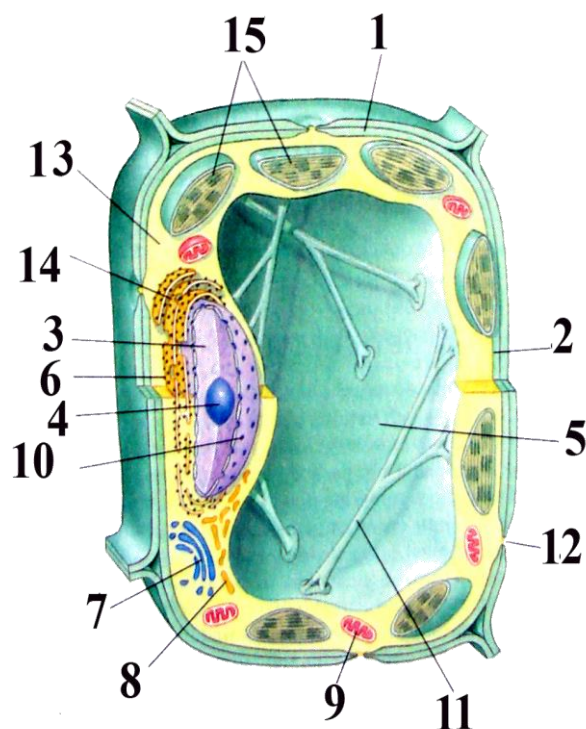
26-ilova. Amyobada psevdopodiylarning hosil bo'lishi.
 1-sitoplazma; 2-qisqaruvchi vakuola; 3-yadro; 4- psevdopodiylar;
 5- hazm vakuolasi;



27-ilova. Bakterial hujayraning tuzilish sxemasi.
 1- kapsula; 2- hujayra qobig'i; 3- hujayra membranasi;
 4- nukleoid (xromosoma); 5- sitoplazmatik o'simtalar;
 6- sitoplazma; 7- ribosoma; 8- mezosoma; 9-kiritma
 10-xivchin.



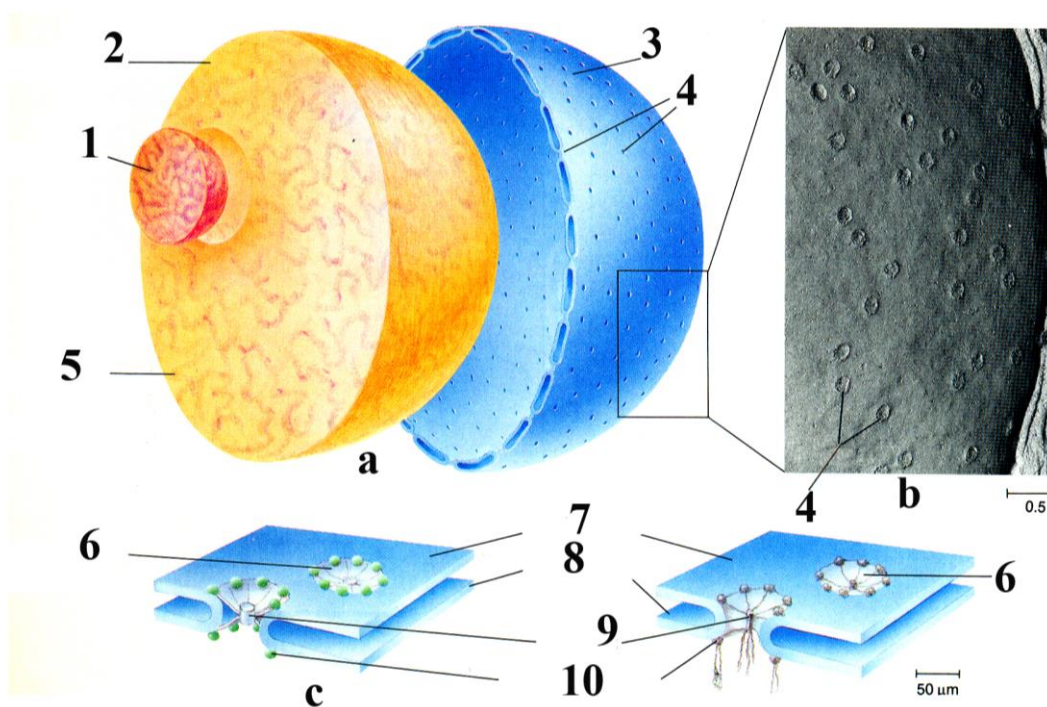
28-ilova. Yadrolarning turli-tumanligi (odam qoni).
 1-dumaloq yadroli limfotsitlar; 2-loviyasimon yadroli monotsitlar;
 3-zanjirsimon yadroli neytrofil; 4-bo'lakchali yadroli eozinofil;
 5-hasipsimon yadroli bazofil; 6-plastinkasimon yadroli trombosit.



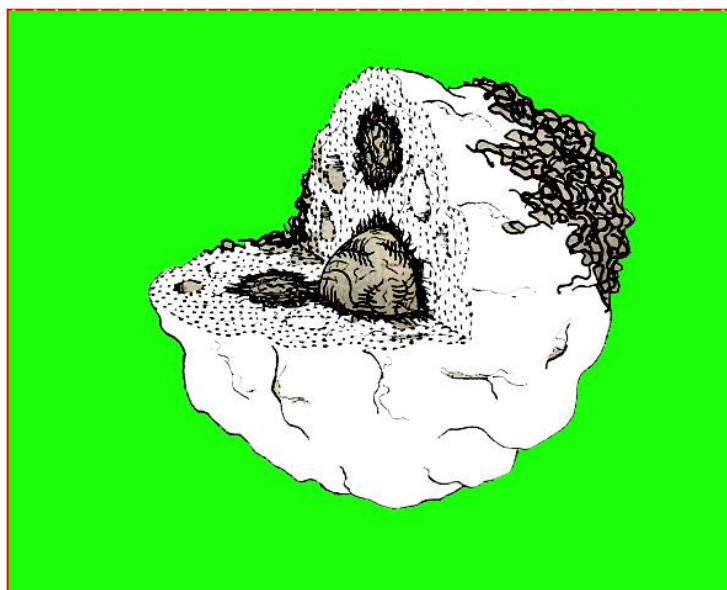
29-ilova. Yirik vakuolali o'simlik hujayrasining
 elektronmikroskopik sxemasi.
 1-hujayra po'sti; 2-plazmatik membrana; 3-yadro; 4-yadrocha;
 5-vakuola; 6-ribosoma; 7-Golji kompleksi; 8-silliq
 endoplazmatik to'r; 9-mitoxondriya; 10-yadro porasi;
 11-sitoplazmatik tortma; 12-hujayra teshigi; 13-sitoplazma;
 14-donachali endoplazmatik to'r; 15-xloroplast.



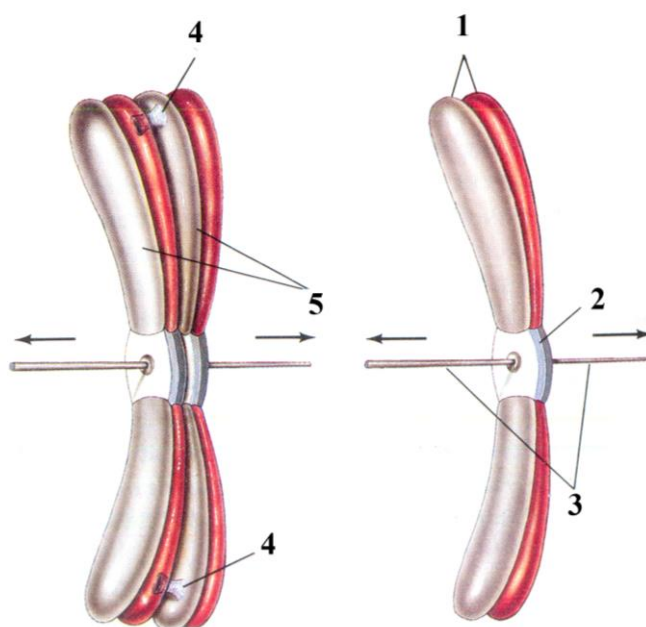
30-ilova. Oshqozon osti bezi hujayrasining interfaza yadrosi.
(Azan bo'yog'i bilan bo'yalgan) yadrocha qizil, xromonema va
xromotsntrlar ko'k, yadro shirasi oqish rangda,



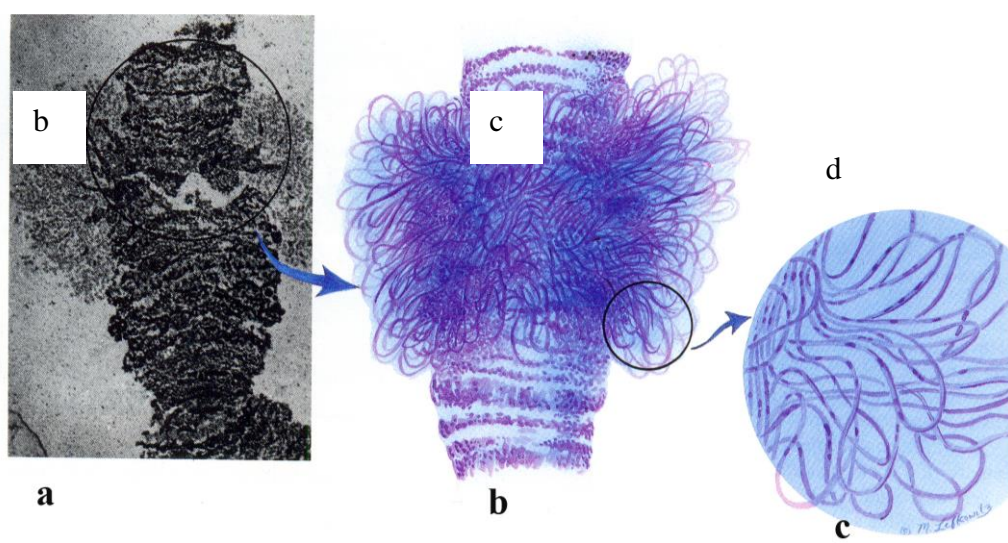
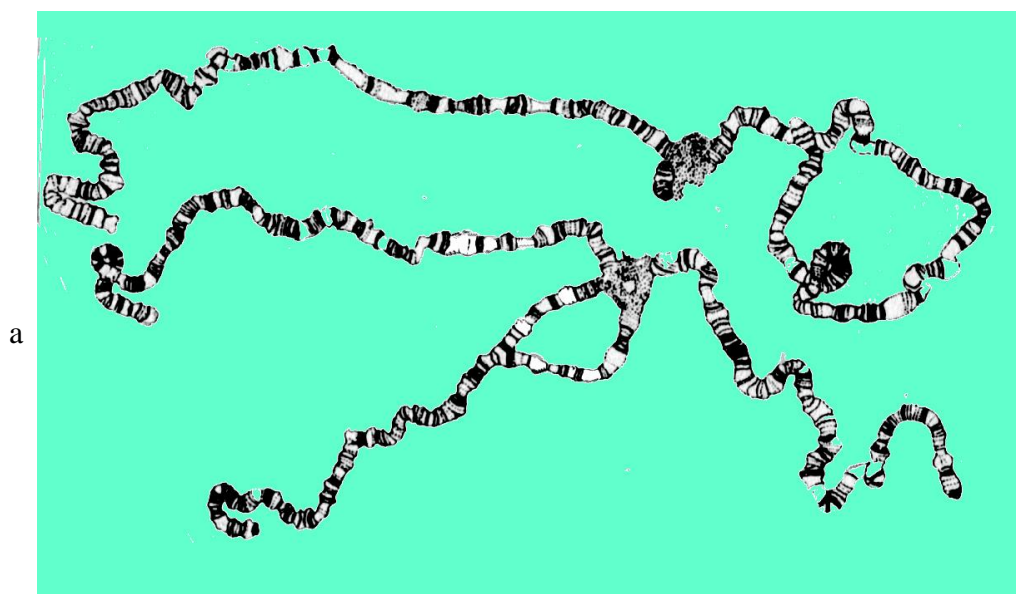
31-ilova. Yadroning tuzilishi.
Yadroning(a), yadro porasining(c) sxematik tuzilishi;
yadro qobig'ining elektronmikroskopik fotosi(b).
1-yadrocha; 2-nukleoplazma; 3-yadro qobig'i; 4-yadro porasi;
5-xromatin; 6-yadro porasi kompleksi; 7-tashqi membrana;
8-ichki membrana; 9-markaziy teshik;
10-pora kompleksining markaziy granulasi.



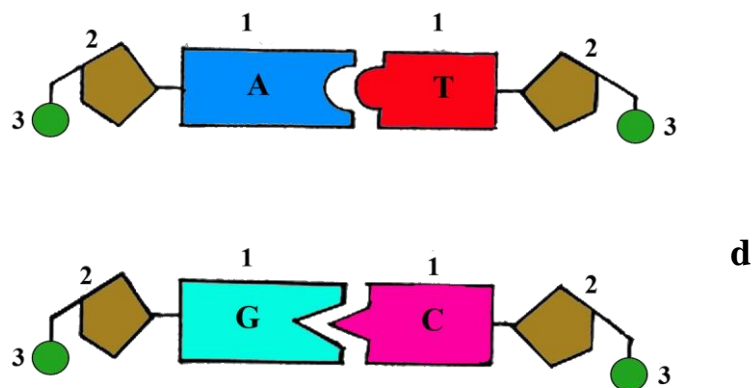
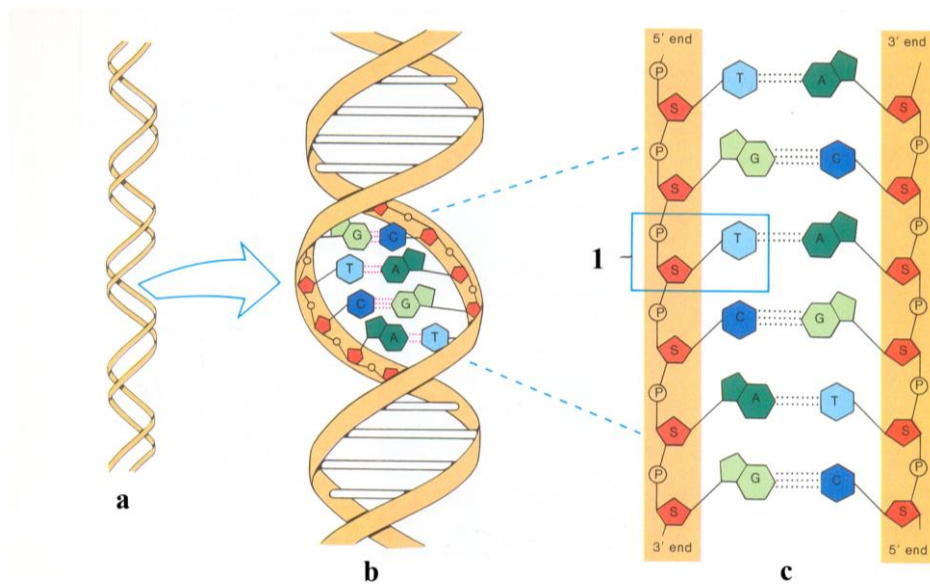
32- ilova.Yadrocha va bir fibrilyar markazning uch o'lchamli ko'rinishi.



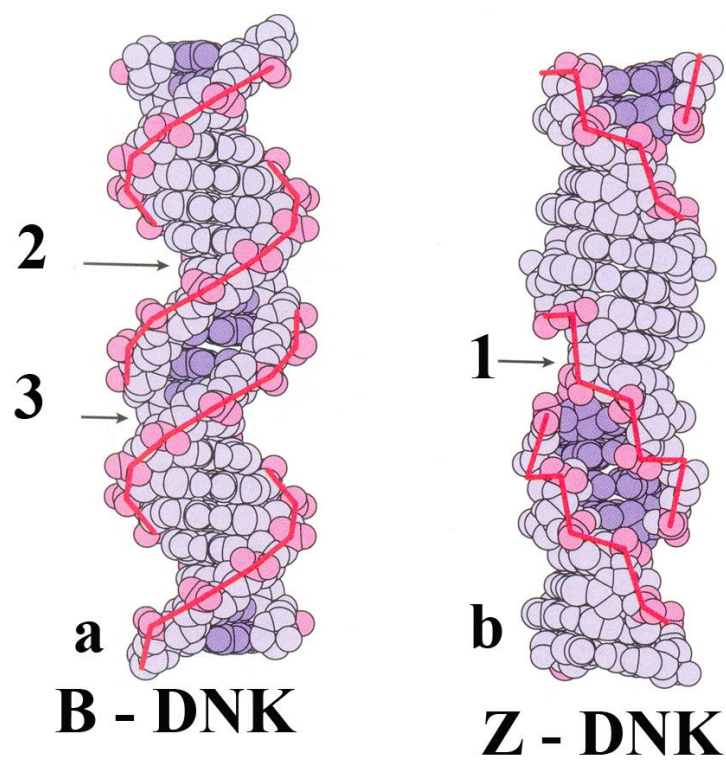
33-ilova.Xromatidlar.
a-meyoz;b-mitoz.
1-xromatidlar; 2-kinetoxor;3-duk mikronaychasi;
4-chetki xiazmalar;5-gomologlar



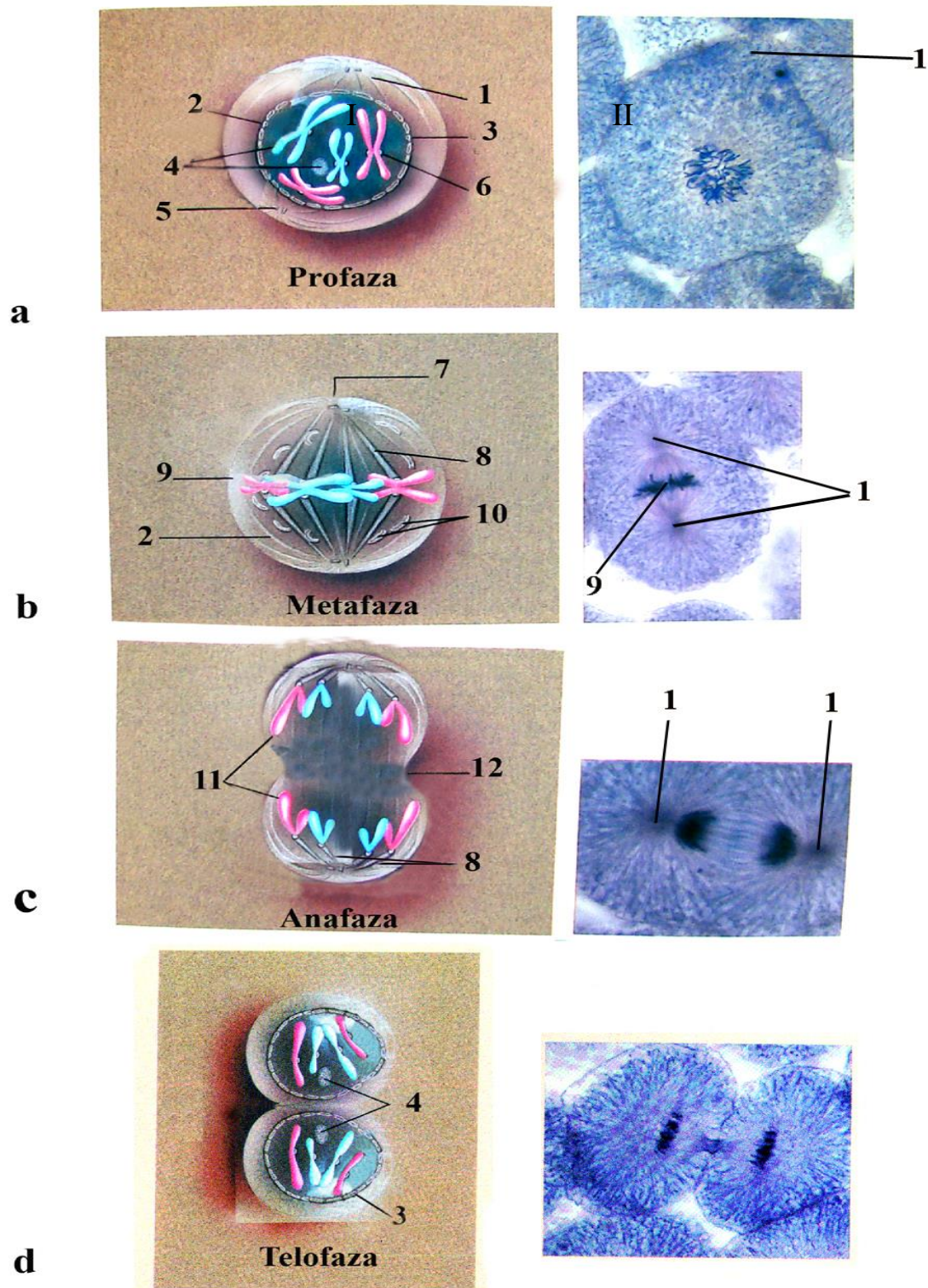
34-ilova. Politen xromosomalar (a), uning bir qismini elektronmikroskopik fotosi (b), uning bir qismini turli darajada kattalashtirilgani (c,d).



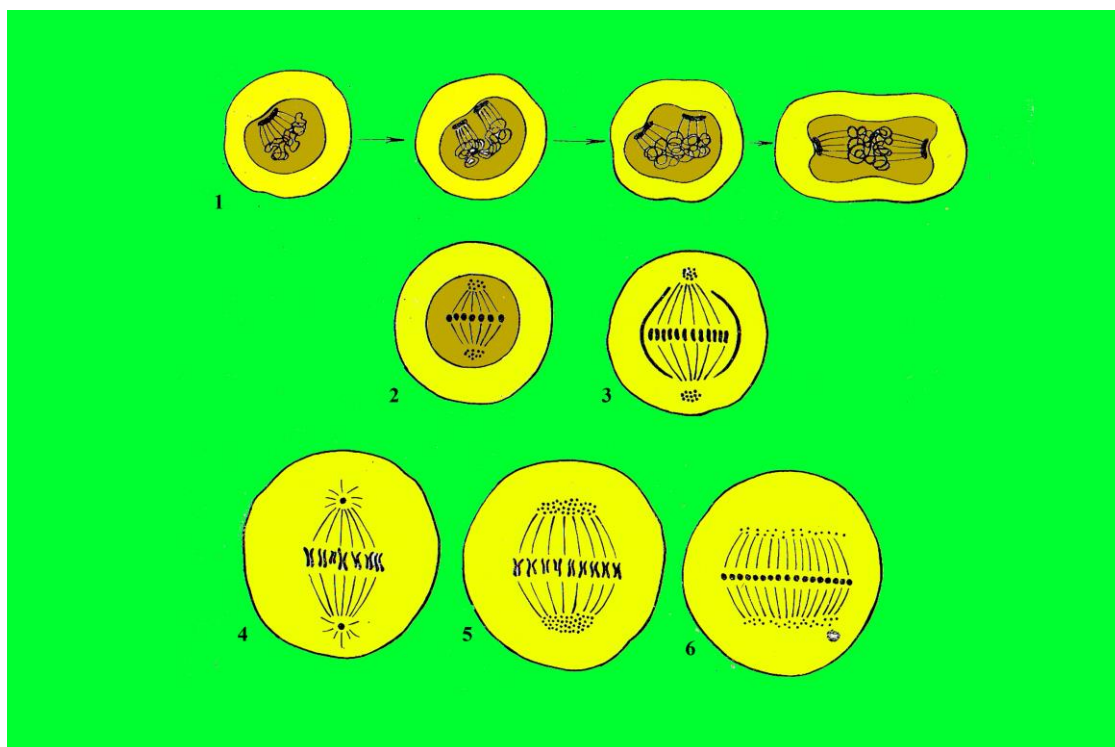
35-ilova.DNK ning tuzilishi.
a-DNK qo'shaloq spirali;b-DNK ning komplementar tuzilishi;
c,d-nukleotidlarning tuzilishi.
1-A,T,G,C- azotli asoslar;2-karbonsuv;3-fosfat kislota.



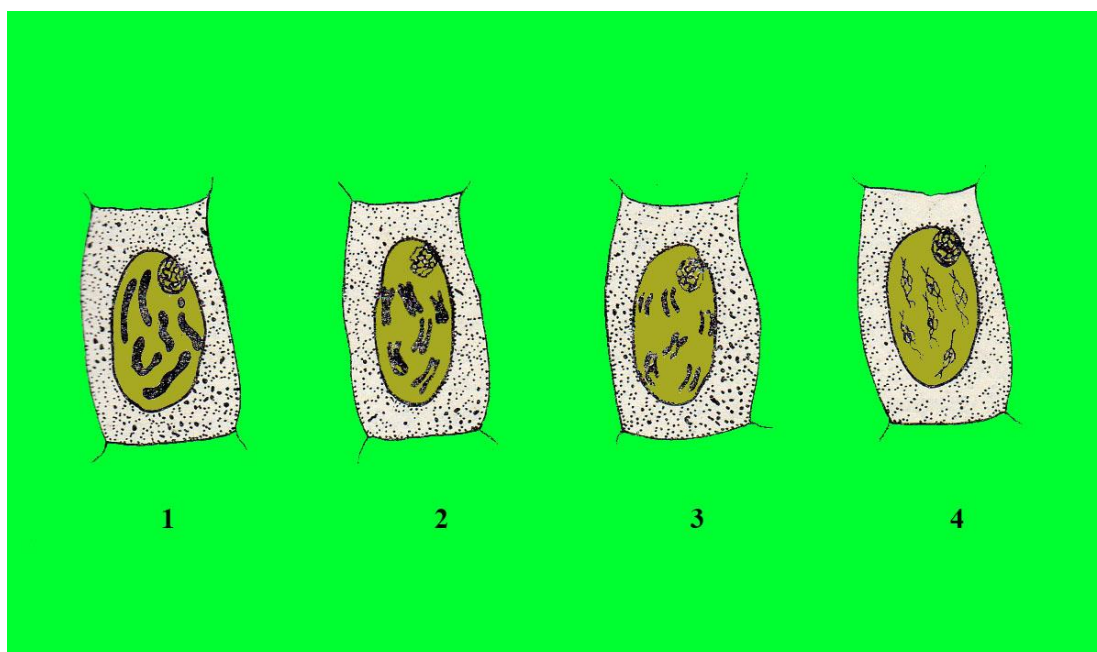
36-ilova.DNK ning ikki xil buralishi.
a-o'nga buralgan;b-chapga buralgan.
1-egatcha;2-katta egatcha;3-kichik egatcha.



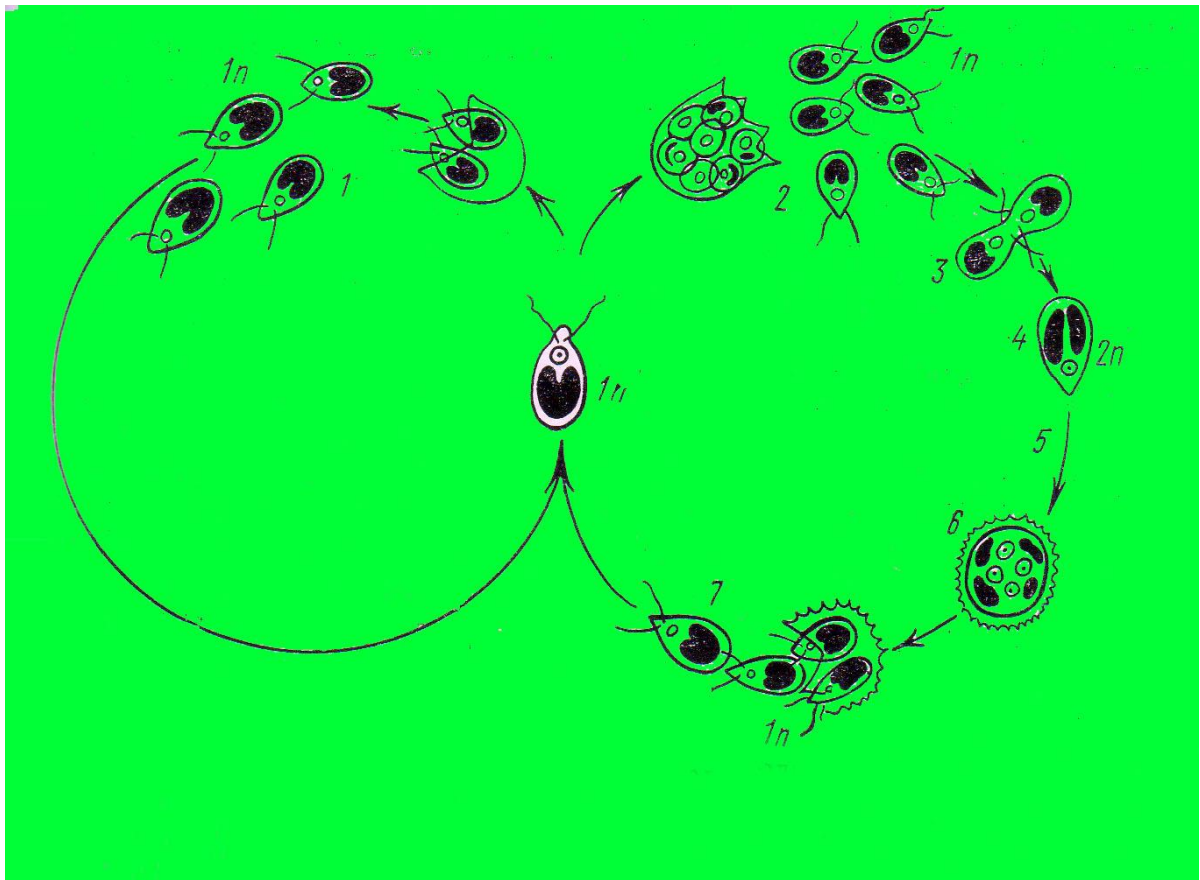
39-ilova. Mitoz: I-sxema; II-mikrofoto
a-profaza; b-metafaza; c-anafaza; d-telofaza. 1-yulduzcha;
2-qutblarga tortilgan mikronaychalar; 3-yadro qobig'i;
4-yadrocha; 5-senriola; 6-xromosoma; 7-qutb; 8-mikronaychalar;
9-ekvator plastinkasi; 10-yadro qobig'i qoldiqlari;
11-qiz hromosomalar; 12-bo'linish egatchasi.



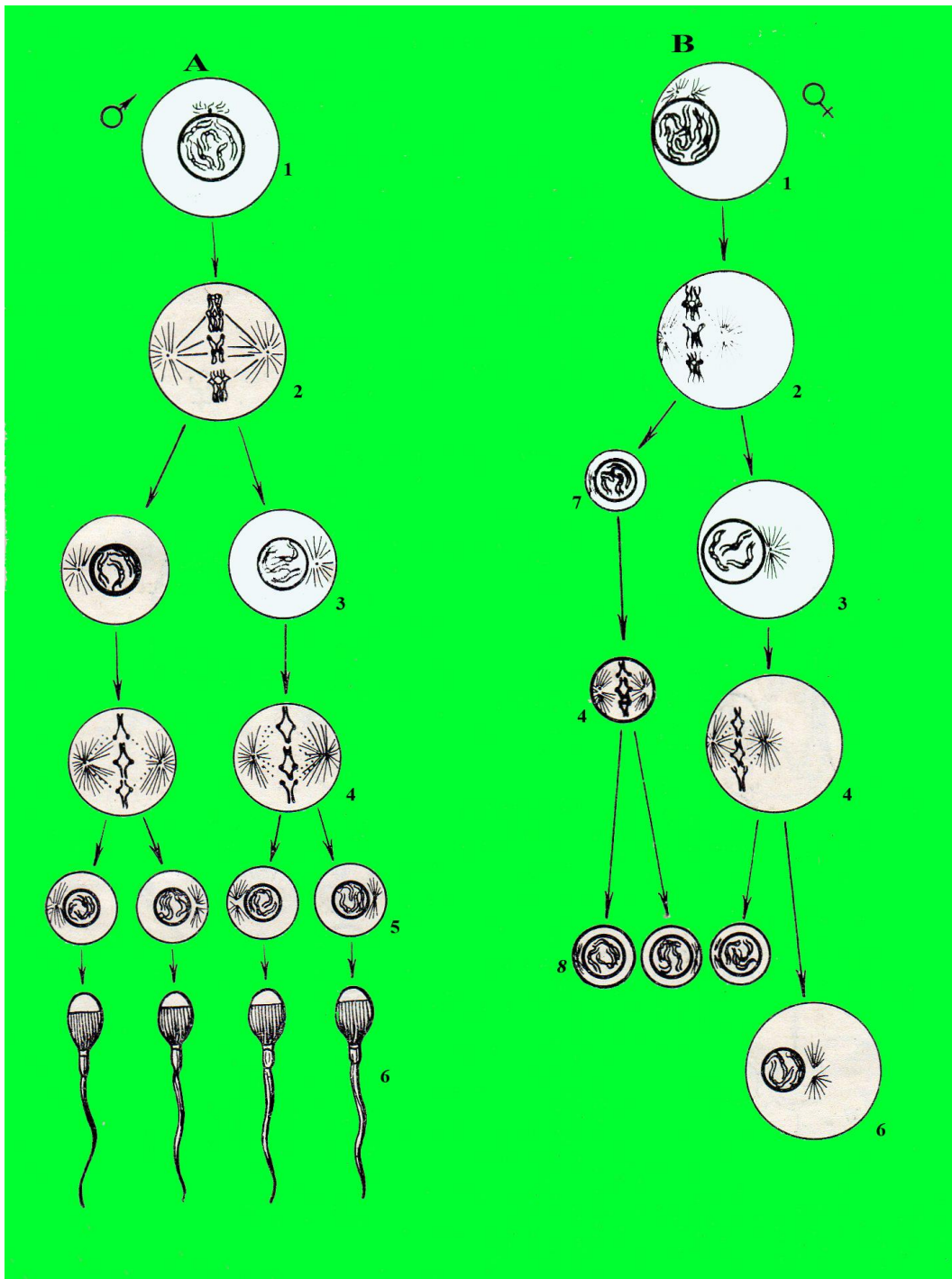
40-ilova. Eukariotik organizmlar hujayralarining mitotik bo'linish tiplari.
1-achitqi hujayrasining plevromitozi; 2-yopiq ortomitoz; 3-yarim yopiq ortomitoz; 4-hayvon hujayrasi mitoz; 5-yuksak o'simliklar hujayrasi mitoz; 6-amyoba hujayrasi mitoz.



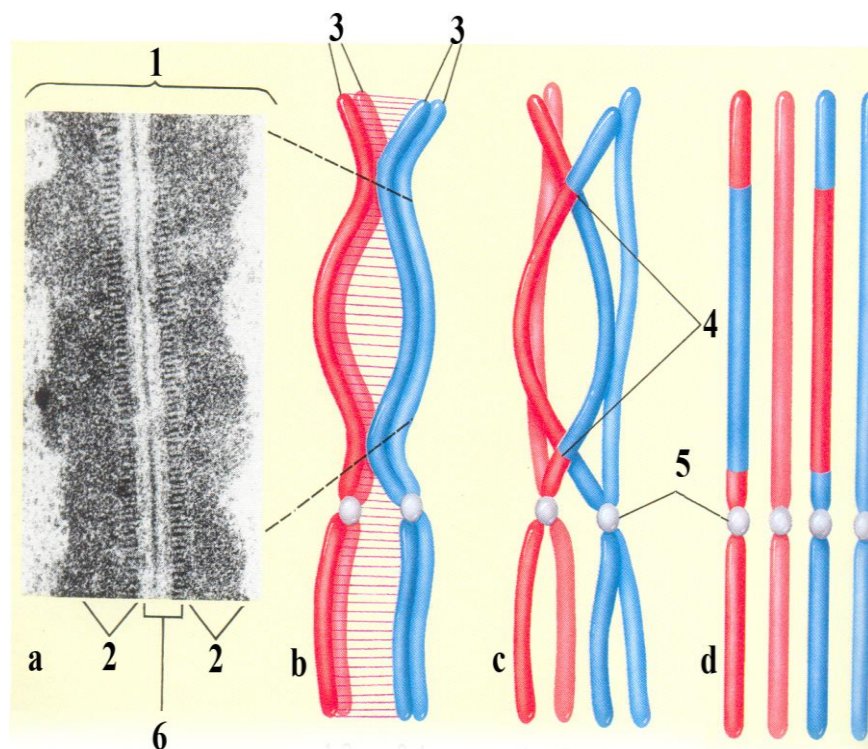
41-ilova. Shpinat tapetumi hujayrasida endomitoz sxemasi.
1-endoprofaza; 2-endometafaza; 3-endoanafaza; 4-endotelofaza.



42-ilova. Yashil suvo'tining rivojlanish sikli.
 1-jinssiz ko'payish zoosporalari; 2-gametalar hosil bo'lishi;
 3-gametalar kopulyatsiyasi; 4-zigota; 5-meyotik bo'linish;
 6-spora o'sish oldidan; 7-zoosporaning chiqishi.



43-ilova.Spermatozoid (A) va tuxumning (B) rivojlanish sikli .
 1-birinchi tartibli spermatotsit va ootsit;2-meyozning birinchi metafazasi;3-
 ikkinchi tartibli spermatotsit va ootsit;4-etilishning ikkinchi bo'linishi
 metafazasi;5-spermatidalar;6-spermatozoidlar va yetilgan tuxum;7-birinchi qutb
 tanacha ;8-ikkilamchi qutb tanachalar.



44-ilova. Krossingover (profaza I).
a-bivalentning elektronmikroskopik fotosi; b-bivalent;
c- krossingover; d-qiz xromatidlar.
1-bivalent; 2-xromatidlar; 3-qiz xromatidlar; 4-xiazma;
5-sentromera; 6-nukleoprotein.

ADABIYOTLAR

Asosiy

1. Абдулов И.А., Қодирова Н.З. Цитология. Услубий қўлланма. Тошкент, 2012. 120 б.
2. Abdulov I.A., Qodirova N.Z. Sitologiya. Uslubiy qo'llanma. Toshkent, 2014. 132 b.
3. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. Изд-во "Колос", М., 1987
4. Билич Г.Л. Биология, цитология, гистология, анатомия человека. Изд-во Союз Санкт-Петербург, 2011
5. Заварзин, А.А., Харазова. А.Д. Основы общей цитологии. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1982..
6. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М., Мир, 1980.
7. Ченцов. Ю.С. Общая цитология. М., Изд-во Моск. ун-та, 1984.

Qo'shimcha

8. Badalxodjaev I. Sitologiya fanidan ma'ruza matnlari. And., 2013.
9. Badalxodjaev I. Sitologiya fanidan o'quv – uslubiy majmua. And., 2013.
10. Badalxodjaev I. Sitologiyadan video maruza, 2016 yil.
11. Босток К., Самрен Э. Хромосомы эукариотической клетки. М., Мир, 1981.
12. Бойқобилов Т.Б., Икромов Т.Х. Ситология. Т., "Ўқитувчи", 1980.
13. Вермель Е.М. История учения о клетке. М., Наука, 1981.
14. Епифанова О.И., Терских В.В., Захаров А.Ф. Радиоавтография. М., Наука, 1977.
15. Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. М., Наука, 1976.
16. Захаров А.Ф. Хромосомы человека. М., Медицина, 1977.
17. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология. М., Мир, т. 1,2, 1982.
18. Зуссман М. Биология развития. Изд-во «Мир», 1977.
19. Лёви А., Сикевич Ф. Структура и функции клетки. М., Мир, 1971.
20. Лизосомы, методы исследования. М., Мир, 1980.
21. Мирахмедов А.К., Джураева М.М., Хамидов Д.Х. Реакция биологических мембран на факторы внешнего воздействия. Изд-во Фан, Т., 1988.
22. Мэзия Д. Митоз и физиология клеточного деления. М., ИЛ, 1963.
23. Покровский А.А., Тутельян В.А. Лизосомы. М., Наука, 1976.
24. Робертис Э., Новинский В., Саэс Ф. Биология клетки. М., Мир, 1971.
23. Ролан Ж., Сёлоши Д. Атлас по биологии клетки. М., Мир, 1978.
25. Руководство по цитологии. М., Наука, т.1,2. 1965.
26. Соттибоев И., Қўчкаров Қ. Ўсимлик хужайраси. Тошкент. "Ўқитувчи", 1991.

27. Трошин А.С., Браун А.Д., Вахтин Ю.Б., Жинкин Л.Н., Суханова К.М. Цитология. М., Изд-во «Просвещение», 1970.
28. Уэйли У. Аппарат Гольджи. М., 1978.
29. Финеан Дж., Колмен Р., Мичелл Р. Мембраны и их функции в клетке. М., Мир, 1977.
- 30.Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М., Мир, 1968.
- 31.Фрей-Висслинг А. Сравнительная органеллография цитоплазмы. М., Мир, 1976.
32. Хэм,Кормак. Гистология. М., Мир, т.1. 1983.
33. Цитология и генетика мейоза. М., Наука, 1975.
34. Ченцов Ю.С., Поляков В.Ю. Ультраструктура клеточного ядра. М., Наука, 1974.
35. Ченцов Ю.С. Малый практикум по цитологии. М., Изд-во Моск. ун-та ,1977 .
- 36.Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию. М.,МГУ.2014.
37. Шаламов В.А., Авцин А.П. Патология клетки. М., Медицина, 1980.
38. Karp G. Cell and molecular biologiу. USA. 2013 – P.850.
39. Raven&Johnson. Understanding BIOLOGY.Santa Clara, 1988.
40. Sylvia S.Mader. BIOLOGY. England, 1993.

Web saytlar:

1. <http://www.ziyonet.uz>.
2. www.pedagog.uz
3. www.maik.ru
4. www.edu.ru

MUNDARIJA:

Soʻz boshi.	3
Kirish.....	6
I QISM.Sitologiya fanining mazmuni.	6
I bob.Sitologiyaning rivojlanish tarixi.	9
II bob.Hujayra nazariyasi.	18
III bob.Hujayraning oʻrganish metodlari.	28
IV bob. Sitofizikaviy tekshirish metodlari.	34
V bob.Ultrastrukturani tekshirish metodi.	36
VI bob.Hujayra gomogenatlarini fraksiyalash metodi.	39
VII bob.Sitokimyoviy metod.	40
VIII bob.Tirik hujayralarni oʻrganish metodlari.	41
IX bob.Mikrokinos'yomka metodi.	46
X bob.Mikroxirurgiya metodi.	47
II QISM.Hujayra va uning tuzilishi.	49
III QISM.Sitoplazma. Hujayraning vakuolyar tizimi.	53
XI bob.Gialoplazma.	54
XII bob.Sitoplazmatik membrana.	63
XIII bob.Hujayralararo bogʻlanishlar.	79
XIV bob.Hujayraning qobigʻi yoki poʻsti.	88
XV bob.Vakuolyar sistema.Endoplazmatik toʻr.	93
Golji apparati.	102
Lizosomalar.	112
Oʻsimlik hujayralari vakuolalari.	120
IV QISM.Sitoplazmaning membranali organellalari.	123

XVI bob.Mitoxondriyalar.	123
XVII bob.Plastidlar.	132
V QISM.Membranaga ega bo‘lmagan organellalar.	150
XVIII bob.Hujayraning tayanch-harakat tizimi.	150
VI QISM.Hujayra yadrosi.	170
XIX bob.Yadro qobig‘i	173
XX bob. Yadro shirasi–karioplazma.Yadroning kimyoviy tuzilishi. .	176
XX Ibob. Yadrocha.	178
VII QISM. Xromatin va uning faoliyati.	
XXII bob.Xromosomalar va ularning tuzilishi.	184
XXIII bob.Nuklein kislotalar.	200
VIII QISM.Hujayralarning kayta tiklanishi.	
XXIV bob.Hujayraning mitotik va hayotiy sikli.	203
XXV bob. Mitoz.	205
XXVI bob.Amitoz.	213
XXVII bob.Meyoz.	215
XXVIII bob.Endoreproduksiya.	224
IX QISM.Hujayra o‘limi.	
XXIX bob. Hujayra o‘limining sabablari.Nekroz.	227
Ilovalar.	237
Adabiyotlar.	274

Ikramiddin Badalxodjaev

Tolibjon Madumarov