

**Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyi
Lənkəran Dövlət Universiteti**

MƏMMƏDHÜSEYN BABALI oğlu HÜSEYNOV

S İ T O L O G İ Y A

(Dərslik)

Dərslik Azərbaycan Respublikası
Təhsil Nazirinin 04.08.2017 ci il tarixli
243 sayılı əmri ilə nəşr hüququ (qrif)
almışdır.

Bakı – 2017

Elmi redaktor: biol.e.d. N.A.Qasımov

Rəyçilər: biol.e.d., prof. Quliyev R
biol e.d., prof.Qənbərov X
biol.e.d.,prof. Babayev M

Dərslik V fəsildən ibarət olub, I fəsil hüceyrələrin öyrənilmə üsulları, II fəsil hüceyrə nəzəriyyəsi və hüceyrələrin quruluşu kimyəvi və fiziki kimyəvi təşkili, III fəsil sitoplazma və onun təşkili, IV fəsil nüvə və onun komponentləri, V fəsil isə hüceyrələrin differensiasiyası və patologiyasına həsr edilmişdir.

Təqdim edilən dərslik Bakı Dövlət Universiteti “Genetika və təkamül təlimi” kafedrasının sabiq əməkdaşı dos. F.C.Əmirova və dos. M.B.Hüseynovun Ali təhsilin bakalavr pilləsi tələbələri üçün tərtib etdikləri və Azərbaycan Respublikası təhsil nazirinin 11.07.05 542 sayılı əmri ilə qrif almış “Ümumi sitologiya” dərslisinin yenilənmiş və təkmilləşdirilmiş variantıdır. “Ümumi sitologiya” dərslisinin 2005-ci il nəşrindən fərqli olaraq təqdim olunan “Sitologiya” adlı yeni işlənmiş variantında ümumi məzmun xətti çərçivəsi genişləndirilib, demək olar ki, bütün fəsillərə edilən əlavələr məntiqi ardıcılıq gözlənilməklə işlənmiş və yeni sitoloji məlumatlara daha geniş yer verilmişdir. Biol.ü.f.d.dos. F.C.Əmirova, biol.ü.f.d.dos.M.B.Hüseynovun “Ümumi sitologiya” adı ilə təqdim olunan dərsliyi Azərbaycan Respublikası Təhsil Nazirliyinin 913 sayılı 22.08.2014 –cü il tarixli əmri ilə təsdiq olunmuş Ali Təhsil Pilləsinin Dövlət Standartı, Bakalavriat səviyyəsinin 050112 “Kimya və biologiya müəllimliyi” təhsil proqramında ixtisas-peşə hazırlığı fənlər bölümündə “Sitologiya” (İPF-B20) adlanır.Ona görə də dərsliyin yenidən işlənmiş və təkmilləşdirilmiş variantının “Sitologiya” adı ilə çapını məqsədəuyğun hesab edirik.

GİRİŞ

SİTOLOGİYA VƏ ONUN PREDMETİ

Sitologiya (yunanca sitos-hüceyrə, loqos-elm) hüceyrə haqqında elm olub, hüceyrələrin quruluşunu, onların funksiyalarını, özünütörətmə, regenerasiyasını, mühitə uyğunlaşmasını və s. xassələrini öyrənir. Sitologiya həmçinin ixtisaslaşmış hüceyrələrin xüsusiyyətlərini, onların xüsusi vəzifələrinin formalaşmasını və spesifik quruluş vahidlərinin inkişafını öyrənir. Son 50 il ərzində sitologiya təsviri morfoloji elmdən eksperimental elmə çevrilmişdir. Onun qarşısında hüceyrənin fiziologiyasını öyrənmək vəzifələri durur. Digər sözlə müasir sitologiyanı hüceyrənin fiziologiyası adlandırmaq olar.

Sitologiyanın bu istiqamət alması onun biokimya, biofizika, molekulyar biologiya, genetika və s. elmlərinin nailiyyətlərindən istifadə etməsindən irəli gəlmişdir. Hüceyrə haqqında təsəvvürlərin 1665-ci ildən məlum olmasına baxmayaraq sitologiya digər biologiya elmlərindən təxminən 100 il əvvəl ayrılmışdır. Belə ki, ilk dəfə böyüdücü linzaların köməyi ilə Robert Huk mantar kəsiyini müşahidə etmiş və onun arı pətəyinə bənzər «qapalı boşluqlar»-dan ibarət olmasını aşkar etmişdir. Həmin qapalı boşluqlara R.Huk “celluale” adı vermişdir (“Celluale” latınca kiçik otaq, apartment, hüceyrə mənasını daşıyır). Bundan sonra elmdə bir-birinin ardınca bitki anatomiyasına aid tədqiqat işləri aparılmışdır. A. Malpiqi (1667) və H. Qryu (1671) R.Hukun müşahidələrini təsdiq edərək göstərmişlər ki, bitkilərin müxtəlif hissələri sıx birləşmiş «qovucuqlar»-torbacıqlardan təşkil olunmuşdur. Sonradan holland Anton van Levenhuk (1680) təkmilləşdirdiyi mikroskopla suda yaşayan birhüceyrəli canlı orqanizmləri, heyvan hüceyrələrində eritrositləri və spermatozoidləri müşahidə etdi. Daha sonra heyvan hüceyrələrini F. Fontana (1781) təsvir etdi. Lakin bu və digər tədqiqatlar hüceyrə quruluşunun universallığı, onun quruluş xüsusiyyətləri haqqında tam məlumat vermirdi. Mikroskopun kəşfi və təkmilləşməsinin hüceyrənin quruluşunun öyrənilməsində böyük əhəmiyyəti olmuşdur. Bu dövrdə hüceyrə haqqındakı ilkin təsəvvürlər dəyişilməyə başladı. Hüceyrə quruluşunun təşkilində onun qılafına deyil, daxili canlı möhtəviyyətinə fikir verməyə başladılar. İlk dəfə Dryu Carden, Fon Mol, Şults hüceyrənin daxili

möhtəviyyatını öyrəndi. Yan Purkinye (1930) hüceyrənin daxili, canlı maddəsini protoplazma adlandırdı və hüceyrənin həyat fəaliyyətinin onun qılafından yox, protoplazmasından aslı olduğunu qeyd etdi.

1833-cü ildə R.Broun tərəfindən protoplazma içərisində onun daimi quruluş vahidi olan nüvə kəşf edildi. Bütün bu və digər kəşflərdən istifadə edərək 1938-ci ildə alman alimləri M. Şleyden bitki və T. Şvann 1939-cu ildə heyvan hüceyrələri üzərində apardıqları tədqiqatlardan aldıkları nəticələri ümumiləşdirərək hüceyrə nəzəriyyəsinin ilk iki müddəasını formalaşdırdılar.

XIX əsrin ikinci yarısında bir tərəfdən təbiətşünaslıq elminin müxtəlif sahələrinin (fizika, kimya və s.) digər tərəfdən də mikroskopun təkmilləşməsi hüceyrələrin hər tərəfli öyrənilməsinə imkan yaratdı. Belə ki, XIX əsrin ikinci yarısında çox hüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrənin müstəqil deyil, toxumanın bir hissəsi kimi fəaliyyət göstərməsi və histologiyada toxumaların təsnifləşdirilməsinə cəhd edildi. F. Leydiq (1853) və A. Kelliker (1855) mövcud məlumatları, toplanmış materialları ümumiləşdirərək həmin dövrdə 21 növ toxumanı 4 tipdə qruplaşdırdılar.

XIX əsrin ikinci yarısında mikroskopun inkişafında Y. Purkinyenin xidmətləri böyük olmuşdur, nəticədə hüceyrə, toxuma və orqanlar haqqında yeni-yeni məlumatlar əldə olundu.

Belə ki, 1859-cu ildə R. Reman amitozu kəşf etdi, Virxov isə hüceyrə nəzəriyyəsinə yeni müddəa əlavə etdi, eyni zamanda hüceyrə patologiyasının əsasını qoydu.

1871-1879-cu illərdə bitkilərdə (İ.O.Çistyakov) və heyvanlarda (P.İ.Peremejko, V.Fleminq) mitozun təsvirini verdi. 1884-cü ildə O.Hertviq və E.Strasburqer xromatinin irsiyyətin maddi daşıyıcısı olması hipotezini irəli sürdülər.

1875-1876-ci illərdə O.Hertviq və E.Van Beneden hüceyrə mərkəzini, 1898- ci ildə alman alimi R.Altman mitoxondrini, 1899-cu ildə isə K. Holci hüceyrədaxili tor aparatı (Holci kompleksi) kəşf etdi.

Elektron mikroskopunun (1933) kəşfindən sonrakı qısa müddətdə hüceyrənin ultraquruluşu sahəsində kəşflər genişləndi. Belə ki, 1954-cü ildə A.Rodin peroksisomları kəşf etdi. 1955-ci ildə Q.Pallade ribosomun və endoplazmatik şəbəkənin təsvirini verdi

K.de Dyuva isə 1955-ci ildə lizosomları kəşf etdi. Bu kəşflər göstərdi ki, hər bir hüceyrənin həyat fəaliyyəti və vəzifələri ilə əlaqədar olaraq onun sitoplazmasında çox mühüm proseslər gedir.

1890-cı ildə Valdeyer tradeksansiya bitkisinin tozcuğunun ana hüceyrəsini tədqiq edərkən hüceyrədə rənglənən, sapvari quruluşa malik vahidlərə rast gəldi ki, sonradan onlara xromosom (rənglənən cisimcik) adı verildi.

Hələ bundan xeyli əvvəl 1865-ci ildə Q.Mendel irsən keçmənin əsas qanunauyğunluqlarını kəşf etmişdir. O, bu qanunları riyazi hesablamalarla aşkar etmişdir. Elm aləmində vaxtında öz qiymətini almamış bu kəşf 1900-cü ildə üç müxtəlif ölkədə hollandiyalı Q. de Friz, alman K. Korrens və avstriyalı K. Çermak tərəfindən müxtəlif bitkilər üzərində yenidən kəşf edilmişdir.

İrsiyyətin xromosom nəzəriyyəsi isə Amerika alimi T.Morqanın (1910) adı ilə bağlıdır.

O öz tədqiqatları ilə belə nəticəyə gəldi ki, irsiyyətin daşıyıcıları olan genlər xromosomlarda yerləşir.

Sitologiya elminin digər bioloji elmlərdən ayrılıb sərbəst bir elm sahəsi kimi mövcud olması isə 1884-cü ildə J.B.Karnuanın «Hüceyrə biologiyası» monoqrafiyasının nəşri ilə əlaqədar olmuşdur. C.B. Karnua özündən əvvəlki sələflərinin hüceyrə haqqındakı fikirlərini və özünün tədqiqatlarının nəticələrini «hüceyrə biologiyasında» ümumiləşdirmişdir.

Mişerin (1869) və Kasselin (1891) hüceyrələrdə nuklein turşularını kəşf etməsi biokimya və sitologiya elm sahələrinin yaranmasına gətirib çıxartmışdır.

Zülalların, DNT-nin və digər biopolimerlərin molekulyar səviyyədə dəqiq öyrənilməsi, irsi əlamətlərin nəsələ ötürülməsində kod probleminin həlli biomembranların həyatı funksiyasının aşkar edilməsi, virusların quruluşu, reproduksiyası, təsir mexanizminin kəşfi və s. XIX əsrin ən başlıca kəşflərindəndir. Bütün bunlar biokimya, biofizika genetikası, virusologiya molekulyar genetikası, biokibernetika, bioloji riyaziyyat, bioenergetika kimi elm sahələrinin inkişaf etməsinə təkan verir.

I FƏSİL

HÜCEYRƏNİN ÖYRƏNİLMƏ ÜSULLARI

Adi gözlə çətin görünən və ya görünməyən obyektləri müşahidə etmək üçün lupa və mikroskopların müxtəlif növlərindən istifadə edilir.

Lupa — bir və ya bir neçə lizadan ibarət , nisbətən çətin müşahidə olunan xırda əşyaların müşahidəsi üçün nəzərdə tutulmuş sadə quruluşlu böyüdücü cihazdır. İnsan fəaliyyətinin bir çox sahələrində biologiya, tibb, arxeologiya, bank və zərgərlik işi, kriminalistika, saat və radio elektron texnikasının təmiri zamanı istifadə olunur.

Əl lupası – çərçivəyə taxılmış hər iki tərəfi qabarıq lizadan ibarət xüsusi dəstəyi olan sadə böyüdücü cihazdır (əşyanı 2-25 dəfəyə qədər böyüdə bilir) (Şəkil 1).



Şəkil 1. Əl lupası və ştativli lupa

Ştativli lupa - əsasən stasionar şəraitdə işləmək üçün daha əlverişlidir (əşyanı 10-25 dəfəyə qədər böyüdür).

Əyri səthlərin bir sıra optik xüsusiyyətlərə malik olması hələ çox qədim zamanlardan **Evklid** (miladdan əvvəl 300-cü il) və **Ptolomeyə** (miladdan əvvəl 127-151-ci illər) də məlum idi. Ancaq mikroskopun ixtirası XVI-XVII əsrlərdə optikanın sürətli inkişafından sonra mümkün oldu. XVI əsrdə **Leonardo da Vinçi** kiçik obyektləri xüsusi böyüdücünün köməyi ilə daha yaxşı görmək mümkün olması ideyasını irəli sürdü. İlk mikroskopu isə 1590-cı ildə

hollandiyalı **Zaxari Yansen** icad etdi (Şəkil 2). Bu cihaz borunun içərisinə yerləşdirilmiş iki lindən ibarət idi.



Şəkil 2. Zaxari Yansenin mikroskopu

Onlardan biri obyektı böyüdür, digəri isə böyüdülmüş obyektı yenidən böyüdüdü. Zaxariya Yansenin mikroskopu 3 dəfədən 10 dəfəyə qədər böyütmək qabiliyyətinə malik idi. Ancaq «Yansen mikroskopu»nun təkmilləşdirilməsində Qalileo Qaliley, Leonard Eyler, Ernst Abbe kimi məşhur alimlərin də böyük rolu oldu. 1674-cü ildə isə məşhur ingilis alimi Robert Huk (1635-1703) daha güclü bir mikroskop icad etdi (Şəkil 3).



Şəkil 3. Robert Huk, ixtira etdiyi mikroskop.

O, öz mikroskopu ilə mantar kəsiyinə baxanda onun arı pətəyinə oxşar ayrı-ayrı gözcüklərdən ibarət olduğunu gördü və Robert Huk bu gözcükləri “hüceyrə” adlandırdı. Müasir sitologiyada hüceyrələri hərtərəfli öyrənmək üçün müxtəlif tədqiqat üsullarından istifadə edilir. Hüceyrələri və onların quruluş komponentlərini öyrənmək üçün işıq, təzadlı, ultrabənövşəyi, polyarizasiya və eləcə də molekulyar səviyyədə hüceyrələri öyrənmək üçün elektron mikroskopları və rentgen struktur analiz üsullarından istifadə edilir.

Elektron mikroskopları ilə submikroskopik quruluş vahidlərinin öyrənilməsi hüceyrə haqqında daha dəqiq məlumatların əldə olunmasına imkan verir.

Hüceyrənin əksər quruluş vahidləri-mitoxondrilər, plastidlər, Holci kompleksi, nüvə, nüvəciklər və s. adi işıq mikroskopu ilə tədqiq edilir. Lakin hüceyrələrdə bir sıra quruluş vahidləri var ki, onlar ancaq elektron mikroskopları ilə tədqiq edilə bilər. Məs: ribosomlar, membran, sinanoptik qovuşqlar, miofilamentlər, xromosomların mikrofibriləri və s.

Digər tərəfdən işıq mikroskopunda öyrənilməsi mümkün olan komponentlərin özlərinin daha dəqiq öyrənilməsi üçün də elektron mikroskopları tələb olunur.

İşıq mikroskopları. Müasir işıq mikroskopları hüceyrə və onun komponentlərini 3600 dəfə böyüdür (şəkil 4). Mikroskopun böyütmə imkanı işıq şüalarının görünən spektrlərindən istifadə etməklə onun linzaları və mikroskopun obyektivinin aperturasından asılı olub, aşağıdakı düstur ilə müəyyən edilir:

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

a - mikroskopun böyütmə imkanı

λ - işıq dalğasının uzunluğu

n - işıq sındırma əmsali

α - şüaların difraksiya bucağıdır.



Şəkil 4. Müasir işıq mikroskopu

Məxrəcdə göstərilən $n \cdot \sin \alpha$ -göstəricisi hər bir obyektiv üçün dəyişməz rəqəm olub, apertura rəqəmi adlanır. Bu rəqəm hər bir mikroskopun üzərində qeyd olunur. Apertura rəqəmi nə qədər çox olsa mikroskopun böyütmə imkanı o qədər çoxalır. Odur ki, mikroskopdan istifadə etdikdə onun böyütmə imkanını artırmaq olar. Bunun üçün obyektivin apertura rəqəmini artırmaq və işıq dalğasının uzunluğunu qısaltmaq lazımdır.

Obyektivin apertura rəqəmini artırmaq üçün immersion obyektivlərindən istifadə etməklə tədqiq edilən obyektə obyektiv arasına bir damla immersiya məhlulları-su ($n = 1.33$), qliserin ($n = 1,45$), kədr yağı ($n = 1.55$) əlavə olunur.

Adi obyektədən istifadə etdikdə isə obyektə obyektiv arasında hava olur ki, onun da işıq sındırma əmsalı $n = 1$ -dir. Beləlikə, düsturda məxrəcin qiymətini artırmaqla kəsrin qiyməti azalır, deməli mikroskopun da böyütmə imkanı artır. Işıq dalğasının uzunluğunu azaltmaqla da mikroskopun böyütmə dərəcəsini artırmaq olar. Bunun üçün isə işıq mənbəyi kimi dalğa uzunluğu qısa olan (0,290 mkm) ultrabənövşəyi şüalardan istifadə edilir. Lakin mikroskopların böyütmə imkanını müəyyən hüduda qədər artırmaq olar. Müasir mikroskoplarda görünən ən kiçik hissə dalğa uzunluğunun 1/3 hissəsi ölçüsündə olur(Şəkil 5).



Şəkil 5. Müasir işıq mikroskopu (son modellərdən biri)

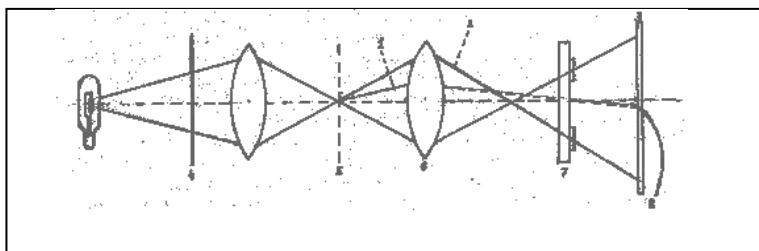
Bu o deməkdir ki, dalğa uzunluğu 0,400-0,750 mkm olan görünən işıqlardan istifadə etməklə 0,2-0,3 mkm ölçüsündə obyekt mikroskop altında görmək mümkündür. Hazırda işıq mikroskoplarının müxtəlif (BTM-1, BTM-2, BTM-3, BTM-6 və s.) markaları mövcuddur. Bu mikroskoplarda obyekt görünən işıqla işıqlanır. Bu mikroskoplardan hüceyrənin quruluşunu, morfologiyasını öyrənmək üçün istifadə olunur. Lakin bu mikroskoplarla adətən fiksə edilmiş hüceyrələr öyrənilir. Mikroskopun böyümə dərəcəsini artırmaqla heç də hüceyrədə mövcud olan bütün quruluş elementlərini müşahidə etmək mümkün deyil. Ona görə də fiziki və kimyəvi xüsusiyyətlərinə görə müxtəlif olan hüceyrələri öyrənmək üçün mikroskopiyanın fərqli üsullarından istifadə olunur.

Fazalı-təzadlı mikroskopiya. Bu mikroskop əsasən üç hissədən ibarətdir. 1-axromat-obyektivlər yığılı, 2-dairəvi diafraqma yığılından ibarət fazalı-təzadlı kondensator. 3-revolver.

Adi işıq mikroskopuna fazalı-təzadlı qurğunun əlavə edilməsi tədqiq olunan obyektivin təzadlılığını artırır (Şəkil 6). Şəffaf preparatın ayrı-ayrı sahələri işıq sındırma əmsalına görə bir-birindən fərqləndiyindən işıq mikroskopuna əlavə edilmiş faza-təzadlı qurğunun köməyi ilə həmin hissələrdən keçən işıq fazalarının yerdəyişməsi baş verir. Işıq dalğalarının faza obyektindən keçərkən

dəyişməsi gözlə görünən müxtəlif amplitudalı dalğaların yaranmasına səbəb olur. Bu da preparatın gözlə qavranıla bilən rəngdə görünməsinə səbəb olur. Fazalı-təzadlı mikroskopiya üçün əvvəlcə əzələn damcı preparatı hazırlanır, faza-təzadlı obyektlər və okulyar işçi vəziyyətə gətirilir.

Fazalı-kontrast mikroskopiya üçün işıq mikroskopu, İO-7 və ya 10-9 işıqlandırıcılarından, KF-1 və ya KF-4 faza-təzadlı qurğularından istifadə edilir.



Şəkil 6. Fazalı-təzadlı mikroskopun optik sistemi: 1-yayılan işıq; 2-yayılmayan işıq; 3-xəyalın müstəvisi; 4-həlqəvi apertura; 5-obyektin müstəvisi; 6-obyektiv; 7-fazalı lövhə; 8-interferensiya.

İnterferensiya mikroskopları – interferensiya mikroskopları da iş prinsiplərinə görə fazalı-təzadlı mikroskoplara oxşayır. Belə ki, işıq mənbəyindən düşən paralel işıq şüaları mikroskopa əlavə edilmiş xüsusi qurğular vasitəsilə iki şaxəyə ayrılır. Şaxələrdən biri obyektədən keçir və rəqs fazası dəyişilir, digər şaxə isə obyektədən keçmədən obyektivə düşür. Mikroskopun obyektinin prizmasında hər iki işıq şüası dəstəsi birləşir və öz aralarında interferensiyaya uğrayır. İnterferensiya nəticəsində qalınlığı və işıq sındırma əmsalı müxtəlif olan hüceyrə komponentləri kontrastlığına görə bir-birindən fərqlənərək rənglənir və tədqiq edilir.

Polyarizasiya mikroskopları – polyarizasiya mikroskopları hüceyrədə iki qat işıq sındırma qabiliyyətinə malik anizotrop quruluşları öyrənmək üçün istifadə olunur. Məs: Mitotik aparatın iy tellərinin, miofibrillərin quruluşunun öyrənilməsi üçün bu mikroskoplardan istifadə edilir. Belə mikroskopların kondensorunun qarşısında xüsusi qurğu-polyarizator yerləşdirilir ki, həmin qurğu işıq

şüasını polarizasiya müstəvisindən buraxır. Polarizator və analizator island şüşəsindən hazırlanmış prizmadır. Əgər ikinci prizmanı – analizatoru birinciyə nisbətən 90^0 döndərsək işıq ondan keçməyəcək. Bu cür çarpazlanmış prizmaların arasında ikiqat işıq sındırma qabiliyyətinə malik olan (ışıq polyarlaşdıran) obyektı qoyduqda o, qaranlıq görüş dairəsində işıqlanaraq görünəcəkdir. Polyarizasiyalı mikroskop vasitəsilə bitkilərin qlafında mitsellərin səmtləşmiş mövqeyini aydın görmək mümkün olur.

Qaranlıq görüş dairəli mikroskoplar. Bu mikroskoplarla tədqiqat aparmaq üçün adi bioloji mikroskoplara xüsusi kondensor əlavə edilir. Qaranlıq sahəli kondensor xarici korpusdan daxili patronada yerləşən optik hissədən müdafiə və dairəvi diafraqmadan ibarətdir. Bu kondensor adi mikroskopun kondensorundan fərqli olaraq işıq mənbəyinin ancaq, ən maili şüalarını keçirir. Kənar şüalar isə maili olmadığından obyektivə düşmür. Ona görə də görüş dairəsi qaranlıq görünür. Obyektivə ancaq obyektədən əks olunan şüalar düşür. Həmin şüalar obyektin parlaq işıqlanan kənarlarının xəyalını əmələ gətirir. Nəticədə yan tərəflərdən işıqlandırılan obyekt qaranlıq sahə fonunda müəyyən edilir.

İşıq mikroskopuna bərkidilmiş qaranlıq sahəli kondensor mikroskopa yan tərəfdən düşən şüaları keçirtməyi üçün qaranlıq sahədə kəskin yan kontrast yaradır. Ona görə də adi mikroskoplarla görünməyən məsafədə asılı vəziyyətdə olan ən kiçik hissəcikləri belə kondensorun kiçik dəyişmədən keçən güclü işıq şüaları dəstəsinin təsirindən qaranlıq sahədə görmək olur. Adətən müxtəlif optik sıxlıqda olan quruluşlar ümumi qaranlıq fonda işığı müxtəlif dərəcədə səpələyir (tindal effekti).

Qaranlıq görüş dairəsində müxtəlif canlı hüceyrələri öyrənmək olur. Qaranlıq sahəli mikroskopiyada həm təbii, həm də süni işıqdan istifadə olunur. Süni işıq üçün İO-7 və İO-19 işıqlandırıcı qurğulardan istifadə etmək olar.

Ultrabənövşəyi işıq mikroskopları. Ultrabənövşəyi şüalar insan gözü tərəfindən qəbul edilmir. Odur ki, hüceyrələrin və onların quruluş vahidlərinin bilavasitə ultrabənövşəyi şüalarla adi mikroskopda öyrənilməsi mümkün deyil. Q.M.Brumberqin icad etdiyi ultrabənövşəyi mikroskopları hüceyrə tərkibinə daxil olan maddələrin əksəriyyətinin ultrabənövşəyi şüaları udaraq özünə xas spektrini yaratması prinsipinə əsaslanır. Bu cür mikroskop vasitəsilə

istər canlı, istərsə də fiksə edilmiş hüceyrələri tədqiq etmək olar. Müxtəlif şəffaf və rəngsiz obyektlər qısdalğalı ultrabənövşəyi şüaları udduqdan sonra fərqli spektrə malik olur. Obyektin qısdalğalı ultrabənövşəyi şüaları udma intensivliyindən və xarakterindən asılı olaraq onun adi işıq mikroskopu ilə görə və öyrənə bilmədiyimiz hissələrini görə bilir və tədqiq edə bilirik. Son dövrlərdə ultrabənövşəyi mikroskopiya tədqiqat üsulu kimi tibbdə və biologiyada geniş istifadə olunur. Çünki ultrabənövşəyi şüalar fonunda canlı hüceyrədə gedən müxtəlif bioenergetik proseslərlə müşahidə olunan hadisələri öyrənmək olar. Ultrabənövşəyi şüaların dalğa uzunluğu (0,290 mkm) görünən işıq şüalarından (0,400-0,700 mkm) xeyli qısa olduğundan bu mikroskopların böyütmə imkanı adi işıq mikroskoplarından qat-qat yüksəkdir. Əgər adi işıq mikroskoplarında 0,2-0,3 mkm ölçüdə hüceyrə quruluşu tədqiq etmək mümkünsə, ultrabənövşəyi işıq mikroskoplarında isə 0,11 mkm ölçüdə obyekti tədqiq etmək mümkündür.

Ultrabənövşəyi işıq mikroskopları vasitəsilə hüceyrədəki bu və digər maddələrin miqdarının öyrənilməsi, hüceyrələrin quruluş vahidlərinin fotosəkillərinin çəkilməsi də mümkündür.

Flüoressent mikroskopları. Canlı hüceyrələrin öyrənilməsində flüoressent mikroskopların və flüoressent rənglənmələrin də çox böyük əhəmiyyəti vardır (Şəkil 7). Bu üsulun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, bir çox maddələr işıq enerjisini udduqda onlar işıqlanır (flüoressensiyaya uğrayır). Məsələn, yarpaqdan ayrılmış xlorofildən işıq şüası keçdikdə qırmızı rəngdə görünür. A və B vitaminləri, bakteriyaların bəzi pıqmentləri də flüoressensiya qabliyyətinə malikdir. Bu cəhət bakteriyaları bir-birindən fərqləndirməyə imkan verir. Lakin hüceyrədəki bir çox maddələrin öz flüoressensiyası olmur. Belə maddələrə yalnız xüsusi flüoressen rəngləyicilərlə təsir etdikdə onlar müxtəlif rənglərə boyanırlar. Belə rəngləyicilərə flüoroxromlar deyilir. Flüoroxromlar da digər vita rəngləyicilər kimi çox zəif qatılıqda (1:10000, 1:100000) istifadə edilir.



Şəkil 7. Flüoressent mikroskopu

Flüoroxromların əksəriyyəti hüceyrə komponentlərinin hər birini spəsfik rəngdə rəngləyir. Məsələn, narıncı akrinin dezoksiribonuklein turşusunu (DNT) yaşıl rəngdə, ribonuklein turşusunu isə (RNT) narıncı rəngə boyayır. Ona görə də narıncı akrininlə flüoressensiya üsulu hazırda DNT və RNT-nin hüceyrədə lokalizasiyasını müəyyən edən əsas üsullardan biri kimi istifadə edilir. Bu üsul ilə canlı hüceyrədə bu və ya digər kimyəvi maddənin miqdarını, yerləşməsini və s. öyrənmək olar. Bundan başqa flüoroxromlar hüceyrə komponentlərinin kəskin rənglənmələrini təmin edir ki, bu da öz növbəsində hüceyrədə istənilən quruluş vahidini tapmağa onun lokalizasiyasını, quruluşunu öyrənməyə imkan verir. Işıq mənbəyi kimi göy və bənövşəyi şüaların flüoressensiyasından istifadə etmək üçün aşağı voltlu lampaya malik bioloji mikroskoplardan istifadə edilir. Bunun üçün mikroskopa flüoressensiya yaradan göy işıq filtri və artıq göy şüaları aradan qaldıran sarı işıq filtri əlavə edilir.

Ultrabənövşəyi şüalardan flüoressensiya mənbəyi kimi istifadə etdikdə isə xüsusi flüoressent mikroskoplarından istifadə edilir. Bu mikroskopların optika sistemi ultrabənövşəyi şüaları buraxan kvardan düzəldilmişdir.

Elektron mikroskopları. Elektron mikroskoplarının icad edilməsi hüceyrə quruluşunun öyrənilməsində yeni dövr açdı. Işıq mikroskopundan fərqli olaraq elektron mikroskopunda yüksək

enerjiyə malik (200 eV-400 eV) elektron selindən istifadə edilir.1931-ci ildə R.Rudenberq ixtira etdiyi elektron mikroskopa görə patent aldı.1932-ci ildə isə M.Knol və E.Ruski elektron mikroskopunun ilk prototipini yaratdılar. E.Ruskinin bu işi 1986-cı ildə Nobel mükafatına layiq görüldü. Müasir elektron mikroskoplarında (şəkil 8) $4A^0$ ölçüdə hüceyrə komponentlərini tədqiq etmək mümkündür. Elektron mikroskoplarının adı mikroskoplardan fərqi ondan ibarətdir ki, elektron mikroskopunda işıq mənbəyi əvəzinə elektron selindən istifadə olunur. Optik şüşə-linzalar isə elektromaqnit sahəsi ilə əvəz edilmişdir. Elektron mikroskopunda elektron selinin hərəkət sxemi şəkil 8-də verilmişdir.



Şəkil 8.Müasir Tranmission Elektron mikroskopu

Elektron mənbəyi kimi (katod) elektron cərəyanı ilə şiddətli qızdırılmış volfram sapdan istifadə edilir. Qızdırılmış volfram sapdan çıxan elektron seli anoda doğru yönəlir. Elektronların katoddan anoda doğru hərəkəti getdikcə artan elektron potensialı hesabına yaranır.

Anodun mərkəzində kiçik deşik olur, həmin deşikdən elektronlar keçir və elektron dəsti kondenson linzasını əvəz edən elektromaqnit sarğıda fokuslaşır və obyektə doğru yönəldilir.

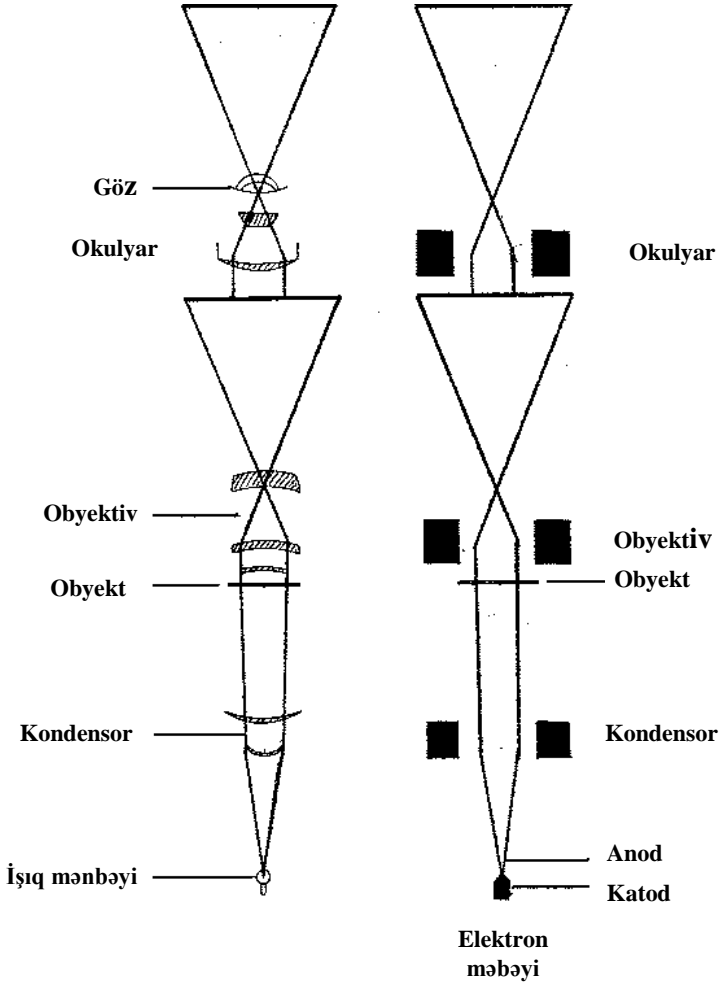
Kondensor linzasını əvəz edən elektromaqnit sarğı elektronları dağılmağa qoymur, onları toplayaraq tədqiq olunan obyektə yönəldir (Şəkil 9).

Bu məqsədlə müayinə olunacaq bioloji obyektləri (mikrob, virus, hüceyrə və s.) müxtəlif qarışıqlardan (qida mühiti, duz, toxuma və s.) təmizləmək lazımdır.

Təmizlənmiş obyekt kolloiddən hazırlanmış xüsusi zərif pərdə üzərinə keçirilir. Kolloidal pərdəni hazırlamaq üçün amin asetatda hazırlanmış 1,5% kolloid məhlulu suyun üzərinə tökülür. Bu məhlul buxarlandıqdan sonra çox zəif pərdə (0,0000001sm qalınlığında) yaranır ki, bunu da kiçik gözcüyü olan metal toz üzərinə keçirirlər.

Elektronlar şüşədən keçmədiyinə görə elektron mikroskopunda bu pərdə əşya şüşəsini əvəz edir. Elektron seli obyektədən keçdikdən sonra ondan alınan obyektin böyüdülmüş əksi obyektivin böyüdülmüş əksi obyektivin linzasını əvəz edən ikinci elektromaqnit sarğıya düşür. Bundan sonra elektron seli okulyarı və ya proyeksiya linzasını əvəz edən 3-cü elektromaqnit sarğıya düşür. Beləliklə obyektivin böyüdülmüş əksi xüsusi flüoressent ekranda çox aydın sürətdə görünür. Elektron mikroskopunda tədqiq edilən obyektin şəklini də çəkmək mümkündür. Elektron mikroskoplarında ancaq fiksə edilmiş hüceyrə preparatları tədqiq edilir. Canlı hüceyrələrin elektron mikroskoplarında tədqiq edilməsi mümkün deyil. Bu da onunla əlaqədardır ki, mikroskopda elektronların hərəkəti ancaq vakuum şəraitində mümkündür. Bu şəraitdə isə hüceyrə tərkibindəki suyun çıxması ilə əlaqədar olaraq onda həyati proseslər dayanır.

Digər tərəfdən canlı hüceyrələr elektronların intensiv hərəkətindən də zədələnilirlər. Elektron mikroskoplarının kəşf edilməsi hüceyrə haqqındakı anlayışların çox genişlənməsinə səbəb olur.



Şəkil 9. İşıq (solda) və elektron (sağda) mikroskopunda şüaların hərəkəti.

CANLI HÜCEYRƏLƏRİN ÖYRƏNİLMƏ ÜSULLARI

Canlı hüceyrələrin işıq mikroskoplarında qısa müddət ərzində tədqiq etmək mümkündür. Hüceyrələri daha dərindən uzun müddətdə tədqiq etmək lazım gəldikdə, onları xüsusi kameralara keçirirlər. Bu kameralar yastı, deşikli şüşə qablar olub, üzəri qapaqla örtülür. Bəzən yığılıb açıla bilən kameralardan da istifadə edilir. Tədqiq ediləcək ibtidai orqanizmlər, sərbəst yaşayan təkhüceyrəlilər, qan hüceyrələri və ya çoxhüceyrəli orqanizmin müəyyən toxumalarından ayrılan hüceyrələr belə kameralarda tədqiq olunur. Öyrənilən obyektədən, tədqiqatın məqsədindən asılı olaraq hüceyrələr xüsusi qidalı mühitdə saxlanılır və tədqiq olunur. Təkhüceyrəli orqanizmlər üçün belə mühit onların yaşadığı xarici mühitdəki şəraitə uyğun olan mühitdir. Bəzən laboratoriya şəraitində onların yaşayıb çoxalması üçün təbii mühitə müvafiq şərait yaradılır. Adətən belə mühit müxtəlif duzların tarazlaşdırılmış məhlullarıdır ki, həmin məhlullara onların qidasını təşkil edən mikroorqanizmlər və digər ibtidailər daxil edilir. Qan hüceyrələri və ya digər sərbəst yaşayan hüceyrələr plazma və ya xüsusi sintetik mühitdə öyrənilir.

Toxuma və orqanların öyrənilməsində toxuma kulturası üsulundan istifadə edilir. Toxuma kulturası üsulunun ən sadə forması ondan ibarətdir ki, qidalı mühitdə (qan plazması ilə rüşeym ekstraktının qarışığı və ya sintetik mühitlə qan plazması qarışığı) doldurulmuş kameraya canlı toxumanın kiçik bir hissəsi keçirilir. Bir müddətdən sonra həmin toxumanın hüceyrələri bölünür və böyüyürlər. Bu metodun nisbətən dəyişdirilmiş variantı da vardır. Bu ondan ibarətdir ki, toxumadan götürülmüş hissə ehtiyatla tripsin və ya versen fermentləri ilə işlənir. Bu zaman hüceyrələr bir-birindən ayrılır. Sonra bu ayrılmış hüceyrələr qidalı mühitdə doldurulmuş şüşə kameraya keçirilir. Bu mühitdə hüceyrələr kameranın dibinə çökür, onun dibinə yapışır, bölünür, böyüyür, əvvəlcə koloniya əmələ gətirir, sonra isə iri hüceyrə plastı əmələ gətirirlər. Belə kameranı mikroskop altında müşahidə etmək, hüceyrələrin bölünməsi, böyüməsi, inkişafını və s. öyrənmək mümkün olur.

Hüceyrələrin bu cür öyrənilməsi üçün rüşeym hüceyrələrini öyrənmək daha əlverişlidir. Yaşlı orqanizmin hüceyrələri bu cür süni mühitdə orqanizmdən kənarında çox çətinliklə böyüyüb, inkişaf edirlər. Hüceyrələri bu cür toxuma kulturasında öyrəndikdə süni

mühiti vaxtaşırı dəyişmək lazım gəlir. Bundan başqa orqanizmə xas olan temperatur mühitinin saxlanılmasına da riayət etmək vacibdir. İstiqanlı heyvanlar üçün 37° , soyuqanlı heyvanlar üçün 20° temperatur mühiti yaratmaq tələb olunur. Toxuma kulturasında hüceyrələrin normol inkişafını təmin etmək üçün aseptik şərait yaratmaq, mühitin sterilliyini qorumaq da vacib şərtlərdən biridir. Hazırda hüceyrələrin toxuma kulturasında saxlanılmasından təkcə sitoloji məqsədlər üçün deyil, genetik, virusoloji, biokimyəvi tədqiqatlarda da istifadə edilir. Canlı hüceyrələrdə gedən proseslər mikroskopa geydirilmiş fotoaparat vasitəsilə şəkli çəkilir, kinoaparat vasitəsilə isə onlarda gedən prosesləri çəkmək mümkün olur. Hazırda toxuma kulturasında öyrənilən hüceyrələrdə gedən prosesləri öyrənmək üçün kinolentə çəkməyin daha çox əhəmiyyəti vardır. Belə ki, hüceyrənin bölünməsi, faqositoz, stoplazmanın hərəkəti, kirpiklərin hərəkəti və s. kimi hüceyrə həyatında böyük əhəmiyyət kəsb edən proseslər əyani olaraq kinolentində müşahidə edilir.

Canlı hüceyrələrin öyrənilməsində mikrocərrahiyyə üsulundan da istifadə edilir. Bu üsulun mahiyyəti ondan ibarətdir ki, mikroskopa geydirilən mikromanipulyator vasitəsilə onlardan istənilən hissələr çıxarılır, hüceyrəyə müəyyən maddələr daxil edilir (mikroinyeksiya) və s. aparılan əməliyyata mikroskopla nəzarət edilir. Mikrocərrahiyyə üsulundan istifadə etməklə nüvənin bir hüceyrədən digərinə köçürülməsi, rüşeymin inkişafı dövründə blastomerlərin ayrılması, hüceyrənin quruluş vahidlərini hüceyrədən çıxarmaq, başqa hüceyrəyə daxil etmək, hüceyrəyə müəyyən maddələr daxil etmək və s. işləri görmək olur ki, bu zaman ayrı-ayrı hüceyrə vahidlərini hüceyrədəki fizioloji proseslərdəki rolu müəyyənləşdirilir, müəyyən maddələrin sitoplazma və nüvədə hərəkəti və s. öyrənilir.

İki nüvəlik hüceyrədən nüvəciyin birini çıxarmaqla ikinci nüvəciyin özünü necə aparmasını öyrənmək mümkündür. Bu üsulla öyrənmişlər ki, belə halda hüceyrədən çıxarılmış nüvəciyin funksiyasını ikinci nüvəcik öz üzərinə götürür və onun da vəzifəsini yerinə yetirir.

Canlı hüceyrələri öyrənərkən onları vital rəngləyicilərlə rəngləyirlər. Bu rəngləyicilərdən turş (göy tripan, karmin) və ya qələvi (neytral qırmızı, göy metilen) təbiətli maddələri göstərmək olar. Bu maddələr 1:200000 nisbətində suda həll edilir ki, bu, da

həmin rəngləyicinin canlı hüceyrəyə təsirini minimum səviyyəyə çatdırır. Hüceyrələrə vital rəngləyicilərlə təsir etdikdə onlar sitoplazmada qranulalar şəklində toplanır. Hüceyrə öldükdə isə həmin rəngləyicilər sitoplazmada diffuz olaraq yayılır, sitoplazma və nüvəni də rəngləyir.

Mikroskoplar vasitəsilə tədqiq edilən obyektlərin şəkli xüsusi qurğu ilə mikroskopa bərkidilmiş, fotoaparət vasitəsi ilə çəkilir. Belə fotoaparətlərin obyektivi çıxarılır. Mikroskopun optik sistemi fotoaparətin obyektivini əvəz edir.

II FƏSİL

HÜCEYRƏ NƏZƏRİYYƏSİNİN YARANMASI VƏ ƏHƏMİYYƏTİ

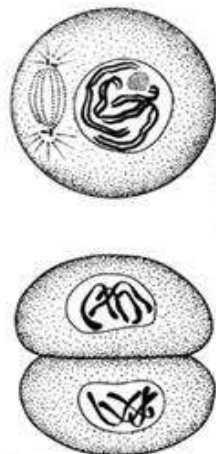
Hüceyrə nəzəriyyəsinin yaranması biologiya elminin ən vacib kəşflərindən biri olaraq həmin dövrdə canlı materiya haqqında mövcud olan idealist fikirləri alt-üst etmiş və sitologiya, histologiya və embriologiyanın əsasını təşkil edərək, bu elmlərin inkişafına güclü təkan vermişdir.

1838-ci ildə A.Şleyden sitoqenez adlandırılan nəzəriyyə yaradır və ilk dəfə hüceyrənin bölünməsinə, hüceyrənin daxili tərkibi ilə, əsasən onun nüvəsi ilə bağlı olduğunu əsaslandırır. Bundan sonra Şvann sitoqenez prosesində bütün orqanizmlərin mikroskopik strukturlarının ümumi inkişaf qanunauyğunluqlarına malik olduğunu göstərmiş və bu da bütün toxuma və orqanların hüceyrələrində ümumi oxşarlığın olması fikrini irəli sürməyə imkan vermişdir.

Beləliklə T.Şvann genetik prinsiplərə əsaslanaraq, hüceyrə nəzəriyyəsini əsaslandırdı. T.Şvanna görə bütün bitki və heyvan orqanizmləri oxşar quruluşlu hüceyrələrdən təşkil olunmuşlar.

R.Virxov 1858-ci ildə hüceyrə haqqındakı bilikləri təbabətə tətbiq etdi (Şəkil 10). Bundan sonra alimləri hüceyrələrin mənşəyi məsələləri maraqlandırır. Bir sıra alimlər, eləcə də Şleyden və Şvann (Şəkil 11) hüceyrələrin canlı maddədən təşəkkül etməsi haqqında fikri irəli sürdülər. Nəhayət, R.Virxov 1859-cu ildə hüceyrə nəzəriyyəsini yenidən işləyib genişləndirdi və sitoqenez anlayışı əvəzinə «*omnis cellula e cellula*» yəni «hər bir hüceyrə hüceyrədən» müddəasını irəli sürdü və bu da hüceyrə nədən əmələ gəlir sualına düzgün cavab oldu.

Lakin hüceyrə nəzəriyyəsinin yaranmasından əvvəl bir çox alimlərin nailiyyətləri olmuşdur. 1824-1827-ci illərdə fransız alimləri A.Dyutroşe, F.Raspayl, P.Tyurpen belə bir fikir irəli sürdülər ki, topacıq və qovucuqlar (hüceyrələr) bütün bitki və heyvan toxumalarının elementar struktur vahidləridir. Bu cəhətdən çex alimi Y.Purkinyenin işlərini qeyd etmək lazımdır. O, 1837-ci ildə «nüvəli dənəciklər» nəzəriyyəsini irəli sürmüşdür. 1834-1847-ci illərdə rus histoloqu P.F.Qoryaninov hüceyrəni canlı orqanizmin quruluş modeli olması haqqında fikri formalaşdırdı.



Şəkil 10. R.Virxov

Hüceyrə nəzəriyyəsinin müddəaları müasir dövrdə hüceyrələrin quruluşu, çoxalması, bir-biri ilə əlaqəsi, qocalması, ölməsi və yerinə yetirdiyi funksiyalar haqqında məlumatlarla zənginləşib. Müasir hüceyrə nəzəriyyəsinin aşağıdakı müddəaları var:



Şəkil 11. T.Şvann

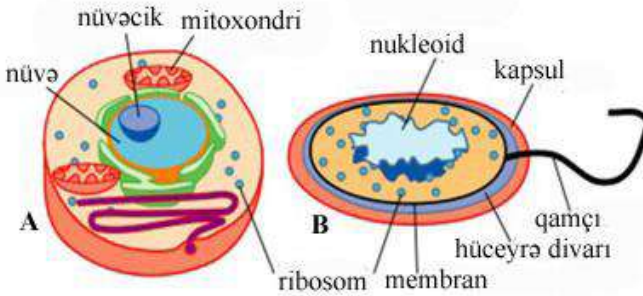
1. Hüceyrə canlı orqanizmlərin ən kiçik quruluş və funksiya vahididir.
2. Müxtəlif orqanizmlərin hüceyrələri quruluşuna, kimyəvi tərkibinə, həyat fəaliyyətinə və maddələr mübadiləsinə görə oxşardır.
3. Hüceyrələrin çoxalması ana hüceyrənin bölünməsi yolu ilə baş verir (omnis cellula cellula - hər hüceyrə hüceyrədən).
4. Mürəkkəb çoxhüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrələr mənşəyinə, formasına, yerinə yetirdikləri funksiyalarına görə ixtisaslaşaraq toxuma və orqanları əmələ gətirirlər.
5. Orqanlar toxumalardan ibarətdir, onlar öz aralarında sıx əlaqədə olub, sinir və humoral sistemlərin fəaliyyəti ilə tənzimlənir.

Hüceyrə nəzəriyyəsinin əhəmiyyəti.

1. O, bir çox bioloji elmlərin əsasən sitologiya, histologiya, embriologiya, fiziologiya və s. inkişafı üçün bünövrə rolunu oynayır.
2. Orqanizmin fərdi inkişafının-ontogenezin mexanizmini, bioloji mahiyyətini başa düşməyə imkan yaradır.
3. Həyatın, ətraf aləmin və onda baş verən bioloji proseslərin başa düşülməsinin əsasını təşkil edir.
4. Orqanizmlərin tarixi inkişafının dərk olunmasına və izah edilməsinə təkan verir.

HÜCEYRƏNİN QURULUŞU

Hüceyrə həm sərbəst (birhüceyrəli orqanizmlər misalında), həm də çoxhüceyrəli bitki və heyvan orqanizmlərində elementar, quruluş, funksiya və inkişaf vahidi şəklində mövcuddur. Bütün hüceyrələr quruluşlarından asılı olaraq prokariot və eukariotlara bölünür (Şəkil 12).



Şəkil 12. Eukariot (A) və prokariot (B) hüceyrələr

Prokariot (yunanca, pro-əvvəl, qədər; karion-nüvə) hüceyrələrin nüvə qılaflı, nüvəsi, orqanoidləri yoxdur. Bu qrupa bakteriya və göy-yaşıl yosunları (sianobakteriyalar) aid etmək olar. Onlarda genetik məlumat halqa şəklində olan ikiqat DNT zəncirində saxlanır. Prokariot hüceyrələr möhkəm hüceyrə divarı ilə əhatə olunub və mitotik aparatdan məhrumdurlar. Eukariot (yunanca, eu-yaxşı, karion-nüvə) hüceyrələr isə qılaflı, sitoplazma və nüvəyə malikdirlər. Onlar prokariotlardan xromosomların sayına, hüceyrədaxili membranlar sistemindən ibarət olan orqanoidlərin və formalaşmış nüvənin mövcudluğuna görə fərqlənirlər. Eukariotlar irsiyyətin maddi daşıyıcıları olan xromosomların yeni əmələ gələn hüceyrələr arasında bərabər paylanmasını təmin edən mitotik aparata malikdirlər. Lakin mövcud fərqlərə baxmayaraq bütün hüceyrələr müəyyən ümumi prinsiplərə malikdirlər: genetik məlumatın DNT-də yerləşməsi, hüceyrəyə xas əsas həyatı xüsusiyyətlərdə oxşarlıq və s.

Eukariot hüceyrələr aşağıdakı komponentlərdən ibarətdir (Şəkil 13).

1. **Hüceyrə qılaflı** (hüceyrə səthi);
2. **Sitoplazma;**
3. **Nüvə.**

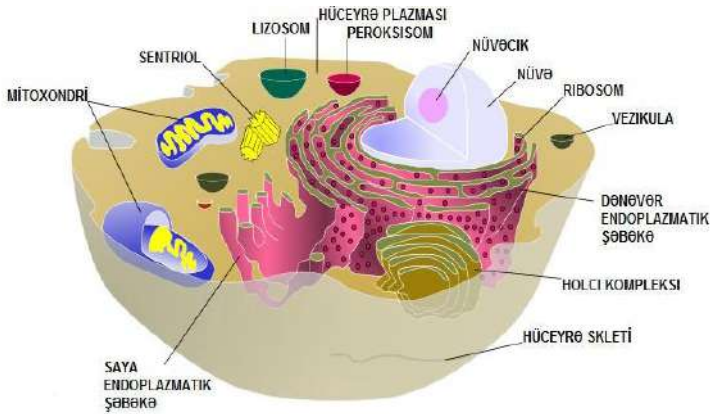
Bu komponentlərin hər biri öz növbəsində bir neçə hissədən ibarətdir.

Hüceyrə qlafı:

1. Hüceyrə divarı (bitkilərdə) və ya qlikokaliks (heyvan hüceyrələrində)
2. Stoplazmatik membran (sitolemma, plazmolemma)
3. Dayaq və yığılan strukturlardan ibarət membranaltı qat.

Sitoplazma:

1. Hialoplazma.
2. Paraplazma.
3. Metoplazma.

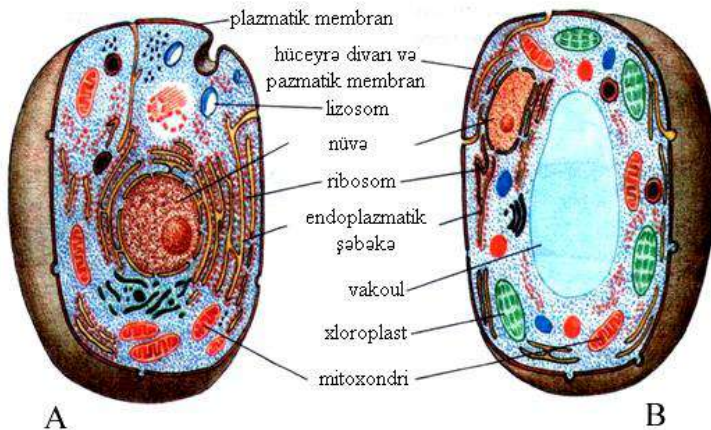


Şəkil 13. Hüceyrənin quruluş sxemi.

Nüvə:

1. Nüvə divarı və ya kariolemma
2. Nüvə şirəsi (kariolimfa)
3. Xromatin (xromosom)
4. Nüvəcik.

Elementar, quruluş, funksiya və çoxalma vahidi olan hüceyrə bitkilərdə və heyvan orqanizmlərində müəyyən spesifik cəhətlərinə görə fərqlənir (şəkil 14).



Şəkil 14. Bitki (B) və heyvan (A) hüceyrələrinin quruluşu

Hüceyrə qıfı

Bir çox hüceyrələrdə plazmatik membran üzərində əlavə qalın bir örtük olur ki, o bitki, göbələk və bakteriya hüceyrələrində hüceyrə divarı adlanır və işıq mikroskopunda aydın görünür. Hüceyrə divarı ekstrasellulyar quruluş vahidi olub, plazmatik membran üzərində yerləşir. Hüceyrə divarı hüceyrənin həyat fəaliyyəti məhsullarından yaranır. Onun komponentləri hüceyrədə sintez olunur, sitoplazmadan çıxarılır, plazmatik membran üzərində toplanır. Hüceyrə membranının polisaxarid kompleksinin quruluşu elədir ki, o su, müxtəlif duzlar, bir çox molekullar üçün keçiricidir.

Bitki hüceyrələri iki tip hüceyrə divarına malik olurlar: ilkin (birinci) və ikinci hüceyrə divarları. Birinci hüceyrə divarı adətən nazik olub təxminən 1milli metrdəndən az qalınlıqda olur, böyüməkdə olan hüceyrələrin divarını təşkil edir və sitokinez zamanı yaranır. Birinci hüceyrə divarı əsasən hemisellüloza və pektin polisaxarid matriksdən və bu matriksə sıx yüklənmiş sellüloza mikrofibrillərdən təşkil olunmuşdur. Sellüloza mikrofibrillər hemisellüloza vasitəsi ilə bir-birinə bağlanmışdır (sanki

hörülmüşdür). Pektinlər əsasən plazma membranının struktur zülalları ilə əlaqədə olub hüceyrə divarını membran ətrafında bərkidir.

İkinci hüceyrə divarı daha qalın və bərk olub hüceyrələr böyüməni (genişlənməni) başa çatdırdıqdan sonra əmələ gəlir. İkinci hüceyrə divarı öz möhkəmliyini və sıxlığını ona hopmuş liqnin adlanan bərk yapışqanabənzər maddə hesabına əldə edir. Liqninləşmiş ikinci divarın yaranması təkamül prosesində bitkilərin yuxarıya doğru böyüməsi və möhkəm gövdənin yaranması ilə bağlı olmuşdur.

Hüceyrə divarının hüceyrənin həyatında rolu böyükdür. Belə ki, nəinki hüceyrəyə forma və möhkəmlik verərək karkaz rolunu oynayır, həm də hüceyrənin turqor xüsusiyyətini formalaşdırır.

Hüceyrə divarının tərkibinə sellüloza, hemisellüloza və pektindən başqa əlavə komponentlər də (liqnin və ya koniferil spirti) kutin, suberin daxil olur ki, o qılafin möhkəmliyini artırır, mantarlaşmasını təmin edir. Epidermis hüceyrələrində qılaf üzərində mum toplanır ki, o da hüceyrədə suyun itməsinin qarşısını alır. Əksər ibtidailərdə və heyvan hüceyrələrində plazmatik membran üzərində qlikokalis qatı olur. Bu qat çox nazik və elastikdir, işıq mikroskopu ilə müşahidə etmək olmur. Qlikokaliks tərkibinə 1% müxtəlif membran karbohidratları daxil olur. Həmin karbohidratlardan - heksazamin, fruktoza, sial turşusunu göstərmək olar ki, onlar uzun şaxələnən zəncirvari polisaxaridlər olub, lipoproteid membranın zülalları ilə birləşir. Qlikokaliks quruluşu elədir ki, o müxtəlif maddələrin diffuziyasının sürətini azaldır. Burada hüceyrənin sintez etdiyi və qlikokalikslə bağlı olan fermentlər toplanır. Bu fermentlər hüceyrədən kənar maddələrin həll olmasını təmin edir. Bu cür parçalanma məhsulları olan amin turşuları, şəkərlər, nukleotidlər və s. plazmatik membran məsamələrindən keçərək hüceyrə tərəfindən mənimsənilir. Qlikokaliks xüsusən bağırsaq epitelisində daha aydın görünür. Bir çox ibtidailərdə (infuzor) plazmatik membran hüceyrəyə forma verən pellikulanın yaranmasında iştirak edir. İnfuzorda pellikula hüceyrə səthində qalınlaşma əmələ gətirir ki, o altıbucaqlı quruluşda olub, mərkəzində kirpiklər yerləşir.

Pellikula hüceyrəyə forma və möhkəmlik verir. Onun möhkəm olması həmçinin sitoplazma tərəfdən kortikal qatın membrana birləşməsi ilə də əlaqədar olur. Hüceyrə qılafinin ikinci hissəsini qlikokaliks təşkil edir. Qlikokaliks sitomembranın tərkibinə daxil

olan mürəkkəb zülalların (qlikoproteidlərin) quyruqlarından və mürəkkəb lipidlərdən (lipoproteinlərdən) təşkil olunub. Qlikokaliksdə həmçinin membranın səth zülalları və inteqral zülallar yerləşir. Onların funksional mərkəzləri qlikokaliksdə yerləşir. Bu zülallar ferment rolu oynaya bilərlər. Qlikokaliksdə immunoqlobulinlər, reseptorlar yerləşə və fermentlər yığıla bilər (adsorbsiya).

Qlikokaliksin funksiyaları aşağıdakılardır:

1. Reseptor- qonşu hüceyrələri və hüceyrəarası maddələri tanıyır və alınan siqnalın hüceyrə daxilinə ötürülməsində iştirak edir
2. Hüceyrəarası əlaqələrin tənzimlənməsində iştirak edir.
3. Posttranslyasiya dövründə yeni modifikasiya olunmuş zülalların membranda səmtləşməsini təmin edir.
4. Maddələrin daşınmasında iştirak edir.

Hüceyrə qılafının üçüncü komponenti dayaq və yığılan strukturlardan ibarət membran qatıdır. Membran qatın tərkibinə yığıcı strukturlar- aktin filamentlər və habelə dayaq aparatı keratin filamentlər, mikroborucuqlar daxildir. Membranalı qat bir tərəfdən sitoskeletlə digər tərəfdən qlikokaliks reseptorları ilə sıx bağlıdır.

HÜCEYRƏARASI TƏMAS FORMALARI

Hüceyrə arası təmas-hüceyrələrin bir-biri ilə əlaqəsidir. Bu əlaqə məsafədən və ya distant və birbaşa və ya kontakt yolu ilə reallaşa bilər. Distant əlaqələr hüceyrələr tərəfindən hüceyrəarası mühitə ifraz olunan həll olmuş maddələr vasitəsilə baş verir. Bu maddələrə mediatorlar və ya əlaqələndiricilər deyilir bunlara çox zaman siqnal ötürücüləri də deyilir. Mediator qismində hormonlar, biogen amillər, anticismlər və bir çox digər bioloji fəal maddələr çıxış edə bilərlər. Bütün qeyd etdiyimiz bu maddələr hüceyrənin ifraz olunan mediatorları ilə qarşılıqlı əlaqədə olan reseptor aparatına təsir edərək liqand rolunu oynayırlar.

Beləliklə hüceyrələrarası əlaqələr zamanı hormonların təsiri hüceyrələrə siqnallar kimi transmembran reseptorlar vasitəsi ilə ötürülür və hüceyrə siqnalın tipindən asılı olaraq ona cavab reaksiyasını hazırlayır.

Bundan başqa bütün çoxhüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrələr öz aralarında birbaşa (kontakt yolu ilə) əlaqə ilə bağlanır. Birbaşa əlaqələr bir neçə fazadan ibarətdir ki, bura ilkin mərhələ kimi distant əlaqə də daxildir:

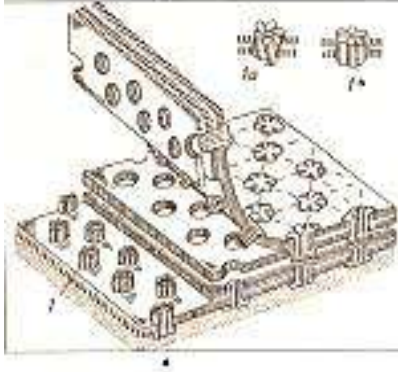
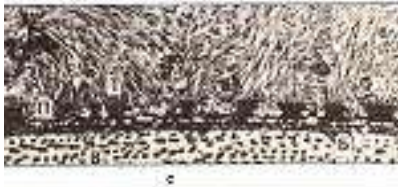
1. Bir hüceyrənin digər hüceyrəni tanıması (distant əlaqə mediatorlar, kontakt əlaqə ilə reseptorlar vasitəsilə).
2. Hüceyrələr arasında zəif birləşmələrin yaranması.
3. Möhkəm hüceyrəarası birbaşa əlaqələrin yaranması. İkinci və üçüncü mərhələlər hüceyrə adqeziyası molekulların köməyi ilə həyata keçirilir.

Bütün hüceyrəarası kontaktlar 3 əsas tipə bölünür: Adqeziya kontaktları, sıx kontaktlar, ötürücü təmas.

1. Adqeziya kontaktlarında, hüceyrələr bir- biri ilə mexaniki birləşirlər. Bu tip əlaqələrin əsas tipi kimi desmosom təması göstərmək olar.

Desmosom təmas da üç tipdə olur:

A) Nöqtəvi desmosomlar. Ən çox örtük epitelisi hüceyrələrində olur epiteli hüceyrələrinin bazal membranlara birləşməsində iştirak edir. Bu zaman iki hüceyrənin membranında daxili tərəfdən elektron sıx maddədən ibarət olan kerotin mikrofilamentləri bağlı lövhələr yerləşir, bəzən bu lövhələr çox qatlı olur. Bu filamentlər ya lövhənin üzərində yerləşir, ya da onun səthi boyu uzanır. Bir-birinə yapışan iki hüceyrənin lövhəcikləri, hüceyrəarası boşluqdan keçən funksiyası məlum olmayan zülal lifləri ilə birləşir. Bəzən sitoplazma tərəfdən bu zonada spesifik maddə yerləşir ki, bu da membranın daxili səthinin qalınlaşmasına səbəb olur. Qonşu hüceyrələrin desmosomları simmetrik yerləşir və hüceyrələrin mexaniki əlaqəsini təmin edir.



Şəkil 15. Hüceyrəarası təmas formalarının müxtəlif növləri.

a – yarıqlı təmas. Bu təmas hüceyrələr arasında kimyəvi maddələrin mübadiləsinə imkan verir (ion mübadiləsi). x 15000.

b – desmosomlar (epidermis) x 50000. (a,b – C.K.Rollana görə).

j – yarım-desmosomlar x 224000 (S.B.Konev, B.M.Macola görə)

P – yarım-desmosomlar, T – tonofibrillər, B – bazal membran V – kollogenliflər.

d – yarıqlı təmasın ultrastruktur və molekulyar sxemi: 1 – 6 zülal subvahidlərdən ibarət kanal (1a – subvahidlərin açıq vəziyyəti, 1b – subvahidlərin qapalı vəziyyəti)

(Y.U.Komisarçik, A.A.Mironova görə).

B) Desmosom zonalar. Onlar hüceyrənin apikal ucuna yaxın zolaq şəklində yerləşirlər. Bu zolaq sitoplazma tərəfdən lokalizə olunmuş aktiv filamentlər yığımindan ibarətdir.

C) Yarım-desmosomlar. Bunlar özlərini növbəti desmosomların müəyyən hissəsi kimi göstəririlər. Epiteli hüceyrələrini bazal membrana birləşdirirlər. Adqeziya kontaktlarının reallaşmasında E-kadqerin, desmakollin,

desmoqlein və s. adqeziya mollekulları mühüm rol oynayır (Şəkil 15).

Ötürücü təmas – bu təmas tipində iki hüceyrə membranı təxminən 3 nm məsafəyə qədər bir-birinə yaxınlaşırlar. Bu zaman hüceyrələr arasında müəyyən kiçik molekullu birləşmələrin (aminturşuları, şəkər, ATF, nukleotidlər və s.) sərbəst mübadiləsi gedə bilər. Beləliklə bu tip təmasda hüceyrələr arasında təkcə mexaniki yox, həm də kimyəvi əlaqə yaranır. Belə təmas sayə əzələ toxması hüceyrələri və ürək əzələ hüceyrələri arasında ola bilər. Ötürücü təmasa həm də sinir hüceyrələri arasında olan – sinapsları misal göstərmək olar.

Sinaptik təmas sinir toxuması üçün xas olub, iki neyron arasında eləcədə neyronla reseptor və ya effektor arasında rast gəlinir. Sinapslar iki hüceyrənin təmas sahəsi olub, qıcığı və ya tormozlanmanı bir istiqamətdə bir elementdən digərinə ötürür.

Sinapslar sinir hüceyrələrinin çıxıntılarında yaranan dendrit və aksonların terminal sahələridir. Neyronlar arası sinapslar sinir hüceyrəsinin çıxıntısı ucunda armudvari genişlənmə şəklində olur. Bir sinir hüceyrəsinin bu cür genişlənmiş terminal çıxıntısı sinir hüceyrəsi ilə sinaptik əlaqə yaratmaqla bərabər onun çıxıntıları ilə də əlaqədə ola bilər. Sinir hüceyrəsinin periferik çıxıntısı – aksonlar effektor və reseptor hüceyrələrlə spesifik təmas yaradırlar. Bu hüceyrələrin membranları arasında 20-30 nm sahə sinaptik deşik yaradır. Bu deşiyin boşluğunda bəzən çox nazik sapvari struktura müşahidə edilir ki, bu saplar membran səthinə perpendikulyar yerləşir. İmpulsu ötürən hüceyrənin sinaptik təmasınının membranı presinaptik, impulsu qəbul edən hüceyrənin sinaptik təmasına isə postsinaptik təmas deyilir. Elektron mikroskopunda presinaptik membranda çox miqdar kiçik vakuolla sinaptik genişlənmələr müşahidə edilir. Sinir impulsları ötürülən zaman sinaptik genişlənmələr öz möhtəviyyatını sinaptik deşiyə tökürlər. Məlum olmuşdur ki, sinapslar sinir qıcıqlanmalarını ötürməklə yanaşı, həm də iki qarşılıqlı əlaqədə olan hüceyrələrin birləşməsi vəzifəsini yerinə yetirir.

Sadə təmas forması bir-birinə yaxın yerlərdə bir çox hüceyrələrdə xüsusilə epiteli toxuması hüceyrələrində rast gəlinir. Bu tip təmas zamanı qonşu hüceyrələr arasında 15-20 nm məsafə qalır.

Bu cür təmas formasında sitoplazma tərəfdən membrana heç bir əlavə quruluş vahidləri birləşmir.

Aralıq təmasda membranlar arası sahə bir qədər geniş olur (20-30 nm) və sadə təmasdan fərqli olaraq həmin sahə sıx zülal təbiətli maddə ilə dolmuş olur. Sitoplazma tərəfdən nazik mikrofibrillər (4-7 nm) tor şəklində yerləşir. Bu təmasın elə forması var ki, hüceyrə ətrafında lent və ya qurşaq şəklində yapışma zonası yaranır, desmosom təmas ən çox örtük epitelisi hüceyrələrində rast gəlinir. Bu zaman hüceyrənin müəyyən sahəsində 0,5 nm diametri qalınlaşma olur ki, çox vaxt bu qalınlaşma elektron sıx maddədən ibarət olub, bəzən çox qatlı olur. Bəzən sitoplazma tərəfdən bu zonada elektron sıx maddə yerləşir ki, bu da membranın daxili səthinin qalınlaşmasına səbəb olur. Qonşu hüceyrələrin desmosomları simmetrik yerləşir və hüceyrələrin mexaniki əlaqəsini təmin edir.

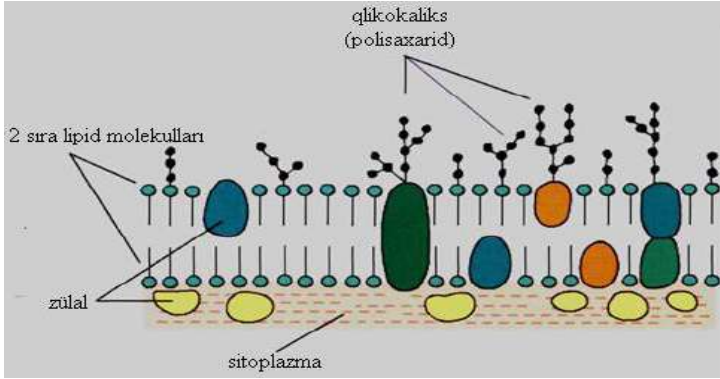
Zəncirbənd tipli təmas. Hüceyrə membranının daxilə çökməsi ilə yaranan çıxıntının digər yanaşı duran hüceyrənin girintisinə daxil olmaqla yaranır. Hüceyrə membranının bu cür çökməsi invaginasiya adlanır. Zəncirbənd tipli təmasda membranlararası münasibət sadə təmas formasında olduğu kimidir. Lakin bu zaman membranların təması daha sıx olur. Bu cür təmas xüsusilə böyrək epitelisi hüceyrələrində rast gəlinir.

Sıx qapanma tipli təmas toxuma kulturasında fibroblast hüceyrələrində, rüşeym epitelisi ilə mezenxim arasında, vəzi hüceyrələrində, bağırsaq hüceyrələrində rast gəlinir. Bu təmasla əlaqədə olan hüceyrələrdə iki plazmatik membranın xarici qatları maksimum yaxınlaşmış olur. Çox vaxt iki osmiofil xarici membran 2-3 nm qalınlığında ümumi bir membran əmələ gətirir. Bəzən membranlar bütün səthləri ilə deyil müəyyən sahələrdə belə birləşərək hüceyrənin apikal hissəsində (yuxarı bağırsağın içərisinə baxan sahədə) qurşaq əmələ gətirirlər. Odur ki, hər bir hüceyrə bu qurşaqla əhatə olunmuş olur, morfoloqlar ona qapanmış təmas adı vermişlər. Təmasın qurşaqla örtülən sahəsi hüceyrələr arasındakı məsafəyə makromolekullar və ionların keçməsinin qarşısını alır. Bununla bağırsağın daxilini xarici mühitdən qoruyur.

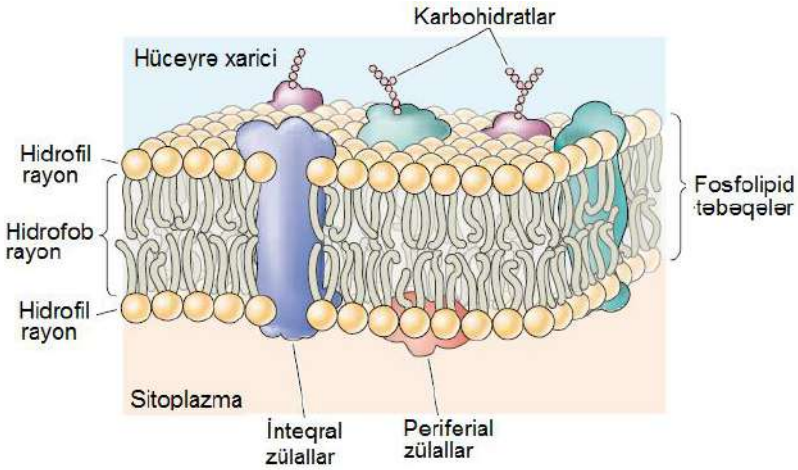
SİTOPLAZMATİK MEMBRAN, QURULUŞU, KİMYƏVİ XÜSUSİYYƏTLƏRİ VƏ VƏZİFƏLƏRİ

Hüceyrənin bütün membranlarının - sitoplazmatik membran, hüceyrədaxili komponentlərin membranları və s. hamısı üçün ümumi bir xüsusiyyəti var ki, o da onların çox nazik (6-10 nm) lipoproteid təbiətli olmasıdır. Membran hüceyrə komponentlərini, boşluqları, hüceyrənin özünü örtür və xarici mühitdən ayırır. Belə ki, sitoplazmatik membran hüceyrəni xarici mühitdən ayırmaqla, onun qapalı olmasını təmin edir. Membranın bir çox çıxıntıları olmasına baxmayaraq o qapalıdır (Şəkil 16 sxem-1). Hüceyrənin heç bir yerində açılmır. Hüceyrə daxilindəki qapalı membranlar şar və yastı formalı vakuollar yaradır ki, onlar da bəzən çox mürəkkəb formada ola bilərlər, bəzən də süngər və tor əmələ gətirirlər. Bu halda həmin boşluqlar membran ilə əhatə olunur. Bu halda belə membranlar sitoplazmanın iki quruluş vəziyyətini yaradırlar: hialoplazma – onun homogen kimyəvi cəhətdən zəngin, fiziki və fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərə malik duru hissəsi və membranla əhatə olunmuş vakuollar, çöplər, orqanoidlər və törəmələr olan paraplazma və metaplazma hissəsi.

Mitoxondri və plastidlərin də membranları belə xüsusiyyətə malik olurlar. Onlar həmin orqanoidlərin daxili kütləsini membranlar arası sahədən və hialoplazmadan ayırırlar. Nüvə membranı da iki lövhədən ibarət olub hər lövhə öz növbəsində üç qatdan ibarətdir. Nüvə membranı da karioplazma və xromosomları perinuklear sahədən və hialoplazmadan ayırır. Membranların bu xüsusiyyətləri onların kimyəvi tərkibi və lipoproteid təbiəti ilə əlaqədardır (Şəkil 17 sxem-2).



Şəkil 16. Hüceyrə membranının quruluşu (sxem-1)



Şəkil 17. Hüceyrə membranının quruluşu (sxem-2)

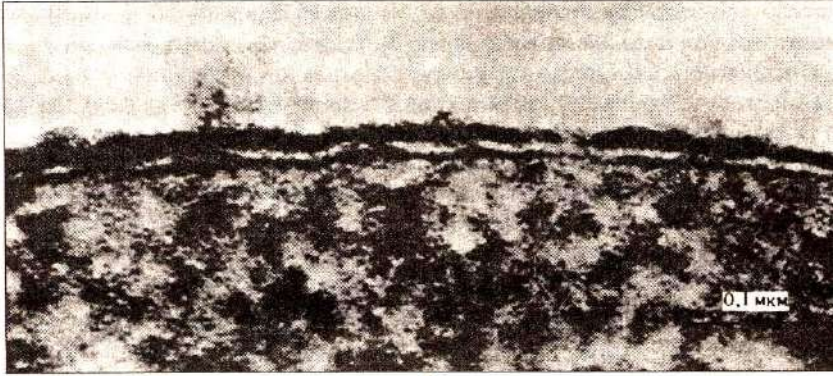
Hüceyrənin plazmatik membranı 50% fosfolipidlərdən və 50% müxtəlif zülallardan təşkil olunub, nüvə qlafı (membranı) 70-75% zülallardan və 25-30% fosfolipidlərdən təşkil olunub. Xloroplast membranlarında fosfolipidlərin əksər hissəsi qlikolipidlərlə əvəz olunur (daxili membran).

Lipidlərə üzvü maddələrin böyük bir qrupu daxildir ki, onlar suda çətin (hidrofob), üzvi həlledicilərdə isə, asan (lipofil) həll

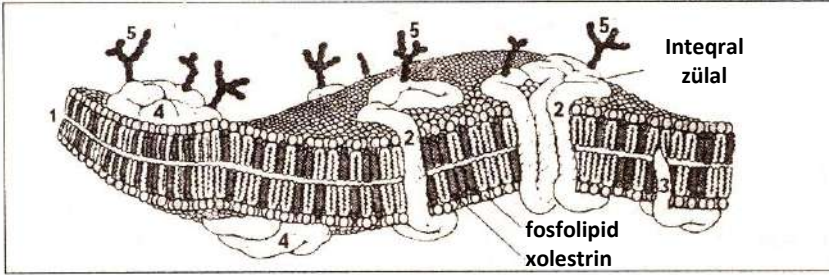
olurlar. Bu qrup maddələr yağ turşularının spirtli efiirləridir ki, onlar sadə yağlar şəklində hüceyrədə mövcud olur. Lakin membran tərkibində mürəkkəb yağlara, steroidlərə də rast gəlinir. Mürəkkəb yağlar sadə yağlarla digər yağ təbiəti olmayan maddələrin birləşməsindən əmələ gəlir. Məs: fosfolipidlər, qlikolipidlər, lipoteidlər və s. membranda ən çox rast gələn mürəkkəb yağlar fosfolipidlər (qliserofosfatidlər), sfinqomiyelinlərdir. Qliserofosfatidlər üç atomlu spirtlərin, qliserinin iki yağ turşusu və fosfor turşusu ilə birləşməsidir ki, fosfor turşusu da öz növbəsində müxtəlif kimyəvi qruplarla (xolin, serin, inozit, etanolamin və s.) birləşir.

Məsələn, membranda rast gələn qliserolipid-lesitin tərkibində iki yağ turşusu, qliserin, fosfor turşusu və xolin rast gəlinir. Digər membran lipidlərindən biri sfinqomiyelində, qliserin amin spirti sfinqozinlə əvəz edilmişdir. Steroidlər yağ turşularından iki doymamış rabitənin olması ilə fərqlənilir. Membranda steroid təbiətli yağlardan ən çox rast gələn xolestrindir. Bitki hüceyrələrində xolestrin olmur. Bitkilərdə xolestrini fitosterinlər əvəz edir. Bakteriyalarda isə sterinlər olmur (Şəkil 18).

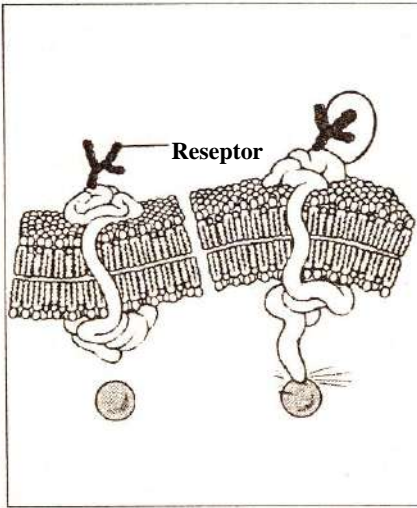
Membran lipidlərinin xarakter xüsusiyyətlərindən biri odur ki, onların molekulu funksional cəhətdən iki hissədən: elektrik yükü saxlamayan qeyri qütblü yağ turşularından ibarət quyruq və elektrik yüklü qütblü başcıqdan ibarət olur. Qütblü başcıq hissə mənfi yüklü olur, bəzən neytral da (həm mənfi, həm də müsbət yüklə yüklənmiş) ola bilər. Qeyri qütblü quyruq hissə onların yağlarda və üzvü həlledicilərdə yaxşı həll olmasını təmin edir. Əgər qütblü lipidləri su ilə qarışdırsaq mitsellərdən ibarət emulsiya yaranır. Bu zaman yüklənməmiş hidrofob quyruq hissə mitsellərin mərkəzində eyni cinsli faza əmələ gətirəcək, hidrofil başlıq hissə isə su fazasında toplanacaq. Xolestrin özlüyündə mitseli əmələ gətirə bilmir, lakin lipidlərin qütblü hissəsindəki mitsellərə qarışır və nəticədə qarışıq tipli mitsellər yaranır. Əksinə lipidlərə bir qədər su əlavə etsək, onda sanki mitsellər tərs üzünə çevrilir: onların hidrofob quyruq hissələri yağ fazasında, yüklü hidrofil başcıqları isə mitsellərin daxilində yerləşəcəkdir.



a



б



в

Şəkil 18. Sitoplazmanın membranının quruluşu (elektron mikroskopu ilə müşahidə).

a – membranın elektron mikroskopunda görünüşü: səthində qlikokaliks elementləri görünən ikiqatlı membran. Membranlar arasında şəffaf sahə görünür. x 300000 (B.K.Rollana görə)

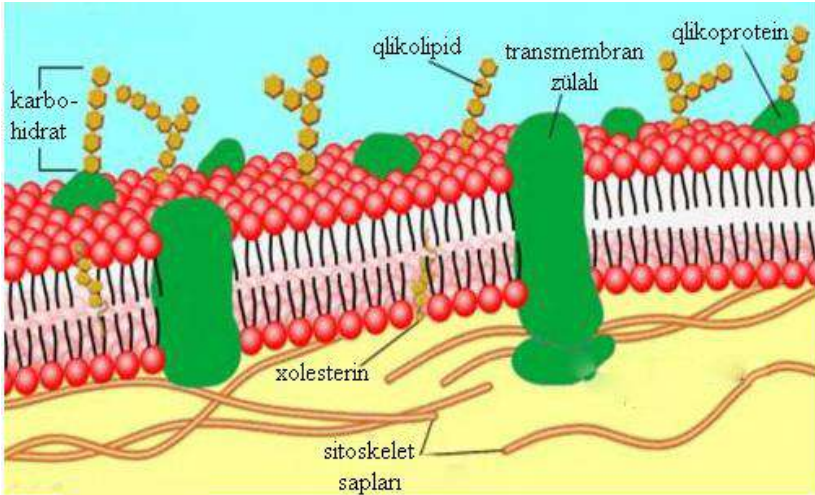
б – плазматик мембранынын molekulyar quruluşu: lipid qatlarında(1) inteğral(2), yarınteğral (3) zülallar yerləşir Lipid qatlarının daxili və xarici səthində əthi zülallar yerləşir (4). Sitoreseptor adlanan qlikokaliksi гликокаликси ямяля зятирян мцряккяб интеграл зцлалларын олигосахарид зянжири (К.де Дцйува зюря).

в – щцсейря сящтиндя йерлящян ресепторлар васитясила харижи сигналларын щцсейря дахилиня щтирилма мяханизми (К де Пцйва)

Hüceyrələrdəki müxtəlif membranlar bir-birindən lipidlərin miqdarına görə fərqlənirlər. Məsələn, plazmatik membranda 35-40%, mitoxondrilərdə isə 27-29% lipid olur. Tərkibində ən çox lipid olan (80%) plazmatik membran sinirlərin miyelin qıلافını əmələ gətirən Şvann hüceyrələrində olur. Eyni zamanda məlum olmuşdur ki, hüceyrə membranları bir-birindən digər tərkibinə görə də fərqlənirlər. Məsələn heyvan hüceyrələrinin membranları xolestrinlə zəngin (~30%) olub, tərkibində lesitin azdır. Əksinə mitoxonridlərin membranı fosfolipidlərlə zəngin, xolestrini isə azdır.

Endoplazmatik şəbəkənin membranında lesitin (fosfotidil xolin) 70%, plazmatik membranda isə 25-30% olur.

Ümumiyyətlə plazmatik membranda xolestrin və sfinqolipidlərin miqdarı çox və eyni zamanda fosfolipidlərin tərkibində isə doymuş və monodoymamış yağ turşuları üstünlük təşkil edir. Mitoxondri, endoplazmatik şəbəkə və bir sıra orqanoidlərin membranında isə xolestrin, sfinqolipidlər az və polidoymamış yağ turşuları isə çox olur. Görünür elə buna görə də plazmatik membranın möhkəmliyi orqanoidlərin membranına nisbətən zəif olur.

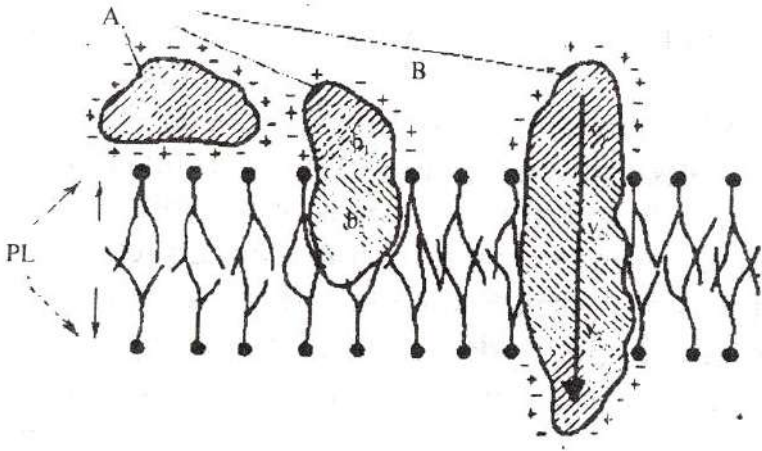


Şəkil 19. Hüceyrə membranının quruluşu.

Membranlar zülal tərkibinə görə də müxtəlif olurlar (Şəkil 18). Zülalların bir hissəsi membran lipidlərilə başcıq hissəsi ilə ion (duz) rabitələri ilə birləşir. Digərləri isə lipidlərin qütblü hissələri (düz) Mg^{++}, Ca^{++} ionları ilə birləşir. Məlum olur ki, membran zülallarının çoxu iki hissədən: elektrik yükü ilə zəngin və qeyri qütblü amin turşularından (qlitsin, alanin, valin, leytsin) ibarət olur.

Belə zülallar membranın yağ qatında elə yerləşir ki, onların qütblü sahələri sanki hidrofob yağ hissəsinin içərisinə daxil olur.

Zülalların hidrofil hissələri isə lipidlərin başcıq hissəsi ilə birləşir və su fazasına doğru yönəlmiş olur (şəkil 19). Ona görə də lipidlərin hidrofob hissələri ilə qarşılıqlı əlaqədə olan belə zülallar praktiki olaraq su fazasına çıxmırlar. Onları ancaq membranı zədələməklə və ya üzvü həlledicilərlə ondan ayırmaq mümkün olur.



Şəkil 20. Zülalların lipid qatı ilə qarşılıqlı təsiri.
A.- ionlarla qarşılıqlı təsirdə olan zülal molekulu; B, V – hidrofil,
(b₁, V₁) hidrofob, (b₂, V₂) PL – zülalların lipidlərlə qarşılıqlı

Zülal

Membran zülalları yerləşməsinə görə üç tipə ayrılırlar: *integral* zülallar, *periferial* zülallar və *bərkidilmiş (ankor)* zülallar. **İntegral zülallar** transmembran zülallar olub adətən membranı kəsib keçir. Belə zülallara müxtəlif transmembran reseptor zülalları ion kanalları və digər mikro və makromolekulların daşınmasını həyata keçirən zülallar, məsələn nukleopor zülalları daxildir. **Periferial zülallar** adətən hüceyrə daxilində membran səthinə ion və hidrogen rabitələri kimi qeyri-kovalent rabitələrlə birləşir. Ona görə də periferial zülallar duz qatılığının artması ilə və xotropik (ion əlaqələrini qıran) maddələrin təsiri ilə asanlıqla dissosiasiya olunurlar. **Bərkidilmiş (ankor) zülallar** kovalent rabitə ilə membran səthində lipid molekullarına birləşirlər. Belə lipidlərdə yağ turşularında (miristil və palmitil turşuları) prenil qrupları, farnezil qrupları geranil qrupları zülalların posttranslyasiya modifikasiyasında uyğun olaraq prenilləşmə, farnezilləşməsinə və geranilləşmə kimi modifikasiyalarına daxil olub zülalları kovalent rabitə ilə membrana bağlayırlar. Bu tip membran zülalları membrandan asanlıqla dissosiasiya olunmurlar.

Membran zülalları bioloji roluna görə üç qrupa bölünür:

1. Ferment zülallar
2. Reseptor zülallar
3. Quruluş zülallar

1. Membran tərkibindəki ferment zülallar miqdarca çox və müxtəlifdir. Məsələn, qaraciyər hüceyrəsinin plazmatik membranında 24 müxtəlif ferment var. Hər bir membranda özünəməxsus ferment dəsti olur. Məsələn, plazmatik membranda K-Na asılı ATP-ə daha çox olub, ionların nəqlində iştirak edir.

Mitoxondri membranında isə elektronları daşıyan ferment zülallar və ATF sintezini təmin edən fosforlaşma, oksidləşmə-fosforlaşma reaksiyalarını yerinə yetirən ATF-sintefaza fermenti olur.

2. Reseptor zülallar bu və ya digər maddələrlə birləşmə qabiliyyətinə malik olub, sanki onları tanıyır. Bu reseptor zülallar hormonlar, viruslar, faqlar və s. üçün qonşu hüceyrələri tanımaq

xüsusiyyətinə malikdirlər. Reseptor zülalların bu xüsusiyyətini təsdiq etmək üçün belə bir maraqlı təcrübə aparmışlar. İki hidranı canlı halda neytral qırmızı və narıncı rənglərlə rəngləmiş və onları ayrı-ayrı qablarda ehməlcə əzərək hüceyrələrini bir-birindən ayıraraq, sonra bir qabda onları qarışdırmışlar. Məlum olduğu kimi hidrada yüksək dərəcədə regenerasiya qabiliyyəti vardır. Bir müddət hidraların qarışığını sakitcə saxladıqdan sonra qırmızı rənglə rənglənən hidraların hüceyrələri regenerasiyaya uğrayaraq bütöv bir qırmızı rənglənmiş hidra, narıncı rənglənən hüceyrələrdən isə narıncı hidra yaranmışdır. Beləliklə hər hidranın hüceyrələrindəki plazmatik membranın reseptor zülalları bir-birini tanımaq vəzifəsini yerinə yetirmişlər.

3. Membranın quruluş zülalları digər zülallara nisbətən az öyrənilmişdir. Məlumdur ki, bu zülallarda geniş hidrofob sahələr mövcuddur. Onların rolu çox güman ki, membranların stabil saxlanmasını təmin etməklə yanaşı, poliferment komplekslərin təşkilində iştirak etməsidir.

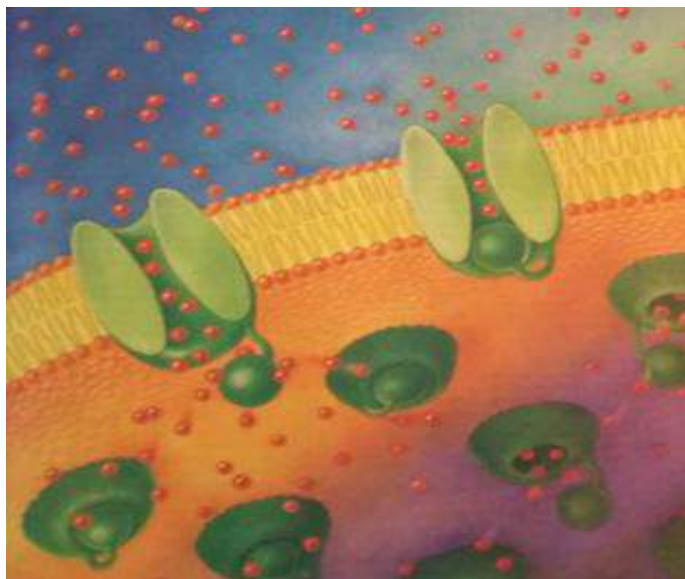
Beləliklə, membranların kimyəvi cəhətdən müxtəlifliyi təkcə lipidlərin deyil, zülalların da müxtəlifliyi ilə əlaqədardır. Odur ki, hüceyrə membranı üçün ümumi cəhət ondan ibarətdir ki, onların hamısı lipoproteid təbiətlidir, fərqli cəhətləri isə zülal və lipidlərin miqdarı və keyfiyyət xüsusiyyətlərinin müxtəlif olmasıdır.

Bəzi membranlarda rast gəlinən karbohidrat komponentləri isə membranda qlipoprotein kompleksinin olmasıdır ki, onlarda zülallarla karbohidratların kovalent rabitələrlə birləşməsindən yaranır. Hüceyrə membranının quruluşuna gəlincə isə, o, üç qatlı lipoproteid təbiətli (sendviç) (zülal-lipid-zülal) xüsusiyyətidir. Elektron mikroskopik tədqiqatlar membranın bu xüsusiyyətini isbat edən dəyərli məlumatlar vermişdir. Elektron mikroskopu vasitəsilə sinirlərin miyelin qlafının ultra quruluşunun öyrənilməsi göstərdi ki, həqiqətən də membran 2,5 nm qalınlığında iki tünd rəngli qatdan və onların arasında yerləşən geniş açıq rəngli qatdan ibarətdir. Sonralar isbat edildi ki, bütün membranlar üç qatdan iki zülal və bir lipid qatından ibarətdir. Maraqlı cəhət odur ki,

membran lipidlərin çox hissəsi (70%) membran zülalları ilə əlaqədə deyil.

Membran zülalları 3 əsas hissəyə bölünür: səth zülalları, integral zülallar, yarımintegral zülallar. Səth zülalları lipid cərgələrinin ya xaricində ya da daxilində yerləşir. Bunlar membranın səthi ilə möhkəm birləşməyiblər. Integral zülallar hər iki lipid cərgəsindən keçir, yarımintegral zülallar isə lipid cərgələrinin ancaq birində yerləşir. Funksiyalarına görə membran zülalları zülal-ferment, zülal reseptor, qoruyucu və struktur zülal ola bilər. Zülal molekulları lipid cərgələrində mozaik yerləşir və “lipid dənizində aysberq kimi üzülər”. Göstərdiyimiz bioloji membran quruluşu maye mozaik quruluş adlanır. Öz növbəsində lipid molekulları bir-birinə paralel, hüceyrə səthinə isə perpendikulyar vəziyyətdə yerləşmişdir. Hər iki sıra lipid molekullarının elektrik yükünə malik olmayan hidrofob (su sevməyən) ucları bir-birinə, elektrik yüklü hidrofil ucları isə xarici və daxili zülal qatlarına yönəlmişdir. Belə quruluş elementar bioloji membranlar üçün ümumi olub, bütün hüceyrələrdə eynidir. Sitoplazmatik membran hüceyrənin daxilinə və içərisinə doğru yönəlmiş büküşlər (mikroxovcuqlar) əmələ gətirə bilər. Bunlar hüceyrənin ümumi səthini böyüdür və beləliklə hüceyrə möhtəviyyəti ilə xarici mühit arasında gedən maddələr mübadiləsini sürətləndirir. Hüceyrə membranı yarımkeçirici xüsusiyyətə malikdir. Xarici mühitlə hüceyrə arasındakı mübadilə proseslərini tənzim edir və hüceyrənin daxili mühitini sabit saxlayır. Maddələrin xarici mühitdən hüceyrəyə və hüceyrədən xarici mühitə keçməsi fəal və passiv keçiricilik vasitəsilə yerinə yetirilir (şəkil 21). Maddələrin hüceyrəyə fəal keçiriciliyi molekulun ölçüsünün membran məsamələrinin ölçüsündən böyük olduğu halda belə, eləcə də maddə qatılığı qradientinin əksinə maddələrin hüceyrəyə daxil olmasını təmin edir ki, bu zaman ATF enerjisi sərf olunur. Passiv keçiricilik isə diffuziya yolu ilə faqositoz və pinositoz, eləcə də rofeositoz vasitəsilə həyata keçirilir. Əslində pinositozla rofeositoz bir-birindən az fərqlənir. Belə ki, pinositoz duru maddələrin hüceyrə

membranı daxilə qatlanması ilə hüceyrəyə daxil olmasıdırsa, rofesitoz membrana yapışmış ən kiçik hissəciklərin həmin membranın büküşlərinin dibinə yapışmış hissəciklərin, büküşün dibi ilə birlikdə membrandan ayrılması və hüceyrəyə daxil olması prosesidir. Odur ki, rofesitoz hadisəsi pinositozdan hüceyrə tərəfindən qəbul edilən hissəciklərin submikroskopik ölçüləri və yüksək sıxlığı ilə fərqlənir. Faqositoz, pinositoz və rofesitoz birlikdə endositoz adlanır.



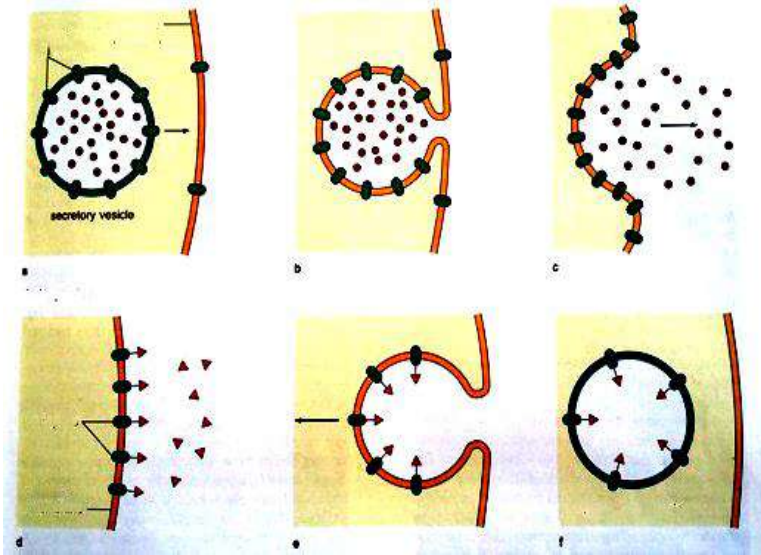
Şəkil 21 .Hüceyrə membranında maddələrin nəql olunması

Hüceyrə membranının hərəkəti və xaricə qatlanmaqla hüceyrəyə lazım olmayan maddələrin kənar edilməsi isə ekzositoz adlanır (şəkil 22).

Biooloji membranların funksiyaları:

1. Ayrıcı funksiyası – hüceyrəni xarici mühitdən, nüvəni sitoplazmadan, orqanoidlərin tərkibini onların mikromühitindən və s. ayırır.

2. Qoruyucu funksiyası – hüceyrənin daxili mühitini xarici faktorların ziyanlı təsirindən qoruyur.
3. Reseptor funksiyası – (bax səh.29).
4. Daşıyıcı funksiyası – hüceyrəyə maddələrin daşınması- endositoz, maddələrin hüceyrədən daşınması-ekzositoz.
5. Hüceyrəarası əlaqələrdə iştirak edir – hüceyrəarası əlaqələrin yaradılmasını və hüceyrələr arasında distant əlaqələni təmin edir.

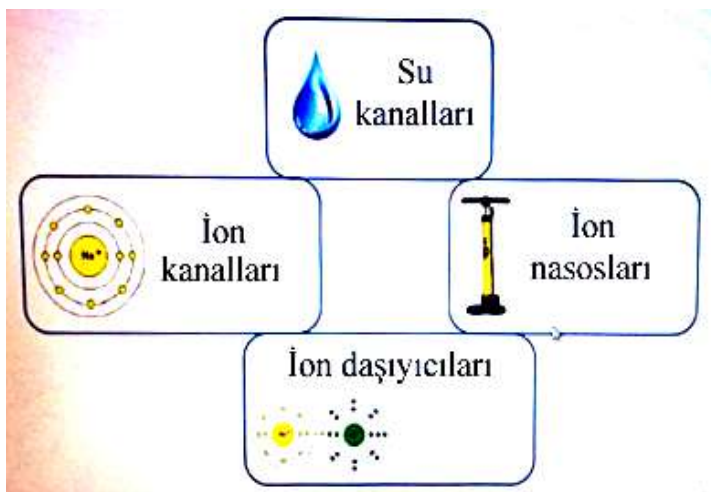


Şəkil 22. Maddələrin hüceyrə daxilinə (endositoz) və hüceyrədən xaricə (ekzositoz) daşınması.

Membranın nəql etmə mexanizmi

İon kanallarının (İK) hüceyrənin normal fəaliyyətində əhəmiyyəti çox böyükdür. Onlar hüceyrə ilə xarici mühit arasında maddələr, enerji və məlumat mübadiləsinin saxlanması iştirak edirlər. Məsələn, ion kanalları sinir və əzələ hüceyrələrində oyanma, tormozlanma, xarici siqnalların qəbulu və onlara cavabı uyğun reseptorlarla birlikdə təmin edirlər (Şəkil 23). Bilavasitə İK-ı

oyanmanı oyanmış neyronlardan sinaptik ötürmə ilə digər hüceyrələrə verirlər.



Şəkil 23. Membranın nəql etmə mexanizmi

Ümumiləşdirərək demək olar ki, orqanizmdə ən mühüm fizioloji proseslər ion kanalları ilə başlayır, davam edir və reallaşır. Membranın ion kanalları ionların hüceyrəyə və hüceyrədən xaricə hərəkətini təmin edən müxtəlif diametrlilik kiçik zülal borulardan ibarətdir. İonların ion kanalları ilə hərəkəti hüceyrə daxilində və xaricində ion qatılığının, membranda isə elektrik potensialının dəyişməsinə səbəb olur. İK-dan başqa plazmatik membranda müxtəlif maddələrin daşınmasında iştirak edən digər nəql edici sistemlər var. Belə ki, maddələrin daşınmasında xüsusi zülallar və ya translokazalar iştirak edir. İK-dan fərqli olaraq translokazalar maddələrin daşınma prosesində konformasiyon dəyişikliklərə uğrayırlar. İK-nı ətrafında zülal “saplar” yerləşmiş “dəlilik” və ya “məsamə” kimi qəbul etmək olar. Bu məsamələr təsirdən asılı olaraq müəyyən qədər genişlənmə və ya daralabilir. Kanallar müxtəlif quruluşa və formaya malik olduqları üçün fərqli keçiricilik intensivliyinə, tənzimlənmə və tənzimləmə mexanizminə malikdirlər.

İon kanalları – inteqral zülallardan təşkil olunmuş, hüceyrə ilə mühit arasında (hüceyrəarası sahə) K^+ , Na^+ , H^+ , Ca^+ , Cl^+ və həmçinin su molekullarının keçiriciliyini təmin edir. Membranda akvaporin adlanan su kanalları mövcuddür. Bunları ion kanalları adlandırmaq olmaz. Akvaporin – zülal kanallar silindrik quruluşa malikdir, ionlar üçün keçirici olmayan bu kanallar vasitəsi ilə ancaq su molekulları keçə bilər.

PLAZMATİK MEMBRANIN İXTİSASLAŞMIŞ QURULUŞ VAHİDLƏRİ

Bir çox heyvan hüceyrələrinin plazmatik membranları müxtəlif çıxıntılar əmələ gətirirlər. Çox vaxt həmin mürəkkəb çıxıntılar sitoplazmanın xüsusi quruluş vahidləri olan mikroborular, mikrotükcüklər, fibrillər daha mürəkkəb quruluşlu kirpiklər, qamçılar və s. əmələ gətirirlər.

Mikrotükcüklər ən çox böyrək və bağırsağ epiteli hüceyrələrində rast gəlinir, onlar silindrşəkilli olub, üzəri membranla örtülmüş olur. Mikrotükcüklərin qalınlığı 100 nm olur. Müxtəlif tipli hüceyrələrdə mikrotükcüklərin sayı və uzunluğu müxtəlif olur. Bağırsağ epitelisində hər hüceyrədə 3000-ə qədər mikrotükcüklər olur. Mikrotükcüklər arasındakı dar sahə və qalın qlikokaliks membranda özünə məxsus ələk əmələ gətirir ki, buradan da sorulma prosesində müxtəlif maddələr keçir.

Bir çox toxumalarda mikrotükcüklərin sayı və ölçüsü hüceyrənin həyat fəaliyyətinin müxtəlif dövrlərindən asılı olaraq dəyişir. Məsələn, qalxanvari vəzi hüceyrələrinin sakitlik dövründə mikrotükcüklərin sayı az, ölçüsü kiçik olur, lakin vəzin fəallaşması, intensiv hormon ifraz etdiyi və onu qana ötürdüyü vaxt onların ölçüsü böyüyür və sayı artır. Mikrotükcüklərin hüceyrədə rolu dəqiq öyrənilməsə də, məlumdur ki, onlar hüceyrənin sorulma sahəsini artırır. Bu xüsusilə sorulma funksiyasını yerinə yetirən hüceyrələrdə daha çox rast gəlinir. Məsələn: bağırsağ epitelisində 1 mm² membran sahəsində $2 \cdot 10^8$ mikrotükcük olur. Plazmatik membran çıxıntılarında ən geniş yayılan kirpik və qamçılardır. Kirpik və qamçılar da membranla örtülüdür. Kirpiyin diametri 200 nm, uzunluğu isə 20 mkm olur. Hüceyrədə kirpiklərin miqdarı

dəyişkəndir. Əgər kirpik təkdirsə və iridirsə o qamçı adlanır. Onun uzunluğu 2 mkm-dən 2 mm-ə qədər ola bilər.

Kirpik və qamçılar heyvan hüceyrələrində geniş yayılmışdır. İnfuzorda hər hüceyrədə yüzlərlə və minlərlə kirpik olur. Onlar hərəkət funksiyalarını yerinə yetirirlər. Bitkilərdə onlar erkək cinsi hüceyrələrində rast gəlinir. Çılpaqtoxumlu və Örtülüttoxumalarda kirpik və qamçılar olmur.

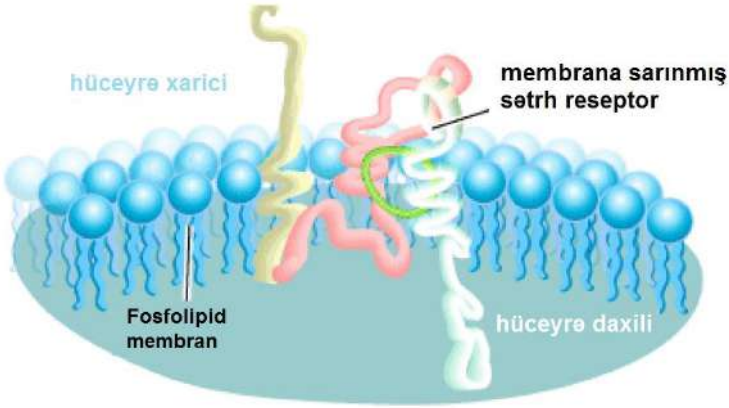
Kirpik və qamçıların quruluşu, vəzifələri hüceyrələrin xüsusi orqanoidləri bəhsində verilmişdir.

SİTORESEPTOR ANLAYIŞI

Reseptorlar-kimyəvi təbiətinə görə hüceyrədə müəyyən spesifik funksiyalar yerinə yetirən xüsusi zülallardır. Onlar hüceyrənin səthində, sitoplazmada, nüvədə yerləşərək hormonlar neyromediatorlar, böyümə faktorları, sitokinlər və ya hüceyrənin təsirinə digər xarakterik reaksiyalar göstərilir. Özlərinin lokalizasiyasından asılı olaraq onları iki yerə bölmək olar: səthi reseptorlar və hüceyrədaxili reseptorlar. Hüceyrədaxili reseptorlar sitoplazmatik və nüvə reseptorlarına bölünürlər. Səthi reseptorlar sitomembranın xarici zülallarından və qlkokaliksdən yaranırlar. Onlar polyar liqandlar (hormonlar, neyromediatorlar, böyümə faktorları və s.) üçün nəzərdə tutulub hüceyrə daxilinə keçə bilmirlər, öz təsirlərini xarici reseptorlarla və ikinci ötürücü vasitələrlə göstərilir. Reseptorlar funksiyalarına görə katalitik reseptorlara, ion kanalları ilə əlaqəli olan reseptorlara, K- zülallarla əlaqəli olan reseptorlara və sitoskeleti hüceyrəkənarı matrikslə əlaqələndirən reseptorlara bölünürlər.

Yağda həll olan siqnallar, məsələn hormonlar və bəzi vitaminlər sadəcə olaraq membrandan diffuziya edə bilirlər. Onların reseptor zülalları, adətən hüceyrə daxilində olur. Əksinə, siqnalların böyük əksəriyyətinin liqandı suda həll olan komponentlər və ya fiziki təsirlərdir, ona görə də onlar membranın lipid təbəqələrini kəsin hüceyrə daxilinə keçə bilmirlər. Buna görə də onların reseptorları membrana sarınmış olurlar və hüceyrə səthi reseptorları adlandırılır. Hüceyrə səthi reseptorları zülal molekulları olub üç rayondan təşkil olunmuşlar: (1) transmembran spiral rayon; (2) hüceyrəxarici

ilgəklər; və reseptorun N-sonluğu (3) hüceyrədaxili sitoplazmatik ilgəklər və reseptorun C-sonluğu. Bu zülallar hüceyrəxarici ilgəklərlə liqandlardan alınmış siqnalları hüceyrə daxilinə ötürür və hüceyrədaxili ilgəklərlə siqnallar ilkin siqnal mesencərlərinə (vasitəçilərinə) ötürülür .



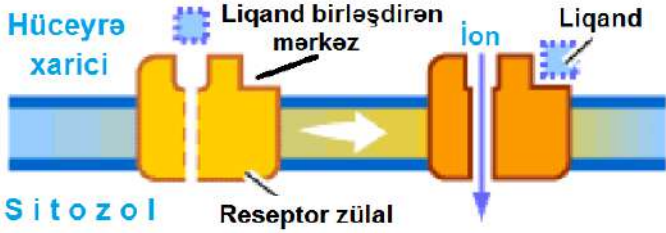
Şəkil 24. Hüceyrə səthi reseptorlar. Bu reseptorlar membrana sarınaraq hüceyrə xaricində olan siqnalları təyin edib onları hüceyrə daxilinə ötürürlər.

Hərçənd ki, hüceyrə səthi reseptorlar siqnalları qəbul edib hüceyrə daxilində ötürmək yollarına görə fərqlənirlər, amma bütün eukariotik reseptorlar əsasən üç fərqli böyük ailəyə bölünürlər:

1. İon kanalları ilə əlaqəli reseptorlar;
2. G-zülallarla əlaqəli reseptorlar;
3. Fermentlə əlaqəli reseptorlar.

İon kanalları ilə əlaqəli reseptorlar bir qayda olaraq kimyəvi siqnalları elektrik siqnallarına çevirir. Bunlar çox tez təsir göstərən siqnal yoludur, yəni liqandın verdiyi qıcığa qarşı cavab millisaniyədən az müddətə hazırlanır. Kimyəvi siqnallar neyrotransmitterlər şəklində ion kanalları ilə ötürülür, bu zaman membranın hər iki tərəfində membran potensiallarının dəyişməsi ilə elektrik yükündə voltaj fərqi yaranır. Bir qayda olaraq bu, neyrotransmitterlərin reseptora birləşdiyi zaman baş verir, nəticədə yaxınlıqdakı ion kanallarının quruluşunun dəyişilməsi ilə Na^{2+} , K^{+} ,

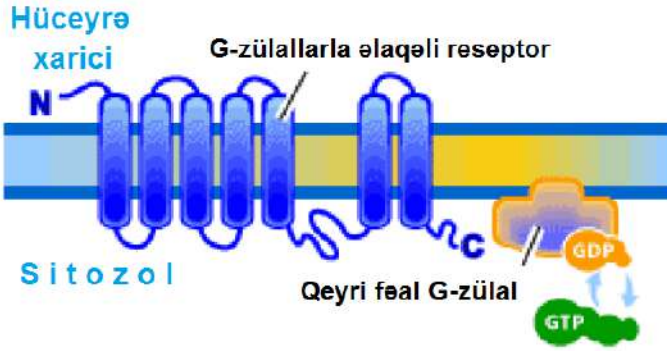
Ca^{2+} , və ya Cl^{-} ionlarını membrandan keçməsi tənzimlənir. İon axınındakı dəyişilmələr isə öz növbəsində yaranmış voltaj fərqi kəməyi ilə sinir impulsu yaradır (Şəkil 25).



Şəkil 25. İon kanalları ilə əlaqəli reseptorlar

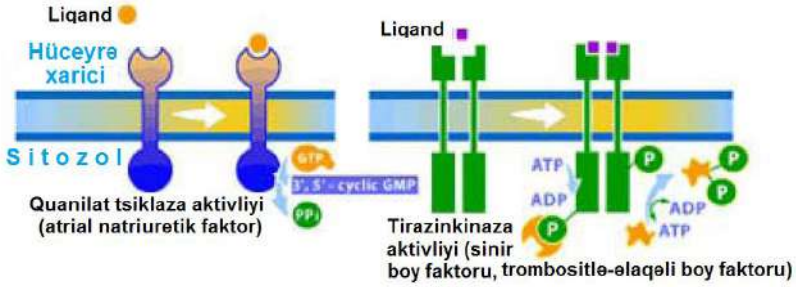
G-zülallarla əlaqəli reseptorlar, siqnal reseptordan daxili mesencirlərə (vasitəçilərə) ötürülür. Bunlar ən çox müxtəlifliyə malik olan reseptorlar ailəsidir, güman olunur ki, bu ailənin nümayəndələrinin sayı mindən artıqdır. Bunlara müxtəlif tipli reseptorlar o, cümlədən görmə reseptorları, adrenargik və başqa hormonal reseptorlar, odorant (iy və dad bilmə) reseptorlar və sair aiddirlər. Bu ailəyə daxil olan bütün reseptorlar 7 transmembran spirala, üç hüceyrəxarici ilgəyə və N-terminal ilgəyinə və üç hüceyrədaxili ilgəyə və C-sonluq ilgəyinə malikdirlər. Bu ailənin bütün nümayəndələri N-sonluğa yaxın zonada 1-dən 3-ə qədər qlikozilləşmə sayına malikdirlər. Reseptor zülalın qlikozilləşməsi güman olunur ki onun membranda stabilliyini artırır. Çox geniş müxtəlifliyə malik olan kimyəvi və fiziki siqnalılar bu reseptorlarla qəbul olunur. Bu zaman liqand reseptorun hüceyrəxarici ilgəkləri ilə (məsələn adrenargik reseptorlarda olduğu kimi) və ya transmembran spiraldə olan piqment molekulu ilə (məsələn rodopsinlərdə olduğu kimi) əlaqədə olaraq reseptorun konformasiyasında dəyişikliyə səbəb olur. Bu dəyişiklik siqnalın hüceyrədaxili ilgəklərlə yaxınlıqda, membrana birləşmiş birinci siqnal mesencerinə (vasitəçisinə) – qüanin nukleotid birləşdirən heterotrimer zülalına (G-zülal) ötürülməsinə səbəb olur. G-zülallar bir α subvahiddən və bir-birindən ayrılmayan heterodimer β, γ -subvahidlərindən təşkil olunmuş heterotrimerdirlər. Qeyri-aktiv vəziyyətdə G-zülalın α -subvahidi

GDP birləşmiş vəziyyətdə olur. Reseptorla fəallaşmış G-zülaldə α -subvahid GDP-ni buraxıb GTP ilə birləşir ki, bu da onun β, γ -dimerdən ayrılmasına səbəb olur və ayrılmış α -GTP reseptordan alınmış siqnalı ikinci mesencerlərə (vasitəçilərə) ötürür (Şəkil 26). Quruluşuna görə bu tipli siqnal zülalları bakteriyalarda da tapılmışdır.



Şəkil 26. G-zülallarla-əlaqəli reseptorlar

Fermentlə əlaqəli reseptorlar biokimyəvi fəallığın artmasında iştirak edir. Bu tip reseptorlar adətən boy faktorları ilə verilən siqnalların ötürülməsində iştirak edirlər və bu siqnallara cavab reaksiyasının hazırlanması kifayət qədər yavaş gedir. Çün ki, bu reseptorlara hüceyrə daxilinə ötürülən siqnallar müxtəlif proteinkinazalar sırasından keçərək hüceyrə nüvəsinə ötürülür və nəticə isə siqnala cavab olaraq genetik informasiyanın ekspressiyasına transkripsiya səviyyəsində nəzarət olunur. Bu ailəyə daxil olan bütün reseptor zülallar ancaq bir transmembran spirala və böyük hüceyrəxarici və böyük hüceyrədaxili domenlərə malikdirlər. Hüceyrədaxili domen özü proteinkinaza aktivliyinə malikdir və hədəf zülalada (mesencerdə) tirazin qalıqlarının fosforlaşmasını kataliz edir. Fosforlaşma zamanı bu reseptorlardan bəziləri ATP bəziləri isə GTP istifadə edirlər (Şəkil 27). Bu tip reseptorlar siqnal ötürərkən membranda homodimer əmələ gətirirlər, amma bəzən bunlar trimerlər pentamerlər və heksamerlərə qədər cütləşirlər, məsələn apoptozun tənzimlənməsində olduğu kimi.



Şəkil 27. Fermentlə-əlaqəli reseptorlar

Məlum olduğu kimi qlikokaliks bir neçə mono (oligo) saxarid sahələrdən ibarət olan xüsusi antenalar yaradır. Bu sahələr müxtəlif kimyəvi maddələrlə əlaqə yarada bilər. Antenalar müxtəlif xarici siqnalı: hormon molekullarını, neyromediatorları, böyümə faktorlarını, sitokinləri yad genetik maddələri və s. tanıya bilər. Reseptor zülallar və karbohidrat sahələr adətən fermentlərlə (katalik reseptorlar) bağlı olur.

Belə reseptor zülallar reseptor və katalitik sahələr daşıyırlar. Məsələn, proteinkinazalardan Tirozinkinoza. Bu fermentlər hüceyrədaxili zülalları fəallaşdırır, bu da ikinci əlaqələndiricinin (messenger) yaranmasına səbəb olur, nəticədə xarici siqnal hüceyrəyə ötürülərək onun metabolizmini dəyişir, mübadilə prosesi, sekret sintezi güclənir və ya zəifləyir. Bu şəkildə insulin, boyatma faktoru reseptorları və s. qurulub (Şəkil 27). Membran reseptorları müəyyən ionlar üçün membranın keçiriciliyini dəyişə bilər, bu da elektrik impulsunun formalaşmasına səbəb olur. Bunlar ion kanalları ilə bağlı olan reseptorlar adlanır.

Reseptorlar həmçinin hüceyrəyə müxtəlif molekulların daxil olmasına nəzarət edir və hüceyrə kənarı matriksi sitosklet komponentləri ilə birləşdirir (hüceyrəxarici matriksi sitoskletlə əlaqələndirən reseptorlar). Bu reseptorlara inteqrinləri misal göstərmək olar.

İnteqrinlər-transmembran zülallarıdır, onlar hüceyrəxarici matriks molekullarını (əsasən fibropektin və laminin) qəbul edirlər. Fibropektin öz növbəsində hüceyrə kənarı matriksin digər molekulları ilə (fibrin, kollagen, qeparin və s.) inteqrin isə bir sıra zülallar vasitəsilə sitoskletlə əlaqə yaradır. Beləliklə, hüceyrə kənarı

matriksin təsiri sitosklet komponentlərinə ötürülə bilər. Bu növ reseptorların qıcıqlanmasından membranaltı qatın vəziyyəti dəyişə bilər, nəticədə hüceyrə hərəkətə başlayır, habelə ekzositoz, lendositoz və başqa fəaliyyət növləri fəallaşır.

Səthi reseptorların xüsusi növü zülallarla bağlı olan reseptorlardır. Bu transmembran zülallar ion kanalları ilə ya da müəyyən fermentlər ilə əlaqəli ola bilər. Zülalları ilə bağlı olan bu reseptorların iki sahəsi var: Sıqnal molekulları ilə əlaqəsi olan reseptor hissə və zülalların a,b,c hissələri ilə əlaqədar olan hissəsi.

Sıqnalla aktivləşmiş reseptor (məsələn β - və ya α -adrenorqik reseptorlar) G_{α_s} və ya G_{α_i} zülalla əlaqədə olub onu aktiv vəziyyətə gətirir. Aktivləşmiş G_{α_s} -GTP yaxınlıqda olan transmembran adenilatsiklazanı fəallaşdırır, sonuncu isə ATP-dən ikinci messengeri cAMP-i sintez edir. cAMP-nin artması cAMP-asılı olan proteinkinazanı (proteinkinaza-A və ya PKA) fəallaşdırır. PKA isə sıqnalı bir neçə istiqamətdə ötürə bilər. Bunlara biri sıqnalın Ca^{2+} -kalmomodulinlə ötürülmədir, bu hüceyrənin sitoplazması daxilində baş verir. Ca^{2+} -kalmomodulin ion kanallarının fəaliyyətində də iştirak edir, məsələn ürək əzələlərinin yığılmasında əhəmiyyətli olan Ca^{2+} kanalının fəaliyyətində. Digər sıqnal yolu isə PKA-dan β -arrestin vasitəsi ilə sıqnalın nüvəyə ötürülməsidir. Bu zaman β -arrestin öz yolunda c-Jun-kinaza kaskadını aktivləşdirir. Digər tərəfdən β -arrestin c-Src proteinkinazasını aktivləşdirir, sonuncu isə MAP-kinaza kaskadının aktivləşməsinə səbəb olur. C-Jun kinaza və MAP-kinaza kaskadları isə bir sıra əsas transkripsiya faktorlarının fosforlaşmasına səbəb olurlar.

Sıqnal molekulu ilə bağlandıqdan sonra zülal sıqnalı sitolemma ilə əlaqəli olan fermentə ötürür ki, o da öz növbəsində ikinci ötürücü 3',5'-tsiklik adenozinmonofosfat sintez edir. İkinci ötürücü rolunda həmçinin kalsium molekulları da iştirak edə bilər.

Zülallarla bağlı reseptorlar vasitəsilə əksər hormon və neyromediatorların hüceyrəyə təsiri baş verir.

Hüceyrədaxili reseptorlar hüceyrənin daxilində-hialoplazmadan orqonoidlərin membranında (sitoplazmatik reseptorlar), və nüvədə (nüvə reseptorları) yerləşirlər.

Onlar polyar olmayan hormonlar və başqa bioloji fəal maddələr üçün nəzərdə tutulub, (steroid və tireoid hormonları) asanlıqla hüceyrə daxilinə diffuziya edirlər. Hüceyrədə nüvə reseptorları funksiyasına görə xüsusi ilə seçilir. Onlar

steroid, tireoid hormonları və vitamin D-3-lə bağlı olur. Belə reseptorların molekulları iki sahədən ibarət olur: hormonlarla rabitəyə girə biləcək sahə və nüvədəki DNT-nin xüsusi sahələri ilə qarşılıqlı təsirdə ola bilən sahə. Nüvə reseptorlarını transkripsiya faktorları adlandırmaq olar. Onlardan bəzilərini protoonkogenlər hədəf orqanların hüceyrələrinin differensiasiyası və hüceyrəarası əlaqələri idarə edən normal genom genlərinə aid etmək olar.

Protoonkogenlərdə baş verən somatik mutasiyalar nəticəsində hüceyrələrin bədxassəli hüceyrələrə çevrilmə ehtimalı var.

Hüceyrə daxili reseptorlar həmçinin orqonoidlərin membranlarında yerləşə bilərlər, məsələn: mitoxondriyənin membranlarında tireoid hormonlara həssas reseptorlar yerləşir.

Ümumiyyətlə səth reseptorların fəaliyyətini işıqlandırmaq üçün hüceyrə adqeziyası anlayışında geniş istifadə edilir.

Adqeziya - bir-birini tanıyan hüceyrələrin hüceyrə və hüceyrəxarici matriksdə yerləşən spesifik qlikoproteinlərin qarşılıqlı təsir prosesidir. Belə hallarda əgər qlikoproteinlər birləşmə əmələ gətirərsə, adqeziya baş verər və sonra hüceyrəarası yaxud hüceyrə və hüceyrəxarici matriks arasında möhkəm əlaqələr formalaşacaq. Bütün hüceyrə adqeziyası molekullarını beş sinfə bölmək olar.

1. Kadqerinlər- bunlar transmembran qlikoproteinləridir, adqeziyaya üçün kalsium ionlarından istifadə edirlər. Kadqerinlər sitosketin qurulmasına və hüceyrələrin digər hüceyrələrlə əlaqə yaratmasına cavabdehdir.
2. İnteqrinlər-hüceyrəkənarı matriksin zülalları (fibropektin, laminin və s.) üçün membran reseptorlarıdır. İnteqrinlər hüceyrədaxili zülalların, vinkulin, x-aktinin vasitəsi ilə hüceyrəkənarı matriksə sitosketinlə birləşdirirlər. Onlar hüceyrə-hüceyrəkənarı və hüceyrələrarası adqeziyası molekulları kimi fəaliyyət göstərirlər.
3. Selektinlər-damarlarda leykositar- endotel əlaqəni və leykositlərin damar divarlarından toxumalara keçməsinə təmin edir.
4. İmmunoqlobulinlər – bu molekullar immun reaksiyalarda, embriogenezdə və yaraların sağalmasında mühüm rol oynayırlar.
5. Həminq-molekulları limfositlərin endotellə əlaqələrini təmin edir, onların immun reaksiyalarına, cavabdeh olan orqanlara daşınmasını və məskunlaşmasını həyata keçirirlər. Beləliklə,

adqeziya prosesi ümumi bioloji proseslərin, yəni embriogenez, immun reaksiyaları, böyümə, regenerasiya və s. normal gedişi üçün çox vacibdir. Onlar həmçinin hüceyrədaxili və toxuma homeostazının tənzimlənməsində böyük rol oynayırlar.

HÜCEYRƏNİN KİMYƏVİ VƏ FİZİKİ-KİMYƏVİ TƏŞKİLİ

Hüceyrədaxili quruluş komponentlərinin dəqiq «iş bölgüsü» mövcuddur. Məsələn, mitoxondridlərdə üzvü maddələr oksidləşir və ATF (adenozintrifosfat turşusu) əmələ gəlir, ribosomlarda zülal sintez olunur, nüvədə DNT (dezoksiribonuklein turşusu) toplanır, fəaliyyət göstərir, xüsusi ferment sistemi işləyir və s. Bu reaksiyaların nəticəsində hüceyrəyə xas olan zülallar sintez edilir, həmin xassə hüceyrədən hüceyrəyə ötürülür və s. Ona görə də hüceyrə daxili vahidlərin özləri kimyəvi xüsusiyyətlər daşıyırlar. Kütləvi ədəbiyyatda hüceyrəni zavoda və ya laboratoriyaya bənzədirlər ki, burada eyni zamanda minlərlə reaksiyalar gedir. Xarici mühitdən fasiləsiz olaraq maddələr hüceyrələrə daxil olur, hüceyrədə kimyəvi dəyişikliyə uğrayır, hüceyrə tərəfindən istifadə olunur, hüceyrənin həyat fəaliyyəti proseslərində alınan məhsullar isə hüceyrə tərəfindən xarici mühitə ötürülür. Hüceyrənin bir yerində maddələr dərin kimyəvi dəyişikliyə uğrayır, parçalanır, digər yerində sadə molekulalardan mürəkkəb maddələr sintez olunur və s.

Deyilənlərdən aydın olur ki, hüceyrələrdə gedən prosesləri öyrənmək üçün, hüceyrənin kimyəvi tərkibi ilə tanış olmaq lazımdır. Adətən hüceyrənin kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi sahəsi hüceyrənin biokimyası və ya biokimyəvi sitologiya sahəsi adlanır. Biokimyəvi sitologiya ümumi biokimyadan təşəkkül edir və onunla sıx surətdə əlaqədardır.

Biokimyayın inkişafının ilk mərhələlərində hüceyrənin kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi üçün ya bütün orqanizm və ya da iri bir toxuma hissəsi götürülüb kimyəvi cəhətdən analiz edilirdi. Elmin ilk inkişaf mərhələlərində bir sıra qiymətli faktlar toplanmasına baxmayaraq, sonradan məlum oldu ki, bu cür tədqiqat nəticəsində hüceyrənin sırf kimyəvi təbiəti haqqında fikir söyləmək çətin olur.

Çunki toxumada müxtəlif hüceyrələrin kimyəvi tərkibinin qarışığı analiz edilirdi. Tədricən elə üsullar işlənib hazırlandı ki, onlar hər bir hüceyrənin ayrılıqda kimyəvi təbiətini öyrənməyə imkan verdi. Bu cəhətdən insulinin kəşfi və mədəaltı vəzidən ayrılması tarixi çox maraqlıdır. Hələ çoxdan məlum idi ki, mədəaltı vəzi insulin adlı hormon sintez edir. Lakin onu mədəaltı vəzindən ayırmaq cəhdləri həmişə uğursuzluqla nəticələnirdi. Buna səbəb o idi ki, insulin ekstraktı almaq üçün bütöv mədəaltı vəzi götürüldülər. Mədəaltı vəzi isə məlum olduğu kimi insulindən başqa digər zülalları, o cümlədən insulin parçalayan tripsin fermenti də sintez edir. Ona görə də təmiz insulin almaq mümkün olmurdu. Sonralar sitoloq və histoloqların birgə səyi ilə yeni doğulmuş heyvanların mədəaltı vəzisinə istifadə edilirdi. Belə ki, yeni doğulmuş heyvanların mədəaltı vəzisinə hələ tripsin ifraz edən hüceyrələr fəaliyyətdə olmur. Beləliklə, şəkər xəstəliyinin müalicəsində istifadə edilən fəal insulin ayrıldı. Beləliklə, biokimyəçilər toxumaların analizindən hüceyrələrin kimyəvi analizinə keçdilər. Hüceyrənin kimyəvi tərkibinin öyrənilməsi üçün yeni mikroüsullar işlənib hazırlandı. Mikroskop biokimyəçilərin əsas cihazlarından birinə çevrildi. Beləliklə, tədricən nəinki ayrı-ayrı hüceyrələrin kimyəvi tərkibi, hətta ayrı-ayrı hüceyrə komponentlərinin də kimyəvi tərkibini öyrənmək mümkün olmuşdur.

HÜCEYRƏNİN KİMYƏVİ TƏRKİBİ

Müxtəlif hüceyrələr kimyəvi cəhətdən çox oxşarırlar. Belə ki, bitki və heyvan, mikroorqanizmlərin hüceyrələri oxşar maddələrdən təşkil olunmuşlar. Kimyəvi cəhətdən insan, heyvan, bakteriya və s. hüceyrələrində eyni elementlərə, maddələrə rast gəlinir. Əlbəttə miqdarca həmin maddələr müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif olur. Hüceyrələrin tərkibindəki elementlər 1-ci cədvəldə verilmişdir.

Cədvəl 1

№	Kimyəvi element	İşarəsi	Təxmini miqdarı%	Hüceyrə və orqanizm üçün əhəmiyyəti
1.	Oksigen	O	65-75	Suyun və üzvi maddələrin tərkibinə daxildir. Hüceyrə və toxumalarda oksidləşmə

				prosesində iştirak edir.
2.	Karbon	J	15-18	Bütün üzvi maddələrin tərkibinə daxildir. Qanın PH-nin, müvazinət vəziyyətində saxlanmasını təmin edən bufer sistemlərinin tərkibinə daxildir.
3.	Hidrogen	H	8-10	Suyun və üzvi maddələrin tərkibinə daxildir.
4.	Azot	N	1.5-3.0	Aminturşular, nuklein turşuları, ATF, xlorofil, hemoqlobin, ferment və vitaminlərin tərkibinə daxildir.
5.	Kalsium	Ja	0.04	Bitkilərdə hüceyrə divarının, sümük və dişlərin tərkibinə daxildir. Qanın laxtalanmasını sürətləndirir.
6.	Fosfor	P	0.20-1.00	Sümük toxumasının tərkibində, dişlərin üst qatı, müxtəlif turşular, ATF və bir sıra fermentlərdə rast gəlinir.
7.	Kükürd	S	0.15-0.20	Sistein, sistin və metionin amin turşuları, B vitamini və bir sıra fermentlərin tərkibinə daxildir.
8.	Kalium	K	0.15-0.40	Hüceyrədə ionlar şəklində təsadüf olunur. Zülal sintezi fermentlərini sürətləndirir. Ürəyin normal fəaliyyətini təmin edir və fotosintezdə iştirak edir.
9.	Xlor	Jl	0.15-0.10	Qanın tərkibində var. Mədə şirəsində, xlorid turşusunun tərkibində olur.
10.	Natrum	Na	0.02-0.03	Hüceyrədə təkcə ionlar şəklində rast gəlinir. Ürəyin normal fəaliyyətini təmin edir. Hormonların sintezində iştirak edir.
11.	Maqnezium	Mg	0.02-0.03	Xlorofil molekuluna daxildir. Sümük və dişlərin tərkibində

				var. Enerji mübadiləsini aktivləşdirir.
12.	Yod	C	0.0001	Hormonların tərkibində olur.
13.	Dəmir	Fe	0.01-0.15	Fermentlərin tərkibinə daxildir, hemoqlabin, mioqlabin və xlorofilin biosintezində iştirak edir. Tənəffüs və fotosintezdə iştirak edir.
14.	Mis	Ju	$2 \cdot 10^{-4}$	Onurğasızlarda hemosianin tərkibinə daxildir. Laxtalanma, fotosintez və hemoqlobinin sintezində iştirak edir.
15.	Manqan	Mn	$1 \cdot 10^{-3}$	Fermentlərin aktivliyini artırır.
16.	Molibden	Mo	$2 \cdot 10^{-2}$	Bir sıra fermentlərin tərkibinə daxildir.
17.	Kobalt	Jo	0.0002	B_{12} -nin tərkibinə daxildir. Eritrositlərin inkişafında iştirak edir.
18.	Bor	B	$1 \cdot 10^{-3}$	Bitkilərdə böyüməyə təsir edir. Tənəffüsü aktivləşdirir.
19.	Sink	Zn	$5 \cdot 10^{-4}$	Müxtəlif fermentlərin və karbon turşuların tərkibinə daxildir. Hormonların sintezində iştirak edir.
20.	Flüor	F	$5 \cdot 10^{-4}$	Dişlərin üst qatında və sümüklərin tərkibinə daxildir.

Elementlərin dövri sistemində məlum olan 109 elementdən 60-ı hüceyrə tərkibində tapılmışdır. Hüceyrədə elə bir element tapılmayıb ki, o ancaq hüceyrəyə xas olsun. Belə ki, hüceyrənin tərkibi cansız təbiətin elementlərindən təşkil olmuşdur.

Hofmeystr hüceyrədəki molekulların miqdarını hesablamış və onun hesablamasına görə bir qaraciyər hüceyrəsində molekulların təxminən miqdarı aşağıdakı kimidir (cədvəl 2).

Cədvəl 2

Zülallar	$53000 \cdot 10^6$
Yağlar	$166000 \cdot 10^6$
Kiçik molekullar	$2900000 \cdot 10^6$
Su	$225000000 \cdot 10^6$

Bu rəqəmlər göstərir ki, hüceyrədə müxtəlif molekulların miqdarı olduqca çoxdur. Lakin təkə hüceyrədə molekulların miqdarı hüceyrənin fəaliyyəti haqqında məlumat vermir. Həmin molekulların hər birinin hüceyrədə müəyyən mövqeyi var. Onlar hüceyrədə elə qanunauyğun, ardıcılıqla yerləşmişlər ki, onların idarə etdiyi proseslər də o qədər qanunauyğun, ardıcıl, biri digərini tamamlamaqla yerinə yetirilir. Bu proseslər ağılsızdır və dərəcədə sürətlə gedir. 1 saniyədə hüceyrədə milyonlarla parçalanma və sintez reaksiyaları gedir. Onların gedişini fermentlər sürətləndirir.

Hüceyrə tərkibindəki elementləri miqdarına görə 3 qrupa bölürlər: I qrupa 4 element – oksigen, hidrogen, azot, karbon aid edilir. Bu elementlər orqanogen elementlər adlanır və bütün hüceyrə tərkibinin 98%-ni təşkil edir. II qrupa – kalium, kalsium, maqnezium, natrium, fosfor, kükürd, dəmir, xlor daxildir. Bu elementlər hüceyrə tərkibinin Cəmi 1,9%-ni təşkil edir. III qrupa bütün qalan elementlər daxildir ki, onlar da 0,01% təşkil edirlər.

Hüceyrədəki kimyəvi birləşmələrin miqdarı 3-ci cədvəldə verilmişdir.

Hüceyrədəki kimyəvi birləşmələrin miqdarı (yaş çəkisiyə görə faizlə)	
Su	75-85
Zülallar	10-20
Yağlar	1-5
Karbohidratlar	0,2-2,0
Nuklein turşuları	1-2
ATF və digər aşağı molekullu üzvi birləşmələr	0,1-0,5
Qeyri-üzvi maddələr	1,0-1,5

Orqanizmin hüceyrələrindəki maddələr və onların həyat fəaliyyəti məhsullarında xüsusi karbonlu birləşmələr var ki, onlar ancaq üzvi aləmə-canlı orqanizmə xasdır. Bununla belə orqanizmdə elə maddələr də var ki, onlara qeyri-üzvi təbiətdə də rast gəlinir. Məsələn, su, bir çox duzların məhlulları və s.

Hüceyrələrdəki maddələr aşağıdakı kimi qruplaşdırılır:

- 1.Hüceyrənin qeyri-üzvü maddələri
- 2.Hüceyrənin üzvü maddələri

Qeyri-üzvü maddələrə su, mineral duzlar, üzvi maddələrə isə zülallar, yağlar, karbohidratlar, nuklein turşuları, ATF və s. daxildir.

QEYRİ – ÜZVİ MADDƏLƏR SU

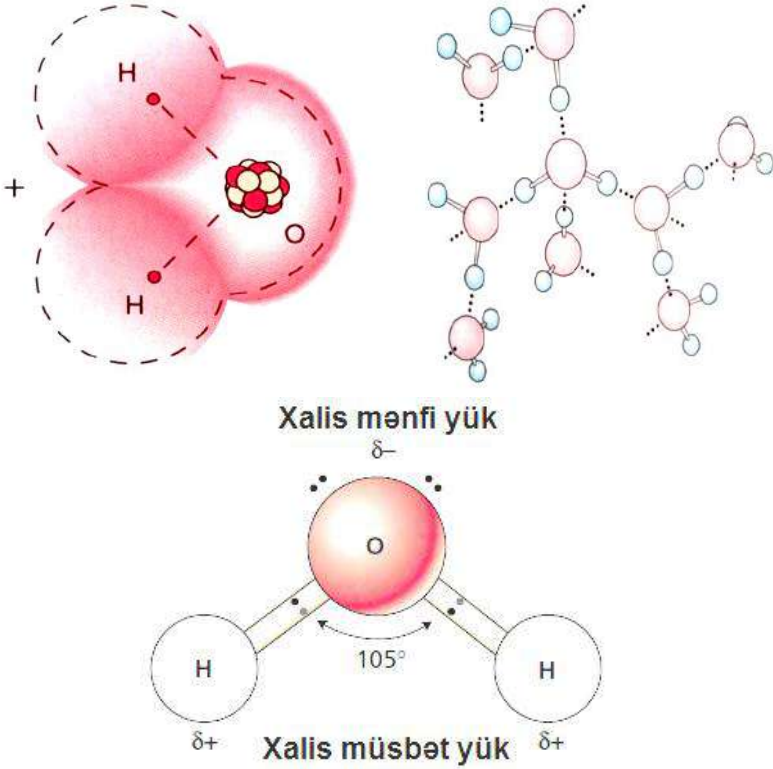
Miqdarına və faizinə görə hüceyrədəki bütün maddələr içərisində ən çox rast gəlni sudur. Hesablamalar göstərmişdir ki, hüceyrədə 1 molekul zülala 40.000-50.000 su molekulu düşür. Ümumiyyətlə, hüceyrə çəkisinin 2/3 hissəsini su təşkil edir. Suyun miqdarının hüceyrədə çox olması onun həyat fəaliyyəti proseslərinin normal getməsinə təmin edən şərtlərdən biridir. Hüceyrədə suyun miqdarı nə qədər çox olarsa, maddələr mübadiləsi də o qədər sürətlə gedir. Odur ki, bütün hüceyrələrdə suyun miqdarı eyni olmur. İbtidai orqanizmlərdə hüceyrədəki suyun çox hissəsinin itməsi onlarda həyat fəaliyyətinin kəskin zəifləməsinə – anabioza səbəb olur. Belə hüceyrələrə su yenidən daxil olduqda onlar öz fəaliyyətini bərpa edir.

Suyun miqdarının azalmasına ali orqanizmlər daha həssasdırlar. İnsan və heyvanlar susuzluğa nisbətən aclığa daha dözümlü olurlar. Susuzluğa qarşı davamlılıq təkamül prosesində orqanizmlərin yaşama şəraitinə olan uyğunlaşmalardan biridir. Belə ki, orqanizmin çəkisinə bərabər miqdarda suyun orqanizmdə dəyişməsi orqanizmlərin uyğunlaşdığı xarici mühitdən asılıdır. Məsələn, amyoeba - 7 gün, insan – 4 həftə, dəvə – 3 ay, tısbağa – 1 il, maldili – 29 il ərzində öz çəkisi miqdarda suyu dəyişdirir. Suyun molekul daxili quruluşunun öyrənilməsi göstərmişdir ki, su molekulunda hər iki hidrogen atomu oksigendən eyni məsafədə yerləşmişdir və hidrogenlər arasındakı bucaq 105° -dir. Və hər bir hidrogen atomu oksigenlə güclü kovalent rabitə ilə birləşmişdir. Ümumiyyətlə, su molekulu elektrik yükü cəhətdən neytral olmasına baxmayaraq, molekul daxilində bərabər paylanmamışdır. Hidrogen atomu tərəfindən müsbət elektrik yükü, oksigen molekulu tərəfindən isə mənfi elektrik yükü çoxdur. Beləliklə su molekulu dipol xüsusiyyətlidir. Elə bu xüsusiyyətin nəticəsidir ki, elektrik yükü olan müxtəlif molekulları özünə çəkir, onlarla birləşir və hidratlar əmələ gətirərək həlledici rolunu oynayır. Su hüceyrə kütləsinin 75%-ni təşkil edir.

Sitoplazma tərkibindəki su sərbəst və birləşmiş halda olur. Sərbəst su mineral duzlar, amin turşuları, karbohidratlar, zülallar və digər maddələr üçün həlledici olub, dispersiya rolunu oynayır və fermentativ reaksiyaların çoxunda iştirak edir. İnsan və heyvanların daxili mühitinin (qan plazması, limfa, toxuma mayesi) tərkibinə daxil olan sərbəst suyun sayəsində hüceyrələrə qidalı maddələr çatdırılır və parçalanma məhsulları hüceyrədən kənar edilir (Şəkil 28). Sərbəst su hüceyrədə azaldıqda maddələr mübadiləsi zəifləyir, hüceyrənin fiziki xüsusiyyətlərində dəyişiklik yaranır, hüceyrə kiçilir, elastiklik azalır və s. lakin hüceyrə ölmür, onda həyat prosesləri davam edir.

Birləşmiş su hidratlaşmış və immobil şəkildə olur. Hidrotasion su zülal molekulları ilə, kationlar və anionlarla birləşmiş halda olur. Zülal molekullarındakı birləşmə halında olan su hidrogen rabitələrinin köməyi ilə saxlanılır. Bundan başqa hidrotasion su kolloid hissəciklərinin solvat qılıfını əmələ gətirən dipolun tərkibinə daxil olur. Suyun bu forması hüceyrə daxili suyun təqribən 15 faizini təşkil edir. Onun itkisi hüceyrədə dönməyən proseslərə gətirib çıxara bilər. Buna görə də həmin suyu həyat üçün zəruri su

adlandırılır. İmmobil su hüceyrədaxili suyun təqribən 30 faizini təşkil edir və zülal mitselləri, membranlar, liflər və s. arasında olur.



Şəkil 28. Suyun müxtəlif konformasiyaları

Hüceyrəni zədələdikdə, kəsdikdə immobil su kənara axmır. Hidrotasiyalı sudan fərqli olaraq immobil su, suda həll olan maddələr üçün həlledicidir. O, 0° C-də donur.

Hüceyrədə birləşmiş suyun hətta azacıq hissəsi çıxarıldıqda biopolimerlərin quruluşu pozulur və hüceyrənin məhvinə səbəb olur.

QEYRİ – ÜZVİ MADDƏLƏR

Hüceyrə tərkibinə daxil olan elementlərdən hidrogen, oksigen, azot və karbon üzvi maddələrin – zülalların, yağların, karbohidratların, nuklein turşularının və s. tərkibinə daxil olurlar. Digər qeyri-üzvi elementlərdən kükürd bir çox zülalların tərkibinə daxil olur, fosfor-nuklein turşularının, ATF-in əsas tərkib hissəsini təşkil edir.

Maqnezium-xlorofilin, **dəmir**-hemoqlobinin, **mis** bir çox oksidləşdirici fermentlərin, **yod**-tiroksinin (qalxanvari vəzin hormonu), **kobalt**- B₁₂ – vitaminin və s. tərkibinə daxil olur.

Hüceyrədəki digər elementlər qeyri-üzvi duzların, bəzi üzvi maddələrin tərkibinə daxil olurlar. Hüceyrədə ən geniş yayılmış kation K⁺, Na⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, anionlar isə HPO²⁻, H₂PO₄⁻, HCO₃⁻ dir.

Hüceyrədə və hüceyrənin xarici mühitində kation və anionların miqdarı adətən bir-birindən fərqlidir. Belə ki, K⁺-un miqdarı hüceyrədə çox Na⁺ isə az olur. Əksinə hüceyrəni əhatə edən mühitdə (qanda, dəniz suyunda) K⁺ az, Na⁺ çox olur.

Əzələ hüceyrəsində K⁺ qandakından 30 dəfə çox olur. Na⁺ isə 10 dəfə xarici mühitdəkindən az olur. Məməlilərin hüceyrələrində K⁺ ionu 50-dən çox fermentin fəallığı üçün tələb olunur, Na⁺ fizioloji rolu isə orqanizmdə ancaq izotonik mühiti yaratmağa kömək etmək və ion kanalları vasitəsi ilə membran potensialının tənzimlənməsində iştirak etməkdir. K⁺ və Na⁺ ionlarının qatılığındakı fərq hüceyrə yaşadığı müddətdə həmişə saxlanır. Hüceyrə öləndən sonra K⁺ və Na⁺-un hüceyrədə və interstisial mühitdəki qatılığı bərabərləşir. Odur ki, hüceyrədə və xarici mühitdə qeyri-üzvi ionların miqdarının hüceyrənin normal həyat fəaliyyəti üçün böyük əhəmiyyəti vardır.

Hüceyrələrdə mineral duzlar adətən suda həll olmuş vəziyyətdə mövcud olurlar. Lakin bəzi hüceyrələrdə duzlar həll olmayan birləşmələr şəklində də mövcud olurlar. Məsələn, sümük toxumasının, ilbizlərin çanağının möhkəmliyinin səbəbi onların tərkibində həll olmayan kalsium fosfat duzunun olmasıdır. Əgər insan və heyvanların qidasında bitkilərin tərkibində qeyd edilən elementlər (P, K, Na, Ca, Cu, Y, Co, Mn və s) kifayət qədər olmasa sümük toxumasının yaranması prosesi pozular, nuklein turşuları, hemoqlobin, xlorofil, tiroksin və s. həyat üçün zəruri olan

birləşmələrin sintezi pozular və nəticədə müxtəlif xəstəliklər baş verər, böyümə və inkişaf gecikər və s.

HÜCEYRƏNİN ÜZVİ TƏRKİBİ

Zülallar. Hüceyrə tərkibindəki suyu çıxardıqdan sonra onun quru qalığında miqdar və əhəmiyyətinə görə zülallar birinci yer tutur. Zülal hüceyrənin yaş çəkisinin 10-20 faizini, quru çəkisinin 50-80 faizini təşkil edir. Elə zülalların proteinlər (əsas, ilk) adlandırılması da onların hüceyrə həyatında birinci dərəcəli əhəmiyyətə malik olmasını göstərir.

Zülallar digər kimyəvi birləşmələrdən bir sıra fərqli xüsusiyyətlərə malikdir. Hər şeydən əvvəl onlar yüksək molekul çəkisinə malikdir. Məsələn, yumurta zülalı albuminin molekul çəkisi 36000 Da, əzələ zülalı aktomiozinki 1500000 Da, məməlilərin əzələ zülalı titininki (buna bəzən konnektin də deyilir) isə 3400000 Da-dan çoxdur. Üzvi maddələrdən spirt, sirkə turşusu və s. ilə müqayisədə zülallar nəhəng molekullardır. Onun qurulmasında minlərlə atomlar iştirak edir.

Cədvəl 4

Bəzi zülalların molekul çəkisi			
Sitoxrom J	13000	γ qlobulin (insanda)	156000
Tripsin	24000	Katalaza	224000
Pepsin	38500	Kollagen	280000
Ovalbumin	43000	Tireqlobin (donuzda)	650000
İnsulin	47800	Timonukleohiston	2150000
Hemoqlobin (insanda)	68000	Tütün mozaykası	40000000

Üzvü maddələr içərisində zülallar ən mürəkkəb maddələrdəndir. Onun strukturunun öyrənilməsi müasir kimyanın ən böyük nailiyyətlərindən hesab olunmalıdır. Zülallar polimer maddələr olub, nisbətən sadə monomerlərin çox dəfələrlə təkrar birləşməsindən təşəkkül etmişdir. İstər təbii, istərsə də süni polimerlərin əksəriyyəti eyni monomerlərin təkrarından sintez

olunur. Zülal isə bu cür polimerlərdən fərqli olaraq, nisbətən oxşar olsa da bir-birindən fərqlənən amin turşuları monomerlərindən sintez olunur.

Zülalların tərkibinə daxil olan 20 amin turşusunu aşağıdakı kimi təsnif etmək olar:

1. Monoamin monokarbon turşuları:

Qlisin (Gly – G)

Alanin (Ala – A)

Valin (Val – V)

Leysin (Leu – L)

Izoleysin (Ile – I)

2. Monoamin dikarbon turşuları

Qlutamin turşusu (qlutamat) (Glu – E)

Asparagin turşusu (aspartat) (Asp – D)

3. Diamin monokarbon turşuları

Arqinin (Arg – R)

Lizin (Lys v K)

Asparagin (Asn – N)

Qlutamin (Gln – Q)

4. Hidroksilli amin turşuları

Treonin (Thr – T)

Serin (Ser – S)

5. Kükürlü amin turşuları

Sistin (Cys – C)

Metionin (Met – M)

6. Aromatik amin turşuları

Fenilalanin (Phe – F)

Tirozin (Tyr – Y)

7. Heterotsiklik amin turşuları

Triptofan (Trp – W)

Prolin (Pro – P)

Histidin (His – H)

Əksər zülal molekullarının tərkibinə 20 amin turşusu daxil olur. Onlardan hər birində - NH₂ (amin qrupu) və - COOH (karboksil qrupu) olan atomların eyni qruplaşması iştirak edir. Amin turşularında bu qrupların olması amin turşularının bir çox xüsusiyyətlərini, o cümlədən amfoter xüsusiyyətini müəyyənləşdirir

(amin qrupu – qələvi, karboksil qrupu – turş xüsusiyyətinə malikdir).

Amin turşularının bir-birinə oxşarlığı onların hamısında amin və karboksil qrupunun olması ilə bitir. Qalan xüsusiyyətlərinə görə 20 amin turşusu bir-birindən kəskin surətdə fərqlənir. Amin turşusu molekulunun karboksil və amin qrupundan kənarında olan hissəsi yan radikal və ya yan qrup adlanır, polipeptid daxilində isə bu yan zəncir adlanır. Amin turşularının yan radikalı çox müxtəlifdir. Burada açıq SH zənciri (leysin, valin, alanin), benzol həlqələri (fenilalanin, triozin), heterotsiklik rabitələr (histidin, triptofan), kükürlü zəncirlər (sistein, metionin) və s. rast gəlinir.

Zülal molekulu yaranarkən amin turşuları onlar üçün ümumi olan radikalqlarla birləşir. Belə ki, bir amin turşusunun amin qrupu, digər amin turşusunun karboksil qrupu ilə birləşərək bir molekul su ayrılır. Azad olmuş valentlər hesabına amin turşularının qalıqları birləşir. Birləşən amin turşuları arasında peptid rabitələri NH CO- yaranır, nəticədə əmələ gələn birləşmə peptid adlanır. İki amin turşusundan dipeptid, üç amin turşusundan tripeptid və sair əmələ gəlir. Beləliklə, çoxlu amin turşuları birləşərək polipeptid və ya polimer əmələ gətirirlər (şəkil 29).



Şəkil 29. Polipeptid zəncirində amin turşularının birləşməsi.

Zülal molekulunun spesifikliyi onu əmələ gətirən amin turşularının miqdarından, hansı ardıcılıqla birləşməsindən asılıdır. Belə ki, ayrı-ayrı zülal molekulları öz aralarında həm amin turşularının tərkibinə görə, həm amin turşuları halqalarının sayına görə, həm də onların zəncirdəki düzülüş qaydasına görə fərqlənirlər. Əgər hər bir amin turşusunu hərflə işarə etsək, 20 hərfdən ibarət əlifba alınır. İndi 100, 200, 300 bu cür hərfdən ibarət «cümlə» düzəltəksə, hər bir belə «cümlə» bir zülal molekuluna uyğun olar. Cümlədə bir və ya bir neçə hərfin yeri dəyişəndə cümlənin mənası

dəyişdiyi kimi, zülal molekulunda da amin turşularının yerinin və miqdarının dəyişməsi zülal molekulunun spesifikliyinin dəyişilməsinə səbəb olur. Hesablamalar göstərmişdir ki, 2- amin turşusunun iştirakı ilə əmələ gələn zülalların hərəsinin 100 amin turşusu qalığından yarandığını təsəvvür etsək, müxtəlif zülal izomerlərinin sayı 10^{130} -a bərabər olar.

Zülal strukturunu müəyyənləşdirmək üçün birinci növbədə onun hansı amin turşularından qurulduğunu bilmək lazımdır. Müasir laborotariyalarda bu iş demək olar ki, avtomatlaşdırılmışdır. Məlum olmuşdur ki, bir çox zülalların tərkibinə 20 amin turşusunun hamısı, bəzi zülallarda 18, 19, 17 və s. amin turşusu iştirak edir. Məsələn, kozein (südün zülalı), aktomiozin (əzələ zülalı), albumin (yumurta zülalı) tərkibində amin turşularının bütün kompleksi (20) iştirak edir. Ribonukleazada – 19, insulində – 18, salmində – 7 amin turşusu iştirak edir. Hazırda əksər zülallar üçün amin turşusu tərkibi müəyyən edilmişdir. Lakin 12 zülalda (insulin, lizosim, ribonukleaza və s.) amin turşuları tərkibi müəyyənləşməklə yanaşı, onların hansı ardıcılıqla zülal molekulunda yerləşməsi də müəyyənləşmişdir. Məsələn, lizosim zülalı molekulu 129 amin turşusu qalığından əmələ gəlmişdir. 20 amin turşusundan burada təkcə qlutamin iştirak etmir. Hər bir amin turşusu ölçüsünün $3A^0$ olmasını nəzərə alsaq aydın olar ki, bir neçə yüz amin turşusu halqasından ibarət olan zülal makromolekulu uzun bir zəncirdən ibarət olmalı idi. Həqiqətdə isə bu zülal molekulu qlobulalar (kürəciklər) şəklində olur. Deməli, nativ zülalda (təbii) polipeptid zəncir müəyyən bir qaydada burulmuşdur. Tədqiqatçılar göstərir ki, polipeptid zəncirin burulmasında heç bir xaos, təsadüflük yoxdur. Hər bir zülalın müəyyən, həmişə sabit düzülmə xarakteri vardır. Zülal molekulunun mürəkkəb strukturunda bir neçə quruluş səviyyəsi ayırd edirlər.

Zülalın quruluş səviyyəsinin ilk dəfə Lixdenşterm-Lanq rentgen-struktur analiz üsulundan istifadə edərək müəyyənləşdirmişdir. Zülalın **ilkin quruluş** səviyyəsi polipeptid zəncirin özüdür. Yəni öz aralarında polipeptid rabitə ilə birləşmiş amin turşuları zənciridir. Buradakı bütün rabitələr çox möhkəm kovalent rabitələrdir. Quruluşun nisbətən yüksək səviyyəsi **ikinci quruluş** səviyyəsi adlanır. Burada polipeptid zəncir spiral halında burulur. Spiralın burumları sıx yerləşir və qonşu burumlardakı

atomlar və amin turşuları radikalları arasında cazibə qüvvəsi yaranır. O cümlədən qonşu burumlarda yerləşmiş peptid rabitələri arasında hidrogen rabitələri yaranır (NH və CO qrupları arasında). Hidrogen rabitələri kovalent rabitələrdən xeyli zəifdir. Lakin təkrarlarla birləşdikdə möhkəm spiral yaradır. Zülalın ikinci quruluşu sonra hər bir zülal üçün sırf özünəməxsus, lakin qəribə bir şəkildə bükülür. Bunun nəticəsində zülal molekulunda mürəkkəb bir konfiqurasiya alınır ki, bu da zülalın **üçüncü quruluş** səviyyəsidir.

Zülal molekulunun üçüncü quruluşunu möhkəmləndirən rabitələr hidrogen rabitələrindən də zəifdir. Onlar, vandervals və hidrofob rabitələridir. Daha doğrusu polyar olmayan molekullar və ya polyar olmayan radikallar arasında ilişmə baş verir. Yuxarıda göstərdiyimiz kimi su mühitində polipeptid zəncirin hidrofob radikallarında ilişmə qüvvələri əmələ gəlir. Zülalın yan zəncirləri arasında xeyli hidrofob radikallar mövcuddur (leysin, valin, fenilalan və s. amin turşuları qalığı). Bu cür qruplar bir-birini cəzb edir, birləşir və zülal quruluşunun sabitliyini təmin edir. Zülalın üçüncü quruluşunun saxlanması hidrofob rabitələrdən başqa kovalent, -S-S- (disulfid) rabitələrinin də böyük rolu vardır. Bu rabitələr polipeptid zəncirinin uzaq sahələri arasında baş verir. Qeyd etmək lazımdır ki, zülalın üçüncü quruluş səviyyəsi heç də onun axırıncı quruluş səviyyəsi deyil. Hazırda bəzi zülallar üçün onun dördüncü quruluş səviyyəsi də müəyyən edilmişdir. Zülalın **dördüncü quruluş** səviyyəsində zülal molekuluna ya elə həmin zülalın digər makromolekulu və ya zülal təbiəti olmayan digər maddə birləşir. Məsələn, məlum olmuşdur ki, hemoqlobin zülalı eritrosit daxilində 4 molekula hemoqlobinin (2 α - və β -qlobin subvahidləri) və dəmir atomununun aqreqat halında birləşməsindən əmələ gəlir. Özü də 4 molekul hemoqlobin sırf özünəməxsus tərzdə burularaq ona xas olan vəzifəni-oksigen daşıma vəzifəsini yerinə yetirir. Belə quruluş zülalın dördüncü quruluş səviyyəsi adlanır. Zülallarla nuklein turşuları kompleksi, mioqlobin və s. dördüncü quruluş səviyyəli zülallardır.

Məlum olmuşdur ki, zülalın quruluş səviyyəsi nə qədər yüksək olsa onu saxlayan rabitələr o qədər zəif olur. Odur ki, müxtəlif fiziki və kimyəvi amillərin (yüksək temperatur, kimyəvi maddələr, şüa enerjisi və s.) təsiri nəticəsində zəif rabitələr qırılır, zülalın quruluşu deformasiya edir, parçalanır və onun xassələri

dəyişir. Zülalın nativ strukturunun pozulması denaturasiya adlanır. Zülalların denaturasiyası çox asan başa gəlir. Məsələn, yumurta zülalı 60^0-70^0C -də, əzələ zülalı aktomiozin əzələdən ayrıldıqdan sonra $30^0 C$ -də denaturasiyaya uğrayır. Bəzi zülallar mexaniki təsirdən denaturlaşır. Bu cəhətdən hörümçəklərdə hörümçək torunu yaradan sapın əmələ gəlməsi çox maraqlıdır. Hörümçəyin xüsusi vəzilərinə zülal təbiətli maddə sintez olunur. Həmin zülalı hörümçək hər hansı dayağa, substrata birləşdirir və onu azacıq dartır. Bu azacıq dartılma hərəkətindən həll olmuş zülal həll olmayan son vəziyyətinə keçir. Zülalın bu cürə dəyişməsi mexaniki təsirdən onun quruluşunda əmələ gələn çox dərin dəyişikliklərin nəticəsidir. Bir çox hüceyrə daxili zülalların konfigurasiyasında baş verən dəyişikliklər hüceyrədə hormonların, maddələr mübadiləsinin digər məhsullarının təsiri altında baş verir və hüceyrənin bir sıra fizioloji proseslərinin fermentativ fəallığının, əzələ hərəkətinin, sinir fəaliyyətinin və s. yerinə yetirilməsində böyük rol oynayır.

Canlı hüceyrədə zülalın denaturasiyası dönən prosesdir. Lakin denaturasiyanın dönən olması, ona təsir edən amilin gücündən də asılıdır. Məsələn, temperatur, radiasiya təsirindən yaranan denaturasiyanın dönər olması çətinidir. Belə ki, bu zaman açılmış zülal makromolekulu daxilində əvvəl gizli qalan bir sıra kimyəvi qruplar aşkara çıxır, onlar arasında reaksiyalar gedir ki, bunlar da sonradan zülalın əvvəlki vəziyyətinə qayıtmasına mane olurlar.

Zülalların hüceyrədə rolu. Zülalların hüceyrədə çoxcəhətli və çox böyük rolu vardır. Birinci növbədə onların biokatalizator rolunu qeyd etmək lazımdır. Belə ki, hüceyrədə gedən əksər kimyəvi reaksiyaların sürəti çox zəifdir (ion reaksiyalarından başqa). Reaksiyaların sürəti reaksiyaya girən maddənin təbiətindən və onun miqdarından asılıdır (kütlələrin təsiri qanunu). Hüceyrədə isə maddələrin miqdarı məlum olduğu kimi çox azdır. Əgər hüceyrədə reaksiyaların sürəti kütlələrin təsir qanununa tabe olsa idi, onda hüceyrədəki reaksiyalar sonsuz dərəcədə yavaş getməli idi. Onda isə hüceyrə özünə xas vəzifələri yerinə yetirə bilməzdi. Lakin bu belə olmur, ona görə ki, hüceyrədəki zülal-fermentlər (enzimlər) reaksiyaların sürətini ağılaşdırmaz dərəcədə sürətləndirir. Sadə bir misal hidrogen peroksidin su və oksigenə parçalanması reaksiyasını $2H_2O_2=2H_2O+O_2$ katalaza fermenti 10^{11} dəfə sürətləndirir. Eləcə də

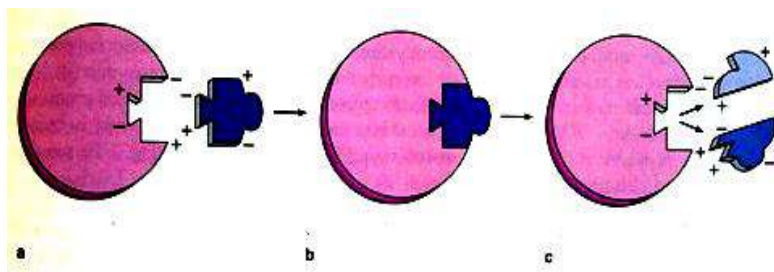
demək olar ki, hüceyrədə hər bir reaksiya öz fermenti vasitəsilə kataliz olunur. Əgər nəzərə alsaq ki, hər bir hüceyrənin özünə xas biokimyəvi reaksiyaları məcmusu var (sindirici hüceyrəsi üçün bir cür, qara ciyər hüceyrəsi üçün başqa cür, yağ toxuması hüceyrələri üçün ona xas) onda hüceyrənin bütün həyat fəaliyyəti proseslərinin həmin hüceyrədəki ferment dəsti ilə sıx əlaqəsi olmasını görmək çətinlik törətməz. Kimyəvi cəhətdən fermentlər ferment təbiəti olmayan zülallardan heç nə ilə fərqlənmirlər. “Bəs nə üçün müəyyən zülallar ferment xüsusiyyəti daşıyır, digərləri isə bu xüsusiyyəti daşmır?”sualının cavabı hələ məlum deyil.

Bir sıra maddələri parçalayan fermentlərin molekulyar çəkisi parçaladığı maddə molekulyarından və onun çəkisindən xeyli iri olur. Məsələn, Ureaza fermentinin molekulyar çəkisi 60000 Da, onun parçaladığı sidik cövhərinin molekulyar çəkisi isə 1000 dəfə ondan azdır. Katalaza fermentinin molekulyar çəkisi 250.000 Da, onun parçaladığı hidrogen peroksidinin molekulyar çəkisi isə 34-dür. Fermentin və onun parçaladığı maddənin ölçüsünün bu cür nisbəti belə fikir irəli sürməyə səbəb olur ki, ferment öz molekulyarının bütün səthi ilə deyil, hər hansı kiçik bir hissəsi ilə parçalanmada iştirak edir. Fermentin həmin sahəsinə fermentin fəal mərkəzi deyilir (şəkil 30). Zülalın funksiyalarından biri onun siqnal funksiyasıdır. Tədqiqatçılar göstərmişdir ki, xarici mühit amilləri – temperatur, işıq, şüa, mexaniki və s. zülalların strukturu və s. xassələrində dönən dəyişikliklər yaradırlar. Bu dəyişikliklərə müvafiq olaraq hüceyrədə hüceyrədaxili kimyəvi reaksiyalar işə düşür və onlar xarici və daxili amillərin reaksiyalarına qarşı cavab reaksiyası verirlər. Beləliklə, zülallar hüceyrədə bu cür xarici və daxili mühitdən gələn siqnalı qəbul edərək ona cavab göndərirlər.

Zülalların daha bir funksiyası nəqliyyat funksiyasıdır. Qan zülalı hemoqlobin oksigeni özünə birləşdirir və onu bütün toxumalara daşıyır. Zərdab zülalı lipoidləri özünə birləşdirir və daşıyır.

Orqanizmə yad maddə və ya hüceyrə daxil olduqda onda anticisim adlanan zülal sintez edilir. Bunlar yad maddəni zərərsizləşdirir. Bu halda zülallar müdafiə funksiyasını yerinə yetirmiş olurlar. Zülalların enerji mənbəyi kimi də böyük rolu var. 1qr zülal parçalananda 17,6 kC/4,2 kkal/ enerji ayrılır. Bu enerji hüceyrədə ATP (adenozin trifosfat turşusunun) sintezində istifadə

edilir. Sonradan isə hüceyrənin həyat fəaliyyəti proseslərinin yerinə yetirilməsində istifadə olunur.



Şəkil 30. Fermentin fəal mərkəzi.
a. ferment və substrat, b. ferment-substrat kompleksi,
c. ferment + məhsul

Zülalların funksiyalarından biri də onun hərəkət funksiyasıdır. Hüceyrələrin və orqanizmlərin bütün hərəkət növləri-ali heyvanlarda əzələlərin hərəkəti, ibtidailərdə kirpik və qamçıların hərəkəti, bitkilərin hərəkət reaksiyaları (küsdüm otunda, şəh bitkisində) onlardakı zülal molekulları ilə əlaqədardır. Bu zülallar ATF-lə təmasda olduqda onu parçalayıır, özləri isə qısalırlar. ATF-nin parçalanmasından alınan enerji mexaniki enerjiyə çevrilir və hərəkət baş verir.

Nəhayət zülalların əsas funksiyalarından biri də onların inşaat funksiyalarıdır. Belə ki, hüceyrə və onun quruluş vahidlərinin qurulmasında zülal molekulunun çox böyük rolu var. Hüceyrə membranı, hüceyrə daxili membranlar, orqanoidlər, xromosomlar və s. tərkibində zülal var. Gözün buynuz qişası, qan damarları, qanın fibrinogeni, saçlar və s. zülal təbiətlidir.

KARBOHİDRATLAR

Karbohidratlar karbon, hidrogen və oksigen saxlayan maddələr olub, bitki və heyvan hüceyrələri üçün enerji mənbəyidirlər. Bir çox bitkilərdə onlar hüceyrə qılıfının əsas komponenti olub, bütün hüceyrə üçün qoruyucu funksiya ifa edirlər.

Bitkilər günəş enerjisindən, havanın karbon qazından istifadə edərək xlorofilin iştirakı ilə çox müxtəlif karbohidratlar sintez edirlər. Heyvan hüceyrələrində karbohidratların müxtəlifliyi bitkilərə nisbətən az olur. Heyvanlarda rast gəlinən əsas karbohidratlar qlükoza, qalaktoza, qlikogen, amin şəkərləri və onların polimerləridir.

Bioloji əhəmiyyətə malik olan karbohidrat 3 qrupa bölünür: monosaxaridlər, disaxaridlər və polisaxaridlər. Mono və disaxaridlər adətən şəkərlər adlanır və suda asan həll olurlar, kristal əmələ gətirə bilirlər və dializ edici membrandan asanlıqla keçə bilirlər. Polisaxaridlər kristal əmələ gətirmir və dializ edici membrandan keçmirlər.

Monosaxaridlər – sadə şəkərlər olub, empirik dusturu $C_n(H_2O)_m$ -dir. Onların tərkibindəki karbon atomlarının miqdarından asılı olaraq, triozalar, pentozalar, heksozalar və heptozalar ayırd edilir. Pentozalar, ribozalar və dezoksiribozalar nukleotid turşularının molekulaları tərkibinə daxil olur. Pentozalar, ribozalar fotosintezdə böyük rol oynayır. Heksozalar-qlükoza hüceyrə üçün enerji rolunu oynayır. Digər heksozaların da özünəməxsus rolu vardır. Məsələn, qalaktoza disaxarid laktozanın tərkibinə daxil olur, fruktoza saxarozanın əsas tərkib hissəsini təşkil edir və s.

Disaxaridlər – iki monosaxaridin bir molekul su itirməklə kondensasiyasından əmələ gəlir. Empirik düsturu $C_{12}H_{22}O_{11}$ -dir. Bunlardan bitkilərdə ən çox yayılanları saxaroza və maltoza, heyvanlarda laktozadır. Saxaroza (qamış şəkəri və ya çuğundur şəkəri) bir molekul qlükoza və bir molekul fruktozadan təşkil olunmuşdur. Laktoza (süd şəkəri) qlükoza və qalaktozadan ibarətdir. Maltoza isə iki molekul qlükozadan əmələ gəlir.

Polisaxaridlər – çox böyük miqdarda monosaxaridlərin (heksozaların) kondensasiyası nəticəsində müvafiq miqdarda su itirməklə əmələ gəlir. Onların empirik düsturu $(C_6H_{10}O_5)_n$ -dir. Hidroliz zamanı onlardan sadə şəkərlər əmələ gəlir. Ən çox bioloji əhəmiyyət kəsb edən polisaxarid nişasta, qlikogen və sellülozadır. Nişasta və qlikogen bitki və heyvan hüceyrələrində ehtiyat qida maddəsi rolunu oynayır. Sellüloza isə hüceyrə qılıfının tərkibinə daxil olur.

Nişasta molekulası 2 uzun polimerdən: amilaza-xətti polimer, amilopektin-şaxəli polimerdən təşkil olunmuşdur. Hər iki polimer D qlükozadan əmələ gələn uzun zəncirdir. Qlikogen heyvan

hüceyrəsində rast gəlinir, monomeri qlükoza olub, orqanizmdə enerji mənbəyidir. Demək olar ki, bütün hüceyrə və toxumalarda olur. Lakin ən çox qaraciyər hüceyrəsində və əzələ liflərində olur.

QARIŞIQ POLİSAXARİDLƏR

Heksoz monomerlərdən əmələ gələn polisaxaridlərdən başqa bir sıra daha mürəkkəb polisaxaridlər var ki, onların molekulunda amin azotu (qlükozamin), asetil turşu qalığı - (asetilqlükozamin) və s. olur. Daha mürəkkəb polisaxaridlər var ki, onların tərkibinə fosfor və sulfat turşusu qalığı da birləşmiş olur. Bütün bu polimerlər canlıların molekulyar təşkilində əsas rol oynayırlar. Onlar ya sərbəst halda, ya da zülallarla birləşmiş halda hüceyrədə iştirak edirlər. Onlardan ən başlıcaları aşağıdakılardır:

Neytral polisaxaridlər – tərkibində təkə acetilqlükozamin saxlayırlar. Bunların ən əsas nümayəndəsi – xitindir. Xitin həşəratların və xərçəngkimilərin dayaq maddəsini təşkil edir.

Neytral polisaxaridlər-tərkibində qalaktoza və ramnoza olan daha mürəkkəb polisaxarid olub, bakteriyaların qılafi tərkibinə, eləcədə qanın spesifik antigenləri tərkibinə daxil olur.

Turş polisaxaridlər – tərkibində sulfat turşusu və digər turşu qalıqları olan polisaxaridlərdir. Tərkibində turşu qalığı olduğundan bu polisaxaridlər qüvvətli bazofil xüsusiyyətinə malikdirlər (qələvi rəngləyicilərlə rənglənilir). Bu qrupa heparin (antikoaqülə edici maddə), asetilqalaktozamin, qlükuron turşusu - saxlayan xondriotin sulfat, hialurin turşusu və s. daxildir.

Mukoproteidlər (mukoidlər) – və qlikoproteidlər asetil qlükozaminlərin və digər karbohidratların zülallarla kompleksindən yaranır. Ovalbumin və zərdab albumini də mukoproteidlərə aiddir. Mürəkkəb polisaxaridlərdən sitoloji cəhətdən ən əhəmiyyətli turş polisaxaridlərdir ki, onlardan hioluron, xondriotin sulfat və mukotinsulfat turşusu birləşdirici toxumanın tərkibində tapılmış və çox güman ki, müdafiə funksiyasını ifa edirlər. Hialuron turşusu həmçinin sinovial məhlulda, şüşəvari cisimdə və hüceyrələri birləşdirən hüceyrəarası sementləşdirici maddədə tapılmışdır ki, o hialuronidaz fermenti ilə asanlıqla hidroliz olunur. Digər polisaxaridlər kimi, hialuron turşusu da hətta aşağı temperaturda gel əmələ gətirə bilər.

YAĞLAR

Yağlar (lipidlər) – bu qrup birləşmələr onunla səciyyəlidir ki, onlar suda həll olmur, lakin benzol, petroleyn efiri, xloroformda isə yaxşı həll olurlar. Yağların və onlara yaxın olan birləşmələrin bu xüsusiyyəti onunla izah olunur ki, onların molekullarında uzun alifatik –CH– zənciri və ya benzol həlqələri yəni polyar və hidrofob qrupları iştirak edir. Lipidlər öz növbəsində bir neçə qrupa bölünür: sadə lipidlər, steroidlər, mürəkkəb lipidlər.

Sadə lipidlər – yağ turşularının spirtli efirləri olub, nümayəndəsi təbii piy və mumdur. Təbii piy (qliseridlər) çox vaxt triqliseridlər adlanır. Onlar yağ turşuları və qliserinin 3 atomlu efirləridir. Onları bəzən öz növbəsində piy və yağlara ayırırlar. 20°C-də duru olanlara yağlar, bərk olanlara piylər deyilir. Adi piylərə mal piyi, donuz piyi, insan piyini, kakao yağını, yağlara-balıq yağı, gənəgərçək yağı, günəbaxan yağı və s. göstərmək olar.

Mumun isə ərimə dərəcəsi təbii yağlara nisbətən daha yüksəkdir, mum yağ turşularının və qliserindən başqa bütün - spirtlərin efirləridir. Məsələn, arı mumu.

Steroidlər – Bu lipidlərin tərkibində tsiklopentan-perhidrofenantren nüvəsi olur. Onlar alifatik həlqəvi strukturda olub, bir və ya bir neçə doymamış ikiqat rabitəsi və müxtəlif yan zəncirə malik olur. Orqanizm üçün xüsusi əhəmiyyəti olan bir sıra maddələr steroid təbiətlidir. Məsələn, cinsi adrenokortikotrop hormonlar, D vitamini, öd turşularını steroidlərə misal göstərmək olar. Tərkibində OH qrupu saxlayan steroidlərə sterinlər deyilir. Onlardan ən geniş yayılanı xolestrindir. Xolestrin-xolestrinpalmitat şəklində lanolin tərkibinə (yunun piyi) daxil olur, həmçinin beyində, öddə, böyrəküstü vəzində də tapılmışdır.

Mürəkkəb lipidlər - hidroliz olunduqda spirt və efirlərdən başqa digər birləşmələr də ayrılır. Sterinlərlə birlikdə mürəkkəb lipidlər lipoidlər adlanır. Lipoidlər əsasən hüceyrə komponentlərinin, xüsusilə hüceyrə membranı tərkibinə daxil olurlar. Hüceyrədə ən çox rast gəlinən lipoidlərdən fosfatidləri, qlikolipidləri, korotinoidləri və s. göstərmək olar.

Fosfatidlər (fosfolipidlər) - fosfor turşularının diefirləri olub, qliserin, sfinqozin, xolin, etanol amin, serin, inozitlə birləşmələr

əmələ gətirə bilir. Bu qrupa lesitinlər, kefalinlər, inozitidlər, plazmogenlər (asetilfosfatidlər) daxildir.

Qlikolipid və sfinqolipidlər onunla səciyyələnir ki, onların tərkibində qliserin amin spirti sfinqozinlə əvəz edilmişdir. Bu qrupa sinirlərin mielin qılıfı tərkibində olan sfinqomielin, tərkibində qalaktoza və ramnoza olan serobrozidlər, sulfat turşusu olan sulfatidlər və qanqliozidlər aiddir. Qanqliozidlər hüceyrə membranasında iştirak etməsinə görə daha çox əhəmiyyət kəsb edir. Güman edilir ki, onlar viruslarda reseptor rolunu oynayır və eyni zamanda ionların membrandan keçməsinə iştirak edirlər.

Karotinoidlər - heyvan və bitki piqmentləri olub ($C_{40}H_{56}$) iki alifatik həlqəyə malik zəncirdən ibarətdir. Yerkökünə karotinlər narıncı rəng verir və yerkökündə karotinoidlər arasında β -karotin daha üstünlük təşkil edir. Heyvan orqanizmində karotinlər çox vaxt dəridə toplanır və ona tünd rəng verir. Karotinlər bitkilər aləmində daha geniş yayılmışdır və α -, β - və γ - karotin formalarında rast gəlinir. Həmin karotintlərdən xüsusilə β karotindən heyvanlar A vitamini sintez edirlər. A vitamininə çox yaxın birləşmə retinendir. A vitaminindən retinen təkcə onunla fərqlənir ki, retinendə A vitaminində olan spirt qrupu aldehidlə əvəz olunmuşdur. Retinen zülal komponenti ilə birlikdə görmə purpurunu əmələ gətirir (tor qişada).

Karotinoidlərə xas digər piqment-likopindir. Likopin yetişmiş pomidora qırmızı rəng verir. Karotinoidlərə kimyəvi cəhətdən qohum olan piqmentlərdən biri ksantofillərdir. Nümayəndəsi lyüteinxloroplastlarda olur, lakin xlorofil çox güclü piqment olduğundan onun görünməsinə mane olur. Payızda havaların soyuması ilə əlaqədar olaraq xlorofil parçalanıb, azaldıqda lyütein biruzə çıxır.

Karotinoid və porfirinlərdən (xlorofil, hemoqlobin) başqa, bioloji cəhətdən qiymətli piqmentlərdən flavinləri göstərmək olar. Onlar sarı rəng verir və sarımtıl-yaşıl flüoressensiyaya malikdirlər. Flavinlərə südün tərkibindəki laktoflavin və riboflavin (vitamin B_2) aiddir. Onlar flavoproteidlər şəklində suksinatdehidrogenaza, alkoholdehidrogenaza, kxantinoksidaza və amin turşularının oksidazaları kimi çox əhəmiyyətli fermentlərin tərkibinə daxil olurlar.

Digər yağa bənzər maddələrə ksantosianinlər, bəzi melaninə bənzər fenol polimerləri aiddirlər ki, onlarında nümayəndələri tokoferol (vitamin E), filloxinonlar -Vitamin K, ubixinon (koferment Q) və s.-dir. Bioloji cəhətdən lipidlərin - hüceyrədə rolu çox müxtəlifdir: qliseridlər enerji mənbəyidirlər, suitində, balinalarda dəri altı piy həmçinin soyuqdan qorunmaq rolunu oynayır. Fosfolipidlər və serebrozidlər əsasən sinir toxumasında rast gəlinir və mielin qılaflı tərkibinə daxil olurlar. Steroidlərdən öd turşuları zülalların emülqatoru rolunu oynayır, xolestrin epidermis və saçların mexaniki funksiyasını, steroid hormonlar maddələr mübadiləsi və çoxalmanı tənzim edir. Lipoproteidlər hüceyrə membranında, nüvədə, qanda xüsusi vəzifələr yerinə yetirirlər.

NUKLEİN TURŞULARI

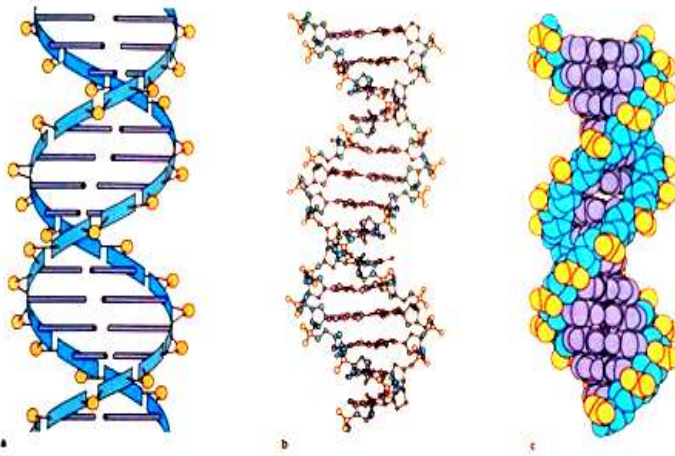
Hüceyrənin kimyəvi tərkibi içərisində birinci dərəcəli bioloji əhəmiyyət kəsb edən maddə nuklein turşularıdır. İlk dəfə nuklein turşuları 1869-cu ildə Mişer tərəfindən kəşf edilmişdir. Lakin o vaxt Mişerə məlum olan tək-cə o idi ki, bu maddə turşu xüsusiyyətinə malikdir. Belə ki, o qələvi rəngləyicilərlə rənglənir. Bu turşunu Mişer nüvədə kəşf etdiyindən (nukleus – latınca nüvə deməkdir) ona nuklein turşusu adı verdi.

Hazırda 2 cür nuklein turşusu məlumdur: dezoksiribonuklein (DNT) turşusu və ribonuklein turşusu (RNT). Hər bir nuklein turşusu polinukleotiddir.

İlk dəfə 1953-cü ildə Uotson və Krik DNT molekulu quruluşunun modelini vermişlər. Onlar müəyyən etmişlər ki, DNT bir-birinə sarılıb spiral əmələ gətirən iki polinukleotid zəncirindən ibarətdir DNT-nin tərkibi dezoksiriboza şəkəri, fosfor turşusu və nitrit əsaslarından ibarətdir. Nitrit əsasları 4 tipdir, iki purin əsası – adenin, quanin və pirimidin əsası – sitozin, timin, urasil .

Bir-birinə spiral şəklində sarılmış polinukleotidlər zəncirindən ibarət olan DNT molekulunda fosfor-şəkər qalıqları iki zəncirin kənarında; purin və pirimidin əsasları isə ortalığa düşür (şəkil 30). Bu zaman həmişə adenin-timinlə, quanin isə sitozinlə qoşa vəziyyətdə hidrogen rabitəsi vasitəsilə birləşmiş olur. Heç vaxt normada adenin-quaninlə sitozin isə timinlə birləşə bilməz. A=T

ikiqat hidrogen rabitəsi S≡Q-lə üçqat hidrogen rabitəsi ilə birləşmiş olur. Beləliklə Q≡S rabitəsi, A=T rabitəsinə nisbətən daha möhkəmdir. Beləliklə A=T, S≡Q rabitəsində A=T-ni, Q≡S-ni tamamlayır. Buna komplementarlıq prinsipi və ya tamamlama prinsipi deyilir. DNT-nin tərkibindəki müxtəlif tipli nukleotidlər öz aralarında yalnız nitrit əsasının quruluşuna görə fərqlənir. Molekulun qalan hissəsi bütün nukleotidlərdə eynidir. Buna görə də nukleotidləri onlardakı nitrit əsaslarının adına görə adlandırırırlar. Nukleotidlər DNT zəncirinə birləşən zaman aralarındakı ilişmələr, fosfat turşusu və dezoksiriboza vasitəsilə olur (Şəkil 31).



Şəkil 31. a. DNT-nin ikiqat spirali (B model), b. DNT-nin ikiqat zəncirində atomlararası rabitələrin mövqeyi, c. DNT-nin fəza konfigurasiyası (Saenger 1983)

Bir nukleotidin fosfat turşusundakı hidroksili və qonşu nukleotidin dezoksiribozasının hidroksili ilə birləşərək bir molekul su ayrılır və nukleotidlərin qalıqları möhkəm kovalent rabitə ilə birləşirlər. İki nukleotiddən-dinukleotid, üç nukleotiddən-trinukleotid, çox nukleotiddən-polinukleotid alınır. Beləliklə, DNT-nin hər bir zənciri uzun bir polinukleotid zəncirindən ibarət olur. Hər bir DNT-də müəyyən, daimi və eyni ardıcılıqla düzülmüş

nukleotidlər olur. DNT-nin qurulmasında cəmi 4 nukleotid iştirak etməsinə baxmayaraq, hər bir DNT zəncirində onların çox böyük miqdarda və müxtəlif ardıcılıqla olduğu üçün nə qədər çox sayda DNT molekulası olduğunu təsəvvür etmək çətinlik törətmir. Nukleotidlərin miqdarına və molekul çəkisinə görə dezoksiribonuklein turşuları müxtəlif olur. Elə dezoksiribonuklein turşusu var ki, orada cəmi 77 nukleotid olur, elələri də var ki, onlarda nukleotidlərin miqdarı 10 milyonlarla olur. Hesablamışlar ki, bir nukleotidin molekul çəkisi orta hesabla 345-dir. Onda 30000 nukleotiddən ibarət olan DNT-nin molekul çəkisi 10 milyona bərabər olar. 50 mln. mol çəkisinə malik olan DNT-yə də rast gəlinir. Zülalların sintezində iştirak edən istənilən RNT molekulunu kodlaşdıran DNT rayonuna gen deyilir. DNT üzərində on minlərlə gen yerləşir. Odur ki, DNT molekulunu zülal molekulundan on min və yüz minlərlə dəfə böyükdür. Beləliklə, DNT molekulunu təbiətdə olan molekulardan nəhəngdir və kimyəvi cəhətdən mövcud olan maddələrin heç birinə oxşamır.

Əvvəllər belə güman olunurdu ki, nukleinin turşuları tərkibindəki 4 nukleotid bu turşuda ekvimolyar miqdarda iştirak edərək tetranukleotid struktur əmələ gətirir. Lakin sonrakı daha dəqiq tədqiqatlar göstərdi ki, purin və pirimidin əsaslarının nisbətləri müxtəlif DNT-lərdə müxtəlif olur. Məsələn, quşlarda vərəm törədən mikroblarda $\frac{A+T}{Q+S} = 0,42$ -dirsə, insanda $\frac{A+T}{Q+S} = 1,53$ -dür. Bu sahədə

aparılan tədqiqatlardan alınan ən qiymətli dəlillərdən biri DNT-də $(A+Q)$ purin əsaslarının cəminin $(S+T)$, pirimidin əsaslarının cəminə bərabər olmasını müəyyənləşməsidir. Molyar nisbətində görə isə $\frac{A}{T} = \frac{S}{Q} = 1$. Həmçinin müəyyən DNT molekulunda A, T cütləri digərində

S, Q cütləri üstünlük təşkil edə bilər.

DNT-nin replikasiyası. Hüceyrənin fərdi inkişafının müəyyən dövründə xüsusən mitoz bölünməsindən öncə hüceyrə tsiklinin S fazasında DNT molekulunu ikiləşir yəni replikasiya olunur. Bu zaman DNT molekulunun ikiqat zənciri replikasiya başlanğıcı adlanan nahiyələrdən helikaza fermentinin iştirakı ilə açılmağa başlayır. DNT zənciri açıldıqda boş qalan hər bir zəncir matrisa kimi istifadə olunaraq,

komplementarlıq prinsipinə tam uyğun olaraq, DNT-polimerazaların və bir sıra başqa zülalların (və fermentlərin) köməyi ilə yeni zəncir yığılır. Belə ki, hər bir adenin qarşısında timin, qüanin qarşısında sitozin yığılır. Nəticədə bir DNT molekulu əvəzinə tamamilə əvvəlki nukleotid tərkibinə malik iki “qız DNT” molekulları yaranır. DNT-nin yeni əmələ gəlmiş hər bir molekulunda zəncirin biri əvvəlki molekulundan götürülür, digəri isə yenidən sintez olunur. DNT-nin sintezi fermentativ prosesdir. DNT ancaq nukleotidlərin yerləşməsi ardıcılığını verir, replikasiya prosesini isə zülal-ferment yerinə yetirir. Fərz edilir ki, ferment elə bir DNT-nin uzun molekulu boyunca onun bir ucundan o birinə doğru sürünür və özündən arxada iki eyni DNT molekulu qoyur. Hüceyrədə xromosomların ikiləşməsinin əsasında DNT-nin ikiləşməsi durur. İkiləşmiş xromosomlar qız hüceyrələrə bölüşməklə DNT üzərindəki irsi informasiyaları da qız hüceyrələrinə daşıyırlar. Elə ona görə də DNT-yə hüceyrənin irsiyyət molekulu, irsiyyət daşıyıcısı deyilir.

DNT-hüceyrədə olan bütün kimyəvi birləşmələrdən bir də onunla fərqlənir ki, DNT-nin hüceyrədə miqdarı həmişə sabit qalır. Hüceyrədə olan molekullar içərisində DNT yeganə molekuldur ki, bütün fərdi inkişaf dövründə normal şəraitdə bir qayda olaraq dəyişilmir (normada qalır).

DNT replikasiyası DNT-nin Uotson Krik modelinə tam müvafiqdir və bu modelə görə DNT-nin fiziki-kimyəvi və bioloji xüsusiyyətlərini, xüsusən də hüceyrənin bölünməsi və proliferasiyası mexanizmini izah etmək mümkün olmuşdur.

Uotson-Krik modelinin əsas xüsusiyyətləri aşağıdakılardır:

1. Hər DNT molekulu iki uzun antiparalel çütləşmiş polinukleotid zəncirindən ibarət olub, mərkəzi ox ətrafında burulmuş ikiqat spiral əmələ gətirir.

2. Hər bir nukleotid spiralın oxuna perpendikulyar səthdə yerləşir.

3. Zəncirlərdən hər biri digəri ilə hidrogen rabitələri ilə birləşir.

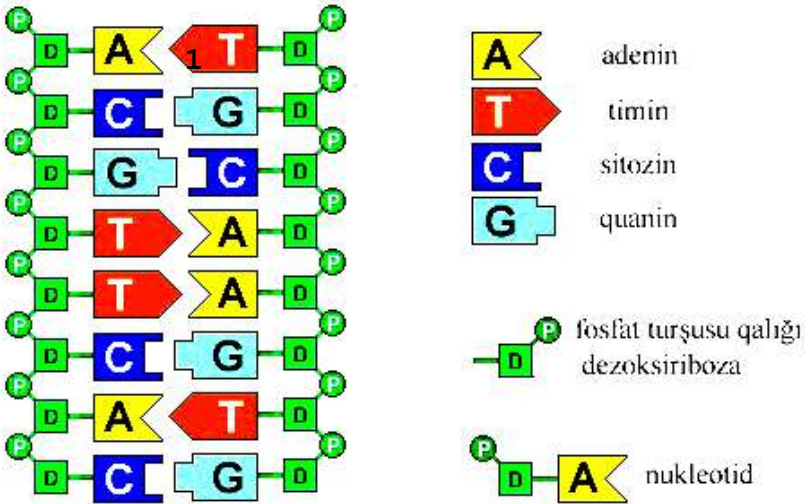
4. Nukleotidlərin birləşməsi yüksək dərəcədə spesifikdir. Belə ki, nukleotidlərin karbohidrat komponentlərinin (hissələri) arasındakı məsafə 11 Å⁰-dir.

5. Zəncirlərdən birinin nukleotidlərinin ardıcılığı digər zəncirin nukleotidlərinin ardıcılığını müəyyən edir.

1-ci zəncirdə T, Q, S, T, Q, T, Q, Q, T, A-dirsə

2-ci zəncirdə A, S, Q, A, S, A, S, S, A, T-olmalıdır.

Uotson-Krikk modeli DNT-nin digər xüsusiyyətlərini də müəyyənləşdirməyə imkan verir. Məsələn, DNT molekulunu qızdırmaq hidrogen rabitələrinin qırılmasına və zəncirlərin ayrılmasına səbəb olur, molekulu tədricən soyutmaqla yenidən komplementar zəncirlər birləşərək ikiqat zənciri əmələ gətirirlər. Əgər molekulu sürətlə soyutsaq komplementar zəncirləri ayrılıqda almaq mümkündür, hətta həmin zəncirlərin digər RNT zənciri ilə hibridini də almaq mümkündür (Şəkil 32).



Şəkil 32. DNT molekulunun quruluşu

Ribonuklein turşuları (RNT). Ribonuklein turşularının bir neçə növü vardır. Onlar molekullarındakı nukleotidlərin miqdarına, molekulun uzunluğuna, molekul çəkisinə və ifa etdikləri vəzifələrinə görə bir-birindən fərqlənirlər. Lakin onlar üçün ümumi olan cəhətlər də vardır. O da ondan ibarətdir ki, bütün ribonuklein turşuları bir qat zəncirdən təşkil olmuşlar. RNT-lər də polimerdirlər. Onların monomerləri nukleotidlərdir. Həmin nukleotidlər DNT-dəki nukleotidlərin eynidir. Lakin bir fərq var ki, DNT molekulundakı timin əvəzinə RNT-də timinə çox yaxın birləşmə olan urasil durur. Timin urasildən bir metil qrupunun artıq olması ilə fərqlənir. Beləliklə, timinə metilurasil də demək olar. DNT ilə RNT-də başqa bir fərq də var. O da ondan ibarətdir ki, DNT-də karbohidrat komponenti dezoksiriboza, RNT-də isə ribozadır. Əgər DNT-nin miqdarı həmişə hüceyrədə sabit qalırsa, RNT-nin miqdarı sabit deyil. Zülal sintez edən hüceyrələrdə RNT-nin miqdarı daha çox olur. Fərdi inkişafın müxtəlif mərhələlərində hüceyrədə RNT-nin miqdarı çoxalır, hüceyrə tərəfindən istifadə edilib azalır, yenidən sintez olunub çoxalır və s.

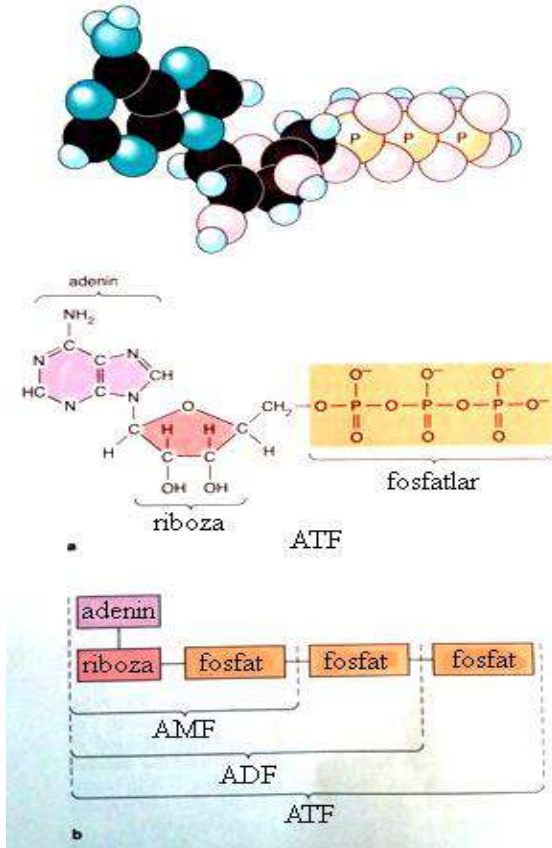
Hüceyrədəki RNT molekullarından biri nəqliyyat RNT-sidir (n-RNT). n-RNT-si molekul, zülalların sintezində birbaşa iştirak edən ən kiçik RNT-dir. n-RNT cəmi 80-100 nukleotiddən əmələ gələn polimer olub, molekul çəkisi 25000-30000-dür. Bu PHT nüvədə sintez olunub ancaq sitoplazmada fəaliyyət göstərir. Onun funksiyası amin turşularını ribosomlara-zülal sintez olan sahəyə daşımaqdan ibarətdir. Hüceyrədəki ümumi RNT-nin 10%-i n-RNT-si hesabına düşür.

Digər RNT-ribosom RNT-dir (r-RNT). Bu ən iri RNT molekuludur. Bu molekulun tərkibinə 3000-5000 nukleotid daxil olur. Bunlar kifayət qədər iri və ən çox miqdara malik olan RNT-lərdir. 28 S böyük r-RNT-nin təxminən 3000-5000 nukleotid ardıcılığı uzunluqda olur. Münasib olaraq molekul çəkisi 1-1,5 mln-dir. r-RNT ribosomun əsas strukturunu təşkil edir. Hüceyrədəki ümumi RNT-nin 90%-i r-RNT-nin hesabına düşür.

Eukariotlarda r-RNT-ləri 4 tipdə olur, 18S r-RNT ribosomun kiçik subvahidini yaradır, 28S, 5.8S və 5S r-RNT-lər isə ribosomun böyük subvahidinin tərkib hissəsini təşkil edirlər. Prokariotlarda, mitoxondridə və xloroplastlarda isə 18S r-RNT-ni 16S r-RNT, 28S r-

RNT-ni isə 23S r-RNT əvəz edir. 5.8S r-RNT isə prokariotlarda olmur və xloroplastlarda olmur.

Üçüncü növ RNT məlumat RNT-dir (m-RNT). Bu RNT-lər ölçüsünə görə ən böyük RNT-lər olub nukleotidlərinin sayı təxminən 700-dən 100000-ə qədər ola bilər. Ümumi RNT-lərin 0,5-1%-ni təşkil edir. m-RNT nüvədə sintez olunub translyasiya (zülal zintezi) üçün sitoplazmaya daşır. m-RNT-nin funksiyası zülalın strukturu haqqındakı məlumatı DNT-dən ribosoma-zülal sintez olunan sahəyə çatdırmaqdır.

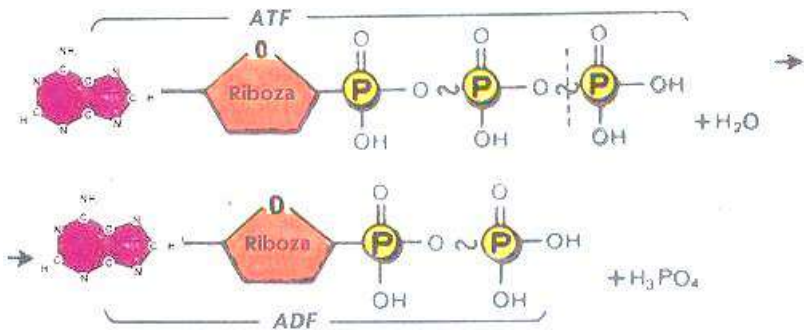


Şəkil 33. ATF

Bundan başqa hüceyrələrdə onlarla müxtəlif tipli kiçik kodlaşdırmayan RNT-lər də olur. Bu RNT-lər nüvədə transkripsiya proseslərinin tənzimlənməsində, pro-m RNT-nin prosessinqində və sitoplazmada zülalların sintezinin müxtəlif səviyyələrdə tənzimlənməsində iştirak edirlər. Bu RNT-lərin ölçüsü 18 nukleotiddən bir neçə yüz nukleotidə qədər dəyişilir.

Hüceyrənin üzvi molekullarından biri də adenzintrifosfat turşusudur (ATF) (Şəkil 33). Kimyəvi təşkilinə görə ATF nukleotidə oxşayır. Hər hansı nukleotiddə olduğu kimi ATF molekulunda azot əsaslarından biri-adenin, pentoza riboza və fosfor turşusu qalığı müşahidə edilir. Lakin fosfat turşusunun pentozaya birləşməsində ATF nukleotiddən kəskin fərqlənir. ATF-də fosfat turşusu 3 molekuladır. Adenzintrifosfataza fermentinin təsirindən ATF molekulunda fosforla oksigen arasındakı rabitə qırılır (şəkil 33) və həmin sahəyə su molekulu birləşir.

ATF molekulundan bir molekulda fosfat turşusu ayrıldıqda adenzindifosfat (ADF) turşusuna çevrilir, iki molekul fosfat turşusu ayrıldıqda isə o adenzin monofosfat turşusuna (AMF) çevrilir (Şəkil 34). Hər molekul fosfat turşusunun ayrılması ilə 10000 kkal enerji hasil olur. Buna görə də fosforla oksigen arasındakı rabitə adi rabitə olmayıb enerji ilə zəngin makroergik rabitə adlanır və ~ işarə edilir. ATF molekulunda enerji ilə zəngin iki belə rabitə vardır. Hüceyrədəki ekzoergik reaksiyaların heç birində bu qədər enerji ayrılmır. Onlardan ən effektivisi 2000-25000 kal/mol enerji verir.



Şəkil 34. ATF-in və ADF-ə çevrilməsi

ATF-nin hüceyrədə rolu çox böyükdür. Hüceyrədə enerji çevrilməsində o əsas yer tutur. ATF-nin miqdarı hüceyrədə dəyişilsə də, o hüceyrədə müəyyən miqdarda saxlanır. Belə ki, ATF hüceyrədə təxminən 0,02-0,05% (hüceyrənin yaşından və çəkisindən asılı olaraq) olur. ATF parçalananda onun miqdarı hüceyrədə azalanda, hüceyrənin üzvi molekullarının parçalanmasından alınan enerji hesabına o yenidən bərpa olunur. ATF-in sintezi, fermentativ proses olub, mitoxondridlərdə, xloroplastlarda və s. yerinə yetirilir. ATF hüceyrənin universal enerji mənbəyidir. Onun enerjisi DNT-nin replikasiyasına, zülal sintezinə, mayalanmaya, əzələ hərəkətinə, sinir fəaliyyətinə və s. proseslərə sərf edilir.

KOLLOİD XÜSUSİYYƏTLƏRİ

Hüceyrədə olan zülallar, nuklein turşuları və bir sıra digər maddələr tipik kolloid maddələrdir. Kolloid kimya baxımından hüceyrə tərkibinin 15%-ni zülal təşkil edirsə, o kolloid maddədir. Həqiqətən də hüceyrənin bir sıra xassə və xüsusiyyətlərini onu təşkil edən maddələrin kolloid təbiəti ilə izah etmək olar. Məsələn, məlumdur ki, kolloid maddələrin məhlulları yandan (kənardan) işıqlandıqda tutqun görünür. Bu hadisə Tindal effekti adlanır. Bu onunla izah olunur ki, işıq şüası kolloid hissəciyini əhatə edir, bununla əlaqədar olaraq işıq şüası difraksiyaya uğrayaraq səpələnir. Tindal effekti həm sitoplazmaya, həm də karioplazmaya xas olan xüsusiyyətdir.

Zülal, nuklein turşuları kimi maddələrin molekullarının ölçüsünün iri olmasına baxmayaraq, onların kolloid məhlulları sabit məhlullardır. Daha doğrusu uzun müddət saxlandıqda belə çöküntü vermirlər. Bu isə onunla əlaqədardır ki, həmin molekullar elektrik yükünə malikdirlər. Kolloidin hissəcikləri eyni adlı elektrik yükü ilə yükləndiyindən onlar bir-birini dəf edirlər. Əgər elektrik yükünü azaltsaq və ya məhlula elektrolitlər əlavə etməklə (duzlar, qələvilər; turşular) kolloid hissəciklərinin çökməsinə nail olmaq olar. Bu zaman hissəciklər bir-birinə yapışır, aqreqasiyaya uğrayır və çöküntü verirlər. Bu hadisəyə koagulyasiya hadisəsi deyilir. Koagulyasiya hadisəsinə hüceyrədə də təsadüf etmək olur. Hüceyrəyə fiziki və kimyəvi amillərlə təsir etdikdə hüceyrə tutqunlaşır və çöküntü verir.

Kolloid məhlulların əksəriyyəti üçün jelatinləşmə xüsusiyyəti xasdır. Jelatinləşmə o deməkdir ki, müəyyən şəraitdə kolloid məhlul bərkiyir, gel vəziyyətinə düşür, o isə öz növbəsində yenidən durulaşaraq

zol vəziyyətinə keçir. Jelatinləşmənin tipik nümunəsi jelatin məhlulunun bərkiməsidir (elə jelatinləşmə də oradan götürülmüşdür), aqar-aqar, əzələ zülalı, DNT (molekulları sapvari olan maddələr) asan jelatinləşirlər. Jelatinləşməni belə izah etmək olar: sapvari strukturlu kolloid maddənin molekuluna kation, anion və ya elektrik yükündən məhrum olan $-CH$ qrupları düşdükdə əgər kolloid maddənin qatılığı çoxdursa (demək maddə hissəcikləri bir-birinə yaxın mövqe tutur), temperatur aşağıdırsa (deməli molekulların hərəkəti zəifdir) onda molekulun müxtəlif yüklü hissələri bir-birini cəzb edir, bu zaman qatı elastik bir tor alınır ki, məhlul da onun həlqələri arasında ilişir. Beləliklə, jelatinləşmə baş verir. Hüceyrələr mexaniki, termiki, şüa və s. təsirlərə məruz qaldıqda sitoplazma qatılışır, yapışqanlı olur və jelatinləşir.

Kolloid məhlullar üçün xas olan xüsusiyyətlərdən biri koaservasiya hadisəsidir. Koaservasiya hadisəsinin mahiyyəti odur ki, müəyyən şəraitdə kolloid maddə məhluldan ayrılır, lakin o bərk maddə kimi deyil məhlul formasında ayrılır. Beləliklə, kolloid məhlul iki bir-birinə qarışmayan məhlul vəziyyətinə keçir. Bu hadisə koaservasiya hadisəsi adlanır. Nisbətən qatı məhlul koaservat, duru məhlul isə taraz məhlul adlanır.

Kolloid məhlullarına su, elektrik yükünü özünə çəkən maddələrlə (spirt, duzlar) təsir etdikdə koaservasiya hadisəsi baş verir.

Hüceyrənin bir sıra xassələri onun koaservasiya xüsusiyyəti ilə izah olunur. D.N.Nasanov göstərir ki, protoplazma tərkibinin 80%-i su və suda yaxşı həll olan maddələrdən təşkil olunmasına baxmayaraq, protoplazmanın su ilə qarışmamasının səbəbi-onun koaservasiya xüsusiyyətinə malik olmasıdır.

N.L.Feldman canlı hüceyrələri rənglədikdə rəngləyicinin protoplazmada qranulalar halında toplanmasını protoplazmanın koaservasiya xüsusiyyəti ilə izah edir.

A.İ.Oparin nəzəriyyəsinə görə koaservasiya hadisəsinin yer üzərində həyatın əmələ gəlməsi dövründə böyük əhəmiyyəti olmuşdur. Lakin sitoplazmanı sadəcə olaraq kolloid məhlul kimi qəbul etmək əlbəttə düzgün deyil. Sitoplazma mürəkkəb, üzvi və qeyri-üzvi maddələrin yüksək dərəcədə qanunauyğun, ardıcıl, qarşılıqlı əlaqə və vəhdətindən yaranmış, metabolik proseslərin müəyyən koordinasiyasını təmin edən canlı sistemdir ki, həmin sistemdə kolloid xüsusiyyətləri vardır.

III FƏSİL

SİTOPLAZMA

Qeyd etdiyimiz kimi sitoplazma üç hissədən ibarətdir: Hioloplazma, orqonoidlər və törəmələr (hüceyrədaxili törəmələr).

Hioloplazma – Hioloplazmanın hüceyrə şirəsi, sitozol və yaxud hüceyrə matriksi adlandırılırlar. Burada hüceyrə mübadiləsinin əsas prosesləri gedir. Hioloplazma mürəkkəb kolloid sistemdir. O aşağı elektron sıxlığına malik homogen, xırda dənəvər maddə molekullarından təşkil olunmuşdur. Kimyəvi tərkibi zülal, nuklein turşuları, polisaxarid, lipid və qeyri-üzvü maddələrdən ibarətdir.

Hioloplazma öz aqreqat halını dəyişə bilər.

Hioloplazmanın funksiyaları:

1. Metabolik- yağların, zülalların, korbhidratların metabolizmi.
2. Maye mikromühitin formalaşdırılması (hüceyrə matriksi)
3. Hüceyrənin hərəkətində, maddələr və enerji mübadiləsində iştirak edir

Orqanoidlər-bunlar ikinci vacib hüceyrə komponentləridir. Orqanoidlərin vacib əlaməti ondan ibarətdir ki, onlar daimi müəyyən quruluşa və funksiyaya malikdirlər. Funksional əlamətlərinə görə bütün orqanoidlər 2 qrupa bölünür.

Ümumi təyinatlı orqanoidlər. Bu orqanoidlərə bütün hüceyrələrdə rast gəlinir. Çünki, hüceyrələrin ümumi həyat fəaliyyəti üçün onlar vacibdirlər. Bunlara: mitoxondriylər, endoplazmatik şəbəkə (EPT), peroksisomlar, Holci kompleksi, ribosomlar, lizosomlar, sentriollar, mikroborucuqlar, mikrofilamentlər və aralıq filamentlər aiddirlər.

2. Xüsusi təyinatlı orqanoidlər. Yalnız spesifik funksiyalar yerinə yetirən hüceyrələrdə olur. Bunlara miofibrillər (əzələ liflərində və hüceyrələrdə), neyrofibrillər (neyronlarda), tonofibrillər, kirpikciklər və qamçılar aiddir.

Hüceyrə strukturları, onların fermentləri və funksiyaları

Cədvəl 5

<i>Hüceyrə komponenti</i>	<i>Hansı hüceyrələrdə olur</i>	<i>Ferment tərkibi</i>	<i>Funksional rolu</i>
Nüvə	Bütün eukariot hüceyrələrdə	Qlikoliz fermentləri. DNT və m- RNT-nin sintezində iştirak edən fermentlər	DNT və RNT-nin sintezi
Mitoxondrilər	Bütün eukariot hüceyrələrdə	Krebs tsiklinin fermentləri, elektron nəqliyyat dövryyəsinin fermentləri	Oksidləşmə, fosforlaşma, elektronların tənəffüs zəncirinə ötürülməsi, amin turşuları və yağ turşularının parçalanması, amin turşuları və yağ turşularının sintezi
Endoplazmatik şəbəkə	Bütün eukariot hüceyrələrdə	Qlükoza – 6 – fosfat sitoxrom dehidrogenaza reduktaza, detoksikasiya, steroid hormonların mübadiləsində iştirak edən fermentlər	Lipidlərin, steroid hormonlarının mübadiləsində, detoksikasiyada maddələrin fəal keçiriciliyi, qlikogenin sintezi
Ribosomlar	Bütün hüceyrələrdə	Ferment sistemi rast gəlmir	Zülal sintezi
Sitoplazma matriksi	Bütün hüceyrələrdə	Qlükoliz və pentoza fosfat tsiklinə iştirak edən fermentlər	Karbohidratların natamam parçalanması
Lizosomlar	Əksər hüceyrələrdə	Hidrolazalar	Zülalların, nuklein turşularının (DNT və RNT) karbohidratlar və onların məhsullarının parçalanması
Holci kompleksi	Bütün hüceyrələrdə	Tiamin pirofosfotaza, lipidlərin və karbohidratların sintezində iştirak edən fermentlər	Polisaxaridlərin, mukoproteidlərin, lipidlərin sintezi, endoplazmatik şəbəkədə sintez olan maddələrin transformasiyası, seqreqasiyası

Kirpiklər və sentriollar	Əksər heyvan hüceyrələrində	ATF-i parçalayan fermentlər, asetil xolin estefaza, elektronları daşıyan və qlikolitik fermentlər	hərəkət, qıcıqlanma, bölünmə
Sinaptik qovucular	Sinir və qıcıq hiss edən hüceyrələrdə		İmpulsların ötürülməsi
Hüceyrə membranı	Bütün hüceyrələrdə	Fəal keçiriciliklə əlaqədar olan fermentlər	Maddələrin hüceyrələrə və hüceyrələrdən kənara ötürülməsi
Nüvə membranı	Bütün eukariot hüceyrələrdə	ATF-aza RNT - aza	Nüvədən sitoplazmaya və əksinə maddələrin keçiriciliyi, RNT-nin şpaysinqi.

Quruluşuna görə orqanoidləri 2 qrupa bölmək olar.

1. Membranlı orqanoidlər.
2. Membransız orqanoidlər.

Eyni zamanda sitoplazmanın membran strukturlarını iki qrupa bölmək olar:

1. Birqatlı membranlı;
2. İkiqat membranlı stukturlar.

Birqat membranlı strukturlar vakuolyar sistemdir. Ona endoplazmatik retikulum, bu retikulundan əmələ gələn müxtəlif vakuollar, bundan başqa Holci aparatı, lizosomlar daxildir. Vakuolyar membran sistemi birqat membranla sitoplazmadan ayrılır.

İkinci qrup membranlı strukturlara iki qatlı membrana malik olan orqanoidlər-mitoxondrilər, plastidlər aiddir. Bu orqanoidlərin membranları qapalı sistem əmələ gətirir, bir-birinə keçmirlər. Bu cəhətdən onlar nüvə membranından fərqlənir. Belə ki, nüvənin xarici membranı endoplazmatik şəbəkəyə keçərək sitoplazmaya çıxır. Vakuolyar sistemə morfoloji və funksional cəhətdən müxtəlif komponentlər daxil olmasına baxmayaraq onlar vahid bir sistemi təşkil edirlər. Onların hər bir komponenti ayrı-ayrı vəzifələri yerinə yetirsələr də o vəzifələr biri digərini tamamlayır.

Bundan başqa membran quruluşuna malik olmayan orqanoidləri də fibrilyar və qranulyar xüsusiyyətlərinə görə iki

yerə ayırmaq olar. Fibrilyar tip orqanoidlərə: mikroborucuqlar, mikrofilamentlər, aralıq filamentlər, miofibrillər, sentriollar, kirpik və qamçılar, qranulyar tip orqanoidlərə isə ribosomlar, polisomlar aiddir.

ÜMUMİ TƏYİNATLI ORQANOİDLƏR

ENDOPLAZMATİK ŞƏBƏKƏ

Bu orqanoidin kəşfi elektron mikroskopunun kəşfi ilə əlaqədardır. 1945-ci ildə Porter öz əməkdaşları ilə birlikdə cüçələrin fibroblastlarını elektron mikroskopunda öyrənərkən müşahidə etdilər ki, sitoplazmanın endoplazma hissəsində bir çox kanallar, vakuollar birləşərək seyrək top (retikulum) əmələ gətirmişlər. Eləcə də bu vakuol və kanalların divarlarının nazik membranla örtülü olması aydın görünürdü. Beləliklə, hüceyrədə endoplazmatik şəbəkə olması kəşf edildi. Sonralar 1950-ci ildə ultranazik kəsiklər almaq metodikasını müəyyənləşəndə bu orqanoid daha dərinlən öyrənilmişdi, onun strukturu aşkar edildi. Məlum oldu ki, bütün eukariotlarda endoplazmatik şəbəkə vardır. Endoplazmatik şəbəkə quruluşuna görə 2 cür olur: qranulyar (dənəvər) və aqranulyar (dənəsiz) endoplazmatik şəbəkə.

Dənəvər endoplazmatik şəbəkə mürəkkəb kanallar və boşluqlar sistemidir ki, bir-biri ilə birləşərək şaxələnən şəbəkə əmələ gətirirlər. Bu kanallar və şəbəkələrin eni hüceyrənin funksional fəallığından asılı olaraq çox dəyişkən olur, lakin ən azı 20nm, ən çoxu isə bir neçə mm-ə bərabər olur. Belə endoplazmatik şəbəkəni fərqləndirən cəhət odur ki, o hialoplazma tərəfdən diametri 20 nm olan çoxlu kiçik dənələrlə (qranulalarla) örtülü olur. Bu qranulalar ilk dəfə C. Palad tərəfindən təsvir edilmişdir (Palad qranulaları). O göstərmişdir ki, həmin qranulalar ribonukleoproteid təbiətlidir. Hazırda məlumdur ki, o qranulalar endoplazmatik şəbəkənin membranı ilə əlaqədə olan ribosomlardan başqa bir şey deyildir. Membrandakı ribosomlar polisomlar təşkil edirlər (bir çox ribosomlar bir məlumat RNT-si ilə birləşir).

Qranulyar endoplazmatik şəbəkə hamar endoplazmatik şəbəkədən fərqli olaraq hüceyrədə ya müxtəlif membranlar, ya da bu

membranların lokal toplusundan (eqrastoplazma) ibarət olur . Birinci tip endoplazmatik şəbəkə differensasiyaya uğramış hüceyrələrdə və ya metabolik proseslər zəif olan hüceyrələrdə, eqrastoplazma isə şiddətli sekretor zülal sintez edən hüceyrələrdə rast gəlinir. Məsələn, qaraciyər hüceyrələrində eqrastoplazma hüceyrənin müəyyən zonasında toplanır (Berq cisimciyi). O, sinir hüceyrələrində, həmçinin müəyyən zonada (pələngvari maddə) toplanır. Mədəaltı vəzi hüceyrələrində bazal və nüvə ətrafı zonanı tutur və s.

Endoplazmatik şəbəkə üzərində polisomların olması, onun zülal sintezində böyük rolu olmasını göstərir. Bəzi hüceyrələrdə ribosomlar bilavasitə endoplazmatik şəbəkə ilə əlaqədar olmayıb bilavasitə sitoplazmada yerləşir. Məsələn, rüşeym hüceyrələri differensasiya etməyən hüceyrələr, çox tez-tez bölünən xərçəng şişləri hüceyrələri və s. Fəal zülal sintez edən hüceyrələr, bölünməyən hüceyrələr, ixtisaslaşmış hüceyrələrdə isə ribosomlar endoplazmatik şəbəkənin membranı üzərində yerləşir.

Tədqiqat nəticəsində məlum olmuşdur ki, hüceyrələrdə bütün zülal sintezi endoplazmatik şəbəkə ilə əlaqədə olmayıb, onun bir hissəsi bilavasitə sitoplazmanın özündə gedir. Məlum olmuşdur ki, şiddətli zülal sintez edən, differensasiyaya uğramış hüceyrələr, fəal böyüyən hüceyrələr çox bazofil olurlar (qələvi təbiətli rəngləyicilərlə rənglənilirlər). Bu cür bazofil sitoplazmanın RNT-nin çox hissəsi ribosom RNT-dir. Demək sitoplazmanın bazofilliyi onun ribosomla zənginliyi ilə əlaqədardır. Bu isə o deməkdir ki, bir sıra hüceyrələrdə (rüşeym hüceyrələri, şiş hüceyrələri, regenerasiyaya uğrayan toxumaların hüceyrələri və s.) zülal sintezi bilavasitə sitoplazmanın özündə onun hialoplazma hissəsində gedir. Digər tərəfdən ixtisaslaşmış, differensasiyaya uğramış, lakin fəal zülal sintez edən hüceyrələrin (sinir hüceyrələri, mədəaltı vəzi hüceyrələri, süd vəziləri hüceyrələri, plazmosidlər və s.) hialoplazmasında sərbəst ribosom azdır, onlar əsasən endoplazmatik şəbəkə üzərində yerləşirlər.

Bu tədqiqatlardan belə məlum olur ki, hialoplazmada yerləşən ribosomların sintez etdiyi zülal həmin hüceyrənin öz ehtiyacını ödəyir. Endoplazmatik şəbəkənin üzərindəki ribosomların sintez etdiyi zülal isə hüceyrələrdən çıxarılır və digər hüceyrələrin həyat fəaliyyəti proseslərində iştirak edir. Məsələn, mədəaltı vəzinin asinus hüceyrələri zülal təbiətli fermentlər (proteinazalar, lipazalar,

nukleazalar və s.) sintez edirlər. Onlar isə müxtəlif qida maddələrinin həzmində iştirak edirlər (qaraciyər hüceyrələri-qan albumini, plazmositlər-qlobulin, süd vəzi hüceyrələri-kozein, tüpürcək vəzi hüceyrələri-ptialin, amilaza, RNT-aza və s. sintez edirlər). Maraqlı cəhət odur ki, bitki hüceyrələrində də biz həmin xüsusiyyətə rast gəlirik. Lakin buna baxmayaraq qranulyar endoplazmatik şəbəkənin ribosomları hüceyrədaxili həzm (faqositoz) üçün lazım olan fermentlərin də sintezində iştirak edirlər.

Bir çox tədqiqatlar göstərmişdir ki, qranulyar endoplazmatik şəbəkənin sintez etdiyi fermentlər həmin hüceyrənin özünün maddələr mübadiləsində nəinki iştirak etmir, hətta çox halda həmin hüceyrə üçün lazımsız və bəzən zərərli olur. Məsələn, süd vəzilərində sintez edilən kozein onun inkişafı və böyüməsi üçün heç lazım deyil.

Həzm traktı hüceyrələrində çox miqdarda hidrolitik fermentlər sintez olunur ki, onlar bioloji makromolekulları parçalayır. Əgər belə fermentlər hüceyrə hialoplazmasında qalsa, onlar hüceyrənin özünü həll edə bilirlər (avtoliz) ki, o da hüceyrənin məhvinə səbəb olar. Bu cür fermentlər hüceyrədən çıxarıldıqdan (sekreziya) sonra qapalı membran sistemli komponentlərdə toplanırlar. Buradan belə nəticə çıxır ki, qranulyar endoplazmatik şəbəkənin rolu təkcə onun membrandakı ribosomlarla zülal sintez etməklə bitmir, o həm də sekreziya prosesində iştirak edir, sintez olunmuş zülalları toplayıb hüceyrənin özünün funksiyalarını idarə edən zülallardan ayıraraq, təcrid etmək və s. vəzifələri yerinə yetirir. Qranulyar endoplazmatik şəbəkənin bu funksiyasının hüceyrə həyatında çox böyük əhəmiyyəti var. Çünki o həmin fermentlərin Holci kompleksi vakuolları vasitəsilə hüceyrədən kənar edilməsində bir sıra proseslərlə əlaqədar olaraq fəaliyyət göstərir. Bu prosesdə mütləq ATF enerjisindən istifadə edilir.

Bundan başqa qranulyar endoplazmatik şəbəkədə zülalların modifikasiyası, onların şəkərlərlə birləşməsi, kondensasiyalaşması, iri qranulyar əmələ gətirməsi prosesləri də gedir. Beləliklə, qranulyar endoplazmatik şəbəkə hüceyrədən çıxarılan zülalların sintezində, onların hüceyrələrin öz zülallarından ayrılıb çıxarılmasında, həmin zülalların daşınmasında, modifikasiyasında, lokal kondensasiyasında iştirak edir.

Prokariot hüceyrələrdə endoplazmatik şəbəkə yoxdur. Lakin bir çox bakteriyalar sintez etdiyi fermentləri xarici mühitə çıxarırlar. Görünür bu fermentlərin hüceyrədən çıxarılması xüsusi hüceyrədaxili vakuol sistemi ilə əlaqədar deyil, lakin ona oxşardır. Belə ki, bir çox tədqiqatlarla isbat edilmişdir ki, bakteriyalarda ribosomların bir hissəsi plazmatik membranla əlaqədardır. Hüceyrədən kənar edilən fermentlər həmin membran üzərindəki ribosomlarda sintez olunur. Membranla əlaqədar olmayan hialoplazmadakı ribosomlar isə bakteriya hüceyrəsinin özünə lazım olan zülalların sintezində iştirak edir.

Hamar (aqranulyar) endoplazmatik şəbəkə – onun ribosomlardan məhrum olan hissəsidir. Lakin hamar endoplazmatik şəbəkə ilə dənəvər endoplazmatik şəbəkə arasında kəskin sərhəd qoymaq mümkün deyil. Belə ki, endoplazmatik şəbəkə böyüdükcə onun dənəvər sahələri, hamar sahələrə çevrilə bilər, digər tərəfdən bəzən dənəvər endoplazmatik şəbəkənin ribosomları itir və o hamar endoplazmatik şəbəkə kanallarına çevrilir.

Hətta tədqiqatlarla müəyyən edilmişdir ki, inkişafın mərhələlərindən asılı olaraq dənəvər endoplazmatik şəbəkə, hamar endoplazmatik şəbəkəyə çevrilə bilər. Bu cəhətdən dənəvər endoplazmatik şəbəkə ilkin, hamar endoplazmatik şəbəkə isə sonradan yaranma kimi qəbul edilməlidir. Məsələn, siçanların qaraciyərlərində anadan olmağdan əvvəl dənəvər endoplazmatik şəbəkə kanalları olur, anadan olandan sonra isə hamar endoplazmatik şəbəkə kanalları müşahidə edilir. Bir sıra biokimyəvi, morfoloji, avtoradioqrafiya tədqiqat işləri isbat edir ki, dənəvər endoplazmatik şəbəkə böyüyür, həcmi artır və ya ribosomlarını itirir və hamar endoplazmatik şəbəkəyə çevrilir.

Mənşəcə eyni, topoqrafik cəhətdən oxşar olmalarına baxmayaraq funksional cəhətdən hamar endoplazmatik şəbəkə, dənəvər endoplazmatik şəbəkədən fərqlənir.

Hamar endoplazmatik şəbəkəyə steroid təbiətli maddələrin sintez olunduğu hüceyrələrdə məsələn, böyrəküstü vəzinin qabıq hüceyrələrində, toxumluğun interstisial hüceyrələrində, piy vəziləri hüceyrələrində və s. daha çox rast gəlinir.

Hamar endoplazmatik şəbəkə topoqrafik cəhətdən qlikogen toplanan sahə ilə də sıx əlaqədə olur ki, bu cəhət də onun karbohidrat mübadiləsindəki rolunu göstərir. Qaraciyər hüceyrələrində, əzələ hüceyrələrində qlikogen endoplazmatik şəbəkənin hamar hissəsində toplanır.

Aclıq çəkmiş hüceyrələrdə qlikogen istifadə olunandan sonra, eləcə də artıq qlikogen toplananda hüceyrələrin hamar endoplazmatik şəbəkəsinin kanallarının genişlənməsi bəzi patoloji proseslərlə əlaqədar olur. Belə ki, zəhərlənmələr zamanı, bəzi zəhərli və konsorogen maddələrin təsiri, yüksək dozalı hormonal preparatların təsiri zamanı və s. qaraciyər hüceyrələri, onlara xas olan sitoplazmanın bazofil xüsusiyyətini itirirlər .

Bu onu göstərir ki, bu maddələrin təsirindən sitoplazmada RNT miqdarı kəskin aşağı düşür. Odur ki, sitoplazmada oksifil zonalarda müşahidə edilir.

Elektron mikroskopunda bu zonalarda hamar endoplazmatik şəbəkənin kanallarının toplanması müşahidə edilir. Bu onunla əlaqədardır ki, həmin sahələrdə zərərli maddələrin deqretasiyası prosesləri, metabolik dezaktivasiya prosesləri gedir ki, həmin proseslər də bir sıra oksidləşdirici fermentlərin iştirakı ilə həyata keçir. Beləliklə, qaraciyərin funksiyasına aid olan orqanizmin detoksikasiyası prosesi hamar endoplazmatik şəbəkənin iştirakı ilə gedir.

Eninəzolaqlı əzələdə hamar endoplazmatik şəbəkənin kanalları və vakuolları (sarkoplazmatik retikulum) hər bir miofibrilli əhatə edir. Burada onlar xüsusi funksiya ifa edirlər. ATF-nin iştirakı ilə həmin kanallar kalsium ionlarını toplayır və odur ki, bu da öz növbəsində əzələ hüceyrəsinin açılmasını təmin edir.

Ali bitkilərdə hamar endoplazmatik şəbəkə terpenlərin, steroidlərin, lipidlərin sintez olduğu toxuma hüceyrələrində rast gəlinir. Çox vaxt bitkilərdə hamar endoplazmatik şəbəkə kanalları hüceyrənin polisaxarid qılıfına yaxın mövqedə rast gəlinir ki, bu da onun karbohidrat mübadiləsindəki roluna əyani dəlildir. Beləliklə, hamar endoplazmatik şəbəkə triqliseridlərin, steroidlərin, qlikogenin, lipidlərin sintezində iştirak edir, orqanizmin detoksikasiyasını, ion mübadiləsini təmin edir.

RİBOSOMLAR

Ribosom RNT molekullarından və zülallardan təşkil olunmuş mürəkkəb ribonukleo-protein kompleks olub hüceyrənin zülal sintez edən “zavodudur”. Ribosom ilk dəfə 1955-ci ildə rumun mənşəli Amerikan alimi Corc Emil Palad tərəfindən aşkar olunmuşdur. Palad onu sitoplazmada olan kiçik hissəciklər kimi təsvir etmiş və göstərmişdir ki, onlar endoplazmatik retikulumun membranı ilə

assosiasiyada olmağa daha çox meyillidirlər. Palad sonralar Fransız alimi Xristian de-Dyuc və artıq 1945-ci ildə endoplazmatik retikulumu aşkar olunmasında iştirak edən Belçika alimi həkimi Albert Klaudla birlikdə ribosomların zülal sintezindəki rolunun aşkar olunmasına görə 1974-cü ildə Nobel Mükafatı ilə təltif olundular.

Mürəkkəb ribonukleoproteidlərdən ibarət olan ribosomları 1955- ci ildə Xauatson və Xem elektron mikroskopu ilə xərçəng hüceyrələrində müşahidə etmişlər. Ribosomların diametri 250-300 nm-dir, forması isə kürə şəklindədir. Bağırsağ çöpcüyü bakteriyası üzərində aparılan elektron mikroskopik tədqiqatlar nəticəsində bu mikroorqanizmlərdə ribosomların iki müxtəlif ölçülü submikroskopik vahiddən ibarət olduğu sübut edilmişdir.

Böyük submikroskopik vahid üçküncü, diametri 150-180 Å⁰, kiçik submikroskopik vahid isə qövsvaridir, diametri 140-160 Å⁰-dir. Yastı səthə malik olan böyük submikroskopik vahid kiçik səthə malik olan submikroskopik vahidlə bitişdikdə aralarında yarıq şəkilli boşluq qalır.

Ribosomlar iki subvahiddən – böyük və kiçik subvahidlərdən ibarətdirlər: eukariotlarda bunlar sedimentasiya dərəcəsinə görə 40S (S burada sedimentasiya vahidi svedberqdir) kiçik subvahid və 60S böyük subvahiddir, bütöv ribosomun sedimentasiya dərəcəsi isə 80S-dir. Prokariotlarda isə kiçik subvahid 30S, böyük subvahid 50 və tam ribosom 70S-dir.

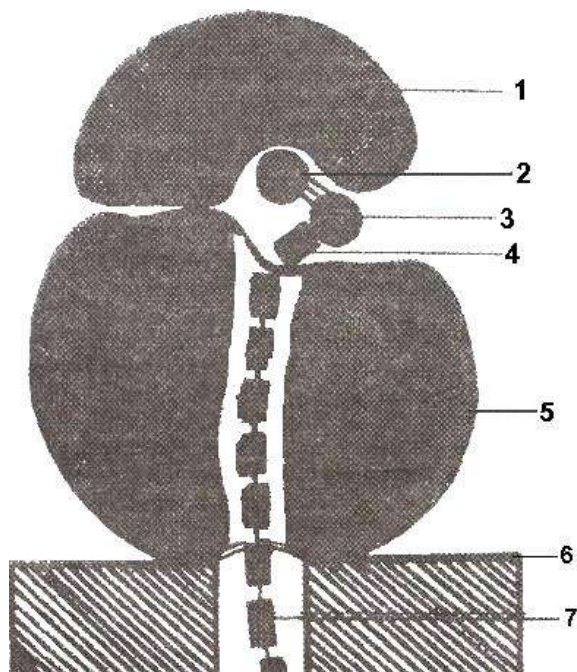
Eukariot ribosomun kiçik subvahidi 18S r-RNT-dən və onunla assosiasiyada olan 32 zülaldan və böyük subvahid isə 28S r-RNT, 5,8S r-RNT və 5S r-RNT molekullarından və onlara assosiasiyada olan 45 zülaldan təşkil olunmuşdur. Yəni bir eukariot ribosomun təşkilində 77 müxtəlif zülal molekulu iştirak edir və bir eukariot ribosomun molekul çəkisi ~3.4 million daltondur (Da).

Prokariot (və xloroplast) ribosomun kiçik subvahidi 16S r-RNT-dən və onunla assosiasiyada olan 22 zülal molekulundan, böyük subvahid isə 23S r-RNT, və 5S r-RNT-dən və 34 zülal molekulundan təşkil olunublar, yəni bir prokariot ribosomda 56 müxtəlif zülal molekulu birləşmiş olur, ribosomun ümumi molekul çəkisi təxminən 2-2.2 million Da-dur

Ribosomlar hüceyrə sitoplazmasında sərbəst və endoplazmatik şəbəkənin membranına birləşmiş şəkildə olur. Qranulyar endoplazmatik şəbəkənin membranlarında ribosomlar tək qatda, bəzən də spiralvari formada yerləşmişdir. Endoplazmatik şəbəkə yaxşı inkişaf etmiş

yüksək differensiasiyalı qaraciyər və mədəaltı vəzi hüceyrələrində ribosomların əksəriyyəti bu orqanoidin membranı ilə birləşmiş şəkildədir. Amma qranulyar endoplazmatik şəbəkəsi zəif inkişaf etmiş insanın oosit və limfosit hüceyrələrində isə ribosomların əksəriyyəti sitoplazmada sərbəst yerləşirlər. Sitoplazmada ribosomlara mitoxondrilərdə və plastidlərdə təsadüf edilir. Sitoplazma ilə bərabər eyni zamanda ribosomlar nüvədə də mövcuddur.

Differensial ultra sentrafuqalaşdırma yolu ilə aparılmış biokimyəvi analiz nəticəsində ribosomların yüksək quruluşlu zülallardan ribosomal RNT-lərdən ibarət olduğu müəyyən edilmişdir. Demək olar ki, bu iki komponentin ribosomda nisbəti bərabərdir. Belə ki, molekul kütləsi 3000000 Da olan bakteriya ribosomunda bu kütlənin 50%-i RNT-nin payına düşür. Ümumiyyətlə isə hüceyrədə olan RNT-nin 80-90% -i ribosomda yerləşir (Şəkil 39).



Şəkil 39. Ribosomun quruluş sxemi: 1 – kiçik subvahid; 2 – m RNT; 3 – n RNT; 4 – amin turşusu; 5 – böyük subvahid; 6 - endoplazmatik şəbəkənin membranı; 7 – sintez olunan komponentin zənciri

Müxtəlif orqanizm hüceyrələrində qələvi xassəyə malik olan ribosomal zülallar ümumilikdə demək olar ki, amin turşu tərkibinə görə eynidirlər.

Ribosomların tərkibində ribonukleaza, b-qalaktozidaza, turş və qələvi fosfataza və s. fermentləri və maqnezium vardır.

Ultramikroskopik tədqiqatlar nəticəsində müəyyən edilmişdir ki, ribosomlar həm prokariot həm də eukariot hüceyrələrində mövcuddur. Ribosomların bütün hüceyrələrdə mövcudluğu, onun kimyəvi təbiəti və xassələri bu orqanoidin böyük əhəmiyyətə malik olduğunu sübut edir. Qeyd etdiyimiz kimi ribosomlar həm sitoplazmada sərbəst, həm də endoplazmatik şəbəkənin membranına birləşmiş şəkildə yerləşir. İkincilər funksiya cəhətcə daha aktivdirlər. Sintez prosesində ribosom həm m-RNT-sini, həm də sintez olunan zülali hüceyrə fermentləri – RNTaza və proteazanın dağıdıcı təsirindən qoruyur. Zülal sintezində eyni zamanda polisom zəncirinin yəni ribosomların əhəmiyyəti çox böyükdür, çünki, polisom (zəncirində) şəklində ribosomda bir neçə eyni tip zülalın sintezi baş verir. Ribosomların əsas funksiyası zülal sintez etməkdir. Məlumdur ki, sintez olunacaq zülalın quruluşu haqqında məlumat DNT-də yerləşir. Zülalın sintezi isə sitoplazmada yerləşən ribosomlarda gedir. Deməli, zülalın ilkin quruluşu haqqında məlumat ribosomlara çatdırılmalıdır. Bu funksiyanın komplementarlıq prinsipinə əsasən DNT-nin matrisi əsasında sintez olunan m-RNT-si yerinə yetirir. Qeyd edilən proses isə transkripsiya (lat. «transkripsio» - üzünün köçürülməsi deməkdir) adlanır. Ümumiyyətlə, bütün RNT-lər (RNT, r-RNT) üçün matris rolunu DNT oynayır. Transkripsiyadan sonra isə translyasiya (latınca – translyasion – «ötürmə») prosesi başlayır. RNT olan

məlumat əsasında ribosom tərəfindən polipeptid zəncirin sintez edilməsinə translyasiya deyilir. Translyasiyanın getməsi üçün isə bu prosesə qədər amin turşularının aktivləşməsi reallaşmalıdır. Bu mərhələdə aminroasil n-RNT sintetaza fermentlərinin iştirakı ilə amin turşularının fəallaşması baş verir. Bu zaman ferment eyni zamanda amin turşusu və ATF-lə birləşir. Əmələ gəlmiş üçlüyə – ferment, amin turşusu və ATF-ə aktiv amin turşusu demək olar. Çünki, ancaq bu şəkildə amin turşusu polipeptid zəncirin sintezində iştirak edə bilər. Amin turşusunun aktivləşməsi prosesi zülal sintezində əsas mərhələlərdən biridir.

Ona görə ki, sərbəst amin turşusu heç vaxt birbaşa polipeptid zəncirinə qoşula bilməz. Aktivləşmiş amin turşusu ribosoma n-

RNT-si ilə çatdırılır. n-RNT-nin amin turşusu birləşdirən akseptor hissəsinin əks tərəfində spesifik tripilet (antikodon) yerləşir hansı ki, komplementarlıq prinsipinə əsasən m-RNT müvafiq tripletinə (kodun) birləşir. Beləliklə, bilavasitə aminoasilin RNT-sintetaza kompleksi məlumat RNT-də kodlaşdırılmış məlumatı (oxuya bilir). Aminoasil-in n-RNT sintetaza kompleksi antikodonun köməyi ilə m-RNT-nin kodonuna birləşir. Sonra həmin ribosoma ikinci tripiletə komplementar növbəti kompleks birləşir. Deməli, ribosomun funksional mərkəzində eyni zamanda iki amin turşusu yerləşə bilər. Həmin amin turşular da elə yerləşir ki, bir amin turşusunun karboksil qrupu digər amin turşusunun amin qrupu ilə yanaşı yerləşir. Nəticədə onlar arasında peptid rabitə yaranır. Amin turşusundan azad olunmuş birinci n-RNT-si ribosomu tərk edir. Ribosom bir triplet irəliyə hərəkət edir. Hər bir belə addıma (1/5, 1-6 saniyə vaxt lazım gəlir). Bu proses o vaxta qədər davam edir ki, ribosom sintezin qurtardığını bildirən 3 tripletdən (UAA, UAG, UGA) birinə rast gəlir. Bundan sonra zülal sintezi qurtarır. Beləliklə, m-RNT-də yerləşən triplet ardıcılığın zülal zəncirində amin turşusu ardıcılığını müəyyən edir. Bu prosesdə ribosomların rolu m-RNT-nin məlumatı əsasında, n-RNT-tərəfindən daşınan amin turşularından polipeptid zəncirini sintez etməkdir.

Beləliklə, zülal sintezində m- RNT-si və n-RNT-si aktiv iştirak edirlər, amma r-RNT-nin rolu isə amin turşularını m-RNT üzərindəki tripletlərə uyğun düzmək və amin turşuları arasındakı peptid əlaqələrini yaratmaqdır (kataliz etməkdir), bu da onu göstərir ki, ribosomlar, daha doğrusu ribosomun böyük subvahidi və ya onun 28S RNT-si fermentativ aktivliyə malikdir . Demək olar ki, r-RNT bilavasitə zülal sintezində iştirak etmir. r-RNT ribosom zülalları ilə kompleks birləşmələr şəklində bu orqanoidin stromasını əmələ gətirir. Nüvədə olan ribosomlar isə nüvə zülallarının sintezində iştirak edir. Eyni zamanda mitoxondri və plastidlərdəki ribosomlarda bu orqanoidlərdə müəyyən spesifik zülalların sintezində iştirak edirlər.

Sitoplazmada yerləşən sərbəst ribosomlar isə hüceyrədə bir sıra proseslərdə xüsusi rol oynayan spesifik zülalların sintezində iştirak edir. Bunlara bəzi orqanoidlərin, mikrofilamentlərin və mikrorucuqların zülalları aiddir. Ribosomlar zülal sintezi kimi mürəkkəb bir prosesdə qruplarla iştirak edirlər. Əsasən bu qruplara 5-70 ribosom daxil olur və poliribosom adlanır. Poliribosomlarda

ayrı-ayrı ribosomlar arasındakı əlaqə diametri 15 \AA olan sap şəkilli m-RNT tərəfindən həyata keçir.

Ribosomların kiçik və böyük submikroskopik vahidləri nüvəcikdə formalaşır və nüvədən sitoplazmaya daxil olur.

HOLCI KOMPLEKSI

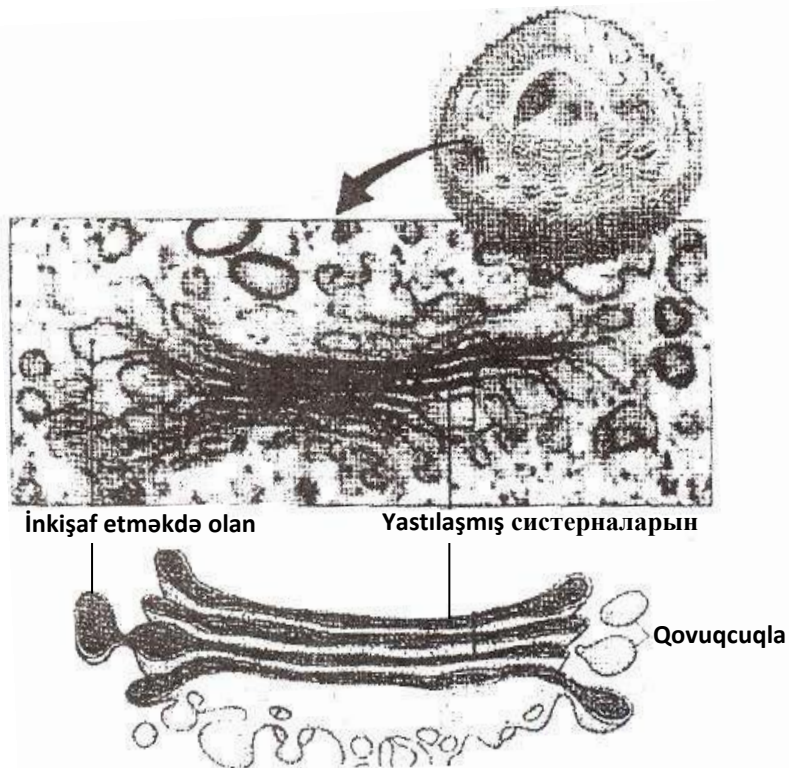
Holci kompleksi ilk dəfə 1898- ci ildə İtalyan alimi Kamilla Holci tərəfindən heyvanların sinir hüceyrələrində aşkar edilmişdir. Uzun müddət bu orqanoidin ancaq heyvanlara aid olması fikirləri hökm sürürdü. Lakin elektron mikroskopu kəşf olunandan sonra məlum oldu ki, Holci kompleksi bitki hüceyrələrində də vardır.

İşıq mikroskopunda Holci kompleksi mürəkkəb tor şəklində hüceyrənin sitoplazmasında, nüvə ətrafında, nüvənin altında bəzən nüvənin üstündə müşahidə edilir. Bitkilərin və ibtidailərin hüceyrələrində Holci kompleksi oraqvari və ya çubuqvari formalı ayrı-ayrı cisimciklərdən ibarətdir. Formasının müxtəlifliyinə baxmayaraq bu orqanoidin elektron mikroskopik quruluşu bitki və heyvan orqanizmlərinin hüceyrələrində eynidir.

Elektron mikroskopunda Holci kompleksinin membran strukturundan ibarət olması aydın görünür. Həmin membranlar kiçik sahələrdə toplanaraq diktiosomları əmələ gətirirlər. Diktiosomları 20-25 nm məsafədə topalar şəklində yastı membranlardan əmələ gəlmiş torbalar və ya çənlər təşkil edir ki, onların da arasında nazik hialoplazma yerləşir. Mərkəzə doğru membranlar bir-birinə yaxın, kənara doğru isə bir-birindən nisbətən aralı yerləşirlər. Diktiosom sahələrində proksimal və distal uclar ayırd edilir. Sekret sintez edən hüceyrələrdə Holci kompleksinin proksimal hissəsi sitoplazma və nüvəyə, distal hissəsi isə hüceyrənin kənarına doğru yönəlmiş olur. Proksimal sahə kiçik, distal sahə isə iri çənlər və vakuollardan təşkil olunmuşdur. Proksimal və distal sahələr membranların qalınlığına görə də fərqlənir. Proksimal sahədə membranların qalınlığı 6-7 nm, distal sahədə isə 10 nm-a bərabərdir. Hüceyrədə ayrı-ayrı diktiosomlar vakuollar və çənlər sistemi ilə bir-birinə birləşərək Holci aparatının üç ölçülü retokulyar kompleksini əmələ gətirir.

Holci kompleksinin membran elementləri endoplazmatik şəbəkədə sintez olunan məhsulların seqreqasiyasında və toplanmasında, onların kimyəvi cəhətcə dəyişilməsində,

yetişməində iştirak edir. Həmçinin Holci kompleksində polisaxaridlər sintez olunub, zülallarla birləşərək mukoproteidlər əmələ gətirir. Ən əsası isə Holci kompleksinin elementlərinin iştirakı ilə hüceyrədə hazırlanan sekretlər hüceyrədən çıxarılır. Bütün bunlardan başqa o, hüceyrədə lizosomların yaranmasını təmin edir (şəkil 40).



Şəkil 40. Holci kompleksi

Holci kompleksinin seqreqrasiya rolunu öyrənmək üçün heyvanlara tritumla nişanlanmış amin turşuları (H^3 -leysin) daxil edirlər və elektron mikroskopik avtoradiografiya vasitəsilə müşahidə apararaq nişanlanmış atomların lokalizasiyasını izləyirlər. Mədəaltı

vəzinin hüceyrələrindən əsasən zülal ixrac edildiyindən radioaktiv amin turşularının hüceyrənin müxtəlif sahələrində toplanmasını izləməyə imkan verir. Məlum olur ki, 3-5 dəqiqədən sonra nişanlanmış atomlar hüceyrənin bazal hissəsində endoplazmatik şəbəkə ilə zəngin olan sahədə toplanır. Nişanlanmış atomun zülal molekuluna birləşməsindən məlum olur ki, həmin sintez eqrostoplazmadakı ribosomlarda gedir. Bir qədər sonra (20-40 dəqiqə) nişanlanmış atom Holci kompleksinin vakuollarında müşahidə olunur. Deməli eqrostoplazmada sintez olunan zülal Holci kompleksinə daşınır. 60 dəqiqə sonra nişanlanmış atom ziqomen dənələri sahəsində müşahidə olunur. Bütün bunlardan sonra isə mədəaltı vəzinin asinus boşluğunda müşahidə etmişlər. Eləcə də zülalların sintezi və hüceyrədən çıxarılma proseslərini süd vəzi hüceyrələri, bağırsağın qədəhvari hüceyrələri, qalxanabənzər vəzi hüceyrələrində öyrənmişlər. Məlum olmuşdur ki, ribosomlarda sintez olunan zülallar (hüceyrədən çıxarılan zülallar) endoplazmatik şəbəkə çənlərinə toplanır oradan Holci kompleksi membranlarına daşınır. Burada Holci kompleksinin çənlərində toplanır, sonra onlar hüceyrənin kənarına doğru hərəkət edir, plazmatik membranla birləşərək hüceyrədən kənar edilir.

Vəzilərin sintez etdiyi zülalların hüceyrədən çıxarılması ekstruziya adlanır. Morfoloji cəhətdən ekstruziya pinositoz hadisəsinə oxşayır. Lakin pinositozun əksidir. Pinositoz zamanı duru maddələr membranın içəri çökməsi nəticəsində hüceyrəyə daxil olursa, ekstruziya zamanı isə hüceyrədən kənar edilir. Bu hadisəyə ekzositoz da deyilir.

Holci kompleksi sekretlərin toplanması, daşınması, hüceyrədən kənar edilməsi funksiyası ilə yanaşı həmçinin bir sıra metabolik proseslərdə də iştirak edir. Bir çox zülalların Holci kompleksində posttranslyasiya modifikasiya prosesi baş verir, onların bəzi amin turşuları fosforlaşır, asetinləşir, qlükozidləşir, farnesilləşir geranil beranilləşir və sair. Bundan əlavə Holci kompleksi zülalların sortinqində onların son ünvana yola salınmasında əhəmiyyətli rol oynayır, əsasəndə bütün membran zülalları Holci kompleksindən keçərək son ünvana çatır.

Qlükozilləşmə zamanı bir sıra ayrı-ayrı amin turşuları şəkərlərlə amin turşularından asparagin amin turşusu (bir qayda olaraq polipeptid zəncirin N-sonluq rayonunda) qlükoza ilə birləşir. Qlikozilləşmə zamanı zülal eyni zamanda bir neçə asparagin qalığında qlikozilləşə bilir və bu zaman çoxsaylı qlükoza molekulları bir birinin ardınca düzülərək polimer yaradır, bu zaman zülalın molekul kütləsi qlükozilləşmə hesabına onun xalis kütləsinə nisbətən iki dəfə arta bilər (məsələn, β -adrenorgik reseptorda olduğu kimi). Sekretor məhsulların tərkibinə daxil olan mürəkkəb zülallar, qlükoproteidlər və mukoprotidlər (mutsinlər) müxtəlif təbiətli şəkər və polisaxaridlərlə əlaqədardırlar. Zülalların bu cür şəkər və polisaxaridlərlə birləşməsi Holci kompleksinin çənlərində gedir. Holci kompleksinin bu funksiyası qlükoza və qalaktoza nişanlanmış atomlarının qədəhvəri bağırsağ epitelisi hüceyrələrinə daxil etməklə öyrənmişlər. Bu zaman nişanlanmış atomlar Holci kompleksi sahəsində toplanmış sonra isə sekretor vakuollara keçmişdir. Deməli polisaxaridlər Holci kompleksi çənləri vasitəsilə hüceyrədən kənar edilir. Bitki hüceyrələrini Holci kompleksində hüceyrə qlafı tərkibinə daxil olan polisaxaridlər (hemiselluloza, pektin) sintez olunur. Bundan başqa bitki hüceyrələrinin diktosomları mutsin və seliklərin hüceyrədən kənar edilməsində iştirak edir ki, onların da tərkibində polisaxaridlər vardır. Holci kompleksinin vakuolları ilə resintez olmuş lipidlər və əmələ gəlmiş lipoproteidlər hüceyrədən kənara daşınır. İbtidai bitkilərdə Holci kompleksinin vakuolları genişlənərək plazmatik membrana birləşir və ekzositoz vasitəsilə maddələr hüceyrədən çıxarılır.

Bütün deyilənlərdən başqa Holci kompleksi lizosomların yaranmasında iştirak edir. Bir sıra alimlər Holci kompleksinin hüceyrə membranının yaranmasında iştirak etməsini göstərirlər. Hüceyrə bölünəndən sonra Holci kompleksinin membran strukturu endoplazmatik şəbəkənin kanalları ilə birləşərək iki qız hüceyrəsi arasında arakəsmə əmələ gəlməsinə səbəb olur ki, bu cür birləşməyə plazmodesmata deyilir. Plazmodesmata hüceyrələr arasında simplastik daşınmanı həyata keçirir.

Bəzi alimlər Holci kompleksinin nüvə ilə əlaqəsi olmasını göstərirlər. Belə ki, xromidomonada yosununda xromosomların ploidiyi artdıqca Holci kompleksi də böyüyür. Nüvəsi çıxarılmış amyobada Holci kompleksi kiçilir və s.

Sintez olunmuş maddələrin hüceyrədən kənar edilməsi bütün hüceyrələr üçün xas olan əlamət deyil. Məsələn, əzələ hüceyrələri, örtük epitelisi hüceyrələri dənəvər leykositlər və s. Bununla yanaşı belə hüceyrələrdə də yaxşı inkişaf etmiş Holci kompleksi olur. Bu isə onunla izah olunur ki, Holci kompleksi hər bir hüceyrədə həm də lizosomların yaranmasında iştirak edir.

Beləliklə, Holci kompleksinin funksiyalarını ümumiləşdirmiş şəkildə aşağıdakı kimi göstərmək olar:

1. Zülal biosintezi məhsullarının kondensasiyası, yığılması və qablaşdırılması.
2. Polisaxaridlərin sintezi və sadə zülalların qlikoproteidlərə çevrilməsi.
3. Lipoproteidlərin əmələ gəlməsi.
4. Sekresiya törəmələrinin yaranması və onların hüceyrədən xaric edilməsi.
5. İlkin lizosomların yaranması.
6. Hüceyrə membranının yaranmasında iştirak edir.
7. Spermatozoidin ön hissəsində yerləşən, mayalanma zamanı, yumurta hüceyrələrinin qıfılının dağılmasında vacib olan fermentləri daşıyan strukturların, yəni akzosomların əmələ gəlməsini təmin edir.

LİZOSOMLAR.

Lizosomlar ilk dəfə De Dyuv tərəfindən 1955-ci ildə elektron mikroskopu vasitəsilə kəşf edilmişdir. Ölçüsü 0,2-0,4 mkm olan torba şəkilli struktur olub, 7 nm qalınlığında bir qat membrana malikdirlər. Lizosomlar öz başlanğıcını diktiosomlardan alır. Onların içərisində 60-a qədər fəal fermentlər: turş fosfotaza, nukleoaza, turş ribonukleaza, proteazalar, qlikozidazalar (B-qlikoronidaza, B-çalaktoidaza), esteraza və s. vardır. Ümumiyyətlə bu fermentlər

hidrolitik fermentlər olub, zülalların, yağların, karbohidratların, nuklein turşularının və daha mürəkkəb maddələrin parçalanmasında iştirak edir. Lizosom membranı fermentlərin hüceyrəyə qarışmasının qarşısını alır. Hüceyrədəki lizosomlar morfoloji cəhətdən bir-birindən fərqlənirlər (şəkil 41).

Onların içərisində dörd tip lizosom ayırd edilir:

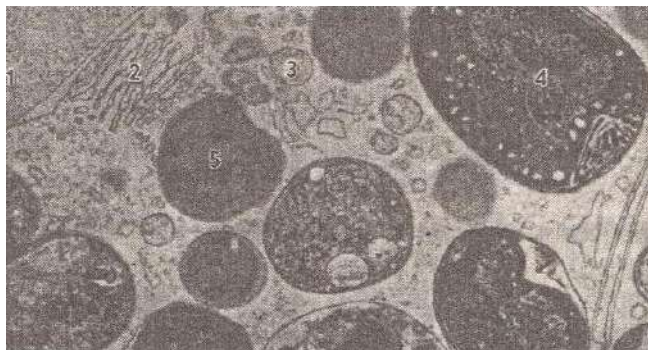
1. İlkin lizosomlardır, onların ölçüsü 100 nm olub, içərisi turş fosfataz ilə zəngin olan struktursuz maddə ilə doludur. Bunlar diktiosomlardan başlanğıc alır;
2. Sonradan yaranan lizosomlar. Bunlar ilkin lizosomların faqositə olunan hissəciklə qarışmasından əmələ gəlir;
3. Autofaqosom;
4. Qalıq cismi.

Göstərilən bu formalar lizosomun fəaliyyəti ilə əlaqədar olaraq yaranır.

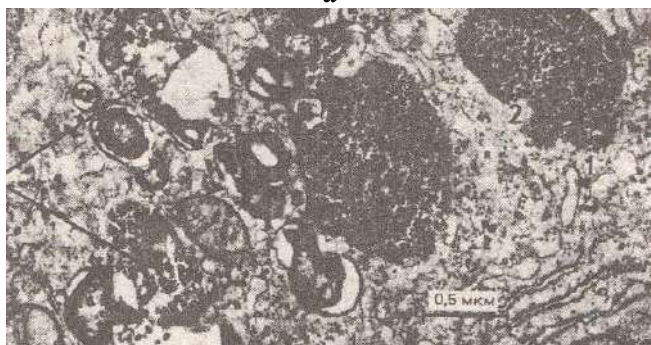
Hüceyrədə bərk cisimciklərin, qida maddələrinin, ölmüş toxuma hissələrinin udulub, sonra hüceyrə daxilində həzm olunması prosesi faqositoz adlanır. Faqositoz zamanı sitoplazmatik membran udularaq maddə ilə birlikdə hüceyrənin daxilinə doğru çökür və faqositoza uğrayan hissəcik ətrafında qovucucu əmələ gəlir. Ona faqosom deyilir. Bu zaman ilkin lizosomlar faqosoma yaxınlaşaraq möhtəviyyatın faqosoma tökülür və həzm vakuolu yaranır. Hüceyrə daxili həzm vakuolu sonradan yaranan nisbətən iri lizosomdur. Lizosomun fermentlərin təsirindən həzm vakuolundakı qida maddələri parçalanaraq hüceyrə tərəfindən mənimsənilir.

Lakin faqosomdakı bəzi maddələr tam həll olmur. Bu zaman lizosomlar telelizosom və ya qalıq cisminə çevrilir. Lipid təbiətli maddələrin qalığı hüceyrədə qatlı cisimcik kimi onun ömrünün axırına qədər saxlanılır.

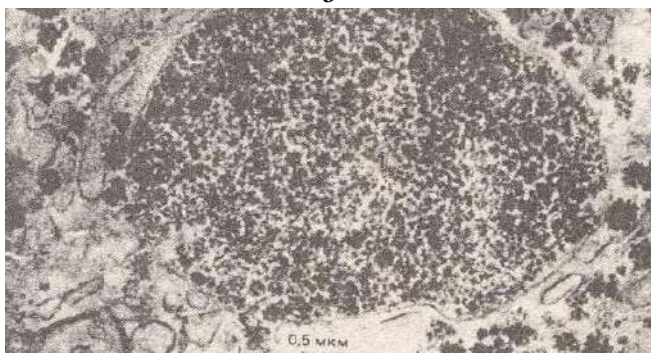
Piqment maddələri də hüceyrədə axıra kimi saxlanılır. Məsələn, insanda qocalma ilə əlaqədar olaraq beyin, əzələ, qaraciyər hüceyrələrində piqmentlər toplanır və hüceyrənin ömrünün sonuna kimi saxlanır. Bunlar qocalma piqmenti olan lipofussinlərdir.



a



b



j

Şəkil 41. Lizosomun quruluşu. a – faqositoz edici hüceyrələrdə lizosom: 1 – nüvə; 2 – Holci aparatı; 3 – mitoxondri; 4 – ikincili lizosom x 30.000 (İ.K.Rolana görə). b – qlikogenlərin toplanması nəticəsində lizosom xəstəliyi – Pompa (lizosomal-hidrolaza fermentinin çatışmaması nəticəsində qaraciyərdə qlikogen parçalanmır, tədricən lizosomu doldurur) x 30.000. j – qlikogenlə tamamilə dolmuş lizosom. x 40.000 (b, j – K. de Dyuva görə).

Lizosomlar eukariot hüceyrələrin hamısında, prokariotlardan isə birhüceyrəli ibtidai bitkilərdə, göbələklərdə, ibtidai heyvanlarda rast gəlinir. Lakin lizosomlar müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif miqdarda olurlar. Heyvanlarda ən çox lizosomlar reabsorbsiya gedən hüceyrələrdə, zülal və başqa komponentləri udan, həll edən hüceyrələrdə rast gəlir. Məsələn, makrofaqlarda, leykositlərdə, böyrək və qaraciyər hüceyrələrində lizosomlar daha çox olur. Udma və həll etmə funksiyasından başqa, lizosomlar hüceyrə daxili məhlulların dəyişməsində də böyük rol oynayırlar. Məsələn, qalxanvari vəzinin endoplazmatik şəbəkəsi üzərində tiroid hormonunun səlafi- tiroqlobulin sintez olunur. Tiroqlobulin Holci kompleksinin kanalları ilə qalxanvari vəzin follikula boşluğuna daşınır. Hormonal stimulyasiya zamanı yodlaşmış tiroqlobulin yenidən pinositoz vasitəsilə qalxanvari vəzi hüceyrələrinə daxil olur. Tiroqlobulin daşıyan pinositoz vakuolları ilkin lizosomla qarışır, lizosomun fermentləri tiroqlobulini nisbətən parçalayaraq (hidroliz) onu tiroksinə-tiroid hormonuna çevirir. Sonradan isə tiroksin qana daxil olaraq öz vəzifəsini yerinə yetirir.

Bundan başqa lizosomlar autofaqasitoz prosesində də iştirak edirlər. Hüceyrənin həyat fəaliyyəti dövründə zədələnmiş qocalmış hüceyrə komponentləri (mitoxondrilər, Holci kompleksi və s.) lizosomların iştirakı ilə həll olunur. Bu zaman ilkin lizosomlar həmin komponentin ətrafında düzülür, kanalları birləşərək komponenti öz daxilinə alırlar. Əmələ gəlmiş vakuol autofaqasit vakuolu adlanır. Lizosomların fermentlərinin təsirindən həmin komponentlər parçalanır, parçalanma məhsulları hüceyrə tərəfindən mənimsənilir, mənimsənilməyən hissələr qalığ cismi kimi hüceyrədə toplanır. Odur ki, lizosomlar hüceyrədaxili təmizləyici rolunu oynayır. Maraqlıdır ki, normal şəraitdə metabolik streslər zamanı autofaqosomların hüceyrədə miqdarı artır. Hüceyrələr zədələndikdə də lizosomların miqdarı artır.

Son illər tədqiqatçılar öyrənmişdirlər ki, müxtəlif patoloji proseslər zamanı lizosomların miqdarı dəyişir. Lizosomların hüceyrədə çoxalması və ya azalması genetik amillərlə və ya müxtəlif iltihab prosesləri ilə əlaqədar ola bilər. Hər bir hüceyrənin funksiyasından asılı olaraq onun lizosomunun tərkibində xüsusi fermentlər olur. Məsələn spermi hüceyrələrinin lizosomlarında digər fermentlərlə yanaşı qialuronidaza proteaza fermentləri də olur ki, o

da mayalanma prosesində müəyyən rol oynayır. Odur ki, mayalanma prosesində də lizosomların müəyyən iştirakı vardır. Belə ki, tərkibində hidrolitik fermentlərdən nialuronidaza və proteaza olan lizosom, spermi hüceyrəsinin membranı ilə birləşib yumurta hüceyrəsi üzərinə tökülür və onun membranını əridərək spermi hüceyrəsi ilə birləşməsinə səbəb olur.

Bəzi hallarda hüceyrədən çıxaraq öz möhtəviyyatını hüceyrədən kənara tökürlər. Məsələn, neyrospor göbələklərdə lizosomların hidrolazaları hüceyrədən kənara tökülərək hüceyrə xarici proteoliz hadisəsini yaradır.

Lizosomlar aşağıda qeyd edilən funksiyaları yerinə yetirirlər:

1. Hüceyrə daxili həzmi reallaşdırırlar.
2. Faqositozda iştirak edirlər.
3. Mitoz prosesində nüvə membranının həll edilməsində fəal rol oynayırlar.
4. Hüceyrədaxili regenerasiya prosesini həyata keçirirlər.
5. Autolizdə iştirak edirlər (hüceyrənin ölümündən sonra özünüdağıtma prosesi).

PEROKSİSOMLAR

Peroksisomlar-xaricdən tək qatlı membranla əhatə olunmuş, diametri 0,3-1,5 mkm olan vakuollaşmış törəmələrdir. Peroksisomlar lizosomları xatırladan orqanoidlərdir, lakin 15-ə qədər endogen peroksidlərin parçalanması üçün lazım olan fermentləri peroksidaza, katalaza və s. daşıyır. Elektron mikroskopunda sferik və ellipsvari möhkəm əsası olan qovuqucuqlar şəklində görünür. Səya endoplazmatik şəbəkədən qovuqucuq şəklində ayrılaraq yaranır. Sonradan bu qovuqucuqlara ayrıca sitozolda və yaxud endoplazmatik şəbəkədə sintez olunan fermentlər miqrasiya edir. Mərkəzində özək və ya nukleoid yerləşir. Özək yerləşən hissədə xüsusən qaraciyər hüceyrələrinin perioksisomlarında, fibril və qovuqucuqlardan ibarət kristalvari strukturlar görünür. Peroksisomlar ibtidai orqanizmlərdə (amyöbalarda, maya göbələklərində) ali bitkilərdə onların embrional toxumalarında (endosperm) və yaşıl hissələrində həm də adi onurğalı heyvanların qaraciyər və böyrək hüceyrələrində təsadüf edilir. Məsələn, siçovulların qaraciyər hüceyrələrində peroksisomların sayı 70-100 arasında dəyişir.

Çox vaxt peroksisomlar endoplazmatik şəbəkənin membranı ilə sıx birləşmiş şəkildə olur. Amma yaşıl bitkilərdə isə peroksisomlar mitoxondri və plastidlərlə sıx əlaqədə olur.

İlk dəfə peroksisomlar qaraciyər və böyrək hüceyrələrindən alınmışdır. Peroksisom fraksiyalarında hidrogen-peroksidin metabolizmi ilə əlaqədə olan fermentlər alınmışdır. Bu fermentlər (oksidaza, urat-oksidaza, oksidaza – d aminturşusu) amin turşularını oksidləşdirib dezaminləşdirəcək fermentlərə aiddir, onların fəaliyyəti nəticəsində hidrogen peroksid və katalaza əmələ gəlir, katalaza sonradan hidrogen peroksidi parçalayır. Qaraciyər hüceyrələrinin peroksisomlarında katalazanın miqdarı matriksdə yerləşən bütün zülalların 40%-ə çatır.

Peroksisomların funksiyası:

1. Mitoxondrilərlə bərabər oksigen sərf edən orqonoidlərə aiddir. Nəticədə güclü oksidləşdirici olan hidrogen-peroksid yaranır;
2. Katalaza fermentinin köməyi ilə peroksidin artığını parçalayır və nəticədə hüceyrəni ölümdən qurtarır;
3. Peroksisomların özlərində sintez olunan peroksidlər vasitəsilə ekzogen mənşəli toksik maddələri parçalayır (detoksikasiya). Belə funksiyaları qaraciyər və böyrək hüceyrələri yerinə yetirir;
4. Hüceyrənin metabolizmində iştirak edir: peroksisomların fermentləri yağ turşularının parçalanmasını kataliz edir, amin turşularının və digər maddələrinin mübadiləsində iştirak edirlər.

Peroksisom xəstəlikləri adlanan patalogiyalar mövcuddur, bunlar peroksisom fermentlərinin defektləri ilə xarakterizə olunur. Uşaqlıq dövründə ölümə nəticələnir.

Sferosomlar – bəzələri membranla örtülən və bitki hüceyrələrində rast gəlinən bu kiçik vakuollar yüksək işıq sındırma əmsalına malik olduğu üçün işıq mikroskoplarında asanlıqla müşahidə olunurlar.

Sferosomlar endoplazmatik şəbəkənin elementlərindən formalaşırlar.

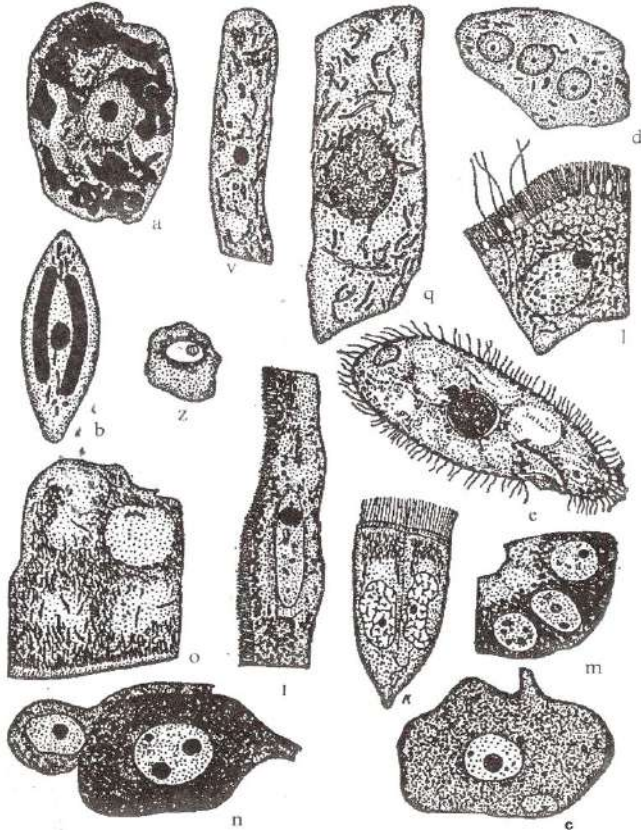
Onların böyüməsi və tərkibinin yenidən qurulması onlarda yağların toplanması ilə bağlıdır. Sonradan isə tədricən sferosomlar yağ qatlarına çevrilirlər.

Bütün tədqiq edilən sferosomların tərkibində yağlardan başqa zülallar və lipaza fermenti müşahidə edilmişdir.

MİTOXONDRİLƏR

Hər bir hüceyrənin daimi orqanoidlərindən biri də mitoxondrilərdir. Onlar 1890-ci ildə alman alimi R. Altman tərəfindən kəşf edildi. Maraqlıdır ki, Altman mitoxondriləri hüceyrəyə parazitlik etmək məqsədi ilə daxil olan və sonradan simbiotik olan bakteriya hesab edirdi (mitoxondrilərin yaranmasının simbiotik nəzəriyyəsi ilə hal-hazırda da bir çox tədqiqatçılar razılaşırlar). Mitoxondrilərin forma və ölçüləri çox müxtəlif olur. Onlar işıq mikroskopunda yumru, oval, çubuq şəkilli, sap şəkilli və ya şaxələnmiş formada görünürlər (şəkil 42). Mitoxondrilər nəinki müxtəlif hüceyrələr də müxtəlif olur, hətta hüceyrənin funksional fəallığından asılı olaraq onun formaları dəyişə bilər. Eləcə də hüceyrəyə müxtəlif amillərlə təsir etdikdə məs: mühitin PH-ı, osmotik təzyiği, temperaturu dəyişdikdə mitoxondrinin bir forması digər formasına keçə bilər. Bəzən eyni hüceyrədə mitoxondrinin tutduğu mövqedən asılı olaraq onun forması müxtəlif olur:

Məsələn, bağırsağın epitel hüceyrələrində mitoxondri nüvənin üstündə və nüvə ətrafında olanda çubuq şəklində, hüceyrənin bazal hissəsində olanda isə dənə şəklində olur: Məsələn, yumru mitoxondrilərin diametri 0,2-1 mk, çubuq şəklində mitoxondrilərdə 7 mk-a qədər, sap şəkilli mitoxondrilərdə isə 15-20 mk olurlar. Mitoxondrilərin miqdarı da hüceyrədə müxtəlif olur. Bəzi həşəratların yetkin sperma hüceyrələrində 5-7, siçanın qaraciyər hüceyrələrində 2500-ə qədər olur. Ən çox mitoxondri (300,000) oosit hüceyrələrində nəhəng amyöbada (500.000)-ə qədər olur. Mitoxondrinin miqdarı hüceyrənin funksional fəallığından asılı olaraq dəyişir. Məlum olmuşdur ki, uçan quşların döş qəfəslərindəki hüceyrələrində mitoxondrilərin miqdarı, uçmayan quşların həmin hüceyrələrindəki mitoxondrilərin miqdarından qat-qat artıqdır. Ontogenezin müxtəlif mərhələlərindən asılı olaraq mitoxondrilərin miqdarının da dəyişməsi də məlumdur. Məsələn: mitoxondrilər cavan rüşeyim hüceyrələrində qocalara nisbətən çox olur. Mitoxondrilərin mövqeyi müxtəlif hüceyrələrdə dəyişkən olur. Əksər hüceyrələrdə onlar sitoplazmada bərabər paylanırlar. Məs: sinir, epitel hüceyrələrində ibtidailərin hüceyrələrində və s. Stekretorre hüceyrələrində isə mitoxondrilər bilavasitə sekret ifraz olan sahədə toplanırlar.



Şəkil 42. Bitki və heyvan hüceyrələrində mitoxondrlərin müxtəlif formaları: a – spirogira yosunu; b – diatom yosunu; v – göbələk hiqləri; q – nərgizin spermatofiti; d – miksomicitin plazmodisi; l – infuzoriya; z – meduza hüceyrəsi; i – insanın beyin hüceyrəsi; k – qurbağanın udlaq hüceyrəsi; m – siçanın böyrək hüceyrəsi; n – siçanın beyin hüceyrəsi; c – insanın onurba beyin böyümələri hüceyrəsi.

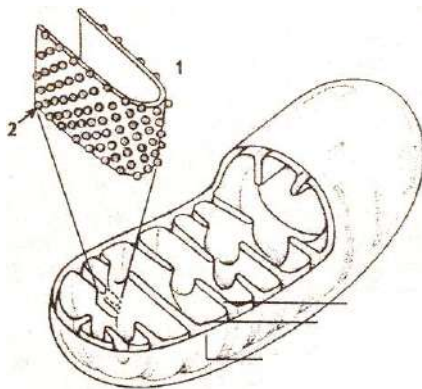
Balıqların qəlsəmə epiteli hüceyrələrində qan damarlarının divarları ətrafında, xaricə doğru yönəlmiş hüceyrələrdə mitoxondri daha çox toplanır. Daha doğrusu onlar oksigenin hüceyrələrdə daha çox daxil olduğu yerlərdə toplanırlar. Ürək əzələsi hüceyrələrində, cinsi hüceyrələrdə mitoxondrilər nüvəni əhatə edirlər.

Canlı hüceyrələrdə mitoxondrilər, hərəkət edirlər, yerlərini dəyişirlər, bəzən bir-biri ilə birləşərək hüceyrənin bir nahiyəsindən digərinə keçirlər. Bağırsaqdakı entoamyobada mitoxondri olmur. Çünki, onlar anaerob şəraitdə yaşayırlar. Kimyəvi cəhətdən mitoxondrilər çox mürəkkəbdirlər. Onun tərkibində zülallar (60-70), yağlar (25-30), DNT, RNT, fosfolipidlər, vitaminlərdən A, B-12, B-6, K, E və s. vardır. Mitoxondrinin tərkibində enerji mübadiləsində iştirak edən fermentlərdən suksinatdehidrogenaza, sitoxromoksidaza, fumaratdehidrogenaza, malatdehidrogenaza və s. vardır. Eləcə də Krebs tsiklinə daxil olan fermentlərin hamısı mitoxondrilərdə tapılmışdır. Elektron mikroskopu ilə mitoxondrilərin ultrastrukturunu öyrənilmişdir (şəkil 43). Elektron mikroskopunda olan ikiqat membranla örtülü olması görünür: 1. Xarici membran və 2. Daxili membran. Xarici membran onu matriksdən ayırır. Onun qalınlığı 7 nm olub, sitoplazmanın hər bir membran strukturu ilə əlaqədə olmur. Mitoxondrilərin daxili maddəsi homogen olub, matriks adlanır. Daxili membranla xarici membran arasında 10-20 nm sahə var. Daxili membran mitoxondri matriksi içərisinə doğru qatlanmış olur və çoxlu qırıqlar təşkil edir.

Daxili və xarici membran üzərində fermentlər sistemi müəyyən ardıcılıqla və qanunauyğun surətdə düzülüşlər. Matriks içərisində ribosomlar, DNT və RNT olan genetik sistem aşkar edilməsi onların mitoxondrilərin öz zülalının sintezində iştirak etməsini göstərir. Lakin hüceyrədə zülal sistemi əsasən ribosomlarda gedir.

Həmçinin mitoxondri matriksində bəzən yağ turşularının (məs: fosfotidilxolin) və digər maddələrin sintez olunması da müəyyən edilmişdir. Mitoxondrinin əsas vəzifəsi ATF-in sintezidir. Üzvi maddələrin parçalanmasında yaranan enerji hesabına ADF fosforlaşır və ATF əmələ gəlir. Müxtəlif karbohidratları, paçalayan fermentlər, yağ turşuları, amin turşuları bu prosesdə iştirak edərək enerji ayrılmasına səbəb olur ki, həmin enerji hüceyrə tərəfindən istifadə edilməyərək mitoxondridə ATF-nin yaranmasına sərf olunur. Enerjinin ayrılması mitoxondrilərdə xarici və daxili membran üzərində elementar hissəciklərdə gedir. Bu hissəciklər bir neçə funksiyaları idarə edirlər: 1. Oksidləşmə reaksiyalarını aparırlar. 2. Elektronları ATF sintezində iştirak edən birləşmələr zənciri üzrə

oksigenə daşıyırlar. 3. ATF-dən enerji alan sintez reaksiyalarını katalizə edirlər. Elementar hissəciklər onların iştirak etdiyi proseslərdəki ardıcılığa müvafiq olaraq mitoxondri membranlarında çox qanunauyğun surətdə yerləşirlər. Beləliklə hüceyrənin əsas enerjisi mitoxondrilərdə sintez olunaraq sonradan hüceyrənin müxtəlif həyat fəaliyyəti proseslərində istifadə edilir.



a

b

Şəkil 43. Mitoxondrinin quruluşu: a – aksolotun qaraciyər hüceyrələrində Altman metodu ilə müəyyən edilmiş dənəvər şəkilli mitoxondirlər; b – mitoxondrinin elektron mikroskopunda görünüşü:

1 – xarici membran; 2 – daxili membran; 3 – matriks;

4 – kristlər; j – mitoxondrinin ultura mikroskopik quruluş sxemi: 1–kristlər; 2– oksisomlar (b, j – K. de Dyuva görə)

Deyilənləri ümumiləşdirərək mitoxondrilərin aşağıdakı funksiyalarını qeyd etmək olar:

1. Hüceyrəni ATF şəklində enerji ilə təmin edir.
2. Steroid hormonlarının sintezində iştirak edirlər (bu hormonların sintezinin bəzi mərhələləri mitoxondrilərdə gedir).
3. Kalsiumun saxlanılmasında mühüm rol oynayırlar.
4. Nuklein turşularının sintezində iştirak edirlər.

Mitoxondri yarım-avtonom orqanelladır. O özünün genetik sistemində malikdir. Onun zülal sintezi etmək üçün lazım olan bütün komponentləri, mitoxondrial DNT, müxtəlif RNT-lər, ribosomlar və transkripsiya və translyasiya prosesində iştirak edən müxtəlif fermentlər və zülal faktorları vardır. Mitoxondrilərin zülal sintezi maşınının işləmə prinsipi, o cümlədən transkripsiya və translyasiya və genetik informasiyanın replikasiyası bakterial sistemlərə bənzəyir. Mitoxondrial DNT 40-a qədər genə malik olur. Məsələn, insanın mitoxondrial DNT-si 37 genə malikdir, onlardan 13-ü zülal kodlaşdıran m-RNT genləri, 22-i t-RNT genləri və iki r-RNT (23S və 16S rRNT) genləridir. Mitoxondrial DNT bakterial DNT kimi qapalı həlqəvi quruluşa malikdir. Mitoxondrilərdə adətən mürəkkəb mitoxondrial zülalların bəzi subvahidləri kodlaşdırılır və sintez olunur.

Bəzi hallarda mitoxondri DNT-sində baş verən mutasiyalar nəticəsində mitoxondrial xəstəlik adlanan patoloji hallar yaranır ki, bunlar geniş və ağır simptomatika ilə müşayiət olunur.

PLASTİDLƏR

Plastidlər—bitki hüceyrələrinə xas olan ümumi orqanoidlərdir. Onları ilk dəfə 1676-cı ildə A. Levenhuk müşahidə etmişdir. Amma plastidlərin təsnifatı Şimper (1833) tərəfindən verilmişdir. Funksiyasından və rəngindən asılı olaraq bitki hüceyrələrində üç əsas tip plastid mövcuddur.

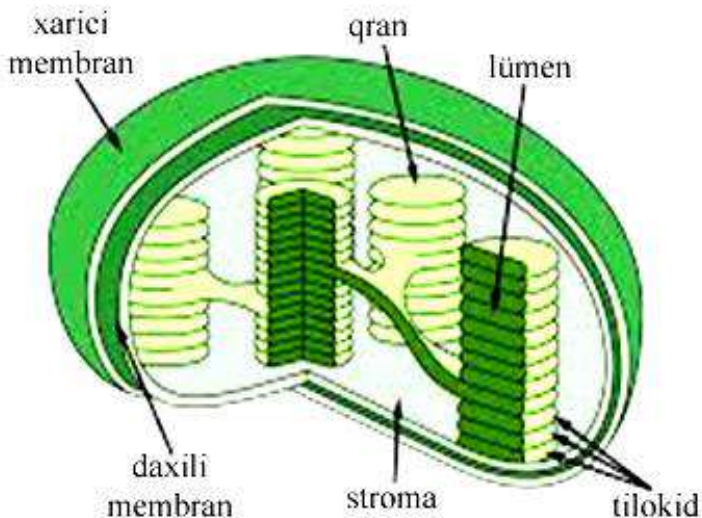
Xloroplastlar- yaşıl plastidlər

Xromoplastlar- qırmızı, sarı, narıncı plastidlər və s.

Leykoplastlar- rəngsiz plastidlər

Bitkinin rüşeym hüceyrələrində **proplastidlər** olur. Bunlar toxumanın tipindən asılı olaraq rəngsiz leykoplastlara, karotinoidlərin olmasına görə, xromoplastlara, karotinoid və xlorofilin olmasına görə isə xloroplastlara çevrilə bilərlər. Bundan başqa plastidlərin hər üç tipinin şəraitindən və inkişaf səviyyəsindən asılı olaraq birinin o birinə çevirmə xüsusiyyəti var. Belə ki, meyvələrin yetişmə dövründə xloroplastların xromoplastlara çevrilməsi, leykoplastların xloroplastlara çevrilməsi kartof yumrularının yaşıl rəng alması və s. onların genetik cəhətdən qohumluğunu isbat edir. Plastidlərin ən qədim forması xloroplastlar hesab olunur. Xromo və leykoplastlar isə xloroplastlardan törəmişlər.

Xloroplastlar- əksər bitki hüceyrələrində diametri 4-6 mkm, bəzən isə daha böyük ölçüdə olur (şəkil 44). Mikroskopik oval formalı, yaşıl rəngli iki membranlı quruluşa malik olan xloroplastların sayı 15-50 yə çata bilər.



Şəkil 44. Xloroplast

Elektron mikroskopu ilə aparılan tədqiqatlar göstərmişdir ki, iki membranlı xloroplastların membranı hamar, daxili membranı isə qarışıq quruluşa malikdir. Bu quruluşun yaranmasına səbəb qranlar və onların disk şəkilli yığınlarından olan tilakoidlərdir. Tilakoidlər isə bir-birinə lamellalar vasitəsilə birləşir. Xloroplastlardakı piqmentlər həm qranlarda həm də lamellalarda toplanmışdır. Fotosistem II bütün piqment sistemi ilə tilakoid membranlarında, fotosistem I isə əsasən lamella membranlarında yerləşir. Onlar isə xloroplastların stromasında yerləşir. Işıq kvantlarının udulmasından başlayaraq enerjinin çevrilməsinə qədərki proseslər xloroplastlarda-tilakoid membranında (fotokimyəvi proseslər), biokimyəvi reaksiyalar isə matriksdə və ya xloroplastların stromasında həyata keçirilir. Xloroplastların matriksində lipid və xiron təbii qlobulalara rast gəlinir. Bundan başqa matriksdə ilkin nişasta dənəcikləri də olur. Adətən xloroplastlar uzunsov formalı olub, eni 2-4 mkm, uzunluğu isə 5-10 mkm olur. Yaşıl yosunlarda nəhəng xloroplastlar olur (xromotoforlar, onların uzunluğu 50 mkm-ə çatır). Plastidlərin miqdarı müxtəlif bitkilərdə müxtəlif olur. Məsələn: yaşıl yosunlarda hər hüceyrədə bir xloroplast olur. Ali bitkilərdə isə yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi 15-50 xloroplast olur. Elə hüceyrə var ki, orada xloroplastlar daha çox olur. Məsələn: tütünün polisad toxuma hüceyrələrində 1000-ə qədər xloroplast olur. Yetkin xloroplastlarda iki cür daxili membran olur. Bunlardan biri stromanın lamellalarını əmələ gətirən yastı membran, ikincisi isə tilakoidlərin membranıdır. Stromanın lamelləri yastı, torbacıqlar şəklində olub bir-birinə paralel yerləşmişlər. Membranlı tilakoidlər isə disk şəkilli qapalı torbacıqlar olub, bir-birinin üzərinə toplanması nəticəsində qranlar əmələ gətirirlər. Hər bir qrandə bir neçədən 50-yə qədər və daha çox tilakoid ola bilər. Belə tilakoidlər toplusunun ölçüsü isə 0,5 mkm-ə çata bilər. Qranlarda tilakoidlər elə yerləşmişlər ki, onların membranlarının xarici qatları bir-birinə sıx birləşir.

Tilakoidlərin membranlarının birləşdiyi yerdə 2 nm qalınlığında sıx qat yerləşir. Qranlar tərkibinə qapalı tilakoidlərdən

başqa lamellalar sahəsi də daxil ola bilər ki, onların membranının tilakoid membranı ilə təmasında 2 nm qalınlığında qat yaranır. Beləliklə, stromanın lamelləri xloroplastın ayrı-ayrı qranlarını birbirinə birləşdirir. Lakin tilokoid boşluqları qapalı olduğundan stroma lamellərinin membranarası sahəsinə daxil olmurlar. Xloroplastların stromasında DNT və ribosomlar tapılmışdır. Həmçinin stromada ehtiyat polisaxaridlər-niştasta toplanır.

Xloroplastların əsas xüsusiyyəti onların tərkibində yaşıl xlorofil pigmentinin olmasıdır ki, onun iştirakı ilə yaşıl bitkilər günəş enerjisini udaraq onu kimyəvi rabitələr enerjisinə çevirir. Odur ki, plastidlər də mitoxondrilər kimi kimyəvi enerjinin çevrilmə mərkəzidir.

Xloroplastlar da mitoxondrilər kimi yarım avtonom orqanellərdir. Onların da öz genetik sistemi və zülal sintez edən maşını, o cümlədən DNT, RNT-lər, ribosomlar və genetik informasiyanın ekspressiyasının bütün mərhələləri üçün tələb olunan müxtəlif fermentləri və zülal faktorları vardır. Əvvəllər belə hesab edilirdi ki, xloroplast DNT-si bakteriyalarda və mitoxondridə olduğu kimi qapalı həlqəvidir. Amma, son illərin tədqiqatları göstərdi ki, xloroplast DNT-ləri xətti şəkildə olub bir-biri ilə baş-ayaq (head to tail) birləşərək böyük quruluş yaradırlar. Bir xloroplastda 50-100 qədər DNT molekulu ola bilər. Xloroplastın genetik sistemi müxtəlif bitkilərdə 100-120 qədər genləri kodlaşdırır. Xloroplastlarda transkripsiya və translyasiya proseslərinin gedişi və xloroplast ribosomlarının quruluşu bakterial analoqlarına çox oxşayırlar (yaxındırlar).

Xloroplastlar özləri isə etioplastlardan (solğun sarı rəngli) əmələ gəlirlər, yəni cücərti işığa çıxdıqdan sonra onda yaşılmağa baş verir, xlorofil sintez olunur və xloroplastlar əmələ gəlir, bu prosesə fotomorfogenez deyilir. Fotomorfogenez özü bitkilərdə zülal-pigment kompleksindən ibarət olan fotoreseptorlarla – fitoxromlar və kriptoxromlar vasitəsi ilə induksiya olunur və tənzimlənir.

Plastidlərin digər tipi olan xromoplastlar xloro və ya leykoplastlardan əmələ gəlirlər.

Xromoplastlar- qırmızı sarı və narıncı rəngli , iki membranlı quruluşa malik mikroskopik orqanellərdir. Bu tip orqanellərin rəngi onlarda narıncı rəngli kariatot və sarı rəngli ksantofil pigmentlərinin olmasından asılıdır. Xromoplastlar formalaşarkən, xloroplast

tilakoidləri dağılır və matriksdə karotinoidlə zəngin qlobulların toplanması müşahidə edilir. Xromoplastların quruluşları əsasən sapşəkilli və mənşəyindən asılı olaraq isə müxtəlif kristallik quruluşda ola bilər. Bu orqanellər bitkinin çiçəyində, yetişmiş meyvələrində, yeraltı hissələrində və s. əmələ gələ bilər. Çiçəklərin ləçəklərində bu pigmentin olması onların tozlayıcı həşəratların cəlb edilməsində əhəmiyyətini artırır. Qeyd etdiyimiz kimi plastidlər proplastidlərdən əmələ gələ bilər. Xaricdən ikiqat membranla əhatə olunan proplastidlər plastidlərə çevriləndə onların ultrastrukturlarında, forma və ölçülərində dəyişkənliklər baş verir. Bölünmə yolu ilə əmələ gələn plastidlərdə DNT molekulunun olması prosesin tənzimlənməsində əsas rol oynayır.

Leykoplastlar-mikroskopik, kürə şəkilli, rəngsiz plastidlərdir. Onlar bitkinin rəngsiz hissələrində toplanır. Belə ki, kökdə, kök yumrularında, gövdənin şəkildəyişmiş formalarında kökümsov gövdə yumrusu və soğanaqlarda, ağacların gövdəsində leykoplastlara rast gəlmək olar. Kartof yumrularındakı amiloplastlar leykoplastlara tipik misaldır. Amiloplastlarda mono və disaxaridlərdən nişastanın ikinci sintezi gedir.

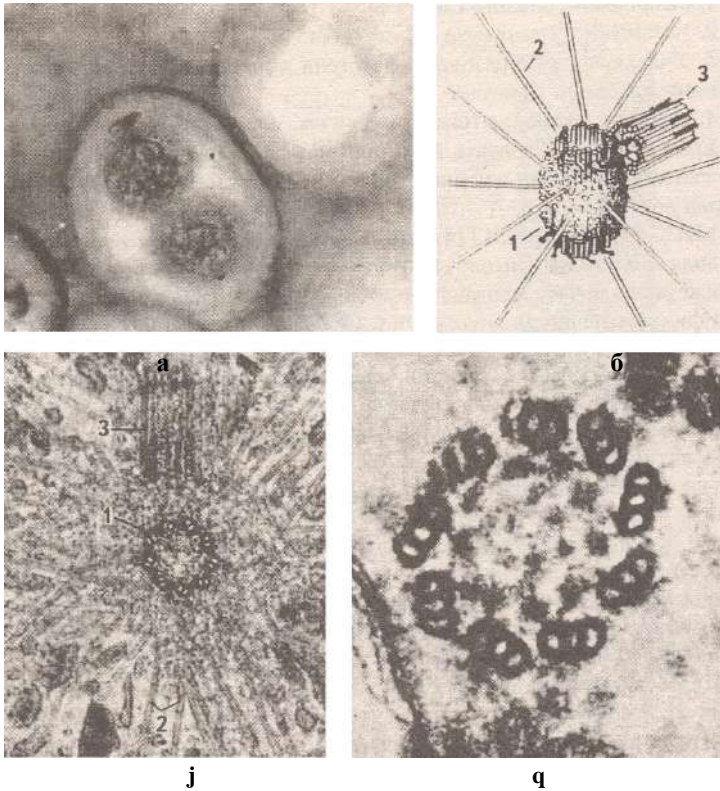
Bitkilərin rüşeym hüceyrələrindəki proplastidlərin forması, ölçüsü, rənginin dəyişməsindən digər plastidlər formalaşır. Əksər bitkilərdə plastidlər ana xətti ilə nəslə ötürülür.

HÜCEYRƏ MƏRKƏZİ

Hüceyrə mərkəzi 1875-ci ildə R. Hertviq tərəfindən dəniz kirpisinin rüşeyminin bölünməsi öyrənilərkən kəşf edilmişdir. Hüceyrə mərkəzi çoxhüceyrəli heyvanların bütün hüceyrələrində, ibtidai orqanizmlərdə və bəzi bitki hüceyrələrində müşahidə olunur. O, işıq mikroskopunda yaxşı görünür. Hüceyrə mərkəzinin tərkibinə bir-birinə sentrodesmos adlanan protoplazmatik saplar vasitəsilə birləşmiş iki sentriol daxildir. Sentriollar ya bilavasitə sitoplazmada ya da sentrosom adlanan kürəşəkilli törəmənin mərkəzində yerləşir. Hüceyrə mərkəzinin bu şəkilli quruluşu əsasən bölünməyənlə hüceyrələr üçün xarakterikdir. Hüceyrə bölünməsi zamanı sentrosomun ətrafında əmələ gələn xüsusi şüalardan ibarət sahə-

astrofer onun quruluşunu bir qədər mürəkkəbləşdirə bilər. Bu şüalar fibrilyar saplardan ibarət olub qidalı sahəni əmələ gətirir.

Sentriolların incə quruluşunu işıq mikroskopu vasitəsilə öyrənmək mümkün deyil. Elektron mikroskopu ilə aparılan tədqiqatlarla müəyyən edilmişdir ki, interfaza zamanı hüceyrə mərkəzi iki boş silindr formalı cisimcikdən ibarətdir (diametrin 0,2 mkm-ə qədər, uzunluğu isə 0,5 mkm-ə qədər). Bu cisimciklər sentriollar adlanır. Onlar diplosom əmələ gətirirlər (şəkil 45).



Şəkil 45. Hüceyrə mərkəzinin quruluşu. a – mikroşəkil: askaridin bölünən yumurta hüceyrəsində hüceyrə mərkəzi; b–sxem, c–elektron mikroskopundan çəkilmiş mikrofoto: 1 – aktiv ana sentriol, ondan şüa şəkilli polyar mikroborucuqlar uzanır (2); 3 – aktiv olmayan qız sentriollar (Y.S.Çençova görə); q – ana sentriolların tripletləri (K. de Dyuva görə).

Diplosomlarda qız sentriollar bir-birinə nisbətən perpendikulyar yerləşirlər. Hər sentriol dairəvi yerləşən 9 triplet mikroborucuqlardan ibarətdir

Sentriolların tərkibinə mikroborucuqdan əlavə tərkibi dienin zülallardan ibarət «qulp» adlanan və qonşu tripletləri körpü şəkilli bir-birinə birləşdirən srukturlar var. Mərkəzi mikroborucuqlar yoxdur. Sentriolların quruluşunu bu düsturla- $(9+3)+0$ göstərmək olar. Eyni zamanda hər mikroborucuqlar tripletisferik formalı srukturla-satellitlərlə bağlıdır. Satellitlərdən hər tərəfə mikroborucuqlar ayrılır, nəticədə sentrosfer əmələ gəlir. Hüceyrə mərkəzi yerləşən bütün hüceyrələr üçün borucuqlar qrupunun sayı sabitdir. Hüceyrə mərkəzinin kimyəvi tərkibi haqqında məlumat azdır. Əsasən məlumdur ki, sentriollarda karbohidratlar, zülallar, az miqdarda lipidlər və çox az miqdarda RNT və DNT var.

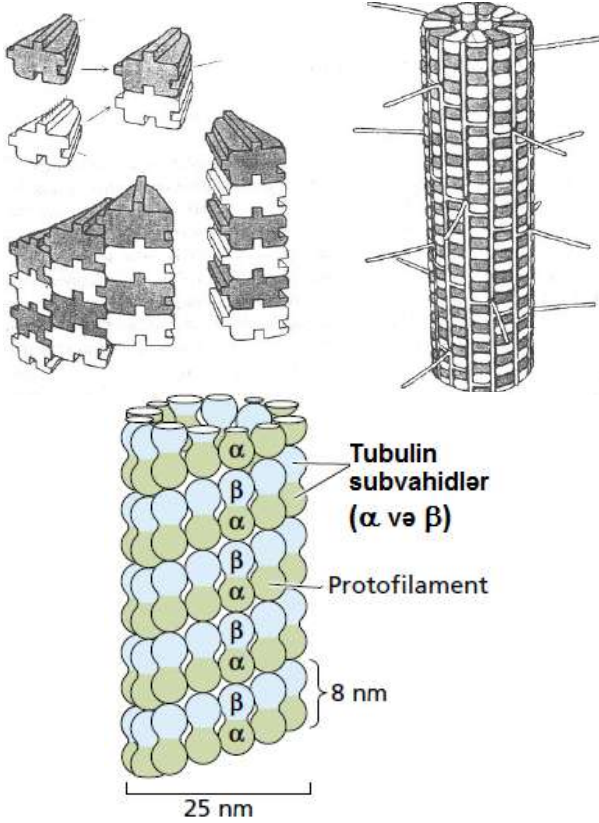
Hüceyrə mərkəzi hüceyrənin bölünməsində böyük rol oynayır. İnterfaza mərhələsində ikiləşmiş sentriollar, profaza mərhələsində hüceyrənin qütblərinə çəkilirlər. Qütblərə çəkiləndə sentriolları birləşdirən sentrodesmozalardan iy telləri və ya bölünmə vətərləri formalaşır. Sonra isə iy telləri xromosomların sentromer nahiyələri ilə birləşərək onların qütblərə çəkilməsi prosesində iştirak edirlər. Bunlarla bərabər bir çox tədqiqatlarda göstərilmişdir ki, ibtidai orqanizmlərdə kirpik və qamçıların formalaşması da sentriollarla bağlıdır. Qeyd edilən srukturlar bazal cisimcikdən və ya kinetosomdan inkişaf edirlər. Bütün bu müşahidələrə əsasən hələ keçən əsrin sonunda belə bir hipotez irəli sürülmüşdür ki, sentriollar və bazal cisimcik ya iy tellərinin əmələ gəlməsində, ya kirpik və qamçıların formalaşmasında iştirak edirlər, ya da hər iki funksiyanı eyni vaxtda yerinə yetirirlər. Elektron mikroskopik tədqiqatlar göstərdi ki, sentriolların quruluşu, kirpik və qamçıların əsasında duran bazal cisimciyin quruluşuna oxşardır. Sentriolların və bazal dənəciyin funksiyası hərəkətlə bağlıdır, yəni onlar hüceyrə bölünən zaman xromosomların qütblərə çəkilməsində və hüceyrələrin özlərinin hərəkətində (kirpikli və qamçılı hərəkət) iştirak edirlər.

MİKROBORUCUQLAR

Mikroborucuqlar xarici diametri 25 nm olan, uzunluqları bir neçə mkm olan içərisi boş boru şəkilli silindrik fibrilyar tipli orqanoidlərdəndir. Onlar 13 periferik saplaqdan və ya protofilamentlərdən qurulmuş düz, uzun, boş silindrlərdir. Onlar tubulin zülallarından əmələ gəlmiş polimerlərdir, mikroborucuqların tubulin monomerləri iki oxşar polipeptidlərin (α -tubulin və β -tubulin) əmələ gətirdikləri heterodimerdirlər. Hər iki tubulin- α -tubulin və β -tubulin 55kDa molekulyar kütləyə malikdirlər. Heterodimerdə monomerlər paralel birləşdiyindən heterodimer polyarlığını saxlayır. Bir mikroborucuq yüz minlərlə tubulin monomerlərin *protofilamentlər* adlandırılan 13 sütunda düzümündən təşkil olunmuşdur. Hər bir sap iki subvahiddən və qlobulyar zülal tubulindən ibarətdir (şəkil 46). Hər bir sapda bu subvahidlər ardıcıl yerləşir. Mikroborucuqda saplar spiral formasındadır. Borucuqlardan yanlara onlara bağlı olan zülal molekulları çıxır. Bu zülallar mikroborucuqları stabilləşdirir və həmçinin onları sitosketin digər elementləri və orqanoidlərlə əlaqələndirir. Eyni zamanda mikroborucuqlarla ATF parçalayan və onun parçalanma enerjisini mexaniki enerjiyə çevirən kinezin fermenti ilə bağlıdır. Kinezin bir ucu ilə müəyyən orqanoidə birləşir, digər ucu ilə isə ATF enerjisi hesabına mikroborucuq boyu sürüşür və beləliklə də sitoplazmada orqanoidlər yerini dəyişir. Mikroborucuqlar dinamik stukturlardır. Onların iki (-) və (+) ucları vardır. Mənfi ucu depolimerizasiya nahiyəsidir, müsbət ucdasa yeni tubulin molekulları hesabına onların böyüməsi baş verir. Bəzi hallarda (bazal cisimcik) mənfi uc növbələnir və parçalanma dayanır. Nəticədə kirpikciyin (+) uca getdiyi birləşmələr hesabına ölçüləri böyüyür.

Mikroborucuqların funksiyaları:

1. Sitoskelet rolu oynayır.
2. Bölünmə vətərlərinin yaranmasında və mitoz zamanı xromosomların ayrılmasında iştirak edir.
3. Maddələrin və orqanoidlərin nəqlində iştirak edir.
4. Sentirolların, kirpikcikliğin və qamçıların tərkibinə daxildir.



Şəkil 46. Mikrorucuqlar. α və β tubulin molekulları mikrorucuqlarda şahmat qaydası ilə yerləşir (K. de Dyuva görə)

MİKROFİLAMENTLƏR

Mikrofilamentlər sitoskeletin ikinci komponentidir. Onlar qlobulyar G-aktin zülallardan təşkil olunmuşlar. Hər bir aktin molekulu bir polipeptiddən ibarət olub molekulyar kütləsi təxminən 42 kDa yaxındır. Mikrofilamentlər polimerləşmiş aktin zülallarının iki zəncirindən təşkil olunmuşdur və 7 nm diametrə malikdirlər. G-aktin zülallar paralel birləşdiyindən bunlarda da mikrorucuqlar kimi polyarlıq saxlanılır.

İki növ mikrofilament var: 1) aktin; 2) aralıq. Mikrofilamentlərlə yanaşı sitoskeletdə müxtəlif filamentləri bir-biri və hüceyrənin başqa strukturları ilə birləşdirən köməkçi zülallar var. Aktin filamentləri aktin zülallarının polimerləşməsi nəticəsində yaranır. Aktin hüceyrədə iki formada olur:

- Həll olmuş formada (G)- aktin və ya qlobulyar aktin)
- Polimer formada, yəni filament halında (F- aktin)

Hüceyrədə iki növ aktin arasında dinamik tarazlıq var. Mikroborucuqlarda olduğu kimi aktin filamentlərində də müsbət və mənfi qütblər var, hüceyrədə həmişə mənfi qütbə parçalanma, müsbət qütbə isə əmələgəlmə prosesləri gedir. Bu proseslərin sitoplazmanın aqreqat halının dəyişməsində, hüceyrənin hərəkətində, orqanoidlərin sitoplazmada yerdəyişməsində, yalançı ayaqların, mikroxovların yaranması və yox olmasına, endositoz və ekzostozda mühüm rolu var. Mikroborucuqlar mikroxovların karkasını yaradır, həm də hüceyrədaxili törəmələrin yaranmasında iştirak edir.

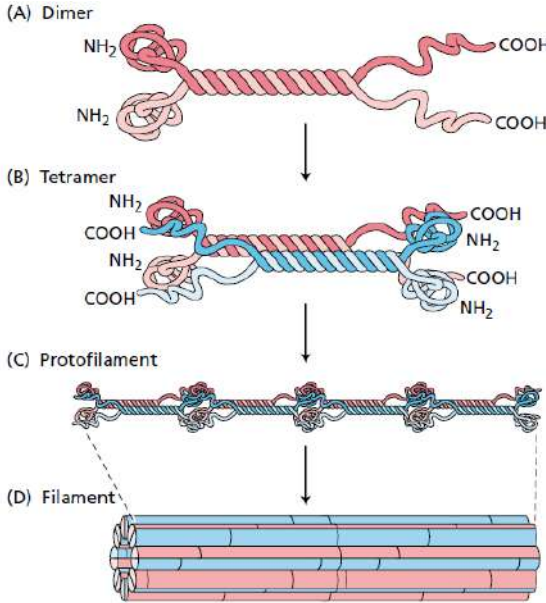
Aralıq filamentlər - bunların qalınlığı aktin filamentlərindən çox, mikroborucuqların diametrindən isə az olur (şəkil 47) . Hüceyrənin ən sabit filamentləridir, dayaq funksiyasını yerinə yetirirlər. Məsələn bu strukturlar sinir hüceyrələrinin çıxıntılarının uzunluğu boyu, desmosom nahiyəsində, hamar miositlərin sitoplazmasında yerləşir. Müxtəlif tipli hüceyrələrdə aralıq filamentlər tərkibinə görə fərqlənilir. Neyronlarda 3 müxtəlif polipeptiddən ibarət

neyrofilamentlər əmələ gətirir. Neyroqliya hüceyrələrində aralıq filamentlərin tərkibinə turş qlial zülal daxildir. Epitel hüceyrələrində keratin filamentləri (tonofilamentlər) var. Əzələ hüceyrələrində isə (damarların miositləri istisna olmaqla) aralıq filamentlər desmin zülalından ibarətdir.

Aralıq filamentlər spiral şəkildə burulmuş fibrilyar (lif şəkilli) elementlərin geniş müxtəlifliyə malik olan qurupudur. Diametri 10 nm-dir və müxtəlif tipli xətti monomerlərdən təşkil olunmuşlar. Məsələn, heyvan hüceyrələrində **nüvə laminləri** spesifik polipeptid monomerlərdən təşkil olduğu halda sitoplazmada tapılmış başqa aralıq filament **keratinlər** başqa tip polipeptid monomerlərdən təşkil olunmuşlar. Heyvan hüceyrələrində aralıq filamentlərin monomerləri paralel cütləşirlər (yəni, -NH sonluq -NH sonluqla və -COOH sonluq -COOH sonluqla cütləşir) və əmələ gəlmiş dimer yenidən spirallaşır

ki, buna da **spirallaşmış spiral (coiled coil)** deyilir. İki paralel cütləşmiş dimerlər yenidən antiparalel cütləşirlər, yəni bir dimerin –NH sonluqları o biri dimerin –COOH sonluqları ilə cütləşir. Əmələ gəlmiş tetramer vahidlər artıq aralıq filamentin yığılmasında istifadə olunurlar.

Bitki hüceyrələrində nüvə laminləri tapılmışdır, amma heyvan hüceyrələrinin sitoplazmasında olan keratinlərin analoqu bitki hüceyrəsinin sitoplazmasında tapılmamışdır. Amma bitki hüceyrəsində plazma membranla möhkəm hüceyrə divarını birləşdirən inteqral zülallar çox xüsusiyyətlərinə görə aralıq filamentlərə bənzəyir.



Şəkil 47 Aralıq filimentlərin zülal monomerlərdən yığılmasının müasir modeli. (A) Paralel cütləşmiş spirallaşmış spiral dimer; (B) İki spirallaşmış spiral dimerin əmələ gətirdiyi antiparalel tetramer; (C) Tetramerlər yağılaraq aralıq filimentin quruluş blokunu protofilamenti əmələ gətirirlər; (D) Tetramerlərin son yığılması 10 nm diametrdə olan aralıq filamenti əmələ gətirir. (Şəkil Albert et al., *Molecular Biology of the Cell*, 2002, 4th ed. Götürülmüşdür).

XÜSUSİ TƏYİNATLI ORQANOİDLƏR

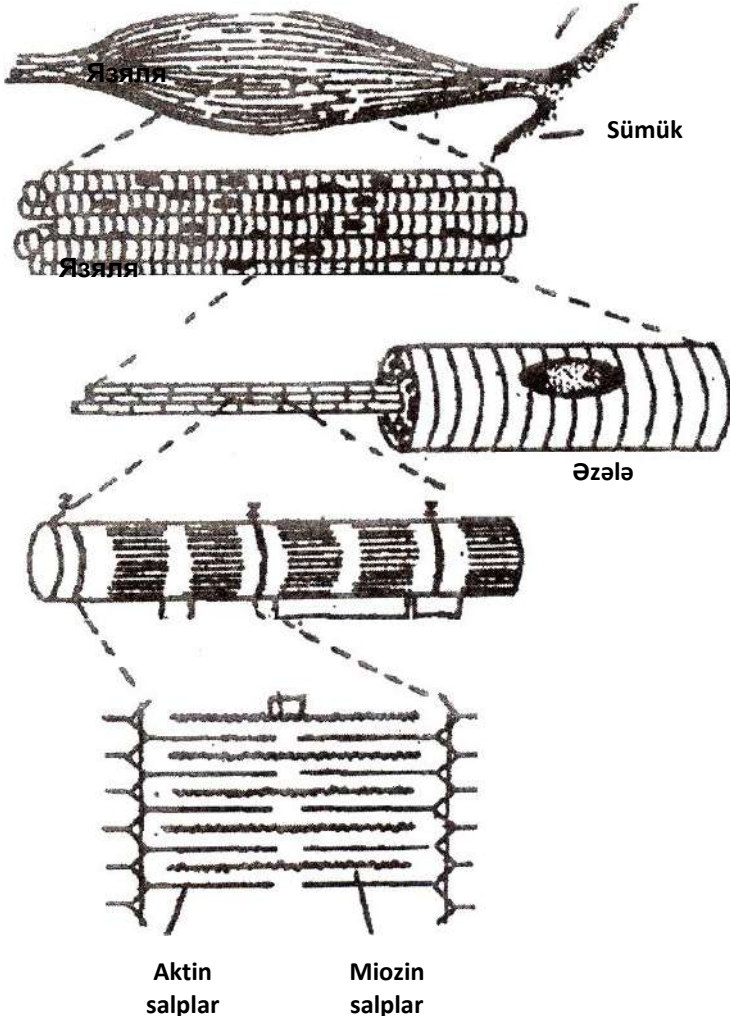
Bütün hüceyrələrə xas olmayıb, müəyyən qrup toxuma hüceyrələrində olur və həmin toxumanın ifa etdiyi vəzifənin yerinə yetirilməsində iştirak edir. Onlar bir çox bitki və heyvan hüceyrələrində rast gəlinir. Onlara hərəkət orqanoidləri, (miofibrillər, kirpiklər, qamçılar, atıcı kapsullar) dayaq strukturları (tonofibrillər), xarici qıcıqları qəbul edən orqanoidlər (fotoreseptorlar, statoreseptorlar) neyrofibrillər, sorulma, həlletmə funksiyası yerinə yetirən mikrotüküklər və kutikula aiddir.

Miofibrillər – hüceyrənin xüsusi differensiasiyaya uğramış elementi olub, əzələlərin müxtəlif mürəkkəb hərəkətlərinin yerinə yetirilməsində iştirak edirlər.

İki cür miofibril ayırd edirlər. Eninəzolaqlı və sayə əzələ fibrilləri. Hər iki əzələ fibrilləri onurğalı və onurğasız heyvanlarda geniş yayılmışdır. Eninəzolaqlı əzələ fibrilləri buğumyaqlılar və xordalılar tipinin ürək əzələsində, skelet əzələsində sayə əzələləri isə onurğalıların daxili orqanlarında bir çox onurğasızların somatik əzələlərində rast gəlinir. Miofibrillərin quruluşu eninə zolaqlı əzələ fibrillərində daha yaxşı öyrənilmişdir (Şəkil 48). Işıq mikroskopları ilə öyrənmişlər ki, eninə zolaqlı əzələ çox uzun hüceyrələrdən ibarət olub, uzunluğu bir neçə sm-dən ibarət olur (şəkil 49). Hər bir belə hüceyrədə miofibrillər paralel cərgələrdə yerləşir. Miofibrillər sap formasında olub, bütün uzununu boyu təkrar olunan eninə zolaq və disklərdən təşkil olmuşdur. Bəzi disklər nisbətən enli və tünd, digərləri isə ensiz və açıq rənglidirlər. Tünd disklər polyarizosion mikroskopda işığı iki qat sındırdığına görə anizotrop disklər və ya qısaca olaraq A-disklər, nisbətən ensiz və açıq rəngli disklər isə işığı zəif sındırır və izotrop disklər və ya C disklər adlanır. A və C disklər bütün əzələ hüceyrəsi boyu qanunauyğun surətdə növbələşirlər.

Hər bir A diski onun digər sahələrindən fərqlənən sıx olmayan iki hissəyə ayrılır və bu sahə H-zonası adlanır. Hər bir C diskinin ortasından isə nisbətən sıx sahə keçir ki, o da Z zonası adlanır. İki Z zonası arasındakı sahə sarkomera hər bir miofibrilin təkrar olunan vahidi sayılır. Beləliklə, hər bir miofibril uzununa yerləşən sakromerlərdən ibarət olub eyni quruluşa malik olur. Miofibrillərdən azad olan sahələr sitoplazma ilə dolur və o, əzələ hüceyrəsində

sarkoplazma adlanır. Sarkoplazmada nüvə, mitoxondrilər və digər orqanoidlər yerləşirlər. Elektron mikroskopik tədqiqatlarının nəticələri göstərir ki, müxtəlif sistematik qruplara aid olan heyvanların eninəzolaqlı əzələ fibrilləri eyni quruluşa malikdirlər.



Şəkil 48. Eninəzolaqlı əzələ lifinin quruluşu.

Elektron mikroskopunda hər bir miofibrilin bir dəstə çox nazik miofilamentdən ibarət olması müşahidə olunur. Onlara protofibrillər də deyilir. Miofilamentlər iki cür olur: nazik və qalın miofilamentlə. Nazik miofilamentlərin bütün tədqiq olunan heyvanlarda eyni diametrə malik olub 40-50 A⁰ qalınlığında olması müşahidə edilmişdir. Qalın miofilamentlərin diametri isə 100-200 A⁰ arasında dəyişə bilər. Qalın miofilamentlər ancaq A diski hüddudunda olub onu ayıran H diskindən keçir. Nazik miofilamentlər isə C diskindən H diskinə qədər uzanır. Onların ucları A diskinə keçir, lakin çox uzağa getmir. Belə ki, onların arasında H diskinə müvafiq sərbəst sahə qalır. A diskinə nazik fibrillərin ucları qalın fibrillərin arasından keçir. Qalın və nazik fibrillər bir-birilə köndələn atmalarla əlaqələnir. Eninəzolaqlı əzələ hüceyrələrinin yığılıb açılması mexanizminin müasir izahı fibrillərin bu cür quruluşu ilə sıx surətdə əlaqədardır.

Belə güman edilir ki, nazik və qalın miofilamentlər əzələlərin yığılması zamanı öz uzunluqlarını dəyişdirmirlər. Lakin onlar sürüşərək yerlərini dəyişirlər. Yığılma zamanı qalın miofilamentlər A diski hüddudunda qalır, nazik miofilamentlər isə sürüşərək C diskindən A diskinə keçirlər. Odur ki, nazik miofilamentlərin ucları arasındakı məsafə azalır. Şiddətli əzələ yığılması zamanı həmçinin qalın miofilamentlərin də ucları yaxınlaşır, əzələ hüceyrəsinin bu cür yığılması nəzəriyyəsi «sürüşən saplar» nəzəriyyəsi adlanır.

Kimyəvi analizlər göstərmişdir ki, qalın miofilamentlər tərkibinə miozin, nazik miofilamentlərin tərkibinə isə aktin zülalı daxildir.

Aktin və miozinin qarşılıqlı təsirindən aktomiozin ferment sistemi yaranır. Bu isə qalın və nazik miofilamentlərin təmasından əmələ gəlir. Aktin və miozin ayrılıqda yığılmaq xüsusiyyətinə malik olmur. Ancaq aktomiozin yığılma qabiliyyətinə malik olur. Deməli saya və eninəzolaqlı əzələlərin yığılıb açılması aktomiozinlə əlaqədardır. Aktomiozin onurğalı və onurğasız heyvanların əzələlərində tapılmışdır. Müxtəlif heyvanların saya əzələ fibrilləri eninəzolaqlı əzələ fibrillərinin quruluşuna oxşamır. Saya əzələ hüceyrələrinin tərkibinə də miofilamentlər daxildir. Ancaq onlar eninəzolaqlı fibrillərə nisbətən çox uzundurlar. Belə ki, onların uzunluğu hüceyrənin uzunluğu ilə ölçülür və diametri 100 A⁰ –ə bərabər olur.

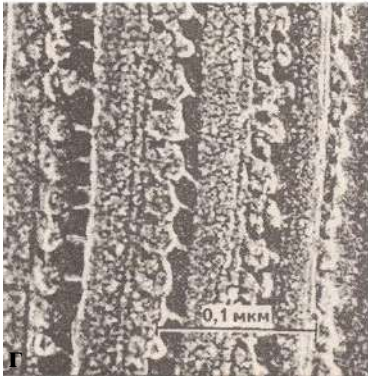
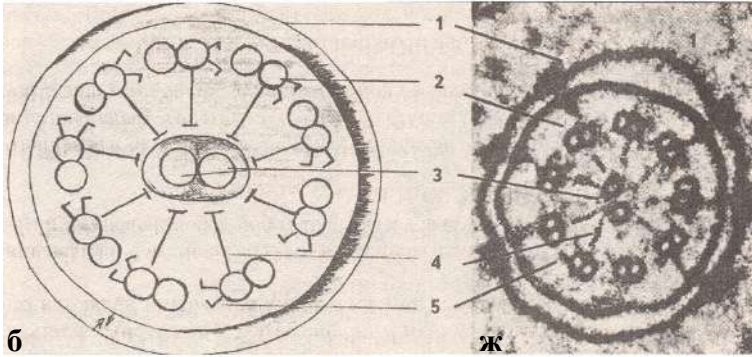
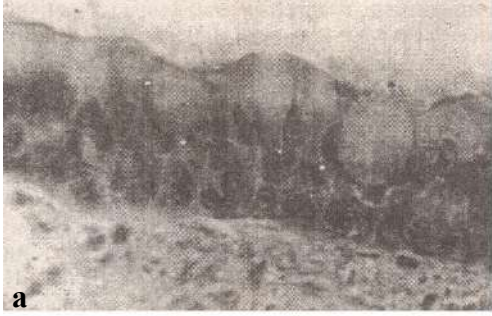
Tonofibrillər – (dayaq fibrilləri) çoxhüceyrəli orqanizmlərin bir çox hüceyrələrində: epiteli, qlial hüceyrələrində və s. ibtidai orqanizmlərdən infuzorlarda rast gəlinir. Çox qatlı yastı epiteli

hüceyrələrində işıq mikroskopu ilə baxdıqda tonofibrillər çox aydın görünür. Elektron mikroskopu altında onların hər birinin diametri 60-150 Å olan çox nazik fibrillər dəstəsindən ibarət olması görünür. Hər dəstədə yüzlərlə fibril iştirak edir. Tonofibrillər bir hüceyrədən digərinə keçməyərək hüceyrə membranasına yaxınlaşır və desmosomlara birləşirlər. Tonofibrillər ancaq heyvan orqanizmlərinin hüceyrələrinə xas olan orqanoiddir. Onların zülal təbiətli olması haqqında mülahizələr vardır. Çox qatlı yastı örtük epitel hüceyrələrində onlar α -keratin təbiətli dir. Bu orqanoidlər hüceyrədə dayaq-karkas rolunu oynayır. Özləri də hüceyrənin daimi strukturlarıdır.

Orqanizmdə bir çox hüceyrələrin hərəkət orqanoidi kirpik və qamçılardır. Işıq mikroskopunda bu strukturlar hüceyrənin çox nazik çıxıntıları kimi görünür. Kirpiklər və qamçılar sitoplazmada xüsusi dənəvər struktura-bazal cisimciyə birləşmiş olur. Kirpiklərin uzunluğu 5-10 mkm, qamçılar isə 150 mkm olurlar. Kirpik və qamçının qalınlığı 0,2 mkm olub, daxili strukturlarında elə bir fərq müşahidə olunmur. Bu orqanoidlər əsasən heyvan hüceyrələrinə xasdır. Kirpiklər nəfəs borusunda, kirpikli epitel hüceyrəsində, cinsiyyət traktının müxtəlif şöbələrinin kirpikli epitel hüceyrələrində, qamçılar spermatozoidlərdə müşahidə olunur. Bundan başqa kirpiklər bir sıra ibtidailərdə, infuzorlarda, qamçılar isə – qamçılılar sinfinin nümayəndələrində yosunların zoosporlarında, ibtidai göbələklərdə, miksomisetlərdə və s. rast gəlinir.

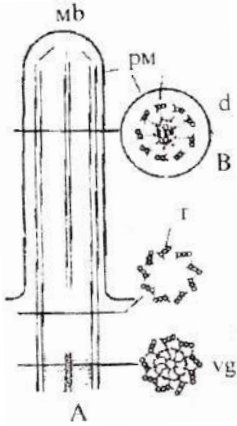
Hər bir kirpik silindrik quruluşa malik olub bütün uzununu boyu membran ilə örtülü olur. Kirpiyin içərisində mürəkkəb strukturlu mikroborulardan ibarət aksonema yerləşir (şəkil 49). Kirpiyin aşağı bazal hissəsi sitoplazma içərisinə keçir. Bazal cismcik öz strukturuna görə sentriollara çox oxşardır. O da 9 triplet mikroborulardan ibarət olub, aşağı hissəsində konusvari başıqlı satellini vardır. Aksonema bazal cismcikdən fərqli olaraq 9 cüt dubletdən ibarət mikroborulardan təşkil olunmuşdur. Mikroboruların dubletləri aksonemin radiusuna nisbətən azacıq əyilmiş şəkildədir (10^0 -yə qədər), xarici dubletlərdən başqa aksonemin mərkəzində bir cüt mərkəzi mikroboru yerləşir. Odur ki, kirpiklərin bütün mikroborularını $(9 \times 2) + 2$ şəklində təsvir edirlər. Mikroboruların dubletləri də iki cürdür.

1. A- mikroboruları – 13 submikroskopik vahiddən,
2. B – mikroboruları isə 11 submikroskopik vahiddən ibarət olur.



Şəkil 49. Kırpik və qamçılardan quruluşu. a-traxeyanın kırpikli epiteli hüceyrəsinin quruluşu: b-sxem, c-qamçının elektron mikroskopunda görünən eninə kəsiyi: q-kırpiklərin kəsiyi

A mikroborularda xüsusi sahə olur ki, onun vasitəsilə B mikroboruları ilə birləşir. Aksonema və bazal cisimcik struktur cəhətdən bir-biri ilə əlaqədar olub vahid bir sistem yaradırlar. Belə ki, bazal cismin tripletlərinin A və B mikroboruları aksonema A və B dubletlərinin mikroborularıdır (şəkil 50). Lakin bazal cismin və aksonemin daxili strukturu isə bir-birindən kəskin fərqlənir. Bəzən bazal cismin aksonemə keçən sahəsində köndələn amorf lövhəyə rast gəlinir ki, o bazal cisimlə aksonemi bir-birindən ayırır. Bəzi orqanizmlərdə kirpiklərin ümumi quruluşunda müəyyən dəyişikliklərə rast gəlmək olur. Məsələn, bəzi hörümçəklərin və həşəratların spermi hüceyrələrində mərkəzi mikroboruların sayı 7-yə qədər dəyişə bilər.



Şəkil 50. Kirpiyin ümumi quruluşu. A – uzununa quruluş; B – kirpiyin eninə kəsiyi; V – bazal cismin tripletləri; pm – plazmatik membran; mb – mikroborular; d – mikroboruların dupleti; t – mikroboruların tripletləri

Kirpik və qamçıların əsasında bəzən kökcüklər və ya kinodesmalara rast gəlinir ki, onlar 6 nm, qalınlığında nazik fibrillər dəstəsindən ibarət olur. Çox vaxt kinodesmalar bazal cisimdən sitoplazmanın içərisinə daxil olur və nüvəyə tərəf istiqamətlənir. Bu strukturların rolu məlum deyil. Onlar kolxitsin təsirindən dəyişmir, interfaz nüvənin sentiollarında da rast gəlinir və kirpiyin əmələ gəlməsində iştirak etmirlər. Sentiolların və bazal cisimciyin oxşarlığı belə fikir yürütməyə imkan verir ki, bu strukturlar homoloji və identik strukturlardır. Bu nəzəriyyəyə görə sentriol növbə ilə iy tellərinin, kirpik və qamçıların əmələ gəlməsinə xidmət edə bilər. Daha doğrusu sentriol və bazal

cisimcik eyni orqanoidin alternativ formasıdır. Bu fikri spermatogenez prosesində sentriolun davranışı daha əyani isbat edir. Belə ki, spermatogonilərdəki diplosomlar (hüceyrənin bölünməsində iştirak edən) iy tellərinin tərkibinə daxil olur. Spermatidlərdə diplosomun sentriollarından biri qamçının aksoneminin yaranmasında iştirak edir. İkincisi isə bu prosesdə iştirak etmir və yaranmış bazal cismin (aksonemin) yanında yerləşir. Mayalanma zamanı çox vaxt spermatozoidlər yumurta hüceyrəsinə başcığı ilə birgə bazal cismi də daxil edirlər ki, onlar da sentosferi yaradaraq bölünmədə sentriol kimi iştirak edirlər. Sentriollarla bazal cisimcik təkcə morfoloji cəhətdən deyil çoxalma cəhətdən də bir-birilə oxşarırlar. Bir çox tədqiqatçılar bazal cisimcik yanında sentriolların reduplikasiyası zamanı qız prosentriollarına analoji olan strukturlar müşahidə etmişlər.

Kirpiklərin yaranması prosesində də bazal cisimcik tubulinlərin polimerləşməsinin əsasını təşkil edir. Lakin sentriollardan fərqli olaraq bu proseslər tripletlərin tərkibinə daxil olan mikroborularla əlaqədar olur. Bu proses ibtidailərdə, spermatidlərdə, digər kirpik və qamçıların böyüməsi və inkişafı prosesində müşahidə edilmişdir. Kirpiklərin əmələ gəlməsindən qabaq bir və ya bir neçə reduplikasiya olmuş sentriol hüceyrənin səthinə çəkilir. Sitoplazmatik membranın altında toplanan sentriollardan kirpiklər əvvəlcə struktursuz sitoplazma kimi əmələ gəlir. Bununla yanaşı əvvəlcə periferik dubletlərin qısa mikroboruları, sonra isə mərkəzi boruları yaranır. Bütün deyilənlərdən belə nəticəyə gəlmək olur ki, kirpiklər sentriolların fəallaşması nəticəsində yaranır. Belə ki, sentriollar əvvəlcə aksonemlərin yaranmasına induksion olaraq təsir edir, özü isə inkişaf etməkdə olan kirpikciyin bazal cisminə çevrilir. Bu halda sentriolun mürəkkəb tubulyar sistemin yaranmasında iştirakı başlanğıc material kimi istifadə olunur. Əsasında bazal cismciyi olmayan normal aksonemli kirpik tapılmamışdır. Kimyəvi cəhətdən kirpiklər dinein zülalından, DNT, RNT və bir sıra digər zülallardan təşkil olmuşdur. Dinein kirpiklərin hərəkətlərini idarə edir. Başqa zülalların rolu isə hələ müəyyən deyil.

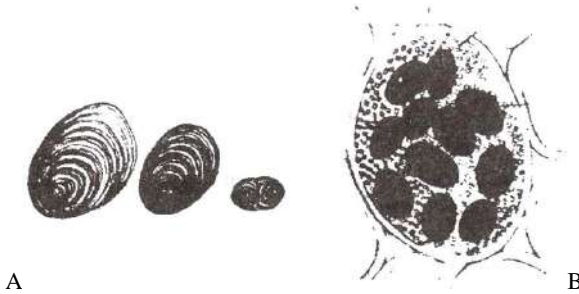
HÜCEYRƏDAXİLİ TÖRƏMƏLƏR

Hüceyrənin sitoplazmasında orqanoidlərdən başqa törəmələrə də rast gəlinir. Onlar orqanoidlərdən fərqli olaraq hüceyrənin daimi strukturları olmayıb, hüceyrənin həyat fəaliyyəti (metabolizm) ilə əlaqədar olaraq yaranırlar. Odur ki, metabolik proseslərin intensivliyindən asılı olaraq törəmələr hüceyrədə toplanır hüceyrə tərəfindən istifadə edilir, azalır, bəzən itir və yenidən hüceyrədə toplana bilər. Adətən törəmələr hüceyrələrdə dənələr, damcılar, vakuollar, kristallar və s. şəklində mövcud olurlar. Törəmələrin hüceyrədə yaranması və istifadə olunması tipinə görə 3 qrupa bölürlər.

1. **Trofik törəmələr.**
2. **Sekretor törəmələr.**
3. **Spesifik törəmələr.**

Trofik törəmələr o törəmələrdir ki, onlar maddələr mübadiləsindən sonra ehtiyat qida maddəsi kimi hüceyrədə toplanır. Trofik törəmələrin hüceyrələrdə nümayəndəsi yağ, karbohidrat və zülal törəmələridir (şəkil 51).

Yağ törəmələri hüceyrələrdə iri və kiçik damlalar halında toplanır və demək olar ki, bütün hüceyrələrdə rast gəlinir. Lakin bəzi hüceyrələrdə onların miqdarı az olur, hüceyrə tərəfindən daima istifadə edilir. Bəzi hüceyrələrdə isə məs: birləşdirici toxumanın yağ hüceyrələrində, amfibi və balıqların qaraciyərin epiteli hüceyrələrində yağ törəmələri çox olur. İbtidai orqanizmlərin hüceyrələrində də yağ törəmələri çox olur. Yağ törəmələrinin hüceyrələrdə toplanmasının heç bir orqanoidlə əlaqəsi yoxdur. Onlar sitoplazmanın matriksində toplanırlar.



Şəkil 51. Karbohidrat (A) və zülal dənələri (B).

Bəzən yağ törəmələrinin hüceyrədə çoxalması patoloji proseslərlə əlaqədar olur. Məs: qaraciyərin, ürəyin, böyrəyin piylənməsi zamanı onların hüceyrələrində çox miqdarda yağ törəməsi toplanır. Yağ törəməsi bütün bitkilərin hüceyrələrində də rast gəlinir. Ən çox yağ törəməsi bitkilərin toxumlarında və sporlarında olur. Bəzi bitkilərdə yağın miqdarı daha çox olur. Məs: zeytunda (meyvə yanlığı hüceyrələrində, günəbaxanda (toxumda), araxisdə və s). bitki hüceyrələrindəki yağ törəmələri əsasən olein, palmitin, stearin bəzən isə liolin təbiətli olurlar. Bunlardan palmitin və stearin doymuş yağlar olub parçalananda yüksək ərimə temperaturuna malik yağ əmələ gətirirlər. Qalanları isə aşağı ərimə temperaturuna malik yağlar əmələ gətirirlər. Bu yağ törəmələrindən başqa bəzi bitkilərdə yalnız həmin bitkinin özünəxas olan spesifik yağ törəmələri olur. Məs: efir yağları. Belə yağlar çətirçicəklilər (*Apiacea*), dodaqçiçəklilər (*Lamiacea*), ətirşah (*Geraniaceae*) və s. kimi sistematik qruplarda rast gəlinir. Bitkinin verdiyi iy- ətir həmin efir yağlarının miqdarından asılı olur. Efir yağları yığma qrup maddələr olub, tərkibinə azot, kükürd, alfatik terpenlərdən heraniol və s. daxil olur. Efir yağları bitki hüceyrələrinin sitoplazmasında olduğu kimi hüceyrəarası maddədə də rast gəlinir.

Karbohidrat törəmələrinə hüceyrədə yığınlar və dənələr şəklində rast gəlinir. Heyvan hüceyrələrində karbohidrat törəmələrinin nümayəndəsi qlikogen, bitkilərdə isə nişastadır. Bu törəmələr də digər törəmələr kimi işıq mikroskopunda aydın görünür. Bütün heyvan hüceyrələrində qlikogen törəməsinə rast gəlinməsinə baxmayaraq o, ən çox əzələ hüceyrələrində, neyronlarda, qaraciyər hüceyrələrində rast gəlinir. Qlikogen hüceyrədə parçalanaraq enerji ayrılır və hüceyrə həmin enerjidən həyat fəaliyyəti prosesləri üçün istifadə edir. Elektron mikroskopu vasitəsilə qaraciyər hüceyrələrinin nüvələrində də qlikogen törəməsi tapılmışdır. Bu cür qlikogen ölçüsünə görə sitoplazmadakı qlikogendən kiçik olur. Qaraciyər hüceyrələrindəki qlikogen şəkər mübadiləsində artıq qalan qlükozadır ki, qan vasitəsilə qaraciyərə gətirilir və qlikogenə çevrilir, qanda şəkərin miqdarı azaldıqda isə qlikogen parçalanaraq qlükozaya çevrilərək qanda şəkərin miqdarının sabitliyini təmin edir.

Karbohidrat törəmələrinin bitki hüceyrələrindəki nümayəndəsi nişastadır. Nişasta bitki hüceyrələrində müxtəlif forma və ölçüdə

toplanır. Yumru, oval, mərciməkvari, çubuqşəkilli və s. Nişasta törəmələrinin forması hər bir bitki növünün özünəməxsusdur.

Nişastanın ilkin sintezi xloroplastlarda gedir. Sonradan isə nişasta dənələri müxtəlif toxumalara ötürülür. Məlum olmuşdur ki, nişasta dənələri xloroplastlarda əmələ gəldikləri hissə ilə birgə qoparaq birlikdə toxumalara ötürülür. Elektron mikroskopu ilə nişasta dənəsinin öyrənilməsi göstərmişdir ki, hər bir nişasta dənəsi ayrı-ayrı qatlardan ibarət olub, hər qatdan isə radial iynəvari kristallar keçir. İbtidai bitkilərdə karbohidrat törəməsi nişastaya oxşar paramiloidlər və qırmızı yosun nişastalardır.

Zülal törəmələri – digər törəmələrə nisbətən hüceyrədə az rast gəlinir. Lakin bütün hüceyrələrdə olur. Heyvanlarda ən çox yumurta hüceyrələrində rast gəlinir.

Formaca şar, lövhə, çubuq və s. şəklində olurlar. Əksər onurğalıların qaraciyər hüceyrələrində, ibtidailərdən balıqların dərisində parazitlik edən ixtioftrius infuzorlarında zülal törəmələri çox olur. Bitkilərdə zülal törəməsi aleyron dənələri şəklində rast gəlinir. Aleyron dənələri də əsasən rüşeym hüceyrələrində və endospermdə olur. İstər heyvanlarda istərsə bitkilərdə zülal törəməsindən rüşeymin inkişafı prosesində əlavə qida maddəsi kimi istifadə edilir. Aleyron dənələri vakuolların suyu itirməsi nəticəsində bərkiməsi sayəsində əmələ gəlir. Zülal törəməsinin ölçüsü və quruluşu müxtəlif bitkilərdə fərqlidir. Ən iri zülal törəməsi yağlı bitkilərdən gənəgərçəkdə olur. Bəzi bitkilərdə nüvədə də zülal törəməsinə rast gəlinir. Bunlar intrenuklear zülal adlanır. Belə zülal törəməsinin miqdarı bəzən 100-dən çox olur. Hüceyrənin bölünməsindən əvvəl zülal kristalları sitoplazmaya düşür, orada əriyib həll olur, qız nüvələr əmələ gəldəndən sonra yenidən nüvədə toplanır.

Sekretor törəmələr – əsasən vəzi hüceyrələrində qranulalar şəklində rast gəlinir. Sekretlər elə törəmələrdir ki, onlar hüceyrələrdən hər hansı bir orqana və ya qana ifraz edilir və hüceyrənin həyat fəaliyyəti prosesində spesifik, xüsusi rol oynayır.

Endokrin vəziləri hüceyrələrində sekretor törəmələr hormonlar olub, onların hər birinin orqanizmin inkişafında xüsusi əhəmiyyəti var.

Həzm sistemi hüceyrələrində sekretor törəmələr həzm fermentləridir ki, onlar qidanın həzmində xüsusi rol oynayır.

Sekretor törəmələrə piy vəzilərinin ifraz etdiyi yağ törəməsini də aid edirlər. Belə ki, bu yağ törəməsi piy vəzisinin axacağına daxil olaraq dəri epidermisini və tükləri yağlayır. Odur ki, bu yağ törəməsi trofik yağ törəməsindən fərqlənir. Kimyəvi təbiətinə görə sekretor törəmələr zülal, polisaxarid, lipoproteid, qlikoproteid və s. ola bilərlər.

Bitkilər aləmindəki hormonlar fitohormonlar adlanır və bitki hüceyrəsinin protoplastında sintez olunur. Onlar bitki hüceyrəsinin qılıfından keçmək xüsusiyyətinə malik olub, müxtəlif prosesləri şiddətləndirə və regulə edə bilirlər. Məs: hüceyrənin bölünməsini, onların böyüməsini, orqanların formalaşmasını və s. Belə hormonlardan auksin, heteroauksin, hibberellini göstərmək olar. Bunlar boy hormonları da adlanır. Boy hormonları bitkilərin boy nöqtəsi hüceyrələrində sintez olunur, oksigen və qida maddələrinin bitkinin rüşeym toxuması hüceyrələrinə axmasını təmin edir. Sonra auksinlər bitkinin gövdəsi ilə aşağı hərəkət edərək differensiasiyaya uğramayan hüceyrələrin uzanmasına, bununla buğum aralarının uzanmasına, səbəb olur. Hazırda auksinlərlə yanaşı fusarium göbələklərindən alınan hiberellinlə bitkinin boy nöqtəsinə təsir etməklə gövdələrin uzanmasına, toxumaların sakitlik halından çıxmasına və s. nail olurlar.

Spesifik törəmələrə – piqmentlər, vitaminlər, fermentlər aiddir.

Piqmentlər kimyəvi cəhətcə müxtəlif təbiətli olurlar. Ancaq onları ümumiləşdirən bir cəhət var ki, o da onların canlı orqanizmdə olan təbii rəngləridir. Heyvan orqanizmlərində əsasən aşağıdakı piqmentlər olur: melanin, malyariya piqmentli lipofussin, bilirubin, hemin, hemosiderin, hemotoidin və s.

Melanin, qonur, qara rəngli piqment olub zülal təbiətlidir. Yağlı həll edicilərdə üzvi və qeyri-üzvi turşularda həll olmur. Oksidləşdirici maddələrin təsirindən (hidrogen peroksidi, xlor suyu) rəngsizləşir və gümüş duzlarını bərpa edir. Melanin piqmenti yumru, şar, topalar, çubuq şəklində olur. Melanin dəridə, beyində, daxili orqanlarda, gözdə piqment epitelisində və s. rast gəlinir.

Malyariya piqmenti melanindən turşu və qələvilərdə həll olması ilə həmçinin gümüş duzlarını bərpa etməsi ilə fərqlənir.

Lipofussin piqmentinin tərkibində yağlı maddələr olur. Sarı, narıncı rəng verir, yağlı həll edicilərdə həll olur. Lipofussin damlalar,

kiçik dənələr şəkildə hüceyrədə mövcud olur. Əsasən sinir hüceyrələrində xüsusilə sinir hüceyrələrinin qocalması ilə əlaqədar olaraq toplanır. Odur ki, onu bəzən qocalıq piqmenti də adlandırırlar. Bu piqment balıqlarda, amifibilərdə və digər heyvanlarda da rast gəlinir. Həmin piqment qana qırmızılıq verən, hemoqlobinin tərkibində olur. Hemosiderin və hemotoidin hemoqlobinin çevrilməsindən əmələ gəlir. Adətən qırmızı qan cisimciklərinin parçalandığı orqanlarda olur. Dalağa, qaraciyərə, böyrəyə qəhvəyi rəng verir. Ümumiyyətlə hemotoidin və hemosiderin sarı, qəhvəyi, boz rənglər verirlər. Piqmentlər adətən sitoplazmaya toplanır, bəzən çox nadir hallarda nüvədə də müşahidə edilir.

Bitki hüceyrələrində piqmentlər adətən plastidlərlə (xloro və xromoplastlar) əlaqədardır. Bitkinin yaşıl hissələrinin hüceyrələrində xlorofillə yanaşı karotinoidlər də olur. (Həmin piqmentlər haqqında orqanoidlər bəhsində ətraflı məlumat verilib). Bundan başqa bitki hüceyrələrinin hüceyrə şirəsində antosian və ona yaxın piqmentlər olur. Antosianın hüceyrəyə verdiyi rəng hüceyrə şirəsinin PH-dan asılı olur. Antosian turş mühitdə qırmızı, qələvi mühitdə göy rəng verir. Çiçəklərin, meyvə köklərinin, meyvələrin və s. rənglənməsində piqmentlər xüsusi əhəmiyyətə malikdir.

Vitaminlər – hüceyrələrdə bizə məlum olan vitaminlərin əksəriyyəti vardır. Vitaminlər bioloji fəal maddələr olub, maddələr mübadiləsində bilavasitə iştirak etmirlər. Lakin onların çatışmaması maddələr mübadiləsinin normal gedişini pozur. Bununla əlaqədar olaraq orqanizmdə müxtəlif xəstəliklər baş verir. Vitamin çatışmaması ilə baş verən xəstəliklər, orqanizm həmin vitaminləri aldıqda aradan götürülür.

Hüceyrələrdə A vitamini, B qrupu vitaminləri (B₁, B₅, B₆, B₄, B₁₂) J, D, PP, E və s. vitaminlər vardır. Orqanizmlərdə A vitamini ancaq karotinin iştirakı ilə sintez olunur. Odur ki, karotinlərə A provitamini də deyilir. B qrupundan olan vitaminlər hüceyrələrdə çatışmadıqda hüceyrənin karbohidrat mübadiləsi pozulur. Daha doğrusu karbohidratlar mübadilənin son məhsulu olan H₂O və CO₂-yə qədər parçalanmayaraq aralıq maddəsi süd turşusu (C₃H₆O₃) əmələ gətirirlər ki, onlar da sinir uclarına qıcıqlandırıcı təsir edərək əsəbilik, yorğunluq və s. əlamətlər yaradırlar. Orqanizmin B vitamininə olan tələbatı ödənildikdə həmin proseslər aradan çıxır. C vitamini və ya askarbin turşusu oksidləşdirici, bərpaedici reaksiyaların normal

gedişində böyük rol oynayır. D vitamini orqanizmdə duz mübadiləsini xüsusilə fosfor və kalsium mübadiləsini tənzim edir.

K vitamini qanın normal laxtalanmasında iştirak edir. Beləliklə vitaminlərdən hər biri bu və ya digər prosesin normal gedişini təmin edir.

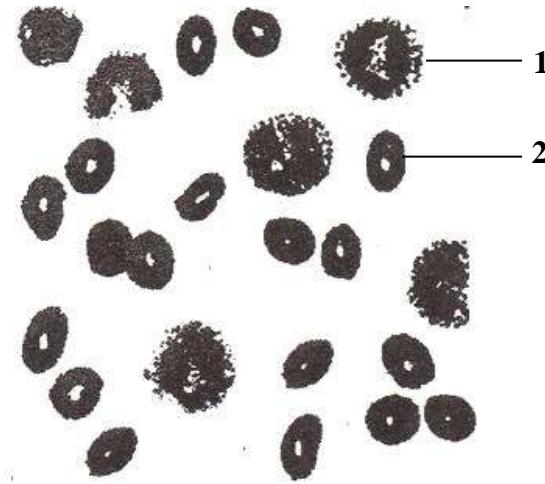
Fermentlər – zülal təbiətli biokatalizatorlar olub, oksidləşdirici, reduksiyaedici, hidralitik, katalitik və s. proseslərdə iştirak edirlər.

Hazırda hüceyrədə 1000-dən çox ferment olması məlumdur. Bütün fermentlər öz təsirinə görə hidrolitik və desmolitik olmaqla iki qrupa bölünür. Hidrolitik fermentlər iri molekullu üzvü maddələrin parçalanmasında iştirak edirlər. Onlar üzvü maddələrdəki peptid, amin, mürəkkəb efir, qlükozid və s. rabitələri parçalayır və onların iştirakı ilə hüceyrədaxili mübadilə gedir. Bu fermentlərin iştirakı ilə hüceyrədə enerji yaranır. İstifadə olunmayan enerji ehtiyat halında hüceyrələrdə saxlanılır. Desmolitik fermentlər isə hidrolitik fermentlərdən fərqli olaraq öz fəaliyyətləri üçün enerji tələb edirlər. Bu fermentlər (oksidləşdirici-bərpa edici) tənəffüs, qıvcırma kimi prosesləri idarə edirlər. Bütün bunlardan başqa xüsusi törəmələrə fitohormonlar da aiddir. Onlardan auksin, heteroauksin, hiberellini göstərmək olar. Bunlar boy hormonları da adlanırlar. Boy hormonları bitkilərin boy nöqtəsi hüceyrələrində sintez olunur, oksigenin və qida maddələrinin bitkinin rüştəy toxuması hüceyrələrinə axmasını təmin edir. Sonra auksinlər bitkinin gövdəsi ilə aşağı hərəkət edərək, differensiasiyaya uğramayan hüceyrələrin uzanmasına bununla buğumalarının uzanmasına səbəb olur.

IV FƏSİL

NÜVƏ

Nüvə hər bir eukariot hüceyrənin vacib hissəsidir. Nüvə adətən sitoplazmadan nüvə membranı ilə ayrılır. Nüvə içərisində bir və ya bir neçə nüvəcik müşahidə olunur ki, onlar nüvənin digər strukturlarından işıq sındırma əmsalına görə fərqlənirlər. Bakteriyalar və göy-yaşıl yosunlarda (sianobakteriyalarda) formalaşmış nüvə olmur. Onlarda nüvə maddəsi olur ki, o da sitoplazmadan nüvə membranı ilə ayrılmır və içərisində nüvəcik də olmur. Lakin nüvənin əsas komponenti-irsiyyətin daşıyıcıları olan xromosomlar bütün hüceyrələrdə olur. Nüvə formasına görə çox müxtəlif olur. Çox vaxt onun forması hüceyrənin formasına uyğun olur. Məsələn, yumru və kub şəkilli hüceyrələrdə nüvə yumru, silindrik hüceyrələrdə ellipsvari nüvələr, əzələ hüceyrələrində uzunsov çöp şəkilli nüvələr və s. olur. Lakin bəzən belə qanunauyğunluq pozulur. Məsələn, şaxəli sinir hüceyrələrində nüvə onun formasına müvafiq olmayaraq yumrudur, leykosit hüceyrələri yumru olduğu halda onun nüvələri dilimlidir və s. (şəkil 52).



Şəkil 52. 1 – Dilimli nüvəli leykosit; 2 – Nüvəsiz eritrosit

Nüvənin miqdarı da müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlifdir. Adətən hər hüceyrədə bir nüvə olur. Lakin bəzən 2 nüvəli (qaraciyərin bəzi parenxim hüceyrələri, qığırdaq hüceyrələri), çox nüvəli (sifonlu yosunlar, eninəzolaqlı əzələ fibrilləri) hüceyrələr də olur. Hər bir hüceyrədə nüvənin ölçüsü ilə sitoplazma ölçüsü arasında müəyyən münasibət olur. Daha doğrusu müəyyən həcmli nüvə müvafiq həcmli sitoplazmadakı prosesləri idarə edə bilir ki, buna nüvə-sitoplazma münasibətləri deyilir və $V_n/V_s - V_n = const$ düsturuna uyğun ifadə edilir.

V_s -sitoplazmanın həcmi, V_n -isə nüvənin həcmi göstərir.

Funksiyaca nüvələr interfaza və bölünən hüceyrələrin nüvələri olmaqla fərqlənirlər. İnterfaza nüvədə güclü sintez prosesləri gedir. Bölünən hüceyrələrin nüvələri isə hüceyrənin bölünməsi prosesini idarə edirlər. Lakin, bütün interfaza nüvələr eyni olmur. Bu cəhətdən:

İki bölünmə arasındakı interfaza nüvələr;

Bölünməyən lakin bölünmə qabiliyyəti olan hüceyrələrin interfaza nüvələri;

Bölünmə qabiliyyətini itirmiş hüceyrələrin interfaza nüvələri olurlar.

Axırıncı iki tip interfaz nüvəni bir-birindən ayırmaq çətin olduğundan nüvələri avtosintetik və heterosintetik olmaqla iki qrupa ayırırlar.

Avtosintetik nüvələrə bir bölünmədən digər bölünməyə qədər olan interfaza nüvələr, heterosintetik nüvələrə isə ümumiyyətlə bölünməyən hüceyrələrin interfaza nüvələri aid edilir. Bu cür interfaz nüvələrin əsas komponentləri aşağıdakılardır:

Nüvə membranı;

Nüvə şirəsi-karioplazma;

Bir və ya bir neçə yumru nüvəcik;

Xromatin maddəsindən ibarət olan xromosomlar.

Nüvə ilk dəfə 1833-cü ildə Broun tərəfindən səhləb bitkilərinin hüceyrələrində kəşf edilmişdir. Sonradan məlum oldu ki, nüvə bütün ali orqanizmlərin hüceyrələrinə xas olan strukturdur.

Nüvə membranı. Nüvə bütün eukariot hüceyrələrinə xas olan struktur olub membranı iki -daxili və xarici qatlardan ibarətdir. Daxili və xarici nüvə membranı arasında perinuklear sahə olur. Nüvə

membranı məsamələrlə zəngin olur. Nüvə membranı morfoloji xüsusiyyətlərinə görə hüceyrənin digər membran stukturlarından fərqlənir. Belə ki, onun qalınlığı 7 nm olub, qatları osmiofildir, perinuklear sahə isə 20-60 nm qalınlığındadır. Nüvə membranı başqa membran sistemlərindən bir də onunla fərqlənir ki, nüvə membranında xüsusi məsamələr var ki, onlar ikiqat membranın müəyyən sahələrdə birləşməsi nəticəsində yaranır və nüvəni hər tərəfdən əhatə edir. Nüvə membranı hüceyrənin sitoplazması içərisinə qatlanaraq endoplazmatik şəbəkəni əmələ gətirir. Xarici nüvə membranı üzərində çoxlu miqdarda ribosomlar yerləşir. Daxili nüvə membranı isə nüvənin xromosom membranı ilə təmasda olur. İki nüvə membranı ayrı-ayrı nahiyələrdə bir-birinə keçir. Nüvə məsamələrini elektron mikroskopu ilə müşahidə etdikdə onun qlobilyar və fibrilyar strukturlu maddə ilə zəngin olduğu görünür. Nüvənin bütün membran məsamələri bu maddələrlə birlikdə nüvə məsamələri kompleksi adlanır. Nüvə məsamələri kompleksi zülal təbiətli olub, protolitik fermentlər təsirindən parçalanır və maddələrin keçiriciliyində iştirak edir. Müəyyən hüceyrələrdə məsamələrin ölçüləri sabitdir, məsamələrin miqdarı isə nüvə həcmindən və hüceyrənin funksional fəallığından asılıdır. Toxuma kulturasında fəal çoxalan hüceyrələrdə 1mkm^2 nüvə membranı sahəsində 45 məsamə olur. Ümumiyyətlə isə nüvə membranında 12000-ə qədər məsamə olur. Çox iri nüvələrdə, məsələn: suda-quruda yaşayanların oosit hüceyrələrinin nüvələrində 10^6 məsamə olur. Nüvə membranında məsamələrin sayı hüceyrələrin metabolik fəallığından asılıdır. Sintetik proseslər çox olduqca məsamələrində sayı artır. Məsələn, ibtidai onurğalılardan eritroblast hüceyrələrində (eritrosit yaradan) hemoqlobinin intensiv sintez dövründə 1mm^2 membran sahəsində 30 məsamə olur. Hemoqlobin sintezi qurtardıqdan sonra yetkin eritrositlərdə eyni sahədə 5 məsamə olur. Tam yetkin spermatozoidlərin nüvə membranında məsamə olmur. Mitozdan sonrakı dövrdə nüvə rekonstruksiyası və böyüməsi dövründə məsamələrin çoxalmasının 2-mərhələsi isə DNT-nin sintezi dövründə rast gəlinir. Əksər hüceyrələrdə (ibtidailərdən başqa) mitoz dövründə nüvə membranı parçalanaraq qovuqcuqlar şəklində sitoplazmada səpələnmiş vəziyyətdə olur və mitozdan sonra yenidən bir yerə toplanaraq qız hüceyrələrdə yeni nüvə membranını yaradırlar.

Çatışmayan membran hissələri isə ana hüceyrədən alınmış membrandan templat (matrisa) kimi istifadə etməklə yenisi sintez olunur. Bu zaman mitozun profaza mərhələsində xromosomların kondensasiyası ilə əlaqədar olaraq nüvə membranının onlarla əlaqəsi kəsilir və bəzi nahiyələrdə əriyərək yastı vakuol və çən formasını alır. Bu zaman hələ nüvə membranı məsamələrini elektron mikroskoplarında müşahidə etmək olur, sonra məsamələr itir, nüvə membranı isə torvari çənlər şəklində nüvənin yerində toplanır. Sonradan mitozun metafaza mərhələsində nüvə membranı elementləri iy telləri vasitəsi ilə hüceyrənin kənarına doğru itələnir. Anafaza mərhələsi qurtardıqdan sonra xromosomların hərəkətinin dayanması ilə əlaqədar olaraq sitoplazmadakı torvari vakuollar(membrandan yaranan) çənlər, eləcə də endoplazmatik retikulumun çənləri və kanalları xromosomlarla yaxınlaşaraq, onların səthləri ilə təmasda olur, getdikcə həmin çənlər torbavari vakuollar, qabarcıqlar birləşərək iriləşir. Artıq bu dövrdə xromosomlarda da dekondensasiya prosesi gedir onun spiralları açılır, bir-birinə sarılaraq yumaq əmələ gətirir. Sonra iriləmiş vakuollar, qabarcıqlar açılaraq birləşir və əmələ gəlmiş yumağı (nüvəni) əhatə edərək yenidən nüvə membranı əmələ gəlir. Elə bu dövrdə nüvənin ikiqat membranı üzərində məsamələr də əmələ gəlir. Nüvənin membranı kimyəvi cəhətdən də öyrənilmiş və məlum olmuşdur ki, onun tərkibində 0,8% DNT, 3-9% RNT, 13-35% lipidlər, 50-75% zülallar vardır. Nüvə membranında fosfolipidlər çox, xolestrin isə azdır. Daxili nüvə membranında sfinqomiyelin daha azdır. Nüvə membranının zülal tərkibi çox mürəkkəbdir. Burada endoplazmatik şəbəkədə rast gələn bəzi fermentlər: qlükoza-6 fosfataza, Mg-dan asılı ATF-aza qlutamat dehidrokinaza və s. rast gəlinir.

Oksidləşdirici fermentlərdən: sitoxrom-oksidaza, NADN-nikotino amiddinukleotid, sitoxrom-s reduktaza və müxtəlif sitoxromlara rast gəlinir. Nüvə membranında oksidləşmə və oksidləşdirici fosforlaşma reaksiyalarının getməsi, görünür nüvədə gedən prosesləri enerji ilə təmin etməyə doğru yönəlmişdir. Nüvə membranı zülalları içərisində histon zülallarının olması, xromosomların nüvə membranı ilə əlaqədə olmasını bir daha sübut edir. Nüvə membranında RNT olması, xarici membran üzərindəki ribosomlarla əlaqədardır. Nüvə şirəsi nukleoplazma əsasən xromatin

maddəsindən təşkil olmuşdur. Xromatin maddəsi isə DNT və zülallardır. Lakin, sitoplazmadakı maddələr az miqdarda da olsa nüvənin də tərkibində rast gəlinir. Nüvə tərkibində 70% zülal, 30-40% isə DNT olur. Nüvə tərkibindəki zülallar histon (qələvi) və qeyri-histon zülallar (turş) zülallardır. Zülalların histon olması onunla əlaqədardır ki, bu zülalların tərkibində triptofan yoxdur, əksinə lizin və arqinin isə çoxdur. Histon zülallar polisomlarda sintez olunur, sonra sitoplazmadan nüvəyə keçərək DNT ilə birləşib, DNT-histon kompleksi əmələ gətirir. DNT-histon kompleksi hüceyrədə sabit struktur hesab olunur. Belə ki, 4 hüceyrə generasiyası dövründə bu kompleks dəyişmədən sabit qalır. Guman edilir ki, histon zülallar xromosom DNT-nin xüsusi yığılmasını təmin edir və transkripsiyayı nizama salır. Histon olmayan zülalların tərkibinə reparasiya, transkripsiya və replikasiyaya məsul olan fermentlərlə yanaşı digər zülallar da daxil olur. Qeyri-histon zülallar DNT-də nukleotidlərin müəyyən ardıcılığını tanıyan, bilən, requlyator rolunu oynayan xüsusi zülallardır. Ümumiyyətlə nüvədə olan qeyri-histon zülallar 4 qrupa bölünürlər:

- RNT transkripsiyası zamanı genlərin fəallığını tənzimləyən zülallar;
- Transkripsiya, replikasiya, rekombinasiya və DNT reparasiyası zamanı iştirak edən fermentlər və faktorlar;
- Transkripsiya məhsulu RNT ilə assosiasiyada (onunla birləşən) olan zülallar;
- Xromatinin quruluşunun təşkilində və onun yüksək kondensasiya olunmuş və genişlənmiş (açılmış) formaları arasında keçidi tənzimləyən zülallar.

Ümumiyyətlə, qeyri-histon zülallar, xromatinin quruluşundan asılı olaraq onun 20-33%-ni təşkil edir.

Nüvə şirəsi-karioplazma. Maye komponentdir, mürəkkəb zülalların, karbohidratların və yağların kolloid məhluludur. Karioplazmanın tərkibinə həmçinin müxtəlif ionlar və metabolitlər daxildir. Zülalların arasında histonlar, fermentlər və struktur zülallar daha əhəmiyyətlidir. Xromatin tərkibindəki RNT onun tərkibindəki DNT-nin 0,2-1,5%-ni təşkil edir. Bu hüceyrədə məlum olan r-RNT, m-RNT, n-RNT-sidir. Xromatin tərkibinə, həmçinin onun

tərkibindəki DNT-nin 1%-i qədər lipid daxil olur. Xromatin tərkibindəki lipidin rolu hələ də məlum deyil.

Karioplazmanın funksiyaları:

Nüvənin bütün strukturları üçün mikromühit yaradır.

Ribosomların, m-RNT və n-RNT-nin nüvə məsələlərinə daşınmasını təmin edir.

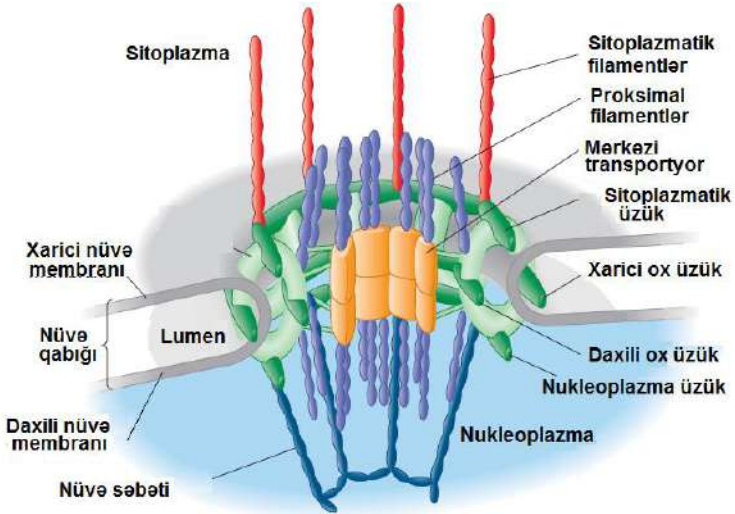
Nüvə məsələləri. Nüvədə tam prosesindən keçmiş m-RNT, t-RNT-lər və tam yığılmış ribosomlar nukleoprotein kompleksi şəklində *nukleoporlarla (nüvə məsələləri)* nüvə qabığını kəsib sitoplazmaya keçirlər. Eləcə də sitoplazmada sintez olunan nüvə ünvanlı zülal makromolekullar nüvəyə daşınır.

Bütün eukariot hüceyrələrdə çoxsaylı porlar (məsələlər) nüvə qabığını deşir. Hər bir nüvə poru "**nüvə por kompleksi**" (NPK) adlandırılan dəqiq quruluşdan təşkil olunmuşdur (Şəkil 53) ki, bu da hüceyrədə ən böyük zülal yığımından (toplusundan) yaranmış kompleksdir. Porun quruluşunun ümumi çəkisi onurğalılarda 60-80 milyon daltondur ki, bu da təxminən 16 dəfə eukariot ribosomdan böyükdür. NPK-lər **nukleoporinlar** adlandırılan 30-a qədər müxtəlif zülalların çoxsaylı nüsxələrindən təşkil olunmuşdur. Nüvə porunun elektron mikroskopundakı şekli onun səkkizguşəli quruluşda olduğunu göstərir, membrana batmış üzük (həlqəvi) quruluş böyük kvaporları əhatə edir. Təxminən 100 nm uzunluqda səkkiz filament terminal üzükə (həlqə ilə) birləşərək nukleoplazmaya uzanır, bu filamentlərin son uzaq ucları terminal üçlüklə birləşərək *nüvə səbəti* adlandırılan quruluşu yaradırlar. Sitoplazma filamentləri NPK-in sitoplazma tərəfindən sitozola uzanırlar.

İonlar, kiçik metabolitlər və 40 kDa ölçüyə qədər olan qlobulyar zülallar diffuziya yolu ilə passiv transport şəklində nukleopor kompleksin mərkəzi akva (su) rayonu ilə keçir. Amma, böyük zülallar və ribonukleoprotein komplekslər nüvədən kənara və daxilə diffuziya edə bilmirlər. Ona görə də bu makromolekullar NPK-dən, həll olan transporter zülalların köməyi ilə, bu makromolekullara birləşərək və nukleoporinlə qarşılıqlı əlaqədə olaraq fəal şəkildə daşınırlar. Bu cür aktiv transport üçün NPK-lərin qabliyyəti və effektivliyi xüsusi əhəmiyyətə malikdir. Belə hesab olunur ki, NPK bir dəqiqə müddətində 60000 zülal molekulunun nüvə daxilinə, 50-250 m-RNT molekulalarının, 10-20 ribosomun

subvahidlərinin və 1000 t-RNT molekullarının nüvədən kənara transportunu həyata keçirir.

Ümumiyyətlə NPK-da nukleoporinlər üç tipdə olurlar: *quruluş (struktur) nukleoporinləri*, *membran nukleoporinləri* və *FG-nukleoporinlər* (bunlar xüsusi fenilalanin (F) və qlisin (G) ardıcılığından ibarət olan hidrofob rayona malik olan nukleoporinlərdir). Bu nukleoporinlərin hər biri xüsusi ardıcılıqla makromolekulların daşınmasını nizamlayırlar. Məhz nukleopor kompleksin kanalında xətti düzülən və həmçinin nüvə səbətinə və sitoplazma filamentləri ilə assosiasiyasda olan FG-nukleoporinlər NPK-nı kəsib keçən makromolekul kompleksin düzgünlüyünü yoxlayır və kompleksin hərəkətini nizamlayır.



Şəki 53. Eukariot nüvə membranında olan məsamənin (nukleopor kompleksin quruluş modeli).

Nüvəcik. Nüvəcik - interfaz nüvənin daimi hissəsidir. Nüvəcik xromosomların struktur elementlərindən olan nüvəcik yaranan sahədən əmələ gəlir. Bəzi hüceyrələrdə nüvəcik yaxşı görünür, kiçik sıx nüvəsi olan hüceyrələrdə nüvəciyi görmək çətin olur. Nüvəciyin miqdarı kariotipdə nüvəcik yaranan xromosomların (disentrik)

miqdarından asılıdır. Məsələn, qarğıdalıda haploid hüceyrələrdə 10, insanda 5 nüvəcik var ki, bu da növ əlamətidir.

Xromosomda nüvəcik yaradan sahənin çıxarılması nüvə funksiyalarının pozulmasına səbəb olmuşdur. Bu onu göstərir ki, nüvəcik sahəsi müəyyən tip RNT yaranması sahəsidir ki, həmin RNT-nin olması orqanizmin yaşaması üçün lazım olan müəyyən zülalların sintezi prosesini pozur və orqanizm məhv olur. Bu cür mülahizələr bir sıra faktorlara əsaslanmışdır.

1. Azot əsaslarının miqdarı nüvəcikdə və ribosom RNT-də eynidir.
2. Rittos və Spiqelman təcrübələri isbat etmişdir ki, ribosom RNT-si və nüvəcik sahəsinə uyğun gələn DNT ilə hibrid kompleks yarada bilər. Bu onu isbat edir ki, ribosom RNT-si nüvəcik DNT-sində nukleotidlər komplementar ardıcılığa malikdirlər.
3. Ribosom RNT-si hər hansı bir səbəbdən hüceyrədə istifadə edildikdə, nüvəcikdən məhrum olan nüvə həmin RNT-ni bərpa etmək qabiliyyətinə malik olmur. Bu da öz növbəsində zülal sintezini pozur.
4. Nüvəcikdən məhrum olan mutantlar rüşeym halında məhv olurlar.

Beləliklə, nüvəcik xromosom məhsulu olub, hər hüceyrə tsiklində ondan ayrılır və yenidən əmələ gəlir. Nüvəcik xromosomda mitoz və meyoza profazanın sonunda ayrılır, metofazada itir, telofazada isə genetik nəzarətlə yenidən yaranır. Nüvəciyin hüceyrə tsiklində özünü belə aparması səbəbləri tam aydın olmasa da lakin məlumdur ki, nüvəciyin xromosomdan ayrılması anafazada yeni nüvəciklər yaradacaq xromosomların düzgün ayrılması üçün şərait yaradır. Struktur cəhətcə nüvəcik işıq sındırma əmsalına görə nüvədən fərqlənən xarici membranı olmayan əsasən RNT və qələvi zülallardan ibarət olan nüvə komponentidir. Işıq mikroskopunda növündən asılı olaraq müxtəlif formada müşahidə olunan homogen kompakt strukturdur. Elektron mikroskopunda isə nüvəcik daxilində sapvari struktur müşahidə edilir ki, buna nukleonema deyilir. Nüvəciyin həcmi müxtəlif növ hüceyrələrdə müxtəlif olur və hüceyrənin funksional vəziyyətindən asılı olur. İri nüvəciklər adətən rüşeym hüceyrələrində və aktiv zülal sintez edən hüceyrələrdə olur.

Nüvəcik tərkibi yüksək konsentrasiyalı fosfoprotein tipli RNT, DNT sərbəst və ya birləşmiş fosfatlar, maqnezium, kalium, sink və dəmirdən ibarətdir. Hər bir nüvəcik nüvə daxilində bir xromosomla əlaqədar olduğundan nüvəcik tərkibində olan DNT həmin xromosomun DNT-si ilə əlaqədar olur.

Nüvəciyin elektron mikroskopik tədqiqatı göstərmişdir ki, o fibrilyar və qranulyar substansiyadan ibarətdir. Fibrilyar sahə zülalları, qranulyar sahə isə 200 Å⁰ diametri RNT saxlayan hissələrdir. Hazırda məlum olmuşdur ki, bu hissələr ribosom yaranmasında iştirak edirlər. ³H-timidin və ³H-sitidin nişanlanmış atomların iştirakı ilə müəyyən etmişlər ki, həmin ribosomlar sonradan sitoplazmaya ötürülür və sitoplazmatik ribosomları təşkil edir. Deməli nüvəciyin rolu sitoplazma ribosomlarını yaratmaqdan, təşkil etməkdən ibarətdir.

Xenopus qurbağasının mutant formalarında heteroziqot vəziyyətdə nüvəcik yaranması prosesi dayanır. Oudur ki, bu cür qurbağaların rüşeymi ancaq blastula mərhələsinə qədər inkişaf edir. Blastomerlərin nüvəcikləri ribosom əmələ gətirmədikləri üçün rüşeym məhv olur. İnkişafın ilk mərhələləri isə çox güman ki, ovogenez prosesində yaranan ribosomlar hesabına gedir. Deməli ribosomlar nüvəcikdə yaranır. Lakin başlanğıc material olan RNT və zülalların yaranmasını xromosomlar idarə edirlər.

Xromatin. Xromatin xromosomların interfazadakı vəziyyətidir. Xromosomların struktur vəziyyəti interfazada və mitoz zamanı kəskin fərqlənir. İnterfazada-xromosomların müəyyən hissəsi və ya tamamilə dekondensasiya vəziyyətində olur. Bu zaman onların çox hissəsi işıq mikroskopunda görünür. Dekondensasiya hissələri fəal olur, burada DNT transkripsiyası gedir. Belə hissələr euxromatin sahələr adlanır. Kondensasiya olunmuş və ya sıxılmış xromosomların bazal strukturu olur və mikroskopda görünür. Fəal olmayan hissələr isə heteroxromatin sahə adlanır. Işıq mikroskopunda heteroxromatin sahə əsas rəngləyici ilə rəngləndikdə müəyyən xarakterik olan rəngdə boyanmış və nüvədə nisbətən bərabər və ya zonal paylanmış qranulalar şəklində görünür. Bəzən heteroxromatinin paylanması təkərin milləri formasında görünür (plazmositlərdə).

Heteroxromatinin bir hissəsi kariolemmaya yapışır, buna membrankənarı xromatin deyilir və habelə müəyyən hissəsi nüvənin

ətrafında toplanır ki, buna isə perinuklear xromatin deyilir. Heteroxromatin 2 növə bölünür:

1. Konstitutiv xromatin-belə xromatindən hüceyrələrdə heç vaxt m-RNT-si şəklində məlumatın oxunması baş vermir. Xromosomlarda bu adətən sentromerlərin yaxınlığındakı sahələrdə olur.
2. Fakültativ heteroxromatin, bu xromatinin miqdarı müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif olur. Embrional hüceyrələrdə çox azdır, hüceyrələrin differensiasiyası getdikcə onlarda xromatinin miqdarı artır. Zülal sintez edən hüceyrələrdə fakültativ xromatinin miqdarı azalmış olur.

Rəngləyici yalnız heteroxromatini rəngləyir, buna görə nüvənin rənglənməsinin intensivliyi onun miqdarından asılıdır. Tünd rənglənmiş nüvə adətən funksional fəal olmayan hüceyrələr üçün xarakterikdir. Hüceyrə fəallaşdıqda euxromatinin miqdarı artır, buna görə də funksional fəal olan hüceyrələrin nüvəsi zəif rənglənmiş olur. Xromatinin fundamental quruluş vahidi, ikiqat DNT zəncirinin beş tip histon zülalları ətrafında dolanaraq əmələ gətirdiyi kürə şəkilli nukleosomdur. Nukleosom sola burulan (sol əl) DNT zəncirinin iki dəfə özək histon zülalları toplusunun ətrafında fırlanmaqla yaranır. Özək histon quruluş H2A, H2B, H3 və H4 histon zülalların hər birindən bir cüt olmaqla səkkiz molekul histon zülalın əmələ gətirdiyi quruluşdur. DNT zəncirinin özək histon kompleks ətrafında iki dəfə sarınması zamanı 147-160 əsas cütü uzunluqda DNT sərf olunur. Beşinci tip histon zülalı H1 isə DNT zəncirinin özək heptamer histon quruluşu girdiyi və çıxdığı nahiyədə yerləşərək sanki DNT zəncirinin giriş və çıxış nahiyələrini bir yerə bağlayaraq nukleosomu stabilləşdirir. Buraya 10-25 əsas cütü uzunluqda DNT nahiyəsi daxil olur. DNT nukleosomdan çıxdıqdan sonra yeni nukleosomun əmələ gəlməsinə qoşulur və beləliklə nukleosomların toplusu yaranır. Nukleosomlar arasında qalan DNT hissəsi linker DNT adlanır və onun uzunluğu 10-90 əsas cütü (əc) uzunluqda olur, burada 10 əc artıq bölünməyən hüceyrələrdə və fəal replikasiyanın və ya transkripsiyanın olmadığı, daha sıx bükülmüş xromatin nahiyələrində olur.

Nukleosomların toplusu yenidən burularaq yeni spirallı əmələ gətirir, buna da **solonoid** deyilir. Solonoidin hər bir dönməsində 6

nukleosom yerləşir. Solonoid xromatinin 10 nm-lik lif hissəsini yaradır. Solonoid spiral yenidən bükülərək 30 nm diametrdə olan xromatin liflərini yaradır. 30 nm xromatin lifləri məlum olmayan mexanizmlə bükülərək 100-130 nm-lik xromatin liflərini verir. Bu liflər isə öz növbəsində *xromosom quruluşunu saxlayan zülalların* (*structural maintenance of chromosome proteins – SMC*) köməyi ilə yenidən bükülərək orta profaza xromatidini yaradır. Qeyri-histon zülallara aid olan bu SMC zülallara birləşdirici (linking) zülallar da deyilir. Birləşdirici zülallar arasında qalan xromatid hissələri isə domenlər adlanır.

Nüvənin funksiyaları:

- 1. DNT molekulunda irsi məlumatı saxlayır.**
- 2. Hüceyrədə sintetik, böyümə, bölünmə, inkişaf və s. proseslərə irsi məlumatı realizə nəticəsində nəzarət edir.**
- 3. Hüceyrənin bölünməsi zamanı mövcud genetik məlumatı yeni hüceyrələrə ötürür.**
- 4. Sitoplazmanın hüceyrə qılabının, sitoreseptorların struktur, funksional vəziyyətinə nəzarət edir.**

XROMOSOMLAR

Xromosomlar – hər bir hüceyrənin fərdi inkişafının müəyyən dövründə xromatin maddəsindən formalaşır. İşıq mikroskopları ilə xromosomlar interfaz nüvədə müşahidə edilmir. Onlar mitoz və meyozun metafaza mərhələsində çox yaxşı görünür. Odur ki, onların morfoloqiyasını, ölçüsünü, sayını öyrənmək üçün metafaza ən əlverişli dövr sayılır. Lakin bəzi hüceyrələrdə məs, iki qanadlıların tüpürçək vəzi hüceyrələrində olan nəhəng xromosomları interfaza dövründə də öyrənmək mümkündür. Heyvan və bitki xromosomları metafaza mərhələsində müxtəlif uzunluqda çöp şəkilli olurlar. Hər bir xromosomda onun çiyinlərini bir-birindən ayıran sentromer olur (şəkil 54). Sentromerin xromosomda tutduğu mövqeyə görə morfoloji cəhətdən xromosomlar üç cür olur. Əgər sentromer xromosom çiyinlərini bərabər bölürsə belə xromosomlar metasentrik adlanır. Sentromer xromosom çiyinlərini qeyri-bərabər böldükdə

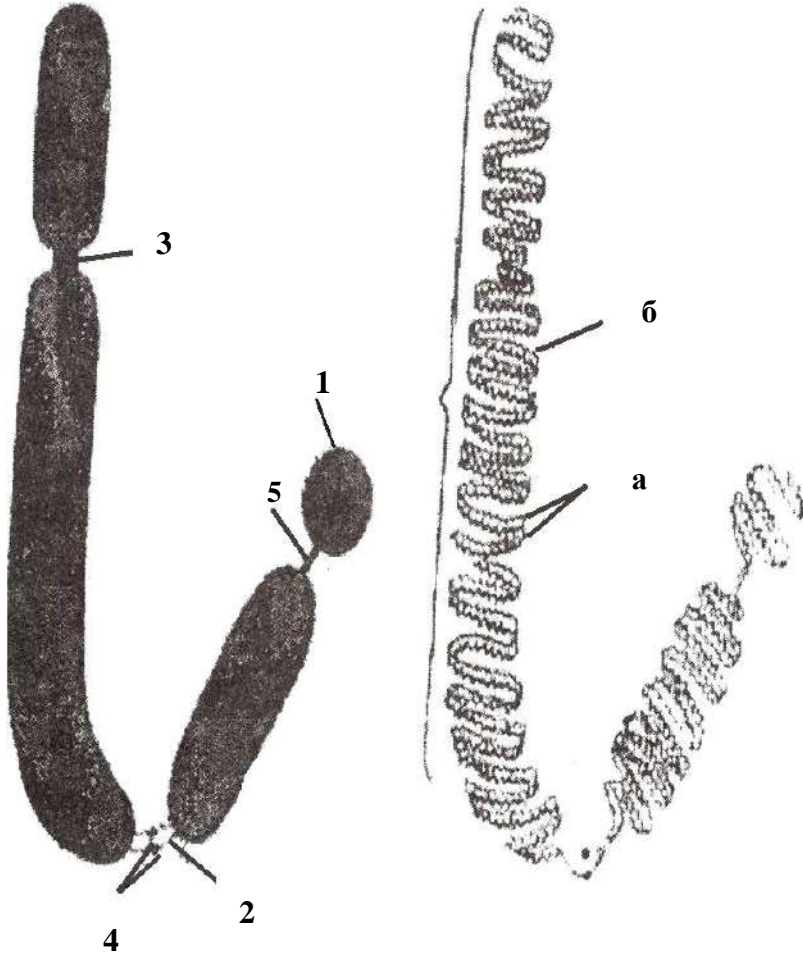
xromosomlar submetasentrik adlanır. Sentromer xromosom çiyinlərindən birinin ucunda olduqda 2-ci xromosom çiyini çox qısa olur. Demək olar ki, görünmür. Bu cür xromosomlar akrosentrik xromosom adlanır. Sentromerin xromosoma birləşən yerinə kinetaxor və ya birinci daralma yeri deyilir. Bəzən xromosom dəsti içərisində ikinci daralma yerinə malik olan xromosomlar da olur. Belə xromosomlara disentrik (iki sentromerli) xromosom deyilir. Lakin çox sentromerli xromosomlar da olur ki, onlara polisentrik xromosomlar deyilir.

Bəzi xromosomlarda olan ikinci daralma yeri xromosomun distal ucuna yaxın olur və nüvəcik yaradan zona adlanır. Belə ki, kariotipdə disentrik xromosomun miqdarı qədər də nüvəcik olur. RNT-nin sintezi üçün məsul olan DNT elə həmin zonada yerləşir.

Xromosom çiyinlərinin uc hissələri telomer adlanır. Xromosomların telomer ucları bir-birilə və xromosom fraqmentləri ilə birləşmə qabiliyyətinə malik deyillər.

Müxtəlif orqanizmlərin xromosomları ölçülərinə görə müxtəlif olurlar. Belə ki, xromosomların uzunluğu 0,2-dən 50 mkm-ə qədər olurlar. Ən kiçik xromosomlar ibtidailərdən göbələklərdə, yosunlarda, eləcədə kətənda, dəniz qamışında rast gəlinir. Onlar o qədər kiçikdirlər ki, işıq mikroskoplarında güclə seçilirlər. Ən iri xromosomlar iki qanadlılarda, amfibilərdə, sürünənlərdə olur. İnsan xromosomları 1,5-10 mkm uzunluğunda olurlar. Müxtəlif növlərdə xromosomların sayı da müxtəlif olur. Növ daxilində isə xromosomun sayı eyni olur. Bəzi rodiolaririlərdə 1000-16000 xromosom olur. Bitkilərdə ən çox xromosom qıjılarda (500) olur. Tütünün elə növləri var ki, 308 xromosomu var. Ən az xromosom askaridlərdə olur.

Onlarda xromosomun haploid sayı bir, diploid sayı ikidir. Bitkilər aləmində ən çox xromosom mürəkkəb çiçəklilərdən olan *Haplopappus gracilis*- də olur. Onun xromosomunun diploid sayı 4-dür.



- A. 1 – peyk
 2 – xromosomun ilkin daralması
 3 – xromosomun ikinci daralması
 4 – sentromer
 5 – peyki birləşdirən xromatin sap

- B. 1 – xromomer
 a – iri spiral
 b – kiçik spiral

Şəkil 54. Xromosomun quruluş sxemi.

Xromosomların morfoloqiyası, sayı, ölçüsü kariotip adlanır. Hətta ən yaxın növlər belə kariotipinə görə bir-birindən fərqlənir. Təbiətdə eyni kariotipə malik olan iki növ tapmaq mümkün deyil. Eyni kariotip daxilində bəzən ölçüsünə və morfoloqiyasına görə oxşar xromosomlar olsa da onlar genetik cəhətdən bir-birindən kəskin fərqlənirlər. Məs: insan kariotipində olan 46 xromosomdan 6-cı xromosom və X xromosomu həm ölçü, həm də morfoloji cəhətdən oxşardır. Lakin xromosomların differensial rənglənməsi üsulundan istifadə etməklə aydın olmuşdur ki, bu xromosomlar daxili quruluşuna görə bir-birindən kəskin fərqlənir. Müxtəlif alimlər xromosom sahələrinin müxtəlif cür rənglənməsini onların kimyəvi cəhətdən fərqlənmələri ilə izah edirlər. Bir sıra alimlər göstərir ki, xromosomların seçici rənglənməsi heteroxromatin sahəsinin lokalizasiyası ilə əlaqədardır. Heteroxromatin dedikdə interfazada xromosomların kompakt qalan, yaxşı rənglənən sahələri nəzərdə tutulur. İnterfazada dekonvensasiya olmuş, spiralları açılmış xromosom sahələrinə isə euxromatin sahə deyilir.

Euxromatin sahə xromosomun ən fəal sahəsi hesab edilir. Orqanizmin və hüceyrənin bütün əsas gen kompleksi euxromatin sahəsində yerləşir. Heteroxromatin, adətən xromosomun telomer, sentromer və nüvəcik sahəsi ətrafında yerləşir. Yuxarıda qeyd edildiyi kimi onlar bütün xromosom tsikli dövründə kondensasiya olmuş vəziyyətdə olub, hətta interfazada görünürlər. Heteroxromatinin müəyyən sahəsinin itməsi hüceyrənin ölümünə səbəb olur. Kimyəvi faktorların təsiri nəticəsində xromosomun heteroxromatin sahəsində euxromatin sahəyə nisbətən daha çox qırılmalar baş verir. Sitoloji və genetik tədqiqatlar göstərir ki, bu halda heteroxromatin euxromatin sahəyə güclü təsir göstərir, euxromatin sahə də kondensasiyaya uğrayır, onların funksiyaları zəifləyir, genlər inaktivasiyaya uğrayır. Bu zaman euxromatin sahəsində RNT sintezi zəifləyir və ya tamamilə dayanır. Lakin euxromatin sahənin heteroxromatinləşməsi müvəqqəti xarakter daşıyır. Nüvənin funksional fəallığı bərpa edildikdə xromatin seyrəkləşir və euxromatin vəziyyətinə keçir.

Hazırda struktur və fakultativ heteroxromatin ayırd edirlər. Struktur heteroxromatin nüvədə RNT sintezi cəhətdən fəal olur. Onların replikasiyası əsasən nüvə DNT-si sintezinin sonunda başlayır. Məlum olmuşdur ki, heteroxromatinlə zəngin olan nüvə

fraksiyasındakı DNT-də nukleotidlər ardıcılıqla təkrar yerləşir. Eləcədə sentromerə yaxın yerləşən heteroxromatin satellit DNT-yə malik olur. Yəni bu zonanın DNT-də nukleotid ardıcılları tez-tez təkrar olur. DNT-nin bu fraksiyası RNT-nin heç bir formasının transkripsiyasında iştirak etmir, yəni qeyri-fəaldır.

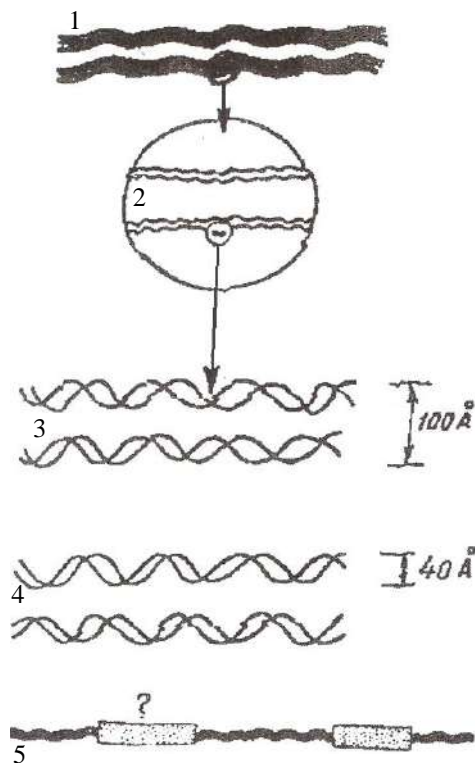
Heteroxromatinin telomer vəziyyəti əsasən bitkilərin xromosomlarında rast gəlinir. Bu zaman euxromatin zona arasında azacıq heteroxromatin sahələrə rast gəlinir. Struktur heteroxromatinin vəziyyəti tam məlum deyil. Güman edilir ki, o nüvənin ümumi strukturunun saxlanması xromatinin nüvə qışasına birləşməsində iştirak edir, meyoza homoloji xromosomlar sahələrinin tanınması, həmçinin qonşu genlərin ayrılması zonasını müəyyənləşdirmək rolunu oynayaraq gen fəallığının reqlulyasiyasında iştirak edir.

Fakültativ heteroxromatin müvəqqəti olaraq kondensasiya vəziyyətinə keçmiş xromatin sahəsinə deyilir. Məs: leykositlərdə, nüvəli eritrositlərdə nüvənin formalaşması zamanı xromatinin çox hissəsi kondensasiya vəziyyətinə keçir heteroxromatinləşir. Bu zaman xromatində RNT sintezi ya nisbətən bəzən də tamamilə dayanır. Lakin yuxarıda deyildiyi kimi nüvənin bu cür heteroxromatinləşməsi vəziyyəti müvəqqəti xarakter daşıyır. Nüvənin funksional fəallığı bərpa olduqca heteroxromatinləşmiş sahə də euxromatin vəziyyətinə keçir.

XROMOSOMLARIN ULTRASTRUKTURU

Xromosomların submikroskopik tədqiqi onların tərkibində zülalla (histon) birləşmiş, qalınlığı $40-100 \text{ \AA}$ olan DNT molekulunun olduğunu göstərmişdir. DNT molekulunu, xromosomun əsasını təşkil edən və xromofibril adlanan elementar sapın bütün uzununu boyu yerləşir. Xromosomların tərkibinə daxil olan elementar saplar bütün canlı orqanizmlərin hüceyrələrinin nüvələrində müşahidə edilmişdir. Ona görə də demək olar ki, bütün hüceyrələrdə və hüceyrə tsiklinin bütün mərhələlərində xromosomun əsas quruluş vahidi-nukleoproteid adlanan elementar sapdan ibarətdir. Xromosomun tərkibinə daxil olan elementar sapların spirallaşması

nəticəsində onlar qısılır və yoğunlaşır. Ona görə də işıq mikroskoplarında aydın görünürlər. Əgər xromosomlar despirallaşmış vəziyyətdə olsalar, onları ancaq elektron mikroskopları ilə müşahidə etmək olar. Xromosomlar ancaq hüceyrə bölünən zaman maksimum spirallaşmış vəziyyətdə olurlar. Məlum olduğu kimi, hər bir xromosomda iki müxtəlif sahə müəyyən edilir: euxromatin və heteroxromatin sahələr. Xromosomların euxromatin sahələri spirallaşmış və despirallaşmış vəziyyətində ola bilər. Amma xromosomun heteroxromatin sahələri isə həmişə spirallaşmış halında olduğu üçün genetik cəhətdən qeyri-fəal olurlar.



Şəkil 55. Xromosomun ultra strukturu.

1 – Xromosom; 2- Xromonem saplar; 3 – elementar xromosom sapları (qalınlığı 100Å); 4 – elementar xromosom sapları (qalınlığı 40Å);

5 - elementar sapların molekulyar quruluşu.

Xromosomların tərkibinə daxil olan elementar sapların sayı haqqında müxtəlif fərziyyələr var. Belə ki, drozofil milçəyinin hər bir xromosomunda bir DNT molekulu var. Bu drozofil milçəyinin hər bir xromosomunun bir spirallaşmış teldən ibarət olduğunu göstərir. Digər fərziyyələrə görə xromosomlar çox telli quruluşa malikdir və hər bir telə daxil olan elementar saplar DNT molekulu daşıyır (şəkil 55).

Qeyd etdiyimiz kimi xromosomların əsas tərkibi DNT və zülaldan ibarətdir. DNT-nin zülallarla (əsasən histonlarla) kompleksi fibrilyar struktur olan elementar xromosom fibrilini yaradır. Bunlar nukleosom quruluşa malikdir. Hər nukleosom 8 molekul histondan ibarət kompleksdir (histon oktomeri).

Onun ətrafında iki dəfə hərlənmiş DNT molekulu yerləşir. Qonşu nukleosomları birləşdirən DNT sahələrinə linker DNT-si deyilir. Xromosomların quruluşunun sonrakı səviyyəsi nukleomer quruluşudur və ya xromatinli fibril səviyyəsidir. Burada nukleosomlar nukleomerlərə birləşir və hər nukleomer 8-10 nukleosomdan ibarət olur diametri 30nm-a bərabərdir. Xromosomlar interfazada xromatin fibrillərdən (xromatidlərlə) yaranır. Sonrakı qablaşdırılmada nukleomer superspirallaşmaya məruz qalır və xromomerə çevrilir. Xromomerlər spirallaşandan sonra qısalır və nəticədə kondensasiyaya uğramış xromosomları mikroskop altında görmək olur.

İNSAN XROMOSOMLARI

İnsan xromosomlarının öyrənilməsinin tarixi 1898-ci ildən Flemmingin tədqiqatları ilə başlamışdır. Lakin uzun müddət insan hüceyrələrində xromosomların sayına görə bir-birinə zidd fikirlər olmuşdur. Həmin tədqiqatlarda insanda 22-48 xromosom olması haqqında məlumatlar verilir. Ancaq 1956-cı ildə insan xromosomlarının öyrənilməsindəki üsulların təkmilləşməsi nəticəsində İsveç alimləri Tiyo və Livan insan rüseyminin ağciyər fibroblastının toxuma kulturasında apardığı tədqiqatlar nəticəsində

məlum oldu ki, insanın somatik hüceyrələrində 46 xromosom vardır. İnsanda da xromosomların sayının, ölçüsünün, formasının öyrənilməsi üçün ən əlverişli mərhələ metafazadır.

Metafazanın öyrənilməsi nəticəsində məlum olmuşdur ki, metafaza xromosomları 2-10 mkm ölçüsündə olurlar. İnsanın kariotipini təşkil edən 46 ədəd xromosomdan 44 autosom (22 cütü) ikisi isə (bir cütü) cinsi heterosom xromosomlardır. Qadında və kişidə eyni olan xromosomlar autosom xromosomlar adlanır. Qadın və kişinin somatik hüceyrələrində olan xromosomlar bir-birinə oxşayır və 22 cüt təşkil edirlər. Qadın və kişidə xromosom dəstinə görə yeganə fərq ondadır ki, qadının diploid xromosom dəstində 44 autosom və XX cinsi xromosomları, kişidə isə 44 autosom və XY cinsi xromosomları olur.

Müvafiq olaraq cinsi hüceyrələrdə qadınlarda 22 autosom və X xromosomu olduğu halda, kişilərdə isə cinsi hüceyrələr 2 cürdür. Cinsi hüceyrələrin 50%-də 22 autosom və X xromosomu, 50%-də isə 22 autosom və Y olur. 22 autosom və X xromosomu saxlayan yumurta hüceyrələri 22 autosom və X xromosomu saxlayan spermatozoidlə mayalansa, qız uşaqları, 22 autosom və Y xromosomu saxlayan spermatozoidlə mayalananda isə oğlan uşaqları meydana gəlir (şəkil 56).

Bir çox heyvanlarda və insanda dişi cinsin hüceyrələrində iki X xromosomdan biri daima spillaşmış vəziyyətdə olur. Odur ki, hətta interfazada müşahidə olunur. Ona cinsi xromatin və ya onu kəşf edən alimin adı ilə Barr cismi deyilir. Barr cisminin sayına görə kariotipin normal və ya xəstə olmasını müəyyənləşdirmək olur. Normal halda kişi kariotipində Barr cismi olmadığı halda, Kleynfelter xəstəliyinə tutulan kişilərdə (XXY) bir Barr cismi, trisomiyalı (XXX) qadınlarda iki Barr cismi, serter – terşevski (XO) xəstəliyinə tutulan qadınlarda isə Barr cismi olmur. Bu o deməkdir ki, Barr cisminin sayı kariotipdəki X xromosomunun sayından bir əskik olur. (X-1) cinsi xromosom balansının dəyişməsindən yaranan xəstəliklərin ilkin diaqnozunun qoyulmasında Barr cisminin sayının öyrənilməsinin böyük əhəmiyyəti vardır.

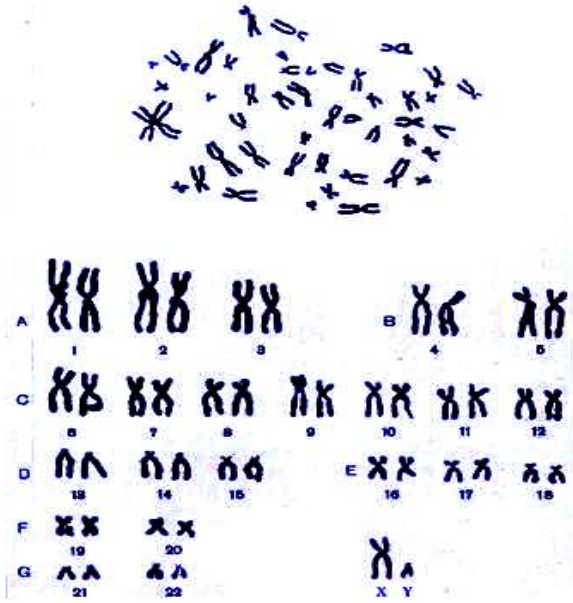


Şəkil 56. İnsanlarda cinsiyyəti təyin edən xromosomların nəslə ötürülməsi.

İnsanda xromosomların nomenklurası və təsnifatı 1960-cı ildə Denver (ABŞ-ın Kolorado ştatı) komissiyası tərəfindən müəyyənləşdirildi. Həmin komissiya mitotik xromosomu işarə etmək üçün standart nomenklatura sistemi yaratdı. Bu sistemə görə Kariotipin sxematik görünüşü idloqramma adlandırıldı. Bütün xromosomlar, onların ölçüsünə və formasına görə nömrələndi, (1-dən 22-yə qədər) cinsi xromosomlara nömrə verilmədi və onları X və Y hərfləri ilə işarə etmək qərara alındı (*Şəkil 57 və 58*).

1963-cü ildə Londonda insanın normal kariotipinə aid məlumatların standartlaşdırılması üzrə ikinci beynəlxalq konfrans xromosomların eyniliyini və onların fərdi xüsusiyyətlərinin (indentifikasiya) müəyyən etmək işində ikinci daralmaların mövcudluğuna xüsusi əhəmiyyət verdi.

1966-cı ildən Çikaqoda keçirilən konfransda normal və dəyişmiş xromosomları işarə etmək sistemi işlənib, tərtib edildi. Hazırda yuxarıda göstərilən konfransların qərarları əsasında insan xromosomları üçün aşağıdakı təsnifat qəbul edilmişdir.



Şəkil 57. Kişi xromosomları

Bu təsnifata görə insanda olan 22 cüt xromosom yeddi qrupa bölünmüşdür.

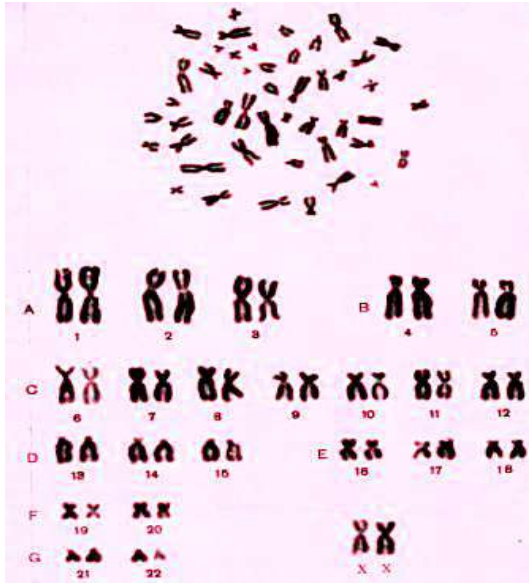
I Qrup. 1-3 cüt ən iri metasentrik xromosomlar olub, ölçülərinə görə bir-birindən fərqlənir. 1-ci xromosom cütündə 2-ci daralma yeri vardır.

II Qrup. 4-5-ci xromosom cütləri aiddir, iri submetasentrikdirlər. Forma və ölçüsünə görə bu qrupun xromosomları bir-birindən fərqlənir.

III Qrup. 6-12-ci xromosom cütləri daxildir, orta sublematasentrikdirlər, 6-cı xromosom cütü «X» xromosomuna çox bənzəyir. Bu qrupdan olan 6,7,8,11-ci xromosomların sentromeri xromosom qollarının mərkəzinə nisbətən yaxın yerləşir. 9,10,12-ci cütlər isə daha çox submetasentrikdir. 6-cı xromosomun qısa qolunda 2-ci daralma yeri görünür. 8,9-cu xromosomlardakı ikinci daralma yeri isə uzun qollarının sentromerinə yaxın olur.

IV Qrup. 13-15-ci xromosom cütlerini əhatə edir. Orta ölçülü akrosentrik xromosomlardır. Üç cütdən hər birində xromosom peyki mövcuddur.

V Qrup. 16-18 xromosom cütləri olub, sentromerin yerləşməsinə görə fərqlənir. 16-cı xromosom metasentrik, 17-18 xromosomlar isə submetasentrikdirlər. Bundan başqa 16 və 17 xromosomların uzun qollarında sentromerə yaxın nahiyədə 2-ci daralma yeri vardır.

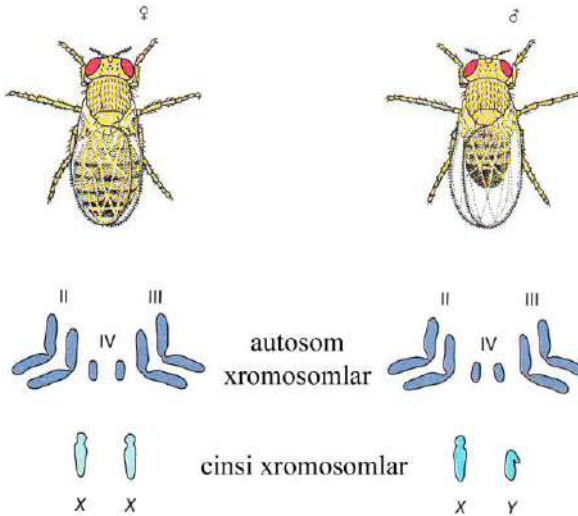


Şəkil 58. Qadın xromosomları

VI Qrup. 19-20-ci cütlər kiçik metasentrik olub, bir-birindən fərqlənmir.

VII Qrup. 21-22-ci cütlər kiçik akrosentrik xromosomlardır. Hər iki cütdə peyk vardır. Cütlər bir-birindən fərqlənmirlər. «Y» xromosomu forma və ölçüsünə görə bu xromosomlara çox oxşayır. Bu təsnifat sistemində homoloji xromosomlardakı spirallaşma dərəcəsi nəzərə alınmamışdır.

Cinsi xromosomlar. Əksər müxtəlif cinsli orqanizmlərdə diploid xromosom dəstində bir və ya iki xromosomun cütü olmur. Həmin xromosomlar cinsi xromosom adını almışdır, cinsi xromosomlar erkək və dişiləri bir-birindən fərqləndirir. Qalan xromosomlar isə autosom xromosomlar adlanır. Cinsi xromosomlar şərti olaraq X (dişi) və Y (erkək) işarə edilir. Odur ki, cinsiyyəti ayrı olan orqanizmlərin erkək və dişilərinin xromosom kompleksi eyni deyildir. Drozofil milçəyinin xromosom dəsti misalında bu müxtəlifliklə tanış olaq. Drozofildə $2n=8$ -dir. Xromosomların 3 cütünə görə erkək və dişilər bir-birindən fərqlənir. Lakin cinsi xromosomlara görə onlar bir-birindən fərqlənirlər. Dişidə 3 cüt autosom xromosomla yanaşı eyni formalı iki X xromosomu olur. Erkəkdə isə 3 cüt autosom, bir X xromosom və kiçik Y xromosom olur. Beləliklə, drozofilin xromosom kompleksi 6 autosom və iki cinsi xromosomdan ibarət olur (şəkil 59).



Şəkil 59. Drozofilin dişi və erkəyin xromosom tipləri.

Dişi orqanizmdə cinsiyyət hüceyrələri yetişən zaman hər bir yumurta hüceyrə meoz nəticəsində 4 xromosom – o cümlədən 3 autosom və bir X xromosomu alır, erkəklərdə isə iki cür spermatozoid hüceyrəsi yaranır. Onlardan yarısı 3 autosomla yanaşı bir X xromosomu, digər yarısı isə üç autosom və bir Y xromosomu

alır. Mayalanma zamanı X xromosomu daşıyan yumurta hüceyrə X xromosomlu spermatozoidlə mayalandıqda dişi, Y-xromosomlu spermatozoidlə mayalandıqda isə erkək fərdlər meydana çıxır. İnsanda və bütün məməlilərdə cinsiyyəti müəyyən etməyin xromosom mexanizmi drozofildə olduğu kimidir.

NƏHƏNG XROMOSOMLAR

Bəzi hüceyrələrdə həyat tsiklinin müəyyən mərhələlərində xüsusi tipli nəhəng xromosomların ölçüsü çox böyük olur. Onu hələ ilk dəfə 1881-ci ildə İtalyan sitoloqu Balbiani xironomusun (*Chironomus*) tüpürcək vəzilərində müşahidə etmişdir. 1933-cü ildə Y.Qeyts və Q.Bauer drozofil milçəyinin tüpürcək vəziləri hüceyrələrinin nüvələrində də nəhəng xromosomlar kəşf etdilər. Bu kəşf genetika və sitologiya elminin inkişafına çox böyük təsir göstərdi. Nəhəng xromosomlar kəşf edildikdən sonra bir tərəfdən xromosomun morfoloji quruluşu, digər tərəfdən isə onun genetik rolu haqqındakı təsəvvürlər daha da dəqiqləşməyə başladı.

İkianadlılara aid olan həşərat növlərinin əksəriyyətinin tüpürcək vəzilərində nəhəng xromosomlar müşahidə olunur. Drozofildə nəhəng xromosomlar adi xromosomlardan 1000 dəfə böyük olur. 4 cütdən ibarət olan bu xromosomların ümumi uzunluğu 2000 mk olur, halbuki somatik hüceyrələrdə onların ümumi uzunluğu 7,5 mk.-dir. Bu xromosomların bu cür nəhəng ölçüyə malik olması səbəbi odur ki, onlar 10 dəfəyə qədər qismən və ya natamam replikasiyaya uğrayaraq bir-birindən ayrılırlar. Odur ki, hər bir nəhəng xromosom 1000-dən artıq xromonemdən ibarət olur. Müvafiq olaraq nəhəng xromosomlarda DNT miqdarı adı somatik xromosomlardakından 1000 dəfə çox olur. Sonradan Poytner, Qeyts, Bauer, Kostov bu xromosomların sitogenetik rolunu müəyyənləşdirdilər. Reduplikasiya olmuş xromosomlar ayrılmağı üçün hüceyrə də hələ bölünmür, onun ancaq həcmi böyüyür, hüceyrənin nüvəsi bütün sürfənin inkişafı dövründə interfaza vəziyyətində olur. Xromonemlərin bu cür ikiləşib ayrılmamasını endomitozla izah edirlər. Və bu hadisə endomitozun digər təzahür forması olan **endoreproduksiya** adlanır. Məlum olduğu kimi somatik mitozda xromosomlar bir-birilə konyuqasiya etmirlər. Lakin

tüpürçək vəzilərinə homoloji xromosomlar konyuqasiya edir və bir-birinə burulmuş halda olur. Bu hadisə somatik konyuqasiya adlanır.

Nəhəng və ya politen xromosomlar sitogenetik cəhətdən çox böyük əhəmiyyət kəsb edirlər. Belə ki, bu xromosomların uzunluğu tünd və açıq rənglənən sahələr növbələşir. Tünd hissə – disklər, açıq rənglənən hissələr isə disklər arası sahə adlanır. Disklərin uzunluğu müxtəlif olur, eni isə xromosom eninə bərabər olur. Nisbətən geniş disklərin quruluşu mürəkkəb olub, duplet təşkil edirlər, disklərarası sahə fibrilyar struktura malik olub, qələvi rəngləyicilərlə rənglənmir. Disklərin sayı, lokalizasiyası, topoqrafik yerləşməsi hər homoloji xromosomda sabitdir.

Nəhəng xromosomda disklərin topoqrafik xəritəsini tərtib etmək və bunu genetik xəritə ilə müqayisə etmək mümkündür. Nəhəng xromosomlardakı disklər xromonemlərin sıx spirallaşmasından əmələ gəlir. Xromonemlərdə spirallaşmış və zəif spirallaşan sahələr növbələşdiyindən xromosom müəyyən şəkil alır ki, bu da hər növ üçün xarakter olur. Maraqlı burasıdır ki, genlərin xromosomlarda yerləşdiyi nöqtə ilə disklər uyğun gəlir. Deməli, genləri xromosomda krossinqover faizi ilə hesablamaqdan başqa, nəhəng xromosomlardakı disklərlə də müəyyən etmək imkanları yaranır.

İkianadlıların inkişafının müəyyən mərhələlərində disklər qalınlaşır və sıxlaşır, bu halda onlar pufflar adlanır, bəzən onlar daha iri olur və Balbiani həlqələri adlanır. Puff və ya Balbiani həlqələri olan sahələrdə bəzən xromonemlərdən yan çıxıntılar çıxır ki, bu halda onlar fırça şəkilli xromosomlara oxşayırlar. Puff və Balbiani həlqələrinin yaranması geri dönmə prosesidir.

Puff və Balbiani həlqələrində zülal və RNT sintez olunur.

Fırça şəkilli xromosomlar – bu xromosomlar 1892-ci ildə Ryukkert tərəfindən balıqların, amfibi və reptililərin oosit hüceyrələrində meyozun birinci bölünməsinin diplomem mərhələsində müşahidə edilmişdir. Bu xromosomlar 2 bivalent xromatiddən ibarət mərkəzi oxdan və ondan çıxan yan çıxıntılardan ibarətdir. Hər bivalent 2 homoloqdan ibarət olub, xiazm təşkil edir. Mərkəzi ox xromomerlərdən, (qranullardan) yan çıxıntılar isə halqalardan ibarətdir. İndi artıq məlumdur ki, yan halqalar xromatidlərin dartılması nəticəsində yaranır. Mərkəzi oxun xromomerləri isə xromonemlərin sıx spirallaşması nəticəsidir.

Mərkəzi ox DNT, yan çıxıntılar isə RNT – təbiətlidir. Bu cür dəlillər belə fikir yürütməyə imkan verir ki, yan çıxıntılarda intensiv RNT və zülal sintez olunur və sitoplazmaya ötürülür. Bu dövrdə yan çıxıntılar kiçilir. Odur ki, hüceyrənin həyat tsiklindən asılı olaraq yan çıxıntılar gah kiçilir gah da iriləşir. Bu xromosomdakı xromonemlərin (5 mk) və DNT-nin uzunluğu (90 mk) fırça şəkilli xromosomların tərkibində bir neçə DNT zənciri olmasını güman etməyə imkan verir.

HÜCEYRƏNİN BÖLÜNMƏSİ TIPLƏRİ

Yeni doğulan uşağın bədənində təxminən $2 \cdot 10^{23}$ (iki billion) hüceyrə olur. Bu rəqəm onu göstərir ki, orqanizm nə qədər mürəkkəbdir və eləcə də onu təşkil edən hüceyrələr nə qədər çox və kiçikdir. Bir hüceyrənin orta çəkisi 10^{-8} qr, diametri isə 0,02 mm. Bu qədər kiçik hüceyrələr mayalanmadan sonra intensiv bölünməklə orqanizmə xas olan belə böyük miqdar hüceyrələr qrupu əmələ gətirirlər. Təkcə insan orqanizmi deyil, bütün çoxhüceyrəli orqanizmlər özlərinə xas olan yaşlı fərdə məxsus hüceyrələri bölünmə yolu ilə təmin edirlər. Odur ki, bölünmə prosesi orqanizmə xas olan ümumi reproduksiyanın bir hissəsidir. Hüceyrə elementar bioloji sistem kimi özünün mövcudluğunu və fasiləsizliyini bölünmə ilə təmin edir.

Təkhüceyrəli orqanizmlər bölünərək bir hüceyrədən iki təkhüceyrəli orqanizm əmələ gətirirlər. Bu o deməkdir ki, hüceyrələrin bölünməsi növün fərdlərinin sayının artmasına səbəb olur. Çoxhüceyrəli orqanizmlərin ziqotadan inkişafında sonrakı bölünmələr çoxhüceyrəli orqanizmin yaranmasına və böyüməsinə səbəb olur. Yaşlı orqanizmdə böyümə prosesi dayanandan sonra da hüceyrələr bölünür və beləliklə orqanizmin fizioloji regenerasiyasını təmin edirlər. Lakin bu cür orqanizmdə heç də bütün hüceyrələr bölünüb regenerasiyaya uğraya bilmirlər. Məsələn: sinir hüceyrələri. Beləliklə, canlı orqanizmlərin hüceyrələri bölünməklə öz varlığını saxlayır və fasiləsizliyini təmin edirlər. Təbiətdə hüceyrələrin bölünməsi 4 üsulla gedir.

1. **Amitoz**
2. **Mitoz**
3. **Endomitoz**
4. **Reduksion** bölünmə

Amitoz – elə bölünmədir ki, bu zaman nüvə interfaz vəziyyətində olur. Bu zaman xromosomların kondensasiyası və iy telləri əmələ

gəlmir. Belə bölünmə bütün eukariotlarda, heyvanlarda, bitkilərdə rast gəlməyinə baxmayaraq ən çox ibtidailərdə rast gəlinir və özünəməxsus qanunauyğunluqları vardır. Adətən amitoz nüvəciklərdə rast gələn dəyişikliklə başlayır. Əvvəlcə nüvəcik fraqmentlərə ayrılır və sayca çoxalır və ya nüvəcikdə arakəsmə əmələ gəlməsi ilə bölünürlər. Nüvəciyin bölünməsindən sonra və ya elə nüvəciyin bölünməsi ilə yanaşı nüvə də bölünür. Bunun üçün onlar əvvəlcə ortadan nazikləşir 8 formasını alır, sonra isə ən nazik yerdən ayrılır. Bəzən isə nüvə membranı invaginasiyaya uğrayır, yəni membran nüvənin daxilinə doğru qatlanaraq getdikcə dərinləşir və nüvəni iki yerə bölür. Belə invaginasiya adətən nüvənin bir sahəsində bəzən isə çox hissəsində yaranaraq həlqəvari forma alır, beləliklə nüvənin çox yerə bölünməsini, fraqmentlərə parçalanmasını təmin edir. Nüvə bölünəndən sonra isə sitoplazma müvafiq olaraq bölünür. Bu cür amitoz çoxhüceyrəli orqanizmlərdə, öz inkişafının son mərhələsində olan hüceyrələrdə rast gəlinir. Odur ki, bu cür amitozdan sonra yaranan hüceyrələr sonradan həyat fəaliyyətinə qabil hüceyrələr yarada bilmirlər. Bitkilərdə də amitoz differensiasiyaya uğramış müvəqqəti, fizioloji cəhətcə funksiyasını itirən hüceyrələrdə (kartof yumrularının parenxim hüceyrələrində, nüselliusda, endospermdə, perisperm hüceyrələrində) rast gəlinir.

Eləcə də çox vaxt amitoz patoloji proseslərdə (iltihab, regenerasiya, bəd xassəli şiş olan orqanların hüceyrələrində) rast gəlinir. Amitoz bölünmədə xromosomların davranışı replikasiyası, yeni yaranan hüceyrələrdə bərabər və ya qeyri-bərabər paylanması mexanizmi dəqiq məlum deyil.

Hüceyrələrin amitoz bölünməsinin bir neçə üsulu da mövcuddur: generativ, degenerativ və reaktiv.

Generativ amitoz – onunla xarakterizə olunur ki, qız xromosomlar bir-birindən qarşılıqlı itələnməklə nüvənin bölünməsinə imkan yaradır. Mitozdan fərqli olaraq, generativ amitozda sintetik proseslərin dayanmasına səbəb olan xromosomlar spirallaşmır. Bundan başqa, generativ amitoz zamanı, nüvə dəfələrlə bölünür, yaxud fraqmentlərə ayrılır. Franqmentasiya nəticəsində ana nüvədən çox sayda xırda nüvələr yaranır. Sonralar ana hüceyrə nüvələrin sayına uyğun tamamilə eyni qız hüceyrələrə parçalanır. İntensiv çoxalan ibtidai orqanizmlərdə, məsələn, sporelularda generativ amitoz gedir.

Degenerativ amitoz – mitoz bölünmə qabiliyyətini itirmiş, differensiasiyaya uğramış hüceyrələrdə gedir. Generativ amitozda olduğu kimi, degenerativ amitoz zamanı da nüvə bir neçə dəfə bölünür. Nəticədə çox nüvəli hüceyrələr əmələ gəlir. Degenerativ amitoz zamanı reduplikasiya olunan DNT molekulaları qız hüceyrələr arasında bərabər paylanmadığı üçün bir bölünmə üsulu kimi generativ əhəmiyyətini itirir və hüceyrələrin məhvinin başlanğıcı olur. Lakin bəzi hallarda, degenerativ amitozda əksinə sintetik proseslərin fəallaşması müşahidə edilir. Degenerativ amitoz yollarını örtən (böyrək ləyəni, sidik axarları sidik kisəsi) keçid epitel hüceyrələri üçün səciyyəvidir. Keçid epitel hüceyrələrinin bir hissəsi diploid xromosom dəstinə, digər hissəsi tetraploid və müəyyən hissəsi oktoloid xromosom dəstinə malikdir. Bu hüceyrələrdə DNT molekulunun replikasiyası hüceyrənin bölünməsi ilə müşayət olunmur. Odur ki, bu hüceyrələrdə xromosom dəstinin dəfələrlə artmasına səbəb olur.

Reaktiv amitoz – zədələnmiş hüceyrələrdə hüceyrələrin kəskin fəallaşmasına səbəb olan bölünmədir.

Bu zaman toxumanın nüvələri və hüceyrələri kütləsi şəkildə çox böyük sürətlə bölünür.

Əmələ gələn qız nüvələr dağılır. Reaktiv amitozu mitoz bölünmə əvəz edir. Nəticədə zədələnmiş toxumanın bərpaı gedir. Zədələnmiş sinirlərin bərpa prosesini buna misal göstərmək olar.

Hüceyrələrin amitoz bölünməsinin bioloji əhəmiyyəti odur ki, amitoz yüksək differensiasiya etmiş toxuma hüceyrələri üçün səciyyəvi olub, mitoz kimi kifayət qədər geniş yayılmasa da, regenerasiya proseslərində xüsusilə tez-tez rast gəlinir.

Eyni zamanda bəzi toxumaların məsələn, qığırdaq, əzələ və s. toxumaların ontogenezində rast gəlinir.

Mitoz. Təbiətdə ən geniş yayılmış bölünmə tiplərindən biri mitozdur. İbtidailərin, bitkilərin, heyvanların hüceyrələri bu yolla bölünürlər. Bu prosesin bioloji əhəmiyyəti ondan ibarətdir ki, həmin bölünmənin nəticəsi olaraq eyni xromosom sayına və DNT-yə malik iki bərabər qız hüceyrəsi alınır. Bu qız hüceyrələrindən hər biri ana hüceyrəyə xas olan irsi xüsusiyyəti ana hüceyrədən alır. Qız hüceyrələrinin ana hüceyrəyə xas olan irsi xüsusiyyətlərini bərabər miqdarda alması, mitoz prosesində ana hüceyrədə bir sıra qanunauyğun

və ardıcıl proseslərin getməsinin nəticəsidir, həmin proseslər aşağıdakılardır.

1. İnterfaza – yəni iki bölünmə arasındakı dövr.

2. Xüsusi mitoz – hüceyrələrin bölünməsi dövrü.

İnterfaza dövründə hüceyrə böyüyür, funksiyalarını yerinə yetirir və mitozu hazırlayırlar. Bu dövrə sərf olunan vaxt müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif olur. İnterfaza özü 3 ardıcıl dövrdən ibarətdir (şəkil 60).

1. Presintetik və ya postmitotik dövrü (G_1).

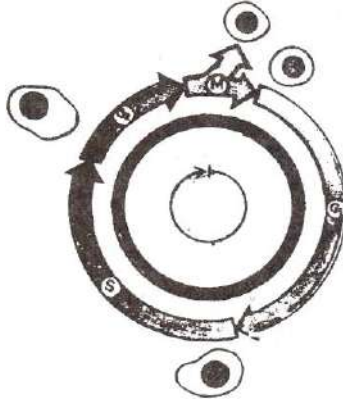
2. Sintez dövrü (S).

3. Postsintetik və ya premitotik dövr (G_2) adlanır.

İnterfazanın hər bir göstərilən dövrü biri digərindən həm DNT, RNT, zülal və s. sintezinin fəallığı ilə, həm də sintez olunan maddələrin xarakteri ilə fərqlənir. Presintetik dövr (G_1) hüceyrənin boyca, həcmcə artması və DNT-nin sintezinə hazırlaşması dövrüdür. Belə ki, hər bir hüceyrənin bölünməsi üçün onun mütləq müəyyən həcmə çatması vacibdir. Ancaq müvafiq həcmə çatandan sonra hüceyrələr bölünə bilirlər. Amöbalar üzərində aparılan tədqiqatlar bu fikrin düzgünlüyünü izah edirlər. Məs. Amöba o vaxt bölünər ki, onun həcmi iki dəfə böyümüş olsun. Əgər amöbanın böyüməsinin müəyyən mərhələsində onun sitoplazmasından müəyyən qədər kəssək, onun bölünməyə daxil olmasını gecikdirə bilərik. Belə hüceyrə əvvəlki həcmindən iki dəfə artıq həcmə çatanda bölünməyə başlayır. Bunu onunla izah etmək olar ki, sitoplazmada spesifik zülalların müəyyən miqdara çatması onların bölünməsinə imkan yaradır. Bəzi tədqiqatçılar belə hesab edir ki, presintetik (G_1) mərhələdə hüceyrənin böyüməsi sintez (S) dövründə hüceyrədə DNT sintezini müəyyənləşdirir. Belə ki, (G_1) dövründə RNT və bəzi zülalların sintezinin dayandırılması hüceyrənin S dövrünə daxil olmasını ləngidir. Bu hadisə belə mülahizə yürütməyə imkan verir ki, S dövründə DNT-nin sintezi üçün xüsusi təşəbbüskar-zülal mövcud olmalıdır. Güman edilir ki, həmin təşəbbüskar zülal bütün G_1 dövründə sintez olunur və onun miqdarı müəyyən hüduda çatdıqda hüceyrələr S dövrünə daxil olurlar. Eləcə də (G_1) dövründə DNT-nin sələfi olan bəzi fermentlər o cümlədən nukleotidfosfokinaz fermenti, RNT və zülalların metabolik fermentləri sintez olunur. Bütün bu proseslər göstərir ki, (G_1) dövrü DNT-nin sintezi üçün hazırlıq mərhələsi hesab olunur.

G_1 dövrünə sərf olunan vaxt müxtəlif hüceyrələrdə müxtəlif olur. Bəzi hallarda DNT sintezi presintetik dövrü (G_1) keçmədən də başlaya bilər. Məs. dəniz kirpisinin mayalanmış yumurta hüceyrəsinin bölünməsi (paralanması) zamanı bu hala rast gəlmək olur. Bu halda

DNT-nin sintezinə hazırlıq yəni (G_1) mərhələsində keçməli olan proseslər hələ telofaza mərhələsinin sonunda baş verir. Elə ona görədir ki, bu hüceyrələr bölünmədən əvvəl böyümlər, əksinə bir müddət hər bölünmədən sonra onlar kiçilirlər, odur ki, bir neçə ardıcıl bölünmə nəticəsində onlar getdikcə kiçilirlər. Görünür bu hüceyrələrdə insiator-zülal və RNT özündən əvvəlki mitotik tsikldə sintez olunur. Eləcə də (G_1) dövrü fuzarium miksomisetlərində, bəzi xərçəng şişləri hüceyrələrində və bəzi ibtidailərin bölünməsində rast gəlmir. Hüceyrə tsiklində ən çox



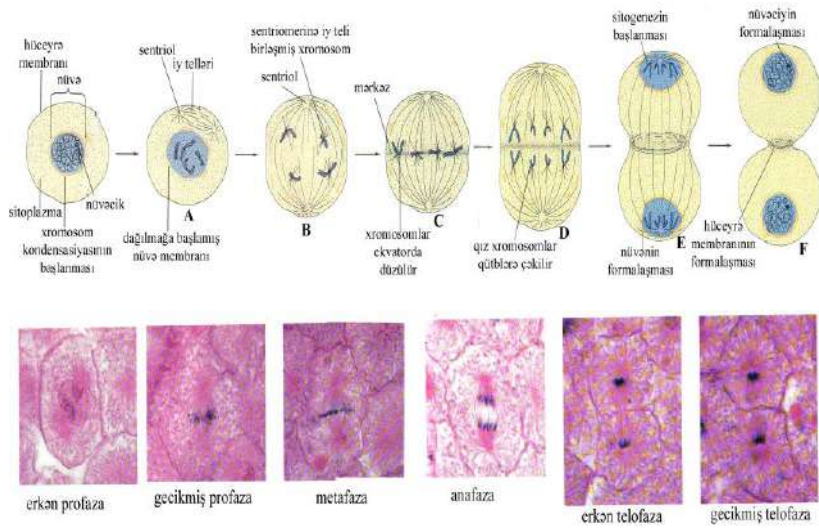
Şəkil 60. Hüceyrələrin həyat təşkilinin sxemi:
M – mitoz, G_1 – presintetik, S – sintetik, G_2 – postsintetik dövr.

əhəmiyyət kəsb edən dövr sintez dövrüdür (S). Sintezi dövrünün pozulması və ya dayanması ümumiyyətlə hüceyrə tsiklinin dayanmasına səbəb olur. Təkcə meyoza cinsi hüceyrələrin yetişməsi dövründə iki bölünmə arasında S dövrü olmur. Hüceyrə tsiklində S dövrünün müddəti DNT-nin replikasiyası sürətindən asılı olur. Məs: dəniz kirpisinin paralanma dövründə olan hüceyrələrində 30 dəq. orqanizmin rüşeym hüceyrələrində isə bir neçə saat davam edir. 15 günlük siçan rüşeyminin bağırsağ epitelisi hüceyrələrində S dövrünə 7 saat, 18 günlük rüşeym hüceyrələrində isə 415 saat tələb olunur. S dövrünün getməsi üçün hüceyrədə hələ (G_1) dövründə başlamış RNT və zülalların sintezi vacib şərtlərdəndir. S dövründə DNT sintezi ilə yanaşı sitoplazmada histon zülallar sintez olunaraq nüvəyə ötürülür və nüvə DNT-si ilə birləşir. S dövründə həm də r-RNT-si sintez

olunur ki, bu da (G_2) dövründə mitozla lazım olan zülalların sintezində istifadə olunur. Sintezi dövrü başa çatdıqdan sonra postsintetik dövrü (G_2) başlayır. Bu dövr premitotik dövr də adlanır. Çünki, bu dövrədən sonra xüsusi mitoz başlayır. Postsintetik dövr interfazanın dövrləri içərisində az vaxt tələb edir. Bəzi müstəsna hallarda məs. bəzi zambaqçiçəklilərin mikrosporosit hüceyrələrində sintezdən sonra birbaşa xüsusi mitozun profaza mərhələsi başlayır. Bəzən isə əksinə hüceyrələr G_2 dövründə çox qalırlar. Məs: siçanların qulağının epidermis hüceyrələrində, cücələrin qida borusunun epitel hüceyrələrində və s. G_2 dövründə hüceyrələrdə RNT və zülal sintezi davam edir və əsasən məlumat RNT-si sintez olunur ki, bu da mitozun gedişinə sərf olunur. r-RNT isə ondan əvvəl sintez olunaraq hüceyrənin bölünməsinə müəyyənləşdirən zülalların sintezində iştirak edir. G_2 dövründə mitotik aparatın tərkibinə daxil olan zülallar, xüsusilə tubulin sintez olunur. Məlum olmuşdur ki, bir mitotik tsikldə sintez olunan tubulin sonrakı mitozda da istifadə edilə bilər. Eləcə də G_2 dövründə növbəti mitozun G_1 dövrü üçün müəyyən qədər RNT sintez olunur. Beləliklə məlum olur ki, interfazada onun ayrı-ayrı dövrlərinə xas olan makromolekullar sintez olunmaqla yanaşı G_2 növbəti G_1 üçün, G_1 də növbəti S dövrü üçün, S dövründə isə növbəti G_2 dövrü üçün də makromolekulların sintezinə hazırlıq gedir.

Hüceyrələrin bölünməsi və çoxalmasının müxtəlif toxumalarda öyrənilməsi göstərmişdir ki, hüceyrələrin ixtisaslaşması, differensiasiyaya uğraması prosesi nə qədər yüksək olsa bir o qədər onların bölünmə qabiliyyəti aşağı olur. Belə çıxır ki, hüceyrələr ya differensiasiyaya uğramalı və ya da bölünməlidir. Hər iki proses birlikdə mövcud olur. Hər bir hüceyrə interfazada hazırlıq dövrlərini keçdikdən sonra xüsusi mitozla daxil olur. Xüsusi mitoz interfazaya nisbətən az vaxt tələb edir. Ümumi mitotik tsiklə sərf olunan vaxtın 0,1 hissəsi xüsusi mitozla sərf olunur. Məs: meristem hüceyrələrinin bölünməsində interfazaya 16-30 saat vaxt tələb olunursa xüsusi mitozla cəmi 1-3 saat sərf olunur. Yumurta hüceyrələrinin paylanması bütün hüceyrə tsiklinə 1 saatdan da az vaxt sərf olunur. Xüsusi mitoz bir neçə mərhələdə keçir: profaza, metafaza, anafaza və telofaza (şəkil 61).

Bu mərhələlər arasındakı sərhəddi dəqiq müəyyənləşdirmək çətinlik tələb edir, çünki mitoz özü fasiləsiz bir prosesdir və mərhələlər içərisində anafaza mərhələsinə keçid olur, çünki bu mərhələ xromosomların qütblərə hərəkəti ilə başlayır. Odur ki, anafazaya digər mərhələlərə nisbətən az vaxt sərf olunur.



Şəkil 61. Mitoz bölünmə

1. Sxematik quruluşu. İnterfaza. A-erkən profaza, B-profaza, C-metafaza, D-anafaza, E-erkən telofaza, F-telofaza
2. Elektron mikroskopu ilə görünüşü

Profaza. Bu mərhələyə interfazanın G_2 məhələsində olan hüceyrələr daxil olurlar. Odur ki, həmin hüceyrələrdə başlanğıc hüceyrəyə nisbətən DNT iki dəfə çox olur. Profazanın əvvəlində nüvədə nazik xromosom sapları-profaz xromosomları müşahidə olunur. Bu xromosomların kondensasiyası nəticəsi olaraq yaranır. Profaza inkişaf etdikcə xromosomlar spirallaşır və qısalır. Odur ki, profazanın ortalarında hər profaza xromosomunun iki-bir-birinə qarşılıqlı sarılmış və spirallaşmış xromatiddən ibarət olmasını görmək mümkündür. Xromosomların kondensasiyası ilə yanaşı nüvəciyin itməsi müşahidə olunur. Yeni zamanda nüvə membranı nazikləşir və dağılmağa başlayır, nüvə membranınin məsələləri itir, membran kiçik fraqmentlərə parçalanır. Profazada baş verən ikinci əsas məsələ iy tellərinin yaranmasıdır. İy tellərinin yaranması profazada sentriolların iştirakı ilə və sentriolarsız da baş verə bilər. Sentriolarsız iy telləri ali bitkilərdə və bəzi ibtidailərdə yaranır.

Heyvanlarda isə iy telləri sentriolların iştirakı ilə yaranır. Göbələklərdə və ibtidailərdə iy telləri nüvə daxilində də yarana bilər. Bu halda mitozda nüvə membranı dağılır.

İy telləri iki cür olur: onlardan bir qrupu hüceyrənin bir qütbündən digər qütbünə qədər uzanır və fasiləsiz iy telləri adlanır. İkinci qrupu isə ikiləşmiş xromosomlara birləşir və onların qütblərə çəkilməsini təmin edir. Bunlar xromosomları qütblərə çəkən iy tellər adlanır. Profaza mitozun bütün sonrakı mərhələlərinin təyini həll edir.

Metafaza – nüvə membranı əridikdən sonra xromosomlar sitoplazmada xaoslu yerləşirlər. Sonralar onlar maksimum spirallaşır və xromosomun ikiləşmiş xromatidlərindən hər birinin sentromerinə multizülal kompleksi - kinetoxorlar birləşirlər. Hər bir qız xromosomun sentromerinə birləşmiş kinetoxor əks qütblərdən gələn mikrotubullardan ibarət olan iy tellərinə birləşirlər və xromosomlar ekvatorada qanunauyğun düzülüş olurlar. Qız xromosomları sentromer zonada bir yerdə saxlayan sekurin zülalı, sonra APC kinaza ilə fəallaşan xüsusi fosfataza, **separaza** fermenti vasitəsi ilə defosforlaşaraq kəsilir və ikiləşmiş xromosomdan hər biri hüceyrənin bir qütbünə istiqamətlənmiş olur. Bu zaman ekvatoradakı hər bir xromosom qütblərdən eyni məsafədə yerləşmiş olur. Nəticədə ikiləşmiş xromosomlardakı sentromerlərdən hər biri özünü müxtəlif qütblərə yönəlmiş eyni vahid kimi aparır. Metafazada xromosomların çiyinləri ekvatoradan kənara da çıxa bilərlər. Lakin onların sentromerləri mütləq ekvatorada qanunauyğun düzülüş olurlar. Ekvatorada bu cür qanunauyğun düzülən xromosomlar qütblərə çəkmək üçün başlanğıc vəziyyətində dururlar. Xromosomların morfoloqiyasını, sayını, ölçüsünü öyrənmək üçün metafaza ən əlverişli mərhələ hesab olunur. Mitoza lazım olan vaxtın 1/3 hissəsi metafazaya sərf olunur.

Anafaza – qəflətən başlayır. İkiləşmiş xromosomların hamısında eyni zamanda sentromerlərlə olan əlaqə itir, sekurin zülalın dağılması ilə xromosomlar sinxron olaraq bir-birindən aralanırlar. Xromosomlar dəqiqədə 0,2-5 mkm sürətlə hərəkət edirlər. Xromosomların iy telləri ilə qütblərə çəkilməsi iy tellərinin tubulin monomerlərinin sürətlə defosforlaşması və mikrotubullardan çıxması ilə baş verir. Anafazada sentromerlərin istiqaməti qütblərə, xromosom çiyinləri isə ekvatora doğru yönəlmiş olur. Odur ki,

anafazada xromosomlar U formasını alır. Beləliklə anafaza mərhələsində hər ikiləşmiş qız xromosomdan biri hüceyrənin müvafiq bir qütbünə çəkilir, xromosomların qütblərdə tam bərabər paylanması təmin edilir.

Telofaza – xromosomlar qütblərə çəkildikdən sonra onlarda dekonkondensasiya və despirilzasiya prosesləri gedir. Belə ki, xromosomu təşkil edən xromatidlərin spiralları açılır, onlar bir-birinə sarılaraq yumaq əmələ gətirirlər, nəticədə hüceyrənin hər qütbündə bir yumaq əmələ gəlir. Xromosomlar üzərindən qabarcıqlar çıxır, onlar birləşərək nüvənin daxili membranını əmələ gətirirlər. Sonra endoplazmatik şəbəkənin çənləri və vakuollarının birləşməsindən nüvənin xarici membranı əmələ gəlir. Bu zaman hüceyrənin hər qütbündə bir nüvə müşahidə olunur. Bütün bunlardan sonra sitokinez-sitoplazmanın nüvələr ətrafında paylanması prosesi başlayır. Nüvə ətrafında sitoplazmanın formalaşması bitkilərdə hüceyrəarası arakəsmənin yaranması ilə əlaqədardır.

Sitoplazmadakı endoplazmatik şəbəkənin və Holci kompleksinin kanalları birləşərək hüceyrəarası arakəsmə əmələ gətirir və hər hüceyrədə bir nüvə, hər nüvədə bölünməyə başlayan ana hüceyrədəki miqdarda, yəni diploid sayda xromosom olur, heyvan hüceyrələrində isə, yəni nüvələr əmələ gəldikdən sonra sitoplazmalar nüvə ətrafında ortadan nazıqlaşaraq sitoplazma içərisinə qatlanmaqla hüceyrənin 2 yerə bölünməsinə təmin edir. Hüceyrədə sitokinezin hansı proses hesabına getməsi dəqiq məlum deyil. Lakin belə fikir irəli sürülür ki, hüceyrənin kortikal qatına, yəni membranın alt hissəsində əzələ təbiətinə oxşar yığılma qabiliyyətli hissələr, elementlər vardır ki, onlar hüceyrənin ekvatoruna yönəlmiş vəziyyətdə olurlar. Bunlara yığılma həlqələri deyilir. Belə həlqələrin yığılması, qısalması nəticəsində hüceyrə ortadan büzülür və ən nazik yerdən ayrılaraq iki hüceyrə yaranmasına səbəb olur. Beləliklə, yığılma həlqələrinin iş mexanizmi əzələ fibrillərinin iş mexanizminə oxşayır. Maraqlı cəhətdir ki, hüceyrədə bu cür arakəsmənin yaranması mühtidə ATF-in olması ilə sıx əlaqədardır.

Beləliklə, mitoz prosesində əsas rol oynayan, dəyişikliyə uğrayan nüvə və nüvə komponentləri, iy telləri və plazmatik membrandır. Lakin bu proses bütün hüceyrəyə xas olan proses

olduğu üçün burada sitoplazma komponentləri də iştirak edir və bu prosesdə müəyyən dəyişikliyə uğrayırlar.

Belə ki, sitoplazmatik şəbəkənin çənlər və kanallar sistemi kəskin reduksiyaya uğrayır, vakuollara və kiçik hissələrə parçalanır. Mitotik aparatın inkişafı ilə əlaqədar olaraq sitoplazmanın membran elementləri və orqanoidləri hüceyrənin kənarlarına sıxışdırılır. Metafaza mərhələsində mitoxondrilər, plastidlər, lizosomlar və digər orqanoidlər hüceyrəni qütb zonalarına sıxışdırır və iy tellərini əhatə edirlər. Hüceyrələr bölünəndə orqanoidlər qız hüceyrələrində bərabər paylanırlar.

MİTOZUN TİPLƏRİ

Ana hüceyrənin bölünməsindən alınan qız hüceyrələrinin sonrakı taleyinə görə üç cür mitoz ayırd edirlər.

- **Simmetrik**
- **Assimmetrik**
- **Transformasiyaşdıracı mitoz**

Simmetrik mitoz hüceyrələrin mitoz yolla elə bölünməsinə deyilir ki, bu zaman əmələ gələn hər iki qız hüceyrə həm həcmcə bərabər olur, həm də ana hüceyrədən onun genetik materialını tam bərabər olaraq almış olur. Belə hüceyrələr qısa müddət interfaza mərhələsini keçməklə yenidən hər bir hüceyrə bölünmə qabiliyyətinə malik olur və özünə oxşar hüceyrələr yaradırlar. Məs: qan hüceyrələri, bağırsaq epitelisi hüceyrələri və s.

Assimmetrik mitoz nəticəsində hüceyrənin genetik materialı tam bölünməyə də sitoplazmanın qeyri-tam bölünməsi nəticəsində həcmcə iki müxtəlif hüceyrə alınır. Onlardan iri hüceyrə sonradan bölünmə qabiliyyətinə malik olur, kiçik hüceyrə isə ya tamamilə, ya da bir neçə bölünmədən sonra bölünmə qabiliyyətini itirir. Məs: bir sıra orqanizmlərin yumurta hüceyrələrinin spiral paralanması zamanı əmələ gələn makromer və mikromer hüceyrələri. Makromerlər bölünməni davam etdirir, mikromer hüceyrələr isə bir neçə bölünmədən sonra bölünmə qabiliyyətini itirirlər.

Transformasiyaşdıracı mitoz zamanı əmələ gələn qız hüceyrədə elə maddələr sintez olunur ki, onlar hüceyrədə geri dönməz dəyişikliklər yaranmasına səbəb olurlar, belə dəyişikliklər isə hüceyrənin məhvinə gətirib çıxarır. Məs: dərinin epitelisi

hüceyrələrinin sitoplazmasında elə buynuzvari maddələr sintez edilir ki, onlar bölünmə qabiliyyətinin itməsinə səbəb olurlar. Assimetrik və transformasiyalaşdırıcı mitozun yaranmasına səbəb olan faktorların mexanizmi hələlik tam məlum deyil, lakin bəzi hallarda qız hüceyrələrdə həcmcə müxtəlifliyin əmələ gəlməsini onunla izah edirlər ki, iki qrup anafaz xromosomlar sitoplazmanın müxtəlif keyfiyyətli sahələrinə düşürlər.

Mitotik aktivliyin reqlə edilməsi. Hüceyrələrin interfaza və mitotik rejiminin öyrənilməsi ümumi bir qanunauyğunluq yaranmasına gətirib çıxarır. Bu qanunauyğunluq ondan ibarətdir ki, orqanizmdə bölünmə yolu ilə çoxalan hüceyrələrin miqdarı, ölən, məhv olan hüceyrələrin miqdarına bərabərdir. Deməli toxumanı təşkil edən hüceyrə populyasiyası öz-özünü tənzim edən sistemdir.

D.Meziyaya görə hər bir normal hüceyrə bölünmə qabiliyyətinə malikdir, ancaq bəzi halda o ya tormozlanır, ya da ləngiyir. Tormozlanma müxtəlif dərəcədə ola bilər. Bəzən tormozlanma elə dərin ola bilər ki, o geri dönməyə bilər.

Tormozlanma haqqında təsəvvürlər orqanizmdəki hüceyrələrin fəallığının reqlə edilməsi ilə yaxşı uzlaşır. Belə ki, mitotik aktivlik və ya müəyyən vaxt ərzində bölünən hüceyrələrin miqdarı dəyişkən ola bilər. Müxtəlif orqanların hüceyrələrində sutkalıq ritm müəyyənlanmışdır. Orqanizmin sakitlik dövründə hüceyrələr daha çox bölünürlər. Orqanın şiddətli funksiyası zamanı isə mitoz zəifləyir. Çox hallarda bu orqanizmin hormonal fəaliyyəti ilə əlaqədar olur. Məsələn: Ağrı hissəsindən və ya digər qıcıqlanmadan mitozun azalması bu zaman çox miqdar adrenalin ayrılması ilə əlaqədar olur. Bölünən hüceyrələrin miqdarının dəyişməsi bir qayda olaraq mitozla sərbəst olunan vaxtın dəyişməsi ilə deyil, interfazanın müxtəlif mərhələlərinə sərbəst olunan vaxtın dəyişməsi ilə əlaqədardır. Belə ki, müxtəlif amillərin təsirinə interfazanın G_1 dövrü (DNT replikasiyasına hazırlıq dövrü) və G_2 dövrü çox həssasdır. Hüceyrələrin bu dövrdə gecikməsi interfazanın uzanmasına və beləliklə ümumi bölünən hüceyrənin miqdarının azalmasına səbəb olur. Lakin gün ərzində və ya günün müxtəlif dövrlərində mitotik aktivlik bir neçə dəfə dəyişirsə də bölünən hüceyrələrin sayı gün ərzində hər bir orqan üçün daimi qalır. Bu hal belə mülahizə etməyə imkan verir ki, orqanizmdə mitotik tsiklin dövrünü, hüceyrələrin bərpasını reqlə edən ümumi mexanizm mövcuddur.

HÜCEYRƏ POPULYASIYASININ TƏSNİFATI

Bölünən hüceyrələrin yaşama müddəti bir bölünmədən digər bölünməyə sərf olunan dövr kimi qiymətləndirmək mümkündür, lakin yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi orqanizmdə çox miqdar hüceyrələr var ki, onlar artıq bölünmərlər, ancaq öz funksiyalarını yerinə yetirirlər. Bu cür hüceyrələrin yaşama müddəti çox müxtəlif olur və heç də həmişə həmin dövrün dəqiq müəyyənləşməsi mümkün olmur. Hüceyrələrə avtoradioqrafiya üsullarını, mitotik aktivliyi öyrənən üsulları və s. tətbiq etməklə postembrional dövrdə hüceyrə populyasiyasını təsnif etmək olur. Daha doğrusu hüceyrələrin bölünməsinə sərf olan vaxta görə orqanizmdəki hüceyrələr üç qrupda təsnif olunur.

Çoxillik və ya stabil hüceyrələr populyasiyası.

Böyüyən hüceyrə populyasiyası.

Yeniləşən hüceyrələr populyasiyası.

Çoxillik və ya stabil hüceyrə populyasiyası. Bu qrup hüceyrələr populyasiyası postembrional inkişafda çoxalmırlar, onların çoxalması ancaq rüşeymin inkişafı dövründə baş verir və bu dövr qurtarıqda yaşlı fərdə olduğu qədər hüceyrələr əmələ gəlmiş olurlar. Məməlilər sinfinin nümayəndələrində, o cümlədən, insanda rüşeymin inkişafının sonunda bölünmə qabiliyyətini itirən hüceyrələrə sinir hüceyrələrini misal göstərmək olar. Onların potensial ömrü orqanizmin ömründən də artıq hesab edilir. Belə ki, sinir hüceyrələrinin ölməsi orqanizmin ölməsinə səbəb olur. Odur ki, bu cür hüceyrə populyasiyasının ömrü illərlə, bəzi orqanizmlərdə on illərlə ölçülür. Bu populyasiyadakı hüceyrələr eyni tipli hüceyrələr olub, mitotik aktivliyə malik olmur, DNT miqdarı həmişə daimi qalır. Bu qrupa eninəzolaqlı əzələ hüceyrələrini də daxil edirlər. İndi isə məlum olmuşdur ki, əzələ hüceyrələri çox nadir hallarda da olsa bəzən bölünürlər. Odur ki, əzələ hüceyrələrini bəzi alimlər böyüyən hüceyrələr qrupuna aid edirlər. Çoxillik və ya stabil hüceyrələr populyasiyasının əsas cəhəti odur ki, onlar orqanizm ölənə qədər mövcud olurlar və qocalma ilə əlaqədar olan dəyişikliklərə məruz qalırlar. Elə orqanizmin qocalması da həmin hüceyrələrin qocalması ilə əlaqədar olur.

Böyüyən hüceyrə populyasiyası. Bu qrupa aid olan hüceyrələr bu və ya digər dərəcədə eyni tipli hüceyrələr olub, mitozun miqdarı DNT-nin miqdarının artmasına uyğun gəlir. Bu hüceyrələr də orqanizm ölənə qədər mövcud olurlar, hüceyrənin bölünməsi isə toxumanın böyüməsini təmin etmək üçündür. Bu bölünmə orqanın yeniləşməsinə səbəb olmur. Bu hüceyrə populyasiyasına misal, mədəaltı vəzi, qalxanvari vəzi, böyrəküstü vəzi, tüpürcək vəzi hüceyrələrini və s. göstərmək olar. Bu populyasiyanın hüceyrələrinin mitotik aktivliyi zəifdir. Orqan müəyyən hədudə qədər böyüdükdən sonra isə bu hüceyrələr bölünmədən qalır. Görünür orqan böyüdükdən sonra bu hüceyrələrdə müəyyən inqibitor maddələr sintez olur ki, onlar hüceyrənin bölünməsinin qarşısını alırlar. Bunu bir də onunla isbat etmək olar ki, müəyyən qıcıqlanmadan sonra və ya orqanın cərrahi, ya da başqa üsulla müəyyən hissəsinin itməsi həmin orqanın hüceyrələrinin yenidən mitozda daxil olmasına səbəb olur. Məsələn: qaraciyərin rezeksiyası zamanı və ya orqanizmdən böyrəyin birinin çıxarılması həmin orqanların hüceyrələrinin yenidən bölünməsinə səbəb olur.

Labil və ya yeniləşən hüceyrələr populyasiyası. Bu qrupa daxil olan hüceyrələr eyni tipli olub çox yüksək mitoz xüsusiyyətə malikdirlər. Daha doğrusu, bu hüceyrə populyasiyasındakı hüceyrələr bölünməklə, məhv olan hüceyrələrin miqdarının bərpa olunmasını təmin edirlər. Belə hüceyrələrə eritrositləri misal göstərmək olar. Onlar cəmi 120 gün yaşayır, qocalır və təbii ölümlə məhv olurlar. Onun əvəzində sümük iliyindən hüceyrələrin bölünməsi nəticəsində məhv olan hüceyrələrin miqdarı qədər qan damarına eritrositlər daxil olur.

Labil və ya yeniləşən hüceyrələr populyasiyasına daha maraqlı bir misal göstərmək olar. Hesablamışlar ki, 90 günlük siçanın mədəbağırsağ traktında hər gün 3 milyard hüceyrə məhv olub itir və o qədər miqdarda da hüceyrə yaranır və itmiş hüceyrələri əvəz edir. Əgər nəzərə alsaq ki, bu yaş dövründə siçanda 67 milyard hüceyrə olur, onda orqanizmin ümumi hüceyrələrinin $1/22$ hissəsinin hər gün yeniləşməsinə hesablamaq olar. Bu proses xüsusilə toxumaların regenerasiyası və yaraların sağalması prosesində daha kəskin meydana çıxır.

Labil hüceyrə qrupuna daxil olan hüceyrələrin ömrü ümumiyyətlə qısa olsa da bir sıra faktorların təsirindən də asılı olaraq müəyyənləşir. Məsələn: mexaniki, fiziki faktorların hormonların təsirindən və s. asılı olaraq bu dövr dəyişə bilər. Labil hüceyrə populyasiyasının hüceyrələrinin çıxış yeri olmalıdır. Məsələn: qan hüceyrələri sümük iliyində yaranır və qan damarına keçirlər. Selikli qısa hüceyrələri xaricə tökülür və s. Qeyd etmək lazımdır ki, yuxarıda adlarını çəkdiyimiz hüceyrə populyasiyaları normal toxumalara aid edilməlidir. Belə ki, patoloji dəyişikliyə uğramış toxumalarda, qeyd etdiyimiz hüceyrə populyasiyasına xas olan bölünmələr və digər proseslər dəyişir. Bu cəhətdən müxtəlif hüceyrə populyasiyalarını bəd xassəli xərçəng şişlərinin hüceyrələri ilə müqayisə etmək maraqlıdır. Orqanizm doğulduqdan sonra hüceyrə populyasiyaları ya stabil, ya böyüyən, ya da labil (yeniləşən) populyasiyaya çevrilirlər. Stabil populyasiyada mitoz dayandığı halda, böyüyən populyasiyada isə bölünmə davam edir, lakin getdikcə bölünmənin sürəti azalır, labil hüceyrələr populyasiyalarında isə mitoz öz fəallığını saxlayır və məhv olmuş hüceyrələrin əvəzini təmin edir. Şiş əmələ gələn orqanların hüceyrələrində isə mitoz daima davam edir və mitozun tezliyi şişin tipindən asılı olur, böyüyən hüceyrə populyasiyasından fərqli olaraq mitoz mitotik yaşdan asılı olaraq azalmır. Məs: böyrək və böyrəküstü vəzinin hüceyrələrində mitotik aktivlik orqanın böyüməsi prosesilə, yaşla əlaqədar olaraq tədricən azalırsa həmin orqanlarda bəd xassəli şiş əmələ gəldikdə mitoz uzun müddət eyni sürətlə bölünməkdə davam edir.

Mitotik indeksin ölçüsünə görə normal, yeniləşən labil hüceyrələr populyasiyası xərçəng şişlərinin hüceyrələrinə oxşayırlar (yəni daima bölünürlər). Lakin fərq ondan ibarətdir ki, normal labil populyasiyalardakı hüceyrələr yenisini yaradaraq, sonradan bölünmə qabiliyyətini itirirlər və nəhayət ölürlər. Xərçəng şişi hüceyrələri isə mütəmadi bölünürlər. Digər fərq isə ondan ibarətdir ki, labil hüceyrə populyasiyasının hüceyrələrinin çıxışı olduğu halda, xərçəng şişləri hüceyrələrində isə belə çıxış olmur. Nəhayət xərçəng şişi hüceyrələri invaziv boy qabiliyyətinə malik olduqları halda, normal populyasiyanın hüceyrələri bu xüsusiyyətə malik deyillər.

ENDOMİTOZ

Bəzi hüceyrələrdə bölünmə dövründə elə hadisələr baş verir ki, bunun nəticəsi olaraq xromosomlar reduplikasiyaya uğradıqdan sonra, mitozda olduğu kimi nüvə qılaflı ərimir. Odur ki, ikiləşmiş xromosomlar bir nüvə daxilində qalırlar. Bu hadisəyə Teylor tərəfindən endomitoz adı verilməsi təklif olundu.

Endomitozun müxtəlif cür formaları mövcuddur. Məs: politeniya hadisəsi özü endomitoz nəticəsində baş verir. Bu hadisə əsasən iki qanadlıların tüpürcək vəzi hüceyrələrində rast gəlinir, drozofilin sürfəsinin 3-cü yaş dövründə tüpürcək vəzi hüceyrələrindəki xromosomları təşkil edən xromonem saplar reduplikasiyaya uğrayaraq ikiləşirlər, lakin ikiləşmiş xromonemlər bir-birindən ayrılmır. Bu hadisə təxminən on dəfəyə qədər təkrar olunur. Bunun nəticəsində tüpürcək vəzi hüceyrələrində xromonemlərin sayı $1024n$ (haploid saydan 1024 dəfə çox) olur. Buna görə həmin xromosomlar çox iri görünür. Odur ki, onlara nəhəng xromosomlar deyilir. Xromosomlar müəyyən həddə çatdıqdan sonra normal ayrılır və qız hüceyrələrinə paylanırlar. Nəhəng xromosomlar reduplikasiya (S dövründə) prosesində spiralları açılmış halda qalırlar. Yalnız mitozun digər mərhələlərinə keçdikdə onlarda spirallaşma, qütblərə hərəkət və s. kimi bölünməyə xas olan digər əlamətlər müşahidə edilir. Xromosomların poliploidliyinə uyğun olaraq onda DNT materialı da müvafiq miqdarda artır. Politeniya hadisəsi bəzən bitkilərdə də rast gəlir. İnfuzorların makronukleusunda, heyvanlarda malpigi boruları, qida boruları, piy toxuması hüceyrələrində də politeniya hadisəsinə rast gəlinir. Politeniya hadisəsi zamanı xromosomlar iriləşdiyindən, onların daxil olduqları nüvə də çox iri olur.

Nüvə sitoplazma münasibətləri qanunauyğunluqlarına əsasən ($V_n/V_s - V_n = \text{const}$) hüceyrə həcmi də böyüyür. Beləliklə nəhəng xromosomların daşıyıcısı olan nüvə digər nüvə və hüceyrələrə nisbətən çox iri olur.

Endomitozun digər təzahürü poliploidlik hadisəsidir ki, bu da təbiətdə çox geniş yayılmasa da, lakin müəyyən toxumaların hüceyrələrində rast gəlinir. Bu cür endomitoz zamanı xromosomların

reduplikasiyası, mitoza xas olan bütün mərhələlər normada gedir. Lakin hər hansı bir səbəb nəticəsində nüvə qlafının nazikləşməsi və itməsi hadisəsi ləngiyir. Odur ki, profaza, metafaza, anafaza və telofaza mərhələlərinə xas olan proseslər nüvə daxilində gedir və müvafiq olaraq endoprofaza, endometafaza və s adlanır. Bu prosesin nəticəsi olaraq hüceyrədə xromosom dəsti bir və ya bir neçə dəfə artır. Poliploidlik dərəcəsi haploid sayına görə hesablanır və hadisənin neçə dəfə təkrar olmasından asılı olur.

Xromosomların miqdarı haploid sayından iki dəfə artıq olduqda $2n$ (diploid), 3 dəfə artıq olduqda $3n$ (triploid), 4 dəfə artıq olduqda $4n$ (tetraploid) və s. adlanır. Bu cür poliploidlik hadisəsi təbiətdə, bitkilərdə çox geniş yayılmışdır. Heyvanlar içərisində poliploidlik nadir rast gəlinən hadisədir. Afrika qurbağalarında, tarakanlarda və hermofrodit qurdlarda poliploidlik olması müşahidə edilmişdir. Görünür poliploidliyin yaranması orqanizmlərin bir cinsli və ya müxtəlif cinsli olması ilə əlaqədardır. Bitkilərdə əksəriyyətində erkək və dişi cinsli hüceyrələr bir bitkidə olduğundan erkək və dişilərdə rast gəlinən poliploid təbiətli cinsi hüceyrələrin görüşüb mayalanması və nəsil yaratması ehtimalı çoxdur. Odur ki, elə bu səbəbdən də bitkilərdə poliploidlik nisbətən çox rast gəlinir. Bitkilərdə endomitoz hüceyrələrin fəaliyyətinin fasiləsizliyini təmin edən müəyyən funksional əhəmiyyət kəsb edir. Məs: kartofun kiçik yumrularının hüceyrələri mitotik yolla bölünürlər. Lakin cavan təxminən qoz boyda kartof yumrularının hüceyrələrində endomitozun müxtəlif mərhələlərində olan hüceyrələrə rast gəlinir. Bu hüceyrələrin mitozdan endomitoza keçməsi dövrü, onlarda nişastanın əmələ gəlməsi dövrünə müvafiq gəlir. Bitkilər aləmində növ əmələ gəlməsinin bir şərti görünür təkamül prosesində poliploidliklə əlaqədar olmuşdur. Eyni cinsə daxil olan növlərdə poliploid cərgələrin olması buna sübutdur. Məs: taxıllar cinsindən olan müxtəlif buğda növlərinin xromosom dəstinə nəzər salsaq belə qanunauyğunluq olduğunu görə bilərik. Taxıllar cinsinə aid olan *Triticum monococcum*da $2n=14$, *Triticum diococcum*-da, *Tr. Turdiduğum*-da, *Tr. Durum*da və s. $2n=28$, *Tr. Jompactum*, *Tr. Aestium*-da $2n=42$ xromosom vardır. Bu növlərin əsas xromosom dəstində 7 xromosom olduğunu nəzərə alsaq, onun 2,3 və s. dəfə artaraq təkamül prosesində yeni növlərə başlanğıc verdiyini mülahizə etmək olar.

Elecə də Rosa cinsində 14, 21, 35, 42, 56 xromosomlu növlərin olması, solanum cinsində 12, 24, 36, 48, 60, 72 və s. xromosomlu növlərin rast gəlməsi deyilənləri sübut etməyə imkan verir.

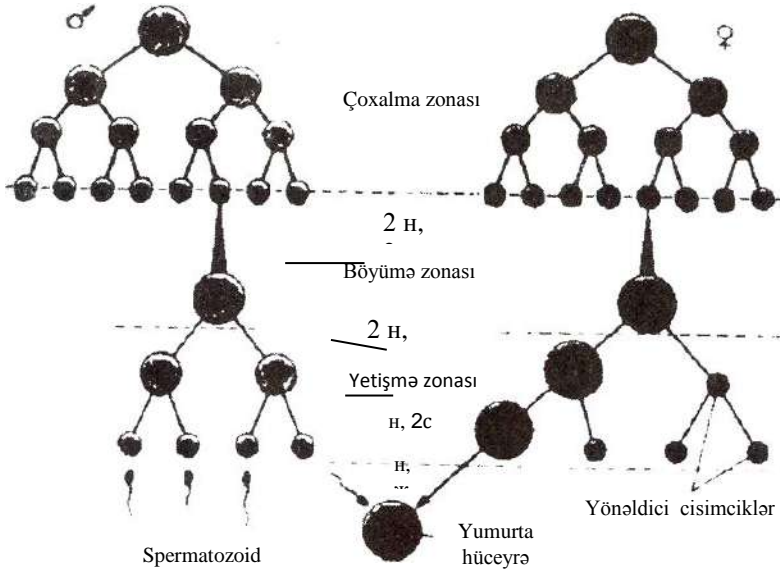
Təbiətdə poliploidlərin yaranması mexanizmini öyrənməklə hazırda müxtəlif kimyəvi maddələrin təsirindən (məs: kolxitsin) süni surətdə bitkilərdə poliploidlik yaratmaq mümkün olmuşdur. Keçmiş SSRİ-də şəkər çuğunduru, qarabaşaq, buğda, çovdar, tut və s. bitkilərinin poliploid formaları alınmış və onlar üzərində aparılan seleksiya işi nəticəsində məhsuldarlığın xeyli artırılmasına nail olmuşlar.

Endomitozun bir növü də iki və çox nüvəliliyin yaranmasıdır. Bu zaman hüceyrədə və xromosomlarda mitozla əlaqədar olan bütün ardıcıl və qanunauyğun dəyişikliklər baş verir, hər qütbədə nüvə əmələ gəlməsi prosesi normal gedir. Lakin sitotomiya prosesi (və ya sitokinez) gecikdiyindən sitoplazma nüvələr ətrafında bölünür və bir hüceyrədə iki nüvə əmələ gəlir. Əgər bu proses bir neçə dəfə təkrar olsa hüceyrədə çox nüvəlilik yaranır. Belə hadisəyə qaraciyərin bəzi parenxim hüceyrələrində, qığırdaq hüceyrələrində və s. rast gəlinir.

REDUKSIÖN BÖLÜNMƏ

Məlumdur ki, canlıların çoxalması, cinsi, qeyri-cinsi, spollar vasitəsilə olur. Bu çoxalma tipləri bir-birindən kəskin surətdə fərqlənilir. Belə ki, spollarla çoxalma zamanı nəsil öz başlanğıcını bir spor (qeyri-cinsi) hüceyrəsindən başlayır, vegetativ çoxalma zamanı nəslə başlanğıcı bir qrup somatik (diploid xromosomlu) hüceyrələr verir. Cinsi çoxalma zamanı isə nəsil öz başlanğıcını xüsusi ixtisaslaşmış cinsi (haploid xromosomlu) hüceyrələrdən alır. Cinsi çoxalma əsasən çox hüceyrəli heyvan və bitki orqanizmlərinə xas olmaqla yanaşı bu yolla ibtidai orqanizmlər də çoxalırlar. Çox hüceyrəli heyvanların ilkin cinsi hüceyrələri bir qayda olaraq rüşeym inkişafının ilk mərhələlərində somatik hüceyrələrdən öz başlanğıcını alır. Sonra inkişafın ilk və son mərhələsində əmələ gəlmələrindən asılı olmayaraq, cinsi vəzilərdə toplanır və beləliklə cinsi vəzilərin başlanğıcı əmələ gəlir. Cinsi vəzilər boru halında olanda onlarda üç zona ayırd etmək olur. Bu zonalar cinsi hüceyrələrin inkişafının üç dövrünə müvafiq gəlir. Erkək fərdlərdə cinsi hüceyrələrin yaranması

və formalaşması hadisəsi spermatogenez, dişilərdə isə oogenez hadisəsi adlanır. Ümumiyyətlə isə bu hadisə qametogenez hadisəsi və ya meyoz prosesi adlanır. Qametogenez prosesində hüceyrələrin inkişafının bir dövrü onların intensiv olaraq mitoz yolla çoxalmasıdır. Bu çoxalma adı mitozdan onunla fərqlənir ki, bölünmə nəticəsində yaranan hüceyrələr başlangıç hüceyrə həcminə çatmadan təkrar bölünürlər. Odur ki, cinsi vəzilərin bu nahiyəsindəki hüceyrələr həcmə kiçik, sayca çox olur və çoxalma zonası adlanırlar (şəkil 62). Bundan sonra hüceyrələr ikinci dövrə-böyümə dövrünə keçir. Cinsi vəzilərin bu nahiyəsindəki hüceyrələr ətraf mühətdən qida maddələrini alır və böyüyürlər. Beləliklə onlar böyümə zonasını əmələ gətirirlər. Erkək fərdlərdə böyümə zonasında olan hüceyrələr 1-ci dərəcəli spermatosit hüceyrələri əmələ gətirirlər. Bu dövrdə hüceyrələr böyüməklə yanaşı yetişmə mərhələsinə keçid üçün bölünməyə də hazırlanırlar.



Şəkil 62. Cinsi hüceyrələrin inkişaf sxemi.

Bundan sonra həmin hüceyrələr bölünərək 2-ci dərəcəli spermatosit hüceyrələrini əmələ gətirirlər. Bundan sonra yetişmənin 2-ci bölünməsi gedir və hər bir 2-ci dərəcəli spermatosit bölünür və

hərəsi 2 spermatid əmələ gətirir. Sonra isə hər bir spermatid formalaşma mərhələsini keçərək spermatozoid hüceyrəsinə çevrilir. Yetişmə mərhələsində olan hüceyrələr bölündükdə onlardakı diploid xromosom sayı 2 dəfə azalır və yetişmə mərhələsindəki spermatidlərdə haploid saylı xromosom olur. Odur ki, bu bölünmə reduksion bölünmə adlanır.

Elə bunun nəticəsi olaraq hər bir spermatozoidə cüt homoloji xromosomlardan ancaq biri düşür. Münasib spermatozoidlərdə DNT miqdarı da somatik hüceyrələrə nisbətən 2 dəfə az olur.

Oogenez prosesi də mahiyyətə spermatogenez prosesinə oxşardır. Lakin bəzi fərqlər vardır. Belə ki, bu zaman böyümə mərhələsindəki hüceyrələrdən hər biri yetişmə zonasına keçid üçün bölündükdə, nüvə materialları tam bərabər olaraq oositlərdə paylanırsa, sitoplazma isə qeyri-bərabər paylanır. Odur ki, 1-ci dərəcəli iki oositdən biri həcmə iri, ikincisi isə kiçik olur. Yetişmənin 2-ci bölünməsində isə iri hüceyrə təkrar bölünərək bir iri və bir kiçik hüceyrə verir, kiçik hüceyrədən isə bölünmə nəticəsində iki kiçik hüceyrə əmələ gəlir. Odur ki, 4 oositdən 3-ü kiçik olur və polyar cisimcik adlanır və mayalanmağa qabil olmur. Biri isə iri olur, formalaşaraq yumurta hüceyrəsinə çevrilir və mayalanmağa qabil olur. Bundan başqa oogenez spermatogenezdən bir də onunla fərqlənir ki, bu zaman böyümə mərhələsindəki hüceyrələr ooqonilər nisbətən yavaş böyüyürlər və bir dərəcəli ovosit hüceyrələrinə çevrilirlər, böyümə dövründə bunlara daha çox vaxt sərf olunur və böyümə dövrü özü iki mərhələyə ayrılır: kiçik böyümə dövrü və böyük böyümə dövrü. Böyük böyümə dövründə yumurta hüceyrəsi min dəfələrlə böyüyür və bu zaman meyozun birinci profazası keçir.

Reduksion bölünmə hadisəsi spermatosit və oosit hüceyrələrində iki dəfə ardıcıl olaraq gedir. Bu bölünmə mitozdan bir sıra xüsusiyyətlərinə görə fərqlənir (şəkil 63). Əvvəlcə iki dəfə ardıcıl gedən reduksion bölünmədə hüceyrələrdə elə qanunauyğun dəyişikliklər gedir ki, onlar cinsi hüceyrələrin yaranmasına və hər bir cinsi hüceyrələrdə somatik hüceyrədəkindən 2 dəfə az xromosom olmasına gətirib çıxarır. Digər tərəfdən meyoza mitozdan fərqli olaraq genetik materialın rekombinasiyası gedir. Belə ki, homoloji xromosomların müəyyən sahələri arasında mübadilə gedir. (krossinqover), eləcə də meyozun 1 və 2 bölünməsi arasında S mərhələsi olmur. Mitozda hər bölünmədən qabaq interfaza dövrü olur və bu zaman genetik material reduplikasiyaya uğrayır (DNT ikiləşir, zülallar sintez olunur, enerji toplanır və s). Reduksion bölünmə zamanı

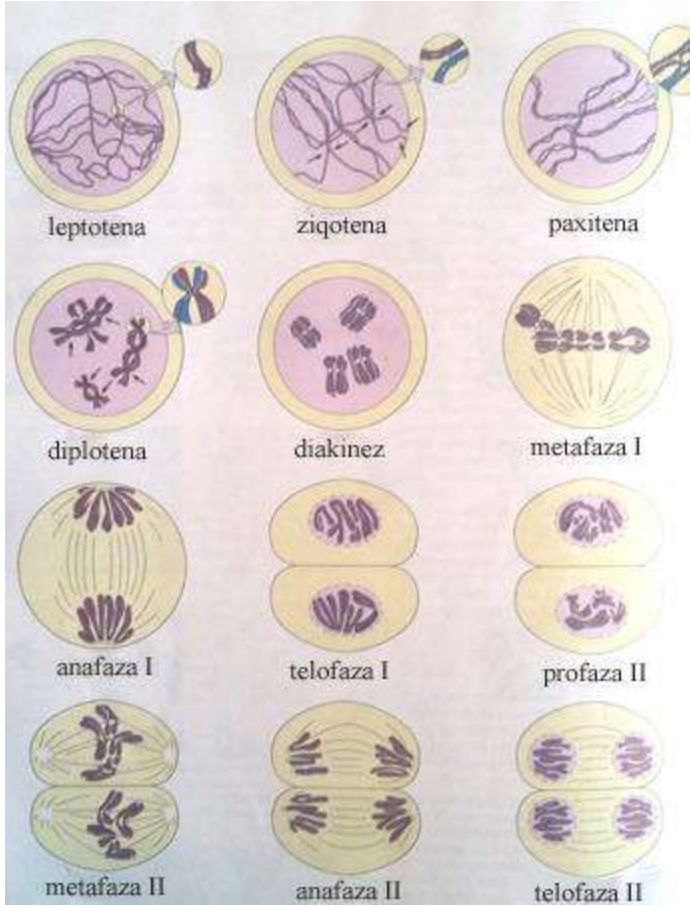
isə genetik material bir dəfə reduplikasiya olur, bölünmə isə iki dəfə təkrar olunur. Elə bunun və reduksion bölünmənin I profazasında homoloji xromosomların konyuqasiyasının nəticəsi olaraq reduksion bölünmə nəticəsində yaranan cinsi hüceyrələrdə xromosom sayı iki dəfə somatik hüceyrələrdəkindən az olur. Lakin reduksion bölünmənin bəzi xüsusiyyətlərində müəyyən dərəcədə mitozla oxşarlıq da vardır. Belə ki, mitozdakı qütblük, bölünmənin mərhələləri (interfaza, metafaza, anafaza və telofaza), xromosomların qütblərə hərəkəti və s. meyozda da müşahidə edilir.

Meyozda bölünmə iki dəfə ardıcıl getdiyi üçün I bölünmədəki mərhələlər I profaza, I metafaza, I anafaza və I telofaza işarə olunur. 2-ci bölünmədə həmin mərhələlər II rəqəmi ilə işarələnir (şəkil 63). Meyozun I profazası həm mitozun profazasından, həm də meyozun II profazasından fərqli və mürəkkəbdir.

Meyozun I profazası özü ayrılıqda 5 ardıcıl mərhələdən ibarətdir: 1. Leptotena, 2. Ziqotena, 3. Paxitena, 4. Diplotena, 5. Diakinez.

Meyozla və ya reduksion bölünməyə daxil olan hüceyrələrdə adi diploid ($2n$) xromosom dəsti olur. Profazadan əvvəl gələn interfazada hüceyrələr G_1 , S, G_2 mərhələlərini keçərək DNT və xromosomu təşkil edən xromatidləri ikiləşir. Sonra onlar I profazanın leptotena mərhələsinə daxil olur, bu mərhələ nazik xromatin saplar mərhələsi də adlanır.

Leptotenada xromosomlar artıq S dövrünün nəticəsi olaraq ikiləşmişdir. Lakin hər xromosomun iki qız xromatiddən ibarət olmasını çox da asanlıqla müşahidə etmək olmur (mitozdan fərqli olaraq). Hələlik leptotenada diploid xromosom sayı mövcud olur. Leptotena mərhələsində xromosomlar üzərində muncuq kimi düzülmiş xromatidlərin sıxılmış sahəsi olan xromomerləri aydın görmək olur. Xromomerlərin sayı, düzülüşü, xromomerarası məsafə hər bir xromosom üçün özünə məxsusdur. Xromomerlərin bu xüsusiyyəti xromosom xəritəsinin tərtib edilməsi və onların sitogenetik cəhətdən analizi üçün əlverişli şərait yaradır. Xromosomlarda xromomerlərin sayı müxtəlif obyektlərdə müxtəlifdir: məs. Tritonun 12 xromosomunda 2,5 min, düyünün 24 xromosomunda 645 dənədir.



Şəkil 63. Meyoz.

Leptotenanın sonunda homoloji xromosomların konyuqasiyası başlayır.

Ziqotena – bu mərhələdə homoloji xromosomlar konyuqasiya edir (artıq S mərhələsini keçmiş və ikiləşmiş). Belə xromosomlar bivalentlər adlanır. Hər bir bivalentdə 4 xromatid olur. Beləliklə, bivalentin sayı haploid xromosom dəstinə bərabər olur. Xromosomların bu cür cütləşməsi **paxitena** mərhələsində daha aydın görünür. Ziqotena mərhələsi xromosom sayının iki dəfə azalmasının

əsasını qoyur. Bu prosesdə homoloqların bir-birini necə tapması mexanizmi hələ də dəqiq məlum deyil. Doğrudan da necə olur ki, bütöv bir xromosom dəstində yanaşı, qonşu xromosomlar bir-birilə konyuqasiya etmir, ancaq hər bir xromosom öz spesifikliyinə uyğun olaraq xromosomu seçir və onunla konyuqasiya edir.

Son zamanlar zanbaqkimilərin meyoza prosesinin öyrənilməsi zamanı məlum olmuşdur ki, bu zaman ziqotena mərhələsində hüceyrədəki DNT-nin 0,3 faizi sintez olur, əgər mitoz prosesində hüceyrənin bütün DNT-si interfazada sintez olunursa, meyoza isə 0,3 faiz xüsusi Q-S nukleotidləri ilə zəngin olan DNT sintez olunur. Bu DNT-L-DNT adlanır və öyrənməşlər ki, hər homoloji xromosomun xüsusi sahələrində L-DNT yerləşmiş olduğundan həmin sahələr sanki bir-birini tanıyır, seçir və o sahələrlə də konyuqasiya edirlər. Bir müddətdən sonra xromosomlar başqa strukturla bir-birilə birləşir ki, buna sinaptemal kompleks deyilir. Homoloqların birləşməsi əvvəlcə sentromer nahiyəsində baş verir, sonra isə xromosomun bütün boyunu əhatə edir. Sinaptemal kompleksin xromosomların bir-birinə birləşdirilməsini paltarlarda istifadə edilən «zəncirbəndə» bənzətmək olar. Belə ki, iki xromosom sapı bir xromosom sapda birləşir.

Sinaptemal kompleksə bütün eukariotlarda, ibtidailərdə, yosunlarda, ibtidai və ali göbələklərdə, ali bitki və heyvanlarda rast gəlinir.

Paxitena – bu mərhələ yoğun saplar mərhələsi adlanır. Çünki ziqotenanın nəticəsi olaraq xromosomlar bir tərəfdən konyuqasiya nəticəsində qalınlaşmış, digər tərəfdən isə müəyyən qədər spirallaşma nəticəsi olaraq qısalmışlar. Bu cür qalın paxiten xromosomların sayı haploid sayına uyğundur ($1n$).

Deməli burada da xromatidlər $4n$, DNT-isə hər bir paxiten xromosomundan dörd dəfə çoxdur. Bu mərhələdə meyoza üçün xarakter olan başqa bir proses krossinqover-homoloji xromosomların identik sahələrinin mübadiləsi gedir. Paxitenada morfoloji cəhətdən bu prosesi tutmaq olmur. Lakin sonradan diplotenada onlar ayrıldıqda krossinqover gedən müəyyən nahiyələrdə (xiazma nahiyəsində) əlaqəli qalırlar. Belə hesab edirlər ki, genetik mübadilə elə həmin sahələrdə gedir.

Müəyyənləşdirmişlər ki, paxitenada hüceyrə DNT-nin 0,1 faizi sintez olunur. Bu sintez reparativ xüsusiyyət daşıyır. Belə ki, o,

hüceyrəni DNT ilə zənginləşdirmir, hüceyrədə itmiş DNT-ni bərpa edir.

Paxiten mərhələsində xromosomların transkripsiyası və bəzi xromatidlər fəallaşır ki, bu da xromosom strukturunda müəyyən dəyişikliklər yaranmasına səbəb olur. Bəzi orqanizmlərin oositlərində fırça şəkilli xromosomların yaranması elə bu dəyişikliklərlə əlaqədardır.

Diplotena – iki qat saplar mərhələsi adlanır. Meyozun bu mərhələsində homoloqların bir-birini dəf etməsi başlayır. Lakin bu zaman hər homoloji xromosomun qız xromatidləri bir-birilə birləşmiş vəziyyətdə qalır. Bivalentlər bir-birini dəf etdikdə xromosomların bir-birinə birləşdiyi xiazm sahələri aydın görünür. Bu zaman ancaq bu sahədə sinaptemal kompleksin qalıqları müşahidə edilir. Xromosomların ayrılmış sahələrində isə onlar itir. Xiazmların yerləşməsi və miqdarı müxtəlif növlərdə və xromosomlarda müxtəlif olur. Daha uzun xromosomlarda xiazm da çox olur. Ən qısa xromosomda hər bivalentdə heç olmasa bir xiazm olur.

Diplotena mərhələsində xromosomlar daha da qısılır, qalınlaşır (spirallaşma hesabına), kondensasiyaya uğrayır. Buna görə də hər xromosomun dörd xromatiddən ibarət olması aydın görünür. Bu zaman hər homoloqdan birinin xromatidinin (4 xromatiddən 2-nin) çarpazlaşması aydın görünür.

Diakinez – xiazm sayının azalması ilə bivalentlərin qısalması, nüvəciklərin itməsi ilə xarakterizə olunur. Bivalentlər daha kompakt forma alır. Xromosomlar nüvə qılaflı ilə əlaqəsini itirir. Bu mərhələ hüceyrənin ikinci bölünməsinə keçid adlanır. Bundan sonra I metafaza başlayır. Bu zaman bivalentlər metafazaya xas olaraq ekvatorada düzülürlər.

I anafazada xromosomlar bir-birindən ayrılır. Lakin bu zaman mitozdakı kimi qız xromatidər deyil, iki qız xromatiddən ibarət olan hər homoloji xromosomdan biri müvafiq qütbə çəkilir. Homoloqlardan hansının bu və ya digər qütbə çəkilməsi tam və təsadüfi xarakter daşıyır. Belə ki, bu zaman müxtəlif xromosom cütləri istənilən kombinasiyada qütblərə çəkilə bilər. Hər qütbədəki xromosomlar iki xromatiddən ibarət olur. Bundan sonra I telofaza başlayır. Telofazada elə bir əhəmiyyətli dəyişiklik baş vermir. Sadəcə olaraq qütblərdəki xromosomlar despiralizasiyaya uğrayır,

spirallar açılır, xromosomlar öz aydın görkəmini itirir və yumaq formasını alırlar.

I telofazadan sonra qısa interkinez dövrü keçir. Lakin bu zaman DNT sintez olunmadan hüceyrələr 2-ci bölünməyə daxil olurlar. 2-ci bölünmə morfoloji xüsusiyyətlərinə və mərhələlərinin ardıcılığına görə mitozdan fərqlənir. Sentromer nahiyələrində birləşmiş qalan qoşa qız xromatidlər (hər yumaqda ayrıca) II profaza, II metafaza, II anafaza və II telofaza mərhələlərini keçərək cinsi hüceyrələrə düşürlər. Beləliklə meyozun II bölünməsində iki xromatidli və 2 s miqdarda DNT-yə malik hüceyrələr ayrılıqda haploid xromosomlu 4 cinsi hüceyrə əmələ gətirir. Erkəklərdə həmin cinsi hüceyrələr spermatozoid, dişilərdə isə yumurta hüceyrəsidir. Həmin hüceyrələrdə hər xromosom bir xromatiddən ibarət olur. Bu hüceyrələrdən hər biri öz genetik konstitusiyası ilə biri digərindən fərqlənir və mayalanma qabiliyyətinə malik olur.

V FƏSİL

HÜCEYRƏNİN DIFFERENSİASİYASI

Orqanizmin funksiyalarının müxtəlifliyi onu təşkil edən hüceyrələrin differensiasiyaya uğramasını tələb edir. Müəyyən tip hüceyrələr müvafiq funksiyaları yerinə yetirməyə uyğunlaşmışlar. Bununla əlaqədar olaraq onların morfolojiyası da dəyişmişdir. Məsələn, sinir hüceyrələri qıcığı qəbul etmək və ona cavab vermək funksiyasına müvafiq olaraq şaxəli forma kəsb etmişlər. Miofibrillərə malik olan əzələ hüceyrələri yığılma və açılma xüsusiyyətini kəsb edir. Hüceyrələrin bu cür struktur və funksiyalarının ixtisaslaşması differensiasiya adlanır. Differensiasiya həmişə ümumilikdən nə isə ixtisaslaşmağa, müxtəlifliyə çevrilməklə əlaqədar olur. Hüceyrə differensiasiyası fasiləsiz olaraq orqanizmin inkişafının bütün mərhələlərində baş verir. Lakin onun maksimum sürəti rüşeymin inkişafı dövründə müşahidə edilir.

Əksər orqanizmlər cinsi yolla çoxalırlar. Çoxhüceyrəli heyvan və bitki orqanizmləri cinsi çoxalma zamanı bir mayalanmış yumurta hüceyrəsindən-ziqotdan, vegetativ çoxalma zamanı bir qrup oxşar hüceyrələrdən, sporlarla çoxalma zamanı isə bir somatik hüceyrədən inkişaf edirlər. İstər bir hüceyrədən, istərsə də bir qrup hüceyrədən inkişaf nəticəsində çox müxtəlif hüceyrələrdən təşkil olunmuş mürəkkəb orqanizm əmələ gəlir. Yeni anadan olan uşağın bədənində $2 \cdot 10^{23}$ hüceyrə olur. Həmin hüceyrələr sonradan öz quruluş və xüsusiyyətlərini saxlayan müxtəlif tip hüceyrələr əmələ gətirirlər (normal insanın bədənində 220 müxtəlif tip hüceyrələr var). Eyni tipli hüceyrələrdən fərdi inkişaf prosesində quruluş və funksiyasına görə fərqlənən çox müxtəlif hüceyrələrin əmələ gəlməsi prosesi differensiasiya adlanır. Differensiasiya nəticəsində hüceyrələrdə baş verən dəyişikliklər çoxalma zamanı nəslə ötürülür. Deməli belə dəyişikliklər irsən möhkəmləndirilmiş dəyişkənliklərdir.

İrsi maddənin xromosomda yerləşməsinə əsas götürən A.Veysman hesab edirdi ki, hüceyrələrin differensiasiyası irsi maddələrin mitoz dövründə qeyri-bərabər paylanmasıdır. Bu nəzəriyyəyə əsasən müxtəlif tip hüceyrələr differensiasiya zamanı onların inkişafını, quruluşunu, funksiyasını müəyyənləşdirən

müxtəlif determinantlar və ya irsiyyət vahidləri saxlayırlar. Lakin amfibilərin inkişafının ilk dövrlərində ziqotanın paralanması zamanı aparılan tədqiqatlar nüvələrin eyni tipli olmasını isbat edir. Məs: Şpeman mayalanmış yumurta hüceyrəsini sapla ortadan ehl bölmüşdür ki, nüvə hüceyrənin bir yarısında qalmış, digər yarısına isə ancaq sitoplazma düşmüşdür. Bu zaman nüvə olan hissə bölünməyə başlamış, nüvə olmayan hissə isə bölünməmişdir. Hüceyrənin nüvəli və nüvəsiz hissələri arasında nazik sitoplazmatik körpü əmələ gəlmişdir. 4-cü bölünmədən sonra 16 nüvə əmələ gələndə onlardan biri sitoplazmatik körpü vasitəsilə nüvəsiz hissəyə keçmişdir. Bundan sonra həmin hissə də bölünməyə başlamış və ondan tam həyati qabiliyyətə malik sürfə əmələ gəlmişdir. Kinq və Briqqs amfibilərdə nüvə köçürülməsi metodikasını işləyib hazırlamışlar. Bu metodika nüvə inkişafının nisbətən sonrakı mərhələsində onun potensialını izah etməyə imkan vermişdir. Yumurta hüceyrəsinin nüvəsi şüşə iynə ilə hüceyrədən çıxarılıb yerinə pipetka vasitəsilə nisbətən sonrakı inkişaf mərhələsində olan diploid nüvə keçirilmişdir. Blastulanın son mərhələsində olan nüvənin köçürülməsi zamanı əksər yumurta hüceyrələri ancaq blastula mərhələsinə qədər inkişaf etmiş, bir sıra hallarda isə normal sürfə əmələ gətirmişlər. Bəzi müəlliflər amfibilinin nüvəsi çıxarılmış yumurta hüceyrəsinə göz qədəhinin neyrula hüceyrələrini, bağırsağ və böyrək hüceyrələrini köçürdükdə normal fərd almağa nail olmuşlar. Lakin nüvənin köçürülməsi ilə əlaqədar olan bütün təcrübələrdə yumurta hüceyrəsi ya blastula mərhələsinə qədər inkişaf etmiş ya da sürfələrin müəyyən hissəsi anormal olmuşdur. Bu hadisənin səbəbini izah etmək üçün bir blastuladan bir neçə yumurta hüceyrəsinə nüvə köçürülmüşdür. Onların bəzilərindən normal sürfələr inkişaf etmiş, müəyyən qismi anormal olmuş, digərləri isə, ancaq blastula mərhələsinə qədər inkişaf etmişlər. Bu zaman məlum olmuşdur ki, nüvənin yumurta hüceyrəsinin inkişafını müəyyən mərhələyə qədər idarə edə bilməsi xüsusiyyəti seriya ilə nüvə köçürülməsi təcrübələrində də özünü göstərir. Yəni bu xüsusiyyət hər hansı genetik amillərlə əlaqədardır. Sonralar məlum olmuşdur ki, o nüvələr ki, yumurta hüceyrəsinin inkişafını ancaq blastula mərhələsinə qədər idarə edir, onlarda xeyli xromosom dəyişkənliklərinə rast gəlinir. Anormal sürfələrdə nisbətən ondan az

xromosom dəyişkənlikləri müşahidə olunur. Bu cür xromosom dəyişkənlikləri yəqin ki, yumurta hüceyrəsinin ona köçürülmüş nüvəyə olan təsirindən yaranmışdır. Lakin bu cür dəyişkənlik yumurta hüceyrəsinin blastula mərhələsinə qədər inkişafına mane olmamışdır.

Deməli bütün yuxarıda deyilənlərdən belə nəticə çıxır ki, somatik hüceyrələrin nüvələri nəinki aid olduğu orqanizmin bütün genetik informasiyasını özündə saxlayır, həmçinin normal fərdi inkişafı təmin etmək potensial imkanına da malikdir.

Ali orqanizmlərin orqan və toxumalarını əmələ gətirən hüceyrələr sitoplazmanın quruluşu və fizioloji xüsusiyyətləri ilə bir-birindən fərqlənirlər. Bəzi epitel hüceyrələrində eləcə də birləşdirici toxumanın bəzi hüceyrələrində sitoplazma rüşeym hüceyrələrinin xüsusiyyətlərini özündə saxlayır. Bu hüceyrələr rüşeym hüceyrələrindən suyun müəyyən hissəsini itirməsi və yapışqanlığının çoxalması ilə fərqlənirlər. Başqa hüceyrələrin differensiasiyası zamanı isə sitoplazmada daha dərin kimyəvi və quruluş dəyişiklikləri müşahidə edilir. Bu dəyişikliklər hüceyrənin müəyyən spesifik funksiyasına uyğun gəlir. Adətən onlar daimi olub hüceyrənin bütün həyat fəaliyyəti prosesində mövcud olurlar ki, bununla da paraplazmadan (törəmələrdən) fərqlənirlər. Differensiasiyaya uğramış strukturları hüceyrənin əsas komponentlərinin məsələn: sitoplazmatik membranının, hüceyrə matriksinin orqanoidlərinin spesifik adaptasiyası və ya modifikasiyası kimi qəbul etmək olar. Çox halda differensiasiya hüceyrə matriksində baş verir. Məs: əzələ hüceyrələrində miofibrillər və miofilamentlər, neyronlarda neyrofibrillər və neyrofilamentlər, epitel hüceyrələrində tonofibrillər və tonofilamentlər. Misal olaraq tonofibrillərin differensiasiyasını nəzərdən keçirək. Epiteli hüceyrələrində olan fibrilyar strukturlar hüceyrələrin adqəziyası (yapışması) və epitel hüceyrələrinin mexaniki funksiyalarına uyğunlaşmışlar.

Tonofibrillər xüsusi mexaniki funksiya daşıyan fibril-zülalı keratindən təşkil olmuşdur. Onlar epitelinin bəzi törəmələrinin (tük, dəri, dırnaq) əsas kütləsini təşkil edir. Belə epitel hüceyrələrində sitoplazma matriksinin əsas hissəsi nazik sapvari komponent-keratin fibrillərindən əmələ gəlmişdir. Matriksin digər hissəsini isə az miqdar endoplazmatik tor və ribosomlar təşkil edir. Keratinləşmə və

ya buynuzlaşma adlanan bu cür differensiasiya prosesi epiteli toxumasının dərin qatlarından periferik qat hüceyrələri istiqamətində baş verib, fasiləsiz olaraq fəal sitoplazma həcmnin azalması ilə müşayiət olunur. Belə hüceyrələrdə azacıq endoplazmatik tor sahəsi və bir neçə mitoxondri qalır.

Keratin fibrilləri hüceyrənin uzunluğu xüsusi cərgələrlə yerləşir, hüceyrənin mexaniki qüvvələri ilə müəyyənləşir və həmin toxumaya öz təsirini göstərir. Bu xüsusilə hüceyrənin bazal hissəsində desmosomlara bənzərən xüsusi qalınlaşmalar şəklində gözə çarpmır. Elə burada hüceyrənin bazal hissəsində keratin fibrillər hüceyrənin xarici membranını qalınlaşdırır. Bu strukturlar epiteli hüceyrəsinin ona yaxın birləşdirici toxumaya adgeziyasını təmin edir. Patoloji proseslərdə və ya eksperimental olaraq adgeziya kəskin surətdə dəyişir. Məs: yaralanma zamanı qalınlaşmış sahələr itir, bununla əlaqədar olaraq epiteli hüceyrəsi hərəkət qabiliyyəti kəsb edir. Yara sağalanda qalınlaşmalar yenidən bərpa olunur. Differensiasiyaya təmiz sitoloji cəhətdən yanaşsaq o zaman differensiasiyaya hüceyrələrin mövcud və potensial funksiyalarının ixtisaslaşmasını təmin edən proses kimi baxmaq lazımdır. Hüceyrələr differensiasiyaya uğradıqca hər hansı spesifik funksiyanın yerinə yetirilməsinə adaptiv uyğunlaşırlar, bu halda onlar digər vəzifələri yerinə yetirmək funksiyalarını itirirlər. Bəzi hallarda differensiasiya müvəqqəti və dönən olur. Belə differensiasiyaya modulyasiya deyilir. Digər halda isə o, sabit və dönməyən olur. Bir qayda olaraq differensiasiya interfaza mərhələsində və ya bölünmələr arasındakı dövrdə (sinir hüceyrələrində) yaxud bölünmə tamam dayanandan sonra baş verir. Rüşeymin sinir lövhəsinin differensiasiyaya uğramış hüceyrələrindən yaranan neyroblastlar differensiasiyaya uğradıqdan sonra nəinki yüksək dərəcədə ixtisaslaşırlar, həm də bölünmə qabiliyyətini itirirlər. Lakin yaşlı orqanizmdə elə hüceyrələr var ki, nəinki zəif differensiasiyaya uğramışlar, hətta müəyyən şəraitdə başqa tipli hüceyrələrə də çevrilə bilirlər. Məsələn: qanyaradıcı üzvlərin retikulyar hüceyrələri qan hüceyrələrinə və birləşdirici toxumanın müxtəlif hüceyrələrinə başlanğıc verirlər. Buradan məlum olur ki, hüceyrələr differensiasiyaya uğradıqda tədricən inkişaf potensialını itirə bilirlər.

HÜCEYRƏLƏRİN PATOLOGİYASI

İstər ayrı-ayrı hüceyrələr, istərsə də çox hüceyrəli orqanizmlər müxtəlif amillərin təsirinə məruz qaldıqda onlarda struktur, funksional dəyişkənliklər, həyati funksiyaların dəyişkənlikləri patologiya baş verir. Tək hüceyrəli orqanizmlərin patoloji dəyişkənlikləri zamanı hüceyrə strukturlarının zədələnməsi dərəcəsindən asılı olaraq ya hüceyrə (orqanizm) ölür ya da zədələnmə ilə mübarizədə həyatını bərpa edə bilər. Çoxhüceyrəli orqanizmdə isə bir sıra səbəblərdən bir qrup hüceyrə zədələnir. Həmin hüceyrələrin zədələnməsi əlavə bir sıra digər funksional pozulmaların yaranmasına səbəb olur, onlar isə öz növbəsində digər hüceyrələrin zədələnməsinə səbəb olur ki, beləliklə bütöv orqanizm xəstələnir, xeyli hüceyrə və toxuma sistem halında patoloji dəyişənliyə uğrayır. Başqa sözlə desək çoxhüceyrəli orqanizmin patoloji dəyişənliyinin əsasında hüceyrə və ya bir qrup hüceyrənin zədələnməsi durur. Bu ideyanı ilk dəfə R.Virxov «hüceyrə patologiyası» adlı məşhur kitabında vermişdir. Doğrudan da əgər biz geniş yayılmış şəkəli diabet xəstəliyinin patogenezinə nəzər salsaq o zaman həmin xəstəliyin ilkin hüceyrə strukturlarının pozulması və ondan irəli gələn hüceyrə və orqan strukturlarının pozulmasının nəticəsi olduğunu görürük. Bu xəstəlik hiperqlikemiya qanda şəkərin miqdarının artması ilə xarakterizə olunur. Qanda şəkərin miqdarının artması bir sıra qaraciyər, böyrək, damar sistemi hüceyrələrinin patoloji dəyişkənlikləri ilə əlaqədardır. Bu prosesdə əvvəlcə mədəaltı vəzinin Lanqenhans adacıqlarının insulin sintez edən β hüceyrələri patoloji dəyişkənliklərə uğrayır. Belə hüceyrələrdə polipeptid təbiətli hormon saxlayan β - sekretor qranullarının miqdarı kəskin surətdə azalır. Deməli bu cür ağır xəstəliyin başlanması və sonrakı gedişi hüceyrədə xüsusi zülalın sintezinin və onun hüceyrədən çıxarılması prosesinin pozulmasıdır (bunun səbəbi isə çox müxtəlif amillər ola bilər). Məlum olduğu kimi hüceyrədə müxtəlif patoloji proseslərin öyrənilməsinin çox böyük tətbiqi əhəmiyyəti vardır. Çünki bu proseslər bilavasitə tibb ilə əlaqədardır. Digər tərəfdən hüceyrədə patoloji proseslərin yaranması, onların inkişafı mexanizminin öyrənilməsi, hüceyrələrin reparasiya qabiliyyətinin öyrənilməsi ümumbioloji əhəmiyyətə malikdir. Hüceyrə vahid, kompleks,

inteqral sistemdir ki, bu sistemdə ayrı-ayrı funksiyalar qarşılıqlı əlaqə və vəhdətdə olub, biri digəri ilə balanslaşdırılmışdır. Ona görə hüceyrə metabolizminin ayrı-ayrı mərhələlərinin metabolizm zəncirindən çıxması ya ehtiyat mənbələrinin işə düşməsinə, ya da patoloji proseslərin inkişafına səbəb olur. Məs: əgər Na-K-asılı ATF-fermentinin fəallığını inqibirləşdirməklə hüceyrə membranının keçiriciliyini pozarıqsa bu zaman sitoplazmanın ion tərkibi kəskin surətdə dəyişər, o da öz növbəsində sitoplazmanın strukturunun, o cümlədən mitoxondrilərin, nüvənin, vakuolların və s. dəyişməsinə səbəb olar. ATF çatışmazlığına səbəb olan mitoxondrilərin ilkin funksiyalarının pozulması mütləq hüceyrə membranının keçiriciliyinin dəyişməsinə, hüceyrədə enerji tələb edən proseslərin sönməsinə səbəb olur. Əgər zülal sintezini seçiciliklə pozsaq bu zaman RNT və DNT sintezi sönər, fermentlərin və struktur zülalların çatışmazlığından mitoxondrilərin fəallığı azalar, sonra isə artıq bizə məlum olan yolla membranın keçiriciliyi dəyişər, hüceyrə şişər və s. Digər sözlə ilkin, ümumi hüceyrə funksiyalarından birinin pozulması mütləq bir-birindən asılı olan hüceyrədaxili funksiyalar zəncirinin pozulmasına səbəb olar. Zədələnmə intensivliyindən, zədələndirici faktorun təsir müddətindən və xüsusiyyətindən asılı olaraq hüceyrənin taleyi müxtəlif ola bilər. Bu cür zədələnmələr nəticəsində dəyişilmiş hüceyrələr zədələndirici amillərə uyğunlaşa bilər, adaptasiya edər, zədələri bərpa edə bilər, zədələndirici amilin təsiri götürüldükdən sonra yenidən fəallaşa bilər (reaktivasiya), ya da geri dönməyən dəyişkənliklərə uğrayıb məhv ola bilər. Odur ki, bu halda hüceyrənin morfoloji və funksional vəziyyəti çox müxtəlif olub hər hüceyrə üçün özünə məxsusdur. Qeyd etmək lazımdır ki, çoxhüceyrəli orqanizmlərdə bir sıra hüceyrələrin patoloji dəyişkənliyə uğrayıb ölməsi sağlam orqanizmdə normal proseslərin gedisini təmin edir. Məs: heç bir xarici təsir olmadan labil (yeniləşən) toxuma populyasiyasının hüceyrələri daima dəyişir və ölürlər. Buna misal olaraq qan hüceyrələrini, örtük epitelisi, bağırsaq epitelisi hüceyrələrini və s. göstərmək olar. Bu zaman bu və ya digər hüceyrə funksiyalarının proqramlaşdırılmış pozulması halları baş verir ki, o da öz növbəsində hüceyrənin məhvinə səbəb olur. Məs: siçanların bağırsaq epitelisi hüceyrələrinin çoxalması zonasından mikrotüküklərə miqrasiyasından sonra nuklein turşularının sintezi pozulur. Bu zaman hüceyrələrin yaşaması və zülal sintez etməsi

prosesi hələ miqrasiyaya qədər sintez olunmuş matriks və ribosom hesabına gedir. Hüceyrələr mikrotüküklərə, miqrasiya etdikcə onlarda zülal sintezi zəifləyir və uc hissədəki hüceyrələrdə artıq patoloji proseslər baş verir: vakuolyar sistem, lizosomların fəallığı, mitoxondri strukturu və s. pozulur. Nəticədə hüceyrə ölür və lizisə uğrayır (həll olur). Müvəqqəti orqanların yaranmasında iştirak edən hüceyrələrin çoxu rüşeymin inkişafı prosesində məhv olur. Çömçəquyuğun quyruq hüceyrələri deyilənlərə əyani misaldır.

Müxtəlif hüceyrələrə xarici zədələyici amillərin: temperatur, şüa enerjisi, təzyiq, hüceyrə metabolizminin müxtəlif mərhələlərinin inhibitor məhsulları, antibiotiklər və s. təsiri daha yaxşı öyrənilmişdir. Məlum olmuşdur ki, müxtəlif hüceyrələr geri dönən zədələnmələrə spesifik olmayan məhdud miqdar dəyişkənliklərlə cavab verir. Məs: işıq mikroskopunda canlı hüceyrələrə təsir edən amilin təbiətindən asılı olmayaraq işığın səpələnməsi müşahidə edilir ki, bu da öz növbəsində sitoplazmatik vahidlərin (məs: vakuolların) ölçüsünün və onların fraqmentasiyası nəticəsi olaraq sayının artması hesabına baş verir. Zədələnməyə qarşı ümumhüceyrə xarakter reaksiyalarından biri müxtəlif rəngləyiciləri toplamaq xüsusiyyətidir. Məs: normal hüceyrələr hüceyrəsiz mühitdən vital rəngləyiciləri-aşağı qatılıqlı neytral qırmızı və ya metil göyünü mənimsəməsi və sonra onları qranulalar halında toplaması ilə fərqlənilir. Bu cür vital rəngləyicilər sitoplazmada toplanır, nüvə isə rəngsiz qalır. Lakin hüceyrələrə bir çox fiziki amillərlə məs: temperaturla və ya kimyəvi maddələrlə (mühitin pH-nı dəyişməklə, spirt və ya digər denaturasiya edən maddələrlə) təsir etdikdə qranula əmələ gəlmə prosesi pozulur. Sitoplazma və nüvə diffuz olaraq hüceyrəyə daxil olan rəngləyici ilə rənglənir. Əgər amilin təsiri geri dönəndirsə onda onun hüceyrədən kənar edilməsi yenidən rəngləyicinin qranulalar şəklində toplanmasına səbəb olur. Bu cür müşahidələr belə nəticəyə gəlməyə imkan verir ki, zədələnmənin bu cür morfofunksional göstəriciləri hüceyrənin tipindən və təsir edən amilin təbiətindən asılı olmayaraq stereotip olaraq meydana gəlir. Müxtəlif zədələndirici amillərə qarşı hüceyrələrin bu cür monoton qeyri-spesifik xarakterli cavab reaksiyaları göstərir ki, onlarda oxşar cavabların inkişafını təmin edən ümumi proseslər mövcuddur. Bu zaman adətən hüceyrədə oksidləşdirici fosforlaşma prosesləri zəifləyir. ATF sintezi dayanır, oksigenə olan tələbat artır. Zədələnmiş hüceyrələr qlikolitik

proseslərin artması, ATF miqdarının azalması, proteolizinin fəallaşması ilə xarakterizə olunur. Morfoloji cəhətdən hüceyrə komponentlərinin reaksiyaları da müxtəliflik təşkil etmir. Belə ki, nüvədə sintetik proseslərin aşağı düşməsinə səbəb olan xromatinin kondensasiyası ən çox rast gələn dəyişkənlikdir. Hüceyrə məhv olanda xromatin koaqulyasiyaya uğrayır, nüvə daxilində kobud aqreqat halında toplanır (piknoz), çox vaxt nüvənin yığılmasına (karioreksis) və ya əriməsinə (kariolizis) səbəb olur.

r-RNT-si sintezi pozulanda nüvəcik yığışır, qranulalarını itirir, fraqmentlərə parçalanır və ya içərisində sıxlığı azalan «boşluqlar» əmələ gəlir. Ribosomların yetişməsi pozulduqda isə nüvəcik iriləşir, lakin içərisində, ribosom olmur. Nüvə qlafının ən çox rast gələn dəyişikliyi perinuklear sahənin şişməsi, nüvə qılafi sərhədlərinin qıvrılmasıdır ki, bu da çox vaxt piknozla uyğun gəlir. Hüceyrələr zədələnərkən ilk əmələ gələn dəyişikliklərdən biri hüceyrənin şar forması almasını, çıxıntılarının və mikrotüküklərinin itməsini göstərmək olar. Bir qədər sonra isə əksinə plazmatik membranın dəyişilməsi, normal hüceyrələrdə olmayan müxtəlif çıxıntıların əmələ gəlməsi və ya kiçik qovucuqların əmələ gəlməsi müşahidə edilir. Oksidləşdirici fosforlaşma proseslərinin pozulmasının ilk mərhələlərində mitoxondri matriksinin sıxılması membranlararası məsafənin genişlənməsi müşahidə edilir. Sonradan mitoxondrinin bu cür reaksiyası onun şişməsi ilə əvəz olunur. Bu zaman mitoxondri yumru (sferik) forma alır və ölçüsü böyüyür, matriks şəffaflaşır. Mitoxondrinin şişməsi kristlərin ölçüsü və sayının azalması ilə müşayiət olunur. Mitoxondrinin geri dönməz dəyişkənliyi zamanı isə membran parçalanır, matriks hialoplazma ilə qarışır. Endoplazmatik retikulum sistemi ayrı-ayrı kiçik vakuollar və boşluqlara parçalanır. Dənəvər retikulum üzərində ribosomların miqdarı azalır ki, bu da zülal sintezinin azalmasına səbəb olur. Bəzi hallarda endoplazmatik retikulum üzərində boşluqların genişlənməsinə səbəb olan təbiəti müəyyən olunmayan maddə toplanır. Görünür bu hadisə endoplazmatik retikulum üzərindəki hazır maddələrin, Holci aparatı vakuollarına ötürülməsi prosesinin pozulması nəticəsi olaraq yaranır. Bu zaman Holci aparatının çənləri də genişlənə bilər və ya parçalanır, onların daxilində bəzən Holci aparatının sintez etdiyi sekretlər toplanır.

Hüceyrələrin zədələnməsi zamanı onlarda mitotik aktivlik kəskin surətdə azalır. Onlar meyozun müxtəlif mərhələlərinin gecikməsi, xüsusilə mitotik aparatın pozulması nəticəsi olaraq yaranır, mitotik zəhər olan kolxitsin vasitəsilə mitotik aparatı dağıtmaqla və ya plazmatik membranın keçiriciliyini artırmaqla da (xarici mühitin hipoteniyası ilə) mitozu süni surətdə dayandırmaq mümkündür. Maraqlı burasıdır ki, hüceyrə komponentlərinin bu cür ayrı-ayrı submikroskopik dəyişkənlikləri hüceyrələrin təbiətindən və zədələndirici faktorların alternativliyindən asılı olmadan bir-birinə oxşar ola bilər. Məs: mitoxondrilərin və sitoplazma vakuollarının şişməsi qaraciyər hüceyrələrində müxtəlif zəhərlənmələr zamanı müşahidə olunur. Buna oxşar dəyişkənliklər ürək infaktı zamanı və ya kəskin oksigen çatışmazlığı zamanı da müşahidə edilir.

Zədələnməyə qarşı hüceyrələrin bu cür oxşar cavabları belə mülahizə etməyə imkan verir ki, canlı protoplazmanın reaksiyaları əsasında hansısa vahid molekulyar mexanizm durur. Müxtəlif amillərin təsirindən sitoplazmanın geri dönməyə spesifik olmayan dəyişkənlikləri «paranekroz» termini ilə adlandırılmışdır. Güman edirlər ki, paranekrotik reaksiyaların əsasında hüceyrədaxili zülalların denaturasiyası durur. Hüceyrələrin zədələnməsi zamanı zülalların ikinci, üçüncü strukturu pozulur. Onlar nativ vəziyyətdən denaturasiya vəziyyətinə keçir ki, bu da öz növbəsində zülalın konfigurasiyasının dəyişməsinə, onların fiziki və kimyəvi xüsusiyyətlərinin pozulmasına səbəb olur. (Nasonov və Aleksandrovun denaturasiya nəzəriyyəsi, 1940). Bu nəzəriyyə ilə spesifik olmayan zədələndirici amillərə məs: temperaturun, mühitin pH-nın və s. dəyişməsinə hüceyrələrin göstərdiyi reaksiyanı yaxşı izah etmək mümkün olur. Mənfi amilin təsiri götürüldükdən sonra hüceyrədə patoloji proseslər dayanır. Əgər hüceyrənin zədələnməsi çox dərin deyilsə o zaman hüceyrədə reparasiya prosesləri gedə bilər və hüceyrə normal funksional vəziyyətinə qayıda bilər. Belə ki, çox hallarda endoplazmatik retikulumun fraqmentlərə parçalanması və mitoxondrilərin şişməsi geri dönməyə imkan verir. Hüceyrədə bu proseslərin geri dönməsinə normal vəziyyətin bərpasına çox vaxt hüceyrə regenerasiyası deyilir. Təəssüf ki, ayrı-ayrı hüceyrə komponentlərinin bərpa olması prosesi tam izlənməmişdir. Odur ki, strukturlarını bərpa edən hüceyrələrdə mitoxondri strukturlarının bərpasının dəyişilmiş mitoxondrilərin

normallaşması və ya intakt mitoxondrilərin bölünməsi hesabına getməsinə söyləmək çətindir. Bu başqa orqanoidlərə də aiddir.

Hüceyrənin bütün xüsusiyyətləri qismən bərpa olduqda o, qeyri tam reparasiya adlanır. Qeyri tam reparasiya zamanı zədələndirici amilin təsiri götürüldükdən sonra hüceyrə bir sıra xüsusiyyətlərini bərpa edərsə də bir müddətdən sonra məhv olur. Xüsusilə bunu nüvənin zədələnməsi zamanı müşahidə etmək mümkündür. Məs: ultrabənövşəyi şüalarla təsir etdikdən sonra bəzi infuzorlar öz hərəkət funksiyasını bərpa edir, onlarda kirpiklər, həzm vakuolları normal işləyir, onlar qidanı qəbul edir, lakin bir müddətdən sonra nüvə strukturlarının zədələnməsi nəticəsi olaraq məhv olurlar.

Geri dönməyən zədələnmələr zamanı hüceyrələr məhv olur. Hüceyrənin ölümü vaxtını dəqiq təyin etmək çətindir. Çünki ölüm ani hadisə olmayıb, müəyyən bir prosesdir. Geri dönməyən zədələnmələr zamanı bir sıra ardıcıl proseslər onun dağılmasına səbəb olur. Hüceyrələrin ilkin zədələnmələri zamanı onlar geri dönməyə dəyişikliklərə oxşayır, fərqi ondan ibarətdir ki, zədələndirici amillərin təsiri götürüldükdən sonra o dəyişikliklər bərpa olmur, əksinə progressivləşir.

Hüceyrələrin vital rəngləyicilərlə diffuz rənglənməsi onların bu vəziyyətini göstərən ən yaxşı misaldır. Hüceyrələrin ölməsi zamanı hüceyrədaxili hidrolitik fermentlər fəallaşır. Onlar zülalaları, lipidləri və s. parçalayır, bu zaman hüceyrədaxili membranlar, o cümlədən lizosomların membranı əriyir. Bütün bunlar avtolizə – hüceyrələrin öz-özünü həzm etməsinə səbəb olur ki, bu da artıq ölümlə əlaqədar olan dəyişikliklərdir. Hüceyrə səviyyəsində patoloji proseslər təkcə destruksiya (strukturun pozulması), hüceyrələrin dağılması ilə əlaqədar olan hadisələr deyil. Hüceyrə patologiyasının digər səviyyəsi tənzimlənmə proseslərinin dəyişilməsi, mübadilə proseslərinin tənziminin pozulması nəticəsi olaraq müxtəlif maddələrin hüceyrədə toplanması nəticəsi olaraq yaranır. Yağ mübadiləsinin pozulması nəticəsində sitoplazmada yağ törəmələri toplanır. Yağın patoloji toplanmasının bir forması da yağ infiltrasiyasıdır ki, bu zaman hüceyrə yağı xarici mühitdən mənimsəyir, lakin ixrac etmək funksiyası pozulur, odur ki, yağ damlaları sitoplazmaya toplanır. Çox vaxt patoloji dəyişilmiş hüceyrələrin sitoplazmasında lipoproteid təbiətli komplekslər toplusu

yığılır ki, bu da ya konsentrik dairələr formalı, ya da bir-birinin üstünə yığılmış halda (qatlı formada) müşahidə olunur. Tənzimləmə proseslərinin pozulması nəticəsi olaraq qlikogenin hüceyrədə toplanmasını göstərmək olar ki, bu da çox vaxt qlükoza-6 fosfatın çatışmaması ilə əlaqədardır. Həmçinin patoloji dəyişilmiş hüceyrələrdə piqment qalıqları toplanması da müşahidə edilir. Tənzimlənmə proseslərinin pozulması nəticəsi olaraq hüceyrələrin differensiasiyası pozula bilər ki, bu da öz növbəsində şiş hüceyrələrinin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Şiş hüceyrələri qeyri-məhdud miqdarda çoxalmaqla, differensiasiya səviyyəsinin pozulması ilə hüceyrələrin morfoloji cəhətdən dəyişməsilə, nizamlayıcı proseslərdən nisbi müxtariyyət qabiliyyəti qazanması ilə və metastaz verməsi ilə xarakterizə olunurlar.

Şiş hüceyrələrinin ən xarakter əlaməti odur ki, onlarda bölünməyə məhdudiyət olmur. Şiş hüceyrələrinin bölünmə sürəti normal hüceyrələrin bölünmə sürətindən kənara çıxmır. Lakin bir qayda olaraq differensiasiyası, ixtisaslaşması aşağı səviyyəli olur. Şiş hüceyrələri differensiasiyaya uğramadan yüksək proliferasiya (çoxalan və yayılan) qabiliyyətli hüceyrələr olub, inkişafın müəyyən mərhələsində dayanır, aid olduğu toxumanın spesifik xüsusiyyətlərini özündə saxlayır və müəyyən mərhələdə inkişafı dayanır. Şiş hüceyrələrinin bu cür zəif toxuma «yetkinliyi» eyni bir orqanın xərçəngində çox müxtəlif ola bilər. Bu cür vəziyyət xərçəng hüceyrələrinin müxtəlifliyini, polimorfluğunu təmin edir. Xərçəng şişi hüceyrələrinin polimorfizmi bir də onunla əlaqədardır ki, xərçəng şişində həm bölünən həm də degenerasiyaya uğrayan hüceyrələr olur. Sağlam orqanizmlərdə tənzimləyici təsirlər hüceyrəarası, toxumaarası, hormonal, sinir səviyyəsində olur. Şiş hüceyrələri nisbi müxtariyyət kəsb edirlər. Bu o deməkdir ki, onlar orqanizmin tənzimləyici proseslərindən asılı olmurlar. Şiş müxtariyyəti müxtəlif xərçənglər üçün müxtəlif olur. Məs: bəzi xərçəng şişləri orqanizmin endokrin sisteminin nəzarətində olursa, digərləri isə ondan asılı olmadan inkişaf edir. Xərçəng şişi hüceyrələrinin bu cür müxtariyyəti onların orqanizmin müxtəlif orqanlarında yaşamasına imkan verir. Bəzi şiş hüceyrələri isə qan və limfa dövranı vasitəsilə orqanizmin digər sahələrinə ötürülür və orada metastaza verirlər. Öz əsas funksiyasının yerinə yetirilməsinə daha doğrusu hüceyrənin yaşamasını təmin edən proseslərin

getməsinə görə şiş hüceyrələri normal hüceyrələrdən fərqlənir. Müxtəlif sintetik proseslərin getməsinə, çoxalmasına görə də şiş hüceyrələrini «xəstə» hüceyrələr adlandırmaq olmaz. Onların çatışmamazlığı-ixtisaslaşma xüsusiyyətinin idarə olunmaması və məhdudluğundan ibarətdir. Bunlar sanki «idiot» hüceyrələrdir ki, çoxalmağa qadirdirlər, lakin inkişafın «uşaq» səviyyəsində qalırlar. Bütün bu xüsusiyyətləri xərçəng şiši hüceyrələri nəsildən-nəslə ötürür. Deməli bədxassəlilik şiş hüceyrəsinin irsi xüsusiyyətləridir. Odur ki, xərçəng şiši hüceyrələrinin çox vaxt genetik strukturu dəyişilmiş mutant hüceyrələrlə müqayisə edirlər. Xərçəng şiši mutasiyasının yaranmasını müxtəlif cür izah edirlər. Bəziləri belə hesab edir ki, hüceyrə maliqnezasiya zamanı differensiasiyayı idarə edən hansısa bir tənzimedicini gen mutasiya nəticəsi olaraq itirir. Bəzi alimlər isə göstərir ki, həmin amillər itmir, lakin bir çox hüceyrə nəslində gizli qalan viruslar və ya müəyyən maddə təsirindən genin fəaliyyəti dayandırılır. Beləliklə hüceyrə genomuna DNT-nin tənzimedicini funksiyasını dəyişdirən amillər daxil olur. Beləliklə hüceyrənin bu və ya digər tənzimedicini genini itirməsi və ya həmin genlərin fəaliyyətinin dayanması, hüceyrənin virus təbiətli əlavə genetik informasiyanı almasından asılı olmayaraq hüceyrə üçün nəticə eyni olur, yəni bütün bu hallarda hüceyrənin genotipi dəyişir, somatik mutasiya baş verir və qız hüceyrələrə fasiləsiz olaraq defekti tənzimləmə məlumatı ötürülür.

HÜCEYRƏNİN BÖLÜNMƏSİNİN MÜXTƏLİF SƏVİYYƏLƏRDƏ TƏNZİMİNİN MEXANİZMLƏRİ.

Hüceyrələrin bölünməsi müxtəlif səviyyələrdə tənzimlənir.

1. Hüceyrədaxili səviyyə:

a) **Genom – nüvə səviyyəsi.** Mitoza cavabdeh olan hüceyrələrin təsiri ilə baş verir. Hüceyrə genomunda «İlkin» və «sonrakı» proliferativ cavab genləri var. «İlkin» genlər **fos** və **mus** genləri, «sonrakı» genlərə **ras** və **mub** genləri aiddir. Bu genlərin yaratdığı zülallar hüceyrənin mitozu daxil olmasını stimullaşdırır və onun sürətini artırır.

b) Sitoplazma nüvə tərkibinə həll olmuş müxtəlif faktorlarla təsir edə bilər, bunlar triqger zülallarıdır. Mitozu zəiflədə və aktivləşdirə bilirlər.

c) Sitolemma komponentləri (zülallar və qlikoproteidlər) mitozun aktivliyinə tənzimləyici təsir göstərə bilirlər. Onlar çoxalmanın kontakt tormozlanma fenomenində iştirak edir, lakin sərbəst tənzimləyici kimi də təsir göstərə bilirlər.

2. Hüceyrəarası səviyyə:

a) Çoxalmanın kontakt tormozlanması effekti.

İki hüceyrənin sıx kontaktı zamanı onların bölünməsi dayanır. Bu təsir plazmolemmadan, sitoskeletə sonra nüvəyə ötürülür. Hüceyrə kulturasında toxumanın yalnız bir qatlı vəziyyətdə böyüdüyünü məhz bu effekt izah edir. Xərçəng hüceyrələrində isə bu effekt yoxdur, onlar qaydasız böyüyərək bir qatı pozurlar. Orqanizmdə onlar özünü eyni cür aparırlar.

b) Keylon tənzimi. Keylonlar – zülal təbiətli maddələrdir. Onlar differensiasiya olunmuş hüceyrələrdə yaranır, lakin gövdə hüceyrələrinə təsir edə bilir və mitozu ləngidir. Keylonlardan başqa hüceyrələr xüsusi böyümə faktorları induktorlar sintez edir, onlar mitozu stimullaşdırır. Keylonların və induktorların sayəsində toxumanın hüceyrə tərkibi tənzimlənir.

3. Orqanizm səviyyəsində tənzimlənmə, sinir, endokrin və immun sistemləri sayəsində baş verir. Sinir sistemi hədəf toxumalarda hüceyrələrin bölünməsini həm stimullaşdırır, həm də ləngidə bilir. Endokrin və immun sistemlərinin hüceyrələrində çox sayda böyümə faktorları yaranır, bunlar hüceyrə bölünməsini stimullaşdırır. Bunlara epidermal, trombositər böyümə faktorları, sinirlərin, fibroblastların böyümə faktorları aiddir. İnsulinəbənzər faktorlar və bəzi hormonlar bölünməni fəallaşdırır, bəzilərini isə ləngidir. Fəallaşdıran hormonlara böyümə hormonu insulin, tiroidin və s. aiddir, ləngidən hormonlara isə qlikokortikoidlər (böyrəküstü vəzilərin qabığının hormonları) və s. aiddir. Eyni hormon miqdarından asılı olaraq hüceyrəyə müxtəlif təsir göstərə bilər. Məsələn, cinsiyyət hormonları cinsiyyət orqanlarında hüceyrələrin bölünməsini fəallaşdırır, amma sümüklərin böyümə zonalarında bölünməni ləngidir. Qlikokortikoidlər əksər orqanlarda hüceyrə bölünməsini dayandırır, lakin qaraciyərdə bölünməni stimullaşdırır bilər. Mitoz bölünmə mühitin zərərli təsirlərinə qarşı çox həssas prosesdir. O müxtəlif tərkibli kimyəvi müxtəlif maddələrin, o cümlədən dərmanların təsirindən ləngiyə bilər. Bölünmə vəzirlərinin mikroborucuqlarını zədələyən maddələr (məs: kolxitsin) mitozu

metafazada dayandırır. Bunu metafaza xromosomları preparatını almaq üçün istifadə edilir. Bu preparatlar xromosomların quruluşunu öyrənmək üçün istifadə olunur. Radiasiya mitozla mənfi təsir edir. Mitotik xromosomlar formasını dəyişir, onlarda parçalanma baş verir, sonradan fraqmentlərin düzgün birləşməsi pozulur. Bəzən ayrı-ayrı xromosomlar tamamilə yox olur. Bölünmə vətərlərinin anomaliyalarına rast gəlinir. Digər hallarda xromosomlar bölünür, nüvə isə bölünmür, nəticədə poliploid xromosom dəstinə malik böyük nüvələr əmələ gəlir. Əgər radiasiyanın təsiri güclüdirsə hüceyrələr bölünmə qabiliyyətini itirirlər.

Hüceyrə regenerasiyasının mexanizmləri. Hüceyrənin və ya toxumanın itirilmiş hissələrini bərpa etmək qabiliyyətinə regenerasiya deyilir. Regenerasiyanın realizə səviyyəsindən asılı olaraq onu hüceyrədaxili regenerasiyaya və hüceyrə səviyyəsində regenerasiyaya bölürlər. Hüceyrədaxili regenerasiyaya – qoca dağılmış hüceyrə orqanoidlərinin məsələn, mitoxondrilərin və zədələnmiş hüceyrə hissələrinin bərpasına aid etmək olar. Regenerasiya prosesinin təyinatından asılı olaraq onu iki yerə ayırmaq olar: Fizioloji və reparativ (posttravmatik) regenerasiya. Fizioloji regenerasiya – qocalmış, dəyişməsi lazım olan hüceyrə komponentlərinin və yaxud bütöv hüceyrələrin bərpasıdır. Reparativ regenerasiya – hüceyrələrin zədələnmədən sonra bərpasıdır. Zədələnmədən sonra regenerasiya ilə bərabər hüceyrədə kompensator, adaptiv dəyişikliklər də gedir. Bunlar mümkün olan təkrar zədələnmələrin təsirinin azalmasına yönəlir. Əgər nəticədə orqanoidlərin sayı artarsa bu hal hipertrofiya adlanır. Əgər bu hal orqanoidlərin hiperplaziyası adlanır. Bu dəyişikliklər nəticəsində hüceyrələrin ölçüləri artır və onun zərərli faktorlara qarşı həssaslığı azalır.

Nekroz. Xarici amillərin təsirindən hüceyrənin strukturunun və funksiyasının dəyişməsinə hüceyrənin reaktiv dəyişməsi deyilir. Əgər xarici amil hüceyrəni məhv etmərsə, burada kompensator dəyişikliklər baş verir. Bu dəyişikliklər zərərli təsirin minimuma endirilməsinə yönəlir.

Belə dəyişikliklər bir neçə cür olur.

1. Xarici amil hüceyrənin bölünməsinə fəallaşdırır. Bu zaman hüceyrələrin sayı artır. Nəticədə zərərli təsir daha çox sayda hüceyrələr arasında bölündüyü üçün onun effekti zəifləyir.

2. Xarici amil bölünə bilməyən hüceyrəyə təsir edir. Hüceyrədə zülalların, orqanoidlərin sintezi fəallaşır. Nəticədə hiperplaziya və hipertrofiya baş verir. Hüceyrələrin ölçüsü artır və təsirə daha dözümlü olur. Birinci hal – hüceyrənin hiperplaziyası, ikinci hal – hüceyrənin hipertrofiyası adlanır.

3. Xarici təsir poliploid və ya irinüvəli hüceyrələrin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Belə hüceyrələrin ölçüsü daha böyük olur, funksional cəhətdən daha fəal olub zədələyici faktorlara qarşı dözümlü olurlar.

4. Xarici təsir metabolizmi və funksional fəallığı artırır. Bu xarici təsire qarşı hüceyrə reaksiyalarının bir variantıdır. Hüceyrənin səthinin artması və quruluşunun mürəkkəbləşməsi baş verir, bu da səthin vahidə düşən təsir intensivliyini azaldır. Xarici təsire cavab olaraq əsas funksiyası faqositoz olan hüceyrələrdə fəallıq artı bilər. Əzələ hüceyrələri stimulyasiya yığılmaqla, sinir hüceyrələri-sinir impulsu ilə, sekretor hüceyrələr maddələrin ifrazının artması ilə cavab verəcəklər.

5. İstənilən güclü təsir hüceyrədə stressor reaksiya yaradır. Bu zaman xüsusi qoruyucu zülalların sintezini təmin edən müəyyən genlər fəallaşır, digər sintez prosesləri isə ləngiyir. Bu zülallar ilk dəfə hüceyrəyə yüksək temperaturda təsir olunan zaman müəyyən edildiyi üçün istilik şoku zülalları adlandırılıb. Onlar universal xüsusiyyət daşıyır, yüksək düzümlüklə bərabər, digər zülalları zədələnməyə (aqreqasiya, koagulyasiya) qoymur və yaranmış patoloji zülal birləşmələrinin parçalanmasına kömək edir.

6. Həddindən artıq güclü faktorların təsirindən hüceyrədə parçalanma-nekroz baş verir. Adətən nekroz müəyyən hüceyrə qruplarını əhatə edir. Morfoloji dəyişikliklər həm nüvədə, həm də sitoplazmada müşahidə olunur. Nüvədə bu kimi dəyişikliklər baş verə bilər: aktivləşmiş lizosomal ferment DNT-azanın təsirindən nüvə DNT-si müxtəlif ölçülü fraqmentlərə parçalanır, nəticədə xromatin paylanması pozulur, o, yığımlar halında kariolemmanın altında toplanır. Sonra nüvədə aşağıdakı dəyişikliklər baş verə bilər:

kariopiknoz – nüvənin büzüşməsi, ölçülərinin kiçilməsi və tədricən tam itməsi.

kariolizis – nüvənin tam itməsinə qədər gedən, nüvə hissələrinin tədricən əriməsi, nəticədə nüvə struktursuz qovuqucuq şəklini alır.

karioreksis – ayrı-ayrı fraqmentlərə parçalanması və sonradan dağılması.

Bu üç prosesdən biri nəticəsində nüvəsini itirən hüceyrə həyatilik qabiliyyətini itirir və məhv olur.

Sitoplazmada orqanoidlərin degenerasiyası gedir. Endoplazmatik şəbəkənin sisternaları genişlənir, dənəvər endoplazmatik şəbəkədə isə ribosomlar yox olur.

Mitoxondrilərin matrisi dəyişilir, membranlararası sahə genişlənir, sonra kristlər dağılır, axırda mitoxondrilərin membranları parçalanır və onlar tam dağılır, lizosomların membranları zədələnir, fermentlər sitozola keçərək sitoplazma strukturlarının dağılmasında iştirak edir. Hüceyrə membranlarının dağılması isə hialoplazmada kalsiumun artması ilə əlaqədardır. Çünki, kalsium membranlarla bağlı fosfolipaza fermentlərini fəallaşdırır. Sitoplazmada tədricən vakuollar yaranır, buna vakuol distrofiyası deyilir, tipik olmayan zülal və yağ törəmələrinin yığılması baş verir ki, buna da zülal, yağ distrofiyası deyilir. Lizosomların fəallaşması, həm də hüceyrənin autolizinə və makrofaqların faqositozuna gətirir.

Genetik proqramlaşmış hüceyrə ölümü (apoptoz).

Apoptozu adətən hüceyrənin fizioloji ölümü adlandırırlar (nekrozdan fərqli olaraq patoloji «bədbəxt hadisə» nəticəsində məhv olma). «Apoptoz» termini (yunanca apoptosis-yarpaq tökmə) 1971-ci ildə Kerr təklif edib. Apoptoz hüceyrələrin tökülən yarpaqlara oxşarlığına əsaslanıb, çünki bu zaman hüceyrələr büzüşərək elə bil toxumadan kənara düşür.

Apoptoz mitozun əksi olub, genetik proqramlaşır. Hər hüceyrənin genomunda proliferasiya genləri ilə bərabər apoptoz genləri də olur. Ən çox öyrənilmiş apoptozu induksiya edən mexanizmlərdən biri – Fas/Apo – 1 (JD95) geninin ekspressiyasıdır.

Maraqlıdır ki, eyni amillər şəraitdən asılı olaraq həm mitozun, həm də apoptozun indikatoru (inqibitoru) kimi çıxış edə bilirlər.

Apoptozun mexanizmləri

Apoptoz hüceyrə qlafının reseptorları ilə induksiya olunur. Apoptozun ümumi sxemini belə təsəvvür etmək olar: apoptoza (liqand) siqnal – liqandın reseptora bağlanması – siqnalın reseptor molekullarında, hüceyrə nüvəsinə ötürülməsi – apoptoz zülallarının sintezi, Ca^{2+} - asılı olan endonukleazaların tənzimlənən fəallaşması, DNT-nin nukleosomlararası fraqmentləşməsi – hüceyrənin məhvi.

Apoptozun və nekrozun fərqi

Apoptoz	Nekroz
Toxumada mozaik şəkildə yerləşən tək-tək hüceyrələrdə baş verir.	Toxumanın və ya orqanın bir hissəsində yerləşən böyük qrup hüceyrələrdə baş verir.
Genetik proqramlaşdırılmış hüceyrə məhvəsidir.	Hüceyrələrin patoloji ölümüdür. «bədbəxt hadisə nəticəsində ölüm»
Sintetik proseslərlə bağlı (apoptoz zülallarının sintezi). Enerjidən asılı prosesdir.	Enerjidən asılı olmayan prosesdir. Zülal sintezi tələb olunmur. Hüceyrədə mövcud olan fermentlərdən istifadə olunur.
DNT-nin ayrı-ayrı nukleosom fraqmentlərinin qaydalı şəkildə dağılmasıdır.	DNT qaydasız, təsadüfən müxtəlif ölçülü fraqmentlərə dağılma ilə parçalanmasıdır.
Nüvədə kariopiknoz və karioreksis baş verir.	Nüvədə kariopiknoz, kariolizis, karioreksis baş verir.

APOPTOZUN MORFOLOGİYASI

Nüvənin dəyişilməsi. DNT-nin düzgün nukleosom fraqmentasiyası nəticəsində xromatinin aypara şəkildə kariolemmanın altında qaydalı şəkildə «qablaşdırılması» baş verir. Nüvə qatılışır, sonralar membranla əhatə olunmuş bir neçə hissələrə dağılır. (Kariopiknoz və karioreksis əlamətləri görünür. Kariolizis əlamətləri isə yoxdur.)

Sitoplazma dəyişilikləri. Orqanoidlərin artan, fəal dağılması nəticəsində sitoplazma qatılışır. Tərkibində oksifil törəmələr yaranır. Yığılma nəticəsində sitoplazma struktursuz, açıq rəngli zolaqla əhatə olunmuş olur.

Hüceyrə səthinin dəyişilməsi. Hüceyrənin səhində çoxsaylı qabarıqlar və batıqlar əmələ gəlir, qabarıqlarda dağılmamış orqanoidlər və nüvə qalıqları ola bilər. Sonra bu qabarıqlar qopur və hüceyrə membranla əhatə olunmuş fraqmentlərə dağılır.

Apoptozun tənzimlənməsi.

Apoptoz toxuma homeostazının tənzimlənməsinin mühüm faktorlarından biri olduğu üçün müxtəlif səviyyələrdə tənzimlənir.

1. **Genom – nüvə səviyyəsi.** Ən yaxşı öyrənilən apoptozun induksiya mexanizmi Fas/ APO-1 geninin ekspressiyasıdır. Bu gen hüceyrənin səthinə xüsusi APO-1 reseptoru ifraz edir, bu reseptorun oyanması hüceyrənin özünü məhv etmə proqramını işə salır. APO-1 reseptoru ilə spesifik əlaqəli olan faktorlardan biri makrofaqlarla sintez olunan şiş nekrozu faktorudur. Molekul səviyyəsində müxtəlif sitokinlər, böyümə, apoptoz induksiya edən faktorlar mövcuddur.

2. **Hüceyrəarası və toxuma səviyyəsi.** Bu səviyyədə apoptozun tənzimlənməsi müxtəlif hüceyrə populyasiyası tərəfindən baş verir. Məsələn, epidermisin langerhans hüceyrələri keratinositlərin apoptozunu işə sala bilər. Bu cür rolunu uşaqlıq borularının çoxqatlı epitelinin langerhans hüceyrələri üçün də müəyyən etmişlər. Apoptozu eyni zamanda limfositlər, həm də ola bilsin başqa hüceyrə qrupu induksiya edə bilsin.

3. Orqanizm səviyyəsində

a) **İmmun tənzimlənmə.** Apoptozu immunitet sisteminin müxtəlif hüceyrələri və immunitet mediatorları induksiya edə bilər. Antitellər vasitəsilə baş verən apoptoz sübut olunub. O antitellərin hüceyrə reseptorlarına təsirindən başlayır.

b) **Hormonal tənzim.** Steroid hormonlar apoptozun indikatorlarından biri hesab olunur. Steroidlərə həssas reseptorları olmayan hüceyrələr aktiv ölməyə məruz qalmırlar. Məsələn: leykoz hüceyrələrində bunu müşahidə etmək olar. Qlikortikoidlərin apoptoz təsiri nukleazlar vasitəsi ilə DNT-nin nukleosomarası fraqmentlənməsinin stimullaşmasına əsaslanır. Apoptozu induksiya etmək xüsusiyyətlərinə görə steroidlər bədxassəli şişlərin müalicəsi zamanı istifadə olunur.

Bəzi hallarda apoptoz, hormonun artığı ilə yox, çatışmazlığı ilə induksiya olunur. Belə ki, qanda testosteronun və adrenokortikotrop

hormonunun çatışmaması zamanı prostat və böyrəküstü vəzinin qabığının hüceyrələrinin apoptozu güclənir. Prostatın xərçəngi zamanı kastrasiya effekti yəqin ki, androgenlərin çatışmazlığından yaranan xərçəng hüceyrələrinin apoptozunun fəallaşmasına əsaslanır. Digər tərəfdən, qadın cinsiyyət hormonları və onların sintetik analoqları həmçinin prostat vəzidə apoptozu fəallaşdırır.

Sinir tənzimi. Sinir sistemi də apoptozun tənzimlənməsində iştirak edir. Müəyyən olunub ki, hüceyrələrin apoptozunu orqanın degenerasiyası yolu ilə induksiya etmək olar.

Aşağıda apoptozun indikator və inqibitor maddələri və faktorları göstərilib.

İndikatorlar	İnqibitorlar
Şişlərin nekrozu faktorları	Böyümə faktorları
Böyümə faktorlarının kənarlaşdırılması	Hüceyrəkənarı matriks
Kalsium	2, 3, 4, 10 interleykinləri
Hüceyrəkənarı matrikslə kontaktın itirilməsi	Androgenlər, estrogenlər
İnterleykin-1	α - interferon
qlikokortikoidlər	Şiş indikatorları
γ -interferon	Sink

Apoptoz yüksək və alçaq temperaturun, virus infeksiyasının, bakterial toksinlərin, rentgen və ultrabənövşəyi şüalanmanın və digər fiziki, kimyəvi və bioloji amillərin təsirindən induksiyalana bilər.

Apoptozun ümumi bioloji və tibbi əhəmiyyəti

1. Embriogenezdə apoptoz. Bu zaman böyümə ilə bərabər embrional cisimciklərin, toxumaların, orqanların reqressiyası da baş verir. Embriional inkişaf çoxlu sayda hüceyrə artığının yaranması ilə müşayiət olunur, bunlar vaxtı gəldikdə apoptozu uğrayır. Bu toxuma ehtiyatının yaranmasına və mərhələli inkişafına imkan verir.

2. Yaşlı orqanizmin toxumalarında qocalan hüceyrələrin apoptozu. Apoptozun köməyi ilə qoca hüceyrələr məhv olur və gövdə hüceyrələrinin bölünməsi nəticəsində yaranan yeni hüceyrələrlə əvəz olunur (yeniləşən və böyüyən toxumalar). Statik toxumalarda daimi apoptozun nəticəsində toxuma populyasiyalarının sayı yaşlaşdıqca azalır.

3. Yetişmiş toxumaların involusiyası zamanı apoptoz. İnsan qocaldıqda cinsiyyət orqanlarında, uşaqlıqda və süd vəzilərində doğuşdan və süd əmizdirmədən sonra baş verir.

4. İmmun sistemin hüceyrələrində apoptoz. Timusun involusiyası zamanı, periferik immün orqanlarda immün reaksiyalardan sonra baş verir.

5. Apoptoz zəif zədələrə, zəif ekstremal xarici amillərə cavab ola bilər.

6. Atrofil, degenerativ, infeksiyon, onkoloji xəstəliklər zamanı apoptoz baş verir. Apoptozun induksiyası və zəifləməsi ilə bağlı xəstəliklər mövcuddur. Aşağıda bəzi xəstəliklər göstərilir.

Apoptozun zəifləməsi ilə bağlı olan xəstəliklər	Apoptozun fəallaşması ilə bağlı olan xəstəliklər
Bronxial astma Atropik dermatit Autoimmün xəstəliklər Qlomerulonefrit Şizofreniya Onkoloji xəstəliklər	Spid Anemiya Miokard infarktı İnsult

7. Yeniləşən populyasiyalarda apoptoz. Normada belə toxuma populyasiyalarında bölünmə nəticəsində lazım olandan çox hüceyrə əmələ gəlir. Bu zaman homoestazın tənzimlənməsi üçün, yeni yaranan hüceyrələrin artığı o saat apoptozla məruz qalır, lazım olan hüceyrələr isə differensiasiya edir. Bu proses toxumanın qəflətən baş verən təzyiqa adaptasiya proseslərinin əsasını təşkil edir. Belə təzyiq olarsa «artıq» hüceyrələrdə apoptoz sonrakı differensiasiya proqramı ilə əvəz olunur və funksional hüceyrələrin sayı artır

8. Mutasiyaya uğramış, virusla zədələnmiş hüceyrələrin apoptozu. Bu orqanizmin zədələnmiş hüceyrələrin apoptozu, orqanizmin zədəli o cümlədən şiş hüceyrələrindən azad olunmasına kömək edir. Onkoloji xəstəliklər zamanı hüceyrə apoptozunun induksiya amilləri zəifləyir. Belə hüceyrələr məhv olmur və bölünməyə məcburdur, bu da şişlərin əmələ gəlməsinə şərait yaradır.

Apoptozun induksiya edilməsi bu xəstəlikdə müalicənin əsasını təşkil edir. Digər tərəfdən immun sisteminin hüceyrələri orqanizmi bədxassəli şişlərdən qorunmasını, şiş hüceyrələrində apoptozu induksiya etməsi ilə qoruyur.

9. Apoptoz və ölməməzlik problemi. Apoptoz genlərinin mutasiyası hüceyrələri ölməz edə bilər. Bu genlərin məqsədyönlü dəyişdirilməsi uzunömürlük və ölməzlik problemini həll edə bilər.

PREDMET GÖSTƏRİCİLƏRİ

adqeziya	26, 28, 36, 44
akrosentrik	137, 145, 146
amitoz	114, 115, 152
anafaza	131, 134, 155
aksonema	117, 117, 119
aktomiozin	53, 56, 58
aleyron	124
autosom	146, 147
amfibi	121, 149, 178
aseptik	16
anion	51, 74
alanin	34, 53
asparaqin	54
albumin	56, 63, 82
adenin	67, 69, 72
adenozintrifosfat	44
aktomiozin	56, 58, 116
avtoliz	83, 187
autofaqosom	95, 97
apoptoz	141, 142, 143, 144
barr cismi	144
bazal	26, 27, 28
blastula	135, 178, 179
borucuqlar	111
bazofil	63, 82, 85
desmosom	26, 28
diffuziya	24, 37
diplotena	172, 174, 175
diakinez	172, 175
differensiasiya	86, 155, 177,
dinein	120, 121
degenerasiya	188, 194, 197
destruksiya	187
denaturasiya	56, 184, 186
diktosom	93
endomitoz	165, 166, 167

euxromatin	135,136, 139
eritrosit	57, 128, 131
endoreproduksiya	148
eukariot	20, 88,102
endosperm	99,124, 151
endokrin	121, 189, 191
ekzositoz	39, 42, 92
endoplazmatik şəbəkə	79, 81
hamar endoplazmatik şəbəkə	79
dənəvər endoplazmatik şəbəkə	86
faqositoz	16, 37, 95
fosfolipid	31, 33, 131
fosfat turşusu	68
faqosom	95, 97
fibroblast	30, 79, 143
fotoreseptor	113
fibril	40, 76, 79
ferment	15, 24, 35
gen	68
genom	43, 190
genotip	189
hüceyrədaxili törəmələr	112
trofik törəmələr	93, 121
yağ törəmələri	121, 122, 188
karbohidrat	61, 63, 77
zülal törəmələri	121, 123, 124
sekretor törəmələr	121, 124
spesifik törəmələr	121, 125
piqmentlər	11, 95, 126
vitaminlər	102, 125, 126
fermentlər	24, 78, 83
hemoqlobin	46, 51, 125
hemosiderin	125, 126
hemotoidin	125, 126
hüceyrə populyasiyası	161, 162, 163
çoxillik hüceyrələr populyasiyası –	161, 162
böyüən hüceyrələr populyasiyası	161
yeniləşən hüceyrələr populyasiyası	161

heteroxromatin	135, 139, 141
hialoplazma	74
Holci aparati	86, 87, 89, 90
hidrotasion	51
hidrofob	31, 33, 34, 35
hominq	44
hiperplaziya	192
hipertrofiya	192
hemisellüloza	24, 93
hidrofil	33, 34, 37
xromatin	3, 24, 132
xromosom	136, 137
xromatid	142, 149, 175
xromoplast	105, 108
xloroplast	105
xiazm	149, 175
xromomer	143, 149
xolestrin	31, 33, 64
xromonem	147, 148, 149
İşıq mikroskopu	6, 4
fazalı təzadlı mikroskopiya	8
interferensiya mikroskopu	9
polyarizasiya mikroskopu	9
qaranlıq görüş dairəli mikroskopları	10
flüoresent mikroskopları	11
ultrabənövşəyi işıq mikroskopları	10
interfaza	69, 135, 152
invaginasiya	150
intakt	187
immersion	7
iteqrinlər	42,43
karbohidratlar	61, 77, 94
monosaxarid	61,62
qalaktoza	51
disaxaridlər	61, 62
fruktoza	24, 62
riboza	67, 72
dezoksiriboza	62, 68, 72

polisaxaridlər	24, 61, 63
nişasta	62, 106
qlikogen	61, 62, 85
sellüloza	62
qarıxıq polisaxaridlər	63
neytral polisaxaridlər	63
tuş polisaxaridlər	63
mukoproteidlər	63,91
karioplazma	31,74,129,133
kation	52
koaqulyasiya	185, 193
kolloid	13, 74-76, 132
kariotip	133, 139
kirpik	16,25,40
karotinoid	40,78,110
kadqerinlər	43
keylon	190
kariolizis	193, 195
karioreksis	193, 195
kolxitsin	119, 186
kariopiknoz	193, 195
keratin	113, 116
qlikolipid	65
qamçı	41,75,117
qran	17,106
qlükoza	62,77,93
qlaf	36,93,166
qranulyar	17,81
qialuronidaza	98
qlikokaliks	20,25, 40
lizosom	44,78,94
lipoproteid	24,36,188
lipaza	82,100,194
leykosit	43, 94,140
labil	163, 183
lokalizasiya	11,41,92,134
limfa	21,50,189
laminin	43

membran	20,24,30,180
miofibril	113,115
mikrotükük	40,113,183
mitoxondri	35,102,180,187
melanin	66,125
metasentrik	137, 145, 146
mitoz	3, 69, 92,115, 118, 134-136, 150
simmetrik mitoz	159
transformasiyaşdırıcı mitoz	160
mitotik aktivlik	160, 161, 164, 185
metafaza	131, 136, 143, 157, 175
meyoz	140, 147, 149, 158, 168, 170
mikroborular	40, 117-120
miozin	116
mutasiya	43, 105, 189
metastaz	188, 189
Metionin	46, 54
Nuklein turşuları	62, 66, 68, 71
DNT	11, 20, 43, 44, 67, 68
RNT	11,66,70-72, 87-90, 134
m-RNT, n-RNT, r-RNT	72, 88-90, 133, 154, 185
nişasta	62,106,108,123
nüvə	16-18, 90,130-137,196-199
nüvə membranı	130,157
nüvə şirəsi	21, 132
nüvəcik	6,17, 21, 90, 128, 133
neyron	28
nekroz	192-197
neyrofibril	76, 113, 179
özək	99
plastid	6,31,86,99,105,106
proteaza	98
polisaxarid	24,61
politeniya	165
polyar cisimcik	170
paxitena	173, 174
parenxim	129, 151, 167

perisperm	151
profaza	110,118, 131, 134, 155, 156,166
proteolizin	184
polimorfizm	188
patologiya	181, 187
proliferasiya	188, 194
paranekroz	186
plazma	15
prokariot	20,84,88
pellikula	25
peroksisom	4, 76, 98, 99,100
reseptor	25,26,28,199
rofeositoz	
regenerasiya	2, 35,152, 163
reparasiya	132, 182,187
retikulum	78, 79
reproduksiya	5, 150
reduplikasiya	69, 148. 151
reduksion	169, 170, 173
ribosom	82, 89, 133, 134
sarkoplazma	85, 115
su	34, 37, 49-51, 55
sərbəst su	50
birləşmiş su	51
hidratlaşmış su	51
immobil su	51
sinaptomal kompleks	174, 175
sentriol	109, 119, 120
sitoplazma	17, 25, 50, 75-77, 186
submetasentrik	137, 145
sentromer	110, 135-146, 176
spermatozoid	2, 117, 120, 131, 147
somatik	43, 113, 143, 169
sterin	64
selektin	43
sitolemma	42, 190
sitozol	76

steroid	31,42, 64, 84
sitoxromoksidaza	103
seqreqasiya	77,91
saxaroza	62
sitoseptor	136
telofaza	153, 155, 166, 172
tubulin	111, 120, 155
telomer	137, 140
triplet	109, 110, 117
timin	71
triptofan	132
tireoid	42, 43
tilakoid	106
urasil	67, 71
ureaza	59
vitamin	43, 66, 126
vital	17, 184, 187
vakuol	84, 85, 90, 100, 159
valin	34, 53, 54, 57
yumurtahüceyrə	120, 143, 153, 178
yağlar	31, 102, 122
steroidlər	31, 64, 196
mürəkkəb lipidlər	64
zülallar	4, 24,42, 53, 182
amin turşusu	54, 56, 88
zol	74
ziqotena	172-174

ƏDƏBİYYAT

1. F.Əmirova., M.B.Hüseynov., “Ümumi sitologiya” Dərslik. Bakı 2005
2. Əmirova F.J., Hüseynov M.B. Sitologiya.Dərs vəsaiti. Bakı – 1999.
3. Hüseynov M.B.. Biologiya sxemlərdə və cədvəllərdə. Bakı – 2004
4. Qasimov E.K. Sitologiya. Dərslik. 3-cü nəşr. Bakı, “Oskar”, 2009, 277
5. Quliyev R.Ə., Əliyeva K.Ə., “Genetika”. BDU-nun nəşriyyatı, 2002.
6. Axundov M.A., İsmayılov A.S. Genetika. Bakı. 1981.
7. M.Abdullayev, H.Abiyev. Ümumi histologiya. Maarif, 1975.
8. Hacıyev D.V., Əliyev R.Ə., Əliyev S.D. Biologiya. Maarif, 1991.
9. Hacıyev D.V., Əliyev R.Ə., Əliyev S.D. Tibbi biologiya. Maarif, 1993.
10. O.D.Мяделец. «Основы цитологий эмбриологий и общей гистологии» Н.Новгород. Издательства. 2002
11. Свенсон К, Угбстер П. Клетка. – М: Мир. 1980.
12. Айала F., Кайгер D. Современная генетика. Т.1, М., 1988.
13. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. М. 1987.
14. Босток.К.,Асмнер.Э.Хромосома эукариотической клетки. М. Наука. 1981.
15. Вогков Н.П., Захаров А.Т., Иванов В.И. Медицинская генетика. М., 1984.
16. Бермель Е.М. История учения о клетке. М. Наука. 1970.
17. Гершензон С.М. Основы Современной генетики. Киев. 1983.
18. Грин Н., Стаут Й, Тейдор Д. Биология. Т.1,2. М, 1990.
19. Земенин А.А., Куц А.В, Прудовский И.Б. Реконструированная клетке. М. Наука. 1982.
20. Зенгбуш П. Молекулярная клеточная биология Б.3т. Т.2. М. Мир, 1982.
21. Ивановская.Е.Б.Цитоэмбриологическое исследование дифференцировки клеток растений. М.Мир, 1983.

22. Леви А., Сикевич Ф. Структура и функции клетки. М.Мир. 1978.
23. Узймон У. Аппарат Гольджи. М.Мир. 1978.
24. Трошин А.С., Браун А.Д., Бахтин Ю.Б и др. Цитология. М, 1970.
25. Рейви П., Эверт Р., Айкхоры С. Современная ботаника. Т. 1. М. 1990.
26. Финеан Д., Клмян Р., Мигелл Р. Мембраны и их функции в клетке. М.Мир. 1977.
27. Ченцов Ю.С, Поляков В.Ю. Ультраструктура клеточного ядра. М. Наука.. 1974.
28. Ченцов Ю.С. Общая цитология. М. 1978.

MÜNDƏRİCAT

SİTOLOGİYA VƏ ONUN PREDMETİ.....	3
I FƏSİL.....	6
HÜCEYRƏNİN ÖYRƏNİLMƏ ÜSULLARI.....	6
CANLI HÜCEYRƏLƏRİN ÖYRƏNİLMƏ ÜSULLARI.....	18
II FƏSİL.....	21
HÜCEYRƏ NƏZƏRİYYƏSİNİN YARANMASI VƏ ƏHƏMİYYƏTİ.....	21
HÜCEYRƏNİN QURULUŞU.....	23
HÜCEYRƏ QILAFI.....	26
HÜCEYRƏARASI TƏMAS FORMALARI.....	28
SİTOPLAZMATİK MEMBRAN, QURULUŞU, KİMYƏVİ XÜSUSİYYƏTLƏRİ VƏ VƏZİFƏLƏRİ.....	33
PLAZMATİK MEMBRANIN İXTİSASLAŞMIŞ QURULUŞ VAHİDLƏRİ.....	45
SİTORESEPTOR ANLAYIŞI.....	46
HÜCEYRƏNİN KİMYƏVİ VƏ FİZİKİ-KİMYƏVİ TƏŞKİLİ.....	53
HÜCEYRƏNİN KİMYƏVİ TƏRKİBİ.....	54
SU.....	58
QEYRİ – ÜZVİ MADDƏLƏR. SU.....	61
HÜCEYRƏNİN ÜZVİ TƏRKİBİ.....	62
KARBOHİDRATLAR.....	69
QARIŞIQ POLİSAXARİDLƏR.....	71
YAĞLAR.....	72
NUKLEİN TURŞULARI.....	74
KALLOİD XÜSUSİYYƏTLƏRİ.....	82
III FƏSİL.....	84
SİTOPLAZMA.....	84
ÜMUMİ TƏYİNATLI ORQANOİDLƏR.....	87
ENDOPLAZMATİK ŞƏBƏKƏ.....	87
RİBOSOMLAR.....	91
HÖLCİ KOMPLEKSİ.....	96
LİZOSOMLAR.....	100
REROKSİSOMLAR.....	104
MİTOXONDRİLƏR.....	106
PLASTİDLƏR.....	110
HÜCEYRƏ MƏRKƏZİ.....	114

MİKROBORUCUQLAR.....	117
MİKROFİLAMENTLƏR.....	118
XÜSUSİ TƏYİNATLI ORQANOİDLƏR.....	121
HÜCEYRƏDAXİLİ TÖRƏMƏLƏR.....	128
IV FƏSİL	134
NÜVƏ	134
XROMOSOMLAR	144
XROMOSOMLARIN ULTRASTRUKTURU	148
İNSAN XROMOSOMLARI	150
NƏHƏNG XROMOSOMLAR.....	156
HÜCEYRƏNİN BÖLÜNMƏSİ TIPLƏRİ.....	158
MİTOZUN TIPLƏRİ.....	167
HÜCEYRƏ POPULYASIYASININTƏSNİFATI.....	169
ENDOMİTOZ.....	172
REDUKSİON BÖLÜNMƏ	174
V FƏSİL.....	182
HÜCEYRƏNİN DİFFERENSİASİYASI	182
HÜCEYRƏLƏRİN PATOLOGİYASI	186
HÜCEYRƏNİN BÖLÜNMƏSİNİN MÜXTƏLİF SƏVİYYƏLƏRDƏ TƏNZİMİNİN MEXANİZMLƏRİ	193
APOPTOZUN MÖRFOLOGİYASI	198
PREDMET GÖSTƏRİCİLƏRİ.....	203
ƏDƏBİYYAT.....	210

Yığıma verilmişdir: 08.15.2017

Capa imzalanmışdır: 09.22.2017

Kagızın formatı: $64 \times 84^{1/16}$

Cap vərəqi: 13,5 c.v., tiraj: 99

**Dərs vəsaiti Lənkəran Dövlət Universitetinin
mətbəəsində cap edilmişdir**

Ünvan: Lənkəran şəhəri. General H.Aslanov xiyabanı, 50