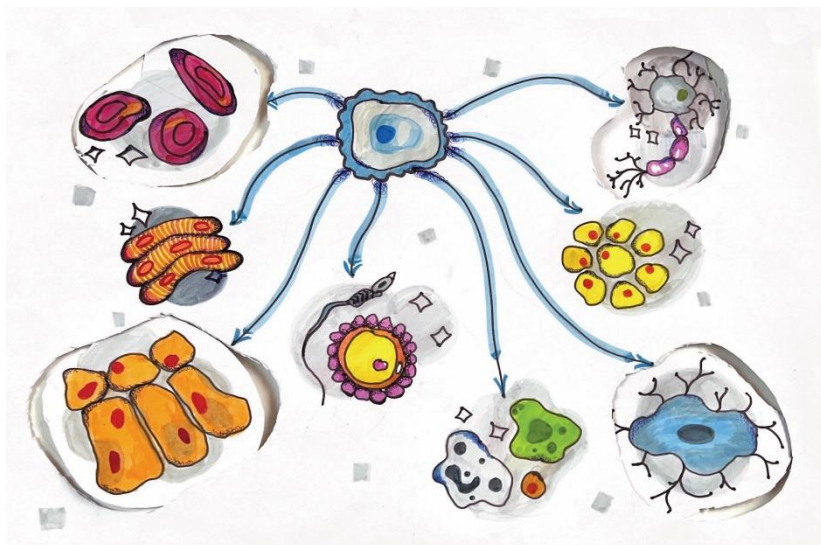


ქეთევან დოლიძე
მარინა ნაგერვაძე

ციტოლოგია



ბათუმის შოთა რუსთაველის სახელმწიფო
უნივერსიტეტი

ქეთევან დოლიძე

მარინა ნაგერვაძე

ციტოლოგია

*სახელმძღვანელო უმაღლესი სასწავლებლების
სტუდენტთათვის*



გამომცემლობა

„ბათუმის შოთა რუსთაველის სახელმწიფო უნივერსიტეტი“

ბათუმი - 2025

UDC (უკ) 611.018.1 (075.8)

დ-722

**ადიარებულია სახელმძღვანელოდ ბათუმის შოთა რუსთაველის
სახელმწიფო უნივერსიტეტის საგამოცემლო საბჭოს მიერ
(დადგენილება №2, 01.08.2024)**

სახელმძღვანელო შედგენილია ბიოლოგიის საუნივერსიტეტო სა-
ბაკალავრო საგანმანათლებლო პროგრამის შესაბამისად და, ძირი-
თადად, განკუთვნილია უნივერსიტეტის ბიოლოგიური მიმართუ-
ლებისა და ჯანდაცვის ფაკულტეტის სპეციალობათა სტუდენტები-
სათვის. იგი გამოადგება, აგრეთვე, დაინტერესებულ მკითხველს.

რედაქტორები: მარინა ქორიძე - პროფესორი
თეა ქოიავა - ასოცირებული პროფესორი

რეცენზენტები: ნათელა ვარშანიძე - ასოცირებული პროფესორი
ნანა ზარნაძე - ასოცირებული პროფესორი
ეთერ ჯაყელი - ასოცირებული პროფესორი
ნაზი თურმანიძე - ასოცირებული პროფესორი

ISBN 978-9941-488-95-5

© „ბათუმის შოთა რუსთაველის სახელმწიფო უნივერსიტეტი“ - 2025

შინაარსი

წინასიტყვაობა	6
თავი 1. შესავალი	9
1.1. ციტოლოგიის საგანი და ამოცანები.	
უჯრედი - სიცოცხლის ელემენტარული ერთეული	9
1.2. მოკლე ისტორიული ცნობები	10
1.3. თანამედროვე უჯრედული ბიოლოგია	23
1.4. უჯრედის კვლევის მეთოდები	25
1.5. უჯრედისა და მისი სტრუქტურების ევოლუცია	36
თავი 2. უჯრედის ქიმიური და ფიზიკურ-ქიმიური ორგანიზაცია	52
2.1. მინერალური ნივთიერებები, წყალი	52
2.2. ორგანული ნივთიერებები	60
2.2.1. ნახშირწყლები	62
2.2.2. ლიპიდები	67
2.2.3. ცილები	71
2.2.4. ნუკლეინის მჟავები	81
2.2.5. ადენოზინტრიფოსფორმჟავა	94
თავი 3. ციტოპლაზმა და მისი ორგანოიდები	98
3.1. ციტოონჩხი	104
3.2. ციტოპლაზმის ძირითადი ნივთიერება-ჰიალოპლაზმა	106
3.3. უჯრედის ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები, სტრუქტურა, ფუნქციები	108
3.4. უჯრედის მემბრანები. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქციები	112
3.5. ენდოპლაზმური ბადე. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქციები	140
3.6. რიბოსომები. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქცია	149
3.7. გოლჯის კომპლექსი. სტრუქტურული და ულტრა სტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქციები	156
3.8. ლიზოსომა. ლიზოსომების მორფოლოგია, ქიმიური ორგანიზაცია, ფუნქცია	164

3.9. ვაკუოლი	171
3.10. მიტოქონდრია. სტრუქტურული და ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქცია	176
3.11. პეროქსისომა	186
3.12. პლასტიდები. პლასტიდების ტიპები. ქლორო პლასტების ულტრასტრუქტურა, ფუნქციები უჯრედში	190
3.13. მიკრომილაკები	201
3.14. უჯრედის ცენტრი. ცენტრიოლები, მათი ულტრანატივი ორგანიზაცია, ფუნქცია	208
თავი. 4. უჯრედის სპეციალური ორგანოიდები, აგებულება და ფუნქციები	215
4.1. წამწამები და შოლტები	215
4.2. ტონოფიბრილები	216
4.3. ნეიროფიბრილები	216
4.4. მიოფიბრილები	217
4.5. ციტოპლაზმის ჩანართები. მათი მნიშვნელობა უჯრედისა და ორგანიზმის მეტაბოლიზმში	221
თავი 5. ბირთვის სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაცია	227
5.1. ბირთვის ძირითადი კომპონენტები	227
5.2. ქრომოსომები – ბირთვის ძირითადი სტრუქტურული და ფუნქციური კომპონენტები, მიკროსკოპული და ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია	236
5.3. ბირთვაკი	254
თავი 6. პროკარიოტების აგებულების თავისებურება	261
თავი 7. სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმები. ვირუსები. ფაგები	271
თავი 8. უჯრედული ციკლი. უჯრედის დაყოფა. მიტოზი. ამიტოზი	284
8.1. უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფა. მიტოზი	284
8.2. უჯრედის პირდაპირი დაყოფა. ამიტოზი	302
თავი 9. მეიოზი. მეიოზის ტიპები	307
თავი 10. სასქესო უჯრედები	326
10.1. ცხოველთა სასქესო უჯრედების აგებულებისა და	

განვითარების თავისებურებები	326
10.2. გამეტების ჩამოყალიბების თავისებურებანი ყვავილოვან მცენარეებში	340
10.3. განაყოფიერება	345
თავი 11. ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლა უჯრედში.	
ენერგეტიკული ცვლის ეტაპები. ჟანგვითი ფოსფორილება	350
თავი 12. ენერგიისა და ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებანი მცენარეულ უჯრედში - ფოტოსინთეზი. ავტოტროფები და ჰეტეროტროფები	358
თავი 13. ცილის ბიოსინთეზის ეტაპები	364
თავი 14. უჯრედის სეკრეტორული ფუნქცია. სეკრეციის ფაზები და სეკრეციის ტიპები	377
თავი 15. უჯრედის დიფერენციაცია. ბირთვისა და ციტოპლაზმის ურთიერთდამოკიდებულება უჯრედულ დიფერენციაციაში	390
თავი 16. უჯრედის პათოლოგიური ცვლილებები, უჯრედის დაბერება და სიკვდილი. ღეროვანი უჯრედები	409
16.1. ნივთიერებათა ცვლის ცვლილება უჯრედის დაზიანების დროს	409
16.2. პარაბიოზი და პარანეკროზი	426
16.3. უჯრედის დაბერება	430
16.4. უჯრედის სიკვდილი	437
16.5. რეგენერაცია. ღეროვანი უჯრედები	441
გამოყენებულ ტერმინთა განმარტებითი ლექსიკონი	452
ლიტერატურა	487

*მოწიწებითა და პატივისცემით ვუძღვნით
პროფესორ ანზორ დიასამიძის ხსოვნას*

წ ი ნ ა ს ი ტ ყ ვ ა ო ზ ა

ციტოლოგია საბაზო სასწავლო კურსია ყველა ბიოლოგიური დისციპლინისათვის, რამდენადაც იგი სწავლობს უჯრედს, უჯრედი კი ნებისმიერი ცოცხალი ორგანიზმის ელემენტარული სტრუქტურული, ფუნქციური, გამრავლების, ზრდის და განვითარების ერთეულია. ამდენად, შეუძლებელია მთელი რიგი ბიოლოგიური დისციპლინების შესწავლა უჯრედის შესახებ ცოდნის შეძენის გარეშე (ბოტანიკა, ზოოლოგია, მოლეკულური ბიოლოგია, ბიოქიმია, ანატომია, მცენარეთა თუ ცხოველთა ფიზიოლოგია, გენეტიკა, იმუნოლოგია და სხვა).

საგნის შესწავლის მნიშვნელობისა და ციტოლოგიაში ქართულენოვან სახელმძღვანელოთა სიმწირის გამო გადავწყვიტეთ, შეგვექმნა ციტოლოგიის წინამდებარე სახელმძღვანელო. ბიოლოგიური პროფილის სტუდენტები მათთვის შესაფერის სახელმძღვანელოს მოკლებულნი არიან, რამდენადაც, საქართველოში უკანასკნელ პერიოდში გამოცემული ერთეული სახელმძღვანელოები, ძირითადად, სამედიცინო პროფილის სტუდენტებისთვისაა განკუთვნილი, რომლებიც კომპლექსურია და მათში ერთდროულად ციტოლოგიის, ემბრიოლოგიის, ზოგადი და კერძო ჰისტოლოგიის, სასწავლო კურსების მასალაა გადმოცემული. მათში მოცემული ინფორმაცია, ძირითადად, სპეციფიკურია. უფრო მეტიც, რთულია ბაკალავრიატის საფეხურის სტუდენტებისათვის.

ციტოლოგიის დღემდე არსებული ერთეული სახელმძღვანელოები ძალიან მოძველებულია და ამასთან, რუსული ენიდანაა ნათარგმნი. გარდა ამისა, რუსულ ენაზე არსებული სა-

ხელმძღვანელოები ქართველი სტუდენტებისათვის მიუწვდომელია, სხვა უცხოურ ენებზე არსებული სახელმძღვანელოები და საინფორმაციო წყაროები კი სტუდენტთა მცირე ნაწილისთვისაა ხელმისაწვდომი.

შეუძლებელი იყო, სასწავლო კურსის აგებისას თავიდან აგვეცილებინა სტუდენტებისათვის უკვე ცნობილი ზოგიერთი ფაქტის განმეორება. თუმცა, უჯრედის ამა თუ იმ სასიცოცხლო ფუნქციისა და ამა თუ იმ ორგანოიდის როლის გაგებისთვის აუცილებელია ასეთი ინფორმაციის მეტ-ნაკლებად უფრო დეტალური განხილვა, რაც ნათელ წარმოდგენას შეუქმნის სტუდენტს უჯრედის ორგანოიდების მორფოლოგიისა და ფუნქციის ერთიანობის შესახებ და მოამზადებს მას შემდგომ ეტაპზე ამა თუ იმ სასწავლო კურსის წარმატებით ათვისებისათვის.

ამდენად, სახელმძღვანელოში განხილულია ცოცხალ ორგანიზმთა ნატიფი აგებულება, უჯრედის ფიზიკურ-ქიმიური ორგანიზაციის საფუძვლები, უჯრედში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესების, უჯრედის განახლებისა და დიფერენციაციის კანონზომიერებები, მემკვიდრული მასალის სტრუქტურული ორგანიზაციისა და მემკვიდრული ინფორმაციის რეალიზაციის საფუძვლები, უჯრედში მიმდინარე პათოლოგიური ცვლილებების, უჯრედის დაზერებისა და სიკვდილის, ასევე, რეგენერაციის კანონზომიერებები.

აუცილებლად უნდა აღინიშნოს ის ფაქტი, რომ რიგი საკითხებისა, არა მარტო ციტოლოგიის, არამედ უჯრედული ბიოლოგიის შესწავლის (ბიოლოგიის სამაგისტრო პროგრამის სასწავლო კურსი) საგანიცაა, რადგანაც ორივე მათგანის შესწავლის ობიექტი უჯრედი. ამიტომაც, ჩვენ საგანგებოდ ავარიდეთ თავი ასეთი საკითხების დუბლირებას და ციტოლო-

გის წინამდებარე სახელმძღვანელოში ისინი შედარებით მოკლედ, საფუძვლების და კანონზომიერებების დონეზე წარმოვადგინეთ.

დავეყრდენით ჩვენს მრავალწლიან პედაგოგიურ გამოცდილებას და შევქმენით წინამდებარე სახელმძღვანელო, რომელიც, რა თქმა უნდა, დაზღვეული ვერ იქნება ხარვეზებისაგან სახელმძღვანელოებისადმი წაყენებული მოთხოვნებიდან გამომდინარე, მაგრამ, ვფიქრობთ, იგი დიდ სამსახურს გაუწევს ბიოლოგიის პროფილის სტუდენტებს, მიუხედავად იმისა, რომ თანამედროვე პერიოდში შესაბამისი ინფორმაციების მოძიების საუკეთესო ტექნოლოგიები არსებობს.

სახელმძღვანელოში წარმოდგენილია კითხვები და სავარჯიშოები, ასევე, გამოყენებულ უცხო ტერმინთა განმარტებითი ლექსიკონი, საზომი ერთეულები.

ავტორები მადლიერების გრძნობით მიიღებენ ყველა საქმიან შენიშვნას თუ სურვილს, რომელიც გათვალისწინებული იქნება სახელმძღვანელოს შემდგომი რედაქტირების დროს.

თავი 1. შესავალი

1.1. ციტოლოგიის საგანი და ამოცანები. უჯრედი - სიცოცხლის ელემენტარული ერთეული

ციტოლოგია ბიოლოგიური ციკლის ერთ-ერთი მეცნიერებაა, რომლის შესწავლის საგანს წარმოადგენს ელემენტარული ცოცხალი სისტემა - უჯრედი, ამოცანა კი არის უჯრედის ულტრანატივი აგებულების შესწავლა, ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური აქტივობის რეგულაციის კანონზომიერებების გაცნობა.

უჯრედი სიცოცხლის, არა მარტო სტრუქტურული, არამედ ფუნქციური, გამრავლებისა და ზრდა-განვითარების ერთეულიცაა. უჯრედი სიცოცხლის ელემენტარული სტრუქტურული ერთეულია იმიტომ, რომ თითქმის ყველა ცოცხალი ორგანიზმი უჯრედისგან შედგება ან ორგანიზმი თვითონ ერთი უჯრედია (უჯრედ-ორგანიზმები); ანუ მცენარეები, ცხოველები, სოკოები, მიკროორგანიზმები აგებულია უჯრედის ან უჯრედებისაგან.

უჯრედი, რომ ფუნქციური ერთეულია, ამაზე მიუთითებს ბუნებაში ერთუჯრედიანი ორგანიზმების არსებობა, რომლებშიც ყველა ცოცხალისათვის დამახასიათებელი ძირითადი სასიცოცხლო პროცესები, სწორედ, ამ ერთი უჯრედის დონეზე ხორციელდება (მიკროორგანიზმები). ამასთან, მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში ნებისმიერი სასიცოცხლო პროცესი უჯრედის დონეზე ხორციელდება.

უჯრედი გამრავლების ერთეულია იმიტომ, რომ უჯრედული გამრავლება ერთ უჯრედთან არის დაკავშირებული (ეს იქნება უჯრედის მიტოზური, თუ მეიოზური დაყოფა); ხოლო ზრდა-განვითარების ერთეულია, ნიშნავს იმას, რომ ყველა ცოცხალი ორგანიზმის განვითარება ერთი საწყისი უჯრე-

დიდან იწყება (ვეგეტაციური გამრავლების დროს - სომატური უჯრედიდან ან უჯრედებიდან, სქესობრივი გამრავლების დროს კი - განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან - ზიგოტიდან).

სხვადასხვა ბიოლოგიური მეცნიერება ცოცხალ ორგანიზმებს სიცოცხლის სხვადასხვა ორგანიზაციულ დონეზე სწავლობს ორგანიზმულ, ქსოვილურ, უჯრედულ, მოლეკულურ დონეზე და ა. შ.

1.2. მოკლე ისტორიული ცნობები

ციტოლოგია ცოცხალ ორგანიზმებს სწავლობს უჯრედულ დონეზე. ცნობილია, რომ ადამიანის შეუიარაღებელ თვალს არ ძალუძს, ერთმანეთისგან გაარჩიოს 100 მიკრონით დაცილებული ორი სხვადასხვა წერტილი, უჯრედები კი, როგორც წესი, უფრო მცირე ზომისანი არიან. სწორედ ამიტომ, ცოცხალ ორგანიზმთა კვლევა უჯრედულ დონეზე მთლიანადაა დაკავშირებული მიკროსკოპული ტექნიკის, კერძოდ, ოპტიკის განვითარებასთან.

მართალია, მრუდე (ბლაგვი) ზედაპირის ზოგიერთი ოპტიკური თვისება ცნობილი იყო ჯერ კიდევ ევკლიდესათვის (300 წელი ჩვენს ერამდე), თუმცა, მისი გადიდების უნარმა პრაქტიკული გამოყენება ვერ ჰპოვა.

ამასთან, უნდა აღინიშნოს, რომ პირველი სათვალე შექმნილი იქნა, მხოლოდ, 1284 წელს ს. არმატეს (Salvino D'Armata) მიერ იტალიაში. მე-16 საუკუნეში ლეონარდო და ვინჩმა და მაურალიკომ აჩვენეს, რომ მცირე ობიექტების შესწავლა უმჯობესია ლუპის მეშვეობით. 1590 წელს ნიდერლანდებში ოპტიკოსების - ძმები ზ. და ხ. *იანსენების* მიერ ორი ამოზნექილი ლინზა ჩამონტაჟებული იქნა ერთ მილში, ე.ი. შექმნეს პირველი

„მიკროსკოპი“ - ოპტიკური ხელსაწყო, რომელიც ადიდებდა 3-10-ჯერ და საფუძველი ჩაუყარეს უფრო რთული მიკროსკოპების შექმნას.

ყოველი შემდეგი გამადიდებელი ხელსაწყო (მიკროსკოპი) მნიშვნელოვნად იყო გაუმჯობესებული წინასთან შედარებით. მე-16 საუკუნის ბოლოს დანიელი, ინგლისელი და იტალიელი კონსტრუქტორების მიკროსკოპები თანდათან ვრცელდებოდა და საფუძველი ეყრებოდა თანამედროვე მიკროსკოპიას. სწორედ ამ დროს გაჩნდა ამ ოპტიკური ხელსაწყოს სახელწოდება - **მიკროსკოპი** (ბერძნ. „მიკროს“-მცირე, „სკოპო“-განვიხილავ, ვუყურებ) და იგი ფართოდ დამკვიდრდა სამედიცინო სფეროში.

მე-17 საუკუნეში რამდენიმე მეცნიერი ერთდროულად იყო დაკავებული მიკროსკოპის სრულყოფით. კერძოდ, გ. გალილეიმ (1610) ააგო მიკროსკოპი, რომელიც წარმოდგენილი იყო ლინზების შერწყმით ტყვიის მილთან. დეკარტიმ თავის წიგნში „დიოპტრიკა“ (1637) აღწერა რთული მიკროსკოპი, რომელიც შედგებოდა ორი - გაბრტყელებულ-ჩაზნექილი (ოკულარი) და ორმხრივ ამოზნექილი (ობიექტივი) - ლინზისაგან.

სიტყვა „ციტოს“ უჯრედთან (ბერძნ. „ციტოს“ - ღრუ, ლათ. - „ციტას“ - ხვრელი) დაკავშირებით პირველად იხმარა ინგლისელმა მეცნიერმა **რობერტ ჰუკმა** (სურ.1) 1665 წელს თავის გამოკვლევაში „კორპის აგებულების შესახებ“ (რაც გამადიდებელი ლინზების - პრიმიტიული მიკროსკოპის საშუალებით შეძლო) (სურ.2). ზოგიერთი მცენარის ღეროსა და კორპის ანათლების შესწავლისას **რობერტ ჰუკმა** (1665 წ.) აღმოაჩინა, რომ ისინი შედგება პატარ-პატარა საკნებისაგან (რაც ძალიან წააგავდა ფუტკრის ფიჭას), რომელთაც ცელულა ანუ უჯრედი უწოდა (ლათინური წარმოშობის სიტყვა cellula ნიშნავს საკანს)

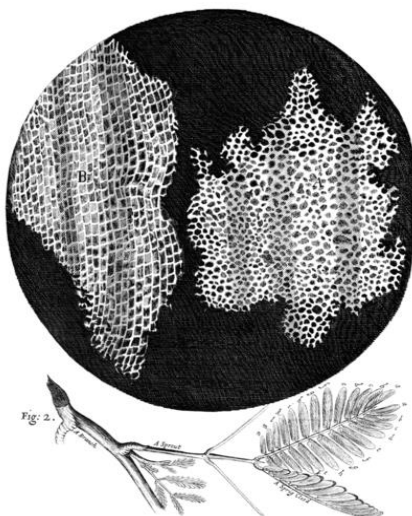
(სურ. 3). უნდა აღინიშნოს, რომ რაც რ.ჰუკმა ნახა კორპის მუხის ქერქის ანათაღზე, სულაც არ იყო ტიპური ცოცხალი უჯრედი. აღნიშნული საკნების მსგავსი წარმონაქმნები ფორმირდება მკვდარი მცენარეული ქსოვილის უჯრედების უჯრედული კედლით. ასევე, აღსანიშნავია, რომ რობერტ ჰუკმა სხვა მცენარეების ქსოვილების უჯრედებზე დაკვირვებისას შენიშნა უჯრედული „წვენი“. ჰუკის კვლევები ლიმიტირებული იყო მიკროსკოპის გადიდების შესაძლებლობით. კერძოდ, მის მიერ კონსტრუირებული მიკროსკოპი ობიექტს ადიდებდა მხოლოდ 30-ჯერ (30X). აღნიშნული გადიდება კი უჯრედის შიგა ორგანიზაციის დეტალური შესწავლის საშუალებას არ იძლეოდა.



სურ.1. რობერტ ჰუკი.



სურ.2. რ. ჰუკის მიკროსკოპი (1835-1703).



სურ. 3. კორპის ანათალი.

შემდეგში გრიუმ (1671) და მალპიგიმ (1672-75) მცენარეთა აგებულების კვლევისას აღმოაჩინეს ბუშტუკები და ტომსიკები, რომელთაგანაც აგებულია მცენარეთა სხვადასხვა ნაწილი. მათ პირველად შენიშნეს მცენარეული უჯრედის ცელულოზოვანი გარსი.

ოპტიკური სისტემის გაუმჯობესებით ანტონ ვან ლევენჰუკმა 1674 წელს დაამზადა ლინზები, რომელთაც უფრო მეტი გადიდების უნარი ჰქონდათ (300 X) და რომელთა გადიდებაც საკმარისი იყო მარტივი კვლევისა და დაკვირვებისათვის (სურ.4,5). აღნიშნული გაუმჯობესებული ლინზების გამოყენებით ანტონ ვან ლევენჰუკმა, პირველმა, შეძლო ცოცხალი უჯრედების დათვალიერება. მან აღმოაჩინა ერთუჯრედიანები - წყალმცენარეები, პროტოზოა, უმარტივესი ცხოველები, ბაქტერიები, ერითროციტები და სპერმატოზოიდები. კვლევის შედეგები მის მიერ მოხსენებული იქნა ლონდონის სამეფო სა-

ზოგადობის წინაშე, რასაც საყოველთაო აღიარება მოჰყვა.



სურ.4. ანტონ ვან
ლევენჰუკი (1632-1723).



სურ.5. ანტონ ვან
ლევენჰუკის მიკროსკოპი.

უჯრედის ბუნების სრულ გაგებას ზღუდავდა ორი ფაქტორი. პირველი - ანტონ ვან ლევენჰუკის ე.წ. „დღის“ მიკროსკოპს ჰქონდა შეზღუდული გარჩევადობის შესაძლებლობა - უჯრედის სტრუქტურების მკვეთრი გამოსახულების ნახვა შეუძლებელი იყო. მეორე ფაქტორი XVII საუკუნის ბიოლოგიის აღწერილობით მიმართულებასთანაა დაკავშირებული. ეს იყო აღწერილობითი მეცნიერება, რომელიც ნაკლებად ცდილობდა ბიოლოგიური მასალის არქიტექტურის დეტალურ ახსნას, ამიტომაც, დიდი ხნის განმავლობაში უჯრედის განმარტების ქვეშ ესმოდათ მხოლოდ უჯრა, რომელშიც მხოლოდ გარსი შეიძლება, შევნიშნოთ.

ციტოლოგიის განვითარებისთვის უდიდესი ნაბიჯი იყო 1831 წელს რ. ბრაუნის მიერ ორქიდეათა „უჯრედის წვეთში“ ბირთვის აღმოჩენა. იგი ადრე სხვებმაც შენიშნეს, მაგრამ უჯრედში ბირთვის მთავარი როლის აღწერაში მნიშვნელოვანი

იყო ბრაუნისა და პურკინის როლი, რომლებმაც ბირთვი აღ-
მოაჩინეს კვერცხუჯრედშიც და მიუთითეს მის მდგრადობაზე
უჯრედის სხვა კომპონენტებთან შედარებით. უჯრედის და-
ნარჩენ ნაწილს 1839-1840 წ.წ. პროტოპლაზმა უწოდეს. მსგავსი
აღმოჩენები, რა თქმა უნდა, განპირობებული იყო მიკროსკოპუ-
ლი ტექნიკის გაუმჯობესებით, კერძოდ: ლინზების ხარისხის
ოპტიმიზაციითა და გადიდების შესაძლებლობის გაზრდით
და, ე.წ. „რთული“ მიკროსკოპის შექმნით, სადაც ერთი ლინზა
მოთავსებულია ოკულარზე, ხოლო მეორე - ობიექტივზე. მსგავ-
სი მიკროსკოპები გამოსახულებას ბევრჯერ მეტად ადიდებდა
და გარჩევადობის ხარისხიც უფრო მეტი იყო წინამორბედებ-
თან შედარებით. აღნიშნული ეტაპისათვის უკვე შესაძლებელი
გახდა 1 მიკრომეტრი ზომის საგნების გარჩევა.

ციტოლოგიას კი, როგორც მეცნიერებას, საფუძველი ჩაე-
ყარა მე-19 საუკუნის პირველ ნახევარში გერმანელ ბოტანიკოს
მათიას შლეიდენისა (1838) და ზოოლოგ თეოდორ შვანის (1839)
შრომებით (სურ. 6,7), რაც საბოლოოდ, *უჯრედული თეორიის*
შექმნით დასრულდა.



სურ.6. თეოდორ შვანი
(1810-1882).



სურ.7. მათიას შლეიდენი
(1804-1881).

შლეიდენი აკვირდებოდა ბირთვის სხვადასხვა მცენარეულ უჯრედში. მიკროსკოპის გამოყენებით შეისწავლა სხვადასხვა მცენარის ნაწილები და დაასკვნა, რომ ყველა მცენარე უჯრედებისაგან შედგება და მათ მსგავსი აგებულება აქვთ. ამასთან, მან აღწერა ახალი უჯრედების წარმოქმნა დედისეული უჯრედის შიგნით (1838). მისი დებულებები შემდეგში შევიდა უჯრედულ თეორიაში. თეოდორ შვანიც, რომელიც გამოკვლევებს ცხოველებზე ატარებდა, მსგავს დასკვნამდე მივიდა, რომ ცხოველთა ორგანიზმსაც უჯრედული აგებულება აქვს და დიფერენციაციის ადრეულ სტადიაზე მცენარეული და ცხოველური უჯრედები სტრუქტურულად ერთმანეთისგან თითქმის არ განირჩევა. იმავე წელს შვანმა გამოაქვეყნა წინასწარი მონაცემები მცენარეული და ცხოველური უჯრედების მსგავსების შესახებ. მომდევნო წელს კი (1839) გამოვიდა შვანის კაპიტალური შრომა. მასში ღირებული იყო უჯრედული თეორია, რომლის მიხედვითაც: 1. ყველა ცოცხალი ორგანიზმი უჯრედებისაგან შედგება; 2. უჯრედი ყველა ორგანიზმის სტრუქტურული და ფუნქციური ერთეულია. ამ თეორიას წინ უძღოდა სხვადასხვა ფაქტობრივი მასალის დაგროვების ხანგრძლივი პერიოდი.

უჯრედის აღმოჩენა და მისი აგებულების შემდგომი შესწავლა დაკავშირებული იყო მიკროსკოპის კიდევ უფრო სრულყოფასთან, რამაც შემდგომი ეპოქის მეცნიერებს საშუალება მისცა, დეტალურად შეესწავლათ უჯრედული ორგანიზაცია.

უჯრედის შესწავლის საქმეში დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ე.წ. „ცელულარული პათოლოგიის“ თეორიას (რუდოლფ ვირხოვი). გერმანელი ექიმი რუდოლფ ვირხოვი, განიხილავდა რა უჯრედის მნიშვნელობას პათოლოგიურ პროცესებში, შემოგვ-

თავაზა აზრი, რომ „ყოველი უჯრედი მხოლოდ უჯრედისგან წარმოიშობა (პოპულარული ლათინური ფრაზა *omnis cellule a cellule*)". ლოგიკურად ავითარებდა რა ამ პრინციპს, ვირხოვი მთელ ორგანიზმს განიხილავდა, როგორც უჯრედთა ინტეგრირებულ ჯამს, თავისებურ „უჯრედულ სახელმწიფოს". ამ, თითქოსდა, პრიმიტიულმა მექანიკურმა მტკიცებამ საშუალება მისცა ზოგიერთ მეცნიერს, შეემცირებინა ვირხოვის წვლილი ციტოლოგიის განვითარებაში. მიუხედავად ამისა, ვირხოვის დებულება უდიდესი პროგრესი იყო იმ დროისათვის, როცა ჯერ კიდევ არ იყო აღწერილი მიტოზური პროცესი და, ამასთან, წარმოდგენები უჯრედის დაყოფის შესახებ საკმაოდ გაურკვეველი და ბუნდოვანი იყო. ამდენად, უჯრედულ თეორიას კიდევ ერთი (მესამე) დებულება დაემატა: 3. **ახალი უჯრედი უკვე არსებული უჯრედისაგან წარმოიქმნება** (რ. ვირხოვი, 1855). აღნიშნულმა დებულებამ დაასაბუთა, რომ უჯრედი, არა მარტო ცოცხალის სტრუქტურული ერთეულია, არამედ, ამავედროულად, რეპროდუქციული ერთეულიცაა.

მე-19 საუკუნის ბოლოსა და მე-20 საუკუნის დასაწყისში მიკროსკოპული ტექნიკის განვითარებამ, ოპტიკის სრულყოფამ, ახალი ფიქსატორებისა და საღებავების დამუშავებამ შესაძლებელი გახადა უჯრედის აგებულების, მისი ორგანოიდების გამოვლენა, ბირთვის სტრუქტურების აღწერა. მიკროსკოპის სრულყოფა იძლეოდა იმის საშუალებას, რომ ფართოდ გაშლილიყო მცენარეთა და ცხოველთა ნატიფი აგებულების შესწავლის პროცესი.

შემდგომი გამოკვლევები ციტოპლაზმის აღმოჩენამდე მივიდა. შესწავლილ იქნა, აგრეთვე, ზოგიერთი უმარტივესი ცხოველი, როგორც ერთუჯრედიანი ორგანიზმები.

შემდეგში უჯრედის შესწავლის საქმეში უმნიშვნელოვანეს

ეტაპებს წარმოადგენდა: 1.უმარტივესების უჯრედული ბუნების შესახებ მონაცემების (რომლებიც უჯრედ-ორგანიზმებს წარმოადგენს) და 2. კარიოკინეზის ანუ უჯრედის მიტოზური გაყოფის აღწერა.

1878 წელს სტრასბურგერმა მცენარეებში აღმოაჩინა უჯრედის არაპირდაპირი დაყოფა. მას ვ. შლეიხერმა *კარიოკინეზი* უწოდა. 1882 წელს ფლემინგმა უჯრედის დაყოფის ეს ხერხი ცხოველური უჯრედების შესწავლისას აღმოაჩინა და მას *მიტოზი* უწოდა. შემდეგში აღწერილი იქნა მიტოზის სტადიები (პროფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა - ვ.ფლემინგი, 1882; ტელოფაზა - მ.ჰეიდენჰაინი, 1894). ფლემინგმა (1875) უჯრედში შენიშნა უჯრედის ცენტრი. 1876 წელს კი იგი, როგორც უჯრედის სტრუქტურა, აღმოაჩინა ვან-ბენედენმა, შემდეგში ბოვერმაც. ჰერთვიგმა კი მას უჯრედის დინამიკური (ცვალებადი) ორგანელი უწოდა. 1894 წელს ალტმანმა აღმოაჩინა მიტოქონდრიები, სახელი კი მას ბენდამ უწოდა, თუმცა, გრანულების სახით იგი 1809 წელს შენიშნა ვარბურგმა.

ბირთვის სტრუქტურები - ქრომოსომები ვ.ვალდეიერმა 1882 წელს აღმოაჩინა, სახელწოდება კი 1888 წელს უწოდა. სწორედ, ამ წლებში დადგინდა, რომ თითოეულ ორგანიზმს აქვს ქრომოსომათა მუდმივი რიცხვი (კარიოტიპი), რაც განსხვავებულია სხვადასხვა სახეობაში (კ.პაბლი, ე.ვან-ბენედენი, თ. ბოვერი), აღწერილი იქნა მეიოზი ცხოველებში (ე. ვან-ბენედენი, 1884) და მცენარეებში (ვ.ბელიაევი, 1898), კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის შერწყმა კანეკლიანებში (ო. ჰერთვიგი, 1875), ფარულთესლოვან (ე. სტრასბურგერი, 1878) და შიშველთესლოვან (ნ. გოროჟანკინი, 1880-1883) მცენარეებში. აღმოჩნდა, რომ სომატური უჯრედისაგან განსხვავებით, სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბების პროცესში მეიოზის დროს ქრო-

მოსომთა რიცხვი ნახევრდება (რედუქცია), განაყოფიერებისას კი - კვლავ ღდება. 1876 წელს უმაღლეს მცენარეებში სეგნოიმ შენიშნა პლასტიდები (რომელიც ჯერ კიდევ 1676 წელს ლე-ვენჰუკმა შენიშნა სპიროგირაში). კაპიტალური შრომები პლასტიდებზე ეკუთვნის შიმპერს. 1878 -1882 წლებში სხვადასხვა ობიექტზე აღმოჩენილი იქნა უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფა (სტრასბურგერი, ჩისტიაკოვი, შლეიხერი). 1882 წელს ვალდეიერმა აღმოაჩინა ბირთვის ელემენტარული სტრუქტურები, რომელსაც 1888 წელს ქრომოსომები უწოდა. 1898 წელს იტალიელმა მეცნიერმა გოლჯიმ ნერვული უჯრედების ციტოპლაზმაში აღმოაჩინა ბადებრივი აპარატი, რომელსაც შემდგომში მის პატივსაცემად გოლჯის აპარატი უწოდეს.

ბელაიევმა პირველმა აღწერა მეიოზი და შედეგები გამოაქვეყნა 1898 წელს. ვან-ბენედენმა და ბოვერმა კი მიუთითეს, რომ ამ დროს ხდება ქრომოსომთა რედუქცია, განაყოფიერებისას კი ხდება მისი აღდგენა. 1898 წელს ს. ნავაშინმა აღმოაჩინა ორმაგი განაყოფიერება ფარულთესლოვნებში და მანვე მოგვცა პირველი ცნობები უჯრედის კარიოლოგიის შესახებ.

მომდევნო ეტაპისთვის ბიოქიმიკოსებმა შეისწავლეს უჯრედების ქიმიური შედგენილობა და მასში მიმდინარე ბიოქიმიური პროცესები, რის შედეგადაც დაასკვნეს, რომ სხვადასხვა ორგანიზმის უჯრედები, ძირითადად, მსგავსია ქიმიური შედგენილობითა და მათში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებით. ამდენად, აშკარაა *ჰომოლოგია უჯრედების აგებულებაში*.

უჯრედის ორგანოიდების აღმოჩენამ დაადასტურა უჯრედებს შორის მსგავსება, მიუხედავად იმისა, რომ მათ შორის არსებითი განსხვავებანი იყო. ასე რომ, თუ დაგროვილმა ფაქტებმა პირველ პერიოდში მიგვიყვანეს უჯრედული თეორიის შექმნამდე, შემდგომმა მონაცემებმა ცხადყო უჯრედის აგებუ-

ლებისა და დაყოფის პროცესის სირთულე.

უჯრედის შესწავლაში ახალი ეტაპი დაიწყო ელექტრონული მიკროსკოპის გამოგონების შემდეგ - 1933 წლიდან. იგი ობიექტს მილიონჯერ ადიდებს. ელექტრონული მიკროსკოპი ადიდებს 600-700-ჯერ მეტად, ვიდრე სინათლის მიკროსკოპი. სინათლის მიკროსკოპით შესაძლებელია 1700 Å-ით დაშორებული წერტილების, ელექტრონული მიკროსკოპით კი - 2 Å-ით დაშორებული წერტილების დანახვა. 1900 წელს, როგორც ცნობილია, გრეგორ მენდელის კანონები „ხელახლა“ აღმოაჩინეს (სამმა ბოტანიკოსმა ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად, უცნობი იყო რა მათთვის მენდელის შრომები, გაიმეორეს მისი აღმოჩენები - ჰოლანდიელმა ჰუგო დე ფრიზმა ენოთერაზე, ყაყაოსა და სასტვენაზე, გერმანელმა კარლ კორენსმა - სიმინდზე და ავსტრიელმა ერიხ ჩერმაკმა - ბარდაზე), რამაც შესაძლებელი გახადა, დადგენილიყო კავშირი დათიშულ ჰიბრიდულ შთამომავლებში და დაკვირვებოდნენ ქრომოსომების ქცევის თავისებურებებს უჯრედის მეიოზური დაყოფის დროს. მემკვიდრულობის ქრომოსომური თეორია ნაყოფიერი აღმოჩნდა და განაპირობა მეცნიერული მიმართულების - *ციტოგენეტიკის* ჩამოყალიბება. მეცნიერების მიერ იმის დასაბუთებამ, რომ ყოველი ცოცხალი ორგანიზმის შემადგენელ უჯრედებს გააჩნიათ მისთვის დამახასიათებელი რაოდენობისა და ფორმის ქრომოსომები (მე-19 საუკუნის დასასრულს - რაბლი, ვან-ბენედენი, ბოვერი) და, რომ ისინი განიცდის რედუქციას (ჯერად შემცირებას), ხოლო განაყოფიერების პროცესში აღდგება მათი დიპლოიდური დონე, განაპირობა, სწორედ, გენეტიკასა და ციტოლოგიას შორის ახალი, ინტეგრირებული მიმართულების აღმოცენება.

დღეს ციტოლოგიას ერთ-ერთი ცენტრალური ადგილი

უკავია სხვადასხვა ბიოლოგიურ დისციპლინას შორის. იგი წარმოადგენს ემბრიოლოგიის, ჰისტოლოგიის, პათანატომიის, გენეტიკის საფუძველს.

ციტოლოგია კავშირშია ფიზიოლოგიასთან. ეს კავშირი გამოიწვია უჯრედისთვის დამახასიათებელი სასიცოცხლო პროცესების შესწავლამ. ისეთი თვისებები, როგორიცაა: პროტოპლაზმის ამეზოიდური მოძრაობა, შეკუმშვის უნარი, მასში ნივთიერებათა გატარების მექანიზმები, უჯრედის ზრდის თავისებურებანი და სხვა, წარმოადგენელია ფიზიოლოგიის გარეშე.

თანამედროვე ციტოლოგიის განვითარება შეუძლებელია უჯრედული აგრეგატების დეტალური შესწავლის გარეშე, რაც, უპირველეს ყოვლისა, მოითხოვს თანამედროვე ფიზიკისა და ქიმიის მეთოდების გამოყენებას და, რამაც განაპირობა ახალი მეცნიერების - *ციტოქიმიის* აღმოცენება. ციტოქიმია იკვლევს, არა მარტო უჯრედში შემავალ ცალკეულ ქიმიურ კომპონენტებს, არამედ მათი მოლეკულური აგებულების თავისებურებებსაც.

იმ უჯრედულ კომპონენტებს და სტრუქტურებს, რომელთა დანახვა ელექტრონული მიკროსკოპითაა შესაძლებელი და შეუძლებელია - სინათლის მიკროსკოპით, უჯრედის *ულტრა-სტრუქტურებს* ანუ *სუბმიკროსკოპულ* ნაწილებს უწოდებენ. ამ ნაწილების დეტალურმა შესწავლამ გვიჩვენა, რომ ისინი მსხვილ მოლეკულურ აგრეგატებს წარმოადგენს. სასიცოცხლო პროცესებს მოლეკულურ დონეზე კი სწავლობს *მოლეკულური ბიოლოგია*.

ციტოლოგია კვლევაში იყენებს მათემატიკის მეთოდებსაც. აქედან გამომდინარე, ციტოლოგიას კავშირი აქვს *ბიონიკასთან*. ბიონიკა არის მეცნიერება, რომელიც სწავლობს ცოცხალში

მიმდინარე პროცესების მოდერნიზებას ტექნიკაში. ეს კი წარმოუდგენელია უჯრედში მიმდინარე პროცესების მექანიზმების დეტალური შესწავლის გარეშე.

ამრიგად, ევოლუციის პროცესში წარმოშობილი ცოცხალი მასა უჯრედი აღმოჩნდა ისეთი ერთეული, რომლის საფუძველზეც წავიდა, როგორც ერთუჯრედიან, ასევე მრავალუჯრედიან ორგანიზმთა შემდგომი ბიოევოლუციური განვითარება. უჯრედებისგან აგებულია ყველა თანამედროვე ცოცხალი არსება, უჯრედების საშუალებითაა განპირობებული რთული ორგანიზმების უწყვეტობის შენარჩუნება (ზრდასრულ ადამიანს დაახლოებით 200 მილიარდამდე უჯრედი აქვს).

უჯრედი ბიოევოლუციურად ჩამოყალიბებული ცოცხალი სისტემაა. უჯრედი, როგორც ცოცხალი, გვხვდება უჯრედორგანიზმების სახით, როგორცაა მიკროორგანიზმები, ერთუჯრედიანი მცენარეები და ცხოველები. ამასთან, გვხვდება აგრეთვე, როგორც მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების – მცენარეებისა და ცხოველების სტრუქტურული, ელემენტარული ერთეული. ერთუჯრედიანებში ცოცხალისთვის დამახასიათებელ ყველა თვისებას და ფუნქციას ერთი უჯრედი ასრულებს. მრავალუჯრედიანების წარმოშობამ კი განაპირობა ორგანიზმის უჯრედებში ფუნქციების დიფერენციაცია და ჩამოყალიბდა უჯრედთა და ქსოვილთა სხვადასხვაგვარი ტიპი. განსხვავებულია უჯრედთა ზომებიც: ძუძუმწოვრებში უმცირეს (6-8 მკ დიამეტრის) უჯრედებთან (ლიმფოციტებთან) ერთად გვხვდება დიდი ზომის ნერვული უჯრედები (1 მ-ზე მეტი სიგრძისაც კი). დიდი ზომის უჯრედია, აგრეთვე, კვერცხუჯრედი. ადამიანის კვერცხუჯრედი ადამიანის ორგანიზმის ერთ-ერთი უდიდესი უჯრედია. ის დაახლოებით, 0.12 მმ დიამეტრის მქონე უჯრედია.

სხვადასხვა უჯრედი, შესაძლებელია, ფორმითაც განსხვავდებოდეს ერთმანეთისაგან. კერძოდ, ზოგიერთი უჯრედი ოვალურია, ზოგიც ცვალებადია (მაგალითად, ამება). ემბრიონული უჯრედების ფორმა შედარებით დიდი დაწოლის გამო წაგრძელებულია, ზრდასრულში კი ოვალური ხდება. ზოგჯერ ფორმა რთულდება ნერვული უჯრედების, პიგმენტური უჯრედის (მელანოციტის) მორჩებსა და სხვა დამატებებით, რაც დაკავშირებულია უჯრედის დიფერენციაციასთან. ამასთან, რაც უფრო დიფერენცირებულია უჯრედი, მით მეტად მრავალფეროვანია მისი მორფოლოგია.

1.3. თანამედროვე უჯრედული ბიოლოგია

თანამედროვე უჯრედული ბიოლოგია დაკავშირებულია სამი სხვადასხვა დარგის ინტეგრირებასთან. ესაა: ციტოლოგია, ბიოქიმია და გენეტიკა. თითოეულ მიმართულებას თავისი წარმოშობის ისტორია, კვლევის ობიექტი და ამოცანები აქვს, მაგრამ მათი ერთობლიობა კი ქმნის მთავარ ღერძს თანამედროვე უჯრედის ბიოლოგიისათვის. უჯრედის ბიოლოგიის სპეციალისტი ადეკვატურად უნდა იცოს ინფორმირებული სამივე ხსენებული დარგის შესახებ. დამატებით, მას უნდა ესმოდეს, ასევე, თუ როგორ ემორჩილება უჯრედის დინამიკური პროცესები ქიმიისა და ფიზიკის ძირითად კანონებსა და კანონზომიერებებს.

ისტორიულად, აღნიშნული სამი დარგიდან პირველადი, მაინც, ციტოლოგიაა. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, მისი მიზანია უჯრედული სტრუქტურების დეტალური შესწავლა, რასაც თითქმის მთელი სამი საუკუნე დასჭირდა. მიკროსკოპების ოპტიკურმა სრულყოფამ, ელექტრონული მიკროსკოპის გამოგონებამ და მაღალი გარჩევადობის სხვა ოპტიკური ტექნო-

ლოგიების ეპოქამ არსებითად გაზარდა ჩვენი ცოდნა უჯრედის სტრუქტურისა და ფუნქციის შესახებ.

მეორე დარგი ბიოქიმიაა, რომელიც გვეხმარება უჯრედის სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაციის უკეთ გაგებაში. აღნიშნული მიმართულება განვითარებას აღწევს ბოლო 75 წლის განმავლობაში. დარგის განვითარება დაკავშირებულია ისეთი ტექნიკის შექმნა/განვითარებასთან, როგორიცაა: ულტრაცენტრიფუგირება, ქრომატოგრაფია, რადიოაქტიური მარკირება, ელექტროფორეზი, მასსპექტროფოტომეტრია. აღნიშნული ტექნოლოგიები უჯრედული კომპონენტების განცალკევებისა და მისი შემდგომი იდენტიფიცირების საშუალებას იძლევა.

თანამედროვე უჯრედული ბიოლოგიის განვითარება მჭიდროდაა დაკავშირებული გენეტიკასთან. გენეტიკის, როგორც მეცნიერების, ჩამოყალიბება ითვლის, დაახლოებით, 150 წელს და დაკავშირებულია გ.მენდელის სახელთან. განვითარების სიმაღლეებს აღნიშნულმა დარგმა კი ბოლო ათწლეულებში მიაღწია. გენეტიკურმა კვლევებმა აჩვენა, რომ ყველა ცოცხალი ორგანიზმისთვის დნმ (დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა) არის მთავარი გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი მოლეკულა, რომელიც აკოდირებს აურაცხელი რაოდენობის რნმ-ს (რიბონუკლეინის მჟავა) და ცილებს. ეს უკანასკნელნი კი პასუხისმგებელია უჯრედის სტრუქტურულ და ფუნქციურ ორგანიზაციაზე და წარმოადგენენ უჯრედული დიფერენციაციის აუცილებელ წყაროს. თანამედროვე გენეტიკის მთავარი მონაპოვარია დნმ-სეკვენირების (დნმ-ის სეკვენირება არის დნმ-ის ფრაგმენტში არსებული ნუკლეოტიდების - ადენინის, თიმინის, ციტოზინისა და გუანინის - თანმიმდევრობის განსაზღვრის პროცესი) მეთოდი ადამიანსა და სხვა სახეობებში და

კლონირება (გენეტიკურად იდენტური ორგანიზმების წარმოქმნა) ცხვრებში, მსხვილფეხა რქოსან პირუტყვში და კატებში.

1.4. უჯრედის კვლევის მეთოდები

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ცოცხალ ორგანიზმთა კვლევა უჯრედულ დონეზე, მხოლოდ, სპეციალური გამადიდებელი ხელსაწყოებით არის შესაძლებელი და იგი მთლიანადაა დაკავშირებული მიკროსკოპული ტექნიკის განვითარებასთან. პირველი ოპტიკური ხელსაწყოები სინათლის მიკროსკოპები იყო.

რამდენადაც უჯრედის ზომები, ჩვეულებრივ, ძალზე მცირეა, მისი შემადგენელი ელემენტები კი კიდევ უფრო ნაკლები ზომისაა, ამდენად, უჯრედის შესწავლის მეთოდების უმრავლესობა მიკროსკოპის გამოყენებასთანაა დაკავშირებული. თუკი ჩვენ შეუიარაღებელი თვალით შეგვიძლია დავინახოთ 100 მკ-ით (ანუ 0,1 მმ) დაცილებული წერტილები, ჩვეულებრივი სინათლის მიკროსკოპით შეგვიძლია გავარჩიოთ 0,25 მკ-ით დაშორებული წერტილები, ხოლო იისფერი სხივებით კი - 0,17 მკ-ით დაცილებული წერტილებიც კი. ეს იმას ნიშნავს, რომ ჩვენ შეუიარაღებელი თვალით შეგვიძლია უჯრედის აგებულების საკმაოდ მცირე დეტალების გარჩევა, რადგანაც უჯრედის სტრუქტურები განსხვავდებიან სხივგამტარიანობის უნარით და ამასთან, ყველა ნაწილი არაა შედებილი, საჭირო ხდება ხელოვნურად გავზარდოთ სტრუქტურების კონტრასტულობა და შევღებოთ იგი. ზოგჯერ კი მუშაობა ცოცხალ უჯრედთანაც გვიხდება ვიტალური (ცოცხალ მდგომარეობაში მღებავი) საღებავების გამოყენებით. ასეთ შემთხვევაში კონტრასტულობის გაზრდა, ე.წ. ფაზურ-კონტრასტული მიკროსკოპით შეიძლება. ცოცხალ უჯრედში შეიძლება შეიღებოს

გოლჯის აპარატი და მიტოქონდრიები. უმრავლეს შემთხვევაში კი საჭირო ხდება უჯრედის წინასწარი სპეციალური დამუშავება – მისი ფიქსირება, მერე - შეღებვა და მხოლოდ ამის შემდეგაა შესაძლებელი მისი განხილვა მიკროსკოპში.

უჯრედის შესწავლისათვის სულ უფრო ხშირად გამოიყენება სხვადასხვა ფიზიკური და ქიმიური მეთოდი.

უჯრედის კვლევის მეთოდების კლასიფიკაცია პირობითად შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვადგინოთ:

I - მიკროსკოპული მეთოდები (სინათლის მიკროსკოპია, მიკროსკოპია ბნელ არეში, ფაზურ-კონტრასტული მიკროსკოპია, ინტერფერენციული მიკროსკოპია);

II - ციტოფიზიკური (რენტგენის სხივების შთანთქმის მეთოდი, ფლუორესცენციული მიკროსკოპია, რადიოავტოგრაფირების მეთოდი);

III - ულტრასტრუქტურების შესწავლის მეთოდები (პოლარიზაციული მიკროსკოპია, რენტგენის სხივების დიფრაქცია ანუ რენტგენო-სტრუქტურული ანალიზი, ელექტრონული მიკროსკოპია);

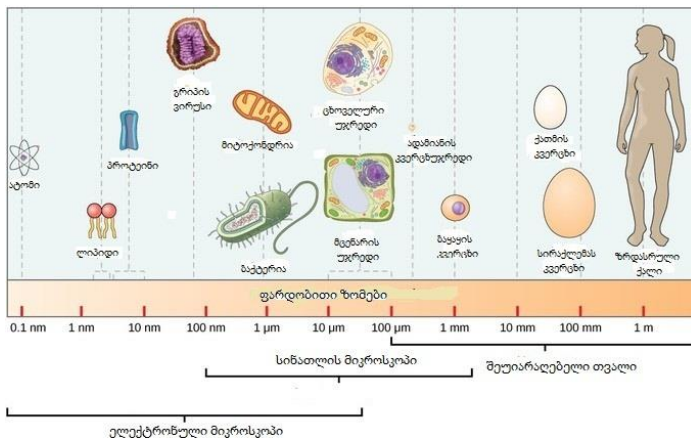
IV- ციტო- და ჰისტოქიმიური მეთოდები (ერთ-ერთია **in vitro** მეთოდი, რომლის ავტორიც ჰარისონია).

უჯრედში მიმდინარე რიგი პროცესების შესწავლა *ცეიტრაფერული* ანუ შენელებული კინოგადაღებით ხდება.

მიკროსკოპია თვალთ უხილავი ობიექტების სამეცნიერო გამოკვლევის მეთოდია, რაც ამ ობიექტების გადიდების გზით მათ დათვალიერებას გულისხმობს. მიკროსკოპების პრაქტიკული გამოყენების მეთოდებისა და ტექნოლოგიების ერთობლიობა მიკროსკოპირების სახელითაა ცნობილი. მიკროსკოპიის მეთოდები - ეს სხვადასხვა ალგორითმის ერთობლიობაა, რომ-

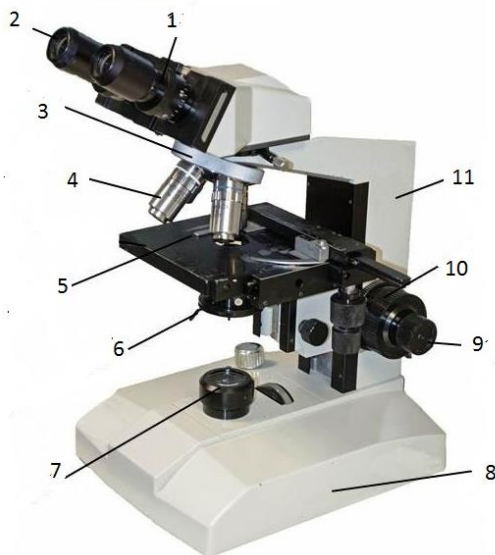
ლის საშუალებით შესაძლებელია კონკრეტული ცოცხალი ობიექტის შესწავლა.

დღეისთვის არსებობს მიკროსკოპების უამრავი მოდიფიკაცია. მათი გამოყენების შესაძლებლობები განსხვავებულია ერთმანეთისაგან. აღნიშნულიდან გამომდინარე, მათი გამოყენება ხდება მიზნობრივად. მაგალითად, სინათლის მიკროსკოპების გამოყენებით შესაძლებელია, დავინახოთ 1 მმ-დან 50 მკ სიგრძის ერთეულის მქონე სხეულები, როგორიცაა მცენარეული და ცხოველური უჯრედები, მათ შორის სპერმატოზოიდი და კვერცხუჯრედი. ასევე, სინათლის მიკროსკოპით შესაძლებელია, დავათვალიეროთ უჯრედის ზოგიერთი ორგანოიდი, მაგალითად: ბირთვი, მიტოქონდრია, პლასტიდი. ბაქტერიების უმრავლესობაც. თუმცა, სინათლის მიკროსკოპის შესაძლებლობები შეზღუდულია. უჯრედში არსებული სხვა ორგანოიდები, ცილების და სხვა მცირე მოლეკულების დათვალიერება შეიძლება ელექტრონული მიკროსკოპით (სურ.8).



სურ. 8. სინათლისა და ელექტრონული მიკროსკოპების გადიდების შესაძლებლობები.

სინათლის მიკროსკოპი (სურ. 9) პირველი ხელსაწყოა უჯრედის ულტრასტრუქტურული შესწავლის მიმართულებით, რომელიც სპეციალისტს ეხმარება ბირთვის, მიტოქონდრიის, ქლოროპლასტის და სხვა უჯრედული სტრუქტურების იდენტიფიცირებაში.



სურ. 9. სინათლის მიკროსკოპი. 1. ტუბუსი; 2. ოკულარი; 3. დოლურა (რევილვერი); 4. ობიექტივი; 5. სასაგნე მაგიდა; 6. კონდენსორი; 7. სინათლის წყარო; 8. სადგამი; 9. მიკროხრაზნი; 10. მაკროხრაზნი; 10. შტატივი.

სინათლის მიკროსკოპი მცირე ზომის ობიექტების (ბაქტერიებიდან და სხვა მიკრობული ნაწილაკებიდან დაწყებული, ეუკარიოტულ უჯრედებამდე) აღმოჩენისათვის გასანათებლად იყენებს სინათლის შუქს. მისი ღირებულების სისტემა უზრუნველყოფს სინათლის სხივის ფოკუსირებას ძალიან პატარა და გამჭვირვალე ნიმუშზე, ადიდება მას და ქმნის შესაბამის სურათს. სინათლის მიკროსკოპის გადიდება განისაზღვრება

ლინზის უნარით, მოახდინოს სინათლის სხივის გარდატეხა და ფოკუსირება ნიმუშზე, რომელიც ქმნის გამოსახულებას. სინათლის გარდატეხის შესაძლებლობა განისაზღვრება გარდატეხის ინდექსით, რომელიც იმის საზომია, რამდენად ანელებს ნივთიერება სინათლის სიჩქარეს. სინათლის გარდატეხის მიმართულება და სიდიდე განისაზღვრება ორი გარემოს რეფრაქციული ინდექსებით, რომლებიც მხედველობის არეში ქმნიან ინტერფეისს ანუ გამოსახულებას.

მიკროსკოპთანაა დაკავშირებული გარჩევადობის ფაქტორიც. გარჩევადობა არის ლინზის უნარი, განასხვავოს პატარა ზომის ობიექტები, რომლებიც ერთმანეთთან მჭიდროდაა დაკავშირებული. სინათლის მიკროსკოპის გარჩევადობა განისაზღვრება მისი ლინზების სისტემის რიცხვითი დიაფრაგმით და მის მიერ გამოყენებული სინათლის ტალღის სიგრძით. რიცხვითი დიაფრაგმა არის სინათლის ტალღის სიგრძის განსაზღვრება, რომელიც წარმოიქმნება ნიმუშის განათების დროს.

აღნიშნული ფუნქციების განხორციელება შესაძლებელია სინათლის მიკროსკოპის შემდეგი ძირითადი ნაწილებით:

სინათლის მიკროსკოპი შედგება მოკლე ფოკუსის მქონე ლინზების ორი სისტემისაგან - ობიექტივისა და ოკულარისაგან; ოკულარის გადიდების შესაძლებლობა აღნიშნულია ხოლმე მის კორპუსზე (მაგ. 5X, 10X..); ობიექტივს ამაგრებენ მიკროსკოპის დოლურაში (რევილვერში) (სურ.9,3), მისი გადიდების შესაძლებლობა, ასევე, წერია კორპუსზე, ანალოგიურ ფორმატში.

ოკულარი (სურ.9; 2) - ორი ლინზისგან შედგება. მისი დაწინაურებაა გადიდებული გამოსახულების დანახვა დამკვირვებლის მიერ.

ობიექტი (სურ.9, 4) - რთული ოპტიკური სისტემა, შედგება ორი მინის ლინზისაგან. ობიექტივებს აქვთ მიღების ფორმა, რომლებშიც შეიძლება იყოს განთავსებული 14-მდე სხვადასხვა ლინზა.

განათების სისტემა (სურ.9; 7) - გამოიყენება გამოსაკვლევი ობიექტის დანახვის მიზნით.

სასაგნე მაგიდაზე (სურ. 9; 5) ფიქსირდება გამოსაკვლევი ობიექტი/საკვლევი ნიმუში.

გადიდების ხარისხის ცვლილებას ემსახურება მიკროსკოპის **მიკრო - და მაკროხრახნები** (სურ.9; 9,10).

სინათლის მიკროსკოპის გამოყენებით შესაძლებელია გამოსახულების გადიდება მაქსიმუმ 2000-ჯერ.

ქვემოთ მოცემულია ოკულარისა და ობიექტივის ცალკეული გადიდების შესაძლებლობიდან მიკროსკოპის ერთობლივი გადიდების უნარი ყოველ კონკრეტულ შემთხვევაში და სიგრძის საზომი ერთეულები:

	ობიექტივი 10x	ობიექტივი 40x	ობიექტივი 100x
ოკულარი 10x	100	400	1000
ოკულარი 15x	150	600	1500

სიგრძის საზომი ერთეულები:

1 სანტიმეტრი (სმ) = 10^{-2} მეტრი (მ) = 0.4 ინჩი

1 მილიმეტრი (მმ) = 10^{-3} (მ)

1 მიკრომეტრი (მკმ) = 10^{-3} მმ = 10^{-6} მ

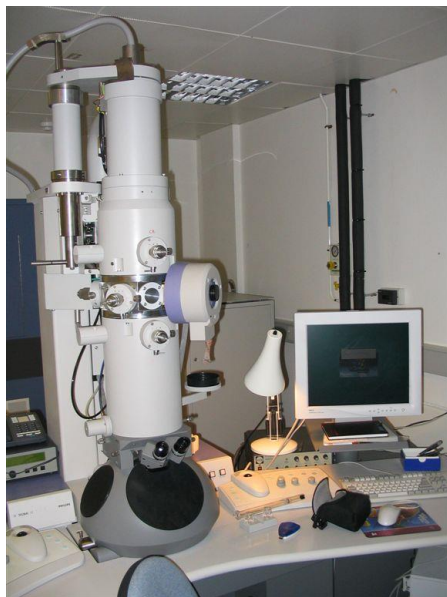
1 ნანომეტრი (ნმ) = 10^{-3} მკმ = 10^{-9} მ

1 Å = 10^{-10} მ = 10^{-8} სმ = 0,1 ნმ

დღეისთვის არსებობს სინათლის მიკროსკოპების სხვადასხვა მოდიფიკაცია. ოპტიკური მიკროსკოპის ყველაზე გავრცელებული თანამედროვე ტიპებია:

- ა) ნათელი ველის სინათლის მიკროსკოპი;
- ბ) ფაზურ-კონტრასტული სინათლის მიკროსკოპი;
- გ) მუქი ველის სინათლის მიკროსკოპი;
- დ) ფლუორესცენციული სინათლის მიკროსკოპი.

ციტოლოგიის, როგორც მეცნიერების, განვითარებაში უდიდესი წვლილი შეიტანა ელექტრონული მიკროსკოპის გამოგონებამ (XX საუკუნის პირველი ნახევარი). მისი ელექტრონული ოპტიკა სინათლის მიკროსკოპის ლინზების ანალოგიურია. ოპტიკური მიკროსკოპისგან განსხვავებით, ელექტრონულ მიკროსკოპში იყენებენ ელექტრონების ნაკადს და მაგნიტურ ან ელექტრონულ ლინზებს. მასში განათების წყაროს ელექტრონების ნაკადი წარმოადგენს. ელექტრონების ფოკუსირებით ერთ წერტილში შესაძლებელია ობიექტის ძლიერ გადიდებული გამოსახულების მიღება. ვინაიდან ელექტრონის ტალღის სიგრძე შეიძლება იყოს 100 000-ჯერ უფრო მცირე, ვიდრე ხილული სინათლისა, ელექტრონული მიკროსკოპების გარჩევადობის უნარი გაცილებით მაღალია, რაც დაახლოებით, 0,1 ნმ-ის ტოლია. ელექტრონული ლინზის წინამორბედად ითვლება 1930-იან წლებში შექმნილი ელექტრონული მიკროსკოპი, რომელიც ააგეს ტალღური ოპტიკის კანონებით, მაგრამ იყენებდნენ ელექტრონული და მაგნიტური წყაროების ფოკუსირებისათვის (სურ.10). ელექტრონული ან მაგნიტური ლინზებით შესაძლებელია ელექტრონების ნაკადის მართვა და ობიექტის რომელიმე კონკრეტული ადგილის გადიდება.



სურ. 10. ელექტრონული მიკროსკოპი.

სადღეისოდ არსებობს ელექტრონული მიკროსკოპის სხვადასხვა სახე: გამოსახულების ელექტრონული მიკროსკოპი, რასტრული ელექტრონული მიკროსკოპი, დამასკანირებელი ატომური ძალის ელექტრონული მიკროსკოპი, ამრეკლავი ელექტრონული მიკროსკოპი, რასტრული ტრანსიმიული ელექტრონული მიკროსკოპი, ფოტოწარმომქმნელი ელექტრონული მიკროსკოპი. ელექტრონული მიკროსკოპის სხვადასხვა მოდელს აქვს განსხვავებული გადიდების შესაძლებლობები. ზოგიერთი მათგანი უზრუნველყოფს გამოსახულების 2 მილიონჯერ გადიდებას, მაშინ, როცა საუკეთესო ოპტიკური მიკროსკოპები მხოლოდ 2000-ჯერ ადიდებს. ელექტრონული მიკროსკოპებით შესაძლებელია, არა მარტო მთლიანი უჯრედების, არამედ უჯრედშიდა სტრუქტურებისა და მათში არსებული სივრცეების

შესწავლა. მაგალითად, თუკი სინათლის მიკროსკოპში ბაქტერიები პაწაწინა წერტილებად მოჩანს, ელექტრონულ მიკროგრაფზე კარგად ჩანს მორფოლოგიური მახასიათებლები, კერძოდ, მათი ფორმა, ზომა და ზედაპირი. თუმცა, შეიძლება ითქვას, რომ ელექტრონულ მიკროსკოპს აქვს გარკვეული შეზღუდვებიც. ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი შეზღუდვა დაკავშირებულია ნიმუშების მომზადებისა და ფიქსაციის სირთულესთან, რაც საკმაოდ ვრცელი პროცესია და მოითხოვს ნიმუშების მოთავსებას ვაკუუმში ხანგრძლივი დროით. გამომდინარე აქედან, ცოცხალი უჯრედების დათვალიერება ელექტრონული მიკროსკოპით შეუძლებელია.

რამდენადაც, უჯრედი ქსოვილის შემადგენელი ნაწილია, უჯრედისა და ქსოვილის შესწავლის მეთოდები თანხვედრაშია ერთმანეთთან. უჯრედის შესწავლისათვის, უმრავლეს შემთხვევაში, საჭირო ხდება ქსოვილის ანათლის წინასწარი სპეციალური დამუშავება – მისი ფიქსირება, შემდგომ – შეღებვა და მხოლოდ ამის შემდეგაა შესაძლებელი მისი განხილვა მიკროსკოპში.

ციტოლოგიის განვითარებისათვის მნიშვნელოვანი იყო 1800 წლების შუა პერიოდში ახალი ხელსაწყო – მიკროტომის გამოგონება. რომელიც ქსოვილების ან სხვა ბიოლოგიური ნიმუშების ძალიან თხელი ანათლებისა და სლაიდების მომზადების საშუალებას იძლეოდა. ანათლების შეღებვის მეთოდების გამოყენებამ შესაძლებელი (XIX საუკუნის მეორე ნახევრიდან) გახადა უჯრედშიდა სტრუქტურების დეტალური შესწავლა.

ციტოლოგიური პრეპარატების სხვადასხვა სახე არსებობს:

ნაცხი - მზადდება თხევადი კონსისტენციის ქსოვილისაგან (მაგ., სისხლი, ძვლის ტვინი, ნერწყვი, ზურგის ტვინის სითხე და სხვა); **ანაბეჭდი** - მყიფე პარენქიმული ორგანოებისთვის

გამოიყენება. ამ დროს იჭრება ორგანოს ნაწილები და თავისუფალი უჯრედები (მაგ. ელენთის, თიმუსის, ღვიძლის) ეკვრება სასაგნე მინაზე; **აპკი** - მზადდება ქსოვილისგან გაჭიმვის შედეგად (მაგ., შემაერთებელი ქსოვილის, ბადექონის, პლევრის, ტვინის რბილი გარსის); **ტოტალური პრეპარატი** - (სასქესო უჯრედები, ჩანასახი განვითარების ადრეულ სტადიებზე); **ნატიფი ანათალი** (ორგანოს ან ქსოვილის), მზადდება ყველაზე ხშირად, ინახება დიდხანს და მისი გამოყენება შეიძლება მრავალგზის; **ანათალი ელექტრონული მიკროსკოპისტვის** - ასეთ პრეპარატზე შეიძლება ქსოვილთა უჯრედების ულტრასტრუქტურის შესწავლა მოლეკულურ დონეზეც კი.

ანათლები რამდენიმე ეტაპად მზადდება:

მასალის აღება - ქსოვილის ნაჭრების მომზადება; საჭირო ზომაზე დაჭრა; ფიქსაცია (მაგ., მარტივი ფიქსატორით - ფორმალინით ან სხვა ფიქსატორებით); დეჰიდრატაცია (გაუწყლოება) მზარდი %-ული კონცენტრაციის (70, 80, 90, 100%) სპირტით; მასალის გამყარება პარაფინში ჩაყალიბებით (პარაფინით გაჟღენთვა); პარაფინის ბლოკების მომზადება მასალით; ჭრა მიკროტომით - პარაფინიანი ბლოკიდან ანათლების დამზადება გამყინავი მიკროტომის მეშვეობით; ანათლების გადატანა სასაგნე მინაზე; დეპარაფინიზაცია (მაგ, ქსილოლით); სპირტის ბატარეა კლებადი %-ული კონცენტრაციით; შეღებვა და კონსერვირება. ფიქსაცია ემსახურება საკვლევი ობიექტის მორფოლოგიური და ქიმიური სტრუქტურების შენარჩუნებას. მასალის გამჭვირვალობას უზრუნველყოფს ქლოროფორმი.

ელექტრონულ მიკროსკოპულ კვლევაში ობიექტის ნატიფი სტრუქტურის შენარჩუნებისათვის გამოიყენება ორ-

მაგი ფიქსაცია, მასალის ჩასაყალიბებლად კი გამოიყენება ორგანული ფისები.

პრეპარატების **შესაღებად** გამოიყენება სხვადასხვა ტიპის საღებავი: ბაზოფილური ანუ **ფუძე** ტიპის (ჰემატოქსილინი, მეთილენის ლურჯი და სხვა); აციდოფილური ანუ **მჟავა** ტიპის (ეოზინი, პიკროფუქსინი და სხვა); **ნეიტრალური** (შეიცავს როგორც ფუძე, ასევე მჟავა ტიპის მღებავ კომპონენტებს). შეღება უზრუნველყოფს მასალისათვის კონტრასტულობის მინიჭებას. ყველაზე ხშირად გამოიყენება **ჰემატოქსილინ-ეოზინი**; **ვერცხლის მარილებით** (AgNO_3 -ით) **იმპრეგნაცია** (გამოიყენება ნერვულ უჯრედში არგიფილური სტრუქტურების გამოსავლენად, როგორიცაა: ბოჭკოვანი სტრუქტურები, ნეიროფიბრილები, რეტიკულური ბოჭკოები); **შედება ორსეინით** - ხელს უწყობს ელასტიკური ბოჭკოების გამოვლენას; **შედება ოსმიუმის მჟავით** (ბოლოს-კარმინით, რომელიც გამოიყენება ლიპიდური ჩანართების გამოსავლენად); **რკინის ჰემატოქსილინი** (გამოიყენება კუნთოვანი ბოჭკოს, უჯრედის საზღვრის, ბირთვის, ბირთვაკის გამოსავლენად); **შედება რომანოვსკის მეთოდით** - აზურ 2-ეოზინით (გამოიყენება ერითროციტების, ლეიკოციტების შესაღებად); **შიკ-რეაქცია** - რეაქტივი-შიფ-პერიოდული მჟავა (მაგ, გლიკოგენის აღმოსაჩენად); **ელექტრონული მიკროსკოპით** (ტრანსმისიური ემ ან მასკანერებელი ემ) - **ტემ** ხშირად გამოიყენება, მაგ, ლიმფოციტების ან უჯრედების შინაგანი სტრუქტურების დეტალური გამოსახულებების მისაღებად, **მემ** კი - უჯრედის ან ქსოვილის ზედაპირის სამგანზომილებიანი (მოცულობითი) გამოსახულების მისაღებად.

ფაზურ-კონტრასტული მიკროსკოპი იძლევა შეუღებავი პრეპარატების შესწავლის საშუალებას; სტრუქტურების ორმაგი შუქმტეხობის გამოვლენა შესაძლებელია პოლარიზაციური

მიკროსკოპით; უჯრედებში მეტაბოლური პროცესების შესასწავლად გამოიყენება რადიოაქტივობის მეთოდი; ანტიგენ-ანტისხეულის ურთიერთქმედების შესწავლის საშუალებას იძლევა იმუნოციტოქიმია.

1.5. უჯრედისა და მისი სტრუქტურების ევოლუცია

უჯრედისა და მისი სტრუქტურების ევოლუციის საკითხი ბიოლოგიის ერთ-ერთი რთული პრობლემაა. უჯრედის წარმოშობისა და ძირითადი ეტაპების შესწავლა მნიშვნელოვნადაა გართულებული იმით, რომ ორგანულ ნივთიერებათა და პირველ-უჯრედების ევოლუცია დედამიწაზე შესაძლებელი იყო, მხოლოდ, სიცოცხლის არარსებობის დროს, რაზეც უშუალოდ დაკვირვება ბუნებაში დღეს შეუძლებელია. ლაბორატორიული კვლევა-ძიება არსებული უჯრედების შედარებითი შესწავლის საშუალებას იძლევა. თუმცა, თანამედროვე ბიოლოგიას უკვე გააჩნია მონაცემები, რომლებიც იძლევა წარმოდგენას უჯრედებისა და მისი სტრუქტურების ევოლუციის ძირითადი ეტაპების შესახებ.

როგორც ცნობილია, აკად. ა.ი.ოპარინის ჰიპოთეზის თანახმად, კოაცერვატი იყო გარემოსგან გამოყოფილი პირველი გამოკვეთილი ორგანული ნივთიერება. ამ კომპლექსებს უკვე შეეძლოთ ერთმანეთს შორის „საკვები“ ნივთიერებებისათვის გარკვეული კონკურენციის გაწევა. ზოგიერთი კი, რომელსაც შემთხვევით უკეთესი ქიმიური შედგენილობა და შინაგანი სტრუქტურა ჰქონდა, სხვებზე უფრო სწრაფად იზრდებოდა. ასეთი, „უფრო შეგუებული“ წვეთები სწრაფად აღწევდნენ გარკვეულ ზომას, რის შემდეგაც ხდებოდა მათი გახლეჩა. ამის შემდეგ ისინი კვლავ „იზრდებოდნენ“ და „იყოფოდნენ“. ასე რომ, კოაცერვატულ წვეთებს უკვე ჰქონდათ რიგი თავისებუ-

რებანი, რაც აუცილებელი იყო ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედებისთვის. ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესში კოაცერვატული წვეთები ეტაპობრივად განიცდიდნენ სტრუქტურულად გართულებას ენერგიის წარმოქმნისა და სხვა ფუნქციების შესაბამისად. მთელი ეს პროცესი, ბოლოს და ბოლოს, მივიდა პირველადი მარტივი (პროკარიოტული) უჯრედის ჩამოყალიბებამდე.

ტიპური უჯრედები - ეუკარიოტული უჯრედები სიცოცხლის ელემენტარული სტრუქტურებია, რადგანაც ისინი შეიცავს ბირთვსა და სხვადასხვა უჯრედულ ორგანოიდს. როგორც აღვნიშნეთ, არსებობს სიცოცხლის უფრო მარტივი ორგანიზაცია - *პროკარიოტული უჯრედები*, რომელთაც არ აქვთ ტიპური ბირთვი. მათ მიეკუთვნება ბაქტერიები, ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები (ციანობაქტერიები). რაც შეეხება ვირუსებს, როგორც ჩანს, ისინი არაა ყველაზე პრიმიტიული ორგანიზმები, რადგანაც მათი ცხოველმყოფელობისათვის აუცილებელია იმ ცოცხალი უჯრედის ნივთიერებები და ენერგია, რომელშიც ისინი შეიჭრებიან.

მცირე ზომის თავისუფლად მცხოვრები ორგანიზმების აღმოჩენისა და შესწავლის ისტორია დაიწყო ლუი პასტერის შრომებით. მან მსხვილი რქოსანი პირუტყვის პლეგროპნევმონიის შესწავლისას ვერ შეძლო ამ დაავადების გამომწვევის გამოყოფა მისი მცირე ზომის გამო. 1892 წელს ივანოვსკის მიერ ვირუსის აღმოჩენის შემდეგ გამოითქვა მოსაზრება, რომ პლეგროპნევმონიის გამომწვევი ვირუსების მსგავსია. თუმცა, ნოკარისა და რუს (1898) შრომების შემდეგ გახდა ცნობილი, რომ ისინი უფრო ბაქტერიებს ჰგავს. 1931 წელს ელფორდმა შეძლო, განესაზღვრა მათი ზომები. კერძოდ, დიამეტრი 0,125-0,15 მკია. ე.ი. ამ სიცოცხლისუნარიანი ნაწილაკების ზომა ბევრ ვი-

რუსზე უფრო მცირე ზომისაა. შემდეგში საბოლოოდ იქნა დადასტურებული, რომ ამ ნაწილაკებს შეუძლიათ არაცოცხალი გარემოდან მოლეკულის შთანთქმა და დაყოფა.

ამჟამად, უკვე 30 შტამზე მეტი ასეთი წვრილი ორგანიზმია გამოყოფილი სხვადასხვა ბუნებრივი წყაროდან (ნიადაგიდან და დამდგარი წყლებიდან, ბევრი ცხოველისა და ადამიანის ორგანიზმიდან). ისინი იწვევენ სხვადასხვა დაავადებას (სასუნთქი გზების დაავადებებს შინაურ ფრინველებში, პლევროპნევმონიას მსხვილ რქოსან პირუტყვში, ცურის დაავადებებს ცხვარში, ურეტრიტს ადამიანში და სხვა). რადგანაც ისინი განსხვავდება ბაქტერიებისა და ვირუსებისაგან, გამოყოფილი იქნა ცალკე რიგად - Mycoplasmatales (მიკოპლაზმა).

ბიოქიმიური გამოკვლევების მიხედვით, მიკოპლაზმა შეიცავს მაკრომოლეკულების სრულ ნაკრებს, რაც ნებისმიერი უჯრედისთვისაა დამახასიათებელი. დნმ-ას აქაც ორჯაჭვიანი სპირალის სტრუქტურა აქვს, რნმ-ას უმრავლესობა კი ნაწილების სახითაა, რომლებიც ძალიან ჰგავს რიბოსომებს. ცილის მოლეკულებს ჩვეულებრივი თანაფარდობა აქვთ ამინომჟავებთან.

რიგი თავისებურებებით მიკოპლაზმის უჯრედები ჰგავს ცხოველურ უჯრედებს: კერძოდ, ისინი შემოსაზღვრულია ლიპოპროტეინული მემბრანით (დაახლ. 100 Å სისქის); მათი ლიპიდური შედგენილობაც ცხოველთა უჯრედის მსგავსია; მიკოპლაზმაში აღმოჩენილია პიროყურძნის მჟავად გლუკოზის გარდაქმნისათვის საჭირო ფერმენტები, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ მასში მიმდინარეობს ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლისთვის აუცილებელი ბიოქიმიური პროცესები. გარდა ლიპოპროტეინული მემბრანისა და რიბოსომისა, მიკოპლაზმას არ აქვს მკვეთრად გამოსახული სტრუქტურები. ძალიან პატარა ზომების მიუხედავად, სტრუქტურისა და ფუნქციის მიხედვით

მიკოპლაზმა მთლიანად ჰგავს ტიპურ უჯრედებს. ამას გარდა, როგორც ჩანს, მიკოპლაზმა ძალიან ახლოსაა პირველ უჯრედთან, რომელიც ყველა დანარჩენი უჯრედის საწყისი იყო. ამ ორგანიზმის შესწავლა აუცილებელია, მაგრამ ჯერ კიდევ არაა გარკვეული, იგი პირველადია თუ მას მეორადი ორგანიზაცია გააჩნია.

თანამედროვე წარმოდგენებით, მიკოპლაზმის მაკრომოლეკულა ძალიან მცირეა აუცილებელი ბიოქიმიური პროცესების წარმართვისთვის. მაგალითად, მისი დნმ-ას საერთო მოლეკულური წონა 45 000 000-ია. გენეტიკური მასალის ეს რაოდენობა შეიცავს ინფორმაციას 45 სხვადასხვა სახის ფერმენტისათვის (გამოთვლილია, რომ ერთი მოლეკულა ფერმენტისთვის საჭიროა, დაახლ. 1მლნ. მოლ. წონის დნმ-ას რაოდენობა). ტიპური უჯრედის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის აუცილებელია, მინიმუმ, 100 ფერმენტი. ამასთან დაკავშირებით, შემოთავაზებული იქნა მოსაზრება იმის შესახებ, რომ ძალიან მცირე ზომის ელემენტარულ უჯრედებში ფერმენტები ნაკლებად სპეციფიკურია და მათ ერთდროულად შეუძლიათ სხვადასხვა ფუნქციის შესრულება. ამ მოსაზრებას ამართლებს ელემენტარული უჯრედის (მიკოპლაზმის) არსებობა და ფუნქციონირება.

შესაძლებელი რომ იყოს ლაბორატორიულ პირობებში ჰიპოთეზურის მსგავსი ძალიან მცირე ზომის უჯრედის აღმოჩენა ან „კონსტრუირება“, ეს გადაწყვეტდა უჯრედისა და მისი სტრუქტურების წარმოშობასა და ევოლუციასთან დაკავშირებულ ბევრ, ჯერ კიდევ, იდუმალ საკითხს და უკეთ გასაგებს გახდიდა უჯრედული პროცესების მექანიზმს.

უჯრედის სამგანზომილებიანი სისტემის შესახებ წარმოდგენის მიხედვით (ციტოპლაზმა; ენდოპლაზმური ბადის

სივრცეში არსებული სტრუქტურები; უჯრედული მემბრანები, რომლებიც აცალკევებენ ორივე ფაზას), საწყისი უჯრედი („პირველუჯრედი“) უნდა შემდგარიყო ციტოპლაზმისა და ერთი გარე მემბრანისაგან. ეს დამახასიათებელია მიკოპლაზმისა და ზოგიერთი სპეციალიზებული უჯრედისთვის. მაგალითად, ადამიანის ერითროციტს აქვს ზედაპირული მემბრანა და არ აქვს უჯრედული ორგანოიდები. ევოლუციური განვითარების პროცესში უფრო რთული უჯრედები შეიძლება ვითარდებოდნენ შიგნითა ზედაპირული მემბრანის დახვევის ან ზედაპირულ მემბრანებთან ერთად ციტოპლაზმის ნაწილების დახვევის ხარჯზე. ამ მოსაზრების თანახმად, ტიპური უჯრედის ყველა მემბრანული სტრუქტურა წარმოიშვა უწინ არსებული მემბრანებისგან მათი შემდგომი სპეციალიზაციისა და დიფერენციაციის პროცესში.

არაა გამორიცხული, რომ პირველი უჯრედების წარმოშობისას გადამწყვეტ როლს ასრულებდა სპონტანურად წარმოშობილი ფოსფოლიპიდური ნაერთები, რომლებმაც დასაბამი მისცა უჯრედული მემბრანების წარმოქმნას. მემბრანები, არა მარტო უზრუნველყოფდნენ პირველი უჯრედის წარმოქმნას, არამედ, შემდეგში წარმოადგენდნენ უჯრედული სტრუქტურების უმრავლესობის განვითარების საფუძველს. თვლიან, რომ უჯრედის ძირითადი სტრუქტურები ევოლუციის პროცესში წარმოიშვა შემდეგი თანმიმდევრობით: მსხვილი მოლეკულების ადგილსამყოფელის შემომსაზღვრელი მემბრანებისა და პირველად ციტოპლაზმაში მაკრომოლეკულების მოწესრიგებული განლაგების შემდეგ, როგორც ჩანს, წარმოიშვა გარკვეული ციტოპლაზმური გრანულები (რიბოსომები). აღნიშნულმა კი განაპირობა სპეციფიკური ცილების, კერძოდ, ფერმენტების სინთეზის სტაბილურობა.

ბიოევოლუციური განვითარების შემდეგი მნიშვნელოვანი ეტაპი იყო პლასტიდების წარმოქმნა, რის საფუძველზეც განხორციელდა ფოტოსინთეზის პროცესი. ფოტოსინთეზისა და ბიოლოგიური ჟანგვის ბევრი ფერმენტი წარმოადგენს შეღებილ კომპლექსებს, რომელთა შემადგენლობაშიც შედის მეტალთა (Fe, Mg) იონები და ორგანული შენაერთები - პორფირინები. კალვინის (1959) აზრით, პორფირინებში მცირე შემთხვევითი ცვლილებებიც კი შეიძლებოდა, მისულიყო ქლოროფილის წარმოქმნამდე (პორფირინებს იყენებენ პარამაფოტოსინთეზებელი ორგანიზმები) (ადრე ამ ფუნქციას სხვა შეღებილი ნაერთები ასრულებდა). უჯრედის ენერგეტიკის შემდგომი სრულყოფა დაკავშირებული იყო ქონდრიოსომების წარმოქმნასთან, რომლის წარმოშობის საკითხიც პრობლემატურად რჩება.

ენდოპლაზმური ბადე, პალადის აზრით (1958), უნდა განვიხილოთ, როგორც სუპერსტრუქტურა, რომელიც წარმოქმნილია განვითარების უფრო მაღალ საფეხურზე, კერძოდ, ზედაპირული მემბრანების დახვევით. ამის შემდეგ მნიშვნელოვნად მოწესრიგდა უჯრედის მეტაბოლიზმი და გამოიყო ციტოპლაზმის ცენტრალური ნაწილი, რაც საბოლოოდ, დასრულდა ბირთვის წარმოქმნით. ბირთვის ევოლუციას თან ახლდა სინთეზური პროცესებისა და რეპროდუქციული პროცესების მოწესრიგება და პროგრესული სრულყოფა.

როგორც აღვნიშნეთ, ამ თანმიმდევრობით სტრუქტურების წარმოშობის შესახებ მოსაზრებები სრულიად პირობითია, რადგანაც ძალიან ცოტაა ცნობები უჯრედის ბიოევოლუციური განვითარების ძირითადი ეტაპების შესახებ. განსაკუთრებულ ინტერესს კი სადღეისოდ იწვევს ბირთვის ევოლუციისა და გენეტიკური აპარატის ევოლუციის შესწავლა (იხ. ქვემოთ).

უჯრედის გენეტიკური აპარატის ევოლუციის ძირითადი ეტაპები. ხანგრძლივი ევოლუციის პროცესში ბირთვი უჯრედის გენეტიკური ინფორმაციის საიმედო სათავსო გახდა. პირველუჯრედის დაყოფა თანაბარ თუ არათანაბარ ნაწილებად, ძალიან პრიმიტიული იყო და ვერ უზრუნველყოფდა თავისი მსგავსის წარმოქმნას, რის გარანტიაც აუცილებელი იყო ევოლუციის შემდგომი მიმდინარეობის პროცესში.

დღეს ჩვენთვის ცნობილია, რომ თანამედროვე უჯრედის გენეტიკური სისტემის საფუძველია ინფორმაციის კოდირება ორი სახის ნუკლეინის მჟავაში - რნმ-სა და დნმ-ში. როგორც ჩანს, ქიმიური ევოლუციისა და პირველუჯრედის ევოლუციის ხანგრძლივი პერიოდის (2-3 მლრდ. წელი) განმავლობაში ბუნებრივი გადარჩევის პროცესში „დაწუნებულია“ ინფორმაციის გადაცემის სხვადასხვა სისტემა. ყველაზე პერსპექტიული ამ თვალსაზრისით, ნუკლეინის მჟავები აღმოჩნდა, რის საფუძველზეც გენეტიკური სისტემა წარმატებით იქნა დაკავშირებული ენერგიის წარმოქმნისა და სინთეზის სისტემასთან.

შემდეგი ეტაპი უნდა ყოფილიყო მრავალრიცხოვანი რიბონუკლეოპროტეინული სტრუქტურებიდან გენეტიკური ინფორმაციის გადატანა ნაკლებად მრავალრიცხოვან დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინების მოლეკულაზე. გენეტიკური ინფორმაციის გადატანა რნმ-დან დნმ-ზე იმით განისაზღვრება, რომ დნმ-ას მოლეკულები ევოლუციურად უფრო პერსპექტიული აღმოჩნდა ინფორმაციის შენახვისა და გადაცემისთვის. ეს პროცესი, როგორც ჩანს, ხანგრძლივი იყო და მას თან ახლდა კონკურენცია აღნიშნულ ნაერთებს შორის. დნმ-სა და რნმ-ას სინთეზი ურთიერთ კონკურენტული პროცესებია, რადგანაც ნუკლეოტიდური შედგენილობით ისინი თითქმის მსგავსია.

ამრიგად, მოხდა გენეტიკური ფუნქციების გადასვლა მრავალ-

ვალრიცხოვანი რიბონუკლეოპროტეინული სტრუქტურებიდან, რომლებიც მთელ უჯრედშია განლაგებული, მრავალრიცხოვან დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინულ მოლეკულებზე, რომლებიც შემდეგ ციტოპლაზმისგან გამოცალკევდნენ ჩამოყალიბებულ ბირთვში და დასაბამი მისცეს ქრომოსომებს - ტიპური უჯრედის გენეტიკური აპარატის ძირითად სტრუქტურებს. ბირთვული მემკვიდრული ფაქტორების (გენების) წარმოშობამ, რომლებიც ქრომოსომებში დაჯგუფდა, განსაზღვრა უჯრედის ცხოველქმედების ყველა მხარის უფრო ეკონომიკური მდგომარეობა. გენთა ხაზობრივი განლაგება ქრომოსომებში უფრო ხელსაყრელია ერთდროული აუტოსინთეზური რეაქციების მიმდინარეობისთვის, რაც გართულებული იქნებოდა სხვაგვარი სივრცობრივი განლაგების შემთხვევაში. ქრომოსომის გამოჩენით შესაძლებელი გახდა უჯრედის მიტოზური დაყოფის შესწავლა, რომლის ძირითადი ბიოლოგიური მნიშვნელობა უზრუნველყოფს რიგი უჯრედული თაობების განმავლობაში ქრომოსომების უწყვეტობას.

რამდენადმე მარტივია ბირთვული აპარატი (*ნუკლეოიდი*) ბაქტერიებსა და აქტინომიცეტებში. მაგრამ იგი მათშიც წარმოდგენილია ერთი რგოლური ქრომოსომით, რომელიც შედგება დნმ-ას ძაფისგან (20 Å სისქის), არ აქვს ბირთვის გარსი. მისი ერთადერთი ქრომოსომის რედუპლიკაციის მექანიზმი ზოგადია.

პირველი კარიოტიპების წარმოშობით დაიწყო ტიპური უჯრედის ევოლუცია.

კარიოტიპების ევოლუციური გარდაქმნების ერთ-ერთ გზას წარმოადგენს ქრომოსომის რიცხვის ცვლილება, რაც ევოლუციის პროცესში იყო ჯერადი და არაჯერადი. ევოლუციის სხვადასხვა ეტაპზე მცენარეული და ცხოველური სამყაროს

წარმომადგენლებში კარიოტიპები განიცდიდნენ სხვადასხვა სახის ცვლილებას. ინდივიდების, სახეობების, გვარებისა და უფრო მსხვილი ტაქსონომიური ერთეულების კარიოტიპების გამოკვლევა გვიჩვენებს ქრომოსომული მექანიზმის მონაწილეობას ბიოევოლუციის პროცესში.

ქრომოსომური აპარატის ევოლუცია. ქრომოსომული აპარატის ევოლუციის პრობლემას ორი ასპექტი აქვს. ერთია - ცალკე აღებული ქრომოსომის სტრუქტურის წარმოქმნა და შემდგომი ევოლუციური გარდაქმნა, მეორე - ქრომოსომული კომპლექსის (გენომის) ევოლუცია, რომელიც კარიოტიპების ევოლუციაში, პოლიპლოიდიის და სხვა მოვლენებში აისახება.

სავსებით ცხადია, რომ ასეთი საკითხების გადაჭრა საკმაოდ რთულია. მთავარია, იმ კონკრეტული საკითხების მეტნაკლებად სწორად დასმა, რაც დაკავშირებულია ქრომოსომის ევოლუციის პრობლემის ორივე ასპექტთან.

უმარტივესთა უმრავლესობას სავსებით ტიპური ქრომოსომა აქვს. მსგავსია მათი რეპლიკაციის დროც მიტოზურ ციკლში. მათი ქრომოსომების რიცხვი მრავალფეროვანია. კერძოდ, აქვთ ჰაპლოიდური რიცხვის ქრომოსომები - 3-9; 2-10 ან უფრო ცვალებადი - 4-30; 5-125.

უმარტივესებსაც მთლიანად ეკუთვნის ნორმალურ გენომში ქრომოსომთა მუდმივი რიცხვის კანონი. რა თქმა უნდა, გამონაკლისები ანომალიების სახითაც შეიმჩნევა, კერძოდ, ანეუპლოიდია (ქრომოსომების არაბალანსირებული რიცხვი), მაგრამ ამ ცვლილებას პათოლოგიური ხასიათი აქვს, რომელიც მაგალითად, სამპოლუსიანი მიტოზის შედეგია.

ქრომოსომური აპარატის ევოლუციის შესაძლო გზა. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ევოლუციის დასაწყისში იყო უმარტივესების, ბაქტერიებისა და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების

ქრომოსომული აპარატი, რომელთაც აქვთ ერთი *ნუკლეოიდი* („გენოფორი“), რომელიც უჯრედის გარსთან დაკავშირებულია სპეციალური მეზოსომის საშუალებით.

ევოლუციის შემდგომ საფეხურს შეიძლება, წარმოადგენდეს ნუკლეოიდების პოლიმერიზაცია იმის შედეგად, რომ მისი რეპლიკაციის ტემპი წინ უსწრებდეს უჯრედის დაყოფის ტემპს. ამის გამო უჯრედის ყველა ნუკლეოიდი ერთმანეთის მიმართ იდენტური რჩებოდა. განვითარების ამ ეტაპზე იმყოფება ბევრი „პოლიენერგიდული“ ბაქტერია, მაგალითად, *Caryophanon* თითოეული ნუკლეოიდი რეპლიცირდება. ორივე დისეული ნუკლეოიდი ერთსა და იმავე უჯრედში ხვდება. ეს არ იწვევს შვილეული უჯრედების გენეტიკურ არასრულყოფილებას, რადგანაც ყველა ნუკლეოიდი ერთმანეთის იდენტურია.

ევოლუციის მესამე საფეხურად ითვლება განსხვავების გაჩენა ერთსა და იმავე უჯრედის ნუკლეოიდებს შორის. ბუნებრივია, რომ ამ სხვაობების შენარჩუნება თაობათა მანძილზე შესაძლებელი იყო მხოლოდ მაშინ, თუ გაჩნდებოდა მექანიზმი, რაც განაპირობებდა თითოეული ნუკლეოიდის ასლების გაყოფას და მოწესრიგებულ განცალკევებას სხვადასხვა შვილეულ უჯრედში. არსებითად, ეს მექანიზმი ძალიან პრიმიტიულია, მაგრამ უკვე ნამდვილი მიტოზია. ამ მომენტიდან დაწყებული, ერთი უჯრედის ფარგლებში დიფერენცირებულ ნუკლეოიდებს შეიძლება ეწოდოს ქრომოსომები. რასაკვირველია, ნუკლეოიდის დიფერენციაციის და მიტოზური მექანიზმის გამოჩენის პარალელურად ევოლუციის პროცესში წარმოიქმნა ბირთვის გარსიც. როგორც ჩანს, იგი, როგორღაც განსაზღვრავს გენომის მთლიანობას - შესაძლოა, აკავებს ქრომოსომებს ერთად - მიტოზებს შორის შუალედში.

ქრომოსომული აპარატის ევოლუციის მეოთხე საფეხური

შეიძლება დავახასიათოთ, როგორც გარდამავალი საფეხური მეზოკარიოტულიდან ეუკარიოტულ ორგანიზაციამდე. ყოველ შემთხვევაში, ეს ეტაპი დაკავშირებულია ქრომოსომის შემადგენლობაში ცილა ჰისტონის გამოჩენასთან. მან, თავის მხრივ, როგორც ჩანს, გამოიწვია გენური აქტივობის რეგულაციის მექანიზმის ძირეული ცვლილება. შემდეგში ჩნდება გენური აქტივობის რეგულაციის დამატებითი შესაძლებლობა. ქრომონემის სპირალიზაციის ხარისხის დიფერენცირებული ცვლილების გზით (ჰეტეროციკლოზობა), ქრომოსომის მთელი სეგმენტების ჰეტეროქრომატინიზაციის გზით და სხვა.

ასე რომ, ცოცხალი ნივთიერების ბიოევოლუციის პროცესში წარმოშობილი უჯრედი აღმოჩნდა ის ელემენტარული ერთეული, რომლის ევოლუცია წავიდა, როგორც ერთუჯრედიანი, ასევე, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების განვითარებისა და სრულყოფის მიმართულებით. უჯრედისგან აგებულია ყველა თანამედროვე ცოცხალი არსება, ამასთან, რთული ორგანიზმები უჯრედის მეშვეობით ინარჩუნებს სიცოცხლის უწყვეტობას.

პროკარიოტებიდან ეუკარიოტების ჩამოყალიბების შესაძლო გზები. პროკარიოტებიდან ეუკარიოტების ევოლუციური წარმოშობის ასახსნელად მრავალი ალტერნატიული ჰიპოთეზა არსებობს, მაგრამ მათ შორის ყველაზე პოპულარულია ე.წ. *ავტოგენური* და *სიმბიოგენური* (სიმბიონტური) ჰიპოთეზები.

ავტოგენური ჰიპოთეზის თანახმად, ეუკარიოტული უჯრედების წარმოშობა განიხილება, როგორც პროკარიოტული უჯრედის პროგრესული განვითარების ეტაპი. კერძოდ, აღნიშნული ჰიპოთეზის თანახმად, უჯრედის გარე პლაზმური მემბრანა თანდათან ჩაიზარდა უჯრედის შიგნით და დიდი ალბათობით,

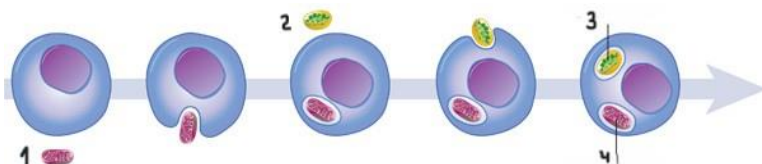
დასაბამი მისცა უჯრედშიგა მემბრანული სტრუქტურების მქონე ორგანოიდების ჩამოყალიბებას. მაგალითად, ამ გზით წარმოშობილ უჯრედულ ორგანოიდებად განიხილება ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი, ლიზოსომა და სხვა. აღნიშნული ჰიპოთეზის სასარგებლოდ მეტყველებს ის ფაქტი, რომ უჯრედშიგა სტრუქტურების მემბრანული შენება უჯრედის გარე მემბრანის სრულად ანალოგიურია.

სიმბიოგენური ჰიპოთეზა დაფუძნებულია მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების დამოუკიდებელ, ე.წ. ავტოგენეტიკურ თავისებურებებზე. მიტოქონდრიები და ქლოროპლასტები მიჩნეულია მსგავსი სტრუქტურული ორგანიზაციის მქონე უჯრედულ ორგანოიდებად, გამომდინარე იქიდან, რომ ორივეს გააჩნია ორმაგი პლაზმური მემბრანა, ასევე, გააჩნიათ საკუთარი დნმ-ის მოლეკულები, რომლებიც გარკვეული ინფორმაციის შემცველია, რაც მათი კვლავ განახლებისა და შემდგომი ფუნქციონირებისთვისაა საჭირო. ასევე, საინტერესოა ის ფაქტიც, რომ მიტოქონდრიული და პლასტიდური დნმ წრიული (რგოლური) ორგანიზაციისაა, რაც როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, პროკარიოტული უჯრედებისათვის დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს. გარდა ამისა, მიტოქონდრიები და პლასტიდები შეიცავენ რიბოსომებს, სადაც შესაძლებელია მათი გენეტიკური მასალის რეალიზაცია (ტრანსლაციის პროცესის განხორციელება). ამასთანავე, საყურადღებოა, რომ მიტოქონდრიული და ქლოროპლასტური რიბოსომა ეუკარიოტული რიბოსომისაგან განსხვავდება როგორც ზომით, ასევე, სედიმენტაციის კონსტანტით (დალექვის მუდმივით), რითაც ისინი ემსგავსებიან პროკარიოტულ რიბოსომას.

მიტოქონდრიებს და ქლოროპლასტებს გააჩნიათ, ასევე, საკუთარი ტ-რნმ. აღნიშნული უჯრედული ორგანოიდები თავისი

ზომითა და სტრუქტურით მცირე ზომის ბაქტერიებს მოგვაგონებს. ყოველივე აღნიშნული ევოლუციონისტებს საშუალებას აძლევს, გამოთქვან საკმაოდ მყარი ვარაუდი, რომ მათ სიცოცხლის განვითარების ადრეულ ეტაპზე გააჩნდათ დამოუკიდებლად არსებობის უნარი. გამომდინარე აღნიშნულიდან, დიდი ალბათობით, ისინი პროკარიოტული წარმოშობის ორგანიზმებია.

სიმბიონტური თეორია საკმაოდ პოპულარული გახდა ლ. მარგულისმა. მისი აზრით, უმარტივესი პროამეობიოდური ტიპის ჰეტეროტროფული კვების უნარის მქონე სტრუქტურა დაუკავშირდა აერობული ბაქტერიის მსგავს სტრუქტურას, რომელიც შემდგომ იძენს სპეციფიკურობას და ყალიბდება მიტოქონდრიად. მსგავსი აერობული წარმონაქმნი კვების პროცესში აღმოჩნდა უვნებელი, რამაც განაპირობა სიმბიონტური ურთიერთობის ჩამოყალიბება. კერძოდ, ბაქტერიამ მიიღო საკვები და თავშესაფარი, სამაგიეროდ, ეუკარიოტული მასპინძელი ენერგიით მოამარაგა. აღნიშნულმა სათავე დაუდო ცხოველური უჯრედის ევოლუციას და ითვლება, რომ აღნიშნული გზით ჩამოყალიბდა სოკოებისა და ცხოველების სამეფო. იგივე ამეობიოდური სტრუქტურის დაკავშირება ციანობაქტერიასთან კი აყალიბებს მაფოტოსინთეზებელ უჯრედებს, რომლებიც შემდეგ დასაბამს აძლევს მცენარეთა სამყაროს (სურ.11).



სურ.11. ეუკარიოტული უჯრედის შესაძლო ჩამოყალიბების ენდოსიმბიოგენური გზა. 1. აერობული პროკარიოტი; 2. ფოტოსინთეზური პროკარიოტი; 3. ქლოროპლასტი; 4. მიტოქონდრია.

რეზიუმე

ციტოლოგია ბიოლოგიური მეცნიერების ერთ-ერთი დარგია, რომლის შესწავლის საგანს წარმოადგენს უჯრედი. ციტოლოგიის ამოცანაა უჯრედის ულტრანატივი აგებულების შესწავლა, ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური აქტივობის რეგულაციის კანონზომიერებების გაცნობა.

უჯრედი სიცოცხლის სტრუქტურული, ფუნქციური, გამრავლებისა და ზრდა-განვითარების ძირითადი ერთეულია.

სიტყვა „ციტოს“ პირველად გამოიყენა ინგლისელმა მეცნიერმა რობერტ ჰუკმა. კორპის ანათომების შესწავლისას მან (1665) აღმოაჩინა, რომ ისინი შედგება პატარ-პატარა საკნებისაგან, რომელთაც უჯრედი უწოდა. ანტონ ვან ლევენჰუკმა 1674 წელს გაუმჯობესებული ლინზების გამოყენებით პირველად შეძლო ცოცხალი უჯრედების დათვალიერება. ციტოლოგიას, როგორც მეცნიერებას, საფუძველი ჩაეყარა მე-19 საუკუნის პირველ ნახევარში მათიას შლეიდენისა (1838) და თეოდორ შვანის (1839) შრომებით, რაც საბოლოოდ უჯრედული თეორიის შექმნით დასრულდა. უჯრედული თეორიის ძირითადი დებულებებია: 1. უჯრედი ყველა ცოცხალი ორგანიზმის ძირითადი სტრუქტურული ერთეულია; 2. უჯრედთა არსებობა განსაზღვრავს მცენარეული და ცხოველური ქსოვილების ზრდას, განვითარებას და დიფერენცირებას; 3. თითოეული უჯრედი წარმოიშობა უკვე არსებული უჯრედის გაყოფის ხარჯზე (რ. ვირხოვი).

ცოცხალ ორგანიზმთა კვლევა უჯრედულ დონეზე მთლიანადაა დაკავშირებული მიკროსკოპული ტექნიკის განვითარებასთან. პირველი ოპტიკური ხელსაწყოები სინათლის მიკროსკოპები იყო.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. განმარტეთ ციტოლოგიის საგანი და შესწავლის მნიშვნელობა.
2. დაახასიათეთ ციტოლოგიის განვითარების ისტორიული ეტაპები.
3. ჩამოთვალეთ ციტოლოგიის კვლევის ძირითადი მეთოდები.
4. ჩამოთვალეთ ციტოლოგიური პრეპარატების სახეები.
5. ჩამოთვალეთ ციტოლოგიური ანათლების დამზადების ეტაპები.
6. რომელი პროცესი ემსახურება საკვლევი ობიექტის სტრუქტურის შენარჩუნებას?
7. ციტოლოგიური პრეპარატის დამზადების რომელი ეტაპი უზრუნველყოფს მასალის გამყარებას?
8. ციტოლოგიური პრეპარატის დამზადების რომელი ეტაპი უზრუნველყოფს მასალისათვის კონტრასტულობის მინიჭებას?
9. დაასახელეთ ციტოლოგიური მასალის ძირითადი ფიქსატორები.
10. დაასახელეთ ციტოლოგიური მასალის გაუწყლოებისათვის გამოყენებული ნივთიერება.
11. დაასახელეთ ციტოლოგიური მასალის გამჭვირვალუბისათვის გამოყენებული ნივთიერება.
12. დაასახელეთ ციტოლოგიური მასალის ძირითადი საღებავები.
13. რა არის გამყინავი მიკროტომის ფუნქცია?
14. უჯრედის რომელ კომპონენტებს ეწოდება აციდოფილური?
15. რომელი ფიქსატორი ეკუთვნის მარტივ ფიქსატორს?

16. რომელი საღებავები გამოიყენება ბირთვის შესაღებად?
17. რომელი ნივთიერება გამოიყენება ვერცხლით იმპრეგნაციისათვის?
18. რისთვის გამოიყენება ელექტრონულ მიკროსკოპულ კვლევაში ორმაგი ფიქსაცია?
19. რომელი მიკროსკოპი იძლევა მოცულობით გამოსახულებას?
20. რომელი მიკროსკოპი იძლევა შეუღებავი პრეპარატების შესწავლის საშუალებას?
21. რომელი მიკროსკოპი ავლენს სტრუქტურების ორმაგ შუქმტეხობას?
22. კვლევის რომელი მეთოდი გამოიყენება ქსოვილებში მეტაბოლური პროცესების შესასწავლად?
23. რომელი მეთოდი იძლევა ანტიგენ-ანტისხეულის ურთიერთქმედების შესწავლის საშუალებას?
24. როგორი სახის პრეპარატი მიიღება მიკროტომზე დაჭრის შედეგად?
25. დაახასიათე უჯრედისა და მისი სტრუქტურების ევოლუციის ძირითადი ეტაპები.
26. დაახასიათე უჯრედის გენეტიკური აპარატის ევოლუციის ძირითადი ეტაპები.
27. დაახასიათე ქრომოსომული აპარატის ევოლუციის ძირითადი ასპექტები.
28. დაახასიათე ქრომოსომული აპარატის ევოლუციის შესამლო გზა.
29. ახსენით პროკარიოტებიდან ეუკარიოტების ჩამოყალიბების ავტოგენური ჰიპოთეზის არსი.
30. ახსენით პროკარიოტებიდან ეუკარიოტების ჩამოყალიბების სიმბიონტური ჰიპოთეზის არსი.

თავი 2. უჯრედის ქიმიური და ფიზიკურ-ქიმიური ორგანიზაცია

ცოცხალი სისტემების ცხოველქმედება სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერების ურთიერთქმედებით ვლინდება. ცოცხალ ორგანიზმთა შემადგენლობაში დაახლოებით 80-მდე ქიმიური ელემენტია აღმოჩენილი. პროცენტული შემცველობის მიხედვით მათ პირობითად **მაკროელემენტებად** (0,001-დან ზევით), **მიკროელემენტებად** (0,001-0,000001) და **ულტრამიკროელემენტებად** (0,000001-მდე) ყოფენ. მაკროელემენტებს მიეკუთვნება: ჟანგბადი (65-75), ნახშირბადი (15-18), წყალბადი (8-10), აზოტი (1,5-3), კალიუმი (0,15-0,4), ფოსფორი (0,2-1,0), გოგირდი (0,15-0,2), კალციუმი (0,04-2,0), ნატრიუმი (0,02-0,03), რკინა (0,01-0,15), მაგნიუმი (0,02-0,03), ქლორი (0,05-0,1). მიკროელემენტებიდან აღსანიშნავია: ბრომი, ფტორი, იოდი, სპილენძი, თუთია, ბორი, კობალტი და სხვა, ულტრამიკროელემენტებიდან კი უჯრედში გვხვდება: ცეზიუმი, რადიუმი, ურანი და სხვა.

აღნიშნული ელემენტები უჯრედში გვხვდება იონების ან სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის სახით. ატომურ დონეზე ცოცხალ და არაცოცხალ ბუნებას შორის განსხვავება არ შეინიშნება.

2.1. მინერალური ნივთიერებები, წყალი

ბიოსფეროში ყველაზე გავრცელებული ქიმიური ნაერთია წყალი, რომელიც სიცოცხლის არსებობისათვის ყველაზე მნიშვნელოვანია. დედამიწაზე წყლის სავარაუდო რაოდენობაა 1400 მილიარდი მ³. წყალს შეიცავს მსოფლიო ოკეანე (96%), გვხვდება მიწისქვეშა წყლების, მყინვარების, ტბების, ნიადაგის ტენის,

წვიმის წყლისა და მდინარეების სახით, ასევე, გვხვდება ატმოსფეროში ტენის სახით. ბუნებრივ პირობებში ქიმიურად **სუფთა** წყალი ნაკლებად გვხვდება, მასში ყოველთვისაა სხვადასხვა რაოდენობით გახსნილი მარილები, აირები და სხვადასხვა სახის ორგანული ნივთიერებები.

სხვადასხვა ორგანიზმის განსხვავებული ქსოვილის უჯრედებში წყლის შემცველობა ძლიერ მერყეობს. იგი საშუალოდ პროტოპლაზმის 80-90%-ს შეადგენს. ადამიანის ძვლოვან უჯრედებში წყალი 20 %-მდეა, თავის ტვინის უჯრედებში - 85 %-მდე, მედუზას სხეულში კი, თითქმის 98 %-მდე.

წყალი ცოცხალი ორგანიზმებისათვის მნიშვნელოვანია თავისი უნიკალური თვისებების გამო, რასაც მისი მოლეკულის სტრუქტურა განაპირობებს. წყლის მოლეკულა შედგება ერთი ატომი ჟანგბადისა და ორი ატომი წყალბადისაგან. მისი ქიმიური ფორმულაა: H_2O . წყალი **ბიპოლური** მოლეკულაა, რაც იმას ნიშნავს, რომ მისი ერთი ბოლო დადებითადაა დამუხტული, მეორე კი - უარყოფითად. წყლის ერთი მოლეკულის უარყოფითად დამუხტული ჟანგბადი იზიდავს წყლის სხვა მოლეკულის დადებითად დამუხტულ წყალბადის ატომს და მათ შორის არსებული ელექტრონული მიზიდულობის ხარჯზე წარმოიქმნება ე.წ. წყალბადური ბმა.

პროტოპლაზმაში წყალი არ გვხვდება თავისუფალი სახით. მისი მნიშვნელოვანი ნაწილი დაკავშირებულ მდგომარეობაშია. ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების მოლეკულები ურთიერთქმედებენ მის ირგვლივ არსებულ წყლის მრავალრიცხოვან მოლეკულასთან და წარმოქმნიან წყალბადურ (H) ბმებს. თავის მხრივ, წყლის ბიპოლური მოლეკულებიც ერთმანეთს H-ური ბმებით უკავშირდებიან და წარმოქმნიან წესიერ, შედარებით მტკიცე ბადეს, რომელიც კრისტალური მესრის მსგავსია.

ეს ბადე კი გარედან შემოსაზღვრულია ცილების, ნუკლეინის მჟავების მაკრომოლეკულებით, ჭიმავენ მას და განსაზღვრავენ მის შედარებით მდგრად, გარკვეულ ფორმას. ასეთი წყალი უჯრედში გამხსნელის როლს არ ასრულებს. იგი, ასევე, არ იწვევს მარილების დისოციაციას. თუ უჯრედში წარმოიქმნა (ან შევიდა გარემოდან) ისეთი ნივთიერება, რომელიც ასეთ წყალს ზოგიერთ მოლეკულასთან – ცილასთან, ნუკლეინის მჟავასთან და სხვასთან აქტიურად რეაგირებს, მაშინ დაირღვევა ამ ბადის სტრუქტურა და ასეთ შემთხვევაში მისი შემადგენელი ესა თუ ის ჯგუფი მისაწვდომი ქიმიური რეაგენტი გახდება.

წყალი პროტოპლაზმის მაღალმოლეკულური ნაერთების **უნივერსალური გამხსნელია**. მისი მოლეკულის მაღალი პოლარობის გამო - იგი წარმოქმნის ნამდვილ ხსნარებს. წყალი არის დაბალმოლეკულური ორგანული და არაორგანული ნივთიერებების გამხსნელიც. უჯრედში თავისუფალი იონების არსებობა, სწორედ, წყლით არის განპირობებული. უჯრედის ცხოველქმედების განმაპირობებელი ქიმიური რეაქციების უმრავლესობა, სწორედ, წყალხსნარებში მიმდინარეობს. წყალთან, როგორც საუკეთესო გამხსნელთან, დაკავშირებულია მისი **სატრანსპორტო** ფუნქცია.

წყალი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტების გახსნაშიც და **უჯრედიდან** მათ **გამორეცხვაში** (ტრანსპირაცია, ოფლდენა).

წყალში ხსნადობის მიხედვით ნივთიერებები ორ ჯგუფად იყოფა: **ჰიდროფილურ** - წყალში ხსნად (ზოგიერთი მარილი, მჟავა, ტუტე, ამინები, ნახშირწყლები, სპირტები, ცილები) და **ჰიდროფობურ** (მაგ., ცხიმები, ცვილები) ნივთიერებებად.

უჯრედში რეაქციები ძირითადად **წყალხსნარებში** მიმდინარეობს. წყალი, როგორც კარგი გამხსნელი, ინარჩუნებს ინერ-

ტულობას.

წყალს ახასიათებს მაღალი *სითბოტევადობა*. მას აქვს უნარი, შთანთქოს დიდი რაოდენობით სითბო ისე, რომ საკუთარი ტემპერატურა მინიმალურად შეიცვალოს. წყლის სითბოტევადობა ჰაერის სითბოტევადობაზე დაახლოებით 3 ათასჯერ მეტია. ეს იმას ნიშნავს, რომ გარემოში ტემპერატურის მნიშვნელოვანი გაზრდა წყლის ტემპერატურის უმნიშვნელო მომატებას იწვევს. ამის მიზეზი ისაა, რომ ამ ენერგიის მნიშვნელოვანი ნაწილი წყალბადური ბმების გაწყვეტაზე იხარჯება. ამასთან, გარემოში ტემპერატურის შემცირებისას წყალი გაცივებს ენერგიის გარკვეულ რაოდენობას, ამიტომაც, წყლიან გარემოში ტემპერატურა ნაკლებად მერყეობს. წყლის სიმკვრივე მაქსიმალურია 4°C -ზე. ამიტომაც ყინული, რომლის სიმკვრივეც წყლის სიმკვრივეზე დაბალია, წყალზე მსუბუქია და წყლის ზედაპირზე ცურავს. აღნიშნულ ფაქტს დიდი მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც იგი წყალსატევს, ტბებს იცავს გაყინვისაგან. გარდა ამისა, მნიშვნელოვანია, აგრეთვე, ისიც, რომ სხვა სითხეებისაგან განსხვავებით, წნევის გაზრდით მცირდება წყლის გაყინვის ტემპერატურა. ამიტომაც, წყალსატევების ქვედა შრეებში გაყინვის ალბათობა მცირდება. ამის გამო **ყინულის საფარქვეშ სიცოცხლეს ამ მხრივ საფრთხე არ ემუქრება**.

წყალის მაღალი სითბოტევადობისა და სითბოგამტარობის გამო მასში ტემპერატურული ცვლილებები მცირეა, ამიტომაც წყალი ხელსაყრელი გარემოა *ბიოქიმიურ რეაქციათა წარმართვისათვის*, აგრეთვე, *განაყოფიერებისა* და ხმელეთის *ცხოველებების ჩანასახის* (ამნიოტეზში - ამნიონის გარსი) განვითარებისათვის. აღნიშნული თვისებების გამო წყალი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედისა და ორგანიზმის *თბორეგულაციაში*. ტრანსპირაცია (წყლის აორთქლება ფოთლების მიერ),

ცხოველებში ოფლის გამოყოფა იცავს ორგანიზმებს გადახურებისაგან. ამასთან, წყალი მონაწილეობს ორგანიზმში ორგანოებსა და ქსოვილებს შორის სითბოს განაწილებაში.

წყალი ზოგიერთი ცოცხალი ორგანიზმის *საცხოვრებელ გარემოს* წარმოადგენს. ამ მხრივ მას აქვს უპირატესობა, რამდენადაც, წყალში დაბალია ტემპერატურული მერყეობა და ამასთან, მასში კარგად იხსნება საკვები ნივთიერებები. ზოგჯერ წყალი ბევრი ქიმიური რეაქციისათვის უშუალო *რეაგენტსაც* წარმოადგენს. მაგალითად, ყველა *ჰიდროლიზურ* რეაქციაში. კერძოდ, წყალი ახდენს მაღალმოლეკულური ორგანული ნაერთების - ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების ჰიდროლიზს.

წყალი მონაწილეობს მაღალმოლეკულური ორგანული ნივთიერებების (ცილების, ნუკლეინის მჟავების) *სტრუქტურულ ორგანიზაციაში*. იგი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს აგრეთვე უჯრედული *მემბრანების სტრუქტურის* ჩამოყალიბებაში.

წყალი უჯრედის *სტრუქტურებისათვის ასრულებს საყრდენ* ფუნქციას. როგორც ცნობილია, შინაგანი თხევადი გარემო უხერხემლო ცხოველებში ჰიდროსტატიკური ჩონჩხის როლს ასრულებს.

ფოტოსინთეზის პირველი ქიმიური რეაქციაც წყლის ფოტოლიზს წარმოადგენს. ამდენად, წყალი არის წყალბადიონთა წყარო. ამასთან, ამ დროს თავისუფლდება სუნთქვისათვის აუცილებელი ჟანგბადი, რომელიც ატმოსფეროში გამოიყოფა. ამდენად, გამომდინარე აქედან, *წყალი დედამიწაზე მოლეკულური ჟანგბადის წყაროა*.

წყალი გავლენას ახდენს უჯრედის *ფიზიკურ თვისებებზე* - უჯრედის მოცულობასა და სიმკვრივეზე.

დადგენილია, რომ წყალი აქტიურად მოფუნქციონირე უჯრედში გაცილებით მეტია, ვიდრე ნაკლებად აქტიურ უჯ-

რედში. წყლის რაოდენობრივი მახასიათებლები, ასევე, დაკავშირებულია ონტოგენეზის ეტაპთან. კერძოდ, ახალგაზრდა, ემბრიონულ უჯრედებში გაცილებით მეტი რაოდენობით წყალია, ვიდრე ხანდაზმულ და დიფერენცირებულ უჯრედებში.

წყლის რაოდენობა უჯრედში დამოკიდებულია მის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზე და ასაკზე. ასაკის მატებასთან ერთად წყლის რაოდენობა უჯრედში თანდათანობით კლებულობს, რაც დაკავშირებულია დაბერების პროცესებთან.

წყლის პირველხარისხოვან როლზე მეტყველებს ის ფაქტიც, რომ პირველი ცოცხალი ორგანიზმების გაჩენა, სწორედ, წყლოვან გარემოში განხორციელდა.

მინერალური ნივთიერებები. გარდა წყლისა, უჯრედის პროტოპლაზმაში არის რიგი მარილებისა, რომლებიც დისოცირებულ მდგომარეობაშია. გვხვდება, აგრეთვე, ცილებთან, ლიპიდებთან, ნახშირწყლებთან დაკავშირებულიც. დისოცირებული იონები წამყვან როლს ასრულებენ უჯრედის ოსმოსურ რეგულაციაში, უჯრედში ნივთიერებათა გატარებასა და გადაადგილებაში და განსაზღვრავენ უჯრედის არის რეაქციას (მჟავა-ტუტოვანი გარემო pH). უჯრედის შიგთავსი ინარჩუნებს სუსტ ტუტე ან ნეიტრალურ pH-ს, მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედში მიმდინარე ქიმიური რეაქციების შედეგად ხან H^+ -ის, ხან კი OH^- იონების კონცენტრაცია მატულობს. უჯრედს კი აქვს უნარი, მეტ-ნაკლებად სტაბილურად შეინარჩუნოს მდგრადი მდგომარეობა. უჯრედის თვისებას, შეინარჩუნოს მუდმივი pH, **ბუფერობა ეწოდება.**

უჯრედის მემბრანების ფორებში ვერ გადის დიდი ორგანული მოლეკულები და აღწევენ მცირე ზომის მოლეკულები (წყლის, მინერალური ნივთიერებების). ცდებით დადგენილია,

რომ ცოცხალ უჯრედში წყლის მოლეკულას აქვს უნარი, გადაადგილდეს დიდი კონცენტრაციის არიდან მცირე კონცენტრაციის არემი, ე.ი. დიფუნდირებს. ასეთ დიფუზიას ნახევარგამტარ მემბრანაში უწოდებენ ოსმოსს.

კათიონებიდან განსაკუთრებული ბიოლოგიურად სასიცოცხლო მნიშვნელობა აქვს: K^+ , Na^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} ; ანიონებიდან H_2PO_4 , Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} . იონები არათანაბრადაა განაწილებული უჯრედებში. უმეტესად, უჯრედის შიგნით გვხვდება Na^+ და Cl^- კი – უჯრედის გარეთ. K^+ -ის კონცენტრაცია უფრო მაღალია უჯრედის შიგნით, ვიდრე გარეთ და პირიქით, Na^+ -ის კონცენტრაცია უჯრედის გარეთაა უფრო მაღალი, ვიდრე მის შიგნით. ამ იონთა არათანაბარ განაწილებაზე დამოკიდებული ნეირონებში ნერვული იმპულსის წარმოქმნა. კალიუმი დიდ როლს ასრულებს უჯრედშიდა ცვლის პროცესში. იგი ხელს უწყობს ორგანიზმში ბუფერული სისტემის წარმოქმნას. კალიუმისა და ნატრიუმის ცვლაში ერთგვარი ფიზიოლოგიური ანტაგონიზმი აღინიშნება. ორგანიზმში Na -ის რაოდენობის ზრდა იწვევს K -ის კონცენტრაციის დაქვეითებას. ამ მიკროელემენტების ყველაზე მნიშვნელოვანი ფუნქციაა, უცვლელად შეინარჩუნონ სისხლში და ქსოვილებში მარილების რაოდენობა და ოსმოსური წნევა, რომელზედაც მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული სისხლსა და ქსოვილებში საჭირო რაოდენობის სითხის შენარჩუნება. რაც უფრო მაღალია ქსოვილში მარილის კონცენტრაცია, მით უფრო მეტი წყლის რაოდენობაა საჭირო ოსმოსური წნევის მუდმივ დონეზე შესანარჩუნებლად. ორგანიზმში K -ის გაზრდილი რაოდენობით შეყვანას თან სდევს წყლის გამოდევნა. კალიუმის დიდი რაოდენობით შემცველი დიეტა ეფექტური საშუალებაა დიურეზის გაძლიერებისათვის. K -ის ნაკლებობა იწვევს ორგანიზმის სისუსტეს, აპათიას, ჩონჩ-

ხის კუნთების სპაზმებს. გულის მუშაობის დარღვევებს, ტაქიკარდიას, პარეს და ა.შ. K-ის ძირითადი ბუნებრივი წყაროა მცენარეული პროდუქტები. მისი რაოდენობა განსაკუთრებით ბევრია კარტოფილში (500 გ კარტოფილი თითქმის მთლიანად აკმაყოფილებს ორგანიზმის სადღეღამისო მოთხოვნილებას K-ზე, რაც 2-3 გ-ს შეადგენს).

მინერალური მარილების იონები განსაზღვრავს უჯრედში წყლის შესვლას. Ca^{+2} -ის იონები გავლენას ახდენს ნერვულ სისტემაზე, აძლიერებს და აჩქარებს გულის კუნთის მუშაობას. კალციუმის ფოსფატი შედის ძვლოვანი ქსოვილის შემადგენლობაში და განაპირობებს მის სიმტკიცეს. მარილმჟავა შედის კუჭის წვენის შემადგენლობაში და მჟავა არეს ქმნის, რაც მნიშვნელოვანია ცილოვანი პროდუქტების მონელებისათვის. Ca^{+2} მოსვენებულ მდგომარეობაში მყოფ კუნთოვან ბოჭკოში კონცენტრირებულია სარკოპლაზმური ბადის არხებში, გაღიზიანებისას (ბიოდენით) კი გამოდიან არხებიდან, უკავშირდებიან მიოფიბრილების კუმშვად ცილებს და იწვევენ მისი შეკუმშვის აქტივაციას. Ca-ისა და Mg-ის იონები სხვადასხვა ფერმენტის აქტივატორებია. აქტივატორებს წარმოადგენს, აგრეთვე, მიკროელემენტები - Zn, Cu, Mn და სხვ. სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანია, ასევე, ფოსფატები. ისინი, მეტწილად, ორგანულ შენაერთებთანაა დაკავშირებული და წარმოქმნიან ფოსფოლიპიდებს (უჯრედული მემბრანების ძირითადი ნაწილი), ნუკლეოტიდებს, ფოსფოპროტეინებს, ფოსფორილებულ შაქრებს. ფოსფატების კავშირები აკუმულირებენ დიდი რაოდენობით ენერგიას. მაგალითად, ატფ-ის სახით, რომელიც ე.წ. უნივერსალურ „გადაცვლისუნარიან მონეტას“ წარმოადგენს უჯრედისთვის. მისი ენერგია გარდაიქმნება ქიმიურ (ყოველგვარი სინთეზი), მექანიკურ (უჯრედის ან მისი ნაწილის გა-

დაადგილებისთვის), ოსმოსურ, ელექტრულ, სინათლის გენერაციისათვის ენერგიად.

ზოგიერთი კათიონი შედის ორგანული ნივთიერების შემადგენლობაში და მის თვისებებსა და ფუნქციებსაც განსაზღვრავს. მაგალითად, რკინის იონები შედის ჰემოგლობინის შემადგენლობაში, რომელთანაც დაკავშირებულია ჟანგბადის ტრანსპორტირება. იოდი შედის ფარისებრი ჯირკვლის მთავარი ჰორმონის - თიროქსინის შემადგენლობაში. მაგნიუმს შეიცავს ქლოროფილი. კობალტი შედის ვიტამინ B₁₂-ის შემადგენლობაში. გოგირდი შედის ზოგიერთი ამინომჟავის შემადგენლობაში.

წყალი და მინერალური ნივთიერებები ცოცხალი ორგანიზმებისთვის სპეციფიკური ნივთიერებები არაა, რამდენადაც ისინი წარმოდგენილია არაცოცხალ სამყაროშიც. ამიტომაცაა, რომ ატომურ დონეზე ცოცხალისა და არაცოცხალის გამოიწვევა შეუძლებელია. ამ თვალსაზრისით, მნიშვნელოვანია ორგანული ნივთიერებების განხილვა, რადგანაც ისინი გამოირჩევა ვარიანტული სპეციფიკურობით და მათი სინთეზი მიმდინარეობს მხოლოდ ცოცხალ ორგანიზმებში.

2.2. ორგანული ნივთიერებები

როგორც აღნიშნული იყო, ორგანული ნივთიერებები, ორგანულისაგან განსხვავებით, გამოირჩევა სპეციფიკურობით, რადგანაც ისინი არ შედის არაცოცხალ სამყაროში და დამახასიათებელია მხოლოდ ცოცხალი ორგანიზმებისათვის. მეცნიერების აზრით, დედამიწაზე არსებული სიცოცხლე წარმოდგენილია ნახშირბადის ნაერთების ერთობლიობით. როგორც ცნობილია, სხვა ელემენტებისაგან განსხვავებით, ნახშირბადის ატომებს ახასიათებს განსხვავებული თავისებურებები, კერ-

მოდ, მათ შეუძლიათ ერთმანეთთან დაკავშირებით წარმოქმნან გრძელი ჯაჭვი. ნახშირბადის ატომებს შორის, შესაძლებელია, წარმოიქმნას ერთმაგი, ორმაგი და სამმაგი ბმები. შესაძლებელია, როგორც ღია ნახშირბადოვანი ჯაჭვის წარმოქმნა, ასევე, ამ უკანასკნელისაგან ციკლური ნაერთების მიღებაც შეიძლება.

აღსანიშნავია ის ფაქტი, რომ უჯრედში შემავალი თითქმის ყველა ორგანული ნივთიერება ნახშირბადის ატომების ჩონჩხზეა აგებული. ნახშირბადის ატომები კოვალენტურ კავშირებს ქმნის, როგორც ერთმანეთთან, ასევე, სხვა ელემენტების ატომებთანაც. ნახშირბადის აღნიშნული თავისებურებების გამო იქმნება ორგანული ნივთიერებების საოცრად დიდი მრავალფეროვნება, რაც საბოლოო ჯამში, დედამიწაზე სიცოცხლის მრავალფეროვნების ძირითადი და უპირობო საფუძველია.

როგორც აღვნიშნეთ, ორგანული ნივთიერებებისთვის ნახშირბადი არის მთავარი ფაქტორი. რადგან მას აქვს ოთხი ელექტრონი, რომელსაც შეუძლია რვა ელექტრონის განთავსება გარე ორბიტაზე, შედეგად, მოლეკულების რამდენიმე ფორმა შეიძლება ჩამოყალიბდეს ნახშირბადსა და სხვა ელემენტებთან, როგორიცაა: წყალბადი, ჟანგბადი და აზოტი. ამ მოლეკულებისგან შემდგარი ორგანული ნაერთები მცენარეთა და ცხოველთა უჯრედებში ქიმიური რეაქციების საფუძველს ქმნიან - რეაქციებს, რომლებიც უზრუნველყოფს საკვების მოპოვების, გამრავლების და სიცოცხლესთან დაკავშირებული ყველა სხვა პროცესისთვის საჭირო ენერგიას.

ცოცხალი უჯრედის შემადგენლობაში შედის სხვადასხვა სახის ორგანული ნივთიერება: ნახშირწყლები, ლიპიდები, ცილები, ნუკლეინის მჟავები, ატფ. ისინი, ბუნებრივად, მხოლოდ ცოცხალ უჯრედში წარმოიქმნება. სიცოცხლის სპეციფიკა, სწორედ, ამ მაღალმოლეკულურ ნივთიერებათა გარდა-

ქმნაში (მეტაბოლიზმი) მდგომარეობს. როგორც აღვნიშნეთ, ყველაზე მეტი რაოდენობით მათ მოლეკულაში არის ნახშირბადის ატომები, რომლებიც ერთმანეთთან ქიმიურ ბმებს ქმნიან. ამავე დროს, მათთან დაკავშირებულია წყალბადის, ჟანგბადის, აზოტის, გოგირდის, რკინისა და სხვა ელემენტების ატომები.

ყველა ორგანული ნივთიერება ხასიათდება მსგავსი თავისებურებით, კერძოდ, ისინი სინთეზირდება ერთი და იგივე მარტივი სტრუქტურის მქონე კომპონენტისაგან (მოწონებისაგან) და შემდეგ იშლებიან იგივე მარტივ კომპონენტებად. მათი სინთეზისა და დაშლის რეაქციები თანმიმდევრული ბიოქიმიური ჯაჭვური რეაქციების კასკადია, რომლებიც არაა ქაოსური და გარკვეული მდგრადი კანონზომიერებებით ხასიათდება.

ესა თუ ის ორგანული ნივთიერება სხვადასხვა ტიპის უჯრედში განსხვავებული რაოდენობითაა, მაგრამ ისინი ნებისმიერ უჯრედში მსგავს ფუნქციებს ასრულებს.

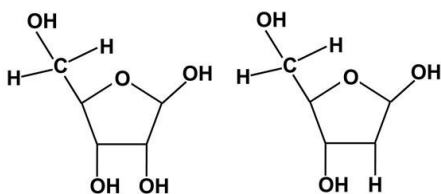
2.2.1. ნახშირწყლები ანუ შაქრები

ნახშირწყლები შეიცავს O-ს, H-ს, C-ს, რომლებიც გარკვეული თანაფარდობითაა წარმოდგენილი მათში. არჩევენ მონო-, დი- და პოლისაქარიდებს. ბუნებაში ფართოდ გავრცელებული მონოსაქარიდებია: ტრიოზა, პენტოზა, ჰექსოზა, ჰეპტოზა და ა.შ. მონოსაქარიდების ზოგადი ფორმულაა - $C_nH_{2n}O_n$.

მონოსაქარიდები (მონოზები) ორგანიზმისთვის მნიშვნელოვან ენერგეტიკულ როლს ასრულებს. ამ მხრივ განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია გლუკოზა. მისი 1 გ-ის სრული დაჟანგვისას გამოიყოფა 17,6 კჯ (4,2კკალ) ენერგია. გლუკოზა მცენარეულ უჯრედებში წარმოიქმნება ფოტოსინთეზის შედეგად.

შემდეგში გლუკოზა უჯრედში შეიძლება დაიშალოს უფრო მარტივ მოლეკულებად. გლუკოზის სრული დაჟანგვისას კი CO_2 და H_2O მიიღება. განთავისუფლებული ქიმიური კავშირების ენერგია უჯრედის მიერ გამოიყენება სხვადასხვაგვარად: ქიმიური, მექანიკური, ოსმოსური, ელექტრული და სხვა დანიშნულებით. როგორც გლუკოზა, ასევე, მისი პროდუქტებიც სხვა შენაერთების წარმოქმნისათვის გამოიყენება. მათ მიეკუთვნება: პენტოზები: რიბოზა, დეზოქსირიბოზა; ჰექსოზები: გლუკოზა, ფრუქტოზა, გალაქტოზა (სურ. 12,13).

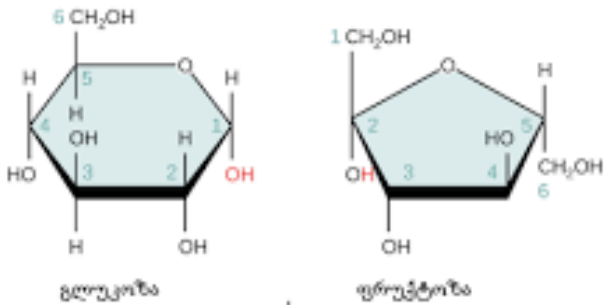
დისაქარიდები (ბიოზები) – ორი მონოსაქარიდის შენაერთის წარმოადგენს. მნიშვნელოვანი და გავრცელებულია მცენარეებში – საქაროზა (გლუკოზა + ფრუქტოზა) (სურ.14) და მალტოზა (გლუკოზა + გლუკოზა) (სურ.15), ცხოველებში – ლაქტოზა (გლუკოზა + გალაქტოზა) (სურ. 16). მონოსაქარიდები და დისაქარიდები იხსნება წყალში და მათ ტკბილი გემო აქვთ. ცნობილია, რომ რაც უფრო იზრდება ნახშირწყალში მონოსაქარიდების რაოდენობა, მით უფრო მცირდება ტკბილი გემო და პროპორციულად კლებულობს წყალში მისი ხსნადობის უნარიც.



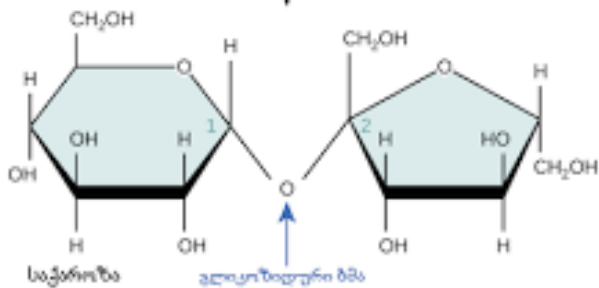
რიბოზა

დეზოქსირიბოზა

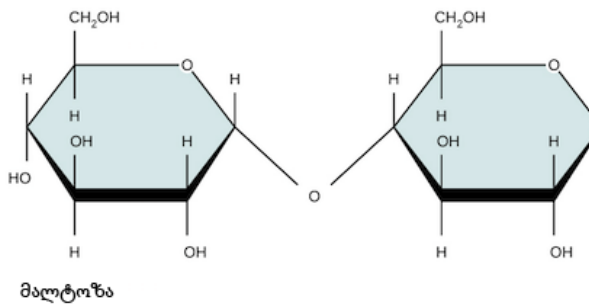
სურ. 12. პენტოზების ფორმულა



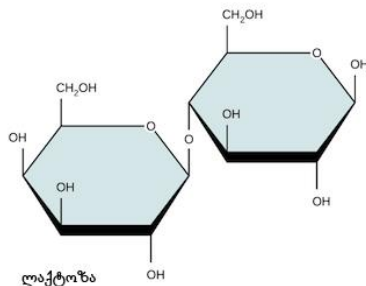
სურ.13. მონოსაქარიდების ფორმულა.



სურ. 14. დისაქარიდი - საქაროზა.



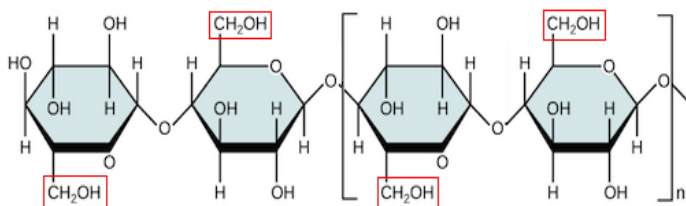
სურ. 15. დისაქარიდი - მალტოზა.



სურ.16. დისაქარიდი - ლაქტოზა.

პოლისაქარიდები (პოლიოზები) – მონოსაქარიდების პოლიმერიზაციის შედეგია. ისინი წყალში წარმოქმნის კოლოიდურ (არანამდვილ) ხსნარებს. პოლისაქარიდებიდან განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია: სახამებელი, გლიკოგენი, ცელულოზა (სურ.17), ქიტინი (აზოტის შემცველი). გლუკოზის ორი მოლეკულის ნაშთი წარმოქმნის დისაქარიდს, რომლის პოლიმერიზაციით დაუტოტავად მიიღება ცელულოზა, სახამებელს და გლიკოგენს კი დატოტვილი ფორმა აქვს. სრული ჰიდროლიზისას პოლისაქარიდები იშლება გლუკოზად.

ცელულოზის სტრუქტურა



სურ. 17. პოლისაქარიდი - ცელულოზა.

ნახშირწყლები ასრულებს **სტრუქტურულ** (სამშენებლო) ფუნქციას. ნახშირწყლები შედის უჯრედის მემბრანების შემადგენლობაში. ცელულოზა შედის მცენარეული უჯრედის გარ-

სის, გლიკოკალიქსი - ცხოველური უჯრედის მემბრანის შემადგენლობაში, ქიტინი - სოკოს უჯრედის კედლისა და ზოგიერთი ცხოველის (ფეხსახსრიანების) გარეგანი ჩონჩხის შემადგენლობაში. სხვადასხვა პოლისაქარიდი ლორწოს, ნერწყვისა და ხრტილის ძირითადი შემადგენელი ნაწილია. ცელულოზა და ქიტინი ასრულებენ **დამცველობით** ფუნქციასაც.

ნახშირწყლები უჯრედში ასრულებს **ენერგეტიკულ** ფუნქციას. მაგალითად, 1 გ გლუკოზის სრული დაჟანგვისას გამოიყოფა 17,6 კჯ ენერგია.

ნახშირწყლების **ტროფიკული** ფუნქცია გამოიხატება იმაში, რომ ისინი ძირითადი ორგანული საკვები ნივთიერებაა კვებით ჯაჭვში. ტროფიკული ჩანართების სახით მცენარეულ უჯრედში გროვდება სახამებელი, ცხოველურში (ღვიძლსა და კუნთებში) - გლიკოგენი. უჯრედში **სამარაგო** საკვები ნივთიერებების სახით გროვდება: გლუკოზა და ფრუქტოზა - ხილში, ლაქტოზა - რძეში, საქაროზა - შაქრის ჭარხალში.

ოლიგოსაქარიდები კოვალენტური ბმით უკავშირდება ცილებს და წარმოქმნის **გლიკოპროტეინებს**. ლიპიდებთან დაკავშირებით კი ქმნის **გლიკოლიპიდებს**. აღნიშნული ნივთიერებები უჯრედის მემბრანის შემადგენელი კომპონენტებია. ასევე, საინტერესოა, რომ უჯრედის ზედაპირი დაფარულია გლიკოპროტეინებითა და გლიკოლიპიდებით. აღნიშნული ზედაპირული კომპონენტები სხვა უჯრედებს ეხმარება კონკრეტული სამიზნე უჯრედის ამოცნობაში. მაგალითად, ადამიანის სისხლის ჯგუფობრიობის (სისხლის ABO ჯგუფური სისტემა) განსაზღვრა ერითროციტების მემბრანის ზედაპირულ ჯაჭვებთანაა დაკავშირებული.

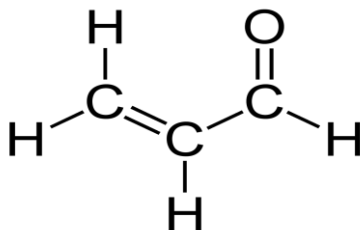
ამრიგად, ნახშირწყლები ასრულებს **სტრუქტურულ** (სამშენებლო), **ენერგეტიკულ**, **ტროფიკულ**, **დამცველობით** ფუნქ-

ციას. უჯრედს შეუძლია დიდი რაოდენობით დააგროვოს ნახშირწყლები სპეციალური (სამარაგო) ფორმითაც.

2.2.2. ლიპიდები

ლიპიდებს უწოდებენ მცენარეული და ცხოველური წარმოშობის ცხიმებსა და ცხიმმაგვარ (ქოლესტერინი, ცვილი, ფოლ-ფოლიპიდი და სხვა) ნივთიერებებს. მათი საერთო თვისებაა წყალში უხსნადობა. ისინი კარგად იხსნება ორგანულ გამხსნელებში (ეთერში, ქლოროფორმში, ბენზოლში, სპირტში, აცეტონში და სხვა). ლიპიდები წყალზე მსუბუქია. თვით მოლეკულაში ლიპიდებს გააჩნია გრძელი ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვი ან ციკლური ნახშირწყალბადოვანი სტრუქტურა. ასეთი შედგენილობა განსაზღვრავს მათ არაპოლარობას, ჰიდროფობულობას - წყალში უხსნადობას. წყალში უხსნადობის გამო ლიპიდები წარმოქმნიან საზღვროვან ზედაპირულ აფსკებს პროტოპლაზმის წყლის ფაზის საზღვარზე. ესენი ან მემბრანებია ან მიკროსკოპული წვეთები.

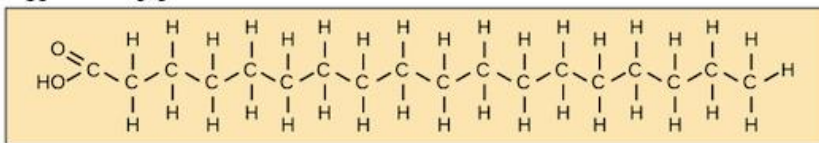
ცხიმები სამატომიანი სპირტის - გლიცერინისა (სურ.18) და მაღალმოლეკულური (ორგანული) ცხიმოვანი მჟავების (სურ.19) რთული შენაერთებია. მათი შემცველობა უჯრედში განსხვავებულია და მერყეობს 5-15%-ის ფარგლებში.



სურ. 18. გლიცერინი.

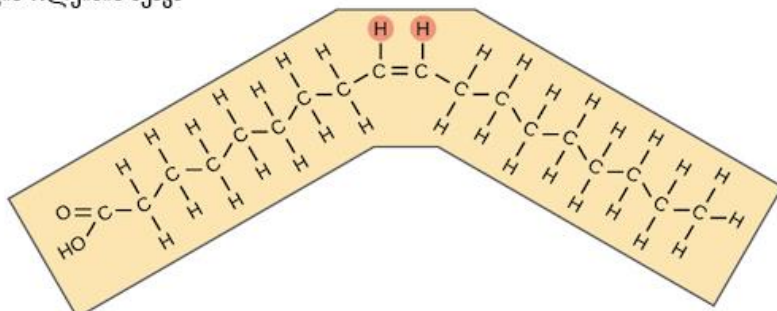
ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავა

სტეარინის მჟავა



უჯერი ცხიმოვანი მჟავა

ცის-ოლეინის მჟავა



სურ. 19. ნაჯერი და უჯერი ცხიმოვანი მჟავები.

ზოგიერთ სპეციალიზებულ უჯრედში, მაგალითად, ცხოველების ცხიმოვანი ქსოვილის უჯრედში 90%-მდეა. ასევე, ბევრია ცალკეული ზეთოვანი კულტურის ნაყოფსა და თესლში (მაგ., მზესუმზირას, ბამბის და სხვ.). ცხოველური ცხიმები, ძირითადად, ნაჯერ ცხიმოვან მჟავებს, ხოლო მცენარეული ცხიმები - უჯერ ცხიმოვან მჟავებს შეიცავს. ოთახის ტემპერატურაზე მცენარეული ცხიმები თხევადია და ამიტომაც, მათ ზეთებს უწოდებენ, ცხოველური ცხიმები კი მყარია და მათ ქონს უწოდებენ. განსხვავება განპირობებულია მათ შემადგენლობაში განსხვავებული ცხიმოვანი მჟავების შემცველობით. თუმცა, გვხვდება გამონაკლისებიც, მაგალითად, თხევადი ცხოველური ცხიმი - თევზის ქონი და მყარი მცენარეული ცხიმები - კაკაოს,

ქოქოსის, პალმის, იაპონური დარიჩინის, საქართველოში კულტივირებული მცენარის ნაყოფებში არსებული ცხიმები. ნახევრად მყარ ცხიმებს მიეკუთვნება ქაფურის ხისა და ცრუ ქაფურის ცხიმები.

ლიპიდებს მიეკუთვნება ასევე ქოლესტერინიც, რომელიც წყალში უხსნადი კრისტალური ნივთიერებაა. ქოლესტერინი ორგანიზმში მნიშვნელოვან ფუნქციებს ასრულებს: მისგან წარმოიქმნება ნაღვლის მჟავა, სასქესო ჰორმონები და D ჯგუფის ვიტამინები. იგი ელასტიკურობას ანიჭებს უჯრედის მემბრანებს, მაგრამ მისი სიჭარბე იწვევს გულ-სისხლძარღვთა სისტემის დაავადებებს, ნაღვლის კენჭების წარმოქმნას და სხვა პათოლოგიებს.

ცვილი შედგება ცხიმოვანი მჟავებისა და ერთატომიანი სპირტებისაგან. ორგანიზმები მას იყენებენ, როგორც წყლისაგან დამცავ და საპოხ საშუალებას. ცვილისაგან ფუტკრები ამზადებენ ფიქას.

ლიპიდები უჯრედში ასრულებს მრავალფეროვან ფუნქციას, კერძოდ:

ენერგიის წყაროს ფუნქცია - 1 გ ცხიმის სრული დაშლისას (CO_2 -ად და H_2O -დ) თავისუფლდება 38,9 კჯ (9,3 კკალ) ენერგია. აღნიშნული ენერგია უჯრედის ცხოველქმედებას ხმარდება.

ყველაზე აქტიურად ფუნქციონირებს ცილებთან ლიპიდების ნაერთები – ლიპოპროტეინები. ყველა უჯრედული ლიპიდის ნახევარი ფოსფოლიპიდებზე მოდის. ლიპიდები ცილებთან ერთად (ლიპოპროტეინები) აგებენ უჯრედის მემბრანებს. ამდენად, ლიპიდები ასრულებს *სტრუქტურულ* ფუნქციას. მემბრანებში სხვადასხვა ნივთიერების შეღწევა რთული პროცესია: იგი ხორციელდება მემბრანების შემადგენელი ლიპიდე-

ბის ქიმიური გარდაქმნით. მემბრანები არეგულირებენ ნივთიერებათა ცვლას - უჯრედში ნივთიერებათა შესვლას, უჯრედის შიგნით გადაადგილებას და გარეთ გამოსვლას.

ლიპიდები ასრულებს **ტროფიკულ** (სამარაგო) ფუნქციასაც. უჯრედში ცხიმის წვეთები გროვდება ტროფიკული ჩანართების სახით. ბევრი ცხიმია, მაგალითად, ცხოველებში ცხიმოვანი ქსოვილის უჯრედებში, ზეთოვანი კულტურების უჯრედებში. ცხიმის დაჟანგვის შედეგად, არა მარტო ენერგია, არამედ, წყალიც გამოიყოფა (100 გ ცხიმის დაჟანგვისას - 107 მლ წყალი გამოიყოფა). ამიტომ ზოგიერთ ცხოველში დაგროვილი ცხიმი **წყლის წყაროს** ფუნქციასაც ასრულებს. ასეა მაგალითად, აქლემში, ანტილოპაში, უდაბნოს მღრღნელებში და სხვა.

ტროფიკულ და წყლის წყაროს ფუნქციას ასრულებს კანქვეშა ცხიმი იმ ცხოველებში, რომელთაც მიღებული ახასიათებს (მაგ., დათვი). ცხიმები ასრულებს **თბორეგულაციის** ფუნქციას. ცივ კლიმატურ პირობებში მცხოვრებ ზოგიერთ ცხოველს (მაგ., პოლარული დათვი), აგრეთვე, წყლის ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებს (მაგ., პინგვინი) კანქვეშ წარმოექმნებათ ცხიმოვანი შრის სქელი ფენა, რომელიც სითბოს არ ატარებს და მათ იცავს გადაცივებისაგან.

ცხიმები მონაწილეობს **ორგანიზმის ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში**. ასეთია ზოგიერთი ჰორმონი (სასქესო ჰორმონები), ვიტამინი (A და D) ქიმიური ბუნებით ლიპიდებია. სასქესო და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის **ჰორმონები (ადრენალინი, ნორადრენალინი, ეპინეფრინი და ნორეპინეფრინი)** ლიპიდების ციკლური ნაერთები - სტეროიდებია.

ლიპიდებს მიეკუთვნება, აგრეთვე, კაროტინოიდები. მათგან მნიშვნელოვანია მცენარეული **პიგმენტები**. ცხოველებში

მნიშვნელოვანია კაროტინი, რომლის მოლეკულა შუაზე გახლეჩისას იძლევა ორ მოლეკულა A ვიტამინს, რომელიც, თავის მხრივ, წარმოქმნის რეტინინს – თვალის ბადურის მხედველობის პიგმენტის კომპონენტს. ზოგიერთი ლიპიდი გამოდის ასევე, *ფერმენტების* როლში: რიბოფლავინი (ვიტამინი B₂), რძის ლაქტოფლავინი, ქლოროპლასტების ლუტეინი, ღვიძლის ლეციტინი, A ვიტამინი.

ამრიგად, ლიპიდები უჯრედში ასრულებენ *სამშენებლო, ენერგეტიკულ, ტროფიკულ, წყლის წყაროს ფუნქციებს*. ცხიმ-მაგვარი ნივთიერებები წარმოადგენს *ჰორმონებისა და ვიტამინების* შემადგენელ კომპონენტებს. ზოგიერთი ლიპიდი ასრულებს *პიგმენტურ და ფერმენტულ ფუნქციებს*.

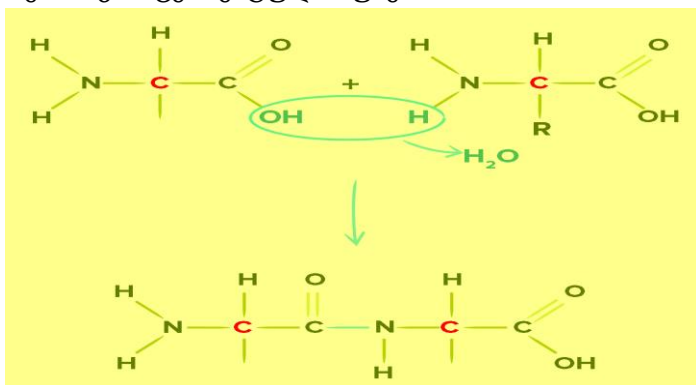
2.2.3. ცილები

ცილებს მაკრომოლეკულური სტრუქტურა აქვს. მათი მოლეკულის მასა ათეულ და ასეულ ათასობით იზომება. ცილის ერთ მოლეკულაზე გაანგარიშებით, უჯრედში, დაახლოებით, 10 მოლეკულა ორგანული, 100 მოლეკულა არაორგანული ნივთიერება და 1800 მოლეკულა წყალი მოდის.

არჩევენ მარტივ და რთულ ცილებს. მარტივი ცილები ჰიდროლიზის დროს მხოლოდ ამინმჟავებად იშლება. რთული ცილების შედგენილობაში კი ამინმჟავების გარდა, ორგანულ ნაერთთა სხვა ჯგუფებიც გვხვდება, რაც კიდევ უფრო მეტად ზრდის უჯრედის მიერ სინთეზირებული ცილების მრავალფეროვნებას. თუ ნივთიერება ცილებთან ერთად ნახშირწყლებს შეიცავს, მათ *გლიკოპროტეინებს* უწოდებენ, ცხიმების შემცველს – *ლიპოპროტეინებს*, ნუკლეინის მჟავების შემცველს კი – *ნუკლეოპროტეინებს* უწოდებენ.

ცილების, როგორც პოლიმერების, აუცილებელ სტრუქტურ-

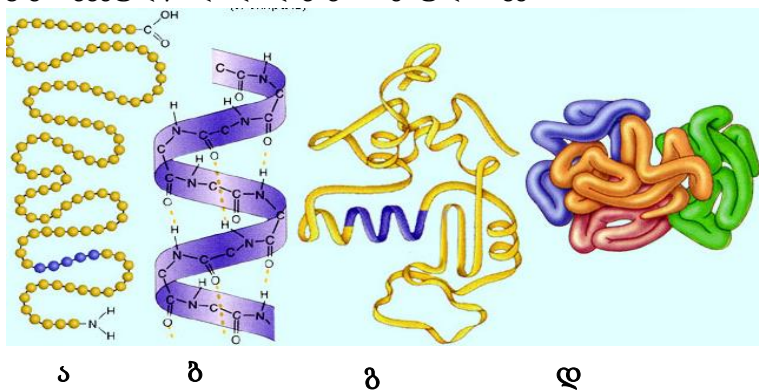
რულ ერთეულს წარმოადგენს ამინმჟავა. ცილის მოლეკულაში ამინმჟავები ერთმანეთს პეპტიდურ-კოვალენტური ბმებით უკავშირდება და მიიღება ე.წ. პოლიპეპტიდური ჯაჭვი (სურ. 20). უჯრედის მიერ სინთეზირებულ ცილებში სულ 20 სხვადასხვა სახის ამინომჟავაა ნაპოვნი. თუმცა, ბუნებაში ბევრად მეტია ამინმჟავების რაოდენობა. ამინმჟავების საერთო რაოდენობა და მათი თანმიმდევრობა ცილაში მკაცრადაა განსაზღვრული თითოეული ცილისთვის. სწორედ, მათზეა დამოკიდებული, საბოლოოდ, მოცემული ცილის თვისებები, განსაკუთრებით კი - ფერმენტული ბუნება.



სურ. 20. ამინმჟავათა შეერთება პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში.

ამინმჟავური შედგენილობა პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში, მათი განლაგების გარკვეული თანმიმდევრობა ცილის მოლეკულის **პირველად სტრუქტურას** განსაზღვრავს (სურ.21; ა) (ცილის პირველადი სტრუქტურა აღმოაჩინეს *პოლინგმა* და *კორმა* 1951 წელს). პირველადი სტრუქტურა დაკავშირებულია გენეტიკურ მასალასთან. გენომით კოდირებული ცილების რაოდენობა ზოგადად, შეესაბამება გენების რაოდენობას, თუმცა, თანამედროვე კვლევებმა აჩვენა (ადამიანის გენომის კვლევის პროექტი), რომ

შეიძლება არსებობდეს გენების მნიშვნელოვანი რაოდენობა, რომლებიც აკოდირებენ რნმ-ს, მაგ., რიბოსომური რნმ. სხვადასხვა ორგანიზაციის მქონე ორგანიზმებს ცილების სინთეზის სხვადასხვა შესაძლებლობა აქვს. მაგალითად, ვირუსები, როგორც წესი, აკოდირებენ რამდენიმე ასეულ ცილას, არქეებს და ბაქტერიებს შეუძლიათ რამდენიმე ასეულიდან რამდენიმე ათასამდე ცილების დასინთეზება, ხოლო ეუკარიოტები, როგორც წესი, აკოდირებენ რამდენიმე ათასიდან ათიათასობით ცილას. რაც გარკვეულწილად, დაკავშირებულია გენომის ზომასთან.



სურ. 21. ცილის მოლეკულის სტრუქტურული ორგანიზაცია.
ა. პირველადი სტრუქტურა (ამინმჟავების ჯაჭვი); **ბ.** მეორეული სტრუქტურა (α სპირალი); **გ.** მესამეული სტრუქტურა; **დ.** მეოთხეული სტრუქტურა (გლობულა).

ცილის მოლეკულის სტრუქტურის შექმნაში რომ ამინმჟავები მონაწილეობს, დაასაბუთა ამერიკელმა მეცნიერმა სენჯერმა 1954 წელს, როცა მან პირველმა მოახდინა ცილა ინსულინის შემადგენლობაში არსებული ამინმჟავების ანალიზი. აღმოჩნდა, რომ ცილა ინსულინი ორი ჯაჭვისგან შედგებოდა. ერთში არის 21 ამინომჟავა, მეორეში – 30.

ცილის პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ყოველთვის არაა გაჭი-

მული (გაწელილი) - არ დევს ერთ სიბრტყეში. პირიქით, ისინი შეიძლება იყოს ტალღისებური, მოღუნული ან შერწყმული სხვადასხვაგვარად - მთლიანად ან მხოლოდ ცალკეულ მონაკვეთში. მისი ცალკეული ჯგუფები უკავშირდება ერთმანეთს წყალბადური ბმებით და იღებს სივრცობრივ მოხაზულობას. შედეგად, პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ან წარმოქმნის α სპირალს (ე.წ. პოლინგ-კორის სპირალი), რომლებიც H-ური ბმებითაა დაკავშირებული (10 ხვეულზე 37 ამინმჟავა მოდის) ან წარმოქმნის, ე.წ. β ნაკეცებიან ფენებს (10 ხვეულზე - 51 ამინმჟავა). ამ უკანასკნელში პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ორი, მეზობლად განლაგებული ნაწილი გადაიგრძელება და წარმოქმნის მარყუჟს. ისინი მეტ-ნაკლებად მყარად უკავშირდება ერთმანეთს H-ური ბმით. რეალურად, ცილის მოლეკულაში (გლობულურ ცილებში) თანმიმდევრულ, მოწესრიგებულ განლაგებასთან (ანუ α სპირალურ ან β -ნაკეცებიან) ერთად გვხვდება მოუწესრიგებელი განლაგებაც, სადაც პოლიპეპტიდური ჯაჭვი დახვეული არაა მჭიდროდ და მოლეკულა დრეკადია. სივრცობრივი ორგანიზაციის ეს სამი სახე წარმოადგენს ცილის, ე.წ. **მეორეულ სტრუქტურას** (სურ. 21, ბ). იგი ფასდება მოლეკულაში სპირალების ან ნაკეცების პროცენტული რაოდენობით. ცილის სტრუქტურული ორგანიზაციის ამ დონეზე ერთ ხვეულზე მყოფი NH-ჯგუფის წყალბადისა და მეზობელ ხვეულზე მყოფ CO-ს ჟანგბადს შორის წარმოიქმნება წყალბადური ბმები. ზოგიერთი ცილისთვის სივრცობრივი უმაღლესი დონე მეორეული სტრუქტურაა. ასეთი ცილები ძაფისებური ფორმისაა და მათ **ფიბრილურ** ცილებს უწოდებენ. ისინი წყალში უხსნადია და დიდი მექანიკური სიმტკიცით გამოირჩევა. ასეთ ცილებს მიეკუთვნება მაგალითად: შემაერთებული ქსოვილის კოლაგენური ბოჭკოს ცილა, კუნთოვანი ბოჭკოს ცილა - მიოზინი,

აქტინი, კერატინი და სხვა.

ყველა ამინმჟავა, გარდა გლიცინისა, შეიცავს რადიკალებს, რომლებიც პეპტიდური ბმების შექმნაში არ მონაწილეობს. პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში ისინი რჩება გვერდით ჯგუფებად, რომლებიც განსაზღვრავს ცილის ქიმიურ რეაქციას. ბევრი მათგანი, ასე თუ ისე, უკავშირდება ერთმანეთს. მაგალითად, SH-ჯგუფი წარმოქმნის S-S ხიდაკს, რის შედეგადაც სპირალი იკეცება და მეტ-ნაკლებად კომპაქტურად ლაგდება. სპირალის ამგვარი „შედეგება“ წარმოქმნის *ცილის მესამეულ სტრუქტურას* (სურ. 21; გ). ამ დროს ცილას აქვს კომპაქტური ბურთულის - *გლობულის* ფორმა. ასეთ ცილებს *გლობულინებს* უწოდებენ. ისინი ხსნადი ცილებია. მათ მიეკუთვნება, მაგალითად: ფერმენტები, ანტისხეულები, ჰემოგლობინი, ზოგიერთი ცილა-ჰორმონი და სხვა.

ბევრი ცილის მოლეკულა წარმოდგება რამდენიმე სუბერთეულისგან. ამასთან, მათი რიცხვი ყოველი ცილისთვის განსაზღვრულია. თითოეული სუბერთეული ცალკეულ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს წარმოადგენს, რომელსაც აქვს პირველადი, მეორეული ან მესამეული სტრუქტურა. ზოგიერთი ცილა სრულიად ერთნაირი სუბერთეულისაგან წარმოდგება. მათ *ჰომომულტიმერულს* უწოდებენ, ზოგიერთი ცილა კი სხვადასხვა სახის სუბერთეულისაგან შედგება. მათ *ჰეტერომულტიმერულს* უწოდებენ. პოლიპეპტიდური სუბერთეულების შეერთება წარმოქმნის ცილის *მეოთხეულ სტრუქტურას* (სურ. 21; დ). მეოთხეული სტრუქტურა ახასიათებს, მაგალითად, ჰემოგლობინს, რომლის მოლეკულაც ოთხი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისგან შედგება (2 α და 2 β ჯაჭვისაგან). რამდენადაც მეორეული, მესამეული და მეოთხეული სტრუქტურები ამინმჟავების ამა თუ იმ გვერდითი ჯგუფების დაკავშირებით წარმოიქმნება, ამ სტრუქ-

ტურების ხასიათი დამოკიდებულია ცილის ამინმჟავურ შედგენილობაზე ანუ განისაზღვრება მისი პირველადი სტრუქტურით.

ზოგჯერ რამდენიმე α სპირალი დახვეულია ისე, როგორც კაბელში სადენები. ეს მაშინ ხდება, თუ გამოშვებული ამინმჟავური ნაშთები ხელს არ უშლის ასეთ გაერთიანებებს. შედეგად, წარმოიქმნება, გარკვეულწილად, გაწელილი კომპლექსი, რომელსაც ხაზოვანს უწოდებენ. ეს მეოთხეული სტრუქტურის მარტივი ფორმაა.

მესამეული და მეოთხეული სტრუქტურების წარმოსაქმნელად აუცილებელია წყლიანი გარემო. წყალი უკუაქცევს ამინმჟავების წყალში უხსნად - ჰიდროფობურ რადიკალებს. ისინი ერთმანეთს უკავშირდება *ჰიდროფობური ბმებით*. წყალბადური და ჰიდროფობური ბმები კოვალენტურთან შედარებით სუსტი ბმებია. *პეპტიდური (კოვალენტური)* ბმა სხვა ქიმიურ კავშირებს შორის ყველაზე მდგრად ბმადაა მიჩნეული. სხვადასხვა გარეგანი ფაქტორის (ტემპერატურის, ქიმიური რეაგენტების, რადიაციის, ტუტის, მჟავის, კონცენტრირებულ მარილთა ხსნარები, მექანიკური ზემოქმედება) მოქმედებით იშლება მეოთხეული, მესამეული, მეორადი სტრუქტურები. ცილის ბუნებრივი სტრუქტურის დაშლას *დენატურაცია* ეწოდება. დენატურაციის ხარისხი სხვადასხვაა და დამოკიდებულია ცილის სახეობაზე, მოქმედ ფაქტორზე, მისი მოქმედების დროსა და ხარისხზე. ფაქტორის მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ, თუ მოლეკულას პირველად სტრუქტურაში შენარჩუნებული ექნება ამინომჟავური თანმიმდევრობა, დენატურირებულიმა ცილამ შეიძლება, აღიდგინოს საწყისი ბუნებრივი კონფიგურაცია. აღნიშნულ პროცესს *რენატურაცია* ეწოდება. თუ რომელიმე ფაქტორის მოქმედება უფრო ღრმა ან ხანგრძლივია,

შეიძლება დაიშალოს, ასევე, ცილის პირველადი სტრუქტურაც, რომლის რენატურაცია ფაქტორის მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ არ ხდება. ეს მიუთითებს იმაზე, რომ ცილის პირველადი სტრუქტურა ძირითადია და იგი განსაზღვრავს, სწორედ, ცილის მაკრომოლეკულის აგებულების თავისებურებას.

ამასთან, უნდა აღინიშნოს, რომ ფაქტორის მოქმედების სიღრმის ან ხარისხის შესაბამისად, შესაძლოა, მოხდეს ცილის კოაგულაცია, ანუ მისი შემადგენელი ნაწილების შეწყება (აჭრა), რაც საკმაოდ სახიფათოა ორგანიზმისთვის. თუმცა, რიგ შემთხვევებში ცილის ამ თვისებას ადამიანი იყენებს თავის სასარგებლოდ, მაგალითად, რძის ცილების კოაგულაციით შესაძლებელია რძის პროდუქტების, კერძოდ, მაწვნის ან არაჟნის დაშხადება, ან ცხოველთა ტყავიდან წებოს მიღება და სხვა.

ცილის მრავალფეროვნება (როგორც სტრუქტურის, ისე ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების მიხედვით) განაპირობებს მის მრავალგვარ ბიოლოგიურ ფუნქციას. ამიტომაც, ორგანიზმისათვის დამახასიათებელი გარკვეული სპეციფიკურობის მქონე ნიშნებისა და თვისებების გამოვლენა ცილებთანაა დაკავშირებული.

ცილები ორგანიზმში ასრულებს ფართო სპექტრის ფუნქციებს, მათ შორის: მეტაბოლური რეაქციების კატალიზებას, დნმ-ის რეპლიკაციას, გარე გამლიზიანებლებზე რეაგირებას, უჯრედებისა და ორგანიზმების სტრუქტურას და მოლეკულების ტრანსპორტირებას ერთი ადგილიდან მეორეზე. როგორც აღვნიშნეთ, ცილები ერთმანეთისგან, ძირითადად, ამინომჟავების თანმიმდევრობით განსხვავდებიან, რაც განპირობებულია მაკოდირებელი გენების ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობით და რაც, ჩვეულებრივ, იწვევს ცილის დაკვეცას კონკრეტულ 3D სტრუქტურაში, რომელიც განსაზღვრავს მის შემდ-

გომ აქტივობას.

ცილების *ფუნქციებიდან* ერთ-ერთი მნიშვნელოვანია *სტრუქტურული* ფუნქცია, რამდენადაც ცილები შედის უჯრედის პლაზმური მემბრანისა და უჯრედის ორგანოიდების მემბრანების შემადგენლობაში. მაგალითად ცილა კოლაგენი შედის ძვლების, მყესების, ხრტილების შემადგენლობაში, ცილა კერატინი გვხვდება თმის, ფრჩხილის, რქის, ბეწვის შემადგენლობაში.

ცილები ასრულებს *კატალიზურ* ანუ *ფერმენტულ* ფუნქციას. ისინი წარმართავს ბიოქიმიურ რეაქციებს უჯრედში. ყოველდღიურად ტრილიონობით ქიმიური რეაქცია ხდება ჩვენს ორგანიზმში, რათა განხორციელდეს მნიშვნელოვანი მეტაბოლური პროცესები. ფერმენტების გარეშე მეტაბოლური რეაქციების უმეტესობას გაცილებით მეტი დრო დასჭირდებოდა და არ იქნებოდა საკმარისი სიცოცხლის შესანარჩუნებლად. არსებობს ფერმენტების რამდენიმე კატეგორია: ოქსიდორედუქტაზები, ტრანსფერაზები, ჰიდროლაზები, იზომერაზები, ლიგაზები და სხვა. თითოეული კატეგორია ახორციელებს რეაქციის ზოგად ტიპს, მაგრამ ამავდროულად, აკატალიზებს ბევრ განსხვავებულ სპეციფიკურ რეაქციასაც. ზოგიერთი ფერმენტი, რომელსაც *აპოენზიმები* ეწოდება, არააქტიურია მანამ, სანამ არ დაუკავშირდება კოფაქტორს, რომელიც ააქტიურებს ფერმენტს. კოფაქტორი შეიძლება იყოს ლითონის იონები (მაგ. Zn) ან ორგანული ნაერთები, რომლებიც კოვალენტურად ან არაკოვალენტურად უკავშირდება ფერმენტს. კოფაქტორისა და აპოენზიმის კომპლექსს კი *ჰოლოენზიმი* ეწოდება.

ცილების, მათ შორის, ფერმენტების შესახებ ცოდნა მედიცინაში აუცილებელია მრავალი დაავადების დიაგნოსტიკისთვის. კლინიკურ კვლევებში ფერმენტებს შეუძლია, იმოქმედოს,

როგორც მარკერები, რომლებიც განსაზღვრავს დაავადების მდგომარეობას ორგანიზმში. ექიმებს ხშირად შეუძლიათ, განსაზღვრონ. რა სახის დაავადება აწუხებს პაციენტს და რომელი ორგანოა დაზიანებული ცირკულაციაში არსებული ფერმენტების დახასიათებით. ფერმენტები, ასევე, შეიძლება იყოს ქსოვილის ბიოფისიის კომპონენტი და უზრუნველყოს დეტალური დიაგნოსტიკური ინფორმაცია. ასევე, გარკვეული ცილოვანი მარკერები გამოიყენება პრენატალური (დაბადებამდელი) დიაგნოსტიკის დროს, რათა შეფასდეს ჩანასახის განვითარების მდგომარეობა.

მამოძრავებელ (კუმშვადობის) ფუნქციას ასრულებს მიოზინი, აქტინი, ტრომბოზინი და სხვა ცილები, რომლებთანაცაა დაკავშირებული მოძრაობის ყველა სახე ცოცხალ სამყაროში (წამწამების, შოლტების მოძრაობა, ტაქსისები, ტროპიზმები).

ცილების *სატრანსპორტო* ფუნქცია დაკავშირებულია, მაგალითად, ჰემოგლობინთან, რომელიც უზრუნველყოფს ჟანგბადის გადატანას. გარდა ამისა, უჯრედულ მემბრანებში გვხვდება სატრანსპორტო ცილები, რომლებიც უჯრედსა და გარემოს შორის უზრუნველყოფს ნივთიერებათა ტრანსპორტირებას.

ცილები ასრულებს *ტროფიკულ ფუნქციას*. ასეთია ცილოვანი ჩანართები უჯრედში, მაგალითად, ყვითრი კვერცხუჯრედში, რომელიც მთელი ემბრიოგენეზის პროცესს ხმარდება, მაგალითად, ფრინველებში. ცილოვანი ჩანართები, ასევე, განსაკუთრებით ბევრია პარკოსან მცენარეთა უჯრედებში.

ცილები ასრულებს *ენერგეტიკულ* ფუნქციასაც. 1 გ ცილის დაშლისას თავისუფლდება 17,6 კჯ (4,2 კკალ) ენერგია. სხეულს სჭირდება ცილა ქსოვილების შესანარჩუნებლად და ჩანაცვლებისთვის, ასევე, ფუნქციონირებისა და ზრდისთვის. ამიტომაც,

ცილა, ჩვეულებრივ, უჯრედის მიერ არ გამოიყენება ენერგიისათვის. თუმცა, თუ სხეული არ იღებს საკმარისი რაოდენობით კალორიებს სხვა საკვები ნივთიერებების ხარჯზე ან ორგანიზმში მარაგის სახით არსებული ცხიმისგან, ცილა იწყებს დაშლას და ენერგეტიკული ფუნქციის განხორციელებას, რაც სახიფათო და სარისკოა ორგანიზმისთვის.

ზოგიერთი ჰორმონი ცილოვანი ბუნებისაა. ამდენად, ცილები ასრულებს *ჰორმონულ* ფუნქციასაც. ჰორმონები ნერვულ სისტემასთან ერთად არეგულირებს ორგანიზმში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებს. უჯრედის მემბრანაში არის სპეციალური ცილები, რომლებიც რეაგირებს უჯრედთან მოსულ ჰორმონზე, მაგალითად, ინსულინზე. ასეთ ცილებს ჰორმონის რეცეპტორები ეწოდება. ჰორმონების ზემოქმედება რეცეპტორზე გარკვეულ პირობებშია შესაძლებელი. კერძოდ, ჰორმონის მოლეკულის ურთიერთქმედებას ცილა-რეცეპტორის მოლეკულასთან აადვილებს ჰორმონისა და რეცეპტორის მოლეკულების სივრცობრივი აგებულების მსგავსება.

მნიშვნელოვანია ცილების *დამცველობითი ფუნქცია*. მაგალითად, ასეთია ცილა ანტისხეულები, ინტერფერონი (ცილა, რომელსაც გამოყოფს ვირუსით დაავადებული უჯრედი), გამაგლობულინი და სხვა.

ანტისხეულები *იმუნური* ცილებია. ისინი წარმოიქმნება სისხლის უჯრედებში, კერძოდ, ლიმფოციტებში. მათ გამოიმუშავენს ორგანიზმი შინაგანი და გარეგანი უცხო ფაქტორების, ე.წ. ანტიგენის საწინააღმდეგოდ. ანტიგენი სხვადასხვა ფაქტორია: ბაქტერიის ზედაპირზე არსებული ცილის ან ნახშირწყლის მოლეკულა, მკვდარი უჯრედიდან გამოყოფილი ტოქსინი და ა.შ. სპეციფიკურ ანტიგენ-ანტისხეულის დაკავშირების (შებოჭვის) შემდეგ ხდება ანტიგენის გარდაქმნა და დე-

ნატურაცია, რაც ხელს უწყობს ლეიკოციტების მიერ ანტიგენების შემდგომ სრულ განადგურებას და მისი უარყოფითი მოქმედების გაუვნებლყოფას.

ცილები შეიძლება უჯრედის სხვა კომპონენტებისგან გაიწმინდოს სხვადასხვა ტექნიკის გამოყენებით, როგორიცაა: ულტრაცენტრიფუგირება, ელექტროფორეზი და ქრომატოგრაფია. გენური ინჟინერიის მეშვეობით შესაძლებელი გახდა მრავალი ცილის გასუფთავება თანამედროვე მეთოდების გამოყენებით. პროტეინის სტრუქტურისა და ფუნქციის შესასწავლად, ჩვეულებრივ, გამოყენებული მეთოდებია იმუნოჰისტოქიმია, მუტაგენიზი, რენტგენული კრისტალოგრაფია, ბირთვულ-მაგნიტური რეზონანსი და მასის სპექტრომეტრია.

ცილების მთლიანი კომპლექსი, რომელიც იმყოფება უჯრედში ან უჯრედის ტიპში, ცნობილია, როგორც მისი პროტეომი და ასეთი ფართომასშტაბიან მონაცემთა ნაკრების შესწავლა განსაზღვრავს პროტეომიკის სფეროს, რომელიც დასახელებულია გენომიკის შესაბამისი სფეროს ანალოგად.

2.2.4. ნუკლეინის მჟავები

ნუკლეინის მჟავები ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ორგანული ნივთიერებებია ცოცხალ სამყაროში. ისინი ფუნდამენტურია მემკვიდრეობისა და მეტაბოლიზმის საკითხში. ნუკლეინის მჟავებს მნიშვნელოვანი როლი აქვთ ცოცხალი სისტემების განვითარებაში. მართალია, ნუკლეინის მჟავები თითქმის 150 წლის წინათ იყო ცნობილი, მაგრამ მათი როლი დიდხანს გაურკვეველი რჩებოდა. მე-20 საუკუნის შუა ხანებამდე უჯრედისა და მისი კომპონენტების თვითწარმოქმნის, თავისივე მსგავსის შექმნის უნარს ცილებს უკავშირებდნენ. თვლიდნენ, რომ, სწორედ, ცილები წარმოადგენს მემკვიდრული ინფორმაციის მატა-

რებელ ნივთიერებებს. ეს შეხედულებანი შეიცვალა მას შემდეგ, რაც აღმოჩენილი იქნა ახალი, დნმ-ის საოცარი მოლეკულა. მე-20 საუკუნის 40-იან წლებში დადგენილი იქნა, რომ დნმ-ის მოლეკულის გადატანისას ბაქტერიის ერთი სახეობიდან მეორეში, იცვლება ამ უკანასკნელის მემკვიდრული თვისებები. მიღებულია მონაცემებმა დნმ-ის მოლეკულის მემკვიდრეობასთან კავშირის შესახებ უბიძგეს მეცნიერებს, რათა გაეშალათ ნუკლეინის მჟავების სტრუქტურისა და შედგენილობის ინტენსიური კვლევა.

1868 წელს შვეიცარიელმა მეცნიერმა, 22 წლის ფ.მიშერმა (სურ. 22) დაჩირქებული ქსოვილის ლეიკოციტის ბირთვიდან პირველად გამოყო მანამდე უცნობი მჟავური ბუნების ნივთიერება, რომელსაც მან „ნუკლეინი“ უწოდა („ნუკლეუს“ - ბირთვი).



სურ. 22. ფრიდრიხ მიშერი (1844–1895).

შემდეგში მეცნიერებმა დაადგინეს, რომ ნუკლეინის მჟავები, მართალია, ძირითადად ბირთვშია, მაგრამ ისინი გვხვდება ციტოპლაზმაშიც (მიტოქონდრიასა და ქლოროპლასტში). თუმცა, ისტორიული სახელწოდება მას დღემდე უცვლელად შემორჩა.

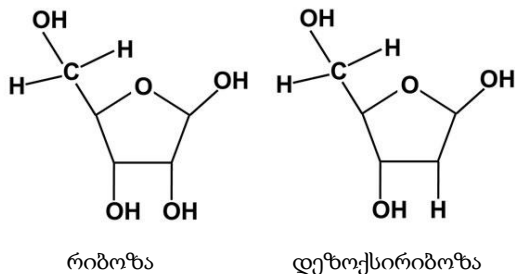
ნუკლეინის მჟავების გამოკვლევამ აჩვენა, რომ ყველა ორ-

განიზმში, ორგანიზაციის დონის სირთულის მიუხედავად, ისინი მსგავსი აგებულებისაა (ვირუსებიდან დაწყებული უმაღლეს მრავალუჯრედიან მცენარეულ და ცხოველურ უჯრედებამდე).

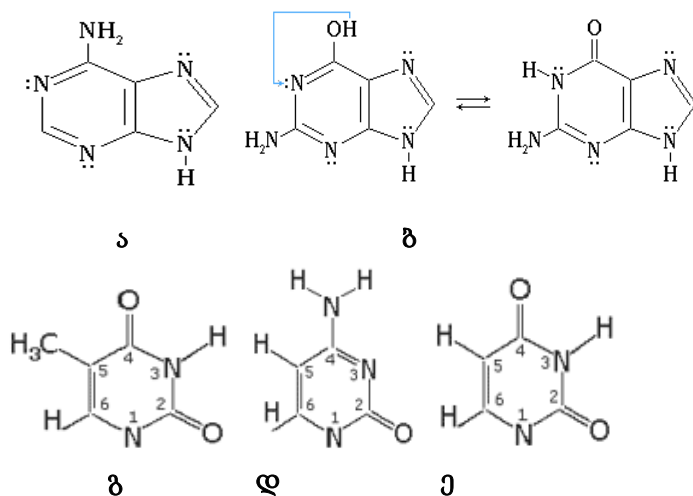
1889 წელს ალტმანმა ამ ნივთიერებას მჟავური თვისების გამო ნუკლეინის მჟავა უწოდა. მალე დადგინდა, რომ ნუკლეინის მჟავა წარმოადგენს სასქესო უჯრედების ძირითად შემადგენელ ნივთიერებას და განაყოფიერებაში რაღაც როლს თამაშობს. შემდეგში ფ.მიშერმა ორაგულის სპერმატოზოიდიდან გამოყო ნუკლეინი და დაასაბუთა, რომ მას თან ახლავს ფუძე ტიპის ცილა პროტამინი და 9% ფოსფატი. შემდგომისთვის დადგინდა, რომ ეს ნივთიერება არის **დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა (დნმ)**. ა.კოსელმა მე-19 და მე-20 საუკუნეების მიჯნაზე დაადგინა დნმ-ას ქიმიური ბუნება, კერძოდ, ის, რომ მის შემადგენლობაში შედის ნახშირწყალი დეზოქსირიბოზა, ოთხი ტიპის აზოტოვანი ფუძე (ადენინი, გუანინი, თიმინი, ციტოზინი) და ფოსფორმჟავას ნაშთი.

XX საუკუნის 20-იან წლებში ჰ.ლევენმა და უ.ჯონსონმა დაადგინეს, რომ არსებობს ორი ტიპის ნუკლეინის მჟავა - დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა (**დნმ**) და რიბონუკლეინის მჟავა (**რნმ**).

1924 წელს ფიოლგენმა ჰისტოქიმიური ანალიზით აღმოაჩინა, რომ დნმ შედის ქრომოსომის შემადგენლობაში. იგი შეიცავს შაქარ დეზოქსირიბოზას, ხოლო რნმ - რიბოზას (სურ. 23). ნუკლეინის მჟავებში შედის აზოტოვანი ფუძეების ორი ჯგუფი - პურინები და პირიმიდინები; დნმ-ასაგან განსხვავებით, რნმ-ას მოლეკულაში თიმინის ნაცვლად შედის ურაცილი (სურ. 24).



სურ. 23. პენტოზები - რიბოზა და დეზოქსირიბოზა.



სურ. 24. პურინები: ა. ადენინი; ბ. გუანინი;
პირიმიდინები: გ. თიმინი; დ. ციტოზინი; ე. ურაცილი.

1950 წელს ერვინ ჩარგაფმა დაადგინა, რომ დნმ-ში ადენინის რაოდენობა შეესაბამება თიმინის რაოდენობას, ხოლო გუანინისა - ციტოზინისას. ეს კანონზომიერება უნივერსალური აღმოჩნდა მთელი ცოცხალი სამყაროსთვის. მას შემდგომში ჩარგაფის წესი ეწოდა.

50-იანი წლებიდან მკვლევართა სამი ჯგუფი აგრძელებს

ასტბიურის მიერ დაწყებულ კვლევას დნმ-ას რენტგენოსტრუქტურული ანალიზის შესახებ.

1953 წლის აპრილში ჯ. უოტსონმა და ფ. კრიკმა თავიანთი დასკვნა დნმ-ას სტრუქტურის შესახებ გამოაქვეყნეს ჟურნალ “Nature”-ის იმ ნომერში, რომელშიც უილკინსმა და მისმა თანამშრომლებმა დაბეჭდეს რენტგენო-სტრუქტურული ანალიზის შედეგები საერთო სათაურით: „ნუკლეინის მჟავების მოლეკულური სტრუქტურა” (სურ. 25).



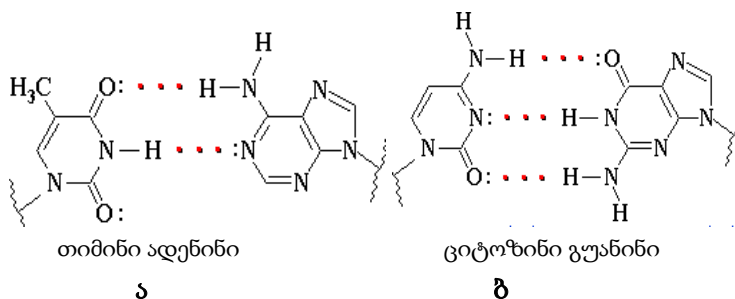
სურ. 25. ჯ. უოტსონი (მარცხნივ) და ფ. კრიკი (მარჯვნივ).

შემდგომმა გამოკვლევებმა დაადასტურა უოტსონისა და კრიკის მიერ შემოთავაზებული მოდელის მართებულობა (მათ აღნიშნული აღმოჩენისთვის ნობელის პრემია მიენიჭათ). რენტგენოგრამაზე დაყრდნობით დადგინდა, რომ: 1) დნმ-ას პოლინუკლეოტიდურ ჯაჭვს აქვს ნამდვილი სპირალის ფორმა; 2) სპირალის დიამეტრი დაახლოებით $20 \text{ \AA}$ -ია; 3) რამდენადაც, ნუკლეოტიდთა შორის მანძილი $3,4 \text{ \AA}$ -ია და ერთი ხვია კი 10 ნუკლეოტიდს შეიცავს, სპირალი ერთ სრულ ბრუნს ღერძის ირგვლივ აკეთებს ყოველი $34 \text{ \AA}$ -ის მანძილზე.

ამდენად, დადგინდა, რომ დნმ-ას მოლეკულა ორჯაჭვიანი

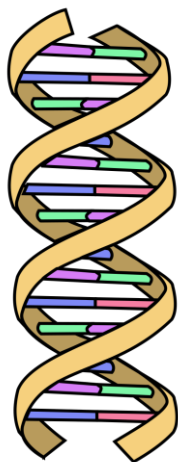
ბიოორგანული პოლიმერული სპირალია, ამასთან, ჯაჭვები ანტიპარალელურია ანუ მიმართულია ურთიერთსაწინააღმდეგოდ. ჯაჭვების კიდეებს ქმნის დეზოქსირიბოზასა და ფოსფატის ურთიერთდაკავშირება; ჯაჭვებს შორის კავშირებს (კიბის საფეხურებს) ქმნის არამყარი წყალბადური ბმებით ურთიერთდაკავშირებული კომპლემენტური აზოტოვანი ფუძეები (ა-თ; გ-ც); ჯაჭვები დახვეულია ჰიპოთეზური ღერძის გარშემო; დნმ-ას მოლეკულას სამგანზომილებიანი სივრცობრივი სტრუქტურა აქვს (სურ. 26, 27, 28).

კომპლემენტური აზოტოვანი ფუძეების დაკავშირება ქმნის თითქმის თანაბარი ზომის წყვილებს (ა-თ-ის დროს სიგრძე 11,1 Å -ია, ხოლო გ-ც-ის შემთხვევაში კი - 10,8 Å), ამის გამო ჯაჭვის საფეხურები თითქმის ერთმანეთის ტოლია.

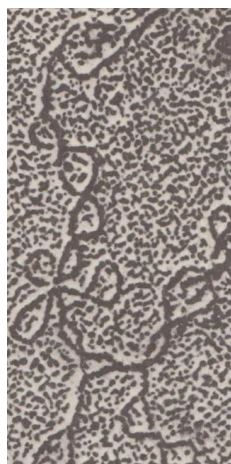


სურ. 26. კომპლემენტური ნუკლეოტიდების დაკავშირების სქემა.

ა - თიმინი- ადენინი; **ბ** - ციტოზინი-გუანინი.



სურ. 27. დნმ-ის სივრცობრივი
სტრუქტურა.



სურ. 28. დნმ-ის ბუნებრივი
მდგომარეობა.

ამრიგად, დნმ შედგება ორი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვი-სგან, რომლებიც სპირალურადაა დახვეული ისე, რომ პურინებისა და პირიმიდინების ნაშთები ერთმანეთის პირდაპირაა განლაგებული და შიგნითაა მიქცეული, ხოლო შაქარ-ფოსფატური ჯაჭვი - გარეთ. ეს ნაშთები ერთმანეთს H-ური ბმებით უკავშირდება. მრავალი ასეთი კავშირი დნმ-ას ორმაგ მოლეკულას მტკიცეს ხდის. თითოეული ჯაჭვი მეორის დამატებას წარმოადგენს. სწორედ, ამაში მდგომარეობს კომპლემენტარობის პრინციპი (ბერძ. complement - დამატება). ამის გამო გუანინის C₆-ის OH-ჯგუფი ციტოზინის C₄-ის NH₂-ჯგუფთან წარმოქმნის სამმაგ წყალბადურ ბმას, ხოლო ადენინის C₆-ის NH₂-ჯგუფი თიმინის C₄-ის OH-ის ჯგუფთან წარმოქმნის ორმაგ წყალბადურ ბმას, ამიტომაც ადენინის რაოდენობა ყოველთვის თიმინის რაოდენობის ტოლია, ხოლო ციტოზინის რაოდენობა - გუანი-

ნისა.

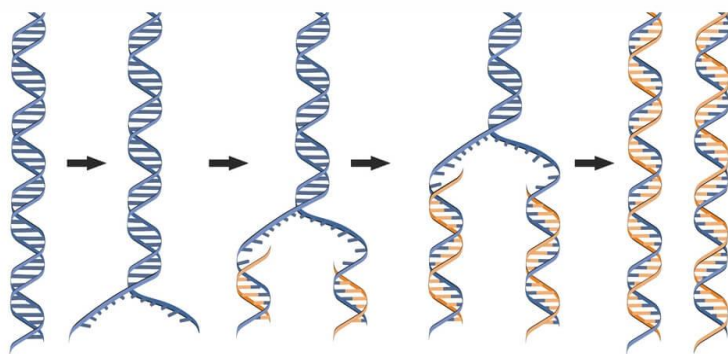
დნმ-ის სტრუქტურის აღმოჩენამ გზა გახსნა იმისკენ, რომ მეტი გაგვეგო დნმ-ის ფუნქციის მრავალფეროვანი ასპექტების შესახებ, მაგალითად, თუ როგორ ორმაგდება (რედუპლიკაცია) იგი და როგორ იყენებენ უჯრედები მასში არსებულ ინფორმაციას სხვადასხვა ტიპის რნმ-ის (ტრანსკრიფცია, პროცესინგი, სპლაისინგი) და შემდეგ - ცილების (ტრანსლაცია) წარმოსაქმნელად.

სადღეისოდ, დნმ-ის ორმაგი სპირალი ბიოლოგიურ მოლეკულებს შორის ყველაზე შთამაგონებელი და ინსპირაციულია. მისი შთაგონებით, მსოფლიოს სხვადასხვა ქვეყანაში შეიქმნა სხვადასხვა დეკორაცია (კიბეები, ქვეითთა ხიდეები, შენობები და სხვა). ქ.ბათუმში არსებული ანბანის კოშკიც აღნიშნულ მოდელებზეა დაფუძნებული (სურ. 29).



სურ. 29. დნმ-ის მოდელზე შექმნილი ანბანის კოშკი (ქ. ბათუმი).

მცენარეული და ცხოველური უჯრედების შესწავლით დადგენილი იქნა, რომ დნმ-ას რაოდენობა და შედგენილობა სახეობრივ ნიშანს წარმოადგენს და მემკვიდრეობით გადაეცემა თაობიდან თაობას. ამ მოვლენას საფუძვლად უდევს დნმ-ას უნიკალური თვისება – **თვითწარმოქმნა** (ავტორეპროდუქცია) (სურ. 30), რაც იწყება დნმ-ას ორი ჭიმის ერთმანეთისაგან დაცილებით, იხსნება H-ური ბმები და თითოეულ ჯაჭვზე კომპლემენტარობის პრინციპის დაცვით აეწყობა ციტოპლაზმის თავისუფალი ნუკლეოტიდები. ახალი, ორმაგი ჯაჭვის სინთეზი ხორციელდება ფერმენტ დნმ-პოლიმერაზას საშუალებით.



სურ. 30. დნმ-ის ავტორეპროდუქციის სქემა.

უჯრედის სიცოცხლისთვის დამახასიათებელია ის ფაქტი, რომ დნმ-ას მაკრომოლეკულაში არის მესამე ჯაჭვისთვის სივრცე. ეს მესამე ჯაჭვი ცილის პოლიპეპტიდური ჯაჭვია (პროტამინები ან ჰისტონები). დნმ-ას ძირითადი მასა წარმოადგენილია ბირთვში. იგი დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინების სახით ქრომოსომების შედგენილობაში შედის. მცირე რაოდე-

ნობით დნმ გვხვდება მიტოქონდრიებში, მცენარეულ უჯრედში გვხვდება, ასევე, პლასტიდებშიც, კერძოდ, ქლოროპლასტებში.

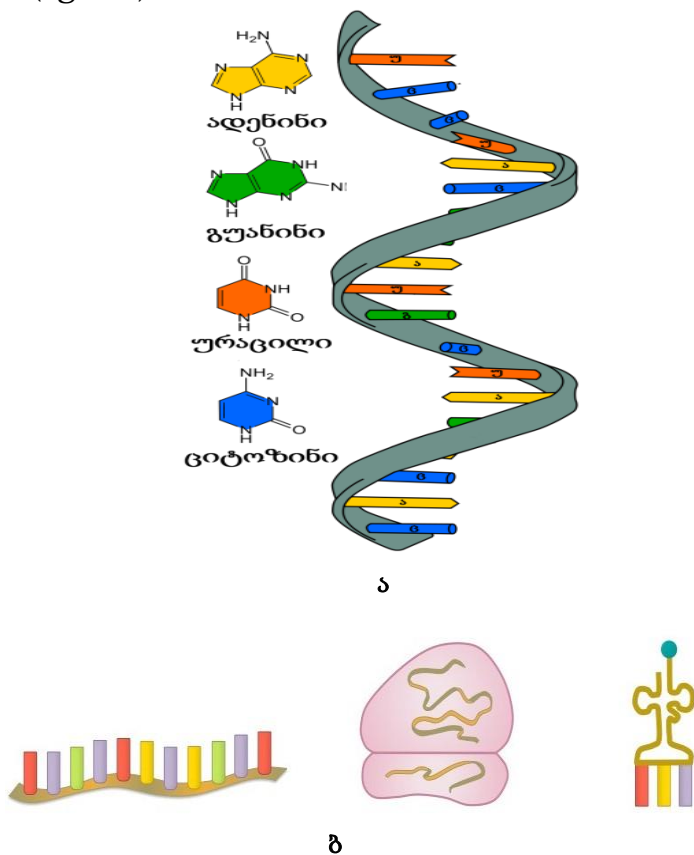
დნმ უჯრედში 3 ურთიერთდაკავშირებულ ფუნქციას ასრულებს: 1) თავისი ნუკლეოტიდური შემადგენლობითა და ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის ფორმით გენეტიკური ინფორმაციის კოდირება და მისი რეგულირება; 2) თვითგაორმაგება ანუ რედუპლიკაცია (ან რეპლიკაცია); 3) საინფორმაციო რნმ-ას სინთეზი, რომლისთვისაც დნმ-ას ძაფის მონაკვეთი მატრიცას წარმოადგენს.

მიტოქონდრიებისა და პლასტიდების დნმ-აც იგივე ფუნქციას ასრულებს, რასაც ბირთვული დნმ, მაგრამ ისინი განსაზღვრავს იმ ცილების სინთეზს, რომელსაც მიტოქონდრიები და პლასტიდები შეიცავს. ანუ მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებს გააჩნიათ საკუთარი, ე.წ. ავტოგენეტიკური მასალა.

დნმ-ის მოლეკულის იდენტიფიკაცია და შესწავლა სადღეისოდ გამოიყენებულია სხვადასხვა მიმართულებით. კერძოდ, ის გამოიყენება ექვმიტანილის ვინაობის დასადგენად. სასამართლო ექსპერტები მას იყენებენ მამობის ვინაობის დასადგენად. იგი, ასევე, გამოიყენება დაზიანებული გვამების იდენტიფიკაციისთვის. მისი შესწავლა მნიშვნელოვანია ინფექციისა და დაავადებების გამომწვევი ვირუსებისა და მიკროორგანიზმების იდენტიფიკაციისათვის. დნმ-ის ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის შესწავლით შესაძლებელია სხვადასხვა გენეტიკურ დაავადებასთან ასოცირებული მუტაციების გამოვლენა. დნმ-ის მოლეკულის დეტალური შესწავლა მნიშვნელოვანია ბიოლოგიური ევოლუციისა და გენეტიკური საკითხების კვლევებში.

რიბონუკლეინის მჟავა - რნმ. როგორც აღინიშნა, დნმ-საგან განსხვავებით, რნმ ერთმაგი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვისაგან

შედგება. აზოტოვან ფუძე თიმიინის ნაცვლად მასში გვხვდება ურაცილი. რნმ ასევე შეიცავს შაქარ რიბოზას და ფოსფორმჟავას ნაშთს (სურ. 31).



სურ. 31. რნმ. ა. რნმ-ის სივრცობრივი სტრუქტურა. ბ. რნმ-ის სახეები (ინფორმაციული, რიბოსომული, ტრანსპორტული).

თუ დნმ თითქმის დიდი უმრავლესობა ბირთვშია, რნმ-ას 90% გვხვდება ციტოპლაზმაში, 10% კი - ბირთვში. ფუნქციის შესაბამისად, განასხვავებენ მის სხვადასხვა ტიპს (ისინი ერთ-

მანეთისაგან განსხვავდება სიდიდით, მოლეკულის ფორმით და უჯრედში ადგილმდებარეობით, ფუნქციით): ინფორმაციული, რიბოსომული, ტრანსპორტული, ვირუსული (ყველა მათგანი პოლიმერული ნაერთია).

ინფორმაციულ რნმ-ს მსხვილი მაფისებური ფორმა აქვს დიდი მოლეკულური მასით. მისი მოლეკულა 5-6 ათას ნუკლეოტიდს შეიცავს. იგი მთელი უჯრედის 5-10%-ს შეადგენს; წარმოიქმნება ბირთვში, სინთეზირდება დნმ-საგან თავისუფალი რიბონუკლეოტიდებისა და ნუკლეოზიდების შეერთებით, რაც ხდება რნმ-პოლიმერაზით. მისი **ფუნქცია** მდგომარეობს იმაში, რომ **გადაიღოს დნმ-ას მონაკვეთებიდან ასლები და გადაიტანოს ბირთვიდან ციტოპლაზმაში**. რნმ დნმ-ში არსებული ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის შესაბამისად იცვლის სტრუქტურას. მათი მეშვეობით რიბოსომებში მიდის გენეტიკური ინფორმაცია – გენში ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობის შესახებ. ყოველ უჯრედში იმდენი სახის ი-რნმ-ას წარმოქმნა შეიძლება, რამდენი სახის ცილასაც წარმოქმნის უჯრედი (მას უწოდებენ **მატრიცულ რნმ-საც**).

ტრანსპორტული რნმ (ანუ ხსნადი რნმ) შედარებით დაბალი მოლეკულური მასისაა 65-70-მდე ნუკლეოტიდით. მისი უმეტესი ნაწილი ორმაგი სპირალია, რომელიც ერთმაგი ჯაჭვისგანაა მიღებული. იგი თავისივე გარშემოა დახვეული, **ემსახურება ამინმჟავის გადატანას ჰიალოპლაზმიდან რიბოსომაში** და განსაზღვრავს ი-რნმ-ში ნუკლეოტიდური ტრიპლეტების მორიგეობით განპირობებულ, ამინომჟავების მოწესრიგებულ ამორჩევას, რომლებიც შემდეგ უკავშირდება ერთმანეთს და წარმოქმნის ცილის მოლეკულას. ყოველი ამინმჟავას შესაბამისი ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულა სპეციფიკურია. მათში აზოტოვანი ფუძეებიც ქიმიურად ნაწილობრივ შეცვლილია. ტ-

რნმ-ას მოლეკულას შედარებით მდგრადი სტრუქტურა ახასიათებს.

რიბოსომული რნმ შედის რიბოსომის შედგენილობაში და ასრულებს მნიშვნელოვან **სტრუქტურულ ფუნქციას**. რიბოსომებში 40% რნმ და 60% ცილაა. მთელი რნმ-ას 75-80% რიბოსომულ რნმ-ზე მოდის. მისი მოლეკულები მსხვილია – შეიცავს 1,5-3 ათასამდე ნუკლეოტიდს. ყველა ამინმჟავასთვის შესაბამისი ტ-რნმ-ია უჯრედში, ზოგიერთს კი ორი ან სამი სხვადასხვა ტ-რნმ შეესაბამება.

ვირუსული რნმ. ზოგიერთ ვირუსში მემკვიდრულ ფუნქციას ასრულებს არა დნმ, არამედ *რნმ* (რეტროვირუსები). შესაბამისად, ასეთი მოლეკულები ხასიათდება ზოგიერთი თავისებურებით: ისინი, ხშირად, მოხრილია და გარკვეულად, ემსგავსება დნმ-ას ორმაგ სპირალს.

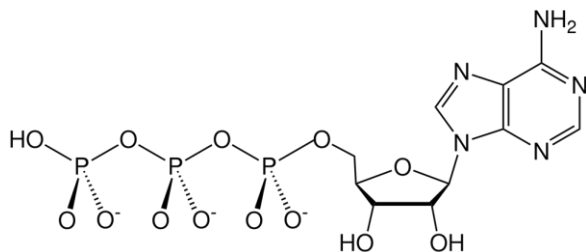
მიკრო-რნმ (Micro RNA) ისინი ყველაზე მცირე ზომის რნმ-ის მოლეკულებია უჯრედში, რომლებიც პასუხისმგებელია გენის ექსპრესიის რეგულაციაზე. ისინი პატარა, ერთჯაჭვიანი, არაკოდირებადი რნმ-ის მოლეკულებია, რომლებიც შეიცავს 21-დან 23-მდე ნუკლეოტიდს. მცენარეებში, ცხოველებსა და ზოგიერთ ვირუსში ნაპოვნი მიკრო-რნმ-ები მონაწილეობენ რნმ-ის „გაჩუმებაში“ და გენის ექსპრესიის პოსტტრანსკრიფციულ რეგულირებაში.

მასპინძელი უჯრედის ციტოპლაზმაში შედწევის შემდეგ, ვირუსი იყენებს, ე.წ. ფერმენტ **უკუტრანსკრიპტაზას**, რომ მისი რნმ-ის გენომიდან წარმოქმნას დნმ. შემდეგ ახალი დნმ ფერმენტ ინტეგრაზას მეშვეობით შედის მასპინძელი უჯრედის გენომში. ამ დროს რეტროვირუსული დნმ მოიხსენიება, როგორც **პროვირუსი**. შემდეგ მასპინძელი უჯრედი ვირუსულ დნმ-ს განიხილავს, როგორც საკუთარი გენომის ნაწილს,

ახდენს ვირუსული გენების ტრანსკრიფციას და ტრანსლაციას უჯრედის საკუთარ გენებთან ერთად. ასე აწარმოებს ცილებს, რომლებიც საჭიროა ვირუსის ახალი ასლების ასაწყობად. ბევრი რეტროვირუსი იწვევს სერიოზულ დაავადებებს ადამიანში, სხვა - ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში. რეტროვირუსებში გამოყოფენ მრავალ ქვეოჯახს. მათ შორისაა *ონკორეტროვირუსები* (კიბოს გამომწვევი რეტროვირუსები), სადაც გაერთიანებულია: ადამიანის T-ლიმფოტროპული ვირუსი (HTLV), რომელიც იწვევს ლეიკემიის ტიპს ადამიანებში; თავგების ლეიკემიის გამომწვევი ვირუსი (MLV); *ადამიანის იმუნოდეფიციტის ვირუსი* (აივ-1 და აივ-2), რომელიც ადამიანებში შეძენილი იმუნოდეფიციტის სინდრომის (შიდსის) გამომწვევია. პანდემიური რესპირატორული Sars-cov-2 ვირუსიც მიეკუთვნება რეტროვირუსების ჯგუფს და იწვევს covid-19 დაავადებას.

2.2.5. ადენოზინტრიფოსფორმჟავა

უჯრედში არის დი- და ტრინუკლეოტიდების განსაკუთრებული ფორმები, რომლებიც ნივთიერებათა ცვლის პროცესებში, ძირითად, ენერგეტიკულ რესურსებს წარმოადგენს. ისინი შეიძლება შეიცავდეს ფოსფორმჟავას რამდენიმე ნაშთს. ასეთია, მაგალითად: ატფ, ადფ, ამფ. ყველა მათგანი ერთი და იგივე აზოტოვან ფუძეს – ადენინს და ნახშირწყალ რიბოზას შეიცავს, ერთმანეთისაგან კი განსხვავდება, მხოლოდ, ფოსფორმჟავას ნაშთით. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია **ატფ** (სურ. 32).



სურ. 32. ადენოზინტრიფოსფორმჟავა.

ატფ არამდგრადი და, ამასთან, თავისი თვისებებით უნიკალური ნაერთია. ფერმენტების საშუალებით ფოსფორმჟავას ორი ნაშთი ადვილად სცილდება მას და თავისუფლდება დიდი რაოდენობით ენერგია. ამიტომაც, ამ ნაერთებს ენერგეტიკულ ნივთიერებებს უწოდებენ. ატფ შეიცავს ენერგიით მდიდარ ორ კავშირს, რომელთაც ფოსფატურ კავშირს უწოდებენ და აღნიშნავენ ∞ -თი. ატფ-ს შეუძლია, აგრეთვე, ენერგია გადასცეს ცოცხალი უჯრედის სხვა ქიმიურ შენაერთებსაც. თითოეული ფოსფატური ჯგუფის მოცილებით 40 კჯ ენერგია გამოიყოფა. ატფ-ის მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ იგი ენერგიას ინახავს მარაგის სახით და უჯრედისთვის ქმნის ენერგიის წყაროს. თითოეული ფოსფატური ჯგუფის მოცილებით იგი შეიძლება გარდაიქმნას ადენოზინდიფოსფორმჟავად (ადფ) და ადენოზინმონოფოსფორმჟავად (ამფ).

როგორც აღვნიშნეთ, ატფ არის ორგანული ნაერთი, რომელიც ცოცხალ უჯრედში ენერგიით უზრუნველყოფს მრავალი პროცესის მიმდინარეობას, როგორიცაა: კუნთების შეკუმშვა, ნერვული იმპულსების გავრცელება, კონდენსანტის დაშლა და ქიმიური სინთეზი და ა.შ. ატფ ნაპოვნია სიცოცხლის ყველა ცნობილ ფორმაში და იგი ხშირად მოიხსენიება, როგორც „ენერგიის უნივერსალური ვალუტა“. ადამიანის სხეული ყოველ-

დღიურად ამუშავებს საკუთარი სხეულის მასის ეკვივალენტურ ატვ-ს. ის, ასევე, არის დნმ-ისა და რნმ-ის წინამორბედი და გამოიყენება, როგორც კონეზიმი.

რეზიუმე

ცოცხალი სისტემების ცხოველქმედება სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერების ურთიერთქმედებით ვლინდება. ორგანიზმში შემავალ ელემენტებს ყოფენ: მაკრო-, მიკრო და ულტრამიკრო-ელემენტებად. ისინი უჯრედში გვხვდება იონების ან სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის სახით. პროტოპლაზმაში არსებული დისოცირებული იონები წამყვან როლს ასრულებს უჯრედის ოსმოსურ რეგულაციაში, უჯრედში ნივთიერებათა გატარებასა და გადაადგილებაში და განსაზღვრავს უჯრედის არის რეაქციას. უჯრედის თვისებას, შეინარჩუნოს მუდმივი pH, ბუფერობა ეწოდება. კათიონებიდან განსაკუთრებული ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს: K^+ , Na^+ , Ca^{+2} , Mg^{+2} ; ანიონებიდან H_2PO_4 , Cl^- , HCO_3^- ; HPO_4^{2-} .

წყალი ბიპოლური მოლეკულაა. ის უნივერსალური გამხსნელია. წყალთან დაკავშირებულია მისი სატრანსპორტო ფუნქცია. წყალი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტების გახსნაშიც და უჯრედიდან მათ გამორეცხვაში. წყალში ხსნადობის მიხედვით ნივთიერებებს ყოფენ ჰიდროფილურ (ხსნად) და ჰიდროფობურ (უხსნად) ნივთიერებადად.

ყველა ორგანული ნივთიერება ხასიათდება მსგავსი თავისებურებით, კერძოდ, ისინი სინთეზირდება მონომერებისაგან და იშლება ისეთივე მარტივ კომპონენტებამდე. მათი სინთეზისა და დაშლის რეაქციები ხდება თანმიმდევრული ბიოქიმიური ჯაჭვური რეაქციების სახით, რაც არ არის ქაოსური და

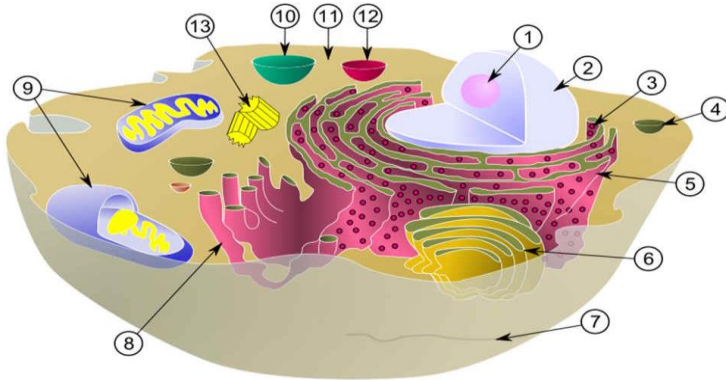
ექვემდებარება გარკვეულ კანონზომიერებებს. უჯრედში შემავალი თითქმის ყველა ორგანული ნივთიერება ნახშირბადის ატომების ჩონჩხზეა აგებული.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რაში მდგომარეობს წყლის ბიოლოგიური როლი?
2. დაახასიათე ნახშირწყლების ბიოლოგიური როლი.
3. დაახასიათე ლიპიდების ბიოლოგიური როლი.
4. დაახასიათე ცილების სტრუქტურული დონეები.
5. დაახასიათე ცილების ბიოლოგიური როლი.
6. რა იცი ნუკლეინის მჟავების აღმოჩენასთან დაკავშირებით?
7. დაახასიათე დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავის სტრუქტურა.
8. შეადარე ერთმანეთს დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავისა და რიბონუკლეინის მჟავის სტრუქტურა.
9. რაში მდგომარეობს ნუკლეინის მჟავების ბიოლოგიური როლი?
10. როგორ გესმით გამოთქმა, რომ „დნმ-ას მოლეკულა არის გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი“?
11. თვლით თუ არა შესაძლებლად, რომ გენეტიკური ინფორმაცია შეიძლება ჩაწერილი იყოს რნმ-ში? პასუხი დაასაბუთეთ სათანადო მაგალითით.
12. რაში მდგომარეობს ატფ-ის სტრუქტურა და ბიოლოგიური როლი?

თავი 3. ციტოპლაზმა და მისი ორგანოიდები

ცოცხალ სამყაროში გვხვდება უჯრედების მრავალი ტიპი, თუმცა მათი მრავალფეროვნებისა და მრავალრიცხოვნების მიუხედავად, უჯრედებს აგებულების ერთიანი გეგმა ახასიათებს, მიუხედავად იმისა, რომ ისინი ერთმანეთისაგან განსხვავდება ზომით, ფორმით და სტრუქტურით (სურ. 33, 34).

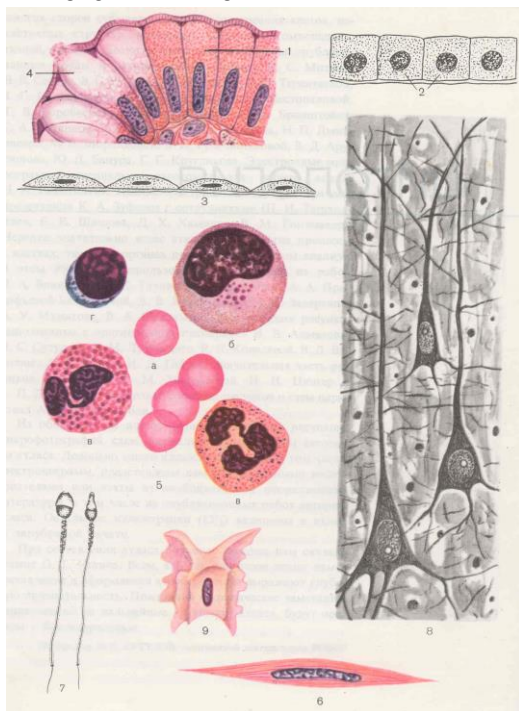


სურ. 33. ცხოველური უჯრედის ზოგადი აგებულების სქემა.

1. ბირთვაკი; 2. ბირთვი; 3. ენდოპლაზმური ბადის არხი; 4. ვაკუოლი;
5. გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე; 6. გოლჯის აპარატი; 7. მიკრომილაკი; 8. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 9. მიტოქონდრია; 10. ვაკუოლი; 11. ციტოპლაზმა; 12. ლიზოსომა; 13. ცენტრიოლი.

როგორც ცნობილია, უჯრედები სიცოცხლის სამშენებლო მასალაა - ყველა ცოცხალი ორგანიზმი აგებულია უჯრედის ან უჯრედებისგან. ბიოლოგიური პროფილის სახელმძღვანელოებში ხშირადაა წარმოჩენილი მცენარეული ან ცხოველური უჯრედის რომელიმე კონკრეტული „ტიპური“ მაგალითი, მაგრამ სინამდვილეში უჯრედის ფორმა შეიძლება მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდეს ერთმანეთისაგან. მცენარეთა უჯრედის ფორმები საკმაოდ ჰგავს ერთმანეთს მათი ხისტი უჯრედული

კედლის არსებობის გამო. ცხოველური უჯრედების ფორმა კი განსაკუთრებული მრავალფეროვნებით გამოირჩევა, რაც დაკავშირებულია მათ მიერ შესასრულებელ, განსხვავებულ ფუნქციებთან. მათი განსხვავებული ფორმა ეხმარება ორგანიზმს ფუნქციების ეფექტურად შესრულებაში. მაგალითის სახით განვიხილოთ ზოგიერთი მათგანი:



სურ. 34. სხვადასხვა ფორმის უჯრედები. 1. ნაწლავის ცილინდრული ეპითელიოციტები; 2. თირკმლის არხების კუბური ეპითელიოციტები; 3. მეზოთელიოციტები; 4. ბოკალისებური (ფიალისებური) უჯრედები; 5. ადამიანის სისხლის უჯრედები: ა. ერითროციტები; ბ. მონოციტები; გ. ლეიკოციტები; დ. ლიმფოციტები; 6. გლუკუნთოვანი უჯრედი; 7. სპერმატოზოიდები; 8. ნეიროციტი; 9. მყესის უჯრედი.

ნერვული სისტემის უჯრედების - *ნეირონების* ამოცანაა ელექტრული შეტყობინებების გადატანა ცენტრალური ნერვული სისტემის ორგანოებიდან (თავის ტვინი და ზურგის ტვინი) სხეულის დანარჩენ ნაწილამდე და უკან (თითქმის, ელექტროსადენის მსგავსად). ამიტომ ისინი ძალიან გრძელი, ამავდროულად, თხელი უჯრედებია. სხვა ნეირონებთან დაკავშირებისათვის და საკომუნიკაციო ქსელების შესაქმნელად მათ აქვთ გრძელი მორჩები.

ფოტორეცეპტორული უჯრედები (ჩხირები და კოლბები) არის თვალში და აღიქვამენ სინათლეს. ისინი, სინამდვილეში, ნეირონის ძალიან სპეციალიზებული ფორმებია. ფოტორეცეპტორებმა უნდა შეაგროვოს სინათლე, რაც შეიძლება ეფექტურად განხორციელდეს უჯრედიდან სპეციალიზებული გამონაზარდების (ე.წ. გარე სეგმენტი) მეშვეობით, რომლებიც სავსეა სინათლის შთანთქმის უნარის მქონე მოლეკულებით. მათგან ჩხირები განსაკუთრებით კარგად ამოიცნობს შუქს, ამისთვის მათ აქვთ უფრო დიდი ზომის გამონაზარდი.

ლიმონური უჯრედები არის უჯრედები, რომლებიც რეაგირებენ, როდესაც სხეული ინფიცირდება (მაგალითად, ბაქტერიით ან ვირუსით). თავიანთი ფუნქციის შესასრულებლად მათ უნდა შეეძლოთ ფორმის შეცვლა. მაგალითად, ლიმფოციტებს შეიძლება დასჭირდეს სხეულში გადაადგილება ინფექციის ადგილზე მისასვლელად. ამიტომ ისინი მუდმივად იცვლიან ფორმას. ზოგიერთი უჯრედი (მაგ., ნეიტროფილები) შთანთქავს ბაქტერიებსა და ვირუსებს, ამიტომ მათ უნდა შეიცვალონ ფორმა, რათა შთანთქონ უჯრედში შესული უცხო აგენტები.

ერითროციტები სისხლის წითელი უჯრედებია, რომლის მთავარი ფუნქციაა აირების მიმოცვლა. მათი ფორმა, სწორედ, აღნიშნული ფუნქციის ეფექტურად განხორციელებისკენაა მი-

მართული. პირველ რიგში, აღსანიშნავია, რომ მომწიფებულ ერთთროციტებს არ გააჩნიათ ბირთვი და, შესაბამისად, გაყოფის უნარიც. ამიტომაც, მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა შეზღუდულია. ტიპური ერთთროციტი მრგვალი, ჩაღრმავებული დისკოსებური ფორმისაა. მსგავსი ფორმა მათში ზრდის ჟანგბადის ტევადობის უნარს.

100 წელზე მეტი ხნის განმავლობაში მეცნიერებს აინტერესებდათ, რა განსაზღვრავს უჯრედების ზომას. ამჟამად ცნობილია ყველა მოლეკულა, რომლებიც აკონტროლებს უჯრედულ ციკლს და უჯრედების გაყოფას, მაგრამ ჯერ კიდევ ისმის კითხვა, როგორ განისაზღვრება უჯრედის ზომა? რატომ აქვს უჯრედის ზომას მნიშვნელობა და როგორ აკონტროლებს მას უჯრედები? ერთი მიზეზი, რის გამოც უჯრედის ზომა მნიშვნელოვანია, არის ის, რომ უჯრედის ძირითადი ფიზიოლოგიური პროცესები, მაგალითად, პლაზმურ მემბრანებზე ნივთიერებათა ტრანსპორტირების ინტენსივობა, მათი ბუნების შესაბამისად, დამოკიდებულია უჯრედის ზომაზე. შედეგად, უჯრედის მოცულობის ან ზედაპირის ფართობის ცვლილებებს დიდი გავლენა აქვს მეტაბოლურ პროცესებზე, უჯრედის ბიოსინთეზური რეაქციების შესაძლებლობებზე და საკვები ნივთიერებების მიმოცვლაზე. მეორე მიზეზი არის ის, რომ ეუკარიოტებში უჯრედების გაყოფის ძირითადი მექანიზმი ეყრდნობა მიკრომილაკებს, როგორც მიტოზური დაყოფის ფირფიტის ფორმირებისთვის, ასევე, მისი სწორად განლაგებისთვის. მიკრომილაკების დინამიკური თავისებურებები დაკავშირებულია უჯრედის ზომასთან. თუ უჯრედები ძალიან დიდი ან პირიქით, ძალიან მცირე ზომისაა, შეიძლება, მიტოზური დაყოფის აპარატს გაუჭირდეს ნორმალური ფუნქცინირება. ძალიან პატარა უჯრედები ვერ ქმნიან სათანადო

დერძს, ძალიან დიდ უჯრედებს კი არ შეუძლიათ დაყოფის კოორდინაციის რეგულირება. ეს იდეა გადმოცემულია ფრენკელისა და კიმურას ნარკვევებში, რომლებიც განიხილავენ უჯრედის ზომის აშკარა ზედა და ქვედა საზღვრებს უჯრედის დაყოფის მექანიზმებთან დაკავშირებით. დაბოლოს, როგორც ცხოველებში, ასევე, მცენარეებში, უჯრედები ფაზლის ნაწილებით უნდა მოერგოს ერთმანეთს, რომ შექმნან ქსოვილები და ორგანოები. ეს ნიშნავს იმას, რომ უჯრედს უნდა ჰქონდეს მისი პოზიციის შესაბამისი ზომა და ფორმა მთლიან ქსოვილში. როგორ შეუძლია უჯრედს, გააკონტროლოს მისი ზომა? ზომის კონტროლის სისტემის „დიზაინის პრინციპების“ თვალსაზრისით, ყველაზე ფუნდამენტური კითხვაა: საჭიროა თუ არა უჯრედებმა „იცოდნენ“, რამდენად დიდია ის და რამდენად სჭირდებათ მათ ზომის დარეგულირება. უმარტივესი მოდელის თანახმად, უჯრედის მასა იზრდება ბიოსინთეზური რეაქციების ინტენსივობის შესაბამისად და უჯრედები იყოფა განსაზღვრული მუდმივი სიხშირით, რომელიც განისაზღვრება უჯრედული ციკლის მიხედვით. ყოველი ტიპის უჯრედისთვის დაყოფის ინტენსივობა განსხვავებულია. ასეთი სქემა არ მოითხოვს უჯრედებისაგან რეალურ „ცოდნას“ იმისა, რამდენად დიდია ისინი. უჯრედებს შეუძლიათ საკუთარი ზომის „გაზომვა“ და დროის რეგულირება უჯრედის დაყოფის შესაბამისად.

ბაქტერიების ყველაზე აშკარა მახასიათებელი ის არის, რომ ისინი მცირე ზომისაა. მათ დასაწახად საჭიროა მაღალი გარჩევადობის გამადიდებელი და მაღალი სიმძლავრის მიკროსკოპები. თუმცაღა, გვხვდება დიდი ზომის ბაქტერიებიც. ზოგიერთი სახეობის ზომები აღემატება 600-700 მკმ-ს და ჩანს შეუიარაღებელი თვალითაც. რა თქმა უნდა, ასეთი დიდი ზო-

მის ბაქტერიები უკიდურეს უმცირესობას წარმოადგენს. მეტწილად, ცნობილი ბაქტერიების დიამეტრი 0,4-2 მკმ-მდეა, სიგრძე 0,5-5 მკმ-მდე. თუმცა, ბევრი იზრდება ათობით ან ასეულჯერ მეტი სიგრძის ძაფის სახით. ბაქტერიების უმეტესობის ფორმაც სხვადასხვაგვარია: მარტივიდან (ღეროვანი, სფეროსებური, სიმისეხური) რთულ ფორმამდე (დატოტვილი, მოხრილი, დახვეული, სპირალისებური, ვარსკვლავისებური). არის უცნაური (ფრთიანი და საცეცები) ფორმისაც. ისმის კითხვა: ამ შესაძლებლობების გათვალისწინებით, რა განსაზღვრავს რომელიმე ბაქტერიის მორფოლოგიას? პირველი განმსაზღვრელი, როგორც ყოველთვის, ბიოევოლუციური გარდაქმნაა. ბაქტერიები უმკლავდება, მინიმუმ, ექვს ფუნდამენტურ გადამრჩევ ფაქტორს, რომლებიც გარკვეულწილად, აკონტროლებს კიდეც, მის ზომას, რაც საუკეთესოა გადარჩენისთვის კონკრეტულ გარემოში. ბაქტერიების სხვადასხვა სახეობას აქვს შესაბამისი ზომა და ფორმა იმისთვის, რომ მათ შეძლონ საკვები ნივთიერებების ყველაზე ეფექტური იმპორტი, დააკმაყოფილონ უჯრედის გაყოფისათვის საჭირო მოთხოვნები, მიემაგრონ გარე ზედაპირებს, ისარგებლონ პასიური დისპერსიის მექანიზმებით, მიზანმიმართულად იმოძრაონ საკვების მოსაპოვებლად ან ინჰიბიტორების თავიდან ასაცილებლად. ყველა ამ მოსაზრებისთვის ფუნდამენტურია ის, რომ ბაქტერიებმა უნდა დააგროვონ საკვები ნივთიერებები, რომლებიც მათში აღწევს მხოლოდ დიფუზიის გზით. ძირითადი პრინციპი არის ის, რომ ასეთი უჯრედების არსებობისთვის, ციტოპლაზმის მოცულობასთან მათი ზედაპირის ფართობის თანაფარდობა საკმაოდ მაღალი უნდა იყოს. ამიტომ, ამ თანაფარდობის მაქსიმალურად გაზრდის მიზნით, ბაქტერიების უმეტესობა წარმოქმნის უჯრედებს 0,2-დან 10 მკმ-მდე ზომის დიაპაზონში.

ცოცხალი უჯრედი, **როგორც** ელემენტარული ცოცხალი სისტემა – შედგება ორი ძირითადი ნაწილისგან – ციტოპლაზმისა და ბირთვისგან. ციტოპლაზმა არის უჯრედის ბირთვგარეშე ნაწილი (ზოგადად, ცოცხალ ნივთიერებას კი, ე.ი. ციტოპლაზმასა და ბირთვის მასალას ერთად *პროტოპლაზმა* ეწოდება).

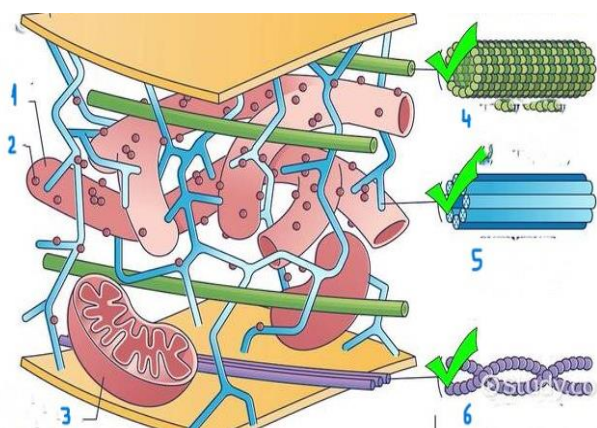
ციტოპლაზმა შედგება ბლანტი ძირითადი ნივთიერები-საგან - ჰიალოპლაზმისაგან (*ციტოზოლი ანუ მატრიქსი*), რომელშიც განლაგებულია უჯრედის *მიკროსტრუქტურები - ორგანოიდები ანუ ორგანელები და ჩანარები*.

3.1. ციტოჩონჩხი

უჯრედის სტრუქტურასა და მასში სათანადო აქტივობების განხორციელებაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ციტოჩონჩხი. ადრე ფიქრობდნენ, რომ უჯრედის ორგანოიდები (ორგანელები) ციტოპლაზმაში თავისუფლადაა შეტივტივებული, მაგრამ თანამედროვე ციტოლოგიური კვლევების ფონზე გამოიკვეთა, რომ რეალური სურათი განსხვავებულია. ელექტრონული მიკროსკოპით აღმოჩენილი იქნა, რომ ციტოპლაზმა დაქსელილია ბოჭკოებით. მას **ციტოჩონჩხს** უწოდებენ. არ არსებობს ციტოჩონჩხის მხოლოდ ერთი კომპონენტი. პირიქით, რამდენიმე განსხვავებული კომპონენტი ერთად ქმნის ციტოჩონჩხს. ციტოჩონჩხი ქმნის უჯრედის საყრდენს, რომელიც უჯრედს უნარჩუნებს ფორმას; უზრუნველყოფს პლაზმურ მემბრანასა და ორგანოიდებს შორის კავშირს; მონაწილეობს უჯრედის ნებისმიერი სახის მოძრაობაში, მაგალითად, შოლტებისა და წამწამების, ციტოპლაზმის, ორგანელების და სატრანსპორტო ვეზიკულების, აგრეთვე უჯრედის ფორმის ცვლილე-

ბაში, უჯრედის გაყოფის დროს ქრომოსომების გადაადგილებასა და ციტოპლაზმის გაყოფაში (ციტოკინეზში). ასრულებს, ე.წ. „ლიანდაგის“ ფუნქციას, რომლის გასწვრივაც გადაადგილდებიან უჯრედის ორგანოები და სხვა რთული კომპლექსები (მაგ., ფაგოციტური ბუშტუკები).

ციტოჩონჩხი უჯრედის მუდმივად ცვალებადი სტრუქტურაა, რომელიც გარემო პირობების ცვლილებებთან ერთად მუდმივ განახლებას განიცდის (სურ. 35).



სურ. 35. ციტოჩონჩხის აგებულების სქემა. 1. გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე; 2. რიბოსომა; 3. მიტოქონდრია; 4. მიკრომილაკები; 5. შუალედური ფილამენტები; 6. მიკროფილამენტები.

ეუკარიოტული უჯრედების ციტოჩონჩხი შედგება მაფისებური სტრუქტურის მქონე ცილებისგან, რომლებიც. ელემენტების სამი ძირითადი კლასითაა წარმოდგენილი. ისინი განსხვავდებიან ზომით და ცილის სახეობით. მათ შორის ძირითადია მიკრომილაკები, რომელთა დიამეტრი დაახლოებით, 25 ნანომეტრია (ნმ) და შედგება ცილა ტუბულინისაგან. მიკროფილამენტები ყველაზე პატარა ზომისაა და მათი დიამეტრი

მხოლოდ, დაახლოებით 6 ნმ-ია და შედგება ცილა აქტინისაგან. შუალედური ფილამენტები, როგორც მათი სახელწოდებიდან ჩანს, საშუალო ზომისაა, დაახლოებით, 10 ნმ დიამეტრის. აქტინის ძაფებისა და მიკროტუბულებისგან განსხვავებით, შუალედური ფილამენტები აგებულია სხვადასხვა ცილისგან (დეტალურად იქნება განხილული მომდევნო თავებში).

3.2. ციტოპლაზმის ძირითადი ნივთიერება -

ჰიალოპლაზმა

ციტოპლაზმის ძირითადი ნივთიერება - **ჰიალოპლაზმა** ანუ ციტოზოლი მეტ-ნაკლებად ერთგვაროვანია. იგი ავსებს უჯრედის ორგანოიდებს შორის სივრცეს. მის 90%-ს წყალი შეადგენს, დანარჩენი კი ორგანული და არაორგანული ნივთიერებებია. ციტოზოლი მუდმივ მოძრაობაშია. იგი უზრუნველყოფს ნივთიერებათა გადაადგილებას უჯრედში, კავშირს უჯრედის ორგანოიდებს შორის, ნივთიერებათა ცვლას უჯრედსა და გარემოს შორის. მასში ხდება მნიშვნელოვანი ბიოქიმიური რეაქციები.

ჰიალოპლაზმა თხევადი და ნახევრად თხევადი გარემოა, რომელშიც განლაგებულია ბირთვი და ორგანოიდები. ელექტრონულ მიკროსკოპში იგი ჰომოგენური, მოწესრიგებული ან წვრილმარცვლოვანი ჩანს. ბევრ უჯრედში (ამებაში, სხვადასხვა ეპითელის უჯრედებში) მასში გვხვდება თხელი, უწვრილესი ძაფები, რომელთა გადახლართვის შედეგად წარმოიქმნება თექისმაგვარი სტრუქტურები, ეს ძაფისებური (ფიბრილური) სტრუქტურები მექანიკური ფუნქციის შესრულებასთანაა დაკავშირებული. ისინი, თითქოსდა, უჯრედშიდა ჩონჩხს ქმნის. ჰიალოპლაზმის ფიბრილები უჯრედის მუდმივ სტრუქტურებს არ წარმოადგენს. ისინი უჯრედის სხვადასხვა ფიზიოლოგიუ-

რი მდგომარეობის დროს ხან ჩნდება, ხან კი ქრება. ჰიალოპლაზმა, მეტწილად, შედეგება გლობულური ცილებისგან. ამდენად, ჰიალოპლაზმა სხვადასხვა სახის ფერმენტს შეიცავს, რომლებიც გლიკოლიზს ახორციელებს. მასში ფერმენტების არსებობა მოწმობს, რომ ჰიალოპლაზმა აქტიურად მონაწილეობს უჯრედის ბიოქიმიური პროცესების განხორციელებაში.

ჰიალოპლაზმის საშუალებით ხდება ხსნადი ნივთიერებების დიფუზია, ასევე, სუბმიკროსკოპული ვაკუოლების (ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვა პროდუქტით) გადაადგილება. ჰიალოპლაზმაში შედის, აგრეთვე, უჯრედში ფაგოციტოზის გზით მოხვედრილი ნაწილაკები და პინოციტოზური ვაკუოლები. ყველა ეს ნივთიერება ჰიალოპლაზმაში გადასვლის მერე შემდგომი დამუშავების პროცესებს გაივლის. ჰიალოპლაზმა ენდოპლაზმური ბადის არხებითაა დაქსაქსული.

ჰიალოპლაზმაში განლაგებული ორგანოიდების უმეტესი ნაწილი ზოგადი მნიშვნელობისაა, ანუ დამახასიათებელია ყველა უჯრედისთვის. ასეთებია: გოლჯის აპარატი, მიტოქონდრიები, უჯრედის ცენტრი, რიბოსომები; მცენარეულ უჯრედში – პლასტიდები და სხვა. ზოგიერთ უჯრედში გვხვდება სპეციალური ორგანოიდები, რომლებიც უჯრედის სპეციფიკურ ფუნქციას ასრულებს (მოციმციმე ეპითელის წამწამები, სპერმატოზოიდის შოლტი, კუნთოვანი უჯრედის მიოფიბრილები, ნერვული უჯრედის ნეიროფიბრილები და სხვა).

ბევრ უჯრედში ხდება სხვადასხვა ნივთიერების დაგროვება. თუ ამ ნივთიერებათა კონცენტრაცია ციტოპლაზმის სისქეზე მეტია, მათ *გრანულებს* უწოდებენ, ხოლო თუ თხევადია – *ვაკუოლს*. გრანულები და ვაკუოლი ერთგვარი უჯრედული ჩანარებია.

ეუკარიოტული უჯრედის ბირთვს აქვს გარსი და შეიცავს

წვენს (კარიოპლაზმას), რომელშიც მოთავსებულია ბირთვაკი და ქრომატინია (ასეთია 20-იანი წლების სქემა ე.ვილსონის აღწერითაც).

თანამედროვე მეთოდებმა შესაძლებელი გახადა უჯრედის ორგანოიდების სტრუქტურის შესწავლა. დადგენილი იქნა, რომ ჰიალოპლაზმა, რომელსაც ერთგვაროვნად თვლიდნენ, დაქსაქსული ყოფილა ენდოპლაზმური ბადის არხებით, რომლებიც უკავშირდება უჯრედის გარსს, ბირთვის გარსს, გოლჯის აპარატს, მიტოქონდრიებს და ქმნის უჯრედის ერთიან მოცირკულირე სისტემას. ენდოპლაზმური ბადის არხებზე განლაგებულია რიბოსომები. აღმოჩენილი იქნა ლიზოსომები, რომლებიც ჰიდროლიზურ ფერმენტებს შეიცავს. შესწავლილი იქნა თითოეული ორგანოიდის ულტრასტრუქტურა. გარდა ამისა, ციტოპლაზმაში აღმოჩენილი იქნა პლაზმიდები (ჯ.ლედერბერგის მიერ 1952 წელს).

3.3. უჯრედის ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები, სტრუქტურა, ფუნქციები.

უჯრედში შემავალი ცილები, ნუკლეინის მჟავები და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება ტიპური კოლოიდებია. აქედან გასაგებია, თუ რატომ ხსნიდნენ უჯრედის ფიზიკო-ქიმიურ თვისებებს მისი შემადგენელი ნივთიერებების კოლოიდური ხასიათით. ასე მაგალითად, ცნობილია, რომ ცილების, ნუკლეინის მჟავების და სხვა კოლოიდური ხსნარები, მიუხედავად მათი მოლეკულების გიგანტური ზომისა, სტაბილურია, ე.ი. ნალექებს არ წარმოქმნის ხარგრძლივი დაყოვნების შემთხვევაშიც კი. ეს იმით აიხსნება, რომ აღნიშნული კოლოიდების მოლეკულები ელექტრული მუხტის მატარებლებია. კოლოიდური ნაწილაკები დამუხტულია ერთსახელიანი მუხტით, ამიტომაც, ისინი

განეზიდება ერთმანეთს, მაგრამ დამუხტვის შემცირების ან განმუხტვის შემთხვევაში ელექტროლიტების დამატებისას (მარილების, მჟავების, ტუტეების) კოლოიდური ნაწილაკები იწყებს დალექვას, შეწებებას, აგრეგაციას და გამოიყოფა ნალექებად. ამ მოვლენას **კოაგულაცია** ეწოდება. უჯრედის დამზიანებელი აგენტების - მარილების, მჟავების მოქმედებით ან გათბობის დროს აღინიშნება შემღვრევა, შემდეგ კი - ფანტელების წარმოქმნა.

მრავალ კოლოიდურ ხსნარს ახასიათებს, ე.წ. **ჟელატინიზაციის** მოვლენა. ამ პროცესის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ კოლოიდურ ხსნარს განსაზღვრულ პირობებში შეუძლია, გასქელდეს და გადავიდეს მყარი ლაბის (გელის) მდგომარეობაში, ლაბას კი, თავის მხრივ, შეუძლია ისევ თხევად მდგომარეობაში გადასვლა. ჟელატინიზაციას განიცდის ჟელატინი, აგარ-აგარის, კუნთის ცილების, ნუკლეინის მჟავების და სხვა კოლოიდურ ნივთიერებათა ხსნარები, რომელთა ნაწილაკებს წაგრძელებული (ძაფისებური) ფორმა აქვს. ჟელატინიზაციის მოვლენას და მის მექანიზმს ხშირად მიმართავენ უჯრედში მიმდინარე მოვლენების ასახსნელად. უჯრედის დაზიანების დროს - მექანიკური, სხივური, თერმული და სხვა აგენტების მოქმედებით ციტოპლაზმა სქელდება და ბლანტი ხდება. ეს მოვლენა ჟელატინიზაციით აიხსნება.

კოლოიდებისთვის კიდევ ერთი დამახასიათებელი მოვლენაა **კოაცერვაცია**. კოაცერვაცია იმაში მდგომარეობს, რომ გარკვეულ პირობებში კოლოიდური ნივთიერება გამოეყოფა ხსნარს, მაგრამ არა ნალექის სახით (როგორც ეს ხდება კოაგულაციის დროს), არამედ ისევ სითხის სახით. ამრიგად, კოლოიდური ხსნარი ინარჩუნებს თხევად მდგომარეობას და მხოლოდ გაყოფილია ორ, ერთმანეთში შეურეველ ხსნარად, რომლებიც

კოლოიდების კონცენტრაციებით განსხვავდება ერთმანეთისაგან. მათგან უფრო კონცენტრირებულ ხსნარს **კოაცერვატს** უწოდებენ, ხოლო უფრო განზავებულს - **გაწონასწორებულ** ხსნარს. კოაცერვაციას აღწევენ კოლოიდურ ხსნარზე სხვადასხვა სახის წყალწამრთმევი და განმმუხტველი ნივთიერებების, აგრეთვე საწინააღმდეგო მუხტის კოლოიდების, სპირტის, მარილების და სხვა ნივთიერებების ზემოქმედებით. ნ. ნასონოვი თვლიდა, რომ კოაცერვაციის მოვლენით შეიძლება აიხსნას, თუ რატომ არ ხდება პროტოპლაზმისა და გარემომცველი წყლის ურთიერთშერევა, მიუხედავად იმისა, რომ პროტოპლაზმა - 80% წყალს და წყალში კარგად გახსნილ ნივთიერებებს შეიცავს.

უჯრედის კვლევის ტექნიკის განვითარების საფუძველზე დადგინდა, რომ მთელი ორგანიზმის, ქსოვილებისა და უჯრედებისათვის დამახასიათებელი მოწესრიგებული ორგანიზაცია ციტოპლაზმის აგებულების მოლეკულურ დონესაც ეხება.

ციტოპლაზმაში ფერმენტები და სუბსტრატები უდიდესი მოწესრიგებულობითაა განლაგებული. ფერმენტების მოლეკულები მონომოლეკულურ შრეებად ფარავს უჯრედშიგა და შიგაორგანოიდულ ფირფიტებს. ფერმენტები განლაგებულია იგივე თანმიმდევრობით, როგორც ფუნქციონირებენ ისინი ფერმენტული რეაქციების მრავალგოლიან ჯაჭვებში. ასე რომ, ციტოპლაზმა რთული, მოწესრიგებული სისტემაა, რომელიც მეტაბოლური რეაქციების მიმართულებას და კოორდინაციას უზრუნველყოფს.

რეზიუმე

უჯრედები ერთმანეთისგან განსხვავდება ზომით, ფორმით და სტრუქტურით. ამ მხრივ დიდი მრავალფეროვნებით გამოირჩევა ცხოველური უჯრედები. მცენარეთა უჯრედების ფორ-

მეზი ჰგავს ერთმანეთს უჯრედის კედლის არსებობის გამო. ცხოველური უჯრედები განსხვავებული ფორმისაა, რადგან ისინი სხვადასხვა ფუნქციის შემსრულებელია. თითოეულ უჯრედს აქვს თავისი კონკრეტული ფუნქცია. უჯრედი შედგება ორი ძირითადი ნაწილისგან – ციტოპლაზმისა და ბირთვისგან. ციტოპლაზმა შედგება ჰიალოპლაზმისგან, რომელშიც განლაგებულია უჯრედის ორგანოიდები და ჩანარები. ციტოპლაზმა დაქსელილია ციტოჩონჩხით. იგი ქმნის უჯრედის საყრდენს, უჯრედს უნარჩუნებს ფორმას. ასევე, უზრუნველყოფს პლაზმურ მემბრანას და ორგანოიდებს შორის კავშირს და მონაწილეობს უჯრედის ნებისმიერი სახის მოძრაობაში.

უჯრედში შემავალი ცილები, ნუკლეინის მჟავები და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება კოლოიდებია. ისინი განეზიდება ერთმანეთს, მაგრამ დამუხტვის შემცირების ან განმუხტვის შემთხვევაში, ელექტროლიტების დამატებისას კოლოიდური ნაწილაკები იწყებს დალექვას, შეწებებას, აგრეგაციას და გამოიყოფა ნალექებად. რაც კოაგულაციის სახელითაა ცნობილი. კოლოიდურ ხსნარს განსაზღვრულ პირობებში შეუძლია, გასქელდეს და გადავიდეს მყარი ლაბის მდგომარეობაში ან - პირიქით (ჟელატინიზაცია). უჯრედის დაზიანების დროს ციტოპლაზმა სქელდება და ბლანტი ხდება. გარკვეულ პირობებში კოლოიდური ნივთიერება გამოეყოფა ხსნარს სითხის სახით (კოაცერვაცია).

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. როგორია უჯრედის ზოგადი აგებულების სქემა?
2. რას წარმოადგენს ჰიალოპლაზმა?
3. დაახასიათე ჰიალოპლაზმა.

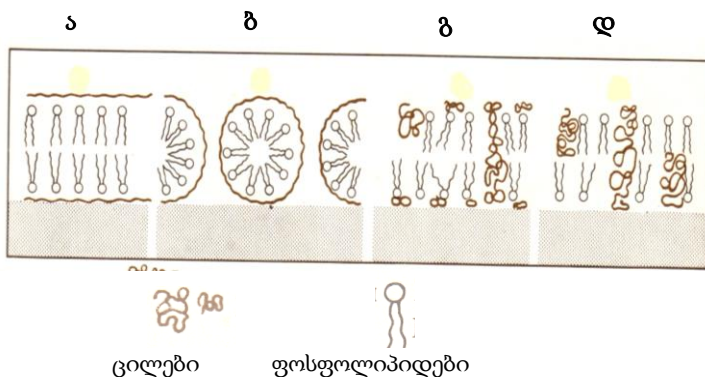
4. დაახასიათე უჯრედის ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები.
5. რა არის კოაგულაცია?
6. ახსენი ქელატინიზაციის მოვლენა.
7. აღწერე კოაცერვაციის მოვლენა.

3.4. უჯრედის მემბრანები. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქციები

პლაზმური მემბრანა. უჯრედის მემბრანის უნივერსალური აგებულება. ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევებით დადგენილი იქნა, რომ ყველა უჯრედი შემოსაზღვრულია ზედაპირული სუბმიკროსკოპული მემბრანით. იგი პირველად აღმოაჩინეს შვანის უჯრედებში, აქსონების მიელინური გარსის შესწავლის დროს. დამახასიათებელია ყველა ორგანიზმის (მათ შორის ბაქტერიებისა და უმარტივესების) უჯრედისათვის. ამიტომაც, იგი უნივერსალური ბიოლოგიური სტრუქტურაა. ბევრ უჯრედში ელემენტარული მემბრანა ერთადერთი გარსია. ასეა ღვიძლის, სისხლის, კუჭქვეშა ჯირკვლის, თირკმლის, ნაწლავის, კანის ეპითელის, კუნთების, ამებისა და სხვა უჯრედებში. ბევრ შემთხვევაში კი გარსი უფრო რთული წარმონაქმნია და რამდენიმე ელემენტარული მემბრანისგან შედგება. მაგალითად, აქსონის მიელინური გარსი.

ყველა უჯრედი შემოსაზღვრულია პლაზმური მემბრანით. ციტოპლაზმური მემბრანა ანუ *პლაზმალემა* აქტიური მემბრანული მოლეკულური კომპლექსია, რომელიც ახორციელებს უჯრედის სხვადასხვა ფუნქციას: ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლას, უჯრედის კონტაქტს გარემოსთან, დაცვას, რეცეპციას, ტრანსპორტს და სხვა. პლაზმური მემბრანის აგებულება ყველაზე სრულყოფილად ერითროციტების მემბრანაზე შეისწავ-

ლეს. მემბრანის ძირითადი სტრუქტურული კომპონენტებია ცილები და ფოსფოლიპიდები. მემბრანის სტრუქტურული და ფუნქციური თავისებურებების ახსნისთვის შემოთავაზებული იქნა რამდენიმე ალტერნატიული მოდელი. ერთ-ერთი მოდელის მიხედვით, მემბრანა (სურ. 36) გამოიყურება უწყვეტი შრეების (ა) ან მიცელარული (ბ) სახით. შინაგანი გლობულური ნაწილების აღმოჩენამ შეცვალა ეს წარმოდგენები და შემოთავაზებული იქნა თხევად-მოზაიკური მოდელი (გ,დ). ამ მოდელის მიხედვით, ლიპიდების ბიშრე განიხილება თხევადი სტრუქტურის სახით, რომელსაც გამსჭვალავს ცილები.

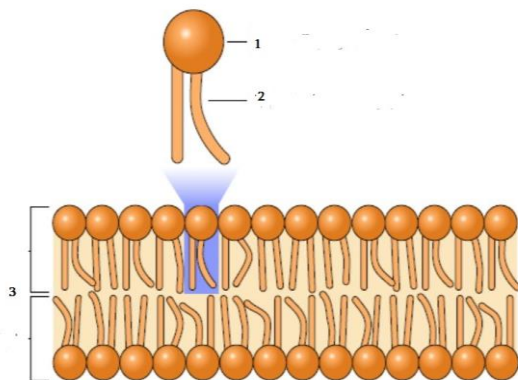


სურ. 36. უჯრედული მემბრანის მოდელები.

ბილიპიდური შრე წარმოადგენს მემბრანის შერჩევითი გამტარებლობის საფუძველს. ცილები მულტიფერმენტული კომპლექსებია. ისინი ასრულებს აქტიური გადამტანების, ჰორმონების, რეცეპტორების როლს და ა. შ.

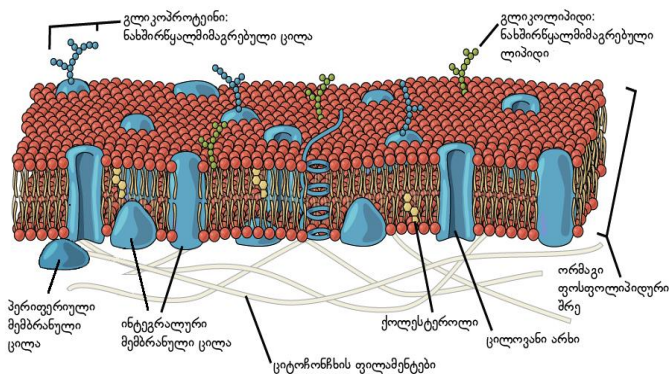
ლიპიდების ბიშრე წარმოადგენილია ფოსფოლიპიდებით, რომლის მოლეკულას ფოსფატის ჯგუფის შემცველი ჰიდროფილური „თავი“ და გლიცეროლით დაკავშირებული ნაჯერი და უჯერი ცხიმოვანი მჟავებისგან წარმოქმნილი ორი ჰიდროფო-

ბური „კუდი“ აქვს. ზღვის ცხოველების ფოსფოლიპიდები, როგორც წესი, შეიცავს ომეგა-3-ს. ფოსფატის ჯგუფი შეიძლება შეიცვალოს მარტივი ორგანული მოლეკულებით: ქოლინით, ეთანოლამინით ან სერინით. ცილის მოლეკულები მთლიან შრეს კი არ ქმნის, არამედ ლიპიდურ ბიშრეზე ან მის სისქეში მოზაიკურად და არათანაბრადაა განლაგებული (სურ.37, 38).



სურ. 37. ლიპიდების ბიშრე. 1. პოლარული ჰიდროფილური თავი; 2. არაპოლარული ჰიდროფობური კუდი (მარჯვნივ-ნაჯერი ცხიმოვანი მჟავა; მარჯვნივ-უჯერი ცხიმოვანი მჟავა); 3. ლიპიდების განლაგება მემბრანებში.

ცხოველური უჯრედის გარსი, მცენარეულისგან განსხვავებით, შედგება გარეთა თხელი და ელასტიკური შრისგან - პლაზმური მემბრანისგან. გარეთა შრე, რომელიც სინათლის მოკროსკოპში არ ჩანს, მცენარეული უჯრედის კედლისგან განსხვავებით, შედგება ცილისა და პოლისაქარიდებისაგან (ოლიგოსაქარიდებისგან). მას *გლიკოკალიქს* უწოდებენ. იგი, უპირველეს ყოვლისა, ცხოველურ უჯრედს აკავშირებს გარემოსთან და მცენარეული უჯრედის კედლის მსგავსად, უჯრედის ცხოველქმედების პროდუქტია. გლიკოკალიქსში ლოკალიზებულია მრავალი რეცეპტორი.



სურ. 38. უჯრედის მემბრანის თხევად-მოზაიკური მოდელი.

გლიკოკალიქსი - ნახშირწყლების ნაერთია ცილებთან და ლიპიდებთან (სურ. 39). ზოგადად, გლიკოლიპიდების ნაწილი, რომელიც გვხვდება პლაზმური მემბრანების ზედაპირზე, ეხმარება ამ მოლეკულებს, ხელი შეუწყონ უჯრედის მიერ უჯრედის ამოცნობას, კომუნიკაციას და უჯრედშორის ადჰეზიას. გლიკოკალიქსი ორგანიზმის ყველა უჯრედს არ გააჩნია. ის, უმთავრესად, წარმოდგენილია ეპითელური ქსოვილის უჯრედებში, ვხვდებით, ასევე, ერითროციტებშიც. გლიკოკალიქსი, ამასთანავე, არის იდენტიფიკატორის ტიპი, რომელსაც სხეული იყენებს საკუთარი ჯანსაღი უჯრედებისა და გადანერგილი ქსოვილების, დაავადებული უჯრედების ან შემოჭრილი მიკროორგანიზმების გასარჩევად. გლიკოკალიქსში შედის უჯრედის ადჰეზიური მოლეკულები, რომლებიც საშუალებას აძლევს უჯრედებს, დაუკავშირდნენ ერთმანეთს და წარმართონ უჯრედების მოძრაობა ემბრიონის განვითარების დროს. გლიკოკალიქსი დიდ როლს ასრულებს ენდოთელურ ქსოვილში (სისხლძარღვთა შიგნითა გარსი) სისხლძარღვთა ფუნქციონირებაში.

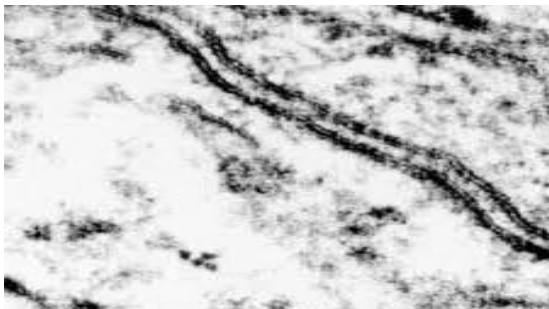
ნირების რეგულაციაში. არტერიულ სისხლძარღვთა ქსოვილში გლიკოკალიქსის დარღვევა იწვევს ანთებას და ათეროთრომბოზს. გლიკოკალიქსი გვხვდება საკმლის მომწელებელი ტრაქტის მიკროხაობების უჯრედებშიც (განსაკუთრებით ბევრია წვრილ ნაწლავში). ის ქმნის 0,3 მკმ სისქის ქსელს და შედგება მუკოპოლისაქარიდებისა და გლიკოპროტეინებისგან, რომლებიც გამოდის ეპითელური უჯრედების პლაზმური მემბრანიდან. ის უზრუნველყოფს ადსორბციისთვის დამატებით ზედაპირს და მოიცავს აბსორბციული უჯრედების მიერ გამოყოფილ ფერმენტებს, რომლებიც აუცილებელია ცილებისა და ნახშირწყლების მონელების საბოლოო საფეხურებისთვის.



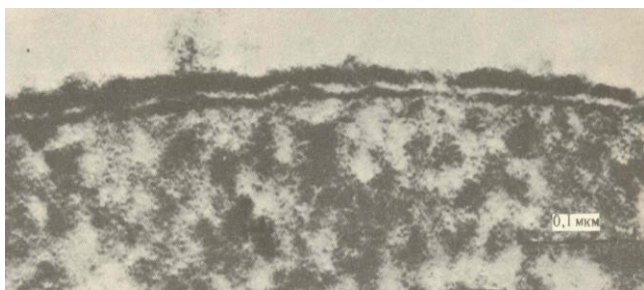
სურ. 39. გლიკოკალიქსი. 1- მიკროწამწამები; 2- გლიკოკალიქსი.

გლიკოკალიქსი მდებარეობს მხოლოდ და მხოლოდ, უჯრედული მემბრანის გარეთა ზედაპირზე. იგი არ გვხვდება მემბრანის შიგნითა ზედაპირზე. **გლიკოკალიქსი** იცავს პლაზმურ მემბრანას ქიმიური დაზიანებისგან; აკავშირებს უჯრედებს ერთმანეთთან; ხელს უწყობს სპერმატოზოიდის შეღწევას კვერცხუჯრედში; უზრუნველყოფს მიკრობების წინააღმდეგ ბრძოლას, ანტისიმსივნურ აქტივობას.

ამრიგად, ცილებსა და ლიპიდებს პლაზმურ მემბრანაში სრულიად მოწესრიგებული განლაგება აქვს (სურ. 40, 41).



სურ. 40. პლაზმური მემბრანა (ორი მეზობელი უჯრედი).



სურ. 41. ციტოპლაზმური მემბრანის სამშრიანი სტრუქტურა (x 300 000) ბარდის ფესვის წვერის უჯრედის მემბრანის მაგალითზე.

პლაზმური მემბრანის აგებულებაში მნიშვნელოვანი ადგილი უკავია ასევე ნახშირწყლებს. ზოგიერთი ნახშირწყალი დაკავშირებულია ლიპიდებთან. ამ ნაერთს **გლიკოლიპიდი** ეწოდება. ნახშირწყლების უმრავლესობა კი დაკავშირებულია ცილებთან და **გლიკოპროტეინს** ქმნის. ლიპიდებისა და ცილების მოლეკულები რამდენადმე მოძრავია, რაც პლაზმური მემბრანის დინამიკურობას განაპირობებს. ასეთ სამშრიან ციტოპლაზმურ მემბრანას ელემენტარული უწოდეს.

საერთო სქემის მიხედვით აგებული მემბრანები ხასიათდება რიგი საერთო თვისებებით: შერჩევითი გამტარებლობის უნარით, კუმშვადია, მათი ზედაპირი შეიძლება დამუხტული იყოს, ფლობს სტრუქტურულ ორგანიზებულ ფერმენტულ აქტივობას და ა.შ. ზოგადი თვისებების გარდა, მათ ახასიათებს სპეციფიკური თვისებებები ანუ ახასიათებთ ფუნქციური სპეციალიზაცია.

რადგან სხვადასხვა მემბრანა განსხვავდება ცილებისა და ლიპიდების შემცველობის მიხედვით. მათ ზოგჯერ სხვადასხვა სახელი აქვს. მაგალითად: კუნთოვანი უჯრედების (მიოციტების) პლაზმურ მემბრანას **სარკოლემა** ან **მიოლემა** ეწოდება, კვერცხუჯრედის (ოოციტის) პლაზმურ მემბრანას - **ოოლემა**. კვერცხუჯრედის ოოლემას არ გააჩნია ლიპიდური ბიშრე. გარეთა ზედაპირი ყვითრის შრითაა გარშემორტყმული, რომელიც, უმთავრესად, გლიკოპროტეინებისგან შედგება. მიუხედავად ლიპიდების არარსებობისა, ოოლემაში ვხვდებით ცილოვან არხებს, რომლებიც ფუნქციონირებს მემბრანაში. ნეირონებზე გარშემორტყმულ აქსონების პლაზმურ მემბრანას **აქსოლემა** ეწოდება.

ნივთიერებათა შემადგენლობა და კონცენტრაცია განსხვავებულია უჯრედის შიგნით და მის გარეთ. ნივთიერებათა და იონთა არათანაბარ განაწილებაზე დამოკიდებული უჯრედის ცხოველმყოფელობა და სიცოცხლე. ეს კი **მემბრანის შერჩევითი გამტარებლობის** უნარითაა განპირობებული.

უჯრედული გარსის მსგავსი აგებულება აქვს უჯრედშიდა მემბრანებს, რაც უჯრედული სტრუქტურების მემბრანული აგებულების ერთიანობას ადასტურებს. მემბრანებითაა დაქსაქსული უჯრედის შიგთავსი. მათი ნაწილი წარმოქმნის ენდოპლაზმური ბადის არხებს, ზოგი მხოლოდ - ზედაპირს, რო-

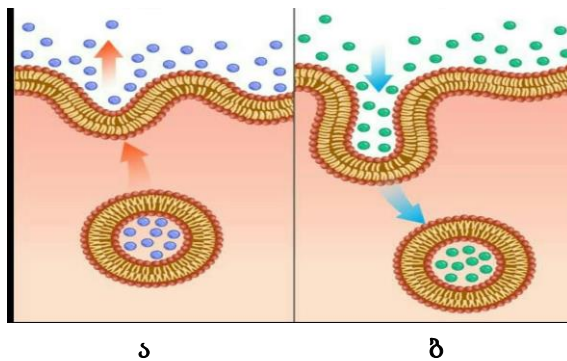
მელზედაც ფერმენტები მუშაობს, ზოგი კი წარმოქმნის უჯრედის ორგანოიდების სტრუქტურას – მიტოქონდრიების, პლასტიდების, გოლჯის აპარატის. მემბრანა წარმოქმნის აგრეთვე ბირთვის გარსს.

ელემენტარული მემბრანა უნივესალურია და წარმოადგენს უჯრედის უმრავლეს მემბრანულ სისტემათა ძირითად სტრუქტურულ ერთეულს. ელემენტარული მემბრანა, როგორც წესი, არც ციტოპლაზმაში და არც რომელიმე ორგანოიდსა თუ ბირთვში ახლად არ წარმოიქმნება; ყოველი ახალი მემბრანა წარმოიქმნება უჯრედში უკვე არსებული მემბრანების ან მემბრანათა ნარჩენების საფუძველზე, რომელიც მატრიცის როლს ასრულებს.

მეზობელი უჯრედების გარსებს შორის 100-200 Å-ის ტოლი შუალედებია. პლაზმური მემბრანა ასრულებს მრავალ ფუნქციას: ახდენს უჯრედის სტრუქტურის ფორმირებას; იცავს მას გარე ზემოქმედებისგან; არეგულირებს ნივთიერებათა ცვლას უჯრედსა და მის გარემომცველ არეს შორის; ხელს უწყობს ელექტრონული პოტენციალის გენერირებას; განაპირობებს ოსმოსური, კონცენტრაციული და ელექტრული გრადიენტის არსებობას; ახდენს უჯრედის სტრუქტურის ფორმირებას; არეგულირებს ინფორმაციის მიმოცვლას უჯრედებს შორის; მონაწილეობს უჯრედის გაყოფის პროცესში; მონაწილეობს ჰორმონული და გარედან მიღებული სიგნალების გადაცემაში (რომლებიც აკონტროლებს უჯრედების ზრდას და დიფერენცირებას); აკონტროლებს და არეგულირებს მთელი რიგი ფერმენტული რეაქციების კასკადის თანმიმდევრობას; მიჯნავს რა გარემოსგან უჯრედის შიგთავსს, ასრულებს *ბარიერულ ფუნქციას*; უზრუნველყოფს ნივთიერებათა *ტრანსპორტირებას* უჯრედის შიგნით და მის გარეთ.

ამდენად, იგი მნიშვნელოვანია უჯრედსა და გარემოს შორის ნივთიერებათა ცვლის (მეტაბოლიზმის) პროცესში.

უჯრედის გარსი აქტიურად მონაწილეობს უჯრედში ნივთიერებათა შეღწევაში და იქიდან გამოსვლაში. ზოგიერთი ნივთიერება აღწევს გარსში, ფორებში, ზოგი კი – იხსნება ლიპიდებში, რომლებიც გარსის კომპონენტებს წარმოადგენს. უჯრედის მემბრანების გავლით აქტიურად გადაადგილდება, აგრეთვე, ნივთიერებები, რასაც გარსის შემადგენლობაში შემავალი სპეციალური ფერმენტები აწარმოებს უჯრედის შიგნით ან მის გარეთ. უჯრედის გარსი აწარმოებს, აგრეთვე, **ფაგოციტოზს** („უჯრედული კვება“) და **პინოციტოზს** („უჯრედული სმა“). უჯრედული მემბრანის ზედაპირზე ადსორბირდება რომელიმე მყარი ნივთიერების ნაწილაკი ან თხევადი წვეთი. უჯრედის გარსი გადაიგრძელება, შემოეხვევა ამ ნაწილას და ჩაითრევს მის შიგნით. შემდეგ გარსი ამ ადგილას მოწყდება ნაწილას და ნაწილაკი კი უჯრედის შიგნით აღმოჩნდება. ეს შთანთქმული ნაწილაკი შემდეგში შეიძლება მონელებული იქნეს უჯრედში-და ფერმენტებით და ჩაერთოს უჯრედში ნივთიერებათა ცვლაში (სურ. 42).



სურ. 42. ფაგოციტოზის (ა) და ენდოციტოზის (ბ) სქემა.

მემბრანის გავლით ნივთიერებათა ტრანსპორტის ოთხი ხერხი არსებობს: **დიფუზია, აქტიური ტრანსპორტი, ეგზოციტოზი და ენდოციტოზი.**

დიფუზია არის მოლეკულებისა და იონების მოძრაობა მათი მაღალი კონცენტრაციის არიდან დაბალი კონცენტრაციის არისკენ, ე.ი. მოძრაობა კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით. ორმაგი ლიპიდური შრის გავლით ადვილად და სწრაფად ხორციელდება არაპოლარული მოლეკულების - ცხიმების, ეთერისა და სხვათა დიფუზია. პოლარული მოლეკულების - წყლის, გლუკოზის, ამინმჟავების, ცხიმოვანი მჟავების, მინერალური მარილების - დიფუზია შედარებით ნელა მიმდინარეობს. ჰემოგლობინის მეშვეობით სისხლიდან ერითროციტებში ხორციელდება ჟანგბადის, ერითროციტებიდან კი - ნახშირორჟანგის დიფუზია.

დიფუზიის სახეცვლილებად თვლიან **გაადვილებულ დიფუზიას**, რომლის დროსაც ნივთიერებები გადაადგილდება მემბრანის გავლით სპეციფიკური მოლეკულის დახმარებით. შეიძლება, ამ მოლეკულას ჰქონდეს განსაკუთრებული არხი, რომელიც შერჩევითად ატარებს მხოლოდ გარკვეული ტიპის ნივთიერებას. ასეთი სატრანსპორტო მოლეკულების როლს, ძირითადად, მემბრანის ცილოვანი მოლეკულები ასრულებს. ამ გზით უჯრედში შეიძლება ტრანსპორტირდეს სხვადასხვა ნივთიერება, მაგალითად, კალიუმი.

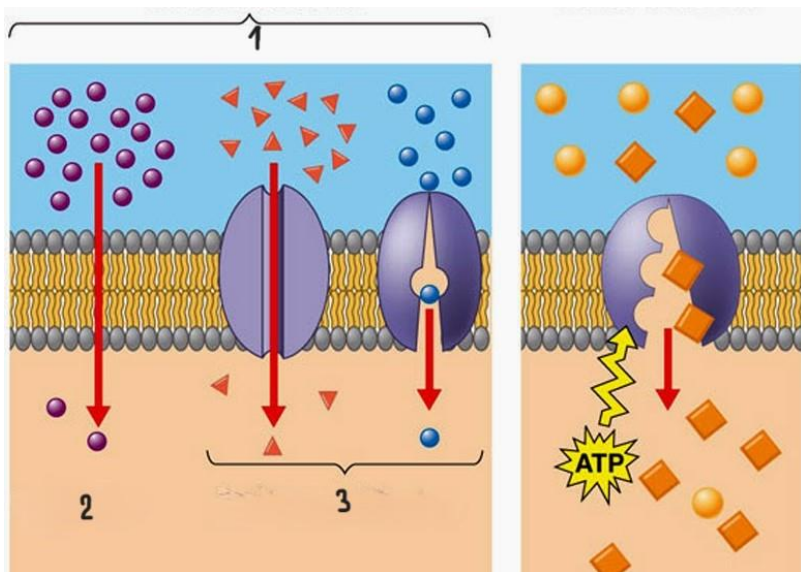
უჯრედში დიფუზიის განსაკუთრებული სახეა **ოსმოსი** - წყლის მოძრაობა შერჩევითი გაწვდომის უნარის მქონე მემბრანაში მაღალი კონცენტრაციის არიდან დაბალი კონცენტრაციის არისკენ, ანუ ჰიპერტონული ხსნარიდან ჰიპოტონური ხსნარის მიმართულებით მანამ, ვიდრე კონცენტრაციის გრადიენტი არ გათანაბრდება ორი გარემოს საზღვარზე ანუ ხსნარი

იზოტონური არ გახდება.

ბიოლოგიური მემბრანის გავლით ნივთიერების დიფუზიას, გაადვილებულ დიფუზიას და ოსმოსს **პასიური ტრანსპორტი** ეწოდება, რადგანაც ნივთიერებათა ტრანსპორტი ხდება მათი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით (მაღალი კონცენტრაციიდან დაბალი კონცენტრაციისაკენ). ამიტომაც, შესაბამისად, უჯრედს არ უწევს ენერგიის ხარჯვა.

ხშირად, მემბრანაში მოლეკულებისა და იონების გადანაწილება ხდება მათი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ (დაბალი კონცენტრაციის არიდან მაღალი კონცენტრაციის არისკენ). ამიტომაც, ასეთ ტრანსპორტირებაზე საჭიროა ენერგია, რომლის დროსაც გამოიყენება ატფ-ის მოლეკულაში აკუმულირებული ენერგია. ნივთიერებათა ასეთ ტრანსპორტს **აქტიური ტრანსპორტი** ეწოდება. უჯრედში აქტიური ტრანსპორტის მაგალითია, ე.წ. „ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო“. Na^+ და K^+ იონების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით და გარეთ განსხვავებულია. Na^+ მეტია უჯრედის გარეთ, ხოლო K^+ - უჯრედის შიგნით. ამიტომაც, გამუდმებით ხდება ამ იონთა დიფუზია კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით. ამის მიუხედავად, ამ იონთა კონცენტრაციებს შორის სხვაობა ნარჩუნდება „ნატრიუმ-კალიუმის“ ტუმბოს მეშვეობით.

აქტიური ტრანსპორტი დიდ როლს ასრულებს ორგანიზმში. მაგალითად, წვრილი ნაწლავის ხაოების ეპითელურ უჯრედებში საკვები ნივთიერებების შეწოვა დიფუზიით იწყება და შემდეგ აქტიური ტრანსპორტირებით გრძელდება. ასევე ხდება თირკმლის კლავნილი მილაკების ეპითელიოციტებში ორგანიზმისთვის საჭირო ნივთიერებების უკუშეწოვა (მეორადი შარდის წარმოქმნა) (სურ. 43).



სურ 43. უჯრედული ტრანსპორტის გზები: 1- პასიური ტრანსპორტი; 2- დიფუზია; 3- აქტიური ტრანსპორტი.

პლაზმურ მემბრანას აქვს უნარი, ჩაიზნეოს და დიდი მოლეკულები ან ნაწილაკები ციტოპლაზმაში მოაქციოს. ამ პროცესს **ენდოციტოზი** ეწოდება. ენდოციტოზის ორი სახე არსებობს: ფაგოციტოზი და პინოციტოზი. **ფაგოციტოზი** მყარი ნაწილაკების შთანთქმვაა, **პინოციტოზი** კი - ცხიმისა და სხვა ნივთიერებათა წვეთების შთანთქმვა, წარმოიქმნება ფაგოსომა. ამ ნივთიერებათა მონელება უჯრედში წარმოქმნილი მომწელებელი ვაკუოლით ხდება. ენდოციტოზი ახასიათებს ბევრ ერთ-უჯრედიან ორგანიზმს, აგრეთვე, ზოგიერთი მრავალუჯრედიანის უჯრედს, მაგალითად, ზოგიერთ ლეიკოციტს. შესაძლებელია, უჯრედში ნივთიერებათა შეღწევა მოხდეს **რეცეპტორებით გაშუალებული ენდოციტოზის** გზით, ასე მაგალითად, ქოლესტერინის.

ეგზოციტოზი ენდოციტოზის საწინააღმდეგო პროცესია. ამ გზით უჯრედებიდან გამოიყოფა სხვადასხვა სახის გადაუმუშავებელი ნივთიერება. ეგზოციტოზის გზით გამოიყოფა სეკრეტორული უჯრედებიდან სეკრეტი ჯირკვლის სადინარში ან სისხლში.

მემბრანების გლიკოპროტეინების დიდი ნაწილი ასრულებს **რეცეპტორულ** ფუნქციას. როცა გარკვეული ნივთიერება უკავშირდება „თავის“ რეცეპტორს, გლიკოპროტეინი აგებულებას იცვლის და უჯრედს ეხმარება, შესაბამისი პასუხი გასცეს მომხდარ ცვლილებას.

გლიკოპროტეინების მონაწილეობით უჯრედები „ცნობენ“ ერთმანეთს და მათ შორის მყარდება კონტაქტი, რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს ემბრიონში ქსოვილების ჩამოყალიბებისათვის. ამრიგად, პლაზმურ მემბრანას **საკონტაქტო ფუნქციაც** აქვს.

უჯრედების კავშირი ერთმანეთთან მექანიკური ჯამის სახით კი არაა წარმოდგენილი, არამედ, უჯრედები ერთმანეთთან რთულ ურთიერთდამოკიდებულებაშია და ერთიან ფუნქციურ სისტემას ქმნიან. უჯრედებს შორის **სპეციფიკური კავშირი** თავდაპირველად უჯრედის მემბრანების ინტეგრალური ცილების მეშვეობით წარმოიქმნება. მათ **ადჰეზიური მოლეკულებს** უწოდებენ (უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების 5 ძირითად კლასს გამოყოფენ: კადჰერინები, იმუნოგლობულინების სუპეროჯახი, სელექტინები, მუცინები და ინტეგრინები). ადჰეზიური მოლეკულები პირველად ემბრიოგენეზის ადრეულ სტადიაზე ყალიბდება, კერძოდ, მორულის (8-16 უჯრედული სტადია) ჩამოყალიბების დროს, რასაც მოჰყვება მისი კომპაქტიზაცია. შემდგომ ეტაპზე უჯრედთა რთული სტრუქტურულ-ფუნქციური ინტეგრაცია ხდება.

უჯრედები უჯრედშორის მატრიქსშია მოთავსებული. მატრიქსის მეშვეობით ხდება უჯრედთა, არა მარტო დაკავშირება, არამედ ზრდა და დიფერენცირება. ამასთან, უჯრედებს შორის ხორციელდება ნივთიერებათა ცვლა. ადჰეზიური მოლეკულებით განხორციელებული უჯრედშორისი ურთიერთობები ქსოვილთა და ორგანოთა წარმოქმნის პროცესში დამატებითი სპეციფიკური კავშირების ჩამოყალიბებას განაპირობებს.

ფუნქციის შესაბამისად, ქსოვილში უჯრედშორისი კავშირების სხვადასხვა სახეს გამოყოფენ:

- *მკვრივი კონტაქტი* (ბრმა სარტყელი ან მტკიცე კონტაქტი) (სურ. 44, 45). ასეთი კავშირის დროს უჯრედის მემბრანები ერთმანეთს უშუალოდ უკავშირდება ისე, რომ უჯრედშორისი სივრცის ჰერმეტიზაცია ხდება. უჯრედშორისი კავშირის ეს სახე მხოლოდ ეპითელურ ქსოვილში გვხვდება.

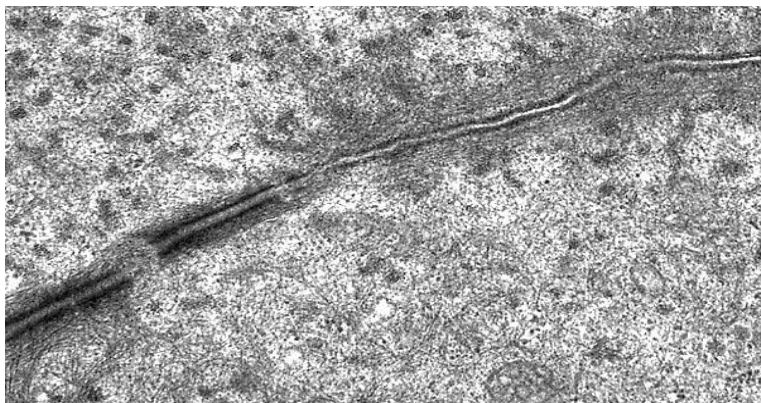


სურ. 44. მკვრივი კონტაქტი.



სურ. 45. მტკიცე (მკვრივი) კონტაქტი

○ შეწებების სარტყელი, შეწებების ფასცია, დესმოსომა და ჰემიდესმოსომა. ასეთი კავშირის დროს უჯრედებს შორის მოწესრიგებული სტრუქტურული კავშირი წარმოიქმნება (სურ. 46, 47). გვხვდება ეპითელურ და კუნთოვან ქსოვილებში. ჩართული დისკოები, რომელთა მეშვეობით უზრუნველყოფილია კარდიომიოციტების დაკავშირება ერთმანეთთან, რაც რამდენიმე ტიპის კავშირისგან შედგება. ესაა შეწებების ფასცია - მემბრანული სტრუქტურა, რომელიც მდებარეობს კავშირის განივ ფრაგმენტში და უჯრედის ტერმინალური სარკომერის აქტინის ფილამენტებს უკავშირდება. დესმოსომაც განივ ფრაგმენტშია მოთავსებული, იგი ორ მეზობელ კუნთოვან უჯრედს აკავშირებს ერთმანეთთან და ხელს უშლის მათ დაშორებას შეკუმშვის პროცესში.



სურ. 46. შეწებების სარტყელი.

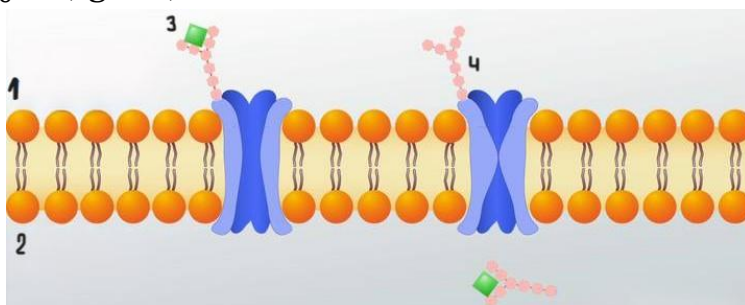


სურ. 47. დესმოსომები ხბოს ეპიდერმისში.

○ *ნექუსი* - ფოროვანი, ნაპრალოვანი შეერთება - უჯრედ-შორისი კავშირის სახე, რომელიც ხორციელდება მეზობელი უჯრედების მემბრანის ფორების შემაერთებელი ტრანსმემბრანული ცილების კომპლექსის - *კონექსონების* საშუალებით. ასეთი კავშირის დროს ინფორმაცია უშუალოდ უჯრედებს შორის. მისი მეშვეობით იცვლება უჯრედებს შორის დაბალმოლეკულური ნაერთებიც. ნექუსების არსებობის გამო გულის კუნთო-

ვანი ქსოვილი წარმოდგენილია ფუნქციური *სინციტიუმის* სახით.

ინფორმაციის გაცვლა უჯრედებს შორის ხორციელდება, ე.წ. სასიგნალო მოლეკულების - *ლიგანდების* (ლათ. ligandus – დამაკავშირებელი) მეშვეობით, რომლებიც გამოიყოფა ერთი ტიპის უჯრედებიდან და ბიოლოგიური სითხეების (სისხლი, ლიმფა, ქსოვილური სითხე) საშუალებით მიიტანება სამიზნე უჯრედებთან. სასიგნალო მოლეკულა უკავშირდება შესაბამისი რეცეპტორის გარკვეულ უბანს, ხდება რეცეპტორის კონფორმაციული ცვლილება და იწყება უჯრედული პასუხი - სამიზნე უჯრედები ცვლის თავის მეტაბოლიზმს. სასიგნალო მოლეკულების როლს ასრულებს ცილები, ამინომჟავები, პეპტიდები. ზოგჯერ ლიგანდა უკავშირდება რეცეპტორს ე.წ. მეორადი შუამავლების - *მესენჯერების* მეშვეობით. აღნიშნული კავშირი გვხვდება ეპითელურ, კუნთოვან და ნერვულ ქსოვილებში (სურ. 48).



სურ. 48. 1-უჯრედგარე სივრცე; 2- უჯრედშიდა გარემო;
3 - ლიგანდი; 4- რეცეპტორი.

ცხოველურ ორგანიზმებში სასიგნალო მოლეკულები სხვადასხვა მანძილზე მოქმედებს. ამის მიხედვით, ამ მოლეკულათა მოქმედების რამდენიმე ტიპს გამოყოფენ: ენდოკრინული, პარაკრინული და აუტოკრინული.

ენდოკრინული რეგულაციის შემთხვევაში სასიგნალო მოლეკულები - *ჰორმონები*, რომლებიც ენდოკრინულ ჯირკვლებში წარმოიქმნება, სისხლის საშუალებით გადაიტანება შორს მდებარე სამიზნე უჯრედებთან.

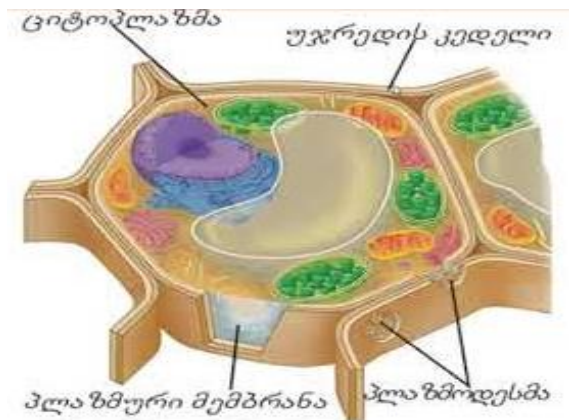
პარაკრინული რეგულაციის დროს სასიგნალო მოლეკულები გამომუშავდება სამიზნე უჯრედებთან უშუალოდ ახლომდებარე უჯრედებში. ასეთი რეგულაციის ერთ-ერთი სახეა ნეიროკრინული რეგულაცია.

აუტოკრინული რეგულაციის დროს უჯრედი თვითონაა მის მიერ წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულის სამიზნე. ამგვარად მოქმედებს ზრდის ფაქტორების დიდი ნაწილი. ასეთი რეგულაცია ახასიათებს, აგრეთვე, სიმსივნურ უჯრედებს.

ზოგიერთ ცხოველში უჯრედების კონტაქტის ადგილას მემბრანა წარმოქმნის ნაოჭებსა და ნაკეცებს, რაც ქსოვილის სიმტკიცეს განაპირობებს.

ზოგჯერ უჯრედის გარსი წარმოქმნის ნაკეცებს. იგი განაპირობებს მაღალ აქტივობას და დინამიკურობას, რაც გამოიხატება შეკუმშვის უნარით მის შედგენილობაში კუმშვადი ცილების არსებობის გამო.

მცენარეული უჯრედები ერთმანეთს წვრილი **ციტოპლაზმური ხიდაკებით** - **პლაზმოდესმებით** უკავშირდება. ისინი შემოსაზღვრულია პლაზმური მემბრანით და ამოვსებულია ციტოპლაზმით. პლაზმოდესმებით მიმდინარეობს ნივთიერებათა ცვლა უჯრედებს შორის (სურ. 49).



სურ. 49. პლაზმოდესმები მცენარულ უჯრედში.

ხშირად, უჯრედის გარსი (მეტწილად, კუმშვადი ცილების შემცველი) მონაწილეობს უჯრედის **კუმშვით** და **მამოძრავებელ** რეაქციებში. ამის ყველაზე ნათელ მაგალითს წარმოადგენს გარსის მონაწილეობა ამებოიდურ მოძრაობაში (სურ. 50).



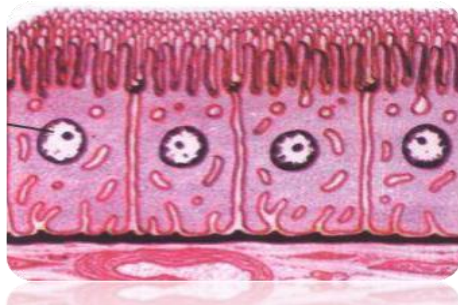
სურ. 50. ამება.

ეპითელური უჯრედების აპიკალურ ზედაპირზე შეიძლება იყოს **მიკროხაოები**, **შემწოვი** ანუ **ცოცხისებრი ყაითანი**, სტე-

რეოცილიები ანუ უძრავი წამწამები, წამწამები, შოლტები.

ციტოლემამ იმ უჯრედებში, რომელთაც შეწოვის პროცესები ახასიათებს, შეიძლება წარმოქმნას ნაოჭები, რომლებიც შეჭრილია ციტოპლაზმაში ტიხრებისა და გამონაზარდების - 1,5 მკ-მდე სიგრძის **მიკროხაოების** (სურ. 51) სახით. მიკროხაოები ციტოპლაზმის უწვრილესი გამონაზარდებია. უჯრედის თავისუფალ, დისტალურ ზედაპირზე მათ აქვთ ჩხირების სახე, რომელთა სიგრძე 1,1 მკ, ხოლო სიგანე - 0,1 მკ-ია.

არა მარტო უჯრედის აპიკალურ ზედაპირზე, არამედ, ბაზალურ ნაწილშიც შეიძლება, წარმოიქმნას ნაოჭები - ჩაღრმავებები, ე.წ. **ბაზალური ინვაგინაციები**, რომლებიც ზრდის უჯრედის ზედაპირის ფართობს.



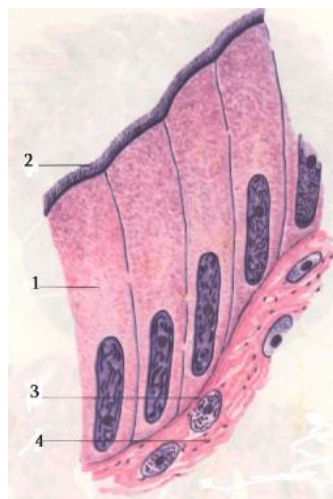
სურ. 51. მიკროხაოები უჯრედის ზედაპირზე.

შეწოვი ანუ **ცოცხისებრი ყაითანი** - მიკროხაოებისგანაა წარმოქმნილი. იგი ფარავს ცალკეული ეპითელიოციტის თავისუფალ, დისტალურ ზედაპირებს, რომელთაც ინტენსიური შეწოვა ახასიათებს (ნაწლავის, თირკმლის). იგი შედგება დიდი რაოდენობით კარგად განვითარებული მიკროხაოსგან (შეიძლება დაახლოებით 3000-მდე).

სტერეოცილიები უჯრედის უმოძრაო მორჩებია. ფაქტობ-

რივად, ისინი გრძელი, დატოტვილი მიკროხაოებია, რომლებიც უჯრედის ზედაპირის ფართობს ზრდის. ისინი გვხვდება სათესლის დანამატის სადინარის ეპითელიოციტების აპიკალურ ნაწილში და ასრულებს სითხის შეწოვისა და სეკრეციის ფუნქციებს (რომელიც სპერმის ერთ-ერთი კომპონენტია). შიდა ყურის სენსორულ უჯრედებში კი სტერეოცილები ასრულებს სიგნალების წარმოქმნასთან დაკავშირებულ ფუნქციებს.

წამწამები მოძრავი სტრუქტურებია. ისინი განლაგებულია მოციმციმე უჯრედთა დისტალურ, თავისუფალ ზედაპირზე (სურ.52).

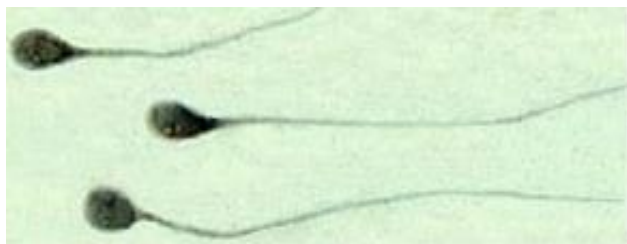


სურ. 52. კვერცხგამტარის ერთშრიანი წამწამოვანი (მოციმციმე) ეპითელი. 1-ცილინდრული უჯრედები; 2-უჯრედის წამწამები; 3-ბაზალური მემბრანა; 4-შემაერთებელი ქსოვილი.

წამწამები ციტოპლაზმის გამონაზარდებია, რომლებშიც გადის ორი წყვილი ცენტრალური და ცხრა წყვილი პერიფერიული ძაფი. წამწამების ზედაპირი დაფარულია გარსით, რომელიც უჯრედის მემბრანის გაგრძელებაა. პერიფერიული

მაფები დაკავშირებულია ბაზალურ სხეულაკებთან, რომლებიც უჯრედთა დისტალური ნაწილების ციტოპლაზმაშია განლაგებული. ბაზალური სხეულაკები სახეშეცვლილი ცენტრიოლებია. წამწამები გვხვდება ზურგის ტვინის არხის ამომფენი, კვერცხსავალის სანათურის ამომფენი ეპითელის უჯრედების ზედაპირზე, სასუნთქ გზებში.

შოლტები მამრობითი სასქესო უჯრედების სამომრავო აპარატი. ისინი აგებულია წამწამებს ჰგავს (სურ. 53).

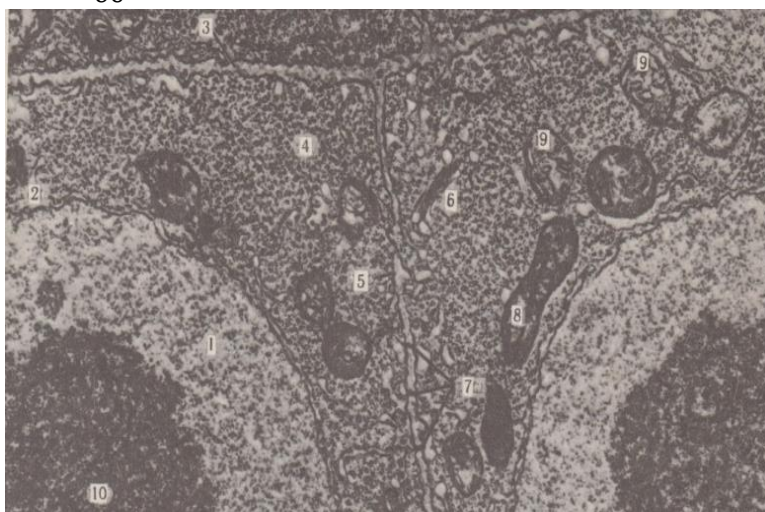


სურ. 53. ადამიანის სპერმატოზოიდი.

ეპითელიოციტების ბაზალურ ზედაპირზე, სადაც ისინი შემაერთებელ ქსოვილს ეხება, გვხვდება **ბაზალური ნაოჭები** და **ინვაგინაციები**, რომლებიც ზრდის ამ უჯრედების ზედაპირის ფართობს და უზრუნველყოფს მეტაბოლიზმის მაღალ ინტენსივობას შესაბამის უბანში.

მცენარეული უჯრედის გარსები. მცენარეული უჯრედის გარსები განსხვავდება ცხოველურისაგან, როგორც აგებულებით, ისე ფუნქციებით. მცენარეული უჯრედის გარსი **უჯრედის კედლის** სახელწოდებითაა ცნობილი. აღმოჩნდა, რომ მცენარეული უჯრედის გარსი პლაზმურ მემბრანასთან შედარებით უფრო სქელია და სხვადასხვა შემთხვევაში მისი სისქე მერყეობს 0,1 მკმ-დან რამდენიმე მკმ-მდე.

მცენარეული უჯრედის გარსი ნაკლებად ელასტიკური, რთული აგებულებისაა. ყველა მცენარეული უჯრედი შემოსაზღვრულია ცილოვან-ლიპიდური მემბრანით (პლაზმალემით). მათზე გვხვდება მეტ-ნაკლებად რთული აგებულების მაღალ-მოლეკულური ნახშირწყლების შრეები, რომლებიც წარმოქმნის მცენარეული უჯრედის სპეციალურ გარსს, რასაც მოკლებულია წყალმცენარეებისა და უმდაბლესი სოკოების ზოოსპორები და გამეტები, უმაღლეს მცენარეთა მამრობითი გამეტები და ზოგიერთი სხვა უჯრედი. რთული აგებულება აქვს უმაღლეს მცენარეთა უჯრედების გარსებს (სურ. 54). მათ გააჩნიათ **მკვრივი კედელი**, რომელიც მცენარეულ ქსოვილს მექანიკურ გამძლეობას ანიჭებს.

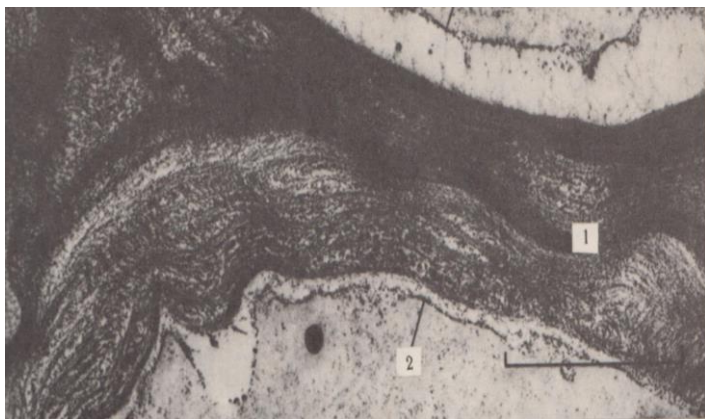


სურ. 54. ორი მეზობელი მცენარეული უჯრედი. 1-ბირთვი; 2-ბირთვის გარსი; 3-უჯრედის კედელი; 4- რიბოსომები; 5-ციტოპლაზმური მემბრანა; 6-დიქტიოსომები; 7-ციტოპლაზმური ხიდაკები - პლაზმოდესმები; 8-პლასტიდები; 9-მიტოქონდრიები; 10- ბირთვი.

მცენარეული უჯრედის კედელი, ძირითადად, შეიცავს **ცელულოზას** ანუ უჯრედის, რომელსაც თვითონ უჯრედი

გამოიმუშავებს. ცულულოზა გრძელი ბოჭკოებისაგან შემდგარი სტრუქტურაა. მისი ბოჭკოები ჩალაგებულია მატრიქსში, რომელიც სხვადასხვა სახის პოლისაქარიდებისა და ცილებისგან შედგება. უჯრედშორისი ნივთიერების შემადგენლობაში გვხვდება **პექტინებიც** (სურ. 55).

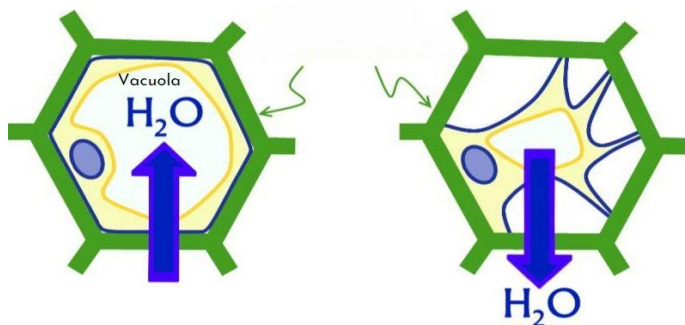
მცენარეული უჯრედის კედელი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს: უჯრედს იცავს დაზიანებისაგან, უნარჩუნებს მას ფორმას, უზრუნველყოფს მცენარეული უჯრედის **ტურგორს** (წნევა, რითაც უჯრედის შიგთავსი აწევა გარსს).



სურ. 55. ბარდის ფესვის წვერის უჯრედის კედელი 1-ცელულოზოვან-პექტინოვანი გარსი (ნაზბოჭკოვან ცელულოზოვან უბნებს შორის - პექტინოვანი მუქი შუა ფირფიტა); 2- პლაზმური მემბრანა.

შერჩევითი განვლადობის უნარი ანუ მემბრანაში წყლის მოძრაობა მაღალი კონცენტრაციის არიდან დაბალი კონცენტრაციის არისკენ ანუ **ოსმოსი** დამახასიათებელია მცენარეული უჯრედის გარსისთვისაც. თუ მცენარეული უჯრედი მოხვდება ჰიპერტონულ გარემოში, უჯრედიდან გამოსვლას იწყებს წყა-

ლი, რის შედეგადაც შემცირდება ციტოპლაზმის მოცულობა და იგი გარსს მოსცილდება. ამ მოვლენას **პლაზმოლიზი** ეწოდება. ამ დროს უჯრედი კარგავს დრეკადობას. თუ ამ უჯრედს მოვათავსებთ ჰიპოტონურ გარემოში, იგი აღიდგენს საწყის მოცულობას. ამ მოვლენას **დეპლაზმოლიზი** ეწოდება. სწორედ, ამიტომ, რომ თუ მცენარე დაკარგავს წყალს, იგი ჭკნება და ძირს იხრება, წყლის მიწოდების შემდეგ ტურგორი აღდგება და ფოთლები კვლავ გასწორდება (სურ 56). უჯრედის დაყოფისას შვილეული უჯრედების მომავალ საზღვარზე ჩნდება უჯრედული ფირფიტა. მოზრდილ უჯრედებში იგი გადადის შუალედურ ფირფიტაში, რომელიც საერთოა ორი მეზობელი უჯრედისთვის და შეიცავს **პექტინს**. შვილეული უჯრედები, თავის მხრივ, შუალედურ ფირფიტაზე თავიანთ გარსს წარმოქმნიან, რომლებიც თხელია და, ძირითადად, პექტინისა და ჰემიცელულოზისაგან შედგება, შეიცავს ცელულოზისა და დიდი რაოდენობით წყლის ნარევს. ეს არის **პირველადი გარსი**. იგი პლასტიკურია. ციტოპლაზმური ცილოვან-ლიპიდური მემბრანა – პლაზმალემა მას შიგნიდან ესაზღვრება.



სურ. 56. პლაზმოლიზი და დეპლაზმოლიზი მცენარეულ უჯრედში.

ზოგიერთი უჯრედი მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ინარჩუნებს პირველად გარსს, მაგრამ უმრავლეს შემთხვევაში

ამ გარსსა და პლაზმალემას შორის წარმოიქმნება *მეორადი გარსი*. იგი, ძირითადად, ცელულოზას შეიცავს, რომლის მიკროფიბრილები პექტინოვანი ნივთიერებებითაა შეწებებული. წარმოიქმნება რკინა-ბეტონის მსგავსი კონსტრუქცია, რომელშიც რკინის ღეროების როლს ასრულებს ცელულოზის მიკროფიბრილები, ცემენტისას – პექტინი. ზოგიერთ უჯრედში მიკროფიბრილები განივადაა მიმართული, ზოგში – რგოლურად. ასეთი უჯრედები, შეიძლება, მხოლოდ სიგრძეში გაიწელოს (ტრაქეიდები). ზოგიერთში ისინი სიგრძეზეა განლაგებული. ასეთი უჯრედები ელასტიკურია და განივად იჭიმება, ზოგიერთში კი წარმოქმნის სპირალს (ბამბის თესლის ბოჭკოები).

ზოგჯერ, მეორეულ გარსში მიკროფიბრილები წყვეტილია და წარმოქმნის მხოლოდ ელექტრონული მიკროსკოპით შესამჩნევ არხებს. მათ *პირველად ფოროვან არეს* უწოდებენ, არხებს კი მათში – *პლაზმოდესმურ არხებს*. მათში გაივლის ციტოპლაზმის წვრილი ძაფები – *პლაზმოდესმები*, რომელთა საშუალებით ერთმანეთს მეზობელი უჯრედების პროტოპლასტები უკავშირდება. მეორეული გარსის წარმოქმნისას პირველადი ფოროვანი არის ნაწილში რჩება გაუმსხვილებელი ადგილები, რომელთაც *ფორებს* უწოდებენ.

მცენარეული უჯრედის გარსები დიფერენცირების შედეგად იცვლის თავიანთ ქიმიურ შედგენილობას, რასაც ადგილი აქვს გახევების, *გაკორპების*, *კუტინიზაციის*, *გალორწოვნების* და *მინერალიზაციის* დროს.

გახევებისას გროვდება ლიგნინი, ჯერ – უჯრედშორის ნივთიერებებში, შემდეგ – გარსში ცელულოზის მიკროფიბრილებში. გარსი 2-ჯერ სქელდება. გახევებას განიცდის: მერქნის უჯრედები, გულგულის, თესლისა და ნაყოფების გარსები, გვირგვინიც კი. გახევება, არა მარტო მტკიცეს ხდის გარსს, არამედ,

აგრეთვე შეუღწევადს ხდის წყლისა და მიკრობებისთვის. *გაკორპებისას* მეორეული გარსის შრეებს შორის ჩნდება **სუბერინის შრე**. სრული გაკორპება უჯრედის სიკვდილს იწვევს, რადგან იგი შეუღწევადია წყლისა და გაზებისთვის. გაკორპებას განიცდის ზედაპირული ქსოვილების უჯრედული მემბრანები და ნაჭრილობები ზედაპირები.

კუტინიზაციის დროს უჯრედის გარსზე წარმოიქმნება კუტინის შრე, რომელიც უჯრედს იცავს წყლის ზედმეტი აორთქლებისა და ინფექციის შეჭრისგან. კუტინით, ჩვეულებრივ, დაფარულია უჯრედის ეპიდერმისი.

მინერალიზაციის დროს გარსში გროვდება კაჟმიწა (დიატომებში) ან კალციუმი (ზოგიერთი მცენარის ეპიდერმისზე - ბეწვებში).

თავისებურ ცვლილებას წარმოადგენს *გალორწოვნება*, რომელიც გარსის დაშლას იწვევს. მას ადგილი აქვს ნაყოფებსა და თესლებში დამწიფებისა და აღმოცენებისას. გალორწოვნების არსი იმაში მდგომარეობს, რომ უჯრედისი ან სახამებელი გარდაიქმნება უფრო მაღალმოლეკულურ ნახშირწყლებად - ლორწოდ. სელის თესლის კანის ლორწოს ანალიზმა გვიჩვენა, რომ იგი შეიცავს ცილებს, გალაქტურინის მჟავას და ფერმენტებს (ქსილოზას და გალაქტოზას). გარსისა და მისი ნივთიერებების წარმოქმნა განპირობებულია ენდოპლაზმური ბადის სინთეზური და დიქტიოსომების გამოყოფითი მოქმედებით.

რეზიუმე

ყველა უჯრედი შემოსაზღვრულია მემბრანით, რომელიც ახორციელებს უჯრედის სხვადასხვა ფუნქციას: ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლას, უჯრედის კონტაქტს გარემოსთან, დაცვას, რეცეპციას, ტრანსპორტს და სხვა. მემბრანის ძირითადი

სტრუქტურული კომპონენტებია ცილები და ფოსფოლიპიდები. ლიპიდების ბიშრე განიხილება თხევადი სტრუქტურის სახით, რომელსაც გამსჭვალავს ცილები, რომლებიც მულტიფერმენტული კომპლექსებია და ასრულებს აქტიური გადამტანების, ჰორმონების რეცეპტორებს როლს და ა. შ. ლიპიდების ბიშრე წარმოდგენილია ფოსფოლიპიდებით.

ცხოველური უჯრედის გარსი შედგება გარეთა თხელი და ელასტიკური შრისგან - პლაზმური მემბრანისგან. გარეთა შრე, შედგება ცილისა და ნახშირწყლებისაგან (*გლიკოკალიქსი*). მცენარეული უჯრედის გარსი უჯრედის კედელია. აღმოჩნდა, რომ მცენარეული უჯრედის გარსი, პლაზმურ მემბრანასთან შედარებით, უფრო სქელია. რთული აგებულება აქვს უმაღლეს მცენარეთა უჯრედების გარსებს. მცენარეული უჯრედის კედელი, ძირითადად, შეიცავს ცელულოზას. ცელულოზა გრძელი ბოჭკოებისგან შემდგარი სტრუქტურაა. მისი ბოჭკოები ჩალაგებულია მატრიქსში, რომელიც სხვადასხვა სახის პოლისაქარიდებისა და ცილებისგან შედგება.

შეამოწმე შენი ცოდნა

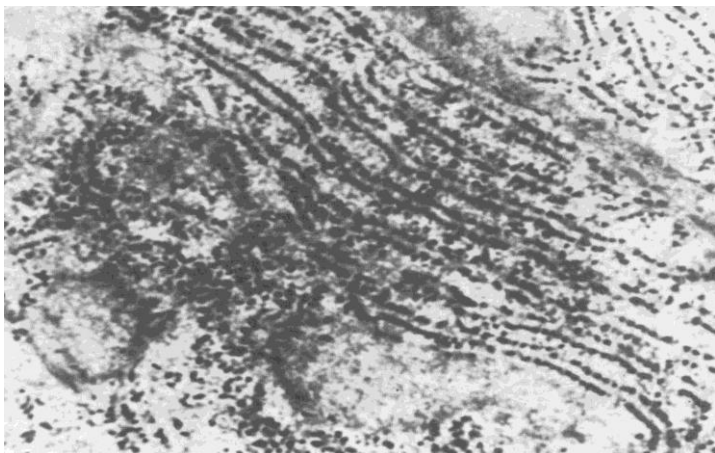
1. როგორია ბიოლოგიური მემბრანის ელექტრონულმიკროსკოპული სტრუქტურა?
2. განიხილე უჯრედული მემბრანის მოდელების არსი.
3. ჩამოთვალე პლაზმური მემბრანის ფუნქციები.
4. დაახასიათე მემბრანის გავლით ნივთიერებათა ტრანსპორტირების გზები.
5. რაში მდგომარეობს დიფუზიისა და მისი სახეების არსი?
6. რაში მდგომარეობს აქტიური ტრანსპორტის არსი?
7. განმარტე უჯრედული ტრანსპორტის გზები - ეგზოციტოზი და ენდოციტოზი.

8. ახსენი მემბრანის საკონტაქტო ფუნქცია.
9. დაახასიათე უჯრედშორისი კავშირის სახეები.
10. რაში მდგომარეობს მცენარეული უჯრედის გარსის აგებულების თავისებურება?
11. რაში მდგომარეობს პლაზმოლიზისა და დეპლაზმოლიზის არსი?
12. რით განსხვავდება უჯრედის მეორეული გარსი პირველადისგან?
13. ახსენი გახევების არსი. მოიყვანე შესაბამისი მაგალითები.
14. ახსენი გაკორპების არსი. მოიყვანე შესაბამისი მაგალითები.
15. რაში მდგომარეობს კუტინიზაციის არსი? მოიყვანე შესაბამისი მაგალითები.
16. რაში მდგომარეობს გალორწოვნების არსი? მოიყვანე შესაბამისი მაგალითები.
17. რაში მდგომარეობს მინერალიზაციის არსი? მოიყვანე შესაბამისი მაგალითები.

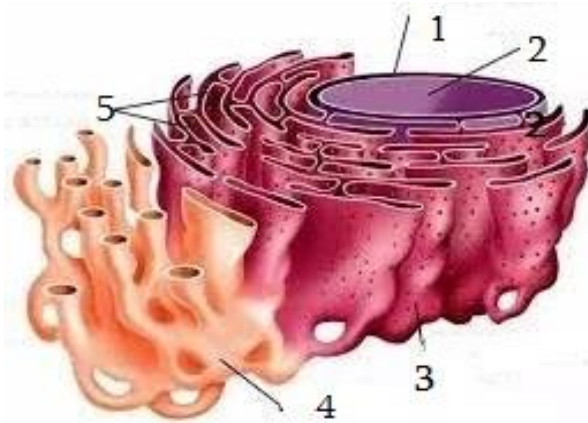
3.5. ენდოპლაზმური ბადე. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქციები

ენდოპლაზმური ბადე ანუ ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ყველა ეუკარიოტული უჯრედის შემადგენელი ორგანო-იდია და უჯრედის მოცულობის დაახლოებით 12%-ს იკავებს. ეს ლაბირინთული ერთმემბრანიანი სტრუქტურა, ძირითადად, მდებარეობს უჯრედის ბირთვთან ახლოს. ის აღმოჩენილი იქნა 1945 წელს ელექტრონული მიკროსკოპისა და ფრაქციული ცენტრიფუგირების მეთოდით კ. პორტერის, ა. კლოდის, ე.

ფულმანის მიერ (ფიბრობლასტების შესწავლისას *in vitro* კულტურაში). ენდოპლაზმური ბადე წარმოადგენს სამშრიანი მემბრანით შემოსაზღვრული დაქსაქსული არხების, ვაკუოლებისა და ცისტერნების რთულ სისტემას, რომლის მემბრანასაც ისეთივე ტიპური სამშრიანი სტრუქტურა აქვს, როგორც უჯრედულ მემბრანას (სურ. 57; 58). არხების ფორმა სხვადასხვაგვარია. მიკროფოტოგრაფიებზე მათ განივ ჭრილში შეიძლება შევნიშნოთ მრგვალი (250-500Å დიამეტრის), წაგრძელებული ან ვიწრო გაგანიერებანი - ცისტერნები და ბუმბუკები.



სურ. 57. ენდოპლაზმური ბადე (ელექტრონულმიკროსკოპული ფოტო).



სურ. 58. ენდოპლაზმური ბადის სივრცობრივი სტრუქტურის სქემა. 1- ბირთვის გარსი; 2- ბირთვი; 3- გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე; 4- გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 5- რიბოსომები.

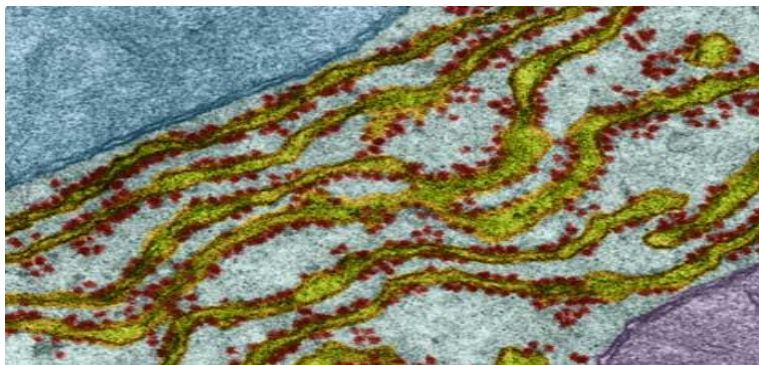
ენდოპლაზმური ბადის კომპონენტების ფორმა არამუდმივია და იცვლება ფუნქციურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით, როგორც ერთსა და იმავე უჯრედში, ასევე, სხვადასხვა ორგანოსა და ქსოვილის უჯრედებში (მაგალითად, არხების უწყვეტი სისტემა შეიძლება, შეიცვალოს განკერძოებული ბუშტუკებით და სხვა).

განსხვავებულია უჯრედებში ენდოპლაზმური ბადის განვითარების ხარისხიც. ყველაზე მაღალგანვითარებულია ინტენსიური ცილოვანი ცვლის სეკრეტორული უჯრედებისთვის. ენდოპლაზმური ბადე სუსტადაა განვითარებული თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვან უჯრედებში, სპერმატოციტებში. ენდოპლაზმური ბადის განვითარების ხარისხი დამოკიდებულია, აგრეთვე, უჯრედის დიფერენცირების ხარისხზე. დიფერენცირებულ უჯრედებში ენდოპლაზმური ბადე სუსტადაა განვითარებული. მაგალითად, ასეა ცხიმოვანი ჯირკვლების ახალგაზრდა უჯრედებში, რომლებიც ინტენსიურად იყოფა,

ხოლო მომწიფებულ უჯრედებში იგი მკვეთრადაა გამოხატული.

მიუხედავად იმისა, რომ მცენარეთა და ცხოველთა უჯრედებში ენდოპლაზმურ ბადეს აქვს მსგავსი აგებულება (მიკროორგანიზმებში არაა აღმოჩენილი, ნაპოვნია მხოლოდ არხების სისტემა; არ აღინიშნება მომწიფებულ ერთთროციტებში, ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების უჯრედებში), სხვადასხვა უჯრედში ისინი მეტ-ნაკლებად განსხვავდება ერთმანეთისგან. მაგალითად, ღვიძლის უჯრედები პარალელურად განლაგებული ბუშტუკებისა და ცისტერნებისაგან შედგება, კუნთოვან უჯრედებში თხელი არხები მჭიდროდაა დაკავშირებული მიოფიბრილებთან და სხვა. ენდოპლაზმური ბადე, ჩვეულებრივ, მთელ ჰიალოპლაზმას იკავებს, მაგრამ მეტწილად, ბირთვის ირგვლივ გვხვდება.

არჩევენ ორი სახის ენდოპლაზმურ ბადეს: **მარცვლოვანს** ანუ **გრანულოვანს** (ხორკლიანს) და **უმარცვლოს** ანუ **აგრანულოვანს** (გლუვს). მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე შედგება მსხვილი ცისტერნებისაგან და ბუშტუკებისაგან, რომელთა გარე ზედაპირზე განლაგებულია მომრგვალო, მკვრივი გრანულები (100-350 Å-მდე დიამეტრის, რომელიც 50% რნმ-ს შეიცავს). ეს **რიბოსომები**ა. ასეთი ენდოპლაზმური ბადე ახასიათებს, მაგალითად, უჯრედს, რომელშიც ცილის ინტენსიური ბიოსინთეზი მიმდინარეობს (სურ. 59).



სურ. 59. გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე.

ეუკარიოტულ უჯრედში გვხვდება ორივე ტიპის ენდოპლაზმური ბადე, მაგრამ მათი განვითარების ხარისხი დაკავშირებულია უჯრედის ფუნქციურ აქტივობასთან, მაგალითად, უჯრედებში, რომლებიც ასინთეზებს სეკრეტორულ ფერმენტებს (მაგალითად ღვიძლის უჯრედები) და დამშლელ ფერმენტებს (საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის უჯრედები) უკეთაა განვითარებული მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადე. მეორე მხრივ, სტეროიდული ჰორმონების მასინთეზებელ უჯრედებში კი, პირიქით, კარგადაა განვითარებული უმარცვლო ენდოპლაზმური ბადე. მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეს აქვს ბრტყელი ფირფიტისებური ფორმა, ხოლო გლუვს - მილაკოვანი. მიუხედავად მორფოლოგიური სხვაობისა მათ შორის, ისინი არაა ერთმანეთისგან იზოლირებული ორგანელები. ელექტრონულმა მიკროსკოპირებამ აჩვენა, რომ მათი არხები ერთმანეთში მონაცვლეობით გადადის. შესაბამისად, მათში მოთავსებულ ნივთიერებებს თავისუფლად შეუძლია ერთმანეთში მიმოცვლა.

გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზებული სეკრეტორული ცილების უმეტესობა გლიკოპროტეინებია. სეკრე-

ტორული ცილის წარმოქმნის შემდეგ ენდოპლაზმური ბადის მემბრანა მას ინახავს თავისუფალ რიბოსომაზე სინთეზებული და ციტოზოლში დარჩენილი ცილისაგან გამოყოფილად.

გარდა აღნიშნულისა, გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე იზრდება მასზე მემბრანული ცილებისა და ლიპიდების დამატებით. მემბრანული ცილების პოლიპეპტიდური ნაერთები, რომლებიც წარმოიქმნება რიბოსომებში, თავსდება ენდოპლაზმურ ბადეში. ენდოპლაზმური ბადე თვითონ ქმნის მის **საკუთარ მემბრანულ ფოსფოლიპიდებს**. ცნობილია, რომ გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე მონაწილეობს, აგრეთვე, **სეკრეტორული ცილების საწყის გლიკოზირებაში**.

ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაში ჩაშენებული ფერმენტები ფოსფოლიპიდებს ასინთეზირებენ ციტოზოლში არსებული მისი შემადგენელი კომპონენტებისაგან. ენდოპლაზმური ბადის მემბრანა ფართოვდება და სატრანსპორტო ვეზიკულების ფორმით გადაეცემა ენდომემბრანული სისტემის სხვა კომპონენტებს.

გლუვი ენდოპლაზმური ბადე, მეტწილად, შეიცავს 500-1000 Å დიამეტრის არხებს, მას არ აქვს ცისტერნები. მათ ზედაპირზე არაა რიბოსომები. ასეთი ენდოპლაზმური ბადე არის ისეთ უჯრედებში, სადაც მეტწილად, ცხიმმაგვარი ნივთიერებები და ნახშირწყლები სინთეზდება (ღვიძლის უჯრედები, სხვადასხვა სახის ეპითელი, მცენარეთა თესლები და სხვა).

ამრიგად, უჯრედში გვხვდება ორივე სახის ენდოპლაზმური ბადე, მაგრამ მათი თანაფარდობა სხვადასხვაა უჯრედის ფუნქციიდან გამომდინარე.

ქიმიური შედგენილობისა და მოლეკულური ორგანიზაციის მიხედვით, ენდოპლაზმური ბადის მემბრანის შედგენილობაში, უჯრედული მემბრანის მსგავსად, შედის ლიპოპრო-

ტეინების კომპლექსი, რომელშიც ლიპიდების უმეტესობაა. მათ შორის ნახევარზე მეტი ფოსფოლიპიდებია (ლეციტინი, კეფალინი). ცილების უმეტესობა ფერმენტებია, რაც კიდევ ერთხელ მიუთითებს მათ უმნიშვნელოვანეს როლზე.

გლუვი ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებში ჩაშენებული ფერმენტების მეშვეობით გარდაიქმნება ნახშირწყლები, სინთეზდება სხვადასხვა ფოსფოლიპიდი, ცხიმოვანი მჟავები და სტეროიდები.

ცხოველურ უჯრედებში გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზებულ სტეროიდებს შორის არის ხერხემლიანთა სასქესო ჰორმონები და თირკმელზედა ჯირკვლის მიერ სინთეზირებული სტეროიდები. უჯრედები, რომლებშიც ხდება აღნიშნული ჰორმონების სინთეზი და გამოყოფა, მაგალითად, სათესლეებსა და საკვერცხეებში, მდიდარია ენდოპლაზმური ბადით. აღნიშნულ უჯრედებში გლუვი ენდოპლაზმური ბადე განვითარების მაღალ საფეხურს აღწევს. ამასთან, ამ უჯრედებში გლუვი ენდოპლაზმური ბადე კარგადაა განვითარებული.

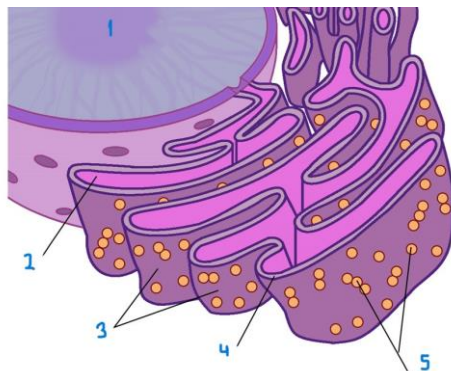
ღვიძლის უჯრედებში გლუვი ენდოპლაზმური ბადე შეიცავს დეტოქსიკაციურ ფერმენტებს, რომელთა მეშვეობითაც გაუვნებელოვდება ხდება უჯრედში ქიმიური გარდაქმნების დროს წარმოქმნილი ტოქსიკური ნივთიერებები, აგრეთვე სხვადასხვა ეგზოტოქსინი (წყალში გახსნა და შემდეგ კი თირკმელზედით გამოდევნა). ღვიძლშივე მიმდინარეობს მედიკამენტების საბოლოო მეტაბოლიზმი.

უჯრედის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის მნიშვნელოვანია გლუვი ენდოპლაზმური ბადის როლი კალციუმის იონის ნორმალური კონცენტრაციის შენარჩუნებაში უჯრედის შიგნით. გლუვი ენდოპლაზმური ბადე კალციუმის „დეპოს“ როლს ასრულებს. ჭარბი კალციუმი გლუვ ენდოპლაზმურ

ბადეში იხსნება და დეკონირდება. აქედან იგი დიფუზიის გზით გადადის ციტოზოლში, რაც ენდოპლაზმური ბადის მემბრანებში ჩაშენებული Ca^{++} -ატფ-აზით ხდება კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგო მიმართულებით. ეს ფერმენტი გლუვი ენდოპლაზმური ბადის მთელი მემბრანული ცილების 90%-ს შეადგენს. კალციუმი გავლენას ახდენს ფერმენტების აქტივობაზე, კუნთის შეკუმშვაზე, ანტიგენების მოქმედებაზე და სხვა პროცესებზე.

ამრიგად, ენდოპლაზმური ბადის ფუნქცია მრავალფეროვანია. მიუხედავად იმისა, რომ გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე ხდება ცილის სინთეზი, გლუვზე კი - ნახშირწყლებისა და ლიპიდების, უშუალოდ ენდოპლაზმური ბადის ფუნქცია ზოგადია. მისი არხების სივრცეებში, ბუშტუკებში, ცისტერნებში სინთეზებული ნივთიერებები მარცვლების ან უფრო მსხვილი კონგლომერატების სახით, შემდეგ კი ენდოპლაზმური ბადის არხებით - ტრანსპორტირდება უჯრედის სხვადასხვა ნაწილში, განსაკუთრებით, გოლჯის აპარატისკენ, ან გამოეყოფიან მათ ბუშტუკების (ვაკუოლების) სახით.

ენდოპლაზმური ბადის არხები მონაწილეობს, აგრეთვე, უჯრედში გარედან სხვადასხვა ნივთიერების შეღწევაში. ენდოპლაზმური ბადე დაკავშირებულია უჯრედის გარსთან და ვაკუოლთან, ასევე, ბირთვის გარსთანაც. ზოგჯერ უკავშირდება მიტოქონდრიებსაც (სურ. 60).



სურ. 60. კავშირი ენდოპლაზმურ ბადესა და ბირთვის შორის.
1 - ბირთვი; 2 - არხი; 3 - ცისტერნა; 4 - მემბრანა; 5 - რიბოსომა.

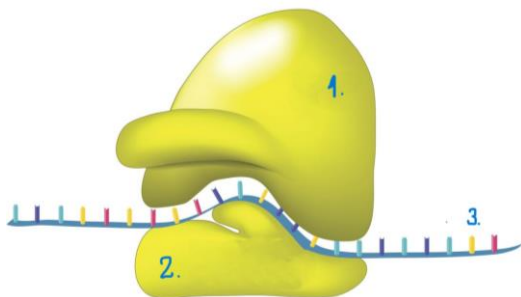
ერთიანი აზრი უჯრედში ენდოპლაზმური ბადის განახლებასთან დაკავშირებით არ არსებობს. უჯრედის გარე პლაზმური მემბრანის განვითარებისა და, ნაწილობრივ, პინოციტოზური ბუშტუკების ხარჯზე, რომლებიც საბოლოო ჯამში, არხებსა და ცისტერნებს უერთდება და ივსება ენდოპლაზმური ბადის მემბრანები.

ვარაუდობენ, რომ ენდოპლაზმური ბადე შეიძლება, წარმოიქმნას ბირთვული მემბრანის ხარჯზე, რომელთანაც ის მჭიდრო კავშირშია. აღნიშნული მოსაზრება დაამტკიცეს ხორბლის გალივებული ენდოსპერმის უჯრედებზე. გარდა იმ მოსაზრებისა, რომ ენდოპლაზმური ბადის ახალი უბნები სხვა ორგანოიდების მემბრანული სტრუქტურებიდან წარმოიქმნება, არის სხვა განსხვავებული მოსაზრებაც, რომ იგი წარმოადგენს დამოუკიდებელ სისტემას, რომელიც უჯრედიდან უჯრედს დაყოფის გზით გადაეცემა. ამასთან, არის მონაცემები იმის შესახებ, რომ ახალი გამონაზარდები უკვე არსებულ არხებზეც ხდება. ზოგი მკვლევარი ენდოპლაზმური ბადის წარმოშობაში მთავარ როლს მიტოქონდრიებს ანიჭებს, ზოგიც კი – უჯრედის გარსს.

3.6. რიბოსომები. ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქცია

რიბოსომები აღმოჩენილი იქნა პალადის მიერ 1953 წელს. რიბოსომები თითქმის სფერული ფორმის წვრილი ორგანელებია, რომლებიც, მეტწილად, ციტოპლაზმაშია განლაგებული ენდოპლაზმური ბადის არხებზე. რიბოსომები არის ბირთვშიც, მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებშიც, ასევე, ციტოპლაზმაში თავისუფალი რიბოსომების სახით. გვხვდება ყველა ცოცხალ უჯრედში (როგორც პროკარიოტულ, ასევე, ეუკარიოტულ უჯრედებში). რიბოსომები, ციტოპლაზმის სხვა ორგანელებისგან განსხვავებით, არაა შემოსაზღვრული მემბრანით ანუ რობოსომა უმემბრანო ორგანოიდია. მისი აგებულება, თითქმის, ყველგან ერთნაირია, თუმცა, დალექვის მუდმივის მიხედვით, განასხვავებენ ორი სახის რიბოსომას: 1) ბაქტერიულს და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების და 2) ყველა ცხოველისა და უმაღლეს მცენარეთა რიბოსომები. ბაქტერიული რიბოსომები, ძირითადად, ნაწლავის ჩხირშია (*E.coli*) შესწავლილი, საშუალოდ აქვს დაახლოებით $200 \text{ \AA}$ დიამეტრი, მოლეკულის მასა დაახლოებით 3000000 -ია. ცხოველთა და უმაღლეს მცენარეთა რიბოსომა შედარებით უფრო მსხვილია, დიამეტრი, დაახლოებით $250 \text{ \AA}$ -ია, მოლეკულის მასა კი - 5000000 -მდე. ბაქტერიული რიბოსომის სედიმენტაციის (დალექვის) მუდმივა 70 S -ია (სვედბერგი), უმაღლეს მცენარეთა და ცხოველთა კი - 80 S (დალექვის სიდიდე დამოკიდებულია ნაწილაკის ფორმაზე, ხვედრით წონაზე). საინტერესოა ის ფაქტი, რომ ეუკარიოტულ უჯრედში არსებულ ქლოროპლასტებში და მიტოქონდრიებში არის 70 S რიბოსომები (ე.ი. ისინი ბაქტერიული წარმოშობისაა), მათ ციტოპლაზმაში კი მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე და, ასევე, თავისუფალი სახით გვხვდება 80 S რიბოსომები.

თითოეული რიბოსომა 2 ნაწილისგან – დიდი და მცირე სუბერთეულისაგან შედგება. ბაქტერიული რიბოსომა – 50 S და 30S სუბერთეულისაგან, ცხოველური კი – 60S და 40S სუბერთეულებისგან შედგება. დიდი სუბერთეული სფერულია ან ქვებისმაგვარი. გადაკვეთილ ზედაპირზე მას ეხება მცირე სუბერთეული, რომელსაც ქვების სახურავის ფორმა აქვს (სურ. 61). მათ შორის კავშირი მყარდება მხოლოდ Mg-ის ატომის საკმარისი რაოდენობის შემთხვევაში.



სურ. 61. რიბოსომის სქემა. 1- დიდი სუბერთეული; 2- მცირე სუბერთეული; 3- ი-რნმ.

ნორმის შემთხვევაში თითოეული რიბოსომა შეიცავს დაახლოებით 2000 ატომ Mg-ს, რაც მისი მშრალი წონის დაახლოებით, 1,2-1,5%-ს შეადგენს. თუ მისგან ხელოვნურად გამოვიტანთ Mg-ის ატომს, რიბოსომა მაშინვე იშლება ორ სუბერთეულად. თავისი მუშაობის პერიოდში რიბოსომები ხან იშლებიან სუბერთეულებად, ხან ისევ უკავშირდებიან ერთმანეთს.

ქიმიურად რიბოსომა შეიცავს რიბონუკლეოპროტეინებს – რიბოსომულ რნმ-ს და მასთან დაკავშირებულ სტრუქტურულ რიბოსომულ ცილებს. 80 S რიბოსომაში თანაბრადაა წარმოდგენილი რნმ და ცილები, 70 S-ში ცილები დაახლოებით 37%-

მდეა, დანარჩენი წილი კი რნმ-ის მოლეკულაზე მოდის. თითოეულ სუბერთეულში გვხვდება რნმ-ის მოლეკულის ერთი გრძელი უწყვეტი ჯაჭვი. მცირე სუბერთეულში კი მისი სიგრძე 2-ჯერ ნაკლებია დიდთან შედარებით. რიბოსომებში დაახლოებით 20-35 სხვადასხვა სახის ცილაა. დიდ სუბერთეულში ცილები სხვაა, პატარაში - სხვა.

რიბოსომები შეიცავს დიდი რაოდენობით წყალს, რომლის ნახევარი დაკავშირებულია, ნახევარი კი თავისუფალი სახით გვხვდება.

მიუხედავად იმისა, რომ მორფოლოგიურად და ქიმიურად რიბოსომები ერთმანეთის მსგავსია, მათ შორის განსხვავებაა ცილების ხარისხის მიხედვით.

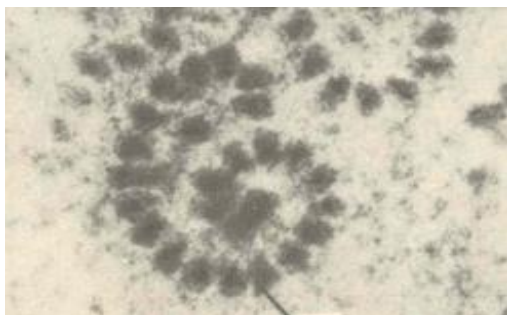
რიბოსომები წარმოიშობა ბირთვაკში. დნმ-ას სპეციალურ ნაწილებზე სინთეზირდება რ-რნმ, შემდეგ რამდენიმე სტადიად, რნმ-ას მოლეკულებისა და რიბოსომული ცილებისაგან წარმოიქმნება ჯერ სუბერთეულები, მერე - მთელი რიბოსომა.

რიბოსომებს სწავლობენ ფიქსირებულ უჯრედებში, ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით, აგრეთვე ცენტრიფუგირების გზით გამოყოფილს. მას სწავლობენ სხვადასხვა ბიოქიმიური მეთოდით. შესაძლო გახდა, აგრეთვე, ცოცხალი, გამოყოფილი რიბოსომების მუშაობის შესწავლაც უჯრედგარე არეში.

რიბოსომები, მეტწილად, მჟავა ბუნებას ავლენს, რადგანაც ნუკლეოტიდები, რომლებიც უარყოფით მუხტს ატარებს, მეტია ცილის დადებით მუხტთან შედარებით, რაც ვერ ანეიტრალებს მათ. ამიტომაც, ისინი იერთებს კათიონებს და იოლად იღებება.

ცილები, რომლებიც რიბოსომებში გვხვდება და ცილები, რომლებიც რიბოსომებს ქმნის, ერთმანეთისგან განსხვავდება.

დადგენილია, რომ რიბოსომული რნმ ცილის სინთეზში უშუალოდ არ მონაწილეობს. უკანასკნელ პერიოდში ამერიკელი მეცნიერები გამოთქვამენ ვარაუდს, რომ რიბოსომული რნმ-ას ფუნქცია მდგომარეობს აქ შექმნილი ცილების ლოკალიზაციაში. **რიბოსომის ფუნქციაა ცილის სინთეზი**. ამ დროს რამდენიმე რიბოსომა აეწყობა ი-რნმ-ზე და წარმოქმნის, ე.წ. **პოლისომა**. ეს აღნიშნული რიბოსომის ნორმალური მუშა მდგომარეობაა (სურ. 62).



ა



ბ

სურ. 62. პოლისომა. ა-ელექტრონული მიკროფოტო; ბ-სქემა.

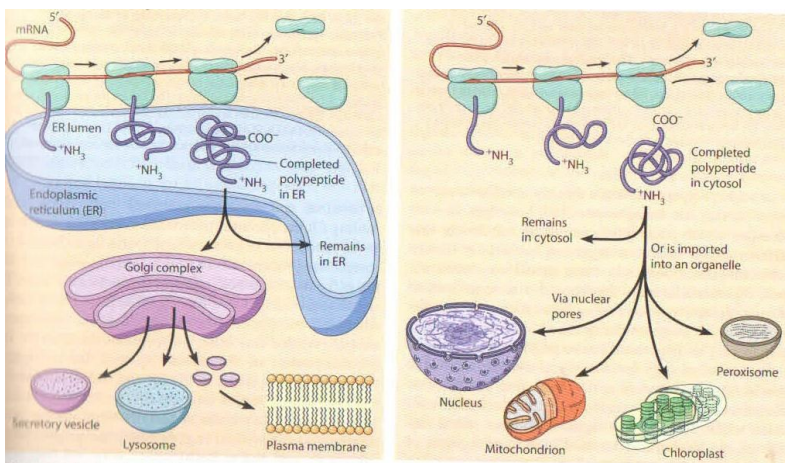
მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე მოთავსებული, ციტოზოლში თავისუფალ მდგომარეობაში მყოფი, მიტოქონდრიულ და ქლოროპლასტური რიბოსომები ასინთეზებს სპეციფიკურ ცილებს. ციტოპლაზმაში ცილის სინთეზი ორ ადგილას ხდება - თავისუფალ რიბოსომებში ციტოზოლში და ბმულ რიბოსომებ-

ში ენდოპლაზმურ ბადეზე ან ბირთვის გარსის გარეთა მხარეზე.

ენდოპლაზმურ ბადეზე განლაგებული პოლისომები მონაწილეობს საექსპორტო ცილების აგებაში, აქ ხდება ცილების სინთეზი შიდამემბრანული სისტემებისთვის. ისინი გადაიტანება ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაზე ტრანსლაციისათვის ან ენდოპლაზმური ბადის არხებით ტრანსპორტირდება ციტოპლაზმის სხვადასხვა კომპონენტში (გოლჯის კომპლექსი, სეკრეციული ბუშტუკები, ლიზოსომები, პლაზმური მემბრანაში - ეს ენდოპლაზმური ბადის მემბრანების ინტეგრალური ცილებია) (სურ. 63, ა).

თავისუფალ ციტოზოლში დარჩენილი პოლისომის მიერ სინთეზებული პოლიპეპტიდი სინთეზირების შემდეგ თავისუფლდება რა რიბოსომებიდან, რჩება ციტოზოლში ან პოსტტრანსლაციური იმპორტისათვის ტრანსპორტირდება შესაბამის ორგანელში: ბირთვში, მიტოქონდრიებში, ქლოროპლასტებში, პეროქსისომაში პოსტტრანსლაციური გამოყენებისათვის. აქვე სინთეზდება აქტინისა და ტუბულინის მოლეკულები (სურ. 63, ბ).

რიბოსომები ყველაზე მრავალრიცხოვანი ორგანელაა უჯრედში. პროკარიოტულ უჯრედებში, ჩვეულებრივ, გვხვდება ათასობით რიბოსომა, მაშინ, როცა მათი რაოდენობა ეუკარიოტებში ათასიდან მილიონამდეა. ამასთან, მათი რაოდენობა დაკავშირებულია უჯრედის ცხოველქმედებასთან. იმ უჯრედებში, სადაც ცილის სინთეზი აქტიურად მიმდინარეობს, შესაბამისად, რიბოსომების რაოდენობაც მეტია. მაგალითად, კუჭქვეშა ჯირკვლის უჯრედებში, რომლებშიც რამდენიმე მილიონი რიბოსომაა. შესაბამისად, ცილის აქტიურად მასინთეზებელ უჯრედებში მომატებულია, ასევე, ბირთვაკვების რიცხვიც.



ა.

ბ.

სურ. 63. ა-ცილის სინთეზის სქემა ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაზე; ბ- ცილის სინთეზის სქემა თავისუფალ ციტოზოლში.

როგორც აღნიშნული იყო, რიბოსომები გვხვდება ციტოპლაზმის ორგანელებშიც, კერძოდ, მიტოქონდრიებსა და ქლოროპლასტებში, სადაც მათი ფუნქცია ორგანელ-სპეციფიკური ცილების სინთეზია. თუმცა, მიტოქონდრიებისა და ქლოროპლასტების რიბოსომები ბაქტერიებისა და ციანობაქტერიების რიბოსომის მსგავსია, რაც კიდევ ერთხელ მიუთითებს ამ ორგანელების ენდოსიმბიონტურ წარმოშობაზე.

2009 წლისთვის მეცნიერებმა E.Coli-ის უჯრედიდან წარმატებით გამოყვეს 55 რიბოსომული ცილა და სამი რ-რნმ.

რეზიუმე

ენდოპლაზმური ბადე ეუკარიოტული უჯრედის ორგანოიდია. ის, მეტწილად, ბირთვთან ახლოს მდებარეობს. არჩევენ ორი სახის ენდოპლაზმურ ბადეს: მარცვლოვანს და გლუვს. მარცვლოვანი ენდოპლაზმური ბადის გარე ზედაპირზე განლა-

გებულია რიბოსომები. გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე ხდება ცილების სინთეზი, გლუვზე კი - ნახშირწყლებისა და ლიპიდების სინთეზი. მის არხებში გვხვდება სინთეზებულ ნივთიერებათა დაგროვება მარცვლების სახით, შემდეგ კი ენდოპლაზმური ბადის არხებით ისინი ტრანსპორტირდება უჯრედის სხვადასხვა ნაწილში, განსაკუთრებით, გოლჯის აპარატისკენ. რიბოსომები გვხვდება ყველა ცოცხალ უჯრედში. ისინი არაა შემოსაზღვრული მემბრანით. განასხვავებენ 2 სახის რიბოსომას: 1) ბაქტერიულს და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეების და 2) ყველა ცხოველისა და უმაღლეს მცენარეთა რიბოსომებს. ბაქტერიული რიბოსომის სედიმენტაციის მუდმივა 70 S-ია, უმაღლეს მცენარეთა და ცხოველთა კი – 80 S. თითოეული რიბოსომა 2 სუბერთეულისგან შედგება. რიბოსომა შეიცავს რ-რნმ-ს და მასთან დაკავშირებულ რიბოსომულ ცილებს. რიბოსომები წარმოიშობა ბირთვაკში. რიბოსომის ფუნქციაა ცილის სინთეზი. ისინი ყველაზე მრავალრიცხოვანი ორგანოიდია უჯრედში. გვხვდება მიტოქონდრიებშიც და ქლოროპლასტებშიც.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. როგორია ენდოპლაზმური ბადის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია?
2. რაში მდგომარეობს განსხვავება გლუვ და გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეებს შორის?
3. ჩამოაყალიბე ენდოპლაზმური ბადის ზოგადი ფუნქცია.
4. დაახასიათე პროცესები, რომლებიც ხორციელდება ენდოპლაზმურ ბადეზე.
5. რა შეგიძლია თქვა უჯრედში ენდოპლაზმური ბადის განახლებასთან დაკავშირებით?

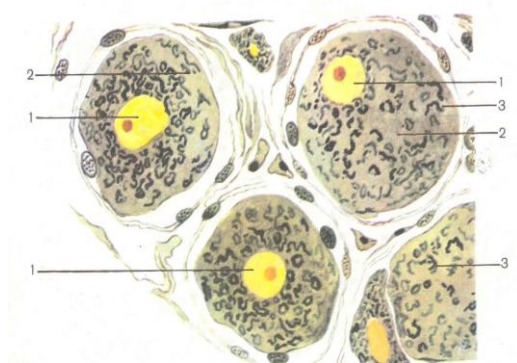
6. რა განაპირობებს ედოპლაზმური ბადის ხორკლიანობას?
7. აღწერე რიბოსომის ორგანიზაცია.
8. რა როლს ასრულებს რიბოსომაში Mg-ის ატომი?
9. როგორია რიბოსომის ქიმიური შედგენილობა?
10. სად და როგორ წარმოიქმნება რიბოსომა?
11. რაში მდგომარეობს რიბოსომის ფუნქცია?
12. რომელი სახის ცილები სინთეზდება ენდოპლაზმური ბადის მემბრანაზე?
13. რომელი სახის ცილები სინთეზდება თავისუფალ ციტოზოლში?

3.7. გოლჯის კომპლექსი. სტრუქტურული და ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია. ფუნქციები.

გოლჯის კომპლექსი 1898 წელს აღმოაჩინა იტალიელმა მეცნიერმა კამილო გოლჯიმ (სურ. 64) ბადისებური სტრუქტურების სახით ნეირონის ციტოპლაზმაში - სპეციალური შეღებვის შემდეგ (AgNO_3 -ით იმპრეგნაციის გზით) (სურ. 65). მალე მსგავსი სტრუქტურები აღმოჩენილი იქნა სხვადასხვა სახის ცხოველთა უჯრედში და მას აღმომჩენის საპატივცემულოდ *გოლჯის აპარატი* ეწოდა. იგი, მეტწილად, ბირთვთან ახლოს მდებარეობს და მისი ბადის ელემენტები უჯრედული ცენტრის ირგვლივაა განლაგებული.



სურ. 64. კამილო გოლჯი (1843-1926).

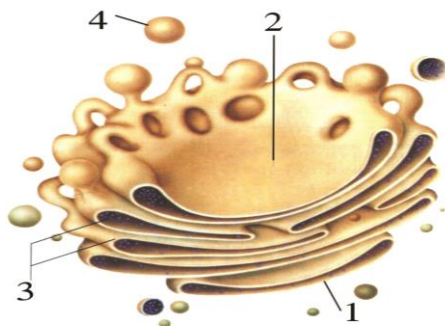


სურ. 65. გოლჯის აპარატი სპინალური განგლიის ნერვულ უჯრედებში. 1- ბირთვი ბირთვაკით; 2- ციტოპლაზმა; 3- უჯრედშიგა ბადებრივი აპარატი (გოლჯის აპარატი).

სხვადასხვა ორგანიზმის უჯრედებში გოლჯის აპარატს განსხვავებული მორფოლოგიური აგებულება აქვს. უხერხემლო ცხოველთა უჯრედებში მას დიფუზური ხასიათი აქვს. უხერხემლო ცხოველებში, *უმარტივესებში* და *მცენარეულ უჯრედებში* გოლჯის აპარატი წარმოდგენილია ცისტერნების სახით, რომელიც ვაკუოლებს მცირე რაოდენობით შეიცავს.

ისინი ციტოპლაზმაში გვხვდება ცალ-ცალკე განლაგებული ელემენტების სახით: ჩხირების, მარცვლების, ნახევარმთვარი-სებური ფორმით და სხვა. მათ **დიქტიოსომებს** უწოდებენ.

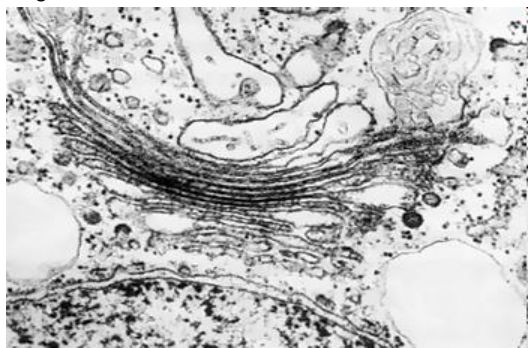
ხერხემლიან ცხოველთა უჯრედებში გოლჯის კომპლექსი მემბრანებით შემოსაზღვრული ბრტყელი ცისტერნებისაგან შედგება, რომლებიც მრავალ წვრილ მილაკად იტოტება. ცისტერნების ნაპირები, გარკვეულწილად, ამოზნექილია. კომპლექსის ამოზნექილ ზედაპირს - გარეთას ანუ **cis ზედაპირს** (ლათ. Cis - ამ მხარეს), ჩაზნექილს კი - შიგნითას ანუ **trans-ზედაპირს** (ლათ. Trans - გან, გავლით) უწოდებენ (სურ. 66).



სურ. 66. 1- ცის-ზედაპირი; 2 - ტრანს-ზედაპირი;
3 - ცისტერნები; 4 - სეკრეტორული ბუშტუკები.

დიფუზურ და ბადისებურ გოლჯის აპარატს შორის პრინციპული განსხვავება არ არსებობს. გვხვდება უჯრედები, სადაც ისინი ერთმანეთს მონაცვლეობენ. ელექტრონულ მიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა დაადგინა, რომ მათ აგებულების ერთიანი სქემა ახასიათებს. ხერხემლიანთა გოლჯის აპარატი ანუ **უჯრედშიგა ბადისებრი აპარატი** შედგება: 1) 150 Å-ის ტოლი დიამეტრის სანათურის მქონე ცისტერნებისაგან, რომელთა ბოლოები 500 Å-მდე ფართოვდება; 2) ვაკუოლებისგან, რომლე-

ბიც, როგორც ჩანს, ცისტერნების ბოლოების გაფართოების შედეგად წარმოიქმნება და 3) 300-600 Å-ის დიამეტრის მქონე ბუშტუკებისაგან. სამივე ელემენტის კედლები სამშრიანი მემბრანისგანაა აგებული (სურ. 67). სამივე მათგანი დიფერენცირებულ უჯრედებში (მაგალითად, ჯირკვლოვან უჯრედებში) გვხვდება. ამასთან, გოლჯის აპარატი არის ყველა უჯრედში, გარდა სპერმატოზოიდისა და სისხლის უჯრედისა. არადიფერენცირებულ, ემბრიონულ უჯრედებში კი გვხვდება ცალკეული ელემენტების – ბუშტუკების ან ცისტერნების სახით. ენდოპლაზმური ბადისგან განსხვავებით, მასზე არაა განლაგებული რიბოსომები.

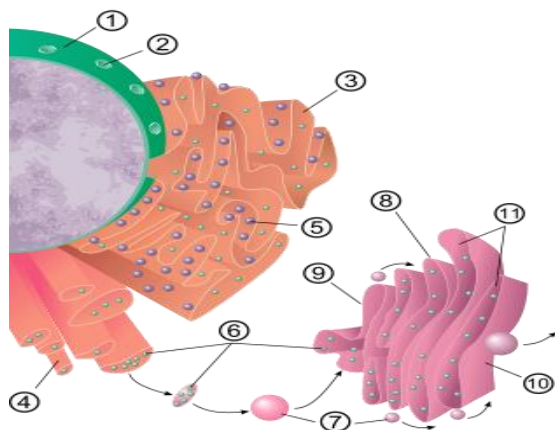


სურ. 67. უჯრედშიგა ბადებრივი (გოლჯის) აპარატი თავის წვრილი ნაწლავის ხაოს ეპითელის უჯრედებში.

გოლჯის აპარატი ქიმიურად ფრაქციული ცენტრიფუგირებით იქნა შესწავლილი. დადგენილი იქნა, რომ იგი შეიცავს ცილებს, ლიპიდებსა და ფოსფოლიპიდებს. გოლჯის კომპლექსში ჩაედინება უჯრედის ცხოველქმედების პროდუქტები - ცილები, ლიპიდები, ნახშირწყლები. ეს პროდუქტები ან გამოდის უჯრედიდან, ან ხმარდება უჯრედს. მაგ., კუჭქვეშა ჯირკვლის (პანკრეასის) საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები გოლჯის

კომპლექსიდან სპეციალური სადინარით გადადის თორმეტ-გოჯა ნაწლავში. ეს ფერმენტები, რომლებიც სინთეზებულია ენდოპლაზმურ ბადეზე, იფუთება გოლჯის აპარატში - სეკრეტორულ ვეზიკულებში, რომლებიც გოლჯის აპარატიდან მიგრირებს პლაზმური მემბრანისკენ, ერწყმის მას და შიგთავსს უჯრედიდან გადმოღერის ეგზოციტოზის გზით.

გამოკვლევებით დადგენილი იქნა, რომ გოლჯის აპარატის ფუნქცია დაკავშირებულია უკვე მზა ან თითქმის მზა ნივთიერებების *გამოყოფასა* (ეგზოციტოზით) და *დაგროვებასთან* (სეკრეციის დროს) ან უჯრედის მიერ გარედან შემოსული ნივთიერებების (რეზორბციის გზით) დაგროვებასთან. დადგენილი იქნა, რომ გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზირებული ცილები გადადის გოლჯის აპარატის მემბრანებში, მას შემოეხვევა ბადის მემბრანა, შეიფუთება და გამოიყოფა *სეკრეტორული* ბუშტუკების (ვეზიკულების) სახით. შემდეგ კი ეს ბუშტუკი ჩაერთვება გოლჯის აპარატის ცისტერნის შემადგენლობაში და მას ვაკუოლის სახით გამოეყოფა ეგზოციტოზის გზით (სურ. 68). აქ ხდება სეკრეტორული გრანულების ფორმირება, გლიკოზირება, ცილების გლიკოზირება, სულფატირება, სეკრეტორული სტეროიდული ჰორმონების სინთეზი. ასევე, გოლჯის აპარატში ხდება ცილების *პოსტტრანსლაციური მოდიფიცირება*, ცილებისა და ლიპიდების დახარისხება, დაგროვება და მათი ტრანსპორტირება უჯრედის სხვადასხვა უბანში. ამ პროცესში, როგორც მიმღები, ანუ წარმომქმნელი ცენტრი, მნიშვნელოვანია ცის - მხარე, ტრანს - მხარე კი მოქმედებს, როგორც გამომყოფი ანუ მომწიფების ცენტრი.



სურ. 68. სეკრეტის გრანულების დაგროვება გოლჯის აპარატში და გამოყოფა. 1- ბირთვის მემბრანა; 2 - ბირთვის ფორები; 3 -გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე; 4-გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 5 - რიბოსომის მიმაგრება გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე. 6 - მაკრომოლეკულები; 7 - სატრანსპორტო ვეზიკული; 8 - გოლჯის აპარატი; 9 - გოლჯის აპარატის ცის-მხარე; 10 - გოლჯის აპარატის ტრანს-მხარე; 11 - გოლჯის აპარატის ცისტერნა.

ენდოპლაზმური ბადიდან შემოსული ნივთიერებები (ცილები, ფოსფოლიპიდები) მოდიფიცირდება გოლჯის აპარატის ცის-რეგიონიდან ტრანს-რეგიონში გადატანისას. მაგ., გოლჯის აპარატის რიგი ფერმენტები ცვლის გლიკოპროტეინების ნახშირწყლოვან ნაწილს - ხდება შაქრის ზოგიერთი მონომერის ჩანაცვლება. გოლჯის აპარატის პროდუქტები მისი ტრანს-ზედაპირიდან ტრანსპორტირდება ვეზიკულებში. მერე კი ისინი საბოლოოდ პლაზმურ მემბრანას ერწყმის. გოლჯის აპარატიდან პროდუქტების გამოყოფამდე ხდება მათი დახარისხება და მერე შესაბამისი მიმართულებით გაგზავნა. როგორც ცნობილია, გოლჯის აპარატში ყალიბდება უჯრედის სხვა ორგანოიდი - **ლიზოსომა**.

გოლჯის აპარატი მონაწილეობს **ლიპიდების ტრანსპორტში**. მაგალითად, წვრილი ნაწლავის ხაოების ეპითელურ უჯრედებში გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზირდება ცხიმები, რომლებიც გადადის გოლჯის აპარატში და მისი საშუალებით ტრანსპორტირდება პლაზმური მემბრანისკენ ბუშტუკის სახით, პლაზმური მემბრანის გავლით ცხიმი უჯრედს ტოვებს და გადადის ლიმფურ სისტემაში.

გოლჯის აპარატს გარემოდან შემოსული, უჯრედისთვის მომწამლავი ნივთიერებების, მაგალითად, ტოქსიკური ალკალოიდების (ხინინი, აკრიხინი და სხვ.), საანესთეზიო ნივთიერებების და სხვათა სახით დაგროვებისა და ჩანართების სახით გამოცალკევების უნარი აქვს. ამით ისინი ამცირებენ ამ ნივთიერებათა უარყოფით გავლენას უჯრედზე. ამრიგად, გოლჯის აპარატს დამატებით **დამცველობითი ფუნქციაც** აკისრია.

გარდა აღნიშნულისა, გოლჯის კომპლექსი თვითონვე აწარმოებს გარკვეული სახის მაკრომოლეკულებს. სამეცნიერო კვლევებით დადასტურებული იქნა, რომ გოლჯის აპარატის მემბრანებზე მიმდინარეობს **ზოგიერთი ლიპიდისა და პოლისაქარიდის სინთეზიც**. მაგალითად, გოლჯის აპარატში სინთეზირდება უჯრედის გარსის პოლისაქარიდები, რომლებიც ბუშტუკების სახით გამოიყოფა ციტოპლაზმაში. აქედან გადაადგილდება პლაზმური მემბრანისკენ, შეერწყმება მას და ჩაშენდება უჯრედის გარსში. ასე რომ, გოლჯის აპარატი მონაწილეობს **პლაზმური მემბრანის განახლებაში**.

გოლჯის აპარატის პროდუქტია, ასევე, პექტინი და მცენარეული უჯრედის მიერ წარმოქმნილი არაცელულოზოვანი პოლისაქარიდი (ცელულოზა წარმოიქმნება პლაზმურ მემბრანაზე ლოკალიზებული ფერმენტებით. წარმოქმნილ პოლისაქარიდს მემბრანა პირდაპირ ზედაპირის გარეთ აგროვებს).

გოლჯის აპარატის მეშვეობით იწყობა **პექტინი და ცელულოზა**, რის შემდეგ ისინი მცენარეული უჯრედის დაყოფის ფირფიტას - **ფრაგმოპლასტს** ან უჯრედის კედელს წარმოქმნის.

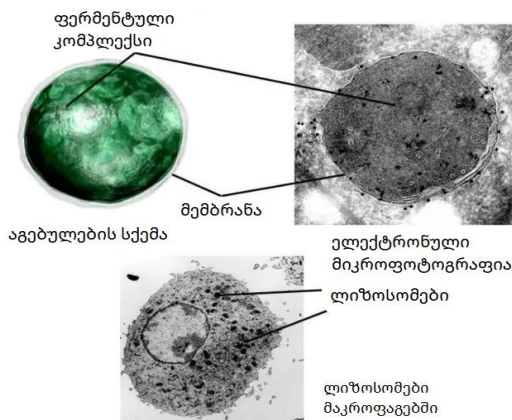
მცენარის ფესვის წვერის უჯრედებში არსებული გოლჯის აპარატი მუკოპოლიქარიდით მდიდარი **ლორწოს სეკრეციას** ახდენს, რომელიც ასველებს ფესვის წვერს და აადვილებს მის შეღწევას ნიადაგში. მწერიჭამია მცენარეების ფოთლის ჯირკვლოვანი უჯრედის გოლჯის აპარატი გამოყოფს **ლორწოს** და სხვადასხვა ფერმენტს, რომელთა დახმარებითაც ეს მცენარეები იჭერენ და მოინელებენ მწერებს.

გოლჯის აპარატის ახლად წარმოქმნის შესახებ სხვადასხვა აზრი არსებობს. ზოგი ავტორი მას ენდოპლაზმურ ბადეს მოწყვეტილ ბუშტუკებს უკავშირებს; სხვები - ბირთვის გარსის გარე მემბრანას; ზოგიერთის აზრით, იგი უჯრედის მემბრანის ჩაზნექვის შედეგად აღმოცენებულ ბუშტუკებს წარმოადგენს; ზოგი კი მის წარმოქმნას უჯრედში უკვე არსებული გოლჯის აპარატის გაყოფას უკავშირებს. ჩამოთვლილთაგან ყველაზე მეტად გავრცელებულია მოსაზრება იმის შესახებ, რომ გოლჯის აპარატი წარმოიქმნება ენდოპლაზმური ბადის მემბრანას მოწყვეტილი ბუშტუკებისგან. თუმცა, მიტოზის დროს გოლჯის აპარატის ნაწილი გადაეცემა შვილეულ უჯრედებს. უჯრედის დაყოფის დროს გოლჯის აპარატის მემბრანული სტრუქტურები იშლება მცირე ბუშტუკებად, რომლებიც უჯრედის პერიფერიაზე გადაინაცვლებს. როგორც ჩანს, მისი ელემენტები ასე მრავლდება. ამას ადასტურებს ის ფაქტი, რომ უჯრედების გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი შვილეული უჯრედები დიქტიოსომების დაახლოებით ერთნაირ რაოდენობას შეიცავს. ასე რომ, სწორედ, მათგანაა აგებული სინათლის მიკროსკოპში ხილული დიქტიოსომები. უჯრედის შემდგომი დიფერენცირების

შესაბამისად კი ყალიბდება გოლჯის კომპლექსის ზემოთ აღწერილი სტრუქტურა.

3.8. ლიზოსომა. ლიზოსომების მორფოლოგია, ქიმიური ორგანიზაცია, ფუნქცია

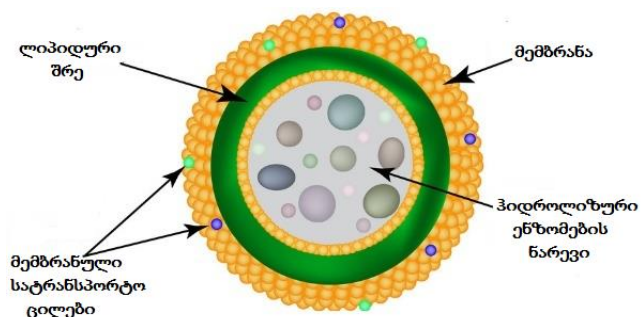
ლიზოსომები აღმოჩენილი იქნა 1955 წელს ვირთგავას ღვიძლის უჯრედების ჰიალოპლაზმაში ბელგიელი ციტოლოგის, კრისტიან დე-დიუვეს მიერ. მისი შესწავლა შესაძლებელი გახდა ელექტრონული მიკროსკოპიისა და ფრაქციული ცენტრიფუგირების მეთოდებით. ელექტრონულ მიკროსკოპში ისინი მოჩანს 0,5-1-მკ-მდე დიამეტრის მქონე მრგვალი ან ოვალური სხეულაკების სახით (სურ. 69).



სურ. 69. ლიზოსომის ზოგადი ხედი.

ლიზოსომები შესწავლილია მრავალუჯრედიანი ცხოველების მრავალი ორგანოს უჯრედებში. ისინი შემოსაზღვრუ-

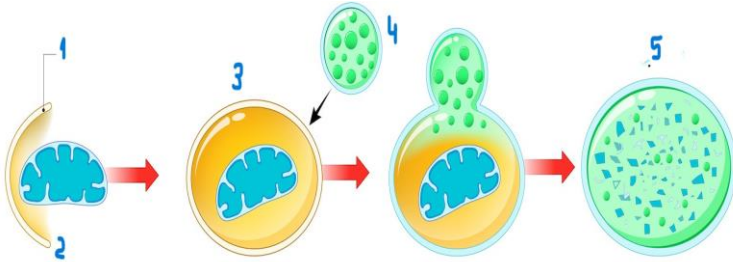
ლია ერთი სამშრიანი მკვრივი მემბრანით, შეიცავს ჰიდროლიზურ ფერმენტებს - მჟავა ჰიდროლაზებს (ნუკლეაზები, პროტეაზები, ფოსფატაზები) (სურ. 70).



სურ. 70. ლიზოსომის სტრუქტურა.

ლიზოსომებისთვის ოპტიმალურ გარემოს მჟავა არე (pH=4-8) წარმოადგენს. ამ ფერმენტებს აქვს სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის - ცილოვანი ბუნების ნივთიერებების, ცხიმების, ნახშირწყლების და ნუკლეინის მჟავების დაშლის უნარი.

ლიზოსომის ფერმენტები მოინელებს უჯრედში პინოციტოზისა და ფაგოციტოზის გზით შესულ ნივთიერებებს, ბაქტერიებს, უჯრედის დაზიანებულ ნაწილებს. აქედან გამომდინარეობს ლიზოსომების სახელწოდებაც (ბერძნ. lysis-გასნა; soma-სხეული). ლიზოსომების ერთობლიობას „საჰმლის მომწელებელი სისტემა“ ან „უჯრედის კუჭი“ შეიძლება ვუწოდოთ (სურ. 71).



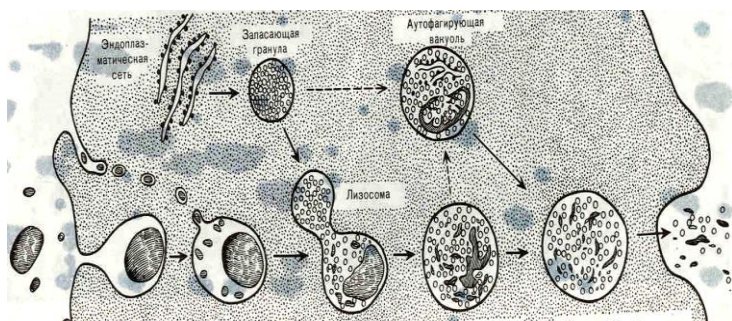
სურ. 71. ლიზოსომის მონაწილეობა უჯრედშიგა მონელების პროცესში (ავტოფაგიის სქემა). 1- მემბრანა; 2 - მიტოქონდრია; 3 - ავტოფაგოსომა; 4 - ლიზოსომა; 5- ავტოლიზოსომა.

ლიზოსომის ფერმენტებს უჯრედის კვდომისას (მაგ., აპოპტოზის დროს) შეუძლია უჯრედის ცალკეული სტრუქტურების ან მთელი დაღუპული უჯრედების მონელება, რასაც ჩვეულებრივ, ადგილი აქვს მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის პროცესში. ისინი მონაწილეობს, აგრეთვე, სხვადასხვა გზით ორგანოების დაშლისა და რეზორბციის პროცესში. მაგალითად, როგორიცაა, სრული გარდაქცევის მწერებში პროვიზორული (არამუდმივი, დროებითი) ორგანოების ან ბაყაყის თავკომბალას კუდის ელიმინაცია (გაქრობა) მეტამორფოზის დროს. ასევე, მონაწილეობს თირკმელში მიმდინარე პირველადი შარდის რეაბსორბციის პროცესში. ნორმალური ემბრიოგენეზის პროცესში ლიზოსომა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს, მაგალითად, ხელის მტევნის ფორმირებაში (ემბრიოგენეზის ადრეულ ეტაპზე თითები ერთმანეთთან შერწყმულია). კერძოდ, ლიზოსომები შლის თითებს შორის არსებულ ქსოვილებს და განაპირობებს მათ განცალკევებას. აპოპტოზის პროცესების დარღვევამ, შესაძლებელია, გამოიწვიოს სინდაქტილია (თითების შეზრდის მოვლენა). პირველადი ნაწლავის ენდოთელური უჯრედების პროლიფერაციის ხარჯზე ხდება

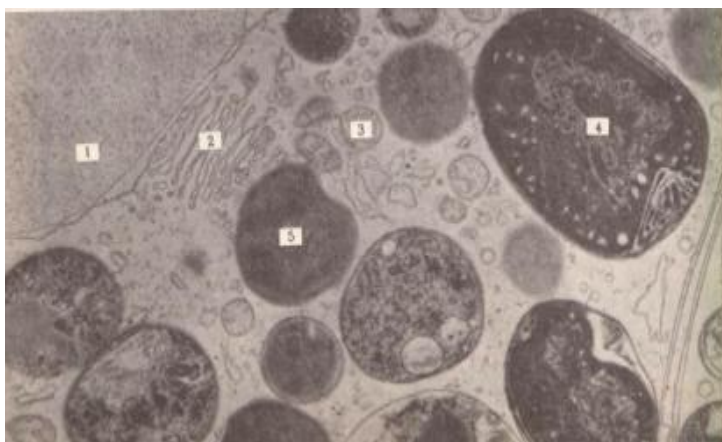
მისი პირველადი სანათურის დახშობა, რაც ემბრიოგენეზის შემდგომ ეტაპზე კვლავ გაიხსნება ლიზოსომების მიერ წარმოებული აპოპტოზის ხარჯზე. თუკი ხდება აღნიშნული პროცესის დათრგუნვა ან არასრული წარმართვა, მას მოჰყვება განვითარების სხვადასხვა მანკი, როგორიცაა, მაგალითად, სტენოზები (სანათურის შევიწროება) ან ატრეზია (მილის გაუვალობა). ეს უკანასკნელნი შეიძლება დაფიქსირდეს საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის სხვადასხვა ნაწილში (მაგ., საყლაპავის ატრეზია, თორმეტგოჯა ნაწლავის სტენოზი და ა.შ.). უამრავი სხვა მაგალითის მოყვანა შეიძლება აღნიშნული მიმართულებით, რაც მეტყველებს ლიზოსომის სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვან როლზე ემბრიოგენეზის (ორგანოგენეზის) ნორმალური პროცესის მსვლელობაში.

მნიშვნელოვანია ლიზოსომების როლი განაყოფიერების პროცესშიც. სპერმატოზოიდის თავში მოთავსებული აკროსომა შეიცავს დიდი რაოდენობით ლიზოსომებს, რომლის მიერაც გამოყოფილი ჰიდროლიზური ფერმენტები შლის, სწორედ, კვერცხუჯრედის გარსებს (სხივოვანი გვირგვინი) და სპერმატოზოიდს უადვილებს კვერცხუჯრედში შეღწევის პროცესს. ლიზოსომის ფერმენტებს შეუძლია თვით იმ უჯრედების მოწოდება, რომლებშიც თვითონ არსებობს (ავტოფაგია) (სურ. 72; 73), მაგრამ „თვითმონელებისაგან“ მათ შემომსაზღვრელი მემბრანა იცავს.

ლიზოსომის მემბრანის დაზიანება მის გარშემო მყოფი ციტოპლაზმისა და უჯრედის ორგანოიდების დაზიანებას იწვევს. ზოგჯერ, ლიზოსომის მემბრანა იხსნება, შიგთავსი იღვრება ციტოპლაზმაში და უჯრედს მთლიანად მოიწვევს (ავტოლიზი). ასე ხდება ორგანიზმში დაზიანებული და დაბერებული უჯრედების მოცილება.



სურ. 72. ლიზოსომის მონაწილეობა ფაგოციტოზის და პინოციტოზის პროცესში.



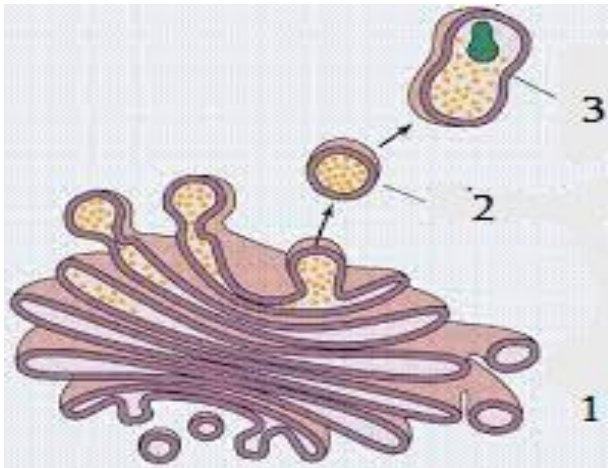
სურ. 73. უჯრედის ლიზოსური სისტემა. 1-ბირთვი; 2-დიქტიოსომა; 3-მიტოქონდრიები; 4- მეორადი ლიზოსომა; 5- ცხიმის წვეთი.

ლიზოსომის დანიშნულებაა, აგრეთვე, ციტოპლაზმური ორგანოების განახლება. მონელების პროდუქტები (დაბალმოლეკულური ნაერთები) ცხოველქმედების პროცესში უჯრედის მიერ ხელახლა გამოიყენება.

სხვადასხვა სახის უჯრედში ლიზოსომების რაოდენობა განსხვავებულია. ისინი განსაკუთრებით მრავლადაა ისეთ უჯრედებში, რომლებშიც აქტიური ფაგოციტოზი მიმდინარეობს,

მაგალითად, ლეიკოციტებში (გრანულოციტებში).

ლიზოსომის შემადგენლობაში შემავალი ფერმენტები სინთეზირდება მარცვლოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე, აქედან ტრანსპორტირდება გოლჯის აპარატში და ლიზოსომად ყალიბდება. მას **პირველად ლიზოსომას** უწოდებენ. იგი მცირე ზომისაა, მასში მონელების პროცესი არ მიმდინარეობს. როცა პირველადი ლიზოსომა ერწყმის **ფაგოსომას** (ციტოპლაზმურ ვაკუოლს, რომელიც ფაგოციტოზში წარმოიქმნება) იგი **მეორეულ ლიზოსომად** გარდაიქმნება (საბოლოოდ „მომწიფდება“ ლიზოსომად) (სურ. 74). აღნიშნული უფრო დიდი ზომისაა. მისი მატრიქსი შეიცავს 50-მდე ჰიდროლიზურ ფერმენტს. პირველადი ლიზოსომისგან განსხვავებით, მისი შიგთავსი არაერთგვაროვანია.



სურ. 74. ლიზოსომის წარმოქმნა გოლჯის აპარატიდან. 1- გოლჯის აპარატი; 2 - პირველადი ლიზოსომა; 3 - მეორადი ლიზოსომა (შერწყმული ფორმა).

ლიზოსომები, ენდოპლაზმურ ბადესთან და გოლჯის აპარატთან ერთად, უჯრედის ენდომემბრანული სისტემის ნაწი-

ლია. მიუხედავად ამისა, ისინი ერთმანეთთან უწყვეტად არაა დაკავშირებული და პასუხისმგებელია მოლეკულების გადაადგილებაზე.

ლიზოსომები, მეტწილად, გოლჯის აპარატის ან პინოციტოზებული ვაკუოლების ირგვლივაა განლაგებული.

მცენარეულ უჯრედში ტიპური ლიზოსომები არაა აღმოჩენილი, მაგრამ ამ ფუნქციას, ძირითადად, ცენტრალური ვაკუოლი ასრულებს. მისი წვენი შეიცავს შაქრებს, მჟავებს, აზოტოვან ნაერთებს და სხვას, გარდა ამისა, ისინი ლიზოსომების მსგავსად, შეიცავენ ჰიდროლაზებს.

ლიზოსომის ფერმენტები ასრულებს სპეციფიკურ როლს. ამ ფერმენტების მაკოდირებელი გენების მუტაციები ადამიანში დაკავშირებულია 30-ზე მეტ თანდაყოლილ გენეტიკურ დაავადებასთან. ამ პათოლოგიებს გამოხატავენ ტერმინით „ლიზოსომული დაავადებები“.

განსაზღვრული ლიზოსომური ფერმენტის არარსებობა იწვევს სხვადასხვა ტიპის დაავადებას. ერთ-ერთი ასეთია ტაი-საქსის (Tay-Sachs) დარღვევა. ამ დაავადების დროს არ სინთეზდება ის ლიზოსომური ფერმენტი, რომელიც იწვევს ნერვული ქსოვილის გარშემო ლიპიდების დაშლას. ბავშვები, რომლებიც მემკვიდრეობით მიიღებენ აღნიშნული დაავადების გამომწვევ გენს, მალე კარგავენ მხედველობას და სმენას. მოგვიანებით განიცდიან პარალიზებას და ხშირად, ოთხი წლის ასაკამდე იღუპებიან.

პომპის (Pompe) დაავადების დროს სრულიად იკარგება ლიზოსომური ფერმენტი, რომელსაც ნორმალურ შემთხვევაში შეუძლია გლიკოგენის გარდაქმნა მარტივ ნახშირწყლად, რის შედეგადაც ჭარბი რაოდენობით გლიკოგენი გროვდება ღვიძლსა და კუნთებში. ახალგაზრდა პაციენტები აღნიშნული დარღ-

ვევით ილუპებიან, მეტწილად, გულის პრობლემებით, რადგანაც გულის კუნთი ჭარბი გლიკოგენის დაგროვების გამო ზომიში მატულობს (სივდება) და შესაბამისად, ვერ ფუნქციონირებს ნორმალურად.

ჰარლერის (Hurler) დაავადება იწვევს ძვლების დეფორმაციას. აღმოჩნდა, რომ დაავადებული ძვლის უჯრედები შეიცავს დიდი რაოდენობით ლიზოსომებს, რის შედეგადაც სივდება მუკოზის მსგავსი ნივთიერებით, რომელსაც მუკოპოლისაქარიდეები ეწოდება. აღნიშნული დაავადებები განკურნებადია, თუკი დროულად მოხდება მისი დიაგნოსტიკა და დეფიციტური ენზიმის ინიექცია.

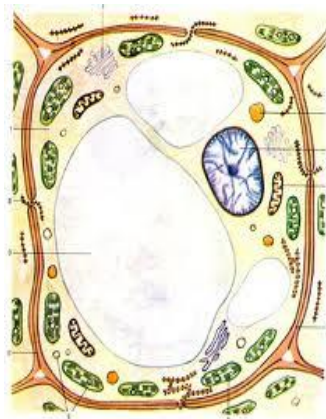
3.9. ვაკუოლი

მცენარეულ ან სოკოს უჯრედში შეიძლება იყოს ერთი ან რამდენიმე ვაკუოლი. მომწიფებული მცენარეული უჯრედი ერთ **დიდ ცენტრალურ ვაკუოლს** შეიცავს, რომელიც თითქმის მთელ უჯრედს იკავებს, შემოსაზღვრულია მემბრანით - **ტონოპლასტით** (სურ. 75). იგი ყალიბდება ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის კომპლექსისაგან წარმოქმნილი მცირე ზომის ვაკუოლების გაერთიანებით. ამიტომაც იგი მცენარეულ უჯრედში ენდომემბრანული სისტემის განუყოფელი ნაწილია.

თვლიან, რომ სინთეზური პროცესების შედეგად წარმოქმნილი ნივთიერებები ენდოპლაზმური ბადის ან გოლჯის კომპლექსის ცისტერნებსა და ვეზიკულებში გროვდება, რომლებიც, სწორედ, ვაკუოლების ჩანართებს წარმოადგენს. ისინი მატულობს ზომიში, წყდება ამ სტრუქტურების მემბრანას და ვაკუოლებს წარმოქმნის.

მცირე ზომის ვაკუოლები გვხვდება ცხოველურ უჯრედ-

დებშიც (მაგალითად, უმარტივესთა მფეთქავი ვაკუოლი).



სურ. 75. ცენტრალური ვაკუოლი მცენარეულ უჯრედში.

ვაკუოლების მოცულობა შეიძლება უჯრედის ციტოპლაზმის მოცულობას რამდენჯერმე აღემატებოდეს. განსხვავებულია ვაკუოლების ფორმა. ისინი შეიძლება იყოს ძაფისებური, მრგვალი და სხვა. უჯრედში შეიძლება შეგვხვდეს ძალიან ბევრი მცირე ზომის ან რამდენიმე მსხვილი ვაკუოლი, ან კიდევ, ერთი – ძალიან დიდი ზომის. ვაკუოლები შეიცავს ვაკუოლურ წვენს, რომელიც სხვადასხვა ნივთიერების წყალხსნარს წარმოადგენს (მარილები, ნახშირწყლები, მჟავები, ალკალოიდები, გლუკოზიდები, ცილები და სხვა), რომელიც შეიძლება იყოს წარმოდგენილი ნამდვილი ან კოლოიდური ხსნარის სახით. ვაკუოლური წვენის მჟავიანობა pH 2-5-მდეა.

ვაკუოლები შემოსაზღვრულია ერთი სამშრიანი ლიპოპროტეინული (ენდოპლაზმური ბადის) მემბრანით, რომელსაც ხშირად, **ტონოპლასტ** უწოდებენ. მისი სისქე 100 Å-მდეა. ტონოპლასტი განსაზღვრავს ოსმოსურ მოვლენებს უჯრედში, რაც

მნიშვნელოვანია მცენარეულ უჯრედში **ტურგორის** შექმნის-
თვის (ტურგორი უჯრედის დაძაბულობაა, რაც გამოწვეულია
უჯრედის შიგთავსისა და გარის ურთიერთდაწოლით). სხვა
მემბრანების მსგავსად, ტონოპლასტიც გახსნილი ნივთიერებე-
ბის შერჩევითი გამტარებელია. მასში არსებულ ხსნარს **უჯრე-
დის წვენი** ეწოდება. იგი განსხვავდება ციტოზოლისაგან.

ზოგჯერ, უჯრედის წვენი იმდენად ბევრია უჯრედში, რომ
ბირთვი და ციტოპლაზმა უჯრედის კედელთანაა მიჯრილი.
უჯრედის წვენი განსაკუთრებით ბევრია მწიფე ნაყოფში და
მცენარის სხვა ხორცოვანი ორგანოების უჯრედებში.

ვაკუოლები შეიცავს ჰიდროლაზებს და მიუხედავად იმი-
სა, რომ ისინი ლიზოსომების მსგავსად **ახდენს ჰიდროლიზს**,
სხვა მრავალი ფუნქციის შესრულებაც შეუძლია. მაგალითად,
ერთუჯრედიან ცხოველებს, რომლებიც ფაგოციტოზის გზით
იკვებებიან, წარმოექნებათ **საკვები ვაკუოლები**. გარდა ამისა,
მტკნარი წყლის მრავალ უმარტივეს აქვს **კუმშვადი ვაკუოლი**,
რომელიც ჭარბ წყალს გამოყოფს უჯრედიდან. ამ გზით ხდება
მარილებისა და სხვა ნივთიერებათა მუდმივი კონცენტრაციების
შენარჩუნება.

ვაკუოლში ხდება უჯრედისთვის **მავნე ნივთიერებების** -
მეტაბოლიზმის თანაპროდუქტების დაგროვება; ეს ნივთიერე-
ბები, შეიძლება, სახიფათოც კი იყოს უჯრედისთვის, თუკი
ციტოზოლში მოხვდება.

ვაკუოლში შეიძლება დაგროვდეს **სამარაგო ნივთიერე-
ბებიც** - შაქრები, ცილები. ამავდროულად, ვაკუოლი არის კა-
ლიუმის და ქლორის საცავიც.

ზოგიერთი მცენარის უჯრედში **ვაკუოლი შეიცავს პიგმენ-
ტებს**, მაგალითად, გროვდება ანტოციანები, რომლებიც ყვავი-
ლების, ნაყოფების, ფოთლების იისფერ, ლურჯ, მეწამულ შეფე-

რილობას განაპირობებს. აღნიშნულს დიდი მნიშვნელობა აქვს მწერების მისაზიდად, რაც მცენარეთა დამტკვერვისთვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს.

ვაკუოლში გროვდება, აგრეთვე, შხამიანი და უგემური ნივთიერებები, რაც მცენარეს მცენარიჭამია ცხოველებისაგან იცავს.

ვაკუოლი მნიშვნელოვანია მცენარეთა **უჯრედის ზრდაშიც** - როცა იგი წყალს იწოვს, უჯრედი იზრდება.

რეზიუმე

გოლჯის კომპლექსი ბირთვთან ახლოს მდებარე ერთმემბრანიანი ორგანოიდია. გოლჯის აპარატის ფუნქცია დაკავშირებულია მზა ნივთიერებების გამოყოფასა და დაგროვებასთან. გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზებული ცილები გადადის გოლჯის აპარატის მემბრანებში, მას შემოეხვევა მემბრანა, შეიფუთება და სეკრეტორული ბუშტუკები ვაკუოლის სახით გამოიყოფა ეგზოციტოზის გზით. გოლჯის აპარატში მიმდინარეობს ცილების პოსტტრანსლაციური მოდიფიცირება, ცილებისა და ლიპიდების დახარისხება, დაგროვება და მათი ტრანსპორტირება უჯრედის სხვადასხვა უბანში. გოლჯის აპარატში ყალიბდება ლიზოსომა.

ლიზოსომა ერთმემბრანიანი ორგანოიდია, შეიცავს ჰიდროლიზურ ფერმენტებს, რომელთაც აქვს ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების და ნუკლეინის მჟავების დაშლის უნარი.

ლიზოსომის ფერმენტები მოინელებს უჯრედში პინოციტოზისა და ფაგოციტოზის გზით შესულ ნივთიერებებს, ბაქტერიებს, უჯრედის დაზიანებულ ნაწილებს. ლიზოსომურ ფერ-

მენტებს უჯრედის კვდომისას შეუძლია უჯრედის ცალკეული სტრუქტურის ან მთელი დაღუპული უჯრედების მონელება.

მცენარეულ ან სოკოს უჯრედში შეიძლება იყოს ერთი ან რამდენიმე ვაკუოლი. მომწიფებული მცენარეული უჯრედი ერთ დიდ ცენტრალურ ვაკუოლს შეიცავს. ვაკუოლი ერთმემბრანიანია და იგი ყალიბდება ენდოპლაზმური ბადისა და გოლჯის კომპლექსისგან წარმოქმნილი მცირე ვაკუოლების გაერთიანებით. მცირე ზომის ვაკუოლები გვხვდება ცხოველურ უჯრედებშიც.

ვაკუოლები შეიცავს ვაკუოლურ წვენს, რომელიც სხვადასხვა ნივთიერების წყალხსნარს წარმოადგენს. წვენის მჟავიანობა pH 2-5-მდეა.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. როგორია გოლჯის კომპლექსის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია?
2. როგორია გოლჯის კომპლექსის ქიმიური შედგენილობა?
3. ჩამოთვალე გოლჯის აპარატის ფუნქციები.
4. რაში მდგომარეობს გოლჯის აპარატის უჯრედშიგა გამოყოფისა და დაგროვების ფუნქცია?
5. რაში მდგომარეობს გოლჯის აპარატის დამცველობითი ფუნქცია?
6. რა შეიძლება ითქვას გოლჯის კომპლექსის მონაწილეობაზე უჯრედის სტრუქტურების განახლებაში?
7. რა შეგიძლია თქვა გოლჯის აპარატის ახლად წარმოქმნის შესახებ?
8. როგორია ლიზოსომის აგებულება?
9. სად და როგორ ყალიბდება ლიზოსომა?
10. როგორ წარმოიქმნება მეორადი ლიზოსომა?

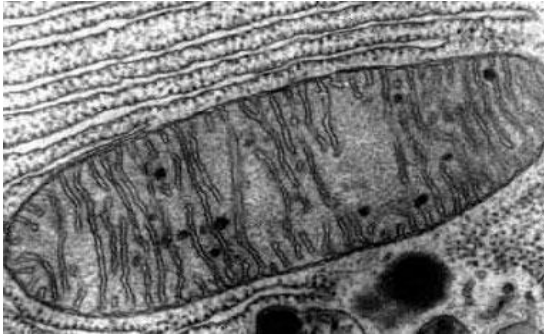
11. რაში მდგომარეობს ლიზოსომის ფუნქცია?
12. აღწერე უჯრედშიგა მონელების პროცესი.
13. რას წარმოადგენს ცენტრალური ვაკუოლი და როგორ წარმოიქმნება იგი?
14. რომელ უჯრედებში გვხვდება ცენტრალური ვაკუოლი და როგორია მისი შედგენილობა?
15. რას წარმოადგენს უჯრედის წვენი?
16. რაში მდგომარეობს ვაკუოლის საკვები და სამარაგო ფუნქცია?
17. რაში გამოიხატება ვაკუოლის დაცვითი ფუნქცია?
18. რა მნიშვნელობა აქვს ვაკუოლში დაგროვილ პიგმენტებს?

3.10. მიტოქონდრია.სტრუქტურული და ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია, ფუნქცია.

მიტოქონდრიები აღმოჩენილი იქნა ბენდას მიერ 1889 წელს, თუმცა, 1880 წელს კოლიკერმა კუნთების უჯრედებში *სარკოსომები* უწოდა. იგი გვხვდება ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში, როგორც მცენარეული, ასევე ცხოველური უჯრედის შემადგენლობაში, სოკოებისა და უმარტივესების უჯრედში, აღმოჩენილია საფუერებშიც. არ არის, მხოლოდ, ანაერობულ ბაქტერიებსა და ანაერობულ პირობებში მცხოვრებ უმარტივე-სებში (ზოგიერთ ბაქტერიაში მიტოქონდრიის ფუნქციას ასრუ-ლებს *მეზოსომა* - სპეციალური მემბრანული სტრუქტურა). მი-ტოქონდრია ასრულებს უჯრედის მეტაბოლური ცენტრის ფუნქციას. ისინი ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმის 20%-ს იკავებს. ზოგიერთ უჯრედში ერთი დიდი მიტოქონდ-რიაა, უფრო ხშირად, ასობით. მაგალითად, ცხოველურ უჯ-რედში მიტოქინდრიების რაოდენობა 150-დან 1500-მდეა, თუმ-

ცა, ღვიძლის უჯრედს, შეიძლება 2000 და მეტი მიტოქონდრია ჰქონდეს. ზოგიერთ უჯრედში (ნეირონი) მიტოქონდრიებს გადაადგილების უნარიც კი შეიძლება ჰქონდეს. ჩონჩხისა და გულის კუნთის უჯრედებში კი მათ მყარად ფიქსირებული ადგილი აქვთ. მჭიდრო ჩალაგების თავისებურება კი ახასიათებს სპერმატოზოიდში (სპირალური მოდელი). მიტოქონდრიის ფორმა და ზომა სხვადასხვაგვარია, შეიძლება იყოს: ჩხირისებური, სფერული, ოვალური, ცილინდრული ფორმის სხეულებების ან გრძელი ძაფების ფორმის (ბერძნ. „მიტოს“- ძაფი, „ქონდრიონ“- მარცვალი). მათი რიცხვი დამოკიდებულია უჯრედის მეტაბოლური აქტივობის დონეზე. მაგალითად, აქტიურად მფრინავი ფრინველების უჯრედებში გაცილებით მეტი მიტოქონდრიაა, ვიდრე არამფრინავი ფრინველების უჯრედებში. ერთი და იგივე უჯრედში კი ყველაზე მეტი მიტოქონდრია მის ყველაზე აქტიურ უბანშია (სეკრეტორულ უჯრედში ყველაზე მეტი რაოდენობით სეკრეტორულ უბანშია), მაგრამ არაიშვიათად, ისინი მთელ უჯრედში გვხვდება თანაბრად. მიტოქონდრია უჯრედისგან დამოუკიდებლად მრავლდება. მათი აგებულება სხვადასხვა უჯრედში მეტ-ნაკლებად განსხვავებულია.

ელექტრონული მიკროსკოპით შესაძლებელი გახდა მიტოქონდრიის ნატიფი სტრუქტურის დადგენა (სურ. 76).



სურ. 76. მიტოქონდრია (ელექტრონულმიკროსკოპული ფოტო).

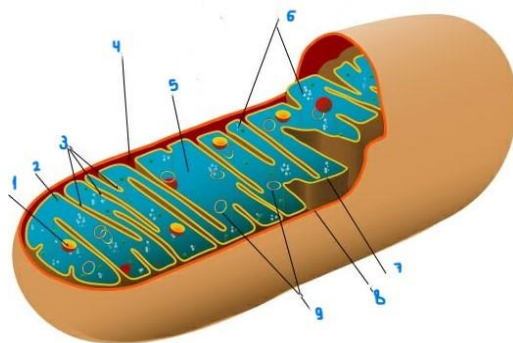
მიტოქონდრია შემოსაზღვრულია ორმაგი მემბრანით, რომელშიც ჩაშენებულია უნიკალური ცილების კომპლექსი. მიტოქონდრიის ორივე მემბრანას აქვს ტიპური სამშრიანი აგებულება. მისი მემბრანული ცილები მხოლოდ ენდოპლაზმურ ბადეზე კი არ სინთეზდება, არამედ, ასევე, ციტოზოლში არსებულ თავისუფალ რიბოსომებშიც (თავისუფალ ციტოზოლში დარჩენილი პოლისომის მიერ სინთეზებული პოლიპეპტიდი დასინთეზების შემდეგ თავისუფლდება რა რიბოსომებიდან, პოსტტრანსლაციური იმპორტისათვის ტრანპორტირდება მიტოქონდრებში) და იმ რიბოსომებშიც, რომლებიც უშუალოდ ამ ორგანელებშია. შიგნითა მემბრანას ახასიათებს მემბრანული ნადრეკები – ქედები, რომელთაც *კრისტებს* უწოდებენ. კრისტები შიგნიდან ისე შედის ერთმანეთში, რომ ერთმანეთს არ ეხება, მაგრამ მათი განლაგება შეიძლება სხვადასხვაგვარი იყოს: რადიალური, განივი, უწესრიგოც. კრისტები ზრდის შიგნიდან შეხების ზედაპირს. შიგა მემბრანის ნაოჭების რაოდენობის შესაბამისად, იზრდება უჯრედული სუნთქვის პროდუქტულობაც. ეს მიუთითებს იმაზე, რომ მიტოქონდრიის სტრუქტურა ფუნქციის შესაბამისია.

მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანა შეიცავს **ელექტრონების ტრანსპორტის სისტემას**. მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანულ სტრუქტურებს შორის გვხვდება ერთგვაროვანი ნივთიერება - **მატრიქსი**. მატრიქსი შეიცავს უამრავ განსხვავებულ ფერმენტს, მიტოქონდრიულ დნმ-ს და რიბოსომებს. მიტოქონდრიაში ხდება აერობული და ანაერობული ჟანგვა. უჯრედული სუნთქვის ზოგიერთი საფეხური (კრებსის ციკლი) ფერმენტებით მატრიქსში კატალიზდება. სხვა ცილები კი, რომლებიც სუნთქვის პროცესში მონაწილეობს, ატფ-ის წარმომქმნელი ფერმენტების ჩათვლით, ჩაშენებულია შიგა მემბრანაში (ციტოზოლიდან იმპორტირებული ცილები, რომლებიც ორგანოიდების ცილების უმეტესობას წარმოადგენს, ბირთვული დნმ-ით პროგრამირდება). ყველა მიტოქონდრიული ცილის კოდირების უნარი მიტოქონდრიულ დნმ-ს არ აქვს.

ქიმიურად მიტოქონდრიები შეიცავს ხსნად და უხსნად ცილებს, ლიპიდებს, ნუკლეინის მჟავებს. ცილები მიტოქონდრიის მშრალი წონის 65-70%-ს შეადგენს, ლიპიდები (ძირითადად, ფოსფოლიპიდები) – 25-30%-ს. შეიცავს, აგრეთვე, მოფუნქციონირე დნმ-ას, მცირე რაოდენობით რნმ-ს, დაბალმოლეკულურ ნივთიერებებს, არაორგანულ ნივთიერებათა იონებს. მიტოქონდრიის მატრიქსული გრანულები კალციუმს შეიცავს. მიტოქონდრიების შემადგენლობაში შედის, აგრეთვე, ბევრი ვიტამინი, მათ შორის: A, B₁₂, B₆, K, F და სხვა. უხსნადი ცილები დაკავშირებულია ლიპიდებთან და ქმნის ლიპოპროტეინულ მემბრანებს. უხსნად ცილებს მიეკუთვნება ზოგიერთი ფერმენტი, რომლებიც განლაგებულია, როგორც მიტოქონდრიების მატრიქსში, ასევე, კრისტებზეც (სურ. 77; 78).

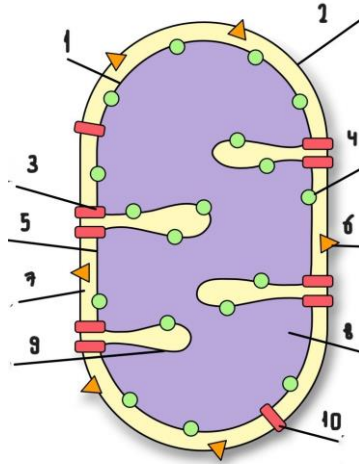
მიტოქონდრიების არსებითი **ფუნქცია** მდგომარეობს უჯრედშიგა **სუნთქვასა** და **ჟანგვით ფოსფორილებაში**, რის შედე-

გადაც ქიმიური ენერგია რეგულირდება მაკროერგული კავშირის სახით ატფ-ში.



სურ. 77. მიტოქონდრიის სივრცობრივი სტრუქტურა. 1 - გრანულა; 2 - რობოსომა; 3 - კრისტები; 4 - შიგა მემბრანული სივრცე; 5 - მატრიქსი; 6 - ატფ-ას სინთეზის ადგილები; 7 - შიგა მემბრანა; 8 - გარე მემბრანა; 9 - დნმ.

სპეციფიკურია მიტოქონდრებში არსებული ფერმენტებიც. დიდი რაოდენობითაა მათში უჯრედის ენერგეტიკულ ცვლაში აქტიურად მონაწილე ფერმენტები. ესენი სუნთქვითი ფერმენტებია – **ელექტრონების გადამტანები**, რომლებიც კრისტებზე მოწესრიგებულადაა განლაგებული. ისინი გადამწყვეტ როლს ასრულებს **ჟანგვითი ფოსფორილების** პროცესში. მასში შაქრების, ცხიმების და სხვა ნივთიერებათა დაშლის შედეგად გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე წარმოიქმნება ატფ.



სურ. 78. მიტოქონდრიის მემბრანების სქემა: 1 - მიტოქონდრიის შიგა მემბრანა; 2 - მიტოქონდრიის გარე მემბრანა; 3 - მიტოქონდრიის საკონტაქტო საიტი კრისტებთან კონტაქტით; 4 - მიტოქონდრიის შიგა მემბრანული ცილა; 5 - შიგა სასაზღვრო მემბრანა; 6 - მიტოქონდრიის გარე მემბრანული ცილა; 7 - მემბრანათაშორისი სივრცე; 8 - მატრიქსი; 9 - კრისტები; 10 - მიტოქონდრიის დამოუკიდებელი საკონტაქტო საიტი.

ჟანგვითი პროცესები - უჯრედშიგა სუნთქვითი პროცესი იწყება მატრიქსში ორგანული მჟავების დეჰიდრირებითა და დეკარბოქსილებით და მთავრდება კრისტებში სუნთქვითი ჯაჭვის ფოსფორილებით. საბოლოოდ, ადფ-საგან და არაორგანული ფოსფატისაგან დიდი რაოდენობით სინთეზდება **ატფ**. სწორედ, ამ სახით გროვდება **ენერგია**. მიტოქონდრიაში გამო-მუშავდება უჯრედის ენერგიის ძირითადი მასა, ამიტომაც, მიტოქონდრიებს უჯრედის „ძალურ“ ანუ „ენერგეტიკულ სად-გურებს“ უწოდებენ. წარმოქმნილი ენერგია ხმარდება უჯრედ-ში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებს, უჯრედული ცხოველ-ქმედების ყველა სახეს - სუნთქვას, სეკრეტების პროდუცირე-ბას, უჯრედის გაყოფას, კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას, ნერვუ-

ლი იმპულსების წარმოქმნას და გატარებას, მოძრაობით რეაქციებს, უზრუნველყოფს სხეულის ტემპერატურას (თბილისისხლიანებში) და სხვა. ასე რომ, ატფ არის უჯრედის ენერგეტიკული „ვალუტა“.

გარე მემბრანის შემადგენლობაში შედის კუმშვადი ცილები. ისინი განსაზღვრავს მიტოქონდრიის გარსის კუმშვადობას, რითაც რეგულირდება მიტოქონდრიებში და მის გარეთ ნივთიერებათა შესვლა და გამოსვლა. მიტოქონდრიების **მატ-რიქსში** გვხვდება რიგი ხსნადი ფერმენტებისა – სხვადასხვა ჰიდროლიზური ფერმენტი (ატფ-ისა და სხვ.). მათში გვხვდება თავისუფალი ნუკლეოტიდები და ნუკლეოზიდებიც, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ მიტოქონდრიებში სუნთქვითი პროცესების გარდა, სხვა მნიშვნელოვანი ნივთიერებების ბიოსინთეზიც მიმდინარეობს. ამ მნიშვნელოვანი ფუნქციის გარდა, მიტოქონდრიებში გროვდება Ca^{2+} კათიონები, გლიკოპროტეინები, ცილები, ლიპიდები, გლიკოგენი და სხვ.

მიტოქონდრიას ნახევრად ავტონომიურ ორგანელს უწოდებენ. მას აქვს საკუთარი გენეტიკური მასალა (დნმ), რაც ბირთვისაგან შედარებით დამოუკიდებლობას ანიჭებს და საშუალებას აძლევს, აწარმოოს საკუთარი ცილების სინთეზი. გენეტიკური მასალა უზრუნველყოფს ამ სტრუქტურების ბირთვისაგან დამოუკიდებელ დაყოფას. ასე რომ, მიტოქონდრიები ატარებს გენეტიკურ ინფორმაციას მისი შედგენილობის და საკუთარი სტრუქტურის შესახებ, რის რეალიზაციაც მასში მოთავსებული რიბოსომებით არის უზრუნველყოფილი.

მიტოქონდრიის დნმ განსხვავდება ბირთვული დნმ-საგან. თავის ღვიძლის მიტოქონდრიების დნმ უფრო მდიდარია ნუკლეოტიდ ადენინით და თიმინით, ვიდრე ბირთვული დნმ. ცხოველური უჯრედის (ქათმის გულისა და ღვიძლის უჯრე-

დებში, თავის ღვიძლის უჯრედებში) მიტოქონდრიებში დნმ-ას კონცენტრაცია 2-ჯერ მცირეა, ვიდრე უჯრედის ბირთვში. მაგრამ ის მაინც განაპირობებს მიტოქონდრიული ცილების სინთეზის კოდირებას. დადგენილია, რომ მიტოქონდრიებში ხდება რნმ-ას სინთეზი, რომელიც დნმ-ზეა დამოკიდებული და, რომ წარმოქმნილი რნმ გადასცემს ინფორმაციას მიტოქონდრიული ცილების შემდგომი სინთეზისათვის.

ადამიანის მიტოქონდრიული დნმ სადღეისოდ დეტალურადაა შესწავლილი. სამეცნიერო კვლევებით დადგინდა, რომ ადამიანის მიტოქონდრიული დნმ (mtDNA) მოიცავს 16,569 ნუკლეოტიდურ წყვილს (ნ.წ.) და აკოდირებს დაახლოებით 13-მდე განსხვავებულ ცილას. ვინაიდან ცხოველთა mtDNA უფრო სწრაფად ვითარდება, ვიდრე ბირთვული გენეტიკური მარკერები, ის წარმოადგენს ფილოგენეტიკისა და ევოლუციური ბიოლოგიის საყრდენს (ე.წ. „მიტოქონდრიული ევა“). ის, ასევე, იძლევა პოპულაციების ნათესაობის შესწავლის საშუალებას და ამიტომ მნიშვნელოვანი გახდა ანთროპოლოგიასა და ბიოგეოგრაფიაში.

ითვლება, რომ ბირთვული და მიტოქონდრიული დნმ განსხვავებული ბიოევოლუციური წარმოშობისაა. mtDNA ბაქტერიების წრიული გენომების ანალოგიურია, რაც ენდოსიმბიოზური თეორიის საფუძველია. მიტოქონდრიული დნმ-ის მემკვიდრეობა მატრიკლინური გზით ხდება, რაც ნიშნავს იმას, რომ დედის გზით გადაეცემა სქესის განურჩევლად (გადადის, როგორც გოგონებზე, ასევე ვაჟებზე). აღსანიშნავია ასევე, რომ მიტოქონდროებს გააჩნიათ დამოუკიდებლად გაყოფის უნარიც. უჯრედული ციკლის დროს მიტოქონდრია ერთხელ იყოფა ორად მემბრანული ჭიმის მეშვეობით.

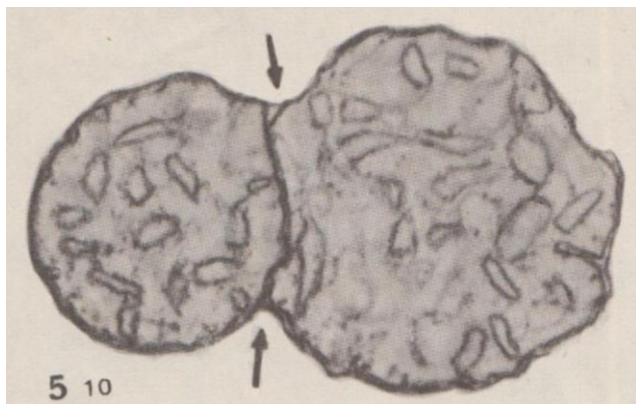
აღმოჩენილია, რომ მიტოქონდრიული გენეტიკური დაავადებები, ძირითადად, ქრონიკულია. ხშირად, მემკვიდრეობითი დარღვევები წარმოიქმნება მაშინ, როდესაც მიტოქონდრიები ვერ აწარმოებს საკმარის ენერგიას სხეულის ნორმალური ფუნქციონირებისთვის. მიტოქონდრიული დაავადებები შეიძლება გამოვლინდეს დაბადებისთანავე, ან მოგვიანებით, ონტოგენეზის ნებისმიერ ეტაპზე. მიტოქონდრიულმა დაავადებებმა, შეიძლება, დააზიანოს სხეულის თითქმის ნებისმიერი ნაწილი, მათ შორის ტვინის უჯრედები, ნერვები, კუნთები, თირკმლები, გული, ღვიძლი, თვალები, ყურები ან პანკრეასი.

ამჟამად ადამიანის მემკვიდრულ დაავადებათა დიდი სპექტრი დაკავშირებულია მიტოქონდრიული გენების მუტაციასთან. მიტოქონდრიული დნმ-ის მუტაციებით გამოწვეული მიტოქონდრიული დაავადებები კლინიკურად ჰეტეროგენულია. ზოგიერთი მუტაცია აზიანებს მხოლოდ ერთ ქსოვილს, სხვა მუტაციები კი მულტისისტემურია და მოიცავს სხვადასხვა სისტემის ორგანოებს. მიტოქონდრიული დნმ-ის მუტაციებმა შეიძლება, დააზიანოს უჯრედის მიტოქონდრიული დნმ-ის ყველა ასლი. ამ ტიპის მუტაციას *ჰეტეროპლაზმურს* უწოდებენ. ჰეტეროპლაზმიის დროს უნდა არსებობდეს მუტანტური მიტოქონდრიული დნმ-ის მინიმალური რაოდენობა მიტოქონდრიული დისფუნქციის გამოწვევისა და დაავადების კლინიკური გამოვლინებისთვის. როგორც ცნობილია, უჯრედული გაყოფის (კერძოდ, ციტოკინეზის) დროს მიტოქონდრიების გადანაწილება შვილეულ უჯრედებში არათანაბარია. მიტოქონდრიების შემთხვევითი (რანდომული) სეგრეგაციის გამო მუტანტური მიტოქონდრიული დნმ-ის წილი ახლად წარმოქმნილ შვილეულ უჯრედებში განსხვავებულია. გამომდინარე აქედან, მიტონდრიული დნმ-ის მუტაციის კლინიკური გამოვლინება

დაკავშირებულია სხვადასხვა ფაქტორთან. პირველი, რა თქმა უნდა, მუტაციის სპეციფიკური თავისებურებაა, მეორე - მუტირებული და ნორმალური მიტოქონდრიების ხვედრითი წილი ქსოვილში, მესამე კი - ქსოვილის დამოკიდებულებაა მიტოქონდრიული ატფ-ის პროდუქტულობაზე, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ მაღალი ჟანგვითი ენერგიის საჭიროების მქონე ქსოვილები უფრო მეტად ზიანდება მიტოქონდრიული დნმ-ის მუტაციით. ასეა, მაგალითად, ნერვულ სისტემასა და კუნთებში.

მიტოქონდრიები **მცენარულ უჯრედებში** უფრო **მარტივი** აგებულებისაა. მცენარულ მიტოქონდრიებს ნაკლები რაოდენობის კრისტები გააჩნიათ და მათი რაოდენობაც **ნაკლებია**, რაც იმით უნდა აიხსნას, რომ ატფ, რომელიც მიტოქონდრიებში წარმოიქმნება ჟანგვითი ფოსფორილებისას, მცენარულ უჯრედებში ქლოროპლასტებშიც წარმოიქმნება.

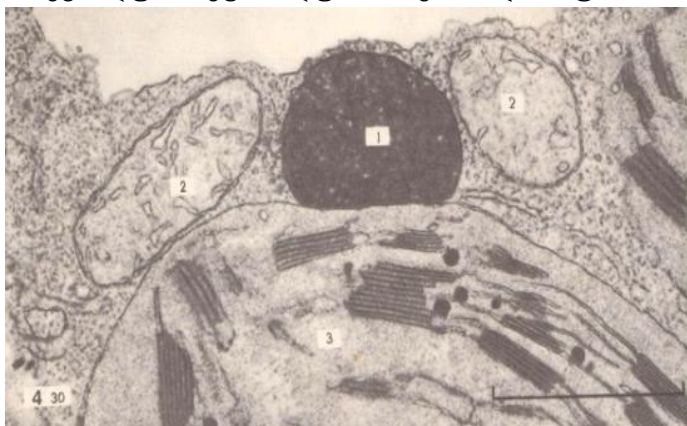
სადღეისოდ შესაძლებელი გახდა უჯრედების დაყოფის პროცესში მიტოქონდრიების ქცევაზე დაკვირვება. გაბნეული მიტოქონდრიები უჯრედის შუაში იკრიბება, შემდეგ კი განცალკევდება საწინააღმდეგო პოლუსებზე ქრომოსომებთან ერთად და მეტ-ნაკლებად თანაბრად ნაწილდება შვილეულ უჯრედებში. ჯერ კიდევ არ არის ერთიანი აზრი მიტოქონდრიების წარმოშობის შესახებ. თუმცა, ძირითადი აზრი იმაში მდგომარეობს, რომ უჯრედის დაყოფისას ისიც იყოფა (სურ. 79). თუმცა, მიტოქონდრიების ახლად ფორმირებაცაა შენიშნული (მაგ., თირკმლის ეპითელის უჯრედებში).



სურ. 79. მიტოქონდრია დაყოფის პროცესში.

3.11. პეროქსისომა

პეროქსისომა მომრგვალო, ერთი მემბრანით შემოსაზღვრული სპეციალური მეტაბოლური ორგანოიდია (სურ. 80).



სურ. 80. კატალაზები პეროქსისომაში თამბაქოს ფოთოლში.

1 - პეროქსისომა; 2 - მიტოქონდრია; 3 - ქლოროპლასტები.

მიტოქონდრიის მსგავსად, იგი შეიცავს ჟანგვით ფერმენტებს. პეროქსისომური მეტაბოლიზმის დროს წყალბადის ზე-

ჟანგი შუალედური ნივთიერების სახით წარმოიქმნება ზოგიერთი ჟანგვა-აღდგენითი რეაქციის შედეგად. სწორედ, აქედან წარმოდგება ამ ორგანელის სახელწოდება. წყალბადის ზეჟანგი (H_2O_2) თვითონვე ტოქსიკურია, მაგრამ პეროქსისომის ფერმენტი კატალაზა მას შლის წყლად და ჟანგბადად.

პეროქსისომური მეტაბოლიზმის რეაქციებს შეიძლება სხვადასხვა ფუნქცია ჰქონდეს. ზოგიერთი პეროქსისომა ჟანგბადს იყენებს ცხიმოვანი მჟავების უფრო მცირე მოლეკულებად დასახლეჩად, რომლებიც მერე შეიძლება, მიტოქონდრიებში უჯრედული სუნთქვისთვის მასალად იქნას გამოყენებული. ამდენად, ბევრი მეცნიერების აზრით, პეროქსისომები ჩართულია ჟანგბადის რეგულირების პროცესში და შესაბამისად, გარკვეულ როლს ასრულებს დაბერების პროცესში. ღვიძლში პეროქსისომები ალკოჰოლის და ასევე, სხვა მავნე ნივთიერებების დეტოქსიკაციას ახდენს.

სპეციალიზებული პეროქსისომები - გლიოქსისომები, რომლებიც მცენარეთა თესლების ცხიმის სამარაგო ქსოვილებში იქნა ნაპოვნი, შეიცავს ფერმენტებს, რომლებიც მონაწილეობს ცხიმოვანი მჟავების შაქრად გარდაქმნის პროცესში. თესლიდან აღმოცენებულ ყლორტს შეუძლია, ეს შაქარი ენერგიისა და ნახშირბადის წყაროდ გამოიყენოს მანამ, სანამ ის თვითონვე შეძლებს საკუთარი შაქრის წარმოქმნას ფოტოსინთეზის გზით.

პეროქსისომები ენდომემბრანული სისტემისგან არ წარმოიქმნება. ისინი ზომაში იზრდება ციტოზოლში წარმოქმნილი ცილების, ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზებული ლიპიდებისა და თვით პეროქსისომებში წარმოქმნილი ლიპიდების გაერთიანებით. გარკვეული ზომის მიღწევის შემდეგ ისინი იყოფა, რის შედეგადაც იზრდება მათი რიცხვი.

პეროქსისომის ანომალიებთან დაკავშირებულია ბევრი დაავადება:

ზელვეგერის სინდრომი (Zellweger syndrome) - ამ დაავადების შემთხვევაში უჯრედში საერთოდ არ გვხვდება პეროქსისომა. დაავადება გენეტიკურია და სიმპტომები პირველად ვლინდება ადრეული ბავშვობის პერიოდში. აღნიშნული დაავადების სიმპტომებია: სახის, ხელების, თავისა და ტერფების გარკვეული ანომალიები. თირკმელში გვხვდება კისტოზური წარმონაქმნები, ხშირ შემთხვევაში დაზიანებულია ღვიძლი.

ინფანტილური რეფსუმის დაავადება (Infantile refsume disease). ამ დაავადების დროს პეროქსისომების მცირე რაოდენობაა ღვიძლისა და კანის უჯრედებში. მათში აკუმულირდება საკმაოდ გრძელი ჯაჭვის მქონე ცხიმოვანი მჟავები. გამოხატული სიმპტომებია: გონებრივი ჩამორჩენილობა, სახის ანომალია, დეფექტური მხედველობა და სმენა, გადიდებული ღვიძლი და სუსტი ძვლები.

პირველადი ჰიპეროქსალურია (primary hyperoxaluria) – ეს რამდენიმე პეროქსისომური ენზიმის დეფიციტია. პეროქსისომური ფერმენტები პეროქსისომის ნაცვლად შედის მიტოქონდრიის შემადგენლობაში. გამოხატული სიმპტომებია მეტაბოლური დარღვევები და ტოქსინების აკუმულაცია.

X-ქრომოსომასთან ჭდომილი ადენოლეიკოდისტროფია - პეროქსისომური ენზიმების დეფიციტი ან მცირე რაოდენობით პეროქსისომების არსებობაა ტვინის უჯრედებში. ამ დროს ტვინის უჯრედებში აკუმულირდება ცხიმოვანი მჟავები. აღნიშნული დაავადების გამოხატული სიმპტომებია: სისუსტე, შაქრის დაბალი დონე სისხლში, ქცევის გართულებები, მუქი კანი, კუნთური კონტროლის ანომალია. დაავადება გვხვდება მხოლოდ მამაკაცებში.

რეზიუმე

მიტოქონდრიები შემოსაზღვრულია ორმაგი მემბრანით. შიგნითა მემბრანა შეიცავს ელექტრონების ტრანსპორტის სისტემას. მატრიქსი შეიცავს ფერმენტებს, მიტოქონდრიულ დნმ-ს და რიბოსომებს. მიტოქონდრიაში ხდება აერობული და ანაერობული ჟანგვა.

მიტოქონდრიების ფუნქციაა უჯრედშიგა სუნთქვა და ჟანგვითი ფოსფორილება, რის შედეგადაც ქიმიური ენერგია აკუმულირდება ატფ-ში მაკროერგული კავშირის მეშვეობით.

მიტოქონდრია ნახევრად ავტონომიური ორგანელია. მას აქვს საკუთარი გენეტიკური მასალა, რაც საშუალებას აძლევს, აწარმოოს საკუთარი ცილის სინთეზი. ასევე, აქვს დამოუკიდებელი დაყოფის უნარი.

მიტოქონდრიები მცენარეულ უჯრედებში ბევრად ნაკლებია, რაც იმით აიხსნება, რომ ატფ მცენარეულ უჯრედებში წარმოიქმნება ქლოროპლასტებშიც ფოტოსინთეზის დროს.

პეროქსისომა მომრგვალო, ერთმემბრანიანი ორგანოიდია. იგი შეიცავს ჟანგვით ფერმენტებს. პეროქსისომური მეტაბოლიზმის დროს წყალბადის ზეჟანგი შუალედური ნივთიერების სახით წარმოიქმნება. წყალბადის ზეჟანგი (H_2O_2) ტოქსიკურია, მაგრამ პეროქსისომის ფერმენტი - კატალაზა მას შლის წყლად და ჟანგბადად.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. როგორია მიტოქონდრიის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია?
2. როგორია მიტოქონდრიის ქიმიური შედგენილობა?
3. როგორია მატრიქსის შემცველობა?
4. ჩამოაყალიბე მიტოქონდრიის ფუნქცია.

5. ახსენი ჟანგვითი ფოსფორილების არსი.
6. სადაა მოთავსებული კალციუმის გრანულები მიტოქონდრიაში?
7. სად მდებარეობს მიტოქონდრიის ელექტრონების ტრანსპორტის სისტემა?
8. სად მდებარეობს მიტოქონდრიული დნმ და სუნთქვითი ფერმენტები?
9. რა სახის ბიოსინთეზური რეაქციები მიმდინარეობს მიტოქონდრიაში უჯრედული სუნთქვის გარდა?
10. რას ნიშნავს, რომ მიტოქონდრია ნახევრად ავტონომიური ორგანელაა?
11. რა სახის ცილების სინთეზდება მიტოქონდრიაში?
12. რაში გამოიხატება მიტოქონდრიის სტრუქტურისა და ფუნქციის შესაბამისობა?
13. რა განსხვავებაა მცენარეული და ცხოველური უჯრედების მიტოქონდრიების აგებულებაში. რით შეიძლება აიხსნას ეს?
14. რას წარმოადგენს პეროქსისომა და როგორია მისი ფუნქცია?
15. როგორია გლიოქსისომების ფუნქცია?
16. როგორაა შესაძლებელი პეროქსისომის წარმოქმნა?

3.12. პლასტიდები. პლასტიდების ტიპები.

ქლოროპლასტების ულტრასტრუქტურა,

ფუნქციები უჯრედში

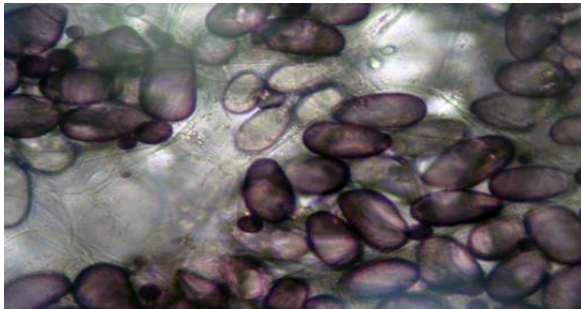
პლასტიდები პირველად წყალმცენარეებში (სპიროგირაში) იქნა აღწერილი 1676 წელს *ანტონ ვან ლევენჰუკის*, უმაღლეს მცენარეებში კი – 1864 წელს *სეგნიოს* მიერ. კლასიკური გამოკვლევები ეკუთვნის შიმპერს. 1882 წელს მან პირველმა მოახ-

დინა პლასტიდების კლასიფიკაცია. არჩევენ სამი სახის პლასტიდს: უფერულს - *ლეიკოპლასტებს*, სხვადასხვა ფერად შეფერილს - *ქრომოპლასტებს* და მწვანე ფერის - *ქლოროპლასტებს*. შიმპერმა დაასაბუთა, რომ მწვანე პლასტიდები ლეიკოპლასტებისგან წარმოიქმნება, ხოლო ქრომოპლასტები - ქლოროპლასტებისგან. დადგენილი იქნა, რომ პლასტიდებს ახასიათებს ურთიერთგარდაქმნის უნარი. თუმცა, ქრომოპლასტებისგან ქლოროპლასტები არ წარმოიქმნება. ისინი დეგენერირდება. ლეიკოპლასტები გარდაიქმნება ქლოროპლასტებად (მაგ., კარტოფილის ტუბერის გამწვანება) ან ქრომოპლასტებად (მაგ., სტაფილოში). სიბნელეში კი ქლოროპლასტები ლეიკოპლასტებად გარდაიქმნება. შემოდგომაზე მწვანე ფოთლები ყვითლდება ან მოწითალო შეფერილობას იღებს, რადგან ტემპერატურისა და განსაკუთრებით, დღის ხანგრძლივობის შემცირებასთან ერთად ქლოროპლასტები ქრომოპლასტებად გარდაიქმნება. შემოდგომაზე ფოთლების ნაირგვარი შეფერილობა პლასტიდებისა და უჯრედის წვენის პიგმენტებით არის გამოწვეული.

სამივე ჩამოთვლილი ტიპის პლასტიდი წარმოიქმნება, ე.წ. პროპლასტიდისგან. პროპლასტიდები გვხვდება მერისტემის უჯრედებში. ისინი მიტოქონდრიების მსგავსი უფერული სხეულებია, მაგრამ - უფრო მსხვილი. პროპლასტიდები შემოსაზღვრულია ორმაგი ლიპოპროტეინული მემბრანით, რომლის სისქე 100 Å-მდეა. მიტოქონდრიებისგან განსხვავებით, პროპლასტიდების შიგნითა მემბრანა არაა მრავალფეროვანი. შესწავლილი იქნა, რომ უმაღლეს მცენარეთა ჩანასახოვანი უჯრედები დიდი რაოდენობით პროპლასტიდს შეიცავს. ქლოროპლასტების, ქრომოპლასტებისა და ლეიკოპლასტების განვითარების (დიფერენცია) დროს იცვლება პროპლასტიდების

ფორმა, ზომები და ულტრასტრუქტურა. მაგალითად, ქლოროპლასტის განვითარებისას სინათლის გავლენით ზრდას იწყებს შიგნითა მემბრანა. მისგან თავდაპირველად წარმოიქმნება ბუშტუკები, რომლებიც შემდეგ მსხვილ დისკოებად გარდაიქმნება და გრანების ფირფიტოვან პარკებს წარმოქმნის.

ლეიკოპლასტები ახასიათებს მცენარეთა შეუფერავ ნაწილებს (ნაყოფების უფერულ ნაწილებს, თესლებს, ფესვებს, ფოთოლთა ეპიდერმისს და სხვა). აღსანიშნავია, რომ მათ არ აქვთ განსაზღვრული ფორმა (სურ. 81).

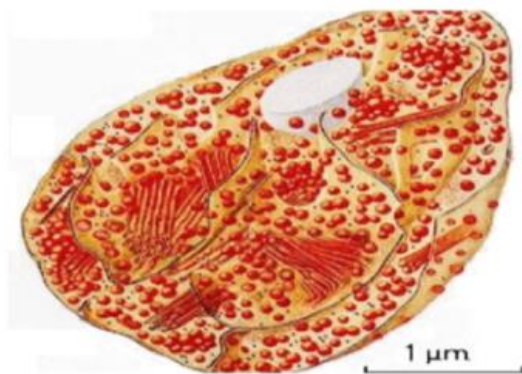


სურ. 81. ლეიკოპლასტები.

ყველაზე ხშირად გვხვდება ლეიკოპლასტები, რომლებშიც მონო- და დისაქარიდებისგან ხდება სახამებლის მეორადი სინთეზი. ზოგჯერ ლეიკოპლასტში ასეულობით სახამებლის კრისტალი წარმოიქმნება. მათ *ამილოპლასტებს* უწოდებენ. სახამებლის მარცვალ წარმოიქმნება ჩაკეტილი ან ნახევრად ჩაკეტილი წარმონაქმნების - ჯიბეების შიგნით (შიგნითა მემბრანის ზედაპირზე). თუ ლეიკოპლასტებში მარაგდება ცილები, მათ *პროტეოპლასტებს* ან *ალეირონპლასტებს* უწოდებენ. იშვიათად გვხვდება *ოლეოპლასტები*, რომელშიც ცხიმი გროვდება. ისინი წარმოიქმნება ქლოროპლასტების დაბერებისას.

ქრომოპლასტები მცენარის ფერადი პლასტიდებია (სურ.

82) - წითელი, ყვითელი, ნარინჯისფერი, ყავისფერი. მას შეიცავს მცენარის ფერადი ნაწილები: გვირგვინის ფურცლები, ნაყოფების ფერადი ნაწილები, ძირხვენები, შედის ფესვის, ღეროს კანში და სხვა. მათში შეიძლება იყოს სხვადასხვა სახის პიგმენტი (კაროტინი, ლუტეინი, ზეაქსანტინი, ვიოლაქსანტინი). ამასთან, მცენარის ნაწილების შეფერილობა შეიძლება ვაკუოლის წვენის პიგმენტიდან იყოს გამოწვეული.



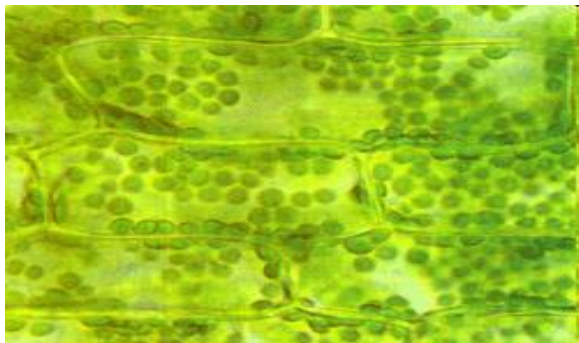
სურ. 82. ქრომოპლასტები.

ქრომოპლასტები სხვადასხვა ფორმის კრისტალების სახით გვხვდება ან გახსნილია ცხიმის წვეთებში. ქრომოპლასტების ლამელიების სტრუქტურა გამკვრივებულია. მათში არ არის გრანები. ლამელიები პლასტიდების კედლისკენაა გადანაცვლებული და მათ ნაცვლად სივრცეს ავსებს მარცვლოვანი წარმონაქმნები.

ქრომოპლასტი შეიძლება წარმოიქმნას პროპლასტიდიდან, ლეიკოპლასტიდან ან ქლოროპლასტიდან მათი დეგენერაციისას, რომლის დროსაც შეიძლება ქლოროფილი თანდათან დაიშალოს და კაროტინოიდები დაგროვდეს.

ქლოროპლასტები მწვანე პლასტიდებია (სურ. 83). ისინი

გადამწყვეტ როლს ასრულებს ფოტოსინთეზში. ქლოროპლასტები წარმოიქმნება, მხოლოდ, სინათლეზე პროპლასტიდებისგან. მათი ფორმა სხვადასხვაგვარია: უმაღლეს მცენარეებში, ისინი, ჩვეულებრივ, ლინზისებურია. მათი დიამეტრი, საშუალოდ, 4-6 მკ-ია.

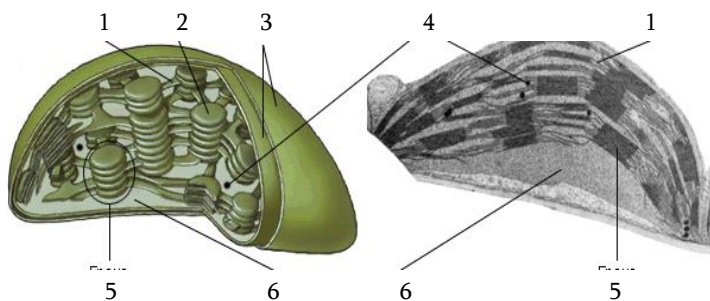


სურ. 83. ქლოროპლასტები მცენარეულ უჯრედში.

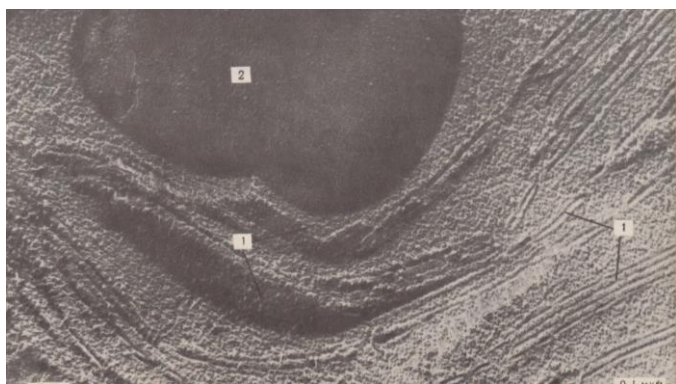
ჩრდილის მოყვარული მცენარეების ქლოროპლასტები უფრო მსხვილია, ვიდრე სინათლის მცენარეებისა. უჯრედებში მათი რაოდენობა სხვადასხვაა: საშუალოდ კი 20-50-მდეა. ისინი გვხვდება ფოთლის პარენქიმასა და მცენარის სხვა მწვანე ნაწილების უჯრედებში. უმდაბლეს მცენარეებში მათ *ქრომატოფორებს* უწოდებენ. ხშირად, ქრომატოფორები მსხვილია და რამდენიმე ერთეულია უჯრედში. მათი ფორმა სხვადასხვაგვარია: მაგალითად, სპოროგირაში სპირალურად დახვეული ლენტის სახე აქვს, რომელიც მთელ უჯრედს მოიცავს, კლოსტრიდიუმში ცილინდრულია. არის ვარსკვლავისებური ან სხვაგვარი ფორმისაც. ქლოროპლასტების განლაგება უჯრედში ცვალებადია და დამოკიდებულია განათებაზე. სუსტ სინათლეზე ისინი განათების მხარეს გადაინაცვლებენ. სინათლის მიმართ ქლოროპლასტების გადაადგილება *ფოტოტაქსისის* გამოვლი-

ნებაა.

პროპლასტიდისგან ქლოროპლასტის წარმოქმნისას ხდება პროპლასტიდების მემბრანული სტრუქტურების გართულება, რის შედეგადაც ჩამოყალიბდება ფირფიტოვანი (*ლამელიების*) სისტემა. ქლოროპლასტი შემოსაზღვრულია ორი - გარე და შიგა მემბრანით. ქლოროპლასტის შინაგანი სტრუქტურა საკმაოდ რთული ორგანიზაციისაა (სურ. 84, 85).



სურ. 84. ქლოროპლასტების ულტრასტრუქტურული ორგანიზაციის სქემა და ელექტრონულმიკროსკოპული ფოტო. 1 - ლამელიები; 2 - თილაკოიდი; 3 - ქლოროპლასტის გარსი; 4 - ცხიმის წვეთი; 5 - გრანები; 6 - სტრომა.



სურ. 85. ქლოროპლასტის თილაკოიდის განივი ჭრილი (იპანახის ფოთოლში). 1 - თილაკოიდი; 2 - სახამებლის მარცვალი.

სტრომაში მოთავსებულია ორი მემბრანით შემოსაზღვრული ბრტყელი პარკები, რომელთაც *თილაკოიდები* (ბერძნ. Thylakos -ტომსიკა) ეწოდება (თილაკოიდები ციანობაქტერიებშიც გვხვდება). უფრო ხშირად, თილაკოიდები ერთმანეთზე მონეტებივით დაწყობილ ბრტყელ ტომსიკებს - *გრანებს* (ლათ. Granum - მონეტების გროვა) წარმოქმნის.

გრანები ერთიან ფუნქციურ სისტემადაა შეერთებული სტრომული თილაკოიდებით - *ლამელიებით* ან მილაკებით, რომელთაც სამშრიანი მემბრანა აქვს. ელექტრონულ-მიკროსკოპული და ქიმიური ანალიზით დადგენილია, რომ პიგმენტი **ქლოროფილი** თილაკოიდის მემბრანებშია ჩაშენებული, ამიტომ ფოტოსინთეზის პროცესში მზის ენერგიის გარდაქმნა ქიმიურ ენერგიად სწორედ აქ ხდება. თილაკოიდებში მიმდინარეობს ფოტოსინთეზის სინათლეზე დამოკიდებული რეაქციები.

ფოტოსინთეზის პირველადი პროდუქტები - საქაროზა და სახამებელი - თავდაპირველად ქლოროპლასტის სტრომაში გრანებსა და მათ შემაერთებელ ფირფიტებსა და მილაკებს შორის გროვდება, ხოლო შემდეგ უკვე მცენარის შესაბამის ნაწილებში გადადის და იქ გროვდება. მწვანე წყალმცენარეებში ფოტოსინთეზის პროცესი ქრომატოფორებში ხორციელდება. მასში გრანები არ არის და პირველადი სინთეზის პროდუქტები - სხვადასხვა სახის ნახშირწყლები, ხშირად, განსაკუთრებული სტრუქტურების ირგვლივ, ე.წ. *პირენოიდებში* (განსაკუთრებული ჩანართები, რომლებიც ქრომატოფორის მატრიქსის ნაწილია) გროვდება.

მართალია, ქლოროპლასტების შეფერილობა ქლოროფილის შემცველობაზეა დამოკიდებული, თუმცა, ისინი შეიცავს სხვა პიგმენტებსაც: კაროტინს, ქსანტოფილს, ლუტეინს, ზეაქ-

სანტინს და სხვას. გრანებში პიგმენტები განსაზღვრული მოწეს-რიგებულობითაა მოთავსებული.

ქლოროფილის მოლეკულა საკმაოდ რთულია. ის შედგება ჰიდროფილური „თავისა“ და ჰიდროფობური „კუდის“ ნაწილისგან. თავს აქვს ციკლური აღნაგობა. მასში ცენტრალური ადგილი უკავია Mg-ს, რომლითაც დაკავშირებულია ოთხი პიროლური რგოლი. იგი კარგად იხსნება ორგანულ გამხსნელებში (აცეტონში, სპირტში). ქლოროფილში აკუმულირდება მზის ენერგია და მის ხარჯზე წარმოიქმნება ორგანული ნივთიერებები (ფოტოსინთეზი). ეს პროცესი, რამდენადმე ემსგავსება მიტოქონდრიებში ჟანგვით ფოსფორილებას და ატფ-ას სინთეზს, მაგრამ ფოტოსინთეზური ფოსფორილება პრინციპულად განსხვავდება ჟანგვითი ფოსფორილებისაგან.

ქიმიური შედგენილობის შესწავლამ აჩვენა, რომ ქლოროპლასტში არის, როგორც ორგანული ნივთიერებები (ცილები, ცხიმები, ნახშირწყლები, ნუკლეინის მჟავები, პიგმენტები - ქლოროფილები, კაროტინოიდები), ვიტამინები, ასევე, მინერალური ელემენტები (რკინა, მაგნიუმი, სპილენძი, თუთია და სხვა).

მიტოქონდრიის მსგავსად, ქლოროპლასტებსაც ნახევრად ავტონომიურ ორგანელს უწოდებენ საკუთარი გენეტიკური აპარატის არსებობის გამო, რაც ბირთვისაგან შედარებით დამოუკიდებლობას ანიჭებს და საშუალებას აძლევს, აწარმოოს საკუთარი ცილების სინთეზი. ასე რომ, ქლოროპლასტებიც შეიცავს გენეტიკურ ინფორმაციას მისი შედგენილობის და საკუთარი სტრუქტურის შესახებ, რის რეალიზაციაც მასში მოთავსებული რიბოსომებით არის უზრუნველყოფილი.

ქლოროპლასტში დნმ-ის (cpDNA) არსებობა ბიოქიმიურად გამოვლინდა 1959 წელს და დადასტურდა ელექტრონული

მიკროსკოპით 1962 წელს. აღმოჩენებმა, რომ ქლოროპლასტი შეიცავს რიბოსომებს და მონაწილეობს ცილების სინთეზში, ცხადყო, რომ ქლოროპლასტიც, მიტოქონდრიის მსგავსად, გენეტიკურად ნახევრად ავტონომიურია. ქლოროპლასტის გენომის პირველი სრული თანმიმდევრობა თამბაქოს მაგალითზე გაშიფრული იქნა 1986 წელს სუგიურასა და კოლეგების მიერ. აღნიშნული თანმიმდევრობა დღეისთვის უამრავი სახეობის მაგალითზეა შესწავლილი.

ქლოროპლასტების დნმ წრიულია და, როგორც წესი, 120 000–170 000 ნ.წ. (ნუკლეოტიდური წყვილი) სიგრძისაა. ქლოროპლასტების უმეტესობაში მთელი ქლოროპლასტის გენომი გაერთიანებულია ერთ დიდ რგოლში, თუმცა, გამონაკლისია ზოგიერთი წყალმცენარე. მათი გენომი დაყოფილია, დაახლოებით, ორმოც პატარა პლაზმიდად, თითოეული 2000-10000 ნ.წ. სიგრძისაა. თითოეული „მინი წრე“ შეიცავს 1- 3 გენს, მაგრამ ასევე, ნაპოვნია ცარიელი პლაზმიდები, კოდირებული დნმ-ის გარეშე. დიდი ხანია, მიაჩნიათ, რომ ქლოროპლასტის დნმ-ს წრიული სტრუქტურა აქვს, თუმცა, ზოგიერთი მტკიცებულების შესაბამისად, ქლოროპლასტის დნმ, უფრო ხშირად, წრფივი ფორმისაა. სიმინდის ქლოროპლასტების დნმ-ის 95%-ზე მეტი დაფიქსირდა განშტოებული ხაზოვანი ფორმით და არა ცალკეული წრიული სახით.

ქლოროპლასტების ცილები, ენდოპლაზმური ბადის გარდა, ციტოზოლში არსებულ თავისუფალ რიბოსომებში და იმ რიბოსომებში სინთეზდება, რომლებიც მათშია მოთავსებული. ციტოზოლში სინთეზებული და ქლოროპლასტში იმპორტირებული ცილები, რომლებიც ამ ორგანოიდების ცილების უმეტესობას წარმოადგენს, ბირთვული დნმ-ით პროგრამირდება. ცილების გარკვეული ნაწილი უხსნადია და ისინი მონაწილე-

ობს ლიპოპროტეინების შექმნაში. ქლოროპლასტებში გვხვდება ფერმენტული ცილებიც, რომლებიც გახსნილ მდგომარეობაშია. ლიპიდებიდან გვხვდება ფუძე ან ნეიტრალური ცხიმები და ფოსფოლიპიდები.

გენეტიკური მასალა უზრუნველყოფს ქლოროპლასტების დაყოფასაც ბირთვისგან დამოუკიდებლად. გაყოფისას ხდება პლასტიდების გადაზონრვა ან მათი გაყოფა შეიძლება ტიხრების წარმოქმნის გზითაც ხდებოდეს. ამ დროს ლამელიები ნაჭდევის პარალელურად ლაგდება და გაყოფისას არ ზიანდება. პლასტიდების გაყოფის უნარი უჯრედთა შთამომავლობაში მათ უწყვეტობას განაპირობებს. მცენარეთა სქესობრივი და უსქესო გამრავლების დროს პლასტიდები შვილეულ ორგანიზმებს (ან უჯრედებს) გადაეცემა. ეს *ციტოპლაზმური მემკვიდრეობის* ერთ-ერთი სახეა, კერძოდ, პლასტიდური მემკვიდრეობა, რომელიც, ასევე, დედის ხაზით მატრიკლინურად მემკვიდრეობს.

ქლოროპლასტებში, ნახშირწყლების გარდა, სინთეზდება ამინომჟავები და ცხიმოვანი მჟავებიც. გარდა ამისა, ისინი ასრულებს სამარაგო სახამებლის დროებითი საკუჭნაოს ფუნქციასაც.

რეზიუმე

პლასტიდები მცენარეული უჯრედისათვის დამახასიათებელი ორმემბრანიანი ორგანოიდებია. ლეიკოპლასტები ახასიათებს მცენარეთა შეუფერავ ნაწილებს. მათ არ აქვთ განსაზღვრული ფორმა. ყველაზე ხშირად გვხვდება ლეიკოპლასტები, რომლებშიც მონო- და დისაქარიდებისგან მიმდინარეობს სახამებლის მეორადი სინთეზი. ქრომოპლასტები მცენარის ფერადი პლასტიდებია, რომლებსაც შეიცავს მცენარის ფერადი

ნაწილები. მათში შეიძლება იყოს სხვადასხვა სახის პიგმენტი.

ქლოროპლასტები მწვანე პლასტიდებია, რომლებიც გადა-
მწყვეტ როლს ასრულებს ფოტოსინთეზში. ქლოროპლასტი ორ
მემბრანიანია. სტრომაში მოთავსებულია ორი მემბრანით შემო-
საზღვრული ბრტყელი პარკები, რომელთაც თილაკოიდები
ეწოდება. ისინი მონეტებივით დაწყობილ ბრტყელ ტომსიკებს
- გრანებს წარმოქმნის. პიგმენტი ქლოროფილი თილაკოიდის
მემბრანებშია ჩაშენებული. თილაკოიდებში მიმდინარეობს
ფოტოსინთეზის სინათლეზე დამოკიდებული რეაქციები.

ქლოროპლასტები ნახევრად ავტონომიური ორგანოებია.
მათ საკუთარი გენეტიკური აპარატი აქვს და დამოუკიდებლად
შეუძლია საკუთარი ცილების სინთეზი მასში მოთავსებული
რიბოსომების ხარჯზე. შეუძლიათ დამოუკიდებლად დაყოფა.
ქლოროპლასტებში, ნახშირწყლების გარდა, ხდება ამინმჟავე-
ბისა და ცხიმოვანი მჟავების სინთეზიც. გარდა ამისა, ისინი ას-
რულებს სამარაგო სახამებლის დროებითი საკუჭნაოს ფუნქ-
ციასაც.

შეამოწმე შენი ცოდნა

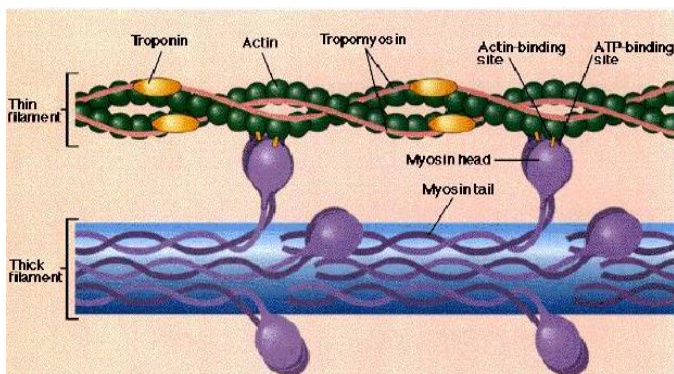
1. ჩამოთვალე პლასტიდების სახეები. საიდან წარმოიქმნება ისინი და როგორ?
2. სად გვხვდება ლეიკოპლასტები? დაახასიათე ლეიკოპლასტები.
3. მცენარის რომელ ნაწილებში გვხვდება ქრომოპლასტები? დაახასიათე ისინი.
4. როგორია ქლოროპლასტების აგებულება?
5. დაახასიათე ქლოროპლასტების შინაგანი სტრუქტურა.
6. როგორია ქლოროპლასტების ქიმიური შედგენილობა?
7. რაში მდგომარეობს ქლოროპლასტების ფუნქცია?

3.13. მიკრომილაკები

ციტოპლაზმა დაქსელილია ბოჭკოებით. მას ციტოჩონჩხს უწოდებენ. ციტოჩონჩხი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედის სტრუქტურასა და მასში სათანადო აქტივობების განხორციელებაში. ციტოჩონჩხში არჩევენ სამი ტიპის მოლეკულურ სტრუქტურებს: მიკროფილამენტებს, შუალედურ ფილამენტებს და მიკრომილაკებს. ისინი ასრულებს მექანიკურ საყრდენ ფუნქციას. ასევე, მონაწილეობენ ზოგიერთი სახის უჯრედის მოძრაობაშიც. უჯრედის მოძრაობა, ჩვეულებრივ, დაკავშირებულია ციტოჩონჩხისა და მამოძრავებელი ცილების ურთიერთქმედებასთან. ისინი ახორციელებს წამწამებისა და შოლტების მოძრაობას.

მიკროფილამენტები (აქტინის ფილამენტები) 7 ნმ დიამეტრის მყარი ჩხირებია. მას აქტინის ფილამენტებსაც უწოდებენ. იგი აგებულია გლობულური ცილა აქტინის მოლეკულები-საგან, რომლებიც დაგრეხილი ორმაგი ჯაჭვის სახითაა წარმოდგენილი. მიკროფილამენტები ყველა ეუკარიოტული უჯრედის შემადგენელი ნაწილია. მიკროფილამენტები პლაზმური მემბრანის შიგნით წარმოქმნის სამგანზომილებიან ქსელს, ქმნის შინაგან დაჭიმულობას უჯრედში და ფორმის შენარჩუნებაში ეხმარება მას. მიკროფილამენტების კონები წარმოქმნის მიკროხაოებს. იგი უჯრედის მემბრანის გამონაზრდებია, რაც ზრდის შეხების ზედაპირს.

მიკროფილამენტები, ასევე, კუნთოვანი უჯრედის შემკუმშავი აპარატის ნაწილია. კუნთოვანი უჯრედის სიგრძის გასწვრივ რამდენიმე ასეულ ასეთ ცილა აქტინის ფილამენტს შორის მოთავსებულია უფრო მსხვილი - ცილა მიოზინის ფილამენტები (სურ. 86).



სურ. 86. კუნთოვანი უჯრედის შემკუმშავი აპარატი - ცილა აქტინისა და ცილა მიოზინის ფილამენტები.

აქტინითა და მიოზინით გამოწვეული ლოკალური შეკუმშვა მონაწილეობს ამეზოიდურ მოძრაობაშიც, რომლის დროსაც უჯრედი, მაგ., ამება ხობავს ზედაპირის გასწვრივ გაწელვით და ფსევდოპოდიებში (ბერძნ. Pseudos - ცრუ; pod-ფეხი) ციტოპლაზმის ჩადვრით. ასე მოძრაობს სისხლის ზოგიერთი სახის ლეოკოციტიც და შემაერთებული ქსოვილის ზოგიერთი უჯრედიც.

მცენარეულ უჯრედში აქტინ-მიოზინური ურთიერთქმედება და ხსნარის გარდაქმნა გელის ფორმაში ციტოპლაზმის მოძრაობასაც (წრიულ თუ ნაკადისებურ) განსაზღვრავს, რაც მნიშვნელოვანია უჯრედის შიგნით ნივთიერებათა გადანაწილებაში.

შუალედური ფილამენტები. შუალედურს იმიტომ უწოდებენ, რომ მათი დიამეტრი 8-12 ნმ-ია, რაც მეტია - მიკროფილამენტების და ნაკლებია - მიკრომილაკების დიამეტრზე. მიკრომილაკებისა და მიკროფილამენტებისაგან განსხვავებით, რომელთაც ყველა ეუკარიოტული უჯრედისთვის მუდმივი შემადგენლობა და დიამეტრი აქვს, შუალედური ფილამენტები

მრავალფეროვანია. თითოეული მათგანი განსხვავებული მოლეკულური სუბერთეულისგან შედგება, რომლებიც **კერატინის** ოჯახის ცილებისგანაა წარმოდგენილი. სხვადასხვა სახის შუალედურ ფილამენტებს შეუძლია მთელი ციტოჩონჩხის საყრდენის როლის შესრულება. ციტოჩონჩხის შუალედური ფილამენტების მაგალითია **ტონოფიბრილები**, რომლებიც განლაგებულია ეპითელიოციტების ციტოპლაზმაში და მის სიმტკიცეს განაპირობებს.

მიკრომილაკებისა და მიკროფილამენტებისაგან განსხვავებით, შუალედური ფილამენტები უჯრედის შედარებით მუდმივი კომპონენტებია, მაშინ, როცა მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები ხშირად იშლება და უჯრედის სხვადასხვა ნაწილში ისევ აეწყობა-ხოლმე. უფრო მეტიც, უჯრედის სიკვდილის შემდეგაც კი მისი ქსელი ნარჩუნდება. მაგალითად, ადამიანის კანის უჯრედები ცილა კერატინით სავსე მკვდარი უჯრედებისგან შედგება.

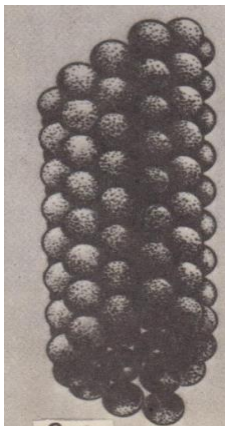
მიკრომილაკები ყველა ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმაშია და ყველაზე მსხვილი, ღრუიანი მილაკებია (სურ. 87). მათი დიამეტრი, დაახლ. 25 ნმ, სიგრძე კი - 200 ნმ-დან 25 მკმ-მდეა. მიკრომილაკების კედელი აგებულია გლობულური ცილა **ტუბულინისაგან**, რომელიც შედგება 2 პოლიპეპტიდური სუბერთეულისაგან - α და β ტუბულინისაგან. მიკრომილაკები უჯრედს აძლევს ფორმას და უზრუნველყოფს მის მექანიკურ სიმტკიცეს. მიკრომილაკების მეშვეობით მოძრაობა შეუძლიათ მამოძრავებელი ცილებით აღჭურვილ ორგანოიდებს. მაგალითად, მიკრომილაკები სეკრეციულ ვეზიკულებს გოლჯის აპარატიდან პლაზმურ მემბრანამდე წარმართავს. ამასთან, მათ აქვთ უჯრედის გაყოფის პროცესში ქრომოსომების გადაადგი-

ლების უნარი. მიკრომილაკები შედის აქსონემის შემადგენლობაშიც.



სურ. 87. იზოლირებული მიკრომილაკები.

მიკრომილაკები შედგება გლობულური ცილოვანი სუბერთეულებისაგან, რომელთა დიამეტრი, დაახლ. $50 \text{ \AA}$ -ია. ისინი განლაგებულია სპირალურად. ცილოვანი გლობულების სიგრძივი რიგი წარმოქმნის პროტოფილამენტებს (სურ. 88).



სურ. 88. მიკრომილაკები.

მრავალ უჯრედში მიკრომილაკები უჯრედის ცენტროსომებიდან გამოდის ბირთვის მახლობლად. აღნიშნულ ადგილს „მიკრომილაკების საორგანიზაციო ცენტრად“ მიიჩნევენ. ცხოველური უჯრედის ცენტროსომაში მოთავსებულია წყვილი ცენტრიოლი (სრულად იხ. ქვემოთ „უჯრედის ცენტრი“). თითოეული მათგანი შედგება წრიულად განლაგებული სამ-სამი მიკრომილაკის ცხრა ნაკრებისგან.

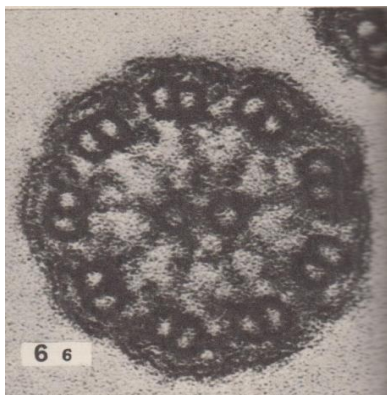
წამწამები და შოლტები

ეუკარიოტებში სპეციალურად აგებული მიკრომილაკები ქმნის წამწამებს და შოლტებს.

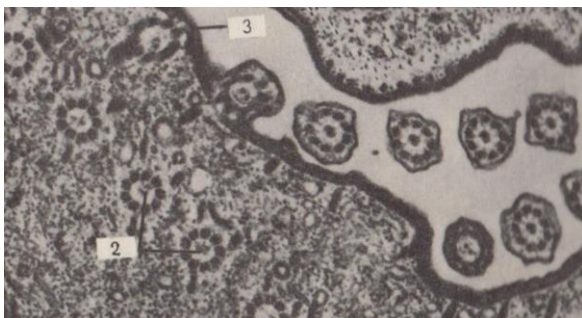
წამწამები და შოლტები უჯრედის მოძრავი სტრუქტურებია. მრავალი ერთუჯრედიანი ეუკარიოტული ორგანიზმი წყალში მოძრაობს წამწამებისა და შოლტების მეშვეობით. წამწამები და შოლტები განაპირობებს ერთი უჯრედის გადაადგილებას ან სითხისა და მკვრივი ნივთიერებების გადაადგილებას ქსოვილის ზედაპირზე. მაგ., სპერმატოზოიდი - ცხოველებში, ზოოსპორები, უმარტივესები, წყალმცენარეები და ზოგიერთი მცენარე შოლტით მოძრაობს. სასულის წამწამებიან ზედაპირს ლორწოს შემცველი მიტაცებული ნარჩენები ფილტვიდან გარეთ გამოაქვს; ზურგის ტვინის არხის ამომფენი ეპითელის წამწამები უზრუნველყოფს ზურგის ტვინის სითხის მოძრაობას; კვერცხსავალის სანათურის ამომფენი ეპითელის უჯრედების ზედაპირის წამწამები ხელს უწყობს კვერცხის (ემბრიონის) გადაადგილებას საშვილოსნოსკენ და სხვა.

შოლტებს და წამწამებს აქვთ რხევის უნარი. ისინი ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან რხევის თავისებურებებით. შოლტი მოძრაობს ტალღისებურად, წამწამები კი - ნიჩბებივით, ცვალებადი ძალითა და განახლებადი მოქნევებით წამწამების ღერძის

პერპენდიკულარული მიმართულებით. მათი დიამეტრი 0,2 მკმდეა, წამწამების სიგრძე – 5-10 მკმდე, შოლტებისა – 150 მკმდე. შოლტები უჯრედს ერთი ან ორი აქვს, წამწამების რაოდენობა კი შეიძლება 14000-მდეც კი იყოს (უმარტივესებში). მათი სტრუქტურული ორგანიზაცია მსგავსია. მათ საფუძველს წარმოადგენს უჯრედის ზედაპირზე მყოფი **ბაზალური სხეული** ან გრანულა (**ბლეფაროპლასტი, კინეტოსომა** და სხვა). წამწამები განლაგებულია მოციმციმე უჯრედთა დისტალურ, თავისუფალ ზედაპირზე. ისინი ციტოპლაზმის გამონაზარდებია. ელექტრონული მიკროსკოპით დადგინდა, რომ მათი აგებულება ცხოველებსა და მცენარეებში მსგავსია. ისინი დაფარულია ტიპური სამშრიანი მემბრანით, რომელიც უჯრედის მემბრანის გაგრძელებაა. ბაზალური სხეულის ულტრასტრუქტურა ცენტრიოლის მსგავსია, ისინი სახეშეცვლილი ცენტრიოლებია: ეს არის ორი წყვილი ცენტრალური და ცხრა წყვილი პერიფერიული ძაფი (მიკრომილაკები) (სურ. 89; 90). პერიფერიული ძაფები დაკავშირებულია **ბაზალურ სხეულაკებთან**, რომლებიც უჯრედთა დისტალური ნაწილების ციტოპლაზმაშია განლაგებული.



სურ. 89. წამწამების განივი განაკვეთი.



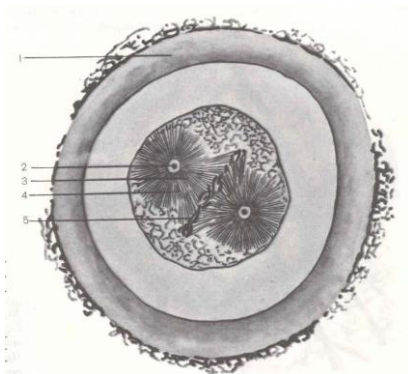
სურ. 90. წამწამიანი უმარტივესების წამწამები და ბაზალური სხეულაკი. პერიფერიული ციტოპლაზმა; 2 - ბაზალური სხეულაკი; 3 - ციტოპლაზმური მემბრანა.

შოლტები აგებულია წამწამებს ჰგავს. მრავალ ცხოველში (მათ შორის, ადამიანშიც) სპერმატოზოიდის შოლტის ბაზალური სხეული აღწევს კვერცხში და გადაიქცევა ცენტრიოლად. თვლიან, რომ წამწამებისა და შოლტების წარმოშობამდე უჯრედის ცენტრის ერთი ცენტრიოლი გადაინაცვლებს უჯრედის ზედაპირისკენ და წარმოქმნის ბაზალურ სხეულს. თუ ერთდროულად რამდენიმე წამწამი წარმოიქმნება, მაშინ, როგორც ჩანს, ცენტრიოლი იყოფა და მერე გადაიქცევა ბაზალურ სხეულად. ცნობილია, რომ მათი ცილები კუნთოვანი ცილების მსგავსია. წამწამებისა და შოლტების მობრუნებისა და მოხვევის მოძრაობებს, რაც ატფ-ის ენერგიით ხდება, განახორციელებს მოტორული ცილა **დინეინი**, რომელიც გაკიშულია ერთი მიკრომილაკური გარეთა წყვილიდან მეორემდე და შედგება მრავალი პოლიპეპტიდისაგან.

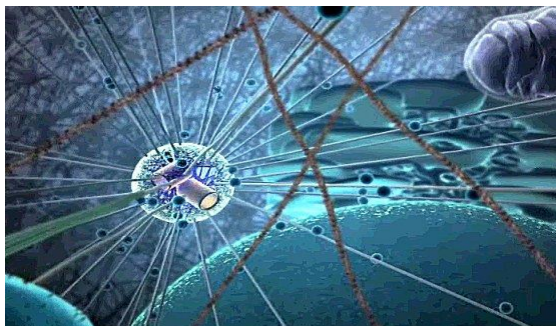
3.14. უჯრედის ცენტრი. ცენტრიოლები, მათი ულტრანატივი ორგანიზაცია, ფუნქცია

ცენტროსომა (ლათ. centrum; ბერძნ. soma - სხეული) ანუ *უჯრედის ცენტრი* აღმოჩენილი იქნა 1876 წელს ვან-ბენედენის მიერ ცხოველთა და ზოგიერთი მცენარის უჯრედში. იგი შემდეგ შენიშნა ბოვერმაც, ხოლო ჰერთვიგმა მას უჯრედის *დინამიკური ორგანელი* უწოდა. იგი ბირთვთან ახლოს მდებარეობს.

უჯრედის ცენტრი უჯრედის ზოგადი მნიშვნელობის ორგანოა. იგი შედგება ორი ძალიან მცირე გრანულისაგან, რომელთაც *ცენტრიოლებს* უწოდებენ. ისინი, ან პირდაპირაა მოთავსებული ციტოპლაზმაში, ან შეიძლება შემოსაზღვრული იყოს ციტოპლაზმის სფერული შრით – *ცენტროსფეროთი*, რომელსაც ციტოპლაზმასთან შედარებით ნაკლები შეღებვის უნარი აქვს. უჯრედის სიცოცხლის გარკვეულ პერიოდში (კერძოდ, დაყოფის ზოგიერთ ფაზაში) ცენტრიოლების ირგვლივ შეიძლება, წარმოიქმნას სხივისებური ზონა – *ასტროსფერო* (სურ. 91,92).

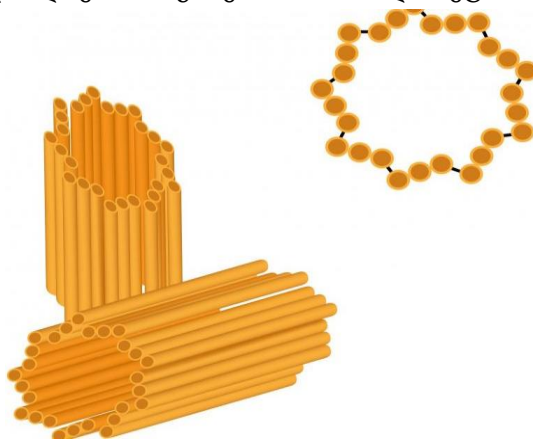


სურ. 91. ცენტროსომა ცხენის ასკარიდას დაყოფად კვერცხუჯრედში. 1-კვერცხუჯრედის გარსი; 2-ცენტრიოლები; 3- ცენტროსფერო; 4-ასტროსფერო; 5-ეკვატორული სიბრტყე.



სურ. 92. ასტროსფერო.

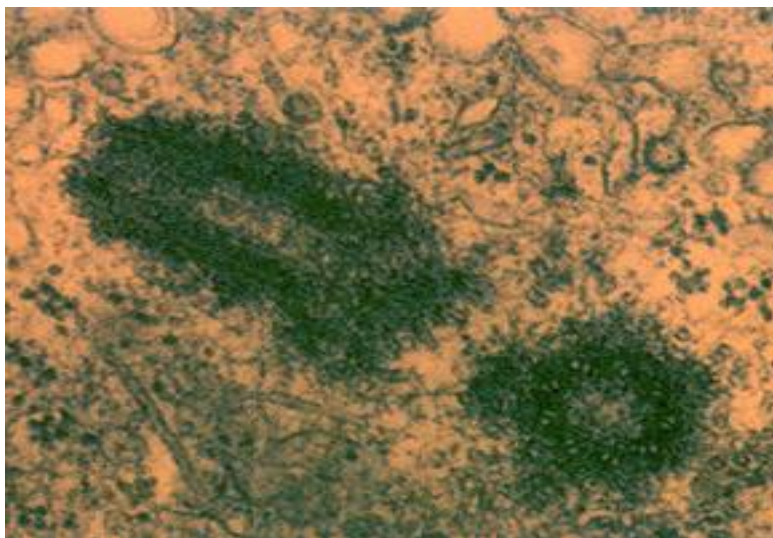
ცენტროსომიდან გამოდის მიკრომილაკები. ცენტრიოლების ნატიფი სტრუქტურა რთულია. თითოეული ცენტრიოლი წარმოადგენს ცილინდრს, რომლის კედელი შედგება წრიულად განლაგებული სამ-სამი მიკრომილაკის ცხრა ნაკრებისგან (სურ. 93). ამ ცილინდრების სიგრძე $5000 \text{ \AA}$ -ია, დიამეტრი- $150\text{-}200 \text{ \AA}$.



სურ. 93. ცენტრიოლები.

უფრო რთულია ზოგიერთი ცენტრიოლის, მაგალითად, ლეიკოციტების ცენტრიოლის აგებულება: ცილინდრის ირგვ-

ლივ წარმოიქმნება ორი რგოლი, რომლებიც მიღებს ხიდაკებით უკავშირდება. ცილინდრული ფორმის ცენტრიოლები, ჩვეულებრივ, წყვილია და ერთმანეთის პერპენდიკულარულადაა განლაგებული (სურ. 94). სინამდვილეში აღმოჩნდა, რომ ცენტრიოლები მხოლოდ ცილინდრული კი არა, ზოგიერთ უჯრედში ოვალური ფორმისაც შეიძლება შეგვხვდეს.



სურ. 94. ურთიერთპერპენდიკულარულად განლაგებული ცენტრიოლები (ელექტრონული მიკროფოტო).

ცენტრიოლები გენეტიკურად უწყვეტი ორგანოიდებია. უჯრედის დაყოფისას ისინი ორმაგდება და თანაბრად ნაწილდება შვილეულ უჯრედებში (სურ. 95). ყოველ მათგანში ხვდება თითო ცენტრიოლი. ისინი ქმნის *უჯრედის ცენტრს*.



სურ. 95. ცენტრიოლების გაორმაგება მედუზის უჯრედის გაყოფის პროცესში. შვილეული ცენტრიოლები (პროცენტრიოლები) წარმოიქმნება თითოეული პერპენდიკულარული დედისეული ცენტრიოლიდან.

ცენტრიოლები აგებულია ეპითელური უჯრედის **ბაზალური** გრანულებისა და ერთუჯრედიანების **ბლეფაროპლასტის** მსგავსია. როგორც ჩანს, ისინი ჰომოლოგიური ორგანოიდებია. მრავალი გამოკვლევით ნაჩვენებია, რომ უმარტივესების წამწამებისა და შოლტების, აგრეთვე, სპერმატოზოიდების კუდის ძაფის განვითარება ცენტრიოლებთანაა დაკავშირებული. ყველა ეს სტრუქტურა **ბაზალური სხეულაკებისგან** ანუ **კინეტოსომებისაგან** ვითარდება, ხოლო ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ცენტრიოლებისგან წარმოიქმნება. უჯრედის ცენტრის ფუნქციაა მიტოზური დაყოფისას დაყოფის თითისტარას წარმოქმნა.

მცენარეთა უმეტესობის ცენტროსომებს ცენტრიოლები არ აქვთ, მაგრამ აქვთ კარგად ორგანიზებული მიკრომილაკები.

ცენტროსომა უჯრედის გაყოფის წინ ორმაგდება. მათი მემკვიდრეობით ხდება ქრომოსომების გადანაწილება პოლუსებზე. მიუხედავად ამისა, ცენტრიოლების ზუსტი ფუნქცია ამ პროცესში დადგენილი არ არის. ცენტროსომამოცლილი უჯრედები მაინც იყოფა ისევე, როგორც მცენარეული უჯრედები, რომლებსაც ისედაც არ აქვთ ცენტროსომები.

ახალი ცენტრიოლების ფორმირება დეტალურად იქნა შესწავლილი უმარტივესებში (შოლტიანებში). მშობლისეულ ცენტრიოლზე ზრდას იწყებს პატარა ჩანასახი, რომელიც იზრდება და შვილეულ ცენტრიოლს წარმოადგენს. ელექტრონულ-მიკროსკოპული გამოკვლევით დ. მეზიასა და მისი თანამშრომლების მიერ დადგენილი იქნა, რომ ცენტრიოლების რეპროდუქცია დაკვირვებით ხერხემლიანი ცხოველების უჯრედებისთვისაც არის დამახასიათებელი.

რეზიუმე

ციტოჩონჩხი უჯრედის სტრუქტურის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. არჩევენ ციტოჩონჩხში შემავალ მიკროფილამენტებს, შუალედურ ფილამენტებს და მიკრომილაკებს. მიკროფილამენტები შედგება ცილა აქტინისგან. ისინი პლაზმური მემბრანის შიგნით წარმოქმნის სამგანზომილებიან ქსელს, ქმნის შინაგან დაჭიმულობას უჯრედში და ფორმის შენარჩუნებაში ეხმარება მას. მისი კონები წარმოქმნის მიკროხაოებს. მიკროფილამენტები, ასევე, კუნთოვანი უჯრედის შემკუმშავი აპარატის ნაწილია.

შუალედური ფილამენტები მრავალფეროვანია და უჯრედის, შედარებით, მუდმივი კომპონენტებია. თითოეული მათგანი განსხვავებული მოლეკულური სუბერთეულისგან შედ-

გება, სხვადასხვა სახის შუალედურ ფილამენტებს შეუძლია მთელი ციტოჩონჩხის საყრდენის როლის შესრულება.

მიკრომილაკები ყველა ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმაშია. მიკრომილაკების კედელი აგებულია გლობულური ცილა ტუბულინისაგან, მიკრომილაკები უჯრედს აძლევს ფორმას და უზრუნველყოფს მის მექანიკურ სიმტკიცეს.

ცენტროსომა უჯრედის ორგანოიდია. იგი შედგება ორი ცენტრიოლისაგან. ცენტროსომიდან გამოდის მიკრომილაკები. უჯრედის დაყოფისას ცენტრიოლები ორმაგდება და ნაწილდება შვილეულ უჯრედებში. ყოველ მათგანში ხდება თითო ცენტრიოლი. ისინი ქმნის უჯრედის ცენტრს. უჯრედის ცენტრის ფუნქციაა დაყოფისას დაყოფის თითისტარას წარმოქმნა.

მცენარეთა უმეტესობის ცენტროსომებს ცენტრიოლები არ აქვთ, მაგრამ აქვთ კარგად ორგანიზებული მიკრომილაკები.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რას წარმოადგენს ციტოჩონჩხი?
2. როგორია ციტოჩონჩხის სტუქტურული კომპონენტები?
3. რა არის მისი ძირითადი ფუნქცია უჯრედში?
4. დაასახელეთ მიკროფილამენტების ლოკალიზაციის ადგილი და დაახასიათე ისინი.
5. რა არის მიკროფილამენტების ძირითადი ქიმიური შემადგენელი ნაწილი? ახსენი მისი ფუნქციონირების მექანიზმი.
6. დაასახელეთ შუალედური ფილამენტების ლოკალიზაციის ადგილი და დაახასიათე ისინი.
7. რა არის შუალედური ფილამენტების ძირითადი ქიმიური შემადგენელი ნაწილი? მოიყვანე შუალედური ფილამენტების მაგალითი.

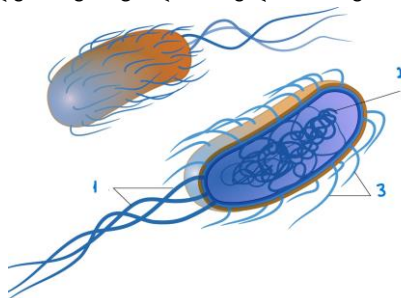
8. დაასახელეთ მიკრომილაკების ლოკალიზაციის ადგილი, დაახასიათეთ ისინი.
9. მოიყვანეთ მიკრომილაკების მაგალითები.
10. დაასახელეთ წამწამებისა და შოლტების ლოკალიზაციის ადგილი.
11. რა განსხვავებაა წამწამებისა და შოლტების რხევის თავისებურებებს შორის?
12. რომელი მოტორული ცილის მეშვეობით ხდება წამწამებისა და შოლტების მოძრაობა?
13. როგორია უჯრედის ცენტრის აგებულება?
14. როგორია ცენტროსომის ნატიფი სტრუქტურა?
15. რაში მდგომარეობს ცენტროსომის ფუნქცია?

თავი. 4. უჯრედის სპეციალური ორგანოიდები, აგებულება და ფუნქციები

გარდა ზოგადი მნიშვნელობის ორგანოიდებისა, უჯრედში გვხვდება სპეციალური დანიშნულების ორგანოიდები, რომლებიც სხვადასხვა უჯრედში, მხოლოდ, ამა თუ იმ სპეციალიზებული ფუნქციის შესრულებას ემსახურება. მაგალითად, ეპითელიოციტებში ტონოფიბრილები - უზრუნველყოფს უჯრედის სიმტკიცეს, ნერვულ უჯრედებში ნეიროფიბრილები ასრულებს აგზნების გატარების ფუნქციას, მოძრაობასთან დაკავშირებით კუნთოვანი უჯრედების ციტოპლაზმაში გვხვდება მიოფიბრილები, ასევე, შოლტების ან წამწამების მოძრაობა მოტორული ცილის მეშვეობით და სხვა.

4.1. წამწამები და შოლტები

ზოგიერთი უჯრედის სპეციალური მნიშვნელობის ორგანოიდია. წამწამები და შოლტები უჯრედის მოძრავი სტრუქტურებია (სურ. 96). იგი შედგება მიკრომილაკებისაგან და უზრუნველყოფს უჯრედის ან სითხისა და მკვრივი ნივთიერების გადაადგილებას ქსოვილის ზედაპირზე.

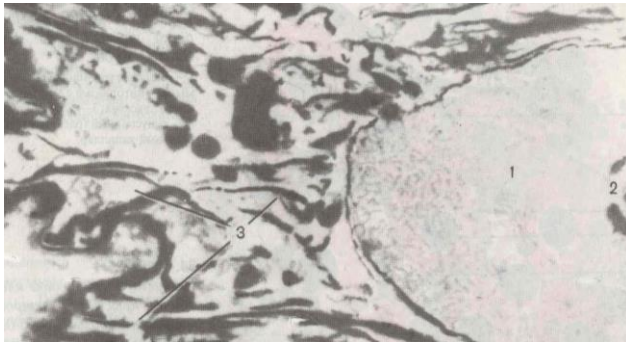


სურ. 96. ბაქტერიის შოლტი (1) და წამწამები (3).

4.2. ტონოფიბრილები

ტონოფიბრილები ეპითელური უჯრედების სპეციალიზებული ორგანოიდებია. ისინი ცილოვანი ბუნების ძაფისებური სტრუქტურებია. ტონოფიბრილები ეპითელიოციტების ციტოჩონჩხის შუალედური ფილამენტებია და უზრუნველყოფენ ეპითელიოციტების სიმტკიცეს.

ელექტრონული მიკროსკოპით ჩანს, რომ ისინი შედგება უწყრილესი - 60 Å-მდე დიამეტრის ძაფების - შუალედური ფილამენტების - ტონოფილამენტებისაგან (სურ. 97), რომლებიც ბოლოვდება დესმოსომებთან ახლოს და არ გადადის ერთი უჯრედიდან მეორეში.

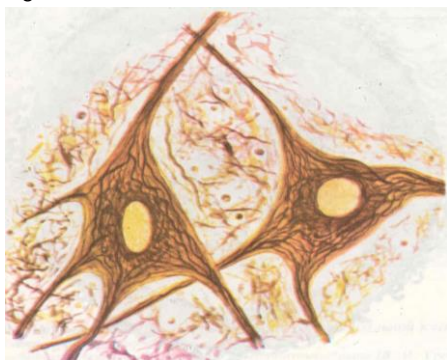


სურ. 97. ეპითელიოციტების ტონოფიბრილების ელექტრონული მიკროფოტო 1 - ეპითელიოციტის ბირთვი; 2 - ბირთვაკი; 3 - ტონოფიბრილები.

4.3. ნეიროფიბრილები

ნეიროფიბრილები წვრილი ძაფებია, რომლებიც ნეიროციტსა და მის მორჩებში მდებარეობს. აქ ისინი ხშირ ბადეს ქმნის (მორჩებში პარალელურად ლაგდება). ნეიროფიბრილები დაკავშირებულია ნერვული უჯრედების აგზნების მდგომარეობასთან.

ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევით დადგინდა, რომ ნეირონების ციტოპლაზმა შეიცავს ნეიროპროტოფიბრილებს- მიკროფილამენტებს (სურ. 98), რომელთა დიამეტრიც 70-300 Å-ის ტოლია. როგორც ჩანს, ისინი კონებად იკრიბება 5-5-ად ან მეტად. გამოთქმულია ზოგიერთი მოსაზრება მათ ტროფიკულ როლზე - მათში ფერმენტების გადაადგილების შესაძლებლობაზე.



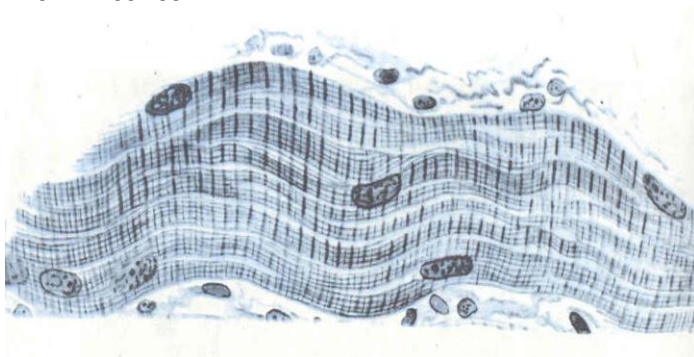
სურ. 98 . ნეიროფიბრილები ნერვულ უჯრედში.

4.4. მიოფიბრილები

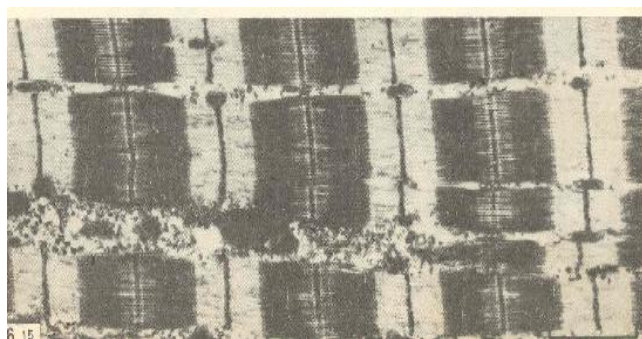
მიოფიბრილები (მიკროფილამენტები) შეიძლება იყოს ერთგვაროვანი (გლუვი) ან განივზოლიანი. განივზოლიანი მიოფიბრილები ახასიათებს ფეხსახსრიანებსა და ქორდიანთა სომატურ და გულის მუსკულატურას. ხერხემლიანთა შინაგანი ორგანოებისა და ზოგიერთი უხერხემლოს სომატური კუნთები გლუვი მიოფიბრილებისგანაა აგებული. მიოფიბრილები ხშირად მოჩანს არა მარტო უჯრედის ფიქსირებულ პრეპარატზე, არამედ ცოცხალ ობიექტშიც.

დაწვრილებითაა შესწავლილი განივზოლიანი მიოფიბრილი 1939 წელს ენგელჰარდტისა და ლიუბიმოვას მიერ. მისი

დiameterი 1-2 მკ-ია, სიგრძე კი 10-20 მკ-დან რამდენიმე მმ-მდე, შეიძლება სმ-მდეც კი. განივზოლიანობა განპირობებულია ნათელი - იზოტროპული (I) და მუქი ანიზოტროპული (A) ზოლების (დისკების) მონაცვლეობით (სურ. 99, 100), რომელთაც სხვადასხვა სისქე აქვთ.



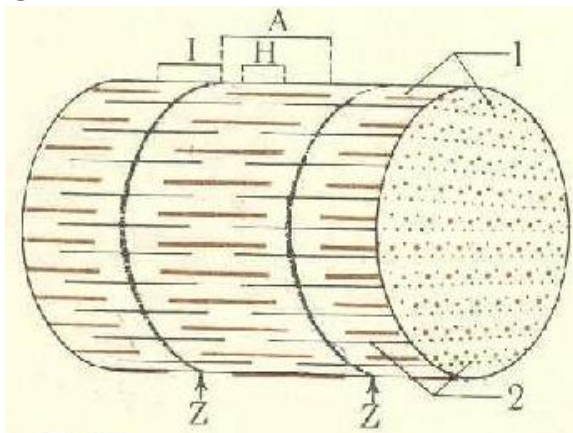
სურ. 99. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკო
(ჩანს ნათელი და მუქი ზოლები).



სურ. 100. განივზოლიანი მიოფიბრილის სიგმივი განაკვეთი.

A დისკო მეტი სიმკვრივისაა და ინტენსიურად იღებება. პოლარიზაციულ მიკროსკოპში მას ორმაგი სხივების უნარი აქვს, რაც არ ვლინდება I დისკოებში. I დისკო, თავის მხრივ,

გადაკვეთილია შუაზე მემბრანით – T ტელოფრაგმით (მუქი Z-ზოლი) (ტერმინები „მემბრანა“ და „ტელოფრაგმა“ ზუსტად არ ასახავს ქერისებური აგებულების მოცემული წარმონაქმნის თავისებურებას). T ხაზები (Z-დისკო) შეადგენს განივზოლიანი დახაზულობის ყველაზე უფრო მდგრად ელემენტს და შენარჩუნებულია მიოფიბრილების ყველა ფუნქციური ცვლილების დროს. T-ტელოფრაგმა (Z-დისკო) შედგება $15-20^{\circ}$ -ით დახრილად მიმავალი განსაკუთრებული, მოკლე და თხელი მიოფილამენტებისაგან. T ხაზებს (Z-დისკოებს) შორის მდებარე მიოფიბრილების სეგმენტს უწოდეს *სარკომერი* ანუ *კუნთოვანი სეგმენტი*, რომელიც ბოჭკოს სტრუქტურულ-ფუნქციური ერთეულია. A დისკოს ცენტრში მოთავსებულია *ნათელი H ზოლი*, რომელსაც შუაზე კვეთს ვიწრო M მემბრანა (მეზოფრაგმა). ამ უბანში მყარდება კავშირი მეზობელ სქელ ფილამენტებს შორის (სურ. 101).



სურ. 101. მიოფიბრილის აგებულების სქემა. 1–მსხვილი, პარალელურად განლაგებული ძაფები (მიოზინი) (A); 2–წვრილი დისკები (აქტინი); ორ Z ფირფიტას შორის–სარკომერა.

დადგენილია, რომ მიოფიბრილების შემადგენლობაში შედის უწყვილესი ბოჭკოები – მიკროფილამენტები (პროტოფიბრილები), რომლებიც ორგვარია: უფრო მსხვილი – 100 Å დიამეტრის და უფრო წვრილი – 50 Å დიამეტრის მექნე. მეზოფრაგმის დონეზე გავლისას მიკროფილამენტები უფრო მეტი და მკვერივი ჩანს, ვიდრე სხვა უბნებში. მსხვილი მიკროფილამენტები გაივლიან მთელ A დისკოს, რომელშიც ისინი პარალელურადაა განლაგებული, ხოლო წვრილი მიკროფილამენტები გაივლის I დისკოს, შემდეგ მსხვილ მიკროფილამენტებს შორის A დისკოში და მთავრდება H-ზოლის საზღვარზე. H-ზოლი შეიცავს მხოლოდ მსხვილ ძაფებს, რომლის გამსხვილება ცენტრში შეესაბამება M მემბრანას (მეზოფრაგმას). ამ უბანში მეზოზელ სქელ ფილამენტებს შორის კავშირები მყარდება.

ამრიგად, T-ტელოფრაგმა წარმოადგენს სარკომერის ნამდვილ საზღვარს. წვრილი მიოფილამენტები ამ ადგილას წყდება. A დისკოს ნაწილს, სადაც არის წვრილი და მსხვილი მიოფილამენტები, **გადაფარვის ზონას** უწოდებენ. თითოეული მსხვილი მიკროფილამენტი ამ ზონაში გარშემორტყმულია ექვსი წვრილი მიოფილამენტით, ხოლო თითოეული წვრილი მიოფილამენტი უკავშირდება სამ მსხვილ მიკროფილამენტს. A დისკოში წვრილი მიკროფილამენტებისაგან მხოლოდ H ზოლია თავისუფალი. ამიტომაც, მუქი A დისკოს ეს ცენტრალური ნაწილი შედარებით ნათელია.

მსხვილი მიკროფილამენტები (მიოფილამენტები) შედგება **მიოზინის** მოლეკულისგან, წვრილი კი **აქტინისაგან**. გარდა ამისა, მათ შემადგენლობაში შედის ორი დამატებითი ცილა – **ტროპომიოზინი** და **ტროპონინი** (სურ.86). ისინი აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის რეგულაციაში მონაწილეობს.

გლუვი მიოფიბრილი შედარებით ნაკლებადაა შესწავლი-

ლი. ცნობილია, რომ მათი პროტოფიბრილები შედარებით გრძელია, ვიდრე განივზოლიანისა. ზოგჯერ პროტოფიბრილები მიოფიბრილების ღერძის პარალელურად არ გაივლის, არამედ, წარმოქმნის რთულ სპირალს.

მიოფიბრილებთან მჭიდრო კავშირში იმყოფება ენდოპლაზმური ბადის არხები (ხშირად, კუნთოვან ბოჭკოში მას სარკოპლაზმურ ბადეს უწოდებენ), მათი საშუალებით მიოფიბრილებამდე მიდის Ca-იონები, რომლებიც მნიშვნელოვანია მათი კუმშვითი აქტივობისთვის. არხები, ასევე, კონტაქტს ამყარებს ზედაპირულ მემბრანებსა და მიტოქონდრიებს შორის (მას კუნთებში სარკოსომას უწოდებენ). არხების კედლების მემბრანებზე აგზნებადობის შედეგად წარმოიქმნება ბიოელექტრული მოვლენები, რაც იწვევს ბოჭკოს შეკუმშვას. ამ დროს მნიშვნელოვანია კალციუმის იონების შეღწევა მიოფიბრილებში. კალციუმის გამოსვლა არხებში იწვევს მიოფიბრილების მოდუნებას.

4.5. ციტოპლაზმის ჩანართები. მათი მნიშვნელობა უჯრედისა და ორგანიზმის მეტაბოლიზმში

ზოგადი და სპეციალური მნიშვნელობის ორგანელების გარდა, უჯრედში გვხვდება, ე.წ. *ჩანართები*, რომლებიც ხან გამოჩნდება, ხან ქრება უჯრედის ცხოველმყოფელობის პროცესში. ესენი ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტებია და მიუთითებს უჯრედის ფუნქციონირების სხვადასხვა მხარეზე. მორფოლოგიურად ჩანართები წარმოადგენს მკვრივ ნაწილაკებს - გრანულებს, ან თხევად წვეთებს - ვაკუოლებს, ან კიდევ, კრისტალებს. მათ შორის მკვეთრი ზღვარის გავლება არ შეიძლება.

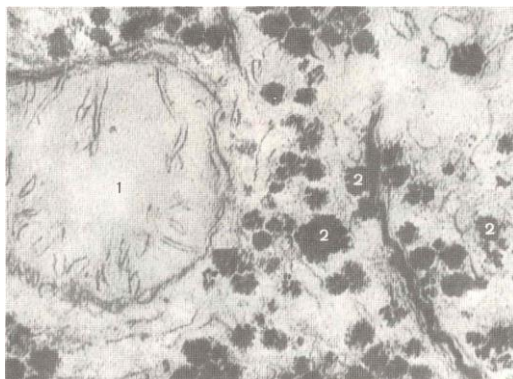
ჩანართები ქიმიურად და დანიშნულების მიხედვით მრავ-

ვალგვარია. ჩანართები შეიძლება იყოს: ტროფიკული (ნახშირ-წყლები, ცხიმები, ცილები), სეკრეციის პროდუქტები სეკრეტორულ უჯრედებში (ჰორმონები, ფერმენტები და სხვა სეკრეტები), პიგმენტური, ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტები (კალციუმის ოქსალატის და შარდმჟავას კრისტალები). ჩანართები შეიძლება დაგროვდეს ციტოპლაზმაში ან რომელიმე ორგანოიდში (პლასტიდებში, ვაკუოლებში).

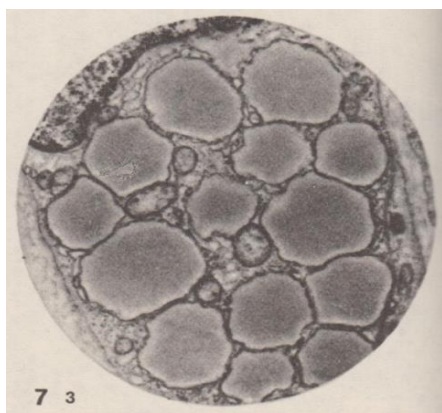
ჩანართებს შეიცავს, როგორც მცენარეული, ასევე, ცხოველური უჯრედი. მაგალითად, ტროფიკული ჩანართებიდან ნახშირწყლოვან ჩანართს მცენარეულ უჯრედში წარმოადგენს სახამებელი, ცხოველურში კი - გლიკოგენი (სურ. 102), რომელიც გროვდება ღვიძლის, განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ციტოპლაზმაში (ამ უკანასკნელში იგი ენერგიის წყაროა შეკუმშვისთვის); ცხიმოვანი ჩანართები მცენარეულ უჯრედებში გვხვდება ზეთოვანი წვეთების სახით (მზესუმზირა, სელი, ზეთისხილი და სხვა). ცხოველური უჯრედების ციტოპლაზმაში ცხიმი გროვდება გიგანტური წვეთის სახით, რომელიც ავსებს მთელ უჯრედს (სურ. 103). მაგალითად, ბადექონში, კანქვეშა ცხიმოვან ქსოვილში და სხვა. შეიძლება შეგვხვდეს უფრო რთული ბუნების ლიპიდური ჩანართებიც (გლუვი ენდოპლაზმური ბადის არხებში, გოლჯის აპარატის ცისტერნებში). მცენარეულ უჯრედში ცილოვანი ჩანართები გვხვდება პარკოსან მცენარეთა ფესვის, ღეროს, ფოთლის, ნაყოფის, თესლის უჯრედებში, ცხოველურ უჯრედში ცილოვანი ჩანართის მაგალითია ცხოველთა კვერცხუჯრედში არსებული სამარაგო ნივთიერება - ყვითრი, რომელიც ემბრიოგენეზის დროს (განსაკუთრებით კი კვერცხისმდებლებში) მნიშვნელოვანი საკვები დანიშნულების ჩანართია (სურ. 104).

გარდა ჩამოთვლილისა, უჯრედებში გვხვდება, აგრეთვე,

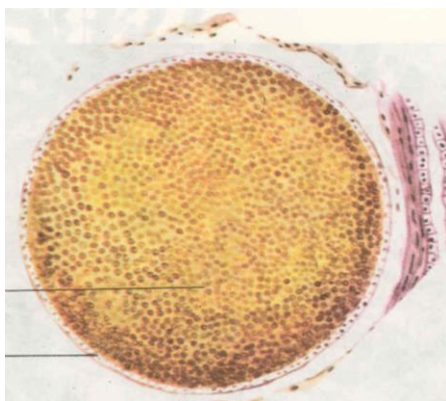
სხვადასხვაგვარი სეკრეციული ჩანართები, მაგალითად, ზიმოგენის ჩანართი ღვიძლის უჯრედებში (სურ. 105), ლორწოს ჩანართი ჯირკვლოვან უჯრედებში (სურ. 106), პიგმენტური ჩანართები - მელანინი კანის უჯრედებში (სურ.107), ან სხვადასხვა ფერის პიგმენტური ჩანართი მცენარეული უჯრედის ფერად ნაწილებში; სეკრეციული ჩანართები ჰორმონები, ფერმენტები და სხვა.



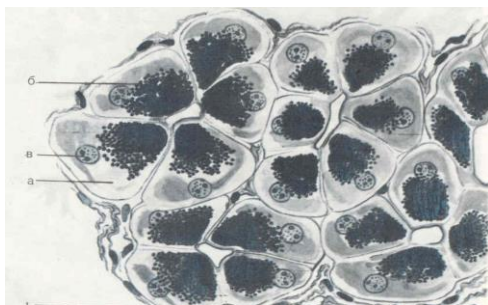
სურ. 102. გლიკოგენი თეთრი თავის ღვიძლის უჯრედებში



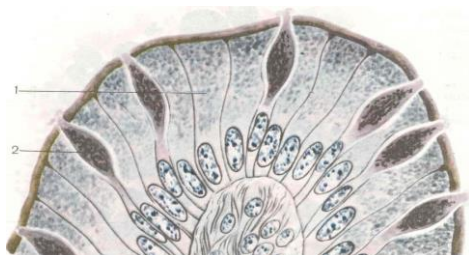
სურ. 103. ლიპიდების ჩანართები თავის შემავრთებელი ქსოვილის უჯრედში.



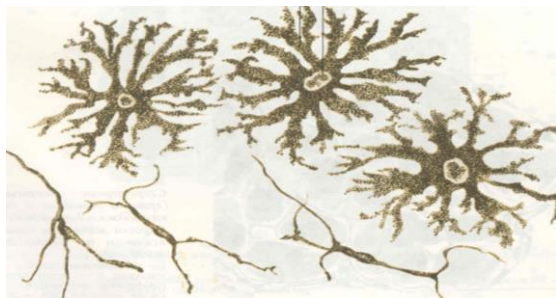
სურ. 104. ცილოვანი ჩანართი (ცვიტრი).



სურ. 105. სკერეტორული (ზიმოგენის) ჩანართი ღვიძლის უჯრედებში



სურ. 106. ლორწოს ჩანართი ეპითელის ბოკალისებურ უჯრედებში.



სურ. 107. პიგმენტური ჩანართები მელანოციტებში.

რეზიუმე

წამწამები და შოლტები უჯრედის მოძრავი სტრუქტურებია, რომლებიც შედგება მიკრომილაკებისაგან და უზრუნველყოფს უჯრედის ან სითხისა და მკვრივი ნივთიერებების გადაადგილებას ქსოვილის ზედაპირზე.

ტონოფიბრილები ეპითელური უჯრედების ცილოვანი ბუნების ძაფისებური სტრუქტურებია. ტონოფიბრილები ეპითელიოციტების ციტოჩონჩხის შუალედური ფილამენტებია და უზრუნველყოფს ეპითელიოციტების სიმტკიცეს.

ნეიროფიბრილები წვრილი ძაფებია, რომლებიც ნეიროციტსა და მის მორჩებში მდებარეობს. ნეიროფიბრილები დაკავშირებულია ნერვული უჯრედების აგზნების მდგომარეობასთან.

მიოფიბრილები გლუვი ან განივზოლიანია. განივზოლიანი მიოფიბრილები აქვს ფეხსახსრიანებსა და ქორდიანთა სომატურ და გულის მუსკულატურას. ხერხემლიანთა შინაგანი ორგანოებისა და ზოგიერთი უხერხემლოს სომატური კუნთები გლუვი მიოფიბრილებისგანაა აგებული.

უჯრედში გვხვდება ჩანართებიც. ჩანართები შეიძლება

იყოს: ტროფიკული, სეკრეციის პროდუქტები, პიგმენტური, ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტები. ნახშირწყლოვან ჩანართს მცენარეულ უჯრედში წარმოადგენს სახამებელი, ცხოველურში - გლიკოგენი.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რას წამოადგენს უჯრედის სპეციალური ორგანოები? დაასახელე ისინი.
2. რას წარმოადგენს ტონოფიბრილები და რა მნიშვნელობა აქვთ მათ?
3. ახსენი, რაში გამოიხატება წამწამებისა და შოლტების სპეციალური მნიშვნელობა?
4. აღწერე ნეიროფიბრილები. რა ფუნქციას ასრულებს ისინი?
5. რა არის მიოფიბრილების დანიშნულება და როგორ ასრულებს ის თავის ფუნქციას?
6. როგორია განივზოლიანი მიოფიბრილის ქიმიური შედგენილობა და ორგანიზაცია?
7. რას წარმოადგენს სარკომერა?
8. როგორ იკუმშება განივზოლიანი მიოფიბრილი?
9. დაასახელე უჯრედის ჩანართები.
10. დაასახელე ტროფული ჩანართები. რაში მდგომარეობს მათი ფუნქცია?

თავი 5. ბირთვის სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაცია

5.1. ბირთვის ძირითადი კომპონენტები

ბირთვი უჯრედის უნივერსალური ნაწილია. მიუხედავად ამისა, ბირთვებს არ შეიცავს ბაქტერიები და ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები. თუმცა, ბირთვის ნაცვლად მათ ციტოპლაზმაში გვხვდება კომპაქტურად განლაგებული ნივთიერებები (ნუკლეინის მჟავები), რომლებიც მსგავს განეტიკურ ფუნქციას ასრულებს. მას *ნუკლეოიდს* უწოდებენ. ფიზიოლოგიურად ბირთვის მნიშვნელობა მდგომარეობს *მეტაბოლური, გენეტიკური და მაფორმირებელი* ფუნქციების შესრულებაში.

ბირთვი და ციტოპლაზმა უჯრედში ურთიერთდაკავშირებული სისტემებია. ბირთვი უჯრედში სხვადასხვა ფუნქციურ მდგომარეობაშია. მაგალითისათვის განვიხილოთ ბირთვის ინტერფაზული მდგომარეობა. ბირთვი, ჩვეულებრივ, უჯრედში ერთია. გვხვდება 2-3-ბირთვიანი (სანერწყვე ჯირკვლის, ღვიძლის) და მრავალბირთვიანი უჯრედებიც (ძვლის ტვინის მეგაკარიოციტები, განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს სიმპლასტური წარმონაქმნი და სხვა). ბირთვის ფორმა, ჩვეულებრივ, უჯრედის ფორმაზე დამოკიდებული. სფერული ფორმის უჯრედში ბირთვსაც მეტ-ნაკლებად სფერული ფორმა აქვს (მაგ., ლიმფოციტებში), ელიფსური ფორმის უჯრედებში ელიფსურია (გლუვი კუნთოვანი უჯრედის, ზოგიერთი ეპითელიოციტი) და სხვა. ლეიკოციტების ბირთვი გამონაზარდებით ხასიათდება, რაც ზრდის მისი შეხების ზედაპირს და აძლიერებს კავშირს ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის.

ბირთვის ზომები ცვალებადია ერთი ტიპის უჯრედების ფარგლებშიც კი. ახალგაზრდა უჯრედებს უფრო მკვერივი ბირთვები აქვს, ვიდრე ასაკოვანს. უჯრედში შეიმჩნევა კორე-

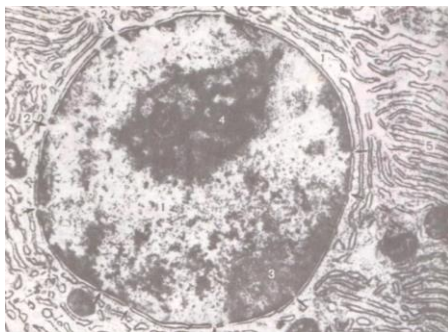
ლაცია ბირთვის მოცულობასა და ციტოპლაზმის მოცულობას შორის, რაც დადგენილი იქნა რ. ჰერთვიგის მიერ და გამოსახვენ ფორმულით: ბირთვულ-პლაზმური თანაფარდობა = $V_{\text{ბ}}/V_{\text{ც}}$. აღნიშნული თანაფარდობა განსხვავებულია სხვადასხვა უჯრედში. ზოგან ბირთვის მოცულობა სჭარბობს, ზოგან - ციტოპლაზმის. ვარაუდობენ, რომ ამ თანაფარდობის დარღვევა უჯრედის დაყოფისთვის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი სტიმულია. ბირთვულ-პლაზმური თანაფარდობის დარღვევის შემთხვევაში უჯრედები დიდხანს ვეღარ ცოცხლობს.

ღრმა დიფერენციაციის მქონე უჯრედები, მაგალითად, სასქესო გამეტები - კვერცხუჯრედი მდედრში და სპერმატოზოიდი - მამრში, ხასიათდება სპეციფიკური თავისებურებებით. ერთ-ერთი თავისებურება, სწორედ, ისაა, რომ მათში დარღვეულია ბირთვულ-პლაზმური თანაფარდობა, კერძოდ, სპერმატოზოიდში თითქმის არ გვხვდება ციტოპლაზმა, კვერცხუჯრედში კი მისი დიდი რაოდენობაა წარმოდგენილი. ეს ერთ-ერთ მიზეზია იმისა, რომ ისინი ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლით ხასიათდება.

ბირთვი სხვადასხვა ადგილს იკავებს უჯრედში: ემბრიონულ უჯრედში ის ცენტრში მდებარეობს, დიფერენცირებისას გადაინაცვლებს ცენტრიდან, მაგრამ ეს გადაინაცვლება პასიურია. ცხიმოვან უჯრედებშიც ცხიმის წვეთების შემცველობის გამო ბირთვი უფრო პერიფერიაზე მდებარეობს, ჯირკვლოვან უჯრედებში კი უჯრედის ბაზალურ ნაწილში იმყოფება. ჩვეულებრივ, ბირთვი ციტოპლაზმაში ჩანართებისაგან თავისუფალ ნაწილშია. ზოგიერთ უჯრედში შეიმჩნევა ბირთვის აქტიური მოძრაობაც.

ბირთვი აღმოჩენილი იქნა 1831 წელს ბროუნისა და პურკინის მიერ კვერცხუჯრედში. სინათლის მიკროსკოპში კარ-

გად ჩანს ბირთვის გარსი, ქრომატინული სტრუქტურები (რომელიც შეიცავს დეზოქსირიბო- და რიბონუკლეოპროტეინებს) და სფერული ფორმის ბირთვაკი, რომელიც რიბონუკლეოპროტეინებს შეიცავს. ბირთვი შეიცავს, აგრეთვე, წვეწვ - კარიოლიმფას (ანუ კარიოპლაზმას), რომელიც ავსებს მთელ ბირთვს (სურ.108).



სურ. 108. კუჭქვეშა ჯირკვლის უჯრედი (ელექტრონული მიკრო-ფოტო).

- 1 - ბირთვი ბირთვის გარსით; 2 - ბირთვის გარსის ფორები;
3 - ქრომატინი; 4 - ბირთვაკი; 5 - გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე.

ქიმიურად ბირთვის მშრალი წონის დაახლოებით 70 %-ს შეადგენს ცილები, მეტწილად, ნუკლეოპროტეინები. დნმ ბირთვში ქრომატინულ სტრუქტურებშია კონცენტრირებული, ბირთვის რნმ კი იმყოფება ბირთვაკში, ქრომატინში და ბირთვის წვეწვში. გვხვდება თავისუფალი ცილებიც. აღმოჩენილია ლიპიდები, რომლებიც მშრალი წონის დაახლოებით 10-20%-ს შეადგენს. მისი 90% ფოსფოლიპიდებია. ლიპიდებიც გვხვდება ლიპოპროტეინებისა და ლიპონუკლეოპროტეინების სახით. ბირთვში გვხვდება ფერმენტებიც, აგრეთვე, არაორგანული ნივთიერებები: ფოსფორი, კალიუმი, ნატრიუმი და სხვა.

ბირთვის გარსი. ბირთვი გარსით არის დაფარული. იგი

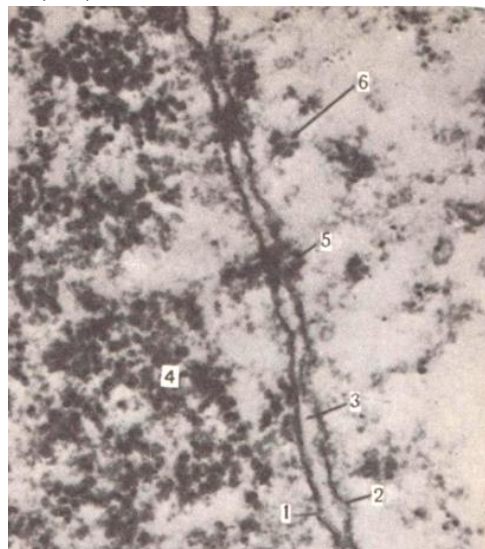
ორმაგი მემბრანული სტრუქტურაა, რომელიც გარს აკრავს ქრომატინს და გადადის ენდოპლაზმურ ბადეში. მისი ფუნქცია, უპირველეს ყოვლისა, იმაში მდგომარეობს, რომ ბირთვს უნარ-ჩუნებს გარკვეულ მექანიკურ გამძლეობას, აგრეთვე, შემოსა-ზღვრავს და გამოყოფს მის შიგთავსს ციტოპლაზმისგან. ამავე დროს, მისი საშუალებით ხდება ნივთიერებათა ცვლა ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის. ბირთვული მემბრანის შიგნითა შრე განსხვავდება გარეთა შრისაგან. მას აქვს ცილების ბოჭკოვანი ქსელი (ლამინები). ლამინები მთავარ ფუნქციას ასრულებს მემბრანის სტრუქტურული მთლიანობის შენარჩუნებაში. გარეთა შრე კი შეიცავს ცილებს, რომლებიც უკავშირდება ენდო-პლაზმურ რეტიკულუმზე არსებულ რიბოსომებს.

პლაზმური მემბრანისგან განსხვავებით, ბირთვულ მემბრანას არ აქვს რეგენერაციის უნარი დაზიანების შემდეგ, მცირე დაზიანებაც კი იწვევს ბირთვის და შემდეგ მთელი უჯრედის დაღუპვას, თუმცა, ბირთვის გარსი (რომელიც იშლება მიტო-ზური დაყოფის დროს), წარმოიქმნება მიტოზის ბოლოს, რაც იწყება ენდოპლაზმური ბადის ცალკეული უბნიდან. ბირთვის ფორები კი უფრო გვიან წარმოიქმნება.

ბირთვში კარგად აღწევს მარილები, ამინმჟავები, ნუკ-ლეოტიდები, დაბალპოლიმერული ნახშირწყლები, აგრეთვე, მაღალმოლეკულური ნივთიერებებიც: ცილები -13 000 მოლე-კულის მასით, პროტამინები და ჰისტონები - ცილები 10 000–20 000 მოლეკულის მასით.

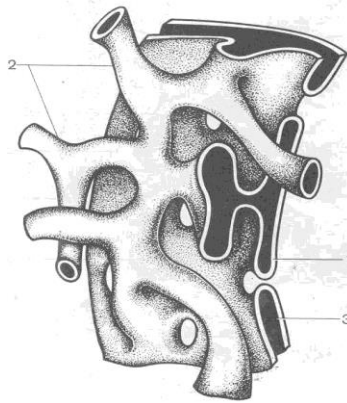
დადგენილია, რომ ბირთვის გარსი შეიცავს უხსნად ცი-ლებს, რომლებიც ლიპიდებითაა დაკავშირებული. ელექტრო-ნულმიკროსკოპული გამოკვლევით დადგენილი იქნა, რომ ბირთვის გარსი ორშრიანია, რომელთა შორის არის ე.წ. *პერი-ნუკლეური სივრცე*. თითოეული მემბრანა ტიპური სამშრიანი,

უნივერსალური აგებულებისაა. მისი სისქე 100 Å-ის ტოლია (სურ. 109). ეს იმაზე მიუთითებს, რომ იგი ზოგადი მემბრანული სისტემის ნაწილია.



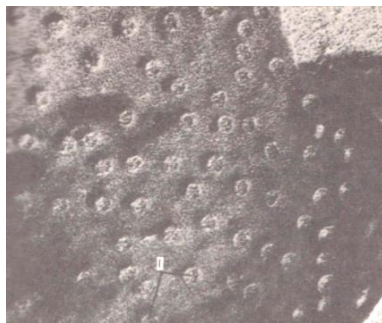
სურ. 109. ბირთვის გარსის ორი მემბრანა. 1 - შიდა მემბრანა; 2 - გარე მემბრანა; 3 - პერინუკლეური სივრცე; 4 - ქრომატინი; 5 - ბირთვის ფორი; 6 - რიბოსომები.

ბირთვის გარე მემბრანა (ციტოპლაზმისკენ მიმართული) ჰგავს ციტოპლაზმური მემბრანის სისტემას - გრანულოვან ენდოპლაზმურ ბადეს, მისი გამონაზარდები უერთდება ენდოპლაზმური ბადის არხებს, რომლებიც შეიძლება, იხსნებოდეს უჯრედშორისებში. აქედან გამომდინარე, პერინუკლეური სივრცე უჯრედგარე გარემოს უკავშირდება (სურ.110). ეს კავშირი გართულებულია მცენარეულ უჯრედში, მაკროფაგებში, თირკმლის არხების უჯრედებში.



სურ.110. 1 - ბირთვის გარსი; 2 - ენდოპლაზმური ზადის არხები; 3 - პერინუკლური სივრცე.

გარე მემბრანის ზედაპირი დაფარულია რიბოსომებით, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ბირთვის გარსი მონაწილეობს ცილის სინთეზში. მასთან, სხვა მემბრანებისაგან განსხვავებით, ბირთვულ მემბრანას აქვს ფორები (სურ.111).



სურ. 111. ბირთვის მემბრანის ხედი ზემოდან. სურათზე ჩანს ფორები.

ფორები აერთებს ბირთვის შიგნითა და გარე მემბრანებს. გარედან ფორები შემოსაზღვრულია გრანულოვანი რგოლით. ფორის დიამეტრი შედარებით მუდმივია და დაახლ. 500-1000

Å-ის ტოლია. 1 მკ სიგრძის ბირთვულ ზედაპირზე, დაახლოებით, 25-100 ფორია.

ნივთიერებები ციტოპლაზმიდან ბირთვში და ბირთვიდან ციტოპლაზმაში ფორების საშუალებით აღწევს. ბირთვის ფორების მეშვეობით გადაიტანება ინფორმაციული რნმ, რიბოსომული ცილები; რიბოსომის სუბერთეულები.

ამრიგად, ბირთვის გარსი უჯრედული მემბრანების სისტემის სპეციალიზებულ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს ეუკარიოტულ უჯრედებში. მაგრამ იგი არ არის უბრალო, პასიური ბარიერი, არამედ იგი აქტიურად მონაწილეობს უჯრედის მეტაბოლურ პროცესებში.

ბირთვის წვენი (კარიოპლაზმა) სინათლის მიკროსკოპში უსტრუქტურო ჩანს. მისი კონსისტენცია სხვადასხვა უჯრედში სხვადასხვაა - შეიძლება, შეიცვალოს ერთი და იგივე უჯრედშიც კი ფიზიოლოგიურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით. ბირთვის წვენი შეიცავს რიბოსომებს, რნმ-ას, ლიპიდებს (მეტწილად, ფოსფოლიპიდებს). მასში გვხვდება ბირთვისთვის დამახასიათებელი ფერმენტები, რომელთაგან ყველაზე მნიშვნელოვანია გლიკოლიზური ფერმენტები. გვხვდება, აგრეთვე, ფოსფორული ცვლის ფერმენტები, აღმოჩენილია ATF-აზა და NAD-პიროფოსფორილაზაც, ასევე, ცილოვანი და ამინმჟავური ცვლის ფერმენტები.

ბირთვის წვენში გვხვდება, აგრეთვე, ქრომატინისა და ბირთვაკის მიერ სინთეზებული ნივთიერებებიც, საიდანაც გადადიან ისინი, სწორედ, ციტოპლაზმაში. აქ გრძელდება აგრეთვე (მართალია, მცირე რაოდენობით) რნმ-ასა და ცილების სინთეზიც.

ქრომატინი. ქრომატინი ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში უწოდეს ფიქსირებული ბირთვის შედეხილ სტრუქტურებს (ბერძნ.

„ქრომა“- საღებავი, ფერი), რომლებიც იღებება სპეციფიკური საღებავებით (ფლემინგი,1880), გვხვდება ყველა უმაღლესი ორგანიზმის ბირთვში. ქრომატინული სტრუქტურები ინტერფაზულ ბირთვში წარმოდგენილია ქრომოცენტრებით, ზოგჯერ, ბირთვაკის ირგვლივი ქრომატინის სახით. ციტოქიმიური ანალიზით მათში დადგენილი იქნა დნმ-ასა და რნმ-ას არსებობა. ასევე, აღმოჩენილია ამინმჟავები ფუძე და მჟავა ტიპის ცილებისთვის. ქრომატინი, ძირითადად, შედგება დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინისაგან, რომლის შემადგენლობაში, გარდა დნმ-ისა, შედის ჰისტონები და პროტამინები - ფუძე ტიპის მარტივი ცილები. აღსანიშნავია, რომ ისინი არაა აღმოჩენილი ბაქტერიებსა და აქტინომიცეტებში. პროტამინების მოლეკულის მასა დაბალია (3000-10000). მათში 90%-მდე არგინინია, სხვა ამინმჟავები კი ცოტაა. პროტამინები ტიპურია ბევრი უხერხემლოს, თევზებისა და ფრინველების სპერმიებისთვის. ჰისტონები უფრო მაღალი მოლეკულური მასისაა (3500-46000) და ამინმჟავების თითქმის სრულყოფილ კომპლექსს შეიცავს. დაყოფის წინ ადგილი აქვს არა მარტო დნმ-ას, არამედ ჰისტონების გაორმაგებასაც. ცილებში ქრომატინის 90%-მდე მოდის დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინებზე (ხოლო დნმ-ასა და რნმ-ასთან დაუკავშირებელი ცილები მცირე რაოდენობითაა). გარდა ამისა, მასში შეიძლება მცირე რაოდენობით არაჰისტონური (მჟავა) ცილები და რნმ-აც შედიოდეს.

ქრომატინის მჟავა ცილები სხვადასხვაგვარია. მათთანაა დაკავშირებული ბირთვის მეტაბოლური ფუნქციები. არაორგანული ნივთიერებებიდან აღსანიშნავია Ca და Mg, რომლებიც აუცილებელია ნუკლეოტიდური ცვლის ბევრი ფერმენტის გააქტივებისათვის, აგრეთვე, ქრომოსომის სტრუქტურული მთლიანობის შენარჩუნებისთვის. ქრომატინული სტრუქტუ-

რები მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედის ცილების სინთეზში. ამრიგად, ქრომატინული სტრუქტურების ძირითადი თავისებურებანი – მათი მუდმივობა და უჯრედულ პროცესებში წამყვანი როლი განისაზღვრება მათში დნმ-ასა და რნმ-ას არსებობით. დნმ-ასა და ჰისტონების შედარებით მუდმივი რაოდენობა, მათი მეტაბოლური მდგრადობა ქრომატინის ერთ-ერთი ტიპური თვისებაა. სხვა მნიშვნელოვან თვისებას წარმოადგენს რნმ-ასა და მჟავა ცილების ლაბილობა. ქრომატინული სტრუქტურები მჭიდროდ უკავშირდება ბირთვის სხვა კომპონენტებს. ბირთვაკვებთან ისინი წარმოქმნის რნმ-ას სინთეზის ერთიან აპარატს. ქრომატინის ბევრი თვისება განისაზღვრება მისი ურთიერთმოქმედებით ბირთვის წვეწვსა და გარსთან.

ბირთვში ქრომატინი უწესრიგოდ არ არის გაბნეული. მას საკმაოდ კარგად გამოკვეთილი ორგანიზებულობა ახასიათებს. დნმ-ას მოლეკულები ფუძე ტიპის ცილებს თავისუფალი OH-ის ხარჯზე უკავშირდება და წარმოქმნის ელემენტარულ ფიბრილურ სტრუქტურებს (მათ, ზოგჯერ, *ელემენტარულ ქრომოსომურ ძაფებს* უწოდებენ). ასეთ მდგომარეობაში მყოფი მემკვიდრული მასალა საჭიროების შემთხვევაში (ინტერფაზურ ანუ აქტიურად ფუნქციონირებად) იოლად შორდება ცილის მოლეკულებს და იწყებს თავისი ფუნქციების შესრულებას.

მიტოზური დაყოფის დროს ქრომატინისაგან წარმოიქმნება *ქრომოსომები*.

5.2. ქრომოსომები – ბირთვის ძირითადი სტრუქტურული და ფუნქციური კომპონენტები, მიკროსკოპული და ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია

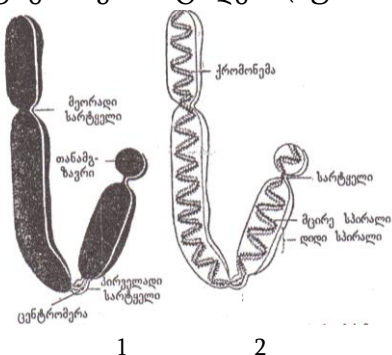
ბირთვის ფუნქციის განმსაზღვრელ ძირითად სტრუქტურებს *ქრომოსომები* მიეკუთვნება. ისინი მიტოზური დაყოფის დროს წარმოიქმნება ქრომატინისაგან. ქრომოსომები მემკვიდრული ნიშან-თვისებების მატარებელი სტრუქტურებია (მათი შემადგენელი ძირითადი ქიმიური ნივთიერება დნმ-ია). თანამედროვე წარმოდგენებით, გენები დნმ-ას ხაზობრივად განლაგებული მონაკვეთებია.

ქრომოსომები აღმოჩენილი იქნა ფლემინგის მიერ 1882 წელს ცხოველურ უჯრედში და შემდეგ - სტრასბურგერის მიერ 1884 წელს მცენარეულ უჯრედში. ტერმინი კი პირველად იხმარა გერმანელმა მეცნიერმა ვალდეიერმა 1888 წელს.

უჯრედული ციკლის სხვადასხვა ფაზის განმავლობაში ქრომოსომის ორგანიზაცია პირდაპირდამოკიდებულებაშია მასში შემავალი გენეტიკური მასალის ფუნქციონირებასთან. ინტენსიური ნივთიერებათა ცვლის პროცესები უჯრედში მიმდინარეობს მაშინ, როცა ქრომოსომები დესპირალიზებულ მდგომარეობაშია. ამ დამოკიდებულების გამოვლენას ემსახურება ქრომოსომა სპირალიზაცია-დესპირალიზაციის პროცესი უჯრედული ციკლის სხვადასხვა ფაზაში. ქრომოსომები მაქსიმალურადაა დესპირალიზებული ყველაზე მაღალი ფუნქციური აქტივობის დროს ინტერფაზაში და მაქსიმალურად სპირალიზებულია მიტოზური დაყოფის მეტაფაზასა და ანაფაზაში.

გენეტიკური მასალის თვითგაორმაგებას (რეპლიკაცია) ნახევრად-კონსერვატორული ბუნება აქვს, რაც სრულ შესაბამისობაშია დნმ-ას მოლეკულის სტრუქტურის თავისებურებებთან და თაობებში მემკვიდრული ინფორმაციის ზუსტად

და თანაბრად გადაცემის კანონზომიერებებთან. ფერმენტების - **დნმ-პოლიმერაზებისა** და **ლიგაზების** მოქმედებით დნმ-ას ჯაჭვებს შორის წყალბადური ბმები წყდება და ჯაჭვები შორდება ერთმანეთს. საბოლოოდ, დნმ-ას ერთი მოლეკულისაგან წარმოიქმნება ორი აბსოლუტურად იდენტური შვილეული მოლეკულა. თითოეულ ამ მოლეკულაში ერთი ჯაჭვი დედისეულია (მატრიცული ჯაჭვი), ხოლო მეორე - შვილეული ახლად შექმნილია. დნმ-ასგან წარმოქმნილი შვილეული მოლეკულები არც ერთმანეთისგან და არც საწყისი დედისეული მოლეკულისაგან არ განსხვავდება და მის სრულყოფილ ასლებს წარმოადგენს. სწორედ, ეს იძლევა საფუძველს მემკვიდრული ინფორმაციის კვლავწარმოქმნისა და უჯრედულ თაობებში მათი უცვლელად გადაცემისათვის. ახლად სინთეზებული დნმ-ას მოლეკულები უკავშირდება ცილის მოლეკულებს და იღებს ორგანიზებულ სტრუქტურას, რომლებიც მორფოლოგიურადაც კარგად გამოიკვეთება. ამ წარმონაქმნებს **ქრომატიდებს** უწოდებენ. თითოეული პროფაზური და მეტაფაზური ქრომოსომა შეიცავს ორმაგ, ზუსტად იდენტურ (დისეულ) მორფოლოგიურ სტრუქტურებს - ქრომატიდებს (სურ.112).



სურ. 112. მეტაფაზური ქრომოსომის აგებულების სქემა.
1 - მორფოლოგია; 2 - ქრომატიდის შინაგანი სტრუქტურა.

იმის ხაზგასასმელად, რომ ისინი ერთმანეთის ზუსტი ას-
 ლებია, მათ **დისეულ ქრომატიდებს** უწოდებენ. დისეული ქრო-
 მატიდები ერთმანეთთან ერთი **ცენტრომერით** ანუ პირველადი
 სარტყლითაა დაკავშირებული. ცენტრომერის უბანში არის
 ცილოვანი დისკი - **კინეტოქორა**, რომელსაც **ცენტრულ** ანუ **კი-
 ნეტიკურ ნაჭდევსაც** უწოდებენ. იგი ქრომოსომას ორ ნაწილად
 ყოფს, რომელთაც **მხრები** ეწოდება (p-მოკლე და q-გრძელი).
 მხრები არის სტრუქტურა, რომელიც უზრუნველყოფს ქრომო-
 სომის გადაადგილებას უჯრედის მიტოზური და მეიოზური
 დაყოფის დროს. ტიპურ ქრომოსომას ერთი ცენტრომერა აქვს,
 თუმცა, შეიძლება, მეტიც ჰქონდეს. მეტაფაზური ქრომოსომის
 ფორმას ცენტრომერის მდებარეობა განსაზღვრავს. ამის შესაბა-
 მისად, არჩევენ: თანაბარმხრიანს - **მეტაცენტრულს**, არათანაბა-
 რი მხრებით - **სუბმეტაცენტრულს**, ერთი ძალიან მოკლე და
 მეორე - ნორმალური მხრებით - **აკროცენტრულს**. მორფოლო-
 გიურად გამოყოფენ, ასევე, მე-4 ტიპის ქრომოსომასაც, რომელ-
 საც **ტელოცენტრული** ეწოდა. ამ უკანასკნელისთვის არაა
 დამახასიათებელი ერთი (p) მხრის არსებობა. თუმცა, უნდა
 აღნიშნოს, რომ ტელოცენტრული ქრომოსომა არ გვხვდება ნორ-
 მალური სახეობრივი კარიოტიპის შემთხვევაში და მისი გამო-
 ჩენა დაკავშირებული ქრომოსომის სტრუქტურულ ცვლილე-
 ბასთან (აბერაცია). ზოგიერთ ქრომოსომაზე არჩევენ **მეორეულ
 ნაჭდევს** ანუ მეორეულ სარტყელსა და ქრომოსომის პატარა
 ნაწილს, ე.წ. **თანამეზავრს**, რომელთანაც ბირთვაკის წარმოქმ-
 ნაა დაკავშირებული. ამიტომაც ამ ზონას **ბირთვაკულ ორგანი-
 ზატორს** უწოდებენ (სურ.113). აქ ლოკალიზებული დნმ რ-რნმ-
 ას სინთეზს უზრუნველყოფს.

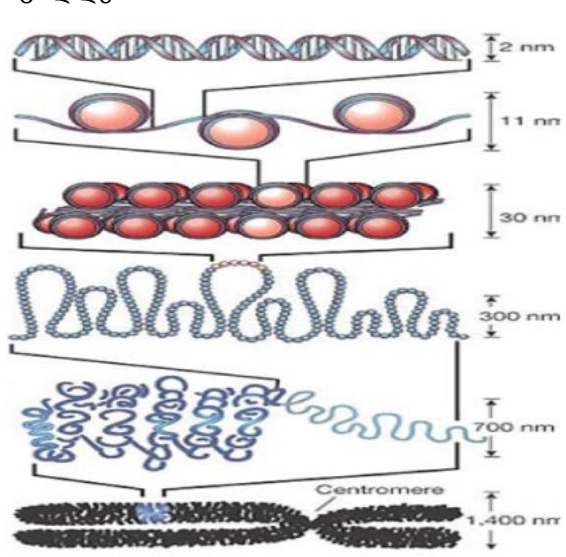


სულ. 113. მეტაფაზური ქრომოსომის შესაძლო ტიპები. 1-მეტაცენტრული; 2-სუბმეტაცენტრული; 3-აკროცენტრული; 4-სუბმეტაცენტრული მეორადი შემონაჭდევით; 5-თანამგზავრიანი სუბმეტაცენტრული ქრომოსომა.

ქრომატიდების სუბმიკროსკოპული გამოკვლევებით დადგინდა, რომ ისინი შეიცავს, დაახლოებით, $100 \text{ \AA}$ დიამეტრის მქონე ელემენტარულ ქრომოსომურ ძაფებს. ზოგჯერ ეს ძაფები ორმაგდება და წარმოქმნის ერთმანეთთან დაკავშირებულ უფრო მსხვილ, დაახლოებით $200 \text{ \AA}$ დიამეტრის ძაფებს. მაგალითად, ტრადესკანციის ქრომოსომა 32 ელემენტარულ ძაფს შეიცავს. ეს ძაფები სპირალიზაციის შემდეგ კონებს წარმოქმნის (ტრადესკანციას ასეთი 8-8 ელემენტარული ძაფი აქვს თითოეულ კონაში). ეს კონები ისევ სპირალიზდება და წარმოქმნის სინათლის მიკროსკოპით ხილულ *ქრომონემას*. ქრომონემის ორი ძაფი ქმნის *ქრომატიდას*.

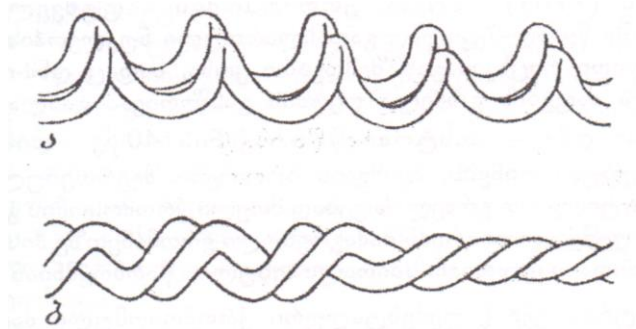
ქრომატიდების ჩამოყალიბების პროცესი ქრომოსომათა მორფოლოგიურ გაფორმებაში გამოიხატება. ჩვეულებრივ, როცა უჯრედი ფუნქციონირებს, მასში ქრომოსომური სტრუქტურები მორფოლოგიურად ჩამოყალიბებული არ არის (ამ დროს მემკვიდრული აპარატი თავის ფუნქციას ასრულებს), დნმ-ას მოლეკულები მაქსიმალურად თავისუფალი სახით გვხვდება. როგორც კი დასრულდება ინტერფაზა, რასაც შედეგად მემ-

კვიდრული მასალის გაორმაგება ახლავს, დნმ-ას მოლეკულები შედარებით ინერტულ მდგომარეობაში გადადის და უკავშირდება ცილის მოლეკულებს. ასეთი პირველადი ნუკლეოპროტეინული სტრუქტურების ორგანიზაციას **ნუკლეოსომური** ხასიათი აქვს - დნმ-ას მოლეკულები გარს ეხვევა ცილოვან გლობულებს და მათი უწყვეტი თანმიმდევრობა აყალიბებს ელემენტარულ ფიბრილებს (სურ.114). წარმოქმნილი ნუკლეოპროტეინული ფიბრილები სპირალიზდება, რის შედეგადაც მოკლდება და მსხვილდება.



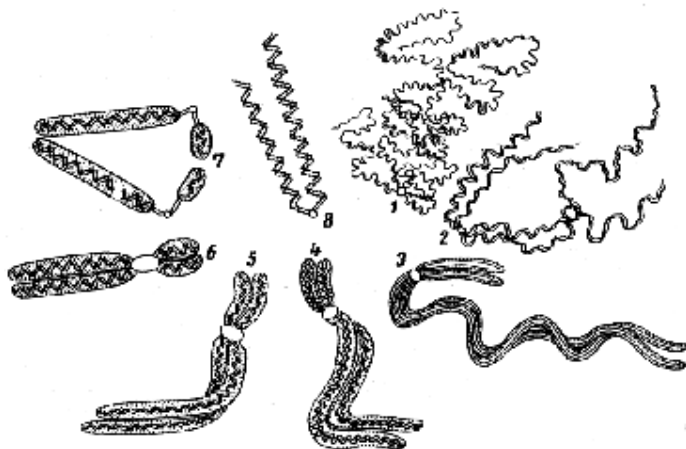
სურ.114. ელემენტარული ქრომოსომული ფიბრილის ნუკლეოსომური ორგანიზაცია. **ა**-ორმაგი სპირალის მოკლე უბანი; **ბ**-„მძივები“ ძაფისებური ფორმის ქრომატინზე; **გ**-30 nm სისქის ქრომატინის ბოჭკოთი შეფუთული ნუკლეოსომა; **დ**-ქრომოსომის გაფართოებული უბანი; **ე**-ქრომოსომის კონდენსირებული მონაკვეთი; **ვ**-მთლიანი მიტოზური ქრომოსომა.

სპირალიზაციის მთავარ ელემენტს ცილის მოლეკულები წარმოადგენს. ცნობილია, რომ სწორედ, მათ ახასიათებს შეკუმშვის უნარი, რაც განაპირობებს ძაფების დამოკლებას. რადგანაც ნუკლეოპროტეინების ცილოვანი კომპონენტები მოკლდება, მასთან დაკავშირებული დნმ-ას მოლეკულები წარმოქმნის სპირალებს (ნაკეცებს). ქრომონემების მცირე სპირალების კონები განიცდის მეორად სპირალიზაციას, რაც დიდ სპირალს წარმოქმნის. ამასთან, ორივე ტიპის სპირალიზაცია ერთდროულად ხდება. შედეგად მიიღება ორნაირი სპირალი: **პარანემული**, რომელიც წარმოიქმნება ურთიერთგადახლართვის გარეშე და **პლექტონემური**, რომელიც წარმოიქმნება ურთიერთგადახლართვით (სურ. 115). ასე რომ, ერთი ან რამდენიმე ნუკლეოპროტეინული ძაფი ქრომოსომის ქიმიურ საფუძველს ქმნის. თითოეული ქრომოსომა შედგება ორი ქრომატიდისაგან. მონაწილეობს რა მეტაბოლურ პროცესებში, ქრომოსომა მთელი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში ძაფისებური რჩება.



სურ. 115. ა- პარანემული სპირალი; ბ- პლექტონემური სპირალი.

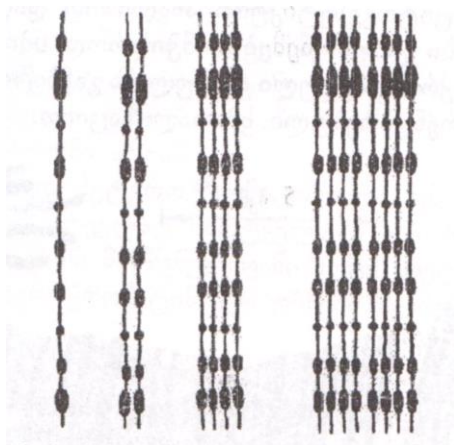
ქრომოსომათა სპირალიზაცია-დესპირალიზაციის მთელი პროცესი, რასაც ადგილი აქვს მიტოზში, წარმოადგენს რეგულირებულ და კანონზომიერ ციკლს (სურ. 116).



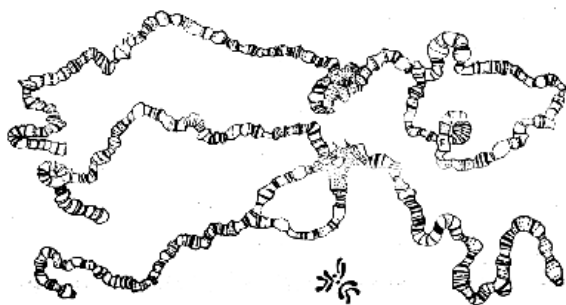
სურ. 116. მიტოზურ ციკლში ქრომონემის სპირალიზაციის სქემა. 1-ინტერფაზა (ნარჩენი სპირალი); 2,3,4-პროფაზა (ორი ქრომატიდის წარმოქმნა); 5-პრომეტაფაზა (ოთხი ნახევარქრომატიდა); 6-მეტაფაზა (მაქსიმალური სპირალიზაცია); 7-ანაფაზა; 8-ტელოფაზა, ქრომონემის დესპირალიზაცია (ერთ-ერთი შვილეული ქრომოსომა).

ქრომოსომთა ნატიფი აგებულების შესწავლა მოხერხებულია გიგანტური და ე.წ. „ლამპის ჯაგრისის“ ტიპის ქრომოსომებზე.

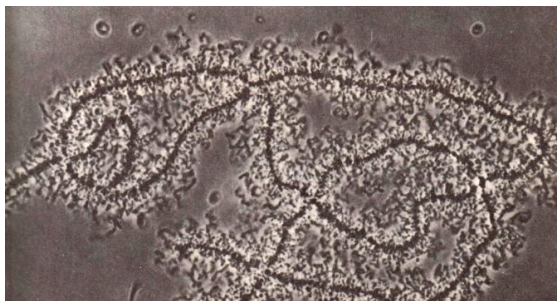
გიგანტური, ე.წ. **პოლიტენური** ქრომოსომები დროზოფილას მატლის სანერწყვე ჯირკვლის უჯრედებში წარმოიქმნება ენდორეპროდუქციის შედეგად. ამ დროს ადგილი აქვს ქრომოსომური სუბერთეულების რიცხვის გაზრდას ბირთვისა და უჯრედის დაყოფის გარეშე. **პოლიტენია** (მრავალძაფიანობა) ენდორეპროდუქციის კერძო შემთხვევაა. ამ დროს ადგილი აქვს ქრომონემური ძაფების რეპროდუქციას ქრომოსომთა რიცხვის გაზრდის გარეშე, რის ხარჯზეც ხდება ქრომატიდების მრავალგზის რედუპლიკაცია მათი განცალკევების გარეშე (სურ. 117, 118, 119).



სურ. 117. ქრომონემის მრავალჯერადი განახლების სქემა.
პოლიტენური გიგანტური ქრომოსომის წარმოქმნა.



სურ. 118. გიგანტური ქრომოსომა დროზოფილას მატლის
სანერწყვე ჯირკვლიდან (ჩვეულებრივთან შედარებით).

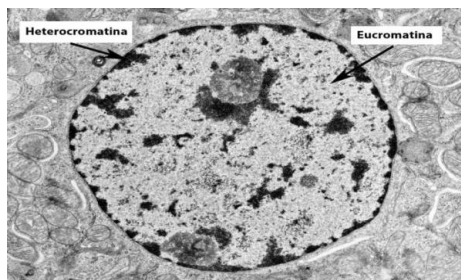


სურ. 119. ტრიტონის „ლამპის ჯაგრისის“ ტიპის ქრომოსომა
I რიგის ოციტიდან.

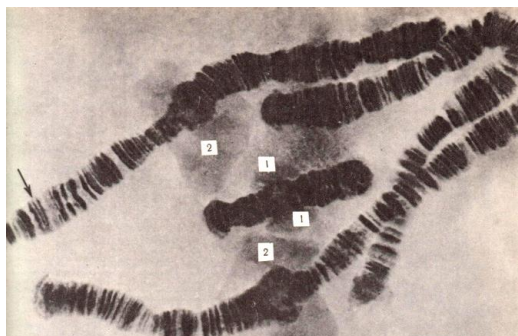
გარდა ორფრთიანებისა, მსგავსი ქრომოსომები ახასიათებს ზოგიერთ უმარტივესსა და მცენარეებს (ანტიპოდებში). „ლამპის ჯაგრისის“ ტიპის ქრომოსომები გვხვდება თევზების, ამფიბიების, რეპტილიების, ფრინველების და სხვა ცხოველთა კვერცხუჯრედში. ჯაგრისის ტიპის ქრომოსომებს გვერდებზე აქვს სხვადასხვა ზომის გვერდითი მარყუჟები. ისინი ძლიერ დესპირალიზებული უბნებია და ზრდიან ქრომოსომას სიგრძეში.

სპირალიზაცია ქრომოსომის განსაკუთრებული თვისებაა და იგი მისი ძირითადი მაკრომოლეკულების - დნმ-სა და ცილების ფიზიკო-ქიმიური თავისებურებებითაა განპირობებული. ეს პროცესი ექვემდებარება გენეტიკურ კონტროლს და დამოკიდებულია გარემო პირობებზეც. დღეისათვის თვლიან, რომ ქრომოსომა სპირალიზაციას თან ახლავს ქრომონემების აქტივობის ცვლილება. ეს უკანასკნელნი უჯრედის აქტიური ფუნქციონირების პროცესში (ინტერფაზურ მდგომარეობაში) გენეტიკურად უფრო აქტიურია დესპირალიზებულ მდგომარეობაში, მაქსიმალური სპირალიზაციისას კი მათ მინიმალური აქტივობა ახასიათებს. შესაბამისად, ქრომონემების სპირალიზაცია - დესპირალიზაციის ციკლი არეგულირებს ქრომოსომთა

ფუნქციურ აქტივობას. სპირალიზაციის ციკლს ქრომოსომის ყველა უბანი ერთნაირად არ გაივლის. უფრო მეტად სპირალიზებულ ადგილებში ჩნდება ქრომოსომის სუბერთეულების ლოკალური გროვები - *ქრომომერები* (ლათ. meros-ნაწილი). ეს გამსხვილებები არათანაბარია მთელ მის სიგრძეზე და მძივის ფორმას აძლევს მას (სურ. 120;121). ისინი პირველად ბალბიანის მიერ იქნა აღმოჩენილი 1876 წელს. ამიტომაც მას *ბალბიანის სხეულაკებს* უწოდებენ. დესპირალიზაციისას აქ ხდება ი-რნმ-ის სინთეზი.



სურ. 120. ჰეტეროქრომატინული და ეუქრომატინული უბნები ქრომატინში.



სურ. 121. გიგანტური ქრომოსომა დროზოფილას მატლის სანერწყვე ჯირკვლიდან. 1 - ბალბიანის სხეულაკები; 2 - ბირთვაკი. სრულყოფილი მიკროსკოპული მეთოდებითა და ციტოგე-

ნეტიკური ანალიზით დადგინდა, რომ ქრომომერები ქრომონემის მჭიდროდ სპირალიზებულ უბნებს წარმოადგენს, რომლის ქრომომერული აგებულება განპირობებულია მისი ნაწილების დიფერენცირებული სპირალიზაციით. სპირალიზაცია სუსტია ცენტრომერის უბანში. ამასთან, თითოეული ქრომოსომა *ჰეტეროქრომატინულ* და *ეუქრომატინულ* უბნებადაა დიფერენცირებული.

ქრომოსომის ნაწილებს, რომლებიც ინტერფაზის პერიოდში რჩება გამსხვილებული (სპირალიზებული და კონდენსირებული), გეიტცმა (1928) *ჰეტეროქრომატინული* უწოდა. ისინი განსხვავდება *ეუქრომატინული* უბნებისგან, რომლებიც ამ პერიოდში ფუნქციონირებს და შესაბამისად, დესპირალიზებული და დეკონდენსირებულია, ანუ, რაც ნაკლებია უჯრედის მეტაბოლური აქტივობა, მით მეტია მასში კონდენსირებული ქრომატინი და პირიქით, უჯრედის მაღალი მეტაბოლური აქტივობისას ნაკლებია ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხი.

დადგენილია, რომ მეტაბოლური აქტივობის პროცესში მთელი ქრომატინის დეკონდენსაცია არ ხდება და მუდმივად გამსხვილებული რჩება, თუმცა, დეკონდენსაცია არ ხდება არა მარტო ცენტრომერის, არამედ *ტელომერის* უბანშიც. *ტელომერა* ყოველი ქრომოსომის თავისუფალ ბოლოზე მდებარეობს. ასეთი ბოლოებით ქრომოსომას არ შეუძლია, დაუკავშირდეს სხვას, მაგრამ თუ ქრომოსომა დაკარგავს ტელომერას, მაშინ ქრომოსომის ნაწილებს ექნება ერთმანეთთან მიერთების უნარი. ტელომერა ქრომოსომებს ბირთვის გარსთან აკავშირებს.

დაბერების ე.წ. „ტელომერული“ ჰიპოთეზის თანახმად, ტელომერის სიგრძის ცვლილება, გარკვეულწილად, დაკავშირებულია დაბერების პროცესთან. ტელომერის სიგრძე ასაკთან ერთად მცირდება. ტელომერების პროგრესირებადი შემცირება

იწვევს სომატური უჯრედების დაბერებას, აპოპტოზს ან ონკოგენურ ტრანსფორმაციას, რაც გავლენას ახდენს ინდივიდის ჯანმრთელობასა და სიცოცხლის ხანგრძლივობაზე. მოკლე ტელომერები დაკავშირებულია დაავადებების გახშირებასთან და გადარჩენის უნარის შემცირებასთან. ტელომერების შემცირების სიჩქარე შეიძლება გაიზარდოს ან შემცირდეს ცხოვრების წესის სპეციფიკური ფაქტორებით. დიეტისა და აქტივობების უკეთეს არჩევანს დიდი პოტენციალი აქვს ტელომერების შემცირების სიჩქარის შესამცირებლად ან, სულ მცირე, ტელომერების გადაჭარბებული დეფუნქციონირებისგან თავიდან ასაცილებლად, რაც იწვევს ასაკთან დაკავშირებული დაავადებების დაგვიანებულ დაწყებას და სიცოცხლის ხანგრძლივობის გაზრდას. ტელომერას სიმსივნის ზოგიერთი სახის განვითარებასაც უკავშირებენ.

ასე რომ, ჩვეულებრივ, ჰეტეროქრომატინული უბნები ქრომოსომის ბოლოებში და პირველად სარტყელთანაა ახლოს. სასქესო ქრომოსომებში ისინი მის მნიშვნელოვან ნაწილს წარმოადგენს. მიტოზის პროცესში ჰეტეროქრომატინული უბნები ეუქრომატინულთან შედარებით ძლიერად, მაგრამ შეიძლება მეტ-ნაკლები ხარისხით შეიღებოს. გენების მთელი ძირითადი კომპლექსი, რაც ორგანიზმთა ძირითად ნიშან-თვისებებს განსაზღვრავს, მოთავსებულია ეუქრომატინულ უბნებში. ჰეტეროქრომატინულ უბნებში კი თითქმის არ არის გენები (მოფუნქციონირე გენები), რომლებიც არსებით ნიშანს ან თვისებას განსაზღვრავდეს. აქედან გამომდინარე, ჰეტეროქრომატინულ უბნებს „ინერტული“ ანუ „გენეტიკურად ინაქტიური“ უწოდეს. თუმცა, ასევე, თვლიან, რომ შეუძლებელია, ისინი გენეტიკურად სრულიად ინაქტიურად ჩაითვალოს და ასრულებენ გარკვეულ ფუნქციებს.

ჰეტეროქრომატინულ უბნებში ქრომოსომის ძაფების დესპირალიზაციის ხარისხი საკმაოდ დაბალია და მათში დიდი რაოდენობითაა დნმ. მისი რაოდენობა ცვალებადია და ბევრ ფაქტორზეა დამოკიდებული. მაგალითად, ტემპერატურის შემცირება ამ უბნებში დნმ-ას მკვეთრ შემცირებას იწვევს. იგივეა შენიშნული უჯრედის დაბერებისას. საერთოდ, დნმ-ას ასეთი არატრანსკრიბირებადი ნაწილები ანუ სატელიტური დნმ სხვადასხვა ორგანიზმში განსხვავებული შემცველობით ხასიათდება. მაგალითად, საფუფრებში მისი რაოდენობა უჯრედული დნმ-ას 30%-ს შეადგენს, მწერებში - 67%-ს, ყვავილოვან მცენარეებში - 69%-ს, ნემატოდებში - 75%-ს, ხოლო ადამიანში - 73-91%-ს. დამახასიათებელი განსხვავება ეუ- და ჰეტეროქრომატინულ უბნებს შორის არის ისიც, რომ მათში დნმ-ას სინთეზი სხვადასხვა დროს ხდება. ჰეტეროქრომატინულ უბნებში დნმ-ას სინთეზი უფრო გვიან მიმდინარეობს, რაც დგინდება რადიოაქტიური ნიშანდებული ატომებით. ბირთვაკის რეკონსტრუქცია ყოველთვის დაკავშირებულია **ბირთვაკულ ორგანიზატორებთან** - განსაზღვრულ ჰეტეროქრომატინულ უბანთან, რომელიც ბირთვაკის ძირითად კომპონენტებს ასინთეზებს.

წყვილი ქრომოსომის ჰეტეროქრომატინულ უბნებს აქვთ ერთმანეთთან კონიუგირების უნარი. ეს მიუთითებს მათ იდენტურობასა და ჰომოლოგიურობაზე უჯრედის ბირთვის ფარგლებში.

დადგენილია, რომ ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორების მოქმედებით ქრომოსომთა წყვეტის სიხშირე ჰეტეროქრომატინულ უბნებში განსაკუთრებით მაღალია, ვიდრე ეუქრომატინულში. ამასთანავე, ჰეტეროქრომატინული უბნების დაკარგვა არ იწვევს უჯრედის სიკვდილს, მაშინ, როცა მსგავსი დარღვევები ეუქრომატინულ უბნებში მკვეთრად აისახება უჯრედის

ფუნქციონირებაზე. გამოთქმულია ვარაუდი იმის შესახებ, რომ ჰეტეროჰრომატინული უბნები, ე.წ. სარეზერვო გენებს შეიცავს, ანუ ისინი წარმოადგენს მატერიალურ ბაზას ახალი გენების წარმოქმნისთვის. რამდენადაც აღნიშნული უბნები გენეტიკურად ინაქტიურია, აქ მომხდარი მუტაციური ცვლილებები, თითქმის, არ ახდენს გავლენას ორგანიზმის ცხოველმყოფელობაზე. ამდენად, იქმნება შესაძლებლობა, აქ თვისობრივად ახალი გენების წარმოქმნისათვის, რაც აქტიური გენების ცვლილებებით, თითქმის, შეუძლებელია. ეს იმიტომ, რომ მათი სერიოზული თვისობრივი ცვლილებები ხშირადაა დაკავშირებული ლეტალურ ეფექტთან. ქრომოსომების დიფერენცირება ეუ- და ჰეტეროჰრომატინულ უბნებად საინტერესო შეგუებულობაა, რომლის არსი ჯერჯერობით სრულყოფილად გარკვეული არ არის.

სპირალიზაციისა და კონდენსაციის შედეგად, რაც მაქსიმალურია მეტაფაზაში, ქრომოსომების სიმსხოც მაქსიმუმს აღწევს. ქრომოსომების გამსხვილება გამოწვეულია არა მარტო სპირალიზაციითა და კონდენსაციით, არამედ იმიტაც, რომ სპირალიზებული ქრომონემები გარშემორტყმულია განსაკუთრებული ნივთიერებით - *მატრიქსით* და ზედაპირული გარსით, ე.ი. ქრომოსომის ფუნქციონირების პროდუქტებით. თუმცა, ზოგიერთი მეცნიერი ამ გარსისა და მატრიქსის არსებობას არტეფაქტად მიიჩნევს, მით უმეტეს, რომ ელექტრონული მიკროსკოპით ისინი არ შეინიშნება (რისი, 1957), მაგრამ კოზალტის მარილებით დადგენილი იქნა, რომ მატრიქსის წარმოქმნა, ძირითადად, ბირთვაკის ნივთიერების ხარჯზე ხდება და ტელოფაზამდე ინახება. მისი როლი ჯერ კიდევ დაუდგენელია.

სქესობრივად მამრავლი ორგანიზმების სხეულის ამგებ

(სომატურ) უჯრედებში ქრომოსომთა ორმაგი, **დიპლოიდური რაოდენობაა (2n)**. სასქესო უჯრედები და ბევრი უმდაბლესი მცენარის სომატური უჯრედებიც ქრომოსომთა ერთმაგ კომპლექსს - **ჰაპლოიდურ რიცხვს (n)** შეიცავს. სომატურ უჯრედში არსებულ ქრომოსომთა წყვილებს **ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს** (ბერძნ. „ჰომოლოგოს“ - შესაბამისი, მსგავსი) უწოდებენ. ისინი ერთნაირი გენეტიკური მასალის მატარებელია და მსგავსია ზომით, ფორმით, ცენტრომერების მდებარეობით, ქრომომერული სურათით, გენების განლაგების თანმიმდევრობით, თუმცა, შესაძლოა, ისინი ალელური წყვილიდან ერთ-ერთ ალტერნატიულ გენს შეიცავდეს. აღნიშნული ნიშნებით ჰომოლოგიური წყვილები ინდივიდუალურია და განსხვავდება სხვა ნებისმიერი წყვილისაგან, რომელთაც **არაჰომოლოგიურს** უწოდებენ.

ჰომოლოგიური ქრომოსომების მსგავს ლოკუსებს (გენთა მდებარეობის უბნებს) შორის უჯრედის დაყოფის პროფაზაში ხდება კონიუგაცია.

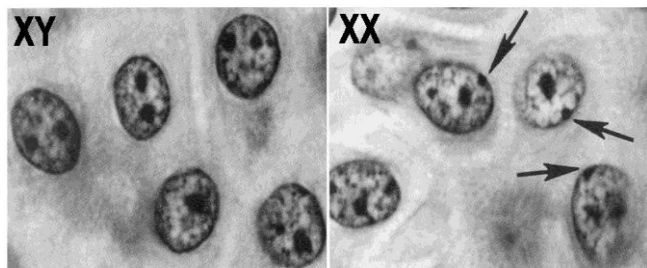
ჰომოლოგიური ქრომოსომებიდან სასქესო უჯრედებში მხოლოდ ერთ-ერთი ხვდება. ამიტომაც, სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა განახევრებულ რაოდენობას ანუ ჰაპლოიდურ რიცხვს შეიცავს. ქრომოსომთა ამ ერთმაგ კრებულს **გენომს** უწოდებენ და აღნიშნავენ **n**-ით, დიპლოიდურ რაოდენობას კი, რომელიც ორ გენომს შეიცავს, აღნიშნავენ **2n**-ით. ასე რომ, ქრომოსომების ფორმა და რაოდენობა უჯრედში განსაზღვრულია და იგი მოცემული სახეობისთვის მუდმივი სიდიდეა. ეს თავისებურება უცვლელია უჯრედული თაობების განმავლობაში და მკაცრად განსაზღვრულ სახეობრივ ნიშანს წარმოადგენს. ამასთან, ყოველ უჯრედში დიპლოიდურ კომპლექსში ერთი წყვილი **სასქესო ქრომოსომაა**, დანარჩენს კი **ავტოსომას**

უწოდებენ. მაგალითად ადამიანის სომატურ (სხეულის ამგებ) უჯრედში 46 ქრომოსომაა. მათგან ერთი წყვილი **სასქესო ქრომოსომა** (x და y), 22 წყვილი - **აუტოსომა**. სასქესო უჯრედებში აუტოსომების ერთი კრებული და ერთი სასქესო ქრომოსომაა. ქალს სომატურ უჯრედში - 22 წყვილი აუტოსომა და ერთი წყვილი სასქესო ქრომოსომა (xx) აქვს, მამაკაცს 22 წყვილი აუტოსომა და ერთი წყვილი სასქესო ქრომოსომა - xy . გამეტოგენეზის დროს მეიოზური დაყოფის შედეგად კვერცხუჯრედში აუტოსომების ერთი კრებული და ერთი სასქესო ქრომოსომა - x ხვდება. ამდენად, ქალის სასქესო უჯრედების მიხედვით ერთნაირი ტიპის გამეტები წარმოექმნება - x ქრომოსომით, მამაკაცს კი ორი ტიპის სპერმატოზოიდი - აუტოსომური კრებულით და x ან y ქრომოსომით. ამიტომაც იმ სქესს, რომელსაც ერთნაირი სასქესო უჯრედები წარმოექმნებათ, **ჰომოგამეტურს** უწოდებენ, იმას კი, რომელსაც სასქესო ქრომოსომების მიხედვით განსხვავებული გამეტები წარმოექმნებათ - **ჰეტეროგამეტურ** სქესს.

1949 წელს იტალიელმა მეცნიერებმა ბარმა და ბერტრამმა მდედრი კატის ნეირონის ინტერფაზულ უჯრედებში, ბირთვის გარსთან ახლოს აღმოაჩინეს შეღებილი სხეულაკი, ე.წ. **სასქესო ქრომატინი**, რომელსაც **ბარის სხეულაკი** უწოდეს. აღმოჩნდა, რომ მდედრის ერთი X ქრომოსომა ინტერფაზაში არ დესპირალიზდება და კარგად იღებება (სურ. 122). ნორმალურ მამრ ინდივიდში ასეთი წარმონაქმნები შენიშნული არ ყოფილა.

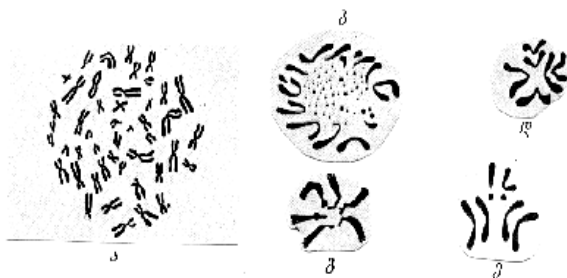
მდედრებში ერთი X -ქრომოსომა ინაქტივირებულია, რათა ზედმეტი ინფორმაცია არ გადაეცეს შემდეგ თაობას. X -ქრომოსომის გენების ექსპრესიის რაოდენობა თანაბარი უნდა იყოს, როგორც მამაკაცებში, ასევე, ქალებში (გენთა დოზირება). აქტიური X -ქრომოსომა მოთავსებულია ეუქრომატინის შიგნით, ხოლო არააქტიური X -ქრომოსომა ჩასმულია ჰეტეროქრომატინის

შიგნით. არააქტიური X-ქრომოსომა კომპაქტურია და მიუწვდომელია ტრანსკრიფციაში ჩართული მოლეკულებისთვის.



სურ. 122. ბარის სხეულაკი მდედრის სوماتურ უჯრედში.

ამდენად, სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმთა უჯრედებში სხვადასხვაა ქრომოსომური წყვილების რაოდენობა. ისინი ერთმანეთის მიმართ არაჰომოლოგიურებია ქრომოსომთა ინდივიდუალური თავისებურებანი (რაოდენობა, ზომა, ფორმა, გენთა განლაგების თავისებურებები) მუდმივი, სახეობრივი თვისებაა და მას **კარიოტიპს** უწოდებენ (სურ. 123).



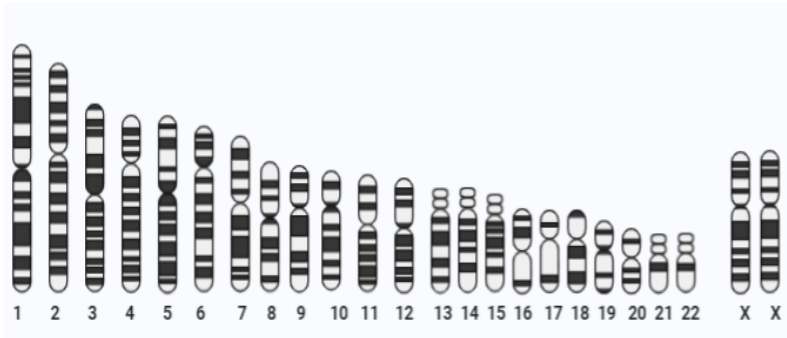
სურ. 123. სხვადასხვა სახეობის კარიოტიპი. ა - ადამიანის; ბ - ჭათმის; გ - მცენარე კიჭკიჭას; დ - კოლოს; ე - დროზოფილის.

წარმოდგენების შექმნა კარიოტიპის შესახებ მომდინარეობს 1924 წლიდან და დაკავშირებულია გ. ლატივსკის სახელთან. იგი თავის ნაშრომში - „მემკვიდრეობის მატერიალური

საფუძვლები“ - წერს: თუკი ორგანიზმის გარეგნული თავისებურება აღინიშნება, როგორც „ფენოტიპი“, მაშინ მისი ბირთვული განსაკუთრებულობის აღსანიშნავად გამოყენებული უნდა იქნეს ტერმინი „კარიოტიპი“. მისი გაგებით, ცალკეული ქრომოსომა ერთობლივად ქმნის კარიოტიპს - სახეობის ქრომოსომურ კომპლექსს, მისი ყველა მახასიათებლით: ქრომოსომის რიცხვი, ზომა, ფორმა, დეტალური სტრუქტურული ორგანიზაცია სინათლის მიკროსკოპში, ნაჭდევების სპეციფიკურობა, მხრების არსებობა და სიგრძე, თანამგზავრები, ეუ- და ჰეტეროქრომატინული უბნების მონაცვლეობა.

როგორც აღნიშნული იყო, ადამიანი კარიოტიპი (სომატურ უჯრედში) 46 ქრომოსომისგან შედგება. თითოეული მათგანის ზომა და ფორმა მუდმივია. მისი დარღვევა კი იწვევს ორგანიზმის რთულ დაავადებებს. ქრომოსომთა რიცხვი სხვადასხვა სახეობის უჯრედებში მერყეობს 2-დან (ცხენის ასკარიდში) რამდენიმე ასეულ და ათასამდე (სპოროვან მცენარეებში). ადამიანს - 46, გორილას - 48, დროზოფილას - 8, სიმინდს - 20, ხორბალს - 42, რადიოლარიას - 1600 ქრომოსომა აქვთ დიპლოიდურ კომპლექტში.

დიპლოიდურ უჯრედში კარიოტიპის მთავარი დამახასიათებელი ნიშანია წყვილი ჰომოლოგიური ქრომოსომების არსებობა. უჯრედში არსებულ ქრომოსომთა ინდივიდუალობას ზოგჯერ გრაფიკულადაც გამოსახავენ, რასაც *იდიოგრამას* უწოდებენ (სურ.124).

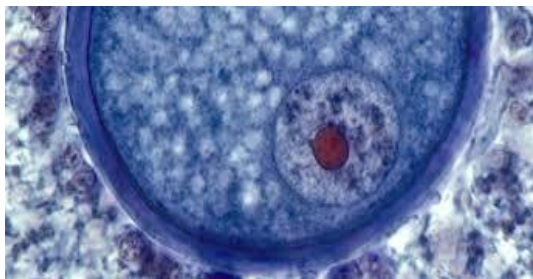


სურ. 124. ადამიანის ქრომოსომების იდიოგრამა.

სადღეისოდ არსებობს კარიოტიპირების, როგორც კლასიკური (დიფერენცირებული შეღებვა), ასევე, თანამედროვე (ფლუორესცენციული ჰიბრიდიზაცია) მეთოდები, რომელთა გამოყენება საშუალებას გვაძლევს, შევაფასოთ ქრომოსომების, როგორც რაოდენობრივი (ანეუპლოიდია და ჰეტეროპლოიდია), ასევე სტრუქტურული ცვლილებები (უკმარობა, დუპლიკაცია, ინვერსია, ტრანსლოკაცია და სხვა).

5.3. ბირთვაკი

ბირთვაკი (ლათ. Nucleolus - ბირთვაკი) ინტერფაზული ბირთვის მუდმივი შემადგენელი ნაწილია (სურ. 125). თუმცა, იგი უჯრედში ყოველთვის არაა. უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფის (მიტოზი) დროს, ჩვეულებრივ, პროფაზის ბოლოს ბირთვაკი იშლება, ტელოფაზაში კი აღდგება ქრომოსომასთან დაკავშირებული სხეულის სახით. პირდაპირი გაყოფის დროს (ამიტოზი) ბირთვაკი გადაიზონრება და ახლად წარმოქმნილი ბირთვაკები შვილეულ უჯრედებში გადანაწილდება.



სურ.125. ბირთვაკი ინტერფაზულ ბირთვში.

ბირთვაკი მკვრივი სტრუქტურაა. ჩვეულებრივ, აქვს სფერული ფორმა. გვხვდება ლენტისებურიც. მისი რაოდენობა და ზომა დამოკიდებულია უჯრედის ფიზიოლოგიურ აქტივობაზე. მაგალითად, ცილების აქტიური სინთეზის დროს იზრდება მათი რაოდენობა ან მატულობს ზომაში. ბირთვაკის რაოდენობა უჯრედში მატულობს გაყოფით ან დაკვირტვით. ჩვეულებრივ, უჯრედში 1-3, ზოგჯერ კი (მაგ., ამფიბიებისა და თევზების კვერცხუჯრედში) ათეული და ასეული ბირთვაკია. ბირთვაკი შეიცავს ცილებსა და რიბონუკლეინის მჟავას.

სინათლის მიკროსკოპში ბირთვაკი უსტრუქტურო ჩანს. 1948 წელს ჟივგომ აღწერა მისი რთული სტრუქტურა: ისინი შეიცავს წყვილად გადახვეული ძაფებისაგან შემდგარ სტრომას. ეს ძაფები არ განსხვავდება ქრომოსომების ძაფებისგან. ამიტომ ჟივგომ თვლის, რომ ბირთვაკი ქრომოსომის ნაწილია. ელექტრონული მიკროსკოპია საშუალებას იძლევა, ბირთვაკში ორი ძირითადი კომპონენტი გამოიყოს: *გრანულოვანი* - პერიფერიაზე, ეს რიბოსომის მომწიფებული სუბერთეულებია და *ფიბრილური* (ცენტრში) - რიბოსომების წინამორბედი რიბონუკლეოპროტეინული ჭიმები. ე.წ. ფიბრილური ცენტრები გარშემორტყმულია მკვრივი ფიბრილური კომპონენტების ნაწილებით, სადაც მიმდინარეობს რ-რნმ-ის სინთეზი. მკვრივ ფიბრი-

ლურ კომპონენტზე გარედან მოთავსებულია გრანულოვანი კომპონენტი, რომელიც მომწიფებული რიბოსომული სუბერთეულების გროვებს წარმოადგენს. ბირთვას არ აქვს გარსი. იგი უშუალოდ უკავშირდება ქრომოსომებს, ბირთვის გარსს ან კარიოლიმფას. ბირთვას ძირითადი მასა შედგება მჟავა ცილებისაგან - ფოსფოპროტეინებისაგან, რომლებიც რნმ-ასთანაა დაკავშირებული (რიბონუკლეოპროტეინები). რნმ-ას კონცენტრაცია ძალიან დიდია, გვხვდება ხსნადი რნმ-აც. ნაპოვნია ნუკლეოტიდური ცვლის ფერმენტებიც. დნმ-ას ნაწილი რგოლის სახით გვხვდება ბირთვას ირგვლივ. მასში აღმოჩენილია ფოსფოლიპიდებიც, მინერალურ ნივთიერებათაგან თავისუფალი ან ბმული კალციუმის, კალიუმის, მაგნიუმის, თუთიის ფოსფატები.

დადგენილია ბირთვას კანონზომიერი კავშირი ციტოპლაზმის ცილებისა და რნმ-ას რაოდენობას შორის. ეს მიუთითებს ბირთვას უშუალო მონაწილეობაზე უჯრედული რნმ-ასა და ცილების სინთეზში. დადგენილია, რომ უჯრედული რნმ-ას ძირითადი მასა ბირთვში სინთეზდება, კერძოდ, ბირთვასა და ქრომატინულ სტრუქტურებში, საიდანაც ტრანსპორტირდება ციტოპლაზმაში. ზოგიერთ ობიექტზე დადგენილი იქნა, რომ რნმ-ას რაოდენობის ზრდა უჯრედში მისი სინთეზის დროს ბირთვას იწყება.

ამრიგად, ბირთვა აწარმოებს რიბოსომული რნმ-ას სინთეზს. მიიჩნევენ, რომ ბირთვას წარმოიქმნება რიბოსომები. დნმ *ბირთვას ორგანიზატორის* ადგილას ახდენს რიბოსომული რნმ-ას სინთეზს, ქრომოსომის დანარჩენ ნაწილზე სინთეზდება ი-რნმ ან ტ-რნმ. შემდეგ გარედან შემოსული ცილისა და ი-რნმ-ას სხვადასხვა რაოდენობის შემცველი ნაწილაკისგან წარმოიქმნება რიბონუკლეოპროტეინული ნაწილაკი

- რიბოსომის სუბერთეული. ციტოპლაზმაში გამოსვლის შემდეგ ისინი ერთიანდება რიბოსომად. ამრიგად, ბირთვაკი დაკავშირებულია უჯრედის სხვადასხვა სტრუქტურასთან: კარიოპლაზმასთან, ბირთვის გარსთან.

ბირთვაკის წარმოქმნის მექანიზმთან დაკავშირებით ორი ჰიპოთეზა არსებობს: 1. ბირთვაკის ნივთიერება, უშუალოდ, ნუკლეოლურ ზონაში გამომუშავდება; 2. ნუკლეოლურ ზონაში ბირთვაკული მასალის კონდენსაცია ხდება, რომლებიც მოცემული ნაკრების ყველა ქრომოსომის მიერ გამომუშავდება. ბირთვაკისა და ქრომოსომის ქიმიური შედგენილობის შედარებითი შესწავლით დადგინდა (კასპერსონი, 1941), რომ ბირთვაკის ძირითადი მასა წარმოიქმნება ქრომოსომის ჰეტეროქრომატინულ უბნებში.

პირველი მოსაზრება რიბოსომების წარმოქმნაში ბირთვაკის შესაძლო ასოციაციაზე გამოთქმული იქნა 1960 წელს რობერტ პერის (Robert Perry) მიერ. მან ინფრაწითელი სხივების გამოყენებით ჩაშალა უჯრედის ბირთვში არსებული ბირთვაკი. ასეთ უჯრედს კი რ-რნმ-ის სინთეზის უნარი დაკარგული ჰქონდა. აქედან გამომდინარე, მიჩნეული იქნა, რომ ბირთვაკი არის რიბოსომების სამჭედლო. ამ მიმართულებით მომდევნო კვლევები ეკუთვნით დონალდ ბრაუნსა (Donald Brown) და ჯონ გარდონს (John Gurdon). ისინი კვლევის ობიექტად იყენებდნენ ამფიბიებს - *Xenopus laevis*. შეჯვარებების გზით შესაძლებელი გახდა, მიღებულყო *Xenopus laevis*-ის ემბრიონები, რომლებსაც დაკარგული ჰქონდათ ბირთვაკი. მკვლევრებმა შენიშნეს, რომ ასეთ ემბრიონებს (რომელსაც „უბირთვაკო მუტანტი“ უწოდეს) დაკარგული ჰქონდა რ-რნმ სინთეზის უნარი და ილუპებოდა ადრეული ემბრიოგენეზის სტადიაზე. ასე იქნა დადასტურებული ბირთვის კავშირი რიბოსომების ფორმირების საქმეში.

ადამიანის უჯრედში ჰაპლოიდური ქრომოსომების შემთხვევაში გვხვდება 5 ბირთვაკული ორგანიზატორი, ხოლო დიპლოიდობის შემთხვევაში მათი რაოდენობა ორმაგდება. თითოეული ბირთვაკული ორგანიზატორი მოთავსებულია სხვადასხვა ქრომოსომის წვერზე.

ბირთვაკის გარდა ბირთვში, ასევე, ნანახი იქნა რამდენიმე პატარა, უმემბრანო ბირთვული სტრუქტურა. ფიქრობენ, რომ ეს სხეულაკები სხვადასხვა ფუნქციას ასრულებს, მათ შორის, მონაწილეობს პროცესინგში, ასევე, სავარაუდოდ, ბირთვაკს ეხმარება რ-რნმ-ის სინთეზში. ასეთი სტრუქტურებია, მაგალითად: *ქაჯალის სხეულაკი* (Cajal bodies), რომელსაც სახელწოდება ეწოდა აღმომჩენი მეცნიერის პატივისცემის ნიშნად; *პრომიელოციტური ლეიკემიური სხეულაკი* (promyelocytic leukemia bodies); *Speckles*, რომელსაც, ასევე, უწოდებენ *ინტერქრომატინულ გრანულოვან კლასტერს*, რომელიც მდიდარია რნმ-თა და ცილებით, რაც აუცილებელია მესენჯერული რნმ-ის სპლაისინგისათვის მომწიფებულ რნმ-ად. მიმდინარე კვლევებით მეცნიერები ცდილობენ, უფრო დეტალურად ახსნან აღნიშნული ბირთვული კომპონენტების როლი უჯრედში.

რეზიუმე

ბირთვი ეუკარიოტული უჯრედის ორგანოიდია, რომელიც მონაწილეობს *მეტაბოლური, გენეტიკური* და *მაფორმირებელი* ფუნქციების შესრულებაში. ნივთიერებები ციტოპლაზმიდან ბირთვში და ბირთვიდან ციტოპლაზმაში ფორების საშუალებით აღწევს. ბირთვის წვენი შეიცავს რიბოსომებს, რნმ-ას, ლიპიდებს, მასში გვხვდება ბირთვისთვის დამახასიათებელი ფერმენტები. ბირთვის წვენში გვხვდება ქრომატინიც. მიტოზური დაყოფის დროს ქრომატინისაგან წარმოიქმნება *ქრომოსომები*.

უჯრედული ციკლის სხვადასხვა ფაზის განმავლობაში ქრომოსომის ორგანიზაცია კავშირშია მასში შემავალი გენეტიკური მასალის ფუნქციონირებასთან. ქრომოსომები მაქსიმალურადაა დესპირალიზებული ინტერფაზაში და მაქსიმალურად სპირალიზებულია მიტოზური დაყოფის მეტაფაზასა და ანაფაზაში.

სომატურ უჯრედებში ქრომოსომთა **დიპლოიდური რაოდენობაა**. სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა **ჰაპლოიდურ რიცხვს** შეიცავს. სომატურ უჯრედში არსებულ ქრომოსომთა წყვილებს **ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს** უწოდებენ. ჰომოლოგიური წყვილი ინდივიდუალურია და განსხვავდება სხვა წყვილებისგან, რომელთაც **არაჰომოლოგიურს** უწოდებენ. ჰომოლოგიური ქრომოსომებიდან სასქესო უჯრედებში მხოლოდ ერთ-ერთი ხვდება. ამიტომაც, სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა განახევრებულ რაოდენობას ანუ ჰაპლოიდურ რიცხვს შეიცავს.

ბირთვაკი ინტერფაზული ბირთვის მუდმივი შემადგენელი ნაწილია. უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფის დროს, პროფაზის ბოლოს ბირთვაკი იშლება, ტელოფაზაში კი აღდგება. პირდაპირი გაყოფის დროს ბირთვაკი გადაიზონრება და ახლად წარმოქმნილი ბირთვაკები შვილეულ უჯრედებში გადაწილდება. ბირთვაკი აწარმოებს რიბოსომული რნმ-ას სინთეზს.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. ჩამოთვალე ბირთვის სტრუქტურული და ფუნქციური კომპონენტები.
2. როგორია ბირთვის ზოგადი აგებულება, რაოდენობა, ფორმა, ზომა?
3. დაახასიათე ბირთვის გარსი. რაში მდგომარეობს მისი ფუნქცია?

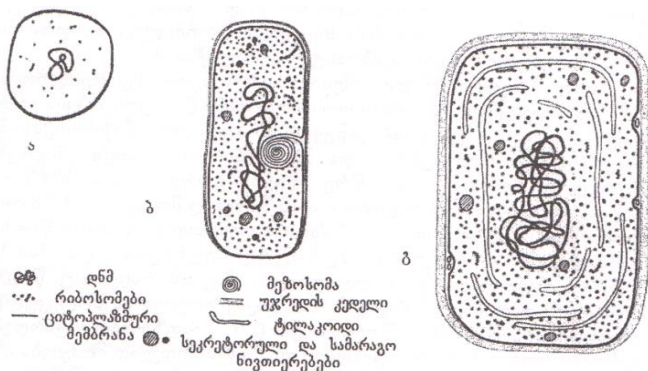
4. რაში მდგომარეობს ბირთვის ფორმის მნიშვნელობა?
5. დაახასიათე ბირთვის წვენი, ქრომატინი.
6. დაახასიათეთ ქრომოსომთა მორფოლოგიური ტიპები.
7. როგორია ქრომოსომის მიკროსკოპული ორგანიზაცია?
8. როგორია ქრომოსომის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია?
9. როგორია ქრომატინის ქიმიური შედგენილობა და მისი მნიშვნელობა?
10. განმარტე, რას ეწოდება ჰომოლოგიური ქრომოსომები, დისეული და არადისეული ქრომატიდები. რა რაოდენობითაა ჰომოლოგიური ქრომოსომები უჯრედში?
11. შეადარეთ ერთმანეთს ჰომოლოგიური და არაჰომოლოგიური ქრომოსომები. მიუთითე მსგავსება - განსხვავებაზე მათ შორის.
12. რაში გამოიხატება გიგანტური ქრომოსომების თავისებურებანი? რატომ ჰქვია მას პოლიტენური?
13. განმარტეთ სიტყვა „კარიოტიპი“. რაში მდგომარეობს მისი არსი? მოიყვანეთ მაგალითები.
14. დაახასიათე ქრომოსომის ჰეტეროქრომატინული და ეუ-ქრომატინული უბნები.
15. რას წარმოადგენს ქრომომერები?
16. რას წარმოადგენს ტელომერა და რაში მდგომარეობს მისი მნიშვნელობა?
17. დაახასიათე ბირთვაკი.

თავი 6. პროკარიოტების აგებულების თავისებურება

ჩვეულებრივ, ცოცხალ მიკროსამყაროს მიაკუთვნებენ სიცოცხლის არაუჯრედულ ფორმებს - ვირუსებს, ფაგებს და მიკრობულ ორგანიზმებს - ბაქტერიებს, ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებს (პროკარიოტებს), ზოგიერთ მწვანე წყალმცენარესა და სოკოებს (მიკრობულ ეუკარიოტებს). მიუხედავად იმისა, რომ მიკროორგანიზმებს ზოგიერთ ეუკარიოტსაც აკუთვნებენ, მაინც, მათი უმრავლესობა პროკარიოტებია.

პროკარიოტები, ე.წ. ბირთვამდელი ორგანიზმებია (ბერძნ. პრო-წინ; კარიონ-ბირთვი). ისინი სხეულის მარტივი აგებულებით, მემკვიდრული მასალის თავისებური ორგანიზაციით, გამრავლებისა და რეკომბინაციის პროცესების სპეციფიკურობით ხასიათდება.

ულტრანატივი ანათლების ელექტრონოგრამაზე პროკარიოტების უჯრედში ჩანს **ციტოპლაზმა** და **ნუკლეოიდი**. ციტოპლაზმა არ შეიცავს მემბრანულ ორგანოიდებს, კერძოდ, ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის კომპლექსს, უჯრედის ცენტრს, მიტოქონდრიებსა და სხვა უჯრედულ სტრუქტურებს. ზოგიერთ ბაქტერიაში ადგილი აქვს შიდა მემბრანული (ციტოპლაზმური) სტრუქტურის წარმოქმნას (სურ.126). იგი გარკვეულ მონაკვეთში დახვეული ფორმისაა და **მეზოსომას** უწოდებენ. თვლიან, რომ აქ ხდება ატფ-ას სინთეზი, ანუ ისინი აქ მიტოქონდრიის ფუნქციას (ჟანგვითი ფოსფორილება) ასრულებს. თუმცა, ბაქტერიების უმრავლესობა ანაერობული ფორმაა და ახასიათებს ენერგეტიკული ცვლის შესაბამისი თავისებურებანი. ზოგიერთი ბაქტერიის უჯრედისთვის დამახასიათებელია სპეციალური წარმონაქმნები - **წამწამები ან შოლტები**.



სურ. 126. სხვადასხვა პროკარიოტის აგებულების სქემა.
 ა- მიკოპლაზმა; ბ- ბაქტერია; გ- ლურჯ-მწვანე წყალმცენარე.

ბაქტერიების უჯრედში შეიძლება შეგვხვდეს **ქრომატოფორები** (მწვანე ბაქტერიების), **გოგირდის** შემცველი **ჩანართები** - გოგირდბაქტერიებში, **რკინა** - რკინაბაქტერიებში, **აეროსომა**, ასევე, სხვადასხვა სახის **ჩანართები**: პოლისაქარიდები (გლიკოგენი, გრანულეზა), ლიპოპროტეინული სხეულაკები, ვიტამინები და სხვა. მრავალ ბაქტერიას წარმოექმნება **სპორები**, რაც მათი არა გამრავლების, არამედ, თავდაცვის საშუალებაა. ზოგიერთი ბაქტერია ინკაფსულირებულია.

ნუკლეოიდი პროკარიოტების **გენეტიკურ აპარატს** წარმოადგენს. მისი ბუნება განსაზღვრა კერძო რადიოავტოგრაფირების მეთოდით. პროკარიოტების გენეტიკური მასალა წარმოდგენილია დნმ-ის მოლეკულით, რომელიც ციტოპლაზმაში განსაზღვრულ სივრცეს იკავებს, მაგრამ ეუკარიოტებისაგან განსხვავებით, არ გააჩნია საკუთარი ბირთვული მემბრანა. დადგენილი იქნა, რომ მათ დნმ-ის აქვს რგოლურად შეკრული ძაფის ფორმა, რომლის სიგრძე 1 მმ-ზე მეტია (E. coli-ის ქრომოსომის სიგრძე 600-ჯერ აღემატება უჯრედის სიგრძეს და იგი დაახლ. 4,7 მლნ ნუკლეოტიდისაგან შედგება).

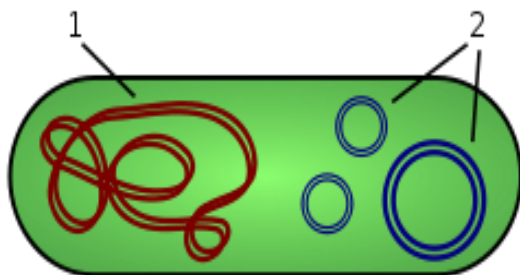
პროკარიოტების დნმ-ას აქვს ტიპური აგებულება. ბევრ ბაქტერიაში დნმ-ას მოლეკულა ერთ წრიულ „ქრომოსომაშია“ თავმოყრილი, რომელიც შეიცავს, სწორედ, ძირითად გენეტიკურ ინფორმაციას. თუმცა, ზოგიერთი ბაქტერია შეიძლება შეიცავდეს ორ ქრომოსომას, ამასთან, ზოგიერთ შემთხვევაში დნმ არის წრფივი და არა წრიული. დნმ-ას მოლეკულაში ნუკლეოტიდების თანაფარდობა ეუკარიოტების მსგავსად, მიკროორგანიზმების მდგრადი სახეობრივი ნიშანია. ბაქტერიული დნმ-ის ნუკლეოტიდური წყვილების თანმიმდევრობა, სადღეისოდ, დადგენილია ასობით ბაქტერიისთვის. ბაქტერია *Mycoplasma genitalium*-ს დნმ-ში ნუკლეოტიდური წყვილების რაოდენობა მერყეობს 580 000-დან 4700000 ნ.წ-მდე; *E.coli*-ში დაახლოებით, 9450000 ნ.წ-ია; *Sorangium cellulosum*, *myxobacterium*-ს აქვს ერთ-ერთი უდიდესი ბაქტერიული გენომი, რომელიც შეიცავს 13 მილიონზე მეტ ნუკლეოტიდურ წყვილს. *E.coli*-ს ქრომოსომის სიგრძე, თუ ის უჯრედიდან ამოღებულია და სრულადაა გაჭიმული, დაახლოებით 1,2 მმ-ია, რაც გასაოცარია იმ ფაქტის გათვალისწინებით, რომ მისი უჯრედის სიგრძე დაახლოებით 0,001 მმ-ია. როგორც ყველა ორგანიზმის, ასევე, ბაქტერიული დნმ-ც შეიცავს ოთხ აზოტოვან ფუძეს: ადენინს (A), ციტოზინს (C), გუანინს (G) და თიმინს (T). ადენინისა და თიმინის, გუანინისა და ციტოზინის ფუძეების რაოდენობა თანაბარია (კომპლემენტარობის პრინციპიდან გამომდინარე). აღსანიშნავია, რომ ეუკარიოტებისაგან განსხვავებით, პროკარიოტების გენეტიკურ მასალაში წყვეტილობა არ გვხვდება, კერძოდ, არ გვხვდება ინტრონ-ეკზონური თანმიმდევრობები და შესაბამისად, გენის ექსპრესიის პროცესი, ეუკარიოტებისაგან განსხვავებით, უფრო მარტივია (არ საჭიროებს პროცესინგისა და სპლაისინგის მექანიზმებს). უკანასკნელი მონაცემებით,

პროკარიოტების ქრომოსომას აქვს მკაცრად მოწესრიგებული კომპაქტური სტრუქტურა, რომელიც 20-100 დამოუკიდებელი სუპერსპირალური მარყუჟისაგან შედგება. პროკარიოტების გენომი უზრუნველყოფს, როგორც ცილების, ასევე, რ-რნმ-ისა და ტ-რნმ-ის სინთეზს. მისი ზომა, გენეტიკური ინფორმაციის სიმცირის შესაბამისად, მნიშვნელოვნად ნაკლებია ეუკარიოტების ზომაზე. დნმ-ას მოლეკულა ერთი თავისი წერტილით ემაგრება ციტოპლაზმურ მემბრანას იმ უბანში, სადაც იწყება სპირალის გახსნა და რეპლიკაცია ნახევრად კონსერვატორული მექანიზმით ორი, ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართულებით. შვილეული მოლეკულები მიმაგრებული რჩება ციტოპლაზმურ მემბრანაზე. მათი მოცილება შემდეგ ხდება მათ შორის მყოფი ციტოპლაზმური მემბრანის ნაწილის ზრდის ხარჯზე. რეპლიკაცია ხორციელდება დნმ-ას მემბრანულ კომპლექსთან მჭიდროდ დაკავშირებული ფერმენტული სისტემით.

ჩვეულებრივ, ბაქტერიული უჯრედის გაყოფა დნმ-ას რეპლიკაციის დამთავრებისა და შვილეული ქრომოსომების ჩამოყალიბების შემდეგ ხდება. ინტენსიურად მზარდ კულტურაში დნმ-ას რეპლიკაცია უსწრებს უჯრედის დაყოფას და, არა-იშვიათად, უჯრედი შეიცავს ქრომოსომის მასაზე 4-8-ჯერ მეტი რაოდენობით დნმ-ას. მემკვიდრული ინფორმაცია მათში ზუსტად არ ნაწილდება (რამდენადაც, აქ არ ხდება უჯრედის მიტოზური გაყოფა).

„ქრომოსომის“ გარდა, ბევრ ბაქტერიულ უჯრედში აღმოჩენილია არაქრომოსომული გენეტიკური ელემენტები - **პლაზმიდები** (სურ.127). ისინი ორჯაჭვიანი დნმ-ას წრიული მოლეკულებია. პლაზმიდებს, რომელთაც შეუძლია დამოუკიდებლად ფუნქციონირება ან ინტეგრირებულია ქრომოსომასთან, ზოგჯერ **ბაქტერიულ ეპისომებსაც** უწოდებენ. ეპისომის თვი-

სებებს ზოგიერთი ზომიერი ფაგიც ამჟღავნებს მეპატრონის უჯრედში მოხვედრის შემდეგ.



სურ.127. მემკვიდრული მასალა ბაქტერიულ უჯრედში.
1 - ნუკლეოიდი; 2 - პლაზმიდი.

პლაზმიდები ბაქტერიული ქრომოსომის 1/100-ს შეადგენს. პლაზმიდური დნმ ყოველთვის არ გვხვდება ბაქტერიული უჯრედის ციტოპლაზმაში. იგი სპეციფიკურ თვისებებს აკოდირებს. პლაზმიდი წარმოდგენილია დნმ-ას კოვალენტურ-დახშული მცირე ზომის რგოლური მოლეკულის სახით, რომელიც 1500-40000 წყვილ ნუკლეოტიდს შეიცავს. პლაზმიდებს ქრომოსომური დნმ-ასაგან დამოუკიდებელი რეპლიკაციის უნარი აქვს. დღეისათვის პლაზმიდები აღწერილია 135 სახეობის (40 გვარის წარმომადგენლები) ბაქტერიაში. პლაზმიდები აკონტროლებს სქესობრივ პროცესს, სამკურნალო პრეპარატებისადმი მდგრადობას (რეზისტენტობა), ბაქტერიოციდების სინთეზს და სხვა თავისებურებებს.

ბაქტერიების ციტოპლაზმა შეიცავს ფერმენტების, მეტაბოლიტებისა და მარილების მაღალ კონცენტრაციას. გარდა ამისა, უჯრედის ცილები სინთეზდება საკუთარ რიბოსომებზე, რომლებიც უხვადაა გაზნეული ციტოპლაზმაში. ბაქტერიული რიბოსომები განსხვავდება ეუკარიოტული უჯრედების რიბო-

სომეხისაგან იმით, რომ ისინი უფრო მცირე ზომისაა და შედგება სამი ტიპის რიბოსომური რნმ-სა [rRNA] და 55 ცილისგან (ეუკარიოტებში რნმ-ის ოთხი ტიპია და 78 ცილა).

ბაქტერიულ ციტოპლაზმაში არის მრავალი ინკლუზიური სხეული, ანუ გრანულები. ეს სხეულები არასოდეს არაა შემოსაზღვრული მემბრანით და ასრულებს სათავსოს ფუნქციას. გლიკოგენი, რომელიც გლუკოზის პოლიმერია, ინახება ნახშირწყლებისა და ენერგიის რეზერვის სახით. ბევრ ბაქტერიას აქვს ლიპიდური წვეთები, რომლებიც შეიცავს პოლი- β -ჰიდროქსიბუტირიუმის მჟავას პოლიმერულ ეთერებს ან მასთან დაკავშირებულ ნაერთებს. ეს არის განსხვავება ეუკარიოტებისგან, რომლებიც იყენებს ლიპიდურ წვეთებს ტრიგლიცერიდების შესანახად. ბაქტერიებში „შესანახი გრანულები“ წარმოიქმნება ხელსაყრელი ზრდის პირობებში და მოიხმარება მას შემდეგ, რაც გარემოში საკვები ნივთიერებები ამოიწურება. ბევრ წყლის ბაქტერიაში წარმოიქმნება გაზის ვაკუოლები, რომლებიც ცილებთან შეკრული სტრუქტურებია, შეიცავს ჰაერს და ბაქტერიას საშუალებას აძლევს, შეცვალოს თავისი მოძრაობის ტრაექტორია.

ცოცხალ ორგანიზმთა მიკრობული ჯგუფის წარმომადგენლები მცირე ზომისაა, ხასიათდება ხანმოკლე სასიცოცხლო ციკლით, ახასიათებს მაღალი ნაყოფიერება, თაობებს რამდენიმე წუთისა თუ საათების განმავლობაში იძლევა. ისინი ნაკლებად მომთხოვნია გარემო პირობებისადმი და, ჩვეულებრივ, ვითარდება ხელოვნურ საკვებ არეზე. მათი გამრავლება უსქესოდ ხდება – უჯრედის მარტივი დაყოფის (ბინარული დაყოფა) გზით. მაგრამ მიკრობთა გარკვეულ ნაწილს ახასიათებს უსქესო და სქესობრივი გამრავლების ცვლა სასიცოცხლო ციკლში (ჰაპლო- და დიპლოფაზის მონაცვლეობა), რაც აადვილებს რეკომ-

ბინაციის შედეგების შესწავლას. რეკომბინაციური პროცესები მათში არასტაბილურია და ხორციელდება მემკვიდრული მასალის ნაწილობრივი გადაჯგუფების ხარჯზე.

ეუკარიოტების მსგავსად, პროკარიოტებსაც ახასიათებს ფენოტიპური (მოდIFIკაციური) და გენოტიპური (მემკვიდრული) ცვლილებები. ფენოტიპური ცვლილებები, როგორც ცნობილია, ორგანიზმის საპასუხო რეაქციის გამოვლინებაა შეცვლილი გარემო პირობებისადმი. იგი არ ხდება გენეტიკურ აპარატში და უმეტესად ატარებს ადაპტურ ხასიათს. ბაქტერიებში მოდიფიკაციები ჩნდება დროებით და ქრება შესაბამისი გარემო პირობების შეცვლით. მაგ., *Azotobacter* აქტიურად ახდენს ატმოსფერული აზოტის ფიქსაციას ნიადაგში აზოტის სიმცირისას, მაგრამ აზოტოვანი სასუქის შეტანის შემდეგ მკვეთრად ეცემა მისი აზოტმაფიქსირებელი მოქმედება. კალციუმის სიმცირე გარემოში იწვევს ციმბირის წყლულის ბაცილის ლორწოვანას ზრდას, მაგრამ კალციუმის დამატებით ლორწოს წარმოქმნა წყდება.

მუტაციური ან რეკომბინაციური გენოტიპური ცვლილებები მიკრობებშიც გამოწვეულია გენეტიკურ აპარატში მომხდარი გარდაქმნებით. მათ აქაც არ აქვთ მიმართული ხასიათი და არაა გარემო პირობებისადმი ადეკვატური.

მუტაციები პროკარიოტებშიც შეიძლება იყოს სპონტანური და ინდუცირებული. სპონტანური მუტაციები პროკარიოტების პოპულაციებში ხელოვნური ჩარევის გარეშე ხდება (ბუნებრივად). სპონტანური მუტაციების მაგალითებია: ბაქტერიების მდგრადობა ფაგებისადმი, ანტიბიოტიკების მიმართ რეზისტენტულობა, აუქსოტროფულობა და სხვა.

ინდუცირებული მუტაციები კი, როგორც ცნობილია, რომელიმე ფაქტორის ზემოქმედებით გამოიწვევა ექსპერიმენ-

ტულად - ქიმიური ან ფიზიკური (რენტგენის, ულტრაიისფერი, γ-სხივების) ფაქტორების ზემოქმედებით.

რეზიუმე

პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების შედარება, სქემის სახით, შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვადგინოთ:

მახასიათებელი	პროკარიოტული უჯრედები	არქეა	ეუკარიოტული უჯრედები
ბირთვი	არ გვხვდება	არ გვხვდება	გვხვდება
მემბრანული ორგანოიდები	არ გვხვდება	არ გვხვდება	გვხვდება
ციტოჩონჩხი	არ გვხვდება	არ გვხვდება	გვხვდება
ინტრონები (არაკოდირებული დნმ სეგმენტები)	იშვიათად	გვხვდება	გვხვდება
დნმ-ის ფორმა	წრიული-ფუძე ცილების გარეშე	წრიული - ფუძე ცილებით	ხაზობრივი - ფუძე ცილებით
ინიციატორული ამინმჟავა	ფორმინმეთიონინი	მეთიონინი	მეთიონინი
პეპტიდოგლიკანური უჯრედის კედელი	გვხვდება	არ გვხვდება	არ გვხვდება
ანტიბიოტიკების მიმართ პასუხი	ზრდის ინჰიბირება	ზრდა არ ინჰიბირდება	ზრდა არ ინჰიბირდება

100°C მაღალ ტემპერატურაზე ზრდის შესაძლებლობა	არა	ზოგიერთი სახეობა	არა
უჯრედის ზომა	1-10 მკმ	1-10 მკმ	10-100 მკმ
უჯრედული ორგანიზაცია	ერთუჯრედი ანი ან კოლონიური	ერთუჯრე დიანი ან კოლონიუ რი	ზოგიერთი ერთუჯრედი ანის უმრავლესობა მრავალუჯრედი ანი
ორგანიზმი	ბაქტერია	არქეა	პროტისტა, სოკო, მცენარე, ცხოველი

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რას ნიშნავს ტერმინი „პროკარიოტი“? დაასახელე პროკარიოტები.
2. რა განსხვავებაა პროკარიოტულ და ეუკარიოტულ უჯრედებს შორის?
3. რა თავისებურებებით ხასიათდება მიკროორგანიზმების მემკვიდრული მასალის ორგანიზაცია უჯრედში?
4. რას წარმოადგენს მეზოსომა და რა არის მისი ფუნქცია?
5. რა სახის სპეციალური წარმონაქმნები და ჩანართები შეიძლება შეგვხვდეს ბაქტერიის უჯრედში?
6. რას წარმოადგენს ნუკლეოიდი?
7. შეადარე ბაქტერიული უჯრედის ქრომოსომა ეუკარიოტების ქრომოსომას.
8. რას წარმოადგენს პლაზმიდა?
9. როგორ მიმდინარეობს ბაქტერიის დნმ-ას რეპლიკაცია?

10. როგორია მიკროორგანიზმთა სასიცოცხლო თავისებურება?

11. მოიყვანეთ ცვალებადობის მაგალითები მიკროორგანიზმებში.

თავი 7. სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმები. ვირუსები. ფაგები.

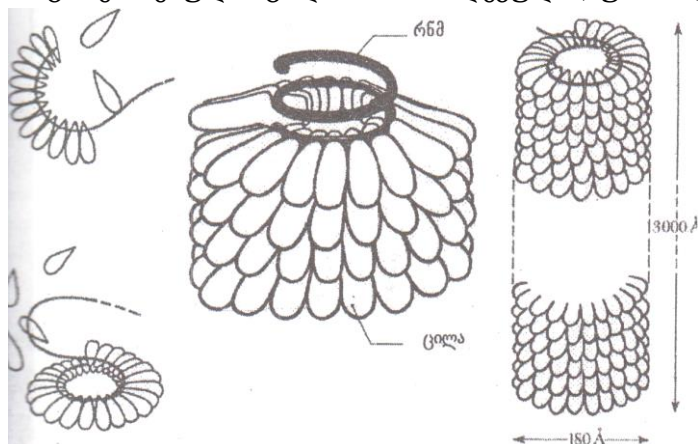
მიკროსამყაროში ყველაზე დაბალი ორგანიზებულობით ხასიათდება ვირუსები („ვირუს“-შხამი) და ფაგები. ვირუსი არის სუბმიკროსკოპული ინფექციური აგენტი, რომელიც მრავლდება მხოლოდ ცოცხალი უჯრედების შიგნით, ამიტომაც, მას, ხშირად, უჯრედშიგა ობლიგატურ პარაზიტებსაც უწოდებენ. ვირუსები აინფიცირებს სიცოცხლის ყველა ფორმას, ცხოველებიდან და მცენარეებიდან დაწყებული, მიკროორგანიზმებით დამთავრებული, მათ შორის ბაქტერიებსა და არქეებს. ვირუსები გვხვდება დედამიწის თითქმის ყველა ეკოსისტემაში და ბიოლოგიურ ერთეულთა ყველაზე მრავალრიცხოვან ჯგუფს წარმოადგენს. ვირუსების შესწავლას ახდენს ბიოლოგიის დარგები - ვირუსოლოგია და მიკრობიოლოგია.

ჯერ კიდევ, ძველმა ბერძნებმა იცოდნენ, რომ ცოფს იწვევს რაღაც უხილავი საწყისი და მას ვირუსი უწოდეს. ვირუსი პირველად აღმოაჩინა რუსმა მეცნიერმა ივანოვსკიმ 1892 წელს თამბაქოს მოზაიკური დაავადების გამომწვევი ვირუსის მაგალითზე (სურ.128).



სურ. 128. თამბაქოს მოზაიკური დაავადების გამომწვევი ვირუსი.

ივანოვსკიმ დაავადებული ფოთლის გამონაწერი გაატარა ბიოლოგიურ ფილტრში და დააწვეთა ნორმალურ ფოთოლს. მან შენიშნა, რომ ფოთოლი დაავადდა. აქედან დაასკვნა, რომ თამბაქოს მოზაიკურ დაავადებას იწვევს ვირუსი. დადგენილი იქნა, რომ მისი რნმ-ას ჯაჭვი შეიცავს 6600 ნუკლეოტიდს, რომელთაგანაც მიერთებულია ცილის 2200 მოლეკულა (სურ. 129).



სურ. 129. თამბაქოს მოზაიკის ვირუსის სტრუქტურა.

შემდეგში დადგინდა, რომ ყველა ტიპის ვირუსი იმდენად მცირე ზომისაა, რომ თავისუფლად გადის ბიოლოგიურ ფილტრში. ვირუსოლოგიაში მიღებულია, რომ ვირუსები განხილული იქნას, როგორც ბიოლოგიურ ფილტრში გამავალ მიკრობთა განსაკუთრებული ჯგუფი.

ვირუსები ბუნებაში დამოუკიდებლად ვერ ავლენენ სიცოცხლისათვის დამახასიათებელ აუცილებელ ნიშნებს. ამიტომაც ისინი პარაზიტობენ ბაქტერიების, მცენარეებისა და ცხოველთა უჯრედებში. რაკი ვირუსს არ გააჩნია უჯრედული ორგანიზაცია, მას დამოუკიდებლად არ შეუძლია კვლავგანახლება (რეპლიკაციური აპარატის არარსებობის გამო). ასევე, მას არ აქვს

თავისი მემკვიდრული ინფორმაციის რეალიზაციისა და ძირითადი სასიცოცხლო პროცესების გამოვლენის უნარი. სწორედ, ამიტომაც აუცილებელი მისთვის მეპატრონის უჯრედი.

გარემოში ვირუსი, ზოგჯერ, კრისტალურ მდგომარეობაშიც კი იმყოფება და ბიოლოგიურად უმოქმედოა. მაგრამ, როგორც კი მოხვდება მეპატრონის უჯრედში, იგი თითქოს, მაშინვე „ცოცხლდება“.

ვირუსების წარმოშობა ჯერ კიდევ გაურკვეველია და დისკუსიის საკითხია: ზოგიერთი მათგანი შეიძლება წარმოიშვა პლაზმიდებისგან - დნმ-ის ნაწილაკებისგან, რომლებსაც შეუძლია გადაადგილება უჯრედებს შორის, ხოლო სხვები შეიძლება წარმოიშვა ბაქტერიებისგან. ევოლუციის პროცესში ვირუსები გენის ჰორიზონტალურად გადაცემის მნიშვნელოვანი საშუალებაა, რაც ზრდის გენეტიკურ მრავალფეროვნებას სექსუალური რეპროდუქციის ანალოგიურად. ზოგიერთი ბიოლოგი მიიჩნევს, რომ ვირუსი სიცოცხლის ერთ-ერთი ფორმაა, რადგან ისინი ატარებს გენეტიკურ მასალას, მრავლდება და ვითარდება ბუნებრივი გადარჩევის გზით, თუმცა, არ გააჩნია სიცოცხლის ძირითადი მახასიათებლები, მაგალითად უჯრედის სტრუქტურა, რომელიც ზოგადად სიცოცხლის განსაზღვრის აუცილებელ კრიტერიუმად ითვლება. იმის გამო, რომ მათ აქვთ სიცოცხლის გარკვეული, მაგრამ არა ყველა თვისება, ამიტომაც, ვირუსები აღწერილია, როგორც „სიცოცხლის ზღვარზე მყოფი ორგანიზმები“.

როგორც აღნიშნული იყო, ვირუსები გვხვდება ყველგან, სადაც სიცოცხლეა და, სავარაუდოდ, არსებობს ცოცხალი უჯრედების განვითარების პირველი დღიდან. ვირუსების წარმოშობის ასახსნელად სირთულე იმაში მდგომარეობს, რომ ისინი არ ქმნის ნამარხებს, ამიტომ მათი წარმოშობის გამოსაკვლევა

გამოიყენება თანამედროვე მოლეკულური ტექნოლოგია. უნდა აღინიშნოს, რომ ვირუსული გენეტიკური მასალა დროდადრო ინტეგრირდება მასპინძელი ორგანიზმების ჩანასახში, რითაც ისინი შეიძლება ვერტიკალურად გადაეცეს მასპინძლის შთამომავლებს მრავალი თაობის განმავლობაში. ეს იძლევა ინფორმაციის ფასდაუდებელ წყაროს პალეოვირუსოლოგებისთვის, რათა აღმოაჩინონ უძველესი ვირუსები, რომლებიც არსებობდა მილიონობით წლის წინ. არსებობს სამი ძირითადი ჰიპოთეზა, რომლებიც მიზნად ისახავს, ახსნას ვირუსების წარმოშობა:

რეგრესიული ჰიპოთეზა - ვირუსები, შესაძლოა, ოდესღაც პატარა უჯრედები იყო, რომლებიც პარაზიტობდა უფრო დიდ უჯრედებზე. დროთა განმავლობაში დაიკარგა გენები, რომლებიც არ იყო აუცილებელი პარაზიტობის პროცესში. ბაქტერია რიკეტცია (Rickettsia) და ქლამიდია (Chlamydia) ცოცხალი უჯრედებია, რომლებსაც, ვირუსების მსგავსად, შეუძლია გამრავლება მხოლოდ მასპინძელ უჯრედებში. მათი არსებობა ამყარებს აღნიშნულ ჰიპოთეზას, რადგან მათმა დამოკიდებულებამ პარაზიტობაზე, სავარაუდოდ, გამოიწვია გენების დაკარგვა, რაც მათ უჯრედის გარეთ გადარჩენის საშუალებას აძლევდა. ამას, ასევე, უწოდებენ „დეგენერაციულ ჰიპოთეზას“, ან „შემცირების ჰიპოთეზას“.

უჯრედული წარმოშობის ჰიპოთეზა. ზოგიერთი ვირუსი, შესაძლოა, წარმოიშვა დნმ-ის ან რნმ-ის ფრაგმენტებიდან, რომლებიც „გაიქცნენ“ უფრო დიდი ორგანიზმის გენებიდან. „გაქცეული დნმ“ შეიძლება მომდინარეობდეს პლაზმიდებიდან (შიშველი დნმ-ის ნაწილაკები, რომლებსაც შეუძლია უჯრედებს შორის გადაადგილება) ან ტრანსპოზონებიდან (დნმ-ის მოლეკულები, რომლებიც იმეორებს და მოძრაობს უჯრედის გენებში სხვადასხვა პოზიციაზე). ტრანსპოზონები მობილური გენეტი-

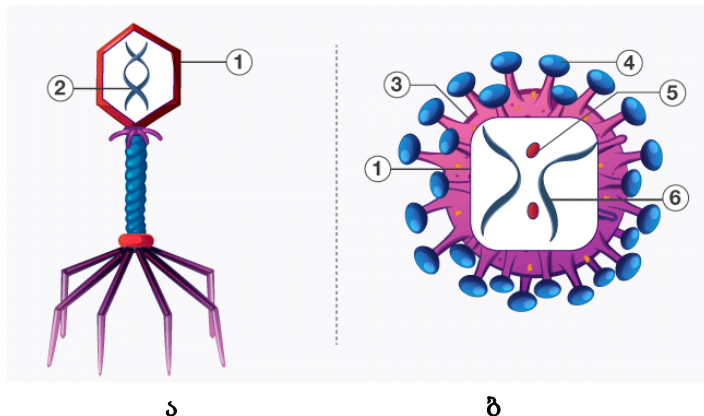
კური ელემენტების მაგალითებია და შესაძლოა, იყოს კიდევ ზოგიერთი ვირუსის წარმოშობის მიზეზი. ტრანსპოზონები აღმოაჩინა სიმინდში ბარბარა მაკკლინტოკმა 1950 წელს. ამ ჰიპოთეზას, ზოგჯერ, „მანწაწალა ჰიპოთეზას“, ან „გაქცევის ჰიპოთეზას“ უწოდებენ.

ეკოლოგიის ჰიპოთეზა. აღნიშნული ჰიპოთეზის თანახმად, ვირუსები, შესაძლოა, წარმოშობილიყო პროტეინისა და ნუკლეინის მქავეს რთული მოლეკულებიდან უჯრედების პირველად გამოჩენის დროიდან. ვიროიდი არის რნმ-ის მოლეკულა, რომელიც არ არის კლასიფიცირებული, როგორც ვირუსი, რადგან მას არ აქვს ცილოვანი საფარი. თუმცა, მას აქვს მახასიათებლები, რომლებიც საერთოა რამდენიმე ვირუსისთვის და ხშირად უწოდებენ სუბვირუსულ აგენტებს. ვიროიდები მცენარეების მნიშვნელოვანი პათოგენებია. ისინი არ აკოდირებს ცილებს, მაგრამ ურთიერთქმედებს მასპინძელ უჯრედთან და იყენებენ მასპინძელ „მანქანას“ მათი რეპლიკაციისთვის. ადამიანის ჰეპატიტის დელტა ვირუსს აქვს ვიროიდების მსგავსი რნმ-გენომი, მაგრამ აქვს B ჰეპატიტის ვირუსისგან მიღებული ცილოვანი გარსი და ვერ წარმოქმნის საკუთარს. ამრიგად, ეს არის დეფექტური ვირუსი. მიუხედავად იმისა, რომ ჰეპატიტის დელტა ვირუსის გენომი შეიძლება დამოუკიდებლად გამრავლდეს მასპინძელ უჯრედში ერთხელ, ის საჭიროებს B ჰეპატიტის ვირუსის დახმარებას, რათა უზრუნველყოს ცილოვანი საფარი, რომ ის გადაეცეს ახალ უჯრედებს. იმ ვირუსებს, რომლებიც დამოკიდებულია მასპინძელ უჯრედში ვირუსის სხვა სახეობების არსებობაზე, უწოდებენ „სატელიტებს“. ისინი შეიძლება წარმოადგენდეს ვიროიდების და ვირუსების ევოლუციურ შუალედებს.

აღნიშნული ჰიპოთეზები ითვლება კლასიკურ ჰიპოთეზე-

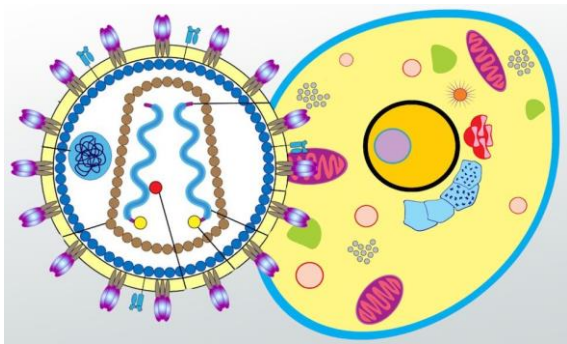
ბად, თუმცა, თითოეულ მათგანს აქვს ნაკლოვანებები.

ელექტრონულმიკროსკოპულმა გამოკვლევამ აჩვენა ვირუსის მარტივი ორგანიზაცია. იგი გარედან დაფარულია ცილოვანი შალითით, რომელშიც მოთავსებულია შიშველი მემკვიდრული მასალა - დნმ ან რნმ (სურ.130). შესაბამისად, გამოყოფენ დნმ შემცველ და რნმ შემცველ ვირუსებს.



სურ.130. დნმ (ა) და რნმ (ბ) შემცველი ვირუსები, 1- კაფსიდი; 2 - დნმ; 3 - გარსი; 4 - ცილა; 5 - ენზიმი; 6 - რნმ.

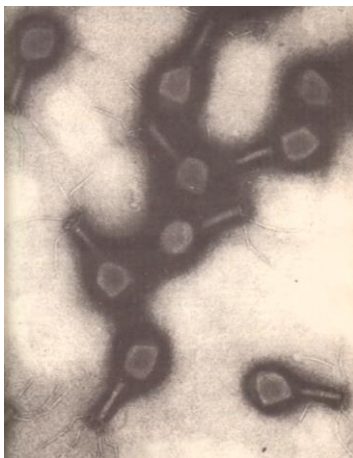
ზოგიერთ ვირუსში დნმ ორჯაჭვიანია, ზოგში კი - ერთჯაჭვიანი. არსებობს ისეთებიც, რომლებშიც მემკვიდრულ ფუნქციას ასრულებს რნმ. ვირუსებს, რომლებშიც მემკვიდრული მასალა რნმ-ითაა წარმოდგენილი, მაგრამ გამრავლებისთვის შუამავალს საჭიროებს, *რეტროვირუსებს* უწოდებენ. მათი სახელწოდება (ლათ. retro-უკან) გამომდინარეობს იქიდან, რომ კაფსიდებში მათ გააჩნია საკუთარი გენომის ინფორმაციის შესაბამისი ტრანსკრიფციული უკუტრანსკრიპტაზები. მევატრონის უჯრედში ასეთი ტიპის რნმ-ას შემცველი ვირუსების მემკვიდრული მასალის რეპლიკაცია, სწორედ, ამგვარი საკუთარი ტრანსკრიფტაზების მეშვეობით ხდება (სურ.131).



სურ. 131. რეტროვირუსის აგებულების სქემა

სხვადასხვა ვირუსის ფორმაც. არის ცილინდრული ფორმის (თამბაქოს მოზაიკის ვირუსი), ძუძუმწოვრების სპერმატოზოიდის მსგავსი და სხვა.

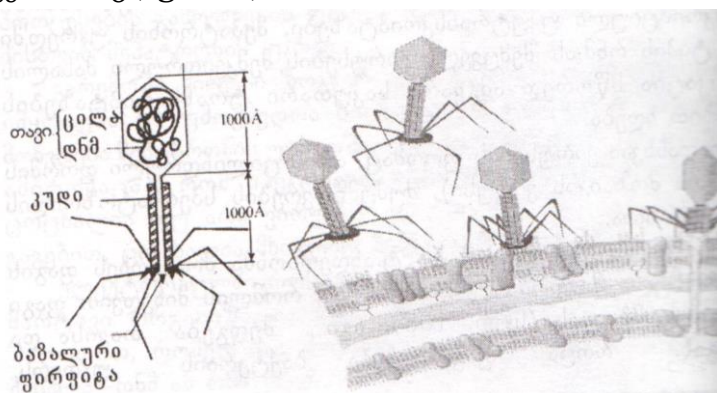
1942 წელს ლურია და ანდერსონმა მოახერხეს ფაგის ელექტრონული მიკროფოტოგრაფირება, რომლის მიხედვით ფაგი ჰგავს თავკომბალას, რომელიც შედგება თავისა და კუდისაგან (სურ.132).



სურ. 132. სტრეპტოკოკის T₄ ფაგის ელექტრონული მიკროფოტო.

აღწერილია ბაქტერიულ უჯრედში ფაგის შეღწევის მექანიზმი. როცა ფაგი ეხება ბაქტერიის უჯრედს, ემაგრება მას მახვილი კუდის მეშვეობით და იგი წარმოადგენს, სწორედ, ადსორბციის ორგანოს. ფაგი მოცულობით ბაქტერიის უჯრედის 1/1000 ნაწილს შეადგენს. მისი მახვილი კუდი რთული აგებულებისაა. იგი შედგება 4 კომპონენტისგან: გარეთა შალითისგან, შიგა ღერძისგან, ბაზალური ფირფიტისა და ექვსი ფიბრილისგან.

თავისებურია მეპატრონის უჯრედში ვირუსების მოხვედრის მექანიზმიც (სურ. 133).



სურ. 133. ბაქტერიოფაგის აგებულებისა და მეპატრონის უჯრედში შეღწევის სქემა.

ემაგრება რა ვირუსი მეპატრონის უჯრედის მემბრანის აქცეპტორულ უბანს, კუდის ღერძი ფიზიკურად არღვევს ბაქტერიის გარსს. ამ პროცესში მონაწილეობს სპეციალური ფერმენტი ლიზოციმი, რომელიც ხსნის ვირუსის კუდის გარსს და ამ უკანასკნელის მემკვიდრული მასალა ბაზალური ფირფიტის საშუალებით შიგა ღერძის გავლით მთლიანად ჩაესხმება

მეპატრონის უჯრედში. ვირუსის ცილოვანი გარსი მეპატრონის უჯრედში არ გადადის ან მცირე რაოდენობით გადაყვება თან. მეპატრონის უჯრედში შესული ვირუსის გენომი თავს ესხმის უჯრედის ბირთვს. მეპატრონის უჯრედის ბირთვი და ქრომოსომები იგლიჯება ფრაგმენტებად და ხდება მათი ინაქტივაცია. მეპატრონის უჯრედის ციტოპლაზმა იწყებს ფუნქციონირებას ვირუსის მემკვიდრული მასალის შესაბამისად.

ლატენტური (ფარული) პერიოდის განმავლობაში მეპატრონის უჯრედის ციტოპლაზმაში ვირუსის მემკვიდრული ინფორმაციის შესაბამისად გაორმაგდება ვირუსული გენეტიკური მასალა და სინთეზდება შესაბამისი ცილები. მეპატრონის უჯრედში ყალიბდება უამრავი ახალი ვირუსული სხეული, რაც მეპატრონის უჯრედის დაშლით - ლიზისით მთავრდება. მსგავსი მექანიზმი ყველაზე კარგად შესწავლილია ბაქტერიების მაგალითზე. ბაქტერიების უჯრედების დამშლელ ვირუსებს **ბაქტერიოფაგებს** უწოდებენ. მაგალითად, ბაქტერიოფაგი T4 პარაზიტობს ბაქტერია E.coli-ის უჯრედებში. მისი ლატენტური პერიოდი 20-25 წუთია. ამ ხნის მანძილზე სინთეზირდება ფაგური დნმ და ცილები, იწყობა ფაგური სხეულები და ბოლოს - იშლება ბაქტერიის უჯრედი, რასაც ლიზისი ეწოდება. საბოლოოდ, ბაქტერიის უჯრედიდან თავისუფლდება 200 - 400-მდე ფაგური ვირუსი.

არსებობს, ე.წ. **ზომიერი ფაგები**. ვირულენტური ფაგებისაგან განსხვავებით, ზომიერი ფაგებისთვის დამახასიათებელია განვითარების ორი ციკლი: **ლიზისური** და **ლიზოგენური**. პირველის დროს უჯრედში შესული ფაგი გადადის ვეგეტაციურ მდგომარეობაში, მრავლდება და მწიფდება ინფექციურ ფაგად, რასაც თან ახლავს ტიპური ვირულენტური ფაგისთვის დამახასიათებელი ქცევა, ე.ი. შედეგად ხდება ბაქტერიის უჯრედის

ლიზისი.

განვითარების ციკლის მეორე ტიპის დროს ბაქტერიის უჯრედში შეჭრილი ფაგი გადადის პროფაგის (არაინფექციურ) მდგომარეობაში. ამ დროს იგი არ ხასიათდება ვირულენტობით (თუმცა, პერიოდულად ახასიათებს ბაქტეროფაგური თვისება), არ მრავლდება და, შესაბამისად, არ იწვევს ბაქტერიის ლიზისს. იგი ჩაერთვება ბაქტერიული ქრომოსომის სპეციალურ საიტში და მასთან ინტეგრალურ (სიმბიოზურ) მდგომარეობაში იმყოფება. ამ შემთხვევის მაგალითია ფაგი - *ლამბდა*. ამ დროს ბაქტერიული უჯრედი აგრძელებს ცხოველმყოფელობას პროფაგთან ერთად. ასეთ ბაქტერიებს **ლიზოგენურს** უწოდებენ. დროდადრო, შეიძლება, პროფაგი კვლავ გადაიქცეს ფაგად. ბაქტერიული ქრომოსომისგან მისი კვლავ გამოცალკეება და ფაგად გადაქცევა შეიძლება, გამოიწვიოს მუტაგენურმა თუ გარემოს სხვა ფაქტორმა.

ზოგჯერ, პროფაგის გადაქცევა ფაგად ხდება სპონტანურადაც - დაახლოებით, ყოველ 10000 გენერაციაზე, რასაც შედეგად ახლავს ბაქტერიის ლიზისი.

პროფაგების არსებობა ბაქტერიულ უჯრედს იმუნურს ხდის გენეტიკურად მსგავსი ფაგების მიმართ, ხოლო განსხვავებული ფაგები ბაქტერიულ უჯრედში თავისუფლად შედის. ამიტომაცაა, რომ ზოგიერთ ბაქტერიაში შეიძლება ერთდროულად რამდენიმე განსხვავებული ტიპის პროფაგი შეგვხვდეს.

ვირუსები მრავალი გზით ვრცელდება. გადაცემის ერთ-ერთი გზა არის დაავადების მატარებელი ორგანიზმები, რომლებიც ცნობილია, როგორც ვექტორები. მაგალითად, ვირუსები ხშირად გადაეცემა მცენარიდან მცენარეს მწერებით, რომლებიც იკვებებიან მცენარის წვენით, მაგალითად, ბუგრები; ხოლო

ცხოველებში ვირუსების გადატანა შესაძლებელია სისხლის მწოველი მწერებით. ბევრი ვირუსი, მათ შორის გრიპის ვირუსები, SARS-CoV-2, ჩუტყვავილა, წითელა და სხვა, ჰაერში ვრცელდება ხველებითა და ცემინებით. ნოროვირუსი და როტავირუსი, ვირუსული გასტროენტერიტი გადაეცემა ფეკალურ-ორალური გზით, გადადის პირის ღრუში ან საკვებში ან წყალში. ნოროვირუსის ინფექციური დოზა, რომელიც საჭიროა ადამიანში ინფექციის წარმოქმნისთვის, არის 100 ნაწილაკზე ნაკლები. აივ-ვირუსი არის რამდენიმე ვირუსიდან ერთ-ერთი, რომელიც გადადის სქესობრივი კონტაქტით და ინფიცირებული სისხლით. მასპინძელი უჯრედების მრავალფეროვნებას, რომლის დაინფიცირებაც შეუძლია ვირუსს, *მასპინძლის დიაპაზონი* ეწოდება. ეს შეიძლება იყოს ვიწრო, რაც ნიშნავს, რომ ვირუსს შეუძლია დააინფიციროს რამდენიმე სახეობა, ან ფართო, რაც ნიშნავს, რომ მას შეუძლია მრავალი სახეობის დაინფიცირება. ცხოველებში ვირუსული ინფექციები აპროვოცირებს იმუნურ რეაქციებს, რომელთა ერთობლიობაც იწვევს ვირუსული ინფექციის აცილებას. ხელოვნური იმუნური პასუხი, ასევე, შეიძლება წარმოიქმნას ვაქცინებით, რომლებიც ორგანიზმს ანიჭებს ხელოვნურად შეძენილ იმუნიტეტს კონკრეტული ვირუსული ინფექციის მიმართ. ზოგიერთი ვირუსი, მათ შორის აივ/შიდსის, HPV ინფექციის და ვირუსული ჰეპატიტის გამომწვევები თავს არიდებს ამ იმუნურ პასუხებს და იწვევს ქრონიკულ ინფექციებს. სადღეისოდ შემუშავებულია ანტივირუსული პრეპარატების რამდენიმე კლასი.

რეზიუმე

ვირუსები სუბმიკროსკოპული ინფექციური აგენტებია, რომლებიც მრავლდება მხოლოდ ცოცხალი უჯრედების შიგ-

ნით, ამიტომაც, მათ ხშირად უჯრედშიდა ობლიგატურ პარაზიტებსაც უწოდებენ. ისინი დამოუკიდებლად ვერ ავლენენ სიცოცხლისთვის დამახასიათებელ ნიშნებს. ამიტომაც, პარაზიტობენ ბაქტერიების, მცენარეებისა და ცხოველთა უჯრედებში.

ვირუსი გარედან დაფარულია ცილოვანი შალითით, რომელშიც მოთავსებულია მემკვიდრული მასალა-დნმ ან რნმ. შესაბამისად, გამოყოფენ დნმ-შემცველ და რნმ-შემცველ ვირუსებს. ზოგიერთ ვირუსში დნმ ორჯაჭვიანია, ზოგში კი - ერთჯაჭვიანი.

თავისებურია მეპატრონის უჯრედში ვირუსების მოხვედრის მექანიზმიც. ემაგრება რა ვირუსი მეპატრონის უჯრედის მემბრანის აქცეპტორულ უბანს, კუდის ღერძი ფიზიკურად არღვევს ბაქტერიის გარსს. ამ პროცესში მონაწილეობს სპეციალური ფერმენტი ლიზოციმი, რომელიც ხსნის ვირუსის კუდის გარსს და ამ უკანასკნელის მემკვიდრული მასალა ბაზალური ფირფიტის საშუალებით შიგა ღერძის გავლით მთლიანად ჩაიხშმება მეპატრონის უჯრედში. მეპატრონის უჯრედში შესული ვირუსის გენომი თავს ესხმის უჯრედის ბირთვს. მეპატრონის უჯრედის ბირთვი და ქრომოსომები იგლიჯება ფრაგმენტებად და ხდება მათი ინაქტივაცია. მეპატრონის უჯრედის ციტოპლაზმა იწყებს ფუნქციონირებას ვირუსის მემკვიდრული მასალის შესაბამისად.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. დაასახელებთ სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმები.
2. როგორია ვირუსის მორფოლოგიური და ფუნქციური თავისებურება?
3. რას წარმოადგენს ზომიერი ფაგი?

4. რა განსხვავებაა ლიზისურ და ლიზოგენურ ციკლებს შორის?
5. აღწერეთ ვირუსის აგებულება. რა თავისებურებებით ხასიათდება ბაქტერიოფაგები?.
6. როგორ ხდება ბაქტერიის უჯრედში ვირუსის ფაგის შეჭრა და შემდგომი გამრავლება?.
7. რა შეიძლება ითქვას ვირუსების წარმოშობის შესახებ?
8. რაში მდგომარეობს რეგრესიული ჰიპოთეზის არსი?
9. რაში მდგომარეობს უჯრედული წარმოშობის ჰიპოთეზის არსი?
10. რაში მდგომარეობს კოევილუციის ჰიპოთეზის არსი?
11. რას უწოდებენ რეტროვირუსებს?

თავი 8. უჯრედული ციკლი. უჯრედის დაყოფა. მიტოზი. ამიტოზი

8.1. უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფა. მიტოზი

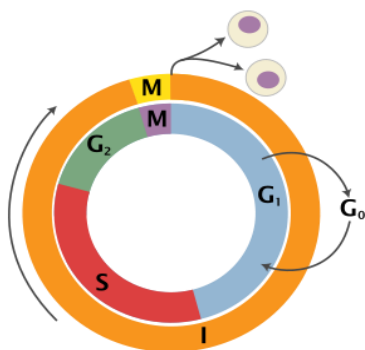
მიტოზი უსქესო გამრავლების ციტოლოგიური საფუძველს წარმოადგენს. ეს არის უჯრედის გაყოფის ხერხი, რომლის დროსაც ახალი თაობა დასაბამს იღებს მხოლოდ დედა ორგანიზმის უჯრედის ან ქსოვილისგან. მიტოზი უჯრედის გაყოფის უნივერსალური ხერხია, რომელიც გვხვდება მთელ ცოცხალ სამყაროში (გარდა სხეულის მარტივი გზით გაყოფისა - უმარტივეს ორგანიზმებში) და რომელიც საფუძვლად უდევს ცოცხალ ორგანიზმთა თვითწარმოქმნას. მიტოზური გაყოფით უზრუნველყოფილია შვილეულ უჯრედებში გენეტიკური მასალის ზუსტი და თანაბარი განაწილება და, ამდენად, ორგანიზმის ყველა უჯრედის გენეტიკური იდენტურობა.

უჯრედის გაყოფის ეს სახე (უჯრედის არაპირდაპირი გაყოფა) 1878 წელს ე.სტრასბურგერის მიერ იქნა აღმოჩენილი მცენარეებში (შვიტებისა და ლიკოპოდემების სპორების განვითარების შესწავლისას). ვ. შლეიხერმა პროცესს *კარიოკინეზი* (ბერძნ. karyon - ბირთვი, kinesis - მოძრაობა) უწოდა. 1882 წელს ფლემინგმა უჯრედის დაყოფის ეს ხერხი ცხოველური უჯრედების შესწავლისას აღმოაჩინა და მას *მიტოზი* (ბერძნ. mitosis - დაყოფა) უწოდა. შემდეგში აღწერილი იქნა მიტოზის სტადიები. ამ მიმართულებით მოგვიანებით ჩატარდა კვლევები მცენარეთა და ცხოველთა სხვადასხვა სახეობაზე.

მიტოზის მექანიზმზე სწორი ზოგადი წარმოდგენისთვის დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ქრომოსომების ინდივიდუალობის დასაბუთებას და მათი ქცევის შესწავლას მიტოზური დაყოფის დროს (ვალდეირი, 1888; ბოვერი, 1898).

მიტოზი მოიცავს საკუთრივ ბირთვის გაყოფას - *კარიოკინეზს* და ციტოპლაზმის გაყოფას - *ციტოკინეზს*. დაყოფებს შორის პერიოდი კი *ინტერფაზა*.

პროცესთა ერთობლიობას, რომელიც უჯრედში მიმდინარეობს გაყოფიდან გაყოფამდე, *უჯრედულ ციკლს* უწოდებენ (სურ. 134). იგი პროცესების მოწესრიგებული თანმიმდევრობაა, რომელსაც ადგილი აქვს უჯრედში გაყოფისთვის უჯრედის მომზადებისას.



სურ. 134. უჯრედული ციკლის სქემა - ინტერფაზა და მიტოზი.

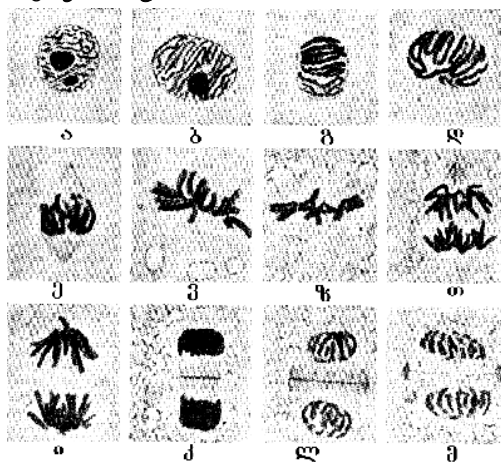
უჯრედული ციკლი არის ოთხსაფეხურიანი პროცესი, რომლის დროსაც უჯრედი იზრდება ზომაში (G_1 ფაზა), აორმაგებს საკუთარ დნმ-ს (სინთეზის ანუ S ფაზა), ემზადება გასაყოფად (G_2 ფაზა) და იყოფა (საკუთრივ მიტოზი ანუ M სტადია). G_1 , S და G_2 ეტაპები ქმნის ინტერფაზას, რომელიც მოიცავს უჯრედის დაყოფებს შორის ინტერვალს. მასტიმულირებელი და/ან მაინჰიბირებელი შეტყობინებების საფუძველზე უჯრედი „იღებს გადაწყვეტილებას“, შევიდეს თუ არა უჯრედულ ციკლში და გაიყოს.

კარიოკინეზის პროცესთან (ბირთვის მოძრაობასთან) მიმართებაში ინტერფაზას მოსვენების ფაზა დაარქვეს, მაგრამ ინტერფაზა უჯრედის სასიცოცხლო ციკლში არის ის პერიოდი, რომლის დროსაც მნიშვნელოვანი მეტაბოლური პროცესები ხდება. მიტოზი მთელი უჯრედული ციკლის $1/7-1/10$ ნაწილს შეადგენს. იგი რამდენიმე წთ-დან (30-60 წთ-ცხოველურ უჯრედებში) 2-3 სთ-მდე (მცენარეულ უჯრედებში) გრძელდება, ინტერფაზა კი გაცილებით ხანგრძლივია. მაგალითად, მცენარეთა ფესვის წვერის უჯრედებში ინტერფაზა - 18-24 სთ-ს, ზოგჯერ - ათეულობით დღე გრძელდება.

ინტერფაზაში მიმდინარეობს ინტენსიური მეტაბოლური პროცესები. გარდა იმ ნივთიერებათა სინთეზისა, რომლებიც დაკავშირებულია უჯრედის სპეციალიზებულ მოქმედებასთან, ადგილი აქვს დაყოფისათვის აუცილებელ ნივთიერებათა სინთეზს. ხდება იმ მაკრომოლეკულური ნაერთების სინთეზი, რომლებიც საჭიროა ქრომოსომებისა და აქრომატული აპარატის (დნმ, რნმ, ჰისტონები და სხვა ცილები) აგებისათვის: მაკროერგული ნაერთების (ძირითადად, ატფ-ს) სინთეზი, რაც საჭიროა ყველა სინთეზური პროცესისთვის და საკუთრივ დაყოფის პროცესში სტრუქტურების მოძრაობისათვის. თვით მიტოზის პროცესში კი, როგორც წესი, არ ხდება სინთეზური პროცესები, მაგრამ მიმდინარეობს უჯრედული პოლიმერების (ნუკლეინის მჟავებისა და ცილების) ფიზიკო-ქიმიური მდგომარეობის ცვლილება. ამ დროს წყდება რიგი კავშირებისა და წარმოიქმნება ახალი კავშირები, იცვლება მაკრომოლეკულების კონფიგურაცია და იხარჯება ენერგია, რომელიც უჯრედული ციკლის ინტერფაზის დროსაა დაგროვილი. უჯრედულ ციკლში მიმდინარე პროცესების მთელ კომპლექსს, რომლის დროსაც ერთიდან ორი უჯრედი წარმოიქმნება, ორ კატეგორიად ყო-

ფენ: 1. მიმდინარეობს მოლეკულურ დონეზე, რაც ამზადებს უჯრედს დაყოფისთვის და 2. მიტოზის პროცესი, როცა ქრომოსომები ნაწილდება შვილეულ უჯრედებში.

მიტოზისთვის მზადება იწყება წინა გაყოფისთანავე, როცა ახალი უჯრედი ინტერმიტოზულ (ინტერფაზის) მდგომარეობაშია (სურ.135). ინტერფაზაში მყოფი ქრომოსომები დეკონდენსირებულია და ძაფისებური სტრუქტურების სახითაა წარმოდგენილი. ეს *ქრომატინია*.



სურ.135. უჯრედის მიტოზური დაყოფა (ხახვის - *Allium cepa* ფესვის წვრილ უჯრედებში). ა.ინტერფაზა; ბ-დ. პროფაზა; ე. პრომეტაფაზა; ვ-ზ. მეტაფაზა; თ,ი. ანაფაზა; კ. ტელოფაზა; ლ,მ. ციტოკინეზი და ორი შვილეული უჯრედის წარმოქმნა.

ინტერფაზის დროს ხორციელდება უჯრედის მემკვიდრეობითი ინფორმაციის რეალიზაცია, რაც ვლინდება სპეციფიკური ცილების სინთეზით და ციტოპლაზმაში სპეციალიზებული სტრუქტურების წარმოქმნით, რომლებიც უჯრედის ფუნქციურ სპეციალიზაციას შეესაბამება. ინტერფაზაში უჯრედების მიტოზური გაყოფისთვის მზადების მოვლენებია ცენტრიოლე-

ბისა და დნმ-ის რედუპლიკაცია.

გამოყოფენ ორი სახის ინტერფაზას: *ავტოსინთეზურსა და ჰეტეროსინთეზურს*. ავტოსინთეზური ინტერფაზის გავლის შემდეგ უჯრედები კვლავ იყოფა. ხოლო ჰეტეროსინთეზური ინტერფაზის დროს, როგორც ამბობენ, „უჯრედები გამოდის“ ციკლიდან, დიფერენცირდება და ასრულებს თავიანთ სპეციალიზებულ ფუნქციებს. ხშირად, ამ დროს წარმოქმნილი უჯრედული პროდუქტები თვით უჯრედისთვის არ არის საჭირო და ისინი მთელი ორგანიზმის ფუნქციონირებას ემსახურება. სწორედ, აქედან გამომდინარეობს ამ სახის ინტერფაზის სახელწოდებაც.

ზოგიერთი უჯრედი არ იყოფა, მაგალითად, ცხოველების ნერვული უჯრედები (ნეირონები). მათი „მშობელი უჯრედები“ ღეროვანი უჯრედებია, ხოლო „შვილული“ ნეირონული უჯრედები დაპროგრამებულია, რომ თავად არ გაიარონ უჯრედული ციკლი, რადგან ნეირონების უკონტროლო ზრდა და დაყოფა, შესაძლოა, ძალიან საშიში იყოს ორგანიზმისთვის. ასე რომ, „დაბადების“ შემდეგ G_1 ფაზაში შესვლის ნაცვლად, ნეირონები შედის ფაზაში, რომელსაც მეცნიერები „ G_0 ფაზას“ უწოდებენ. ეს არის მეტაბოლური მდგომარეობა, რომელიც განკუთვნილია, მხოლოდ, „შვილობილი“ უჯრედის შესანარჩუნებლად და არა გაყოფისთვის უჯრედების მოსამზადებლად. ნეირონებმა და უჯრედების სხვა არადაყოფადმა ტიპებმა, შეიძლება, მთელი სასიცოცხლო ციკლი გაატაროს G_0 ფაზაში. ისინი ასრულებს თავიანთ ფუნქციას მთლიანი ორგანიზმისთვის გაყოფის ან გამრავლების გარეშე.

ავტოსინთეზური ინტერფაზის (სურ.135,ა) დროს უჯრედში თვითწარმოქმნისათვის საჭირო პროცესები მიმდინარეობს. მასში გამოყოფენ სინთეზისწინა ანუ მიტოზისშემდგომ (G_1),

სინთეზისა (S) და სინთეზისშემდგომ ანუ მიტოზისწინა (G₂) პერიოდებს. G₁ პერიოდში უჯრედი იმარაგებს მასალას მაკრო-მოლეკულებისა და უჯრედული სტრუქტურების კვლავგანახლებისათვის, სინთეზის (S) პერიოდში ხდება გენეტიკური მასალის გაორმაგება, სინთეზისშემდგომ (G₂) პერიოდში კი - უჯრედის გაყოფისათვის საჭირო ენერგიისა და ფერმენტების დაგროვება.

მიტოზის დაწყებისთანავე, მის პირველ ფაზაში - **პროფაზაში** (სურ.135, ბ-დ) მემკვიდრული მასალა ქრომატიდურ-ქრომოსომურ ორგანიზაციას იღებს. ქრომატინული სტრუქტურები სპირალიზაციის შედეგად ერთი ცენტრომერით გაერთიანებული, აბსოლუტურად იდენტური ორი სუბერთეულის - **ქრომატიდების** სახით ყალიბდება. სპირალიზაციისა და კონდენსაციის შედეგად ქრომატინული სტრუქტურები მოკლდება და მსხვილდება, რის გამოც უკეთ შესამჩნევი აღმოჩნდება მიკროსკოპში, ქრება ბირთვაკი, ბირთვის გარსი (კარიოლემა), ყალიბდება დაყოფის აპარატი - **აქრომატული თითისტარა**: ცენტრიონები იყოფა, განეწყობა უჯრედის მოპირდაპირე პოლუსებთან, მათ შორის წარმოიქმნება სპეციალური კუმშვადი ძაფები, რომლებიც, ე.წ. მიტოზურ (აქრომატულ) თითისტარას ქმნიან.

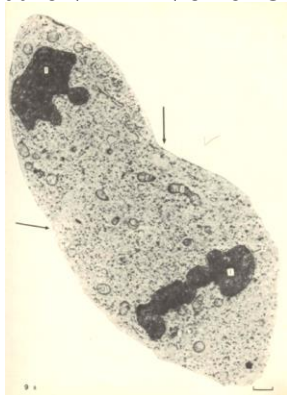
უჯრედი, რომელსაც აღარ აქვს გამოცალკევებული ბირთვი, შედის მომდევნო ფაზაში - **მეტაფაზაში** (სურ.135, ვ-ზ). ქრომოსომები იწყებს მოწესრიგებულ გადაადგილებას ეკვატორულ სიბრტყეში, სადაც ისინი ისე ლაგდება, რომ ყოველ ქრომოსომას ცენტრომერის უბანში ემაგრება ორივე პოლუსიდან გამოსული თითისტარას ძაფები. უკვე კარგად გაჭიმულ დაყოფის თითისტარაში კარგად ჩანს, ე.წ. **ქრომოსომური გორგალი**, რომელიც ქრომოსომებთანაა დაკავშირებული და **ცენტრალური გორგალი**, რომელიც პოლუსებს აერთებს. მეტაფა-

ზური უჯრედის აღნიშნული წარმონაქმნები ერთიანი სისტემაა და მას *მიტოზურ აპარატს* უწოდებენ. მიტოზური აპარატის მთავარი ფუნქციაა ქრომოსომთა კანონზომიერი განაწილება შვილეულ უჯრედებს შორის. ეკვატორულ სიბრტყეში განლაგებული ქრომოსომები *მეტაფაზურ ფირფიტას* ქმნის. მეტაფაზაში ქრომოსომები მაქსიმალურად არიან სპირალიზებული და კონდენსირებული, ამიტომაც მათი სიმსხო მაქსიმალურია.

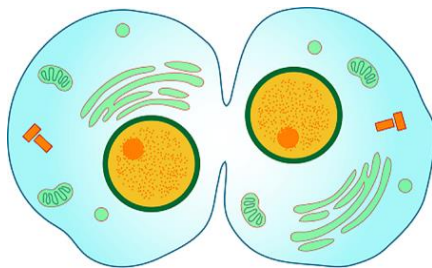
ანაფაზაში იწყება ქრომოსომების გახლეჩა ცენტრომერის უბანში და მათი განზიდვა (სურ.135, თ,ი). გაორმაგებული ქრომოსომების ქრომატიდები შორდება ერთმანეთს. რადგანაც ყოველ ქრომოსომას ორივე პოლუსიდან გამოსული თითისტარას ძაფები ემაგრება ცენტრომერის უბანში, ცალკეული ნახევარი (ქრომატიდა) პოლუსისკენ ისე გადაადგილდება, რომ ცენტრომერით მისკენაა მიმართული, მხრები კი პასიურად მიყვება მათ. ქრომოსომთა ასეთი გადაადგილება ქრომოსომური გორგლის ძაფის დამოკლებისა და ცენტრალური გორგლის გაჭიმვის ხარჯზე ხდება. ასე რომ, ქრომატიდები დამოუკიდებელ ქრომოსომებად (მათ ხშირად შვილეულ ქრომოსომებადაც მოიხსენიებენ) იქცევა და ანაფაზის ბოლოსთვის თითოეულ პოლუსზე იმდენი ქრომოსომა მოიყრის თავს, რამდენიც იყო უჯრედში პროფაზამდე.

ტელოფაზა, როგორც მიტოზის ბოლო ფაზა, ხასიათდება პროფაზის საწინააღმდეგო პროცესებით (სურ.135, კ), კერძოდ, ქრომოსომები განიცდის დეკონდენსაციას და დესპირალიზაციას, რის შედეგადაც გრძელდება და წვრილდება, რაც ბირთვს ისევ ბადისებურ სტრუქტურას აძლევს; გამოჩნდება ბირთვაკები, აღდგება ბირთვის გარსი, ქრება დაყოფის თითისტარა, რაც უჯრედის ცენტრის ჩამოყალიბებით მთავრდება. ამით

სრულდება კარიოკინეზი. ციტოპლაზმის ორგანოიდები შვილულ უჯრედებში შემთხვევით, მაგრამ მეტ-ნაკლებად თანაბრად ნაწილდება ციტოპლაზმის გაყოფის - **ციტოკინეზის** („ციტოს“- უჯრედი) ანუ **ციტოტომიის** დროს (სურ.135, ლ,მ). ცხოველურ უჯრედში ციტოპლაზმის გაყოფა პერიფერიებიდან იწყება. ეკვატორულ ნაწილში პერიფერიებზე ჩნდება ნადრეკები (სურ.136), რაც ვრცელდება ცენტრისკენ, გადაზონრავს უჯრედს და უჯრედი ორად გაიყოფა, მცენარეულ უჯრედში კი ბირთვებს შორის ცენტრალურ ნაწილში ჩნდება დაყოფის ფირფიტა - **ფრაგმოპლასტი** (სურ. 137), რომელიც გადატიხრავს უჯრედს და უჯრედი ორად გაიყოფა.



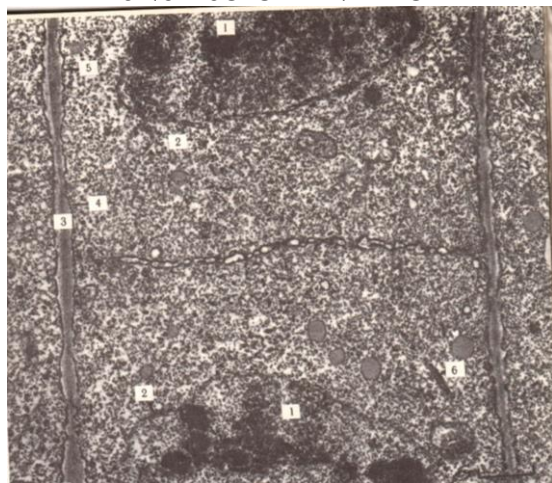
ა



ბ

სურ. 136. ციტოკინეზი ცხოველურ უჯრედში. ა-ელექტრონული მიკროფოტო; ბ-სქემა.

სხვადასხვა ორგანიზმის უჯრედებში სხვადასხვაა მიტოზის ცალკეული ფაზის ხანგრძლივობა (ხანგრძლივია პროფაზა და ტელოფაზა, ხანმოკლეა მეტაფაზა და ანაფაზა).



სურ. 137. ციტოკინეზი მცენარეულ უჯრედში. 1 - შვილეული ბირთვები; 2 - ბირთვების გარსები; 3 - დედა უჯრედის კედელი; 4 - მიკრომილაკები; 5 - ციტოპლაზმური მემბრანა; 6-დიქტიოსომები. შვილეულ უჯრედებს შორის სივრცეში, ეკვატორის გასწვრივ ჩანს ბუმბუტუკების შერწყმის გზით წარმოქმნილი ფრაგმოპლასტი.

მიტოზური დაყოფის მთელი პროცესების არსი იმაში მდგომარეობს, რომ დაყოფის შედეგად წარმოქმნილი შვილეული უჯრედები მემკვიდრული აპარატის შემცველობის მიხედვით ერთმანეთის იდენტურებია და დედა უჯრედის ზუსტ ასლებს წარმოადგენენ. ეს ცხადია, რადგანაც ერთი ქრომოსომის დისეული ქრომატიდები დნმ-ას ზუსტად ერთნაირ მოლეკულებს შეიცავს და, რადგანაც შვილეულ უჯრედებში დისეული ქრომატიდები ხვდება, ამდენად, წარმოქმნილ უჯრედებში ქრომოსომური კომპლექტები ზუსტად ერთნაირები იქნება.

სწორედ, ამაში მდგომარეობს მიტოზის ბიოლოგიური

მნიშვნელობა. რადგანაც ცოცხალი ორგანიზმების უსქესო გამრავლებას ციტოლოგიურად უჯრედების მიტოზური დაყოფა უდევს საფუძვლად, ამიტომაც ამ დროს წარმოქმნილი თაობები მემკვიდრულად დედაორგანიზმის ასლებს ანუ კლონებს წარმოადგენს. მიტოზური გაყოფა საფუძვლად უდევს ორგანიზმის ზრდას, დაზიანებული ქსოვილების რეგენერაციას, ვეგეტაციურ გამრავლებას.

მაშასადამე, უსქესო გამრავლება თაობათა (უჯრედულ თუ ორგანიზმულ) მემკვიდრულ მდგრადობას და შესაბამისად, ერთფეროვნებას განაპირობებს. ამიტომაცაა, რომ იგი ფართოდ გამოიყენება ხეხილოვან მცენარეებში. ვამრავლებთ რა მათ უსქესოდ (ვეგეტაციურად), ამით უცვლელად ვინარჩუნებთ ჯიშურ ნიშნებს და ვიღებთ მცენარეთა ერთფეროვნებას.

მიტოზური აქტივობის რეგულაცია. უჯრედებისა და ორგანიზმების გადარჩენისთვის ძალიან მნიშვნელოვანია უჯრედული ციკლის რეგულირება. ორგანიზმს უნდა შეეძლოს უჯრედების გაყოფის შეჩერება, როდესაც მოცემული უჯრედი დაზიანებულია, ან როდესაც არ არის საკმარისი საკვები ახალი ზრდის პროცესის უზრუნველსაყოფად. მათ, ასევე, უნდა შეეძლოს უჯრედების გაყოფის დაწყება, როდესაც საჭიროა ზრდა ან რეგენერაცია (მაგალითად, ჭრილობის შეხორცება). ამის მისაღწევად, უჯრედები იყენებს სხვადასხვა სახის ქიმიური „სიგნალის კასკადებს“, სადაც ჯაჭვის მრავალი რგოლი ქმნის კომპლექსურ ეფექტებს მარტივი სიგნალების საფუძველზე. ამ მარეგულირებელ კასკადებში, ერთმა კონკრეტულმა ცილამ შეიძლება შეცვალოს მრავალი სხვა ცილის ფუნქცია, რამაც შეიძლება გამოიწვიოს არსებითი ცვლილებები უჯრედის ფუნქციონირებაში ან, თუნდაც, სტრუქტურაში. ეს საშუალებას აძლევს ამ ცილებს

(როგორცაა ციკლინები და ციკლინზე დამოკიდებული კინაზები) იმოქმედონ, როგორც „გაჩერების წერტილები“. თუ ციკლინები ან ციკლინდამოკიდებული კინაზები არ იძლევა წინსვლის საშუალებას, უჯრედი ვერ პროგრესირებს უჯრედული ციკლის შემდგომ ეტაპებზე.

დადგენილია, რომ იმ ქსოვილებში, სადაც უჯრედთა განუწყვეტელი ცვლა მიმდინარეობს, გაყოფის გზით მიღებულ უჯრედთა რაოდენობა მკვედარ უჯრედთა რაოდენობის ტოლია. როგორც ჩანს, ქსოვილთა უჯრედების პოპულაცია თვითმარეგულირებელ სისტემას მიეკუთვნება.

მიტოზური აქტივობა ანუ გაყოფადი უჯრედების შეფარდებითი რაოდენობა დროის ერთეულში მნიშვნელოვან ცვლილებებს ექვემდებარება. მაგალითად, აღმოჩენილია სხვადასხვა ორგანოს უჯრედების მიტოზური აქტივობის დღეღამური რიტმი. მიტოზების უდიდესი რაოდენობა მოსვენების პერიოდს ემთხვევა, ორგანოს ან მთლიანი ორგანიზმის გამღიერებული ფუნქცია უჯრედების დაბალ მიტოზურ აქტივობას შეესაბამება. ხშირ შემთხვევაში, ეს მოვლენა უჯრედთა მიტოზურ აქტივობაზე ჰორმონების გავლენითაა განპირობებული. მიტოზური აქტივობის ცვლილება ხდება არა მიტოზის ხანგრძლივობის ცვლილების ხარჯზე, არამედ ინტერფაზის სხვადასხვა პერიოდის ხანგრძლივობის ცვლილების ხარჯზე. მაგალითად, სხვადასხვაგვარი ზემოქმედების მიმართ მეტად მგრძნობიარეა მიტოზისწინა პერიოდი (G_2 მთლიანად ან მისი ბოლო), ასევე, დნმ-ის სინთეზის დაწყების წინა მომენტი (G_1 -ის დასასრული). უჯრედების შეჩერება ამ პერიოდებში ზრდის ინტერფაზის ხანგრძლივობას, რაც იწვევს მიტოზური უჯრედების საერთო რაოდენობის შემცირებას. მიუხედავად იმისა, რომ დღე-ღამის ცალკეულ პერიოდში მიტოზური აქტივობა მნიშვნელოვნად

ცვალებადობს, მიტოზური უჯრედების რაოდენობა დღე-ღამის ან რამდენიმე დღე-ღამის განმავლობაში ყოველი ორგანოსთვის მუდმივი სიდიდეა. როგორც ჩანს, უჯრედების მიტოზური ციკლის ხანგრძლივობასა და მათი განახლების სიჩქარეზე მოქმედებს ორგანიზმის რაღაც საერთო მარეგულირებელი მექანიზმები.

ცილები, რომლებიც გარკვეულ როლს ასრულებს უჯრედების გაყოფის სტიმულირებაში, შეიძლება დაიყოს ოთხ ჯგუფად: ზრდის ფაქტორები, ზრდის ფაქტორის რეცეპტორები, სიგნალის გადამტანები და ბირთვული მასალის მარეგულირებელი ცილები (ტრანსკრიფციის ფაქტორები). იმისათვის, რომ მასტიმულირებელმა სიგნალმა მიაღწიოს ბირთვს და „ჩართოს“ უჯრედების გაყოფის პროცესი, უნდა განხორციელდეს ოთხი ძირითადი ნაბიჯი: პირველ რიგში, ზრდის ფაქტორი უნდა დაუკავშირდეს მის რეცეპტორს უჯრედის მემბრანაზე; მეორე ეტაპზე რეცეპტორი დროებით უნდა გააქტიურდეს ამ სავალდებულო მოვლენით; მესამე, ამ აქტივაციამ უნდა გაააქტიუროს სიგნალი, რომელიც გადაიცემა უჯრედის ზედაპირზე არსებული რეცეპტორიდან უჯრედის ბირთვში. დაბოლოს, ტრანსკრიფციის ფაქტორებმა ბირთვში უნდა დაიწყოს უჯრედების პროლიფერაციაში ჩართული გენების ექსპრესია (ტრანსკრიფცია).

უჯრედები იყენებს სპეციალურ ცილებს, ე.წ. „შემოწმების“ სასიგნალო სისტემებს, რათა უზრუნველყოს უჯრედული ციკლის სწორად წარმართვა. ასეთი შემოწმებისა და გასწორების სისტემა მოქმედებს G_1 ფაზის ბოლოს და G_2 ფაზის დასაწყისში და იგი შექმნილია დნმ-ის დაზიანების შესაფასებლად S ფაზის წინ და შემდეგ. ანალოგიურად, საკუთრივ მიტოზის დროს საკონტროლო პუნქტი უზრუნველყოფს ქრომოსომების სწორ

განლაგებას მეტაფაზაში, სანამ ქრომოსომები განცალკევდება ანაფაზაში. თუ ამ საკონტროლო პუნქტებში აღმოჩენილია დნმ-ის დაზიანება, უჯრედი იძულებულია, გაიაროს უჯრედის დაპროგრამებული სიკვდილი ანუ აპოპტოზი. თუმცა, უჯრედული ციკლი და მისი საკონტროლო სისტემა შეიძლება დაირღვეს დეფექტური ცილების ან გენების მიერ, რომლებიც იწვევს უჯრედის ავთვისებიან ტრანსფორმაციას. p53 არის ცილა, რომელიც სადღეისოდ, მეცნიერული თვალსაზრისით, კარგადაა შესწავლილი. მისი როლი დნმ-ის მძიმე დაზიანების მქონე უჯრედების რეპროდუცირების შეჩერებაა. როდესაც დნმ ზიანდება, p53 მუშაობს ციკლინდამოკიდებულ პროტეინ-კინაზებთან და სხვა პროტეინებთან, რათა დაიწყოს აღდგენითი და დამცავი ფუნქციები, ასევე შეუძლია, შეაჩეროს უჯრედის მიტოზური დაყოფა, რაც უზრუნველყოფს დნმ-ის დაზიანების მქონე უჯრედების გამრავლების უნარის შეწყვეტას.

ციკლინები. ციკლინები არის ცილების ჯგუფი, რომლებიც წარმოიქმნება უჯრედული ციკლის სხვადასხვა ეტაპზე. არსებობს ციკლინები, რომლებიც უნიკალურია უჯრედული ციკლის უმეტესი ფაზისთვის - G₁ ციკლინები, G₁/S ციკლინები, რომლებიც არეგულირებს G₁-დან S ფაზაში გადასვლას. არსებობს S-ციკლინები და M-ციკლინები, რომლებიც არეგულირებს პროგრესს მიტოზის ეტაპებზე. ციკლინების უმეტესობა უჯრედში ძალიან დაბალი კონცენტრაციით გვხვდება უჯრედული ციკლის სხვა ფაზებში, მაგრამ შემდეგ მოულოდნელად იმატებს, როდესაც საჭიროა უჯრედული ციკლის შემდეგი ეტაპის გაგრძელება. დნმ-ის ზოგიერთმა დაზიანებამ შეიძლება, ხელი შეუშალოს ციკლინებს უჯრედული ციკლის ნორმალურად წარმართვაში ან, შეიძლება, ხელი შეუშალოს მათ ციკლინზე დამოკიდებული პროტეინ-კინაზების გააქტიურებაში.

ციკლინზე დამოკიდებული ცილოვანი კინაზები. უჯრედის ციკლინები საბოლოოდ ასრულებს თავიანთ საქმეს ციკლინზე დამოკიდებულ ცილოვან კინაზებთან ურთიერთქმედებით. ეს არის კინაზები, რომლებიც ააქტიურებენ გარკვეულ ფერმენტებსა და ცილებს ციკლინთან დაკავშირებისას. პროტეინ-კინაზები არის ფერმენტების სპეციალური ნაკრები, რომლებიც „ააქტიურებს“ სხვა ფერმენტებსა და ცილებს მათზე ფოსფატური ჯგუფების მიმაგრებით. როდესაც ფერმენტი ან სხვა ცილა „გააქტიურებულია“ კინაზას მიერ, მისი ქცევა იცვლება მანამ, სანამ არ დაუბრუნდება ინაქტივირებულ ფორმას. სისტემა, რომლითაც ერთ პროტეინ-კინაზას შეუძლია შეცვალოს მრავალი სხვა ცილის აქტივობა, საშუალებას აძლევს მარტივ სიგნალებს (როგორიცაა ციკლინები), წარმოიქმნას კომპლექსური ცვლილებები უჯრედულ აქტივობაში. სიგნალზე დამოკიდებული პროტეინ-კინაზები გამოიყენება მრავალი რთული უჯრედული აქტივობის კოორდინირებისთვის.

უჯრედის გაყოფისა და მათი შემდგომი მიმდინარეობის შედეგების მიხედვით **მიტოზის სამ ტიპს** არჩევენ: 1. ღერძულს, 2. ასიმეტრიულს და 3. მატრანსფორმირებელს (მადიფერენცირებელი).

ღერძული მიტოზის დროს წარმოიქმნება ორი ერთნაირი უჯრედი, რომლებიც ისევ მრავლდება და მეტ-ნაკლებად მსგავს უჯრედთა ჯგუფს წარმოქმნის. ასეთია, მაგალითად, ნაწლავის ეპითელის, პირის ღრუს ეპითელის უჯრედები.

ასიმეტრიული მიტოზის დროს წარმოიქმნება ორი განსხვავებული უჯრედი. ერთი მათგანი ინარჩუნებს დაყოფის უნარს, მეორეს კი არ აქვს ეს უნარი, ან დასაწყისს აძლევს ისეთ უჯრედებს, რომლებიც რამდენიმე თაობის შემდეგ წყვეტს დაყოფას. მაგალითად, კვერცხუჯრედების სპირალური დაყოფა.

ფის დროს წარმოიქმნება ზომით არატოლფასოვანი უჯრედები - მაკრომერები და მიკრომერები. მიკრომერები ან არ იყოფა, ან მხოლოდ რამდენჯერმე იყოფა.

მატრანსფორმირებელი (მადიფერენცირებელი) მიტოზის დროს წარმოქმნილი ორივე შვილეული უჯრედი არაუკუქცევად ცვლილებებს განიცდის. მაგალითად, კანის ეპითელის ბაზალური შრიდან გადანაცვლებული უჯრედების ციტოპლაზმაში რქოვანა ნივთიერებები გროვდება და გაყოფის უნარს კარგავს.

მიტოზის სქემის სტანდარტულობა მცენარეებში, ცხოველებში და უმარტივესებში ამ პროცესის უნივერსალობასა და პირველადობაზე მიუთითებს. ცვლილებები მიტოზის მსვლელობაში შეიძლება დაკავშირებული იყოს მიტოზური ციკლის ამა თუ იმ ფაზის (მაგალითად, მიტოზური აპარატის წარმოქმნის ან პლაზმოტომიის) ამოვარდნასთან დნმ-ას რეპლიკაციის შენარჩუნებით. ასეთი ცვლილებები იწვევს პოლიპლოიდიას ანუ ბირთვში ქრომოსომთა რიცხვის ჯერად გაზრდას, უჯრედების რაოდენობა კი არ იზრდება. ასეთი მოვლენა - გაყოფის გარეშე ქრომოსომთა რედუპლიკაცია - გამომუშავდა ბიოევოლუციის პროცესში, როგორც უჯრედების რიცხვის გაზრდის გარეშე ორგანოს ზრდის უზრუნველყოფის საშუალება. მსგავს შემთხვევებს, როცა ადგილი აქვს ქრომოსომთა ან დნმ-ას რედუპლიკაციას, მაგრამ მას არ მოსდევს მიტოზი, აერთიანებენ საერთო სახელწოდებით-*ენდორეპროდუქცია*. როგორც მუდმივი პროცესი, ენდორეპროდუქცია შეიმჩნევა ღვიძლის, ძუძუ-მწოვართა შარდსადენი გზების ეპითელის უჯრედებში.

ქრომოსომთა რიცხვი შესაძლოა, გაიზარდოს მიტოზური აპარატის დარღვევის დროს, როცა გაორმაგებული ქრომოსომები არ გადაადგილდება პოლუსებზე, რჩება ცენტრში და ერთ

დიდ ბირთვს აძლევს დასაბამს. ასეთი რამ შეიძლება მოხდეს, როგორც ნორმის, ასევე პათოლოგიური მდგომარეობის დროს, მაგალითად, ალკალოიდი კოლხიკინი მოქმედებს დაყოფადი უჯრედების აქრომატულ გორგალზე და შლის თითისტარას ძაფებს (ქრომოსომური მასალის გაორმაგებას კი ხელს არ უშლის), ამის გამო პოლუსებზე ქრომატიდების გადაადგილება ვეღარ ხდება, უჯრედი აღარ იყოფა და ქრომოსომთა რაოდენობაც უჯრედში ორჯერ მეტი გახდება. ასე მიიღება **პოლიპლოიდური** უჯრედი. ისინი გიგანტიზმით გამოირჩევა. პოლოპლოიდიას განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ისეთ მცენარეებში, სადაც ჯიშური თვისებები დამოკიდებულია ვეგეტაციურ მასაზე. პოლიპლოიდებში მისი სერიოზული გაუმჯობესებაა შესაძლებელი (ჩაი, საკვები ბალახები, ძირხვენები, ეთერზეთოვანი კულტურები და სხვა). პოლიპლოიდების მიღება მცენარეებში შეიძლება ხელოვნურად კოლხიკინის გამოყენებით. კოლხიკინი მცენარე უცუნას (*Colchicum speciosum* Stev.) ბოლქვში გამომუშავდება. იგი განსხვავებული სინონიმების სახით გამოიყენება სხვადასხვა დაავადების (ნიკრისის ქარის, კანის კიბოსა და სხვ.) სამკურნალოდ.

ენდორეპროდუქციის ერთ-ერთი გამოვლინებაა **ენდომიტოზი**. ენდომიტოზი მიტოზური აპარატის გარეშე რედუქციკაციის სახეა. იგი პირველად აღწერილი იქნა ისპანახის ტაპეტუმის უჯრედებში, რომელშიც ნაპოვნი იქნა, როგორც დიპლოიდური (ადრეულ ფაზებში), ასევე, პოლიპლოიდური უჯრედებიც (გვიან სტადიებში დაყოფისას).

ენდომიტოზი ყველაზე ხშირად გვხვდება მცენარეთა დიფერენცირებულ უჯრედებში. მაგალითად, სამტვრის ტაპეტუმის უჯრედებში, აგრეთვე, პერიდერმისა და ანტიპოდების უჯრედებში. ამ დროს ისინი გაივლიან ყველა ფაზას: ენდო-

პროფაზას, ენდომეტაფაზას და ა.შ. ოღონდ გაყოფა არ ხდება, რადგან თითისტარა არაა, უჯრედები ხდება ტეტრაპლოიდური.

განმეორებითი ენდომიტოზის დროს დიფერენცირებული უჯრედების ბირთვი გიგანტურია, შეიცავს ქრომოსომთა რამდენიმე კომპლექსს (შენიშნულია ყაყაოსებრთა, რთულყვავილოვანთა და სხვა ოჯახებში).

ენდომიტოზის ერთ-ერთი სახე - *პოლიტენია* ორფრთიანთა ქსოვილებშია აღმოჩენილი, მაგალითად, ორფრთიანთა სანერწყვე ჯირკვლების უჯრედებში, სადაც გვხვდება გიგანტური ქრომოსომები. მათი რაოდენობა ჰაპლოიდურ კომპლექტს შეესაბამება. ორფრთიანთა გიგანტური ქრომოსომები წყვილებად ერთიანდება, ამასთან, მეორეული გაორმაგების გზით ქრომონემები და დნმ რჩება შეერთებული. მაგალითად, დროზოფილას ლარვის სანერწყვე ჯირკვლის უჯრედებში პლოიდობა 1024-ს აღწევს, სხვა სახეობაში შეიძლება მეტი იყოს. პლოიდობის ზრდასთან ერთად იზრდება უჯრედების ზომაც. ასეთი ქრომოსომები მეტ-ნაკლებად სპირალიზებული რჩება. ცალკეულ მონაკვეთში შეიმჩნევა გამობერილობა (პუფები - ე.წ. ბალბიანის სხეულაკები), რაც ქრომოსომების მოცემული მონაკვეთის აქტივობაზე მიუთითებს. ზოგჯერ ქრომოსომების პოლიტენია შეიმჩნევა მცენარეებში და ინფუზორიების მაკრონუკლეუსში. ენდომიტოზის ტიპური ფორმის დროს რედუპლიკაციის შემდეგ ქრომოსომები ჯერ სპირალიზდება, რის გამოც მკაფიოდ ხილული რჩება, შემდეგ სცილდება ერთმანეთს და ბირთვის გარსის შიგნით განიცდის დესპირალიზაციას. ქრომოსომების წარმოქმნის შუალედში შეიძლება ბირთვმა ნორმალური ინტერფაზული ბირთვის სახე მიიღოს. თვითონ ენდომიტოზის პროცესში ქრომოსომთა ციკლის მიხედვით მიტოზის

ფაზების მსგავსად, შეიძლება გამოიყოს: *ენდოპროფაზა, ენდომეტაფაზა, ენდოანაფაზა, ენდოტელოფაზა*. ვინაიდან ბირთვის გარსი შენარჩუნებული რჩება, ქრომოსომები ერთმანეთს არ შორდება, უჯრედები პოლიპლოიდური აღმოჩნდება.

მიტოზური პროცესის დარღვევები. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, მიტოზური დაყოფა უსქესო გამრავლების ციტოლოგიური საფუძველია. მიტოზურად იყოფა ყველა სომატური უჯრედი ცოცხალი ორგანიზმის განვითარების (ონტოგენეზი) სხვადასხვა ეტაპზე. მიტოზური დაყოფის ბიოლოგიური მნიშვნელობა მდგომარეობს ქრომოსომების დიპლოიდური რიცხვის შენარჩუნებაში და გენეტიკურად იდენტური უჯრედების წარმოქმნაში. როგორც ცნობილია, სქესობრივად მამრავლ ორგანიზმებში უჯრედების მიტოზური გაყოფა იწყება განაყოფიერების (ზიგოტის წარმოქმნის) შემდეგ.

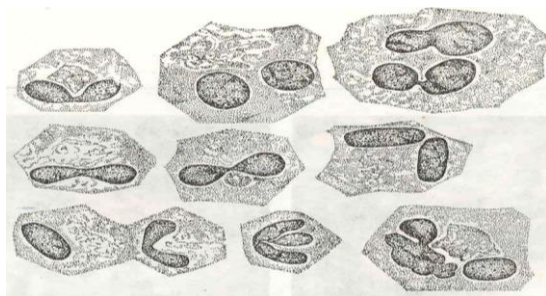
მიტოზური პროცესი მეორდება მრავალჯერ ემბრიოგენეზის დროს - ნაყოფის პერიოდში (პრენატალურად). მიტოზი, ასევე, გრძელდება მთელი ონტოგენეზის პერიოდში. მაგალითად, კანის ახალი უჯრედების, სისხლის ახალი უჯრედების და სხვა ტიპის უჯრედების რეგენერაცია დაკავშირებულია უჯრედების მიტოზურ დაყოფასთან. დაზიანებული და უფუნქციო უჯრედები კი ექვემდებარება აპოპტოზს. მიტოზის ინტენსივობა დაკავშირებულია ასაკთან. ყველაზე აქტიურად ეს პროცესი დაბადებამდელ პერიოდში ხდება.

მუცლადყოფნის პერიოდში შეიძლება მოხდეს მიტოზური დარღვევები. თუ მიტოზური გაყოფის დროს ემბრიონულ უჯრედებში ქრომატიდები არ გადანაწილდება ზუსტად და კანონზომიერად. შესაბამისად, ახალ უჯრედებს შეიძლება ჰქონდეთ დამატებითი ქრომოსომა (ადამიანში 47) ან ნაკლები

ქრომოსომა (45). ეს არის ახალშობილთა ქრომოსომური პათოლოგიის ერთ-ერთი მიზეზი. მიტოზური დარღვევები პასუხისმგებელია მოზაიციზმის ზოგიერთი შემთხვევის განვითარებაზე. ჩვენს სხეულში ყოველდღიურად მილიონობით უჯრედის იყოფა, რაც უზრუნველყოფს ორგანიზმის ზრდას და ჩვენს ქსოვილებში დაკარგული ან დაზიანებული უჯრედების ჩანაცვლებას. ევოლუციურად მრავალი დამცავი მექანიზმი ჩამოყალიბდა იმისათვის, რომ ეს დაყოფა სრულფასოვნად განხორციელდეს, თუმცა, ხდება გამონაკლისებიც. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, მიტოზის დროს დაშვებული შეცდომები იწვევს შვილეული უჯრედების წარმოქმნას მეტი ან ნაკლები ქრომოსომით (ანეუპლოიდია).

8.2. უჯრედის პირდაპირი დაყოფა. ამიტოზი

ამიტოზი (amitosis-ბერძნ. a –უარყოფა, mitos–ძაფი) უჯრედის პირდაპირი გაყოფაა. ამიტოზი უჯრედის გაყოფის ისეთი ხერხია, რომელიც ხორციელდება ბირთვის პირდაპირი გადაზონრვითა და შემდგომი პლაზმოტომიით (ციტოტომიით) ან მის გარეშე. მიტოზისგან განსხვავებით, იგი მიმდინარეობს ბირთვის ხილული გარდაქმნის გარეშე. ამ დროს არ ხდება ქრომოსომების სპირალიზაცია, არ წარმოიქმნება მიტოზური აპარატი, არ ხდება შვილეულ უჯრედებს შორის ქრომოსომების კანონზომიერი განაწილება (სურ.138).



სურ. 138. ამიტოზი ცხენის თვალის რქოვანას დესცემენტის
მემბრანის უჯრედებში.

ამიტოზი შეიძლება სხვადასხვაგვარად წარიმართოს: ბირთვის თანაბარი გადაზონრვით ორად, ბირთვში ტიხრის წარმოქმნით, ფრაგმენტაციით, დაკვირვებით და სხვ. ამიტოზს თან არ სდევს გაყოფადი უჯრედის ფუნქციონირების შეწყვეტა. ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით, ამიტოზს წინ უსწრებს დნმ-ის სინთეზი. თუმცა, წარმოქმნილ შვილეულ უჯრედებში ბირთვები შეიძლება შეიცავდეს დნმ-ის ერთნაირ ან განსხვავებულ რაოდენობას, ამასთან, შესაძლოა, არა - დიპლოიდურს.

დნმ-ის არათანაბარი განაწილება ამიტოზის დროს ხდება ფიბრობლასტებში. წარმოქმნილ უჯრედებს აქვთ შემდგომი ცხოველმყოფელობისა და დიფერენცირების უნარი, მაგრამ არ აქვთ გამრავლების უნარი. ამიტოზი ხშირია მაღალდიფერენცირებულ ქსოვილებში. მრავალ ავტორს ამიტოზი მიაჩნია უჯრედის შიგა რეგულაციურ რეაქციად, რომლის მეშვეობით დგინდება გარკვეული ბირთვულ-ციტოპლაზმური თანაფარდობა. მიტოზური აპარატის წარმოქმნის გარეშე უჯრედის გაყოფა შეიძლება გამოიწვიოს დასხივებამ, დისტროფიამ, სხვადასხვა აგენტის ზემოქმედებამ. ამიტოზი არც თუ იშვიათად იწვევს პოლიპლოიდური უჯრედების წარმოქმნას.

ასე რომ, ბევრ შემთხვევაში ამიტოზი მიმდინარეობს ნორმალურად მთელ რიგ უჯრედულ თაობებში და დაკავშირებულია დიფერენცირებასთან. ზოგ შემთხვევაში კი იგი არის ნეკროზიოზის დასაწყისი.

რეზიუმე

მიტოზი უჯრედის გაყოფის უნივერსალური ხერხია, რომელიც საფუძვლად უდევს უჯრედთა თვითწარმოქმნას. მიტოზური გაყოფა უზრუნველყოფს გენეტიკური მასალის ზუსტ და თანაბარ განაწილებას.

მიტოზი მოიცავს კარიოკინეზსა და ციტოკინეზს. დაყოფებს შორის პერიოდი კი ინტერფაზაა. პროცესთა ერთობლიობას, რომელიც უჯრედში მიმდინარეობს გაყოფიდან გაყოფამდე, უჯრედულ ციკლს უწოდებენ. უჯრედული ციკლი ოთხსაფეხურიანია, რომლის დროსაც უჯრედი იზრდება ზომაში (G_1 ფაზა), აორმაგებს საკუთარ დნმ-ს (S ფაზა), ემზადება გასაყოფად (G_2 ფაზა) და იყოფა (M სტადია). G_1 , S და G_2 ეტაპები ქმნის ინტერფაზას. გამოყოფენ ორი სახის ინტერფაზას: ავტოსინთეზურსა და ჰეტეროსინთეზურს. ავტოსინთეზური ინტერფაზის გავლის შემდეგ უჯრედები კვლავ იყოფა, ხოლო ჰეტეროსინთეზური ინტერფაზის დროს უჯრედები დიფერენცირდება. მიტოზის ფაზებია: პროფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა, ტელოფაზა. პროფაზაში მემკვიდრული მასალა ქრომატიდურ-ქრომოსომურ ორგანიზაციას იღებს. ქრომოსომა ორ ქრომატიდიანია. ქრება ბირთვაკი, ბირთვის გარსი, ყალიბდება დაყოფის აპარატი. მეტაფაზაში ქრომოსომები გადაადგილდება ეკვატორულ სიბრტყეში. ყოველ ქრომოსომას ემაგრება ორივე პოლუსიდან გამოსული თითისტარას ძაფები. ანაფაზაში ქრომოსომების ქრომატიდები შორდებიან ერთმანეთს, დამოუკიდებელ ქრო-

მოსომებად იქცევიან და ანაფაზის ბოლოსთვის თითოეულ პოლუსზე იმდენი ქრომოსომაა, რამდენიც იყო პროფაზამდე. ტელოფაზაში პროფაზის საწინააღმდეგო პროცესებია. ქრომოსომები განიცდის დესპირალიზაციას, გამოჩნდება ბირთვაკები, აღდგება ბირთვის გარსი, ქრება დაყოფის თითისტარა. ცხოველურ უჯრედში ციტოპლაზმის გაყოფისას ეკვატორულ ნაწილში პერიფერიებზე ჩნდება ნადრეკები, რაც ვრცელდება ცენტრისაკენ, გადაზონრავს უჯრედს და უჯრედი ორად გაიყოფა, მცენარეულ უჯრედში კი ბირთვებს შორის ცენტრალურ ნაწილში ჩნდება დაყოფის ფირფიტა – ფრაგმოპლასტი, რომელიც გადატიხრავს უჯრედს.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. ახსენი, რას ნიშნავს „მიტოზი არის უსქესო გამრავლების ციტოლოგიური საფუძველი“?
2. რას ეწოდება უჯრედული ციკლი?
3. დაახასიათე ინტერფაზა.
4. რა განსხვავებაა ავტოსინთეზურ და ჰეტეროსინთეზურ ინტერფაზებს შორის?
5. დაახასიათეთ მიტოზის ფაზები.
6. დაახასიათე აქრომატული თითისტარა.
7. მიტოზის რომელი ორი ფაზაა ერთმანეთის საწინააღმდეგო მათში მიმდინარე პროცესების მიხედვით და ახსენით, რაში მდგომარეობს იგი?
8. რით განსხვავდება ციტოკინეზი ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედებში? ახსენი მიზეზი.
9. რაში მდგომარეობს ბიოლოგიური მნიშვნელობა?

10. რაში მდგომარეობს მიტოზური აქტივობის რეგულაციის არსი?

11. დაასახელე და განმარტე მიტოზის ტიპები.

12. განასხვავე ენდორეპროდუქციის, ენდომიტოზისა და პოლიტენიის არსი.

13. ახსენი ამიტოზის არსი. რით განსხვავდება ის მიტოზისაგან?

თავი 9. მეიოზი. მეიოზის ტიპები.

მეიოზი არის უჯრედის დაყოფის სპეციფიკური ხერხი, რომელიც **სქესობრივი გამრავლების ციტოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენს** და უზრუნველყოფს ჰაპლოიდური სასქესო უჯრედების (გამეტების) ჩამოყალიბებას.

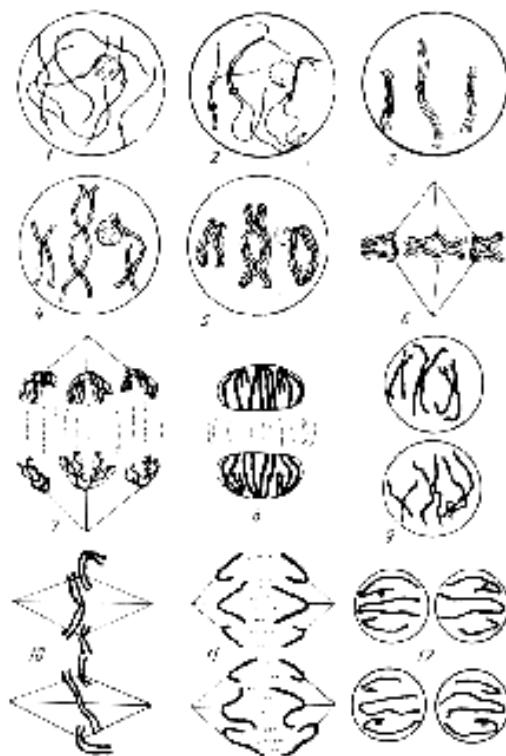
სქესობრივი გამრავლება, უსქესოსთან შედარებით, ევოლუციურად უფრო სრულყოფილია და ბიოლოგიური თვალსაზრისით - სასარგებლო. მას საფუძველად უდევს გაცილებით უფრო რთული ციტოლოგიური პროცესები და განსაკუთრებულია მისთვის დამახასიათებელი გენეტიკური კანონზომიერებებიც.

სქესობრივი გამრავლება დაკავშირებულია დიფერენცირებული სასქესო გამეტების - კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის ჩამოყალიბებასა და განაყოფიერებასთან, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ზიგოტი.

მეიოზურად სპეციალური გონიალური (პირველადი სასქესო უჯრედები) უჯრედები იყოფა, რომლებიც წარმოქმნილია მიტოზურად და გენეტიკურად ორგანიზმის ამგები სხვა სომატური უჯრედებისაგან არ განსხვავდება.

მიტოზის მსგავსად, მეიოზის დროსაც დაყოფის წინ უჯრედები გაივლის ინტერფაზას. ეს **გამეტოგენეზის ზრდის პერიოდში** ხდება. აქაც ხდება მემკვიდრული აპარატის გაორმაგება და ამ მხრივ რაიმე არსებითი განსხვავება მიტოზურ და მეიოზურ ინტერფაზებს შორის არ შეინიშნება. მეიოზის დროს მემკვიდრული მასალა ერთჯერ ორმაგდება, მაგრამ ხდება უჯრედის ზედიზედ ორჯერადი გაყოფა. შედეგად ერთი საწყისი დედა უჯრედიდან მიიღება ოთხი შვილეული უჯრედი, თითოეული - ქრომოსომთა განახევრებული (რედუქციული) რაო-

დენობით (სურ.139).



სურ. 139. უჯრედის მეიოზური დაყოფა. 1-ლეპტონემა; 2-ზიგონემა; 3-პახინემა; 4-დიპლონემა; 5-დიაკინეზი; 6-მეტაფაზა I; 7-ანაფაზა I; 8-ტელოფაზა I; 9-ინტეკინეზი; 10- მეტაფაზა II; 11-ანაფაზა II; 12-ტელოფაზა II.

I მეიოზური დაყოფა იწყება, უშუალოდ, ინტერფაზის შემდეგ I რიგის ოოციტსა და I რიგის სპერმატოციტში. აქაც გამოიყოფა ფაზები: პირველი დაყოფის პროფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა და ტელოფაზა. აღნიშნულ ფაზებს შორის განსაკუთრებით რთულად მიმდინარეობს პროფაზა I. ამასთან, ის ყველაზე ხანგრძლივია. I დაყოფის პროფაზაში გრძელდება დნმ-ას სინ-

თეზი, რაც არ ხდება მიტოზის პროფაზაში. ქრომოსომურ აპარატში მიმდინარე თავისებური გარდაქმნიებიდან გამომდინარე, გამოიყოფა 5 ქვეფაზა. ესენია: ლეპტონემა, ზიგონემა, პახინემა, დიპლონემა და დიაკინეზი.

ლეპტონემის (წვრილი ძაფების) სტადიაზე კარგად ჩანს წვრილი (სუსტად სპირალიზებული) და გრძელი (მეტაფაზურთან შედარებით, 2-5-ჯერ მეტად) ქრომოსომები. მათ ახასიათებს პოლარობა და გარკვეული მოწესრიგებულობით განლაგება ისე, რომ, თითქოს, ბირთვის ერთი ნაწილიდან გამოდის. ასეთ განლაგებას „თაიგულს“ უწოდებენ. ქრომოსომების ძაფები ამ დროს - ძირითადად, ერთეულია, მაგრამ ზოგან, განსაკუთრებით, ბოლოებში, შეიმჩნევა მათი გაორმაგება. მიკროსკოპში მოჩანს, რომ ქრომოსომები ორ-ორი ქრომატიდისაგან შედგება.

ზიგონემის (გაწყვილებული ძაფების) სტადიაზე ჰომოლოგიური ქრომოსომები სულ უფრო უახლოვდება ერთმანეთს, განეწყობა ურთიერთპარალელურად და მსგავსი ლოკუსებით ემთხვევა ერთმანეთს. ჰომოლოგიური ქრომოსომების გაერთიანების შედეგად წარმოიქმნება **ბივალენტები (ტეტრადები)**. თითოეული ბივალენტი, ფაქტობრივად, 4 ქრომატიდისაგან (**უნივალენტისაგან**) შედგება. აქედან ორი უნივალენტი დისეულია (ზუსტად ერთნაირები, იმიტომ, რომ ისინი ერთი გაორმაგებული ქრომოსომის ერთეულებია), ხოლო ორიც - არადისეულია (სხვადასხვა ჰომოლოგიური ქრომოსომის ქრომატიდებია და ისინი იგივე მაჩვენებლებით განსხვავდება ერთმანეთისაგან, რითაც, ჰომოლოგიური ქრომოსომები). ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა ამგვარი გაერთიანება დროებითი პროცესია და მას ქრომოსომთა **კონიუგაციას** უწოდებენ. ზოგან კონიუგაცია ხდება ბოლოებიდან ცენტრომერისკენ, ზოგან კი - პირიქით. ქრომოსომთა კონიუგაციას თან ახლავს რთული აპა-

რატის - *სინაპსური* (ბერძნ. „სინაპსისი” - შეერთება, კავშირი) კომპლექსის ჩამოყალიბება. ეს უკანასკნელი უზრუნველყოფს ყველა იმ პროცესს, რაც ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა კონიუგაციასთან, სათანადო გარდაქმნებსა და შემდგომ მათ განცალკევებასთანაა დაკავშირებული. გამოდის, რომ ზიგონემის სტადიაზე ვიზუალურად ქრომოსომთა რაოდენობა ორჯერაა შემცირებული (ჰომოლოგიური ქრომოსომების გაერთიანების ხარჯზე), რეალურად კი ქრომოსომური მასალა ოთხმაგია.

პახინემის (მსხვილი ძაფის) სტადიაზე გრძელდება ქრომოსომთა სპირალიზაცია, ისინი მოკლდება და მსხვილდება. აქ კარგად ჩანს ქრომოსომთა ორმაგი ბუნება. განირჩევა ქრომატიდებიც. პახინემური ქრომოსომები გადაეგრებიება ერთმანეთს, წარმოიქმნება გრეხილები - *ხიაზმები* (გადაგრეხილ უბნებს აქვს ბერძნული ასო χ (ხი)-ს ფორმა და სახელწოდებაც ამასთანაა დაკავშირებული). ხიაზმები შეიმჩნევა მომდევნო ფაზაშიც - *დიპლონემაში*. ჰომოლოგიური ქრომოსომები იწყებს განზიდვას ცენტრომერის უბნიდან, რაც ბოლოებისკენ ვრცელდება. განზიდვის ძალა საკმაოდ ძლიერია, რაკი ამ დროს ადგილი აქვს ხიაზმათა გადანაცვლებას ბოლოებისაკენ - *ხიაზმათა ტერმინალიზაციას*. დაჭიმულობის ზრდის გამო, შესაძლებელია, მოხდეს ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა წყვეტა, მათ შორის მონაკვეთების გაცვლა და ხელახალი მიერთება (*კროსინგოვერი* - ინგლ. „კროს” - გადაგრება, გადაჭრა). ასე რომ, ეს ფაზა ზიგონემის საწინააღმდეგოა. ფაზის ბოლოს ქრომოსომთა რაოდენობა ორჯერ მეტი გამოჩნდება, ამიტომაც უწოდებენ ამ ფაზას ორმაგი ძაფების სტადიას.

კროსინგოვერის წყალობით, წარმოიქმნება ახალი რეკომბინანტი ქრომოსომები. ამ მოვლენის შედეგი სერიოზულია, რაც აისახება ცვალებადობაში, რომელიც გამოწვეულია შთამო-

მავლობაში ქრომოსომის შიგნით მომხდარი გენთა სხვადასხვა-
გვარი კომბინაციით გადაცემით.

დიაკინეზის („მომრავლა შორს“) დროს ხიაზმათა ტერმინა-
ლიზაცია გრძელდება, თუმცა, I მეტაფაზის დაწყებამდე ქრო-
მოსომები ერთმანეთთან დაკავშირებული რჩება ტერმინალური
ხიაზმებით. დიაკინეზი მთავრდება ქრომოსომთა მაქსიმალური
დამოკლებით, ბირთვის გარსისა და ბირთვაკის გაქრობით და
დაყოფის თითისტარას ფორმირებით.

ქრომოსომები ორიენტაციას იღებს უჯრედის ეკვატო-
რული სიბრტყისაკენ. I დაყოფის **მეტაფაზაში** ქრომოსომები
მოწესრიგებულად ლაგდება ეკვატორულ სიბრტყეზე ისე, რომ
ყოველ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას მხოლოდ ერთი პოლუსი-
დან გამოსული თითისტარას ძაფები ემაგრება ცენტრომერის
უბანში, რის შედეგადაც I დაყოფის **ანაფაზაში** ჰომოლოგი-
ური ქრომოსომები გადაადგილდება საწინააღმდეგო პოლუსე-
ბისაკენ. ამის გამო შვილეულ უჯრედებში აღმოჩნდება ქრომო-
სომთა განახევრებული რაოდენობა, ქრომოსომთა არაჰომოლო-
გიური კომპლექტი, რომელსაც ვინკლერმა **გენომი** (n) უწოდა.
სწორედ, ამაშია **პრინციპული განსხვავება მიტოზსა და მეიოზს
შორის**.

I დაყოფის **ტელოფაზა** ძალიან ხანმოკლეა. მასში ყალიბ-
დება ორი შვილეული უჯრედი ქრომოსომთა ჰაპლოიდური
რიცხვით. ამიტომაცაა, რომ მეიოზის პირველ დაყოფას განა-
ხევრებითს ანუ **რედუქციულს** უწოდებენ. ამ ფაზაში ქრომო-
სომები დესპირალიზდება და დეკონდენსირდება, წარმოიქმ-
ნება ბირთვების გარსები, აღდგება ბირთვაკები, გაქრება დაყო-
ფის თითისტარა. I მეიოზურ დაყოფას, კროსინგოვერისა და
ქრომოსომთა რედუქციის გარდა, ახასიათებს კიდევ ერთი კა-
ნონზომიერება. ეს არის არაჰომოლოგიური ქრომოსომების

განაწილების თავისებურებები შვილეულ უჯრედებში. I მეიოზური დაყოფის მეტაფაზაში კონიუგირებული ქრომოსომური წყვილი ისე თავსდება ეკვატორულ სიბრტყეზე, რომ ერთი ჰომოლოგით მიმართულია უჯრედის ერთი პოლუსისკენ, მეორე კი - მეორისაკენ. სრულიად შემთხვევითია, თუ რომელი პოლუსისკენ იქნება მიმართული დედისეული ან მამისეული ქრომოსომა. ეს კანონზომიერება შეეხება ნებისმიერ კონიუგირებულ ქრომოსომას. დედისეული და მამისეული ქრომოსომების ნებისმიერი წყვილის განაწილება შვილეულ უჯრედებში სხვა წყვილებისაგან დამოუკიდებლად ხდება. ეს მოვლენა კანონზომიერად ხორციელდება და მას უწოდებენ **არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა დამოუკიდებელი განაწილების კანონს**. აღნიშნული კანონზომიერება იძლევა შესაძლებლობას, ერთი და იგივე საწყისი უჯრედისგან მეიოზის შედეგად არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა კომპლექტის მიხედვით ჩამოყალიბდეს უჯრედთა უამრავი ტიპი. თუ უჯრედში არის ერთი წყვილი ქრომოსომა, მაშინ მეიოზური დაყოფის შედეგად მისგან მიიღება ორი ტიპის უჯრედი. თუ საწყის უჯრედში ორი წყვილი ქრომოსომაა, მაშინ არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა განაწილების ალბათობიდან გამომდინარე, მისგან პოტენციურად, შეიძლება წარმოიქმნას ოთხი ტიპის უჯრედი; სამი წყვილის შემთხვევაში კი - რვა ტიპის უჯრედი და ა. შ.

როგორც ვხედავთ, რაც უფრო მეტია უჯრედში ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა წყვილების რაოდენობა, მით უფრო პროგრესულად იზრდება მეიოზის შედეგად წარმოქმნილ უჯრედთა ტიპები არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა კომპლექტების მიხედვით. შეიძლება გამოყვანილი იქნას ზოგადი ფორმულაც: 2^n , სადაც n არის ქრომოსომთა წყვილების რაოდენობა. ადამიანის კარიოტიპი შეიცავს 23 წყვილ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას.

თითოეულ მამაკაცში ან ქალში მეიოზის შედეგად არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა კომბინაციების მიხედვით პოტენციურად, შეიძლება ჩამოყალიბდეს იმდენი ტიპის უჯრედი, რაც 2^{23} -ის ტოლია. ეს კი დაახლოებით 8,5 მილიონს უდრის. თუ გავითვალისწინებთ იმას, რომ მეიოზის შედეგად წარმოქმნილი უჯრედებისგან შემდეგ სასქესო უჯრედები ყალიბდება, მაშინ გასაგები ხდება, რომ ყოველ ადამიანში თეორიულად მოსალოდნელია დაახლოებით 8,5 მილიონი ტიპის გამეტის წარმოქმნა. თუ მოხდება, თუნდაც, ერთჯერადი კროსინგოვერი, მაშინ მასში წარმოქმნილი გამეტები 2^{24} ტიპის იქნება, რაც ძალიან დიდი რიცხვია. ორჯერადი და მრავალჯერადი კროსინგოვერის შემთხვევაში კი კიდევ უფრო მატულობს გამეტათა მრავალფეროვნების შესაძლებლობები.

პირველი მეიოზური დაყოფის შემდეგ ციტოკინეზი ორგანიზმთა უმრავლესობაში მაშინვე არ ხდება. შვილეული უჯრედები გაივლის *ინტერკინეზის* პერიოდს. იგი არსებითად განსხვავდება ინტერფაზისაგან. ამ დროს არ ხდება ქრომოსომური მასალის გაორმაგება, თუმცა, რნმ, ცილები და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება შეიძლება სინთეზირდეს. იწყება მეორე მეიოზური დაყოფა. აქაც გამოიყოფა ფაზები: II მეიოზური დაყოფის პროფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა და ტელოფაზა, რაც მთლიანად მიტოზური დაყოფის მსგავსია. მეიოზის II დაყოფას *გამათანაბრებელს* ანუ *ეკვაციურს* უწოდებენ. *პროფაზა II* ძალიან ხანმოკლეა. მასში ხდება სპირალიზაცია, ბირთვის გარსისა და ბირთვაკის გაქრობა, დაყოფის თითისტარას ჩამოყალიბება, *მეტაფაზა II* -ში ქრომოსომები ეკვატორულ სიბრტყეში ლაგდება ისე, რომ ყოველ ქრომოსომას ორივე პოლუსიდან გამოსული თითისტარას ძაფები ემაგრება ცენტრომერის უბანში, ამიტომაც, *ანაფაზა II* -ში ცენტრომერები იხლიჩება, ქრომატიდები

დამოუკიდებელ ქრომოსომებად იქცევა და გადაადგილდება საწინააღმდეგო პოლუსებზე. **ტელოფაზა II**-ში მიმდინარეობს ქრომოსომთა დესპირალიზაცია და დეკონდენსაცია. ყალიბდება ბირთვაკები, ბირთვებს წარმოექმნება გარსები, გაქრება დაყოფის თითისტარა. ასე რომ, ტელოფაზა II-ს ბოლოსთვის თითოეულ ბირთვში ქრომოსომთა ჰაპლოი- დური რიცხვია.

მეიოზის ბიოლოგიური მნიშვნელობა შემდეგში მდგომარეობს:

- მეიოზური დაყოფით განპირობებულია ქრომოსომთა რიცხვის განახევრება (რედუქცია). ეს კი საშუალებას იძლევა, სქესობრივი გამრავლების პროცესში (რაც განაყოფიერებასთანაა დაკავშირებული) შენარჩუნებული იქნას სახეობისათვის მდგრადი ნიშანი - ქრომოსომთა დიპლოიდური ბალანსი სომატურ უჯრედში.

- მეიოზური პროცესისთვის დამახასიათებელი არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა დამოუკიდებელი განაწილება შესაძლებელს ხდის, რომ სასქესო გამეტები ჩამოყალიბდეს არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა მრავალფეროვანი კომპლექტებით, რაც თაობათა კომბინაციური მემკვიდრული ცვალებადობის ამოუწურავ შესაძლებლობას იძლევა.

მეიოზს თან ახლავს კროსინგოვერის პროცესი, რაც ქმნის იმის პირობას, რომ დედისეულ და მამისეულ ჰომოლოგიურ ქრომოსომებში ლოკალიზებულმა გენებმა განიცადოს რეკომბინაცია და ახალი კომბინაციებით გადაეცენ თაობებს. სწორედ, ეს არის რეკომბინაციური მემკვიდრული ცვალებადობის წყარო. ფაქტობრივად, მეიოზი ამზადებს წინაპირობას იმისთვის, რომ სქესობრივი გამრავლების დროს ერთ ორგანიზმში თავი მოიყაროს ორი მშობლიური ორგანიზმის მემკვიდრულმა პოტენციალმა. ამას მრავალმხრივი ბიოლოგიური მნიშვნელობა

აქვს.

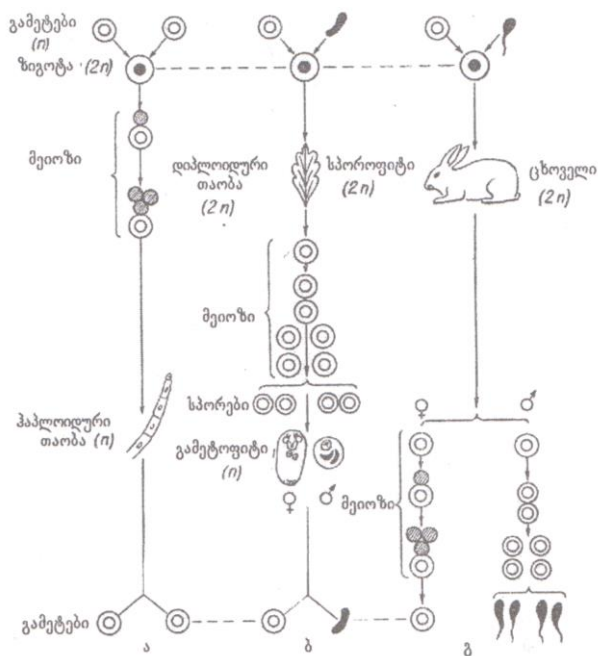
მეიოზის ტიპები. ბუნებაში მეიოზის სამ ტიპს არჩევენ: საწყისი, შუალედური, საბოლოო.

საწყისი ანუ ზიგოტური მეიოზი განაყოფიერების შემდეგ მაშინვე იწყება, ზიგოტის პირველი დაყოფებისთანავე (სურ. 140,ა). ეს ტიპი აღმოჩენილია ბევრ წყალმცენარესა და უმარტივესში. ასეთი ორგანიზმების განვითარების ციკლში დიპლოიდური მდგომარეობა არსებობს მხოლოდ ზიგოტის ეტაპზე. ზიგოტის დაყოფის შედეგად წარმოქმნილ ვეგეტაციურ უჯრედებს აქვს ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვი, ე.ი. თვით ორგანიზმები ჰაპლოიდურია. ასეთი წყალმცენარეებისა და უმარტივესების განვითარების ციკლში გაბატონებულია ჰაპლოიდური ფაზა. როგორც ჩანს, თავდაპირველად, მეიოზს ჰქონდა ზიგოტური ხასიათი და იგი მოსდევდა სინგამიას (გამეტების შერწყმას) რეგულატორული პროცესების სახით, რომლის მეშვეობითაც სწრაფად ხდებოდა საწყისი ჰაპლოიდური მდგომარეობის აღდგენა.

შუალედური ანუ სპოროული მეიოზი მიმდინარეობს სპორების ჩამოყალიბებისას, სპოროფიტსა და გამეტოფიტს შორის (სურ.140,ბ). მეიოზის ეს ტიპი დამახასიათებელია მცენარეთა უმრავლესობისთვის. ამ შემთხვევაში მეიოზი სპოროგენეზის პროცესის ნაწილია და დაკავშირებულია თაობათა მორიგეობასთან. სპორები მეიოზის შედეგად წარმოქმნილი ჰაპლოიდური უჯრედებია, რომელთა განვითარება მიმდინარეობს განაყოფიერების გარეშე - „უსქესოდ“ (ეს გამეტოფიტი). გამეტოფიტი დასაბამს აძლევს გამეტებს, რომელთა შერწყმის შემდეგ წარმოიქმნება ზიგოტა. ზიგოტიდან დიპლოიდური სპოროფიტი ვითარდება. ამ პროცესს უწოდებენ უსქესო და სქესიანი თაობების რიტმულ ცვლას. ზოგჯერ, გამეტოფიტს უწოდებ-

ბენ ჰაპლოიდებს, სპოროფიტს კი - დიპლოიდებს. ამით ხდება ხაზგასმა ქრომოსომთა რიცხვის მიხედვით განსხვავებაზე.

საბოლოო ანუ გამეტური მეიოზი (სურ. 140, გ) ახასიათებს ყველა მრავალუჯრედიან ცხოველს, ზოგიერთ უმარტივეს და ზოგიერთ უმდაბლეს მცენარეს (მაგალითად, მურა წყალმცენარე *Fucus*-ს). ამ ტიპის მეიოზი მიმდინარეობს გამეტოგენეზის პროცესში, ე.ი. მეიოზი მდედრობითი და მამრობითი სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბების პროცესის ნაწილია.

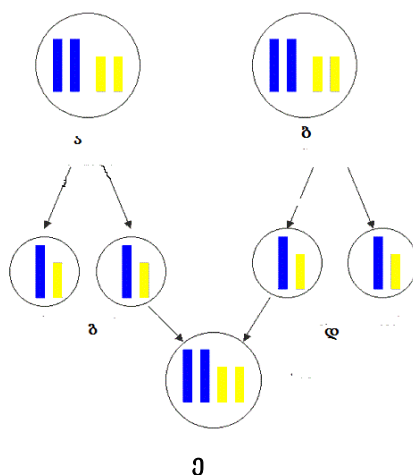


სურ.140. მეიოზის ტიპების სქემა. ა-საწყისი (ზიგოტური);
ბ-შუალედური (სპორული); გ-საბოლოო (გამეტური).

მეიოზური დაყოფის პროცესების დარღვევით გამოწვეული ქრომოსომური ანომალიები. ქრომოსომური ანომალიები,

როგორც წესი, წარმოიქმნება ერთი ან რამდენიმე ფაქტორის გავლენით:

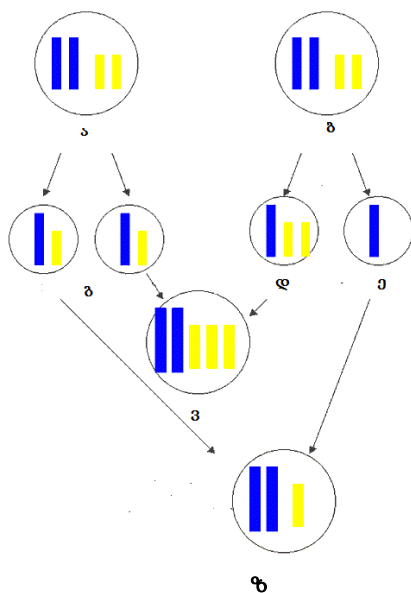
როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, მეიოზური დაყოფა არის გამეტების (კვერცხუჯრედი და სპერმატოზოიდი) წარმოქმნის ციტოლოგიური საფუძველი. ამ დროს ადგილი აქვს ქრომოსომთა რიცხვის განახევრებას. ადამიანის შემთხვევაში მეიოზის შედეგად წარმოქმნილ სასქესო უჯრედებში ქრომოსომთა რაოდენობა 23-ია (სომატურ უჯრედში მათი დიპლოიდური რიცხვი არის 46). ქრომოსომთა დიპლოიდური რაოდენობა აღდგება განაყოფიერებისას ზიგოტაში (სურ. 141).



სურ. 141. ქრომოსომების ქვევის სქემა ნორმალური მეიოზისა და განაყოფიერების დროს. **ა,ბ**-პირველადი სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა დიპლოიდური რიცხვით; **გ,დ**-მეიოზის შედეგად წარმოქმნილ სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვით; ე-განაყოფიერებისას ქრომოსომთა აღდგენილი დიპლოიდური რიცხვი.

თუ მეიოზური პროცესები არ განხორციელდება სათანადოდ, ამ შემთხვევაში კვერცხუჯრედი და/ან სპერმატოზოიდი შეცავს ქრომოსომებს გარკვეული რაოდენობრივი ან სტრუქტურ-

რული ცვლილებით. ჩამოყალიბებულ სასქესო უჯრედში შეიძლება დაფიქსირდეს არაბალანსირებული ქრომოსომური რიცხვი (მეტობა ან კლება). აღნიშნული არაბალანსირებული ქრომოსომური რიცხვის მქონე სასქესო უჯრედის მონაწილეობით განაყოფიერებისას მიიღება *ანეუპლოიდური ზიგოტა* (სურ.142) დამატებითი ქრომოსომით (ე.წ. ტრისომია), ან ნაკლები ქრომოსომით (ე.წ. მონოსომია).



სურ. 142. ქრომოსომების ქცევის სქემა მეიოზის დარღვევისას და ტრისომიური და მონოსომიური ზიგოტების ჩამოყალიბების შესაძლებლობები. ა,ბ-პირველადი სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა დიპლოიდური რიცხვით; გ-მეიოზის შედეგად წარმოქმნილი სასქესო უჯრედები ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვით, ნორმალური მეიოზისას; დ,ე-მეიოზის დარღვევის შედეგად წარმოქმნილი სასქესო უჯრედები; ვ - ტრისომიური ზიგოტა; ზ - მონოსომიური ზიგოტა.

ტრისომიური და მონოსომიური ემბრიონების დიდი ნაწილი ექვემდებარება სპონტანურ აბორტირებას ემბრიოგენეზის

ადრეულ სტადიებზე (ბუნებრივი გადარჩევის მოქმედების შედეგად ზიგოტურ, ემრიონულ დონეზე), მაგრამ ერთეულ შემთხვევაში სრულდება გარკვეული მანკებისა და სინდრომების მქონე ახალშობილის დაბადებით. ადამიანის შემთხვევაში გესტაციის (ორსულობის) პირველი ტრიმესტრის სპონტანური აბორტების კვლევებით გამოვლინდა ქრომოსომური რაოდენობრივი ანომალიების დაახლოებით 60% (ან მეტი), მკვდრად შობადობის კვლევებში კი 5-10 %-ში დაფიქსირდა ქრომოსომული დარღვევა.

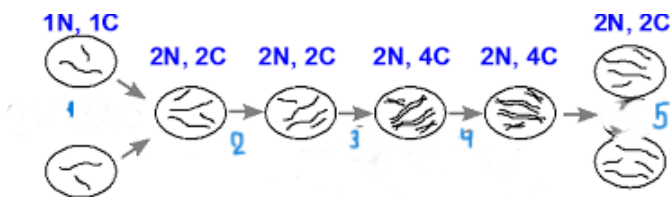
მეიოზური დაყოფის დროს ხარვეზებით აღმოცენებული თითქმის ყველა ანეუპლოიდის არსებობა ადრეული ემბრიონული განვითარების პერიოდში ლეტალურად სრულდება. მაშინ, როცა მიტოზური შეცდომები, რომლებიც იწვევს ანეუპლოიდიის განვითარებას, მოგვიანებით დაკავშირებულია დაბერებასა და სიმსივნესთან.

ანეუპლოიდია არის კიბოს ძალიან გავრცელებული მახასიათებელი, რომელიც წარმოიქმნება ადამიანის სოლიდური სიმსივნეების თითქმის 70%-ში. გარდა ქრომოსომის რაოდენობის ცვლილებისა, სიმსივნურ უჯრედებში აღინიშნება ქრომოსომების სტრუქტურული ცვლილებებიც (დელეცია, დუპლიკაცია, ტრანსლოკაცია). უჯრედული გაყოფის შეცდომები ხშირად იწვევს სიმსივნის სუპრესორული პროტეინის - p53 გააქტიურებას, რაც თავის მხრივ, იწვევს უჯრედული ციკლის შეჩერებას, დაბერებას ან აპოპტოზს. მიტოზური შეცდომების შემდეგ p53-ს აქტივაციის გამომწვევები რთული და მრავალფაქტორიანია. p53 აქტიურდება ქრომოსომების არასწორი გადანაწილების შემდეგ და, შესაბამისად, p53-ის დაკარგვა ხშირად ასოცირდება ანეუპლოიდიასთან ადამიანის კიბოს დროს.

დნმ-ისა და ქრომოსომის შემცველობა უჯრედული დაყოფის დროს. უჯრედში დნმ-ის რაოდენობა იცვლება უჯრედული ციკლის ფაზების შესაბამისად. განსაკუთრებული ცვლილებები შეინიშნება განაყოფიერების, ინტერფაზის, უჯრედის, საკუთრივ, მიტოზური და მეიოზური დაყოფის დროს. ჩვენ ვიყენებთ „c“ სიმბოლოს (ან C) უჯრედში დნმ-ის შემცველობის წარმოსაჩენად და „n“ (ან N) ქრომოსომების სრული კომპლექტების რაოდენობის წარმოსაჩენად. C და N რაოდენობრივი თვალსაზრისით განსხვავებულია სახეობა - სპეციფიკურობის შესაბამისად (იხ. კარიოტიპი). მაგალითად, ადამიანის შემთხვევაში $1C, 1N = 23$.

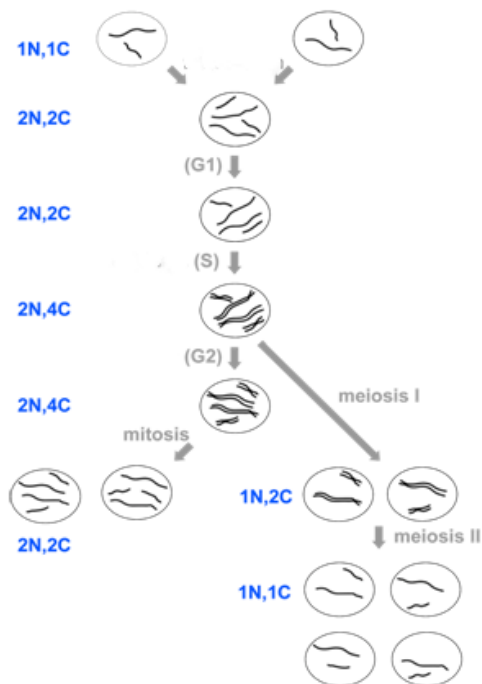
სასქესო უჯრედებში (სპერმატოზოიდი და კვერცხუჯრედი) დნმ-ის რაოდენობაა $1c$, ხოლო ქრომოსომების რაოდენობა - $1n$ (რაც მიუთითებს იმაზე, რომ თითოეული ქრომოსომა შედგება ერთი დნმ-ის მოლეკულისაგან ანუ ერთქრომატიდიანია). განაყოფიერებისას დიპლოიდურ ზიგოტაში დნმ-ის შემცველობაც და ქრომოსომების რაოდენობაც გაორმაგდება და შესაბამისად, $2c$ -სა და $2n$ -ის ტოლი გახდება, ანუ განაყოფიერების შედეგად წარმოქმნილი თითოეული ზიგოტა ატარებს ქრომოსომების წყვილ რაოდენობას (ჰომოლოგიური ქრომოსომები). ზიგოტის ჩამოყალიბების შემდეგ მიმდინარეობს მიტოზური დაყოფების სერია (ზიგოტის დაყოფა). თითოეული მიტოზური დაყოფის წინ ემბრიონული უჯრედი გაივლის ინტერფაზის პერიოდს. დნმ-ის რეპლიკაციის შემდეგ (მიმდინარეობს ინტერფაზაში), დნმ-ის შემცველობა კვლავ გაორმაგდება $4c$ -მდე, მაგრამ ქრომატიდების თითოეული წყვილი კვლავ მიმაგრებულია ერთმანეთთან ცენტრომერით და, შესაბამისად, კვლავ ითვლება ერთ ქრომოსომად (გაორმაგებული ქრომოსომა), ამიტომ ქრომოსომების რაოდენობა უცვლელი

რჩება $2n$ -ზე (აღნიშნული ეტაპისთვის თითოეული ქრომოსომა შეიცავს 2 იდენტურ დნმ-ს და არის ორქრომატიდიანი). მიტოზური დაყოფის ფაზების შესაბამისად, ქრომოსომურ-ქრომატიდულ ორგანიზაციაში შეინიშნება რიგი რაოდენობრივი ცვლილებებისა. მიტოზის პროფაზასა და მეტაფაზაში არ იცვლება რაოდენობრივი მახასიათებლები, გამომდინარე იქიდან, რომ აღნიშნულ პერიოდში, ძირითადად, მიმდინარეობს მორფოლოგიური ცვლილებები და პარალელურად - ორქრომატიდიანი ქრომოსომების გადაადგილება ეკვატორულ უბანში და თითისტარას აპარატის ჩამოყალიბება. აღნიშნული პერიოდისთვის მნიშვნელოვანი თავისებურება ისაა, რომ ქრომოსომას ემაგრება ორივე პოლუსიდან გამომავალი თითისტარას ძაფი. სწორედ, აღნიშნული განაპირობებს ანაფაზაში ქრომოსომურ-ქრომატიდული ორგანიზაციის რაოდენობრივ ცვლილებას. კერძოდ, ანაფაზაში ქრომოსომებისა და ქრომატიდების რაოდენობა ერთმანეთს ემთხვევა და $4c/4n$ ტოლი ხდება. ანაფაზაში ქრომოსომის შემადგენლობაში არსებული ქრომატიდები ერთმანეთს შორდება და დამოუკიდებელ ქრომოსომებად გადაიქცევა (ამ დროს ქრომოსომა ერთქრომატიდიანი ხდება). თუ უჯრედი გაივლის სრულ მიტოზურ დაყოფას, თითოეულ შვილეულ უჯრედს დაუბრუნდება $2c$ და $2n$ რაოდენობა, რადგან ის მიიღებს დნმ-ის ნახევარს და წყვილი ქრომატიდებიდან - მხოლოდ ერთს (სურ. 143).



სურ. 143. დნმ-ისა და ქრომოსომის შემცველობის ცვლილებები უჯრედული ციკლისა და მიტოზის დროს (სიმარტივისთვის ბირთვული გარსები არ არის ნაჩვენები და ყველა ქრომოსომა წარმოდგენილია კონდენსაციის მსგავს ეტაპზე). 1-განაყოფიერება; 2- G1 ფაზა; 3- სინთეზის ფაზა (S); 4- G2 ფაზა; 5-მიტოზი.

ამის საპირისპიროდ, უჯრედის მეიოზურის დაყოფის შედეგად მიღებული 4 უჯრედი შეიცავს 1c-სა და 1n-ს, სადაც აღმოჩნდება დისეული ქრომატიდების თითოეული წყვილი და ყოველი წყვილი ჰომოლოგიური ქრომოსომა მეიოზის დროს იყოფა. ქრომოსომებისა და ქრომატიდების განახევრებას უზრუნველყოფს, ასევე, ის ფაქტორიც რომ მემკვიდრული მასალა მხოლოდ ერთჯერ გაორმაგდება და უჯრედი ერთმანეთზე მიყოლებით ორჯერ იყოფა (სურ. 144).



სურ. 144. დნმ-ისა და ქრომოსომის შემცველობის ცვლილებები უჯრედული ციკლისა და მეიოზური დაყოფის დროს (სიმარტივისთვის, ბირთვული გარსები არ არის ნაჩვენები და ყველა ქრომოსომა წარმოდგენილია კონდენსაციის მსგავს ეტაპზე).

რეზიუმე

მეიოზი უზრუნველყოფს გამეტების ჩამოყალიბებას. იგი ორ დაყოფას მოიცავს, მემკვიდრული მასალა ერთჯერ ორმაგდება. ერთი საწყისი დედა უჯრედიდან მიიღება ოთხი უჯრედი ქრომოსომთა განახევრებული რიცხვით.

I მეიოზური დაყოფა რედუქციულია. ამ დროს ჰომოლოგიური ქრომოსომები ერთიანდება ბივალენტებად (კონიუგაცია). ხდება ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა წყვეტა, მათ შორის

მონაკვეთების გაცვლა და ხელახალი მიერთება (კროსინგოვერი). წარმოიქმნება ახალი რეკომბინანტი ქრომოსომები. I დაყოფის მეტაფაზაში ქრომოსომები მოწესრიგებულად ლაგდება ისე, რომ ყოველ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას ერთი პოლუსიდან გამოსული თითისტარას ძაფი ემაგრება, შედეგადაც I ანაფაზაში ჰომოლოგიური ქრომოსომები გადაადგილდება საწინააღმდეგო პოლუსებისაკენ. შვილეულ უჯრედებში აღმოჩნდება ქრომოსომა განახევრებული რაოდენობა. I ტელოფაზაში ყალიბდება ორი შვილეული უჯრედი ქრომოსომა ჰაპლოიდური რიცხვით. I მეიოზურ დაყოფაში კროსინგოვერისა და ქრომოსომა რედუქციის გარდა, არაჰომოლოგიური ქრომოსომები დამოუკიდებლად ნაწილდება.

პირველი მეიოზური დაყოფის შემდეგ უჯრედები გაივლის ინტერკინეზის პერიოდს (ქრომოსომური მასალა არ ორმაგდება). იწყება II მეიოზური დაყოფა, რომელიც მიტოზური დაყოფის მსგავსია. მეიოზის II დაყოფას გამათანაბრებელს ანუ ეკუაციურს უწოდებენ.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რას ნიშნავს გამოთქმა „მეიოზი სქესობრივი გამრავლების ციტოლოგიური საფუძველია“?
2. რა განსხვავებაა მეიოზის I და II დაყოფის პროფაზებს შორის?
3. რა განსხვავებაა მიტოზის ანაფაზასა და მეიოზის I ანაფაზას შორის?
4. მეიოზის რომელ სტადიაზე მიმდინარეობს კროსინგოვერი? რაში გამოიხატება მისი არსი და მნიშვნელობა?

5. რა განსხვავებაა მიტოზის მეტაფაზასა და მეიოზის I დაყოფის მეტაფაზას შორის?

6. რითაა განპირობებული ქრომოსომთა რიცხვის განახევრება მეიოზის დროს?

7. პროფაზა I-ის რომელი ორი ქვეფაზაა ურთიერთსაწინააღმდეგო მათში მიმდინარე პროცესების მიხედვით? ახსენით, რაში მდგომარეობს იგი?

8. რაში მდგომარეობს არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა დამოუკიდებელი განაწილების არსი?

9. შეაფასეთ მეიოზის ბიოლოგიური მნიშვნელობა.

10. სათანადო მაგალითებით ახსენით მეიოზის ტიპები.

თავი 10. სასქესო უჯრედები.

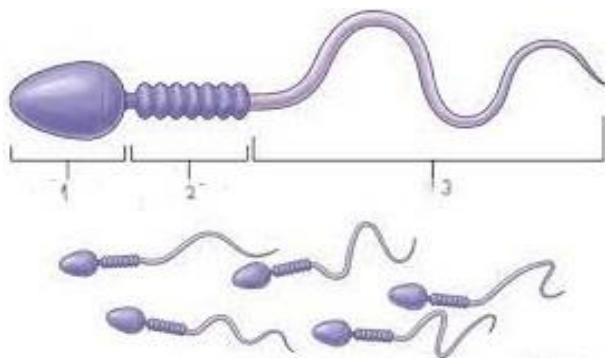
10.1. ცხოველთა სასქესო უჯრედების აგებულებისა და განვითარების თავისებურებები

ცოცხალ სამყაროში გამრავლების ორ სახეს გამოყოფენ - **უსქესოს და სქესობრივს**. უსქესო გამრავლების დროს ახალი თაობა დასაბამს იღებს მხოლოდ დედა ორგანიზმის უჯრედის ან ქსოვილისაგან (სხეულის მარტივი გაყოფით, სპორებით, ვეგეტატიური გამრავლების გზით). უსქესო გამრავლების ციტოლოგიურ საფუძველს მიტოზური ან ამიტოზური გაყოფა წარმოადგენს (რაც განხილული იქნა ზემოთ). რაც შეეხება სქესობრივ გამრავლებას, ამ დროს თაობის წარმოქმნაში ერთ-დროულად მონაწილეობს დედისეული და მამისეული სასქესო უჯრედები - კვერცხუჯრედი და სპერმატოზოიდი. მათ **გამეტებს** (ბერძნ. gametes-ქმარი; gamete-ცოლი) უწოდებენ. როგორც აღნიშნული იყო, სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბებას საფუძვლად უდევს უჯრედის დაყოფის სპეციფიკური სახე - მეიოზი.

სასქესო უჯრედები განსხვავდება სომატური უჯრედებისაგან, არა მარტო ფუნქციით, არამედ აგებულებითა და მემკვიდრული მასალის შემცველობით. სასქესო უჯრედების აგებულება სრულად შეესაბამება მათ მიერ შესასრულებელ ფუნქციას.

კვერცხუჯრედი და სპერმატოზოიდი სპეციალურად დიფერენცირებული უჯრედებია. სასქესო უჯრედები ვითარდება სასქესო ჯირკვლებში (სათესლეები - მამრში და საკვერცხეები - მდედრში) და სპეციალიზაციამდე ბევრ რთულ გარდაქმნას განიცდის. ისინი არსებითად განსხვავდება ერთმანეთისაგან და სხეულის ამგები - სომატური უჯრედებისაგან.

სპერმატოზოიდი (sperma-თესლი, zoo - ცხოველი, eidos-მსგავსი) თავისებურად შეცვლილი, ძალიან პატარა და მოძრავი უჯრედია (სურ.145). იგი აღმოაჩინა გამმა, 1677 წელს.



სურ. 145. სპერმატოზოიდის აგებულება. 1. თავი; 2. ყელი; 3. კუდი.

სხვა უჯრედების მსგავსად, სპერმატოზოიდი შეიცავს ბირთვსა და ციტოპლაზმას მისთვის დამახასიათებელი ორგანოიდებით. ციტოპლაზმის სპეციალური დიფერენცირება განაპირობებს მისი მოძრაობის უნარს. ცხოველთა სხვადასხვა სახეობას სპერმატოზოიდის გარკვეული ფორმა აქვს, თუმცა, ყველაზე ხშირია შოლტისებური ფორმა. კიბოსნაირებს, ბევრ მრგვალ ჭიას, ტკიპებს და ზოგიერთ სხვა ცხოველს გააჩნია ბუმტისებური, სპირალური ან სხვა ფორმის უკუდო სპერმატოზოიდები. სპერმატოზოიდის სიგრძე სხვადასხვაა და არ არის დამოკიდებული ცხოველის განვითარების დონესა და სხეულის ზომაზე. მაგალითად, ზღვის გოჭის სპერმატოზოიდის სიგრძე 100 მმკ-ია, ხარის-65 მმკ, ბელურის-200 მმკ, ნიანგისა - 20 მმკ. ადამიანის სპერმატოზოიდის სიგრძე 53 მმკ - ია.

სასქესო სადინარებში გავლისას სპერმატოზოიდები ხვდე-

ბა სითხეში, რომელსაც დამატებითი ჯირკვლები გამოყოფს. სპერმატოზოიდებთან ერთად ამ სითხეს *სპერმა* ეწოდება. გარდა ამისა, სპერმა შეიცავს ლეიკოციტებს და მცირე რაოდენობით ეპითელიურ უჯრედებს, რომლებიც სასქესო გზების კედლებიდან ჩამოიფცქვნება. სპერმა დიდი რაოდენობით შეიცავს სპერმატოზოიდებს. ადამიანის 1 სმ³ სპერმა დაახლოებით, 60 მლნ სპერმატოზოიდს შეიცავს. მიუხედავად ფორმის მრავალგვარობისა, ყველა სპერმატოზოიდში არჩევენ თავს, ყელს, კუდს.

თავი სპერმატოზოიდის წინა ნაწილია. იგი ყოველთვის უფრო მსხვილია და შეიცავს ციტოპლაზმის თხელი შრით გარშემორტყმულ ბირთვს. მომწიფებული სპერმატოზოიდის ბირთვი კრისტალისებური და კომპაქტურია, რის გამოც ადვილად იღებება ბირთვის ფუძე საღებავებით. თავში ბირთვის წინ *აკროსომა* მდებარეობს (akros-ზედა, ნაპირი; soma - სხეული), რომელიც სპერმატოზოიდის თავის წინა ნაწილს ქმნის. იგი პატარა მკვრივი გრანულაა და მოთავსებულია ვაკუოლში. შეიცავს ენზიმებს, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს განაყოფიერების დროს მიმდინარე ფიზიკო-ქიმიურ რეაქციებში. აკროსომა და ბირთვის წინა ნაწილი დაფარულია თხელი მემბრანით - ქუდაკით (ჩაჩით). ძუძუმწოვართა სპერმატოზოიდში იგი ერთიანი წარმონაქმნია. აკროსომა შეიცავს ჰიდროლიზურ ფერმენტებს, რომელთა საშუალებითაც სპერმატოზოიდი აღწევს კვერცხუჯრედის გარეთა გარსში. როდესაც სპერმატოზოიდი შეეხება კვერცხუჯრედს, იწყება ე.წ. „აკროსომული რეაქციები“, რომლის დროსაც შიგთავსი ეგზოციტოზის გზით გარეთ გამოთავისუფლდება.

ყელი მცირე მონაკვეთია, რომელიც სპერმატოზოიდის თავს აკავშირებს კუდთან. იგი შეიცავს ორ ცენტრიოლს. სპერ-

მატოზოიდის ბირთვთან ახლოს მდებარე ცენტრიოლს *პროქსიმალურს* უწოდებენ, ხოლო ბირთვისგან მოშორებულს - *დისტალურს*.

კუდის მთავარი სტრუქტურული ელემენტია ღერძული ძაფი (აქსონემა), რომელიც იწყება სპერმატოზოიდის შუა ნაწილში მოთავსებული ბაზალური სხეულიდან და მთელ კუდს გასდევს. იგი შედგება სამი ნაწილისაგან: შუა, მთავარი და ბოლო ძაფისაგან. შუა ნაწილი შეიცავს ფიბრილების კონას, რაც ქმნის ღერძით ძაფს (ღერძითი კონა). ელექტრონული მიკროსკოპით დადგენილია, რომ ეს კონა წამწამების ფიბრილური სტრუქტურის მსგავსია და შედგება 9 წყვილი პერიფერიული და ორი ცენტრალური ფიბრილისაგან. შუა ნაწილში ღერძითი ფიბრილების კონა გარშემორტყმულია ციტოპლაზმით, რომელშიც ღერძითი ძაფის ირგვლივ სპირალურადაა განლაგებული მიტოქონდრიები, რის გამოც სპერმატოზოიდის მეტაბოლური და ენერგეტიკული აქტივობა ამ უბანთანაა დაკავშირებული. კუდის მთავარი ნაწილი შეიცავს იმავე ღერძითი ფიბრილების კონას, რომელიც გარშემორტყმულია ციტოპლაზმური ბოჭკოვანი მემბრანით. ბოლო ძაფი შედგება ძალიან წვრილი, პლაზმური მემბრანით დაფარული ღერძითი კონისაგან.

ღერძითი კონა, რომელიც კუდის ყველა ნაწილში გაივლის, წარმოადგენს მის კუმშვად ელემენტს. ჩვეულებრივ, კუდი ძლიერ წაგრძელებულია და სიგრძით თავს ბევრად აღემატება.

სპერმატოზოიდის ერთ-ერთი ძირითადი თვისება მოძრაობის უნარია, რაშიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს კუდის მთავარი ნაწილი. სპერმატოზოიდების წინსვლითი მოძრაობა გარეგანი განაყოფიერებისას სპირალისებურად ხდება, შინაგანი განაყოფიერებისას კი - სწორხაზოვნად. მათი მოძრაობის სიჩქა-

რე მაღალია, თუმცა, სხვადასხვა ცხოველში - განსხვავებული. ძუძუმწოვრებში სპერმატოზოიდებს ახასიათებს უარყოფითი რეოტაქსისი, ე.ი. მოძრაობა საშვილოსნოსკენ ლორწოს ნაკადის საწინააღმდეგოდ, კვერცხუჯრედის მიმართულებით (ქემოტაქსისი დადგენილია მხოლოდ მცენარეებში). სპერმატოზოიდების მოძრაობა დიდი რაოდენობით ენერგიის ხარჯვას მოითხოვს, რომელიც მის უჯრედში არსებულ მიტოქონდრიებში გამომუშავდება. სპერმატოზოიდების უძრაობა ყოველთვის არ არის მისი სიცოცხლისუნარიანობის დაკარგვის მაჩვენებელი. მამრობით სასქესო ჯირკვლებში დიდი რაოდენობით სპერმატოზოიდის დაგროვებისა და ჟანგბადის ნაკლებობის შედეგად მათში ნივთიერებათა ცვლა იმდენად ფერხდება, რომ ისინი მოძრაობის უნარსაც კი კარგავენ, მაგრამ სიცოცხლისუნარიანობას კი ინარჩუნებენ. მამრობითი სასქესო გზების დამატებითი ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი სპერმით განზავებისას მათში ნივთიერებათა ცვლა უმჯობესდება და ისინი ისევ იწყებენ აქტიურ მოძრაობას. სპერმატოზოიდები მგრძნობიარეა გარემოს რეაქციისა და ტემპერატურის მიმართ. ყველაზე ხელსაყრელია ნეიტრალური არე და 30-36°C ტემპერატურა (თბილისისხლიანებში).

შესაძლებელია სპერმატოზოიდის შენახვა ორგანიზმის გარეთ და ასე მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობის რეგულირება. ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს მეცხოველეობის პრაქტიკაში, ხელოვნური დათესვლისათვის მოსამზადებლად. ანუ შესაძლებელია სპერმატოზოიდების შენახვა იმაზე მეტხანს, რაც აღემატება მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობას მდედრობით სასქესო გზებში. სხვადასხვა ცხოველში ეს დრო სხვადასხვაა. უმაღლესი ხერხემლიანების სპერმატოზოიდები სიცოცხლის ხანგრძლივობას ინარჩუნებს 22-30 საათის განმავლობაში, ცხვარში - 6

საათს, ბოცვერში - 30 საათს. ქალის საშოში სპერმატოზოიდები აქტივობას 2,5 საათის განმავლობაში ინარჩუნებს, საშვილოსნოში კი - 48 საათის განმავლობაში. დამურებსა და მწერებში ეს დრო გაცილებით ხანგრძლივია. დამურებში კოპულაცია - შემოდგომით, განაყოფიერება კი გაზაფხულზე ხდება. მრავალ მწერს გააჩნია თესლმიმღები, რომელშიც სპერმატოზოიდი შეიძლება ხანგრძლივად ინახებოდეს, მაგალითად, ფუტკრებში - რამდენიმე წლის განმავლობაში.

სპერმატოზოიდების მრავალგვარობა გამოიხატება მათი თავის, კუდის, ყელის ფორმასა და ზომაში, კუდის ციტოპლაზმის თავისებურ დიფერენცირებასა და ბოლოს, მათ საერთო ზომაში.

არაშოლტისებურ სპერმატოზოიდებს ზოგჯერ ვარსკვლავისებური ფორმა აქვს, შუა ნაწილში - თავისებური გამონაზარდებით, ზოგჯერ კი მოკლე წანაზარდებით აღჭურვილი ბუშტისებური ფორმა. თავისებურია ათფეხა კიბოების სპერმატოზოიდები, რომელთაც კუდის ნაწილში განსაკუთრებული კაფსულა გააჩნიათ. წანაზარდების მეშვეობით სპერმიუმი თანდათანობით მიიწევს კვერცხუჯრედისაკენ და ემაგრება მას. ამის შემდეგ კაფსულა, თითქოსდა, ფეთქდება, რაც განაპირობებს სპერმატოზოიდის შეღწევას კვერცხში. მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი სპერმატოზოიდი შოლტისებურისგან მკვეთრად განსხვავდება, მათი ცალკეული ნაწილი სრულად შეესაბამება ერთმანეთს.

კვერცხუჯრედი ანუ კვერცხი სპეციალურად დიფერენცირებული სასქესო უჯრედია. ცხოველთა უმეტესობის კვერცხუჯრედი წარმოადგენს გიგანტურ, სოლიტარულ უჯრედს, რომელიც ემბრიონის საწყისი განვითარებისთვის საჭირო ყველა ნივთიერების მარაგს შეიცავს, სანამ ემბრიონი მიაღწევს იმ

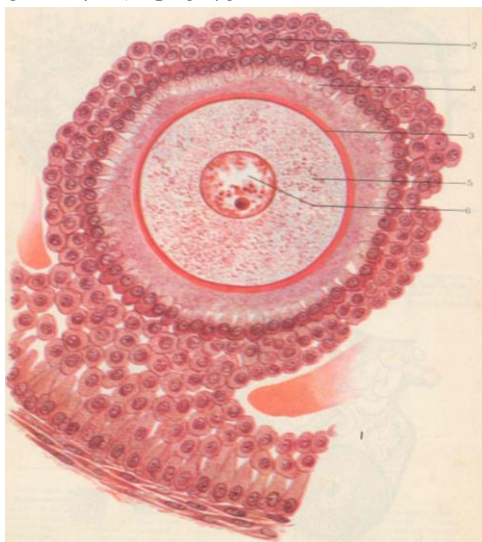
სტადიას, რომლის შემდეგაც ემბრიონს შეეძლება კვების დაწყება. ძუძუმწოვრების ემბრიონი ამ მხრივ გამონაკლისია, მას აქვს ზრდის ადრეული დაწყების უნარი, რადგანაც საკვებ ნივთიერებებს დედის ორგანიზმიდან ჩანასახგარე ორგანოს -პლაცენტის საშუალებით იღებს.

სპერმატოზოიდებისაგან განსხვავებით, კვერცხუჯრედის ფორმა ერთგვაროვანია (სურ.146). ცხოველთა უმრავლესობაში იგი მრგვალია, იშვიათად - ოვალური ან წაგრძელებული (მრავალი მწერის), დიდი რაოდენობით შეიცავს ციტოპლაზმას. ბირთვი, ჩვეულებრივ, იმეორებს კვერცხუჯრედის ფორმას. ციტოპლაზმაში უჯრედისთვის დამახასიათებელი ყველა ორგანოილია. გარდა ამისა, იგი შეიცავს ცილოვან ჩანართს - ყვითრს.

ჩვეულებრივ, ყვითრი სპეციალური სტრუქტურების სახით ინახება და მათ ყვითრის გრანულები ეწოდება. ზოგიერთი სახეობის ცხოველის კვერცხუჯრედში არსებული ყვითრის გრანულები მემბრანითაა შემოსაზღვრული, თუმცა, შეიძლება სხვა შემთხვევებში ასეთი მემბრანები არ შეგვხვდეს.

ყვითრის რაოდენობა სხვადასხვა ცხოველის კვერცხუჯრედში სხვადასხვაა. იმ დიდი ცხოველების კვერცხუჯრედებში, რომლებიც დედის ორგანიზმის გარეთ ვითარდება, ყვითრის შემცველობა უჯრედის მოცულობის 95%-ზე მეტია. ძუძუმწოვრების კვერცხში კი ყვითრის შემცველობა უმნიშვნელოა ან საერთოდ არ არის. სხვადასხვაგვარია მათი განაწილებაც ციტოპლაზმაში. არსებობს უყვითრო კვერცხებიც. ყვითრის რაოდენობისა და ციტოპლაზმაში მისი განაწილების მიხედვით არჩევენ: 1. *ალეგიტურ* ანუ უყვითრო (ლათ.*a*-უარყოფა; *lecitos*, ბერძნ.*lekitos* - ყვითრი) კვერცხს; 2. *ჰომოლეგიტურ* ან *იზოლეგიტურს* - ყვითრით ღარიბი კვერცხი, რომელ-

შიც ყვითრი თანაბრადაა განაწილებული ციტოპლაზმაში; 3. ტელოლეციტური - ყვითრი ციტოპლაზმაში საშუალო რაოდენობითაა (მათ ოლიგოლეციტურსაც უწოდებენ - ახასიათებს ამფიბიებს) ან დიდი რაოდენობითაა (ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში) და პოლარულად მდებარეობს; 4. ცენტროლეციტური - ყვითრი ცენტრშია მოთავსებული (მწერებში). ციტოპლაზმისა და ყვითრის შემცველობის გამო ისინი მოკლებულია მოძრაობის უნარს. მოძრაობის უნარი გააჩნიათ მხოლოდ ნაწლავლრუიანებსა და ღრუბელებს.



სურ. 146. ძუძუმწოვრების საკვერცხის განივი განაკვეთი. 1. კვერცხმტარი ბორცვი კვერცხუჯრედით (ოოციტით); 2. კვერცხუჯრედის ირგვლივი ფოლიკულური ეპითელის უჯრედები; 3. მზრწყინავი უჯრედები; 4. სხივური თაიგული; 5. ციტოპლაზმა ყვითრის მარცვლებით; 6. ბირთვი ბირთვაკით.

კვერცხუჯრედში ყვითრის დიდი რაოდენობა მის პოლარობას განაპირობებს. პოლარობა შეიძლება განისაზღვრებოდეს

ყვითრის სიმძიმით, მიმმართველი ანუ პოლარული სხეულაკების წარმოქმნის ადგილით, მიკროპილეს მდებარეობით, სპერმატოზოიდების შესასვლელი ადგილით (როცა მიკროპილე არ არის) და ა.შ. პოლარობა მკვეთრადაა გამოხატული ბევრ სახეობაში (მაგ., ამფიბიებში), რომელთაც პიგმენტებული კვერცხუჯრედები ახასიათებს. მათში ყვითრის ძირითადი ნაწილი თავმოყრილია ქვედა ნაწილში. ეს ნაწილი ღია ფერისაა. ზედა პიგმენტებული ნაწილი კი მუქია. ყვითრით მდიდარ ქვედა ნაწილს *ვეგეტატიურს* უწოდებენ, ყვითრით ღარიბ ზედა ნაწილს კი - *ანიმალურს*. ანიმალური და ვეგეტატიური პოლუსების შემაერთებელ წარმოსახვით ღერძს *კვერცხის ღერძს* უწოდებენ.

კვერცხუჯრედისათვის დამახასიათებელი თავისებურებაა კვერცხის სპეციალური გარსების არსებობა. ისინი წარმოადგენს ექსტრაცელულარული მატრიქსის სპეციალიზებულ ფორმას, რომელიც, ძირითადად, გლიკოპროტეინის მოლეკულებისაგან შედგება, ამ უკანასკნელის ნაწილი თვითონ კვერცხუჯრედის მიერ წარმოიქმნება. კვერცხუჯრედის გარსების წარმოქმნა გარემო პირობებთან შესაბამის შეგუებულობაზე მიუთითებს. გამოყოფენ პირველად, მეორეულ და მესამეულ გარსებს. პირველადი გარსი წარმოიქმნება თვით კვერცხუჯრედის მიერ და წარმოადგენს მის გამკვრივებულ ზედაპირულ შრეს. პირველადს, ჩვეულებრივ, ყვითრის გარსს (ყვითროვანი შრე) უწოდებენ. იგი ორგანიზმში წარმოიქმნება განაყოფიერებამდე. ყვითრის გარსი სამშრიანია.

ბუმბუმწოვრების შემთხვევაში ამ გარსს *მზონავ გარსს* (zona pellucida) უწოდებენ. აღნიშნული გარსი კვერცხუჯრედს იცავს მექანიკური დაზიანებისგან, ასევე, უმრავლეს შემთხვევაში იგი სპერმატოზოიდებისათვის ქმნის სახეობა-სპეციფი-

კურ ბარიერს. აღნიშნული ბარიერი უზრუნველყოფს იმას, რომ მასში მხოლოდ იგივე ან ახლომონათესავე სახეობის სპერმატოზოიდი აღწევს. უნდა აღინიშნოს, რომ მზინავი გარსი შენარჩუნებულია განაყოფიერების შემდეგ, იმპლანტაციამდე და ის ახდენს ექტოპიური (საშვილოსნოსგარე) ორსულობის პრევენციას. მეორეული გარსები ვითარდება კვერცხის მკვეზავი უჯრედების ხარჯზე. ამის მაგალითია მწერების კვერცხის მკვერივი გარსი, რომელიც გაჟღენთილია ქიტინის მსგავსი ნივთიერებით.

მესამეული გარსები წარმოიქმნება კვერცხსავალში კვერცხის გავლისას. ისინი სასქესო გზების ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი პროდუქტებია. ასეთია ფრინველების კვერცხის ცილა, ნაჭუჭქვეშა გარსი და ნაჭუჭი, ამფიბიების ლაზისებური გარსი.

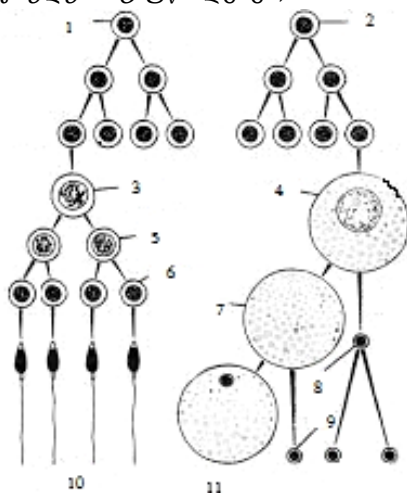
მრავალი კვერცხუჯრედი შეიცავს სპეციალურ სეკრეტორულ ვეზიკულებს, რომლებიც თანაბრადაა განაწილებული კვერცხუჯრედში. როდესაც სპერმატოზოიდის მიერ კვერცხუჯრედის აქტივაცია ხდება, ეს კორტიკულური გრანულები საკუთარ შიგთავსს გამოათავისუფლებს ეგზოციტოზის გზით, რაც კვერცხუჯრედის გარსს ცვლის ისე, რომ მოახდინოს პოლისპერმიის პრევენცია.

კვერცხი მგრძნობიარეა გარემო ფაქტორების მიმართ, როგორიცაა: ტემპერატურული რყევა, ქიმიური შედგენილობის ცვლილება, რენტგენის და ულტრაიისფერი სხივების გავლენა და სხვა (ამასთან, რაც უფრო ახალგაზრდაა სასქესო უჯრედები, მით უფრო მგრძნობიარეა ისინი, მაგალითად, დასხივების მიმართ).

გამეტოგენები ცხოველებში. სასქესო უჯრედების ჩამოყა-

ლიბება სასქესო ჯირკვლებში ხდება. სასქესო გამეტების ჩამოყალიბების პროცესს **გამეტოგენეზი** (გამეტა - სასქესო უჯრედი, გენეზის - წარმოშობა) ეწოდება, მამრობითი გამეტების ანუ სპერმატოზოიდის ჩამოყალიბებას - **სპერმატოგენეზი**, კვერცხუჯრედისას - **ოოგენეზი** (სურ.147) ეწოდება. სპერმატოგენეზის დროს სასქესო უჯრედები გაივლიან 4 ფაზას: გამრავლების, ზრდის, მომწიფებისა და ფორმირების.

მამრობით სასქესო ჯირკვლებში (სათესლე) გამოცალკევდება I რიგის გონიალური უჯრედები (მათ ხშირად, *პრიმორდიულ სასქესო უჯრედებსაც* უწოდებენ).



სურ. 147. გამეტოგენეზის სქემა. 1 - სპერმატოგონია; 2 - ოოგონია; 3 - I რიგის სპერმატოციტი; 4 - I რიგის ოოციტი; 5 - II რიგის სპერმატოციტი; 6 - სპერმატიდა; 7 - II რიგის ოოციტი; 8 - I რიგის პოლარული სხეულაკი; 9 - II რიგის ოოციტი; 10 - სპერმატოზოიდები; 11 - კვერცხუჯრედი.

ყველა ხერხემლიანი ორგანიზმის ემბრიონში განვითარების ადრეულ ეტაპზე ცალკე გამოიყოფა განსაკუთრებული ტიპის უჯრედები, როგორც გამეტების წინამორბედები. მათი

პირველადი დასახლება ჩანასახგარე ნაწილში - ყვითრის პარკის ენტოდერმაში ხდება, სადაც ყველაზე ოპტიმალური გარემოა აღნიშნული უჯრედებისთვის. მოგვიანებით ისინი მიგრირებს პირველად არადიფერენცირებულ სასქესო გონადებში, რომლისგანაც შემდგომში სათესლე ვითარდება. ისინი მიტოვურად იყოფა მრავალგზის და გადაიქცევა მეორე რიგის გონიალურ უჯრედებად - **სპერმატოგონიებად**.

სპერმატოგენეზის აღნიშნულ ფაზას **გამრავლების ფაზას** უწოდებენ. **ზრდის ფაზაში** სპერმატოგონიები იზრდება ზომაში და გადაიქცევა **I რიგის სპერმატოციტებად**. **მომწიფების ფაზაში** ადგილი აქვს I და II მეიოზურ დაყოფას. I მეიოზური დაყოფის შედეგად I რიგის სპერმატოციტებისგან ყალიბდება ორი **II რიგის სპერმატოციტი** ქრომოსომთა რედუქციული (განახევრებული) რიცხვით. ამ უკანასკნელთა ეკუაცური დაყოფის (II მეიოზური დაყოფის) შედეგად კი ყალიბდება **4 სპერმატიდა**. სპერმატიდები გაივლის **ფორმირების ფაზას**, რის შედეგადაც მათგან ყალიბდება **სპერმატოზოიდები**.

სპერმატოზოიდების ფორმირების პროცესში - **სპერმიოგენეზში** მნიშვნელოვან ცვლილებებს აქვს ადგილი. ჩვეულებრივი სპერმატიდისაგან ყალიბდება სტრუქტურულად და ფიზიოლოგიურად ძლიერ დიფერენცირებული სასქესო გამეტა - **სპერმატოზოიდი**. სპერმატიდის ბირთვი გადაინაცვლებს იმ ნაწილისკენ, სადაც შემდეგ სპერმატოზოიდის თავი ვითარდება. ბირთვი კარგავს კარიოლიმფას და მკვრივდება. მასში მემკვიდრული მასალა თითქმის ნახევრად კრისტალურ მდგომარეობაში გადადის. ქრომატინის შემადგენლობაში მაქსიმალურად იზრდება პროტამინის ჯგუფის ცილები და ისინი მტკიცე კავშირს ამყარებს დნმ-ას მოლეკულებთან. ამასთანავე, ისინი ძლიერ სპირალიზებულია. ყოველივე ეს ზრდის სპერ-

მატოზოიდის მემკვიდრული მასალის მდგრადობას და იგი ნაკლებად ექვემდებარება გარემო პირობების ზემოქმედებას. სპერმატოზოიდის თავის წინა ნაწილში სპერმატიდის გოლჯის კომპლექსისგან ვითარდება **ფარი** ანუ **აკროსომა**. იგი დაცვით ფუნქციას ასრულებს, რადგანაც სპერმატოზოიდს უხდება კვერცხუჯრედის გარსებში შეღწევა. სპერმატოზოიდის კუდი ყალიბდება უჯრედის ცენტრისგან. ორივე ცენტრიოლი გამოდის ირგვლივ მდებარე შემკვერთვებული სფეროდან და მიემართება უჯრედის იმ ნაწილისკენ, რომელიც ბირთვის პირდაპირ მდებარეობს. ერთი ცენტრიოლი უკავშირდება კუდის ღერძული ძაფების კონას, რომელსაც ტიპური შოლტის აგებულება აქვს. იგი აწესრიგებს სპერმატოზოიდის მოძრაობის უნარს. ბირთვთან უახლოესს **პროქსიმალური** ეწოდება, ბირთვიდან მოშორებით მდებარეს - **დისტალური**. ერთ-ერთი მათგანი ზიგოტის უჯრედის ცენტრის შექმნაში მონაწილეობს. მიტოქონდრიები გადაინაცვლებს ყელის არეში, მისგან ვითარდება სპირალური მარყუჟი. იგი უზრუნველყოფს საჭირო ენერგიის გამომუშავებას.

ოოგენეზიც, ძირითადად, სპერმატოგენეზის მსგავსად მიმდინარეობს. თუმცა, აქ არ არის ფორმირების ფაზა. საკვერცხის სომატური უჯრედები იყოფა მიტოზურად და გონიალურ უჯრედებად - **ოოგონიებად** გარდაიქმნება (*გამრავლების ფაზა*). ისინი გაივლის **ზრდის ფაზას**, შედეგად მათგან **I რიგის ოოციტები** წარმოიქმნება. აქ ორ პერიოდს გამოყოფენ: *მცირე ზრდისა და დიდი ზრდის პერიოდებს*. მცირე ზრდის პერიოდი მსგავსია სპერმატოგენეზის ზრდის პერიოდისა, დიდი ზრდის პერიოდში კი ხდება ყვითლის დაგროვება მარცვლების ან ჩხირების სახით. გარდა ამისა, I რიგის ოოციტის ქრომოსომებზე აღინიშნება „პუფები“, რაც იმაზე მიუთითებს,

რომ აქ ხდება ი-რნმ-ის აქტიური სინთეზი. ინტენსიურად სინთეზდება რ-რნმ-აც და რიბოსომული ცილებიც. ამდენად, ოოციტები ზომაში უფრო მეტად იზრდება. ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულები უკავშირდება ცილის მოლეკულებს და წარმოქმნის *ინფორმოსომებს*, რომლებშიც ხდება ტრანსკრიბირებული ინფორმაციის დროებითი სტაბილიზაცია - შენახვა. ყოველივე ამის გამო ზრდის პერიოდი ოოგენეზში რამდენადმე უფრო ხანგრძლივია, ვიდრე სპერმატოგენეზში. შემდეგ დგება *მომწიფების პერიოდი*. ამ დროს, ისევე, როგორც სპერმატოგენეზის დროს, ადგილი აქვს მეიოზურ დაყოფას. I მეიოზური დაყოფის შედეგად I რიგის ოოციტისგან ყალიბდება ორი ჰაპლოიდური, მაგრამ არატოლფასოვანი უჯრედი. ერთი უფრო მოზრდილი - **II რიგის ოოციტი** და მეორე, მცირე ზომის - I რიგის **პოლარული ანუ I რიგის მიმმართველი სხეულაკი**. *მომწიფების ფაზაში* მეიოზის *მეორე დაყოფის დროს II რიგის ოოციტისგან* ყალიბდება მომწიფებული **კვერცხუჯრედი** და **II რიგის პოლარული სხეულაკი**. I რიგის პოლარული სხეულაკი-საგან კი ორი *მეორე რიგის პოლარული სხეულაკი* წარმოიქმნება. *ასე რომ, ერთი გონიალური უჯრედისაგან ყალიბდება ერთი კვერცხუჯრედი*. ადამიანში დაბადების მომენტისთვის საკვერცხეში რამდენიმე მილიონი ოოციტია, რაც იმას ნიშნავს, რომ ოოგენეზის გარკვეული ეტაპი პრენატალურ (დაბადებამდე) პერიოდში ხდება მდედრ ემბრიონში. ახალდაბადებულ გოგონას საკვერცხეში აქვს გარკვეული რეზერვი პრიმორდიული ფოლიკულების სახით, სადაც მოთავსებულია I რიგის ოოციტები. აღნიშნული რეზერვი სქესობრივი სიმწიფის პერიოდიდან მენოპაუზამდე განსაზღვრავს ოოგენეზის პროცესის მიმდინარეობას. საკვერცხეებში არსებული სასქესო უჯრედები დაბადების შემდეგ აღარ გაივლის გამრავლების ფაზას (ის სრულად

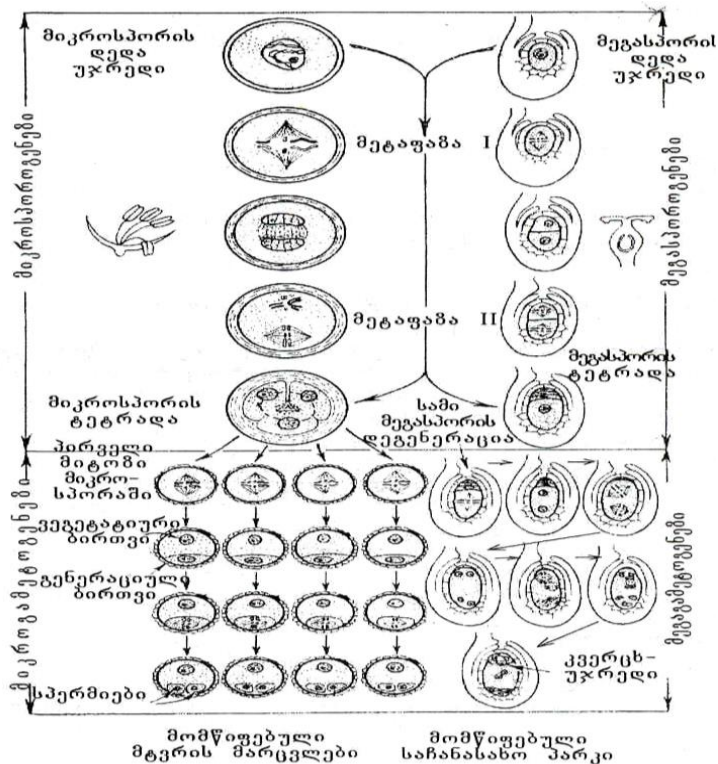
დასრულებულია მუცლადყოფნის პერიოდისთვის). მაგრამ მათი დიდი ნაწილი განიცდის დეგენერაციას და დაახლოებით 400 მათგანი აღწევს განვითარებას კვერცხუჯრედამდე. დაბადების მომენტამდე საკვერცხეში არსებული ყველა ოოციტი გადადის მომწიფების ფაზაში და შედის I მეიოზური გაყოფის პროფაზაში, მაგრამ პროცესი ჩერდება და იბლოკება. I მეიოზური დაყოფის პროფაზაში გაჩერებულია უჯრედები მთელი ბავშვობის პერიოდში და სქესობრივი სიმწიფის პერიოდიდან ეტაპობრივად ხდება დაბლოკილი ოოგენეზის პროცესის გაგრძელება. პრიმორდიულ ფოლიკულებში არსებული ოოციტების ნაწილი, რომლებიც დეგენერაციას არ განიცდის, ათწლეულობის მანძილზე რჩება აღნიშნულ ფაზაში, მანამ, სანამ ოვულაცია კიდევას შესაძლებელი (მენოპაუზამდე). ინდივიდუალური ფოლიკულის მომწიფება ქალის სქესობრივი მომწიფების ასაკიდან იწყება. მეიოზური პროცესის პოსტნატალურ პერიოდში შეჩერდება ოვულაციამდე. ოვულირებული სასქესო უჯრედი II რიგის ოოციტია, რომელსაც არ აქვს დასრულებული II მეიოზური გაყოფა და გაჩერებულია მეტაფაზის სტადიაზე. აქვე შეინიშნება I რიგის მიმართულებითი სხეულაკიც. მეიოზური დაყოფა სრულდება განაყოფიერების პროცესში.

10.2. გამეტების ჩამოყალიბების თავისებურებანი ყვავილოვან მცენარეებში

ყვავილოვან მცენარეებში სასქესო გამეტების ჩამოყალიბება ორ ფაზად მიმდინარეობს. ჯერ ყალიბდება სპორები, რასაც *სპოროგენეზი* ეწოდება და შემდეგ მათგან - გამეტები, ესაა *გამეტოგენეზი*.

მამრობითი სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბება ორ ეტაპად მიმდინარეობს - *მიკროსპოროგენეზითა და მიკროგამეტო-*

გენეზით, მდედრობითი სასქესო უჯრედებისა კი - *მაკრო-* ანუ *მეგასპოროგენეზითა* და *მაკრო-* ანუ *მეგაგამეტოგენეზით* (სურ.148).



სურ. 148. გამეტების ჩამოყალიბების სქემა ყვავილოვან მცენარეებში.

ყვავილოვანი მცენარეების სამტვრე პარკის სუბეპიდერ- მულ შრეში ვითარდება სპეციალური სპოროგენული ქსოვილი - *არქესპორული ქსოვილი*, მისი ზოგიერთი უჯრედი გამოცალ- კევდება, იზრდება ზომაში და გადაიქცევა მტვრის მარცვლის დედა უჯრედად - *მიკროსპოროციტად*. ეს უჯრედები იყოფა მეიოზურად, თითოეულისგან ყალიბდება 4 უჯრედი - *მაკრო-*

სპორის ტეტრადა, რომლებიც ქრომოსომთა ჰაპლოიდურ რიცხვს შეიცავს (ერთლებნიან მცენარეებში მეიოზის დროს ბირთვის ყოველ დაყოფას მოსდევს ციტოკინეზი, ორლებნიანებში კი - უჯრედის ორივე დაყოფა ერთდროულად ხდება მეიოზის დამთავრებისთანავე). ისინი იკეთებს გარსებს - *გეზინას* (გარეთას) და *ინტინას* (შიგნითას), რომლებიც უჯრედს იცავს წყლის დაკარგვისაგან და გადაიქცევა მტვრის მარცვლებად. გარეთა გარსი, როგორც წესი, უხეშია, კუტინიზებული. მისი ზედაპირი გლუვია ან ხორკლიანი.

მტვრის მარცვლის ფორმა შეგუებულია დამტვერვასთან და ემსახურება ბუტკოს დინგზე მტვრის მარცვლის მიმაგრებას. მიკროსპორების წარმოქმნით მთავრდება მიკროსპოროგენეზი და იწყება მიკროგამეტოგენეზი. მიკროსპორის ანუ მტვრის მარცვლის ბირთვი მიტოზურად იყოფა, ჩამოყალიბდება ორი ბირთვი - *ვეგეტაციური* და *გენერაციული*. ვეგეტაციური უჯრედის ბირთვი მეტად აღარ იყოფა. მასში გროვდება სამარაგო საკვები ნივთიერებები, რომლებიც უზრუნველყოფს მტვრის მილის ჩაზრდას ბუტკოს სვეტში. გენერაციული ბირთვის მიტოზური გაყოფით კი ორი სპერმია ყალიბდება (ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვით), ზოგიერთ მცენარეში მტვრის მარცვალში, ზოგში კი - დამტვერვის შემდეგ, სამტვრე მილში. ისინი ნაკლები რაოდენობით შეიცავს ციტოპლაზმას. რიგ ფარულთესლოვნებში მამრობითი გამეტების ფორმირება მთავრდება სამტვრე მილში, ზოგიერთში კი - მტვრის მარცვალში, თუმცა ხშირად, *სპერმიოგენეზი* - მამრობითი გამეტების - სპერმიების ჩამოყალიბება მიმდინარეობს სამტვრე მილში. ამით აიხსნება ის, რომ მომწიფებული მტვრის მარცვლები ფარულთესლოვანთა უმრავლესობაში ორბირთვიანია.

ზოგიერთ მცენარეში (რთულყვავილოვნები, პარკოსნები,

სელისებრნი და სხვა) სპერმიოგენეზი მიმდინარეობს სამტვრეში, ყვავილობის დაწყებამდე. უკანასკნელ შემთხვევაში ყვავილის გაშლის მომენტში მომწიფებულ მტვრის მარცვალში უკვე არის მამრობითი გამეტები - სპერმიები, ე.ი. ეს არის მტვრის წარმოქმნის სამუჯრედიანი ტიპი, რაც უფრო პროგრესულად ითვლება. აქედან გამომდინარე, თვითონ მცენარე, რომელშიც ყალიბდება მიკროსპორები, მიკროსპოროფიტია, ხოლო მტვრის მარცვალი ან სამტვრე მილი, რომელშიც მიკროგამეტები ყალიბდება-*მიკროგამეტოფიტი ანუ მამრობითი გამეტოფიტი*.

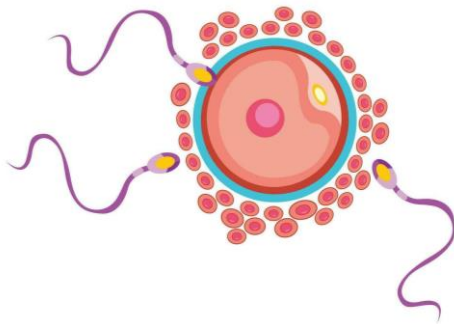
გარკვეული თავისებურებებით ხასიათდება *მაკრო-* ანუ *მეგასპოროგენეზი* და *მაკრო-* ანუ *მეგაგამეტოგენეზი*. ფარულ-თესლოვნებში მდედრობითი გამეტოფიტი არის საჩანასახო პარკი, რომელიც თესლკვირტში ვითარდება. მდედრობით გამეტოგენეზს წინ უსწრებს მეგასპოროგენეზი. ახალგაზრდა ნასკვის სუბეპიდერმულ შრეში გამოცალკევდება არქესპორული უჯრედი (ფარულთესლოვანთა უმრავლესობაში არქესპორიუმი ერთუჯრედიანია, მხოლოდ ზოგიერთ სახეობაშია იგი მრავალუჯრედიანი), იგი იზრდება და მაკროსპორის დედა უჯრედად გადაიქცევა, განიცდის მეიოზურ დაყოფას, რის შედეგადაც მაკროსპორის ტეტრადა წარმოიქმნება, თითოეული-ქრომოსომთა ჰაპლოიდური რიცხვით. არჩევენ მაკროსპოროგენეზის მონო-, დი- და ტეტრასპორულ ტიპებს.

მონოსპორული ტიპის დროს, რაც ყველაზე უფრო მეტადაა გავრცელებული, მეგასპორის ჩამოყალიბებას დასაბამს აძლევს ტეტრადას მხოლოდ ერთი უჯრედი, სხვები კი რედუცირდება. სხვა ტიპების შემთხვევაში ტეტრადას უჯრედთა სხვადასხვა რაოდენობა - ორი ან ოთხი - დასაბამს აძლევს დამოუკიდებელ ჩანასახის პარკებს.

მონოსპორული მაკროსპოროგენეზის დროს ტეტრადული უჯრედის (მაკროსპორის) ბირთვი იყოფა მიტოზურად, წარმოქმნილი ბირთვები გადაინაცვლებს საწინააღმდეგო პოლუსებზე. შემდეგ თითოეული მათგანი კვლავ ზედიზედ ორჯერ იყოფა და წარმოიქმნება რვა ბირთვი (ციტოპლაზმა არ იყოფა). ბირთვები, რომლებიც ქალადის მხარესაა, *ანტიპოდების* სახელწოდებითაა ცნობილი, მიკროპილეს მხარეს კი (სადაც შემდეგ სპერმია შედის), ე.წ. *კვერცხის აპარატი* ვითარდება, რომელთაგან *ერთი კვერცხუჯრედია და ორი - სინერგიდი*. ორი ბირთვი გადაინაცვლებს ცენტრში, შეერთდება და წარმოიქმნება დიპლოიდური *მეორადი* ანუ *პოლარული ბირთვი*. ამის შემდეგ ჩანასახის პარკის ფორმირება სხვადასხვა მცენარეში სხვადასხვაგვარად მიმდინარეობს. მეგასპოროგენეზი იწყება მეგასპორის დედა უჯრედის პოლარული დიფერენცირებით და მისგან განსხვავდება ზრდისა და განვითარების სპეციფიკით. შენიშნულია, რომ ცილებისა და ნუკლეინის მჟავების სინთეზი ინტენსიურად მეგასპორის ზედა ნაწილში მიმდინარეობს. მეგასპორაში ნივთიერებათა ცვლის პოლარული განსხვავების გამო განსხვავებულია ცხოველმყოფელობა მიკროპილარულ და ქალაძალურ ბირთვებში. სინერგიდები განაყოფიერებისას მტკრის მილის კედლის დაშლას ხმარდება, ხოლო ანტიპოდები უზრუნველყოფს თესლკვირტის ქალადის ნაწილიდან ჩანასახის პარკისათვის საკვების მიწოდებას. ამ სახით ჩამოყალიბებულ წარმონაქმნს *ჩანასახის პარკი* ეწოდება. იგი შეესაბამება მაკროსპორას და, რაკი მასში ვითარდება გამეტა - კვერცხუჯრედი, ამდენად, ჩანასახის პარკი *მდედრობით გამეტოფიტს* წარმოადგენს.

10.3. განაყოფიერება

განაყოფიერება ცხოველებში აღმოაჩინა ჰერთვიგმა 1875 წელს, ფოლმა - 1879 წელს. სქესობრივი გამრავლების ციკლში განაყოფიერებას განსაკუთრებული ადგილი უკავია. იგი უზრუნველყოფს ჰაპლოიდური სასქესო გამეტების შერწყმას (სინგამია), რის შედეგადაც ბირთვების გაერთიანების (კარიოგამია) ხარჯზე აღდგება ჩანასახის დიპლოიდური მდგომარეობა (სურ.149). ამით დასაბამი ეძლევა ახალ ჰიბრიდულ ორგანიზმს, რომელშიც მემკვიდრული პოტენციალის ნახევარი დედა ორგანიზმისაა, მეორე ნახევარი კი - მამის (მიტოქონდრიული გენომი კი სრულად დედისეულია).



სურ. 149. განაყოფიერების სქემა.

ჰიბრიდული ბუნება ორგანიზმებს ბევრ ბიოლოგიურ უპირატესობას სძენს, ამასთან, განაყოფიერებას თან ახლავს ძლიერი სტიმულაციური პროცესები, რაც ჩანასახის სწრაფ განვითარებას განაპირობებს. კვერცხუჯრედისა და სპერმატოზოიდის შეხვედრის შესაძლებლობა შემთხვევითი ხასიათისაა, თუმცა, ზოგიერთ ორგანიზმში შენიშნულია ე.წ. *ამორჩევითი* (სელექციური) განაყოფიერების პროცესიც.

ცხოველებში გამოყოფენ *გარეგან* და *შინაგან* განაყოფი-

რებას. გარეგანი განაყოფიერების დროს ცალსქესიანი ორგანიზმები სასქესო პროდუქტებს უშუალოდ გამოყოფს წყალში, სადაც ხდება მათი ურთიერთასიმილაცია (მაგალითად, თევზებში, ამფიბიებში). ევოლუციურად უფრო მაღალი ორგანიზაციის მაჩვენებელია შინაგანი განაყოფიერება, როცა სასქესო უჯრედების შერწყმა მიმდინარეობს მდედრი ორგანიზმის რეპროდუქციულ გზებში (მაგალითად, ფრინველები, ძუძუმწოვრები).

განაყოფიერების პროცესი თავისებურია ყვავილოვან მცენარეებში. აქ ხდება, ე.წ. **ორმაგი განაყოფიერება**. იგი აღმოჩენილი იქნა მ.ნავაშინის მიერ 1898 წელს. ჩანასახის პარკში მტვრის მილით შესული ორი სპერმიდან ერთი უერთდება კვერცხუჯრედს და წარმოიქმნება დიპლოიდური ჩანასახი, ხოლო მეორე სპერმია შეერწყმის მეორად ანუ ცენტრალურ უჯრედს და წარმოიქმნება ტრიპლოიდური უჯრედი, რომლისგანაც შემდეგ ენდოსპერმი ვითარდება. ორლებნიან მცენარეებში ენდოსპერმი ადრევე გამოიყენება ჩანასახის კვებისათვის და სამარაგო საკვები ნივთიერება მეორეული სახით გროვდება ჩანასახის განვითარების პროცესში წარმოქმნილ პირველად ფოთლებში - ლებნებში, ამიტომაც ლებნები ჩანასახის ნაწილია. ენდოსპერმი კი ჩანასახისაგან (ზიგოტისაგან) განცალკევებულად ვითარდება და იგი ჩანასახის შემადგენლობაში არ შედის.

ტიპური სქესობრივი გამრავლება გაბატონებულია ცოცხალ სამყაროში. მაგრამ არსებობს მისი სპეციფიკური გამოვლინებანიც - როცა ჩანასახი ვითარდება განაყოფიერების გარეშე (**აპოგამია** ბერძნ. „აპო“ - გან, გარეშე, შორს; შერწყმის, შერევის გარეშე). ასეთ გამრავლებას **პართენოგენეზურს (ქალწულებრივს)** უწოდებენ. იგი ხშირად მონაწილეობს სქესობრივ გამრავლებასთან ერთად. ზოგ შემთხვევაში სქესობრივი პროცესი აუცილებელია, მაგრამ ჩანასახი ვითარდება დიფერენცირე-

ბული თუ არადიფერენცირებული სასქესო უჯრედებისაგან (*ანდროგენები, გინოგენები*) ან სომატური (ნასკვის ნუცელუსის ან ტაპეტუმის სომატური დიპლოიდური) უჯრედებისაგან (*აპომიქსისი*). ამ უკანასკნელ შემთხვევაში, შეიძლება, მხოლოდ ამ გზით მრავლდებოდეს (*ობლიგატური აპომიქსისი*) ან ზიგოტურ ჩანასახთან ერთად, შესაძლებელია, წარმოიქმნას აპომიქტური თაობაც (*ფაკულტატური აპომიქსისი*),

XX საუკუნის 50-იანი წლებიდან შესაძლებელი გახდა ძუძუმწოვართა კვერცხუჯრედის in vitro განაყოფიერება, რამაც მეცნიერებს ძუძუმწოვართა განაყოფიერების უჯრედული და მოლეკულური მახასიათებლების ანალიზის საშუალება მისცა. in vitro განაყოფიერებული და შემდგომ საშვილოსნოში იმპლანტირებული ზლასტოცისტიდან ნორმალური ინდივიდის განვითარების შესაძლებლობამ მანამდე მრავალი უნაყოფო ქალის პრობლემა გადაჭრა და სადღეისოდ, აღნიშნული დამხმარე რეპროდუქციული საშუალება მიჩნეულია უშვილობის ოქროს სტანდარტად (სურ. 150).



სურ.150. In vitro განაყოფიერების ეტაპები. 1-საკვერცხის სტიმულირება; 2-ფოლიკულის ასპირაცია; 3-სპერმის შეგროვება და მომზადება; 4-განაყოფიერება; 5-ემბრიონის გამოყვანა; 6-ემბრიონის იმპლანტაცია.

რეზიუმე

არსებობს უსქესო და სქესობრივი გამრავლება. უსქესო გამრავლების დროს თაობა დასაბამს იღებს დედა ორგანიზმის უჯრედის ან ქსოვილისაგან. უსქესო გამრავლების ციტოლოგიურ საფუძველს მიტოზური ან ამიტოზური გაყოფა წარმოადგენს. სქესობრივი გამრავლების დროს თაობის წარმოქმნაში მონაწილეობს კვერცხუჯრედი და სპერმატოზოიდი. მათ ჩამოყალიბებას საფუძვლად უდევს უჯრედების მეიოზური გაყოფა. სპერმატოზოიდი შეიცავს ბირთვსა და ციტოპლაზმას მისთვის დამახასიათებელი ორგანოიდებით. სპერმატოზოიდში არჩევენ თავს, ყელს, კუდს. თავი შეიცავს ციტოპლაზმის თხელი შრით გარშემორტყმულ ბირთვს. ბირთვის წინ აკროსომა მდებარეობს, რომელიც შეიცავს ენზიმებს, რომლებიც მნიშვნელოვან როლს ასრულებს განაყოფიერებისას. ყელი სპერმატოზოიდის თავს აკავშირებს კუდთან. იგი შეიცავს ორ ცენტრიოლს - პროქსიმალურს და დისტალურს. კუდი შედგება ღერძული ძაფისაგან, სადაც განირჩევა შუა, მთავარი და ბოლო ძაფი.

კვერცხუჯრედი ძირითადად მრგვალია, რომელიც დიდი რაოდენობით შეიცავს ციტოპლაზმას. იგი შეიცავს ცილოვან ჩანართს - ყვითრს. იმ ცხოველების კვერცხუჯრედებში, რომლებიც დედის ორგანიზმის გარეთ ვითარდება, ყვითრის შემცველობა უჯრედის მოცულობის 95%-ზე მეტია. კვერცხუჯრედს გააჩნია სპეციალური გარსები, რომლებიც, ძირითადად, გლიკოპროტეინის მოლეკულებისაგან შედგება.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რაში მდგომარეობს სქესობრივი გამრავლების არსი?
2. რაში მდგომარეობს სქესობრივი გამრავლების უპირატესობა უსქესოსთან შედარებით? დაასაბუთეთ.
3. რა განსხვავებაა სომატური და სასქესო უჯრედების აგებულებას შორის?
4. რაში მდგომარეობს მსგავსება-განსხვავება ოოგენეზსა და სპერმატოგენეზს შორის?
5. რა თავისებურებები ახასიათებს სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბებას ყვავილოვან მცენარეებში?
6. რაში მდგომარეობს განაყოფიერების ბიოლოგიური მნიშვნელობა?

**თავი 11. ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლა
უჯრედში. ენერგეტიკული ცვლის ეტაპები.
ჟანგვითი ფოსფორილება**

უჯრედში უამრავი სხვადასხვა სახის ბიოქიმიური რეაქცია მიმდინარეობს, რაზეც დამოკიდებულია უჯრედის და, ზოგადად, ორგანიზმის ფუნქციონირება. ეს რეაქციები, ძირითადად, ორ ჯგუფად იყოფა: სინთეზისა და დაშლის რეაქციები. სინთეზის რეაქციების დროს ხდება მარტივ ნივთიერებათაგან უფრო რთული ნივთიერებების სინთეზი. ამ პროცესს **ასიმილაცია** ანუ **ანაბოლიზმი** ეწოდება. იგი **ენდოთერმული** პროცესია და ენერგიის ხარჯვით მიმდინარეობს. დაშლის რეაქციების დროს კი ხდება რთული ორგანული ნივთიერებების დაშლა მარტივ ნივთიერებებად. ამ პროცესს **დისიმილაციას** ანუ **კატაბოლიზმს** უწოდებენ. კატაბოლიზმი **ეგზოთერმული** პროცესია. ამ დროს გამოიყოფა ენერგია. ანაბოლიზმი უჯრედს ამარაგებს საშენი მასალით და იყენებს სასიცოცხლო ფუნქციების განსახორციელებლად. ამიტომ კატაბოლიზმს **ენერგეტიკულ** ცვლასაც უწოდებენ.

ანაბოლიზმისა და კატაბოლიზმის რეაქციების ერთობლიობას **მეტაბოლიზმი** ეწოდება. ანაბოლიზმი და კატაბოლიზმი ურთიერთსაწინააღმდეგო პროცესებია, მაგრამ ისინი დაკავშირებულია ერთმანეთთან და ერთმანეთს განაპირობებს. ენერგეტიკულ და პლასტიკურ ცვლას შორის შუალედურ რგოლს **ატფ** (ადენოზინტრიფოსფორმჟავა) წარმოადგენს. ენერგეტიკული ცვლის დროს გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე სინთეზდება ატფ, რომელიც იხარჯება პლასტიკურ ცვლაზე.

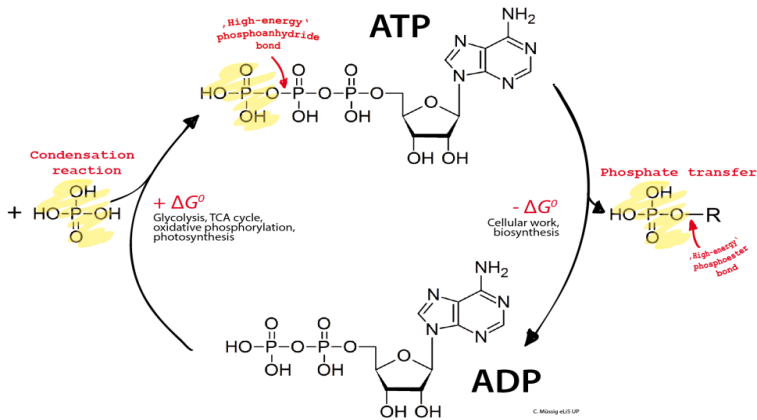
ატფ-ის მოლეკულა შედგება აზოტოვან ფუძე ადენინისა-

გან, ნახშირწყალ რიზოზასა და 3 ფოსფორმჟავას ნაშთისგან. ფოსფორმჟავას ორი ნაშთი მოლეკულაში მაკროერგული ბმებითაა დაკავშირებული. თითოეული ბმა 40 კკ ენერგიას შეიცავს. ბმების გაწყვეტას თან ენერგიის გამოყოფა ახლავს. ატფ ჯერ ადფ-ად (ადენოზინდიფოსფორმჟავად), შემდეგ კი ამფ-ად (ადენოზინმონოფოსფორმჟავად) გარდაიქმნება. გამოთავისუფლებული ენერგია სასიცოცხლო პროცესებს ხმარდება.

კატაბოლიზმის მაგალითებია: სახამებლისა და გლიკოგენის დაშლა გლუკოზად, გლუკოზის დაშლა ნახშირორჟანგად და წყლად, ცილების დაშლა ამინომჟავებად და სხვა. უჯრედის სასიცოცხლო პროცესებისათვის საჭირო ორგანული პოლიმერების - ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების, ნუკლეინის მჟავების სინთეზისათვის აუცილებელი მონომერების ნაწილი უჯრედში სინთეზდება, ნაწილი კი გარემოდან საკვების მიღების გზით შეიწოვება. არსებობს, მაგალითად, ე.წ. შეუცვლელი ამინომჟავები, რომლებიც ადამიანის ორგანიზმში ვერ წარმოიქმნება და იგი საკვებთან ერთად უნდა მიიღოს მან. ასეთებია: ვალინი, ლეიცინი, იზოლეიცინი, მეთიონინი, ტრეონინი, ფენილალანინი. ანაბოლიზმის მაგალითია ფოტოსინთეზის პროცესში გლუკოზის, შემდეგ კი გლუკოზიდან სახამებლის პოლიმერის წარმოქმნა. ანაბოლიზმის პროცესში ცხოველურ უჯრედში გლუკოზისგან ცხოველური სახამებელი - გლიკოგენი წარმოიქმნება, ამინომჟავებისგან - ცილები, ნუკლეოტიდებისაგან კი - ნუკლეინის მჟავები. ყველა აღნიშნულ პროცესში იხარჯება ატფ-ის ენერგია, ამიტომაც, უჯრედს მუდმივად უნდა ჰქონდეს ატფ-ის გარკვეული მარაგი. ამისათვის კი აუცილებელია ადფ-დან ატფ-ის აღდგენა, რისთვისაც ადფ-ს უნდა მიუერთდეს ფოსფორმჟავას ნაშთი (სურ.151).

უჯრედი ენერგიის მისაღებად იყენებს ორგანულ ნივთიე-

რებებს. ენერგიის ძირითადი წყაროა ნახშირწყლები. გარდა ამისა, უჯრედი იყენებს ცხიმების ენერგიასაც.



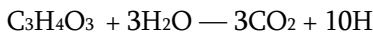
სურ. 151. ატფ-ის წარმოქმნისა და ადფ-ად გარდაქმნის სქემა.

ენერგიის მისაღებად ცილების დაშლა კი უჯრედისთვის არის უკიდურესი ზომა, რასაც იგი მიმართავს უჯრედში ნახშირწყლის დეფიციტის შემთხვევაში ანუ ორგანიზმის დაავადებისას ან, როცა იგი არ იღებს ნახშირწყლის შემცველ პროდუქტს.

ენერგეტიკული ცვლა ორგანიზმში სამ ეტაპად მიმდინარეობს.

I - მოსაზრადებელი ეტაპი. ამ ეტაპზე ხდება მაღალმოლეკულური ორგანული ნივთიერებების დაშლა შედარებით დაბალმოლეკულურ ნივთიერებებად. მაგალითად, სახამებელი და გლიკოგენი იშლება გლუკოზად, ცილები - ამინომჟავებად, ცხიმები - გლიცერინად და ცხიმოვან მჟავებად, ნუკლეინის მჟავები - ნუკლეოტიდებად. ეს პროცესები ორგანიზმში საჭმლის მომნელებელ ორგანოებში ხდება, უჯრედის დონეზე კი იგი ლიზოსომებში მიმდინარეობს. ამ ეტაპზე გამოთავისუფლებული

Н. ნახშირორჟანგი გამოიდევენება უჯრედიდან.



რძემჟავა

წყალბადის ატომი ფერმენტის მეშვეობით გასცემს ელექტრონს და გადაიქცევა წყალბადის იონად: $\text{H}^0 - e = \text{H}^+$

წყალბადის იონებს იერთებს წყალბადიონების სპეციალური გადამტანები, ელექტრონები კი ჩაერთვება ელექტრონების გადამტან ჯაჭვში. H^+ გროვდება ატფ-სინთეტაზას სიახლოვეს, კრისტების მემბრანის ერთ მხარეს. ქლოროპლასტების მსგავსად, აქაც H^+ -ის ტრანსპორტირებაზე ელექტრონების გადამტან ჯაჭვში ელექტრონების გადაადგილების შედეგად გამოთავისუფლებული ენერგია იხარჯება.

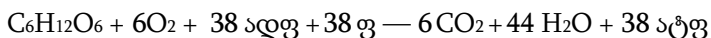
ამგვარად, მემბრანის ერთ მხარეს იქმნება წყალბადის იონების მაღალი კონცენტრაცია და დაიწყება H^+ -ის დიფუზია მემბრანის მეორე მხარეს. ატფ-სინთეტაზას მოლეკულა გამოიყენება H^+ -ის გაადვილებული დიფუზიისათვის. H^+ -ის დიფუზიას თან ახლავს ენერგიის გამოყოფა. ეს ენერგია გამოიყენება ადფ-დან ატფ-ის აღსადგენად. ორი მოლეკულა პიროწყურძნის მჟავას აერობული დაჟანგვის შედეგად სინთეზდება 36 მოლეკულა ატფ. ენერგიის 55% აკუმულირდება ატფ-ში, 45% კი იფანტება სითბოს სახით.

უჯრედში შესვლისას ჟანგბადი ტრანსპორტირდება მიტოქონდრიებში. ჟანგბადი შეიერთებს წყალბადის მიერ გაცემულ ელექტრონებს და ჟანგბადის უარყოფითად დამუხტულ იონად გადაიქცევა. როცა წყალბადის იონი გაივლის ატფ-სინთეტაზას, შეუერთდება ჟანგბადის იონს და წარმოიქმნება წყალი.

ჟანგბადთან ელექტრონების მიერთება ელექტრონებისგან ათავისუფლებს ელექტრონების გადამტან ჯაჭვს. ამგვარად,

ჯაჭვი თავისუფლდება წყალბადის ატომიდან ახალი ელექტრონების მისაღებად, რაც ხელს უწყობს წყალბადის იონების წარმოქმნის პროცესის უწყვეტობას.

გლიკოლიზისა და აერობული სუნთქვის პროცესების შემჯამებელი სქემა:



ვინაიდან მიტოქონდრიებში ორგანული ნივთიერების დაჟანგვის პარალელურად ხდება ადგ-ის (შესაძლოა, ჯერ ამფ-ისაც) დაფოსფორილება და ატფ-ის წარმოქმნა, ამიტომაც, ამ პროცესს *ჟანგვით ფოსფორილებას* უწოდებენ.

ჟანგბადიანი დაშლის პროცესს, ხშირად, წვას ადარებენ ხოლმე, რადგან ორივე პროცესში ერთვება გარკვეული ორგანული ნივთიერება, რომელიც იჟანგება ჟანგბადით, საბოლოოდ კი ნახშირორჟანგი და წყალი წარმოიქმნება. ორივე შემთხვევაში გამოიყოფა ენერგია.

აერობული სუნთქვის დროს გამოყოფილი ენერგია ხმარდება უჯრედის ტემპერატურის შენარჩუნებას - ორგანიზმის გათბობას. ენერგიის დიდი ნაწილი ატფ-ში გროვდება, ნაწილი კი გარემოში გამოიყოფა. წვის დროს გამოყოფილი ენერგია კი სითბოს სახით იფანტება. თუმცა, ადამიანს შეუძლია ამ ენერგიის გამოყენება (მაგალითად, შეშის, ნახშირის, აირების წვის ენერგია გამოიყენება ძრავების ასამუშავებლად ან გასათბობად). გარდა ამისა, სუნთქვა დაბალ ტემპერატურაზე მიმდინარეობს, რადგანაც იგი ფერმენტული პროცესია. წვა კი მაღალ ტემპერატურაზე ხდება, ამიტომ ეს პროცესი გარედან საჭიროებს ენერგიის მიწოდებას.

რეზიუმე

უჯრედული მეტაბოლიზმი სინთეზისა და დაშლის რეაქციების ერთობლიობაა. სინთეზის რეაქციებისას (ასიმილაცია, ანაბოლიზმი, პლასტიკური ცვლა) მარტივიდან რთული ნივთიერებები წარმოიქმნება. იგი ენდოთერმული პროცესია. დაშლის რეაქციების (დისიმილაციას, კატაბოლიზმი, ენერგეტიკული ცვლა) დროს რთული ორგანული ნივთიერებები იშლება მარტივ ნივთიერებებად. ის ეგზოთერმული პროცესია. ამ დროს გამოიყოფა ენერგია. ენერგეტიკულ და პლასტიკურ ცვლას შორის შუალედურია ატფ მოლეკულა. ენერგეტიკული ცვლის დროს გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე ხდება ატფ-ის სინთეზი. ატფ ჯერ ადფ-ად, შემდეგ კი ამფ-ად გარდაიქმნება. გამოთავისუფლებული ენერგია კი სასიცოცხლო პროცესებს ხმარდება.

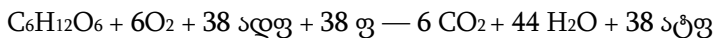
ენერგეტიკული ცვლა ორგანიზმში სამეტაპიანია: მოსამზადებელ ეტაპზე მაღალმოლეკულური ორგანული ნივთიერებები იშლება დაბალმოლეკულურ ნივთიერებებად. ეს პროცესები საჭმლის მომნელებელ ორგანოებში მიმდინარეობს.

უქანგზადო ეტაპი - გლიკოლიზის პროცესი ციტოპლაზმაში მიმდინარეობს და რთული, მრავალსაფეხურიანი პროცესია. ერთი მოლეკულა გლუკოზის ანაერობული დაჟანგვისას ორი მოლეკულა პიროყურძნის მჟავა წარმოიქმნება. გამოთავისუფლებული ენერგიის 40% ხმარდება ორი მოლეკულა ატფ-ის სინთეზს, დანარჩენი ენერგია კი სითბოს სახით იფანტება.

უქანგზადიანი ეტაპი - გლიკოლიზის საბოლოო პროდუქტი - პიროყურძნის მჟავა გადადის მიტოქონდრიაში, სადაც ორგანული ნივთიერების დაჟანგვის პარალელურად დაფოსფორილდება ადფ და წარმოიქმნება ატფ.

გლიკოლიზისა და აერობული სუნთქვის პროცესების

შემაჯამებელი სქემა:

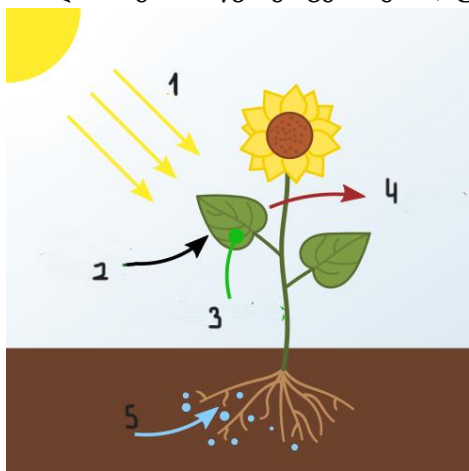


შეამოწმე შენი ცოდნა

1. განმარტე ასიმილაცია და დისიმილაცია. როგორია ისინი ენერგეტიკული თვალსაზრისით?
2. დაასახელე ანაბოლიზმისა და კატაბოლიზმის მაგალითები. შეადარე ისინი ერთმანეთს.
3. აღწერე ენერგეტიკული ცვლის I ეტაპი.
4. აღწერე ენერგეტიკული ცვლის II ეტაპი.
5. აღწერე ენერგეტიკული ცვლის III ეტაპი.
6. რა პროცესია ჟანგვითი ფოსფორილება? სად მიმდინარეობს ის?
7. შეადარე ერთმანეთს სუნთქვა და წვა.

**თავი 12. ენერგიისა და ნივთიერებათა ცვლის
თავისებურებანი მცენარეულ უჯრედში-
ფოტოსინთეზი. ავტოტროფები და ჰეტეროტროფები**

პლასტიკური ცვლა ანუ ანაბოლიზმი განსხვავებულად მიმდინარეობს მცენარეებსა და ცხოველებში. ჰეტეროტროფული ორგანიზმები, მათ შორის ცხოველები, ანაბოლიზმისთვის საჭირო მარტივ ორგანულ ნივთიერებებს გარემოდან იღებს საკვები ნივთიერებების სახით. ავტოტროფები კი გარემოდან მიღებული არაორგანული ნივთიერებებიდან თვითონ წარმოქმნის მარტივ და რთულ ორგანულ ნივთიერებებს. მცენარეებისთვის დამახასიათებელია ანაბოლიზმის განსაკუთრებული სახე - **ფოტოსინთეზი**. ფოტოსინთეზს უწოდებენ პროცესს, რომლის დროსაც მზის ენერგიის ხარჯზე მიმდინარეობს არაორგანულ ნივთიერებათაგან ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზი. ეს პროცესი მიმდინარეობს მწვანე მცენარეში (სურ.152).



სურ.152.ფოტოსინთეზის სქემა. 1. მზის სხივი; 2.ნახშირორჟანგი;
3. ნახშირწყალი (გლუკოზა); 4. ჟანგბადი; 5. წყალი.

ფოტოსინთეზის პროცესში გამოყოფენ ორ ფაზას: *სინათლის* და *სიბნელის*. **სინათლის ფაზა** მხოლოდ სინათლეზე მიმდინარეობს. ქლოროპლასტის შემადგენლობაში არსებული **ქლოროფილის** მოლეკულა შთანთქავს მზის ენერგიას. უჯრედში დიფუზიით შესული წყალი იშლება (ფოტოლიზი), წარმოიქმნება **მოლეკულური ჟანგბადი** და წყალბადის იონები, რომლებიც **წყალბადის ატომებად** გარდაიქმნება. თილაკოიდის მემბრანაში სპეციალური ფერმენტების მოქმედებით მზის სინათლის ენერგია ქიმიურ ენერგიად გარდაიქმნება - სინთეზდება **ატფ**.

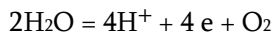
ფოტოსინთეზის სიბნელის ფაზის წარმართვისთვის სინათლე აუცილებელი არაა. იგი სინათლეზეც ხდება და სიბნელეშიც. **სიბნელის ფაზა ქლოროპლასტის სტრომაში** მიმდინარეობს, სადაც ტრანსპორტირდება სინათლის ფაზის პროდუქტები: H და ატფ. გარემოდან დიფუზიის გზით შესული CO₂-სა და H-გან სინთეზდება გლუკოზა, რაზედაც ატფ-ის ენერგია იხარჯება. ასე რომ, სიბნელის ფაზის პროდუქტია გლუკოზა.

ფოტოსინთეზის სქემა მარტივად შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვადგინოთ:



განვიხილოთ ფოტოსინთეზის სქემა უფრო დეტალურად. სინათლის ენერგიის კვანტი, ხვდება რა ქლოროფილს, თავის ენერგიას გადასცემს ელექტრონს ქლოროფილში და გადაჰყავს იგი აგზნებულ მდგომარეობაში. ამ ელექტრონს აქვს უნარი, დაუბრუნდეს საწყის მდგომარეობას. ამ დროს ზოგჯერ იგი გამოასხივებს ამ ჭარბი ენერგიის ნაწილს (ამაში მდგომარეობს ლუმინესცენციის არსი), მაგრამ ფოტოსინთეზის დროს ელექტ-

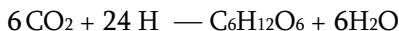
რონის მიერ გამოსხივებული ენერგია გარდაიქმნება ქიმიური კავშირების ენერგიად – მაკროერგული ბმის სახით **ატფ**-ში და **ნადფ**-ში (ნიკოტინამიდადენინდინუკლეოტიდფოსფატი). ფოტოსინთეზა დაკარგულ ელექტრონს აღიდგენს წყლის ხარჯზე:



სინათლის ენერგიის გავლენით წყლის დაშლას **ფოტო-ლიზი** ეწოდება. წყლის დაშლისას წარმოქმნილი წყალბადის იონები H^+ გროვდება თილაკოიდის მემბრანის ერთ მხარეს და ტრანსპორტირდება იმ ადგილას, სადაც ატფ-სინთეტაზაა. ატფ-სინთეტაზა ასრულებს სატრანსპორტო და ფერმენტულ ფუნქციას.

H^+ ტრანსპორტირდება ელექტროქიმიური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ (ხდება აქტიური ტრანსპორტი), რაზედაც იხარჯება ელექტრონების ჯაჭვში ელექტრონების მოძრაობის დროს გამოთავისუფლებული ენერგია. ამგვარად, თილაკოიდის მემბრანის ერთ მხარეს გაიზრდება H^+ -ის კონცენტრაცია. გარკვეული დონის მიღწევის შემდეგ დაიწყება H^+ -ის დიფუზია მემბრანის მეორე მხარეს ატფ-სინთეტაზას მოლეკულის არხის გავლით. H^+ -ის **დიფუზიას** თან **ახლავს ენერგიის გამოყოფა**. ამ ენერგიის ხარჯზე სინთეზდება ატფ.

სინათლის ფაზაში სინთეზებული ატფ-ის ხარჯზე სიბნელის ფაზაში CO_2 -ისა და H -ისაგან წარმოიქმნება გლუკოზა:



ამიტომაც, პირობითად, მზის ენერგიის გამოყენებით მიმდინარე რეაქციებს *სინათლეზე დამოკიდებულს* უწოდებენ, გლუკოზის წარმოქმნის პროცესს კი - *სინათლისგან დამოუკიდებელს*. სინათლეზე დამოკიდებული რეაქციები მიმდინარე-

ობს დღისით, გლუკოზა კი წარმოიქმნება დღისითაც და ღამითაც, განსაკუთრებით ინტენსიურად - ღამით. ფოტოსინთეზის პროცესში წარმოიქმნება, აგრეთვე, ჟანგბადი, რომელიც ატმოსფეროში გამოიყოფა.

ფოთლის მთელ ზედაპირზე CO_2 უჯრედში შედის დიფუზიის გზით (სინათლის სტადიაზე დაშლილი წყლიდან H^+ -ის შემცირების გამო ირღვევა წონასწორობა H^+ და OH^- იონებს შორის. ამიტომაც, OH^- იონები გასცემს ელექტრონებს, გარდაიქმნება ნეიტრალურ ჯგუფებად, რომლებიც ასე ვერ იარსებებს. ისინი დაუკავშირდება ერთმანეთს და საბოლოოდ მიიღება O_2 და H_2O .

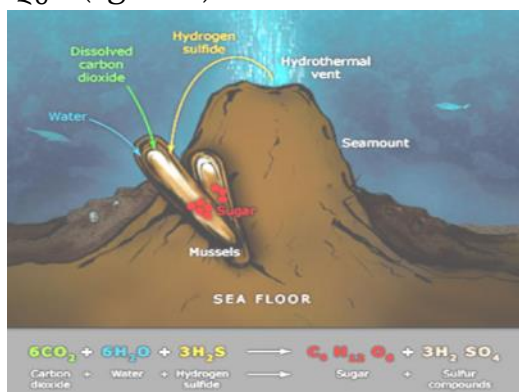
სიბნელის რეაქციები, რომლის დროსაც ადგილი აქვს CO_2 -ის შეერთებას ორგანულ ნივთიერებაში, არ წარმოადგენს ფოტოსინთეზს, არამედ - მის შედეგს.

ფოტოსინთეზის შედეგად წარმოქმნილი გლუკოზა არის ძირითადი ნივთიერება მცენარეთა უჯრედებში სხვა რთული ორგანული ნივთიერებების წარმოსაქმნელად. ბიოქიმიურ რეაქციათა ხარჯზე იგი გარდაიქმნება პოლისაქარიდებად, ცხიმებად, ცილებად და სხვა ორგანულ ნივთიერებებად, თუმცა, ცილების სინთეზისთვის საჭირო აზოტს, გოგირდს და სხვა ელემენტებს მცენარე ნიადაგიდან შეითვისებს მინერალური მარილების სახით.

ავტოტროფები და ჰეტეროტროფები. ვინაიდან მცენარეს თავად შეუძლია მზის ენერგიის გამოყენებით საკვების - ორგანული ნივთიერებების სინთეზი არაორგანულიდან, მას **ავტოტროფს** უწოდებენ. მცენარეებისგან განსხვავებით, ცხოველები, რომლებიც საკვებად მზა ორგანულ ნივთიერებებს მოიხმარს, **ჰეტეროტროფებს** უწოდებენ. მათ მიეკუთვნება ცხო-

ველთა აბსოლუტური უმრავლესობა, სოკოები, პარაზიტი მცენარეები. მწვანე მცენარეები, მწვანე ბაქტერიები და ცხოველებიდან - მწვანე ევგლენა (სინათლეზე) მიეკუთვნება **ფოტოტროფებს**.

ქემოსინთეზი. არსებობს ისეთი ავტოტროფული ორგანიზმებიც, რომლებიც ენერგიას იღებს არა მზისგან, არამედ არაორგანული ნივთიერებების დაჟანგვის შედეგად. მაგალითად, გოგირდბაქტერიები ჟანგავს გოგირდწყალბადს (H_2S), ნიტრიფიკაციის ბაქტერიები კი - ამიაკს (NH_3). ისინი არაორგანულიდან ორგანულ ნივთიერებებს დაჟანგვის შედეგად გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე ასინთეზებს. ამ პროცესს **ქემოსინთეზი** ეწოდება (სურ. 153).



სურ. 153. ქემოსინთეზის სქემა.

რეზიუმე

მცენარეულ უჯრედში ფოტოსინთეზის დროს 30-ჯერ მეტი მოლეკულა ატმ წარმოიქმნება, ვიდრე მიტოქონდრიებში - ჟანგვითი ფოსფორილებისას. ფოტოსინთეზსა და ჟანგვით ფოსფორილებას შორის არის პრინციპული განსხვავება, რაც შეიძლება სქემის სახით წარმოვადგინოთ:

№	ფოტოსინთეზი	ჟანგვითი ფოსფორილება
1.	მიმდინარეობს მხოლოდ სინათლეზე	არ საჭიროებს სინათლეს
2.	მიმდინარეობს საფეხურებრივად, პერიოდულად	მიმდინარეობს უწყვეტად
3.	გამოიყენება CO_2 და H_2O	გამოიყოფა CO_2 და H_2O
4.	თავისუფლდება მოლეკულური ჟანგბადი	გამოიყენება ჟანგბადი
5.	ხდება წყლის ფოტოლიზი	წარმოიქმნება წყალი
6.	შთაინთქმება ენერგია	გამოიყოფა ენერგია
7.	მიმდინარეობს ქლოროპლასტებში	მიმდინარეობს მიტოქონდრიებში

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რაში გამოიხატება ანაბოლიზმის თავისებურება მცენარეულ უჯრედში?
2. რას წარმოადგენს ფოტოსინთეზი? სად მიმდინარეობს ეს პროცესი?
3. აღწერე სინათლის ფაზა. სად მიმდინარეობს ის?
4. აღწერე სიბნელის ფაზა. სად მიმდინარეობს ეს პროცესი?
5. აღწერე ფოტოსინთეზის სქემა.
6. რას ეწოდება ავტოტროფი? ჰეტეროტროფი?
7. რას წარმოადგენს ქემოსინთეზი?
8. შეადარე ერთმანეთს ფოტოსინთეზი და ჟანგვითი ფოსფორილება.

თავი 13. ცილის ბიოსინთეზის ეტაპები

უჯრედის ფუნქციონირების ერთ-ერთი მთავარი გამოხატულება არის მემკვიდრული ინფორმაციის კოდირება და მისი რეალიზაციის საფუძველზე ცილის (მათ შორის ცილა-ფერმენტის) სინთეზის პროცესის რეგულაცია.

ცნობილია, რომ მემკვიდრული ინფორმაცია დნმ-ას მოლეკულის გასწვრივ ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის გარკვეული წესით არის ჩაწერილი. ცილის სინთეზის დროს, ნუკლეოტიდების ეს თანმიმდევრობა განსაზღვრავს პოლიპეპტიდში ამინომჟავურ თანმიმდევრობას (*კოლინეარობის პრინციპი*). ამ დროს ერთი სახის ინფორმაცია (ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის სახით ჩაწერილი) გარდაიქმნება მეორე სახის (ამინომჟავური თანმიმდევრობის სახით ჩაწერილი) ინფორმაციად (ტრანსლაცია).

აღნიშნული პროცესების რეგულაცია მეტად რთული და მრავალეტაპიანი გარდაქმნებით ხორციელდება (სრულად იხ. გენეტიკის და მოლეკულური ბიოლოგიის სასწავლო კურსებში).

როგორც ცნობილია, ცილის მოლეკულის სინთეზისთვის საჭირო მემკვიდრული ინფორმაცია ჩაწერილია მემკვიდრეობის ძირითად ერთეულებში - გენებში. შედარებით მოკლედ, რამდენადმე სქემატურად განვიხილოთ ამ ინფორმაციის რეალიზაციის ეტაპები.

გენის ფუნქციონირების დაწყება, ჩვეულებრივ, ციტოპლაზმის ქიმიური გარემოს გავლენით ხდება. ეს პროცესიც მემკვიდრულადაა პროგრამირებული და ყოველი მომდევნო გენის ფუნქციონირებას, ძირითადად, საფუძვლად უდევს წინამორბედი გენის პროდუქტების (ფერმენტების) მაინდუცირე-

ბელი გავლენა. აღნიშნული ცილა-ფერმენტები ააქტიურებს გენის ინიციაციურ უბნებს და იწყება გენში ჩაწერილი ინფორმაციის რეალიზაცია (გენის ექსპრესია).

ინფორმაციის რეალიზაციის პირველი ეტაპია **ტრანსკრიფცია** (ლათ.trans-შორს, criptio-ვწერ). ტრანსკრიფციის პროცესი, იგივე, რნმ-ის ბიოსინთეზია. ამ დროს გენში ჩაწერილი ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა კომპლემენტარობის პრინციპით გადაიწერება ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულაზე (ხშირად, ამ უკანასკნელს მატრიცულ რნმ-ად (მ-რნმ) მოიხსენიებენ). ტრანსკრიფცია ხორციელდება ფერმენტ რნმ-პოლიმერაზას მეშვეობით. ფერმენტის გავლენით, დნმ-ას მოლეკულის ჯაჭვები შორდება ერთმანეთს (წყალბადური ბმების დარღვევის ხარჯზე) და **ინიციაციის** (ცილის ბიოსინთეზის დაწყების პროცესი) ზონიდან, ე.წ. მატრიცული ჯაჭვის ნულეოტიდური თანმიმდევრობის შესაბამისად აეწყობა ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულები.

ფერმენტი რნმ-პოლიმერაზა აღმოაჩინეს 1960 წელს, ხოლო სუფთა სახით იგი გამოყვეს 1968 წელს. ეუკარიოტულ უჯრედებში დადგენილია 3 სახის რნმ-პოლიმერაზას არსებობა (რნმ-პოლიმერაზა I, რნმ-პოლიმერაზა II, რნმ-პოლიმერაზა III). თითოეული მათგანის მოლეკულა ემაგრება გენების პრომოტორულ ნაწილს და უზრუნველყოფს განსხვავებული თანმიმდევრობის პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვის ტრანსკრიფციის დაწყებას. რნმ-პოლიმერაზა I განსაზღვრავს რიბოსომული რნმ-ას მოლეკულების ტრანსკრიფციას, რნმ-პოლიმერაზა II განაპირობებს ინფორმაციული რნმ-ას ტრანსკრიფციას, ხოლო რნმ-პოლიმერაზა III უზრუნველყოფს, ძირითადად, ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულების ტრანსკრიფციას. ასევე, დადგენილია, რომ სხვადასხვა სახის რნმ-პოლიმერაზა განსხვავებული

რაოდენობის პოლიპეპტიდურ ჯაჭვს შეიცავს. ზოგიერთი მათგანი ერთმანეთის ჰომოლოგიურია.

ცნობილია, რომ დნმ-ას მოლეკულის ორივე ჯაჭვის კომპლემენტური უბნები ერთდროულად არ ატარებს ცილის სინთეზისთვის საჭირო ინფორმაციას. არამატრიცული ჯაჭვი, რომელიც შეიცავს მატრიცული ჯაჭვის კომპლემენტურ ნუკლეოტიდურ თანმიმდევრობას, შესაძლოა, მატრიცული ჯაჭვის მასტაბილიზებელ ფუნქციას ასრულებდეს.

დნმ-ის მოლეკულის მატრიცული ჯაჭვიდან ინფორმაციულ რნმ-აზე ინფორმაციის გადაწერა იწყება *ინიციაციის* ზონიდან და მთავრდება *ტერმინაციის* ზონაში.

ტრანსკრიფციის შემდეგ პროცესები პროკარიოტებსა და ეუკარიოტებში გარკვეული განსხვავებით მიმდინარეობს. კერძოდ, პროკარიოტებში იგი უწყვეტია, ეუკარიოტებში კი სინთეზებული ინფორმაციული რნმ განიცდის რთულ გარდაქმნებს, რომელსაც *პროცესინგი* ეწოდება.

ეუკარიოტული გენი პოლიპეპტიდის შენების შესახებ შეიცავს წყვეტილ ინფორმაციას: აქვს უბნები, სადაც ჩაწერილია ასეთი ინფორმაცია და მოსდევს უბნები, რომლებშიც ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა უშინაარსოა და არ შეიცავს ინფორმაციას პოლიპეპტიდის ან სხვა სახის გენური პროდუქტების სტრუქტურის შესახებ. გენის შინაარსიან უბნებს *ეკზონები* ეწოდება, ხოლო უშინაარსოს - *ინტრონები*. ეუკარიოტულ გენებში ტრანსკრიფციის დროს ინფორმაციულ რნმ-აზე უწყვეტად გადაიწერება მთელი ეკზონ-ინტრონული ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა. ამ პროცესის საბოლოო პროდუქტს წარმოადგენს, ე.წ. ინფორმაციული რნმ-ას წინამორბედი (პრო-ი-რნმ), რომელიც დნმ-ას მოლეკულის ზუსტი ასლია. რომ არ მოხდეს წყვეტილობა პოლიპეპტიდის შენების დროს, ტრანსკრიბირებული

პროინფორმაციული რწმ განიცდის „გულმოდგინე რედაქტირებას“ (*პროცესინგს*): სპეციალური ფერმენტებით (რესტრიქტაზებით) იჭრება ეკზონ-ინტრონულ საზღვრებში, სადაც ხლეჩს ფოსფოდიეთერულ კავშირებს, ეკზონები გამოცალკევდება და ფერმენტ ლიგაზას („მკერავის“) მოქმედებით კვლავ დაუკავშირდებიან ერთმანეთს იგივე თანმიმდევრობით, როგორც დნმ-აში იყო. ინტრონები კი იშლებიან ნუკლეოტიდებად. ი-რწმ-ას მომწიფების აღნიშნულ პროცესს *სპლაისინგი* ეწოდება.

ასეთი „რედაქტირების“ შემდეგ ინფორმაციული რწმ-ას მოლეკულები შეიცავს მხოლოდ სასარგებლო ინფორმაციას ანუ ინფორმაციას ამინმჟავების თანმიმდევრობის შესახებ. დადგენილია ისიც, რომ ერთი და იგივე პირველადი ტრანსკრიპტის (ანუ პრო-ი-რწმ-ას) სპლაისინგი განსხვავებული ფერმენტების მოქმედებით, შეიძლება, განსხვავებულად წარიმართოს. ეს უზრუნველყოფს იმას, რომ ერთი და იგივე საწყისი ი-რწმ ზოგჯერ იწვევს განსხვავებული პოლიპეპტიდების წარმოქმნასაც. როგორც ჩანს, ამ პროცესს აქვს გარკვეული ევოლუციური მნიშვნელობა. სწორედ, აღნიშნულიდან გამომდინარეა, რომ ცოცხალ ორგანიზმებს შეუძლია იმაზე მეტი ტიპის ცილის შექმნა, ვიდრე ამის შესაბამისი გენეტიკური მასალა არსებობს. მაგალითად, ადამიანის სომატურ უჯრედში არის, დაახლოებით 25000-მდე სტრუქტურული გენი, მაშინ, როდესაც 400 000 ცილის შექმნა შეუძლია.

პროკარიოტებში ტრანსკრიფციის შემდეგ პირდაპირ, ხოლო ეუკარიოტებში - პროცესინგისა და სპლაისინგის შემდეგ ინფორმაციული რწმ-ას მოლეკულები გადის ბირთვის მემბრანის ფორებში, ხვდება ციტოპლაზმაში და ემაგრება მასში განლაგებულ რიბოსომებს.

დიდი ხნის განმავლობაში სწავლობდნენ მეცნიერები იმას, როგორი იყო დნმ-ში ჩაწერილი ერთი ამინმჟავას შესაბამისი ინფორმაციული ერთეული (*კოდი*). დადგენილი იქნა, რომ კოდს ტრიპლეტური ბუნება აქვს. ამდენად, ოთხი ნუკლეოტიდით მიიღება 64 (4³) შესაძლო კომბინაცია. ისინი აკოდირებს 20 სხვადასხვა ტიპის ამინმჟავას.

ექსპერიმენტებით მოხერხდა კოდის შინაარსის გაშიფრვაც ანუ იმის დადგენა, თუ რომელი ტრიპლეთი რომელი ამინმჟავას ჩართვას განაპირობებს პოლიპეპტიდის შენების პროცესში. აღნიშნული საკითხების შესწავლაში დიდია კრიკის, ნირენბერგისა და სხვათა დამსახურება.

ნუკლეოტიდების 64 ტრიპლეტური კომბინაციიდან ანუ 64 *კოდონიდან* მხოლოდ 61-ს შეესაბამება გარკვეული სახის ამინმჟავა. მათ *მისენს (შინაარსიან) კოდონებს* უწოდებენ. ამასთან, ერთ ამინმჟავას, ხშირად, რამდენიმე კოდონი - სინონიმი შეესაბამება, ისინი განაპირობებს ერთი და იგივე ამინმჟავას ჩართვას პოლიპეპტიდში (სურ.154). კოდონ-სინონიმები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მხოლოდ ტრიპლეტის მესამე ნუკლეოტიდით, პირველი ორი ნუკლეოტიდი მათ, როგორც წესი, ერთნაირი აქვს. გამოწვევის წარმოადგენს ამინმჟავა არგინინი, რომელსაც გარდა ოთხი კოდონ-სინონიმისა (ცგა, ცგც, ცგბ, ცგუ), აკოდირებს კიდევ ორი ტრიპლეთი აგა, აგგ.

სამი ტრიპლეთი-უაგ (ამბერ), უაა (ოხრა), უგა (ოპალი) ვერ აკოდირებს ვერც ერთ ამინმჟავას. მათ *ნონსენს - (უშინაარსო) კოდონებს* უწოდებენ. ისინი განაპირობებს ცილის სინთეზის შეწყვეტას (დამთავრებას), ამიტომაც მათ ზოგჯერ *სტოპ-კოდონებს* ანუ *ტერმინაციის კოდონებსაც* უწოდებენ.

პირველი ფუძე	მეორე ფუძე				მესამე ფუძე
	უ (ა)	ც (გ)	ა(თ)	გ (ც)	
უ (ა)	ფენ ფენ ლეი ლეი	სერ სერ სერ სერ	თირ თირ - -	ცის ცის - ტრი	უ (ა) ც (გ) ა (თ) გ (ც)
ც (გ)	ლეი ლეი ლეი ლეი	პრო პრო პრო პრო	ჰის ჰის გლი გლი	არგ არგ არგ არგ	უ (ა) ც (გ) ა (თ) გ (ც)
ა (თ)	ილე ილე ილე მეთ	ტრე ტრე ტრე ტრე	ასნ ასნ ლიზ ლიზ	სერ სერ არგ არგ	უ (ა) ც (გ) ა (თ) გ (ც)
გ (ც)	ვალ ვალ ვალ ვალ	ალა ალა ალა ალა	ასპ ასპ გლუ გლუ	გლი გლი გლი გლი	უ (ა) ც (გ) ა (თ) გ (ც)

სურ. 154. გენეტიკური კოდის ტაბულა. ფრჩხილებში აღნიშნულია დნმ-ას ფუძეები (ი-რნმ-ას კომპლემენტური ნუკლეოტიდები).

გენეტიკური კოდის სრულყოფილი გაშიფვრა თანამედროვე მოლეკულური ბიოლოგიის უდიდესი მიღწევა იყო.

დადგინდა, რომ ინფორმაციული რნმ უკავშირდება რიბოსომის მცირე სუბერთეულს, ამის შემდეგ დიდი და მცირე სუბერთეულები უერთდება ერთმანეთს. ამ წესით ინფორმაციული რნმ-ას ერთ მოლეკულაზე რამდენიმე რიბოსომა აეწყობა (პოლირიბოსომა ან პოლისომა). ასეთ მდგომარეობაში ინფორმაციული რნმ და რიბოსომა მზადაა პოლიპეპტიდის მოლეკულის აწყობისათვის.

ცილის მოლეკულის სინთეზისთვის აუცილებელია მისი მონომერები - ამინმჟავები. ისინი მოთავსებულია ციტოპლაზმაში. ცნობილია, რომ ამინმჟავები ქიმიურად ინერტული ნაერთებია, ამიტომაც მათ სპონტანურად ერთმანეთთან დაკავშირება არ შეუძლია.

ამინმჟავებს ქიმიურად წინასწარ ააქტიურებს სპეციფიკური ფერმენტები, ე.წ. ამინოაცილსინთეტაზები, ხოლო გააქტივებული ამინმჟავას მიტანას ცილის სინთეზის ადგილას (რნმ-რიბოსომის კომპლექსთან) ახორციელებს სპეციფიკური ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულები. დადგინდა, რომ უჯრედში ყოველი ტიპის ამინმჟავას შეესაბამება მისთვის სპეციფიკური ამინოაცილსინთეტაზა. ფერმენტების მოქმედებით სპეციფიკურ ტრანსპორტულ რნმ-ას მოლეკულასა და მის შესაბამის ამინმჟავას შორის მყარდება მაღალენერგეტიკული კოვალენტური კავშირები.

ტრანსპორტული და რიბოსომული რნმ-ას მოლეკულებიც დნმ-ას სათანადო უბნებიდან ტრანსკრიფციის გზით სინთეზირდება. მიღებული პირველადი ტრანსკრიფტები განიცდის რთულ პროცესინგს და ყალიბდება ტრანსპორტული რნმ-ასა და რიბოსომული რნმ-ას მოლეკულები. ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულებში პროცესინგის დროს, არა მარტო მოლეკულისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურა ყალიბდება, არამედ, ზოგიერთ ქიმიურ გარდაქმნას განიცდის თვით აზოტოვანი ფუძეებიც. საბოლოოდ ყალიბდება მდგრადი, ყოველი ამინმჟავას შესაბამისი, სპეციფიკური ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულები.

უმეტეს შემთხვევაში ერთი ამინმჟავას გადატანას რამდენიმე ტ-რნმ აწარმოებს, რომელთაც *იზოაქცეპტორულ ტ-რნმ-ას* უწოდებენ. მათ ამოცნობას ემსახურება მხოლოდ ერთი, სპეცი-

ფიკური ამინოაცილ-ტ-რნმ-სინთეტაზა. ტ-რნმ-ას მთელი კომპლექტი 20 იზოაქცეპტორულ ჯგუფში ერთიანდება, რაც შეესაბამება ცილის ბიოსინთეზში მონაწილე ამინმჟავების რაოდენობას. ამასთან, თითოეული იზოაქცეპტორული ჯგუფი ხასიათდება უნიკალური თვისებებით, რაც უზრუნველყოფს მათ ამოცნობას სპეციფიკური სინთეტაზების მიერ.

საფუძვრების მაგალითზე გაშიფრული იქნა ამინმჟავა ალანინის ტ-რნმ-ას მოლეკულის სტრუქტურა, რომელიც მეორეული სტრუქტურის მდგომარეობაში სამყურას ფოთოლს მოგვაგონებს. მას გააჩნია, როგორც გაწყვილებული, ასევე, გაუწყვილებელი უბნები.

ვარაუდობენ, რომ ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულას 4 აქტიური ცენტრი უნდა გააჩნდეს. პირველია *აქცეპტორული*, რომელიც არასპეციფიკურია და საერთოა ყველა ტიპის ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულისათვის. ამ ცენტრზე ტრიპლეტში ნუკლეოტიდების განლაგება ტ-რნმ-ას ყველა მოლეკულაში ერთნაირია - **ცცა**. სწორედ, აღნიშნულ ცენტრზე ამაგრებს ფერმენტი ამინოაცილსინთეტაზა სპეციფიკურ ამინმჟავას.

ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობა თავისებურია ყველა ტიპის ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულაში. სწორედ, ტ-რნმ-ას ამ უბანს აგნებს სპეციფიკური ფერმენტი და მისი საშუალებით საერთო (არასპეციფიკურ, აქცეპტორულ) ცენტრს უკავშირებს სპეციფიკურ ამინმჟავას.

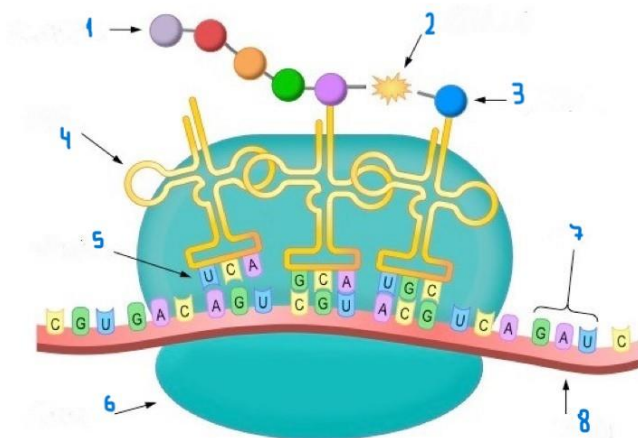
აქცეპტორული უბანი ტ-რნმ-ას მოლეკულის ერთ ბოლოზე მდებარეობს, მოლეკულის მეორე ბოლოზე კი არის მეორე სპეციფიკური უბანი, ე.წ. *ანტიკოდონი*, რომელშიც ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა სპეციფიკურია ყველა კონკრეტული ტ-რნმ-ასთვის.

ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულები, მასთან დაკავშირე-

ბული გააქტივებული ამინმჟავით (ამინოაცილ-ტ-რნმ) მოძრაობს უჯრედში, ხვდება რიბოსომებთანაც და თან გადააქვს იქ შესაბამისი ამინმჟავები.

ამის შემდეგ იწყება ცილის ბიოსინთეზში ყველაზე მნიშვნელოვანი პროცესი - პოლიპეტიდის შენება. სხვანაირად, ამას უწოდებენ მემკვიდრული ინფორმაციის რეალიზაციას ანუ **ტრანსლაციას**.

ტრანსლაციის დროს კოდში ნუკლეოტიდური თანმიმდევრობის სახით ჩაწერილი ინფორმაცია გადაიქცევა პოლიპეტიდში ამინმჟავური თანმიმდევრობის სახით რეალიზებულ ინფორმაციად (სურ.155).



სურ. 155. ტრანსლაციის სქემა. 1 - პოლიპეტიდი; 2 - პეპტიდური ბმა; 3 - ამინმჟავა; 4 - ტ-რნმ; 5 - ანტიკოდონი; 6 - რიბოსომა; 7 - კოდონი; 8 - ი-რნმ.

რიბოსომაში ტრანსლაციის დროს მყარდება შესაბამისობა კოდონ-ანტიკოდონს შორის. თუ რიბოსომასთან მისული ტრანსპორტული რნმ-ას მოლეკულა ანტიკოდონურ ცენტრზე შეიცავს კოდონური ცენტრის კომპლემენტურ ტრიპლეტს, მა-

შინ ხდება კოდონ-ანტიკოდონის დაკავშირება. თუ ასეთი შესაბამისობა არ არის, ტ-რნმ მოტანილი ამინმჟავით (ამინოაცილ-ტ-რნმ) კვლავ აგრძელებს მოძრაობას მანამ, სანამ არ იპოვის შესაბამის უბანს.

ცილის ბიოსინთეზში ი-რნმ რიბოსომის მცირე სუბერთეულებს უკავშირდება. ამ კავშირის წარმოქმნაში ჩართულია დაახლოებით 30 ნუკლეოტიდი, ამავდროულად, აქ შეიძლება განთავსდეს ტ-რნმ-ას მხოლოდ ორი მოლეკულა. ამდენად, რიბოსომასთან დაკავშირებული ნუკლეოტიდებიდან ცილის სინთეზის პროცესში უშუალოდ მხოლოდ ორი კოდონი მონაწილეობს. ორივე ტ-რნმ რიბოსომის სხვადასხვა უბანშია განლაგებული, რომელთაც განსხვავებული ფუნქციური დატვირთვა აქვთ.

რიბოსომის უბანს, სადაც შეიძლება მოთავსდეს ყოველი ახალმოსული ამინოაცილ-ტ-რნმ, *აქცეპტორულ*, ანუ A უბანს უწოდებენ. ამინოაცილ-ტ-რნმ-ას მოსვლამდე ამ უბანში შედის კოდონი, რომელიც განსაზღვრავს, თუ რომელი ამინმჟავა უნდა ჩაირთოს პოლიპეპტიდური ჯაჭვის შენების პროცესში.

პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში უკვე ჩართული უკანასკნელი ამინმჟავას მაკოდირებელი ტრიპლეთი იმყოფება *დონორულ*, ანუ P უბანში. ეს უბანი დაკავებული აქვს პეპტიდილ-ტ-რნმ-ას კომპლექსს. ამ კომპლექსში შედის ტ-რნმ და მასთან დაკავშირებული პოლიპეპტიდური ჯაჭვის ნაწილი (პეპტიდილი) ანუ ცილის მოლეკულის ის ნაწილი, რომელიც მოცემული მომენტისთვის არის აწყობილი.

როცა ორივე უბანი დაკავებულია ანუ A უბანში ამინოაცილ-ტ-რნმ-აა, ხოლო P უბანში - პეპტიდილ-ტ-რნმ, წარიმართება ტრანსპეპტიდაციის რეაქცია: პეპტიდილ-ტ-რნმ-ას კომპლექსის პოლიპეპტიდური ნაწილი გადაიტანება ამინოაცილ-

ტ-რნმ-აზე. ეს რეაქცია რიბოსომის დიდ სუბერთეულზე მიმდინარეობს. მაშასადამე, ტ-რნმ-ას ის ნაწილი, რომელზეც ამინმჟავაა დაკავშირებული, რიბოსომის დიდ სუბერთეულზეა განლაგებული, ხოლო მისი მეორე - ანტიკოდონური ბოლო უკავშირდება მცირე სუბერთეულთან მიმაგრებულ ი-რნმ-ას. შესაბამისად, P და A უბნების წარმოქმნაში რიბოსომის ორივე სუბერთეული იღებს მონაწილეობას.

პოლიპეპტიდის გადატანის შემდეგ დეაცილირებული (ამინმჟავასაგან თავისუფალი) ტ-რნმ რჩება P უბანში, ხოლო ახლად ჩამოყალიბებული პეპტიდილ-ტ-რნმ აღმოჩნდება A უბანში. ის ერთი ამინმჟავით გრძელი იქნება წინა მოლეკულასთან შედარებით. ამის შემდეგ რიბოსომა ერთი ტრიპლეტით გადაინაცვლებს ი-რნმ-აზე. დეაცილირებული ტ-რნმ გამოიდევენება რიბოსომიდან, ხოლო ერთი ამინმჟავით დაგრძელებული პეპტიდილ-ტ-რნმ აღმოჩნდება P უბანში. A უბანში ახლა ახალი კოდონი დადგება, რომელიც ცილის სინთეზში ახალი ამინაცილ-ტ-რნმ-ას ჩართვას განსაზღვრავს. ეს ციკლი მეორდება ცილის სინთეზის დასრულებამდე. ასე გრძელდება ეს პროცესი, ვიდრე ინფორმაციულ რნმ-აზე არ გამოჩნდება ტერმინაციის ტრიპლეტი. რაც უკვე ნიშნავს პოლიპეპტიდის სინთეზის დასასრულს.

როგორც ითქვა, ინფორმაციულ რნმ-აზე მრავალი რიბოსომაა „ასხმული“. ასეთი პოლისომა უზრუნველყოფს ერთ მოლეკულა რნმ-აზე ერთდროულად რამდენიმე ერთნაირი პოლიპეპტიდის შენებას. როცა ფერმენტის შემადგენლობაში მონაწილეობს განსხვავებული პოლიპეპტიდები, მაშინ მათი სინთეზი ერთდროულად ერთიანი რეგულაციური მექანიზმით ხორციელდება. პოლიპეპტიდების პირველადი სტრუქტურიდან გამომდინარე, ხდება მეორეული, მესამეული და მეო-

თხეული სტრუქტურების ჩამოყალიბება და იქმნება კონკრეტული გენის შესაბამისი ცილა-ფერმენტი. ამრიგად, სათანადო ფერმენტი გენში ჩაწერილი გენეტიკური კოდის (გენეტიკური ინფორმაციის) შესაბამისად ყალიბდება. ეს უკანასკნელი კი განსაზღვრავს ბიოქიმიური გარდაქმნების მიმართულებას ინდივიდის ემბრიოგენეზის პროცესში. ყალიბდება შესაბამისი მემკვიდრული ნიშან-თვისება.

რეზიუმე

ცილის სინთეზის დროს ნუკლეოტიდების თანმიმდევრობა განსაზღვრავს პოლიპეპტიდში ამინმჟავურ თანმიმდევრობას. ინფორმაციის რეალიზაციის პირველი ეტაპია ი-რნმ-ის ბიოსინთეზი. ტრანსკრიფციის შემდეგ პროცესები პროკარიოტებში უწყვეტია, ეუკარიოტებში კი სინთეზებული ი-რნმ განიცდის რედაქტირებას (პროცესინგი).

კოდს ტრიპლეტური ბუნება აქვს. 64 კოდონიდან 61-ს შეესაბამება გარკვეული სახის ამინმჟავა. სამი ტრიპლეტი-უაგ, უაა, უგა ვერ აკოდირებს ამინმჟავას. ისინი განაპირობებს ცილის სინთეზის შეწყვეტას.

ი-რნმ-ას ერთ მოლეკულაზე რამდენიმე რიბოსომა აეწყობა. ცილის მოლეკულის სინთეზისთვის საჭირო მონომერების გააქტიურებას ახდენს ამინოაცილსინთეტაზები. გააქტივებული ამინმჟავას მიტანას ცილის სინთეზის ადგილას ახორციელებს სპეციფიკური ტ-რნმ-ას მოლეკულები.

ტ-რნმ-ას მოლეკულები, მასთან დაკავშირებული გააქტივებული ამინმჟავით მოძრაობს უჯრედში, ხვდება რიბოსომებთან და თან გადააქვს იქ შესაბამისი ამინმჟავები.

რიბოსომაში ტრანსლაციის დროს მყარდება შესაბამისობა კოდონ-ანტიკოდონს შორის. თუ ტ-რნმ-ას მოლეკულა ანტიკო-

დონურ ცენტრზე შეიცავს კოდონური ცენტრის კომპლემენტურ ტრიპლეტს, მაშინ ხდება კოდონ-ანტიკოდონის დაკავშირება. პოლისომა უზრუნველყოფს ერთ მოლეკულა რნმ-ზე ერთ-დროულად რამდენიმე ერთნაირი პოლიპეპტიდის შენებას.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რა სახითაა მემკვიდრული ინფორმაცია ჩაწერილი დნმ-ში?
2. რა არის ტრანსკრიფცია და როგორ მიმდინარეობს იგი?
3. რას ეწოდება გენეტიკური კოდი? როგორია მისი ბუნება?
4. რას ნიშნავს გამოთქმა: კოდი უნივერსალურია?
5. რას ნიშნავს მისენს-კონდონი? ნონსენს-კოდონი?
6. რა არის ტრანსლაცია და როგორ მიმდინარეობს იგი?
7. დაახასიათეთ ი-რნმ, ტ-რნმ, რ-რნმ. რა სამუშაოს ასრულებს ტ-რნმ-ს მოლეკულა?
8. როგორ ხორციელდება პოლიპეპტიდის სინთეზი რიბოსომებში ი-რნმ-სა და ტ-რნმ-ს მოლეკულის მონაწილეობით?
9. როგორია რიბოსომის როლი პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სინთეზში?
10. რატომ და როგორ წარმოიქმნება პოლისომა?
11. რა როლი აქვს ციტოპლაზმას ცილის სინთეზში?
12. რას ეწოდება აქცეპტორული უბანი. რას ეწოდება პეპტიდილური (დონორული) ცენტრი?
13. როგორია გენის ქიმიური ბუნება?
14. რაში მდგომარეობს მემკვიდრული მასალის (დნმ) ძირითადი ფუნქციები? გაანალიზე მათი მნიშვნელობა ცოცხალი სისტემისათვის.

თავი 14. უჯრედის სეკრეტორული ფუნქცია. სეკრეციის ფაზები და სეკრეციის ტიპები.

სეკრეციის გზით ორგანიზმში სრულდება მრავალი მნიშვნელოვანი ფუნქცია: რძის, ნერწყვის, კუჭისა და ნაწლავის წვენის, ნაღვლის წარმოქმნა, ენდოკრინული (ჰუმორული) რეგულაცია და სხვა.

სეკრეცია არის უჯრედიდან ანაბოლიზმის (ნივთიერებათა სინთეზის) პროდუქტების გამოყოფა, რომლებიც სპეციალურ ფუნქციებს ასრულებენ.

უჯრედიდან კატაბოლიზმის (ნივთიერებათა დაშლა და ენერგიის გამოყოფა) საბოლოო პროდუქტები - ნახშირორჟანგი, შარდოვანა, რძემჟავა, შარდმჟავა ექსკრეციით გამოიყოფა.

სეკრეტებისა და ექსკრეტების გარდა, უჯრედიდან გამოიყოფა რეკრეტები - არაორგანული ნივთიერებები, რომლებიც უჯრედის მეტაბოლიზმში მონაწილეობს და მისგან გამოიყოფა იმავე გზით, რითაც მოხვდება მასში (მაგალითად, წყალი, იონები). ეს ნივთიერებები პროტოპლაზმის მუდმივ შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს. დადგენილია, რომ ნორმალური ცხოველქმედების პროცესში უჯრედიდან გარემოში მუდმივად გამოიყოფა კალიუმის იონები, ფოსფატ-იონები და სხვა.

ამინმჟავების, ნუკლეოტიდების, ცილების, ფერმენტების გამოყოფა შესამჩნევად ძლერდება უჯრედის დაზიანების დროს, კალციუმის იონების და ფოსფორმჟავას გამოსვლისას კუნთოვანი ბოჭკოებიდან მათი დაღლის დროს.

ამრიგად, სეკრეციაზე იმ შემთხვევაში შეიძლება ლაპარაკი, როცა უჯრედში წარმოქმნილი და უჯრედიდან გამოყოფილი ნივთიერებები, ერთი მხრივ, სინთეზის პროდუქტებია და, მეორე მხრივ, მათ სპეციფიკური ბიოლოგიური აქტივობა

გააჩნია.

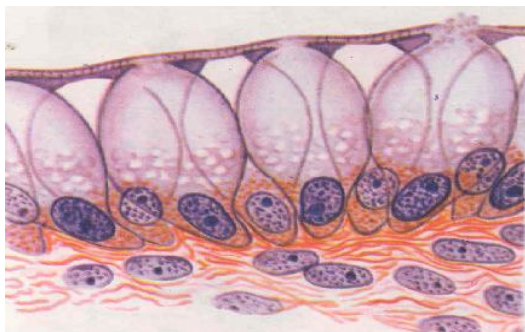
სეკრეტის ბიოლოგიური ფუნქცია მრავალგვარია. მათ შორის ზოგი ფერმენტია. ისინი მოქმედებს საკვებ პოლიმერულ ნივთიერებებზე და მათ დაბალმოლეკულურ ნივთიერებებად გარდაქმნის, რომლებიც ადვილად შეითვისება უჯრედის მიერ. სხვა სახის სეკრეტები ძლიერ გავლენას ახდენს უჯრედების ცხოველქმედებაზე. ისინი უზრუნველყოფს ფუნქციათა სტიმულირებას, ან პირიქით, შეკავებას. ზოგიერთი სეკრეტი გამოიყენება საკვები ნივთიერებების სახით, ზოგიც - უჯრედის დასაცავად, ან კიდევ, აგრესიული მიზნებისთვის. სეკრეციის დაბალმოლეკულური პროდუქტები ორგანულ ნაერთთა ყველა კლასს (სპირტებს, ეთერებს, კეტონებს და ა.შ.) მიეკუთვნება. სეკრეტებს შორის არსებობს, აგრეთვე, არაორგანული ნივთიერებებიც. მაგალითად, HCl - კუჭის წვენში. მიუხედავად სეკრეტების ქიმიური ბუნების დიდი მრავალფეროვნებისა, სეკრეტორული უჯრედების სტრუქტურულ ორგანიზაციაში, მათ ფიზიოლოგიასა და ბიოქიმიაში ბევრი საერთო ნიშანი არსებობს.

ტოპოგრაფიულად სეკრეტორული უჯრედები სხეულის ღრუებს ამოფენს ან სისხლისა და ლიმფური ძარღვების გასწვრივ ლაგდება.

სეკრეტორული უჯრედები - გლანდულოციტები უმეტესად, ერთ შრედ, თუმცა, შეიძლება რამდენიმე შრედაც იყოს განლაგებული ბაზალურ მემბრანაზე, მაგალითად, ქონის ჯირკვალში. ჯირკვლოვანი უჯრედები სხვადასხვა ფორმისაა. ისინი შეიცავს ბირთვს, ციტოპლაზმასა და გარსს. ბირთვი მსხვილია, ზედაპირზე ჩაღრმავებები აქვს, რაც ბირთვს არასწორ ფორმას აძლევს. ბირთვაკები დიდი ზომისაა. იმ უჯრედებში, სადაც ცილოვანი სეკრეტები (მაგალითად, საჭმლის

მომწელებელი ფერმენტები) წარმოიქმნება, განსაკუთრებით კარგადაა განვითარებული გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე. მათში დიდი რაოდენობითაა რნმ. იქ, სადაც ლიპიდები და სტეროიდები გამოიმუშავდება, კარგადაა განვითარებული აგრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე. მიტოქონდრიები მრავალრიცხოვანია, ისინი გროვდება სეკრეტის წარმოქმნის ადგილებში.

სეკრეტორული უჯრედების ყველაზე მნიშვნელოვანი მორფოლოგიური ნიშანია მათში გოლჯის აპარატის ძლიერი განვითარება და აგრეთვე ციტოპლაზმაში სპეციფიკური, სეკრეტების შემცველი ჩანართების არსებობა. ჩანართების მორფოლოგია სხვადასხვაგვარია. ყველაზე ხშირად ისინი გვხვდება ცილოვანი მარცვლების, ცხიმის წვეთების, გლიკოგენის ბელტებისა თუ ლორწოს ან სხვათა სახით (სურ. 102, 103, 104, 105, 106, 156).



სურ. 156. მსხვილი ნაწლავის ერთუჯრედიანი ჯირკვლები
ბოკალისებური უჯრედები ლორწოს ჩანართით.

ციტოლემა სხვადასხვა აგებულებისაა უჯრედის გვერდით, ბაზალურ და აპიკალურ ზედაპირებზე. გვერდით ზედაპირებზე ის ქმნის დესმოსომებსა და ჩამკეტ ფირფიტებს. ხშირად, უჯრედების გვერდით ზედაპირებზე გადის უჯრედმო-

რისი სეკრეტორული კაპილარები. უჯრედის გარსი, რომელიც შემოსაზღვრავს ამ კაპილარების სანათურს, ქმნის მრავალრიცხოვან მიკროხაოს. უჯრედთა აპიკალური ზედაპირი, ჩვეულებრივ, მიკროხაოებითაა დაფარული.

მრავალ ჯირკვალში კარგად ჩანს უჯრედთა პოლარული დიფერენცირება. უჯრედთა ბაზალურ ნაწილებში განლაგებულია ბირთვი და ერგასტოპლაზმა. უჯრედული გარსი ქმნის ნაოჭებს. აპიკალურ ნაწილებში უჯრედშიდა ბადისებრივი აპარატია, ხოლო უჯრედთა ზედაპირზე - მიკროხაოები.

ჯირკვლოვანი უჯრედის პერიოდულ ცვლილებას, რაც სეკრეტის დაგროვებასთან, გამოყოფასთან და აღდგენასთანაა დაკავშირებული მისი შემდგომი სეკრეციისათვის, **სეკრეტორული ციკლი** ეწოდება.

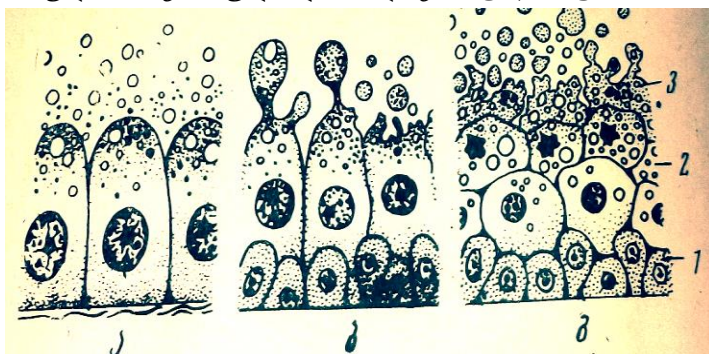
სეკრეცია რთული პროცესია. მასში არჩევენ **ოთხ** ძირითად ფაზას: 1. სეკრეტის წარმოქმნისათვის პროდუქტების შთანთქმას; 2. სეკრეტის სინთეზსა და დაგროვებას; 3. სეკრეტის გამოყოფას და 4. ჯირკვლოვანი უჯრედების სტრუქტურის აღდგენას.

სეკრეციის პირველ ფაზაში სისხლიდან და ლიმფიდან ჯირკვლოვან უჯრედებში ბაზალური მემბრანის გავლით ხვდება არაორგანული ნივთიერებები, წყალი და დაბალმოლეკულური ორგანული ნივთიერებები: ამინმჟავები, მონოსაქარიდები, ცხიმოვანი მჟავები და სხვა. ზოგჯერ, პინოციტოზის გზით უჯრედში ხვდება უფრო მსხვილი მოლეკულები, მაგალითად, ცილები. მეორე ფაზაში ამ პროდუქტებიდან ჯირკვლოვან უჯრედებში ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზდება რთული ორგანული ნაერთები, რომლებიც ენდოპლაზმური ბადის არხებით გადაადგილდება ფირფიტოვანი კომპლექსის (გოლჯის აპარატის) ზონაში, სადაც თანდათან გროვდება, გარ-

დაიქმნება ქიმიურად და ფორმირდება გრანულების სახით. გრანულები მოსწყდება და სეკრეტით სავსე მსხვილ ვაკუოლებად იქცევა. ნივთიერებათა გადაადგილებაში და გამოყოფაში დიდ როლს ასრულებს ციტოჰონჩის ელემენტები - მიკრომილაკები და მიკროფილამენტები. სეკრეციის მესამე ფაზაში უჯრედებში წარმოქმნილი სეკრეტი გამოიყოფა ჯირკვლის ტერმინალური ნაწილის სანათურში. ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი სეკრეტის ხასიათი შეიძლება სხვადასხვანაირი იყოს: ცილოვანი (სეროზულ ჯირკვლებში), ლორწოვანი, ცილოვან-ლორწოვანი (შერეულ ჯირკვლებში), ქონის, ნერწყვის, მარილის (ოფლის, საცრემლე ჯირკვლებში) სახით და სხვა. სეკრეციის მეოთხე ფაზაში ხდება ჯირკვლოვანი უჯრედების საწყისი ზომებისა და სტრუქტურის აღდგენა. ჰოლოკრინულ ჯირკვლებში ეს ხდება სპეციალური მცირედდიფერენცირებული უჯრედების ხარჯზე, რომლებიც ინტენსიურად მრავლდება და გარდაიქმნება ჯირკვლოვან უჯრედებად.

სეკრეტორული ციკლის დაყოფა ფაზებად პირობითია, რამდენადაც ისინი ერთმანეთს ემთხვევა. მაგალითად, სეკრეტის სინთეზი და გამოყოფა უწყვეტად ხდება, მაგრამ გამოყოფის ინტენსივობა შეიძლება მატულობდეს ან კლებულობდეს. ამდენად, სეკრეტის გამოყოფა შეიძლება მოხდეს გრანულების სახით ან დიფუზიის გზით გრანულად გაუფორმებლად ან მთელი ციტოპლაზმის გარდაქმნით სეკრეტად. მაგალითად, კუჭქვეშა ჯირკვლის ჯირკვლოვანი უჯრედების სტიმულაციის დროს მიმდინარეობს მათგან სეკრეტორული გრანულების გამოყოფა. ამის შემდეგ ორი საათის ან მეტი ხნის განმავლობაში სეკრეტი სინთეზირდება უჯრედში გრანულებად გაფორმების გარეშე და გამოიყოფა დიფუზიის გზით. უჯრედიდან სეკრეტის გამოყოფის მექანიზმი სხვადასხვა ჯირკვალში სხვა-

დასხვაგვარია. ამდენად, არჩევენ სამი ტიპის სეკრეციას: *მეროკრინულს*, *აპოკრინულს* და *ჰოლოკრინულს* (სურ.157).



სურ. 157. სეკრეციის ტიპები. ა - მეროკრინული; ბ - აპოკრინული; გ - ჰოლოკრინული.

მეროკრინული სეკრეციის დროს ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად ინარჩუნებს თავის სტრუქტურას და მოცულობას. სეკრეტით სავსე და მემბრანით შემოსაზღვრული ვაკუოლები უახლოვდება უჯრედის გარსს და ემაგრება მას. ამ ადგილას ვაკუოლის კედელსა და უჯრედოვან გარსში იქმნება ნასვრეტი, რომლის საშუალებითაც სეკრეტი უჯრედებიდან ჯირკვლის სანათურში გამოდის. შესაძლოა აგრეთვე, რომ ზოგიერთ უჯრედში სეკრეტი გამოიყოს დიფუზიის გზით უჯრედის გარსის საშუალებით მისი მთლიანობის დაურღვევლად. ამდენად, სეკრეტის წარმოქმნის პროცესი თავიდან იწყება. მეროკრინულ ჯირკვლებს მიეკუთვნება ჯირკვალთა უმეტესობა. მათ შორის - კუჭის ძირის ჯირკვლები.

აპოკრინული სეკრეციის დროს ჯირკვლოვანი უჯრედების ნაწილობრივი დაშლა მიმდინარეობს. ამ დროს უჯრედის თავისუფალ (აპიკალურ) ზედაპირზე წარმოიქმნება მემბრანით დაფარული ციტოპლაზმური გამონაზარდები, რომ-

ლებშიც სეკრეტი გროვდება. სეკრეტორულ პროდუქტებთან ერთად გამოიყოფა ჯირკვლოვანი უჯრედების ციტოპლაზმის აპიკალური ნაწილი (*მაკროაპოკრინული სეკრეცია*) ან მიკრო-ხაოების წვეროები (*მიკროაპოკრინული სეკრეცია*). ამდენად, ხდება ჯირკვლოვანი უჯრედის ნაწილობრივი დაშლა. სეკრეტ-წარმომქმნელი პროცესის გამეორებისას უჯრედები ბრტყელდება და დროებით წყდება მათი სეკრეტწარმომქმნელი მოქმედება. რამდენიმე ხნით დასვენების შემდეგ სეკრეტის წარმოქმნა, დაგროვება და გამოყოფა ისევ მეორდება. ამ ტიპს მიეკუთვნება სანერწყვე ჯირკვლის, ფარისებრი ჯირკვლის უჯრედები და საოფლე ჯირკვლის უჯრედების ნაწილი.

ჰოლოკრინული სეკრეციის შემთხვევაში ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად იშლება და სეკრეტად უჯრედის მთელი შიგთავსი გადაიქცევა. დაშლილი უჯრედები და მათში სინთეზირებული ნივთიერებანი ამ ჯირკვლების სეკრეტია. ციტოპლაზმაში პირველადი სეკრეციის წვრილი, ხოლო შემდეგ სულ უფრო მსხვილი გრანულები წარმოიქმნება, რომლებითაც თანდათანობით მთელი ციტოპლაზმა ივსება. ბირთვი, მიტოქონდრიები და სხვა ორგანოიდები დეგენერაციას განიცდის, ისინი შედის სეკრეტის შემადგენლობაში. უჯრედი იღუპება. დაშლის პროცესი მოიცავს მხოლოდ ზედაპირულ უჯრედებს. მათ ენაცვლება უფრო ღრმა შრეების ახალი უჯრედები, რადგან შემაერთებული ქსოვილის მახლობლად ეპითელს შენარჩუნებული აქვს ნაკლებად დიფერენცირებული ელემენტები.

ჰოლოკრინული სეკრეტორული უჯრედების ფუნქციონირება მნიშვნელოვანი თავისებურებით ხასიათდება. მათში სეკრეტის წარმოქმნა და გამოყოფა მის დაღუპვას ემთხვევა და ბოლოს, უკანასკნელ ფაზაში ხდება უჯრედის ნორმალური სტრუქტურის აღდგენა. თითქოს დგება „დასვენების“ პერიო-

დი, რის შემდეგაც სეკრეტის სინთეზი და დაგროვება თავიდან იწყება. სეკრეტორული ციკლით აღინიშნება, სწორედ, სეკრეტორული უჯრედების სტრუქტურისა და ფუნქციების ცვლილებათა თანმიმდევრული განმეორება, რაც მათში სეკრეტის წარმოშობასთან და გამოყოფასთანაა დაკავშირებული. რადიოაქტიური იზოტოპური მეთოდის საშუალებით ამ საკითხის დეტალურმა შესწავლამ აჩვენა, რომ სეკრეტორული ციკლის ფაზები სხვადასხვა ტიპის უჯრედისათვის განსაზღვრული მუდმივი ხანგრძლივობით ხასიათდება.

ამრიგად, თუ მეროკრინულ და აპოკრინულ ჯირკვლებში სეკრეტორული ციკლი მრავალჯერ მეორდება, ჰოლოკრინული ჯირკვლის უჯრედის სეკრეცია მხოლოდ ერთხელ ხდება. ადამიანში ჰოლოკრინულია ცხიმოვანი ჯირკვლები.

დაბოლოს, არსებობს ჯირკვლები, რომლებშიც სეკრეტის გამოყოფა ორი ტიპის მიხედვით ხდება - აპოკრინულითა და მეროკრინულით. მაგალითად, სარძევე ჯირკვლები.

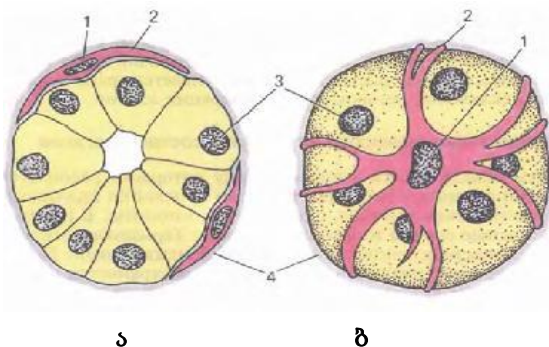
სეკრეტორული გრანულების ფორმირება, როგორც ჩანს, ლიზოსომების წარმოქმნის მექანიზმის მსგავსია.

კარგადაა შესწავლილი სეკრეტორული პროცესის კავშირი გოლჯის აპარატის ფუნქციასთან. ბოვენი გოლჯის აპარატს და მათში მოთავსებულ სეკრეტის გრანულებს ადარებს ალუბლით სავსე კალათას. სეკრეტის ყველაზე წვრილი მარცვლები „კალათის“ ფსკერზე ალაგია და გამსხვილებასთან ერთად უჯრედის აპიკალური ზედაპირისაკენ გადაინაცვლებს. გოლჯის აპარატს და სეკრეტორულ პროცესს შორის კავშირს მოწმობს, აგრეთვე, გოლჯის აპარატის ცვლილება სეკრეტორული მოქმედების დროს. ამ დროს გოლჯის აპარატი დიდდება, ტიხრები მსხვილდება. სეკრეტის გამოყოფის შემდეგ გოლჯის აპარატი მკვეთრად მცირდება. ასევე, ცნობილია ისიც, რომ უჯრედის

სეკრეტორული მოქმედების დროს იცვლება არა მარტო გოლჯის აპარატის სტრუქტურა, არამედ უჯრედში მისი ლოკალიზაციაც. კერძოდ, კუჭქვეშა ჯირკვლის უჯრედებში სეკრეციის დაწყებასთან ერთად გოლჯის აპარატი უჯრედის აპიკალურ ნაწილში გადაინაცვლებს და, შესაბამისად, გადაინაცვლებს სეკრეტორული გრანულების ფორმირების ზონაც უჯრედის ამ უბანში. ყოველივე აღნიშნული მოწმობს გოლჯის აპარატის მნიშვნელობას სეკრეციის პროცესისათვის, რის გამოც ბევრი ავტორი გოლჯის აპარატს „სეკრეციის ორგანოდად“ თვლის. ასეთმა განსაზღვრამ შეიძლება გვაფიქრებინოს, რომ გოლჯის აპარატში კონცენტრირებულია სეკრეტორული პროცესის ყველა ეტაპი, როგორიცაა: სეკრეტორული პროდუქტების სინთეზი, სეკრეტორული გრანულების წარმოქმნა და გამოყოფა. ვინაიდან ვარაუდობენ, რომ გოლჯის აპარატი ფერმენტებით ღარიბია, მკვლევართა უმრავლესობა იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ სეკრეტორული უჯრედის სინთეზურ მოქმედებაში მონაწილეობს მთელი უჯრედის ფერმენტული აპარატი. ამას ნათლად ადასტურებს მონაცემები უჯრედში ცილოვანი ბუნების სეკრეტის წარმოქმნის შესახებ. ამ შემთხვევაში სეკრეტის სინთეზში ბირთვისა და ციტოპლაზმის ცილის მასინთეზებელი სისტემის ყველა რგოლი მონაწილეობს, ე.ი. ბირთვის დნმ-აც, რომელზედაც, როგორც მატრიცაზე, საინფორმაციო რნმ-ას სინთეზი მიმდინარეობს; სატრანსპორტო რნმ, რომელიც მჭავებს უერთდება და რიბოსომებიც, რომელზედაც ცილოვანი მოლეკულის აწყობა ხორციელდება. სინთეზებული ცილოვანი პროდუქტი რიბოსომებიდან ენდოპლაზმური ბადის არხების საშუალებით გოლჯის აპარატში გადის, რომელშიც სეკრეტორული გრანულების ფორმირება ხდება. ვარაუდობენ, რომ სეკრეტორული პროდუქტები გოლჯის აპარატის ბუშტუ-

კებსა და ცისტერნებში გადადის, სადაც ისინი კონდენსირდება გაუწყლოვნების გზით და თითოეული გრანულა ლიპოპროტეინული მემბრანით გარშემოხაზღვრება.

ზოგიერთ ჯირკვალში, მაგალითად, სანერწყვეში, სეკრეტორულ უჯრედებთან ერთად გვხვდება შეკუმშვის უნარის მქონე ეპითელიური უჯრედები - *მიოეპითელიური* უჯრედები (სურ.158). მათ ციტოპლაზმაში არის მიკროფილამენტები, რომლებიც შემკუმშავ ცილებს შეიცავს. შეკუმშვისას ისინი აწვება ტერმინალურ ნაწილს და აადვილებს სეკრეტის გამოყოფას.



სურ. 158. მიოეპითელიური უჯრედები სანერწყვე ჯირკვლის ტერმინალურ ნაწილში. ა - განივი განაკვეთი; ბ - ხედი ზემოდან; 1 - მიოეპითელიოციტების ბირთვი; 2 - მიოეპითელიოციტების მორჩები; 3 - სეკრეტორული ეპითელიოციტების ბირთვი; 4 - ბაზალური მემბრანა.

სეკრეციას რეგულირდება ნერვული და ჰუმორული მექანიზმებით. ჯირკვლოვან უჯრედებში აქტიურდება ფერმენტული სისტემები და მეტაბოლიზმი, მიკრომილაკების აწყობა და მიკროფილამენტების შეკუმშვა, რომლებიც სეკრეტის შიდა-უჯრედულ ტრანსპორტსა და გამოყოფაში მონაწილეობს.

სეკრეტორულ მოქმედების შესაბამისად, ჯირკვლებში ხდება ფიზიოლოგიური რეგენერაცია. მეროკრინულ და აპოკრინულ ჯირკვლებში, რომლებშიც არის ხანდაზმული უჯ-

რედები, გლანდულოციტების საწყისი მდგომარეობა აღდგება მათგან სეკრეტის გამოყოფის შემდეგ შიგაუჯრედული რეგენერაციის, ზოგჯერ კი გამრავლების გზით. ჰოლოკრინულ ჯირკვლებში კი აღდგენა სპეციალური ღეროვანი უჯრედების გამრავლების ხარჯზე ხორციელდება. მათგან ახლად წარმოქმნილი უჯრედები დიფერენცირების გზით გარდაიქმნება ჯირკვლოვან უჯრედებად (უჯრედული რეგენერაცია).

ასაკთან დაკავშირებით შეიძლება დაქვეითდეს მოხდეს სეკრეტორული უჯრედების სეკრეტორული აქტივობა და შეიცვალოს გამომუშავებული სეკრეტის შედგენილობა აგრეთვე, შენელებს რეგენერაციული აქტივობა შემაერთებული ქსოვილის ნაწილის გაზრდით.

რეზიუმე

სეკრეცია არის უჯრედიდან ანაბოლიზმის პროდუქტების გამოყოფა. უჯრედიდან კატაბოლიზმის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფა ექსკრეციით ხდება. უჯრედიდან გამოიყოფა რეკრეტებიც (არაორგანული ნივთიერებები, რომლებიც უჯრედის მეტაბოლიზმში მონაწილეობს).

ჯირკვლოვანი უჯრედები შეიცავს ბირთვს, ციტოპლაზმასა და გარსს. ბირთვი მსხვილია, ბირთვაკები დიდი ზომისაა. ცილოვანი სეკრეტების წარმომქმნელ უჯრედებში კარგადაა განვითარებული გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე. სადაც ლიპიდები და სტეროიდები გამომუშავდება, კარგადაა განვითარებული აგრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე. მათში მიტოქონდრიებიც მრავალრიცხოვანია. სეკრეტორულ უჯრედებში კარგადაა განვითარებული გოლჯის აპარატი. ციტოპლაზმაში უხვადაა სეკრეტების შემცველი ჩანართები.

სეკრეტორული ციკლში არჩევენ ოთხ ფაზას: 1. სეკრეტის

წარმოქმნისათვის პროდუქტების შთანთქმა; 2. სეკრეტის სინთეზი და დაგროვება; 3. სეკრეტის გამოყოფა და 4. ჯირკვლოვანი უჯრედების სტრუქტურის აღდგენა.

არჩევენ მეროკრინულ, აპოკრინულ და ჰოლოკრინულ სეკრეციას. მეროკრინული სეკრეციის დროს ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად ინარჩუნებს სტრუქტურას. სეკრეტით სავსე, მემბრანით შემოსაზღვრული ვაკუოლები უახლოვდება უჯრედის გარსს და ემაგრება მას. ამ ადგილას იქმნება ნასვრეტი, რომლის საშუალებითაც სეკრეტი უჯრედებიდან ჯირკვლის სანათურში გამოდის.

აპოკრინული სეკრეციის დროს ჯირკვლოვანი უჯრედები ნაწილობრივ იშლება. ამ დროს უჯრედის ზედაპირზე წარმოიქმნება მემბრანით დაფარული ციტოპლაზმური გამონაზარდები, რომლებშიც სეკრეტი გროვდება. სეკრეტთან ერთად გამოიყოფა ჯირკვლოვანი უჯრედების ციტოპლაზმის აპიკალური ნაწილი ან მიკროხაოების წვეროები.

ჰოლოკრინული სეკრეციის შემთხვევაში ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად იშლება და სეკრეტად უჯრედის მთელი შიგთავსი გადაიქცევა. დაშლილი უჯრედები და მათში სინთეზებული ნივთიერებანი ამ ჯირკვლების სეკრეტია. ბირთვი, მიტოქონდრიები და სხვა ორგანოიდები დეგენერაციას განიცდის. უჯრედი ილუპება.

შეამოწმე შენი ცოდნა:

1. განმარტე ანაბოლიზმი და კატაბოლიზმი.
2. რას წარმოადგენს რეკრეტები?
3. რა შემთხვევაში შეიძლება ლაპარაკი სეკრეციაზე?
4. როგორი შეიძლება იყოს სეკრეტის ბიოლოგიური ფუნქციები?

5. როგორია სეკრეტორული უჯრედის აგებულების თავისებურება?
6. რას ეწოდება სეკრეტორული ციკლი?
7. დაასახელე სეკრეციის ფაზები.
8. დაახასიათე სეკრეციის პირველი ფაზა.
9. აღწერე სეკრეციის მეორე ფაზა.
10. რით გამოირჩევა სეკრეციის მესამე ფაზა?
11. რა ხდება სეკრეციის მეოთხე ფაზაში?
12. დაასახელე სეკრეციის სახეები.
13. რომელი სახის სეკრეციის დროს გამოიყოფა ჯირკვლოვანი სეკრეტი, ძირითადად - ეგზოციტოზით?
14. რომელი სახის სეკრეციის დროს ირღვევა უჯრედის მთლიანობა?
15. რომელი ტიპის სეკრეციის დროს იშლება უჯრედის ზემო ნაწილი?
16. რომელი ტიპის სეკრეციის პროცესში არ ირღვევა უჯრედის მთლიანობა?

**თავი 15. უჯრედის დიფერენციაცია. ბირთვისა
და ციტოპლაზმის ურთიერთდამოკიდებულება
უჯრედულ დიფერენციაციაში**

თითოეული მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი თავის ცხოვრებას იწყებს ერთი უჯრედიდან. სქესობრივი გამრავლების დროს ერთი უჯრედიდან - განაყოფიერებული კვერცხუჯრედიდან (ზიგოტიდან), ვეგეტაციური გამრავლების დროს კი - ერთგვაროვანი უჯრედების ჯგუფიდან ყალიბდება რთული მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის მრავალფეროვანი ორგანოები და ქსოვილებით, რომლებიც სხვადასხვა ტიპის უჯრედებისაგან შედგება და განსხვავებულ ფუნქციებს ასრულებს. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის მთელი სხეული წარმოიქმნება ამ ერთადერთი უჯრედის თანმიმდევრული დაყოფის საფუძველზე მისი მემკვიდრული ინფორმაციის შესაბამისად. უჯრედის მიტოზური დაყოფის შედეგად მიიღება ერთგვაროვანი უჯრედები, რომლებიც დედაუჯრედის მსგავსია. ისმის კითხვები: როგორ და როდის აღარაა ეს ახალწარმოქმნილი უჯრედები დედისეულისა და დისეულის მსგავსი? როგორ წარმოიქმნება განსხვავებული უჯრედული სტრუქტურები, რომლებიც სპეციალურ ფუნქციას ასრულებს? როგორ რეგულირდება უჯრედთა ეს გარდაქმნა ორგანიზმის მიერ? ყველა ეს კითხვა ახასიათებს უჯრედული დიფერენციაციის პრობლემის არსს.

ინდივიდუალური განვითარების პროცესში ერთგვაროვანი უჯრედებისაგან განსხვავებული უჯრედების წარმოქმნის პროცესი *დიფერენციაციას* წარმოადგენს. დიფერენციაციის პროცესში წარმოსაქმნელი განსხვავებები უჯრედებში ინახება მემკვიდრული ინფორმაციის სახით და შთამომავლობას გა-

მრავლების პროცესში გადაეცემა.

ასე მაგალითად, ადამიანის ორგანიზმი შედგება სხვადასხვა სახის უჯრედებისაგან, რომლებიც გამოირჩევა სპეციფიკური თავისებურებებით, კერძოდ, გააჩნია საკუთარი მორფოლოგიური თავისებურებები, ფორმა და ზომა, ხასიათდება შესაბამისი ქიმიური აგებულებით და ასრულებს სპეციფიკურ ფუნქციებს. ჩამოთვლილი სტრუქტურული და ფუნქციური თავისებურებები პირდაპირ არაა წარმოდგენილი სასქესო უჯრედებში, არ გვხვდება არც განაყოფიერებულ კვერცხუჯრედში. ეს თავისებურებები იქმნება თანდათანობით, ემბრიოგენეზის სხვადასხვა ეტაპზე უჯრედული დიფერენციაციის საფუძველზე. აქედან გამომდინარე, შეიძლება დავასკვნათ, რომ დიფერენცირება განვითარების პროცესის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ეტაპია. მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში დიფერენციაციის პროცესი გენეტიკურად მყარადაა დეტერმინირებული და მოწესრიგებული. ორგანიზმში ყოველ უჯრედს, სხვა უჯრედებთან მიმართებაში უკავია მისთვის დამახასიათებელი განსაზღვრული ადგილი. ზიგოტა ინტენსიურად იყოფა, შემდეგ იზრდება და ფორმირდება სხვადასხვა ტიპის უჯრედები, შემდეგ ქსოვილები და ორგანოები. ემბრიოგენეზის ადრეულ სტადიაზე გარკვეული ფაქტორები განსაზღვრავს, რომელმა უჯრედმა რა ფუნქცია უნდა შეასრულოს. სწორედ, ეს ფაქტორები განაპირობებს უჯრედების დიფერენცირების მიმართულებას. აღნიშნული კანონზომიერება მიუთითებს ორგანიზმის განვითარების გეგმის არსებობაზე. როგორც დიფერენცირება, ასევე, განვითარების გეგმის ჩამოყალიბება მორფოგენეზის შემადგენელი ნაწილებია. საინტერესო ფაქტია, რომ მორფოგენეზი ერთი სახეობის ინდივიდის თაობებში მსგავსად მიმდინარეობს, რაც იმას ნიშნავს, რომ სირაქლემას კვერცხიდან

ყოველთვის სირაქლემა განვითარდება, თევზის კვერცხუჯრედიდან - თევზი, ბაყაყის კვერცხუჯრედიდან - ბაყაყი და არა სხვა ორგანიზმი, ამდენად, ამ პროცესს განსაზღვრავს და აკონტროლებს გენეტიკური მასალა.

ამფიბიების განვითარების ადრეული სტადიების ექსპერიმენტულმა გამოკვლევებმა გამოავლინა დაყოფის დროს წარმოქმნილი ბირთვების ერთგვაროვნება. შპემანმა (1928) განაყოფიერების შემდეგ კვერცხუჯრედი ძაფით გადაკვანდა ისე, რომ ბირთვი მხოლოდ ერთ ნახევარში დარჩა. ამ ნახევარში დაყოფა, ჩვეულებრივ მიმდინარეობდა. მეორე ნახევარში კი დაყოფა არ ხდებოდა, თუმცა, ორივე ნაწილს შორის დარჩენილი ციტოპლაზმის ვიწრო ხიდაკით მეოთხე დაყოფის შემდეგ (სულ 16 ბირთვი იყო) ერთი მათგანი უბირთვო ნაწილში მოხვდა. იგი დაყოფას იწყებდა და მისგან ნორმალური ლარვა ვითარდებოდა.

განვითარების უფრო გვიან სტადიებზე ბრედგისისმა და კინგმა ბირთვების ტრანსპლანტაციის მეთოდი გამოიყენეს. მრავალმა ავტორმა შეძლო ზრდასრული ნორმალური ინდივიდების მიღება ენუკლირებული კვერცხუჯრედიდან, რომელშიც გადანერგილი იყო ნეირულის, თავკომბალას ნაწლავის, თირკმლის უჯრედების ბირთვები. თუმცა, კვერცხუჯრედთა გარკვეულ პროცენტში განვითარება მხოლოდ ბლასტულის სტადიამდე მიმდინარეობდა ან მათგან ანომალური ლარვები ვითარდებოდა.

მსგავსი ცდებით დადგენილი იქნა, რომ სომატური უჯრედების ბირთვებს გააჩნია, არა მარტო მოცემული ორგანიზმისათვის დამახასიათებელი მემკვიდრული ინფორმაციის მთლიანობა, არამედ, ორგანიზმის ნორმალური ინდივიდუალური განვითარების უზრუნველყოფის პოტენციალიც. აქედან ნათე-

ლია, რომ ონტოგენეზის პროცესში ბირთვების მემკვიდრეობითი სტრუქტურები რაიმე შეუქცევად ცვლილებებს არ განიცდიან.

ნიშან-თვისებათა ჩამოყალიბება ონტოგენეზის პროცესში რეგულირდება მოლეკულურ, უჯრედულ, ქსოვილურ და ორგანიზმულ დონეებზე. აღნიშნული რეგულაციური მექანიზმები იძლევა საშუალებას, რომ ერთადერთი საწყისი უჯრედისაგან (ზიგოტა), დიფერენციაციის შედეგად ჩამოყალიბდეს ორგანიზმი (მაგალითად, ადამიანი 100-მდე სხვადასხვა ტიპის უჯრედით, ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემების მრავალფეროვნებითა და ინდივიდუალური თავისებურებებით). ვინაიდან ერთი და იგივე ორგანიზმის გენები სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში იდენტურია, თავისთავად იზადება კითხვა: როგორ შეუძლია მსგავსი გენეტიკური შემადგენლობის უჯრედებს, წარმოქმნან მრავალი სხვადასხვაგვარი უჯრედისა და ქსოვილისაგან აგებული ორგანიზმი? საინტერესოა, რა ფაქტორი განსაზღვრავს უჯრედების დიფერენცირებას და სივრცობრივ განლაგებას? რა განაპირობებს ორგანიზმის განვითარების გეგმის ჩამოყალიბებას?

დიფერენცირება წარმოადგენს პროგრესულ ცვლილებებს ნივთიერებათა ცვლასა და უჯრედთა სტრუქტურებში, რის შედეგადაც პირველად ერთგვაროვან მასალაში უჯრედთა შორის წარმოიქმნება მორფოლოგიური და ქიმიური განსხვავებები, რომლებიც მათ ფუნქციურ სპეციალიზაციასთანაა დაკავშირებული.

ყოველი უჯრედის ფორმა და ფუნქცია მასში არსებული ცილა-ფერმენტებით განისაზღვრება. უჯრედული დიფერენციაციის ყველაზე მკაფიო ნიშანია ციტოპლაზმურ სტრუქტუ-

რათა განვითარება, რაც დაკავშირებულია უჯრედის ფუნქციასთან და განაპირობებს მის სპეციალიზაციას. მაგალითად, კუნთოვანი ქსოვილის უჯრედებში წარმოიქმნება მიოფიბრილები, რომლებიც უზრუნველყოფს შეკუმშვის ფუნქციას. კანის ეპითელის უჯრედებში წარმოიქმნება ტონოფიბრილები, რის შემდეგაც უჯრედების ზედაპირული შრეები რქოვანდება და კვდება. ერითროციტებში სინთეზდება ჰემოგლობინი, შემდეგ უჯრედები ბირთვს კარგავს, მომწიფებული ერითროციტები კი ხანგრძლივი ფუნქციონირების შემდეგ იღუპება და ა.შ.

უჯრედის ზედაპირზე, ციტოპლაზმასა და უჯრედის ორგანოებში არსებული ცილოვანი მოლეკულების ერთობლიობა განსაზღვრავს მის ფუნქციას, ცილები კი გენებით არის დეტერმინირებული (კოდირებული). ემბრიოგენეზის პერიოდში მიმდინარეობს ფორმატწარმოქმნის პროცესები, რომელსაც გენთა მთელი ჯგუფების ექსპრესია ახლავს თან, მაგრამ უნდა აღინიშნოს, რომ ეს არ არის ქაოსური პროცესი. როგორც აღინიშნა, დიფერენციაციის პროცესი მკაცრად მოწესრიგებული და დარეგულირებულია გენეტიკური აპარატით. უჯრედებში დიფერენციაციის დროს მიმდინარეობს გენთა, ე.წ. შერჩევითი (ამორჩევითი) ექსპრესია. ამ პროცესებს კი განახორციელებს ტრანსკრიფციის ფაქტორები - ცილოვანი მოლეკულები, რომლებიც კავშირს ამყარებს გენის პრომოტორთან და იწვევს ტრანსკრიფციის პროცესის აქტივაციას ანუ გამოდის ინიციატორის როლში, მაგრამ არსებობს ალტერნატიული ფუნქციაც, როცა ისინი, პირიქით, თრგუნავს ტრანსკრიფციის პროცესს და ასრულებს რეპრესორის როლს. უჯრედში არსებული ათასობით გენიდან მხოლოდ უმცირესი ნაწილი განიცდის ექსპრესიას, დიდი ნაწილი კი „გაჩუმებულია“. სხვადასხვა უჯრედი ერთმანეთისაგან განსხვავდება ამ აქტიური და „გაჩუმებული“ გენების თანაფარ-

დობით. უჯრედის დიფერენცირება, მისი სპეციფიკური თავისებურებების ფორმირება დამოკიდებულია ტრანსკრიფციის იმ ფაქტორებზე, რომლებიც მასში მოქმედებს და განაპირობებს სპეციფიკური გენების ექსპრესიას.

უჯრედთა და ქსოვილთა მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ თავისებურებათა რეგიონული (ლათ. regionis-უბანი) სხვაობანი წარმოიქმნება ქიმიური დიფერენციაციის შედეგად. ქიმიური დიფერენცირება კი, თავის მხრივ, განვითარებად ქსოვილებში ნივთიერებათა ცვლის პროცესში ძირითადი ცვლილებების შედეგია. მაგალითად, ემბრიონული ქსოვილები დიფერენცირების პროცესში განსხვავდება ერთმანეთისაგან საკვები ნივთიერებებისადმი მოთხოვნილებით. მაგალითად, წიწილის ჩანასახის გულის ნორმალური ჰისტოგენეზისათვის აუცილებელია გლუკოზის ძალიან დაბალი კონცენტრაცია, მაშინ, როცა ნერვული სისტემის დიფერენცირება, თითქმის ორჯერ უფრო მეტ გლუკოზას საჭიროებს. ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვაობა ასახავს ფერმენტული აქტივობის სხვადასხვაობასაც. ცნობილია, რომ ფერმენტთა უმეტესობის აქტივობა სხვადასხვაა ერთი და იგივე ცხოველის სხვადასხვა ორგანოში.

ასე რომ, დიფერენცირება შეიძლება განვიხილოთ, როგორც ნივთიერებათა ცვლის შედეგად სხვაობათა რეგიონულად წარმოქმნის პროცესი, რაც იწვევს მეორად მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ განსხვავებებს. ამ განვითარებას, უპირველეს ყოვლისა, ადეტერმინანტებს მემკვიდრული ფაქტორები. რასაკვირველია, გამორიცხული არაა განვითარებად ჩანასახში ახალი თვისებების ჩამოყალიბება სხვადასხვა - გარე თუ შიგა ფაქტორების გავლენით.

დიფერენცირებას მოსდევს გარკვეული ორგანიზაცია, რაც გამოიხატება მორფოგენეზით, ე.ი. ონტოგენეზში გარკვეული

აგებულების ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემების ჩამოყალიბებით. მას მოჰყვება ორგანიზმის ზრდა, რაც დაკავშირებულია უჯრედთა რაოდენობის მატებასთან მათი გამრავლების გზით. თუ ჩავთვლით, რომ დიფერენციაცია უჯრედის სპეციალიზაციასთანაა დაკავშირებული, პროცესის დასაწყისი, ბუნებრივია, ზიგოტაში ან უფრო ადრე - ოოგენეზის პროცესშია.

ექვს აღარ იწვევს აზრი იმის შესახებ, რომ ასეთი დიფერენცირების პროცესები მოლეკულურ დონეზე იწყება, ჯერ კიდევ, კვერცხუჯრედის ჩამოყალიბების პროცესში.

ოოგენეზის დროს პირველი რიგის ოოციტების წარმოქმნა მაღალგანვითარებულ ცხოველებში საკმაოდ გახანგრძლივებულად მიმდინარეობს. ცდებით დასაბუთებულია, რომ ამ პერიოდში ადგილი აქვს ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულების ინტენსიურ წარმოქმნას. ტრიტონებში და სხვა ცხოველებშიც შემჩნეულია ამ ეტაპზე ქრომოსომების გარკვეული უბნების ფუნქციური გააქტიურების პროცესი. შესაბამის უბნებში ქრომოსომებზე წარმოიქმნება გარკვეული გამობერილობები - *პუფები*. ამ გამსხვილებებს (ქრომომერებს) მისი პირველი აღმოჩენის პატივისცემის ნიშნად *ბალბიანის სხეულაკებს* უწოდებენ. ასეთი გამობერილობანი ქრომოსომების სხვადასხვა უბანზე აღმოცენდება უჯრედული სპეციალიზაციის გარკვეულ ეტაპზე. ეს კი ქრომოსომური უბნების დიფერენცირებულ აქტივობაზე მიუთითებს.

ოოციტებში შემჩნეულია „ლამპის“ ჯაგრისის მსგავსი ქრომოსომების არსებობაც. ასეთი წარმონაქმნები ყალიბდება ქრომოსომის ორივე ქრომონემის ერთსა და იმავე ლოკუსში ინტენსიური დესპირალიზაციის შედეგად. ასეთი ტიპის ქრომოსომურ უბნებში ინტენსიურად სინთეზდება ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულები.

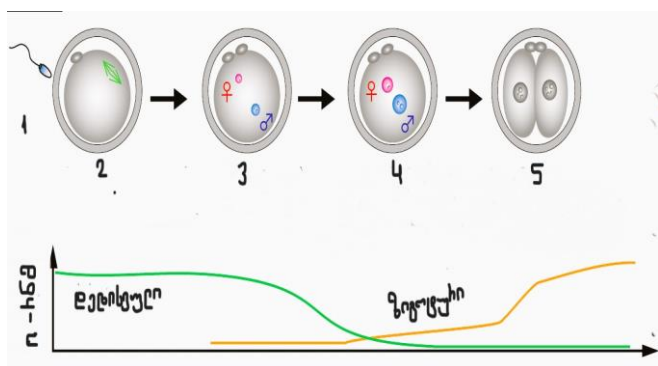
დადგენილია, რომ გენების აქტივობის რეგულაცია ჰორმონებით ხორციელდება ცილა-რეცეპტორების მეშვეობით. სწორედ, კომპლექსი ჰორმონი-რეცეპტორი ააქტიურებს ი-რნმ-ას სინთეზს.

ოოციტების სტადიაზე ქრომოსომური უბნების ინტენსიური აქტივობა მიუთითებს იმაზე, რომ აქ ხდება მემკვიდრული ინფორმაციის გაძლიერებული ტრანსკრიფცია. ტრანსკრიბირებული ინფორმაციული რნმ-ას მოლეკულები უკავშირდება ცილის მოლეკულებს და წარმოიქმნება გრანულოვანი სხეულებები - *ინფორმოსომები*. ინფორმოსომებში ნახევრადრეალიზებული ინფორმაციის დროებით სტაბილიზდება.

აღნიშნულის გარდა, კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში მიმდინარეობს რეგიონული ცვლილებებიც, რომელსაც *ციტოპლაზმურ სეგრეგაციასაც* უწოდებენ. კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმის სხვადასხვა უბანში (განსაკუთრებით, ანიმალურ და ვეგეტატიურ პოლუსებზე) მეტ-ნაკლებად განსხვავებული ფერმენტული გარემოც არსებობს. განაყოფიერების შემდეგ ზიგოტაში იწყება რთული პროცესები. მამრობითი გამეტების ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების მასტიმულირებელი გავლენით ზიგოტაში განაყოფიერებისთანავე იწყება ციტოპლაზმური გარდაქმნები - *კორტიკულური რეაქციები*. იწყება ზიგოტის სწრაფი დიფერენცირება. კვერცხუჯრედში ტრანსკრიბირებულ მდგომარეობაში მყოფი ინფორმაცია განიცდის დებლოკირებას, ხდება მისი ტრანსლაცია და, ფაქტობრივად, მხოლოდ დედაგენოტიპის ინფორმაციის ხარჯზე იწყება ჩანასახის განვითარება, რაც მიმდინარეობს ბლასტულის ბოლო სტადიამდე. ამის შემდეგ ჩაირთვება ზიგოტის ბირთვის ინფორმაცია.

როგორც აღვნიშნეთ, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედული მრავალფეროვნების წარმოქმნა გამოწვეულია სპეცი-

ფიკური გენების ექსპრესიის რეგულირებით. აღსანიშნავია, რომ ზიგოტა, თავდაპირველად (ტრანსკრიფციასთან მიმართებით) მდუმარეა და განვითარების ყველა საწყისი მოვლენა დამოკიდებულია გამეტებიდან მემკვიდრეობით მიღებულ რნმ-ზე და ცილებზე. მამრობითი და მდედრობითი სქესის გამეტებს შორის ზომების განსხვავების გამო, განაყოფიერებული კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმა, თითქმის ექსკლუზიურად, კვერცხუჯრედისეულია. შედეგად, ზიგოტაში ტრანსკრიფტების საწყისი ჯგუფი ზიგოტური გენომის გააქტიურებამდე (ZGA) მემკვიდრეობით კვერცხუჯრედიდან მიიღება და მას დედის **ტრანსკრიფტომი** ეწოდება. დედის ტრანსკრიფტომი იქმნება მზარდ კვერცხუჯრედებში აქტიური ტრანსკრიფციით (სურ. 159).



სურ. 159. დედისეული და ზიგოტური ი-რნმ-ის დონე ადრეული ემბრიოგენეზის პერიოდში. 1 - სპერმატოზოიდი; 2 - კვერცხუჯრედი; 3 - ზიგოტა G1 ფაზაში; 4 - ზიგოტა G2 ფაზაში; 5 - ემბრიონი ორი უჯრედის სტადიაზე.

კვერცხუჯრედის ზრდის დასასრულს, ტრანსკრიფცია ჩერდება და ყველა შემდეგი მოვლენა განაყოფიერებამდე და მის მიღმა კონტროლდება დედის ტრანსკრიფტომის სტაბილურობითა და რეალიზაციით. განაყოფიერების შემდეგ მნიშვნელო-

ვანი ნაბიჯია ემბრიონის გენომის ტრანსკრიფციის გააქტიურება, რომელსაც უწოდებენ ZGA-ს. ზიგოტური გენომი ერთვება ტრანსკრიფციის პროცესში განაყოფიერებიდან რამდენიმე საათის ან რამდენიმე დღის შემდეგ სახეობასპეციფიკურობის შესაბამისად.

ამრიგად, მიუხედავად იმისა, რომ დედის ტრანსკრიფტომი მნიშვნელოვანია განაყოფიერების მოსამზადებლად და ადრეული ემბრიონის განვითარებისთვის, ის უნდა ჩანაცვლდეს ემბრიონული ტრანსკრიფტომით, რომელიც გააკონტროლებს ზიგოტური გენომის განვითარებას.

ზღვის ზღარბებზე, თევზებსა და ამფიბიებზე ჩატარებულმა შორეული ჰიბრიდიზაციის მრავალრიცხოვანმა ცდებმა აჩვენა, რომ მრავალ შორეულ ჰიბრიდთა განვითარება მხოლოდ ბლასტულის სტადიამდე გრძელდება. აღმოჩნდა, რომ ბლასტულამდე კვერცხუჯრედის დასხივება განვითარების პროცესს არ არღვევს. ამრიგად, ოოგენეზის დროს ინფორმაციის საკმარისი მარაგი იქმნება, რომელიც უზრუნველყოფს განვითარებას ბლასტულის სტადიამდე. შემდგომი განვითარებისათვის კი საჭიროა ახალი ინფორმაციის მიწოდება, რომელსაც ბირთვებში ახალი ი-რნმ-ის სინთეზი უზრუნველყოფს.

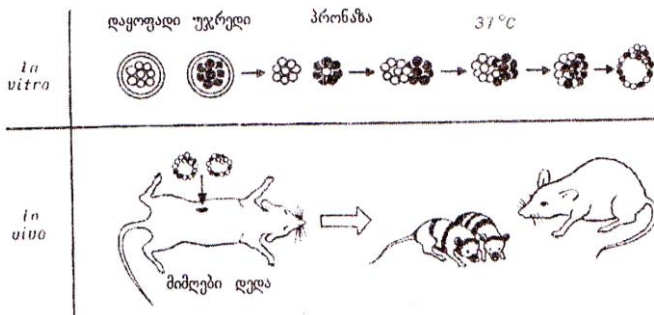
ბაყაყის ჩანასახში ზიგოტის გენების ფუნქციონირება იწყება მაშინ, როცა ჩანასახი 1000 უჯრედის დონეზეა, რაც ბლასტულის შუა პერიოდს შეესაბამება. აქ ი-რნმ-ას მოლეკულების სინთეზი იწყება ბლასტულის ბოლოს, ხოლო გასტრულის სტადიაზე მიმდინარეობს ახალი რიბოსომებისა და რიბოსომული რნმ-ას სინთეზი. მამა ორგანიზმის გენომი ჩანასახის განვითარების მართვაში მხოლოდ ამის შემდეგ იწყებს მონაწილეობას.

ასე რომ, კვერცხუჯრედული ინდუქცია ანუ დედისეული ეფექტი ონტოგენეზური პროცესების მოლეკულურ-უჯრედულ

ლი რეგულირების საუკეთესო დასაბუთებაა.

ემბრიოგენეზის პროცესში, როცა უკვე სრულყოფილად ჩაირთვება ჩანასახის გენოტიპი, იწყება აქტიური დიფერენციაციის პროცესი და ჩნდება ღეროვანი უჯრედები. ესენი კი, თავის მხრივ, დასაბამს აძლევს ქსოვილებსა და ორგანოებს. უჯრედებისა და ქსოვილების დიფერენციაციის შემდეგ თავს იჩენს რეგულაციის კიდევ ერთი ტიპი - ე.წ. **უჯრედშორისი და ქსოვილთაშორისი ინდუქცია**.

ჩანასახის განვითარებისას უჯრედშორისი გავლენა ცდით დაასაბუთა ბ.მინცმა თავგებზე. მან დაამუშავა მეთოდიკა, ე.წ. ალოფენური ანუ საჩანასახო (ბლასტულის) ქსოვილების მექანიკური შერევით ისეთი ორგანიზმების მიღებისა, რომლებიც გენეტიკურად სხვადასხვაგვარ ქსოვილებს შეიცავს (სურ.160).



სურ.160. ქსოვილების მექანიკური შერევით ალოფენური თავგების მიღების სქემა.

გენეტიკურად განსხვავებული ტიპის უჯრედებისაგან მოახდინეს ბლასტულის კონსტრუირება და მისი იმპლანტაცია წინასწარ ჰორმონულად მომზადებული მდედრის საშვილოსნოში. განვითარდა ქიმერული ორგანიზმები, რომელშიც შერეულია გენეტიკურად განსხვავებული ტიპის უჯრედები.

ემბრიონული დიფერენციაციის პროცესში გენთა უჯრედ-

შორისი გავლენით წარმოქმნილი პროდუქტის ზემოქმედება, ცხადია, ქსოვილთაშორის ინდუქციაზე მეტყველებს. ეს დასაბუთდა კიდევ საფუძვლიანი ექსპერიმენტებით.

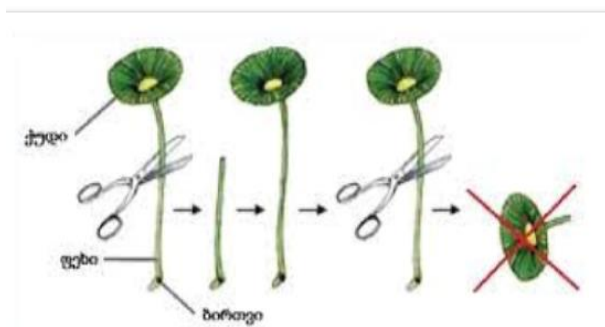
დადგენილია, რომ ხერხემლიანებში ქორდის მეზობელი ექტოდერმული შრის ქსოვილისგან ყოველთვის ნერვული სისტემა ვითარდება. თუ ჩანასახს ამოვკვეთთ ქორდის ნერგს და გადავუნერგავთ მას მუცლის მხარეს, მაშინ ნერვული სისტემაც მუცლის მხარეს (ქორდის გვერდით) განვითარდება. გამოდის, რომ ქორდის ქსოვილი აინდუცირებს ექტოდერმისაგან ნერვული ქსოვილის დიფერენცირებას. ამ მოვლენის გენეტიკური საფუძველი, უდავოდ, ისაა, რომ რაკი ერთი ორგანიზმის ყოველი უჯრედი ერთნაირ გენებს შეიცავს, ქორდის ქსოვილის გენების პროდუქტი იწვევს მეზობელი ქსოვილის უჯრედებში იმ გენების ფუნქციონირებას, რომლებიც ნერვული სისტემის ჩამოყალიბებას განაპირობებს.

ემბრიოგენეზის ადრეულ ეტაპზე ქორდა მიჩნეულია ინდუქციის ცენტრად. აქ წარმოშობილი სასიგნალო მოლეკულების ზემოქმედებით ხდება რეგიონული ცვლილებები, როგორც ზედაპირულად მდებარე ექტოდერმაში (ნეიროექტოდერმა), ასევე, გვერდით განლაგებულ მეზოდერმაში. ცხადია, სხვადასხვა ტიპის ქსოვილის დიფერენცირება ერთი გენოტიპის სხვადასხვა გენის ფუნქციონირებით ხორციელდება. უჯრედის დონეზე დიფერენციაციის პრობლემის ასახსნელად, უპირველეს ყოვლისა, უჯრედებს შორის განსხვავებების აღმოცენებისას ბირთვისა და ციტოპლაზმის როლის განსაზღვრაა აუცილებელი.

ციტოპლაზმის როლი დიფერენცირების პროცესში. ციტოპლაზმის გავლენა ბირთვზე მკაფიოდ ვლინდება განვითარების ადრეულ სტადიებზე. ციტოპლაზმის გავლენას ბირთ-

ვზე ასაბუთებს ჰარისის ცდები უჯრედების in vitro პირობებში შერწყმის შესახებ. კულტურაში შეყვანილი ინაქტივირებული პარაინფლუენცის ვირუსი მათი ზედაპირის შეცვლას იწვევს, რის შედეგადაც უჯრედები შეირწყმება, ე.წ. ჰეტეროკარიონების შექმნით. ნორმალურად განვითარებადი ფიბრობლასტის და ფრინველთა დნმ-ას სინთეზს და გაყოფის უნარს მოკლებული ბირთვიანი ერითროციტების შერწყმის დროს წარმოიქმნება მრავალბირთვიანი უჯრედი (ჰეტეროკარიონი), რომელსაც ექნება ფიბრობლასტის ერთი და ერითროციტის რამდენიმე ბირთვი. ამ პირობებში ერითროციტების ბირთვები იწყებს რნმ-ას სინთეზს, შემდეგ დნმ-ას სინთეზს და, ისევე, როგორც ფიბრობლასტების ბირთვები, მიტოზურადაც დაიყოფა.

ბირთვის როლი მორფოგენეზის პროცესში. მორფოგენეზის პროცესში ბირთვის როლის შესწავლას არაერთი ექსპერიმენტი მიემდგნა. ერთ-ერთი მათგანია ი.ჰამერლინგის (1930) მიერ ჩატარებული ცდები (სურ.161). ზღვის დიდი ზომის ერთუჯრედიან მწვანე წყალმცენარე - აცეტაბულარიაზე. იგი რთული აგებულებისაა: აქვს რიზოიდი, რომელშიც ბირთვია მოთავსებული, 5 სმ-მდე სიგრძის ღერაკი და ქუდაკი.



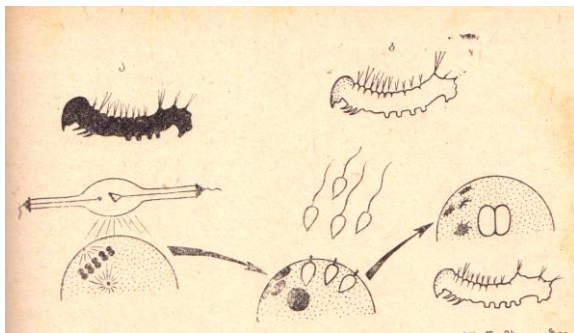
სურ. 161. ჰამერლინგის ცდა აცეტაბულარიაზე.

ცდისთვის გამოყენებული იქნა აცეტაბულარიას ორი სახეობა. ისინი ერთმანეთისაგან ქუდაკის ფორმით განსხვავდება. *A.mediterranea*-ს გრძელი ღერაკი და ლამბაქის ფორმის ქუდაკი აქვს, მეორე სახეობას - *A.wettsteini*-ს - მოკლე ღერაკი და როზეტისებური ქუდაკი. ამ უკანასკნელის რიზოიდეზე გადანერგეს *A.mediterranea*-ს ქუდაკიანი ღერაკი, რამდენიმე ხნის შემდეგ ქუდაკს აცლიდნენ, რეგენერირდებოდა როზეტისებური ფორმის ქუდაკი. ასევე, როდესაც ჰამერლინგმა წყალმცენარეს ქუდი მოაჭრა, ცოტა ხანში მას დაკარგული ნაწილი კვლავ განუვითარდა, ფეხის მოჭრის შემდეგ კი უჯრედი მალევე დაილუპა, ე.ი. ეს ნიშნები ბირთვით განისაზღვრება.

ბ.ასტაუროვმა ჩაატარა ცდა თუთის აბრეშუმხვევიაზე. რენტგენის სხივის დიდი დოზით დასხივების, განაყოფიერების შემდეგ კი ტემპერატურული ზემოქმედებით მოახდინეს მისი აქტივაცია, რამაც არა მარტო ბირთვის დაშლა გამოიწვია, არამედ, მოახდინა ანდროგენეზის ინდუცირებაც. ე.ი. ინდივიდის განვითარება სპერმატოზოიდების ბირთვების შერწყმის ხარჯზე დაიწყო (თუთის აბრეშუმხვევიას ახასიათებს პოლისპერმია). შესაბამისად, მამის მსგავსი ლარვები ვითარდებოდა (სურ. 162). მსგავსი ცდებით დადასტურდა, რომ ორგანიზმის ნიშანთვისებები, მათ შორის სახეობრივი, ბირთვით განისაზღვრებოდა, რომ ბირთვი შეიცავს ორგანიზმის განვითარებისთვის საჭირო მთელ ინფორმაციას.

დადგენილია, რომ ბირთვში მთელი გენომი არასდროს ფუნქციონირებს. ცალკეული გენი თანმიმდევრულად, განვითარების შესაბამისად იწყებს ფუნქციონირებას, ე.ი. იწყებს შესაბამისი ი-რნმ-ის სინთეზს, მაშინ, როცა სხვა გენების მოქმედება ბლოკირებულია. ასე რომ, რიგ უჯრედულ თაობებში უჯრედების მიერ ახალ ნიშან-თვისებათა შექმნა და ძველის

დაკარგვა ეპიგენეტიკური ცვლილებების (მიტოზური გაყოფის დროს მემკვიდრეობით მიღებული გენეტიკური მასალის აქტივობის ცვლილებების) შედეგია, რომლებიც უზრუნველყოფს უჯრედების დიფერენციაციას.



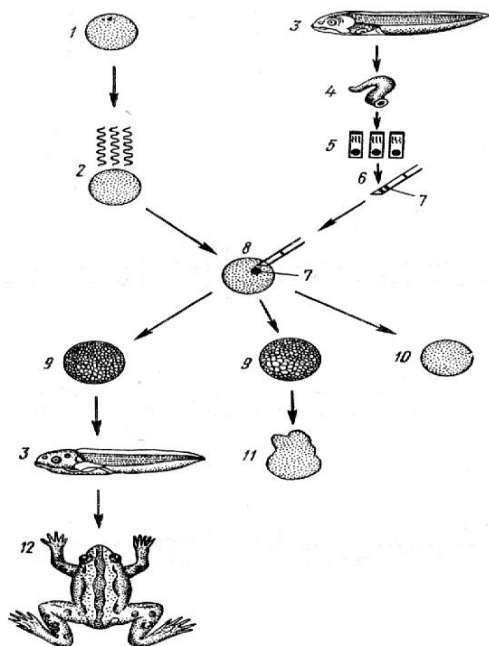
სურ. 162. ბ.ასტაუროვის ცდა.

ცხადია, ბირთვი მოქმედებს ციტოპლაზმაზე, აპროგრამებს ცილის სინთეზს, შემდეგ კი ციტოპლაზმა მოქმედებს ბირთვზე - შერჩევით ახდენს იმ გენების ბლოკირებას, რომლებიც მანამდე მოქმედებდა. გარკვეული ინფორმაციის მიღების შემდეგ ციტოპლაზმა თრგუნავს ყველა გენს, რომლებიც მოცემულ მომენტში არ უნდა მოქმედებდეს ან მხოლოდ იმ გენებზე მოქმედებს, რომლებიც მთელი გენოტიპის აქტივობას არეგულირებს.

გენთა ფუნქციური რეგულაცია, რომ მართლაც, ციტოპლაზმის ქიმიური თავისებურებებით რეგულირდება, ეს დასტურდება ბირთვების ტრანსპლანტაციის გზით, კიდევ ერთი ცდის საფუძველზე. როცა ამფიბიებში ბლასტულის სტადიაზე მყოფი უჯრედიდან ბირთვი გადაიტანეს ზიგოტის ციტოპლაზმაში, ჩანასახის განვითარება დაიწყო თავიდან - ზიგოტამ დაიწყო დანაწევრება. გამოდის, რომ გენების ფუნქციური აქტივობა

ციტოპლაზმურ გარემოზეა დამოკიდებული.

ადრე ფიქრობდნენ, რომ ონტოგენეზის დროს გენები ფუნქციონირებისას განიცდის შეუქცევად ცვლილებებს და იგივე ფუნქციის განმეორებით შესრულება აღარ შეუძლია. ეს მოსაზრება XX საუკუნის 60-იან წლებში უარყო ინგლისელმა მეცნიერმა დ. გერდონმა (სურ.163).



სურ.163. გერდონის ცდა *Xenopus laevis*-ზე. 1-გაუნაყოფიერებელი კვერცხი; 2-ულტრაიისფერი სხივი; 3-თავკომბალა; 4-თავკომბალას ნაწლავი; 5-ნაწლავის ეპითელის უჯრედები; 6-მიკროპიპეტი; 7- ეპითელური უჯრედის ბირთვი; 8-ბირთვი-რეციპიენტი; 9-ბლასტულა; 10-დაყოფადი უჯრედი; 11-არანორმალური ემბრიონი; 12-ზრდასრული ბაყაყი.

გერდონმა აფრიკული გომბეშოს (*Xenopus laevis*) გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედი დაასხივა ულტრაიისფერი სხივე-

ბის ძლიერი დოზებით. ასეთი ზემოქმედება ბირთვის სრულ ინაქტივაციას იწვევს, მაგრამ ციტოპლაზმაში რაიმე სერიოზული დაზიანება არ ხდება. ინაქტივირებული კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში მიკროქირურგიული ტექნიკის საშუალებით მოახდინა ემბრიოგენეზის სხვადასხვა სტადიაზე მყოფი სომატური უჯრედის ბირთვის ტრანსპლანტაცია. როცა ბლასტულის სტადიაზე მყოფი უჯრედების ბირთვი გადანერგა, მიიღო ნორმალური თაობა. დიფერენციაციის პროცესის, რაც უფრო გვიანი სტადიიდან ტარდებოდა ბირთვის ტრანსპლანტაცია, მით უფრო ძნელი იყო ნორმალური ჩანასახების მიღება. მაგრამ მეთოდის თანდათანობითი სრულყოფის შედეგად თავკომბალას ნაწლავის ეპითელის უჯრედის ბირთვის (ღრმად დიფერენცირებული უჯრედია, რომელიც ძალიან მცირე დროით არსებობს) გადანერგვის შემთხვევაშიც კი მიიღო ნორმალური თავკომბალები და ზრდასრული ორგანიზმებიც.

ასეთი შედეგები ადასტურებს იმას, რომ გენთა ფუნქციური აქტივობის პროცესში, რასაც ახლავს ღრმა უჯრედული და ქსოვილური დიფერენციაცია, *გენებში არ ხდება შეუქცევადი გარდაქმნები*. ამიტომაც, შეგვიძლია ვამტკიცოთ, რომ ორგანიზმის ნებისმიერი სომატური უჯრედი (თუნდაც, ღრმად დიფერენცირებული) შეიცავს ორგანიზმის მთელ გენეტიკურ პოტენციალს. ამ მოვლენის გენეტიკური მექანიზმები უჯრედულ დონეზე იოლად გასაგებია. რამდენადაც ზრდისა და დიფერენცირების პროცესში ახალი უჯრედების წარმოქმნას მიტოზური დაყოფა უდევს საფუძვლად, ამდენად, ამ დროს წარმოქმნილი ყველა უჯრედი გენეტიკურად ერთნაირია და ზიგოტის გენოტიპს უნდა ატარებდეს. აღნიშნული კანონზომიერება ორგანიზმთა კლონირების საშუალებას იძლევა.

ეს პროცესები იოლი განსახორციელებელია მცენარეებში,

რამდენადაც, აქ ვეგეტაციური გამრავლებით შეიძლება ცალკეული სომატური უჯრედისგან ან ქსოვილებისგან კულტივირების მეთოდით მივიღოთ ახალი მცენარეები.

რეზიუმე

ორგანიზმი წარმოიქმნება ზიგოტის დაყოფის საფუძველზე. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი შედგება სხვადასხვა უჯრედისაგან, რომლებიც იქმნება ემბრიოგენეზის სხვადასხვა ეტაპზე უჯრედული დიფერენციაციის საფუძველზე. ზიგოტა ინტენსიურად იყოფა, ფორმირდება სხვადასხვა სახის უჯრედი, ქსოვილი და ორგანოები. ემბრიოგენეზის პერიოდში მიმდინარეობს ფორმათწარმოქმნის პროცესები, რომლებსაც გენთა შერჩევითი ექსპრესია უდევს საფუძვლად. ამ პროცესებს კი განხორციელებს ტრანსკრიფციის ფაქტორები, რომლებიც იწვევს ტრანსკრიფციის აქტივაციას ან რეპრესიას. დიფერენცირებას მოსდევს მორფოგენეზი, რასაც მოჰყვება ორგანიზმის ზრდა, რაც უჯრედთა რაოდენობის მატებასთანაა დაკავშირებული.

I რიგის ოოციტებში ადგილი აქვს ი-რნმ-ას მოლეკულების ინტენსიურ წარმოქმნას. სპერმატოზოიდის გავლენით, ზიგოტაში განაყოფიერებისთანავე იწყება კორტიკულური რეაქციები, რასაც მოსდევს ზიგოტის სწრაფი დიფერენცირება. ზიგოტა, თავდაპირველად, მდუმარეა და განვითარების საწყისი მოვლენები დამოკიდებულია გამეტებიდან მიღებულ რნმ-სა და ცილებზე. ზიგოტის ციტოპლაზმა, თითქმის კვერცხუჯრედისეულია. შედეგად, ზიგოტაში ტრანსკრიფტების საწყისი ჯგუფი ზიგოტური გენომის გააქტიურებამდე მემკვიდრეობით კვერცხუჯრედიდან მიიღება (დედის ტრანსკრიფტომი).

ემბრიოგენეზის პროცესში, როცა უკვე ჩაირთვება ჩანასახის გენოტიპი, იწყება აქტიური დიფერენციაციის პროცესი და

ჩნდება ღეროვანი უჯრედები, რომლებიც დასაბამს აძლევს ქსოვილებსა და ორგანოებს. უჯრედებისა და ქსოვილების დიფერენციაციის შემდეგ თავს იჩენს უჯრედშორისი და ქსოვილთაშორისი ინდუქცია.

შეამოწმე შენი ცოდნა

1. რომელი ცდებით იქნა დასაბუთებული, რომ ონტოგენეზის პროცესში ბირთვების მემკვიდრეობითი სტრუქტურები რაიმე შეუქცევად ცვლილებებს არ განიცდის?

2. რაში მდგომარეობს დიფერენციაციის არსი?

3. როგორია დედისა და თვით ზიგოტის მემკვიდრული მასალის როლი ემბრიონის განვითარების ადრეულ სტადიებზე?

4. როდის და როგორ წარმოიქმნება პუფები და „ლამპის“ ჯაგრისის მსგავსი ქრომოსომები? რაზე მიუთითებს მათი წარმოქმნა?

5. რა პროცესებით ხასიათდება კორტიკულური რეაქციები?

6. ახსენი უჯრედშორისი და ქსოვილთაშორისი ინდუქციის არსი.

7. რომელი ცდით ახსნეს ციტოპლაზმის როლი დიფერენცირების პროცესში?

8. ახსენი ცდა, რომლითაც დასტურდება ბირთვის როლი მორფოგენეზის პროცესში.

**თავი 16. უჯრედის პათოლოგიური ცვლილებები,
უჯრედის დაზიანება და სიკვდილი.
ღეროვანი უჯრედები**

**16.1. ნივთიერებათა ცვლის ცვლილება უჯრედის
დაზიანების დროს**

უჯრედის დაზიანებისას ბიოქიმიური დარღვევებიდან, უპირველეს ყოვლისა, ვლინდება სუნთქვის ცვლილებები. დამზიანებელი ფაქტორის მოქმედებისთანავე, O_2 -ის ხარჯვა და CO_2 -ის გამოყოფა მკვეთრად იზრდება. ასეთი დაზიანება უჯრედში აღინიშნება არა მარტო მექანიკური ფაქტორის, არამედ ტემპერატურული, ქიმიური და სხვა დამზიანებელი აგენტის ზემოქმედების დროს. სუნთქვის გაძლიერება უჯრედის დაზიანების დროს, ერთი შეხედვით, პარადოქსული და მოულოდნელი ჩანს, რადგან, ჩვეულებრივ, ფიქრობენ, რომ სუნთქვა ცოცხალი სისტემის სრულყოფის ძირითადი მაჩვენებელია. მაგრამ დადგენილი იქნა, რომ სუნთქვის პროცესის რაოდენობრივი მხარე არ არის საკმარისი მისი ფიზიოლოგიური სრულყოფის დასადგენად. რიგ შემთხვევაში, შეცვლილი ან სტიმულირებული სუნთქვა, შეიძლება აღინიშნებოდეს მისი ღრმა თვისობრივი დარღვევების დროსაც.

როგორც ცნობილია, უჯრედის მიერ მიღებული ენერგია, ძირითადად, წარმოიქმნება კრებლის ციკლის გარდაქმნათა რთულ ჯაჭვში კატაბოლიზმის შუალედური პროდუქტების (პირველ რიგში, პიროყურძნისმჟავას) დაჟანგვის დროს. პიროყურძნისმჟავას თანდათანობითი დეგრადაციის დროს მიმდინარეობს ადფ-ას დაფოსფორილება და ატფ-ას წარმოქმნა. ამგვარად, სუბსტრატის დაჟანგვის ენერგია ტრანსფორმირდება მაკროერგულ პოტენციურ ენერგიაში, რომელიც უჯრედს შეუძლია, გამოიყენოს ნებისმიერი ფუნქციის შესასრულებლად.

მამასადამე, სუნთქვა სრულყოფილია, რადგანაც იგი შეუღლებულია ფოსფორილებასთან. უჯრედების დაზიანების დროს, პირველ რიგში, ჯერ სუსტდება და შემდეგ მთლიანად წყდება ფოსფორილების პროცესი. ამ შემთხვევაში სუნთქვა უშედეგოა. სუნთქვის მსგავსი გათიშვა ფოსფორილებისგან მეტად დამახასიათებელია უჯრედული დაზიანების პროცესისთვის. გათიშვის ხარისხი, როგორც წესი, დაზიანების სიღრმეს შეესაბამება და ხშირად, მისი შეფასებისათვის გამოიყენება. ფოსფორილების დარღვევასთან მჭიდრო კავშირშია მეორე უნივერსალური ნიშანი - სითბოს გამოყოფის გაძლიერება. ეს სუნთქვის პროცესისა და მაკროერგულ ნაერთთა სინთეზის ერთმანეთისაგან გათიშვის პირდაპირი შედეგია. სუნთქვის დროს გათავისუფლებული ენერგია, ატფ-ში აკუმულირების ნაცვლად, სითბოს სახით იფანტება.

დაზიანების კიდევ ერთი ბიოქიმიური ნიშანია აერობული გლიკოლიზი, ე.ი. რძის მჟავას წარმოქმნა ჟანგბადის საკმარისი რაოდენობის პირობებში (მამასადამე, სუნთქვის განხორციელების შესაძლებლობა). უჯრედთა უმრავლესობაში ნორმალურ პირობებში რძის მჟავა მხოლოდ ანაერობულ პირობებში წარმოიქმნება. ჟანგბადიან გარემოში რძის მჟავას წარმოქმნა სწრაფად წყდება. ამგვარად, გლიკოლიზი სუნთქვით ითრგუნება. ამ მოვლენას **პასტერის ეფექტი** ეწოდება. უჯრედის დაზიანების დროს პასტერის ეფექტი ირღვევა და მაშინ სუნთქვას აღარ შეუძლია გლიკოლიზის დათრგუნვა. აერობული გლიკოლიზის არსებობა დადგენილია სხვადასხვა სახის უჯრედში დაზიანების სხვადასხვა ფორმის დროს. დაზიანების დროს აერობული გლიკოლიზის მიზეზი, როგორც ჩანს, იმაში მდგომარეობს, რომ „ფუჭი სვლით“ მიმდინარე სუნთქვა ვერ ერევა უჯრედის მოთხოვნილებას მაკროერგულ ნივთიერებათა მიმართ

და ეს ფუნქცია გადადის გლიკოლიზურ პროცესზე. ნორმალურ პირობებში გლიკოლიზური, ჟანგვითი და სხვა ჯაჭვური რეაქციების სიჩქარე ზუსტადაა დარეგულირებული, კოორდინირებული და დროის ერთეულში იმდენი პიროწყურძნისმჟავა წარმოიქმნება, რამდენიც შეიძლება დაიჟანგოს. ამიტომ ნორმალურ უჯრედებში და ცვლის პროცესების სტიმულაციის დროს (მაგალითად, ფუნქციური დატვირთვის დროს) რეაქციათა სიჩქარეები თანაბრად იზრდება, ამასთან, ჩაითრევა მრავალრიცხოვანი ფერმენტული სისტემის ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებული ყველა რგოლი. უჯრედის დაზიანების დროს უჯრედის მეტაბოლიზმის კოორდინაცია ირღვევა. „ფუჭი სვლით“ მიმდინარე ჟანგვა ვერ ერევა პიროწყურძნისმჟავას ნაკადს, რომელიც წარმოიქმნება მკვეთრად სტიმულირებული გლიკოლიზის მსვლელობის დროს. ამის შედეგად, ჭარბად წარმოქმნილ პიროწყურძნისმჟავას წარიტაცებს აღმდგენლები და რძის მჟავაში გადადის.

ორგანიზმთა პათოლოგიური ცვლილებები, რომლის დროსაც ადგილი აქვს მათი ცალკეული ფუნქციის დროებით მოშლას ან მყარ დარღვევებს და იწვევს ამ უჯრედ-ორგანიზმის დაღუპვას, არის ცალკეული შიგაუჯრედული სტრუქტურის დაზიანების შედეგი. ამ შემთხვევაში უჯრედი იქცევა, როგორც მთელი ორგანიზმი: „ავადდება“, ებრძვის დაზიანებებს, გამოდის დაზიანების მდგომარეობიდან ან იღუპება. მრავალუჯრედიან ორგანიზმებშიც მრავალი მრავალფეროვანი მიზეზი იწვევს უჯრედთა ჯგუფების ცვლილებას ან დაზიანებას, რამაც შეიძლება განაპირობოს დამატებითი ფუნქციური მოშლილობის განვითარება, რაც დაკავშირებულია სხვა უჯრედების ცვლილებებთან. ასე ვითარდება მთელი ორგანიზმის პათოლოგიური ცვლილება. სისტემურად ირღვევა ბევრი უჯრედი

და ქსოვილი - ვითარდება დაავადება. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ასეთი ტიპის პათოლოგიური დარღვევების წყარო ცალკეულ უჯრედთა ჯგუფებში მომხდარი დარღვევებია, რომლებმაც შეიცვალა თავიანთი ფუნქციური ხასიათი. სხვაგვარად რომ ვთქვათ, მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის პათოლოგიური ცვლილებების საწყისს წარმოადგენს უჯრედი ან უჯრედთა ჯგუფი.

თუ განვიხილავთ ცნობილი დაავადების - შაქრიანი დიაბეტის განვითარების გზებს, ვიპოვით მის, როგორც პირველად უჯრედულ წყაროს, ასევე, მეორეულს, რომელიც თან სდევს სხვადასხვა ორგანოს დაზიანებას. ეს დაავადება ხასიათდება ჰიპერგლიკემიით - სისხლში შაქრის შემცველობის გაზრდით, რასაც მოჰყვება მთელი რიგი პათოლოგიური ცვლილებებისა ღვიძლისა და თირკმლის, ასევე, სხვა სისტემების უჯრედებში. პირველად წყაროდ ითვლება კუჭქვეშა ჯირკვლის ლანგერჰან-ის კუნძულებში იმ უჯრედების ფუნქციური უკმარობა, რომლებიც გამოიმუშავენ ჰორმონ ინსულინს. მათში შეიმჩნევა პოლიპეპტიდური ბუნების ამ ჰორმონის შემცველი სეკრეტორული გრანულების რიცხვის მკვეთრი შემცირება და მისი გამოყოფის დარღვევები (ამ დარღვევის მიზეზები შეიძლება სხვადასხვა იყოს).

ცხადია, რომ უჯრედის სხვადასხვა პათოლოგიური ცვლილების შესწავლას აქვს დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა, რამდენადაც იგი პირდაპირ უკავშირდება მედიცინის ამოცანებს. გარდა ამისა, უჯრედული დაზიანების ტიპების, მათი განვითარების პროცესების, უჯრედის რეპარაციული უნარის შესწავლას აქვს ზოგადბიოლოგიური მნიშვნელობაც, რადგანაც იგი ხსნის უჯრედის ცალკეულ კომპონენტს შორის ურთიერთკავშირს და რეგულაციის გზებს. უჯრედი ერთიანი კომპლექ-

სური, ინტეგრირებული სისტემაა, სადაც ცალკეული ფუნქცია ურთიერთდაკავშირებული და ურთიერთბალანსირებულია. ამიტომაც, უჯრედული მეტაბოლიზმის ცალკეული ეტაპის დარღვევამ და ამოვარდნამ უნდა გამოიწვიოს სამარაგო, შემოვლითი გზების აქტივაცია ან მოვლენათა შემობრუნება პათოლოგიისკენ. ერთ უჯრედში მომხდარი ფუნქციური დარღვევები პათოლოგიურ პროცესში ავტომატურად ჩაითრევს სულ უფრო მეტ უჯრედს. მაგალითად, თუ ჩვენ დავარღვევთ პლაზმური მემბრანის განვლადობას, ციტოპლაზმაში მაშინვე მკვეთრად ირღვევა იონური შედგენილობა, რაც თავის მხრივ, ცვლის მიტოქონდრიის, ბირთვის, ციტოპლაზმისა და ვაკუოლების სტრუქტურას, შესაბამისად, დარღვევა აისახება მათ ფუნქციებზეც. მიტოქონდრიის ფუნქციის პირველადი დარღვევა იწვევს ატფ-ას უკმარობას, მყისვე იწყება უჯრედული მემბრანების განვლადობის ცვლილება, რაც აცხრობს უჯრედში ნებისმიერ ენერგოდამოკიდებულ პროცესს. თუ ამორჩევითად დავთრგუნავთ ცილების სინთეზს, ფერმენტებისა და სტრუქტურული ცილების უკმარობის გამო, ეს გამოიწვევს რნმ-ასა და დნმ-ას სინთეზის დაქვეითებას და მიტოქონდრიული აქტივობის შემცირებას. შემდეგ კი მოვლენები, შეიძლება განვითარდეს უკვე ცნობილი გზით - მემბრანების განვლადობის ცვლილებით, უჯრედის გაბერვით და ა.შ. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ნებისმიერი ზოგადუჯრედული ფუნქციის პირველადი დარღვევა უეჭველად გამოიწვევს დარღვევებს უჯრედშიგა მოვლენების ურთიერთდაკავშირებულ კასკადურ ჯაჭვში. დაზიანების ინტენსივობის, მისი ხანგრძლივობის და ხასიათის შესაბამისად, უჯრედის ბედი შეიძლება სხვადასხვა იყოს. ასეთი დაზიანებების შემდეგ უჯრედები ადაპტირდება დამაზიანებელ ფაქტორთან, ანუ შეიძლება მოხდეს დაზიანების რეპარაცია ან

რეაქტივაცია დამაზიანებელი ფაქტორის მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ, ან კიდევ, შეიძლება შეიცვალოს შეუქცევადად და დაიღუპოს.

უნდა აღინიშნოს, რომ მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში უჯრედების პათოლოგიები და კვდომა ჯანმრთელ ორგანიზმში ნორმალური პროგრესული პროცესების საფუძველია. მაგალითად, ყოველგვარი ხილული გარეგანი ზემოქმედების გარეშე მუდმივად იცვლება და ილუპება განახლებადი ქსოვილების უჯრედები: სისხლის უჯრედები, სხეულის საფარვლის უჯრედები, ხერხემლიანი ცხოველების ნაწლავის ეპითელი და სხვა. ამ შემთხვევებში, ბევრი ცნობილი თუ უცნობი მიზეზით, მართლაც, დაპროგრამებულად გამოირთვება უჯრედის ესა თუ ის ფუნქცია, რაც უჯრედის სიკვდილამდე მიდის.

ბევრი უჯრედი ილუპება ინდივიდუალური განვითარების პროცესში. ეს, ძირითადად, ის უჯრედებია, რომლებიც მონაწილეობს პროვიზორული (დროებითი) ორგანოების აგებაში. ამ მხრივ, კარგადაა ცნობილი თავკომბალას კუდის რეზორბცია.

უფრო დაწვრილებითაა შესწავლილი სხვადასხვა უჯრედზე გარემოს დამაზიანებელი ფიზიკური და ქიმიური ფაქტორების: ტემპერატურა, სხივური ენერგია, წნევა, არასპეციფიკური ქიმიური ნივთიერებები და უჯრედული მეტაბოლიზმის ინჰიბიტორებისა და ანტიბიოტიკების გავლენა. აღმოჩენილი იქნა, რომ სხვადასხვაგვარი ფაქტორის მოქმედებით გამოწვეული შექცევადი დაზიანებისას უჯრედი პასუხობს განსაზღვრული რაოდენობის არასპეციფიკური ცვლილებებით.

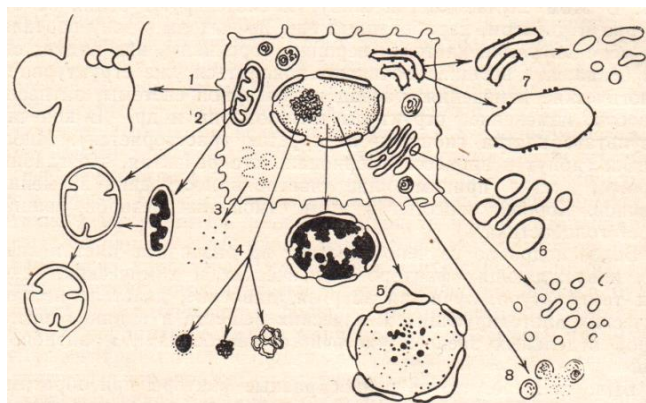
რიგი დაკვირვებებით დაასკვნეს, რომ დაზიანების მორფო-ფუნქციური მაჩვენებლები აღმოცენდება სტერეოტიპურად, უჯრედის ბუნებისა თუ დამაზიანებელი მოქმედებისაგან დამოუკიდებლად. უჯრედის მონოტონური, არასპეციფიკური ხა-

სიათის საპასუხო რეაქცია სხვადასხვა სახის დამაზიანებელ ფაქტორზე შეიძლება მიუთითებდეს რაღაც საერთო პროცესების არსებობაზე, რომლებიც იწვევს უჯრედის მსგავსი პასუხების განვითარებას. ამ დროს უჯრედში ყოველთვის მნიშვნელოვნად ეცემა ჟანგვითი ფოსფორილება: წყდება ატფ-ას სინთეზი და იზრდება მოთხოვნილება ჟანგბადზე. დაზიანებულ უჯრედებს ახასიათებს გლიკოლიზური პროცესების ზრდა, ატფ-ას რაოდენობის შემცირება, პროტეოლიზის აქტივაცია.

უჯრედული კომპონენტების რეაქცია, ასევე, არ განსხვავდება მორფოლოგიური მრავალფეროვნებით. მაგალითად, ბირთვის სტრუქტურის ყველაზე ხშირ ცვლილებას წარმოადგენს ქრომატინის კონცენტრაცია, რაც შეიძლება გამოიხატოს ბირთვის სინთეზური პროცესების დაქვეითებაში. უჯრედის დაღუპვისას ქრომატინი განიცდის კოაგულაციას - პიკნოზს (ბირთვის შიგნით უხეშ აგრეგატებად შეკრება), რაც ხშირად მთავრდება ზოგადი შექმუხვით (კარიოპიკნოზით) ან ბირთვის გახსნით (კარიოლიზით). რ-რნმ-ას სინთეზის დაქვეითებისას ბირთვაკები იჭმუხნება, კარგავს გრანულებს, განიცდის ფრაგმენტაციას ან მათში შეიმჩნევა დაბალი სიმკვრივის „სილრუის“ გაჩენა. რიბოსომების მომწიფების დათრგუნვისას ბირთვაკები იზრდება ზომაში, მაგრამ ისინი არ შეიცავს მომწიფებულ რიბოსომებს (სურ.164).

ბირთვის გარსის ყველაზე ხშირ ცვლილებას მიეკუთვნება პერინუკლეური სივრცის გაფართოება, ბირთვის გარსის კონტურის დაქმუქვნა. ამასთან, ხშირად, ბირთვის პიკნოზსაც აქვს ადგილი. დაზიანების სხვადასხვა ეტაპზე უჯრედი ხშირად იღებს სფეროსებურ ფორმას, იკარგება უჯრედული გამონაზარდები და მიკროხაოები. შემდეგში, პირიქით, პლაზმური მემბრანის ცვლილება უჯრედის ზედაპირზე იწვევს სხვადასხვა

გამონაზარდის ან მცირე ბუშტუკების წარმოქმნას, რაც მანამდე ნორმის შემთხვევაში არ გვხვდებოდა. ხშირად, უჯრედის ზედაპირი, თითქოს, დულს. თუმცა, ეპითელიური ქსოვილის შემადგენლობაში დაღუპული უჯრედებიც კი ინარჩუნებს უჯრედის სპეციალიზებულ კონტაქტებს.



სურ. 164. უჯრედის ორგანოიდების პათოლოგიური ცვლილებების სქემა. 1. პლაზმური მემბრანა; 2. მიტოქონდრიები; 3. პოლისომები; 4. ბირთვანი; 5. ბირთვი; 6. გოლჯის აპარატი; 7. გრანულოვანი ენდოპლაზმური ბადე; 8. ლიზოსომა.

ჟანგვითი ფოსფორილების დარღვევისას ადრეულ ეტაპზე იჭმუხნება მიტოქონდრიული მატრიქსი და მემბრანათშორისი სივრცე რამდენადმე ფართოვდება. შემდეგში მიტოქონდრიის ასეთი რეაქცია, შეიძლება, შეიცვალოს მისი გაბერვით, რაც განსაკუთრებით ხშირად გვხვდება უჯრედის სხვადასხვა პათოლოგიური ცვლილების დროს, მიტოქონდრიები იღებს სფერულ ფორმას, იზრდება ზომაში, მატრიქსში მატულობს წყალი. ამდენად, იგი ღია ფერის ხდება. მიტოქონდრიის გაბერვას ხშირად ახლავს კრისტების რიცხვისა და ზომის რედუქცია. შეუქცევადი დაზიანებისას იგლიჯება მიტოქონდრიის მემბრანა-

ნები, მატრიქსი ერევა ჰიალოპლაზმაში.

ენდოპლაზმური რეტიკულური სისტემა ხშირად განიცდის ვაკუოლიზაციას და პატარა ბუშტუკებად გახლეჩას. გრანულოვანი რეტიკულუმის მემბრანაზე მცირდება რიბოსომის რიცხვი, რაც ერთმნიშვნელოვნად მიუთითებს ცილების სინთეზის პროცესის დაქვეითებაზე. ენდოპლაზმური ბადიდან გოლჯის აპარატში მზა პროდუქტების ტრანსპორტირების დარღვევის გამო ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ცისტერნებში ზოგჯერ გროვდება „უცხო“ ნივთიერებები, რაც იწვევს მისი ღრუს გაფართოებას.

გოლჯის აპარატის ცისტერნები, აგრეთვე, შეიძლება გაფართოვდეს ან დაიგლიჯოს წვრილ ვაკუოლებად. ზოგჯერ, მათ შიგნით ჩანს დაგროვილი სინთეზებული პროდუქტები.

უჯრედის პათოლოგიური ცვლილებების დროს აქტიურდება ლიზოსომები. ადგილი აქვს ორი სხვადასხვა სახის მოვლენას. ერთია თვით ლიზოსომების პათოლოგიური ცვლილება, მეორე - ლიზოსომების რეაქცია უჯრედის სხვა კომპონენტების ცვლილებაზე. ზოგიერთი ლიზოსომური ფერმენტის გენეტიკური კოდის ცვლილებისას ცვლილებას განიცდის ლიზოსომის ფუნქცია და მორფოლოგია („დაგროვების დაავადება“). სხვა შემთხვევაში კი, შეიძლება ადგილი ჰქონდეს საკუთრივ ლიზოსომის რეაქციას დამაზიანებელი ფაქტორის მოქმედებაზე. მაგალითად, უჯრედის მოწამვლისას კაროტინით (A ვიტამინი) იზრდება უჯრედის მემბრანების გამტარებლობა, მათ შორის, ლიზოსომის მემბრანებისა. ეს იწვევს იმას, რომ ლიზოსომების ფერმენტებისთვის (ჰიდროლაზებისთვის) მისაწვდომი ხდება უჯრედული სუბსტრატი და იწყება შიგაუჯრედული ლიზისი. ხშირად, ლიზოსომური აპარატი აქტიურდება შიგაუჯრედული სტრუქტურების დარღვევის საპასუხოდ, რაც იწ-

ვევს ავტოფაგოსომის წარმოქმნას. ყველა ამ პროცესის განვითარების ხარისხი, შეიძლება, სხვადასხვა იყოს და იგი იწვევს უჯრედის მთელ რიგ ლიზოსომურ რეაქციებს.

უჯრედის დაზიანებისას ხშირად ქვეითდება მათი მიტოზური აქტივობა. იგი შეიძლება შეფერხდეს მიტოზის სხვადასხვა სტადიაზე, ძირითადად, მიტოზური აპარატის დარღვევის გამო, მაგალითად, ერთი და იგივე შედეგი - მიტოზის შეჩერება - დგება მიკრომილაკების დარღვევის გამო, რაც შეიძლება გამოიწვიოს სპეციალური მიტოზური შხამების (კოლხიცინი) გამოყენებამ ან პლაზმური მემბრანების განვლადობის გაზრდამ (გარემოს ჰიპოტონიისას).

საინტერესოა, რომ უჯრედული კომპონენტების ცალკეული სუბმიკროსკოპული ცვლილებების ერთობლიობა შეიძლება მსგავსი იყოს უჯრედის ბუნებისა და დამაზიანებელი ფაქტორებისაგან დამოუკიდებლად. მაგალითად, ღვიძლის უჯრედებში მიტოქონდრიები და ციტოპლაზმის ვაკუოლები იზერება ორგანიზმის სხვადასხვაგვარი მოწამვლისას; მსგავს ცვლილებებს ადგილი აქვს გულის კუნთში ინფარქტის ან ჟანგბადის მწვავე უკმარობის დროს. დაზიანებაზე უჯრედის შეჯამებული (სუმარული) პასუხის ერთგვაროვნება იმაზე მიუთითებს, რომ ცოცხალი პროტოპლაზმის რეაქციას საფუძვლად უდევს ერთიანი მოლეკულური მექანიზმი.

უჯრედში პათოლოგიური პროცესის განვითარება შეიძლება შეჩერდეს არახელსაყრელი ზემოქმედების მოხსნის შემდეგ. თუ დაზიანება ღრმა არ იქნა, შეიძლება მოხდეს უჯრედული დაზიანების რეპარაცია და უჯრედში აღდგეს ნორმალური ფუნქციური მდგომარეობა. ბევრ შემთხვევაში უჯრედის დაზიანება, რაც დაკავშირებულია მიტოქონდრიების გაბერვასთან და რეტიკულუმის ფრაგმენტაციასთან, შექცევადია. რაც

შესაძლოა, მოხდეს შეცვლილი მიტოქონდრიების ნორმალიზაციის თუ დაზიანებულის ახლით შეცვლის ხარჯზე. ეს ეხება უჯრედის სხვა ორგანოებსაც.

უჯრედის რეპარაცია შეიძლება იყოს სრული, როცა მოცემული უჯრედის ყველა თვისება აღდგება და არასრული, როცა დამაზიანებელი ფაქტორის მოქმედების მოხსნის შემდეგ უჯრედში ნორმალიზდება ფუნქციები, მაგრამ გარკვეული დროის შემდეგ, უკვე ყოველგვარი ზემოქმედების გარეშე, უჯრედები ილუპება. ეს ყველაზე ხშირად შეინიშნება უჯრედის ბირთვის შეუქცევადი დაზიანებისას. მაგალითად, ულტრაიისფერი სხივებით დასხივებისას ზოგიერთ ინფუზორიაში აღდგება მისი მოძრაობითი ფუნქცია, ნორმალურად მუშაობს წამწამები, მფეთქავი ვაკუოლი. მას შეუძლია საკვების შთანთქმა, მაგრამ გარკვეული დროის გასვლის შემდეგ იგი ილუპება ბირთვული სტრუქტურების დაზიანების გამო.

შეუქცევადი დაზიანებისას უჯრედები ილუპება. უჯრედული სიკვდილის მომენტის განსაზღვრა ძალიან რთულია, ისევე, როგორც მთელი ორგანიზმის სიკვდილისა, რადგანაც კვდომა პროცესია. შეუქცევადი დაზიანებისას ვითარდება მრავალი თანმიმდევრული მოვლენა, რასაც უჯრედის დაშლა მოყვება. დასაწყისში უჯრედის ცვლილებას შეიძლება ჰქონდეს შექცევადი - პარანეკროზული ხასიათი. განსხვავება იმაშია, რომ ზემოქმედების მოხსნის შემდეგ ისინი არ ქრება, არამედ პროგრესირებს. უჯრედის ასეთი მდგომარეობის საუკეთესო ნიშანია მისი დიფუზურად შეღებვის უნარი. უჯრედის დალუპვის აშკარა ნიშანია შიგაუჯრედული ჰიდროლიზური ფერმენტების აქტივაცია. ისინი აქტიურდება ჰიალოპლაზმაში და იწყებს ცილების, ლიპიდებისა და სხვა ნივთიერებათა დაშლას. ასე რომ, იშლება შიგაუჯრედული მემბრანები, მათ შორის, ლიზოსომის

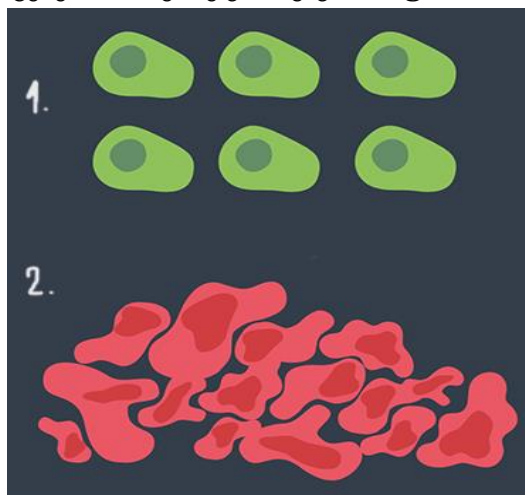
მემბრანა. ეს ყველაფერი მიდის ავტოლიზამდე, უჯრედის თვითგადახარშვამდე, მაგრამ ეს უკვე სასიკვდილო ცვლილებებია.

პათოლოგიურ პროცესებს უჯრედულ დონეზე მიეკუთვნება, არა მარტო დესტრუქციასთან დაკავშირებული მოვლენები. უჯრედული პათოლოგიის სხვა დონეა რეგულაციური პროცესების ცვლილება. ეს შეიძლება იყოს ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციის დარღვევა, რაც იწვევს სხვადასხვა ნივთიერების დაგროვებას. უჯრედის სტრუქტურებში ასეთ ცვლილებებს პათოლოგიურ ანატომიაში უწოდებენ **დისტროფიას**. ცხიმოვანი დისტროფიის დროს უჯრედში შეიძლება დაგროვდეს ცხიმოვანი ჩანართების წვეთები, რომელთაც არ აქვს შემოსაზღვრელი მემბრანები. სხვა შემთხვევაა ცხიმების პათოლოგიური დაგროვება - ცხიმოვანი ინფილტრაცია, როცა უჯრედებს, რომლებიც შთანთქავს ცხიმებს, არ აქვს მათი უტილიზაციის უნარი. ეს იწვევს ციტოპლაზმაში ცხიმის წვეთების დაგროვებას. ხშირად, შეცვლილი უჯრედის ციტოპლაზმაში აღმოჩნდება ლიპოპროტეინული კომპლექსების გროვები, რომელთაც აქვს მრავალშრიანი მემბრანული პლასტების სახე, რომლებიც რულეტის მსგავსადაა დახვეული ან განლაგებულია კონცენტრირებულად.

რეგულატორული პროცესების დარღვევის სხვა ფორმაა გლიკოგენის პათოლოგიური დაგროვება, რაც დაკავშირებულია ფერმენტ გლუკოზო-6-ფოსფატაზის უკმარობასთან. ხშირად, ცხოველთა შეცვლილ უჯრედებში გროვდება სხვადასხვა პიგმენტი.

რეგულაციური პროცესების პათოლოგიურ დარღვევას მიეკუთვნება დიფერენცირების პროცესის დარღვევა, რომლის ერთ-ერთი სახეა **სიმსივნური ზრდა**. სიმსივნური უჯრედები

ხასიათდება განუწყვეტელი, განუსაზღვრელი გამრავლებით, დიფერენცირების დონის დარღვევით, მეტასტაზების წარმოქმნით, უჯრედის მორფოლოგიური ცვლილებებით, ორგანიზმის რეგულაციური პროცესებისაგან შედარებითი ავტონომიურობით. ჯანსაღ უჯრედებს მხოლოდ განსაზღვრული რაოდენობის გაყოფის უნარი აქვთ, მაგრამ კიბოს უჯრედები „პოულობენ“ უსასრულოდ გაყოფის გზებს და წარმოქმნიან სიმსივნეებს. სწორედ, ესაა სიმსივნური უჯრედების პირველი თავისებურება. ნორმალური უჯრედისაგან განსხვავებით, პრაქტიკულად განუსაზღვრელია სიმსივნური უჯრედების დაყოფათა რიცხვი, დაყოფის პროცესების სიჩქარე კი მსგავსია (სურ.165).



სურ. 165. 1. ნორმალური უჯრედი: 2. სიმსივნური უჯრედი.

შემდეგი თავისებურება ისაა, რომ, როგორც წესი, მათ (პროლიფერირებული უჯრედებს) საწყის ნორმალურ უჯრედებთან შედარებით სპეციალიზაციის (დიფერენციაციის) დაბალი დონე ახასიათებს. მათი გამრავლება განვითარების განსაზღვრულ სტადიაზე ჩერდება. ხშირად ამ, „დიფერენციაცია

დაუმთავრებელ” უჯრედებს ჯერ კიდევ აქვს იმავე ქსოვილის უჯრედების სპეციფიკური თავისებურება, საიდანაც ისინი წარმოიშვა. სიმსივნური უჯრედების ასეთი დაქვეითებული თუ არასრული ქსოვილური „სიმწიფის” ხარისხი, შეიძლება, სრულიად განსხვავებული იყოს ერთსა და იმავე სიმსივნეში. ეს ქმნის მისი უჯრედული შედგენილობის სიჭრელეს, პოლიმორფულობას. გარდა ამისა, სიმსივნური უჯრედების ასეთი პოლიმორფულობა დაკავშირებულია იმასთან, რომ სიმსივნის შემადგენლობაში არის, როგორც გამრავლებადი, ასევე დეგენერირებული უჯრედები.

სიმსივნური უჯრედების შედარებითი ავტონომიურობა იმაში მდგომარეობს, რომ ისინი ორგანიზმის რეგულაციურ პროცესებზე დაქვემდებარებიდან გამოვიდნენ (ჯანმრთელ ორგანიზმში რეგულაციური პროცესები შეიძლება განხორციელდეს სხვადასხვა დონეზე: უჯრედშორის, ქსოვილთაშორის, ჰორმონულ, ნერვულ დონეებზე).

სიმსივნური ავტონომიის ხარისხი შეიძლება სხვადასხვა იყოს სხვადასხვა სიმსივნისთვის. მაგალითად, ზოგიერთი სიმსივნის ზრდა შეიძლება მთლიანად კონტროლდებოდეს ორგანიზმის ენდოკრინული სისტემით, სხვა კი შეიძლება იზრდებოდეს მისგან დამოუკიდებლად.

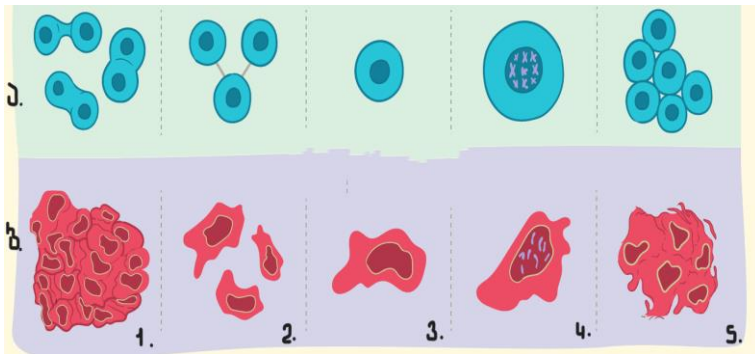
სიმსივნური უჯრედების მსგავსი ავტონომიზაცია მათ აძლევს შესაძლებლობას, ორგანიზმის, პრაქტიკულად, ნებისმიერ ნაწილში „იცხოვრონ”. ცალკეული სიმსივნური უჯრედები სისხლის ან ლიმფის სადინარებით შეიძლება გადატანილი იქნეს ახალ ადგილას, სადაც დაიწყებს გამრავლებას, შექმნის სიმსივნური უჯრედების ახალ კოლონიებს, წარმოქმნის მეტასტაზებს. ამ თვალსაზრისით, სიმსივნური უჯრედები ორგანიზმს იყენებს, როგორც სუბსტრატს, რომელიც საჭიროა მათი

გამრავლებისა და ზრდისათვის.

ძირითადი უჯრედული ფუნქციების მიხედვით, რომლებიც მას არსებობის საშუალებას აძლევს, სიმსივნური უჯრედებიც პრაქტიკულად არ განსხვავდება ნორმალური უჯრედებისგან. გამრავლების მიხედვით სიმსივნურ უჯრედებს არ შეიძლება ეწოდოს „ავადმყოფი“. მათი პათოლოგიურობა სპეციალიზაციის უნარის შეზღუდულობაა.

სიმსივნური უჯრედები ყველა ამ თვისებას ინარჩუნებს თაობიდან თაობამდე, ე.ი. ავთვისებიანობა ასეთი უჯრედების მემკვიდრული თავისებურებაა. ამიტომაც, კიბოს უჯრედებს ხშირად ადარებენ მუტანტებს - უჯრედებს, რომელთაც შეცვლილი გენეტიკური სტრუქტურა აქვს. კიბოს მუტაციის აღმოცენებას სხვადასხვაგვარად ხსნიან. მკვლევართა ერთი ნაწილი თვლის, რომ მალიგნიზაციის (ლათ. *malignus*- მავნე, დამღუპველი, გადაგვარების) პროცესში უჯრედი მუტაციის შედეგად კარგავს რაღაც ფაქტორებს (მაგალითად, გენ-რეგულატორებს), რომლებიც აუცილებელია დიფერენცირებისთვის. სხვათა აზრით, ეს ფაქტორები არ იკარგება, არამედ ბლოკირებულია რაღაც გარკვეული ნივთიერებებით ან ვირუსებით, რომელთა მასალაც უჯრედში ფარულ მდგომარეობაში ინახება მრავალი უჯრედული თაობის განმავლობაში. ამგვარად, უჯრედის გენომში შედის ახალი ფაქტორები, რომლებიც წარმართავს უჯრედული დნმ-ას რეგულაციური ფუნქციების ცვლილებას. ყველა შემთხვევაში უჯრედისთვის შედეგი ერთი და იგივეა, იმისგან დამოუკიდებლად, უჯრედი დაკარგავს ამა თუ იმ გენ-რეგულატორს, იქნება ბლოკირებული ესა თუ ის გენი, თუ უჯრედი შეიძენს ვირუსული ბუნების დამატებით გენეტიკურ ინფორმაციას. სწორედ, უჯრედის გენოტიპის შეცვლით, სომატური მუტაციით შეიძლება აიხსნას შვილეულ უჯრედებში

რეგულაციასთან დაკავშირებული დეფექტური ინფორმაციის უწყვეტი გადაცემა (სურ. 166).



სურ. 166. ნორმალური და სიმსივნური უჯრედების შედარება.
ა. ნორმალური უჯრედი; ბ. სიმსივნური უჯრედი.

სიმსივნე შეიძლება სხვადასხვა ფაქტორმა გამოიწვიოს. ყველაზე საშიშ **კანცეროგენურ** (ლათ.cancer-კიბო, ბერძნ. genesis-წარმოშობა) ფაქტორებს მიეკუთვნება ნიტროზოშემცველი ნაერთები და მძიმე მეტალები. ძლიერი კანცეროგენური ფაქტორებია, აგრეთვე, მიკროტოქსინებიც - სოკოებისა და სხვა მიკრობების მიერ სინთეზირებული პროდუქტები (ამ მხრივ განსაკუთრებით ძლიერმოქმედია ობის სოკოების ტოქსინები). სიმსივნე შეიძლება ორგანიზმის ჰორმონული რეგულაციის მოშლამაც გამოიწვიოს. რომელიმე ჯირკვლის ჰიპოფუნქციისას ორგანიზმში მცირდება შესაბამისი ჰორმონი. ორგანიზმის ნერვული და ჰუმორული რეგულაცია აიძულებს შესაბამის ჯირკვალს, ინტენსიურად იმოქმედოს, რასაც ხშირად ახლავს ჯირკვლის უჯრედების ტრანსფორმაცია სიმსივნის უჯრედად. ჯირკვლოვანი უჯრედის სიმსივნეს იწვევს ორგანიზმის მიერ გამომუშავებული ჰორმონების რეალიზაციის იძულებითი

შეწყვეტის პროცესიც. ხელოვნური აბორტები ჰორმონულად სათანადოდ მომზადებულ ორგანიზმს იძულებით აწყვეტინებს პროცესების რეგულაციას. სიმსივნეს იწვევს რადიაციული ფაქტორებიც: მაიონიზებული და ულტრაიისფერი სხივები, მზის გადაჭარბებული დასხივება და ორგანიზმზე მოქმედი ბევრი გარეგანი და შინაგანი ქიმიური ნივთიერება.

1906 წელს ამერიკელმა მეცნიერმა ჰ.რაუსმა დაადგინა, რომ სიმსივნეს იწვევს ვირუსებიც. ამ აღმოჩენისთვის 60 წლის შემდეგ, 80 წელს გადაცილებულ მეცნიერს მიენიჭა ნობელის პრემია. ვირუსით გამოწვეული სიმსივნე განსხვავდება ყველა სხვა ვირუსული დაავადებისგან. ასეთი სიმსივნე არ არის ინფექციური. ამასთანავე, მეპატრონის უჯრედებში არ მრავლდება ვირუსული სხეულები. მეპატრონის უჯრედში მოხვედრილი ვირუსი ახდენს ერთჯერად გავლენას, რაც სიმსივნის მიზეზი ხდება. დღეისათვის ცნობილია, რომ სიმსივნე შეიძლება გამოიწვიოს ღნმ- და რნმ-შემცველმა ვირუსებმა (ონკოვირუსები).

სხვადასხვა ფაქტორით გამოწვეული სიმსივნე განსხვავებული ციტოლოგიური თავისებურებით ხასიათდება: ზოგში დაგლეჯილია ქრომოსომები, მომატებული ან შემცირებულია მათი რიცხვი, ზოგან ჩანს აბერაციები, ზოგან კი არავითარი ხილული ცვლილება არ შეიმჩნევა.

მაგრამ ყველა ტიპის სიმსივნის დროს საერთოა ერთი რამ - სიმსივნის უჯრედი აღარ ემორჩილება ორგანიზმის რეგულაციურ სისტემას, ხდება ავტონომიური და იწყებს უკონტროლო, უსისტემო დაყოფას. ასეთი ერთი საწყისი უჯრედისგან სწრაფად წარმოიქმნება კლონი, რომელიც იწყებს ინვაზიას (ლათ. *invasio*-შეჭრა) ნორმალურ ქსოვილში. რაკი აღარ ემორჩილება ორგანიზმის საერთო კონტროლს, სიმსივნის უჯრედები აღარ

განიცდის შემდგომ დიფერენცირებასაც. ამიტომაც, ისინი ფიზიოლოგიურად უფრო ძლიერებია, სელექციურ თანაფარდობაში სჯობნის სპეციალიზებულ უჯრედებს, რომლებიც ნადგურდება და მათ ხარჯზე სიმსივნის უჯრედები წარმოქმნის მეტასტაზებს (ჩაეზრდება ნორმალურ ქსოვილებში).

ამრიგად, სიმსივნური უჯრედებისათვის დამახასიათებელია: 1. უკონტროლო დაყოფა; 2. ზომისა და ფორმის მრავალფეროვნება; 3. ბირთვი ნორმალურთან შედარებით დიდი და მუქია; 4. შეინიშნება ქრომოსომთა არაბალანსირებული რაოდენობა; 5. შეინიშნება უჯრედების ჯგუფები მემბრანის გარეშე (სურ. 166).

16. 2. პარაბიოზი და პარანეკროზი

როგორც ცალკეული უჯრედი, ასევე, მთელი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი, შეიძლება განიცდიდეს სხვადასხვაგვარ ზემოქმედებას, რაც იწვევს სტრუქტურულ-ფუნქციურ ცვლილებებს მათში სასიცოცხლო პროცესების დარღვევამდე - პათოლოგიამდე.

უჯრედის დაზიანება, ჩვეულებრივ, ვლინდება მისი ფუნქციური აქტივობის დარღვევაში, ხოლო შემდეგ - შეწყვეტაში: მოძრაობის უნარის მქონე უჯრედები თანდათანობით კარგავს ამ ფუნქციას, მანათობელი უჯრედები წყვეტს ნათებას და ა.შ. უჯრედის მდგომარეობა ღრმა დაზიანების დროს ფუნქციური ნიშნების მიხედვით შეიძლება დავახასიათოთ, როგორც ნარკოზი, დამბლა, როგორც სიკვდილთან ახლო მდგომარეობა.

უჯრედის დაზიანების შესწავლის საქმეში მნიშვნელოვანია გამოკვლევები ნერვის ფუნქციური თვისებების ცვლილებების შესახებ სხვადასხვა ძლიერი გამაღიზიანებლის-ფიზიკური და ქიმიური აგენტის - ნარკოტიკების, მაღალი ტემპერატურის,

მარილების, მჟავების, ტოქსიკური ნივთიერებების, ელექტროდენის, მექანიკური გამაღიზიანებლების და სხვათა დიდი დოზებით მოქმედებისას. აღმოჩნდა, რომ გაღიზიანების მიყენების ადგილას ნერვის აგზნებადობის და გამტარებლობის თანმიმდევრული ცვლილებები შეინიშნება, რომლებიც სრული ფუნქციური დამბლით (ნარკოზით) მთავრდება. მავნე აგენტის მოშორების შემდეგ, ანუ, თუ გამაღიზიანებლის მოქმედებას შევწყვეტთ, ნერვების ნორმალური თვისებები აღდგება. ძლიერი გამაღიზიანებლების მოქმედებაზე ნერვის არასპეციფიკურ შექცევად რეაქციას **პარაბიოზს** (ბერძნ. para-ახლოს, bios სიცოცხლე) უწოდებენ.

განიხილავენ, აგრეთვე, **პარანეკროზს** (ბერძნ. para ახლოს, nekros- მკვდარი). იგი სიკვდილისწინა მდგომარეობაში მყოფი უჯრედის შექცევადი დაზიანების ზღვრულ დონეს აღნიშნავს. ამ დროს ადგილი აქვს ციტოპლაზმის არასპეციფიკურ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებებს: ერთ-ერთი ასეთი მაჩვენებელია ციტოპლაზმისა და ბირთვის შემღვრევა. რაც განპირობებულია უჯრედული კოლოიდების დისპერსულობის შემცირებით და მსხვილი აგრეგატების წარმოქმნით. დაზიანების სხვა მუდმივი მაჩვენებელია ციტოპლაზმისა და ბირთვის მჟავიანობის გაზრდა. დაზიანების კიდევ ერთი დამახასიათებელი ნიშანი მჟღავნდება უჯრედის ზოგიერთი ვიტალური საღებავით შეღებვის დროს. თუ ცოცხალ, ნორმალურ უჯრედებს მოვათავსებთ საღებავის (მაგალითად, ნეიტრალური წითელის ან მეთილენის ლურჯის) განზავებულ ხსნარში, ციტოპლაზმა არ იღებება, თუმცა, მასში დიდი რაოდენობით საღებავი აღწევს (ციტოპლაზმაში საღებავი ღიად შეფერილი გრანულების სახით გროვდება). თუ უჯრედზე რომელიმე გამაღიზიანებლის ძლიერი დოზით ვიმოქმედებთ, სურათი მკვეთრად შეიცვლება: საღება-

ვის გრანულები ქრება, ციტოპლაზმა და ბირთვი დიფუზურად ილეება. უჯრედების დამოკიდებულებას საღებავების მიმართ ფართოდ იყენებენ მისი მდგომარეობის დიაგნოსტიკისათვის. გრანულოვანი შეფერილობა ცოცხალი, დაუზიანებელი მდგომარეობის, დიფუზური შეღებვა კი დაზიანების მაჩვენებელია.

უჯრედის დაზიანებაზე კიდევ ბევრი სხვა ნიშანი მიუთითებს: უჯრედის ელექტრული თვისებების ცვლილებები, შეღწევადობის გაზრდა, მეტაბოლიზმის ცვლილებები. უნდა აღინიშნოს, რომ დაზიანების ყველა მაჩვენებელი ყოველ უჯრედში დამაზიანებელი აგენტების მოქმედებისას სტერეოტიპურად წარმოიქმნება. თუ გამაღიზიანებლის მოქმედება წყდება, დაზიანების მდგომარეობა შექცევადი იქნება. დაზიანებაზე პარანეკროზული რეაქციის განვითარებას საფუძვლად უდევს უჯრედული ცილების დენატურაციული ცვლილებები (ნასონოვისა და ალექსანდროვის დენატურაციული თეორია, 1940). უჯრედის დაზიანებისას ცილები გადადის დენატურირებულ მდგომარეობაში, იცვლება რა მათი კონფიგურაცია, იცვლება მათი ფიზიკურ-ქიმიური თვისებებიც, რაც ხსნის უჯრედის რეაქციას არასპეციფიკურ დამაზიანებელ ფაქტორებზე, როგორიცაა: ტემპერატურის, გარემოს pH-ის ცვლილება და სხვ.

ასე რომ, **პარაბიოზი** და **პარანეკროზი** ერთი და იგივე პროცესის ორი მხარეა - პროტოპლაზმის რეაქცია ძლიერი გამაღიზიანებლის მოქმედებაზე. **პარაბიოზი** განიხილავს ფუნქციური ხასიათის დარღვევებს, **პარანეკროზი** კი დაზიანების სუბსტანციურ, ე.ი. ფიზიკო-ქიმიურ და ბიოქიმიურ მხარეს. როგორც აღვნიშნეთ, უჯრედის დაზიანებასა და აგზნებას შორის არსებობს მჭიდრო კავშირი. ნებისმიერი დაზიანების გამომწვევი ფაქტორი მცირე დოზით ნორმალური უჯრედული

აქტივობის სტიმულატორია, ხოლო უჯრედების არადამაზიანებელი ფაქტორები (მაგალითად, რადიოტალღები) აგზნებასაც არ იწვევს. ასევე, ძალიან მსგავსია დაზიანებული და აგზნებული უჯრედების თვისებებიც: აგზნებისათვის დამახასიათებელი თითქმის ყველა ნიშანი, არანაკლებად დამახასიათებელია დაზიანებისთვისაც. მაგალითად, აგზნებისას იცვლება უჯრედის ზედაპირის მუხტის ელექტრული ნიშანი - დადებითიდან იგი უარყოფითი ხდება. ასეთივე ცვლილება აღმოცენდება დაზიანების დროსაც. აგზნებისას იცვლება უჯრედის შეღწევადობა; ასეთივე ცვლილებები შეინიშნება დაზიანების დროსაც. აგზნებასა და დაზიანებას შორის მსგავსება ამ პროცესების სხვა გამოვლინებებზეც ვრცელდება. ასე რომ, პრინციპულად მსგავსია მექანიზმებიც, რომლებიც საფუძვლად უდევს ამ მდგომარეობას.

ნეკრობიოზს, როგორც წესი, თან სდევს **ნეკროზი** (ბერძნ. nekros მკვდარი, osis მდგომარეობა). ეს ცოცხალ ორგანიზმში რომელიმე ორგანოს, ქსოვილის ან უჯრედთა ჯგუფის სიკვდილია. იგი შეიძლება გამოწვეული იქნას ფიზიკური თუ ქიმიური ფაქტორების მოულოდნელი ზემოქმედებით. როგორიცაა მაგალითად: მკვეთრი ტემპერატურული ცლილებები, ტოქსიკური ნივთიერებების ზეგავლენა, ვირუსული ინფექციები, ჰიპოქსია და სხვა. შესაბამისად, განასხვავებენ სხვადასხვა სახის ნეკროზს, როგორიცაა: ჰემორაგიული, იშემიური, ალერგიული, სხივური და სხვა.

16.3. უჯრედის დაბერება

ადამიანის ინდივიდუალური განვითარების თავისებურებებზე საუბრის დროს ყურადღება უნდა მივაქციოთ ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე ისეთ ცვლილებებსაც, რომელსაც **ბიოლოგიურ სიბერეს** უწოდებენ. სიბერე, მისთვის დამახასიათებელი ცვლილებებით, ბიოლოგიურად დაპროგრამებული გარდაქმნებია. უჯრედის ბიოლოგიურ დაბერებას დაბერების შინაგან ტიპს მიაკუთვნებენ. ჩვეულებრივ, უჯრედები მრავლდება და ასრულებს თავიანთ ძირითად ბიოლოგიურ ფუნქციებს. დროთა განმავლობაში ისინი „ცვდება“, მცირდება მათი განახლების უნარი. მათ აღარ ძალუმთ შესაბამისი ფუნქციის შესრულება და ეს პროცესი საბოლოოდ მთლიან ორგანიზმზე აისახება. გარდა შინაგანი დაბერებისა, გარეგანი დაბერების ფორმასაც გამოყოფენ, რომლის მიზეზად სხვადასხვა გარეგანი ფაქტორის (რადიაციის, ელექტრომაგნიტური გამოსხივების, ქიმიური მუტაგენების) მოქმედებას მიიჩნევენ. თუმცა, დადგინდა ისიც, რომ მუტაგენური ფაქტორების ხანგრძლივი ზემოქმედება უჯრედებსა და ქსოვილებში არ იწვევს სიბერეს. შინაგანი დაბერება უფრო კომპლექსური პროცესია.

უჯრედის დონეზე დაბერების პროცესის შესასწავლად ყველაზე შესაფერისი ობიექტი ის უჯრედებია, რომლებმაც გაყოფის უნარი ჯერ კიდევ ემბრიონულ პერიოდში დაკარგა, მაგრამ ისინი ორგანიზმში ხანგრძლივი დროის განმავლობაში ასრულებენ თავიანთ ძირითად ფუნქციებს. ასეთია ნერვული სისტემის, ჩონჩხის, კუნთებისა და მიოკარდიუმის უჯრედები.

უფრო ხნიერი ასაკის ორგანიზმების ჰომოლოგიურ უჯრედებთან ახალგაზრდა ორგანიზმის უჯრედების შედარებისას შეინიშნება ბევრი ცვლილება, რაც სიბერის ნიშნებს მიეკუთვნება. დაბერებულ უჯრედებში აღინიშნება მორფოლოგიური,

ფიზიკო-ქიმიური და ბიოქიმიური ცვლილებები, მათ შორისაა უჯრედული დეგენერაციის ერთ-ერთი ფორმა - **კარიოპიკნოზი** (ბერძნ. karyon ბირთვი, pyknosis - გამკვრივება). ამ დროს ბირთვი მკვრივდება და მისი მოცულობა მცირდება, უჯრედშორისი საზღვრები ქრება, ციტოპლაზმა ვაკუოლიზდება. სიბერესთან ერთად მატულობს უჯრედებში ამიტოზის რაოდენობაც. ფიზიკო-ქიმიური ცვლილებებიდან აღინიშნება ციტოპლაზმისა და ბირთვის კოლოიდების დისპერსულობის ხარისხის შემცირება, ციტოპლაზმისა და კარიოპლაზმის სიბლანტის გადიდება და შიგაუჯრედული ცილების შედარებით ადვილი კოაგულაცია ცილების დამლექავი რეაგენტების (სპირტის, მარილთა ხსნარების) მოქმედებისას. ბიოქიმიური ცვლილებებიდან განსაკუთრებით დამახასიათებელია ციტოპლაზმაში მონარინჯისფრო-ყვითელი პიგმენტის - ლიპოფუსცინის დაგროვება, რომელიც უჯერი ლიპიდების დაჟანგვის პროდუქტია. დაბერებისას, როგორც წესი, უჯრედებში მცირდება წყლის შემცველობა, ქვეითდება ფერმენტების აქტივობა, იზრდება პროტეოლიზური ფერმენტების მოქმედების მიმართ შიგაუჯრედული ცილების მდგრადობა, იზრდება ქოლესტერინის შემცველობა, მცირდება ლეციტინის რაოდენობა, ქვეითდება სუნთქვის ინტენსივობა. ორგანიზმი დროთა განმავლობაში დაგროვილი დაზიანებების გავლენას მთელი სიცოცხლის განმავლობაში განიცდის. დროსთან ერთად ამ დაზიანებების აღდგენა მისთვის სულ უფრო რთული ხდება და საბოლოოდ, დაბერებით სრულდება.

რა იწვევს დაბერების პროცესს? რა ხდება ამ დროს ორგანიზმში? დაბერების მიზეზისა და ბუნების ასახსნელად არსებობს რიგი თეორიებისა, რომლებიც სიბერის სხვადასხვა ასპექტს განიხილავს. ჯერ კიდევ მეჩნიკოვმა დაბერება ნაწ-

ლაშში მცხოვრები მიკროორგანიზმების ტოქსინებით ორგანიზმის მოწამვლას დაუკავშირა. შემდეგში სხვა მეცნიერებმა გამოთქვეს მოსაზრება, რომ დაბერება გამოწვეულია მეტაბოლიზმის შედეგად წარმოქმნილი რიგი ნივთიერებებითაც. განსაკუთრებით საშიშია ფერმენტები. უჯრედის კატალიზური აპარატის ბლოკირების შედეგად ბიოსინთეზის პროცესში გროვდება „შეცდომები“ და ირღვევა ცხოველქმედების პროცესის ნორმალური მსვლელობა.

ფიზიოლოგიური სიბერის ასახსნელად ფრანგმა მეცნიერმა ბრაუნ საკარმა შემოგვთავაზა **ენდოკრინული თეორია**. მოხუც ორგანიზმებში შეჰყავდათ ახალგაზრდის სასქესო ჰორმონები, უნერგავდნენ კიდეც სასქესო ჯირკვლებს. ყოველივე ეს, მართალია, იწვევს ორგანიზმის დროებით გააქტიურებას, მაგრამ „გახალგაზრდავება“ არასდროს არ ხდება. პირიქით, ხშირად, ასეთ პირობებში ორგანიზმები მალე კარგავს ენერგიის მემკვიდრულ რეზერვს და სიბერე და სიკვდილიც უფრო ჩქარდება. სიბერეს, ზოგჯერ, ნერვული სისტემის ფუნქციურ ცვლილებებს უკავშირებენ. ხშირი ნერვული დამაბულობა და სტრესები, მართლაც, იწვევს ნაადრევ, პათოლოგიურ სიბერეს.

არსებობს, აგრეთვე, შეხედულებები, რომელთა თანახმად, უჯრედის სიცოცხლის ხანგრძლივობა თვით უჯრედში არსებული ფაქტორებითაა განპირობებული. ვარაუდობენ, რომ უჯრედის სპეციფიკური მორფოლოგიური და ფუნქციური დიფერენცირების მსგავსად, განსაზღვრულია, აგრეთვე, მისი სიცოცხლის ზღვარი.

სიბერის ახსნა **გენეტიკური** მექანიზმებითაც სცადეს. ბევრი მეცნიერი ფიქრობს, რომ სიბერე გენეტიკურადაა დაპროგრამებული ანუ გენეტიკურ მასალაში - დნმ-ში კოდირებული ინფორმაცია განაპირობებს იმას, თუ რამდენ ხანს შეიძლება

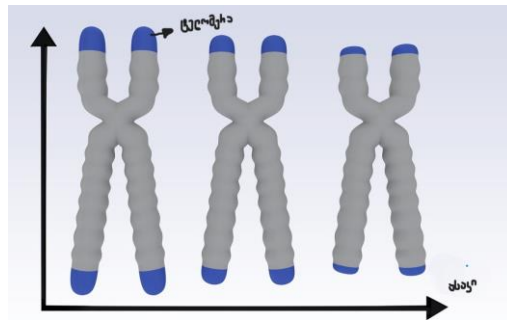
იცოცხლოს ამა თუ იმ სახეობამ.

1961 წელს ამერიკელმა მეცნიერმა ლეონარდ ჰეიფლიკმა ჩაატარა ცდები ადამიანის ემბრიონის ფიბრობლასტების კულტურაზე. აღმოჩნდა, რომ ფიბრობლასტების დაყოფის უნარი საკმაოდ შეზღუდულია. ჰეიფლიკის ექსპერიმენტის პირობებში ფიბრობლასტებმა სიცოცხლის მანძილზე 50 დაყოფა შეძლეს. აქედან დაასკვნეს, რომ დაბერება უჯრედის თვისებაა, რომელიც პროგრამირებულია უჯრედის გენომში. დაყოფის ამ კრიტიკულ რიცხვს **ჰეიფლიკის ლიმიტი** უწოდეს.

ჰეიფლიკის ექსპერიმენტში საინტერესოა კიდევ ერთი გარემოება: როცა მოახდინეს ზრდასრული ადამიანის ემბრიონების ფიბრობლასტების კულტივირება, დაყოფათა რიცხვი შემცირდა. შესაბამისად, დადგენილი იქნა, რომ რაც უფრო ასაკოვანია დონორი, მით მცირეა უჯრედის შესაძლო დაყოფათა რიცხვი. ეს კანონზომიერება სამართლიანი აღმოჩნდა არა მარტო ფიბრობლასტების კულტივირებისას, არამედ სხვა უჯრედებისთვისაც - მიელოციტების, ლიმფოციტებისა და ეპითელიოციტებისთვის. როგორც ჩანს, in vivo პირობებში გარკვეული რეპლიკაციური მრიცხველი მოქმედებს, ხოლო in vitro პირობებში გადატანისას პროცესი გრძელდება. გამოთვლილია, რომ ფიბრობლასტების დაყოფათა რიცხვის შესაძლებლობა ყოველ ერთ წელიწადში 0,2 ერთეულით მცირდება, რაც 100 წელიწადში დაყოფათა რიცხვის 20 ერთეულით შემცირებას განაპირობებს.

დღეისათვის სიბერის გენეტიკურ თეორიებს შორის ერთ-ერთი წამყვანი ადგილი სიბერის **ტელომერულ თეორიას** უკავია. მისი არსი იმაში მდგომარეობს, რომ სომატური უჯრედების დაყოფისას ქრომოსომის ტელომერული უბანი თანდათან მცირდება და საბოლოოდ, აღწევს კრიტიკულ ზღვარს (სურ.

167), რის შედეგადაც შესაბამისი უჯრედული პოპულაცია ბერდება და კვდება.



167. ქრომოსომის ტელომერული უბნების დამოკლების სქემა ასაკის შესაბამისად.

ტელომერას უწოდებენ ქრომოსომის ბოლოზე არსებული დნმ-ის განმეორებად უბნებს, სადაც ნუკლეოტიდების მხოლოდ ერთნაირი თანმიმდევრობაა – TTAGGG, რაც რამდენიმე ასეულჯერ ან მეტჯერ მეორდება. ისინი ეუკარიოტების მრავალ სახეობაში გვხვდება, დაწყებული ერთუჯრედიანი უმარტივესებით, დამთავრებული ადამიანით. ტელომერები ქრომოსომების ბოლოებზე ქუდაკივითაა და იცავენ მას.

ქრომოსომის ტელომერული უბანი ფუნქციურად არააქტიური ჰეტეროქრომატინული უბანია. დადგენილი იქნა ტელომერული უბნების დნმ-ას მოლეკულების არასრული რეპლიკაციის მექანიზმი და უჯრედის დაყოფათა რიცხვის გენეტიკური განსაზღვრულობა ჰეიფლიკის თეორიის მიხედვით. აღმოჩნდა, რომ რეგლამენტებული დაყოფის უნარი გამოწვეულია ქრომოსომის ბოლოების (ტელომერული უბნების) დამოკლებით. როგორც გენეტიკური ექსპერიმენტებით იქნა დადგენილი, ყოველი რეპლიკაციის შემდეგ ქრომოსომის ტელომერული უბანი დაახლოებით 50-65 ნუკლეოტიდური წყვილით

მცირდება.

ტელომერის, როგორც ქრომოსომის ფუნქციურად არააქტიური უბნის, დაკარგვა უჯრედში ჩაწერილი გენეტიკური ინფორმაციის რეალიზაციაზე გავლენას ვერ ახდენს. მაგრამ მას შემდეგ, რაც ტელომერის შემცირება კრიტიკულ ზღვარს მიაღწევს, უჯრედი ილუპება. ტელომერის სიგრძის შემცირება რომ დაბერების პროცესისთვის დამახასიათებელი დაავადებების გამოვლენასთანაა დაკავშირებული, დაადასტურეს ცდით: ჯანმრთელ ახალგაზრდა თავს ხელოვნურად უმოკლებდნენ ტელომერის სიგრძეს უჯრედებში. რაც უფრო მოკლებოდა მისი სიგრძე, სიბერის პროცესთან დაკავშირებული, მით უფრო მეტი დაავადება იჩენდა თავს (გულ-სისხლძარღვთა სისტემასთან დაკავშირებული დაავადებები, ნერვული სისტემის დარღვევები, ოსტეოპოროზი, დეგენერაციული პროცესები, ართრიტი და სხვა). ამასთან, უჯრედის სიცოცხლე დამოკიდებულია ორგანიზმში მიმდინარე ანთებით პროცესებზე, დეპრესიაზე, ფიზიკურ ტრავმებზე და სხვა.

ასევე, აღმოჩნდა, რომ სიბერის ერთ-ერთი მთავარი ფაქტორი არის სისხლში ამინმჟავა ჰომოცისტეინის მომატება, რომელიც ტელომერის დაშლას იწვევს. ამიტომაც, ჰომოცისტეინის მომატებისაგან თავდაცვისა და ახალგაზრდობის შესანარჩუნებლად, მეცნიერები გვირჩევენ ფოლიუმის მჟავის, ვიტამინ B-ს, ვიტამინ C-ს, ომეგა 3-ის ცხიმოვანი მჟავების მიღებას და ჯანსაღი ცხოვრების წესის დაცვას.

რა თქმა უნდა, მხოლოდ ტელომერული უბნების დამოკლებით არ შეიძლება აიხსნას დაბერების მოლეკულური მექანიზმები. ინგლისელმა გენეტიკოსმა სცილარდმა (1959) შექმნა **სიბერის მუტაციური თეორია**, რომლის მიხედვითაც ორგანიზმში დაგროვილი სომატური მუტაციები იწვევს ფერმენ-

ტულ ცვლილებებს, რასაც შედეგად მოჰყვება უჯრედების გადაგვარება. ასევე, არსებობს **იმუნოლოგიური თეორია**. ამ თეორიის მიხედვით, სიბერე იმუნურ სისტემაში მიმდინარე ცვლილებების შედეგია. ასაკის მატებასთან ერთად მცირდება იმუნური სისტემის ქმედითუნარიანობა, ორგანიზმი სუსტდება, ქვეითდება მისი თავდაცვითი უნარი და იგი ვეღარ უმკლავდება ორგანიზმში შეჭრილ ანტიგენებს.

ევოლუციური თეორიის მიხედვით, ორგანიზმის დაბერება მას შემდეგ იწყება, რაც ორგანიზმის რეპროდუქციის უნარი პიკს აღწევს, როცა ორგანიზმის მეტაბოლური რესურსი გამრავლებისკენა მიმართული. ამ დროს, ნაკლები რესურსი გამოიყენება დნმ-ას აღდგენაზე. შედეგად ხდება უჯრედების დაზიანება და დაბერება.

თეორიების სიმრავლის მიუხედავად, ცხადია, არც ერთი თეორია არაა აზრს მოკლებული და ისინი ერთიანადაა ერთმანეთთან კავშირში. დაბერება გამოწვეულია მრავალი პროცესით და არა ერთი კონკრეტული მიზეზით. სიბერე უფრო რთული, ორგანიზმში ასაკის შესაბამისად მიმდინარე კომპლექსური ხასიათის ცვლილებაა და იგი კოდირებულია გენეტიკურად.

მეცნიერთა ვარაუდით, ადამიანის სიცოცხლის ხანგრძლივობის გენეტიკური შესაძლებლობა რეალურად არსებულთან შედარებით გაცილებით მაღალია.

შეიძლება თუ არა დაბერების პროცესის შეწყვეტა და სიცოცხლის გახანგრძლივება? მეცნიერებმა ეს ექსპერიმენტებით შეძლეს ჭიებსა და თაგვებში. მაგალითად, ცოტა ხნის წინ ისრაელის მეცნიერებმა შეძლეს 250 თაგვის სიცოცხლის გახანგრძლივება 23%-ით.

უჯრედის სიკვდილი. უჯრედი კვდება, როგორც პათოლოგიური, ისე ფიზიოლოგიური მდგომარეობის დროს. კერ-

მოდ, უჯრედზე დამაზიანებელი ფაქტორების მოქმედების შედეგად, დაბერების დროს და აგრეთვე ციტოპლაზმაში სინთეზის სპეციალიზებული პროდუქტების დაგროვების შედეგად, როგორც ეს ჰოლოკრინულ ჯირკვლებში ხდება.

ზოგჯერ, უჯრედის სიკვდილი ძალიან სწრაფად ხდება, მაგალითად, ძლიერი დამაზიანებელი ფაქტორების მოქმედების დროს. ამ დროს უჯრედის სტრუქტურული და მეტაბოლური პროცესები ცვლილებას ვერ ასწრებს და უჯრედი თავის შიგა სტრუქტურას თითქმის უცვლელად ინარჩუნებს. ხოლო, თუ კვდომის პროცესი გრძელდება, შეინიშნება მთელი რიგი ცვლილებებისა, ე.წ. **ნეკროზული** ცვლილებები. დასაწყისში ეს ცვლილებები - პარანეკროზული უჯრედების სიცოცხლე, შეიძლება, მნიშვნელოვნად გახანგრძლივდეს (ორგანიზმის მზარდ და განახლებულ უჯრედულ პოპულაციებში უჯრედების გამუდმებული დაღუპვა სხვა უჯრედების გაყოფით კომპენსირდება).

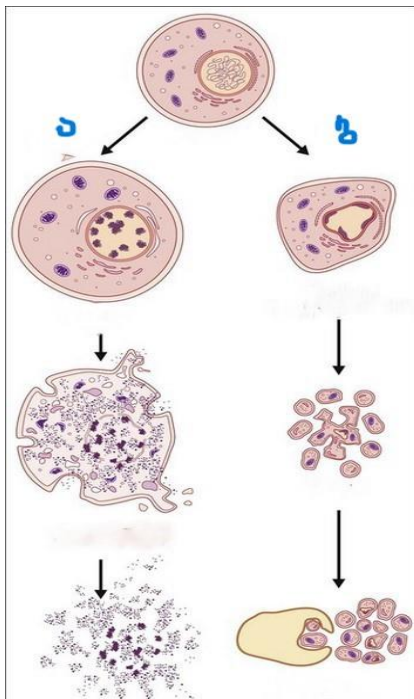
16.4. უჯრედის სიკვდილი

უჯრედის სიკვდილის ორ ძირითად სახეს არჩევენ: **ნეკროზს** და **აპოპტოზს** (სურ. 168).

ნეკროზი დაზიანებული უჯრედის შეუქცევადი სიკვდილია. ეს არის უჯრედების ძალადობრივი, გენეტიკურად დაუპროგრამებელი და გაუთვალისწინებელი, არაგეგმური კვდომის პროცესი. ნეკროზს წინ უსწრებს შექცევადი სტრუქტურული და მეტაბოლური ცვლილებები უჯრედში-**პარანეკროზი** და **ნეკრობიოზი**.

ნეკროზის დროს მავნე ფაქტორთა (ფიზიკური - ცეცხლსასროლი ჭრილობა, რადიაცია, ელექტრული დენი, დაბალი და მაღალი ტემპერატურა, გაყინვა და დამწვრობა; ტოქსიკური ნივ-

თიერებები - მჟავები, ტუტეები, მძიმე ლითონთა მარილები, ფერმენტები; სამკურნალო პრეპარატები; ბიოლოგიური - ბაქტერიები, ვირუსები, უმარტივესები; ალერგიული - ენდო- და ეგზოალერგენები; სისხლძარღვოვანი - სისხლძარღვოვანი ნეკროზი - ინფარქტი; ნეიროტროფული - ნაწოლები, შეუხორცებადი ქრილობები და სხვა) სტრესული ზემოქმედებით უჯრედის დაზიანების გამო პლაზმური მემბრანა ვეღარ აკონტროლებს იონებისა თუ წყლის მიმოსვლას უჯრედში, უჯრედები სრულად



სურ.168. ნეკროზისა (ა) და აპოპტოზის (ბ) სქემა.

წყვეტს ფუნქციონირებას და ბიოქიმიურად და სტრუქტურულად შეუქცევადად იცვლება. უჯრედი გაჯირჯვდება, მემბრანა

გაიგლიჯება უჯრედის შიგთავსი გარემოში გადმოიღვრება, რაც ხშირად, ქსოვილში მკვდარი უჯრედის გარშემო ჰიპერნეკროზული ანთების განვითარებას იწვევს. უჯრედი განიცდის დესტრუქციულ ლიზისს. ნეკროზული უჯრედი იგლიჯება ფრაგმენტებად. ამ ფრაგმენტებს მაკროფაგები შთანთქმის.

აპოპტოზი ანუ **ე.წ. ფოთოლცვენა** უჯრედის პროგრამირებული სიკვდილია. იგი განსხვავდება ნეკროზისგან ანუ უჯრედის დაზიანებით გამოწვეული სიკვდილისგან და ბევრად უფრო მოწესრიგებული პროცესია. იგი არის თვითლიკვიდაციის პროცესი, რომელსაც განაპირობებს საკუთრივ ამ უჯრედში წარმოქმნილი ინფორმაციული სიგნალი. ეს შეიძლება იყოს გარეგანი ან შინაგანი ფაქტორებით გამოწვეული პროცესი. აპოპტოზი ბირთვში იწყება. ენდონუკლეაზების გავლენით ქრომატინი კონდენსირდება, ბირთვი განიცდის ფრაგმენტაციას. ფრაგმენტები წყდება უჯრედს და გამოდის უჯრედიდან. მას *აპოპტოზურ სხეულაკებს* უწოდებენ. აქედან სიგნალები ფაგოციტებამდე მიდის, რომლებიც შთანთქმის ამ ფრაგმენტებს. გადაგვარებული, მათ შორის მალიგნიზებული უჯრედების აპოპტოზს ასტიმულირებს ცილა p53 (აპოპტოზის მოლეკულური საფუძვლები და კანონზომიერებანი იხ. „მოლეკულური ბიოლოგიის“ კურსში).

აპოპტოზის სიგნალი ირთვება, მაგალითად, მაშინ, თუ უჯრედში დარჩა არარეპარირებული ნაწყვეტები, ქრომოსომის ფრაგმენტები უჯრედის დაყოფის პროცესში, თუ დაზიანდა შიგაუჯრედული მემბრანები, წარმოიქმნა ენდოგენური ქიმიური ნაერთები, რადიკალები, თუ ადგილი აქვს ტემპერატურულ მერყეობას და სხვა (მაგრამ თუ ამ ფაქტორთა მოქმედება ძალიან ძლიერი იქნა, უჯრედის თანდათანობითი კვდომის პროცესი უმართავი გახდება და განვითარდება ნეკროზი).

თუ უჯრედში დნმ დაზიანებულია, უჯრედი პრესიმ-სივნიურია ან ინფიცირებულია ვირუსით, ასეთი უჯრედების გადარჩენა, შესაძლოა, სახიფათო იყოს ორგანიზმისთვის. ინფიცირებული და სიმსივნური უჯრედების გადარჩენა, შეიძლება, საფრთხეს უქმნიდეს მთელ ორგანიზმს, ჩაირთვება რა აპოპტოზის სიგნალი, ეს უჯრედები აპოპტოზის გზით განადგურდება. ასე რომ, *ინფიცირებული და სიმსივნური უჯრედების განადგურება შესაძლებელია აპოპტოზით*. თუმცა, „წარმატებულმა“ სიმსივნურმა უჯრედებმა, შესაძლოა, მოახერხოს, „ხელიდან დაუსხლტეს“ აპოპტოზს და გააგრძელოს დაყოფა.

აპოპტოზი მნიშვნელოვანია იმუნიტეტისთვის. ორგანიზმში მოხვედრილი ანტიგენისადმი (პათოგენისადმი) აღიძვრება იმუნური პასუხი, რის შედეგადაც იმუნური უჯრედები ძალიან აქტიურად იწყებს დაყოფას შემოჭრილი უცხო ანტიგენის გასანადგურებლად. მათი რაოდენობა, შესაძლოა, ძალიან დიდ რიცხვს აღწევდეს, თუმცა, იმუნური უჯრედების ასეთი დიდი რაოდენობა აღარ იყოს საჭირო. ჭარბი რაოდენობის ლიმფოციტები მოიშორება აპოპტოზის გზით, რაც იმუნური სისტემის ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას უზრუნველყოფს. შესაძლოა, უჯრედი დაზიანებული არც იყოს, მაგრამ იგი ორგანიზმისთვის იმ ეტაპზე ზედმეტია ან საზიანო, მაგალითად, სრული ან არასრული მეტამორფოზის დროს ონტოგენეზის სხვადასხვა სტადიაზე, უკვე არაჭირო ორგანოებისა და უჯრედების (მწერების, ამფიბიების, ძუძუმწოვრების ემბრიოგენეზის პროცესში თითებს შორის აკვის გაქრობა, დროებითი ანუ პროვიზორული ორგანოების და სხვა), ოოციტების, ფოლიკულური უჯრედების, ლაქტაციის შემდეგ სარძევე ჯირკვლის უჯრედების, სისხლის უჯრედების ან, როგორც ზემოთ აღინიშნა, იმუნური

უჯრედების, ასევე, კანის ეპითელის უჯრედების აპოპტოზი და სხვა.

ასე რომ, აპოპტოზი ზოგადი და საკმაოდ მოსახერხებელი საშუალებაა ორგანიზმის გასათავისუფლებლად იმ უჯრედი-საგან, რომლებიც ორგანიზმს აღარ სჭირდება. ზრდასრულ ორგანიზმში ეს წონასწორობის შესანარჩუნებლადაცაა საჭირო, რათა ადგილი გამოთავისუფლდეს ახალი უჯრედებისთვის ან დროებითი ფუნქციის მქონე „მოიშორონ“, როცა საჭირო აღარ იქნება.

ასეა თუ ისე, აპოპტოზი მნიშვნელოვანი პროცესია ორგანიზმის ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში.

16.5. რეგენერაცია - ღეროვანი უჯრედები.

მთელი სიცოცხლის განმავლობაში ორგანიზმში ამა თუ იმ ქსოვილში მიმდინარეობს უჯრედული და არაუჯრედული ელემენტების ცვლადობა, ფიზიოლოგიური რეგენერაცია, კვდომა და მათი შეცვლა ახლით, ამ პროცესს **ფიზიოლოგიურ რეგენერაციას** (ლათ. regeneratio - აღდგენა) უწოდებენ. სხვადასხვა ქსოვილში უჯრედები ფიზიოლოგიურ რეგენერაციას სხვადასხვაგვარად ექვემდებარება. ეს დამოკიდებულია მათში მიტოზური გაყოფის უნარის მქონე მცირედ დიფერენცირებული ელემენტების არსებობაზე, მაგალითად, ინტენსიურ ფიზიოლოგიურ რეგენერაციას ექვემდებარება სისხლის უჯრედები, შემავრთბელი ქსოვილის უჯრედული კომპონენტები, კანის მრავალშრიანი გარქოვანებადი ეპითელის უჯრედები, პირის ღრუს ამოძვნი მრავალშრიანი გაურქოვანებადი ეპითელის უჯრედები (5 წთ-ის განმავლობაში პირის ღრუში 0,5 მილიონამდე უჯრედი ჩამოიფცქვნება, ცხადია, ასეთივე ინტენსივობით ხდე-

ბა მათი აღდგენა) და სხვა, ნერვული ქსოვილის ფიზიოლოგიური რეგენერაციის შესაძლებლობები კი საკმაოდ შეზღუდულია.

ფიზიოლოგიურ რეგენერაციას ადგილი აქვს **აპოპტოზის** დროს, იმ დროს, როცა უჯრედთა პროგრამირებული, გეგმური, რეგულაციური კვდომა მიმდინარეობს. ზოგჯერ, ზოგიერთი გარეგანი თუ შინაგანი ფაქტორის გავლენით აქტიურდება თვითგანადგურების გენეტიკური პროგრამა, რომელიც იწვევს ფუნქციადაკარგულ, ვირუსით, ტოქსინით, მაიონიზებული გამოსხივებით დაზიანებულ, დეფექტიან უჯრედთა გეგმურ მოცილებას ქსოვილებიდან და განადგურებას. ეს მეტად მნიშვნელოვანი პროცესია, რადგან ორგანიზმიდან პოტენციურად საშიში უჯრედების დროული მოცილება მათი ავთვისებიანი გადაგვარების ალბათობას მინიმუმამდე ამცირებს. ყოველდღიურად მილიარდობით დაღუპული უჯრედი იცვლება ახალი უჯრედებით.

ზოგჯერ, უჯრედები მავნე ფაქტორთა ძალადობრივი ქმედების გავლენით იღუპება. ისინი სრულად წყვეტენ ფუნქციონირებას და ბიოქიმიურად და სტრუქტურულად შეუქცევადად იცვლებიან. ეს არის **ნეკროზი** ანუ გენეტიკურად დაუპროგრამებული და გაუთვალისწინებელი, არაგეგმური კვდომის პროცესი. დაზიანების შემდეგაც ხდება ქსოვილთა აღდგენა, რასაც **რეპარაციული რეგენერაცია** ეწოდება (ლათ. reparatio -აღდგენა). დადასტურებულია, რომ ეს უნარი ყველა ქსოვილის უჯრედს აქვს. თუმცა, ამ შემთხვევაშიც ეპითელური, შემაერთებული ქსოვილისა და გლუვკუნთოვანი უჯრედები შესამჩნევად ადვილად აღდგება, განივზოლიანი კუნთოვანი ქსოვილი - მხოლოდ ხელშემწყობ პირობებში, ნერვულ სისტემაში კი, უმთავრესად, ნერვული ბოჭკოები რეგენერირებს.

გამოყოფენ **პათოლოგიურ რეგენერაციასაც**, რაც ქსოვილში უჯრედთა პათოლოგიური ცვლილებისა და გადაგვარების შემდეგ ხდება. ამ სახის რეგენერაციას მიეკუთვნება: **ჰიპერრეგენერაცია** - მოჭარბებული აღდგენა (მაგ., მოტეხილობისას ძვლოვანი კოჭრების, ტერფზე ძვლოვანი წანაზარდების გაჩენა და სხვა); **ჰიპორეგენერაცია** - დაქვეითებული რეგენერაცია, ქრონიკული ანთების შედეგია (მაგ., როდესაც სისხლძარღვოვანი კვების დარღვევის გამო ქვედა კიდურებზე ჩნდება ტროფიკული წყლულები, ვითარდება კუჭის წყლული, დიაბეტიანებში ძნელდება ჭრილობების შეხორცება და სხვა); **მეტაპლაზია** - ქსოვილოვანი გადაგვარება, მოვლენა, რომლის დროსაც უჯრედებმა, შეიძლება, დაკარგოს სპეციფიკური სტრუქტურები და შექმნილი პირობების შესაბამისად სხვადასხვა მიმართულებით განვითარების უნარი შეიძინოს (მაგ., ძვლის ყვითელი ტვინისა - წითელ ტვინად, ხრტილოვანი ქსოვილისა - ძვლოვან ქსოვილად. გარდა ამისა, იგი ონკოლოგიური პროცესის წინამორბედი უჯრედების ფორმირებას უწყობს ხელს) და **დისპლაზია** - ქსოვილისთვის დამახასიათებელი უჯრედების ნაცვლად, ატიპური - განსხვავებული ფორმისა და ზომის, მსხვილბირთვიანი უჯრედების ფორმირება (მძიმე დისპლაზიის დროს ქსოვილი მთლიანად ატიპურია, რაც დიაგნოსტირდება, როგორც კიბო).

ასეა თუ ისე, რეგენერაციის ყველა სახე დაკავშირებულია მცირედ დიფერენცირებულ **ღეროვან უჯრედებთან** (ინგლ. stem cell), რომელთაც აქვს თვითგანახლებისა და სპეციალიზებულ უჯრედებად დიფერენცირების უნარი. თვითგანახლების უნარი ამ უჯრედების არადიფერენცირებული მდგომარეობის შენარჩუნებით მრავალგზის დაყოფის შესაძლებლობაში ვლინდება, სპეციალიზებულ უჯრედებად დიფერენცირების შესაძლებლობა და პოტენციალი კი მათ პოტენტურობას უკავშირდება.

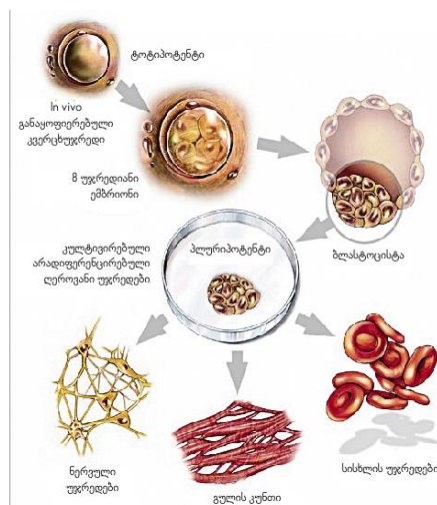
ამასთან, შესაძლებლობებისა და ზღვარის მიხედვით გამოყოფენ ღეროვანი უჯრედების ტიპებს: **ტოტიპოტენტურ, პლურიპოტენტურ და მულტიპოტენტურს, ოლიგოპოტენტურს და უნიპოტენტურს.**

სხვა წყაროს მიხედვით არჩევენ **ემბრიონულ** ღეროვან უჯრედებს, რომელთაც ემბრიონის ყველა სახის სპეციალიზებულ უჯრედად დიფერენცირების უნარი აქვს და **ზრდასრული** ორგანიზმის ღეროვან უჯრედებს, რომლებიც ზრდასრული ორგანიზმის ქსოვილებში გვხვდება და მათში ფუნქციონირებს ფიზიოლოგიური და რეპარაციული რეგენერაციის დროს. ისინი, ძირითადად, იმ ქსოვილის უჯრედების მიმართულებით დიფერენცირდება, საიდანაც წარმოიშვა. მათი პოტენციალი საგრძნობლად ჩამოუვარდება ემბრიონული ღეროვანი უჯრედების პოტენციალს. გამოყოფენ კიდევ ერთ წყაროს - აბორტირებული ნაყოფის ქსოვილებს ან მშობიარობის შემდგომ პლაცენტაში დარჩენილ სისხლს, რომელიც ჰიპლარის ვენის სისხლის სახელითაა ცნობილი. მათ **ფეტალურ** ღეროვან უჯრედებს უწოდებენ.

ტოტიპოტენტურს (ლათ. totus – მთლიანი, სულ; potentia – უნარი) უწოდებენ იმ ღეროვან უჯრედებს, რომელთაც აქვს სრული პოტენციალი, დასაბამი მისცეს ნებისმიერი ტიპის უჯრედს, რათა ფორმირდეს მთელი ორგანიზმი. ასეთია მორულის უჯრედები. მორულა ზიგოტის დაყოფით მიიღება (იგი ჩანასახის განვითარების ბლასტოცისტამდე სტადიაა, რომელიც დაახლ. 20-30-მდე ბლასტომერს შეიცავს). ტოტიპოტენტური ღეროვანი უჯრედებიდან მიიღება, ასევე, ჩანასახგარე რეები, მაგალითად პლაცენტა.

პლურიპოტენტური (ლათ. plus – ბევრი; potentia – უნარი) უჯრედები ტოტიპოტენტურიდან წარმოიქმნება და აქვს პოტენ-

ციალი, წარმოქმნას თითქმის ნებისმიერი ტიპის უჯრედი. მათ მიაკუთვნებენ ბლასტოცისტას უჯრედებს. ბლასტოცისტა ჩანასახის მორულის მომდევნო სტადიაა და აქვს საჩანასახო ფურცლები (ექტოდერმა, ენტოდერმა, მეზოდერმა). მათგან სხვადასხვა სახის ემბრიონული სპეციალიზებული უჯრედები დიფერენცირდება (სურ. 169). აღნიშნული ღეროვანი უჯრედები გვხვდება ბლასტოცისტას მხოლოდ ნაწილში, კერძოდ, შიგა უჯრედული მასა ანუ *ემბრიობლასტი* გამოიყენება ამ მიზნით, ხოლო ბლასტოცისტას გარე გარსი - *ტროფობლასტი* ღეროვან უჯრედად არ გამოდგება.



სურ. 169. პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები.

მულტიპოტენტურ ღეროვან უჯრედებს მიეკუთვნება მოზრდილთა ღეროვანი უჯრედები. ისინი გვხვდება ზრდა-სრული ორგანიზმის ზოგიერთ ქსოვილში. მათ შეუძლია მხოლოდ ზოგიერთი ტიპის უჯრედის წარმოქმნა, აქვთ სხვადასხვა

მიმართულებით დიფერენცირებისა და მსგავსი ტიპის უჯრედების წარმოქმნის უნარი. ასეთია, მაგალითად, ჰემოპოეზური (სისხლმზადი) უჯრედები.

ჰემოპოეზი ხორციელდება ძვლის ტვინში. ძვლის ტვინი ზრდასრული ორგანიზმის ერთადერთი ქსოვილია, რომელიც ნორმაში ყველაზე დიდი რაოდენობით შეიცავს უმწიფარ, არადიფერენცირებულ და ნაკლებად დიფერენცირებულ უჯრედებს-ლეროვან უჯრედებს. ისინი ემბრიონულ უჯრედებს ჰგავს.

ოლიგოპოტენტური ღეროვანი უჯრედები. მათ შეუძლიათ დიფერენცირება მხოლოდ ზოგიერთ, ერთმანეთის მსგავსი თვისებების მქონე უჯრედებად. ასეთია სისხლმზად პროცესებში მონაწილე ლიმფოციტური და მიელოციტური რიგის უჯრედები.

უნიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები (უჯრედები-წინამორბედები, ბლასტური უჯრედები) მოუძმწიფებელი უჯრედებია, რომლებიც, გარკვეული თვალსაზრისით, აღარ წარმოადგენს ღეროვან უჯრედებს, რადგან ისინი წარმოქმნის მხოლოდ ერთი სახის უჯრედს; ხასიათდება მრავალჯერადი თვით-წარმოქმნის უნარით, რაც მათ ხდის ერთი გარკვეული ტიპის უჯრედის ხანგრძლივ წყაროდ და განასხვავებს მათ არაღეროვანი უჯრედებისგან.

უნიპოტენტური სისხლის უჯრედული კლონების წარმოქმნა იწყება ძვლის ტვინის პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედიდან. ეს კლონები, ფაქტობრივად, სისხლის შესაბამის უჯრედთა წინამორბედი ხაზებია - ლეიკოციტური, ერითროციტული და თრომბოციტული. მათ საერთო წინამორბედი, ე.წ. პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები ჰყავს. პლურიპოტენტური უჯრედი პირველივე დაყოფის შედეგად ან მულტიპოტენტური უჯრედები ხდება, რომელთა არჩევანი შედარებით შეზღუდულია (მხოლოდ ერითროციტული ან ლეიკოციტური

წარმონაქმნების ხაზით), ან მეგაკარიობლასტებად გადაიქცევა (მათგან მეგაკარიოციტები, შემდეგ კი თრომბოციტები წარმოიქმნება). ძვლის ტვინს, გარდა ჰემოპოეზისა, იმუნოპოეზის ფუნქციაც აქვს.

არალეროვანი უჯრედებისგან განსხვავებით, თვითგანახლების უნარი შენარჩუნებული აქვთ, ე.წ. **უნიპოტენტურ** უჯრედებს, რომელთაც ერთი ტიპის უჯრედების წარმოქმნა შეუძლიათ. მაგალითად, ლიმფოციტების წინამორბედის უნიპოტენტური უჯრედი, ასევე, ერთშრიანი ან მრავალშრიანი ეპითელის უჯრედები. ეს უკანასკნელნი ფიზიოლოგიური თუ რეპარაციული რეგენერაციისას იყოფა და ჩამოფცქვნილ უჯრედებს ჩაანაცვლებს. ერთშრიან ეპითელში ამ როლს ნებისმიერი უჯრედი ასრულებს, მრავალშრიან ეპითელში კი ეს უნარი ბაზალური და წვეტიანი შრის უჯრედებს გააჩნია.

ლეროვანი უჯრედების გამოყენება პერსპექტიულია სხვადასხვა დაავადების სამკურნალოდ. მეცნიერები იმედოვნებენ, რომ ლეროვან უჯრედებს აქვს სხვადასხვა დაავადების მკურნალობის მეთოდის რადიკალურად შეცვლის პოტენციალი. მკურნალობის რამდენიმე ალტერნატიული მეთოდი უკვე არსებობს. მაგალითად, მოზრდილთა სისხლმზადი ლეროვანი უჯრედები მე-20 საუკუნის 60-იანი წლებიდან წარმატებით გამოიყენება ლეიკემიების, ლიმფომების, თანდაყოლილი იმუნოდეფიციტებისა და ანემიების სამკურნალოდ. ძვლის ტვინის ტრანსპლანტაცია და პერიფერიული სისხლიდან მობილიზებული სისხლმზადი ლეროვანი უჯრედების გადანერგვა უკვე არის მოზრდილთა სისხლმზადი ლეროვანი უჯრედების ტრანსპლანტაციის აპრობირებული მეთოდები. მომავალში დაგეგმილია დაავადებებისა: სამკურნალო მეთოდების შემუშავება:

სხვადასხვა სახის ავთვისებიანი სიმსივნეები, პარკინსონის დაავადება, ზურგის ტვინის დაზიანებები.

2004 წლის მაისის ნომერში BMJ წერდა, რომ ლონდონში გაიხსნა ღეროვანი უჯრედების პირველი ბანკი მსოფლიოში, რომელიც ემსახურება ღეროვანი უჯრედების წყაროს შენახვას, დახასიათებას, ხარისხის კონტროლს, მკურნალობისათვის მათი რაციონალური გამოყენების დაგეგმვას. ღეროვანი უჯრედების ბანკი სახელმწიფო ორგანიზაციაა. მას სათავეში უდგას ბიოლოგიური სტანდარტებისა და კონტროლის ეროვნული ინსტიტუტი. ბანკი მოიცავს დღემდე აღმოჩენილ ნებისმიერი ტიპის ღეროვან უჯრედს, მაგრამ პრიორიტეტი მაინც ენიჭება ემბრიონულ, ნაყოფისა და მოზრდილთა ღეროვანი უჯრედების შეგროვებასა და კვლევას.

წარმატება მაშინ იქნება მიღწეული, თუ მოხერხდება ღეროვანი უჯრედების ზრდისა და დიფერენცირების პროცესების სრული მართვა და კონტროლი.

რეზიუმე

უჯრედის დაზიანებისას ვლინდება სუნთქვის ცვლილებები. სუსტდება და მთლიანად წყდება ფოსფორილების პროცესი. სუნთქვის დროს გამოთავისუფლებული ენერგია, ატფ-აში აკუმულირების ნაცვლად, სითბოს სახით იფანტება.

უჯრედული დაზიანების დროს იცვლება უჯრედის ორგანოიდების მორფოლოგია. ბირთვში სინთეზური პროცესები ქვეითდება. შედეგად, იჭმუხნება ან იხსნება. რ-რნმ-ას სინთეზის დაქვეითებისას ბირთვაკებიც იჭმუხნება და განიცდის ფრაგმენტაციას. ჟანგვითი ფოსფორილების დარღვევისას იჭმუხნება მიტოქონდრიული მატრიქსი. ენდოპლაზმური ბადე განიცდის ვაკუოლიზაციას. გრანულოვანი რეტიკულუმის

მემბრანაზე მცირდება რიბოსომის რიცხვი. ირღვევა ენდო-პლაზმური ბადიდან გოლჯის აპარატში პროდუქტების ტრანსპორტირების პროცესი. ლიზოსომებშიც მიმდინარეობს პათოლოგიური ცვლილება. უჯრედის დაზიანებისას ხშირად ქვეითდება მიტოზური აქტივობა.

რეგულაციური პროცესების დარღვევას მიეკუთვნება სიმსივნური ზრდა. სიმსივნურ უჯრედებში განუსაზღვრელია დაყოფის რიცხვი. სიბერე ბიოლოგიურად დაპროგრამებული გარდაქმნებია. დაბერებულ უჯრედებში აღინიშნება მორფოლოგიური, ფიზიკო-ქიმიური და ბიოქიმიური ცვლილებები. ამ დროს ხდება ბირთვის გამკვრივება და მოცულობის შემცირება, უჯრედმორისი საზღვრების გაქრობა, ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაცია. მატულობს ამიტოზების რაოდენობაც. დაბერებისას, როგორც წესი, უჯრედებში მცირდება წყლის შემცველობა, ქვეითდება ფერმენტების აქტივობა, იზრდება პროტეოლიზური ფერმენტების მოქმედების მიმართ შიგაუჯრედული ცილების მდგრადობა, იზრდება ქოლესტერინის შემცველობა, ქვეითდება სუნთქვის ინტენსივობა.

ნეკროზი დაზიანებული უჯრედის გენეტიკურად დაუპროგრამებელი, არაგეგმური კვდომის პროცესია. აპოპტოზი კი - უჯრედის პროგრამირებული სიკვდილი.

შეამოწმე შენი ცოდნა:

1. რა სახის ნივთიერებათა ცვლის ცვლილებას შეიძლება ჰქონდეს ადგილი უჯრედის დაზიანების დროს?
2. რა მოვლენაა პასტერის ეფექტი?
3. რა სახის დარღვევას შეიძლება ჰქონდეს ადგილი შაქრიანი დიაბეტის დროს?

4. რაში გამოიხატება უჯრედის სხვადასხვა პათოლოგიური ცვლილების შესწავლის პრაქტიკული მნიშვნელობა?

5. რა სახის ფაქტორებმა შეიძლება, გამოიწვიოს უჯრედზე დამაზიანებელი გავლენა?

6. მოიყვანე უჯრედის სხვადასხვა სტრუქტურის დაზიანებით გამოწვეული ცვლილებების მაგალითები.

7. რა სახით შეიძლება, აისახოს დაზიანება უჯრედის დაყოფაზე?

8. შესაძლოა თუ არა, დაზიანება იყოს შექცევადი? დაასახელე მაგალითები.

9. ახსენი დისტროფიის არსი.

10. რა სახის დარღვევით ვლინდება უჯრედის სიმსივნური ზრდა?

11. ახსენი პარაბიოზის და პარანეკროზის არსი.

12. რაში მდგომარეობს სიბერის ენდოკრინული თეორიის არსი?

13. რაში მდგომარეობს სიბერის გენეტიკური მექანიზმის არსი?

14. ახსენი ტელომერული თეორიის არსი.

15. ახსენი სიბერის მუტაციური თეორიის არსი.

16. ახსენი სიბერის იმუნოლოგიური თეორიის არსი.

17. რაში მდგომარეობს სიბერის ევოლუციური თეორიის არსი?

18. რას წარმოადგენს ჰეიფლიკის ლიმიტი და რაში მდგომარეობს ჰეიფლიკის ექსპერიმენტის არსი?

19. განმარტე ნეკროზის არსი.

20. ახსენი აპოპტოზის არსი.

21. რაში მდგომარეობს აპოპტოზის მნიშვნელობა?

22. შეადარე ერთმანეთს რეპარაციული და პათოლოგიური

რეგენერაცია.

23. მოიყვანე ჰიპერრეგენერაციისა და ჰიპორეგენერაციის, მეტაპლაზიისა და დისპლაზიის მაგალითები.

24. რას წარმოადგენს ღეროვანი უჯრედები?

25. დაასახელე ღეროვანი უჯრედების სახეები წყაროს მიხედვით.

26. დაასახელე ღეროვანი უჯრედების სახეები შესაძლებლობისა და ზღვარის მიხედვით.

27. განმარტე ტოტიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები.

მოიყვანე მაგალითი.

28. განმარტე პლურიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები. მოიყვანე მაგალითი.

29. განმარტე მულტიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები. მოიყვანე მაგალითი.

30. განმარტე უნიპოტენტური ღეროვანი უჯრედები. მოიყვანე მაგალითი.

31. მოიყვანე ფეტილური ღეროვანი უჯრედის მაგალითი.

32. რა პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს ღეროვან უჯრედებს?

გამოყენებულ ტერმინთა განმარტებითი ლექსიკონი

აგრანულოციტები - უმარცვლო ლეიკოციტები, რომლის ციტოპლაზმაშიც სპეციფიკური მარცვლოვნება არ შეინიშნება.

ადჰეზიური მოლეკულები - უჯრედის მემბრანების ინტეგრალური ცილები, რომელთა მეშვეობით უჯრედებს შორის წარმოიქმნება სპეციფიკური კავშირი.

ავტოტროფები - ორგანიზმები, რომელთაც შეუძლია არაორგანულიდან ორგანული ნივთიერებების სინთეზი.

აკროცენტრული ქრომოსომა - ქრომოსომა ერთი ძალიან მოკლე და მეორე - ნორმალური მხრით.

ალელები (ბერძნ. allelōn-ურთიერთ)- ერთი ნიშნის განმაპირობებელი, მეტ-ნაკლებად განსხვავებული გენური წყვილი, რომელთაც მსგავსი ლოკუსი უკავია ჰომოლოგიურ ქრომოსომებში.

ალეციტური კვერცხი (ლათ.a-უარყოფა; lecitos, ბერძნ. lekitos - ყვითრი)- უყვითრო კვერცხი.

ამიტოზი (ბერძნ. a-უარყოფითი ნაწილაკი, mitos-ძაფი) - უჯრედის პირდაპირი გაყოფა, მიტოზური ციკლისა და ბირთვის ფაზობრივი ცვლის გარეშე.

ანაბოლიზმი ანუ **ასიმბილაგია** - სინთეზის რეაქციები, რომლის დროსაც ხდება მარტივ ნივთიერებათაგან უფრო რთული ნივთიერებების სინთეზი.

ანაფაზა - (ლათ. ana - შუა) -მიტოზის მესამე ფაზა. ქრომოსომები იხლიჩება ცენტრომერის უბანში და განეზიდება პოლუსებისაკენ.

ანგსტრემი (Å) - სიგრძის ერთეული. $1 \text{ Å} = 10^{-8} \text{ სმ}$.

ანდროგენები - ჩანასახის განვითარება დიფერენცირებული თუ არადიფერენცირებული მამრობითი სასქესო უჯრედის ხარჯზე, განაყოფიერების გარეშე.

ანტიგენი (ბერძნ. anti - საწინააღმდეგო, genés - წარმოშობა) - ორგანიზმში მოხვედრილი მოცემული გენოტიპისათვის უცხო ფაქტორი, რომელიც აღძრავს და ააქტიურებს იმუნურ რეაქციებს.

ანტიკოდონი - სამი აზოტოვანი ფუჯისაგან შემდგარი ნუკლეოტიდური წყობა, რომელიც ი-რნმ-ას კოდონის კომპლემენტურია და უკავია ფიქსირებული მდგომარეობა სათანადო ტიპის ტ-რნმ-ას მოლეკულის შესაბამის ცენტრზე.

ანტისხეული (იმუნოგლობულინი) - ცილოვანი ნივთიერება, რომელიც ორგანიზმში სინთეზდება ანტიგენის მოხვედრის საპასუხოდ, სპეციფიკურად ურთიერთქმედებს მასთან და განსაზღვრავს ორგანიზმის ჰუმორულ იმუნურ თვისებებს.

აპოკრინული სეკრეცია - ამ დროს ხდება ჯირკვლოვანი უჯრედების ნაწილობრივი დაშლა და სეკრეტორულ პროდუქტებთან ერთად გამოიყოფა ჯირკვლოვანი უჯრედების ციტოპლაზმის აპიკალური ნაწილი (მაკროაპოკრინული სეკრეცია) ან მიკროხაოების წვეროები (მიკროაპოკრინული სეკრეცია).

აპომიქსისი (ბერძნ. apō-გან, გარეშე; mixis-შერევა) - თესლში ჩანასახის წარმოქმნა სასქესო უჯრედების შერწყმის გარეშე, გაუნაყოფიერებელი კვერცხუჯრედიდან (პართენოგენეზი), ჩანასახის პარკის ვეგეტაციური უჯრედიდან (აპოგამია) ან ნასკვის სომატური უჯრედიდან (აპოსპორია).

აპოპტოზი - ე.წ. „ფოთოლცენა“ - უჯრედთა პროგრამირებული, გეგმური რეგულაციური კვდომა, რომლის დროსაც მიმდინარეობს ფიზიოლოგიური რეგენერაცია.

ასტროსფერო - სხივისებური ზონა ცენტრიოლების ირგვლივ..

აუტოკრინული რეგულაცია - რეგულაციის სახე, რომლის დროსაც უჯრედი თვითონაა მის მიერ წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულის სამიზნე.

აუტოსომა - (ლათ. auto + soma-სხეული) - არასასქესო ქრომოსომა.

აქრომატული თითისტარა - მიტოზური თითისტარა - დაყოფის აპარატი, რომლის შემადგენლობაში შედის უჯრედის მოპირდაპირე პოლუსებთან განწყობილი ცენტრიოლები და მათ შორის წარმოქმნილი სპეციალური კუმშვადი ძაფები.

აქსოლემბა - აქსონების პლაზმური მემბრანა.

აქტინი - თხელი მიოფილამენტების შემადგენელი ცილოვანი მოლეკულა.

აქტიური ტრანსპორტი - მემბრანაში მოლეკულებისა და იონების გადატანა მათი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ, რაზედაც იხარჯება ატფ-ას ენერგია.

ბაზალური მემბრანა – 1 მკმ სისქის თხელი, ჰომოგენური ფირფიტა, რომელზეც ეპითელური უჯრედებია განლაგებული.

ბაზალური ნაოჭები (ინვაგინაციები) - უჯრედის ბაზალურ ნაწილში წარმოქმნილი ნაოჭები, ჩაღრმავებები, რომლებიც უზრუნველყოფს მეტაბოლიზმის მაღალ ინტენსივობას შესაბამის უბანში.

ბაზალური სხეული ან გრანულა (ბლეფაროპლასტი, კინეტოსომა და სხვა) - წარმოადგენს შოლტებისა და წამწამების საფუძველს.

ბაზოფილი - ლეიკოციტების სახე, რომლის ციტოპლაზმის

მარცვლოვნება ნათესაობას ავლენს ფუძე-საღებავებთან.

ბაქტერიოფაგი (ფაგი) (ბერძნ. phagōs - მშთანთქმელი) - ვირუსი, რომელიც მრავლდება ბაქტერიის უჯრედში და იწვევს მის დაშლას (ლიზის, შთანთქმას).

ბივალენტი (ლათ. bi - რთულ სიტყვებში - ორმაგი, valens - ძლიერი) - უჯრედის მეიოზური დაყოფის პროფაზაში კონიუგირებულ ქრომოსომთა ჰომოლოგიური წყვილი.

ბიოლოგიური სიბერე - დაბერების შინაგანი ტიპი მისთვის დამახასიათებელი ცვლილებებით, ბიოლოგიურად პროგრამირებული გარდაქმნები.

ბირთვაკი - (ლათ. nucleolus -ბირთვაკი) - ინტერფაზული ბირთვის მუდმივი შემადგენელი ნაწილი.

ბირთვი - (ლათ. nucleus; ბერძ. karyōn - ბირთვი) უჯრედის უნივერსალური ნაწილი.

გაკორპება - მეორეული გარსის შრეებს შორის სუბერინის შრის გაჩენა (სრული გაკორპება უჯრედის სიკვდილს იწვევს, რადგან იგი შეუღწევადია წყლისა და გაზებისთვის).

გალორწოვნება - ამ დროს უჯრედის ან სახამებელი გარდაიქმნება უფრო მაღალმოლეკულურ ნახშირწყლად - ლორწოდ (ნაყოფებში, თესლებში დამწიფებისა და აღმოცენებისას). იგი იწვევს გარსის დაშლას.

გამეტა - (ბერძნ. gametês - ქმარი, gametê - ცოლი) - განაყოფიერებისათვის მომზადებული სპეციალიზებული სასქესო უჯრედი.

გამეტოგენეზი - (ბერძნ. გამეტა+genesis - წარმოშობა) - სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბება-განვითარების პროცესი.

გამეტოფიტი - (ბერძნ. გამეტა+phyton - მცენარე) - გამეტისწინა წარმონაქმნი მცენარის განვითარების ციკლში, რომელიც ჩვეულებრივ, სქესიანი თაობაა (ჰაპლოიდურია) და იცვ-

ლება უსქესო (დიპლოიდური) თაობით - სპოროფიტით.

განაყოფიერება ორმაგი - განაყოფიერება ყვავილოვან მცენარეებში, რომლის დროსაც ჩანასახის პარკში მტვრის მილით შესული ორი სპერმიდიდან ერთი უერთდება კვერცხუჯრედს, ხოლო მეორე ერწყმის მეორად ანუ ცენტრალურ უჯრედს.

გახევება - მცენარეული უჯრედის გარსის დიფერენცირებისას ჯერ მის უჯრედშორის ნივთიერებაში, შემდეგ გარსში ცელულოზის მიკროფიბრილებში ლიგნინის დაგროვება.

გენეტიკური ინფორმაცია - ტრიპლეტური თანმიმდევრობის წესით გენებში ჩაწერილი ინფორმაცია ორგანიზმის ნიშანთვისებების ჩამოყალიბების შესახებ, რომლებიც გადაეცემა მემკვიდრეობით.

გენეტიკური კოდი - (ფრანგ. code - პირობითი აღნიშვნების ერთობლიობა) - დნმ-ის ტრიპლეტში აზოტოვანი ფუძეების (ნუკლეოტიდების) განლაგების თავისებურება, რომელიც განსაზღვრავს პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში შესაბამისი ამინოჰაქების ჩართვის თანმიმდევრობას.

გენი (ბერძნ. genēs - გვარი, წარმოშობა) - ელემენტარული დისკრეტული მატერიალური მემკვიდრული ფაქტორი; მემკვიდრეობის უმცირესი ერთეული.

გენომი - გენთა ერთობლიობა ქრომოსომთა ერთჯერად (ჰაპლოიდურ) კრებულში (n).

გენოტიპი - ორგანიზმის ყველა გენის ერთობლიობა, მემკვიდრული კონსტიტუცია, გენეტიკური პროგრამა, რომელიც შესაბამის გარემო პირობებში განსაზღვრავს ინდივიდის განვითარებას.

გესტაცია - ორსულობა (სამედ. ტერმინ. ლათ. Gestatio).

გინოგენეზი - ჩანასახის განვითარება დიფერენცირებული თუ არადიფერენცირებული მდედრობითი სასქესო უჯრედის ხარჯზე, განაყოფიერების გარეშე.

გლიკოკალიესი - ცხოველური უჯრედის ცხოველქმედების პროდუქტი, ნახშირწყლების ნაერთი.

გლიკოლიზი - ენერგეტიკული ცვლის II ეტაპი - ანაერობული სუნთქვა (დაჟანგვა).

გოლჯის კომპლექსი (გოლჯის აპარატი, ფირფიტოვანი კომპლექსი) - ციტოპლაზმის ორგანოიდი, რომელიც მემბრანებით (ლიპოპროტეინული) შემოსაზღვრული ბრტყელი ცისტერნებისაგან შედგება და მრავალ წვრილ მილაკად იტოტება.

გრანები - (ლათ. granum - მარცვალი) - ბრტყელი ტომსიკები, რომლებსაც წარმოქმნის ერთმანეთზე მონეტებივით დაწყობილი თილაკოიდები.

გრანულოციტები - მარცვლოვანი ლეიკოციტები, რომლის ციტოპლაზმასაც სპეციფიკური მარცვლოვნება ახასიათებს.

დეპლაზმოლიზი - პლაზმოლიზის საწინააღმდეგო მოვლენა მცენარეულ უჯრედში, რომლის დროსაც ჰიპოტონურ გარემოში მოთავსებისას უჯრედში შესვლას იწყებს წყალი, რის შედეგადაც იგი აღიდგენს საწყის მოცულობას.

დესმოსომები - (ბერძნ. desmos-კავშირი, soma-სხეული) ეპითელურ უჯრედთა კავშირის სახე, ადჰეზიური კონტაქტი (შეწებების ტიპის კონტაქტი - შეწებების სარტყელი).

დიაკინეზი - (ბერძნ dia-გასწვრივ, გამჭოლ; kinesis- მოძრაობა) მეიოზის I დაყოფის პროფაზის უკანასკნელი ქვეფაზა. რომელშიც გრძელდება ხიაზმათა ტერმინალიზაცია.

დიპლოიდი - (ბერძნ. diplōs-ორმაგი) - ორგანიზმი ან უჯრედი არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა ორმაგი კრებულით (2n).

დიპლონემა - (ბერძნ. diplōs + nēma - ძაფი) - ორმაგი ძაფების სტა-
დია, მეიოზის პირველი დაყოფის პროფაზის მეოთხე
ქვეფაზა.

დისპლაზია - ქსოვილისთვის დამახასიათებელი უჯრედების
ნაცვლად, ატიპური, განსხვავებული ფორმისა და ზომის,
მსხვილბირთვიანი უჯრედების ფორმირება.

დისტროფია - რეგულაციური პროცესების ცვლილება უჯრე-
დის სტრუქტურებში.

დიფერენცირება - პროგრესული ცვლილებები ნივთიერებათა
ცვლასა და უჯრედთა სტრუქტურებში, რის შედეგადაც
პირველად ერთგვაროვან მასალაში წარმოიქმნება მორფო-
ლოგიური და ქიმიური განსხვავებანი, რომლებიც მათ
ფუნქციურ სპეციალიზაციასთანაა დაკავშირებული.

დიფუზია - მოლეკულებისა და იონების მოძრაობა მემბრანის
გავლით მაღალი კონცენტრაციის არიდან დაბალი კონ-
ცენტრაციის არისაკენ.

დიფუზია გაადვილებული - დიფუზიის სახეცვლილება, რომ-
ლის დროსაც ნივთიერებათა გადაადგილება მემბრანის
გავლით სპეციფიკური მოლეკულის დახმარებით ხდება.

დიქტიოსომა - ციტოპლაზმაში დიფუზურად წარმოდგენილი
გოლჯის აპარატი, რომელიც გვხვდება ცალ-ცალკე განლა-
გებული ელემენტების (ჩხირების, მარცვლების, ნახევარ-
მთვარისებური ფორმის და სხვა) სახით.

ეზოთერმული პროცესი - პროცესი, რომლის დროსაც გა-
მოიყოფა ენერგია.

ეზოციტოზი - ნივთიერებათა გამოყოფა უჯრედიდან გარეთ.

ეკზონი (ინგლ. exon - გამოსახვა, გამომსახველობა) - ეუკარი-
ოტის გენის (დნმ-ას) გენეტიკური ინფორმაციის მატარე-

ბელი მონაკვეთი, რომელიც მონაწილეობს გენის პრო-დუქტის (ცილის) სინთეზში.

ეკუაციური დაყოფა - ანუ გამათანაბრებელი დაყოფა, მეიოზის II დაყოფა

ელონგაცია - (ლათ. elongatio, elongo - ვზორდები) - ცილის ბიო-სინთეზის მიმდინარეობის პროცესი.

ემბრიონული ღეროვანი უჯრედები - უჯრედები, რომელთაც ემბრიონის ყველა სახის სპეციალიზებულ უჯრედად დიფერენცირების უნარი აქვს.

ემბრიონული ჰემოპოეზი - სისხლის უჯრედების წარმოქმნა ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიებზე (ჯერ საყვითრე პარკის კედელში, შემდეგ - ღვიძლში, ელენთასა და ძვლის ტვინში).

ენდოთერმული პროცესი - პროცესი, რომელიც ენერგიის ხარჯვით მიმდინარეობს.

ენდოკრინული რეგულაცია - რეგულაციის სახე, რომლის დროსაც ენდოკრინულ ჯირკვლებში წარმოქმნილი სასიგნალო მოლეკულები - *ჰორმონები*, სისხლის საშუალებით გადაიტანება შორს მდებარე სამიზნე უჯრედებთან.

ენდომიტოზი - (ბერძნ. endon - შიგნით მიტოზი) - ქრომოსომა რიცხვის გაორმაგება უჯრედის გაყოფის გარეშე. შედეგად ხშირად ახლავს უჯრედში ბირთვების რაოდენობის ზრდა.

ენდოპლაზმური ბადე - (ბერძნ. endon - შიგნით). უჯრედშიგა ბადებრივი აპარატი, სამშრიანი მემბრანით შემოსაზღვრული დაქსაქსული არხების, ვაკუოლებისა და ცისტერნების რთული სისტემა.

ენდორეპროდუქცია - პროცესი, რომლის დროსაც ადგილი აქვს ქრომოსომთა ან დნმ-ას რედუპლიკაციას, მაგრამ მას არ მოსდევს მიტოზი.

ენდოციტოზი - ნივთიერებათა ტრანსპორტი უჯრედის გარედან მის შიგნით, უჯრედის მემბრანის გავლით.

ენუკლეაცია - (ლათ. nucleus - ბირთვი) უჯრედისგან ბირთვის მოშორება.

ეოზინოფილი - ლეიკოციტების სახე, რომლის ციტოპლაზმის მარცვლოვნება ნათესაობას ავლენს მჟავა საღებავებთან (იღებება მჟავა საღებავით).

ეპისომა - (ბერძნ. epi-ზე, soma-სხეული) - პლაზმიდი, ბაქტერიული ქრომოსომისგან იზოლირებულად არსებული მემკვიდრული მასალა, რომელსაც აქვს ბაქტერიული უჯრედის ქრომოსომაში ჩართვის უნარი.

ერითროციტი - სისხლის წითელი უჯრედი.

ეუკარიოტი - (ბერძ. éu - კარგად, მთლიანად, karyōn - ბირთვი) - ტიპური ბირთვის მქონე უჯრედი (ორგანიზმი).

ეუქრომატინული უბანი - (ბერძნ. éu - კარგად, მთლიანად) - ქრომოსომის უბანი, რომელიც დესპირალიზებულია ინტერფაზაში, შეიცავს აქტიურ გენებს და აქვს ტრანსკრიფციის უნარი.

ექსკრეტები - დაშლის (კატაბოლიზმის) პროდუქტები, რომლებიც უჯრედიდან გამოიყოფა (ნახშირორჟანგი, რძემჟავა, შარდმჟავა და სხვა).

ექსკრეცია - უჯრედიდან კატაბოლიზმის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფა.

ვექტორი - (ლათ. vector - წამყვანი, გადამტანი) - პლაზმიდი, ფაგი ან დნმ-ას მოლეკულა, რომელსაც აქვს ავტონომიური რეპლიკაციისა და სხვა სახეობის უჯრედებში შეღწევის უნარი. იგი არის გენური ინჟინერიის „ინსტრუმენტი“, რომელსაც შეუძლია გადაიტანოს უჯრედში გენეტიკური ინფორმაცია (გენები).

ზიგონემა - (ბერძნ. zigōte - შეწყვილებული, néma - ძაფი) - ჰო-
მოლოგიურ ქრომოსომთა გაწყვილებული ძაფების სტადია,
მეიოზის პირველი დაცოფის პროფაზის მეორე ქვეფაზა.

ზიგოტა - (ბერძნ. zigōte - შეწყვილებული) სასქესო უჯრედების
(გამეტების) შერწყმით (განაყოფიერებით) წარმოქმნილი
უჯრედი (განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი).

თრომბოციტი - სისხლის ფირფიტა.

იდიოგრამა - (ბერძნ. idios - თავისებური, gramma - სურათი,
ხაზი) - ქრომოსომთა კრებულის ინდივიდუალობის
(ქრომოსომთა ფორმის, ზომის, ცენტრომერის,
თანამგზავრისა და მეორადი შემონაჭდევის მდებარეობის)
გრაფიკული გამოსახვა.

იმუნიტეტი - (ლათ.immunitas - რაიმესაგან განთავისუფლება) -
ორგანიზმის სენშეუვალობის უნარი, თვისება.

იმუნოგლობულინების სუპეროჯახი - უჯრედული ადჰეზიური
მოლეკულების ერთ-ერთი ძირითადი კლასი.

ინვაგინაცია - ნექსუსი ან ნაპრალისებური კავშირი, მეზობლად
მდებარე უჯრედების სხეულთა ფოსოებში მორჩების ურ-
თიერთშელწევის ხარჯზე შექმნილი შეერთება.

ინვაზია - (ლათ. invasio - თავდასხმა, შესევა, შეჭრა)- დასნებოვ-
ნება სხვადასხვა გზით (ვირუსით, პარაზიტი ცხოველებით
და სხვა).

ინიციატია- (ლათ. initiatio - საიდუმლოებათა შესრულება) -
ცილის ბიოსინთეზის დაწყების პროცესი.

ინტეგრაცია (ლათ.Integrationem-აღდგენა) - ორგანიზმის ცალ-
კეული ნაწილების გაერთიანება ერთ მთლიანად.

ინტეგრინები - უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ერთ-
ერთი ძირითადი კლასი.

ინტერკინეზი - (ლათ. inter-შორის, ბერძნ. kinesis-მოძრაობა) - პერიოდი პირველ და მეორე მეიოზურ დაყოფას შორის, რომლისთვისაც არაა დამახასიათებელი დნმ-ას გაორმაგება.

ინტერფაზა (ლათ. inter - შორის, ბერძნ. phase - ფაზა) - უჯრედული ციკლის ეტაპი, პერიოდი ორ თანმიმდევრულ მიტოზურ დაყოფას შორის (წინ უძღვის მეიოზსაც).

ინტერფაზა ავტოსინთეზური - ინტერფაზის ისეთი სახეა, რომლის დროსაც უჯრედი ასინთეზებს ახალი შვილეული უჯრედისთვის საჭირო მასალას და მისი გავლის შემდეგ უჯრედები ისევ იწყებს დაყოფას.

ინტერფაზა ჰეტეროსინთეზური - უჯრედები სპეციალიზდები, ჩვეულებრივ, აღარ მრავლდებიან და ასრულებს ორგანიზმისათვის საჭირო ფუნქციურ დატვირთვას.

ინტრონი - (ინგ.intron-სიტყვიდან შუალედური თანმიმდევრობა) - ეუკარიოტების სტრუქტურული გენის უბნები ტრიპლეტების არამაკოდირებელი (უმინაარსო) თანმიმდევრობით.

ინფორმოსომა - (ლათ. informatio-გაცხადება, soma-სხეული)-ოოგენეზის დროს ტრანსკრიბირებული ინფორმაცია (ი-რნმ-ას სახით), ინახება ცილოვან ქარქაშში გრანულების სახით.

კადკერინები - უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ერთ-ერთი ძირითადი კლასი.

კანცეროგენეზი - (ლათ. cancer-კიბო, ბერძნ. genesis - წარმოშობა) - კიბოს გაჩენისა და განვითარების პროცესი.

კანცეროგენული (ლათ. cancer - კიბო, ბერძნ. genezis - წარმოშობა) - სიმსივნის წარმომშობი.

კარიოკინეზი - (ბერძნ. კარიონ+kinesis-მოძრაობა)-იხ. მიტოზი.

კარიოპიკნოზი (ბერძნ. karyon ბირთვი, pyknosis - გამკვრივება)

- უჯრედული დეგენერაციის ერთ-ერთი ფორმა. ამ დროს ბირთვი მკვრივდება და მისი მოცულობა მცირდება, უჯრედშორისი საზღვრები ქრება, ციტოპლაზმის ვაკუოლიზაცია.

კარიოპლაზმა - (ბერძ. karyon - ბირთვი) - ბირთვის წვენი.

კარიოტიპი - (ბერძნ. karyon-კაკლის გული, ბირთვი)-სახეობისათვის დამახასიათებელი ქრომოსომური კომპლექსი (ქრომოსომთა ფორმის, ზომისა და რიცხვის თავისებურება).

კატაბოლიზმი ანუ **დისიმილაცია** - დაშლის რეაქციების ერთობლიობა, რომლის დროსაც რთული ორგანული ნივთიერებები იშლება მარტივ ნივთიერებებად.

კვერცხუჯრედი ანუ კვერცხი - სპეციალურად დიფერენცირებული, მდედრობითი სასქესო უჯრედი.

კინეტოქორა - იხ. ცენტრომერა.

კოაგულაცია - ცილის შემადგენელი ნაწილების შეწყება.

კოაცერვაცია - ხსნარიდან კოლოიდური ნივთიერების გამოყოფა სითხის სახით.

კოდონი - მემკვიდრული ინფორმაციის ერთეული, რომელიც შედგება გარკვეული თანმიმდევრობით განლაგებული სამი აზოტოვანი ფუძისაგან (ტრიპლეტისგან) და, რომელიც განაპირობებს განსაზღვრული ამინომჟავას ჩართვას პოლიპეტიდურ ჯაჭვში.

კოლინეარობა - (ლათ. collineo - მივმართავ სწორი ხაზის გაყოლებით) - პოლიპეტიდში ამინომჟავების განლაგების თანმიმდევრობის შესაბამისობა მის მაკოდირებელ გენში (და ი-რნმ-ში) ტრიპლეტების თანმიმდევრობასთან.

კონიუგაცია ქრომოსომებისა - ჰომოლოგიურ ქრომოსომთა შეერთება მსგავსი ლოკუსების ზუსტი ურთიერთდამთხვევის გზით მეიოზის პირველი დაყოფის პროფაზაში.

კრისტები - მიტოქონდრიის შიგნითა მემბრანული ნადრეკები - ქედები.

კროსინგოვერი - (ინგლ. crossing-over - გადაჯვარედინება, გადაკვეთა) - რედუქციული დაყოფის დროს კონიუგირებულ ჰომოლოგიურ ქრომოსომებს შორის მსგავსი უბნების გაცვლა.

კუტინიზაცია - მცენარეული უჯრედის გარსზე კუტინის შრის წარმოქმნა.

ლამელიები - ქლოროპლასტების მემბრანული სტრუქტურების ფირფიტოვანი სისტემა.

ლეიკოპლასტები - უფერული პლასტიდები, ახასიათებს მცენარეთა შეუფერავ ნაწილებს (ნაყოფების უფერულ ნაწილებს, თესლებს, ფესვებს და სხვა).

ლეიკოციტები - სისხლის თეთრი უჯრედები.

ლეპტონემა (წვრილი ძაფების) სტადია - ე.წ. „თაიგულის“ სტადია, მეიოზის I დაყოფის პირველი ქვეფაზა

ლიგაზა (იტალ. liga-კავშირი) - ფერმენტი - „მკერავი“. ფერმენტთა კლასი, რომელიც დნმ-ას მოლეკულის ფრაგმენტებს აკავშირებს ერთმანეთთან.

ლიგანდები (ლათ. ligandus – დამაკავშირებელი) - ე.წ. სასიგნალო მოლეკულები, რომელთა მეშვეობით ხდება ინფორმაციის გაცვლა უჯრედებს შორის.

ლიზოგენური ბაქტერია (ბერძნ. lisis-დაშლა, genêia-წარმოქმნა) - ბაქტერია, რომელიც თავისებურად სიმბიოზშია ზოგიერთ ზომიერ ბაქტერიოფაგთან, რომელიც უჯრედში არაინფექ-

ციურ - პროფაგის მდგომარეობაშია. მას პერიოდულად ახასიათებს ბაქტერიოფაგური თვისება.

ლიზოსომა (ბერძნ. lysis-გასნა; soma-სხეული) - სამშრიანი მკვრივი მემბრანით შემოსაზღვრული სტრუქტურები, რომლებიც შეიცავს ჰიდროლიზურ ფერმენტებს - მჟავა ჰიდროლაზებს (ნუკლეაზები, პროტეაზები, ფოსფატაზები).

ლიმფოციტი B - მცირე ზომის ლიმფოციტის სახე, რომელიც ასინთეზებს ანტისხეულს ანტიგენური სტიმულიაციის საპასუხოდ.

ლიმფოციტი T - მცირე ზომის ლიმფოციტი, რომელიც თავის ზედაპირზე ატარებს ანტიგენურ რეცეპტორებს და უჯრედშორისი ურთიერთობით არეგულირებს უჯრედის იმუნურ რეაქციას.

ლოკუსი - (ლათ. locus - ადგილი) - გენის ლოკალიზაციის ადგილი ქრომოსომაში.

მაკროსპოროგენეზი (მეგასპოროგენეზი) - (ბერძნ. macrōs, megas - დიდი) - მაკრო- ანუ მეგასპორის ჩამოყალიბების პროცესი მცენარეებში.

მარცვლოვანი ანუ გრანულოვანი (ხორკლიანი) ენდოპლაზმური ბადე (ლათ. granum-მარცვალი - ენდოპლაზმური ბადე, რომელზედაც განლაგებულია მარცვლოვანი სტრუქტურები - რიბოსომები).

მატრიქსი მიტოქონდრიის - ერთგვაროვანი ნივთიერება შიგნითა მემბრანულ სტრუქტურებს შორის.

მეზოსომა - სპეციალური მემბრანული სტრუქტურა, რომელიც ზოგიერთ ბაქტერიაში მიტოქონდრიის ფუნქციას ასრულებს.

მეიოზი (ბერძნ. méiōsis - შემცირება) - უჯრედის დაყოფის სპეციფიკური სახე; გამეტოგენეზის ძირითადი რგოლი (ადგილი აქვს მომწიფების ფაზაში), რომლის დროსაც ხდება ქრომოსომთა რიცხვის რედუქცია (განახევრება).

მეიოზი გამეტური ანუ საბოლოო - მეიოზის ტიპი, რომელსაც ფაზობრივი ცვლის გარეშე უშუალოდ ახლავს გამეტების წარმოქმნა (ცხოველებსა და ზოგიერთ უმდაბლეს მცენარეში).

მეიოზი ზიგოტური ანუ საწყისი - მიმდინარეობს ზიგოტაში განაყოფიერებისთანავე და იწვევს ჰაპლოიდური უჯრედების ჩამოყალიბებას (მაგალითად, სოკოებსა და წყალმცენარეებში).

მეიოზი სპორული ანუ შუალედური - განაპირობებს ჰაპლოიდური სპორების წარმოქმნას, საიდანაც შემდეგ გამეტოფიტი და გამეტები ყალიბდება (უმაღლეს მცენარეებში).

მელანოციტი - პიგმენტური უჯრედი.

მეორეული ლიზოსომა - საბოლოო, „მომწიფებული“ ლიზოსომა, რომელიც ყალიბდება პირველადი ლიზოსომისა და ფაგოსომის შერწყმით.

მეროკრინული სეკრეცია - ამ დროს ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად ინარჩუნებს თავის სტრუქტურას და მოცულობას, მისი მთლიანობის დაურღვევლად.

მეროკრინული სეკრეცია - სეკრეციის ტიპი, რომლის დროსაც ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად ინარჩუნებს თავის სტრუქტურას და მოცულობას.

მესენჯერები - სასიგნალო მოლეკულები, ე.წ. მეორადი შუამავლები, რომელთა მეშვეობით ხდება ლიგანდის დაკავშირება რეცეპტორთან.

მეტაბოლიზმი - ანაბოლიზმისა და კატაბოლიზმის რეაქციების

ერთობლიობა.

მეტაპლაზია (ბერძ. metaplasia - გარდაქმნა) – გადაგვარება - მოვლენა, რომლის დროსაც უჯრედებმა შეიძლება, დაკარგოს სპეციფიკური სტრუქტურები და შექმნილი პირობების შესაბამისად სხვადასხვა მიმართულებით განვითარების უნარი შეიძინოს.

მეტასტაზი - (ბერძნ. metastasis - გადანაცვლება, გადატანა) - სისხლის ან ლიმფის ნაკადით ბაქტერიებისა და სიმსივნის უჯრედების გადატანა, რაც იწვევს დაავადების კერების გაჩენას ახალ ადგილებში.

მეტაფაზა - (ბერძნ. meta - შორის, შემდეგ)- მიტოზის მეორე ფაზა. ამ დროს ქრომოსომები მოწესრიგებულად ლაგდება ეკვატორულ სიბრტყეში.

მეტაცენტრული ქრომოსომა - თანაბარმხრიანი ქრომოსომა.

მიელოიდური ქსოვილი – (textus myeloideus) შემაერთებელი ქსოვილის (ძვლის წითელი ტვინის) სახე, რეტიკულური ქსოვილი, რომელშიც ერითროციტები, გრანულოციტები, მონოციტები, სისხლის ფირფიტები და ლიმფოციტების წინამორბედი უჯრედები ვითარდება.

მიკრომილაკი - ყველა ეუკარიოტული უჯრედის ციტოპლაზმაშია და ყველაზე მსხვილი, ღრუიანი მილაკია. მისი დიამეტრი დაახლ. 25 ნმ, სიგრძე კი - 200 ნმ-დან 25 მკმ-მდეა.

მიკრონი (მკ) ანუ მიკრომეტრი (მკმ) - სიგრძის ერთეული, $1 \text{ მკმ} = 10^{-4} \text{ სმ} = 10^4$.

მიკროსპოროგენეზი - (ბერძნ. micros - პატარა) - მიკროსპორის (მტვრის მარცვლის) ჩამოყალიბების პროცესი მცენარეებში.

მიკროფილამენტი (აქტინის ფილამენტები)- 7 ნმ დიამეტრის მყარი ჩხირებია, აგებულია გლობულური ცილა აქტინის მოლეკულებისაგან.

მიკროხაოები - ციტოპლაზმის უწყვრილესი ჩხირისებური გამონაზარდები უჯრედის თავისუფალ, დისტალურ ზედაპირზე.

მინერალიზაცია - ამ დროს გარსში გროვდება კაჟმიწა (დიატომეებში) ან კალციუმი (ზოგიერთი მცენარის ეპიდერმისზე, ბეწვებში).

მიოეპითელური უჯრედები - ეპითელური უჯრედები, განლაგებულია ზოგიერთ ჯირკვალში, მრავალშრიანი ეპითელიუმის წარმონაქმნებში.

მიოზინი - სქელი მიოფილამენტის შემადგენელი ცილოვანი მოლეკულა.

მიოფიბრილი - (მიკროფილამენტი) - გლუვი ან განივზოლიანი. კუნთოვანი ქსოვილის სპეციალური შემკუმშავი სტრუქტურები, დიამეტრი 1-2 მკ, სიგრძე - 10-20 მკ-დან რამდენიმე მმ-მდე, შეიძლება სმ-მდეც კი.

მისენს კოდონები - შინაარსიანი კოდონები, რომლებიც შეესაბამება რომელიმე სახის ამინმჟავას.

მიტოზი (ბერძნ. mitōs - ძაფი) ანუ კარიოკინეზი (ბერძნ. karyōn - კაკლის გული, ბირთვი, kinesis - მოძრაობა) - უჯრედის არაპირდაპირი დაყოფა, რომელსაც ახლავს ბირთვის ფაზობრივი ცვლილებები და განაპირობებს დედაუჯრედის იდენტური შვილეული უჯრედების წარმოქმნას.

მიტოზი ასიმეტრიული - მიტოზის სახე, რომლის დროსაც წარმოქმნილი უჯრედებიდან ერთს აქვს ნორმალური გაყოფის უნარი, მეორეს კი ან არ გააჩნია, ან რამდენიმე თაობის შემდეგ წყვეტს გამრავლებას.

მიტოზი მატრანსფორმირებელი (მადიფერენცირებელი) - მიტოზის სახე, რომლის დროსაც ორივე შვილეული უჯრედი

დიფერენცირების შედეგად განიცდის არაუკუქცევად ცვლილებებს.

მიტოზი ღერძული - მიტოზის სახე, რომლის დროსაც ორი ერთნაირი უჯრედი წარმოიქმნება. ისინი მრავლდება და მეტ-ნაკლებად მსგავს უჯრედთა ჯგუფს წარმოქმნის.

მიტოზური ციკლი - უჯრედის მიტოზური დაყოფის პერიოდი.

მიტოქონდრია (ბერძნ. mitós-ძაფი, „ქონდრიონ“- მარცვალი) - უჯრედის ძირითადი სტრუქტურული კომპონენტი.

მკვრივი კონტაქტი (ან ბრმა სარტყელი) - უჯრედის მემბრანების უშუალო ურთიერთკავშირი ისე, რომ უჯრედშორისი სივრცე პერმეტიზებულია.

მულტიპოტენტური ღეროვანი უჯრედი - მოზრდილთა ღეროვანი უჯრედი, გვხვდება ზრდადასრულებული ორგანიზმის ზოგიერთ ქსოვილში და შეუძლია, წარმოქმნას მხოლოდ ზოგიერთი ტიპის უჯრედი, უნარი აქვს, დიფერენცირდეს სხვადასხვა მიმართულებით, მაგრამ წარმოქმნას მსგავსი ტიპის უჯრედები (მაგ., ჰემოპოეტური - სისხლმზადი).

მუტაცია - უეცარი თვისობრივი მემკვიდრული (გენოტიპური) ცვლილება.

მუცინები - უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ერთ-ერთი ძირითადი კლასი.

მჭიდრო (მკვრივი კონტაქტი) - მომიჯნავე უჯრედების პლაზმური მემბრანის გამონაზარდების მეშვეობით სრული ან თითქმის სრული სიმტკიცით შექმნილი კავშირი, რითაც იქმნება ქსოვილის ერთიანი ფენა.

ნახევარდესმოსომებით კავშირი - უჯრედების კავშირის სახე (ეპითელურ ქსოვილში) ბაზალურ მემბრანასთან, რომელიც აგებულია დესმოსომების ნახევრის ანალოგიურია.

ნეიროფიბრილი - 70-300 Å დიამეტრის მიკროფილამენტებისა-
გან შემდგარი წვრილი ფიბრილური ძაფები, უჯრედის სპე-
ციალური წარმონაქმნები ნეიროციტსა და მის მორჩებში;
დაკავშირებულია ნერვული აგზნების გატარებასთან.

ნეიტროფილი – ლეიკოციტების სახე, რომლის ციტოპლაზმის
მარცვლოვნება ნათესაობას ავლენს, როგორც მჟავა, ასევე
ფუძე-საღებავებთან (იღებება ნეიტრალური საღებავებით).

ნეკროზი ანუ ძალადობრივი სიკვდილი - პროცესი, რომლის
დროსაც მავნე ფაქტორთა მოქმედების შედეგად უჯრედები
სრულად წყვეტს ფუნქციონირებას და ბიოქიმიურად და
სტრუქტურულად შეუქცევადად იცვლება.

ნეკროზი - (ბერძნ. nekros მკვდარი, osis მდგომარეობა) დაზი-
ანებული უჯრედის შეუქცევადი, ძალადობრივი, გენეტიკუ-
რად დაუპროგრამებული კვდომის პროცესი.

ნექსუსი ან ნაპრალისებური კავშირი – უჯრედშორისი კავშირის
სახე, რომლის დროსაც უშუალოდ იცვლება ინფორმაცია
უშუალო უჯრედებს შორის ფორების შემაერთებელი
ტრანსმემბრანული ცილების კომპლექსის/*კონექსონების*
საშუალებით (მისი მეშვეობით იცვლება უჯრედებს შორის
დაბალმოლეკულური ნაერთები).

ნონსენს კოდონები - უმინარსო, სტოპ-კოდონები ანუ ტერმი-
ნაციის კოდონები, რომლებიც არც ერთ ამინმჟავას არ
შეესაბამება.

ნუკლეოიდი (ლათ. nucleus ბირთვი, ბერძნ. eidōs - სახე, მსგავ-
სი) - ეუკარიოტული უჯრედის ბირთვის ეკვივალენტი
(ბირთვული მასალა) პროკარიოტებში.

ნუკლეოსომა - სტრუქტურა, რომელიც წარმოიქმნება შედარე-
ბით ინერტულ მდგომარეობაში გადასული დნმ-ას მოლე-
კულების გარშემოხვევით ცილოვან გლობულებზე.

ონტოგენეზი (ბერძნ. ὄντος - არსება; génesis-წარმოშობა) - ორგანიზმის ინდივიდუალური განვითარების პროცესი.

ოოგენეზი - (ბერძნ. ὄον - კვერცხი; génesis - წარმოშობა, განვითარება) - მდედრობითი სასქესო უჯრედის - კვერცხუჯრედის ჩამოყალიბების პროცესი.

ოოლემა - კვერცხუჯრედის (ოოციტის) პლაზმური მემბრანა.

ოოტიპური დიფერენცირების პერიოდი - ამ დროს მომავალ ქსოვილთა ნერგების მასალა წარმოდგენილია კვერცხუჯრედის ან ზიგოტის ციტოპლაზმის პრეზუმპციური (ლათ. Praesumptio - ალბათობაზე დაფუძნებული ვარაუდი) უბნებით.

ოსმოსი - დიფუზიის განსაკუთრებული სახე, შერჩევითი განვლადობის მემბრანაში წყლის მოძრაობა ჰიპერტონული ხსნარიდან ჰიპოტონურისაკენ, ვიდრე კონცენტრაცია არ გათანაბრდება ორი გარემოს საზღვარზე.

პათოლოგიური რეგენერაცია - ქსოვილში უჯრედთა პათოლოგიური ცვლილებისა და გადაგვარების შემდეგ აღდგენა.

პარაბიოზი - (ბერძნ. para ახლოს, bios სიცოცხლე) განიხილავს ფუნქციური ხასიათის დარღვევებს.

პარაკრინული რეგულაცია - რეგულაციის სახე, რომელიც ხორციელდება სამიზნე უჯრედებთან უშუალოდ ახლომდებარე უჯრედებში გამომუშავებული სასიგნალო მოლეკულებით.

პარანეკროზი (ბერძნ. para ახლოს, nekros- მკვდარი) - სიკვდილისწინა მდგომარეობაში მყოფი უჯრედის შექცევადი დაზიანების ზღვრული დონე (ფიზიკო-ქიმიური და ბიოქიმიური მხარე).

პარანემული სპირალი - წარმოიქმნება ქრომონემები მცირე სპირალების კონების ურთიერთგადახლართვის გარეშე.

პართენოგენეზური (ქალწულებრივი) გამრავლება - გამრავლება განაყოფიერების გარეშე.

პასიური ტრანსპორტი - ბიოლოგიური მემბრანის გავლით ნივთიერების დიფუზია, გაადვილებული დიფუზია და ოსმოსი. ამ დროს, ნივთიერებები ტრანსპორტირდება მათი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით, უჯრედის მიერ ენერგიის დახარჯვის გარეშე.

პახინემა - მეიოზის I დაყოფის მესამე ქვეფაზა, ე.წ. გადაგრეხილი ძაფების სტადია (გადაგრეხილ უბნებს აქვს ბერძნული ასო χ (ხი)-ს ფორმა).

პეროქსისომა - მომრგვალო, ერთი მემბრანით შემოსაზღვრული სპეციალური მეტაბოლური ორგანოიდი. შეიცავს ჟანგვით ფერმენტებს.

პინოციტოზი - (ბერძნ. pino ვსვამ, kytos უჯრედი) - უჯრედული მემბრანის ზედაპირზე თხევადი წვეთის ადსორბცია.

პირველადი ლიზოსომა - გოლჯის აპარატიდან ჩამოყალიბებული, „მოუმწიფებელი“ ლიზოსომა.

პლაზმიდი - ბაქტერიული ქრომოსომისგან დამოუკიდებელი დნმ-ას თავისუფალი წრიული მოლეკულა (იხ. ეპისომა).

პლაზმოდესმები - მცენარეული უჯრედების წვრილი ციტოპლაზმური ხიდაკები, რომელთა მეშვეობითაც უკავშირდება ისინი ერთმანეთს.

პლაზმოლიზი - მოვლენა მცენარეულ უჯრედში, რომლის დროსაც ჰიპერტონულ გარემოში მოხვედრისას უჯრედისგან გამოსვლას იწყებს წყალი, რის შედეგადაც მცირდება ციტოპლაზმის მოცულობა და იგი გარსს სცილდება.

პლექტონემური სპირალი - წარმოიქმნება ქრომონემების მცირე სპირალების კონების ურთიერთგადახლართვით.

პლურიპოტენტური დეროვანი უჯრედები - (ლათ. plus—ბევრი; potentia—უნარი) უჯრედები (ბლასტოცისტას უჯრედები), რომლებიც ტოტოპოტენტურიდან წარმოიქმნება და აქვს თითქმის ნებისმიერი ტიპის უჯრედის წარმოქმნის პოტენციალი.

პოლიპლოიდა - ქრომოსომთა გენომური კრებულის ჯერადი გადიდება.

პოლირიბოსომა (პოლისომა) - რიბოსომების კომპლექსი, რომელიც აწყობილია ი-რნმ-ას მოლეკულაზე და იმყოფება ცილის მოლეკულის სინთეზისთვის აქტიურ მდგომარეობაში.

პოლიტენია (ლათ. პოლი+taenia - ლენტო) - ქრომოსომის მრავალმაფიანობა, გამოწვეული დნმ-ას მოლეკულის მრავალჯერადი რეპლიკაციით, გაყოფის გარეშე, რის შედეგადაც ყალიბდება გიგანტური ქრომოსომა (მაგ., ორფრთიანთა სანერწყვე ჯირკვალში).

პოპულაცია (ლათ. Populatio - ხალხი, მოსახლეობა) - სახეობის შიგნით ისტორიულად ჩამოყალიბებულ ინდივიდთა მდგრადი ერთობლიობა, რომელსაც ახასიათებს თავისუფალი შეჯვარება და არეალის მიხედვით იზოლირებულია მოცემული სახეობის სხვა დაჯგუფებებისაგან.

პოსტემბრიონული ჰემოპოეზი - სისხლის უჯრედების ფიზიოლოგიური რეგენერაცია, განახლება სისხლმზად ორგანოებში წარმოქმნილი ახალი უჯრედებით.

პროკარიოტი - (ბერძნ. prō - წინ, ადრე, karyōn - ბირთვი) - უმარტივესი ორგანიზაციის უჯრედი (ბაქტერიები, ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეები), რომელსაც არ გააჩნია ტიპური ბირთვი და სხვა ორგანოები.

პროფაგი - (ბერძნ. prō - წინ, ადრე + ფაგი) - ბაქტერიოფაგის ლატენტური (ფარული), არაინფექციური ფორმა; ზომიერი ბაქტერიოფაგის გენომი, რომლის მემკვიდრული მასალა ჩართულია ბაქტერიული უჯრედის დნმ-ში და განიცდის რეპლიკაციას ქრომოსომასთან ერთად.

პროფაზა - (ბერძნ. prō - წინ) მიტოზის პირველი ფაზა. მემკვიდრული მასალა განიცდის სპირალიზაციას და ქრომატიდურ-ქრომოსომურ ორგანიზაციას იღებს, ქრება ბირთვაკი, ბირთვის გარსი, ყალიბდება დაყოფის აპარატი.

პროცესინგი (ინგლ. processing - დამუშავება, გადამუშავება ლათინურიდან processus) - რეაქციათა ერთობლიობა, რომელიც განაპირობებს ტრანსკრიფციისა და ტრანსლაციის პირველადი პროდუქტების გარდაქმნას მოფუნქციონირე მოლეკულებად.

პუფი (ფრანგ. pouf - გამობერილობა) - ქრომოსომის აქტიური უბანი, გენის ინტენსიური მოქმედების ადგილი, სადაც წარმოიქმნება ამობურცულობა დნმ-ას ძაფების დესპირალიზაციის გამო და ხდება ი-რნმ-ას გაძლიერებული ტრანსკრიფცია.

ჟანგვითი ფოსფორილება - პროცესი, რომლის დროსაც მიტოქონდრიებში ორგანული ნივთიერების დაჟანგვის პარალელურად დაფოსფორილდება ადფ-ი (შესაძლოა, ჯერ ამფ-ი) და წარმოიქმნება ატფ-ი.

რასტრული გამოსახულება (ინგლ. Bitmap ან raster) - ფაილში დამახსოვრებული ციფრული გამოსახულება მონაცემების ფორმატის სახით, რომელსაც შეუძლია, გამოჩნდეს კომპიუტერის ეკრანზე, სხვა საჩვენებელ მოწყობილობაზე ან ქაღალდის ფურცელზე.

რედუქციული დაყოფა - განახევრებითი ანუ მეიოზის პირვე-

ლი დაყოფა.

რეზუს-ფაქტორი - Rh-ფაქტორი; ანტიგენი, რომელიც შედის ადამიანისა და მაკაკა-რეზუსის ერითროციტებში.

რეკომბინაცია - (ლათ. re - განახლება, combinatio-შეერთება)- გენეტიკური მასალის გაცვლა ორგანიზმებს ან დნმ-ას ორ საწყის მოლეკულას შორის, რაც შთამომავლობაში განაპირობებს მშობლებისგან განსხვავებულ ნიშან-თვისებათა ახალ კომბინაციებს.

რეკრეტები - არაორგანული ნივთიერებები, რომლებიც მონაწილეობს უჯრედის მეტაბოლიზმში და მისგან გამოიყოფა იმავე გზით, როგორითაც მოხვდება მასში (მაგ., წყალი, იონები).

რეპარაციული რეგენერაცია - (ლათ. Reparatio - აღდგენა) უჯრედთა და ქსოვილთა აღდგენა დაზიანების შემდეგ.

რეპლიკაცია (ლათ.replicatio-განმეორება) - დნმ-ას მატრიცულ მოლეკულაზე შვილეული დნმ-ას იდენტური ჯაჭვების სინთეზი.

რეტიკულოციტები - ახალგაზრდა, მოუმწიფებელი ერითროციტები.

რეტროვირუსები (ლათ. retro-უკან) - ვირუსები, რომლებშიც მემკვიდრული მასალა რნმ-ითაა წარმოდგენილი, მაგრამ გამრავლებისთვის შუამავალს საჭიროებს.

რიბოსომა (ბერძნ. soma-სხეული) - ციტოპლაზმის მარცვლოვანი სტრუქტურა, რომელიც შეიცავს რიბოსომულ რნმ-ს და მასთან დაკავშირებულ სტრუქტურულ რიბოსომულ ცილებს.

სარკოლემა ან მიოლემა - კუნთოვანი უჯრედების (მიოციტების) პლაზმური მემბრანა.

სასქესო ქრომოსომა - ქრომოსომური წყვილი, რომლითაც მდედრი და მამრი განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან.

სეკვენირება სრული გენომის (WGS) - მეთოდი, რომლის საშუალებითაც ხდება დნმ-ის მთლიანი თანმიმდევრობის რეგონების შესწავლა.

სეკრეტები - სპეციფიკური ნივთიერებები, რომლებიც უჯრედში წარმოიქმნება სინთეზის (ანაბოლიზმის) გზით.

სეკრეტორული ციკლი - ჯირკვლოვანი უჯრედის პერიოდული ცვლილება, რაც სეკრეტის დაგროვებასთან, გამოყოფასთან და მისი შემდგომი სეკრეციისათვის აღდგენასთანაა დაკავშირებული.

სეკრეცია - უჯრედიდან ანაბოლიზმის (ნივთიერებათა სინთეზის) პროდუქტების გამოყოფა, რომლებიც სპეციალურ ფუნქციებს ასრულებს.

სელექტინები - უჯრედული ადჰეზიური მოლეკულების ერთ-ერთი ძირითადი კლასი.

სინაპსისი (ბერძნ. sinapsys-შეერთება, კავშირი)-კავშირის რთული სისტემა, წარმოქმნილი ჰომოლოგიური ქრომოსომების კონიუგაციისას მეიოზის პროფაზაში.

სინერგიდები - (ბერძნ. synergés - ერთად მოქმედი) - ფარულ-თესლოვან მცენარეთა ჩანასახის პარკის უჯრედები, რომლებიც კვერცხუჯრედთან ერთად კვერცხის აპარატს ქმნის.

სომატური უჯრედი (ლათ. soma - სხეული) - სხეულის ამგები უჯრედი (სასქესოს გარდა).

სპერმატოგენეზი - (ბერძნ. sperma-თესლი; zoo - ცხოველი; eidos-მსგავსი; génesis - წარმოშობა, განვითარება). მამრობითი სასქესო უჯრედის - სპერმატოზოიდის ჩამოყალიბების პროცესი.

სპერმატოზოიდი - (sperma-თესლი, zoo - ცხოველი, eidos-

მსგავსი) - მამრობითი სასქესო უჯრედი, თავისებურად შეცვლილი, ძალიან პატარა და მოძრავი უჯრედი.

სპერმა - მამრობითი სასქესო უჯრედი მცენარეებში.

სპლაისინგი (ინგლ. splice- შერწყმა, შეერთება) - პროცესინგის განსაკუთრებული ფორმა ეუკარიოტებში, პრო-ი-რნმ-ას პოსტტრანსკრიფციის მოდიფიკაცია, ინტრონების მოცილებისა და ეკზონების ი-რნმ-ად გაერთიანების პროცესი.

სპონტანური მუტაცია - ბუნებრივად აღმოცენებული მუტაცია.

სპოროფიტი - უსქესო დიპლოიდური თაობა მცენარეთა სასიცოცხლო ციკლში, იწყება განაყოფიერებული კვერცხუჯრედით და მთავრდება სპორის წარმოქმნით.

სტერეოცილიები - უჯრედის სპეციალური წარმონაქმნები, გრძელი, უმოძრაო მორჩები.

სუბმეტაგენტრული ქრომოსომა - ქრომოსომა არათანაბარი მხრებით.

ტელოლეციტური კვერცხი - კვერცხი, რომელშიც ყვითრი ციტოპლაზმაში საშუალო (მათ *ოლიგოლეციტურსაც* უწოდებენ - ახასიათებს ამფიბიებს) ან დიდი რაოდენობითაა (ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში) და პოლარულად მდებარეობს.

ტელომერა - (ძვ. ბერძნ. τέλος-დასასრული, ბოლო; μέρις-ნაწილი) ქრომოსომის თავისუფალ ბოლოზე მდებარე უბანი.

ტელოფაზა - მიტოზის ბოლო ფაზა, ხასიათდება პროფაზის საწინააღმდეგო პროცესებით.

ტერმინაცია (ლათ. terminalis - საბოლოო, დასასრულის მომასწავებელი) - ქრომოსომთა გადაჯვარედინებული უბნების (ხიაზმების) გადანაცვლება ბოლოებისაკენ მეიოზის პირველი დაყოფის პროფაზის ბოლოს.

ტეტრადა (ბერძნ. tetras - ოთხი) - მეიოზის პროფაზაში ჰომოლოგიური ქრომოსომური წყვილების კონიუგაციის შედეგად მიღებული ბივალენტი, ოთხი ქრომატიდისაგან შემდგარი ქრომოსომა.

ტიგროიდი - ქრომატოფილური ნივთიერება, რომელიც ბელტების ან მარცვლების სახით იმყოფება ნერვული უჯრედის სხეულში და დენდრიტთა ფუძეებში.

ტილაკოიდები (ბერძნ. thylakos-ტომსიკა) - ქლოროპლასტის სტრომაში მოთავსებული ორი მემბრანით შემოსაზღვრული ბრტყელი პარკები.

ტოლერანტობა - (ლათ. tolerantia-მოთმენა, შემწყნარებლობა) - რომელიმე ანტიგენური ფაქტორის მიმართ იმუნური უნარის დაქვეითება.

ტონოპლასტი - მემბრანით შემოსაზღვრული დიდი ცენტრალური ვაკუოლი მცენარეულ ან სოკოს უჯრედში.

ტონოფიბრილები - ციტოჩონჩხის შუალედური ფილამენტების სახე, რომლებიც განლაგებულია ეპითელიოციტების ციტოპლაზმაში და მის სიმტკიცეს განაპირობებს.

ტოტოპოტენტური ღეროვანი უჯრედი - (ლათ. totus – მთლიანი, სულ; potentia –უნარი) უჯრედი, რომელსაც აქვს სრული პოტენციალი, დასაბამი მისცეს ნებისმიერი ტიპის უჯრედს და მოახდინოს მთელი ორგანიზმის ფორმირება (მორულის უჯრედები).

ტრანსკრიფცია - (ლათ.trans-შორს, criptio-ვწერ). ი-რნმ-ას სინთეზი დნმ-ას მატრიცაზე.

ტრანსლაცია (ლათ. translatio - გადაცემა, გადატანა) - გენეტიკური კოდის შესაბამისად პოლიპეპტიდის სინთეზი ი-რნმ-ას მატრიცაზე.

ტრანსპლანტაცია - (ლათ. transplantatio - გადანერგვა) - ქსოვილის ან ორგანოს გადანერგვა ცოცხალ ორგანიზმში.

ტრანსპორტული რნმ - ტ-რნმ, შედარებით დაბალმოლეკულური, ხსნადი სახითაა ციტოპლაზმაში. აქვს მდგრადი სტრუქტურა და ერთ-ერთი ამინმჟავას დაკავშირებისა და გადატანის უნარი ცილის სინთეზის ადგილას.

ტრანსფუზია - (ლათ. transfusio - გადასხმა) - სისხლის გადასხმა.

ტრიპლეტი - სამი ნუკლეოტიდისგან (კოდი) შემდგარი დნმ-ას (გენის) მონაკვეთი.

ტროპომიოზინი და **ტროპონინი** - ცილოვანი მოლეკულა, მონაწილეობს აქტინ-მიოზინის ურთიერთობის რეგულაციაში.

ტურგორი - უჯრედის დამაბულობა, წნევა, რაც გამოწვეულია უჯრედის შიგთავსისა და გარსის ურთიერთდაწოლით.

უმარცვლო ანუ აგრანულოვანი (გლუვი) ენდოპლაზმური ბადე - ენდოპლაზმური ბადე, რომელზედაც არაა განლაგებული მარცვლოვანი სტრუქტურები - რიბოსომები.

უნივალენტი - მეიოზის დროს წარმოქმნილი კონიუგირებული ქრომოსომური ტეტრადიდან თითოეული ქრომატიდა.

უნიპოტენტური უჯრედი - უჯრედი, რომელსაც ერთი ტიპის უჯრედების წარმოქმნა შეუძლია (მაგ., ლიმფოციტების წინამორბედის უნიპოტენტური უჯრედი, ერთმრიანი ან მრავალმრიანი ეპითელის უჯრედები).

უჯრედის წვენი - ტონოპლასტში არსებული ხსნარი, რომელიც განსხვავდება ციტოზოლისაგან.

უჯრედისი (ცელულოზა) -მცენარეული უჯრედის გარსის შემადგენელი ნივთიერება, რომელსაც თვითონ უჯრედი გამომიმუშავებს.

უჯრედული სუნთქვა - ენერგეტიკული ცვლის II და III ეტა-

პები, ამ დროს მიმდინარეობს ორგანული ნივთიერებების
ბიოლოგიური ჟანგვა.

უჯრედული ციკლი - პროცესთა ერთობლიობა, რომელიც
უჯრედში მიმდინარეობს გაყოფიდან გაყოფამდე.

ფაგოზომა - (ბერძნ. phagōs - მშთანთქმელი, ლათ. soma-სხეუ-
ლი) - ციტოპლაზმური ვაკუოლი, რომელიც ფაგოციტოზში
წარმოიქმნება.

ფაგოციტოზი - (ბერძნ. phagōs მშთანთქმელი, citos-უჯრედი -
„უჯრედული კვება“) - უჯრედული მემბრანის ზედაპირზე
მყარი ნაწილაკების შთანთქმა.

გენოტიპი - მემკვიდრულ ფაქტორთა გარეგანი გამოვლინება,
გარკვეულ გარემო პირობებში რეალიზებული გენოტიპი.

გეტალური ღეროვანი უჯრედი - აბორტირებული ნაყოფის
ქსოვილები ან მშობიარობის შემდგომ პლაცენტაში დარჩე-
ნილი სისხლი, რომელიც ჭიპლარის ვენის სისხლის სახე-
ლითაა ცნობილი.

ფიზიოლოგიური რეგენერაცია (ლათ. Regeneratio-აღდგენა) -
ქსოვილებში მიმდინარე უჯრედული და არაუჯრედული
ელემენტების ცვლის შემდეგ მათი შეცვლა ახლით ორგა-
ნიზმის მთელი სიცოცხლის მანძილზე.

ფოტოლიზი - წყლის დაშლა სინათლის ენერგიის გავლენით.

ფოტოსინთეზი - მცენარეებისთვის დამახასიათებელი ანაბო-
ლიზმის განსაკუთრებული სახე, რომლის დროსაც ქლო-
როპლასტებში მზის ენერგიის ხარჯზე არაორგანულ
ნივთიერებათაგან სინთეზდება ორგანული ნივთიერებე-
ბი.

ფოტოტროფები - ორგანიზმები, რომელთაც შეუძლიათ არა-
ორგანულიდან ორგანული ნივთიერებების სინთეზი მზის
ენერგიის გამოყენებით.

ფრაგმოპლასტი - დაყოფის ფირფიტა, რომელიც ჩნდება მცენარეულ უჯრედში ბირთვებს შორის ცენტრალურ ნაწილში.

ქემოსინთეზი - არაორგანული ნივთიერებების დაჟანგვის შედეგად გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე არაორგანულიდან ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზის პროცესი.

ქემოტროფები - ორგანიზმები, რომელთაც შეუძლიათ არაორგანულიდან ორგანული ნივთიერებების სინთეზი არაორგანულ ნივთიერებათა დაჟანგვის შედეგად გამოყოფილი ენერგიის გამოყენებით.

ქლოროპლასტები - მწვანე პლასტიდები, შეიცავს მცენარის მწვანე ნაწილების უჯრედები.

ქლოროფილი - პიგმენტი, რომელსაც შეიცავს ქლოროპლასტი.

ქრომატიდა - (ბერძნ. chrōma - ფერი, საღებავი) - ქრომოსომის ნახევარი, რომელიც წვრილი ძაფების - ქრომონემებისაგან შედგება.

ქრომატინი - (ბერძნ. „ქრომა“ - საღებავი, ფერი) ინტენსიური შეღების უნარის მქონე ბირთვული ნივთიერება. ჩანს ინტერფაზაში (შედგება ცილებისა და დნმ-ასაგან).

ქრომომერა - ეუკარიოტული ქრომოსომის კომპაქტური უბანი დისკის სახით, რაც კარგად შეიმჩნევა გიგანტურ ქრომოსომაზე.

ქრომონემა - ქრომატიდის შემადგენლობაში შემავალი უწვრილესი ძაფი, რომელიც შედგება დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინისაგან.

ქრომოპლასტები - შეფერილი პლასტიდები: წითელი, ყვითელი, ნარინჯისფერი, ყავისფერი. მას შეიცავს მცენარის ფერადი ნაწილები.

ქრომოსომა (ქრომო + სომა) - ბირთვის სხვადასხვაგვარი ფორმის სტრუქტურული ერთეული, რომელსაც გარკვეული

ორგანიზაცია, ფუნქცია და რეპლიკაციის უნარი გააჩნია. მათი რიცხვი განსაზღვრულია სახეობისათვის და თაობებში ინარჩუნებს ინდივიდუალურ თავისებურებებს.

ქრომოსომა აუტოსომური - იხ. აუტოსომა.

ქრომოსომა სასქესო - იხ. სასქესო ქრომოსომა.

ქრომოსომები ჰომოლოგიური - (ბერძნ. hōmoios - მსგავსი) ფორმით, ზომით, აგებულებით, მათში გენების განლაგების თავისებურებებით.

ღეროვანი უჯრედი - არადიფერენცირებული ან ნაკლებად დიფერენცირებული უჯრედი.

შემწოვი ანუ ცოცხისებრი ყაითანი - უჯრედის თავისუფალ, დისტალურ ზედაპირზე დიდი რაოდენობით კარგად განვითარებული მიკროხაო (შეიძლება 3000-მდე).

შეწებების სარტყელი, შეწებების ფასცია, დესმოსომა და ჰემიდესმოსომა - უჯრედშორისი კავშირები, რომლის დროსაც უჯრედებს შორის მოწესრიგებული სტრუქტურული კავშირი წარმოიქმნება.

შოლტები - უჯრედის 150 მკ-მდე სიგრძის სპეციალური წარმონაქმნები, მამრობითი სასქესო უჯრედის სამოძრაო აპარატი, აგებულია მიკრომილაკებით; აგებულებით წამწამებს ჰგავს, მოძრაობს ტალღისებურად, შოლტები უჯრედს ერთი ან ორი აქვს.

შუალედური ფილამენტები - დიამეტრი 8-12 ნმ-ია, რაც მეტია მიკროფილამენტების და ნაკლებია მიკრომილაკების დიამეტრზე.

ჩანასახოვანი დიფერენცირება - გამოიხატება ჩანასახოვანი ფურცლების პირველად ერთგვაროვან უჯრედოვან მასალაში განსხვავებული უბნების წარმოქმნით.

ცენტრიოლები - უჯრედის ცენტრის ძალიან მცირე გრანულე-

ბი.

ცენტროლაციტური კვერცხი - ყვითრი ცენტრშია მოთავსებული (მწერებში).

ცენტრომერა (ლათ. centrum, ბერძნ. kentrōn- ცენტრი, შუა ნაწილი, meros - ნაწილი) - კინეტოქორა (ბერძნ. choreo - ვმოძრაობ, ვვრცელდები) - ცენტრალური ქრომომერა ქრომოსომის პირველად შემონაჭდევში, რომელიც აკონტროლებს მის გადაადგილებას პოლუსებისაკენ უჯრედის დაყოფის დროს (თუმცა, მას გეომეტრიულად ცენტრალური მდებარეობა ყოველთვის არ აქვს).

ცენტროსომა (ლათ. centrum; ბერძნ. soma - სხეული) ანუ უჯრედის ცენტრი. მდებარეობს ბირთვთან ახლოს.

ცენტროსფერო - ციტოპლაზმის სფერული შრე ცენტრიოლების ირგვლივ.

ციტოკინეზი (ბერძნ. kytōs, ლათ. citos - უჯრედი, kinesis - მოჯრაობა) - იგივე ციტოტომია (tomes - გაკვეთა) - ციტოპლაზმის გაყოფა უჯრედული დაყოფის დროს.

ციტოპლაზმური მემკვიდრეობა - მემკვიდრული ინფორმაციის გადაცემა ციტოპლაზმური ორგანელების (მიტოქონდრიები, პლასტიდები) საშუალებით (პლაზმაგენებით).

ციტოპლაზმური სეგრეგაცია - რეგიონული ცვლილებები კვერცხუჯრედის ციტოპლაზმაში.

ციტოპლაზმური ხიდაკები - კავშირი ეპითელიოციტებს შორის, როცა მეზობელი უჯრედების ერთიმეორისაკენ მიმართულ ზედაპირებზე წარმოიქმნება სხვადასხვა ფორმის ციტოპლაზმური გამონაზარდები.

ციტოტომია - (ლათ. citos - უჯრედი, ბერძ. τέμνω (ტომეო)-კვეთა - ვჭრი, ვჩეხავ, ვკვეთავ)- ციტოპლაზმის გაყოფა.

წამწამები - უჯრედის სპეციალური წარმონაქმნები, მოძრავი

სტრუქტურები, აგებულია მიკრომილაკებით; დიამეტრი 0,2 მკ-მდე, სიგრძე-5-10 მკ-მდე; მოძრაობს ნიჩბებივით, ცვალებადი ძალითა და განახლებადი მოქნევებით. მათი რაოდენობა შეიძლება 14000-მდეც კი ჰქონდეს უჯრედს (უმარტივესებში).

ხიაზმა - რედუქციული დაყოფის პერიოდში ქრომოსომთა კონიუგაციის დროს წარმოქმნილი χ -ის (ხი) მაგვარი (ბერძნ. „ხი“) მარყუჟი.

ჰაპლოიდი - (ბერძნ. diplōs-ორმაგი; eidos-მსგავსი) - ორგანიზმი ან უჯრედი არაჰომოლოგიურ ქრომოსომთა ერთმაგი კრებულით (n).

ჰემოპოეზი (ბერძნ. poiesis – წარმოქმნა, haema – სისხლი) - სისხლწარმოქმნა, სისხლის უჯრედების წარმოქმნა.

ჰეტეროგამეტური სქესი - სქესი, რომელიც სასქესო ქრომოსომების მიხედვით განსხვავებული ტიპის გამეტებს წარმოქმნის.

ჰეტეროტროფები - ორგანიზმები, რომლებიც მზა ორგანული ნივთიერებებით იკვებებიან.

ჰეტეროქრომატინი - გენეტიკურად ნაკლებაქტიური ქრომოსომური უბანი, რომელიც ინტერფაზაში არ განიცდის დესპირალიზაციას.

ჰიალოპლაზმა (ციტოზოლი ანუ მატრიქსი) - ციტოპლაზმის ბლანტი, მეტ-ნაკლებად ერთგვაროვანი ძირითადი ნივთიერება.

ჰიბრიდომა - უჯრედული ჰიბრიდი, რომელიც მიღებულია ანტისხეულმასინთეზებელი ლიმფოციტებისა და სიმსივნის მატარებელი უჯრედების ჰიბრიდიზაციით.

ჰიპერრეგენერაცია - მოჭარბებული აღდგენა, მაგ., მოტეხილობისას ძვლოვანი კოჭრების, ტერფზე ძვლოვანი წანაზარ-

დების გაჩენა.

ჰიპორეგენერაცია - დაქვეითებული რეგენერაცია ქრონიკული ანთების შედეგად (მაგ., სისხლძარღვოვანი კვების დარღვევის გამო ქვედა კიდურებზე ტროფიკული წყლულების გაჩენა, დიაბეტიანებში ჭრილობების შეხორცების გაძნელება და სხვა).

ჰოლოკრინული სეკრეცია - ამ შემთხვევაში ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად იშლება და სეკრეტად უჯრედის მთელი შიგთავსი გადაიქცევა.

ჰოლოკრინული სეკრეცია - სეკრეციის სახე, რომლის დროსაც ჯირკვლოვანი უჯრედები მთლიანად იშლება. დაშლილი უჯრედები და მათში სინთეზებული ნივთიერებები ამ ჯირკვლების სეკრეტია. დაგროვილი სეკრეტი ავსებს მთელ უჯრედს.

ჰომეოსტაზი - წყლის, მარილების ტუტე-მჟავური წონასწორობა.

ჰომოგამეტური სქესი - სქესი, რომელსაც სასქესო ქრომოსომების მიხედვით ერთნაირი ტიპის გამეტები წარმოექმნებათ.

ჰომოზიგოტა - ორგანიზმი, რომელიც შეიცავს ერთი ნიშნის განმაპირობებელ ერთნაირ გენებს.

ჰომოლეციტური ან **იზოლეციტური კვერცხი** - ყვითრით ღარიბი კვერცხი, რომელშიც ყვითრი თანაბრადაა განაწილებული ციტოპლაზმაში.

ჰომოლოგიური ქრომოსომები - იხ. ქრომოსომები ჰომოლოგიური.

სიგრძის საზომი ერთეულები:

$$1 \text{ სანტიმეტრი (სმ)} = 10^{-2} \text{ მეტრი (მ)} = 0.4 \text{ ინჩი}$$

$$1 \text{ მილიმეტრი (მმ)} = 10^{-3} \text{ (მ)}$$

$$1 \text{ მიკრომეტრი (მკმ)} = 10^{-3} \text{ მმ} = 10^{-6} \text{ მ}$$

$$1 \text{ ნანომეტრი (ნმ)} = 10^{-3} \text{ მკმ} = 10^{-9} \text{ მ}$$

$$1 \text{ \AA} = 10^{-10} \text{ მ} = 10^{-8} \text{ სმ} = 0,1 \text{ ნმ}$$

ანუ

$$1 \text{ სმ} = 10 \text{ მმ} = 10^6 \text{ მკმ (ან მიკრონი)} = 10^7 \text{ ნმ (ან მმკ)} = 10^8$$

ანუ $1 \text{ მ} = 10^3 \text{ მმ} = 10^8 \text{ მკმ (მიკრონი)}$

$$\text{ან } 10^8 \text{ მკმ (მიკრომეტრი)} = 10^9 \text{ ნმ}$$

$$\text{ან } 10^9 \text{ მმკ (მილიმიკრონი)} = 10^{10}$$

ლიტერატურა:

1. გაჩეჩილაძე ც., ჩიკვილაძე ნ. ჰისტოლოგიის, ციტოლოგიის და ემბრიოლოგიის ტერმინთა განმარტებითი ლექსიკონი. თბ., „ცოდნა“. 2000.
2. დოლიძე ქ., ზოგადი ჰისტოლოგია. გამომც. ბათუმის უნივერსიტეტი. 2024.
3. თუმანიშვილი გ., მიძიგური დ. ციტოლოგია (სალექციო კურსი). თბ. 2006.
4. კოტრიკაძე ნ., უჯრედული ბიოლოგიის საფუძვლები. თბ. 2009.
5. რუხაძე თ., ჰისტოლოგია. თსსუ. გამომც. თბ. 2009.
6. ტროშინი და სხვა. ციტოლოგია. თბ. განათლება 1981.
7. უცხო სიტყვათა ლექსიკონი. მესამე შესწორებული და შევსებული გამოცემა. თბ. განათლება. 1989
8. უჯრედის მოლეკულური ბიოლოგია. ნ.ხვიტიასა და მ.ფრუიძის რედაქციით. თსსუ. 2021.
9. ხუბუნიშვილი რ.- მოლეკულური ბიოლოგია. 2015
10. ჰისტოლოგია. პროფ. ვ.გ.ელისევეისა და სხვათა რედაქციით. გამომც. „განათლება“. თბ. 1991.
11. ბიოლოგია. ნილ კემპბელი, ჯეინ ბ. რისი, მე-7 გამოცემა. ქართულ ენაზე გამოიცა ილია ჭავჭავაძის სახელმწიფო უნივერსიტეტის მიერ, საავტორო უფლება © 2007.
12. Essential Cell Biology. Bruce Alberts, 5th edition. 2018
13. Jeff Hardin, Gregory Bertoni, Lewis J. Kleinsmith. Becker's world of the cell. Eighth edition.
14. Leslie P. Gartner PhD, James L. Hiatt PhD „Color Atlas of Histology“, 2009.
15. Nalini Chandar, Susan Viselli. Cell and molecular biology. 2010.
16. Алмазов И.В. Сутулов Л.С. Атлас по гистологии и эмбриологии. Изд. «Медицина». Москва. 1978. Стр. 107- 239.

17. Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М. 2002
18. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н., Горячкина В.Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. МИА. М. 2002.
19. Хзм А., Кормак Д. Гистология. II т. М. Мир

გამოყენებული ბმულები:

1. <https://www.britannica.com/science/cell-biology>
2. [https://en.wikipedia.org/wiki/Cell_\(biology\)](https://en.wikipedia.org/wiki/Cell_(biology))
3. <https://byjus.com/biology/cells/>
4. <https://medlineplus.gov/genetics/understanding/basics/cell/>
5. <https://byjus.com/biology/cell-organelles/>
6. <https://www.khanacademy.org/>

სასარგებლო ბმულები:

1. <https://www.youtube.com/watch?v=URUJD5NEXC8>
2. <https://www.youtube.com/watch?v=kQu6Yfr6j0>
3. https://www.youtube.com/watch?v=5bq1To_RKEo
4. https://www.youtube.com/watch?v=e6N9_RhD10Q
5. <https://www.youtube.com/watch?v=URUJD5NEXC8&t=50s>
6. <https://www.youtube.com/watch?v=gG7uCskUOrA>
7. <https://www.youtube.com/watch?v=ffjTDc3WzQ8>
8. <https://www.youtube.com/watch?v=1vaEVcMfa1E>
9. <https://www.youtube.com/watch?v=c2ZTumtpHrs>
10. <https://www.youtube.com/watch?v=eBl3U-T5Nvk>
11. <https://www.youtube.com/watch?v=fp5H3SslskQ>

გამომცემლობის დირექტორი - ნანა ხახუტაიშვილი
გამომცემლობის რედაქტორი - გუნა სამნიძე
ტექნიკური რედაქტორი - ედუარდ ანანიძე

ყდის მხატვარი - გელა ჭელიძე