გ. თუმანიშვილი
დ. ძიძიგური

ც ი ტ ო ლ ო გ ი ა

დამტკიცებულია სახელმძღვანელოდ საქართველოს განათლების სამინისტროს
მიერ უმაღლესი
სასწავლებლის ბიოლოგი და მედიკოსი სტუდენტებისათვის
(მეორე გამოცემა)

თბილისი
2006

576.32/.36
თ 842

რედაქტორი პროფ. ა.შათირიშვილი
რეცენზენტი პროფ. პ. ჭელიძე

გ.თუმანიშვილი, დ.ძიძიგური 2006

წინასიტყვაობის ნაცვლად

სახელმძღვანელოში მოცემულია ელემენტარული ცნობები უჯრედზე, მის აგებულებასა და ფუნქციებზე. პირველი გამოცემისაგან განსხვავებით აქ შეტანილია უკანასკნელ წლებში დაგროვილი მთელი რიგი ახალი მონაცემები. მიუხედავად გადმოცემის სიმარტივისა, სახელმძღვანელოში შეძლებისდაგვარად განხილულია ცნობები უჯრედის ციკლის მართვის მექანიზმზე, უჯრედების პროგრამირებულ კვდომაზე, დაბერებაზე და სხვა.

ციტოლოგია (ბერძნულიდან kytos – უჯრედი, ლოგოს - მოძღვრება) მოძღვრება უჯრედის შესახებ, მჭიდროდ არის დაკავშირებული თანამედროვე გენეტიკის, ბიოქიმიის და მოლეკულური ბიოლოგიის მეცნიერულ მიღწევებთან, რომლებიც სიცოცხლის ელემენტარული ერთეულის - უჯრედის ფუნქციონირების ნატიფი მექანიზმების შესწავლის საშუალებას იძლევა. უკანასკნელ წლებში ამან განაპირობა ისეთი სინთეზური დისციპლინის წარმოქმნა, როგორიცაა უჯრედის ბიოლოგია. „უჯრედის ბიოლოგიაში შერწყმულია როგორც მორფოლოგიური, ასევე მოლეკულურ - ბიოლოგიური მიდგომები, რაც უფლებას გვაძლევს ვთქვათ, რომ ტერმინები ციტოლოგია და უჯრედის ბიოლოგია (ან როგორც მას ხშირად უწოდებენ უჯრედული ბიოლოგია) ერთმანეთს ემთხვევა, რადგანაც ორივეს შესწავლის საგანს წარმოადგენს უჯრედი, რომელსაც აქვს ორგანიზაციის და ფუნქციონირების საკუთარი კანონზომიერებანი“ (ჩენცოვი 2004).

წიგნი უმაღლესი სასწავლებლების სტუდენტებისათვის არის გათვალისწინებული. სახელმძღვანელო ერთნაირად მნიშვნელოვანია ბიოლოგი და მედიკოსი სტუდენტებისთვის, რადგან ორგანიზმის ნებისმიერ დაავადებას საფუძვლად უდევს კონკრეტული უჯრედის ან მისი კომპარტმენტ(ებ)ის პათოლოგიური ცვლილება. რასაკვირველია, ციტოლოგი ან მისი მომიჯნავე სპეციალისტი საკითხს უფრო ღრმად და დაწვრილებით უნდა იცნობდეს, მაგრამ მაინც აქ გადმოცემული ცნობები მისი ცოდნის საფუძველთა საფუძველია. სახელმძღვანელოს მისაწვდომობა და მასში შეტანილი ახალი ცნობები იძლევა იმედს, რომ წიგნი სხვა სპეციალობის პირებისთვისაც იქნება საინტერესო. მისი ძირითადი მიზანი მაინც ჩვენში ქართულ ენაზე გამოსული სამეცნიერო და სასწავლო ლიტერატურის მწვავე დეფიციტის გაბათილებაა.

ჩვენ თავი ავარიდეთ მეთოდების დაწვრილებით აღწერას და დახასიათებას. ამასთან, დანართში მოცემულია ანალიზური ცენტრიფუგირების ძალიან მოკლე აღწერა. ამას გვერდს ვერ ავუვლით, რადგანაც ცენტრიფუგირების საშუალებით ისაზღვრება მოლეკულების ან მათი აგრეგატების ერთ-ერთი პარამეტრი - სედიმენტაციის კონსტანტა - S. ამის არ ცოდნა გამოიწვევდა გარკვეულ გაუგებრობას. მაგრამ ეს, ალბათ, მკითხველს მაინც და მაინც არ დატვირთავს და რაიმე ძნელად გადასალახავ სიძნელეებს არ შეუქმნის. ასევე განუხილავი დარჩება ცილების ბიოსინთეზი. ამ მცირე წიგნის კითხვისას სტუდენტმა უნდა დაიჯეროს, რომ მისდამი მიწოდებული ცნობები საკმაოდ ზუსტად და საიმედოდ არის მოპოვებული.

ვინმეს შეიძლება მოეჩვენოს, რომ თითქოს და ელემენტარული სახელმძღვანელო ზედმეტადაა ფიზიკურ - ქიმიური დეტალებით გადატვირთული. ამაზე, რასაკვირველია, ამ წიგნის ავტორებსაც უფიქრიათ. ამ საკითხზე მსჯელობისას არ უნდა დაგვავიწყდეს, რომ უჯრედი არის ბიომოლეკულებით (ცილები, ლიპიდები, ზოგიერთი ნახშირწყალი და ნუკლეინის მჟავები) წარმოქმნილი სისტემა. ეს კურსი სწავლების პირველ ან მეორე წელს წაიკითხება და მის ასათვისებლად საშუალო სკოლაში მიღებული ცოდნა ბიომოლეკულების ქიმიური აღნაგობის და მათ შორის ქიმიური კავშირების შესახებ აშკარად არასაკმარისია. ამის გამო, ჩვენ აქ მოტანილი ცნობები

ზედმეტად არ მიგვაჩნია, ვთვლით რა, რომ ეს ცნობებიც ელემეტარული კურსის აუცილებელი ნაწილი უნდა იყოს.

გარდა ამისა, დანართებად გამოტანილია კიდევ სამი განაკვეთი - კუნთი და მისი შეკუმშვის მექანიზმი, ნერვული უჯრედი და მიელინის გარსი, რომლებიც სხვა დისციპლინებზე მეტად ციტოლოგიას მიეკუთვნება, თუმცა მის ძირითად შინაარსს შეიძლება არ შეადგენდეს. მკითხველი შეიძლება სურვილისამებრ გაეცნოს ამ განაკვეთებს.

სხვადასხვა ფაკულტეტების, სპეციალობის და სპეციალიზაციისათვის ციტოლოგიის პროგრამა შეიძლება განსხვავებული იყოს. ეს სხვადასხვაგვარობა შეიძლება მიღწეულ იქნეს ძირითად ტექსტში და დანართებში მოცემული მასალის კომბინირების საშუალებით. მაგალითად, ციტოლოგიის თეორია მედიკოსებისათვის შესაძლოა ნაკლებად იყოს საჭირო, ხოლო კუნთის ციტოლოგია კი პირიქით, აუცილებელ ნაწილში უნდა იქნას გადატანილი და ა.შ. ეს არც არის გასაკვირი, რადგანაც, ბუნებრივია, ყველა ლექტორი თუ მასწავლებელი თავისთვის ცალკე პროგრამას უნდა ადგენდეს. იგივე შეიძლება ითქვას ფრაგმენტზე, სადაც განვითარების ბიოლოგიის დებულებები არის გადმოცემული.

ასეა თუ ისე, ჩვენ ვთვლით, რომ თუ სტუდენტი ზერელედ არ მოეკიდა საქმეს, ის ამ წიგნში თავისთვის უეჭველად მოიპოვებს ბევრ საინტერესოს. ამ იმედით ვაპირებთ შევუდგეთ ჩვენი სახელმძღვანელოს ძირითადი მასალის გადმოცემას.

გ. თუმანიშვილი

დ. ძიძიგური

1. უჯრედის ზოგადი დახასიათება

1.1. რა არის უჯრედი

ჯერ კიდევ 1665 წელს რობერტ ჰუკმა გამადიდებელი ხელსაწყოს საშუალებით შეამჩნია კორპის ქსოვილში განმეორებადი მიკროსკოპული სტრუქტურა, რომელსაც უჯრედი უწოდა. 15 წლის შემდეგ (1680) ა. ლევენჰუკმა პირველად აღმოაჩინა ერთუჯრედიანი ორგანიზმები. მანვე პირველად დაინახა ცხოველური უჯრედი, რომელიც 100 წლის შემდეგ აღწერა ფ. ფონტანამ (1781).. 1830 წელს პროტოპლაზმა ი. პურკინიეს მიერ იყო აღწერილი, ხოლო სამი წლით გვიან ბრაუნის მიერ – ბირთვი (1833). უჯრედის შესახებ დაგროვილი ინფორმაციის ანალიზის შედეგად თ.. შვანმა (1838) და მ. შლეიდენმა (1838) ჩამოაყალიბეს რამდენიმე მნიშვნელოვანი განზოგადება, რომელიც საფუძვლად დაედო უჯრედულ თეორიას. თეოდორ შვანმა გამოთქვა აზრი, რომ ყველა ორგანიზმი მეტნაკლებად ერთნაირი უჯრედებისგან შედგება. დაახლოებით ცხრამეტი წლის შემდეგ გერმანელმა მეცნიერმა რუდოლფ ვირხოვმა გამოაცხადა, რომ ყოველი უჯრედი წინამორბედი უჯრედისაგან წარმოიქმნება. ამ მეცნიერთა მოსაზრების საფუძველზე ჩამოყალიბდა ე.წ. უჯრედული თეორია, რომლის მიხედვითაც ყველა ორგანიზმი შედგება მსგავსი ერთეულების – უჯრედებისაგან. უჯრედები გარკვეულწილად დამოუკიდებელნი არიან, ე.ი. შესწევთ უნარი ყველასაგან ცალკე იარსებონ. უჯრედი ცალკე იბადება და ასევე ცალკე კვდება.

ამავე დროს, უჯრედზე თანამედროვე წარმოდგენის ჩამოყალიბებისას უჯრედის ცნებაში ზოგიერთი დაზუსტება, შესწორება და დამატება იქნა შეტანილი:

1. ერთი და იგივე ორგანიზმის ყველა უჯრედს მსგავსი გენომი გააჩნია. მიუხედავად ამისა, უჯრედები თვალნათლივ განსხვავებულნი არიან როგორც ფორმით და ზომით, ისე ფუნქციებით. უმაღლესი ეუკარიოტული ორგანიზმი დაახლოებით 200-მდე ტიპის უჯრედს შეიცავს. უჯრედებს შორის განსხვავება განპირობებულია გენთა დიფერენციალური აქტიურობით (სხვადასახვა გენების განსხვავებული ექსპრესია). ამავე დროს, ხაზგასასმელია ის, რომ ყოველ სრულფასოვან უჯრედს აქვს უნარი შეასრულოს ძირითადი ფუნქციების („დიასახლისის ფუნქციები“) ნაკრები. ეს ფუნქციები აუცილებელია მისი დამოუკიდებელი არსებობისათვის და ყველა უჯრედისა და ორგანიზმისათვის საერთოა. ასეთებია: მემკვიდრეობითობა, ცილებისა და სიცოცხლისათვის სხვა აუცილებელი ნივთიერებების სინთეზი, ენერგიის ცვლა და ა.შ. ამ აუცილებელი ფუნქციების განხორციელებას უზრუნველყოფს უჯრედის ძირითადი სტრუქტურები, რომლებიც სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს შორის არსებული სხვაობის მიუხედავად, პრინციპულად ერთნაირია. საოცარია, მაგრამ უდავო, რომ ბაქტერია და ნერვული უჯრედი ძირითად ფუნქციებს ასრულებენ და მეტად მსგავსი სტრუქტურებიც აქვთ, თუმცა კი მათ შორის განსხვავება თვალნათელია.

2. სწორად უნდა იქნეს გაგებული უჯრედის „დამოუკიდებლობის“ საკითხიც. უჯრედისათვის დამოუკიდებლობა მხოლოდ იმას ნიშნავს, რომ ის ფლობს ძირითადი ფუნქციების სრულ ნაკრებს, რაც მას ანიჭებს საშუალებას გამოცალკავებულ მდგომარეობაში გარკვეული დროის განმავლობაში იარსებოს და გამრავლდეს კიდეც. ამავე დროს, ბუნებრივ პირობებში უჯრედი გამუდმებულ ურთიერთობაში იმყოფება იმ უჯრედებთან, რომლებიც შეადგენენ ანსამბლს, რომლის წევრი თვით მოცემული უჯრედიც არის.

ამგვარად, უჯრედული თეორიის ძირითადი დებულებებია:

1. უჯრედი არის სიცოცხლის ელემენტარული ერთეული, რომელსაც შეუძლია დამოუკიდებლად შეასრულოს ძირითადი სასიცოცხლო ფუნქციები. ყოველი ორგანიზმი უჯრედული აგებულებისაა, ამიტომ უჯრედების რიცხვი ორგანიზმში ერთის ტოლია ან ერთს აღემატება (N≥1);

2. უჯრედი არის ერთიანი სისტემა, რომელიც შედგება ერთმანეთთან შეჭიდული მორფოფუნქციური ერთეულების – ორგანელებისაგან (ორგანოიდებისაგან);

3. უჯრედები აგებულების და ძირითადი თვისებების მიხედვით მსგავსია;

4. ერთი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ყველა უჯრედი შეიცავს ერთიდაგივე გენეტიკურ ინფორმაციას, მაგრამ უჯრედები განსხვავდება ამ ინფორმაციის რეალიზაციის მიხედვით, რაც მათ შორის მორფოლოგიური და ფუნქციური განსხვავების წარმოქმნას (დიფერენცირება) განაპირობებს.

5. უჯრედი მრავლდება დაყოფით. ყოველი უჯრედი წარმოქმნის თავის მსგავს ორ ახალ უჯრედს (პროლიფერაცია);

6. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი არის უჯრედების რთული ანსამბლი, რომელიც წარმოიქმნება ქსოვილებსა და ორგანოებში უჯრედების გაერთიანებისა და ინტეგრაციის შედეგად. მათ შორის კავშირი ნეირო-ჰუმორული რეგულაციით ხორციელდება.

1.2. არსებობს თუ არა სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმები?

კაცმა შეიძლება იკითხოს, რატომაა მაინცდამაინც უჯრედი სიცოცხლის ელემენტარული ერთეული? განა ვირუსი ყოველნაირ უჯრედზე მარტივი არ არის? განა ის კი არ ამჟღავნებს სიცოცხლის ნიშნებს? კანონიერი შეკითხვაა, მითუმეტეს რომ სახელმძღვანელოებში ხშირად გვხვდება ე.წ. სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმების ცნება. თუმცა ვერცერთი არაუჯრედული ფორმა ვერ აკმაყოფილებს ელემენტარული ერთეულის მთავარ პირობას: ის არ შეიცავს ყველა ძირითად სტრუქტურას და ვერ ასრულებს „დიასახლისის“ ფუნქციების სრულ ნაკრებს. მას არ შეუძლია აქტიურ მდგომარეობაში დამოუკიდებლად არსებობა. ამისათვის ის აუცილებლად მასპინძელ უჯრედში უნდა მოექცეს. ვირუსი მისი ქცევით უფრო უჯრედის კომპონენტს (ორგანელას) ჰგავს და არა ცოცხალი სისტემის ელემენტარულ ერთეულს.

ამგვარად, სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმის ცნება მეტად პირობითია და ციტოლოგიისათვის სახიფათო არ არის. ამგვარად, უჯრედული თეორიის ძირითადი დებულებები ძალაში რჩება.

1.3. უჯრედი და ორგანიზმი

ყოველი ცოცხალი ორგანიზმი (სისტემა), როგორც ითქვა, უჯრედებისაგან შედგება. ამასთან, თუ ორგანიზმის შემადგენელი უჯრედები N-ით აღნიშნეს, მაშინ, ნებისმიერი ორგანიზმის უჯრედთა რაოდენობა ერთზე ნაკლები ვერ იქნება. იქიდან გამომდინარე, რომ ერთუჯრედიანი ორგანიზმიც უჯრედული აგებულებისაა, ე.წ. უჯრედული თეორიის ძირითადი დებულება მასზეც ვრცელდება.

მიუხედავად ამისა, ამთავითვე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ერთ- და მრავალუჯრედიან ორგანიზმებს შორის შესამჩნევი და ალბათ, არსებითი განსხვავებაა. კერძოდ, პირველში გამორიცხულია უჯრედშორისი ურთიერთობანი მცირე გამონაკლისის გარდა (კოლონიურად მცხოვრები). მაშინ როდესაც, მრავალუჯრედიან ორგანიზმში ასეთი ურთიერთობანი სისტემის მოქმედების აუცილებელ პირობას წარმოადგენს. ახლა საკითხავია, მოქმედებს თუ არა აღნიშნული გარემოება უჯრედის თვისებებზე? განსხვავდება თუ არა

ერთმანეთისაგან ერთუჯრედიანი და მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების უჯრედები?

იქნებ გასაკვირი იყოს, მაგრამ ისეთი განსხვავებები, როგორიცაა ინფუზორიის მაკრო- და მიკრონუკლეუსი და სხვა მისთანა, უჯრედებს არსებითად არ განასხვავებს, რადგანაც არც ცილების სინთეზს, არც მემკვიდრული ინფორმაციის გადაცემის და უჯრედების გამრავლების წესს არ ცვლის. არსებითი განსხვავება მათ შორის იმაში მდგომარეობს, რომ ერთუჯრედიანის უჯრედი მთლიანი ორგანიზმია და მისთვის დამახასიათებელი გენეტიკური ინფორმაციის რეალიზაცია ამ ერთ უჯრედში ხდება. აქედან გამომდინარე, ის მოცემული ორგანიზმის ყველა ფუნქციას ასრულებს. ერთუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედის ამ განსხვავებას შემდეგშიც შევხვდებით.

მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის ერთი უჯრედი ორგანიზმის გენეტიკური ინფორმაციის მხოლოდ მცირე ნაწილის რეალიზაციას ახდენს და შესაბამისად ფუნქციების ნაწილს (ან სულაც ერთს) ასრულებს. ბოლო დროს ზოგიერთი ავტორი არსებითად სახეშეცვლილ სქემას გვთავაზობს. ახალი მიდგომის საფუძველი ისაა, რომ პროკარიოტული უჯრედი ანუ პროციტი, სულაც არ არის უბრალოდ უბირთვო ეუკარიოტული უჯრედი ანუ უბირთვო ეუციტი, არამედ ორგანიზაციის სულ სხვა, გაცილებით დაბალი დონეა. პროციტი ორგანიზაციის დონით ეუციტის ორგანელებს უნდა გაუტოლდეს და არა მთლიანად უჯრედს.

ცოცხალ არსებათა სამყარო არ შეიძლება ორ ნაწილად - ერთუჯრედიანებად და მრავალუჯრედიანებად დაიყოს. საქმე ისაა, რომ პროკარიოტების გაერთიანების შედეგად მიიღება (მრავალი ბაქტერია, ციანობაქტერიები და სხვა) კოლონიური სისტემები, ასეთ შემთხვევაში, უჯრედი არ შეიძლება ჩაითვალოს სისტემის სტრუქტურულ საფუძვლად. მაშასადამე, ორგანიზმებს შორის არსებითი განსხვავება ის კი არ არის, რომ ერთნი ერთუჯრედიანნი, ხოლო მეორენი კი მრავალუჯრედიანნი არიან, არამედ ის, რომ ერთ-ერთი მათგანის ორგანიზაციის დონე მეორისაზე გაცილებით მაღალია. მართლაც, პროკარიოტები, რომლებიც პოლიპროციტულ სისტემებს ქმნიან, ერთნაირი უჯრედებისაგან შედგებიან, მაშინ როდესაც ეუკარიოტი მრავალუჯრედიანების უჯრედები ერთმანეთისაგან როგორც ფუნქციით, ისე ფორმით განსხვავდებიან.

მხედველობაშია მისაღები, რომ უჯრედების გაერთიანების საფუძველზე აღმოცენებული მრავალბირთვიანი სისტემები ე.წ. *ციტოიდები*[1], არა მარტო უმდაბლეს მცენარეებში, არამედ უმაღლეს ცხოველებშიც მრავლად გვხვდება.

1.4. უჯრედი და ორგანიზმის განვითარება

---

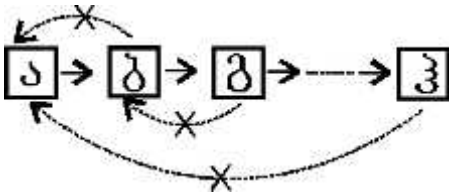
[1] ციტოიდი შეიძლება წარმოიქმნას ან არსებული უჯრედების შერწყმის, ან მათი გამრავლების შედეგად, როდესაც ხდება მხოლოდ ბირთვის დაყოფა - ციტოპლაზმის გაყოფის გარეშე. ცხოველებისათვის დამახასიათებელ ქსოვილოვან სტრუქტურებს, რომლებიც არ შეიცავს ერთმანეთისაგან მკაფიოდ გამიჯნულ უჯრედებს სიმპლასტს (ბერძ. შენ-ერთად და პლასტოს-წარმოქმნილი) უწოდებენ. ციტოიდში უჯრედები შეიძლება ნაწილობრივ იყოს გამიჯნული. ამგვარ გაერთიანებულ სტრუქტურებს ანუ ციტოიდებს, რომლებშიც უჯრედები ერთმანეთს ციტოპლაზმური ხიდაკებით (პროტოპლაზმური ძაფები) უკავშირდებიან, სინციტიუმი ეწოდება. მრავალბირთვიან სტრუქტურას უმარტივესებში პლაზმოდიუმს უწოდებენ. უმაღლეს ცხოველებში ციტოიდების მკაფიო მაგალითია განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკო და სპერმატოგენული ქსოვილი.

აქ გადმოცემულ თეორიას უჯრედულის ნაცვლად ციტოიდურ თეორიას უწოდებენ. მისი მთავარი დებულებებია:

1. ყველა ეუკარიოტული ორგანიზმი ციტოიდებისაგან შედგება. ციტოიდის ფილოგენეზურად (ე.ი. ევოლუციის მანძილზე) პირველადი, ყველაზე გავრცელებული და მარტივი ფორმა უჯრედია (ეუციტი). 2. რთულ ციტოიდებს უჯრედის ყველა კომპონენტი მრავალჯერ განმეორებული სახით აქვთ, რადგანაც ისინი უმრავლესად უჯრედების მრავალჯერად, მაგრამ არასრულ გაყოფათა შედეგად აღმოცენდებიან. 3. ყოველი ციტოიდი ციტოიდიდან წარმოდგება.

კარგადაა ცნობილი, რომ ცოცხალი ინდივიდუმი (ცალარსი) მისი არსებობის მანძილზე გარკვეულ ეტაპებს გაივლის ამ ეტაპების გავლის პროცესს ***ონტოგენეზი*** ანუ ***ინდივიდუალური განვითარება*** ეწოდება.

ცოცხალი ორგანიზმის განვითარება მის სხვადასხვა მდგომარეობათა თანამიმდევრულ მონაცვლეობას გულისხმობს. სქემატურად ეს პროცესი ასე შეიძლება გამოისახოს:



სურათი 1. ორგანიზმის შეუქცევადი განვითარების სქემატური გამოსახულება

დასამახსოვრებელია, რომ ორგანიზმის განვითარება ***შეუქცევადი*** და, აქედან გამომდინარე, ***აციკლური*** პროცესია. მაშასადამე, ცოცხალ სისტემას „აკრძალული აქვს“ განვლილ ეტაპზე (მაგ. ა ეტაპზე) დაბრუნება, რაც სქემაზე გადახაზული წყვეტილი ისრებითაა გამოსახული (სურ. 1). ამის გამო, ინდივიდუალური განვითარების პროცესი ხელახლა ვერ დაიწყება და ციკლად ვერ შეიკვრება. ინდივიდუალური განვითარების პროგრამა ორგანიზმის მთლიანი გენეტიკური პროგრამის ძალიან დიდი ნაწილია. მისი ეტაპები და მიმართულება (ტრაექტორია) თითქმის 100%-ით შეიძლება იქნეს ნაწინასწარმეტყველები, პროგნოზირებული. ონტოგენეზში ცოცხალი ორგანიზმის არა მხოლოდ გართულება და სრულყოფა ხდება, არამედ გარკვეულ ეტაპზე მისი დეგრადაცია (დაკნინება) იწყება. ონტოგენეზის ამ ეტაპს დაბერება ეწოდება.

ინდივიდუალური განვითარება დიდწილად უჯრედულ პროცესებზე დაიყვანება. სულ უბრალოდ წყდება ეს საკითხი ერთუჯრედიანი ორგანიზმებისათვის, რაკი აქ ონტოგენეზი მთლიანად იმ პროცესების ცვლილებებს მოიცავს, რომლებიც უჯრედის აღმოცენებიდან მისგან ახალი უჯრედების წარმოშობას შორის დროის მონაკვეთში ხდება.

საყურადღებოა ის ორგანიზმები (პროკარიოტები, ზოგიერთი ერთუჯრედიანი წყალმცენარეები და უმარტივესები), რომლებიც ხელსაყრელ პირობებში პრაქტიკულად „უსასრულოდ“ მრავლდებიან, რის გამოც მათ ხშირად უკვდავებს უწოდებენ. სინამდვილეში, ამ შემთხვევაში მხოლოდ უჯრედების ჯგუფის ***(პოპულაციურ)*** უკვდავებაზე შეიძლება ლაპარაკი. მართლაც, ახალი ინდივიდუმების გაჩენა აქ მშობელ ინდივიდუმს აბათილებს, აუქმებს და მაშასადამე, გაყოფით უჯრედი ასრულებს თავის არსებობას, კვდება. ამრიგად, ***ინდივიდუალურად არცერთი უჯრედი უკვდავი არ არის***. ყველა ამგვარ საკითხზე მსჯელობის დროს, რასაკვირველია, იგულისხმება დედამიწაზე სიცოცხლის არსებობის დრო, რომელიც პირობითად „უსასრულო“ დროდ არის აღიარებული. სინამდვილეში დედამიწაზე მიმდინარე ყველა პროცესი სასრულია.

რაც შეეხება მრავალუჯრედიან ორგანიზმებს, მათი განვითარება (უფრო ზუსტად კი ონტოგენეზი), უჯრედებში მიმდინარე შემდეგი პროცესებითაა განპირობებული:

1. უჯრედების გამრავლება ანუ პროლიფერაცია არის უჯრედების დაყოფის პროცესი, რომლის შედეგად მათი რიცხოვნობა იზრდება. პროლიფერაცია ორგანიზმის ზრდის ერთ-ერთი უმთავრესი განმსაზღვრელი მოვლენაა. ძირითადად მის ხარჯზე მატულობს ორგანიზმის მოცულობა, მასა ან წონა.

ზოგიერთ შემთხვევაში პროლიფერაცია ზრდის გარეშე ხდება. მართლაც, ცხოველების უმრავლესობის განვითარების ადრეულ სტადიებზე უჯრედები მრავლდება, მაგრამ ჩანასახის მოცულობა არ მატულობს, რადგანაც ყოველი უჯრედი წინა თაობის უჯრედზე ორჯერ ნაკლები მოცულობისაა ***(დანაწევრება).*** პროლიფერაციის საფუძველი მიტოზია.

2. უჯრედების დიფერენცირება ორგანიზმში სხვადასხვა ფენოტიპის მქონე უჯრედების ტიპების ჩამოყალიბებაა. ჩვეულებრივ უჯრედების დიფერენცირება მათ ფუნქციურ სპეციალიზაციასთან არის დაკავშირებული. უნდა გვახსოვდეს, რომ ორგანიზმის განვითარება კატეგორიულად არ არის ცალკეულ უჯრედში მიმდინარე პროცესების ჯამი. ამავე დროს, სხვადასხვა ქსოვილი და ორგანო უჯრედების დიფერენცირების საფუძველზე წარმოიქმნება.

3. უჯრედების მოძრაობა განსაკუთრებით ინტენსიურად მიმდინარეობს ჩანასახოვან პერიოდში. გადანაცვლების შედეგად უჯრედების დიდი ჯგუფები იკავებენ მათთვის განკუთვნილ ადგილს. ამავე დროს, მყარდება მათ შორის ფუნქციური ურთიერთკავშირი, რასაც მეტად მნიშვნელოვანი შედეგები მოსდევს. მაგალითად: ქორდისა და მეზოდერმის გავლენით ექტოდერმაში აღმოცენდება ნეირალური სტრუქტურები, რაც საბოლოოდ ნერვული სისტემისა და მისი წარმოებულების (დერივატების) ჩამოყალიბებით სრულდება. საბოლოო ჯამში კონკრეტული ორგანიზმის ფორმა სწორედ ამ პროცესების შედეგად ყალიბდება.

4. უჯრედების პროგრამირებული კვდომა ანუ ***აპოპტოზისი*** - ფართოდაა წარმოდგენილი ორგანიზმის მთელი ონტოგენეზის მანძილზე. განსაკუთრებით ინტენსიურად მიმდინარეობს მწერების, ამფიბიების და სხვათა ლარვის სტადიაზე. გარდა ამისა, აპოპტოზისით უჯრედების კვდომა აღწერილია: ცხოველების მეტამორფოზის, კიდურების ფორმირების დროს თითების „ამოჭრის“ და სხვა პროცესებში.

5. ყველა ზემოთ აღწერილი მოვლენა განაპირობებს ***მორფოგენეზს*** (ბერძ. *morphe* - ფორმა და *genesis* – წარმოქმნა). მორფოგენეზი ორგანიზმისა და მისი ნაწილების ***ფორმის*** ჩამოყალიბებას - ***ფორმირებას***, სივრცეში განლაგებას და მათ შორის სივრცითი ურთიერთმიმართების ჩამოყალიბებას ნიშნავს.

1.5. უჯრედების ძირითადი კლასები

მიუხედავად უჯრედების სტრუქტურული და ფუნქციური მსგავსებისა, ისინი მაინც სხვადასხვა ნიშნით გამოირჩევიან, რაც მათ კლასიფიკაციას აუცილებელს ხდის. უპირველეს ყოვლისა უჯრედები იყოფა ორ დიდ კლასად: ეუკარიოტებად (ეუციტები) და პროკარიოტებად (პროციტები). ეს ტერმინები წარმოიქმნება ბერძნული სიტყვიდან კარიონ, რომელიც ბირთვს ნიშნავს. აქედან, ეუკარიოტული არის ბირთვის შემცველი უჯრედები, ხოლო ტერმინი პროკარიოტი კი ნიშნავს ბირთვის წინამორბედს ან ბირთვამდელს. ეუკარიოტების უჯრედებში ბირთვი მკაფიოდ არის გამოკვეთილი და მოაქცევს ცალკე სივრცეში ყველა იმ სტრუქტურებს, რომლებიც გენეტიკური ინფორმაციის შენახვასა და ამოკითხვას (ტრანსკრიპციას) ემსახურება. ამგვარი გამოცალკევება ბირთვის გარსის საშუალებით ხდება. პროკარიოტებში კი იგივე სტრუქტურები ციტოპლაზმისაგან გამოცალკევებული არ არის. პროკარიოტულ უჯრედს, ცხადია, არც ბირთვის გარსი გააჩნია. როგორც პირველი ტაბულიდან ჩანს, ეუკარიოტები და პროკარიოტები თავის მხრივ კიდევ იყოფიან ქვეკლასებად. ამ ტაბულაში მცენარეები, ცხოველები და ბაქტერიები ალბათ რაიმე განმარტებას არ მოითხოვს. რაც შეეხება ციანობაქტერიებს, ესენი ზოგჯერ ლურჯ-მწვანე წყალმცენარეებად მოიხსენიება, რასაც, რაღა დასამალია, საფუძველიც აქვს. ეს არის ბაქტერიების ჯგუფი, რომლებშიც ფოტოსინთეზი ხდება. ყველაზე ნაკლებად ნაცნობი ამ ჩამონათვალში

მიკოპლაზმებია (ბაქტერიების განსაკუთრებული კლასი, რომელსაც არ გააჩნია უჯრედის კედელი და მხოლოდ პლაზმური მემბრანით არის შემოსაზღვრული).

ტაბულა 1

ეუკარიოტები	პროკარიოტები
მცენარეები	ბაქტერიები
ცხოველები	ციანობაქტერიები
სოკოები	მიკოპლაზმა

პირველ ტაბულაში ქვეკლასების შედარებისას ნათელი ხდება მათი ურთიერთგარჩევის უფლებამოსილებაც. მე-2 ტაბულაში მოცემულია ყველა ამ ქვეკლასისათვის დამახასიათებელი ნიშან-თვისება.

1.6.მცენარეული და ცხოველური უჯრედების შედარება

შევეცადოთ მოკლედ ჩამოვაყალიბოთ განსხვავება ცხოველურ (სურ. 2 ა) და მცენარეულ (სურ. 2 ბ) უჯრედებს შორის (ტაბულა 3). ტაბულიდან ჩანს, რომ ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედებს შორის არსებითი განსხვავება არ არის. ზოგიერთი ნიშან-თვისება, როგორიც არის მცენარეული უჯრედის მკვრივი გარსი, ქლოროპლასტები, დიდი ვაკუოლი და ცხოველური უჯრედის გლიკოკალიქსი, მიკროხაოები, როგორც ჩანს გარემოსთან შეგუების პროცესში იქნა შეძენილი. რაც შეეხება ცხოველებში პლაზმოდესმებისა და მცენარეებში ცენტრიოლის უქონლობას, ყველა შემთხვევაში უჯრედში შესაბამისი ჰომოლოგიური სტრუქტურა აღმოჩნდება ხოლმე. მართალია, ზოგი მათგანი ნაპოვნი დღესაც არ არის (ცენტრიოლი), მაგრამ მათი არსებობა ეჭვს არ უნდა იწვევდეს

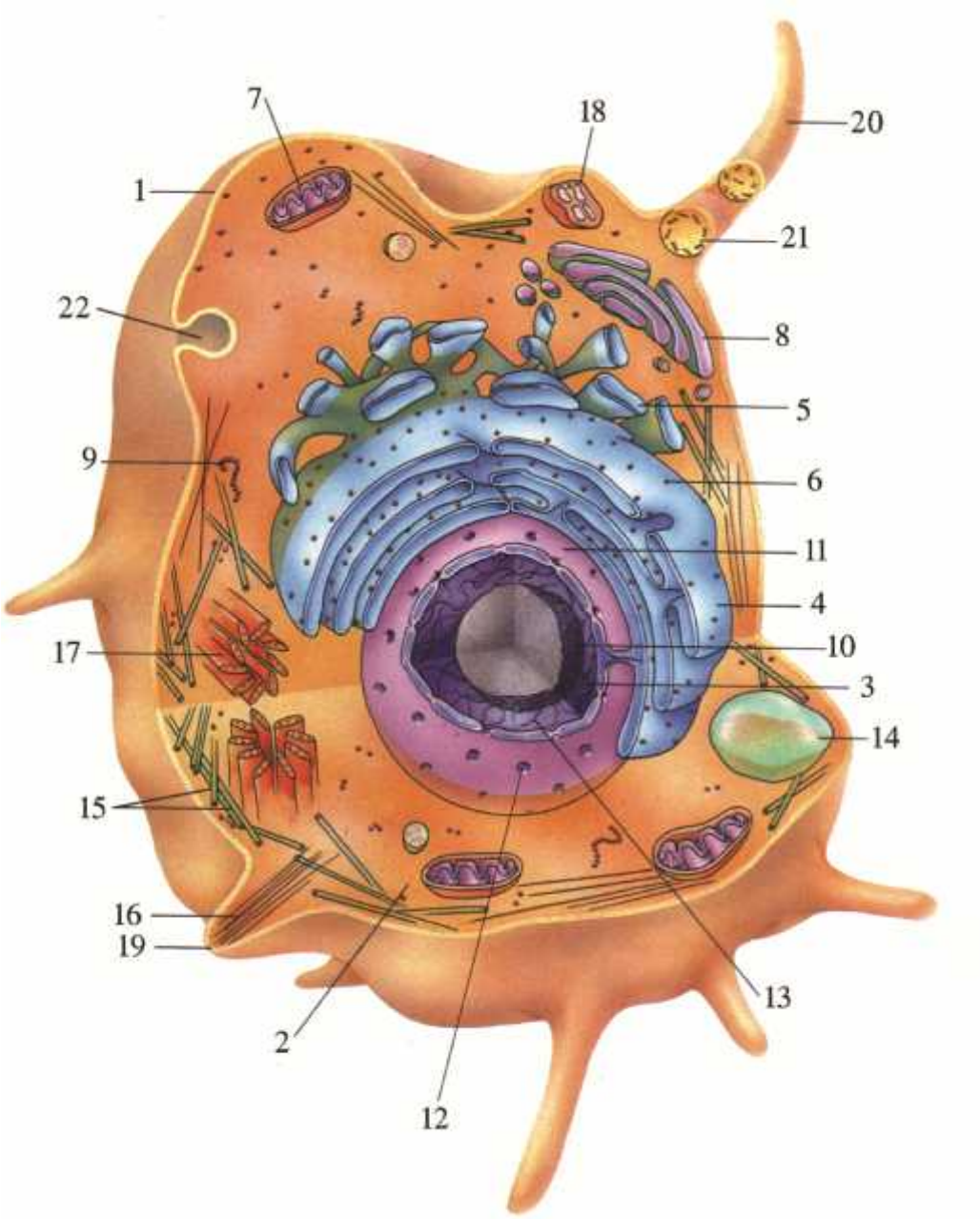
ტაბულა 2. პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების შედარებითი დახასიათება

ნიშან-თვისება	პროკარიოტები	ეუკარიოტები
ზომები	დიამეტრი 1-10მკმ	დიამეტრი 10-100 მკმ
ციტოპლაზმა	მუდამ გელის მდგომარეობაშია	ციტოპლაზმა ნაწილობრივ თხევადია
მემბრანა	ტიპიური აგებულებისაა	ტიპიური აგებულებისაა
ციტოჩონჩხი	არა აქვს	აქვს
გენეტიკური მასალა	ციტოპლაზმისაგან გამოყოფილი არ არის. გიგანტური დნმ რგოლოვანი ფორმისაა და ე.წ. ნუკლეოიდს (ბაქტერიული ქრომოსომა) ქმნის. გარდა ამისა, ზოგიერთ ბაქტერიას მეორე დნმ-ს მოლეკულა ანუ წრიული პლაზმიდა გააჩნია	გამოყოფილია ციტოპლაზმისაგან და მოთავსებულია ბირთვში. დნმ ცილებთან და რნმ-თან რთულ კომპლექსს - ქრომატინს ქმნის. დნმ წრფივი ფორმისაა
ორგანელები	მხოლოდ რიბოსომები აქვს	მრავალია (ბირთვი, ბირთვაკი, გოლჯის კომპლექსი, მიტოქონდრიონი, ენდოპლაზმური ბადე, ლიზოსომა, პლასტიდები,

		ცენტრიოლები, რიბოსომები)
გარსი	ხისტია. ძირითადად პოლისაქარიდებს და ამინომჟავებს შეიცავს. ზოგიერთს არ აქვს (მიკოპლაზმა)	ზოგიერთ წარმომადგენელს ხისტი გარსი აქვს. ცხოველურ უჯრედს ხისტი გარსი არ გააჩნია

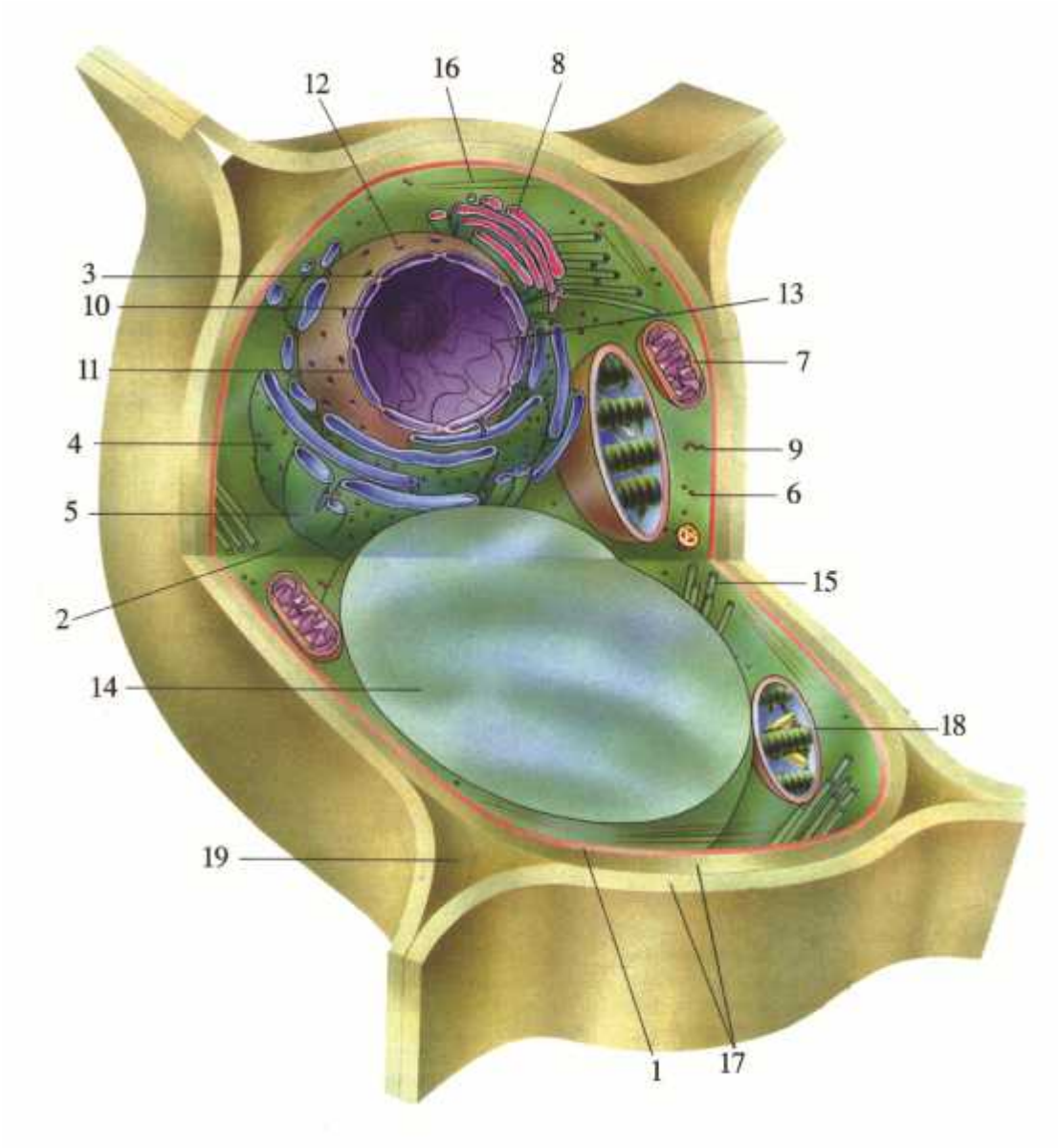
ტაბულა 3. მცენარეული და ცხოველური უჯრედის შედარება

ნიშან - თვისება	ცხოველური უჯრედი	მცენარეული უჯრედი
პლაზმური მემბრანა	+	+
მიკროხაოები	+	-
მიკროფილამენტები	+	+
შუალედური ფილამენტები	+	+
მიკრომილაკები	+	+
ბირთვი	+	+
ბირთვაკი	+	+
ქრომოსომები	+	+
ქრომატინი	+	+
ბირთვის გარსი და ფორები	+	+
ცენტრიოლები	+	-
მჭიდრო კონტაქტები	+	-
ნაპრალისებრი კონტაქტები	+	-
ენდოპლაზმური ბადე	+	+
გოლჯის კომპლექსი	+	+
მიტოქონდრიონები	+	+
ლიზოსომები	+	+
პეროქსისომები	+	+
გლიკოკალიქსი	+	-
დიდი ვაკუოლი	-	+
უჯრედის მკვრივი გარსი	-	+
პლასტიდები	-	+
პლაზმოდესმები	-	+



სურათი 2 ა) ცხოველური უჯრედის აგებულების სქემა

1 - პლაზმური მემბრანა; 2 - ციტოპლაზმა; 3 - ბირთვი; 4 - გრანულარული ენდოპლაზმური ბადე; 5 - გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 6 - რიბოსომა; 7 - მიტოქონდრიონი; 8- გოლჯის აპარატი; 9 - პოლისომა; 10 - ბირთვაკი; 11 - ბირთვის გარსი; 12 - ბირთვის ფორა; 13 - ქრომატინი; 14 - ვაკუოლი; 15 - მიკრომილაკი; 16 - მიკროფილამენტი; 17 - ცენტრიოლი; 18 - ლიზოსომა; 19 - მიკროხაო; 20 - წამწამი; 21 - ბაზალური სხეულაკი; 22 - მემბრანული ბუშტუკის ფორმირება.



სურათი 2 ბ) მცენარეული უჯრედის აგებულების სქემა

1 - პლაზმური მემბრანა; 2 - ციტოპლაზმა; 3 - ბირთვი; 4 - გრანულარული ენდოპლაზმური ბადე; 5 - გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 6 - რიბოსომა; 7 - მიტოქონდრიონი; 8 - გოლჯის აპარატი; 9 - პოლისომა; 10 - ბირთვაკი; 11 - ბირთვის გარსი; 12 - ბირთვის ფორა; 13 - ქრომატინი; 14 - ვაკუოლი; 15 - მიკრომილაკი; 16 - მიკროფილა-მენტი; 17 - უჯრედის კედელი; 18 - ქლოროპლასტი; 19 - უჯრედშორისი სივრცე.

1.7. ციტოლოგიის კვლევის მეთოდები

ციტოლოგიის მთავარი მეთოდოლოგიური მიდგომა არის უჯრედის ვიზუალური შესწავლა. ადამიანს შეუიარაღებელი თვალით შეუძლია დაინახოს ყველაზე მცირე, 100 მკმ-ის ზომის ნაწილაკი. უფრო მცირე ზომის ობიექტის დასანახად გამოიყენება მიკროსკოპი. მიკროსკოპი არის ხელსაწყო, რომელსაც ორი ძირითადი დანიშნულება აქვს. ერთი, გაადიდოს ობიექტი ადამიანის თვალით დასანახ ზომამდე. მეორე, მიღწეული უნდა იყოს კონტრასტული გამოსახულება. არსებობს ორი ძირითადი ტიპის მიკროსკოპი. ესენია: სინათლის და ელექტრონული მიკროსკოპები.

ყველაზე მარტივი სინათლის მიკროსკოპი (პირველად შექმნა ა. ლევენჰუკმა) საშუალებას იძლევა დავინახოთ 0,2-0,3 მკმ ზომის ნაწილაკი (განათების წყარო სპექტრის ხილული უბანი - 400-700 ნმ). ჩვეულებრივი სინათლის მიკროსკოპის (ნათელი ველის მეთოდი) მუშაობის ძირითადი პრინციპი მდგომარეობს შემდეგში: განათების წყაროდან გამოსული სინათლის სხივის კონა გაივლის სპეციალურ მოწყობილობას (კონდენსორს) ეცემა ობიექტს. შემდეგ ხდება სხივების შეკრება ლინზების მეშვეობით და ვღებულობთ პირველად გამოსახულებას, რომელიც შეიძლება გადიდდეს სხვადასხვა ოკულარის საშუალებით. გამოსახულების გარჩევითობა შეიძლება გაიზარდოს 0,13-0,14 მკმ-მდე, თუ განათების წყაროდ გამოვიყენებთ ულტრაიისფერ სხივს.

უჯრედის სხვადასხვა უბანი განსხვავდება სიმკვრივით და შუქტეხვის უნარით. ამავე დროს უჯრედის ზოგიერთი კომპონენტი არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან ამ თვისებების მიხედვით. აქედან გამომდინარე, როგორც ცოცხალი, ასევე ფიქსირებული უჯრედების ცალკეული კომპონენტების უკეთ შესწავლის მიზნით გამოიყენება განსაკუთრებული ტიპის მიკროსკოპები. ესენია: ***ფაზურ-კონტრასტული, ინტერფერენციული, ფლუორესცენტული (ლუმინესცენტული), პოლარიზაციული და კონფოკალური მასკანირებელი სინათლის მიკროსკოპები.***

ფაზურ-კონტრასტულ მიკროსკოპს, მარტივი სინათლის მიკროსკოპისგან განსხვავებით, აქვს სპეციალური ფირფიტა, რომელიც განაპირობებს მასში გამავალი სინათლის სხივის რხევის ფაზის ცვლილებას. უჯრედის სხვადასხვა სიმკვრივის კომპონენტზე დაცემის შემდეგ თითოეული სხივის რხევის ფაზა იცვლება და ამის საფუძველზე მიიღება ობიექტის ნათელი და მუქი კონტრასტული გამოსახულება.

ინტერფერენციული მიკროსკოპის მუშაობა ძირითადად იმავე პრინციპზეა დამყარებული, მაგრამ მათ შორის არსებობს მცირეოდენი, თუმცა მნიშვნელოვანი განსხვავებაც. ინტერფერენციულ მიკროსკოპში განათების წყაროდან გამოსული სხივების კონა ორ ნაწილად იყოფა. სხივების ერთი ნაწილი ობიექტის გვერდის გავლით ობიექტივში უერთდება სხივების პირველ ნაწილს, რომელიც გაივლის ობიექტში და მათ შორის ინტერფერენცია ხდება. სხივების ინტერფერენცია უზრუნველყოფს უჯრედის სხვადასხვა სიკვრივის კომპონენტების განსხვავებული ხარისხის კონტრასტული გამოსახულების მიღებას. ფაზურ-კონტრასტული და ინტერფერენციული სინათლის მიკროსკოპი გამოიყენება შეუღებავი და ცოცხალი უჯრედების დასაკვირვებლად.

პოლარიზაციული მიკროსკოპის საშუალებით შეიძლება გავარჩიოთ უჯრედის ნაწილები, რომელთაც გააჩნიათ სინათლის პოლარიზაციის (სხივის ორმაგი ტეხვის) უნარი. უჯრედის ასეთი კომპონენტი მუქი მხედველობის არეში ნათებადი ნაწილაკის სახით ჩანს და შეიძლება ვიმსჯელოთ ამ კომპონენტის სივრცით ორიენტაციაზე.

ფლუორესცენტული მიკროსკოპი უჯრედის შიგნით ამა თუ იმ ნივთიერების ლოკალიზაციის დასადგენად გამოიყენება. ამისათვის აუცილებელია

ფლუორესცენტული საღებავი ან ცილა და სპეციალური ფილტრები. უჯრედში აღნიშნული საღებავით ან ცილებით მონიშნულ მოლეკულებს ეცემა რა სხივი ან ელექტრონების ნაკადი, ისინი ფლუორესცირებენ.

კონფოკალური მასკანირებელი სინათლის მიკროსკოპი გამოიყენება ობიექტის სრული სამგანზომილებიანი გამოსახულების მისაღებად. ფლუოროქრომით შეღებილი ობიექტის სხვადასხვა სიღრმიდან ამ მიკროსკოპის საშუალებით თანამიმდევრული სერიული ანათლების სკანირება ხდება. მათზე ლაზერული სხივის ამაგზნებელი ზემოქმედების შედეგად მიღებული ფლუორესცენტული სიგნალები გადაიტანება კომპიუტერში და სპეციალური პროგრამების გამოყენებით ხდება სამგანზომილებიანი, სივრცითი გამოსახულების რეკონსტრუქცია.

სინათლის მიკროსკოპთან შედარებით ობიექტის გარჩევითობა მნიშვნელოვნად მაღალია ***ელექტრონულ მიკროსკოპში***. არსებობს ორი სახის ელექტრონული მიკროსკოპი: ჩვეულებრივი ანუ ***ტრანსმისიური*** ელექტრონული მიკროსკოპი და ***მასკანირებელი ელექტრონული*** მიკროსკოპი. ჩვეულებრივ ანუ ტრანსმისიურ ელექტრონულ მიკროსკოპში მაღალი გარჩევითობა ძირითადად მიიღწევა ელექტრონების ნაკადის წარმომქმნელი განათების წყაროს გამოყენებით. ელექტრონულ მიკროსკოპში შეიძლება დავინახოთ 0,1 ნმ-ის ზომის ნაწილაკი. ელექტრონების ნაკადი, რომელიც გაივლის ობიექტს, ფოკუსირდება ობიექტივში, მიიღება პირველადი გამოსახულება (ისევე როგორც სინათლის მიკროსკოპში), რომელიც საპროექციო ლინზის მეშვეობით გადაიტანება ლუმინესცენტული შრით დაფარულ ეკრანზე ან ფოტოფირფიტაზე, რომლიდანაც შეიძლება სურათის მიღება. ***მასკანირებელი*** ელექტრონული მიკროსკოპი გამოიყენება მოცულობის მქონე ობიექტის (მთლიანი უჯრედის ან ქსოვილის) ზედაპირის სკანირებისთვის. უჯრედის რელიეფური სახის სკანირების მიზნით ხდება ობიექტის ფიქსირება, გაშრობა და ზედაპირის მეტალის თხელი ფენით დაფარვა, რომელსაც ეცემა ელექტრონების ნაკადი. მეორადი ანუ არეკლილი ელექტრონები ყოველი უბნიდან იკრიბება მიმღებ ხელსაწყოში. ამგვარად მიიღება უჯრედის ზედაპირის სამგანზომილებიანი გამოსახულება.

2.უჯრედის შემადგენელი მოლეკულები

2.1. უჯრედის შემადგენელი მცირე მოლეკულები

უჯრედის შემადგენელი რთული ორგანული ნაერთების დაყოფა მცირე და დიდ მოლეკულებად ერთობ პირობითია და უფრო ტაქტიკური მოსაზრებებით კეთდება. ეს ხერხი აქაც იმიტომ არის ნახმარი, რომ ჩვენი გადმოცემა უფრო მწყობრი იყოს და მოვლენები ერთმანეთში არ აითქვიფოს. აქვე უნდა დავსძინოთ, რომ უჯრედის ქიმიური თვისებების შესახებ აქ მოტანილი ცნობები სრული ვერ იქნება, რადგანაც ცალკე დისციპლინის - ბიოქიმიის - საგანს შეადგენს და მკითხველმა უბრალოდ უნდა დაიმახსოვროს და ცნობად მიიღოს.

2.1.1. ქიმიური ბმები

ატომები და მოლეკულები ერთმანეთს ქიმიური ბმებით უერთდება. სხვადასხვა სიძლიერის ბმები ერთმანეთისაგან ძირითადად ენერგიის რაოდენობით განსხვავდება. მტკიცე კავშირში, ცხადია, უფრო მეტი ენერგიაა დაბანდებული. არსებობს შემდეგი ტიპის ბმები: კოვალენტური, იონური,

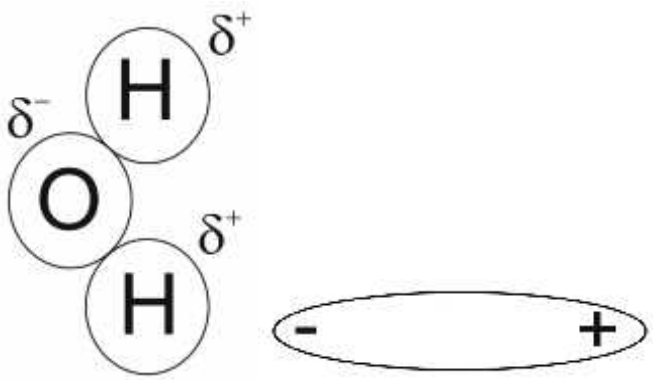
წყალბადური, ჰიდროფობული ურთიერთქმედება და ვან დერ ვალსის ძალები. უკანასკნელი ყველაზე სუსტი კავშირია.

2.1.2. წყალი

წყალი, რომელსაც ჩვენ ხშირად ასე უყურადღებოდ ვექცევით, უჯრედის მთავარი შემადგენელი კომპონენტია. ის უჯრედის 65-85% შეადგენს. წყალს მრავალი უცნაური თვისება აქვს. უპირველეს ყოვლისა, ყურადღებას იქცევს ის, რომ წყალი, მიუხედავად მისი დაბალი მოლეკულური წონისა, ტემპერატურის საკმაოდ დიდ დიაპაზონში სითხეა, მაშინ როდესაც უფრო მაღალი მოლეკულური წონის ნივთიერებები, როგორიცაა გოგირდწყალბადი, მეთანი, ამიაკი და სხვა - აირებია. სხვა გამხსნელებთან შედარებით წყალს ახასიათებს: ლღობის და დუღილის მაღალი ტემპერატურა და მაღალი ზედაპირული დაჭიმულობა. გარდა ამისა, წყალი +4 გრადუს ცელსიუსის ქვემოთ ტემპერატურის შემცირებასა და გაყინვისას, ყველა სხვა ნივთიერებისაგან განსხვავებით, ფართოვდება. როგორც ჩანს, ყველა ეს თვისება წყლის ბიოლოგიურ როლსაც განაპირობებს.

წყალს ხშირად უნივერსალურ გამხსნელადაც მიიჩნევენ. ეს ფორმულირება ზუსტი არ არის, მაგრამ წყალში მართლაც მრავალი მარილი და სხვა ნივთიერება იხსნება. წყალში უხსნადი ნივთიერებები წყალში სუსპენზიებს ანუ დისპერსიებს ქმნიან.

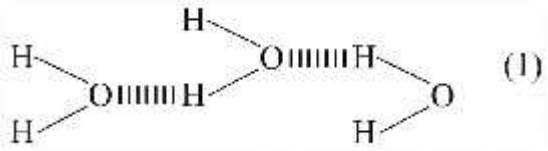
წყლის საოცარი თვისებები მისი მოლეკულის აგებულებით არის განპირობებული. წყლის მოლეკულაში წყალბადის ორი ატომი კოვალენტური ბმით უერთდება ჟანგბადის ატომს. ამასთან, წყლის მოლეკულაში წყალბადის ატომების ელექტრონული ღრუბლები ძლიერ ელექტროუარყოფითი ჟანგბადის ატომისკენ არის გადაწეული, ამიტომაც ჟანგბადის ატომი ნაწილობრივ უარყოფითად, ხოლო წყალბადის ატომები ნაწილობრივ დადებითად არის დამუხტული. წყალბადის ნაწილობრივ დადებითად დამუხტული ატომებისა და ჟანგაბადის უარყოფითი ატომის სივრცეში თავისებური განლაგების შედეგად წარმოიქმნება ორპოლუსიანი მოლეკულა ანუ წყლის დიპოლი (სურ.3).



სურათი 3. წყლის მოლეკულა

ა - ატომების განლაგება სივრცეში, ბ - დიპოლი

ასეთი აგებულების გამო წყლის მოლეკულებს შორის წარმოიქმნება კავშირები: ძლიერ ელექტროუარყოფითი ჟანგბადის ატომი მეზობელი მოლეკულის წყალბადის ატომს წყალბადური ბმით (1) უკავშირდება:

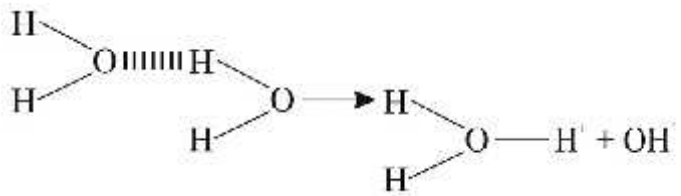


(1)

ამ ბმების წარმოქმნის გამო წყლის მოლეკულები ისე განლაგდება, რომ წარმოიქმნება სტრუქტურა. ამ სტრუქტურით არის განპირობებული წყლის, როგორც ნივთიერების, ზემოთ აღნიშნული განსაკუთრებული თვისებები.

წყლის კიდევ ერთი საგულისხმო თვისება მისი იონიზაციაა. წყალი მცირედ დისოცირდება და წარმოიქმნება წყალბადის დადებითი (H^+) და ჰიდროქსილის (OH^-) უარყოფითი იონები. წალბადის იონი ანუ პროტონი (H^+) წყალხსნარებში განცალკევებულად არ არსებობს. მათი წყლის მოლეკულასთან ასოციაციის შედეგად წარმოიქმნება ჰიდრატირებული პროტონი - ***ჰიდრონიუმი*** $(H_3O)^+$ (2):

(2):



(2)

2.1.3. მარილები, იონები და აირები

მარილები მეტად დიდ როლს ასრულებს უჯრედში. მარილები განაპირობებს ე.წ. ***ოსმოსს***, რომლის არსიც უჯრედის მემბრანის გავლით წყლის გარკვეული მიმართულებით გადანაცვლებაში მდგომარეობს. წყალი ყოველთვის იქით გადაინაცვლებს, სადაც მარილის კონცენტრაცია მეტია. დაბალმოლეკულური ნივთიერებების ოსმოსური უნარი, მაღალმოლეკულური ნივთიერებების ოსმოსურ უნარს შესამჩნევად აღემატება.

მარილები წყალში დისოცირდება და ხსნარში იონების სახით არის წარმოდგენილი. პრაქტიკულად ყველა იონს უჯრედის ცხოველქმედებისთვის უდიდესი მნიშვნელობა აქვს. მრავალი იონი მეტად მნიშვნელოვანი ბიოლოგიური ნაერთის აუცილებელი შემადგენელი კომპონენტია. ასეთებია, მაგალითად: ჰემოგლობინში შემავალი რკინა (Fe^{2+}), ვიტამინ B-12 ანუ კობალამინის შემადგენელი კობალტი (Co^{2+}), ქლოროფილის შემადგენელი მაგნიუმი (Mg^{2+}) და ზოგიერთი სხვა. გარდა ამისა, იონები უჯრედის მთავარი ფუნქციების შესრულებაში მონაწილეობს. ასეთია, მაგალითად აგზნება, მისი გატარება და სხვა.

მიუხედავად იმისა, რომ უჯრედისთვის ყველა იონი მნიშვნელოვანია, ორი მათგანი მაინც ყველაზე საყურადღებოდ შეიძლება მივიჩნიოთ. ესენია: აგზნების პროცესში მონაწილე ერთვალენტიანი იონები (Na^+ და K^+). გარდა ამისა, ეს იონები მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედის იონური ბალანსის დამყარებასა და ზოგიერთი ფერმენტის აქტიურობის რეგულირებაში. უჯრედისათვის სხვა იონებსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს. მაგალითად: კალციუმს (Ca^{2+}) და წყალბადს (H^+). კალციუმის იონი ამა თუ იმ სახით უჯრედის ყველა ფუნქციის განხორციელებაში მონაწილეობს. ის არა მარტო ერთვალენტიანი იონების (Na^+, K^+) ანტაგონისტია, არამედ უჯრედის ცხოველქმედების რეგულირების ერთ-ერთი აუცილებელი რგოლია. ის ე.წ. ***მეორად მესენჯერს*** (იხ. ქვემოთ) წარმოადგენს.

რაც შეეხება წყალბადის იონს, ის მჟავიანობას განაპირობებს. რაც უფრო მეტია წყალბადის იონების კონცენტრაცია, მით უფრო მაღალია მჟავიანობა.

ნეიტრალურ ხსნარში H^+-ის და ჰიდროქსილის იონების (OH^-) კონცენტრაციები ტოლია და 10^{-7} უდრის. წყალბადის იონების კონცენტრაციას ჩვეულებრივად გამოსახავენ სიდიდით, რომელსაც pH ეწოდება.

$$^{*}pH = -\lg[H^+]$$

ამასთან, რაც უფრო მაღალია მჟავიანობა, მით უფრო დაბალია pH-ის მნიშვნელობა და პირიქით, ხოლო ნეიტრალური არის pH=7. უჯრედებში pH-ის მცირე ცვლილებამაც ზოგჯერ შეიძლება არასასურველი დარღვევები გამოიწვიოს. ამიტომ უჯრედი „ცდილობს“ pH-ის მნიშვნელობა შეინარჩუნოს, როგორც მის შიგნით, ისე გარემოშიც. არეში pH-ის შენარჩუნება, ჩვეულებრივ ე.წ. ***ბუფერული ხსნარების*** საშუალებით ხორციელდება. ბუფერული ხსნარი ეს ფუძის და სუსტი მჟავის ან სუსტი მჟავისა და მისი მარილისგან შემდგარი წყლიანი სისტემაა, რომელიც ეწინააღმდეგება pH-ის ცვლილებას. ამგვარ ბუფერს, მაგალითად, ნახშირმჟავა და მისი რომელიმე ხსნადი მარილის ნარევი წარმოადგენს.

ბუფერული ხსნარების საშუალებით შესაძლებელია ამა თუ იმ არეში pH-ის ნებისმიერი სიდიდის მიღწევა.

დიდი მნიშვნელობა ენიჭება აგრეთვე თუთიას (Zn^{2+}). ირკვევა, რომ თუთია უფრო ფართოდაა გავრცელებული, ვიდრე აქამდე მიაჩნდათ. დადგენილია, რომ თუთია მნიშვნელოვან როლს ასრულებს უჯრედის გენეტიკური აპარატის (გენომი) აქტიურობის რეგულაციაში. ამ თვალსაზრისით საყურადღებოა აგრეთვე მაგნიუმიც (Mg^{2+}).

არსებული ტრადიციის თანახმად, ქიმიური ელემენტები მაკრო- და მიკროელემენტებად იყოფა. მაკროელემენტებს მიეკუთვნება: ნატრიუმი, კალიუმი და სხვა. სპილენძი (Cu^{2+}), თუთია (Zn^{2+}), ნიკელი (Ni^{2+}), კადმიუმი (Cd^{2+}) და კობალტი (Co^{2+}) კი მიკროელემენტების ჯგუფში შედის. მიკროელემენტები მეტად მცირე რაოდენობით გვხვდება უჯრედში, მაგრამ თავისი მნიშვნელობით მაკროელემენტებს არ ჩამოუვარდება.

აღსანიშნავია ზოგიერთი აირიც. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი. ჟანგბადი აერობული ჟანგვის (სუნთქვის) მთავარი “პერსონაჟი” და ორგანიზმისთვის აუცილებელი ნაერთების კომპონენტია. ნახშირორჟანგიც ზოგიერთ ძალიან მნიშვნელოვან რეაქციაში (მაგალითად, ფოტოსინთეზი) მონაწილეობს.

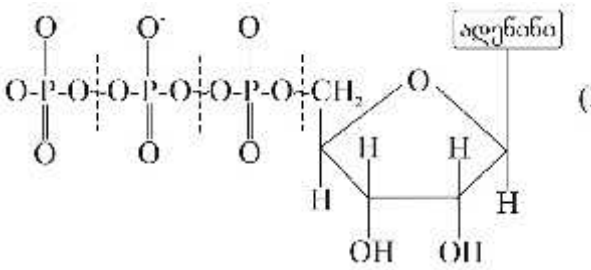
როგორც მრავალი ნაერთის შემადგენელი ელემენტი მნიშვნელოვანია აზოტიც, რომელიც სხვადასხვა უმნიშვლოვანესი ნივთიერების (მაგალითად, ცილები და ნუკლეინის მჟავები) შემადგენლობაში შედის. გარდა ჩამოთვლილისა, უჯრედისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს აზოტის ოქსიდსაც (NO). უკანასკნელი 20 წლის განმავლობაში იმდენად გაიზარდა ინტერესი ამ ნაერთის მიმართ, რომ 1992 წელს აზოტის ოქსიდს წელიწადის მოლეკულა უწოდეს. NO-ს დიდი მნიშვნელობა ნერვული იმპულსის გადაცემისათვის აქვს. NO, როგორც ნეირომედიატორი, მონაწილეობს ციკლური გუანოზინტრიფოსფატის (ც-გმფ) სინთეზში (იხ. ქვემოთ). NO, სხვა ნეირომედიატორებისაგან განსხვავებით, იონურ არხებზე ციტოპლაზმის მხრიდან ახდენს ზემოქმედებას.

მნიშვნელოვანია ნივთიერებათა კიდევ სამი ჯგუფი: ნუკლეოზიდფოსფატები, პირიდინ ნუკლეოტიდები და ვიტამინები.

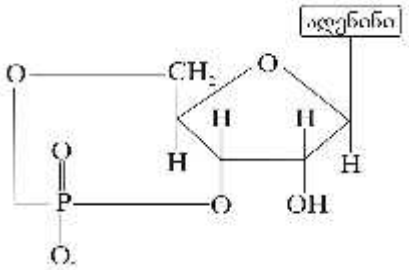
---

* pH არის წყალბადის იონების კონცენტრაციის ათობითი ლოგარითმი უარყოფითი ნიშნით

ნუკლეოზიდფოსფატებიდან ყველაზე პოპულარულია ატფ (3). ეს ნივთიერება ორ მაკროერგულ ბმას (~) შეიცავს. არა- ნაკლებ მნიშვნელოვანია ამფ, განსაკუთრებით კი მისი ციკლური ფორმა (ც-ამფ) (4).



(3)



(4)

ც-ამფ, მსგავსად კალციუმისა, ე.წ. მეორადი მესენჯერია და ემსახურება უჯრედის მემბრანიდან უჯრედის აღმასრულებელი მექანიზმებისაკენ (იხ. ქვემოთ) სიგნალების გადატანას და შესაბამისი რეაქციების ჩართვას. ც-ამფ და ც-გმფ მონაწილეობს: უჯრედების გამრავლების მოგვარებაში, მიკრომილაკების ფორმირებაში და სხვა.

აღსანიშნავია, აგრეთვე პირიდინ ნუკლეოტიდები: ნიკოტინამიდადენინდინუკლეოტიდი (ნად) და ნიკოტინამიდადენინდინუკლეოტიდფოსფატი (ნადფ). ეს ნივთიერებები ჟანგვა-აღდგენით რეაქციებში მონაწილეობენ (როგორც კოფერმენტები), ამიტომ უჯრედებში ისინი აღდგენილი ფორმითაც შეიძლება იყოს (ნადH და ნადფH). მათი მსგავსია ფლავინადენინდინუკლეოტიდი (ფად და ფადH).

აღსანიშნავია, აგრეთვე ***ვიტამინები***. ვიტამინი ან მთლიანად კოფერმენტია, ან კოფერმენტის წინამორბედი ფორმაა, ანდა კოფერმენტის ნაწილია.

ყველა ვიტამინი მეტად მნიშვნელოვანია უჯრედისთვის. ბოლო დროს განსაკუთრებით დიდი ყურადღება ექცევა A ვიტამინს და მის წარმოებულებს - რეტინოიდებს, მაგალითად, რეტინოის მჟავას. ამ ნაერთებს დიდ როლს ანიჭებენ, მაგალითად, უჯრედების დიფერენცირებაში.

2.2. უჯრედის შემადგენელი დიდი ანუ მაკრომოლეკულები

უჯრედთა უმრავლესობის მშრალი მასის 90%-ზე მეტს ე.წ. მაკრომოლეკულები შეადგენს. მათი ზომა მეტად სხვადასხვაგვარია, ხოლო მოლეკულური წონა რამდენიმე ასეულიდან რამდენიმე ასეულ მილიონამდე მერყეობს. უჯრედის შედგენილობაში შედის ოთხი ტიპის მაკრომოლეკულა. ესენია: ცილები, ლიპიდები, ნახშირწყლები და ნუკლეინის მჟავები.

2.2.1 ცილები ანუ პროტეინები

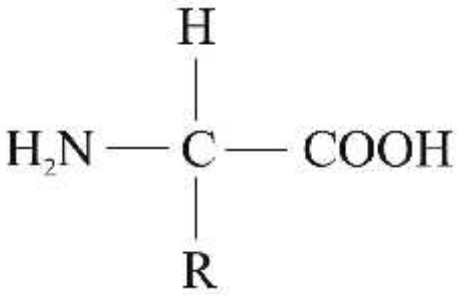
თავდაპირველად მიაჩნდათ, რომ ცილაა უჯრედისათვის ერთადერთი აუცილებელი ნივთიერება. აქედან მისი ბერძნული სახელწოდება - პროტეინი, რაც პირველს, პირველადს (ბერძნული “Proteios”-დან) ნიშნავს. თანაც იგულისხმებოდა, რომ ყველა უჯრედი ერთსა და იგივე, ან ყოველ შემთხვევაში მსგავს ცილას შეიცავს. ამჟამად ადამიანის ერთი სახის უჯრედს 10000-მდე სხვადასხვა ცილა მოეპოვება.

ყველა ცილა შეიძლება ორი წესის მიხედვით დაჯგუფდეს. პირველი წესის დაჯგუფების მიხედვით ცილები შეიძლება სტრუქტურულ და დინამიკურ ცილებად გაიყოს. სტრუქტურული ცილები ზეუჯრედული წარმონაქმნების (ქსოვილები და სხვა) სტრუქტურას განაპირობებს. ესენია; კერატინი (თმის, ჩლიქების, ეპიდერმის გარქოვანებული შრის და სხვ. ძირითადი ცილა) და კოლაგენი (ხრტილების, კანის შემაერთებელქსოვილოვანი ნაწილის ანუ დერმის,

აგრეთვე მყესებისა და სხვათა შემადგენელი ნივთიერება) და სხვა. სტრუქტურულ ცილად შეიძლება თვალის ბროლის ცილები - კრისტალინებიც - ჩაითვალოს. დინამიკური ცილებია: ყველა ფერმენტი (ნივთიერებათა ცვლის რეაქციების კატალიზატორი), ცილა-ჰორმონები, სასუნთქი პიგმენტები (ჰემოგლობინი, ჰემოციანინი და სხვა) და ზოგიერთი სხვა. ცილების მეორენაირი დაჯგუფება მათი სივრცითი თვისებების ანუ კონფორმაციის მიხედვით ხდება. არჩევენ ფიბრილარულ და გლობულარულ ცილებს. ფიბრილარულ ცილებს ბოჭკოსებრი ფორმა აქვს (მაგალითად, კუნთის ცილა მიოზინი, შემაერთებელი ქსოვილის ცილა კოლაგენი, აბრეშუმის ცილა ფიბროინი და სხვა). გლობულარული ცილების ფორმა სფეროსთან მიახლოებულია (გლობულა). გლობულარულ ცილებს მიეკუთვნება მრავალი ფერმენტი, სასუნთქი პიგმენტი და სხვა.

2.2.1.1. ამინომჟავა, პეპტიდი და პოლიპეპტიდი

მე-19 საუკუნის დასასრულს და მე-20 საუკუნის დასაწყისში გერმანელმა მეცნიერმა ემილ ფიშერმა დაადგინა, რომ ყველა ცილა შედგება შედარებით მცირე ერთეულებისაგან – ამინომჟავური ნაშთებისაგან. ცილა (პოლიმერი) შედგება შედარებით მცირე ერთეულების (მონომერი) – ამინომჟავური ნაშთებისაგან. ამინომჟავა არის ორგანული ნაერთი, რომლის შედგენილობაში შემავალი ე.წ. ასიმეტრიული ნახშირბადი (α ატომი) ოთხ სხვადასხვა ფუნქციურ ჯგუფთან არის დაკავშირებული. ამინომჟავას ზოგადი ფორმულა შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვადგინოთ:



(5)

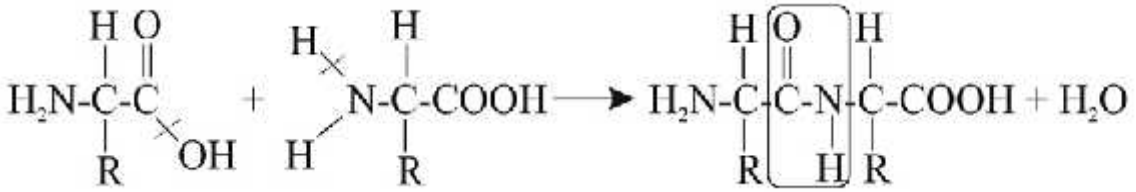
სადაც C - ნახშირბადის α ატომია, R - შესაბამისი ქიმიური ჯგუფი (ე.წ. რადიკალი) რომლითაც ამინომჟავები ერთმანეთისაგან განსხვავდება, COOH – კარბოქსილის და NH_2 – α -ამინო ჯგუფია. NH_2-ჯგუფი ფუძე თვისებებს განაპირობებს, ხოლო COOH – ჯგუფი კი - მჟავე თვისებებს. ამის გამო ამინომჟავა ***ამფოტერული*** ნაერთია. ის პირობების მიხედვით ფუძე ან მჟავურ თვისებებს ავლენს. ცილების შედგენილობაში სულ 20 სახის ამინომჟავა გვხვდება (ცხრილი 4). მათ შეიძლება ცილოვანი ამინომჟავები ვუწოდოთ. მათ გარდა არსებობს ე.წ. იშვიათი ანუ არაცილოვანი ამინომჟავები (მაგალითად, γ-ამინობუტირის მჟავა, ციტრულინი და სხვა), რომლებიც განსხვავებულ ნაერთებში გვხვდება ან აღმოცენდება როგორც სხვადასხვა რეაქციის შუალედური პროდუქტი, ხოლო ცილებში კი მეტად იშვიათად თუ შეგვხვდება (თუ კი საზოგადოდ ვიპოვეთ).

ზოგიერთი ამინომჟავა ცხოველურ უჯრედში არ სინთეზირდება და ამიტომ მათ „შეუცვლელი“ ამინომჟავები ეწოდება. „შეუცვლელი“ ამინომჟავებია: ლეიცინი, იზოლეიცინი, ვალინი, ლიზინი, მეთიონინი, ფენილალანინი, ტრიფტოფანი, თრეონინი, ჰისტიდინი, არგინინი.

ტაბულა 4. ცილების შემადგენლობაში შემავალი ამინომჟავები

სრული სახელწოდება	საერთაშორისო ნომენკლატურა
ალანინი (ალა)	**Ala**
ვალინი (ვალ)	**Val**
ლეიცინი (ლეი)	**Lei**
მეთიონინი (მეთ)	**Met**
ფენილალანინი (ფე)	**Phe**
ტრიფტოფანი (ტრი)	**Tre**
პროლინი (პრო)	**Pro**
გლიცინი (გლი)	**Gle**
სერინი (სერ)	**Ser**
თრეონინი (თრ)	**Tr**
ცისტეინი (ცის)	**Cys**
თიროზინი (ტირ)	**Tyr**
ასპარაგინი (ასპ)	**Asp**
გლუტამინი (გლუ)	**Glu**
ლიზინი (ლიზ)	**Lys**
არგინინი (არგ)	**Arg**
ჰისტიდინი (ჰის)	**His**
ასპარაგინის მჟავა (ასპ)	**Asp**
იზოლეიცინი (ილეი)	**Ilei**
გლუტამინის მჟავა (გლუ)	**Glu**

ცილის მოლეკულაში ამინომჟავები უკავშირდებიან ერთმანეთს ქიმიური კავშირით (6), რომელსაც ***პეპტიდური ბმა*** ეწოდება.



(6)

პეპტიდური ბმით დაკავშირებული ამინომჟავები პეპტიდურ ჯაჭვს ქმნიან. თუ ჯაჭვი ამინომჟავების მცირე რიცხვისაგან შედგება, მას პეპტიდს უწოდებენ (დი-, ტრი- და ა. შ. პეპტიდი). მრავალი ამინომჟავასაგან შემდგარ ჯაჭვს პოლიპეპტიდური ჯაჭვი ეწოდება. ცილა - ყოველთვის პოლიპეპტიდია.

2.2.1.2. ცილების კონფორმაცია

ჩვენი საუკუნის ორმოცდაათიან წლებში ამერიკელმა მეცნიერებმა ლ. პოლინგმა და რ. კორიმ დაადგინეს, რომ ცილა სპირალს წარმოადგენს. სპირალი შეიძლება მარჯვნივ ან მარცხნივ დახვეული იყოს. სპირალის პარამეტრები მე-4 სურათზე არის წარმოდგენილი. პოლიპეპტიდის სპირალური კონფორმაციის (კონფორმაცია სტრუქტურის სივრცეში განლაგებას ნიშნავს) სტაბილობის უზრუნველყოფისათვის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი ფაქტორია

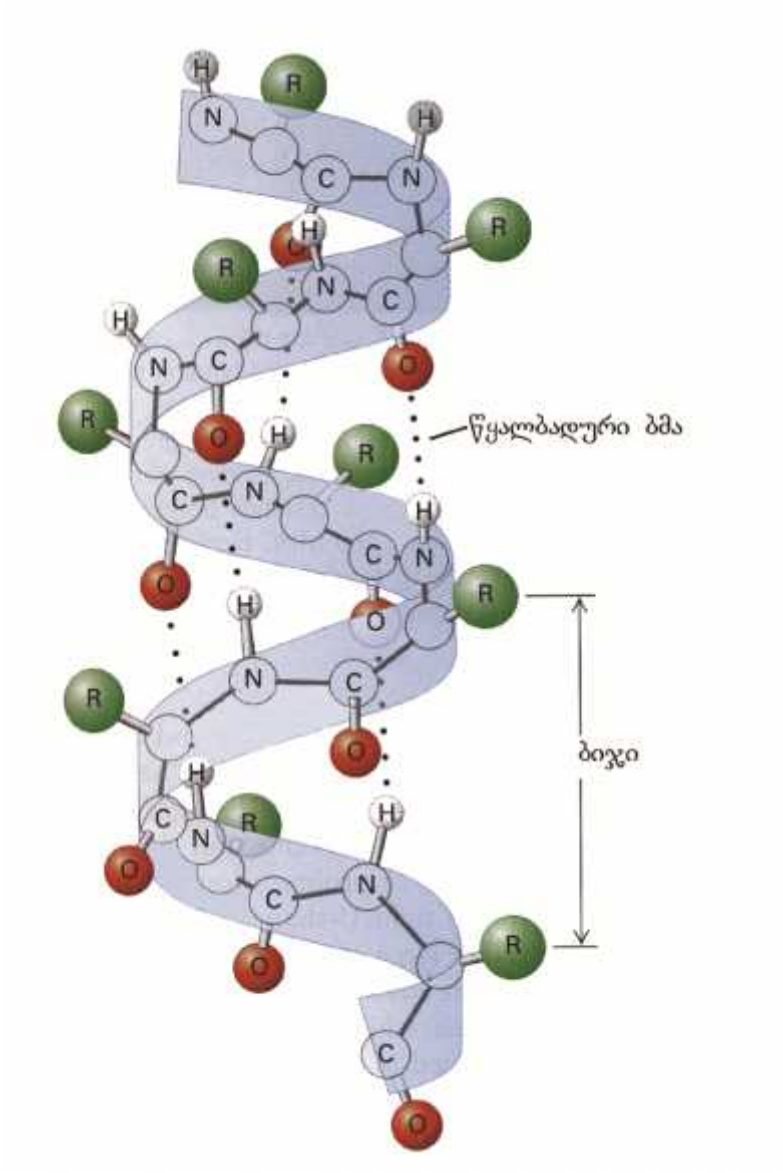
წყალბადური ბმა, რომელიც პოლიპეპტიდის სპირალის მდგომარეობაში ყოფნას განაპირობებს. წყალბადური ბმები სპირალის ღერძის პარალელურადაა განლაგებული.

სპირალის ზოგიერთი პარამეტრი დამატებით განმარტებას მოითხოვს. ასეთია მაგალითად, ბიჯის ცნება. სპირალის სხვადასხვა ხვიის ორ შესაბამის წერტილს შორის მანძილს სპირალის ბიჯი ეწოდება (სურ. 4). არსებობს სხვადასხვა სახის სპირალი. ყველაზე გავრცელებული ე.წ. ალფა (α) სპირალია. მას ხშირად ლ. პოლინგისა და რ. კორის სპირალსაც უწოდებენ. ალფა სპირალის ერთი ხვია 3,6 ამინომჟავას შეიცავს. სპირალის ბიჯი 5,4 Å (0,54 ნმ) უდრის. არსებობს აგრეთვე π (პი) სპირალი, რომლის თითოეული ხვია სამ ამინომჟავას იტევს, ბიჯი კი 3,5 Å უდრის.

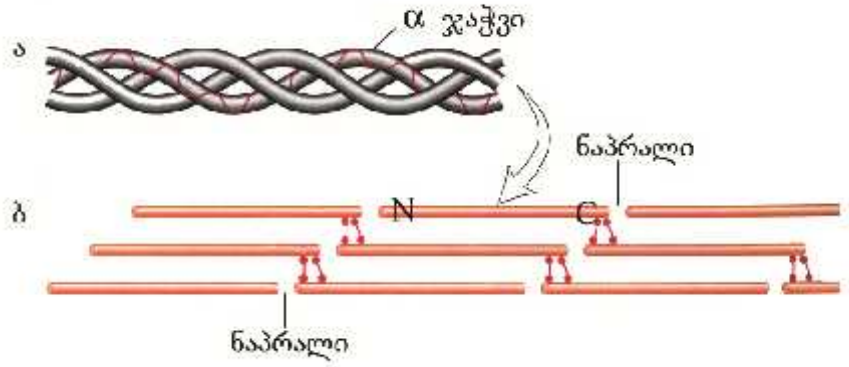
აღსანიშნავია ცილა კოლაგენის სპირალი, რომელიც უნიკალურია. კოლაგენი ცოცხალ ორგანიზმში ფართოდ გავრცელებული ცილაა. იგი გვხვდება ზოგიერთი ქსოვილის (ხრტილოვანი, ძვლოვანი და მისთ.) და ორგანოს (ღვიძლი, არტერია და მისთ.) შემადგენლობაში. კოლაგენის სინთეზი იწყება ენდოპლაზმურ ბადეზე. თავდაპირველად სინთეზირდება პრო-α-ჯაჭვი. სამი ასეთი პრო-α-ჯაჭვის ურთიერთჩახვევის შედეგად წარმოიქმნება სამმაგი ანუ ზესპირალი, რომელსაც გააჩნია კიდურა პეპტიდები. ასეთი ზესპირალი თავისი პეპტიდებით სეკრეტორული ბუშტუკების მეშვეობით უჯრედის გარეთ გამოიტანება. უჯრედგარე სივრცეში ზესპირალს წყდება კიდურა პეპტიდები და წარმოიქმნება კოლაგენის მოლეკულა, რომელსაც ტროპოკოლაგენსაც უწოდებენ (სურ. 5. ა). ტროპოკოლაგენის მოლეკულაში არჩევენ „თავის“ და „კუდის“ ნაწილებს.

ტროპოკოლაგენის მოლეკულებისგან თავდაპირველად წარმოიქმნება მიკროფიბრილა, კერძოდ, კოლაგენის მიკროფიბრილის აწყობის დროს ტროპოკოლაგენის მოლეკულები პარალელური ჯაჭვების სახით განლაგდება. ჯაჭვში ტროპოკოლაგენის ერთი მოლეკულის „თავის“ და მეორე მოლეკულის „კუდის“ ნაწილებს შორის რჩება მანძილი (ნაპრალი 35 ნმ) (სურ. 5). ერთი ჯაჭვის ტროპოკოლაგენის ყოველი მოლეკულა წანაცვლებულია მეორე ჯაჭვის პარალელური მოლეკულის მიმართ (მოლეკულის სიგრძის მეოთხედით), ამიტომ კოლაგენის მიკროფიბრილა განივზოლიან დახაზულობას იძენს (სურ.5. ბ).

ტროპოკოლაგენის მოლეკულური მასა 300000 კდ-ს უდრის. ყოველი მისი შემადგენელი სპირალი 1000-მდე ამინომჟავას შეიცავს. კოლაგენის თავისებურ სტრუქტურას მისი ამინომჟავური შედგენილობა განაპირობებს. კოლაგენის 20%-ს პროლინი და უჩვეულო (არასტანდარტული) ამინომჟავა - 4-ჰიდროქსიპროლინი შეადგენს, ხოლო დანარჩენი კი უმთავრესად გლიცინი (35%) და ალანინია (11%). სადღეისოდ, კოლაგენის სპირალი მართლაც და უნიკალურია, რადგანაც არცერთ სხვა ცილაში არ გვხვდება.



სურათი 4. ცილის მეორეული სტრუქტურა - ~ სპირალი



სურათი 5. კოლაგენის მოლეკულის სტრუქტურა
ა - კოლაგენი, ტროპოკოლაგენი (სამმაგი სპირალი)
ბ - კოლაგენის მიკროფიბრილა

არსებობს აგრეთვე ე.წ. ბეტა (β) კონფორმაცია. ბეტა კონფორმაციის მქონე მოლეკულა თითქმის სრულიად გამართულია, ქმნის ზიგზაგებს და სპირალი,

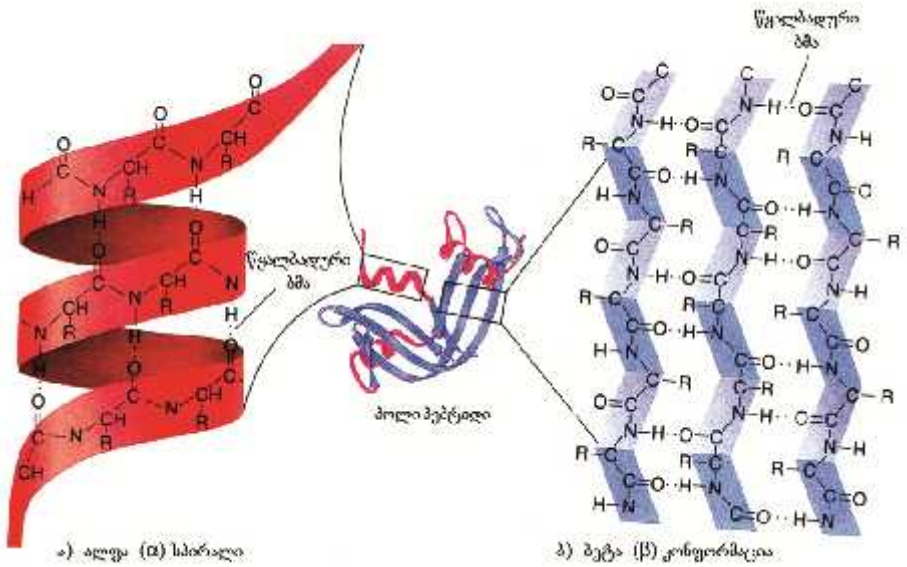
ჩვეულებრივი გაგებით, არც არის. ბეტა (β) კონფორმაციაც წყალბადური ბმებითაა სტაბილიზირებული, მაგრამ ამ შემთხვევაში წყალბადური ბმები სულ სხვანაირადაა განლაგებული, ვიდრე ალფა სპირალში. ბეტა კონფორმაცია პარალელურად განლაგებული პეპტიდური ჭიმების სისტემას წარმოადგენს, ეს ჭიმები განივადაა ერთმანეთთან დამაგრებული წყალბადური ბმებით (სურ. 6 ბ). ამგვარ სტრუქტურას აბრეშუმის ბოჭკოებში ვხვდებით.

2.2.1.3. ცილის სტრუქტურული ორგანიზაციის დონეები

ცილებს რთული სტრუქტურა აქვს, რომელიც პირობითად შეიძლება ერთგვარ საფეხურებად დაიყოს. ხშირად ამ საფეხურებს ცილის სტრუქტურულ დონეებს უწოდებენ.

ცილის პირველადი (ანუ ძირითადი) სტრუქტურა ანუ პოლიპეპტიდური ჯაჭვი სივრცითი არ არის, თუმცა ამავე დროს ის ყველა დანარჩენი სტრუქტურული დონეების საფუძველს წარმოადგენს. პირველადი სტრუქტურა ამინომჟავების შემადგენლობითა და თანამიმდევრობით განისაზღვრება. პოლიპეპტიდურ ჯაჭვში ამინომჟავების თანამიმდევრობა შემთხვევითი არ არის (გენეტიკურად არის დეტერმინირებული). პოლიპეპტიდის თვისებები პირველად სტრუქტურაზე დიდადაა დამოკიდებული. ზოგჯერ ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვი შეკავშირებულია ე.წ. დისულფიდური (S-S) ბმით. ამგვარ შემთხვევაში ცილა ორი განსხვავებული ან ერთნაირი პოლიპეპტიდური ჯაჭვებისაგან (სუბერთეულებისაგან) შედგება. ამგვარია, მაგალითად, ცილა -ჰორმონი ინსულინი.

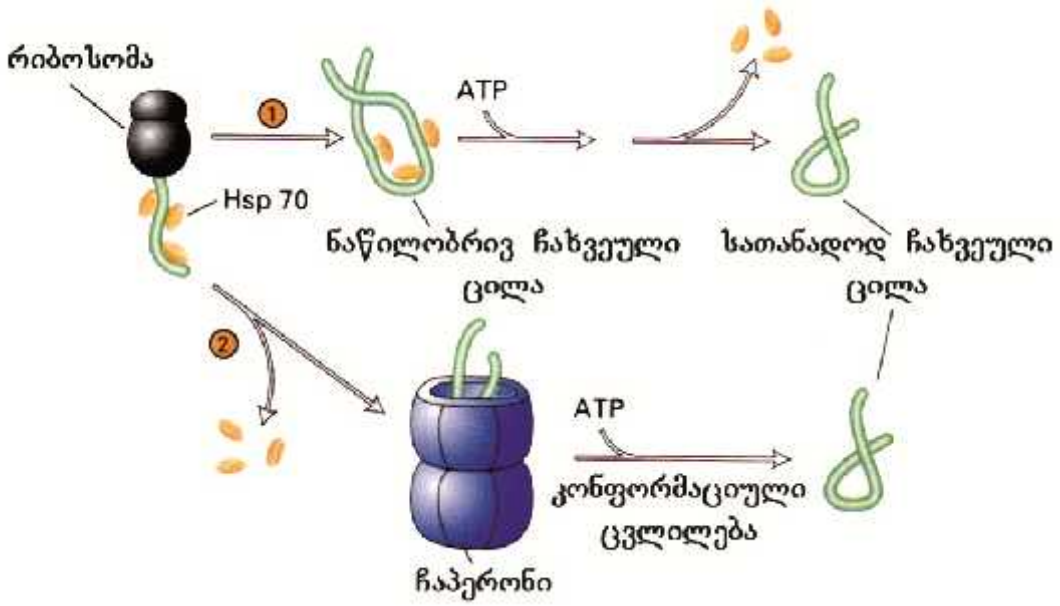
ცილის ***მეორადი*** ანუ ***მეორეული*** სტრუქტურა ჯაჭვის სივრცითი ანუ კონფორმაციული დონეა. ცილებში ის წარმოდგენილია სხვადასხვა ტიპის სპირალებით (ჩახვევის მიხედვით) და სპირალიზაციის სხვადასხვა ხარისხით. არჩევენ α სპირალს და β კონფორმაციას (სურ. 6). ხშირად მეორად სტრუქტურას ძირითად ანუ კრუციალურ (ცრუციალ - გადამწყვეტი) სტრუქტურად თვლიან. ამას თავისი საფუძველი აქვს. მართლაც, სპირალიზაციის ხარისხზე და სპირალის პარამეტრებზე მოლეკულის ფუნქციური აქტიურობაა დამოკიდებული. ცილის მოლეკულის სპირალიზაცია მისი დახვევით არის განპირობებული. თავის მხრივ ცილების დახვევა სპირალიზაციის შესაბამისია და დიდწილად მოცემული მოლეკულის ფუნქციას და ფუნქციურ აქტიურობას განსაზღვრავს.



სურათი 6. ცილის მეორეული სტრუქტურა

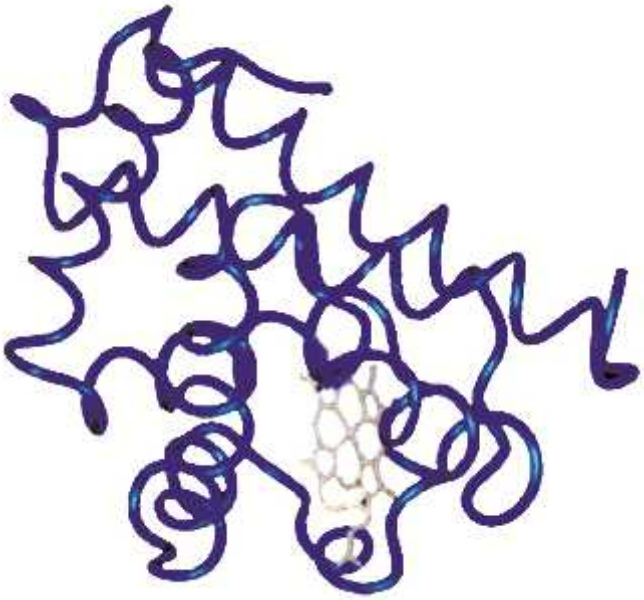
ახლადსინთეზირებული ან/და დენატურირებული ცილების დახვევას ცილების განსაკუთრებული ჯგუფი ე.წ. ***მოლეკულური ჩაპერონები*** უზრუნველყოფს. ცნობილია ე.წ. მოლეკულური ჩაპერონების ორი კლასი. პირველი მათგანი სითბური შოკის ცილები (HSP - Heat Shock Proteins) და მათი რეგულატორებია, ხოლო მეორე კი ცილინდრული ჩაპერონინები. ჩაპერონები (მაგ. HSP70), როგორც ჩანს, ცილების დახვევის ტიპსა და სისრულის (სპირალიზაციის) ხარისხს უზრუნველყოფს. ალბათ, სწორედ ამით აიხსნება ჩაპერონების უნივერსალობა და მათი ორგანიზმებში და უჯრედის სხვადასხვა უბნებში საყოველთაო გავრცელება - ჩაპერონები როგორც პრო-, ისე ეუკარიოტებში გვხვდება. ***ჩაპერონინები*** ცილების ჩახვევას თავისი საკუთარი ცილინდრული სტრუქტურის შიგნით ახდენს (სურ. 7). მოლეკულურ ჩაპერონებს ატფ-აზური აქტიურობა ახასიათებს, რაც იმას მოწმობს, რომ ცილოვანი მოლეკულების ამა თუ იმ წესით დახვევა ჩაპერონების მონაწილეობით ენერგიის ხარჯვასთან არის დაკავშირებული.

ბოლო დროს აღმოაჩინეს სტრუქტურა, რომელსაც ტორნსი (turn - შემოტრიალება, შემობრუნება) ეწოდა. ტორნსი არის წყალბადური ბმებით დაკავშირებული 4 ამინომჟავის ნაშთისაგან შემდგარი U-ს მსგავსი სეგმენტები. ტორნსები ჩვეულებრივად გვხვდება იმ ცილების ზედაპირებზე სადაც სტრუქტურის მკვეთრ მოღუნვას აქვს ადგილი. ტორნსების გარეშე ცილის მოლეკულა ფაშარია, დიდი და შესაბამისად დიდ სივრცესაც იკავებს.



სურათი 7. ჩაპერონის მოქმედების მექანიზმი

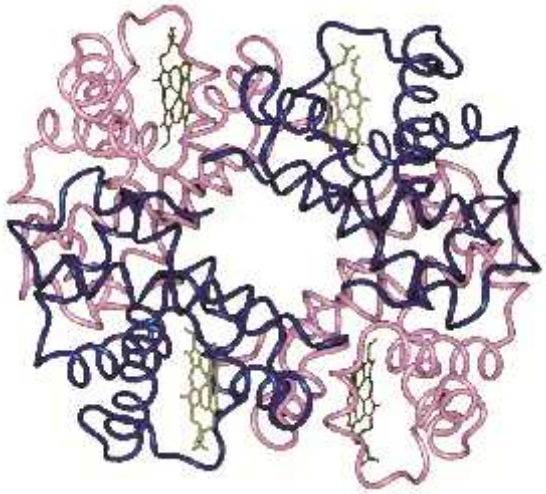
მეორადი სტრუქტურა აუცილებელია ***მესამეული*** სტრუქტურის წარმოქმნისათვის (სურ. 8). ცილების მესამეული სტრუქტურის წარმოქმნასა და სტაბილიზაციაში შემდეგი ბმები მონაწილეობს:



სურათი 8. ცილის მესამეული სტრუქტურის სქემატური გამოსახულება

1. წყალბადური ბმები, რომლებიც აკავშირებს ერთმანეთთან მარყუჟებში განლაგებულ R-ჯგუფებს (იხ. ზემოთ); 2. ელექტროსტატიკური მიზიდულობა (იონური ბმები) მეზობელ მარყუჟებში განლაგებულ საწინააღმდეგოდ დამუხტულ R-ჯგუფებს შორის; 3. ჰიდროფობული ურთიერთქმედება; 4. დისულფიდური ანუ S-S ბმები (ეს არის კოვალენტური ბმები) და რადგან ყველა დანარჩენ ბმებზე მტკიცეა, ბუნებრივია, რომ მესამეული სტრუქტურის სტაბილურობას დიდწილად სწორედ S-S ბმები განაპირობებს.

ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ ორი სხვადასხვა ამინომჟავური ჯაჭვი შეიძლება კოვალენტური ბმით შეკავშირდეს და ახალი დონე წარმოიქმნას. ცილებს, რომლებიც ორ ან მეტ სხვადასხვა ან ერთნაირ ამინომჟავურ ჯაჭვს შეიცავს, ოლიგომერული ცილები ეწოდება, ხოლო სტრუქტურას, რომელსაც ეს პოლიპეპტიდური ჯაჭვები ქმნის, ცილის მეოთხეული სტრუქტურა დაარქვეს. ცალკეული ჯაჭვები ცილის სუბერთეულებია (სურ. 9).



სურათი 9. ცილის მეოთხეული სტრუქტურის სქემატური გამოსახულება

ასე მაგალითად, ადამიანის ჰემოგლობინი ოთხი - 2α და 2β - სუბერთეულისაგან შედგება, იმუნოგლობულინი G ოთხ: 2 მძიმე (H) და 2 მსუბუქ (L) - სუბერთეულს შეიცავს. ზოგიერთი ფერმენტი 7-12 სუბერთეულისაგან შედგება, ხოლო ცილა აპოფერინი (რკინის შემცველი ცილაა) 24 იდენტურ (ერთნაირ) სუბერთეულს შეიცავს. ზოგიერთ შემთხვევაში პოლიპეპტიდური ჯაჭვი რამდენიმე ფუნქციურად განსხვავებული უბნის ანუ დომენისაგან შედგება.

2.2.1.4. შეკავშირებული ანუ კონიუგირებული ცილები

კონიუგირებული ცილები ეწოდება პოლიპეპტიდებს, რომლებთანაც დაკავშირებულია არაცილოვანი მოლეკულა. კონიუგირებული ცილები 3 ძირითად ჯგუფად იყოფა. ესენია: 1. ქრომოპროტეინები; 2. გლიკოპროტეინები; 3. ლიპოპროტეინები.

1. ქრომოპროტეინები. ამ ცილების გამაერთიანებელი ნიშანია შეფერილობა. მათ შორის მეტად მნიშვნელოვანია ჰემოგლობინი, მიოგლობინი და ციტოქრომი, რომლებიც შეიცავს პროსთეტიკურ ჯგუფს - ჰემს. ჰემის პოლიპეპტიდურ ნაწილთან შეკავშირება კოვალენტური და არაკოვალენტური ბმების კომბინაციის საშუალებით ხდება. ჰემი ორვალენტიან რკინას შეიცავს.

2. გლიკოპროტეინები. შეიცავს ნახშირწყლებს. ნახშირწყლები პოლიპეპტიდს (ცილას) კოვალენტური ბმებით უერთდება. ერთ პოლიპეპტიდურ ჯაჭვზე შეიძლება ერთი ან მრავალი ნახშირწყლის მიერთების ადგილი, ე.წ. საიტი, იყოს. ყოველ საიტს ნახშირწყლის ერთი დაუტოტველი ან დატოტვილი მოლეკულა უერთდება. ნახშირწყლების ამგვარი ჯაჭვები შეიძლება მოკლე ან გრძელი იყოს. ნახშირწყლები გლიკოპროტეინის მოლეკულის 1-85% შეადგენს. გლიკოპროტეინებს მრავალი მეტად მნიშვნელოვანი ცილა ეკუთვნის. სისხლის პლაზმის მრავალი ცილა, ზოგიერთი ფერმენტი და ჰორმონი გლიკოპროტეინებია. მეტად მნიშვნელოვან როლს ასრულებს პლაზმური მემბრანის გლიკოპროტეინები. ეს ცილები იმუნოლოგიურ პროცესებში იღებს მონაწილეობას. მემბრანის რეცეპტორებიც ხშირად გლიკოპროტეინებს შეიცავს.

3. ლიპოპროტეინები. ეს ნაერთები ლიპიდებს შეიცავს. ლიპოპროტეინები განსაკუთრებით ბევრია სისხლის პლაზმასა და მემბრანებში. ლიპიდების შემცველობა ლიპოპროტეინებში მეტად მაღალია და 40-90%-ს აღწევს. ამიტომ ლიპოპროტეინები ხშირად წყალზე ნაკლები სიმკვრივისაა. ლიპიდებისა და ცილების შეკავშირებაში ყველა სახის ბმა მონაწილეობს.

2.2.1.5. ნუკლეოპროტეინები

ნაერთთა ეს ჯგუფი სიტყვის მკაცრი მნიშვნელობით კონიუგირებულ ცილებად ვერ ჩაითვლება, რადგანაც ნუკლეოპროტეინის ნუკლეინის მჟავა ფუნქციურად ყოველთვის აშკარად ავტონომიურია და მისი ცილებთან შეკავშირება მისი ფუნქციის რეგულირებას ემსახურება. ნუკლეოპროტეინების მოცემულ განაკვეთში განხილვა უფრო კომპოზიციურად არის გამართლებული, ვიდრე არსებითად.

იმის მიხედვით, თუ რომელ ნუკლეინის მჟავასთან არის კავშირში ცილა, მას ან დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინს (დნპ) ან რიბონუკლეოპროტეინს (რნპ) უწოდებენ. დნპ და რნპ უჯრედის ბირთვსა და ციტოპლაზმაში სხვადასხვა სტრუქტურებს ქმნის.

დნმ-თან კომპლექსს ქმნის ცილების ორი ჯგუფი: ფუძე და მჟავე ცილები (ფუძე და მჟავე თვისებების მქონე ამინომჟავებით მდიდარი პოლიმერები შესაბამისად). ფუძე ცილები უჯრედში ჰისტონებითაა წარმოდგენილი. ჰისტონები

ქრომატინის (იხ. თავი 5) სტრუქტურის წარმოქმნაში მონაწილეობს. ჰისტონები ფუძე თვისებების მქონე ამინომჟავებით ლიზინით და არგინინით არის მდიდარი. ჰისტონები სულ ხუთია: H1, H2a, H2b, H3, H4.

ჰისტონები ევოლუციურად მეტად მდგრადია და ძალიან დაშორებულ სახეობებშიც კი თითქმის იდენტურია. შედარებით ცვალებადი H1 ჰისტონია. ზოგჯერ (მაგალითად, ფრინველებში) H1 ჰისტონს H5 ჰისტონი ცვლის, ხოლო უხერხემლოებსა და თევზების სპერმატოზოიდებში ფუძე ცილები არგინინით მდიდარი პროტამინებითაა წარმოდგენილი.

უფრო მრავალფეროვანია მჟავე ანუ არაჰისტონური ცილები. ზოგიერთი მჟავე ცილა, უკავშირდება დნმ-ს სხვადასხვა უბანს (საიტს) და ამგვარად, რნმ-ს სინთეზის რეგულაციაში მონაწილეობს.

2.2.2. ნახშირწყლები

ნახშირწყლები არის რთული ორგანული ნაერთები. მათი ზოგადი ფორმულაა $(CH_2O)n$. ნახშირწყლებში განარჩევენ მონო-, ოლიგო- და პოლისაქარიდებს. მონოსაქარიდების ტიპიური წარმომადგენლებია 5 ან 6 ნახშირბადიანი შაქრები (რიბოზა, დეზოქსირიბოზა, გლუკოზა, ფრუქტოზა და ა.შ.) მონოსაქარიდების ნაშთები უკავშირდება ერთმანეთს გლიკოზიდური ბმით და მიიღება გრძელი ჯაჭვი. 2 – 9 მონოსაქარიდის ნაშთისაგან შემდგარ ჯაჭვს ოლიგოსაქარიდი ეწოდება. პოლისაქარიდი არის მოლეკულა, რომელიც შეიცავს ცხრაზე მეტ მონოსაქარიდის ნაშთს. პოლისაქარიდები იყოფა ორ ძირითად ჯგუფად: სტრუქტურულ და საკვებ პოლისაქარიდებად.

სტრუქტურული პოლისაქარიდები უჯრედგარეთა და უჯრედშიგნითა საყრდენი სტრუქტურის წარმოქმნაში მონაწილეობს. სტრუქტურული პოლისაქარიდებია: ცელულოზა, მანანი (საფუარების კედელი), ქიტინი (უხერხემლოების გარეგანი ჩონჩხი, ზოგიერთი სოკოს უჯრედის გარსი), ჰიალურონის მჟავა, კერატინსულფატი და ქონდროიტინსულფატი (შემაერთებელი ქსოვილი, ხრტილი) და სხვა.

საკვები პოლისაქარიდები ორგანიზმებისათვის მონოსაქარიდების რეზერვს წარმოადგენს. ესენია: სახამებელი (მცენარეული უჯრედები და ბაქტერიები), გლიკოგენი (ცხოველური და სოკოს უჯრედები), პარამილუმი (ზოგიერთი პროტოზოა) და ინულინი (ზოგიერთი მცენარის ბოლქვები).

პოლისაქარიდები შეიძლება კიდევ ორ ჯგუფად ჰომო- და ჰეტეროსაქარიდებად გავყოთ. ჰომოსაქარიდები მხოლოდ ერთგვარ მონომერს შეიცავს. ესენია, მაგალითად, ცელულოზა, სახამებელი, გლიკოგენი, პარამილუმი და ინულინი. უკანასკნელის მონომერი ფრუქტოზაა, ხოლო დანარჩენებისა კი გლუკოზა. ჰეტეროსაქარიდებია მაგალითად, ჰიალურონის მჟავა, კერატინსულფატი და ქონდროიტინსულფატი. ჰიალურონის მჟავა შემაერთებელი ქსოვილის (მაგ. ხრტილი) შენებაში მონაწილეობს. გარდა ამისა, ჰიალურონის მჟავა თვალის მინისებრ სხეულსა და სახსრების სინოვიალურ სითხეშიც გვხვდება. აღსანიშნავია, რომ ჰიალურონის მჟავა მონაწილეობს თავისებური „დუღაბების“ შექმნაში. ამგვარი „დუღაბი“, მაგალითად, კვერცხის გარემომცველ ფოლიკულურ უჯრედებს აკავშირებს, რის გამოც კვერცხში შესაღწევად სპერმატოზოიდს სპეციალური ფერმენტის - ***ჰიალურონიდაზას*** გამოყოფა უხდება. ხრტილის შემადგენლობაში შედის სხვა პოლისაქარიდებიც: კერატინსულფატი და ქონდროიტინსულფატი.

ჩვეულებრივად ცალკე გამოყოფენ ჰეტეროპოლისაქარიდებს, რომლებსაც გლიკოზამინოგლიკანები ეწოდება. ბოლო დრომდე მათ მუკოპოლისაქარიდებს უწოდებდნენ. ***გლიკოზამინოგლიკანების*** მონომერები ჩვეულებრივად დისაქარიდებია. მათი ძირითადი ნაწილი ზემოთ იყო აღწერილი. ჩვეულებრივად

გლიკოზამინოგლიკანები ცილებს (პოლიპეპტიდებს) უერთდება და ***პროტეოგლიკანებს*** წარმოქმნის. პროტეოგლიკანები შედის ხრტილის, უჯრედშორისი ნივთიერებების და სხვა სტრუქტურების შემადგენლობაში. გლიკოზამინოგლიკანებიდან მეტად მნიშვნელოვანია ***ჰეპარინი***, რომელიც არტერიების ენდოთელიუმის მიერ სინთეზირდება. ჰეპარინი მონაწილეობს სისხლის შედედების კონტროლში (სისხლის შედედების ძლიერი ინჰიბიტორია).

გარდა პროტეოგლიკანებისა, პოლისაქარიდები შედის ***გლიკოპროტეინებისა*** და ***გლიკოლიპიდების*** შემადგენლობაში. გლიკოპროტეინები პროტეოგლიკანებისაგან ცილის უფრო დიდი შემცველობით განსხვავდება. გლიკოპროტეინები და გლიკოლიპიდები უჯრედის მემბრანების ერთ-ერთ ძირითად შემადგენელ ნაწილს წარმოადგენს.

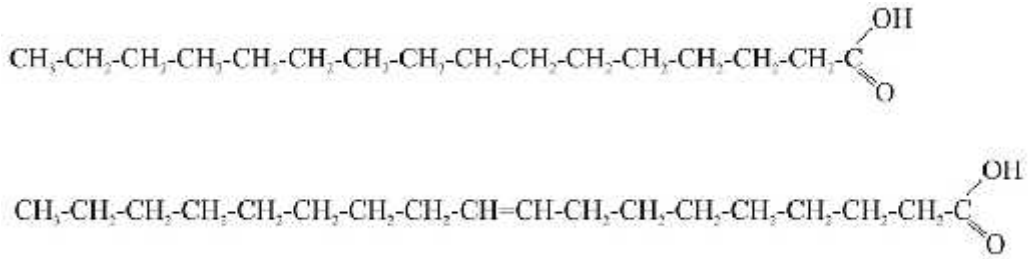
2.2.3. ლიპიდები

ლიპიდები ქიმიურად ჰეტეროგენულ ნაერთთა ჯგუფია. არსებითად მათ მხოლოდ ერთი თვისება აერთიანებს - ისინი წყალში არ (ან მეტად ცუდად) იხსნება, ხოლო კარგად ხსნადია ორგანულ, არაპოლარულ გამხსნელებში, როგორიცაა: აცეტონი, ბენზოლი, ქლოროფორმი და ეთერი. უჯრედებში ლიპიდები სამ მნიშვნელოვან როლს ასრულებს:

1. ლიპიდები უჯრედების მნიშვნელოვანი სტრუქტურების, განსაკუთრებით კი მემბრანების, შემადგენელი ნაერთებია;
2. ისინი უჯრედებისთვის ქიმიური ენერგიის მარაგს წარმოადგენს;
3. ზოგი მათგანი უმნიშვნელოვანესი ჰორმონია.

ლიპიდებს განეკუთვნება სხვადასხვა კლასის ნაერთები. მათ შორის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია: ცხიმოვანი მჟავები, ნეიტრალური ცხიმები, ფოსფოლიპიდები, გლიკოლიპიდები, ტერპენები და სტეროიდები. სტეროიდებიდან მრავალი სწორედ - ჰორმონია. ყველაზე მეტი ლიპიდი მიტოქონდრიონებში და ე.წ. მიკროსომულ ფრაქციებში გვხვდება (მიკროსომული ფრაქცია ენდოპლაზმური ბადის ფრაგმენტებს, რიბოსომებს და სხვა წვრილ ნაწილაკებს შეიცავს).

ცხიმოვანი მჟავა არის ორგანული ნაერთი, რომელიც შედგება 16-18 ნახშირბადის ატომისგან შემდგარი ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვისა და მასთან დაკავშირებული კარბოქსილის ჯგუფისგან. ცხიმოვანი მჟავები შეიძლება იყოს ნაჯერი (ჯაჭვში ნახშირბადის ატომებს შორის მხოლოდ ერთმაგი კავშირებით) და უჯერი (ჯაჭვში ერთი ან მეტი ორმაგი კავშირით) (7).



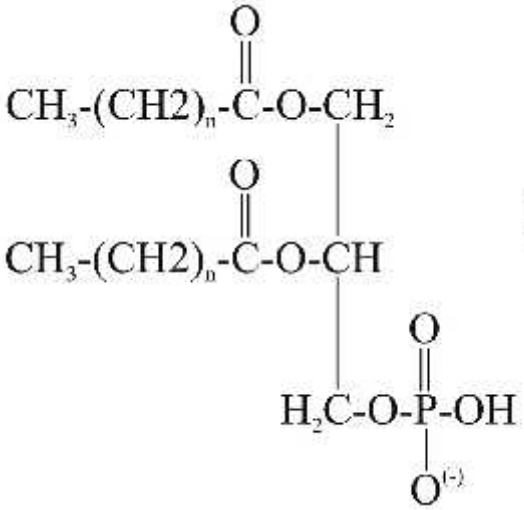
(7)

აღსანიშნავია ცხიმოვანი მჟავების ორმაგი ბუნება, რაც განპირობებულია მოლეკულაში ჰიდროფობული (წყლის მოძულე) „კუდისა“ და ჰიდროფილური (წყლის მოყვარული) „თავის“ არსებობით. ცხიმოვანი მჟავების და სამატომიანი სპირტის ნაერთს ცხიმი ეწოდება. გახურებისა და ფუძით დამუშავებისას ხდება ცხიმების ჰიდროლიზი ცხიმოვანი მჟავებისა და გლიცერინის წარმოქმნით. ამ პროცესს გასაპვნა ეწოდება. აქედან გამომდინარე, ლიპიდების ორ ჯგუფს გამოყოფენ, ესენია: საპვნადი და არასაპვნადი ლიპიდები.

2.2.3.1. საპვნადი ლიპიდები

საპვნადი ლიპიდები შემდეგია: ***ფოსფოლიპიდები, პლაზმალოგენები, სფინგოლიპიდები და გლიკოლიპიდები.***

ფოსფოლიპიდების: მთავარი წარმომადგენლებია ფოსფოგლიცერინები ანუ გლიცეროფოსფატები. ყველა ეს ნაერთი ფოსფატიდის მჟავას წარმოებულია (8).



(8)

ფოსფოლიპიდები მათი პოლარობის გამო, წყალთან ურთიერთქმედებისას მონოშრეებს, ბიშრეებს და მიცელებს ქმნის. ლიპიდებით წარმოქმნილი ბიშრე უჯრედის მემბრანის ძირითადი ნაწილია.

პლაზმალოგენები - განსაკუთრებით ბევრია ნერვული და კუნთოვანი უჯრედების მემბრანებში. ასევე დამახასიათებელია ავთვისებიანი სიმსივნეების უჯრედებისათვის. პლაზმალოგენები ფოსფოლიპიდების მსგავსია. განსხვავდებიან მხოლოდ იმით, რომ ერთი ცხიმოვანი მჟავა უჯერი ეთერით არის შენაცვლებული.

სფინგოლიპიდები - სფინგოზინის წარმოებულია. სფინგომიელინით განსაკუთრებით მდიდარია მიელინი. თუმცა ამით სფინგომიელინის მნიშვნელობა არ ამოიწურება. ის უჯრედების ერთ-ერთი უმნიშვლოვანესი სტრუქტურული ლიპიდია.

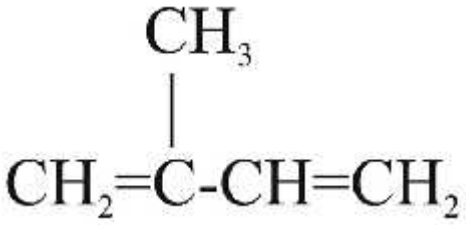
გლიკოლიპიდები - უჯრედის მემბრანის გარეთა ზედაპირი დაფარულია ნახშირწყლების მოკლე ჯაჭვებით. ეს ჯაჭვები ან გლიკოპროტეინების (იხ. ზევით) ნაწილებია, ან მემბრანის ზედაპირთან შეკავშირების შედეგად წარმოქმნილი გლიკოლიპიდებია. გლიკოლიპიდები მეტად დიდი მნიშვნელობის მოლეკულებია. ისინი არსებით მონაწილეობას ღებულობენ იმუნიტეტში, სისხლის ჯგუფის განსაზღვრაში და უჯრედების ურთიერთშეცნობაში.

უმარტივესი გლიკოლიპიდებია - ***ცერებროზიდები***. ცერებროზიდები განსაკუთრებით ბევრია ტვინის ქსოვილში (რაზეც მათი სახელწოდებაც მიგვანიშნებს). მიელინის მშრალი წონის 20% ცერებროზიდებია. მცირე რაოდენობით მათ თირკმელში, ღვიძლში და ელენთაშიც პოულობენ. ნერვულ ქსოვილთან ასვეა დაკავშირებულ განგლიოზიდები, რომლებშიაც გარდა გლუკოზისა და გალაქტოზისა (ცერებროზიდები), ნეიროამინის მჟავაც შედის. განგლიოზიდი G_{m2} შეიძლება ტვინის უჯრედების ლიზოსომებში დაგროვდეს. ეს ხდება ტაი-საქსის დაავადებისას, როდესაც უჯრედები ვერ გამოიმუშავებენ G_{m2}-ის დამშლელ ფერმენტს. დაავადებულ პირებს აღენიშნებათ დამბლა, სიბრმავე და სხვა დარღვევები, ფერხდება განვითარება.

2.2.3.1. არასაპვნადი ლიპიდები

ამგვარი ლიპიდები არ შეიცავს ცხიმოვან მჟავებს. მათ ზოგჯერ მარტივ ლიპიდებს უწოდებენ. ესენი (ჰორმონები, ვიტამინები და სხვა) უმთავრესად ფუნქციური (და არა სტრუქტურული) დანიშნულებისა. მათ ყოფენ ორ ჯგუფად: ***ტერპენები*** და ***სტეროიდები***.

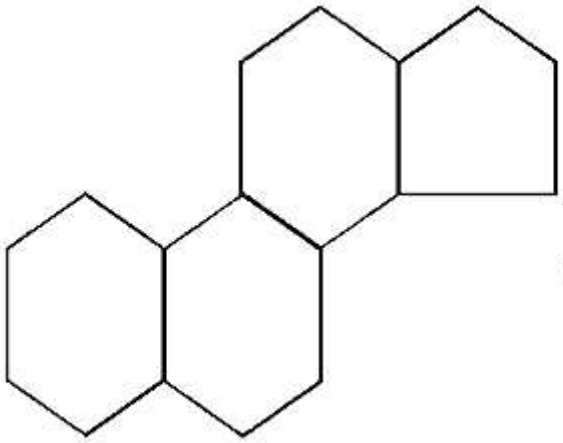
ტერპენები - მათში შედის წყალში უხსნადი ვიტამინები: A, E, K და კაროტინოიდები (მცენარეული პიგმენტები, მონაწილეობენ ფოტოსინთეზში); ზოგიერთი მათგანი კოფერმენტია (კოფერმენტი Q, უბიქინონი). ყველა მათგანი მთავარ „სამშენებლო ბლოკად“ იყენებს ***იზოპრენს*** (9).



(9)

იზოპრენის მოლეკულები სიგრძივად უერთდება ერთმანეთს. ორი იზოპრენის ბლოკი ქმნის მონოტერპენს, ოთხი - დიტერპენს, ექვსი - ტრიტერპენს და ა.შ. მონოტერპენები არის პასუხისმგებელი მცენარეების სურნელებისათვის (გერანიოლი, მენთოლი, ლიმონემე და სხვა).

სტეროიდები - ნივთიერებების უმნიშვლოვანესი ჯგუფია. წარმოიქმნება ციკლოჰექსანისა და ციკლოპენტანის რგოლების შერწყმის შედეგა. ყველანი ***პერჰიდროციკლოპენტანოფენანტრენის*** (10) წარმოებულებია:



(10)

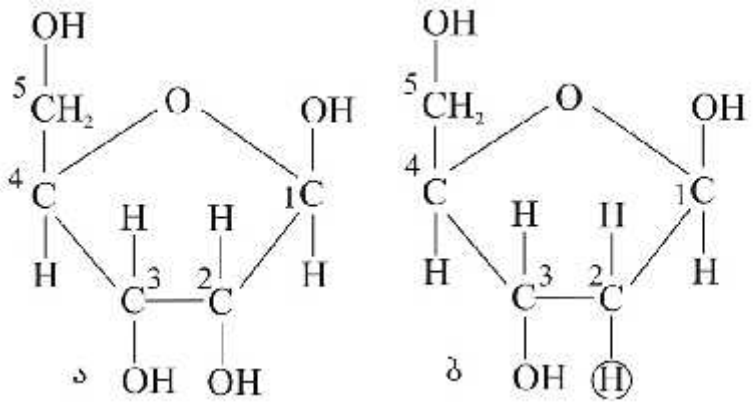
ისინი ფუნქციურად მრავალფეროვანია, რაც მათთან მიერთებულ ქიმიურ ჯგუფებზეა დამოკიდებული. ზოგი მათგანი ჰორმონია (ესტროგენი, პროგესტერონი, კორტიკოსტერონი) ზოგიერთი კი ვიტამინი (ვიტამინი D), ზოგიერთი მათგანი უჯრედის (პლაზმური) მემბრანის შემადგენელია და გავლენას ახდენს მემბრანის სტრუქტურაზე, განვლადობასა და ტრანსპორტზე. ამათგან ყველაზე გავრცელებული ***ქოლესტეროლია***. ქოლესტეროლს ცენტრალური ადგილი უკავია სტეროიდების სინთეზში. ყველა სტეროიდი ქოლესტეროლის წარმოებულია.

2.2.4. ნუკლეინის მჟავები

შვეიცარიელმა მეცნიერმა ფრიდრიხ მიშერმა (1869) ანთებითი ექსუდატის ლეიკოციტების ბირთვებიდან გამოყო არაცილოვანი ნივთიერება, რომელსაც ნუკლეინი უწოდა. 20 წლის შემდეგ რიჩარდ ალტმანმა მას ნუკლეინის მჟავა

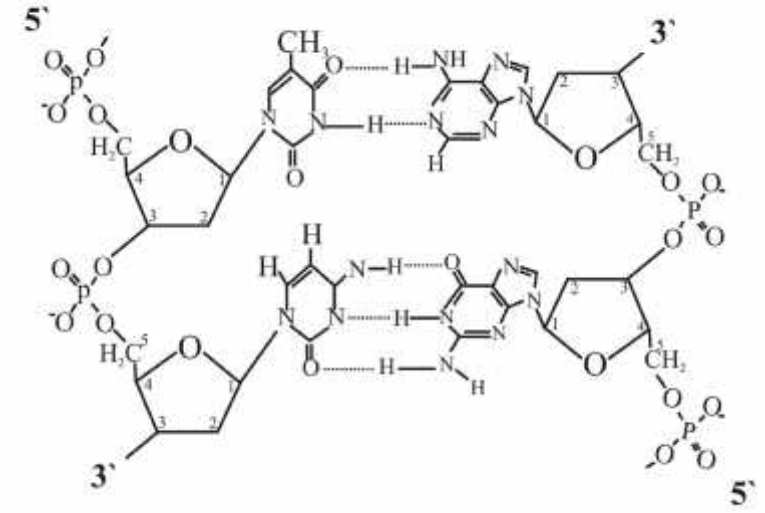
დაარქვა. როგორც შემდეგში გაირკვა, მიშერს ბირთვებიდან გამოუყვია დეზოქსირიბონუკლეინის (დნმ) მჟავა. მიშერის აღმოჩენიდან 60 წლის შემდეგ დადგინდა დნმ-ს წამყვანი როლი ცილის ბიოსინთეზში. არანაკლებ მნიშვნელოვანია კიდევ ერთი ნუკლეინის მჟავა - რიბონუკლეინის მჟავა (რნმ).

ორივე ნუკლეინის მჟავა - დნმ და რნმ არის პოლიმერი, რომელთა მონომერს ნუკლეოტიდი ეწოდება. ყოველი ნუკლეოტიდი, თავის მხრივ, შედგება აზოტოვანი ფუძის, ხუთატომიანი შაქრის ნაშთისა (სურ. 10) და ფოსფატის ჯგუფებისაგან. ნუკლეოტიდის შემადგენლობაში შემავალი აზოტოვანი ფუძეები ორ ჯგუფად იყოფა. ესენია: პირიმიდინის (ციტოზინი, თიმინი და ურაცილი) და პურინის (ადენინი და გუანინი) ჯგუფები. დნმ-ს და რნმ-ს მოლეკულები ერთმანეთისაგან განსხვავდება ერთი ფუძით. დნმ-ში გვხვდება: ადენინი, გუანინი, ციტოზინი და თიმინი. რნმ-ში თიმინის ნაცვლად შედის ურაცილი.



სურათი 10. ნუკლეოტიდებში შემავალი ხუთატომიანი შაქრები
ა - რიბოზა; ბ - დეზოქსირიბოზა.

შაქრის ნაშთის შემცველობის მიხედვით განასხვავებენ ორი სახის ნუკლეოტიდს: დეზოქსირიბონუკლეოტიდებს და რიბონუკლეოტიდებს. ნუკლეოტიდები ერთმანეთს ფოსფოდიეთერული ბმით (11) უკავშირდება და მიიღება პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვი. პენტოზისა და აზოტოვანი ფუძის ნაერთს (ფოსფორმჟავას ნაშთის გარეშე) ნუკლეოზიდი ეწოდება.



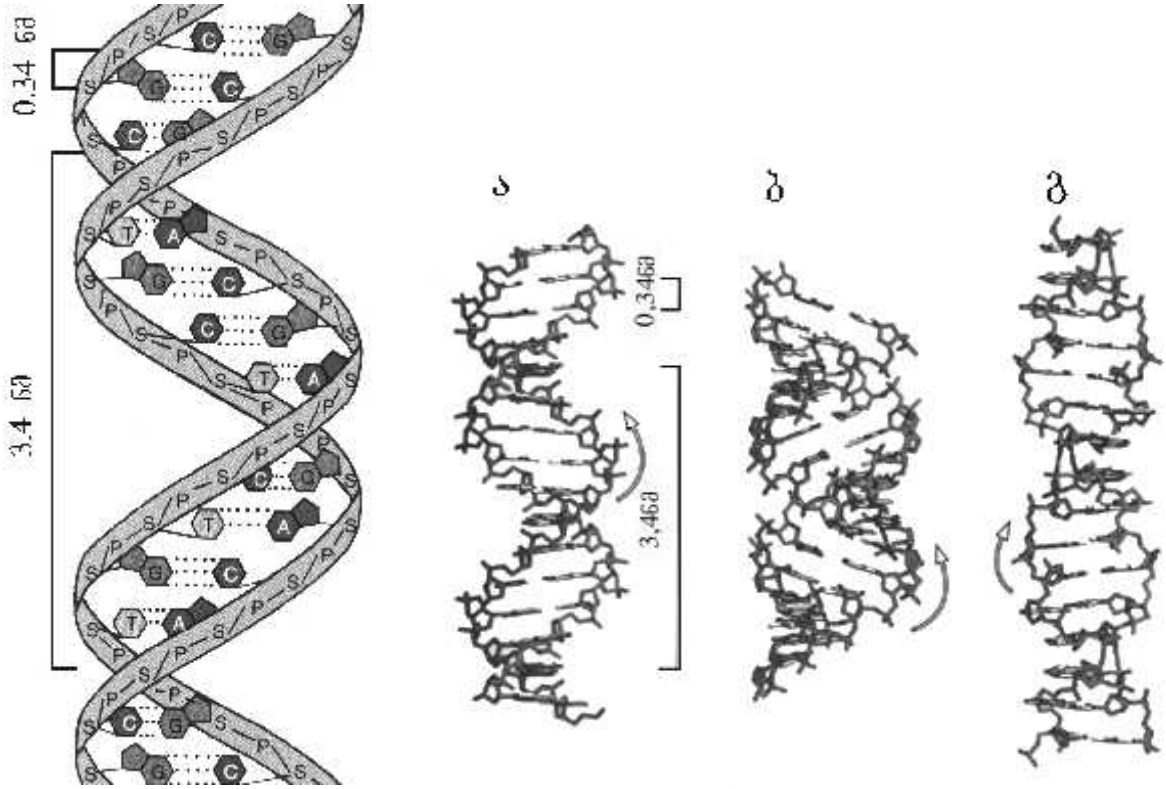
(11)

2.2.4.1. დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა

დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა - ორმაგი სპირალია, რომელიც მიიღება შემდეგნაირად: ორი პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვის კომპლემენტარულ ფუძეებს შორის (ფუძეთა კომპლემენტარობის პრინციპი გამოავლინა ჩარგაფმა) მყარდება წყალბადური კავშირები (კომპლემენტარული ფუძეებია: ადენინი=თიმინი და გუანინი=ციტოზინი) და მიიღება მარჯვნივ ჩახვეული სპირალი. დნმ-დან დნმ-ს სინთეზს ***რეპლიკაცია*** ეწოდება.

სპირალი შეიძლება წრფივი ან წრიული (რგოლოვანი) იყოს. ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში არის წრფივი (ბირთვული) და რგოლოვანი (მიტოქონდრიონი, პლასტიდი) დნმ. დნმ-ს სპირალის რამდენიმე ფორმა არსებობს ესენია A, B, C, D, E და Z (სურ. 11).

ჩვეულებრივად დნმ-ს განხილვისას მის B ფორმას აღწერენ. ეს იმითაა გამ,ოწვეული, რომ ძალიან დიდხანს B-ფორმას, ბუნებაში ერთადერთ გავრცელებულ ფორმად თვლიდნენ. ბოლო დროს ეს აზრი რამდენადმე შეიცვალა, თუმცა A ფორმას ბუნებაში ძალიან იშვიათად თუ შეხვდებით. დნმ-ს B ფორმა ერთ ხვიაში 10 ნუკლეოტიდს შეიცავს. A და C დნმ ერთ მარყუჟზე უფრო მეტ ნუკლეოტიდს შეიცავს. B ფორმის სპირალის ბიჯი 3,4 ნმ (34 Å) უდრის, ხოლო დიამეტრი კი 2 ნმ (20 Å)-ს. A ფორმის დნმ ერთ ხვიაში 11 ფუძეს შეიცავს და მისი ბიჯიც 2,8 ნმ (28 Å)-ს უდრის. A ფორმის მოლეკულის დიამეტრი B ფორმისას აღემატება. გარდა ამისა, B ფორმის აზოტოვანი ფუძეები მოლეკულის ღერძის მიმართ პერპენდიკულარულ ერთსა და იგივე სიბრტყეში არიან განლაგებულნი, ხოლო A ფორმაში ისინი მოლეკულის ღერძის მიმართ დახრილ სხვადასხვა სიბრტყეშია განლაგებული. ამასთან დაკავშირებით ფოსფატის ნაშთებს შორის მანძილი A ფორმის მოლეკულაში 5,9 Å, ხოლო B ფორმაში კი 7 Å, რაც მოლეკულების კონფორმაციაში შესამჩნევ განსხვავებას წარმოშობს (სურ. 11).



სურათი 11. დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა

1 - ორმაგი სპირალი; 2 - დნმ-ს სხვადასხვა ფორმა.
ა - B ფორმა; ბ - A ფორმა; გ - Z ფორმა.

დნმ-ს C ფორმა მიიღება 66%-იანი ტენიანობის პირობებში და ლითიუმის თანაობას მოითხოვს. დღეისათვის ცნობილია დნმ-ს კიდევ ორი ფორმა - D და E. ამ დნმ-ების სპირალის მარყუჟებში ფუძეთა უმცირესი რაოდენობა თავსდება.

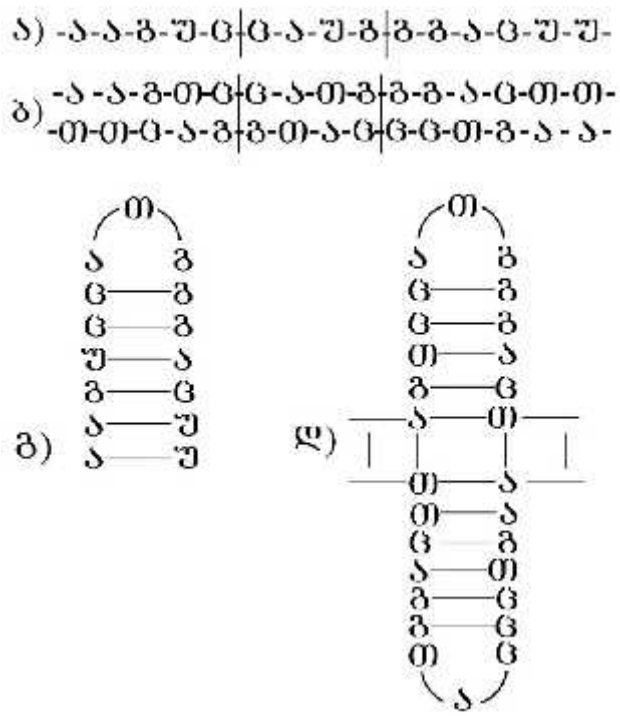
რაც შეეხება Z ფორმას, მისი სხვა ფორმებისაგან ძირითადად იმით განსხვავდება, რომ პოლინუკლეოტიდური ჯაჭვები მარცხნივ დახვეულ სპირალს წარმოქმნის. ბოლო დროს გაირკვა, რომ Z ფორმა ბუნებაში საკმაოდ ხშირად გვხვდება. ქრომატინის შედგენილობაში (იხ. თავი 5. უჯრედის ბირთვი და ბირთვის სტრუქტურები) დნმ თავისებურად სტრუქტურირებულია და B-ფორმის ჯაჭვში Z-ფორმის უბნებია ჩართული.

ზოგიერთ ვირუსს, მაგალითად X174 და S13 E.coli-ს ფაგებს, ერთჯაჭვიანი დნმ აქვთ. ამგვარ დნმ-ს ჯაჭვში ადენინისა და თიმინის, ასევე გუანინისა და ციტოზინის რაოდენობა ტოლი არ არის. ვირუსის დნმ-ს პლუს (+) ჯაჭვი ეწოდება. უჯრედში შეღწევისას ის, მოქმედებს როგორც მატრიცა, შექმნის და მიიერთებს რა მინუს (-) ჯაჭვს ორმაგ სპირალად ყალიბდება. აქ წარმოშობილი ჯაჭვები შეიმოსებიან ცილებით და ვირიონად (ვირუსული ნაწილაკი) გადაიქცევიან და ა.შ.

2.2.4.2. რიბონუკლეინის მჟავა

იმთავითვე უჯრედებში ***რიბონუკლეინის მჟავას*** სამი ფორმა იყო აღმოჩენილი. ესენია: რიბოსომული (რ-რნმ), ინფორმაციული ანუ მესენჯერ-რნმ (მ-რნმ) და სატრანსპორტო (ტ-რნმ). ყველა ეს რნმ ცილების ბიოსინთეზში (***ტრანსლაცია***) მონაწილეობს. გარდა ამისა, ბირთვებში აღმოჩენილია ე.წ. მცირე რნმ-ები (4 - 4,5 S) კოდირებულია ე.წ. U-გენებით. მცირე რნმ-ების ერთ-ერთი ფუნქცია მათი ტრანსკრიპციის (რნმ-ს სინთეზი) რეგულირებაში მონაწილეობაა. უჯრედებში ნაპოვნია რნმ-ები, (7 – 9 S), რომლებიც სხვა ფუნქციებს ასრულებს. ერთ-ერთი ამგვარი რნმ მემბრანული ცილების სინთეზში მონაწილეობს, ხოლო ამგვარივე რნმ-ები გენების დემასკირებასა და ტრანსკრიპციის შეკავებას იწვევს (თუმანიშვილი, ჯანდიერი, ძიძიგური, 1973).

რნმ ერთჯაჭვიანი მოლეკულაა. სატრანსპორტო რნმ-ს შედარებით რთული კონფორმაცია აქვს, თუმცა თვითონ მოლეკულა მცირე ზომისაა. ამ მხრივ აღსანიშნავია რნმ-ს თავისებური უბნები - პალინდრომები, სადაც ერთმანეთის მეზობლად მდებარეობს კომპლემენტური უბნები, რომლებიც ერთმანეთისკენ „ფეხებით" არის მიქცეული (სურ. 12).



სურათი 12. პალინდრომები რნმ-ში (ა) და დნმ-ში (ბ), „თმის სარჭი“ რნმ-ში (გ) და ჯვრისებრი სტრუქტურა დნმ-ში (დ).

რნმ-ს ასეთი მონაკვეთები ერთმანეთს ადვილად უერთდება კომპლემენტარობის პრინციპით და თავისებურ სტრუქტურას ქმნის. მას ჩვეულებრივ თმის დასაბნევს (ჰაირპინს, თმის სარჭი) უწოდებენ. პალინდრომები დნმ-ს ჯაჭვებშიც გვხვდება. აქ ისინი ჯვრისებრ სტრუქტურას ქმნიან.

2.2.4.3. დნმ-ს და რნმ-ს ფუნქციები

ალბათ, ყველამ კარგად იცის, რომ დნმ და რნმ მემკვიდრული ინფორმაციის შემცველია და უპირველეს ყოვლისა ცილის ბიოსინთეზში მონაწილეობს. თუ რომელიმე ნუკლეინის მჟავას ასე თუ ისე განსხვავებული როლი აკისრია, ის მაინც ცილის ბიოსინთეზის ჩარჩოშია მოქცეული. ასე ფიქრობდნენ დღემდე, მაგრამ ბოლო დროს ამ პრობლემაზე შეხედულება შესამჩნევად შეიცვალა.

დნმ ყველგან მხოლოდ მატრიცის როლს ასრულებს). თუ ის გარკვეულწილად ტრანსკრიპციის ინტენსიურობაზე მოქმედებს, მისი ტრანსლაციაში მონაწილეობა ერთობ პასიურია. სულ სხვაა რნმ. დღესაც უმრავლესად ფიქრობენ, რომ რნმ-ს გენეტიკური ინფორმაციის გადატანისა და მატარებლის (მატრიცას) როლი აკისრია, ხოლო ორივე ეს ფუნქცია ცილის ბიოსინთეზს ემსახურება. მატრიცის ფუნქციას ზოგიერთ ვირუსში რნმ ატარებს, მაგალითად ,ადამიანის ვირუსები, რომლებიც მხოლოდ რნმ-ს შეიცავს. ამ ერთჯაჭვიან რნმ-იდან ვირუსი ორჯაჭვიან რნმ-ს ასინთეზირებს. მიღებული მოლეკულიდან შემდეგ მრავალი ასლი სინთეზირდება. ზოგიერთ შემთხვევაში რნმ-დან დნმ-ის სინთეზი ხდება. დიდი გაოცება გამოიწვია რნმ-ს ფერმენტული ფუნქციის აღმოჩენამ. კარგად არის ცნობილი, რომ ყველა ფერმენტი ცილაა. შეიძლება ითქვას, რომ ეს დებულება მართებულად ვეღარ ჩაითვლება. ამ

აღმოჩენისთვის 1990 წელს სიდნეი ალტმანმა და ტომას ჩეკმა ნობელის პრემია მიიღეს.

ს. ალტმანი, ტ. ჩეკი და მათი მრავალრიცხოვანი კოლეგები ერთუჯრედიანი ორგანიზმის - ტეტრაჰიმენას - (Tetrahymena thermophila). რიბოსომულ რნმ-ს იკვლევდნენ. ავტორებმა დაადგინეს, რომ მათ მიერ გამოკვლეული რნმ ფერმენტის მსგავსად იქცევა: ჭრის თავის საკუთარ თავს და შემდგომ განაპირობებს გაჭრილი რნმ-ს ბოლოების შეერთებას - სპლაისინგს. რნმ-ს მოლეკულების გაჭრა და კვლავ გადაბმა რნმ-ს „მომწიფების“ ანუ ე.წ. პროცესინგის პროცესში ხდება. რნმ-ს მიერ განპირობებული რეაქციის შედეგად რნმ-ს მოლეკულიდან გამოიჭრება მისი ფრაგმენტი. სწორედ ეს ფრაგმენტია ფერმენტული თვისებების მატარებელი. ფერმენტის მაგვარ რნმ-ს რიბოზიმი უწოდეს. რიბოზიმს შეუძლია არა მარტო საკუთარი, არამედ უცხო რნმ-ს გაჭრაც და სპლაისინგი (გაკერვა, შეერთება), ამიტომ ის ჭეშმარიტ ფერმენტად შეიძლება ჩაითვალოს. ამგვარად, რნმ-ს ყველა სასიცოცხლო ფუნქცია აქვს და სიცოცხლის ჩასახვისთვის შესაძლებელია მხოლოდ რნმ-ს არსებობა ყოფილიყო საკმარისი.

3. ეუკარიოტული უჯრედების ძირითადი სტრუქტურები

გავეცანით რა უჯრედის ქიმიურ შედგენილობას შეიძლება ვთქვათ, რომ ნებისმიერი უჯრედი არის მემბრანით შემოსაზღვრული ბიოპოლიმერების და მათი მაკრომოლეკულური კომპლექსების მოწესრიგებულად სტრუქტურირებული სისტემა. ამავე დროს, უჯრედები ერთმანეთისაგან განსხვავდება, რის გამოც „ტიპიური“ უჯრედის აღწერა შეუძლებელი ხდება. ორგანელების უმრავლესობა და ზოგიერთი სტრუქტურა არსებითად ყველა უჯრედში გვხვდება. ზოგიერთი სტრუქტურა კი უჯრედების მხოლოდ ერთი რომელიმე ტიპისთვის არის დამახასიათებელი. უჯრედის ძირითადი სტრუქტურების შესწავლას მემბრანების სისტემის განხილვით დავიწყებთ.

3.1. უჯრედის მემბრანების სისტემა

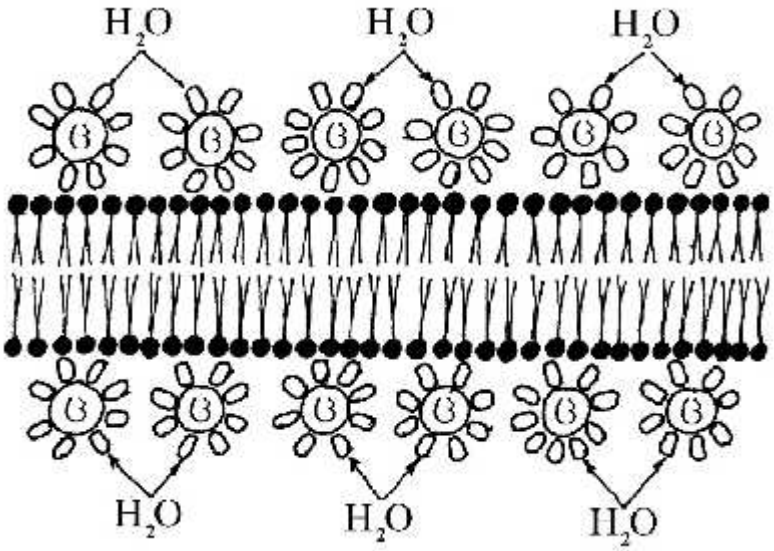
უჯრედში, როგორც ირკვევა, მემბრანები ერთ გაერთიანებულ სისტემას ქმნის. ამავე დროს მემბრანების მეშვეობით უჯრედი განყოფილებებად იყოფა. ცნობილია, რომ უჯრედის ორგანელების უმრავლესად მემბრანული წარმონაქმნია. არსებითად მხოლოდ ორი ორგანელა არის უმემბრანო. ესენი ცენტრიოლი და რიბოსომა გახლავთ. განსაკუთრებით გვინდა გამოვყოთ პერიფერიული ანუ პლაზმური მემბრანა (პლაზმალემა), რომლითაც უჯრედია შემოფარგლული. პლაზმური მემბრანა არის უჯრედის ზედაპირული სტრუქტურა, რომელიც განაპირობებს უჯრედგარეთა გარემოსთან მის უშუალო კავშირს.

უჯრედის პლაზმური მემბრანა რამდენიმე ფუნქციას ასრულებს:

1. ბარიერული - პლაზმალემა უჯრედს გამიჯნავს გარემოსგან და უჯრედის და გარემოს ურთიერთქმედებას აგვარებს;
2. დამცველობითი - პლაზმალემა უჯრედის სამოსელს „შალითას“ ქმნის, ამგვარად ის უჯრედის ფორმის ორგანიზაციაში მონაწილეობს;
3. კონტაქტური - პლაზმალემა არეგულირებს უჯრედებს შორის ურთიერთქმედებას, რადგან ყოველი უჯრედისათვის მისი მეზობელი უჯრედი გარემოს ნაწილია;
4. სატრანსპორტო - პლაზმალემა მონაწილეობს ნივთიერებათა ტრანსპორტში.

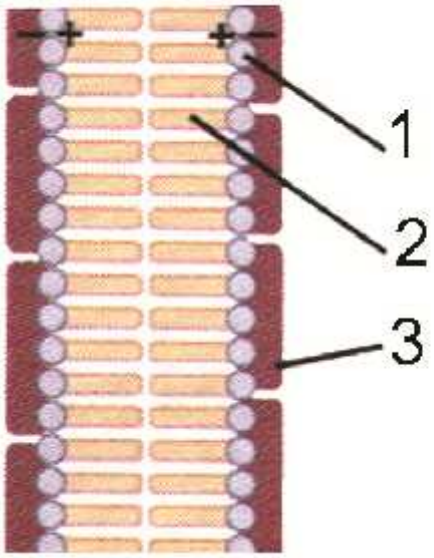
3.2. მემბრანის შემადგენელი კომპონენტები. მემბრანის აგებულების მოდელები

უჯრედის მემბრანებს, ზოგიერთი თავისებურებების მიუხედავად, მსგავსი აგებულება აქვს. ყველაზე უფრო სრული ცნობები უჯრედის პლაზმური მემბრანის შესწავლისას იყო მოპოვებული. პლაზმალემის აგებულების შესახებ ქვემოთ გადმოცემული ცნობები ძირითადად ერითროციტების მემბრანის გამოკვლევისას იქნა შემუშავებული, მაგრამ მათ სხვა მემბრანებზეც ავრცელებენ. 1925 წლიდან მემბრანის მოდელებში ლიპიდების ბიმოლეკულების შრე მოიაზრებოდა (Gorter, Grendel). ამ მოდელებში ცილები მხედველობაში მიღებული არ იყო. შემდგომში დანიელიმ და დევსონმა (Danielli, Devson, 1930) თავის მოდელში ცილები ჰიდრატირებული (წყლით გარემოცული) მოლეკულების სახით შემოიტანეს (სურ. 13).



სურათი 13. დანიელის და დევინსონის მოდელი

1959 წელს მემბრანის აგებულების კიდევ ერთი მოდელი შეიმუშავა რობერტსონმა. მან შემოიღო ელემენტარული მემბრანის (unit membrane) ცნება. რობერტსონის მოდელის თანახმად მემბრანა სამშრიანია. მემბრანის ასეთი აგებულება განპირობებულია იმით, რომ ლიპიდურ ბიმოლეკულურ შრეს ორივე მხრიდან ცილოვანი შრეები აკრავს (სურ. 14).



სურათი 14. რობერტსონის ელემენტარული მემბრანის მოდელი

1 – პოლარული ჯგუფები; 2 – ცხიმოვანი მჟავას ჯაჭვები; 3 – ცილები.

მემბრანის სისქე 7,5 ნმ-ს უდრის. რობრტსონი თვლიდა, რომ ყველა მემბრანა ძირითადად ასე არის აგებული.

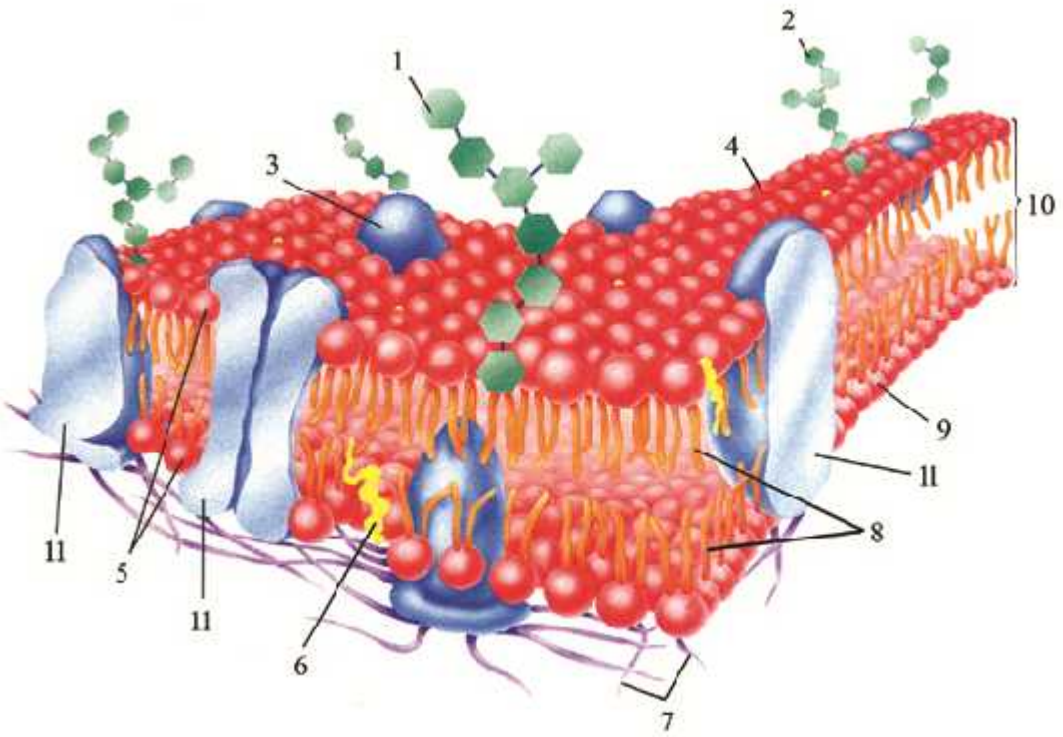
დღესდღეობით ყველაზე გავრცელებული და აღიარებულია ს.სინგერისა და გ.ნიკოლსონის (Singer, Nicolson) თხევად-მოზაიკური მოდელი, რომელიც მათ მიერ 1972 წელს იქნა შემოთავაზებული. ამ მოდელის მიხედვით ლიპიდების ბიშრე თხევად ფაზად განიხილება. ლიპიდების მიერ ბიშრის წარმოქმნის უნარი მათი სტრუქტურითაა განპირობებული. ბიშრეში ლიპიდების არაპოლარული კუდები

ერთმანეთისკენ არის მიმართული, ხოლო პოლარული თავები კი - წყლიანი არისკენ.

ლიპიდური ბიშრის ზემოთ დაცურავს, ან მასშია შეტივტივებული ცილის მოლეკულები. ცილის მოლეკულები მთლიან შრეს კი არ ქმნის, არამედ ლიპიდურ ბიშრეზე, ან მის სისქეში არათანაბრად და მოზაიკურად არის განლაგებული (სურ. 15).

მემბრანის შემადგენლობაში ნახშირწყლებიც შედის. ლიპიდური ბიშრის გარეთა ზედაპირზე ნახშირწყლები ზოგიერთ ცილას (გლიკოპროტეინები და პროტეოგლიკანები) და ლიპიდს (გლიკოლიპიდები) უკავშირდება და წარმოქმნება შრე, რომელსაც გლიკოკალიქსი ეწოდება. ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით დადგინდა, რომ გლიკოკალიქსი არის 3-4 ნანომეტრის სისქის შრე, რომელიც უჯრედის ზედაპირს ფარავს. ყველაზე კარგად გლიკოკალიქსი ნაწლავის შემწოვი ეპითელიუმის ჯაგრისებრ ყაეთანში ჩანს (იხ. ქვემოთ). იგი უზრუნველყოფს პლაზმური მემბრანის მექანიკურ სიმტკიცეს.

მემბრანის ცილები ორ ჯგუფად იყოფა. ესენია: ***პერიფერიული*** და ***ინტეგრალური***. პერიფერიულია ის ცილები, რომლებიც ლიპიდურ ბიშრეს ორივე მხარეს აკრავს და მასზე „დაცურავს“.



სურათი 15. პლაზმური მემბრანის თხევად-მოზაიკური მოდელის სქემატური გამოსახულება.

1 – ნახშირწყლის ჯაჭვი; 2 - გლიკოლიპიდი; 3 - გლიკოპროტეინი; 4 – მემბრანის უჯრედგარე ზედაპირი; 5 – ჰიდროფილური ნაწილი; 6 – ქოლესტეროლი; 7 – ციტოჩონჩხის ფილამენტები; 8 – ჰიდროფობული ნაწილი; 9 – მემბრანის უჯრედშიდა ზედაპირი; 10 – ლიპიდური ბიშრე; 11 – ტრანსმემბრანული ცილა.

ცილების მეორე ჯგუფი ან „შეტივტივებულია“ ლიპიდურ ბიშრეში, ან მემბრანას მთლიანად განჭოლავს. მათ ***ინტეგრალური*** ცილები ეწოდება.

ინტეგრალურ ცილებს, რომლებიც მემბრანას მის მთელ სიგრძეზე განჭოლავს – ***ტრანსმემბრანული*** ცილები ეწოდება. პლაზმური მემბრანის შენებაში მონაწილე ერთერთი თვალსაჩინო ინტეგრალური ცილაა გლიკოფორინი-A (უპირატესად ერითროციტებშია შესწავლილი). გლიკოფორინი-A არის გლიკოპროტეინი, რომლის ტრანსმემბრანული ა-სპირალური უბანი განჭოლავს ლიპიდურ ბიშრეს. ინტეგრალური ცილებიდან ყურადღება უნდა მიექცეს მემბრანულ არხებს (მაგალითად, იონური არხები) და სატრანსპორტო ცილა - მატარებლებს, რომლებიც ნივთიერებათა გაადვილებულ დიფუზიას განაპირობებს (იხ. ქვემოთ). ითვლება, რომ რაც უფრო აქტიურია ნივთიერებათა ცვლის (მეტაბოლიზმის) მხრივ მემბრანა, მით უფრო მეტი რაოდენობით არის მასში ინტეგრალური ცილები. ასე მაგალითად, ქლოროპლასტებში, რომელთა მემბრანის 75%-ს ცილები შეადგენს, ინტეგრალური ცილები ბევრია, ხოლო მეტაბოლურად ინერტულ მიელინში კი (რომლის მხოლოდ 18%-ს ცილები შეადგენს), ინტეგრალური ცილების მოლეკულები სულ არ გვხდება.

მემბრანას შიგნითა ზედაპირიდან აკრავს ცილოვანი ბადე, რომელიც ინტეგრალურ ცილებს აერთებს ერთმანეთთან. ამგვარი ბადის აღწერა შედარებით ახალ სახელმძღვანელოში მხოლოდ ბოლო დროს იქნა შეტანილი და მას ***კორტიკალური შრე*** უწოდეს (cortex - ქერქი). ეს არის 0,1-0,5 მკმ-ის სისქის შრე, რომელშიც გვხვდება მიკროფილამენტები და მიკრომილაკები. ძირითადი კომპონენტი არის აქტინის შემცველი მიკროფილამენტები, რომლებიც უზრუნველყოფს ინტეგრალური ცილების დაკავშირებას. ისევე როგორც გლიკოკალიქსი, იგი უზრუნველყოფს პლაზმური მემბრანის მექანიკურ სიმტკიცეს.

აღსანიშნავია არაიმუნური ბუნების ცილების ერთი ჯგუფი საერთო სახელწოდებით ლექტინები. ლექტინი არის არაფერმენტული ცილა ან გლიკოპროტეინი, რომელიც მემბრანული ცილების (გლიკოპროტეიდები) ოლიგოსაქარიდებს სპეციფიკურად უკავშირდება. ლექტინები პირველად მცენარეებში აღწერა პ.სტილმარკმა (Stillmark, 1888). აბუსალათინის თესლის ექსტრაქტიდან მან გამოყო ცილები, რომლებიც სპეციფიკურად იკავშირებენ ნახშირწყალს ისე, რომ უკანასკნელი ქიმიურად უცვლელი რჩებიან. როგორც მცენარეული, ასევე ცხოველური უჯრედებიდან გამოყოფილ ლექტინებს სისხლის წითელი უჯრედების აგლუტინაციის უნარი გააჩნიათ. აგლუტინაციის რეაქციის არსი მდგომარეობს შემდეგში: ლექტინს შაქრის შემაკავშირებელი ორი ან მეტი საიტი (უბანი) აქვს, რომლითაც ის უკავშირდება ერითროციტების მემბრანის გლიკოპროტეინის შაქრის ნაშთებს. ამის შედეგად ერითროციტების ერთგვარი შეკავშირება და მათი დალექვა ანუ აგლუტინაცია ხდება.

ლექტინების ცნობილი წარმომადგენლებია ფიტოჰემაგლუტინინი და კონკანავალინი A (ორივე მცენარეულია). ლექტინი ერთნაირად ადვილად იკავშირებს თავისუფალ ნახშირწყლებს და უჯრედის მემბრანასთან შეკავშირებულ ნახშირწყალს. მოგვიანებით ლექტინები ძუძუმწოვრებშიც აღმოაჩინეს.

3.2.1. მემბრანების განსხვავებული შედგენილობა და თვისებები

უჯრედის მემბრანულ სისტემაში შემავალი, პრინციპულად ერთნაირი აგებულების მემბრანები ერთმანეთისაგან ფიზიკო-ქიმიური თვისებებით განსხვავდება. მემბრანების განსხვავებული თვისებები მათში შემავალი ლიპიდების და ცილების განსხვავებული შემადგენლობითა და რაოდენობრივი შემცველობით არის განპირობებული.

მემბრანის შედგენილობაში ძირითადად შემდეგი ლიპიდები გვხვდება: ფოსფოლიპიდები (გლიცეროფოსფატიდები), სფინგოლიპიდები (სფინგომიელინი),

გლიკოლიპიდები (ცერებროზიდები და განგლიოზიდები) და სტეროიდები (ქოლესტეროლი). უჯრედის სხვადასხვა მემბრანა განსხვავდება ერთმანეთისგან აღნიშნული ლიპიდების პროცენტული შემცველობით. განსხვავებულია ლიპიდების შემცველობა მემბრანის გარეთა და შიგნითა მონოშრეებშიც (ლიპიდების ასიმეტრიული განაწილება). მაგალითად, ერითროციტის პლაზმური მემბარანის გარეთა მონოშრეში გვხვდება სფინგომიელინი, განგლიოზიდები და ფოსფატიდილქოლინი. ნეიტრალური და უარყოფითი ჯგუფების შემცველი ლიპიდები: ფოსფატიდილეთანოლამინი, ფოსფატიდილინოზიტოლი და ფოსფატიდილსერინი, ძირითადად მემბრანის შიდა მონოშრეში არის წარმოდგენილი.

ბიოლოგიური როლის მიხედვით მემბრანებში შემავალი ცილები შეიძლება სამ ძირითად ჯგუფად დავყოთ. ესენია: ფერმენტები, რეცეპტორები და სტრუქტურული ცილები. უჯრედის მემბრანებს შორის ფუნქციური განსხვავება აღნიშნული ცილების სხვადასხვა რაოდენობრივი შემცველობით არის განპირობებული.

ცილები პლაზმურ და სხვა მემბრანებზეც არათანაბრადაა განაწილებული, რაც საკმაოდ ჭრელ მოზაიკას ქმნის. ერთ უბანზე ზოგიერთი ცილის რაოდენობა დანარჩენი ცილების რაოდენობას 1000-ჯერ აღემატება. ამავ დროს, გარეთა მხარე უფრო ნაკლებ ცილას შეიცავს, ვიდრე შიგნითა მხარე (მაგ. ერითროციტებში), ანუ ლიპიდების მსგავსად, ცილები ასიმეტრიულად არის განაწილებული.

ციტოპლაზმის მხრიდან მემბრანას უკავშირდება ცილოვანი სტრუქტურები, რომლებიც მის სიმტკიცეს და ამავე დროს ძვრადობას უზრუნველყოფენ.

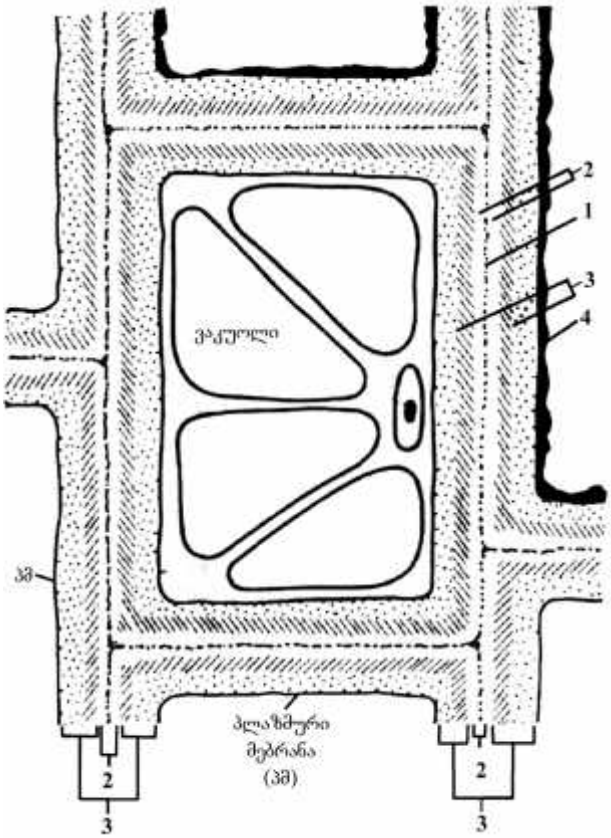
კიდევ ერთი განსხვავება უჯრედის მემბრანებს შორის იმაში მდგომარეობს, რომ მათი ზრდა (პირველადი) სხვადასხვანაირად ხდება. პლაზმური მემბრანა, რომლისთვისაც ძალიან სწრაფი ზრდა არის დამახასიათებელი (1 სთ-ის განმავლობაში მისი ზომა 65-ჯერ მატულობს) მემბრანული ბუშტუკების (წარმოიქმნებიან გრანულარულ ენდოპლაზმურ ბადეზე) ჩაშენების ხარჯზე მიმდინარეობს. განსხვავებულად ხდება ზოგიერთი ორგანელას (მაგ. მიტოქონდრიონი) მემბრანების ზრდა. ციტოპლაზმაში სინთეზირებული ლიპიდის და ცილის მოლეკულები დამოუკიდებლად აღწევენ ორგანელას მემბრანაში, რის შემდეგაც მათი ლიპიდურ ბიშრეში ჩაშენება ხდება.

3.2.2. მცენარეული უჯრედის კედელი (გარსი)

მცენარეულ უჯრედს, ცხოველურის მსგავსად, პლაზმური მემბრანა აქვს. პლაზმურ მემბრანას გარს ერტყმის უჯრედის კედელი. კედელი, რომელიც უჯრედს ანიჭებს სიმტკიცეს, პლაზმური მემბრანის ფუნქციონირებას ხელს არ უშლის. მცენარეული უჯრედის კედელი ძირითადად ორი კომპონენტისგან შედგება. ესენია: მატრიქსი და საყრდენი ფიბრილარული სისტემა. უჯრედის კედლის შემადგენლობაში გარდა ამისა, შედის პოლიმერული ნაერთები და მარილები, რომლებიც მას სიმტკიცეს ანიჭებს. ამორფული, პლასტიკური და გელისმაგვარი მატრიქსის წარმომქმნელი ძირითადი ქიმიური ნივთიერებებია: პოლისაქარიდების ჰეტეროგენული ჯგუფები, ჰემიცელულოზა და პექტინური ნაერთები. მატრიქსი აგრეთვე შეიცავს დიდი რაოდენობით წყალს. ფიბრილარული სისტემა შედგება კონების ან ბოჭკოებისგან. ბოჭკო შეიცავს ფიბრილებს, რომლებიც თავის მხრივ ცელულოზას ხაზოვანი მოლეკულებისაგან არის წარმოქმნილი.

უჯრედის კედელი, რომელიც იცავს უჯრედის ზედაპირს, მრავალშრიანი წარმონაქმნია. უჯრედის კედლის შემადგენლობაში არჩევენ: პირველად, მეორად და მესამეულ გარსებს. (სურ. 16).

როგორ წარმოიქმნება უჯრედის კედლის შემადგენელი ნაწილები?



სურათი 16. მცენარეული უჯრედის კედელი
1 - შუალედური ფირფიტა; 2 - პირველადი გარსი;
3 - მეორადი გარსი; 4 - მესამეული გარსი.

დედისეული უჯრედის დაყოფის პროცესში, კერძოდ ანაფაზაში, უჯრედის ცენტრში მცირე ზომის მემბრანული ბუშტუკები იყრის თავს. მოგვიანებით ამ ბუშტუკების შერწყმა ხდება. ამგვარად წარმოიქმნება უჯრედის ფირფიტა ანუ ***ფრაგმოპლასტი.*** შემდგომში ბუშტუკების დამატების ხარჯზე ფირფიტა პერიფერიის მიმართულებით იზრდება. ფრაგმოპლასტის ცენტრალურ ნაწილში მატრიქსის ამორფული ნივთიერება არის განთავსებული, რომლისგანაც ე.წ. შუალედური ფირფიტა ფორმირდება. საბოლოდ ფირფიტის შერწყმა ხდება პლაზმურ მემბრანასთან და წარმოიქმნება ორი შვილეული უჯრედი. პირველადი, მეორადი და მესამეული გარსები უკვე შვილეული უჯრედის მიერ გამომუშავებული ნაერთების ხარჯზე წარმოიქმნება. თავდაპირველად შვილეული უჯრედების მიერ გამოყოფილი ჰემიცელულოზას და ცელულოზას ფიბრილებისგან წარმოიქმნება პირველადი გარსი. უჯრედის კედლის ძირითად მასას მეორადი გარსი ქმნის. ეს უკანასკნელი უჯრედის საბოლოო ფორმასაც განსაზღვრავს. მეორადი გარსის შემადგელობაში შემავალი ცელულოზას ფიბრილების სხვადასხვა მიმართულებით ორიენტაცია შუალედურ შრეების წარმოქმნას განაპირობებს. შვილეული უჯრედების დაცილების შემდეგ უჯრედის კედელი თანდათანობით მატულობს სისქეში და ამასთან ერთად უჯრედის შინაგანი სტრუქტურის საბოლოო ფორმირება ხდება.

3.2.3. ᲑᲐᲥᲢᲔᲠᲘᲣᲚᲘ ᲣᲯᲠᲔᲓᲘᲡ ᲙᲔᲓᲔᲚᲘ (ᲒᲐᲠᲡᲘ)

ბაქტერიული უჯრედი გარედან დაფარულია გარსით (ბაქტერიული უჯრედის კედელი), რომლის ქვეშ პლაზმური მემბრანაა მოთავსებული. ბაქტერიული კედლის ძირითადი სტრუქტურა არის ხისტი კარკასი, რომლის მთავარი კომპონენტია პეპტიდოგლიკანი – ***მურეინი***. მურეინის კარკასი წარმოიქმნება პოლისაქარიდებისა და ტეტრაპეპტიდებისაგან. ამ კარკასის დასაშლელად გამოიყენება ფერმენტი ლიზოციმი. კედლის აგებულება განსხვავებულია გრამ-დადებით და გრამ-უარყოფით ბაქტერიებში. ბაქტერიების ასეთ დაყოფას საფუძვლად დაედო გრამის მეთოდით შეღებვის შედეგები (გრამ-დადებითი ბაქტერიები იღებება იისფრად, გრამ-უარყოფითი – წითლად).

გრამ-დადებითი ბაქტერიის კედელში მურეინის კარკასი მრავალშრიანია და პირდაპირ პლაზმურ მემბრანას ეკვრის. გრამ-უარყოფითი ბაქტერიების გარსს განსხვავებული აგებულება აქვს. ერთშრიანი მურეინის კარკასს ერთი მხრიდან გარეთა ლიპოპროტეინული მემბრანა აკრავს (სურ. 17).

ა ბ

სურათი 17. უჯრედის კედლის აგებულების სქემა
გრამ-დადებით (ა) და გრამ-უარყოფით (ბ)ბაქტერიებში.
1 - პლაზმალემა; 2 - მურეინის შრე; 3 - ლიპოპროტეინული შრე;
4 - პერიპლაზმური სივრცე.

გარეთა მემბრანა ბაქტერიული უჯრედის სტრუქტურულ ერთიანობას უზრუნველყოფს. ის სხვადასხვა ნივთიერებისათვის ერთგვარ ბარიერს წარმოქმნის. გარდა ამისა, გარეთა მემბრანა ე.წ. ცილა - ფორინებს შეიცავს. აღნიშნული ცილების ტრიმერი განჭოლავს ლიპოპროტეინულ მემბრანას და წარმოქმნიან ჰიდროფილურ ფორებს. რომელთა მეშვეობით უჯრედში დაბალმოლეკულური ნაერთები აღწევს. გარეთა ლიპოპროტეინულ და პლაზმურ მემბრანებს შორის არსებულ სივრცეს პერიპლაზმური სივრცე ანუ ***პერიპლაზმა*** (10 ნმ) ეწოდება. პერიპლაზმურ სივრცის თხევადი ნაწილი ჰიდროლიზურ ფერმენტებსა და სატრანსპორტო ცილებს შეიცავს. ბაქტერიული კედლის აწყობა პლაზმური მემბრანის გარეთა მხრიდან ხდება. ამისთვის საჭირო სამშენებლო მასალა უჯრედის შიგნით სინთეზირდება.

3.3. უჯრედშორისი კონტაქტები და პლაზმური მემბრანის სპეციალური წარმონაქმნები

მრავალუჯრედიან ორგანიზმში უჯრედები ანსამბლებს წარმოქმნიან. უჯრედების ანსამბლების წარმოქმნა მათ შორის ურთიერთქმედების გზით მიიღწევა. უჯრედშორის ურთიერთქმედებას საფუძვლად მათი გროვად დგომის ანუ აგრეგაციის (ლათ. agrego – გროვად დადგომა) და შეწებების ანუ ადჰეზიის (ლათ. adhaesio – შეწებება) უნარი უდევს. ერთგვაროვანი უჯრედები იკრიბება და ე.წ. აგრეგატებს (მაგალითად, თრომბოციტების აგრეგატები) წარმოქმნის. აგრეგატებში უჯრედებს შორის ურთიერთქმედება ტრანსმემბრანული გლიკოპროტეინებით ხორციელდება. ადჰეზიით უჯრედების დაკავშირება შეიძლება განხორციელდეს ორი გზით: 1. უჯრედების ადჰეზიის მოლეკულებს -

CAM – ცილებს (cell adhesion moleculs - უჯრედის ადჰეზიის მოლეკულები) შორის სპეციფიკური ურთიერთქმედებით და 2. სპეციალური უჯრედშორისი კავშირებით – კონტაქტებით.

CAM - ცილებს შორის ურთიერთქმედება შეიძლება იყოს ორი სახის: ჰომოფილური (უჯრედების დაკავშირება ერთი სახის მოლეკულებით ხდება) და ჰეტეროფილური (ადჰეზია სხვადასხვა სახის CAM-ცილებით ხორციელდება). დღეისათვის CAM-ცილების რამდენიმე კლასი არის ცნობილი. ესენია: კადჰერინები, სელექტინები, ინტეგრინები და იმუნოგლობულინების მსგავსი CN-CAM ცილები.

კადჰერინები ხისტი (Ca^{+2}-შებმული დომენებით) ინტეგრალური მემბრანული ცილებია. სხვადასხვა ტიპის უჯრედები განსხვავებულ კადჰერინებს შეიცავს. CN-CAM ნერვული უჯრედების ადჰეზიის მოლეკულებია. სელექტინები – ინტეგრალური ცილები (პლაზმური მემბრანის) მონაწილეობს ენდოთელური უჯრედების ადჰეზიაში. ინტეგრინების მეშვეობით ხდება არა მხოლოდ უჯრედებს შორის კავშირის წარმოქმნა, არამედ უჯრედგარეთა სუბსტანციებთან მათ დაკავშირების უზრუნველყოფა.

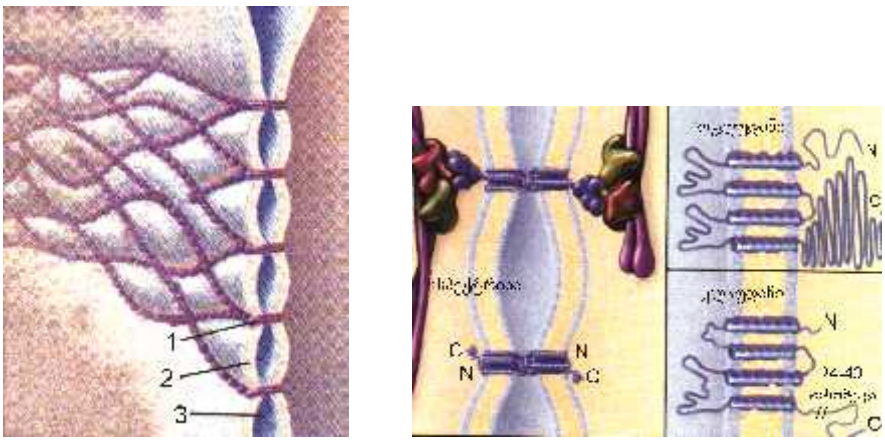
3.3.1. უჯრედშორისი კონტაქტები

ცხოველური უჯრედების ურთიერთდაკავშირება ოთხი ტიპის კონტაქტით ხდება. ესენია: 1. ჩამკეტი კონტაქტი; 2 კომუნიკაციური კონტაქტი; 3. ადჰეზიური კონტაქტი უჯრედებს შორის და 4. ადჰეზიური კონტაქტი ექსტრაუჯრედულ მატრიქსთან. მცენარეულ უჯრედებს შორის გვხვდება კონტაქტის განსაკუთრებული ფორმა, რომელსაც პლაზმოდესმა ეწოდება. უჯრედშორისი კონტაქტების დანახვა მხოლოდ ულტრათხელ ანათლებზე ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით არის შესაძლებელი. სინათლის მიკროსკოპში კონტაქტები მხოლოდ სპეციალური საღებავების გამოყენების შემდეგ ვლინდება.

3.3.1.1. ჩამკეტი ანუ მჭიდრო კონტაქტი

ჩამკეტი ანუ ***მჭიდრო კონტაქტი*** (tight junction, zonula occludens) უჯრედებს შორის სივრცის შემცირებას უზრუნველყოფს. მჭიდრო კონტაქტი უჯრედის აპიკალური ნაწილის რამდენიმე უბანში მყარდება. აღსანიშნავია, რომ უჯრედი თითოეული ასეთი კონტაქტის გასწვრივ მსგავს კონტაქტებს მასთან მიჯრილ ყველა დანარჩენ უჯრედთან ამყარებს. ამგვარად იქმნება სარტყლისებრი წარმონაქმნი, რომელსაც ***შეკავშირების სარტყელს*** უწოდებენ (სურ. 18).

სარტყელი უჯრედშორის სივრცეს ახშობს, მოქმედებს როგორც ბარიერი მაღალმოლეკულური ნივთიერებისა და იონებისათვის და მათ უჯრედშორის სივრცეში გამოსვლას უშლის ხელს. მჭიდრო კონტაქტი ხორციელდება არა ორი მემბრანის ლიპიდური ბიშრის შერწყმით, არამედ მათ ინტეგრალურ ცილებს – კლაუდინებსა და ოკლუდინებს შორის კავშირის წარმოქმნის გზით (დაკავშირება ხდება ცილის ექსტრაუჯრედული დომენებით).



ა ბ

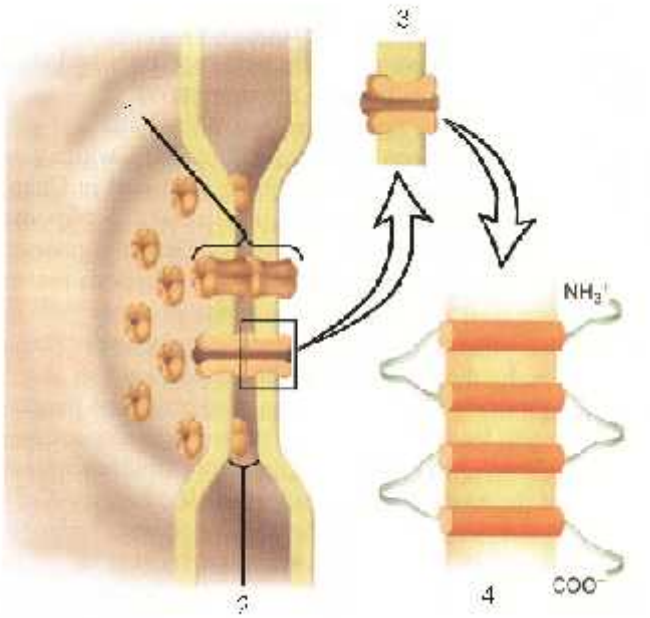
სურათი 18. მჭიდრო კონტაქტი (ა); მჭიდრო კონტაქტის ფორმირება (ბ).
1 – მჭიდრო კონტაქტის ცილები; 2 – პლაზმური მემბრანა;
3 – უჯრედშორისი სივრცე.

მჭიდრო კონტაქტი ყველა ტიპის ერთშრიანი ეპითელიუმისთვის არის დამახასიათებელი. გარდა ამისა, კონტაქტის ეს ფორმა ღვიძლის და პანკრეასის ეპითელურ უჯრედებს შორისაც გვხვდება.

3.3.1.2. კომუნიკაციური კონტაქტი

ნაპრალისებრი კონტაქტი (neqsuseს) კომუნიკაციური ტიპის კონტაქტს განეკუთვნება. მეზობელი უჯრედების მემბრანები ერთმანეთისაგან 30-40 Å–ით არის დაცილებული. ამ კონტაქტის წარმოქმნაში ცილინდრული სტრუქტურები – ***კონექსონები*** მონაწილეობს. კონექსონი ექვსი სუბერთეულისაგან შედგება. ეს სუბერთეული ცილა ***კონექსინისგან*** (მოლეკულური მასით 30 კდ - კილოდალტონი) შედგება და ღეროს მიაგავს (დიამეტრი-25Å). ექვსი კონექსინი ცილინდრის ანუ კონექსონის არხს წარმოქმნის. საყურადღებოა, რომ ყოველი კონექსინის ღეროს გრძელი ღერძი, ცილინდრის (კონექსონის) გრძელი ღერძის პარალელური არ არის. ამიტომ 6 კონექსინის ღერძის დახრილობის ცვლილება კონექსონის ცენტრში მყოფი არხის გაღებასა და დახშვას განაპირობებს. არხების დიამეტრი 15-20 Å-ს უდრის. ეს დიამეტრი საკმარისია უჯრედიდან უჯრედში შედარებით მცირე მოლეკულების გადასვლისათვის (800-მდე მარილი, იონი, ამინომჟავა, შაქარი, ვიტამინი, ც-ამფ, ზოგიერთი ჰორმონი და სხვა (სურ. 19).

არხის გახსნასა და დახშობაში Ca^{+2} მონაწილეობს. ნაპრალისებრი კონტაქტი გვხვდება: კანის ეპითელურ უჯრედებში, ენდო- და ეგზოკრინული ჯირკვლების უჯრედებში და სხვა. ნაპრალისებრი კონტაქტი უჯრედებს შორის პრენატალური განვითარების ადრეულ ეტაპზე გვხვდება.

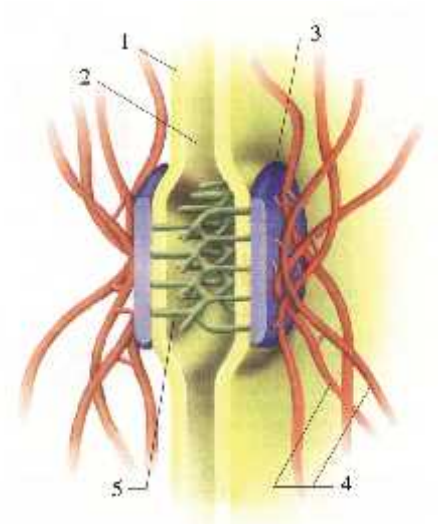


სურათი 19. ნაპრალისებრი კონტაქტები - ნექსუსი
1 – ნაპრალისებრი კონტაქტი (ნექსუსი); 2 – უჯრედშორისი ნაპრალი; 3 – კონექსონი; 4 – ცილა კონექსინი.

3.3.1.3. ადჰეზიური კონტაქტი უჯრედებს შორის

შუალედური კონტაქტი ანუ ***სარტყლისებრი დესმოსომა*** (zonula adherens). ორი უჯრედის მემბრანას შორის კონტაქტი ცილა E-კადჰერინის საშუალებით ხორციელდება. ასეთ კავშირს შუალედური კონტაქტი ეწოდება. E-კადჰერინი არის ინტეგრალური ცილა. მის ციტოპლაზმურ დომენს კატენინები და სხვა ცილები უკავშირდება. თავის მხრივ ისინი ემაგრებიან მემბრანაზე დაწნეხილ კუმშვად მიკროფილამენტებს. ეს მიკროფილამენტები აქტინს შეიცავს. ასეთი დესმოსომა მჭიდრო კონტაქტის მსგავსად გარს ერტყმის უჯრედს. აქედან გამომდინარე მას სარტყლისებრ დესმოსომასაც უწოდებენ. სარტყლისებრი დესმოსომა ძირითადად ეპითელური ქსოვილში გვხვდება.

ლაქისებრი დესმოსომები (spot desmosomes, macula adherens) - მჭიდრო კონტაქტებისა და სარტყლისებრი დესმოსომებისაგან განსხვავებით, უჯრედის ირგვლივ უწყვეტ სარტყელს არ ქმნიან (იხ. ქვემოთ). ეს ღილაკისებრი (ლაქა) წარმონაქმნია, რომელიც უჯრედის მემბრანას ციტოპლაზმის მხრიდან ეკვრის. ორ მეზობელ უჯრედს შორის მანძილი დაახლოებით 300 Å-ს (30 ნმ) უდრის. ორ უჯრედს შორის სივრცეში, მკვრივი წარმონაქმნი, ცენტრალური ფირფიტა არის მოთავსებული. ამ უბანში ციტოპლაზმა ორი ნაწილისაგან შედგება: ერთი მათგანი შიგნიდან ეკვრის მემბრანას და გამჭვირვალეა, ხოლო მეორე ნაწილი კი მკვრივია - მას ციტოპლაზმური დისკო ეწოდება. დისკოდან ტონოფილამენტებად წოდებული შუალედური ფილამენტები და მიკროფილამენტები გამოდიან. მიკროფილამენტები ციტოპლაზმის სიღრმეში აღწევენ. ფიქრობენ, რომ ტონოფილამენტები მოპირდაპირე დისკოს უერთდებიან. მათი ძირითადი ფუნქცია შეკუმშვის ძალის გადაცემასა და განაწილებაში მდგომარეობს. წვრილი ღეროსებრი კავშირებით ცენტრალურ ფირფიტის და ციტოპლაზმის დისკოს დაკავშირება ხდება. ლაქისებრი დესმოსომა განსაკუთრებით მტკიცე უჯრედშორისი კავშირია (სურ. 20).



სურათი 20. ლაქისებრი დესმოსომა.
1 – უჯრედის მემბრანა; 2 – უჯრედშორისი სივრცე; 3 - ციტოპლაზმური დისკო; 4 – ტონოფილამენტები; 5 - წვრილი ღეროსებრი კავშირები.

3.3.1.4. ადჰეზიური კონტაქტი ექსტრაუჯრედულ მატრიქსთან

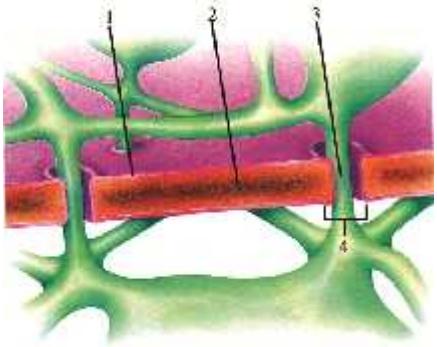
ჰემიდესმოსომა (Hemidesmosom) პლაზმურ მემბრანას უჯრედგარეთა მატრიქსთან აკავშირებს. დესმოსომის მსგავსად ჰემოდესმოსომას ციტოპლაზმური დისკო აქვს. დისკოს შემადგენლობაში ცილა ***პლექტინი*** შედის. ჰემიდესმოსომის უბანში ლოკალიზებულია ტრანსმემბრანული ცილები (a6b4-ინტეგრინი და XVII კოლაგენი). a6b4-ინტეგრინი უჯრედის გარეთ ბაზალური მემბრანის შემადგენლობაში შემავალ ლამინინ 5-ს უკავშირდება, ციტოპლაზმის მხარეს კი ცილა პლექტინის საშუალებით კერატინის შემცველ შუალედურ ფილამენტებს. უჯრედსა და მატრიქსს შორის ურთიერთქმედების ეს ფორმა ძირითადად ეპითელური უჯრედების ბაზალური ნაწილებისათვის არის დამახასიათებელი.

ფოკალური კონტაქტები მრავალი ტიპის უჯრედისთვის არის დამახასიათებელი. ასეთი სახის კონტაქტი განსაკუთრებით კარგად არის შესწავლილ ფიბრობლასტებში. ფოკალური კონტაქტების წარმოქმნაში ტრანსმემბრანული ლინკერული ცილები – ინტეგრინები მონაწილეობენ. ინტეგრინები უჯრედშორისი მატრიქსის ცილებთან (მაგ: ფიბრონექტინს) სპეციფიკურ კავშირებს წარმოქმნიან. ინტეგრინების ციტოპლაზმური დომენები ცილების ტალინის და ვინკულინის საშუალებით აქტინის ფილამენტებს უკავშირდება. ფოკალური კონტაქტები უჯრედის უჯრედშორის სტრუქტურებთან მიმაგრებას უზრუნველყოფს. ამავე დროს ამ კონტაქტების საშუალებით უჯრედების მოძრაობის რეგულირება ხდება.

3.3.1.5. პლაზმოდესმები

მცენარეულ ქსოვილში უჯრედები ერთმანეთს უკავშირდება მრავალი ვიწრო ციტოპლაზმური არხის საშუალებით, რომლებიც უჯრედის საყრდენ კედელში გადის. ამ არხებს ***პლაზმოდესმები*** (plazmodesmata) ეწოდებათ. პლაზმური მემბრანის ის ნაწილი, რომელიც ამოფენს პლაზმოდესმას უერთდება მეზობელი უჯრედის პლაზმურ მემბრანას ანუ პლაზმოდესმებით ერთმანეთს უკავშირდება ორი უჯრედის ჰიალოპლაზმა. ამასთანავე, ერთი უჯრედის ენდოპლაზმური

ბადის გამონაზარდი (ე.წ. პლაზმოტუბულა) ერთი უჯრედის ჰიალოპლაზმის და არხის (პლაზმოდესმას) გავლით შეაღწევს მეორე უჯრედში. პლაზმოდესმა ზომით ბევრად აღემატება ნაპრალისებრ კონტაქტებს (სურ. 21).



სურათი 21. პლაზმოდესმა
1 – პლაზმური მემბრანა; 2 – უჯრედის კედელი;
3 - დესმოტუბულა; 4 – პლაზმოდესმა.

მათი დიამეტრი 20-40 ნმ-ია. ამის გამო პლაზმოდესმების საშუალებით მეზობელ უჯრედებს შორის ხსნადი საკვები ნივთიერებების გაცვლა ხდება. პლაზმოდესმები წარმოიქმნება უჯრედების დაყოფის პროცესში, როდესაც პირველადი უჯრედული გარსის აშენება ხდება. ახლადწარმოქმნილ უჯრედებში მათი რიცხვი საკმაოდ მაღალია და დაბერების დროს მცირდება.

პლაზმოდესმები მეზობელ უჯრედებს შორის ხსნადი საკვები ნივთიერებების გაცვლას ემსახურება. პლაზმოდესმები წარმოიქმნება უჯრედების დაყოფის პროცესში, როდესაც პირველადი უჯრედული გარსის აშენება ხდება. ახლადწარმოქმნილ უჯრედებში მათი რიცხვი საკმაოდ მაღალია და დაბერების დროს მცირდება.

3.3.2. მიკროხაოები და ლამელოპოდიები

ზოგიერთი ქსოვილის უჯრედის მემბრანაზე შეიმჩნევა მრავალრიცხოვანი გამონაზარდი, რომლებსაც ***მიკროხაოები*** ეწოდებათ. მათი სიგრძე ჩვეულებრივად 1-2 მკმ-ს უდრის, ამასთან მიკროხაოები ძლიერ ზრდის უჯრედის ზედაპირს. მიკროხაოები კარგად არის განვითარებული ისეთ უჯრედებში (მაგ. წვრილი ნაწლავის ეპითელიუმი), რომლებშიც აქტიური ტრანსპორტი მიმდინარეობს (იხ. ქვემოთ) ისინი უჯრედის აპიკალურ (უჯრედის ფუძის მოპირდაპირე) მხარეს შეიმჩნევა. მიკროხაოები ზოგჯერ კულტურაში მყოფ ცალკეულ უჯრედებსაც გააჩნიათ. უჯრედების მიკროხაოიან ზედაპირს ჯაგრისებრ ყაეთანს უწოდებენ.

მიკროხაოები შეიცავს 20-30 აქტინის ბოჭკოს, რომლებიც უჯრედის ჩონჩხის გამონაზარდებია. ბოჭკოები უჯრედის მემბრანის ქვეშმდებარე ე.წ. ტერმინალურ ბადეს უმაგრდებიან. ტერმინალური ქსელის ბოჭკოები შეაღწევენ სარტყლისებრ დესმოსომაში, რომელიც უჯრედს გარს ეკვრის.

იმის და მიხედვით თუ რა ფუნქციურ მდგომარეობაში იმყოფება უჯრედი, მიკროხაოები შეიძლება იყოს უჯრედში შეწეული ან გამოწეული. მიკროხაოების მოძრაობა აქტინის ბოჭკოებსა და ტერმინალური ქსელის მიოზინის ბოჭკოებს შორის ურთიერთქმედებაზეა დამოკიდებული, რაც კუნთის შეკუმშვას მოგვაგონებს.

მრავალი ტიპის უჯრედის მემბრანა რხევად ნაოჭებს. წარმოქმნის მათ ზედაპირული ნაოჭები ანუ ლამელოპოდიები ეწოდება. ლამელოპოდიები ხშირად მიკროტრაბეკულურ მესერს და უჯრედის ჩონჩხს ეყრდნობა. ლამელოპოდიები

განსაკუთრებით დამახასიათებელია უჯრედებისათვის, რომლებიც ენდოციტოზს აწარმოებენ.

აღწერილი სტრუქტურები დამახასიათებელია იმ უჯრედთა ჯგუფებისათვის, რომლებიც ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებული უჯრედებისაგან შედგება. ამგვარ შემთხვევაში უჯრედები მთლიან შრეებს ქმნიან. შრედ შეკრული უჯრედების ჯგუფები წარმოქმნიან ქსოვილის განსაკუთრებულ ტიპს, რომელსაც ეპითელიუმი ანუ ეპითელური ქსოვილი ეწოდება. მრავალი სასიცოცხლო ფუნქცია სწორედ ეპითელურ ქსოვილებს აკისრია. მაგალითად, შეწოვა, სეკრეცია და სხვა ამგვარი სწორედ ეპითელური ქსოვილების მიერ ხორციელდება. ასევე მიკროხაოები ნაწლავისა და თირკმლის ეპითელიუმში ე.წ. ჯაგრისისებრ ყაეთანს ქმნიან. ქსოვილოვანი სტრუქტურების დაწვრილებითი აღწერა მეცნიერების სხვა დარგის - ჰისტოლოგიის საგანია და აქ, ცხადია, მას ადგილი ვერ დაეთმობა.

3.4. უჯრედის ჩონჩხი (ციტოსკელეტონი)

ტრადიციულად უჯრედში ორ ძირითად ნაწილს - ციტოპლაზმასა და ბირთვს არჩევენ. დღესდღეობით სრულიად აშკარაა, რომ ფორმალურად უჯრედის ეს ორი მნიშვნელოვანი ნაწილი მეტად ძნელი გასამიჯნია. სიძნელეს უკვე მემბრანის სისტემის განხილვისას ვაწყდებით. მართლაც, როგორც შემდეგ დავინახავთ, ბირთვის გარსი მემბრანული წარმონაქმნია. ამავე დროს მემბრანები, რასაკვირველია, უფრო ციტოპლაზმას ეკუთვნის. ამის გამო ჩვენ უჯრედის ტრადიციულ განხილვაზე ხელი ავიღეთ და ყოველ სტრუქტურას, ასე ვთქვათ, „პარიტეტულ“ საფუძველზე ვიხილავთ. თუმცა აქვე უნდა დავსძინოთ, რომ უჯრედი ერთიანი მთლიანი სისტემაა და მისი ნებისმერი დანაწილება ყოველთვის ხელოვნურია. ამის მკაფიო მაგალითს ***უჯრედის ჩონჩხი*** ანუ ***ციტოსკელეტონი*** წარმოადგენს, რომელიც საბოლოოდ მე-20 საუკუნის 50-იან წლებში ელექტრონულ მიკროსკოპული გამოკვლევების შედეგად იყო აღწერილი.

უჯრედის ჩონჩხს მრავალი ფუნქცია აკისრია. უპირველეს ყოვლისა ის უნარჩუნებს უჯრედს მის ტიპობრივ ფორმას, განსაზღვრავს მემბრანის ცილების გადანაცვლებას, მონაწილეობს უჯრედის გადანაცვლებაში, ასრულებს შესამჩნევ როლს ***ენდოციტოზში*** და ***ეკზოციტოზში*** (იხ. ქვემოთ) და ა.შ.

უჯრედის ჩონჩხში არჩევენ: პერიფერიულ ცილოვან ქსელს (კორტიკალური შრე) და ***საკუთრივ უჯრედის ჩონჩხს.*** პერიფერიული ცილების უმრავლესობა პლაზმურ მემბრანას შიგნითა ზედაპირიდან ფარავს. როგორც ერითროციტების მემბრანის გამოკვლევიდან დადგინდა, განსაკუთრებით ბევრია მათ შორის ცილა ***სპექტრინი***. ეს უკანასკნელი ფიბრილარული ცილაა და ორი პოლიპეპტიდური ჯაჭვისაგან შედგება. სპექტრინი (ყოველ შემთხვევაში სპექტრინის მაგვარი ცილა) ერითროციტების გარდა სხვა უჯრედებშიც გვხვდება. ის უშუალოდ არ ეკვრის მემბრანას, არამედ ემაგრება მას სხვა ცილების საშუალებით. უმთავრესი მათგანია აქტინი და ანკირინი. სპექტრინ-აქტინ-ანკირინის კომპლექსი წარმოქმნის ქსელს, რომელიც უჯრედის ჩონჩხის ანუ ციტოსკელეტონის არსებითი ნაწილია. საკუთრივ უჯრედის ჩონჩხს წარმოქმნის ქიმიურად, ულტრასტრუქტურულად და ფუნქციურად განსხვავებული ძაფისებრი წარმონაქმნები, ფილამენტები.

3.4.1. ციტოპლაზმის ფილამენტები

ციტოპლაზმის ფილამენტები წაგრძელებული, დაუტოტველი, ცილოვანი წარმონაქმნებია, რომელთა მოლეკულები ზოგჯერ სპირალისებურად ლაგდება. ციტოპლაზმის ფილამენტები სამ ძირითად კლასად იყოფა:

1. მიკროფილამენტები ანუ წვრილი ფილამენტები (დიამეტრი 6 ნმ);
2. შუალედური ფილამენტები (დიამეტრი 7-11 ნმ);
3. მიკრომილაკები (დიამეტრი 25 ნმ).

3.4.1.1. მიკროფილამენტები

მიკროფილამენტის ძირითადი კომპონენტი არის გლობულარული ცილა ***აქტინი***. სხვადასხვა ტიპის უჯრედის მიკროფილამენტში აქტინის სხვადასხვა იზოფორმა არის წარმოდგენილი. აქტინის ყველ იზოფორმას მსგავსი ამინომჟავური თანამიმდევრობა აქვს, განსხვავებულია მხოლოდ პოლპეპტიდური ჯაჭვის კიდურა უბნები. აქტინის ეს უბნები მართალია არ მონაწილეობს შეკუმშვის პროცესში, მაგრამ ცილის პოლიმერიზაციას სწორედ ისინი განსაზღვრავს. მონომერის სახით აქტინი არის გლობულა ე.წ. G-აქტინი, რომელიც ატფ-ის მოლეკულას შეიცავს. G-აქტინის მოლეკულების პოლიმერიზაციის შედეგად ფიბრილარული F-აქტინი წარმოიქმნება (სურ.22).

სურათი 22. აქტინის სქემატური გამოსახულება

მიკროფილამენტი არის ორი სპირალური ფორმის F-აქტინის ჯაჭვი (პროფილამენტი). მიკროფილამენტები მჭიდროდაა დაკავშირებული ყველა იმ ფუნქციასთან, რომელიც რაიმე მოძრაობას შეიცავს. უჯრედის ციტოქალაზინ B-თი დამუშავება მიკროფილამენტების დაშლას იწვევს, რასაც უჯრედის მიერ მთელი რიგი ფუნქციების დაკარგვა მოყვება. კერძოდ, ირღვევა: ფაგოციტოზი, პინოციტოზი, ეკზოციტოზი, ციტოკინეზისი, ციტოპლაზმური ნაკადები, მიკროხაოების, წამწამებისა და შოლტების მოძრაობა, უჯრედის ჩონჩხის მოძრაობა და კუნთის შეკუმშვა (იხ. ქვევით).

აქტინის მიკროფილამენტი ძლიერ დინამიური სტრუქტურაა, რომელიც მიკრომილაკის მსგავსად, შეიძლება სწრაფად წარმოიქმნას და სწრაფადვე დაიშალოს. აქტინის მიკროფილამენტის წარმოქმნა და დაშლა დამოკიდებულია G-აქტინის კონცენტრაციაზე არეში. მიკროფილამენტის სტაბილიზაცია მიიღწევა სპეციფიკურ ცილებთან დაკავშირების გზით. ასეთი ცილებია: ტროპომიოზინი, ფილამინი, მიოზინი და სხვა.

მიოზინი არის ცილა, რომელსაც ატფ-აზური აქტიურობა ახასიათებს. ის ატფ-ს შლის და ქიმიურ ენერგიას მექანიკურ ენერგიად გარდაქმნის. არსებობს რამდენიმე ტიპის მიოზინი მათგან აღსანიშნავია სამი ტიპის მიოზინი: I, II და V. II ტიპის მიოზინის ორი მოლეკულა ასოცირდება ერთმანეთთან და მიიღება მსხვილი ფიბრილა, რომელიც მონაწილეობს კუნთის შეკუმშვის და უჯრედების დაყოფის პროცესებში. მიოზინი I და V მონაწილეობს მემბრანასა და ციტოჩონჩხის ელემენტებს შორის ურთიერთქმედების პროცესში.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება აქტომიოზინის კომპლექსს, რომელიც მთლიანი უჯრედის ან მისი ცალკეული კომპონენტის მოძრაობს უზრუნველყოფს. აქტომიოზინის კომპლექსის მოქმედების მექანიზმი შემდეგში მდგომარეობს: მიოზინის მოლეკულის თავი აქტინის ფილამენტს უკავშირდება, იწვევს მის მოხრას და შემდგომ ცილდება. ყოველ ასეთ ქმედებას თან ახლავს ერთი მოლეკულა ატფ-ის დაშლა და მიოზინის თავი გადაინაცვლებს აქტინის ფილამენტის მიმართ.

კუნთის ბოჭკოებში დიდი რაოდენობით არის წარმოდგენილი მიოფიბრილები. მიოფიბრილა შედგება ორი სახის პროტოფილამენტისაგან. ესენია: მსხვილი და წვრილი პროტოფილამენტები. წვრილ პროტოფილამენტი შედის ცილები: აქტინი, ტროპომიოზინი და ტროპონინი, ხოლო მსხვილში – მიოზინი II. მიოფიბრილების წარმოქმნაში აგრეთვე ცილა დესმინი მონაწილეობს.

3.4.1.2 შუალედური ფილამენტები

სხვადასხვა ტიპის უჯრედში შუალედური ფილამენტები მიუხედავად იმისა, რომ ერთსა და იგივე ფუნქციას ასრულებს, მათი ქიმიური შემადგენლობა ***ტიპობრივ-სპეციფიკურია***. ეს იმას ნიშნავს, რომ სხვადასხვა წარმოშობის უჯრედების შუალედურ ფილამენტებში სხვადასხვა ცილები შედის. სახელდობრ, კუნთოვანი ქსოვილის უჯრედების შუალედური ფილამენტი შედგება ცილა ***დესმინისაგან*** (მოლ. მასა 52 000), მეზენქიმური წარმოშობის უჯრედებში ვხვდებით ცილა ***ვიმენტინს*** (მოლ. მასა 53 000), ეპითელიური უჯრედები შეიცავს ციტოკერატინებს (თორმეტიოდე სხვადასხვა ცილაა, მოლეკულური მასით 40 000-70 000), ნერვული უჯრედების საშუალედო ფილამენტები სამი ***ნეიროფილამენტის*** ცილისაგან (მოლ. მასა 65 000, 105 000 და 135 000) შედგება, ხოლო ნეიროგლიის უჯრედები, უპირატესად ასტროციტები, ერთ ***გლიის ფიბრილარულ მჟავე ცილას*** (მოლ. მასა 50 000) შეიცავს. დადგინდა, რომ თვალის ბროლის უჯრედების შუალედური ფილამენტები შეიცავს ბროლისათვის აუცილებელ სპეციფიკური ცილების - ***ფაკინინის*** და ***ფილენსინის*** ჰეტეროპოლიმერებს, რომლებიც ბროლისათვის სპეციფიკური ფილამენტების სისტემას ქმნის.

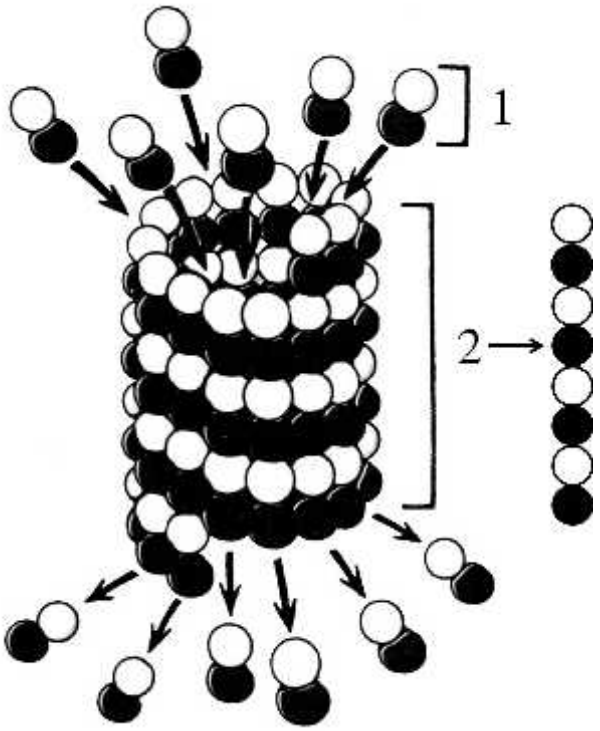
შუალედური ფილამენტების შემადგენელ ცილებს მსგავსი აგებულება აქვს. ყოველი მოლეკულის ცენტრალურ – სპირალურ ნაწილში, ერთიდაიგივე 130 ამინომჟავური ნაშთია. მოლეკულის ბოლოებზე, სადაც არ არის α-სპირალი, ამინომჟავური თანამიმდევრობა განსხვავებულია. სწორედ ამ ცენტრალური უბნებით ორი მოლეკულა უკავშირდება ერთმანეთს და მიიღება დიმერი, ორმაგი სპირალით (სიგრძე 48 ნმ-ია). ორი ასეთი დიმერი წარმოქმნის პროტოფილამენტს (ტეტრამერი). პროტოფილამენტები ქმნის სქელ ფიბრილას და საბოლოო ჯამში 8 პროტოფილამენტისგან მიიღება სრული შუალედური ფილამენტი.

თანამედროვე მონაცემების მიხედვით შუალედური ფილამენტები ყველაზე მდგრადი სტრუქტურაა, რომელიც უჯრედის საყრდენ სისტემას წარმოქმნის. ასე მაგალითად, ეპიდერმისის უჯრედებში შუალედური ფილამენტები უკავშირდება დესმოსომას და მიიღება ხისტი შიდაუჯრედული ქსელი.

3.4.1.3. მიკრომილაკები (მიკროტუბულები)

მიკრომილაკი უჯრედის ჩონჩხის მეტად მნიშვნელოვანი კომპონენტია. მიკრომილაკი ინტერფაზულ უჯრედში ან თავისუფალი სახით, ან მჭიდროდ ჩაწყობილი უჯრედის სხვადასხვა ორგანელასა თუ წარმონაქმნში (ცენტრიოლი, ბაზალური სხეულაკი, წამწამები და შოლტები) გვხვდება. მიკრომილაკი, როგორც ამას სახელწოდება გვიჩვენებს, მილს წარმოადგენს და შესაბამისად სანათურიც აქვს. მიკრომილაკი ცილა ტუბულინის მოლკეულებისა და მათთან ასოცირებული ცილებისაგან შედგება. მიკრომილაკების ძირითადი „სამშენებლო ბლოკი“ ორი განსხვავებული სუბერთეულისაგან შემდგარი ჰეტეროდიმერული ცილა ტუბულინია. ჰეტეროდიმერის შემადგენელი სუბერთეულები α და β ტუბულინებია. დიმერები ერთმანეთისაგან მცირედ განსხვავდება და მილაკში სიგრძივად არის განლაგებული. ერთი ტუბულინი თავისი α- სუბერთეულით

უკავშირდება მეორე ტუბულინის β- სუბერთეულს და ა.შ. მიიღება გრძელი ღერძის პარალელური α და β ტუბულინების ჯაჭვები, პროტოფილამენტები. ამგვარად, მიკრომილაკი პროტოფილამენტებისაგან შემდგარი მილია. მიკრომილაკების სიგრძე მეტად განსხვავებულია: 200 ნმ-დან 25000 ნმ-მდე (25 მკმ). მიკროტუბულების გარეთა დიამეტრი დაახლოებით 25 ნმ-ს, ხოლო შიგნითა დიამეტრი 15 ნმ-ს უდრის (სურ. 23). მიკრომილკი არის საკმაოდ დინამიური სტრუქტურა, რომლის სიცოცხლის ხანგრძლივობა საშუალოდ 5 წუთს შეადგენს. ის სწრაფად წარმოიქმნება და სწრაფადვე იშლება.



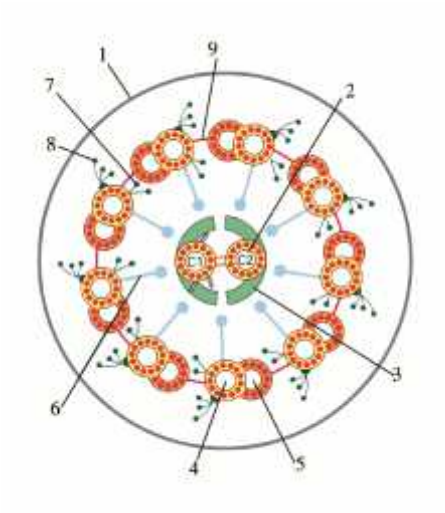
სურათი 23. მიკრომილაკის სქემა
1 - დიმერი; 2 – პროტოფილამენტი.

მიკრომილაკის დაშლის და აწყობის პროცესი მის ბოლოებზე მიმდინარეობს, მაგრამ ერთზე აწყობა ჭარბობს დაშლას (აწყობის ბოლო, მზარდი პლიუს-ბოლო), ხოლო მეორეზე კი პირუკუ, დაშლა ჭარბობს აწყობას (ე.წ მინუს-ბოლო). ამგვარად, მიკრომილაკი ფაქტობრივად მხოლოდ ერთი ბოლოთი იზრდება. ტუბულინების დიმერებად აწყობა და მათი შემდგომი ზრდა გტფ-თან შეკავშირებას მოითხოვს. მიკრომილაკების აწყობასა და დაშლაზე კალციუმი (Ca^{+2}) მოქმედებს.

საინტერესოა მიკრომილაკებთან ასოცირებული პროტეინები ***მაპ*** (MAP – Microtubules asociation proteins), რომლებიც მათ ზედაპირზეა დაფენილი. ორი სახის მაპ-ს არჩევენ: მაპ-1 და მაპ-2. მაპ-ები ხელს უწყობს მიკროტუბულების აწყობას და იცავს მათ მთელი რიგი ნივთიერებებისაგან (კოლქიცინი, ვინკრისტინი, ვინბლასტინი), რომლებიც უკავშირდება მიკრომილაკების განსაკუთრებულ საიტებს და იწვევს მათ დაშლას.

მიკრომილაკებით ხორციელდება მოძრაობა, რითაც ის სხვა კუმშვად სტრუქტურებს (მაგალითად, მიოფიბრილები) მოგვაგონებს, თუმცა არავითარი კავშირი მათ არც აქტინთან და არც მიოზინთან არ აქვთ. საინტერესოა, რომ სწორედ მიკრომილაკები შეადგენს წამწამების, შოლტებისა და სპერმატოზოიდების კუდების სამოძრაო აპარატის ძირითად კომპონენტს. ყველა

ეს სტრუქტურა არსებითად ერთნაირადაა მოწყობილი. მათი ძირითადი ნაწილი ე.წ. აქსონემაა (სურ.24).



სურათი 24. წამწამის ან შოლტის განიკვეთის (აქსონემა) სქემა.
1 - უჯრედის (პლაზმური) მემბრანა; 2 - ცენტრალური მილაკები; 3 - ცენტრალური შალითა; 4 - A-ქვებოჭკო; 5 - B-ქვებოჭკო; 6 - რადიალური მანა; 7 - დინეინის შიგნითა მხარი; 8 - დინეინის გარეთა მხარი; 9 - ნექსონი (შუალედური ზღუდარი).

აქსონემის ცენტრში წყვილი მიკრომილაკი მდებარეობს (ცენტრალური მილაკები). ყოველი მათგანი 13-13 პროტოფიბრილისაგან შედგება. ცენტრალური მილაკები თავისებურ ცენტრალურ შალითაშია მოქცეული. აქსონემა მიკრომილაკების სულ ცხრა წყვილს შეიცავს. თითოეული წყვილის შემადგენელი ქვებოჭკოები სხვადასხვა ფორმისაა: ერთი მათგანი განიკვეთში სრულ წრეს ქმნის და 13 პროტოფიბრილისაგან შედგება. მას A ქვებოჭკოს უწოდებენ. წყვილის მეორე წევრი - B ქვებოჭკო განიკვეთში ნახევარმთვარისებრი მოყვანილობისაა და 11 პროტოფიბრილისაგან შედგება.

მიკრომილაკების წყვილები ნექსონებით ანუ შუალედური ზღუდარებით არის შეკავშირებული. გარდა ამისა, ყოველი წყვილის A ქვებოჭკო სხვა წყვილის B ქვებოჭკოსთან ე.წ. მხრებით არის შეერთებული. აღნიშნული მხრების შემდგენლობაში შედის ცილა დინეინი, ამიტომ მათ დინეინის მხრებს უწოდებენ. ცილა დინეინს აქვს ორი სამი გლობულარული თავი. დინეინის გლობულარულ თავებს, მსგავსად მიოზინისა, ატფ-აზური აქტიურობა ახასიათებს. დინეინის მხრების ამოკვეთის შემთხვევაში აღარ ხდება წამწამების მოძრაობა. აქედან გამომდინარე, ფიქრობენ, რომ სწორედ დინეინის მხრების ატფ-აზური აქტიურობით განისაზღვრება მათი მონაწილეობა მოძრაობის პროცესში. მიკრომილაკის ყოველი წყვილის A ქვებოჭკოდან აქსონემის ცენტრისკენ რადიალურად გამოდის მანები. ადვილი დასანახავია, რომ მიკრომილაკების ფუნქციები უჯრედის ჩონჩხის ფუნქციებს სცდება. ეს სტრუქტურა უჯრედის სამოძრაო აპარატიც არის. როგორც შემდგომში დავინახავთ, მიკრომილაკები უჯრედის გაყოფაშიც მონაწილეობს.

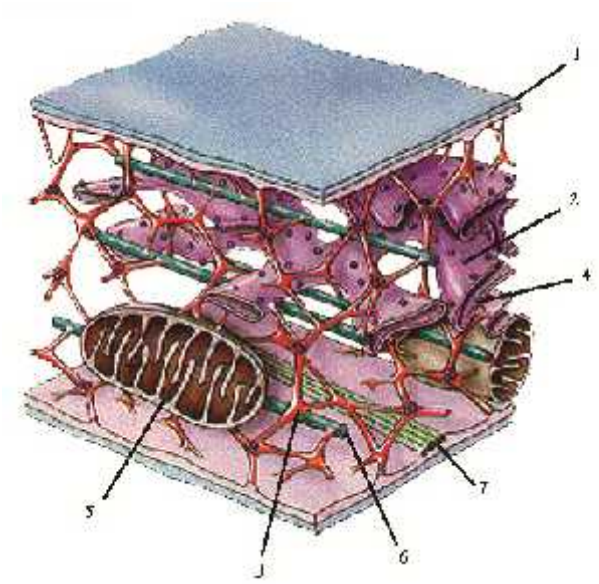
3.5. მიკროტრაბეკულური მესერი

ბოლო დროს ლიტერატურაში ციტოპლაზმის კიდევ ერთ სტრუქტურას აღწერენ. მას მიკროტრაბეკულურ მესერს უწოდებენ. მიკროტრაბეკულური მესერი ციტოპლაზმური მატრიქსის ერთ-ერთი ძირითადი ნაწილია. თუმცა,

როგორც ჩანს, საყოველთაო აღიარება ამ სტრუქტურამ მხოლოდ სულ ბოლო დროს მოიპოვა. ზოგიერთ სახელმძღვანელოში მიკროტრაბეკულური მესერი არ მოიხსენიება. მის აღმოჩენას უკავშირებენ მაღალი ძაბვის ელექტრონული მიკროსკოპიის განვითარებას. ამ სტრუქტურის შესწავლაში დიდი წვლილი მიუძღვით კ. პორტერს და მის თანაავტორებს. შემუშავებული შეხედულების თანახმად ეუკარიოტული უჯრედი ორ დიდ განყოფილებად იყოფა. ესენია: მიკროტრაბეკულური მესერი და ინტერტრაბეკულური სივრცე. მიკროტრაბეკულური მესერი წარმოადგენს თავისებური ჭიმების (ტრაბეკულების) ქსელს, რომელიც ყველა უჯრედულ სტრუქტურას ერთ სისტემად აერთიანებს (სურ. 25).

მესერში ტრაბეკულები ცილებითაა მდიდარი. ინტერტრაბეკულური სივრცე წყალში გახსნილი ნივთიერებებითა (გლუკოზა, ამინომჟავები, ჟანგბადი და არაორგანულიმარილები) წარმოდგენილი.

ნაპირებზე მიკროტრაბეკულური მესერი უჯრედის მემბრანას, ხოლო უჯრედის შიგნით ენდოპლაზმური ბადეს უერთდება. მიკროტრაბეკულური მესერი უჯრედის ფორმის ჩამოყალიბებასა და შენარჩუნებას ემსახურება. გარდა ამისა, მას უმაგრდება ციტოპლაზმის ჩონჩხის სტრუქტურები და ორგანელები, რაც უჯრედის კომპონენტების სივრცით ორგანიზაციას უზრუნველყოფს. ციტოჩონჩხის კომპონენტებთან ერთად მიკროტრაბეკულური მესერი ორგანელების უჯრედში გადანაცვლებასა და ტრანსლოკაციის პროცესებს უზრუნველყოფს.



სურათი 25. მიკროტრაბეკულური მესრის მოდელი

1 - პლაზმური მემბრანა; 2 - რიბოსომა; 3 - მიკროტრაბეკულური ჭიმი; 4 - ენდოპლაზმური ბადე; 5 - მიტოქონდრიონი; 6 - მიკრომილაკი; 7 - მიკროფილამენტები.

მიკროტრაბეკულური მესერი ხისტი სტრუქტურა არ არის. ის დრო და დრო პირობების შეცვლის შესაბამისად იცვლება. ასე მაგალითად, დაბალ ტემპერატურაზე კულტივირებისას (+40C) უჯრედი სფერული ფორმისა ხდება. უჯრედის ჩონჩხის ცვლილების გამო მიკრომილაკები იშლება, ციტოპლაზმური ფილამენტები ქრება, ხოლო მიკროტრაბეკულური მესერი ნაწილობრივ იშლება. საყურადღებოა მესერის ზოგიერთი ტრაბეკულის გამოცალკევება და „ბელტებად“ შეკვრა. „ბელტების“ წარმოქმნა თვით მესერში ღრიჭოებს აჩენს, რის გამოც ორგანელებს მოძრაობისთვის უფრო მეტი თავისუფლება ეძლევა. ნორმალურ პირობებში დაბრუნებისას უჯრედის სტრუქტურები, და მათ შორის

მიკროტრაბეკულური მესერი, აღდგება და ორგანელების გადანაცვლება კვლავ იზღუდება.

მიკროტრაბეკულური მესერის შექცევად ცვლილებებს იწვევს გარემოს ქიმიური შემადგენლობის შეცვლაც. ნივთიერება ციტოქოლაზინი B, მაღალი ან დაბალი ოსმოსური წნევა, ზოგიერთი იონების (Ca^{2+} და Mg^{2+}) კონცენტრაციის ცვლილებები და მეტაბოლიზმის ზოგიერთი ინჰიბიტორი მიკროტრაბეკულური მესერის მდგომარეობას შექცევადად ცვლის.

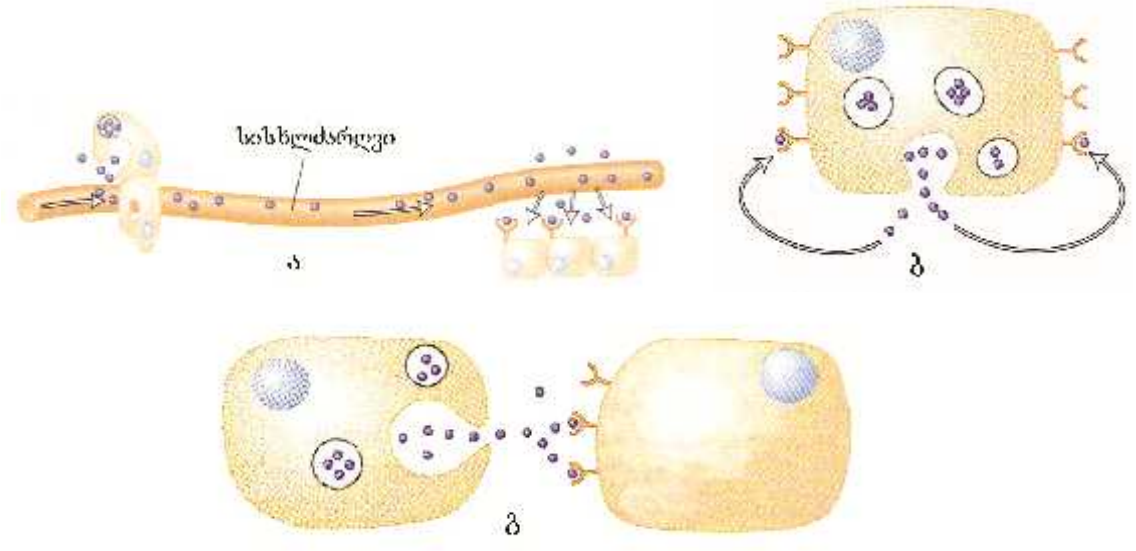
მიკროტრაბეკულური მესერი, უჯრედის ჩონჩხის ცილების (აქტინი, მიოზინი და ტუბულინი) გარდა, კიდევ 100-მდე სხვა ცილასაც შეიცავს.

3.6. უჯრედის რეცეპტორები

უჯრედს არსებობა, ჩვეულებრივად, მიკროგარემოში უხდება. მიკროგარემო მრავალ სასიგნალო ნივთიერებას შეიცავს, რომელიც უჯრედის არსებობასა და ფუნქციონირებაზე გარკვეულ ზეგავლენას ახდენს. მეტად მნიშვნელოვანია ის ნივთიერებები (მაგ. ჰორმონები), რომელთა საშუალებითაც უჯრედშორისი ურთიერთობები მყარდება. დადგენილია, რომ უჯრედში სინთეზირებული ზოგიერთი ნივთიერება უჯრედის შესაბამის სტრუქტურაზე ზემოქმედებისათვის თავდაპირველად უჯრედშორის სივრცეში უნდა გამოვიდეს. შემდეგ ეს ნივთიერება ამავე ან სხვა უჯრედის მემბრანას სპეციფიკურად უკავშირდება. ამგვარი მოქმედების სამი გზა არსებობს. აქედან გამომდინარე უჯრედების ურთიერთობის სამ ფორმას არჩევენ: ***ავტოკრინულს, პარაკრინულს*** და ***ენდოკრინულს*** (სურ. 26).

1. ფაქტორი გამოდის უჯრედიდან და მასზევე მოქმედებს (ავტოკრინული გზა); 2. ფაქტორი გამოდის უჯრედიდან და მეზობელ უჯრედზე მოქმედებს (პარაკრინული გზა); 3. ფაქტორი გამოდის უჯრედიდან და მოშორებით მდებარე უჯრედზე მოქმედებს (ენდოკრინული გზა).

თუ მოქმედი ფაქტორი რაიმე პროცესზე ზეგავლენის მოსახდენად უჯრედში უსათუოდ უნდა შევიდეს, მაშინ უჯრედში ნივთიერებათა ტრანსპორტს ექნება ადგილი. ძალიან ხშირად, იქნებ უმეტეს წილადაც კი, ფაქტორი უშუალოდ უჯრედში თვითონ არ შედის. მიუხედავად ამისა, სიგნალი მაინც აღწევს უჯრედში. ამისათვის უჯრედს შესაფერისი საშუალებები გააჩნია.

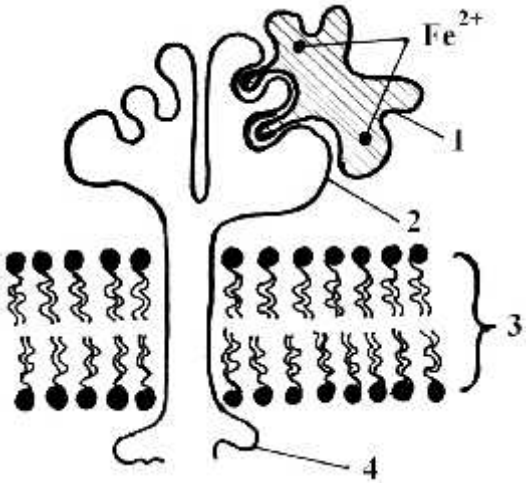


სურათი 26. უჯრედების ქიმიური ურთიერთქმედების გზები.
ა - ენდოკრინული; ბ - ავტოკრინული;
გ - პარაკრინული.

უჯრედებთან ნივთიერების სპეციფიკური ურთიერთობა საგანგებო გლიკოპროტეინული ბუნების მოლეკულებით ***რეცეპტორებით*** ხორციელდება. ყოველი რეცეპტორი სპეციფიკურად იერთებს ერთ ან რამდენიმე ***ლიგანდს*** (სასიგნალო მოლეკულა). ლიგანდ-რეცეპტორული ურთიერთქმედება უჯრედების ნორმალური ცხოველქმედების აუცილებელი პირობაა. თუ ყველა ნივთიერება ერთნაირად იმოქმედებს უჯრედზე, მისი ცხოველქმედება აირდაირევა და ამგვარი სისტემა მასში ამტყდარი ქაოსის გამო დაკისრებულ ფუნქციებს ვერ შეასრულებს. არსებობს ორი ტიპის რეცეპტორი: პლაზმურ მემბრანაში ჩაშენებული (მემბრანის რეცეპტორები) და ბირთვში ან ციტოპლაზმაში თავისუფლად არსებული (ბირთვული რეცეპტორები).

3.6.1. უჯრედის მემბრანის რეცეპტორები და მათი მოლეკულური სტრუქტურა

მემბრანის რეცეპტორები თავისი ბუნებით ინტეგრალური ცილებია. ყოველ მათგანს აქვს უჯრედგარეთა უბანი, ლიპიდურ ბიშრეში „ჩაფლული“ უბანი და ციტოპლაზმაში მოთავსებული შიგნითა უბანი (სურ. 27).



სურათი 27. ტრანსფერინის რეცეპტორი
1 - ტრანსფერინი; 2 - უჯრედგარეთა დომენი; 3 - უჯრედის მემბრანა; 4 - უჯრედშიგნითა დომენი.

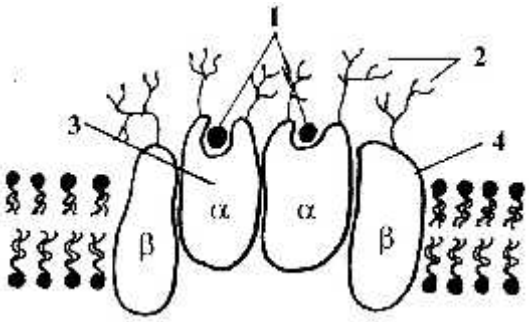
რეცეპტორების მოლეკულური მასა საკმაოდ დიდია და 90-350 კდ-ს უდრის. რეცეპტორის სუბერთეულები თავის მხრივ შედგება უბნებისაგან, რომლებსაც დომენებს უწოდებენ. დომენი - რთული მაკრომოლეკულის ფუნქციურად ავტონომიურ უბანს ეწოდება. ცილოვანი დომენის მაგალითს წარმოადგენს რეცეპტორის უჯრედგარეთა ნაწილის უბანი, რომელიც იმუნური ცილების (იმუნოგლობულინების) ერთ-ერთ უბანს ემსგავსება და, როგორც ჩანს იმუნოლოგიური პროცესების წარმართვაში იღებს მონაწილეობას.

ლიგანდი რეცეპტორის უჯრედგარეთა ნაწილს, მის ***აქტიურ ცენტრს*** უკავშირდება. მიიღება ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსი. ზოგიერთი რეცეპტორი რამდენიმე სუბერთეულისაგან შედგება (სურ. 28).

რეცეპტორის ფუნქციის შესრულებაში სუბერთეულების წვლილი ტოლი არ არის. მაგალითად, ინსულინის რეცეპტორის α-ჯაჭვი აქტიური ცენტრის შექმნაში მონაწილეობს, ხოლო β კი ე.წ. ეფექტორულ ფუნქციას (იხ. ქვემოთ) ასრულებს.

ლიგანდის რეცეპტორთან შეკავშირება ამ უკანასკნელის გარკვეულ კონფორმაციულ ცვლილებებს იწვევს. ზოგიერთი ლიგანდი ერთი და იგივე რამდენიმე რეცეპტორს უკავშირდება. ამის შედეგად რეცეპტორების

ერთმანეთისაკენ გადანაცვლება, ერთად შეკვრა და ე.წ. ქუდის (ინგლისური სიტყვიდან cap) წარმოქმნა ხდება. „კეპინგის მექანიზმი“, როგორც ჩანს, ზემოთ აღწერილით არ ამოიწურება. ზოგიერთი ნივთიერება (ციტოქალაზინი B, კოლქიცინი) კეპინგს აფერხებს, რაც ამ პროცესში უჯრედის ჩონჩხის კომპონენტების მონაწილეობას მოწმობს.



სურათი 28. ინსულინის რეცეპტორი

1 - ინსულინი; 2 - ნახშირწყლოვანი კომპონენტის დატოტვილი ჯაჭვები; 3 - ~ სუბერთეული; 4 - სუბერთეული.

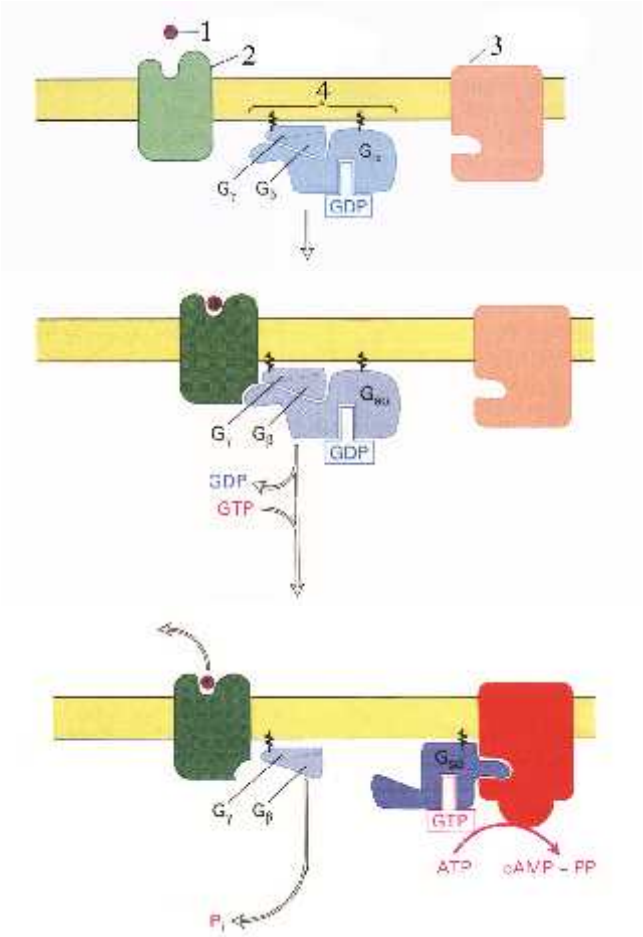
ყოველი რეცეპტორი განსაკუთრებული გენის ექსპრესიის პროდუქტია. რაც უფრო აქტიურია გენი, მით უფრო მეტია შესაბამისი რეცეპტორების რიცხვი უჯრედის ზედაპირზე (რეცეპტორების სიმჭიდროვე).

3.6.2. რეცეპტორული სიგნალის გატარების გზები

ლიგანდს, რომელსაც უჯრედთან სიგნალი მოაქვს პირველად შუამავალს ანუ მესენჯერს უწოდებენ. უჯრედის ზედაპირზე მდებარე რეცეპტორზე მოსული სიგნალი, გადაეცემა გენომს ან უჯრედშიდა სხვა ეფექტორულ სტრუქტურებს. ერთ-ერთი ყველაზე უფრო შესწავლილი მემბრანის ზედაპირიდან გენომში სიგნალის გადაცემის გზა ***G ცილის*** მონაწილეობით განხორციელებული გზაა.

ჩვეულებრივად ლიგანდრეცეპტორის კომპლექსიდან სიგნალი მოდის G ცილასთან, რომელიც გტფ-თან შეკავშირებისას აქტიურდება. G ცილა ერთი დიდი α) და ორი მცირე (β და γ) სუბერთეულებისაგან შედგება (სურ. 29).

თავდაპირველად G ცილა გდფ-თან (გუანოზინდიფოსფატი) არის შეკავშირებული. ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსის შექმნის შედეგად რეცეპტორი კონფორმაციას იცვლის, რის შემდეგაც G ცილას უკავშირდება. ამის შემდეგ ცილის მოლეკულაში გდფ-ის გტფ-ით ჩანაცვლება ხდება, ცილა იცვლის კონფორმაციას და ორი β და γ სუბერთეული წყდება. ამნაირად შეცვლილი G ცილა აქტიურდება და ადენილატციკლაზასთან ურთიერთქმედებს, რომელიც, თავის მხრივ, ატფ-ის ციკლურ ამფ-ად (ციკლური ადენოზინმონოფოსფატი) გადაქცევას იწვევს. G ცილა ადენილატციკლაზას სტიმულაციას, ან პირიქით, ინჰიბირებას ახდენს (სურ.29). ამგვარად, რეგულირდება უჯრედში ც-ამფ-ს რაოდენობა. G ცილის გტფ-თან ურთიერთქმედება მის რეცეპტორისადმი ნათესაობას ამცირებს. სამაგიეროდ, გააქტიურებული ადენილატციკლაზა გტფ-ს დაშლას იწვევს და მიიღება გდფ. ამის შედეგად G ცილის საწყისი კონფორმაცია და მისი რეცეპტორთან ნათესაობა აღდგება.



სურათი 29. რეცეპტორით სიგნალის გადაცემის გზა

1 – ჰორმონი (ლიგანდი); 2 – რეცეპტორი; 3 – ადენილატციკლაზა; 4 – G ცილა.

ც-ამფ მეორად შუამავალს ანუ მესენჯერს წარმოადგენს. ც-ამფ სხვადასხვა რეაქციაზე მოქმედებს. მისი მოქმედება ხანმოკლეა, რადგანაც ფერმენტ ფოსფოდიესთერაზას გავლენით ის 5'ამფ-ად გადაიქცევა. ც-ამფ ძირითადად ააქტიურებს პროტეინკინაზებს, რომლებიც ცილის მოლეკულაზე ფოსფატის ჯგუფის გადატანის (ფოსფორილება) კატალიზს ახდენენ.

კიდევ ერთი მეორადი მესენჯერია Ca^{2+}. ლიგანდის (პირველადი მესენჯერი) ზეგავლენით იხსნება კალციუმის მემბრანული არხები. კალციუმი, შეაღწევს ციტოპლაზმაში და სპეციფიკურ ცილებს (როგორიცაა კალმოდულინი და სხვა) შეუკავშირდება. ეს კომპლექსი მრავალი ფერმენტის აქტივაციას ახდენს. გარდა ამისა, ამ კომპლექსით აქტიურდება სისტემა, რომელიც ც-ამფ-ის არაციკლურ ამფ-ად გადაქცევას აჩქარებს.

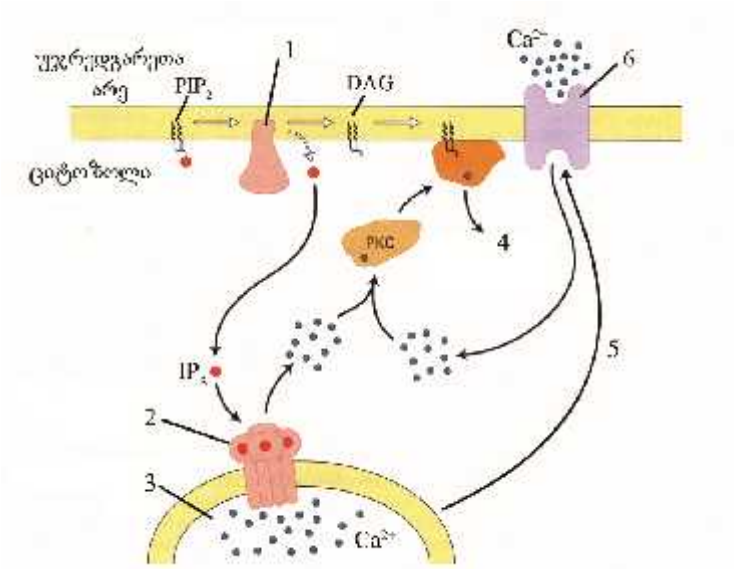
კალციუმის მონაწილეობის შემთხვევაში ამოქმედდება მეორადი მესენჯერის კომბინაცია: Ca^{2+}, ინოზიტოლტრიფოსფატი და დიაცილგლიცეროლი. უკანასკნელნი მემბრანის ფოსფოლიპიდებიდან წარმოიქმნება, კერძოდ, პოლიფოსფოინოზიტოლიდან ანუ ფოსფატიდილინოზიტოლიდან, მისი დაშლის გზით. ამ პროცესში ფოსფატიდილინოზიტოლ-სპეციფიკური ფოსფოლიპაზა-C (ფერმენტია) მონაწილეობს (სურ. 30).

ფოსფოლიპაზა C-ს სამი ფორმაა აღმოჩენილი. ამასთან, ფოსფატიდილინოზიტოლთან მხოლოდ ერთი მათგანი შედის ურთიერთობაში. ფერმენტის სამი ფორმიდან ორი ციტოპლაზმაშია ნაპოვნი, ხოლო მესამე უჯრედის მემბრანასთან არის შეკავშირებული. შესაძლოა, მესამე ფორმა ფოსფოლიპაზა C არც იყოს, არამედ რაღაც სხვა ფუნქციას ასრულებდეს.

ყველა დანარჩენი რეაქცია ფოსფორილირების პროცესთან არის დაკავშირებული და ე.წ. პროტეინკინაზების მონაწილეობით მიმდინარეობს.

აქ მოტანილი სქემები საკმაოდ ზოგადია. უნდა ითქვას, რომ თანამედროვე ბიოლოგიაში ყურადღება განსაკუთრებით

ჰორმონებს ექცევა. ამიტომ ესა თუ ის მოვლენა ჰორმონების მაგალითზე იხილება, თუმცა არ არის გამორიცხული, რომ იგივე მექანიზმი არაჰორმონული ლიგანდ-რეცეპტორული წყვილისათვისაც გამოდგეს.



სურათი 30. რეცეპტორებიდან სიგნალის გადაცემის გზების გამარტივებული სქემა

1 – ფოსფოლიპაზა C; 2 – ინოზიტოლტრიფოსფატდამოკიდებული (IP3) Ca^{2+} არხი; 3 - ენდოპლაზმური ბადის ინტრაცისტერნული ფაზა; 4 – სუბსტრატის ფოსფორილება; 5 - Ca^{2+}-ის მარაგის გამოლევის შესახებ სიგნალის გადაცემა; 6 - Ca^{2+} დამოკიდებული არხი. PIP2 - ფოსფატიდილინოზიტოლდიფოსფატი; DAG – დიაცილგლიცეროლი; PKC – პროტეინკინაზა C.

ჰორმონების უმრავლესობა შეიძლება სამ მთავარ ჯგუფად დავყოთ:

1. ჰიდროფილური მოლეკულები;
2. მცირე ლიპოფილური მოლეკულები, რომლებიც დიფუზიის გზით აღწევენ უჯრედის მემბრანაში და უკავშირდებიან უჯრედშიგნითა რეცეპტორებს;
3. ლიპოფილური მოლეკულები, რომლებიც უჯრედის მემბრანასთან შედის კონტაქტში.

პლაზმური მემბრანის გავლის შემდეგ ლიგანდი (უმრავლესად - სტეროიდული ჰორმონები) ბირთვულ ან შესაბამის, ციტოზოლში შეტივტივებულ რეცეპტორს უკავშირდება. წარმოიქმნება რეცეპტორისა და ლიგანდის კომპლექსი, რომელიც ზრდის ან ამცირებს შესაბამისი გენების ტრანსკრიპციას. ამ ჯგუფს ეკუთვნის: ყველა სასქესო ჰორმონი, (მაგალითად, ესტროგენი და პროგესტერონი) და სხვა ჰორმონების საკმაოდ დიდი რიცხვი. ამავე ჯგუფში შედის ფარისებრი ჯირკვლის ორი ჰორმონი – თიროქსინი (ტეტრაიოდთირონინი) და ტრიიოდთირონინი. აღნიშნული ჰორმონები შეიცავს იოდს და მონაწილეობს ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციაში. აღსანიშნავია აგრეთვე ე.წ. რეტინოიდები, რომლებიც იზოპრენის პოლიმერს (იხ. ზემოთ) წარმოადგენს.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ***რეტინოის*** მჟავას, რომელიც მრავალ უჯრედულ პროცესს აკონტროლებს. ესენია უჯრედების გამრავლება (პროლიფერაცია, იხ. ქვევით), უჯრედების დიფერენცირება და ა.შ.

სხვადასხვა ტიპის უჯრედებს რეცეპტორების სხვადასხვა ნაკრები შეიძლება ჰქონდეს. ამავე დროს, ერთი და იგივე რეცეპტორი შეიძლება სხვადასხვა ტიპის უჯრედების ზედაპირზე აღმოცენდეს და სხვადასხვა პასუხი გამოიწვიოს. სხვადასხვა პასუხი, როგორც ჩანს სიგნალის გადაცემის სხვადასხვა გზას შეესაბამება.

არსებობს კიდევ ერთი ჯგუფი - ეს წყალში ხსნადი ჰორმონების, ან სხვა ლიგანდების რეცეპტორებია. ამ შემთხვევაში სასიგნალო მოლეკულებს უჯრედის მემბრანაში გასვლის უნარი არა აქვს. ყოველი მათგანი უჯრედის ზედაპირს, კერძოდ კი უჯრედის მემბრანის რეცეპტორს უკავშირდება. ნივთიერებათა ეს უზარმაზარი კლასი შეიძლება ორ ჯგუფად დავყოთ:

1. პეპტიდური ბუნების ჰორმონები, როგორიცაა ინსულინი და გლუკაგონი.*

2. მცირედ დამუხტული მოლეკულები, როგორიცაა ეპინეფრინი და ჰისტამინი.

საყურადღებოა რეცეპტორების კიდევ ერთი ჯგუფი, რომელიც იკავშირებს ლიპიდებში ხსნად ჰორმონებს – პროსტაგლანდინებს.

პროსტაგლანდინები თავის მხრივ შედის ჰორმონების საკმაოდ დიდ ჯგუფში, რომელსაც ეუკოზანოიდები ეწოდება. ეუკოზანოიდური ჰორმონები წარმოდგება – არაქიდონის მჟავისაგან. არაქიდონის მჟავა ფოსფოლიპიდების და დიაცილგლიცეროლის წარმოებულია.

ზოგიერთი პროსტაგლანდინი ლოკალური (ადგილობრივი) მედიატორების როლს ასრულებს. ზოგი კი გლუვი კუნთების შეკუმშვას იწვევს (მაგალითად, საშვილოსნოს კუნთებისა). პროსტაგლანდინები სხვა მრავალ ფუნქციასაც ასრულებენ.

აღსანიშნავია ცილოვანი ჰორმონები და კატექოლამინები (მაგ. ეპინეფრინი, ნორეპინეფრინი და დოფამინი). ყველა ცილოვანი ჰორმონი (მაგ. ინსულინი, გლუკაგონი, ჰიპოფიზის ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი და სხვა) სეკრეტორულ ბუშტუკებში მოხვედრის შემდეგ ფრაგმენტებად დანაწევრებას განიცდის, გადადის აქტიურ მდგომარეობაში და ეგზოციტოზს ექვემდბარება.

მიზანშეწონილია ცილების კიდევ ერთი ჯგუფის განხილვა. მხედველობაში ე.წ. ადაპტორული ცილები მაქვს. მათი მოლეკულა მრავალდომენიანია. ყველა დომენი ცილებისათვის ერთგვარ საყუდარს წარმოადგენს. კატალიზური ან სხვა რაიმე აქტიურობა ამ ცილებს არ აქვს.

ამრიგად, რეცეპტორებით სიგნალის გადაცემის ორი ძირითადი წესი დადგინდა:

1. ლიგანდთან დაკავშირების შემდეგ რეცეპტორი კონფომაციას იცვლის, უკავშირდება მეორად მესენჯერს და სხვადასხვა პროტეინკინაზას გააქტივების გზით სიგნალის გადაეცემას ახდენს. თვით ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსი უჯრედის მემბრანაზე რჩება;

2. ლიგანდი უშუალოდ მემბრანაში გასვლის შემდეგ შეაღწევს უჯრედში, რის შემდეგაც ციტოზოლში მყოფ რეცეპტორებს ერწყმის. საბოლოო ჯამში ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსი ბირთვში შეაღწევს და უშუალოდ დნმ-ის სამიზნე უბანზე ახდენს ზემოქმედებას.

3.6.3. ბირთვული რეცეპტორები

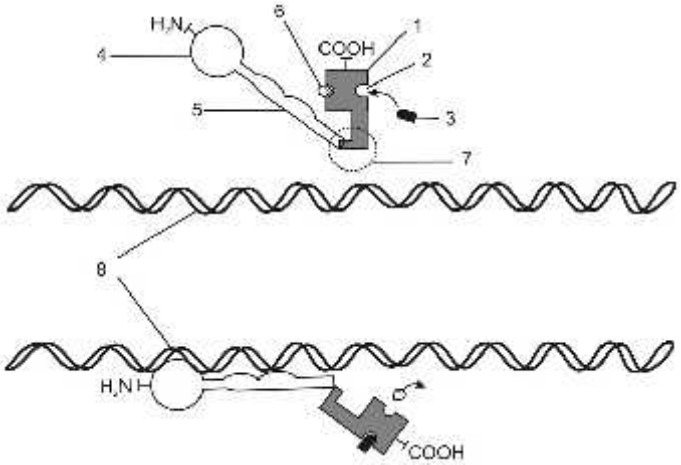
დღესდღეობით აღარავის ეპარება ეჭვი, რომ ზოგიერთი ნივთიერება (მაგ. ლიპოფილური ნაერთები) უჯრედში პლაზმური მემბრანის რეცეპტორებთან

---

*ინსულინი და გლუკაგონი – ურთიერთსაპირისპირო მოქმედების ცილოვანი ჰორმონებია. რომლებიც პანკრეასის უჯრედებში (ე.წ. ლანგერჰანსის კუნძულების უჯრედები) გამომუშავდება და სისხლში გლუკოზის დონეს არეგულირებენ. ინსულინი ხშირად ზრდის ფაქტორადაც გვევლინება (ზრდის ფაქტორებზე იხ. ქვევით)

შეკავშირების გარეშე აღწევს. მათ შორის უნდა აღინიშნოს სტეროიდული ჰორმონები: თიროიდული (ფარისებრი ჯირკვლის) ჰორმონი, რეტინოის მჟავა, ვიტამინი D3, გლუკოკორტიკოიდები (მაგ. კორტიზოლი), რომლებიც თირკმელზედა ჯირკვლებში გამომუშავდება. ლიპოფილური ნივთიერებები პლაზმურ მემბრანას ადვილად გადის, ხოლო მათი მოქმედების სპეციფიკურობა ***ბირთვული რეცეპტორებით*** არის განპირობებული. ბირთვული რეცეპტორები არის ცილები (ტრანსკრიპციის ფაქტორები), რომლებიც გენების ექსპრესიის რეგულაციაში მონაწილეობს. ლიპოფილური ჰორმონები უკავშირდება აღნიშნულ ფაქტორებს და მათი აქტიურობის რეგულაციას ახდენს.

ბირთვული რეცეპტორი, როგორც ნახატიდან ჩანს, სამი დომენისაგან შედგება (სურ. 31).



სურათი 31. სტეროიდული ჰორმონის რეცეპტორი ბირთვში

1 - ჰორმონის შემაკავშირებელი დომენი; 2 - ჰორმონის შემაკავშირებელი საიტი; 3 - სტეროიდული ჰორმონი; 4 - გენ-რეგულატორული დომენი; 5 - დნმ-შემაკავშირებელი დომენი; 6 – სტეროიდ - მაინჰიბირებელი ცილა; 7 – სუბერთეულების სახსრული შეერთება; 8 – დნმ.

ესენია: ჰორმონის შემაკავშირებელი, დნმ-ს შემაკავშირებელი და ვარიაბელური დომენები. დნმ-ს შემაკავშირებელი დომენი რეცეპტორის ცენტრალურ უბანშია განთავსებული. ამ დომენში შედის ამინომჟავური ნაშთები, რომლებიც საერთოა სხვადასხვა რეცეპტორებისათვის (მაგ, ესტროგენის და გლუკოკორტიკოიდის რეცეპტორები). გარდა ამისა, ამ დომენში შედის ე.წ. „თუთიის თითების“ მოტივი (ორვალენტიანი თუთიის Zn^{2+} იონის გარშემო ჩახვეული ამინომჟავური თანამიმდევრობა, რომლითაც ხდება დნმ-ს შეცნობა). ამასთან, რეცეპტორს ორი ბოლო აქვს: NH2 და COOH. NH2 ბოლო სხვადასხვა რეცეპტორს განსხვავებული სიგრძის აქვს. სხვადასხვა ბირთვული რეცეპტორის COOH – დომენებს ნაწილობრივ დაკარგული აქვს ჰომოლოგია.

ბირთვის რეცეპტორი არის ორი სახის: ჰომო და ჰეტეროდიმერული. ჰეტეროდიმერული ბირთვული რეცეპტორები ლოკალიზებულია ბირთვში (მაგ. რეტინოის მჟავას რეცეპტორი). ჰომოდიმერული ბირთვული რეცეპტორები გვხვდება როგორც ბირთვში, ასევე ციტოპლაზმაში (მაგ. გლუკოკორტიკოიდების რეცეპტორები).

ჰორმონის გარეშე ბირთვული რეცეპტორები დაკავშირებულია ცილა-ინჰიბიტორთან ე.წ. სითბური შოკის (“heat shock”) ცილებთან. აღნიშნულ ცილებთან კომლექსში რეცეპტორი არის არაქტიურ მდგომარეობაში. ჰორმონთან შეკავშირების შემდეგ რეცეპტორი თავისუფლდება ინჰიბიტორისაგან, გადადის

აქტიურ მდგომარეობაში და ციტოპლაზმიდან ბირთვში გადაინაცვლებს. აქ რეცეპტორი უკავშირდება დნმ-ს და შესაბამისი გენის აქტივაციას იწვევს

არსებობს ბირთვული რეცეპტორები, რომელთა ლიგანდები ჯერ არ არის ცნობილი, მათ მარტოული (orphan - მარტოული) ან ობოლი რეცეპტორები ეწოდებათ. ამ რეცეპტორების როლის და მათი ლიგანდების იდენტიფიცირება დღემდე აქტიური კვლევის საგანია.

3.7. ნივთიერებათა ტრანსპორტი უჯრედებში

უჯრედში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესი მასში სხვადასხვა ნივთიერებების (იონები, პლასტიკური და ენერგეტიკული ნივთიერებები) გამუდმებულ შეტანას და ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტების გარეთ გამოტანას მოითხოვს. ბიომემბრანებში ნივთიერებათა გადატანის პროცესი რთული და მრავალფეროვანია. ყველა ამ პროცესის განხილვა ელემენტარული კურსის ფარგლებში შეუძლებელია. მეტად მნიშვნელოვანია იონების ტრანსპორტი, რომელიც უჯრედების იონურ ჰომეოსტაზს ემსახურება. სწორედ ამიტომ ტრანსპორტის განხილვისას დიდი ყურადღება იონების ტრანსპორტს ექცევა.

3.7.1 მემბრანული ტრანსპორტის ძირითადი ფორმები

3.7.1.1. პასიური და აქტიური ტრანსპორტი

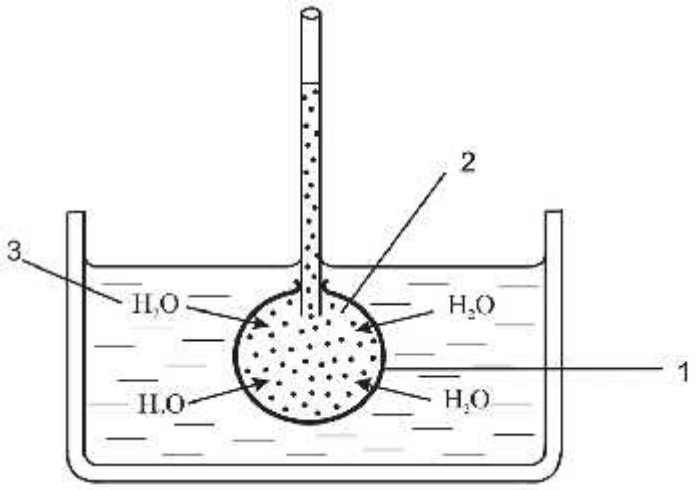
უჯრედის მემბრანაში ნივთიერებათა ტრანსპორტის ორ ძირითად ფორმას არჩევენ: ***პასიურს*** და ***აქტიურს***. პასიური ტრანსპორტი ენერგეტიკული თვალსაზრისით თავისთავადი, სპონტანური პროცესია. ის არ მოითხოვს დამატებით ენერგიას და, მაშასადამე, მას თავისუფალი ენერგიის კლება ახლავს თან. პასიური ტრანსპორტი ყოველთვის კონცენტრაციის გრადიენტის მიხედვით (მაღალი კონცენტრაციიდან დაბალი კონცენტრაციისაკენ) მიმდინარეობს. თუ გადაინაცვლებს არა იონები, არამედ ელექტრულად დაუმუხტავი ნაწილაკები, კონცენტრაციათა ქიმიური გრადიენტი აღმოცენდება, ხოლო თუ ელექტროლიტების, ე.ი. იონების, დამუხტული ნაწილაკების გადანაცვლება ხდება, ელექტროქიმიურ გრადიენტს ექნება ადგილი. აქტიური ტრანსპორტი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგო მიმართულებით მიმდინარეობს: ნივთიერება დაბალი კონცენტრაციიდან მაღალი კონცენტრაციისაკენ გადაიტანება. ამგვარი გადატანა დამატებით ენერგიას მოითხოვს. სანამ უჯრედის მემბრანაში ნივთიერებათა ტრანსპორტს განვიხილავდეთ, ზოგადად დავახასიათოთ, თუ რა გზებით შეიძლება გადაინაცვლოს ნივთიერებამ ნებისმიერი მემბრანის გავლით.

3.7.1.2. ოსმოსი და დიფუზია

ოსმოსი და ***დიფუზია*** - ცოცხალ სისტემებში, კერძოდ უჯრედში, საკმაოდ ფართოდაა წარმოდგენილი. ამ მოვლენების განხილვამდე აუცილებელია ზოგიერთი ცნების განმარტება.

ყველა მემბრანა ერთნაირი როდია. ზოგიერთი მათგანი ნივთიერებებს მეტნაკლებად განურჩევლად ატარებს. ამგვარ მემბრანას გამტარი ანუ განვლადი მემბრანა ეწოდება. თუ მემბრანა მხოლოდ ერთ გამხსნელს (ცოცხალი სისტემებისთვის ეს ჩვეულებრივად წყალია) ატარებს, მას ნახევრადგამტარი ანუ ნახევრადგანვლადი მემბრანა ჰქვია. ზოგიერთი მემბრანა წყალს უფრო კარგად (თავისუფლად) ატარებს, ვიდრე მარილებს, შაქრებს და ა.შ. ამ სახის მემბრანებს შერჩევით გამტარი ანუ შერჩევით განვლადი მემბრანები ეწოდება.

წყლის მოლეკულები განუწყვეტლივ მოძრაობენ უჯრედიდან უჯრედგარეთა სივრცეში და პირიქით, უჯრედგარეთა სივრციდან უჯრედის შიგნით. ვიდრე მარილების კონცენტრაცია მემბრანის ორივე მხარეს ტოლია, წყლის ნაკადიც ორივე მიმართულებით ერთნაირი იქნება. მარილების კონცენტრაციების ტოლობის დარღვევის შემთხვევაში, წყლის გადანაცვლება დაბალი კონცენტრაციის უბნიდან მაღალი კონცენტრაციის უბნისაკენ გაიზრდება. ეს განსხვავება მით უფრო დიდია, რაც უფრო დიდია კონცენტრაციათა სხვაობა მემბრანის სხვადასხვა მხარეს. ამ მოვლენაში არაფერი სპეციფიკურად ბიოლოგიური არ არის. ზუსტად იგივე იქნება უჯრედის მაგივრად ცელოფანის პარკი რომ ვიხმაროთ. აღწერილ მოვლენას ***ოსმოსი*** ეწოდება. წყალში გახსნილი მარილის კონცენტრაციათა სხვაობა მემბრანის გარდიგარდმო წნევას ქმნის, რის გამოც პარკში ჩაშვებული მინის მილში ხსნარი ზევით აიწევს (სურ. 32).



სურათი 32.. ოსმოსის სქემატური გამოხატულება
1 - ცელოფნის პარკი; 2 - მარილის კონცენტრირებული ხსნარი; 3 - გამოხდილი წყალი.

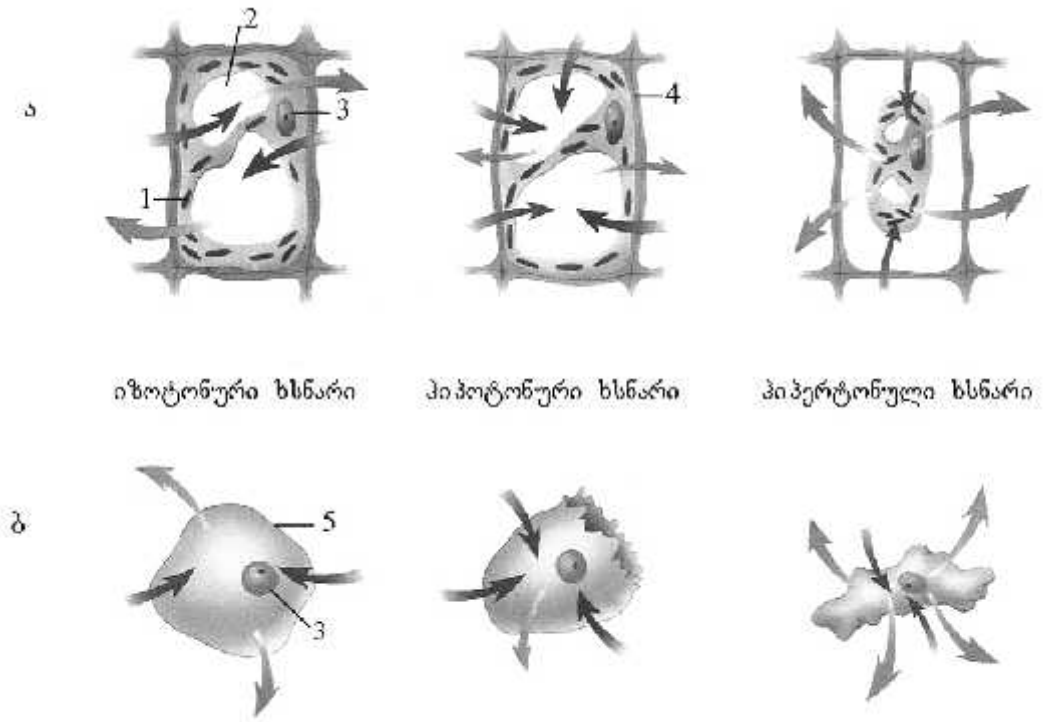
ამ წნევას ***ოსმოსური წნევა*** ეწოდბა. ოსმოსი, როგორც დავინახეთ, წყლის ან რაიმე სხვა გამხსნელის მემბრანაში გავლასთანაა დაკავშირებული. თვალსაჩინოებისთვის ორ მაგალითს მოვიტანთ.

უჯრედების უმრავლესობა მუდმივად შინაგან გარემოსთან კონტაქტში იმყოფება. ამგვარად, უჯრედი მეტნაკლებად გარკვეულ არეშია შეტივტივებული. უჯრედის შიგნითაც და მის გარეთაც სხვადასხვა იონების და ნივთიერებების წყალხსნარია. თუ არის მარილების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით მყოფი ხსნარის კონცენტრაციის ტოლია, ასეთ ხსნარს (არე იგულისხმება) ***იზოტონური*** ეწოდება. თუ არეში მარილების კონცენტრაცია მეტია, ვიდრე უჯრედის შიგნით, მას ***ჰიპერტონულს*** უწოდებენ. თუ კი გარე არის მარილების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით კონცენტრაციაზე ნაკლებია, ეს ხსნარი ***ჰიპოტონურია***. ამასთან უნდა გვახსოვდეს, რომ მცირე მოლეკულების (იონების, მარილების და სხვა) ოსმოსური აქტიურობა გაცილებით მეტია, ვიდრე დიდი მოლეკულებისა, თუმცა უკანასკნელებიც განაპირობებენ მცირეოდენ ოსმოსურ წნევას. მას ამგვარ შემთხვევაში ***ონკოტური*** წნევა ეწოდება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ნახშირწყლებიც (საქაროზა და სხვა) ოსმოსურად საკმარისად აქტიურნი არიან, თუმცა ნაკლებად, ვიდრე იონები.

ცნობილია, რომ სისხლის პლაზმაში NaCl-ის კონცენტრაცია 0,15 M უდრის, ხოლო ერითროციტებში იგივე კონცენტრაციით KCl არის წარმოდგენილი. რადგანაც ნატრიუმი და კალიუმი ოსმოსურად ტოლფასია, სისხლის პლაზმა ერითროციტების მიმართ იზოტონურია. თუ სისხლის პლაზმა განვაზავეთ,

წყალი ჭარბად შედის ერითროციტში, უჯრედი ჯირჯვდება, სკდება და ჰემოგლობინი გარეთ გამოდის. ამ მოვლენას ჰემოლიზი ეწოდება. ***ჰემოლიზი*** ოსმოსური ლიზისის კერძო შემთხვევაა.

თუ ერითროციტს ჰიპერტონულ ხსნარში მოვათავსებთ, წყალი ჭარბად გავა უჯრედიდან, რასაც ერითროციტის შეჭმუხვნა მოყვება (სურ. 33 ბ). ოსმოსს მცენარეული უჯრედებისათვისაც აქვს მნიშვნელობა. თუ მცენარის უჯრედი საქაროზას მიხედვით ჰიპოტონურ ხსნარში მოვათავსეთ, მისი ტურგორი (გაჯირჯვების ხარისხი) მკვეთრად გაიზრდება. უჯრედი გაჯირჯვდება, მაგრამ ლიზისი შეიძლება არ განიცადოს (სურ. 33 ა). ჰიპერტონული საქაროზის ხსნარში კი უჯრედი განიცდის ე.წ. ***პლაზმოლიზს***, როდესაც წყალი გამოდის ვაკუოლიდან და უჯრედის გარსსა და უჯრედის მემბრანას შორის სივრცეს ავსებს (სურ. 33 ა).



სურათი 33. მცენარეული (ა) და ცხოველური (ბ) უჯრედი სხვადასხვა კონცენტრაციის ხსნარში

1 – ქლოროპლასტი; 2 – ვაკუოლი; 3 – ბირთვი;
4 – უჯრედის კედელი; 5 – პლაზმური მემბრანა.

დიფუზია, ოსმოსისგან განსხვავებით, წყალში (ან რაიმე სხვა გამხსნელში) გახსნილი მოლეკულების (იონების, მარილების და სხვა) გადანაცვლებაა. როგორც უკვე ითქვა, დიფუზია კონცენტრაციის გრადიენტის თანახმად, ე.ი. მაღალი კონცენტრაციის უბნიდან დაბალი კონცენტრაციის უბნისაკენ მიმდინარეობს. დიფუზია მრავალ პროცესში იღებს მონაწილეობას და მასზე საგანგებოდ მოგვიწევს საუბარი.

3.7.2. იონების და ზოგიერთი სხვა ნივთიერებების სპეციფიკური ტრანსპორტის ძირითადი ფორმები

როგორც უკვე ითქვა, ოსმოსისაგან განსხვავებით, დიფუზია გახსნილი ნაწილაკების გადანაცვლებაში მდგომარეობს. ნივთიერებათა ტრანსპორტი ცოცხალ უჯრედში ორნაირი შეიძლება იყოს: არასპეციფიკური და სპეციფიკური. არასპეციფიკური ტრანსპორტი ხდება იქ, სადაც მემბრანის მთლიანობა დარღვეულია და მასში დეფექტები ჩნდება. ცხადია, არასპეციფიკური ტრანსპორტი უბრალო დიფუზიას წარმოადგენს. მას არავითარი საგანგებო მოწყობილობა არ სჭირდება. ნივთიერებების, და მათ შორის იონების, არასპეციფიკური დიფუზია მეტად იშვიათი მოვლენაა და ამიტომაც მას ცალკე არ განვიხილავთ.

ნივთიერებათა სპეციფიკური ტრანსპორტი 4 ჯგუფად იყოფა:

1. პასიური, უბრალო ანუ თავისუფალი დიფუზია;
2. გაადვილებული დიფუზია;
3. პირველადი აქტიური ტრანსპორტი;
4. მეორადი აქტიური ტრანსპორტი.

ტრანსპორტის ჩამოთვლილი ფორმები უმეტესად იონების ტრანსპორტს ეხება, მაგრამ არც სხვა ნივთიერებების, მაგალითად, ამინომჟავებისა და შაქრების ტრანსპორტია გამორიცხული.

იონების პასიური, უბრალო ანუ თავისუფალი დიფუზია ჩვეულებრივ დიფუზიას წარმოადგენს და ფიზიკისა და ქიმიის ზოგად კანონებს შეესაბამება. ამ დროს ნივთიერებების დიფუზია ლიპიდების ორშრიან (ბი-შრე) სტრუქტურებში მიმდინარეობს. ბოლო დრომდე თვლიდნენ, რომ მემბრანაში ნივთიერების დიფუზია მისი ლიპიდებში ხსნადობის გამო ხდება. მაგრამ აღმოჩნდა, რომ მემბრანაში ლიპიდებში უხსნადი ნივთიერებებიც დიფუნდირებს, რაც მათი მემბრანის ფორებში გასვლის უნარით არის განპირობებული. თუმცაღა ნივთიერების მემბრანაში გასვლის უნარსა და მის ლიპიდებში დიფუზიის უნარს შორის უდავო დადებითი კორელაცია (არაშემთხვევითი კავშირი) არსებობს.

მთელ რიგ შემთხვევაში იონების ტრანსპორტი ე.წ. იონების არხების საშუალებით ხორციელდება. იონური არხი მემბრანის გამჭოლი (ტრანსმემბრანული) ინტეგრალური ცილაა, რომლის სუბერთეულები სანათურს ქმნიან. დიფუზია თავისუფლად მხოლოდ მაშინ მიმდინარეობს, როდესაც არხი გახსნილია. მემბრანული არხი იონის მიმართ სპეციფიკურია. ცნობილია Na^+, K^+ და Ca^{+2} არხები, რომლებიც მხოლოდ შესაბამის იონს ატარებენ. დღესდღეობით ფიქრობენ (ყოველ შემთხვევაში ნერვული უჯრედის იონური არხების შემთხვევისათვის), რომ არხს მის შუა წელში შევიწროვება აქვს, რომელშიაც ე.წ. ***ანიონური*** ცენტრია მოთავსებული. ამასთან, ცნობილია პოტენციალდამოკიდებული (ელექტროლიტებისათვის) და პოტენციალდამოუკიდებელი (არაელექტროლიტებისათის) არხები. პოტენციალდამოკიდებული არხის ფუნქციური მდგომარეობა (გახსნილი, დაკეტილი) მემბრანის გარდიგარდმო ელექტრულ პოტენციალზე არის დამოკიდებული, პოტენციალდამოუკიდებლისა კი – მხოლოდ შესაბამისი იონის კონცენტრაციაზე. ცნობილია Ca^{+2} - დამოკიდებული K^+ არხები, რომლებიც უჯრედის შიგნით Ca^{+2}-ის გარკვეული კონცენტრაციის მიღწევისას იხსნება.

თუ რით აიხსნება არხების იონებისადმი სპეციფიკურობა, ბოლომდე ცნობილი არ არის. დადგენილია, რომ არხი შევიწროების ადგილას შეიცავს ე.წ. სელექციურ ფილტრს, რომელიც მის სპეციფიკურობას განსაზღვრავს და, პოტენციალ-დამოკიდებული არხის შემთხვევაში, მემბრანული პოტენციალის სენსორს, რომელიც არხის პოტენციალის შესაბამის მდგომარეობას განსაზღვრავს. როგორც ჩანს, ამ პროცესში ანიონური ცენტრი ერთ-ერთ მთავარ როლს ასრულებს. საფიქრებელია, რომ არხის სპეციფიკურობის განსაზღვრაში

იონის ჰიდრატაციული გარსის სისქე და იონისა და არხის ელექტროსტატიკური თვისებები მონაწილეობს.

აღსანიშნავია, რომ იონებს არხების მიმართ ე.წ. აგონისტები და ანტაგონისტები აქვთ. მაგალითად, Ca^{+2}-არხის აგონისტები (ხელშემწყობები) ადენინნუკლეოტიდები, განსაკუთრებით კი ც-ამფ-ა, რომლებიც Ca^{+2}-ის შესაბამისი არხის გახსნას უწყობს ხელს.

ცნობილია აგრეთვე ***ანიონური*** არხები. სამწუხაროდ მათზე ცნობები მეტად მწირია.

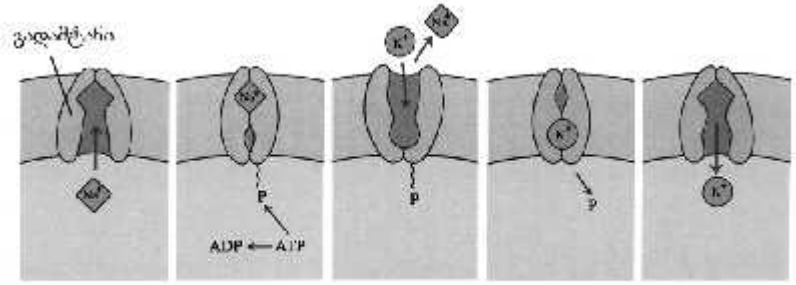
რაც შეეხება გაადვილებულ დიფუზიას, ის იონური არხებისა და განსაკუთრებული გადამტანების საშუალებით ხორციელდება. ენერგეტიკული თვალსაზრისით გაადვილებული ტრანსპორტი ნივთიერებათა გადატანის პასიური ფორმაა, რადგანაც კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით მიმდინარეობს. ამ შემთხვევაში მხოლოდ დიფუზიის დაჩქარება ხდება.

გარდა არხებისა, ნივთიერებების გაადვილებულ დიფუზიას განსაკუთრებული გადამტანი (carrier) ანუ სატრანსპორტო ცილები განაპირობებს. ეს ცილებიც ინტეგრალურია, მაგრამ სანათურს არა ქმნის. როგორც ჩანს, ნივთიერებების გადატანა ცილის კონფორმაციულ ცვლილებებთან არის დაკავშირებული ან მემბრანის სისქეში ცილის დიფუზიის საშუალებით ხდება. გაადვილებული დიფუზიის მექანიზმი ზუსტად ცნობილი არ არის. ზოგჯერ გადამტანი ცილა რაიმე ჰიდროლიზურ ფერმენტთან ქმნის სისტემას, რომელსაც პერმეაზა ანუ ტრანსლოკაზა ეწოდება. ყველაზე უფრო ცნობილია პერმეაზა, რომელიც ფერმენტ β–გალაქტოზიდაზის უჯრედში შესვლას და ლაქტოზის ჰიდროლიზს განაპირობებს.

ნივთიერებების (ძირითადად იონების) პირველადი აქტიური ტრანსპორტი ფერმენტ ატფ-აზების აუცილებელი მონაწილეობით ხორციელდება. როგორც ცნობილია, ატფ-აზები ატფ-ის ჰიდროლიზს ახდენენ. სწორედ ამ პროცესის შედეგად გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე ხდება იონების კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგო მიმართულებით გადატანა. როგორც ვხედავთ, ამ შემთხვევაში ატფ-აზები თავისებური გადამტანი ანუ სატრანსპორტო ცილების როლს ასრულებენ. მათი მოქმედების თავისებურების გამო მათ ***იონურ ტუმბოებს*** ანუ სატრანსპორტო ატფ-აზებს უწოდებენ.

ყოველი ატფ-აზა შესაბამისი იონის მიერ აქტივირდება. ყველაზე უფრო გავრცელებულია პლაზმური მემბრანის ინტეგრალური ცილა Na/K-ატფ-აზა და Ca^{+2}-ატფ-აზა, რომლებიც როგორც პლაზმურ მემბრანაში, ისე უჯრედშიგნითა მემბრანებში გვხვდება (სურ. 34).

მეორადად აქტიური ტრანსპორტი იონური გრადიენტის ენერგიის ხარჯზე მიმდინარეობს, თუ კი ეს გრადიენტი პირველადი აქტიური ტრანსპორტის ხარჯზე (მაგ. Na-ატფ-აზის აქტიურობის შედეგად) შეიქმნა. მეორადად აქტიური ტრანსპორტის საშუალებით უჯრედებში ძირითადად ამინომჟავებისა და მონოსაქარიდების გადანაცვლება ხდება. ასეთ ტრანსპორტში ძირითადად Na^{+} მონაწილეობს. მეორადი აქტიური ტრანსპორტი თავისებური გადამტანი ცილების მეოხებით ხორციელდება. გადამტანები ჩვეულებრივად გადასატანი ნივთიერებების მიმართ სპეციფიკურნი არიან.



სურათი 34. Na/K ატფ-აზას მოქმედების სქემატური გამოსახულება

აქტიური მემბრანული ტრანსპორტის განხილვისას აუცილებელია აღინიშნოს, რომ მთელ რიგ შემთხვევაში ნივთიერებების აქტიური ტრანსპორტი ურთიერთდაკავშირებულია, შეთანხმებული და ერთმანეთს განაპირობებს. თუ ნივთიერების (იონის) გადატანა ხდება სრულიად დამოუკიდებლად და არანაირად სხვა ნივთიერებების გადანაცვლებასთან არ არის დაკავშირებული, ამ მოვლენას ***უნიპორტი*** ეწოდება. ტრანსპორტის საწინააღმდეგო ფორმას, სახელდობრ კი ნივთიერებათა შეთანხმებულ გადანაცვლებას, ***კოტრანსპორტი*** ეწოდება. არჩევენ კოტრანსპორტის ორ ფორმას: ესენია ***სიმპორტი*** და ***ანტიპორტი***. სიმპორტი ეწოდება მოვლენას, როდესაც ნივთიერებების (იონების) ტრანსპორტი დაკავშირებულია სხვა ნივთიერებების იმავდროულ და იმავე მიმართულებით გადატანასთან. ესენი შეიძლება იყოს იონები ანდა იონი და ამინომჟავა, ან იონი და ნახშირწყალი. მაგალითად, ნაწლავების მიკროხაოებში ნახშირწყლების შესვლა Na^+-თან სიმპორტის მეშვეობით ხდება. ზოგიერთ შემთხვევაში სიმპორტს გაადვილებული დიფუზიის შემთხვევაშიც აქვს ადგილი. კოტრანსპორტის მეორე ფორმა ე.წ. ანტიპორტია. ეს პროცესი სიმპორტისაგან განსხვავდება იმით, რომ ამ შემთხვევაში იონები (ან ნივთიერებები) ურთიერთსაპირისპირო მიმართულებით მოძრაობს. მეტად ფართოდ არის გავრცელებული Na^+ და K^+-ის მემბრანის გარდიგარდმო მოძრაობა. ანტიპორტი, ჩვეულებრივად, ფერმენტების - ატფ-აზების წყალობით ხორციელდება (სურ. 34).

ყველა აღწერილი პროცესი, სხვა მოვლენებთან ერთად, ე.წ. იონური ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას ემსახურება. იონური ჰომეოსტაზი უჯრედებში და მათ გარემოში (არეებში) იონების განაწილების თვისობრივ და რაოდენობრივ მუდმივობაში მდგომარეობს. იონების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით და მის გარემოში (საარსებო არეში) მუდმივს უახლოვდება, რასაც ცოცხალი სისტემის ფუნქციონირებისათვის უაღრესად დიდი მნიშვნელობა აქვს. იონების აქტიური ტრანსპორტი განაპირობებს იონების არათანაბარ განაწილებას. ასე, ნატრიუმის იონების კონცენტრაცია ცხოველურ უჯრედში დაახლოებით 10-ჯერ ნაკლებია მის კონცენტრაციაზე უჯრედის გარეთ, ხოლო კალიუმის კონცენტრაცია კი უჯრედის შიგნით 10-ჯერ მეტია, ვიდრე მისი კონცენტრაცია გარემოში. შესაბამისად K^+-ის კონცენტრაცია 10-ჯერ აღემატება უჯრედის შიგნით Na^+-ის კონცენტრაციას და 10-ჯერ ნაკლებია მის კონცენტრაციაზე გარემოში.

3.7.3. ენდოციტოზი და ეკზოციტოზი

უფრო დიდი მოლეკულები და მოლეკულების აგრეგატები (bulk) დიფუზიის გზით უჯრედში და მის გარეთ ვერ გადაიტანება, გარდა ამინომჟავებისა და ზოგიერთი ნახშირწყლისა, უმთავრესად მონოსაქარიდისა. ამ ნივთიერებათა ტრანსპორტი სხვა განსაკუთრებული წესით ხორციელდება. სახელდობრ,

მსხვილი ნაწილაკების, მათი ჯგუფების ან აგრეგატების ტრანსპორტი ენდოციტოზისა და ეკზოციტოზის გზით ხდება.

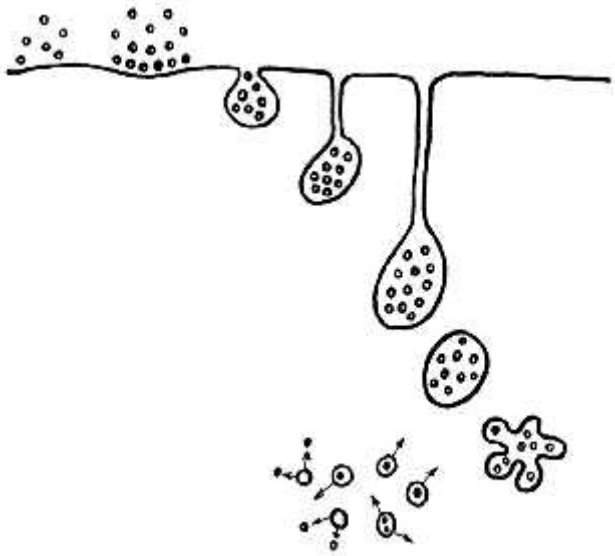
I. ***ენდოციტოზი*** - არჩევენ ენდოციტოზის სამ ფორმას. ესენია:

1. ***პინოციტოზი*** - უჯრედის მიერ უჯრედგარეთა სითხის წვეთების და მასში გახსნილი მოლეკულების შთანთქმაა.

2. საგანგებო ***რეცეპტორებით გაშუალედებული ენდოციტოზი*** - ნივთიერების შთანთქვა, რომელსაც სპეციფიკური რეცეპტორები აშუალედებს.

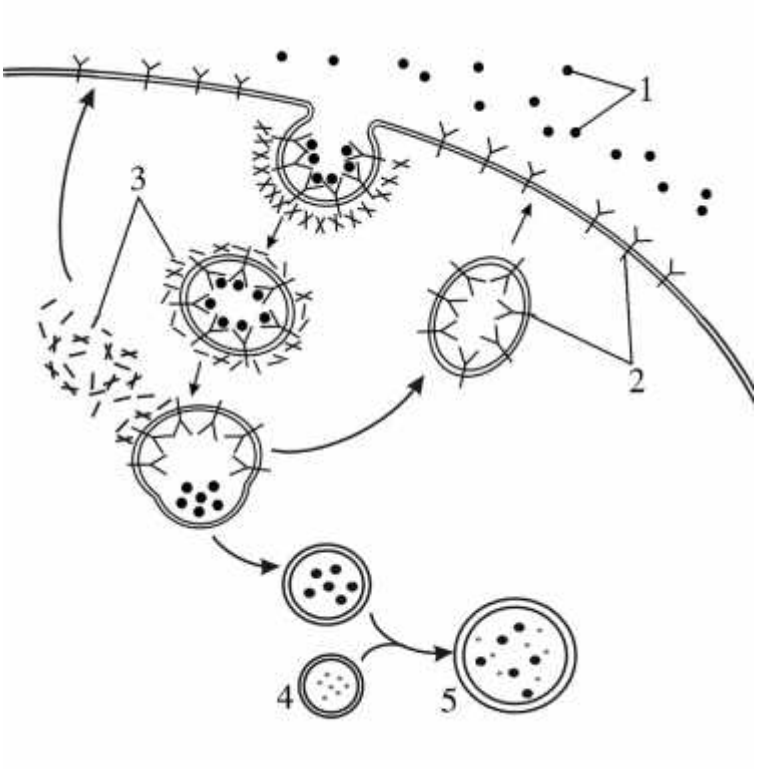
3. ***ფაგოციტოზი*** - უჯრედი იტაცებს დიდ კომპლექსებს, ზოგჯერ უჯრედებსაც კი და შთანთქავს მათ.

1) ***პინოციტოზი*** აღმოცენდება ამინომჟავების ან იონების გარკვეული კონცენტრაციის პირობებში. პირველი საფეხური შესაბამისი ნივთიერების სპეციალური რეცეპტორის მიერ შეკავშირებაა. ამის შედეგად ხდება მემბრანის ინვაგინაცია და წარმოიქმნება პინოციტური ბუშტუკი. მის წარმოქმნაში აქტინი მონაწილეობს. შემდგომ ბუშტუკი ციტოპლაზმის შიგნით შედის, პატარ-პატარა ბუშტუკებად დანაწევრდება და უჩინარდება (სურ. 35). პინოციტოზი შთანთქმული მოლეკულების მიმართ სპეციფიკური არ არის.



სურათი 35. პინოციტოზის სქემატური გამოსახულება

2) **რეცეპტორებით გაშუალედებული ენდოციტოზი** იგივე ინტერნალიზაციაა. აქ ჩვენ აღწერას მხოლოდ რამდენიმე დეტალს დავამატებთ. როგორც უკვე ითქვა, რეცეპტორებით გაშულედებულ ენდოციტოზს (ინტერნალიზაციას) სპეციფიკური ხასიათი აქვს - ყოველი რეცეპტორი ლიგანდს ცნობს და პირიქით, ყოველი ლიგანდი ცნობს რეცეპტორს (სურ. 36).



სურათი 36. რეცეპტორებით გაშუალედებული ენდოციტოზის (ინტერნალიზაციის) სრული სქემა

1 – ლიგანდები; 2 – რეცეპტორი; 3 – კლათრინი;
4 - პირველადი ლიზოსომა; 5 - მეორადი ლიზოსომა.

თუ ლიგანდი დი- ან პოლიმერული არ არის და ადგილი არ ჰქონდა კეპინგს (იხ. ზემოთ), ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსები იწყებენ მოძრაობას ე.წ. შეფუთული ფოსოსაკენ, იქ შეგროვდებიან და ქმნიან ე.წ. კლასტერებს. ფოსოებს უჯრედების ზედაპირის 2% უკავია. ყოველი ფოსო შეფუთულია ცილა ***კლათრინით***. ფოსო გადაიქცევა შეფუთულ ბუშტუკად, საიდანაც კლათრინი ***რეციკლირებას*** განიცდის და ბუშტუკი ე.წ. ენდოსომად (ან რაც იგივეა, რეცეპტოსომად) გადაიქცევა. ენდოსომა გარდაიქმნება CURL (compartment of uncoupling receptor and ligand) ნაწილაკად. აქედან რეცეპტორები რეციკლირებას განიცდიან, ხოლო ენდოსომის ნაწილი ლიზოსომას ერწყმის, სადაც ლიგანდი დეგრადაციას განიცდის.

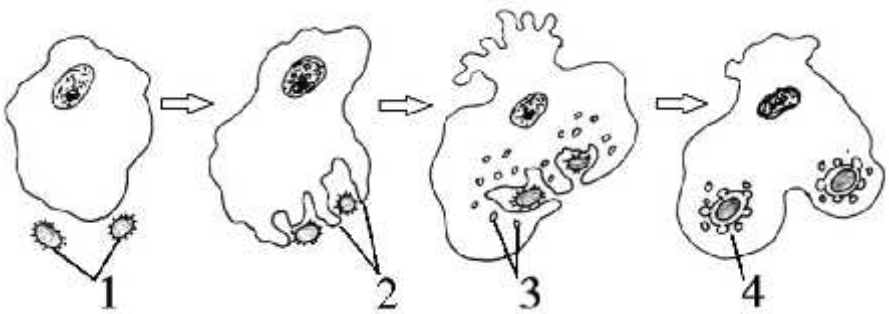
ფაგოციტოზი პირველად გამოჩენილმა რუსმა მეცნიერმა ი.მეჩნიკოვმა აღწერა ზღვის ვარსკვლავაზე. ფაგოციტოზის საშუალებით უჯრედი მასალის უფრო დიდ მოცულობას შთანთქავს, ვიდრე ეს ენდოციტოზის რომელიმე სხვა ფორმის განხორციელებისას ხდება. ფაგოციტოზი დაახლოებით ერთნაირად მიმდინარეობს ამებაში, სისხლის თეთრ უჯრედებში, ღვიძლის, ელენთის უჯრედებსა და ძვლის ტვინში და სხვა.

ფაგოციტოზში შეიძლება შემდეგი ძირითადი ეტაპები გამოვკვეთოთ:

1.ცრუფეხების ანუ ფსევდოპოდიების წარმოქმნა;

2. საკვები ჯამის ჩამოყალიბება. ცრუფეხები გარს შემოეკვრება ნაწილაკს, (ბაქტერია, ინფუზორია);

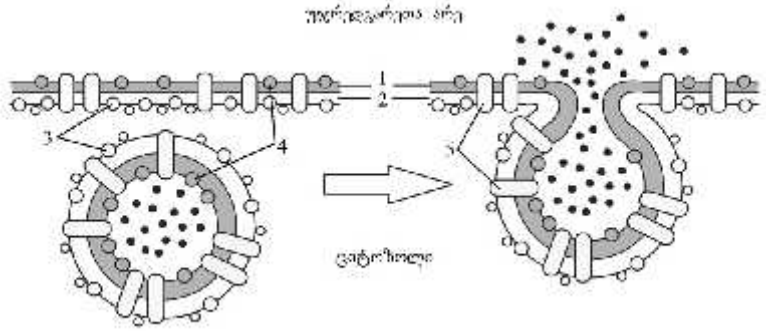
3.საკვები ვაკუოლის შეერწყმა პირველად ლიზოსომებთან. ლიზოსომებით ვაკუოლის შიგთავსის მონელების შემდეგ ციტოზოლში გასვლა ხდება (სურ. 37).



სურათი 37. ფაგოციტოზის სქემატური გამოსახულება
1 - მსხვარპლი; 2 - ფსევდოპოდიები; 3 - პირველადი ლიზოსომა; 4 - პირველადი ლიზოსომები ერწყმიან ფაგოსომას.

აღსანიშნავია, რომ, როგორც უახლესი მონაცემებიდან ჩანს, გოლჯის კომპლექსში შემავალი ფერმენტები - სინთაზები მონაწილეობენ ენდოციტოზში მართლაც, როგორც ა. როზენვალდმა დაადგინა, სინთაზების აქტიურობის დათრგუნვისას თვალსაჩინოდ მცირდება გლიკოპროტეინების უჯრედგარეთა სივრციდან უჯრედში შეღწევის სიჩქარე.

ეკზოციტოზი უჯრედებიდან დიდი რაოდენობით ნივთიერებების გატანის მექანიზმია (სურ. 38).



სურათი 38. ეკზოციტოზის სქემატური გამოსახულება
1 - პლაზმური მემბრანის გარეთა ლიპიდური შრე; 2 - პლაზმური მემბრანის შიდა ლიპიდური შრე; 3 - პლაზმური მემბრანის შიდა ცილები (პერიფერიული); 4 - პლაზმური მემბრანის გარეთა ცილები (პერიფერიული); 5 – ტრანსმემბრანული ცილები.

უჯრედის ვაკუოლის მემბრანა შეერწყმება უჯრედის მემბრანას და შიგთავსს გარემოში გამოტყორცნის. ციტოპლაზმური ბუშტუკის დაშლის და საერთოდ ეკზოციტოზის პროცესში, მნიშვნელოვანია გოლჯის აპარატის როლი. ეკზოციტოზი ენდოციტოზის პირუკუ პროცესია.

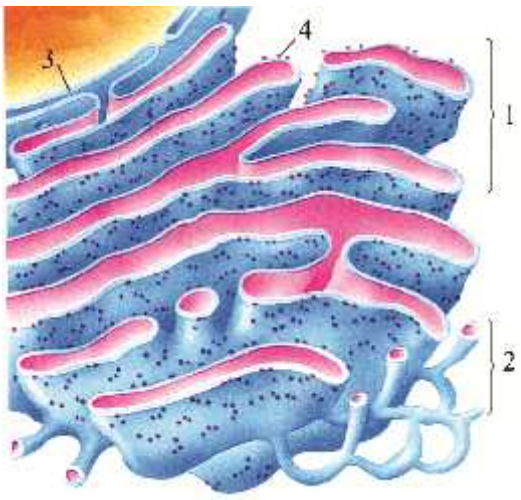
4. ციტოპლაზმური სტრუქტურები, ორგანელები

კარგა ხანია ბოლო მოეღო უაზრო დავას, თუ რა არის მთავარი, წამყვანი, პირველი და ა.შ. ბირთვი თუ ციტოპლაზმა. უჯრედების ამ ორივე ნაწილს თავისი განსაკუთრებული ფუნქციები აკისრია. ასე მაგალითად, ბირთვი მოქმედების და განვითარების გენეტიკურ პროგრამას შეიცავს და აქვე ხდება მისი ნაწილობრივი რეალიზაცია (რნმ-ს სინთეზი). ციტოპლაზმაში ამ პროგრამის არანაკლებ მნიშვნელოვანი და საბოლოო ნაწილი (ცილის ბიოსინთეზი) ხორციელდება.

ციტოპლაზმა შედგება ორი მთავარი სივრცის ანუ კომპარტმენტისაგან, რომლებიც ერთმანეთისაგან მკვეთრად გამიჯნული არ არის. ერთი მათგანი ციტოპლაზმის ხსნად ნაწილს, ხოლო მეორე სტრუქტურებს შეიცავს. ზოგი რამ ციტოპლაზმის შესახებ უკვე წინათაც ვთქვით, მაგრამ აუგი არ იქნება ვიმოქმედოთ პრინციპით რეპეტიტია ესტ მატერ სტუდიორუმ (გამეორება სწავლის დედაა), რასაც ამ გადმოცემის მანძილზე კიდევ ექნება ადგილი. ეუკარიოტულ უჯრედებში განასხვავებენ მემბრანულ და არამემბრანულ ორგანელებს. თავის მხრივ მემბრანული ორგანელები ორ ჯგუფად იყოფა. ესენია: ერთმემბრანიანი (ენდოპლაზმური ბადე, გოლჯის აპარატი, ლიზოსომები, პეროქსისომები და სხვა.) და ორმემბრანიანი (მიტოქონდრიონი, პლასტიდები, ბირთვი) ორგანოიდები. არამემბრანული ორგანელებია: რიბოსომები და ცენტრიოლები. უჯრედის ციტოპლაზმაში თითოეული ორგანელა სპეციფიკურ ფუნქციებს ასრულებს. ამგვარად, შეიძლება ვთქვათ, რომ უჯრედი არის პლაზმური მემბრანით შემოსაზღვრული ერთიანი სისტემა, რომელიც შეიცავს ჰიალოპლაზმას, ციტოჩონჩხის ელემენტებსა და ერთმანეთთან ფუნქციურად დაკავშირებულ სტრუქტურულ ერთეულებს – ორგანელებს.

4.1. ენდოპლაზმური ბადე

1945 წელს კ. პორტერი აკვირდებოდა რა ელექტრონულ მიკროსკოპში ფიბრობლასტებს, ენდოპლაზმაში (უჯრედის ცენტრალური ნაწილი) დიდი რაოდენობით მცირე ზომის ვაკუოლები და არხები შენიშნა. მემბრანით შემოსაზღვრული ვაკუოლებს და არხები წარმოქმნიან ფაშარ ქსელს - რეტიკულუმს. ამ სტრუქტურას უჯრედის ***ენდოპლაზმური ბადე*** ანუ ***ენდოპლაზმური რეტიკულუმი*** ეწოდა. სინამდვილეში ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ბადე სულაც არ არის. ის შებრტყელებული ცისტერნების ან ლულების (მილების) სისტემაა (სურ. 39).



სურათი 39. ენდოპლაზმური ბადე
1 - გრანულარული ენდოპლაზმური ბადე;
2 - გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 3 - ბირთვის გარსი; 4 - რიბოსომა.

ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ციტოპლაზმას ორ ნაწილად ყოფს: ერთი მათგანი ***ინტრაცისტერნული*** (ცისტერნის შიგნითა), ხოლო მეორე კი ***ჰიალოპლაზმური*** ნაწილია. ბოლო დროს ჰიალოპლაზმურ ნაწილს ხშირად ***ციტოზოლს*** უწოდებენ. ინტრაცისტერნული ნაწილი აერთიანებს ყველაფერს, რაც ცისტერნების სანათურშია, ხოლო ციტოზოლი კი ყველაფერს, რაც ცისტერნებს გარეთაა. ენდოპლაზმური რეტიკულუმის ზედაპირის ფართობი უჯრედის მემბრანის (პლაზმალემის) ზედაპირის ფართობს ათჯერ აღემატება.

მას შემდეგ, რაც შესაძლებელი გახდა ულტრათხელი ანათლების დამზადება დადგინდა, რომ ენდოპლაზმური ბადე შედგება ორი ნაწილისაგან: გლუვი და ხორკლიანი. ჰიალოპლაზმის მხრიდან ენდოპლაზმური ბადის მემბრანები დაფარულია მრგვალი გრანულებით, რომელთა ზომა 20 ნმ-ია. ეს გრანულები პირველად ჯ.პალადემ აღწერა და მათ რიბოსომები უწოდა. რიბოსომა არის ორგანელა, რომელიც ცილების ბიოსინთეზში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. მრავალი რიბოსომა ერთმანეთს ერთი საინფორმაციო რნმ-ის მეშვეობით უკავშირდება და წარმოიქმნება ე.წ. პოლისომა, რომელიც ებ-ის ზედაპირზე როზეტების ან ბრტყელი სპირალის სახით არის განლაგებული. რიბოსომების ნაწილი (თავისუფალი რიბოსომები) ციტოზოლში თავისუფლად ტივტივებს. ენდოპლაზმური რეტიკულუმის რიბოსომებით დაფარულ ცისტერნებს ***ხორკლიანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი*** ეწოდება. რიბოსომებისგან თავისუფალი, ერთმანეთთან შეკავშირებული დატოტვილი მილები ***სადა*** ანუ ***გლუვ ენდოპლაზმურ რეტიკულუმს*** წარმოქმნის. ხორკლიანი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი, მასზე „გადაბმული“ რიბოსომების გამო ცილების ბიოსინთეზში მონაწილეობს. სადა ანუ გლუვი ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ლიპოპროტეინში შემავალი ლიპიდების სინთეზის ადგილია. ხორკლიანი და სადა ენდოპლაზმური რეტიკულუმი ერთმანეთში უწყვეტად გადადის და გარკვეულ ადგილებში ბირთვის გარსის მემბრანასა და პლაზმალემასაც უკავშირდება (სურ. 39). ენდოპლაზმურ ბადესთან დაკავშირებული რიბოსომების რაოდენობა მით უფრო მეტია, რაც უფრო ინტენსიურად მიმდინარეობს უჯრედში ცილის ბიოსინთეზი. ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეზე რიბოსომების რაოდენობა სხვადასხვა პათოლოგიის და უჯრედების დიფერენცირების დროს მნიშვნელოვნად მცირდება. ენდოპლაზმურ ბადეზე მიმდინარეობს პლაზმური მემბრანის ცილების, ლიზოსომის ფერმენტების და ისეთი ცილების ბიოსინთეზი, რომლებიც უჯრედის გარეთ სეკრეტის სახით (სისხლის პლაზმის ცილები, საჭმლის მომნელებელი ფერმენტები და ჰორმონები) გამოიტანება.

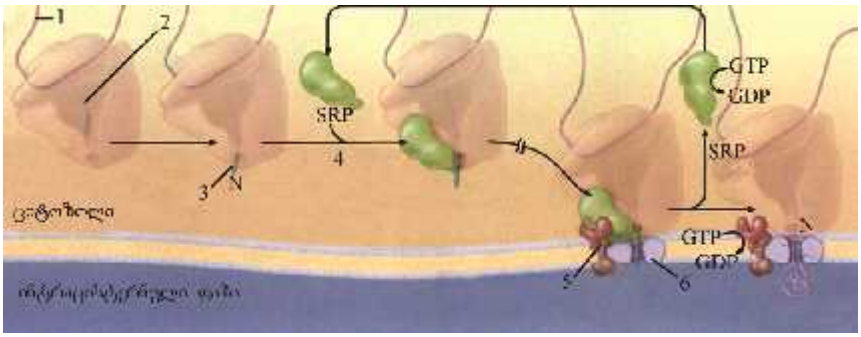
ენდოპლაზმური ბადე აღმოჩენილია თითქმის ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში (როგორც ცხოველურში, ასევე მცენარეულში). ენდოპლაზმური ბადე გვხვდება აგრეთვე ერთუჯრედიან ორგანიზმებშიც, რომლებიც უჯრედგარეთა მონელების ფერმენტებს გამოიმუშავებენ. ზემოთ აღნიშნულიდან გამომდინარე, ნათელი ხდება, რომ ენდოპლაზმური ბადის ფუნქცია მხოლოდ გარკვეული ცილების ბიოსინთეზი არ არის. ენდოპლაზმური ბადე მონაწილეობს ამ ცილების უჯრედის სხვა ცილებისაგან გამოცალკავებაში, რის შემდეგაც გოლჯის აპარატის მეშვეობით მათი გარეთ გამოტანა ხდება.

4.1.1 მემბრანის ცილების და ლიპიდების სინთეზი

4.1.1.1. მემბრანის ცილების სინთეზი

მემბრანის ცილების სინთეზის აქ მოტანილი ჰიპოთეზა არსებითად ყველა მათგანზე ვრცელდება, თუმცა გარკვეულ ეტაპზე სხვადასხვა ცილას შორის განსხვავებაც აღინიშნება. ამ საკითხში დიდი წვლილი შეიტანა ე.წ. ***„სიგნალის ჰიპოთეზა***მ“, რომელიც 1970 წლის დასაწყისში გ. ბლომელმა და დ. საბატინიმ ჩამოაყალიბეს. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით სინთეზირებული ცილა თავსდება ლიზოსომაში ან მემბრანაში, ან სეკრეტის სახით გარეთ გამოიყოფა. ცილის სინთეზი რიბოსომასთან შესაბამისი ი-რნმ-ს დაკავშირებით იწყება. თავდაპირველად ე.წ. სპეციალური „სასიგნალო პეპტიდი“ (16-30 ამინომჟავური თანამიმდევრობა) სინთეზირდება. ციტოპლაზმაში მოტივტივე „ სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკი“ SRP (signal recognition particle), რომელიც შედგება 7S რნმ-ს და 6 პოლიპეპტიდისაგან, შეიცნობს “სასიგნალო პეპტიდს”. შეუკავშირდება და მთელ კომპლექსს (ი-რნმ-რიბოსომა) მიიტანს ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეზე. SRP-რიბოსომის კომპლექსის ენდოპლაზმურ ბადეზე დამაგრებას რეცეპტორი ანუ შემაკავშირებელი (Docking) ცილები უზრუნველყოფს. SRP უკავშირდება რა რეცეპტორს ამით უზრუნველყოფს რიბოსომის მიმაგრებას ენდოპლაზმური ბადის ცილოვანი ბუნების არხთან, რომელსაც ***ტრანსლოკონი*** ეწოდება (სურ. 40).

კომპლექსიდან SRP-ს გამონთავისუფლების შემდეგ სასიგნალო პეპტიდი შედის ტრანსლოკონში (არხის დიამეტრი 2 ნმ-ია) და ცილის ბიოსინთეზი იწყება. SRP ბრუნდება ციტოზოლში, სადაც კვლავ იწყებს ციკლს, ხოლო სინთეზირებული ცილა კი გადადის ინტრაცისტერნულ სივრცეში. ამას კოტრანსლაცია ეწოდება. არხი იხურება, ხოლო ახლადსინთეზირებული ცილა უკავშირდება ოლიგოსაქარიდებს, განიცდის სხვა სახის გარდაქმნებს და პატარა ბუშტუკის სახით გოლჯის აპარატში მიემართება.



სურათი 40. მემბრანის ცილების სინთეზი

1 - ი-რნმ; 2 - პოლიპეპტიდური ჯაჭვი; 3 - სასიგნალო თანამიმდევრობა; 4 - SRP უკავშირსება „სიგნალს“ და რიბოსომას; 5 - SRP რეცეპტორი; 6 - არხი.

მემბრანული ანუ უხსნადი ცილის სინთეზი თავიდან მსგავსი სქემით მიმდინარეობს. განსხვავება იმაში გამოიხატება, რომ ახლადსინთეზირებულ მოლეკულაში არსებული ე.წ. სდექ-თანამიმდევრობა N-ბოლოთი არხში შესული ცილის ტრანსლოკაციას ზღუდავს. ამასთან C-ბოლოზე გრძელდება პოლიპეპტიდური ჯაჭვის სინთეზი. საბოლოო ჯამში პოლიპეპტიდური ჯაჭვი მემბრანაზე მიმაგრებული რჩება.

4.1.1.2. ლიპიდების სინთეზი

ეუკარიოტებში ლიპიდების სინთეზი გლუვ ენდოპლაზმურ ბადესთან არის დაკავშირებული. ლიპიდების ბიოსინთეზში მონაწილე ფერმენტები ენდოპლაზმური ბადის ციტოზოლისკენ მიმართულ ზედაპირში არის ჩაშენებული. აღნიშნულ ზედაპირზე სინთეზირებული ლიპიდები სპეციფიკური გადამტანებით ენდოპლაზმური ბადის შიგნითა ზედაპირზე (ფლიპ-ფლოპ) გადაიტანება.

ტ. ფუტერმანმა (T.Futerman) დაადგინა, რომ სფინგომიელინი და გლიკოლიპიდი - გლუკოზილცერამიდი უმთავრესად გოლჯის კომპლექსში (იხილეთ ქვევით) სინთეზირდება. მათი სინთეზი განსაკუთრებული ფერმენტების - სინთაზების წყალობით ხორციელდება. ეს სინთაზები თითქმის მთლიანად გოლჯის კომპლექსით შემოისაზღვრება და სხვა ორგანელებში ან უჯრედების სხვა ნაწილებში იშვიათად თუ შეგვხვდება.

პროკარიოტებში ლიპიდების სინთეზი პლაზმურ მემბრანაში ხდება და უკანასკნელში უშუალოდ ჩაერთვებიან. ეუკარიოტებში ეს გზა უფრო რთულია და მსგავსად ცილებისა, ტრანსლოკაციის გზით ხდება. ლიპიდებიც ენდოპლაზმური ბადიდან გოლჯის აპარატში გადაინაცვლებენ და შემდეგ კი მცირე ზომის ბუშტუკების სახით პლაზმური მემბრანისაკენ მიემართებიან. ამ პროცესში ციტოზოლის შემადგენლობაში შემავალი ფოსფოლიპიდების სატრანსპორტო ცილები მონაწილეობენ.

4.2. გოლჯის აპარატი (გოლჯის კომპლექსი, გოლჯის სხეული)

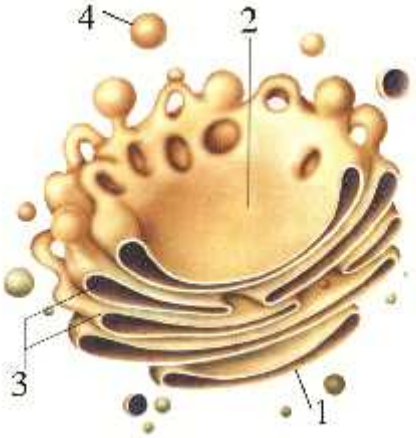
4.2.1. გოლჯის აპარატის სტრუქტურა

გოლჯის აპარატი შედგება ბადებრივად ან უფრო ხშირად, პარალელურად განლაგებული შებრტყელებული ცისტერნებისაგან, რომლებიც ნაპირებიდან, ზევიდან და ქვევიდან სხვადასხვა ზომის ბუშტუკებით არის გარშემორტყმული. ორგანელას მისი აღმომჩენის, კამილო გოლჯის სახელი დაერქვა. გოლჯიმ თავდაპირველად 1898 წ. ეს ორგანელა ბადებრივი სტრუქტურის სახით აღწერა. სწორედ ამ მიზეზით მცენარეებში გოლჯის აპარატს ვერ პოულობდნენ. აქ ნანახი იყო ცისტერნების „დასტები“. ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებით დადგინდა, რომ გოლჯის აპარატი ყველა მცენარეულ უჯრედში არსებობს და უჯრედის პერიფერიაზეა განთავსებული. ცხოველურ უჯრედში ჩვეულებრივად გოლჯის კომპლექსი ენდოპლაზმური ბადის ან ბირთვის გარსისკენაა მიქცეული.

უკვე 1910 წ. პერონჩიტამ შეამჩნია, რომ მიტოზის პროცესში გოლჯის აპარატი შედარებით მცირე ზომის ერთეულებად – „დასტებად“ იშლება. ცისტერნების ამგვარი „დასტა“ გოლჯის აპარატის თავისებურ ერთეულს წარმოადგენს, და პერნოჩიტამ ***დიქტიოსომა*** სწორედ მას უწოდა. დიქტიოსომების ამა თუ იმ წესით და ამ თუ იმ საშუალებით შეერთების შედეგად (გვერდი-გვერდ, ზემოთ-ქვემოთ და სხვა) გოლჯის კომპლექსის სხვადასხვა ფორმები წარმოიქმნება. თვით დასტა კი გოლჯის აპარატის შედარებით მარტივ ფორმად

შეიძლება ჩაითვალოს. დაყოფის დროს შვილეულ უჯრედებში დიქტიოსომების შემთხვევითი გადანაწილება ხდება.

გოლჯის აპარატის სტრუქტურა სხვადასხვა ტიპის უჯრედებისათვის პრინციპულად ერთი და იგივეა. სტრუქტურის აღწერისას შეიძლება გოლჯის აპარატის ცალკეული ელემენტარული სტრუქტურით (დიქტიოსომა) შემოვიფარგლოთ. ტერმინი დიქტიოსომა მისი მკაცრი მნიშვნელობით არ გულისხმობს ბუშტუკებს, რომლებიც ერწყმიან ან წყდებიან მას. დიქტიოსომა შედგება მეტნაკლებად პარალელურად განლაგებული ცისტერნებისაგან. ცხოველურ უჯრედში ამგვარი ცისტერნა 5-6-ია, ხოლო მცენარეულში 20 და ზოგჯერ მეტიც შეიძლება იყოს. ცისტერნების ნაპირები გარკვეულწილად ამოზნექილია, რის გამოც მთელი დიქტიოსომა ნავისებრ ფორმას იღებს. კომპლექსის ამოზნექილ ზედაპირს გარეთა, cis ანუ წარმომქმნელი (forming) ზედაპირი ეწოდება. ამ ზედაპირს გამუდმებით მცირე ზომის ბუშტუკები ერწყმის. ითვლება, რომ ამ ბუშტუკების ხარჯზე ახალი ცისტერნები წარმოიქმნება. ჩაზნექილი ზედაპირი შინაგანი, trans- ანუ მომწიფების (maturing) ზედაპირია (სურ. 41).



სურათი 41. გოლჯის აპარატი
1 - ცის-ზედაპირი; 2 - ტრანს-ზედაპირი;
3 - ცისტერნები; 4 - სეკრეტორული ბუშტუკები.

ამ ზედაპირს გამუდმებით წყდება უფრო დიდი ზომის ბუშტუკები. ფიქრობენ, რომ ეს ბუშტუკები ცისტერნების დაშლის შედეგია. ამრიგად, მიმდინარეობს გოლჯის აპარატის ცისტერნების ცვლა: cis ზედაპირზე წარმოქმნილი ცისტერნა მის შიგნითა ზედაპირისაკენ გადაინაცვლებს, ხოლო როდესაც trans ზედაპირზე მოექცევა, ის ბუშტუკებად იშლება და ციტოპლაზმაში გადადის. აღსანიშნავია, რომ ორივე ტიპის ბუშტუკი გოლჯის აპარატის დამატებით, ბუშტუკოვან სტრუქტურას ქმნის. Trans ზედაპირიდან მოწყვეტილი ბუშტუკებიდან ზოგი ერწყმის უჯრედის მემბრანას და მის შემადგენლობაში შედის, ზოგი კი სეკრეტორულ ბუშტუკს წარმოადგენს და სეკრეციის პროდუქტის (სეკრეტის) შესაბამის უჯრედში ჩამოყალიბებას და მისი უჯრედიდან გამოტანას ემსახურება. ცისტერნების ნაპირები ხშირად დახვრეტილია. აქ წარმოქმნილ ხვრელებს ***ფენესტრები*** ანუ ***სარკმელები*** ეწოდება (სურ. 41). ზოგჯერ ნაპირებზე ჩნდება მილისებური გამონაზარდები, რომლებითაც ცისტერნები ერთმანეთს უერთდება.

აღსანიშნავია დიქტიოსომას ცენტრალური უბანი. ის ჩვეულებრივად სხვა უბანზე მოწესრიგებულია: ცისტერნები აქ ზუსტად პარალელურად და კომპაქტურად არის განლაგებული. პერფორაციებს ცენტრალური უბანი არ

შეიცავს. ის ელექტრონებისათვის მკვრივ ნივთიერებით არის წარმოდგენილი და ელექტრონოგრამაზე მუქად ჩანს. მკვრივი ნივთიერების თავისებური განაწილება ცენტრალური უბნის კონუსისებრ ფორმას განსაზღვრავს.

4.2.2. გოლჯის აპარატის განახლება და აღმოცენება

გოლჯის აპარატის ჩამოყალიბებისა და აღმოცენების წყაროების თაობაზე სხვადასხვა აზრი არსებობს. წყაროებად ასახელებენ: 1. ენდოპლაზმურ ბადეს მოწყვეტილ ბუშტუკებს; 2. ბირთვის გარსის გარეთა ფურცელს; 3. უჯრედის მემბრანის ჩაზნექვის შედეგად აღმოცენებულ ბუშტუკებს; 4. უჯრედში უკვე არსებული გოლჯის აპარატის გაყოფას. ამათგან ყველაზე გავრცელებული ის მოსაზრებაა, რომ გოლჯის აპარატი ენდოპლაზმური ბადის მემბრანას მოწყვეტილი ბუშტუკებისგან წარმოიქმნება. თვით ამ ბუშტუკებს ***ტრანზიტორული ბუშტუკები ეწოდება,*** ხოლო ენდოპლაზმური ბადის ის უბანი, რომელიც რიბოსომებს ვერ იკავშირებს, მათგან თავისუფალია და რომლის მეზობლადაც მდებარეობს დიქტიოსომა, ***ტრანზიტორულ ენდოპლაზმურ ბადედ*** მოიხსენიება. ტრანზიტორული ბუშტუკები, რომლებსაც ზოგჯერ საკულებს (ტომსიკებს) უწოდებენ, იმთავითვე უჯრედში უკვე არსებული დიქტიოსომების cis- ანუ წარმომქმნელ ზედაპირს ფორმირებენ. ამგვარად ხდება გოლჯის აპარატის „გაცვეთილი“ ნაწილების განახლება. მთელ რიგ შემთხვევებში, მაგალითად, ჩანასახოვან უჯრედში, ოოციტებში, ერთუჯრედიანებში და სხვა, გოლჯის აპარატი წინასწარ წარმოდგენილი არ არის. ამგვარ შემთხვევებში გოლჯის კომპლექსის აღმოცენება კვლავ ტრანზიტორული ბუშტუკების ხარჯზე ხდება. ბუშტუკები თავს იყრიან ციტოპლაზმის ურიბოსომო უბნებში. ამ ზონას ***ექსკლუზიის ზონა*** ეწოდება. ექსკლუზიურ ზონაში ტრანზიტორული ბუშტუკები კლასტერებად (მჭიდრო ჯგუფებად) აგრეგაციას განიცდიან და საბოლოო ჯამში ცისტერნებს წარმოქმნიან. როგორც ცისტერნების განახლება, ისე მათი ხელახლა წარმოქმნა ცილის ბიოსინთეზზეა დამოკიდებული. მართლაც, ცილების სინთეზის ინჰიბიტორი აქტინომიცინი D (ანტიბიოტიკი) ამ პროცესის შეკავებას იწვევს. გოლჯის კომპლექსის ელემენტები, როგორც ჩანს, მიტოზის პროცესში მრავლდება, რადგანაც უჯრედების გაყოფის შედეგად წარმოქმნილი შვილეული უჯრედები დიქტიოსომების დაახლოებით ერთსა და იგივე რიცხვს შეიცავს.

4.2.3. გოლჯის აპარატის ფუნქციები

გოლჯის აპარატს ფუნქციების საკმაოდ დიდ რიცხვს მიაწერენ. ამათგან აღსანიშნავია:

1. სეკრეტორული პროდუქტების უჯრედიდან გამოტანა (სეკრეციის კონტროლი);
2. ცილების მოდიფიცირება ანუ ტრანსლაციის შემდგომი (იხ. ქვემოთ) პროცესინგი;
3. ცილების დახარისხება და მათი უჯრედის სხვადასხვა უბანში განაწილება;
4. ზოგიერთი პოლისაქარიდისა და გლიკოლიპიდის სინთეზი;
5. უჯრედის პლაზმური მემბრანის და სხვა მემბრანული სტრუქტურებისთვის ახალი მემბრანული ელემენტების „გამრავლება“.

გოლჯის აპარატის სეკრეციაში მონაწილეობა 1964წ. იყო დადასტურებული. ლ. კარომ და გ. პალადმა გამოიყენეს რადიოაქტიური იზოტოპებით მონიშნული ამინომჟავები და დაადასტურეს, რომ უჯრედებში მონიშნული ნაერთი თავდაპირველად ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეში ვლინდება. 17 წუთის შემდეგ

მონიშნული ამინომჟავები თითქმის მთლიანად გოლჯის აპარატში აღმოჩნდებიან. შემდეგ მონიშნული ამინომჟავები მთლიანად ტოვებენ როგორც ენდოპლაზმურ ბადეს, ასევე გოლჯის აპარატს და თავს იყრიან ***ზიმოგენის*** მარცვლებში (გრანულებში), რომლებიც ფერმენტების წინამორბედნი არიან, მაგრამ ფერმენტული აქტიურობა ჯერ არ გააჩნიათ. შემდგომში მონიშნული ამინომჟავები უჯრედშორის სივრცეში გადადიან. უპირატესად ფეხმოკიდებულია მოსაზრება, რომლის მიხედვით ცილების გადასვლა ***ენდოპლაზმური ბადიდ***ან გოლჯის აპარატში, ასევე ცისტერნიდან ცისტერნაში, გოლჯის ბუშტუკების წარმოქმნისა და ცისტერნებთან ან პლაზმურ მემბრანასთან შერწყმის საშუალებით ხდება. საბოლოო ჯამში ისინი ***სეკრეტორული ბუშტუკების*** სახით წყდებიან გოლჯის აპარატის ტრანს-ზედაპირს და უჯრედიდან ეკზოციტოზის გზით გამოიყოფიან.

რაც შეეხება ცილების ტრანსლაციის შემდგომ პროცესინგს, განსაკუთრებით აღსანიშნავია ორი პროცესი: გლიკოზილირება და ფოსფორილირება. გლიკოზილირების პროცესის შესასწავლად გამოიყენეს უჯრედში მონიშნული ნაერთების გადანაცვლებაზე დაკვირვების (chase) მეთოდი. ნაჩვენები იქნა, რომ ნაწლავის ეპითელიუმის თასისებრ უჯრედებში (რომლებიც ლორწოს და შესაბამისად მუცინს გამოიმუშავებენ), ნიშანდებული გლუკოზის შეყვანიდან 15 წუთის შემდეგ ნიშანი მთლიანად გოლჯის აპარატში აღმოჩნდა. დაკვირვებიდან 20 წუთიანი „ჩეიზის“ შემდეგ ნიშანი ახლადჩამოყალიბებულ ლორწოს ბუშტუკებში იყრის თავს, რის შემდეგაც პლაზმური მემბრანის გავლით ნაწლავის სანათურში გადადის. ამგვარად, შეიძლება დარწმუნებით ითქვას, რომ გლიკოპროტეინების ჩამოყალიბება გოლჯის აპარატის შიგნით იწყება. ამ მხრივ თასისებრი უჯრედი უნიკალური არ არის. მსგავსი სურათი ხრტილოვან უჯრედებშიც შეინიშნება. ბოლო დროს ნაჩვენებია, რომ ცილების პროცესინგში მონაწილე ფერმენტები სწორედ იმ თანამიმდევრობით არიან განაწილებული ერთმანეთის მომდევნო ცისტერნებში, რომლითაც ისინი პროცესში ჩაერთვებიან.

მრავალი ცილა გლიკოზილირების შედეგად იჩენს ოლიგოსაქარიდების განშტოებულ ჯაჭვებს. გარდა ამისა, ცილა გოლჯის აპარატის ერთი ცისტერნიდან მეორეში გადასვლისას სხვადასხვა ცვლილებებს განიცდის (მაგალითად, ფოსფატის ან სულფატის ჯგუფების მიერთება). სხვადასხვა ჯგუფები, მათ შორის ფოსფატის ჯგუფებიც, ოლიგოსაქარიდების განშტოებებს უერთდებიან. განსაკუთრებით ინტენსიურ პროცესინგს განიცდიან სეკრეტორული ცილები. ოლიგოსაქარიდების განშტოებები ჩვეულებრივ, გალაქტოზისა და აცეტილნეიროამინის (იგივე სიალის მჟავაა) მოლეკულებს იერთებენ.

გოლჯის აპარატი, როგორც უკვე ზევით ვნახეთ, მონაწილეობს მემბრანების სინთეზსა და ჩამოყალიბებაში.

დადგენილია მნიშვნელოვანი ფაქტი, რომ გოლჯის კომპლექსში ცილების დახარისხება მიმდინარეობს, რის შედეგადაც ყოველი ცილა ბუშტუკის სახით თავის დანიშნულების ადგილისაკენ მიემართება. ფიქრობენ, რომ ამას ცილებთან შეკავშირებული ოლიგოსაქარიდების მოკლე ჯაჭვები უწყობს ხელს. „დახარისხების“ მექანიზმი ცნობილი არ არის. ამავე დროს ჯ.რითმანმა თავის თანაავტორებთან ერთად გოლჯის აპარატის თაობაზე საყურადღებო თეორია შექმნა. მისი აზრით, გოლჯის აპარატი სამი კომპარტმენტისაგან შედგება და არსებითად სამი ორგანელას შერწყმის შედეგს წარმოადგენს. პირველი ცის-, მეორე შუა- და მესამე ტრანს-კომპარტმენტია. ცის-კომპარტმენტი გადმოარჩევს ენდოპლაზმური ბადის ცილებს და აგრეთვე უკავშირებს ფოსფატის ჯგუფებს ნახშირწყლების ჯაჭვების ბოლოებს. შუა კომპარტმენტი, რომლის ცისტერნები „დასტის“ შუა ნაწილში მდებარეობს, ემსახურება მანოზის ჩანაცვლებას N-აცეტილგლუკოზამინით, რაც განსაკუთრებით ცილოვან სეკრეტებს ახასიათებს.

რაც შეეხება ცილასთან გალაქტოზისა და სიალის მჟავის N-აცეტილნეირამინის შეერთებას, ეს ტრანს-კომპარტმენტის ფუნქციაა. საინტერესოა, რომ ლიზოსომური შაქრებისათვის გალაქტოზის, N-აცეტილგლუკოზამინისა და N-აცეტილნეიროამინის შეერთებას არსებითად ეშლება ხელი, თუ კი ცის-კომპარტმენტში ტერმინალური ნახშირწყლების ფოსფორილირება ხდება.

და ბოლოს, ამ განაკვეთის დამთავრებისას უნდა აღინიშნოს, რომ გოლჯის აპარატის წყალობით ხდება პექტინისა და ცელულოზის აწყობა, რის შემდეგ ისინი უჯრედის ფირფიტას - ფრაგმოპლასტს (იხ. ზემოთ), ან უჯრედის კედელს წარმოქმნიან.

4.3. ლიზოსომები და მიკროსხეულაკები

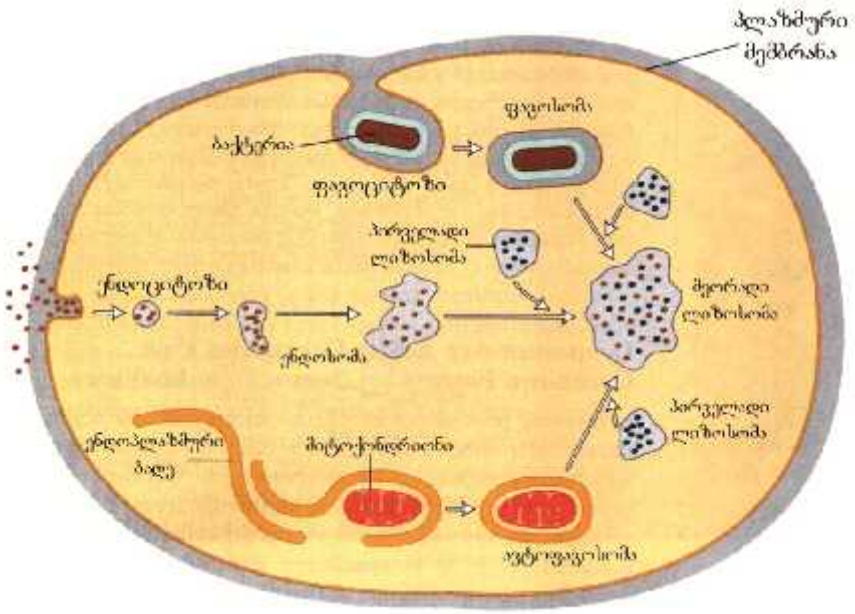
4.3.1. ლიზოსომები

ლიზოსომები თავისებური ორგანელებია, რომელთა არსებობაზე ამერიკელმა მეცნიერმა ქრისტინ დე დუვმა 1950 წ მიუთითა, ხოლო 1955 წ. ა.ნოვიკოვმა საბოლოოდ დაადგინა, რომ ლიზოსომები ორგანელების ცალკე ჯგუფია. ლიზოსომა ელექტრონების მიმართ მკვრივია, შედარებით მცირე ზომისაა და გარშემოკრულია მარტივი, ცალფა, ელემენტარული მემბრანით. ამჟამად ცნობილია, რომ ლიზოსომები მრავალ ფერმენტს (40-მდე ფერმენტი) შეიცავს. აქ მხოლოდ და მხოლოდ ლიზისის გამომწვევი ფერმენტები გვხვდება. ლიზოსომები ნივთიერებათა მეტად ფართო სპექტრზე მოქმედებენ, რაც მათ ფუნქციას (იხ. ქვემოთ) შეესაბამება.

ლიზოსომებს პოლიმორფიზმი (ფორმის სხვადასხვაგვარობა) ახასიათებთ. მათი დიამეტრი 0,1-0,8 მკმ ფარგლებში მერყეობს. ლიზოსომების იდენტიფიკაცია (გამოვლენა) ელექტრონულ მიკროსკოპში გ. გომორის მიერ შემოღებული შეღებვის საშუალებით ხდება. ამ მეთოდით სპეციფიკურად იღებება მჟავე ფოსფატაზა, რომლითაც ლიზოსომები განსაკუთრებით მდიდარია.

არჩევენ ლიზოსომების სამ ფორმას. ესენია: 1) პირველადი ლიზოსომები, 2) მეორადი ლიზოსომები და 3) ნარჩენი სხეულაკები (სურ. 42).

პირველადი ლიზოსომები ანუ პროტოლიზოსომები ახლად წარმოქმნილი ორგანელებია. მათ ცალფა მემბრანა აკრავს გარს. პირველადი ლიზოსომები მცირე ზომისაა (0,1-0,8 მკმ). ითვლება, რომ პირველადი ლიზოსომები გოლჯის აპარატის ტრანს-ზედაპირს წყდებიან. პირველადი ლიზოსომები, თუ შეიძლება ასე ითქვას, „ხელუხლებელი“ ნაწილაკებია, რომელთა მომნელებელ ფერმენტებს რაიმე რეაქციაში მონაწილეობა არ მიუღია.



სურათი 42. მომნელებელი ვაკუოლის წარმოქმნის მექანიზმი

მეორადი ლიზოსომების ორი ფორმა გვხვდება. პირველია ე.წ. ჰეტეროფაგული ვაკუოლი (მათ ჰეტეროლიზოსომებს ანუ ფაგოლიზოსომებსაც უწოდებენ). მეორადი ლიზოსომების მეორე ფორმა ე.წ. აუტოფაგური ვაკუოლი ანუ აუტოლიზოსომაა. ჰეტეროფაგული ვაკუოლი წარმოიქმნება პირველადი ლიზოსომის ციტოპლაზმურ ვაკუოლთან ანუ ენდოსომასთან (ზოგჯერ ფაგოსომასაც უწოდებენ) შერწყმის შედეგად, რის შემდეგაც პირველადი ლიზოსომის ჰიდროლაზები (ჰიდროლიზის წარმმართველი ფერმენტებია) ენდოსომაში ჩაიღვრება და მასში მოყოლილ ექსტრაცელულარულ (უჯრედის გარეთა) შიგთავსს დაშლის. აუტოფაგური ვაკუოლი ასევე პირველადი ლიზოსომის ციტოპლაზმურ ვაკუოლთან შერწყმის შედეგია, ოღონდ ამ შემთხვევაში ვაკუოლი თვით უჯრედის ნაწილაკებს, ზოგჯერ მიტოქონდრიონსაც კი შეიცავს. აუტოლიზოსომა ამ ნაწილაკების მონელებას აწარმოებს. თვითმონელების პროცესი ანუ აუტოლიზი უჯრედისათვის საკმაოდ ჩვეულებრივი მოვლენაა, რომელიც ეკზოციტოზით სრულდება. შიგთავსის მონელება, როგორც ვნახეთ, ჰეტეროფაგურ ვაკუოლშიც მიმდინარეობს. გარკვეულ სტადიაზე ჰეტერო და აუტოფაგური ლიზოსომების გარჩევა მეტად ძნელი ხდება და მათ მომნელებელი ვაკუოლის სახელით აერთიანებენ. მეორადი ლიზოსომების წარმოქმნისას ერთ ენდოსომას შეიძლება ერთი ან რამდენიმე პირველადი ლიზოსომა შეერწყას.

ნარჩენი სხეულაკი ეწოდება მეორად ლიზოსომას, რომელიც მოუნელებელი მასალის ნარჩენებს შეიცავს. ნარჩენს ზოგჯერ ტელოლიზოსომას ანუ მკვრივ სხეულს უწოდებენ. ნარჩენი სხეულაკი დროებითი სტრუქტურაა, რადგანაც მოუნელებელი ნარჩენები ჩვეულებრივად ეკზოციტოზის გზით უჯრედის გარეთ გამოიტყორცნება.

მრავალი გამოკვლევის საფუძველზე გამოთქმული იყო მოსაზრება, რომ პირველადი ლიზოსომა გოლჯის კომპლექსის მომწიფების (trans) ზედაპირის დაკვირტვის გზით წარმოიშობა. პირველადი ლიზოსომები ტრანს-ზედაპირს წყდებიან ან შეფუთული, ან შეუფუთავი ბუშტუკების სახით, რომელთა დიამეტრი 0,05-0,1 მკმ-ის ტოლია. ბუშტუკი, როგორც ჩანს, თუ კი შეფუთულია, კლათრინით არის შეფუთული. გამოკვირტვის შემდეგ ბუშტუკები კარგავენ კლათრინს. პირველადი ლიზოსომის მეორე კომპონენტი - ჰიდროლაზები - გოლჯის კომპლექსის მახლობლად მდებარე ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეზე

წარმოიქმნებიან. ისინი ტოვებენ ენდოპლაზმურ ბადეს მცირე ზომის ბუშტუკების სახით და გოლჯის აპარატის ცისტერნებში შეაღწევს. საბოლოო სახის მიღების (პროცესინგის) შემდეგ ჰიდროლაზები გოლჯის კომპლექსის მომწიფების ზედაპირიდან პირველადი ლიზოსომის შემადგენლობაში გამოიყოფიან. ადვილი დასანახია, რომ გოლჯის კომპლექსს, ენდოპლაზმურ ბადეს და პირველად ლიზოსომებს შორის მჭიდრო კავშირი არსებობს, ამიტომაც უჯრედის უბანს, რომელშიაც ყველა ეს ორგანელაა თავმოყრილი, ხშირად "GERL" კომპლექსს (ინგლისური "Golji-Endoplasmic Retikulum Lisosome"-დან) უწოდებენ.

ზემოთ მოტანილი აღწერიდან როგორც ჩანს, მიუხედავად ლიზოსომების ფუნქციონირების გარეგნული „ერთფეროვნებისა" (ენდოსომასთან შერწყმა და ა.შ.), მას რამდენიმე ფუნქცია აკისრია. ის, თუ რა ფუნქციას ასრულებს ლიზოსომა, ენდოსომის შიგთავსზეა დამოკიდებული. ლიზოსომას შეუძლია შეასრულოს:

1) სიგნალის გადაცემის ფუნქცია, თუ კი ლიზოსომა ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსის შემცველ ბუშტუკს შეერწყმება;

2) მკვებავი ფუნქცია, თუ უჯრედმა მისი კვებისათვის გამოსადეგი ნივთიერება შეითვისა;

3) დაცვითი ფუნქცია, რასაც უცხო სხეულების ან ორგანიზმების ფაგოციტოზის დროს ვხვდებით;

4) „სანიტარული" ფუნქცია, რომელიც აუტოფაგიის პროცესში ან ენდოციტოზისას უსარგებლო ნივთიერების ან ნაწილაკის ეკზოციტოზის შედეგად ხორციელდება.

სანიტარულ ფუნქციად შეიძლება ჩაითვალოს, მაგალითად, ერითროციტების დესტრუქციის, უჯრედების პროგრამირებული კვდომის და სხვა ამგვარ პროცესებში მონაწილეობა.

გარდა ამისა, ლიზოსომებს ზოგიერთი სპეციალური ფუნქციაც აკისრია. ასეთებია, მაგალითად, სპერმატოზოიდის კვერცხში შეღწევისას ჰიდროლაზების გადმოღვრა აკროსომული რეაქციის განხორციელებისას, თირკმელში მიმდინარე რეაბსორბცია და სხვა ამგვარი.

ცხადია, სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში ლიზოსომების რაოდენობა ერთნაირი არ არის. განსაკუთრებით მრავლადაა ისინი უჯრედში, რომლებიც ფაგოციტოზს აწარმოებენ, მაგალითად, ლეიკოციტებში (გრანულოციტებში). კუნთის უჯრედებში ლიზოსომები მცირერიცხოვანია.

მცენარეებში ლიზოსომების ფუნქციებს ძირითადად ცენტრალური ვაკუოლი ასრულებს. მრავალი მცენარეული უჯრედი ერთ ან ორ ვაკუოლს შეიცავს. დიფერენცირებულ უჯრედში ცენტრალური ვაკუოლი უჯრედის მოცულობის 80% იკავებს. ის თითქმის მთლიანად განსაზღვრავს უჯრედის ტურგორს. არადიფერენცირებულ, სწრაფად გამრავლებად უჯრედებში ვაკუოლი მცირე ზომისაა. ვაკუოლები ლიზოსომების მსგავსად, ჰიდროლაზებს შეიცავენ. თუმცა, გარდა ჰიდროლაზებისა, ვაკუოლის წვენი შეიცავს შაქრებს, მჟავებს, აზოტოვან ნაერთებს (მაგალითად, ალკალოიდებს) და სხვას.

4.3.2. მიკროსხეულაკები

ბოლო დროს ხშირად იხილავენ სფეროსებრ, ცალფა მემბრანით გარშემოკრულ, მცირე ზომის (0,5-1,5 მკმ) ორგანელებს, რომლებსაც სხვადასხვაგვარი ფერმენტული აქტიურობა ახასიათებთ. მათ ამორფული გრანულარული მატრიქსი აქვთ, რომელშიაც ზოგჯერ კრისტალურ ჩანართებს ვხვდებით. ყველა ამგვარ სხეულაკს მიკროსხეულაკებს უწოდებენ. სამწუხაროდ ხშირად ტერმინოლოგიურ გაუგებრობებს აქვს ხოლმე ადგილი. საქმე ისაა, რომ

100000g-ზე ცენტრიფუგირების პირობებში მიღებულ ფრაქციას დიდი ხანია მიკროსომული ფრაქცია დაარქვეს. ამავე დროს, მიკროსხეულებს ზოგჯერ მიკროსომებს არქმევენ ხოლმე (სომა - სხეულს ნიშნავს). უნდა გვახსოვდეს, რომ მიკროსხეულაკები (ინგლისურად მიცრობოდიეს და არა მიცროსომეს) და მიკროსომები სრულიად სხვადასხვა რამეს ნიშნავს. მიკროსხეულაკებიდან აღსანიშნავია პეროქსისომები და გლიოქსისომები.

პეროქსისომები დე დუვმა აღწერა. ამ ნაწილაკების სახელ-წოდება პეროქსიდაზასგან წარმოდგება. ეს ფერმენტი წყალბადის ზეჟანგს შლის. შემდგომში გაირკვა, რომ პეროქსისომები უფრო კატალაზას შეიცავენ, ვიდრე პეროქსიდაზას, მაგრამ სახელწოდების გამოცვლა უკვე უხერხული შეიქმნა და ის უცვლელი დარჩა.

გლიოქსისომები შედარებით გვიან აღმოაჩინეს. გლიოქსისომები მცენარეებში და სოკოებში აღმოაჩინეს. ისინი ჩვეულებრივად ცხიმის შემცველ უჯრედებში გვხვდება.

პეროქსისომებისა და გლიოქსისომების აღმოცენებისა და ჩამოყალიბების წესი არსებითად დაუდგენელია. ფიქრობენ, რომ ორივე შემთხვევაში შესაბამისი ფერმენტები თავისუფალ რიბოსომებზე (ე.ი. ენდოპლაზმურ ბადესთან დაუკავშირებელზე) სინთეზირდებიან რის შემდეგ ციტოზოლში გადადიან, საიდანაც შესაბამის მიკროსხეულებში შეაღწევენ. როგორ ჩნდებიან მზა ნაწილაკები ციტოპლაზმაში, გაურკვეველია. ბოლო დრომდე ფიქრობდნენ, რომ ისინი ენდოპლაზმური ბადის გამონაზარდებია, რომლებიც შემდგომ მას მოწყდებიან.

ხშირად პეროქსისომები ე.წ. „კუდების“ მეშვეობით ჰანტელისებურ სტრუქტურებს წარმოქმნიან. მათი შეკავშირების შედეგად „პეროქსისომების ბადედ“ წოდებული სტრუქტურა შეიძლება შეიქმნას.

4.4. მიტოქონდრიონები (მიტოქონდრიები)

ფორმა, რომელსაც ჩვენ ესეოდენ შევეჩვიეთ (მიტოქონდრია, მიტოქონდრიები), როგორც ჩანს, მართებული არ უნდა იყოს. სიტყვა მიტოქონდრიონი ორი ბერძნული სიტყვიდანაა წარმოებული (მიტო - ძაფი და ქონდრიონ - მარცვალი, გრანულა). მიუხედავად ამისა, უფრო ხშირად „მიტოქონდრია“ და „მიტოქონდრიები“ იხმარება რუსულიდან კალკირების გამო. ჩვენ აქ, რაც უფრო სამართლიანია იმას ვიხმართ, თუმცა ლიტერატურაში უფრო არასწორი ფორმაა გავრცელებული. მიტოქონდრიონები პირველად კიოლიკერმა აღწერა 1850წ. მან ისინი მწერების კუნთოვან უჯრედებში აღმოაჩინა. მიტოქონდრიონების შემდგომი შესწავლა მრავალი მკვლევარის სახელთანაა დაკავშირებული. მათ შორის განსაკუთრებით აღსანიშნავია: რ.ალტმანი, ა.ლენინჯერი და მრავალი სხვა. თანამედროვე გამოკვლევებში იზოლირებული მიტოქონდრიონები დიფერენციალური ცენტრიფუგირების გზით მიიღება (ისინი 10000g-ზე ილექებიან).

მიტოქონდრიონების ფუნქცია უმთავრესად უჯრედის ენერგეტიკასთან არის დაკავშირებული. მიტოქონდრიონი ატფ-ის სინთეზის ძირითადი ადგილია. ატფ-ის მოლეკულა, როგორც ვიცით სამ მაკროერგულ ბმას შეიცავს. ამ ქიმიური ბმების გახლეჩის შედეგად გამონთავისუფლებულ ენერგიას უჯრედი იყენებს სხვადასხვა სასიცოცხლო პროცესის წარმართვისათვის. ამის გამო, მიტოქონდრიონებს ხშირად უჯრედის „ენერგეტიკულ სადგურებსაც“ უწოდებენ. გარდა ნახსენები რეაქციებისა მიტოქონდრიონებში მიმდინარეობს ცხიმოვანი მჟავების და ზოგიერთი სხვა ლიპიდის ჟანგვა, ზოგიერთი ციტოქრომის სინთეზი, აწყობა და სხვა.

მიტოქონდრიონების გადანაცვლება ციტოპლაზმის ნაკადების საშუალებით ხდება, რის შედეგადაც ისინი შეიძლება ციტოპლაზმის ამა თუ იმ უბანში შეგროვდნენ. უჯრედში მიტოქონდრიონების ერთობლიობას ***ქონდრიომი*** ეწოდება. სხვადასხვა უჯრედისთვის განსხვავებული ქონდრიომია დამახასიათებელი. არჩევენ სამი ტიპის ქონდრიომს. პირველი ტიპის ქონდრიომის მიტოქონდრიონები ცალკ-ცალკე არიან მიმობნეული მთელ უჯრედში; მეორე ტიპის ქონდრიომის მიტოქონდრიონები უჯრედის სხვადასხვა უბანში ჯგუფებად არიან განლაგებულები; მესამე ტიპის ქონდრიომს ***მიტოქონდრიონული რეტიკულუმი*** ეწოდება. ზოგიერთი ტიპის უჯრედში რამდენიმე მიტოქონდრიონის ნაცვლად ერთი გიგანტური, დატოტვილი მიტოქონდრიონი შეიძლება არსებობდეს (მაგალითად, ერთუჯრედიან ორგანიზმებში), რომელიც ქსელს მოგვაგონებს და ამიტომ ეწოდა მიტოქონდრიონული რეტიკულუმი. ასეთი გიგანტური მიტოქონდრიონი უზრუნველყოფს მასში სინთეზირებული ატფ-ის უჯრედის ყველა ნაწილში თანაბარ მიწოდებას. გარდა ამისა, ასეთი დატოტვილი გიგანტური მიტოქონდრიონები გარს აკრავს ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოში შემავალ თითოეულ მიოფიბრილას, რაც უზრუველყოფს ამ მიოფიბრილების ერთდროულ შეკუმშვას. გულის განივზოლიანი კუნთის უჯრედებში მრავალი წაგრძელებული მიტოქონდრიონი განლაგებულია მიოფიბრილების გასწვრივ. როგორც დატოტვილ ასევე წაგრძელებულ მიტოქონდრიონებს შორის არსებობს ე.წ. მიტოქონდრიონთაშორისი კონტაქტები. ამ კონტაქტებით მიტოქონდრიონები უკავშირდება ერთმანეთს და წარმოიქმნება გრძელი ჯაჭვი, რომელიც მიოფიბრილების სინქრონულ შეკუმშვას უზრუნველყოფს.

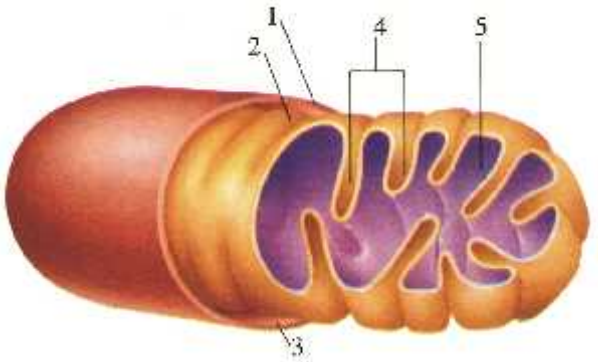
4.4.1. მიტოქონდრიონების სტრუქტურა, ფორმა და რაოდენობა

მიტოქონდრიონების სტრუქტურა, ფორმა და რაოდენობა უჯრედში მეტად ცვალებადია. მათი რაოდენობა 1-1000-მდე მერყეობს. უჯრედებში, სადაც ენერგიის ხარჯი დიდია, მიტოქონდრიონები ბევრია და პირუკუ - ენერგეტიკულად არააქტიურ უჯრედებში მიტოქონდრიონების რიცხვი მცირეა, თუმცა მრავალ ერთუჯრედიან ორგანიზმს ***ერთადერთი*** მიტოქონდრიონი აქვს. ჟანგბადის ნაკლებობის პირობებში მიტოქონდრიონების რაოდენობა უჯრედში სწრაფად იზრდება, რაც განსაკუთრებით კარგად ჩანს უჯრედულ კულტურებში. მიტოქონდრიონების რიცხვი უჯრედის გაყოფის წინ იზრდება.

ასევე მრავალგვარია მიტოქონდრიონების ფორმა და ზომა. მიტოქონდრიონების სიგრძე სხვადასხვა უჯრედში 1-10 მკმ-მდე, ხოლო სიგანე კი 0,25-1 მკმ-მდე იცვლება. რაც შეეხება ფორმას, უჯრედებში გვხვდება მრგვალი, ოვალური, გაჭიმული და დატოტვილი მიტოქონდრიონებიც კი.

მიტოქონდრიონების ულტრასტრუქტურა მეტად თავისებურია. მიტოქონდრიონს ორი, ***გარეთა*** და ***შიგნითა მემბრანა*** აკრავს. შიგნითა მემბრანა მიტოქონდრიონის მთელ მოცულობას ორ ნაწილად ყოფს: ერთ-ერთი მათგანი შიგნითა მემბრანით შემოიფარგლება და ***მატრიქსად*** იწოდება, ხოლო მეორე კი გარეთა და შიგნითა მემბრანებს შორის თავსდება და მას ***ინტრამემბრანულ სივრცეს*** უწოდებენ. მატრიქსი გელის მსგავსი კონსისტენციისაა, ხოლო მემბრანებს შიგნითა სივრცე კი უფრო თხევადი ნივთიერებითაა ამოვსებული. მიტო-ქონდრიონის ყველა ნაწილი და განყოფილება სხვადასხვა ფერმენტს შეიცავს. კერძოდ მატრიქსში მიმდინარეობს ე.წ. კრებსის ანუ ტრიკარბოქსილის მჟავების ციკლი. მატრიქსში შეწონილია აგრეთვე რგოლოვანი(წრიული) ფორმის მიტოქონდრიონული დნმ-ს მოლეკულა და რიბოსომები.

მიტოქონდრიონის აგებულების სქემა 43-ე სურათზეა გამოსახული. მიტოქონდრიონის სტრუქტურა დიდადაა დამოკიდებული მისი მემბრანის აგებულებაზე. გარეთა და შიგნითა მემბრანები თვალსაჩინოდ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. შიგნითა მემბრანა გარეთაზე უფრო სქელია და (6-8) ნმ-ს უდრის, მაშინ როდესაც გარეთა მემბრანა 6 ნმ-ს არ აღემატება. შიგნითა მემბრანას დიდი ზედაპირი აქვს. ამას შიგნითა მემბრანის თავისებური ნაოჭები - კრისტები - განაპირობებს (სურ. 43).



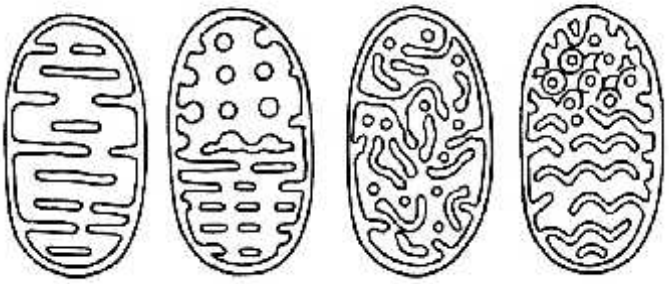
სურათი 43. მიტოქონდრიონის სქემატური გამოსახულება

1 - გარეთა მემბრანა; 2 - შიგნითა მემბრანა; 3 - ინტრამემბრანული სივრცე; 4 - კრისტები; 5 - მატრიქსი.

სხვადასხვა ტიპის უჯრედების მიტოქონდრიონებს განსხვავებული რაოდენობის კრისტები აქვს. მათი ფორმაც სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში სხვადასხვაა (სურ. 44). კრისტების რაოდენობა იცვლება იმის მიხედვით, თუ როგორ შეიცვალა უჯრედის სუნთქვითი აქტიურობა. შიგნითა მემბრანა გაცილებით უფრო მდიდარია ცილებით, ვიდრე გარეთა მემბრანა. თავის მხრივ გარეთა მემბრანა 4-ჯერ უფრო მეტ ფოსფოლიპიდს შეიცავს, ვიდრე შიგნითა.

ყოველი კრისტა ორი ფურცლისაგან შედგება. კრისტების ფურცლებს შორის სივრცე მეტად მცირეა. მას უბრალოდ

კრისტის შიგნითა სივრცე ეწოდება. კრისტების მატრიქსისაკენ მიქცეულ ზედაპირზე თავისებური, სოკოს ფორმის მსგავსი სხეულაკები ჩანს, რომლებიც 1962 წელს ფერნანდეც-მორანმა (Fernandez-Moran, 1962) აღწერა. მათ ხან შიგნითა მემბრანების სფეროებს, ხან კი უბრალოდ *ელემენტარულ ნაწილაკებს* უწოდებენ. კრისტის ელემენტარული ნაწილაკის ფუძეზე სუნთქვითი ჟანგვა-აღდგენის, ხოლო მის თავზე ჟანგვითი ფოსფორილირების პროცესები მიმდინარეობს. ჯაჭვის ყველა შესაბამისი კომპონენტი (ფერმენტი, ნივთიერება) იმ თანამიმდევრობითაა განლაგებული, რა თანამიმდევრობითაც ესა თუ ის პროცესი ირთვება. ამგვარად, აქ მიმდინარე პროცესები სივრცითი და დროითი ორგანიზაციის სრული შესაბამისობის კარგი მაგალითია.



სურათი 44. კრისტების სხვადასხვა ფორმა

რაც შეეხება ე.წ. კრებსის ციკლს (ზოგჯერ მას ლიმონმჟავას ციკლსაც უწოდებენ), მასში მონაწილე ფერმენტები, სუქცინატ - დეჰიდროგენაზას გარდა, მიტოქონდრიონის მატრიქსში არიან ლოკალიზებულნი.

4.4.2. ქემიოსმოსური თეორია

ატფ-ს სინთეზი, როგორც უკვე ავღნიშნეთ, მიტოქონდრიონებში ხორციელდება. გამოთქმული იყო მოსაზრება, რომ ატფ-ს სინთეზი შეჭიდულია სხვადასხვა ნაერთების ჟანგვის პროცესებთან. ეს მოსაზრება საფუძვლად დაედო ე.წ. ქემიოსმოსურ ანუ მიტჩელის თეორიას, რომლის თანახმადაც, ატფ-ის სინთეზისთვის აუცილებელია ნახშირწყლების ანაერობული (უჟანგბადო) დაჟანგვა (გლიკოლიზი), რომელიც მიმდინარეობს ჰიალოპლაზმაში. გარდა ამისა, აუცილებელია ამინომჟავებისა და ცხიმოვანი მჟავების დაჟანგვა. ამ დაჟანგვის პროდუქტების მონაწილეობით ხდება გლიკოლიზის შედეგად წარმოქმნილი ტრიოზების შემდგომი დაჟანგვა ანუ კრებსის (ლიმონმჟავას, ტრიკარბოქსილის მჟავების) ციკლი, რომელიც უკვე მიტოქონდრიონის მატრიქსში ხორციელდება. კრებსის ციკლში გამოიყოფა ორი მოლეკულა CO_2 და თავისუფლდება ელექტრონები. გამოთავისუფლებული ელექტრონები ერთვება ე.წ. სუნთქვით ჯაჭვში (ელექტრონების სატრანსპორტო ჯაჭვში). ამ პროცესში მონაწილეობს მიტოქონდრიონის შიდა მემბრანაში ჩაშენებული ცილოვანი მოლეკულები (ნად, ნადფ-H, ფად, უბიქინონი და ციტოქრომები). ჩამოთვლილი ნაერთები ჟანგვა-აღდგენის საფეხურებრივ რეაქციებს ახორციელებენ კრისტის ელემენტარული ნაწილაკის ფუძეზე. მიტოქონდრიონის შიდა მემბრანაში ელექტრონების გადატანის პროცესის დროს გამოყოფილი ენერგია ხმარდება მატრიქსიდან ინტრამემბრანულ სივრცეში H^+-ის (პროტონების გამონთავისუფლება ხდება კრებსის ციკლში მიმდინარე პროცესების შედეგად) გადანაცვლებას. პროტონების გადანაცვლებას თან სდევს მემბრანაზე პოტენციალთა სხვაობის წარმოქმნა ანუ ინტრამემბრანულ სივრცეში დადებითი, ხოლო მატრიქსში - უარყოფითი მუხტის სიჭარბე იქმნება. წარმოიქმნება ელექტროქიმიური გრადიენტი. პოტენციალთა სხვაობა როდესაც მიაღწევს განსაზღვრულ სიდიდეს (220 მვ), იხსნება ცილოვანი კომპლექსის - ატფ-სინთეტაზას (ტრანსმემბრანული ცილა) არხი, რომლის მეშვეობით ინტრამემბრანულ სივრცეში დაგროვილი პროტონების მიტოქონდრიონის მატრიქსში ჭავლის სახით შემოტანა ხდება. ამ დროს გამოთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე ადფ-ს მაკროერგული ბმით უკავშირდება ფოსფატის ჯგუფი.

წარიმართება რეაქცია:

$$\text{ადფ} + \text{ფ} = \text{ატფ} + H_2O$$

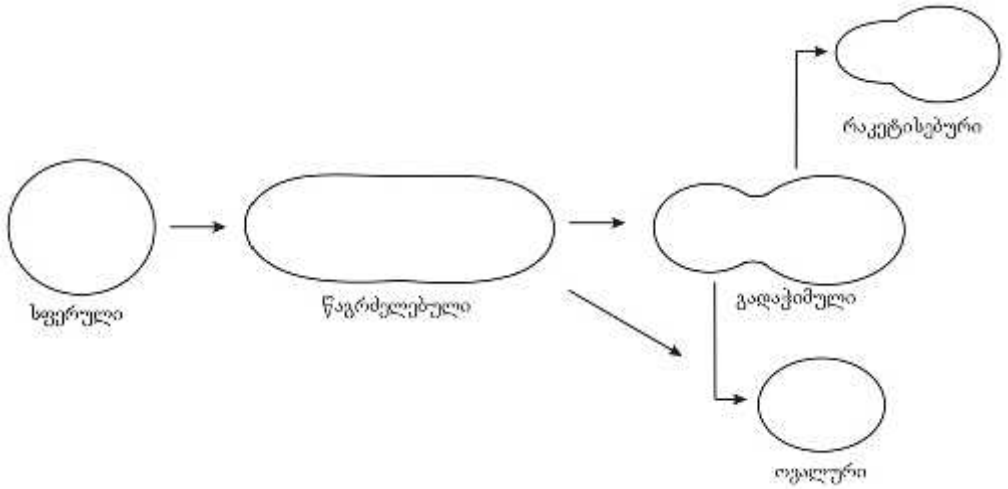
გამომდინარე იქიდან, რომ ფოსფორილირება შეჭიდულია ჟანგვით პროცესებთან, შეიძლება ვთქვათ, რომ კრისტის ელემენტარულ სხეულაკის თავზე მიმდინარეობს ჟანგვითი ფოსფორილირება.

ჩვენი დროისთვის პ. მიტჩელის ჰიპოთეზის დამადასტურებელი მრავალი ფაქტი დაგროვდა, ხოლო მან 1978 წ. ნობელის პრემია მიიღო. ახლა ცხადია, რომ ამ სქემას სულ მალე „ჰიპოთეზის“ სახელწოდება მოცილდება და ის საბოლოოდ დადგენილ მოვლენად იქნება აღიარებული.

რაც შეეხება მიტოქონდრიონის სხვა ფუნქციებს, ჩვენ აქ მათ დაწვრილებით აღარ აღვწერთ და მხოლოდ ამ განაკვეთის თავში ჩამოთვლას დავჯერდებით.

4.4.3. მიტოქონდრიონების უჯრედში წარმოქმნა და ლ. მარგელისის ჰიპოთეზა

თადაპირველად მიაჩნდათ, რომ ახალი მიტოქონდრიონი წარმოიქმნება სხვადასხვა უჯრედული სტრუქტურებიდან, როგორიცაა ბირთვის გარსის გარეთა ფურცელი, მიკროსხეულაკები, ენდოპლაზმური ბადე და სხვა. ამჟამად დადგენილია, რომ მიტოქონდრიონს თვითრეპროდუქციის უნარი აქვს: ახალი მიტოქონდრიონები არსებული წინამორბედების გაყოფის შედეგად წარმოიქმნება. ეს პროცესი 45-ე სურათზეა გამოსახული.



სურათი 45. მიტოქონდრიონის გაყოფის სქემა

მიტოქონდრიონის გაყოფისას მასალა ორ ახლად წარმოქმნილ მიტოქონდრიონს შორის დაახლოებით თანაბრად ნაწილდება. უჯრედში მიტოქონდრიონების მუდმივი განახლება ხდება. მაგალითად, ღვიძლის უჯრედებში მიტოქონდრიონის სიცოცხლის ხანგრძლივობა საშუალოდ 10 დღეა. ნაჩვენებია, რომ მიტოქონდრიონების რიცხვის გაზრდა ხდება მათი დანაწევრების გზით (გრძელ მიტოქონდიონში ჩნდება რამდენიმე ტიხარი).

ნათქვამს უნდა დაემატოს ისიც, რომ მიტოქონდრიონები, როგორც უკვე აღინიშნა, დნმ-ს შეიცავენ. ეს რგოლოვანი ფორმის დნმ-ია. ცხადია, მიტოქონდრიონების დნმ მათ დაყოფაშიც მონაწილეობს. მიტოქონდრიონების დნმ პროკარიოტების დნმ-ს მსგავსად არის წარმოდგენილი. ზოგიერთ მიტოქონდრიონში (წაგრძელებული) შეიძლება იყოს 1-100 ციკლური დნმ-ს მოლეკულა. მიტოქონდრიონის დნმ უჯრედში არსებული დნმ-ს 1%-ს შეადგენს. სხვადასხვა ინდივიდების მიტოქონდრიონის დნმ-ები მხოლოდ ინტრონებისა და არატრანსკრიბირებადი უბნების შემცველობით განსხვავდება. ყოველივე ამან მისცა საფუძველი ლ.მარგელისს საინტერესო ჰიპოთეზა წამოეყენებინა. ლ.მარგელისის მიხედვით, თუ კი მიტოქონდრიონებს აქვთ დნმ, რიბოსომები და

რამდენიმე ფუნქცია, რომლებიც უჯრედის ფუნქციისაგან დამოუკიდებელია, შეიძლება ვიფიქროთ, რომ მიტოქონდრიონი ოდესღაც სიმბიოტური პროკარიოტი იყო, რომელიც კარგად შეეთვისა მასპინძელ უჯრედს და დროთა განმავლობაში მის ორგანელად გადაიქცა.

სამწუხაროდ, ეს ჰიპოთეზა მეტად მრავალ დაშვებას მოითხოვს. კერძოდ, ძალიან მცირეა იმის ალბათობა, რომ ასეთი ორგანიზმების მასპინძელ უჯრედში შეჭრა ერთდროულად რამდენიმე სხვადასხვა უჯრედში მოხდა. გარდა ამისა, მიტოქონდრიონის დნმ-ს მიერ კოდირებული ცილების რიცხვი ბევრად ჩამოუვარდება ბირთვული დნმ-ს მიერ კოდირებული და მიტოქონდრიონებისათვის სპეციფიკური ცილების რაოდენობას. თანაც, უკანასკნელები ან ციტოზოლში ან ენდოპლაზმურ ბადეზე სინთეზირდება, რაც ლ.მარგელისის ჰიპოთეზას ეწინააღმდეგება.

ვამთავრებთ რა ამ განაკვეთს, კვლავ უნდა გამოვთქვათ იმედი, რომ აქ გაკვრით განხილულ მოვლენებს სტუდენტები უფრო დაწვრილებით შესაბამისი დისციპლინების (ბიოქიმია, ბიოფიზიკა) შესწავლისას შეითვისებენ.

4.5. პლასტიდები და ჩანართები

ცხოველების უჯრედების ციტოზოლში საყუათო ნივთიერებებიდან ნახშირწყლები და ცხიმები დეპონირდება. ნახშირწყლები ციტოზოლში გლიკოგენის სახით არის დეპონირებული. ყველაზე დიდი რაოდენობით გლიკოგენის დამარაგება ღვიძლის უჯრედებში ხდება. უფრო ნაკლები, მაგრამ მაინც დიდი რაოდენობით, გლიკოგენი კუნთებში გვხვდება. სხვა ტიპის უჯრედებში გლიკოგენი შესამჩნევად ნაკლებია, ვიდრე ღვიძლში და კუნთებში.

ცხიმები ძირითადად გროვდება განსაკუთრებულ უჯრედებში, რომლებსაც ცხიმის უჯრედებს უწოდებენ. ეს უჯრედები ცხიმოვან ქსოვილს ქმნიან. ცხიმი ზოგჯერ ღვიძლის და ზოგიერთ სხვა ტიპის უჯრედებშიც გვხვდება.

ჩანართების დახასიათებისას მათ შორის პიგმენტებსაც ასახელებენ. პიგმენტები შეფერვადი ნივთიერებებია (უბრალოდ საღებავები). ქსოვილის შეფერილობა უჯრედებში ჩართული პიგმენტის ტიპზე და რაოდენობაზეა დამოკიდებული. პიგმენტებს შორის განსაკუთრებით საყურადღებოა ***ჰემოგლობინი*** - ერითროციტების რკინის იონების შემცველი ცილა. ჰემოგლობინი ჟანგბადის გადამტანია. ჰემოგლობინის დაშლის შედეგია ნაღვლის პიგმენტი ***ბილირუბინი***. უხერხემლო ცხოველის უჯრედებში ჰემოგლობინის მსგავსი სხვა პიგმენტებიც გვხვდება. ასეთია, მაგალითად, ***ჰემოციანინი*** - სისხლის ლურჯი პიგმენტი რომელიც სპილენძს შეიცავს.

ყურადღების ღირსია პიგმენტების ჯგუფი, რომელსაც კაროტინოიდები ეწოდება. ***კაროტინოიდები*** - ნარინჯისფერი, ყვითელი, წითელი ან ყავისფერი პიგმენტებია. კაროტინოიდები უმთავრესად მცენარეებში გვხვდება, თუმცა მათ ცხოველებშიც შეიძლება წავაწყდეთ. მცენარეებში კაროტინოიდები ჩვეულებრივად მწვანე პიგმენტით - ***ქლოროფილით*** (იხ. ქვევით) არის შენიღბული. ამიტომ არის, რომ ფოთოლცვენის წინ ფოთლები სხვადასხვა ფერად იღებება. ამის მიზეზი არის ქლოროფილის სხვა პიგმენტებზე ადრე დაშლა, რის შედეგადაც ხდება სხვა პიგმენტების გამოვლენა.

კაროტინოიდები ორ ჯგუფად იყოფა. ესენია ***კაროტინები*** და ***ქსანტოფილებია***. კაროტინები ტეტრატერპენებია (იხ. „არასაპნვადი ლიპიდები“). განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია β-კაროტინი, რომელიც ნარინჯისფერია და დიდი რაოდენობითაა სტაფილოში. β-კაროტინი ვიტამინ A-ს წინამორბედია. ხერხემლიან ცხოველების მომნელებელ გზებში ერთი მოლეკულა β-კაროტინი

იშლება და მიიღება ორ მოლეკულა A ვიტამინი. კაროტინები გვხვდება აგრეთვე პამიდორის კანში, ხოლო ძალიან მცირე რაოდენობით კვერცხის გულში და კარაქშიც. პამიდორის კანი კიდევ ერთ კაროტინს - ***ლიკოპინს*** შეიცავს, რაც მას ნათელ ფერს აძლევს. ქსანტოფილები ძალიან მცირედ განსხვავდებიან კაროტინებისაგან. ისინი ჟანგბადს შეიცავენ.

განსხვავებით ცხოველებისაგან, მცენარეულ უჯრედებში ჩართული და დაგროვილი ნივთიერებები ან სტრუქტურები უმრავლესად პლასტიდებთან არის დაკავშირებული. ყოველი ***პლასტიდა*** შეიცავს ორმაგ მემბრანას. პლასტიდის შიგნით არჩევენ მემბრანულ სისტემას და მეტნაკლებად ჰომოგენურ ნივთიერებას - ***სტრომას***. მომწიფებულ პლასტიდას ჩვეულებრივად მასთან დაკავშირებული ნივთიერების მიხედვით არჩევენ. ასე მაგალითად, პლასტიდებს ყოფენ ***ქლოროპლასტებად***, ***ქრომოპლასტებად*** და ***ლეიკოპლასტებად***. ქრომოპლასტები შეიცავენ კაროტინოიდებს, რომლებიც მცენარეების ნაწილების სხვადასხვა შეფერილობას განაპირობებს. მათი ფუნქცია ზუსტად ცნობილი არ არის. ლეიკოპლასტები უპიგმენტო პლასტიდებია. ისინი სხვადასხვა ფუნქციას ასრულებენ. ასე მაგალითად, ე.წ. ***ამილოპლასტი*** სახამებლის დაგროვებასა და შენახვას ემსახურება. ყველაზე დიდ ყურადღებას ***ქლოროპლასტები*** იმსახურებს. ქლოროპლასტები შეიცავს ქლოროფილს და ამგვარად, სწორედ ესენია ***ფოტოსინთეზის მწარმოებელი*** ორგანელები. ყველა ტიპის პლასტიდას ერთი და იგივე წინაპარი - ***პროპლასტიდა*** ყავს. სხვადასხვა მცენარეში ქლოროპლასტების სხვადასხვა რიცხვი გვხვდება. უმდაბლესი მცენარეების ყოველ უჯრედს ხშირად მხოლოდ ერთი ან რამდენიმე ქლოროპლასტი აქვს.

ფოტოსინთეზს, როგორც უკვე ითქვა, ზოგიერთი პროკარიოტიც აწარმოებს, მაგრამ მათ ჭეშმარიტი ქლოროპლასტები არ გააჩნიათ. ქლოროპლასტების მაგიერ მათ ე.წ. ქრომატო-ფორები აქვთ.

უმაღლეს მცენარეებში ქლოროპლასტები ფოთლის რბილობში ანუ მეზოფილშია განლაგებული. მეზოფილი კი ზევიდან და ქვევიდან ეპიდერმისითაა შემოსაზღვრული. არჩევენ ***მესრისებურ*** და ***ღრუბლისებურ*** მეზოფილს. მესრისებურ მეზოფილში ქლოროპლასტები უჯრედების ნაპირებზეა განლაგებული ცენტრალური ვაკუოლის გაყოლებით, ხოლო ღრუბლისებური მეზოფილის უჯრედებში მათ განლაგებას ჩვეულებრივად შემთხვევითი ხასიათი აქვთ. ხშირად ციტოპლაზმის ნაკადის ე.წ. ***ციკლოზის***, წყალობით ქლოროპლასტები უჯრედებში გადაადგილდებიან. უფრო იშვიათად მათი გადანაცვლება აქტიურად, ამებისებრი მოძრაობების შედეგად ხდება. ქლოროპლასტების მიერ „შერჩეული“ მდებარეობა მათზე სინათლის უფრო ძლიერ ზემოქმედებას უზრუნველყოფს.

ქლოროპლასტების რაოდენობა და ზომები განსხვავებულია და ცვალებადი. უმაღლეს მცენარეებში მათი დიამეტრი4-დან 6 მკმ-მდე მერყეობს. მცენარის სინათლეზე ყოფნისას ქლოროპლასტების ზომა იზრდება, ხოლო ჩრდილში მცირდება.

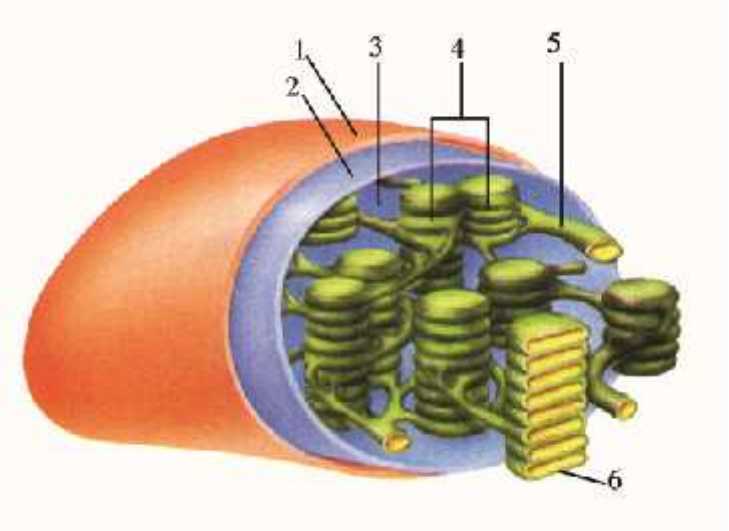
ქლოროპლასტების ფორმა უმრავლესად სფეროსებრი, ოვალისებრი ან დისკოსმაგვარია. უმდაბლეს მცენარეებში სხვა ფორმის ქლოროპლასტებიც გვხვდება. მაგალითად, წყალმცე-ნარეებში თასისებრ, სპირალურ, ვარსკვლავისებრ და სხვა ამგვარ ქლოროპლასტს (ქრომატოფორს) ნახულობენ. აქტიური ფოტოსინთეზის შედეგად ქლოროპლასტებში სახამებელი გროვდება, რაც მათ ფორმას ცვლის.

4.5.1. ქლოროპლასტების სტრუქტურა

ქლოროპლასტები წარმოადგენს მემბრანების საკმაოდ რთულ სისტემას. ქლოროპლასტს აქვს ორი მემბრანა. მემბრანას, რომელიც ჰიალოპლაზმას ეხება

გარეთა მემბრანა ეწოდება. მის ქვეშ განთავსებულია შიგნითა მემბრანა. შიგნითა მემბრანა, რომელიც გარეთა მემბრანის პარალელურია, ქლოროპლასტის შიგნით ჩანაზარდებს იძლევა. შიგნითა მემბრანის ჩანაზარდები წარმოქმნის მემბრანული ფურცლების სისტემას. ყოველ ფურცელს ლამელა ეწოდება. ლამელები ქლოროპლასტის ლაბისებრ მატრიქსშია შეტივტივე-ბული, რომელსაც ***სტრომას*** უწოდებენ.

ქლოროპლასტის მემბრანები ორგანიზებულები არიან თავისებურ ბრტყელ მემბრანულ პარკუჭებად - თილაკოიდებად. არჩევენ მცირე და დიდ თილაკოიდებს. მცირე თილაკოიდები უმრავლესად მონეტების სვეტებივით ლაგდებიან. ყოველ ამგვარ სვეტს კი გრანუმს უწოდებენ (სურ. 46).



სურათი 46. ქლოროპლასტის სქემატური გამოსახულება
1 - გარეთა მემბრანა; 2 - შიგნითა მემბრანა; 3 - სტრომა; 4 - გრანები; 5 - ლამელა; 6 - თილაკოიდი

თუ უჯრედში დიდი თილაკოიდებიც არსებობს, ისინიც მცირე თილაკოიდებს და გრანუმებს ლამელებით უერთდება. თილაკოიდების წარმომქმნელ ლამელებს გრანუმის ლამელებს უწოდებენ, ხოლო ლამელები, რომლებიც გრანუმებს ერთმანეთთან აერთებს, სტრომის ლამელებია.

სტრომაში სხვადასხვაგვარი ნაწილაკები მოიპოვება. უპირველეს ყოვლისა, ეს სახამებლის მარცვლებია. ელექტრონული მიკროსკოპით გასინჯვისას სტრომაში ოსმოფილური მარცვლები გვხვდება. ზოგი მათგანი ელიფსოიდური ფორმისაა. ეს ე.წ. ***სტრომოცენტრებია***. სტრომაში დნმ და რიბოსომებია გაბნეული.

ქლოროპლასტის სტრომა შეიცავს დნმ-ს და რნმ-ს. მიტოქონდრიონების მსგავსად, ქლოროპლასტების დნმ-ს მოლეკულაც რგოლოვანია. დნმ-ს უდიდესი ნაწილი რიბოსომული გენებითაა წარმოდგენილი. ამგვარად, ქლოროპლასტი ზოგიერთ საკუთარ ცილას თვითონ ასინთეზირებს, თუმცა, მის მიერ კოდირებული და სინთეზირებული ცილები ქლოროპლასტის ცილების მეტად მცირე ნაწილს შეადგენს.

4.5.2. ქლოროპლასტების ქიმიური შემადგენლობა

ორგანული ნაერთების უდიდესი ნაწილი (მშრალი წონის 70%) ქლოროპლასტებში ცილებითაა წარმოდგენილი. ცილის დიდი რაოდენობის გამო მცენარის მთელი აზოტის 75% ფოთლებზე მოდის. ქლოროპლასტები როგორც

წყალში ხსნად, ისე წყალში უხსნად ცილებს შეიცავენ. უმრავლესი მათგანი იდენტიფიცირებულია, მაგრამ მხოლოდ ზოგიერთი მათგანია გამოყოფილი და გასუფთავებული. გრანუმისა და სტრომის ლამელის ცილოვანი შემადგენლობა განსხვავებულია, მაგრამ ეს უფრო რაოდენობრივი განსხვავებებია, ვიდრე თვისობრივი. არსებითად, ყველა პიგმენტი და ციტოქრომი ლამელებშია მოთავსებული. სტრომაში ეს ნაერთები არ გვხვდება, სამაგიეროდ მასში დნმ-ს და რნმ-ს ვპოულობთ. თუმცა, დნმ ქლოროპლასტებში მეტად მცირე რაოდენობით მოიპოვება, ეს რაოდენობა საკმარისია რამდენიმე ცილის, კერძოდ, ფოტოსინთეზის წარმმართველი ზოგიერთი ფერმენტის სინთეზისათვის.

ფოტოსინთეზისათვის აუცილებელ ნაერთთაგან მთავარი ქლოროფილია. ქლოროფილები მრავალგვარია, მაგრამ არსებითად მათ შორის განსხვავება მეტად მცირეა. არჩევენ a, b, c, d და e ქლოროფილებს. a ქლოროფილს ყველა მცენარე შეიცავს, დანარჩენი ქლოროფილების არსებობა და შემცველობა მცენარის სახეობაზეა დამოკიდებული. უმაღლესი მცენარეები ჩვეულებრივად a ქლოროფილთან ერთად b ქლოროფილს შეიცავენ. ყოველ ქლოროფილს საკუთარი, განსხვავებული, შთანთქმის სპექტრი აქვს. ყველა მათგანს შთანთქმის ორი მაქსიმუმი აქვს: სპექტრის იისფერ – ლურჯ და წითელ ნაწილებში. a ქლოროფილის შთანთქმის მაქსიმუმებია 430 და 670 ნმ, ხოლო b ქლოროფილსა კი 455 და 640 ნმ. რაც შეეხება მწვანე ფერს, მას ქლოროფილი აირეკლავს, რითაც აიხსნება ქლოროპლასტების და შესაბამისადს ფოთლების მწვანე შეფერილობა.

ქლოროპლასტებში აღმოჩენილია ნაერთების კიდევ ერთი ჯგუფი, რომელსაც კაროტინოიდები ეწოდება. ქლოროპლასტებში კაროტინოიდები იზოპრენის წარმოებული ნაერთ კაროტინითაა წარმოდგენილი. არსებობს a და b კაროტინები. მათ შორის განსხვავებები მინიმალურია. აღსანიშნავია, რომ კაროტინები, რომლებიც მხოლოდ მცენარეებში სინთეზირდება და ფოტოსინთეზში მონაწილეობს, ვიტამინ A-ს წინამორბედი არის. კაროტინები ისევე როგორც ქლოროფილი, მხოლოდ ლამელებში გვხვდება. ქლოროპლასტის სტრომაშეიცავს მრავალ ფოტოსინთეზში მონაწილე ფერმენტს, რგოლოვან დნმ-ს და რიბოსომებს. უკანასკნელები 70S რიბოსომების ჯგუფს ეკუთვნის და 16S და 23S რიბოსომულ რნმ-ს შეიცავს. ქლოროპლასტის დნმ 180-280 ამინომჟავური ნაშთის შემცველ პოლიპეპტიდის კოდირებას ახდენს.

4.5.3. ქლოროპლასტების აღმოცენება უჯრედში და მისი ფილოგენია

ახალი ქლოროპლასტები უჯრედში მასში მყოფი ქლოროპლასტების გაყოფის გზით აღმოცენდება. ქლოროპლასტის გაყოფა ძალიან გავს მიტოქონდრიონის გაყოფას (სურ. 45) და ამიტომაც აქ მას დაწვრილებით აღარ განვიხილავთ. თუ როგორ პოზიციას იკავებს და როგორ ნაწილდება შვილეულ ქლოროპლასტებს შორის დნმ საკმაოდ ბუნდოვანია. არსებობს ახალი ქლოროპლასტების წარმოქმნის მეორე გზაც. კერძოდ, ქლოროპლასტები უჯრედის პროპლასტიდებიდან ვითარდება. ეს გზა, როგორც ჩანს, ყველა სხვა დანარჩენი პლასტიდასათვის საერთოა. ქლოროპლასტად გარდაქმნისას პროპლასტიდას შინაგანი მემბრანა ადგილ-ადგილ შიგნით ჩაიზრდება და ლამელების სისტემას წარმოქმნის. აღსანიშნავია, რომ პროპლასტიდასაც გაყოფის უნარი აქვს.

ჩვეულებრივად ქლოროპლასტზე მიტოქონდრიონისათვის უკვე აღწერილ ***ენდოსიმბიოზის*** ჰიპოთეზას ავრცელებენ. ამ ჰიპოთეზის თანახმად ქლოროპლასტები (ისევე როგორც მიტოქონდრიონები) ოდესღაც დამოუკიდებელი პროკარიოტის მსგავსი ორგანიზმები იყვნენ. ევოლუციის გზაზე ისინი უჯრედებში შეიჭრნენ. მათსა და მასპინძელს შორის სიმბიოზი დამყარდა, რაც

ორივე ხელსაყრელი აღმოჩნდა და პროკარიოტები სამუდამოდ ეუკარიოტულ უჯრედებში დამკვიდრდა, გადაიქცა რა მათ ორგანელებად. ამ ჰიპოთეზის კონტრარგუ-მენტები უკვე მოყვანილია მიტოქონდრიონის განხილვისას. მას ისიც უნდა დაემატოს, რომ ეს ჰიპოთეზა, როგორც ჩანს, დანარჩენ პლასტიდებზეც უნდა გავრცელდეს. მაშინ უნდა დაუშვათ, რომ ერთდროულად რამდენიმე სხვადასხვა უჯრედში სხვადასხვა პროკარიოტული ორგანიზმების ერთი და იგივე ნაკრები შეიჭრა, რაც მეტად ნაკლებად ალბათია და ძნელი წარმოსადგენიც.

4.5.4. ფოტოსინთეზი

ფოტოსინთეზი საკმაოდ ადრე იქნა აღმოჩენილი. მცენარესა და ჰაერს შორის აირთა ცვლაზე მონაცემები ჯერ კიდევ მე-18 საუკუნის ბოლოს იქნა მოპოვებული (პრისტლი, სოსიური, ინგენჰაუზი და სხვები). ზოგადად, რაც ყველასათვის ცნობილია, ფოტოსინთეზი იმაში მდგომარეობს, რომ სინათლეზე მცენარეები შთანთქავენ ნახშირორჟანგს, რის ხარჯზეც მათში ნახშირწყლების (სახამებლის) დაგროვება და ჟანგბადის გამოყოფა ხდება, ხოლო სიბნელეში კი მცენარე სუნთქავს და შესაბამისად CO_2-ს გამოყოფს. ფოტოსინთეზის ზოგადი განტოლება შემდეგია:

$$6CO_2 + 12H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

თუ კი ფოტოსინთეზს უფრო დეტალურად განვიხილავთ, დავინახავთ, რომ ის ეტაპობრივი პროცესია. გამოყოფენ ფოტოსინთეზის ორ ძირითად ეტაპს: ფოტოქიმიური ანუ სინათლის და სინთეზურ ანუ სიბნელის ფაზებს. სინათლის ფაზაში ძირითადი პროცესებია სინათლის შთანთქმა და ელექტრონების უფრო მაღალ ენერგეტიკულ დონეზე გადასვლა და შემდგომ საწყის მდგომარეობაში დაბრუნება, რის შედეგადაც ენერგია გამოიყოფა. სიბნელის ფაზა ნახშირორჟანგის ნახშირწყლებში შეღწევით მთავრდება. ნახშირორჟანგის აქტიური ფორმა ნახშირმჟავაა. სანამ ნახშირორჟანგი ნახშირმჟავად გადაიქცევა და ნახშირწყლების შემადგენლობაში შევა, ის რეაქციების ციკლს გაივლის. ამ რეაქციათა თანმიმდევრობა და არსი მ.კელვინმა და მისმა თანამშრომლებმა დაადგინეს, რის გამოც ამ ციკლს ***კელვინის ციკლი*** ეწოდება. ამ მოკლე აღწერას, რასაკვირველია, არავითარი სამეცნიერო პრეტენზიები არ აქვს. ეს მოკლე ცნობები მხოლოდ გარკვეული მინიშნებაა, თუ სად და როგორ შეისწავლება ფოტოსინთეზის პროცესის დეტალები. თანაც მკითხველი ზოგიერთ საყოველთაოდ გავრცელებულ ტერმინსაც გაეცნობა.

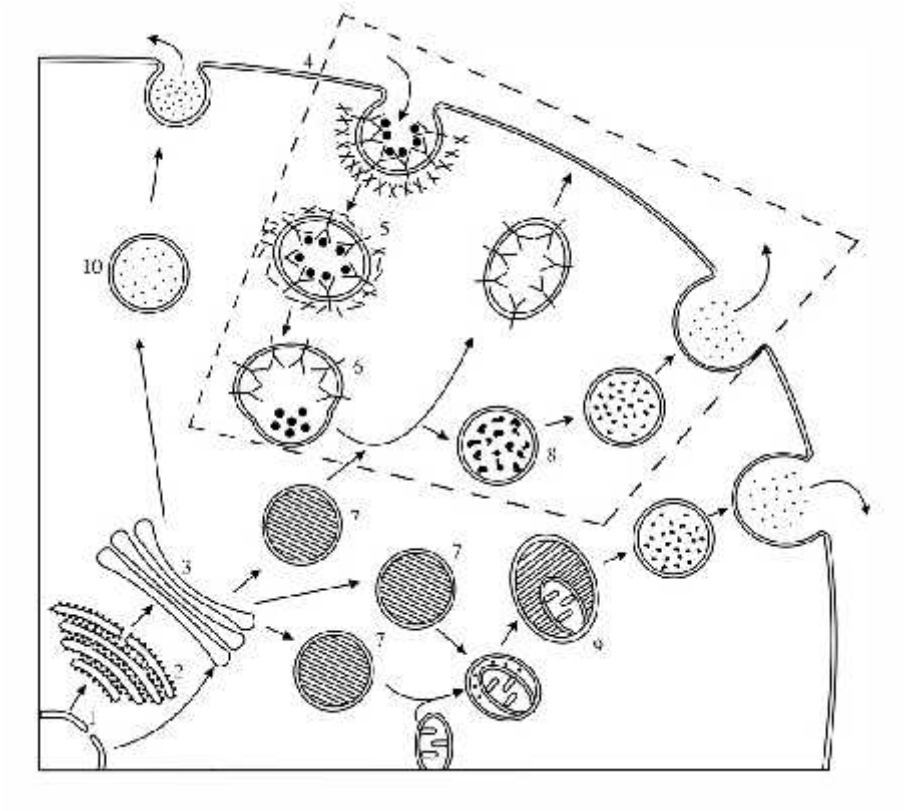
4.5.5. მემბრანის ნაკადის თეორია

უჯრედის მემბრანების სისტემა, როგორც დავინახეთ, ერთ მთლიან სისტემას წარმოადგენს. სულ ოციოდე წლის წინათ ფიქრობდნენ, რომ ყველა მემბრანული სტრუქტურა ფიზიკურად უკავშირდება ერთიმეორეს. ეს მოსაზრება არ გამართლდა, ყოველ შემთხვევაში მას ზოგადი მნიშვნელობა არ უნდა ჰქონდეს, მაგრამ მემბრანული სტრუქტურების მჭიდრო კავშირი საყოველთაოდ აღიარებულად ითვლება. გამონაკლისს მიტოქონდრიონები და პლასტიდები წარმოადგენს. ეს სტრუქტურები, როგორც უკვე დავრწმუნდით, რაღაცა წილ ავტონომიურნი არიან და მემბრანული სტრუქტურების სისტემასთან ისე მჭიდროდ არ არიან დაკავშირებული, როგორც ეს სხვა დანარჩენი მემბრანების მიმართ შეიძლება ითქვას. ამავ დროს, თუ კი ჩვენ მემბრანების ფიზიკურ კავშირზე ავიღეთ ხელი, დასადგენი გაგვიხდება, თუ რა ბუნებისაა მემბრანებს

შორის კავშირი. ამ პრობლემასთან ერთად კიდევ ერთი რამ არის გადასაწყვეტი, გასარკვევია, თუ როგორ აღმოცენდება ესა თუ ის სტრუქტურა, ჩნდება თუ არა ის მისი მდებარეობის ადგილას, თუ სხვაგან აეწყობა და შემდგომ „მისთვის მიჩენილ“ ადგილას გადაინაცვლებს? არსებითად, ამ ორივე საკითხზე ზევით გადმოცემულ მასალაში მკითხველმა შეიძლება იპოვოს პასუხი, მაგრამ მეტი სიმწყობრისათვის შევეცადეთ გამოვყოთ ეს საკითხები ცალკე და მეტნაკლებად ლოგიკურ სქემად ჩამოვაყალიბოთ.

ჩვენს ამოცანას გარკვეულ წილად აადვილებს ის, რომ ფრანკემ და მორომ (1979) ჩამოაყალიბეს თეორია, რომელსაც „მემბრანული ნაკადის თეორია“ უწოდეს. ეს თეორია ფრანკემ მოკლედ შემდეგნაირად ჩამოაყალიბა: „ზოგიერთი უჯრედული მემბრანის ბიოგენეზი ხორციელდება მემბრანების მასალის, უჯრედის ერთი კომპონენტიდან მეორისაკენ ფიზიკური გადატანის გზით, რაც მათი ჩამოყალიბებისა და ფუნქციონირების პროცესში ხდება“. ჩვენ უკვე თავადაც დავრწმუნდით, რომ მემბრანების მთავარი „მეტრანსპორტეები“ ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის კომპლექსია. გადატანის გზაზე მემბრანები სხვადასხვა სახეცვლილებებს განიცდიან. ასეთია, მაგალითად, გლიკოზილირება, ლიპოპროტეინების აწყობა და სხვა ამგვარი. ასეთი სახეცვლილებები ამა თუ იმ მემბრანული კომპონენტისათვის განსხვავებულია და სხვადასხვა ხარისხით ხდება. ამიტომ მემბრანების სხვადასხვა უბნები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან. მემბრანულ სტრუქტურებს შორის სხვადასხვაგვარობის აღმოცენებას ***მემბრანის დიფერენცირება*** ეწოდება. აქ გადმოცემული მოვლენების რამდენიმე თავისებურება უნდა აღინიშნოს. უკვე დავრწმუნდით, რომ მემბრანული სტრუქტურები დინამიკური სტრუქტურებია. ფუნქციონირების პროცესში ისინი ერთდროულად იშლებიან და წარმოიქმნებიან კიდეც. მოცვეთილი უბნების აღდგენა-შევსება მემბრანული ბუშტუკების ან სხვა რაიმე კომპონენტების (რომლებიც მემბრანების ნაკადს მიყვებიან) ხარჯზე, ხდება. თუმცა ენდოპლაზმური ბადე და გოლჯის კომპლექსი ხშირად ფიქსირებულ სტრუქტურებად ჩანან, ისინი ხშირად იცვლიან ფორმასაც და მდებარეობასაც. ამავ დროს, მემრანული ნაკადი პროცესების კომპლექსია. სხვადასხვა სტრუქტურა მემბრანების სპეციფიკური კომპონენტების მიმართ აშკარად გამოხატულ შერჩევითობას იჩენს, მაშინ როდესაც ზოგიერთი მათგანი გადაიტანება, ნაწილი ნაკადში საერთოდ არ მონაწილეობს. გამოკვლევები აჩვენებს რომ მემბრანების სინთეზი, მათი გადატანა გოლჯის აპარატისა და ენდოპლაზმური ბადის მხოლოდ გარკვეული უბნებით შემოიფარგლება, რაც მემბრანების დიფერენცირების შედეგია.

მემბრანების ნაკადი არსებითად მემბრანული კომპონენტების ნაკადს ნიშნავს. მართლაც. გადანაცვლებას და გადატანას განიცდიან როგორც რაღაცა წილად აწყობილი კომპონენტები (ლიზოსომები, მემბრანული ბუშტუკები, ენდოსომები, ეგზოციტური ვაკუოლები და ა.შ.) ასევე უფრო ელემენტარული ნაწილაკები და მოლეკულები, როგორიცაა; ლიპიდები, ცილები, გლიკოპროტეინები, ფერმენტები და ა.შ. ყველა ამ კომპონენტის გადანაცვლება ურედში ნაკადების საკმაოდ რთულ სურათს ქმნის. სიმარტივისათვის შეიძლება ყველა სახის ნაკადი სამ ჯგუფად გაიყოს: ***გვერდითი ნაკადი; პირდაპირი ნაკადი და მაქოსებრი ნაკადი*** (სურ. 47).



სურათი 47. პირდაპირი და მაქოსებრი (აღნიშნულია წყვეტილი ხაზით) ნაკადის სქემა.

1 - ბირთვის გარსი; 2 - ხორკლიანი ენდოპლაზმური ბადე; 3 - გოლჯის აპარატი; 4 - პლაზმური მემბრანა; 5 - ენდოსომური ბუშტუკი; 6 - CURL ნაწილაკი; 7 - პირველადი ლიზსოსომა; 8 - მეორადი ლიზოსომა; 9 - აუტოფაგური ბუშტუკი; 10 - გლუვი ენდოპლაზმური ბადე; 11 - სეკრეტორული ბუშტუკი.

ზევით ჩვენ არაერთხელ გვიხსენებია მემბრანის კომპონენტების, ცილებისა თუ ლიპიდების და სხვათა, მემბრანის ზედაპირის პარალელურად გადანაცვლება. ამგვარ გადანაცვლებას ***გვერდითი მიგრაციები*** ანუ ***ნაკადები*** ეწოდება. გვერდითი ნაკადები მემბრანების დიფერენცირებაში და ჩამოყალიბებაში მეტად დიდ როლს ასრულებენ.

პირდაპირი მიგრაციები ამა თუ იმ მემბრანული კომპონენტის გადატანის გზით აკავშირებენ მემბრანების სხვადასხვა უბნებს, მემბრანულ სტრუქტურებს და ორგანელებს. უფრო ხშირად ამგვარი ნაკადების სათავეში ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეს (უფრო იშვიათად გლუვსაც) ან ბირთვის გარსს ათავსებენ. ამგვარი ნაკადები დადგენილია ბირთვის გარსსა და ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადეს შორის, ხორკლიან ენდოპლაზმურ და გლუვ ენდოპლაზმურ ბადეებს შორის, გოლჯის აპარატსა და სეკრეტორულ ბუშტუკებს შორის, ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადესა და გოლჯის აპარატს შორის, ენდოპლაზმურ ბადეს, გოლჯის აპარატს და ლიზოსომებს შორის, გოლჯის აპარატსა და პლაზმურ მემბრანას შორის და ა.შ. საოცარია, მაგრამ ფაქტია, რომ მცენარეებში ნანახია კავშირები ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადესა და მიტოქონდრიონის გარეთა მემბრანას შორის. აგრეთვე ხორკლიან ენდოპლაზმურ ბადესა და პლასტიდების მემბრანას შორის. როგორც ვხედავთ, პირდაპირი ნაკადები კავშირების საკმაოდ მასშტაბურ ბადეს ქმნიან.

მაქოსებური ნაკადები - ისინიც ბოლოს და ბოლოს საერთო სქემაში ჩაეწერება. ამგვარ ნაკადს აქვს ადგილი პინოციტოზის ან ინტერნალიზაციის (რეცეპტორებით გაშუალედებული ენდოციტოზი) პროცესში, როდესაც უჯრედული (პლაზმური) მემბრანის ერთი უბანი ჩაიზნიქება, გადაიქცევა ენდოციტურ ბუშტუკად ანუ ენდოსომად, გაივლის მთელ რიგ ფაზებს, შემდეგ კი პირველად ლიზოსომასთან კონტაქტის შედეგად რეცეპტორებთან ერთად რეციკლირებას განიცდის და კვლავ უჯრედულ (პლაზმურ) მემბრანაში ჩაშენდება. ამგვარად, მემბრანის უბანი წყდება პლაზმურ მემბრანას, რაღაცა მანძილით მოცილდება მას (CURL ნაწილაკის სტადიამდე), ხოლო შემდეგ კი კვლავ უბრუნდება პლაზმურ მემბრანას. ამგვარად, მემბრანის გარკვეული უბანი გაივლის გზას, რომელიც სართავი ჩარხის მაქოს მოძრაობას მოგვაგონებს. მაქოსებრი ნაკადების კერძო შემთხვევად მივიჩნიოთ სულ ბოლო დროს აღმოჩენილი ლიპიდების (უფრო სწორედ კი მათი ფლუორესცენტული ანალოგების) უნარი, მიაღწევენ რა ისინი გოლჯის აპარატს, კვლავ დაბრუნდნენ და ჩაშენდნენ უჯრედის ენდოპლაზმურ ბადეში.

ყურადღების ღირსია ერთი უცნაური გარემოება. როგორც უკვე ითქვა (ეს საკითხი გოლჯის აპარატის აღმოცენების განხილვისას გავარჩიეთ), გოლჯის აპარატის აღმოცენების წყარო ან ხორკლიანი ენდოპლაზმური ბადე ან ბირთვის გარსია. ამასთან დაკავშირებით აღსანიშნავია, რომ ჩანასახის ადრეული განვითარების ერთ-ერთ სტადიაზე (გასტრულაციის დასაწყისი) ენდოპლაზმური ბადე ჯერ ჩამოყალიბებული არ არის, ხოლო გოლჯის აპარატი უჯრედს (ბლასტომერს) უკვე აქვს. უდავოა, რომ ამ სტადიაზე მემბრანების წარმოქმნა (მემბრანოგენეზი) უკვე მიმდინარეობს. ალბათ, მკითხველს ისიც ემახსოვრება, რომ მემბრანების მასალა უჯრედული მემბრანის ასაგებად ხორკლიანი (ცილები) და გლუვი (ლიპიდები) ენდოპლაზმური ბადიდან მოდის. მემბრანული კომპონენტები გოლჯის აპარატის წარმომქმნელ ზედაპირს (ცის-ზედაპირი) აღწევენ, ხოლო შემდეგ კი ტრანს-ზედაპირის გავლით ტოვებენ მას. ამას ისიც უნდა დაემატოს, რომ თვით გოლჯის აპარატის წარმოქმნის წყარო ხორკლიანი ენდოპლაზმური ბადეა. თუკი ეს ასეა, ადრე ჩანასახოვან სტადიებზე არც გოლჯის აპარატი უნდა აღმოცენებულიყო და მემბრანების წარმოქმნაც ვერ წარიმართებოდა. ამ ვითარებას ერთი რამ თუ ხსნის. აშკარაა, რომ ორგანიზმის განვითარების გარკვეულ სტადიებზე და ალბათ, გარკვეული ვითარების შექმნის შემთხვევაში, ხორკლიანი ენდოპლაზმური ბადის ფუნქციებს ბირთვის გარსი კისრულობს. უფრო მეტიც, შესაძლებელია ბირთვის გარსი ენდოპლაზმური ბადის წყარო იყოს. ეს მოსაზრება თუ საბოლოოდ დამტკიცებული არა, კარგადაა დასაბუთებული და სიმართლეს აშკარად უახლოვდება.

სანამ ამ განაკვეთს დავასრულებდეთ, უნდა მოკლედ ვუპასუხოთ იმ კითხვას, რომელიც ამ განაკვეთის თავში დავსვით. როგორც ჩანს, ნათელი უნდა იყოს, რომ უჯრედის მემბრანების სისტემა მართლაც ფუნქციურად გაერთიანებულია, მაგრამ ეს კავშირები მექანიკური და ხისტი კი არ არის, არამედ მემბრანული ნაკადების საშუალებით ხორციელდება.

აქვე აღსანიშნავია, რომ ბოლო დროს მოპოვებული ფაქტების საფუძველზე გამოითქვა მოსაზრება, რომლის მიხედვით მემბრანების სათავე სულაც მიტოქონდრიონებია (ე. მიქაძე), ხოლო მიტოქონდრიონებისა და უჯრედების მემბრანას შორის მექანიკური კავშირი იშვიათი მოვლენა არ უნდა იყოს.

4.6. მიკრომილაკების ორგანიზაციის ცენტრი

უჯრედებში ყველა ციტოპლაზმური მიკრომილაკი *მიკრომილაკების ორგანიზაციის ცენტრში* (მოც) წარმოიქმნება. მიკრომილაკების შემადგენელი

ტუბულინების პოლიმერიზაცია – ნუკლეაცია, ამ ცენტრის ზონაში იწყება. თავდაპირველად წარმოიქმნება პატარა ზომის მიკრომილაკი. მიკრომილაკის ზრდა პლიუს – ბოლოთი უჯრედის პერიფერიისკენ ხდება, მისი მინუს-ბოლო მოც-ისკენ არის მიმართული.

სტრუქტურისა და ლოკალიზაციის მიხედვით განარჩევენ ორი ტიპის მოც-ს. პირველი ტიპის მოც, ჩვეულებრივ, უჯრედის გეომეტრიულ ცენტრში მდებარეობს და ამიტომ ***უჯრედის ცენტრი*** ან ***ცენტროსომა*** ეწოდება. ცენტროსომა არის ცხოველური უჯრედების აუცილებელი კომპონენტი, რომელიც არ გვხვდება უმაღლეს მცენარეებში, უმდაბლეს სოკოებსა და ზოგიერთ უმარტივესში. მეორე ტიპის მოც-ს არ გააჩნია ზუსტი ლოკალიზაცია. ასეთი მოც აღწერილია მაგალითად, ორფრთიანების სანერწყვე ჯირკვლის, უმაღლესი მცენარეების და სხვა ტიპის უჯრედებში.

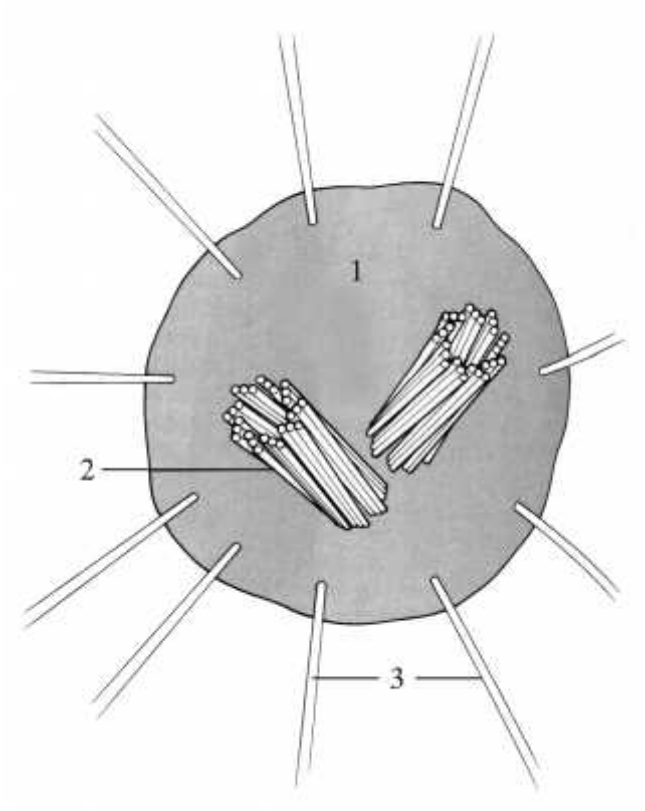
მოც-ის არესებობა დადგენილია ექსპერიმენტულად. ამ მიზნით გამოიყენეს ცოცხალ უჯრედში კოლცემიდით მიკრომილაკების შექცევადი ბლოკირების უნარი. კოლცემიდის მოცილების შემდეგ უჯრედის ერთი ადგილიდან (***ციტასტერი***) რადიალურად გამოსული სხივები შეინიშნება. ეს არის მიკრომილაკების წარმოქმნის პირველი საფეხური. შემდგომ ეტაპზე მიკრომილაკები ცილდება ციტასტერს და მთელს ციტოპლაზმაში ნაწილდება.

4.6.1. უჯრედის ცენტრი

უჯრედის ცენტრის შემადგენლობაში შედის ***ცენტროსფერა*** და მცირე ზომის მკვრივი სხეულაკები - ***ცენტრიოლები***. ზოგჯერ ცენტროსომაში ცენტრიოლი არ გვხვდება. ჩვეულებრივად ცენტრიოლი - ეს წყვილი წარმონაქმნია, რომელიც გარემოცულია უფრო ნათელი ციტოპლაზმით, რომლისგანაც რადიალურად უწვრილესი ფიბრილები გამოდის (ცენტროსფერა). ცენტრიოლის და ცენტროსფერას ერთობლიობას უჯრედის ცენტრი ან ცენტროსომა ჰქვია (სურ.48).

ზოგიერთ უჯრედში (სისხლის უჯრედებში, ნერვულ უჯრედში) ცენტროსომა გოლჯის აპარატის გვერდით მდებარეობს. უფრო ხშირად კი, უჯრედის ცენტრი ბირთვთან მიმდებარე უბანში არის განთავსებული. ცენტროსომა მონაწილეობს ისეთ პროცესებში როგორიცაა:

1. გაყოფის თითისტარას მიკრომილაკების წარმოქმნა მიტოზის ფაზაში;
2. ციტოპლაზმური მიკრომილაკების წარმოქმნა;
3. წამწამების წარმოქმნა (პლაზმური მემბრანის გამონა-ზარდები) G_0-ფაზაში;
4. პროცენტრიოლების წარმოქმნა – დუბლიკაცია.



სურათი 48. უჯრედის ცენტრი
1 - ცენტროსფერა; 2 - ცენტრიოლი; 3 - მიკრომილაკები.

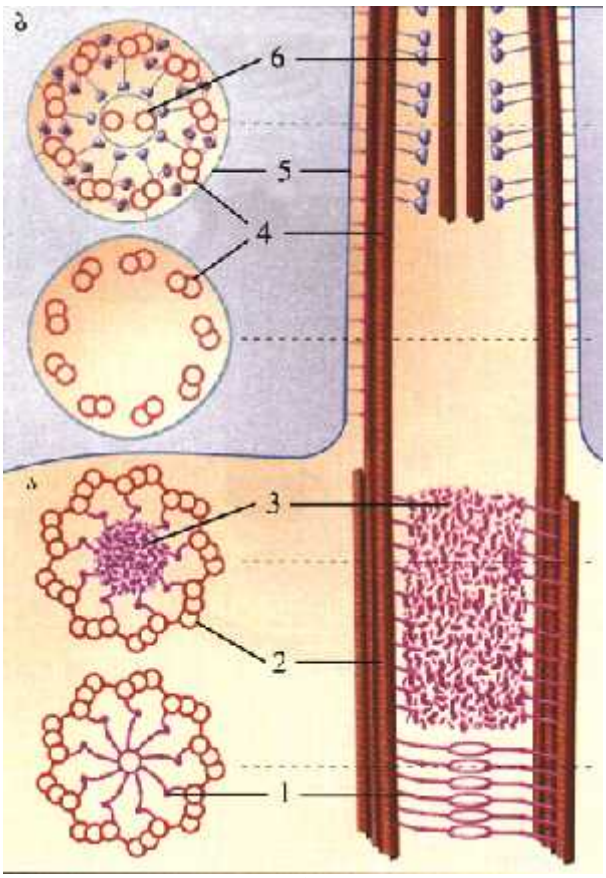
4.6.2. ცენტრიოლები და ბაზალური სხეულაკი

ცენტრიოლი არის უჯრედის სტრუქტურა, რომლის საერთო მოცულობა 0,03 მკმ3-ია. დღემდე არ არსებობს ამ სტრუქტურის სუფთა სახით მიღების მეთოდიკა და ამდენად, მისი ქიმიური შემადგენლობა ბოლომდე არ არის დადგენილი. გამომდინარე იქიდან, რომ კოლხიცინი აჩერებს მიკრომოლაკების ზრდას პროცენტრიოლებში. ითვლება, რომ ცენტრიოლის მიკრომილაკები შეიცავს ცილა ტუბულინს. ინტერფაზაში მყოფ უჯრედში ცენტრიოლი შუალედური ფილამენტებით არის დაკავშირებული ბირთვის მემბრანასთან.

ცენტრიოლების წყვილი ანუ დიპლოსომა უჯრედში ერთმანეთის პერპენდიკულარულად ძევს. არჩევენ „დედისეული“ ცენტრიოლს და „შვილეულ“ ცენტრიოლს. „დედისეული“ ცენტრიოლის დისტალურ ნაწილში მოთავსებულია ამორფული მასა

ცენტრიოლების სტრუქტურა მეტად თავისებურია. განივკვეთში ის კბილანა ბორბალს მიაგავს. ზოგჯერ მას ურმის თვალს ამსგავსებენ (სურ. 49 ა).

ამ ბორბლის პერიფერიაზე მიკრომილაკების ცხრა ჯგუფია განლაგებული. ყოველი ჯგუფი ტრიპლეტს წარმოადგენს და შესაბამისად, სამ-სამ მიკრომილაკს შეიცავს. ტრიპლეტის შემადგენელი მილაკებიდან ერთი მათგანი (ცენტრთან ყველაზე ახლო მდებარე) განივკვეთში სრულ წრედ გამოიყურება: მას A მილაკს უწოდებენ. დანარჩენი ორი მიკრომილაკი (შესაბამისად B და C) ნახევარმთვარისებრი ფორმისაა. ყოველი მიკრომილაკიდან თავისებური ზოლები გამოდის, რომლებიც ცენტრში ერთდებიან. ზოლები უერთდებიან ცენტრში განლაგებულ „მილს“ (სურ. 49 ა).



სურათი 49. ცენტრიოლის, ბაზალური სხეულაკისა (ა) და აქსონემის (ბ) სქემატური გამოსახულება

1 - მანები; 2 - ტრიპლეტები; 3 - ამორფული მასა; 4 - დუპლეტები; 5 - პლაზმური მემბრანა; 6 - მიკრომილაკების ცენტრალური წყვილი

ზოლები, როგორც ჩანს, ფიბრილებს წარმოადგენენ. სავარაუდოდ, ტრიპლეტები ერთმანეთთან შემაერთებელი ფიბრილებით არიან შეკავშირებული.

„დედისეული“ ცენტრიოლი გარკვეულად განსხვავდება „შვილეული“ ცენტრიოლისაგან. მაგალითად, „დედისეულ“ ცენტრიოლს გარს აკრავს ფიბრილარული ღრუბელი. გარდა ამისა, „დედისეული“ ცენტრიოლი შეიცავს დამატებით სტრუქტურებს - პერიცენტრიოლარულ სატელიტებს. ამ სატელიტში არჩევენ ფიბრილარულ ფეხს და თავს. სატელიტის თავიდან ხდება მიკრომილაკების წარმოქმნა. დიპლოსომასთან მიმდებარე უბანში არჩევენ მკვრივ სხეულაკებს ე.წ. ფოკუსებს, სადაც თავს იყრის ორი ან მეტი მიკრომილაკი. ამგვარად, ციტოპლაზმური მიკრომილაკები დასაბამს იღებენ დედა-ცენტრიოლის დამატებითი სტრუქტურებიდან. ისინი არ წარმოიქმნება ცენტრიოლის შემადგენლობაში შემავალი მიკრომილაკებისაგან.

ცენტროსომა, როგორც უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, წამწამების წარმოქმნაში მონაწილეობს. არჩევენ: პირველად წამწამებს და კინეტოცილებს. კინეტოცილები ანუ მოძრავი წამწამები და შოლტები, უზრუნველყოფს თავისუფლადმცხოვრები ერთუჯრედიანი ორგანიზმების მოძრაობას. მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში წამწამების მეშვეობით ხდება უჯრედის ზედაპირის გასწვრივ სითხის გადაადგილება. ცხოველებში და ზოგიერთ მცენარეებში (ხავსები და გვიმრები) სპერმატოზოიდების გადაადგილება შოლტების მეშვეობით ხორციელდება. წამწამი არის ციტოპლაზმის ცილინდრული გამონაზარდი, რომლის ძირითად კომპონენტებს მიკრომილაკებისგან წარმოქმნილი ***აქსონემა*** (სურ. 49 ბ.) და ***ბაზალური სხეულაკი*** წარმოადგენს. ყველა ეს სტრუქტურა არსებითად ერთნაირადაა მოწყობილი.

წამწამების პროქსიმალურ უბანში მოთავსებულია ბაზალური სხეულაკი. მას აქსონემის მსგავსი დიამეტრი (200 ნმ) აქვს და მოთავსებულია ციტოპლაზმაში. ბაზალური სხეულაკები (სხვანაირად მათ ***კინეტოსომებს, ბლეფაროპლასტებს, ბაზალურ გრანულებს ან ბაზალურ კორპუსკულებს უწოდებენ***) ცენტრიოლებისაგან, გარდა მდებარეობისა, არაფრით განსხვავდებიან, რის გამოც მათ ზოგჯერ ცენტრიოლებს უწოდებენ (სურ. 49. ა).

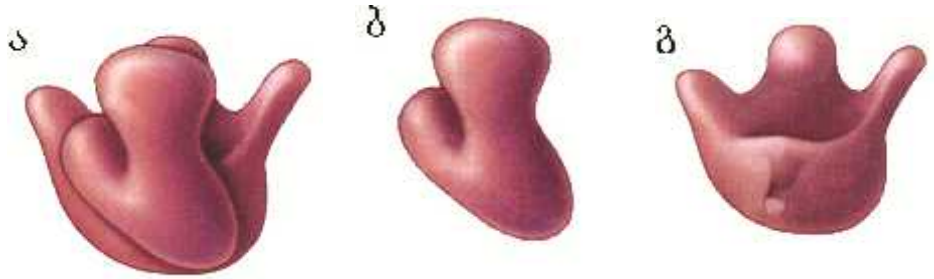
ბაზალური სხეულაკი და აქსონემა სტრუქტურულად ერთმანეთთან არიან დაკავშირებული. კერძოდ, ბაზალური სხეულაკის ტრიპლეტში შემავალი A და B მიკრომილაკების გაგრძელებას წარმოადგენს აქსონემის დუპლეტის A და B მიკრომილაკები. ამდენად იქმნება შთაბეჭდილება, რომ აქსონემა და ბაზალური სხეულაკი ერთიანი სტრუქტურაა. ამავე დროს, მათი ცენტრალური ნაწილები გასხვავებულია. ისინი ერთგვარად გამოყოფილი არიან ამორფული განივი ფირფიტით, საიდანაც დასაბამს იღებს აქსონემას მიკრომილაკები.

კინეტოცილებისაგან განსხვავებით, პირველად წამწამებს არ აქვთ ცენტრალური მილები და ამიტომ არ გააჩნიათ მოძრაობის უნარი. პირველადი წამწამები დამახასიათებელია ხერხემლიანი ორგანიზმების უჯრედებისათვის. გამონაკლისს წარმოადგენს სისხლის, კუნთის და ნაწლავის ეპითელიუმის უჯრედები. პირველადი წამწამების ფუნქციური მნიშვნელობა უცნობია.

4.7. რიბოსომები

ცენტრიოლებისა და ბაზალური სხეულაკების მსგავსად, რიბოსომა მემბრანულ კომპონენტებს არ შეიცავენ. რიბოსომა ყველაზე მცირე ზომის ორგანელაა, რომელიც შედგება ორი, დიდი და მცირე სუბერთეულისაგან. სუბერთეულების აგებულება რამდენადმე განსხვავებულია.

მცირე სუბერთეული არის ჩხირისებრი ფორმის წარმონაქმნი რამდენიმე გამონაზარდით (სურ. 50 ბ).



სურათი 50. რიბოსომის სქემატური გამოსახულება.
ა - რიბოსომა; ბ - მცირე სუბერთეული; გ - დიდი სუბერთეული.

რიბოსომის დიდი სუბერთეული ნახევარსფეროს მოგვაგონებს, რომელსაც სამი გამონაზარდი აქვს (სურ. 50 გ).

მცირე სუბერთეულში არჩევენ თავს, ფუძეს და ბაქანს, ხოლო დიდ სუბერთეულში კი - ყუნწსა და ცენტრალურ გამონაზარდს (პროტუბერანცას). რიბოსომის დიდ სუბერთე-ულში სამი მეზობელი საიტია განლაგებული, რასაც ტრანსლაციის პროცესისათვის მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს. კერძოდ, დიდი სუბერთეული შეიცავს A საიტს (ამინომჟავური ანუ აქცეპტორული საიტი), P საიტს (ანუ პეპტიდურ საიტს) და E ანუ გამოსასვლელ საიტს (სურ. 52).

რიბოსომები 100000გ აჩქარებით ცენტრიფუგირებისას ილექებიან. რიბოსომების სუბერთეულები გამუდმებით შეკავშირებულნი როდი არიან. ტრანსლაციის პროცესში მათი დაცილება (დისოციაცია) აუცილებლად ხდება.

პროკარიოტული და ეუკარიოტული უჯრედების რიბოსომები ფორმის მიხედვით არ განსხვავდება ერთმანეთისაგან.

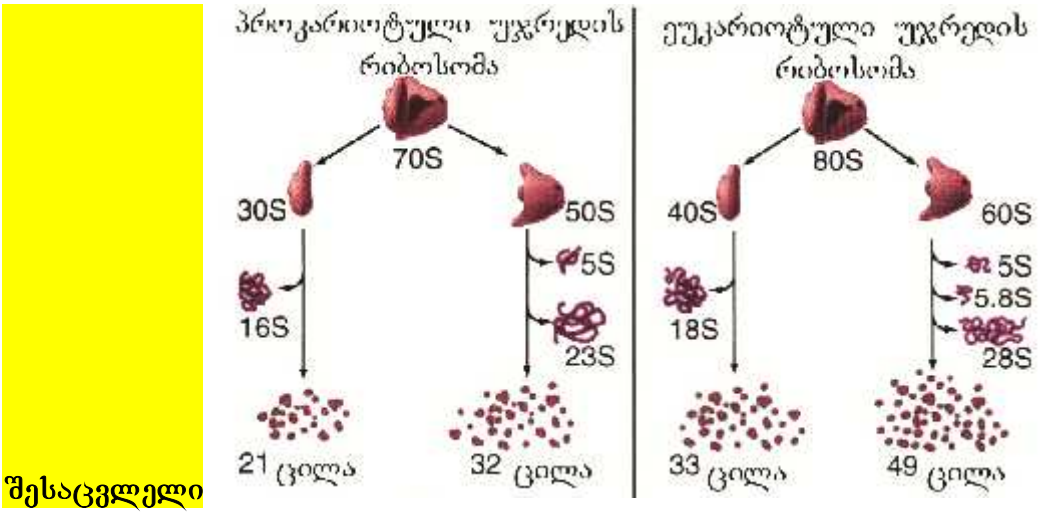
ტრანსლაციის პროცესში საინფორმაციო (მესენჯერ-რნმ – მ-რნმ) რნმ-ზე „აკინძული“ რიბოსომები პოლირიბოსომებს ანუ პოლისომებს ქმნიან. მ-რნმ რიბოსომების „გვირაბებში“ თავსდება.

4.7.1. რიბოსომების ქიმიური შემადგენლობა

რიბოსომები რამდენიმე რნმ-სა (რიბოსომული ანუ რ-რნმ) და რამდენიმე ათეული ცილისაგან შედგება. პროკარიოტულ უჯრედში რიბოსომის (70S) დიდი სუბერთეულის სედიმენტაციის კონსტანტა 50S-ს უდრის, მცირესი კი – 30S-ს. მათში შედის რნმ-ები სედიმენტაციის კონსტანტით 23S და 16S, შესაბამისად. დიდი სუბერთეული კიდევ ერთს, შედარებით მცირე ზომის, 5S რნმ-ს შეიცავს (სურ. 51).

ეუკარიოტული უჯრედების რიბოსომაში (80S) შედის დიდი სუბერთეული სედიმენტაციის კონსტანტით 60S და მცირე სუბერთეული – 40S.

ციტოპლაზმაში განლაგების მიხედვით ანსხვავებენ ორი ტიპის რიბოსომებს: მემბრანაზე (ენდოპლაზმურ ბადეზე) დამაგრებულ და თავისუფალი რიბოსომებს. მათგან პირველები, სეკრეტორული, ლიზოსომური ან მემბრანების ცილების სინთეზში მონაწილეობენ. ეუკარიოტების რიბოსომების რნმ-ებიც განსხვავდებიან პროკარიოტების რნმ-ებისგან. მცირე სუბერთეული შეიცავს 18S, ხოლო დიდი 28S რნმ-ს. მსგავსად პროკარიოტისა დიდი სუბერთეულის შემადგენლობაში 5S რნმ შედის, მაგრამ დამატებით აქ 5,8S რნმ-საც ვპოულობთ (სურ.51).



სურათი 51. ეუკარიოტებისა და პროკარიოტების რიბოსომების ქიმიური შემადგენლობა

ეუკარიოტების რიბოსომები განსხვავდებიან ცილის შემადგენლობითაც. პროკარიოტების მცირე სუბერთეული დაახლოებით 21, ხოლო დიდი კი 31 სხვადასხვა ცილას შეიცავს. შესაბამისად ისინი S1, S2, S3,....21 და L1, L2, L3,....L31 სიმბოლოებით აღინიშნებიან S (small - პატარა) - მცირე, ხოლო L (large - დიდი). ამ ცილებს 52 გენი შეესაბამება.

ეუკარიოტების რიბოსომები 78 სხვადასხვა ცილას შეიცავს, მცირე სუბერთეულში - 33, ხოლო დიდ სუბერთეულში - 45. ეუკარიოტების რიბოსომების ცილების მოლეკულური წონები უფრო მაღალია ვიდრე, პროკარიოტებისა.

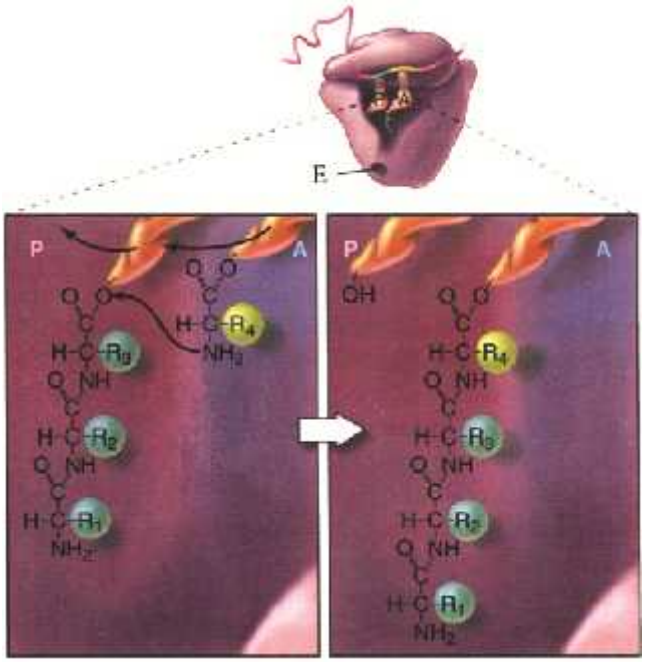
სედიმენტაციის კონსტანტა – დასამატებელია განმარტება

4.7.2. რიბოსომების წარმოქმნა და ფუნქცია

სხვა ორგანელებისაგან განსხვავებით უჯრედში რიბოსომები დიდი რაოდენობით არის წარმოდგენილი. უჯრედების გაყოფის დროს დაახლოებით $1x10^7$ ოდენობით რიბოსომა წარმოიქმნება. რიბოსომების წარმოქმნისათვის საჭიროა 4 ტიპის რნმ-ა და ყველა რიბოსომული ცილის არსებობა.

პროკარიოტების და ეუკარიოტების რიბოსომების ფუნქციები ერთი და იგივეა: ისინი ცილის ბიოსინთეზის, კერძოდ ტრანსლაციის, ერთ-ერთი ძირითადი მონაწილენი არიან.

A საიტს ციტოზოლიდან მოსული ე.წ. ამინოაცილ-ტ-რნმ უერთდება (სურ. 52).



სურათი 52. რიბოსომაზე არსებული საიტები

P საიტში არის პეპტიდილ-ტ-რნმ, რომელთანაც დაკავშირებულია ამინომჟავა მეთიონინი. P საიტიდან ამინომჟავის გადატანა ხდება A საიტში ამინოაცილ-ტ-რნმ-თან დაკავშირებულ ამინომჟავასთან. ფერმენტ პეპტიდილ-ტრანსფერაზის მეოხებით ხდება პირველი პეპტიდური ბმის წარმოქმნა ამ ამინომჟავებს შორის.

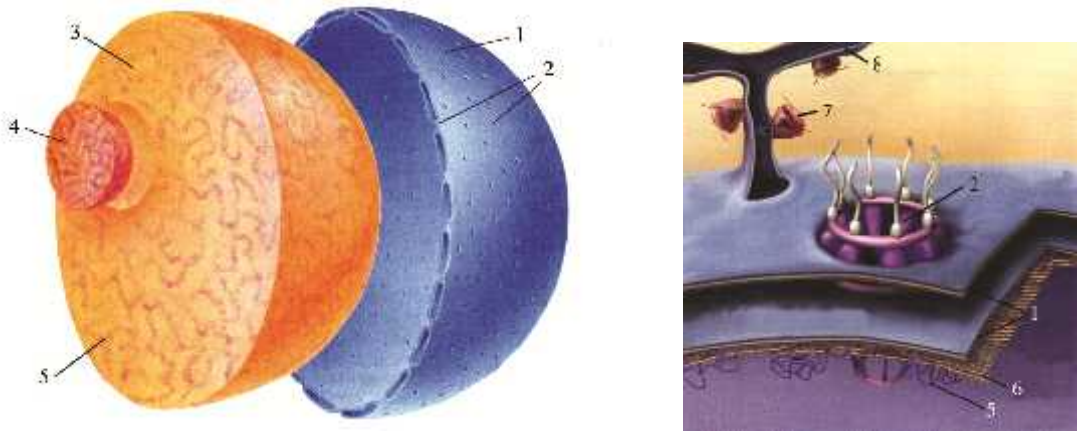
ამის შემდეგ რიბოსომა გადაინაცვლებს მ-რნმ-ს გასწვრივ, რომ ჩამოიკითხოს შემდეგი კოდონი და ამინოაცილ-ტ-რნმ აღმოჩნდება P საიტში. საბოლოოდ, დაკავშირებული ამინომჟავები რიბოსომიდან E საიტის გავლით გამოდიან. ტრანსლაცია საკმაოდ რთული პროცესია და მის დეტალებს ჩვენ აქ არ აღვწერთ.

5. უჯრედის ბირთვი და ბირთვის სტრუქტურები

ბირთვი (ლათინურად - nucleus, ბერძნულად - karion) ეუკარიოტული უჯრედის ძირითადი შემადგენელი ნაწილია. ბირთვშია მოთავსებული გენეტიკური ინფორმაციის შემცველი და შემნახველი სტრუქტურები. ცილების ბიოსინთეზის სათავეც ბირთვია. ბირთვის ფუნქციები ბირთვის გარსით შემოსაზღვრული სტრუქტურების მიერაა უზრუნველყოფილი. ესენია: ნუკლეოპლაზმა, მატრიქსი (ბირთვის ცილოვანი ჩონჩხი), ქრომატინი და ბირთვაკი. ახლა სწორედ მათ აღწერას შევუდგებით.

5.1. ბირთვის გარსი

ბირთვის გარსი მემბრანული წარმონაქმნია, რომელიც ბირთვში განლაგებულ დანარჩენ სტრუქტურებს ციტოპლაზმისაგან გამოყოფს. ბირთვის გარსი ორი მემბრანისაგან შედგება (სურ. 53 ბ). ბირთვის გარსის ორ მემბრანას შორის წარმოქმნილ სივრცეს ***პერინუკლეარული სივრცე*** ეწოდება (სურ. 53 ბ).



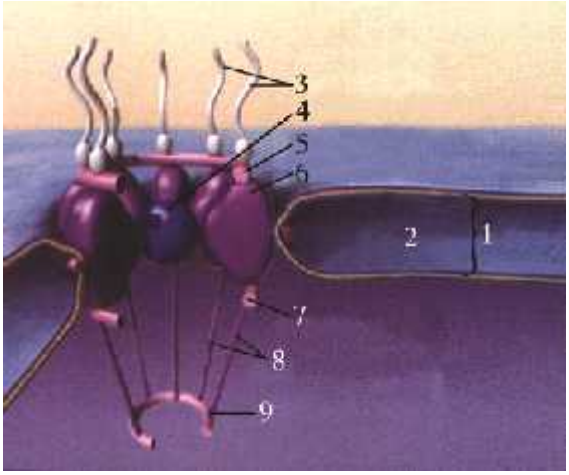
ა ბ

სურათი 53. ბირთვი (ა); ბირთვის გარსის აგებულება (ბ)
1 - გარსი; 2 - ფორა; 3 - ნუკლეოპლაზმა;
4 - ბირთვაკი; 5 - ქრომატინი; 6 - ლამინა;
7 - რიბოსომა; 8 - ხორკლიანი ენდოპლაზმური ბადე.

ციტოპლაზმისაკენ მოქცეულ მემბრანას გარეთა, ხოლო მემბრანას, რომელიც ბირთვის შიგთავსს ესაზღვრება შიგნითა მემბრანას უწოდებენ. ბირთვის გარსის გარეთა მემბრანას ენდოპლაზმური ბადის მემბრანისათვის დამახასიათებელი სტრუქტურული თავისებურებები გააჩნია. ასე მაგალითად, გარეთა მემბრანაზე დიდი რაოდენობით რიბოსომებია განთავსებული. გარდა ამისა, ნაჩვენებია ბირთვის გარეთა მემბრანის გადასვლა ენდოპლაზმური ბადის არხების სისტემაში. დღეისათვის დადგენილად ითვლება, რომ მიტოზის შემდეგ ბირთვის გარსის აღდგენა ენდოპლაზმური ბადის ხარჯზე ხდება (მიტოზის დროს ბირთვის გარსი იშლება. იხ. ქვემოთ).

5.1.1. ბირთვის გარსის ფორები

ელექტრონული მიკროსკოპიის საშუალებით გადაღებულ სურათებზე (ელექტრონოგრამებზე) ბირთვის გარსში თავისებური ხვრელები მოჩანს. ეს ბირთვის გარსის ***ფორებია***. სპეციფიკური მეთოდებით დამუშავების შემდეგ გამოვლინდა, რომ ეს არ არის უბრალოდ ხვრელი. ბირთვის გარსის ფორა ან ***ფორის კომპლექსი*** (ფკ) არის სტრუქტურა, რომლის წარმოქმნაშიც ბირთვის გარსი და ფიბრილარულ-გრანულარული კომპონენტები მონაწილეობს. ფკ-ის ფუძეს ფორაში ჩადგმული ცილინდრული (ან შესაძლოა, ოქტაედრული) სტრუქტურა წარმოადგენს. ცილინდრი განივკვეთში რგოლის სახით ჩანს, ამიტომ მას ***ანულუსს*** (ლათინურად ანულუს - რგოლი) უწოდებენ. ანულუსს შესაბამისად, სანათური აქვს (სურ. 54). ანულუსს 8 წრიულად განლაგებული ***ანულარული გრანულა*** ანუ ***გრანულარული სუბერთეული*** შემოსაზღვრავს. ანულარული გრანულების შესაბამისად, გარსთან მემბრანის თავისებური შვერილებია განლაგებული. ფორის სანათურის ცენტრში ცენტრალური გრანულა ანუ ***ტრასპორტიორი*** ძევს. ზოგჯერ ფორები არა როგორც რგოლები, არამედ როგორც პატარა ოქტაგონალური წარმონაქმნები ჩანან. ფკ-ს გააჩნია სამი რგოლი – ციტოპლაზმური, ბირთვული და ტერმინალური (სურ. 54).



სურათი 54. ბირთვის გარსის ფორის კომპლექსი

1 - ბირთვის გარსი; 2 - პერინუკლეარული სივრცე; 3 - ციტოპლაზმური ფილამენტები; 4 -ცენტრალური გრანულა; 5 - ციტოპლაზმური რგოლი; 6 - ანულარული გრანულა; 7 - ბირთვული რგოლი; 8 - კალათის ფილამენტები; 9 - ტერმინალური რგოლი.

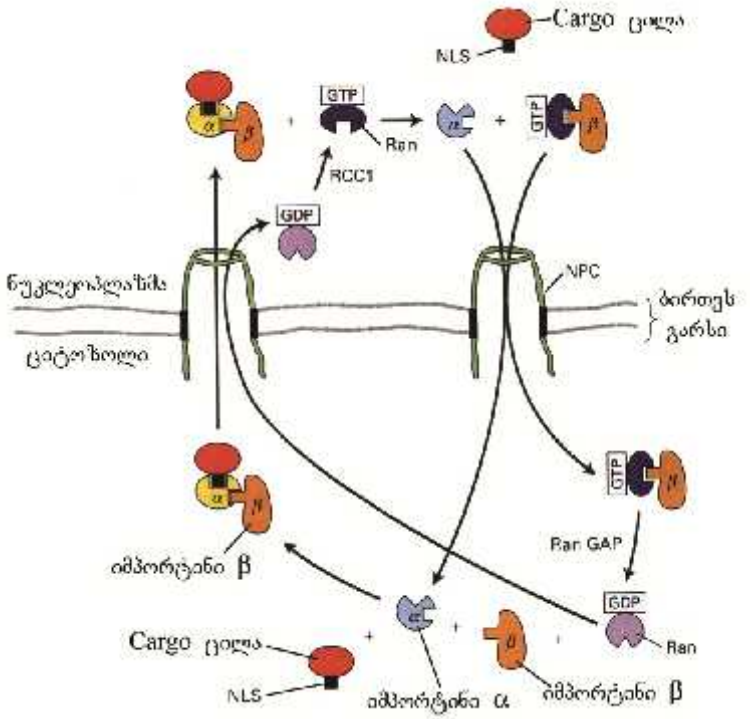
ფკ-ის მოდელები საკმაოდ მრავალრიცხოვანია. ჩვენ აქ მხოლოდ ყველაზე ფეხმოკიდებულს განვიხილავთ. არჩევენ დახშულ, ნახევრად ღია და ღია ფორებს. რადგანაც ფორები იმთავითვე ბირთვიდან ციტოპლაზმაში და ციტოპლაზმიდან ბირთვში ტრანსპორტის საშუალებად იყო მიჩნეული, ეგონათ, რომ ფორის სხვადასხვა ხარისხით დახშვა უჯრედის ფუნქციურ მდგომარეობასა და შესაბამისად, ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ნივთიერებათა მიმოცვლის ინტენსიურობას ასახავდა. ამჟამად ეს აზრი შეიცვალა. როგორც აღმოჩნდა, ბირთვის გარსის ფორების პერიოდული დაშლა და აღდგენა ხდება. ფორის დახშულობის ხარისხი ფორის აწყობის სისრულეს ასახავს. ღიად სრულიად აუწყობელი ფორა ჩანს. უნდა ვიფიქროთ, რომ უჯრედს ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ნივთიერებათა გაცვლა-გამოცვლის ინტენსიურობის რეგულირების სხვა საშუალებებიც აქვს.

ბირთვის გარსის ფორის კომპლექსის ზომა ყველა ეუკარიოტული უჯრედისათვის ერთი და იგივეა. მისი გარეთა დიამეტრი 100 ნმ-ია, სიმაღლე – 75 ნმ. ფკ-ში შედის 1000-მდე ცილოვანი მოლეკულა. ფკ-ის ცილებს ***ნუკლეოფორინები*** ეწოდებათ.

ფორების რაოდენობა სხვადასხვა უჯრედის ბირთვებისათვის მეტად განსხვავებულია 1-60/მკმ2. ხშირად ფორის სანათური ამოვსებულია ე.წ. ანუალური მასალით, რომელიც როგორც ციტოპლაზმისაკენ, ისე ბირთვაკისაკენ მიემართება. ფკ-ის რაოდენობა უჯრედის მეტაბოლურ აქტიურობაზე არის დამოკიდებული. რაც უფრო ინტენსიურად მიმდინარეობს უჯრედში სინთეზური პროცესები, მით უფრო დიდია ფკ-ის რიცხვი.

5.1.1.1. ბირთვის ფორებით ნივთიერებათა იმპორტი და ექსპორტი

ნივთიერებათა მიმოცვლა ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ძირითადად ფორების საშუალებით ხდება. განსაკუთრებით ეს მაკრომოლეკულებს და დიდ აგრეგატებს ეხება, თუმცა ბირთვსა და ციტოპლაზმას შორის ნივთიერებათა მიმოცვლა სხვა გზებითაც ხორციელდება. იონები და მიკრომოლეკულები უშუალოდ მემბრანაში გადის და პერინუკლეალურ სივრცეს კვეთს. უფრო მოზრდილი მოლეკულები მემბრანაში გააღწევს მცირე ზომის უბეებისა და ბუშტუკების წარმოქმნის საშუალებით. გარდა ამისა, ფორებით შერჩევითი ტრანსპორტი ხორციელდება. ბოლო დროს გაიშიფრა ასეთი ტრანსპორტის (იმპორტის და ექსპორტის) სპეციალური მექანიზმები (სურ. 55).



სურათი 55. ბირთვის ფორებით მაკრომოლეკულების იმპორტი

ფორებით იმპორტის პროცესში მონაწილებს შემდეგი მოლეკულები: ცილა ადაპტორი (***იმპორტინი*** ~) და რეცეპტორი (***იმპორტინი***), ცილა RanGTP, რომელსაც გტფ-აზური აქტიურობა გააჩნია და სხვა აქტივატორები (Ran GAP, GAS). განვიხილოთ დეტალურად იმპორტის პროცესის მექანიზმი. ფორის კომპლექსით მხოლოდ ***კარიოფილური ცილების*** (cargo) იმპორტი ხორციელდება. ამ ცილებს C ბოლოზე სასიგნალო თანამიმდევრობა გააჩნია. 7 ამინომჟავისაგან შემდგარ ფრაგმენტს ბირთვული ლოკალიზაციის თანამიმდევრობა (nuclear localization sequences – NLS). cargo/NLS თანამიმდევრობას შეიცნობს იმპორტინი α, რომელიც მეორე ბოლოთი უკავშირდება რეცეპტორს - იმპორტინ β-ს. წარმოქმნილი კომპლექსი ბირთვის გარსის გარეთა მემბრანას უახლოვდება და

ფოროვანი კომპლექსის ფილამენტებს ემაგრება. ამის შემდეგ კომპლექსი შედის ფორაში, გაივლის მას და ნუკლეოპლაზმაში გადადის. აქ რეცეპტორი უკავშირდება ცილა RanGTP-ს და კომპლექსიდან კარიოფილური ცილის გამონთავისუფლება ხდება. RanGTP აუცილებელია იმპორტის კომპლექსის დასაშლელად. გარდა ამისა, მას უკავშირდება იმპორტინი β და ხდება მათი ბირთვიდან გამოტანა. β იმპორტინის და RanGTP-ს კომპლექსს ციტოპლაზმაში უკავშირდება Ran GAP, რომელიც იწვევს GTP-ს გარდაქმნას GDP–ად და β ინპორტინის გამოთავისუფლებას. α–იმპორტინი თავისთავად გამოიტანება ციტოპლაზმაში ან ნუკლეოპლაზმაში უკავშირდება RanGTP-ს და GAS-ს. წარმოქმნილი კომპლექსი გადაიტანება ციტოპლაზმაში და GTP-ს გარდაქმნა GDP–ად იწვევს α–იმპორტინის გამონთავისუფლებას.

ფორებით ანალოგიურად ხორციელდება ექსპორტიც. ბირთვიდან, როგორც ცნობილია, ხდება არა მხოლოდ ცილების, არამედ რნპ ნაწილაკების ტრანსპორტიც. გადასატან ცილას ან რნპ ნაწილაკში შემავალ ცილას აქვს სასიგნალო თანამიმდევრობა. ეს არის ბირთვული ექსპორტის თანამიმდევრობა (nuclear export sequences - NES). cargo/NES თანამიმდევრობას შეიცნობს და უერთდება ექსპორტინი. წარმოქმნილი კომპლექსი უკავშირდება ექსპორტის რეცეპტორ GAS-ს. აღნიშნული კომპლექსი ფორის გავლით გამოიტანება გარეთ, სადაც იმპორტის კომპლექსის ანალოგიურად დისოციაციას განიცდის.

5.2. ბირთვის წვენი

ბირთვის წვენი სრულიად პირობითი ცნებაა. ჩვეულებრივად ასე ბირთვის შიგთავსის თხევად ფაზას უწოდებენ. ბირთვის წვენში სხვადასხვა ნივთიერებებია გახსნილ. ეს არის სხვადასხვა პეპტიდი, ნუკლეოტიდი, შაქარი და ზოგიერთი ცილა. ბირთვის წვენს ლიტერატურაში ხშირად ***ნუკლეოპლაზმას*** უწოდებენ (სურ. 53 ა).

5.3. ბირთვის მატრიქსი

ბირთვების განსაკუთრებული მეთოდით დამუშავების გზით მიიღება თავისებური საყრდენი სტრუქტურა, რომელიც ბირთვს ფორმას უნარჩუნებს და რომელსაც ბირთვის მატრიქსს უწოდებენ. ბირთვის მატრიქსი ულტრათხელ ანათლებზე ბადისებრ სტრუქტურად გვევლინება, რომელშიც ვარჩევთ ფიბრილარულ-გრანულარულ წარმონაქმნებს. აღწერილი სტრუქტურა ე.წ. ბირთვის შიგნითა ფიბრილარულ-გრანურალურ ბადეს წარმოადგენს.

უჯრედის ბირთვის მასკანირებელი (რასტრული ანუ სტერეოსკოპული) ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით გამოკვლევისას ირკვევა, რომ ბირთვის ჩონჩხის (იგივე მატრიქსია) ძირითად სტრუქტურულ კომპონენტს თავისებური გრანულები წარმოადგენს. მატრიქსის გრანულები უაღრესად ემსგავსება ბირთვის გარსის ფოროვანი კომპლექსის გრანულებს, რაც ბირთვის გარსისა და მატრიქსის მჭიდრო კავშირზე მიუთითებს. სხვადასხვა ობიექტიდან აღებული ბირთვის მატრიქსის გრანულებიც ერთმანეთის მსგავსია. ისინი შებრტყელებული ფორმისაა და ამავე დროს შესქელებული პერიფერიული ნაწილი გააჩნიათ. საფიქრებელია, რომ ბირთვის მატრიქსის გრანულები სუბერთეულებისაგან შედგება.

ბირთვის მატრიქსი უმთავრესად არაჰისტონური მჟავე ცილებისაგან შედგება (90-98%). მატრიქსი ლიპიდებისა და ნახშირწყლების გარკვეულ რაოდენობასაც შეიცავს. უნდა აღინიშნოს, რომ ექსტრაქციის გარკვეულ პირობებში ლიპიდების რაოდენობა შეიძლება საკმაოდ დიდი აღმოჩნდეს (8-10%).

დამუშავებას მატრიქსის ბირთვებიდან გამოყოფისათვის ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს. მართლაც, თუ გამოყოფისას მატრიქსი რნმ-აზით არ დავამუშავეთ, რნმ-ს დიდი ნაწილი (10-20%) მატრიქსთან შეკავშირებული რჩება, ხოლო თუ არ დავამუშავეთ დნმ-აზით, მაშინ ბირთვის მთელი დნმ მატრიქსთანაა შეკავშირებული. ეს იმას ნიშნავს, რომ დნმ (ალბათ, ქრომატინი: ქრომატინის თაობაზე იხილეთ ქვემოთ) ბირთვის მატრიქსს უკავშირდება და ქრომატინის სივრცობრივ ორგანიზაციაში მონაწილეობს (იხ. ქვემოთ).

მატრიქსის შემადგენლობაში არჩევენ სამ ძირითად კომპონენტს. ესენია: ბირთვის გარსის ფიბროზული შრე ანუ ლამი-ნა (Lamina fibrosa, Lamina densa), შიგნითა შრე ანუ ინტერქრომატინული ბადე და „ნარჩენი“ ბირთვაკი (სურ. 53).

ფიბროზული შრე ანუ ***ლამინა*** ბირთვის გარსის შიგნითა შრეს ამოფენს ბირთვის მხრიდან. ***ლამინა*** მატრიქსის პერიფერიული ნაწილია, რომლის ძირითადი ცილოვანი კომპონენტი არაჰისტონური ცილები. მათ ლამინებს უწოდებენ. ლამინა სამი სახის ცილა - ლამინისაგან შედგება (A, B და C ლამინები). მიტოზის დროს ლამინები ხსნად ფაზაში გადადის და ციტოპლაზმაში გვხვდება. აღსანიშნავია, რომ ფოროვანი კომპლექსები ლამინებს არ შეიცავს. A და C ლამინები ამინომჟავური შემადგენლობის მიხედვით მეტად მსგავსია. ლამინის B ფორმა A და C ფორმებისაგან არსებითად განსხვავდება. გლიკოპროტეინული ბუნების ეს მოლეკულა უფრო მჭიდროდაა ბირთვის გარსის მემბრანასთან შეკავშირებული. შესაძლოა, B ლამინა განხილული იყოს როგორც ფოროვანი კომპლექსის კომპონენტი

ქრომატინის ნაწილი, კერძოდ კი ე.წ. პერიფერიული ქრომატინი ლამინაზე მაგრდება, რითაც დასტურდება მოსაზრება დნმ-ს (უფრო სწორედ ქრომატინის) ბირთვის მატრიქსზე დამაგრების შესახებ. ფიქრობენ, რომ დნმ ბირთვის მატრიქსს განსაკუთრებულ წერტილებში ემაგრება.

სხვათა შორის, აღმოჩნდა, რომ მიტოზური ქრომოსომის ერთ-ერთი ძირითადი კომპონენტია მისი საყრდენი ანუ ***სკაფოლდი***. განსაკუთრებული მეთოდით დამუშავებისას მიღებული სკაფოლდი ინარჩუნებს მასზე მიმაგრებულ დნმ-ს მარყუჟებს (უფრო დაწვრილებით იხ. ქვემოთ).

ინტერქრომატინული ბადე ანუ ბირთვშიდა საყრდენი მორფოლოგიურად გამოიყოფა მხოლოდ ქრომატინის ექსტრაქციის შემდეგ. იგი ქრომატინის უბნებს შორის ფაშარი, ფიბროზული ბადის სახითაა განლაგებული. ამ ბადის შემადგენლობაში ხშირად რნპ ბუნების სხვადსხვა გრანულები გვხვდება.

ბირთვის მატრიქსის მესამე კომპონენტი – ***ნარჩენი ბირთვაკი*** – მკვრივი სტრუქტურა, რომელიც ბირთვაკის ფორმას იმეორებს. იგი, ინტერქრომატინული ბადის მსგავსად, მჭიდროდ განლაგებული ფიბრილებისაგან შედგება. უნდა აღინიშნოს, რომ ბირთვის მატრიქსის აღმოჩენას რუს მეცნიერს - ი.ზბარსკის აწერენ.

5.4. ქრომატინი

5.4.1. ჰეტეროქრომატინი და ეუქრომატინი

ეუკარიოტული უჯრედების ბირთვში დნმ წარმოდგენილია რთული ნუკლეოპროტეინული კომპლექსის სახით, რომელსაც ***ქრომატინი*** ეწოდება. ტერმინი ქრომატინი შემოღებული იყო 1886 წელს ფლემინგის მიერ იმ სუბსტანციის აღსანიშნავად, რომელიც სხვადასხვა საღებავით და განსაკუთრებით კარგად, ფუძე საღებავით იღებება.

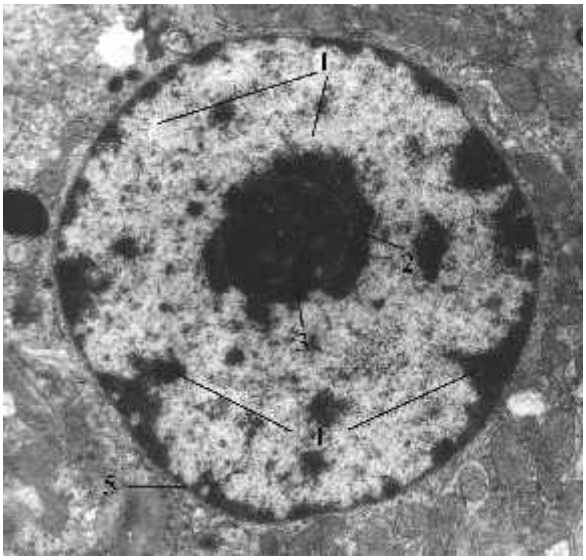
ინტერფაზულ ბირთვში ე.წ. ბირთვული საღებავებით შეღებვისას ვლინდება ინტენსიურად შეღებილი მარცვლები, რომლებსაც იმთავითვე ქრომატინის მარცვლები უწოდეს. სულ მალე გაირკვა ისიც, რომ ბირთვის

დანარჩენი ნაწილიც იღებება, მაგრამ ამ შეღებვას დიფუზური ხასიათი აქვს. ამგვარად, გამოიკვეთა ქრომატინის ორი ფორმა - ***ეუქრომატინი***, რომელიც მკრთალად იღებება და ***ჰეტეროქრომატინი***, რომელიც ინტენსიურად იღებება და მარცვლების სახე აქვს (სურ. 56). ელექტრონული მიკროსკოპიის გამოყენების შემდეგ გაირკვა, რომ ეუ- და ჰეტეროქრომატინის ქიმიური შედგენილობა სრულიად ერთნაირია. განსხვავდება მხოლოდ მათი კონფორმაცია. კერძოდ, ჰეტეროქრომატინი გაცილებით უფრო შეკრულია, კონდენსირებულია, კომპაქტურია, ვიდრე ეუქრომატინი და ბირთვის გარსის შიდა მემბრანის მიმდებარე უბნებში სხვა და სხავ ზომის, ელექტრონულად მკვრივი, ბლოკების სახით არის წარმოდგენილი.

ქრომატინის ის უბანი, რომელიც სრულად არის დეკონდესირებული ***დიფუზური*** (აქტიური) ქრომატინის სახელწოდებით არის ცნობილი. ბირთვული ქრომატინის შემად-გენლობაში არსებობს ისეთი უბნებიც, რომელიც მუდმივად კონდენსირებულ მდგომარეობაშია (მაგალითად, ქრომოსომის

ცენტრომერული და ტელომერული უბნები). ასეთ ქრომატინს ჰეტეროქრომატინი ეწოდება. არსებობს ორი სახის ჰეტეროქრომატინი: ***კონსტიტუციური*** და ***ფაკულტატური***.

კონსტიტუციური ჰეტეროქრომატინი არის გენეტიკურად არააქტიური, არატრანსკრიბირებადი ქრომატინი. მისი რეპლიცირება ყველაზე გვიან ხდება. მის შემადგენლობაში შედის ე.წ. სატელიტური დნმ (განმეორებადი ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობებით მდიდარი). კონსტიტუციური ჰეტეროქრომატინის ფუნქციური მნიშვნელობა ბოლომდე არ არის გარკვეული.



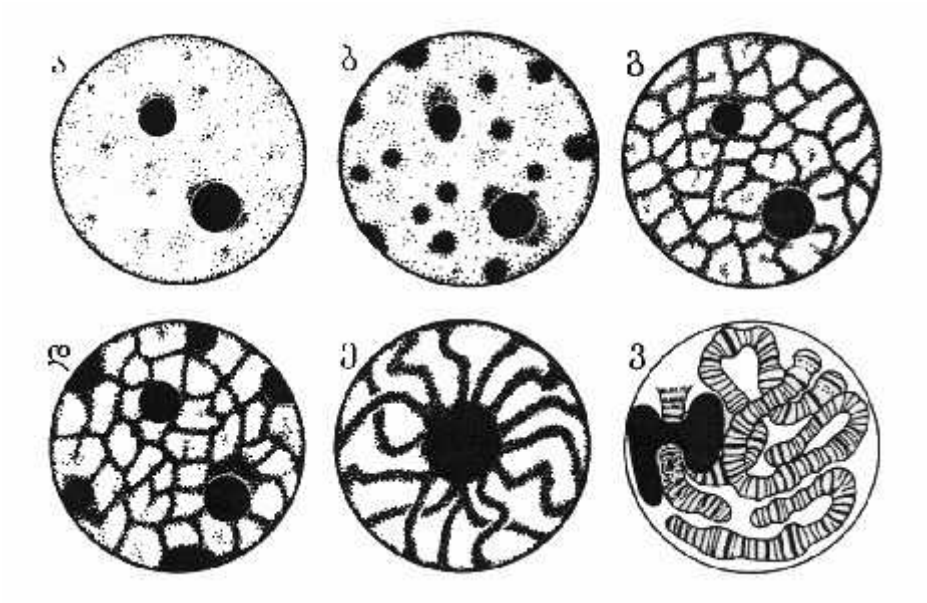
სურათი 56. ინტერფაზული ბირთვი ჰეტეროქრომატინის და ეუქრომატინის ბლოკებით (პ. ჭელიძე x 40000)

1 - ეუქრომატინი; 2 - ბირთვაკთან ასოცირებული ქრომატინი; 3 - ბირთვაკი; 4 - ჰეტეროქრომატინი; 5 - ბირთვის გარსი.

ფაკულტატური ჰეტეროქრომატინი შეიცავს დნმ-ს ისეთ თანამიმდევრობას, რომელიც ერთი ტიპის უჯრედებში ჰეტეროქრომატინში შედის, ხოლო სხვა ტიპის უჯრედში ეუქრომატინის შემადგენლობაში ვლინდება. ასე მაგალითად მამრობითი სქესის ადამიანის უჯრედებში X ქრომოსომა დეკონდესირებული და აქტიურია. მდედრობითი სქესის უჯრედების ორი სასქესო X ქრომოსომიდან ერთი არსებობს დიფუზურ ანუ აქტიურ მდგომარეობაში, მეორე -

კონდენსირებულ ანუ არააქტიურში. ასეთ მდგომარეობაში ის შეიძლება ადამიანის მთელი სიცოცხლის განმავლობაში იყოს. როგორც კი ასეთი ქრომოსომის რეპლიცირების შედეგად წარმოქმნილი სრული ასლი (ახალი X ქრომოსომა) მოხვდება მამრობით შვილეულ უჯრედში, ისევ გააქტიურდება. ინაქტივირებული X ქრომოსომა ბირთვის პერიფერიაზე წარმოქმნის ჰეტეროქრომატინის დისკრეტულ ბლოკს, რომელსაც ***ბარის სხეულაკი*** ეწოდება. მას კვერცხის ფორმა აქვს.

ინტერფაზულ ბირთვში ქრომატინი განაწილებული არის თანაბრად ან წარმოქმნის სხვადასხვა ზომის აგრეგატებს – ქრომოცენტრებს. ასეთი აგრეგატები უფრო ხშირად ბირთვის პერიფერიაზე გვხვდება. ზოგჯერ ბირთვის შიგნით ქრომოცენტრები თავისებურ ქსელს წარმოქმნის.



სურათი 57. უჯრედის ბირთვის სტრუქტურული ტიპები
ა) დიფუზური; ბ) ქრომოცენტრული; გ) ქრომონემური; დ) ქრომონემურ-ქრომოცენტრული; ე) ქრომოსომული; ვ) ბირთვი პოლიტენური ქრომოსომებით.

ქრომატინის განაწილების მიხედვით ბირთვის რამდენიმე სტრუქტურული ფორმა არსებობს. ესენია: დიფუზური, ქრომოცენტრული, ქრომონემური, ქრომონემურ-ქრომოცენტრული, ქრომოსომული და ბირთვი პოლიტენური ქრომოსომებით (სურ. 57).

5.4.2. ქრომატინის ქიმიური შემადგენლობა

სხვადასხვა ობიექტებიდან გამოყოფილი ქრომატინის შესწავლამ აჩვენა, რომ ბირთვის ამ მნიშვნელოვან სტრუქტურას ერთგვაროვანი შედგენილობა აქვს. ხაზი უნდა გაესვას იმას, რომ ქრომატინი არ არის ცალკე ნივთიერება, არამედ სხვადასხვა ქიმიური კომპონენტებისგან შემდგარი აგრეგატია, რომელიც მოწოდებულია მოაგვაროს გენების აქტიურობა.

ქრომატინის ძირითადი ქიმიური კომპონენტებია: დნმ (40%) და ცილები 60%). ქრომატინის შემადგენლობაში შემავალი ცილების 40-80%-ს ფუძე ცილები - ***ჰისტონები*** შეადგენს. დანარჩენი - მეორე ***არაჰისტონური*** ცილებია (იხ. ზევით). გარდა ამისა, ქრომატინის შემადგენლობაში შედის: რნმ, ნახშირწყლები, ლიპიდები, გლიკოპროტეიდები, მემბრანული კომპონენტები. დღემდე არ არის

საბოლოოდ გადაწყვეტილი რამდენად შედის ეს მინორული კომპონენტები ქრომატინის სტრუქტურაში. ასე მაგალითად, რნმ შეიძლება არის ახლადსინთეზირებული მოლეკულა, რომელსაც ჯერ არა აქვს გაწყვეტილი კავშირი დნმ-თან.

ქრომატინში შემავალი დნმ-ის მოლეკულის სიგრძე ვარირებს რამდენიმე ასეული მიკრომეტრიდან რამდენიმე სანტიმეტრის ფარგლებში. ასევე განსხვავებულია დნმ-ს მოლეკულური მასებიც. მაგალითად, დროზოფილას 2 სმ სიგრძის დნმ-ს მოლეკულური მასა შეადგენს $41x10^9$-ს; საფუარების დნმ-ს მოლეკულური მასა არის $1x10^8$-10^9, სიგრძე - 0,5 მმ.

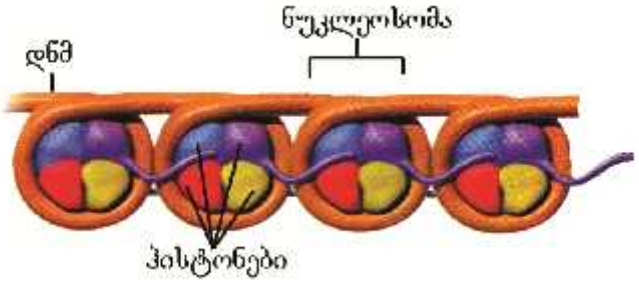
ეუკარუიოტული უჯრედების დნმ ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების მიხედვით ჰეტეროგენული მოლეკულაა. მასში არჩევენ ნუკლეოტიდური თანამიმდევრობების სამ კლასს: ხშირად განმეორებადი თანამიმდევრობები (10^6-ჯერ განმეორებადი); ზომიერად განმეორებადი (10^2-10^5) და უნიკალური თანამიმდევრობები. სხვადასხვა ორგანიზმების ბირთვულ დნმ-ში განსხვავებულია ამ კლასების წილი. ამით შეიძლება აიხსნას აგრეთვე, სხვადასხვა ობიექტებში დნმ-ს განსხვავებული შემცველობა.

5.4.3. ქრომატინში დნმ-ს ორგანიზაციის სტრუქტურული დონეები

ქრომატინის სტრუქტურის მრავალი მხარე ჯერაც უცნობია და დიდწილად გაუგებარი. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იმის გაგება, თუ როგორ არის ქრომატინის შემადგენლობაში მყოფი დნმ-ს უზარმაზარი მოლეკულები ჩალაგებული ბირთვებში, რომელთა დიამეტრი საშუალოდ 5-10 მკმ ტოლია. საკმარისია გავიხსენოთ, რომ ადამიანის უჯრედების ბირთვები იტევს დნმ-ს მოლეკულებს, რომელთა საერთო სიგრძე 1,72 მეტრს უდრის. იმთავითვე ცხადია, რომ დნმ-ს კოპმპაქტიზაცია (კონდენსაცია) ბირთვში მის მოთავსების აუცილებელი პირობაა. არჩევენ ქრომატინში დნმ-ს ორგანიზაციის ოთხ დონეს. ესენია: პირველი დონე – ნუკლეოსომური ფიბრილა (10 ნმ); მეორე დონე – ნუკლეომერა (30 ნმ-ის ფიბრილა - სოლენოიდი და სუპერბიდი); მესამე დონე – ქრომომერა (0,2-0,3 მკმ) და მეოთხე დონე – ქრომონემა (0,7-0,8 მკმ). განვიხილოთ თითოეული მათგანი.

5.4.3.1. ქრომატინის კომპაქტიზაციის პირველი დონე - ნუკლეოსომური ფიბრილა

1973 წ. დ.სიუიშმა და ლ.ბურჟაინმა (ავსტრალია) დაადგინეს, რომ გარკვეულ პირობებში ნუკლეაზით დამუშავებისას ქრომატინის დნმ დაახლოებით ტოლ ფრაგმენტებად იშლება (დაახლოებით 200 წყვილი ნუკლეოტიდი). ამრიგად, გაირკვა, რომ ქრომატინის დნმ განმეორებადი ფრაგმენტებისაგან შედგება. სულ მალე ა.ოლინსმა და დ.ოლინსმა (აშშ) ელექტრონული მიკროსკოპიის საშუალებით გამოავლინეს ქრომატინში მძივისებრი სტრუქტურა. ამასთან, „მძივები“ საკმაოდ ზუსტი პერიოდულობით განლაგებული აღმოჩნდა. ბოლოს რ.კორნბერგმა (კემბრიჯი, დიდი ბრიტანეთი) დაადგინა, რომ ყოველი მარცვალი შედგება დნმ-ს ფრაგმენტისაგან, რომლის სიგრძე 150-200 ნ.წ.-ს უდრის. გარდა ამისა, მათში რვა მოლეკულა ჰისტონი შედის. ესენია: H2A, H2B, H3 და H4 ჰისტონები, რომლებიც თავისებურ გულგულად (კორი, ინგლისური core-დან) არის შეკრული. თითოეული ჰისტონი კორში წარმოდგენილია ორი ასლით. აღმოჩნდა, რომ დნმ-ს ფრაგმენტი (146 ნუკლეოტიდური წყვილი - ნ.წ.) ჰისტონურ კორზე (გულგულზე) არის დახვეული. ამასთან, დნმ კორზე მარცხენა სპირალადაა დახვეული (სურ. 58).



სურათი 58. ქრომატინის სტრუქტურული ორგანიზაციის I დონე - ნუკლეოსომური ფიბრილა (10 ნმ).

თავისთავად ცხადია, რომ ცალკეული ნუკლეოსომა ბუნებაში არ გვხვდება. ნუკლეოსომები ერთმანეთთან გადაბმულიადნმ-ს თითქოს და შემაერთებელი უბნებით, რომლებსაც ლინკერული დნმ ეწოდება. სინჯარაში გამოყოფილ ქრომატინში ნუკლეოსომებს შორის მანძილი დაახლოებით 100-200 Åს უდრის. ამ ძაფის დიამეტრი 100 Å-ს უდრის. ამ 100 Å-იან მძივისებრ სტრუქტურას დნმ-ს კომპაქტიზაციის პირველი დონე ანუ ნუკლეოსომური ფიბრილა ეწოდება.

ნუკლეოსომაში განსაკუთრებული ადგილი უკავია H1 ჰისტონს, რომელიც სწორედ ლინკერულ უბანში არის განთავსებული. ის მოიცავს 34 ნ.წ. და აქედან გამომდინარე, ერთ ნუკლეოსომაში მთლიანად შედის 200 ნ.წ. H1 ჰისტონი ტრანსკრიპციის რეგულაციაში იღებს მონაწილეობას. ეს მართლაც ასეა, მაგრამ როგორც უკვე რამდენჯერმე ითქვა, ტრანსკრიპციის რეგულირების მექანიზმები და მასთან დაკავშირებული საკითხები მოლეკულური ბიოლოგიის საგანს წარმოადგენს და აქ განხილული არ იქნება.

დღესდღეობით ითვლება, რომ ნუკლეოსომებთან დაკავშირებულ დნმ-ს უბნებში ტრანსკრიპცია (რნმ-ს მატრიცული სინთეზი) არ მიმდინარეობს. ასე თუ ისე, დასტურდება მოსაზრება, რომ ჰისტონები გენებზე დამთრგუნველად მოქმედებს. დნმ-ს ნუკლეოსომებისაგან თავისუფალი უბნები აქტიურად ითვლება. თუმცაღა აღრიცხულია ისეთი შემთხვევებიც, როდესაც რნმ დნმ-ს ნუკლეოსომებით მდიდარ უბნებშიც სინთეზირდებოდა. ეს საკითხი ჯერ კიდევ ბოლომდე შესწავლილი არ არის. როგორც უკვე ითქვა, ქრომატინი არაჰისტონურ მჟავე ცილებსაც შეიცავს. ითვლება, რომ მჟავე ცილები ქრომატინის დნმ-ს არანუკლეოსომურ უბნებს უერთდება.

ამგვარად, დნმ-ს ორგანიზაციის პირველი დონე, რომელიც 6-7-ჯერ ზრდის დნმ-ს შემჭიდროვებას, ქრომატინის როგორც სტრუქტურას, ასევე მისი აქტიურობის რეგულაციას განსაზღვრავს.

5.4.3.2. ქრომატინის კომპაქტიზაციის მეორე დონე (სოლენოიდი და სუპერბიდი)

ნუკლეოსომური სტრუქტურა არ იქნებოდა საკმარისად კომპაქტური დნმ-ს დიდი მოლეკულების უჯრედების ბირთვებში ჩატევისათვის. ქრომატინის ორგანიზაციის მეორე დონეს ნუკლეომერს უწოდებენ. მოწოდებულია ქრომატინის სუპერსპირალიზაციის ორი მოდელი. პირველი მათგანის მიხედვით დნმ, ინარჩუნებს რა ნუკლეოსომურ სტრუქტურას, დახვეულია სოლენოიდის მსგავსად (სურ 59 ა). ასეთი სოლენოიდის მოდელად ნებისმიერი, რაიმე ღერძზე დახვეული მძივი გამოდგება. ასეთ მოდელში მძივის ყოველი მარცვალი ნუკლეოსომის შესაბამისი იქნება.

სურათი 59. ქრომატინის სტრუქტურული ორგანიზაციის II დონე – ნუკლეომერა (30 ნმ)
ა) სოლენოიდი; ბ) სუპერბიდი.

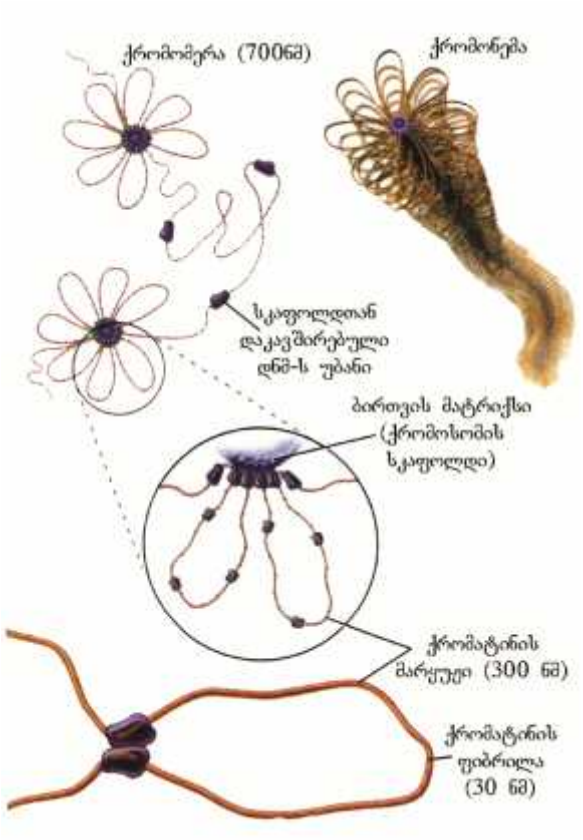
მეორე მოდელს ჩვეულებრივ სუპერბიდულს უწოდებენ (supperbead). „ბიდი“ ინგლისურად მძივის მარცვალს ნიშნავს. სუპერბიდული მოდელი გულისხმობს, რომ ნუკლეოსომის ჯგუფი იკვრება მჭიდრო მარცვალად - ბიდად. ამგვარად, მარცვალი - ბიდი ანუ ნუკლეომერი 6-დან 12-მდე ნუკლეოსომას შეიცავს (სურ. 59 ბ). ბიდის დიამეტრი დაახლოებით 300Å უდრის, ხოლო მთლიანად კი მძივისებურ სტრუქტურას 300Å ფიბრილას უწოდებენ. სუპერბიდული მოდელი შეიძლება ასევე მძივის საშუალებით წარმოვსახოთ. ზოგჯერ ამ სტრუქტურას ნუკლეომერსაც უწოდებენ. ორივე მოდელის თანახმად დნმ-ს მოლეკულა 40-ჯერ უფრო მჭიდროდ არის ჩალაგებული.

ძნელი სათქმელია, რომელი მოდელია მართებული. შესაძლებელია, ორივე ამ მოდელით ნაგულისხმევი სტრუქტურა, როგორღაც თანაარსებობს ქრომატინში. დღესდღეობით უფრო გავრცელებული სოლენოიდური მოდელია, მაგრამ ეს მის სისწორეს სულაც არ ნიშნავს. ეს პრობლემა უდავოდ შემდგომ გულდასმით გამოკვლევას მოითხოვს.

5.4.3.3. ქრომატინის კომპაქტიზაციის მესამე დონე - ქრომომერა

შემდეგი ნაბიჯები ქრომატინის სტრუქტურის შესახებ ინგლისელმა მეცნიერებმა პ.კუკმა და ი.ბრეზელმა გადადგეს. მათ დაადგინეს, რომ თუ ქრომატინს ყველა ჰისტონი გამოვაცალეთ, დნმ რჩება ბირთვებში ბირთვული მატრიქსის შემადგენლობაში. ამასთან, სუპერსპირალიზირებული დნმ (სოლენოიდის ან სუპერ-ბიდული ჯაჭვის სახით) მარყუჟებს ქმნის. აქედან გაკეთდა დასკვნა, რომ დნმ განსაზღვრულ ადგილებში ბირთვის ჩონჩხს უმაგრდება.

შემდგომში უ. ლემლიმ (შვეიცარია) განსაკუთრებულად დამუშავების შედეგად, ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით აჩვენა, რომ დნმ მთლიანად შედის მარყუჟებში, რომელთაგან ყოველი 30-90 ათას ნ.წ. შეიცავს. მარყუჟები განსაკუთრებულ არაჰისტონურ ცილოვან სტრუქტურებთანაა დამაგრებული. მათ „ქრომოსომების საყრდენს“ ანუ „ჩონჩხს“ უწოდებენ. როგორც ჩანს, „ქრომოსომების ჩონჩხი“ ბირთვის მატრიქსის ნაწილი ან მისი წარმოებულია. ეს საკითხი დღესდღეობით გაურკვეველია. ცილოვან ღერძოვან სტრუქტურას, რომელსაც ქრომატინის სუპერსპირალი ემაგრება, ხშირად „სკაფოლდს“ უწოდებენ (ინგლისური scaffold - სამაგრი). მარყუჟები (15-80) პერიოდულად განლაგებულ როზეტებს ქმნიან (სურ. 60).



სურათი 60. ქრომოსომული ორგანიზაციის III (ქრომომერა) და IV (ქრომონემა) დონეები

როზეტები ელექტრონოგრამებზე შემსხვილებებს ქმნიან, რომლებსაც ქრომომერებს უწოდებენ. ზოგიერთი ავტორი ფიქრობს, რომ ბირთვის მატრიქსთან ან ქრომოსომის ჩონჩხთან მიმაგრების ადგილას ნუკლეოტიდების სრულიად განსაზღვრული ე.წ. ჩამკეტი მიმდევრობებია განლაგებული.

თუმცა ამ მოსაზრებას ყველა არ იზიარებს. ქრომომერაში დნმ-ს ჩალაგების სიმჭიდროვე 600-700-ჯერ იზრდება.

5.4.3.4. ქრომატინის კომპაქტიზაციის მეოთხე დონე - ქრომონემა

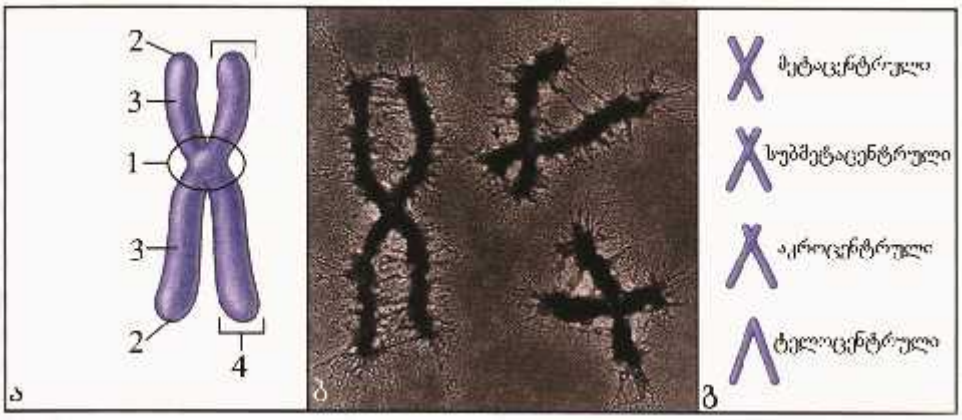
როგორც ქრომატინის კომპაქტიზაციის მესამე დონის, ასევე დნმ-ს კომპაქტიზაციის შემდეგი დონის წარმოქმნაში მონაწილეობს არაჰისტონური ცილები. კოპაქტიზაციის ხარისხის შემდგომი გაზრდის შედეგად წარმოიქმნება ძაფისებრი სტრუქტურა სისქით 0,7 მკმ. ამ სტურუქტურას ქრომონემა ეწოდა. აღსანიშნავია, რომ დნმ-ს კომპაქტიზაციის ყოველი დონე მარყუჟების წარმოქმნის გზით მიიღება. ქრომონემა შეიძლება გამოვლინდეს უჯრედში (როგორც მცენარეულ, ასევე ცხოველურში) მიტოზის დროს - პროფაზაში ქრომოსომის გამოჩენამდე და ტელოფაზაში ქრომოსომების დეკონდენსაციის დაწყების შემდეგ. ლიტერატურაში მათ ხშირად ქრომოსომის ძაფების სახელით მოიხსენებენ. თუმცა, დღემდე უცნობია, არსებობს თუ არა ინტერფაზულ უჯრედში დნმ-ს კომპაქტიზაციის უფრო მაღალი დონე მეტაფაზურ ქრომოსომამდე.

5.4.4. ქრომოსომები

სინათლის მიკროსკოპში ქრომოსომები კარგად მეტაფაზასა და ანაფაზაში ჩანს. მეტაფაზაში ქრომოსომები უჯრედის ეკვატორზე გაყოფის ღერძისადმი პერპენდიკულარულ სივრცეში ლაგდება. ამ დროს კარგად ჩანს, რომ არსებობს სხვადასხვა ფორმის ქრომოსომა. გარდა ამისა, სხვადასხვა სისტემატიკური ჯგუფის ინდივიდის უჯრედები ქრომოსომების განსხვავებულ რიცხვს შეიცავს. ასე მაგალითად ადამიანის უჯრედებში არის 46 ქრომოსომა, დროზოფილას - 8. ნიშან-თვისებათა ჯგუფს, რომლითაც ქრომოსომების სხვადასხვა ნაკრები ერთმანეთისგან განსხვავდება, ***კარიოტიპი*** ეწოდება. ამგვარი ნიშან-თვისებებია - ქრომოსომების ფორმა და რიცხვი.

სხვადასხვა ორგანიზმის უჯრედებში ქრომოსომების სიგრძე განსხვავებულია და ვარირებს 0,2-50 მკმ-ის ფარგლებში. ყველაზე მოკლე ქრომოსომა აქვს ზოგიერთ უმარტივეს ორგანიზმს, სოკოებს და წყალმცენარეებს. ადამიანის ქრომოსომის სიგრძე არის 1,5 მკმ-დან 10 მკმ-მდე. ყველაზე დიდი ქრომოსომა აღწერილია მაგ. ამფიბიებში, ზოგიერთ მწერებში და სხვა.

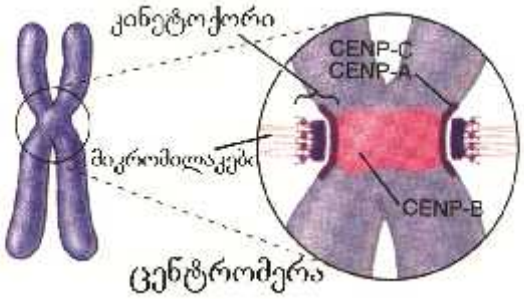
ქრომოსომა არის ჩხირისებრი სტრუქტურა, რომელშიც არჩევენ შემდეგ ნაწილებს: ***ქრომოსომის სხეული*** (ორი მხარე), ***ცენტრომერა*** და ***ტელომერა***. ***ცენტრომერა*** – უბანი, სადაც ქრომოსომის ორი მხარი ერთდება. ცენტრომერაც გრანულას წარმოადგენს. ის ე.წ. ***პირველადი შევიწროების უბანშია*** განლაგებული (სურ. 61).



სურათი 61. ა – მეტაფაზური ქრომოსომის აგებულება,
ბ – ელექტრონოგრამა, გ – ქრომოსომის ფორმები
1 - ცენტრომერა; 2 - ტელომერა; 3 - ქრომოსომის მხარი; 4 - დისეული ქრომატიდა.

ძალიან იშვიათად, ქრომოსომას ორი ან მეტი ცენტრომერა აქვს. ცენტრომერას მახლობელ უბნებს ქრომოსომის ცენტრომერულ უბნებს, ხოლო ცენტრომერადან მაქსიმალურად დაშორებულ უბნებს კი ტელომერულ უბნებს ანუ ტელომერას უწოდებენ.

ტელომერეული უბნები შეიცავს ე.წ. ტელომერულ დნმ-ს, რომელიც დნმ-ს რეპლიკაციის პროცესში იცავს ქრომოსომას დამოკლებისგან. გარდა ამისა, ტელომერული უბნების არსებობის შემთხვევაში არ ხდება სხვადასხვა ქრომოსომის შეწებება. პირველადი შევიწროების უბანში არის ე.წ. ცენტრომერული სატელიტური დნმ, რომელიც გამოირჩევა მაღალი სიხშირით განმეორებადი თანამიმდევრობის შემცველობით. პირველადი შევიწროების ანუ ცენტრომერულ უბანში არის ფირფიტისებრი სტრუქტურა ***კინეტოქორი***, რომელსაც მიკრომილაკები უკავშირდება. ამ მიკრომილაკებით ხდება ქრომოსომების მოძრაობა მიტოზის და მეიოზის ფაზაში (სურ. 62).



სურათი 62. მეტაფაზური ქრომოსომის კინეტოქორი

ცენტრომერები, მიკრომილაკების დაკავშირების მიხედვით არის ჰოლოცენტრული (მიკრომილაკები სხვადასხვა ადგილზე უკავშირდება ქრომოსომას) და მონოცენტრული (მიკრომილაკები მხოლოდ ერთ უბანში უკავშირდება ქრომოსომას). კინეტოქორის აგებულება და ფუნქციები ყველა ეუკარიოტულ უჯრედში მსგავსია.

კინეტოქორები ყველაზე კარგად უმაღლეს ორგანიზმებშია შესწავლილი. თითო ქრომოსომას ერთი კინეტოქორი აქვს. კინეტოქორში არჩევენ სამ შრეს: შიგნითა, მკვრივი, რომელიც ეკვრის ქრომოსომის სხეულს, შუა - ფაშარი და გარეთა - მკვრივი. გარეთა შრიდან გამოდის ფიბრილები, რომლებიც კინეტოქორის გვირგვინს ქმნის. შიგნითა შრის ქვეშ მოთავსებულია სატელიტური დნმ და კინეტოქორის ცილები (CENP-B, CENP-A, CENP-G, MCKA და სხვა).

ზოგიერთი ქრომოსომის დისტალურ უბანში შეიმჩნევა ***მეორადი შევიწროება***. ქრომოსომის შესაბამის უბნებს ***ბირთვაკის ორგანიზატორი*** ეწოდება. ინტერფაზულ ბირთვში ამ უბანში ბირთვაკი ფორმირდება. მეორადი შევიწროება გამოყოფს ზოგიერთ ქრომოსომაში კიდევ ერთ მორფოლოგიურ ელემენტს ე.წ. თანამგზავრს ანუ ***სატელიტს***. ეს მრგვალი ან წაგრძელებული მოყვანილობის სხეულაკია, რომელიც ქრომოსომის დანარჩენი ნაწილისაგან ქრომატინის წვრილი ძაფითაა გამოყოფილი. თანამგზავრის ქრომოსომასთან შემაერთებელი ძაფი შეიძლება სხვადასხვა სიგრძის იყოს). მოცემული ქრომოსომის სატელიტი და შესაბამისი ძაფი განსაკუთრებული და მუდმივია.

არც თუ ისე დიდი ხანია, რაც გაირკვა, რომ მეორადი შევიწროება მხოლოდ შეღებვისას და სინათლის მიკროსკოპის საშუალებით განხილვისას ჩანს. სინამდვილეში აქ არავითარი შევიწროება არ არსებობს. ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით შესწავლისას „მეორადი შევიწროვების“ ადგილას რაღაცა ელიფსოიდური სტრუქტურა ჩანს. ამ აღმოჩენამ დიდად არაფერი შეცვალა - მეორადი შევიწროების შესაბამისი უბანი უდაოდ ბირთვაკის ორგანიზატორთან არის დაკავშირებული.

ფლუორესცენტულ მიკროსკოპში სპეციალური ფრუოლოქრომის გამოყენების შემდეგ შეიძლება დავინახოთ ქრომოსომის განივზოლიანი მოხატულობა (ქრომოსომის დიფერენციალური შეღებვის მეთოდი, რომელიც პირველად მოწოდებული იყო კასპერინის მიერ). ასეთი შეღებვის შემდეგ მთელ ქრომოსომაში ვლინდება ნათელი და მუქი ზოლები, რომელთა რაოდენობა ქრომატინის კონდენსაციის ხარისხზე არის დამოკიდებული (ნათელი ზოლები შეესაბამება დეკონდენსირებულ უბანს, მუქი ზოლები – კონდენსირებულს).

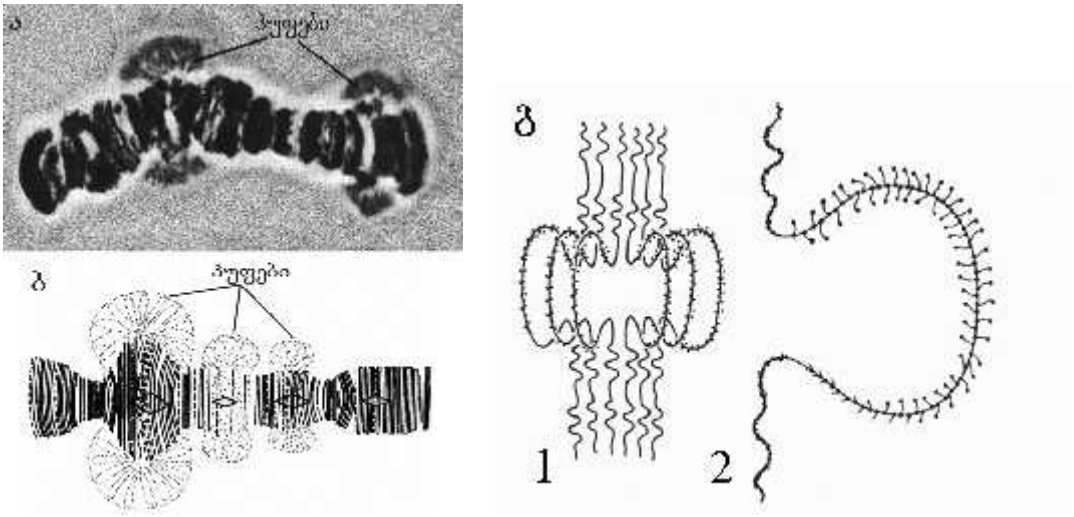
ცენტრომერისა და ქრომოსომის მხრების ურთიერთ- მიმართების მიხედვით ქრომოსომების ოთხ ფორმას გამოყოფენ: ***ტელოცენტრული*** ქრომოსომა, რომლის ცენტრომერა ქრომოსომის ბოლოზეა განლაგებული; ***აროცენტრული*** ქრომოსომა, რომლის ქრომატიდას ერთი მხარი მეორეზე ბევრად მცირეა; ***სუბმეტაცენტრული*** ქრომოსომა, რომლის ქრომატიდას არათანაბარი მხრები აქვს

და *მეტაცენტრული* ქრომოსომა, რომლის ქრომატიდას თანაბარი ზომის მხრები ახასიათებს (სურ. 61).

1887 წელს ტ.ბოვერის მიერ გამოთქმული იყო მოსაზრება (ქრომოსომის უწყვეტობის თეორია), რომ დაყოფის შემდეგ ქრომოსომა კარგავს თავის ფორმას და ინტერფაზულ ბირთვში ქრომატინის სახით არის წარმოდგენილი. ამის სასარგებლოდ მეტყველებს ის ფაქტი, რომ ზოგიერთი ობიექტის ინტერფაზულ ბირთვში შეღებვის სპეციალური მეთოდების გამოყენებით შეიძლება ქრომოსომის ცენტრომერული და ტელომერული უბნების ანალოგიური სპეციფიკური უბნები გავარჩიოთ.

5.4.4.1. პოლიტენური და ლამპრის ჯაგრისისებრი ქრომოსომები

ზოგიერთი ორფრთიანი მწერის (მაგალითად, დროზოფილას და კოღოს) სანერწყვე ჯირკვლების უჯრედებში გიგანტურ ანუ *პოლიტენურ ქრომოსომებს* ვხვდებით. პოლიტენური ქრომოსომები მეტად გასქელებულია. ეს იმით აიხსნება, რომ პოლიტე-ნური ქრომოსომა ჩვეულებრივზე დაახლოებით 1000-ჯერ მეტ დნმ-ს შეიცავს და შესაბამისად, 1000 ასლს აერთიანებს. პოლიტენური ქრომოსომები განივი ზოლებით ანუ დისკოებით არის წარმოდგენილი. დისკოთა შორის უბნები მკრთალად არის შეღებილი. ზოგიერთი დისკო შესქელებულია და ე.წ. „პუფს“ ანუ ბალბიანის რგოლს ქმნის. „პუფის“ გაჩენა შესაბამის უბანში მდებარე გენის გააქტიურებას ასახავს (სურ. 63).

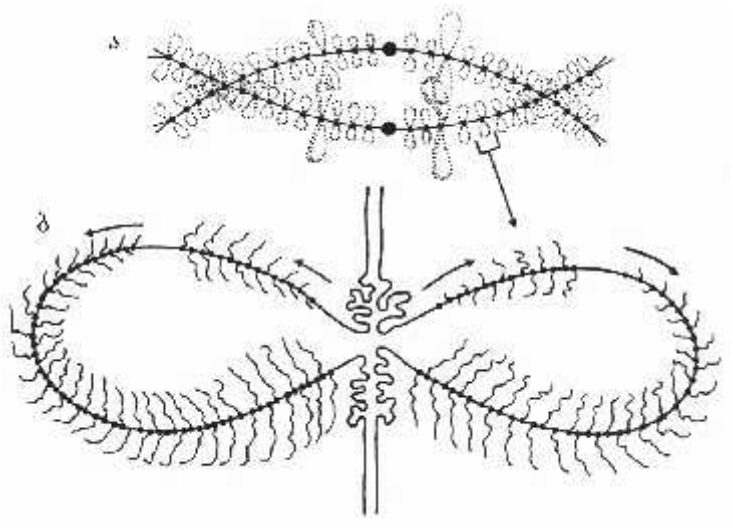


სურათი 63. პოლიტენური ქრომოსომა. ა - ელექტრონოგრამა; ბ - და გ - სქემა.

1. ქრომატინის ტრანსკრიბირებადი უბნის დეკონდენსაცია პუფის უბანში. 2. ერთი-ერთი ქრომატიდა ახლადსინთეზირებული რნმ-ს ფიბრილებით.

კუდიანი ამფიბიების ოოციტებში ქრომოსომების კიდევ ერთი მოდიფიკაცია გვხვდება. მათ *ლამპრის ჯაგრისისებრი* ქრომოსომები უწოდეს. პირველი შეხედვით ამგვარი ქრომოსომები ლამპრის შუშის (ან, რაც იგივე ჭურჭლის) გასაწმენდ ჯაგრისებს მოგვაგონებს (სურ. 64).

ეს კი განპირობებულია ქრომოსომის ღერძის პერპენდიკულარულად განლაგებული გამონაზარდებით, დნმ-ს მარყუჟებით. როგორც ჩანს, მარყუჟების უბნები ნუკლეოსომებს მოკლებულია, რის გამოც მარყუჟები სინთეზურად ძალიან აქტიურნი არიან. ღერძის წარ-მომქმნელი უბნები კი არააქტიურია - ამ უბნებში ტრანსკრიპცია არ მიმდინარეობს. მარყუჟები ბუსუსებითაა დაფარული. ბუსუსები სინთეზირებულ რნმ-ს და მასთან შეკავშირებულ ცილებს წარმოადგენენ.



სურათი 64. ლამპრის ჯაგრისისებრი ქრომოსომა
ა) ორი ქრომატიდა მასზე განლაგებული გვერდითი მარყუჟებით; ბ) მარყუჟის წყვილი ქრომატიდაზე (ისრები აღნიშნავს. ტრანსკრიპციის მიმართულებას).

ქრომოსომების სტრუქტურის აღწერილი მოდიფიკაციები სასქესო უჯრედების ჩამოყალიბების პროცესში (გამეტოგენეზი) სინთეზური აქტიურობის გაძლიერებას ემსახურება. ეს განსაკუთრებით კვერცხუჯრედის ჩამოყალიბებას ეხება. ამ პროცესის ზოგიერთი საფეხური ქვევით იქნება აღწერილი.

5.5. ბირთვაკი

ეუკრიოტული უჯრედების ბირთვის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კომპონენტს, რომელსაც ინტერფაზულ ბირთვში, ჩვეულებრივ, სფეროსებრი ფორმა აქვს, ბირთვაკი (პირველად 1774 წელს აღმოაჩინა ფონტანამ) ეწოდება. ეს არის ქრომოსომის სპეციალიზირებული უბანი (ადამიანის შემთხვევაში მე-13, მე-14, მე-15, 21-ე და 22-ე ქრომოსომა), სადაც კონცენტრირებულია ინტენსიურად ფუნქციონირებადი რიბოსომული გენები (5 S რნმ-ს შესაბამისი გენების გარდა, რომლებიც ადამიანის შემთხვევაში ლოკალიზებულია პირველ ქრომოსომაში). უჯრედებში ბირთვაკების რაოდენობა მერყეობს 1-5 ფარგლებში. მათი რაოდენობა მუდმივია ერთი და იგივე ტიპის უჯრედებში. ზოგიერთ სასქესო უჯრედში ბირთვაკების რაოდენობა რამდენიმე ასეულს აღწევს. უჯრედში ბირთვაკების რაოდენობა განისაზღვრება ბირთვაკის მაორგანიზებელი უბნების რიცხვით. ამავე დროს, უმეტეს შემთხვევაში ბირთვაკების რაოდენობა ბირთვაკის მაორგანიზებელი უბნებზე უფრო მცირეა. ეს იმით არის განპირობებული, რომ ზოგჯერ ბირთვაკის მაორგანიზებელ უბნების შერწყმა ხდება და ერთ ბირთვაკში შედის.

5.5.1. რიბოსომული რნმ-ს მაკოდირებელი გენები

ეუკარიოტების უჯრედებში რიბოსომული გენები რამდენიმე ასეული პირით (ასლით) არის წარმოდგენილი. გენები თანდემად ლაგდებიან (თანდემი - რამდენიმე ადგილიანი ველოსიპედია, რომელზედაც მგზავრები ერთ რიგად

სხედან). ეუკარიოტული უჯრედების რიბოსომულ გენებს უნივერსალური სტრუქტურა გააჩნია. მასში არჩევენ: არატრანსკრიბირებად (სპეისერული დნმ) და ტრანსკრიბირებად თანამიმდევრობებს (ტრანსკრიპციის ერთეული). ტრანსკრიპციის ერთეულიდან სინთეზირდება 45S რნმ, როემლიც შემდგომ იშლება სამ სხვადასხვა მოლეკულად. ესენია: 28 S, 18 S და 5,8 S რნმ-ები. 5S რიბოსომული რნმ-ს გენი, განსხვავებით პროკარიოტებისაგან, მათგან მოშორებით მდებარეობს. ზოგჯერ რიბოსომული გენები ქმნიან დამატებით ასლებს, რომელთა რიცხვმა რამდენიმე ათასეულს შეუძლია მიაღწიოს. ამ პროცესს ***გენების ამპლიფიკაცია ეწოდება.***

პროკარიოტებში შესაბამისი სამი რნმ-ს მაკოდირებელი გენები ერთ ოპერონად არის შეკრული და გვერდიგვერდ არის განლაგებული შემდეგი მიმდევრობით: 16S, 23S, 5S. ამავე ოპერონში შემოდიან ზოგიერთი ტ-რნმ-ს გენებიც. რიბოსომებში ცილები რნმ-ებს რიბოსომების აწყობის პროცესში უერთდებიან.

5.5.2. ბირთვაკის კომპონენტები

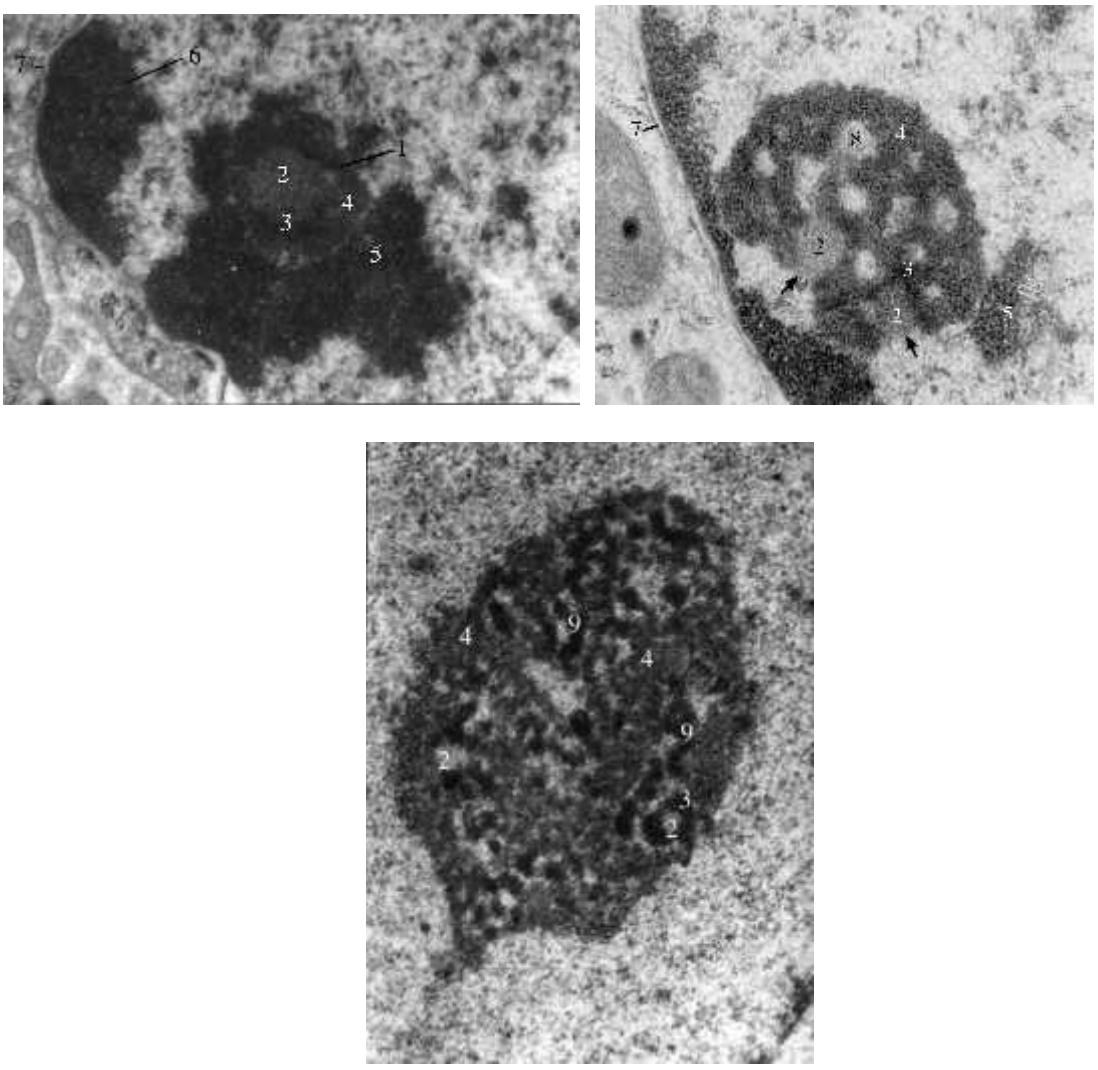
ბირთვაკში ხდება რ-რნმ-ს სინთეზი, ასევე აქ ხორციელ-დება ახლადსინთეზირებული პრე-რ-რნმ-ს საბოლოო მომწიფება, რიბოსომულ ცილებთან შეკავშირება და პრერიბოსომული ნაწილაკების ჩამოყალიბება. ამრიგად, ბირთვაკი არის შიდაბირთვული სტრუქტურა (1-5 მკმ), რომელიც გარკვეული პროცესების დინამიკის მორფოლოგიური ასახვაა. შესაბამისად, ბირთვაკში ანსხვავებენ სტრუქტურებს, რომლებიც შეიცავენ რიბოსომულ დნმ-ს (რიბოსომულ გენებს), პრე-რ-რნმ-ს და მომწიფებულ რნმ-ს მოლეკულებს. (შემოკლებით: რ-დნმ - რიბოსომული დნმ; რ-რნმ რიბოსომული რნმ; პრე-რნმ - რნმ-ის წინამორბედი ჩამოუყალიბებელი რნმ).

ბირთვაკის კომპონენტები შესამჩნევად განსხვავდება მორფოლოგიურად. მათ აქვთ განსხვავებული ელექტრონული სიმკვრივე და არა ერთგვარად იღებება ამა თუ იმ საღებავით. ბირთვაკული კომპონენტები მუდმივად გვხვდება ყველა ცხოველურ და მცენარეულ უჯრედებში. ყველაფერი ეს აადვილებს მათ იდენტიფიკაციას ულტრასტრუქტურულ დონეზე. ტერმინოლოგიური სიზუსტის თვალსაზრისით, ბირთვაკის ყოველმა სტრუქტურულმა კომპონენტმა მიიღო თავისი ზუსტი დასახელება, რომელიც გამომუშავებული იყო საერთაშორისო ნომენკლატურის თანახმად (სურ. 65).

ბირთვაკის სტრუქტურაში ანსხვავებენ: ***ფიბრილარულ*** და ***გრანულარულ კომპონენტებს, მატრიქსს, ბირთვაკთან ასოცირებულ ქრომატინს და ინტერსტიციებს***. ფიბრილარული და გრანულარული კომპონენტები ბირთვაკის ელექტრონულად მკვრივ ნაწილს ქმნის. თავის მხრივ, ფიბრილარული კომპონენტი ორ მკვეთრად განსხვავებულ ნაწილისაგან შედგება. ერთ-ერთ მათგანს ახასიათებს შედარებით დაბალი ელექტრონული სიმკვრივე და ცნობილია ***ფიბრილარული ცენტრების (ფც)*** სახელით, ხოლო მეორეს ახასიათებს მაღალი ელექტრონული სიმკვრივე და ცნობილია როგორც ***მკვრივი რნპ-ფიბრილარული კომპონენტი***.

ფიბრილარული ცენტრები - ეს არის მომრგვალო ფორმის სტრუქტურები, რომლებიც შეესაბამებიან მიტოზური ქრომოსომების ბირთვაკის მაორგანიზებელ უბნებს. ეს დასკვნა გამოტანილია იმ გამოკვლევებიდან, რომლებშიც იქნა დადგენილი რომ ამ სტრუქტურული ელემენტის შემადგენლობაში შედის რიბოსომული დნმ. მორფოლოგიურად ისინი წარმოქმნილია ფაშარად განლაგებული ფიბრილებისაგან, რომლებიც ხასიათდებიან დაბალი ელექტრონული სიმკვრივით. ფიბრილარული ცენტრების შემადგენლობაში შემავალი რიბოსომული დნმ წარმოდგენილია არანუკლეოსომური 2-5 ნმ სისქის

ფიბრილებით. რიბოსომული დნმ-ს გარდა, ფიბრილარულ ცენტრში თავმოყრილია სპეციფიკური ცილები, მათ შორის რნმ-პოლიმერაზა I, ტოპოიზომერაზა I და რიბოსომული ქრომატინისთვის სპეციფიკური არგენტოფილური ცილები.



სურათი 65. ბირთვაკის სტრუქტურა
(ელექტრონოგრამა, პ.ჭელიძე, X400 000)
1 - ბირთვაკი; 2 - ფიბრილარული ცენტრი;
3 - მკვრივი ფიბრილარული კომპონენტი; 4 - გრანულარული კომპონენტი; 5 - ბირთვაკთან ასოცირებული ქრომატინი; 6 - ლამინასთან ასოცირებული ჰეტეროქრომატინი; 7 - ბირთვის გარსი; 8 - ვაკუოლი; 9 - ნუკლეოლონემა.

მკვრივი რნპ-ფიბრილარული კომპონენტი წარმოადგენს 4-8ნმ სისქის მჭიდროდ განლაგებულ ფიბრილებს, რომლებიც გარს ეკვრიან ფიბრილარულ ცენტრს. თავისი ქიმიური შემადგენლობით ეს ბირთვაკული კომპონენტი შეესაბამება ახლადსინთეზირებულ 45S პრე-რ-რნმ-ს. იქ სადაც მიმდინარეობს რიბოსომული გენების ტრანსკრიპცია, მაგ. ფიბრილარული ცენტრების ზედაპირზე, ყველგან მფკ (მკვრივი ფიბრილარული კომპონენტი) გვხვდება. მფკ ჩნდება იმ უბნებშიც, სადაც შეიმჩნევა ადრე ინაქტივირებული გენების ამუშავება და შესაბამისად, ბირთვაკშიდა ქრომატინის ნუკლეოსომური ფიბრილების დეკონდენსაცია (გაშლა).

ბირთვაკის ***გრანულარული კომპონენტი*** წარმოდგენილია მკვრივი ნაწილაკებით, რომელთა საშუალო დიამეტრი შეადგენს 15-20 ნმ-ს. თავისი ზომებით და მორფოლოგიით გრანულარული ნაწილაკი წარმოადგენს პრერიბოსომებს, რომლებიც შეიცავენ რ-რნმ-ს მომწიფების სხვადასხვა ეტაპზე, მათ შორის სრულიად მომწიფებულ 18S და 28S რ-რნმ-ს. ჩვეულებრივ გრანულარული კომპონენტი ბირთვის პერიფერიაზეა განთავსებული. ზოგჯერ გრანულარული და ფიბრილარული კომპონენტი მთელ ბირთვაკში თანაბრად არის განაწილებული. დადგინდა, რომ ბირთვაკის ზონაში მყოფი პრერიბოსომები უკვე დაკავშირებულნი არიან ციტოპლაზმიდან შემოსულ ზოგიერთ სპეციფიკურ რიბოსომულ ცილებთან და საკმაოდ სწრაფად იწყებენ პრერიბოსომების აწყობას.

ბირთვაკის შემდგენლობაში ვლინდება აგრეთვე ცილოვანი ჩონჩხი – მატრიქსი. ***მატრიქსი*** არ არის მკვეთრად გამოყოფილი კომპონენტი. ეს არის ფაშარი ბადე, რომლითაც შევსებულია ბირთვაკი. მატრიქსის ელემენტები უზრუნველყოფს ბირთვაკის სივრცით ორგანიზაციას.

ბირთვაკულ კომპონენტებს მიეკუთვნება აგრეთვე ***ინტერსტიციები***, მცირე ზომის ვაკუოლები. ინტერსტიციები არის სხვადასხვა ზომის ელექტრონულად ნათელი სივრცეები, რომლის შემადგენლობა პრაქტიკულად არ განსხვავდება ნუკლეოპლაზმისაგან.

ბირთვაკთან ასოცირებულ ქრომატინში ანსხვავებენ ***პერინუკლეოლარულ*** და ***ინტრანუკლეოლარულ*** ქრომატინს. ინტრანუკლეოლარული ქრომატინი, რომელიც წარმოდგენილია 20-30ნმ სისქის ნუკლეოსომური ფიბრილებით, განჭოლავს ბირთვაკის მთელ სხეულს და აკავშირებს ერთმანეთთან ფიბრილარულ ცენტრებს ე.ი. ქმნის ერთ მთლიან ფუნქციურ სისტემას. განსხვავებას რ-დნპ-ს (რიბოსომული დნმ-პროტეინი) ფიბრილების სისქეში დღეისათვის ხსნიან იმით, რომ ფიბრილარულ ცენტრებში და მათ ზედაპირზე მოთავსებულია ტრანსკრიპ-ციულად აქტიური (ფ.ც. ზედაპირზე) ან პოტენციურად აქტიური (ფ.ც. სისქეში) წვრილი (7-10 ნმ) არანუკლეოსომური რიბოსომული ქრომატინის ფიბრილები. ხშირად, ბირთვაკშიდა ქრომატინი წარმოდგენილია ნუკლეოსომური ფიბრილებით, რომლებიც არააქტიურ რიბოსომულ გენებს შეიცავს.

ბირთვაკში ე.წ. დამატებით მორფოლოგიურ ელემენტებს - ***ბირთვაკულ ვაკუოლებს*** არჩევენ. ბირთვაკული ვაკუოლები არის მსხვილი ვაკუოლები, რომლებიც დროებითი წარმონაქმნია და ჩნდება განსაზღვრულ პირობებში და გარკვეულ უჯრედებში. არა ერთხელ აღნიშნულა, რომ ტერმინი ბირთვაკული ვაკუოლი არ მიესადაგება მის ზუსტ მნიშვნელობას, რადგან კლასიკურად ვაკუოლი უნდა შემოფარგლული იყოს მემბრანით. ამავე დროს, ბირთვაკულ ვაკუოლებს არავითარი მემბრანა არ გააჩნიათ. მიუხედავად ამისა, ეს ტერმინი არა მარტო მიღებულია საერთაშორისო ნომენკლატურით, არამედ ფართოდ გამოიყენება სხვადასხვა ავტორების მიერ.

ზემოთ ჩამოთვლილი კომპონენტების გარდა, ბირთვაკის სტრუქტურაში ანსხვავებენ კიდევ ერთ ელემენტს, რომელიც არ წარმოადგენს დამოუკიდებელ კომპონენტს. კერძოდ, ძლიერ დეკონდენსირებული რ-ქრომატინის ჭიმები (რომლებიც ცალკეულ ფიბრილარულ ცენტრებს შორის არიან ლოკალიზებული) დაფარულია ახლადსინთეზირებული რ-რნმ-ს ფიბრილებით და წარმოიქმნება მკვრივი ფიბრილარული კომპონენტისაგან შემდგარი დახლართული ქსელი, რომელსაც ***ნუკლეოლონემას*** უწოდებენ. ნუკლეოლონემა წარმოადგენს ყველა აქტიური ბირთვაკის აუცილებელ სტრუქტურულ ელემენტს. იგი სტანდარტული სისქისაა (დაახლოებით 300-500 ნმ) და აერთიანებს ყველა ფც-ს. ამრიგად, ნუკლეოლონემა და ფც აქტიურ ბირთვაკებში ქმნიან ერთიან უწყვეტ ფუნქციურ სისტემას.

ბირთვაკი მდიდარია ცილებით. ქრომატინთან ასოცირებული ცილების გარდა, მასში შედის სპეციფიკური ბირთვაკული ცილები (ფიბრილარინი, ნუკლეოლინი, ნუკლეოფოზმინი, UBF და სხვა) და რიბოსომული ცილები. ბირთვაკული ცილების გარკვეული ჯგუფისთვის, რომლებიც მდიდარია დისულფიდური კავშირებით, დამახასიათებელია არგენტოფილურობა (ვერცხლის ნიტრატისადმი მაღალი მგრძნობელობა).

5.5.3. ბირთვაკის მორფოლოგიური ტიპები

ბირთვაკის სტრუქტურული ორგანიზაცია, უშუალოდ არის დამოკიდებული თითოეული კომპონენტის რაოდენობასა და ტოპოგრაფიაზე. ამავე დროს რ-გენების ფუნქციური აქტიურობის ცვლილებისას იცვლება ზემოთ ჩამოთვლილი კომპონენტების როგორც ტოპოგრაფიული ასევე რაოდენობრივი მაჩვენებლებიც. შესაბამისად, იცვლება ბირთვაკის სივრცითი ორგანიზაციაც. აქედან გამომდინარეობს, რომ რიბოსომების ბიოგენეზში მიმდინარე ცვლილებები პირდაპირ აისახება ბირთვაკის სტრუქუტურაზე. კერძოდ, რიბოსომული გენების აქტივაციისას შეიმჩნევა რიგი კანონზომიერებანი:

ა) ფიბრილარული ცენტრების რაოდენობა იზრდება, თუმცა მათი ინდივიდუალური ზომები მცირდება.

ბ) მატულობს მფკ-ს რაოდენობა და ყალიბდება ნუკლეოლონემის ქსელი.

გ) მატულობს გრანულარული კომპონენტების რაოდენობა.

დ) ფართოვდება ვაკუოლარული ქსელი, რის გამოც ბირთვაკის მოცულობა იზრდება.

ე) მკვეთრად მცირდება ინტრანუკლეოლარული კონდენსირებული ქრომატინის რაოდენობა.

რ-გენების აქტიურობის შემცირებისას ვითარდება საწინააღმდეგო პროცესები, რასაც მოყვება ბირთვაკის მოცულობის შემცირება და სტრუქტურის გამარტივება. ერთ-ერთ ასეთ მოვლენას წარმოადგენს რ-გენების ინაქტივაცია სხვადასხვა ქიმიური და ფიზიკური ინჰიბიტორებით ან პათოლოგიური ცვლილებები, როდესაც ბირთვაკში გრანულარული და ფიბრილარული კომპონენტები მკვეთრად გამიჯნულია ერთმანე-თისაგან. ამ მოვლენას ***ბირთვაკული სეგრეგაცია*** ეწოდება.

ზემოთ აღწერილი პროცესების სხვადასხვა ინტენსიურობით განვითარება წარმოქმნის ბირთვაკის სტრუქტურული ორგანიზაციის მრავალფეროვნებას, რომელიც დეტალურად არის შესწავლილი და კლასიფიცირებული. ამჟამად ანსხვავებენ ბირთვაკის სტრუქტურული ორგანიზაციის 5 ძირითად ტიპს: რგოლისებურს, რეტიკულურს (ან ნუკლეოლონემურს), კომპაქტურს, სეგრეგირებულს და ნარჩენ ბირთვაკს.

რგოლისებური ტიპის ბირთვაკები ძირითადად გამოვლენილია ცხოველურ უჯრედებში, ელექტრონულ მიკროსკოპში მათ რგოლისებრი აგებულება აქვთ, სადაც ოპტიკურად ნათელი ზონა მოთავსებულია ცენტრში და ფიბრილარულ ცენტრს შეესაბამება. მის გარშემო ლოკალიზებულია მკვრივი ფიბრილარული კომპონენტის თხელი შრე და გრანულარული კომპონენტი. აღწერილი ბირთვაკების დიამეტრი არ აღემატება 1მკმ-ს. ტიპიური რგოლისებრი ბირთვაკი დამახასიათებელია პერიფერიული სისხლის ლიმფოციტებისათვის, თიმოციტე-ბისათვის და ენდოთელიოციტებისათვის ე.ი. ისეთი უჯრედე-ბისთვის, რომლებსაც დაბალი ტრანსკრიპციული აქტიურობა ახასიათებთ.

რეტიკულური ტიპი ბირთვაკის ყველაზე გავრცელებულ ფორმას წარმოადგენს. იგი რ-რნმ-ს სინთეზის ინტენსიურობის მიხედვით ზომიერად აქტიურ უჯრედებში ვლინდება. ბირთვაკის ორგანიზაციის აღნიშნულ ტიპში ფიბრილარული ცენტრების რაოდენობა 6-დან 10-მდე მერყეობს. ზომიერად არის

განვითარებული მკვრივი ფიბრილარული კომპონენტი, ვლინდება ცალკეული ნუკლეოლონემური ჭიმები. ბირთვაკის პერიფერიაზე ზომიერად არის განვითარებული გრანულარული კომპონენტი. ბირთვაკის სტრუქტურული ორგანიზაციის აღნიშნული ტიპისათვის დამახასიათებელია კარგად განვითარებული ვაკუოლარული კომპონენტი, რომელიც ერთგვარ ქსელს წარმოქმნის და ბირთვაკს ღრუბლისებრ აგებულებას აძლევს. ბირთვაკის ცალკეულ ვაკუოლებში ხშირად დაიმზირება ინტრანუკლეარული კონდენსირებული ქრომატინიც. ჩვეულებრივ, აღნიშნული ტიპის ბირთვაკების ზომები 3-4 მკმ-დე აღწევს. რიგ შემთხვევაში (*ნუკლეოლონემური* ტიპის ბირთვაკებში) განსაკუთრებით კარგად არის განვითარებული ნუკლეოლონემა, რომელიც მთელს ბირთვაკში რთულ ქსელს წარმოქმნის და მთლიანად განსჭოლავს მას. ძლიერ არის განვითარებული გრანულარული კომპონენტიც.

ბირთვაკთა ორგანიზაციის *კომპაქტური* ტიპი, ისევე, როგორც ნუკლეოლონემური, ვლინდება აქტიურად პროლიფერირებადი ქსოვილების უჯრედებში, ე.ი. იქ, სადაც რიბოსომული ბიოგენეზი ძლიერ მაღალია. შესაბამისად, ფიბრილარული ცენტრების რაოდენობა, (ზემოთ განხილულის მსგავსად) მაღალია, მაგრამ ნუკლეოლონემა არ ვლინდება. სამაგიეროდ, ბირთვაკის მთელი მასა უკავია ჭარბად სინთეზირებულ პრერიბოსომულ გრანულებს. ბირთვაკში არ ვლინდება არც ვაკულარული კომპონენტი, არც ინტრანუკლეარული კონდენსირებული ქრომატინის ბლოკები.

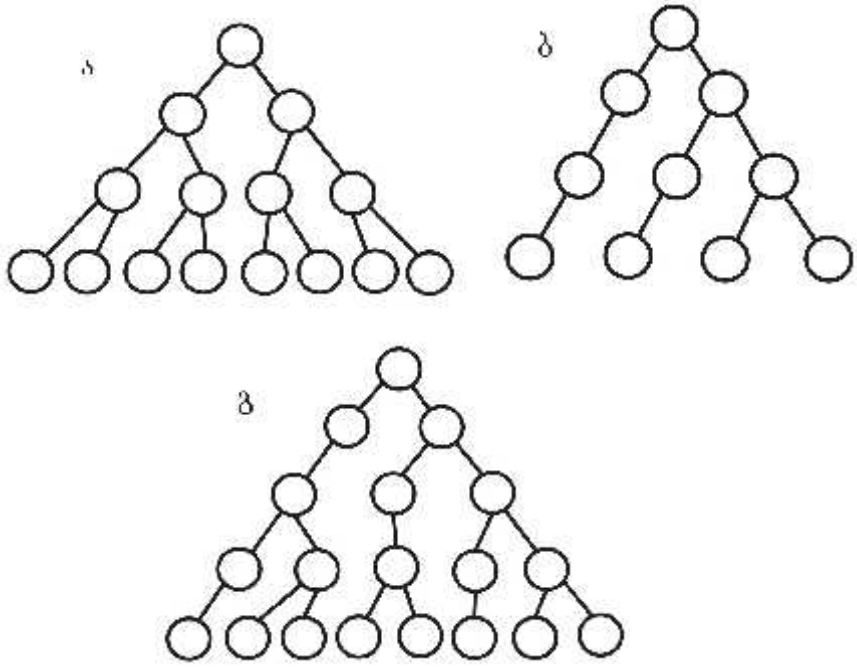
სეგრეგირებული ბირთვაკები, როგორც ზევითაც იყო აღნიშნული, ვლინდება სხვადასხვა ქიმიური და ფიზიკური ინჰიბიტორების და ანტიბიოტიკების მოქმედების შედეგად, როდესაც უჯრედში მკვეთრად წყდება რ-რნმ-ს, დნმ-ს და ცილის სინთეზი. ამგვარი ზემოქმედების გამო ბირთვაკული კომპონენტები სეგრეგაციას განიცდის ე.ი. ერთმანეთისაგან გამოცალკევდებიან. როგორც წესი, სეგრეგირებულ ბირთვაკებში ვლინდება ერთი დიდი ზომის ფიბრილარული ცენტრი და მის გვერდით ლოკალიზებული მკვრივი ფიბრილარული და გრანულარული კომპონენტების მსხვილი ბლოკები.

ბირთვაკის ზემოთ აღწერილი სტრუქტურული ორგანიზაციის ტიპების გარდა გამოვლე-ნილია მრავალი გარდამავალი და პათოლოგიური ფორმა, რომელიც პირდაპირ ასახავს უჯრედში მიმდინარე მრავალ ნორმალურ თუ პათოლოგიურ ცვლილებებს. დადგენილია, რომ ბირთვაკის სტრუქტურული ორგანიზაციის ერთი ტიპი ტრანსფორმაციას განიცდის მეორეში, რაც დასტურდება გარდამავალი ფორმების არსებობით. ბირთვაკის ნატიფი სტრუქტურული ცვლილებები ასახავენ უჯრედული მეტაბოლიზმის ვარიაბელურობას.

ამრიგად, ნებისმიერი ფაქტორი, რომელიც გავლენას ახდენს რ-რნმ-ს სინთეზზე, პროცე-სინგზე და ტრანსპორტულ პროცესებზე ვლინდება ბირთვაკის მორფოლოგიაში. ბირთვაკი ძალზე დინამიური სტრუქტურაა და ეს მისი თვისება ფართოდ გამოიყენება სხვადასხვა ანტიბიოტიკების (რომელთაგან ზოგიერთი სამკურნალო პრეპარატია), ანტიმეტაბოლიტების, მუტაგენების და კანცეროგენების მოქმედების ანალიზისათვის. სწორედ ამით არის საინტერესო ბირთვაკის მორფოლოგია, რომლის ინტენსიური შესწავლა დაწყებული გასული საუკუნიდან დღევანდლამდე მიმდინარეობს.

6. უჯრედების გამრავლება და დიფერენცირება

უჯრედული თეორიის ძირითადი დებულების თანახმად ყოველი უჯრედი მასში არსებული გენეტიკური ინფორმაციის რეალიზაციის საფუძველზე თავის მსგავს ორ ახალ (შვილეული) უჯრედს აძლევს დასაბამს. ამისათვის აუცილებელი პირობაა გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი მასალის გაორმაგება. უჯრედების გამრავლების პროცესს, რომელსაც თან სდევს მათი რაოდენობრივი მატება ***პროლიფერაცია*** ეწოდება. უჯრედების პოპულაციის რიცხოვნობის მიხედვით არჩევენ ***მულტიპლიკაციურ, აკრეციულ*** და ***რეკურენტულ*** პროლიფერაციას. მულტიპლიკაციური პროლიფერაციის დროს ახლადწარმოქმნილი ორი შვილეული უჯრედი ერთდროულად იყოფა და მიიღება ოთხი შვილეული უჯრედი; პროლიფერაციის აკრეციული ფორმა გულისხმობს, რომ ერთი უჯრედიდან წარმოიქმნება ორი შვილეული უჯრედი, რომელთაგანაც შემდგომ იყოფა მხოლოდ ერთი, მეორე კი არა; რეკურენტული პროლიფერაციის დროს ყოველი გაყოფის შემდეგ მაშინვე იყოფა მხოლოდ ერთი შვილეული უჯრედი, ხოლო მეორე უჯრედი იყოფა უფრო გვიან (სურ. 66).



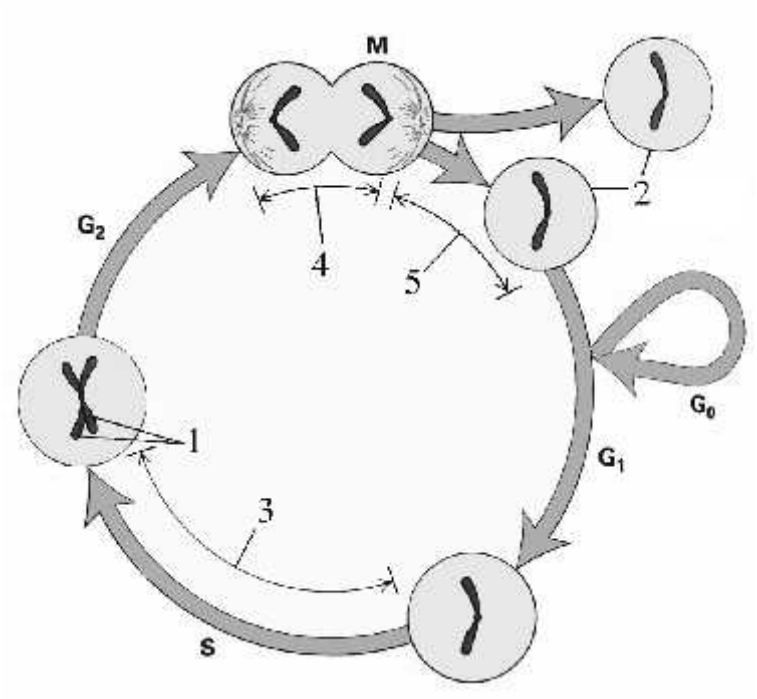
სურათი 66. უჯრედის პროლიფერაციის ფორმები
ა - მულტიპლიკაციური; ბ - აკრეციული; გ - რეკურენტული

უჯრედების გამრავლება მათი გაყოფით ხდება. ნებისმიერი, თავისუფლად არსებული ან მთლიანი ორგანიზმის შემადგენლობაში შემავალი უჯრედი, თავისი სიცოცხლის მანძილზე ან ემზადება დაყოფისთვის და შესაბამისად წარმოქმნის თავის მსგავს უჯრედს, ან იმყოფება მოსვენების მდგომარეობაში მანამდე, ვიდრე არ მიიღებს სიგნალს გამრავლებაზე. უჯრედის სასიცოცხლო ციკლი არის დრო მისი წარმოქმნიდან სიკვდილამდე. დიფერენცირებული ანუ სპეციალური ფუნქციების შემსრულებელი უჯრედების ***სასიცოცხლო ციკლი*** მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი უჯრედების მსგავსად, შეიძლება იყოს ხანგრძლივი. გამრავლებაზე დაპროგრამებული უჯრედების სასიცოცხლო

ციკლის ხანგრძლივობა უფრო მცირეა და ხშირად ემთხვევა უჯრედულ ანუ ***მიტოზურ ციკლს***. მიტოზური ციკლი არის დროის მონაკვეთი პროცესებისა და მოვლენების ერთობლიობით, რომლებიც მიმდინარეობს ერთი დაყოფიდან მეორე დაყოფამდე. გაყოფის ძირითად ფორმად მიჩნეულია ***მიტოზი*** ანუ ***არაპირდაპირი გაყოფა***. აღწერილია აგრეთვე, ***ამიტოზი*** ანუ ***პირდაპირი გაყოფა***, რომელიც სადღეისოდ პათოლოგიურ ფორმად ითვლება.

უჯრედულ ციკლში არჩევენ ***ინტერფაზას*** და საკუთრივ ***მიტოზის ფაზას***. ინტერფაზა თავის მხრივ მოიცავს რამდენიმე ფაზას: ***პრესინთეზურს*** ანუ G1, ***სინთეზის*** - S, ***მიტოზის მოსამზადებელ*** - G2.

G1 ფაზა - დროის ამ მონაკვეთში, როგორც ცნობილია, ხდება შვილეული უჯრედების მოცულობის დედისეული უჯრედების ზომამდე გაზრდა. გარდა ამისა, ამ ფაზაში იწყება უჯრედის მომზადება S ფაზისთვის. კერძოდ, სინთეზირდება დნმ-ს რეპლიკაციისათვის აუცილებელი ნაერთები (რეპლისომა). S ფაზა - რეპლისომაში შემავალი კომპონენტების მეშვეობით ხორციელდება დნმ-ს სინთეზი. G2 ფაზა - უჯრედში სინთეზირდება მიტოზისათვის აუცილებელი ცილოვანი კომპონენტები და მაღალენერგიული ნივთიერებები. მიტოზის ანუ M ფაზა - დედისეული უჯრედი იყოფა და ორ შვილეულ უჯრედს აძლევს დასაბამს (სურ. 67).



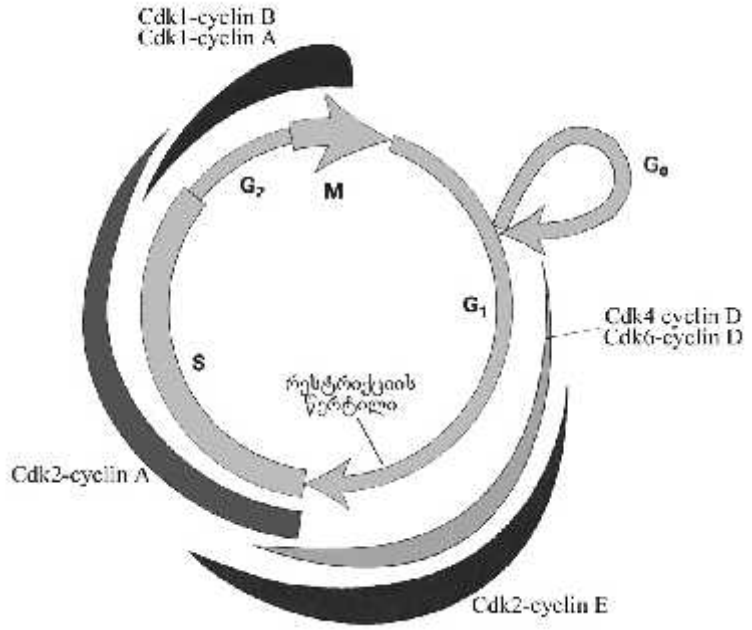
სურათი 67. უჯრედული ციკლი

1 - ქრომატიდები; 2 - შვილეული უჯრედები; 3 - დნმ-ს სინთეზი; 4 - ქრომოსომების კონდენსაცია, ბირთვის გარსის დაშლა, ქრომატიდების დაშორება; 5 - ქრომოსომების დეკონდენსაცია, ბირთვის გარსის ფორმირება, ციტოკინეზი.

ეუკარიოტული ორგანიზმების უჯრედული ციკლის რეგულაციაში მონაწილეობს ცილების ჯგუფი, რომელთაც პროტეინკინაზები ეწოდებათ. პროტეინკინაზა არის ჰეტეროდიმერული ცილა, რომელიც შედგება რეგულატორული და კატალიზური სუბერთეულებისაგან. ***რეგულატორული სუბერთეულის*** ანუ ***ციკლინის*** კონცენტრაცია იზრდება და მცირდება უჯრედული ციკლის ფაზებში. კატალიზურ სუბერთეულს ეწოდება ***ციკლინ-დამოკიდებული კინაზა*** (Cdk), რადგანაც მას არ გააჩნია კინაზური აქტიურობა

მანამდე, ვიდრე არ დაუკავშირდება ციკლინს. ყოველი კინაზას კატალიზურ სუბერთეულს შეუძლია სხვადასხვა ციკლინს დაუკავშირდეს. კატალიზურ სუბერთეულთან დაკავშირებული ციკლინი განსაზღვრავს თუ, Cdk-ციკლინის კომპლექსით, რომელი ცილების ფოსფორილება უნდა მოხდეს.

აღწერილია უჯრედულ ციკლში მონაწილე ოთხი პროტეინკინაზა: Cdk1, Cdk2, Cdk4 და Cdk6. პროტეინკინაზები, როგორც აღნიშნული იყო, წარმოქმნიან კომპლექსს ციკლინებთან. ძუძუმწოვრების უჯრედებში სინთეზირდება რამდენიმე ციკლინი. ესენია: D, E, A და B ციკლინები. ციკლინი D სინთეზირდება სხვადასხვა ტიპის უჯრედში (მაგ. ფიბრობლასტები, ჰემატოპოეტური უჯრედები და სხვა.) და არის სამი ტიპის. მიუხედავად ამისა, ზოგადად იხმარება ერთი ფორმა ციკლინი D. ციკლინი E და ციკლინი D ექსპრესირდება G1 ფაზაში. ციკლინი A და B, აუცილებელია იმისთვის, რომ უჯრედმა გაიაროს S, G2 და M ფაზები. ციკლინები D და E, საჭიროა იმისთვის, რომ G1-ში უჯრედი მოემზადოს დნმ-ს გაორმაგებისათვის და ბოლოს S-ფაზაში გადასასვლელად გადალახოს ე.წ. რესტრიქციის წერტილი (სურ. 68).



სურათი 68. უჯრედის ციკლის რეგულაცია

უჯრედის ციკლის ფაზების მიხედვით არჩევენ სამ ძირითად ციკლინ-დამოკიდებულ Cdk-კომპლექსს: G1-Cdk, S-Cdk და M-Cdk. ეუკარიოტულ უჯრედებში იდენტიფიცირებულია ექვსი Cdk-ციკლინის კომპლექსი. ესენია: Cdk4-D, Cdk6-D, Cdk2-E, Cdk2-A, Cdk1-A, Cdk1-B. კომპლექსები: Cdk4-D და Cdk6-D აუცილებელია შუა G1-დან ამ ფაზის ბოლომდე. კომპლექსი Cdk2-E G1-ის ბოლოს; Cdk2-A აქტიურდება S-ფაზაში; Cdk1-B და Cdk1-A კომპლექსების ფუნქციონირება აუცილებელია უჯრედული ციკლის ფაზებში: S, G2 და M. ჩდკ-კომპლექსების აქტიურობა რეგულირდება კატალიზური სუბერთეულის სპეციფიკური უბნების ფოსფორილირებით. უჯრედის ციკლში გამოყოფენ სამ კრიტიკულ გადასვლას. ესენია: G1-S, G2-M, ანაფაზა-ტელოფაზა. მიუხედავად ამისა, უჯრედული ციკლის გავლა არის შეუქცევადი პროცესი, რადგანაც მისი წარმართვა ცილების რეგულირებადი დეგრადაციით ხდება, ამიტომ უჯრედი იძულებულია ეს გზა მხოლოდ ერთი მიმართულებით გაიაროს.

6.1.1. მიტოზი

საკუთრივ მიტოზი (M) უჯრედული ციკლის ყველაზე ხანმოკლე ფაზაა. მიუხედავად ამისა, სწორედ ის წარმოადგენს უჯრედული ციკლის „საბოლოო მიზანს“. ჩვეულებრივ, მიტოზის სინონიმად იხმარება სიტყვა „***კარიოკინეზი***,“ რომელიც მიგვანიშნებს იმას, რომ მიტოზი ძირითადად ბირთვში მიმდინარე პროცესებს გულისხმობს. ამავე დროს, კარგად ჩანს, რომ „კარიოკინეზი“ და „მიტოზი“ ზუსტი სინონიმები სულაც არ არის, რადგანაც მიტოზი ციტოპლაზმის გაყოფას ანუ ***ციტოკინეზსაც*** მოიცავს. კარიოკინეზი მხოლოდ ბირთვის გაყოფას გულისხმობს ("karion" - ბერძნულად ბირთვს ნიშნავს). ხშირად ციტოკინეზს მიტოზის ცალკე სტადიად გამოყოფენ.

ეუკარიოტულ უჯრედებში გვხვდება მიტოზის ორი ფორმა. ესენია: ***პლევრომიტოზი*** და ***ორთომიტოზი***. პლევრომიტოზის დროს არ ხდება ბირთვის გარსის დაშლა და ქრომოსომების დაცილება მიმდინარეობს გარსის შიგნით. მიკრომილაკების წარმოქმნა ხდება პოლარული სხეულაკებიდან, რომლებიც ურთიერთსაწინააღმდეგო მხარეს არიან განთავსებული. მემბრანასთან შეკავშირებული პოლარული სხეულაკებიდან გამოსული მიკრომილაკები უკავშირდებიან ქრომოსომებს და წარმოიქმნება ორი ნახევართითისტარა.

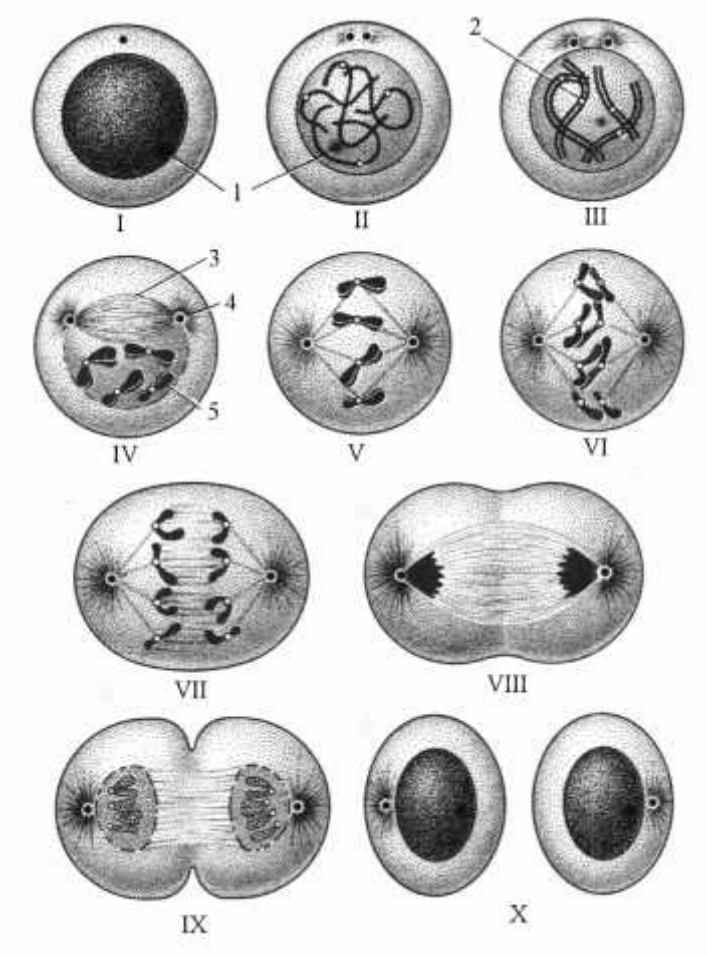
ორთომიტოზის დროს უჯრედის ცენტრიდან გამომავალი მიკრომილაკები მთლიან თითისტარას წარმოქმნიან. არჩევენ სამი სახის ორთომიტოზს: ღია, ნახევრად დახურულ და დახურულს. ღია ორთომიტოზი ანუ ჩვეულებრივი მიტოზი დანარჩენი ორი ფორმისგან იმით განსხვავდება, რომ ამ დროს ხდება ბირთვის გარსის დაშლა. სამივე შემთხვევაში განსხვავებულია თითისტარას ფორმებიც.

ჩვეულებრივად მიტოზის ფაზაში ოთხ სტადიას არჩევენ. ესენია: ***პროფაზა, მეტაფაზა, ანაფაზა და ტელოფაზა*** (სურ. 69).

ზოგჯერ ჩამოთვლილ სტადიებს კიდევ უფრო ანაწევრებენ. მაგალითად, გამოყოფენ ადრეულ, საშუალო და გვიან პროფაზას. უკანასკნელს, ***პრომეტაფაზას*** უწოდებენ.

საკუთრივ მიტოზის პირველი სტადიის ანუ ***პროფაზის*** დასაწყისად შეიძლება ჩაითვალოს დნმ-ს კონდენსაციის შედეგად ბირთვში ძაფისებრი სტრუქტურების - ქრომოსომების გამოჩენა. პროფაზაში ხდება: ქრომოსომებში ორი დისეული ქრომატიდის გამოვლინება, რომლებიც ერთმანეთთან ცენტრომერული უბნებით არიან დაკავშირებული; ვლინდება მომწიფებული კინეტოქორები. მცირდება და შემდეგ კი ქრება ბირთვაკი; ლამინას და ბირთვის გარსის ცილების ფოსფორილირების შემდეგ წყდება მათი კავშირი ქრომოსომებთან, რასაც თან სდევს ბირთვის გარსის ფრაგმენტაცია მცირე ზომის ვაკუოლების წარმოქმნით; პარალელურად აქტიურდება უჯრედის ცენტრები (ცენტროსომები), რომლებიც თითისტარას პოლუსებს წარმოქმნიან;

პროფაზის ბოლოს გააქტიურებული ცენტროსომები ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართულებით გადაინაცვლებენ. ამ პროცესში მონაწილეობს ცილა დინეინი, რომლის მეშვეობით თითისტარას ცენტრალურ ნაწილში ურთიერთპარალელურად განლაგებული, საპირისპირო მიმართულებით მზარდი მიკრომილაკების სტაბილიზაცია ხდება. მიკრომილაკების სტაბილიზაცია თავის მხრივ ცენტროსომების განცალკევებას და სხვადასხვა მიმართულებით გადაადგილებას უწყობს ხელს. ამ პროცესში მონაწილეობენ აგრეთვე კინეზინისმაგვარი ცილები.



სურათი 69. უჯრედის გაყოფა - მიტოზი.

I - ინტერფაზა; II - ადრეული პროფაზა; III - პროფაზა; IV - არეული მეტაფაზა; V - მეტაფაზა; VI - ადრეული ანაფაზა; VII - ანაფაზა; VIII - ადრეული ტელოფაზა; IX - ტელოფაზა; X - ორი შვილეული უჯრედი. 1 - ბირთვაკი; 2 - ცენტრომერა; 3 - გაყოფის თითისტარას მიკრომილაკები; 4 - გაყოფის თითისტარას პოლუსი; 5 - ქრომოსომა

ყოველი ცენტრიოლიდან ხდება ტუბულინის მოკლე მილაკების კონების სახით გამოზრდა; პროფაზის დასაწყისში იწყება ციტოპლაზმაში არსებული მილაკების დაშლა და მრავალი ასტრალური მიკრომილაკის წარმოქმნა; პროფაზის ბოლოს ე.წ. გაყოფის თითისტარი ყალიბდება, რომელიც ტუბულინისაგან შემდგარი მიკრომილაკებისაგანაა აგებული;

მეტაფაზას თითისტარას შემადგენლობა, როგორც ჩანს, უფრო რთულია, ვიდრე შეიძლებოდა გვეფიქრა. თუმცა მისი ძირითადი ნაწილი ტუბულინია, მის შემადგენლობაში სხვა ცილებიც შედის, რომლებიც მიკრომილაკებთან ასოცირებული ცილების სახელწოდებითაა ცნობილი (მაგ. კინეზინი და დინეინი). ბოლო დრომდე ითვლებოდა, რომ თითისტარას შემადგენლობაში აქტინი და მიოზინიც შედის. აღინიშნება ენდოპლაზმური ბადის და გოლჯის აპარტის დეზორგანიზაცია.

პრომეტაფაზაში ბირთვის ზონაში თავმოყრილი ქრომოსომები იწყებენ გადანაცვლებას (მეტაკინეზი), წარმოქმნიან ეკვატორულ ქრომოსომულ „ფირფიტას“ და მეტაფაზაში თითისტარას ცენტრში განთავსდებიან. მეტაკინეზის დროს ქრომოსომები ხან უახლოვდებიან თითისტარას პოლუსებს, ხან კი მისი ცენტრისკენ გადაინაცვლებენ. ქრომოსომების ასეთი გადანაცვლება გრძელდება მანამდე, ვიდრე ისინი არ დაიკავებენ მეტაფაზისათვის დამახასიათებელ მდებარეობას. დასაწყისში ქრომოსომების პოლუსებისკენ

მოძრაობა შემდეგნაირად ხდება: პოლუსიდან გამოსული მიკრომილაკები შემთხვევითად უკავშირდებიან ახლომდებარე ქრომოსომის ერთ-ერთ კინეტოქორას; ქრომოსომა იწყებს მიკრომილაკის გასწვრივ სრიალს მისი მინუს ბოლოსაკენ და უახლოვდება პოლუსს, სადაც გრძელდება მიკრომილაკების წარმოქმნა; ახლად წარმოქმნილი მიკრომილაკი, რომელიც თითისტარას ცენტრის მიმართულებით იზრდება, კინეტოქორის გვირგვინს მიიტაცებს. ამის შედეგად იწყება ქრომოსომების თითისტარას ცენტრისკენ მოძრაობა; ამის შემდეგ, შვილეული ქრომატიდის მეორე კინეტოქორას უკავშირდება თითისტარას საპირისპირო პოლუსიდან გამოსული მიკრომილაკები და ასეთი ძლიერი მიზიდვის შედეგად ქრომოსომები იწყებენ ამ საპირისპირო პოლუსისაკენ გადანაცვლებას; ნორმალურ მდგომარეობაში, ქრომოსომები, რომლებიც ხან ერთი და ხან კი მეორე პოლუსის მიმართულებით გადაინაცვლებენ, საბოლოოდ თითისტარას ეკვატორულ სიბრტყეში მეტაფაზური ფირფიტის სახით განლაგდებიან. ***ქრომოსომების დრეიფის*** (ჯერ პოლუსებისკენ და შემდეგ ეკვატორისკენ გადაადგილება) დროს პერიოდულად იშლება საპირისპირო პოლუსიდან გამოსული მიკრომილაკები და პირიქით. კერძოდ, პოლუსებიდან ცენტრისკენ ქრომოსომების მოძრაობის დროს მიკრომილაკები იზრდება პლიუს ბოლოზე; პოლუსებისკენ მათი გადანაცვლების შემთხვევაში კი იმავე პლიუს ბოლოზე მათი დაშლა მიმდინარეობს.

მეტაფაზაში ქრომოსომების კინეტოქორები მიმართულია საპირისპირო პოლუსებისაკენ; მათი ცენტრომერული უბნები თითისტარას ცენტრისკენ არის მოქცეული, მხრები კი პერი-ფერიისაკენ; მათ ასეთ განლაგებას ეწოდება „ვარსკვლავი“ (არ არის დამახასიათებელი მცენარეული უჯრედებისთვის). ამ ფაზაში მაქსიმუმს აღწევს მიკრომილაკების რაოდენობა.

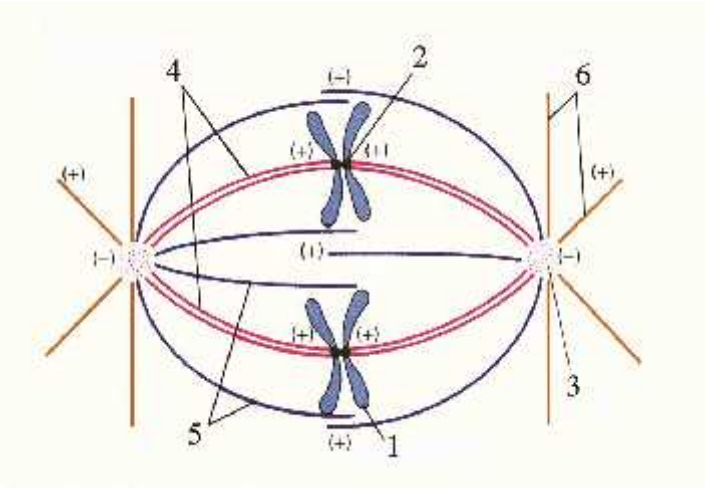
თითისტარში სამგვარ ძაფებს ვხვდებით: 1. ძაფები, რომლებიც შვილეული ქრომატიდების კინეტოქორებზეა მიმაგრებული. ეს ე.წ. k-მიკრომილაკებია (k - კინეტოქორს აღნიშნავს); 2. ძაფები, რომლებიც თითისტარას ერთი პოლუსიდან მეორე პოლუსისაკენ არის გადაჭიმული ე.წ. nk-ძაფებია, (ინგლისური non-kinetochor-დან). ეს ძაფები მოპირდაპირე პოლუსიდან წამოსული ძაფების შეერთების შედეგად წარმოიქმნება და ძაფები, რომლებიც პოლუსებიდან გამოდიან და არანაირ სტრუქტურას არ უკავშირდებიან. მათ ასტრალურ (a) მიკრომილაკებს (ძაფებს) უწოდებენ (სურ. 70).

მეტაფაზის ბოლოში ხდება ქრომატიდების განცალკევება. მათ შორის კავშირი მხოლოდ ცენტრომერულ უბნებში რჩება.

ანაფაზა იწყება სპეციფიკური სიგნალის საპასუხოდ დისეულ ქრომატიდებს შორის ცენტრომერული კავშირების დაშლით. კავშირების დაშლის თანავე ქრომატიდები თითისტარას პოლუსებისაკენ იწყებენ მოძრაობას ვიდრე შესაბამის პოლუსს არ მიაღწევენ. ეს მოძრაობა ხდება კინეტოქორული მიკრომილაკების დამოკლებით, მათი კინეტოქორთან დამაგრებული ბოლოდან ტუბულინის სუბერთეულის დაკარგვის გამო. ხდება მიკრომილაკების დეპოლიმერიზაცია. სხვათა შორის ნაჩვენებია, რომ K-მილაკების დეპოლიმერიზაცია საკმარისია ქრომოსომების პოლუსებისაკენ განზიდვისათვის. ამვე დროს თვით თითისტარა გრძელდება მისი პოლუსების ურთიერთდაშორების შედეგად. ამ პროცესის ასახსნელად რამდენიმე მოდელია მოწოდებული. მათგან არცერთი მყარად არ არის არგუმენტირებული.

ტელოფაზაში იწყება და სრულდება მიტოზური აპარტის დაშლა. ამ ფაზაში წყდება ქრომოსომების მოძრაობა. ისინი იწყებენ დეკონდენსაციას და მოცულობაში იზრდებიან. მემბრანული ბუშტუკებიდან იწყება ბირთვის გარსის ფორმირება თავდაპირველად ქრომოსომის ლატერალურ მხარეზე, შემდეგ ცენტრომერულ და ტელომერულ უბნებში. გარსის ფორმირების

დასრულებისთანავე იწყება ბირთვაკის წარმოქმნა. საბოლოოდ ხდება უჯრედის სხეულის გამიჯვნა ორ ნაწილად - ციტოტომია ანუ ციტოკინეზი.



სურათი 70. თითისტარას მიკრომილაკები

1 - ქრომოსომა; 2 - კინეტოქორი; 3 - თითისტარას პოლუსი (ცენტროსომა);
4 - კინეტოქორის მიკრომილაკები (k);
5 - პოლარული მიკრომილაკები (nk); 6 - ასტრალური მიკრომილაკები (a).

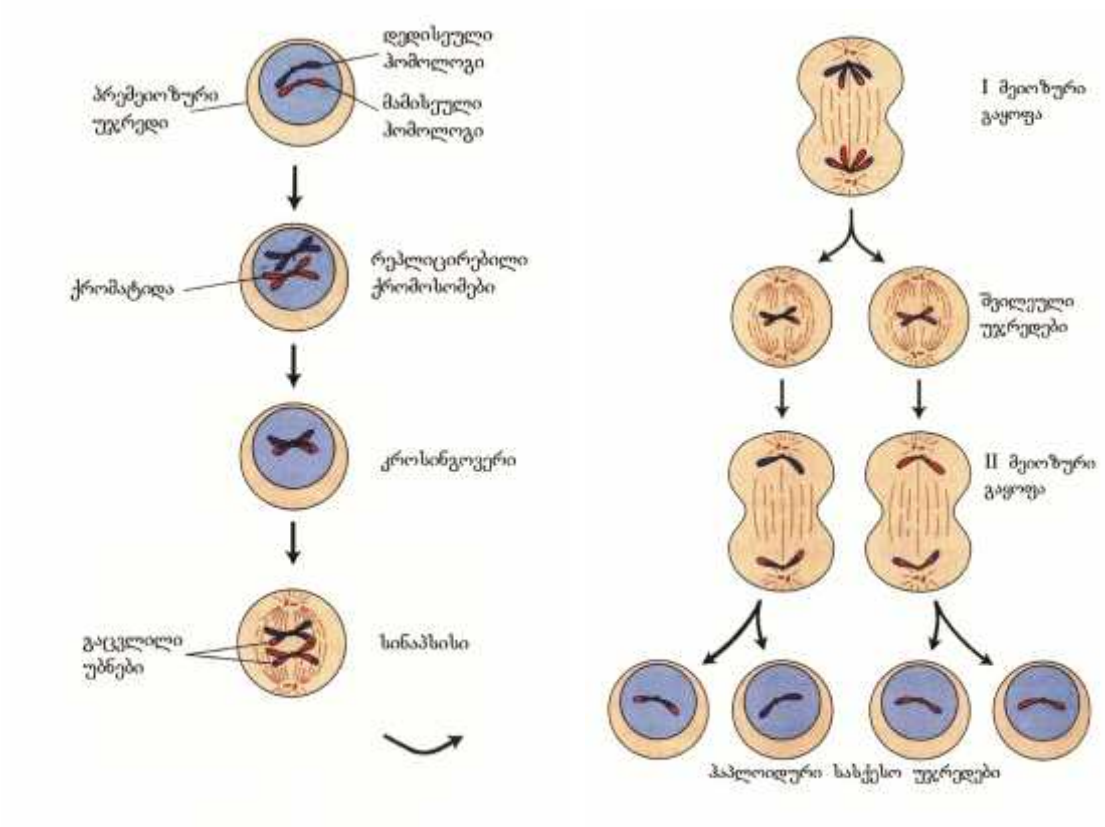
ცხოველურ უჯრედებში ციტოკინეზი მის შიგნით პლაზმური მემბრანის ჩაზნექვისა და გადაგრეხის გზით ხორციელდება. მცენარეებში შიდაუჯრედული გარდაქმნების გზით წარმოიქმნება უჯრედის ტიხარი, რომელიც დედისეულ უჯრედს ორ შვილეულ უჯრედად ჰყოფს. უჯრედული ციკლი გარკვეულწილად მსგავსად მიმდინარეობს ბაქტერიებში. კერძოდ, ხდება ნუკლეოიდის გაორმაგება და მათი დაცილება მოტორული ცილების მონაწილეობით. ჩვეულებრივ, ბაქტერიებისთვის დამახასიათებელია ე.წ. ბინარული დაყოფა, რომელიც საშუალოდ 20-30 წუთი მიმდინარეობს. მემბრანასთან დაკავშირებული ნუკლეოიდების გაორმაგებისა და დაცილების შემდეგ წარმოიქმნება ტიხარი ანუ ***სეპტა***, რომელიც უჯრედს ორ თანაბარ ნაწილად ყოფს.

6.1.2. მეიოზი

მრავალუჯრედიანი ცხოველური ორგანიზმის უჯრედები ორ დიდ ჯგუფად იყოფა. ესენია: ***სომატური*** და ***გერმინატიული*** (სასქესო) უჯრედები. სომატური უჯრედებიდან წარმოიქმება ცოცხალი ორგანიზმის ყველა ქსოვილის და ორგანოს უჯრედი. გერმინატიული უჯრედები (გონოციტები) დასაბამს აძლევს სასქესო უჯრედებს - გამეტებს (სპერმატოზოიდს და კვერცხუჯრედს). ორი სასქესო უჯრედის შერწყმის შედეგად წარმოიქმნება განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი - ***ზიგოტა***. ზიგოტა ახალ ინდივიდუმს, ცალკე ორგანიზმს აძლევს დასაბამს. ყოველი ახალი ზიგოტა ქრომოსომების დიპლოიდურ რიცხვს შეიცავს. სხვანაირად რამდენიმე თაობის შემდეგ ორგანიზმების ქრომოსომების რიცხვი მკვეთრად გაზრდილი აღმოჩნდებოდა.

გერმინატიული უჯრედების წარმოქმნა ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზე ხდება. სხვადასხვა ინდივიდებში მათი წარმოქმნის დრო განსხვავებულია. გონოციტი თავისებურ ჩანასახოვან უჯრედად - გონიუმად (სპერმატოგონიუმი, ოოგონიუმი) გადაიქცევა. რიგი გაყოფის შედეგად გონიუმიდან გამეტოციტი (სპერმატოციტი, ოოციტი) წარმოიქმნება. ამის შემდეგ

იწყება მათი დაყოფის, მომწიფების პროცესი, რომელსაც მეიოზი ეწოდება (სურ. 71).



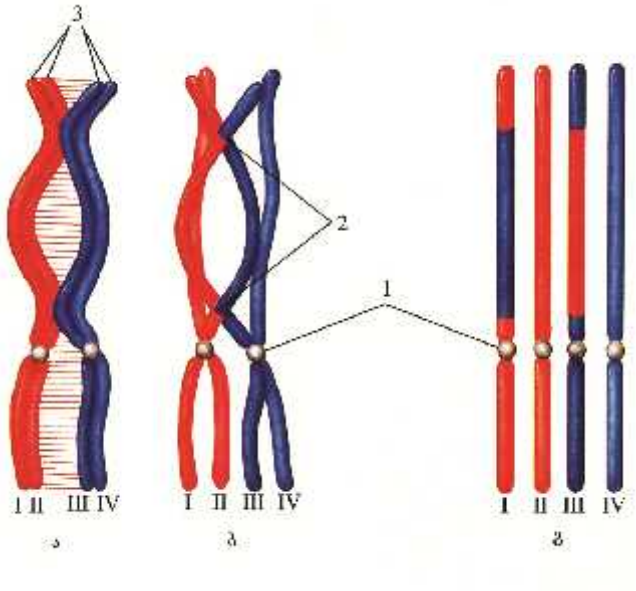
სურათი 71. მეიოზის სქემატური გამოსახულება

მეიოზი (ბერძნ. "meiosis" - შემცირება) ორი ერთმანეთის მომდევნო გაყოფისაგან შედგება. ყოველი სპერმატოციტი (ე.ი. პირველი რიგის სპერმატოციტი) ოთხ ტოლფას სპერმატოზოიდს წარმოშობს, ხოლო ყოველი ოოციტი კი (პირველი რიგის ოოციტი) ერთ კვერცუჯრედს ანუ კვერცხს და სამ მიმართულებით ანუ აბორტულ სხეულაკს წარმოქმნის. საბოლოოდ ყოველი გამეტოციტიდან ოთხი უჯრედი მიიღება. ყოველი გამეტა ორი ჰომოლოგიური ქრომოსომის ნაცვლად მხოლოდ ერთ-ერთს მიიღებს: ქრომოსომების რიცხვი ნახევრდება, ამიტომ ამ პროცესს რედუქციულ გაყოფასაც უწოდებენ. ყოველივე ეს დეტალური აღწერისას უფრო ნათელი გახდება.

არსებობს მეიოზის რამდენიმე ფორმა: ზიგოტური (დამახასიათებელია ზოგიერთი სოკოს, მაგ. აქსომიცეტების, ზოგიერთი წყალმცენარეებისა და სპორიანებისათვის), სპორული (უმაღლესი მცენარეები) და გამეტური (მრავალუჯრედიანი ცხოველი და ზოგიერთი უმდაბლესი მცენარე).

მეიოზის არსი მდგომარეობს შემდეგში: პირველი მეიოზური დაყოფის წინ გამეტოციტებში ხდება ქრომოსომების გაორმაგება, ანუ მიტოზის და მეიოზის დასაწყისში დედისეულ უჯრედში ქრომოსომების გაორმაგებული რაოდენობა არის. მიტოზის დროს ამ გაორმაგებული ქრომოსომების დაცილება ხდება ეკვატორზე და ორი შვილეული უჯრედიდან თითოეული იღებს დედისეულის საწყის რაოდენობას. მეიოზის პირველი დაყოფის დროს ერთმანეთს შეიცნობს ჰომოლოგიური (დედისეული და მამისეული) გაორმაგებული ქრომოსომები. ამის შედეგად წარმოიქმნება მჭიდროდ მიჯრილი წყვილები (ბივალენტები). თითოეული ქრომოსომა შედგება ორი სპირალური ძაფისგან ანუ ქრომატიდისაგან. ესე იგი ბივალენტში არის ოთხი ქრომატიდი (ორი დედისეული

და ორი მამისეული). თითოეულ ქრომატიდი თავის ჰომოლოგიურ პარტნიორთან (მხოლოდ ერთია ყოველი ქრომატიდისათვის) კავშირს ე.წ. ქიაზმას წარმოქმნის (სურ. 72).



სურათი 72. ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა ბივალენტები
ა - ქრომოსომათა ბივალენტები; ბ - კროსინგოვერი; გ - ქრომატიდები უბნების გაცვლის შემდეგ.
1 - ცენტრომერა; 2 - ქიაზმა I და III ქრომოსომას შორის; 3 - ჰომოლოგიური ქრომოსომები.

ქიაზმის წარმოქმნის შემდეგ მათ შორის უბნების გაცვლა ანუ ***კროსინგოვერი*** ხდება. პირველი მეტაფაზის დროს ბივალენტები განთავსდება ეკვატორზე და ანაფაზის სტადიაზე ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა წყვილები ერთმანეთს ცილდება. ხანმოკლე ინტერფაზის შემდეგ იწყება მეორე მეიოზური დაყოფა. ამ დროს თითოეული ჰომოლოგიური ქრომოსომის ორი ქრომატიდი ცილდება და ნაწილდება ოთხ გამეტაში. საბოლოოდ მიიღება ოთხი გამეტა ქრომოსომების ჰაპლოიდური ნაკრებით.

მეიოზი, რომელიც ორი ერთმანეთის ურთიერთმომდევნო გაყოფისაგან შედგება, მდედრობით და მამრობით უჯრედებში არსებითად არ განსხვავდება. ამავე დროს, მეიოზი განსხვავდება მიტოზისაგან მთელი რიგი პროცესების მიხედვით. კერძოდ, მეიოზის დროს ხდება დნმ-ს რეკომბინაცია; მეორე მეიოზურ გაყოფას დნმ-ს სინთეზი წინ არ უძღვის, რაც ქრომოსომების რედუქციის მიზეზი ხდება.

საბოლოო ჯამში ყოველი გამეტა ორი ჰომოლოგიური ქრომოსომის ნაცვლად მხოლოდ ერთ-ერთს იღებს. მეიოზის პირველი დაყოფის პროფაზაში ქრომოსომების სპეციფიკური გადაწყობა ხდება. ისინი ნაწილობრივ ინარჩუნებენ ფუნქციურ აქტიურობას. პროფაზა, რომელიც ჩვეულებრივი მიტოზის დროს 0,5 - 1,5სთ გრძელდება, მეიოზის I დაყოფის დროს საგრძნობლად ხანგრძლივი პროცესია (მაგ. ადამიანში 24 სთ გრძელდება). პირველი მეიოზური გაყოფის პროფაზა თავის მხრივ 5 სტადიისაგან შედგება:

ლეპტოტენის სტადია ან ლეპტონემა - წვრილი ძაფების სტადია; ჩვეულებრივი მიტოზის პროფაზას მოგვაგონებს, მხოლოდ ბირთვის ზომები გაცილებით დიდია და ქრომოსომები კი ძაფისებრი და მათი კომპაქტიზაციის ხარისხი დაბალია. ლეპტონემისათვის დამახასიათებელია წვრილ ქრომოსომებში

ქრომომერების ანუ ქრომატინის შესქელებული უბნების გამოჩენა მძივის მარცვლების მსგავსად. ქრომომერების რაოდენობა და განლაგება ყველა ქრომოსომისთვის არის დამახასიათებელი.ხშირად ქრომოსომები ტელომერული უბნებით ბირთვის გარსთან არის დაკავშირბული. ქრომოსომების რაოდენობაა 46.

ზიგოტენის სტადია ანუ ზიგონემა - ძაფების შერწყმის სტადია. წყვილ-წყვილი ქრომატიდებისაგან შემდგარი ჰომოლოგიური ქრომოსომები (ე.ი. ქრომოსომები რომლებიც გენეტიკურად ერთი და იგივე მნიშვნელობისა არიან და ე.წ. ალელებს - ე.ი. ერთი და იგივე ნიშან-თვისებებისა ან ფუნქციის განმაპირობებელ გენებს - ატარებენ) ერთმანეთს პოულობს და ურთიერთის გვერდიგვერდ განლაგდება, მჭიდროდ ეკვრის ერთმანეთს და ქმნის ჯგუფებს, რომლებიც ამჯერად ორი წყვილი (სულ ოთხი) ქრომატიდისაგან შედგება. ერთი ქრომოსომიდან წარმოშობილ ქრომატიდების წყვილს ხშირად დისეულ ქრომატიდებს უწოდებენ. ქრომატიდების ურთიერთშეკავშირება მეტად თავისებური ცილოვანი სტრუქტურის - სინაპტონემური კომპლექსის - მეშვეობით ხდება, ხოლო თვით ქრომატიდების ჯგუფს ბივალენტებს ანუ ტეტრადებს (ტეტრა - ოთხს ნიშნავს) უწოდებენ. ბივალენტების წარმოქმნის პროცესს სინაპსისი ეწოდება.

პაქიტენის სტადია ანუ პაქინემა - მსხვილი ძაფების სტადია. ამ სტადიაზე დისეული ქრომატიდები უფრო თვალსაჩინო ხდება, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ქრომატიდების გათიშვის პროცესი იწყება. პაქინემის ყველაზე მნიშვნელოვან მოვლენად კროსინგოვერს თვლიან. კროსინგოვერის პროცესში ერთმანეთის გვერდზე მდებარე ქრომატიდები განივად იჭრება, რის შედეგადაც მათ შორის უბნების შენაცვლება ანუ რეკომბინაცია ხდება შესაძლებელი.

დიპლოტენის სტადია ანუ დიპლონემა - ორმაგი ძაფების სტადია. ამ სტადიაზე ქრომატიდების თვალნათლივ გათიშვა ხდება. სინაპტონემური კომპლექსი ქრება, ხოლო ქრომატიდები ერთ ან რამდენიმე წერტილში რჩება შეერთებულები ***[ქიაზმა(-ები)].*** ქიაზმები თანდათან მიცურავსნ ქრომოსომების ტელომერული ბოლოებისაკენ და საბოლოოდ ქრება, რაც შემდგომი - მეხუთე სტადიისთვის დიაკინეზისთვის არის დამახასიათებელი.

დიაკინეზი - ძაფების დათიშვის სტადია. ქრომოსომების კონდენსირება აქ სრულდება და უჯრედი მეიოზის პირველი გაყოფის მეტაფაზაში გადადის. მეიოზის ორივე მეტაფაზა ჩვეულებრივისგან იმით განსხვავდება, რომ ქრომოსომების ეკვატორულ სიბრტყეში წყვილებად განლაგება ხდება. პირველი მეიოზური გაყოფის მეტაფაზაში ეკვატორულ სიბრტყეში სულაც ბივალენტები ლაგდება. მეტაფაზის ჩამოყალიბებისას ბირთვის გარსი იშლება და ქრება.

მეტაფაზას ანაფაზა მოსდევს. შესაბამისად ქრომოსომების განლაგებისას ანაფაზა და მეიოზის პირველი გაყოფა ისე წარიმართება რომ ყოველი ახალი გამეტოციტი ჰომოლოგიური ქრომოსომების ყოველი წყვილიდან ერთ ჰომოლოგიურ ქრომოსომას იღებს. მეიოზის ტელოფაზა და ციტოკინეზი ჩვეულებრივ არაფრით განსხვავდება თუ არ ჩავთვლით იმას, რომ პირველი მეიოზური გაყოფის პროცესში ბირთვის გარსის წარმოქმნა არ ხდება. მეიოზის პირველ გაყოფას ძალიან ხანმოკლე ინტერფაზა ანუ ინტერკინეზისი მოსდევს. ინტერკინეზისში დნმ-ს რეპლიკაცია არ ხდება.

მეიოზის მეორე გაყოფა ძალიან წააგავს ჩვეულებრივ მიტოზს. თუმცა მეტად მნიშვნელოვანია ის, რომ ჰომოლოგიური ქრომოსომების ყოველი წყვილიდან შვილეული უჯრედი მხოლოდ ერთ იღებს. ამის გამო, რაკი ინტერკინეზისის პერიოდში დნმ-ს რედუპლიკაცია არ მიმდინარეობს, ყოველი შვილეული უჯრედის ქრომოსომების რიცხვი ამ სტადიაზე განახევრებულია, ხოლო უჯრედები ჰაპლოიდურია. დამახასიათებელია, რომ მეიოზის პირველი

გაყოფის მეტაფაზის სტადიაზე დაშლილი ბირთვის გარსი მხოლოდ მეიოზის მეორე გაყოფის ბოლოს აღდგება.

გარკვეული თავისებურებები ახასიათებს მეიოზის პროცესში წარმართულ დნმ-ს სინთეზს. გაირკვა, რომ მთელი დნმ-ს დაახლოებით, 3%-ის სინთეზი ზიგოტენის და პაქიტენის სტადიაზე ხდება. ამასთან, ზიგოტენაში დნმ-ის მცირე ნაწილის დაყოვნებული რეპლიკაცია მიმდინარეობს, ე.ი. სინთეზირდება დნმ, რომელიც შ-ფაზაში რეპლიცირებული არ ყოფილა. პაქინემაში კი სინთეზირდება დნმ, რომელიც უკვე რეპლიცირებული იყო და ხელახლა სინთეზირდება. ეს სინთეზი რეპლიკაციისაგან განსხვავდება და ე.წ. ***რეპარაციული*** (აღდგენითი) სინთეზის ხასიათი აქვს.

გაირკვა, რომ ზიგონემაში მიმდინარე დაყოვნებული რეპლიკაცია ჰომოლოგიური ქრომოსომების შეწყვილებისა და სინაპტონემური კომპლექსის წარმოქმნისთვისაა საჭირო. ზედმეტი არ იქნება იმის დამახსოვრება, რომ დნმ-ს ძაფების გაჭრა ფერმენტ ენდონუკლეაზის მონაწილეობით ხდება, ხოლო მათი აღდგენა კი რთული მულტიფერმენტული (მრავალფერმენტიანი) პროცესია.

6.1.3. ეუპლოიდია და ანეუპლოიდია.

ერთსა და იგივე სახეობის ფარგლებში, ცხოველი იქნება ეს თუ მცენარე, ყველა უჯრედს ქრომოსომების ერთი და იგივე რიცხვი აქვს. გამონაკლისი მხოლოდ სასქესო უჯრედებია (გამეტები), რომელთა ქრომოსომების რიცხვი განახევრებულია. გამეტები ქრომოსომების ჰაპლოიდურ ნაკრებს შეიცავს. იმისათვის, რომ მდგომარეობა რაღაცა ერთ წესზე დავიყვანოთ, ამოსავალ პირობად ქრომოსომების სწორედ ჰაპლოიდურ რიცხვს იღებენ. მაშინ გამეტების გარდა, რომლებსაც ქრომოსომების ჰაპლოიდური რიცხვი აქვთ, ყველა დანარჩენი, ანუ სომატური უჯრედი ქრომოსომების რიცხვის მიხედვით ორმაგი ანუ დიპლოიდური იქნება. უჯრედში შეიძლება დიპლოიდურზე მეტი ქრომოსომაც იყოს. ამის მაგალითია ყვავილოვანი მცენარის ენდოსპერმი. უკანასკნელის უჯრედებს ჰაპლოიდურის მიმართ ქრომოსომების სამმაგი, ტრიპლოიდური რიცხვი აქვთ. ქრომოსომების რაოდენობის ჯერადი ზრდა ანუ ენდორედუბლიკაცია უჯრედის გაყოფის გარეშე, საფუძვლად უდევს ისეთ მოვლენებს, როგორებიცაა: პოლოპლოიდია და პოლიტენია. უჯრედს, რომლის ქრომოსომთა რიცხვი დიპლოიდურს აღემატება, პოლიპლოიდურს უწოდებენ, ხოლო თვით ქრომოსომების სიმრავლეს - პოლიპლოიდიას. პოლიპლოიდია ანუ ქრომოსომების ჯერადად გაზრდილი რიცხვი, ჩვეულებრივ განიხილება როგორც არასრული მიტოზის შედეგი.

თუ პოლიპლოიდური უჯრედების ქრომოსომების რიცხვი ჰაპლოიდურის ჯერადია, ეს უჯრედისათვის საზიანო არ არის და უმრავლესად სასარგებლოც კი არის. ქრომოსომების რიცხვის ჰაპლოიდური ნაკრების ჯერადი რიცხვით შეცვლას ეუპლოიდია ეწოდება. ამ შემთხვევაში გენების ურთიერთშეფარდება გაწონასწორებულია, მატულობს მხოლოდ ყოველი გენის დოზა, რაც გენების ექსპრესიის (მათი მოქმედების რაიმე ფენოტიპურ ნიშანში ასახვის) ინტენსიურობას ზრდის.

ამავე დროს ცნობილია შემთხვევები, როდესაც ქრომოსომების რიცხვი ჰაპლოიდური ნაკრების ჯერადად არ იცვლება, რაც უჯრედებში გენეტიკური წონასწორობის დარღვევას იწვევს. ამ მოვლენას ანეუპლოიდია ეწოდება. ანეუპლოიდური უჯრედები ავთვისებიან სიმსივნეებში გვხვდება. გარდა ამისა, ანეუპლოიდია ზოგიერთი გენეტიკური დაავადებისათვის არის დამახასიათებელი. ამის ფართოდ ცნობილი მაგალითი ე.წ. დაუნის სინდრომია. ამ შემთხვევაში

ადამიანის უჯრედებში ქრომოსომების დაწესებული ნუმერაციის მიხედვით 21-ე წყვილი 3 ქრომოსომითაა შეცვლილი (ტრისომია), რაც ანეუპლოდიის შედეგია.

პოლიპლოიდიის სხვადასხვა ფორმები არსებობს. უპირველეს ყოვლისა, ის შეიძლება ორ ფორმად დაიყოს: გენეტიკური და სომატური პოლიპლოიდია. გენეტიკური პოლიპლოიდიის შემთხვევაში ამა თუ იმ სახეობის, ან ჯიშის, ან შტამის ყველა უჯრედის ქრომოსომების რიცხვი არქეტიპული, საწყისი ფორმის ან ველური ფორმის ქრომოსომების რიცხვს ჯერადად აღემატება. ცხადია, გამეტების ქრომოსომების რიცხვი სომატური უჯრედების რიცხვზე ორჯერ ნაკლებია (ჰაპლოიდური ნაკრები). გენეტიკური პოლიპლოიდია უფრო კულტურულ მცენარეებში გვხვდება. ამ მხრივ განსაკუთრებით კარგად ხორბლის ზოგიერთი ჯიში ცნობილი.

სომატური პოლიპლოიდია გამოიხატება უჯრედების ცალკეულ ჯგუფებში ქრომოსომთა რიცხვის ჯერად მომატებაში. თუ ქრომოსომების ჰაპლოიდურ რიცხვს n ასოთი აღვნიშნავთ და მოცემულ ორგანიზმს სომატური პოლიპლოიდია ახასიათებს, ამგვარ ორგანიზმში შეიძლება იყოს უჯრედები ქრომოსომათა კრებულით: n, 2n, 4n, 8n და ა.შ. ზოგჯერ პოლიპლოიდია მეტად მაღალ ხარისხს აღწევს. მაგალითად, ძვლის ტვინის უჯრედებში - მეგაკარიოციტებში (თრომბოციტების წინამორბედებია) - ქრომოსომების რიცხვი 500n-ს აღწევს, ხოლო ძუძუმწოვრების ჩანასახების ადრეულ სტადიებზე უჯრედების გარეთა შრე (ტროფობლასტი) 1000n უჯრედებს შეიცავს.

პოლიპლოიდია განსაკუთრებით კარგად არის გამოხატული ზოგიერთი მღრღნელის (თაგვი, ვირთაგვა) ღვიძლის ქსოვილში. მათი უჯრედების პლოიდობა 2n-დან 8n-მდე აღწევს. დაბერებულ ინდივიდუმებში კი 16n უჯრედებიც გვხვდება. ახალშობილი ინდივიდის ქსოვილებში პრაქტიკულად მხოლოდ 2n უჯრედები გვხვდება. ასაკის მატებასთან ერთად იზრდება პოლიპლოიდური უჯრედების რიცხვიც. ზრდასრული ცხოველების ღვიძლში უჯრედების უმრავლესობა 4n პლოიდობისაა, თუმცა 8n და 16n უჯრედებიც გვხვდება. პოლიპლოიდური უჯრედები ნადირთა ქვეკლასის კურდღლისებრთა რიგის ზოგიერთ წარმომადგენელში (ბოცვერი, ზღვის გოჭი), ფრინველებისა და ამფიბიების ღვიძლში არ არის ნაპოვნი.

პოლიპლოიდია, შესაძლებელია დნმ-ს რაოდენობის ჯერადი გაზრდის ხარჯზე აღმოცენდეს. ესეც რომ არ იყოს, თუ კი გავიხსენებთ, რომ დნმ-ს რაოდენობა ქრომოსომების რიცხვს უნდა შეესაბამებოდეს, ადვილად დავრწმუნდებით იმაში, რომ პლოიდობა შეიძლება დნმ-ს რაოდენობითაც გავიგოთ. მაშინ, თუ ჰაპლოიდური ბირთვის დნმ-ს რაოდენობას აღვნიშნავთ c სიმბოლოთი, პლოიდობის სხვადასხვა ხარისხი გამოიხატება როგორც 2c, 4c, 8c, 16c და ა.შ.

სომატური პოლიპლოიდიის რამდენიმე ფორმა არის ცნობილი. პოლიპლოიდიის ფორმების შესაბამისად მათი აღმოცენების მექანიზმიც სხვადასხვაა. პოლიპლოიდია მიიღწევა, როდესაც: 1. უჯრედების ბირთვში ჯერადად იზრდება ქრომოსომების რიცხვი ანუ არ ხდება არც კარიოკინეზი და არც ციტოკინეზი; 2. უჯრედებში ჩნდება ორი ან მეტი დიპლოიდური ბირთვი (მრავალბირთვიანობა) ანუ ხდება კარიოკინეზი და არ ხდება ციტოკინეზი; 3. თვითოეული ქრომოსომის დნმ-ს რაოდენობა იზრდება, მაგრამ უჯრედი არ გადადის მიტოზის ფაზაში. პოლიპლოიდიის ამ ფორმას პოლიტენია ეწოდება. რეპლიკაციის შემდეგ (იხ. თავი 5.) ქრომოსომები ერთმანეთს არ ცილდებიან, არ განიცდიან კონდენსაციას. ასეთი ქრომოსომების შემცველი უჯრედები შესაბამისი სიგნალის მიღების შემდეგ, კვლავ შედიან უჯრედულ ციკლში, რის შემდეგაც მათში არსებული ქრომოსომული ძაფები კვლავ ორმაგდება მათი დაცილების გარეშე და ა. შ. მიიღება მრავალძაფიანი ანუ პოლიტენური ქრომოსომა. პოლიტენია ანუ ქრომოსომათა დიპლოიდურ კრებულში ქრომატიდების

(ქრომონემების) რიცხვის გაორმაგება, არის G2-ფაზის ბლოკის და მიტოზის ფაზის სრული ამოვარდნის შედეგი. პოლიტენურ უჯრედებში არ ხდება ცენტიოლების გაორმაგება. პირველი წარმოდგენა პოლიტენური ქრომოსომის მრავალქრომონემიანი სტრუქტურის შესახებ ეკუთვნის კოლცოვს (1934). ასეთ უჯრედებში, დიპლოიდურისაგან განსხვავებით, შესამჩნევია ქრომონემების დიდი და გრძელი კონები.

პოლიტენია აღწერილია მცენარეებსა და უხერხემლო ცხოველებში. ძუძუმწოვრებში პოლიტენია აღწერილია ზიბინას მიერ (1973წ.) ვირთაგვას, თაგვის და ბოცვრის ტროფობლასტების გიგანტურ უჯრედებში. ტროფობლასტებში შეიძლება მოხდეს დნმ-ს 8-10 თანამიმდევრული რეპლიკაცია მიტოზის გარეშე, რის შედეგედაც დნმ-ს რაოდენობა 4096c-მდე იზრდება. გენომის მულტიპლიკაცია აღწერილია ამავე ავტორის მიერ ადამიანის პლაცენტის ტროფობლსტის ექსტრაწამწამოვან უჯრედებში დიფერენცირების და ენდომეტრიუმში ინვაზიის დროს.

6.2. უჯრედების პროგრამირებული კვდომა (აპოპტოზისი)

უჯრედული ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად შეიძლებოდა საკმარისი ყოფილიყო უჯრედების პროლიფერაციის სიჩქარის შეცვლა და რეგულირება. უჯრედების რიცხვი შენარჩუნებული იქნება, თუ უჯრედების რაოდენობის დანაკლისი სრულად იქნება კომპენსირებული უჯრედების პროლიფერაციის სიჩქარის მომატებით და პირიქით, უჯრედების ჭარბი რაოდენობის აღმოცენებისას ჰომეოსტაზი შენარჩუნებული იქნება უჯრედების გამრავლების შენელებით. ჰომეოსტაზი მჭიდროდაა დაკავშირებული სხვადასხვა ზრდის ფაქტორებთან. ამგვარ შემთხვევაში უჯრედულ ჰომეოსტაზს ზრდის დამაჩქარებელი და ზრდის შემაკავებელი ურთიერთშეფარდება განსაზღვრავს. ბოლო დრომდე უჯრედული ჰომეოსტაზის შენარჩუნების ეს მექანიზმი საკმარისად მიაჩნდათ.

ბოლო წლებში დაგროვდა ცნობები უჯრედული ჰომეოსტაზის შემანარჩუნებელი სხვა მექანიზმების შესახებ, რომელიც პირველის პარალელურად არსებობს და დამოუკიდებლად მოქმედებს. ყურადღება მიექცა იმ გარემოებას, რომ უჯრედების რიცხვის მუდმივობა შეიძლება შენარჩუნებული იქნეს არა მარტო უჯრედების პროლიფერაციის ტემპის რეგულირების გზით, არამედ უჯრედების კვდომის ტემპით. თუ ამა თუ იმ პოპულაციის (ჯგუფის, ქსოვილის და ა.შ.) უჯრედების გაყოფის ტემპი უცვლელი იქნება, მისი რიცხოვნობა მთლიანად მისი შემადგენელი უჯრედების კვდომის ტემპზე იქნება დამოკიდებული. ჰომეოსტაზის შენარჩუნების ამგვარ მრავალრიცხოვან სარეგულაციო სისტემას, რომლის საფუძველია უჯრედების კვდომის ტემპის ცვალებადობა ***„უჯრედების თვითმკვლელობის სისტემა“*** დაარქვეს.

უჯრედების თვითმკვლელობის მოვლენის საფუძველი ე.წ. უჯრედების პროგრამირებული კვდომა ანუ პროგრამირებული სიკვდილია. უჯრედების პროგრამირებული კვდომა თავისი ბუნებით მკვეთრად განსხვავდება უჯრედების დაღუპვისაგან, რომელიც მათ მიერ შესაბამის ფუნქციასთან არის დაკავშირებული და ჩვეულებრივ „ცვეთას“ წარმოადგენს მაგალითად, ეპიდერმისის გარქოვანება და ჩამოფქცვნა, უჯრედების მიერ უჯრედების თვისებების დაკარგვა). პროგრამირებული კვდომა ზუსტად შეესაბამება ონტოგენეზის ამა თუ იმ ეტაპს, სხვადასხვა სტრუქტურების წარმოქმნას, განვითარებას და სხვა ამგვარს. გარდა ამისა, სადღეისოდ დამტკიცებულია, რომ უჯრედების პროგრამირებული კვდომა კონტროლირდება გენების ჯგუფით და უბრალო პასიურ სიკვდილს არ წარმოადგენს.

1972 წელს კერისა და მისი თანაავტორების მიერ აღწერილი იქნა უჯრედის დაღუპვის ორი ფორმა, რომელთაგან ერთ-ერთი იქამდე ცნობილი არ ყოფილა, განსხვავებით უჯრედების კვდომის იმთავითვე ცნობილი ფორმისაგან, რომელსაც ჩვეულებრივად ***ნეკროზს*** უწოდებენ. უჯრედების მეორე, იმ დროს ჯერ უცნობ ფორმას კი აპოპტოზისი ეწოდა. აპოპტოზისი ხეებიდან ფოთლების ჩამოცვენას ან ყვავილის გვირგვინის ფურცლების ფურცლების მოცილებას (apo-მოცილება, ptosis-ჩამოვარდნა, დაცემა) ნიშნავს. სადღეისოდ ტერმინი „აპოპტოზისი“ საყოველთაოდ დამკვიდრდა მეცნიერებაში და უჯრედების პროგრამირებულ კვდომას აღნიშნავს, ხოლო მისი პირვანდელი მნიშვნელობით იშვიათად იხმარება. აპოპტოზისის მნიშვნელოვანი თვისებაა ის, რომ პროგრამირებული კვდომა ენერგიის ხარჯვით მიმდინარეობს და ამის გამო ატფ-ს ენერგის საჭიროებს. ცნობილია ***აპოპტოზისის*** რამდენიმე სინონიმი (კარიოლიზური სხეულები, აფეროციტები და სხვა). აპოპტოზისი შეიძლება, როგორც ფიზიოლოგიური პროცესების, ისე პათოლოგიური პროცესების მიმდინარეობისას აღმოცენდეს.

ნორმალური უჯრედის ნეკროზი რამდენიმე საფეხურს შეიცავს. ესენია: ქრომატინის მარგინაცია (ქრომატინის ბირთვის გარსთან განლაგება) ბირთვებისა და ორგანელების მოცულობაში გაზრდა, კარიორექსისი (ბირთვის დაშლა), მემბრანებისა და პლაზმალემის დარღვევა, ბირთვის ფრაგმენტაცია და ლიზისი თან ახლავს ანთებითი რეაქცია.

ელექტრონულ მიკროსკოპულ დონეზე ჩატარებული გამოკვლევების საფუძველზე გაკეთებული იყო დასკვნა, რომ აპოპტოზისი არის უჯრედების დაღუპვის განსაკუთრებული ფორმა. ამ დროს პლაზმური მემბრანა არ იშლება, მაგრამ იცვლება მასში შემავალი მოლეკულები. ჰისტოლოგიურ პრეპარატებზე აღინიშნება არა ქსოვილის უბნების, არამედ ცალკეული უჯრედების სიკვდილი. აპოპტოზისიც რამდენიმე ეტაპს შეიცავს, კერძოდ კი შემდეგს: ქრომატინის კონდენსაცია და მარგინაცია (ნეკროზისაგან განსხვავებით ხდება დნმ-ს ფრაგმენტაცია 184 ნ.წ. სიგრძის ფრაგმენტებად); ციტოპლაზმის კონდენსაცია; კარიორექსისი (ბირთვის გამონაზნექების წარმოქმნა); აპოპტოზური სხეულების წარმოქმნა; აპოპტოზური სხეულების ფაგოციტოზი და მონელება. ფაგოციტოზი ხორციელდება მეზობელი უჯრედებით და არ აღინიშნება ანთებითი პროცესი. ზემოთ აღნიშნულიდან ნათლად ჩანს, რომ თუ ნეკროზი არის უჯრედების დეგენერაციის პროცესი, აპოპტოზისი მათი აქტიურად თვითდაშლის პროგრამირებული პროცესია.

მოვლენებს თუ კარგად დავუკვირდებით, ჩვენთვის ცხადი გახდება, რომ უჯრედების პროგრამირებული კვდომა ემბრიოლოგების მიერ დიდი ხანია აღწერილია. აპოპტოზისის ყველაზე მკაფიო და კარგად ცნობილი მაგალითებია:

1 - მეტამორფოზის პროცესში უჯრედების კვდომა, რომლის წყალობითაც ლარვის ქსოვილოვანი სტრუქტურები იშლება;

2 - უჯრედების კვდომა ჩანასახის გულის განვითარებისას;

3 - ნეირონების კვდომა ნერვული სისტემის ჩამოყალიბებისას, რასაც განსაკუთრებით ზურგის ტვინში აქვს ადგილი.

ნაჩვენებია, რომ აფრიკაში გავრცელებული დეზებიანი ბაყაყის (*Xenopus laevis*) თავკომბალას მეტამორფოზის პროცესში ნეირონების თითქმის 90% პროგრამირებული სიკვდილით ელიმინირდება. განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აპოპტოზისს კიდურის ჩამოყალიბებისას აქვს. გაირკვა, რომ თითების წარმოქმნა მათ შორის ქსოვილის “ამოჭრის” გზით ხდება. აღნიშნული პროცესები ყველა ცხოველისათვისაა დამახასიათებელი და მეტნაკლებად ერთნაირად მიმდინარეობს.

აპოპტოზისის არაშემთხვევითი კანონზომიერი ხასიათი საბოლოოდ დადასტურდა, როგორც კი მისი გენეტიკური მართვის მექანიზმი გაირკვა.

აპოპტოზისის პროცესი გენეტიკური რეგულაციით ხორციელდება. განსაკუთრებით სწრაფად წარიმართა გამოკვლევები მას შემდეგ, რაც ტ.სუდამ და მისმა თანამშრომლებმა გამოყვეს ლიგანდი, რომელიც პროგრამირებული სიკვდილის სიგნალს წარმოადგენს.

აპოპტოზისის მარეგულირებელი ფაქტორები როგორც უკვე აღინიშნა (ყოველ შემთხვევაში ცხოველებში), ევოლუციურად მეტად მყარია. ბოლო დროს აპოპტოზისის შემსწავლელთა შორის მეტად პოპულარული ხდება მრგვალი ჭია (ნემატოდა) Caenorahbditis elegans, რომელიც სულ 1090 უჯრედს შეიცავს. აქედან C.elegans-ის განვითარების გზაზე 131 უჯრედი პროგრამირებულად კვდება. უჯრედების აპოპტოზისის გენეტიკური და მოლეკულური მექანიზმი მეტად რთულია. შემოკლებით და სქემატურად ის შეიძლება შემდეგნაირად შევაჯამოთ. ნემატოდას მაგალითზე დადგინდა, რომ აპოპტოზი 4 თანამიმდევრული საფეხურისაგან შედგება: 1. ინტრა და ექსტრაცელულარული ლიგანდებით სიკვდილის განხორციელება; 2. ინტრაცელულარული პროტეაზების აქტივაციით უჯრედების კვდომა; 3. სხვა უჯრედების მიერ მკვდარი უჯრედების შთანთქმა და 4. ფაგოციტური უჯრედების ლიზოსომებში მათი დეგრადაცია. ეს საფეხურები და სიკვდილის გენები (ced გენები), ნემატოდადან დაწყებული ადამიანის ჩათვლით არის შენარჩუნებული. აპოპტოზისში ჩართულია სამი გენი: ced3, ced4 და ced9. ced3 და ced4 გენების პროდუქტები საჭიროა აპოპტოზისის განხორციელებისათვის. ced9 გენის პროდუქტი ხელს უშლის აპოპტოზისს ced3 და ced4 გენების აქტიურობის ინჰიბირების გზით. ქსოვილსპეციფიკური სიგნალები იწვევენ ced4-ის აქტივაციას, რომლის ექსპრესიის პროდუქტი ააქტიურებს ced3-ს. ეს უკანასკნელი იწვევს უჯრედების სიკვდილს. ced9-ს აქტივაცია აპოპტოზისის ინჰიბირებას იწვევს ced4-ს და შესაბამისად ced3-ს დათრგუნვის გზით.

როგორც უკვე ითქვა, აპოპტოზისის განსახორციელებლად ენერგიაა საჭირო. ამიტომაც არ უნდა იყოს მოულოდნელი მიტოქონდრიონების აპოპტოზისში მონაწილეობა. უჯრედების "თვითმკვლელობაში" აუცილებელ მონაწილედ C ციტოქრომი გვესახება.

აპოპტოზისი მრავალ კასკადს, ენერგეტიკულ ჯაჭვსა და სტრუქტურების დამშლელ კომპონენტს შეიცავს. ამასთან, უნდა გვახსოვდეს, რომ აპოპტოზისის მექანიზმის თაობაზე ჯერ კიდევ ბევრი რამ არის უცნობი და დადგენასა და დაზუსტებას მოითხოვს.

ზედმეტად ნუ მოგვეჩვენება გამეორება იმისა, რომ აპოპტოზისი საყოველთაო და კანონზომიერი მოვლენაა, მისი განმაპირობებელი გენები და ფაქტორები მეტად მსგავსი ჰომოლოგიის მაღალ ხარისხს ავლენს. ალბათ შეიძლება დარწმუნებით ვთქვათ, რომ უჯრედულ ჰომეოსტაზს უჯრედის პროლიფერაციისა და მათი პროგრამირებული კვდომის (აპოპტოზისის) შეფარდება განსაზღვრავს.

6.3. უჯრედების დიფერენცირება

6.3.1. რა არის უჯრედების დიფერენცირება

მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში უჯრედების ყოველი ჯგუფი ანუ ტიპი გარკვეული ფუნქციის შესრულებისთვის არის მომარჯვებული. ზრდასრული ადამიანის ორგანიზმში, მაგალითად, არსებობს 250-მდე სხვადასხვა ფუნქციას შემსრულებელი სპეციალიზირებული უჯრედი. ორგანიზმის ფორმირების გარკვეულ საფეხურზე უჯრედები ფუნქციათა შესაბამისად სპეციალიზდება ანუ მათ შორის „შრომა“ ნაწილდება. შესაბამისად, განსხვავებულია სხვადასხვა ფუნქციის

შემსრულებელი უჯრედების მორფოლოგია (გარეგანი სახე და შინაგანი აგებულება).

საკვირველი კი არის უჯრედების სხვადასხვაგვარობა? განა ბუნების „გონიერება“ და მიზანშეწონილობა საყოველთაოდ არ არის აღიარებული?

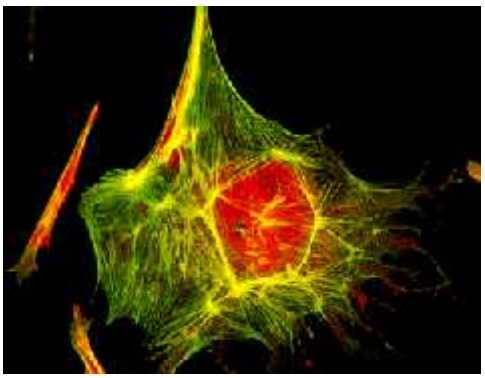
თითქოს და ზიგოტისაგან წარმოშობილი ყველა უჯრედი მისი მსგავსი უნდა ყოფილიყო. როგორ ხდება, რომ მრავალუჯრედიანი ორგანიზმის უჯრედები, ერთი წინაპარი უჯრედიდან (ზიგოტიდან) წარმოშობილნი, გამრავლებისას სულ უფრო და უფრო განსხვავებულნი ხდებიან და ბოლოს იყოფიან უჯრედების დიდ ჯგუფებად (უჯრედის ტიპები), რომლებიც სხვადასხვანი არიან მათი აგებულებითა და ფუნქციებითაც?

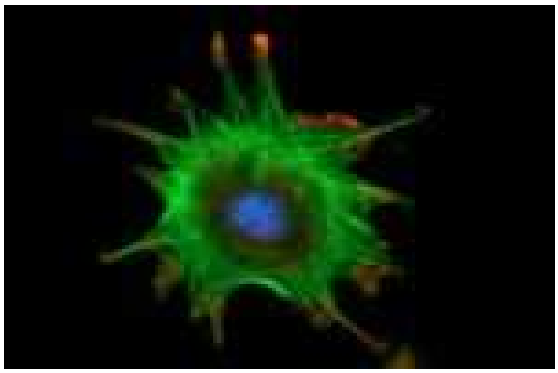
უჯრედის სპეციალიზაციის პროცესს, რომლის შედეგადაც ის ერთი ან რამდენიმე ფუნქციის შესრულებისთვის ხდება მოწყობილი ***დიფერენცირება*** ეწოდება. მართლაც უჯრედის დიფერენცირების შედეგი იმაში გამოიხატება, რომ საბოლოო ჯამში მისი მორფოლოგიური თავისებურებები უსათუოდ მცირერიცხოვან ან ერთ, ფუნქციას მიესადაგება.

უჯრედების დიფერენცირების უფრო ზოგადი განსაზღვრებაც არსებობს. ის ამერიკელ მეცნიერს კ. გრობშტაინს ეკუთვნის. კ. გრობშტაინი საკუთრივ უჯრედების დიფერენცირებას ციტოდიფერენცირებას უწოდებს. კ.გრობშტაინის აზრით ციტოდიფერენცირება ეწოდება დედისეულ ორგანიზმში არაერთგვაროვნების აღმოცენების პროცესში უჯრედებში მომხდარ ცვლილებებს. ამგვარად, ჩანასახის დიფერენცირების საფუძველი ***ციტოდიფერენცირება*** ანუ ***უჯრედების დიფერენცირებაა.*** ციტოდიფერენცირება ეწოდება უჯრედებში მომხდარი ცვლილებებით განპირობებულ დედა ორგანიზმში არაერთგვაროვნების აღმოცენების პროცესს.

უჯრედები განსხვავდებიან არამხოლოდ შესასრულებელი ფუნქციებით, რომელთა რიცხვი 1013 აღწევს, არამედ სიცოცხლის ხანგრძლივობის მიხედვითაც. უჯრედების სიცოცხლის ხანგრძლივობა შეიძლება იყოს ერთი დღე-ღამე (ნაწლავის ეპითელური უჯრედები), რამდენიმე დღე-ღამე (სისხლის უჯრედები) ან რამდენიმე ათწლეული (ნერვული უჯრედები). ორგანიზმის ზრდის, განვითარების და სრულფასოვანი ცხოველქმედებისთვის მასში დაღუპული უჯრედების ახალი უჯრედებით ჩანაცვლება ხდება (ფიზიოლოგიური განახლება). სიცოცხლის განმავლობაში ადამიანის ორგანიზმში დაახლოებით 15 ტონა უჯრედული ბიომასა წარმოიქმნება, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ ორგანიზმში არსებობს განახლების მუდმივი წყარო. დადგენილია, რომ ყოველ ცოცხალ ორგანიზმში არსებობს მოუმწიფებელი უჯრედების იერარქია, რომელთაც ღეროუჯრედები მიეკუთვნება. ორგანიზმის განვითარების გარკვეულ საფეხურზე ამ იერარქიაში შემავალი თითოეული უჯრედი სპეციალური ფუნქციების შესრულების მიზნით განსაკუთრებულად იცვლება, დიფერენცირდება.

ღეროუჯრედების კლასიფიკაცია ხდება მათი დიფერენცირების ხარისხის მიხედვით. არსებობს: ***ტოტიპოტენტური, პლურიპოტენტური, მულტიპოტენტური და უნიპოტენტური*** ღეროუჯრედები.





სურათი 73. ღეროუჯრედები

ღეროუჯრედების იერარქიაში პირველ საფეხურზე განთავსებულია ზიგოტა ანუ განაყოფიერებული კვერცხუჯრედი, რომელიც მიიღება მამრობითი და მდედრობითი სასქესო უჯრედების შერწყმის შედეგად და შეიცავს გენეტიკურ ინფორმაციას მთლიანი ორგანიზმის და მისი განვითარების შესახებ. ის დასაბამს აძლევს ორგანიზმების ყველა უჯრედს. უჯრედის გენომის თვისებას მოახდინოს ემბრიოგენეზის პროგრამის რეალიზაცია ანუ დასაბამი მისცეს მთლიან ორგანიზმს ***ტოტიპოტენტურობა*** (totipotency) ეწოდება. ზიგოტა არის ყველაზე ტოტიპოტენტური (totipotent ლათინურიდან-ყოვლისშემძლე) უჯრედი, რომელიც ორგანიზმში არსებული ყველა ტიპის სპეციალიზირებული უჯრედიდან ნებისმიერს აძლევს დასაბამს. ზიგოტას შესაძლებელია ასევე ***იდეალური ჩანასახოვანი*** უჯრედი ვუწოდოთ. ეს ტერმინი ზოგჯერ გვხვდება ლიტერატურაში, მაგრამ მაინც და მაინც ფეხმოკიდებული არ არის (შემოთავაზებულია გ.თუმანიშვილისა და ნ.სალამატინას მიერ).

ვცადოთ გავარკვიოთ, რა ცვლილებებს განიცდის უჯრედი დიფერენცირების პროცესში. ემბრიოგენეზში ზიგოტა იწყებს დანაწევრებას. პირველი რამდენიმე დაყოფის შედეგად (6 ციკლი) წარმოქმნება ***მეორადი ტოტიპოტენტური უჯრედები,*** რომელთაც შენარჩუნებული აქვთ ზიგოტის თვისებები. თითოეული ასეთი უჯრედიდან შეიძლება წარმოიქმნას იდენტური ახალი ორგანიზმი (მაგალითად, ერთი კვერცხუჯრედიდან მიღებული ტყუპები). პირველი დაყოფიდან დაახლოებით მე-4 დღეს წარმოქმნილ ბლასტოცისტაში უჯრედები განსხვავდებიან და ამდენად კარგავენ ტოტიპოტენტურობას. ბლასტოცისტას შიგნით არსებულ უჯრედებს, რომლიდანაც ვითარდება ჩანასახი, ***ემბრიონული ღეროუჯრედები*** ეწოდებათ. მათ გააჩნიათ მხოლოდ ერთი ფუნქცია – უჯრედების შემდგომ თაობაში გენეტიკური ინფორმაციის გადაცემა. ასეთ უჯრედებში ჯერ არ არის ჩართული დიფერენცირების გამშვები მექანიზმები.

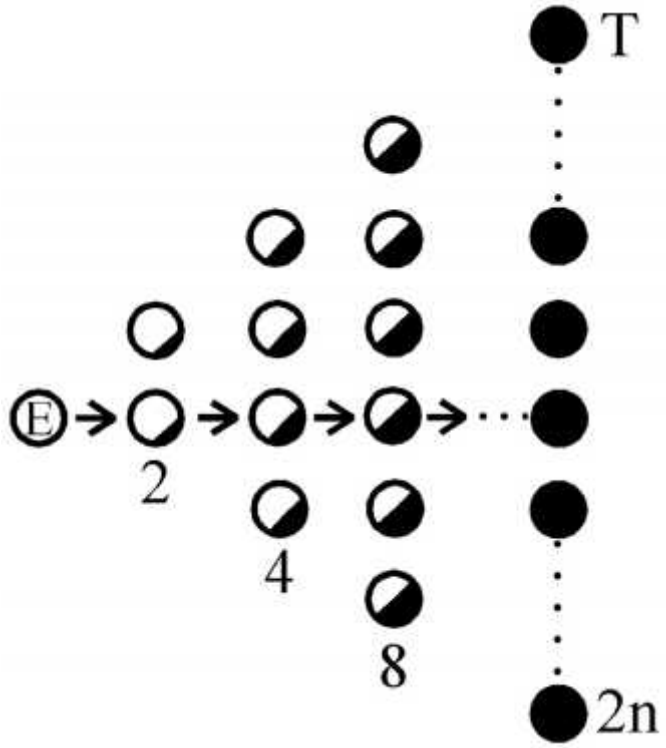
ღეროუჯრედების იერარქიის შემდეგ საფეხურს იკავებენ ***პლურიპოტენტური უჯრედები. პლურიპოტენტურობა*** არის უჯრედის თვისება შესაბამისი გარეგანი სიგნალების ზემოქმედებით დიფერენცირდეს და წარმოქმნას ორგანიზმის ნებისმიერი ქსოვილი.

დაახლოებით ორი კვირის შემდეგ პლურიპოტენტური უჯრედები კარგავენ თავის უნივერსალობას და გარდაიქმნებიან ***მულტიპოტენტურ ღეროუჯრედებად მულტიპოტენტურობა*** არის უჯრედის უნარი დასაბამი მისცეს სხვადასხვა ტიპის უჯრედს, რომლებიც ფორმირებენ განსხვავებულ ქსოვილებსა და ორგანოებს (ასეთებია მაგალითად, ჰემოპოეტინური და მეზენქიმური ღეროუჯრედები). იერარქიის უმაღლეს საფეხურზე განთავსებული არიან მომწიფებელი ფორმები ანუ ორგანიზმის სხვადასხვა ქსოვილის ***უნიპოტენტური უჯრედები. უნიპოტენტურობა*** არის უჯრედის თვისება დასაბამი მისცეს მხოლოდ ერთი

ტიპის უჯრედს (მაგალითად, სპერმატოზოიდების წარმომქმნელი სპერმატოგონული ღერო უჯრედები). ღეროუჯრედები ყველა სხვა უჯრედების მსგავსდ მრავლდება დაყოფის გზით. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ მათ განუსაზღვრელად შეუძლიათ დაყოფა, მაშინ როდესაც ზრდასრულ უჯრედებს შეზღუდული აქვთ დაყოფის ციკლის რიცხვი.

აგვარად, უჯრედების დიფერენცირება არის მათი თანამიმდევრული გარდაქმნების პროცესი, რომელიც მიმდინარეობს უჯრედების რამდენიმე თაობაში და მოიცავს როგორც მორფოლოგიურ, ისე ფიზიოლოგიურ ნიშან-თვისებებს.

დიფერენცირებისას უჯრედი საწყისი უჯრედისაგან (ზიგოტა ან სპორა) სულ უფრო და უფრო განსხვავებული ხდება. იმ გზას, რომელსაც უჯრედი დიფერენცირების პროცესში გაივლის ხშირად ***დიფერონს*** უწოდებენ. ეს ტერმინი ამერიკელმა მეცნიერებმა ფ.ფოგელმა და მისმა თანაავტორებმა შემოიღეს. თუმცა ამ ავტორებმა დიფერონი უფრო ღეროუჯრედიდან დიფერენცირების საბოლოო, ტერმინალურ, საფეხურამდე გზას უწოდეს, ის უფრო ფართო მნიშვნელობითაც შეიძლება ვიხმაროთ. თავის დროზე ამავე ცნების აღსანიშნავად ტერმინი - უჯრედული გზა - იყო შემოთავაზებული გ. თუმანიშვილის მიერ. შეცდომად არც მისი ხმარება ჩაითვლება (სურ. 74).

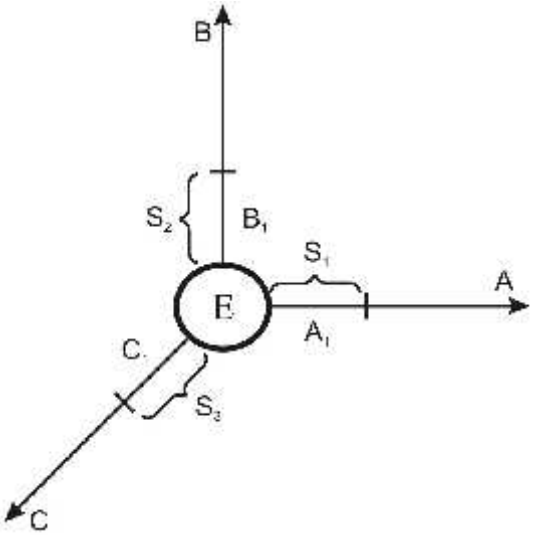


სურათი 74. უჯრედული გზის (დიფერონის) სქემა

E - არადიფერენცირებული წინაპარი უჯრედი; 2, 4, 8, 2n - უჯრედთა თაობები. ყოველი ახალი თაობა წინაპარი უჯრედისაგან უფრო და უფრო განსხვავდება.

უჯრედების დიფერენცირებას სიდიდის (ოდენობის, ხარისხის) გარდა, მიმართულებაც აქვს. მართლაც იმთავითვე ითქვა, რომ უჯრედების დიფერენცირება ორგანიზმში ნაირგვარობის აღმოცენებას განაპირობებს, ხოლო ეს ნაირგვარობა ორგანიზმში სხვადასხვა ტიპის უჯრედების არსებობის შედეგია.

ამგვარად, შეიძლება წარმოვიდგინოთ რომ ორი ან რამდენიმე უჯრედი ერთი მანძილით იყოს დაშორებული იდეალური ჩანასახოვანი უჯრედისაგან. ერთი და იგივე ხარისხით განსხვავდებოდეს მისგან. ამავე დროს ხსენებული უჯრედები შეიძლება სხვადასხვა ტიპს მიეკუთვნებოდეს. ეს ვითარება შეიძლება გრაფიკულად გამოისახოს (სურ. 75). ნახატიდან ჩანს, რომ ყველა ტიპის უჯრედს ერთი საერთო იდეალური ჩანასახოვანი უჯრედი ყავს წინაპრად.



სურათი 75. დიფერენცირების გრაფიკული გამოსახულება
A, B, C - სხვადასხვა ტიპის უჯრედების ერთი ხარისხით დიფერენცირება
E - არადიფერენცირებული წინაპარი უჯრედი

როგორც უკვე ითქვა, ეს ერთი უჯრედი შეიძლება ზიგოტა არც იყოს. ეს სულაც არ ნიშნავს იმას, თითქოს ორგანიზმის ყველა უჯრედი ერთადერთი უჯრედისგანაა წარმომდგარი (ამგვარი დასკვნა მხოლოდ იმ შემთხვევებისთის იქნება სწორი, როდესაც იდეალური ჩანასახოვანი უჯრედი ზიგოტაა). ნახატზე ასახულია მხოლოდ ის, რომ ყველა, მეტნაკლებად დიფერენცირებული უჯრედი წარმომდგარია სრულიად არადიფერენცირებული უჯრედისაგან. ამგვარად, 75-ე სურათზე წარმოდგენილი სქემის თანახმად უჯრედების დიფერენცირება ხასიათდება, როგორც სიდიდით, ისე მიმართულებით და ერთგვარ ვექტორს წარმოადგენს. გარდა ამისა, დიფერენცირება მრავალდიფერონიან სისტემას ქმნის. თანამედროვე ციტოლოგიაში გაბატონებულია აზრი, თითქოს დიფერენცირების ტერმინალურ ეტაპზე მყოფი უჯრედები ერთნაირად (ერთი და იგივე ხარისხით) არიან დიფერენცირებულნი. ამ აზრს ყველა როდი იზიარებს.

დიფერენცირების პროცესში მყოფ უჯრედზე ხშირად ამბობენ, რომ ის სულ უფრო კომიტირებული ხდება. კომიტაცია უჯრედების შესაძლებლობების შეზღუდვას ეწოდება. ეს ტერმინი უფრო ზოგადია, ვიდრე დიფერენცირება, რადგანაც კომიტაცია თვით დიფერენცირების თანმხლები მოვლენაა. ამგვარად, უჯრედების მიერ კომპეტენციის დაკარგვა, მისი თანდათანობითი კომიტაციით არის განპირობებული.

6.3.2. უჯრედის დიფერენცირების ბუნება და კრიტერიუმები

უჯრედების დიფერენცირებაზე რომ ვიმსჯელოთ, ამ პროცესის ბუნებაა დასადგენი. გასარკვევია, რამდენადაა უჯრედების დიფერენცირება რაიმე განსაკუთრებული და არსებითად განსხვავდება თუ არა დიფერენცირება სხვა პროცესებისაგან. ამისათვის კი დასადგენია, რა მექანიზმი განაპირობებს უჯრედების ტიპების სხვადასხვაგვარობას. ითვლება, რომ ერთი და იგივე სახეობის სხვადასხვა ტიპის უჯრედების გენოტიპი ერთნაირია და გენების ერთსა და იგივე ნაკრებს შეიცავს. მაშასადამე სხვადასხვა ტიპის უჯრედებში გენთა სხვადასხვა კრებულის ექსპრესია ხდება. აქედან გამომდინარე უჯრედების დიფერენცირების საფუძვლად ***გენების დიფერენციალური აქტიურობა*** ანუ ***ექსპრესია*** უდევს.

არ უნდა დავივიწყოთ ისიც, რომ უჯრედების უმრავლესობას გარეშე ზემოქმედებებზე სწრაფი რეაგირების უნარიც აქვს. ხშირად ამგვარი, ***ფიზიოლოგიური***, რეაქციების პროცესში გენეტიკური რეპროგრამირებაც ხდება. კერძოდ, სხვადასხვა გენების ექსპრესიულობა იცვლება. ამგვარი მოვლენები განსხვავდებიან უჯრედების დიფერენცირებისაგან.

უჯრედების დიფერენცირების განმსაზღვრელი ფაქტორები, ე.წ. სადიფერენციაციო ფაქტორებია. როგორც ჩანს, სადიფერენციაციო ფაქტორები სხვა არაფერია, თუ არა ამჟამად კარგად შესწავლილი სატრანსკრიპციო ფაქტორები. დიფერენცირებას მრავალი სხვა ფაქტორიც განსაზღვრავს. ესენია ნერვული სისტემა, ჰორმონები, ციტოპლაზმური ფაქტორები და ტემპერატურაც კი. ყველა ეს ფაქტორი განსაზღვრავს ***გენების დიფერენციალურ ექსპრესიას*** ანუ ***აქტიურობას.***

უჯრედების დიფერენცირების ბუნების შესაბამისად მისი განსაზღვრის კრიტერიუმები შემოგვთავაზა კ.გრობსტაინმა ესენია:

1. მორფოლოგიური ნიშან-თვისებები;
2. უჯრედების ქცევა;
3. ქიმიური ნიშან-თვისებები;
4. უჯრედების განვითარების გზა;

უჯრედების მორფოლოგიური ნიშან-თვისებების შესასწავლად გამოიყენება როგორც სინათლის ისე ელექტრონული მიკროსკოპი. რიგ შემთხვევაში ეს კრიტერიუმი საკმარისად საიმედოა. მაგალითად, თუ უჯრედში ე.წ. ტიგროიდი (ნისლის სხეულაკები) აღმოჩნდა, ეჭვგარეშეა, რომ ნეირონის სხეულთან გვაქვს საქმე. სამწუხაროდ მორფოლოგიურ კრიტერიუმს შეზღუდვები აქვს: 1. მორფოლოგიური კვლევის პროცესში, პრეპარატების დამუშავების შედეგად, ხშირად ე.წ. არტეფაქტები წარმოიშვება. უკანასკნელნი არც უჯრედის რაიმე რეალურ თვისებას და არც მასში ნამდვილად არსებულ სტრუქტურას ასახავენ. 2. უჯრედებში ბევრია საერთო სტრუქტურები. ესენია, მაგალითად, უჯრედული მემბრანის სისტემის კომპონენტები და უჯრედის ჩონჩხი, რომელიც ძირითადად მიკრომილაკებისა, მიკროფილამენტებისა (მიკრობოჭკოები) და შუალედური ფილამენტებისაგან შედგება. მორფოლოგიური კრიტერიუმების გამოყენებისას როგორც ჩანს, მხოლოდ და მხოლოდ უჯრედების სპეციფიკურ მორფოლოგიურ ნიშან-თვისებებს უნდა დავეყრდნოთ.

რაც შეეხება უჯრედების ქცევას, აქ ვგულისხმობთ მათ შეკუმშვას, გადანაცვლებას, ფაგოციტოზს და ა.შ., თუ კი ამგვარი ნიშან-თვისება საკმარისად მკაფიოდ არის გამოხატული, რაც ხშირად არ ხდება. ალბათ ცხადია, რომ დიფერენცირების ბოლო სტადიამდე ქცევის კრიტერიუმი შეიძლება არც გამოდგეს, თუმცა ზოგიერთ შემთხვევაში შეიძლება საკმარისად მძლავრი აღმოჩნდეს.

ქიმიურ კრიტერიუმს. ხშირად დიფერენცირების ერთადერთ საიმედო კრიტერიუმად თვლიან. ეს იმითაა განპირობებული, რომ უჯრედის ქიმიური კომპონენტების (ძირითადად ცილების) სინთეზი გენების ექსპრესიის უშუალო

გამომხატველია. რაღა თქმა უნდა, ყოველი უჯრედი მისთვის სპეციფიკურ პროდუქტს ასინთეზირებს, ხოლო უჯრედის ტიპი მისი ცხოველმყოფელობის სპეციფიკური პროდუქტით შეიძლება განისაზღვროს. ქიმიური კრიტერიუმის ხსენებისას არ შეიძლება არ ითქვას, რომ მისი გამოყენებისას მხოლოდ უჯრედის მოცემული ტიპისათვის დამახასიათებელი ნივთიერება (სინთეზი) უნდა გამოვიყენოთ. არეულობის თავიდან ასაცილებლად, თავის დროზე ამერიკელმა მეცნიერებმა ჰოლტცერმა და ებოტმა უჯრედის მიერ ნაწარმოები ყველა სინთეზი ორ ჯგუფად დაყვეს. პირველ მათგანს „არსებითი“ ანუ „დიასახლისის“ სინთეზები, ხოლო მეორეს კი „სპეციფიკური“ ანუ „ფუფუნების“ სინთეზები უწოდეს. ხაზი უნდა გაესვას იმას, რომ სხვადასხვა ტიპის უჯრედები ერთმანეთისგან „სპეციფიკური“, „ფუფუნების“ სინთეზებით განსხვავდებიან. თუმცა, ამ წესიდან გამონაკლისიც არსებობს. ასე მაგალითად, უჯრედის შუალედური ბოჭკოების ცილები სხვადასხვა უჯრედს სხვადასხვა აქვს. ამავე დროს მეორე მხრივ, ცილები რომლებიც უჯრედების რომელიმე ჯგუფისათვის სპეციფიკურად ითვლებოდნენ, უჯრედების სხვა ტიპებშიც იყო ნანახი. ასე უჯრედების ჩონჩხის ზოგიერთი სტრუქტურა (იხ. ზემოთ) კიდევ უფრო რთულია დიფერენცირების ხარისხის (ოდენობის) განსაზღვრა. ყოველ შემთხვევაში, ეს საკითხი არავის ბოლომდე არ გადაუწყვეტია. დიფერენცირების ხარისხისა და მიმართულების დადგენისას, როგორც ჩანს ერთი კრიტერიუმის ხმარება არ გამოგვადგება. უმრავლესად რამდენიმე კრიტერიუმი უნდა გამოვიყენოთ.

6.4. უჯრედების ხაზების მოკვდაობა და ტელომერების უცნაური თვისებები. ფერმენტი ტელომერაზა

უკანასკნელი რამდენიმე ათეული წლის მანძილზე მკვლევარები სულ უფრო და უფრო ეტანებიან უჯრედების თვისებების შესწავლას ე.წ. უჯრედული კულტურის პირობებში. უჯრედული კულტურა არის სპეციალურ ჭურჭელში და შესაბამისი საკვები არის პირობებში მეტნაკლებად დამოუკიდებლად არსებული უჯრედები (მიიღება ქსოვილის ცალკეულ უჯრედებად დაქსაქსვის შედეგად). ამგვარად დაქსაქსული უჯრედები გარეშე ზემოქმედებისათვის უფრო მისაწვდომია და მთელი სისტემაც (უჯრედები და საკვები არე) მთლიან ორგანიზმთან შედარებით გაცილებით უფრო მარტივია. დაქსაქსული უჯრედების სისტემაში ინტეგრალური რეგულაციის მექანიზმები გამოთიშულია (ისინი არ განიცდიან ნერვული და ენდოკრინული სისტემების გავლენას). ასეთ პირობებში მათში სხვადასხვა ცვლილებების აღმოცენება ხდება (ტრანსფორმაცია) რაც ყოველნაირი კვლევის დროს მხედველობაში უნდა იქნეს მიღებული.

ბუნებრივ პირობებთან დასაახლოვებლად და ცდის კვლევის მიზანთან შესაბამისობის გასაზრდელად კულტურის რამდენიმე ტიპია შემუშავებული. ზოგჯერ ქსოვილის უჯრედებად დაქსაქსვა საერთოდ არ ხდება. ეს ე.წ. ორგანული კულტურაა. კულტურაში დათესვისას, უჯრედები ერთხანს არ იყოფიან. ადგილი აქვს ე.წ. ***ლაგ-ფაზას***, რომლის განმავლობაში უჯრედები თავის ახალ მდგომარეობას „ეგუებიან“, აღსანიშნავია, რომ ნებისმიერ შემთხვევაში ყოფას, რაც სუბსტრატს მიეკრობიან და მეტნაკლებად მჭიდრო შრეს ქმნიან. ლაგ-ფაზის გავლის შემდეგ უჯრედები სწრაფ დაყოფას იწყებენ. უჯრედების დაყოფის ტემპი, სხვა ფაქტორებთან ერთად, ჭურჭლის ფსკერის ფართობზეა დამოკიდებული. გარკვეული პერიოდის განმავლობაში უჯრედების რაოდენობა დროის მიმართ ექსპონენტურად იზრდება, ხოლო მრუდის ლოგარითმულ მაშტაბში აგებისას, ის აღმავალ წრფეს იძლევა. ამიტომ ამ პერიოდს ***ექსპონენციალური*** ანუ ***ლოგარითმული ზრდის ფაზას*** უწოდებენ. უჯრედების რიცხვის საკულტივაციო ჭურჭლის ფსკერის ფართობთან შეფარდება როგორც კი გარკვეულ სიდიდეს მიაღწევს, უჯრედების გამრავლება

წყდება. ამიერიდან ისინი მხოლოდ უჯრედების დაღუპვის გამო შემცირებული რაოდენობის აღსადგენად იყოფიან, რის შედეგადაც უჯრედების რაოდენობა უცვლელი რჩება. ეს ე.წ. ***სტაციონარული ფაზაა***.

უჯრედების კულტურაში არსებობისა და გამრავლებისათვის აუცილებელია მათი საარსებო გარემოს გამოფიტვისაგან დაცვა, რასაც ან უჯრედების ახალი არით შევსებულ ჭურჭელში გადატანით ან არის შეცვლით აღწევენ. ორგანიზმიდან ამოღებულ და პირველად დათესილ კულტურას პირველადი კულტურა ეწოდება, ხოლო პირველად გადათესვის ან არის შეცვლის შედეგად მიღებულ კულტურას ***უჯრედული ხაზი*** ეწოდება. თუ მოხერხდა უჯრედების ხაზის ერთი წინამორბედი უჯრედიდან მიღება, მას უჯრედების ***კლონის*** სახელწოდებით აღწერენ.

ძალიან დიდხანს იქმნებოდა შთაბეჭდილება, რომ კულტურაში უჯრედებს უსასრულოდ გამრავლების უნარი აქვთ. მსგავს მოვლენას ერთუჯრედიან ორგანიზმებში ვხვდებით. ამგვარი უჯრედების ჯგუფები ხშირად უკვდავ პოპულაციებად იწოდებიან. რასაკვირველია, ამგვარ შემთხვევაში მხოლოდ პოპულაციების უკვდავობაზე შეიძლება ლაპარაკი. მაგრამ 1961წ. ლ.ჰაიფლიკმა და პ.ს.მურპედმა დაადგინეს, რომ კულტურაში მყოფი უჯრედების გაყოფათა რიცხვი უსასრულო არ არის, ხოლო თვით პოპულაცია მოკვდავია. ეს შედეგები ფიბრობლასტებზე (შემაერთებელი ქსოვილების უჯრედებია) იქნა მიღებული. აღმოჩნდა, რომ სხვადასხვა ცხოველების ფიბრობლასტებისათვის გაორკეცებათა სხვადასხვა რიცხვია დამახასიათებელი. ასე ადამიანის ფიბრობლასტები ე.წ. მეორად კულტურაში საშუალოდ 50-ჯერ იყოფიან, ხოლო თაგვისა კი მხოლოდ 15-ჯერ.

შეიძლებოდა გვეფიქრა, რომ გაყოფის უნარის დაკარგვა კულტივირების პირობების უარყოფითი ზემოქმედების ბრალია. უჯრედების გაყოფის უნარი როგორც აღმოჩნდა, დამოკიდებულია იმ ორგანიზმის ასაკზე, რომლისგანაც ფიბრობლასტები იქნა მიღებული. ასე ახალშობილი ბავშვის ფიბრობლასტები 80-90-ჯერ იყოფა, ხოლო 70 წელს გადაცილებული, ადამიანის ფიბრობლასტები კი 20-30-ჯერ თუ გაიყოფა. ჰაიფლიკის თქმით უჯრედი "ბერდება, ხოლო დაბერება უჯრედებმა როგორც კულტურაში (in vitro ანუ ex vivo), ისე მთლიანი ორგანიზმის შემადგენლობაში (in vivo), მისთვის ნორმალურ პირობებში მყოფმა (in situ), უჯრედებმა შეიძლება განიცადოს. რაღა თქმა უნდა, მეტად მომხიბვლელად გამოიყურება იდეა იმის შესახებ, რომ მთლიანი ორგანიზმის დაბერება მისი შემადგენელი ცალკეული უჯრედების დაბერების შედეგია. მიუხედავად დაბერების ამგვარი ახსნის მომხიბვლეობისა მკვლევარები დიდ სიფრთხილეს იჩენენ უჯრედების "დაბერების" მთლიანი ორგანიზმის დაბერების მიზეზად აღიარების მიმართ, თუმცა კი ამგვარმა დაბერებამ მთლიანი ორგანიზმის დაბერებაში მართლაც შეიძლება შეიტანოს გარკვეული წვლილი.

სიტყვები in vitro მინის ან პლასტმასის ჭურჭელში მოთავსებას და არსებობას ნიშნავს, მაგრამ ბოლო დროს კულტურის მისაღებად მინის ჭურჭელს კი არა, პლასტმასს იყენებენ, რის გამოც ეს სჯობს სიტყვებით ex vivo - ორგანიზმის გარეთ - ავღნიშნოთ.

განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ის, რომ უჯრედის მოკვდაობა (მორტალობა, ინგლისურად - mortality) გენეტიკურად არის დეტერმინირებული. შესაბამისი გენების მუტაციები ან მოკვდაობის მექანიზმის რამენაირი მოშლა უჯრედების გაუკვდავებას (immortalization) იწვევს. ამგვარი უჯრედების გამრავლება უკონტროლო ხდება და ხშირად ავთვისებიან ზრდაში გადადის.

უჯრედების მოკვდაობა. უკვდავობის შესახებ ბევრი მოსაზრებაა გამოთქმული, მაგრამ ამ მოვლენების ჭეშმარიტი მექანიზმი ბოლომდე ცნობილი არ არის. ბოლო დროს მკვლევართა ყურადღებას იქცევს კიდევ ერთი მოვლენა, რომელსაც შეიძლება უჯრედების მოკვდავობის პრობლემასთან უშუალო

კავშირი ჰქონდეს. ეს არის უჯრედების *რეპლიკაციური დაბერება*. ამ პროცესში ქრომოსომების ტელომერული უბნები ანუ ტელომერები არის ჩართული.

ტელომერები ჩვენ ადრეც ვახსენეთ. ეს თავისებური - ქრომოსომების ბოლოებზე ჩამოცმული სათითის მსგავსი - უბნებია. ქრომოსომების ამ უბნებს ყურადღება ჯერ კიდევ ჩვენი საუკუნის ოცდაათიან წლებში მიექცა. გამოკვლევები ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად ორმა გამოჩენილმა გენეტიკოსმა ჰერმან ჯ.მელერმა ედინბოროში და ბარბარა მაკკლინტოკმა მისურის უნივერსიტეტში ჩაატარა. თვით ტერმინი „ტელომერა“ ჰ.მელერის მიერ არის შემოტანილი (ტელოს-ბოლო და მეროს-უბანი, ნაწილი). დადგენილი იქნა, რომ ტელომერებს მოკლებული ქრომოსომები ადვილად ეწებებიან ერთიმეორეს და ყოველნაირად ზიანდებიან, რაც მათი ფუნქციური აქტიურობის მოშლას იწვევს. შემდგომში ეს საკითხი სულაც მივიწყებული იქნა, და მხოლოდ 1978წ. ელისაბედ ჰ.ბლეკბორნმა ჯ.გ.გოლთან ერთად დაადგინა, რომ ტელომერები შეიცავს დნმ-ს ნაწილს, რომელიც გენებს არ შეიცავს და რომლის ცალმაგი ჯაჭვი მეტად მოკლე, მრავალჯერ განმეორებად მოტივს შეიცავს (მოტივი - შედარებით მოკლე თანამიმდევრობაა). წამწამიანი ერთუჯრედიანი ცხოველისათვის - Tetrahymena -სათვის ეს მოტივი თთგგგგ ნუკლეოტიდურ თანამიმდევრობებს შეიცავს. შემდგომში ამგვარი მოტივი ყველა ორგანიზმის ქრომოსომების ტელომერულ უბნებში იქნა ნანახი. თუმცა მისი შედგენილობა ყველა წარმომადგენლებში ზუსტად ერთგვარი როდია. ასე, ადამიანსა და თაგვში ტელომერული მოტივის შემადგენლობა თთაგგგ-თია წარმოდგენილი. სხვადასხვაა განმეორებათა რიცხვიც: Tetrahymena-ში განმეორებათა რიცხვი 70-ს, ხოლო ადამიანში კი 2000-ს უდრის.

ტელომერული უბნის ქცევის მიხედვით ყველა უჯრედი ორ დიდ ჯგუფად შეიძლება გაიყოს. პირველი მათგანი - ერთუჯრედიანი ორგანიზმები, სასქესო უჯრედები (გამეტები) და ავთვისებიანი უჯრედებია, ხოლო მეორეში კი მრავალუჯრედიანთა სომატური უჯრედების უმრავლესობა შედის. პირველი ჯგუფის უჯრედები გაყოფისას არ კარგავენ ტელომერული დნმ-ს ნუკლეოტიდებს და მათში ტელომერების სიგრძე შენარჩუნებულია. მეორე ჯგუფის უჯრედებში კი გაყოფისას ტელომერული უბნის შემცირება ხდება. სამოცდაათიან წლებში რუსმა მეცნიერმა ა.მ.ოლოვნიკოვმა წამოაყენა მოსაზრება, რომ უჯრედების ჰაიფლიკისებრი დაბერება და მათ მიერ გაყოფის უნარის დაკარგვა ტელომერული უბნის დნმ-ს განსაზღვრულ ზღვრამდე შემოკლების გამო ხდება. ბოლო დროს მიღებული მონაცემებით ეს მოსაზრებები დადასტურდა.

უპირველეს ყოვლისა, ყურადღება უნდა მიექცეს იმ ფაქტს, რომ უჯრედების გაყოფისას დნმ-ს ბოლოებში მოქცეული ნაწილი სრულ გაორმაგებას (რეპლიკაციას) ვერ აწარმოებს და ამრიგად ტელომერას სიგრძის შემცირება ხდება. ამრიგად ტელომერების პრობლემა ქრომოსომების ბოლოებში მოქცეულ დნმ-ს რეპლიკაციის პრობლემაზე იქნა დაყვანილი. გადასაწყვეტი შეიქნა საკითხი - რის წყალობით ინარჩუნებს ტელომერული უბანი თავის სიგრძეს ე.წ. უკვდავ უჯრედებში? ამის თაობაზე ჯერ თეორიულად იყო წამოყენებული მოსაზრება განსაკუთრებული ფერმენტის - ტელომერაზას - არსებობის შესახებ, ხოლო 1984წ. ეს ფერმენტი აღმოჩენილი იყო ყველა იმ უჯრედებში, სადაც ტელომერული უბნის სიგრძე არ მცირდება. ტელომერაზას მთავარი თავისებურებაა ისაა, რომ ცილის გარდა, ის შეიცავს მცირე რნმ-ს, რომელიც ტელომერული დნმ-ს მატრიცას წარმოადგენს. ამგვარად, ტელომერაზას ყველაფერი აქვს იმისთვის, რომ ტელომერული დნმ დაასინთეზიროს. კერძოდ, ტელომერაზა იყენებს რა მატრიცად თავის რნმ-ს ასინთეზირებს ტელომერის მოტივს დნმ-ს თავისუფალ ბოლოზე დაგრძელებული დნმ-ს რეპლიცირება ჩვეულებრივის მექანიზმით ხორციელდება. ტელომერული დნმ-ს სინთეზისათვის

როგორც ბოლო დროს გაირკვა, მარტო ტელომერაზა საკმარისი არ არის. მასში მთელი რიგი სპეციფიკური ცილოვანი ფაქტორი მონაწილეობს. დღეისათვის დადგენილია, რომ ზრდასრული ორგანიზმის უჯრედებში არ სინთეზირდება ტელომერაზა, ამიტომ ხდება დედისეული ჯაჭვის დამოკლება.

ამრიგად, ტელომერული თანამიმდევრობების დამოკლების შედეგად უჯრედი კარგავს გამრავლების უნარს, რასაც რეპლიკაციური დაბერება ეწოდება. არსებობს მოსაზრება, რომ „უჯრედის დაბერება“ ორგანიზმის დაბერების ხელშემწყობი პირობაა. დადგინდა, რომ ტელომერაზა აქტიურად სინთეზირდება სიმსივნურ უჯრედებში.

საგნობრივი საძიებელი

რ.ალტმანი 47 110
აგზნება 23
აგლუტინაცია 53
აგონისტები 88
ადაპტორული ცილები 80 139
ადგეზია 60
ადენილატციკლაზა 76 77
ადენინი 43
აერობული ჟანგვა 24
ავტოკრინული 73
აუტოლიზი 107
აუტოლიზოსომა 107
აზოტი 26
აზოტის ჟანგი 14
აკრეციული პროლიფერაცია 164
ალელი 176
ამფ 25 76
ამფოტერული ნაერთები 27
ამილოპლასტი 118
ამინომჟავა 29, 31, 33
ამინო ჯგუფი 27
ამიტოზი 165
ანაფაზა 55, 168 171 177
ანეუპლოიდია 179
ანიონები 93
ანიონური არხები 88
ანიონური ცენტრი 93
ანტაგონისტები 23 88
ანტიპორტი 90
ანულარული გრანულა 136 182
ანულუსი 144
აპოპტოზისი 12
არასაპნვადი ლიპიდები 39 40
არასპეციფიკური ტრანსპორტი 87
არაქინოიდის მჟავა 80
არაცილოვანი ამინომჟავები 27
არაჰისტონური ცილები 153
არგენტოფილური ცილები 161
არგინინი 27
ასტრალური მიკრომილაკები 172
ატფ 76
ატფ-აზა 89
აფეროციტები 193
აუტოლოზოსომა 107
აუტოფაგური ვაკუოლი 107
აქსონემა 70 71 131
აქტინი (- F, - G) 52 64 66 170
აქტინის ბოჭკო 64
აქტინომიცინი D 102
აქტიური ტრანსპორტი 64 90
აქტიური ცენტრი 75
ასტროციტი 68

ე.ბლეკბორნი 205
გ.ბლომელი 98
ტ.ბოვერი 162
ი.ბრეზელი 149
ლ.ბურჟაინი 146
ბაზალური გრანულები 131
ბაზალური კორპუსკულები 131
ბაზალური სხეულაკები 16 131
ბარის სხეულაკი 144
ბაქტერია 13 14
ბეტა (β) კონფორმაცია 31
ბივალენტები 186-187
ბილირუბინი 117
ბირთვაკთან ასოცირებული ქრომატინი 166, 167
ბირთვაკი 16 17 156 172
ბირთვაკის ორგანიზატორი 153
ბირთვაკული ვაკუოლები 169
ბირთვაკული სეგრეგაცია 170
ბირთვაკული ცილები 169
ბირთვი 14 17 65 136 138 168
ბირთვის გარსი 15 65 168
ბირთვის გარსის ფიბროზული შრე 141
ბირთვის გარსის ფორები 144
ბირთვის მატრიქსი 140
ბირთვის წვენი 140
ბირთვული რეცეპტორები 80
ბლეფარობლასტები 131
ბუფერული ხსნარები 23

კ.გოლჯი 100
ჯ.გოლი 205
გომორი 105
ჯ.გორდონი 109
გორტერი 52
გრენდელი 52
$_1$ – ფაზა 165 167
$_2$ – ფაზა 167 181
კ. გრობშტეინი 185
GERL კომპლექსი 107
გაადვილებული დიფუზია 87 89
გალაქტოზა 104

გამეტა 173 176 178
გამეტოციტი 159 173 174
განგლიოზიდები 43 53 56
გარსი 143
გაყოფის თითისტარი 168, 172
გდფ 81
გენის ამპლიფიკაცია 150 191
გენის დიფერენციალური აქტიურობა 191
გენეტიკური ინფორმაცია 9
გენეტიკური რეპროგრამირება 200
გენეტიკური პოლიპლპოდია 179
გენის ექსპრესიულობა 40
გენომი 24
- გენომის მულტიპლიკაცია 191
გენოტიპი 200
გლიცეროფოსფატები 39
გლიკოფორინი-A 52
გლიკოგენი 37 116
გლიკოკალიქსი 1 51
გლიკოლიპიდები 37 39
გლიკოლიზირება 33 35
გლიკოპროტეინები 52 57 104
გლიკოზამინოგლიკანები 37
გლიკოზილირება 104 124
გლიოქსისომა 109
გლობულარული ცილები 26
გლუვი ენდოპლაზმატური რეტიკულუმი 102
გლუკაგონი 84
გლუკოზა 37 80
გლუკოზილცერამიდი 105
გოლჯის აპარატი 100 104
- კომპლექსი 14 17
- სხეული 49
გონიუმი 173
გრანულარული კომპონენტი 157 160
გრანუმი 119
გრანუმის ლამელები 119
გვერდითი მიგრაციები 125
გვერდითი ნაკადები 125
გტფ 70 76 82
გტფ–აზური აქტიურობა 139
გუანინი 43

დაენის სინდრომი 179
დანაწევრება 12
დანიელი 49
დევსონი 52
დე დუვი 109
დეზოქსირიბოზა 37
დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა 43
დეზოქსირიბონუკლეოპროტეინი 36
დესმინი 67 68
დიაკინეზი 177
დემასკირება 45
დიასახლისის ფუნქციები 6
დიაცილგლიცეროლი 78 82
დინეინი 71 75
დიპლოიდური ნაკრები 178
დიპლონემა 177
დიპოლი 21
დისპერსია 21
დისეული ქრომატიდა 186
დისოციაცია 24
დისულფიდური (S-S) ბმა 32 33
დიქტიოსომა 100
დიპლოსომა 130
დიფერონი 189
დიფერენცირება 12, 196, 199, 201
- ციტოდიფერენცირება 197
- დიფერენციაციის ფაქტორი 200
დიფუზია 89, 91, 92
დნმ 39, 48, 50
- დნმ-ს რეპლიკაცია 46, 187, 206
დომენი 37
დოფამინი 85

ებოტი 202
E-საიტი 140
ეგზოციტოზი 69, 70, 85, 96
ელემენტარული მემბრანა 52
ელემენტარული ნაწილაკები 119
ელექტრონული მიკროსკოპია 21
ელექტრო-ქიმიური გრადიენტი 88
ენდოკრინული 77
ენდომიტოზი 191
ენდონუკლეაზა 188
ენდოპლაზმური ბადე 15, 31, 66, 83, 101,132
ენდოპლაზმური რეტიკულუმი 101
ენდოსიმბიოზი 128
ენდოსომა 98
ენდოციტოზი 68, 69, 96
ენდორედუპლიკაცია 188
ეპითელური ქსოვილი 68
ეპინეფრონი 85
ერითროციტი 90
ესტროგენი 44
ეუკაიზანოიდი 85
ეუკარიოტი 10, 13

ეუკარიოტული უჯრედი 9, 46, 51
ეუპლოიდია 188
ეუციტი 9, 13
ექსკლუზიის ზონა 108
ექსპოტენციალური ზრდის ფაზა 108

რ.ვირხოვი 6
ვალინი 29
ვანდერ-ვალსის ძალები 22
ვარსკვლავი (aster) 64, 82
ვიმენტინი 71
ვინბლასტინი 73
ვინკრისტინი 73
ვირუსები 6
ვიტამინები 27
ვიტამინი B-12 24
ვიტამინი D 44, 86
ვაკუოლი 14, 16, 98

ი.ზბარსკი 156
ზიბინა 191
ზიგონემა 186, 187
ზიგოტა 182, 196
ზრდის შემაკავებელი ფაქტორი 93
ზრდის ფაქტორები 92, 94

გ.თუმანიშვილი 48, 197, 198
თავისუფალი რიბოსომები 27, 65
თილაკოიდი 125
თიმინი 45
თიროქსინი 84
თრეონინი 29
თუთია 26
თხევად-მოზაიკური მოდელი 53

იდეალური ჩანასახოვანი უჯრედი 197
იმუნოგლობულინი G 19
იმპორტინი 146
იმპორტინი 146
ინ სიტუ 204
ინ ვივო 204
ინ ვიტრო 204, 205
ეხ ვივო 204, 205
ინდივიდუალური განვითარება 7
ინვაგინაცია 96
ინოზიტოლტრიფოსფატი 82
ინტეგრალური ცილები 54, 55, 61, 92
ინტეგრინი 61, 65
ინტერკინეზისი 187
ინტერნალიზაცია 97
ინტერსტიცია 168, 166
ინტერფერენციული მიკროსკოპი 19
ინტერქრომატინული ბადე 149
ინტრამემბრანული სივრცე 117
ინტრატრაბეკულური სივრცე 75
ინტრაცისტერნული ნაწილი 101
ინტრაცისტერნული სივრცე 101
ინულინი 40
ინსულინი 79
ინფორმაციული რნმ 48
იონური არხები 54
იონიზაცია 24
იონური ბმა 22, 36
იონური ტუმბოები 94
იონური ჰომეოსტაზი 95
იზოლეიცინი 29
იზოპრენი 44, 84
იზოტონური ხსნარი 90

კიოლიკერი 116
ლ.კარო 109
მ.კელვინი 169
გ.კვინიხიძე 80
კოლცოვი 191კ
კორნბერგი 154
კალიუმი K 25
კალიუმის კათიონი 95
კათიონები 13
კადმიუმი 26
კალმოდულინი 82
კარბოქსილის ჯგუფი 29
კარიოკინეზი 177, 190
კარიოლიზური სხეული 193
კარეორექსისი 193
კარიოტიპი 159
კარიოფილური ცილა 146
კაროტინი 123, 127
კაროტინოიდი 44, 123 ,127
კატალაზა 115
კატექოლამინი 85
კეილონი 93
კელვინის ციკლი 129
კეპინგი 80
კერატინი 28
კერატინსულფატი 40
კლათრინი 98
კლასტერი 98
კინეზინი 179
კინეტოსომა 138
კინეტოქორი 160

კინეტოქორის მიკრომილაკები 180
კლონი 203
კობალტი 24
კოვალენტური ბმა 22, 37
კოლაგენი 28, 32, 33
კოლქიცინი 73
კომიტაცია 200
კომპარტმენტი 100
კომპაქტური ტიპის ბირთვაკი 171
კონდენსირებული ქრომატინი 151
კონექსონი 62
კონიუგირებული ცილები 37
კონკანავალინი A 55
კონფორმაცია 28
კონფოკალური მიკროსკოპი 20
კონცენტრაციის გრადიენტი 88
კორტიკალური შრე 55
კორტიკოსტერონი 44
კონტრანსლაცია 104
კოტრანსპორტი 95
კრებსის ციკლის რეაქციები 118
კრისტები 118
კროსინგოვერი 185, 186
კულტურა
- ორგანული 203
- პირველადი 204
- უჯრედული 202

ლ.ლაიტა 84
ა. ლევენჰუკი 6
ა. ლენინჯერი 116
უ.ლემლი 157
L მერომიოზინი 118
ლაგ-ფაზა 203
ლამელა 126
ლამელოპოდიები 67
ლამინა 143, 149
ლამინინ 65
ლამპრის ჯაგრისისებრი ქრომოსომები 163
ლაქისებრი დესმოსომები 64
ლეიკოპლასტები 125
ლეპტონემა 186
ლექტინები 55
ლეიცინი 29
ლიგანდ-რეცეპტორის კომპლექსი 80, 98
ლიგანდი 78, 80, 97, 194
ლიზინი 29, 39
ლიზისი 90
ლიზოსომა 15, 16, 43, 97, 111
ლინკერული დნმ 155
ლიკოპინი 124
ლიპიდები 28, 38, 41, 52, 56
ლიპიდური ბიშრე 53
ლიპოპროტეინები 38
ლიპოფილური ნაერთები 83, 86
ლოგარითმული ზრდის ფაზა 203

ბ. მაკლინტოკი 205
ლ.მარგელისი 121
ი.მასუი 85
მიშერი 24
პ.მიტჩელი 120
ე.მიქაძე 134
ჰ. მელერი 205
პ.მურპედი 204
მაგნიუმი 14
მაკროერგული ბმა 27, 116
მაკრომოლეკულები 27, 28
მაკრონუკლეუსი 9
მანები 75, 137
მარტოული რეცეპტორი 87
მასკანირებელი ელექტრონული მიკროსკოპი 19
მატრიქსი 57, 65, 117
მაქოსებრი ნაკადები 131
მეიოზი 182, 187
მემბრანების დიფერენცირება 62
მემბრანული არხები 29
მემბრანული ნაკადის თეორია 61
მემბრანული ცილები 103
მეთიონინი 29
მეორადი აქტიური ტრანსპორტი 92
მეორადი ლიზოსომები 97, 111
მეორადი მესენჯერი 25
მესენჯერ-რნმ 48
მეტაფაზა 179, 187
მიკრომილაკები 16, 55, 72, 134, 137
მიკრომილაკებთან ასოცირებული ცილები (MAP) 73
მიკრონუკლეუსი 9
მიკროფილამენტები 16, 55
მიკროსკოპი 19
მიკროსომული ფრაქცია 114
მიკროსხეულაკები 111, 114
მიკროტრაბეკულური მესერი 75
მიკროხაოები 14, 16, 67, 70
მიოზინი 70
მიტოქონდრიონი 15, 16, 41, 115
მიტოქონდრიონული დნმ 46
მიტოქონდრიონული რეტიკულუმი 116

მიტოზი 12, 174, 187, 196
მიტოზის მოსამზადებელი ფაზა 174, 191
მიტოზური ციკლი 173
მკვრივი რნპ-ფიბრილარული კომპონენტი 167
მომნელებელი ვაკუოლი 112
მონოსაქარიდი 39
მორფოგენეზი 13
მიკრომილაკების ორგანიზაციის ცენტრი
(მოც) 134
მუავე ანუ არაჰისტონური ცილები
მსხვილი ანუ მიოზინის ფილამენტები 34
მულტიპლიკაციური პროლიფერაცია 173
მუკოპოლისაქარიდები 40
მურეინი
მცირე რნმ 48
მჭიდრო კონტაქტი 61

გ.ნიკოლსონი 53
ა.ნოვიკოვი 111
ნატრიუმი, Na 25
ნატრიუმის კათიონი Na+ 25, 95
Na+/K+-ის ტუმბო 94
Na+/K+ატფ-აზა 94
ნად 120, 27
ნადფ 120, 27
ნად H 27, 120
ნადფ H 27, 120
ნაპრალისებრი კონტაქტი 16
ნარჩენი ბირთვაკი 149
ნარჩენი სხეულაკები 111, 113
ნახევრადგამტარი მემბრანა 89
ნახშირწყალი 28, 39
ნახშირორჟანგი 26
ნეირალური სტრუქტურა 12
ნეიროფილამენტი 71
ნეკროზი 192
ნიკელი (Ni) 26
ნორეპინეფრინი 124
ნუკლეაზები 92
ნუკლეოზიდ ფოსფატები 26, 27
ნუკლეოზიდი 46
ნუკლეოლინი 169
ნუკლეოლონემა 169
ნუკლეოლონემური ტიპის ბირთვაკები 171
ნუკლეომერა 154
ნუკლეოპლაზმა 143
ნუკლეოპროტეინები 38
ნუკლეოსომა 154-155
ნუკლეოტიდი 26, 27, 45
ნუკლეოფოზმინი 169
ნუკლეოფორინი 145
ნუკლეინის მჟავა 28

ა.ოლინსი 154
დ. ოლინსი 154
ა. ოლოვნიკოვი 206
ოლიგოსაქარიდი 39
ოლიგომერული ცილები 19
ონკოგენი 96
ონტოგენეზი 10, 192
ონკოტური წნევა 90
ოოგონიუმი 183
ოოციტი 183
ორგანელა 8, 15, 51, 100
ორგანიზმი 6
ორთომიტოზი 177
ოსმოსი 24, 89
ოსმოსური წნევა 89

გ.პალადი 102, 109
პერონჩიტა 105
ი. პურკინიე 6
P საიტი 140
pH 25
პარაკრინული 77
პალინდრომი 49
პასიური ტრანსპორტი 88
პასიური ანუ თავისუფალი დიფუზია 92
პაქინემა 186
პენტოზა 46
პეპტიდები 31
პეპტიდური ბმა 31
პერიფერიული ცილები 53, 99
პერიფერიული ქრომატინი 149
პერინუკლეარული სივრცე 143
პერინუკლეოლარული ქრომატინი 168
პეროქსიდაზა 115
პეროქსისომა 16, 115
პერჰიდროციკლოპენტანოფენანტრენი 44
პიგმენტი 123
პინოციტოზი 70, 96
პირდაპირი მიგრაციები 131

პირდაპირი ნაკადები 131
პირველადი აქტიური ტრანსპორტი 92
პირველადი ლიზოსომები 97, 111
პირველადი შევიწროების უბანი 160
პირველადი მესენჯერ 79
პირიმიდინი 45
პლაზმალემა 51, 52, 99
პლაზმალოგენები 42, 43
პლაზმიდა 15
პლაზმური მემბრანა 16, 51, 99, 193
პლაზმოდესმა 14, 16, 61, 66
პლაზმოლიზი 91
პლასტიდები 15, 16, 46, 123
პლევრომიტოზი 177
პლექტინი 65
პოლარიზაციული მიკროსკოპი 20
პოლიმორფიზმი 111
პოლინგისა და კორის სპირალი 31
პოლიპეპტიდები 31, 34, 37, 40
პოლიპლოიდია 188, 190
- გენეტიკური 189
- სომატური 189
პოლიპროციტული სისტემები 10
პოლისაქარიდები 39, 41
პოლისომა 140
პოლიტენია 188, 191
პოლიტენური ქრომოსომები 162
პოტენციალ-დამოკიდებული არხები 45
პოტენციალ დამოუკიდებელი არხები 45
პრე-რ-რნმ 75
პრესინთეზური ფაზა 174
პროგესტერონი 44
პროკარიოტი 10-11, 13
პროკარიოტული უჯრედი 9
პროლიფერაცია 8, 12, 173, 191-192
პროლინი 33
პრომეტაფაზა 179
პროპლასტიდა 125
პროსტაგლანდინები 85
პროსტეტიკული ჯგუფი 38
პროტეინი 28
პროტეინკინაზა 82, 83, 175
პროტეოგლიკანები 40, 53
პროტოფილამენტები 73
პროტოლიზოსომა 111
პროტონი 24, 120
პროტოონკოგენი 96
პროტუბერანცა 140
პროფაზა 178
პროფილამენტი 70
პროცესინგი 172
პროციტი 9, 13
პურინი 45

ჟანგბადი 26

ჯ.რითმანი 110
RanGTF 146
Rb 87
რგოლისებური ტიპის ბირთვაკები 170
რედუქცია 185
რეგულაცია 8
რეკომბინაცია 186
რეკურენტური პროლიფერაცია 173
რეპლიკაციური დაბერება 205, 207
რესტრიქციის წერტილი 176
რეტინოის მჟავა 84
რეტიკულური ტიპის ბირთვაკი 171
რეპარაციული სინთეზი 188
რეცეპტორი 56, 77-79, 86
რეცეპტორის რეციკლირება 98
რეცეპტორით გაშუალედებული ენდოციტოზი 97
რეცეპტორის აქტიური ცენტრი 79
რიბოზა 45
რიბოზიმი 26
რიბონუკლეოპროტეინი 39
რიბონუკლეინის მჟავა 48
რიბოსომა 15, 51, 139
- ბაქანი 140
- თავი 140
- ფუძე 140
რიბოსომების სუბერთეულები 139
რიბოსომული დნმ 166
რიბოსომული გენები 165
რიბოსომული რნმ 48, 50, 102, 140
რკინა (Fe+2) 24
რნმ 39, 45, 48-50
- სატრანსპორტო 48
რნმ-პოლიმერაზა I 76
რნპ 39
რობერტსონი 28
როზეტი 158

დ.საბატინი 103
დ.სიუიში 154
SRP-რიბოსომის კომპლექსი 103
ს.ი. სინგერი 53
საერთაშორისო ნომენკლატურა 166

საიტი 38
ნ. სალამატინა 197
საპნვადი ლიპიდები 42
სარკმელები 107
სარტყლისებრი დესმოსომა 64
სასიგნალო პეპტიდი 103
სასიგნალო თანმიმდევრობა 104, 146, 147
სატელიტი 161
სატრანსპორტო ცილა - მატარებლები 54, 60, 94, 105
სახამებელი 40, 124
სეგრეგირებული ტიპის ბირთვაკი 172
სედიმენტაციის კოეფიციენტი 4 111
სეკრეტორული ბუშტუკი 32, 106, 109, 132
სეკრეტორული ცილები 110
სელექტინი 61
სიალის მჟავა 110
სიგნალის გამომცნობი ნაწილაკი 103
სიგნალის ჰიპოთეზა 103
სითბური შოკის ცილა (HSP) 35, 87
სიმპლასტი 10
სიმპორტი 95
სინაპტონემური კომპლექსი 186, 187
სინთაზა 99, 105
S ფაზა 174
სინციტიუმი 10
სიცოცხლის არაუჯრედული ფორმები 8
დ. სიუში 154
სკაფოლდი 149, 158
სოლენოიდი 154, 156-157
სომატური უჯრედი 182, 188
სპეციფიკური ტრანსპორტი 92
სპექტრინი 69
სპერმატოზოიდი 114, 183, 196
სპერმატოციტი 183
სპერმატოგონიუმი 183
-სპირალი 31, 32, 34
სპირალის ბიჯი 31, 47
სპირალიზაციის ხარისხი 34, 35
სტაციონარული ფაზა 203
სტეროიდები 41, 44-45, 56
სტეროიდული ჰორმონები 82, 86
სტრომა 124, 125, 125, 126, 127
სტრომის ლამელა 125
სტრომოცენტრები 126
სტრუქტურული პოლისაქარიდები 40
ტ. სუდა 194
სუპერბიდი 154, 156, 157
სუპერსპირალიზაცია 71
სუქცინატ-დეჰიდროგენაზა 119
სფინგოლიპიდები 42-43, 56
სფინგომიელინი 56, 104

ტრანს ზედაპირი 106-107, 109, 111
ტ-რნმ 142, 165
ტელოლიზოსომა 113
ტელომერაზა 202, 206-207
ტელომერული უბნები 160, 162, 182, 186-187
ტელოფაზა 159, 177, 178, 182, 187,
ტერმინალური ბადე 67
ტერპენები 41, 42, 123
ტეტრადები 186
ტიგროიდი 201
ტონოფილამენტი 64-65
ტოპოიზომერაზა I 167
ტოტიპოტენტური 7
ტრაბეკულური მესერი 68, 75, 76, 77
ტრაექტორია 11
ტრანზიტორული ბუშტუკები 107, 108
ტრანსკრიპცია 13, 48, 50, 84, 155, 163
ტრანსლოკაცია 76, 104
ტრანსლოკონი 103
ტრანსმისიური მიკროსკოპი 21
ტრანსპორტი 44, 52, 67, 77, 87, 88, 92
ტრანსფორმაცია 172, 203
ტრიიოდთიროინინი 84
ტროპოკოლაგენი 32-33
ტროპომიოზინი 70, 71
ტროპონინი 71
ტუბულინი 72, 77
a - 72
b - 136

უბიქინონი 44, 120
უნიპორტი 95
უჯრედი 94, 98
უჯრედის გამრავლება 12, 84, 173
- ანუ მიტოზური ციკლი 173
- გზა 197, 198, 201
- დაბერება 204, 205, 207
- დიფერენცირება 7, 12, 84, 131
- თვითმკვლელობის სისტემა 192
- კედელი 14, 18, 57, 66
- კულტურა 67, 117
- მოკვდაობა 205
- პროგრამირებული კვდომა 192, 193
- რეცეპტორები 38, 56, 77, 78
- ურთიერთობა 38

- ჩონჩხი 67, 68. 72
- ცენტრი 135
- ციკლის ფაზები 175
- ხაზების მოკვდაობა 202
- ხაზი 202, 203
- ჰომეოსტაზი 191-192

ფაგოლიზოსომა 112
ფაგოსომა 98, 112
ფაგოციტოზი 70, 96, 98, 113, 193
ფად 120
ფაზურკონტრასტული მიკროსკოპი 19
ფაკინინი 72
ფენესტრი 107
ფერმენტი 25, 28, 38, 56, 87
ფერნანდეც-მორანი 119
ფიბრილარინი 169
ფიბრილარული ცენტრი 166, 167, 169, 170
ფიბროზული შრე 149
ფიბრონექტინი 65
ფილენსინი 72
ფიტოჰემაგლუტინინი 55
ფ. ფოგელი 198
ფ. ფონტანა 6
ფორა 17, 143, 145
ფორის კომპლექსი 144, 145
ფოსფატიდილეთანოლამინი 56
ფოსფატიდილ ქოლინი 56
ფოსფატიდილ სერინი 56
ფოსფატიდილინოზიტოლი 56, 83
ფოსფატიდის მჟავა 56
ფოსფოგლიცერინები 42
ფოსფოლიპაზა-C 82
ფოსფოლიპიდები 41, 42, 43, 56, 82
ფოსფორილირება 120
ფოტოსინთეზი 124, 127, 129
ფსევდოპოდია 98
ტ.ფუტერმანი 104

ქემიოსმოსური თეორია 119
ქიაზმა 185, 186
ქიმიური გრადიენტი 88, 120
ქლოროპლასტები 14, 18, 55, 91, 124, 125
ქლოროფილი 24, 123, 127
ქოლესტეროლი 44, 45, 56
ქონდრიომი 115, 116
ქონდროიტინსულფატი 40
ქორდა 12
ქრომატიდა 160, 163, 186-187
ქრომატინი 15, 16, 48, 150, 153
- ეუქრომატინი 150, 151
- ჰეტეროქრომატინი 150
- ფაკულტატური 151
- ინტრანუკლეოლარული 168
- კონსტიტუციური
ჰეტეროქრომატინი 151
ქრომატინის მარგინაცია 193
ქრომატოფორი 125
ქრომომერა 154, 157, 158
ქრომონემა 154, 158, 159
ქრომოპლასტები 124, 125
ქრომოპროტეინები 38
ქრომოსომა 15, 16
- აროცენტრული 162
- მეტაფაზური 159, 161
- მეტაცენტრული 162
- სუბმეტაცენტრული 162
- ტელოცენტრული 162
- X 151, 152
ქსანტოფილი 123
ქუდი 80

ღერო უჯრედი 198

ყუნწი 140

თ. შვანი 6
მ. შლეიდენი 6
შუალედური ფილამენტები 16, 69, 72

ჩანართები 123

Ca+2 25, 61, 63 73
Ca-ატფ-აზა 94 117
ced გენი 195
cis ზედაპირი 106
cis კომპარტმენტი 110
COOH 29, 87
CURL 98, 132
ც-ამფ 27, 63, 84
ცენტრალური გამონაზარდი 140
ცენტრალური გრანულა 144, 145
ცენტრალური ფირფიტა 65
ცენტრიოლი 14-16, 51, 135-136
ცენტრომერა 160
ცენტრომერული უბანი 73
ცენტროსომა 135
ცენტროსფერა 135

ცერებროზიდები 43, 56
ციანობაქტერიები 10
ციკლინ-დამოკიდებული
პროტეინკინაზები (Cdk) 176
ციკლინი 175, 176
ციკლოზი 125
ციკლოპენტანი 44
ციკლოჰექსანი 44
ცილა 28, 29, 31, 34, 38, 56, 60
ცილის მეოთხეული სტრუქტურა 37
ცილის მეორეული სტრუქტურა 34, 35
ცილის მესამეული სტრუქტურა 36
ცილის პირველადი სტრუქტურა 34
ციტასტერი 135
ციტოზოლი 101, 142
ციტოიდები 10
ციტოკერატინი 71
ციტოკინეზი 175, 177, 182, 186, 190
ციტოპლაზმა 10, 13, 15, 17, 56, 64, 100
ციტოპლაზმის ფილამენტები 69
ციტოპლაზმური დისკო 64
ციტოპლაზმური ნაკადები 70
ციტოსკელეტონი 68
ციტოქალაზინი 70, 80
ციტოქრომი 116, 120, 195
ციტოჩონჩხი 15
ცრუფეხი 98
წყალბადი 23, 24
წყალბადური ბმა 22, 31, 33, 46
წყალი 22

ხორკლიანი ენდოპლაზმური
რეტიკულუმი 102

ჯაგრისისებრი ყაეთანი 53, 67, 68
G ცილა 81

წამწამი 135, 138

პ. ჭელიძე 151, 167

რ. ჰუკი 6
H1 39, 155
H2A 39, 154
H2B 39, 154
H3 39, 154
H4 39, 154
ჰაპლოიდური ნაკრები 185, 186
ჰაპლოიდური უჯრედი 187, 190
ჰემი 38
ჰემოციანინი 28, 123
ჰემოგლობინი 24, 28, 38
ჰემოლიზი 90
ჰეპარინი 41
ჰეტეროდიმერი 72, 87
ჰეტეროფაგული ვაკუოლი 112
ჰეტეროლიზოსომა 112
ჰეტეროსაქარიდები 40
ჰიალოპლაზმური ფაზა 101
ჰიალურონიდაზა 40
ჰიალურონის მჟავა 40
ჰიდროლაზები 112, 113
ჰიდროფობული ბმა 22
4-ჰიდროქსი-პროლინი 33
ჰიპერტონული ხსნარი 90
ჰიპოტონური ხსნარი 90
ჰისტამინი 84
ჰისტონი 39, 153, 154
ჰოლტცერი 202
ჰომოლოგიური ქრომოსომები 183, 186-188
ჰომოსაქარიდები 40
ჰორმონი 41, 43, 63, 77, 81