

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI SOG‘LIQNI
SAQLASH VAZIRLIGI
TOSHKENT FARMATSEVTIKA INSTITUTI**

**N.P. YELINOV, Z.R. FAYZULLAYEVA, D.E. QODIROVA,
K.SH. BALTAYEVA S.G‘. ATAULAYEVA,**

KIMYOVIIY MIKROBIOLOGIYA

Oliy o‘quv yurtlari uchun darslik

Toshkent
«VORIS-NASHRIYOT»
2011

28.4

K42

Kimyoviy mikrobiologiya : oliy o'quv yurtlari talabalari uchun darslik / N. P. Yelinov [va boshqa.] ; O'zR oliy va o'rta-maxsus ta'lim vazirligi, Toshkent Farmasevtika in-ti. - T.: Voris, 2011. - 416 b.

I. Yelinov, N. P. [va boshq.]

BBK 28.4я73

Taqrizchilar: **X.M.KOMILOV** — farmatsevtika fanlari doktori,
professor,

I.DJUMANIYAZOV — biologiya fanlari doktori,
professor,

X.U.XODJANIYAZOV — kimyo fanlari nomzodi

Darslik mikroblar hujayrasining tarkibi, tuzilishi, topologiya va mikro-, makromolekulalar funksiyasi bayonini o'z ichiga oladi. Mikro-organizmlarning o'sish jarayonidagi kimyoviy asosi, ko'payishi, differensiyasi, moddalar almashinuvi va patogenligi, bundan tashqari mikroblarga qarshi immunitetlar o'quv dasturi asosida bayon etilgan.

№105-4935/2011.

ISBN 978-9943-375-38-3

© «VORIS-NASHRIYOT»
nashriyoti, 2011 y.

SO‘ZBOSHI

«Kimyoviy mikrobiologiya» fani farmatsevtika sohasida alohida o‘rin tutuvchi biotexnologiyaning bir tarmog‘i hisoblanadi. Biotexnologik jarayonlarda bakteriyalarning ta‘sirida reaksiyalarning borishi kuzatiladi. Darslikda asosiy mikroorganizmlar tuzilishi, molekular biologik, genetik, hujayralarning genetik injeneriyasi va mikroorganizmlar fiziologiyasi bo‘yicha to‘liq ma‘lumot berilgan.

Kimyoviy mikrobiologiya darsligi uch qismdan iborat bo‘lib, 8 bobni o‘z ichiga oladi.

Birinchi qism 1–3 boblarni o‘z ichiga olib, unda mikroorganizmlarning tarkibiy funksional kimyoviy asoslari berilgan.

Ikkinchi qismning 4–5 boblari mikroblar hayot faoliyatidagi kimyoviy asoslarga bag‘ishlangan.

Uchinchi qismning 6–8 boblarida biotexnologiya fanidan asosiy mikroorganizmlardan foydalanish, jarayonning maqsad va vazifalari berilgan.

Darslik farmatsevtika oliy o‘quv yurtlari talabalarining o‘quv dasturi sifatida mikrobiologiya kurslarida, biotexnologiya yo‘nalishi talabalari uchun asosiy darslik sifatida to‘liq qo‘llanishili mumkin.

Mazkur darslik birinchi marta o‘zbek tilida chop etilganligi sababli, ayrim xato va kamchiliklardan xoli bo‘lmasligi mumkin, shuning uchun o‘quvchilar tomonidan bildirilgan fikr va mulohazalar, ko‘rsatilgan kamchiliklarni mualliflar mamnuniyat bilan qabul qilishadi.

Mazkur darslikning yaratilishi jarayonida o‘zlarining maslahatlari va yo‘riqlari bilan yordam berganliklari uchun professor O‘.Axmedovga mualliflar minnatdorchilik bildirishadi.

KIRISH

Kimyoviy mikrobiologiya aniq yashash muhitiga ega bo'lgan mikroorganizmlar kimyosi va biokimyosi haqidagi fandır. Kimyoviy mikrobiologiya mikroorganizmlar haqidagi fan bo'lib, mikrobiologiyaning tarkibiy qismi hisoblanadi. U individual va integrallashgan ko'rinishdagi, ya'ni mavjudlikning turli sharoitlarida (inson, hayvonot va o'simliklarni o'z ichiga olgan holda) yashovchi tirik hujayralardagi molekullarning tuzilishi va funksiyalari haqidagi bilimlarga asoslanadi.

Ilmiy mikrobiologiya asoschisi bo'lgan Fransuz olimi Lui Paster (1822—1895) mikroorganizmlar ishtirokida amalga oshuvchi alohida jarayonlarning kashf etishda kimyoviy yondoshuvni kiritdi. U mog'or zamburug'i yordamida vino kislotasining qutblangan nur tekisligini o'ng va chapga buruvchi optik izomerlarini ajratib, stereokimyoga asos soldi. Paster kislorodsiz muhitda yashaydigan mikroblarni kashf etdi va shu orqali tirik organizmlarning bioenergetik hamda biokimyoviy evolutsiyasi jarayonlarini tushunishga bebaho hissa qo'shdi. Olim ba'zi bir (yuqumli) kasalliklarni mikroorganizmlar keltirib chiqarishini isbotladi.

Paster o'z ilmiy faoliyatining 40 yilini mikroorganizmlar ta'siri ostida o'simliklarga oid materiallarning parchalanishi natijasida spirt yoki biror-bir organik kislotalar paydo bo'lishiga olib keluvchi achish jarayonlarini o'rganishga bag'ishladi. U har bir kimyoviy achish jarayoni asosiy organik moddaning hosil bo'lishi natijasida, ma'lum bir mikrobnng rivojlanishi bilan bog'liqligini ko'rsatib berdi.

Mikrob hujayralari yordamida amalga oshiriladigan biokimyoviy reaksiyalarni tushunishning muhim davri, achitqi (drojja) sharbati fermentativ faolligining (M.Manaseina, 1871) kashf etilishi, uning E. Byuxner tomonidan tasdiqlanishi (1897) bo'ldi. Mazkur kashfiyot biokimyoning shakllanishiga turtki berdi. Endilikda hujayradagi eng murakkab fiziologik jarayonlar fizikkimyoviy nuqtayi nazardan tushuntirib berilishi mumkin.

Mikroblarning geokimyoda rolini tushintirish S. N. Vinogradovskiyga (1856—1953) tegishli bo‘lib, u yerda uglerod, azot va oltingugurt aylanishida mikroblar qatnashishini qayd etdi.

XIX asrning oxiri va XX asrning boshlarida yuqumli kasalliklarni qo‘zg‘atuvchilar, ko‘rsatilgan qo‘zg‘atuvchilarga qarshi makroorganizmlarning immuniteti, turli xil mikroblarning kimyoviy faolligi chuqur o‘rganildi. Ushbu faoliyat yuqumli kasalliklar kimyoterapiyasi rivojlanishiga asos bo‘ldi. Umumiy mikrobiologiyaning bo‘limlari sifatida quyidagi mustaqil ilmiy fanlar shakllandi: sanoat mikrobiologiyasi, tibbiyot mikrobiologiyasi, yuqumli kasalliklar, qishloq xo‘jaligi mikrobiologiyasi, oziq-ovqat mikrobiologiyasi va hokazo. Suv, havo, tuproq va oziq-ovqat mahsulotlari mikrobiologiyasi sanitariya mikrobiologiyasining asoslarini tashkil etdi. Dastlab «kimyoviy mikrobiologiya» tushunchasi mustaqil atama sifatida qo‘llanilmadi. Faqatgina o‘tgan asrning 40-yillariga kelib olimlar barcha tirik tizimlar biokimyoviy darajada bir-biriga o‘xshashligini aniqladilar. Bundan tashqari, mikroorganizmlar genetikasi sohasida orqada qolish ma‘lum bir ma‘noda mazkur jonzotlarning funksional faolligining kimyoviy va biokimyoviy tomonlarini, shu bilan birga irsiy o‘zgarishlar (mutatsiya) oqibatlarini bilishni to‘xtatib turgan edi.

Gen materializatsiyasi tirik organizmlar va birinchi navbatda tez ko‘payuvchi hamda sodda genomdan iborat bo‘lgan genetikasi sohasidagi tadqiqotlarni rivojlanishiga kuchli turtki bo‘ldi. Hujayralar biomassasi biotexnologik jarayonlarning natijaviy mahsuloti bo‘lgan holatlarda, maxsus sharoitda o‘stirilgan mikroorganizmlar qisqa muddat ichida ularning tez sur‘atlarda to‘planishini anglatadi; agarda natijaviy mahsulot sifatida birlamchi yoxud ikkilamchi metabolit maydonga chiqsa, uning tarkibini mazkur mikroorganizm orqali metabolit sintezining fiziologik va boshqaruv mexanizmlariga ta’sir etish orqali anchagina ko‘paytirish mumkin. Ikki holatda ham produtsentlarni madaniylashtirishning aniq sharoitlarida kechuvchi mikroorganizmlar fiziologiyasi va reaksiyalarning biokimyoviy mohiyatini chuqur bilish lozim.

40-yillarning o‘rtalariga kelib, mikrobiologiya, genetika, kimyo va biokimyoning yaqinlashuvi yuz berdi, bu o‘z navbatida mole-

kular biologiyaning yaralishiga asos bo'lib, so'nggi yillarda daliliy materiallar bilan boyigan fanlar differenziatsiyasini chuqurlashtirdi. Bunday fanlarga farmatsevtik, kimyoviy, kosmik mikrobiologiya va biotexnologiyani kiritish mumkin. Farmatsevtik mikrobiologiyaning faoliyati dorivor vositalar mikroflorasini o'rganish, uning dorivor shakl komponentlari bilan o'zaro ta'sir mexanizmi; korxon va dorixona sharoitlarida mikroblarning turli xil sabablarga ko'ra dori vositalariga tushishi, shuningdek, ularning dori vositalariga tushib, ko'payishining oldini olish choralarini ishlab chiqish bilan bog'liq.

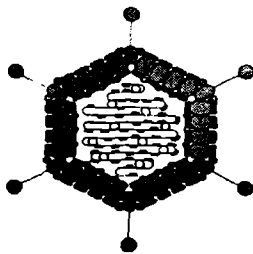
Koinot mikrobiologiyasi ilk bora kosmik yo'ldoshning koinotga uchirishga tayyorlanishi va uchirilishi (1957) yillarida shakllandi. Bu turli muhitlarda (shu bilan birgalikda inson organizmida ham) yashovchi mikroorganizmlar xususiyatlariga koinotning ta'sirini, kosmosga kosmik apparatlar, uskunalar, jihozlar va boshqalar yordamida mikroblar kiritilishining oldini olish hamda mikroorganizmlarga qarshi kurashni o'rganuvchi fandır.

Zamonaviy tushunchada biotexnologiya — texnika va sanoat ishlab chiqarishida biologik jarayonlarni qo'llash haqidagi fandır. Empirik texnologik jarayonlar ko'rinishida biotexnologiya qadimdan mavjud bo'lgan, ammo uning ilmiy asoslariga Lui Paster tomonidan tamal toshi qo'yilgan. Biotexnologiyaning ikkinchi marta dunyoga kelishi mikroorganizmlarni yirik miqyosda madaniylashtirish usullarini chuqur joriy etish (1930-yillarning boshi 1940-yillarning oxiri), shu bilan birga penitsillin va boshqa antibiotiklar ishlab chiqarish bilan bog'liq. Uning uchinchi marta tug'ilishi esa gen injenerligining vujudga kelishi (1972) va gen injenerligi uslublarini ishlab chiqarishga tatbiq etilishi davri bilan tavsiflanadi.

Yuqorida aytib o'tilganlardan ko'rinish turibdiki, o'z rivojlanishida mikrobiologiya doimo kimyoviy va biokimyoviy asoslarga tayangan hamda bugungi kunda, statik va kinetik jarayonlarga aralasha olish imkoniyatiga ega bo'lgach, mikroorganizmlarning o'sishi, rivojlanishi, ko'payishi va metabolizmining molekular hamda genetik mexanizmini kimyoviy va fizika-kimyoviy nuqtayi nazardan o'rganish zarurati tug'ildi. Shu ehtiyoj bois «Kimyoviy mikrobiologiya» darsligi tayyorlandi. Mazkur fan gullab-yashnamoqda va uning muvaffaqiyatlari albatta insoniyat farovonligiga munosib hissa qo'shadi.

I QISM.

MIKROORGANIZMLAR STRUKTURAVIY-FUNKSIONAL SHAKLLANISHINING KIMYOVIY ASOSLARI



I BOB. KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYA PREDMETI, UNING OBYEKTI, MAQSADI VA VAZIFALARI

Kimyoviy mikrobiologiya — mustaqil ilmiy fan sifatida XX asr 50-yillarining boshlarida shakllangan bo‘lib, umumiy mikrobiologiyaning bir tarmog‘i hisoblanadi.

Kimyoviy mikrobiologiya erkin va kon‘yugirlangan molekular kimyoviy tarkibini, tuzilishini, topologiyasini, funksiyasini, shuningdek prokariot va eukariot moddalari almashinuvini o‘rganuvchi mikroorganizmlar kimyosi va biokimyosi haqidagi fandir (lotincha — pro birga, $\chi\alpha\rho\tau\omega\nu$ — yadro, $\epsilon\upsilon$ — yaxshi).

Prokariot mikroorganizmlarga bakteriyalar kiradi. Ular shakllangan yadroga ega emas. Yadro materiali ularda sitoplazmadan ajralmagan va dezoksiribonuklein kislotalar yopiq qo‘sh ipli spiral shakliga ega.

Eukariot mikroorganizmlarga zamburug‘lar, suv o‘tlari, li-shaynik va protistalar kiradi. Ular shakllangan yadroga ega, sitoplazmadan yadro membranasi bilan ajratilgan, butun hujayra esa maxsus komponentlarga bo‘lingan bo‘lib, membranalar bilan chegaralangan.

XX asr o‘rtalarida shakllangan prokariot va eukariotlar konsepsiyasi juda ham samarali bo‘ldi. U ayrim hujayra tuzilishi, differentsiatsiya sohasidagi, mikroblar genetikasi va sistematikasi muammolarini hal qila oldi, shuningdek yerdagi hayot evolutsiyasini tushinishda munosib o‘rin tutdi. Shu konsepsiyadan foyda-

lanib, yig'ilgan amaliy materialni yanada aniq o'zaro bog'lashga erishildi. Masalan, molekular va ustki molekular strukturalar topologiyasi, o'sishni boshqarishning kimyoviy mexanizmlari to'g'risida mikroorganizmlarning ko'payishi va rivojlanishi haqida va hokazo.

Kimyoviy mikrobiologiya ko'p holatda o'zaro bog'langan chegaradosh fanlarga tayanadi. Ular qatoriga noorganik, organik, fizik, kolloid va biologik kimyo, genetika, mikrobiologiya, immunologiya, biotexnologiya va boshqalar kiradi. Bundan tashqari, kimyoviy mikrobiologiya, ayniqsa uning obyektlari ko'pincha yaqin fanlarda ayrim umumbiologik qonuniyatlarni aniqlash va tasdiqlashda foydalanildi (masalan, membranalar genetik apparat funksiyasi va tuzilishi haqida, moddalar almashinuvi va hokazo).

1.1. Kimyoviy mikrobiologiya obyektlari

Kimyoviy mikrobiologiya obyekti — mikroblar hamda mikrobu hujayrasi va viruslarning kimyoviy komponentlari hisoblanadi. Mikroblar o'zining kichik o'lchamlari bilan ajralib turadi; ular mikrometrlarda (mkm) (masalan, bakteriyalar) va nanometrlarda (nm) (viruslar) o'lchanadi. Ayrim enterobakteriyalar o'lchami (0,5...2,0) x (3,0...15,0) mkm; aktinomitsetlar iplarining ko'ndalang kesimi 0,5...1,5 mkm ga teng bo'lib; zamburug'lar — mikromitsetlar bakteriyalardan ko'ra katta o'lchamga ega (masalan, achitqilar hujayrasi stafilokokklardan 10 marta katta). Alohida zamburug'lar — makromitsetlar mevali tanalar hosil qiladi, ular santimetrlarda o'lchanadi, ammo ularning ko'ndalang iplari o'lchami 3...7 mkm orasida bo'ladi. Ayrim suv o'tlarining o'lchami 1,0—17·10³ mkm ni tashkil etadi. Lekin hamma suv o'tlari ham mikroorganizmlarga kiritilmaydi, masalan uzunligi 50 metrga yetadigan laminariya. Sodda bakteriyalar o'lchami o'rtacha 3,5·10³ dan 60,0·10³ mkm gacha bo'lishi mumkin. Har xil mikroblar o'lchami haqida ayrim ma'lumotlar 1-jadvalda ko'rsatilgan.

Mikroblarning qiyosiy o'lchamlari

Mikroblar	Diametri, nm
Ayrim suv o'tlari <i>Algae</i>	1000...17—10 ⁶
Eng soddalar <i>Protozoa</i>	3500...60000
Mukor <i>Mucor species</i> (ko'ndalang gif)	~ 10000
Penitsill <i>Penicillium species</i> (konidiyalar)	~ 4000
Ajoyib qon tayoqchalari <i>Serratia marcescens</i>	750
Provachek rikketsiyalari <i>Rickettsia prowazekii</i> (ko'ndalang)	300—600
Aktinomitset <i>Streptomyces species</i> (ko'ndalang iplar)	300
Chechak virusi <i>Poxvirus</i>	210x260
Qutirish virusi <i>Rhabdovirus</i>	125
Gripp virusi <i>Orthomyxovirus (Influenza virus)</i>	85
Adenovirus <i>Adenovirus</i>	75
Bakteriofag T ₃ <i>Bacteriophag T₃</i>	45
Poliomiyelit virusi <i>Poliovirus</i>	27
Yapon ensefaliti virusi <i>Togavirus</i>	18
Viroidlar <i>Viroidi</i>	15

Mikroorganizmlarning har bir guruhida o'lchovlariga taalluqli bo'lgan istisnolar mavjud. Masalan, ko'plab boshqa bakteriyalardan uzunligi bo'yicha sezilarli yuqori o'rinda turuvchi ipsimon va bandli bakteriyalar ma'lum; 2-jadvalda berilgan mikroblar olami, viriodlar, viruslar, bakteriyalar, zamburug', suv o'tlari, lishaynik¹ va protozoy organizmlari tuzilishini o'z ichiga olgan bo'lib, o'ziga xos xususiyatlariga ega.

¹ Lishayniklar — ba'zi bir zamburug' va suv o'tlari (yoki sianobakteriya-lar)ning ayrim turlari simbiozi mahsulidir.

Mikroblar joylashishi tizimi

Yuqori hukmdorlik	Hukmdorlik	Bo'limlar	
<i>Vira</i>	<i>Protovira</i> <i>Euvira</i>	<i>Ribovira</i>	
		<i>Deoxyvira</i>	
<i>Procarvotae</i>	<i>Bacteria</i>	<i>Gracilicutes</i>	
		<i>Firmicutes</i>	
		<i>Tenericutes</i>	
		<i>Mendosicutes</i>	
<i>Eucaryotae</i>	<i>Mycetalia</i> <i>(Mycota)</i>	<i>Myxomycota</i>	
		<i>Eumycota</i>	<i>Lichens*</i>
	<i>Plantae</i>	<i>Aglae</i>	
	<i>Animalia</i>	<i>Protozoa</i>	

Viruslar — zarracha shaklidagi (hujayra emas!) hayotning eng kichik tashkiliy shakli bo'lib, moddalar almashuvi xususiyatiga ega emas, ular jonli va jonsiz organizmlar orasida turadi. Ular doimiy va obligat parazitlar bo'lib, tarkibida nuklein kislotasining bir turi — dezoksiribonuklein (DNK) yoki ribonuklein (RNK) kislota mavjud bo'ladi. Viruslarga viroidlar va bakteriofaglar kiradi.

Viroidlar — insonlarda, hayvon va o'simliklarda kasallik chaqiruvchi infeksiyon agentlardir. Ular molekular massasi (\bar{M}) 100—120 kDa¹ bo'lgan, kapsidlarsiz, qisqa bir ipli ribonuklein kislotasining sirkular molekulasidan tarkib topgan nuklein kislotalaridir. Ularning ikkilamchi tuzilishi qisqa bir ipli halqali ikki ipli bo'lishi mumkin. Qo'ylarda skreypi, odamlarda erta qarilik oqibatidagi aqliy zaiflik kasalliklarining qo'zg'atuvchisi viroidlarni eslatadi. Bular molekular massasi 70—100 kDa bo'lgan DNK molekulasidir.

Kasallik chaqiruvchi yoki inson va hayvon organizmlarida yashovchi viruslar, odatda, RNK tutuvchi virus turiga kiradi. O'simlik viruslarining ko'pchiligi ham shu turga taalluqlidir.

¹ 1 dalton (Da) ¹²C toza izotop massasining 1/12 qismiga teng, 1 kilodalton (kDa) = 1000 Da.

Viruslar RNK sining molekular massasi o'rtacha $1 \cdot 10^6$ Da, virus DNK siniki esa — $1,5 \cdot 10^6$ — $160 \cdot 10^6$ Da atrofida bo'ladi. Sirkular DNK ko'p hollarda superspirallangandir (1- e rasm).

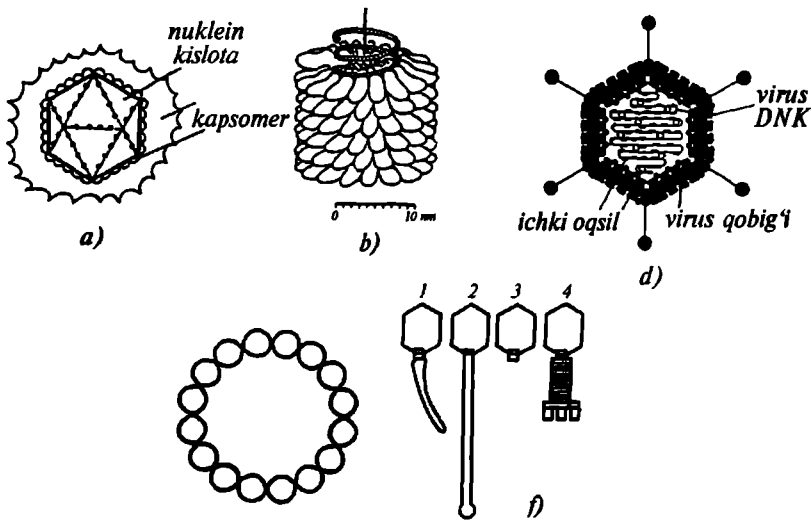
Viruslarning infeksiyon zarrachalari (birliklari) *virion* deb ataladi. Har bir virion bir yoki bir necha oqsil molekularidan tarkib topgan morfologik birliklardan iborat kapsomerga ega. Ma'lum bir tartibda joylashtirilgan kapsomerlar miqdori kapsidni, u esa nuklein kislotasi bilan birgalikda nukleokapsidni (1- a rasm) tashkil etadi.

Kapsidlar joylashishiga qarab simmetriya turlari xarakterlanadi: spiralsimon (gripp, paragripp, qutirish viruslari), kubsimon (gerpes, adenovirus, chin chechak, poliomiyelit, ba'zi bir faglar va boshqalar), aralash (ba'zi bir faglar) viruslar. Simmetriyaning kubsimon turi muvofiq ravishda 2:3, 4:3:2 va 5:3:2 simmetriya o'qlari bo'lgan va soni 12, 24, 66 bo'lgan tetraedr, oktaedr, ikosaedr (muntazam yigirmaburchak) shaklida bo'lishi mumkin. Simmetriyaning ikosaedrik — kubik turi hammadan ko'p viruslarda uchraydi. Kapsidlar joylashishining ayrim turlari 1-b, d rasmda ko'rsatilgan.

Viruslar tovuq embrionida yoki turli hayvonlar va o'simliklar hujayralarida o'stiriladi.

Bakteriofaglar — bakteriya viruslari DNKga ega, lekin ba'zi faglarda RNK mavjud bo'ladi. Ba'zi faglarning shakllari 1- f rasmda ko'rsatilgan. Sionabakteriya viruslarini sionofaglar, aktinomitsetlarni — aktinofaglar deb nomlanadi. Hamma bakteriofaglar xo'jayin bakteriyalar tarkibidagi nuklein kislotasi turiga qarab klassifikatsiyalanadi. Tuzilishi bo'yicha ular DNK ga ega bo'lgan bosh va dum qismlarga ajratiladi. Dumi yoqa, g'ilof, negiz, oltita tikani va fibrillalari bo'lgan bazal plastinkasiga ega. Sezuvchi hujayralarda fag adsorbsiyalanganda nuklein kislotasi inyeksiyasi sodir bo'ladi, shundan keyin hujayra o'zining oxirgi bo'linishi oldidan yangitdan 200,..300 faglarni shakllantirib, aniq yo'naltirilgan holda fagidagi nuklein kislotasini sintez qilishi mumkin.

Massasi $\sim 4 \cdot 10^{16}$ bo'lgan fag zarrachasida bir molekula nuklein kislotasi bo'lib ($M=1,3 \cdot 10^5$ kDa), bu uning quruq massasining 50% ini tashkil qiladi. Fag zarrachasining qolgan 50 % massasi

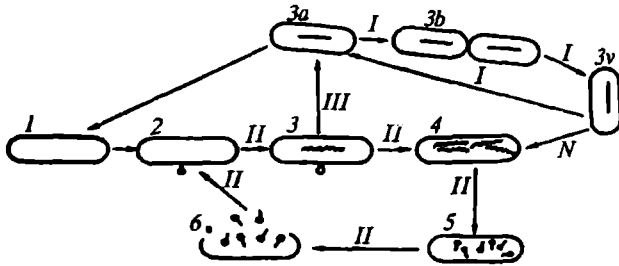


1- rasm. Viruslar tavsifi: virion (a); kapsidning spiralsimon joylashish tipi (b); kapsidning kubiksimon joylashgan tipi (d); ba'zi bir faglar virusli DNKsini superspirallashgani (e); ba'zi bir faglarning shakli (f):
 1— faglar T_1 va T_3 ; 2— stafilofag 6; 3— fag T_3 , 4— fag T_2 .

oqsil va boshqa komponentlarga to'g'ri keladi. Faglar shartsiz parazit hisoblanadi va o'ziga xos hayot siklini o'tkazadi. Lizogoniya siklida fag bakteriya hujayrasida profag holatida bo'lib, bakteriya ko'payishi bilan u ham ko'payadi, bunda bakteriyaga zarar yetmaydi. Litik davrida esa (lizis yoki erish) hujayradagi fag «ko'payadi», yetiladi va hujayra erishini kuchaytiradi. Fag tashqariga chiqqanida yana sezgir bakteriyalarga qayta adsorbsiyalanish uchun tayyor bo'ladi. Agar hujayra lizogen davrida ba'zi bir sabablarga ko'ra profagni yo'qotsa, u holda unga fag osonlikcha yuqishi mumkin.

Bakteriyalar, zamburug'lar, suv o'tlari, lishayniklar va protozoy organizmlar morfologik (yunon tilidan $\mu\omega\rho\eta$ — tur, shakl) bir-biridan farqlanadi, shu bilan birga protozoy organizmlar mikroskopik tirik jonzotlardir.

Yadroviy apparatning tashkil topishi jihatidan zamburug'lar, suv o'tlari va protozoa bakterialardan ustundir, demak evolutsion jihatdan ular keyinroq paydo bo'lgan.



2 -rasm. Faglarning hayot sikli.

Har bir guruh mikroblari uchun to‘plangan ma’lumot shu darajada ko‘pki, bu narsa ularni mustaqil ilmiy fanlarga ajratish uchun asos bo‘ldi: bakteriologiya, mikologiya, algologiya, lixenologiya va protistologiya.

Bakteriyalar D. X. Bergi (1896) aniqlashiga ko‘ra to‘rt bo‘limga ajratilgan: gratsilikutlar (lotincha *gracilis* — qonmatli, *cutis* — teri), firmikutlar (lotincha *firmus* — chidamli), tenerikutlar (*tener* — nozik) va mendosikutlar (*mendosus* — yolg‘on). Ko‘pgina bakteriyalar birinchi va ikkinchi bo‘limlarga kiradi, bularga foto va skotobakteriyalar misol bo‘la oladi. Fotoavtotrof sianobakteriyalar to‘liq trikarbon kislotasi siklidan mahrum bo‘lib, ularda nafas olish oksidlovchi pentozofasfat sikli orqali amalga oshadi. Sianobakteriyalar yorug‘ mineral muhitda azot manbai sifatida molekular azot, uglerod manbai sifatida esa uglerod dioksiddan foydalangan holda o‘sadi.

Azot aniqlovchi bakteriyalar, odatda, geterotsistalar hosil qiluvchi ipsimon shaklda bo‘ladi.

Pushti va yashil bakteriyalar anoksigen fotoavtotrof va fotogeterotrof anaeroblar (ularda fotosintez kislorod ajralish bilan bormaydi) bo‘lib, ular oltingugurtli va oltingugurtsiz turlarga bo‘linadi. Vodород sulfidning oksidlanishidan ularda elementar S to‘planadi, boshqalarida esa to‘planmaydi.

20 ta asosiy guruhni o‘z ichiga olgan skotobakteriyalar shartli ravishda hujayra devori yo‘q (mikoplazmalar), bir qavatli (grammusbat) va qo‘sh qavatli hujayra devorlariga (grammanfiy) ega bakteriyalarga bo‘linadi.

Bakteriya (prokariot)lar shakl va miqdor jihatidan turli tuman-dir. 3-rasmda bakteriyalarning asosiy guruh vakillari tasvirlangan. Ulardan biri arxeobakteriyalar bo‘lib, sferik, ovalsimon, tayoqcha-simon, ipsimon va boshqa shaklga ega. Mikrokokklar (yunon tilidan — kichkina, — kokk) sferik shaklda bo‘lib, alohida-alohida; stafilokokklar — uzum g‘ujumi shaklida (yunon tilidan — uzum



3-rasm. Bakteriyalar morfologiyasi:

1— arxeobakteriya (a — metanobakteriyalar, vegetativ va b— tinch shakllari, d — yuqori darajada sho‘rlangan muhitda yashovchi galofillar, e — termoasidofil bakteriyalar); 2 — sianobakteriya (a—d); 3 — mikoplazmalar; 4 — mikrokokklar; 5 — diplokokklar; 6 — tetrakokklar; 7 — sarsinalar; 8— streptokokklar; 9 — stafilokokklar; 10 — bakteriyalar; 11— diplobakteriyalar; 12— streptobakteriyalar; 13 — batsillalar (a — klostridilar, b— plektridilar); 14 — diplobatsillalar; 15 — streptobatsillalar; 16—vibrionlar; 17— spirillar; 18— spiroxetalar (a— treponemlar, b— borreliyalalar, d— leptospiralar, e— kristispiralar, f— spiroxetlar); 19— aktinomitsetlar (a— mikobakteriyalar, b— nokardiyalar, d— streptomitsetlar); 20— rikketsiyalar; 21— miksobakteriyalar; 22— novdali bakteriyalar (a— Nevskia, b— Gallionelia, d— Caulobacter, e— Rhodomicrobium, f— Hyphomicrobium).

g'ujumi); diplokokklar (yunon tilidan — ikkita) ikkita, juft-juft joylashishgan, masalan gonokokk, meningokokk, pnevmokokk; streptokokklar kalta yoki uzun zanjir shaklida; tetrokokklar to'rtta hujayradan iborat; sarsina yoki xaltachalar, masalan *Sporosarcina urea* mochevinani parchalash xususiyatiga ega.

Tayoqchasimon bakteriyalar alohida, juft-juft bo'lib (diplo-bakteriyalar), zanjirsimon (streptobakteriyalar), sferik yoki oval shaklda joylashadi.

Ipsimon bakteriyalarga aktinomitsetlar kiradi. Egilgan va buramasimon bakteriyalar *vibrionlar* deyiladi (masalan, vabo vibrioni), spirillalar (sodoku kasalligini qo'zg'atuvchisi), *leptospirilar* (sariq leptospiroz qo'zg'atuvchisi), *treponemalar* (zaxm qo'zg'atuvchisi).

Ba'zi tayoqchasimon bakteriyalar hujayra ichida spora hosil qilish xususiyatiga ega. Bunday hujayralarni batsilalar *Bacillus* yoki *Clostridium* (*Clostridium* — yelpig'ichsimon) bakteriyalar deb ataladi. Klostridiyalarning shakli tayoqchanning o'rtasi yoki boshchasida baraban, tennis raketkasi shaklida kengaygan bo'ladi (3-rasm). Ba'zi aktinomitsetlar ham spora hosil qiladi. Ular havo ipchalari uchlarida — spora tashuvchilarda hosil bo'ladi. Aktinomitsetlarning ayrim vakillarida aktinosporangiya deb ataluvchi harakatchan sporalar shakllanadi. Odatda, kokklar spora hosil qilmaydi va harakatchan emas. Faqatgina yuqorida tilga olingan faol va spora hosil qiluvchi sporosarsina bundan istisno.

Ko'pgina bakteriyalar o'zlaridagi mavjud xivchinlar — lokomotsiya organlari sababli harakatchandir. Misol sifatida ichak tayoqchasini *Escherichia coli*, somon tayoqchasi *Bac. subtilis*, ko'k yiring tayoqchasini *Pseudomonas aeruginosa*, vabo vibrioni *Vibrio cholerae*, spiroxeta-zaxm *Treponema pallida* qo'zg'atuvchisini keltirish mumkin.

Boshqa turdagi harakatga — sirpanish kirib, qattiq substrakt bilan aloqada yuzaga keladi. Bunday harakat qiluvchilarga sianobakteriyalar, ayrim suv o'tlari misol bo'ladi.

1884-yilda Gram bakteriyalarni bo'yash usulini taklif qildi. Bunga ko'ra barcha bakteriyalar grammanfiy va grammusbatlarga bo'lindi. Bakteriyalarning Gram usuli bilan bo'yalishi, ularning bo'yash jarayonida gensin binafsha va yod bilan hosil bo'lgan

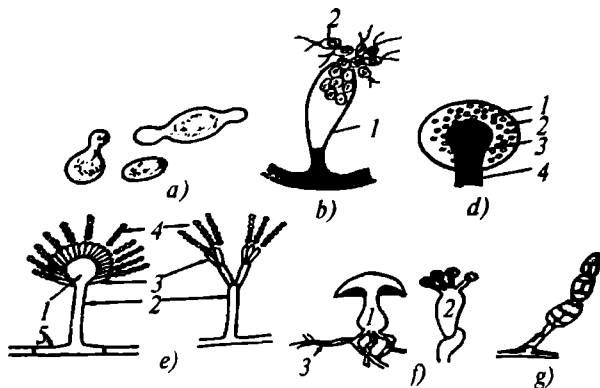
kompleksni saqlab qolishiga bog‘liq. Bu esa kimyoviy tarkibga, grammusbat va grammanfiy hujayra devorining o‘tkazuvchanligiga hamda plazmadagi RNK va DNK nisbatiga bog‘liq. Grammusbat bakteriyalarning hujayra devorida glikopeptid va teyxoy kislotaga ega bo‘lgan murein (mukopeptid qatlami) birmuncha ko‘p. Grammusbat bakteriyalarning peptidoglikanlari tuzilishi jihatidan grammanfiy bakteriyalardan farqlanadi. Teyxoy kislotalar hujayra yuzasidagi magniy ionlarini turg‘unlashtiradi. Grammusbat bakteriyalarning hujayra yuzasida protein kompleksi — magniy ribonukleat bor; sitoplazmadagi RNK va DNK nisbati 8:1 ni tashkil etadi; grammanfiy bakteriyalarda esa, bu nisbat 1:1 ga teng. Grammusbat bakteriyalar sitoplazmasining izoelektrik nuqtasi pH 2,0—3,0 grammanfiylarda esa 5,0 atrofida bo‘ladi. Oksidlovchi hisoblangan yod eritmasi bilan ishlov berilgandan so‘ng izoelektrik nuqta nordon tomonga o‘tadi. Bu holat grammusbat bakteriyalarda, grammanfiy bakteriyalarga nisbatan yaxshi seziladi.

Bundan tashqari, grammusbat bakteriyalar hujayra devorining o‘tkazuvchanligi grammanfiy bakteriyalarga nisbatan kam. Shunday qilib, grammusbat bakteriyalarda bo‘yoqlarni mustahkam birikishi va spirtida erib ketmasligi uchun yetarli darajada qulay sharoitlar tug‘iladi.

Grammusbatlarga ko‘pgina kokklar (gonokokk, meningo-kokkdan tashqari), spora hosil qiluvchi basillalar (*Desulfotomaculum* dan tashqari) va spora hosil qilmaydigan sut kislota bakteriyalari *Lactobacterium species* kiradi. Grammanfiy bakteriyalarga spora hosil qilmaydiganlar, gonokokklar, meninkokklar, mikoplazmalar, L-shaklidagi bakteriyalar, rikketsiyalar kiradi. Bakteriyalarni baholashda morfologik belgilariga: o‘lchamlari; tayoqcha qutblari (ovalsimon *Bac. subtilis*, cho‘rtkesilgan *Bac. anthracis*); buramalari; spora va kapsula hosil qilishiga qaraladi. Maxsus tekshirishlarda nafas olish yoki biologik oksidlanish tiplari (kislorod ishtirokida yashovchilar — *aeroblar*, kislorodsiz — *anaeroblar*), tajriba hayvonlarida kasallik keltirib chiqarishi, ya’ni kasallik chaqira olishi (*patogenlar*) yoki kasallik chaqirolmasligi (*saprofitlar*), zarur bo‘lganda yuqori konsentratsiyadagi tuzli muhitlarda o‘sa olish xususiyatlari o‘rganiladi.

Zamburug'lar — (lotincha *fungus* — zamburug') eukariot mikroorganizmlarning katta guruhi, 100 000 dan ortiq turlari topilgan. Ilmiy dunyoda zamburug'lar bakteriyalardan oldin ma'lum bo'lib, botanika fanida o'rganilgan. Ular mikromitsetlar (masalan, mog'or ipsimon yoki mitselial zamburug'lar, achitqilar) va makromitsetlarga (qalpoqli va plastinkali iste'molga yaroqli va yaroqsiz qo'ziqorinlar) bo'linadi (4-rasm).

Ko'pgina zamburug'larning farqli belgilari — boshlang'ich shaklda alohida, keyin qo'shilib ketuvchi va zamburug' asosini yoki tallom (yosh shoxcha) ni yuzaga keltiruvchi ipchalarni yoki giflarni hosil qiladi. Oziq muhitlardagi zamburug' koloniyalari asosan ko'payish davrida turlicha shaklda va pigmentatsiyada bo'ladi. Bir hujayrali zamburug' shakllari ham ma'lum (masalan, mukorlar, achitqilar), ammo ko'pgina turlari ko'p hujayralidir (masalan, penitsillar, aspergillar, fuzariumalar va hokazo). Bir hujayrali ipsimon zamburug'lar *quyi sinfga*, pardevorga ega bo'lgan ko'p hujayrali ipsimon zamburug'lar yoki septalar (lotin tilidan septum — pardevor) esa *yuqori sinfga* kiradi.



4-rasm. Ba'zi zamburug'lar morfologiyasi:

- a) achitqi-shakaromitsetlar; b) — saprolegniya (1 — zoosporangiy, 2 — zoosporalar); c) — mukor (1 — sporangiy, 2 — sporangiosporalar, 3 — kolonka, 4 — sporangiyenos); d) — aspergill va penitsill (1 — boshcha, 2 — konidiyenos tashuvchi, 3 — sterigmalar, 4 — konidiosporalar, 5 — tayanch hujayra); e) — bazidial zamburug' (2 — mevali tana, 3 — bazidiya bazidiospora bilan, 4 — mitseliy); f) — mukammal bo'lmagan zamburug' (alternariya) — konidiyenos konidiosporalar bilan.

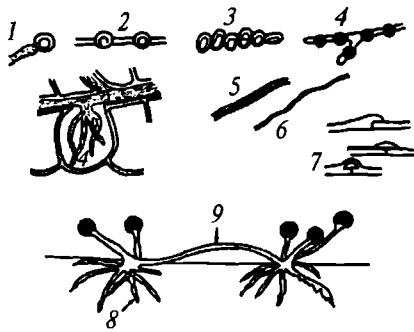
Jinsiy rivojlanish jarayoniga ega bo'lgan zamburug'lar *yetilgan* (masalan, mog'or zamburug'lari); jinsiy xususiyatga ega bo'lganlar esa *yetilmagan* (masalan, alternariya) deb ataladi.

Barcha zamburug'lar 2 bo'limchaga — zamburug' shilliqchilar (zamburug'simonlar) *Myxomycetes* va haqiqiy zamburug'larga *Eumycetes* bo'linadi. Miksomitsetlar Fungi va Protozoa oralig'ida turadi. Chunki ularning oralig'ida hujayrasiz, ko'p yadroli, amyobasimon massadagi, shilliq modda bilan qoplangan, mikroskopik hajmdan juda katta diametrdagi ulkan sistema bo'lib tarmoqlanadigan va qo'shilib ketadigan rivojlanish bosqichi mavjud. Ularda davriy va qaytar protoplazma oqimi alohida ajralib turadi. Qulay sharoitda plazmodiyalar bir yoki ko'p sonli mahsuldor tanalar — sporalar transformatsiyalanadi, ular organizmning sporalar orqali ko'payishini ta'minlaydi. Miksomitsetlar — asosan saprofitlar bo'lib, odam va hayvonlarda kasallik keltirib chiqarmaydi.

Eumitsetlar (mikro- va makromitsetlar) turli-tuman morfologik shakllarga ega. Bu asosan yangi hujayralar — spora va konidiylarga tegishli.

Quyi zamburug'larda sporalar sporangiyalarda joylashadi, bu endospora deyiladi. Ko'pgina yuqori zamburug'lar sporasi ochiq joylashadi — ekzosporalar yoki konidiy (4-rasmga qarang). Barcha sporalar spora tashuvchilarda hosil bo'ladi.

Ipsimon va achitqi shakllar hosil qilish qobiliyatiga ega zamburug'lar ham ma'lum. Masalan, kasallik chaqiruvchi *Histoplasma capsulatum* zamburug'i va saprofit *Aureobasidium (Pullularia) pullulans*. O'stirish muhitida uglerod dioksidning parsial bosimi ortishi natijasida ba'zi mog'orlar achitqi hujayralarini hosil qiladi. Bunday dimorfizm organizm o'stirilayotgan muhitga bog'liq. Turlarni aniqlashda zamburug'larning shaklini o'zgartiradigan mitseliysi katta ahamiyatga ega. Mitseliyning bunday shakl o'zgartirishlariga quyidagilar kiradi: xlamidosporalar — terminal va o'rta (interkolyar); gemmlar; gaustoriy yoki so'rg'ichsimonlar (5-rasm). Masalan, xlamidiya sporalar *Candida albicans* qutblarida faqat oxirgi va interkolyar; gemmiylar ga *A. Pullilans*; gaustoriylar — zangli zamburug'lar; rizoidlar — quyi fikomitset zamburug'larga kiradi.



5-rasm. Mitseliya turining o'zgarishi:

xlamidosporalar (1— terminal, 2— interkalyarsimon, 3— gemmalar);
gaustoriya yoki so'rg'ich (4); osiluvchi (5); ip (6); arqonlar (7);
rizoidlar (8); stolon (9).

Ko'payishi va morfologik xususiyatlarini inobatga olgan holda zamburug'lar 7 ta sinfga ajratiladi: *Chytridiomycetes*, *Hyphochytridiomycetes*, *Oomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*, *Deuteromycetes*.

Ko'pgina bakteriya va zamburug'lar tabiiy hamda sun'iy oziq muhitlarida o'stiriladi. Lekin leproz bakteriyalarini hali ham laboratoriya sharoitida o'stirishga erishilganicha yo'q, tajriba paytida esa lepra faqatgina bronenoselarga yuqtirilmoqda.

Suv o'tlari (lotincha alga — dengiz o'ti) — autotrof fotosintez qiluvchi organizm bo'lib, turli shakllari maxsus organellalar — xromotroflar (xloroplastlar)dan iborat, odatda, suvda va tuproqda yashaydi. Xromatoforalar xlorofill va boshqa pigmentlarga hamda maxsus oqsil tanachalari — pirenoidlarga ega (grekcha πηρην — suyakcha), uning chetlariga kraxmal va boshqa glikanlar yig'iladi. Ko'pgina suv o'tlarining xlorofill tufayli hosil bo'lgan yashil rangi boshqa rangdagi pigmentlar bilan to'siladi. Suv o'tlari hujayralarining shakli turli-tuman: sferik, noksimon, tuxumsimon, spiralsimon, silindsimon, yelpig'ichsimon va hokazo. Qat'iy xlamidomonadlar va xlorokokklar fotosintetik bo'lgan suv o'tlari ham fotoavtotrofli va geterotrofli oziqlanishga moslashgan suv o'tlari (masalan, pirrofitlar) kabi ma'lum.

Suv o'tlarini 9 ta turga bo'lish keng miqyosda qabul qilingan: pirrofitli, tillarang, diatomli, sariq-yashil, qo'ng'ir, qizil, yashil,

evglenasimon va mallasimon. Suv o'tlarining shakllari ko'p bo'lishiga qaramasdan, ularni quyidagi asosiy tarkibiga qarab farqlash mumkin: monadli, amyobasimon (rizopodial), palmeloidli, kokksimon, ipsimon, plastinkali (matosimon) va sifonli.

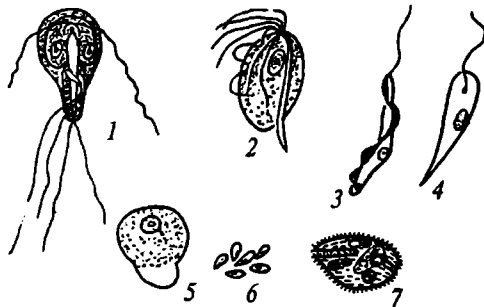
Lishayniklar *Lichenes* — maxsus morfologik belgi va tuzilishga ega bo'lgan simbiotlar. Ularga zamburug'lar (fikomitsetlar, askomirsetlar yoki bazidiomitsetlar) va sianobakteriyalar yoki ko'k-yashil suv o'tlari (sistokokklar, xrokokklar, xlorellalar) ham kiradi. Lishayniklar tashqi muhitga moslashib yashaydi. Shuning uchun ularni turli tuproqlarda, tog'larda, daraxtlarda, suvlarda, temir konstruksiyalarda, betonlarda, hatto shishalarda ham uchratish mumkin.

Lishayniklarning 300 dan ortiq turi ma'lum. Ular asosan vegetativ yoki jinsiy va jinssiz spora hisobiga ko'payadi. Tashqi ko'rinishiga qarab po'stloqli, yaproqsimon va butasimon lishayniklar farqlanadi. Izidiilar — po'stloq bilan qoplangan va simbiot-organizmlar hujayralaridan iborat so'galli tayoqchasimonlar yoki tallom ustidagi korallsimon o'simtalardir. Sorediyalar — suv o'tlarining bir yoki bir nechta hujayralari yoki sianobakteriyalar bilan o'ralgan zamburug'li gifdan iborat mikroskopik o'ramdir. Sorediyalar juda ham ko'p bo'lib, kukunsimon oq-sariq massani hosil qiladi.

Protozoy organizmlar (*Protozoa*) — fotosintez qilmaydigan bir hujayrali eukariotlar. Taxminlarga ko'ra, xloroplastlarini va quyosh energiyasini ishlatish qobiliyatini yo'qotgan suv o'tlaridan *Protozoa* kelib chiqqan deb taxmin qilinadi. Bularning eng oddiyolari xivchin shakllilari bo'lib, ulardan amyobasimonlar va kipriksimon tiplar shakllangan; oraliq tiplar rivojlanishning ma'lum bir bosqichida xivchinga, boshqa bosqichlarda esa psevdopodiyaga ega bo'ladi.

Hamma *Protozoa* plazmodromali (sinflari — *Mastigophora*, *Sarcoda*, *Sporozoa*) va kiprikchalilar (*Ciliophora*) ga bo'linadi.

Protozoyli mikroorganizmlar orasida odam uchun patogen turlari aniqlangan: xivchinlilarga kiradigan lyamblioz chaqiradi *Giardia lamblia*, trixomonoz *Trichomonas vaginalis*, tripanosomoz *Trypanosoma gambiense*, leyshmanioz *Leishmania*; sarkodlilariga



6-rasm. Ba'zi bir protozoy organizmlar:

1— lyambliya; 2 — trixomonada; 3— tripanosoma; 4 — leyshmaniya;
5— dizenteriyali amyoba; 6— bezgak merozoitlari; 7— ichak balantidiyasi.

esa amyobali dizenteriya qo'zg'atuvchisi *Entamoeba histolytica*; sporoviklarga — bezgak qo'zg'atuvchisi *Plasmodium sp.*, kiprikchalilarga — balantidiaz qo'zg'atuvchilari *Balantidium coli* kiradi (6-rasm).

Tabiiy sharoitda mikroorganizmlar **biogeosenoz** (grekcha hayot, yer, muloqat ma'nosini bildiradi) tarkibida bo'ladi. V.N. Sukachevning fikriga ko'ra **biogeosenoz** — tarkibi jihatidan bir xil va o'simliklar ko'payishini ta'minlovchi; mikroorganizmlar hamda hayvonlarning bir xildagi organizm kompleksi; yer usti qismi o'zining fizik-kimyoviy xususiyatlari bilan bir xil tuproq; klimatik va gazli holat, energetik material ritm (doimiylik) ni biogeosenozda doimo ushlab turadi. Biogenozning bir qismi mikrobosenozlar bo'lib, ularning asosiy vazifasi organik moddalarni mineralashtirishdan iborat.

Saprofit mikroblarning asosiy zaxirasi — anabioz yoki metobioz holatida yashashiga qulay bo'lgan tuproqdir. **Anabioz** — organizm hayot faoliyatini vaqtincha to'xtatib, qulay sharoitda qayta tiklay olishi. **Metabioz** — ma'lum bir moddalar almashuvi jarayonida yoki metabolizmida organizmning o'sishi, rivojlanishi va ko'payishi. Metabolizm tushunchasiga tirik hujayralarda boruvchi barcha kimyoviy reaksiyalar kiritiladi. Metabolizm **katabolizm**, ya'ni quvvat olish maqsadida parchalanadigan kimyoviy moddalardan va **anabolizm** — hujayra moddalarining sintezidan iborat. Oraliq almashinish jarayoni — **amfibolizm** deyiladi.

Anabiozda mikroorganizmlar yashab qoladi-yu, lekin ko'paya olmaydi. Tabiiy sharoitda metabiozda mikroblar bir-biri va boshqa organizmlar bilan doimo aloqada bo'lib turadi. Bu ta'sir ko'rsatish simbiotik yoki simbioz (komensalizm, mutualizm, parazitizm); antogonistik yoki antibioz (bir va bir necha geteroantogonizm; izoantogonizm; violentoantogonizm yoki majburiy antogonizm) turlariga bo'linadi.

Tabiiy va sun'iy sharoitlarda mikroorganizmlar shaklini, ko'payish turlarini, moddalar almashuvi jarayonlarini o'zgartirishga moslashgan. Turg'unligi kam shakllar jarayoni esa polimorfizm deyiladi. Bunday mikroorganizmlarga laboratoriya sharoitida uzoq saqlanadigan vabo vibrioni, dermatofit zamburug'lar va boshqalar kiradi.

Kimyoviy mikrobiologiya usullari o'ziga xos bo'lib, ular nafaqat mikrobiologiyada, balki kimyoviy fanlarda ham qo'llaniladi. Bularga har xil turdagi mikroskopiyalar, laboratoriyada va sanoat sharoitida ozuqa muhitlarida o'stirish; mikroblar hujayrasini dezintegratorlarda parchalash; sentrafugalash (analitik va differensial); suv bilan aralashadigan organik erituvchi vositasida hujayra komponentlarini ajratish, dializ, gel-filtrlash, elektroforez va boshqalar kiradi. Hujayra tarkibi elementlari va virus qismlari tahlilida noorganik kimyo usullaridan foydalaniladi. O'simlik va hayvonlar biokimyosi mikroblar usullari uchun ham qo'llaniladi (fermentlar tahlili va boshqalar). Organik va fizik kimyo usullaridan mikroblar oqsillari, uglevodlar, lipidlar, turli kon'yugatlarining tarkibi va tuzilishni tahlil qilishda foydalaniladi.

Kimyoviy mikrobiologiyaning maqsadi va vazifalari mikroorganizmlarning tarkibi, tuzilishi va fiziologik faolligini o'rganishdan iborat.

Kimyoviy mikrobiologiya nazariy va amaliy jihatdan katta ahamiyatga ega. Mikroorganizmlarning tuzilish va kimyoviy tarkibini, ularning birlamchi va ikkilamchi metabolitlarini o'rganish, tirik materiyalarning tuzilishi va funksional faolligi jarayoniga kirib borish hamda amaliyot uchun zarur bo'lgan moddalar (ozuqalar, davolovchi, yordamchi va boshqalar) olishga yordam beradi. Mikroblar hujayrasi va viruslar genetik apparatlari tuzilish va ishlashini

o'rganish organizm belgi va xususiyatlarining nasldan-naslga o'tishini tushinishda, tez ko'payuvchi hamda yaxshi o'suvchi turlardan foydalanishda, gen-injeneriya ishlari, yangi ishlab chiqarishlarning yo'lga qo'yilishi va rivojlanishida yordam beradi.

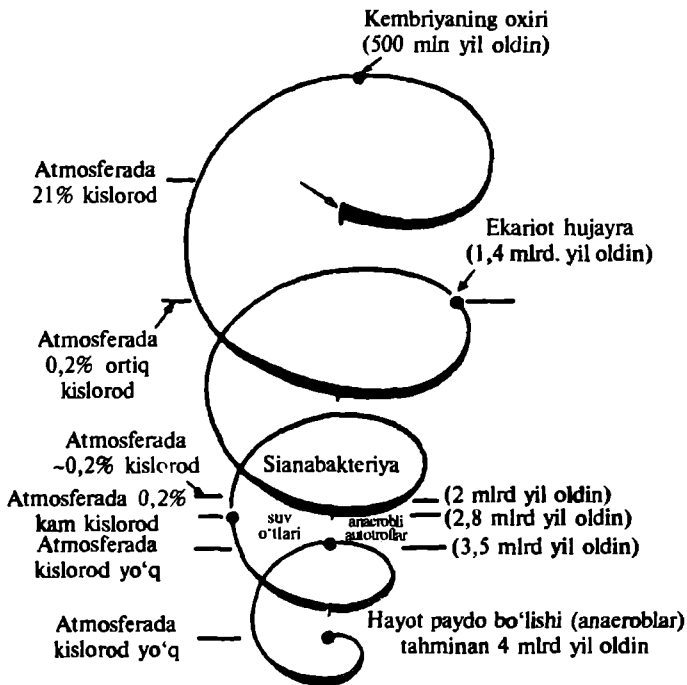
Immunitet kimyosi yoki immunokimyoning gurkirab rivojlanishi patogen mikroorganizmlarni o'rganish bilan bog'liq. Yuqumli jarayonlarda mikroorganizmning javob reaksiyasini sistematik va chuqur o'rganish nafaqat yuqumli kasalliklardagi immunitet asosini, balki zamonaviy immunologiya va immunokimyo poydevorini ham tashkil qiladi.

Kimyoviy mikrobiologiyaning kelajagi ko'p qirrali va juda qiziqarlidir. U taxmin qilinayotgan kashfiyot va marralar uchun katta imkoniyatlar bo'lib, biologik hamda kimyoviy fanlar birlashmasini tashkil etadi.

1.2. Prokariotlar va eukariotlar hujayrasi tuzilishi

Tirik materiyaning tarkibiga kiruvchi asosiy kimyoviy moddalar bir hujayrali va ko'p hujayrali mavjudotlar uchun bir xil bo'lsa-da, o'ziga xos tuzilishlari sezilarli farq qiladi. Masalan, hamma tirik mavjudotlarning hujayrasida proteinlar, nuklein kislotalar, polisaxaridlar singari polimerlar bo'ladi, lekin ular har bir tur uchun o'ziga xosligi bilan ajralib turadi. Jumladan, glikolaktik kislotalar faqat ma'lum bakteriyalar hujayra devorida; ipsimon zamburug'lar hujayrasi oqsillari hayvonlar organizm oqsillaridan, garchi ular bir turdagi aminokislotalarga ega bo'lsa-da, o'zaro farq qiladi. Turning nasliy tavsifi o'ziga xosligini belgilovchi DNK, garchi bir xil g'isht-bloklar-dezoksiriboza, fosfat kislotasi, ikkita purin (adenin, guanin) va ikkita pirimidin (timin, sitozin) asoslaridan iborat bo'lsa-da, turli organizmlarda har xil bo'ladi.

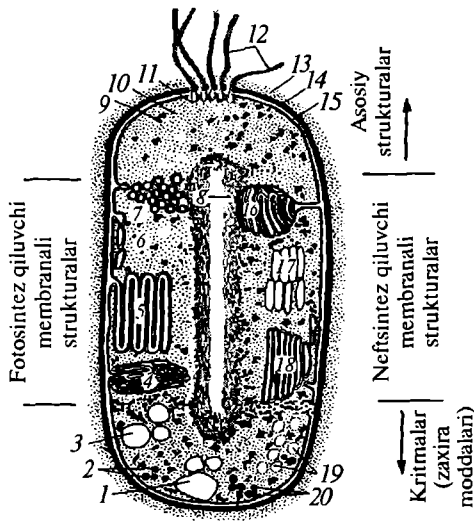
Hujayra devori. Mikroorganizmlar turli xil sharoitlarda yashaydi, shuning uchun ular harorat, pH, bosim, muhit tarkibi o'zgarishlariga chidamli bo'lishi kerak. Bunda hujayra chidamliligini qattiq tuzilishga ega bo'lgan hujayra devori ta'minlaydi. Shu tufayli hujayra yuqori ichki osmatik bosimni ko'tara oladi (5—20MPa). Hujayraning qattiqligi shaklini saqlashda yordam beradi. Ba'zi



7-rasm. Yerdagi hayotning evalutsion sikli (sxemasi).

mikroblarda hujayra devori yo'qolib ketgan — bularga mikoplazmalar kiradi (ilgari ular *Pleuro-pneumonia-like organisms* *PPLO* deb atalgan). Ular o'zining pleomorfligi, oziq muhitlarda reproduktivligi (ularning reproduktiv birligining eng kichik miqdori 125—250 nm), penitsilliga chidamliligi, biror-bir bakterial hosil qiluvchi shaklga o'tolmasligi bilan ajralib turadi. Mikoplazmalar shakliga ko'ra halqasimon, ipsimon, tayoqchasimon, spiralsimon, bo'lishi mumkin.

Hujayra devorining mavjud emasligi vaqtinchalik holat bo'lib, u tashqi muhit omillari ta'siri (fermentlar, antibiotiklar) hisobiga yuzaga kelishi mumkin. Bunda grammanfiy bakteriyalar hujayra devori mutlaqo mavjud bo'lmagan protoplastlarni hosil qiladi. Hujayra devori qisman mavjud bo'lsa, *sferoplast* deb ataladi. L-shaklli bakteriyalarda (Shotlandiyadagi Lister nomli institut nomidan olingan) hujayra devori nuqsonli bo'lib, ular qattiq



8-rasm. Umumiy holatda mikroob hujayrasining tuzilishi:

1—poli- β -oksiyog' kislotaning granulari; 2— yog'li qo'shilmalar; 3— oltin-gugurt tomchilari; 4 va 5— tilakoidlar; 6— gaz pufakchalari; 7— xromato-forlar; 8— nukleoid; 9— ribosomalar; 10— sitoplazma; 11— bazal yadro (blefaroplast); 12— xivchinlar; 13 — kapsula; 14 — hujayra devori; 15— hujayra membranasi; 16— mezosoma; 17— gazli vakuolalar, 18— plastinkali tarkiblar; 19— uglevodli granularlar; 20— metaxromatin.

ozuqa muhitlarida ko'payadi va koloniyalarni hosil qiladi, ularning ayrimlari barqarorlashadi, boshqa birlari esa, ayniqsa, 15—30 % jelatin yoki 2,5 % agar-agar mavjud bo'lganda, dastlabki hosil qiluvchi shakliga reversiya (lotincha reversio — qaytish so'zidan) bo'ladi. Oqsil sintezi ingibitorlari, masalan, tetratsiklin guruhiga kiruvchi antibiotiklar bunday riversiyaga to'sqinlik qiladi.

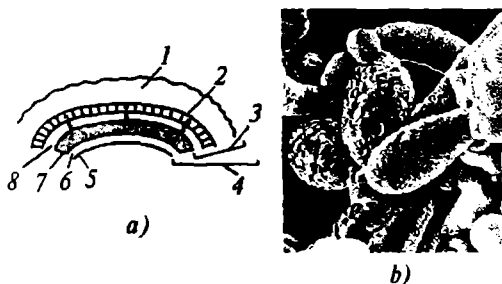
Shunday qilib, mikoplazmalarni protoplast, sferoplastlar va bakteriyalarning L-shakli bilan birlashtirish mumkin emas, chunki ular orasida genetik bog'liqlik yo'q. Hujayra devori nuqsonli bakteriyalar mikoplazmalardan farqli ravishda hosil qiluvchi hujayralar (masalan, kapsulali polisaxarid va streptokokklarning L-shakli M-proteini)ga xos bo'lgan ayrim hujayra-devor moddalarini sintez qilishni davom ettirishi mumkin.

Aniqlanishicha, grammusbat bakteriyalarda hujayra devorining egiluvchan karkasi ko'p qavatli, grammanfiy bakteriyalarda esa bir qavatli bo'ladi. Grammusbat bakteriyalar hujayra devorining qalinligi 15—80 nm gacha, grammanfiy bakteriyalarda 8 nm ga yetadi. Zamburug'larning hujayra devori ikki fazadan iborat tabiiy kompozit bo'lib, birinchisi mikrofibrillar matritsa, ikkinchisi — matritsning amorfli to'ldiruvchi vazifasini bajaradi. Zamburug'larda hujayra devorining qalinligi 1 mkm gacha boradi. Fermentativ gidrolizdan foydalanib, zamburug' hujayralaridan protoplastlar ajratib olish mumkin. Zamburug'larning hujayra devori bakteriyalarga qaraganda egiluvchan (rigid) va ko'p qismi uglevod komponentlaridan tuzilgan.

Grammusbat bakteriyalar hujayra devorida uglevod saqlovchi polimerlar grammanfiy bakteriyalar hujayra devoriga nisbatan ko'p bo'ladi, lekin grammanfiy bakteriyalar arxitektonikasi buning oqibatida soddalashib qolmasdan, aksincha juda murakkablashib ketadi (9-a rasm).

Hujayra devori bilan aks ettirilgan mikroorganizmlar yuzasi silliq bo'lmaydi. Buni elektron mikroskop orqali olingan rasmlarda ko'rish mumkin (9-b rasm). Pusht hujayra-sporalari yuzasi o'ziga xos xilma-xillik bilan ajralib turadi.

Hujayra yoki sitoplazma membranasi (plazmalemma) hujayra devori tagida joylashgan bo'ladi (8-rasmga qarang). Ularning orasida periplazmatik bo'shliq mavjud bo'lib, unda grammusbat bakteriya



9- rasm. Grammanfiy bakteriyalar hujayra devorining taxminiy arxitektonika tuzilishi (a). 1— lipopolisaxarid; 2— ikki qavatli fosfolipidli membrana; 3— tashqi qavat; 4— parda; 5— hujayra membranasi; 6— periplazmatik oraliq; 7— peptidoglikan (rigid qavat); 8— lipoprotein. *Candida lipolytica* hujayra yuzasi elektron mikroskopda skanirlangan X 12000 (b).

larning teyxoye kislotasi bo‘lishi mumkin. Hujayra membranasi va hujayra devori o‘rtasida biror-bir mustahkam bog‘liqlik yo‘q, deb taxmin qilish mumkin. Buning tasdig‘i sifatida hujayra yoki sitoplazma membranasi bilan o‘ralgan grammanfiy bakteriyalarda protoplastning va grammusbatlarda esa sferoplastlarning osonlik bilan ajratib olinishini ko‘rsatish mumkin. Hujayra membranasi (qalinligi) ko‘ndalangiga 7,5—8 nm gacha yetadi. Ba‘zi turdagi bakteriyalarda uning invaginatsiyasi (ichki burmalari) maxsus tuzilishlar — mezosomalar hosil qiladi. Mezosomalar ikki turda bo‘ladi: pardevorli (to‘siqli) va yonbosh, ularning birinchisi hujayralarning bo‘linish jarayonida shakllanadigan pardevor hosil bo‘lishida qatnashadi va unga nukleoid birikadi, ikkinchisi esa hujayra membranasi bilan qayerdadir yonboshda birikkan bo‘lib, pardevor paydo bo‘lishida ishtirok etmaydi. Mezosomalar vazifasi eukariotlarning mitoxondriyalarini eslatadi. Ko‘pgina bakteriyalarda (mezasomalardan boshqqa) membrana buramalari aniq ajralib turmaydi.

Prokariotlarda membranani tilakoidlar, fikoblisomalar, aerosomalar, xlorosomalar va karboksisomalar tashkil etadi. Oxirgi uchta organellarda membrana hosil bo‘lishi oxirigacha o‘rganilgan

3-jadval

Prokariot va eukariotlarni tuzilish komponentlarining o‘xshashlik va farqlari

Tuzilish komponenti	Prokariot	Eukariotlar
Shakllangan yadro	—	+
Hujayra devori		**
Hujayra membranasi	*	+
Endoplazmatik retikulum	+	+
Golji apparati va uning hosilalari	—	+
Mitoxondriyalar	—	+
Mezosomalar	+***	—

* Ba‘zi bir prokariotlar hujayra devorlaridan mahrum, masalan mikoplazmalar.

** Soddalarda hujayra devori bo‘lmaydi.

*** Sianobakteriyalarda tilakoidlar.

emas. Tilakoidlar tashqi tomoniga fikobilisomalar birikkan elementar membranalar tizimidan iborat (8- rasmga qarang).

Aerosomalar yoki gazli vakuolalar fototrofli va xemotrofli suv bakteriyalarida (sianobakteriya, qirmizi oltingugurt bakteriyalari, yashil bakteriya, ba'zi arxeobakteriyalarda) mavjud bo'ladi. Ular gaz pufakchalaridan tashkil topgan bo'lib, tuzilishi $75 \times (200-1000)$ nm o'lchamli, qalinligi 2 nm ga teng membrana bilan o'ralgan konussimon uchli kovak silindr shaklida bo'ladi. Pufakchalar membranasi orqali barcha oddiy gazlar o'tadi, shuning uchun ularning to'ldirilgan shaklda saqlanib turishi muhitda erigan gazlarga bog'liq bo'ladi. Gazli vakuolalar suv mikroorganizmlarining suzuvchanligini ta'minlaydi va tartibga solib turadi.

Sigarasimon pufakchalar [$50 \times (100-150)$ nm] ko'rinishidagi xlorosomalar (xlorobium-vezikullar) yashil fotosintez qiluvchi bakteriyalarda kuzatiladi. Ular bevosita hujayra membranasi ostida joylashgan. Xlorosomalar qalinligi 3–5nm bo'lgan bir qavatli membrana bilan o'ralgan. Ularda fotosintez apparatining faqat ma'lum bir qismi, aynan antena vazifasini bajaruvchi pigmentlar joylashgan.

Karboksisomalar yoki poliedralli tana (50–500 nm) fotosintez qiluvchi ba'zi xemilitotrofli (masalan, nitrifisiyalanadigan) bakteriyalarda uchraydi. Bakteriyalar qalinligi 3,5 nm bo'lgan bir qavatli membrana bilan o'ralgan. Ularda CO_2 ni fiksatsiya jarayonida asosiy vazifani bajaruvchi ribulozodifosfatkarboksilaza yoki karboksidismutaza mavjud.

Eukariotik mikroorganizmlarda hujayra membranasi endoplazmatik retikulum bilan uzviy bog'langan. Membrana va retikulum uch qavatdan iborat. Pereplazmatik bo'shliqqa qaragan yuza qavatida diametri 11 nm bo'lgan bittadan joylashgan subbirlilik bor; ichki sitoplazmaga qaragan tomonda esa bu subbirlilik guruhlangan bo'lib, 2–5 va undan ko'pdir. Ular fermentlar kompleksi bo'lishi mumkin degan taxmin mavjud. Endoplazmatik retikulum silliq va g'adir-budir bo'ladi. Unga tashkiliy moddani sintezlovchi oqsill — ribosomalar yaqin joylashadi.

Retikulum hisobiga hujayra o'ziga xos bo'limcha (kompartiment)larga bo'linadi. Endoplazmatik retikulum yadroga so'riladi va

shuning hisobiga yadro membranasi hosil bo‘ladi. U mikroskop orqali hujayrada kuzatsa bo‘ladigan kanallar, pufakchalar va sistemalar tizimini tashkil etadi. Miqdor va sifati ularning funksional faolligiga bog‘liq. Sistemalar oziq muhiti zaxirasini tashkil etuvchi vakuolalarni, xususan markaziyarini ham shakllantiradi. Membrana vakuolasini ba‘zan *tonoplas* deb ham ataladi.

Xloroplastlar membranasi ikki qavatli suv o‘tlaridan tashkil topgan. Ularning tashqi qavat mitoxondriya membranasi juda o‘xshash. Ichki membrana parallel qavat shaklidagi doimiy bo‘lmagan guruhlar shaklida xloroplastlarning uzun o‘qi bo‘ylab joylashgan (lamellalar).

Eukariotik mikroorganizmlarda endoplazmatik retikulum hayvon va o‘simliklar hujayrasidan ko‘ra kuchsiz rivojlangan, shunga qaramay u Golji apparati bilan uzviy bog‘langan bo‘lib, yaxshi rivojlangan va birlamchi lizosom, fagosom, segresomlar hosil bo‘lishida ishtirok etadi. Golji apparati parallel ravishda qadoqlangan disk shaklidagi valiksimon kengaygan va uzunasiga pufakchalar bilan qoplangan diktiosom-plastinkalardan iborat.

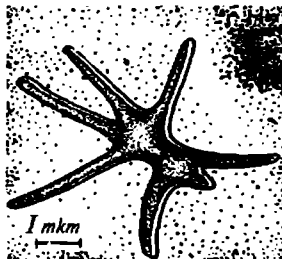
Lizosomalar birlamchi va ikkilamchi bo‘ladi. Birlamchi gidrolaz fermenti bo‘lgan bir qavatli lizosoma Golji apparati elementlaridan normal sharoitda o‘sish va ko‘payishda eukariot hujayrasini markaziy vakuolga so‘rilgunga qadar shakllanadi. Bu so‘rilish namoyon bo‘lishi bilan zaxiradagi moddalar gidroliz qilinib, tarkibida birlamchi lizosomalar bo‘lgan markaziy vakuola ikkilamchi lizosomlarga aylanadi.

Agar hujayra ekstremal sharoitda bo‘lsa, uning fiziologik funksiyasi juda kuchayadi, natijada nordon fosfatazalarda to‘planuvchi *fagosomalar* va *segresomalar* hosil bo‘ladi. Fanga maxsus fermentdan iborat bir qavatli membrana bilan o‘ralgan *gidrogenosomalar* va *peroksisomalar* (10—11- rasmlar) ma‘lum.

Zamburug‘larda *xitosomalar* va *lomasomalar* bo‘ladi. Xitosomalar — tarkibida xitinsintaza mavjud bo‘lgan mikrovizikulalardir (diametri 40—70 nm). Xitosomada mikro fibrill xitin sintezlanadi. Lomasomalar — hujayrali membranalar hosilasidir. Membranalar ichki qavatida gumbazsimon shishlar pufakchalar va granularlar ko‘rinishida shakllanib, ular keyinchalik perioplazmatik bo‘shliq



10-rasm. *Hansenula polymorphada* peroksisomalar.



11-rasm. Prosteklar.

tomon shishadi. Funktsional jihatidan lomasomalar kam o'rganilgan.

Hujayra membranasi va hujayra devori mikroorganizmlarda birikib pardani, grammanfiylarda prosteklarni (yunon tilidan qobiq, kapsula) hosil qiladi. Ba'zi bakteriyalarda qobiq kapsula, xivchin, kiprikchalar va fimbriyalar hosil qilinishi bilan bog'liq.

Kapsulalar shakllanishida prokariotlarning quyidagi turlari — leykonostoklar (*Leuconostoc mesenteroides*), pnevmokokklar (*Streptococcus pneumoniae*), turli batsillalar (*Bac.licheniformis*), tuproq tarkibidagi ba'zi erkin yashovchi, azotdan iborat bo'lgan bakteriyalar (*Azotobacter chroococcum*) va boshqalar shuningdek, turli xil eukariot hujayralar (*A.pullulans*, *Cryptococcus neoformans*, *Lipomyces lipofer*, *Rhodotorula glutinis*) qatnashadi. Tabiiy sharoitda odamning ba'zi mikrofloralari shakli uzun polisaxaridli fibrilldan iborat bo'lgan, glikokaliks ishlab chiqaradi va ular hujayraning organizmga yoki hujayralarga zich yopishib olishini ta'minlab beradi (*Streptococcus mutans*).

Xivchinlar prokariot va eukariotlarning alohida turlarida rivojlangan harakatlanuvchi organlardir. Ular vibriionlarga, ko'pgina enterobakteriyalarga, spirill, spiroxeta, tripanosom, zamburug' zoospora va boshqalar uchun xarakterlidir. Xivchinlar ilmoq yoki blefaroplastlarda yoki bazal tanada hujayra devori bilan bog'langan (12-rasm). Zamburug'larda biefaroplast ko'pincha yadro bilan iplar (rizoplasta) yordamida bog'langan. Rasmda ko'rsatilganidek, bazal tanalar halqa jamlanmalariga va sterjenga kiritiladi. Grammusbat

bakteriyalarda 2 ta halqa (M va S), grammanfiylarda esa ular 4 tadan iborat bo'ladi (M,S,P,L).

Xivchinlar soni har xil mikroorganizmlarda turlicha; bir qutbli (monotrix) *Vibrio metschnikovii*, bir qutbda xivchinlar tutami (lofotrix) *Ps. Aeruginosa*, ikkala qutbda xivchinlar tutami (amfitrix) *Spirillum species*, hujayraning hamma yuzasida joylashgan (peritrix) *Proteus vilgaris*. Xivchinlar diametri — 20—30 nm, ba'zan 60 nm (masalan, *Bdellovibrio bacteriovorus*); uzunligi —5 dan 50 mkm gacha bo'ladi.

Bir qator sodda zamburug'larda xivchinlar zoosporalar va harakatchan gametlar (ba'zan ular kiprikchalar deb ham ataladi) uchun xarakterli bo'lib, ba'zida ular protozoy organizmlarning alohida turlarida ham uchraydi. Xivchinlar o'zida bir komponentli tizimni namoyon qilib, buramalar va to'liqinsimon aylanalardan iborat. To'liqin uzunligi har bir tur uchun doimiydir, masalan 2,5 mkm *Salmonella typhimurium* xivchinlar uzunligi. Buramasimon bakteriyalardagi spiroxetalar harakatlarini o'q atrofidagi ipchalar, ikki qator xivchinlardan tuzilgan hujayra devori qoplab turadi.

Agar bakteriyalarda xivchinlar shakli bir xil bo'lsa, zamburug'larda ular ikki tipga bo'linadi; *qamchisimon* (to'qilgan) yoki tebranuvchi va yaltiroq tangachalar bilan qoplangan. Hujayralar xivchinlar bilan birgalikda 4 turga bo'linadi: oxirida joylashgan bitta xivchin, oldinda joylashgan bitta xivchin bilan, ikkita ikkala tomonda, ikkita ikkala tiplarga kiruvchi xivchinlar (12- b rasm).

Kiprikchalar yoki fimbriyalar (12-d rasm) xivchinlarga nisbatan qisqa va ingichka bo'lib, ko'pgina grammanfiy bakteriyalar va boshqa mikroorganizmlarda mavjud. Ularning diametri 8,5—12,0 nm; uzunligi — 10,0 nm gacha (ba'zilar 2 mkm gacha) bo'lishi mumkin. Kiprikchalar xivchinli va xivchinsiz organizmlarda bo'ladi. Oddiy va jinsli tukchalar yoki sex-kiprikchalar farqlanadi. Jinsli tukchalar bir hujayrada ikkitadan ko'p bo'lmaydi. Kiprikchalar adgeziyada (yopishishda) va jinsiy kon'yugatsiyada ishtirok etadi.

Sitoplazma (gialoplazma) eukariotlarga nisbatan prokariotlarda gomogenroq bo'ladi. Masalan, o'suvchi mitseli uchlaridagi giflar to'liq sitoplazma bilan to'ldirilgan bo'ladi. ulardan ma'lum bir

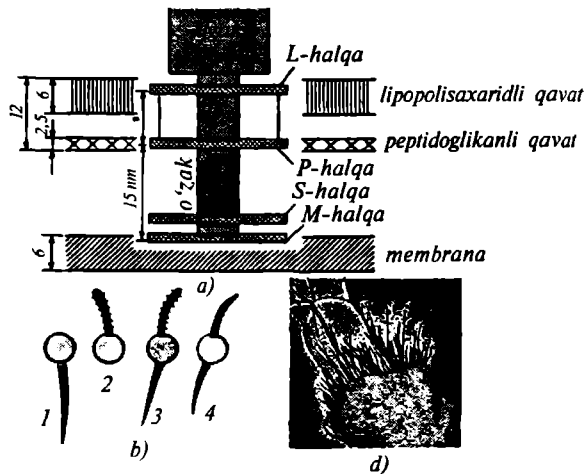
uzoqlikda, asosan hujayraning qarish davrida vakuoli shakllanadi. Vakuola hujayra sharbati bilan to'ldirilgan bo'lib, ularda zaxira moddalari — purin va pirimidinlar, aminokislota, polifosfatlar, ba'zi vitaminlar zaxirasi joylashgan. Vakuola hujayra turgori (elastikligi)ni ta'minlab turadi, uning tashqi shaklini saqlab turish va o'sishi uchun zarur bo'lib, qisman yuqori organizmlar hujayralarida lizosom vazifasini bajaradi. Sitoplazmada yadro tomonidan sintezlangan ribosoma yig'iladi.

Sitoplazma — geterogen sistema bo'lib, unda dispers muhit va dispers faza farqlanadi. Dispers muhit sifatida suv va unda erigan kichik molekular moddalar, dispers faza — yuqori molekular birikmalar: oqsillar, yog'lar, uglevodlar va ularning kon'yugantlari namoyon bo'ladi. Oqsillar va uglevodlar molekulasi atrofida suvli pardalar sitoplazma butunligini va molekularni turg'unlashtiradi. Erkin va bog'langan suvlar nisbati turli mikroorganizmlarda turlicha, u bir xil shtammlarda yoshiga qarab o'zgaradi. Atseton, metanol, etanol erkin suvlarni oson yig'ib oladi va suvni gidratlangan pardalarda makromolekular strukturalar koagulatsiyasiga olib keladi.

Sitoplazmada bir moddalar haqiqiy suyuqlik ko'rinishida (noorganik tuzlar, vitaminlar, aminokislotalar, monozalar) boshqalari esa — kolloidli holatda bo'ladi (oqsillar). Hujayra ichi osmotik bosimi, masalan bakterial hujayralar ekvivalentligi 10—20% li saxarozali eritmalarda foydalaniladi (bunday saxarozali eritmalar sferoplastlar va protoplastlarni kuchaytirish maqsadida *in vitro* ishlatiladi).

Ko'pgina molekular sitoplazmada zaryadlangan, ulardan oqsillilari bir vaqtda musbat va manfiy zaryadlarni olib boradi. Demak, gidratli qobiqlar, kolloid xususiyatlar va elektrik zaryadlar sitoplazmalardagi yuqori doimiylikni ta'minlab turadi. Intaktli (lotincha *intactus* — tegilmagan) hujayralarda sitoplazma yopishqoqligi suvlar yopishqoqligiga teng keladi, lekin hujayra bo'linishi vaqtida u birdan kuchayadi, bu jarayonda zol gelga — *tiksotropiyaga* aylanishi kuzatiladi. Masalan, axromatin veretinning ko'payayotgan eukariot hujayralarida shakllanishi.

Sitoplazmaning erkin oqsillari, odatda, koeffitsiyenti 3S va 6S (1S svedberg-birlik -10^{-13} sm/bir may.) oralg'ida bo'ladi. Asosiy fermentativ faollik oqsillar bilan bog'langan.



12-rasm. Xivchinlar: *a*— bakteriya xivchinining bir qismi -- ilmoqcha (halqalar: *M*— membranada, *S*— membrana usti muqimlashtiruvchilari, *P* — peptidoglikan qatlamda, *L*-li-popolisaxarid qatlamda); *b*— zamburug' zoosporalarning xivchinlari (*1*— ortgi tebranuvchi tip; *2*— oldingi yaltiroq tip; *3*— ikkala tipning xivchinlari; *4*— bir tipning ikkita xivchinlari); *d*— *Salmonella species*dagi sex-pili va fimbriyalar.

H_2O , CO_2 , N_2 , SO_4^{2-} , NO_3^- , PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, NH_4^+ va boshqalar kabi moddalar tashqi muhitdan kirib, hujayrada moddalar almashuvi jarayonini tezlashtiradi, yana atsetat hosil qiluvchilar CH_3COO^- , karbamoilfosfat $H_2N-CO-O-PO_3^{2-}$, α -ketokislotalar, malat $-OOC-CH_2-CHOH-COO^-$, malonat $-OOC-CH_2-COO^-$, ribozalar $HOH_2C - (CHOH)_3-CHO$, fosfopiruvat $H_3C-CO-CO-OPO_3^{2-}$ hisoblanadi. Bu molekular qurilish bloklari — aminokislotalar, glitserin, yog' kislotalari, oddiy qandlar (monozalar va oligozalar), mononukleotidlar hosil bo'lishida oraliq hisoblanadi.

Yo'naltiruvchi moddalarning molekular massasi 18 dan 150 Da gacha, oraliq moddalarning — 50 dan 250 Da gacha, quruvchi bloklarda — 100 dan 350 Da gacha bo'ladi. Quruvchi blokdan sitoplazmada asosiy makromolekulalar sintezlanib, mikroob hujayrasining tarkibi hosil bo'ladi. Bu oqsil, lipidlar, nuklein kislotalar, polisaxaridlarning molekular massasi 10^3-10^9 Da (yoki $1-10^6$ kDa) gacha yetadi. Makromolekulalardan nadmolekular fermentlar

shakllanadi, ribosomali va boshqa komplekslar $M=10^3-10^6$ kDa, hujayraning ko'pgina funksiyalarini ta'minlab beradi.

Ba'zi nadmolekular komplekslar *organellalar* ko'rinishida birikadi. Organella yoki organoid tushunchasi bir qadar shartli, chunki nadmolekular komplekslar hujayraning nafaqat doimiy, balki vaqtinchalik tuzilish komponentlari tarkibiga ham kiradi. Yaqin kunlarga ularga eukariot ichki hujayra membranasi hosilalari kiritilar edi. Zero, ularda hujayrasi butun bir organella bo'lgan prokariotlar yo'q deb hisoblanardi. Bugunga kelib, hujayra devori prostekam va kapsula bilan birgalikda ma'lum bir sharoitda yo'qolib ketishini va hujayrali membrana bir qator membrana tizimini shakllantirish asosi bo'lib xizmat qilishini inobatga olsak, organellalarga doimiy hujayra ichidagi mavjud hosilalarni kiritish mumkin. Eukariot hujayralarida bunday hosilalarga yadro apparati, Golji apparati va uning hosilasi — hujayra membranasi, yadro apparati, mezosomalar, tilakoidlar va fikobilisomalar, xlorosomalar, gaz pufakchalari-aerosomalar, karboksisomalar; xivchinlar va ipchalar (prokariot va eukariotlarda) kiradi.

Aslida eukariotik hujayra yadrosi o'zining qobig'iga ega, prokariot hujayra yadrosi esa unga ega emas, biroq bundan yadroning bosh organella sifatidagi roli o'zgartirmaydi.

Sitoplazmada o'tkinchi kiritmalar sifatida erkin lipidlar, uglevod granulari (granulez, kraxmal, glikogen) polifosfatdan iborat granular (valyutin yoki metaxromatin), ba'zi bakteriyalarda oqsil kristallari, erkin oltingugurt yig'ilishi mumkin. Odatda, ular barcha ozuqaviy moddalar mavjud bo'lgan muhitlarda o'stiriluvchi mikroorganizmlarda topilib, hujayralar och qolganda yo'qoladi.

Ba'zi bir bakteriyalardagi yog' aralashmalari poli β - gidroksi yog' kislotalar granulari, shuningdek boshqa lipidlar ko'rinishida bo'ladi. Poli β - gidroksi moy kislota muhitda azot manbai yetishmagan holatda uglevoddan iborat bo'lgan birikmalarda sintezlanadi. Uning granulari membrana bilan qoplangan, lekin ular organellalar sinfiga kiritilmaydi (8-rasmga qarang).

Aralashmalar sitoplazmada (prokariotlarda) yoki vakuolalarda (eukariotlarda) joylashgan bo'ladi. Prokariotlarda yadro parda bilan

qoplanmaganligi uchun (nukleolemmalar yoki kariolemmalar) sitoplazma yadrosi (karioplazmalar) hujayra sitoplazma protoplazmasi bilan bir xildir.

Mikroorganizmlarning yadro apparati. Mikrob hujayrasi yadrosida (boshqa organizm hujayrasida ham) nasliy axborot DNK shaklida joylashgandir. Bu axborotlar maxsus oqsil molekulasining sintezlanish jarayonida ishlab chiqariladi. Bunday jarayon tez-tez sodir bo'lib, u turli tizimlar bilan bog'liqligi uchun ham uni yadro apparatiga kiritsa bo'ladi: prokariotlarda — nukleoid, rapidosomalar, to'siqsiz mezosomalar, ribosomalar; eukariotlarda yadro, yadrocha, nukleolemma, porosomalar, sentriola, mitotik apparat, ribosomalar.

Yadro. Prokariot hujayrasi sitoplazmasida yadro (nukleoid) DNKning miqdori yuqori bo'lgan soha, yopiq ipcha ko'rinishida tasvirlangan (8-rasmga qarang.) Ipchalar hajmi masalan, ichak tayoqchasida $-1,4 \cdot 10^6 \times 3$ nm, og'irligi $1 \cdot 10^{-14}$ g va $M=6 \cdot 10^6$ kDa bo'ladi. Bunday DNK uzunligi — 1,4 nm bo'lib, yig'ilgan holatda xromosomalar yig'indisidan iborat. Uning bir tomoni ikkita qiz hujayralari bo'linishida muhim rol o'ynovchi mezosoma to'siqlariga yopishgan xromosomadani iborat. Ko'pgina mikroorganizmlar hujayralardagi o'zi ko'paya oluvchi avtonom genetik elementlar sifatida plazmidalar namoyon bo'ladi. Ularga F faktorlar (ingliz tilidan hosildor demakdir); R-faktorlar (inglizcha-qarshilik). Col-faktorlar, profaglar; ba'zi organik birikmalar bilan plazmidalar degradatsiyasi (kamforalar, salitsil kislota); kriptik yoki yopiq plazmidalar kiradi. Barcha mashhur plazmidalar — 100 gacha gendan iborat ikki zanjirli DNK ($M=1 \cdot 10^4-7 \cdot 10^4$ kDa) dan iborat. Plazmidalar xo'jayin hujayralar uchun zarur tarkib bo'lib xizmat qilmaydi, yo'qolishi yoki aksincha tashqaridan tanlab olinishi ham mumkin.

Eukariot mikrob hujayrasi sitoplazmalardan ikki qavatli membrana bilan ajratilgan, endoplazmatik retikula bilan bog'langan, shakllangan yadroga ega. Yadroda DNK va asosiy oqsil gistonlar mavjud.

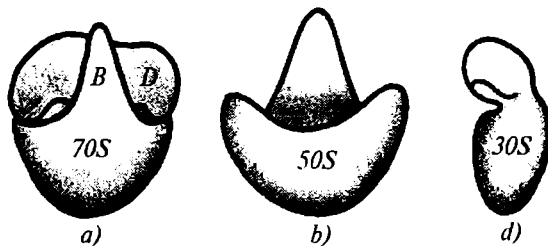
Saccharomyces cerevisiae da bitta xromosoma DNK sining (17 ta dan) molekular massasi $6 \cdot 10^5$ kDa ni tashkil qiladi.

Eukariot hujayralarda yadro shakli ko'pincha yumaloq bo'lib, uning hajmi o'rtacha 1—6 mkm diametr. Yadro ribosoma va ribosomal RNK hosil bo'luvchi joy — yadrochaga ega. U amorf moddalar bilan qoplangan to'r ko'rinishidagi zich, qattiq granula va qalinligi 4—8 nm dan iborat ingichka iplardan tashkil topgan.

Yadro qobig'i ichki va tashqi membranalardan iborat bo'lib, hajmi 10—12 nm bo'lgan porosomalar, yoki yadroning teshiklarini ham o'z ichiga oladi. Ular teshiklar ustida do'ppayib turuvchi ikki tomonining uzunligi 50 nm bo'lgan amorfi-fibrilyarli diafragma -qopqoqchalar bilan to'ldirilgan. Achitqi yadro pardasining 1mkm² ga 10—15 ta teshikcha to'g'ri keladi. Yadro miqdori hujayrada turlichadir. Kokksimon bakteriyalarda, odatda, tayog'cha shaklidagi bitta nukleoiddan iborat — ikki va uning ikkiga ko'paygan yadroning desinxronizatsiya o'sish tezligi bo'linish tezligiga bog'liq bo'ladi. Yuqori zamburug'larning vegetativ hujayrasi bitta va ko'p yadrodan iborat. Past zamburug'lar polinuklearlidir (ko'p yadroli), bunday zamburug'lar *senotsitli* deb ataladi.

Yadro va yadro membranasini parchalanishdagi mitoz bo'linish davrida eukariot hujayralar bipolyar tarkibga ega bo'lgan yelpig'ich shaklidagi mitotik apparatni hosil qiladi. Bu tarkib oqsil subbirliklarini o'z ichiga oluvchi (M-50—60 kDa) 20—30 nm diametrdan iborat mikronaychalardan tuzilgan. Mikronaychalar tartibli tarkibga ega bo'lib, qisqarish xususiyatiga ega. Ular hujayra qutblarida joylashgan sentriolalardan chiqadi. Sentriolalar shuningdek, silindrik tuzilishga ega bo'lib, 9 ta juft mikronaylardan iborat.

Ribosomalar. Prokariot va eukariot hujayralarda ko'p miqdorda nukleoproteinli qism mavjud. Bakteriya ribosomasining hajmi o'rtacha 20x30x30 nm; eukariot hujayrasi ribosomalari kattaroq-20x40x40 nm, ularning molekular massasi $2,7 \cdot 10^3$ — $4,4 \cdot 10^3$ kDa bo'ladi (13- rasm). Bakteriyalar ribosomasi 7°C sedimentatsiya konstant tipiga kiradi; zamburug'li esa 8°C ga tegishli. Ribosomada maxsus oqsil sintezi amalga oshiriladi. Bu ko'rinishda ular to'planib, polisomalar yuqori sedimentatsiya konstantaga ega bo'ladi. Ribosomalar hujayra yadrosida eukariotlar paydo bo'ladi.

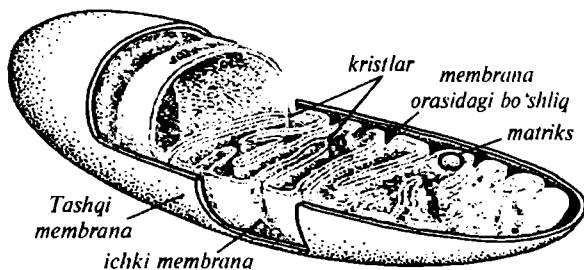


13-rasm. Ribosoma (a) va uning subqismlari — katta (b), kichik (d).

Mitoxondriyalar. Eukariot organizmlar orgonellalarida mitoxondriyalarning yuqori quvvat hosil qiladigan asosiy reaksiyasi boradi. Taxminlarga ko‘ra, 2,5—3 mlrd. yil ilgari anaerob tarzda yashovchi katta hujayra kichik hujayrani — turini o‘zgartirish uchun nafas olishda kisloroddan foydalana boshlagan bakteriyani yutib yuborgan. Natijada, endosimbiotik munosabat yuzaga kelib, masalan, eukariot fotosintetiklar anaerob muhitga qaraganda ko‘proq quvvat olgan va simbioz holat yuzaga kelgan.

Mitoxondriya (14-rasm) 2..5x0,5 mkm li cho‘zinchoq-uzunchoq shaklga ega. Ko‘ndalang kesilganda ichki va tashqi membranasi ko‘rinadi. Birinchisi ko‘p buramali va buramalarda suyuq modda sizib turadi; ikkinchisi esa silliq. U suv o‘tlari xloroplastlar tashqi membranasi o‘xshash.

Mitoxondriyada o‘z oqsili sintezlanadi, asosan struktura va ba’zilarida oqsil kodlangan yadro eukariot hujayralarda, mitoxondriya funksiyasi hujayra genomiga bog‘liq bo‘ladi.



14-rasm. Mitoxondrial granula kesilgan holatda.

Savollar

1. *Kimyoviy mikrobiologiya qanday fan va u mikrobiologik hamda kimyoviy fanlar orasida qanday o‘rin tutadi?*
2. *Kimyoviy mikrobiologiya kursida qanday obyektlar o‘rnatiladi?*
3. *Prokariotlar eukariotlardan qanday farqlanadi?*
4. *Arxeobakteriyalar, foto- va skotobakteriyalar, mikro- va makromitsetlar, tripanosomalar, suv o‘tlari, lishayniklar qaysi guruhlariga kiritiladi?*
5. *Virioidlar, faglar, viruslar o‘zida nimani namoyon qiladi? Ular nima uchun mikroblarga kiritiladi?*
6. *Kimyoviy mikrobiologiyaning nazariy va amaliy ahamiyati nimada?*
7. *Mikroorganizmlar hujayrasida organoidlar nima va ular qanday tuzilish komponentlariga kiradi?*
8. *Prokariot mikroorganizmlarda hujayra devori tuzilishi qanday?*
9. *Eukariot mikroorganizmlarda hujayra devori tuzilishi qanday?*
10. *Yadro va yadro apparati nima?*
11. *Plazmidalar nima va ularning qanday turlari aniqlangan?*
12. *Viruslarda yadro bo‘ladimi?*

II BOB. MIKROORGANIZMLAR KIMYOSI. HUJAYRALARNING KATTA VA KICHIK MOLEKULALARI

Mikroblar har qanday boshqa organizmlar kabi yerda keng tarqalgan elementlardan evolutsiya natijasida kelib chiqqan. Bu elementlarning kamroq yoki ko‘proq qismi, odatda, mikroblar hujayralarida uchraydi.

Asosiy organogen elementlarga azot, vodorod, kislorod va uglerod kiradi, ular hisobiga 2 dan 60% gacha atom hissasi to‘g‘ri keladi.

Mikroelementlar guruhiga kaliy, kalsiy, magniy, natriy, oltingugurt, fosfor, xlor kiradi; ularga 0,02 dan 0,1% gacha atom hissasi to‘g‘ri keladi.

Ultramikroelementlar — bor, vanadiy, temir, kobalt, kremniy, marganes, mis, molibden, rux 0,001% atom hissadan kamroqni tashkil etadi.

Asosiy elementlar e'tiborga sazovor bir qator xususiyatlarga ega:

1) ular elektronlar jufti hisobiga hosil bo'ladigan mustahkam kovalent bog'larni hosil qila oluvchi elementlar ichida eng yengillaridir (kovalent bog'lar mustahkamligi elementlarning atom massalariga teskari proporsionaldir);

2) bir-birlari bilan juda oson o'zaro ta'sirlashadi;

3) azot, kislorod, uglerod bir bog' va qo'sh bog' hosil qila oladi, shu sababli ulardan hosil bo'ladigan birikmalar soni keskin ortadi;

4) uglerod boshqa uglerod atomlari va azot bilan uchbog' hosil qila oladi;

5) uglerod — uglerod bog'lari hosil bo'lishi hisobiga juda ko'p sondagi turli xil organik molekulalar shakllanadi;

6) har bir uglerod atomi atrofida juftlashmagan elektronlar hisobiga tetraedrik konfiguratsiya vujudga kelgani uchun uglerod birikmalari turli xildagi uch o'lchamli tuzilishga ega.

Shuningdek, universal elementlar tushunchasi ham mavjud. Ularga N, H, Fe, K, O, Na, S, C va P kiradi. Ular tirik hujayralarning har qanday turi uchun struktur-funksional ahamiyatga ega bo'lgani uchun universal elementlar deyiladi. Boshqa elementlar (mikro va ultramikroelementlar) ahamiyati kamroq deb qaraladi; Cu, Co, Na, Ce, Mn, Mo, Zn, Se, Ni, W.

Yerda hayot evolutsiyasi jarayonida tirik sistemalardagi ion tarkibi va balansi o'zining doimiyliги bilan ajralib turgan (hozirda ham shunday).

Sayyoramizda hayot paydo bo'lganidan beri o'tgan milliardlab yillar davomida barcha hujayralarda dengiz suviga xos bo'lgan (kam konsentratsiyada) ion balansi saqlanib keladi.

Bundan ko'rinib turibdiki, hatto odamda ham saqlanib qolgan belgini, ya'ni hayot suvda paydo bo'lganini ko'rsatadi.

Yuqorida sanab o'tilgan barcha elementlar ikkita shartli guruhga bo'lish mumkin bo'lgan molekulalarni hosil qiladi: ya'ni kichik va katta molekulalar.

1-guruhga boshlang'ich yoki tashqaridan kirib keluvchi molekulalar kiradi: H_2O , CO_2 , N_2 , Mg^{2+} , Ca^{2+} , NO_3^- , SO_4^{2-} ,

PO_4^{3-} , Cl^- , K^+ va boshqa ionlar; — organik kislotalarning oraliq molekullari, riboza, aminokislotalar kabi qurilish bloklari, mononukleotidlar, monozalar, quyi oligozalar (oddiy shakar), glitserin, yog' kislotalari. Katta molekullar yoki makromolekularga nuklein kislotalar, oqsil, polisaxaridlar va lipidlar kiradi. Bular hammasi polimer molekullardir.

E. coli misolida shu narsa aniqlanganki, kichik molekullar hujayra umumiy massasining 73% ini tashkil qiladi; bundan 70% suv hissasiga, 1% noorganik ionlarga, 2% boshqa kichik molekullar hissasiga to'g'ri keladi.

Hujayra umumiy massasining 27% ni makromolekulalar tashkil qiladi, bundan 15% oqsillar, 6% RNK, 3% uglevodlar, 2% yog'lar, 1% DNK.

Bu ikki guruhga mansub molekullarning bunday nisbati hujayralarning ko'plab turlari uchun xos.

Har bir hujayraga to'g'ri keladigan har bir turga mansub bo'lgan molekullar soni quyidagicha:

— noorganik ionlar — 12, oraliq molekullar va qurilish bloklari — 500, oqsillar — 3000, RNK — 1000, uglevodlar — 50, yog'lar — 40, DNK — 1 [(suvsiz) kichik molekullar jami — 512, makromolekulalar — 4091].

Bu raqamlardan quyidagi xulosani chiqarish mumkin: mikroorganizmlar (boshqa organizmlardagi kabi) hujayralarida suv dispersion muhit sifatida son jihatidan ustundir; suvni hisobga olmaganda, hujayra massasining katta qismini kichik molekullarga qaraganda makromolekulalar tashkil qiladi;

genlar funksiyasining mahsuli bo'lgan oqsillar boshqa makromolekulalardan ko'proq;

makromolekulalar ichida gen axborotini saqlovchi va tashuvchi DNK molekullari eng kam foizni tashkil qiladi.

2.1. Kichik molekullar

Suv. Suv molekullari kichik molekullarga kiradi, uning mikroorganizmlar hayotiy faoliyatidagi ahamiyati juda katta. Suv miqdori turli hujayralarda 60—90%, hatto bakteriyalar sporalarda

18—20% gacha bo‘ladi. Suv molekulari molekulararo vodorod bog‘ini hosil qilib, oson o‘zaro ta’sirlashadi.

Qattiq holdagi suv (muz) uchun taxminan 10 ta modifikatsiya ma’lum: I, Ic, II, ... VIII va shishasimon muz, bunda molekular vodorod bog‘lari O—H ... O va to‘rtta qo‘shni molekular bilan shunday bog‘langanki, kislorod atomlari tetraedr burchaklarida va markazida joylashadi. Suvning barcha shakllari juda katta makromolekulardir. Bu narsa go‘yoki bir-biriga teskari bo‘lgan mikro va makromolekula holatidagi suv tushunchalarining birligini ko‘rsatadi.

Vodorod bog‘ining energiyasi $88,89 \cdot 10^3$ j/mol bo‘lib, kislorod va vodorod orasidagi kovalent bog‘i energiyasidan ($377,1 \cdot 10^3$ j/mol) ancha kichik, lekin induksion dipol va dispersion kuch (yoki van-der-vaals kuchi) dan ko‘pdir. Bu tirik sistemalardagi mikrobu hujayralarining tarkibidagi ayrim molekularning tuzilishi va faoliyatida juda muhim. Masalan, suv teskari zaryadlangan molekularni gidrat qobiqlari tarzida ekranlashtiradi va ularning dispers muhitdagi turg‘unligini ta’minlaydi. Bu ionlar atrofida joylashuvchi gidratatsion suvga taalluqli bo‘ladi.

Suv dielektrik o‘tkazuvchanlik, sirt tarangligi va issiqlik sig‘imi bo‘yicha katta ko‘rsatkichlarga ega, shu sababli suv ko‘p moddalar uchun erituvchi, elektrostatik va issiqlik buferi hisoblanadi.

Dielektrik sifatida suv ionlarga ajraluvchi noorganik tuzlarni eritadi; alifatik spirt va kislotalarni eritadi, ko‘pgina aromatik hamda getorosiklik hosilalarni eritadi.

Suvning yuqori sirt tarangligi tirik materiyalarda muhim biologik effektini aks ettiradi — biror-bir moddalar ichki muhitga tushganda (yoki tashqaridan kirganda) keskin o‘zgarishlarga qarshi tura olish qobiliyati kelib chiqadi.

Agar bu moddalar suvning sirt tarangligini sezilarli yoki keskin o‘zgartirsa, ular, odatda, mikroorganizmlarga halokatli ta’sir etadi (kation va anion sirt- faol moddalar) yoki hujayralar uchun fiziologik normal bo‘lgan sharoitlarda bilinmaydigan biror-bir effektini keltirib chiqaradi (ionogen bo‘lmagan sirt-faol moddalar).

Suvning yuqori issiqlik sig'imi hujayra strukturalarini mumkin bo'lgan chegaralarda termik inaktivatsiya (faolligni yo'qotish)dan saqlaydi.

Ma'lumki, mikroorganizmlar ma'lum harorat chegarasida yashashga moslashgan, shu sababli, ularning dispers muhitidagi issiqlik sig'imiga tabiat tegishli tuzatishlarni kiritgan (mutatsiyalarni), bular dispers faza hisobiga kiritilgan.

Mikroorganizmlarning ko'pchiligi *mezofillar* guruhiga kiradi. Ular uchun optimal harorat 20—45°C. 45°C dan yuqorida *termofillar*, 20°C dan pastda *psixrofillar* yaxshi o'sadi.

4-jadvalda keltirilgan mikroblarning haroratga bog'liq ravishda bo'linishi shartli tuzilgan, chunki ko'rsatilgan intervallar ko'pincha bir-biriga o'tib ketadi.

4- jadval

Mikroorganizmlarning haroratga munosabati jihatidan bo'linishi

Guruh	Haroratlar oralig'i (°C)										Vakillari
	-10	0	10	20	30	40	50	60	70	80	
Psixrofillar	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	Bac.globisporus Xanthomonas phormicola Candidaspecies
	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	
	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	
Mezofillar	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	E.coli Lactobacterium lactis Neissaria gonorrhoeae
	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	
	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	
Termofillar	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	Bac.subtilis Bac.coagulans Bac.stearothermorphilus
	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	
	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	

* 25°C gacha; ** 55 °C gacha; *** 65°C gacha; ****35 dan 75°C gacha

4-jadvaldan kelib chiqadiki, eng yuqori harorat chegarasi 20°C dan yuqori bo'lgan *fakultativ psixrofillarni*; 20°C dan yuqorida o'smaydigan *obligat psixrofillarni*; 37°C dan pastda o'smaydigan *stenotermofillarni*; 37°C dan pastda o'sadigan *evritermofillarni* ajratib ko'rsatish mumkin.

Ayrim hujayraviy shakllarda (sporalar) suv miqdorining kamayishi ularning issiqqa chidamliligini oshiradi.

Termofillar mezofillarga qaraganda hujayralarida tabiiy ko'rishini yo'qotgan oqsillarni kamroq tutishi, to'yinmagan yog' kislotalarga nisbatan to'yingan kislotalarni ko'proq tutishi aniqlangan.

Shunday qilib, turli mikroblar hujayralarining issiqlik sig'imi nisbatan turg'un xususiyat hisoblanadi va asosan ulardagi suvning miqdori bilan aniqlanadi.

Massalar ta'siri qonuniga ko'ra suvning dissotsiatsiyalanish konstantasi $1 \cdot 10^{-14}$ ga teng 25°C da

$$K_d = \frac{[\text{H}^+][\text{OH}^-]}{[\text{H}_2\text{O}]}, \text{ tcza suvda } [\text{H}^+] = [\text{OH}^-] = 1 \cdot 10^{-7},$$

$$\text{pH} = -\lg[\text{H}^+] = \lg \frac{1}{[\text{H}^+]} = 7,0.$$

Mikroorganizmlar intakt hujayralarining sitoplazmasida pH qiymati 7 dan yuqori (bakteriyalarda) va pastroq bo'lishi mumkin (zamburug'larda). Lekin bu neytral sohadan chetlanishlar unchalik katta emas.

Turli mikroblar hujayra sitoplazmasi bufer xossalarga ega, shu sababli tashqi muhitda pH qiymatining yaqqol bo'lgan siljishlari sitoplazma pH qiymatiga u darajada sezilarli ta'sir ko'rsatmaydi.

Bu suvning kuchsiz elektrolitlar yoki polielektrolitlar dissotsiatsiyasini kuchaytirish bilan bog'liqdir, tirik hujayralar makromolekulalarining ko'pchiligi esa polielektrolitlardir.

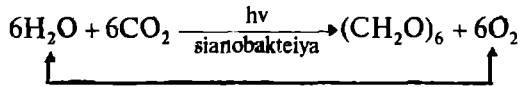
Bakteriyalarning ko'pchiligi pH 7,3—7,5 bo'lgan muhitni, zamburug'larning ko'pchiligi esa 6,0—6,5 bo'lgan muhitni ma'qul ko'radi, ammo mikroorganizmlarning turli guruhleri bundan mustasno.

Masalan, vabo vibriyonining o'sishi uchun optimal pH 8,0—10,0 bo'lsa, Candida ning ayrim turlari uchun pH 5,0—5,6.

Uglerod (IV)oksidi. Kichik molekulalardan (suvdan tashqari) CO_2 ning roli katta. CO_2 molekulasida uchala atom elektronlar oktetiga ega bo'ladi:



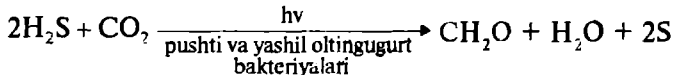
Sianobakteriyalar, yashil va qizil suvo'tlar CO_2 dan uglerodning yagona manbai sifatida foydalanadi. Suv reaksiyada elektron beruvchi, CO_2 oluvchi (akseptor) bo'ladi:



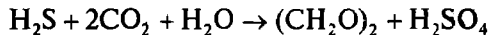
Natijada glukoza sintezi sodir bo'ladi, u esa moddalar almashinuvidagi tegishli reaksiyalarda qatnashadi.

Sianobakteriyalardan farqli ravishda, purpur va yashil bakteriyalar uchun elektron donori H_2S va gaz holdagi H_2 hisoblanadi; yoki purpur bakteriyalar uchun organik moddalar (lekin suv emas) ham elektron berishi mumkin.

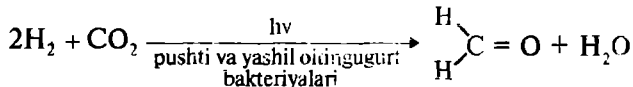
Natijada, masalan, H_2S dan hujayralar ichida tomchilar holda yig'iluvchi elementar oltingugurt hosil bo'ladi (Shromatium species), keyinchalik bu tomchilar tashqariga chiqariladi (ekzositoz) yoki hujayralarda to'planmaydi (Chlorobium species):



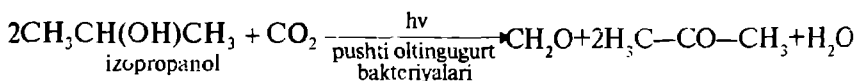
Oltinugurt keyin sulfatgacha oksidianadi. Oxirgi yakuniy reaksiya quyidagicha bo'ladi:



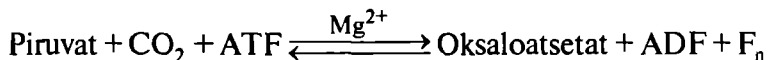
Gaz holdagi vodorod — elektron donori bilan sxematik reaksiya quyidagicha ifodalanishi mumkin:



Pushti oltingugurtsiz bakteriyalarda vodorod donori biror-bir organik modda, masalan, izopropanol bo'lishi mumkin:



CO₂ ni fiksatsiyalovchi keltirilgan barcha reaksiyalar avtotrof organizmlar tomonidan amalga oshiriladi, lekin geterotrof fiksatsiya reaksiyalari ham ma'lum, masalan, Vud va Verkman anaplerotik (qayta to'ldiruvchi) reaksiyalari (ayrim propion bakteriyalarda):



Keltirilgan misollar CO₂ mikroorganizmlarning turli guruhlari hayotiy faoliyatida beqiyos katta ahamiyatga egaligini isbotlaydi. CO₂ ni uglerodning eng oddiy manbai sifatida ishlatish qadimdan to bugungi kungacha fototroflarda saqlanib qolgan.

Azot. Mikroorganizmlar hayotiy muhim bo'lgan molekular sintezi uchun (nuklein kislotalar, oqsil) azotga ehtiyoj sezadi.

Kichik molekula sifatida N₂ erkin holda havoda (~78%) uchraydi va evolutsiya jarayonida uni birinchi o'zlashtiruvchilar sianobakteriyalar bo'ldi. Molekular azotda har bir atom elektronlar oktetiga ega bo'ladi, bulardan 6 tasi har ikkala atom uchun umumiydir $\bullet\text{N}::\text{N}::\text{N}\bullet$ bunday oktet evaziga molekula umumiy holda turg'un bo'ladi.

Aniqlanishicha, biosferada biomassa hosil bo'lish jarayonida azot tanqisligini qoplash uchun ammoniyli va nitrat tuzlari ko'rinishidagi bog'langan azot kamlik qilar ekan.

Evolutsiyaning dastlabki bosqichlarida tabiatda azotning aylanishi bugungi kundagidek bo'lmagan va bo'lishi ham mumkin emas edi, chunki u paytlarda o'simlik hamda hayvon organizmlari hali yo'q edi. Faqat keyinchalik sianobakteriyalardan keyin molekular azotni o'zlashtira oladigan erkin yashovchi mikroorganizmlar va mikrob-simbiontlar vujudga keldi. Erkin yashovchi aerob azot fiksatsiyalovchilarga azotobakteriyalar, aktinomitsetlar, ayrim vibrionlar, mikobakteriyalar, spirillalar, spiroxetlar kiradi. Anaeroblardan klostridiy, sianobakteriya, fotosintezlovchi bakteriyalardan ham azotfiksatorlar ma'lum. Azotfiksatorlar — simbiontlar, rizobakteriyalar va aktinomitsetlar — tugunakli dukkakli o'simliklarda, botqoq mirtasida, loxda, chakandada, olxada aniqlangan.

Simbiyotlar vakili sifatida lishayniklar bor, ularda sianobakteriyalar va yashil suvoʻtlar molekular azotni toʻplaydi va hujayra-ning yanada murakkabroq azotli birikmalariga transformatsiya qiladi.

Noorganik tuzlar — nitrat va nitritlar azot manbai sifatida koʻpgina zamburugʻlar hamda bakteriyalar tomonidan oʻzlashtiriladi. Bunda nitrat azoti nitratreduktaza fermenti ishtirokida qaytariladi, soʻng nitritreduktaza ishtirokida nitrat NH_3 gacha qaytariladi.

Havodagi erkin azot fiksatsiyasi va nitrat (nitrit) larning ammiakka qadar qaytarilishi fermentlar, tarkibida molibden hamda temir yoki faqat molibden boʻlgan fermentlar ishtirokida sodir boʻladi.

Bundan oldingi barcha kichik molekularlar (magniy, kalsiy, kaliyning noorganik tuzlari, fosfatlar, sulfatlar va boshqalar), mononukleotidlar, oltingugurtli aminokislotalar koʻrinishidagi qurilish bloklari — molekular sintezida, shuningdek, turli xil katalitik jarayonlarni tezlashtirishda zarurdir. Masalan, magniy kamida 20 ta fermentativ reaksiyalarga aloqador, shuningdek, ribosomalar faoliyatida va kaliy oqsil sintezida muhim, kobalt fermentlar tarkibida uchraydigan vitamin B_{12} tarkibiga kiradi, kalsiy bakteriya endosporalarining muhim komponenti, mis va temir sitoxromlarga toʻgʻridan-toʻgʻri aloqador, ayrim pigment tuzilishlariga (melanin, gemoprotein va boshqalar) aloqadordir.

Aniqianishicha, atom massasi 55 dan katta boʻlgan metallar biokatalizatorlar faoliyatini faollashtirmaydi. Simob va kumush ionlari koʻpchilik mikroblar uchun zaharlidir. Ayrim metallar (masalan, kumush) ning oligodinamik taʼsiri kichik kationlarning zaharli taʼsiri bilan bogʻliq, ogʻir metallar sulfogidril (SH) guruhlarini oʻzida tutuvchi oqsil molekularini qaytmas tarzda bloklaydi.

Muhitda noorganik tuzlarga munosabatiga koʻra mikroorganizmlarni chetki galofillar, moʻtadil galofillar, dengiz organizmlari va nogalofillar kabi NaCl ning quyidagi konsentratsiyalariga chidash beruvchi guruhlariga ajratiladi: 5—36% (toʻyingan eritma); 0—20,5%; 0,1—5% va 0—4%. Masalan, birinchilarga *Halobacterium salinarium*, ikkinchisi — *Paracoccus halodenitrificans*, uchinchisiga — *Pseudomonas marina*, toʻrtinchisiga — *E. coli*.

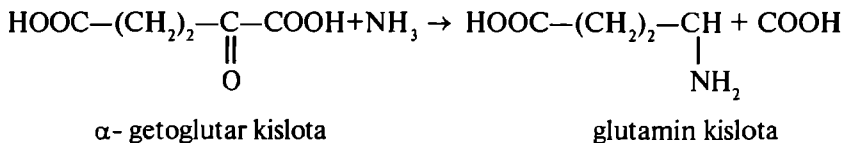
Katta bo‘lmagan molekular va ionlar hujayralarda modda almashinuvining optimal darajasini ushlab turadi, ular mikroorganizmlar osmoregulatsiyasiga sezilarli hissa qo‘shadi. Agar hujayra ichidagi osmotik bosim tashqi bosimdan kam bo‘lsa, unda suv hujayradan chiqib ketadi, sitoplazma hajmi kichrayadi va hujayra membranasiga ziyon yetkaziladi. Gram musbat bakteriyalarda hujayra devori bu holda hujayra membranasidan orqada qoladi. Bu jarayon plazmoliz deyiladi. Suvli eritmalarda moddalar (elektrolit va noelektrolitlar) har xil osmolyarlikni ko‘rsatadi. Osmolyar deb ideal noelektrolitning bir molekular eritmasiga aytiladi, uning osmotik bosimi 0°C da $2986,4 \text{ Pa}$, suvning muzlash haroratida esa $1,86^{\circ}\text{C}$ ga pasayadi.

Qoidaga ko‘ra, hujayra ichidagi osmolyarlik har doim muhit osmolyarligidan baland, bu esa hujayralarda kaliy ionlari yig‘ilganligiga bog‘liq. Dengiz bakteriyalari natriy ionlarining yuqori konsentratsiyasiga muhtojligini ular transport mexanizmlarining normal funksiyasini ta‘minlaydi, fermentlar faolligi va stabilligini ushlab turadi. Hujayra ichi konsentratsiyasining doimiyliigi tashqi muhitda kaliy ionlarining past konsentratsiyasi sharoitida ham membranada lokallash maxsus faol transport tizimlari harakati hisobiga ta‘minlanadi. Mikroorganizmlarni laboratoriya va ishlab chiqarish sharoitlarida o‘stirish amaliyotida vodoprovod suviga sterilizatsiyadan oldin ultramikroelementlar doim suv va boshqa noorganik turlarda mavjudligiga amin bo‘lgan holda asosiy element va mikroelementlar qo‘shiladi. Ayrim maxsus tajribalardagina hamma elementlar kimyoviy toza ingridiyentlar holida distillangan suvga kiritiladi. Ko‘rib chiqilgan kichik molekula oldi moddalardan (H_2O , CO_2 , N_2 , noorganik tuzlar) oraliq birikmalar va qurilish bloklari hosil qilinib, ular ham kichik molekular qatoriga kiradi.

Organik kislotalar oraliq birikmalari singari qurilish bloklari biosintezi uchun bosh material hisoblanadi (aminokislotalar, glitserin, yog‘ kislotasi, mononukleotidlar, monoz va past oligoz yoki oddiy qandlar). Shunday sirka va malon kislotalari hujayralarda glitserin hamda yog‘ kislotalari sintezi uchun ishlatiladi; palmitin

kislotalari uchun bosh modda bo‘lib qoladi (olein, stearin, laurin va boshqalar) yoki ular aldegidlari; glitserin esa lipidlar tarkibiga kiradi.

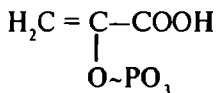
α -ketokislotalar aminlash natijasida aminokislotalarga o‘tadi. Masalan, α -ketoglutar kislotadan glutamin kislota hosil bo‘ladi:



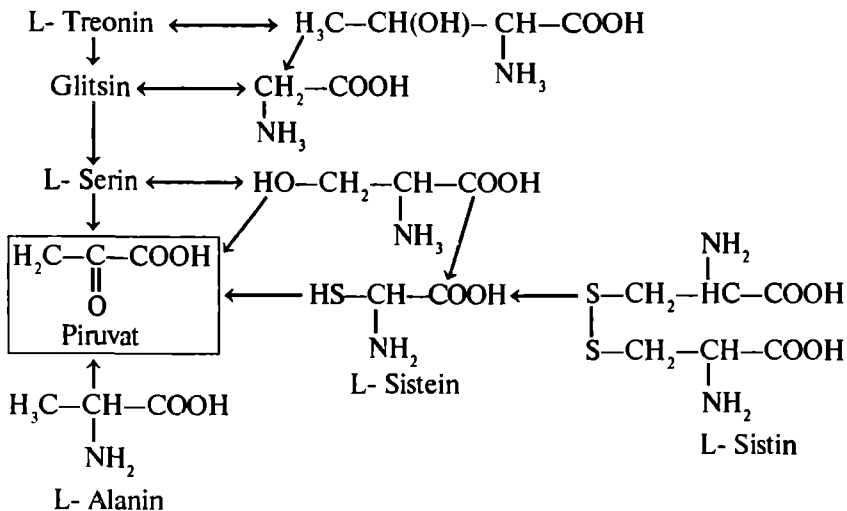
Bu reaksiya ko‘pchilik mikroorganizmlarda barcha aminokislotalar biosintezi yo‘lida yetakchi reaksiya hisoblanadi. Masalan, glutamin va shchavel sirka kislotalari qayta aminlanganda α -ketoglutar va aspargin kislotalar hosil bo‘ladi, ular oqsillar uchun qurilish bloklari hisoblanadi va hokazo.

Oltinugurt atomi ayrim aminokislotalarda kichik oltinugurtga ega molekulalarning noorganik qatoridan ekzogen kelib chiqishga ega. Keyinchalik u fermentativ reaksiyalar yordamida aminokislotalarning molekulalaridan boshqalariga ko‘chib yurishi mumkin. Masalan, sistein zanjiri serindan, oltinugurt esa metionindan kelib chiqqan.

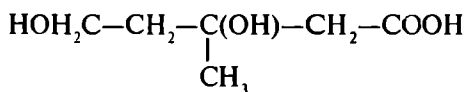
Pirouzum kislotalari almashish jarayonlarida asosiy mahsulot hisoblanadi, ular ko‘p geterotrofli mikroorganizmlar uchun ugle-rod manbai singari glukoza o‘zgarishiga bog‘liqdir. Gap avvalo, makroergik bog‘li fosfoenolpiruvat haqida ketmoqda:



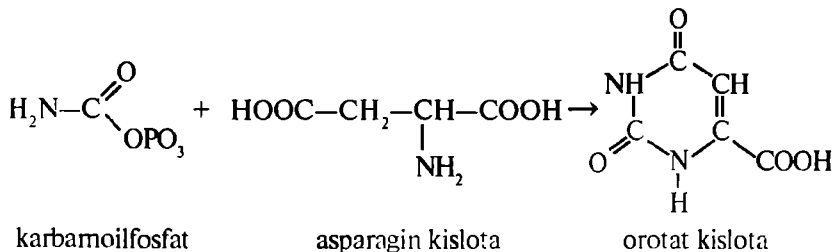
Fosfor unga ATF dan ATF ga esa — ekzogen noorganik fosfatdan qo‘shiladi. Geterotrof turdagi qator organizmlarda piruvatning oddiy kichik molekulalardan birlamchi sintezi uning ko‘plab aminokislotalardan hosil bo‘lishi orqali ro‘y beradi:



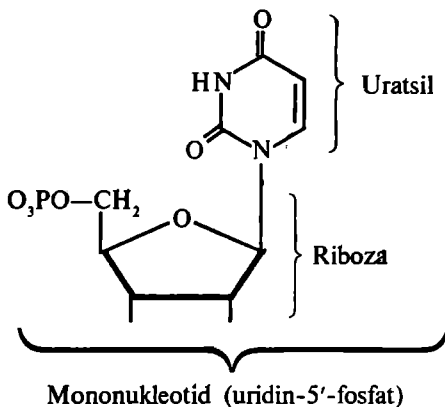
Oraliq birikmalarning kichik molekulariga olma kislotasi $\text{HOOC}-\text{CH}_2-\text{CH}(\text{OH})-\text{COOH}$ yoki malat kiradi. Fosfoyenolpiruvat va malat uglevodlarning sintezida markaziy harnda aylanma yo'llar orqali qatnashadi. Ko'pgina mikroorganizmlarning izoprenoid tuzilishida boshlang'ich bo'lgan mevalon kislotasi katta ahamiyatga ega. U o'sish omillari deb ataladigan moddalar toifasiga kiradi:



Oraliq kichik molekulalardan karbamoilfosfat va riboza mononukleotidlar sintezida boshlang'ich moddalar sifatida muhim o'rin egallaydi. Karbamoilfosfat va asparagin kislotadan orotat kislotasi (uridinning boshlang'ichi) biosintezini amalga oshiriladi:



Karbamoilfosfat sintezi (masalan, enterobakteriyalarda, achiq va boshqalar) ammiak, uglerod dioksidi hamda fosfat kislotalar, ya'ni noorganik tabiatli kichik molekularlar orqali amalga oshiriladi:



Geterotrof organizmlarda riboza glukozadan geksozomonofosfat shuntida hosil bo'ladi. Zarur uglevodlarni (ribozani ham) CO_2 dan sintez qiladigan mikroorganizmlar mavjud, masalan, vodorod bakteriyalari. D-Riboza nafaqat nuklein kislotalar, balki qator muhim kofermentlar: ATF, NAD, NADF, flavoproteinlarning ham tuzilish birligidir. Bu esa uning mikroorganizmlar o'sishi va rivojlanishi jarayonlaridagi ahamiyatini tushuntirib beradi.

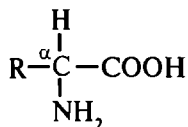
Aminokislotalar, oddiy uglevodlar (quyi oligoza va monoza), mononukleotidlar, vitaminlar ham kichik molekularlarga kiritiladi, ularning molekular og'irligi 350Da dan oshmaydi. Ular makromolekulalar qurilish bloklarining asosini tashkil etadi.

Aminokislotalar. Har qanday organizmning muhim makromolekulasi (jumladan, mikroorganizmlar) bo'lgan oqsillar monomer birliklar, ya'ni aminokislotalardan tashkil topgan bo'lib, ular polimer(oqsil)ning asosiy xossalarini belgilaydi. Bunda aminokislota turi, ularning o'zaro bog'lanish tartiblari va fazoviy ta'sirlari katta ahamiyatga ega.

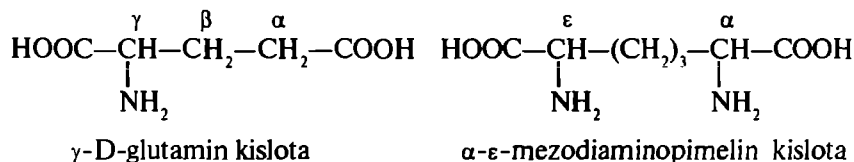
Aminokislotalarning 300 ga yaqini ma'lum, ulardan faqat 20 tasi tirik organizmlardagi oqsil makromolekulalari hosil bo'lishida qatnashadi (L- α -aminokislotalar, 5-jadval). Shuning o'zi turli

organizmlarda ko‘plab oqsil molekulalarini hosil qilishga imkon beradi. Masalan, ayrim oqsillar molekulasini 100 ta aminokislota qoldiqlaridan iborat, bunda aminokislotalarning ba‘zilari bir necha marta takror keladi. Bir-biridan ko‘p yoki kam darajada farq qiladigan oqsil molekulalarining 20¹⁰⁰ ta vakili mavjud bo‘la oladi.

Tarkibida aminokislotalari 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9... 20 tartibida joylashgan oqsil, boshqa tartibdagi 1, 3, 4, 2, 5, 6, 7, 8, 9... 20 va 3, 2, 1, 4, 5, 6, 7, 9, 8...15...20 oqsillardan farq qiladi. Aminokislotalar uchun umumiy formulani keltiramiz, unda radikal R qutbli yoki qutbsiz radikal bo‘lishi mumkin:

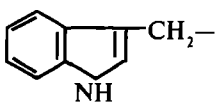
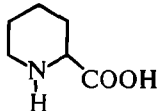


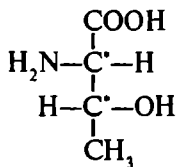
Oqsillarda aytib o‘tilgan 20 ta aminokislotalarning kam uchraydigan hosilalari ham topilgan, lekin 200 dan ortiq boshqa ma‘lum aminokislotalar α -aminokislotalarning hosilalari bo‘lsada, tabiiy oqsillar tarkibida uchramaydi, ammo ular erkin yoki bog‘langan holda boshqa tuzilish shakllarida mavjud. Bundan tashqari, β -, γ -, δ -, ϵ - aminokislotalar va D- konfiguratsiyadagi aminokislotalar bo‘ladi. Masalan, bakteriyalarning hujayra devorida D-alanin va γ -D-glutamin kislota, α - ϵ -mezodiaminopimelin kislotalar topilgan:



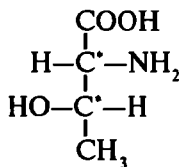
Tarkibida kamida 1 ta xiral (asimmetrik) uglerod atomi mavjud bo‘lganligi sababli barcha aminokislotalar (glitsindan tashqari) optik faol hisoblanadi. Hidroksilizin, 4-gidroksiprolin, izoleysin va treonin 2 tadan xiral uglerod atomiga ega bo‘lib, ularning har biri 4 ta izomer shakllarda mavjud bo‘la oladi (yulduzcha bilan uglerodning xiral atomi belgilangan):

Mikroorganizmlar oqsilidagi tabiiy aminokislotalar

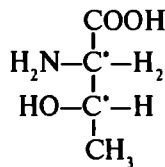
R-guruhi	Nomi	Belgilari	R-tuzilishi	Qutbli
Bog'	Glitsin Alanin Valin Leysin Izoleysin	Gli Gly Ala Ala Val Val Ley Leu Ile Ile	H— CH ₃ — (CH ₃) ₂ =CH— (CH ₃) ₂ =CH—CH ₂ — (C ₂ H ₅)—CH— CH ₃	Qutbli Qutbsiz
Gidroksilon bilan	Serin Treonin	Ser Ser Tre Thr	HO—CH ₂ — CH ₃ —CH—(OH)—	Qutbli »
Oltinugurt atomi bilan	Sistein Metionin	Sis Cys Met Met	HS—CH ₂ — H ₃ C—S—(CH ₂) ₂ —	Qutbsiz
Karboksil yoki imido-guruh	Asparagin kislota Glutamin kislota Glutamin	Asp Asp Asn Asn Glu Glu Gln Gin	HOOC—CH ₂ — H ₂ N—OC—CH ₂ — HOOC—(CH ₂) ₂ — H ₂ N—OC—(CH ₂) ₂ —	Qutbli »
Asosiy guruh	Arginin Lizin Gistidin	Arg Arg Liz Lys Gis His	H ₂ N—C—NH—(CH ₂) ₃ — NH H ₂ N—(CH ₂) ₃ — CH ₂ — H N N	
Benzol va boshqa sikl bilan	Fenilalanin Tirozin Triptofan	Fen Phe Tir Tyr Tri Trp	C ₆ H ₅ —CH ₂ — HO—C ₆ H ₄ —CH ₂ — 	Qutbsiz Qutbli Qutbli
Iminokislota	Prolin	Pro Pro		Qutbsiz



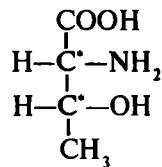
L-treonin



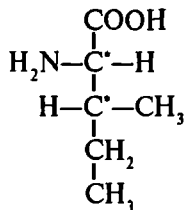
D-treonin



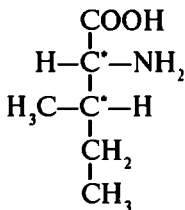
L-allotreonin



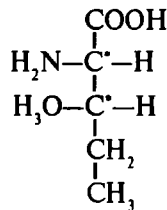
D-allotreonin



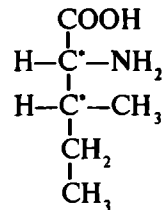
L-izoleysin



D-izoleysin



L-alloizoleysin



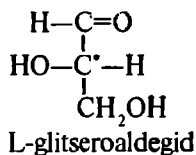
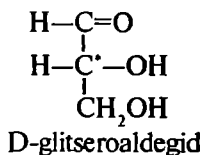
D-alloizoleysin

Lekin allotreonin va alloizoleysin tabiiy oqsillar tarkibida aniqlanmagan.

Ko'pgina aminokislotalar qutbli erituvchilar (suv, spirt)da eriydi va qutbsiz erituvchilar (benzol, geksan, efir)da erimaydi. Gistidin, tirozin, triptofan (eng ko'p) va fenilalanin ultrabinafsha nurlarini yutadi (> 240 nm).

Karboksil va amino guruhlarning borligi aminokislotalarning mos ingrediylar bilan asillash, tuz hosil qilish va eterifikatsiya reaksiyalariga kirishish qobiliyatini beradi. Tirik hujayralardagi aminokislotalarning asosiy reaksiyasi peptid bog' hosil qilishdir. Ayrim hollarda aminokislotalar organik aminlar, purinlar va boshqa birikmalar sintezida boshlang'ich mahsulot vazifasini o'taydi. Masalan, arginindan poliaminlar — spermin va spermidin — iyersiniy va neysseriylar uchun o'sish omillari hosil bo'ladi.

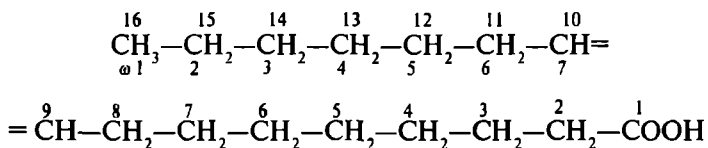
Glitserin HO-CH₂-CH(OH)-CH₂OH lipidlar tarkibiy qismi bo'lib, oddiy qandspirt hisoblanadi. Glitseroaldegid L va D qator monoza-larining boshlang'ich vakili. Molekulasida bitta xiral uglerod atomi mavjudligi sababli glitseroaldegid D- va L-shakllarda mavjud bo'ladi:



Glitseroaldegid qaytarilganda optik faol bo‘lmagan glitseringa aylanadi. Glitseroaldegid turli organizmlar hujayrasidagi uglevod o‘zgarishlarida asosiy rolni bajaradi.

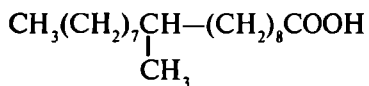
Yog‘ kislotalari hujayra membranalaridagi lipidlarning tarkibiy qismi, ular erkin lipidlar holida har xil mikroorganizmlar hujayrasida joylasha oladi. Yog‘ kislotalari formulalarida uglerod atomlari arab raqamlari bilan belgilanadi, raqamlash karboksil guruhdan boshlanadi, ikkinchi uglerod atomini α , uchinchisini — β , uglerod zanjirining oxirgi uglerod atomi (CH_3) — ω ; qo‘sh bog‘lar Δ belgi bilan ko‘rsatiladi (masalan, Δ^7 — qo‘sh bog‘ning 7 va 8 uglerod atomlari orasida joylashganligini ko‘rsatadi). Odatda, uglerod atomlarining umumiy soni, qo‘sh bog‘lar soni va holati ko‘rsatiladi.

Masalan, palmitoolein kislota:

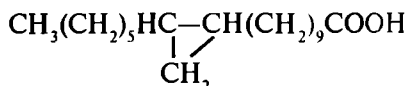


shartli 16 : 1,9 belgi bilan ifodalanadi, ya‘ni uning tarkibida 16ta C atomi va C9 va C10 atomlari orasida 1 ta qo‘sh bog‘ mavjud. Boshqa variantda ushbu kislota: $\omega = 7$. C16 1 ko‘rinishida, ya‘ni qo‘sh bog‘ oxirgi (metil) guruhdan hisoblanganda C7 va C8 atomlari orasida bo‘ladi (zanjirda 16ta uglerod atomi bor).

O‘zgacha yog‘ kislotalariga tuberkulostearin va laktobakterin kislotalarni misol qilib keltirish mumkin:



tuberkulostearin kislota



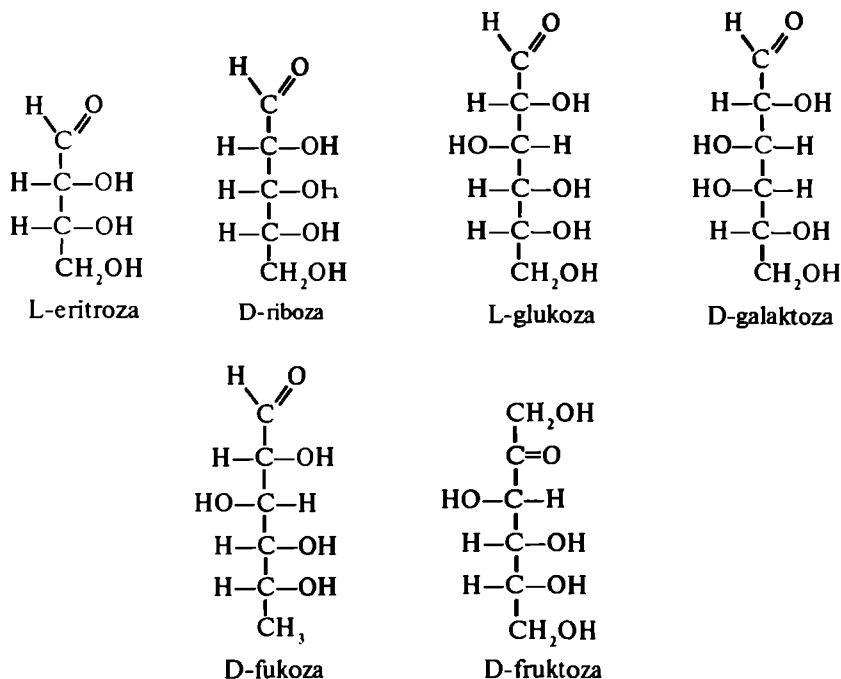
laktobakterin kislota

Yog‘ kislotalari tarkibida qo‘sh bog‘ning mavjudligi sis- va trans- konfiguratsiyalarning paydo bo‘lishiga olib keladi. Ularning trans-shakllari nisbatan barqaror hisoblanadi. To‘yinmagan yog‘ kislotalari miqdori ko‘p bo‘lgan lipidlarning qovushqoqligi kam,

aksincha, tarkibida to'yingan kislotalari ko'p bo'lgan lipidlarda qovushqoqlik yuqori (yog' va moylarni taqqoslang) bo'ladi.

Oddiy qandlar yoki monozalar va quyi oligozalar. Dastlabki kichik biomolekulalarga triozalar, tetrozalar, pentozalar, geksozalar, heptozalar, oktozalar, dekozalar kabi monozalar kiradi. Eng sodda triozaga glitserin aldegididir; tetrozalarga umumiy formulasi $\text{HO}-\text{H}_2\text{C}-(\text{CHOH})_2-\text{COH}$ bo'lgan eritroza va treozaga; pentozalarga riboza, arabinoza, ksiloza, liksoza $\text{HO}-\text{H}_2\text{C}-(\text{CHOH})_3-\text{COH}$; geksozalarga alloza, altroza, glukoza, mannoza, guloza, idoza, galaktoza, talozalar $\text{HO}-\text{H}_2\text{C}-(\text{CHOH})_4-\text{COH}$ kiradi va hokazo.

Ayrim monozalarda birlamchi spirt guruhi vodorodga almashinadi. Ko'pgina bakteriyalar va ayrim zamburug'lar polisaxaridlari tarkibida fukoza yoki 6-dezoksigalaktoza bo'ladi. Monozalarga misollar:



Barcha monosaxaridlar (polioksaldegidlar va polioksiketonlar) aldoza (masalan, glukoza) va ketozalarga (masalan, fruktoza)

bo‘linadi. Ular rangsiz kristall moddalar bo‘lib, suvda yaxshi eriydi, shirin ta‘mga ega. Ko‘pchilik monosaxaridlarda xiral uglerod atomi bor. Aldoza va ketozalar uchun optik faol izomerlar soni $N=2^n$ formula orqali topiladi; bitta qatordagi ketozalarda aldotalarga nisbatan xiral atomlari soni 1 taga kam bo‘ladi.

6- jadval

Ayrim monosaxaridlar uchun optik faol izomerlar soni

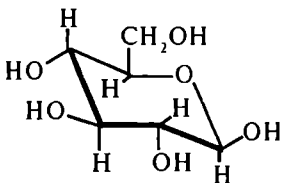
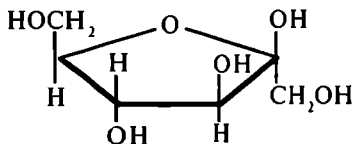
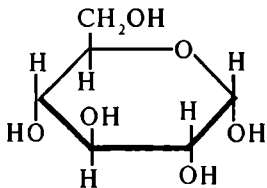
Monosaxaridlar	Xiral uglerod atomlari soni n	Optik faol izomerlar soni 2^n
Aldotriozalar	1	2
Aldotetrozalar va ketopentozalar	2	4
Aldopentozalar va ketogeksozalar	3	8
Aldogeksozalar va ketogeptozalar	4	16

Monosaxaridlarda har xil turdagi izomeriya mavjudligi sababli ularning soni ham ko‘p (7-jadval). Monozalar izomeriyasi halqali tuzilishlar va notekis C,B,T,E-konformatsiya tushunchalari kiritilishi (inglizcha chair — kreslo, boat — qayiq, twist — buralgan, envelope — konvert) bilan yanada oydinlashdi.

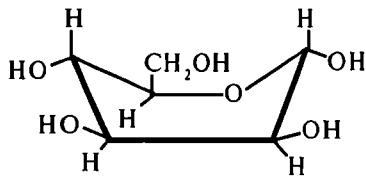
7- jadval

Izomerlar asosiy turlari

Izomerlar	Izomer molekullarni farqlash belgilari
Tuzilish (skelet)	Uglerod skeleti (zanjiri)da atomlarning joylashishi
Geometrik (D-, L-, cis-, trans-, epimerlar)	Uglerod atomi atrofida o‘rinbosarlarning fazoviy joylashishi
Holat (α - va β -anomerlar)	Yarim asetal gidroksili holati
Optik (enantiomerlar)	Bir-biriga ko‘zgudagi aks munosabatidagi fazoviy izomer molekullar
Konformatsion (konformerlar)	Oddiy bog‘ atrofida aylanish darajasi



β -D- glukoza
C-shakl



α -D- glukoza
B-shakl

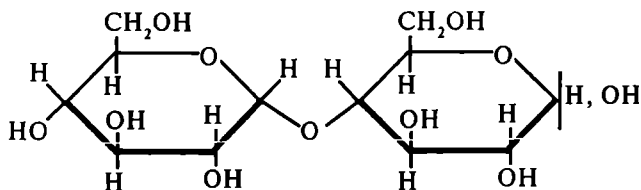
Monosaxaridlar (glukozamin, galaktozamin, murovomin yoki glikolaktili kislota) ko'pincha mikroorganizmlarda aminoqand va uning hosilalari ko'rinishida topiladi. Aminossaxaridlarda aminoguruh vodorodi ko'pincha almashtirilgan bo'ladi, masalan atsetilga. Poluatsetali gidroksil hisobiga monosaxaridlar oddiy qandlar molekulari singari glikozid (struktura) tuzilishi hosil qiladi (gomo- va geteroglikanlar), boshqa molekular bilan ham (masalan, nukleozidlar, ayrim antibiotiklar). Monosaxaridlarning nomenklatura qoidasiga ko'ra formula o'rniga simbol (belgi) qo'llash mumkin (8-jadval). Ko'rsatilgan simbolikani L-qatori monosaxaridlarga ham teng holatda qo'llasa bo'ladi.

8- jadval

Ayrim D-qator monosaxaridlarining nomi va simvollarini (belgilari)

Nomi	Simvollar (belgilar)	
	Rus	Lotin
D - Abekvoza	D-Абе	D-Abe
D -Arabinoza	D -Ара	D -Ara
D -Riboza	D -Риб	D - Rib
D -Ksiloz	D -Кси	D - Xyl

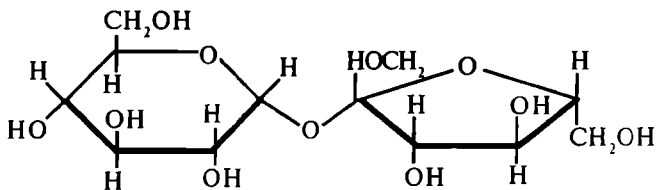
D - Likzoza	D -Лик	D - Lyx
D -Alloza	D -Алл	D - All
D -Altoza	D -Алт	D - Alt
D -Glukoza	D -Глю	D - Glc
D -Mannoza	D -Ман	D - Man
D -Guloza	D -Гул	D -Gul
D -Idoza	D -Идо	D -Ido
D -Galaktoza	D -Гал	D -Gal
D -Taloza	D -Тал	D -Tal
D -Fukoza	D -Фук	D-Fuc
D -Galaktopiranli	D -Галар	D -Galp
D -Idofuranoza	D -Идоф	D -Idof
D-Mannopiranuronli kislota	D -Манр УК	D -ManpUA
2-amino-2-dezoksi- D-glukoza (glukozamin)	D -Glyu N	D -GlcN
2-asetamido-2-dezoksi- D -galaktoza (asetilgalktozamin)	D -Gal N As	D -GalNAc
2,3,4-tri-O-metil-β- D -arabinoza	2,3,4-tri-O-metil-β -D -Ara	2, 3, 4 - t r i - O - methyl- β -D-Ara



maltoza

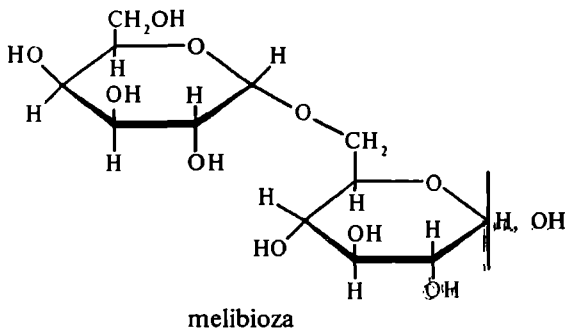
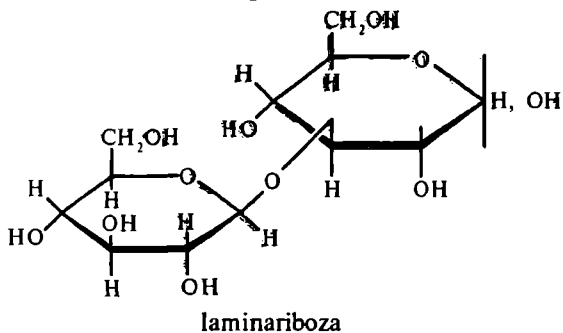
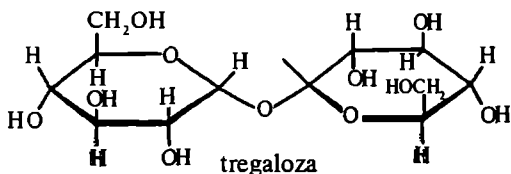
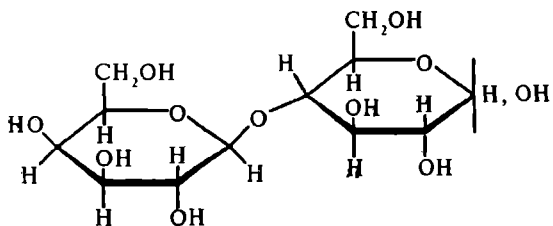
Oddiy qandlarga quyi oligosaxaridlar ham kiradi (oligozlar) 2 dan 5 gacha monozga ega. Masalan, quyi gomooligosaxarid — bioz — maltoza glukozaning 2 qoldig'idan iborat.

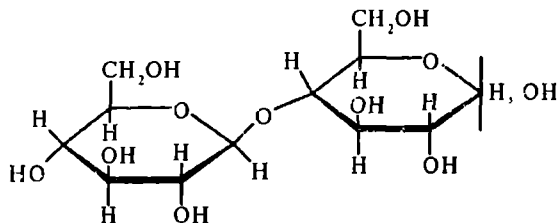
Geteroooligosaxaridlarga saxaroza kiradi, u glukoz va fruktozadan iborat. Biozlar yoki disaxaridlar, laktoza va melibioza singari,



saxaroza

ular glukoza va galaktozadan iborat bo'lib, geterobiozlarga kiradi, tregaloza, laminariboza, sellobioza esa gomobiozlarga kiradi, u faqat glukoza qoldiqlaridan iborat:





sellobioza

Trisaxaridlar (triazolar), tetraozlar, pentaozlar, shuningdek yuqori oligozlar (6—10 monoz qoldig'i bilan) mikroorganizmlarda topilmagan, shunday bo'lsada monozlar va oligozlar energosubstratlar hamda polisaxaridlarning tuzilish bloki va mikroorganizmlarida polisaxaridga ega molekula singari katta rolga ega. 9-jadvalda uglevodlar, uglevodga ega polimerlar yoki glikokon'yugatlar keltirilgan. Polisaxaridlar va glikokon'yugatlar makromolekularga mansub bo'lib, monosaxaridli qurilish blokini o'z ichiga olgan.

9-jadval

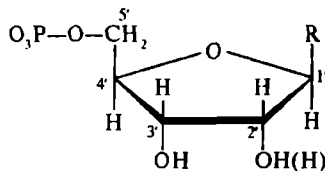
Uglevodlar va glukokon'yugatlar tasnifi

Guruh	Podgruppa	Nomlanishi	Monomer birliklarining soni
I Monosaxaridlar va ularning hosilalari	1. Aldoza va ketozalar	Mozozalar (triozlar tetrozlar, pentozal, gektozlar, geptozlar, oktozlar, nonozalar, dektozalar	1
	2. Shakar angidridlari	Angidromonozalar (1,6-angidro-b-D-glukopiranoza; 1,6-angidro-b-D-glukofuranoza; 3,6-angidro-b-D-glukopiranoza va h.)	1
	3. Uronli kislotalar	Galakturonov, glurturonov, induronov kislota va h.	1
	4. Glukozidlar O-, N-, S- yoki Cti pdagi glukozid bog'lar bilan a) golozidlar	qarang gr.II va II O-glikozid bog'larni tutadi	1*

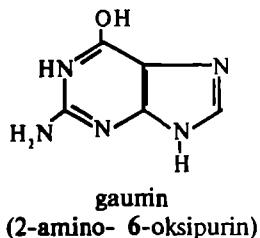
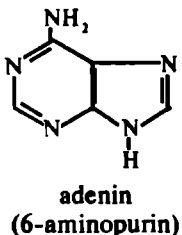
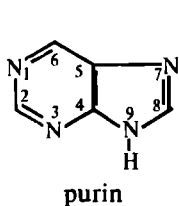
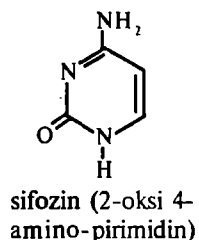
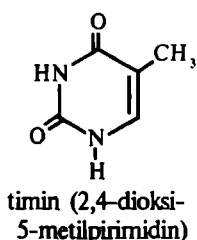
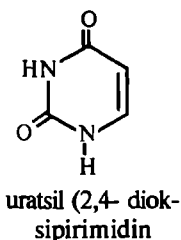
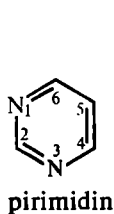
	b) gëterozidlar	Galaktozidlar, glikozidlar, ramnozidlar, ribozidlar, fukozidlar va b.	1>**
	5. Angidroglikozidlar	Angidropiranozidlar (metil-3,6-angidro-a-D-glukopiranozid va b.), angidrofuranozidlar (metil-3,6-angidro-a-D-glukofuranozid va b.)	1
	6. Aminoshakrlar	Monozamiblar asetilmonozaminlar (galaktozamin, glukozamin, N-atsetilglukozamin va b.)	1
	7. Glikolaktil (muramo) kislotalar	Glikolaktil (glukomuramo) kislota, galaktolaktilo (galaktomurama) kislota va b.	1
	8. Dezoksisshakar	Mono-, di-, tridezoksiozalar (6-dezoksi-a-D-galaktoza va D-fukoza; 3,6-didezoksi-D-ksilogekezoza, yoki abekvoza; 3,6-didezoksi-L-ksilogekezoza yoki kalitoza; 3,6-didezoksi-D-ribogekezoza yoki paratoza; 3,6-didezoksi-D-arabinogekezoza yoki tivelozza; 6-dezoksi-D-mannoza, yoki D-ramoza, va b.)	
	Gomo- va geteroooligosshakrlar (golozidlar, O-glikozidli bog'lar titgan)		
	a) pastki	Oligozlar (disaxaridlar yoki biozalar trisaxaridlar yoki triaozalar tetrasaxaridlar yoki tetraozalar, pentasaxaridlar va pentaozalar,	2—5
	b) yuqori	Oligozalar (geksaozalar, heptaozalar, okatozalar, nonaozalar)	6—10
II. Oligoshakrlar	a) Gomo-polisaxaridlar (golozidlar O-glikozid bog'larini tutgan	Poliozalar gomoglikanlar (glukan, mannan va b.)	>10

IV. Glikokon'yugatlar	b) Geteropolisaxaridlar (glozidlar, O-glikozid bog'larni tutgan		
	1. Glikoproteinlar	Allergenlar (trikofitin, kandidin), ferment (amileaza, karboksipentidaza, ribonukleaza va h.), immunoglobulin (IgM, IgG, IgA, IgE, IgD) va b.lar	turli
	2. Peptidoglikan yoki proteoglikanlar	Murein, polipeptidilbiozaminiluroid (geparin, xondroitinsulfatlar va b.	»
	3. Glikozaminoglikanlar	Gialuronov kislota, xitin, xitozan, N-atsetilxitobiozilmannan va b.)	
	4. Glikolipidlar	Baktoprenol (undekaprenol), dolixol (Gle-Nac-pirofosforildolixil), lipoteyxoev (glitserinteyxoev) kislota kordfaktor tuberkulez mikobakteriyalarning kordfaktori va b.	»
	5. Lipoglikanlar	Lipopolisaxaridlar endotoksin yoki grammanfiy bakteriyalar endotoksini.	
	6. Glikolipoproteinlar	Buaven va Mesmeryan metodi bilan olingan grammanfiy bakteriyalar O-antigeni	
7. Teyxoev kislotasi	Ribitteyxoev kislotalari		

Mononukleotidlar. Mayda hujayra ichi molekularining muhim guruhi bo'lib, strukturalar shakllanishida qatnashuvchi, nasliy axborotni saqlovchi va uzatuvchi mononukleotidlar hisoblanadi, umumiy formulasi:



R- purinli yoki pirimidinli asoslarning qoldiqlarining biri:

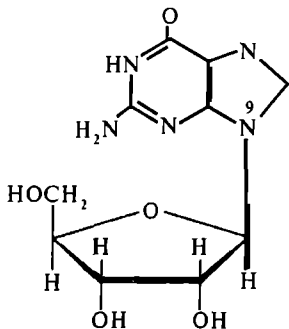


Dezoksiribonuklein kislota (DNK) adenin, guanin, timin, sitozin, dezoksiriboza va fosfor kislotasini o'z ichiga olgan Demak, u 4 ta mononukleotidlardan iborat: adenin kislotadan (dezoksiadenozin 5-fosfat), guanil kislotadan (dezokiguanozin 5' — fosfat) yoki adenzinmonofosfatdan (AMF), ganozinmonofosfatdan, (GMF), timidinmonofosfatdan (TMF) va sitidinmonofosfatdan (SMF). Ularning hammasi kuchli kislota hisoblanadi.

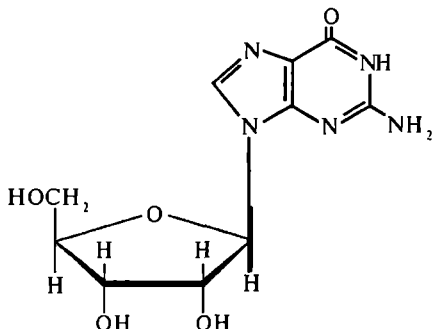
Ribonuklein kislota (RNK) adenil, guanil, uridil (DNKda timidil o'rninga) va sitidil kislotalari hamda ribozani (2- dezoksiriboza o'rninga) va fosfat kislotani o'z ichiga olgan.

Dezoksiriboza (riboza) purin va pirimidin asoslariga N- glikozidli bog' vositasida C1'→C9 va C1'→C3 pozitsiyasiga bog'lanadi. Tabiiy nukleotidlari sin — konformatsion holatiga qaraganda, ko'proq anti — holatida uchraydi.

Bu holatlar ganozin misolida ko'rsatilgan:

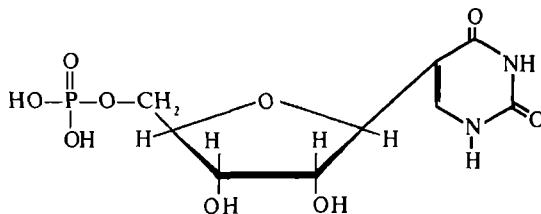


guanozindagi bog'ining
sin- konformatsiyasi



guanozindagi bog'ining
anti- konformatsiyasi

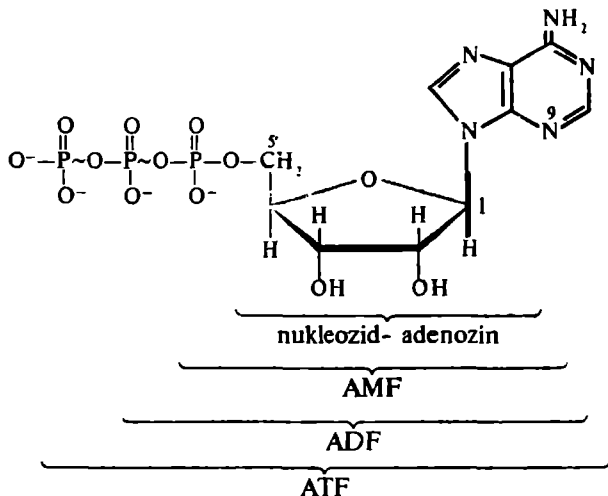
Glikozid bog'ning anti-konformatsiyasi qo'sh DNK spiralida purin va pirimidin asosida vodorod bog'lar hosil bo'lishida juda katta ahamiyat kasb etadi. N-glikozidli bog'lar hamma mononukleotidlar uchun xos, erkin yoki bog'liq holda ekanligidan qat'iy nazar. Lekin istisnolar ham bor. Masalan, ayrim RNK (t-RNK) xillarida riboza qoldig'i C5 urasil bilan birikishi mumkin. Bunday holatda N-glikozid bog' o'rniga C-glikozidli bog' o'rnatiladi. Bu nukleotid psevdouridil kislota deb ataladi (Ψ -MF) unda Ψ -psevdouridin:



psevdouridil kislota

Fosfor kislotasi qoldig'i C5' pozitsiyasida dezoksiribozalar yoki nukleotiddagi ribozalar boshqa nukleotidlar C3' pozitsiyasidagi pentozalar qo'shilish joyi bo'lib xizmat qiladi. Demak, mononukleotidlar nuklein kislotalarning tuzilish bloklari hisoblanib,

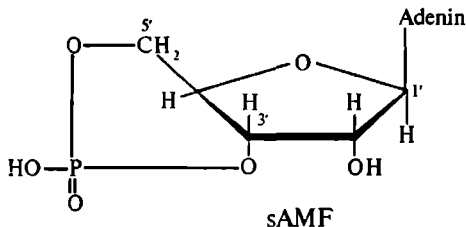
C3' va C5' pentozalar pozitsiyalari bilan ipli yoki zanjirli xilda qoʻshiladi. Ayrim nukleotidlar tegishli reaksiyalarda juda koʻp energiya hosil qiladi. Bunday nukleotidlarga ATF — har xil mikroorganizmlar hujayrasidagi universal energiya manbasi kiradi, u nuklein kislotalar tarkibiga kirmaydi. 1 mol ATF ning adenzin-difosfatgacha (ADF) gidrolizida 3768 kJ energiya ajratib chiqadi:



Demak, mononukleotidlar polimer (nuklein kislotalarda) va monomer (erkin) holatda boʻlishi mumkin. Erkin nukleotidlarga (AMF, ADF va ATF dan tashqari) adenzinsiklo 3,5 fosfat yoki siklik AMF (sAMF), siklik guanozin va sitozinmonofosfatlar (sGMF va sSMF) adenzin — 3 — fosfat 5 — fosfosulfat, S — adenzilmetionin va boshqalar kiradi.

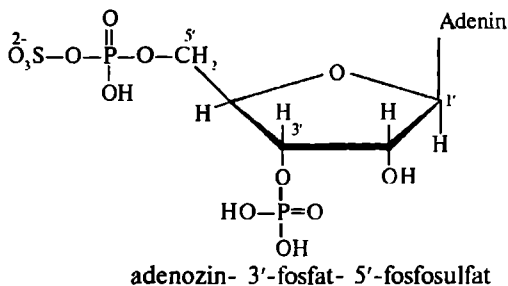
sAMF uglevodlar almashinuvining alohida reaksiyalarni boshqarishda qatnashadi.

E.coli hujayralarida maxsus oqsil boʻlib, katabolizm aktivatori (BAK) [inglizcha — Catabolism aktivatoring protein (CAP)] deb nomlangan qabul qilingan boʻlib, u sAMF bilan bogʻlanadi va shu xilda transkripsiyani (sanashni) ragʻbatlantiradi Lac-mRNK (matritsali RNK ferment sintezini kodlovchi, laktozaning gidroliz reaksiyasini kataliz qiladi):

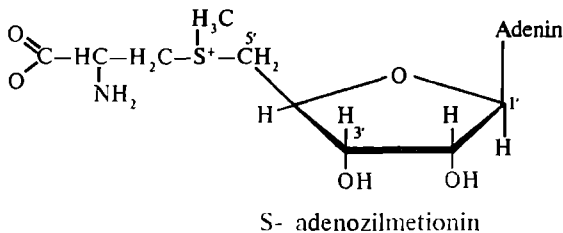


Oddiy qandlar yetishmasligida (katabolitlar) hujayrada sAMF konsentratsiyasi oshadi, yetarli yoki ko'p sonli qandlarda sAMF konsentratsiyasi pasayadi. sAMFning ahamiyati katabolik represiyasida ayniqsa ifodalangan. sAMF dan tashqari hujayralarda sGMF va sSMF hosil bo'ladi, ular asos turli bo'yicha farqlanadi, ribozalarni C' bilan bog'lanadi. Ayrim hollarda sGMF sAMF ning antagonist bo'lib chiqadi.

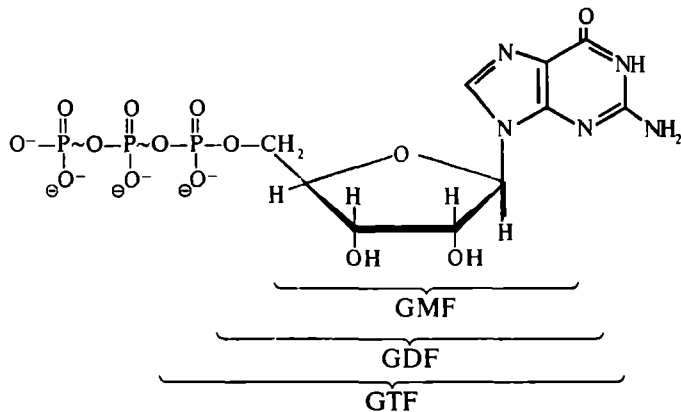
Adenozin — 3'-fosfat — 5'- fosfosulfat faol sulfatlar qatoriga kiradi, sintezda qatnashadi, masalan, sulfatlanagan polimerlar sintezida qatnashadi:



S- adenzilmetionin faol metionin hisoblanadi. U transmetillash reaksiyalarida metil guruh donori sifatida va poliaminlar sintezida propolamin manbasi bo'lib xizmat qiladi:

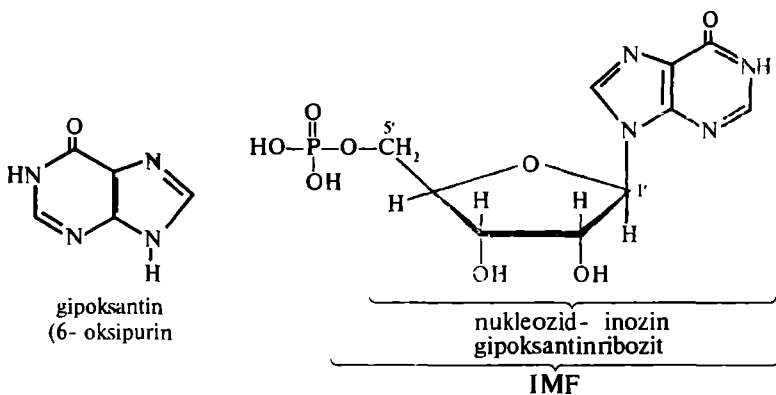


GDF va GTF, ADF va ATF singari makroergik bog'ga ega bo'lib, ular energiya sarfi bilan kechadigan reaksiyalarda hamda oqsil va uglerod sintezida qatnashadi:

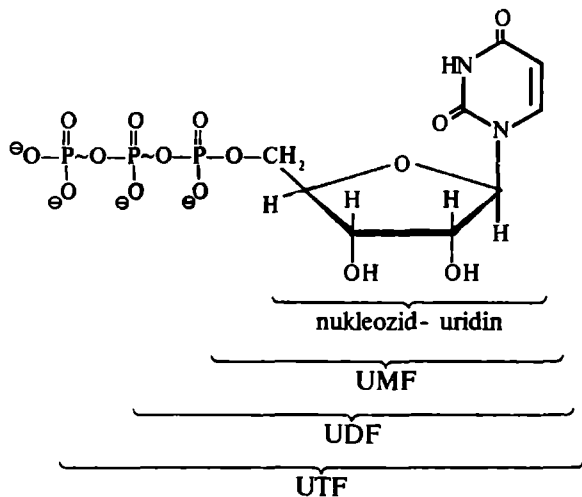


Bundan tashqari, trikarbon kislotalar siklida α - ketoglutar kislotaning suksinil-koagacha oksidlanish bosqichida fosfatni GDF ga o'tkazishi bilan oksidlanish fosforillanishi sodir bo'ladi. Bunda GTF hosil bo'ladi.

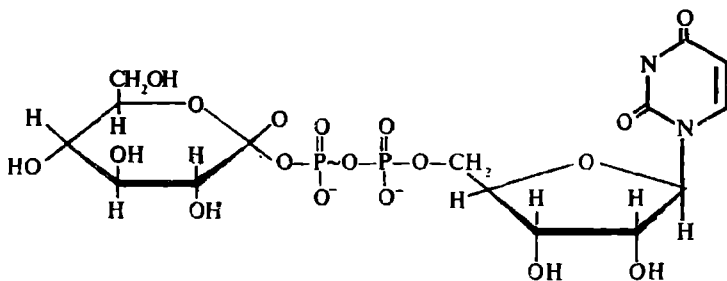
Hamma purin nukleotidlarining boshlang'ich moddasi, gipoksantinli ribonukleotid-inozin kislotasi hisoblanadi. Ayrim fosforillash reaksiyalarida (IDF) inozindifosfat va inozintrifosfat (ITF) qatnashadi, (IMF) inozinmonofosfatdan fosfat guruhlari mos holda 2 dan 3 gacha oshib boradi:



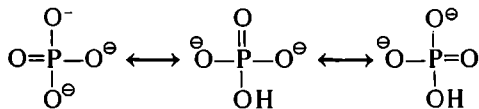
Uridin — 5' — difosfat (UDF) va uridin 5' — trifosfat (UTF),
 sitidin — 5' — fosfat (SDF) va sitidin — 5 — trifosfat (SDFF)
 parimidin nukleotidlarga kiradi:



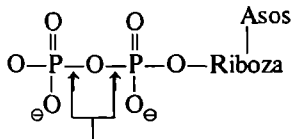
Uglevodlar biosintezida ko'p mikroorganizmlarda bosh mah-
 sulot bo'lib UDF — glyukoza hisoblanadi:



Yuqorida sanab o'tilgan barcha mononukleotidlar makroergik
 birikmalarga kiradi. Bu ular noorganik fosfatining rezonans stabiligi
 bilan:



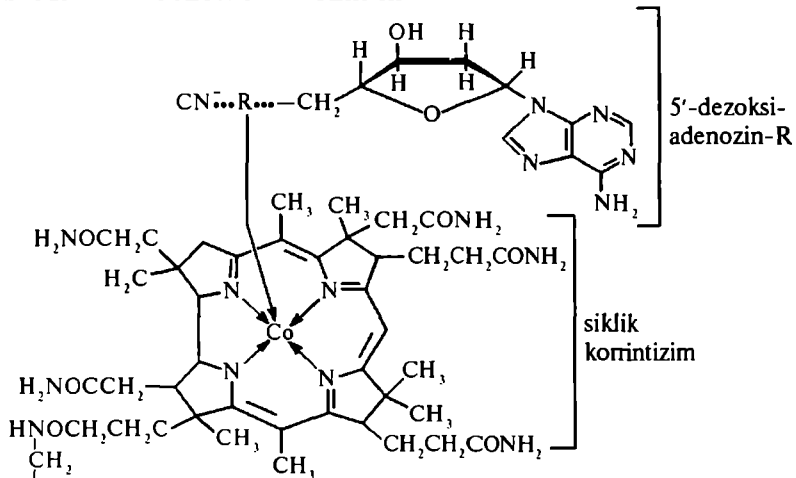
fosfat kislotasi angidridlari xossalarini namoyon qilishi bilan:

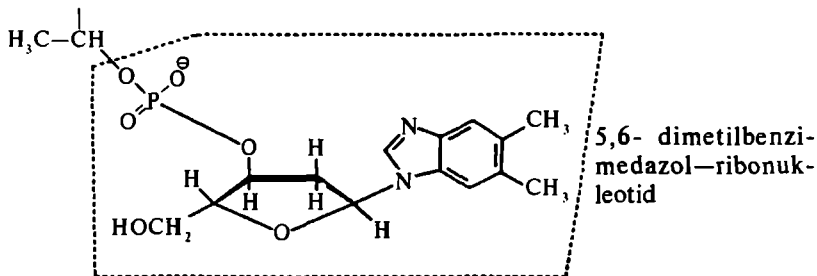


atom (angidrid) bogʻlari

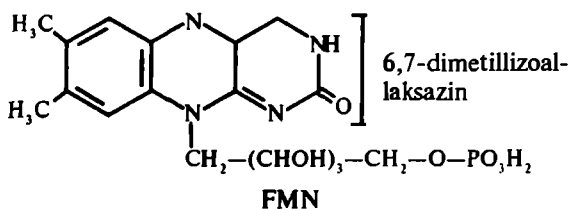
ionizatsiyalash va ichki molekular elektrostatistik itarish qobiliyati bilan tushuntiriladi. Angidrid bogʻlarining paydo boʻlishi molekulada rezonans guruhlarning kamayib ketishi bilan qiyinlashadi, uning termodinamik turgʻunligini rezonans shakllarning kam yoki koʻp sonini qabul qilishi qobiliyati bilan aniqlanadi. Shuning uchun, makroergik strukturalar (tuzilishlar) kam turgʻun va ular gidrolizida koʻp miqdorda energiya ajralib chiqadi.

Mononukleotidlar qator vitaminlar va kofermentlarning tuzilish qismi boʻlishi mumkin. Shunday, vitamin B₁₂ (siankobalamin), siklik korrinli tizimning vakili boʻlib, 1 ta nukleotidga ega (5, 6- dimetilbenzimidazol — ribonukleotid). Agar B₁₂ koferment rolda chiqsa, unda bu birikmaga CH — guruhlar oʻrniga nukleozid 5'— dezoksiadenozin kiradi:

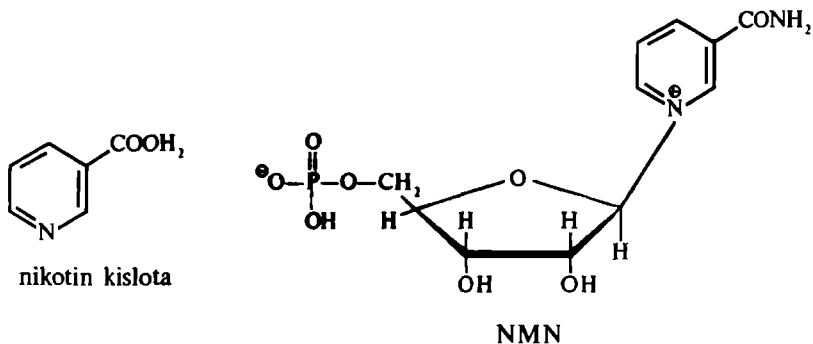




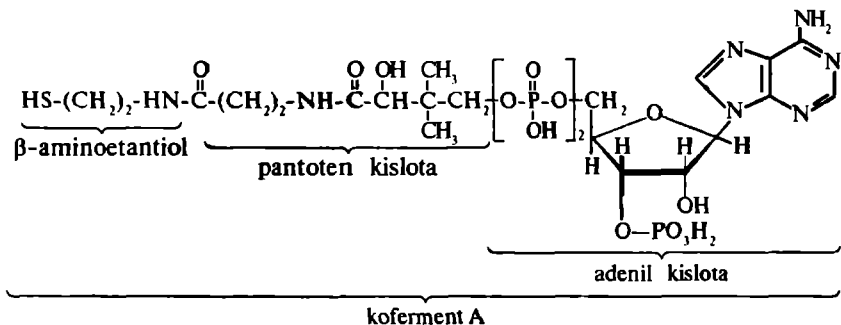
Vitamin B₂ (riboflavin) ham nukleotidlarga mansub. Uning tuzilishida (strukturasida) riboza besh atomli ritit spirti yoki ribitol bilan almashtirilgan. Shunday qilib, B₂ flavin mononukleotidni namoyish qiladi:



Vitaminlar B guruhiga nikotin kislota ham kiradi. Nikotina-midmononukleotid tarkibiga amid kiradi (NMN):

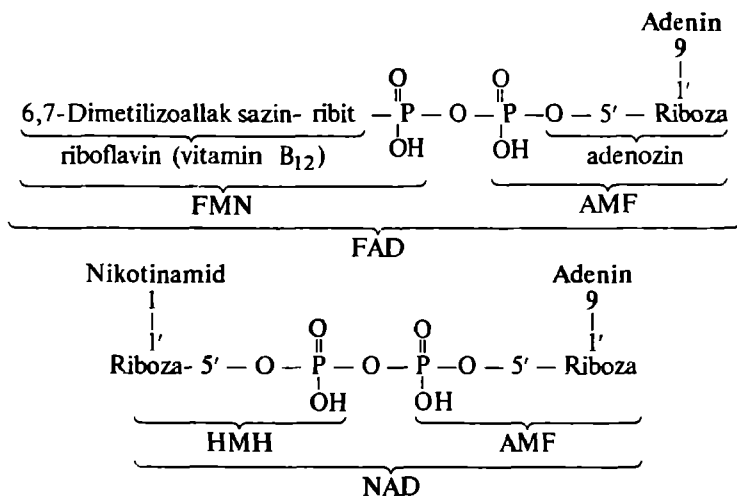


Ancha murakkab tarkibli koferment (KoA) ham nukleotid adenil kislotani o'z ichiga oladi:



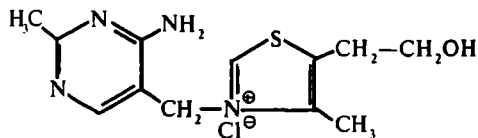
Koferment A asil guruhlarini tashiydi ular tiolli guruhiga murakkab efir bogʻi bilan birikkan. Demak, FMN, NMN va KoA — mononukleotidli kofermentlar.

Yana dinukleotidli kofermentlar ham maʼlum: Flavinadenindinukleotid (FAD) nikotinamidendinukleotid (NAD), nikotinamidendinukleotid-fosfat (NADF), oxirgisi NAD dan shunisi bilan farq qiladiki, AMF ribozada C'2 joy boʻyicha fosfat guruh joylashgan:



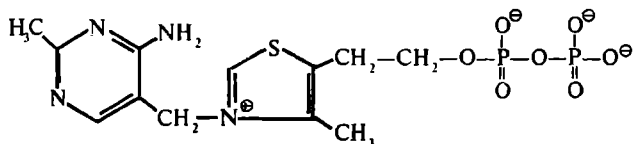
Dinukleotid kofermentlar oksidlanish fosforillashda elektronlarni tashish zanjirida juda katta ahamiyatga ega.

Vitaminlar. Ularga B guruhli vitaminlar (suvda eruvchi) va A, D, E, K vitaminlar (yogʻda eruvchi) kiritiladi. Vitamin B₁ (tiamin xlorid)



vitamin B₁ (tiaminxlorid)

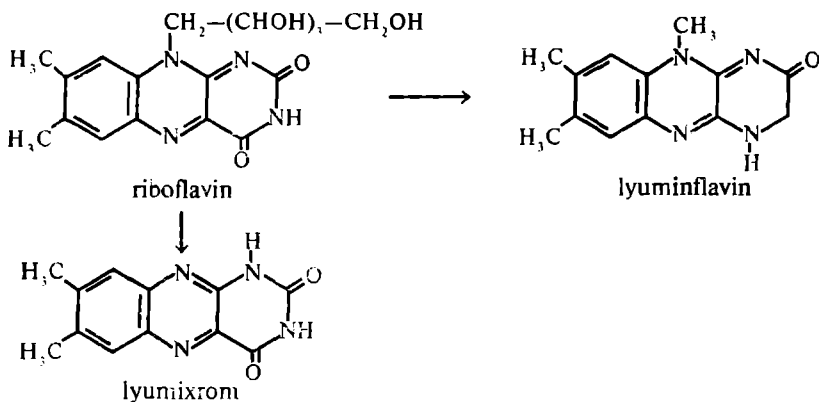
nordon muhitda yetarli turg'un, lekin tez isitilganda neytral va ishqoriy eritmalarda tez faolsizlashadi. Koferment ko'rinishida tiaminpirofosfatda (kokarbaksilazaning) vitamin B₁ transketolaz



tiaminpirofosfat

reaksiyada va α -ketokislotalar dekarboksillash oksidlanishida qatnashadi. Vitamin B₁ ni ko'p mikroorganizmlar sintez qilishi mumkin, lekin ayrimlari bunday jarayonlarga qodir emas va vitaminni oziqlantiruvchi muhitga qo'shishga muhtoj (*Leuconostoc species*, *Candida species* va boshqalar).

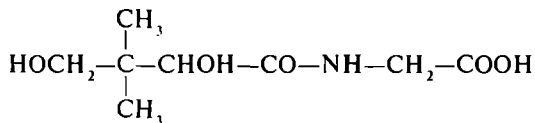
Vitamin B₂ (riboflavin) yorug'lik sezuvchi birikmalarga mansub. Yorug'likda ultrabinafsha bilan zararlanganda neytral yoki nordon eritmada ribit qoldig'i olinadi va 6—7 demetilaloksazin (lyumixrom), ishqoriy muhitda esa — 6, 7, 9- trimetilizoalloksazin (lyumiflavin) paydo bo'ladi:



Ko'p bakteriya va zamburug'larni vitamin B₂ sintez qiladi. Ammo ayrim mutant achitqilar ayrim bakteriyalar (masalan, *Lactobacterium species*) uni tashqaridan qo'shishga muhtoj.

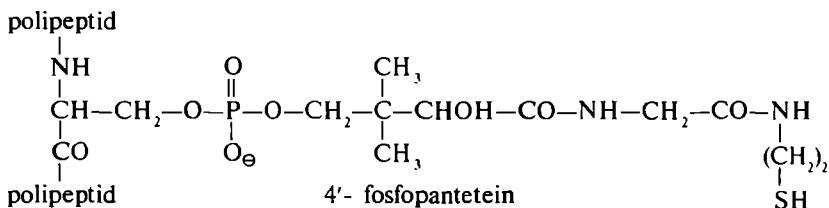
Riboflavin FMN va FAD kofermentlari asoschisi bo'lib xizmat qiladi. FMN va FAD ga ega fermentlar, oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarida qatnashadi va oksidlanish fosforillashda elektronlarni tashiydi.

Ko'pchilik mikroorganizmlar vitamin B₅ ni (pantoten kislotasi, pantoil-β-alanin) hosil qiladi:



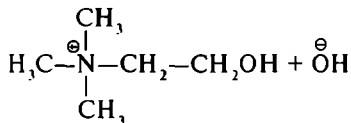
pantoten kislotasi

B₅ vitamini tuzilishida amidli bog' nordon va ishqoriy muhitlarda turg'un hisoblanadi. Pantotenli kislotasi koferment A hamda asil o'tkazuvchi oqsil (APB) tarkibiga kiradi, ular hosilalari 70 tadan ko'p fermentativ reaksiyalarda qatnashadi. APB, masalan, *E. coli* da 4'-fosfopanteteinga ega bo'lib, oltingugurt qoldig'iga fosfo-dofirli bog' bilan bog'langan va asilbog'lovchi bo'gin bo'lib chiqadi:



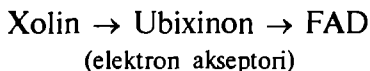
APB yog'li kislotalar biosintezida qatnashadi.

*Xolin** (β-oksietiltrimetilammoniy gidroksid) kuchli asos, suvda xolin va gidroksil ionlariga to'la dissotsilanadi:



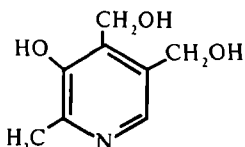
* Avvali Xolin vitamin B₄, vitamin B₅-NAD deb atalgan.

Ayrim eukariot organizmlar mitoxondriyalarida xolin ayrim flavin fermentlari uchun substrat bo'lishi mumkin:

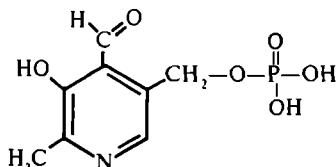


Xolin munosib fosfatidlar tarkibiga kiradi va ko'pchilik mikroorganizmlari membranasida topiladi.

Vitamin B₆ (piridoksin) piridoksalfosfat koferment hamma trisaminazlar asoschisi hisoblanadi, u aminoguruhlar tashuvchisi bo'ladi:



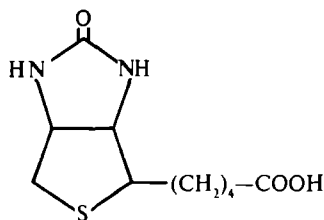
Piridoksin (piridoksol)



Piridoksalfosfat

Vitamin B₆ ko'p mikroorganizmlar tomonidan hosil bo'ladi. Faqat alohida mutantlar berilgan vitamanga auksotrof hisoblanadi, ya'ni oziqlantiruvchi muhitga uni tashqaridan qo'shishga muhtoj.

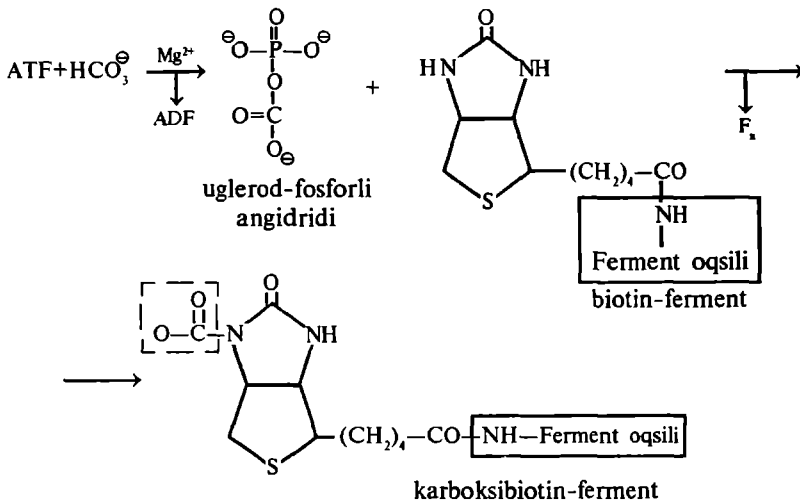
Vitamin N* (biotin)- imidazol hosilasi hisoblanadi; qator fermentlar tarkibiga prostetik guruh turida kiradi, ular CO₂ ning organik birikmalariga kirish reaksiyalarini katalizlashtiradi (asetil — CoA — karboksilaza metilmalonil — transkarboksilazaning, piruvatkarboksilaza va boshqa):



biotin

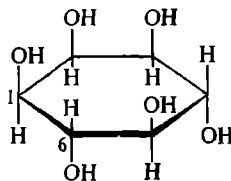
Biotinning CO₂ bilan kompleksi quyidagi sxema bo'yicha hosil bo'ladi:

* Avvali vitamin B₇ deb nomlangan.



Biotin juda ko'p mikroorganizmlar bilan hosil qilinadi, bunga insonning normal mikroflorasining ayrim vakillari qo'shiladi, masalan *Candida* sp va boshqalar.

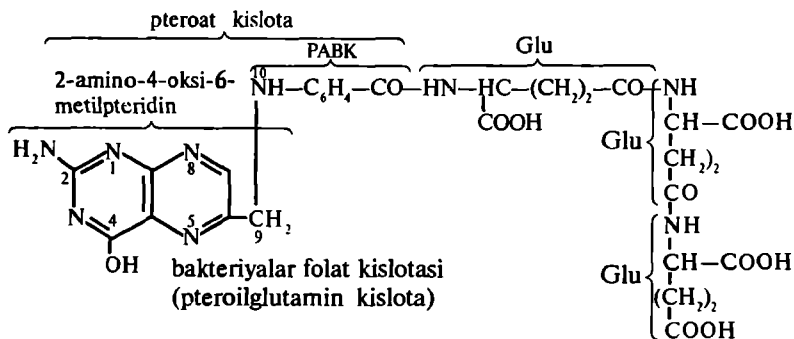
Vitamin B₈ (inozitol)- siklogeksanning hosilasi. U 7 ta optik nofaol va 2 ta faol shakllarda bo'lishi mumkin. Mio- inozitol — faqat 1 ta optik shakl biologik faol, u lipidlarning tarkibiy qismi ko'rinishida kislotaga turg'un bakteriyalarda topiladi:



mio- inozitol

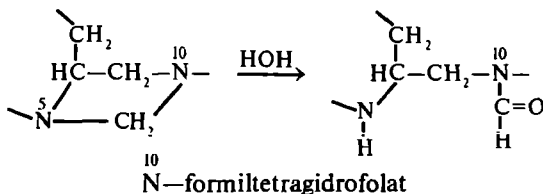
Inozitol mikroorganizmlar membranasida fosfolipidlar tarkibiga kiradi va inozitolgeksafosfat shaklida (fitin kislotasi) ikki valentli kationlarni bog'laydi. Fitin kislotaning magniy-kalsiy tuzi *fitin* deb ataladi. Inozitol lipidli va uglevodli almashuvda qatnashadi. Vitamin B_c (foliy kislotasi, folatsin) — molekular massasi 350 Da dan ortiq oligopeptid. Ba'zi mikroorganizmlar tomonidan sintezlanadi va boshqalar uchun zarur, masalan, *Streptococcus*

faecalis. Foliy kislotasi aminokislotalar metabolizmidagi bir uglerodli qismlarni tashilishida hamda purin va timin hosil bo'lishida qatnashadi:

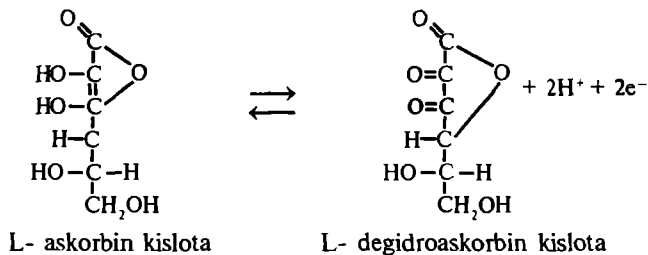


Ferment — digidrofolat — bakteriyalar reduktazasi ($\text{Mg} \sim 15 \cdot 10^3 - 18 \cdot 10^3$) foliy kislotasini C5, C7 va C8 pozitsiyalarida tetragidrofoliy kislotasigacha qaytaradi.

$\text{N}_{5,10}$ — metilentetragidrofolat gidrolizida N_{10} — formiltetragidrofolat hosil bo'ladi, u mikroorganizmlarda ko'p biosintez reaksiyalarida formil guruh donori bo'lib qatnashadi:



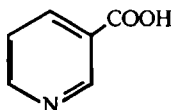
Vitamin C (askorbin kislotasi) oksidlanish-qaytarilish xususiyatlarini ko'rsatadi. Ishqoriy muhitda degidroaskorbin kislotasi L-diketogulon kislotasi $\text{HOOC}-\text{CO}-\text{CO}-\text{CHOH}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{OH}$ hosil bo'lishi bilan gidrolizlanadi:



Uksusli nordon bakteriyalar ko'p atomli spirt sorbitolni sorbozaga o'zgartiradi, u L-askorbin kislota sintezida bosh mahsulot hisoblanadi. Lekin vitamin C ning qatnashishi mikroorganizmlarning oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarida muammo bo'lib qolmoqda.

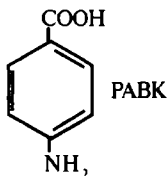
Vitamin B₃ (nikotin kislota, vitamin PP, niatsin) piridinining hosilasi hisoblanadi va ko'pchilik mikroorganizmlar yordamida sintezlanadi.

Bu termostabil birikma erish harorati 232°C, shuning uchun u har xil sterilizatsiya turlarida turg'un:



nikotin kislota

Nukleotidlar ko'rinishda NAD⁺ va NADP⁺ oksidoreduktazalar bilan katalizlanadigan ko'pgina oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarida koferment bo'lib qatnashadi, bu ko'pincha piridinli halqaning qobiliyatidan, ko'p rezonans shaklda bo'lish qobiliyatiga nisbiy turg'unlikni ta'minlovchi bog'liq bo'ladi. Paraaminobenzoy kislota (PABK)– foliy kislotasining boshlang'ichi, masalan fekal streptokokklar foliy kislotasiga muhtoj bo'lib, agar oziqlantiruvchi muhitga PABK va adenin kiritilsa u oson sintez qilinadi:



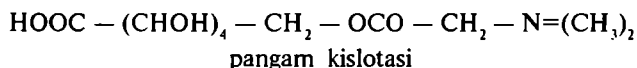
Ko'p mikroorganizmlar uchun PABK o'sish omili bo'lib chiqadi va B guruhdagi suvda eruvchi vitaminlar toifasiga kiradi. PABK — sulfanilamidlar antagonist (antimetabolit) va shuning uchun ular molekularning strukturasi tufayli yakson qiluvchi ta'sirini yengadi.

Vitamin B₁₂ (kobalamin) sianokobalamin ko‘rinishida, odatda, madaniy suyuqligidan ajratib olinadi, kobalaminga qaytalanishga qodir — kuchli nukleofil, alkil guruh tashuvchilari sifatida chiqadi. *Vitamin B₁₂* koferment singari CH₄ ning har xil anaerob bakteriyalar bilan hosil bo‘lishida zarur, u transmetillash reaksiyalarida qatnashadi. Kobalamin faqat bakteriyalar bilan sintezlanadi, inson uchun u anemiyaga qarshi omildek muhim (jigarda u metilkobalamin shaklida joylashgan, adenzil kobaltamin, gidrokobaltamin shaklida).

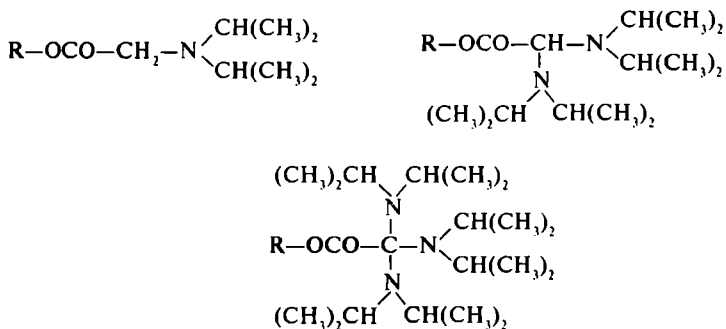
Eng turg‘un shakli — siankobalamin bo‘lib sanoatda vitamin shunday shaklda chiqariladi. Alkilkobalaminlar tabiiy metalloorganik birikmalar toifasiga kiradi. *Vitamin B₁₃* (orot kislotasi) piridin hosilasi (2.11- qismga qarang). Har xil achitqilar hujayralarida sintezlanadi.

Orot kislotasi ayrim bakteriyalar va boshqa mikroorganizmlarning o‘shishini rag‘batlantiradi. Kaliy orot ko‘rinishida tibbiyotda qo‘llaniladi.

Vitamin B₁₅ (pangam kislotasi, D-glukonodimetilasetat) D-glukon kislotaning efir va to‘liq alkillangan aminosirka kislotasi. Ko‘p eukariot hujayralarida topilgan, shuningdek pivo achitqisida:

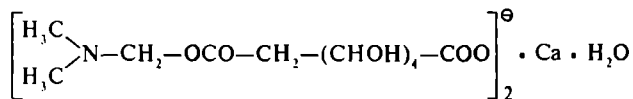


Sintetik yo‘l bilan 4-, 8-, 12- metilli pangam kislotasi hosilasini olish mumkin:



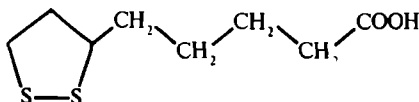
Pangam kislotasi labil metil guruhlarga ega va metillash transmetillash reaksiyalarida qatnashishi mumkin. Pangam kislotasining

kalsiy tuzi sog‘liqni saqlash amaliyotida tavsiya qilingan (pangamat kalsiy kislotali muhitda turg‘un va ishqoriy muhitda turg‘un emas):



kalsiy pangamat

Vitamin N (lipoyli kislota) ko‘pchilik prokariot va eukariot mikroorganizmlardan hosil bo‘ladi. Koferment kabi lipoyli kislota amid bog‘ bilan $\text{E} = \text{NH}_2$ apoferment tarkibida lizin guruhini kovalent bog‘laydi:



lipoyli kislota

α - ketokislotalarni dekarboksillashda qatnashadi. Tibbiyotda ishlatiladi.

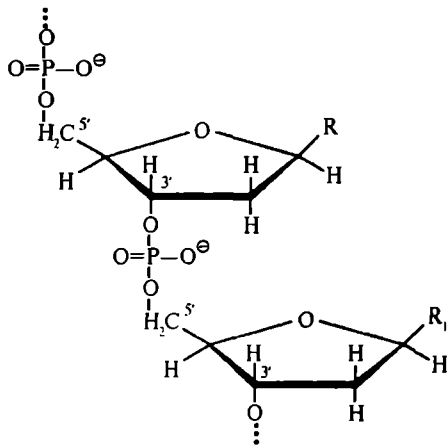
A va D vitaminlar yog‘da eruvchan, izoprenoid xil blokdan tuzilgan (*E* va *K* vitaminlariga teng) bular ayrim mikroorganizmlar hujayralarida provitamin shaklida hosil bo‘ladi, masalan, pigmentli korenobakteriyalar va achitqisida. Obligatli galofillar hujayra membranalarida *Halobacterium* sp. izoprenoidlar hujayrani fotokimyoviy buzilishlardan himoya qiladi. *E* va *K* vitaminlar mikroorganizmlarga xos emas.

2.1. Katta molekular yoki makromolekulalar

Katta molekular yoki makromolekulalar — molekular massasi katta bo‘lgan (o‘rtacha 103—109 Da) polimer strukturalardir. Ularga nuklein kislotalar, oqsillar, polisaxaridlar, glukokonn’yugatlar, lipidlar va lipokon’yugatlar kiradi.

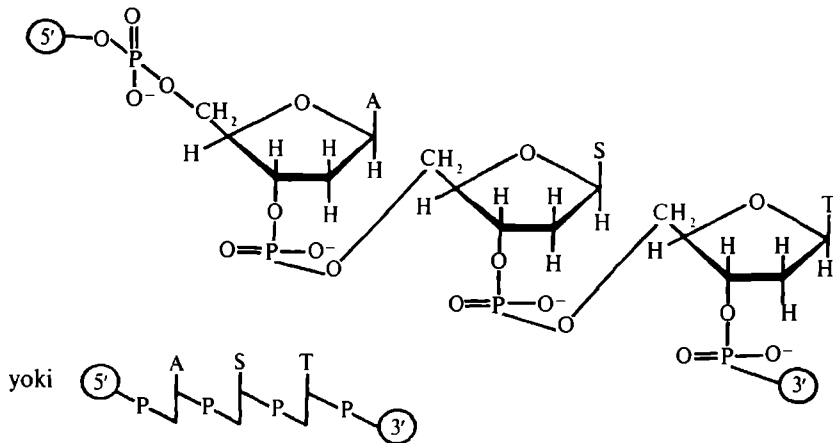
Nuklein kislotalar. Nuklein kislotalarning ikki turi ma’lum bo‘lib, ular DNK va RNKdir.

Dezoksiribonuklein kislota mononukleotidlar (adenil, guanil, timidil, sitidil kislotalar) dan tashkil topgan bo‘lib, 3’5’-fosfodiefir ko‘priklar orqali polimer ip hosil qiladi:



Bunda R va R₁, N-glikozid bogʻlar orqali dezoksiriboza bilan bogʻlangan purin va pirimidin asoslar. DNKning informatsionligi, uning tarkibidagi asoslarning ketma-ket joylashganligidir. Asoslarining sifati va miqdori, ikkala zanjirda bir xil boʻlsa ham. Masalan, DNK zanjirida adenin (A), sitozin (S), adenin (A), timin (T), guanin (G), timin (T), yaʼni A-S-A-T-G-T va G-S-A-A-A-T ketma-ketligi har xildir.

DNK polimer zanjiri qutblikka ega. Uning bir uchi 5' gidroksil yoki fosfat, ikkinchi uchi -3' fosfat yoki gidroksil qoldiqqa ega:



DNK zanjirining qutbligi ikkinchi DNK anti parallel zanjirining shakllanib spirallanishida alohida ahamiyatga ega.

Genetik informatsiya polimer DNK zanjiridagi asoslarning joylashishiga ko'ra mujassamlashganligi uchun spetsifik informatsiyaning qayta tiklanishi yoki replikatsiyasining o'ta aniqlik bilan bajarilishiga asoslangan. DNK molekulasining tarkibi turli organizmlarda analiz qilinganda shu narsa ma'lum bo'ldiki, adenin nukleotidlar soni timidin nukleotidlar soniga teng ekan ($A=T$). Xuddi shunday tenglik guanin va sitozin nukleotidlarda ham aniqlangan ($G=S$).

10-jadval

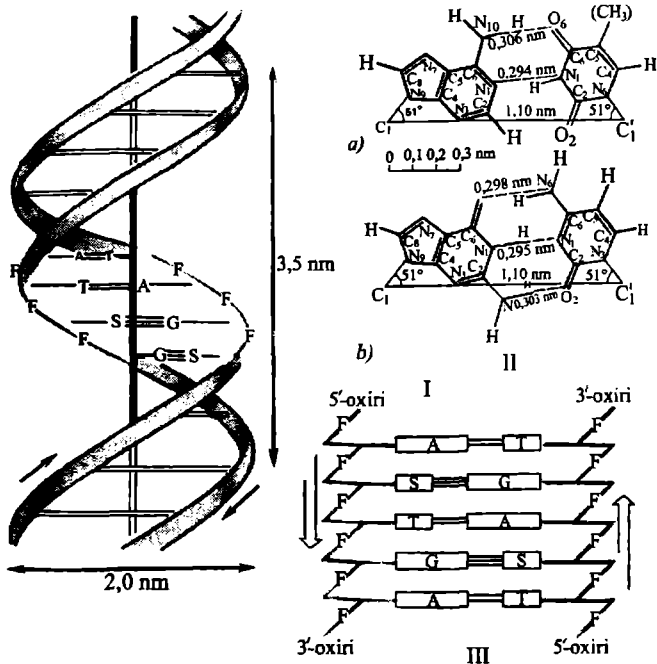
Ayrim mikroorganizmlar DNK molekulasining tarkibi

DNK manbai	Molyar nisbati				$\frac{A+T}{G+S}$
	A	T	G	S	
Saccharomyces cerevisiae	10	10,5	6	5,5	1,79
Proteus vulgaris	10	9,8	6,6	6,9	1,47
Aspergillus niger	10	10	10	10	1,0
Escherichia coli	10	9,6	10,5	10,4	0,93
Pseudomonas aeruginosa	10	9,6	19,6	20,2	0,49
Fag fh174	10	13,1	10,6	8,2	1,23

DNKning 3 guruhga bo'linishiga asos $A+T$ ning $G+S$ ga bo'lgan nisbatidir. Shu sababli ulardan biri $(A+T)>(G+S)$, ikkinchisida — $(A+T)=(G+S)$ va uchinchisida $(A+T)<(G+S)$.

Alohida DNK molekulasida (fag fh174) adeninni timinga bo'lgan va guaninni sitozinga bo'lgan molyar nisbatidagi farq sezilarli ko'rinadi.

1953-yilda J. Uotson va F.Krik tomonidan $A=T$ va $G=S$ da soni jihatdan tenglik aniqlangan bo'lib, DNK ikki spirallik modeli taklif qilingan (15,1- rasm).



15- rasm. DNKning qo'shspirali (I), DNKda purin va pirimidin asoslari orasidagi vodorod bog'lari (II) antiparalel yo'nalgan uglevod-fosfat zanjirli qo'shspirali qismi (III).

Ikki komplementar spirali ipi o'ngga spirallanib (B-shaki) bir ipda purin asoslari orasida, ikkinchi ipda esa pirimidin asos orasida vodorod bog'lari orqali yonma-yon joylashadi.

Fosfodiefir bog'larini cheklashi tufayli glikozid bog'larni antikonformatsiyasi hosil bo'ladi va ketoformada asoslarning bo'lishi juftlarni shakllanishi faqat A hamda T, G va S lardan bo'lishi mumkin.

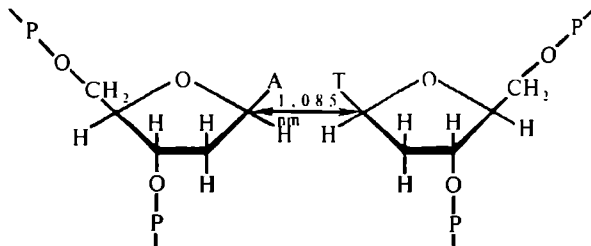
Asoslar juftlari orasidagi bog'lar spetsifikdir. A va T orasidagi ikki vodorod bog'i borligi hisobga olinganda, G va S orasida 3 ta, G va S orasidagi bog' G=S A=Tga nisbatan 50% ga mustahkamroqdir, demak DNK zichligi G=S juftlarining ko'pligi sababli yuqori bo'ladi (15.II rasm). Mikroorganizmlarda G+S bo'lishi taksonomik va filogenetik ahamiyatga ega.

DNK zanjirida iplari antiparalel, ya'ni bir ipi 5'→3' yo'nalishida, ikkinchisi 3'→5' yo'nalgan. Rasmdan (15.III) ko'rinib

turibdiki, purin va pirimidin asoslari uglevod-fosfat zanjirlar orasida joylashgan, ya'ni spiral ichida tashqi qo'shimcha tassurotlardan saqlangan holda joylashgan. Bundan tashqari, $A=T$ va $G=C$ juftlarining o'lchamlari yaqindir va zanjirdagi asoslar ketma-ketligi DNK strukturasi cheklanishlarga olib kelmaydi. Shuning uchun DNK arxitekturasi har xil organizmlarda bir xil faqat asoslar juftlarining ketma-ketligi spetsifiklikka ega.

Irsiy informatsiya *ma'noli* deyiluvchi faqat bitta zanjirda saqlanmasdan, DNKning ikkita zanjirida ham saqlanadi, demak unga komplementar bo'lgan antiparallel zanjir shartli ravishda *ma'noga qarshi* bo'ladi. Biroq informatsiya o'qilishi ikkita zanjirdan bittasida (nosimmetrik transkripsiya) sodir bo'ladi. Agar DNKning ikkita zanjiri matritsa sifatida bir paytda ishlatilganida, unda bitta transkriptonda ikkita har xil oqsil uchun informatsiya tutgan ikkita komplementar mRNK sintez qilingan bo'lardi. 15-rasmda sxematik tasvirlangan DNK eukariot hujayralariga mansub. Bakteriyalar, ko'pgina faglar va DNK tutuvchi hayvonlar virusida DNK 3' yoki 5' uclariga ega emas va ularda qutblikdan mahrum bo'lmagan bo'lsa ham u halqasimon. Turli manbalardan ajratib olingan DNKda spiral ichidagi asoslar bir-biridan 0,34 nm uzoqlikda joylashadi, spiral bir qadamiga (3,4 nm) 10 ta juft asos to'g'ri keladi; spiral diametri 2,0 nm ga teng. Fosfat guruhlar spiralning tashqarisida, uning o'qidan 0,9 nm uzoqlikda joylashadi.

Asos juftlarini uglevod-fosfat o'zagi (ing.dan soche — sterjen, skelet) bilan biriktiradigan glikozid bog'lardagi o'zaro masofa, har bitta juft uchun bir xil va 1,085 nm ga teng:



Yuqoridagi tavsif B shaklidagi DNK spirali uchun keltirilgan. Bu shakl DNK preparatining namligi 75% dan past bo'lganda A shaklga transformatsiya qilinishi mumkin. A shaklda asos juftlari

spiral o'qiga nisbatan noperpendikular, ya'ni 20° burchak ostida qiyalikda joylashadi. Oqibatda spiral qadami 2,8 nm gacha kamayadi, zanjir 25% qisqaradi, 1ta aylanaga 11 asos juftlari to'g'ri keladi.

Bir o'ramda 9 juft asoslari va spiral qadami 3,3 nm ga teng bo'lgan C-shakl DNK ma'lum. Yana Z va SBS shakli DNK lar mavjud. Ulardan birinchisi bir o'ramga to'g'ri keladigan 12 juft asoslari bilan chap spiralni tashkil qiladi. Uchastkalarda G va S ketma-ketligini tutuvchi uglevod-fosfatli joylar Z shakl yoki zigzag shaklini oladi. DNK ning SBS shakli (ing.dan side by — yonma-yon, rus.da - бок о бок) ehtimol DNK biosintezida zanjirning bo'linishida zarur ahamiyatga ega bo'ladigan, qo'sh spiral zanjiridagi o'zaro burmalarni yo'qligi bilan xarakterlanadi.

DNK ning qattiq 12 spiralli strukturasi normal sharoitlarda nafaqat vodorod bog'lari orqali ushlab turilmasdan, asoslar «stopkasi» orasida joylashgan gidrofob o'zaro ta'sirlar hisobiga ham ushlab turiladi. 2 ipli DNK yuqori haroratda yoki eritmalarda tuzlar konsentratsiyasi kamayganida erishi mumkin — bunda iplar yechiladi va asoslarning juftligi o'zlari uglevod-fosfatli zanjirlar bilan bog'langan holda qolsa ham buziladi. Bu DNK *denaturatsiyasi* deb nomlanib, to'liq va to'liqmas bo'lishi mumkin. Denaturasiya solvatatsiya qiluvchi agentlar ta'sirida ham bo'lishi mumkin, masalan formamid yoki mochevina ta'sirida. Solvatatsiya (lotincha solvo — eritaman) erituvchi molekulalari bilan erigan modda molekulalarining o'zaro ta'sirini bildiradi. Suvli eritmalardagi solvatatsiya gidratatsiya deb nomlanadi. Denaturatsiyada kovalent bog'larning parchalanishi kuzatilmaydi. DNK ning denaturatsiyalangan molekulalarida giperxrom effekti bo'ladi, ya'ni ultrabinafsha qismda yorug'lik yutilishining ko'payishi (me'yorda maksimum yutilish 260 nm); qutblangan yorug'lik tekisligi ijobiy aylanishining kamayishi; qovushqoqlikning kamayishi kuzatiladi.

Agar, masalan DNK ning isitilgan suvli eritmasini asta-sekin sovutilsa, erish haroratidan bir necha past haroratda bir qancha vaqt ushlab turilsa, DNK ning renaturatsiyasi kechishi mumkin, bunda uning komplementar iplari qayta birikadi (har doim rejaga muvofiq aniq emas). Isitilgan DNK suvli eritmasi tezda sovutilsa, avval komplementar bo'lgan zanjirlari qayta birikmaydi va u

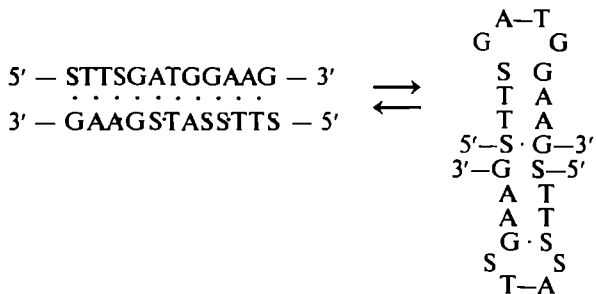
denaturatsiyalangan holatda qoladi. Har xil turlar DNK sining erish darajasi, mikroorganizmlar genosistematikasida keng qoʻl- laydigan gomologiyasining darajasini ham xarakterlab beradi. Bunda har xil turga mansub boʻlgan, DNK molekulalarining gibridizatsiyasi olib boriladi.

DNK molekulalarining oʻlchami turli organizmlarda har xil boʻladi (11-jadval).

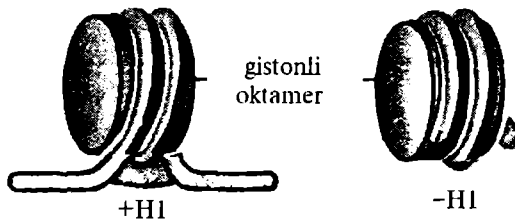
11-jadval

Turli organizmlar DNK molekulasining oʻlchami

Organizm	Xromosomalar			DNK
	gaploid hujayradagi soni	shakl	uzunligi	xromosomaga juft asoslarning oʻrtacha soni
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	17	Yopiq boʻlmagan	0,33	1000
<i>Escherichia coli</i>	1	halqali, halqali birzanjirli	0,13	4000
Fag fX174	1			
Maymun	1	halqali	0,00018	5,4
Odam	23	halqali	0,00017	5,1
		yopiq boʻlmagan	4,1	125 000



Eukariot organizmlar DNKsida teskari takrorlanishlar yoki *palindromalarni* saqlaydi (grek.dan $\pi\alpha\lambda\upsilon\nu\delta\rho\omega\mu\eta$ — перевертиш) ya'ni qaytar (qarama-qarshi) tartibda takrorlanuvchi ketma-ketlik (yuqorida keltirilgan):



16- rasm. Nukleosomalar (gistonli, +H1) va nukleosomali kor (gistonsiz, -H1).

DNK tarkibida palindromalar ularning ikkilamchi strukturalariga ta'sir qilmaydi, biroq superspirallangan holatda (konaformatiya) uzun palindromalar (10—20 va undan ko'p asos juftlari) krestga o'xshash strukturalarni hosil qilib, ular taxmin qilishlaricha fermentlar (restriktaza, metilaza) va genlar harakatini regulatsiya qiladigan regulator oqsillar bilan DNK ning ma'lum joylarini tanib olishda signal bo'lib xizmat qiladi.

Qo'shspiralli DNKda uglevod-fosfat o'zagi uzunligi bo'yicha katta va kichik arqonchalar bo'ladi. Eukariot organizmlarida bu arqonchalarida spetsifik oqsillar DNK molekulari bilan o'zaro ta'sirlashadi. Prokariot hujayralarida DNK kam miqdordagi oqsil molekulari bilan bog'langan bo'ladi, shu dalilni hisobga olgan holda, ya'ni har bitta nukleotidaro fosfatga bitta anion $pK_{a} \approx 1$ to'g'ri kelsa, ehtimol neytral pHda nuklein kislotalar natriy, magniy va boshqa tuzlar ko'rinishida bo'ladi. Ayrim viruslar va faglarda DNK organik aminlar (kadaverin, putressin, spermidin, spermin) bilan neytrallangan.

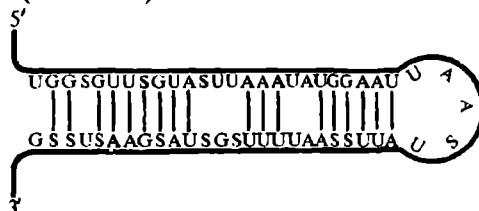
Yadro DNKsi yuksak eukariotlarda kovalent bo'lmagan holda asosiy oqsillar (gistonlar) bilan bog'liq, ular 50%ni tashkil etadi. Odam va hayvonlar DNKsida yana giston bo'lmagan oqsillar nordon va gistonlardan o'lchami katta va ko'p bo'lmagan RNK bor. Bular hammasi birga xromatinni tashkil etib, elektron mikroskop ostida sferik zarrachalar ko'rinishida-nukleosoma (12,5nm) kuzatiladi. Sxematik ravishda 16-rasmda keltirilgan va gistonlar nomenklaturasi 12-jadvalda ko'rsatilgan.

Gistonlar nomenklaturasi

Gistonlar	Lizin/arginin nisbati	Belgilanishi		
		boshlang'ich sxema bo'yicha		yangi sxema bo'yicha
lizin bilan boyitilgan	19,0	f1 (f2c)	1b (V)	H1 H5
lizin bilan kuchsiz boyitilgan	1,1 2,0	f2a2 f2b	I1b1 I1b2	H2A H2B
arginin bilan qoniqarli boyitilgan va sistein saqlaydi	0,7	f3	[III]	Hb3
glisin va argenin bilan boyitilgan	0,7	f2a1	IV	H4

Turli bakteriyalar xromosomalarida gistonlar topilmagan, biroq ularning hujayralaridan lizin va arginin bilan boyitilgan fraksiyalar topilgan. Eukariotik mitselial zamburug'lar, achitqilar va boshqa organizmlardagi DNK strukturalari qarama-qarshidir. Shubhasiz, xromatinda bo'lib o'tadigan turli kimyoviy modifikatsiyalar yuksak strukturalar hosil bo'lishiga hamda gistonlar bilan DNK orasidagi o'zaro munosabatning o'zgarishiga aloqasi bo'ladi. Bu jarayon replikasiya va transkripsiya paytida sodir bo'ladi.

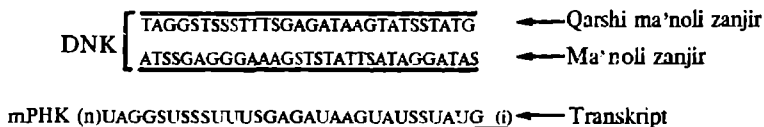
Ribonuklein kislota — polimer tarkibida purin va pirimidin nukleotidlar bo'lib, 3'5' — fosfodiefir ko'priklar orqali bog'langan (DNK kabi). DNKdan farq qilib, ribonuklein kislota timin o'rniga uratsil va dezoksiriboza o'rniga riboza saqlaydi. Nativ RNK bir iplidir, biroq qarama-qarshi qutbli asoslarining komplementarlik xususiyati RNKga ham xos, zanjiri «shpilka» kabi egilgandir (17-rasm):



17-rasm. Asoslarning molekula ichida juftlashishi natijasida bitta zanjirdan shakllanuvchi RNK shpilikasi.

Alohida hollarda tabiiy ikki ipli RNK mavjud, masalan, killer plazmidasi (killer — inglizcha «qotil») achitqilarda, odamlarda ikki ipli RNK — virusga qarshi oqsili interferonning induktori. Bir ipli RNK tarkibida adenin bilan uratsil, guanin bilan sitozin oʻrtasida miqdoriy tenglik bordir.

Prokariot va eukariot organizmlarning RNK sini 3 ta asosiy sinfga boʻlish mumkin: informatsion RNK yoki matriks RNK (mRNK); ribosomal RNK (rRNK); transport RNK (tRNK). Har bir sinf RNKsi oʻz oʻlchami va stabilligi bilan farqlanadi. m-RNK oʻzining oʻlchami va stabilligi bilan eng geterogendir, chunki ular DNK va ribosomalar oʻrtasidagi vositachi vazifasini bajaradi (18-rasm). Agar informatsiya DNKning «maʼnoli» («смысловой») bitta ipida boʻlsa, u holda m-RNK oʻz tuzilishi bilan DNKning qarshi maʼnoli (антисмысловой) ipiga oʻxshashdir (faqat timin m-RNKda uratsilga almashadi).



18-rasm. DNK maʼnoli zanjiriga komplementar boʻlgan transkript mRNK. i-initsiatsiya, p-punktatsiya.

Prokariot hujayralarda mRNK transkripsiya jarayonida hosil boʻladi. Eukariotlarda sitoplazmada mRNK geterogen yadro RNK (gyaRNK) yoki pro mRNKni avvaldan qayta ishlanish mahsuli boʻlib, yadro RNKsi oʻlchami sitoplazma mRNKsi oʻlchamidan kattadir. GyaRNKsining molekular massasi 10^7 daltonga teng. Sitoplazmatik mRNK massasi 10^6 Da dan kichikdir. Shuning uchun gyaRNK maxsus ishlovdan yoki protsessingdan (ing. dan process — protsess, jarayon) oʻtishi kerak. Birlamchi transkriptlar yadro RNKsi maxsus birlamchi transkripsiya ishlovidan soʻng mRNKga aylanadi va oqsil polipeptid molekularining sintezi uchun sitoplazmada matritsaga aylanadi. Prokariotlarda mRNK eukariotlarga qaraganda kam stabil boʻladi.

rRNK V yoki Y shakllarda ribosomalar karkasini hosil qiladi. Ayrim bakteriyalar hujayrasida rRNK umumiy RNKning 80% ni tashkil etadi. Bakteriyalarda rRNK, odatda, uch komponentda uchraydi. Ularning sedimentatsiya koeffitsiyentlari quyidagicha: 5S, 16-18S, 23-28S. Eukariotlarda rRNK 4 xil molekula ko'rinishida bo'lib, ularga 100 tadan kam spetsifik oqsil molekulasi bitta ribosomaga to'g'ri keladi. Yirik (60S) subbirlikli ribosomalarda 5S va 5,8S (avval 7 S) hamda 28S rRNK saqlanadi, bundan tashqari, 40 ta spetsifik polipeptidlar uchraydi. Kichik subbirlikli (40S) ribosomalarda bitta 18S rRNK va 30 polipeptid zanjir bo'ladi (13-jadval). Prokariotlarning 5S rRNK si eukariotlardagi 5,8S rRNK ga gomologik, ammo eukariotlar mitoxondriyalari tarkibida 5S rRNK aniqlanmagan (u xloroplastlarda saqlanadi).

13-jadval

Prokariot va eukariot hujayralar ribosomalarida RNK tiplari

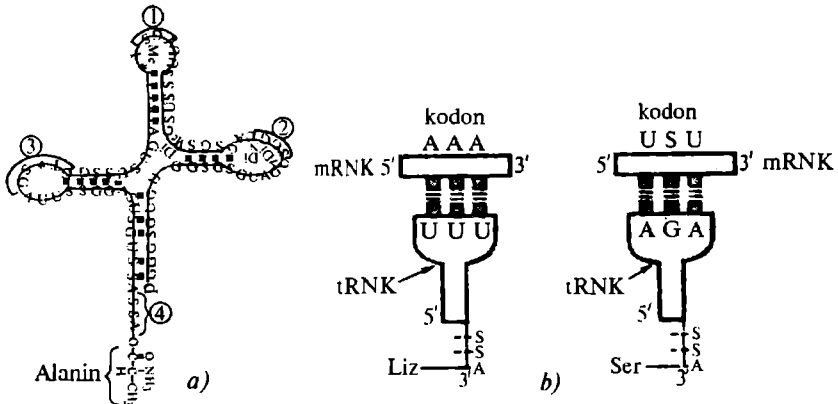
Hujayra	Mikroorganizmlar ribosoma subbirliklari		RNK	
	S sedimentatsiya konstantasi	M, Da	S sedimentatsiya konstantasi	M, Da
Prokariot	30	$1,0 \cdot 10^6$	16	$0,56 \cdot 10^6$
	50	$1,8 \cdot 10^6$	23	$1,1 \cdot 10^6$
			5	$4,1 \cdot 10^4$
Eukariot	40	$1,3 \cdot 10^6$	18	10^3
	60	$2,7 \cdot 10^6$	5	10^3
			5,8	10^3
			25	10^6

Eukariotlarning barcha ribosomal RNK molekulari 5S rRNKdan tashqari, yadrochada 45S RNKdan hosil bo'ladi. Yadrochada yuqori metillangan r-RNK molekulari spetsifik ribosomal oqsillar bilan taxlanadi. *E.coli* da oqsillar ribosomaning kichik subbirliklari uchun S1, S2, S21 qilib belgilanadi (ingl. small — kichik), katta subbirliklari-L1, L2, L34 (ingl. large—katta). Mikroorganizmlar sitoplazmasidagi ribosomalar stabil holda bo'lib, ko'p marta translatsiyaga tayyor turadi.

Transport RNKsining (tRNK) har bir molekulasida 75—90 nukleotidlardan tashkil topgan va molekular massasi 23000—30000 Da ga tengdir. Prokariot va eukariotlarning har bir hujayrasida 60 ta har xil tRNK turi uchraydi, har bir tRNK turi ribosomaga faqat bitta aminokislotani o'tkazadi.

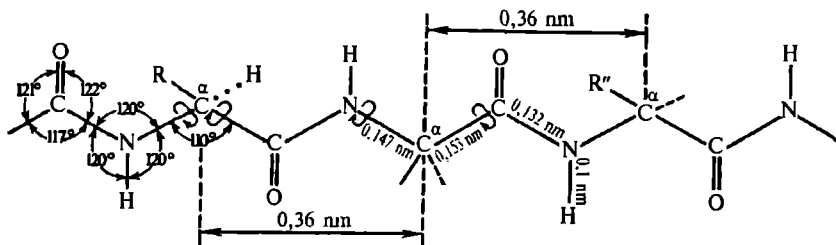
Har bir t-RNKdagi nukleotidlar tartibi turiga ko'ra har xildir. Lekin RNKlar sinfi umumiylikka ega. tRNK molekulasida bir zanjirli bo'lib, o'ziga o'ralgandir. Birlamchi strukturasi nukleotidlar ketma-ket birikishiga bog'liq bo'lib, barcha t-RNK molekulari o'z burmalariga va zanjir ichida komplementarlikni hosil qilishga imkon beradi. Bu o'z navbatida ikkilamchi strukturani generatsiyalaydi, alanin tRNKsi misolida ko'rsatilgan (19-rasm), bunda uning birlamchi strukturasi namoyish qilingan bo'lib, boshqa manbadan izolatsiya qilingan tRNKga ko'p tomonlama o'xshashdir.

Barcha tRNK molekulari umumiy struktur qismlarga ega: 1) antikodon sirtmog'i 7 ta juft bo'lmagan nukleotidlarga ega, ulardan 3 ta terminal mRNK kodoniga ega (tRNKning antikodon sirtmog'i va mRNKning kodon sirtmog' o'z komplementarligi bilan antiparallel); 2) oqsil sintezini o'rnida aminoasil tRNK ni ribosoma yuzasi bilan bog'lanishda ishtirok etuvchi timin-psevdouridin sitidin sirtmog'ini; 3) «O'z» fermenti — aminoasil tRNK sintetaza orqali to'g'ri qabul qilinishda asosiy ahamiyatga



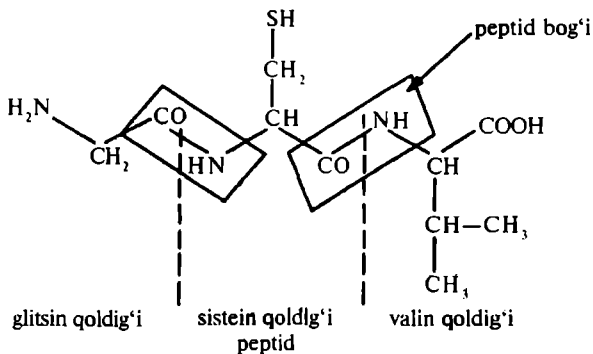
19-rasm. Achitqining alanin tRNKsi(a), ribosomada tRNK antikodonining mRNK kodoni bilan bog'lanishi (b).

Peptid bog' planar bo'lib, o'ziga xos qo'sh bog' xarakteriga ega. Shu sababli uning atrofida molekula yoki molekula qismining erkin aylanishi bo'lmaydi. Bunday holat yuqori darajadagi strukturalarning shakllanishida katta ahamiyatga ega:



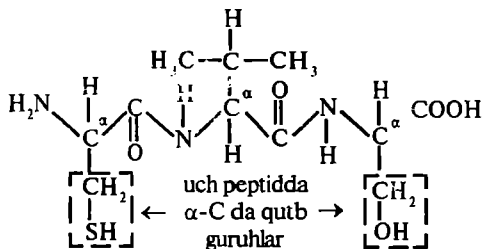
Polipeptid molekula zanjirini ifodalovchi ayrim o'lchovlar xulosa chiqarishga imkoniyat yaratadi: 1) peptid bog' $O=C-N-H$, hosil qiluvchi atomlar koplanarli, ya'ni ular bir tekislikda joy olgan; 2) amid guruhi *trans* — konfiguratsiyaga ega, ya'ni ikki assimetrik uglerod atomi qarama-qarshi burchaklarda joy egallagan va erkin aylanish bog'lar atrofida bog'lar L-uglerodning L-azot va L-karbonil bilan birikishidan (sxemada aylanma strelkalar bilan ko'rsatilgan) sodir bo'ladi; 3) cho'zilgan polipeptid zanjir yarim qattiq strukturaga ega bo'lib, 2/3 atomlari o'zaro munosabati fiksirlangan holda bo'ladi.

Oligopeptidlar tarkibida di-, tri-, tetra-, penta-, geksa-, hepta-, okta-, nana- va dekapeptidlar bo'lishi bilan farqlanadi va polipeptidlar tarkibida 10 tadan ortiq aminokislotalar tutadi:

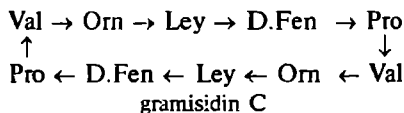


Barcha peptidlar nomlari N-oxiridan C-oxiriga, ya'ni chapdan o'ngga (ko'rsatilgan tripeptid glitsil-sistil-valindir) qarab o'qiladi. Shunday qilib oligo va polipeptidlarda aminokislotalar ketma-ketligi, peptid molekularining birlamchi strukturalarini belgilab beradi. Agar polipeptid katta miqdorda aminokislota qoldig'iga ega bo'lsa, uning nomi qisqa o'qiladi: Gli-Sis-Val.

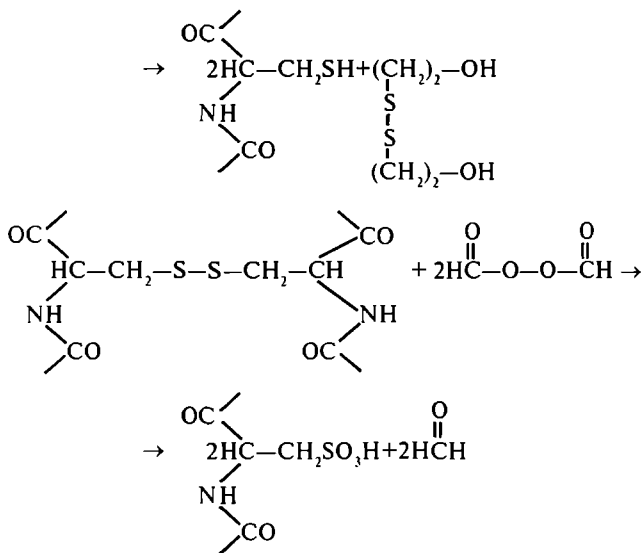
Peptid (amid) bog'lar turli fiziologik pH muhitda zaryadga ega emas, lekin peptidlar N- va C- terminal guruhlarda va qutb aminokislota qoldiqlari funksional guruhlarda α -C holatda zaryadga ega bo'ladi:



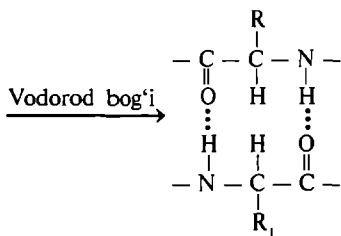
Polipeptidida C-terminal guruh uchun pK yuqori, shu aminokislota karboksili pKga qaraganda, ya'ni peptid karboksili kuchsiz kislota qatoriga mansub. Aminokislotalar singari peptidlar uchun ham pKdan kelib chiqqan izoelektrik nuqta mavjud (pI). Mikroorganizmlar oqsillardan tashqari ko'pgina peptidlarga ega bo'lib, ular 3—100 aminokislota qoldig'iga egadir. Masalan, siklopeptidli antibiotik gramitsidin-C 5 juft aminokislotalarga ega, ayrimlari (masalan, fenilalanin) D-qatorga mansub (ornitin aminokislotasi tabiatda oqsillarda uchramaydi):



Gramitsidin-C ga yaqin bo'lgan antibiotik tirotsidin A hisoblanadi. Siklopeptid antibiotiklarga yana polimiksin, batsitratsin mansub bo'lib, ularga D-aminokislotalar yoki tabiiy oqsillarda uchramaydigan boshqa aminokislotalar, L va D diaminomoy kislotalari (DAM) kiradi.

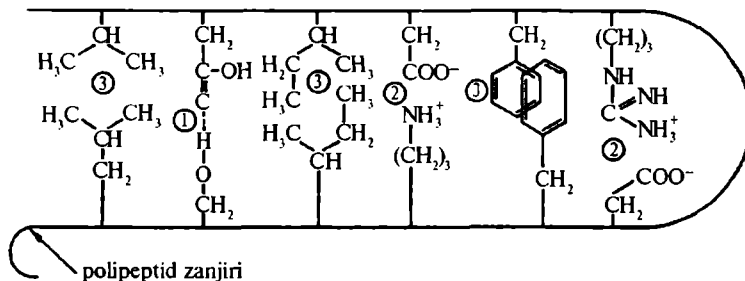


Bir yoki har xil polipeptid zanjirda turli peptid bog'larida vodorod atomlarining azot va karbonil kislorod orasida joylashishi tufayli polipeptidlarda ko'pgina kuchsiz vodorod bog'lari yuzaga keladi:



Natıv oqsil molekulası strukturasını ushlab turishda neytral aminokislotalarning qutbli bo'lmagan yon zanjirlari gidrofob ta'siri sezilarli ahamiyatga ega. Agar aminokislotalar yon zanjirlarida zaryadlangan guruhlari bo'lsa, bunda turli zaryadlarning qarama-qarshi joylashishida elektrostatik bog'lar hosil bo'ladi, masalan, glutamin kislotaning ikkinchi karboksili va lizinning ikkinchi NH_3^+ guruhida:

Vodorod bog‘lari (R) asparagin kislotalari va serin, gistidin va tirozin yon zanjirlari orasida hosil bo‘ladi. Ion bog‘lar esa qarama-qarshi zaryadlangan yon zanjirlar oralig‘ida o‘rnatiladi, masalan, asparagin, gistidin va lizin bir tomondan, glutamin va asparagin kislotalari ikkinchi tomondan (2). Qutbli bo‘lmagan gidrofob o‘zaro ta’sirlarda valin, leysin, izoleysin, fenilalanin va triptofan R — zanjirlari ishtirok etadi (3):



α va β -spirallar oqsillarda o‘zaro bir-biri bilan ta’sirlashib, ikkilamchi oqsil molekulasining strukturasi yoki energetik jihatdan qulay bo‘lgan ansambllarni hosil qiladi. Ana shunday qisqa ansambllar qisqa qismlari masalan, mikroba globular oqsili — bakteriorodopsinda aniqlangan.

Polipeptid zanjirning ikkilamchi strukturasi tarkibida, yana domenlar (domain — ingl. qism (oblast)) saqlab, molekula suboblastlari ko‘rinishida, o‘zaro bir-biriga mos keladigan qismlari orqali birikadi. Strukturali domenlar, masalan, achiqchalar glutation reduktazalarida aniqlangan.

Uchlamchi va to‘rtlamchi oqsil strukturalari ham ma’lum. Uchlamchi strukturasi disulfid kovalent bog‘lari hamda kovalent bo‘lmagan polipeptid zanjirdagi qismlar orasidagi bog‘lar (qo‘shimcha vodorod va ion bog‘lar) bilan bog‘lanadi, bundan tashqari gidrofob R-guruhli bog‘lar o‘zaro ta’sirlanishi bilan aniqlanadi. Globular oqsillarda 30% aminokislota qoldiqlari gidrofob R guruhiga ega va 50% qutb yoki ion R guruhlarga ega. Disulfid bog‘lar polipeptid zanjirlarni yaqinlashishidan hosil bo‘lib, tarkibida sistein bo‘ladi, biroq ular hamma oqsillarda ham

shakllanmaydi. Masalan, ichak tayoqchasi oqsili disulfid bog'larga ega emas. Demak, ayrim oqsillar uchlamchi strukturasi ularning hissasi yo'q yoki kam, lekin, disulfid bog'larga ega bo'lgan oqsil molekulalarida (masalan, lizosimdagi 4 ta -S-S bog'lar) ular parchalanishi molekular biologik xususiyatlarining yo'qolishi bilan sodir bo'ladi.

Ma'lum bo'lishicha, ko'pgina oqsillar bittadan ortiq polipeptid zanjirga ega bo'lib, zanjirlarning o'zi har xildir. Bunday oqsil funksional faolligiga ko'ra spetsifik biologik faollikka ega bo'lgan bitta molekula sifatida ko'riladi. Bunday oqsil tarkibida 2 ta va undan ko'p polipeptid zanjirlar subbirliklar qutbli va gidrofob ta'sirlarga ko'ra assotsiatsiyalanib, molekulaning to'rtlamchi strukturasi shakllanadi.

14-jadval

Ayrim mikroorganizmlar to'rtlamchi strukturasi

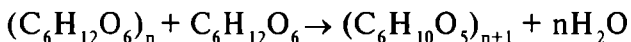
Oqsil	Molekular massasi, Da	Subbirliksoni
Alkoholdehidrogenaza - <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	150 000	4
Aspartat-trans-karbamoilaza - <i>E.coli</i>	50 500	6+6
β -galaktozidaza <i>E.coli</i>	540 000	4
Enolaza <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	67 000	2
Ribonukleaza T1 <i>Aspergillus niger</i>	11 100	1

Masalan, ichak tayoqchasi β -galaktozidazasining to'rtlamchi strukturasi 4 ta bir xil subbirliklar — polipeptid zanjirlarni birlashtiradi. Har bir polipeptid zanjir 1173 aminokislota qoldig'idan tuzilgan. O'sha mikrobnining triptofan sintetazasi ham 4 ta subbirlikka ega bo'lib, ikki juft har xil polipeptid zanjirga ajratiladi, ulardan bittasi 268 ta aminokislota qoldig'iga, ikkinchisi esa 450 ta qoldiqqa ega. Ichki molekular va molekulalararo o'zaro ta'siriga ko'ra ikkilamchi, uchlamchi va to'rtlamchi oqsil strukturalari ularning birlamchi strukturalari bilan belgilanadi.

Polisaxaridlar va glikokon'yugatlar. Katta molekularlarga uglevod polimerlari mansub bo'lib, tarkibida 10 dan ortiq monosaxaridlar va glikokonyugatlar qoldig'iga ega, ularda uglevod zanjirlari oqsillar yoki lipidlar bilan kovalent bog'langan bo'ladi.

Polisaxaridlar (glikanlar poliozalar) — tabiatda keng tarqalgan biopolimerlar bo'lib, mikroorganizmlarning turli uglevod manbai hisoblanadi.

Glikanlar — ko'pgina monosaxaridlar molekularining kondensatsiya mahsulidir. Masalan, polimer geksozasi (geksozan) empirik formulasi $(C_6H_{10}O_5)_n$, polimer pentoza uchun (pentoza)- $(C_5H_8O_4)_n$, ya'ni monozaning n molekulari kondensatsiyalanganida suvning n molekulari quyidagicha ajraladi:



Gomoglikanlarga kiradi masalan: glukan (aubazidan), dimorf zamburug' *Aurebasidium pullulans* tomonidan hosil qiladi, mannan (rodeksman) ayrim achitqilar oilasiga kiruvchi *Rhodotorula* avlodi tomonidan hosil bo'ladi, glukan (dekstran) *Leuconastoc mesenteroidus*, bakteriyasi tomonidan hosil bo'ladi. Geteropolisaxaridlarga *Cryptococcus* oilasiga mansub achitqi organizmlarning kapsulali polisaxaridlari kiradi. Ayrim geteropolisaxaridlar mannoza, galaktoza, ksiloza, glukuron kislotasi (poliuronidlar) qoldiqlariga ega.

Ksantan — murakkab geteropolisaxarid bo'lib, *Xanthomonas campestris* bakteriyasi tomonidan hosil qilinadi. Ksantan zvenosi sellobiozli o'zagi va 4,6 -piruvatketal mannoza, glukuron kislotasi va asetil-6-mannozadan tashkil topgan triaoz yon zanjirlarga ega.

Yuqorida ko'rsatilgan hamma polisaxaridlar monosaxarid qoldiqlari o'rtasidagi glikozid bog'larga ega bo'lib, *glozidazalarga* kiradi. Agar glikozid C1- glukoza hisobiga hosil bo'lsa, u glukozid deb ataladi. Boshqa C1 dan hosil bo'luvchi uglevodlar glikozidlar deb ataladi. Glikozid bog'lar C1 va C2, C1 va C3, C1 va C4, C1 va C6 uglevod atomlari oralarida bo'ladi. β - glikozid bog'lar α - bog'larga nisbatan, ayniqsa β - C1→C3 bog'i kislotali gidrolizga turg'un bo'ladi. Polimer tarkibidagi furanozidlar, dezoksisaxaridlar va uglevodning angidrid hosilalari kislotalarga nisbatan turg'un emas. Poliuranidlardagi glikozid bog'lar boshqa polisaxaridlarga nisbatan kislotali gidrolizga umuman turg'undir.

Polisaxaridlar aminosaxarid qoldiqlarini o'zlarida tutishi mumkin. Masalan, ayrim ipsimon zamburug'lar xitozanlarida; agar uning aminoguruhi asetil radikali bilan almashgan bo'lsa, polisaxarid xitin deb ataladi.

Polisaxaridlar o'z xususiyati bilan neytral, kislotali, asosli bo'lishi mumkin, bu polimer molekulasida ko'p yoki kam miqdorga ega bo'lgan funksional guruhlariga bog'liq. Neytrallariga aubazidan, rodeksman, dekstrinlar; kislotalilarga — kriyelan va ksantan; asosilarga — xitozan kiradi. Kichik quyi molekulali yoki nisbatan kichik quyi molekular polisaxaridlar suvda eruvchan, lekin ko'pgina organik erituvchilarda erimaydi. Polisaxarid molekulasi atrofidagi gidrat qobig'i suvni oluvchi vositalar etanol, atseton qo'shilganda buziladi. Optik jihatdan polisaxaridlar faoldir.

Polisaxaridlarning fizik va kimyoviy xossalari, uning tarkibidagi monosaxaridlar tuzilishi, konfiguratsiyasi hamda konformatsiyalariga bog'liqdir. Tuzilishi deganda molekulasidagi atomlar orasidagi bog'lar ketma-ketligi va tabiati tushuniladi;

konformatsiya deganda esa bitta yoki bir nechta oddiy bog'lar atrofida fazoda molekula atomlarining joylashishi va aylanishi tushuniladi (piranoz siklining C va B-shakli);

konfiguratsiya deganda esa uglerod atomi atrofidagi o'rinbosar atomlarning ma'lum guruhlari tushuniladi.

Tuzilish, konfiguratsiya va konformatsiyani bilgan holda polisaxarid strukturasi haqida fikr yuritish mumkin. Hozirgi vaqtda polisaxaridlar turli darajadagi molekulalarining mavjudligi isbotlangan: birlamchi, ikkilamchi, uchlamchi, to'rtlamchi (oqsillar bilan taqqoslang).

Birlamchi strukturasi polisaxaridlarda monoz bog'larining tabiati, ketma-ketligi va xarakteri bilan ifodalanadi; ikkilamchi strukturasi — monoz kovalent bog'lari uchun imkoniyat chegarasida polisaxarid zanjirining nisbiy oriyentatsiyasi bilan ifodalanadi; uchlamchi strukturasi — polisaxarid zanjirlari orasidagi o'zaro ta'siri qulayligi bilan ifodalanadi; to'rtlamchi strukturasi — polisaxarid «globular»ning o'zaro yoki uchlamchi kompakt strukturasi boshqa polimerlar bilan ta'sirlanishi. Polisaxarid nomenklaturasiga qo'l keluvchi umumiy moslik ishlab chiqildi. Gomopolisaxarid

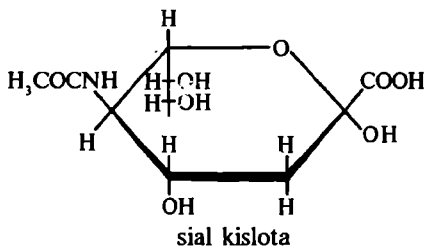
nomlari, uning tarkibiga kiruvchi monosaxaridlar nomlarining qo‘shilishidan tuziladi va nom oxirida «oza» suffiks «an» suffiksiga almashtiriladi (araban, gluklan, mannan va hokazo). Agar polisaxarid molekulasi shoxlangan geteroglikan sifatida bo‘lsa, uning asosiy zanjirida, masalan glukoza qoldiqlari bo‘lib, yon zanjirlarida mannoza qoldiqlari bo‘lsa, ular mannoglukan deb ataladi; manozlar qayta taqsimlansa glukomannan deyiladi.

Ayrim hollarda polisaxaridlarning nomini produtsent bo‘yicha «an» suffiksini saqlab nom beriladi, masalan ksantan (xantomanas campestris — produtsenti), aubazidan va pullulan (*Aureobasidium pullulans* — ikki holda ham produtsent). Faqat ayrim trivial nomlari ba’zi polisaxaridlarda saqlanib qolgan. Masalan: kraxmal, glikogen, inulin, granuleza.

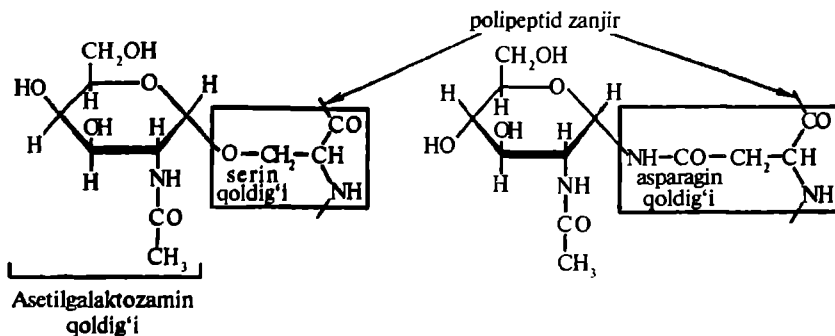
Mikroorganizmlar hosil qiluvchi polisaxaridlar tarkibi va molekular massasi bilan farqlanadi. Masalan, fosfomannan — *Hansenula holstii* hosil qiladi, molekular og‘irligi 157 kDa, ayrim dekstranlar — $1 \cdot 10^8$ Da ga teng.

Glikokon’yugatlar uglevodlarning oqsillar, lipidlar va boshqa moddalar bilan kovalent bog‘langan molekulalardir. Quyidagi glikokon’yugatlar farqlanadi: glikoproteinlar, peptidoglikanlar (proteoglikanlar), glikolipidlar, lipopolisaxaridlar, (lipoglikanlar) glikolipoproteinlar, teyxoyev kislotalari.

Glikoproteinlar — mikrobdunyasida keng tarqalgan. Ularga strukturaviy, transport va katalitik funksiyalar xosdir. Bulardan tashqari, tanish va qo‘shib olish funksiyalari ham tegishli. Ular immunoglobulinlar strukturasi kiradi. Glikoproteinlar tarkibida ko‘pincha galaktoza, mannoza, fukoza, N-asetilgalaktozamin, N-asetilglukozamin, kam hollarda arabinoza, ksiloza, sialov kislotalari aniqlangan:

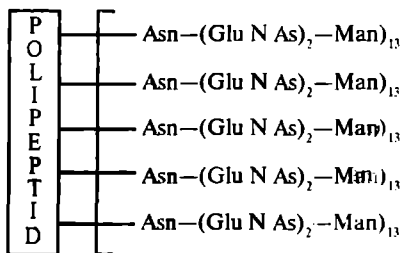


Fukoza va sial kislotasi polipeptid zanjirida distal joy egallaydi, asetilglukozamin hamda galaktoza-proksimal joy egallab, oqsil molekularlarida aminokislotalar: aspargin, serin, treonin, gidroksilizin va gidroksiprolinlar bilan bog'lar hosil qiladi. N-glikozid bog'lar faqat N-asetilglukozamin va aspargin oralarida bo'ladi. Serin va treonin qoldiqlarining glikozidlanishini quyidagicha tushuntiriladi, hosil bo'lgan glikokon'yugat osongina endoplazmatik retikulum membranasidan o'tib ketadi:



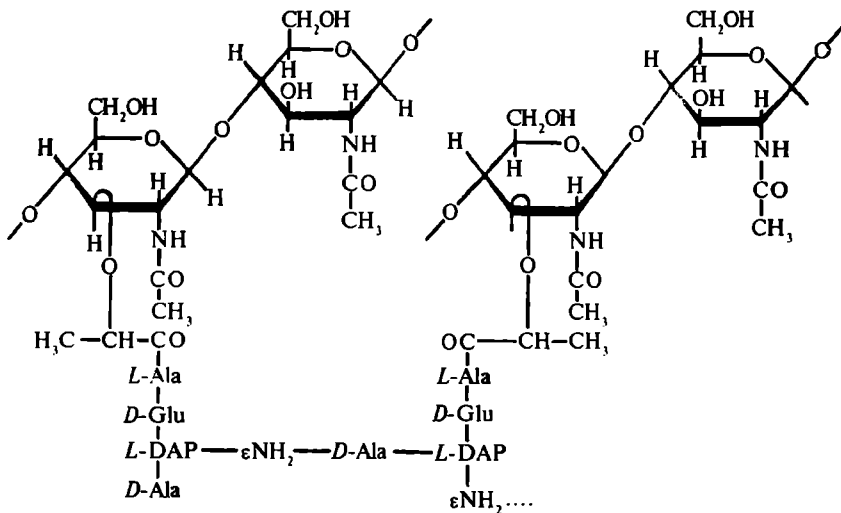
N-glikozid bog'ini tutgan, glikoprotein (o'zak) o'q qismi yoki korga ega. O'zak yoki kor o'z navbatida mannopiranozil β -1 \rightarrow 4-N-asetilglukozaminil β -1 \rightarrow 4-M-asetilglukozaminil β asparaginni kiritadi. N-asetilglukozaminil β -1-4-N-asetilglukozaminil ketma-ketligi di- N-asetilxitobioz deb nomlanadi, chunki xitindagi N-asetil-glukozaminilning ketma-ketligiga xosdir.

Glikoproteinlarga, masalan, achitqilar karboksipeptidazasi kirib, molekular massasi 100 000 Da ga teng. Achitqilar karboksipeptidazalarining sxematik tuzilishi quyidagicha:



Glikoproteinlar yana ayrim mikroorganizmlar fermentlari (amilaza, ribonukleaza, plazmokoagulaza) patogen zamburug' - larning allergenlari va boshqalar ham glikoproteinlarga kiradi.

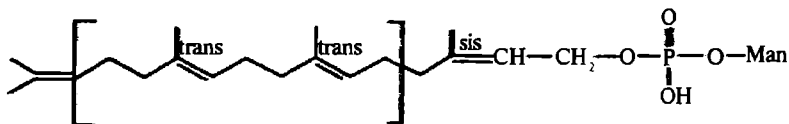
Peptidoglikanlar (proteoglikanlar). Ularda uglevod qismi takrorlanuvchi disaxarid bo'g'inlardan iborat bo'lib, bo'g'inlarda doimiy D-galaktozamin yoki D-glukozamin, glukuran yoki L-iduran kislotalari saqlanadi. Bakteriya hujayra devoridagi murein karkas tipik peptidoglikandir. Unda tetra (tri, penta) peptid glikolaktil (muramov) kislotasi orqali molekulaning uglevod qismi bilan bog'liq. Turli mikrob glikan zanjirlari 10 dan 65 gacha disaxarid birliklarini tutadi:



bakteriya hujayra devori mureinidagi peptidoglikan bloki

Gidroliz natijasida peptidoglikandan izolirlangan protein va uglevod qismini (glikozaminoglikan) ajratib olish mumkin.

Glikolipidlar — polimerlar bo'lib, uglevod qismlari lipid qismlari bilan kovalent bog'langan. Prokariot va eukariot mikroorganizmlar membranasining kalit glikozillipidlari **baktoprenol** va **dolixol** bo'lib, poliizoprenoid strukturalariga kiradi:



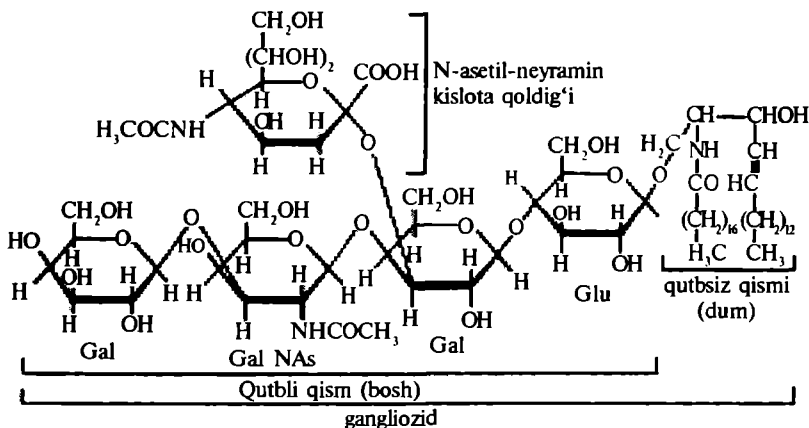
achitqili dolixolmonofosfatmannoza

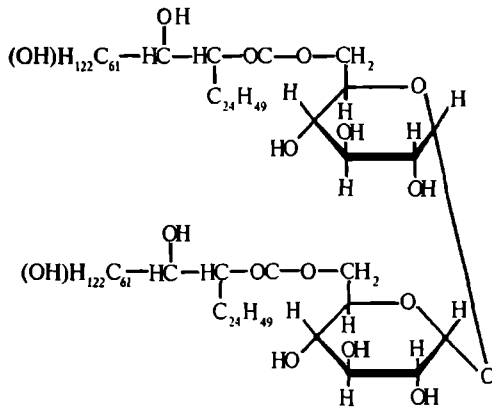
Baktoprenol (undekaprenol) o'zida 2-*trans* va 9-*sis* bog' tutadi. Baktepronol va dolixol glikolipidlar yig'ilishida ishtirok etadi. Karotinoidlar izoprenoid hisoblanadi. Ayrimlari glikolipidlardir, masalan miksoksantofillar. Boshqa glikolipidlar sianobakteriyalar xromatoforida uchraydi. Masalan, mono- va digalaktozilglitseridlar, $R-H_2C-CH-CH_2-OCOR_1$ sulfoxinovozildiglicerid R_1



va R_2 — yog' kislotalari, R — uglevod komponentidir.

Glikolipidlarga *sfginopolidlar* kiritiladi. Tuberkulyoz mikro-bakteriyalarining *kord-faktori* bo'lib, ularning virulentligini belgilaydi. Bundan tashqari glikozildiasilglitserinlar mikroorganizmlarda aniqlangan, sfginopolidlar glikolipidlarga va lipokon'yugatlarga kirib yuksak organizmlarning nerv hujayrasida uchraydi. Lekin o'sha nerv hujayrasida, masalan bosh miyada glikolipidlar-gangliozidlar uchrab, bakteriyalarga ham (neysseriyalarga) xosdir. Bu polimerlar bakteriyalarning pililarida uchrab, bakterial hujayraning boshqa yuzalariga spetsifik yopishishini ta'minlaydi:





Mycobacterium tuberculosis kord-faktori

Teyxoyev kislotalari faqat grammusbat bakteriyalarda aniqlanib, ular hujayra devorlari membranasi, hujayra devorlarining polisaxaridlari yoki pereplazmatik fazoda lokallashgan.

Lipidlar va lipokon'yugatlar. Lipidlar molekularning geterogen guruhidir, yog' kislotalariga yaqin. Ikkovi ham suvda erimaydi, lekin polyar bo'lmagan eritmalarda (benzin, xloroform, efir) da eriydi. Lipidlarga yog'lar, moylar, mumlar va shularga yaqin moddalar kiradi.

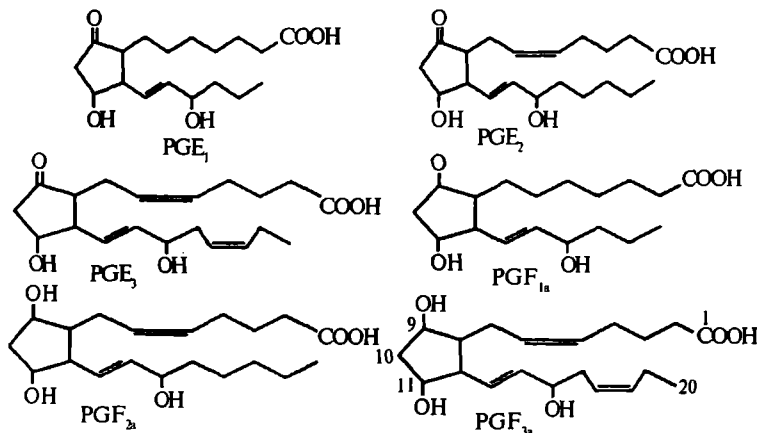
Lipidlar ikki guruhga ajratiladi: oddiy va bog'langan (lipidlar va lipokon'yugatlarga). Kon'yugatlar molekularining tarkibiy qismlari kovalent bog'lar bilan bog'langan. Lipid (oddiy lipid)larga yog'lar, moylar va mumlar kiradi. Yog'lar va moylar glitserin hamda yog' kislotasining efirlari hisoblanadi. Glitserindan tashqari spirtlar, xolesterin va boshqalar kiradi.

Moylarni suyuq yog'lar deb xarakterlash mumkin. Yog'larda, odatda, yog' kislotalari juft uglerod atomlari bilan uchraydi, ular sintezi ikki uglerodli strukturalarda saqlanadi.

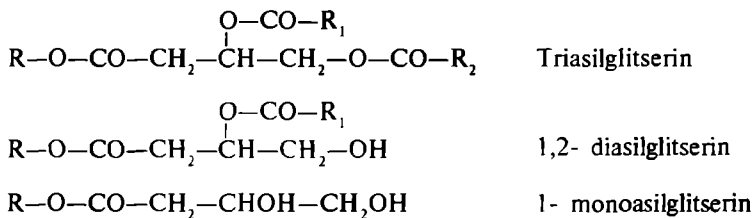
Mumlar — yog' kislota va bir atomli yuqori molekular spirtlarning (asalari mumi, lanolin) efirlari bo'lib, mikroorganizmlarda aniqlanmagan.

Yog' kislotalari to'yingan va to'yinmagan hamda yarimto'yinmaganlarga ajratiladi. Poliyenov kislotalari, bakteriya lipidlarida topilmagan. Ayrim zamburug'lar prostaglandinlarni (PG) hosil

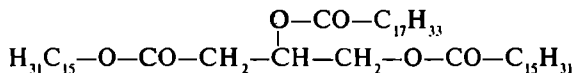
qiladi. Prostaglandinlar erkaklik (prostata) bezidan ajratib olingan. Ular yarim-to‘yinmagan yog‘ kislotalarini 20 uglerodidan sintezlanadi. Masalan: digomo — γ -linolen, araxidon va timnodon hamda bir qancha PG1—PG3 seriyalari hosil qiladi:



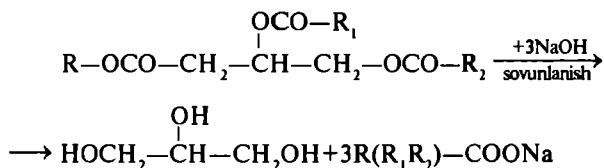
Prostaglandinlar yuqori yarimto‘yinmagan yog‘ kislotalaning 20 ta uglerodidan sintezlanishi va turli xildagi biologik faol bo‘lib, tibbiyotda katta ahamiyatga ega. Yog‘lar va moylar orasida neytral yog‘lar (asilglitserinlar) fosfoglitsidlar (glitserofosfatlar) va fosforibitidlar (ribitofosfatlar) ma‘lum. Neytral yog‘lar (asilglitserinlar) tri-, di- va monoasilglitserinlarga ajratiladi. Glitserin gidrok-sillari ikki va bir yog‘ vositalari bilan etirifitsirlangan:



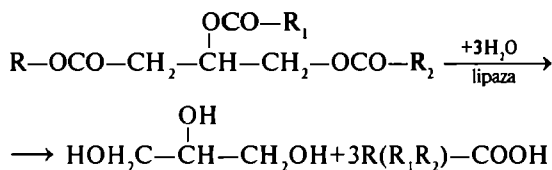
Triasilglitserinlar oddiy va aralash bo‘lishi mumkin. Birinchi voqiylikda $\text{R}-\text{R}_2$ yog‘ kislotalaning bir xil qoldig‘idir, masalan, triolein, ikkinchida birlamchi, ikkilamchi, uchlamchi kislota qoldiqlari har xil, masalan 2- stearoidipalmitoilglitserin (2- stearo-dipalmitin):



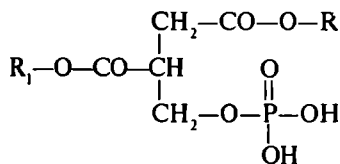
Yog'lardan moylar tarkibida ko'p to'yinmagan yog' kislotalari bo'lishi bilan farqlanadi. Masalan, tristearin — qattiq modda, triolein esa — suyuq. Mikroblarni yetishtirishda past haroratlarda to'yinmagan yog' kislotalar tutuvchi lipidlarining miqdori oshadi. Asilglitserinlarni ishqoriy gidrolizi (sovunlash)da tegishli tuzlar — yog' kislotalarining sovunlari va glitserin hosil bo'ladi:



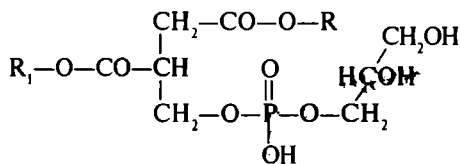
Neytral yog'larning lipaza fermentlari orqali parchalanishi kislotali gidroliz orqali sodir bo'ladi:



Fosfolitseridlar va fosforibitid hujayra membranalarida uchraydi. Glitserin yoki ribitning birlamchi spirtli guruhi hujayra strukturasiida fosfor kislotasi orqali etifitsirlangan, shu sababli ularni *fosfolipidlar* deb ataladi. Fosfolipidlarni fosfatid kislotasi va fosfatidil glitserin fosfatidilxolin (letsitin), fosfatidiletanolamin (kefalin), fosfatidilinozit, fosfatidilserin, lizofosfolipidlar, plazmalogenlar, teyxoyev va lipoteyxoyev kislotalariga ajratiladi:

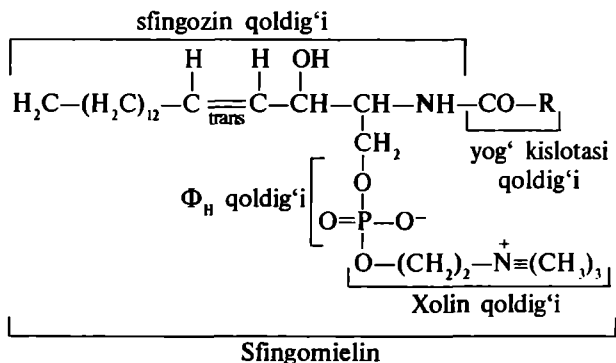


Fosfatid kislotasi



Fosfatidilglitserin

Sfingolipidlar vakili sfingomielin bo‘lib, eukariot membranalarda aniqlangan:

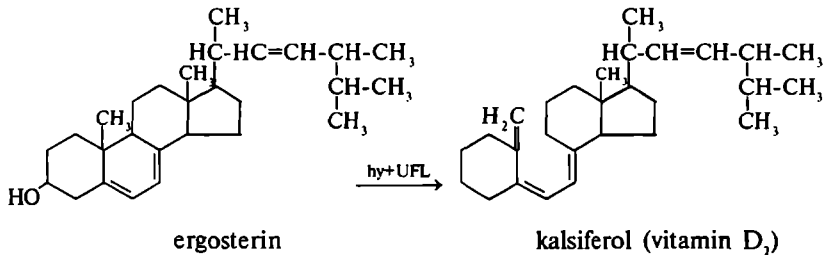


Sfingolipidlarga monoza tutuvchi serebrozidlar, sfingozin spirti va yog‘ kislotalar kiritiladi, lekin ular tarkibida uglevodlar bo‘lishi tufayli glikolipidlar guruhiga kiritilishlari ham mumkin. Serebrozidlar mikroorganizmlar hujayrasida uchramaydi, lekin ayrim hosilalari seremidlardir (uglevod komponentidan mahrum bo‘lgan serebrozidlar) *E.coli* ayrim shtammlari pililarida (masalan, serovar K88) aniqlangan.

Mikosterinlar glitserin tutmaydi. Ko‘pincha ular boshqa lipidlar bilan assotsirlanadi. Ular achitqi va ipsimon zamburug‘larda topilgan. Mikosterinlar steroidlar asosida yotuvchi pergidosiklopentan fenantren yadro hosilasidir, aynan sterin spirti (C3 tarkibida gidroksil va C17 yadroda shoxlangan alifatik zanjiri borligi bilan xarakterlanadi).

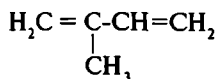


Eukariot hujayra membranasida ergosterin bor. Shuning uchun, masalan achitqilar ergosterinlarni provitamin D sifatida olishda ishlatiladi.



Ayrim steroidlar mikroplazmalar uchun o'sish omili bo'lishi mumkin.

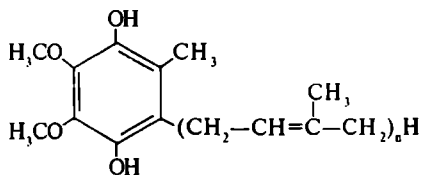
Terpenlar izoprenoid strukturalarini tutadi:



Izopren (2-metil- 1,3-butadien)

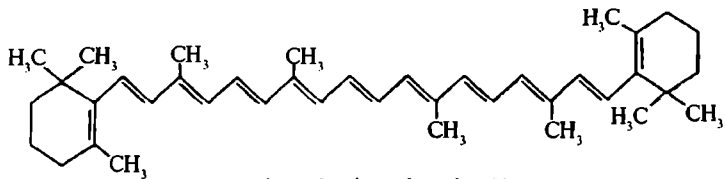
Terpenlar ikkita izoprenoid guruhlar bilan monoterpenlar deb ataladi; uchtasi bilan seksiterpenlar; to'rttasi, oltitasi, sakkiztasi va o'ntasi bilan di-, tri-, tetra- va pentaterpenlar.

Hamma aerob mikroorganizmlarda elektron o'tkazish zanjirida ubixinon yoki koferment *Q* asosiy ahamiyatga egadir. Poliizoprenoid strukturalar prokariot va eukariot hujayrada aniqlangan. Ular bakterial hujayra devorlari, eukariot hujayrada esa glikoproteinlar va proteoglikanlar sintezida ishtirok etadi. Bakteriyalarda poliizoprenoid bo'lib baktoprenol, eukariot hujayrada dolixol hisoblanadi:



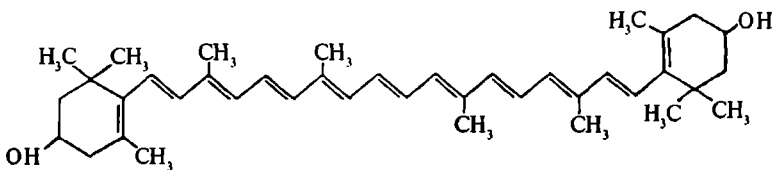
Ubixinon (n=6-10)

Izoprenoidlarga karotinoidlar kiritilib, ko'pgina pigment mikroorganizmlari (*Corynebacterium*, *Pseudomonas*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* va boshqalar) tomonidan sintezlanadi va hujayra fotosintez jarayonlariga tegishlidir:

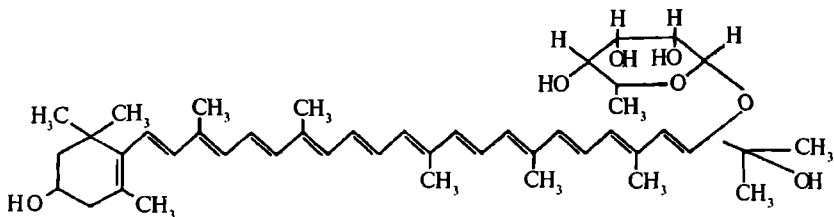


β - karotin (provitamin A)

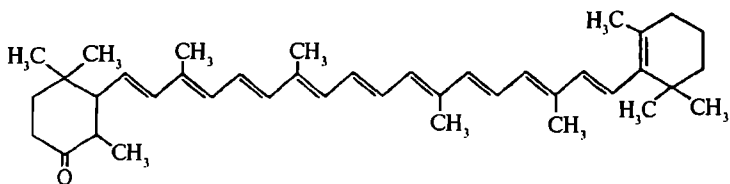
Ayrim sianobakteriyalarda zeaksantin, miksoksantofill va exinon aniqlanadi:



Zeaksantin



Miksoksantofill



Exinon

Lipoproteinlar grammanfiy bakteriyalar hujayra devorining tarkibiy qismidir. Ular oqsil komponenti 57 ta aminokislota qoldig'ini tutuvchi takrorlanuvchi oqsil komponentlar shaklida peptidoglikan — mureinda diaminopimelin kislotasi qoldig'i bilan bog'liq. Demak, grammanfiy bakteriyalar lipoproteinlari glikolipoproteinlar tarkibiga kiradi va ulardan individual komponentlar sifatida ajratilishi mumkin.

Mikroorganizmlar hujyralarning makromolekular moddalar (nuklein kislotalari, oqsillar, polisaxaridlar va glikokon'yugatlar, lipidlar va lipokon'yugatlar) — ust molekular kompleksining asosi bo'lib, prokariot hamda eukariotlar sitoarxitektonikasi va funksional faolligini ta'minlovchi organellalar va boshqa strukturalarga ega.

2.2. Hujayra va tashkillangan zarrachalarda quyi molekular va polimer moddalarning joylashishi

Hujayra komponentlari va organellalarining funksional tuzilish iyerarxiyasini kimyoviy moddalarning kichik hamda katta molekularlari ta'minlab turadi. Bu moddalarning ba'zilar asosiy o'rinda qattiq yoki labil tuzilishni; boshqalari — moddalar almashinuvini, quyi molekular moddalardan birlamchi va ikkilamchi metabolitlarni kelib chiqishi natijasida makroenergetik ATF bog'dagi energiyani ishlatilishi va yig'ilishi; uchinchidan — irsiy axborotlarni saqlash va keyingi generatsiya jarayonida yetkazib berishni boshqarib turadi.

Quyi molekular moddalar o'zining 350 Da molekular massasi bilan hujayrada bir tekisda joylashgan emas. Suv unda erigan moddalar va ba'zi oqsil makromolekulalari bilan birga hujayraning asosiy hajmini tashkil qiladi. Dispers muhit bo'lib, eukariotlarda sitoplazma, vakuola, lizosoma, mikrosoma, yadroning katta qismini tashkil qilgan. Bundan kelib chiqadiki, hujayraning qaysi molekulari bo'lishiga qaramasdan suvdan tashkil topgan yoki suv bilan bog'liq.

Ko'pgina geterotrof organizmlar organik moddalarning kichik molekularlarini asosiy uglerod manbai sifatida ishlatadi, masalan, monosaxaridlar — glukoza va fruktozalarni, disaxaridlar-laktozalarni va boshqalar. Makromolekulalar hujayraning doimiy ba'zan vaqtinchalik tuzilishiga kirishi mumkin.

Savollar

1. Mikrob hujayrasi va virionning asosiy elementlari, mikroelementlari hamda ultramikroelementlari nimani namoyon etadi?

2. *Virus qismlarida «universal» va «minorli» hujayra elementlari nimani anglatadi?*
3. *Kichik hujayra va viruslardagi kimyoviy moddalar kichik molekularini aytib bering.*
4. *Mikroblar hujayrasi va viruslardagi katta molekularni aytib bering.*
5. *Qanday aminokislotalar mikroob oqsillari tarkibiga kiradi?*
6. *Oqsil peptid bog'lari qanday xususiyatlarga ega?*
7. *Uglevod va uglevod tutuvchi polimerlar qanday guruhlariga bo'linadi?*
8. *Nukleotidlar tarkibiga qaysi vitaminlar kiradi?*
9. *Kofermentlarning asosiy qismiga qaysi vitamin kiritiladi?*
10. *Mikrob hujayralarida va viruslarda suvning fizik-kimyoviy xususiyati qanday?*

III BOB. MIKROORGANIZMLARNING ASOSIY TUZILISHI VA KOMPONENTLARINING KIMYOSI HAMDA VAZIFALARI

Mikroorganizmlar hujayralari tirik (biotik) yoki o'lik (abiotik) holatda bo'lishi mumkin. Abiotik hujayralar NH_3 , N_2 , H_2S , CO_2 , H_2O fosfatlar va boshqa tuzlarga boshqacha parchalangan holda tabiatning umumiy moddalar aylanishida qatnashadi. Shuning uchun hujayraning kimyoviy tarkibi, tuzilishi va funksiyalari orasidagi bog'liqlikni ko'rib chiqishda tirik mikroorganizmlar nazarda tutiladi. Tirik mikroorganizmlar anabioz yoki metabioz holda bo'ladi. *Anabioz* — hujayraning noqulay sharoitga tushib qolganida hayotiy faoliyatining keskin susayishi yoki to'xtab qolishidir. Qulay sharoitlarda hujayraning normal hayotiy faoliyati qayta tiklanadi. *Metabioz* — hujayraning tegishli yashash muhiti sharoitlarida ma'lum metabolik faollikdagi o'sishi va rivojlanishidir. Tadqiqotning maqsad va vazifasiga bog'liq holda hujayra kimyosi hamda funksional faolligini o'rganishda tirik yoki o'lik (shu jumladan dezintegrirlangan) mikroob hujayrasi yoki tiriklik mohiyatini tushunishga yordam beruvchi sun'iy modellashtirilgan strukturalar qo'llaniladi.

3.1. Hujayra devorlari va kapsulalari

Hujayra devori mikroorganizmlar evolutsiyasining ma'lum bir bosqichida hosil bo'lgan. Arxeobakteriyalarda kimyoviy tarkib boshqa prokariot hujayra devorlaridan sezilarli farqlanishi qayd qilingan. Mikroorganizmlar evolutsiyasini hujayraning universal tashkil etilganligi va quyidagi qatorda differentsiatsiyalanadi deb shartli ravishda qabul qilib: faglar va viruslar → bakteriyalar → achitqilar mitselial zamburug'lar → suv o'tlari (o'simliklar) → sodd hayvonlar, shuni ta'kidlash zarurki, faglar, viruslar va sodd hayvonlar hujayra devoriga ega emas (faglar va viruslar uni sintezlay olmaydi, sodd hayvonlar esa shu qobiliyatni yo'qotgan). Arxeobakteriyalar (metan hosil qiluvchi bakteriyalar, obligat galofil bakteriyalari va termoasidofil bakteriyalar) bakteriyalarga xos bo'lgan peptidoglikan murein karkasiga ega emas. Faqat ularning ayrim turlari DAP o'rniga asetilqand va L-aminokislotalar saqlaydi, ularda D-aminokislotalar bo'lmaydi.

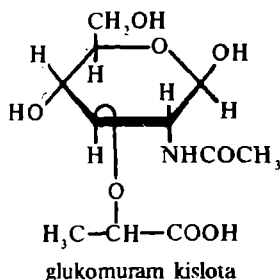
Bakteriyalardan mitselial zamburug'larga o'tishda peptidoglikan molekullari soddalashganligi kuzatiladi. Agar grammusbat bakteriyalar hujayra devorida peptidoglikan ko'p qavatli bo'lsa, grammanfiy bakteriyalarda bir qavatlidir. Gram ma'lumotlariga ko'ra bakteriyalarning gramm bo'yicha bo'yalishi peptidoglikan bilan bog'liq. Achitqi organizmlari va ipsimon zamburug'lar murein karkasga ega emas. Ularda bu karkas o'rinda o'ziga xos marker — xitin joylashgan. Bu tashqi muhit nojo'ya ta'siridar himoya qila oladigan qattiq universal struktura mavjudligini isbotlaydi. Ko'pgina zamburug'lar suvli muhitdan quruqlikdagi hayot tarziga o'tib olgan. Xitin nafaqat o'simlik organizmlarida, balki ayrim hayvonlar (bo'g'im oyoqlilar, baliqlar) da ham saqlanib qolgan.

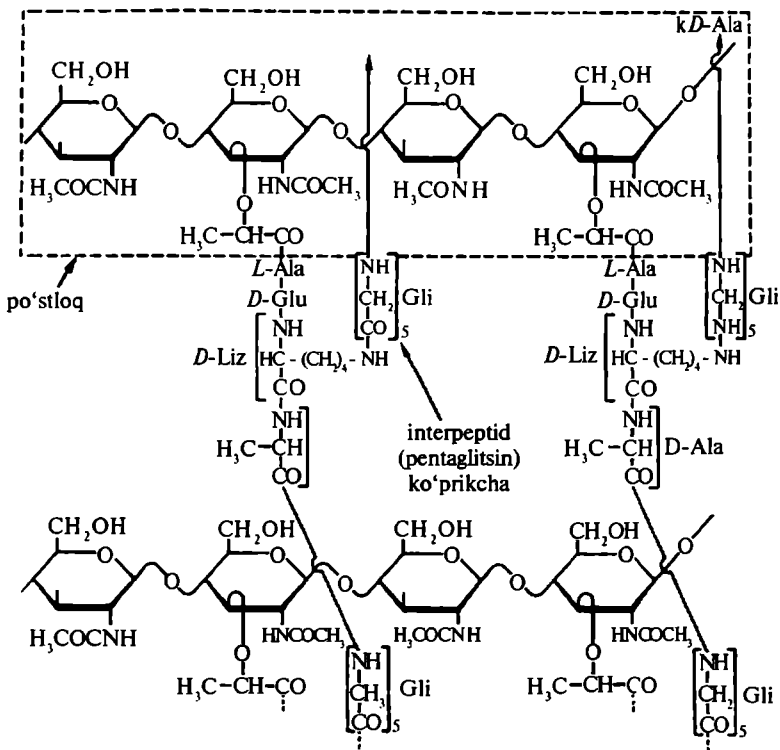
Ipsimon zamburug'larning hujayra devorida kletchatka hosil bo'ladi, u massa jihatidan o'simlik tanasida yetakchi o'rin egallaydi. Uglevod polimerlaridan tuzilgan fibrillar-amorf matritsadan tashkil topgan zamburug' hujayra devorlarida proteinlar, glikoproteinlar, ba'zan lipidlar va lipoproteinlar aniqlangan. Masalan,

Sascharomyces cerevisiae da «katta invertaza» fermenti va hujayra devoriga xitin mikrofibrillarini tashuvchi xitosoma organellalari mavjud. *Aspergillus niger*, *Botrytis cinerea*, *Neurospora crassa*, *N. sitophila* hujayra devorlarida fosforillangan poligalaktozaminlar aniqlangan. Kasal odamlarda sezilarli allergiya chaqiruvchi patogen zamburug'lar hujayra devorida glikoproteinlar aniqlangan. Dermatofitlardan ajratib olingan galaktano-mannano-peptid tezlashgan va sekinlashgan allergiya turlarida allergen sifatida namoyon bo'ladi. Peptidning uglevod qismi birinchi turga tegishli, oqsil esa allergiyaning ikkinchi turiga tegishli. Zamburug'lar hujayra devoridagi lipidlar va lipokon'yugatlar juda kam miqdorlarda aniqlanadi, ayrim turlar (bir qator achitqi organizmlarida)da esa umuman uchramaydi.

Mitselial zamburug' hujayra devorlari naysimon tuzilishga ega, bo'lib uning ichida hujayra membranasi bilan o'ralgan sitoplazma mavjud. Hujayra devori himoya vazifasini bajaradi va moddalar almashinishi jarayonida ham ishtirok etadi. Bakteriya hujayra devori ko'p komponentli sistema bo'lib, unda gidrofob va gidrofil, zaryadlangan va zaryadlanmagan molekulalar o'zaro ta'sirda bo'ladi.

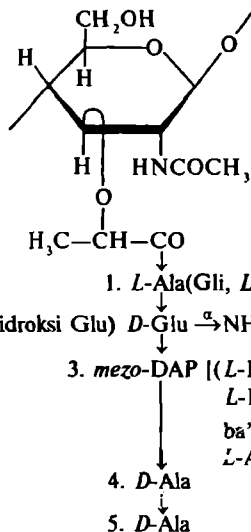
Grammusbat va grammanfiy bakteriyalardagi peptidoglikan yagona qonuniyat asosida tuzilgan. Uning asosida muram yoki glikolaktil (glukomuram) kislota joylashgan (Mur N As) bo'lib, u navbat bilan N-asetilglukozamin bilan bog'lanadi, bioza ko'rinishida 10—65 ta qaytariluvchi bloklardan zanjirga birikadi. Sut kislotasi karboksili o'rni bilan L- va D-aminokislotalardan hosil bo'lgan tetra- (tri-, penta-) peptidlar birikadi.



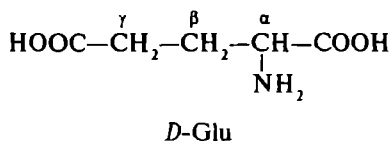


Staphylococcus aureus peptidoglikan fragmenti

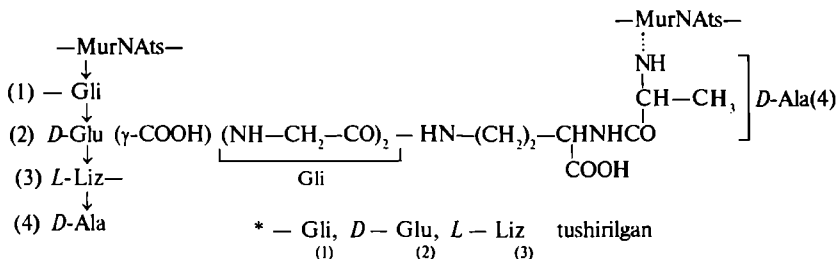
Staphylococcus aureus peptidoglikanida ko'ndalang tikilishlar pentapeptid (pentaglitsin) ko'priklaridan iborat. Peptidoglikan po'stlog'i barcha bakteriyalarda asosan bir xildagi kimyoviy tuzilishiga ega, tetra- (tri-, penta-) peptid yon zanjirlari va interpeptid ko'priklar esa har xil turlar uchun bir xil emas. Masalan, tetrapeptidagi mezo — DAP barcha grammanfiy bakteriyalar, grammusbat laktobakteriyalar, korinebakteriyalar, spora hosil qiluvchi batsillalar, aktinomitsetlar, miksobakteriyalar peptidoglikanlari uchun xarakterlidir. Bifidobakteriyalar va ayrim spiroxetlarda mezo — DAP o'rniga L-ornitin; streptokokklar, stafilokokklar va leykonostoklarda L — lizin joylashgan:



Yuqoridagi sxemada qavs ichida ko'rsatilgan aminokislotalar (yoki ayrim peptidlar) — tegishli aminokislotalarning tetra-(tri-, penta-) peptidagi mumkin bo'lgan o'rinbosarlaridir. Masalan, glitsin va *L*-serin *L*-alanin o'rnini egallashi mumkin (1); glitsin, glitsilamid va *D*-alanilamid *D*-glutamin yoki 3-gidroksi-*D*-glutamin kislota o'rnini egallashi mumkin (2). Qavs ichidagi o'rinbosarlar ikkinchi aminoguruhlariga ega. Shuning uchun ular yakorli hisoblanib, peptidoglikanlarda peptid subbirliklarni bog'lashlari mumkin. Ayrim hollarda yakorlik funksiyasini uchfunktsional (-NH₂ va -COOH guruhlar soniga ko'ra) *D*-glutamin kislota bajaradi. *L*-amino va γ -karboksiguruhlari peptid bog'larni tuzishda ishtirok etadi, α -karboksiguruh esa qachonki DAP yoki uning o'rinbosarlari shu vazifani bajara olmasa ko'ndalang bog'larni shakllantirishi mumkin:

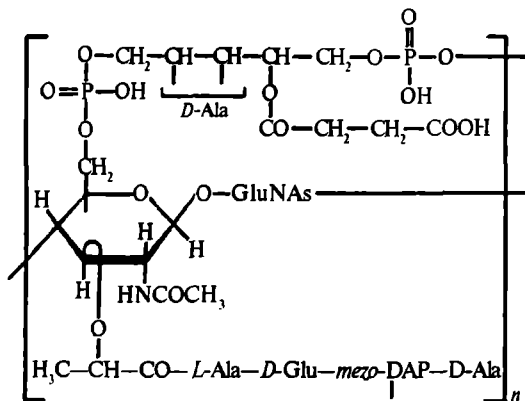


o‘zaro birikadi. Ikki karboksillar orasida o‘zaro ta’sir bo‘lmasligi sababli, interpeptid ko‘prigida doim diaminokislota bo‘lishi shart:



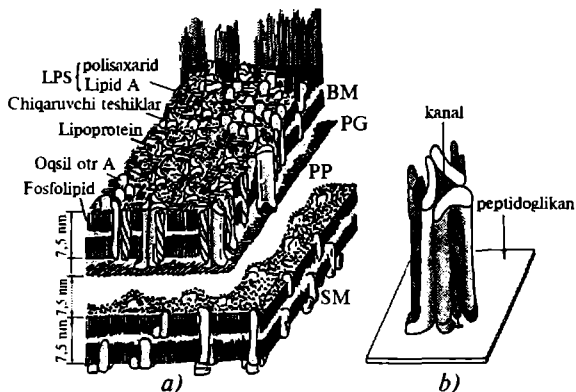
A tipidagi peptidoglikanlarga qaraganda B tipidagi peptidoglikanlar kam uchraydi. Ular masalan, fitopatogen korinebakteriyalarda aniqlangan. Glikokon’yugatlarning ikkala tipida interpeptid bog‘larining ko‘pgina variantlari ma’lumdir. Agar interpeptid ko‘prik ma’lum bir aminokislota qoldig‘ini o‘zida tutsa, unda uni *regularlar* razryadi qatoriga kiritiladi (masalan, *Staph aureus* da); agar aminokislotalar har xil bo‘lsa, — *noregularlar* razryadiga kiritiladi. To‘g‘ri interpeptid bog‘ aminokislotali ko‘prik hosil bo‘lishini bekor qiladi.

Grammusbat bakteriyalarda peptidoglikan hujayra devori quruq massasining 30—90%ni tashkil etadi, grammanfiy bakteriyalarda o‘rtacha 10%ga yaqin. Bu glikokon’yugat rigid strukturalarga tegishli bo‘lishiga qaramay, u o‘zining konformatsion holatlarida harakatchan bo‘ladi. Bakteriyalar hujayra devoridagi peptidoglikan karkas rolini bajaradi, hujayra bo‘linishida osongina sintezlanadi va reparatsiyalanadi; u to‘g‘ri yoki bilvosita hujayra modda almashinuvida ishtirok etib, turli moddalarni hujayra ichiga kirishini va undan chiqarishni ta’minlaydi (bunda grammusbat va grammanfiy bakteriyalar interpeptid ko‘priklarining zichligi va peptidoglikan molekulalarning qavati ahamiyatga ega). Grammusbat bakteriyalar peptidoglikan qavatini hujayra membranasidan keladigan lipoteyxoyev kislotasi teshib o‘tadi. O‘z navbatida peptidoglikan bilan ribitexoyev kislotasi bog‘lanib, C6 glikolaktil kislotasi bilan fosfodiefir bog‘larini hosil qiladi:



Teyxoyev kislotalari hujayra uchun zarur boʻlgan magniy ionlarni bogʻlaydi; mikroob hujayrasining umumiy manfiy zaryadini shakllanishida maʼlum hissa qoʻshadi, bakteriofaglar uchun retseptor joy qismini hosil qiladi. Ayrim grammanfiy bakteriyalarda uglerod komponenti sifatida sial kislotalari aniqlangan. Sial kislotalari neyramin α -keto- β -amino-pentaoksikarbon yoki nonulozamin kislotalarining hosilalaridir. Neyramin kislotani mannozamin va pirouzum kislotasining aldol kondensatsiyasining mahsuli deb koʻrish mumkin.

N-asetil-O-asetilneyramin kislotasining polimeri C guruhiga mansub boʻlgan meningokokklar antigeni spetsifikligini beigilaydi. Lipoproteinlar grammanfiy bakteriyalar turiga kiruvchi *Essherichia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Proteus*, *Salmonella*, *Serratia* va boshqalar hujayra devori tarkibiga kiradi. *E.coli* lipoproteini 58 aminokislotani oʻzida tutib, ulardan gistidin, glisin, prolin, triptofan va fenilalanin yoʻq. Polipeptid molekular massasi 7000 Da ga teng, yaʼni bu kichik protein blok strukturadir, uning terminal uchlarida yogʻ kislotalarining qoldiqlardan (R1-R2) eterifitsirlangan glitserilsistein tutadi. 58 ta aminokislotaning 9 tasi alaninga toʻgʻri keladi; 7 tasi asparagin kislotasi bilan asparaginga; 6 tasi seringa; 5 tasi lizinga; 4 tadan valin, leysin va argininga; 3 tasi glutaminga; 2 tadan glutamin kislotasi, treonin va metioninga; 1 tadan izoleysin, tirozin va sisteinga toʻgʻri keladi:

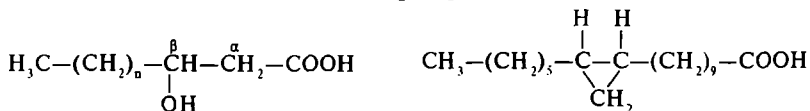


20-rasm. Grammanfiy bakteriyalar qobig'idagi struktur qavatlar (a), hujayra devoridagi oqsil granulasi kanallar (b): LPS—lipopolisaxarid; BM—tashqi membrana; PG—peptidoglikan qavat; PP—periplazmatik qavat; SM—sitoplazmatik membrana.

lipopolisaxarid bilan chegaradosh (gidrofob o'zaro ta'sir), qavatlar orasida esa oqsil molekulari joylashgan. Fosfolipidlar sezilarli yon tomonga siljish xususiyatiga ega.

Fosfolipid qavatining asosiy komponentlari (hujayra membranasi singari) fosfatidilglitserinlar va fosfatidiletanolamin bo'lib, ular ishtirokida ayrim fermentlar o'z faolligini ko'rsatadi. Shunday fermentlar qatoriga *Salmonella typhimurium* galaktoziltransferaza kiradi, u galaktozani kor lipopolisaxaridga o'tkazish reaksiyasini katalizlaydi.

Fosfolipidlar miqdori bakteriyalar hujayra devorida, odatda, ko'p emas, faqat korinebakteriyalarda va kislotaga chidamli mikobakteriyalarda ular miqdori ko'p 30 va 60 % ga yetadi. Ular tarkibida yog' kislotalarida bittadan ko'p bo'lmagan ikkita bog' mavjud. Bakterial fosfolipidlarda yog' kislotalari β -oksi- va siklopropan guruhlar bilan aniqlangan:



Shunday qilib, fosfolipid qavat qutblangan, gidrofil qismlari tashqariga qaragan, grammanfiy bakteriyalarda lipopolisaxarid qavat

uchun o'ziga xos podlojka (taglik) sifatida xizmat qiladi. Fosfolipid qavatida taqsimlangan oqsil globulalar, o'ziga xos kanallar hosil qilib, gidrofil moddalarni hujayra ichiga kirishini ta'minlaydi (20-b rasm). Fosfolipid membrana ichki membranaga, ya'ni sitoplazmani saqlovchi hujayra membranasiga nisbatan tashqi hisoblanadi. Hujayra tashqi membranasini uning tashqi muhit ta'siridan saqlanishida ma'lum hissa qo'shadi.

Oqsillar grammusbat kokklarda peptidoglikan va kapsula moddasi oralig'ida joy egallaydi. 1 mkm² hujayra yuzasiga 10⁵ oqsil molekulasi to'g'ri keladi. Stafilokokklar A proteini immunoglobulinlar Fs fragmentiga qardoshlidir. Streptokokklar hujayra devorida M-, T- va R-proteinlar farqlanadi. A guruh streptokokklarning virulentligi M-proteinlar bilan bog'liqdir. M-proteinlar bilan assotsirlangan T- va R-proteinlar ahamiyati hozircha aniqlanmagan. Grammanfiy bakteriyalarda bu gidrofil moddalar uchun kanallar tuzuvchi oqsil globulalar — matritsa proteinidir (fosfolipidlarga qarang). Major va minor proteinlar tafovuq qilinadi. Birinchilari kodlovchi struktura genlarga ko'ra A manfiy, C manfiy va F manfiylarga ajratiladi, ularning molekular massasi 30000—42000 Da ga teng. Major bo'lgan manfiy A-protein F-pililar yordamida kon'yugatsiya jarayonida akseptor bo'lib xizmat qiladi; manfiy F va manfiy S-protein (porin)lar peptidoglikanlar bilan komplekslar hosil qiladi, shu bilan grammanfiy bakteriyalar hujayra devorida strukturalar integralligini tasdiqlab, hujayra devorining gidrofil poralarini shakllanishida qatnashadi. Manfiy F va manfiy C oqsillari o'rtasida immunologik qardoshlik mavjuddir.

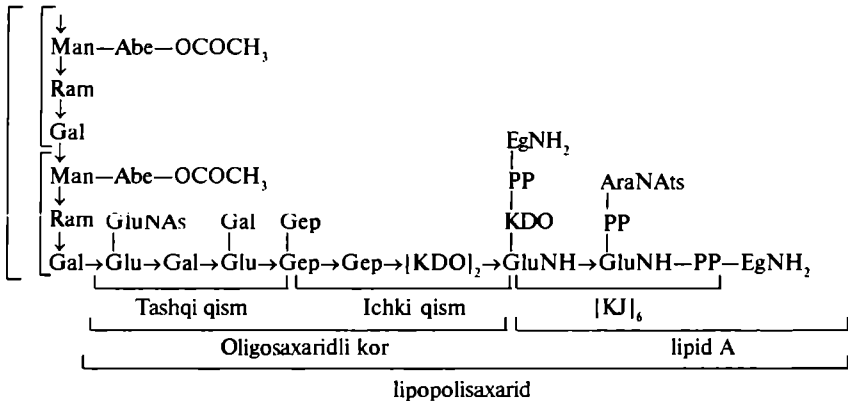
Bakteriyalarda 10 dan 20 gacha minor proteinlar bo'lib. *E.coli* da bfeB, cirB, cit, D, tonAB va boshqa oqsillar ma'lum (bundan tashqari hujayra devorida mannozaga spetsifik bo'lgan lektin topilgan). Hujayra bo'linishida minor oqsillar turli moddalarni bog'laydi yoki DNK replikatsiya jarayonida ishtirok etadi; ayrimlari kolitsinlarni, toq va juft T-faglarni retseptiraydi, ton-AB oqsili esa qo'shimcha albomitsin antibiotigidir.

Grammanfiy bakteriyalar hujayra devorlari oqsillari orasida ko'pgina fermentlar aniqlangan: asparaginaza, adenazin-5-fosfataza, ADF-glukozapirofosfataza, glukoza-6-fosfataza,

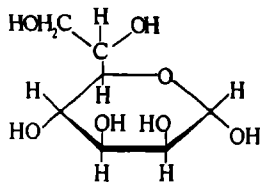
dezoksiribonukleaza, nordon fosfataza, laktat-degidrogenaza, 5-nukleozidaza, ribonukleaza, suksinat-degidrogenaza, uridin 5-fosfataza, fosfo-glukoizomeraza, fosfodiesteraza, fosfotransferaza, ishqoriy fosfataza, endonukleaza. Shunday qilib, bakteriyalar hujayra devoridan shartli ravishda ajratilgan, protein qavat uning strukturasi qiruvchi oqsil molekulariga ko'ra turli-tumandir.

Lipopolisaxarid (lipoglikan)-glikokon'yugat grammanfiy bakteriyalarni hujayra devori tarkibiga kiradi. Topologik jihatdan u fosfolipid qavatidan tashqarida joylashgan (9-a va 20-a rasmlar). Lipopolisaxarid uch qismdan iborat: A lipidi, kor va terminal triaoz bloki. Lipid A fosfodiefir bog'lar orqali peptidoglikan bilan bog'langan. Korning 10 ta monozi asosan bir tipda (masalan, *Enterobacteriaceae* va *Pseudomonadaceae* oilasiga kiruvchi bakteriyalar), triaoz bloklari turga xos spetsifiklikka ega va ichak bakteriyalar O-antigenining determinant guruhlari hisoblanadi.

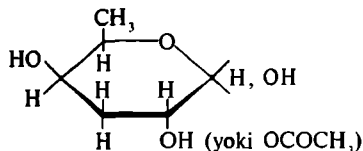
Salmonella typhimurium lipopolisaxaridi tuzilishi quyidagichadir:



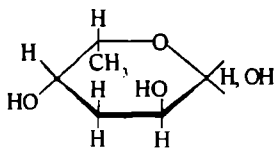
Gep (L-glitsero-D-mannogepetoza) va KDO lipopolisaxaridlarda doim aniqlanadi. Enterobakteriyalarda 3,6-didezoksisaxara joylashgan: abekvoza (3,6-didezoksi-D-ksilogeksoza yoki 3,6-didezoksigalaktoza); kolitoza (Z,6-didezoksi-L-ksilogeksoza yoki 3,6-didezoksigalaktoza); paratoza (3,6-didezoksi-D-ribogeksoza yoki 3,6-didezoksigluktoza); tiveltoza (3,6-didezoksi-D-arabino-geksoza yoki 3,6-didezoksimannoza):



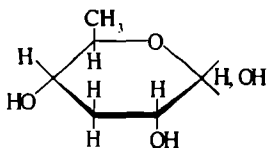
L-glitsero- *D*-mannogepitoza



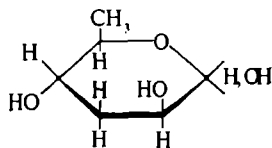
abekvoza



kolitoza

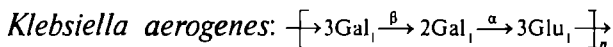
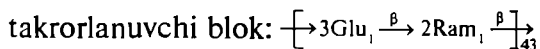


paratoza

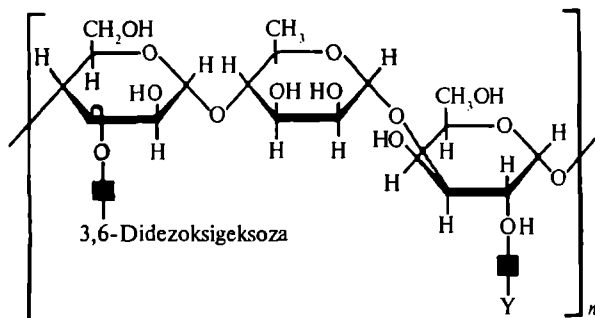


tiveloza

Grammanfiy bakteriyalar lipopolisaxaridlari endotoksinlardir, ularning toksiklik xususiyatlari A lipidi bilan belgilanadi. O-zanjirda takrorlanuvchi blok uchlari bioza, triaoza, tetraoza, pentaoza yoki geksozalarni biriktirishlari mumkin. *Serratia marcescens*'da takrorlanuvchi blok:



Salmonella avlodi A-, B-, D- va E-serologik guruhlarda (lot. serum — zardob), O-antigen strukturasi asosida triaoza joylashgan:

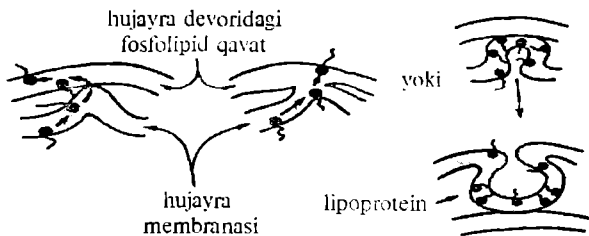


γ -monoza, ■belgisi — monozlarni qo‘shilishi shart emasligini ko‘rsatadi. Salmonellalar turli serologik guruhlarida 3,6-dideozsigeksozalar topilgan: paratoza-*S paratyphida*(A sero

guruhda) , abekvoza *S.typhimurium*da (V seroguruhda) va *S newport* (C seroguruhda), tivozoa-*S typhi* va *S.enteritidis* (D seroguruhda).

Lipopolisaxaridlarning geteropolisaxarid qismi qalinligi 0,2 mkm ga teng bo'lgan mikrokapsularga o'xshash hosilani shakllantiradi. Bu holda bakteriyalar zich oziq muhitlarda silliq yoki S- shaklli koloniyalar ko'rinishida o'sadi (ingl. *Smooth*—silliq).

Agar hujayralar lipopolisaxaridlarning O-spetsifik zanjirlar sintezini katalizlovchi fermentlarni o'zlarida tutmasa, u holda g'adir-budir yoki R-shaklli koloniyalari ko'rinishida (ingl. *rough* — dag'al, g'adir-budir) o'sadi. Agar lipopolisaxaridda faqat turga xos spetsifik bo'lgan oligosaxarid bloki bo'lmasa, u holda bunday mikroorganizm R11 mutantga tegishli bo'ladi agar bu holda ham N-asetilglukozamin bo'lmasa, bu RI mutant bo'ladi. Umuman bakterial hujayraning tashqi bakterial yuzasi 30—40% lipopolisaxarid bilan qoplanadi. 1 mkm² tashqi membranaga 10⁵ atrofida lipopolisaxarid molekulasi to'g'ri keladi. Jami hujayra liposaxarid massasida 1 ta hujayraga (3,4·10⁶ yog' kislotaga qoldig'i) to'g'ri keladi. Buni esa fosfolipid qoldiqlari taqqoslash (2,9·10⁶ 1 ta hujayraga to'g'ri keladi) mumkin. Hujayra devorida lipopolisaxaridlar bo'lmaganda, ular o'rnini fosfolipidlar qoplashi kuzatiladi. Bularning barchasi hujayraning tashqi muhit o'zgaruvchanligiga yuqori moslashuvchaniigini ta'miniydi. Lipopolisaxarid molekulari fosfolipidlarga solishtirganda kamroq bo'lsa ham yon tomonga siljish xususiyatiga ega. Ularning hujayra membranasidan hujayra devoriga translokatsiyasi kuratilishi mumkin (21-rasm).



21-rasm. Lipopolisaxaridning ichki membranadan tashqisiga mumkin bo'lgan translokatsiyasi.

Grammanfiy bakteriyalar lipopolisaxaridlari toksiklikdan tashqari pirogen faollikka ham ega. Amaliyotda enterobakteriyalarning ma'lum turlari va psevdomonaslardan olingan pirogenallar qo'llaniladi. Pirogenlar makroorganizmlarda ko'p kanalli effektorlar bo'lib, tana haroratining yuqori ko'tarilishi, vazomotor (lotincha *vasomotor* — tomir harakatlovchi) o'zgarishlar, modda almashinuvining buzilishi, ichki a'zolarida gemorragiyalar (lotincha *haemorrhagia* — qon ketish), infeksiyon kasallik qo'zg'atuvchilariga organizm chidamliligining o'zgarishini va hokazolarni keltirib chiqaradi.

Kapsulalar. Mikroorganizmlarning kapsulalari kimyoviy tarkibi va shakli jihatdan turlichadir. Ularni tuzilishiga ko'ra uch guruhga bo'lish mumkin: 1) mikrokapsulalar — hujayra devoridan kapsulalarga o'tuvchi strukturalardir, ular grammanfiy bakteriyalarga xos bo'lib, lipoglikanlar(lipopolisaxarid) va oqsillardan tashkil topgan, yorug'lik optik usullarida aniqlab bo'lmaydi.

2) makrokapsulalar — mikrokapsulalardan shilliqqa boy bo'lgan o'tuvchi strukturalar. R.Burri yoki R.Burri — X.A.Ginsa usulida negativ bo'yalganda yaxshi ko'rinadi.

3) shilliqalar struktur jihatdan makrokapsulalarni eslatadi, lekin nisbatan diffuzroq, oziq muhitida individual shaklda oson to'planadi.

Kapsulalar suvli faza va uglevod tabiatli polimerlardan tashkil topgan. Kapsula materiali turli mikroorganizmlar — bakteriyalar (klebsiyellalar, pnevmokokklar, streptokokklar va boshqalar), achitqi organizmlar, makromitsetlarda hosil bo'ladi (15-jadval).

15-jadval

Ayrim mikroorganizmlar kapsulasining kimyoviy tarkibi

Mikroorganizmlar	Kapsula tabiati	Kapsula polimerining subbirlaklari
Acetobacter xylinum Aureobasidium pullilans Azotobacter vinilandii	Selluloza Glukan Poliuronid	Glukoza Glukoza Glukuron va mannuron kislotalari

Bac. anthracis Bac. licheniformis Cryptococcus neoformans Enterobacteriaceae oilasining alohida turlari	Polipeptid Polipeptid Geteropolisaxarid Polisaxaridlarning ko'p turlari, kolan kislolasi	D- glutamin kislolasi D- glutamin kislolasi Mannoza, ksiloza, glukaron kislolasi Galaktoza, glukoza, glukuron kislolasi, pirouzum kislolasi, fukoza va b.
Klebsiella pneumoniae K-63 Leuconostoc mesenteroides Pseudomonas aeruginosa	Murakkab polisaxarid Glukan (dekstran) Poliuronid yoki boshqa polisaxaridlar Gialuron kislolasi	Galaktoza, galakturon kislolasi, fukoza Glukoza Glukuron, mannuron kislolasi va b. N- Asetilglukozamin, glukuron kislolasi
Streptococcus haemolyticus Streptococcus pneumoniae	Ko'p tipdagi murakkab polimerlar, masalan Tip I Tip II	3- dezoksigalaktoza, galakturon kislolasi Glukoza, glukuron kislolasi Fruktoza
Streptococcus salivarius	Fruktan (levan)	

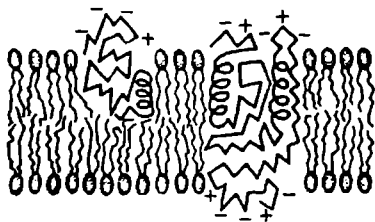
Kapsulaning tuzilishi xarakteridan qat'iy nazar polisaxaridlar kimyoviy tuzilishi jihatidan qoidaga ko'ra blokli bo'ladi. Kapsulaning universal vazifasi — himoyadir. Patogen mikroorganizmlar kapsulalari ko'pincha *in vivo* yoki *in vitro* asosiy kultivirlash sharoitlarida aniqlanadi. Masalan, pnevmokokklar va kuydirgi mikrobi makroorganizmga tushganda yaqqol kapsulalarni shakllantiradi.

Saprofit turlarida kapsulalar noqulay (past harorat, qurg'ochil geografik regionlarda va hokazo) muhitlarda hujayraning saqlab qolinishini ta'minlaydi. Asosiy funksiyadan tashqari hujayra ichida namlikni saqlab qolish (gidrat qobiqlarni hosil qilish), ayrim tuzlarni eritish va hujayra ichiga o'tkazish, aniq strukturalarni tanish, (masalan, o'simliklarda u bilan simbiotik o'zaro munosabatda bo'ladi) va boshqalardir.

3.2. Hujayra membranalari va membrana hosilalari

Prokariot hujayralari eukariot mikroorganizmlarga xos bo'lgan kompartmentlarga ega emas, ular bitta elementar membrana sistemasiga egadir. Sianobakteriyalar bundan mustasnodir, ularda fotosintez qiluvchi apparat yapaloqlashgan qavatli membrana xaltachalarida yoki tilakoidlarda joylashgan bo'lib, ular yashil o'simliklar xloroplast tilakoidlarini eslatadi. Agar xloroplastlarda tilakoidlar maxsus gran (kesishma)larga to'plangan bo'lsa, u holda sianobakteriyalarda esa ular yo'q. Kimyoviy tarkibi bo'yicha barcha mikroorganizmlar hujayra membranalari asosan oqsil va lipidlardan tashkil topgan bo'ladi. Oqsillar eukariot membranalari massasiga nisbatan 20—30 %ni lipidlar esa 30 % ni tashkil qiladi. O'zining spetsifik tuzilishiga ko'ra tabiiy membranalar o'z-o'zini boshqarish xususiyatiga ega, shuning uchun hech bir mikroob hujayralarida erkin ochiq membranalar aniqlanmaydi. Ularning uchlari doimo birikib, yopiq bo'shliqni hosil qiladi.

Ayrim bakteriyalarda aniqlangan mezasomal va ularga o'xshash hosilalar, hujayra membranasining o'ziga xos davomi hisoblanadi (sianobakteriyalardagi tilakoidlar bundan mustasno). Ehtimol organellalardan xlorosomal (fotosintezlovchi yashil bakteriyalarda), aerosomal (suvdagi prokariotlarda), karboksisomal (ko'pgina fototrof va xemoavtotrof) uch qavatligini yo'qotgan hujayra membranalaridan hosil bo'ladi. Yuqoridagi hamma organellalar qalinligi 2—3 nm bir qavatli membrana bilan qoplangan, ayni paytda mikroblar hujayra membranasining qalinligi 6—10 nmga teng.

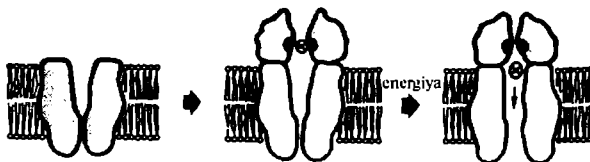
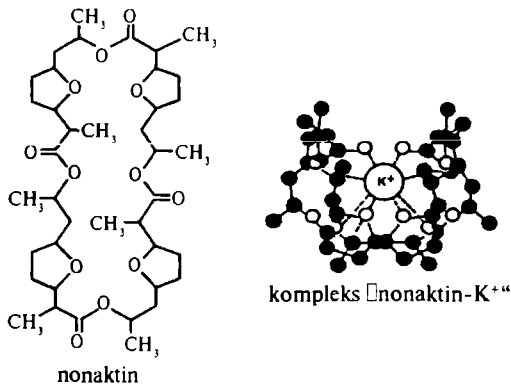


22-rasm. Hujayra membranasining suyuq-mozaik modeli.

Prokariot va eukariot hujayra membranalarining suyuq-mozaik modeli bir xil tipdadir, shunday bo'lsada prokariotlarda tashqi muhit moddalariga tanlab o'tkazuvchanligi yuqori. 22-rasmda prokariot va eukariot hujayra membranalari farqini aniqlashda, ular kimyoviy tarkibi va funksiyasi haqidagi ma'lumotlar foydalanadi.

Turli mikroorganizmlarda hujayra membranalari modda almashinuvi bilan bog'liq bo'lgan har xil funksiyalarni bajaradi. Membrana orqali hujayra ichiga turli moddalar kirib, boshqalari chiqariladi, ya'ni osmoregulatsiya va transport faoliyati sodir bo'ladi. Moddalarning membrana orqali transporti oddiy diffuz yo'li bilan yengillashgan diffuziya va faol transport orqali, ayrim eukariotlarda — endositoz orqali sodir bo'ladi. Normal sharoitlarda ko'pchilik qutbli molekularlar uchun membrana o'tkazuvchan emas, lekin ayrim moddalarni tashiydi, ular birlamchi faol transportni induksiyalaydi. Mikroorganizmlar membranasi qandlarni faol tashilish oqsil sistemasini ma'lum, masalan, M-oqsil *E.coli* da V galaktozitrarni tashiydi va transferaz sistemasining komponenti hisoblanadi. Boshqa bakteriyalarda hujayraga transport qilinayotgan har bir qand uchun sulfatlar va boshqa ko'pgina moddalar tashilishi, bundan tashqari hujayradan tashqariga bir qator moddalar o'tkazuvchi sistemasini uchun spetsifik bo'lgan oqsillari mavjud.

Aktiv o'tkazish sistemasining funksiyasi quyidagicha: a) hujayra ichidagi enzimatik reaksiya va boshqa jarayonlarni faollash uchun zarur bo'lgan noorganik ionlarning optimal hamda doimiy



23-rasm. Ionofor (a) transmembrana teshiklari (b).

konsentratsiyasini ta'minlash; b) tashqi muhitdagi moddalar o'zgarib turishidan qat'iy nazar, metabolitlar konsentratsiyasini stabilligini ta'minlashi; d) hujayra atrofidagi ozuqa muhitidan zarur moddalarning past konsentratsiyada bo'lganida ham tortib olinishi; e) metabolizmning boshqarilishi.

Mikroorganizmlarda o'tkazuvchi membrana sistemalari genetik jihatdan determinirlashgan bo'lib, bu membranalarning sintezi ferment sintezi bilan genetik bog'langan bo'ladi. Membranalar selektiv o'tkazuvchanligi bilan barer sifatida ta'sir ko'rsatadi, bunday hol poralar, nasoslar va fermentlar, substratlar, signallar uchun retseptorlar tufayli sodir bo'ladi (masalan, gormonal signallar). Membranalar fotosintez va oksidlanish-fosforlanish jarayonida energiya transformatsiyasi joyi hisoblanadi.

Suyuq-mozaik membranadagi qatlamlar kovalent bo'lmagan termodinamik stabil, lekin metabolitik jihatdan faol strukturalardir. Oqsil molekullari membranalarda yakorlashgan bo'lib, spetsifik funksiyalarga ega. Ayrim glikoproteinlar membranalarda boshqa komponentlar bilan birikmagan va membrana tekisligida lateral diffuziyalanishi mumkin; boshqalari esa aksincha membrana matriksi bilan mustahkam integrallangan bo'ladi.

Membrana va membrana hosilalari moddalarning transportini tanlab boshqarishdan tashqari fotosintez hamda biologik oksidlanish jarayonlarida ham ishtirok etadi.

Sianobakteriyalarda tilakoidlar orqali membrana kislorod ajralishi bilan boradigan oksigen fotosintez jarayonlarda ishtirok etadi. Bunda asosiy rol yorug'likni effektiv yutuvchi xlorofillarga berilgan. Xlorofillar a va bakterioxlorofillar a,b,c,d,e ma'lum (16-jadval).

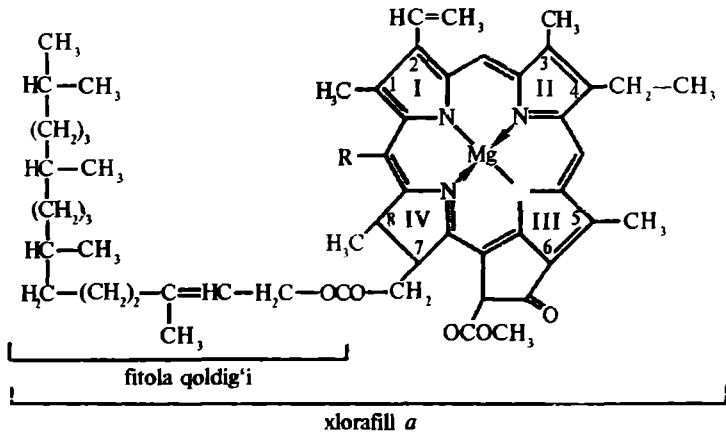
16-jadval

Bakterioxlorofillardagi radikallar xarakteristikasi

Bakterioxlorofil	radikallar						R
	I	II		III	IV C ₇ da	V	
		C ₃ da	C ₄ da				
a	-CO-CH ₃ CO- CH ₃	-CH ₃	-C ₂ H ₅	-CH ₃	fitil yoki geranil	-OCOCH ₃	-H

b	-«-	-«-	=CH-CH ₃	-«-	fitil	-«-	-«-
c	-CHOH- CH ₃ -CHOH-CH ₃	-«-	-C ₂ H ₅	-C ₂ H ₅	fitil, stearil, farnesil	-H-	-CH ₃
d	-«-	-«-	-«-	-«-	-«-	-«-	-H
e	-«-	-COH	-«-	-«-	-«-	-«-	-CH ₃

Sianobakteriyalarda xlorofill *a* bor, purpurli (qirmizi)larda-bakterioxlorofillar *a* va *b*, yashillarda — *a*, *c*, *d*, *e*:

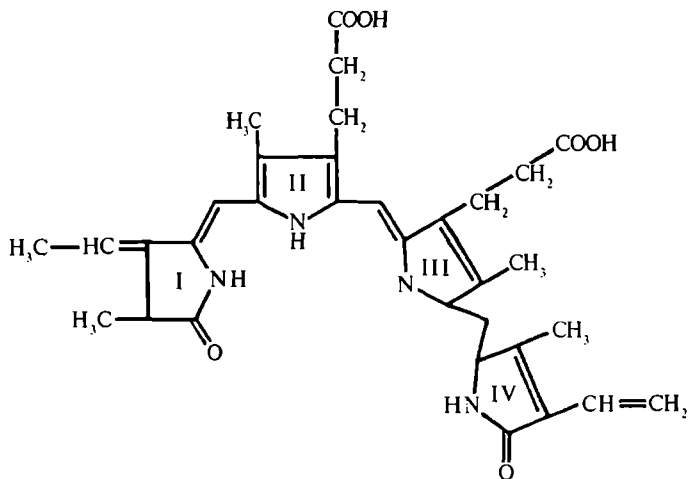


Sianobakteriyalar suv o'tlari va yuksak o'simliklar *a* xlorofillidan farqli, bakterioxlorofill *a* da pirrol halqasidagi vinil guruhlarini asetilga almashgan va C3 bilan C4 oralaridagi bog'lar to'yingan.

Yorug'lik yutish funksiyasini sianobakteriyalarning boshqa pigmentlari fikobilinproteinlar ham bajaradi. Ular tilakoidlar tashqi membranalaridagi fikobilisoma — organellalarda joylashgan bo'ladi.

Fikobilisomalar kattaligi 30x50 nm ga teng. Aniqlanishicha, bitta fikobilisoma 2000 molekula bakterioxlorofilla ga to'g'ri keladi. Bu organoidlardagi pigmentlar (fikoeritrobin, fikosianobilin, allofikosianobilin) oqsillar bilan kovalent bog'lanib fikobilin-p-

roteinlarni hosil qiladi, ular hujayra kimyoviy tarkibi va tuzilishi jihatidan o‘xshash bo‘ladi:



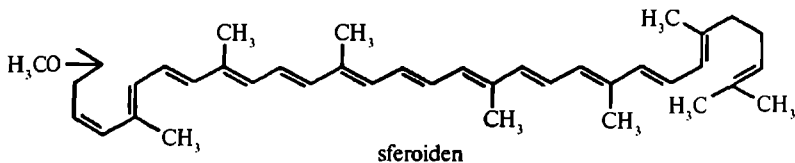
Fikoeritrobin (qizil)

Fikosianobilin (ko‘k) fikoeritrobilindan $\text{CH}_2=\text{CH}$ - guruhi o‘rniga IV pirrol halqasida $\text{CH}_3\text{-CH}_2$ -guruhi borligi bilan farqlanadi; u allofikasianobilindagi xromofordir. Fikoeritrin, fikosianin va allofikosianinlar fikobilinproteinlardir (sianobakteriyalarda oxirgi ikkitasi ko‘proq). Fikobilisomolarda energiya shunday o‘tadi: Fikoeritrin \rightarrow fikosianin \rightarrow allofikosianin bakterioxlorofil.

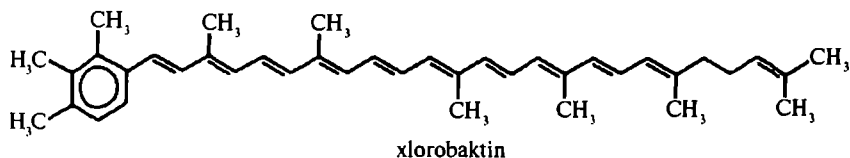
Boshqa fototrof prokariotlar (purpur va yashil bakteriyalar) sianobakteriyalardan farq qilib, tarkibida tilakoidlar va fikobilisomalar bo‘lmaydi. Purpur oltingugurtli (*Chromotium*, *Thiocystis*, *Tliospirillum* va boshqalar) va oltingugurtsiz (*Rhodomicrobium*, *Rhodopseudomonas*, *Rhodospirillum*) bakteriyalarda fotosintezlovchi annapat hujayra membranasida lokallashgan; oltingugurtli (*Chlorobium*) va oltingugurtsiz (*Chloroflexus*) yashil bakteriyalarning yorug‘lik nurini qabul qiluvchi pigmentlari xlorosomalarda joylashgan, reaksiyon markaz pigmentlari esa hujayra membranasida joy egallagan. Purpur va yashil bakteriyalarning reaksiyon markazlari nukleoproteinlardir, ularning oqsil bo‘lmagan qismlari bakterio

xlorofillardan, (16-jadvalga qarang) ikki valentli temir ionlari bilan ubixinon (koferment Q) va karotinoidlardan iborat.

Chromatium va *Rhodospirillum* sferoiden karotinoidiga ega:



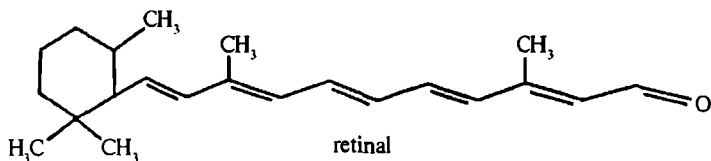
Oltिंगugurtsiz yashil bakteriya *Chloroflexus* α - β va u-karotinlar, oltिंगugurtli yashil bakteriyalarda — xlorobaktin bor.



Reaksiyon markazlardagi karotinoidlarning funksiyasi-faollashgan bakterioxlorofilni fotooksidlanishdan himoyalashdir. Ular boshqa membrana karotinoidlaridan o'zlarining yorug'lik nurini yutish funksiyasini yo'qotish bilan farqlanadi, bu xususiyat boshqa membrana karotinoidlarga xosdir. Ayrim arxeobakteriyalar vakillari (*Halobacterium species*) membranalarda qizil karotinoidlarni saqlaydi. Bu galofil bakteriyalar fotosintezlovchi guruhlarga mansub; ular ATFni fotofosforlanish mexanizmi orqali sintezlaydi, bunda xlorofil tutuvchi reaksiyon markazlar ishtirokisiz sodir bo'ladi. Lekin karotinoidlar bakteriyalarga quyosh nurining o'ldiruvchi fotodinamik ta'siridan saqlanishi uchun ham zarurdir.

Galobakteriya membrana xromoproteini bakteriodopsindagi xromofor — retinal (C_{20} karotinodi) sifatida ko'rinadi. Bakteriodopsin proton nasosidir, u yorug'lik nuri ta'sirida ATF hosil qilish bilan ishlaydi. U umurtqalilar ko'z to'rt pardasidagi rodopsinga (ko'ruv pigmenti) o'xshashdir:

* fotosintezlovchi annapat yorug'lik energiyasini tutish sistemasi (pigmentlar saqlaydi), fotosintezning reaksiyon markazi (xlorofil saqlaydi) va elektronlarni o'tkazish zanjiridan (ATF hosil bo'lishini ta'minlaydi) iborat.



Shunday qilib, karotinoidlar hujayra membranasida va membrana hosilalarida fotosintez jarayonida ishtirok etishi yoki ishtirok etmasligi mumkin. Lekin hamma sharoitlarda ular hujayrani fotodinamik shikastlanishdan saqlaydi.

Fotosensibilizator $P+h\nu \rightarrow I$ Fotosensibilizator P ning triplet holatidir.



Singlet kislorod — kuchli oksidlovchidir. Karotinoidlar fotosensibilizatorlar (masalan, xlorofillar, sitoxromlar) pigmentlar ta'sirida hosil bo'luvchi kislorodning singlet holatini ($\dots O_2$) o'chiradi.

Eukariotlar hujayra membranasini prokariotlar hujayra membranasini bilan kimyoviy tarkibi va kelib chiqishi prinsiplarini bir xil bo'lib, yuksak ixtisoslashgandir. Aynan endoplazmatik retikulum hisobiga kompartmentalizatsiyasi biosintez reaksiyalarining lokallashtirishini va ma'lum moddalarning turli bo'limlarida parchalanishi hamda bunday reaksiyalarni energiya bilan ta'minlanishini optimallashtiradi. Hujayra membranasini barer xususiyatiga ega bo'lib, hujayra ichiga katta va kichik molekulalarni kirishini differentsiatsiyalaydi. Ribosomalar sintezlovchi oqsil molekulalari endoplazmatik to'rt kanallariga tushadi va hujayraning boshqa qismlariga transport qilinadi. Endoplazmatik retikulum orqali hujayra almashinuv moddalari chiqariladi, demak eukariot hujayralarida moddalar transporti ma'lum yo'naltirilgan xarakterga egadir. Retikulum elementlari yadro atrofida joylashib, yadro membranasini shakllantiradi, prokariotlarda esa bu yo'q. Endoplazmatik retikulum bilan lipidlar sintezi, gidroksillanish reaksiyalarini katalizlaydigan fermentlar va tashqi ta'sirlovchilarga (kimyoviy moddalar xemotaksisda, kuchsiz elektr zaryadlar, fototaksisidagi yorug'lik va h.k.) ta'sirchan boshqa retseptorlar bog'langan bo'ladi.

Eukariot membranalari struktur-funksional komponentlari uning suyuq-mozaik tuzilishi hisobiga ko'ra, sezilarli o'zgarishlarga hamda siljishlarga duch keladi, bu hujayra membranasiga kiruvchi to'yinmagan yog' kislotalari miqdoriga bog'liq. Aksincha sterinlar hamda to'yingan yog' kislotalari membrana yopishqoqligini oshiradi va membrana tekisligida oqsil molekularining yon siljishini chegaralaydi. Shunga tubulin-oqsilini tutuvchi mikrotrubkachalar ham yordamlashadi. (M~60000 Da), ular spiral shaklida taxlanadi. Mikrotrubkachalar doimiy buzilib va o'zlari tiklanib turadi. Ularning tiklanishda va dezintegratsiyasida hujayra ichidagi Ca ionlari boshqaruvchi ahamiyatga ega bo'ladi. Mitoz davrida hosil bo'luvchi mitotik urchiq mikratrubkachalardan iboratdir. Ular rapidosomalar, kipriklar va xivchinlar tarkibiga ham kiradi.

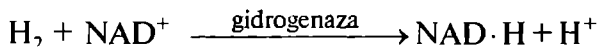
Protozoa — eukariotik mikroorganizmlar hujayra membranalari fagositoz (bakteriyalar va uncha katta bo'lmagan jismlar), pinositoz va ekzositoz jarayonlarida ishtirok etadi. *Fagositoz* — zarrachalar yutilishi, ularni qopcha sifatida membrana bilan o'ralishi va qopchaning vakuol (hazm qiluvchi) ichiga transformatsiyalanishi; *pinositoz* — fagositozga o'xshash suyuqlik tomchilarining yutilish jarayoni. Fagositoz va pinositoz ko'pincha bitta nom bilan yuritiladi — *endositoz*. Bu ikkala holda ham hujayra membranasini endositotik pufakcha hosil qiladi (24-rasm). Tabiiy sharoitlarda endositozdan endosimbioz boshlanadi. Endositozga teskari bo'lgan jarayon *ekzositoz* deb ataladi. Ekzositoz orqali sodda hayvon hujayralari o'zlarida hosil bo'lgan moddalarni ayirib chiqaradi.

Goldji kompleksi yoki apparati eukariot hujayralarda hujayra membranasini tuzishda hamda lizosoma, vakuola, xitosomalar shakllanishida ishtirok etib, oqsillar va polisaxaridlar sekretsiyasida alohida ahamiyatga ega. Unda ular biokimyo qayta ishlovga duch keladi va zaruriy strukturaviy takomillanishga ega bo'ladi. Ana shunday maxsuslashgan glikoziltransferaza fermenti yordamida uglerod qismlari polipeptid zanjirlarga o'tkazilib, glikoproteinlar hosil qiladi va h.k. Demak, Golji apparati turli fermentlarga ega bo'ladi, ular sekretiya qilingan moddalarni hujayraning boshqa qismlariga transporti va tashqi yuzasiga o'tkazish (ekzositoz) funksiyasini bajaradi.

ishlatiladi. Peroksisomalar ayrim infuzoriyalarda (*Tetrahymena pyriformis*) glioksisomalar deb ataladi. Ularda glioksilat yo‘li bilan moddalar oksidlanishining faqat ikkita fermenti (izositrat — liaza va malat — sintetaza) bo‘ladi, ular glioksilat shuntini ta‘minlab beradi. Izositrat peroksisomalarga mitoxondriyalardan o‘tib, u yerda mitoxondriyalarga qaytuvchi malatga aylanadi.

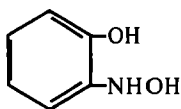
Peroksisomalar lipid almashinuvida muhim ahamiyatga ega — ularda yog‘ kislotalarining β oksidlanishi sodir bo‘ladi. Demak, β oksidlanish reaksiyalarida va glioksilat siklida uglevodlar biosintezi effektivligi oshadi. Turli mikroorganizmlar peroksisomalarida fermentlar soni bir xil emas (hammasi bo‘lib, ularning 40 tasi aniqlangan). Peroksisomalarda Krebs sikli fermentlari va sitoxromlar bo‘lmaydi.

Trichomonas vaginalis trixomonadalarda bir membranali organelalar — *gidrogenosomalar* bo‘lib, ularda piruvat asetatgacha va uglerod dioksidigacha ATF sintezi bilan oksidlanadi. Trixonadalar o‘shining aerob sharoitida substratlar oksidlanishida elektronlar kislorodga o‘tkaziladi, anaerob sharoitlarida esa vodorod protonlariga H^+ o‘tadi va H_2 vodorod hosil bo‘ladi. Demak, gidrogenosomalarda gidrogenaza bo‘ladi, yana *ferredoksin* — temir tutuvchi oqsil ham uchraydi, molekular massasi 5000—10000 Da ga teng, oksidlanish-qaytarilish potentsiali (-417 mV) past, lekin elektron tashishga yetarli. Gidrogenosomalarda u reaksiyalarda hosil bo‘lib, piruvatdegidrogenaza fermenti ta‘sirida katalizlanadigan elektronlarni qabul qiladi:



Glikosomalar — bir qavatli organelalar bo‘lib, ularda glikoliz jarayoni sodir bo‘ladi. Ular qator protozoy mikroorganizmlarda aniqlangan (leyshmanioz, chagas kasalligi, uyqu kasalliklari qo‘zg‘atuvchi). Ehtimol glikosomalarni tutuvchi hujayralar shu yo‘l bilan o‘zlarining mustahkamlik zaxirasini ko‘paytiradi. Aerobsharoitlarda glikosomalar mitoxondriyalarga qo‘shimcha energiya ishlab chiqarishga yordam beradi. Lekin glikosomalar anaerob sharoitlarda ham o‘z ta‘sirini ko‘rsatadi yoki salitsilgidrok

soma kislota yordamida tanlab mitoxondriyalarni bloklanishiga ta'sir qiladi:



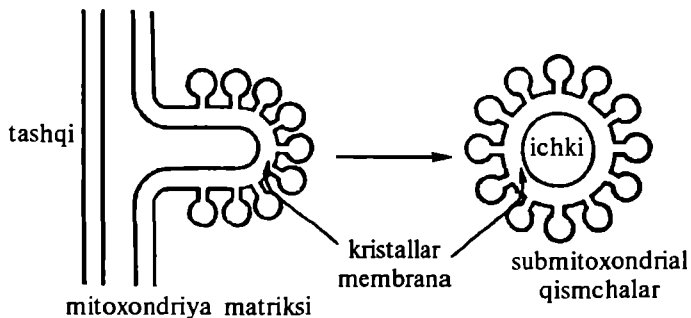
Salitsilgidroksiamin kislotasi

Mitoxondriyalar — organellalar bo'lib, oksidlanish-fosforlanish jarayonlarini amalga oshiradi. Ana shunday jarayon orqali hujayralar o'sishi, rivojlanishi va ko'payishi uchun zarur bo'lgan asosiy energiya bilan ta'minlanadi. Bitta hujayraga to'g'ri keladigan mitoxondriyalar soni bir nechtadan yuztagacha to'g'ri kelishi mumkin va bu almashinuv jarayonlarining intensivligiga bog'liq. Mitoxondriyalar matriksiga tushadigan moddalar Krebs sikli reaksiyalarida oksidlanadi. Bunda ajralgan elektronlar mitoxondriyalar ichki membranasida joylashgan elektronlar o'tkazish zanjiriga o'tkaziladi (25-rasm).

Ko'rsatilgan elektronlar o'tishi ADF fosforlanishi bilan bog'liq va uning ATF makroergik molekulasiga aylanishi, ya'ni past kaloriyalik «yoqilg'i» yuqori kaloriyalik yoqilg'iga ATFga transformatsiyalanadi.

Boshqacha aytganda, mitoxondriyalar — hujayra elektrostansiyalari bo'lib, energiyani transformatsiyalaydi.

Oksidlanish va fosforlanish reaksiyasining sxemasi quyidagicha bo'lishi mumkin:



25-rasm. Mitoxondriya kristasi kesmasi (sxema).

- 1) $AH_2 + B + X \leftrightarrow A + BH_2 \sim X$
- 2) $BH_2 \sim X + Y \leftrightarrow X \sim Y + BH_2$
- 3) $X \sim Y + \Phi_H \leftrightarrow Y \sim \Phi_H + X$
- 4) $Y \sim \Phi_H + AD\Phi \leftrightarrow Y + AT\Phi$

bunda A va B — elektron tashuvchi; X va Y — shartli vositachilar; Φ_g — noorganik fosfat.

Mitoxondriyalar o'z yadrosi va ribosomalariga ega, ularda oqsillar sintezlanishi mumkin. Mitoxondriyalarda fermentlar bo'lib, Krebs sikli reaksiyalarini katalizlaydi. Bunda bir molekula oksidlanuvchi glukozaga 24 molekula ATF hosil bo'ladi, ko'pgina oksidoreduktazalar, ayrim ligazalar, transferazalar va boshqalar shu jarayonda ishtirok etadi.

Mitoxondriyalar tashqi membranalar massasi 10 000 Da gacha bo'lgan turli molekullarga nisbatan yengil o'tkazuvchandir. Ichki membranalar fosfolitseridlar saqlagan, gidrofob lipid biqavatdan iborat.

Lipid membranalaridagi yog' kislotalar 60%ni tashkil etib, ulardan atigi 20% tashqi membranasiga to'g'ri keladi. Ichki membranaga butun hujayra kardiolipi to'g'ri keladi (barcha lipidlar 20 %). Agar ular elektronlar o'tish zanjiridagi fermentlarni tutgan bo'lsa, membranalararo bo'shliqda adenilatkinaza, nukleoziddi-fosfokinaza, sulfitoksidaza; matriksda esa piruvatdegidrogenaza, sitratsintaza, akonitaza, izositratdegidrogenaza, fumaraza, a-ketoglutaratdegidrogenaza, malatdegidrogenaza, yog' kislotalar oksidlanish sistemasi, fosfoenolpiruvat karboksilaza, glutamatdegidrogenaza, aspartat-glutamat-aminotransferaza, ornitin-karbomo-iltransferaza, NAD joylashgan bo'ladi.

Hujayra membranasiga, mitoxondriyalar va boshqa membrana hosilalariga tashqi muhit o'zgarishlari bilan boradigan mikroorganizmlar hayot faoliyatidagi juda katta funksional og'irlik to'g'ri keladi. Prokariot va eukariot hujayralarni labilligiga qaramasdan, ularning membrana hosilalari tashqi muhit o'zgarishlariga (ozuqa moddalarning konsentratsiyasi, harorat, pH va boshqalar) nisbatan yetarli darajada funksional stabildir.

3.3. Xivchinlar va pililar

Xivchinlar (ayrim *Protozoa* turlarida, masalan *Tetrahymena ruriformis* infuzoriyalarida ularni kiprikchalar deb ataladi) o'z asosiy massasi bilan hujayra tashqarisiga chiqib turadi, lekin hujayra organellasi hisoblanadi, chunki hujayra membranasi bilan chambarchas bog'liq. Sodda hayvonlar kipriklari yoki tuklar (masalan, *T. pyriformis*) *kinetosoma* bilan boshlanadi (bakteriyalar bazal plastinkasiga o'xshash), ularning har biri qo'shnisi bilan fibrilla (kinetodesmo) orqali birikkan. Hammasi birgalikda kinetiylarni shakllantiradi. Hujayra kiprikchasini yo'qotganda kinetiylar saqlanib qoladi.

Xivchinlar spirallashgan tiplardan flagelin-oqsillardan tashkil topgan bo'lib, ularga uglevodlar va lipidlar birikishi mumkin. Oqsil subbirlik ko'rinishida bo'lib, molekular massasi o'rtacha 51 000 Da ga teng. Oqsilda subbirliklar soni har xil bo'lishi mumkin: ko'pincha bakteriyalarda 8—9, zamburug' va sodda hayvonlarda 11 ga yetadi (sodda hayvonlarda ular «9+2» prinsipida taqsimlanadi, ya'ni 9 subbirlik silindr devorni tashkil etadi, ikkitasi esa markazda joy egallagan).

Bakteriyalar xivchini (quruq hujayra og'irligining 2%) o'lchami bilan farq qiladi, bu esa spiral qadami o'lchami va subbirliklar soniga bog'liq, subbirliklar 8—9 dan kamroq bo'lishi mumkin. Ularni ajratish uchun hujayrani avaylagan holda buzish usullari qo'llaniladi (osmotik eritish, sirti faol moddalar bilan ishlov berish). Boshqa hollarda xivchinlar hujayra tashqi yuzasi qismida uziladi.

Uglevod fraksiyasi flagellin bilan chambarchas bog'liq bo'lib, bu kompleks suv va tuzli eritmalarda kam eruvchan, denaturatsiyalovchi agentlar (ishqorlar, fermentlar) ta'siriga turg'undir. Ayniqsa glikoprotein kompleksini stabillashtiruvchi lipid g'llofga ega bo'lgan xivchinlar chidamli bo'ladi. Flagellin 14 aminokislota saqlagan; alanin, argenin, asparagin kislota, valin, glitsin, glutamin kislota, izoleysin, leysin, lizin, metionin, serin, fenilalanin, tirozin, trionin. Gistidin va prolin kamdan-kam aniqlanadi; sistin va triptofan — uchramaydi; metionin va fenilalanin — kam miqdorda uchraydi; asparagin va glutamin kislota — ko'plab miqdorda uchraydi. Ayrim

enterobakteriyalar xivchinlarida tabiatda kam uchrovchi E-N-metillizin aminokislotasini tutadi. Flagelin agregatsiyaga moyil va oqibatda rekonstruksiyaga (*in vitro*) ega. Lekin buning uchun kalta xivchin fragmentlari tomizg'i uchun zarurdir. Oqsil subbirliklari hujayra ichida sintezlanadi va bo'sh silindr orqali uchiga qarab harakatlanadi. U yerda organella o'sa boshlaydi.

Polisaxaridlar va lipidlar kam o'rganilgan bo'lib, ularning xivchinga kirilish mexanizmi noma'lum. Xivchinlarga (hujayra membranasi kabi) ATFaza faolligi xos bo'lib, ularning harakati shu ATFaza faolligiga bog'liq. Aerob bakteriyalar xivchinining mexanik kimyoviy harakatlarida transmembranali elektrokimyoviy potensialning generatsiyasi katta rol o'ynaydi.

Pililar yoki fimbriyalar grammanfiy bakteriyalar, ayrim achitqi va zamburug'larida hali to'liq o'rganilmagan. Ular hujayra membranasidan boshlanadi. Pililar oddiy va jinsiylarga ajratiladi. Birinchilari masalan, *E-Coli* da qattiq buralgan strukturalar bo'lib, diametri 2—2,5 nm ga teng; boshqa bakteriyalarda ular agregatlardir yoki chiziqli hosilalar hisoblanadi. Pililar klassifikatsiyasi vaqtincha, ammo ularni sistemalash uchun ayrim urinishlar mavjud.

17-jadval

Oddiy bakterial pililar klassifikatsiyasi va xarakteristikasi

Bakteriyalar-ning turi va turkumi	Tiplari		Pililar			
	Dyugi-da	Brin-tonda	turning doimiy-ligi %	hujayrada bo'lgan soni	uzunligi, nm	eni, mkm
Corynebacterium	4	III	1...100	10...1000,	2-0,3	2...6
Enterobacter lique faciens	1	I	10		1,3	7,9ë0,3
Escherichia coli	1	I	3...100	50...400	0,2...2	7
Klebsiella	3	I	I	80	400-700	0,2...1,5
Neisseria gonorrhoeae			90	20...200	0,5...4	7
Neisseria meningitidis			5...80	50	0,5...4,3	7

Proteus mirabilis	4	III	10	50...500	0,2...6	3,4...4
Pseudomonas aeruginosa			4...100	1...25	1...5	6±2,8
Pseudomonas echinoides		IV		1...50	1...10	5
Salmonella	1	I	5...90	10...300	0,1...1,5	7
Serratia.	1	I	50...90	100..400	0,2...1,5	6,5...7
Shigella	1	I	-	10	0..250	0,3...27
Vibrio cholerae	-		10	9	1	7,2±0,3
Vibrio EL-Tor		-	50	50	3,3	7,9±0,2

Jinsiy yoki sex-pililar orasida F va I tiplari ajratiladi. Birinchilarning diametri 7,5—13,5 nm, uzunligi 20 nm gacha, ikkinchilari (6—12)×2000 nm. Ular morfologik strukturalari oddiy pililarga o‘xshash, lekin ular uzunroq va boshqa fimbriylar orasida sezilarli darajada ajralib turadi.

Odatda, gaploidli turli chatishuvchi tipdagi hujayralar siyrak kalta pililar hosil qiladi, ulardan bir qismi (jinsiy pililar kabi) terminal piyozchalar hosil qiladi, masalan, Saccharomyces achitqilar va Ustilago zang zamburug‘ida. Pililar-oqsil strukturalarga kirib, asosan pilin oqsili va unga uglevod hamda lipid komponentlari qo‘shilishidan tashkil topgan (18-jadval).

Pilin qutbsiz bo‘lmagan aminokislotalar: alanin, valin, glitsin, izoleysin, leysin, metionin, prolin, triptofon, fenilalaninlar tutadi. Pilindagi polipeptid zanjirida aminokislotalar takrorlanishi turlichadir.

18-jadval

Ayrim oddiy pililarning fizik-kimyoviy xarakteristikalari

Bakteriya- lar turlari	Pililar				
	mol.massasi, Da·10 ³	izoelektrik nuqtasi (PI)	aminokis- lota qol- diqlari, %	fosfat gu- ruhlarining soni	uglevod- lar, %

Corynebacterium renale	19...19,4	4,35	44,7		
Escherichia coli T1	16,6	4,5...5,1	54,0		
Moraxella nonliquefaciens	17		50,2		
Neisseria gonorrhoeae	19±2,5	5,3	43,8±45,8	1...2	1,3...2,0
Pseudomonas aeruginosa	17,8±0,3	3,9	53,7		

E-coli pilinida eng ko'p aminokislotalar qoldig'i alaninga, asparagin kislotaga, trioninga, glitsinga to'g'ri keladi; *C.renale* pilinlarda — glutamin va asparagin kislotasi alaninga to'g'ri keladi.

Pililar tashkil topishi sitoplazmatik membranaga bog'liq ravishda kelib chiqadi. Hujayrada xivchinlar va pililar hosil bo'lishi uchun boshlang'ich modda fondi bitta bo'ladi. Shu moddalardan alohida subbirliklari hosil bo'ladi, keyin organellalar shakllanadi. Bu haqida informatsiya xromosomalarda va plazmidalarda kodlangan.

Bakteriyalarda oddiy pililar funksiyasi — ular hujayra yuzasida joylashgan adgezin-moddalar bilan birga boshqa tana yuzasiga adgeziyani (yopishishni) ta'minlab beradi, masalan, *E.coil* da lipoprotein antigeni K-88. Achitqilarda va boshqa zamburug'larda gaploid chatishtiriluvchi tipdagi hujayralarda pililari kon'yugatsiyada va achitqi organizmlarda flokulyatsiyada (lotincha *flocculus tytam*) muhim ahamiyatga egadir. Pililarda hujayra adgeziyasini mustahkamligini belgilovchi, yuqori spetsifik strukturalar, uglevodlar, glikoproteinlar va glikolipidlarga mansub. Enterobakteriyalarda bu D-mannoza va globo-tetrazilseramid (*E.coli* K-88); neyseriyalarda glikoproteinlar va glikolipidlar (asosan gangliozidlar); vibriionlarda — fukoza va mannoza.

Bakteriyalar pililar bilan gemaglutinlovchi faollikka ega. Ayrim hollarda pililar borligiga ko'ra virulentlikni bog'lash hollari bo'lishi mumkin. Masalan, 80% meningokok shtammlari ajratib olingan

kasal odamlarda laboratoriya shtammlarining atigi 5% pililariga egadir. Salmonellalarda nopatogen shtammlari ham pililarga ega. Bakterial hujayralar kon'yugatsiya jarayonida jinsiy pililari yoki trubasimon sochlari teshikli plazmidalarni nasl faktor deb ataluvchi yoki F-faktor (*Fertility factor*); bardosh faktori yoki R-faktori (*Resistance factor*) va kolision faktori yoki Col-faktori (*Colicine factor*) lapni tashiydi. Birinchi ikkitasi F-pililar orqali, uchinchisi I-pililar ishtirokida tashiladi. Shu pililar orqali tegishli faglarning hujayraga yutilishi sodir bo'ladi. F va I-tuklar (bittasi yoki barchasi) 1—2 bitta hujayraga to'g'ri keladi yoki ko'proq 20 dan ko'p emas. Ular spetsifik detemint (lat. *Determinans* — belgilovchi) antigenlarga egadir. Isbotlanishicha grammanfiy bakteriyalar, sex-pililar hujayraviy kontakti yuqori spetsifik retseptorlari mavjud.

3.4. Hujayra yadro apparati

Yadro apparati deganda keng ma'noda hujayraning barcha strukturalari tushuniladi. Bu strukturalar genetik informatsiyani o'tkazish jarayonida o'zaro kelishgan holda funksiyalarini bajaradi. Bu jarayonda asosiy ahamiyat yadroga yoki uning analogi bakteriyalarda va shartli ravishda viruslarga tegishlidir.

Yadro (yoki nukleoid)ning doimiy komponenti bo'lib, xromosomalar tarkibiga kiruvchi DNK hisoblanadi (lot. *shroma* — bo'yalgan, rangli, grekcha ξωμα — tana). Har bir xromosoma faqat bitta DNK molekulasini saqlaydi, unda ma'lum tartibda o'z-o'zidan hosil bo'luvchi diskret (lot. *discretus* — alohida) birliklar guruhlangan yoki elementar biokimyoviy funksiyaga ega bo'lgan gen (sistron)lardir. Aniq bir gen xromosomada bitta lokusni (lot. *locus* — joy) o'zining allelomorfi bilan egallashi mumkin. Allelomorf geni o'sha genning boshqa shaklidir (grekcha — αλληλων — kelishgan holda). Bitta lokus allellari bir-biridan bittasi dominant va boshqasi retsessivligi bilan farq qiladi. Odatda, yovvoyi (normal) allel tipi mutantga (mutatsiya — sakragansimon gen naslining o'zgarishi) nisbatan dominantdir.

Genetik simvollar lotin alfaviti harflari bilan belgilanadi, katta harf bilan dominantli gen, kichik harf bilan retsessiv geni belgilanadi. Ikkita gen bir xil harf bilan belgilanishi — allelomorfdir. Tashqi

Boshqa genetik elementlar — inisiatorlar yoki promotorlar, operatorlar oldinda joylashgan va informatsiya ko‘chirish (transkripsiyaning) boshlang‘ich nuqtasi hisoblanadi; terminatorlar transkripsiyani bloklaydi va oqsil sintezini uzadi. Xromosomalarda ko‘rsatilgan gen guruhlarining ma‘nosi hujayralar bo‘linishidagi genetik materialning mitotik o‘tish jarayonini ta‘minlashdir.

Bakteriyalar va viruslarda xromosomalarning borligi isbotlanmagan, demak genetik materialning mitotik taqsimlanish mexanizmi ham isbotlanmagan. Shuning uchun atamalar «bakterial xromosoma», «faglar xromosomalari» shartlidir. Ular halqasimon tuzilishga ega va bitta DNK molekulasidan iborat (26-b rasm). Shuning uchun har bir shunday DNK bitta xromosoma deb qabul qilinadi. Tasdiqlanishicha masalan *E.coli* ning yeyilgan DNK uzunligi 1,3 mm ga tengdir, ya‘ni ichak tayoqcha hujayrasidan 500 marta kattadir. Har bir 3,4 nm ga ikki zanjirli DNKda 10 juft asos to‘g‘ri keladi. Demak, *E.coli* xromosomasi 3823530 juft asoslar, ya‘ni $3,824 \cdot 10^6$ yoki 3824 kv (ingl. — kilobases — kiloasos) saqlaydi:

$$\frac{1,3 \text{ mm}(1\,300\,000 \text{ nm}) \cdot 10}{3,4} = 3824 \text{ kV.}$$

E.coli ni laktoza operondan tashqari (26-a rasm) gistidin operon *Salmonella typhimurium* da (uning 15 geni 10 ferment biosintezini koordinatsiyalaydi), ayrim grammanfiy bakteriyalarda — arginin, valin, galaktoza, izoliysin, leysinlar biosintezining operoni o‘rganilgan. Lekin lac — operon *E.coli* da to‘liq tekshirilgan. Isbotlanishicha, *lac-penpeccop* protein — oqsilidir, unda 250 aminokislota qoldig‘idan iborat. Bitta bakterial hujayraga 5—10 shu oqsil molekulasini to‘g‘ri keladi, uning molekulasini 4 ta identik subbirliklardan $M=30000$ Da iborat. Operator 27 juft ikki qavat burilgan simmetriyali DNK asoslaridan iborat bo‘lib, regionida DNK uzunligida 21 juft nukleotidlardan bo‘ladi:



Lac-repressor bog‘lanishi uchun operatorning minimal effektiv o‘lchami 17 juft asoslardan iborat (sxemada keltirilgan).

Har mahal repressorning faqat 2 subbirliги operatorga birikadi va taxminan 17 juft asoslardan bittasi har bir juftdan Lac -repressorni tanish uchun ishga tushadi va u bilan bogʻlanadi. Aminokislotalar qoldiqlari (1-52 pozitsiyalari) repressor subbirliklarida nospetsifik DNKni taniydi, oʻsha vaqtda esa 53—58 pozitsiyalardagi aminokislotalar qoldiqlari 17 juft asoslar (6—7 nm uzunligi) regioni bilan spetsifik bogʻlanadi. Aminokislotalar qoldiqlari 74—75 pozitsiyalarda repressor molekulasiga induktorni bogʻlanishi uchun moʻljallanadi.

26-b rasmda *E.coli Hfr* xromosomaning genetik haritasi keltirilgan. Halqali DNK 50 ga yaqin bogʻlam hosil qilib, ular umumiy RNK -asoslari bilan mahkamlanadi, har bir bogʻlam esa spiral hosil qilib, 200 ga yaqin oʻram tutadi. Shuning uchun DNK superspirallashgan holda boʻladi. U bilan birga uncha koʻp boʻlmagan oqsil va kationlar (koʻpincha ikki valentlilari) bogʻlanadi.

Ayrim bakteriyalarda (*Proteus*, *Pseudomonas*, *Suptospira* va boshqa aniqlangan) protein rapidosomalar yoki mikrotubula yakor vazifasini bajarib, uning atrofida superspiralli nukleotid replikasiya paytida aylanadi. Agar masalan, mutatsiya natijasida ayrim asoslar almashinuvi kuzatilsa DNK tarkibi asta-seki oʻzgarib boshlaydi. Bunday mutatsiyalar effekti kumulyativ yoki toʻplanuvchi xarakterga ega. Hisoblanishicha, DNK ni oʻzgartirish uchun bakteriya hujayrasida $2 \cdot 10^7$ generatsiyalari almashinishi lozim. Agar bir generatsiya vaqti 1 soatga teng boʻlsa, u holda bunday generatsiya uchun 2000 yil kerak boʻladi. Shuning uchun organizmlar oʻz belgilarini turgʻun saqlaydi, ayniqsa odam misolida, uning oʻrtacha yashash vaqti 100 yildan kam. Nazorat etib boʻlmaydigan mutatsiyalar sodir boʻlgan va doim sodir etib turadi, ularsiz yer yuzida hayot toʻxtab qolgan (masalan, bakteriyalar amyobalar darajasida) va turlar evolutsiyasi tarixi odamzodgacha boʻlmagan aniqrogʻi hayot umuman boʻlmagan boʻlar edi.

Eukariot hujayralarda muayyan xromosomalar soni (odatda, 10 va 50 oraligʻida) saqlanadi. Xromosomalar doim juft (gomologik) va har bir juft morfologik jihatdan boshqa juftlardan farqlanadi. Koʻpgina zamburugʻ hujayralar yadrolarida 8 xromosomar (solishtirish uchun odam somatik hujayrasida 46

xromosoma) bo'ladi. Bo'linmaydigan eukariot hujayralarda xromosomalar, odatda, ko'rinmaydi, chunki DNK spiralsizlanganidir. Ayrim xivchinli sodda hayvonlarda masalan, dinoflagellatlarda, xromosomalar interfazadagi yadroda ko'rinadi. Bo'linayotgan eukariotik hujayrada xromosomalar ma'lum bir strukturalar ko'rinishida aniqlanadi (DNK spirallashtirish).

Eukariot hujayralar uchun umumiy bo'lgan Genetik qonuniyatlarga tayanib, eukariotik-mikroblarga harakatchan yoki «sakrovchi» genlar xosdir deyish mumkin. Ular boshqa genlarga ulardan ancha masofada bo'lishiga qaramay ta'sir ko'rsatadi. Bunda xromosomalarda DNK superspirallashtirish muhim ahamiyatga ega. «Transpozitsion portlash» deb ataluvchi mutatsiyalar yordamida genetik elementlarning ko'plab va yo'nalgan siljish harakati yuzaga keladi. Bundan tashqari, gen ishini faollashtiruvchi DNKning kuchaytiruvchi qismlari ham ma'lum. Ular ichida ko'plari genlardan bir necha ming nukleotid distansiyada joylashgan holda yoki hatto xromosomaning o'zida gendan keyin joylashib genlarni faollashtirishlari mumkin. Sakrovchi genlar ko'pincha DNK-kuchaytiruvchi qismlari bilan asoslar ketma-ketligi bo'yicha o'xshash, lekin kuchaytiruvchilar ta'sir mexanizmi hozirgacha ma'lum emas.

Eukariotlarning jinsiy hujayralari toq yoki gaploid joylashgan bo'lib, n xromosoma songa ega. Urg'ochi jinsiy hujayra yoki gametasi (-), erkak (+) jinsiy hujayrasi yoki gametasi bilan urug'langanda hosil bo'lgan zigota xromosomalar soni juft yoki diploid ($2n$) to'plamiga ega. Shunday qilib, jinsiy yo'l bilan ko'payuvchi mikroorganizmlarda gaplofaza, diplofaza fazalari ketma-ketligi kuzatiladi. Agar urug'lanishda uch yoki undan ko'p gaploid yadrolar qo'shilsa — poliplaidiya to'g'risida gap yuritiladi. Yuqorida aytilganidek, DNK eukariot hujayrada asosiy oqsillar — gistonlar bilan bog'liq, ya'ni u nukleoprotein bo'lib, xromatin deb ataladi.

Hozirgi zamon fanning ko'rsatishicha, xromatinda monomer H1, dimer (H2A va H2B) va tetramer ikki molekula, H3 giston va H4 giston ikki molekulasiga ega. Bitta tetramer va ikkita dimer 200 juft DNK asoslari bilan o'zaro ta'sirlanadi, 11 nm uzunlikdagi qismda nukleosomalar yoki NYu-tanalarini hosil qilib (16-rasmga qarang), har bir nukleosomaning molekular massasi 200 000

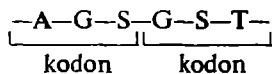
Da ga teng. Giston H1 marjonlarni ajratuvchi sektorlarda joylashadi, DNK-oqsil zarrachalari yuzalarida joylashib, aylanish radiusi 3 nm teng. Gistonlar DNK molekulalarini xromosomada, taxlashda muhim ahamiyatga ega va genetik faollik regulatori bo'lib boshqaradi. Bu oqsillar ko'pincha modifitsirlangan aminokislotalarni saqlaydi: mono-, di-, tri-ε-N-metilizinlar; w-N-metilarginin; 3-metilgistidin; β-N-asetilserin; ε-N-asetillizin; O-fosfoserin, O-fosfotreonin va boshqa. Gistonlardagi aminokislotalar modifikatsiyalari sababchilari hali aniqlanmagan, lekin u oqsil bilan DNK o'zaro ta'siriga va gen faolligini modullashtirishiga aloqasi bor.

Xromosomalar soni doimiylikiga qaramasdan ular struktur o'zgarishlarga duch kelib turadi, jumladan xromosomalar fragmentatsiyasi, delesiyalari, inversiyalari, dublikatsiyalari va translokatsiyalari kuzatiladi. Fragmentatsiya — xromosomalarning bir yoki bir nechta joylarda bo'linib ketishi, masalan, rentgen nurlarining ta'sirida, ayrim kimyoviy moddalar ta'sirida va b. Aynan shu omillarni o'zlari xromosomalar qismini *deletsiya* — yo'qolishi (tushib qolish) ga sabab bo'ladi. Agar xromosoma ichidagi qism 180° ga buralsa, inversiya deb ataladi. Delesiyaga qarshi, xromosomalar qayta qurilishi natijasida xromosoma qismi juftlanishi *dublikatsiya* deb ataladi. Turli xromosomalar qismlarining joy almashinishlari — *translokatsiya* deb ataladi.

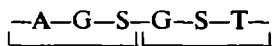
Avvallari ta'kidlanganidek, DNK (RNK) dagi genetik informatsiya spetsifik oqsil molekulalarining sintezi jarayonlarida ishlatiladi. Oqsillar spetsifikligi amino-kislotalar qat'iy ketma-ketligi bilan belgilanadi, o'z navbatida u DNKdagi nukleotidlar ketma-ketligiga bog'liq. Shuning uchun oqsil sifatini baholashda aminokislotalarning sifat tarkibini aniqlash muhim bo'lmay, balki ular molekulasidagi ketma-ketligi va DNK (RNK) dagi nukleotidlar ketma-ketligi muhimdir. Oqsil «tiliga» aylantirganda nuklein kislotalardagi genetik informatsiyaning fiziologik ma'nosidadir. Bu esa kodlash muammosi hamda genetik kod bilan bog'liqdir.

Genetik kod nukleotidlar va aminokislotalar ketma-ketligining ekvivalentligi tizimi bo'lib, bu tizim polipeptid zanjir bilan gen (sistron) orasidagi kelishuvlik munosabatini o'rnatishni ta'min etadi. Uch nukleotid to'plami — *triplet* yoki *kodon*, ma'lum

aminokislotaga tegishlidir. Amaliyotda ko‘rsatishicha, aniq ma‘lum bir aminokislotaga bittadan ko‘p kodon tegishlidir — bunday holdagi kodni yangi hosil bo‘lgan deb ataladi. Kodning bu sifati genetik informatsiyani zaxira sifatida yig‘ilishi bilan namoyon bo‘lib, kod hujayrani DNK strukturasiidagi tasodifiy o‘zgarishlardan saqlaydi. Shundan ma‘lumki, DNK tarkibiga 4 nukleotid adenil, timidil, guanil va sitodil kislotalari, ya‘ni ATGS kiradi. Agar bir asos faqat bir aminokislotani oqsilga kirishi uchun kodlanganda, bunda protein molekulasi faqat 4-aminokislotadan tuzilgan bo‘lar edi. Uch asosdan (43) iborat kodon barcha talablarni to‘liq qondiradi. Bunday holda kodlash, polipeptidga 20 ta tabiiy aminokislotalar kiritilish zaruriyatini ortig‘i bilan qoplaydi. Bu bir aminokislotaga to‘g‘ri keladigan bir necha turli kodonlar mavjudligini tushuntiradi. Shu bilan bir vaqtda kod to‘silmaslikka ega, ya‘ni genetik matritsa sanalganda, xohlagan nuklein asos faqat bitta kodon asosi bo‘ladi:



Agar kod to‘siluvchan bo‘lganda



Genetik matritsani sanashda har bir nuklein asos ikki yoki undan ko‘p kodonga tegishli bo‘lar edi. Genetik kod shifrlining yechilishi m RNK ochilishi va uning ahamiyati aniqlangandan so‘ng mumkin bo‘ldi (20-jadval). Inkori qilib bo‘lmas darajada isbotlanishicha, kod asosan universaldir, ya‘ni har xil tur organizmlarining hujayralari va shakllangan zarrachalari — viruslar holbuki unga to‘ldirishlar kiritilgan bo‘lsada bitta kodon lug‘atiga ega. Masalan, achitqilar mitoxondriyalarida va ayrim ipsimon zamburug‘larda (*Aspergillus*, *Neurospora*) triptofan faqat UGG tripleti bilan kodlanmasdan, balki UGA bilan ham kodlanadi; achitqilarda triplet AUA ni metionin kodlaydi, ikkita birinchi nukleotidlar SU bo‘lgan to‘rtta tripletni leysin kodlaydi. Kodning universalligi tufayli gen injeneriyasining nazariy va amaliy rivojlanishiga imkon tug‘ildi.

Genetik kod

Kodonning birinchi harfi	Kodonning ikkinchi harfi				Kodonning uchinchi harfi
	U	S	A	G	
U	UUU] Fen UUS] UUA] Ley UUG]	USU] USS] Ser USA] USG]	UAU] Tir UAS] UAA] (+) UAG]	UGU] Sis UGS] UGA] (+) UGG] Tri	U S A G
S	SUU] SUS] Ley SUA] SUG]	SSU] SSS] Pro SSA] SSG]	SAU] G'is SAS] SAA] Gln SAG]	SGU] SGS] Arg SGA] SGG]	U S A G
A	AUU] Ile AUS] AUA] AUG ⁺] Met	ASU] ASS] Tre ASA] ASG]	AAG] Asn AAS] AAA] Liz AAG]	AGU] Ser AGS] AGA] Arg AGG]	U S A G
G	GUU] GUS] Val GUA] GUG ⁺]	GSG] GSS] Ala GSA] GSG]	GAU] Asn GAS] GAA] Gku GAG]	GGU] GGS] Gli GGA] GGG]	U S A G

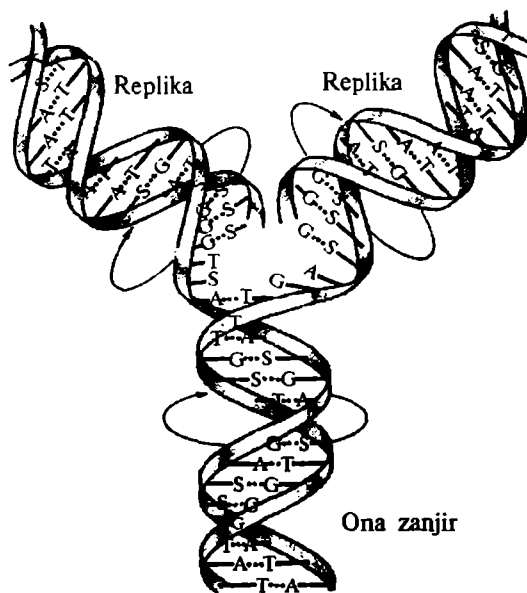
* matritsali RNK da DNK dagi T o'miga U ga ega; + kodon-initsiator; (+)kodon -terminator

19-jadvaldan ko'rinishicha, bitta aminokislota ko'p o'xshash tripletlar bilan kodlanadi. Masalan, SS dubletlar bilan boshlanuvchi hamma 4 kodon prolinni kodlaydi, AS dubleti esa treoninni. Dublet qoidasi arginin, leysin va serindan tashqari barcha aminokislotalari uchun tegishlidir. Boshqa barcha hollarda aminokislota kodonning ikkita birinchi asoslari bilan aniqlanadi. Demak, spetsifik aminokislotani oqsil molekulasiga kiritilishi uchun kodonda uchinchi nukleotidning ahamiyati ikkitasiga nisbatan(bunga eng asosiy tushuncha kodning degeneratsiyasi) kam. Kod ikki tushunchali ma'noli bo'lmaydi, berilgan spetsifik kodon bitta — aminokislotani kodlaydi. Avval ma'nosiz sanalgan UAA, UAG va UGA kodonlarini aniqlanishicha, S — punktuatsiya yoki terminatsiya-

larning kodoni sanalar ekan, ya'ni ular polipeptid zanjirini yig'ish jarayonini to'xtatadi. Genetik kod 4 mlrd. yil avval shakllanib, tabiiy ta'sirlar tazyiqiga chiday olgan. Tirik organizmlarda evolutsiya jarayonida bo'lib o'tgan o'zgarishlar tufayli, unda sodir bo'lib o'tgan qayta qurilishlarni aniqlash oson emas. Hujayralar yadro apparatining funksional faolligi va hujayra metabolik-faolligining darajasi o'zaro bog'liqdir. Mikroorganizmlar (ayniqsa prokariotlar) ko'payish tezligini hisobga olib aytish mumkinki, qulay muhit-sharoitlarida oqsil sintezi o'ta kichik vaqt orasida sodir bo'ladi.

F.Krik shakllantirgan molekular genetikaning markaziy postulatiga binoan genetik-informatsiya DNK → oqsil sxemasi bo'yicha o'tadi. Informatiyaning RNKdan DNK ga o'tishiga yo'l qo'yiladi. Masalan, retroviruslarda lekin hech qachon oqsildan RNK ga o'tmaydi.

Genetik informatsiya berilishining hamma ko'rinishlari matriks mexanizmiga asoslangan. Matrinsa bo'lib, DNK-zanjirining bittasi



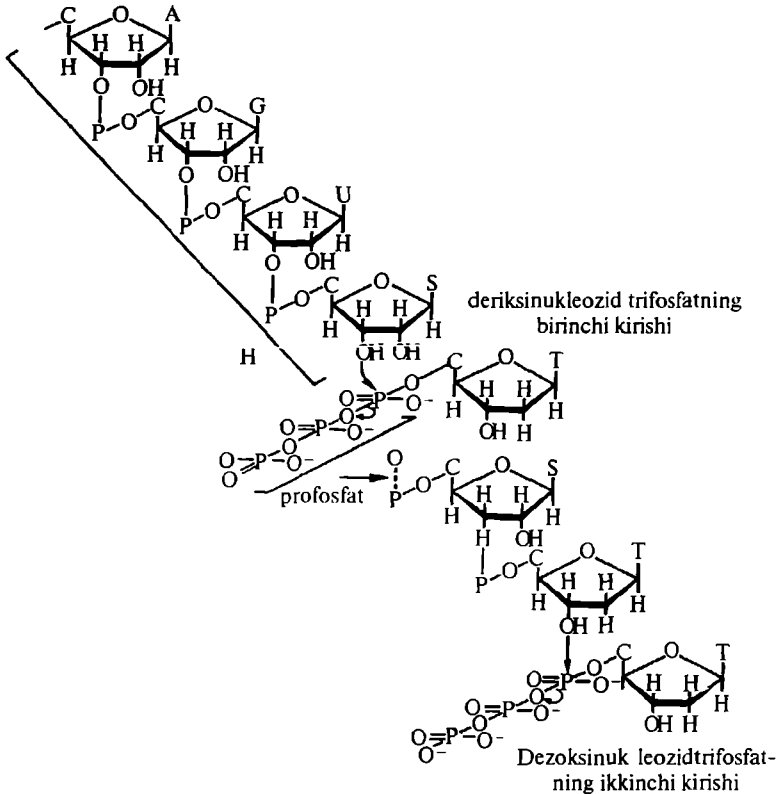
27-rasm. DNK replikatsiyasi.

to'g'ri transkripsiya (yoki viruslarida RNK teskari transkripsiya) xizmat qiladi. Genetik informatsiyaning DNK dan DNK ga o'tishi (yoki RNK dan RNKga viruslarda) replikatsiya yoki ikkilanish deb ataladi.

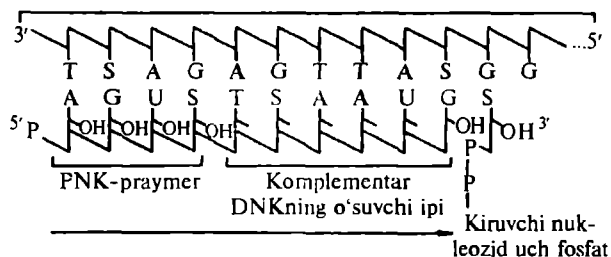
DNK replikatsiyasi yarim konservativ usulda amalga oshadi; ya'ni juft spiralli molekula despirallashadi va DNK polimeraza fermenti ta'siri ostida har bir ip o'ziga komplementar bo'lgan ipining sintezini indusirlaydi (27-rasm).

DNK replikatsiyasi jarayonida 3 bosqich ajratiladi: initsiatsiya; elongatsiya yoki zanjir o'sishi; terminatsiya.

Kalta praymer RNK zanjirlari (taxminan uzunasiga 10 ta nukleotid-dan) primaz fermentlari ta'sirida (maxsus RNK polimeraza) qayta hosil bo'lishidan keyin DNK replikativ biosintezi boshlanadi:



Praymer RNKning 3' OH-guruhiga dezoksiribonukleozidmonofosfat qo'shiladi, shunday shaklda u pirofosfat ajralishi bilan boradigan keyingi qo'shiladigan dezoksiribonukleozidtrifosfatga (uning α -fosfat qoldig'iga) nukleofil tajovuzga tayyor bo'ladi. 3-OH-guruhi tajovuzlanishi lozim bo'lgan o'z dezoksiribonukleotidning tanlanishi DNK matriks ipi juftlanishiga (komplementarlik qoidasiga muvofiq) bog'liq bo'ladi. Masalan, tegishli pozitsiyalarda DNK matriksda guanil kislotaning qoldig'i turadi, unga sitidil uchfosfat birikadi va uning α -fosfat qoldig'i dezoksiribonukleozidmonofosforilning 3-OH-guruhi orqali tajovuzlanadi. Ana shunday zinapoya jarayoni orqali matritsa (birlamchi DNK ipi) dezoksiribonukleozidtrifosfat komplementarligini uqtiradi va joyida vodorod bog'larini orqali ushlab turadi, ayni paytda esa o'suvchi ipni 3-OH-guruhi hujum qiladi va yangi nukleotidni polimerga qo'shadi:



DNKning bu fragmentlari RNK-initsiatoriga qo'shilganda Okazaki fragmenti (ilk bor ularni aniqlagan olim familiyasiga qo'yilgan) deb ataladi. Ko'rsatilgan DNK fragmentlari DNK-ligazalari yordamida tiklanadi.

Replikatsiya jarayonida DNK birlamchi strukturasi aniq tiklanadi, ya'ni o'z-o'zini hosil qiladi. Lekin nusxa olish jarayonida xatolikka yo'l qo'yilgan bo'lsa (mutatsiya), u holda o'zgargan DNKning keyingi replikatsiyasida o'ta aniqlikda nusxa olinadi. Ko'rsatilishicha, nukleotidlar to'plamini tutuvchi DNK qismi, mutatsiyaga o'ta moyil bo'ladi. Hozirgi vaqtda aniqlanganki, bakteriya va faglarining halqali xromosomalarida replikatsiyaning boshlang'ich

qismida nukleotidlar ketma-ketligi DNK-polimerazasi bilan tanilmay, RNK-polimerazasi bilan aniqlanadi.

Ajralgan matritsa-iplariga ko'ra DNK-polimeraza-dezoksi-polinukleotid zanjir sintezini katalizlaydi, DNK spiraling DNK replikasiyasi prokariotlarda va eukariotlarda bir vaqtda ikkala iplarida sodir bo'ladi. Lekin mikroblarda polimerizatsiya reaksiyasini 3'—5' yo'nalishida katalizlaydigan fermenti bo'lmaydi, shuning uchun yangidan replikasiyalanuvchi DNK iplari bir yo'nalishda bir vaqtda o'smaydi. Bitta ferment (replikaza) bitta ip (lidirlovchi ip)ning 5'—3' — yo'nalishda replikasiyasini ta'minlaydi, uning o'zi orqasiga qaytarilishi bilan uzlukli ikkinchi ip replikasiyasini ta'minlaydi (kechikuvchan ip) iplarni bo'linishini spetsifik oqsil molekulalari ta'minlaydi, replikatsion ayrisi ko'rinishida (V) bir ipli strukturalarni stabillashtiradi, bunda iplar matriks faoliyatini susaytirmagan holda bo'ladi. Hisoblash ko'rsatkichlariga ko'ra, DNK replikasiyasi prokariotlarda (10 juft nukleotid molekulalarini qayta buralishi bir vaqtda) sodir bo'lish tezligi 400000 aylana sekundiga yuz berishi kerak, bu replikasiya real tezligidan ancha katta. Shuning uchun barcha organizmlar DNK molekulasiga kiritilgan fiksatorlar mavjudligi taxmini tasdiqlangan. Fiksatorlik faoliyatini spetsifik DNK-topoizomeraza fermenti ta'minlaydi. Ayrim topoizomerazalar katenan halqalariga kiritilgan DNK molekulalarini qo'shilish reaksiyalarini katalizlaydi. Topoizomeraza I superspirallashgan DNK zanjirlaridan birini uzishi mumkin, shundan so'ng zanjirlar qayta buraladi, superaylanalar soni kamayadi, so'ngra shu fermentning o'zi DNK ipidagi uzilishni bartaraf etadi. Topoizomeraza II yoki giraza, DNKni super spirallanishini katalizlaydi.

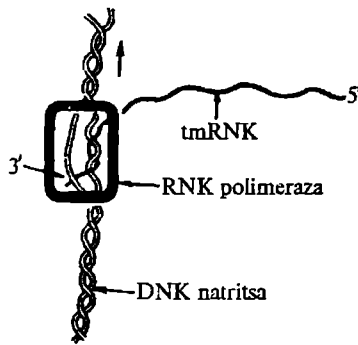
Prokariot va eukariotlarni yadroDNKsining ma'lum bir qismlari(transpozonlar) avtonom holda replikasiyalanib, ular nusxalari genomda navbatlashish xususiyatiga ega bo'lib, turli nuqtalarda joy egallaydi. Bakteriya transpozonlarining katta qismlari DNK da transpozonning navbatlanishini katalizlaydigan transpozaza fermentini kodlaydi.

Bakteriyalar va faglar genomlari yaxlit bir butun bo'lib, ya'ni xuddi replikasiyaning shakllangan birligi kabi yoki replikonlar

replikatsiyalanadi. Replikon boshlanish qismi ori (ingl. *origin* — boshlanish) ga ega bo‘lib, mo‘ljallangan yo‘nalishda va ayrim hollarda oxirgi (terminal) ter. qismiga ega. Bakteriya DNKsining replikatsiyasi hujayra generatsiyasi davri mobaynida uzluksiz sodir bo‘lib turadi va hujayra generatsiyasining o‘rta davrlarida DNK sintezi ikki hissa tezlashadi. Shuning uchun halqali ona DNK molekulasida replikatsiyasining tugashi va ikkita qiz molekulasida replikatsiyasi boshlanishi ona hujayrasida bo‘lingunga qadar sodir bo‘ladi. Replikatsiya jarayonining nihoyasi ayniqsa eukariotik mikroorganizmlarda yetarlicha o‘rganilmagan. Ichak tayoqchasining DNK sida maxsus qism terminator deb ataladi. Ko‘pgina bakteriofaglarda terminatorlar bo‘lmaydi va taxmin qilinishicha replikatsiya masalan, *E.coli* (P2, R22, 4λ,) bakteriofaglarida replikatsiya «aylanuvchi halqa» tipida amalga oshadi. Replikatsiyalangan DNK molekulasida qiz hujayraga taqsimlanishida harakatlantiruvchi bo‘lib, hujayra membranasi hisoblanadi, membranaga esa nukleoid DNK si yopishgan bo‘ladi.

Transkripsiya — DNKdagi kodlangan informatsiyani qayta yozish jarayoni va bu informatsiyani oqsil sintezi joyiga, ya’ni sitoplazmadagi ribosomalarga o‘tkazilishi. Matritsali yoki informatsion ribonuklein kislota (mRNK) DNK bitta ipga komplementar bo‘lgan zanjir hosil qilish xususiyatiga ega. Ikki shunday zanjir RNKga fermentiga turg‘un bo‘lgan RNK—DNK gibridini beradi. mRNK (DNKda kodlangan) kelgusi oqsil molekulasida aminokislotalar ketma-ketligini belgilaydi. mRNKga komplementar bo‘lgan DNK zanjiri — kodlovchi ikkinchi zanjirni esa yakunlovchi deb ataladi.

Barcha DNK-muhtoj RNK sintezi bosqichlari transkripsiya siklini: initsiatsiya, elongatsiya, terminatsiyani tashkil etadi. Bu bosqichlar bakteriyalarda yetarli darajada o‘rganilgan. Initsiatsiya bosqichida RNK-polimerazaning matritsa DNKsi bilan o‘zaro ta’siri sodir bo‘ladi. RNK-polimerazalar viruslarda (faglar), bakteriyalarda, eukariotik mikro va makroorganizmlarda bo‘ladi. Faglarining mayda RNK-polimerazalari prokariot hujayralarida bo‘ladi, u yerda ular faglar DNK matritsalarida fag oqsilini kodlovchi mRNKni sintezlaydi. Bakteriyalar RNK - polimerazasi — protein, to‘rt-



28-rasm. RNK-polimeraza ishtirokida mRNK sintezi.

lamchi strukturada 5-subbirliklarda shakllanuvchi 4000 dan ko'p aminokislotalardan tashkil topgan. Ikkita α -subbirliklar, β -, β' - va σ -subbirliklar. α -subbirliklar taxminan 365, β -subbirliklar —1365, β' -subbirlik — 1450 va σ -subbirlik — 780 aminokislotalar qoldiqlaridan tashkil topgan. DNK bilan barcha RNK polimerazaning matritsaga qo'shilishini ta'minlovchi β' -subbirlik bog'lanadi.

mRNK sintezi yadro DNKda (yoki nukleoid) RNK polimeraza fermenti ishtirokida amalga oshiriladi. 28-rasmda ko'rsatilgan mRNK molekulasini yig'ilishi ketma-ketlikda 5—3 yo'nalishda sodir bo'ladi (elongasiya). Hujayralarda elongatsiya tezligi 37°C 1 soniyada 45—50 nukleotidni tashkil etadi.

mRNKning har bir molekulasini oqsil sintezida 10—20 marta ishlatiladi, so'ngra RNK-aza fermenti ishtirokida parchalanadi. Masalan, *Bac. subtilis*ning mRNKsi matritsa sifatida 2 daqiqa oralig'ida ish bajaradi. mRNK sintezini to'xtatishni terminator yoki DNK nukleotidlaridagi ketma-ketlikni belgilovchi stop-signal bajaradi. *E. colida* terminatorlar faqat ρ -faktori ishtirokida effektivdir (RNK-polimerazasi bilan bog'lanmagan oqsili M=50kDa). Terminatsiyada ishtirok etuvchi boshqa oqsil a-zarracha deb ataladi. mRNK qismi DNK-matritsasidan ajralishi zahotiyuq, ularga mRNK ni matritsaning DNK sidan ajratuvchi va oqsil sintezini boshlovchi ribosomalar qo'shiladi va butun bir transkripsion-translatsion kompleks hosil bo'ladi.

Prokariotlarda transkripsiya va translatsiya bog‘langan bo‘lib, ulardan farq qilgan eukariotlarda esa bu jarayon tarqoq bo‘ladi.

Transkripsiya va translatsiya apparatlarini tarqoq bo‘lishida hujayra yadrosi o‘rin tutadi. Eukariotlar yadrosida hamma sintez qilingan DNK — simon RNK (D-RNK) sitoplazmaga o‘tmasdan, qisman yadroda parchalanadi.

Sintez qilingan yadrodagi D-RNK molekulari informatinlar (M-80000 Da) oqsillari bilan bog‘lanib, nukleoproteinlar yoki informoferlarni hosil qiladi, ular nukleazalar ta‘siriga duchor bo‘ladi. Natijada ortiqcha nukleotidlar ajraladi va mRNK hosil bo‘ladi, u sitoplazmaga transport qilinib, unda oqsillar bilan bog‘lanadi. Informosoma — komplekslar shunday shakllanadi, ular ribosomalar bilan bog‘lanib, polisomalar hosil qiladi. Polisomalar, odatda, mRNK bilan 30 S (40 S) subbirlklar orqali bog‘langan 4—12 ribosomalarni kiritadi.

Ma‘lumki, hujayra sitoplazmasida joylashgan RNK ning barcha molekulari ham DNK matritsasida to‘g‘ridan-to‘g‘ri sintez mahsuloti hioblanmaydi. Ular boshida protsessing yoki splaysingni (ingl. *processing* — oldinga siljish, harakat, *splicing* — iplar o‘rilishi) o‘tadi, ya‘ni ularda ayrim nukleotidlar kesiladi, keyin uzilishlar choklanadi, shundan so‘ng RNK sitoplazmada bo‘ladi.

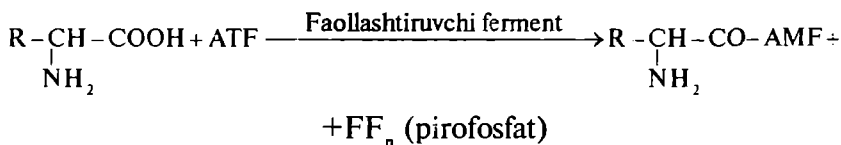
Demak, eukariot hujayra yadrosida yadro RNKsi (yaRNK) hujayra summar RNK sining 4—10 % ni tashkil qiladi.

Yadroda DNK sintezi uchun zarur bo‘lgan qisqa yashovchi RNK sintezlanadi, ular ribosomal 28 S, 18 S RNK va 5 S RNK; tRNK; mRNK ni yuqori molekular kelib chiquvchilari (pre-RNK). rRNKni yuqori molekular kelib chiquvchilari va geterogen quyi molekular RNK (nmRNK) yadrochada joylashadi. yaRNKni 2 dan 10% gacha asosiy geterogen, nukleotid tarkibi bo‘yicha DNK — simon yadroli RNK (gyaRNK) tashkil etib, uning sedimentatsiya konstantasi o‘rtacha 25...30 S bo‘ladi. gyaRNK sitoplazmatik mRNKning boshlang‘ich mahsuloti sanaladi. gya RNK molekular massasi 107 Da ga yetishi mumkin. Transkribirlangan gyaRNK ni ko‘p qismi yadroda degradatsiya qiladi.

Ma'lum bo'lishicha, DNK ni kodlovchi qismlari sitoplazmada bittali mRNK molekulari ko'rinishida hosil bo'lgan ular transkriptalari katta kodlanmaydigan DNK ketma-ketligi (100—200 nukleotidlar) — intronlar bilan uziladi. DNK ning kodlovchi qismlari ekzonlar va domenlar deb nomlanadi. Odatda, intronlar ekzonlardan ko'p marta katta, ular funksional ekzonlarni taqsimlab, spetsifik oqsil molekulari sinteziga qaratilgan tez va zarur bo'lgan genetik qayta qurilishini yengillashtiradi. Shuning uchun spaysingni yadroda tugallanadi deb hisoblash mumkin va faqat shundan keyin shakllangan mRNK ribosomaga to'planadi, keyin sitoplazmaga siljiydi.

Retroviruslarda fermentlarni ochilishi muhim bo'lib, ular bir ipli, keyin ikki ipli DNK molekularining bir ipli matriks RNK ga sintez reaksiyalarini katalizlaydi. Bu RNKga-muhtoj DNK-polimerazasi yoki teskari transkriptazada (revertaza). Avval DNK-RNK gibrid molekulari RNK-matriks genomida sintezlanadi. RN aza N spetsifik fermenti RNK ipini parchalaydi, qolgan DNK ipi ikki ipli DNK molekulasining biosintezida matritsa bo'lib xizmat qiladi, u virus RNK-genomidagi boshlang'ich informatsiyani saqlaydi. Biosintez bosqichlari bu yerda quyidagicha: RNK teskari transkriptaza DNK-RNK-gibrid RN aza N DNK DNK-ligaza > DNK-DNK (ikki ipli).

Translatsiya — mRNK da saqlanuvchi kodlangan informatsiyani polipeptid zanjiridagi aminokislotalar ketma-ketligiga o'tkazish. Translatsiyani tashkil qiluvchi markaz bo'lib ribosoma sanaladi, ya'ni jarayoni ribosomalarda kechadi. Boshqa matriksli jarayonlar kabi, translatsiya initsiatsiya, elongatsiya va terminatsiyani o'z ichiga oladi. Birinchi bosqichda aminokislotalar ATF aminoasil -tRNK sintetaza (ARS aza) fermenti yordamida faollashadi, energiyasi ishtirokida:



Keyinchalik faollashgan aminokislota tRNK oxirgi qismining SSA (-SSA-3'-OH) tripletidagi adenoziinni 3'-OH-guruhiga qo'shiladi (2.1.2-bo'limga qarang), bunda aminoasil -tRNK kompleksini hosil qiladi, bu kompleks spetsifik oqsil molekulasini sintezi yo'lida oraliq hosiladir (tanish yoki rekognitsiya):

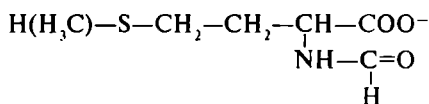


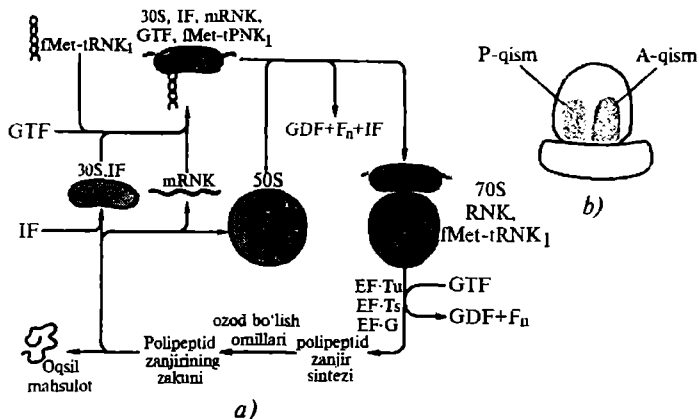
Aminokislotalardan polipeptid molekulasini yig'ish uchun (elongatsiya) aminoasil -tRNK, mRNK, ribosomali 30S va 50S -subbirlikdan tashqari elongatsiya faktorlari deb ataluvchi oqsillar zarur (ing. *elongation factor* — cho'zilish faktori): prokariotlarda -EF-Tu, EF-Ts, EF-G; eukariotlarda -EF-1 va EF-2.

Bu faktorlar ribosoma strukturasi kirmay, balki ma'lum bir bosqichlarda ularga birikadi. Prokariotlarda polipeptid molekularining yig'ilish jarayonida elongatsiya faktorlarining ahamiyati quyidagi sxemada keltirilgan: bir aminokislota uzaygan polipeptid zanjir peptidil markazga suriladi yangi hosil bo'lgan polipeptid zanjir bir aminokislota uzayadi. Bu yerda 1-aminoasil -tRNK faollashadi, ribosomaning aminoatsil markaziga birikish uchun 2-aminoatsil tRNK ribosomaning aminoatsil markaziga birikadi. GTF borligi (lekin uning gidrolizi emas) EF-Tu ribosoma bilan bog'lanishi uchun zarurdir, gidroliz esa uzayish jarayoni tugagach elongatsiya faktorini ribosomadan ajrashish uchun muhimdir. Bu hol, GTF allosterik effektor tariqasida ish bajarish to'g'risida taxmin qilishga asos bo'ladi.

Bakterial hujayrada RNKning 80%ni rRNK tashkil etib, 5%-mRNK tashkil etadi. mRNA ning bir molekulasida bir qancha ribosomalar (polisomalardan)dan o'tadi. Ribosomalarga o'tuvchi aminokislotalar oqsil molekulasida kodonlar o'rnashishiga qarab joylashadi, ularning detektorlari bo'lib tRNK tarkibidagi antikodenlar hisoblanadi.

Prokariotlar hujayralarida tRNK bo'lib, o'zlarining 3'-OH-uchida H-formilmethionin tutadi (eukariotlarda -Met-tRNK):





29-rasm. Oqsil sintezi siklik jarayonida ribosoma zarrachalari P-polipeptidli A-(50S) ribosoma katta subbirligida aminokislota qismlari.

Bu aminokislotalar initsiatsiyaning uch (1F-1, 1F-2, 1F-3) faktorlari bilan birga polipeptid zanjirini yig'ilishining boshlanishi uchun muhimdir. mRNK, ribosomaning 30S-subzarrachasi va guanoziltrifosfat (GTF) bilan birga, ular initsiatsiya kompleksini hosil qilib, u ribosomaning 50S-subzarrachasi bilan qo'shib va pirovard natijada funksional 70S — ribosomani hosil qiladi. Buning natijasida GTF ning bir molekulasini gidrolizlanib, GDF va noorganik fosfat hosil bo'lib, IF-faktor ajraladi. Reaksiyalarni ana shunday ketma-ketligi GTF ishtirokida EF-Tu kompleksini dissotsiatsiyalanishi va hosil bo'lishi bilan o'xshash (29- a rasm).

Sintezning tugallanishi va polipeptid zanjir ajralishi shartli ravishda uch bosqichga bo'linadi:

1) aminoatsil -tRNK molekulasini mRNK va ularni ribosomaning A-qismi bilan o'zaro ta'sirlanishi ishtirokida yonma-yon oriyentatsiyasi (29- b rasm).

2) peptid bog'ini peptidiltransferaza ta'sirida hosil bo'lishi;

3) peptidni translokaza yordamida siljishi va ribosomani siljishi.

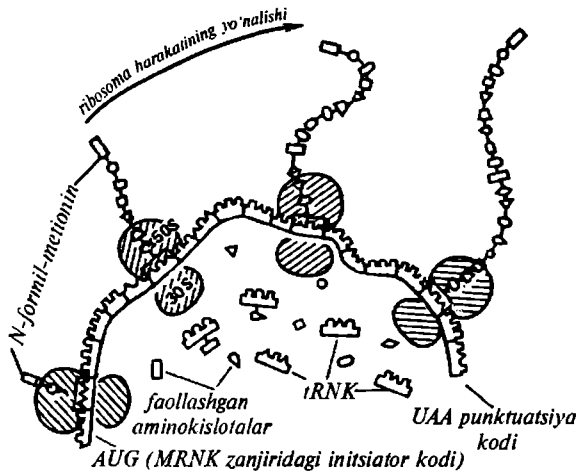
Peptidiltransferaza fermentining katalitik ta'sirida birinchi peptid bog' hosil bo'ladi. Translokaza fermenti va GTF ishtirokida hosil bo'lgan dipeptid ribosomaning A qismidan P qismiga siljiydi (o'tadi) bunda aminokislotalardan holi bo'lgan tRNK ajralib siqib

chiqariladi. Ribosoma navbatdagi, ya'ni keyingi tripletga siljiydi va A qism qarshisiga navbatdagi kodon turadi. Sikl takrorlanadi va stop-kodon yoki punktuatsiya kodoni chiqquncha polipeptid zanjiri o'sishni davom ettiradi. Biosintez tugallanib, oqsil molekulasi zanjiri ajraladi va natijada ikkilamchi hamda uchlamchi strukturalarga ega bo'ladi. Ribosomalar mRNK dan ajraladi va subbirliklarga dissotsiatsiyalanadi. Virus kapsidlarining oqsillari hujayrada analogik yo'llar orqali sintezlanadi. Prokariotlarda va eukariotlarning mitoxondriya hamda xloroplastlarida formil-metionin hosil bo'lishi uchun formil donori bo'lib 10-formil — tetragidrofoliyev kislotasi ishtirok etadi.

mRNK dagi metionin uchun kodon bo'lib AUG, formil-metionin uchun-AUG va GUG ishtirok etadi. Agar AUG tripleti mRNK zanjirining eng boshida yoki bosh uchida joylashgan bo'lsa, uni formil — tRNK tanib va polipeptid formilmetioninidan boshlanadi. Zanjirning boshlanish uchidan uzoqlashgan AUG kodoni odatdagi metionin -tRNK orqali taniladi, u polipeptid zanjirining tegishli joyiga metioninni kiritadi. GUG tripleti zanjir boshida formilmetionin bilan sintez boshlanishini belgilaydi, lekin zanjirning o'rtasiga kelganda u valinning qo'shilishini kodlaydi. N-formilmetionil — polipeptid sintezining umumiy sxemasi 30-rasmda keltirilgan.

Eukariotik hujayralarda ham met-tRNKsi initsiatoridir, lekin prokariotlar met-tRNKsidan farqli, u shakllanmaydi, lekin eIF-5, eIF-2, eIF-3 initsiatsiya faktorlari, ribosomalar 40S-subzarrachasi va mRNK bilan o'zaro ta'sirlanadi. Keyingi reaksiyalari eukariot va prokariotlarda bir xil tipda kechadi.

Vaqt o'tishi bilan hamma oqsillar ham asl ribosomal apparatda sintezlagan ko'rinishda qolmaydi. Ayrim hollarda ba'zi oqsillar posttranslatsion (ikkilamchi) modifikatsiyalarni, ya'ni ribosomalarda oqsil sintezidan so'ng kovalent bog'lardagi o'zgarishlarni kechiradi. Masalan, tamaki mozaika virus oqsilida s-tipidagi va boshqa sitoxromlarda uchlaridagi α -aminoguruh (pK8)asetil qo'shilishi bilan ikkilamchi modifikatsiyalanadi. α -aminoguruhlar maskirovkasi jarayonning ehtimoliy biologik ahamiyati aminopeptidazalar hujumi, ya'ni ta'siridan oqsillarni himoya qilishda karboksi

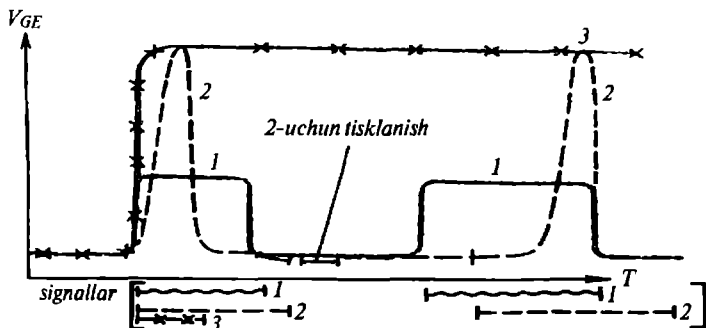


30-rasm. N- formilmetianilpolipeptid sintez sxemasi.

guruhlarni amidirlash bilan karboksipeptidazalardan (pK Z ga yaqin) himoyasi kabi mujassamlangan.

Oqsillarning taxminiy posttranslatsion o'zgarishlariga fermentlardagi yon zanjirlarining modifikatsiyasi kiradi, masalan glutamin-sintetazada tirozinni adenilirlanishi Md^{2+} dan fermentativ faollikni muhtojligini Mg^{2+} — muhtojligiga transformatsiyalaydi; serin yoki treoninni fosforlanishi faol bo'lmagan shakldagi fosforilaza- β ni faol α -fosforilaza shakliga o'tkazadi va h.k. Oqsillarning turli modifikatsiyalari ular xususiyatlarining spektrini kengaytiradi.

Gen ekspressiyasining boshqarilishi. Mikroorganizmlar tashqi muhit o'zgarishlariga moslashish jarayonida energiya to'plash va saqlashda tashqi signallar ta'siriga javob beradi. Umuman olganda javob ijobiy yoki salbiy ma'noda bo'lishi mumkin. Genetik informatsiyaning ekspressiyasi spetsifik regulator molekulasining ishtirokida miqdoriy jihatdan oshsa, bunday boshqarilish (regulatsiya)ni ijobiy deb ataladi, agar genetik informatsiyaning ekspressiyasi shu sharoitlarda kamaysa — salbiy deb ataladi. Birinchi holda regulator molekulani ijobiy boshqaruvchi (regulator), ikkinchi holda esa salbiy boshqaruvchi deb ataladi. Lekin ayrim hollarda salbiy effektning ikkilanish hollari ham ijobiy oxirgi natija bilan



31-rasm. Spetsifik regulator signalga javob tiplari va gen ekspressisi xarakteri.

VGE — gen-ekspressiyasi xarakteri; T — vaqt; 1— ishtirok etish tipi;
2— tranzient tip; 3— benihoya uzoq.

kuzatilishi mumkin. Masalan, modda (effektor) salbiy boshqaruvchining faoliyatini ijobiy boshqaruvchi effektiga o'xshash tormozlaydi.

Boshqaruvchi, ya'ni regulator signallar mikroorganizmlarda uch tipdagi javob berishi mumkin: ishtirok etish; tranzient yoki o'tuvchi; benihoya uzoq (31-rasm). Birinchi tip javob gen ekspressivlik tezligining o'sishi bilan xarakterlanadi, u davomiy indutsirlovchi signal ishtirokiga bog'liq. Signal bartaraf etilganda gen ekspressivlik tezligi o'z holiga qaytadi. Agar signal tiklansa, ekspressiya qaytadan ortadi (1 egri chiziq). Tranzient tipdagi javob gen ekspressiyasining tezligi ortishi bilan namoyon bo'ladi, u davomiy signal ta'sirida ham tezda kamayadi (2 egri chiziq). Signal ta'siri yo'qotilganda va hujayra to'liq tiklanganda (signal ta'sir etishgacha bo'lgan holga qaytish) regulator signalga ikkinchi tranzient javob olishi mumkin. Bunday holda spetsifik oqsil molekulasi (gen hosilasi) o'tuvchi bo'lib, u bartaraf etilgandan so'ng signal ta'sir etib tursa ham ekspressiya yo'qoladi. Aniq bo'lmagan uzoq javob tipi shunisi bilan xarakterlanadiki, regulator signalga javoban gen ekspressiyasini ortgan tempi aniq bo'lmagan uzoq vaqt davom etadi, hatto regulator signal ta'siri to'xtagandan keyin ham javob bo'lishi mumkin (3 egri chiziq). Bunda signal ishga tushiruvchi (trigger) mexanizm kabi ta'sir etadi. Bunday javob differentsiatsiya jarayonlariga xosdir. Hujayrada

bir bor boshlangan gen ekspressiyasi qiz hujayralarda ham to'xtamaydi, shuning uchun u qaytmas bo'lib, naslga o'tadi (masalan, DNK da asoslarni metillashda).

Gen ekspressivligining eng kichik birligi — sistrondir. Bu genetik birlik oqsil molekulasining subbirligini kodlovchi birlikdir. Agar avval ketma-ketlikda «bir gen — bir ferment» va «bir gen — bir oqsil molekulasi» degan gaplar bo'lgan bo'lsa, hozirgi vaqtda «bir gen — oqsil molekulasining bir subbirligi» degan qoida o'rindir.

Genlar ekspressiyasining regulator mexanizmlari barcha komplekslarini repressiya-oqsil sintezini bosuvchi va induksiya-oqsil sintezini stimulatsiyalariga bo'lishi mumkin. Mikroorganizmlarda gen ekspressivligini boshqaruvchi asosiy mexanizmlari (prokariot va eukariotlarda) ko'p jihatdan bir xil, lekin eukariotik tiplarda ular murakkabroq sodir bo'ladi. U va bu turlarda oqsil sintezining tezligi, uning turli bosqichlarida tashqi va ichki omillar ta'siriga bog'liq bo'lgan boshqaruv mexanizmlari mavjud. Prokariotlarda boshqaruvchi, ya'ni regulator genlarga agarda ularning mahsuli (oqsil molekulalari) boshqa genlar gen-repressorlarni hisobga olganda boshqarilishiga jalb qilinsa mansub bo'ladi.

Genlar ekspressiyasini boshqarilishida ma'lum (boshqaruvchi) DNK ketma-ketligi (masalan, promotorlar, operatorlar) ishtirok etadi.

DNK (operatori) regulator ketma-ketligi bilan bog'lanadigan va shunday holda gen transkripsiyasini bloklovchi oqsil — repressor deb nomlanadi. Repressorni faol bo'lmagan holdan faol holga o'tkazuvchi moddalar *korepressorlar* deb ataladi, repressorni infaollovchi moddalar *induktorlar* deb ataladi. Shu ta'riflardan ko'rinib turibdiki, repressor korepressor va induktorlarni bog'lovchi qismlariga ega. Repressor oqsili boshqaruvchi gen bilan kodlanadi (33-rasm). Bu allosterik oqsil faol shaklda ma'lum fermentlarning sintezini ingibirleydi (repressiya). Ayrim quyi molekullali modda (induktor)lar repressorlar bilan o'zaro ta'sirlanib, uni bloklaydi yoki faolligini buzadi va shundan so'ng u fermentlar sintezini tormozlay olmaydi. Demak, oqsil sintezini (fermentlar) induksiya yoki derepressiya deb shunga aytiladi. *Derepressiya koordinirlangan* yoki *koordinirlanmagan* bo'lishi mumkin.

Katta bo‘lmagan molekularlar (purinlar, aminokislotalar) korepressorlar sifatida ishtirok etadi. Ular shu kichik molekularlar biosinteziga jalb etilgan barcha fermentlar sintezini bloklashi mumkin. Masalan, *Salmonella typhimurium* o‘stirilishida gistidin qo‘shilishi shu aminokislota biosintezidagi barcha fermentlar sintezini repressirlaydi. Shunday repressiya oxirgi mahsuloti koordinirlangan deb atalib, barcha biosintez yo‘llariga umumiy hisoblanmaydi. Ko‘rib chiqilgan repressiya-derepressiya misollari teskari aloqa tipidagi regulator mexanizmlar qatoriga kiritiladi (ing. *feedback* — repression).

Genning ekspressiyasi induktor-spetsifik boshqaruvchi signalga ortishi indusibelli deb ataladi. Agar har qanday spetsifik boshqaruvchi signal yo‘qligida, gen ekspressiyasi yetarli darajada yuqori bo‘lsa, bunday genlar — konstitutiv deb ataladi. Ayrim, avval indutsibel bo‘lgan gen hosilalari (oqsillari) mutatsiyalar natijasida (konstitutiv mutatsiyalar) konstitutiv ekspressiv bo‘lib qoladi.

Birlamchi oqsillar strukturalari genetik kod orqali kodlanadi. Mutatsiyalar natijasida kod o‘zgarib, oqsilning birlamchi strukturasini (ferment) modifikatsiyalanadi. Mutatsiyalar fermentlarning katalitik faolligining qisman va to‘liq yo‘qolishiga kamdan-kam hollarda esa uning oshishiga olib keladi. Shunday qilib, mutatsiya — gen ekspressiyasi boshqarilishining asosidir.

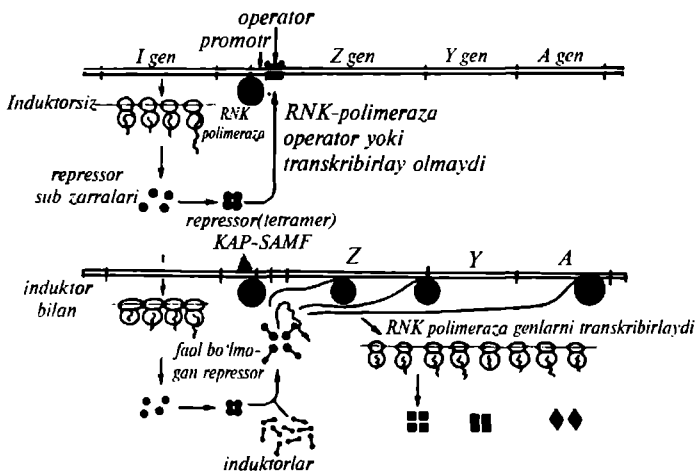
Metabolizm boshqarilishining boshqa mexanizmi — induksiya hisoblanadi. Ozuqa muhitlarga ayrim substrat (induktor)lar qo‘shilishi fermentlar sintezini ortishiga olib keladi — bu adaptiv moslanuvchan yoki indutsibelli fermentlar, bu α -galaktozidaza *E.coli* da, penitsillinaza *Bacillus cereus*da bo‘ladi.

Prokariotlarda o‘zlari indusirlovchi fermentlarga tegishli ko‘pgina induktorlar substrat sifatida ishtirok etsa ham ayrim induktorlar substrat bilan struktur o‘xshash, lekin induktor bo‘lmaydi. Ularni sababsiz induktorlar deb ataladi. Bunga qarshi ayrim moddalar substrat bo‘lishi mumkin, lekin induktor bo‘lmaydi. Ko‘p hollarda qaysidir bir komponent katabolizm yo‘lidagi turli fermentlarni indutsirlaydi (masalan, laktoza B-galaktoziltransferazani va B-galaktozidazani indutsirlaydi).

Ferment bitta shtammga konstitutiv bo'lishi mumkin, boshqasiga esa induksibel bo'lib, uchinchisida bo'lmasligi mumkin. Shunday fermentlarni induksiyalash xususiyatiga ega hujayralar, induktor qo'shilmagan holda ham o'suvchi, doim uni o'lchovchi asosiy darajasiga ega. Induksiya yordamida ferment miqdori 2—1000 marta ortishi mumkin.

Induktorga bo'lgan javobning sifati va o'lchamlari hujayra genomi bilan belgilanadi. Bir guruh katabolit fermentlar sintezini kodlovchi barcha struktur genlar operonni tashkil etadi va shu operonga tegishli barcha fermentlar bir induktor bilan indusirlanadi, bu induksiyani esa koordinirlangan deb ataladi, ya'ni operon — koordinirlangan boshqaruv tizimidir.

E.coli laktoz operonining tuzilishi ilgari shu bo'limda ko'rib chiqilgan. Bu yerda repressiya va derepressiya asosida uning boshqarilish sxematik mexanizmi ko'rsatilgan (32-rasm). Induktor yo'qligida P-gen repressor oqsil molekulasining konstitutiv sintezini belgilaydi, u DNK dagi operatorga qo'shiladi va shu bilan RNK-polimeraza fermentini DNK ning shu qismiga bog'lanishiga yo'l qo'ymaydi. Shunday qilib, struktur genlar transkripsiyasi yo'qotiladi. Agar induktor bor bo'lsa, boshqaruvchi gen hosilalari



32-rasm. Repressiya-depressiya asosida induktorlar laktozali operonning boshqarilishi-sxema mexanizmi.

bo'lmish repressor oqsil molekulalarini ingibirlaydi va operator band bo'lmagan holda qoladi. Siklik adenozinmonofosfat (SAMF) ishtirokida va uni bog'lovchi oqsil katabolizm faolatori (KAP yoki SAP) RNK-polimeraza struktur genlarni transkribirlashi mumkin va mRNK polisiston molekulasini sintezlanish reaksiyasini katalizlaydi, keyinchalik laktoza katabolizmida ishtirok etuvchi B-galaktozidaza, permeazalar va asetilazalar molekulalarini sintezida translatsiya uchun ishlatiladi.

Konstitutiv fermentlar ta'sirida hujayra tomonidan ishlatiladigan substratlar, indutsibel metabolitik yo'llarning katabolitik repressiyasini keltirib chiqaradi. Bular glukoza, fruktoza, glukoza, G — fosfat, h glutamat va boshqa moddalar bo'lishi mumkin.

Mikrob hujayralarida sAMF va KAP lac- operonida promotor bilan qo'shiluvchi kompleks hosil qilishi mumkin. Faqat shu kompleks ishtirokida bu operon transkripsiyasini initsiatsiyasi mumkin bo'la oladi. Demak, sAMF -KAP kompleksi ijobiy boshqaruvchi sifatida ta'sir etadi, chunki uning ishtiroki gen ekspressiyasi uchun muhimdir.

Eukariotik mikroorganizmlarda bakteriyalardagi repressor tipidagi boshqaruvchi oqsillar aniqlanmagan; ular operonlari, odatda, monosistonli keng doiradagi boshqaruvchi zonalar bilan struktur genlari esa genom bo'yicha tarqoqdir (prokariotlarda bir operonda mujassamlangan). Eukariotlarda viruslarga va prokariotga nisbatan struktur genlar faolligi guruhli boshqaruvchi yaxshi rivojlangan. Gen ekspressiyasini boshqarilishidan tashqari fermentativ faollikni boshqarilishi ham mavjud, barcha tirik hujayrada biokimyo jarayonlarni faqat fermentlar va ferment tizimlarining kelishgan ta'sirida yuz berishi mumkin. Gen ekspressiyasi hosilalarining katta qismini oqsil — fermentlar molekulalari tashkil etadi.

Mikroorganizmlar o'zgaruvchanligi. O'zgaruvchanlik deganda, mavjud bo'lgan va yangidan hosil bo'layotgan organizmlar turli-tumanligi tushuniladi. Mikroorganizmlar bilan ishlaganda obyekt sifatida bir tur vakili emas balki, populatsiyalar ishlatiladi.

Populatsiya — bir turga mansub bo'lgan ko'plab hujayralar, ma'lum sharoitlarda qator avlodlarda yashab, unda bu hujayralar-

ning tasodifiy erkin chatishishida sezilarli to'rsiqlarning bo'Imasligi. Mikroorganizmlar populatsiyalarda genetik dasturlarning umumiyliigi bilan genetik informatsiya bilan erkin almashinishi mumkinligi bilan xarakterlanadi. Populatsiya uchun quyidagi ko'rsatkichlar xarakterli: zichlik — hajm birligi yoki maydoniga tur vakillarining soni; ortish — vaqt birligida yangi vakillar soni; nobud bo'lish — ma'lum vaqt oraliq'ida xalok bo'lgan vakillar soni. Populatsiyalar sonining o'zgarishlari ko'payish egri chiziqlari yoki tirik qolganlar egri chiziqlari orqali ifodalanadi. Mikrob kulturasi ona va qiz vakillari amaliy farqlanmaganda hamda ular o'rtasida qarindosh bog'larini aniqlab bo'lmagan holda toza kultura deb nomlanadi. Toza kulturalar (populatsiyalar singari)ni genetik izlanishlar uchun kam yoki umuman qo'llab bo'lmaydi. Genetik izlanishlar klon kulturalarida olib boriladi. Klon — irsiy jihatdan bir xil bo'lgan hujayralardan tarkib topgan kultura bo'lib, jinssiz yo'l orqali ko'payish natijasida hosil bo'ladi. Zamburug' hujayralari ko'p yadroli bo'lishi mumkin (masalan, tuban bir hujayrali zamburug'larda), shuning uchun ularning klon kulturalarini olish nihoyatda qiyin. Yo'naltirilmagan (spontan) mutatsiyalar turli mikroorganizmlarda chastotasi $1 \cdot 10^{-4}$ ~ $1 \cdot 10^{-10}$ marta bitta vakilga vaqt birligida yoki bir generatsiya tezligida yuz beradi. Bu degani, berilgan davrda 10000 yoki 10 mlrd hujayralardan bir hujayra o'zgaradi va klon kuiturasini yashash vaqti cheklangan. Lekin qandaydir spetsifik belgilarga ko'ra (masalan, antibiotik hosil bo'lish) kulturani irsiy bir xilligi ekish vaqtlarida uzoq vaqt ushlab turilishi mumkin. Bunday kulturani shtamm deb ataladi. Shtamm jinsiy va jinssiz ko'payish yo'lida spetsifik belgisini saqlashi mumkin.

Mikroblar o'zgaruvchanligini hisobga olishda ishlatiladigan ko'p belgilardan — morfologiya, struktur kimyoviy o'ziga xosligi, kultural xususiyatlari, antigenlik — genetika sohasi uchun hujayralar avlodlaridagi stabil o'zgaruvchanlik katta ahamiyatga egadir. Farqlanishicha: irsiy mutatsiyalar, irsiy modifikatsiyalar va irsiy uzoq fenotipik modifikasiyalar ajratiladi.

Mutatsiya — organizm reaksiyasi me'yoriy qaytmas va genotipik o'zgarishlaridir. Organizm reaksiyasi me'yori — turning har xil yashash sharoitida fenotipning namoyon bo'lishi. Fenotip — tashqi

muhit konkret sharoitlaridagi organizmning ma'lum belgilari yig'indisi. Mutatsiyani belgilovchi faktorlar — mutagenli yoki mutagenlar deb ataladi. Kimyoviy mutagenlardan — etilen hosilalari, uretanlar, alkilsulfonatlar, ipritlar, etileniminlar va boshqalar ma'lum; fizikaviy mutagenlar — nurlanish (ionli, ultrabinafsha) ultratovush, yuqori harorat; biologik mutagenlar — bakteriya viruslari (faglar).

Mutagenlar ta'sirida irsiy o'zgargan hujayralar *mutantli* deb ataladi, ulardan olingan kulturalar esa *mutantlar* deb ataladi. Mutatsiyalar indutsirlangan (nazorat qilib bo'ladigan) va spontan (nazorat qilib bo'lmaydigan) bo'lishi mumkin. Oxirgisi eksperimentator ishtirokisiz tabiiy hollarda yuz beradi. Mutatsiyalar quyidagicha namoyon bo'lishi mumkin, masalan antibiotiklarga nisbatan turg'unlikning o'zgarishi, ayrim o'sish faktorlariga bo'lgan muhtojlik (auksotroflar), ayrim fermentlar sintezining defektligida va h.k. Tashqi muhit sharoitlariga hujayralar genotipik o'zgaruvchanligining adekvatligi tabiiy tanlanish yo'lida adaptatsiya bilan baholanadi, chunki mutantlar hayotchan yoki hayotchan bo'lmaganlarga ajratiladi. Agar mutatsiya eukariotik diploid xromosomalarga ega yadroli hujayrada yuz bergan bo'lsa, bunday mutatsiya dominant gen bilan nivelirlanadi va uning aniqlanishi qiyinlashadi yoki turli hujayralarga yadrolar taqsimlanmasdan mumkin bo'lmaydi.

Nasliy bo'lmagan modifikatsiyalar — klonlar yashash sharoitlarini o'zgarishidagi fenotip almashinishi. Masalan, *Serratia marcescens*larda yuqori haroratda o'stirilganda pigmentatsiya yo'qolishi va harorat pasayganda pigment hosil qilinishga qaytish. Konkret fenotip turning ma'lum bo'lgan aniq bir yashash sharoitlarida hosil bo'ladi va butunlay irsiy konstitutsiyaga yoki hujayra genotipiga bog'liq. Genotip yadro apparati — genom va sitoplazmatik irsiy strukturalar — plazmoni birlashtiradi. Nasliy bo'lmagan modifikatsiyalarga masalan, fermentlarning indutsibel sintezi kiritiladi. Spetsifik substrat — induktor ta'sirida spetsifik ferment hosil bo'ladi. Muhitdan induktor olib tashlanganda hujayra avvalgi ferment bo'yicha repressirlangan holga qaytadi. Fermentlarning indutsirlangan sintezi ba'zan — adaptiv sintez deb ham ataladi, hosil bo'lgan fermentlar — moslashgan deb ataladi.

Adaptatsiya (keng ma'noda) o'zgaruvchan yashash muhitiga irsiy kompetent hujayraning moslashishi.

Modifikatsion o'zgaruvchanlikning davomiyligi stabil metabolik sikllar ishga tushishi bilan belgilanadi. Ko'payish jarayonida ona hujayralar genotip strukturalari va boshqa hujayra komponentlarini qiz hujayraga teng o'tkazadi, ular mikroorganizm ma'lum yashash sharoitlarida avtomatik moddalar almashinuv reaksiyasini ta'min etib turadi va bir necha generatsiyalardan so'ng hujayradan yo'qolib ketadi. Birinchi davrlarda ular avlodlarga irsiy o'tkaziladi — bu *davomiy irsiy fenotipik modifikatsiyalar*, ular faqat hujayra strukturalarga xos bo'lib, viruslar bunga ega emas.

Ko'rib chiqilgan o'zgaruvchanlik turlari tegishli uning analizini ham belgilaydi. Mikroorganizmlarda genetik analiz, mutatsion va gibridologik analizlarni o'z ichiga oladi. Birinchisi mutantlarning turli-tumanligini va mutatsiya hosil bo'lish jarayonini aniq miqdoriy jihatdan o'rganadi. Uning yordamida irsiy farqlar mavjudligini qo'yish mumkin va mutantning fenotipik o'ziga xosligi aniqlanadi. Gibridologik analiz qator avlodlarda ona xususiyatlarning irsiylanishini miqdoriy o'rganilishini nazarda tutadi. Bunda eukariotik mikroorganizmlar hujayraprotoplastlarining gibridizatsiyasidan foydalanish maqsadga muvofiq bo'ladi. Shunday analiz yordamida belgilarni genetik determinallanishini va genlarni genomda lokallashtiruvini hamda gen ichidagi mutatsion o'zgarishlarning lokallashtiruvini aniqlash mumkin.

Mikroblar yuksak organizmlar kabi, qardosh lekin genotipik identik bo'lmagan hujayralar orasida mavjud bo'lgan irsiy informativni yig'ish va qayta taqsimlash xususiyatiga ega. Bir hujayrada ikki har xil hujayralardan mutatsiyalangan genlar kombinatsiya jarayoni genetik rekombinatsiya deb ataladi. Rekombinatsiya — transformatsiya, transfeksiya, kon'yugatsiya va transduksiyalarda kuzatiladi. Bunda hujayralarning bir-biriga haqiqiy qo'shilishi sodir bo'lmaydi va faqat genetik materialning bir qismi retsipiyyent hujayraga o'tadi. Natijada to'liq bo'lmagan yoki qisman diploid — merozigota, yoki qisman zigota hosil bo'ladi (grek, seroa — qism, juft). Retsipiyyent hujayra genomi yana — endogenota deb, unga kiritiluvchi DNK fragmenti ekzogenota deb ataladi. Ekzogenota

hujayrada reetriktaza yoki endonukleaza fermenti yordamida gidrolizlanishi mumkin (restriksiya); endogenota bilan rekombinant xromosoma hosil qilib juftlanishi mumkin; induvidual holda saqlanib replitsirlanishi, keyinchalik qisman diploid hujayralar klonini shakllantirishi mumkin; merozigota ko‘rinishida avlodni bir hujayrasida replikatsiyalanmasdan saqlanishi mumkin (abortiv transduksiya).

Eukariotlarda jinsiy hujayralar (gametalar) haqiqiy qo‘shilishi yuz beradi, natijada diploid zigota hosil bo‘ladi. Eukariotlarda rekombinatsiya xromosomalar krossingoverida (ingl. *crossing* — qo‘shilish, chatishish; *over* — ustida, yuzasida) amalga oshadi, prokariotlarda esa ikki har xil replikonlar integratsiyasida (replikon-replikatsiya birligi), masalan flaglar, integrallanuvchi bakterial xromosoma bilan sodir bo‘ladi.

Transformatsiya — donor bakterial hujayradan retsiyent bakterial hujayraga kimyoviy toza DNK orqali informatsiyani o‘tishi jarayonidir, bunda rekombinatsiya natijasida genom spetsifik ketma-ketligi o‘rin bosadi. Bunda DNK hech qanday vositachisiz transformatsiyalovchi agent bo‘lib qatnashadi. U DNK-aza fermentiga sezuvchan. Grammusbat va grammanfiy bakteriyalar uchun transformatsiya jarayoni ma’lum, u besh fazaga bo‘linadi:

1) DNKning retsiyent hujayra bilan qaytar kontakt fazasi, bunda DNK DNK-azaga sezuvchadir;

2) DNKni retsiyent — hujayraga qaytmas kirish fazasi, bunda donor DNK DNK-azaga sezuvchan emas va levomitsetin bilan qayta ishlanishida o‘zgar olmaydi.

3) donor DNKni retsiyent xromosomasi bilan juftlashish fazasi. DNK DNK-azaga sezuvchan emas, keyingi hodisalar levomitsetin bilan ingibirlanadi;

4) donor DNK ni retsiyent DNK bilan rekombinatsiya natijasida integratsiyalanishi fazasida DNK DNK-azaga sezuvchan emas, kiritilgan marker retsiyent xromosomasining DNKsi bilan replikatsiyalanadi;

5) integrallangan retsiyent xromosomasida yangi informat-siyani replikatsiya fazasi, DNK DNK-azaga sezuvchan emas, transformatsiyalangan klon rivojlanadi. Molekular massasi $1 \cdot 10^7$

Da bo'lgan DNK ayniqsa ikki zanjirlisi, hujayraga faqat bir ipi kirsam ham yuqori transformirlovchi faollikka ega bo'ladi. Transformatsiya vaqt o'Ichovida sekundlarda pnevmokokklarda yoki daqiqalarda (gemofil tayoqchalarda va boshqa bakteriyalarda) sodir bo'ladi.

Transfeksiya — bu jarayonda komponent bo'lgan bakterial hujayra bilan fag DNK si yutilganda informatsiya kiritiladi. Transfeksiya besh bosqichga ajratiladi:

- 1) hujayra orqali fag DNKsini adsorbsiyalanishi;
- 2) adsorbirlangan fag DNK sini hujayraga yutilishi;
- 3) endonukleaza fermentlari yordamida yutilgan fag DNKni fragmentatsiyasi;
- 4) birlamchi rekombinatsiya, fag DNK fragmentlarini qo'shishi bilan yuz beradi;
- 5) yetuk fag zarrachalarini hosil bo'lishi.

Transfeksiyada kompetent hujayra orqali fag DNK sini yutilish jarayoni bakterial DNKni transformatsiyasi jarayoniga o'xshash, lekin ular farqli, chunki DNK fragmentatsiyasi faqat transfeksiyada yuz beradi. Oxirgi faza fag zarrachalari bilan hujayralar zararlanganda, ya'ni tabiiy yo'l bilan yuz beruvchi jarayonni eslatadi. Shunday qilib, transfeksiyada kompetent hujayra fag zarrachasidan ozod etilgan fag DNK sini yutadi. Transfeksiya lizogen hujayralardan ajratib olingan profaglar DNK si ishtirokida yuqori samarali kechadi. U kompetent bakteriyalar sferoplastlarida ham kechadi.

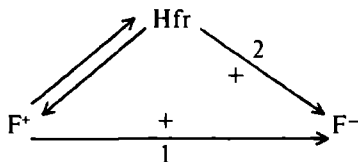
Kon'yugatsiya deb, har xil jinsli bakterial hujayralari orasida hujayraviy aloqada (kontaktida) erkak vakildan genetik informatsiyaning urg'ochi vakiliga to'liq yoki qisman o'tkazilishi jarayoniga aytiladi.

Kon'yugatsiya to'rt bosqichda sodir bo'ladi:

- 1) qarama-qarshi tipdagi chatishish hujayralarning (+ va -) kon'yugirlanishi;
- 2) erkak hujayradan kon'yugatsion ko'prik orqali genetik informatsiyaning urg'ochi hujayraga o'tishi;
- 3) retsiyent hujayra xromosomasiga genetik informatsiyaning to'liq yoki qisman kiritilishi;
- 4) segregatsiya (lot. *segregare* — ajratish). Hosil bo'lgan rekombinant xromosomani segregatsiyalanishi.

Bakteriyalar jinsi, ularning genetik F-faktor (ingl. Fertility - ko'p pushtlik) deb ataluvchi elementini o'tkazilishi (transmissibellik) bilan belgilanadi. Urg'ochi hujayra (F^-), kon'yugatsiya jarayoni F-faktor olib, erkak (F^+) ga aylanadi. Bakteriyalar kon'yugatsiyasida xromosoma markerlarning o'tishi — tasodif beixtiyor hol. Bundan tashqari, u F-faktor o'tishini ikkilamchi natijasi bo'lib donor hujayradagi faktor bilan integratsiyalanuvchi xromosomaga bog'liq.

F-faktor xromosomadan tashqaridagi irsiy determinantga — plazmidlarga tegishli bo'lib, ko'pincha F-pililar orqali yoki P-pililar (pseudomonaslarda) o'tkaziladi. F^+ -hujayralar populyatsiyalarida krossingoveri natijasida F-faktorning xromosoma bilan integratsiyasi taxminan har bir generatsiyaning 100 000 hujayradan bittasida yuz beradi. Integratsiya yuz bergan hujayralarda va ular hosil qilgan klonlar yuqori chastotali rekombinatsiya klonlari Hfr (*High frequency of recombination*) deb ataladi. Hfr hujayra populyatsiyasida integratsiya jarayoni qaytardir. Ikkinchi krossingover natijasida F-faktor yo'qotilishi taxminan F^+ -hujayralar populyatsiyasining integratsiyasidagi chastota kabi sodir bo'ladi. *E.coli* K12 misolida rekombinatsiyalar yo'nalishi jinsiy tipidagi hujayralarga tegishli bo'lib, quyidagicha ifodalash mumkin:



(1 yo'nalishdagi genetik rekombinantlar soni yuqorida keltirilgan sxemada partnyer bakteriyalar sonidan 0,001% dan oshmaydi, 2 yo'nalishda esa 100—1000 marta ko'p hosil bo'ladi).

Hfr — hujayralarni F^+ -hujayraga reversiyasida, shunday variantlar ham paydo bo'lishi mumkin, unda bakterial xromosomaning bir qismini F-faktorga kiritadi. Shunday faktorni oraliq (F) deb ataladi. Uning F^+ -dan F^- -hujayraga o'tkazilishida F^+ xususiyatli erkak hujayralari va Hfr bakteriyalari hosil bo'ladi. Kon'yugat

siyada F-faktor yordamida bakteriyalar genetik informatsiyasini o'tkazilishi seksduksiya yoki F-duksiya deb ataladi.

Transduksiya — bakterial donor — hujayradan fagga sezgir retsiyent -hujayraga fag yordamida DNKni o'tkazilish jarayoni. Fag donor va retsiyent hujayralar o'rtalarida vositachi bo'lib xizmat qiladi. Turli fag zarrachalari orasida ayrimlari transduksiya-lovchi bo'lishlari mumkin ($1 \cdot 10^5$ dan $1 \cdot 10^8$ gacha). Transduksiyaning ikki turi ajratiladi: nospetsifik (umumiy) va maxsus yoki spetsifik (cheklangan). Umumiy transduksiyada istalgan xromosoma markeri taxminan teng ehtimollikka fag zarrachasiga kiritiladi. Spetsifik transduksiyada fag tarkibiga faqat integratsiya sayt — joylariga tegishli lokuslar kiritiladi. Shunday, fag bir belgini — galaktozani fermentlash xususiyatini transduksiyalaydi. *E.coli* DNKsida faqat birgina sayt bo'lib, faglar DNKsi bilan rekombinatsiyalanishi mumkin. Rekombinatsiyada DNK ni yopishqoq uchlari ishtirok etadi, chunki faglar lineyli DNK sining ikki bir zanjirli uchlari asoslar ketma-ketligi komplementardir. Fag DNKsining eritmasini 60°C qizdirganda va keyin sekin sovutilganda asoslarning komplementar o'zaro ta'siri hisobiga yopishqoq uchlari bir-biri bilan qo'shiladi.

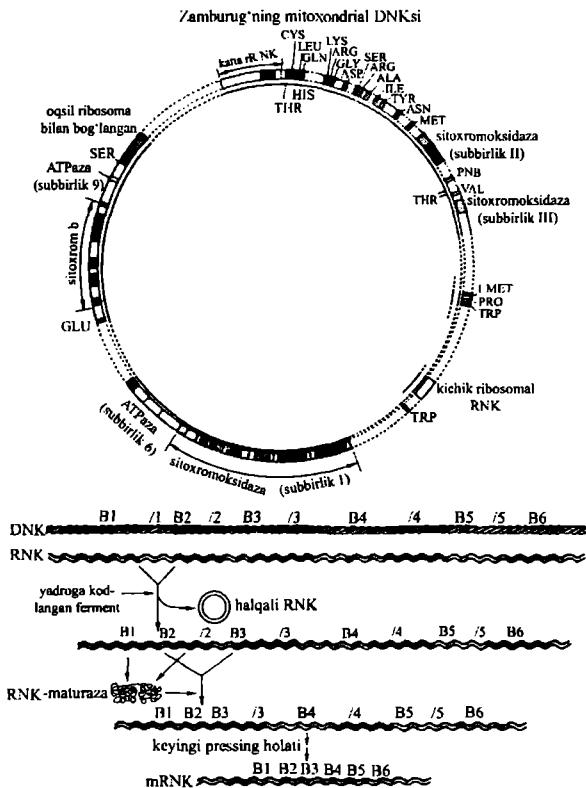
Fag yoki lizogenli transduksiyalarini konversiya (xromosomasiz lizogeniya) bilan aralashtirib bo'lmaydi, bunda bakterial hujayralar xususiyatlari faqat fag zarrachalari orqali belgilanadi. Shunday xususiyatlar faqat lizogen yoki fag bilan zararlangan shtammlarga xos bo'lib, hech qachon faglardan ozod shtamm hujayralarida hosil bo'lmaydi. Masalan, *Corynebacterium diphtheriae* hujayralari faqat ma'lum faglar bilan zararlangandagina toksin ishlab chiqaradi. Shunday fagsiz hujayralar mutatsiya natijasida ham bunday xususiyatga ega bo'la olmaydi. Toksigen stafilokokklar haqida ham shuni gapirish mumkin. Fagli konversiya patogenli fermentlar — gialuronidaza, koagulaza, gemolizinlar, letsitinazalar, fibrinolizin (7-bobga qarang) hosil bo'lishi natijasida virulentlikka sabab bo'lishi mumkin.

3.5. Xromosomadan tashqaridagi DNK

Xromosomadan tashqari dezoksiribonuklein kislotalarga mitoxondrial DNK va aerob eukariot hujayralari xloroplastlar DNK si, ba'zi achitqi (drojjevoy) organizmlar ikki mikronli DNK plazmada va bakteriya plazmidalari kiradi.

Mitoxondrial DNK (mtDNK) qator achitqilar, mitseliyli zamburug'lar, tripanosomalar va suv o'simliklari xloroplastlarida nisbatan to'liq o'rganilgan. U bakteriyalar xromosomasiga o'xshash bo'lib, oqsillar bilan bog'lanmagan ikki spiralli halqasimon DNK dan iborat (ba'zi protozoalarda mitoxondrial DNK yopiq (razomknut)). Biroq, mitoxondriyalar genomi bakterial genomdan ancha kichik bo'lib, o'lchami virus genomiga yaqin bo'ladi. U genlar ichida katta intronlari bo'lgan 78000 dan ortiq, nukleotidlarni o'z ichiga oladi. Funktsional jihatdan mtDNK mitoxondriya ribosomalari rRNK va tRNK, shuningdek ichki membrana nafas olish fermentlari komplekslarining subbirliklari mRNK lari uchun matritsa bo'lib xizmat qiladi. Biroq, mitoxondriya va xloroplastlarning aksariyat ribosoma oqsillari hujayra sitoplazmalaridan olinadi (import qilinadi). Ichki membrana, matriks, tashqi membrananing barcha boshqa oqsillari hujayraning yadro DNK sida kodlangan. Demak, mitoxondriyalar genetik apparatining funksiyasi ko'p jihatdan hujayra yadro apparatiga bog'liq va u tomonidan ta'minlanadi; ularning har ikkisi o'zaro muvofiqlikda ishlaydi. Masalan, achitqi mitoxondriyalari genlari inson mitoxondriya genlariga o'xshab ketishi, biroq o'z tuzilishiga ko'ra farqlanishi aniqlangan. 33- a rasmda achitqi mtDNK xaritasi ko'rsatilib, unda uzun kodlanmaydigan uchastkalar — intronlar mavjud. Genetik ekspressiya chog'ida bunday gen to'laligicha transkribirlanadi. Hosil bo'lgan gyaRNK splyasing (yoki prosessing)ga duch kelib, ya'ni intronlar kesilib, ekzonlar esa ligazalar yordamida yetuk mRNK ga tikiladi.

Yadro xromosomalarida intronlar hech qanday oqsillarni sintezlamay, mitoxondriyalarda esa ular keyinchalik o'zi intronlarni kesib ajratishda ishtirok etadigan alohida oqsillar sintezini kodlashtiradi. Ba'zi ferment (oqsil)larning molekulari bir vaqtning o'zida ekzonlar va intronlar bilan kodlanadi. Mitoxondriyalarning



33- rasm. Achitqilarning mitoxondrial DNK kartasi (a) intronning kesilishi uchun zarur bo'lgan maturazaning RNK-maturaza orqali hosil qilinishi (b):

ana shunday fermentlaridan biri maturaza (ingl. mature — yetilmoq) deb nomlangan. Har bir intron uchun o'z maturazasi mavjudligi ham ehtimoldan holi emas. Mitoxondrial DNK intronlari bakterial transpozonlarga o'xshaydi; maturazalar transpozozalardan kelib chiqqan deb taxmin qilinadi. Achitqi mitoxondriyalari DNK larida ko'plab RNK sintezi initsiatsiyasi nuqtalari ochilib, bu ularda transkripsiya jarayonini nazorat qilish imkoni borligidan dalolat beradi.

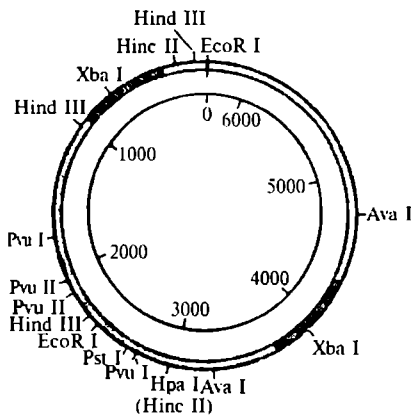
Ba'zi eukariotlar yadro DNK laridagi mtDNK segmentlari aniqlangan. Shu bilan bog'liq ravishda genlarning organellalardan hujayra yadrolariga ko'chirilish vaqti ayon bo'ladi. Arxeobakteriyalar genlarida intronlar mavjudligi aniqlanishi

mitoxondriyalarning kelib chiqishi to'g'risidagi endosimbiotik farazga (gipoteza) qarshi so'nggi e'tirozlarni bartaraf etdi.

Ikki mikronli DNK achitqilarning ikki mikronli DNKsi tarkibida 6300 juft nukleotidlar bo'lgan halqasimon ikki ipli plazmida hisoblanadi. U qator *Saccharomyces* turkumiga oid turlarda topilgan. Diploid hujayrada ushbu plazmidaning 60—100 atrofida nusxasi mavjud bo'lishi mumkin. Funktsional jihatdan ikki mikronli plazmida amalda nukleoplazmada lokallashuviga qaramay, sitoplazmatik element deb baholanadi. Hujayralar ikki mikronli plazmidalar ichiga tushgan taqdirda ular ko'payishining oldini oladigan to'siqlarga ega emas. Ushbu plazmidalar xromosoma DNK lari bilan gibridlar hosil qilib, ular bilan kombinatsiya shaklida kelishi mumkin. Achitqi ikki mikronli DNKsi (ammo mtDNK emas) bosh gistonlarning normal tarkibiga ega bo'lgan nukleosomalarga joylanib, faol ravishda asosan RNK — polimeraza II bilan transkribirlanadi. Ikki mikronli plazmida hech bo'lmasa, muayyan vaqt davomida nukleoplazma tarkibida joylashib, u xromosoma DNKsi bilan kovalent bog'liq emas. Plazmida oxirida A, B va C sohalari mavjud bo'lib, ular mos ravishda molekular massasi 35000, 37000 va 48000 Da bo'lgan uch oqsil molekulasini sintezini kodlashtiradi. Plazmidada molekular massasi ~ 18000 va ~ 12000 Da ga teng oqsilni kodlashtiradigan ikki kichikroq ochiq sohalarning mavjud

bo'lishiga yo'l qo'yiladi. Barcha ochiq sohalar barqaror poliadenilat RNK shaklida transkribirlanadi.

Plazmida avtonom ravishda hujayra tarkibida replikasiyalanish imkoniga ega. Bakterial plazmidalardan farqli o'laroq achitqining ikki mikronli plazmidasi o'z replikasiyasi davrida hujayra sikli bilan sinxronlashgan (muvofiqlashgan). Ularni o'z tarkibiga olgan hujayralar ikki mikronli plazmidalarga ega



34-rasm.

bo'lmagan to'qimalardan fenotipik jihatdan farqlanmaydi. Ular hujayra genomining bor yo'g'i ikki foiziga yaqin qismini tashkil etadi, xolos. Achitqi ikki mikronli plazmidasining funksional vazifasi chuqur o'rganilmoqda. Hujayralarning oligomitsin antibiotigiga bardoshliligi va agarlashgan muhitlardagi koloniyalarda mahalliy (sektor) o'lish holatlarini aynan unga bog'laydi.

Bakteriya plazmidalari — avtonom ravishda replikatsiyalanadigan molekula tuzilmalari. Bakteriya xromosomasi bilan integrallashgan holatda bo'lgan plazmidalar ba'zan episomalardir, deb atalib, bu plazmidalarga oid ko'p uchramaydigan holdir. Integratsiyalashgan holatdagi episoma elementlari hamda bakteriya xromosomalarining qo'shni sohalari orasida rekombinatsiyalar yuz berishi mumkin. Plazmidalarga mo'tadil faglar, bakteriosinogenlik omillari F- va R- omillar kiradi. Barcha plazmidalar halqasimon ikki zanjirli DNK molekulalaridir (molekula massasi $2 \cdot 10^4$ dan $3,2 \cdot 10^8$ Da gacha bo'lgan achitqilardagi killer-plazmida bundan mustasno). Mayda plazmidalar taxminan ikki oqsil uchun, yiriklari esa — 200 oqsil uchun genetik axborotga ega bo'ladi.

Tarkibida mo'tadil fag (profag)ga ega bo'lgan lizogen bakteriyalari xuddi o'ziday yoki o'ziga yaqin faglar bilan zararlanishga nisbatan barqaror hisoblanadi. Lizogenlashuv fagiarning 1—5 turiga nisbatan namoyon bo'lishi mumkin. Kulturalarning faglariga nisbatan bardoshliligi, masalan, qattiq mahsulotlari, antibiotiklar kabilarni ishlab chiqarishda ulkan amaliy ahamiyatga ega. Profaglar retsiptiyent-hujayralarga o'z axborotini kiritib, ular o'z o'rnida toksin ishlab chiqarish imkoniyatiga ega bo'lishi, kimyo terapiya agentlariga nisbatan bardoshliligini o'zgartirishi mumkin va h.k. Bu lizogen yoki fag konversiyasi nomini olgan hodisa (transduksiyasiga qarang).

Bakteriotsinogenlik omillari ilk marotaba *E.coli* ichak tayoqchasida topilib, kolitsin nomini olgan edi. Spetsifik bakteriosinlar sintezini nazorat qiladigan genetik determinantlar mo'tadil faglariga o'xshab ketadi. Ammo ulardan farqli ravishda bakteriosinlar sezgir bakteriyalarni ichida ko'paymay, ularni o'ldiradi. Ba'zi bakteriotsinlar hujayralar mutatsiyasi jarayonida yo'qolib ketishi

mumkin bo'lgan spetsifik retseptorlarda adsorbsiyalanadi. Bakteriotsinlar ko'plab grammusbat va grammanfiy bakteriyalar tarkibida topilgan. Ularni kelib chiqishiga bog'liq ravishda, masalan, *Hafnia alvei* dagi alvesinlar, *Erwinia carotovora* dagi karotovorisinlar, *Proteus morgani* dagi morganosinlar, *E.coli* dagi kolisinlar va boshqa nomlar bilan ataladi.

Bakteriotsinlar ikki toifa (sinf)ga ajratiladi. Birinchi toifaga bakteriofaglar yoki ularning fragmentlariga o'xshaydiganlari oid bo'lsa; ikkinchisiga — yo oddiy oqsil bo'lgan, yo hujayra devori komponentlari bilan bog'liq oqsil bo'lgan bakteriotsinlar kiradi. So'nggi vaqtda ba'zi bakteriotsinlar, masalan, kolitsinlar, ularning shtammlar yig'indisiga (bir sezgir shtammdan kelib chiqqan) nisbatan faolligiga ko'ra tasniflanib, ulardan har biri kolitsinlarning faqat bir toifasiga nisbatan chidamli (bardoshli) hisoblanadi.

Bakteriotsinlar tashuvchi — shtammni (ushbu shtammda yashaydigan plazmidalar populatsiyasiga ham) o'zi o'ldiradigan qardosh shtammlar oldida selektiv ustunlik bilan ta'minlaydi. Kolitsinlar hujayra membranasida kechadigan energiyaga bog'liq jarayonlarning ajralib ketishi; DNK degradatsiyasi va hujayralar bo'linishining bartaraf etilishi oqibatida; 16 S — ribosomasi RNK parchalanishi va oqsil sintezi to'xtab qolishi oqibatida qardosh hujayralarni novbud qilishi mumkin.

F- omil yoki jinsiy omil (kon'yugatsiyaga qarang) kon'yugatsiya jarayonini va bakterial donor — hujayra (F⁺) dan resipiyent hujayraga (F⁻) genetik xromosoma materialining ko'chirilishi jarayonlarini nazorat qiladi. Bir xromosomaga bir F — omil to'g'ri keladi.

R- omil yoki kimyo terapiya moddalariga har tomonlama bardoshlilik (ingl. Resistance — barqarorlik, bardoshlilik) omili transmissibel plazmidadan iborat. U hech qachon mutatsiya natijasida yuzaga kelmay, balki xromosoma DNK lari tarkibida bo'lish bilan (masalan, stafilokokklarda) F — pili (F — omil kabi) orqali bir hujayradan ikkinchisiga beriladi yoki transduksiya orqali o'tadi. Hujayradagi har bir xromosomaga, odatda, yirik plazmidaning bir yoki ikki nusxasi to'g'ri kelib, biroq kon'yugatsiyalanmaydigan miniplazmidalar ham shakllanishi mumkin (bir hujayraga 5 dan 30 nusxagacha).

R — plazmida halqasimon tuzilmaga ega bo‘lib, uning tarkibida RTF (ingl. Resistance transfer factor — barqarorlik paydo qiladigan omil) segmenti va g — barqarorlik determinantlari mavjud yoki mavjud emas. RTF segmentlar molekula massasi $\sim 6 \cdot 10^7$ Da ga, g determinantlarniki esa $\sim 1 \cdot 10^7$ Da ga teng. RTF va barqarorlik determinantlari orasida kovalent bog‘ mavjud emas. R — omillar sex — pililar hosil bo‘lishini regulatsiya qiladi, ya’ni muvofiqlashtiradi. R — omilli hujayralar jinsiy pililarni hosil qilib, mazkur plazmidaning (R⁺) donor hujayrasiga aylanadi. R — plazmidalar hujayralar tomonidan tasodifiy tarzda rezistent kulturalarni saqlashda yoki DNK molekulasini cho‘zadigan (etidiy bromid va akriflavin) yoki RNK sintezini ingibirleydigan (antibiotik rifampitsin) kimyoviy moddalar bilan ishlov berishda yo‘qotilishi mumkin:

Tarkibida R — plazmidalar bo‘lgan hujayralar etilendiamin-tetratsitet, natriy dodesilsulfati kabi moddalar tomonidan tanlab o‘ldirilishi mumkin. R — plazmidalar infeksiyon patologiyada jiddiy ahamiyat kasb etadi, chunki tarkibida R — omillar bo‘lgan patogen mikroorganizmlar hujayralari ko‘plab ma’lum bo‘lgan davolashda kimyoviy preparatlariga nisbatan bardoshli hisoblanadi. Plazmidalar tufayli yuzaga kelgan bu kabi bardoshlilik birinchi navbatda tarkibida R — omillar bo‘lgan patogen mikroorganizmlar tomonidan ishlab chiqariladigan fermentlarning kimyo terapiya vositalarini (sulfanilamidlar, antibiotiklar) modifikatsiyalanishi natijasidir deyish mumkin.

Tarkibida ikki spiralli DNK bo‘lgan boshqa plazmidalar ham ma’lum. Masalan, *Pseudomonas putida* shtammlaridagi biodegradatsiya plazmidalari. Bakteriyalarning bunday shtammlari yuqorida nomlari keltirilgan moddalarni tabiiy va boshqa sharoitda parchalashda muayyan rol o‘ynaydi. *Saccharomyces cerevisiae* achitqi hujayralari tarkibida ikki ipli RNK plazmida topilib, u xuddi o‘zi kabi sezgir hujayralarni o‘ldiradigan oqsil-toksin sintezini induksiyalagan sababli killer-plazmida nomini olgan. Toksin hosilasi bo‘lgan hujayralar esa bunday oqsilga nisbatan bardoshlidir. Toksinning ta’sir mexanizmi to‘laligicha aniqlanmagan bo‘lsa ham, biroq yakunida hujayra membranasi

shikastlanishi ma'lum. Masalan, killer-plazmida vinochilikda qo'llanadigan achitqilarni shikastlashda muhim ahamiyatga ega.

20-jadval

Degradatsiyani ayrim plazmidalari

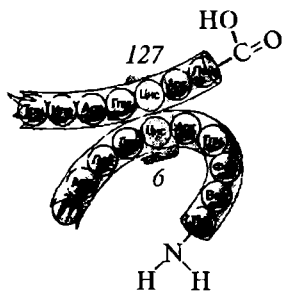
Degradatsiya-lanuvchi substrat	Fermentativ stadiya sonlari	Plazmida	Shtamm	Plazmida o'lchami, MDa
Kamfora	15...20	CAM	PgG1	165
Ksilol	>11	XYL	Pxy	?
Naftalin	>11	NAH	Pg G7	49
Salitsilat	8	SAL	R1	51

Savollar

1. DNK ning infarmatsion xususiyati nimaga asoslangan ?
2. Nukleotiddan nuklein kislotalarning shakllanishining mexanizmi qanaqa?
3. Gomologiya DNK, renaturatsiya va denaturatsiya nima?
4. DNK dagi palindromlar nima va ularning vazifasi qanday?
5. Eukariot mikroorganizm hujayralaridagi xromatin tarkibiga qaysi gistonlar kiradi?
6. Prokariot va eukariot mikroorganizmlarda qanday miqdorda xromosomalar bo'lishi mumkin, xromosomalar o'zi nima?
7. Mikroorganizmlar hujayrasida qaysi tipdagi RNK tiplari bo'ladi? Ularning funksiyasi qanday?
8. Eukariot mikroorganizmlar hujayrasida RNK (protsessing) jarayoni nimani bildiradi?
9. Prokariot va eukariot mikroorganizmlarda ribosomalar nimasi bilan farqlanadi?
10. Polisaxarid molekulalar tuzilishida birlamchi, ikkilamchi, uchlamchi va to'rtlamchi ko'rinish nimani ko'rsatadi?
11. Peptidoglikanning qanday asosiy tuzilish bloklari bor va ularning differentsiatsiyadagi ahamiyati qanday?
12. Grammanfiy bakteriyalarda lipopolisaxaridlarning tarkibi qanday?
13. Sibir yarasi qo'zg'atuvchisi (kuydirgi) va ko'k yiring tayoqchasi hosil qilgan kapsulaning kimyoviy tarkibi qanday?
14. Hujayra membranasining (sitoplazmatik) kimyoviy tarkibi va arxitekturasi qanday?

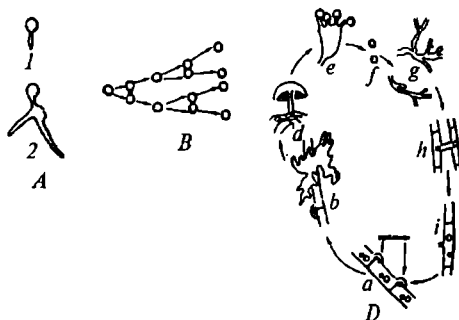
15. *Hujayra membranasining asosiy tarkibiga kiradigan qanday organellalarning nomlarini bilasiz? Hujayrada ularning asosiy funksiyasi nima?*
16. *Kodon, gen, sistron, genomlarga tushuncha bering.*
17. *DNK replikatsiyasi nima va uning mexanizmi qanday?*
18. *Trankripsiyaning mexanizmi qanday olib boriladi?*
19. *mRNK dagi translatsiya nima va uning mexanizmi qanday?*
20. *Initsiatsiya kompleksi asosiy tarkibiga nimalar kiradi?*
21. *Translatsiyadan keyingi oqsil modifikatsiyasi nimani bildiradi? Misollar keltiring.*
22. *Prokariotlarda genetik ekspressiyaning boshqarilishining mexanizmi qanday?*
23. *Plazmidalar nima va prokariot hamda eukariot hujayralardagi vazifasi nimalardan iborat?*
24. *Klon, shtamm hamda sof kultura soʻzlari bakteriyalarda nimani bildiradi?*

II QISM. MIKROORGANIZMLARNING HAYOT FAOLIYATINING KIMYOViy ASOSLARI



IV BOB. MIKROORGANIZMLARNING O'SISH JARAYONI VA RIVOJLANISHINING KIMYOViy ASOSLARI

Mikroorganizmlarning o'sish jarayoni, rivojlanishi, ko'payishi, morfogenez jarayoni, taqqoslanishi bir-biri bilan bog'liq jarayonlardir (35-rasm). Masalan, bakteriya hujayralarida ko'paygandan keyin qanaqadir sifat o'zgarishlarni kuzatish juda ham qiyin, chunki ularning yetishgan holatiga o'tishi bir necha soniyalar davomida bo'ladi.



35-rasm. Mikroorganizmlarning o'sishi, rivojlanishi ko'payishi va taqqoslanish misollari: A— ipsimon zamburug'ning o'sishi (1— o'sgan sporaning o'sish naychasi, 2— mitseliy iplarining hosil bo'lishi). B— kokkobakteriyaning ko'payishi; D— *Basidiomycetes* sinfidan zamburug'ning hayot sikli paytida rivojlanishi va taqqoslanishi (a— ikarion hosil bo'lishi, b— rivojlanish boshlanishi, d— bazidiokarp hosil bo'lishi, e— bazidiy va bazidiosporalar hosil bo'lishi, f— gaploid bazidiosporalar, g— monokarionlar rivojlanishi, g— plazmogamiya, i— yadro migratsiyasi).

Zamburug'larda (mikro va makromitsitlarda) bunday o'zgarishlarni kuzatish osonroq, negaki ularning hayot sikllari bakteriyalarga ko'ra murakkab bo'lib, vaqt bilan chegaralangan. Shunga qaramay bu tushunchalarning har biriga aniq ma'no joylangan. Hujayralarning o'lchamlari va og'irligining koordinatsion holda kattalashuviga — O'SISh deyiladi.

Hujayralarning ota-ona shakllaridan avlodan-avlodga o'tgan strukturasi va funksiyalarini vaqt ichida mukammallashtirilishi RIVOJLANISH termini bilan ataladi. Oziqali muhitda ma'lum tur yoki shtammlar populyatsiyalarining hujayra sonlari vaqt davomida ko'payishi mikroorganizmlarni KO'PAYISHI deyiladi. Mikroorganizmlarning tegishli shakllarini hayot kechiradigan konkret sharoitda hosil bo'lish jarayoni morfogenezni anglatadi. DIFFERENSIYALASH — hujayra genomida mavjud bo'lgan genlarning differensiyalashgan ifodalanishidir.

4.1. Mikroorganizmlarning o'sishi va rivojlanishi

Yangi hujayralar generatsiyasi vujudga kelishi vaqtidan boshlab, barchalari aniq bir o'sish jarayonidan o'tadi. Agar bironta bakteriyaning generatsiya vaqti optimal sharoitda 30 minutni tashkil etsa, achitqi organizmining generatsiyasi 40 minutni tashkil etadi. Shundan keyingi ko'payish oralig'iga xuddi shuncha vaqt sarflanadi va bu vaqt oralig'ida hujayralar o'lchami va massasi o'sadi. Mikrob hujayralarining o'lchami va massasi hujayraga kerakli miqdorda konstruktiv va energetik almashinuv uchun kerak bo'lgan ingredientlar miqdorini kirib kelishiga bog'liq. Azot, uglerod, mikroelementlar manbalari alohida katta rol o'ynaydi, ba'zi bir mikroorganizmlar uchun esa — qator vitaminlar, aminokislotalar va boshqa moddalar.

Mikroorganizmlarning ko'payishi va o'sishi ko'pdan o'stirish muhitiga bog'liq (ozuqa muhitining konsistensiyasi va tarkibi, suyuq oziqa muhitining yuzasida yoki tubida o'stirish, kislorod havosini va boshqa gazlarni berish yoki bermaslik va h.k.). Misol uchun, uglevodlar manbaining yetmasligi (limitar faktor) oqibatida ba'zi bir achitqilarning ko'payishi birinchi minutlarida limitar

faktor bo'lmagan holdagidek tezlikda kechadi. Ammo uglerod manbayining yetishmasligi natijasida hujayralar qattiq vakuollashgan va kichik o'lchamda bo'ladi.

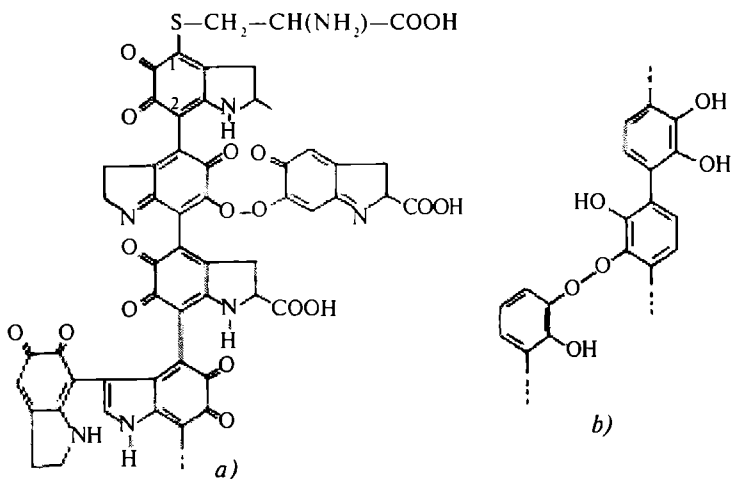
Suyuq oziqa muhitlarida prokariot organizmlar cho'kma, parda (bu odatda harakatchan hujayralarga xosdir), idish devorlari bo'ylab ozuqa muhit yuzasida halqa (ba'zida yuqoriga ko'tariladigan), bir tekisda loyqalanish hosil qilishadi. Bu xususiyatlar achitqi organizmlariga ham xosdir. Statsionar holatlarda aerob-zamburug'lar suyuq ozuqa muhit yuzasida turli qalinlikdagi pardalar hosil qiladi. Muhitlar shu bilan birga turli darajada loyqa yoki tiniq bo'lishi, cho'kmaga ega bo'lishi yoki bo'lmasligi mumkin. Zamburug'larni undirilgan holda o'stirishda (fermentatorlarda) ularning o'sishi va rivojlanishi bir tekis loyqalanish, donador, paxta bo'lakchalari shaklida bo'lishi mumkin.

Prokariot va eukariot mikroorganizmlarning hujayralari standart zich ozuqa muhitlarida rivojlanishi stabil hamda spetsifikligi bilan ajralib turadi. Hujayralar hosil qiladigan koloniyalarni quyidagicha ko'rsatkichlar yordamida xarakterlash mumkin: I — profil shakli (bo'rtgan, tekis, yoyiluvchi, noto'g'ri, muhitga o'suvchi, vorsinkali, ignali, tishli, shipsimon va h.k.); II — rasmi (ostki ko'rinishi) [silliq, g'adir-budir, shaklli (to'qilgansimon, miyasimon, o'rgimchaksimon, aralash)]; III — rangi (bo'yalgan, bo'yalmagan); IV — koloniya chetining shakli [tekis, notekis (to'lqinsimon, festonsimon, kaftsimon, yirtilgan) tushirilgan]; V — konsistensiyasi (smetanasimon, quruq, ipir-ipirli, pardali, shilliq); VI — tiniqligi (tiniq, yarimtiniq, tiniq emas) VII — o'lchami (juda kichik, kichik yoki mitti; katta yoki yirik; juda katta yoki juda yirik); VIII — toblanish xarakteri (glyanes yoki matoviy).

Koloniyalarning o'ziga xosligini qo'shimcha qandaydir boshqa xarakteristikalardan foydalangan holda ta'riflash mumkin. Shu bilan birga genetik farqli mikroorganizmlar populatsiyasi bir turga mansub bo'lsa ham baravariga bir necha morfologik turli koloniyalarni shakllanishiga olib kelishini yodda tutishimiz lozim. Bunda bo'rtib chiqqan koloniyalarning orasida II turni alohida ta'kidlashimiz mumkin, ammo tekislari (12—15) va yoyiluvchi (16) koloniyalar shakli kamroq (36- a rasm); boshqa koloniyalarni

Masalan, B- karotin *Rhodotorula* guruhidan bo‘lgan achitqi organizmida mavjud, violaksantin esa sianobakteriyalarni tilakoid membrananing ichida epoksid ko‘rinishida bo‘lib, zeaksantin — epoksidaza fermenti ta‘sirida sintezlanadi.

Melaninlar — erimaydigan, polimer tabiatli pigmentdir (qora, jigarrang va qizil), fenol bog‘lamlaridan sintezlanadi. Ularni eumelaninlar (hayvonlardagi qora tirozin polimerlar), feomelaninlar (hayvonlar soch tolasi va qushlar patida mavjud bo‘lgan sariq va qizil tirozin polimerlar), allomelaninlar (azotsiz qora, ko‘pincha pirokatexinli o‘simliklar va mikroorganizmlar pigmentlari). Melaninlar, odatda, oqsillar bilan bog‘liq bo‘lib (melanoproteinlar) yoki glikoproteinlar (melanoglikoproteinlar) bilan bog‘liq, melanin molekularining qismlari o‘z ichiga asosan 5,6 — indolxinon (a) va pirokatexin (b) qoldiqlarini jamlaydi:



Melanin supperoksidismutaza — ketalaza va peroksidaza fermentlari bilan birgalikda protektor funksiyasiga ega, kislorod radikallari (O_2^-) va singlet kislorod ($^1\text{O}_2$) kuchli oksidlovchi bo‘lib ham keladi. Melaninni hosil qiluvchi hujayralar tegishli protektorlarsiz tez nobud bo‘lgan bo‘lard. Ba‘zi pigmentlar suvda yaxshi eruvchan bo‘ladi, bu koloniyalar atrofidagi qalinlashgan ozuqa muhitlarining rangi o‘zgarishiga ta‘sir qiladi. Yuqorida keltirilganlarga

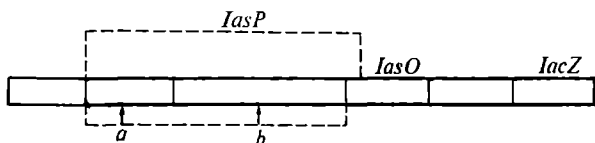
— koloniyalarni o'sishi, tiniqligi va yaltiroqligiga qo'shimcha ta'rif berish shart emas. Mikroorganizmlarning standart o'stirish sharoitlarida ular xuddi koloniyalarning o'lchami (diametri o'lchani) kabi stabildir. Bu holda eng kichigining diametri 1mm: kichiklari va mittilari 1 dan 3 mm lar atrofida katta yoki o'ta kattalar 3 dan 10 mm gacha, undan ham kattalari 10 mm dan ortiq. Mikroorganizmlar o'sishi ko'p omillarga bog'liq. Talablar orasidagi farq nafaqat turlar orasida balki, shtammlar orasida hamda tabiiy va sun'iy ozuqa muhitlarida o'stirishning ham inobatga olish kerak.

Mikroorganizmlarni o'stirish uchun mo'ljallangan tabiiy va sun'iy ozuqa muhitlarining tarkibidagi ozuqa moddalarning konsentratsiyasi muhim ahamiyatga ega. Bunday ozuqa muhitlarni tayyorlashdagi tavsiyanomalar quyidagicha taxminan konsentrat-siyalarga teng (g/l): vodorod donor va akseptorlari ~ 2,0; azot manbai ~ 1,0; uglerod manbai ~ 1,0—2,0; mikroelementlar (oltingugurt, fosfor, magniy) ~ 0,05 har biridan; ultramikro-elementlar ~ 0,0001—0,001 har biridan; o'sish diktorlaridan: vitaminlar ~ 0,0001—0,001 har biridan; aminokislotalar, piri-midinlar, purinlar va boshqalar ~ 0,05 har biridan.

Ozuqa muhitida bir vaqt o'zida uglerodning har xil manbalari, azot va boshqa moddalar borligi mikroorganizmlar o'sishi hamda rivojlanishiga ta'sir qilishi mumkin. Shunga qaramay turlicha mikroblar hujayrasi, odatda, labil va atrof-muhitga tez moslashadi. Ular populatsiyalari biosferaning ma'lum qismlarida o'zaro bog'liqlikda yashashadi. Bu o'zaro bog'liqlik sintrofiya deyiladi (birga ovqatlanish ma'nosini bildiradi). Odatda, mikroorganizmlar uglerod, azot va boshqa moddalarning bir xil tur manbalarini ishlatmasdan, har xil manbalardan foydalanishadi. Misol uchun ichak tayoqchasi o'z tarkibida uglerod manbasi sifatida glukoz, glitserin, uksus kislota yoki etanol, azot manbai sifatida — har xil aminokislotalar, ammiak, pirimidin, purin va boshqa moddalar saqlovchi ozuqa muhitlarda o'sib rivojlanishi mumkin. Agar ozuqa muhitda shunday elementlar qorishmasi bo'lsa, mikroorganizm hujayralari birinchi o'rinda qulay moddalarni, masalan ammiakni emas, aminokislotalarni ishlatishni boshlaydi. Bu aminokislotalar

moddalar almashinuviga ta'sir ko'rsatib, hujayralarda ammiakdan aminokislotalar hosil bo'lish reaksiyalarini tezlashtiradigan fermentlarni sintez jarayoni (repressiya) kelib chiqishi bilan bog'liq. Uglarod manbalari iste'mol qilinganda ham repressiya jarayoni kelib chiqishi mumkin. Masalan arabinoza, galaktoza, laktoza yoki maltozali muhitda glukoza yuqorida ko'rsatilgan uglevodlarning *E. coli* hujayralari tomonidan parchalanishi uchun kerak bo'ladigan fermentlarning faolligini pasaytiradi. Ammo glukozani o'zi emas, glukoza parchalanishi natijasida hosil bo'ladigan moddalar yoki katabolit fermentlarni faolligini susaytiradi. Glukozaning bunday ta'siri katabolit repressiya deyiladi.

Barcha organizmlarda sAMF adenilatsiklaza fermenti ta'siri oqibatida pirofosfatning noorganik turi ajralishi bilan ATF dan hosil bo'ladi. Agar masalan, *E. coli* hujayralarining o'sishi uglarod va energiya manbasi bilan chegaralangan bo'lsa, ularda sAMF miqdorining yuqoriligi kuzatiladi, agar muhitda glukoza bo'lsa — sAMF miqdori past bo'ladi. *E. coli* hujayralarida sAMF — BAK kompleksi hujayra xromosomasidagi laktozali operonning (las — operoni) transkripsiyasini nazorat qiladi. Agar sAMF — BAK kompleksi RNK — polimerazani transkripsiya boshlanishidan oldin matritsa bilan bog'lanishini ta'minlasa, bunday nazorat ijobiy bo'lishi mumkin, yoki bu kompleks bunday vaziyatni yaratib bermasa salbiy nazorat deyiladi. Agar sAMF — BAK transkripsiyasi boshlanishidan oldin RNK — polimeraza bilan matritsani bog'lanishini ta'minlasa bunday nazorat ijobiy bo'ladi, agar kompleks bunday imkoniyat yaratib bera olmasa manfiy bo'lishi mumkin. 37- rasmda sxematik ko'rinishda ichak tayoqchasining



37- rasm. *E. coli* xromosomasi qismlarining sxemasi:

BAK — sAMF bilan o'zaro ta'sir qiladigan qismi (a) va RNK — polimeraza bilan (b); LacI — regulator — gen; LacP — promotor;
LacO — operator gen; LacZ — β galaktozidaza-geni.

las — operonida DNK qismlarining ketma-ketligi hamda BAK — sAMF kompleksining o‘zaro ta‘sir qiladigan qismi ham tasvirlangan.

Qator biotexnologik jarayonlarda oxirgi mahsulot sifatida hujayralar biomassasini yig‘ish kerak (vaksinalar, yem va ozuqa achitqilari va boshq. ishlab chiqarish), bunga kerakli bo‘lgan zamburug‘ yoki bakteriyalarning kulturalarini o‘shish ko‘rsatkichlarini yaxshilash orqali erishiladi. Ozuqa muhitiga ekma hosil qilgandan keyin, boshlang‘ich davrda, masalan zamburug‘ sporalarining har biri o‘shish naychalari hosil qilinadi, ya‘ni ma‘lum bir vaqt ichida hujayra faqat o‘sadi, lekin ko‘paymaydi. Ammo keyinchalik, voyaga yetganda ko‘payishni boshlaydi. Boshqacha aytganda, ko‘payish o‘shish natijasidir. Agar mikroorganizm o‘shishi ko‘p vaqt olsa, hujayra massasi o‘shish davrining har xil davrida bir xil bo‘lmaydi.

Mikroblar o‘shishini yoki hujayra massasining o‘shishiga qarab:

$$U = K_{\max} - K_0,$$

bunda U — hosil; K — hujayralar (K_0 — ozuqa muhitga ekma hosil qilingan paytda, K_{\max} — yig‘ish paytida), yoki hujayralarni ma‘lum vaqt ichida uzayib o‘shishiga qarab, masalan, ipsimon zamburug‘larga nisbatan:

$$L - L_1 = L_0,$$

bunda L — zamburug‘ ipining uzunlik o‘lchamlarida o‘shishi; L_0 — hisoblash vaqtning boshidagi ipning uzunligi, L_1 — ipning bir qancha vaqt t dan so‘nggi o‘lchami.

Ekonom koeffitsiyenti (EK) hujayra hosilining (U) ishlatilgan substratga (C_n) nisbati orqali aniqlasa bo‘ladi: $EK = \frac{U}{C_n}$ yoki molar ekonom koeffitsiyentni (MEK) gramlardagi hosilni (U_g) ishlatilgan substratning mollariga nisbati orqali aniqlash mumkin (MC_n):

$$MEK = \frac{U_g}{MC_n}.$$

Agar ma'lum bir substratning ATF ajralib parchalanish jarayoni ma'lum bo'lsa, 1 moldagi grammlarda tasvirlangan energetik koeffitsiyentni (EnK) aniqlasa bo'ladi:

$$EnK = \frac{M\Delta K}{ATF(moli)}$$

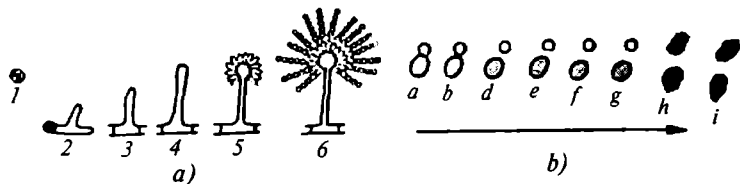
Bakterial massani o'sishi haqida gapirilganda, ko'payib bo-rayotgan hujayralar nazarda tutiladi va ularning soni aniqlanadi: $N = N_1 - N_0$, bunda N — hujayralar hosili, N_0 — ekilgan hujayralar soni, N_1 — bir qancha vaqt t dan so'ng hujayralar soni.

Hujayralarning massasini, sentrifugalashdan keyin nam hujayralar egallayotgan hajmga quruq massaga, ma'lum biomas-sadagi azot miqdoriga qarab, loyqalanishga va (bakteriya va achitqilar uchun) loyqalanish darajasi, spektrofotometr yoki fotoelektrokolorimetr yordamida o'lchanadi.

Agar hujayra populatsiyasi qisman yoki butun'ay yangi ozuqa muhitiga o'tkazilmasa, vaqt o'tishi bilan nobud bo'lishi kuzatiladi.

Har bir ma'lum vaqtda bu hujayra populatsiyasi ichida har xil sifatli hujayralar — qariganlari va yoshroqlari aniqlanadi. Yosh hujayralar keyinchalik tirik qolish potensiyasi bilan ko'proq farqlanadi, ular bir xil, vakuolalari kamroq bo'ladi. Yuqori rivojlangan mavjudotlar kabi, mikroorganizmlarga ham umumbiologik qonuniyatlar hosdir — o'sish jarayonida rivojlanishi, ya'ni struktura va sistemalari takomillashadi. Bakteriyalarda o'sish va rivojlanishi tezligi katta bo'lgani uchun ularda rivojlanishni nazorat qilish qiyin. Shunga qaramay, aniqlanishicha bakteriya hujayralari rivojlanishida ularda nukleoid, ribosomalar, hujayra devorlari, membranalar, kapsulalar ishlab chiqiladi va takomillashadi. Zamburug'larda rivojlanish jarayonining ba'zi bir masalan, bir hujayrali sporadan (konidiyalar) shakllangan ko'p hujayrali organizmgacha bosqichlarini kuzatishimiz mumkin bo'lgan (38- a rasm).

Odatda, achitqi kurtaklari ota-ona hujayralaridan kichik bo'ladi, ajralgandan keyin ular o'sishni davom ettiradi va ma'lum vaqt ichida rivojlanadi (38- b rasm). Ozuqa muhit yuzasida koloniya shaklida o'sadigan ipsimon zamburug'larda, periferik zonasi yoshroq mitseliy iplaridan tashkil topgan, markaziy zonasi — qariroqlardan,



38- rasm. *Acergillus spicies* rivojlanishi (a) va *Saccharomyces cerevisiae*ning kurtaklanishi (b) a → i yo'llanishi.

1— konidiya; 2— konidiyalarning o'sishi; 3,4 — konidiya tashuvchilarni shakllanishi; 5— sterigmali boshchalarning shakllanishi; 6— konidiyalarning mahsuloti.

ularning o'sishi sezilarli chegaralangan. Achitqi shaklidan mitseliy shakliga o'tayotganda, masalan *Candida* avlodidan dimorf zamburug'larda hujayra devorining kimyoviy tarkibi sezilarli o'zgaradi. Qisman, ularda xitin miqdori 1,5—2 marta ko'payadi.

Protozoy organizmlarning fazali rivojlanishi ham ko'rsatilgan va ma'lum vaqt davomida masalan, bezgak plazmodiyalarida aniq kuzatilishi mumkin. Shunday qilib, mikroorganizmlarning o'sib borayotgan sof kultura populatsiyalarida hujayralar turli darajadagi rivojlanganlik holatida bo'lishi va istalgan analitik usullar yordamida faqatgina haqiqatga yaqin natijalar olish mumkin. Agar yakka hujayraning xususiyatlarini baholash zarur bo'lsa (masalan, bo'linishda DNK ni sintezi; kimyoterapevtik agentlarga sezgirligi va h.k.), kultura o'sishining sinxronizatsiyalash metodidan foydalaniladi. Buni bakteriyalarga nisbatan qo'llash ayniqsa muhim, chunki ularda izolatsiya qilingan hujayralarda ko'p jarayonlarni o'rganish mumkin emas.

Bu metodni birinchi bo'lib P.D. Xochkiss (1954) taklif qilgan. Shu bilan birga mikroorganizm kulturasi boshida past haroratli sharoitga, keyinchalik — optimal haroratli sharoitga qo'yiladi. Masalan, *Streptococcus pneumoniae* hujayralari boshida 25°C 15 minut davomida, keyinchalik 37°C ga qo'yilsa, hujayralar soni sinxronlashgan (bir vaqt ichida) ikki baravar ko'payishiga erishish mumkin, kulturaning generatsiya vaqti qancha uzoq bo'lsa, natija olish vaqti shuncha qisqaradi.

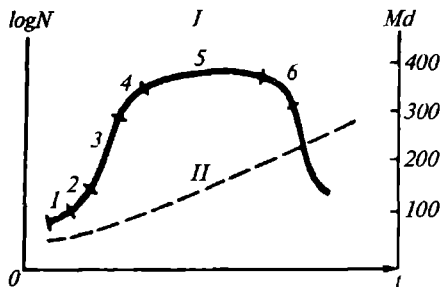
Auksotrof mutantlar marker-ozuqa moddasiz ozuqa muhitlarda, keyinchalik to'liq ozuqa muhitlarda o'stirilsa, sinxronizatsiyaga erishish mumkin.

Sinxronizatsiyalash uchun bir xil diametrli teshiklarga ega membrana filtrlari yordamida filtratsiyalash metodi ham qo'llaniladi. Bu yo'l bilan bir xil kattalikdagi hujayralar olinish natijasida ularning bo'linishi ham sinxronlashadi. Sinxronlashgan kulturalar o'z tarkibida bir xil darajada rivojlangan hujayralar saqlaydi, lekin 2—4 generatsiyadan ko'p sinxronizatsiyalab bo'lmaydi, bundan keyin kulturalar asinxron (bir vaqtda emas) o'sish, rivojlanish va ko'payishni boshlaydi.

4.2. Prokariot va eukariotlarning ko'payishi

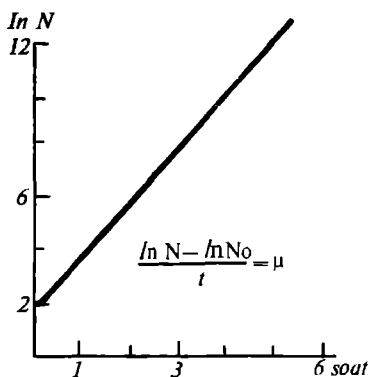
Avval aytib o'tilganidek, mikroorganizmlar bitta hujayradan (+) boshqa hujayraga (-) genetik materialni o'tkazish xususiyatiga ega, ya'ni ularga jinsiy jarayon ham xosligini bildiradi. Shu bilan birga, masalan achitqilarning gaploid hujayralari, yakka bakterial hujayralar, har xil zamburug'lar (masalan, deyeromitsetlar) jinsiy bo'lmagan yo'l bilan ko'payishadi. Bundan kelib chiqadiki, ko'pchilik mikroorganizmlar yuqori tashkillashgan turlarga nisbatan (masalan, hayvonlar olamidani) ko'proq vegetativ ko'payishga moslashgan. Prokariot va eukariotlarning yakka hujayralari ko'payganda ma'lum muhit, ma'lum sharoitda xuddi shu mikroorganizmlar populatsiyasini sof kulturalari hosil bo'ladi. Populatsiya sonini o'zgarishi, ko'payishi va o'sishi egri chiziqlari bilan ifodalanadi. Bitta va ko'p hujayrali mikroorganizmlarni ko'payish va o'sish egri chiziqlari turlichadir. Agar ularni ozuqa muhitiga ekib, keyinchalik ma'lum vaqtdan keyin 1 ml da hujayralar soni aniqlansa, 39- rasmda ko'rsatilgan qonuniyatni kuzatish mumkin. Ozuqa muhitiga kiritilgan bitta hujayralilar (1 egri chiziq) yashash sharoitiga moslashadi va vaqtincha o'z sonini saqlab qoladi.

Birinchi boshlang'ich statsionar o'sish fazaning uzunligi (1) organizmga, uning yoshiga va potensial qobiliyatlariga, muhitning sifatiga va boshqa faktorlarga bog'liq. Ikkinchi tezlashtirilgan ko'payish fazasi (2). Hujayralar bo'linishining qaytarilishi va hujayralar soni



39- rasm. Bitta hujayrali (I) va mitselial (II) mikroorganizmlarning biommassasini ko'payish egri chiziqlari: $\text{Log}N$ — hujayralar sonining logarifmi; Md — quruq mitseliy massasi; t — vaqt.

oshganda boshlanadi. Uchinchi logarifmik yoki eksponensial ko'payish fazasida (3) bir-biridan ketma-ketlikda hosil bo'luvchi hujayralar avlodining doimiy davomiy borligi kuzatiladi. Agar hujayralar sonini koordinat nuqtasiga qo'yilsa, vaqt esa — absissa o'qida bo'lsa, ikkalasining o'rtasidagi bog'liqlik grafik ravishda to'g'ri chiziq shaklida namoyon bo'ladi (40- rasm). To'rtinchi faza — ko'payish tezligini kamayishi (39- rasm 4 ga qarang) — keyingi paydo bo'lgan hujayralar avlodini hayot davomiyligini uzayishi bilan xarakterlanadi. Ozuqa muhit komponentlari, limitlovchi o'sish omillarining kamayishi, modda almashinuvi jarayoni natijasida yig'ilgan moddalar va boshqa omiliarga bog'liq ravishda



40- rasm. Eksponensial o'sishning yarim logarifmik tasvirlanishi.

ko'payish tezligi kamayib boradi. Beshinchi yakunlovchi statsionar ko'payish fazasida (39- rasm 5, 6 ga qarang) tirik hujayralarning soni va massasi o'z maksimumiga yetadi. Undan so'ng oltinchi — o'lim fazasi boshlanadi, bunda asosan avtomatik jarayonlar natijasida hujayralar biomassasi kamayadi. 1 egri chiziqni (39-rasm) baholashda to'rtta faza ajratiladi: lag — faza (boshlang'ich statsionar faza va tezlashgan ko'payish fazasiga to'g'ri keladi), logarifmik, statsionar (yakunlovchi statsionar fazaga to'g'ri keladi) va o'lim fazasi.

Bakteriyalar uchun ko'pincha ko'payish fazalari (haqiqatga unchalik to'g'ri kelmasa ham) o'sish fazalari deb ataladi. Prokariot hujayralarining ko'payishi jarayonini grafik ravishda tasvirlanganda qator hollarda logarifmik fazadan oldin ikkita lag — fazalar ta'kidlanishi mumkin. Bu hujayradagi regulator jarayonlar bilan bog'liq, boshida selektiv va ketma ketlikda osonroq topiladigan substrat, keyinchalik — qiyinroq topiladigan substratlarni iste'molidan kelib chiqadi. Xuddi shunday *E.coli* hujayralari boshida sorbitol aralashmasidan glukoza bilan oziqlanadi va faqatgina monosaxarid tugagandan keyin ko'p atomli spirt iste'moliga o'tadi. Bu hodisa diauksiya (grekchadan di — ikki marta, auksiya — katta bo'laman, o'saman), ikki fazali yoki ikki siklli o'sish deb nom olgan (41- rasm).

Ipsimon zamburug'larda logarifmik faza bo'lmaydi, ammo u o'sib borayotgan giflarni tepa qismida bo'lishi mumkin (39-rasm,



41- rasm. *E coli* hujayralarini glukoza va sorbit saqlovchi ozuqa muhitida ikki fazali o'sishi (diauksiya): *R* — zichlik, *t* — vaqt.

II egri chiziq). Yuqori qismdagi kulturalarda kulturaning yoshi va mitseliy massasini kubdagi ko'rsatkich orasida to'g'ri chizikli bog'liqlik kuzatiladi. Bunday organizmlarda o'sib borayotgan mitselial tepa qismlarida oziq moddalar uchun kurashish bitta hujayrali organizmlarning ozuqa muhit chuquridagi kulturalariga nisbatan aniqroq kuzatiladi.

Qulay muhitda ko'payganda har bitta tirik bakterial hujayrasidan (shunga o'xshash — mitselial bo'lmagan achitqi organizm hujayralaridan ham) ikkita yangi hujayra hosil bo'ladi, keyinchalik to'rtta va hok. ya'ni ko'payish eksponensial yoki geometrik progressiya bo'yicha bo'ladi. Bu aniq vaqtda kulturaning ko'payish tezligi hujayralar soniga to'g'ri proporsionaldir:

$$\mu N = \frac{dN}{dt}. \quad (4.1)$$

(4.1) tenglama integrallagandan keyin quyidagi ko'rinishga ega bo'ladi:

$$N = N_0 e^{\mu t}, \quad (4.2)$$

bunda N_0 — vaqt hisoblash nol nuqtasidagi hujayralar soni; N — boshqa keyinroq vaqtdagi t hujayralar soni; μ — ko'payish tezligining indeksi.

(4.2) tenglamani yechilganda μ uchun keyingi tenglama hosil bo'ladi:

$$\mu = \frac{\ln(N / N_0)}{t}, \quad (4.3)$$

ya'ni μ yoritadigan tezlikda hujayralar sonining natural logarifmi vaqt o'tishi bilan ortadi va buni grafik ravishda aniqlash mumkin.

Bakteriyalarning har bir generatsiyasi (va bitta hujayrali mitselial bo'lmagan achitqilarning) eksponensial o'sish fazasida bundan oldingisiga nisbatan ikki barobar oshadi. Demak,

$$N = N_0 2^g. \quad (4.4)$$

Masalan, $g = 8$, unda $N = 256$ ($1 \times 2^8 = 256$). (4.2) tenglamadagi N ni qo'ysak, keyingi tenglamani olamiz:

$$N_0^{2^t} = N_0 2^g. \quad (4.5)$$

(4.5) tenglamadan keyingi tenglama kelib chiqadi:

$$\frac{g}{t} = \frac{\mu}{\ln 2}. \quad (4.6)$$

Bu yerda g/t (generatsiya/soat) ko'payish konstantasi μ bilan hisoblanadi.

(4.4) tenglama yordamida vaqt generatsiyasini hisoblash mumkin:

$$g = \frac{\log N - \log N_0}{\log 2}. \quad (4.7)$$

Masalan, eksponensial o'sishda ekilma material 10^3 va 10^9 hujayralar sonigacha ortadi, unda

$$g = \frac{\log(10^9) - \log(10^3)}{\log 2} = \frac{9-3}{0,3} = 20.$$

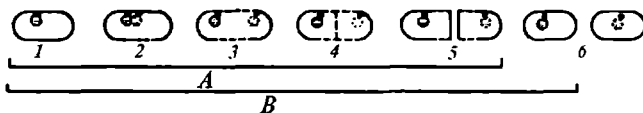
Agar 20 ta generatsiyaga, masalan 10 soat kerak bo'lgan bo'lsa, unda ko'payish tezligi $20 : 10 = 2$ generatsiya 1 soatdagiga teng bo'ladi.

Generatsiyalarning tez-tez almashishi ko'p omillar (pH, harorat, ozuqa moddalarning konsentratsiyasi, aeratsiya, aralashtirish)ga bog'liq. Ba'zi holatlarda bakteriyalar ko'payish kinetikasi to'g'ri chiziqli bo'ladi (yuqori qismi o'sadigan ipsimon zamburug'larni ham). Buni, masalan, ma'lum holatda ba'zi bir muhtoj oqsilni sintezlanishi defekti bor mutantlarda qo'yilgan tajribalarda kuzatish mumkin. Bunda hujayralar sonining oshish

tezligi (C) doimiy: $\frac{dN}{dt} = C$, integrallanganda esa $N = C_1 t$, ya'ni hujayralar soni N (logarifm N emas) t vaqtning to'g'ri chiziq funksiyasi bo'ladi.

Mikroorganizmlarning ko'payish shakllari juda ham har xil va turning xususiyatlariga bog'liq. Ko'pchilik prokariotlar izomorf bo'linish yoki sitogenez yo'li bilan ko'payadi (42- rasm). Bu holda dumaloq shaklli bakteriyalar yoki kokklar bitta-bittadan joylashgan bakteriya yig'indisini tashkil qiladi — mikrokokklar,

juft-juft joylashganlar — diplokokklar, to‘rttadan — tetrakokklar, paket hosil qilganlar — sarsinalar, uzum shingiliga o‘xshab — stafilokokklar, zanjirsimonlar — streptokokklar. Tayoqchasimon bakteriyalarning bo‘linishi natijasida keyingi generatsiyalarda alohida joylashgan diplobakteriyalarni, streptobakteriyalarni hosil qilishi mumkin. Spiroketalar ko‘ndalang bo‘linish orqali ko‘payadi.



42-rasm. *E coli* ko‘payishi:

A — (1–6); B — (1–5); 1 — interfazali hujayra (vaqtning noldan boshlanishi); 2 — xromosomaning ikkiga ko‘payishi va uning membranaga birikish joylari; 3 — yangi hosil bo‘lgan xromosomaning replikasiyasining boshlanishi; 4 — hujayraaro devorning shakllanishining boshlanishi; 5 — xromosomaning replikasiyasining tugashi va hujayraaro devorning shakllanishining tugallanishi; 6 — bitta ona hujayradan ikkita yangi hujayra hosil bo‘lishi.

Ota-ona hujayralarga hos bo‘linish turi va shakli keyingi generatsiyalarga nasldan-naslga o‘tadi. Demak, prokariot hujayrasi sitogenezing ma‘lum turi hujayraning genomiga bog‘liqdir. Kuzatishlarga qaraganda, masalan vabo vibrioni laboratoriya sharoitda ozuqa muhitlarida ko‘payishi natijasida vergulsimon shakli tayoqchasimon shaklga osonlikcha o‘zgaradi. Demak, ushbu mikrobnig ma‘lum yashash sharoitidagi shaklning fenotipik belgiligi ayondir. Bu holatda ro‘y beradigan hodisalar hujayra devorining sintezi bilan bog‘liq jarayonlardagi biokimyoviy reaksiyalarga bog‘liqdir. Ba‘zi bakteriyalarda bitta zanjirga ulangan geteromorf hujayralarni kuzatish mumkin, bu ularda geteromorf bo‘linish kechishini bildiradi. Misol tariqasida kalamushlar halqumida uchraydigan grammanfiy aerob *Streptobacterium* (*Streptobasillus*) *moniliformis* bakteriyalarini keltirish mumkin.

Ular cho‘zinchoq yoki nisbatan katta dumaloq shaklga ega bo‘lgan tanachalarni bir tekis bo‘lmagan zanjirga ulangan polimorf bo‘ladi. O‘sgan hujayralarning yetukligi izomorf va getemorf ko‘payishning stimuli bo‘ladi.

Ko'pchilik bakteriyalar binar bo'linish yo'li bilan ko'payadi. Bunda hujayralar uzayadi, ichki tomonga o'suvchi ko'ndalang hujayra membranasi va yangi hujayra devori hosil bo'ladi. Bu jarayonda to'siq — lizosomalar qatnashadi. Nukleotid bo'linishdan oldin ikkiga ko'payadi va hosil bo'lgan ikkita hujayralarga teng tarqaladi. Shunday qilib, optimal ozuqa muhitda ko'payish jarayonida hujayralar ikkiga ko'payganda boshqa zarur parametrlar ham ikkiga ko'payadi — bu eksponensial fazada bakteriyalarga xos balanslashtirilgan ko'payish deyiladi. Bunday ko'payishda populatsiyaning har bir komponentining ko'payish tezligi bir xildir. Stasionar fazaning balanslashtirilmagan ko'payishida bu holat kuzatilmaydi.

E.coli hujayralarining 37°C bo'linishi boshlangan xromosoma replikasiyasi (ikkiga bo'linishi) tugagandan keyin bir tekis o'rtacha har 20 minutda qaytariladi. Bunday qonuniyat hujayra o'sishining tezligiga bog'liq emas. O'z navbatida xromosoma replikasiyasi o'sha haroratda taxminan 45 minut davom etadi (42- rasimga qarang). Agar xromosoma replikasiyasi tugamagan bo'lsa, hujayra bo'linmaydi.

O'sish, rivojlanish va bo'linish (A) vaqti DNK replikasiyasi siklining (B) vaqtdan uzoqroq bo'lishi mumkin, unda $A - B = D$, bunda D — DNK sintezi kuzatilmaydigan vaqt davomi: 43-rasmda ko'rib turganimizdek, A—45 minutga teng, B—40 minutga va bundan kelib chiqadiki B—5 minut; hujayra bo'linishining davomiyligi 20 minut vaqt intervaliga teng, ya'ni 25—45 minut.

Terminatsiya nuqtasida replikasiya to'xtaydi, ya'ni sintezlangan DNK molekullari yangi hosil bo'lgan hujayralarga tarqaladi yoki segregiratsiya (lotincha *segregere* — bo'linish, uzoqlashish) bo'ladi. Ko'pchilik bakteriyalarning ko'payishida hujayralarning bunday bo'linish jarayoni xarakterlidir. Ammo boshqa yo'llar bilan ko'payadigan prokariot mikroorganizmlar ham bor. Xlamidiyalar (traxoma, psittakoz qo'zg'atuvchilari) — hujayra ichida yashovchi obligat parazitlar, grammanfiy bakteriyalarga yaqin, o'ziga xos ko'payish va rivojlanish siklidan o'tadi. Xlamidiyani endositoz yoki boshqa elementar tanachalar(0,3mkm diametri) tufayli xo'jayin — organizm hujayrasi ichiga tushadi, u yerda vakuolalarda vegetativ shakllarga — initsial yoki retékulyar tanachalarga(0,5—1,5 mkm)

transformatsiya bo‘ladi va bo‘linishga tayyorlanadi. Qator bo‘linishlardan so‘ng ular keyingi xlamidiyalar nasliga asos soluvchi shakllarga aylanadi. Ta‘riflangan o‘sish sikli va ko‘payish hamda rivojlanish sikllari o‘rtasida 40—48 soat davom etadi.

Xlamidiyalarning obligat parazitligi ularning hujayra tuzilmalarini o‘zgartiradi, ularda ATF ni sintezlash qobiliyati yo‘qoladi. Xlamidiyalar — bu energetik parazitlar, ular xo‘jayin — organizmning energiyasidan foydalanadi.

Mikoplazmalar o‘lchamiga ko‘ra katta viruslarga teng (ularning eng kichkina turlarining diametri taxminan 125—250 nm ga teng), faqatgina morfologik shakllarning turiligi bilan farq qiladi (polimorfizm). Ammo ko‘proq uchraydigan turlari bu tuxumsimon(ovoidlilar) yoki sferik, ularda boshida bir nechta ipsimon, uzunligi 10 mkm, o‘simtalar paydo bo‘ladi. Bu iplarda keyinchalik sferik qurilmalar paydo bo‘ladi, ular zanjirsimon bo‘lib joylashadi va noziklashgan iplar fragmentlangandan keyin butunlay ajralib chiqadi. Ta‘riflangan o‘sish sikli misol uchun *Mycoplasma mykoides*larga xos. Boshqalarda (*Mykoplazma pulmonis*) iplarda segmentlar shakllanadi, ulardan oxirgisi bakterial kurtak shaklida ajraladi (mikoplazmalar ko‘payishini aksinomitsetlar ko‘payishi bilan taqqoslang). Mikoplazmalarni boshqa turdagi ko‘payish jarayonlari — nukleoid DNKsi replikatsiyasi hujayra bo‘linishi bilan sinxronizatsiyalanganda ko‘ndalang bo‘linish; mikoplazma hujayralaridan avvaldan hosil bo‘lgan katta sharsimon tanachalarni kurtaklanishi kuzatiladi.

Aksinomitsetlar uchun mitselial hujayra shakllari xosdir, bu faqat shu grammusbat prokariotlarga xosdir (42- rasmga qarang). Aktinomitsetlar proaktinomitset va euaksinomitsetlarga bo‘linadi. Birinchilarida mitselial shakllar chegaralangan va vaqtinchalik mitseliyni kalta, cho‘psimon hujayralarga fragmentatsiyalanishi orqali ko‘payadi. Proaktinomitsetlar binar bo‘linuvchi polimorf korinebakteriyalarga yaqindir. Proaksinomitsetlarga *Actynomyces*, *Bifidobacterium*, *Geodermatophilus*, *Mycobacterium*, *Nocardia* avlodlarining turlari kiradi.

Euaktinomitsetlar faqat mitseliy ko‘rinishida o‘sadi va rivojlanadi, spora tashuvchilarni segmentlanishi yoki fragmentlanishi



43- rasm. *Strepomyces globisporus* (spora ta-shuvchilarning fragmentatsiyasi, X 22000).

natijasida yoki maxsus tuzilmalar ichidagi — sporangiyalardan (yuqori rivojlanmagan zamburug'lar ko'payishiga qarang) hosil bo'ladigan bitta hujayrali sporalar yordamida ko'payadi (43-rasm). Ulardan bir qanchasigina, masalan, *Thermoactinomyces sacchari*, faqat termochidamli endosporalarni hosil qiladi (100°C bir soatdan oshiq qizdirishga chidamli). Bundan kelib chiqadiki, aktinomitsetlar prokariotlarga o'xshab ko'payish xarakteri bo'yicha bakteriyalar va eukariot zamburug'lar orasida turadi.

Zamburug'larni ko'payishi turlicha shakllarda bo'ladi, bu masalan boshqa ko'pchilik bakteriyalarga nisbatan ularning strukturasi chuqurroq differensiatsiyalanganligi bilan bog'liq. Shuning uchun, *Schizosaccharomyces* turiga mansub achitqi hujayralari oddiy bo'linish orqali ko'payadi, *Aspergillus* avlodiga qarashli zamburug'lar esa maxsus ko'payish organlari bilan ta'minlangan. Ba'zi bir yuqori rivojlanmagan zamburug'lar vegetativ hujayralari ma'lum stadiyalarda sporalarga — xolokarp organizmlarga (lot.*holo* — tug'ma, *carpus* — panja) aylanadigan protoplazmatik qurilmalar ko'rinishida bo'ladi. Yuqori rivojlanmagan va rivojlangan zamburug'lar differensiatsiyalangan vegetativ organlari hamda ko'payish organlari bilan eukarp organizmlarga qarashli deyiladi(grek. eu — to'g'ri). Shu bilan vegetativ va reproduktiv zamburug'lar ko'payishi farqlanadi. Birinchi tur zamburug'lar reproduktiv organlarga ega bo'lmaydi va oddiy hujayralarni hosil qilib ko'payadi. Reprodukativ ko'payish zamburug'larda sporalar orqali amalga oshadi, bu degani organizm ko'p sporalardan iborat jinsiy yoki jinssiz yo'l bilan amalga oshadi.

Jinssiz ko'payish endogen va ekzogen sporalarni hosil bo'lishi bilan kuzatiladi. Endosporali joylamalar sprongeospora va deosporalar deb nomlanadi.

Yer yuzidagi quyi zamburug'larida sporangiyalar sporangioforalarda yoki sporangiyatashuvchilarda paydo bo'lib, turli shakldagi

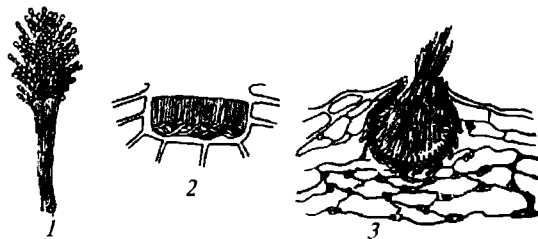
terminal kengliklar — kolonkilarga ega. Tashqi sporalar yoki ekzosporalar quyi va yuqori zamburug' turlarida paydo bo'lib, ular asosan konidiyalar deb ataladi. Zamburug'lar sporalari hamda konidiyalari shakli, rangi hamda o'lchamida har xil bir-ikki va ko'p hujayrali, pigmentsiz va bo'yalgan bo'lishi mumkin. Har bir konidiya tashivchida bittadan yoki bir necha konidiya bo'lishi mumkin. Ba'zan konidiyalar ketma-ket zanjir ko'rinishida hosil bo'ladi. Yuqori konidiya eng qari va pastki konidiya eng yosh bo'lsa, bunday tur bazipetalli deb nomlanadi. Agar bari aksincha bo'lsa, bunday usul akropetal yoki bazifugal deb nomlanadi.

Sporangiyatashuvchilar va kondiyatuvchilar oddiy hamda shoxlangan bo'lishi mumkin. Shoxlanishlarning keyingi turlari mavjud: monolodial, simpodial, dinotomik, mutovli zamburug'larda bir donalab yoki guruhlab paydo bo'ladi. Guruh xarakteri koremiya o'rindiqcha va piknida deb nomlanadigan qurilmalarga bog'liq (44-rasm).

Koremiya — bu bir-biriga zich joylashgan konidiyatashuvchilar yig'indisidir, ular tepasida konidiyalar (*Penicellium species*, *choetomium species*, *stusanus species* va boshq.) joylashgan.

O'rindiqcha — substratning yuzasida yoki ichki tomonida rivojlanuvchi, qalin gif o'ramlaridan tashkil topgan qurilma. Ichki qatlamida konidiyatashuvchilar va konidiyalar yig'iladi (masalan, *Coryneum species* da) o'rin topgan.

Piknida — qalin gif o'ramlaridan tashkil topgan dumaloq yig'indi. Piknidaning ichida konidiyatashuvchilar va konidiyalar joylashgan bo'lib, ular ulg'ayishi bilan chiqindi teshiklar orqali tashqariga chiqadi (masalan, *Sytospora species*da).



44-rasm. Konidiyenoseslar guruhlari: 1— koremiya; 2— o'rindiqcha; 3— piknida

Ba'zi zamburug'larda konidiyatashuvchilar bo'g'imlari to'g'nog'ich, shar yoki boshqa predmet shaklida (masalan, aspegillarda) kattalashgan. Bunday terminal pufakcha boshqoq deb ataladi (shundan «boshqoqli hosil» degan nom kelib chiqadi).

Barcha aspirogillar, odatda, tirgak hujayralarga ega bo'ladi, ulardan konidiyatashuvchilar chiqib ketib, terminal boshqoqdan butilkasimon sterigmalar shakllanib, ularni yuzasi o'sish nuqtasi bo'lib, oxiri ularda konidiyalar hosil bo'ladi. Ularni ba'zida katepulyatlar deb ham atashadi (lotinchada satena — zanjir) negaki ular zanjir ko'rinishida birlashgan bo'ladi.

Penitsillillarda tirgak vegetativ hujayra bo'lmaydi va terminal pufakcha (boshqoq) ham yo'q, shoxlash yo'li bilan esa kistochka hosil bo'ladi (shu yerdan «kistevik» nomlari kelib chiqqan). Aspirogillar va penitsillar tuzilishining o'ziga xos xususiyatlari ko'rsatilgan.

Zamburug'larning alohida vakillari bir boshqoqning o'zidan birdan ortiq konidiyalar tipini hosil qiladi. Katta bo'lmagan bitta hujayrani konidiya — mikrokonidiya, boshqoq katta o'lchamli ko'p hujayralar — makrokonidiyalar hisoblanadi. Konidiyalar giflarda hech qanday qo'llovchi strukturasiz ham paydo bo'lishi mumkin — bular o'troq konidiyalardir. Ular giflarning yon shoxchalariga uzum shingiliga o'xshab *Fusarium species* yoki dona-dona bo'lib joylashmoqlari mumkin. Agar konidiyalar kalta konidioforlarni hosil qilsa, ularni shoxchali deyiladi.

Reproduktiv jinsiy jarayonda zamburug'larda yadro apparatida o'zgarishlar kuzatiladi. Sitoplazma va yadro qo'shilishi kuzatiladi. Mitozning umumiy sxemasida ikki asosiy stadiya: metodik apparat shakllanishi va xromosomalarni bu apparat yordamida qutblarga qarab harakatlanishi alohida qayd etiladi.

Mitotik apparat — bu xromatik va axromatik hujayralar strukturasini bo'lib, ular mitotik bo'linishga duchor bo'ladi. Yadroning o'zgarishlariga nisbatan mitoz duchor bo'ladi. Yadroning o'zgarishlariga nisbatan 4 fazaga ajratiladi: profaza, mitofaza, anafaza va telofaza mitoz davomiyligi organizm turiga qarab 30 min yoki 3 soatni tashkil etadi. Zamburug'larni ko'payishida ishtirok etadigan va aniq bir sonda xromosomalarni tashkil etadigan hujayrani gameta

deyiladi. U yuqori organizmlarning spermatozoid yoki tuxum hujayralariga to'g'ri keladi. Gametani jinsiy nuqtayi nazardan diferensiyalash qiyin. Shuning uchun ularni (+) — erkak va (-) ayol hujayra deb qayd qilishadi. Turga xos bo'lgan xromosomalar sonining gametadagi yig'indisi ifodalanadi. Bir jinsli gametalar qo'shilishida (izogomiya) diploid hosil bo'ladi. Getro jinsli gametalar qo'shilishida esa — geterozigotali diploid hosil bo'ladi. Diploidlar $2p$ yoki $2x$ ko'rinishida ifodalanadi. Ko'pchiliklari pivo va achitqilar giterozigotali diploidlardir.

Gomozigotali diploidlar stabildir, geterozigotlarga qaraganda ular vegetativ yo'l bilan gaploid hujayralar qo'shilishi bo'lmagunga qadar ko'payishadi, so'ng ularni hayot sikllari o'zgaradi.

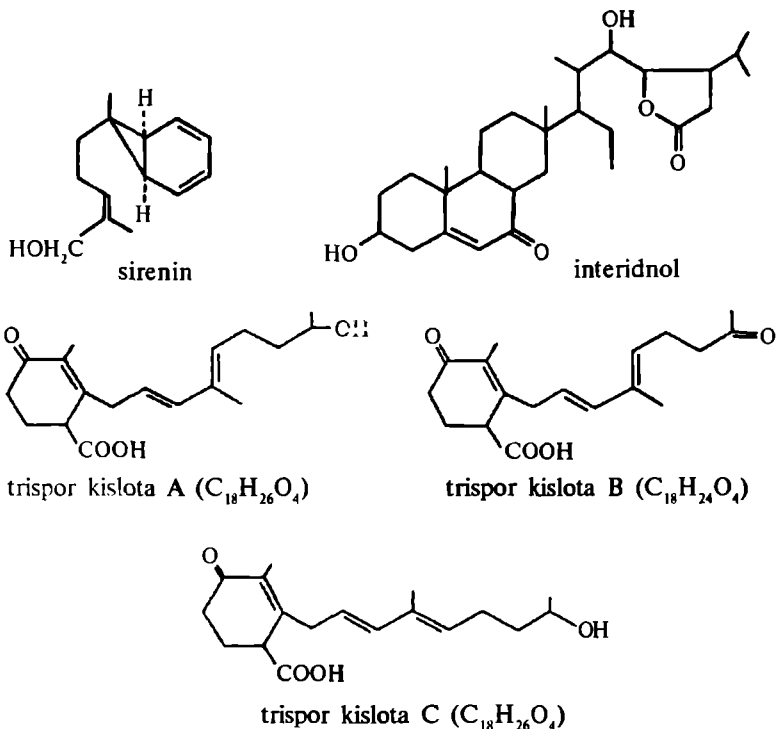
Ba'zida gaploid gametalar stabil bo'ladi va shunda ulardan hosil bo'lgan organizmlar asporogensiz (ko'pchilik sistematiklar bundaylarni ideal zamburug'lar guruhiga qo'shishmaydi).

Demak, mitoz diploid hujayralarga, ya'ni ikki to'plam xromosomal hujayralarga xos. Mitoz jarayoni irsiy materialni aniq ko'chirishdan iborat bo'lsa, ota-ona organizmdan rosmana o'tadi. Bu jarayon mitoz yoki reduksion bo'linish deyiladi. Meyozning mohiyati u ikki ketma-ket bo'linishdan iborat, ammo oqibatda bir xromosoma bo'linishi amalga oshadi. Meyoz jarayoni ikki bosqichdan iborat: meyoziyning birinchi va ikkinchi bo'linishi.

Meyozning birinchi bo'linishida: profaza, leptonemani o'z ichiga oladi, zigonema paxinema va diplonema hamda mitozdagiga o'xshab metafaza, anafaza va telofazalarni hosil qiladi. Birinchi meyoziy bo'linishi tugashi bilan interfaza bo'lib, so'ng meyoziyning ikkinchi bo'linish fazasi boshlanadi, u mitoz jarayonidagidek diploid hujayralar bo'linishiga o'xshaydi.

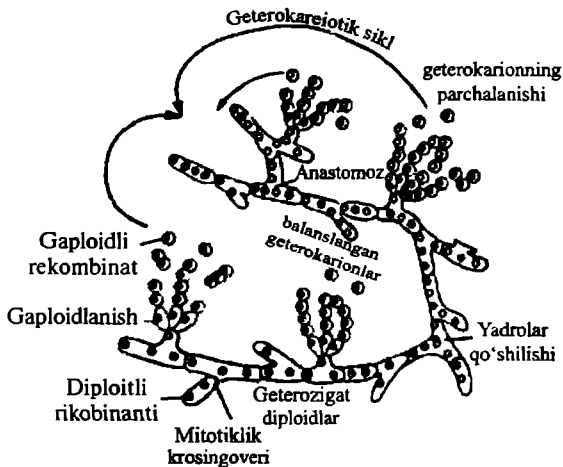
Turli zamburug'larning ko'payishi o'ziga xosliklariga ega, ammo ko'pgina hollarda ularga biseksuallik xosdir, ya'ni ular ikkilamchi turlar hisoblanadi. Holatga ko'ra gametalar hosil qilib, ayol hamda erkak sifatida ko'riladi. Turni mitseliy bir vaqtning o'zida ham plus, ham minus variantida bo'lib, zigotalar berishga qodir. Aniqlanishicha jinsiy gormonlarni sekretsiyasi ba'zi zamburug'larda seksual jarayonlarni nazorat qiladi va yo'naltiradi. *Achlya species* turidan bo'lgan *Anterediol* va trisporali kislotalar Mukor

species turidan va *Blakeslea species* seksual strukturalarni tashkillanishi va differensiyalanishini indutsiraydi va erogenlar turiga kiradi:



Xerotaksisni nazorat qiluvchi gormonlar erotropinamlarga tegishlidir. Nasl hujayralarni rivojlanishi bazidial zamburug'larda ham gormonlar nazorati ostida bo'ladi.

Zamburug'larning ko'pchilik turlari jinsiz yo'l bilan konidiyalar yordamida yoki vegetativ usulda ko'payadi. Shuning uchun ular sun'iy *Deuteromyces* yoki *Fungi imperfecti* guruhiga qo'shiladi. Normal jinsiy yo'l ko'payadigan zamburug'lar hamda ko'p deteromitsetlarda proksual sikl kuzatiladi, unda urug'lanish va meyoz bilan bog'liq bo'lmagan holda, rekombinatsiya mitoz jarayonida kechadi (45-rasm), hujayralar o'rtasida anastomoz hosil bo'lib, ular orqali yadro almashinuvi amalga keltiriladi.



45-rasm. *Penicillium chrysogenum* ning paraseksual rivojlanish sikli.

Keltirilgan ma'lumotlardan ko'rinib turibdiki, ko'payish jarayonida zamburug'lar turli sporalar hosil qiladi, ular jinsiy va jinssiz ko'payish jarayonida hosil bo'ladi. Jinssiz deb atalish sporalar mitoz oqibatida hosil bo'ladi. Ular gomekariotik va geterokariotik bo'lishi mumkin. Jinsiy sporalar meyoza oqibatida hosil bo'ladi, ular yordamida yangi genetik rekombinatsiyalar yaratiladi. Boshqa tarafdin sporalar memnosporalar (lotincha *memnonius* — jigarrang — qora) va ksenosporalar (grekcha — begona) deb ham ataladi. Memnosporalar hosil qilgan joylar hech qayerga ko'chmasdan noqulay sharoitlarda turlarini saqlab qolish funksiyasini bajaradi (qurib qolish, och qolish) memnosporalarga xlamidiosporalar va zigosporalar tegishlidir. Ksenosporalar ota-ona mitseliyasidan ajralib, faol yoki passiv yo'llar bilan tashqariga katta va kichik masofalarga tarqalishiga turli tashqi muhitdagi ekspansiyalar yordam beradi.

Bir hujayrali nefto-sintezlovchi, harakatchan protistalar, odatda, bo'linish yo'li bilan ko'payishadi: binar, ko'ndalang va boshqalar. Ba'zi protistalar jinsiy yo'l bilan ham ko'payadi. Masalan, infuzoriya *Tetrahymena Pyriformis* ikki turdagi birlashish hujayralariga ular kon'yugirlash imkoniga ega. Meyoza va mitozga

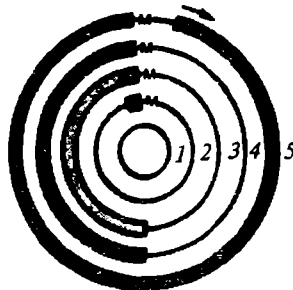
bardoshli hamda keyinchalik ikkita hujayrani hosil qiladi, ulardan biri bitta makro ikkinchisi esa bitta mikronukleusga ega bo'ladi.

Oddiy va haqiqiy zamburug'lar oralig'ida miksomitset yoki shilliq zamburug'lar mavjud. Vegetativ struktura sifatida ularda ko'p yadroli differensiyalanmagan plazmodiyalar xizmat qiladi. Undan bir aniq sharoitda ona tanacha rivojlanadi. Bu paytda plazmodiyning bir yadroli qismi hujayra devorchasi bilan qoplanadi va ona tanachasidagi bir yadroli sporaga transformatsiya bo'ladi.

Ona tanadan ajralib, sporalar o'sib, bitta xivchini amyobasimon gameta-hujayralar shakllantiradi. Ular qo'shilib ikki xivchinli zigotalar hosil qiladi, keyinchalik yangi plazmoditga transformatsiyalanadi. O'sib borayotgan plazmodiyning diploid yadrolari metoz jarayonidan, ona tanachasida sporalar hosil bo'lishidan oldin o'tadi.

4.3. Prokariot va eukariotlarda morfogenez hamda differensiyatsiyalash

Mikroorganizmlarda (boshqa organizmlar singari) aniq hayotiy sikllari mavjud. Yuqori tashkillashgan turlarda bu sikllar meyoza va mitozlar ketma-ketligi ya'ni, gaplofaza hamda diplofazadan iborat. Boshqacha aytganda, hayotiy sikl — hujayralarning morfologik differensiyalashish jarayoni, ota-ona organizmining istalgan stadiyasidan keyingi organizmning xuddi shunday stadiyasigacha hayotiy sikllar bir xilda emas. 46-rasmda ular sxematik ifodalangan.



46-rasm. Mikroorganizmlarning hayotiy sikllarining sxemasi:

1— jinsiz; 2— gaploid; 3— gaploid-dikariotik; 4— gaploid-diploid;
5—diploid; M—meyoza; yo'g'on chiziqlar — diploid faza; qo'shilgan nozik
chiziqlar — dikariotik faza.

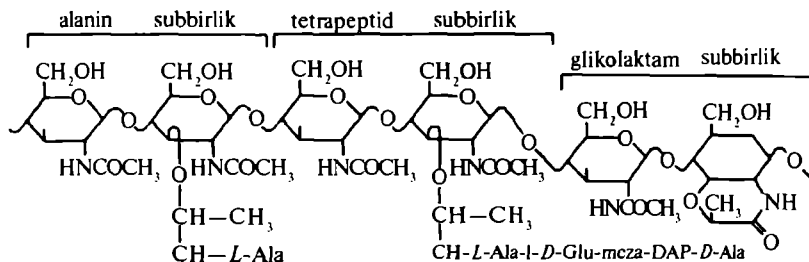
Barcha organizmlarning shakli ayni damdagi vaqt va sharoitga bogʻliq. Bu genotip bilan belgilangan morfogenezdır. Genotipning nazorati ostida turning fenotip xossalari boʻladi.

Fenotip — bu organizmning barcha parametrlari va xarakteristikalarini, u turning turli sharoitlarda yashab ketishi jarayonida kuzatiladi. Bu xususiyatlar har xil metodlar yordamida oʻlchanishi yoki qayd qilinishi mumkin, bularga barcha hujayra komponentlarining kimyoviy tarkibini baholash ham kiradi. Genotip hayot sikli davomida oʻzgarib boʻlib keladi, fenotip esa oʻzgaradi. Oʻrab turgan sharoitlar oʻsish va rivojlanishga ijobiy boʻlgunigacha mikroorganizmlar oʻziga xos shakl va xossalarni saqlab qolaveradi. Misol uchun *Aspergillus* va *Rhizopus* turidan zamburugʻlar kartoshkali ekstraktida, jinssiz sporalarni hosil qiladi ammo ularning morfogeneni doimo turlicha boʻladi.

Morfologik strukturaning bir xil organizmlarda turlichaligini ularni differensiyalashgani haqida dalolatdir. Bu differensiyalashganlik vaqtinchalik boʻlib, hayotiy siklni turli stadiyalarida boʻlgan hujayralarga aloqador. Boshqa differensiyalanishni organizmning stabil rivojlanishi deb aytish mumkin, bunda struktura va funksiyaning oʻzgarishi (hujayralarning eukariot diplofazadan to gaplofazagacha) ham shunga tegishli. Doimiy boʻlmagan oʻzgarishlar organizmning adaptatsiya yoki oʻzgargan muhitga moslashishi oqibatida keilib chiqadi. Bundan keilib chiqishicha differensiyalashning bosh kriteriyasi — jarayonning qaytmasligi. Morfogenez va differensiyalanishi hujayralarning nazorat ostida oʻzgaradigan kimyoviy tarkibi va funksiyalari hamda birinchi navbatda genetik nazorat ostida kechadigan fermentlarning oʻzgarishi bilan bogʻliq.

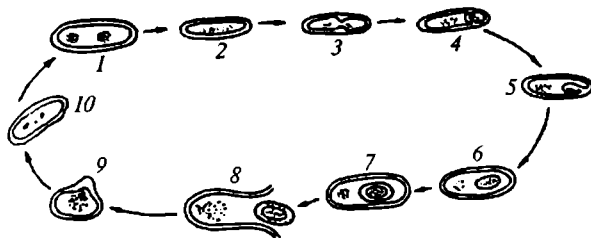
Differensiyalanishi biokimyoviy va morfologikka ajratiladi. Prokariot mikroorganizmlar zaif morfologik differensiyalanishga egadir. *E.coli*ning amitotik boʻlinish natijasida hosil boʻladigan hujayralar morfologik jihatdan ota-ona hujayralari bilan bir xildir. Agar xuddi hujayralarga R- plazmada kiritilgan boʻlsa, ular biokimyoviy jihatdan (qator kimyoviy moddalarga rezistentligi) bu plazmidasi yoʻq *E.coli* hujayralardan farq qiladi. Spora hosil qiluvchi bakteriya bastsillarda spora hosil qilish jarayonida aynan vegetativ

hujayra boshqa shaklga aylanishida morfogenez aniq kuzatiladi. Yuqorida ko'rsatilgan differenziatsiyalanishini biokimyoviy jihatdan xarakteristikasi quyidagicha bo'ladi: GS parlarining kam miqdordagi, aynin klostridiylarda (22...28%). *Bacillus va clostridium* avlodlariga qarashli ko'pchilik turlarning mureinida mezo-diaminopimelin kislotaning yo'qligi (mezo — DAP); ko'pchilik spora hosil qiluvchi bakteriyalarni sporalarini korteksida spetsifik peptidoglikanning mavjudligi:



Batsillalar sporalarining korteksidagi peptidoglikanining fragmenti.

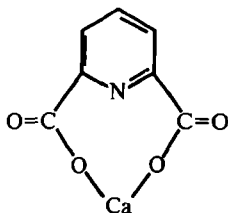
Spora hosil qiluvchi bakteriyalarni differenziatsiyalanishi *Bas. cereus* misolida 47- rasmda ko'rsatilgan, unda sporalarni shakillanishi, o'sish, ajralib chiqish bosqichlari vegetativ hujayra → spora → vegetativ hujayra sxemasi bo'yicha ko'rsatilgan.



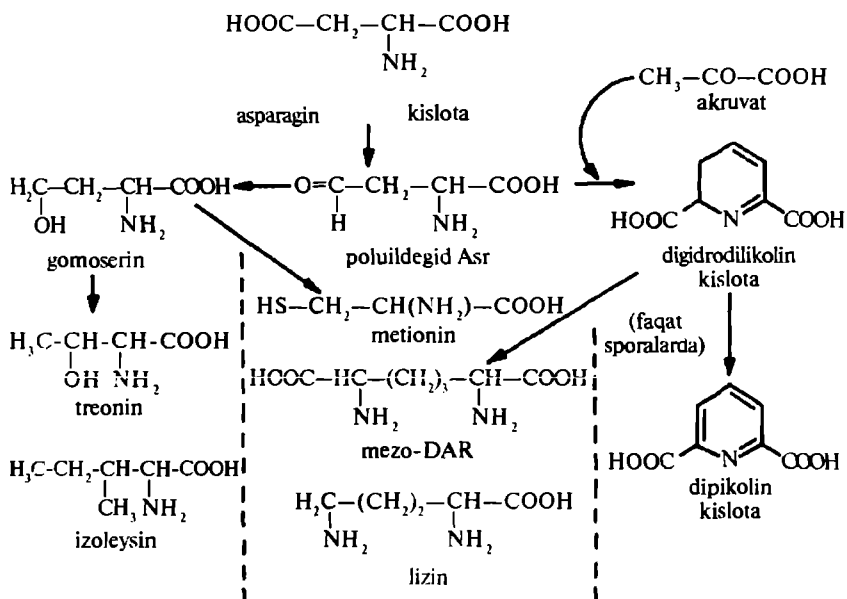
47-rasm. *Bacillus cereus* morfogenezi va differenziatsiyalanishi:

1— ikkita nukleoidli vegetativ hujayra; 2— nukleoidlarning tayoqchasimon strukturalariga kondensatsiyasi; 3— ko'ndalang devorning shakillanishining boshlanishi; 4— ko'ndalang devorning shakillanishining tugashi va sporaning vegetativ hujayradan chegaralanishi; 5— yangi prospora atrofida yangi qobiqning hosil bo'lishi; 6— prospora atrofidagi qobiq hosil bo'lishining tugashi; 7— spora yetilishi; 8— yetuk sporaning ajralib chiqishi; 9— sporaning o'sishi; 10— vegetativ hujayraning hosil bo'lishi.

Dipikolin kislota biosintezi treonin, izoleysin, metonin, lizin yoki mezo-DAP biosintezi bilan bog'liq:



Kalsiy dipikolinat



Bac.subtilis turi uchun sporulyasiya genlari ko'rsatilgan ulanishning genetik kartasi tuzilgan. Bu genlar guruh bo'lib joylashib xromasomasining taxminan 5 ta segmentini egallaydi.

Eukariot mikroorganizmlarda morfogenez va differensiatsiyalash ko'proq aksini topgan. Muhim vegetativ struktura bo'lib, misol uchun zamburug'larda, mitseliya iplari yoki ularning ekvivalentlari

bitta hujayrali shakllarda (achitqi va pitridinli zamburug‘lar) hisoblanadi. Ko‘pchilik zamburug‘ hujayralarning shaklini rigid hujayra devori ta‘minlab beradi va uning strukturasi o‘rganish muayyan turning morfogenezi va morfogenizni ma‘lum sharoitda bu organizm yashashida yo‘nalishini ham tushinishga yordam beradi.

21- jadval

Ba‘zi bir zamburug‘larning hujayra devorlarining kimyoviy tarkibiga ko‘ra taksonomik joylashishi

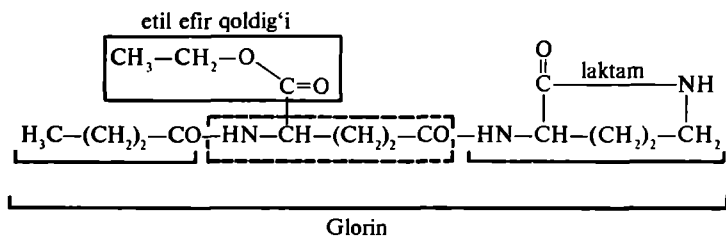
Hujayra devorlarining uglevod komponentlari	Zamburug‘lar avlodi	Taksonomik guruh
Xitin — β -glukan	Allomyces, Blastocladiella	Chytridiomycetes
	Aspergillus, Histoplasma, Neurospora	Eucomycetes
	Fomes, Polyporus, Schizophyllum	Homobasidiomycetes
Selluloza — β -xitin	Rhizidiomycetes	Hyphochytridiomycetes
Selluloza — β -glukan	Phytophthora, Pythium, Saprolegnia	Oomycetes
Xitin — xitozan	Mucor, Phycomycetes, Zygorhynchus	Zygomycetes
Mannan — β -glukan	Candida, Saccharomyces	Ascomycetes
Mannan — xitin	Rhodotorula, Sporobolomyces	Heterobasidiomycetes
Galaktozamin — galaktoza saqlovchi polimerlar	Amoebidium	Trichomyces
Selluloz — glikogen	Dictyostelium, Polysphondylium	Acrasiales

Apikal zonada, ribosomalarni va hujayra sitoplazmadagi boshqa struktur elementlarni chekkaga surib, ko‘p miqdorda vezikulalar to‘planadi. Ba‘zi hollarda vezikular membranalar va sitoplazmatik membrana bilan qo‘shilishi kuzatiladi. Subapikal zonada yadrolar,

S — DNK sintezi fazasi (angl. synthesis — sintez);
G₂ — DNK sintezidan keyingi davrda ikkinchi o'sish fazasi;
M — mitoz fazasi (angl. mytosis — mitoz); *Schizosaccharomyces pombega* G — , S— va G₂ fazalar 150 minut davom etadi.

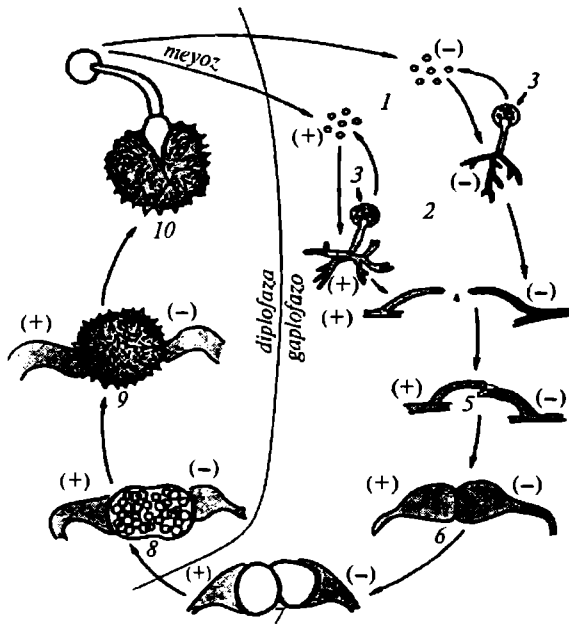
DNK bo'linish va o'sish sikli — hujayradagi bir-biri bilan bog'liq bo'lmasdan boshqariladigan jarayonlardir; bu bilan hujayra o'lchamini nazorat qiladigan mexanizmni ishlashi potensial ravishda ta'minlanadi. Hujayra siklida fermentlarning ketma-ket hosil bo'lishi kuzatiladi va bundan kelib chiqadiki, ularning tarkibi doimo o'zgarib turadi, bu hujayrada kechadigan metabolik jarayonlarning sifatiga va nazorat darajasiga ta'sir ko'rsatadi. Har bir zamburug' sinfida o'zining hayotiy sikli borligi xosdir. Masalan, har xil attraktant (lot. *attractio* — tortish, tortilish) ajratadigan shilimshiq zamburug'lar *Dictyostelium mycorodies* va *Polysphondylium violaceum* bir xil morfologiya hamda hayotiy siklga egadir. Bularning har bittasi boshida yakka hujayra shaklida yashab, keyinchalik o'zining yashash muhitidagi hamma bakteriyalarni yutib oladi, undan keyin «ommaviy» rivojlanish sikli boshlanadi. Zamburug' hujayralari bitta nuqtada yig'iladi va to'planib (yuzlab va minglab) bitta shilimshiq ko'p hujayrali massaga aylanadi, keyin differentsiatsiya jarayoni boshlanadi, shilimshiq massaning frontal qismidan o'simtalar bo'rtib chiqadi — bunda poya hosil bo'ladi va shakllanadi, uning yuqori qismi o'sadi; hujayralar poyadan tepaga qarab tirmashadi, u yerda yig'ilib harakatsizlanadi. Shunday qilib hosil beruvchi tana shakllanadi, u shoxli va shoxsiz poyadan tashkil topgan (hujayralarning selluloz qobiqlarining qoldiqlari), ularning sharsimon boshchalari bor — sporali sporangiyalar (inkapsulalangan amyobalar). Sporalar suv bilan tarqalgandan yoki boshqa obyektlar bilan mexanik to'qnashgandan va ulardan qobiqlari yorilgandan keyin, amyobalar tashqi muhitga chiqadi va sikl yana o'sha ketma-ketlikda boshlanadi. Zamburug'larning ikkala turida hujayralarning ijobiy xemotaksisi har xil moddalar — akrazinlar (*Acrasia* — odamlarni o'ziga jalb etib hayvonlarga

aylantiradigan ertakdagi sexrgar) bilan indusirlanadi. *Dictyostelium*da akrazin rolini sAMF o‘ynaydi. Agregasiya fazasida miksamebalar sAMF ni taxminan 100 marta ko‘p ajratadi, undan oldingi alohida yashash fazasiga nisbatan *R. Violaceum*da akrazin — attraktant dipeptid glorindan (Glu va Orn so‘zlaridan tuzilgan) tashkil topgan, bu glutamin kislota va ornitin moddalardan tashkil topgan modda.



Ductyostelium uchun glorin sAMF ga nisbatan faolroq attraktantligi kuzatiladi.

Xitridial zamburug‘lar harakatchan orqa tomonda joylashgan bitta qamchisimon xivchini bor hujayralar (zoosporalar) hosil qiladi. Ular gametotallus hosil bo‘lishiga imkoniyat yaratib beradi. Ba’zi bir turlarda, masalan *Allomyces macrogynus*larda hosil bo‘lgan ayol gametalar embrion attraktant — sirenin ajratib chiqaradi. *Mucor mucedo* misolida (48-rasm) hayotiy sikliga bog‘liq ravishda hujayralar morfogenezi va differensirovkasi ko‘rsatilgan. *M. mucedo* hayotiy siklida sporangiyalar hosil bo‘lishi ikki marta kuzatiladi. Ammo sporangiyalar gaplofazada bir xil tipga mansub sporangiosporalari bo‘ladi, diplofazada sporangiyalarda bir vaqt ichida (+) va (-) sporangiosporalar bo‘ladi. Gaploid sporalar o‘sib borib mitselin hosil qiladi, ularning hujayra devorida xitin (ba’zi bir turlarda — xitozan) sintezlanadi. Gaploid sporangiyalarni hujayra devorlarida glukanlar va pigment melanin to‘planadi. Mitseliy iplarining (+) va (-) o‘zaro munosabatidan keyin trispor kislotalar ajraladi, karotinlar sintezi oshadi, zigotrop gormonlar ta’sirida zigoforlarning qo‘shilishi kuzatiladi.



48- rasm. *Mucor mucedoni*ning hayotiy sikli:

1— gaploid sporangiosporalar; 2— vegetativ mitseliy; 3— vegetativ biruyali mitseliyda hosil bo'ladigan sporangiyalar; 4— mitseliy iplarining (+) va (-) o'zaro munosabati natijasida zigoforalar hosil bo'lishi; 5— zigoforalar qo'shilishi; 6— paragametangiya shakllanishi; 7— chegaralangan gametangiyaning suspensorlar bilan hosil bo'lishi; 8— yosh zigospora; 9— yetuk zigospora; 10— zigosporaning o'sishi.

Gametangiya hosil bo'lish bosqichida hujayra lizisi va oldin chegaralangan gometangiya (plazmogamiya) hujayralarining tarkiblari qo'shilishi yuzaga keladi. Jinsiy reproduksiya kechish jarayonida hosil bo'ladigan karotinlar zigosporalarning yuqori mustahkam hujayra devorining tarkibiga melanin bilan birga kiradigan sporopolleningacha (karotinning oksigenlangan polimeri) polimerlanadi.

Zamburug'larning ko'rilgan hayotiy sikllaridan xulosa qilsa bo'ladiki, hujayralarning morfogenez va differentsiatsiyasida jinsiy gormonlar katta rol o'ynaydi (22-jadval).

**Ba'zi bir yuqori rivojlanmagan zamburug'larning jinsiy gormonlari
va ularning morfogenez va hujayralarni differensiatsiyalash
jarayonlaridagi funksional faolligi**

Gormonning nomi	Zamburug' produkt-larining avlodi	Molekulyar		Konsentratsiyasi, mol/l		Gormonning sintezlanadigan joyi	Ta'sir qilishi	
		Formula	Massa, Da	Optimal chiqishi	Zamburug'lar ta'sirchan bo'lgan		Morfogenetik	Biokimyoviy
Arterediol	Achlya	$C_{29}H_{45}O_5$	470	$6 \cdot 10^{-9}$	$1 \cdot 10^{11}$	(-) Mitseliy	Glyukoza-ni (+)-mitseliyning; arteridiylar-ni hosil bo'lishini de-limetirlanish; arteridiylar-ni xemotrolizi	Sellyuloz faol-likni oshishi, V triskor kislotani ish-lab chi-qarilishi
Crenin	Allomyces	$C_{15}H_{24}O_2$	236	$1 \cdot 10^{-6}$ (Asarus-eular) A japa-nicusl S	$1 \cdot 10^{10}$	Xaraka-tchan ayol gameta-lari	Erkakgame-talarning xemotoksisini kuciayiradi	
Trispor kislotalar A B S	Blake-slea Blake-slea, Musor	$C_{18}H_{26}O_4$ $C_{18}H_{24}O_4$ $C_{18}H_{26}O_4$	306 304 306	$5 \cdot 10^{-8}$ (B. trispora) $5 \cdot 10^{-6}$ (M. Ma-cedo)	$1 \cdot 10^{-8}$	(+) va (-) miseliylar o'zaro ta'siridan keyin	Sporangiosp-oralarning hosil bo'lishi-ni oldini oladi (+) va (-) qo'shil-gan miseliy-larning zigo-foralari hosil bo'lishini faollashtiradi	Karotin-oid va sterollar-ni sinte-zini faol-lashtiri-radi.

Blakeslea trispora trispor kislotalarining A (1....2 %), B (15 %) va C (80 %) aralashmasini hujayradan tashqarida ishlab chiqaradi.

Demak, zamburug'larning tabiiy sharoitda gormonal faolligi bitta turga mansub kultura, balki har xil avlod va turlarga qarashli kulturalar munosabatlarida alohida ta'kidlab o'tish kerakki, mikroorganizmlarning o'zaro munosabati mustahkamlashgan ekologik chuqurliklarda ham katta ahamiyatga ega. Qopchali va bazidial zamburug'larning hayotiy sikllari hujayralar rivojlanishining har xil bosqichida ularning differensiatsiyasi bilan xarakterlanadi. Bu sikllar qator achitqi organizmlarida soddaroq va ipsimon shakllarida — murakkabroq bo'ladi. Spora hosil bo'lish davrida hujayrada oqsil va RNK biosintezining darajasi pasayadi hamda DNK-tarkibi birinchi metofazada keyingi yadrolar soni va yetuk qopchalar soni ortadi.

Ba'zi bir achitqi organizmlarning gaploid hujayralari stabillashishi va keyinchalik jinsiy yo'l bilan ko'payishi mumkin (*Candida*, *Zygosaccharomyces* va bosh.)

Non mog'ori *Neurospora crassa* — sumkachali geterotallik zamburug', o'zining hayotiy siklida ko'p zinapoyali differentsiatsiyalanishdan o'tadi va hosilli tanachalar keltirib chiqaradi — sumkali peritetsiyalar, ularda 8 tadan askosporalar bo'ladi. Peritetsiyalarning shakllanishi melaninlar biogenezi va tirozinaza darajasini oshishi bilan bog'liq. Minimal ozuqa muhitlarida 35°C da melanin sintezlanishi va peritetsiyalar hosil bo'lish jarayonlari sekinlashadi; xuddi shunday effektni azotning yuqori konsentratsiyalari hamda tirozinazaning ingibitorlari keltirib chiqaradi.

Agaricus bisporuslarda hosilli tanachalarning paydo bo'lishini *Pseudomonas* avlodiga qarashli ba'zi bir garmmanfiy bakteriyalar stimullaydi, masalan, *Ps. putida* va unga avlodan yaqin turlar, bu gomobazidial agarikli zamburug'larning misolida ko'rsatilgan. Bu bakteriyalardan tayyorlangan ekstraktlar temirsaqlovchi xelatirlanadigan agentlar guruhiga qarashli bo'lib, spora hosil bo'lish jarayonini stimulatori hisoblanadi.

Shunday qilib, prokariot va eukariot mikroorganizmlarning morfogenez hamda differentsiatsiyalanish jarayonlari ko'p tur va shtammlarda kuzatilgan, ammo ularning biokimyoviy tabiati yaqin o'rganilmagan. Faqat bitta narsa shubhasizki, demak genlarning differentsiatsiyalanishi uchun nafaqat ular hujayra genomida bo'lishi

hamda ular faolligini namoyon qila oladigan kerakli bo'lgan muhit ham ta'minlanishi kerak.

Savollar

1. *Mikrob pigmentlari violaksantin va melanin hujayralarining fragmentlarini kimyoviy strukturasi qanaqa bo'ladi? Ozuqa muhitlarda mikroorganizmlar koloniyalariga qanaqa rang beriladi?*
2. *Sintrofiya nima va u mikroorganizmlarda nimada kuzatiladi?*
3. *«Energetik koeffitsiyent» atamasi deb nimaga aytiladi?*
4. *Mikroorganizmlar populatsiyasi nima va uning ko'rsatkichlari qanaqa bo'ladi?*
5. *Qaysi metodlar yordamida mikroorganizmlarning kulturalarini o'sishni sinxronizatsiyalashga erishish mumkin va qachon sinxronizasiya qilish zarur bo'ladi?*
6. *Bitta hujayrali mikroorganizmlarning ko'payish (o'sishi) qanaqa fazalardan tashkil topgan va bu fazalar qanday xarakterlanadi?*
7. *Bitta hujayrali mikroorganizmlarning ko'payishini tezligi qanday aniqlanadi?*
8. *Qanday qilib mitselial zamburug'larning o'sish va rivojlanishi aniqlanadi?*
9. *Prokariot va eukariotlarning ko'payishiga qarab prinsipial farqlari qanday bo'ladi?*
10. *Yuqori rivojlanmagan zamburug'larning jinsiy gormonlari — anteridiol, sirenin va trispor kislotalar qanaqa kimyoviy strukturaga ega?*
11. *Memnospora va ksenospora nima va ularning funksiyasi qanday?*
12. *Mikroorganizmlarning hayotiy sikli nima (har xil sinflarga qarashli zamburug'lar misolida) ?*
13. *Mikroorganizmlarning morfogenezi va differentsiatsiyalanishini kechishi qanaqa bo'ladi?*
14. *Batsillalar sporalari korteksidagi peptidoglikan qanaqa kimyoviy strukturaga ega?*
15. *Kalsiy dipikolinatining kimyoviy strukturasi, uning batsillalar differentsiatsiyasidagi roli va hujayralarda biosintez yo'li qanaqa?*
16. *Zamburug'lar dimorfizm nima va dimorf zamburug'larni qaysi guruxlarini bilasiz?*
17. *Eukariot mikroorganizmlarning mitotik siklida qaysi o'sish fazalari ma'lum? Ularning Dictiostelium mucoroides va Polysphondulum violaceumlarda o'rtacha davomiyligi.*

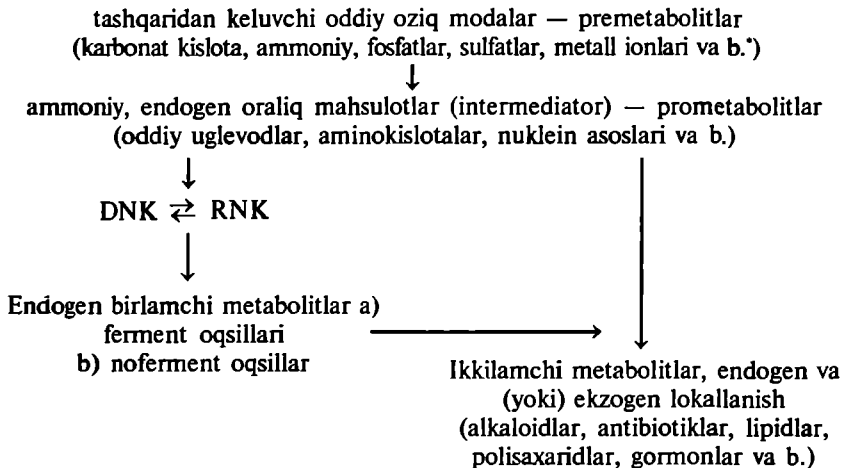
V BOB. MIKROORGANIZMLARDA MODDALAR ALMASHINUVI

Mikrob hujayrasida fermentlar katalizatorligida boradigan barcha reaksiyalar *moddalar almashinuvi* yoki *metabolizm* deb ataladi, ular hayotiy faoliyatni ta'minlaydi. Ma'lum biomolekula skletidagi kovalent bog'larning parchalanishi yoki hosil bo'lishiga olib keluvchi fermentativ reaksiyalarning tegishli ketma-ketligi natijasida hosil bo'ladigan oraliq va oxirgi mahsulotlar *metabolitlar* deb ataladi.

Birlamchi va ikkilamchi almashinish reaksiyalari yoki birlamchi hamda ikkilamchi metabolizm tushunchalari mavjud. Birlamchi almashinish reaksiyalari barcha tirik organizmlarda o'zaro o'xshash — bu nuklein kislotalar va asoslar, oqsil va ularning dastlabki moddalari, shuningdek, aksariyat uglevodlar, lipidlar, ayrim karbon kislotalarning hosil bo'lishi va parchalanishidir. Ikkilamchi almashinish reaksiyalariga idiofaza deb ataladigan davrda mikroorganizmlar uchun xos bo'lmagan moddalar hosil qiladigan reaksiyalar kiradi; bu moddalarning hosil bo'lishi (antibiotiklar, gibberellinlar, trisporali kislotalar, alkaloidlar va boshqalar) faqat ayrim turlargagina xos.

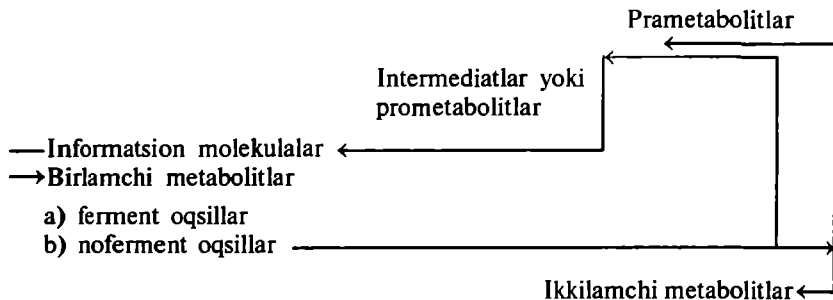
Birlamchi va ikkilamchi almashinish reaksiyalarini farqlash qiyin, ularga berilgan ta'riflar ham aniq emas; metabolizmi birlamchi va ikkilamchi almashinishga bo'lish shartli, ammo o'quv-nazariy maqsadlarda birlamchi va ikkilamchi metabolitlar haqidagi tushunchani saqlab qolish ahamiyatga molik. Tirik hujayrada sodir bo'ladigan jarayonlar ketma-ketligini e'tiborga olgan holda, oqsillar birlamchi metabolitlar hisoblanadi va quyidagi sxema asosida sintez qilinadi: $DNK \rightarrow RNK \rightarrow Oqsil$.

Birlamchi metabolitlardan fermentlarning keyingi almashinish reaksiyalariga kiritilishi ikkilamchi metabolitlar hosil bo'lishiga olib keladi. Buni quyidagi sxema ko'rinishida tasvirlash mumkin:



* Masalan, geterotroflar uchun.

Ushbu sxemada nuklein kislotalar hosil bo‘lishi boshqa jarayonlardan ajratilgan holda ko‘rsatilgan. Mana shu o‘rinda birlamchi va ikkilamchi metabolitlar tushunchalarining shartliliigi yaqqol ko‘rinadi, chunki DNK va RNK sintezi birlamchi metabolit bo‘lgan fermentlar katalizatorligida amalga oshadi. Shuning uchun ham ikkala tipdagi metabolitlarning hosil bo‘lishini o‘rganishda informatsion molekullarni (nuklein kislotalar va maxsus oqsillar) alohida guruhga ajratish maqsadga muvofiq, bu molekullarning o‘ziga xosligi hujayraning genetik materiali bilan bevosita belgilanadi. Bu holda yuqorida keltirilgan sxemani quyidagicha tasvirlash mumkin:



Informatsion molekular sintezi ham birlamchi metabolitlar, yoki fermentlar katalizatorligida amalga oshishi oydinlashadi. Bundan tashqari, ikkilamchi metabolitlarning dastlabki mahsulotlarga parchalanishini (degradatsiya) aynan bitta mikroorganizm fermentlari ta'siri ostida amalga oshirish mumkin. Va nihoyat, prometabolitlar, ya'ni intermediatlar yoki oraliq mahsulotlarning hosil bo'lishi birlamchi metabolit — fermentlar ta'siri ostida amalga oshadi. Shu sababli xulosa qilish mumkinki, ikkilamchi metabolitlar biosintezi xromosoma yoki plazmid DNKlari bilan kodlanmaydi.

U yoki bu produtsentni o'stirish jarayoni trofofaza (grekcha. — oziqlanish, ozuqa) va idiofazaga (grekcha. — o'ziniki, maxsus) bo'linadi. Trofofaza davrida organizmning o'sish tezligi yuqori bo'ladi, ikkilamchi metabolitlar ishlab chiqarish past bo'ladi. Aksincha, idiofaza davrida mikrobnning o'sish tezligi past, ikkilamchi metabolitlar ishlab chiqarilishi esa yuqori bo'ladi.

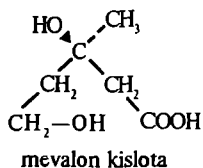
Hujayra ikkilamchi metabolizmining muhim regulator xususiyatlaridan biri uning kompartmentalizatsiyasi hisoblanadi (23-jadval).

23- jadval

Ikkilamchi birikmalar va membranaga bog'liq birlamchi metabolitlar

Ikkilamchi metabolit	Birlamchi metabolit (ferment)	
	Nomi	Hujayradajoylashuvi
Sellyuloza	β -S ₁ →S ₄ — Glyukan-sintetaza (glyukan-sintaza)	Plazmolemma, endoplazmatik retikulum va uning hosilalari, periplazmatik bo'shliq
Xitin	Xitinsintetaza	Xitosomalar, plazmalemma
Hujayradevori matriksi polisaharidlari	β -S ₁ →S ₃ — Glyukan-sintetaza va uglevodlar-ning boshqa intetazalari	Plazmalemmavauning hosilalari
Karotinooidlar	Karotinooidlar biosintezi fermentlari	Xloroplastlar, endoplazmatik retikulum va boshqa tuzilmalar

Ikkilamchi metabolitlar hujayradagi ularning sintez mexanizmi asosida guruhlarga bo‘linadi. Bu metabolitlar asetil-KoA va yog‘ kislotalari, mevalon kislotasi, aminokislotalar, uglevodlar, shikimik yoki aromatik aminokislotalar, trikarbon kislotalar halqasi intermediatlari, boshqa turli metabolik yo‘llar mahsulotlari sanaladi:



Yuqorida aytilganidek, trofofaza davrida mikroorganizmlar (ularning o‘sishi, rivojlanishi va ko‘payishini nazarda tutgan holda) faol o‘tadi. Bu davrda muhitning oziq moddalari hujayraga faol o‘tadi va konstruktiv hamda energetik almashinuv sodir bo‘ladi; hujayradagi sintetik jarayonlar ustunlik qiladi, ularda birlamchi metabolitlar miqdori ortadi.

Mikroorganizmlardagi moddalar va energiya almashinuvi hujayra ichi va tashqarisida moddalar konsentratsiyasining har xil bo‘lishiga olib keladi, bu esa hujayra ichki tarkibining o‘rab turgan muhitdan turli moddalar uchun har xil darajadagi o‘tkazuvchanlikka ega membranalar bilan ajratilgan sharoitidagina amalga oshadi.

Ergan moddalar hujayra devori (ayrim mikroorganizm turlarida esa kapsula) orqali hujayra ichiga va hujayra membranasiga o‘tadi.

Demak, kimyoviy molekullar muhitdan uchta barer (to‘siq) — kapsula, hujayra devori, hujayra membranasini orqali (masalan, *Leucontoc mesenteroides*, *Aureobasidium pullulans* da) yoki ikkita hujayra devori va hujayra membranasini orqali (masalan, *Streptomyces griseus*, *Seacheromyces cerevisiae* da) yoki bitta to‘siq- hujayra membranasini (masalan, *Mycoplasma Species* da) orqali o‘tadi.

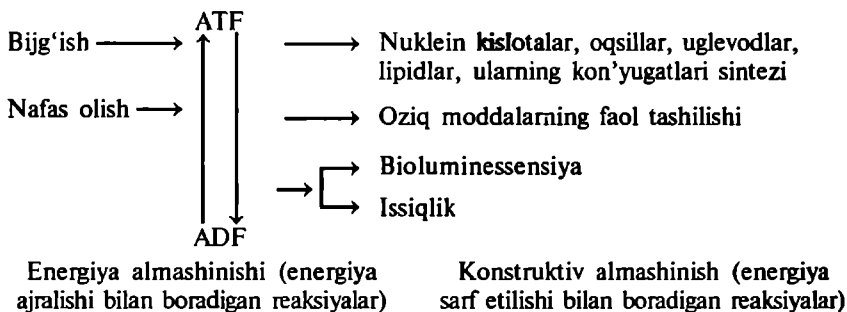
Mikroorganizmlar kapsulalari, asosan uglevod tabiatidagi mikroorganizmlar kapsulalari kovak tuzilmaga ega bo‘lib, ko‘plab moddalar o‘ta oladi. Biroq ayrim mikroorganizmlar uron kislotasidan iborat kapsulalarni tashkil etadi (*Cryptococcus species*). Bu holatda ularning, masalan, metall kationlariga nisbatan faolligi

sezilarli ortadi va o'z navbatida, hujayraga elektrolitlar kelib tushishini boshqarishda poliuronidlar hissasi ham ortadi.

Turli mikroorganizmlar hujayra devori ham inert strukturaga ega emas, unda ham kovak-teshiklar mavjud bo'lib, bu kovaklar bakteriyalarda 9 dan 74 nm gacha, zamburug'larda — 4,0 dan 7,0 nm gachani tashkil etadi. Shu sababli hujayra devori orqali o'tuvchi moddalarning molekular massasi ancha katta bo'lishi mumkin (10—50 va 4,5—4,4 kDa mos ravishda).

Shunday qilib, achitqi va ipsimon mikroorganizmlarning hujayra devoridan yirik molekularlarning o'tishi bakteriyalarning hujayra devoriga qaraganda qiyin kechadi. Shu bilan bir vaqtda bakteriyalarda glikolaktil va teyxoy kislotalarining mavjudligi elektrolitlarning hujayraga o'tishini sezilarli cheklaydi. Demak, mikroorganizmlar hujayra devorlaridagi kovaklar o'lchamining o'ziga hujayra ichiga moddalar kirishini baholashdagi yetakchi ko'rsatkich sifatida qarab bo'lmaydi — yaxlitlikdagi integral struktura muhim rol o'ynaydi.

Metabolizm sababli mikroorganizmlar quyosh nuridan oladi yoki ozuqa muhit substratlaridan kimyoviy energiya oladi; ekzogen moddalarni qurilish bloklariga aylantiradi, ulardan esa o'z navbatida polimer strukturalar (oqsillar, uglevodlar, nuklein kislotalar, lipidlar yoki ularning kon'yugatlar) va hujayraning boshqa komponentlari sintezlanadi, shuningdek (spetsifik) boshqa jarayonlar, masalan, muayyan funksiyalar uchun zarur moddalar sintezi va parchalanishi (ayrim karotinoidlar sintezi va ularning sodda zamburug'larda garmonlar hosil qilib parchalanishi) amalga oshiriladi. Metabolizm energetik va konstruktiv turlarga bo'linadi:



Quyosh nuri energiyasini ishlatadigan barcha mikroorganizmlar fotosintezlovchi yoki fototrof deb ataladi. Kimyoviy birikmalar oksidlanishi energiyasini ishlatadigan mikroorganizmlar xemosintezlovchi yoki xemotrof mikroorganizmlar deyiladi. Agar bunda ishlatiladigan uglerod manbai hisobga olinsa, mikroorganizmlarni quyidagi guruhlarga ajratish mumkin (24-jadval).

24-jadval

Uglerod va energiya manbaiga bog'liq ravishda oziqlanish usuliga ko'ra mikroorganizmlarning bo'linishi

Guruh	Foydalaniladigan manba		Guruhcha
	Uglerod	Energiya	
Avtotroflap	Noorganik (SO ₂)	Fotokimyoviy reaksiya (fototroflar) Noorganik moddalar (xemotroflar)	Fotosintezlovchilar (fotolitotroflar) xemosintezlovchilar (xemolitotroflar)
Geterotroflar	Organik	Fotokimyoviy reaksiya (fototroflar). Noorganik moddalar (xemotroflar). Organik moddalar (xemotroflar)	Fotosintezlovchilar (fotoorganotroflar) Xemosintezlovchi (xemolitoorganotroflar) Xemosintezlovchi (xemoorganotroflar)

Fototroflar va xemotroflarda ishlatiladigan energiyadan foydalanish yo'llari o'xshash. Ular oraliq almashinish yoki amfibolizm reaksiyalari hamda hujayra moddalarini sintezlash reaksiyalari yoki anabolizmdan iborat. Kimyoviy moddalar parchalanishi bilan bog'liq energiya ajralishiga katabolizm deyiladi.

Energiya ajralishi bilan boradigan reaksiyalar ekzergonik, energiyaning yutilishi bilan boradiganlari esa endergonik reaksiyalar deyiladi. Biologiya fanida energiyaning standart o'lchovi sifatida kilokaloriya qabul qilingan. Bir kilokaloriya — bu 1 kg suvni 1° ga isitish uchun sarflangan energiya (yoki issiqlik) miqdori 1 kkal = 4,1868 · 10³ joul (si) yoki 1 J = 2,388 · 10⁻⁴ kkal.

5.1. Mikroorganizm fermentlari — almashinish jarayonlari biokatalizatorlari

Tirik organizmlardagi ko'pgina reaksiyalar energiya ajralishi bilan kechadi va shu bilan birga ular o'z-o'zidan sodir bo'lmaydi. Moddalar o'zaro ta'sirlashishi uchun ularning kimyoviy reaksiyalarga kirishiga olib keladigan molekulalarning samarali to'qnashuvini yuzaga keltiradigan kritik energetik holatni yuzaga keltirish lozim. Ushbu talab qilinadigan energiya faollanish energiyasi — (E_p) deyiladi. Demak, muayyan miqdordagi faollashgan molekulalar qo'shni molekulalar faollashuvi uchun yetarli miqdordagi energiya ajraladigan reaksiyalar qo'zg'atuvchisi bo'lgandagina ekzergonik reaksiyalar bo'lishi mumkin.

Mikroorganizmlar uchun (boshqa barcha tirik tizimlar kabi) reaksiyaga kirishuvchi molekulalarni faollashtirishning umumiy usuli biologik kataliz hisoblanadi. Tirik hujayralarning metabolik faolligi nisbatan past haroratda namoyon bo'ladi, shu sababli ular ekzergonik reaksiyalardan foydalaniladi ($\Delta G < 0$). Bundan tashqari, muhitda reaksiyaga kirishuvchi molekulalarning faollashuviga sarf etiladigan energiya manbai bo'lmaganda hujayralarda biokatalizdan foydalaniladi. Biologik katalizatorlar sifatida ferment (enzim)lar ishtirok etadi. Ular kimyoviy reaksiyalarni tezlashtiradi, biroq bunda ular sarf bo'lmaydi va yakuniy mahsulotlar tarkibiga ham kirmaydi:



Bunda E— ferment; S— substrat; P— yakuniy mahsulot; ES— ferment substrat kompleksi; X, Y, Z—substratning yakuniy mahsulot P hosil bo'lishidan oldingi ko'chish shakllari, P mahsulot navbatdagi spetsifik reaksiyaga kiruvchi ferment tomonidan chiqariladi.

Reaksiyaga kirishuvchi moddalarning foydali ishni amalga oshirish uchun ishlatiladigan potensial energiyasining bir qismi erkin energiya G deb ataladi va u J/mol da ifodalanadi:

$$G = H - TS.$$

Bunda H— entalpiya; T— absolut harorat; S— entropiya.

Entalpiya — tizimning issiqlik ushlab turuvchi umumiy energiya miqdori, J ; *entropiya* — sistemaning tartibsizlik o'lchovi ($S = k \ln T$) J/grad . Sistemaning tartiblilik darajasi qanchalik yuqori bo'lsa, uning ehtimolligi va entropiyasi shunchalik kam bo'ladi.

Erkin energiya ΔG ning o'zgarishi kimyoviy reaksiyalarning o'z-o'zidan kechish mezonini bo'lib xizmat qiladi, — spontan reaksiyalar $\Delta G < 0$ (ekzergonik reaksiyalar) bo'lganda sodir bo'ladi va $\Delta G > 0$ (endergonik reaksiyalar) bo'lganida amalga oshmaydi:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad \text{yoki} \quad \Delta H = \Delta G + T\Delta S$$

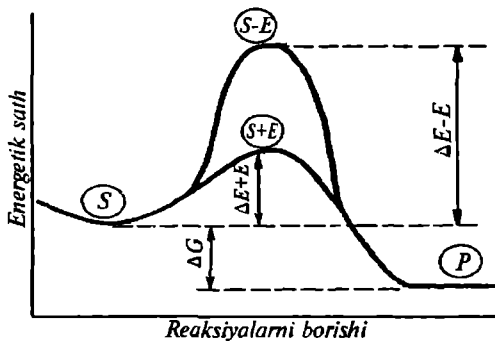
ΔH (-) ishorali bo'lganda reaksiya ekzergonik, (+) ishorali bo'lganda endergonik bo'ladi. Teng ishorali reaksiyalarda $\Delta G = 0$ bo'ladi. Biologik obyektlarda standart erkin energiyaning o'zgarishi pH ga bog'liq, bunda $\text{pH} = 0$ da ΔG ni ΔG_0 deb, $\text{pH} = 7,0$ da ΔG^0 deb belgilanadi.

Energiya almashinuvida ATF asosiy rol o'ynaydi, u F. Lipman (1941) tomonidan yuqori energetik fosfat deb nomlangan bo'lib, yuqori energetik fosfat bog'lanishga ega $\sim P$: Adenozin — $P \sim P \sim P$.

ATF va boshqa yuqori energetik fosfatlar bilan birgalikda past energetik fosfatlar ham mavjud bo'lib, bu ularning gidrolizlanishidagi ΔG^0 qiymatiga bog'liq (kJ/mol , ΔG^0 kJ/mol):

Fosfoenolpiruvat*	— 619
Karbamoilfosfat	51,4
1,3 — Difosfogliserat	— 49,3
Kreatinfosfat	— 43,1
Asetilfosfat	— 42,3
ATF \rightarrow ADF + F_n	— 36,8
Argininfosfat	— 32,2
Glukozo — 1 — fosfat	— 20,9
Fruktozo — 6 — fosfat	— 15,9
Glukozo — 6 — fosfat	— 13,8
Glitserol — 1 yoki 3 — fosfat	— 9,2

ATF — ADF tizimi oraliq holatni egallaydi, chunki u fosfat guruhlarni yuqori energetik fosfatlardan (ATF dan yuqori joylashgan) akseptor molekulalarga (ATF dan quyi joylashgan) o'tkazishda vositachi rolini bajaradi.



49-rasm.

49-rasmda ferment ishtirokidagi va u ishtirok etmagan holatdagi reaksiyaning energetik nisbati ko'rsatilgan, bunda fermentativ reaksiyaning energetik yutug'i ancha sezilarli.

Hujayralarda fermentlar juda kam konsentratsiyalarda bo'ladi, biroq ular yetarlicha katta sonli aylanishga ega, bu esa ferment molekulasini ketma-ket reaksiyalarda, minutiga substratning minglab molekulari reaksiyalarida katalizatorlik qilishini ko'rsatadi (*molekular faollik*).

Mikroorganizmlar hayot faoliyati jarayonida muntazam ravishda energiya transformatsiyasi sodir bo'ladi; misol uchun: geterotroflarda kimyoviy energiyani issiqlik energiyasiga, autotroflarda yorug'lik energiyasining kimyoviy energiyaga, yorug'lik tarqatuvchi bakteriyalarda kimyoviy energiyani yorug'lik energiyasiga transformatsiyasi fermentlar ishtirokida amalga oshadi.

Fermentlar — globulyar oqsillar bo'lib, molekular massasi 15 dan bir necha ming kilodaltongacha boradi. Ular oddiy va murakkab oqsillar sanaladi. Misol uchun, ureaza, pepsin, tripsin — oddiy, karboksipeptidaza, amilaza, ribonukleaza murakkab oqsillar (aniqrog'i — glikoproteinlar) hisoblanadi va 2 yoki ko'p komponentli bo'lishi mumkin. Demak, ferment (xoloferment)lar oqsillar (apoferment, feron) bilan bir qatorda termostabil oqsilsiz qism (agon)ga ham ega. Agar bu qism oqsilli ferment bilan labil bog'lansa va xolofermentda yengil dissotsilansa (ajralsa), demak oson ajratib olinishi mumkin, masalan, yarim o'tkazuvchi membrana

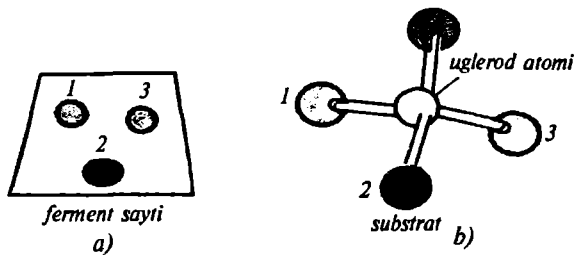
lardan dializda uni *koferment* deb ataladi. Agar fermentning oqsilli va oqsilsiz qismlari o'rtasidagi bog' mustahkam bo'lsa, koferment *prostetik guruh* deb ataladi. Prostetik yoki koferment guruhlar sifatida nisbatan murakkab bo'lmagan molekulalar, masalan, vitaminlar yoki kompleks bog'langan metallar: temir — katalaza, peroksidaza, sitoxrom tizimda: mis — polifenoloksidaza va askorbinoksidazada; molibden — nitratreduktazada, rux-ko'mir angidrazada, kalsiy — ishqor proteinazada bo'ladi. Kofermentlardan tashqari kofaktorlar — fermentlar faoliyatini tezlashtiruvchi moddalar yoki metall ionlari ham ma'lum. Me'yorda ular fermentlar tarkibiga kirmaydi.

Kovalent bog'lar hosil bo'lishi bilan kechadigan, izomerlanish, oksidlanish-qaytarilish va ko'chish reaksiyalarida murakkab fermentlar, gidroliz reaksiyalarida oddiy yoki bir komponentli fermentlar katalizatorlik qiladi.

Odatda, jonli va jonsiz tabiatdagi bir xil kimyoviy bog'lar mustahkamligi ham teng bo'ladi. Masalan, H-H (bog' uzunligi 0,074 nm) bog'ining uzilish energiyasi 422,9 kJ/mol yoki 101 kkal ni tashkil etadi. Eng zaif kimyoviy bog'ni uzish uchun ham biologik sistemalardagi normal bog'larni uzish uchun zarur bo'lgan energiyadan 4—5 barobar ko'p energiya kerak bo'ladi. Bunday miqdordagi energiya jonli sistemalarda ishlab chiqarilmaydi, shu sababli faollanish energiyasini kamaytirishning asosiy yo'liaridan biri fermentlar yordamida reaksiyaga kirishuvchi molekulalarning asimmetriyasini o'rnatish hisoblanadi. Bunda substratdagi elektronlar energiyasi ortadi, ular yuqori qavatga o'tadi, bog'lar esa zaiflashadi.

Substrat destabilizatsiyasi uning bir nechta nuqtalarda fermentning faol markazi yoki katalitik sayti bilan bog'lanishi hisobiga ta'minladi. Bunday markazlar ma'lum aminokislotalar va preostetik guruhlar yoki koferment ishtirokida tuziladi. Fermentning faol markazlarida yon zanjirlari, odatda, ionlashgan va elektrodonor hamda elektronoakseptor xususiyatlarga ega bo'lgan gistidin, serin, tirozin va boshqalar bo'ladi.

Elektrodonor guruhlar magniy, marganes va rux ionlari bilan bog'langan bo'lishi mumkin.



50- rasm. Katalitik sayt modeli: fermentning faol sayti yuzasiga (b) substratning uch nuqtali bog'lanish sxemasi (a).

50- a rasmda katalitik sayt modeli tasvirlangan, u fermentning indutsirlangan asimetriyasini aks ettiradi. Agar fermentning substrat bilan bog'lanishi fázoda tasvirlansa, tekislikdagi katalitik sayt, odatda, uch nuqta bilan bog'lanadi (50- b rasm).

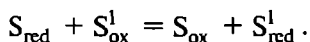
Ko'plab kimyoviy reaksiyalarni tezlashtiruvchi oqsilsiz katalizatorlarga zid tarzda har bir ferment ko'pincha faqat bitta reaksiyada katalizatorlik qiladi. Bunda fermentning tanlab ta'sir etishi namoyon bo'ladi va tirik organizmlar hujayralaridagi metabolizmda ularning alohida roli belgilanadi, chunki metabolik jarayonlar tezligining aniq boshqarilishi asosida aynan mana shu tanlab ta'sir etish (o'ziga xoslik) yotadi. Misol uchun, maltaza α -glikozid bog'ida katalizatorlik qiladi, ammo β -glikozid bog'ida qatnashmaydi; bevosita oksidlanish yo'li fermentlari L- fosfouglevodlarni emas, balki D- fosfouglevodlar konversiyasida katalizatorlik qiladi.

Gidroliz reaksiyasida katalizatorlik qiluvchi fermentlar substratlarning alohida kimyoviy guruhlariga ta'sir etadi. Demak, bunday bog'li ko'plab substratlar shunday fermentlarni farqlamaydi (tabiat fermentlar to'plamini tejaydi). Alohida holatlarda ayrim gidrolazalar ma'lum guruhlarda yuqori spetsifiklik (o'ziga xoslik) namoyon qiladi. Misol uchun, karboksiptidazalar va aminopeptidazalar aminokislotalarni bosqichma-bosqich mos ravishda karboksil yoki aminoguruh qismi oxirlaridan parchalaydi.

Barcha fermentlar qat'iy muayyan raqamlarga ega 6 ta asosiy sinflarga bo'linadi: 1— oksidoreduktazalar; 2— transferazalar; 3— gidrolazalar; 4— liazalar; 5— izomerazalar va 6— ligazalar.

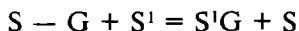
Bunday fermentlar klassifikatsiyasi (FK) ular katalizatorlik qiladigan reaksiya turiga asoslanadi.

Oksidoreduktazalar ikki substrat orasidagi oksidlanish-qaytarilish reaksiyalarida katalizatorlik qiladi:



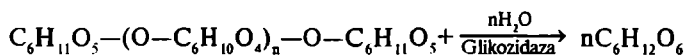
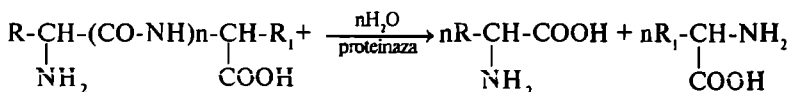
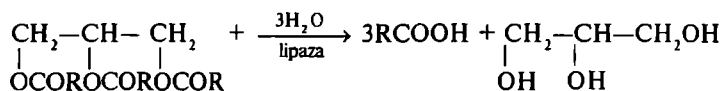
Ularga NAD, NADF, katalaza va boshqalar kiradi.

Transferazalar turli kimyoviy guruhlarning (vodoroddan tashqari) molekulararo o'tishi va bir uglerodli qoldiqlar, aldegid hamda keton guruhlari, asil, glikozil, fosfor saqlagan guruhlari va boshqalarni o'tkazish reaksiyalarida katalizatorlik qiladi:

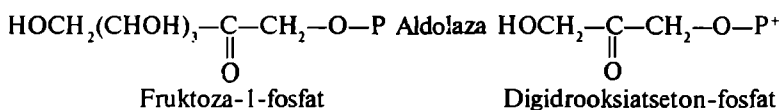
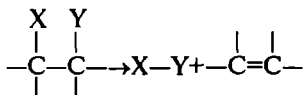


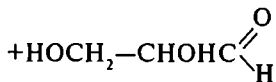
bunda G — o'tuvchi guruh.

Gidrolazalar molekular ichidagi bog'larni (efir, peptid, glikozid, C-C, kislota anhidridlarida, R-N) gidrolitik parchalash reaksiyalarida katalizatorlik qiladi:

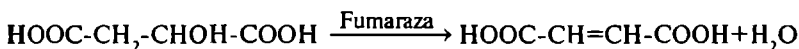


Liazalar (fransuzcha liaison — birikma) guruhlarning qo'sh bog'ga birikishi va bunday guruhlarning ajralishi reaksiyalarida katalizatorlik qiladi:





Glitseroaldegid



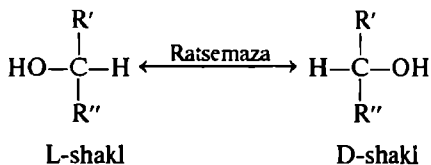
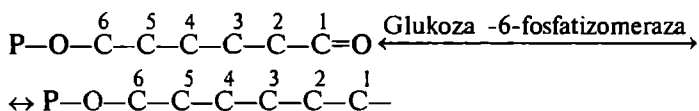
Olma kislotasi

Fumar kislotasi

FK ga muvofiq, aldolaza mos ravishda ketozo-1-fosfat-aldegidliaza; fumaraza esa L — malat- gidroliaza deb ataladi.

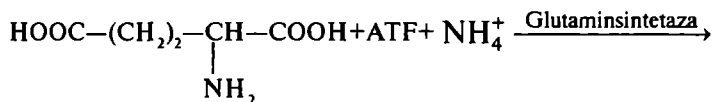
Izomerazalar izomerlanish, ya'ni optik, geometrik izomerlar yoki bu holat izomerlarining ichki konversiyasi reaksiyalarida katalizatorlik qiladi.

Ularga ratsemazalar va epimerazalar, *sis-trans*-izomerazalar va boshqalar kiradi.

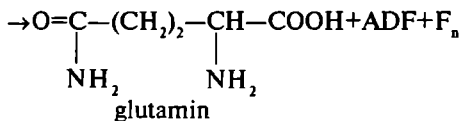


Ligazalar (sintetazalar) ATF molekulasi yoki o'xshash nukleozidtrifosfatdagi pirofosfat bog'i uzilishi evaziga tutashgan ikki molekula birikishi reaksiyalarida katalizatorlik qiladi.

Bunda quyidagi bog'lar hosil bo'ladi C—O, C—N, C—C, C—S, masalan:



L-glutamin kislotasi



FK ga asosan glutaminsintetaza L-glutamat-ammoniy-ligaza (ADF) deyiladi.

FK bo'yicha har bir ferment o'z shifriga ega bo'lib, 4 ta sondan iborat, birinchisi sinfni, ikkinchisi sinfcha, uchinchi — sinfchachani, to'rtinchi — shu sinfchachadagi fermentning tartib raqamini ko'rsatadi. Masalan, 3.5.1.5. shifri karbamidamidogidralazaga (ureaza) tegishli, u uchinchi asosiy sinf — gidrolazaga kiritiladi. U peptid bog'idan (shifr 3,5) farq qiladigan C-N bog'iga ta'sir etadi; bu bog' chiziqli amidlarda uchraydi (shifr 3.5.1); ureazaning tartib raqami esa 5.

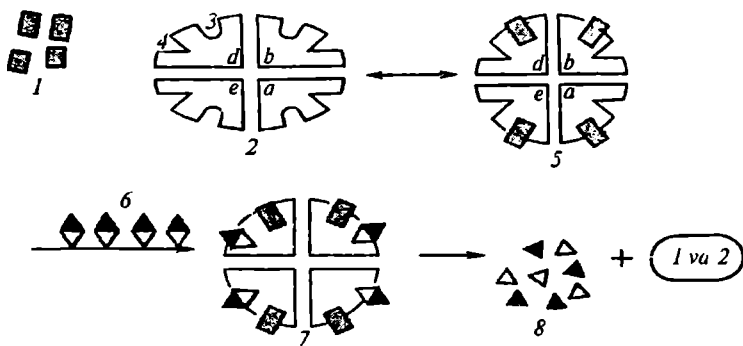
Fermentlar katalizatorligida boradigan reaksiyalar tezligi turlicha bo'lib, fermentning miqdori va faolligi, substrat konsentratsiyasi, pH, harorat, muhitda faollashtiruvchi va ingibitorlar borligiga bog'liq. Fermentlar miqdorini biologik sistemada aniqlash mushkul, ammo ularning mavjudligi maxsus reaksiyalar yordamida tasdiqlanadi. Shuning uchun fermentlar faolligi tushunchasi kiritilgan, u tozalangan va tozalanmagan fermentlarga tegishli. Faollik xalqaro birlik (XB) da o'lchanadi: 1 XB ferment miqdori standart sharoitda 1 minutda 1 mikromol (mk/mol; 10^{-6} mol) substratni o'zgartiradi.

Faollik birligini 1 nano- (10^9) va 1 piko- (10^{12}) mol substratni 1 minutda o'zgartirish bilan ham aniqlanadi. Bunda xalqaro birlik mikro-, nano- va piko- lar uchun mos ravishda mKE, nE va pE lar bilan belgilanadi. Ajratilgan fermentning solishtirma faolligi 1 mg oqsilga nisbatan topiladi. 1973-yilda fermentlar faolligi birligi sifatida katal (kat) kiritilgan. Katal 1 mol substratni 1 sekundda o'zgartira oladigan katalizator miqdoriga mos keladi. Katal XB bilan quyidagicha bog'langan: 1kat = 1mol substrat \cdot s $^{-1}$ = 60 mol \cdot min $^{-1}$ = 60 \cdot 10 6 mkmol \cdot min $^{-1}$ = 6 \cdot 10 7 XB, 1XB = 1mkmol \cdot min $^{-1}$ = 1/60 mkmol \cdot s $^{-1}$ = 1/60 mkkat = 16,67 nkat = 16670 pkat.

Agar fermentlar ikki va undan ko'p polipeptid zanjiridan (protomerlar, monomerlar yoki subbirlilik) tashkil topgan bo'lsa,

oligomerlar deyiladi. O‘zaro o‘xshash bo‘lmagan protomerli oligomer fermentlar har xil izoferment deb ataluvchi turli shakllarda mavjud bo‘ladi.

Masalan, ma’lum izoferment laktatdehidrogenazalar to‘rtlamchi strukturalari bilan farqlanadi. Laktatdehidrogenazaning faol molekulasi ($M = 130\ 000$ Da) ikki tipdagi (N va M) to‘rtta protomyerdan tashkil topgan, ularning molekular massasi $34\ 000$ Da atrofida bo‘ladi. Faqat tetramer molekular katalitik faollikka ega. Protomerlarning joylashish tartibiga bog‘liq bo‘lmagan holda ular quyidagicha kombinatsiyalarga ega: NNNN (I_1), NNNM (I_2), NNMM (I_3), NMMM (I_4), MMMM (I_5). N va M protomerlar sintezini turli genetik lokuslar nazorat qiladi. Fermentlar va izofermentlar konsentratsiyasi hujayrada fermentlar sintezi repressiyasi natijasida faol bosnqariladi. Energiya sarfi bilan bog‘liq sintez endogen tarzda hosil bo‘luvchi moddalar — repressorlar tomonidan to‘xtatiladi. Bu repressorlar ferment substratlari yoki shunga o‘xshash komponentlar tomonidan faolsizlantiriladi. Indutsibel fermentlar adaptiv, substrat indikator ishtirok etmagan sharoitda hujayrada hosil qilinadigan fermentlar esa konstitutiv deyiladi (51-rasm).



51-rasm. Allosterik faollashtirish (sxema):

1— musbat allosterik effektor; 2— allosterik fermentning nofaol holatdagi molekulasi ($a - e$ — protomerlar); 3—allosterik sayt; 4— katalitik sayt; 5— faollashgan ferment; 6—substrat; 7—allosterik fermentning substratga nisbatan faol holati; 8—substrat transformatsiyasi mahsulotlari.

Fermentativ reaksiyalar qatnashuvchi molekulalar soniga ko'ra (boshqa reaksiyalar kabi) birinchi, ikkinchi va uchinchi tartibli bo'ladi, uning tartibi esa berilgan sharoitda reaksiya tezligi ta'sirlashuvchi moddalar konsentratsiyasiga qanday bog'langanligi bilan belgilanadi. Substratning kichik konsentratsiyasida fermentativ reaksiya birinchi tartibli reaksiya kinetikasi bo'yicha boradi, ya'ni tezlik har bir lahzada ta'sirlashayotgan moddaning konsentratsiyasiga to'g'ri proporsional bo'ladi: $A \rightarrow P$. Bunday reaksiyalar quyidagi tenglama bilan ifodalanadi:

$$-\frac{d[A]}{dt} = k[A],$$

[A] — A moddaning molar konsentratsiyasi, t — vaqt, k — tezlik konstantasi. Agar bunday reaksiyalar suvda olib borilsa, kimyoviy o'zgarish suvning borligiga bog'liq bo'lmaydi.

Ikkinchi tartibli reaksiya tezligi o'zaro ta'sirlashayotgan ikki modda konsentratsiyasi ko'paytmasiga yoki ulardan birining ikkinchi darajali konsentratsiyasiga proporsional bo'ladi. Biomolekular reaksiya sxemasi quydagicha: $A + B \rightarrow P$ yoki $A + A \rightarrow P$, ular uchun quyidagi tezlik tenglamalari mos keladi:

$$-\frac{d[A]}{dt} = \frac{d[B]}{dt} = k[A][B] \quad \text{yoki} \quad \frac{d[A]}{dt} = k[A][A] - k[A]^2$$

Uchinchi tartibli reaksiyada tezlik uchta konsentratsiya ko'paytmasiga proporsional bo'ladi. $A + B + C \rightarrow P$. Uchinchi va undan yuqori tartibli reaksiyalar kam uchraydi, chunki 3, 4 va undan ko'p sondagi molekulalarning to'qnashish ehtimolligi juda kam.

Shuningdek, nolinch tartibli reaksiya ham bo'ladi. Bunda moddaning dastlabki konsentratsiyasiga bog'liq bo'lmagan holda vaqt birligi ichida ma'lum miqdor modda o'zgarishga uchraydi. ($-d[S]/dt = k$). Nolinch tartibli reaksiyada ferment o'z substrati bilan to'yingan, ferment konsentratsiyasi kamaysa reaksiya tezligida o'zgarish kuzatilmaydi.

Fermentativ reaksiyalar *Mixaelis konstantasi* K_m bilan xarakterlanadi. U maksimal tezlikning yarmiga teng bo'lgan fermentativ reaksiyadagi substrat konsentratsiyasini ifodalaydi (mol/l). K_m

qiymatini amaliy (grafik usulda tezlik funksiyasi sifatida) topish mumkin. Mixaelis — Menten tenglamasi fermentlarning substrat konsentratsiyasi o'zgarishiga bog'liq holda o'zining qanday tutishini tavsiflaydi ([S] molar konsentratsiyalarda):

$$V = V_{\max} [S] / (K_m + [S])$$

Ekspirimental natijalarni grafik tasvirlash qulay bo'lishi uchun Mixael — Menten tenglamasi algebrak jihatdan boshqa shakllarga (masalan, Leynuiver — Berk, Edi — Xafsti tenglamalariga) o'zgartiriladi.

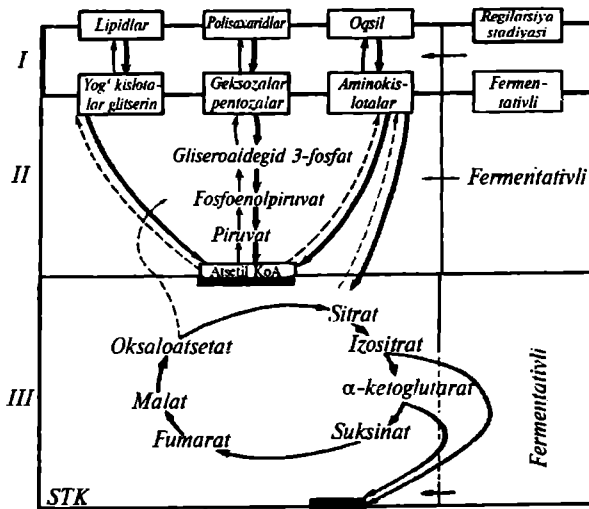
Fermentlar faolligi harorat, pH va boshqa omillarga bog'liq. Barcha kimyoviy reaksiyalar kabi fermentativ reaksiyalar ham harorat ko'tarilishi bilan tezlashadi. Haroratning 10°C ko'tarilishi biokatalizatorlar faolligini deyarli 2 barobar kuchaytiradi. Biroq oqsillar issiqlikka sezgir tuzilma hisoblanadi va yuqori haroratlarda denaturatsiyaga uchraydi. Harorat 100°C ga yetganida aksariyat fermentlarning katalizatorligi qaytmas holatda to'xtaydi. Har bir ferment uchun optimal pH qiymati mavjud bo'lib, uning 2 birlikka nordon yoki ishqoriy tomonga o'zgarishi ferment faolligining deyarli to'liq yo'qolishiga olib keladi.

Ferment substratlari bo'lmagan ko'plab moddalar fermentning faolligini oshirishi (aktivatorlar), boshqalari esa, aksincha, faollikni to'xtatishi mumkin (ingibitorlar).

Aktivatorlik xususiyatlarini ko'pincha quyidagi kofaktorlar: kobalt, magniy, marganes, rux ionlari namoyon etadi. Allosterik fermentlar ko'proq organik birikmalar yordamida faollashadi.

Ingibitor fermentlarning konkurent va nokonkurent turlari ma'lum. Konkurent ingibitorlar strukturasi substrat strukturasi o'xshash va shuning uchun ham ular substrat bilan fermentning faol markaziga bog'lanish uchun raqobatlashadi. Nokonkurent ingibitorlar fermentlar molekulalarining boshqa muhim qismlari (faol markazlari bilan emas) bilan reaksiyaga kirishadi. Bunday qism — sulfgidril guruh SH bo'lishi mumkin. Bunday ingibitorlar ortiqcha substrat bilan siqib chiqarilmaydi.

Mikroorganizmlar, odatda, yashash muhitining o'zgaruvchan sharoitlariga yuqori moslashuvchanligi bilan farqlanadi va



52-rasm. Fermentlar tomonidan boshqariladigan anabolizm va katabolizmning uch bosqichi: punktir chiziqlar — anobolik yo‘llar; to‘xtovsiz strelkalar — katabolik yo‘llar.

natijada, ularning muvafiqlashgan anabolizm hamda katabolizm jarayonlari boshqaruv mexanizmlarining doimiy nazoratida bo‘ladi (52- rasm). Amfibolik bosqich (III) jarayonida makromolekulalarning CO_2 gacha degradatsiyasi (parchalanishi) nihoyasiga yetadi va bu bosqichda quyi molekular substratlar — anaboiitik jarayonlar uchun yetkazib beriladi.

Mikroorganizmlarda almashinish jarayonlari fermentlar yordamida boshqariladi.

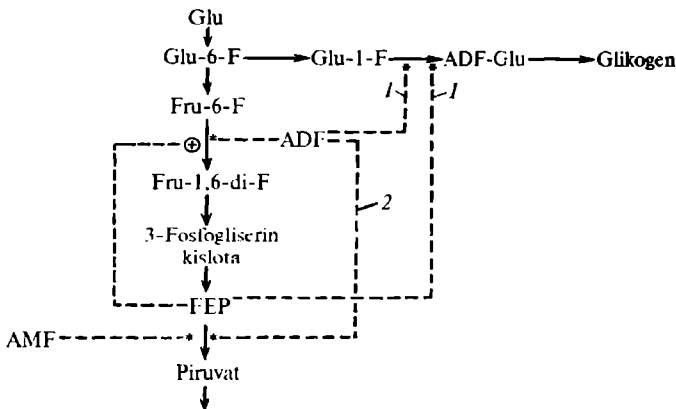
Shunday qilib, mikroorganizm hujayralari birlamchi va ikkilamchi metabolitlar almashinishining tegishli reaksiyalarida katalizatorlik qiluvchi fermentlar sintezi hamda faolligini boshqarishning qo‘pol va nozik nazorat mexanizmlariga ega. Masalan, yakuniy mahsulot bilan ferment sintezini ingibirlanishi boshqarishning qo‘pol nazorati mexanizmiga kiradi. Dastlab hosil bo‘lgan ferment molekulari hujayraning keyinchalik o‘shida bo‘linmagunicha o‘z vazifasini bajaradi, vaholanki oqsilning keraksiz sintezi darhol to‘xtaydi. Ikkinchi tomondan, xuddi shu yakuniy mahsulot bilan fermentativ faollikning ingibirlanishi boshqaruvning nozik

mexanizmi turiga kiradi. Chunki, masalan, konkret yo‘lga uglerod manbai oqimi doimiy va aniq boshqariladi.

Mikroblardagi Feedback — ingibitsiya — uglerod manbalarining biosintetik yo‘llardan «o‘tishi»ni boshqarishning eng ta’sirli usullaridan biri. Yakuniy mahsulot allosterik jihatdan faqat birinchi fermentning faolligini to‘xtatadi, biroq barcha keyingi reaksiyalar konkret metabolitik yo‘lda to‘xtaydi, ya’ni keyingi reaksiyalarda fermentlarga yakuniy mahsulot ta’sir etmasada, ularning faolligi namoyon bo‘lmaydi. Qator holatlarda mikroblar hujayralariga faollanish sifatida biror-bir alohida ferment ingibitoridan ko‘ra yakuniy yoki oraliq mahsulotdan foydalanish qulayroq — bu allosterik faollanishdir. Masalan, glukozaning glukoza 6 fosfat va fosfoenolpirouzum kislotaga aylanish jarayonida *E coli* uning ortiqchaligi glukozaning bir qismini glikogen sinteziga sarf bo‘lishidan belgi bo‘lib xizmat qiladi, bu esa glukoza

1 - fosfatning ADF- glukozaga aylanish reaksiyasida katalizatorlik qiluvchi fermentning allosterik faollanishi bilan kechadi (53-rasm).

Ko‘pincha mikroorganizmlar dunyosida metabolizmning nozik boshqarilishi sifatida korporativlik usuli kuzatiladi. Bu yerda ferment va substratning korporativ o‘zaro ta’siri haqida so‘z ketmoqda. Substrat bilan bitta bog‘lanishga ega bo‘lgan polimer enzimlar ular bilan bitta katalitik markaz yordamida birikadi, bunda substratning



53-rasm. Allosterik ingibitsiya (U) va allosterik aktivatsiya (2) regulatorlik *E. coli* hujayrasining glukozalarni ishlatishdagi mexanizmlari.

qo'shimcha molekulalari uchun boshqa joylarning yuqori yaqinligi yaratiladi. Bunday ta'sirning umumiy samarasi katalitik faollikning substrat konsentratsiyasini arifmetik oshishiga nisbatan geometrik o'sishida namoyon bo'ladi.

Metabolizmning nozik boshqarilishida allosterik oqsillar sifatida namoyon bo'luvchi fermentlar muhim rol o'ynaydi, bunda har bir enzim substrat bilan bog'lanuvchi nafaqat katalitik markazga, balki kichik regulator molekulalar — effektorlar bog'lanadigan bir yoki bir nechta boshqa joylarga ham ega bo'ladi. O'z o'rnida allosterik oqsilga bog'langan effektor enzimga kon'formatsion o'zgarishlar keltirib chiqaradi, ya'ni — fermentning substratga katalitik markazi yaqinligi kamayadi (allosterik ingibitsiya boshlanadi) yoki, aksincha, oshadi (allosterik faollashuv boshlanadi).

Mikrob hujayrasining enzimatik reaksiyasi o'sish, oziqlanish, ko'payish, o'lim jarayonlari davrida minut, sekund va ularning ham ba'zi qismlarida sodir bo'ladi. Shundan kelib chiqadiki, hujayra — dinamik (harakatdagi) sistema, har lahzada yangi ko'rish namoyon etadi. Mana shuning uchun ham har bir metabolizm reaksiyasi boshqarish jarayoniga o'z hissasini qo'shadi. Bu ma'lum barcha organizmlardagi boshqarish mexanizmining eng sodda ko'rinishidir.

Ba'zi zamburug'lar gormonsimon strukturasi bilan aniqlanishi bu mikroorganizmlarda ba'zi bir metabolik jarayonlarni gormonlar tomonidan boshqarilishini bildiradi.

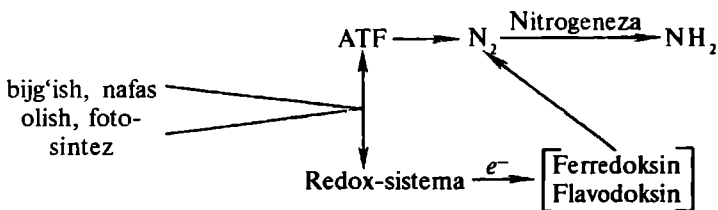
5.2. Oqsillar metabolizmi

Mikroorganizmlar hujayrasidagi barcha birlamchi metabolitlar oqsillar hisoblanadi, ularning ko'pchiligi katalitik ta'sirga ega (ferment). Shuning uchun oqsillar almashinishi hujayradagi irsiy apparat faoliyati bilan uzviy bog'langan. Maxsus oqsillarning sintez mexanizmi II bobda keltirilgan. Bu bobda oqsillarning tuzilish elementlari bo'lgan aminokislotalar metabolizmi haqida ma'lumot beriladi.

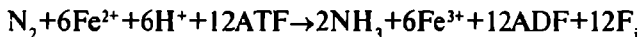
5.2.1. Aminokislotalar metabolizmi

Aminokislotalar hujayraning oqsil, amfibolik intermedietorlar va boshqa maxsus mahsulotlar bilan ta'minlaydigan jarayonlar markazida turadi, shuning uchun prokariot va eukariot mikroorganizmlarda aminokislotalar sintezi qanday amalga oshishini bilish muhim.

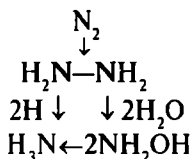
E'tiborli tomoni havodagi erkin azotni o'zlashtirish xususiyatiga ega mikroorganizmlarda aminokislotalar sintezi qanday amalga oshishidir. Bunday oksidlangan elementning aminokislota tarkibiga kirishi uchun u oldin qaytarilishi zarur. Mikroorganizmlar — azot fiksatorlari — tabiatda erkin va simbioz holatda o'simlik yoki boshqa mikroblar bilan yashovchilarga bo'linadi. Azotbog'lovchilar miqdori ko'p emas. Azotfiksatsiyalovchi mikroblar yordamida yil davomida $17,5 \cdot 10^7$ t molekulyar azot havodan fiksatsiyalanadi, shulardan 10—15 % sianobakteriyalar hisobiga to'g'ri keladi. Azotni fiksatsiyalash sxemasi quydagicha bo'ladi:



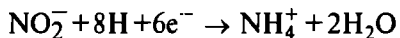
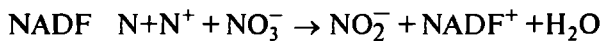
Azot fiksatsiyasi sistemasining asosiy komponenti kuchli qaytaruvchilar: ATF, ferredoksin yoki flavodoksin va nitroge-nazalar (ferment kompleksi):



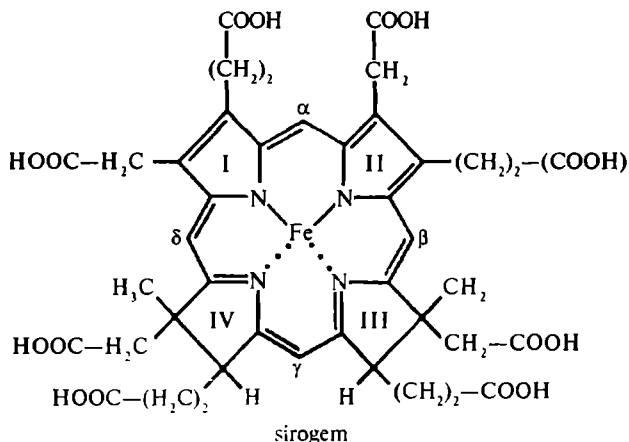
Molekular azotdan nitrogenaza ishtirokida ammiak hosil bo'lishi quyidagicha:



Nitratlarning nitratreduktaza ishtirokidagi qaytarilish jarayoni:

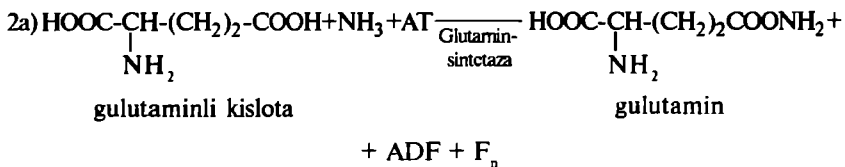
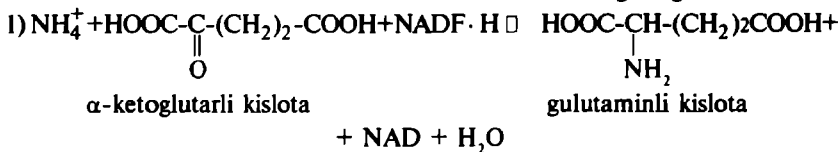


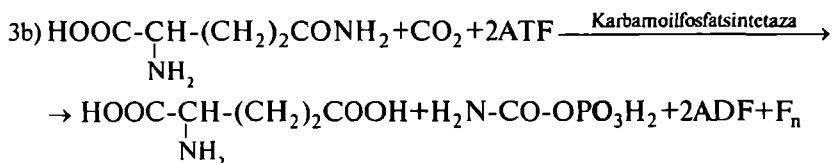
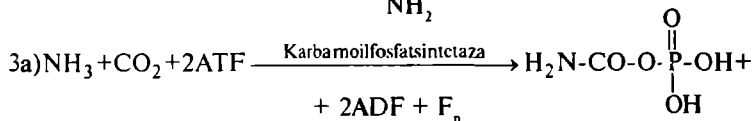
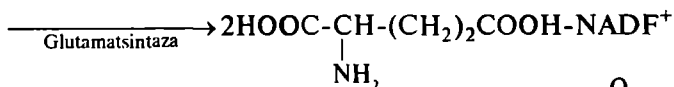
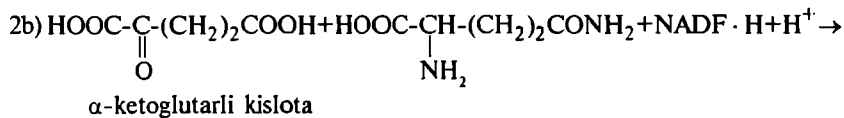
Nitritlarning bevosita qaytaruvchisi sirogem — tetragidroporfirin-temir hisoblanadi:



Tabiatda (shu jumladan mikroorganizmlar) turli yo‘llar bilan hosil qilinadigan ammiak organik birikmalar, asosan aminokislotalar tarkibiga quyidagi reaksiyalar yordamida kirib boradi:

Glutamatdehidrogenaza

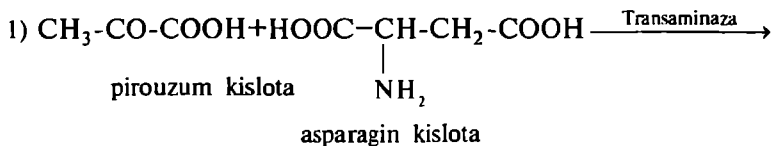


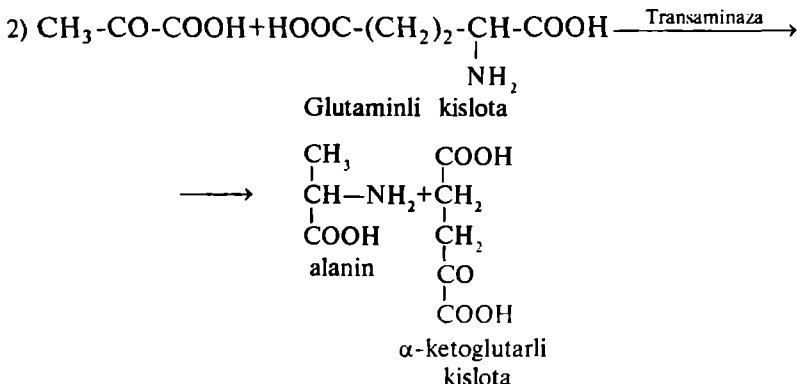
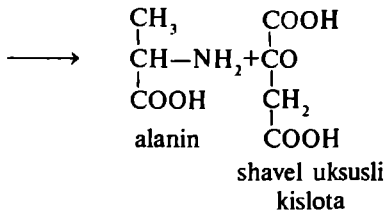


Aminokislotalar yoki boshqa organik birikmalar tarkibiga kiruvchi azotning manbai glutamin kislota va glutamin hisoblanadi. Karbamoilfosfat esa arginin yoki pirimidinlar sinteziga sarflanadi. Ko'pgina mikroorganizmlar barcha tabiiy aminokislotalarni sintez qiladi. Ammo ba'zi aminokislotalarga ehtiyoj sezadigan turlar (masalan, sut bakteriyalari) ham bor. Hujayra zaxirasidagi har bir aminokislota konsentratsiyasi uning sintez bo'lishi yoki sarflanishi tezligini belgilaydi.

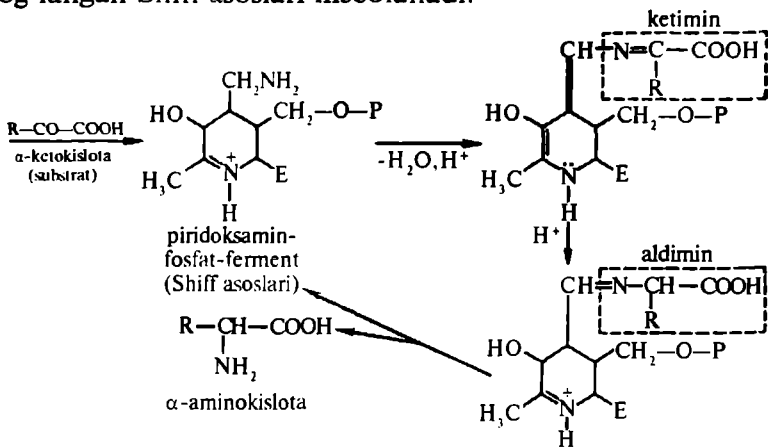
5.2.1.1. Aminokislotalar biosintezi

Alanin pirouzum kislotasini transaminlash natijasida hosil bo'ladi, shuningdek, ketokislotalardagi kislorod o'rniga aminoguruh kiritilishida ham alanin hosil bo'ladi. Aminoguruh donori sifatida glutamin yoki asparagin kislotalar qatnashadi:

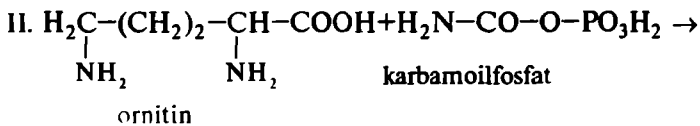
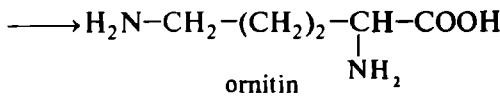
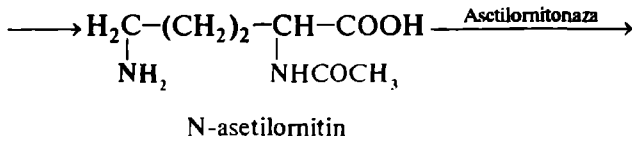
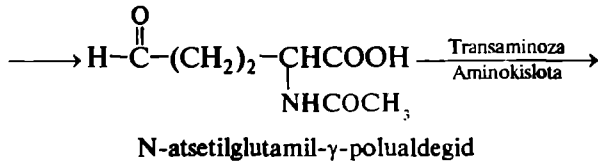
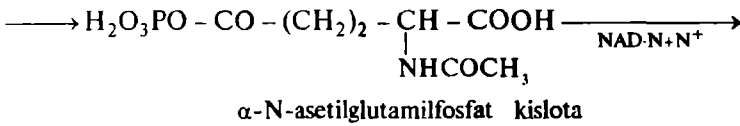
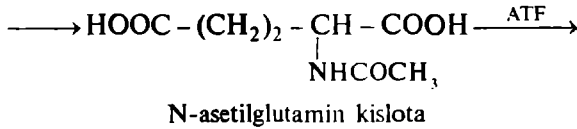
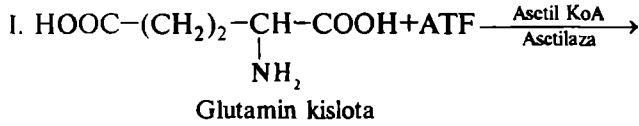


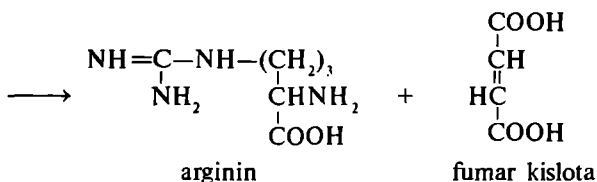
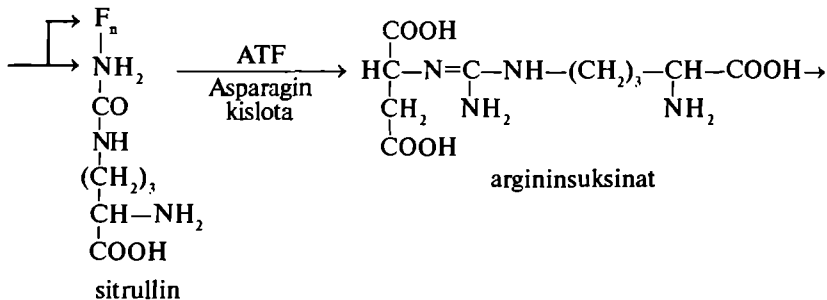


Piridoksalfosfat — boshqa ko'pgina fermentlar qatori transaminaza katalitik saytining asosiy qismi, ularning substratlari esa aminokislotalardir. Aminokislotalar biosintezida piridoksalga bog'liq reaksiyalarning dastlabki oraliq mahsuloti ferment bilan bog'langan Schiff asoslari hisoblanadi:

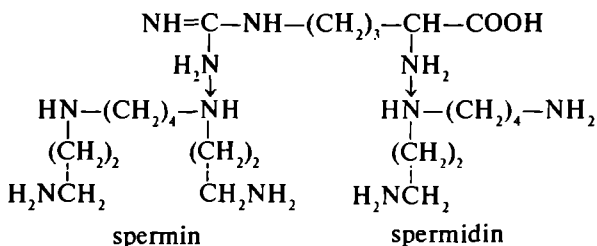


Arginin glutamin kislotadan hosil bo‘ladigan ornitindan sintezlanadi:

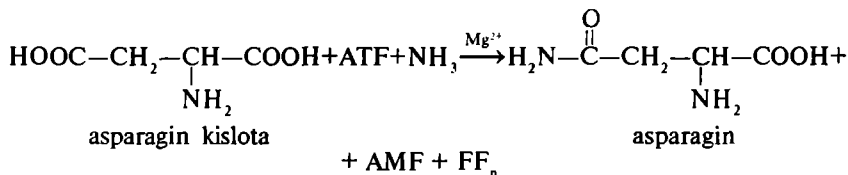




Ornitiin tabiiy oqsillar tarkibiga kirmaydi. Bakteriyalar argininni poliaminlar bo'lgan spermin va spermidinga o'tkazadi:

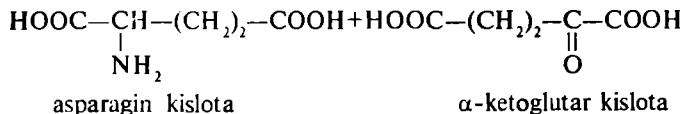
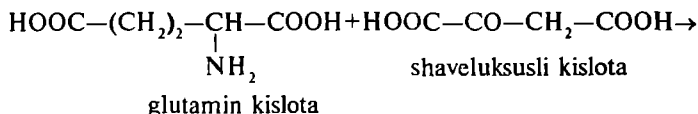


Asparagin mikroorganizmlarda ATF energiyasi hisobiga asparagin kislota va ammiak ishtirokida sintez qilinadi. Bunda asparaginsintetaza fermenti va Mg^{2+} ionlari qatnashadi:



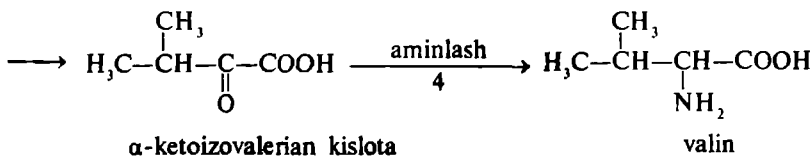
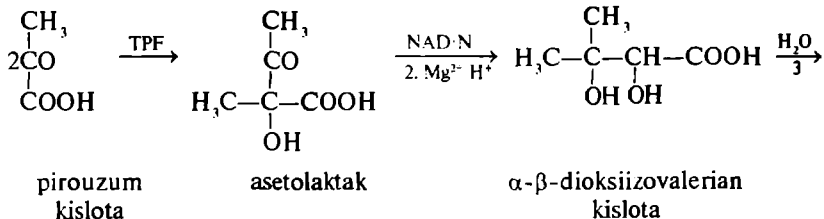
Bakteriyalar ammiak o'rnida boshqa aminoguruh donorlarini ishlatmaydi.

Barcha mikroorganizmlarda **Asparagin kislota** oksalatsirka kislotasining transaminlanishi natijasida sintez qilinadi:

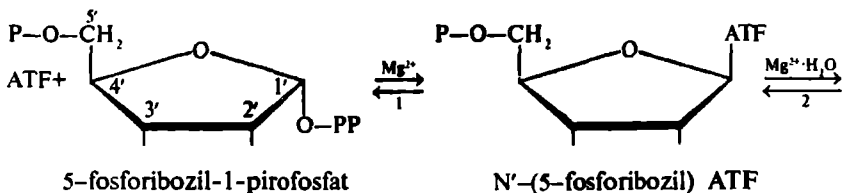


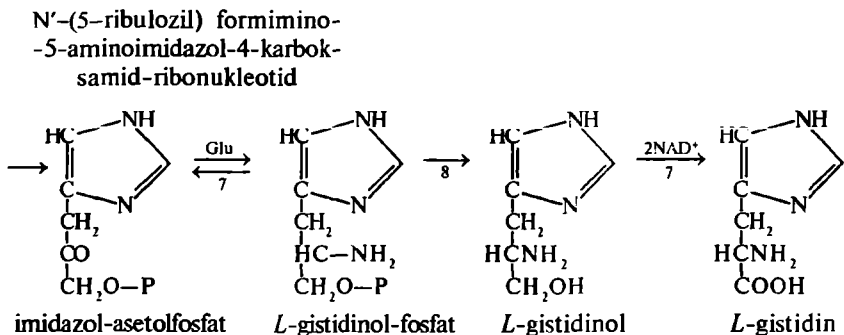
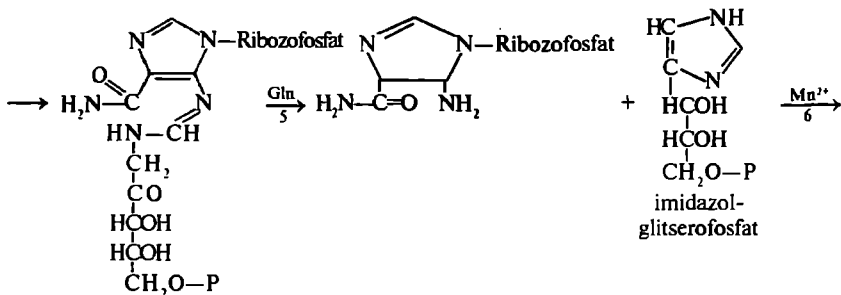
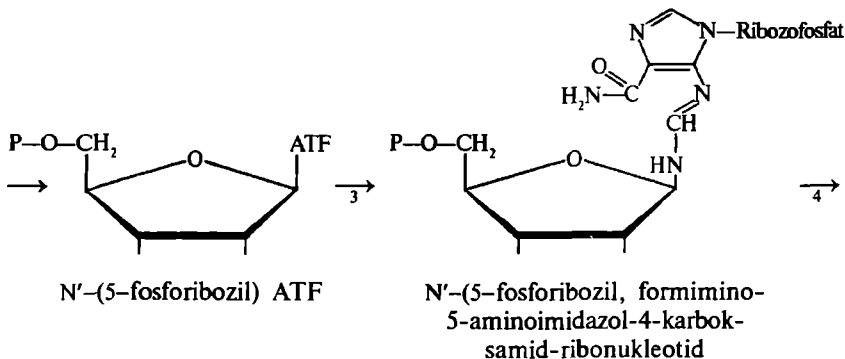
Asparagin kislota bakteriyalar, zamburug'lar, suv o'tlari oqsillari tarkibiga kiradi.

Valin pirouzum kislotasining ikki molekulasidan 4 ta ferment ishtirokida sintezlanadi.

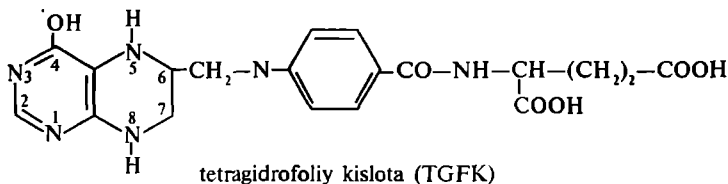


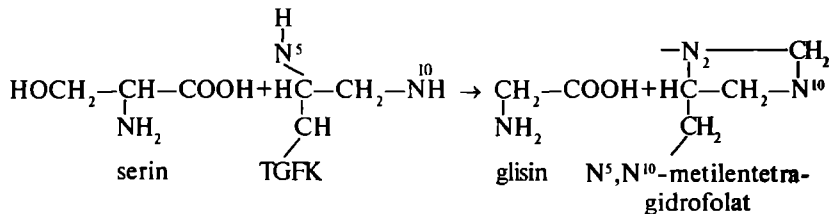
Gistidin ko'p bosqichli sintezlarda hosil bo'ladi:





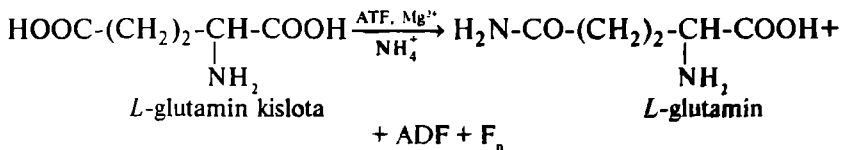
Glitsin serindan piridoksalfosfat ta'sirida hosil bo'ladi.



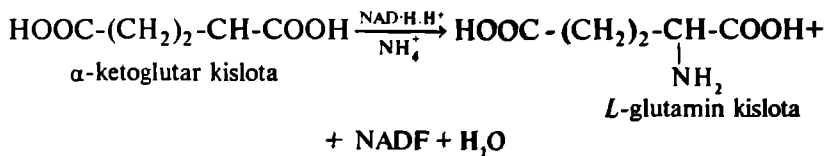


Glitsin nafaqat oqsillar biosintezi uchun, balki, faol bir uglerodli birikmalar (CH_3OH , HCOOH , HCHO) manbai sifatida ham zarur.

Glutamin va glutamin kislota barcha mikroorganizmlar tomondan sintez qilinadi. Ular aminokislotalar biosintezi jarayonlarining asosini tashkil etadi. Glutamin sintezi ATF energiyasidan foydalangan holda glutaminsintetaza katalizatorligida amalga oshadi:

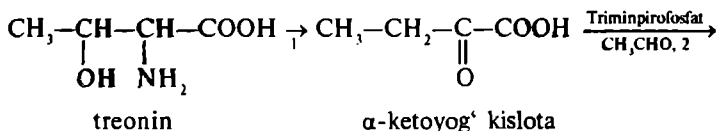


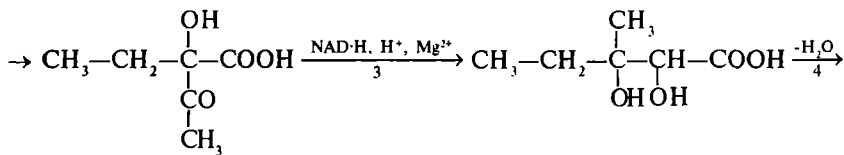
Glutamin kislota sintezida L-glutamatdehidrogenaza katalizatorlik qiladi:



Achitqi va ipsimon zamburug'lar ikkita glutamatdehidrogenazaga ega.

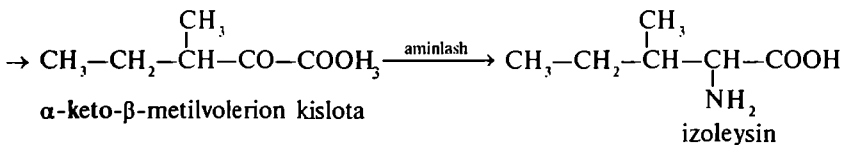
Izoleysin valin sinteziga o'xshash mexanizmدا hosil bo'ladi:





α -aseto- α -oksi-yog' kislota

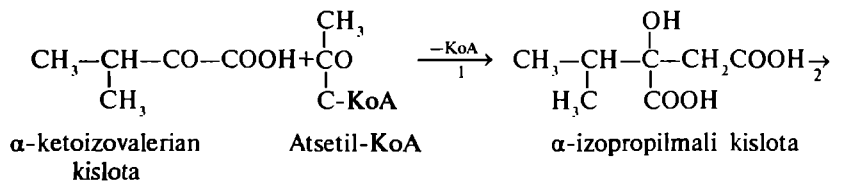
α - β -aseto- β -metil-valerian kislota



α -keto- β -metilvalerion kislota

izoleysin

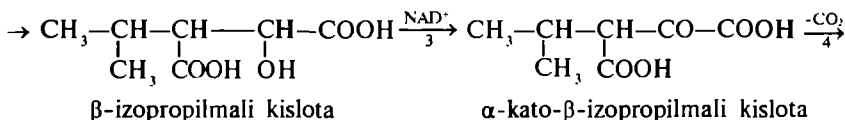
Leysin α -ketoizovalerian kislotadan sintez qilinadi:



α -ketoizovalerian kislota

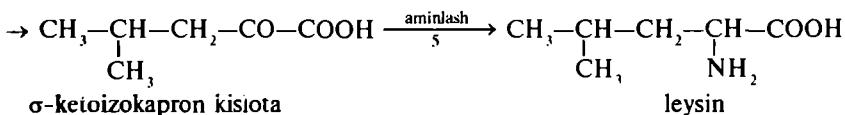
Atsetil-KoA

α -izopropilmali kislota



β -izopropilmali kislota

α -keto- β -izopropilmali kislota

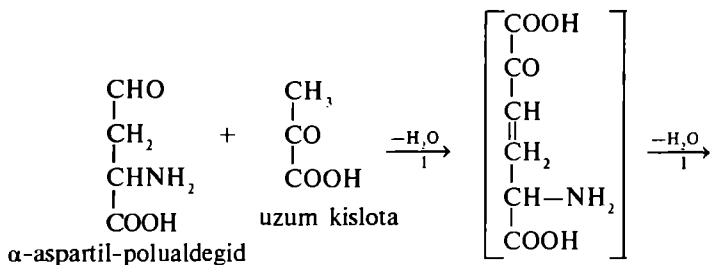


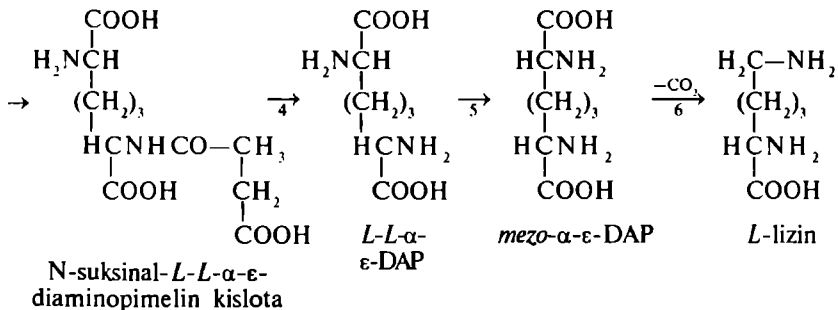
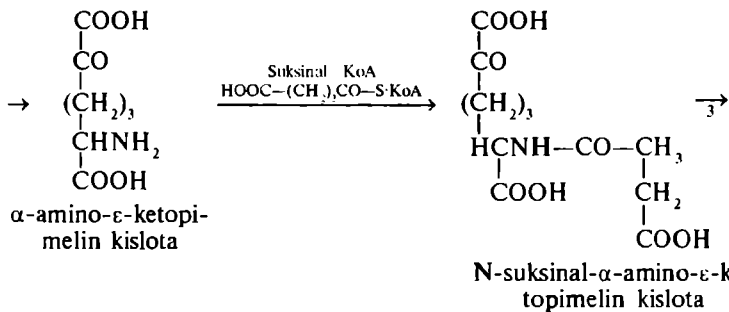
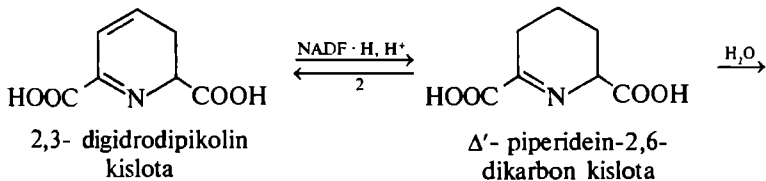
σ -ketoizokapron kislota

leysin

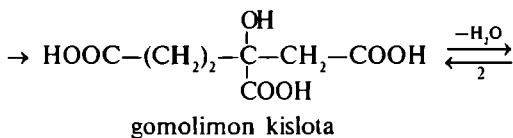
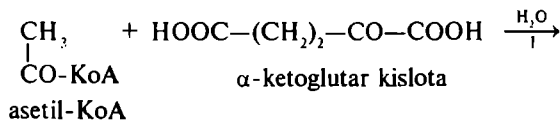
Lizin ikki usulda: diaminopimelat (bakteriyalar, ba'zi quyi zamburug'lar) va aminoadipinat (yuqori va ba'zi quyi zamburug'lar) yo'li bilan sintez qilinadi.

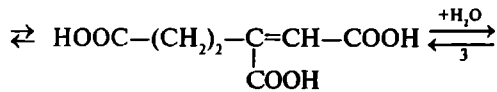
Birinchi usul (diaminopimelat):



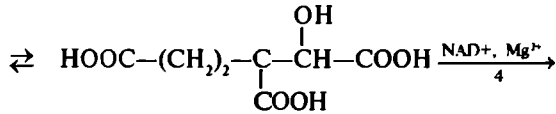


Ikkinchi usul (aminoadipinat):

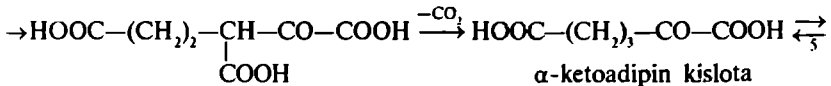




sis-gomoakonit kislota

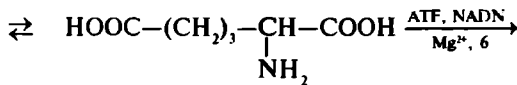


gomoizolimon kislota

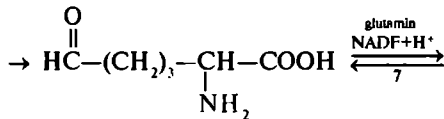


shavelliglutar kislota

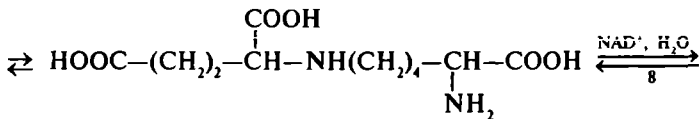
α-ketoadipin kislota



α-aminoadipin kislota

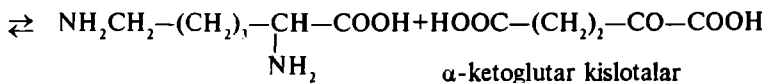


δ-polualdegid, α-aminadipin kislotalar



saxarofin

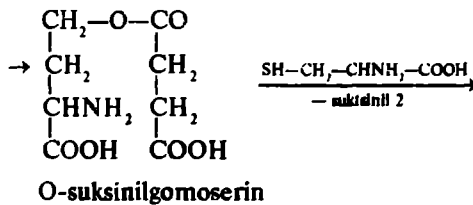
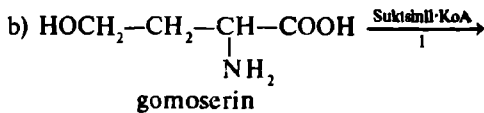
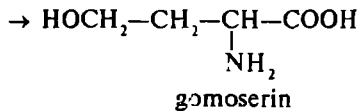
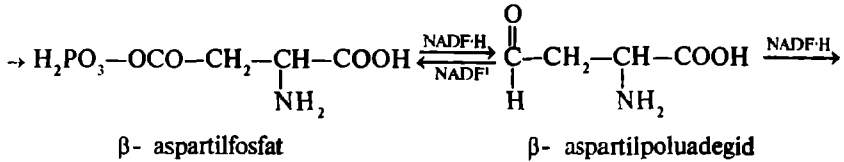
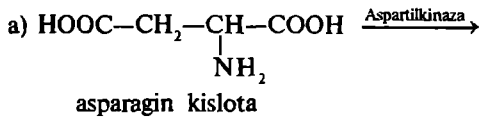
[ε-N(L-glutamil-2)-L- lizin]



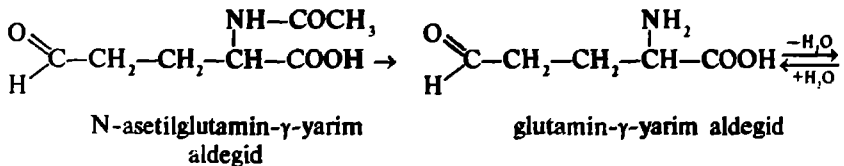
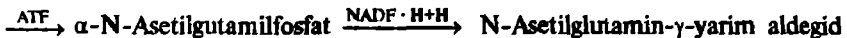
lizin

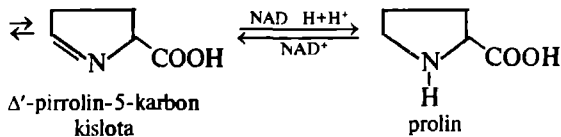
α-ketoglutar kislotalar

Metionin turli mikroorganizmlar tomonidan sintez qilinadi. U metil guruhi donori sifatida katta ahamiyatga ega. Metioninning uglerod skeleti gomoserindan (b) shakllanadi, u esa o'z navbatida asparagin kislotalardan hosil bo'ladi:

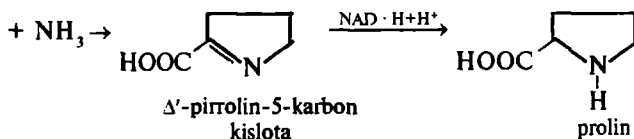
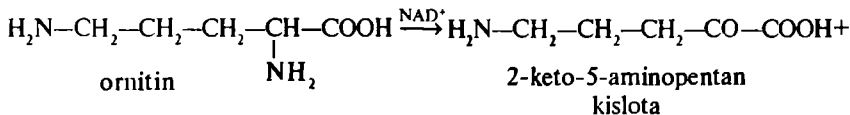


Prolin ATF energiyasi sarflangan holda glutamin kislotadan sintez qilinadi.

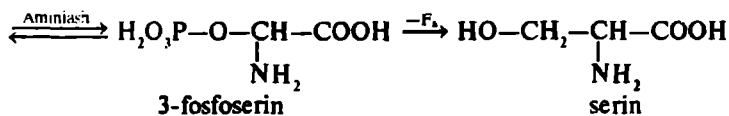
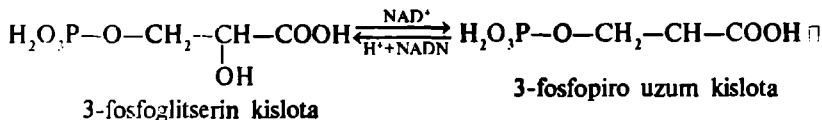




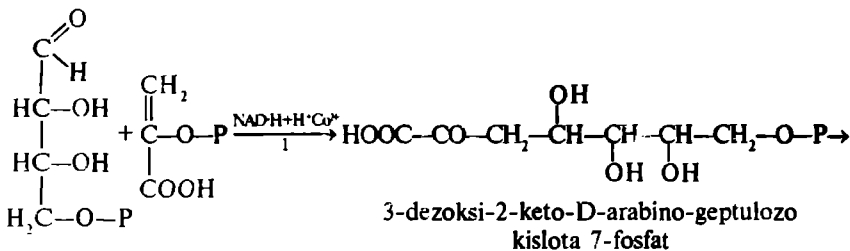
Uning boshqa sintez yo'li quyidagicha:

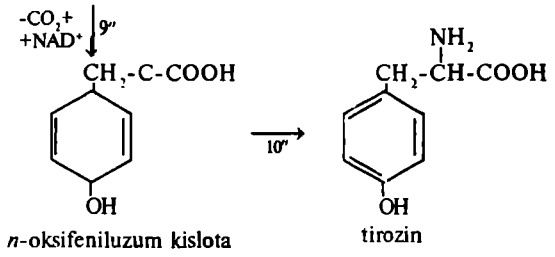
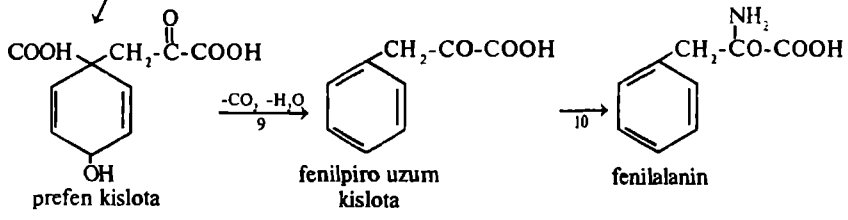
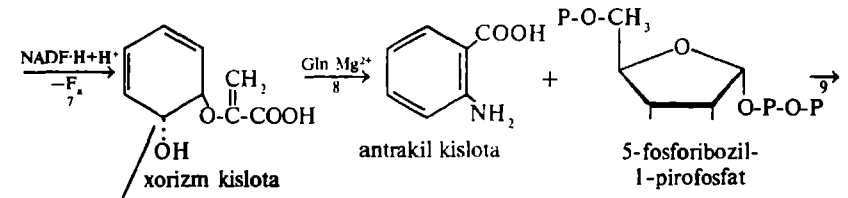
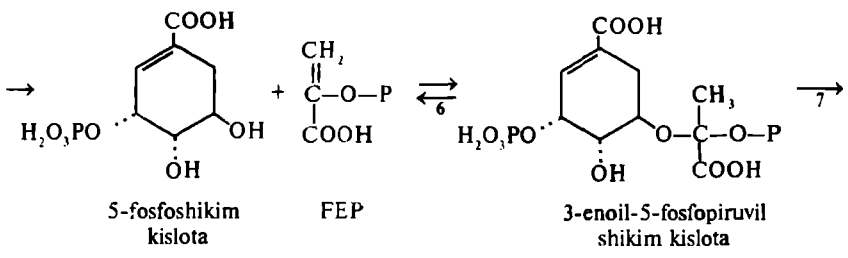
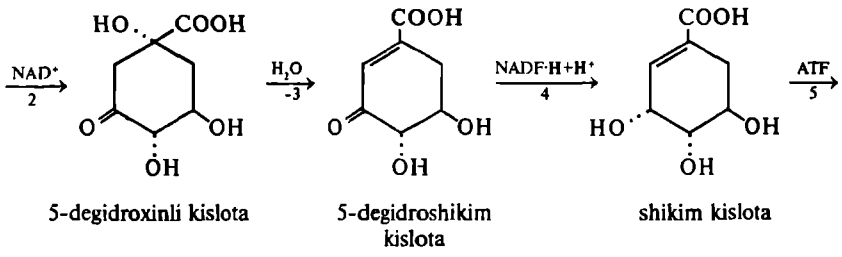


Serin uglevodlar metabolizmida hosil bo'lgan 3-fosfoglitserin kislotadan sintez qilinadi:

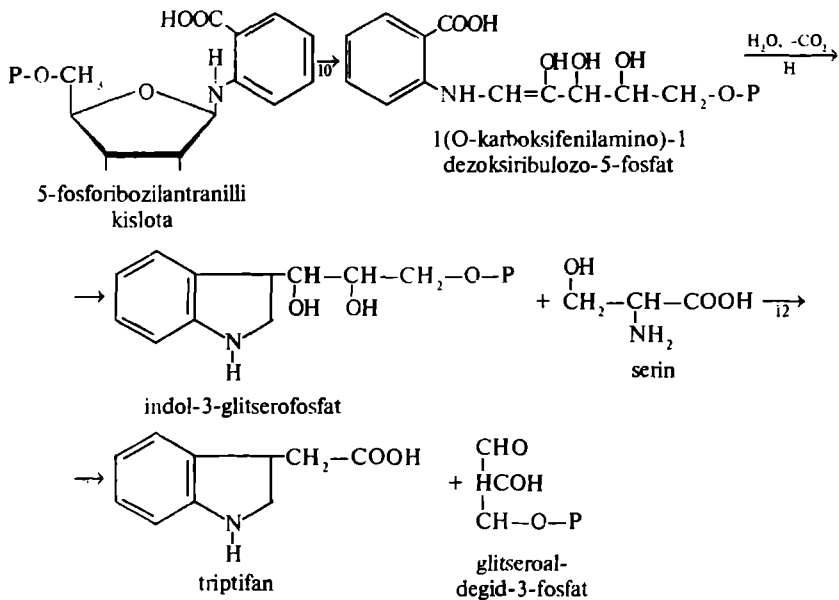


Tirozin, fenilalanin, triptofan biosintezlari umumiy bo'lib, eritrozo-fosfat va fosfoenolpirouzumkislotalardan boshlanadi:

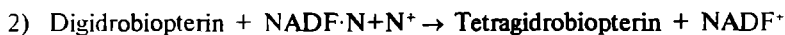
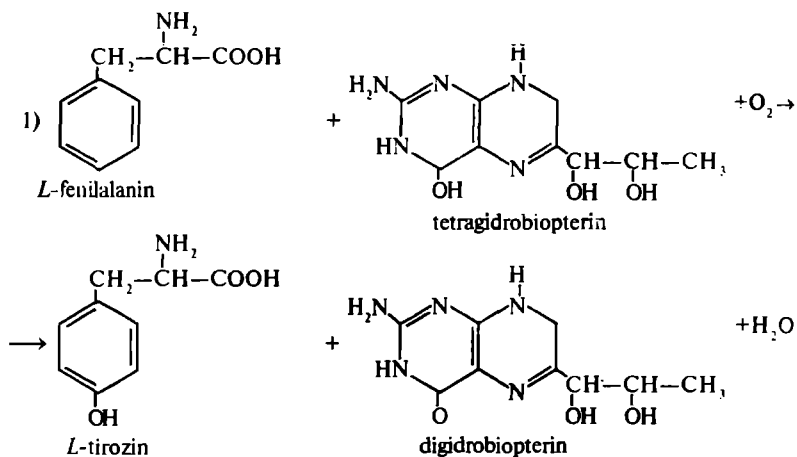




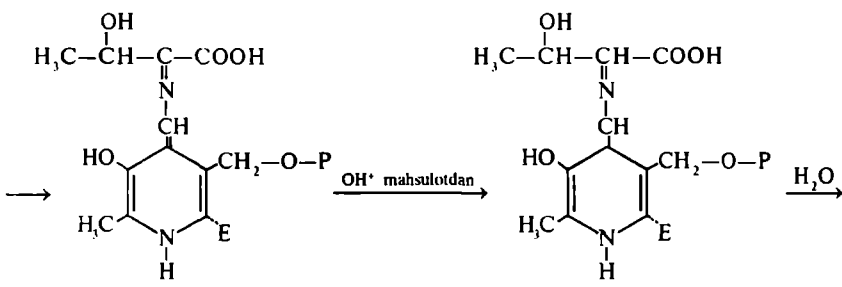
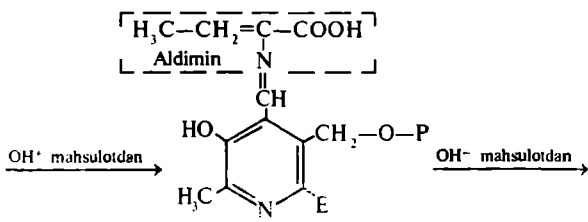
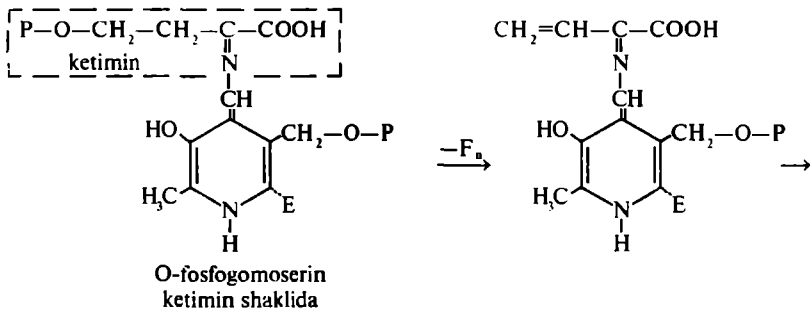
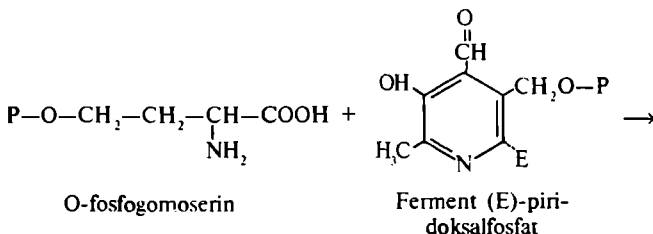
Triptofan sintezi 5'-fosforibozilantranil kislotadan boshlanadi.

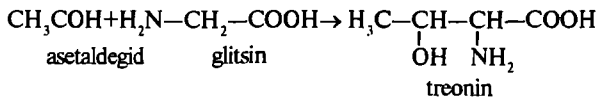
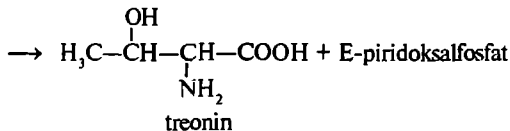


Tirozin ba'zi mikroorganizmlarda fenilalaninning gidroksillanishi natijasida hosil bo'ladi:

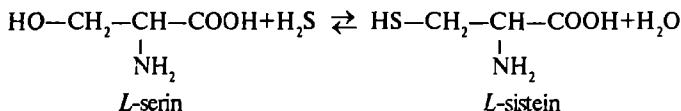


Izoleysinning biosintezida dastlabki mahsulot bo'lgan treonin O-fosfogomoserindan hosil bo'ladi:

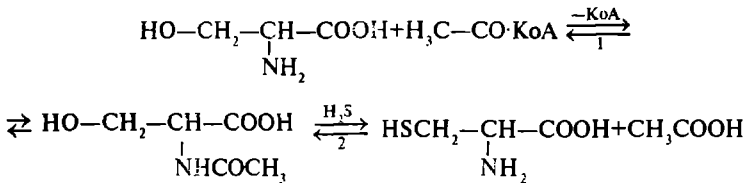




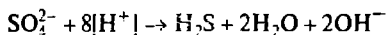
Sistein serin va vodorod sulfiddan sintez qilinadi:



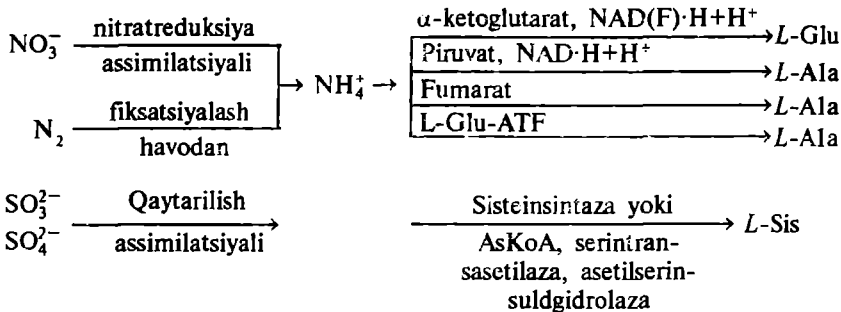
Ba'zi mikroorganizmlarda serin dastlab asetillanadi:



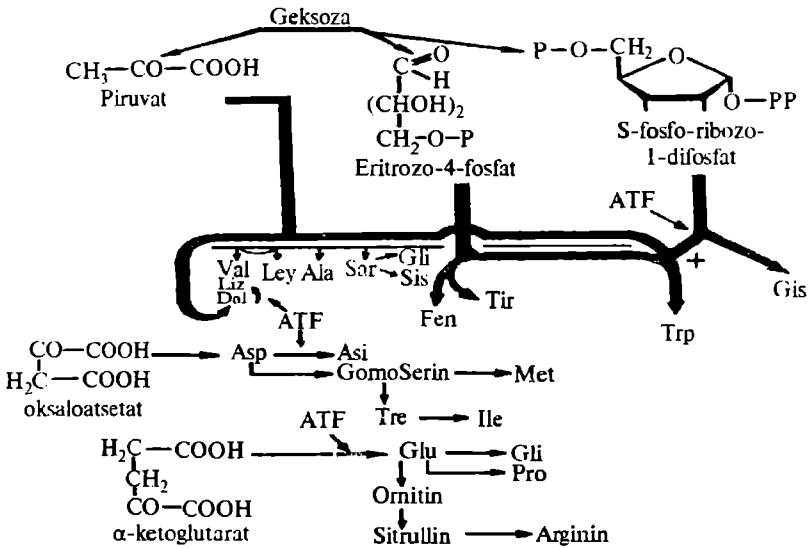
Vodorod sulfid sulfatlar qaytarilishidan hosil bo'lad:



Mikroorganizmlar hujayra devorlarida D-aminokislotalar ham uchraydi:



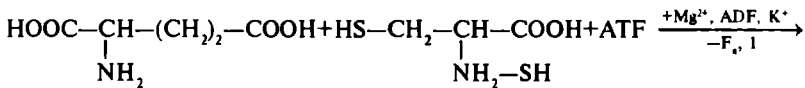
54-rasm. Aminokislotalarning noorganik manbalardan biosintezi yo'llari.



55-rasm. Aminokislotalarning geksozalardan uglevodlar almashinishi intermediatlari ishtirokidagi biosintez yo'llari.

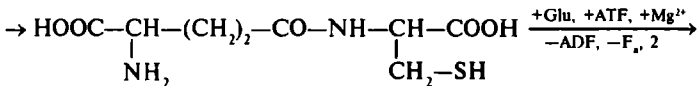
5.2.1.2. Ba'zi oligopeptidlar, purin va pirimidin nukleotidlari, metalloproteinlar biosintez

Oligopeptidlar biosintez. Glutation — tripeptid.

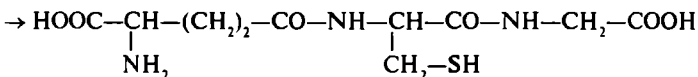


L-glutaminli kislota

L-sistein

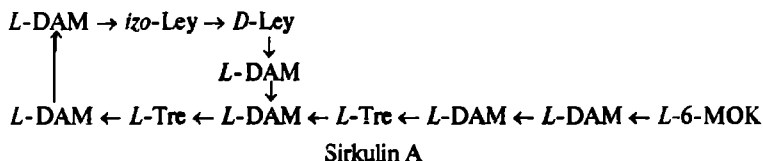
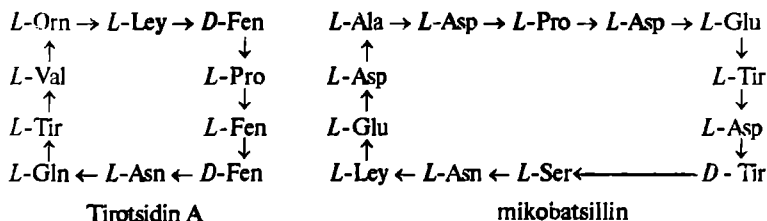


glutamilsistein

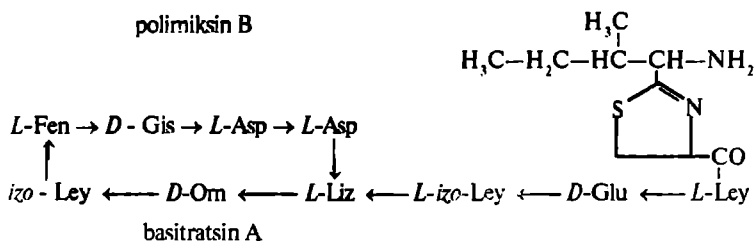
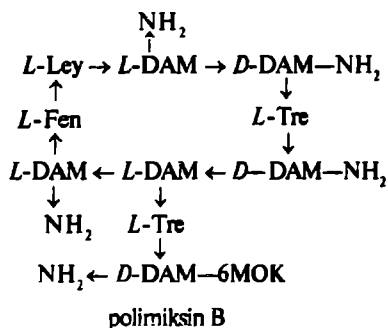
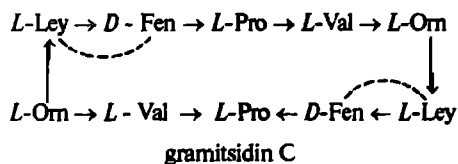


glutation

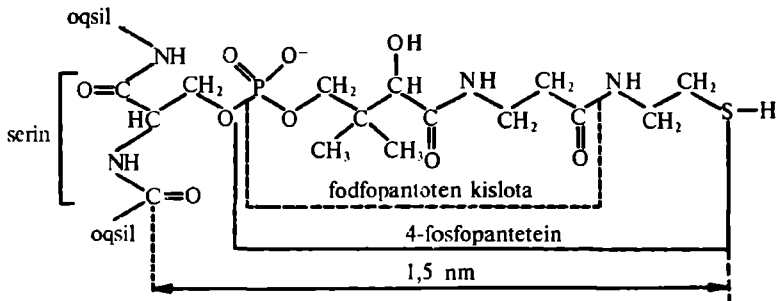
Depsipeptidlar. Ular vakili Gramitsidin C ikki karra takrorlanuvchi 5ta aminokislotadan iborat:



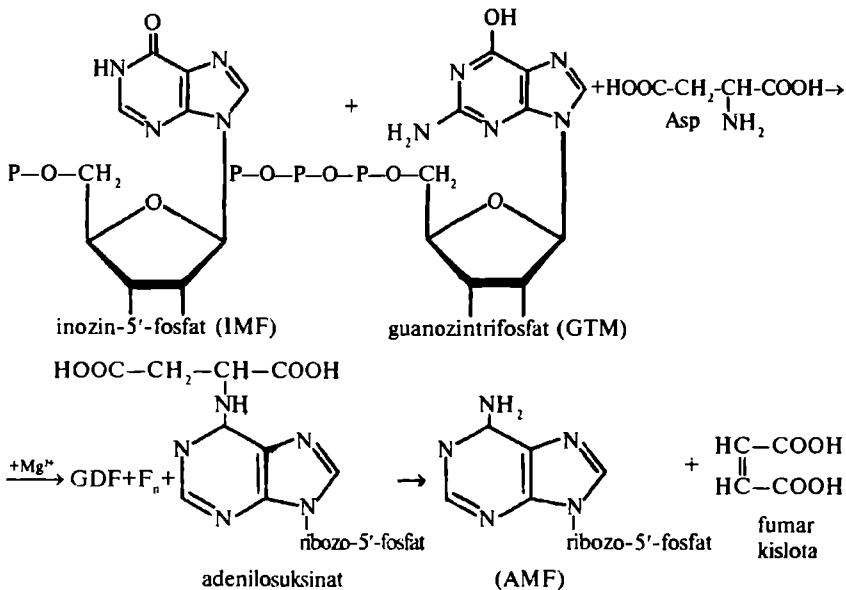
Basitratsin A.



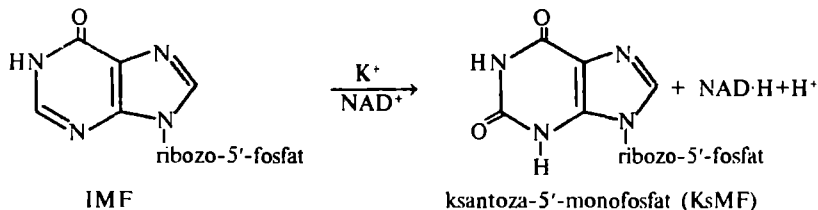
Biosintezlarda birmuncha kichik subbirliklar ham uchraydi.

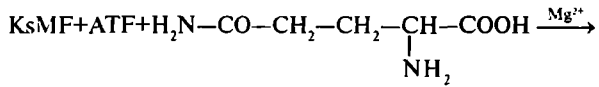


Purin nukleotidlari biosintezi

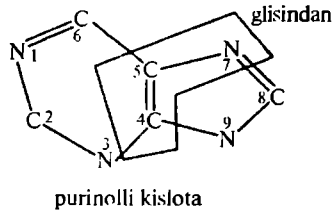
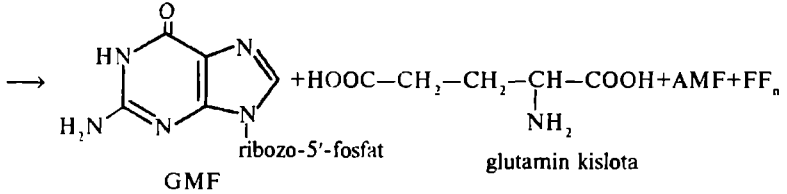


Guanil kislota yoki GMF sintezi:

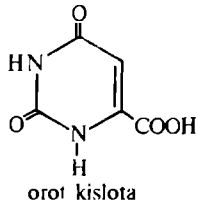
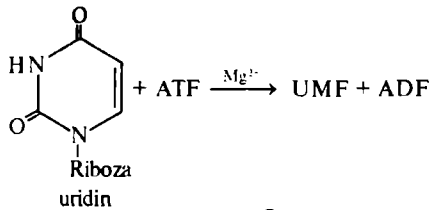
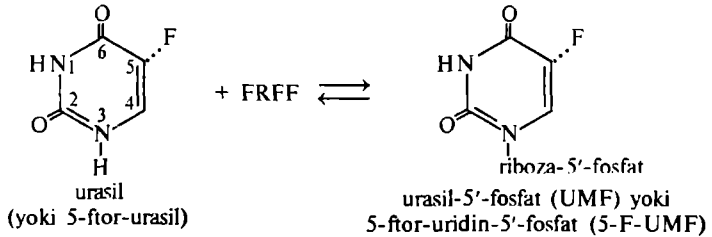




glutamin

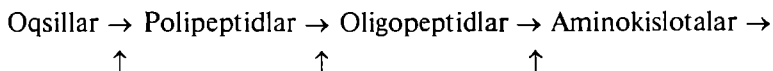


Pirimidin nukleotidlari biosintezi



5.2.1.3. Proteoliz va aminokislotalarning parchalanishi

Mikroorganizmlar aminokislotalarni sintez qiladi yoki ularning ayrimlarini yashash muhitidan tayyor holda oladi va foydalanadi. Ko'pgina holatlarda aminokislotalar katabolizmga uchraydi va uglerod hamda energiya manbai sifatida ishlatiladi. Tabiatda turli mikroorganizmlar azot aylanishi jarayonini to'xtovsiz amalga oshiradi. Keltirilgan sxemada pastdan yuqoriga strelkalar yordamida oqsillarni parchalovchi mikroblarning qo'shilish bosqichlari ko'rsatilgan. Bu parchalanishda (xos bo'lmagan proteoliz) gidrolazalar turkumidagi fermentlar katalizatorlik qiladi.



Endopeptidazalar yordamida oqsillar turli molekular massaga ega polipeptidlarning yirik bloklariga parchalanadi. Bu jarayonni chirituvchi mikroorganizmlar, masalan, Bacillus, Proteus, Pseudomonas va hokazolar, shuningdek, boshqa ko'pgina zamburug'lar amalga oshiradi. Ko'pincha (eski nom) peptonlardan foydalaniladi, bu polipeptidlar, oligopeptidlar va 30% gacha erkin aminokislotalardan iborat oqsillar pepsin bilan ishlov berilgan peptonlardir. Proteoliz jarayonida hosil bo'lgan aminokislotalar keyinchalik o'zgarishlarga uchraydi yoki xuddi shunday mikroorganizmlar tomonidan ishlatiladi. Ayrim polipeptidlar yoki oligopeptidlar ham mikroblar tomonidan yutilishi va so'ngra hujayra ichi peptidazalari tomonidan aminokislotalargacha gidrolizlanishi mumkin.

Nospetsifik proteolizdan tashqari yana chegaralangan yoki spetsifik, proteoliz ham ma'lum. Polipeptidlarning spetsifik parchalanishi komplement bog'lanish reaksiyalarining kaskadi (8-bobga qarang), bakteriofaglar taalluqli morfogenetik jarayonlar hisoblanadi. Oqsillarning spetsifik pasttranslatsion parchalanishi hujayra ichi fermentlarini faollashishi va faollashmasligida juda muhim sanaladi (25- jadval).

Oqsillarning chegaralangan (spesifik) proteolizi va uning ahamiyati

Biologik jarayon	Chegaralangan proteolizga misol	Proteoliz ahamiyati
Toksin ta'siri	Difteriyatoksini fermentativ faol fragment + o'tuvchi fragment	Zararlangan hujayra proteazasi toksinning ferment faolligiga ega oxirgi (letal) fragmentini ajratadi.
Komplement ta'siri	Komplement omili — komplementning bir yoki ikkita faol oqsili	Qon zardobidan taxminan 18 oqsildan iborat himoyaboshlangich (trigger) tizimi, spesifik proteolitik reaksiyalar seriyasi bilan komplementning zamon va makondan harakati chegaralanadi. Eriyidigan oqsillar membranaga q o'shiladi.
Biologik jarayon	Chegaralangan proteolizga misol	Proteoliz ahamiyati
Virus zarra-chalari morfogenezi	T ₄ virusining ikkita mustaqil substrukturasi → ikki substrukturadan hosil bo'lishi	Polipeptid zanjirining parchalanishi bog'lanishning yangi markazlarini ochib beradi: proteolizning orqagaqaytmasligini virus zarra-chalari tartibgasolish imkonini beradi
Hayvonlar virusidan spesifik oqsillarning hosil bo'lishi	Poliomiyelit virusi oqsillarining vazifadoshi poliomyelit → virusi oqsillari	Hayvon organizmi hujayralarida oqsil sintezi spesifikasiasiga viruslar adaptasiasiya

Barcha oqsil strukturalari inaktivatsiyalanadi va parchalanadi. Oqsil parchalanishining birinchi reaksiyasi (bir yoki bir nechta peptid bog'lar) spetsifik sanalishi, bundan keyin esa proteinning to'liq parchalanishi bilan yakunlanuvchi nospetsifik proteoliz boshlanadi deb qabul qilingan.

Aksariyat oqsillar ko'plab proteolitik fermentlar, yoki peptidazalar bilan u yoki bu darajada gidrolizlanadi. Peptid bog'larni hosil qiluvchi aminokislotalar tabiati, shuningdek, gidrolizlanuvchi bog'lar holati (masalan, zaryadlangan guruhlar yonida yoki ulardan uzoqda) peptidazalar tasnifi uchun asos hisoblanadi.

Peptidazalarning ikki guruhi farqlanadi: 1) ekzopeptidazalar, bularning harakati uchun yo erkin yakuniy aminoguruh (amino-peptidazalar) yoki erkin yakuniy karboksil guruhi (karboksi-peptidazalar) mavjud bo'lishi zarur; 2) endopeptidazalar, bular oqsillarda molekulalar ichi peptid bog'larining gidroliz reaksiyalarida katalizatorlik qiladi.

Ekzopeptidazalarga: leysinaminopeptidaza, karboksipeptidaza A, B, C, va boshqalar, endopeptidazalarga esa — subtilizin, *Alternaria species* zamburug'i endopeptidazasi, klostridiopeptidaza B va boshqalar kiradi.

Oqsillar proteolizi natijasida yuzaga keluvchi aminokislotalar keyin ham parchalanishda davom etadi. Bunda katabolizm reaksiyasiga aminoguruh azoti va uglerod skeleti qo'shiladi.

Aksariyat aminokislotalarning katabolizmi α -aminoguruhning ajralishi, ko'chishi yoki oksidlanishidan boshlanadi. Fermentativ transaminlanish reaksiyalarida quyidagi aminokislotalar: Ala, Arg, Asn, Asp, Val, Ile, Liz, Tir, Tri, Fen, Sis, shuningdek, quyidagi ketokislotalar: pirouzum, α -ketoglutar, yoki oksalatsirka kislotalari ishtirok etadi. Bunda α -aminokislotalar yuqorida ko'rsatilgan ketokislotalardan birida α -uglerod atomiga ko'chadi. Natijada aminoguruh ketoguruh bilan o'rin almashadi. Ko'proq ma'lum bo'lganlari alanintransaminaza va glutamattansaminaza bo'lib, ular o'z tarkibida koferment sifatida piridoksalfosfat tutadi.

Aminokislotalarning dezaminlanishi natijasida barcha aminoguruhlar glutamin va asparagin kislotalar, shuningdek, alanin shaklida yagona bitta fondga yig'iladi.

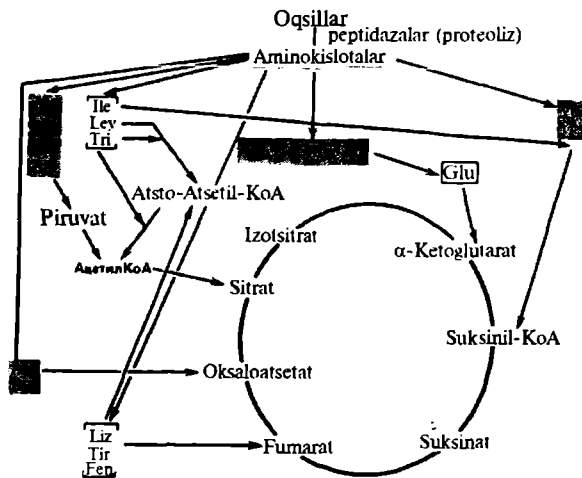
Aminokislotalar dekarboksilazalari saprofit va patogen mikro-organizmlarda mavjud. Bundan tashqari, ayrim og'riqli shakllarida dekarboksilazalar agressiya omillariga kiritilishi mumkin (7-bobga qarang). Dekarboksilazalar (gistodindekarboksilazadan tashqari) kofermenti bo'lib, piridoksalfosfat xizmat qiladi.

Aminokislotalarning har qanday aylanishi ularda uglerod skeleti keyinchalik uglevodlar va lipidlar metabolizmiga qo'shiladigan asetil-KoA yoki pirouzum kislota tarkibida bo'lishi bilan yakun topadi. Fotosintezlanuvchi bakteriyalarda aminokislotalar degradat

siyasi ahamiyatsiz rol o'ynaydi, chunki ehtiyojlarga mos ravishda ular zaruriy aminokislotalarni oson sintezlaydi.

Ayrim aminokislotalar, masalan, psevdomonaslar tomonidan yagona uglerod manbai sifatida ishlatiladi. Undan esa hujayraga kerakli barcha moddalar sintez qilinadi. Bu holatda aminokislotalar metabolizmi hayvonlar jigarida kechadigan metabolizmga o'xshash bo'ladi va u pirouzum, -ketoglutar va oksalatsirka kislotalar hosil bo'lishi bilan kechsa, bunday aminokislotalar glikogenlar deb ataladi (Ala, Arg, Asn, Asp, Val, Glu, Gln, Met, oksiPro, Pro, Ser, Tre, Tri, Sis). Agar aminokislotalar asetil-KoA ga yoki asetoasetatga aylansa, bunday aminokislotalar ketogen kislotalar (Ley) deb ataladi. Bir vaqtning o'zida glikogen, ham ketogenkislotalarga kiruvchi aminokislotalar ham ma'lum (Ile, Liz, Tir, Fen).

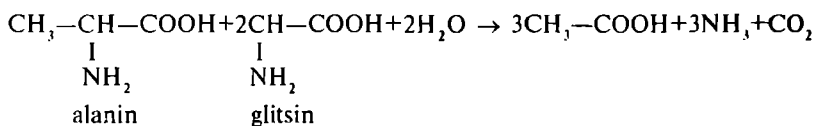
Har bir aminokislota metabolizmi ancha murakkab va uning yo'nalishi qator omil (mikroorganizmlarda tegishli fermentlar mavjudligi, oziq muhiti sifati va boshqa)larga bog'liqdir. Masalan, turli mikroblar tomonidan 20 ta tabiiy aminokislotaaning oksidlanishi 20 xil usulda juda ko'p sonli biokatalizatorlar ishtirokida hamda turli hujayraviy komponentlar vazifadoshlari bo'lishi



56-rasm. Aminokislotalar katabolitik bog'lanishining trikarbon kislotalar sikli.

mumkin bo'lgan oraliq mahsulotlar ishtirokida amalga oshadi. Aminokislotalar katabolizmi usullari boshqa metabolik yo'llar bilan chatishib ketadi. Masalan, trikarbon kislota sikli bilan, bunda aminokislota tegishli uglerod skeletlarini yetkazib beruvchi sifatida namoyon bo'ladi, uglerod skeletlaridan esa siklning muayyan komponentlari hosil bo'ladi (56- rasm).

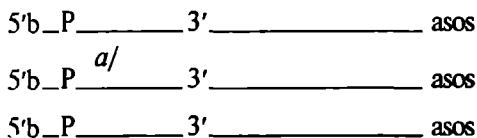
Anaerob mikroorganizmlar (*Clostridium botulinum*, Cl. Perfringens, Cl, tetani) aminokislotalarning juftlikdagi katabolizmini (Stiklend reaksiyasi) amalga oshirishi mumkin, bunda juftlikning biri elektronlar donori, ikkinchisi esa ularning akseptorlari bo'lib xizmat qiladi:



Aminokislotalarning o'zaro oksidlanishi va qaytarilishi natijasida ATF generatsiyasi sodir bo'ladi va bunda aminokislotalar energiya manbai sifatida qatnashadi.

5.2.1.4. Purin va pirimidin nukleotidlari katabolizmi

Nuklein kislotalar, polinukleotidlar va oligonukleotidlar gidrolizida katalizatorlik qiluvchi fermentlar nukleazalar deb ataladi (*nukleodepolimerazalar*). DNK va RNKlarga nisbatan maxsus katalizatorlar bo'lgan fermentlar DNKazalar yoki RNKazalar deyiladi. Polinukleotidlar zanjirining oxiridagi bog'larni uzuvchi nukleazalar *ekzonukleazalar* deb nomlanadi. Agar nukleazalar qaysidir a va b bog'larga hujum qilsa va bunda zanjir oxirida erkin 3'- yoki 5'-gidroksil guruhlarga zarurat bo'lmasa *endonukleazalar* deb nomlanadi.



Polimer bog'ining zanjiri.

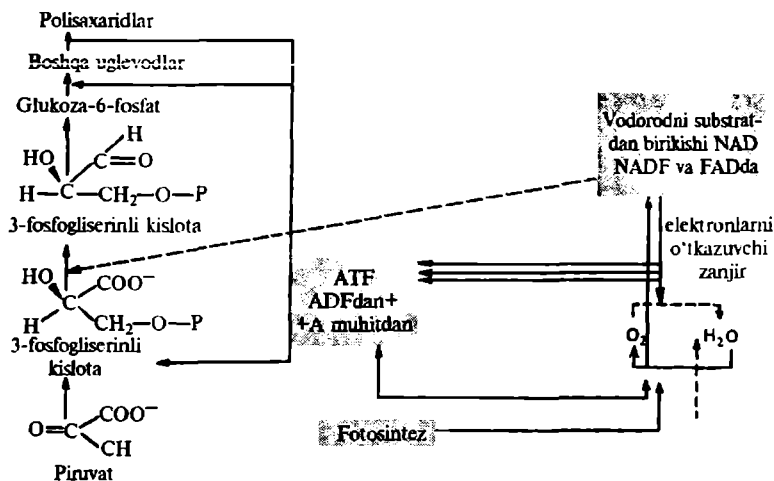
5.3. Uglevodlar metabolizmi

Umumbiologik ma'noda uglevodlar himoya rolini bajaradi. Bular mikroorganizmlar polisaxarid kapsulalari, bakteriya va zamburug'lar hujayra devoridagi peptidoglikan va xitinlar, nuklein kislotalaridagi poli (oksi-, dezoksi-)riboza va boshqalar. Uglevodlar himoya funksiyasidan tashqari tanib olish, transport, energetiklik vazifalarini ham bajaradi.

Mikroorganizmlarga xos bo'lgan uglevodlarning parchalanishida, odatda, uchta asosiy monosaxarid — glukoza, fruktoza va galaktozalar hosil bo'ladi, ular esa turli moddalar almashinuvi jarayonlarida dastlabki moddalar sifatida qatnashadi.

5.3.1. Uglevodlar anabolizmi

Biosintez va polisaxarid makromolekulalar parchalanishi bir-biriga parallel bo'lishiga qaramasdan, bu ikki jarayon ko'pgina xususiyatlari bilan farqlanadi. Biosintez (anabolizm) prometa-bolitlar hosil bo'lishi bilan boshlanadi, bunga polimer uglevodlar — ikkilamchi metabolitlar birikadi. Bundan kelib chiqadiki, prometa-bolitlar polisaxarid sintezi uchun qurilish bloki hisobla-



57-rasm. Polisaxaridlar biosintezi sxemasi.

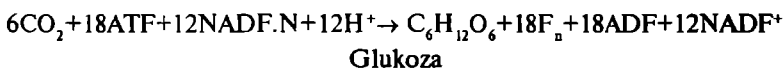
nadi. Ularga birinchi navbatda fosfosaxaridlar (oqsil sintezida aminokislotalar, purinli va pirimidinli asoslar nuklein kislota sintezida) kiradi. Qurilish blokining hosil bo'lishi oraliq yoki markaziy almashuv-amfibolizm (grekcha, ikkalasi), anabolizm va katabolizm jarayoni biri-biriga kiritib birlashtirilgan holda boradi.

Mikroorganizmlar polisaxaridlari quyidagi oraliq mahsulotlaridan sintezlanadi, 3-fosfoglitserinli kislota, 3-fosfoglitserinli aldegidlar, glukoza -1-fosfat. 3-fosfoglitserinli kislotalardan hamma uglevod tutuvchi birlashtiruvchi hujayralar hosil qiladi. O'z navbatida bu kislota polisaxaridlar katabolizmida yoki uglekisotalar, format, asetat va lipidlar katabolizmida hosil bo'ladi. Biosintez jarayonida yo'l ochib beruvchi intermediat turli uglevodlarda glukoza-1-fosfat bo'ladi. U fosfoenolpiruvatli kislotalar (fosfoenolpiruvat, FEP) va boshqalar uglevodsiz manbalardan hosil bo'ladi. Shuning uchun glukozalar hosil bo'lishida uglevod bo'lmagan o'zakdoshlarni glukoneogenez deb nomlanadi. Shu yo'l bilan erkin glukoza, boshqa monosaxaridlar, disaxaridlar, hujayra devori polisaxaridlari, zaxira uglevodlar — kraxmal va glikogenlar sintezlanadi.

Piruvat → Oksaloasetat → Malat → Oksaloasetat → FEP → 2 Fosfoglitserinli kislota → Glitseroaldegid-3-fosfat → Fruktozodifosfat → Fruktozo-6-fosfat → Glukoza-6-fosfat → Glukoza-1-fosfat → UDF-glukoza → polisaxarid

[
Glukoza

Geterotrofli mikroorganizmlarga glukoneogenez xarakterli bo'ladi. Autotrof fotosintezlanuvchi mikroblarda glukoza hosil qilishda karbonat kislota qaytariladi:

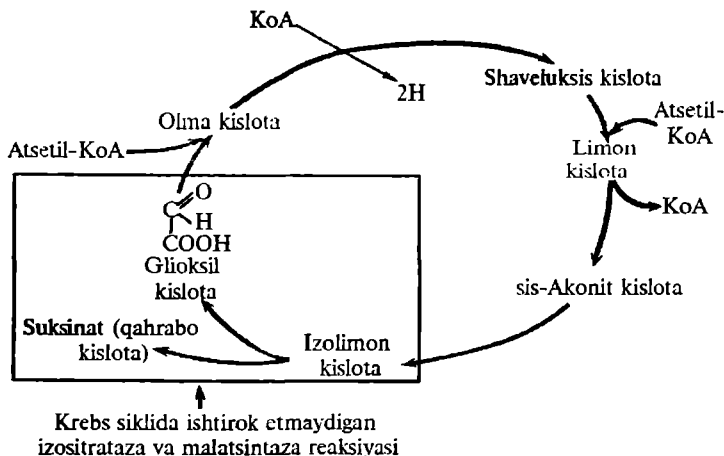


Bu jamlangan reaksiya 15 bosqichni tashkil qiladi, bulardan 8 tasi glukozani hosil qilishga yo'naltirilgan va 7 tasida ribulezo-1,5-difosfat regeneratsiyalanadi (qayta tiklanadi) (Kalvin sikli).

Mikroorganizmlarda glukoneogenez Krebs siklida oraliq mahsulotlardan, asetil-KoA, aminokislotalardan (masalan, alanin,

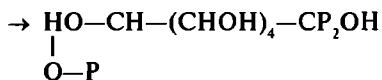
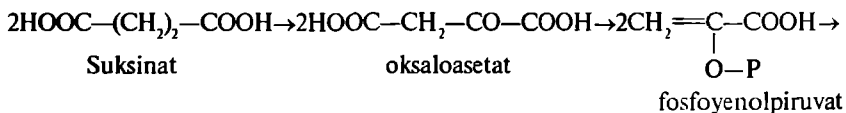
arginin, valin, glutamin kislotalar, izoleysin, lizin, metionin, prolin, serin, treonin va boshqalar) bo'lishi mumkin.

Sikldagi reaksiyalar tufayli di- va trikarbon kislotalar, yana gliksilat siklida, asetil-KoA va aminokislotalar glukoza biosintezida o'z hissasini qo'shadi (58- rasm).

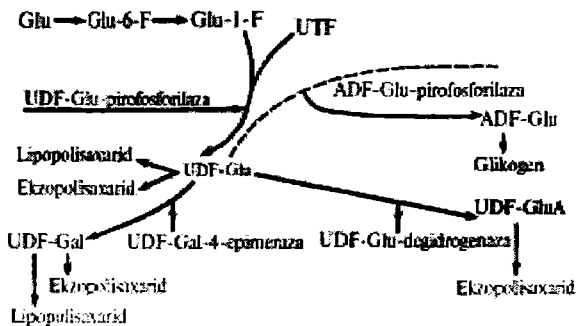


58-rasm. Gliksilatli sikl sxemasi.

Gliksilat siklida ishlatilayotgan 2 molekula asetil-KoAga bir molekula kahrabo kislota va ikki atom vodorod ajraladi. Kahrabo kislota glukoza biosintezida ishlatiladi, vodorod esa nafas olish zanjiriga kiritiladi. Kahrabo kislota oksalatsirka kislotaga transformatsiyalanadi, u FEP hosil qilishda, u esa glukoza-1-fosfat hosil bo'lishida sarflanadi:



Glukoza-1-fosfat



60-rasm.

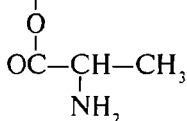
tarkibiga kiradi (*Salmonella species*). 59-rasmda monosaxaridlarning mos nukleotidlar yordamida asosiy o'zgarish yo'llari ko'rsatilgan.

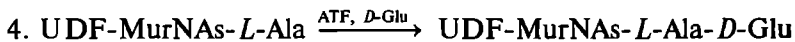
60-rasmda umumiy holdagi glukozaning oxirgi polisaxarid-larga anabolitik o'zgarishlari ko'rsatilgan.

UDP-glukopirofosforilaza ko'pgina mikroorganizmlarda asosiy ferment bo'lib, hujayra devoridagi ekzopolisaxarid va polisaxarid-larning biosintezida katalizatorlik qiladi. Mikroorganizmlardagi hujayra va hujayradan tashqari polisaxaridlarning biosintezi yo'llari bir xil emas, shuning uchun, masalan, hujayradan tashqari, hujayra ichidagi zaxira va hujayra devori uglevodlari bir-biridan tuzilishi bilan farqlanadi. Bakteriyalardagi u yoki bu polimer hosil bo'lishiga olib keladigan har tamonlama o'rganilgan reaksiyalar natijasida polisaxaridlar sintezi va ketma-ketligi aniqlanadi.

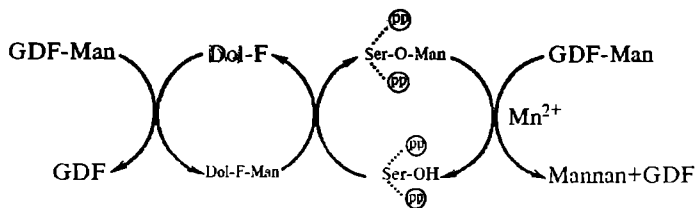
C-atamlari soni 50 dan 60 gacha bo'lgan (baktoprenollar) izoprenoid tuzilishlari prokariotlarda va C-atamlari soni 80 dan — 100 gacha (dolixollar) eukariotlarda hujayra membranasi apparati darajasida to'planadi. Bunda izoprenoidning gidrofob qismi membranaga bog'lanadi, gidrofil qismi esa sitoplazmaga kiradi:

1. $\text{UDP-GluNAs} \xrightarrow{\text{FEP}} \text{UDP-GluNAsEP} + \text{F}_n$
2. $\text{UDP-GluNAsEP} \xrightarrow{\text{NAD}^{\text{F,H}} + \text{H}^+} \text{MurNAs} + \text{NAD}^{\text{F}^+}$
3. $\text{UDP-GluNAs} \xrightarrow{\text{ATF, L-Ala}} \text{UDP-MurNAs (yoki UDP-MurNAs-L-Ala)}$



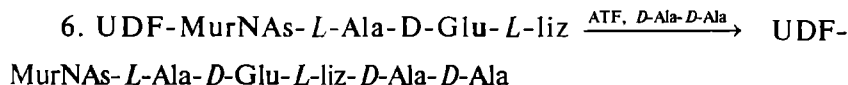
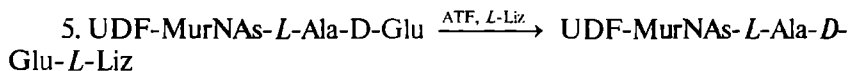


Dolixol, masalan, mannozil qoldiqlarini achitqilarning mannoza sintezida tashish qobiliyati 61- rasmda ko'rsatib berilgan.



61- rasm.

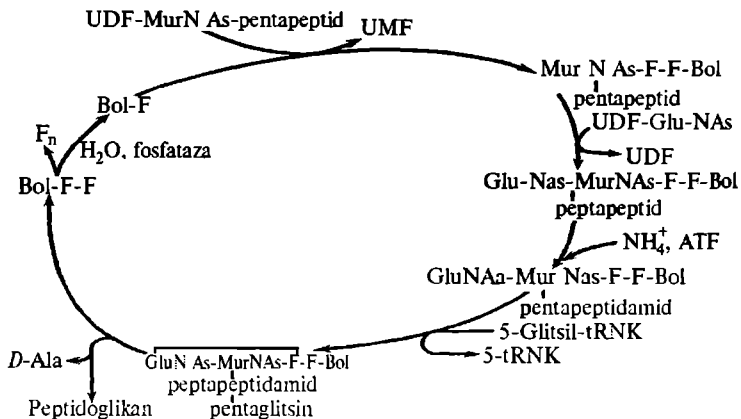
Dolixolfosfat siklida [(GluNAS)₂Man₉Glu₃] radikali oqsil molekulasidagi asparaginga o'tib, glikoprotein hosil qiladi. Glikoprotein qaysidir orgonellalar tarkibiga kiradi yoki tashqariga ajralib chiqadi (masalan, achitqilar invertaza fermenti). Peptidoglikan yoki proteoglikan bo'lgan bakteriyalarning murein karkasi baktoprenol ishtirokida sintez qilinadi. Reaksiyalar ketma-ketligi quyidagicha:



Bakteriya hujayrasida alohida holda *D-Ala-D-Ala* (6ta reaksiya) dipeptid sintez qilinadi.

Grammusbat bakteriyalarda teyxoy kislota sintezi peptidoglikan-murein sintezi bilan yonma-yon amalga oshadi. Ma'lum bo'lishicha, hujayra devori va membrana teyxoy kislotalarining sintez yo'li bir xil emas.

Hujayra devoridagi teyxoy kislota donori sifatida UDF-uglevodi, polifosfatli birligi sifatida — SDF-ribit va SDF-glitsin qatnashadi. Plazmolemmadagi hujayra devori teyxoy kislotalari sintezida katalizatorlik qiladigan fermentlar o'z faoliyatida



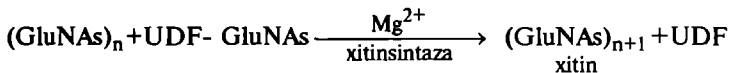
62-rasm. *Staphylococcus aureus* hujayra devorida peptidoglikan biosintezi.

yuqori konsentratsiyadagi magniy ionlariga muhtoj (10—50 mM) bo'radi.

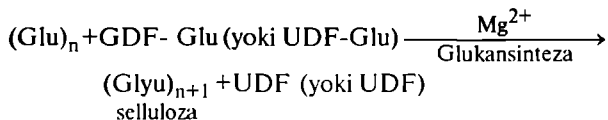
Membranadagi teyxoy kislota biosintez yo'li to'liq o'rganilmagan. Ularning ba'zilar uchun glitserofosfat birligi donori sifatida fosfatidilglitserin qatnashadi. Ikkala tipdagi teyxoy kislotalari sintezida poliprenoid-fosfatlarning «qiziqishi» haqidagi ma'lumotlar tasdiqlangan. *Enterobacteriaceae* oilasi bakteriyalari hujayra devori O-antigenlari izoprenolfosfat yoki baktoprenolfosfat ishtirokida sintezlanadi, fosfogalaktozilli qoldiqni tashib yuruvchisi bo'ladi, boshqa monosaxaridli zvenolar ketma-ketlik zanjir reaksiyasiga birikadi.

Shunday qilib, izoprenoidfosfatlar ishtirokida ko'pgina achitqilarning hujayra devori glikoproteinlari, peptidoglikanlar (proteoglikanlar), glikolipidlar va mannanlar sintez qilinadi, lekin glikanlar va xitinlar bu yerda sintez qilinmaydi.

Saccharomyces turi achitqilari hujayra devori asosiy komponenti β -C₁—C₃ — glukan bo'lib, uning tarkibida yana α -mannan va mannoproteinlar ham bo'ladi. Xitin va glukan sintezida xitinsintaza hamda glukansintazalar katalizatorlik qiladi. Xitinsintaza asosan xitosomalarda, glukansintaza esa plazmalemmalarda to'plangan. Xitin sintezi quyidagi sxema orqali amalga oshadi:



Glukan molekulasini yig'ish jarayonida, masalan, sellulozalarda, glukozil birlik glukansintaza yordamida GDF-glukozalardan yoki UDF-glukozalardan tashiladi:



Glikogen va kraxmalning sintezi yuqoridagilarga o'xshash tarzda boradi.

Hujayra tashqarisidagi polisaxaridlar membrana darajasida sintez qilinadi va tashqi muhitga ajralib chiqadi, masalan, madaniy suyuqlikka. Lekin hujayra tashqarisida sintez qilinadigan polisaxaridlar ham bor, masalan, *Leuconostoc* turlari tomonidan hosil qilinuvchi dekstran.

Mikroorganizmlar hujayrasi tomonidan polisaxaridlar biosintezi jarayonidagi polimerlar polidispers bo'ladi, bu esa uglevod nazorati quyidagi sxemasi bo'yicha borishi bilan izohlanadi: DNK → RNK → Oqsil (ferment) → Polisaxarid. Polisaxarid sintez qilinadigan substrat hujayraga kirmasligi mumkin, lekin ko'pincha kiradi. Bu jarayonning uchta mexanizmi aniqlangan: osonlashgan diffuziya, faol transport, guruhli translokatsiya.

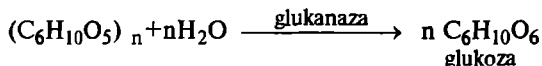
Ba'zi polisaxaridlar asil va ketal guruhlari tutadi. Ularning polimerga birikish vaqtlari aniqlanmagan. Asillanish polimer lipid bilan bog'langan vaqtda sodir bo'ladi deb taxmin qilinadi. Polisaxaridlarning izoprenoid-lipidlardan ajratilishi ferment ishtirokida amalga oshadi.

5.3.2. Uglevodlar katabolizmi

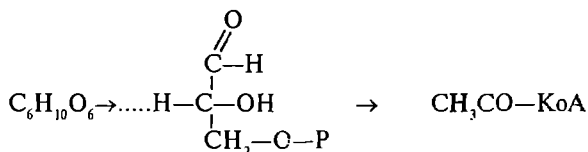
Uglevodlar katabolizm reaksiyasi oksidlanish tipiga mansub. Ular ATF shaklida to'plangan energiya ajralishi tarzida kuzatiladi.

Uglevod katabolizm jarayoni shartli uchta bosqichga bo‘linadi:

1) Polisaxaridlarning tashkil qilgan monomer birliklarga parchalanadi. Masalan, glukan ($C_6H_{10}O_5$)_n n ta molekula glukozalarga parchalanadi:



2) Monoazglitseraldegid-3-fosfatga aylanadi va so‘ngra asetilgacha parchalanadi:



Asetil-KoA tarkibiga asetili radikal ko‘proq kiradi.

3) Asetilning CO_2 va H_2O gacha oksidlanishi.

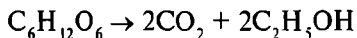
Eukariotlarda uglevodlar katabolizmi va anabolizmi fazoviy (komplamentarlangan), enzymatik hamda regulatorli umumlashgan, ammo metabolitik kesishuvlarda ham — *amfibolitik* yo‘llari madjud. Bundan tashqari, katabolitik va anabolitik reaksiyalar orasidagi bog‘lanish **ularning birinchisi** ikkinchisiga substrat bo‘lib xizmat qilishi tufayli yuzaga **keladi**.

Uglevodlar katabolizmiga kiritiladi:

A) anaerob jarayonlar — glikoliz, geksozomonofosfatli shunt, ketodezoksifosfoglukanatli yoki KDFG — yo‘l;

B) aerob jarayon -di- sikli va trikarbonli kislota (limon kislota sikli, yoki Krebs sikli).

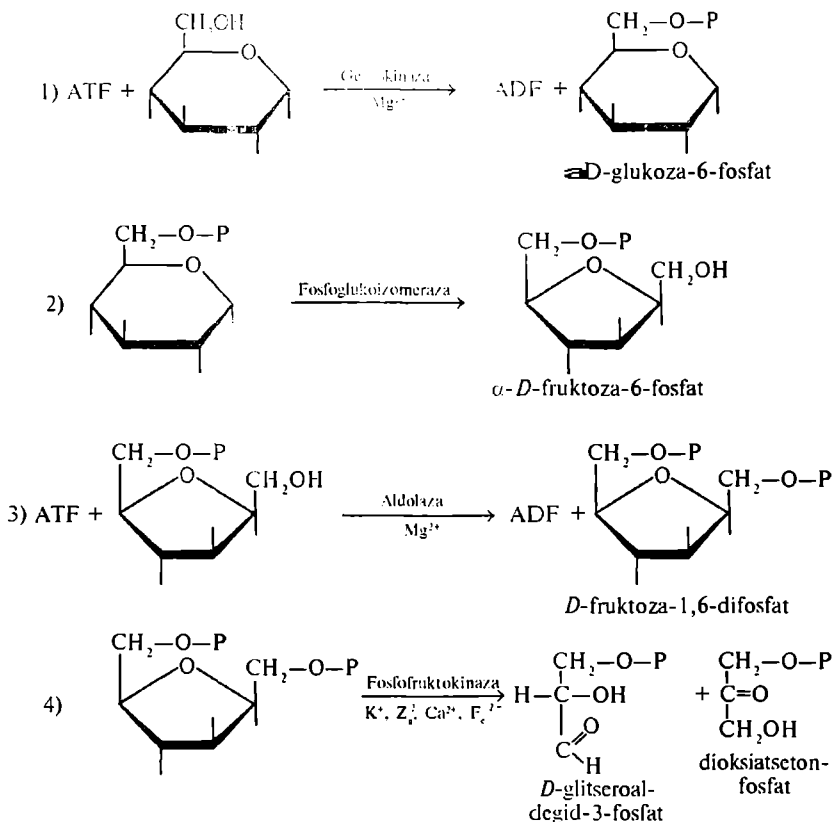
Glikoliz (grekcha. shirin; lotincha — erib ketish). Bu bijg‘ishning bir turi bo‘lib, natijada anaerobli mikroorganizmlar kimyoviy energiyani uglevodlarning ATF shaklidan oladi. Kuzatilayotgan reaksiya oksidlanish-qaytarilish tipiga kiradi. Elektronlar donori bo‘lib uglevod, akseptor bo‘lib shu bijg‘ish jarayonida hosil qilingan qandaydir elektron organik molekula ishtirok etadi. Glikolizning o‘rtacha darajasi oksidlanishning boshlanishida va yakuniy mahsulotlarida bir xilda bo‘ladi. Spirtli bijg‘ishda

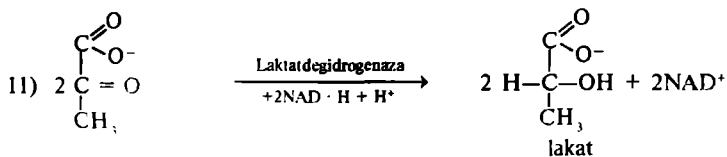
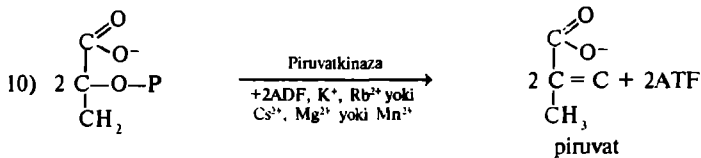
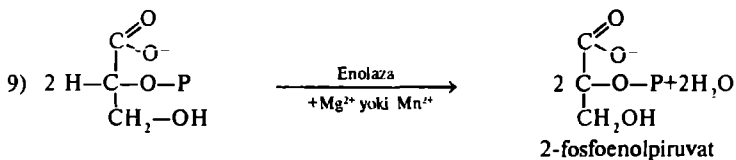
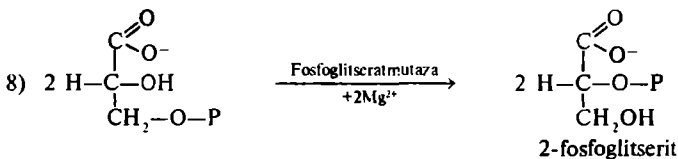
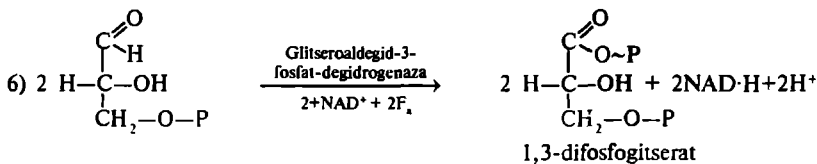


uglevodning glukozaga oksidlanish darajasi nolga teng uglekislotalarda (+4) va etanolda (-2), bunda oksidlanish-qaytarilish quyidagicha bo'ladi: $6 \times 0 = 2 \times 4 + 2[2 \times (-2)] = 8 + (-8)$.

Glikolizda ATF sintezi substrat darajasida olib boriladi. Biriktiruvchi mahsulot bo'lib pirouzum kislota qatnashadi. Bitta glukoza molekularidan 2 molekula ATF lar va 2 molekula NAD·H₂ lar hosil bo'ladi.

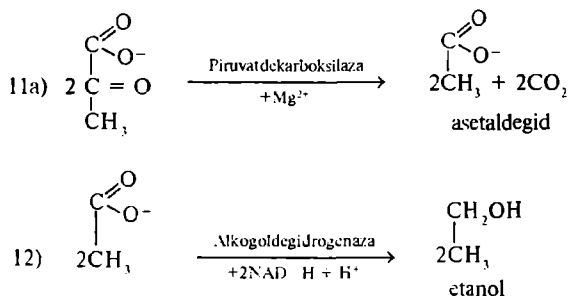
Glukozaning glikolitik parchalanishi gomofermentativ sut kislotali bakteriyalar tomonidan quyidagi ketma-ketlikda amalga oshadi:





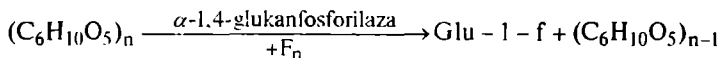
Glukolizning o'n bitta reaksiyasini 2 bosqichga bo'lish mumkin. Bulardan birinchisi 1—5 reaksiyani, glukoza glitseroaldegid-3-fosfatga aylanishi va 2 ATF energiyani ishlatilishi kuzatiladi; ikkinchi bosqichda 6—11 reaksiyalar kiritiladi, bunda oksidlanish-qaytarilish jarayonida 4 ATF va laktat hosil bo'lishi belgilanadi. Bundan kelib chiqadiki, glikoliz jarayoni bitta glukoza molekulasidan 2 molekula laktat, 2 molekula ATF noorganik fosfatni 2 molekula ATF hisobiga hosil bo'ladi. Energiya tejami 120 kJ yoki 30 kkal dan ko'pni tashkil qiladi (1kal = 4,1868 J).

Glikolizning spirtli bijg'ishini borishi, masalan achitqilar organizmiga mos keladi. Ularning farqi 11- reaksiya glikolizda ikkita spirtli bijg'ish bilan o'zgartiriladi:



Energiyani sarflash yutug'i 166kJ/mol⁻¹.

Ko'pgina mikroorganizmlar polisaxaridlarni, kraxmal, granuleza, glikogenlarni ishlatishi mumkin, bu polimerlar gidrolizining dastlabki bosqichlari quyidagi sxema bo'yicha boradi:



Agar glikoliz kraxmal muhitida olib borilsa, hammasi bo'lib 3 molekula ATF hosil bo'ladi; reaksiyaning energetik balansi 149,34kJ ni tashkil qiladi ($\Delta G = -35,67$ kkal).

Boshqa bijg'ishlar asosida glikolitik jarayon yotadi. Bunda piruvat asosiy oraliq mahsulot sifatida qandaydir ikkinchi metabolitga transformatsiyalanadi. Bu jarayonning amalga oshish ehtimolligi mos organizmning fermentlar bilan ta'minlanganligiga bog'liq (26-jadval).

Glikolizga asoslangan bijg'ish turlari

Bijg'ish turi	Bijg'ish chaqiruvchi mikroorganizmlar	Oxirgi mahsulot yoki ikkilamchi metabolit
Gomofermentativ, sut kislotali	Streptococcus sp., Lactobacterium sp.	Sut kislotasi
Spirtili	Ayrim zamburug'lar (asosan Saccharomyces achitqilari)	Etanol
Propion kislotali	Clostridium propionicum, Propionibacterium sp., Corynebacterium diphtheriae; ayrim Micromonospora, Neisseria, Veillonella	Propion, sirkavakahrabo kislotalar
Geterofermentativ, sut kislotali	Escherichia, Proteus, Salmonella, Shigella bakteriyalari	Sut, sirka, chumoli va kahrabo kislotalar, etanol
Moy kislotali	Butyribacterium sp., Sarcina maxima, ayrim Clostridium, Neisseria	Butanol, moy kislotasi, aseton, izopropanol, sirka kislotavaetanol
Butilen-glikolli	Aeromonas, Bacillus (polymyxa), Enterobacter ayrim turlari	Aseton, butilen-glikol, sut va chumoli kislotalar

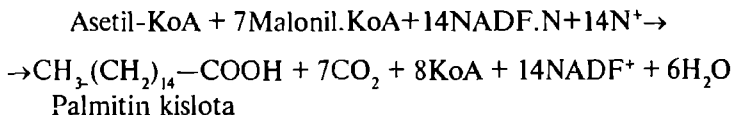
5.4. Lipidlar metabolizmi

Gidrofob tuzilishga mansub lipidlar, turli mikroorganizmlar, shu jumladan, mikroblar hujayrasida muhim vazifani bajaradi. Ular hujayra membranasi tarkibiga kiradi va turli moddalarning to'g'ri hamda teskari yo'nalishdagi boshqariladigan transportini ta'minlaydi. Ayrim hollarda lipidlar zaxira oziq moddasi sifatida nurni kuchli sindiruvchi granulalar shaklida yig'iladi. Bu asosan mikroorganizmlarni uglevodlar bilan to'yingan muhitda o'stirishda kuzatiladi, bu uglevodning bir qismi lipidlarga transformatsiyalanishini ko'rsatadi. Lipidlar hosil bo'lishi (lipogenez) hujayra ichida boradi, lekin ba'zi mikroorganizmlarda hujayradan tashqarida ham bo'lishi mumkin.

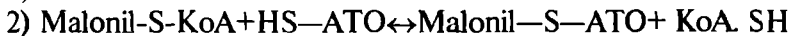
5.4.1. Yogʻ kislotalari biosintezi

Tabiiy yogʻ kislotalari juft sondagi uglerod atomlariga ega, bu ularning ikki uglerodli birikmalardan biosintez boʻlganligini tasdiqlaydi. Yogʻ kislotalar sintezi — multifermentli kompleksning katalitik taʼsirida amalga oshadi (uning molekular massasi, masalan, achitqilarda $2,3 \cdot 10^3$ kDa). Bu kompleks, 7 fermentdan tarkib topgan turli zamburugʻlarga juda chidamli. Achitqilarda ferment kompleksning oʻzi faollik namoyon qilsa, ichak tayoqchasida sintetazaning barcha 7ta subbirliklari faol hisoblanadi.

Yogʻ kislotalar biosintezi turli mikroblarda bir xilda boradi. Bunda asetil-KoAning 1ta molekulasini initsiator boʻlib qatnashadi, uning 7 molekula malonil-KoA bilan kondensirlanishi natijasida palmitin kislota hosil boʻladi ($C_{15}H_{31}-COOH$):

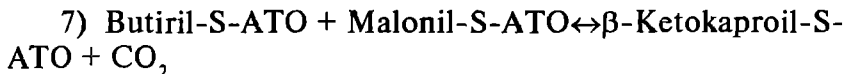


Palmitin kislota dagi oxirgi CH_3-CH_2- guruhlarining 15- va 16-uglerod atomlari donori sifatida asetil-KoAning asetil guruhi qatnashadi. Asetil-KoA ferment kompleksining biror SH-guruhiga bogʻlanadi va KoA ajraladi (ATO-asil tashuvchi oqsil).



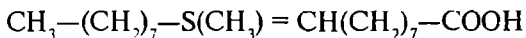
Baʼzi mikroblarda malonil-KoAning hosil boʻlishi asetil-KoA ni karboksilash natijasida emas, balki maxsus ligaza yordamida ATF, KoA va boshqa yoʻllar bilan amalga oshadi. Malonil-KoA palmitin kislota hosil boʻlishida asosiy vazifani bajaradi, shuning uchun asetil KoA karboksilazalar faolligini boshqarish yogʻ kislotalari biosintezini nazorat qilishning samarali usuli hisoblanadi.





Ushbu 4—7 reaksiyalar takroriy sikllar tarzida davom etadi va ularning har birida zanjir 2 ta uglerod atomiga ortadi.

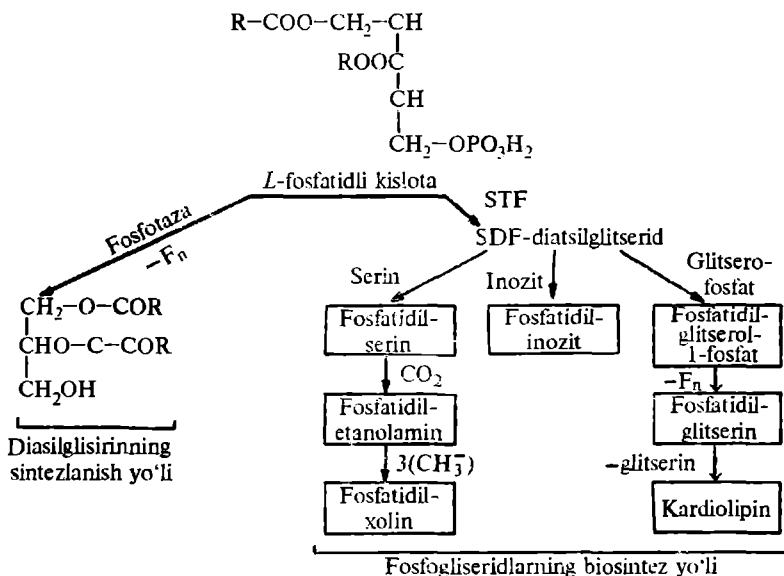
Mikroorganizmlar (masalan, ichak tayoqchasi)da to‘yinmagan yog‘ kislotalar hosil bo‘lishining fermentativ mexanizmi amalga oshadi. Metillangan yog‘ kislotalar, masalan, tuberkulyoz mikroorganizmasida tuberkulostearin mavjud:



Tarkibida 20 ta uglerod atomi va siklopentan halqasi tutuvchi yog‘ kislotalarga prostaglandinlar kiradi.

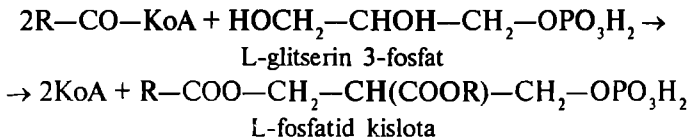
5.4.2. Neytral yog‘lar (triasilglitserinlar) va fosfatidlar (fosfolipidlar) biosintezi

Yog‘ kislotalari biosintezi amalga oshishi bilanoq ular triasilglitserin va fosfatidlar hosil qilishga sarflanadi. Triasilglitserinlar,



63-rasm. Fosfatid kislotalarni turli moddalar sintezidagi ishtiroki.

odatda, mikroblar hujayrasida oziq moddalar zaxirasi sifatida to‘planadi. Ularning sintezi fosfatid kislota orqali KoA-yog‘ kislotalari hosilasidan amalga oshadi:



Glitserol-3-fosfat glitserindan hosil bo‘ladi, u esa maxsus kinazalar va ATF ishtirokida yoki dioksiasetonfosfatning qaytarilishida fosforlanadi.

5.4.3. Lipokon‘yugatlar anabolizmi

Lipokon‘yugatlarga sfingolipidlar, mikosterinlar, terpenlar, glikolipidlar va lipoglikan (lipopolisaxarid)lar kiradi. Sfingolipidlarning tuzilish bloklari sfingozin va digidrosfingozin bo‘lib, ularning biosintezi pirodoksalfosfat ishtirokida amalga oshadi.

Mikosterin yoki zamburug‘lar sterini yorug‘lik nuri ta‘sirida D₂ vitaminiga transformatsiyalanadi, u esa odam ichaklarida kalsiy ionlari tashilishida qatnashadigan oqsil sintezini chaqiradi.

Izoprenoid tuzilishidagi lipidlarga dolixol kiradi. Ularning biosintezi ikki molekula asetil-KoA kondensatsiyasidan boshlanadi, bunda asetoasetil-KoA hosil bo‘ladi, uning uchinchi molekula asetil-KoA bilan ta‘siridan esa β-oksi- β-metilglutaril-KoA hosil bo‘ladi. Oxirgi moddadan mevalon kislota, undan esa karotin, ubixinon, fitol va boshqalar sintez qilinadi.

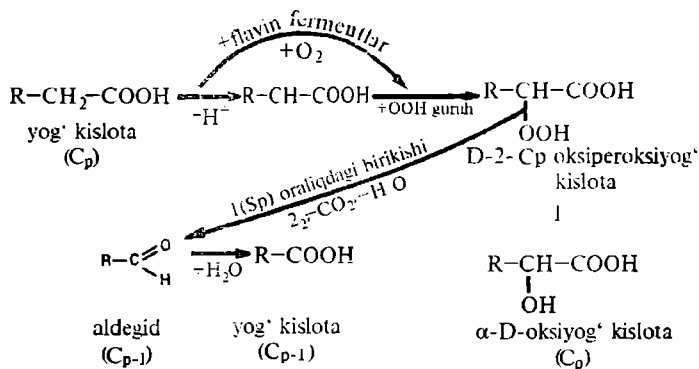
5.4.4. Lipid va lipokon‘yugatlar katabolizmi

Mikroorganizmlardagi lipidlar va lipokon‘yugatlarning parchalanishi biokatalitik amalga oshadi. Boshqacha aytganda, mikroblar hujayrasida nafaqat lipidlar biosintezi fermentlari, balki ularning parchalanish fermentlari ham bo‘ladi. Neytral yog‘larning parchalanishida gidrolazalarga mansub lipazalar katalizatorlik qiladi.

Ularning faolligi har xil mikroorganizmlarda turlicha ifodalangan. Ammo shundaylari borki, masalan, ipsimon zamburug' shtamm-lari yuqori lipaza faolligiga ega. Yog' kislotalari qoldiqlarining glitserindan ajralishi bosqichli amalga oshadi. Ozod bo'lgan gliserin glikoliz jarayonida yoki hujayraning boshqa ehtiyojlarida sarflanishi mumkin. Yog' kislotalari β -oksidlanish hisobiga asetil-KoAgacha parchalanadi, u esa di- va trikarbon kislotalari sikliga qo'shiladi yoki biosintezning boshqa jarayonlarida qatnashadi. Yog' kislotalarining β -oksidlanishi mavjud 3ta parchalanish yo'llaridan keng tarqalganidir. Bunda yog' kislota molekulasidagi α - va β -uglerod atomlari orasidagi bog' uziladi.

Yog' kislotalari parchalanishida ajraladigan energiya mikroorganizmdagi asetil-KoA, NAD·H va FAD·H₂ kabi o'zgarishlarga imkon beradi. To'yinmagan yog' kislotalarining parchalanishi ham β -oksidlanish orqali amalga oshadi, bundan oldin ular fermentativ yo'l bilan β -oksidlanish fermentlari hujum qiladigan moddalarga o'tadi.

Erkin yog' kislotalarining α -oksidlanishi (ko'pincha eukariotlarda) kam kuzatiladi. U flavin fermentlari va molekular kislorod ishtirokida 1ta C atomi kam yog' kislotasi hosil bo'lishi bilan boradi. Bunday kislota esa yana β -oksidlanishga uchrashi mumkin. β -oksidlanish yog' kislotalari almashinishida va bazidial



64-rasm. Erkin yog' kislotasini α -oksidlanishi: — FAD-H₂, 2—NAD degidrogenazlar bog'liqligi.

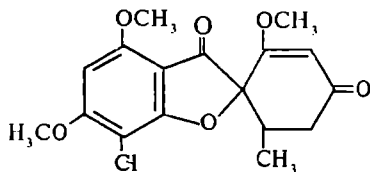
zamburug'larda asetilen hosilalari hosil bo'lishida muhim ahamiyatga ega. Bunday hosilalar asiklik va geterosiklik halqaga ega tarmoqlanmagan alifatik birikmalar tarzida ifodalanishi mumkin. Masalan, zamburug'lar uchun diatren $\text{HOOC}-\text{CH}=\text{CH}-(\text{C}\equiv\text{C})_3-\text{CH}_2\text{OH}$ xos.

Yog' kislotalarining ω -oksidlanishi aralash funksiyali oksigenaza ishtirokida oxirgi metil guruhining gidrosillanishi jarayonida kuzatiladi. Bunday oksigenazalar C-H bog'i elektronlariga hujum qiladi va α -oksiyog' kislotalari hosil qiladi. Keyingi oksidlanishda dikarbon kislota hosil bo'ladi, u o'z navbatida turli tomonidan β -oksidlanishga uchrab qisqarishi mumkin.

5.5. Ayrim ikkilamchi birikmalarning metabolizmi

Mikroorganizmlar tomonidan hosil qilinadigan oxirgi mahsulotlardan poliketidlar katta qiziqish uyg'otadi, ular orasida antibiotiklar, organik kislotalar va boshqa moddalar topilgan. Poliketidlarda metilen va karbonil guruhlar ketma-ket keladi. Ilgari ular ketonlarning polimerlari sifatida qaralgan va nomi shundan kelib chiqqan. Mikroorganizmlarda poliketidlar asetil-KoA yoki malonil-KoA kabi multiferment komplekslar ta'sirida hosil bo'ladi, ammo yog' kislotalaridan farq qilib, ularning biosintezida qaytarilish jarayoni yo'q yoki juda kam uchraydi.

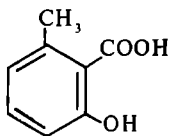
Zamburug'ga qarshi antibiotik grizeofulvin ipsimon penicillium griseofulvum zamburug'lari tomonidan hosil qilinadi. U bir molekula asetil-KoA va 6 molekula malonil-KoA dan hosil bo'ladi:



grizeofulvin

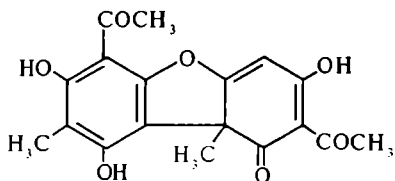
Turli tuman monosiklik poliketidlar zamburug'lar va lishayniklar tomonidan hosil qilinadi. Sodda poliketid — 6-metilsalitsil

(6-MSK) kislota biosintezi 6-MSK-sintetaza multiferment kompleksi katalizatorligida amalga oshadi:



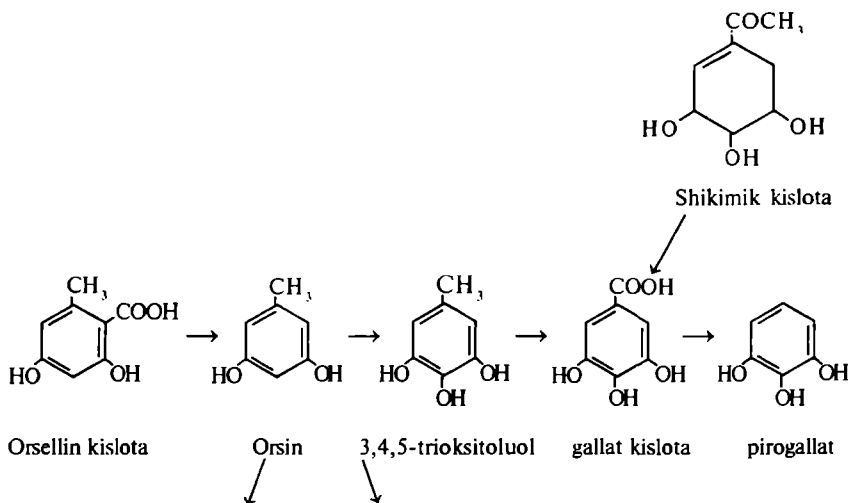
6-metilsalitsil kislota

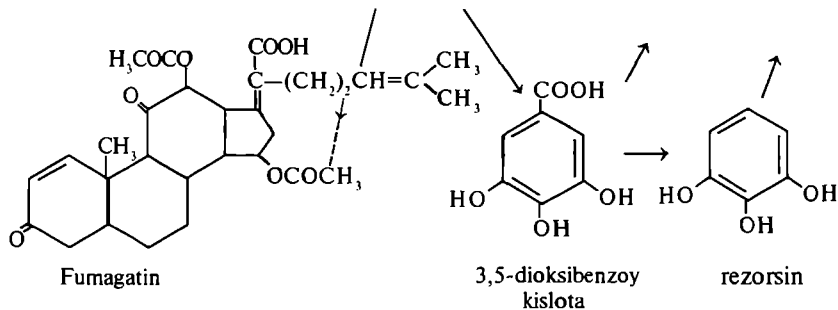
Poliketid birikmalarga ayrim lishayniklar tomonidan hosil qilinadigan (masalan, *Ramalina reticulate*), mikroblarga qarshi ta'sirga ega usnin kislotasi kiradi:



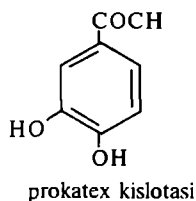
Usnin kislota

Tuproq zamburug'lari va ayrim boshqa mikroorganizmlar fenolkarbon kislotalarini oksidlanish, gidroksillanish va dekarboksillanish reaksiyalari orqali boshqa fenol shakllariga o'tkazadi:



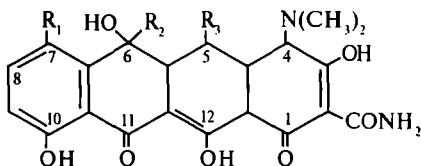


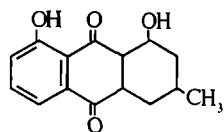
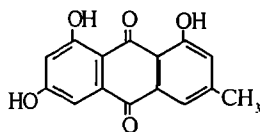
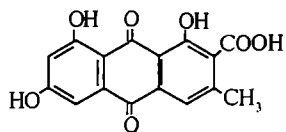
Shikimik kislota bevosita gallas kislotaga o'tadi. Bu reaksiya *Phycomyces blakesleeanus* ga xos. Bu tur protokateks kislotasini ham hosil qiladi:



Keltirilgan moddalar qatori (pirogallol, rezorsin, fumigatin) sezilarli antimikrob ta'sirga ega. Trioksibenzollar (pirogallol va b.) yuqori autooksidlovchi xossaga ega va ortoxinonlarga o'tadi. Ular nukleofil almashinish, boshqa fenollar, aminokislotalar yoki aminlarga birikish reaksiyalariga kirishadi, ular va o'z navbatida oksidlanishi yoki qaytarilishi mumkin. Oxirgi natija sifatida jigarrangli murakkab yuqori molekular birikmalar — gumin kislotalari hosil bo'ladi, ular turli tuproqlarda asosiy tarkibiy qism hisoblanadi.

Poliketidlariga tetratsiklin antibiotiklari kiradi, ular ayrim *Streptomyces* turidagi aktinomitset turlari tomonidan ishlab chiqariladi:

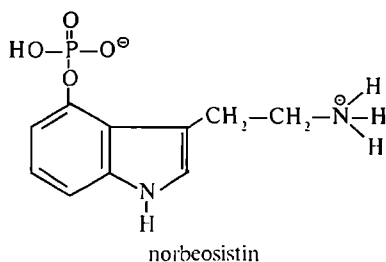
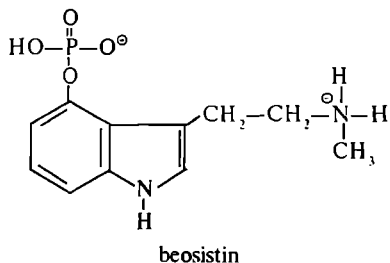
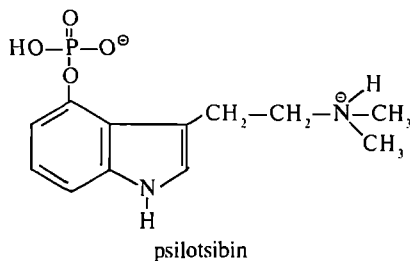
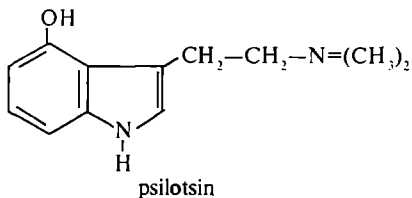


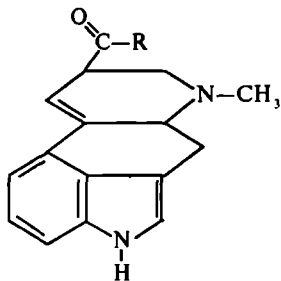


endokrosin emodin-antron hosilari antraxinon hosilasi

Sporinya zamburug‘lari antraxinon hosilalaridan ergoxrom deb ataluvchi pigmentni sintez qiladi. Ularning biosintezida emodin qatnashadi. Antratsen birikmalari biosintezini bir molekula asetil-KoA va yetti molekula malonil-KoA kondensatsiyasida amalga oshadi.

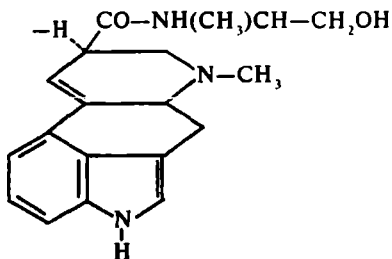
Indol hosilalaridan ikkilamchi metabolitlar — Conocybe, Panaeolus, Psilocybe, Stropharia turlari bazidial zamburug‘larida hosil bo‘luvchi gallyusinogenlar e‘tiborga loyiq. Bular psilotsin va psilotsibin, beosistin va norbeosistinlardir. Ayrim past, voyaga yetmagan zamburug‘lar indol alkaloidlari — lizergin kislotasi va uning hosilalarini hosil qiladi, ular ham gallyusiogen ta‘sirga ega:





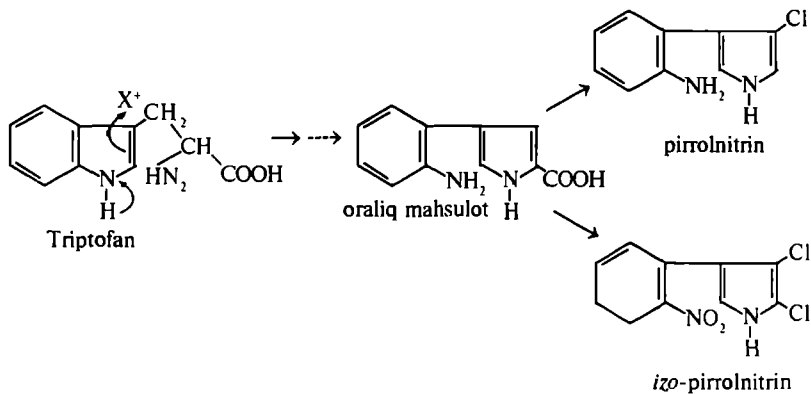
lizengin kislota

Lizengin kislota tarkibida $R = \text{NH}_2$, bo'lsa, D-lizengin kislota amidi (ergin); $R = \text{NHSHOHCH}_3$, bo'lsa, D-lizengin kislota N-(1-gidroksietil) amidi olinadi. D-lizengin kislota izoshakllari ham ma'lum, ya'ni amid va N-(1-gidroksietil) amid. Agar qoldig'i o'rnida bo'lsa, u lizergol deyiladi. Tuzilish jihatidan o'xshash qon to'xtatuvchi ta'sirga ega klavin alkaloidi ergometrinni keltirish mumkin. Keltirilgan barcha zamburug'larda biogen aminlarga olib keluvchi biosintetik yo'llar o'xshash bo'ladi. Bu holni indol hosilalarida ko'rsatish mumkin (70-rasm):

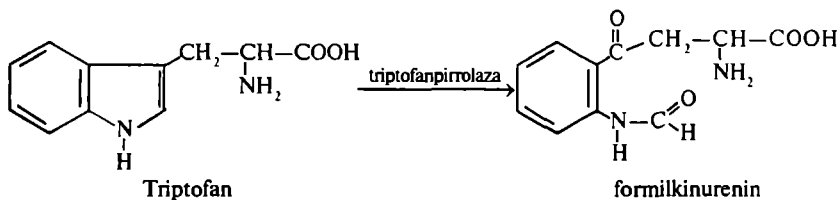


ergometrin

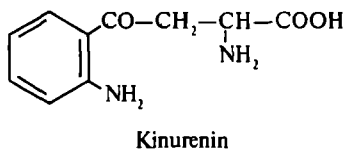
Triptofan bir necha biologik faol birikmalar uchun boshlang'ich modda vazifasini bajaradi. Masalan, ulardan serotonin gormoni inson organizmida hosil bo'ladi, u buyrak qon tomirlari tonusini va qon aylanishini tartibga soladi. Triptofandan, shuningdek, klavin alkaloidlari ham hosil bo'ladi, bular lizengin kislota va ba'zi boshqa birikmalardir; masalan, Pseudomonasning ayrim turlari pirrolnitritin, izo-pirrolnitritin antibiotiklarini hosil qiladi.



Ko'pgina mikroorganizmlarda triptofanpirrolaza gemin fragmenti — dioksigenaza mavjud, u substratga molekular kislorodning har ikki atomini ham biriktiradi. U triptofandagi indol halqasining oksidlanish bilan boradigan parchalanishida katalizatorlik qiladi, bunda C_2-C_3 bog'lar uzilib formilkinurenin hosil bo'ladi:

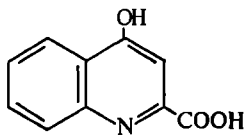


Formilkinurenindan formatmidaza fermenti ishtirokida kinurenin hosil bo'ladi:



Kinurenin kinuren kislotaga transformatsiyalanadi, u esa 4,6-dioksipikolin kislotasi kabi bir qator oralq mahsulotlardan so'ng alifatik α -ketoglutar va asparagin kislotalarga o'tadi. Oxirgi

mahsulotlar ham keyingi o'zgarishlarga uchraydi yoki oqsillar biosintezi uchun ishlatiladi:



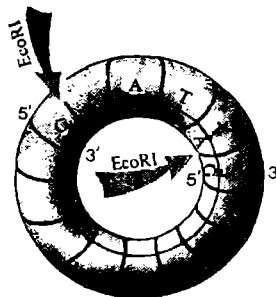
Kinuren kislota

Savollar

- 1. Mikroorganizmlar metabolizmi nima va uning qanday tiplari tafovut qilinadi?*
- 2. Mikroorganizmlar hujayrasida moddalarni ko'chirib o'tkazish qanday olib boriladi?*
- 3. Energiya va uglevodlarni talab qilishiga qarab mikroorganizmlar qaysi guruh hamda guruhchalarga bo'linadi?*
- 4. Kimyoviy katalizdan biologik katalizning qanday prinsipial farqlari bor?*
- 5. Fermentativ faollikning qanday ko'rsatkichlari bor?*
- 6. Umumbirlashgan fermentlar klassifikatsiyasi va uning asosida nima turadi?*
- 7. Konkret va konkret bo'lmagan ferment ingibitorlari nima?*
- 8. Mikroorganizmlar hujayrasida pirodoksalfosfatning tuzilishi va funksiyasi qanday?*
- 9. Polisaxaridlar biosintezining qaysi yo'llarini bilasiz?*
- 10. Yog' kislotalari parchalanishining qaysi yo'llarini bilasiz?*

III QISM.

KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYANING QO'SHIMCHA XUSUSIYATLARI



VI BOB. KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYA — BIOTEXNOLOGIYA ASOSI

6.1. Biotexnologiya, uning maqsad va vazifalari

Biotexnologiya hozirda tez sur'atlar bilan rivojlanib bormoqda, bu jarayon biotexnologik masalalarni hal etishga mutlaqo yangicha yondoshuvi bilan bog'liq. Yevropa biotexnologlar federatsiyasining (1984) ta'rifiga ko'ra, biotexnologiya — mikroorganizmlar, to'qima hujayra kulturasi va ularning qismlari imkoniyatlaridan texnologik (sanoatda) foydalanishga erishish maqsadida biokimyoy, mikrobiologiya va injenerlik fanlarini yaxlit holda qo'llashdir. Boshqa har qanday fan singari u ham o'z uslub va obyektlariga tayanadi. Biotexnologiya obyektlarini asosan mikroblar (zamburug'lar, bakteriya, virus, bir hujayralilar) yoki boshqa organizm (o'simlik, hayvonlar) hujayralari; kamdan kam hollarda — maxsus maqsadlarda qo'llaniladigan biologik faol moddalar (masalan, polimerlarning parchalanishi yoki sintezini tezlashtiruvchi (sekinlashtiruvchi) immobilizatsiyalangan fermentlar) tashkil qiladi.

Biotexnologiyaning odatiy usullarini bioobyektlarni doimiy yoki buzilmas rejimda keng ko'lamda o'stirish, o'simlik va hayvon hujayralarini alohida sharoitlarda o'stirish tashkil etadi. Bioobyektlarni o'stirishning biotexnologik usublari maxsus jihozlarda amalga

oshiriladi. Aerob mikroorganizmlarni o‘stirishda, anaerob turda ferlektorlarga havo kirmasligi uchun zarur fermentatorlar bilan birgalikda nazorat-tekshiruvchi uskunalari va avtomatika ishlatiladi. O‘simliklarning hujayralari statsionar sharoitda shisha yoki polietilen idishlarda, hayvon hujayralari esa faqat shisha idishlarda ko‘paytiriladi. Biotexnologik jarayonlar patogen bakteriyalar, saprofit mikroorganizm — oziq muhit substratlari, antogonistlar, mahsulotni iste‘mol qiluvchilar yoxud uni parchalovchilar, toksik moddalarning produtsentlarining tushishining oldini olish uchun aseptik sharoitda amalga oshiriladi.

Demak, biotexnologiya — texnika va sanoatda biologik jarayonlardan foydalanish haqidagi fan. Bu fundamental tekshiruvlar natijasini biologik kimyoviy va texnologik dispensiyalardan (mikrobiologiya, genetika va gen injenerligi, botanika, fiziologiya, immunologiya va immunokimyo, organik va biologik kimyo) foydalanuvchi amaliy fan.

Biotexnologiya oldida turgan asosiy maqsad va vazifalarini sanab o‘tamiz:

1. Hujayralarni yoki ularning asosiy qismlarini (asosan, fermentlarini) ajratib olish uchun murakkab molekularni (masalan, izomerazalar, restriktazalar) maqsadli ravishda o‘zgartirish;

2. Asosiy mahsulotni olish uchun o‘stirilayotgan organizmdagi almashinishning boshqa reaksiyalarini to‘xtatish orqali hujayrani faollashtirish yoki kuchaytirish;

3. Tayyor mahsulotni olishga erishish maqsadida tabiiy turdagi organizmlarni gen va hujayra injenerligi usullari orqali irsiyati o‘zgartirilgan turlarini o‘stirishda biotexnologik jarayonlarni apparatur shakllantirishni takomillashtirish va optimallashtirish.

Shuni ta’kidlash kerakki, foydali mikroblar hozirgi vaqtda odam hayotida yuqori o‘rin tutadi.

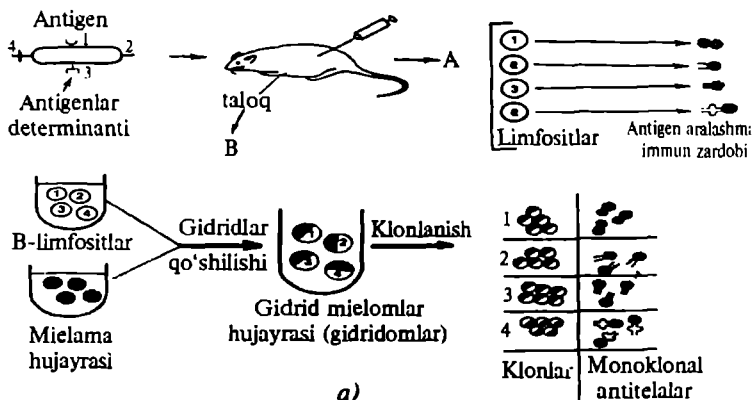
6.2. Mikroorganizmlar kimyoviy faolligidan foydalanishga asoslangan biotexnologik jarayonlar

Yaqin kunlarga ko‘pgina mikrobiologik ishlab chiqarilishlar mos mikroorganizmlar hujayralarini ishlatishga asoslangan edi;

bunday ishlab chiqarishlar hozirgi kunda ham ishlatilib kelmoqda. Bu biotexnologik jarayonlarning *hujayra darajasi* deyiladi. Misol tariqasida bijg'itishning bir necha turlarini keltirish mumkin: moy kislotali, sut kislotali, spirtli, shuningdek oksidlanish jarayonlari (sirka, limon va boshqa kislotalarni olish), ko'pgina antibiotiklarni, achitqilar ishlab chiqarish.

Mikrob protoplastlarining birikishi (paraseksual gibratlanish) uslubi asosida gibrad hujayralarni olish uslubi keyingi 10 yillardan beri keng qo'llanib kelinmoqda. Bu biotexnologik jarayonlardagi hujayra injenerligi darajasi bo'lib, u gibrad nasllanishda dastlabki hujayralarning potentsial faolligini oshirishga yordam beradi.

Sut emizuvchilar B-limfositlar va miyeloma hujayralarining chatishtirilishi amalga oshirilgan. Olingan gibradoma monoklonal antitelalarni ishlab chiqara oladi.



65-rasm. Gibradom texnika yordamida monoklonal antitelalar olinishining sxemasi(a); monoklonal antitelalar hosil qiluvchi inkapsulyar (kapsulasiz) gidridomlar (b) .

Shotlandiyada mana shunday antitelalar ishlab chiqarishga ixtisoslashgan zavod qurilgan bo'lib, bu yerda biotexnologik jarayon gibridd hujayralarni inkapsulyar (kapsulasiz) ko'rinishda o'stirish uslubiga asoslangan.

Gen injenerisligi (biotexnologik jarayonlarning molekulyar darajasi) yanada keng imkoniyatlar yaratadi, ammo bu yerda o'zgargan nasliy DNK molekulalarining tashuvchisi vazifasini hujayralar bajaradi.

Gen injenerligi o'z ibtidosini 1972-yilda P.Berg o'z hamkasblari bilan (AQShda) birinchi rekombinat DNK yaratgan paytdan boshlaydi. 1969-yilda J. Bekuit tomonidan kimyoviy toza *E coli* laktoza geni ajratib olingan paytda yuzaga kelgan gen injenerligi vaqt o'tishi bilan juda ilgari lab ketdi.

Har qanday mikrobiologik ishlab chiqarishga baho berishda birinchi o'ringa jarayonning ko'p bosqichliligi chiqadi. Uning tarkibiga: o'sish uchun qulay sharoitni va inokulyantni yoki urug'likni tayyorlash (lotincha, incolatio — emlash), asosiy apparatlarni ekish va fermentlash, o'stiruvchi suyuqlikdan hujayrani separatsiya yo'li bilan ajratish, asosiy mahsulotni ajratib olish kabilar kiradi. Bu 5 ta bosqich biotexnologik jarayonlar hujayra va hujayra injenerli darajasi uchun xosdir. Faqat bitta sharti oxirgi holatda 2-bosqichda produtsent sifatida gibriddli organizm ishlatilib, uni yaratish bosqichlari alohida ajratib ko'rsatilmaydi.

Oxirgi maqsadli mahsulot oziqlantruvchi suyuqlikda bo'lgan holatlarda, ajratib olish sxemasi uning fizik, kimyoviy xususiyatlariga bog'liq bo'ladi. Agar maqsadli mahsulot hujayra bo'lsa, bunda ularni keyingi tozalash bosqichi texnologik jarayoni murakkab emas, faqat bu hujayraning nima uchun ishlatilishiga bog'liq. Misol tariqasida biror-bir antibiotik ajratib olishda foydalaniladigan mitsiliy zamburug'i achitqilarni, uy hayvonlari ratsioniga oqsilli qo'shimcha sifatida ishlatilishini ko'rsatish mumkin. Oxirgi holatda texnologik sxema birinchisiga ko'ra oddiyroqdir.

Aytib o'tilganidek, biotexnologik jarayon aseptik sharoitda olib boriladi, ba'zan esa ochiq holda o'stirish uchun fermentatorlar

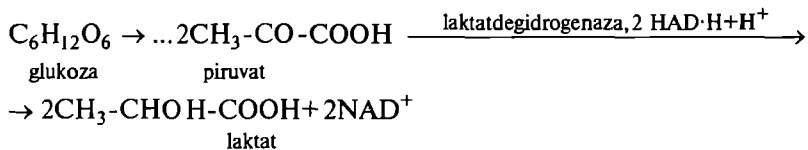
ishlatiladi, masalan, suyuq H — parafinlarda ozuqa achiqchi ishlab chiqarishda, yog‘och gidrolizatlarida va qishloq xo‘jaligining o‘simlik chiqindilarida.

Mikroorganizmlarning doimiy kimyoviy faolligi hujayra genomiga va o‘stirish sharoitlari (oziqlantiruvchi muhit tarkibi va ularni yetkazib berish usuli, pH, harorat, havo aylanishi, aralash-tirish, oksidlanish-qaytarilish potentsiali va boshqalar) ga bog‘liqdir. O‘stirishning standart sharoitlari va mikroob-produtsent populas-siyasidan kerakli variantni tizimli tanlash doimiy ravishda oxirgi mahsulotni yaratadi.

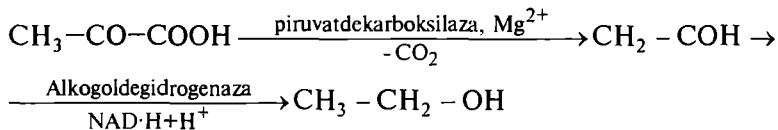
6.2.1. Bijg‘ish va oksidlanish jarayonlari

Alifatik spirtlar, organik kislotalar va ko‘pgina boshqa mahsulot-lar ikkilamchi metabolitlar turkumiga tegishli. Prokariotlar uchun glukozalar katabolizmining 4 ta turi (glikoliz, pentoza sikli va trikarbonli kislota sikli); fotosintezning uchta turi (sianobakte-riyalarda xlorofillalar ishtirokida, bakterioxlorofill ko‘k yashil bakteriyalarda va bakteriorodipsinning galobakteriyalarda); nafas olish yoki biologik oksidlanishning 2 ta turi (anaerob va aerob) va oqsil sintezining ikki turi xarakterli. Eukariot mikroorganizmlar katta maxsuslik xususiyatiga ega, ular uchun quyidagilar xos: glukoza parchalanishining bitta yo‘li, xlorofill ishtirokida fotosin-tezning bitta turi, kislorodli nafas olish, peptidlarning matrik sintezi. Lekin eukariotlar ichida kislorod yetarli bo‘lmaganda ham yaxshi yashay oladigan turlari bor. Masalan, Candida Ruseining o‘shisi va ko‘payishi uchun kuchli aerotsiya (havo almashuvi) kerak bo‘ladi, C. albisons esa, ayniqsa xlamidaspor hosil qilish davrida bunga muhtoj emas.

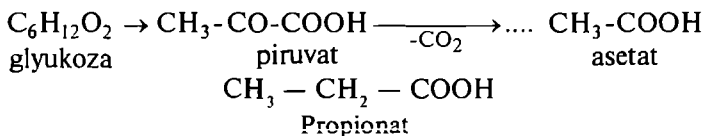
Anaerobli sharoitda uglevodlarning katabolitik almashinuvi (bijg‘ish) mikroorganizm turi va uglevodlarning chuqur trans-formatsiyasi bilan bog‘liq bo‘lgan turli xil oxirgi mahsulotlar hosil bo‘lishi bilan yakunlanadi. Glikolitik jarayonni gomofermentativ sut kislota bakteriyalari amalga oshiradi:



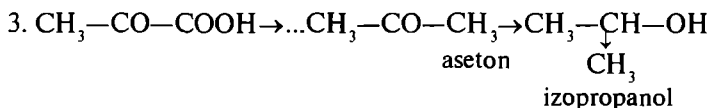
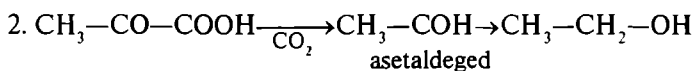
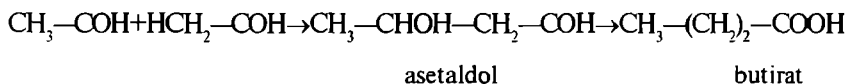
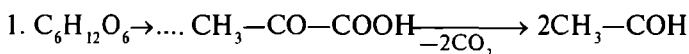
Spirтли bijg'ishda piruvat dastlab aetaldegidga transformatsiyalanadi, bunda u etanolgacha qaytariladi:

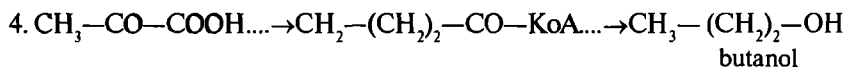


Propionli nordon bijg'ish asosida pishloqlarning yetilishi yotadi. Pishloqning maza sifati va ko'rinishi (teshikchalari) propionli nordon bakteriyalar hayoti davomidagi jarayonidan hosil bo'ladigan bijg'ishning oxirgi mahsulotiga bog'liq bo'ladi. Sut kislota va spirтли bijg'ish solishtirganda kimyoviy reaksiya bu o'rinda ancha murakkab, garchi bu holatda ham asosiy o'rinda piruvat tursa-da:

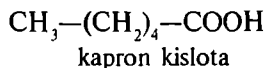
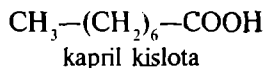


Yog'li nordon bijg'ishda moy kislotadan tashqari turli boshqa mahsulotlar ham hosil bo'ladi:



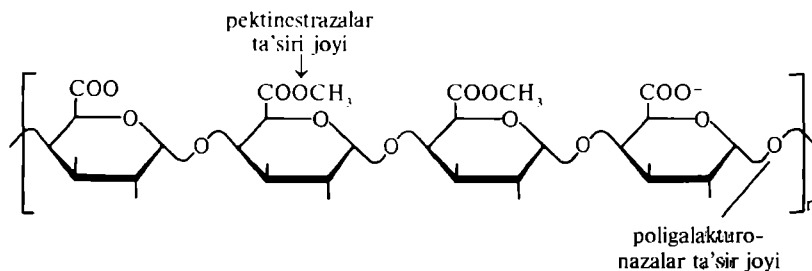
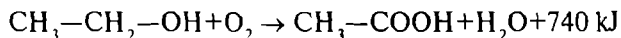


Bunda kapril va kapronli kislota hosil bo'lishi ham mumkin:

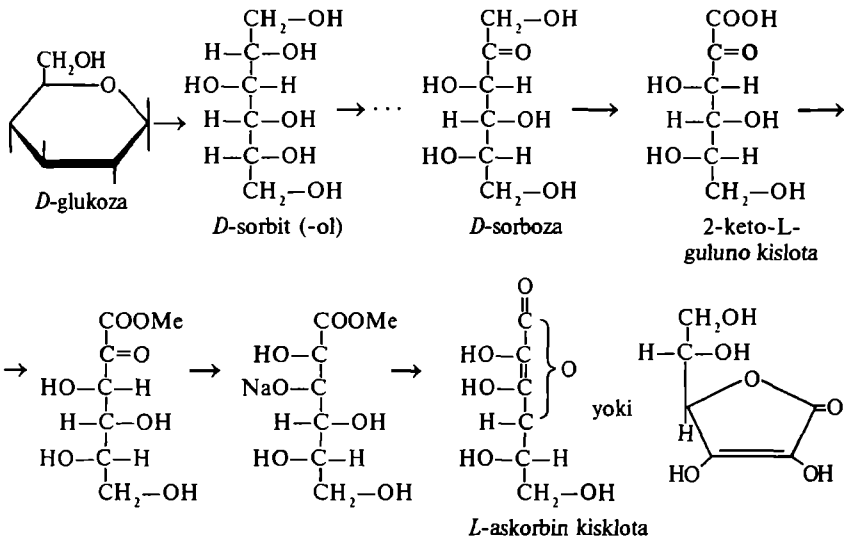


Biriktiruvchi hujayraning anaerobli parchalanishi va pektin mahsulotining bijg'ishi bijg'ish jarayoni hisoblanadi. Anaerobli sharoitda ko'pgina mikrobakteriyalar, mezofilli va termofil klostridiyalar sellulozani gidrolizlaydi. Sellulozaning bijg'ish mahsulotini sut, chumoli va sirka kislota, vodorod, uglekislota tashkil etadi.

Aerobli mikroorganizmlar uglevodlarni, odatda, nordon mahsulotlarga aylantiradi, mazkur fermentativ jarayonlar bijg'ish emas, oksidlanish deyiladi. Juda oddiy va to'la o'rganilgan oksidlanish jarayoni etanoldan sirka kislotasi olishdir:



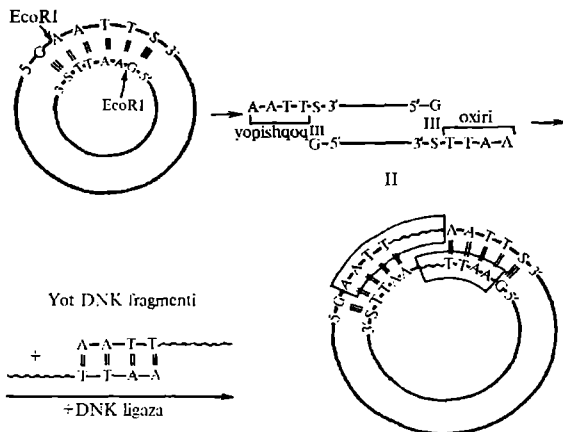
Vino va pivoning achishida ham spirt dan sirka kislotasi hosil bo'ladi. Sirkali nordon bakteriyalar (*Acetobacter species*) faqat etanolni emas, boshqa substratlar, ya'ni monosaxaridlar, propanol, glitserin, mannitlarni ham oksidlaydi. Bu jarayonda masalan, sorbit sorbozaga, glitserin — dioksiasetonga, mannit — fruktozaga, arabinoza — araban kislotasiga, glukoza — glukonli kislotaga aylanadi va boshqalar. Sorbitni sorbozaga aylanishi D- glukozadan L- askorbin kislotalarining sanoat sintezi asosida yotadi:



Uglevodlarning oksidlanishi limon kislotalar hosil bo'lishi va ilgari limonli nordon bijg'ish deb noto'g'ri nomlangan jarayon bilan birga kechadi, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus* boshqa turdagi ko'pgina zamburug'lar tomonidan yuzaga keltiriladi. Mitselial zamburug'lar tomonidan sitrat hosil qilishda pH 2–4 bo'lganda saxaroza uglerodning asosiy manbai hisoblanadi. Sanoatda limon kislota olishda *Aspergillus niger* ipsimon zamburug'lar ishlatiladi. Mukor zamburug'i — kahraboli va fumarli kislotaning faol produtsentidir.

6.2.2. Aminokislotalar, oqsil, hujayra biomassasi

Sanoat usuli bilan ayrim aminokislotalarni olish bir qator mamlakatlarda xalq xo'jaligining asosiy yo'nalishidan birga aylanib qolgan. Gap valin, izoleysin, leysin, lizin, metionin, treonin, treptofan va fenilalaninlar haqida bormoqda. Ayrim aminokislotalardan oziq-ovqat sanoatida quvvat beruvchi (lizin), xushbo'y-lantiruvchi (glutamin kislota, glitsin) va ta'm beruvchi (glitsin) sifatida foydalaniladi. Har yili jahonda 300 000 tonna glutamin kislota, 200 000 tonna lizin ishlab chiqariladi.



66-rasm. Rekombinantli plazmidalar olinish sxemasi:

I— plazmida; II — chiziqli DNK; III — rekombinantli plazmida DNK.

Ferment ishlab chiqarish sanoati hozirgi vaqtga kelib yanada kengaymoqda. Birlamchi metabolit sifatida fermentlar hujayralarning genetik apparati nazoratida sintezlanmoqda. Umumiy 6 sinf fermentlarining orasida gidrolazlar ishlab chiqarilishi hajmiga ko'ra, gidrolazadan peptidazalar ishlab chiqarilishi birinchi o'rinda turadi.

Eksperimental tadqiqotlarda va gen injenerligida restriksionli endonukliazalar yoki restriktazalar katta rol o'ynaydi. Ular begona DNKni parchalab, himoya vazifasini bajaruvchi bakteriyalardan ajratib olinadi. Bu fermentlar DNK molekulasida nukleotidlarning maxsus simmetrik ketma-ketligida bilinadi va ular o'ziga xos ketma-ketliklar chegarasida fosfodiefirli bog'larni parchalovchi maxsus saytlarda katalizator vazifasini o'taydi. Shundan kelib chiqadiki, restruktazalar rekombinatli DNK texnologiyasida muhim ahamiyat kasb etadi. Masalan, sirkular plazmidada maxsus DNK sigmentini joylashtirish kerak. Bunda DNK ning o'zgarishi ketma-ketligi 66-rasmdagidek bo'ladi.

Restriktaza ta'sirining o'ziga xosligi 27-jadvalda keltirilgan.

Undan ko'rinadiki fermentlar faqat substratlarga o'ziga xosligi bilangina farqlanmasdan, parchalovchi sayt bilan ham ajralib turadi.

Ba'zi restriksion endonukleazlarning substrat o'ziga xosligi

Nomi	Parchalanish ketma-ketligi	DNKdagi parchalanuvchi saytlar soni			Ferment produsenti
		fag	adeno-virus 2	virus SV40	
Alul	AG↓ST	>50	>50	32	<i>Arthrobacter luteus</i>
Bam HI	G'GATSS	5	3	1	<i>Vas. amyloliquefadens H</i>
Bel II	A↓G AT ST	5	10	0	<i>Vas. globiggi</i>
Bsu I	gg↓ss	>50	>50	18	<i>Vas. subtilis x5</i>
Ball	pgpssg	.15	17	0	<i>Brevibacterium albidum</i>
EcoRI	G'AATTS	5	5	1	<i>E. coli RY13</i>
EcoRII	'sstgg	>35	>35	16	<i>E. coli R245</i>
	SSAGG	>35	>35	16	<i>E. coli R245</i>
Hap II	s'sgg	>50	>50	1	<i>Haemophilus aphrophilus</i>
Hhal	gsg's	>50	>50	2	<i>Haemophilus haemolyticus</i>
Hind III	A'AGSTT	6	11	6	<i>Haemophilus influenzae Rd</i>
HpaI	GTT'AAS	11	6	5	<i>Haemophilus parainfluenzae</i>
Mbol	GATS	50	50	6	<i>Moraxella bovis</i>
SmaI	sss'ggg	3	12	0	<i>Serratia marcescens Sbb</i>

3000 dan ortiq ajratib olingan fermentlardan faqat 20 tasigina ishlab chiqarishga joriy etilgan. Kelajakda bu fermentlarning biotexnologiyasini o'zlashtirish mo'ljallangan. Hozirgi kunda amilazalar non yopishda va hujayrachilik sanoatida, peptidazalar — go'sht-sut va teri sanoatida ishlatilmoqda, bir qator poliferment mahsulotlar (glukavamorin, pektavamorin va boshqalar) qishloq xo'jaligida, sog'liqni saqlashda (biodestaza va boshqa) ishlatilmoqda. Katta miqdordagi proteolitik fermentlardan yuvuvchi mahsulotlar tayyorlashda foydalaniladi.

Yangi shakldagi ozuqa mahsuloti — plasteinlar ham fermentlar yordamida olinadi. Buning uchun biror-bir oqsil dastlab maxsus peptidaza bilan gidrolizlanadi, keyin peptid bog'lar tegishli ligazaga qo'shiladi, ammo bunda aminokislotalar ketma-ketligi yangilanadi yoki dastlabki oqsilda mavjud bo'lmagan aminokislotalar ketma-ketligida bajariladi.

Fermentlar immobilizatsiyasi usuli amalda juda muhim bo'lib qoldi, shu bois standart sharoitlarda biokatalizatorlarning ish faoliyatini sezilarli darajada uzaytirish imkoniyati paydo bo'ldi. Fermentlar immobilizatsiyasida adsorbsiya, kovalent bog'lanish, molekulararo kovalent birikish usullari qo'l keladi. Immobilizatsiyalangan fermentlar faqat fiksatsiyalangan emas balki erimaydigan ham bo'lib qoladi. Fermentlarning tashuvchisi sifatida mikrokristalli, tolali va plastinkali selluloza, aminonoetilselluloza, p- dietil aminobenzilsellyuloza, m- aminobenzol- sellulozaoksi- metilli efiri, kraxmalli gel, dialdegidli kraxmal, agar, dekstran (sefadeks), DEAE — sefadeks, nikel oksidi, dakron, shisha va boshqalar ishlatiladi.

Keyingi o'n yillikda invertaza yoki glukoza izomerazalari fermentlari yordamida saxarozadan glukoza-fruktozali yoki invert siropi olinishi yo'lga qo'yildi. Invertaza saxarozalarni disaxaridining gidroliz reaksiyasini katalizatsiyalab, glukoza va fruktozalarga ajratadi. Masalan, tolali zamburug'lardan olinadigan invertazaning chidamligini uzoq vaqtgacha (yarim inaktevatsiya davrida 90 sutka 60°C da) saqlab qoladi. Qayd etish kerakki, fruktoza glyukozadan shirin va birlamchi saxaroza shaklidan ozgina shirinroqdir. Sanoati rivojlangan davlatlarda millionlab tonna sirop ishlab chiqariladi, bunda glukoza va fruktoza nisbati 1:1 tenglikda bo'ladi. Shuni hisobga olib, bir vaqtning o'zida α -amilazalar, glukoaminazalar va gluko- zoizomerazalar genini tashuvchi mikroorganizmlarni ishlatish samarali hisoblanadi. Shunda, masalan, kraxmaldan glyukoza fruktozali siroplar olish bir bosqichli jarayon bo'lar edi. Immunobilizatsiyalangan V-galaktozidaza (laktaza), amminoasilazalar, fumaraza, penitsellinamidaza, ba'zi gidrooksidazalar, degidrogenazalar va boshqa fermentlar sanoat ahamiyatini kasb etgan.

Bunda B- galaktozidazalar yordamida laktozani yoki sutli qandlarni hazm qila olmaydigan ko'pgina odamlarga juda kerak bo'lgan parhez mahsulotlari olinadi.

Oxirgi yillarda immunobilizatsiyalangan mikroob hujayralaridan poliferment tizimlar modeli sifatida foydalanish o'ta muhim ahamiyatga ega bo'lib bormoqda. Qattiq tashuvchiga fiksatsiyalangan yoki matritsaga kiritilgan hujayra immobilizatsiyalangan hisob

lanadi. Immunobilizatsiya usullaridan ma'lumlari: *fizik* (adsorb-siyali) tashuvchi sifatida faollashgan ko'mir, aluminiy oksidi, silikagel, poliuretanlar, DEAE — sellulozalar ishlatiladi; *mexa-nik* — bunda hujayra to'yinmagan monomerlar polimerazatsiya-sidan olingan gelga kirgiziladi; *kimyoviy* polikondensatsiya (masalan, penopoliureta va boshqa poliurenlarni sintezlash jarayonida) masalan, hujayrani glutar aldegid yordamida sefa-deks donlari yuzasiga birlashtirish.

Boshqa birlamchi metabolit (oqsil)lardan mikroblar ekzo-toksinlari anchadan beri bizga ma'lumdir. Ular vaksina-zardob preparatlari ishlab chiqariladigan korxonalarda tayyorlanadi.

Bakteriya ekzotoksinlaridan stafilokokklar, streptokokklar, sibir yarasi, difteriya, botulizm, qoqshol, dizenteriya, ko'kyo'tal, qorason toksinlarini sanab ko'rsatish mumkin. Bakteriya ekzotox-sinlari tibbiyot amaliyotida antigenlar sifatida shu kasalliklarning oldini olishda qo'llaniladi.

Bacillus thuringiensis — grammusbat spora hosil qiluvchi tayoqcha bo'lib, ilk bor S.Isivata (1902) ipak qurtining o'lgan lichinkasidan ajratib olgan va *Bac. sotto* deb nomlangan. Keyinchalik Ye. Berliner (1915) uni *Bac. thuringiensis* nomi bilan ta'riflagan. Mikroorganizm hujayrasi uchburchak romb shakllidagi, oqsil kristaliga o'xshash, 18 ta aminokislotalardan iborat parasporali tana hosil bo'ladi. Joylashishiga ko'ra xuddi indotoksin va α - γ -ekzotoksinlar ishlab chiqaradi. *Bac. thuringiensis*ni turli serovarlari ma'lum, masalan: berliner, fmitimus, alesti, renuae, sotto, dendrolimus, galleriae; subtoxicus, morrison va boshqalar.

Mikroorganizmlar hujayrasi tabiiy oqsil mahsuloti manbasi sifatida keng qo'llaniladi. 1966-yilda bir hujayrali oqsil tushun-chasi kiritilgan (inglizcha — single cell protein (SCP)). Mohiya-tan, SCP bakteriyalar, achitqilar va tolali zamburug'larning faolligi yo'qotilgan yaxlit hujayralaridir.

Ayrim oqsil mahsulotlari biotexnologiyalarining kuchli rivoj-lanib ketishi hujayra va gen injenerligi (monoklonal antitelalar, interferonlar, gormonal preparatlarni) usullariga asoslanadi.

Monoklonalli antitelalarni olishda asosan hujayra injenerligi uslubidan foydalaniladi. Monoklonalli antitela bitta antigen

determinantini tipik qaytarilishi va B- limfasetlari bitta hujayrasi yangi nasl(klon)ni tashkil qiladi. T. Kyoler va K. Milstayn (1975) birinchi bo'lib sichqon talog'idagi B- limfositlarini sichqon miyelomasi bilan birikmasidan gibridomlar oldilar. Polietilenglikol yordamida hujayraning qo'shilishiga erishildi. Miyelomalar — immun tizimdagi o'suvchi shishlar bo'lib, ularning hujayralari tez ko'payib, anomal immunoglobulin yoki oqsil miyelomalari hosil qiladi.

Gibrid hujayralari o'zida miyeloma hujayralarining uzluksiz ko'payish va B-limfositlarning maxsus antitelalar ishlab chiqarish xususiyatini mujassamlashtirgan bo'ladi.

Gibridomlar periferik qondan, murtak bog'lari yoki tomoqdan ajratib olingan odam miyelomalari hujayrasi va B-limfositlari gibridlanishi asosida olinishi mumkin.

Monoklonal antitelalar hozirda sanoat sharoitida ham ko'paytirilmoqda. Hozirgi vaqtda hujayra injenerligining turli jihatlari, jumladan, oqsilning mikrob-produtsentlari va quyosh nuri va boshqalar hisobiga yashovchi galofilli bakteriyalar o'rtasida gibridlarni olish usullari o'rganilmoqda.

Interferon, gormon va boshqa oqsillarni olishda ham gen injenerligi usullariga tayaniladi. Hozirgi davrda tadqiqotchilar prokariot va eukariot hujayralaridagi ma'lumotlarni maqsadli ravishda o'zgartirib, oldin ularga xos bo'lmagan oqsillarni ishlab chiqarishga erishmoqdalar. Bunday hujayralar rekombinatlar deyiladi. Laboratoriya va sanoat sharoitida tez ko'payuvchi bakteriya va zamburug'lar shu ma'noda yaxshi yordam beradi. Yangi genetik axborotni DNK ga kiritishda molekula yo'naltiriladi.

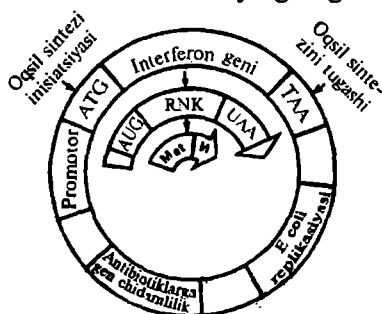
Interferonga moslab leykositli (α), febroblastli (β) va T-limfositli (γ) interferonlar genlarini *E.coli* hujayrasiga klonlashga erishildi. α -interferonning 20 xil turining sintezini kodlovchi 20 ga yaqin genlar ma'lum, bitta gen γ - interferon uchun va β -interferonga bir necha genlar, β va α - tipdagi interferonlar — glikoproteinlar bo'lsa, α - interferon — «toza» proteindir. Ularning hammasida 144—166 aminokislota qoldig'i mavjud.

Interferonlar viruslar va o'smaga qarshi ta'sirga ega, shuning uchun ular tegishli kasalliklar bilan kasallangan bemorlarni davolashda juda ahamiyatlidir.

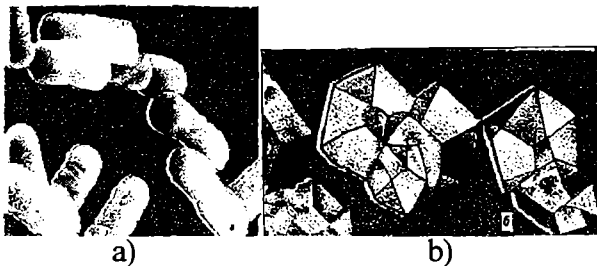
Akademik Yu.A. Ovchinnikov boshchiligida rekombinatli plazmida tashuvchi va odam interferonini sintezlovchi *E coli* shtammi olingan(67-rasm). Hozirgi vaqtda interferon genlari sanoat sharoitida qimmatli oqsil olish uchun istiqbolli bo'lgan achitqi hujayrasiga klonlangan. Gen injenerligi usullari bilan peptidli va oqsilli gormonlarni sintezini kodlovchi gibrid genlar olinmoqda, ularni mikroob hujayrasiga klonlash va amaliyotda bu gormonlarni boshqarib borish mumkin bo'lmoqda. Insulin misolida ichak tayoqchasidan hosil bo'ladigan mazkur gormon biotexnologiyasi uchun gen injenerligining muvaffaqiyatini ko'rsatish mumkin(68- a,b rasm).

Gen injenerligi usulida fermentli oqsillardan hujayra plazminogen faollashtiruvchisi (ATP) olindi. U qon va limfa tomirlari ichki qobig'ida va yurakda (endoteliyda) hosil bo'ladi. Molekular massasi 50 kDa atrofida bo'ladi. ATP plazmidaga aylanuvchi plazminogenni faollashtiradi hamda u tomir ichidagi tromblarni eritib yuboradi.

Kelajakda quyidagi yo'nalishlardagi tadqiqotlar istiqbolli sanaladi: bakteriyadan azotfiksatsiyalovchi genlarni o'simlik organizmlarga, ulardagi azot miqdorini oshirish maqsadida ko'chirib o'tkazish. Bu esa aholini yuqori sifatli oziq-ovqatlar bilan ta'minlashga; ko'pgina virusli, protozoily yuqumli kasalliklarga qarshi vaksina tayyorlashda muhim ahamiyatga ega.



67-pacm. Inson interferonini (I) *E. coli* hujayralari bilan sintezini ta'minlovchi rekombinantli plazmida.



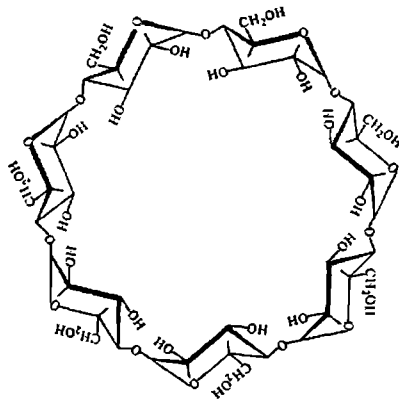
68-rasm. Inson insulini (b) hosil qiluvchi *E. coli* (a) hujayrasi.

6.2.3. Uglevodlar

Uglevodlarga nisbatan siklodekstrinlar va turli mikroblari polisaxaridlar olinishining biotexnologik jarayonlari ma'lum. F.Sharding (1903) tomonidan *Bac. macerans* amilazasi kraxmaldan siklodekstrinlar hosil bo'lishini katalizatsiyalashi aniqlangan. Mos ravishda 6,7,8 angidroglukoza birligi qoldig'iga ega α , β va γ siklodekstrinlar ma'lum. Demak, ular glukogeksaozalar, glukogentaozalar va glukooktaozalarni ifodalaydi. Ularning ba'zilari oziq-ovqat va tibbiyot sanoatida katta ahamiyatga ega. Xususan, siklodekstrinlar boshqa molekulalarga kirisha (lotincha in — ga corpore — tana) oladi, boshqacha aytganda, o'ziga xos molekular inkapsulatsiya kuzatiladi.

β - siklodekstrinlar ko'proq ishlatilmoqda. Bu ularning hajmiga bog'liq (tashqi diametri 1,53 nm, ichkisi — 0,78 nm). β - siklodekstrinlar ko'pgina uchuvchi va hidli maza beruvchi ingrediylar, dorivor moddalarga qo'shiladi.

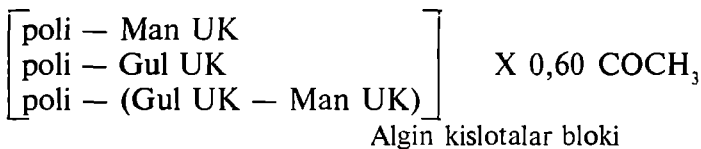
Sanoatda ko'p turdagi polisaxaridlar olish uchun turli mikroorganizmlar ishlatiladi. Ulardan hujayrali, hujayrasiz va kapsulali bakteriyali, shuningdek zamburug'li polisaxaridlar ma'lum. Bakterilarga: alginatlar, dekstranlar, ksantan, kurdlan, klisell, meningokokk va pnevmokokk polisaxaridlari; zamburug'lilarga — aubazidin, koriolan, lentinan, paximan, paximaran, pullulan, rodeksman, skleroglukan, shizofillan va boshqalar kiradi. Yuqoridagi sanab o'tilgan polisaxaridlar ko'pgina davlatlar sanoatida ishlab chiqariladi.



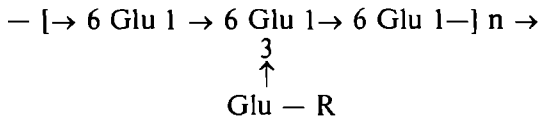
β -siklodekstrin

Ba'zi suvo'tlari hosil qiladigan alginatlar 1935-yildan oziq-ovqat sanoatida ishlatilmoqda. Hozirgi vaqtda Azotobacter vinelandii va Pseudomonas aeruginosa tomonidan hosil qilinadigan bakterial alginatlar biotexnologiyasi joriy etilish arafasida.

Bu alginatlar tuzilishiga ko'ra suv o'tlarining algin kislotasiga o'xshash bo'lib, blokli tuzilishga ega va β -D mannuronli kislota va uning 5- epimer α - guluronli kislotasining $\alpha - C1 \rightarrow C4$ chiziqli sopolimerini o'z ichiga oladi:

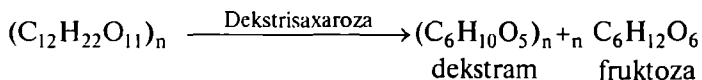


Dekstran leykonostoklarning ba'zi turlariga, masalan Leucostoc mesenteroidesga xos mahsulot bo'lib, tibbiyot va oziq-ovqat sanoatida keng qo'llaniladi. U hozirgi paytda ko'p miqdorda ishlab chiqariladigan, qonning o'rnini bosuvchi birinchi zardobdir. Uning asosida odamlardagi turli patologik holatlarda ishlatiladigan ferriglukin, reoglukin va boshqa preparatlar olingan. Dekstran molekulasida 95 % bog'lanish $\alpha - C1 \rightarrow C6$ bog'lanish va $\alpha - C1 \rightarrow C3$ bog'lanish 5% ga to'g'ri keladi:



Bunda R-H yoki glukoza qoldig‘i; C1—C3 bog‘lanish 85% bir yoki ikki glukoza qoldig‘idan iborat bo‘lgan zanjir shakllanadigan joydir; 15% zanjir makromolekulalar skeletida notekis taqsimlanadi. Bunday dekstran suvda yaxshi eriydi, vaholanki, C1→C2, C1→C3, C1→C4 bog‘lanishlar yonbosh zanjirida turli miqdorda mavjud bo‘lgan boshqa dekstranlar esa suvda yomon eriydi yoki umuman erimaydi.

Dekstran indutsibel ferment-dekstransaxaroza ta‘sirida saxarozadan sintezlanadi. Sintez reduksiyalovchi oxiridan ikki valentli ionlar ishtirokida amalga oshiriladi.

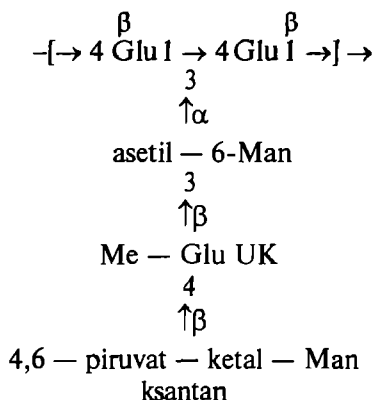


Ishlab chiqarish qoldig‘i bo‘lgan fruktoza tozalanib, oziq-ovqat mahsulotlari uchun ishlatilishi mumkin. Hozirgi vaqtda sanoatda fermentativ usul yordamida dekstran ishlab chiqarilmoqda. Birinchi bosqichda faol dekstransaxarozani hosil qiluvchi leykonostok yetishtiriladi, so‘ng hujayra ajratiladi, ikkinchi bosqichda dekstran biosintezi uchun sun‘iy urchitilgan suyuqlik fermenti ishlatiladi. Ta‘kidlash kerakki, dekstranni boshqa bakteriyalar: *L. Dextranicum*, *Betacoccus arabinosaceus*, *Betabacterium vermiforme*, *Streptococcus mutans*, *Str. viridans*, *Str. viscosus* ham ishlab chiqaradi.

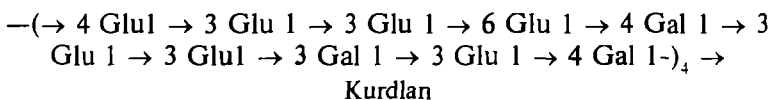
1960-yildan Shvetsiya turli polimer mahsulotlarni bo‘laklash texnikasida keng qo‘llaniladigan erimaydigan birikkan dekstranlar — sefadekslarni ishlab chiqarmoqda. Sulfatlangan dikstranlar yurak qon tomir kasalliklarida, masalan, qon antikoagulyanti sifatida ishlatiladi. 1963-yildan *Xanthomonas campestris* X, *phaseoli*, X, *juglandis* fitopatogen bakteriyalari tomonidan hosil qilinadigan ksantana — bakterial ekzopolisaxarid keng ko‘lamda ishlab chiqarilmoqda. Bu turdagi bakteriyalar loviya bargini

sarg'aytirib, sabzi bargini to'kadi, g'o'zada dog'lar hosil qiladi. Ksantan murakkab yuqori tarmoqlangan polisahariddir. Kam miqdordagi konsentratsiyasi suvli eritmalariga haroratning keng diapazonidagi qizdirilishlarga va pH tebranishlarga ozroq bog'liq bo'lgan cho'ziluvchanlik bag'ishlaydi.

Ksantan dunyoda neft qazib olish, oziq-ovqat, tibbiyot sanoati, o'rmon va qishloq xo'jaligi uchun minglab tonna miqdorida ishlab chiqariladi:



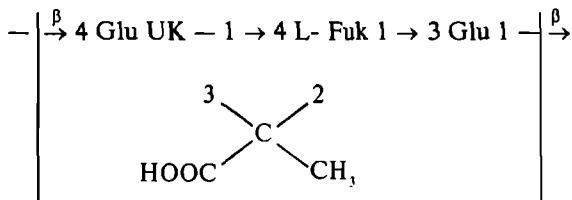
Amaliyot uchun *Alcaligenes faecalis var. myxogenes* hosil qiladigan kurdlan qiziqish uyg'otadi. *Agrobacterium radiobacter* ham polisaxaridlarni hosil qiladi:



Kurdlan reologik (lotincha rheo — oqish, logos — fan) xususiyati hisobiga non, qandolatchilik, kolbasa va boshqa maxsulotlarni ishlab chiqarishda, tibbiyotda ba'zi dori vositalarini tayyorlashda qo'llaniladi.

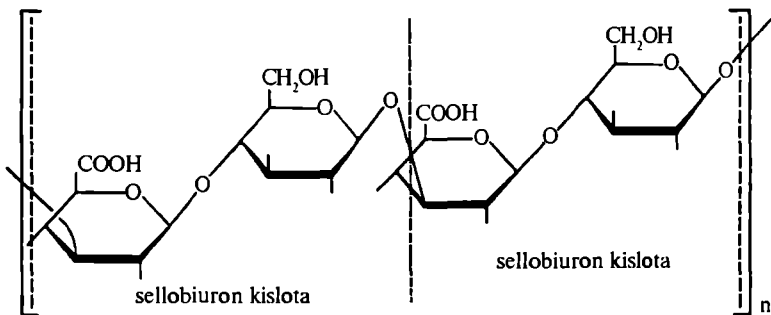
Klebsiella turidagi mikroorganizmlardan ajratib olinadigan kapsulali polisaxaridlar glikokon'yugatlar tarkibida, immunoad'yuvantlar sifatida ishlatiladi. Masalan, ribosomal vaksinada ribomunil odamlarda bronxopnevmaniyaga qarshi qo'llaniladi.

Odatda, Klebsiella kapsulali polisaxaridlari peruvatketalli guruhga ega bo'ladi. Buni serovar I uchun xos bo'lgan polisaxaridlar misolida ko'rish mumkin:



Klebsiella K — 1 kapsulali polisaxaridining takrorlanadigan bloki.

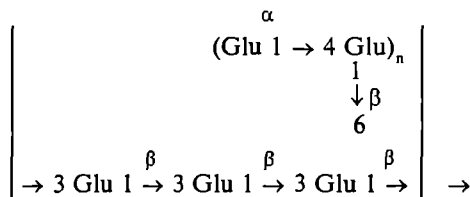
Pnevmokokklarning kapsulali polisaxaridlari bir qator sanoati rivojlangan mamlakatlarda sanoat usulida ishlab chiqariladigan polisaxaridli vaksina tarkibiga kiradi. Vaksina polivalent bo'lib, ma'lum bo'lgan 85 ta pnevmokokk serovaridan 18 ta keng tarqalgan turining uglevodli polimerlariga ega. Patogen serovar III misolida sellobiuronli kislotalar bloklaridan tashkil topgan polisaxaridning kimyoviy tuzilishining o'ziga xosligi ko'rsatilgan:



kapsulali pnevmokokkli polisaxarid III servari

Meningokokklar 8 ta serovari (A, B, C, X, Y, Z, 29E va 135) ning o'ziga xos guruhli kapsulali polisaxaridlari virulentlik determinantlari hisoblanadi. Klinik amaliyotda A, B va C serovarlarning polisaxaridli vaksinalari meningitga qarshi profilaktika hamda davolashda ishlatiladi. A — polisaxaridi N — asetil, O — asetilmannozaminilfosfat qoldiqdan; B va C esa C antigenda qisman asetillangan asetil-O-asetilneyramin kislotalardan tuzilgan.

Glukokon'yugatlar sinfidan sanoat usulida *Enterobacteriaceae* va *Pseudomonadaceae* oilasiga kiruvchi ayrim bakteriyalardan tashxis hamda davolashda ishlatiladigan lipopolisaxaridlar ishlab chiqariladi. Bir qator zamburug'li polisaxaridlarni olishni sanoat biotexnologik jarayonlari ustida ish olib borilmoqda. Masalan, *Aureobasidium pullulans* dimorf zamburug'ining turli shtammlari aubazidan va pullulan ishlab chiqaradi. Ulardan birinchisi glikozid bog'lanishning α va β -konfiguratsiyasiga, ikkinchisi esa bog'lanishning faqat α -konfiguratsiyaga ega:

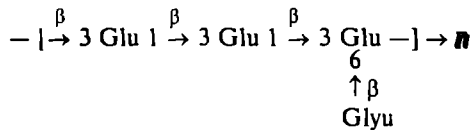


Aubazidan — tibbiy preparatlarning turli dori shakllarini yaratishda yordamchi modda bo'lib, pullulan esa oziq-ovqat sanoatida tashqi muhitda mikroblar ta'sirida tez parchalanib ketadigan qadoqlash vositasi sifatida qo'llaniladi.

Koriolan, lentinan, paximan va shizofillin yarim sanoat sharoitida ishlab chiqarishadi (Yaponiya), ulardan ba'zi onkologik kasalliklarni davolashda foydalaniladi. Mazkur polisaxaridlarning hammasi tegishligicha quyidagi bazidal zamburug'lari biomasalaridan olinadi: *Coriolus versicolor*, *Lentinus edodes*, *Poria cocos*, *Schizophyllum commune*.

Rodeksman hujayradan tashqarida — *Rhodotorula rubra* hosil qiladigan polisaharid. U β -Cl \rightarrow C3 — va β — Cl \rightarrow C4 bog'lanish bilan almashinuvchi mannandir. Rodeksman va uning yarimsintetik hosilalaridan yurak-qon tomirlar tizimi kasalliklarida mustaqil davo vositasi sifatida katta qiziqish bilan foydalanilmoqda.

Skleroglukan to'liq bo'lmagan zamburug'lar *Sclerotium glu-canicum* hosil qiladigan mahsulotidir. Bu chiziqli neytral glukanga asoslangan bo'lib, ko'p tomonlama aubazidanga o'xshash:

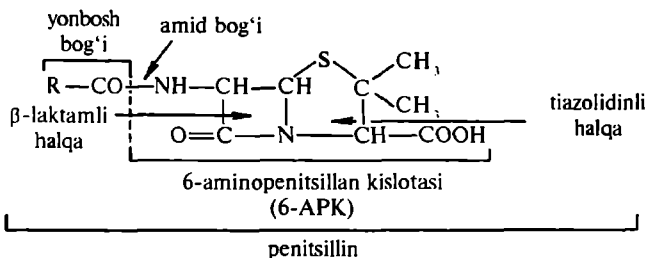


Skleroglukan sog'liqni saqlash sohasida foydalanishga tavsiya etilgan. Sanab o'tilgan polisaxaridlardan tashqari ko'pgina boshqa zamburug' uglevodlari o'rganilgan va hozirda ishlab chiqarishga kiritilish arafasida.

6.2.4. Antibiotiklar

Biotexnologiyada antibiotiklarni sanoat usulida ajratib olish alohi o'rinda tutadi. Antibiotiklarni ishlab chiqarishning rivojlanishi nafaqat ko'plab yangi kimyoviy tuzilishlarni ochish, balki kuchli, zamonaviy texnikalar bilan jihozlangan ishlab chiqarishning yo'lga qo'yilishiga turtki berdi.

Hozirda 100 dan ortiq antibiotik turlari ishlab chiqarilmoqda. O'tgan asrning 80-yillariga kelib, dunyo miqyosida yiliga 25000 tonna antibiotiklar; 17000 tonna pentsillin; 1200 tonna sifolospirin; 5000 tonna tetratsiklin; 1800 tonna aminoglikozid va boshqalar ishlab chiqarila boshlandi. Penisillinlarning boshlang'ich avlodi Penicilliumning alohida turlaridan hosil bo'luvchi penitsillin bo'lib, antibiotiklar oilasini tashkil qiladi va ilk bor kristall shaklida X. Flori va Ye Cheyn (1940)lar tomonidan ajratib olingan:



Penitsillinlarda R turli tuzilishda bo'ladi. Ko'proq ma'lum va keng ishlatiladigan preparat benzilpenitsillin yoki penitsillin G bo'lib, unda R benzil qoldig'ini(C₆H₅ — CH₂—) ifoda etadi.

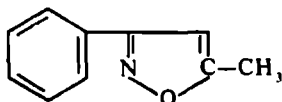
Keyinchalik aniqlanishicha, turli mikroorganizmlar β -laktamli halqa gidrolizi va amidli bog‘lanish reaksiyasini katalizasiyalovchi gidrolazalar ishlab chiqarish xususiyatiga ega ekan. Birinchi ferment penitsillin β -laktamaza (penitsillinaza); ikkinchisi — penitsillinamidaza (pensillinasilaza) deb nomlandi. Penisillin β -laktamazaning ta’siri natijasida faol bo‘lmagan penitsillin kislotasi hosil bo‘ladi. Penitsillaminamidazalar ta’siri natijasida kam faol 6-APK antibiotigi hosil qilinadi, u amin guruhida bitta vodород o‘rniga radikallarni kiritish uchun qulay obyekt hisoblanadi.

Penitsillinaza va penitsillinamidazalarni ko‘pgina mikroorganizmlar hosil qiladi. Jumladan, spora hosil qiluvchi *Bac. cereus*, *Bac. megaterium*, *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis* turlari, spora hosil qilmaydigan *E. coli* va boshqalar faol penitsillinaza hosil qiladi. Penitsillin produtsenti o‘stirilayotgan o‘sovchi muhitning bunday mikroblar bilan zararlanishi yakuniy mahsulotning faolligi to‘liq yoki sezilarli darajada pasayishini keltirib chiqaradi.

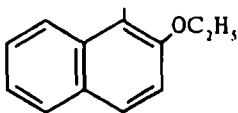
Penitsillinamidazani bakteriyalar (tayoqchalar, kokklar, aktinomitsetlar) va zamburug‘lar (achitqilar, tolasimon zamburug‘lar) jumlasiga kiruvchi ko‘p turdagi mikroorganizmlar hosil qiladi. Shunday mikroblar borki, ular bir vaqtning o‘zida ikkala fermentni ham ishlab chiqaradi — bularga *E. coli*, *Streptomyces lavendulae* hamda Nocardianing ba’zi turlari kiradi. Hozirgi vaqtda turli mamlakatlarda benzilpenitsillindan 6-APK ni ajratib olish uchun biotexnologik jarayonlar immobilizatsiyalangan penitsillinamidazadan foydalanish yo‘lga qo‘yilgan.

Olingan 6-APK keyin boshqa penitsillinlarning kimyoviy sintezi uchun ishlatiladi. Masalan, kislotaga chidamli preparatlar: $C_6H_5-O-CH(CH_3)-$ radikalli α -fenoksietilpenitsillin (fenitsillin); $C_6H_5-O-CH-CH_2-CH_3$ — radikalli α -fenoksi-propilpenitsillin (propitsillin) radikali bilan $C_6H_5-O-CH-C_6H_5$ — radikalli α -fenoksibenzilpenitsillin (fenbenitsillin) yaratildi. 6-APK ham $C_6H_5-O-CH-C_6H_5$ — radikalli penitsillinazoga chidamli

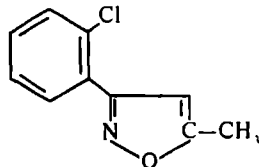
2,6-dimetoksi-fenilpenitsillin (metillin); $C_6H_5-CH-NH_2$ radikalli kislotaga chidamli va keng ta'sir spektrli α -D-(-) - aminobenzilpenitsillin (ampitsillin); kislotaga chidamli 5 - metil - 3 fenil -4-izoksiazolilpenitsillin (oksatsillin) 2-etoksi-1-naftel-penitsillin (nafsillin), 3-O-klorofenil-5 metil-4-izooksazolil (kloksatsillin) va boshqalar.



oksatsillin radikali

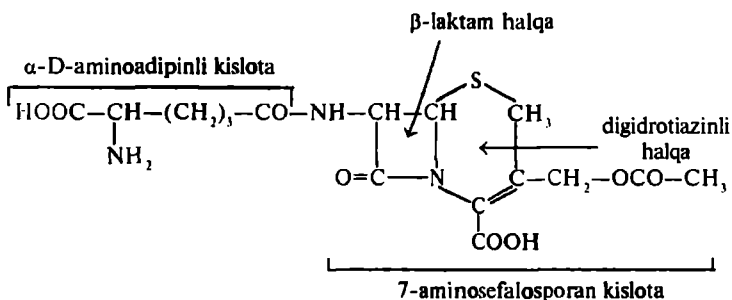


nafsillin radikali

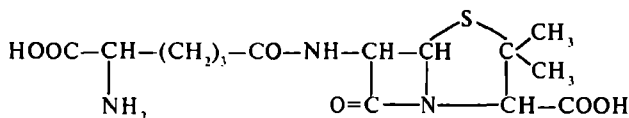


kloksatsillin radikali

Sefalosporinlar — kimyoviy tuzilishiga ko'ra penitsillinlarga juda yaqin turuvchi antibiotiklar oilasidir:



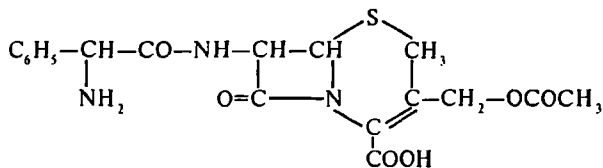
Sefalosporinlar, garchi sezgir mikroblarga nisbatan faolligi jihatidan penitsillindan ko'ra ta'siri kuchsiz bo'lsa-da, grammusbat va grammanfiy bakteriyalarni ingibirlaydi:



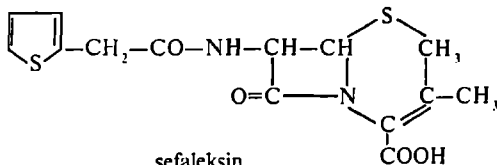
sefalosporin N (penitsillin N)

Cephalosporium turiga mansub tolasimon zamburug'lar sefalosporinlarni ishlab chiqaradi. Sefaloglisin grammanfiy bakteriyalarga nisbatan faol, sefaliksinn kislotaga chidamli va

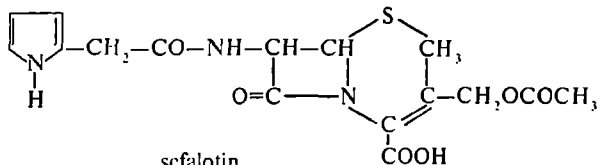
penitsillinaza hosil qiluvchi stafilokokklarni nobud qiladi; sifalotin va seporin penitsillinaza ishlab chiqaruvchi stafilokokklarga qarshi faol. Ular kislotali muhitga chidamsizdir.



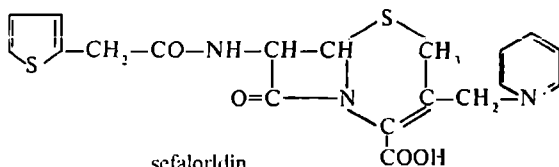
sefaloglitsin



sefaleksin



sefalotin



sefaloridin

Monobaktamli — monosiklik β -laktam antibiotiklari penitsillin va sefalosporinga o'xshash bo'lib, ularda β -laktam halqasi yadrosi hisoblanadi. Monobaktamlar gospital infeksiyasi qo'zg'atuvchilariga qarshi faoldir.

Aminoglikozidli antibiotiklar kimyoviy tuzilishida glikozid bog'lanishlari bir qator mikrobg qarshi moddalarni o'z ichiga oladi, bular: streptomitsinlar, neomitsinlar, kanamitsinlar, gentamitsinlar, gigromitsin, sezomitsin, amikatsin va boshqalardir. Ularni aktinomitsitlarning har xil turlari ishlab chiqaradi. Aminoglikozidlar

— sezgir grammusbat va grammanfiy bakteriyalarga nisbatan keng taʼsir etuvchi antibiotiklar hisoblanadi. Ular bakterial ribosomalarining 30°C subqismlari bilan taʼsirga kirishishi va ularning funksiyasini izdan chiqarishi tufayli oqsil sintezini tormozlaydi. Sanab oʻtilgan barcha antibiotiklar ishqoriy muhitda faolroqdir. Aminoglikozidlarga chidamli bakteriyalar hujayrasida R- plazmida boʻlganda hosil boʻladigan fermentlari yordamida antibiotiklarni faolligini kamaytiradi.

Streptomitsinlar — streptomitsin, mannozidostreptomitsin, gidroksis-teptomitsinlar *Streptomyces griseus*, *Str. birinensis*, *str. olivaceus*, *Str. mashuensis*, *Str. numidus* aktinomitsitlardan ajratib olinadi. Streptomitsin — streptidin, steptozalar va N — metil — L — glikozaminlardan tuzilgan asosdir. U kislotalar eritmasida gidrolizlanganda bioza-streptobiozamin (N-metil- α -L-glukozaminido- β -L-streptoza) ishlab chiqaradi. Streptomitsin oson tuzlar (xlorgidrat, sulfat, reynekat va boshqalar) hosil qiladi, ular kristall xolida ultrabinafsha nurlari taʼsirida fluoressiratsiya qiladi.

Amaliyotda, odatda, streptomitsin — sulfat ($C_{21}H_{39}O_{12}N_7$) $\times 3H_2CO_4$ ishlatiladi:

Mannozidostreptomitsin bu — α -D-mannozido-N-metil- α -L — glukozaminido- β -L-streptomitsinidir.

Gidroksistreptomitsin streptomisinga oʻxshash boʻlib, faqat streptozada metil guruhi oʻrniga oksimetil mavjud. Digidrostreptomitsin *Str. numidus* mikroorganizmi biosintezi yoki streptomitsinni katalitik gidratsiya qilish yoʻli bilan ajratib olinishi mumkin. Unda streptozalarning aldegidli guruhi oksimetillarga almashtirilgan.

Aytib oʻtilganidek, streptomitsinlar 30°C ribosoma koʻrsatkichida oqsil sintezini buzadi.

Sagamitsin (mikronomitsin sulfat)-yangi aminoglikozidli antibiotik. Kimyoviy nomlanishi O-2-amino — 2,3,4,6 tetradezoksi — 6 (metilamino)- α -D — eritro-geksapiranozil — (1 → 4) — O — 3 — dezoksi — 4 — C — metil — 3 — (metilamino) — β — L — rabinopiranozil — (1 → 6) — 2 — dezoksi — D — streptamin gemipentasulfat. Keng taʼsir spektriga ega boʻlgan antibiotik.

Neomitsin — *Streptomyces fradiae* va baʼzi aktinomitsitlardan hosil boʻladi. A (neamin) neomiysinlar, B va C (B va C neomitsin

izomerlari) ma'lum. Bu guruh antibiotiklariga I va II paromatsinlar kiradi. Neomitsinning sinonimlari — kolimitsin, mitserin, framisin. Neomitsinlar kislotalar bilan tuz hosil qiluvchi optik faol asoslardir.

Monomitsin V: $R=H$, $R_1=CH_2NH_2$, $R_2=CH_2OH$, $R_3=NHAc$; neomitsin A:

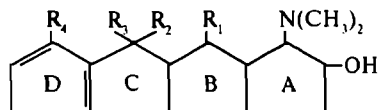
Kanamitsin — aminoglikozidlar guruhiga mansub keng ta'sir doirasiga ega bo'lgan antibiotikdir. Asos sifatida u organik va noorganik kislotalar bilan osongina tuz hosil qiladi; optik faol. Kanamitsin — *Streptomyces kanamyceticus* dan olinadi. Suyuq oziq muhitida aktinomitsitlar o'sishi natijasida tuzilishiga ko'ra o'xshash bo'lgan A, B va C kanamitsinlari hosil bo'ladi. A kanamitsin 3-amino-3-dezoksi-D- glukozaalar, 6-amino-D-glukozaalar va dezoksistreptomitsindan tuzilgan. C Kanamitsin A kanamitsindan 3-D- glukozaamin o'rniga 2-D- glukozaamin bo'lishi bilan farqlanadi. Ta'sir mexanizmida kanamitsin shunday antibiotiklarga kiradiki, 30S — subqismi ribosomani bakterial hujayralar sezgirligi noto'g'ri hisoblanadi. Gentomitsin — *Micromonospora purpurea* hosil qilinadi. Gentomitsin buzilishiga o'xshash bir necha turlari ma'lum. Bularga A, B1, C1, C2 va C3. Amaliyotda ishlatiladigan preparat 40% fraksiya C1, 20% — fraksiya C2, 40% fraksiya C3 va faqat oz miqdorda A va B fraksiya bo'ladi.

Gentamitsin — kislotalar bilan tuz hosil qiluvchi asosdir. Tibbiyotda sulfat holda ishlatiladi. Ishqoriy muhitda bakteriyaga qarshi faolligi kislotali muhitdan yuqori bo'ladi. Antibiotik tarkibida 3ta sikl bo'lib, ulardan 2 tasi gentomitsin A ga kiradigan, α -D — glikozamin va 3 — metilamino — 3 dezoksi α -D ksiloza (a); C1 gentamitsinda — 3,4,6 — tridezoksitmetil — 6 — metilamino — α -D — glyukozaaminga va 3 — dezoksi — 3 metilamino — 4 metil — α -L — arabinoza (b); gentomitsin C2 3,4,6 — tridezoksi — 6 metil — 6 amino — α -D — glukozaaminga va yana α -L arabinoza, S1 gentomitsinda bo'ladi. Nihoyat, gentomitsin C3 da 3, 4, 6 — tridezoksi — 6 — amino — α -D — glukozaamin va yana α -L — arabinoza bo'ladi (b). Ta'sir mexanizmiga ko'ra gentomitsin kanamitsinga juda o'xshash. Agar molekuladan bitta yoki har ikki uglerod qoldiqlari ajratib qo'yilsa, u holda gentomitsinning mikroblarga qarshi faolligi yo'qoladi.

Kasugamitsin — *Streptomyces rasugaensis* ishlab chiqaradigan aminoglikozidli antibiotik bo‘lib, oqsil sintezini to‘xtatadi, lekin translyasiya xatoligini keltirib chiqarmaydi. U fenilalanil — tRNKni ribosoma kompleksi poliuratsil bilan, shuningdek fosfometionil tRNK 30S — ribosoma bilan bog‘laydi. Kasugamitsin grammanfiy bakteriyalarga qaraganda grammusbat bakteriyalarga nisbatan faol, zamburug‘larga ta‘sir etmaydi. Kasugamitsin tarkibida 2, 3, 6 — tridezoksi- 4 iminog litsil — α -D — glikozamin bor. Oxirgisining gidrolizda ajralishi preparatning antibiotik faolligining pasayishi bilan birga kechadi.

Gigromitsin (gomomitsin) digidrokissinamin kislotalar, inozamin va ketodezoksigeeksozalar mahsuloti bo‘lgan aminoglikozidli antibiotikdir. Dezoksegeksoza o‘zida 5 — keto — 6 dezoksi — α -D — arabinogiksozani namoyon etadi. Antibiotik keng ta‘sir doirasiga ega bo‘lib, grammusbat, grammanfiy va kislotaga chidamli bakteriyalar o‘shishini to‘xtatadi hamda gelmintlarga qarshi yaxshi ta‘sir etadi.

Boshqa aminoglikozidli antibiotiklardan amikasin, bluensomitsin, butirozin A, lividomitsinlar, ribosotamitsin, sonnamitsin A, sporaritsin A, tobramitsin, fortimitsin A ma‘lum. Yuqoridagi barcha aminoglikozidlar singari ularning tarkibida ham uglevod komponentlari mavjud bo‘lib, ular ajralganda antibiotik faollik yo‘qoladi:



28-jadval

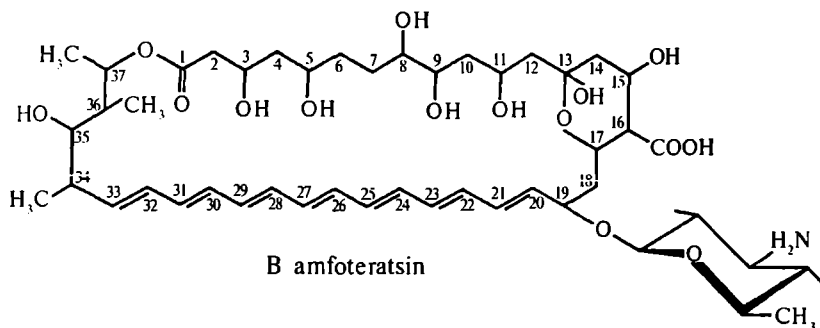
Ayrim tetratsiklinlarning radikal (R)lari

R	Doksisiklin	Metasiklin (rondomisin)	Minosiklin
R ₁	OH	OH	H
R ₂	CH ₂	CH ₂	H
R ₃	H	H	H
R ₄	H	H	H

Tetratsiklinlar bir qator aktinomitselar hosil qiladigan antibiotiklar guruhini tashkil etadi. Tetratsiklin va oksitetratsiklinlardan tashqari boshqa tetratsiklinlar ham ma'lum, ya'ni: 6-demetil-tetratsiklin, 7-bromtetrosiklin va boshqalar. Ko'pgina yarimsintetik termatsiklinlar ham olingan: minotsiklin, rondo-mitsin, doksisiklin shular jumlasidandir.

Makrolid antibiotiklar o'z tarkibida uglevod qoldig'i bilan bog'langan makrotsiklik laktonli halqa tutuvchi mikroblarga qarshi moddalardir. Odatda, aminosaxarlar bunday qoldiq vazifasini bajaradi. Bir necha ikki yoqlama bog'lanishi bor, shu tufayli diyenlar, poliyenlar, tetrayenlar, pentayenlar, geksayenlar va geptayenlarga bo'linadigan makrolidlar sinfiga poliyenli antibiotiklar ham kiradi.

B amfoteratsinini *Streptomyces nodosus* ishlab chiqaradi. Antibiotik poliyenlarning yoqimli hid hosil qilmaydigan guruhiga kiradi. U tarkibida uglevod mikoamin bo'lgan amfoterli geptayen-dir.

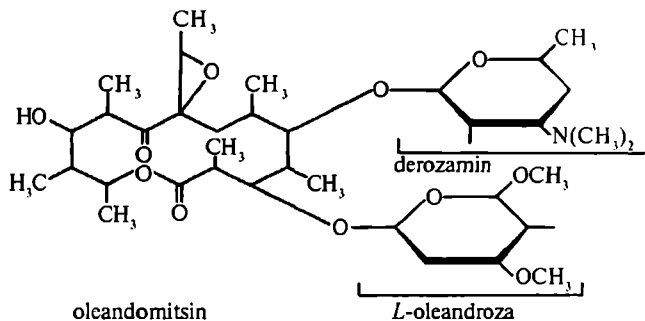


B amfoteratsin sezgir hujayralar membrana tuzilishini buzadi va ular o'zining to'siq funksiyasini yo'qotadi. Antibiotik optik faol; zamburug'li kasalliklarning, jumladan, chuqur mikozlarning (*Coccidioides immitis*, *Cryptococcus neoformans*, *Blastomyces dermatitidis*, *Candida species*, *Histoplasma capsulatum*) bir necha qo'zg'atuvchilariga o'ldiruvchi ta'sir qiladi. Aminoguruhdagi mikoamin nordon ta'mli, suvda eruvchan tuzlar hosil qiladi. Lekin biologik xususiyatlari va faolligini yo'qotadi. Gaptenlarga

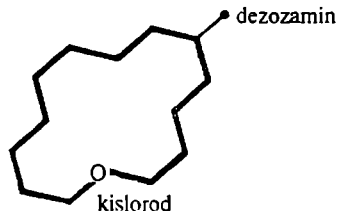
quyidagilar ham kiradi: kanditsidin va kandidin, levorin, miko-geptin, nistatin, perimitsin, trixomitsin, tetrayenlarga rimotsidin.

Makrolidli antibiotiklarning poliyen bo‘lmagan guruhini lankamitsin, magnamitsin (karbomitsin), metimitsin, oleandomitsin, spiramitsinlar, tilozin, xalkomitsin, eritromitsinlar tashkil etadi.

Oleandomitsin(amimitsin)ni *Streptomyces antibioticus* ishlab chiqaradi. Antibiotik molekulasi tarkibiga C-O-C glikozidli bog‘lanish orqali makrosiklik laktonli halqa — aglikon bilan birikkan ikki uglevod β -D dezozamin va α -L oleandroza kiradi:



Oleandomitsin — $[\alpha]_D^{20}$ metanolda — 65° bo‘lgan amaliyotda ko‘proq ortofosfat tuzlari shaklida ishlatiladi. Agar antibiotikdan bitta yoki ikkala uglevod qoldiqlari ajratilsa, u o‘zining mikrobg qarshi faolligini deyarli to‘liq yo‘qotadi. Aminoxaxar har doim neytral uglevodlarga qaraganda makrolaktonlarga yaqin joylashadi:



Aqlikon oleandimitsin tarqalish modeli sxemasi

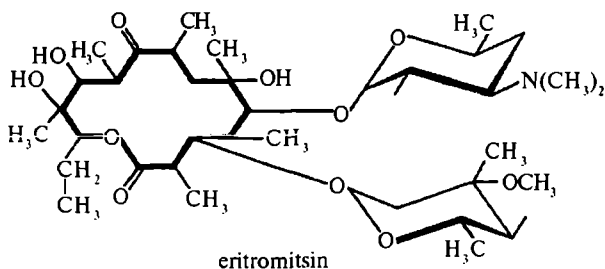
Oleandimitsin grammusbat bakteriyalar, mikobakteriya, rik-ketsiya va xlamidiyalarga qarshi faollikka ega. Ta’sir mexanizmi

ribosomasining 5°C subqismlari bilan antibiotikning bog‘lanishi tufayli oqsil sintezining to‘xtatishi bilan izohlanadi.

Eritromitsin *Streptomyces erythreus* aktinomitsiti tomonidan ishlab chiqariladi. Kimyoviy tuzilishiga ko‘ra eritromisin — makrolid, makrolaktonli halqasi bor va 2 ta uglevod qoldiqlari β -D-dezozamin va α -L-kladinozaning C—O—C glikozid bog‘lanishi orqali aglikon — eritropolidlarga birikkan. Amaliyotda bu antibiotik asos bo‘lib xizmat qiladi. Uglevod qoldiqlarining gidrolitik ajratib olinishi eritromitsin faolligining keskin yo‘qolishiga olib keladi. Ultrabi-nafshada maksimal yutilishi 278 sm; $[\alpha]_D^{20}$ metanolda — 73,5°.

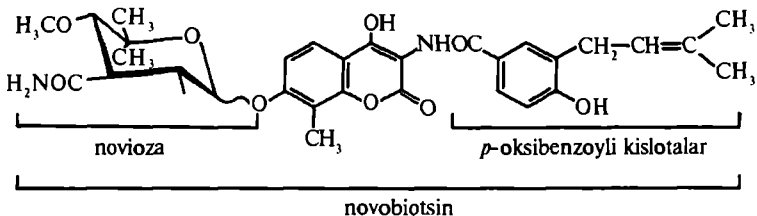
Boshqa makrolidlarda bo‘lgani kabi, aminosaxar eritromisinda kladinozaga qaraganda aglikonlarga yaqin joylashadi va makonda uning molekulasida oleandomitsinga o‘xshash. Eritromitsin streptokokk va stafilokokk, gemofil tayoqchalari, brutsellez, legionella, spiraxetalar, amyobali dizenteriya, mikoplazma va L-shakldagi grammanfiy bakteriyalarga qarshi kuchli faol hisoblanadi.

Ta‘sir mexanizmiga ko‘ra boshqa makrolid antibiotiklarga juda o‘xshash:



Boshqa antibiotiklardan C gramitsidir, polimiksin va spora hosil qiluvchi bakteriyalar tashkil etuvchi boshqa polipeptid moddalardan foydalaniladi; aktinomitsitlar novobiotsin, rifamitsinlarni; grizeofulvin, alohida turdagi penitsillarning ayrim turlari tomonidan ishlab chiqariladi.

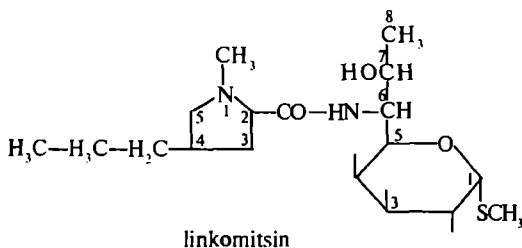
Novobiotsinni *Streptomyces spheroides* va ayrim boshqa aktinomitsitlar ishlab chiqaradi. U o‘zida kislorod tutuvchi geterosikl bo‘lib, grammusbat bakteriyalarga qarshi faollikka ega:



Rifamitsinlar (A, B, C, D, E, S, SV)ni *Streptomyces mediterranei* hosil qiladi. Antibiotik moddalarning bu kompleksida B, S, va SV rifamitsinlar ko‘proq barqarordir. Bu antibiotik grammusbat bakteriyalar va tuberkulyoz tayoqchalariga nisbatan juda faol bo‘lib, grammmanfiy bakteriyalarga nisbatan ta’siri kamroq.

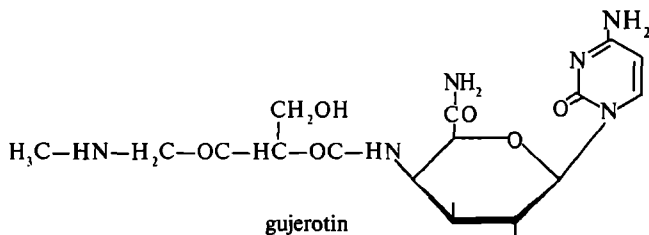
Grizeofulvinni *Penicillium urticae*, *P. nigricans* va boshqalar hosil qiladi. U tolasimon patogen va saprofit zamburug‘larga qarshi faollikka ega. Undan amaliyotda turli mikoziplar hamda qishloq xo‘jaligida ayrim fitopatogenlarga qarshi kurashishda foydalaniladi.

Linkomisenni *Streptomyces linkolnensis* hosil qiladi. U metil-6,8- didezoksi [1-metil-4-(p- propil)-2-pirrolidin-karboksamido]-1-tio- D-eritro-D-galakto — oktopiranozid:



Agar C 7 holatida gidroksil xlarga o‘zgartirilsa, ichaklardan qonga linkomitsindan yaxshiroq so‘riluvchi yarimsintetik klindamitsin antibiotigi olinadi. Linkomitsin va klindamitsin grammusbat kokklarga nisbatan o‘z faolligini ko‘proq namoyon etadi. Ularning ta’sir mexanizmi asosan oqsil sintezini buzilishi bilan kechadi.

Gujerotinni *Streptomyces gougerotii* ishlab chiqardi, kimyoviy formulasi — 1-(sitozinil)-4-sarkozil-D-serilamino-1,4-didezoksi-β-D- galaktopiran-uronamid:

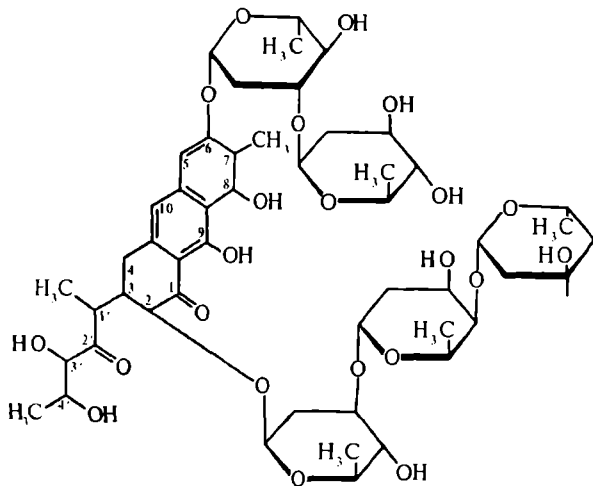


Keng ta'sir doirasiga ega bo'lgan antibiotik, ammo faolligi yuqori emas. U oqsilning ribosomalardagi sintezining ingibitoridir. Bunda aminokislotalarning aminoasil-tRNKdan peptidil-tRNKga o'tkazilishi buziladi, boshqacha aytganda, gujerotin transfer reaksiyasi ingibitori hisoblanadi.

Aureolovli kislota guruhiga mansub antibiotiklar bizga ma'lum. Bularga aktinomitsetlar hosil qiladigan, glikozid tabiatli mahsulotlar kiradi. Ularning molekular massasi o'rtacha 0,8—1,3 k Da, λ_{\max} yutish spektrlari 3 maksimum — 225—230, 275, — 280 va 410 430 nm ga egadir. Grammusbat mikroorganizmlarga va makroorganizmlarning tez qayta o'suvchi normal hujayralariga o'ldiruvchi ta'sir ko'rsatadi. Shuning uchun saraton shishlariga qarshi faollikka ega.

Bu guruhga aureolovli kislota (mitramisin), olivomitsin, xromomitsetin va xromosiklamisinlar kiradi. Xromosiklomitsindan tashqari ularning hammasida uchta olti a'zoli halqadan tuzilgan aglikonlar bor. Uglevodli qismida turli qandlar bo'ladi. Ularning sezuvchan hujayralarga ta'sir mexanizmi o'xshash hamda DNK va RNK sintezini to'xtatishga olib boradi.

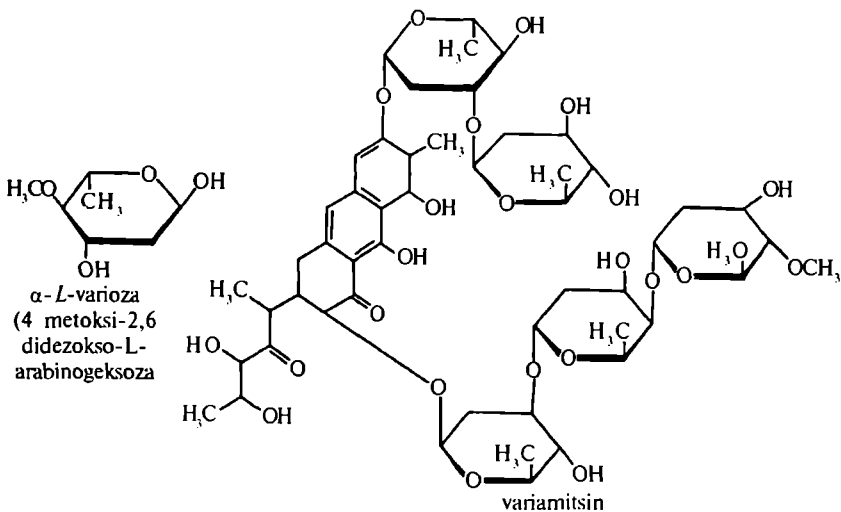
Aureolovli kislota (mitramitsin) mazkur guruhga kiruvchi moddalarning dastlabkisi bo'lib, uni *Streptomyces species* ishlab chiqaradi. U glikozid turi bo'yicha tuzilgan. Aglikonom xromomitsinon bo'lib, qandli qismi β-mikarozil-(C1→C4)-β-oliovil-(C1→C3)-β-oliovizildan tuzilgan:



aureolovli kislota (mitramitsin)

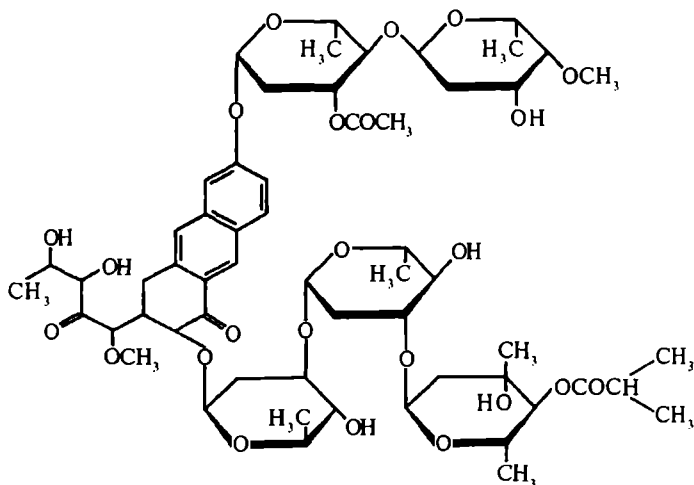
Bundan kelib chiqadiki, aureolovli kislota 2-[β -mikarozil-(C1 \rightarrow C4)- β -oliozil-(C1 \rightarrow C3)- β -olivozil]-6-[β -olivozil-(C1 \rightarrow C3)- β -olivozil] xromomitsinni o'zida aks ettiradi.

Variamitsinni *Streptomyces olivovaviabilis* hosil qiladi. Variamitsinining molekulari tarkibiga aglikon-xromomitsinon va dezoksisaxarozlarning 3 turi — olioza, olivoza va varioza kiradi:



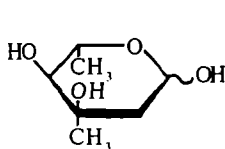
Bioza va C6 aglikon, shuningdek triaoza va C₂ aglikon oralarida C—O—C-glikozidli bog‘lanish hosil bo‘ladi. Variamitsin grammusbat va grammanfiy bakteriyalarga qarshi faol bo‘lib, NeLa saraton hujayralari o‘shiga sitotoksin ta‘sirini ko‘rsatadi va bir qator ekstremetal shishlarga qarshi samarali hisoblanadi.

Olivomitsinni *Streptomyces olivoreticuli* ishlab chiqaradi. Bu antibiotik — glikozid bo‘lib, qandli qismi triaza va biozadan iborat:

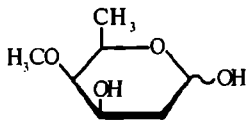


olivomitsin

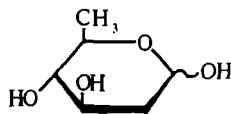
Olivomitsin tarkibiga uchta monoza: olivomikoza, olivomoza va olivoza (yoki 3S-metil-2,6-didezoksi-L-arabinogeksoza, 4-O-metil-2,6-didezoksi-D-likso geksoza, 2,6-didezoksi-D-arobinogeksoza) kiradi:



olivomikoza (3C-metil-2,6-didezoksi-L-arabinogeksoza)



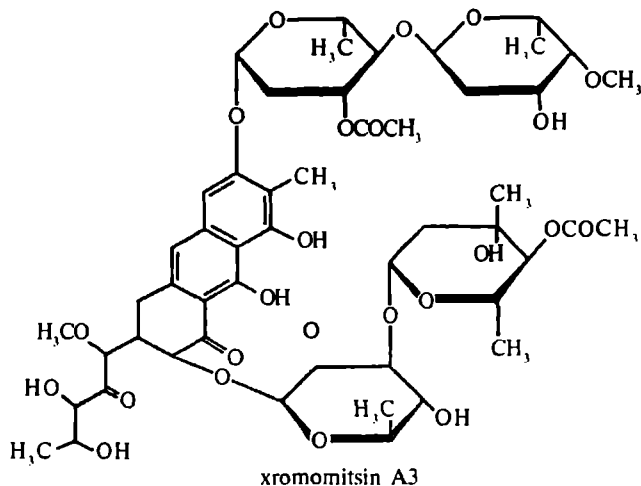
olivomoza (4-O-metil-2,6-didezoksi-D-likso geksoza)



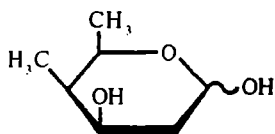
olivoza (2,5-didezoksi-D-arabinogeksoza)

Xromomotsinni *Streptomyces griseus* ishlab chiqaradi. Antibiotik A1—A3 deb nomlanib, glikozidga yaqin kompleksni hosil qiladi.

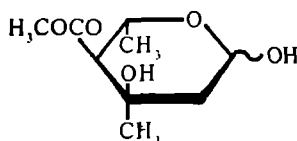
A2 va A3 xromomitsinlari ko'proq o'rganilgan. A2 xromomitsini to'liq olivomitsinga o'xshash bo'lsa, A3 xromomitsini undan bir qadar farqlanadi.



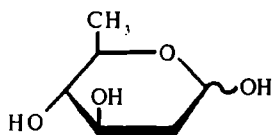
Xromosiklomitsinni *Streptomyces species* LA-7017 ishlab chiqaradi. Bu antibiotik aureolovli kislotaning boshqa mahsulotlarini eslatadi. Bu antibiotik aglikonning C8 va C12a nuqtalarida ikkita glikozid bog'lanishiga ega bo'ladi. Birinchi holatda qandli qismi monoza (mikaroz), ikkinchisida mikarozalar, oliozalar va olivozalardan tuzilgan triaoza hisoblanadi:



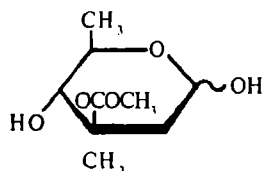
xromoza A



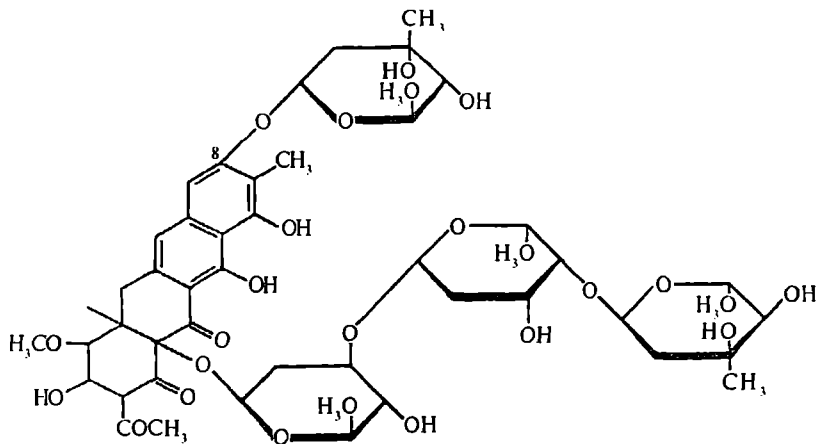
xromoza B



xromoza C



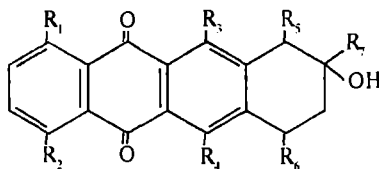
xromoza D



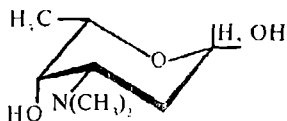
xromosiklomitsin

Bundan kelib chiqadiki, xromosiklomitsin o'zida 8-[β -mikarozil]-12 α -[α -mikarozil-(C1→C4)- β -oliozil-(C1→C3)- β -olivozil]- xromosiklin tutadi.

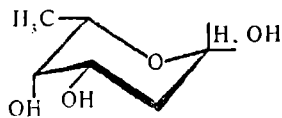
Antibiotik-antrasiklinlar mikroblarga qarshi faollikka egadir. Kimyoviy tuzilishiga ko'ra ular glikozidlar bo'lib, ularning xromoforli guruhi suvda erimaydigan xususiyatga ega bo'lgan qizil rangdagi moddalar-antrasiklinondan iborat. Antrasiklinlar amino- va dezoksisaxorazalar bilan C—O—C-glikozidli bog'lanish orqali birikkan. Antrasiklinlar guruhiga daunomitsin, rubomitsin, rodomitsin va ayrim aktinomitsinlar hosil qiladigan boshqa antibiotiklar kiradi.



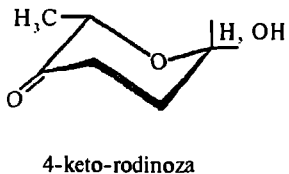
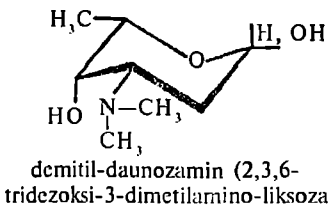
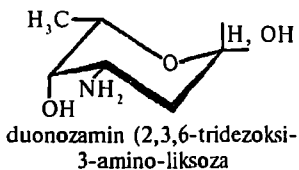
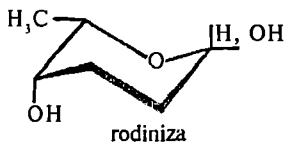
xromofor-aglikon antrasiklin



rodosamin

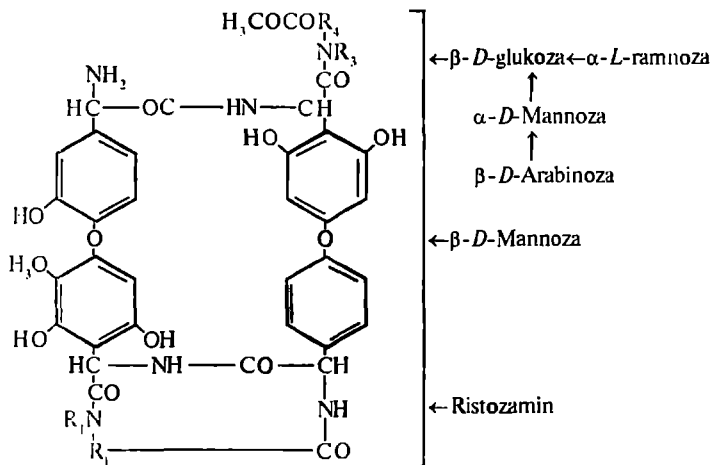


2-dezoksi-L-fukoza



Ristomitsin — siklopentit-antibiotiklarga mansub bo‘lib, uni *Proactinomyces fructiferi* var. *ristomycini* va boshqalar ishlab chiqaradi. Ristomitsinlarni A va V turlari ma’lum bo‘lib, ularning kimyoviy tuzilishi oxirigacha aniqlanmagan. Lekin A ristomitsinda siklopeptidli aglikonlar bilan glikozidlar bog‘lanish orqali birikkan bir necha uglevod qoldiqlari borligi aniqlangan.

Uglevod saqlovchi boshqa antibiotiklardan farqli ravishda ristomitsin aglikonidan bir qism yoki barcha qandni ajratib olish uning grammmusbat bakteriyalarga qarshi yo‘naltirilgan mikroblarga qarshi faolligiga deyarli ta’sir etmaydi. Uning ta’sir mexanizmi bakteriya hujayra devoridagi pentidoglekan sintezining buzilishi bilan bog‘liq bo‘ladi:



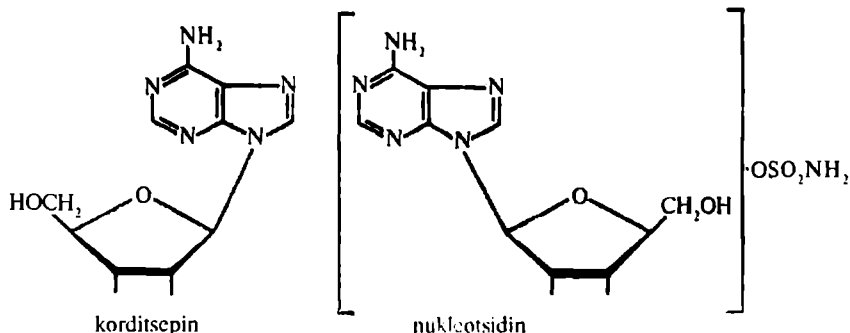
Vankomitsinni *Streptomyces orientalis* hosil qilib, u tuzilishi va xususiyati bilan ristomitsinga juda o'xshash. Levomitsetin antibiotigi — xloramfenikol deb nomlanadi, bir necha davlatlarda biosintez orqali D-treo-shaklda ishlab chiqariladi. Davlatimizda levomitsetin sintomitsin deb nomlangan rasematning bo'linishidan kimyoviy sintez orqali olinadi. Bu grammusbat va grammanfiy bakteriyalarga, rikketsiya hamda xlamidiyalarga oqsil sintezini blokirovka qilish bilan ta'sir etadi.

6.2.5. Nukleozidlar, nukleotidlar, vitaminlar

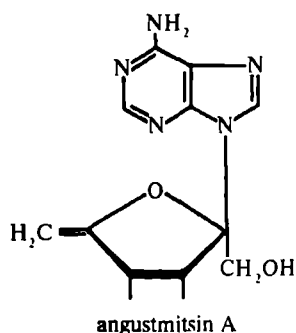
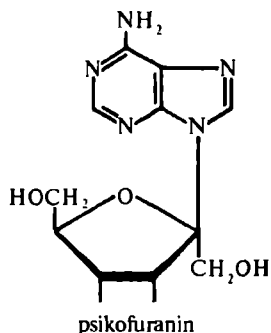
Bu bo'limda hamma mikroorganizmlar hosil qiladigan moddalar ko'rib chiqiladi, lekin faqatgina bir nechtasining biotexnologik jarayonlari ishlab chiqilgan va sanoatda foydalanadi. Shunga qaramasdan, seleksiya-genetika usullarini ishlatib, yangi samarador shtammlar olinmoqda.

Korditsepin yoki adenin-nukleozid, 3-dezoksipentoza (korditsepoza) tutadi, uni *Cordiceps militaris*, *Aspergillus nidulans* ishlab chiqaradi. Bundan ko'rinadiki, korditsepin — bu 3-dezoksiadenozin. U antibiotiklik xususiyatini ko'rsatib, turli grammusbat va grammanfiy bakteriyalarni o'sishiga RNK sinteziga to'sqinlik qiladi.

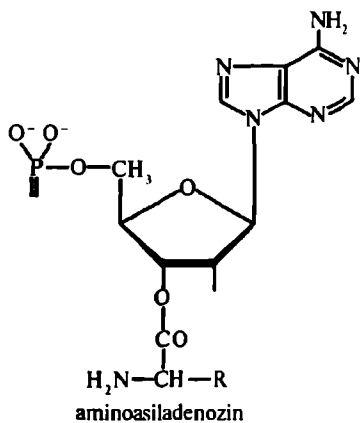
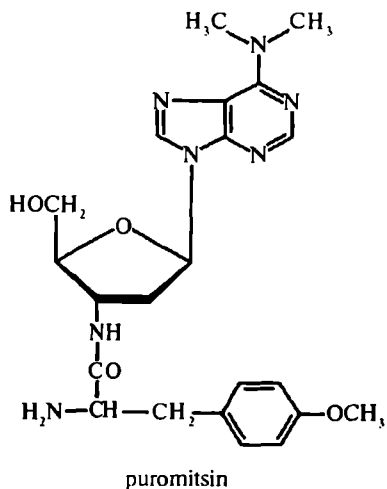
Nukleotsidinni *Streptomyces calvus* hosil qiladi. U sulfamin kislotalar va purin nukleozidining efiridir. Keng ta'sir doirasiga ega. Mikroblarga qarshi faolligining mexanizmi peptid bog'lanishi hosil bo'lganda ribosoma faoliyatini buzilishi bilan bog'liq:



Psikofuraninni *Streptomyces higroscopicus* var. *decoyicus* ishlab chiqaradi. Psikofuranin-nukleozid bo‘lib, o‘zida grammusbat va grammanfiy bakteriyalarga qarshi antibiotik faollikka ega bo‘lgan 6-amino-9-D-psikofuranozilpurinni namoyon etadi. U ksantozin-5'-fosfataminazani to‘xtatadi. Guanin — strukturasi bo‘ladi va psikofuraninni bakteriyada pasaytiradi:

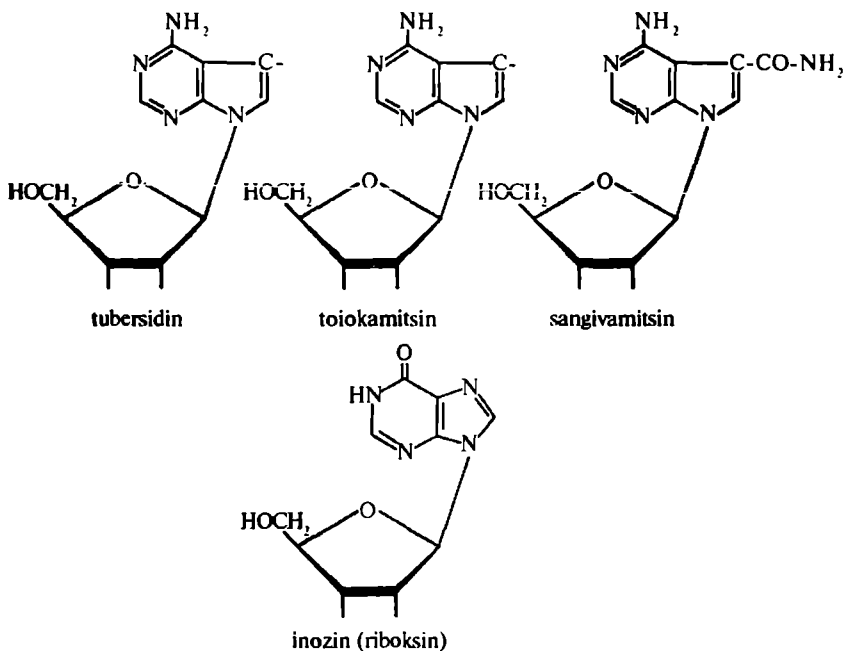


Str. higroscopicus var. *angustmyceticus* psikofuranin va nukleozid-A angustmitsinni hosil qiladi, unda psikofuranoza bitta ikki yoqlama S5-S6 bog‘lanishga ega bo‘ladi. A angustmitsini o‘zida 9-D-(5.6-psikofuranozoyenil)-6-aminopurin tutadi. Uning bakteriyalarga nisbatan faolligi psikofuraninga qaraganda past. Ikkala preparatning ham ta‘sir mexanizmi bir xil.



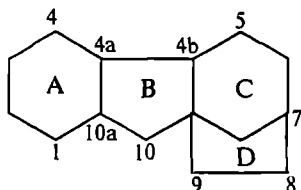
Puromitsin — *Streptomyces alboniger* tomonidan ishlab chiqariladi. Puromisin tuzilishiga ko‘ra aminoasiladenozinga o‘xshash bo‘lib, u 6-dimetilamino-9-(3'-dezoksi-3'-n-metoksi-L-fenil-alanil-amido- β -D-ribofuranozil)-purin. Ko‘pgina mikroorganizmlar faoliyatini pasaytiradi. Lekin davolash xususiyati yuqori emas.

Tubersidinni *Streptomyces tubercidicus* ishlab chiqaradi. Tubersidin pirrol-pirimidinli ribozid-nukleozidlar toifasiga, kuchli sitotoksik ta‘sir qilish xususiyatiga ega. *Mycobacterium tuberculosis* va ko‘pchilik uchun zaharli ta‘sir qiluvchi eukariotik hujayralar faoliyatini pasaytiradigan aktinomitsitli nukleozidlar — toyokamitsin va sangivamitsin unga o‘xshashdir. Adenozinning analogi sifatida RNKga kiradi va oqsil sintezini buzadi. Tibbiy amaliyotda inozin keng ishlatiladi, uni *Bac. subtilis*, *Bac. pumilis*, *Brevibacterium ammoniagenes* va boshqalar ishlab chiqaradi. Inozin yurak kasalliklarida (infarkt, distrofiya) tavsiya etiladi, chunki u hujayralar tomonidan ATF, nukleotid va nuklein kislota biosintezi uchun ishlatiladigan tabiiy metabolit hisoblanadi.

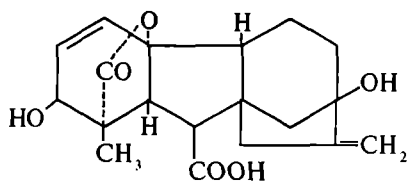


Mikroorganizmlar alkaloidlarga (*Claviceps species*) va yana bir qator vitaminlar ishlab chiqarishning qimmatbaho vositasi sanaladi. Biotexnologik jarayonlar natijasida riboflavin(B2), siankobalamin (B12), ergosterin(D3), karotin(A) ishlab chiqarilmoqda. Bu vitaminlarni tegishlilikicha *Candida guilliermondii* va *Eremothecium ashbyi*, *Propionibacterium species* va *Streptomyces sp.*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Rhodotorula sp.* va *Blakeslea trispora* hosil qiladi.

Gibberellinlar — diterpenlarning mahsuli bo‘lib, o‘simlik gormoniga o‘xshash. Kimyoviy tarkibida gibbonning tetrakarbosiklik yadrosi bo‘ladi:



Gibberellinlarning katta A (A1, A2 va hokazo) harfi bilan belgilanuvchi seriyasi ma’lum. Amaliyotda gibberell kislotalari ko‘p ishlatiladi, uni *Gibberella fujikuroi* xaltali zamburug‘i ishlab chiqaradi. *Gibberella* kislotalari qishloq xo‘jaligida o‘simliklarni o‘stiruvchi omil bo‘lib hisoblanadi.



Savollar

1. Biotexnologiya fani nima va uning qanday rivojlanish bosqichlari bo‘ladi?
2. Biotexnologik jarayonda qanday darajadagi sharoitlar bo‘ladi?

3. *Biokimyo jarayonida qaysi asosiy mahsulot etanol, yog' va sut kislota, butanol,aseton olishda ishlatiladi?*
4. *Immobilangan fermentlar va hujayralar nimani namoyon etadi va qaysi usullarda immobilizatsiya qilinadi?*
5. *Restriktazning DNK molekulasiga ta'sir mexanizmi qanday? Restriktazning amaliyotdagi ahamiyati?*
6. *Qishloq xo'jaligida ishlatiladigan tabiiy mikroob oqsillarini kamchiliklari nima?*
7. *Gibridomalar nima,qanday olinadi va amaliyotda nimalarga ishlatiladi?*
8. *DNK molekulari vektori nima va qaysi maqsadda amaliyotda ishlatiladi?*
9. *Xozirgi vaqtda gen injeneriya usullari bilan qaysi mahsulot olinadi?*
10. *Siklodekstrinlar nimani namoyon etadi va amaliyotda qanday ahamiyatga ega?*
11. *Ko'p tonnada ishlab chiqariladigan qaysi mikroob polisaxaridlarini bilasiz?*
12. *6-APK va 6-ASK qanday strukturaga ega? Ularning amaliyotdagi ahamiyati?*
13. *Meditzinada ahamiyatga ega bo'lgan qaysi aminoglukozidli antibiotiklarni bilasiz? (ularning tuzilishi va ta'sir mexanizmi qanday?)*
14. *Gibberellinlar nima va ular qayerlarda ishlatiladi?*
15. *Biologik sintez yo'li bilan qaysi vitaminlar olinadi va qanday amaliyotda foydalaniladi?*
16. *Poliyenlar-antibiotik xususiyatlari va kimyoviy tuzilishi qanday?*
17. *Tetrotsiklin-antibiotik xususiyatlari va kimyoviy tuzilishi qanday?*
18. *Monoklonal antibiotiklar nima va ular qanday ajratib olish usullarshiga ega?*
19. *Immunobiotexnologiyaga ta'rif bering. Uning qanday obyektlari, usullari va vazifalari bor?*
20. *Nukleozidlar dorivor moddalar sifatida ishlatiladimi? Ularning tuzilishi va ta'sir mexanizmi qanday?*

7.1. Mikroorganizmlarning patogenligi va virulentligi

Mikroorganizmlar 2 ta katta guruhga-saprofit (kasallik chaqirmaydigan) va patogen (kasallik chaqiruvchi) lotinchadan *saprotetes* - chirish, *phiton* – o‘simlik, *saprophyti* – o‘lik substrat hisobiga o‘suvschi, *potogenes* – kasallik chaqiruvchi (patogen). Saprofitlarga ko‘pgina mikroblar, tuproq va suvda yashovchi, issiq qonli hamda sovuq qonli hayvonlar shilliq pardalarida, hujayralarida yashaydigan bakteriyalar, o‘simliklarda yashovchi mikroblar (epifit)lar va boshqalar kiradi. Kasallik chaqirmaydigan mikroblar hisobiga kimyoviy jarayon natijasida (tuproq)da organik moddalar mineralizatsiyaga uchraydi. Ular tashqi muhitga katta miqdorda chiqariladi. Bu jarayon bo‘lmaganida bizning sayyoramizda hayot bo‘lmagan bo‘lar edi.

Saprofit mikroorganizmlar ham bo‘ladi, ular murakkab organik birikmalarni oddiyroq moddalarga parchalaydi, natijada boshqa mikroblar ham oziqlanadi. Shunday qilib, organik moddalar aylanishining barcha turlari avvalo CO₂, H₂O va N₂ gacha parchalanishida turli guruh mikroorganizmlarning kimyoviy jarayonga qo‘shilishi natijasidir. Saprofit mikroblar bular: *Bac. megaterium*, *Bac. subtilis*, *E. coli* (ayrim serovarlaridan tashqari), *Lactobacterium*, *species*, *Saccharomyces ceravisiae*, *Aspergillus niger*, *Penicillium notatum* va boshqalar.

Evolutsiya jarayonida mikroorganizmlar makroorganizmlarga o‘simliklarga, hayvonlarga va odamlarga moslashib borganlar. Natijada mikroorganizmlarni shartli patogen va patogen turlari paydo bo‘lgan.

Patogenlik bu mikroorganizmlarning kasallik chaqirishi yoki progresslanuvchi shikastlanishlarni keltirib chiqarish potensial holatini bildiradi. Patogen mikroorganizmlar keltirib chiqaradigan kasalliklar infeksiyon patologiya qatoriga kiritiladi (*Infectiosus* lotinchada “yuqumli” πατωσ - grekchada – kasallik – ta’limot ma’nosini beradi). Maxsus ilmiy yo‘nalishlar shakllangan: odam

va hayvonlar infeksiyon kasalliklari, fitopatologiya yoki o'simliklar infeksiyon kasalliklari. Kasallik chaqiruvchi mikroblar tabiatiga qarab, virusli, bakterial, zamburug'li va protozoy infeksiyon kasalliklar farqlanadi. Tabiatda patogen mikroorganizmlarning nopatogen turlari uchrab turadi, masalan vabo va vaboga o'xshash vibrionlar, sil va saprofit mikobakteriyalar, difteriya va yolg'on difteriya tayoqchalari, patogen va nopatogen kriptokokklar va boshqalar. Shartli patogen mikroorganizmlar patogen va nopatogen mikroorganizmlar oralig'ida turuvchi mikroorganizmlardir, ular saprofit va parazit holda yashaydi. Ularga (*Pseudomonas aeruginosa*, *Proteus vulgaris*) achitqi zamburug'i (*Candida*) va boshqalar kiradi.

Oxirgi yillarda infeksiyon patologiyada shartli patogen mikroorganizmlarning ahamiyati katta o'rin tutmoqda va ularni ko'pgina kimyoterapevtik preparatlarga chidamliligi ortib bormoqda.

Shartsiz patogen yoki obligat, mikroorganizmlarga biz parazitlarni misol qila olamiz, ular jonsiz hujayralarda rivojlana olmaydi, bularga viruslar chaqiruvchi (gerpes), rikketsiozlar (toshмали tif, Ku isitma) va ayrim venerologik kasalliklar (zaxm) kiradi. Kasallik qo'zg'atuvchi tur serovar va shtammlari, nisbatan kuchliroq bo'lgan tur serovar va shtammlari mavjud. Misol uchun o'ta xavfli bo'lgan o'lat *Yersinia pestis* va kamroq patogen bo'lgan mayda o'choqli bronxopnevmoniya qo'zg'atuvchisi *Staphylococcus aureus* yoki krupoz pnevmoniya qo'zg'atuvchisi *Streptococcus pneumoniae* III va VIII serovarlari (III serovar juda patogen)ni taqqoslash mumkin. Shuning uchun virulent tushunchasi kiritilgan bo'lib, bu patogenlik darajasini belgilaydi, ya'ni mikroblarni ko'proq yoki kamroq patogenligini bildiradi. Virulentlik patogenlik kabi sezuvchan hayvonlarda oq sichqonlarda, kalamushlarda, dengiz cho'chqalarida, quyonlarda tajriba yo'li bilan aniqlanadi.

Virulentlik va ular bilan ishlashni xavflilik darajasiga qarab hamma kasallik qo'zg'atuvchi mikroorganizmlarni 5 guruhga bo'lish mumkin:

1 guruh — o'lat kasalligini qo'zg'atuvchisi;

2 guruh — vabo qo'zg'atuvchisi, chin chechak, brutselloz, tulyaremiya, kuydirgi, sap, epidemik toshmalı tif, epidemik ensefalit, gemorragik isitma, sariq isitma, Ku isitmasi, sutsu-

gamush isitmasi, tog' tizma isitmasi, ornitoz, gistoplazmoz, koksidioidoz, botulin toksini;

3 guruh – bakteriyalar qo'zg'atuvchi (qorin tifi, dizenteriya, difteriya, sil, aktinomikoz, zaxm va boshqalar). Rikketsioz (Brill kassaligi, kanali tif va boshqalar), virusli (qutirish, poliomiyelet, gripp, qizamiq va boshqalar), Protozoily (malyariya, leyshmanioz, trixomonoz, balantidioz va boshqalar), zamburug'li (kandidoz, kriptokokkoz, dermatomikoz) va boshqa mustaqil nozologik shakldagi infeksiyon kasalliklar;

4 guruh-toksinoinfeksiya va o'tkir bakterial zaharlanish qo'zg'atuvchilari (salmonellalar, stafilokokklar, vibriyonlar, klostridiyalar) septitsemiya va pnevmoniy (stafilokokklar va streptokokklar, ko'kyiringli tayoqchalar va boshqalar);

5 guruh—bu odam shilliq pardalarida va terisida yashovchi obligat nopatogen mikroflora, shuningdek tashqi muhitni sanitar ko'rsatgich mikroorganizmlari (enterokokk, eshirexiya, perfringens) va boshqalar.

Bu guruhlar bilan alohida rejimga binoan ishlash yo'lga qo'yilgan.

7.2. Mikroorganizmlarning patogenligini aniqlashdagi kimyoviy moddalar

Patogen mikroblarga invaziya (lot. invasio-hujum qilish) xossasi xosdir, ya'ni mikroorganizm hujayralariga kirib borish ularda ko'payish va tarqalish xarakterlidir. Ayrim infeksiya chaqiruvchilar shikastlanmagan shilliq pardalar orqali ham o'taveradi (gemolitik streptokokk, stafilakokk). Agar patogen mikroorganizmlar biron bir tashib yuruvchilar (masalan, chivinlar, bitlar va kanalar) orqali u to'g'ridan to'g'ri qonga yoki limfaga tushib, kasallik chaqiradigan bo'lsa (rikketsiyalar, malyariya plazmodiylari), bu transmissiv infeksiya deyiladi. Ma'lumki, ayrim patogen mikroblar shilliq qavatning epitelial hujayralariga yopishib olish xususiyatiga ega, masalan protein hisobiga (enteropatogen ichak tayoqchalari), glikokonyugatlar hisobiga (A guruh streptokokklar, ayrim *Candida* avlodidagi achitqisimon organizmlar).

Invaziya bilan bog'liq bo'lgan holda infeksiyonlik xossasi ham o'rganiladi, ya'ni patogen mikrobnii (mikrob parazit) makroorganizmning nafas yo'llari, ovqat hazm qilish trakti, teri va shilliq qavatlar orqali tushib makroorganizm bilan birga o'zaro ta'sir qilish xususiyatiga ega. Invaziya va infeksiyonlik namoyon qiluvchi mikrob, odatda, infeksiyon kasallik keltirib chiqaradi. Masalan, toksin hosil qiluvchi mikroblarning (difteriya tayoqchasi, qoqshol qo'zg'atuvchisi, gazli gangrena qo'zg'atuvchisi va boshqalar) infeksiyonlik xususiyati ulardagi ma'lum darajadagi ekzotoksinlarni, ba'zi struktura va hujayralardagi *in vivo* ta'siri orqali aniqlanadi. Mikroorganizmlarning invazivlik va toksigenlik (toksik moddalarni ishlab chiqarish qobiliyati) differentsiatsiyalangan genetik nazorat ostida bo'lishi mumkin.

Ma'lum mikroorganizmlarning patogenlik xususiyatlari, jumladan infeksiyonlik va invaziyalik xususiyatlari, agressiya va patogenlik deb ataluvchi omillar bilan belgilanadi. Bu omillar rivojlanayotgan va ko'payotgan hujayralar yoki ularning strukturaviy komponentlari moddalar almashinuvi (metabolizm) mahsulotlari hisoblanadi.

Agressiya omillari – bu moddalar yordamida patogen mikroblar ma'lum to'qimalarga kirib boradi. Bularga asosan gidrolitik fermentlarni misol qilish mumkin (masalan: gemolizinar, gialuronidaza, DNKazalar, RNKazalar, peptidazalar, adgeziv moddalar va h.k.).

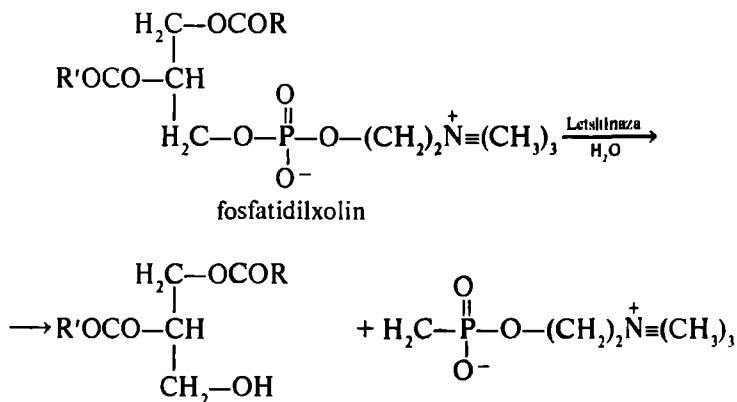
Patogen omillar (glyukonyugatlar toksinlar) infeksiyon kasallik rivojlanishida muhim ahamiyatga ega. Lekin patogen omillar bilan agressiya omillari orasiga keskin chegara qo'yib bo'lmaydi, chunki agressiya omillari ham kasallik rivojlanishida barcha patologik jarayonlarda ishtirok etadi. Ayrim sharoitda mikroblar agressiyasi infeksiyon kasallik davrida ko'rinadi (gazli gangrenadagi peptidaza qo'zg'atuvchisi kuchli toksin ajratadi).

Shuning uchun hamma patogen va agressiya omillari 7 guruhga ajratiladi.

1. Oqsillar
2. Polisaxaridlar
3. Glyukokonyugatlar

4. Lipoproteinlar
5. Fosfatidlar
6. Fosfoproteinlar va boshqa substansiyalar

Birinchi guruhga (oqsillar) fermentlar, fermentsiz polipeptidlar va toksinlar (toksin oqsillar) kiradi. Birinchi bo‘lib gidrolazalar agressiya omili hisoblanadi. Letsitinaza yoki letsitovitelaza [KF.3.1.4.3.(4)] hujayradan tashqari ferment bo‘lib, bir qancha klastridiyalar orqali hosil bo‘ladi. Xolera vibrioni, qoqshol tayoqchasi, listeriya orqali hosil bo‘ladi. Letstinaza, fosfatidilxolinni gidroliz qiladi.



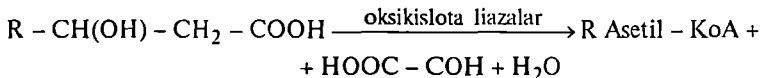
Stafilokokklar, streptokokklar, difteriya tayoqchalari, ayrim klos-tridiyalalar, vulgar proteinlar DNKaza yoki streptodornazani [KF.3.1.4.5(6)] hosil qiladi yoki DNK gidrolizi reaksiyasini katalizlaydi. Tillarang stafilokokkdagi makrokokk endonukleaza DNK va RNK parchalanish reaksiyasida katalizator bo‘lib qatnashadi. Bunda oligonukleotidlar va mononukleotidlar 3' - fosfat hosil qiladi. Patogen bakteriyalarning ko‘pchiligi (mikoplazmalar ham) neyroaminidazalar yoki sialidazalar [KF.3.2.1.18] hosil qiladi. Oligosaxaridlar kolomin kislotasi, glyukonyugatlardagi glikozid bog‘larni gidroliz qiladi. Gialuronidazalar [KF.3.2.1.35(36)] invaziya omili sifatida oldindan ma‘lum bo‘lgan, ularni brutselallar, stafilokokklar, streptokokklar, difteriya bakteriyalari, xolera

vibrionlari, proteylar, ko'k yiring tayoqchalar va boshqalar hosil qiladi. Gialuronidazalar gialuron kislotani xondroitin sulfatlar A va C va qisman endoatsetilgeksozamin bog'larini parchalaydi. Stafilokokklar, xolera vibrionlari, bir qancha patogen zamburug'lar (*Candida specias*) endo va ekzo hujayrali koagulazani (KF3.4.11.1) hosil qiladi, ular letsinamino – peptidaza (6 – aminoatsil – peptidgidrolazaga) o'xshash bo'ladi. Koagulaza peptid bog'lamlarini kataliz qiladi. Bunday gidrolizga fibrinolizin yoki streptokinaza kabi (3.4.21.7) hujayradan tashqari fermentlar kiradi. Bu fermentlarni streptokokklar, stafilokokklar, vabo vibrioni, iyersiniya, ko'k yiring tayoqchalari hosil qiladi. Agressiya xossasiga ega bo'lgan hujayra tashqarisidagi ferment, oqsil gidrolizida klostridial proteinaza B (KF3.4.22.8), streptokokk proteinaza (KF3.4.22.10), kollagenaza (KF3.4.24.3) ayrim klostridiya va dermatofitlar, neytral proteinaza (KF3.4.24.4) ko'k yiring tayoqchalar va boshqa bakteriyalar fermentlari hosil qilgan proteinazalar ham kiradi. Bir qancha kasallik qo'zg'atuvchi mikroblar proteazalar hosil qiladi, ular immunoglobulinlar gidrolizini katalizlaydi. Masalan: *Neisseria* va *Streptococcus sanguinus* turi to'plangan sekretor antitela Ig A gidrolaz hisobidan (8-bo'limga qarang) parchalaydi. Bakteriyalarning yopishqoqligini va fagotsitozini bartaraf etadi.

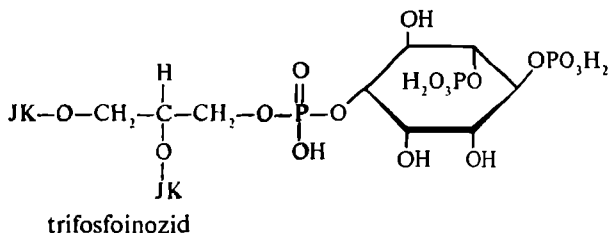
Ureazani e'tiborga olish kerak, u hujayra tashqarisidagi ferment bo'lib, brutsella ta'sirida ayrim kriptokokklar protealar hosil qiladi. Ureaza mochevinani parchalashda karbonat angidrid va ammiakgacha kataliz qiladi. Liazarlar orasida ichki va tashqi hujayra karboksilazalar (4.1.1) har xil enterobakteriya va psevdomanadlar mahsulotlari hisoblanadi. Bu fermentlar kislota va aminokislotalarni dekarboksillaydi va agressiya omili sifatida qatnashadi.



Oksokislota liazarlar (KF.4.1.3) ayrim enterobakteriyaning ichki va tashqi hujayralaridan hosil bo'lib, 3-gidrooksikislotalarni gidrolizlaydi.



Boshqa fermentlardan stafilakokklar, streptokokklar ayrim klostridiy va zamburug'larining endo – ekzo hujayra gemolizini aytish mumkin. Ular eritrotsitlar parchalanish reaksiyasini kataliz qiladi. β - gemolitik streptokokklar (Lensfield bo'yicha A, S va G streptokokklar qatorida) 10 kDa molekular massali O va S streptolizini hosil qiladi. Stafilakokk, streptokokk, pnevmokokk, psevdomonad leykotsidinlari to'qima hujayralari va leykotsitlarni parchalaydi. Uchfosfoinozid stafilakokk leykotsidiga nishon bo'lib, u leykotsit membranasida bo'ladi. Leykotsidin 2 ta F va S oqsil komponentidan iborat bo'lib, ularning har biri alohida toksin xossalarini nomoyon qilmaydi:



Patogen mikroblar invazivligi va infeksiyali hamda patologik jarayondagi ishtirokidan qat'iy nazar uning ta'sir doirasi tugab qolmaydi. Masalan, patogen mikroorganizmlar karbogidrazalari (KF 3.2.1) immunoglobulinlar, asab hujayrasi glikolipidlari, qon glikoproteinlari strukturasi kiradigan uglevodlarni parchalashi mumkin. Ferment bo'lmagan polipeptid patogen omillarida kuydirgi kasalligining kapsulali D – glutamil – polipeptidi setil – polipeptid (protein A stafilakokk) hamda streptokokk va pnevmokokklarning M – protein kiradi. Ularning birinchisi kapsulali material *Bac. anthracis* ni tashkil qiladi, ikkinchisi *Streptococcus aureus*ning hujayra qobig'ida, uchinchisi *Streptococcus speciosus*ni hujayra qobig'ida bo'lib, yashash muhitida to'planadi. Polipeptidlarning hamma turi anifagotsitar xususiyatga ega, ya'ni leykotsitlarning fagotsitar faolligini to'xtatib qo'yadi.

Mikrob toksinlari (tocsinum – zahar) patogen mikroblarning asosiy patogen omilidir, ular toksigen bakteriyalarning patogen xossalarini aniqlaydi va belgilaydi. Ularni ekzo va endotoksinlarga ajratish mumkin (29-jadval).

29-jadval

Bakteriyalarning oqsil toksini

Nomi	Produtsent	Lokalizatsiya
Botulizm toksini	<i>Clostridium botulinum</i>	Hujayra tashqarisida
Gistotoksin A	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	*
Difteriya toksini	<i>Corynebacterium diphteriae</i>	*
Nefritogen	<i>Streptococcus haemolyticus</i>	*
Kuydirgi	<i>Bacillus anthracis</i>	*
Stafilokokk α - toksin	<i>Staphylococcus aureus</i>	*
Qoqshol (neyrotoksin, tetanospazmin)	<i>Clostridium tetani</i>	*
Enterotoksinlar (xolerojen va b.)	<i>Vibrio cholerae</i> , <i>E.coli</i> , <i>Klebsiella</i> spp., <i>Shigella</i> spp.	*
Eksfoliatin	<i>Staphylococcus aureus</i>	*
Eritrogenin (skarlatinali)	<i>Streptococcus haemolyticus</i>	*
Ko'kyo'tal termolabil	<i>Bordetella pertussis</i>	*
Rikkiesioz	<i>Rickettsia</i> spp.	hujayra ichida
Enterotoksin klostridiyal	<i>Clostridium perfringens</i>	*
		Sporaning ichida

Botulizm toksini orqa miya shoxchalari α -motor neyroniga tanlab ta'sir qiladi. Segmentoyadroli leykotsitlarning bakteritsid xossasini bloklaydi. Gistotoksin A va difteriya toksini oqsil sintezini to'xtatadi. Nefritogen toksin buyrakni, kuydirgi kasalligining toksini – markaziy asab sistemasini (MNS) zararlaydi. Stafilokokk α -toksini dermonekrotik, letal va sitotoksik faollikka ega. Qoqshol toksini – orqa miya sinapslarida impulslar tormozlanishini ushlab turadi.

Enterotoksinlar ichak membranasi bilan bog'langan adenilat-siklazani stimulyatsiya qiladi, eksfoliatin terini zararlaydi, eritrogenin yallig'lanishga olib keladi. 33-jadvalda keltirilgan uchta endotoksin makroorganizmga ta'siri jihatdan har hil. Termolabil qoqshol endotoksin gemorragiyani (lot.haemorrhagia qon ketish), degeneratsiyani va taloq, buyrak, jigar hujayralari nekro-

zini keltirib chiqaradi; rekketsioz toksini M.N.S va mayda qon tomirlarni zararlaydi. Klostridiya enterotoksini ichaklarni zararlaydi.

Har xil patogen mikroorganizmlar bir, ikki yoki bir nechta toksin hosil qiladi. Masalan, stafilokokklarda α -, α_2 -, β -, σ - toksinlar va A-, B-, C₁-, C₂- enterotoksinar topilgan. β - toksinlar letal ta'sirga ega (lot letalis - o'lim), dermonekroz (lot derma – teri, necrosis – nobud bo'lish) gemoliz (grek qon erish) va leykotsitlarni shikastlanishi (β_1 -, β_2 -, γ - va δ toksinlar quyvon uchun, β - toksin qo'y uchun). Enterotoksinar turli sonli nisbatda o'z tarkibida 18 aminokislota qoldiqlarini saqlaydi. Ularda terminal aminokislotalar quyidagicha: enterotoksin A alanin sifatida N- terminal aminokislota va serin sifatida - C terminal aminokislota; enterotoksin B glutamin kislotasi va lizin saqlaydi; C₁ va C₂ enterotoksinar glutamin kislotasi va glitsin saqlaydi. Kuydirgi toksinida 3 ta komponent EF (shish faktor), RA (himoya antigeni) va LF (letal faktor). Ularning har biri antigen xossaga ega (8-bobga qarang).

Corynebacterium diphtheriae hosil qiluvchi difteriya toksini to'liq o'rganilgan. Bu oqsil modda bo'lib, molekular massasi 65.5 kDa ga teng. *Clostridium botulinum* o'ta kuchli toksin hosil qiladi (bu toksinni 180 grami 1 ml dr odamni nobud qilishi mumkin). Botulin toksinini 6 ta antigen faolligi aniqlangan – A, B, C, D, E va F.

Qoqshol toksinini *Clostridium tetani* hosil qiladi. Bu klassik ekzotoksin – oqsil sovuqda metanol cho'kishida kulturali suyuqlikdan ajratib olinadi. Kristall toksinning kuchi 1mg azotga oq sichqonlar uchun $100 \cdot 10^6$ minimal o'lim dozada ifodalanadi. Toksinning molekular massasi 67 kDa ga teng. U ko'proq asparagin va glutamin kislotasi qoldiqlari bo'lgan 13 ta aminokislotalardan iborat. Kristallsimon mahsulot turg'un emas va u o'z-o'zidan yuqori antigenli toksoidga aylanadi. (8-bo'lim)

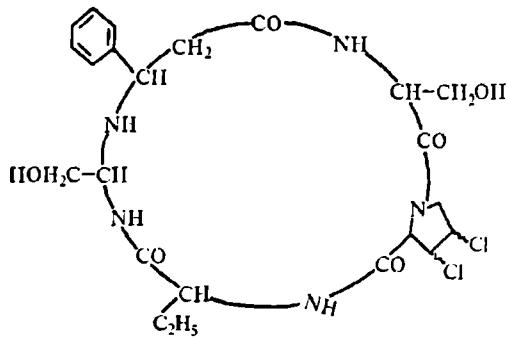
Salmonellaning ko'pgina turlari (qorin tifi va paratif qo'zg'atuvchilari) va *Shigellalar* (ichburug' qo'zg'atuvchilari) endotoksinlar hosil qilib, ular enterobakteriyaning patogenligini aniqlaydi. Lekin *Sh. dysenteriae* ekzotoksin ham hosil qiladi, bu neyrotoksin deyiladi. Bu oqsil modda molekular massasi 82 kDa ga teng. U hayvonlarga yuborilganda 3 – 4 kun ichida o'ladi. Sababi silliq va ko'ndalang

targ'il muskullani falajlaydi. Insonlarda nevrologik o'zgarishlar juda kam uchraydi.

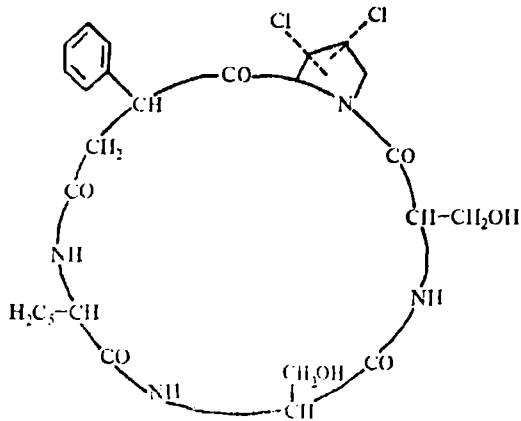
Ko'kyo'tal tayoqchasi *Bordetella pertusis* bir qancha toksin va biologik faol substansiyalar: protektiv (himoyaviy) antigen, gistamin-sensibillovchi faktor (HSF), endotoksin, termolabil toksin, agglyutinogen, gemagglyutininlarni hosil qiladi. Bu moddalar mikroblarning agressiv xossasini aniqlab beradi. Lekin termolobil oqsil-toksini hujayra tashqarisida hosil bo'lmaydi, balki hujayra ichida to'planadi, tashqariga esa lizisdan so'ng yoki sun'iy dezintegratsiya ta'sirida chiqadi. Gomogen holatdagi toksinni olish va tozalash maqsadida, uni dimetilaminoetilselluloza bilan kolonkada adsorbsiyalanadi, keyin xlor eritmasi bilan elyutsiya qilinadi. Tripsin qoqshol toksinini buzadi.

Kasallikning polietiologik roli hisobga olgan holda gangrenoz ekzotoksinlar har xil mikroorganizmlardan hosil bo'ladi. Gazli gangrenani *Clostridium perfringens* (*Cl.welchii*), *Cl.novyi* (*Cl.oedematiens*) va *Cl. Septicum*; kam holda *Cl.bifermentas* (*Cl.difficile*), *Cl.hytolyticum*, *Cl.ramnosum*, *Cl.sordelli*, *Cl.sporagenes* va boshqalar keltirib chiqaradi. Yuqorida keltirilgan klostridiyalar har xil toksinlar hosil qiladi. Ularning ko'pchiligi letal, nekrotik va gemolitik xossalarga ega. *Cl.perfringenes*ning A, B, C va D serovarlari to'liq o'rganilgan. Bu serovarlar α -, ϵ -, ν -, χ -, ϑ - va boshqa ekzotoksinlar hosil qiladi. Birinchisi odamda patologik jarayon rivojida muhim deb qaraladi. α - toksin A letsitinoza, gemolitik va letal faollikka ega. U letsitinni fosforilxolin va diglitseridga parchalaydi ϑ - Toksin α - toksinga o'xshash. Lekin u letsitinaza faolligiga ega emas. *Cl.perfringens*ning ayrim shtamlari kuchli enterotoksin ishlab chiqaradi ($M = 90$ kDa), boshqa klostridiya toksinlardan farqi u kuchli ich ketish (diareyani) chaqiradi. Shuni aytish kerakki, patogen bakteriyalarning ekzotoksinlari fermentativ xossaga ega, masalan α - toksin *Staph.aureus*, α - toksin A *Clostridium perfringens* va boshqalar. Lekin ayrim mikroorganizmlarning endotoksinlari ham fermentativ xossaga ega. Masalan, termolabil nordon oqsil – shartli patogen achitqisimon zamburug'ning endotoksini *Candida albicans* 4 ta substant birlikdan iborat bo'lib, uning 2 tasi karboksipeptidaza va bittasi esa – fosfomonoesteraza faollikka ega.

Toksik siklopeptidlarni ($M \approx 2.6$ kDa) sianobakteriyalar hosil qiladi, masalan *Microcystis aeruginosa*. Boshqa alohida mog'or va zamburug'lar zaharli siklopeptidlar hosil qiladi. *Penicillium islandicum*. Xlorlangan siklopeptid yuqori toksik – sikloxlorotsin ($LD_{50}^* 475$ mkg/kg sichqonlar uchun teri orasiga) hisoblanadi.. Bu mahsulot α - aminobutil va β - amino- β - fenil propionat kislotalar qoldiqlaridan, serin (1:1:2 yoki 1:1:3) va karboksipirrolidan iborat. Boshqa siklopeptid toksin *P.islandicum* hosil qilgan – islanditoksin sikloxlorotin bilan bir muncha o'xshash, lekin boshqa xususiyatlari va aminokislotalar soni qoldiqlarida farq bor. DLm^{**} va DLm_{100} – 3 mg/kg teri orasiga sichqonlar uchun toksikdir. Bu ikki tip toksinlar ham jigarni shikastlab, yemirilishiga olib keladi.

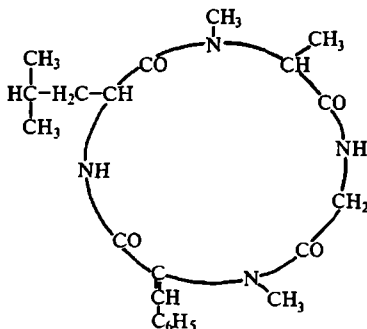


Sikloxlorotin



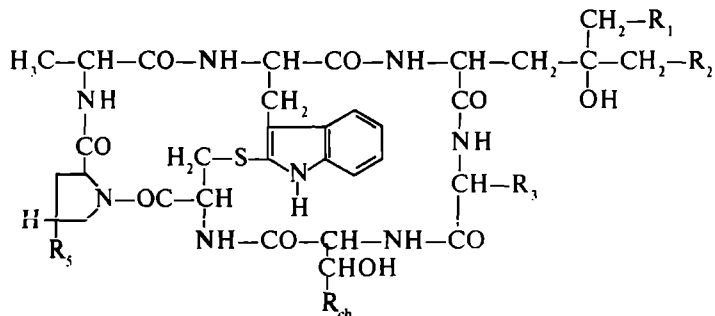
Islanditoksin

Tentotoksin siklotrapeptid ko‘rinishida to‘liq bo‘lmagan zamburug‘ *Alternaris tenuis* dan hosil bo‘ladi. Toksin glitsin va N – metil – degidrofenilalanin, leysin va N – metilalaninidan iborat.



Tentotoksin

Amanita avlodi bazidial zamburug‘lari kuchli toksinlar ajratadi, u organizmni zaharlaydi. Poganka - *A. phalloides* siklopeptidlar -fallotoksinlar (30-jadval) va antitoksin antamanid hosil qiladi:



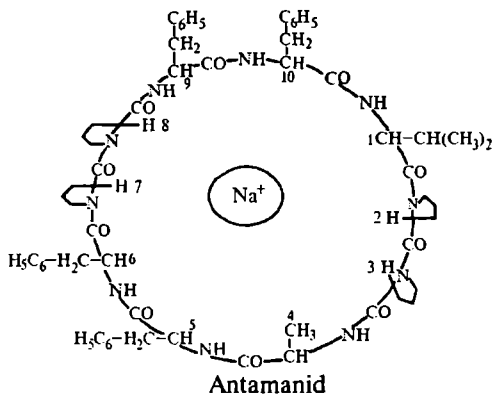
Fallotoksinlar

30-jadval

Fallotoksinlar

Nomi	Radikal				
	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅
Falloidin a	OH	H	CH ₃	CH ₃	OH
Falloin b	H	H	CH ₃	CH ₃	OH
Fallizin c	OH	OH	CH(CH ₃) ₂	CH ₃	OH
Falliitsidin d	OH	H	CH(CH ₃) ₂	COOH	OH
Fallin Ve	H	H	C ₆ H ₅ CH ₂	CH ₃	H

Antamanid – siklik dekapeptid 4 ta L aminokislota qoldig‘idan iborat (alanin, valin, prolin va fenilalanin nisbati 1:1:4:4). 0.5 mg/kg da u oq sichqonlar uchun o‘lim to‘liq dozasi falloidin (5 mg/kg) kuchsizlantiradi



Bir qancha ikkilamchi metabolitlar shartli patogen zamburug‘larning toksini hisoblanadi. Patogen mikroorganizmlarning ikkinchi guruh patogen omili polisaharidlar yoki glikanlar hisoblanadi.. Bunga kapsulali antifagotsitar xossaga ega bo‘lgan pnevmokokk va streptokokk polisaxaridlari kiradi. Bakteroidlar, gemofil tayoqcha, gonokokk, meningokokk, sil mikobakteriyalari, kriptokokk, fransizell, enterobakteriya hujayra qobig‘i va kapsula polisaxaridlari antifagotsitar xossaga ega. Polisaxaridli kapsula har doim ham patogen omil bo‘la olmaydi. Shuning uchun kimyoviy va strukturaviy jihatdan o‘xshash kapsulalar ham patogen omil bo‘la olmaydi, lekin *Sr.neoformans* kasallik chaqirib o‘ziga yashash uchun yaxshi sharoit yaratadi. *In vivo* sharoitida kapsula hosil qilib, bu yerda hujayrani himoyalab, (masalan, fagotsitozdan) patogenlik omilini namoyon qiladi.

Uchinchi guruh patogen omillarga glikokonvugatlar yoki uglevod saqlovchi polimerlar glikolipidlar, glikolipoproteinlar, glikoproteinlar, lipopolisaxaridlar (lipoglikan) va peptidoglikanlar (mureinlar) kiradi. Ular hammasi hujayrada saqlanadi, kultural muhitga ajralib chiqmaydi. Glikolipidlar (sil mikobakteriyasi, psevdomanaslar) ta’sir mexanizmiga qarab bir necha turlarga

bo'linadi. Birinchisi (kord – faktor, ditregalozo -6.6- dimikolat) leykotsit ko'chishini sekinlashtiradi, surunkali granulani hosil qiladi, ikkinchisi eritrotsitlarni gemoliz qiladi.

Glikolipoproteinlar yoki O – antigenlar (masalan, iyersiniy) organizmda ko'pgina reaksiyani chaqiradi. Xlamidiya glikolipoproteinlari nafas yo'li epiteliy hujayrasi va limfa hujayrasini shikastlaydi. Glikoproteintlarga zamburug' allergenlari ham kiradi.

Tipik endotoksinlar brutsell, gonokokklar, ko'k yiring tayoqchalar, xolera vibrioni, enterobakteriyalar lipopolisaxaridlardan (lipoglikanlar) tuzilgan. Ularning molekular massasi 100–900 kDa ga teng. Lipoglikanlar termostabil bo'lib, uch qismdan ya'ni, takrorlanuvchi oligosaxarid qoldiqlari gaptenlarni (determinant guruhlar), polisaxarid qobiq'gi va lipid A ketodezoksioktulonatdan iborat. Endotoksinlarni parenteral yuborilganda, harorat ko'tariladi, leykopeniya gipoglikemiya, gipotenziya va shok, ichki organlar perfuziyasi buziladi. C₃ – komplement va barcha komplement kaskad reaksiyalarining faollashuvi, ichki tromboz (o'lim bilan yakunlanish) kuzatiladi.

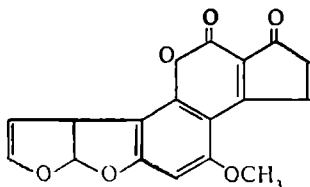
Peptidoglikan (murein)lar yallig'lanish o'chog'ida muhim rol o'ynaydi.

To'rtinchi guruh omillariga lipoproteinlar, sil mikobakteriyasi va patogen iyersiniylar lipoproteinlari kiradi. Birinchisi silga sezgirligini oshiradi, ikkinchisi antigen V va W nomi bilan kasallik chaqiruvchining ichki hujayra yashovchanligini oshiradi. Lipoproteinlar boshqa patogen mikroorganizmlar hujayralarida ham uchraydi, lekin ular to'liq o'rganilmagan.

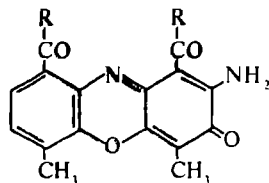
Beshinchi guruh omillariga fosfatidlar, masalan sil mikobakteriyasi ajratadigan fosfatidlar kiradi. Ular hujayra reaksiyalarida kazeoz (tvorogsimon) hujayra parchalanishiga olib keladi. Bu fosfatlarga – glitserin saqllovchi lipidlar, fosfatidserin, fosfatidilxolin, fosfadiletanolamin kiradi. Fosfatidilxolinlar leysitidin ham deyiladi. Hamma fosfatidlar dipolyar ion saqlaydi. Kimyoviy reaksiyalarda *in vivo* sharoitida qatnashadi. Lekin mikroorganizmlar fosfolipazalari mikobakteriya fosfatidlariga nisbatan kam faoldir, chunki ular hujayralarda boshqa strukturalar bilan bog'langan bo'lib, bunday kompleksi moddalarga spetsifik fermentlar ta'siriga yetarli chidamlilikni ta'minlaydi.

Oltinchi guruh patogen omillarga fosfoproteinlar kiradi. Ularga o'rganilgan F – 1 fraksiya misol bo'ladi va u patogen mikroorganizmning irsiy hujayrasida saqlanadi hamda fagotsitar jarayonni tormozlaydi.

Yettinchi guruhga oldingi oltita guruhga kirmagan moddalar kiradi. Avval oqsil bo'lmagan zamburug' toksinlari kiradi. Bunday xususiyatga aspergillar, penitsillar va boshqalar kiradi. Aspergillar orasida *Aspergillus flavus* – Flavotoksin yoki aflotoksin mahsuloti yaxshi o'rganilgan. B1, B2, B2 α , G1, G2 α , M1, M2. Aflotoksin B1 gomolitik mahsulot (C₁₇H₁₂O₆) gacha parchalanadi, ular ko'pincha zararlangan *Asp.flavus* ovqatlarda va yem mahsulotlarda bo'ladi. Ta'sir mexanizmi aktinomitsin D ga o'xshash. DNK ga bog'liq RNK sintezini to'xtatadi, kompleks DNK hosil bo'lishida ishtirok etadi.

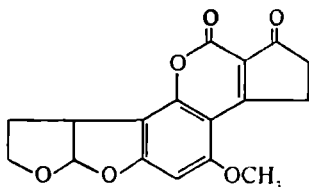


aflotoksin B1

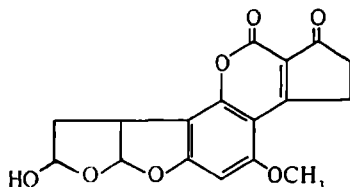


aktinomitsin D (R – oligopeptid qoldig'i)

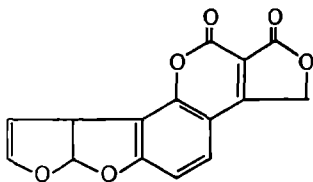
Aflotoksinlar B1 ko'rinishiga o'xshash, lekin odam va hayvonlar uchun kam zaharlidir. Yangi tug'ilgan o'rdak LD₁₀₀ 15-20 mkg D1 uchun 85mkg – B2 uchun,40 mkg G1 uchun va 175 mkg G2 uchun. Aflotoksin M2 aflotoksin B2 ning toksik metabolitidir.



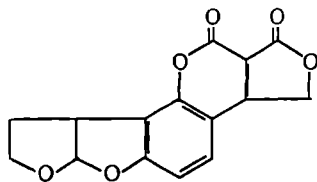
B2



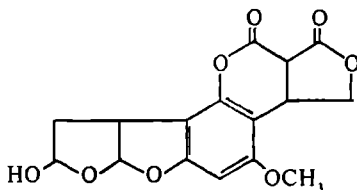
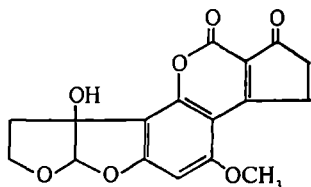
B2 α



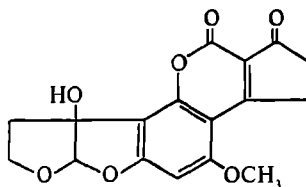
G1



G2

G2 α 

M1



M2

Aflotoksinlar odamlarda va sezgir hayvonlarda surunkali o'tkir toksikoz (aflatoksikoz) keltirib chiqaradi. O'tkir intoksikatsiyada kasal qayt qiladi, titroq tutadi, koma (koma lotinchada xushidan ketish)ga tushadi miya qobiqlarida shish kuzatiladi, bunda qonda bog'lanmagan ammiak hosil bo'ladi. Surunkali zaharlanishda hayvonlarda (kalamush va o'rdaklarda) jigar shishi, buyrak shishi, ayrim paytlarda o'pka shishi kuzatiladi.

Odamdagi birlamchi jigar raki aflatoksinni doimiy ovqat bilan 500 mg/kg dozada qabul qilganda kelib chiqadi. *Asp.parasiticus* ham aflatoksin mahsulotini berishi mumkin. Har xil aspargillalar hosil qilgan mikotoksinlar orasida gletoksin, oxratoksinlar A, B, C patulin, sterigmatotsistin, tremorgen, sitoxalazinlar, sitrininlar aniqlangan.

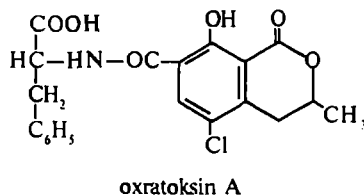
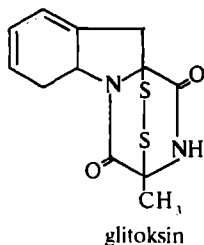
Toksinar. Ayrim aspargillalar hosil qiladigan toksinlar

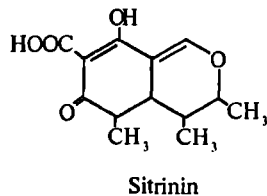
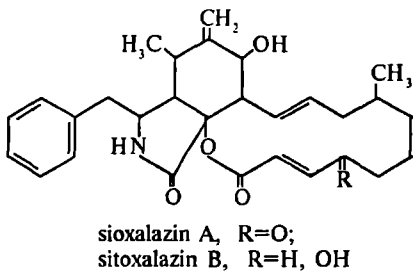
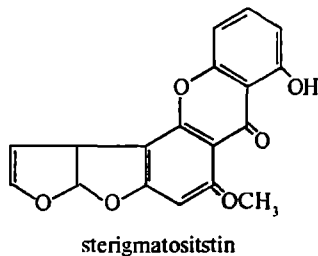
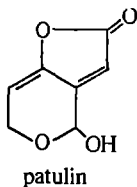
Nomi	Podutsent	Harakat
Aflatoksin	Asp.flavus Asp.parasiticus	Jigar zaharlanishi, konserogenlik, mutagenlik, terotogenlik
Gliotoksin	Asp.giganteus Asp.fumigatus	Buyrak zaharlanishi
Oxratoksin	Asp.ochraceus	Buyrak zaharlanishi, neyrotoksik, jigarda yog' infiltratsiyasi
Patulin*	Asp.terreus Asp.niverus Asp.candidum	Jigar zaharlanishi, buyrak zaharlanishi, konserogenlik, o'pka shishilari, antidyuretik
Sterigmatotsistin	Asp.versicolor Asp.nidulans	Buyrak zaharlanishi, jigar zaharlanishi, konserogenlik
Termogren	Asp.clavatus Asp.flavus Asp.candidaum	Neyrotoksik, teri osti hujayralarining sarkomasi
Sitoxalazin	Asp.clavatus	Nerv-mushak zararlanishi, fagasitozaning
Sitrinin**	Asp.terreus Asp.niveus Asp.candidum	tormozlanishi, shikastlanishi Buyrak zaharlanishi, neyrotoksik, qon bosim tushishi

* ayrim penitsillin turlari (*P.expanasum*, *P.patulum*)

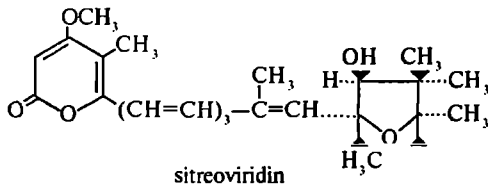
** ayrim penitsillin turlari (*P.citrinum*, *P.lividum*)

Oxrotoksinlar biri-biridan o'zaro kam farq qiladi. Oxratoksin B va A tipidan farqi xlor saqlamaydi, Oxratoksin C – bu A etiloxratoksidir:



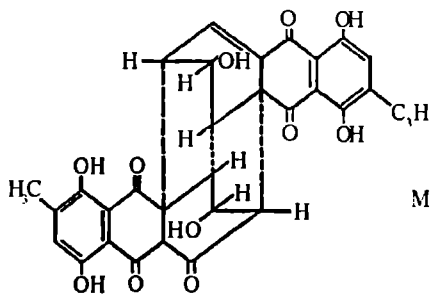


Boshqa zamburug' toksinlardan sitreoviridin, *Renicillium citreo-viride*:

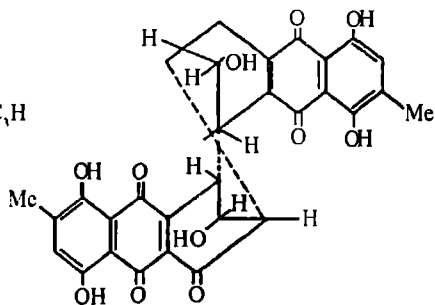


Bu zamburug' bilan zararlangan guruchni yeganda o'tkir zaharlanish bo'lib, og'ir ko'rinishi falajlikka, o'limga olib keladi. Bu holat nafas mushaklarini falajlanishidan kelib chiqadi.

P.islandicum hosil qiluvchi 7 ta pigment (Iridoskrin, islanditsin, katenarin, lyuteoskirin, rubroskirin, skirin, eritroskirin) faqat lyuteoskirin mikotoksin bo'la oladi. Bu zamburug' *P.citreo-viride* singari guruchni zararlaydi. Lyuteoskirin fotokimyo reagent bo'lib, yumilyutoyeskinga to'g'ri quyosh nurlari va ultrabinafsha nurlanishda 10 soat davomida 295 nm da transformatsiyalanadi. Boshqa sanalgan pigmentlar lyuteoskirin bilan o'xshash, lekin ular bilan ideintik emas.



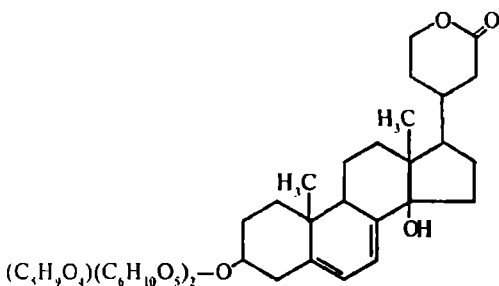
(-) lyuteoskirin



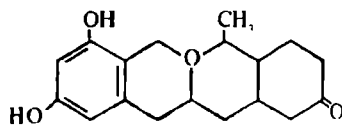
lumiluteoskirin

P.islandicum sanab o'tilgan pigment, toksinlardan tashqari zaharli siklopeptidlar hosil qiladi (7.2-bo'lim).

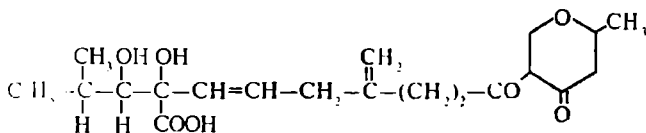
Boshqa tur ipsimon zamburug'lar ham ma'lum bo'lib, Ular toksik, oqsil bo'lmagan mahsulotni hosil qiladi. Masalan, *Alternaria*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Gibberella*, *Helminthosporium*, *Sclerotinia*, *Sporodesmium* va boshqalar kiradi. Kimyoviy tuzilishi quydagicha:



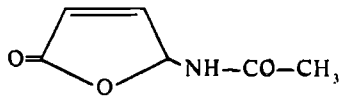
F.sporotrichoides dan fuzariogenin



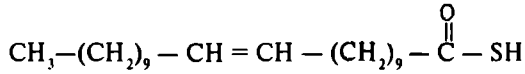
G.zeeae dan zearalenon



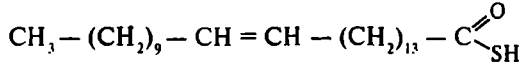
Alternaria kikuchiana dan alternar kislotasi



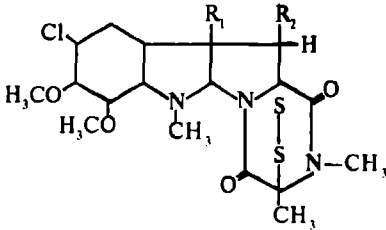
asetil- γ -amoni- $\Delta^{\alpha\beta}$ – butenolid
– *F.nivale* dan



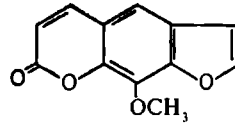
Cl.fagi dan fagikladospor kislota



Cl.epiphyllum dan epikladospor kislota

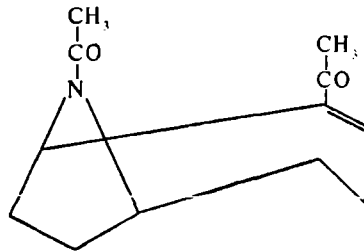


A va B sporidesmin
Sporodesmium bakerianum
A: $R_1=R_2-\text{OH}$
B: $R_1-\text{OH}, R_2-\text{H}$



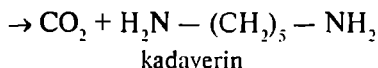
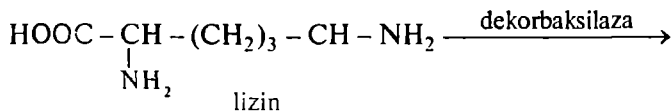
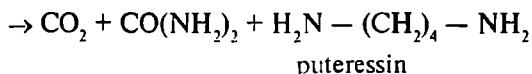
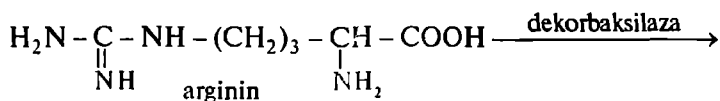
8-metoksipsoralen
Sclerotinia sclerotiorum dan

Oqsil bo'lmagan tabiiy toksik mahsulotlar boshqa bakteriyalar, masalan toksin VFDF sianobakteriya *Anabena flos aquae* hosil qiladi:

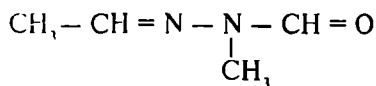


Patogen omil ozod lipidlar, bir qancha organik aminlar, metall ionlari bo'lishi mumkin. Ozod lipidlar yoki neytral yog'lar mikrobu hujayralaridan autoliz jarayonida ajraladi, masalan ular yallig'lanish joyida fagotsitlarni bloklay qo'yadi. Bunday sharoitda ozod lipidlar yuzaga — faollik xossasi namoyon qiladi, natijada multqatlam har bir faza chegarasida hosil bo'ladi.

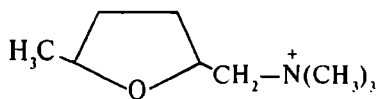
Organik aminlar bo'lgan — putressin va kadaverin, qoqshol tayoqchasi, xolera vibrioni, bir qancha zamburug'lar va boshqalardan hosil bo'ladi. Ikkala diaminlar ham o'ldiruvchi zaharga kiradi. Ular makroorganizmga umumiy toksik ta'sir qiladi. Bu aminlar infeksiya tushgan joyda dekarboksilaza ta'sirida arginin va lizin saqlovchi oqsil fermenti orqali hosil bo'ladi:



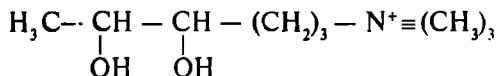
Bazidiyal zamburug'lar har xil azotli (oqsil bo'lmagan) zaharli mahsulot giranitrin (plazmaga qarshi zahar), muskarin va muskaridin (inson asab sistemasida M- xolinoretseptorlar bilan ta'sir qiladi) hosil qiladi:



Giromitrin *Helvella species* dan



L(+) muskarin *Amantia muscarina* dan



Amanita muscarinadan muskaridin

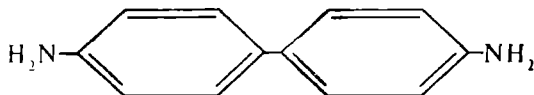
Ayrim metall ionlari bir hil patogen bakteriyalarning virulentligini oshiradi. Masalan temir. Bu sharoitda temir saqlovchi fermentlar sintezi oshadi, bunda makroorganizmdagi infeksiyon kasallikni chaqiruvchi hujayraning yashovchanligi oshadi.

7.3. Infeksiyon kasalliklar kimyoterapiyasi

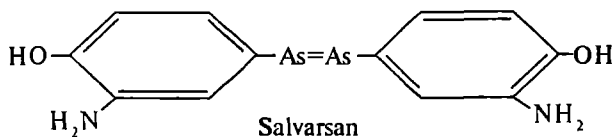
Kimyoterapiya – bu mikroorganizmlar chaqirgan kasalliklarni, kompleks davolashda spetsifik ta’sirga ega kimyoviy vositalarni amaliyoti va nazariyasidir. Agar bunday kasallik chaqiruvchi patogen mikroblar bo’lsa, unda gap infeksiyon kasalliklarni kimyo terapiyasi haqida boradi.

O’sma hujayralarning yuqumli kasallikni qo’zg’atuvchilariga tenglashtirish mumkin, vaholanki ular shu kasallikka mos bo’lgan. asosiy xususiyatlardan biri, ya’ni yuqumlilik xususiyatidan mahrumdirlar. Bu hollarda o’sma kasalliklari kimyoterapiyasi haqida gapiriladi. Nihoyat, kasallik qo’zg’atuvchilari, ko’p hujayrali organizmlar — gelmintlar ham bo’lishi mumkin. Bunda gelmin-tozlar kimyoterapiyasi haqida gapiriladi.

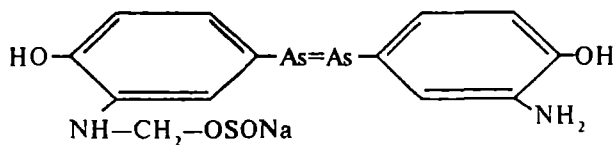
Bu kitobda infeksiyon kasalliklar kimyoterapiyasi haqida qisqa ma’lumotlar berilgan. Kimyoterapiyaning asoschisi, kimyoterapiya g’oyasini shakllantirgan P. Erlix (1985) hisoblanadi. U benzidin bo’yoqlarining antiprotozooy ta’sirini isbot qildi, birinchi bo’lib zaxm kasalligini davolovchi mishyak preparatlari — avval salvarsan. keyin neosalvarsan yoki novarsenolni (I va II aralashma qo’shilgan) sintez qildi va amaliyotga tadbiiq qildi.



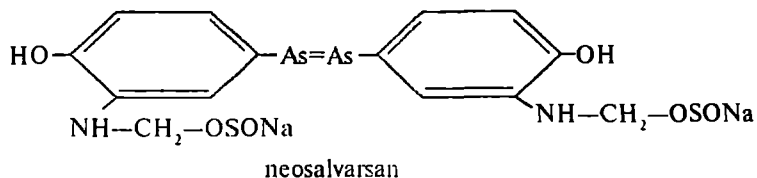
Benzidin



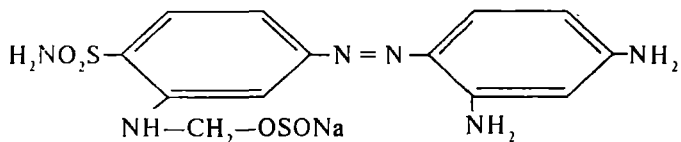
I



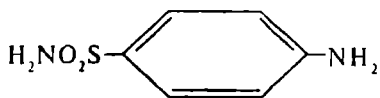
II



Mana shu vaqtdan birinchi davr ilmiy kimyoterapiya davri (oldin emperik terapiya davri bo'lgan) boshlandi. Infektsion kasalliklar kimyoterapiyasida eng taniqli era – bu qizil (prontozil), so'ng oq (prontalbin) streptotsidlarning yaratilishi bo'ldi (G. Domagn, 1935), ikkinchi davr – sulfanilamidoterapiya davri boshlandi:



Qizil streptotsid



Oq streptotsid

Oq streptotsid qizil streptotsidning asosiy tarkibiy qismi bo'lib chiqdi. Uning strukturasi hozirgi kungacha, ayniqsa stafilokokk, streptokokk, gonokokk va boshqa ayrim patogen bakteriyalar chaqirgan kasalliklarni davolashda keng qo'llanilayotgan sulfanilamid preparatlarining asosida yotadi.

Ilmiy kimyoterapiyaning uchinchi davri penitsillin (A.Fleming 1929-yil)ning yaratilishi va alohida modda sifatida olinishi (X.Floriy va B.Cheyin 1940-yil) bilan bog'liq.

Endi antibiotikoterapiya asri boshlandi. 15-yil davomida streptomitsinlar, tetrasiklinlar, xloramfenikol, antibiotik - makrolipidlar va boshqalar kashf qilindi.

XX asrning 1960-yillar boshidan to'rtinchi bosqich kombinirlangan kimyoterapiya davri boshlanadi, ya'ni kimyoterapevtik moddalar bir-biri va boshqa dori vositalari bilan turli kombinatsiyalarda qo'llanildi. P.Erlix tomonidan kiritilgan quyidagi tushunchalar, ya'ni maksimal dozasi [dosis tolerate (DT)] va minimal davolash dozasi [Dosis curative (DC)] kimyoterapevtik indeks $I = DT/DC$ hozirgacha o'zining ahamiyatini yo'qotmagan. Hozir kimyoterapevtik indeksning boshqa aniqlanish berilgan: o'rtacha letal doza (LD_{50}) o'rtacha samara doza (ED^*_{50}) ga nisbati va yoki $I = LD_{50}/ED^*_{50}$.

Kam zaharli yoki zaharli bo'lmagan kimyoterapevtik preparat yetarlicha katta qiymati I ($I > 1$) bilan xarakterlanadi. Agar $I \leq 1$ bo'lsa, preparat toksik yoki yuqori toksikdir. Kimyoterapevtik indeks – abstrakt kattalik bo'lib, qoidaga binoan amaliyotda hayvonlarda ko'rilgan eksperiment natijalarini insonlarda o'tkazish kerak bo'ladi. Shuning uchun u yoki bu preparatning toksikligi haqidagi ma'lumotlar absolut qiymatga ega emas.

Sog'liqni saqlash amaliyotida yuzlab dorivor moddalar va ularning minglab dori shakllari (tabletkalar, surtmalar, suspenziyalar, kukunlar, inyeksiya eritmalar va b.) qo'llaniladi.

Individual kimyoterapevtik vositalarni qo'llash amaliyotida "Bir dori yaxshi, ikkitasi zo'r, uchtasi xohlagan kasalni davolaydi" degan fikrlarni noo'rinligini aniq isbotladi. Kimyoterapevtik moddalarning empirik kombinatsiyasi ayniqsa klinik sharoitlarda chidamli mikroorganizmlar sonining oshib ketish sabablaridan biri bo'ldi, chunki bunda tavsiya etilgan dori vositalariga infeksiyon kasalliklar

qo'zg'atuvchilarning sezgirligi hisobga olinmadi. Shunday bo'lsa ham kombinatsion kimyoterapiya davr talabi edi, lekin kombinatsiyada ilmiy asoslangan kimyoterapevtik moddalarni tanlash muhim bo'ldi.

1. Kimyoterapiya boshlashdan oldin infeksiyon kasallikning patologik material namunasi tekshiriladi, kasallik chaqiruvchi borligiga va klinik tashhisni etiologik tashhis bilan tasdiqlash kerak. Tanlangan kimyoterapevtik moddaga kasallik chaqiruvchining sezgirligini aniqlash kerak.

2. Qisqa vaqt ichida shubha qilinayotgan qo'zg'atuvchini o'ldira olishi uchun chorasiz qolgan bemorga bitta mikrobg qarshi modda yuborilib turiladi va u modda shubha qilinayotgan infeksiyon kasallikka ta'sir qiladi degan umidda yuboriladi. Kasallik qo'zg'atuvchisi indentifikatsiya qilinguncha dori moddasi uni o'ldiradigan maqsadda yuboriladi shundan so'ng maxsus kimyoterapevtik modda yuboriladi.

3. Agar infeksiyon kasallikni bir emas, bir nechta (aralash infeksiya) patogen mikroblar chaqirgan bo'lsa, ikkita yoki undan ortiq kimyoterapevtik moddalar ishlatiladi. Ularning har biri alohida mikroblar florasi ta'sir qiladi. Bunday kombinatsiya bitta preparatdan samaraliroq. Ayrim hollarda teri, tananing ochiq bo'shlig'i infeksiyon kasalliklarida, infeksiyon yaralarda, sust adsorbsiyalangan tor doiradagi antibakterial moddalarni masalan: polimiksinlar, ayrim aminoglikozidlar, batsitratsinlarni mahalliy qo'llanilganda amalga oshiriladi. Yurak qon-tomir, nafas olish va siydik chiqarish sistemalarining aralash infeksiyalarida ham xuddi shunday holatlar kuzatiladi.

4. Bitta dorining ta'siridan ko'ra, bir vaqtning o'zida ikkita dori qabul qilish yaxshi natijani beradi. Bunda birinchi moddaning antimikrob ta'sirini, maxsus qo'zg'atuvchiga qarshi ikkinchi modda aktivlashtiriladi. Kimyoterapevtik moddaning bunday sinergizmni oldindan har doim ham bilib bo'lmaydi, lekin u *Streptococcus faecalis* enterokokklari chaqirgan bakterial endokardit terapiyasiga xarakterlidir.

5. Bitta dori preparatga qo'zg'atuvchining chidamliligi oshishi sabab, preparatlarni birgalikda qo'llash juda muhimdir. Ikkinchi

dori preparatini qo'shish, ko'p hollarda chidamlilik oshishini sekinlashtiradi. Bunday holatlar sil kasalligida kuzatiladi va bu shu kasallikda izoniazid, etambutal, streptomitsin, rifampitsin va boshqa dorilar kombinatsiyasini tavsiya qilishga asos bo'ladi. Analogik vaziyat boshqa infeksiyon kasallarda ayniqsa og'ir hollarda hammaqsadga muvofiqdir. Quyidagi antibiotiklarga qo'zg'atuvchini chidamliligi nisbatan osongina oshib borishi mumkin, ya'ni streptomitsinga, karbenitsillinga, eritromitsinga va boshqalarga. Shuning uchun *Pseudomonas aeruginosa* chaqirgan infeksiya bilan kurashda karbinitsilin bilan gentamitsinning kombinatsiyasi tavsiya etiladi.

6. Kimyoterapevtik moddalar kombinatsiyasi nojo'ya reaksiyalarning intensivligi va chastotasini bartaraf etish mumkin. Agar kasallik qo'zg'atuvchisi biron bir dori preparatining nojo'ya ta'sirlar keltirib chiqaradigan dozasi sezgir bo'lsa, unda dorilar kombinatsiyasida yarim dozani qo'llash yetarlidir. Bunday kombinatsiya asosli bo'ladi. Masalan, *Ps.aeruginosa* ga qarshi davolashda levomitsitin bilan polimiksinning kombinatsiyasi.

Kimyoterapevtik moddalarni immun preparatlar bilan kombinatsiyasi maxsus ko'rsatmalar bo'yicha amalga oshiriladi, ya'ni surunkali, og'ir kechuvchi infeksiyalarda, immun sistemasini faollashtirish uchun; kasallik qo'zg'atuvchiga qarshi samaraliroq ta'sir qilish uchun. Immun sistemasini faollashtirish bemorlarga vakcina yuborish orqali amalga oshiriladi (ayrim hollarda shu kasalning o'zidan ajratib olingan patogen mikroorganizm shtamididan tayyorlangan autovaksinalar).

Kasallik chaqiruvchini yo'qotish uchun immun zardoblari yoki γ – globulinlar ishlatiladi. Agar ular antitoksik bo'lsa, unda ularni kimyoterapevtik moddalar bilan kombinatsiyasining maqsadi, patogen mikroblar ishlab chiqaradigan toksinni zararsizlantirish va qo'zg'atuvchini bartaraf qilish yoki rivojlantirishini to'xtatish bo'ladi. Kimyoterapevtik moddalarning kombinatsiya holda qo'llash dinamikasi sinergizm, antoganizm yoki indiferent shaklida namoyon bo'ladi.

Sinergizm – bu ikkita preparatning kombinatsiyasi natijasida mikrobg qarshi ta'sirning kuchayishi bo'lib, bunda yig'indi ta'sir har bir preparatning (katta dozalarda ham) alohida ta'siridan

kuchliroq bo'ladi. Keyinchalik shu dorilar ishlatilganda kutilgan samara yuqori bo'ladi.

Antoganzim – bir doriga boshqa bir dori qo'shilganda antimikrob effektning pasayishidir.

Indifferentlik = sinergizm va antoganzimga nisbatan ko'p uchraydi. Bunda kimyoterapevtik moddalar kombinatsiyasidan samara har birini alohida ishlatilganidan ortmaydi, yoki ta'sir doirasi individual preparatlarni tavsiya qilingan dozalarda samaralar arifmetik summada ifodalanadi.

Amaliyotda ayrim hollarda kimyoprofilaktikada qo'llaniladi, ya'ni yuqumli kasallik qo'zg'atuvchilarni *in vivo* rivojlanishini oldini olishda kimyoterapevtik moddalar ishlatiladi. U, odatda, dori vositalarining maxsus doirasiga va spetsifik qo'zg'atuvchilarga yo'naltirilgan. Shunda, streptokokk infeksiyasi asorati bo'lgan, revmatizm va glomeluronefrit kasalligining spetsifik kimyoprofilaktikasida penitsillin preparatlari, kamroq sulfanilamid preparatlari qo'llaniladi. Bu yerda shuni e'tiborga olish lozim, β – gemolitik streptokokklarning penitsillinga rezistentligi, odatda, rivojlanmaydi. Streptokokklarni tomoq va xalqumdan yo'qotish uchun hamda streptokokkdan keyin asoratlarning oldini olish maqsadida penitsillindan tashqari eritromitsinni ham qo'llash mumkin. Meningokokk kasalliklarining kimyoprofilaktikasi uchun penitsillin, rifapmitsin, hamda tetrasiklin qatoridagi bir qancha (masalan, minotsiklin) preparatlar ishlatiladi. Bir qancha venerik kassaliklarga nisbatan (so'zak, zaxm) benzilpenitsillin, chaqaloqlar blennoreyasini oldini olish uchun 1% li kumush nitrat eritmasi ishlatiladi. O'lat kasalligi bilan kontaktda bo'lgan xavfli holatlarda sulfidiazin og'iz orqali yuborilganda, toshмали tif kimyoprofilaktikasi uchun levomitsitin yoki tetrasiklin ishlatiladi. Kimyoprofilaktikani nasliy kasalligi bor insonlarga yoki qaysidir infeksiyon kasallik chaqiruvchiga moyil insonlarga ta'sir qilishi mumkin. Masalan, yurak porogi bilan og'rigan kishilar infeksiyon endokardit kasalligiga moyil bo'ladi (qo'zg'atuvchilar *Streptococcus viridans*, *Str. faecalis*). Bunday hollarda benzilpenitsillin samarasi profilaktik vosita hisoblanadi.

Pnevmonokokklar va gemofil tayoqchalari bronxoektazi, surunkali bronxit emfizema va boshqa o'pka kasalliklarining sababchisidir. Bunda kimyoprofilaktika sifatida ampitsillin, tetrasiklin yoki sefalosporin guruh preparatlari yordam beradi. Pemfigus (pufakcha)kabi og'ir kasalliklari bilan og'rigan va uzoq vaqt kortikostteroid gormonlar qabul qilgan bemorlarda bakterial infeksiyaga qarshiligi sezilarli darajada susayadi. Bunday bemorlarga klinik sharoitlarda shu mikrofloraga xos kimyoterapevtik vositalarni tavsiya qilish mumkin. Ayrim hollarda operatsiyadan oldin va operatsiyadan keyingi kimyoterapiya belgilanadi. Ichakning pastki bo'limida, yurak, ko'z, yirik bo'g'imlar va tananing boshqa qismlari operativ muolajaga tayyorlashda protozoy infeksiyon kasalliklarda kimyoterapevtik profilaktika amalga oshiriladi. Viruslarga qarshi kimyoviy profilaktika kam amalga oshiriladi. Masalan, amantadin A tip gripp virusning oldini olishda ishlatiladi. Infeksiyon kasalliklarning oldini olishda immunopreparatlaridan foydalanish 8-bobda ko'rsatilgan.

Savollar

- 1. Shartli patogen va obligat parazit mikroorganizmlarga qaysi bakteriyalar kiradi?*
- 2. Patogen mikroorganizmlar hosil qiluvchi qaysi kimyoviy moddalar patogenlik va agressivlik faktorlariga kiradi?*
- 3. Qaysi turdagi mikroblar toksin hosil qiladi va qaysi turdagi toksinlarga bo'linadi?*
- 4. Aflatoksinlarning ta'sir mexanizmi va kimyoviy strukturasi qanday?*
- 5. Infeksiyon kasalliklarning kimyoterapiyasining rivojlanishi amaliyotida qaysi moddalar ishlatilgan?*
- 6. Dorilarda indifferentlik, sinergizm, antagonizm kombinatsiya holati amaliyotda qanday jarayonlar?*
- 7. Patogenlik, virulentlik, invazivlik va infeksiyonlik qanday jarayon hamda qaysi faktorlar orqali kuzatiladi?*
- 8. Mikroorganizmlarda agressivlik faktori bo'lib, qaysi fermentlar kiritiladi?*

8.1. Immunitet va immun sistema

Organizm ichki muhitining doimiyligini ta'minlashda yoki gomeostazda boshqa sistemalar (nerv, endokrin) qatori immun sistema ham katta o'rin tutadi, uning komponentlariga maxsus to'qimalar, molekula va genlar kiradi.

To'qima komponentlariga makrofaglar, limfotsitlar yordamchi dendritli hujayralar (immunkomponent hujayralar (IKH) yoki immunotsitlar); molekular - IKH ajratadigan antitela va eruvchi omillar; genetik - xromosomalardagi genlar kiritiladi. IKH timusda, taloqda, limfa tugunlarida, suyak ko'migi, ichak Peyr pilakchalarida va qonda joylashgan bo'ladi.

Immun sistema — organizmdagi geterogenligi va murakkabligi yuqori bo'lgan sistemalardan biri hisoblanadi. Odamda, masalan, u $2 \cdot 10^{12}$ limfotsitlar va 10^{20} antitela molekulalarini o'z ichiga oladi, ular tashkil etilishiga ko'ra o'xshash, ammo maxsus jihatlari bilan farq qiladi.

Harakatdagi qonda makrofaglar hujayralari yoki monotsitlar (biriktiruvchi makrofag hujayra jigarda, biriktiruvchi to'qimada, limfa tugunlari va boshqa organlarda) limfotsitlar, polimorfyadroli va segmentoyadroli (donador) leykotsitlar esa granulotsitlar yoki mikrofaqlar va qon plastinkasi — trombotsitlar bo'ladi. Ulardan oq qon hujayrasi leykotsitlar — monotsitlar, limfotsitlar, granulotsitlar; qizil qon tanachalariga eritrotsitlar va trombotsitlar kiradi.

Qondagi monotsitlar hajmi yirik bo'lib, (diametri 10—12 mkm gacha) bularga oq qon hujayrasi 4—8% kiradi. Monotsitlarning asosiy funksiyasi — antigenlar axborotini qayta ishlab, limfotsitlarga yetkazib berishdir. Limfotsitlar orasida T- va B-hujayralar farqlanadi, ular keyingi bo'limlarda ko'rib chiqiladi. Limfotsitlar miqdori qonda umumiy leykotsitlar sonining o'rtacha 30% ni tashkil etadi. Leykotsitlar hajmiga ko'ra katta (> 10 mkm), o'rtacha (7—10 mkm) va kichiklarga (5—6 mkm) bo'linadi.

Granulotsitlar hissasiga oq qon hujayralarining katta qismi to'g'ri keladi (~80%). Ularning kattaligi o'rtacha 7—10 mkm bo'ladi.

Bulardan neytrofillar (60—70%), eozinofillar (2—4%) va bazofil (0,5—1%) granulotsitlar farqlanadi, bunda bazofil analoglari - semiz to'qima hujayralaridir.

Granulotsitlar asos va nordon bo'yoqlar aralashmasida bo'yab ko'rilganda (gematoksilin + eozin) ularning segmentlangan yadrosi, donadorlik miqdori, hajmi, sitoplazmada bir tekis emasligi aniqlangan. Neytrofillarning asosiy funksiyasi — fagotsitoz (asosiy mikroorganizmlar); eozinofillarning esa gistamin almashuvida va fagositozda; bazofillar — geparin, gistamin, kinin, antikoagulyantlar va boshqa biologik faol mediatorlarni to'plashda ishtirok etadi.

Eritrotsitlar (hajmi 7—8 mkm) kislorodni to'qimalarga tashuvchi va karbonat kislotani to'qimalardan olib chiquvchi hisoblanadi; trombotsitlar - tromboplastin yoki trombokinaza fermentlarini tutadi, qon quyilishidagi reaksiyalarda ishtirok etadi.

Shunday qilib, hujayra va oqsillar turli-tuman bo'lsada ulardan ayrimlari immun sistema komponentlari bo'la olar ekan. Bu komponentlar va umuman immun sistemaning integral funksiyasi individning immun statusini ta'minlab beradi. Ular asosiy gistomoslashuv kompleksi genlari tomonidan kodlanadigan yuza antigenlari yordamida o'zaro ta'sirda bo'ladi.

Gistomoslashuvning asosiy kompleksida 3 guruh genlarini ajratish mumkin. Birinchi guruh gistomoslashuv antigenlari sintezini kodlaydi, ular barcha yadro hujayralari yuza membranalarning o'ta polimorf glikoproteinlaridir. Bu glukoproteinlar faqat bitta hayvonda bir xilda bo'ladi, hatto bir turga mansub organizmlarda ham farq qiladi, bu bilan har bir organizmning antigen individualligi aniqlanadi. Bu antigenlarning tuzilishi sitolitik limfotsitlar bilan taniladi, ajratilib olinadi, shuning uchun ular nishonga o'xshab aniqlanadi va begona transplantant (ko'chirib o'tkazilgan organ, to'qima) o'suvchi to'qimalar va transshakllangan virus to'qimalarini tanib olishda ishtirok etadi.

Ba'zi transplantatsiyalanuvchi antigenlarning birlamchi tuzilishi va konformatsiyasi hozirga kelib aniqlangan yoki jadallik bilan o'rganilmoqda. Odam organizmida HLA-A va HLA-B antigenlar farqlanadi (HLA - ingliz tilidan *human leucocyte antigen* — odam leykotsit antigeni), ularning genlari 6-xromosomalarda joylashgan va har doim tarkibida og'ir va yengil zanjir tutadi. Og'ir

zanjir (M=45 kDa) fosforlangan hujayraning ichki C — oxirgi qism molekulasida va ajralib turuvchi a 1-, a 2- va a 3- domenlardan tuzilgan.

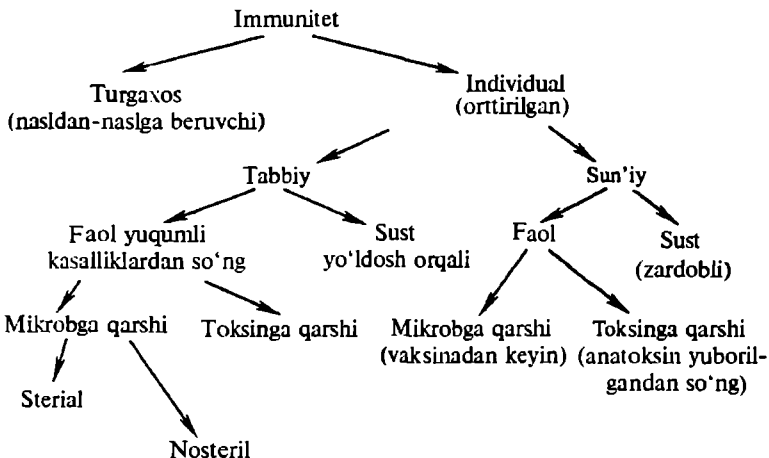
Ikkinchi guruh genlar kompleksi (D-lokus odamlarda) immun javobni boshqarib turishda katta rol o'ynaydi. Bularni Ir - genlar deb ataldi (ing. tilidan *Immune response* — immun javob). Ularning mahsuloti limfotsitlar va makrofaglar yuzasida joylashgan limfotsitlar funksiyasida effektorlikni (xelper yoki supressorlik ing. tilida *helper* — yordamchi, *suppress* — susaytiruvchi) amalga oshiradi, antigen begona yoki o'ziniki ekanligi ko'pincha aniqlanadi.

Odamning ko'p kasalliklari D-lokus kompleksiga bog'liq bo'lib, antigen tuzilishi virus yoki bakteriyaga qarshi immunitet javobining kuchi va yo'nalishini belgilaydi.

Uchinchi guruh genlari komplementining ayrim komponentlari tuzilishini kodlaydi.

Immunitet — (lotincha immunitas — nimadandir xolos bo'lish) makroorganizmning tug'ma yoki orttirilgan, har xil genetik begona antigenlarga nisbatan maxsus yo'naltirilgan himoyasidir. Bunday antigenlarga makro va mikroorganizmlardan har xil hujayralar, (odamning o'zgargan to'qimalari) struktura komponentlari — oqsil, yuqori molekullari polisaxaridlar, glikokonyugatlar (glikoprotein, peptidoglikanlar, lipopolisaxaridlar va boshqalar) o'zining antigenligini ko'rsatadi. Shulami hisobga olib, immunitet quyidagi tiplarga bo'linadi; mikrobgga qarshi, antitoksik, transplatantga qarshi. Birinchi holda ular virusga, bakteriya hujayrasiga, zamburug'lar yoki sodd organizmlarga qarshi qaratilgan, ikkinchi holda ba'zi bakteriyalar ishlab chiqaradigan toksinlarga qarshi (*Clostridium teteni*, *Cl botulinum*, *Carunebacterium dipntheriae* va boshqalar), o'simliklar, sudralib yuruvchilar, masalan, ilon (oddiy zaharli qora ilon *Vipera berus*, cho'l zaharli qora iloni *Vipera Rennarbi* va boshqalar), uchinchi holda — begona to'qimalarga, ularni ko'chirib o'tkazilgan operatsiya jarayonida (teri, buyrak, yurak, suyak ko'migi) yoki qon quyilganda hosil bo'luvchi immunitet.

Immunitetning vazifasi hujayrada begona moddalarni yo'q qilishga, irsiy axborotni o'zinikidan farqlashga va makroorganizmning ichki muhitini hayot davomida bir xilda saqlashga qaratilgan:



Immunologiya fanining asoschilari I.I. Mechnikov va P. Erlix hisoblanadi (1911 yilning Nobel mukofoti sovrindorlari). Immunologiya fani rivojlanishi tufayli uning mustaqil bo'limlari yuzaga keldi: umumiy immunologiya, immunokimyo (molekular immunologiya); immunogenetika, immunopatologiya, immunobiologiya. Zamonaviy immunologiya genlarning koordinar o'zaro ta'siri, molekula va hujayra komponentlarining immun sistemasi haqidagi fan bo'lib, ularning o'zagida kimyo fani turadi va buni immunkimyo deb ataladi (1907-yilda S.Arrenius tomonidan bu ta'rif birinchi marta kiritilgan).

Immunkimyo asoschilaridan biri kimyo fanini immunologik jarayonda kuzatgan va kashf qilgan K. Landshteyner bo'lib, uning ishlarida maxsus antigenlarning determinant sun'iy antigenlar bilan o'xshashligi, tuzilishi, funksiyasi bilan gaptenlar kasallik shakli ekanligi o'rganilgan. Tekshirishlar va izlanishlar orqali oxirgi yillarda, immunologik savollarga javob topildi, antigen, antitelalar paydo bo'lishi, reaksiyalarning asoslari, kimyo reaksiyalari, ularning o'zaro ta'sirlari o'rganildi. Immunokimyoviy usullar yordamida immunologik jarayonlar o'rganilib, hujayrasiz sistemalarda immunoglobulin sintezining bog'liqligi, antigen determinantlari o'zgarishining yarim sintezi, hujayralar retseptorlari, hujayra mediatorlari va gumaral immunitet faoliyatlari aniqlanib, o'rganilib kelindi.

Immunokimyo immunologiyaning shunday sohasiki, bunda kimyoviy va biokimyoviy tekshirish usullari, shu jumladan yuqori sezgir hamda o'ta maxsus bo'lganlari (immunoflyuorent, radioimmunologik, rentgenimmunologik, immunoferment va boshqalar) ham kiradi. Yuqumli kasalliklar immunologiyasi asosida immunokimyo shakllandi, ya'ni mikroblarga qarshi immunitet mexanizmi asosida yuzaga keldi.

Organizm himoyasi begona infeksiya agentlarning qanday bo'lishidan, patogen mikroob o'zining hujayrasi yoki ularning qism va komponentlari bo'lishidan qat'iy nazar mikroblarga qarshi immunitet ishlab chiqaradi. Mikroblarga qarshi immunitetning hosil bo'lishida faol gumaral immunitet yordam beradi, (lotincha humor — suyuqlik) organizmning to'qima o'zgarishlari natijasida maxsus antitela sintez qilinib chegarasiz harakat qilishi makrofaglar, limfotsitlar membranasi bilan bog'liq. Bunda mikroob hujayrasi yoki ular ishlab chiqqan toksinni neyrallash — kuchsizlantirish xususiyatiga ega. Mikroobga qarshi immunitet turga xos (tabiiy, nasldan-naslga o'tadigan) va maxsus (orttirilgan) bo'ladi. Turga xos immunitet nasliy determinantdir. U faqat qaysidir tirik organizmga xos va mikroorganizmni qabul qilmasligi bilan xarakterlanadi. Odam hayvonlar kasalliklari bilan kasallanmasligi va hayvonlarning odam kasalliklari bilan kasallanmasligi. Masalan, tanosil kasalliklari, serebral epidemik meningit, difteriya va boshqa kasalliklar. Turga xos immunitet uzoq yillar davomida evolutsiya natijasida makroorganizm bilan patogen mikroorganizmlarning o'zaro munosabati oqibatida vujudga kelgan. Yuqimli kasalliklarga yuqori darajada moyillik, ekologiya yoki geografik jihatidan patogen mikroorganizmlar bilan uchrashmagan turlarda yoki ularning populyatsiyalarida kuzatiladi.

Tug'ma immunitet kuchiga ko'ra haqiqiy va nisbiy bo'ladi. Masalan, baliqlarda qoqshol toksiniga retseptorlari bo'lmaydi, shuning uchun bu hujayralar ko'rsatilgan kasalliklarga nisbatan mustahkam, haqiqiy chidamlilikka ega. Lekin ayrim hayvonlarning organizmiga yuqori harorat, rentgen nurlari ta'sir ettirilsa yoki gormonlar, immunodepressorlar kiritilganda, ularda ham o'ziga xos bo'lmagan yuqimli kasallik qo'zg'atuvchilariga moyillik oshadi.

Tug‘ma immunitet mexanizmi asosida organizm hujayralarida qo‘zg‘atuvchining adsorbsiya qilinishi va ko‘payishi uchun retseptor va kerakli substratlar bo‘lmasligi hamda patogen mikroorganizmlar reproduksiyasini to‘xtatuvchi moddalar va turli ingibitorlarning organizm tomonidan sintez qilinishi natijada organizmga kirgan mikroorganizmlarga qarshi doimiy ravishda himoya omillarining ishlab chiqarilishi yotadi.

Orttirilgan immunitet. Halqlarda ba‘zi kasalliklar bilan kasallangan odamlar shu yuqimli kasallik bilan qayta kasallanmasligi ma‘lum bo‘lgan. Bunday yuqimli kasalliklarga qizamiq, toun (chuma) kirgan. Shuningdek, turli mamlakat xalqlari yuqimli kasalliklardan saqlanish uchun ayrim kasalliklarga qarshi emlashni qo‘llaganlar. Ingliz shifokori E.Jenner chinchechak kasalligining oldini olish maqsadida sigir chechak qo‘zg‘atuvchisini yuqtirish chinchechak kasalligini yengil shaklda o‘tishi bilan kuzatgan. Keyinchalik bu usul barcha davlatlarda qo‘llana boshlandi va 1980-yili butun dunyoda tugatildi. Mikrobiologiya fani asoschilaridan L.Paster noqulay sharoitda o‘stirilgan mikroblarni kasallik keltrib chiqarish xususiyatini pasayganini ilmiy asoslab bergan. Kuchsizlantirilgan mikroorganizmlar, ularning toksinlari faol immunitet hosil qilish uchun ishlatiladigan moddalar vaksinalar deb ataladi.

Orttirilgan immunitet — yuqimli kasalliklar bilan kasallanib, sog‘aygandan so‘ng paydo bo‘ladi. Uni tabiiy va sun‘iy xillari kuzatiladi. Tabiiy immunitet o‘z navbatida ikkiga tabiiy faol kasallikdan so‘ng hosil bo‘ladi; tabiiy sust onadan bolaga yo‘ldosh orqali va sut orqali o‘tgan. Vaqtincha bo‘lgani sababli organizmdan chiqib ketishi kuzatiladi. Sun‘iy immunitet — sun‘iy faol, vaksinalar bilan emlash va sun‘iy sust, zardob, qon, immunoglobulin organizmga yuborilganda hosil bo‘ladi.

Orttirilgan immunitet nasldan-naslga o‘tmaydi. Bunday immunitet, aniq bir kasallik qo‘zg‘atuvchi mikroorganizm turi organizmga tushgandan so‘ng faqat shu turga qarshi hosil bo‘ladi. Shuning uchun bu immunitet o‘ta maxsus hisoblanadi. Orttirilgan immunitet mikroob va uning toksiniga qarshi vijjida kelishi mumkin. Mikroobga qarshi immunitet o‘z navbatida steril va nosteril turlarga bo‘linadi. Steril immunitetda kasallikdan so‘ng patogen mikroob

organizmda umuman qolmaydi. Nosteril immunitetda kasallik qo'zg'atuvchisi organizmda saqlanib qoladi, lekin odamda kasallik belgilari kuzatilmaydi. Adaptiv immunitet — bir organizm limfoid hujayralarini ikkinchi organizmga ko'chirib o'tkazganda, ularning faolligi hisobiga yuzaga keladigan immunitet.

Nomaxsus hujayra himoya omillari. Organizmning infeksiyaga qarshi tug'ma nomaxsus himoya omillariga teri va shilliq qavatlar, limfa tugunlari, organizm suyuqliklari (so'lak, ko'z yoshi, me'da-ichak, nafas va siydik-tanosil yo'llarining shilliq moddalari, limfa, qon zardobi)ning bakteriotsid ta'siri, normal mikroflora, fagotsitoz qiluvchi hujayralar, tabiiy killerlar, organizmning fiziologik reaksiyalari va boshqalar kiradi.

Teri va shilliq qavatlar. Mikroblar asosan organizmga teri va shilliq qavatlar orqali kiradi. Yuqori qavat epiteliy hujayralarining doimo yangilanib turishi va teri yog' bezlari ajratmalari, shilliq qavat suyuqliklari mikroblarning ichkariga kirishiga to'sqinlik qilib, teri va shilliq qavatlarni tozalab turadi. Teri faqat mexanik to'siq vazifasini o'tab qolmay, bakteriotsid ta'sirga ham ega. Bu teri muhitining kislotali ekanligi va teri bezlari ishlab chiqaradigan har xil omillarga bog'liq.

Limfa tugunlari. Teri va shilliq qavatlardan o'tgan mikroorganizmlar limfaga tushadi, limfa tugunlari patogen bakteriyalarni tutib qoladi va halok qiladi. Patogen mikroorganizmlar limfa tugunlariga tushgach, yallig'lanish jarayoni yuzaga keladi. Bunda to'qimalardan leykotoksin, leykopenik omil, gistamin, serotonin va boshqalar ajraladi, bular leykotsitlarga ta'sir etib, ularning faolligini oshiradi. Yallig'lanish natijasida tana harorati ko'tariladi, atsidoz, gipoksiya rivojlanadi, bular ham o'z navbatida patogen mikroorganizmlarga bakteriotsid ta'sir ko'rsatadi. Endotsitoz organizmni patogen mikroorganizm va boshqa begona omillardan tozalovchi jarayondir. Fagotsitoz retseptorlar orqali amalga oshadigan endotsitoz va pinotsitoz ko'rinishida kechadi. Fagotsitoz — himoya omillaridan biri bo'lib, organizmga tushgan patogen mikroorganizmlar yoki boshqa antigenlarni fagotsitoz (yunoncha — phagos yeb qo'yuvchi, kytos — hujayra) tomonidan tezda qamrab olib, ularni parchalab yo'q qilishidir.

1883-yilda rus olimi I.I.Mechnikov birinchi bo'lib, qon va to'qimalarda organizmni tozalab fagotsitoz qiluvchi hujayralar borligini aniqlab, hujayraviy immunitet nazariyasiga asos solgan. 1980-yili gumoral immunitet nazariyasini yaratgani uchun P.Erlix bilan birga Nobel mukofotini olgan. Fagotsitoz qiluvchi hujayralar mikrofaq va makrofaqlarga bo'linadi. Mikrofaqlarga neytrofil, eozinofil hamda bazofillar va makrofaqlarga esa to'qima hujayralari (o'pka, taloq hujayralari, qon tomir endoteliylari) qon monotsitlari va ularning ko'mik o'tmishdoshlari kiradi. Fagotsitlar uch xil vazifani bajaradi: 1) infeksiya agentlar, to'qimaning parchalanish mahsulotlari va boshqa omillardan organizmni tozalaydi; 2) fagotsit membranasida antigen epitoplari to'g'risidagi axborotni immun hujayralarga yetkazib beradi; 3) lizosomal fermentlar va immunogenezda katta ahamiyatga ega bo'lgan monokinlarni ishlab chiqaradi. Fagotsitoz jaryoni bir necha bosqichdan iborat: 1. Xemotaksis-fagotsitlarning xemoattractantlar ta'sirida yallig'lanish o'chog'iga qarab harakatlanishi. 2. Adgeziya-retseptorlar yoki nomaxsus fizik-kimyoviy ta'sirlar natijasida fagotsitlarni yot agentlarga yopishishi. 3. Endotsitoz-fagotsitlarning yot agentlarni qamrab olishi. Endotsitozning 2 turi farqlanadi: 0,1 mkm dan kichik bo'lgan moddalar pinotsitoz va diametri 0,1 dan katta zarrachalar fagotsitoz. 4. Yot agentning hujayra ichida parchalanishi. Bunda fagosoma fagotsitlarning lizosomalari bilan qo'shilib, fagolizosomalari hosil qiladi. Fagotsitoz ikki turga bo'linadi, agar fagotsitoz qilingan mikroblar to'liq parchalansa, tugallangan fagotsitoz va fagotsitlar ichida to'liq parchalanmasa tugallanmagan fagotsitoz deyiladi.

Gumoral nomaxsus himoya omillari. Ko'pgina patogen mikroorganizmlar ichki organlarga kira olmaydi, bunga sabab teri va shilliq qavatlarning himoyasi, ya'ni mahalliy nomaxsus himoya omillarining bakteriotsid ta'siri natijasidir. Viruslar keltirib chiqaradigan kasalliklarda, masalan, mahalliy yallig'lanish joylarida noqulay sharoit yuzaga keladi, bularga nordon moddalar ishlab chiqarilishi (atsidoz) bo'lib, virusni ushlab qoladi va chiqarib tashlaydi. Nordon moddalarning ishlab chiqarilishi orqali kislorodning kamayishi va leykotsitlarning to'planishiga yordam beradi.

Natijada yallig'lanish o'chog'ida anaerobli glikoliz, sut kislotasini oshishi, pH ning 6,8 dan pastga o'zgarishi kuzatiladi. Bakteriotsid xususiyatga yana yog' kislotalari, teri ajratmalari va yog' bezlari kiradi. Lizotsim fermenti nafas yo'llari, oshqozon ichakda va siydik tanosil trakti shilliq qavatlarida bakteriotsid, fungitsid ta'sir qiladi. Lizotsim moddasini tog'ay to'qima, ko'z yoshi, so'lak va sut bezlari, qondagi monotsid to'qima makroflaglari ishlab chiqaradi. Lizotsimning himoyalash xususiyati mahalliy immunitetda yaxshi kuzatiladi. Oshqozon ichak traktida mikroorganizmlarda to'siq vazifasini epiteliyalalar bajaradi, qo'shimcha gidrolitik ferment so'lak tarkibiga kiruvchi, oshqozon va ichak shirasida ham mavjud. Ularning antibakterial (bakteriyaga qarshi) ta'siri kuchli bo'lib, shilliq qavatlar va yo'g'on ichak orqali mikroorganizmlarning kirishi kamdan kam uchraydi.

Umumiy immunitetning gumoral nomaxsus omillariga qonning bakteriotsid moddalari kiradi. Ular leykotsitlar (leykinlar), eritrotsitlardan (eretrin) ajratilgan, ammo ularning ko'p qismi qon zardobida uchraydi: normadagi antitelalar, komplement, properdin, transferrin va boshqalar.

Normal antitelalar — α -globulinlar kasallanmagan va emlanmagan individlarning qon zardobida bo'ladi. Immunoglobulinlarga taqqoslanganda bakteriotsid xususiyatlari kam.

Komplement zardobdagi nomaxsus himoya omillari kabi antibakterial antitelalar o'ldirish хусусиятига ega (lotinchadan *complementum* — qo'shimcha). Komplement — murakkab zardob oqsillar sistemasi, fermentativ faollikka, eritishga yoki mikrobnl lizis qilish (parchalash) xususiyatiga ega. Komplement 9 komponentdan tuzilgan, ular C1, C2, C3, ..., C9. Bularning alohida fraksiyalari, asosan C1, bir xilda emas va bir necha bo'laklardan tuzilgan (C, Iq, CIr, CIs, CI_t). Komplement fraksiyalari, oddiy sharoitda nofaol holatda bo'ladi, maxsus antigen antitela kompleksi (faollanishning sinfiy shakli) yoki nomaxsus - lipopolisaxarid va polisaxaridlar (faollikni alternativ shakli) ta'sirida faollashadi.

Sinfiy shakldagi faollikda komplement C1 bilan kamida ikkita Fs antitela fragmentlari bog'lanishni boshlaydi. Shundan so'ng

ketma-ketlik hamma komponent sistema to C9 gacha faollashadi, bu jarayonlar masalan, eritrotsitlar yuzasida gidrolitik ferment faolligini kuzatadi, natijada hujayra membranasini soʻngra hujayrani parchalaydi.

Alternativ yoʻldagi komplement faollikka jarayonlarning kamayishi xos, mikroblarning lipopolisaxaridlari va polisaxaridlari C3 fraksiya sistemasi properdin bilan faollashadi. Shu yoʻl orqali tez va foydali nomaxsus himoya begona moddalarga qarshi kurashadi. Lipo- va polisaxaridlar C3 b fraksiya induktorlari boʻlib, shundan soʻng C5—C9 fraksiyalari tuziladi va birlashadi. Alternativ va sinfiy komplement faolligi oxirgi javobda bir xilda boʻladi.

Properdin (lotincha *pro* va *perdere* — tayyorlash, parchalash) qon zardobining bakteriotsid faolligiga va nomaxsus komplement faollikning polisaxaridlar va lipopolisaxaridlar bilan birikishida, oqsil tabiatli, 4 ta nokovalent bogʻlar subbirliklaridan tuzilgan. Properdin elektroforetik harakati ($M=22$ kDa) γ -globulin qon zardobi fraksiyasiga teng. Qon zardobi tarkibidagi haroratga chidamli bakteriotsid moddalar patogen mikroblarni, asosan aerob spora hosil qiladigan bakteriyalarni erita oladi.

Sogʻlom odam va hayvon qon zardobi tarkibidagi mikroblarga qarshilik transferringa bogʻliq, qon zardobidagi β -globulin fraksiyasi va temirni tashishga qatnashadi. Transferrin — glikoprotein ($M=90$ kDa), 5% oʻzida uglevodlarni tutadi. Transferrinning bir molekulasida oʻzida Fe^{3+} ning ikkita molekulasini bogʻlab beradi. Transferrin temirga bogʻlanishi natijasida bakteriostatik va fungistatik *in vivo* va *in vitro* faollikka ega boʻladi. Buning natijasida temir yetishmasligi mikroorganizmlar faolligini pasaytiradi. Sogʻlom odam zardobida yana bir omil, pagʻa-pagʻa choʻkma hosil qiluvchi, *C. albicans* da oʻstiruvchi naylarni hosil boʻlishida yordam beradi va zamburugʻlarni toʻdalanishiga olib keladi, lekin oʻldirmaydi.

Gumoral nomaxsus himoya omiliga virusli kasalliklarda interferon va virusni neytrallovchi ingibitorlar kiradi. Interferon mahsuloti umumiy boʻlib, viruslarga qarshi foydali va umirtqali hayvonlarda tez hosil boʻluvchi javob reaksiyasidir. Interferon moddası koʻp miqdorda leykotsitlar tomonidan ishlab chiqariladi. U turga xos maxsus hujayralarda birgalikda odamga yoki

hayvonlarda viruslar ko'payishini to'xtatadi. Tabiiy virusli infeksiyalarda interferon sintezi nuklein kislota bilan indutsirlanadi, sun'iy sharoitda sintetik polinukleotid va ikki ipli ribonukleoin kislota, nuklein kislota ta'siriga chidamli.

Interferonning himoyalash xususiyati virusning mRNK translatsiya va virus oqsil sintezining xususiyatlarini to'xtatishga qaratilgan. Taxminlarga qaraganda, virus sintezini to'xtatish interferon tomonidan emas, uning ishlab chiqqan oqsillari orqali olib boriladi. Laboratoriya hayvonlari va tabiiy holatda odam virusli kasalliklarda doimiy interferon ishlab chiqariladi, qo'zg'atuvchi kirgan joyda ko'p miqdorda interferon aniqlanadi. Nomaxsus himoya interferon yordamida kuchayadi va isitma omillari orqali qon va barcha suyuqliklarga boradi. Tana haroratini oshishi interferon hosil bo'lishi va immun himoyaning kuchayishini ta'minlaydi. Bundan tashqari, viruslar ko'payishlari 39—40° haroratda to'xtatiladi (viruslarni ko'payishi 37° ga to'g'ri keladi). Haroratga chidamsiz ingibitorlar o'z faolligini 60—62°C da, nisbatan haroratga chidamlilari esa 75°C da nofaol holga keladi, faoliyati pasayadi, chidamlilari esa 100°C da ham o'lmaydi. Termastabil ingibitorlarning chidamliligi β - lipoprotein bilan bog'liq bo'lib, virus gripp bilan yirik molekular va mayda molekular oqsillar munosabatini to'xtatib qo'yadi. Ingibitorlar ta'sir mexanizmi bilan antitelalar ta'siri o'xshash. Ingibitorlar antitelalarga o'xshab viruslar bilan birikadi, retseptorlarini ushlab oladi, shuning natijasida virus o'zining sezuvchi hujayralarga yopishib olib, kirish xususiyatini yo'qotadi.

Patogen va patogen bo'lmagan bakteriyalar o'zining parenteral parchalanishi natijasida tana haroratining oshishi kuzatiladi. Bu moddalarni pirogenlar deyilib, tibbiyotda davolash uchun ishlatiladi. Grammanfiy bakteriyalarda termastabil xususiyatli lipopolisaxaridlardan iborat endotoksin mavjud. Pirogenlar ekzogen yo'l bilan kirgizilganda lixaradka (isitma ko'tarilishi) 60—90 daqiqadan keyin boshlanadi. Bu vaqtda qonda leykotsitlar miqdori kamayadi. Qayta yuborilganda organizmda endotoksinga sezgirlik yo'qoladi.

Ekzogen pirogenlardan farqli endogen pirogenlar kasallangan organizm donador leykotsitlaridan ajratib olingan. Bu termolabil

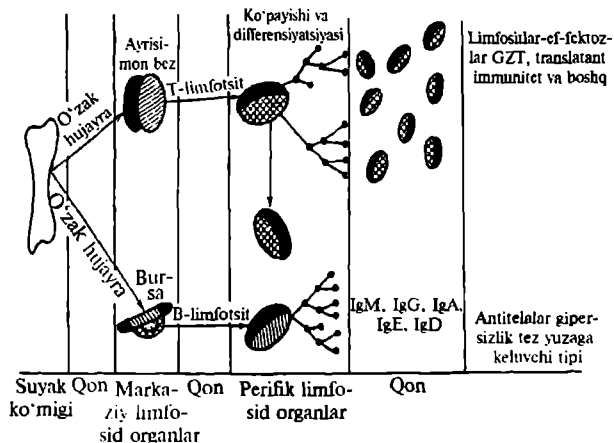
moddalar bir necha daqiqa davom etuvchi istma chaqiradi va uning qayta kiritilishi tolerantlik keltirib chiqarmaydi. Endogen pirogenlar tarkibi oqsil bo'lib, molekular massasi 10—20 kDa. Ular $\text{pH} \geq 8$ da faolligini yo'qotadi, $\text{pH} = 4$ da esa turg'unlashadi.

Yallig'lanish reaksiyalarida mediatorlar ishtirok etadi. Ular kasallikning klinik belgilarini chaqiruvchi kimyoviy moddalar bo'lib, immunologik reaksiyalarga nomaxsus ta'sir qiluvchi gumoral omil sifatida qatnashadi. Yallig'lanish reaksiyalari mediatorlariga prostaglandinlar, gistamin va boshqalar kiradi. Mikroorganizmlar keltirgan yallig'lanish mahalliy arteriya va kapillyarlarning kengayishi, gistaminning ishlab chiqilishi, fagotsitoz faolligining oshishi, hujayra retseptorlariga ta'siri oshadi.

Shunday qilib, nomaxsus hujayra va gumoral immun omillari bir biri bilan birikadi, maxsus immun komponentni hosil qilib, organizmning begona agentlarga chidamlilik xususiyatini oshiradi.

Maxsus himoya omillari. Maxsus immun javob odam va hayvonlarda immun sistema yordamida amalga oshadi. Turli mikroorganizmlar, begona agentlar va molekular antigenlar deyiladi hamda ularga qarshi ishlab chiqariluvchi maxsus antitelalar tanish, sensibilizatsiyaning (lotincha *sensibilis* — sezgirlikni) oshish xususiyati limfotsitlarda kuzatiladi. Immun sistema tomonidan antigenni tanish, komplementar antitela yuzasi bilan bog'lanishi yoki o'xshash antitela bilan birikishi limfotsitlarda kuzatildi. Bu bog'lanish limfotsitlarning faoliyatini oshiradi, qanday funksiyani bajarishi ularning tarmoqlanishida limfositlar populatsiyasidan kelib chiqadi. Subpopulyatsiyada limfotsitlarning yana farqlanishi ularning yuzasida lektinlarni biriktirishi yoki faollashida bo'ladi. Hozirgi paytga kelib limfotsitlarning ikkita tarmog'i ma'lum. Bu T-va B- limfositlar, suyak ko'migi o'zak hujayralarida yaratiladi. T-limfositlar timus ta'sirida tarmoqlanadi (lotincha Glandus thymus — ayrisimon bez). B-limfositlar qushlarda Fabritsa xaltasida, sudralib yuruvchilarda to'liq o'rganilmagan. B- populyatsiyasi va T-limfositlar subpopulyatsiyasi funksiyasiga ko'ra ajratiladi.

B-limfositlar plazmatik hujayra o'tmishdoshi (plazmablastlar va plazmotsitlar) M, G, A, E, D turli sinflardagi produtsent immu-



69- rasm. T- va B-limfositlar subpopulyatsiyasi, yaratilishi va o'sishi.

noglo bulinlardir. T-limfositlar subpopulyatsiyasi funksiyasiga qarab bo'linadi. Timusga bog'liq antigenlarga qarshi gumoral antitelalar B- limfositlar bilan yordamchi hujayralar birga hosil bo'ladi. Gumoral immun javobning kuchaytirib yoki pasaytirish supressor hujayralar boshqarib turadi. Hujayra immunitetidagi effektor hujayralar uzoq yashovchi xotira hujayralariga (0) va killer hujayralar yoki o'ldiruvchi, organizm uchun yot moddalarga sitotoksik xususiyatidagi faol nishon hujayralar, immun javobning turli mediatorlari ishlab chiqarilib, begona antigenga qarshi kurasha oladi.

Sekin yuzaga keladigan sezgirlik (SYUKS) T-limfositlar tomondan paydo bo'ladi. Antigen bilan muloqatda T-va B-limfositlar o'z retseptlarini antigen yuzasiga biriktirib, yosh, baquvvat shaklda antigenga qarshi kurashadi. Maxsus immun javobni yetkazib berishda T- bog'liq antigenlar turli subpopulyatsiyadagi T-, B-limfositlar va makrofaglar bilan birikadi. Asosiy vazifa immun hujayralar kooperatsiyasida yuzaki antigenlar, asosiy gistaminga bog'liq genlar kodlari (ketma-ketligi) dir.

Immun javob hujayra bilan qanday aloqada bo'ladi? Organizmga tushgan antigen tezgina immun kompleksning makrofag antitelalari bilan to'qnashadi. Immun birikma Fs antigen fragmentlari makrofag retseptorlari bilan birikadi. Makrofagning

immun kompleks bilan birikishi T-hujayradagi interleykin moddasining faoliyatini oshiradi. Interleykinlar o'z navbatida T-hujayra yordamchilari ajratadigan, xususiyl proliferatsiya va B-limfotsitlar differensiyasiga ta'sir etadi. B-limfotsitlar ko'payadi va antitela ishlovchi hujayralarga aylanib ketadi. Lekin makrofaglarning ketma - ketlik funksiyasida T-limfotsit yordamchilarga B-limfotsit turli sharoitni yaratib berishi kerak. 1) T-limfotsit yordamchi antigeni tanishi uchun maxsus retseptorlarining bo'lishi. 2) T-limfotsit yordamchi B-hujayra va makrofagdagi antigeni tanib olishi. 3) B-hujayra antigeni tanib bog'lanishda antigeni tanuvchi retseptorlari bilan birikishi kerak. Yordamchi T-hujayra faol B-hujayra bir necha subpopulyatsiyadagi T-hujayra supressorlar nazoratida, bular o'z navbatida hosil bo'lgan B- va T-yordamchi hujayralar nazoratida bo'ladi.

Shunday qilib, T-limfotsitlar turli subpopulyatsiyasi antigen maxsus va maxsus bo'lmagan erituvchi omillarni ishlab chiqarishi, murakkab immun hujayralar boshqarilishi yoki o'zi tomonidan foydali, immunitet sitologik funksiyasi hisoblanadi.

Mikroblarga qarshi hujayra va gumoral maxsus immunitet

Infeksiyaga qarshi birinchi o'rinda nomaxsus mikroblarga chidamlilik tursa, ikkinchi o'rinda maxsus hujayra va gumoral omillar turadi. Hujayra immuniteti turli hujayra omillari bilan, gumoral esa harakat qiluvchi antitelalar bilan ta'minlanadi. Bu o'nlikda immun javob mikroblar hujayrasining tuzilishi va kimyoviy tarkibiga bog'liq. Infeksiya turiga qarab hujayra va gumoral javob omillari ishtirok etadi. Hujayra immuniteti — infeksiyaga chidamlilik asosi bo'lib, hujayra ichi parazitlik qiluvchilarga (sil, brutsellez, listrioz, salmonellyoz) qarshilik qiladi.

Tulyaremiya, ko'k yo'tal, stafilokokk va meningitlarda immunitetning hosil bo'lishida hujayra omillari ishtiroki ta'kidlangan. Hayvonlar organizmlari ishlab chiqaradigan antitelalar zararlanishning boshlang'ich davrlarida yordam berishi mumkin. Keyingi davrlarining o'tishi esa faqat hujayra omillariga bog'liq. Zaharli qo'zg'atuvchi orqali yuzaga kelishidagi infeksiyon kasallikda, hujayra

immunitetining hosil bo'lishi antitoksindan ko'ra ko'proq bo'ladi. Visseral mikoz infeksiyaga qarshilik antitela faolligiga bog'liq bo'lmasdan, hujayra himoya mexanizmiga bog'liq bo'ladi. Maxsus chidamlilikni T-limfotsitlar ta'minlab beradi. Gumoral immunitet antitela — immunoglobulinlar tomonidan olib boriladi.

Hujayra va gumoral immunitet tushinchasi nisbiy bo'ladi. Bunda, B- limfotsitlar, gumoral immunitet asoschilari, hujayra immunitet mediatorlarini ishlab chiqara oladi, ba'zan mediatorlarining ishlab chiqarilishi T-hujayralarga nisbatan B-hujayralarda intensiv bo'ladi. Boshqa tomonlama esa T-hujayralar (xelperlar, supressorlar) aylanib yuruvchi antitelalar hosil qiladi. Shuning uchun gumoral va hujayraviy immunitetni guruhlariga bo'lish qulay, lekin immun reaksiyalarda shartlidir. Hujayra immunitetini T-limfotsitlar va makrofaglar bilan chegaralangan. Bir-biri bilan birikishi natijasida rivojlanadi. Makrofaglarining ishtiroki faqat qo'zg'atuvchining faolligini pasaytirish yoki parchalash emas, limfotsitlarda eruvchi omillari hujayra immunitetida (limfokinlar va 2- interleykin) sintez qilinishi, ular hujayra nishon limfokinlar va o'zlari faol mediator ishlab chiqaradi. Bu boshqa hujayra va limfotsitlarga ham ta'sir ko'rsatadi. Mikroba antigenlariga javoban turli antitelalar hosil bo'ladi. Ba'zi antitelalar (agglutininlar, lizinlar, opsaninlar) bakteriya antigenining yuzasini sezadi, boshqalari (antitoksinlar, pretsipitinlar) esa ekzotoksinni neytrallaydi. Gumoral immunitet, doimgidek, hujayraviy chidamlilikni hosil bo'lishida harakat qiluvchi antitelaga bog'liq bo'lmasdan birgalikda boradi. Turli hujayra reaksiyalari yordamida (rozetka hosil qiluvchilar, blast transformasiyalar, ko'chib yuruvchi makrofaglarni to'xtatuvchi) hozirgi vaqtda keng tibbiyot amaliyotida ishlatiladigan usulda aniqlanishicha turli infeksiyon kasalliklarda hujayra immunitetining pasayishi kuzatiladi. T-limfotsitlar sonining pasayishi va faoliyatini to'xtashi stafilokokk, pnevmokokk, sil, meningokokklar keltirgan yuqumli kasalliklarda kuzatilgan.

Qo'zg'atuvchining faoliyatini pasaytirishda ta'sir mexanizmi fiksatlangan yoki sirkulatsiyadagi antitela ishtirokisiz hujayraning to'g'ri nishonga ta'siri yoki hujayra immunitet mediatorlari ishtirokida olib boriladi. Limfokinlar mikroba antigenlari ta'sirida

hosil bo'ladigan, makrofaglarni, granulotsitlarni fibroblastlar, T- va B-limfotsitlarga ta'sir ko'rsatadi. Limfokinlar hujayra retseptorlarida yopishib olib, immunitet va immun javobning hosil bo'lishini: 1) hujayraning ba'zi funksiyalarini kuchaytiradi yoki passaytiradi (makrofaglar migratsiyasini tormozlash xemotoksik omil, fagotsitoz omillari); 2) hujayraning proliferatsiyasini chaqiradi yoki keltirib chiqaradi (mutagen omillar, DNK sintezini kuchaytiruvchi omillar, fagotsitoz omillari); 3) hujayralar tarmoqlanishini kuchaytiruvchi omillar (timus, ko'chirib o'tkazuvchi omillar). Bakteriya mahsulotlari immunitet sistemasini kuchaytiradi, ba'zi qo'zg'atuvchilar (stafilokokk, ko'kyo'tal bakteriyalar) va ularning fraksiyalari immun javobni pasaytirib tashlaydi. Bu ularning zaharalilik faoliyatidan emas, balki limfotsitlarni ajralib chiqishi maxsus bo'lmagan supressor omillar ta'sirida bo'lib, natijada gumoral, hujayraviy immunitetlar ham pasayadi.

8.2. Antigenlar kimyosi

Antigenlar haqida tushincha. Uzoq vaqtgacha antigen (grekcha qarshi kurashish) organizm ichiga kiritilganda, ichak sistemasidan tashqari, *in vivo* va *in vitro* kiritilganda maxsus antitela ishlab chiqarishini kuchaytiradi. Keyinchalik ma'lum bo'lishicha, organizmning immun javobi faqatgina antigenga nisbatan antitela ishlab chiqarishda emas, asta - sekin kelib chiqadigan sezgirlikning oshishi orttirilgan immunologik tolerantlik (lotincha, chidamlilik), antigenga immun javobning yo'qolishi bilan xarakterlanadi. Bundan tashqari, organizm uchun antigen bo'lishi makroorganizmga begonalik xususiyatini ko'rsatgandagina yuzaga keladi. Shunday qilib, antigenlar shunday moddalarki, genetik yot modda axborotini organizmga yuborilganda va limfotsitlar, antitelalar bilan, *in vivo* va *in vitro* maxsus birika olishi kuzatiladi. Organizm immun moslashishi antigenlarga javob tariqasida immun komponent hujayralar va antitelalarning hosil bo'lishi, ko'payishi va maxsus ta'sirini pasayishi, immun javobning to'xtashi bilan borishi mumkin. Boshqacha tushintirilganda, antigenlar, *in vivo* va *in vitro* limfotsit, antitelalar bilan birikib, organizmga tushganida immunoge

nez jarayonini qo'yib yuboradi yoki immunologik befarqlik holatiga olib keladi.

Agar organizmga antigen tushsa, nasliy immun javobni kuchaytiruvchi, bunga allergenlar, maxsus organizm immun holatini o'zgartiruvchi, patologik jarayon — allergiya deb ataladi. Allergenlar tuzilishi hozirgacha to'liq o'rganilmagan, faqat ularni standartlashda umumiy va oqsilli azot bilan taqqoslanadi.

Antigen atamasi immunologiya amaliyotida ikki xil ma'noni anglatadi, bir tomonlama — bu qo'shimchalardan tozalangan gomogen kimyoviy tabiatli modda (oqsil, murakkab polisaxaridlar, lipopolisaxaridlar, nuklein kislotalarning yuqori polyarli mahsulotlari); boshqa tomonlama — bu butun hujayra, to'qima yoki uning murakkab komponenti, katta miqdorda alohida antigenlik qiluvchi moddalarni o'zida tutadi. Antigen sifati boshqa mikroorganizmlar hujayrasida ham butun antigenlar to'plami haqida tushuncha beradi.

Antigenning immunologik faolligiga bog'liq holda quyidagicha bo'linadi: to'liq antigenlar, gaptenlar va yarim gaptenlar. To'liq antigenlar immun javobni organizmda kuchaytiradi va immunkomponent hujayralarni va antitelalarni maxsus boshqaradi. Gaptenlar (yunoncha — bog'lovchi, ushlab oluvchi), *in vivo* va *in vitro* maxsus antitela va limfositlar immun javobni faqatgina sun'iy va tabiiy katta hajmdagi molekula bilan birikkan, gapteni tashib yuruvchi moddalar bo'lishi kerak. Yarim gaptenlar kompleks holda hayvon organizmiga yuborilganda immun javob ta'sirlanmaydi, serologik reaksiyada *in vitro* da antitela to'liq antigen yoki gaptenlar bilan birikib, ularni qurshab oladi (oddiy ko'z bilan ko'rinmaydi).

Antigen moddasini ta'riflanishida bir necha tushunchalar bor, begonalik, antigenlik (maxsus antigenlik) va immunogenlik. Begonalik moddalar antigen bilan organizmda birikishi uchun kerak bo'ladi. Masalan, otning zardob oqsili antigen bo'lolmaydi, chunki ot uchun zardob irsiy bo'lgan modda, begona emas. Agar ot zardobi oqsilini quyonga yuborilsa, shundaygina begona modda (oqsilga) immun javob hosil bo'ladi. Shunday qilib, otning zardob oqsili-antigendir. Antigenlik yoki maxsus antigenlik T- va B- limfotsitlar bilan antigenmaxsus retseptorlarning birikish xususiyati va hayoti davomida ishlab chiqaradigan moddalari,

antitela hamda antigen maxsus boshqaruvchi omillari. Bu o‘zaro ta‘sir etish o‘zining maxsusligi bilan, chunki limfotsitlar kichik strukturaga ega turli determinantlarni, kimyoviy guruhlarini aniqlashga ega.

Immunogenlik — antigenlar *in vivo* va *in vitro* xususiyati bo‘lib, immun javobni hosil qiladi. Determinantlar antigelik xususiyatiga ega antigen molekulari immunogenlik holatida ishtirok etmasligi mumkin. Immunogenlik faolligi antigen dan fizika-kimyoviy tuzilishi, hayvonlarda immun javob hosil qilishi bilan o‘rganiladi. Antigenga immun javobni hosil bo‘lishi kuchli va kuchsiz deb ko‘rsatiladi. Kimyoviy tabiatiga ko‘ra oqsillar faol immunogenlar deb topilgan, lekin polisaxaridlar, sintetik polipeptidlar, polimerlar ham immunogenlik xususiyatiga ega. Nuklein kislotalar toza holatda antigen emas, oqsil bilan kon‘yugatsiyalashtirilganda (chatishtirilganda) va hayvonlarga yuborilganda antitela ishlab chiqarilishini kuchaytiradi. Lipid va steroidlar antigenlar emas. Yog‘ kislotasining tarkibi lipid bo‘lsada, qattiq stukturali molekula xususiyatiga ega emas.

Hujayra va korpuskulyar antigenlardan begona eritrositlar, leykotsitlar, trombositlar, turli mikroorganizmlar yaxshi antigelik qiladi. Immunitetni ta‘sirlantirishda antigenlarning molekular massasi, tuzilishi, makroorganizm gidrolitik fermentalari bilan birikishi hisoblanadi. Molekular massaning yetarlicha yuqoriligi - antigenning immunogenligi uchun yaxshi sharoitdir. Masalan, agar molekular massaning kimyoviy birikmasi 10000 Da dan kichik bo‘lsa, bu immunogenlik kamligini ko‘rsatadi. Yuqori immunogen oqsillarning molekular massasi 100000 Da va undan yuqori bo‘ladi. Past molekular massa antigen sun‘iy agregatsiya yo‘li bilan adsorbsiya yoki turli yo‘naltiruvchi molekula qo‘shib oshirish mumkin. Odam organizmida polisaxarid dekstrin — molekular massasi 100 000 Da gacha antitela hosil qilmaydi, molekular massasi qo‘shib, antigelik xususiyatini oshirish mumkin. Hajmining kamayishi va molekular massasini yo‘qotishi antigenida individuallik tuzilishidagi yo‘qotishi, begonalik va immun faollikni kamayishi bilan boradi. Past molekular birikmalar aminokislotalar yoki qandlardan tuzilgan oqsil bilan birikmaydi, chunki yot moddalik va immunogenlikka ega emas.

Aniqlanishicha, qanchalik murakkab tuzilishdagi antigen molekulasi bo'lsa, shuncha immunogenlik yuqoridir. Bu qonuniyatni sintetik polipeptidlar immunogenligida taqqoslash mumkin. Agar polipeptid bitta aminokislota qoldig'idan iborat bo'lsa, immunogenlik past, lekin ikki yoki uch aminokislotadan iborat bo'lsa, immunogenlik yuqori bo'ladi. Tarkibida aromatik aminokislotaning polipeptidlari molekulani immunogenligini ta'minlaydi (masalan, tirozin). Moddalar immunogenligini oshirish tuzilishini qattiqligiga ham bog'liq bo'ladi. Buni jelatin misolida ko'rsilsa, tarkibiga aminokislota — glitsin qoldiqlari ko'pchiligi kiradi, α -tuzilishida yonlama guruhi yo'q. Shuning uchun jelatin tuzilishida yonlama bog' va aloqa yo'qligi murakkab tashqi tuzilishiga hamda kuchsiz immunogenligi xususiyatini ko'rsatadi. Agar sun'iy yo'l bilan jelatin tuzilishi stabilligini aminokislota qo'shib oshirsak, bu oqsilning immunogenligi oshadi.

Antigenlar immunogen faolligi — ularda antigen molekulasi bilan gidrolitik fermentlar makroorganizm hujayrasining «xazm qilishi». Tajribalar shuni ko'rsatadiki, hayvonlarda fermentlarning yo'qligi, polimerlarni parchalashi immunogenlik yo'qligini ko'rsatadi. Immun javob kuchi antigenni kirgizilgan dozasi bog'liq. Hayvonlarda ko'p dozada antigen kirgizilsa, antitela hosil bo'lish xususiyatini yo'qotadi «immunologik parchalanish» hosil bo'lib, vaqti muddati bilan immunitet ahvoriga qarab yo'qolib ketadi.

Antigen yuborish turlari immun javob hosil bo'lishiga ta'sir ko'rsatadi, antigen kuchi ko'p bo'lsa va kiritilgan joyda ko'p ushlanib qolsa, immun ta'sirchanlikning uzoq hosil bo'lishi aniqlanadi. Sifatli immunlovchi antigen agentlariga qo'shimchalar aralashmasi, bu ammoniy gidroksid, ammoniy fosfat, suvli yog'li emulsiya va boshqalar, sekin yuzaga keluvchi, juda kuchli immun reaksiyalar keltirib chiqaradi.

Deponator bilan antigen yuborish immun javobning kuchini oshiradi, antigenning doimiy tushishi antigen ko'pligi uchun immunologik tolerantlikni hosil bo'lishiga olib keladi. Bitta organizm bir antigenga yuqori sezuvchan va boshqasiga kam sezuvchan bo'lishi mumkin.

Antigenlarning faol tolerogenligi. Polisaxarid va oqsil antigenlari katta miqdorda yuborilganda hayvonlarda maxsus immunologik

tolerontlik (befarqlik) kuzatiladi. Bu holatni birinchi bo'lib L.D.Fenton (1949) aniqlagan. Bu o'zgarishni sichqonlarga pnevmokokk polisaxaridlari immunizatsiyasi vaqtida kuzatgan. Ma'lum bo'lishicha, sichqonda 0,5 mkg polisaxarid immunizatsiyasi maxsus antitela ishlab chiqishi uchun yetarli bo'ladi, nisbatan katta doza (0,5 dan 5,0 mkg) esa immunitet hosil bo'lishini to'xtatib qo'yar ekan. Felton xodimlari bilan bu holatni immunologik shollik fenomeni deb nomladi.

Tolerantlik shakllari qaysi antigen bo'lishidan qa'tiy nazar, antigenning antitela hosil qiluvchi hujayrasiga ortiqcha yuklash natijasidir. Tolerantlik — yomon parchalovchi oqsil. Bakteriya xivchini oqsili — flagellin katta miqdori hayvonlarda immunologik tolerantlikni chaqiradi. Tajribalarni ko'rsatishicha, toleragenlik moddalarga bog'liq bo'lib, tarkibida ketma-ket molekula joylashuvi, vaqti-vaqti bilan qaytalanuvchi antigen determintiga mos bo'lishi mumkin. To'liq antigenlar immunogenlik xususiyatini yo'qotishi mumkin va fizik-kimyoviy va biologik ta'surotlar orqali tolerogenlikka o'tishi mumkin. Natijada kichik molekularli antigen oqsilli fraksiyasi (albumin, miyelin) yuzaga kelib, hayvonlarda immunologik tolerantlikni tabiiy antigenlarga keltiradi. Antigenlar tolerogenlik faolligi antitela produksiyasini blokadalab, hujayra immun reaksiyasini pasaytiradi yoki bu jarayonlarni ingibirlaydi (susaytiradi).

Antigenlar maxsusligi. Antitela yoki immunoglobulin retseptorlar hujayrasi maxsus antigenning ma'lum qismiga birikishi ularning o'xshashligi (yaqinligi) antigen molekulasining determinant qismi yoki antigenlar determinanti deb nomlanadi. Determinant sonlari antigen molekulasida o'zgaradi va bu o'zgarish molekula hajmi va uning tuzilishi murakkabligi bilan boradi. Antigen qanchalik katta determinant hosil qilsa, antitela molekulasini bog'laydi va yuqori valentlikka ega bo'ladi. Antigen valentligini oshishi antigenning molekular massasini proporsional oshishi bilan kuzatiladi. Zardob albumini valentligi (M-70 kDa) 6 ga teng, difteriya toksini (M-70kDa) -8, tireoglobulin (M-650 kDa)-40, gemotsianin esa (M-6500 kDa) -230 ga teng.

Antigenlar determinantlik xususiyatlari va tuzilishini o'rganish XX asrning boshlarida yo'lga qo'yildi. K.Landshteyner o'zining

izlanishlarida pastmolekular gaptenlarning antigen xususiyatlarini, dibog'lovi lizinlarga, tirozinlarga va gistidin oqsil molekulariga bog'lanishini kuzatdi. Tadqiqotlar yordamida gaptenlar roli va oqsil tashuvchi immun javob induksiyasi o'rganildi. Bundan tashqari, antigenlar determinant qismining tuzilishi va hajmi aniqlanib, antitela bilan birikuvchi maxsus retseptorlari immunokompetent hujayralar xarakterlanadi. Landshteyner va uning yordamchilari immun reaksiya kesishishi, gaptenlarning katta miqdori ishlatilib, oqsil tashuvchi va immun zardoblarning ularga qarshiligini serologik reaksiyalar orqali kuzatdilar. Turli antigenning immun zardob bilan birikishida antigen determinanti o'zgarishi mumkin. Tamaki mozaikasi virus oqsili antigen maxsusligi S-oxirgi tripeptid bilan aniqlanadi. Shunday qilib, antigen determinantlari polipeptidli aniq qismi yoki polisaxaridli antigen zanjiri, maxsus birlamchi molekla tuzilishini tashkil qiladi. Antigen maxsuslik ikkilamchi, uchlamchi va to'rtlamchi molekula oqsil tuzilishiga bog'liq.

Antigenlar — immun javob induktorlari. Yarim funksiyaga ega antigenlar, gumoral immun javob T-hujayra (yordamchi) ishtirokisiz chaqirish xususiyatiga egaligi timusga bog'liqsiz yoki TI antigenlar deyiladi (inglizcha- qaram emas).

Timusga bog'liq bo'lmagan antigenlar ko'p valentligi bilan farqlanadi. Antigenlar B-hujayra bilan birikkanda ularning differensirovkasi antitela suyuqlik hujayrasi T-limfotsitlar kooperatsiyasiga muhtoj bo'ladi va buni timusga bog'liqlik yoki TD antigenlar deyiladi.

Xivchin H-antigenlari (nemischa hauch nafas) termolabil oqsilli antigenlar, antigenlik xususiyatini flagellin moddalari ko'rsatadi. Fermentlar parchalanishida fragmentlar A, B, C va D ga bo'linadi. Fragmentlar molekular massasi - 4,5—18 kDa va molekulada flagelin VASD holida joylashgan. A fragmenti katta immunogenlikka ega.

Kapsula K-antigeni, haroratga sezgirligi bilan A-(kuchli termastabil), B-(kam termastabil) va L-(termalobil) antigenlikka, nordon polisaxaridlardan ko'proq tashkil topgan, tarkibiga uron kislotasi va oz miqdorda oqsil kiradi. Kapsula antigenlari ichak tifozi

guruhi bakteriyalarida, klebsiyella, pnevmokokklarda o'rganilgan. Salmonellalarda kapsula antigenlari bilan Vi-antigen polimer N-atsetilaminogeksuronli kislota, ya'ni virulentlik antigeni deb nomlangan antigen aniqlangan.

Hujayra devori antigeni. O-antigen (nemischadan ohne hauch — nafassiz) *Enterobacteriaceae* avlodiga kiradigan grammanfiy bakteriyalar hujayra devorida joylashgan. O-antigen lipidlar (asosan fosfolipid), oqsil va uglevodlar kompleksi bo'lib, endotoksin tushuniladi. Hozirgi zamon tushunchasiga ko'ra, oqsil O-antigenning immunogenligini ta'minlaydi, lipid esa kuchli nomaxsus toksigenligini, polisaxaridlar antigen maxsusligini ko'rsatadi. Polisaxarid va lipid yaqin birikkanda, lipopolisaxaridlikni hosil qiladi (LPS).

Hujayra ichi antigenlari — bu sitoplazmatik membrana antigeni, sitoplazmalar, ribosoma, mitoxondriya, yadro va boshqa organoidlar maxsusligini belgilovchi antigenlardir. Sitoplazma antigenlari — oddiy oqsillar, yadro antigeni nuklein kislotalardir. Sitoplazmatik membrana antigenlar tarkibidagi oqsil, lipoproteinlar va glikolepidlardan iborat. Streptokokklarning D guruhi sitoplazmatik membrana guruh maxsusligi polisaxaridlar, uglevodli yadro polisaxaridlari yonbosh zanjiri kuchli immunogenlik guruhini tashkil qiladi. Hujayra ichi antigenlari grammusbat antigenlar (streptokokk, stafilokokk) da yaxshi o'rganilgan.

Bakterialarning oqsilli toksini ekzotoksinga kiradi, kuchli antigenlik xususiyatiga ega. Kimyoviy tuzilishi toksik guruhlar oxirigacha o'rganilmagan. Toksinlarning katta qismi - fermentlar, proteolitik, lipolitik yoki koagulyatsiya faolikka ega. Mikroorganizmlar antigenlari ichida protektiv antigenlar ajralib turadi, ular immunologik faollikka ega patogen mikroorganizmlar bo'lib, turli kimyoviy moddalar makromolekulasidan iborat. Ularni himoya antitelosini chaqirishi makroorganizm patologik jarayondan saqlashida biriktiradi. Protektivli antigenlarni joylashishiga qarab endo- va ekzo antigenlarga bo'linadi. Ular hujayra yuzasida (hujayra devori, hujayra membranasi) joylashadi, masalan ko'kyo'tal mikrobida, streptokok A va B, rikketsiyalarda, stafilokokklarda sitoplazmada bo'ladi.

Virus maxsus antigenlardan tashqari viruslarda xo'jayin — hujayra antigeni hujayra maxsus antigenlar takomillashadi. Hujayra virus bilan zararlanganda, virus antigenidan farqlanadigan yangi antigen hosil bo'ladi. Bunday antigenlarni virus indutsirlangan antigen deyilib, maxsusligi va hujayraga o'xshamasligi bilan ajralib turadi. Viruslarini indutsirlangan antigeni misol tariqasida Tomsen — Fridenreyx antigenini keltirish mumkin (1927). Indutsirlangan virus antigeni immunitet uchun katta ahamiyatga ega. Organizmda begonalik qila olgani uchun hujayra va gumoral himoya reaksiyasi paydo bo'ladi.

8.3. Antitelalar kimyosi

Antitela — bu glikoproteinlar bo'lib, antigen yuborilganda organizmda hosil bo'ladi. Ular immunoglobulin sinfiga kiradi va turli antigen bilan bog'lana oladi. Ularning tuzilish birligi monomer, ikkita bir xil og'ir N (M-50—77 kDa) va ikkita yengil polipeptid L (M-22 kDa) zanjirlardan tuzilgan. Yengil bog'lar ikki tipga ν va λ bo'linadi. Og'ir zanjirga beshta sinf kiradi: μ , α , ϵ , δ , γ . Ular antitela immunoglobulinlarga bo'linadi. Jahon sog'liqni saqlash birlashmasi odam immunoglobulin nomenklaturasini ko'rib chiqqan, quyidagi jadvalda ko'rsatilgan.

Hozirgi vaqtdagi ko'rsatilishi	Qisqartirilgan ko'rsatkich	Eski ko'rsatkichi
Immunoglobulin G	Ig G	γ -G-globulin, 7 S- γ globulin
Immunoglobulin A	Ig A	γ -A-globulin β 2- A-globulin
Immunoglobulin M	Ig M	γ -M-globulin, 19S- γ globulin
Immunoglobulin D	Ig D	
Immunoglobulin E	Ig E	Reaginlar Ig ND

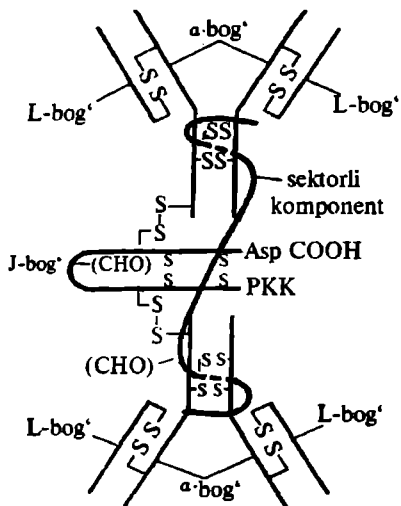
Odam immunoglobulinlarining fizik-kimyoviy tavsiflari

Immuno-globulin	Og'ir zanjir	Sedi-mentatsiya konstantasi (S)	Umumiy molekular massa, Da	Og'ir zanjir molekular massa, Da	Og'ir zanjirdagi domenlar soni	uglevodov miqdori, %
IgG1	Yi	7	146 000	51000	4	2—3
IgG2	Y2	7	146 000	51000	4	2—3
IgG3	Y3	7	170 000	60 000	4*	2—3
IgG4	Y4	7	146 000	51000	4	2—3
IgM	n	19	970 000	65 000	5	12
IgA1	a1	7	160 000	56 000	4	7—11
IgA2	a2	7	160 000	52 000	4	7—11
slgA**	a1 yoki a2	11	385 000	52 000—56 000	4	7—11
IgD	6	7	184 000	69 700	5	9—14
IgE	E	8	188 000	72 500	5	12

* Sharsimon IgG3 soha, zanjir ichi sisulfid bog'lariga ega bo'lishi mumkin, ammo bunda 110 qoldiq domen hosil qilmaydi. ** Sekretor IgA.

Immunoglobulin A tuzilishi. Ig A-antitelasi sekretor deb nomlanadi, chunki qon zardobida va shilliq suyuqliklarida topilgan. IgA odam zarobida 15—20% bo'lib, 7 S-monomerlar IgA odamlarda 80 % ni tashkil qiladi. Odamda ikkita Ig A sinfchalar: IgA1 va Ig A2 bor, bulardan Ig A1(80—90 %) uchraydi .Sekretor komponentlar plazmatik hujayrada emas, Ig A birikadigan epiteliolda hosil bo'ladi. Zardob bilan birikmagan holda ham organizmda uchraydi. Sekretor komponenti bitta polipeptid zanjir 9% uglevodlardan tashkil topgan. 71- rasmda bu bog'lanish ko'rsatilgan.

Immunoglobulin M tuzilishi. IgM va IgM ga o'xshash oqsil odam zardobida hamda barcha umurtqalilarda bor. Odamda Ig M molekulari asosan pentamerlar ko'rinishida (M-950—1000



71- rasm. Odamning sektor Ig A-molekula tuzilishi sxemasi.

kDa), ba'zan katta polimer va monomerlar ko'rinishida bo'ladi. Hozirgi vaqtga kelib to'liq aminokislota ketma-ketligi μ -bog'ning ikki miyelomali IgM da makroglobulinemiya kasalligi bilan kasallanganlardan ajratib olingan. Odam zardobida Ig M pentameri beshta, to'rtta zanjirli monomerlardan tuzilgan, hamma molekula esa 10 ta yengil va 10 ta og'ir polipeptidli zanjir va bitta ν -zanjir bog'idan iborat bo'ladi. Ig M pentamer tarkibida bitta ν -zanjir bog'i bo'lib, aniq boshqa polipeptid bilan birikishi haqida ma'lumot yo'q. Elektron mikroskopik tekshirish orqali aniqlanishicha, IgM antitela jonivorlarda yulduzsimon shaklda kuzatilgan.

Immunoglobulin D tuzilishi. IgD odam qon zardobida topilgan, birinchi marta oqsil miyelomasidan ajratib olingan va uning miqdori immunoglobulinlarning umumiy 1% dan oshmaydi. Molekular massasi 184 kDa, o'rtacha molekular massasi og'ir zanjirning e-bog'i 69 kDa ni tashkil etadi. Ig D bitta disulfid bog'li og'ir zanjir tutadi.

Immunoglobulin E tuzilishi. IgE birinchi marta (1966) T. va K. Isidzaka tomonidan olingan. Qon zardobida Ig E miqdori juda kam.

X.Bennik va X.Bar-Linstryom (1974) to'liq aminokislota ketma-ketligida Ig E ning e-bog'ini aniqlashdi. Farqli tomoni IgE

molekulasi — aniq ikkita biriktiruvchi og‘ir zanjir disulfid ko‘prik, bitta domen o‘rtasida borligi aniqlangan.

33- jadval

Odam immunoglobulinning asosiy effektorli funksiyasi

Immuno globulin	Zardobdagi o‘rtacha konsentratsiyasi г/мл.	Komplement bog‘lanishning sinfik yo‘li	Komplementning alternativ bog‘i	Yo‘ldosh orqali yuborilishi	Mononuklear hujayra bilan bog‘lanishi	Semiz hujayra va bazofil bilan bog‘i	Stafilokokk A oqsili bilan reaksiyasi
Ig G1	9	++		+	+		+
Ig G2	3	+		+			+
Ig G3	1	+++		+	+		
Ig G4	0,5		-	+			+
Ig M	1,5	+++					
Ig A1	3,0		+				
Ig A2	0,5		+				
sIg A	0,05						
Ig D	0,03						
Ig E	0,00005					+++	

Antitela molekulasi juda ham turlicha bo‘ladi. Immun javoblar davomida gomogen va geterogen antitela hamma sinf va sinfcha immunoglobulinlariga o‘xshab sintezlanadi, Immun javob archa stereotipida hosil bo‘ladi: Ig M -antitelasi past affinlikda, keyin esa Ig G-antitelasi yuqori affinlikda hosil bo‘ladi. Immun javob oqsil antigenlariga 4 ta sinfcha IgG da, faolligi zardob oqsili foiziga to‘g‘ri keladi. Agar antigen organizmga tabiiy yo‘l bilan og‘iz orqali yoki burundan yuborilsa, bunda mahalliy immun reaksiya faqat zardobli IgA-antitela paydo bo‘ladi. Qayta yuborish esa boshqa immunoglobulinlarning hosil bo‘lishi bilan boradi. Agar antigen bakteriya yoki sodd bakteriyalar qonga tushganda Ig M va Ig G-antitelalari to‘planadi. Bu antitelalar yuqori komplement bog‘lash faolligiga va agglutinatsiyalash (yopishish) xususiyatiga ega.

Chaqaloqlarda Ig M-antitela katta miqdorda bo'lsa, bunda bachadon orqali qizamiq, zaxm, toksiplazmoz va sitomegloviruslar bilan kasallanganini bildiradi.

Ig E-immunoglobulini turli allergik reaksiyalarda paydo bo'ladi, ular gomotsitotrop antitela turiga kiradi va bazofil hamda semiz hujayralar bilan bog'lanish xususiyatiga ega. IgD antitelasi-ning funksiyasi o'rganilmagan. Odam qon zardobi tarkibida yuqori sezgir usullar orqali Ig D antitelasi difteriya anatoksini, insulin va penitsillinga nisbatan topilgan. B-limfotsitlar yuzasida bu antitelalar asosiy immunoglobulin fraksiyalarini ko'rsatib beradi, bu limfotsit retseptorlarini olib borib qo'yishdagi asosiy vazifasidir. Bundan tashqari, Ig D immunologik tolerantlik induksiyasida ham ishtirok etadi.

Antitela molekulari antigen yuborilganda javob tariqasida hosil bo'ladi, o'zi ham antigenlik xususiyatini namoyon qilishi mumkin. Agar ularni hayvon organizmiga yuborilganda, masalan qo'yni quyon antitelasi bilan immunizatsiya qilinganda, qo'y qoni zardobi tarkibida determinant Fs-fragmenti quyon antitelalar immunoglobulini hosil bo'lgani kuzatiladi. Agar gomogen immunoglobulinlarni sichqonlarga yuborilsa, gomologik inbredli liniyaga (ingliz so'zidan olingan - inborn-tug'ma), qon zardobida asosan antitela to'planadi hamda Fab-fragmenti bilan reaksiyaga kirishadi. Bunday antitelani antiidiotip deyiladi, chunki ular faqat miyelomli oqsilni hosil bo'lishida indutsir qilganligini tanish xususiyatiga egadir. Antiidiotipik antitelani yana B-oblostga qarshi bo'lgan antitela deb ham ataladi.

Immunoglobulinlar bir sinfga kirsa ham antigen xususiyatlaridan farqlanishi mumkin. Bu farqlarni allotiqlik antigen shakliga qarab — allotiplar deb ataladi. Revmatoid omillarni aniqlashda, shunga o'xshasha antitela odam globulini tarkibidagisini (1956) R. Grubb antigen determinantlari farqlarini Gm-guruhlar deb atadi. Keyinchalik odamda allotiplarning bo'lishi boshqa tekshirish usullari orqali topilib, tasdiqlangan. Odamda allotipik Ig M markeri o'rganilib, uning joylashganligi yaxshi o'rganilmagan.

Keyingi vaqtlarda antigenlarni bir-biriga bog'lovchi, faol markazlari to'liq o'rganildi. Bunda ikki xil yo'l tutilgan: turli

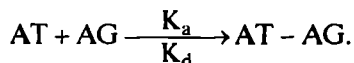
xususiyatdagi katta miqdordagi antitela va maxsus gomogen imunoglobulinlar tuzilishi analiz qilingan. Aminokislotalar ketma-ketlik variabil domen og‘ir va yengil bog‘larni turli maxsusligini taqqoslanishi shuni ko‘rsatdiki, variabellik darajasi polipeptid zanjirida bir xilda emas ekan.

E.A. Kebot (1960) tomonidan ishlab chiqilgan rentgen tuzilish va elektron-mikroskopik tekshirishlar hali o‘tkazilmaganda original usulni polimer ligandlar yordamida antitelaning antigen bog‘lovchilik xususiyatini tekshirish usulini topdi. Immunizatsiya uchun polisaxaridlarning mikroblarga tegishli — dekstrinidan foydalandi. Tekshirishda antidekstrin antitela reaksiyasi gomologikantigen — dekstrin bilan mono-, di-, tri-, tetramerlar va oligomerlar bu polisaxaridlar reaksiyani tormozlashi, polimer antigen bilan antitelani bog‘lanishi kuzatildi. Bunda oligomer hajmini tormozlanishi ko‘payishi antigen va bog‘lanish oligomer bilan birika olmasligi kuzatildi. Shunday qilib, dekstrin va antidekstrin tormozlash ta’siri penta- va geksamerlar tekshirilayotgan antigen tormozlash xususitiga ega.

8.4. Immunitet reaksiyalarining kimyoviy asoslari

Immunitet reaksiyasining asosida maxsus antigen va unga mos bo‘ladigan antitelalarning birikish kompleksi turadi (antigen antitela reaksiyasi). Antigen va antitelaning o‘zaro ta’siri natijasida antitela molekulasida konformatsion o‘zgarishlar sodir bo‘ladi, bunda molekulaning ma’lum sohalari yaqinlashadi, yangi sohalar hosil bo‘ladi yoki ulardan ba’zilar o‘zgaradi.

Birinchi marta antigen antitelaning miqdor reaksiyasini (1904) S.Arrenius o‘rgangan va massaning ta’sir qonuni asosida qaytar reaksiya hisoblagan. Reaksiya sxemasi quyidagicha:



Bunda AT — erkin antitela; AG — erkin antigen; AT-AG antigen-antitela kompleksi; K_a — assotsilanish konstantasi; K_D — dissotsilanish konstantasi.

Massaning ta'siri qonunidan foydalanib, tenglamani bir oz o'zgartirish mumkin:

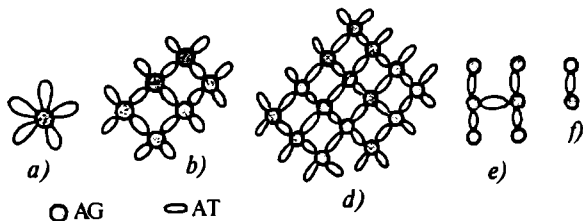
$$K_1 [AT][AG] = K_2 [AT-AG]$$

Muvozanat konstantasini hisoblash:

$$K_1 / K_2 = K = [AT-AG] / ([AT][AG])$$

Muvozanat konstantasi affinlikni aniqlaydi — bu antigen-antitela reaksiyasining ma'nosini aniqlashda juda muhim bo'ladi. Affinlik molekularning tortishish va itarish kuchlari yig'indisidan iborat, ular antitela markazi bilan gomologik antigen determinanti o'zaro ta'siridan hosil bo'ladi. Affinlik termini monovalent antigen-antigapten antitela uchun bo'lib, bitta antigen determinanti bilan bitta faol markaz birikishi kuzatiladi. Buni ichki affinlik deyiladi. Antigen va antitela tabiatda polivalentdir. Antigenlar qaytariluvchi antigen tuzilishini o'zining yuza qismida, antitela esa — bir necha antigen bog'lovchi yuzasida: 2 dan monomer molekularida IgG va IgE 10 gacha pentamerli molekula IgM bog'laydi. Bunday antigenlar va antitela birlamchi bog'lanishga qaraganda juda murakkab birika olishi mumkin. Shuning uchun biologik qarashga nisbatan, ichki affinlik antitela reaksiyasiga kuchli ta'sir qiladi, turli valentlik va polivalentlik antigenlari, bu energiyani funksional affinlik termini yoki avidlik (inglizcha — ochko'zlik) bilan tavsiflanadi. Tabiiy antigenlar (virus, bakteriya) polivalent, yuqimli kasallik qo'zg'atuvchilariga organizmning immun javobida funkcionallik reaksiya katta o'rin tutadi, ya'ni antigen - antitela ichki affinlik reaksiyasi emas.

Lizis reaksiyasi va komplementni bog'lash. Lizislovchi (erituvchi) ta'sir qilish xususiyati antitelani lizis va komplementni bog'lashda aniq ko'riladi. Lizis reaksiya asosida korpuskulyar antigen maxsus antitelada, qismi bilan adsorbsiyasi, Fe - fragmentida og'ir bog'lari, komplement borligi natijasida hujayrani erib ketishi kuzatiladi. Yana shuni ta'kidlash kerakki, antigeni bog'lash va komplementda turli domen molekula antigeni B-domen bilan bog'lanadi, bundan tashqari og'ir bog'ni N-oxir qismi bilan, komplement esa, aksincha, C-oxir sohasida joylashgan (Fe) og'ir



78-rasm. AG—AT agregatlarining tuzilishi va ularning molekular nisbatlari:
 a—5 : 1; b—3 : 1; d— 2,5 : 1; e—1 : 2,25; f—1:2.

bogʻi immunoglobulinlar bilan bogʻlanadi. Immunoglobulinlar komplement taʼsirida qonning qizil hujayrasi — eritrotsitlarni parchalaydi, natijada gemoglobulin chiqadi, eritrotsitning xira choʻkmasidan — yaltiroq qonli eritma yuzaga keladi. Bu reaksiya gemoliz deyiladi. Bu juda sezgir reaksiya boʻlib, 1 ml dagi antitela oqsil azotini 0,0002 mt aniqlanishi mumkin.

Gemoliz prinsipi geldagi gemoliz usuli asosida (1963) N.K. Yerne va A.N. Nordin hujayrani aniqlashda, antitela hosil boʻlishini kuzatishgan. Bu usulda antigeni (qoʻy eritrotsiti) gelli muhitda hayvonni immunlangan limfasid hujayrasi bilan kontakti asos boʻladi. Antitela (gemolizinlar) eritrotsitlar bilan bogʻlanishga tayyorlanganda, komplementni qoʻshilishi eritrotsitlarni antitela ishlab chiqaruvchi hujayralar oldida lizisi (gemoliz zona) och pushti rangda kuzatiladi. Har bir zona markazida hujayra boʻlib, uning sonini aniqlash mumkin. Immunoglobulinlar ham komplement taʼsirida bakteriya hujayrasi qobigʻini parchalashi, bakteriya lizisi — bakterioliz deyiladi. Komplementning bogʻlash reaksiyasi (KBR) taʼsir mexanizmiga koʻra murakkab boʻlib, 2 ta sistema antigen - antitela ishtirok etadi. Koʻz bilan koʻra olish va ajratish uchun qoʻshimcha komponent hamda indikator sistema kiritiladi. Bu sistema eritrotsitlar va gemolizindan iborat. Agar asosiy sistema antigen antitela oʻziga komplementni birliktirib qolaolsa (biriqtirsa) bunda gemoliz kuzatilmaydi. Antigen - antitela bir-biriga mos kelmasa, komplement indikator sistema bilan birikadi va eritrotsitlar gemolizi kuzatiladi. Sezgirligi boʻyicha KBR passiv gemagglutinatsiya reaksiyasiga oʻxshash boʻladi. Bu orqali antigen

- antitela kompleksini to'liq yoki qisman komplement birikishi sistemada olib borilgani o'rganiladi va baholanadi.

Immunhujayra yopishish fenomeni. Bu usul (1961) G.J.V. Nossel tomonidan ishlab chiqilgan bo'lib, bu bakteriyaning kichik limfotsitlar yuzasiga yopishishi maxsus antitelalar hayvonlarni immunizatsiya qilgandan keyin ishlab chiqariladi va immunhujayra yopishishi yoki to'planishi deb nomlandi. Immunhujayra yopishishi fenomeni hujayra antitelasi mikroba antigenlariga tegishli ekanini aniqlashdagi yangi usuldur. Bu usul modifikatsiyasida turli mikroba gaptenlari bilan eritrotsitlar antigen sifatida foydalaniladi. Bunday eritrotsitlar *in vitro* tajribasi maxsus hayvon hujayrasi limfotsitlar yuzasiga alohida birikadi. Bunda mikroskopda rozetkalar kuzatiladi, har biri limfoid antitela ishlab chiqaruvchi hujayralar, eritrotsitlarga mahkam qo'shilgan va bog'lanib olgan bo'ladi. Hammasi bo'lib, 3000—4000 limfotsid hujayralarini bir necha preparatlardan, rozetka hosil qiluvchi hujayrani ikkitadan kam bo'lmagan eritrotsitni adsorbsiyalanishi - adsorbsiya foizi aniqlanadi. Kuzatilgan usul YA.S. Shvartsman va A.V. Ispolatovalar tomonidan (1966) qayta takomillashtirilgan va to'g'ri bo'lmagan gemadsorbsiya deb nomlangan. Reaksiya bakteriyalar yopishishi reaksiyasidan sezgirligi bilan kam bo'lmay, harakatsiz bakteriyalarda antigen, antitela reaksiyalari maxsusligini aniqlashda o'ta ahamiyatlidir.

Antigen va antitelani aniqlashda immunoferritin va immunofluoressent usullar. Immunofluoressent usulda antigen-antiteia bilan ta'siri, bunda reaksiya komponentlaridan biri ikkilamchi fluoressensiya xususiyatiga egaligi kovalent birikishi fluoressent bo'yoqlar hisobiga kuzatiladi. Immunkompleks yaxshi ko'rinishi, aniq, yorug' nurlanishi qora fonda fluoressent mikroskopda ko'riladi. Fluoressent bo'yoq sifatida fluoressenzotiotsonat, rodamin, B-izotiotsonat, lissamin-rodamin B200-sulfoxlorid va boshqa bo'yoqlar, reaksiyaga kirisha oluvchi guruhi (sulfoxlorid, izotiotsonat) ishlatiladi. Bu guruhlar erkin aminoguruh antitela molekulasiga bilan birikib, fluoroxrom antigeniga ishlov berilganda o'z xususiyatini yo'qotmaydi.

To'g'ridan-to'g'ri va to'g'ridan-to'g'ri bo'lmagan fluoressent usullari. Bu usulda antigenga ta'sir ko'rsatilganda (ishlov berilgan)

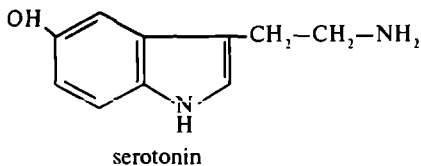
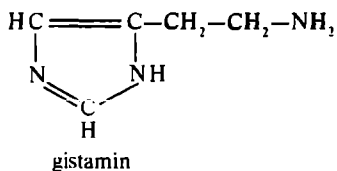
antitela bilan birikishi kuzatiladi. Noto'g'ri usulda — bosqichma-bosqich antigen-antitela kompleksini fluoressent bo'yoqlar yordamida aniqlanadi. Birinchi bosqich - aniq antigen immun kompleksini hosil bo'lishi maxsus antitela bilan (γ -globulin bilan) immun zardob birikadi. Ikkinchi bosqichda - bu kompleksni aniqlash uchun maxsus ishlov berilgan (nurlantirilgan) anti- γ -globulindan foydalaniladi. Immunoglobulinlarni topish immunofluoressent usulda aniqlanib, agar antigen, *in vivo* ishlatilganda antitela hosil bo'lishi uchun — eruvchi oqsildan foydalaniladi. Bunday holatda kon'yugatsiya fluoroxrom bilan va gomologik antitelani topishda ishlatiladi.

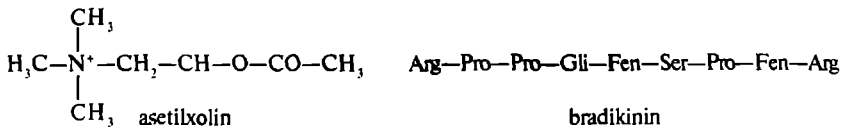
Immunoferment usuli. Bu usul asosida antitela kon'yugatsiyasi yoki gapten ferment bilan ularni maxsusligi yo'qolmagan holatda ferment esa - katalitik faolligi bilan foydalaniladi. Antigen - antitela kompleksi tarkibi konyugatlar gapten - ferment yoki antitela - ferment o'zining katalitik faoliyatini yo'qotadi. Antitela molekulasi fermentlarga birikishi glutaraldegid - bifunksional reagenti yordamida ϵ -aminoguruh oqsil molekulasi o'zaro ta'sirida olib boriladi. Ferment sifatida modifikatsiyani hisobga olib peroksidaza, β - galaktozidaza, ishqor va nordon fosfotazalar (kam atsetsilxolin, glyukoamilaza, glyukoooksidaza) yoki lizotsin, glyukoza-6-fosfat-degidrogenaza va malatdegidrogenazalar ishlatiladi. Immunoferment usuli birinchi gistokimyoviy tekshirish usuli uchun ishlab chiqilgan. Antitela ferment bilan niqoblangan (bo'yalgan) maxsus antigen bilan birikadi va natijada kompleks hosil bo'ladi.

Mikroskop orqali aniqlab bo'lmaydi. Immun kompleksni aniqlashda, fermentni bo'lishi, rangli reaksiya borishi bilan kuzatiladi. Bunda ferment sifati — maxsus substrat bilan olib boriladi. Bo'yalgan antigen - antitela kompleks yorug'lik yoki elektron mikroskop bilan aniqlanadi. Keyinchalik immunoferment analizini antigen-antitelaning miqdorini aniqlashda biologik suyuqliklarda ham ishlatildi. Geterogenli (qattiq fazali) va gamogenli usullar yaratildi, ularning prinsiplari farqlanib immunokimyoviy reaksiya komponentlari ajratib olinadi (gomogen usul xarakterida antigen - antitela reaksiyasi gomogen suyuqlikda va fizik reagentni ajratilishi

va reaksiya mahsuloti shart emas). Qattiq faza usuli antitela ishlatilishi asosida erimaydigan tashuvchiga birikishi yotadi, gomogen usullari — antitela faolligini effektiv modeli fermenti antigen bilan bog‘lanishi natijasida kuzatiladi. Radioimmunologik analizda (RIA) antigen-antitela reaksiyalarining o‘ziga xosligi yuqori sezuvchanlik bilan uyg‘unlashadi, bu radiofaol belgi yordamida ta‘minlanadi, bunda antiteladagi azot miqdorini 1×10^{-8} mg/ml gacha aniqlash mumkin. Analiz olib borish uchun antizardob va yod (125/131/) izotoplaridan biri bilan belgilangan gomologik antigenlar, shuningdek, ^{14}C yoki ^3N bilan belgilangan gaptenlar ham zarur. Yuqori affinni antitelalar, past kesimli reaktivlik va yuqori solishtirma radiofaollikka ega antigen ishlatilganda sezgirlik yanada ortadi.

Allergiyada antigen va antitela orasidagi reaksiya. Allergiya (organizm reaktivligining o‘zgarishi) organizm immunitetining ajralmas qismi bo‘lib, antigenning organizmga qayta tushishi natijasida yuzaga keladi (mikrob hujayrasi, antibiotik, o‘simlik changlari va b.). Agar sezgirlik normadan ortiq bo‘lsa, giperergiya yuzaga keladi, agar kamaysa gipoyergiya, to‘liq yo‘q bo‘lsa — allergiya deyiladi. Allergiyada immunologik reaksiya 2 turga bo‘linadi: sezgirlikni tez yuzaga kelishi (STYUK) va sezgirlikni sekin yuzaga kelishi (SSYUK). STYUK gumoral immunitetning shakli deyiladi va IgE sinf antitelalari tomonidan yuzaga keltiriladi. Bunda anafilaktik shok (falaj), pollinozlar (pollen — changlantiruvchi, chang) masalan allergik shamollash, atopik bronxial astma kuzatiladi. SSSYUK asosida to‘qima va organizmni to‘qima suyuqliklarida patogen o‘zgarishlariga olib keluvchi antigen va antitela reaksiyalari yotadi. Hosil bo‘luvchi immunokomplekslar antigen-antitela hujayra-nishonda aniqlanadi. Natijada hujayradan tashqi muhitga mediatrolar - biologik faol moddalar chiqariladi (gistamin, serotonin, atsetilxolin, bradikinin).





Mediatorlar moddalar almashinuvi jarayonini o'zgartiradi, silliq muskullar qisqarishini keltirib chiqaradi, tomirlar o'tkazuvchanligini qisqartiradi, to'qimalar hayot faoliyatini buzadi. Ba'zan letal (o'lim) holati antigen yuborilgandan 5—10 daqiqadan so'ng yuzaga kelishi mumkin.

STYUK hujayra immuniteti hisoblanib, T-limfotsitlari sensibilizatsiyalanadi, yuzasiga shunga o'xshash antitela retseptorlari maxsus antigen tutadi (allergenga) va bunday holatlar sil, kardi-do, dermatomikoz, transplantatni qabul qilmaslik, ba'zi kimyoviy elementlarni qabul qilmaslik bilan (masalan, nikelni) yuzaga keladi. STYUK gumoral antitela hisoblanmaydi. Yo'naltiruvchi vazifani STYUK T-limfotsitlarga tegishli, qayta organizmga tushishi antigeni sensibilizatsiyalangan T-limfositlar sezadi, natijada 24—48 soat ichida allergik yallig'lanish yuzaga keladi. Odam va hayvonlarda yuqori sezgirlikni disensibilizatsiya yo'li bilan pasaytirish mumkin, bunda qayta allergeni shu dozada (miqdorda) yoki nisbatan kam miqdorda bir necha marotaba (Bezredko usuli) va to'liq bo'lmagan antitela ishlab chiqariladi. Ular antigen bilan bog'lanib, to'liq antitelalar bilan ham birikadi, natijada yomon asoratning oldi olinadi. Agar allergeni hosil bo'lishi IgM va IgE immunoglobulinlar yoki qonda sezuvchi allergeni antitelalar IgM va IgG sinflari, yuqori sezgirligi nisbatan pasaysa IgE bilan birikish xususiyati yo'qoladi.

8.5. Immunokimyoning amaliyotda ishlatilishi

Immunologiyada immunokimyoni tez sur'atda rivojlanishi oxirgi 20—30 yillarda nazariy tekshirishlar biologiya, genetika, biokimyo, mikrobiologiya va ko'pgina klinik fanlarda yuqori ahamiyatga ega bo'lmoqda. Aniqrog'i vaksinalar yordamida yuqumli kasalliklar soni kamayadi, oldingi davrda yuqimli hisoblangan

chechak kasalligi - yer yuzidan batamom yo'qotildi. Vaksinatziya preparatlari sifatida faqatgina korpuskulyar (lotincha *corpusculum* - tana), tirik yoki o'ldirilgan vaksinalar va anatoksinlar yoki toksoidlar — toksinlar, o'zining toksigenlik, zaharlilik hususiyatini yuqori haroratda ishlov berish yoki kimyoviy reagentlar ta'sirida masalan, farmoaldegidlarni ta'sirida yo'qotadi.

Ballas moddalardan tozalangan anatoksinlar vaksina sifatida (difteriya, qoqshol, botulizim) adyuvantlar - immun javobni tezlashtiruvchi moddalar qo'shib yuboriladi (oksid va fosfor aluminiy, mineral yog'lar). Keyingi yillarda xavfsiz va immunogen vaksinalar yaratildi, ular krnoz, pnevmaniya, epidemik serebral meningit hamda ko'k yiring tayoqchasi chaqiradigan kasalliklarga qarshi ishlab chiqarildi. Ular o'zida yuqori molekular kapsulani polisaxaridlar, antitela hosil bo'lishida bakteriotsid faoliyati kuchaytiruvchi va oldini olishda kasalliklarni davolashda ishlatiladi.

XX asrning 60-yillarida vaksina tayyorlashda yangi sun'iy antigenlar ishlab chiqarildi. Bu antigenlar tuzilishi, yuqori immunogenlik xususiyati, fenotipik korreksiyasi immun javobni makroorganizmlar hosil qilishi kuzatiladi. Gripp virusiga qarshi sun'iy vaksina tayyorlandi. Bu vaksinalardan tashqari profilaktika va davolashda kasallikning oldini olish va kasallikni yengil kechishini ta'minlashi aniqlandi.

Vaksinalar maxsus tanlab olingan mikroorganizmlar shtammlaridan tayyorlanadi, bunday shtammlar vaksina shtammlari deb ataladi. Hozirda vaksinalar tarkibi va tayyorlanish texnologiyasi bo'yicha besh xilga bo'linadi:

1. Tirik vaksinalar — mikroorganizmlarning avirulent shtammlaridan tayyorlanadi;
2. Korpuskulyar yoki o'ldirilgan vaksinalar-mikroblarni fizik-kimyoviy usullar bilan o'ldirib olinadi;
3. Anatoksinlar-ekzotoksinlardan tayyorlanadi;
4. Kimyoviy va sun'iy vaksinalar;
5. Gen injeneriya usullari bilan tayyorlangan vaksinalar.

Tirik vaksinalar bir necha usullar bilan olinadi. Ingliz olimi E.Jenner 1796-yili birinchi bo'lib tirik vaksinani kashf etdi va undan odamlarni chin chechak qo'zg'atuvchisidan himoya qilish

uchun foydalandi. U emlash uchun mikroorganizmni sigir sog'uvchi ayollarni qo'lidagi pufaklar ichida yiringdan olgan. Sigirlar chechagi virusi odam chin chechagi virusi bilan bir xil antigenlarga ega, lekin sigir virusining virulentlik xususiyati juda past. Tirik vaksina olishning ikkinchi usuli -patogen bakteriya va viruslarni noqulay sharoitda o'stirish. Noqulay sharoitlarga tushgan mikroorganizmlarda spontan mutatsiyalar boshlanadi. Populyatsiyadagi mutantlar ichdan virulentligi pasaygan turlari ajratilib olinib, alohida ko'paytiriladi, lekin shu shtammlarning antigenlik va immunogenlik xossalari saqlanib qolishi kerak. Tirik vaksinalarning ijobiy tomonlari: organizmga kiritilgan vaksina bakteriyalari ko'payib, tabiiy jarayonda rivojlanadigan bakteriyalar kabi kuchli immunitet hosil qiladi.

O'ldirilgan vaksinalar. Yuqori immunogen, ammo past virulentli xususiyatga ega bo'lgan shtammlar tanlab olinadi va fizik yoki kimyoviy omillar yordamida o'ldirilib, undan vaksina tayyorlanadi. O'ldirilgan vaksinalarning afzalligi turg'unligi, xavfsizligi, tez tayyorlanish, arzonligi va uzoq saqlanishi hamda bir necha antigenlarni qo'shish mumkinligi.

Anatoksinlar. Kasallik patogenezida ekzotoksinlari asosiy ahamiyatga ega mikroblar ko'paytirilib, ulardan ekzotoksinlar so'f holda ajratib olinadi. Bu ekzotoksinlar 0,3—0,4 % li formalin qo'shib, 38—40 gradus C da termostatda 30 kun saqlanadi. Natijada toksinning zaharlilik xususiyati yo'qoladi, ammo antigenlik va immunogenlik xossalari saqlanib qoladi. Kimyoviy vaksinalar kimyoviy usullar yordamida, bakteriya hujayrasidan yuqori darajadagi immunogenlik xususiyatiga ega bo'lgan antigenlarni ajratib olib tayyorlanadi. Bunda patogen mikroorganizmlarning protektiv va virulent antigenlaridan foydalaniladi.

Gen injeneriya yo'li bilan olinadigan vaksinalar. Bu yo'nalishda olinadigan omillar vaksinalarning 4-avlodi bo'lib, oxirgi 10—15 yil ichida rivojlana boshladi, bunda biotexnologiya fani erishgan muvaffaqiyatlarining ahamiyati katta bo'ldi. Patogen mikroorganizmlarning protektiv xossalari javob beradigan antigeni aniqlanadi, so'ngra bu antigenni sintez qiluvchi gen ajratib olinib, odam normal mikroflorasi tarkibiga kiradigan

bakteriya genomiga biriktiriladi. Mikroorganizm ko'payish jarayonida kiritilgan genning biomolekulalari ham sintez qilinadi, so'ng bu omillar alohida ajratib olinib, boshqa oqsillardan tozalanadi va vaksina sifatida ishlatiladi. Autovaksina vaksina turi bo'lib, odamdan ajratib olingan mikroorganizmlardan tayyorlanadi. Autovaksinalar ko'pincha surunkali infeksiyalarda kasallikni davolashda ishlatiladi.

Immunoglobulinlardan qoqshol, ko'k yo'tal, qizamiq, qizilcha, chechak, qutirish, epidemik paratit, gripp, gepres va boshqa yuqumli kasalliklarga qarshi foydalaniladi.

Hozirgi vaqtda monoklonal antiteladan foydalanish tibbiyot amaliyotida qulaylik yaratildi. Bunday antitela molekulalari faqat bitta antigen bilan ta'sirlanadi va diagnostikada davolashda maxsus reagent sifatida idealdir. Mikrobiologik obyektlar ichida viruslar bakteriya protozoa, individual antigen determinantlari murakkab antigenlardan bo'lishi mumkin. Monoklonal antitela yordamida antigen determinant hujayralarga qarshi topografiyasini aniqlash mumkin. Alohida determinantlarni aniqlash, differsirovkali hujayra bog'larini va ularning funksional xususiyatlari, ularning mexanizmlar jarayoni guruh hujayrasini farqlaydi.

Immunokimyoviy usul monoklonal antitela yordamida virusologiya uchun qulaydir. Ma'lumki, ba'zi viruslar (gripp, leykoz) yuqori o'zgaruvchanlik tuzilishiga ega. Gibridd texnikasi yordamida bir necha antizardoblar olinib, identifikatsiya qilish mumkin. Bundan tashqari, yuqori maxsuslika ega bo'lgan immunoglobulinlarning yuqori terapevtik effekti bo'ladi. Yuqumli kasalliklarga qarshi monoklonal antitelalar diagnostika va davolashda ishlatiladi.

Yo'naltirilgan immunokorreksiya (turli immunodefitsit holatini to'xtatish uchun) infeksiyon kasalliklarni davolash va allergik kasalliklarda, ya'na diagnostika maqsadida amaliyotda qo'llaniladigan quyidagi mediatorlar, hujayra immunitetini faollashtiruvchi, sog'lom odamlar leykotsetlaridan o'tkazuvchanlik omili ajratib olinadi. U maxsus bo'lishi mumkin, bunda donorlarni ajratish, aniq antigenga sezgirligini topish qiyinchilik tug'diradi. Turli infeksiyon kasalliklarni davolashda maxsus o'tkazuvchanlik omili foydalidir. 2. Biologik faol timus preparatlari yoki timus gormonlari - timozin, timopoetin, timirin zardobli timun omillari, timus va

uning faol fraksiyasi va boshqalar. Timus AFT gormonlar T limfotsitlar yetilishini taminlaydi, shuning uchun immunde-fitsitning ba'zi shakllarida, T- sistema immunitetni bog'lanishida ishlatiladi.

Makrofaglar migratsiyasini (ko'chib yurishini) pasaytiruvchi omilni hujayra immuniteti boshqarib turadi.

Suyak — ko'mik stimulyatori antitela ishlab chiqaruvchi hujayra bo'lib, bu bir qancha virusli infeksiyon kasalliklarni davolashda sichqonlardan olingan zardob titr ko'rsatgichini oshishi bilan turli hayvonlardan tayyorlangan zardoblarda kuchsiz immunogendir.

Mediatorlarni toza holatda ajratib olish va yetarli miqdorda ta'minlash — bu qiyin jarayon antigen - antitela reaksiyasi antigen tuzilishlari mikroorganizmlarda ishlatiladi va antitela biosintezi mexanizmi o'rganiladi hamda boshqa globulinlarni ham halqa pretsipitatsiya reaksiyasi yordamida antitoksinlar neytrallovchi xususiyati aniqlanadi. Toksining antitoksin bilan birikishi *in vitro* da xiralashishi, keyin cho'kma, (flokulyat) va bu reaksiyada flokulyatsiya deb nomlanadi. Viruslarni neytrallovchi reaksiya o'ta maxsuslikka asoslangan bo'lib, buni noaniq viruslarni identifikatsiyasi va titrlashda, antitelalarni neytrallashni to'liq viruslar yordamida aniqlashda ishlatiladi. Bakteriyalarda agglutinatsiya usuli sifat va miqdoriy reaksiyasini baholashda ishlatiladi. Aniqlangan usullarga: 1. Buyum oynasida taxminiy agglutinatsiya; 2. Gruber reaksiyasi noaniq bakteriya antigeni aniq immun zardob bilan farqlash; 3. Vidal reaksiyasi bemor qonida antitelani aniq bakteriya antigeniga nisbatan topish; 4. Veyla — Feliks reaksiyasi toshmalif, diagnostikasida, bunda kasallik qo'zg'atuvchi ishlatilmaydi. *Ptoteus vulgaris* OX 19 shtammi rikketsiyaga o'xshash antigenlikka ega. Bunday antigen geterofili deyiladi. Bu reaksiya o'z ahamiyatini hozirgacha yo'qotmagan.

Mikrob antigenlari qisman eritrotsitlarga adsorbsiyalanish xususiyatiga ega, shuning uchun bir necha infeksiyon kasalliklarda ishlatiladi. Bu reaksiya yordamida meningokokk, stafilokokk, ko'kyo'tal bakteriyalari, tuberkuloz mikrobakteriyasi hamda mikroorganizmlar aniqlanadi. Agglutinatsiya reaksiyasi autoimmun kasallik — revshat artritda ishlatiladi.

Revmatoid artriting xarakterli belgisi qon zardobi tarkibida revmatoid omilni va antigammaglobulinli autoantitela bo'lishi kuzatiladi. Revmatoid omil aniqlashning yana bir usuli - agglutinatsiya protey bilan R.OTTO bo'yicha reaksiyaning borishida. Proteus turidagi bakteriya yuklatilib subagglutinatsiya dozali maxsus antizardoblarga birikadi agglutinatsiya reaksiyasi shundagina hosil bo'ladi, qachonki reagent bilan bemor zardobi revmatoidli omillar bilan qo'shiladi. Proteydan tashqari boshqa mikroorganizmlar, masalan brutsellozlar ham diagnostika maqsadida mikroorganizmlar tiplarini aniq immun zardoblar bilan aniqlashda ishlatiladi.

Bakterioliz reaksiyasi infeksiyon kasalliklar diagnostikasida, masalan, vaboda gemoliz reaksiyasida KBR qo'yishda, mikrobiologik diagnostikada ahamiyatli bo'lib, birinchi zaxmni aniqlashda (Vasserman reaksiyasi) foydalanilgan.

Infeksiyon kasalliklar diagnostikasida ishlov berilgan (mecheniy) antigen va antitela usulini A.X. Kuns birinchi marta pnevmonokokk antigenini aniqlagan. Hozirgi vaqtda immunoflyuretsensiya usuli yuqori ko'rsatkichli bo'lib, uning yordamida bo'lgan qo'zg'atuvchilar aniqlanadi. Ozuqa muhitiga ekish talab qilinmaydi. Immunoferment usulini antigen molekulasini hujayra ichida va tashqarisida joylashganda ham aniqlashi mumkin.

Immunoferment analizi (IFA) yordamida maxsus antitelani emas, mikroorganizmlarini turli to'qima va biologik suyuqliklarda aniqlashga yordam beradi. Fermentni aniqlash 1970-yildan hozirgi vaqtgacha ishlatib kelinmoqda. IFA mikrobiologiyada quyidagi yo'nalishlarda foydalaniladi.

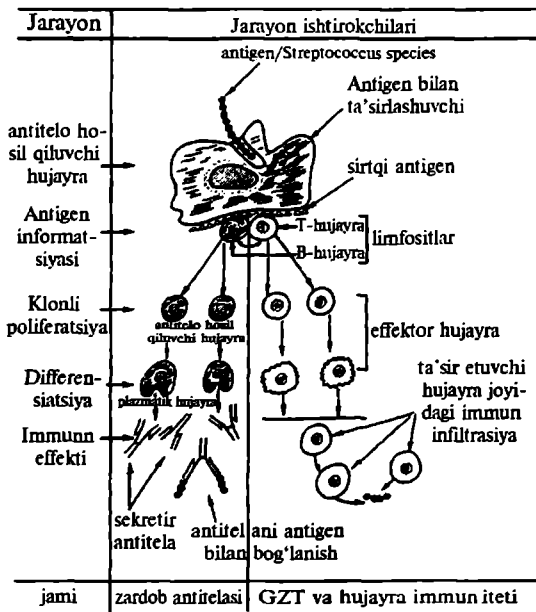
- 1) Yuqumli kasalliklarni tezlikda samarali aniqlash;
- 2) Epidemiologik tarqalishini baholash (kasalliklarni aniqlash, kasallar va tashib yuruvchilarni aniqlash);
- 3) Maxsus reagentlarning miqdorini aniqlash (antigen, antitela) orqali vaktsina, immun zardoblar tayyorlash;
- 4) Allergenlarni aniqlash;
- 5) IFA dan foydalanib, ilmiy ishlarda IFA natijalari bilan, KBR to'g'ri gemoglyutinatsiya, immunoflyuretsensiya va boshqa reaksiyalardan 10—100 marta yaxshi, yuqori va sezgirligi, radifal

izotoplar ishlatilmasligi bilan xavfsiz ekanligi ko'rsatib berildi. Ko'rsatib berilgan qulay xususiyatlari bilan bu usulni bakterial, parazitlar va virusli kasalliklarni diagnostikasida ishlatilmoqda. Radioimmunologik analiz shish antigenlarini aniqlashda, dori preparatlari, viruslar, reagenli antitela va asosan gormonlar, organizm suyuqliklarida qanday konsentratsiyada ekanligi, organizm sezgirlik ko'rsatgichlarini aniqlash mumkin. Ilmiy tekshirish laboratoriyalarida radioimmun aniqlash kam immunogen molekular antigenligini topish uchun foydalaniladi.

Organizm allergik holatni aniqlashda *in vivo* teri diagnostika usulidan ham foydalaniladi. Allergin sifatida yuqumli kasalliklarda mikroorganizmlardan tayyorlangan vaksina va mikroob hujayrasini turli fraksiyasi ishlatiladi. Allergenlar teri osti, teri ustiga kiritiladi. Kasallarga allergik usulda *in vitro* allergodiagnostikada xafli hisoblanadi. Bunda vizual ko'rsatkich qon elementlari hujayra shikastlanishi, antigen - antitela reaksiyasi bilan boradi. STYUK aniqlashda Shelli test bazofillari ishlatiladi, manfiy holatda bazofillar shakli o'zgaradi va hujayra granulari to'liq o'zgaradi va hujayra granullalari to'liq yo'qoladi, to'g'ri noto'g'ri reaksiya shishgan hujayralar ham o'zgaradi. Sekin yuzaga keladigan sezgirlik Fradkin bo'yicha neytrofilli leykotsitlar shikastlanishi, limfotsitlar transformatsiyasi, makrofaglar migratsiyasi to'xtatiladi. Allergik jarayon etiologiyasini aniqlash, antigenning maxsus IgE, antitelalar bu yoki aniq allergiyalar (ovqat, chang mikroblar) ekanligi aniqlandi. Bunday IgE antigenmaxsuslik qon zardobi, STYUK oz miqdorda bo'lib, aniqlash radioimmunologik analiz orqali olib boriladi. Identifikatsiya maxsus antitelalarni maxsus ishlab chiqilgan radioallergosorbit test ishlatish bilan olib boriladi. Kasal uchun xavfsiz bo'lgan, allergiyani o'tkir davrida va hamma holatda va teri — sinov reaksiya qo'llash mumkin bo'lmaganda foydalaniladi.

8.6. Immun tizimiga dorivor moddalarning ta'siri

Turli dorivor moddalar immun sistemalarga butun yoki alohida komponentlariga ta'sir qilib faoliyatini pasaytiradi, yuqumli kasallik



73-rasm. Organizmdagi immunn jarayonlari sxemasi.

yuzaga kelishi uchun xavf tug'diradi. Ba'zi vaqtlarda immunsupressor — preparatlar xirurgik transplatatsiyada yuqumli kasalliklar yuzaga kelishi ikkinchi o'ringda bo'lganda kimyo davolovchi preparatlar ishlatiladi.

Antigen ma'lumotlarini qayta ishlashda birinchi qadamni makrofaglar yoki bir yadroli fagotsitlar hamda yordamchi dendrid hujayralar bajaradi va limfotsitlarga yetkazib beradi. Genetik determinatsiyalangan maxsus antigenlar bilan limfotsitlar o'zaro ta'siri xususiyatlardan iborat. Skaner qilinadigan elektron - mikroskop yordamida aniqlanganda, B - va T- hujayralar yuzasi turlicha bo'ladi. Uzoq yashovchi kichik limfotsitlar — hujayralar bilan bog'lanuvchi va aniqlab olish xususiyatiga ega. Ular timus garmonlari ta'sirida ayrisimon bezlar epitelial komponentlarini hosil qiladi.

Limfoid hujayralar va B-hujayralar o'zakdoshlari suyak ko'migidan paydo bo'ladi. B-hujayralar o'zining yuzasida monoklonal

immunoglobulinlarni ushlaydi va antigen retseptorlari vazifasini bajaradi.

Immun sistema — mikroorganizmlar, ularning toksinlari va begona boʻlgan hujayralar uchun asosiy toʻsiq boʻlib, makroorganizm uchun immunosuppressiya juda xavflidir. Bunday holatlarda yuqimli kasalliklar va limfaretukulyarli xavfli oʻsmalar kelib chiqishi mumkin. Yuzaga keladigan immun javoblarni toʻxtatish va pasaytirish birlamchi immunitetga nisbatan mumkin emas. Makroorganizm immun sistemasiga taʼsir etuvchi komponentlarni ikki guruhga boʻlish mumkin: immunstimulyatorlar va immunosupressorlar.

Immunstimulyatorlar surunkali yuqimli kasalliklarda, immun-tanqislikda va oʻsma kasalliklarida ishlatiladi. Bularga: levamizol, sil mikobakteriyalarining vaksina shtammlari, baʼzi bir korenobakteriyalar, zamburugʻ polisaxaridlari, bakteriyalar lipopolisaxaridlari, muramilpeptidlar, timozin, transfer-omillar, ikki ipli poliribonukleotid komponentlari kompleksi kiradi. Levomizol birinchi marta yuqimli protozoy va glistli kasalliklarda ishlatilgan.

Mikobakteriyalarining vaksina shtammlari tarkibida tirik sil BSJ tayoqchalari oʻsma kasalligida immunstimulyator vazifasini bajaradi. U makrofaglarni faollashtiradi.

Immunosupressorlar uch xil vaziyatda ishlatiladi — autoimmun, izoimmunlar buzilishida va toʻqima hamda organlar transplantatsiyasida. Autoimmun kasalliklarga — idiopatik trombositar purpura, autoimmun gemolitik anemiya, oʻtkir glomerulonefrit; izoimmun kasalliklarga yangi tugʻilgan bolalar gemolitik kasalliklari kiradi.

Immunpatologiyada prednizon juda yaxshi natija beradi. Aktinomitsin D antibiotiki va bleomitsin faqatgina immunosupressor taʼsirga emas, balki xavfli oʻsmalarni davolashda ham ishlatiladi. Bleomitsin — koʻp komponentli mahsulot, glikopeptidlarli antibiotiklarga kiritiladi. U hujayralarning mitoz va DNK sintezini ingibirlaydi.

Bizga maʼlumki, dorivor preparatlar immun sistemani faolligini notoʻgʻri yoʻnalishda kuchaytiradi va natijada asoratlar kuzatiladi. Bunday holatni dorilardan yuzaga chiqadigan allergiya deyiladi. Bularga terining shikastlanishi, shishlarning hosil boʻlishi,

anaflaktoid reaksiyalar, eozinofiliya va boshqalar. Ba'zi odamlar dorivor preparatlarga chidamlidir va kuchli sezgirlikka ega. Agar yuqori dozada dorivor preparatlar berilsa, sezgirlik namoyon bo'lishi kuzatiladi. Dorivor preparatlardan kelib chiqadigan tez yuzaga chiqadigan allergik reaksiyalarga: anaflaksiya, angionevrotik shishilar, zardob kasalligi, rinitlar, vaskulitlar, dori isitmasi, gemoletik anemiyalar kiritiladi. Sekinlik bilan yuzaga keladigan allergik reaksiyada turli teri kasalliklari (kichik va katta toshmalar, dermatitlar) kuzatiladi.

Tez yuzaga chiqadigan allergik reaksiya IgE- antitelalar funksiyasini faolligi bilan bog'liq. Normada odam organizmida juda kichik miqdorda bo'ladi, lekin allergik reaksiyalarda uning miqdori 10 martagacha oshib ketadi. Shunday qilib, dorivor preparatlarni yuborishdan oldin makroorganizm immun sistemasining umumiy statusini bilish va sezgirlikning holatini begona antigenlarga nisbatan aniqlash kerak. Bu esa yomon asoratlarning oldini olishga yordam beradi.

Savollar

- 1. Immun sistema qanday komponentlardan iborat?*
- 2. Immunitet nima va uning qanday tiplari, turlari va shakllari bor?*
- 3. Fagotsitoz bosqichlari va bunda fagotsitlarda qanday biokimyoviy jarayonlar faollashadi?*
- 4. Nomaxsus gumoral himoya omillariga nimalar kiradi?*
- 5. Makrofaglar, T- va B- limfotsitlar qanday xususiyatlarga ega?*
- 6. Immun sistemaning qaysi mediatorlari hujayra immuniteti hosil bo'lishida ishtirok etadi?*
- 7. Immun sistemaning qaysi mediatorlari gumoral immunitet hosil bo'lishida ishtirok etadi?*
- 8. Antigenlar nima va qaysi antigenlarni bilasiz?*
- 9. Sun'iy antigenlar nima va ularni yaratilish usullarini aytib bering.*

10. *Antitelalar, ularning kimyoviy tarkibi qanday?*
11. *Immunoglobulin turlari, kimyoviy va funksional farqlari nimada?*
12. *Antigen va antitelaning o'zaro ta'sirida qanday immuno-kimyoviy reaksiyalar ma'lum?*
13. *Immunokimyo qaysi yo'nalish amaliyotida ishlatiladi?*
14. *Immunomodulyatorlarga qanday moddalar kiradi va ularning ta'sir mexanizmlari qanday?*

Биотехнология // Под ред. А.А. Баева — М.: Наука, 1984.

Биотехнология микробного синтеза // Под ред. М.Э. Бекера. — Рига: 1980.

Болдирев А.А. Биологические мембраны и транспорт ионов. — М.: Наука, 1986.

Бутенко Р.Г. и др. Клеточная инженерия // Под ред. Н.С. Эгорова, В.Д. Самуилова. — М.: Высшая школа, 1987.

Генетика и наследственность. — М.: Мир, 1987.

Готцшалк Г. Метобализм бактерий. — М.: Мир, 1982.

Дубинин Н.П., Пашин Ю.В. Мутагенез и окружающая среда. — М.: Наука, 1978.

Элинов Н.П. Кимё микробных полисахаридов. — М.: Высшая школа, 1984.

Захаров И.А., Маселюх Б.П. Генетические карты микроорганизмов. — Киев: Наукова думка, 1986.

Зенгбуш П. молекулярная и клеточная биология. — М.: Мир, 1982.

Красилников А.П. Микробиологический словарь-справочник. — Минск: Беларус, 1986.

Ленинджер А. Основы биохимии. — М.: Мир, 1985. Т.1-3.

Лукнер М. Вторичный метобализм у микроорганизмов, растений и животных. — М.: Мир, 1979.

Люин Б.Гени. — М.: Мир, 1988.

Мусил Я., Новакова О., Кунс К. Современная биокимё в схемах. — М.: Мир, 1981.

Петров Р.В. Иммунология. — М.: Медисина, 1987.

Стейнер Р., Эделберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. — М.: Мир, 1979. Т.1—3.

Стент Г., Келиндар Р. Молекулярная генетика. — М.: Мир.1981.

Строев Э.А. Биологическая кимё. — М.: Висшая школа, 1986.

Фрейдоин И.С. Система мононуклеарних фагоситов.-М.: медисина, 1984.

Экологическая рол микробних метаболитов // Под ред. Д.Г.Звягинсева. — М.: Изд-во МГУ, 1986.

MUNDARIJA

SOʻZBOSHL.....	3
KIRISH.....	4

I QISM **MIKROORGANIZMLAR STRUKTURAVIY-FUNKSIONAL SHAKLLANISHINING KIMYOVIY ASOSLARI**

I BOB. KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYA PREDMETI, UNING OBYEKTI, MAQSAD VA VAZIFALARI

1.1. Kimyoviy mikrobiologiya obyektlari.....	8
1.2. Prokariotlar va eukariotlar hujayrasi tuzilishi.....	23

II BOB. MIKROORGANIZMLAR KIMYOSI HUJAYRALARNING KATTA VA KICHIK MOLEKULALARI

2.1. Kichik molekular.....	40
2.1.1. Katta molekular yoki makromolekular.....	79
2.2. Hujayra va tashkillangan zarrachalarda quyi molekular va hujayra polimer moddalarning joylashishi.....	113

III BOB. MIKROORGANIZMLAR ASOSIY TUZILISHI VA KOMPONENTLARINING KIMYOSI VA VAZIFALARI

3.1. Hujayra devorlari va kapsulalari.....	115
3.2. Hujayra membranalari va membrana hosilalari.....	131
3.3. Xivchinlar va pililar.....	143

3.4. Hujayra yadro apparati.....	147
3.5. Xromosomadan tashqaridagi DNK.....	179

II QISM

MIKROORGANIZMLARNING HAYOT FAOLIYATINING KIMYOVIY ASOSLARI

IV BOB. MIKROORGANIZMLARNING O‘SISH JARAYONINING VA RIVOJLANISHINING KIMYOVIY ASOSLARI

4.1. Mikroorganizmlarning o‘shishi va ko‘payishi.....	188
4.2. Prokariot va eukariotlarning ko‘payishi.....	197
4.3. Prokariot va eukariotlarda morfogenez va differensiyatsiyalash.....	211

V BOB. MIKROORGANIZMLARDA MODDALAR ALMASHINUVI

5.1. Mikroorganizmlar fermentlari — almashinish jarayonlari biokatalizatorlari.....	229
5.2. Oqsillar metabolizmi.....	242
5.2.1. Aminokislotalar metabolizmi.....	243
5.2.1.1. Aminokislotalar biosintezi.....	245
5.2.1.2. Ba’zi oligopeptidlar, purin va pirimidin nukleotidlar, metalloproteinlar biosintezi.....	261
5.2.1.3. Proteoliz va aminokislotalarning parchalanishi.....	265
5.2.1.4. Purin va pirimidin nukleotidlari katabolizmi.....	269
5.3. Uglevodlar metabolizmi.....	270
5.3.1. Uglevodlar anabolizmi.....	270
5.3.2. Uglevodlar katabolizmi.....	279
5.4. Lipidlar metabolizmi.....	282
5.4.1. Yog‘ kislotalari biosintezi.....	283
5.4.2. Neytral yog‘lar (triasilglitserinlar) va fosfatidlar (fosfolipidlar) biosintezi.....	284
5.4.3. Lipokon’yugatlar anabolizmi.....	285

5.4.4. Lipid va lipokon'yugatlar katabolizmi.....	285
5.5. Ayrim ikkilamchi birikmalarning metabolizmi.....	287

III QISM

KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYANING QO'SHIMCHA XUSUSIYATLARI

VI BOB. KIMYOVIY MIKROBIOLOGIYA – BIOTEXNOLOGIYA ASOSI

6.1. Biotexnologiya, uning maqsad va vazifalari.....	295
6.2. Mikroorganizmlar kimyoviy faolligidan foydalanishga asoslangan biotexnologik jarayonlar.....	296
6.2.1. Bijg'ish va oksidlanish jarayonlari.....	299
6.2.2. Aminokislotalar, oqsil, hujayra biomassasi.....	302
6.2.3. Uglevodlar.....	309
6.2.4. Antibiotiklar.....	315
6.2.5. Nukleozidlar, nukleotidlar, vitaminlar.....	332

VII BOB. PATOGEN MIKROORGANIZMLARNING KIMYOVIY ASOSI

7.1. Mikroorganizmlarning patogenligi va virulentligi.....	337
7.2. Mikroorganizmlarning patogenligini aniqlashdagi kimyoviy moddalar.....	339
7.3. Infeksiyon kasalliklar kimyoterapiyasi.....	358

VIII BOB. MIKROBGA QARSHI IMMUNITET KIMYOSI (IMMUNOKIMYO)

8.1. Immunitet va immun sistema.....	365
8.2. Antigenlar kimyosi.....	380
8.3. Antitelalar kimyosi.....	387
8.4. Immunitet reaksiyalarining kimyoviy asoslari.....	393
8.5. Immunokimyoning amaliyotda ishlatilishi.....	399
8.6. Immun tizimiga dorivor moddalarning ta'siri.....	405
ADABIYOTLAR	410

O'quv adabiyoti

Nikolay Petrovich Yelinov
Zamira Raxmatovna Fayzullayeva
Dildora Ergashevna Qodirova
Klara Shomurodovna Baltayeva
Sapura G'anixojayevna Ataulayeva

KIMYOVTY MIKROBIOLOGIYA

Oliy o'quv yurtlari uchun darslik

Muharrir *X. Po'latxo'jayev*
Rassom *Sh.Xo'jayev*
Sahifalovchi *D. Xamidullayev*
Musahhah *B. Tuyuqov*

Chop etishga 20. 01. 2011-yilda ruxsat berildi. Bichimi 60x84^{1/16}. „Tayms“
harfida terilib, ofset usulida bosildi. Bosma tabog'i 26,0. Nashr tabog'i 25,0.
Adadi 300 nusxa. Buyurtma № 66.

«VORIS-NASHRIYOT» MCHJ nashriyoti, Toshkent sh.,
Shiroq ko'chasi, 100 uy.

«SAYDANA-PRINT» MCHJ bosmaxonasida bosildi. Toshkent sh.,
Qamarniso k., 3. tel: 338-17-23.