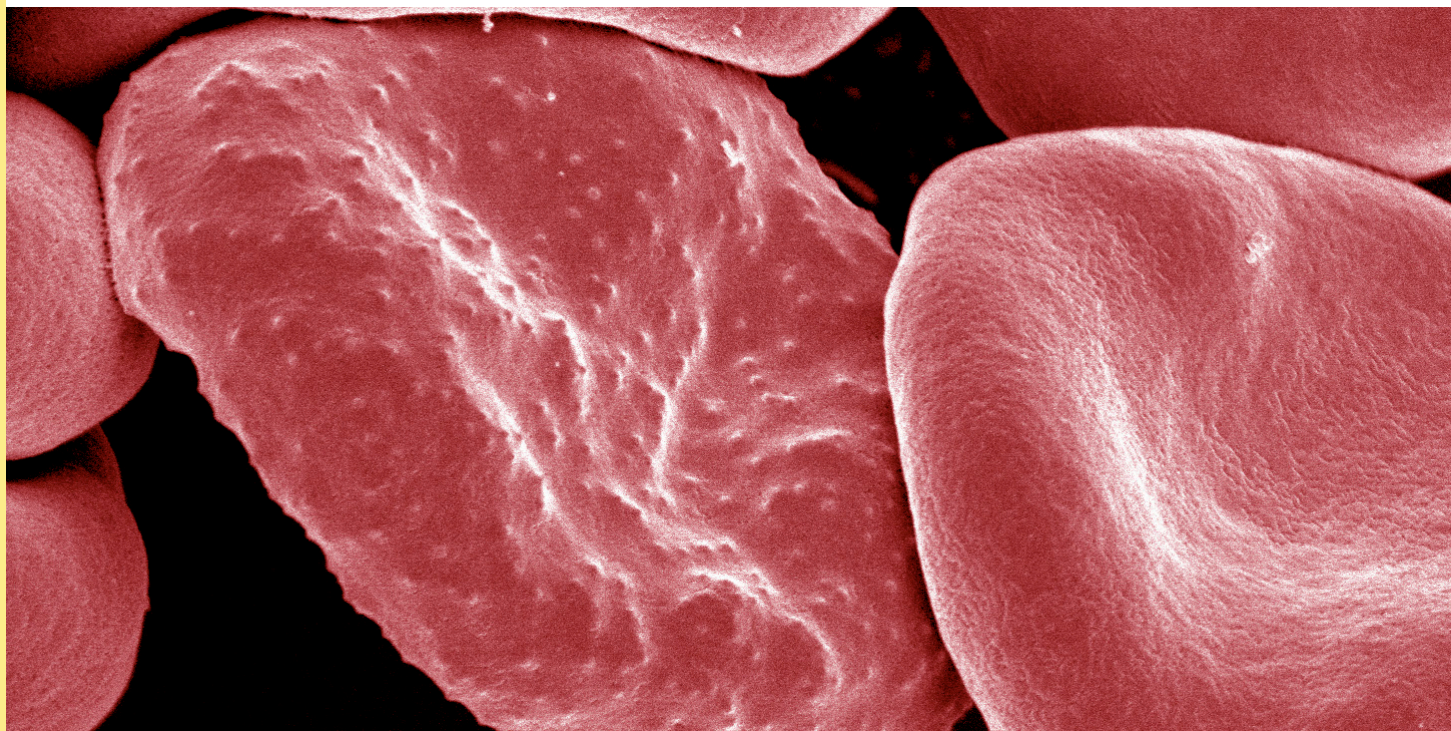


CAMPBELL
BİOLOGİYA

URRY • CAIN • WASSERMAN
MINORSKY • REECE

HÜCEYRƏ BÖLÜMÜ

§ 6 - 12



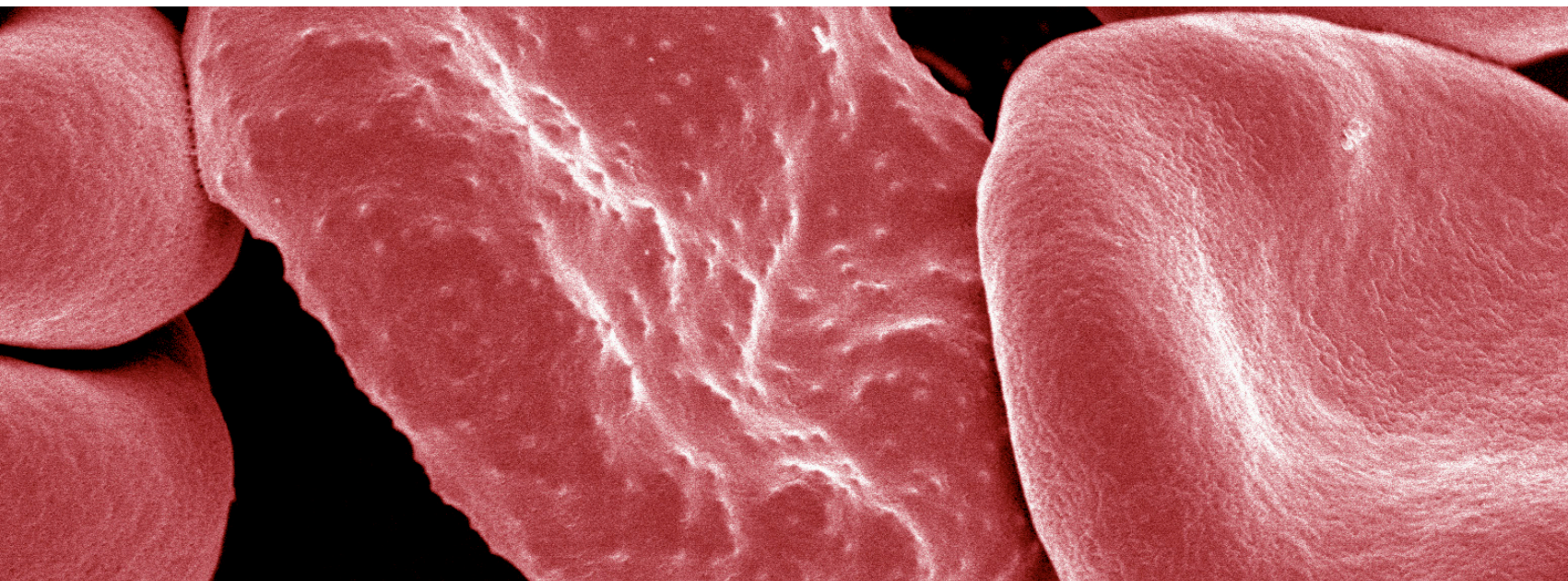
HABİTAT TƏRCÜMƏ LAYİHƏSİ

ZEYNİYEV ALIŞBƏYLİ

CAMPBELL BİOLOGİYA

HÜCEYRƏ BÖLÜMÜ

§ 6 - 12



HABİTAT TƏRCÜMƏ LAYİHƏSİ

ZEYNİYEV • ALIŞBƏYLİ

Lisa A. Urry

MILLS KOLLECI, OAKLAND,
KALİFORNİYA

Michael L. Cain

BOWDOIN KOLLECI, BRUNSVİK,
MEYN

Steven A. Wasserman

KALİFORNİYA UNİVERSİTETİ,
SAN DİEQO

Peter V. Minorsky

MERCY KOLLECI, DOBBS FERİ,
NYU YORK

Jane B. Reece

BERKELEY, KALİFORNİYA

İngilis dilində orijinal versiya

Campbell biology / Lisa Urry, Michael Cain, Steven Wasserman, Peter Minorsky, Jane Reece.
Eleventh edition. | Hoboken : Pearson Higher Education, 2016. | 1st edition: Biology by Neil A. Campbell, 1987.
ISBN 978-0-134-09341-3 (Student Edition)
ISBN 978-0-134-15412-1 (Books a la Carte Edition)

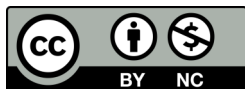
Courseware Portfolio Menecment Direktoru: *Beth Wilbur*
Courseware Portfolio Menecment Mütəxəssisi: *Josh Frost*
Courseware Direktoru, Məzmunun İnkişafı: *Ginnie Simone Jutson*
Baş Redaktorlar: *Beth N. Winickoff, Pat Burner*
Courseware Aparıcı Analistləri: *John Burner, Mary Ann Murray, Hilair Chism*
Courseware Mütəxəssisi: *Laura Southworth*
İnkişaf Redaktoru: *Mary Hill*
Məzmun İstehsalı və Rəqəmsal Studio Direktoru: *Erin Gregg*
İdarəçi Prodüseri, Elmi: *Michael Early*
Məzmun Prodüseri, Elmi: *Lori Newman*
İstehsal Menecmenti və Kompozisiya: *Integra Software Services, Inc.*
İllüstrasiyalar: *Lachina*
Dizayn Meneceri: *Marilyn Perry*
Üz Qapağı və Mətn Dizaynı: *Elise Lansdon*
Haqlar & İcazələr üzrə Menecer: *Ben Ferrini*

Fotoların Tədqiqatçısı: *Maureen Spuhler*
İllüstrasiya/Mətn/Foto İcazələri Mütəxəssisi: *Integra Software Services, Inc.*
Baş Məzmun Tərtibatçısı, MasteringBiology TM: *Sarah Jensen*
Baş Zəngin Mediya Məzmunu Prodüseri: *Lee Ann Doctor*
Zəngin Mediya Məzmunu Prodüseri: *Todd Regan*
Məzmunu Prodüserləri: *Jackie Jakob, Ziki Dekel*
Köməkçi Məzmunu Prodüseri: *Libby Reiser*
Köməkçi Təlimat Dizayneri: *Cady Owens*
Köməkçi Mastering TM Mediya Prodüseri: *Charles Hall*
Layihə Meneceri: *Katie Cook*
Məhsul Marketingi üzrə Vitse-Prezident: *Christy Lesko*
İcraçı Məhsul Marketingi Meneceri: *Lauren Harp*
Sahə Marketing Meneceri: *Kelly Galli*
İstehsal Alıcısı: *Stacey Weinberger*
Mətn və Üz Qabığı Mətbəəsi: *Courier/Kendallville*
Üz Qabığı Şəkli: *Helianthus annuus (günəbaxan)*
Üz Qabığı Şəklinin Müəllifi: © *Radius Images/Getty Images*

Azərbaycan dilindəki versiya (birinci və ikinci bölümlər)

Buraxılış tarixi: *1 May 2021*
İdarəçilər: *Araz Zeyniyev, Ərtoğrul Alishəyli*
Elmi redaktorlar: *Araz Zeyniyev, Ərtoğrul Alishəyli, Nigar İsmayilzadə*
Tərcüməçilər: *Araz Zeyniyev, Ərtoğrul Alishəyli, Cəfər İsharov*
Tərtibatçılar: *Şəbnəm Məhərrəmov*
Ədəbi redaktor və korrektorlar: *Mehman Abdullayev, Firudin Həsənov, Araz Bağirov*
Üz Qabığı Şəkli: İnsanın qırmızı qan hüceyrələrinin elektron mikroskopu. Ortadakı hüceyrə malyariya

xəstəliyinin törədici parazit *Plasmodium falciparum* tərəfindən işğal edildiyi üçün ətrafındakı sağlam hüceyrələrlə müqayisədə çıxıntılı görünür. Parazitin yaratdığı bu çıxıntılar ev hüceyrəsinin məhvi və inflammasiyanın qarşısını alır.
Üz Qabığı Şəklinin Müəllifi: *Rick Fairhurst və Jordan Zuppann, ABŞ Dövlət Allergiya və İnfeksiya Xəstəlikləri İnstitutu, Dövlət Səhiyyə İnstitutu (NIAID, NIH)*
Maddi Dəstək: *Azerbaijani Cultural Society of Northern California (ACSNC), Yurt Center və başqa fərdi donorlar*
Təşkilati dəstək: *Elmi Spektr Açıq Elmi Platforması*



Campbell Biologiya kitabının Azərbaycan dilində tərcüməsi Habitat Tərcümə Layihəsi (HTL) tərəfindən **Creative Commons İstinadlı Qeyri-Kommersiya Lisenziyası (CC BY-NC 4.0)** altında dərc olunmuşdur. Lisenziyanın şərtləri bunlardır:

İstinad vermək — Əsər və ya onun tərkib hissələrindən istifadə etmək istəyirsinizsə, müəlliflərin və işin adına düzgün şəkildə istinad verilməlidir, lisenziyaya keçid verilməlidir və dəyişikliklərin edib-edilmədiyini qeyd olunmalıdır. Qeyd müəlliflərin hər hansı bir şəkildə sizin istifadəyinizi dəstəklədiyini təlqin etməməlidir.

Qeyri-kommersiya — Dərc olunan materialdan kommersiya məqsədilə istifadə etmək olmaz. Bu şərtlər çərçivəsində lisenziya sizə aşağıdakılara icazə verir:

Paylaşmaq — materialın surətini çıxarmaq, hər hansı format və ya yerdə paylaşmaq

Uyğunlaşdırmaq — yenidən tərtib, dəyişdirmək və material əsasında yeni şeylər istehsal etmək

İçindəkilər

- 1 Biologiyanın Əsas Mövzuları, Təkamül və Elmi Araşdırma 2

BÖLÜM 1 CANLI TƏBİƏTİN KİMYASI

- 2 Canlıların Kimyəvi Tərkibi 28
- 3 Su və Həyat 44
- 4 Karbon və Canlı Təbiətin Molekulyar Müxtəlifliyi 56
- 5 Böyük Bioloji Molekulların Struktur və Funksiyası 66

BÖLÜM 2 HÜCEYRƏ

- 6 Hüceyrə Səyahəti 93
- 7 Membranların Struktur və Funksiyası 126
- 8 Metabolizmə Giriş 143
- 9 Hüceyrə Tənəffüsü və Fermentasiya 164
- 10 Fotosintez 187
- 11 Hüceyrəvi Xəbərləşmə 212
- 12 Hüceyrə Dövrəsi 234

BÖLÜM 3 GENETİKA

- 13 Meyoz və Cinsi Həyat Dövrəsi 254
- 14 Mendel və Gen Anlayışı 269
- 15 İrsiyyətin Xromosom Əsası 294
- 16 İrsiyyətin Molekulyar Əsası 314
- 17 Gen Ekspressiyası: Gendən Proteinə İnformasiya Axışı 335
- 18 Gen Ekspressiyasının Tənzimi 363
- 19 Viruslar 396
- 20 DNA Vasitələri və Biotexnologiya 413
- 21 Genom və Təkamülü 440

BÖLÜM 4 TƏKAMÜL MEXANİZMLƏRİ

- 22 Darwin Təlimi: Dəyişərək Törəmə 466
- 23 Populyasiya Təkamülü 484
- 24 Növlərin Mənşəyi 504
- 25 Yer Kürəsində Canlı Təbiətin Tarixi 523

BÖLÜM 5 BIOLOJİ MÜXTƏLİFLİYİN TƏKAMÜL TARİXİ

- 26 Filogenetika və Həyat Ağacı 551

- 27 Bakteriyalar və Arxeyalar 571
- 28 İbtidailər 591
- 29 Bitkilər: Qurunun Kəşfi 616
- 30 Toxumlu Bitkilərin Təkamülü 634
- 31 Göbələklər 652
- 32 Heyvan Müxtəlifliyi 671
- 33 Onurğasızlar 684
- 34 Onurğalılarda Mənşəyi və Təkamülü 716

BÖLÜM 6 BİTKİ FORMA VƏ FUNKSİYASI

- 35 Borulu Bitkilərin Strukturu, Böyüməsi və İnkişafı 756
- 36 Borulu Bitkilərdə Resursların Əldə Olunması və Nəqliyyatı 782
- 37 Torpaq və Bitkilərin Qidalanması 803
- 38 Örtülütoxumlularda Çoxalma və Biotexnologiya 820
- 39 Bitkilərin Daxili və Xarici Siqnallara Cavabı 840

BÖLÜM 7 HEYVAN FORMA VƏ FUNKSİYASI

- 40 Heyvan Forma və Funksiyasının Əsasları 871
- 41 Heyvanlarda Qidalanma 896
- 42 Qan Dövrəsi və Hava Alış-Verişi 919
- 43 İmmunitet Sistemi 950
- 44 Osmotənzimləmə və İfrazat 975
- 45 Hormonlar və Endokrin Sistemi 997
- 46 Heyvanlarda Çoxalma 1017
- 47 Heyvanlarda İnkişaf 1041
- 48 Neyronlar, Sinapslar və Siqnalötürmə 1065
- 49 Sinir Sistemi 1083
- 50 Hissi və Hərəkəti Mexanizmlər 1105
- 51 Heyvan Davranışı 1137

BÖLÜM 8 EKOLOGİYA

- 52 Ekologiya və Biosferə Giriş 1162
- 53 Populyasiya Ekologiyası 1188
- 54 Biosenoz Ekologiyası 1212
- 55 Ekosistemlər və Bərpa Ekologiyası 1236
- 56 Mühafizə Biologiyası və Qlobal Dəyişmə 1258

Müəlliflər Haqqında



Lisa A. Urry Millis Kollecinin Biologiya kafedrasının müdiri və biologiya elmləri professorudur. O, Tufts Universitetindən B.A. dərəcəsi ilə məzun olduqdan sonra, Ph.D. dərəcəsini MIT-də (Massachusetts Institute of Technology) əldə etmişdir. Lisa dəniz kirpələrinin embrion və sürfə inkişafı zamanı baş verən gen ekspressiyası üzərində araşdırma aparmışdır. O təbiət elmləri sahəsində qadınlar və azlıqlar üçün şəraitin yaxşılaşdırılması istiqamətində çalışır. Biologiyaya giriş, inkişaf biologiyası kimi fənlərlə yanaşı, "Gələcək Prezidentlər üçün Təkamül" kimi qeyri-ixtisas fənlərin tədrisi ilə məşğuldur.



Michael L. Cain ekoloq və təkamülşünasdır. Hal-hazırda yazıçılıqla məşğul olur. O, Bowdoin Kollecinə A.B. dərəcəsi ilə məzun olmuş, Brown Universitetindən M.Sc., Cornell Universitetindən isə Ph.D. dərəcəsi almışdır. Nyu Meksiko Universitetində biologiyaya giriş, ekologiya, təkamül, botanika və mühafizə biologiyası dərsləri keçmişdir. Michael həşəratlarda və bitkilərdə qidalanma davranışı, uzunməsafəli toxum yayılması və cırcıramalarda növəmələgəlmə üzrə onlarla elmi məqalənin müəllifidir.



Steven A. Wasserman San Diego, Kaliforniya Universitetinin (UCSD) biologiya elmləri professorudur. Harvard Universitetindən A.B. dərəcəsi və MIT-dən Ph.D. dərəcəsi almışdır. Drosophila milçəyi üzərində işləyərək inkişaf biologiyası, çoxalma və immunitet üzərində araşdırmalar aparmışdır. Əvvəllər genetikə, inkişaf və fiziologiya tədris edən Steven artıq biologiya giriş fənni ilə məşğul olur. O, bu sahədə UCSD-nin "Distinguished Teaching" mükafatı ilə təltif olunmuşdur.



Peter V. Minorsky biologiyaya giriş, ekologiya və botanika fənlərini tədris etdiyi Mercy Kollecinə biologiya elmləri professorudur. O, Vassar kollecinə A.B. dərəcəsi ilə məzun olmuş və Cornell Universitetində Ph.D. dərəcəsi almışdır. Kenyon Kollecinə, Union Kollecinə, Qərbi Connecticut Dövlət Universitetində və Vassar kollecinə dərslər keçmişdir. O həmçinin "Plant Physiology" jurnalının elmi yazarıdır. Araşdırma mövzuları bitkilərin ətraf mühitdəki dəyişiklikləri necə hiss etməsi ilə bağlıdır. Peter 2008-ci ildə Mercy Kollecinin "for Teaching Excellence" mükafatına layiq görülmüşdür.



Jane B. Reece Neil Campbellin uzun müddət həmkarı olmuş, Campbell Biologiyasının 8-10-cu buraxılışlarının müəllif komandasının başçısı olmuşdur. O, Middlesex County Kollecinə və Queensborough Community Kollecinə biologiya tədris etmişdir. Harvard Universitetindən A.B. dərəcəsi ilə məzun olmuş və Rutgers Universitetindən M.S. dərəcəsi almışdır. Ph.D. dərəcəsini Berkeley, Kaliforniya Universitetində qazanmışdır. Jane doktorantura kimi UC Berkeley-də və aspirant kimi Stanford Universitetində bakteriyalarda genetik rekombinasiya ilə bağlı araşdırmalar aparmışdır. Campbell Biologiyasının üzərində gördüyü işlərdən başqa, həmçinin Campbellin bütün buraxılışlarının həmmüəllifidir.



Neil A. Campbell (1946-2004) M.A. dərəcəsini Los Angeles, Kaliforniya Universitetində və Ph.D. dərəcəsini Riverside, Kaliforniya Universitetində qazanmışdır. Araşdırmaları səhra və dənizsahili bitkilər üzərində olmuşdur. Onun 30 illik pedaqoji kariyerası Cornell Universitetində, Pomona Kollecinə və San Bernardino Kollecinə biologiyaya giriş dərslərindən ibarət olmuşdur. Sonuncuda 1986-cı ildə kollecin ilk "Outstanding Professor" mükafatına layiq görülmüşdür. O həmçinin bir-neçə il Riverside, Kaliforniya Universitetində

Müəlliflərdən Təşəkkürlər

Bu kitabın müəllifləri dünyanın dörd bir yanından *Campbell Biologiya* dərsliyinin 11-ci buraxılışına töhfə verən bütün müəllim, tədqiqatçı, tələbə və professorlara dərin minnətdarlığını bildirmək istəyir.

Kitabın müəllifləri olaraq, sürətlə böyüyən biologiya elminin yenilikləri ilə ayaqlaşmağın çətinliyini yaxşı anlayırıq. Bizimlə öz tədqiqat sahələrini müzakirə edən, bu sahələr aid sualları cavablandıran, biologiya tədrisi ilə əlaqəli fikirlərini bölüşən alimlərə dərin təşəkkürümüzü bildiririk. Onların arasında Graham Alexander, John Archibald, Kristian Axelsen, Barbara Bowman, Joanne Chory, Roger Craig, Michael Hothorn, Patrick Keeling, Barrett Klein, Rachel Kramer Green, James Nieh, Kevin Peterson, T.K. Reddy, Andrew Roger, Alastair Simpson, Marty Taylor və Elisabeth Wade-ə xüsusi təşəkkür borcluyuq (əlifba sırasıyla düzülmüşdür). Bundan əlavə, xxviii–xxxi nömrəli səhifələrdə adları çəkilmiş biooloqlar detallı rəyləri ilə kitabın elmi doğruluğunu təmin etmək və pedaqoji dəyərini artırmaq yolunda kömək etmişlər. Öyrənmə Bələdçisinin müəllifi Michael Pollock bu kitabın dəqiqlik, aydınlıq və ardıcılığına önəmli tövhələr vermişdir. Carolyn Wetzel, Ruth Buskirk, Joan Sharp, Jennifer Yeh və Charlene D’Avanzo isə Elmi Bacarıq Məşğələsi və Məsələ Həlli Məşğələsi hissələrinə öz töhfələrini vermişdir.

Dünyanın hər tərəfindən bizimlə birbaşa əlaqə saxlayıb faydalı təkliflər verən bütün müəllim və tələbələrə təşəkkür edirik. Bu kitabda gözdən qaçan bütün səhvlərin məsuliyyətini sadəcə biz daşıyıraq, ancaq bizimlə işləyən konsultant, rəyçi və digər əməkdaşlarımızın böyük səyləri bizim əsərin doğruluğu və effektivliyinə olan əminliyimizi dəfələrlə artırır.

Görkəmli alimlərlə aparılan müsahibələr *Campbell Biologiya* kitabının ilk buraxılışından başlamış köklü ənənədir və kitabı hər yeni buraxılışı üçün gözdən keçirən zaman müəlliflərin ən çox zövq aldığı mərhələlərindən biridir. Lovell Jones, Elba Serrano, Shirley Tilghman, Jack Szostak, Nancy Moran, Philip Benfey, Harald zur Hausen və Tracy Langkilde ilə aparılan müsahibələr bölmələrin əvvəlinə yerləşdirilmişdir.

Biz Rebecca Orra eText, Study Area və Ready-to-Go Teaching Modules üçün rəqəmsal resursları hazırladığına görə xüsusilə minnətdarıq. Ready-to-Go Teaching Modules komandasının digər üzvlərinə də təşəkkür edirik: Molly Jacobs, Karen Resendes, Eileen Gregory, Angela Hodgson, Maureen Leupold, Jennifer Metzler, Allison Silveus, Jered Studinski, Sara Tallarovic, Judy Schoonmaker, Michael Pollock və Chad Brassil. Həmçinin Figure Walkthrough-lar üzərində sərf etdikləri gərgin əməyə görə Carolyn Wetzel, Jennifer Yeh, Matt Lee və Sherry Seston-a səmimi təşəkkürümüzü bildirmək istərdik. Bu layihəni çox yaxşı təşkil etdiyinə görə Katie Cook-a təşəkkürümüzü bildiririk. MasteringBiology-də Görüntülənən Şəkilləri müşayiət edən sualları yazdığına görə Kaddee Lawrence-ə və Məsələ Həlli Məşğələlərini MasteringBiology dərslərinə çevirdiyi üçün Mikaela Schmitt-Harsha təşəkkür borcluyuq.

*Campbell Biologiya*nın öyrənmə vasitəsi kimi dəyəri müəllimlər və tələbələr üçün yaradılan əlavə materiallar sayəsində artırmışdır. Biz bu materialları hazırlayan müəlliflərin mahiyyətə kiçik (və o qədər də kiçik olmayan) kitablar yazdıqlarını hesab edirik. Həmçinin aşağıda sadalanan müəlliflərə də minnətdarıq: Kathleen Fitzpatrick və Nicole Tunbridge (PowerPoint® mühazirə təqdimatları); Roberta Batorsky, Douglas Darnowski, James Langeland və David Knochel (Clicker Questions); Sonish Azam, Kevin Friesen, Murty Kambhampati, Janet Lanza, Ford Lux, Chris Romero, Ruth Sporer və David Knochel (test bankı); Natalie Bronstein, Linda Logdberg, Matt McArdle, Ria Murphy, Chris Romero, and Andy Stull (Dynamic Study Modules); və

Eileen Gregory, Rebecca Orr və Elena Pravosudova (Adaptive Follow-up Assignments).

Bu kitabı müşayiət etməsi üçün MasteringBiology™ və digər qiymətsiz elektron vasitələr hazırlanmışdır. Onların yenilənmiş versiyaları üzərində işlədiklərinə görə bu çalışqan təlimçilərə təşəkkür edirik: Roberta Batorsky, Beverly Brown, Erica Cline, Willy Cushwa, Tom Kennedy, Tom Owens, Michael Pollock, Frieda Reichsman, Rick Spinney, Dennis Venema, Carolyn Wetzel, Heather Wilson-Ashworth və Jennifer Yeh. Mətni müşayiət edən bu və digər elektron vasitələrin hazırlanmasında əməyi keçən başqa insanlara – biologiya təlimçilərinə, redaktorlara və istehsal mütəxəssislərinə – da həmçinin minnətdarlığımızı bildiririk.

Campbell Biologiya alim komandası ilə nəşir komandasının qeyri-adi əməkdaşlığının nəticəsidir.

Pearson Education-ın redaktor komandası istedad, əzm və pedaqoji təcrübəsini bir daha sübut etdi. Portfolio menecment mütəxəssisimiz olan Josh Frost nəşriyyata fərasət, intellekt və komandanı idarə edəcək təmkinlilik gətirdi. Kitabın aydın və effektiv olmasının əsas səbəbi baş analitiklərimiz John Burner, Mary Ann Murray, Mary Hill, Laura Southworth və Hilair Chism ilə birlikdə işləyən nəzarətçi redaktorlarımız Beth Winickoff və Pat Burner-dir. Layihənin doğru istiqamətə yönləndirilməsi məzmun hazırlanması direktorumuz Ginnie Simione Jutson və portfolio menecment direktorumuz Beth Wilbur-süz mümkün olmazdı. Həmçinin, hər il Biology Leadership Konfranslarını təşkil edən və bizi AP Biologiya dünyası ilə təmasda saxlayan Robin Heyden-ə bunlar üçün təşəkkür etmək istəyirik.

Bu gözəl iş aşağıdakı istehsal komandası olmadan mümkün olmazdı: istehsalın idarəedilməsi xidmətlərinin direktoru Erin Gregg; menecer-produser Michael Early; məzmun istehsalçısı Lori Newman; foto araşdırmaçısı Maureen Spuhler; mətn redaktoru Joanna Dinsmore; korrektor Pete Shanks; hüquq və icazə meneceri Ben Ferrini; menecer-redaktor Angel Chavez və heyətin “Integra Software Services, Inc.”da işləyən digər üzvləri; sənət istehsal meneceri Rebecca Marshall, rəssam Kitty Auble və heyətin “Lachina”da işləyən digər üzvləri; dizayn meneceri Marilyn Perry; mətn və cild dizayneri Elise Lansdon; və emalat alıcı Stacey Weinberger. Həmçinin, mətnə əlavələr üzərində işləyən bu şəxslərə də təşəkkür edirik: “Progressive Publishing Alternatives”dən Josey Gist, Margaret Young, Kris Langan, Pete Shanks, Crystal Clifton və Jennifer Hastings və Integra-dan Margaret McConnell. Və mətnləri müşayiət edən elektron materialları hazırladığı üçün Tania Mlawer, Sarah Jensen, Charles Hall, Katie Foley, Laura Tommasi, Lee Ann Doctor, Tod Regan, Libby Reiser, Jackie Jakob, Sarah YoungDualan, Cady Owens, Caroline Ayres, Katie Cook və Ziki Dekelə, eyni zamanda istehsal və rəqəmsal studiya vitse-prezidenti Lauren Fogel-ə və rəqəmsal məzmun hazırlanması portfolio menecment direktoru Stacy Trecoya təşəkkür borcluyuq.

Son olaraq bu uzun layihə boyu bizi ruhlandırıdqlarına və səbrli olduqlarına görə ailələrimizə və dostlarımıza təşəkkür etmək istəyirik. Ross, Lily və Alex (L.A.U.); Debra və Hannah (M.L.C.); Aaron, Sophie, Noah və Gabriele (S.A.W.); Natalie (P.V.M.); və Paul, Dan, Maria, Armelle və Sean (J.B.R.), xüsusi təşəkkürlər. Və həmişəki kimi, Rochelle, Allison, Jason, McKay və Gus-a təşəkkür edirik.

Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky və Jane B. Reece

HTL Qeydi: Kitabın alimlərlə müsahibələr, MasteringBiology və sair kimi bəzi hissələri azərbaycan dilinə tərcümə olunmamışdır.

Habitat Komandası Haqqında

Araz Zeyniyev ODTÜ Molekulyar Miologiya və Genetika bölümündən məzun olmuş, Groningen və Rostock Universitetlərində genetik sahəsində tədqiqatlar aparmış, Azərbaycanın müxtəlif universitet və məktəblərində biologiya dərsləri demişdir. Araz layihənin həmtəsisçisi olmaqla bərabər Campbell Biologiya kitabının tərcüməsində idarəçi, tərcüməçi və elmi redaktor rollarını oynayır. **Tərcümə** Fəsil 1, 4-7, 11 **Elmi redaktə** Fəsil 2,3, 8-10, 12

Ərtoğrul Alishəyli Radboud Universitetində eşitmənin neyroelmi sahəsi üzrə doktorantdır. O, daha öncə McGill Universitetində Anatomiya və Hüceyrə Biologiyası üzrə bakalavr, Amsterdam Universitetində Beyin və İdrak Elmləri üzrə magistr təhsili almışdır. Ərtoğrul layihənin həmtəsisçilərindən biridir və layihənin idarəsində, kitabın tərcüməsində, elmi redaktə və dizaynında iştirak edir. **Tərcümə** Fəsil 2-3, 8-10 **Elmi redaktə** Fəsil 1, 4-7

Şəbnəm Məhərrəmov UNEC İqtisadiyyatın İdarə Edilməsi ixtisasının məzunu olub, həmçinin Code Academy-də Qrafik Dizayn ixtisası təhsilini alıb. Layihədəki rolu kitabın tərtibatı və dizaynından ibarətdir. **Tərtibat** Fəsil 1-12

Mehman Abdullayev Azərbaycan Dövlət Neft Akademiyasında Energetika Mühəndisliyi üzrə bakalavr, İstanbul Mədəniyyət Universitetində isə Elm Tarixi və Fəlsəfəsi üzrə magistr təhsili almışdır. Eyni zamanda, Başla hərəkətinin həmtəsisçilərindən olan Mehmanın layihədəki rolu mətnin ədəbi redaktəsidir. **Ədəbi redaktə** Fəsil 1-11

Firudin Həsənov Azərbaycan Dövlət Neft Akademiyasında energetika mühəndisliyi üzrə bakalavr təhsilini aldıqdan sonra Başla hərəkətinin təsis olunmasında iştirak etmişdir. O, bu günədək bu layihədə nəşir olaraq çalışmaqda və Azərbaycan dilinə yeni əsərlər qazandırmaqdadır. Firudinin layihədə rolu mətnin korreksiyasıdır. **Korrektə** Fəsil 1-9

Naqi Məhəmmədzadə Bakı Dövlət Universitetinin Biologiya bölümündən məzun olan Naqi lüğətin hazırlanması, terminologiyanın araşdırılması, yoxlanılması və elmi-kütləvi videoların hazırlanmasını təşkil edir.

Cəfər Sadiq İsabarov Azərbaycan Dövlət Neft və Sənaye Universitetində Biotibbi Mühəndislik ixtisası üzrə təhsil alan Cəfər layihədə terminologiyanın araşdırılması, yoxlanılmasında, o cümlədən tərcümədə iştirak edir. **Tərcümə** Fəsil 12

Araz Bağirov Bakı Dövlət Universitetində Tarix üzrə bakalavr, Anadolu Universitetində Sosiologiya üzrə magistr təhsili almışdır. Arazın layihədəki rolu mətnin ədəbi redaktəsindən ibarətdir. **Ədəbi redaktə və korrektə** Fəsil 12

Nigar İsmayılzadə BDU biologiya müəllimliyi üzrə bakalavr, Pace Universitetindən Biokimya və Molekulyar Biologiya üzrə magistr dərəcəsi qazanmış, New Jersey onkoloji institutda tədqiqatlarda iştirak etmişdir. Hazırda ADA məktəbində biologiya müəllimidir. Layihəyə tərcüməçi və elmi redaktor olaraq töhvə verir. **Elmi redaktə** Fəsil 11

Təşəkkürlər

Arslan İbrahimi

Nigar Cəmilgil
Nərmin Beydizadə
Aygül Qurbanova
Xəqani Eynullazadə
Nərgiz Sadiqzadə
Nicat Qarayev
Aysel Axundova
Nəzakət Əzimli
Baku Idea Lab
Camal İsmayılzadə
Rasim Qaraca
Orxan Əmrullayev
Ləman Orucova
Fərman Dadaşov
Aygül Salahova

Donorlar

Azerbaijani Cultural Society of Northern California (ACSNC) və Yurt Center

Kitab tərcüməsi üçün bizə əsas maddi dəstəyi verən və bu layihəni mümkün edən təşkilata və ona dəstək olan şəxslərə ən dərin minnətdarlığımızı bildiririk.

Ayrıca layihəyə ianə edən aşağıdakı şəxslərə və adlarını bilmədiyimiz bütün anonim donorlara təşəkkür edirik:

Orxan Qasimov
İbrahim Məmmədli
Rüstəm İbrahim
Azər Məmmədli
Vüqar Yaqublu
Atabəy Ağalarbəyli

Fikrət Bayramlı
Məmmədəmin Müzəffərli
Ziya Seyidbalayev
Adil Əliyev
Firuzə Mahmudova
Qəhrəman Şahbazov

Habitat Tərcümə Layihəsi

Azərbaycanda elmin bütün sahələrində, o cümlədən biologiya sahəsində, son 30 ili tənəzzül dövrü kimi xarakterizə etmək olar. Bu zaman zərfində SSRİ dövründə yaradılmış elmi institut və universitetlərin maddi-texniki bazası kəskin kiçilmiş, sosial mövqeləri zəifləmiş, bunun nəticəsində ölkəni çox sayda alim və professional kadr tərk etmiş və elmi tədqiqatlar effektiv olaraq dayanmışdır. Azərbaycan bu gün dünyada tədqiqat və inkişafa ən az maddi vəsait ayıran ölkələrdəndir. Ümumdaxili məhsulun tədqiqat və inkişafa düşən payı 0.2%-dir ki, bu rəqəm nəinki dünya miqyasında, hətta qonşu və post-Sovet ölkələri arasında ən aşağı rəqəmlərdəndir. Təəccüblü deyil ki, ölkənin elmi hasilatı müxtəlif indekslərə görə dünya miqyasında sonuncu yerlərdə görünür. Elmə qarşı göstərilən etinasızlıq öz növbəsində təhsilin keyfiyyətini aşağı salır, çünki təhsil sisteminin təməlində elmi sistem tərəfindən hazırlanan tədris və insan resursları durur. Elmə dəstək verilməyən yerdə alimlər, alimlər olmayan yerdə yaxşı universitetlər, yaxşı universitetlər olmayan yerdə keyfiyyətli kadrlar və resurslar, bunlar olmayan yerdə isə adekvat təhsil olmur.

Təqdim etdiyimiz bu 6 fəsil düşdüyümüz bu qısır dövrdən çıxmaq üçün tətbiq edilə biləcək yanaşmanın ilkin məhsullarındandır. Düşünürük ki, tərcümə yolu ilə dilimizə yeni tədris resursları gətirmək, təhsil probleminin həlli üçün ictimai şəkildə həyata keçirilə biləcək ən effektiv addımdır. Maddi mənfəəti əsas olaraq götürən bazar ideologiyasının qazandıra bilmədiyi elmi dərslikləri dilimizə ictimai əməkdaşlıq yolu ilə qazandıraraq universitetlərimizdə təhsil alan tələbələrin daha keyfiyyətli və zamanına uyğun təhsil almasına imkan yarada bilərik. Campbell Biologiya kitabının tərcüməsi bu baxımdan təkcə dilə resurs qazandırmaqla qalmır, həm də bu yanaşmanın necə işləyəcəyini göstərir.

Kitab Azərbaycan dilində mövcud olan resurslardan bir çox baxımdan fərqlənir. Birincisi, ilk buraxılışı 1988-ci ildə çıxan kitabın artıq 11-ci buraxılışı çıxıb. Bu 30 ildə kitab təkcə biologiya sahəsindəki yeniliklərə bağlı olaraq dəyişməklə qalmayıb, həm də mətn və qrafik illüstrasiyalar baxımından daha da təkmilləşib. İkincisi, kitab yüzrlərlə alimdən ibarət böyük bir elmi heyətin yoxlamasından keçərək nəşr edilmişdir. Keyfiyyətə kontrolun belə dərindən aparılması kitabın elmi cəhətdən dəqiq olmasına imkan verir. Üçüncüsü, kitabda təkcə nəzəri biliklərə deyil, eyni zamanda konkret elmi bacarıqların qavranması və əldə olunmasına xidmət edən elementlərə də yer ayrılıb. Dördüncüsü, Campbell Biologiya aydın və tələbələr üçün oxunub anlaşılması daha asan, interaktiv dillə yazılmış əsas mətni ilə Azərbaycan dilində mövcud olan, əsasən quru, ensiklopedik tərzdə yazılan, qrafik cəhətdən zəif, pedaqojik baxımdan qeyri-effektiv və praktiki baxımdan faydasız kitablardan kifayət qədər fərqlənir. Qrafik illüstrasiyalar, dizayn və əlavə elementlərin hər biri kitaba pedaqoji olaraq əlavə dəyər qazandırır. Buna baxmayaraq, bu məsələlərin heç birinə Azərbaycan dilində mövcud olan ədəbiyyatın əksəriyyətində ənənəvi olaraq heç bir diqqət ayrılmır. Bütün bunları nəzərə alsaq, bu kitabın nəyə görə dünyanın ən aparıcı dilləri (çin, ispan, alman, fransız və s.) də daxil olmaqla 19 dilə tərcümə edildiyini və müvafiq ölkələrin biologiya kurikulumlarında əsas dərsliyə çevrildiyini anlamaq çətin olmaz.

Bu kitabı Azərbaycan dilinə tərcümə etmək üçün ilk hazırlıqlar təxminən 2016-cı ilin sonlarında başlamışdır. Əslində o tarixə qədər də, bir cəmiyyət olaraq Azərbaycanın ümumi inkişafının qabağındakı ən böyük maneələrdən birinin və yaqın ki, ən fundamental olanının təməl elmi dərsliklər olduğu aydın idi bizə. Ancaq, konkret addımlar atmaq üçün əlimizə maddi resurs keçməmişdi. 2016-cı ilin sonunda Azərbaycandakı böyük bir qurumun rəhbərliyi ilə əlaqə saxlayıb, universitet dərsliklərinin tərcüməsi üçün vəsait ayrılmasının cəmiyyət üçün faydalı olacağı ideyası ilə çıxış etdik. Qurum bizim təklif əsasında dərslik tərcüməsi layihələrini maliyyələşdirilmək məqsədli ictimaiyyətə açıq elanı verdi. Biz də dördəlli işə girişdik və işimizin keyfiyyətini göstərmək üçün sürətlə OpenStax Biologiya kitabından Ekologiya fəslini tərcümə etdik. İlkin mərhələdə layihəmiz qəbul olunsada, qurum rəhbərliyindəki müəyyən insanların şəxsi mənafeyi işə qarışınca başladığımız iş dayandırıldı. Bu şərtlərdə, Campbell Biologiya kitabının tərcümə layihəsini ictimai layihəyə çevirmək qərarına gəldik. Fərd və qurumların ianələri ilə maliyyələşdirilmək üçün, 2018-ci il Sentyabr ayında ictimaiyyətə video müraciət edərək vəsait toplamağa başladıq. Hal hazırda, layihə büdcəsinin əsas hissəsini ABŞ-da yaşayan azərbaycanlıların qurduğu Azerbaijan Cultural Society of Northern California və Yurt Center təmin edir. Vəsaitin kiçik bir hissəsi isə Azərbaycanda və xaricdə yaşayan azərbaycanlıların ianələri ilə yığılmışdır.

Bu gün artıq 3 ildən çoxdur ki, bu kitabın tərcüməsi ilə məşğuluq. Hər işdə olduğu kimi, ilk addımlar yavaş olmuş, komandamıza səriştəli, həvəsli insanlar yığmaq zaman almışdır. Bu günə qədər, layihənin ümumilikdə təxminən 25%-ini bitirmişik. Təxminimizcə, bundan sonra 2 illik intensiv əməklə, 2022-ci ildə kitab bütövlükdə ərsəyə gəlmiş olacaq. Bu ilk 6 fəsillik hissənin yayılması ilə, bizə qoşulacaq insanların da çoxalacağını təxmin və ümid edirik.

Bu kitabın özünün tərcüməsindən daha da önəmli məqsəd, bənzər layihələrə təkan verməkdir. Sübut etmək istəyirik ki, belə nəhəng bir kitabı Azərbaycanda azərbaycanlıların özlərinin ictimai dəstəyilə reallaşdırmaq mümkündür. Biz bu yola çıxarkən, sadəcə bir sahədə bir kitabın tərcüməsi məqsədi deyil, Azərbaycan dilində təməl elmi ədəbiyyatın modernləşdirilməsinə təkan vermək məqsədi qoymuşuq. Təkliddə, bu biologiya kitabı çox böyük bir boşluğun bir hissəsini doldursa da, ümumilikdə bu ölkədəki elmi durğunluğa dərman ola bilməz. Ana məqsəd ilk növbədə təbiət elmləri və onların tətbiq sahələrində (tibb, mühəndislik, aqronomiya, şərabçılıq və s.) olmaqla, beynəlxalq səviyyəli dərsliklərin tərcüməsinə nümunə olmaqdır. Buna görə də, öz sahəsində bilikli, həvəsli və səbirli insanları bizə qoşulmağa dəvət edirik. Dəvətimiz sadəcə mütəxəssislər üçün deyil; həvəskarlar, tələbələr, şagirdlər, bir sözlə hər kəsi qoşulmağa dəvət edirik. Bu layihə bir istehsal layihəsi olduğu qədər, eyni zamanda öyrənmə layihəsi, məktəbdir. Kitabı tərcümə etmək, onu ən incə detallarına qədər müzakirə edib, araşdırıb, ən doğru ifadəni tapmaq nəinki həvəskara, şagird, tələbəyə, hətta o sahədə onillərdir işləyən mütəxəssislərə belə çox şey öyrədir. İctimai əmək ilə yaradılan əsərlər xalqa, yəni bizə daha yaxşı xidmət edəcəkdir.

Rəyçilər

11-ci buraxılışın rəyçiləri

Steve Abedon, Ohio State University
John Alcock, Arizona State University
Philip Allman, Florida Gulf Coast College
Rodney Allrich, Purdue University
Jim Barron, Montana State University Billings
Stephen Bauer, Belmont Abbey College
Aimee Bernard, University of Colorado Denver
Teresa Bilinski, St. Edward's University
Sarah Bissonnette, University of California, Berkeley
Jeffery Bowen, Bridgewater State University
Scott Bowling, Auburn University
David Broussard, Lycoming College
Tessa Burch, University of Tennessee
Warren Burggren, University of North Texas
Patrick Cafferty, Emory University
Michael Campbell, Penn State University
Jeffrey Carmichael, University of North Dakota
P. Bryant Chase, Florida State University
Steve Christenson, Brigham Young University
Curt Coffman, Vincennes University
Bill Cohen, University of Kentucky
Sean Coleman, University of the Ozarks
Erin Connolly, University of South Carolina
Ron Cooper, University of California, Los Angeles
Curtis Daehler, University of Hawaii at Manoa
Deborah Dardis, Southeastern Louisiana University
Douglas Darnowski, Indiana University Southeast
Jeremiah Davie, D'Youville College
Melissa Deadmond, Truckee Meadows Community College
Jennifer Derkits, J. Sergeant Reynolds Community College
Jean DeSaix, University of Northern Carolina
Kevin Dixon, Florida State University
David Dunbar, Cabrini College
Anna Edlund, Lafayette College
Rob Erdman, Florida Gulf Coast College
Dale Erskine, Lebanon Valley College
Susan Erster, Stony Brook University
Linda Fergusson-Kolmes, Portland Community College, Sylvania Campus
Danilo Fernando, SUNY College of Environmental Science and Forestry, Syracuse
Christina Fieber, Horry-Georgetown Technical College
Melissa Fierke, SUNY College of Environmental Science and Forestry
Mark Flood, Fairmont State University
Robert Fowler, San Jose State University
Stewart Frankel, University of Hartford
Eileen Gregory, Rollins College
Gokhan Hacisalihoglu, Florida A&M University
Monica Hall-Woods, St. Charles Community College
Jean Hardwick, Ithaca College
Deborah Harris, Case Western Reserve University
Chris Haynes, Shelton State Community College
Albert Herrera, University of Southern California
Karen Hicks, Kenyon College
Elizabeth Hobson, New Mexico State University
Mark Holbrook, University of Iowa
Erin Irish, University of Iowa
Sally Irwin, University of Hawaii, Maui College
Jamie Jensen, Brigham Young University
Jerry Johnson, Corban University
Ann Jorgensen, University of Hawaii
Ari Jumpponen, Kansas State University
Doug Kane, Defiance College
Kasey Karen, Georgia College & State University
Paul Kenrick, Natural History Museum, London
Stephen T. Kilpatrick, University of Pittsburgh at Johnstown
Shannon King, North Dakota State University
Karen M. Klein, Northampton Community College
Jacob Krans, Western New England University
Dubear Kroening, University of Wisconsin
Barbara Kuemerle, Case Western Reserve University
Jim Langeland, Kalamazoo College
Grace Lasker, Lake Washington Institute of Technology
Jani Lewis, State University of New York at Geneseo
Scott Meissner, Cornell University
Jenny Metzler, Ball State University
Grace Miller, Indiana Wesleyan University
Jonathan Miller, Edmonds Community College
Mill Miller, Wright State University
Barbara Nash, Mercy College
Karen Neal, J. Sargeant Reynolds Community College, Richmond
Shawn Nordell, Saint Louis University
Olabisi Ojo, Southern University at New Orleans

Fatimata Pale, Thiel College
Susan Parrish, McDaniel College
Eric Peters, Chicago State University
Jarmila Pittermann, University of California, Santa Cruz
Jason Porter, University of the Sciences in Philadelphia
Elena Pravosudova, University of Nevada, Reno
Steven Price, Virginia Commonwealth University
Samiksha Raut, University of Alabama at Birmingham
Robert Reavis, Glendale Community College
Wayne Rickoll, University of Puget Sound
Luis Rodriguez, San Antonio College
Kara Rosch, Blinn College
Scott Russell, University of Oklahoma
Jodi Rymer, College of the Holy Cross
Per Salvesen, University of Bergen
Davison Sangweme, University of North Georgia
Karin Scarpinato, Georgia Southern University
Cara Schillington, Eastern Michigan University
David Schwartz, Houston Community College
Carrie Schwarz, Western Washington University
Joan Sharp, Simon Fraser University
Alison Sherwood, University of Hawaii at Manoa
Eric Shows, Jones County Junior College
Brian Shmaefsky, Lone Star College
John Skillman, California State University, San Bernardino
Rebecca Sperry, Salt Lake Community College
Clint Springer, Saint Joseph's University
Mark Sturtevant, Oakland University
Diane Sweeney, Punahou School
Kristen Taylor, Salt Lake Community College
Rebecca Thomas, College of St. Joseph
Martin Vaughan, Indiana University-Purdue University Indianapolis
Meena Vijayaraghavan, Tulane University
James T. Warren Jr., Pennsylvania State University
Jim Wee, Loyola University, New Orleans
Charles Wellman, Sheffield University
Christopher Whipps, State University of New York College of Environmental Science and Forestry
Philip White, James Hutton Institute
Jessica White-Phillip, Our Lady of the Lake University
Robert Yost, Indiana University-Purdue University Indianapolis
Tia Young, Pennsylvania State University

Əvvəlki buraxılışların rəyçiləri

Kenneth Able, State University of New York, Albany; Thomas Adams, Michigan State University; Martin Adamson, University of British Columbia; Dominique Adriaens, Ghent University; Ann Aguanno, Marymount Manhattan College; Shylaja Akkaraju, Bronx Community College of CUNY; Marc Albrecht, University of Nebraska; John Alcock, Arizona State University; Eric Alcorn, Acadia University; George R. Aliaga, Tarrant County College; Rodney Allrich, Purdue University; Richard Almon, State University of New York, Buffalo; Bonnie Amos, Angelo State University; Katherine Anderson, University of California, Berkeley; Richard J. Andren, Montgomery County Community College; Estry Ang, University of Pittsburgh, Greensburg; Jeff Appling, Clemson University; J. David Archibald, San Diego State University; David Armstrong, University of Colorado, Boulder; Howard J. Arnott, University of Texas, Arlington; Mary Ashley, University of Illinois, Chicago; Angela S. Aspbury, Texas State University; Robert Atherton, University of Wyoming; Karl Aufderheide, Texas A&M University; Leigh Auleb, San Francisco State University; Terry Austin, Temple College; P. Stephen Baenziger, University of Nebraska; Brian Bagatto, University of Akron; Ellen Baker, Santa Monica College; Katherine Baker, Millersville University; Virginia Baker, Chipola College; Teri Balser, University of Wisconsin, Madison; William Barklow, Framingham State College; Susan Barman, Michigan State University; Steven Barnhart, Santa Rosa Junior College; Andrew Barton, University of Maine Farmington; Rebecca A. Bartow, Western Kentucky University; Ron Basmajian, Merced College; David Bass, University of Central Oklahoma; Bonnie Baxter, Westminster College; Tim Beagley, Salt Lake Community College; Margaret E. Beard, College of the Holy Cross; Tom Beatty, University of British Columbia; Chris Beck, Emory University; Wayne Becker, University of Wisconsin, Madison; Patricia Bedinger, Colorado State University; Jane Beiswenger, University of Wyoming; Anne Bekoff, University of Colorado, Boulder; Marc Bekoff, University of Colorado, Boulder; San Mateo; Adrianne Bendich, Hoffman-La Roche, Inc.; Marilee Benore, University of Michigan, Dearborn; Barbara Bentley, State University of New York, Stony Brook; Darwin Berg, University of California, San Diego; Werner Bergen, Michigan State University; Gerald Bergstrom, University of Wisconsin,

Milwaukee; Anna W. Berkovitz, Purdue University; Dorothy Berner, Temple University; Annalisa Berta, San Diego State University; Paulette Bierzychudek, Pomona College; Charles Biggers, Memphis State University; Kenneth Birnbaum, New York University; Catherine Black, Idaho State University; Michael W. Black, California Polytechnic State University; San Luis Obispo; William Blaker, Furman University; Robert Blanchard, University of New Hampshire; Andrew R. Blaustein, Oregon State University; Judy Bluemer, Morton College; Edward Blumenthal, Marquette University; Robert Blystone, Trinity University; Robert Boley, University of Texas, Arlington; Jason E. Bond, East Carolina University; Eric Bonde, University of Colorado, Boulder; Cornelius Bondzi, Hampton University; Richard Boohar, University of Nebraska, Omaha; Carey L. Booth, Reed College; Allan Bornstein, Southeast Missouri State University; David Bos, Purdue University; Oliver Bossdorf, State University of New York, Stony Brook; James L. Botsford, New Mexico State University; Lisa Boucher, University of Nebraska, Omaha; J. Michael Bowes, Humboldt State University; Richard Bowker, Alma College; Robert Bowker, Glendale Community College, Arizona; Scott Bowling, Auburn University; Barbara Bowman, Mills College; Barry Bowman, University of California, Santa Cruz; Deric Bownds, University of Wisconsin, Madison; Robert Boyd, Auburn University; Sunny Boyd, University of Notre Dame; Jerry Brand, University of Texas, Austin; Edward Braun, Iowa State University; Theodore A. Bremner, Howard University; James Brennehan, University of Evansville; Charles H. Brenner, Berkeley, California; Lawrence Brewer, University of Kentucky; Donald P. Briskin, University of Illinois, Urbana; Paul Broady, University of Canterbury; Chad Brommer, Emory University; Judith L. Bronstein, University of Arizona; Danny Brower, University of Arizona; Carole Browne, Wake Forest University; Beverly Brown, Nazareth College; Mark Browning, Purdue University; David Bruck, San Jose State University; Robb T. Brumfield, Louisiana State University; Herbert Bruneau, Oklahoma State University; Gary Brusca, Humboldt State University; Richard C. Brusca, University of Arizona, Arizona-Sonora Desert Museum; Alan H. Brush, University of Connecticut, Storrs; Howard Buhse, University of Illinois, Chicago; Arthur Buikema, Virginia Tech; Beth Burch, Huntington University; Al Burchsted, College of Staten Island; Warren Burggren, University of North Texas; Meg Burke, University of North Dakota; Edwin Burling, De Anza College; Dale Burnside, Lenoir-Rhyne University; William Busa, Johns Hopkins University; Jorge Busciglio, University of California, Irvine; John Bushnell, University of Colorado; Linda Butler, University of Texas, Austin; David Byres, Florida Community College, Jacksonville; Guy A. Caldwell, University of Alabama; Jane Caldwell, West Virginia University; Kim A. Caldwell, University of Alabama; Ragan Callaway, The University of Montana; Kenneth M. Cameron, University of Wisconsin, Madison; R. Andrew Cameron, California Institute of Technology; Alison Campbell, University of Waikato; Iain Campbell, University of Pittsburgh; Patrick Canary, Northland Pioneer College; W. Zacheus Cande, University of California, Berkeley; Deborah Canington, University of California, Davis; Robert E. Cannon, University of North Carolina, Greensboro; Frank Cantelmo, St. John's University; John Capeheart, University of Houston, Downtown; Gregory Capelli, College of William and Mary; Cheryl Keller Capone, Pennsylvania State University; Richard Cardullo, University of California, Riverside; Nina Caris, Texas A&M University; Mickael Cariveau, Mount Olive College; Jeffrey Carmichael, University of North Dakota; Robert Carroll, East Carolina University; Laura L. Carruth, Georgia State University; J. Aaron Cassill, University of Texas, San Antonio; Karen I. Champ, Central Florida Community College; David Champlin, University of Southern Maine; Brad Chandler, Palo Alto College; Wei-Jen Chang, Hamilton College; Bruce Chase, University of Nebraska, Omaha; P. Bryant Chase, Florida State University; Doug Cheeseman, De Anza College; Shepley Chen, University of Illinois, Chicago; Giovina Chinchar, Tougaloo College; Joseph P. Chinnici, Virginia Commonwealth University; Jung H. Choi, Georgia Institute of Technology; Steve Christensen, Brigham Young University, Idaho; Geoffrey Church, Fairfield University; Henry Claman, University of Colorado Health Science Center; Anne Clark, Binghamton University; Greg Clark, University of Texas; Patricia J. Clark, Indiana University-Purdue University, Indianapolis; Ross C. Clark, Eastern Kentucky University; Lynwood Clemens, Michigan State University; Janice J. Clymer, San Diego Mesa College; Reggie Cobb, Nashville Community College; William P. Coffman, University of Pittsburgh; Austin Randy Cohen, California State University, Northridge; J. John Cohen, University of Colorado Health Science Center; James T. Colbert, Iowa State University; Sean Coleman, University of the Ozarks; Jan Colpaert, Hasselt University; Robert Colvin, Ohio University; Jay Comeaux, McNeese State University; David Cone, Saint Mary's University; Elizabeth Connor, University of Massachusetts; Joanne Conover, University of Connecticut; Gregory Copenhaver, University of North Carolina, Chapel Hill; John Corliss, University of Maryland; James T. Costa, Western Carolina University; Stuart J. Coward, University of Georgia; Charles Creutz, University of Toledo; Bruce Criley, Illinois Wesleyan University; Norma Criley, Illinois Wesleyan University; Joe W. Crim, University of Georgia; Greg Crowther, University of Washington; Karen Curto, University of Pittsburgh; William Cushman, Clark College; Anne Cusic, University of Alabama, Birmingham; Richard Cyr, Pennsylvania State University; Marymegan Daly, The Ohio State University; Deborah Dardis, Southeastern Louisiana University; W. Marshall Darley, University of Georgia; Cynthia Dassar, The Ohio State University; Shannon Datwyler, California State University, Sacramento; Marianne Dauwalder, University of Texas, Austin; Larry Davenport, Samford University; Bonnie J. Davis, San Francisco State University; Jerry Davis, University of Wisconsin, La Crosse; Michael A. Davis, Central Connecticut State University; Thomas Davis, University of New Hampshire; Melissa Deadmond, Truckee Meadows Community College; John Dearn, University of Canberra; Maria E. de Bellard, California State University, Northridge; Teresa DeGoler, Bethel College; James Dekloe, University of California, Santa Cruz; Eugene Delay, University of Vermont; Patricia A. DeLeon, University of Delaware; Veronique Delesalle, Gettysburg College; T. Delevoryas, University of Texas, Austin; Roger Del Moral, University of Washington; Charles F. Delwiche, University of Maryland; Diane C. DeNagel, Northwestern University; William L. Dentler, University of Kansas; Daniel DerVartanian, University of Georgia; Jean DeSaix, University of North Carolina, Chapel Hill; Janet De Souza-Hart, Massachusetts College of Pharmacy & Health Sciences; Biao Ding, Ohio State University; Michael Dini, Texas Tech University;

Andrew Dobson, Princeton University; Stanley Dodson, University of Wisconsin, Madison; Jason Douglas, Angelina College; Mark Drapeau, University of California, Irvine; John Drees, Temple University School of Medicine; Charles Drewes, Iowa State University; Marvin Druger, Syracuse University; Gary Dudley, University of Georgia; Susan Dunford, University of Cincinnati; Kathryn A. Durham, Lorain Community College; Betsey Dyer, Wheaton College; Robert Eaton, University of Colorado; Robert S. Edgar, University of California, Santa Cruz; Anna Edlund, Lafayette College; Douglas J. Eernisse, California State University, Fullerton; Betty J. Eidemiller, Lamar University; Brad Elder, Doane College; Curt Elderkin, College of New Jersey; William D. Eldred, Boston University; Michelle Elekonich, University of Nevada, Las Vegas; George Ellmore, Tufts University; Mary Ellard-Ivey, Pacific Lutheran University; Kurt Elliott, North West Vista College; Norman Ellstrand, University of California, Riverside; Johnny El-Rady, University of South Florida; Dennis Emery, Iowa State University; John Endler, University of California, Santa Barbara; Rob Erdman, Florida Gulf Coast College; Dale Erskine, Lebanon Valley College; Margaret T. Erskine, Lansing Community College; Gerald Esch, Wake Forest University; Frederick B. Essig, University of South Florida; Mary Eubanks, Duke University; David Evans, University of Florida; Robert C. Evans, Rutgers University, Camden; Sharon Eversman, Montana State University; Olukemi Fadayomi, Ferris State University; Lincoln Fairchild, Ohio State University; Peter Fajer, Florida State University; Bruce Fall, University of Minnesota; Sam Fan, Bradley University; Lynn Fancher, College of DuPage; Ellen H. Fanning, Vanderbilt University; Paul Farnsworth, University of New Mexico; Larry Farrell, Idaho State University; Jerry F. Feldman, University of California, Santa Cruz; Lewis Feldman, University of California, Berkeley; Myriam Alhadeff Feldman, Cascadia Community College; Eugene Fenster, Longview Community College; Russell Fernald, University of Oregon; Rebecca Ferrell, Metropolitan State College of Denver; Kim Finer, Kent State University; Milton Fingerman, Tulane University; Barbara Finney, Regis College; Teresa Fischer, Indian River Community College; Frank Fish, West Chester University; David Fisher, University of Hawaii, Manoa; Jonathan S. Fisher, St. Louis University; Steven Fisher, University of California, Santa Barbara; David Fitch, New York University; Kirk Fitzhugh, Natural History Museum of Los Angeles County; Lloyd Fitzpatrick, University of North Texas; William Fixsen, Harvard University; T. Fleming, Bradley University; Abraham Flexer, Manuscript Consultant, Boulder, Colorado; Margaret Folsom, Methodist College; Kerry Foresman, University of Montana; Norma Fowler, University of Texas, Austin; Robert G. Fowler, San Jose State University; David Fox, University of Tennessee, Knoxville; Carl Frankel, Pennsylvania State University, Hazleton; Robert Franklin, College of Charleston; James Franzen, University of Pittsburgh; Art Fredeen, University of Northern British Columbia; Kim Fredericks, Viterbo University; Bill Freedman, Dalhousie University; Matt Friedman, University of Chicago; Otto Friesen, University of Virginia; Frank Frisch, Chapman University; Virginia Fry, Monterey Peninsula College; Bernard Frye, University of Texas, Arlington; Jed Fuhrman, University of Southern California; Alice Fulton, University of Iowa; Chandler Fulton, Brandeis University; Sara Fultz, Stanford University; Berdell Funke, North Dakota State University; Anne Funkhouser, University of the Pacific; Zofia E. Gagnon, Marist College; Michael Gaines, University of Miami; Cynthia M. Galloway, Texas A&M University, Kingsville; Arthur W. Galston, Yale University; Stephen Gammie, University of Wisconsin, Madison; Carl Gans, University of Michigan; John Gapter, University of Northern Colorado; Andrea Gargas, University of Wisconsin, Madison; Lauren Garner, California Polytechnic State University, San Luis Obispo; Reginald Garrett, University of Virginia; Craig Gatto, Illinois State University; Kristen Genet, Anoka Ramsey Community College; Patricia Gensel, University of North Carolina; Chris George, California Polytechnic State University, San Luis Obispo; Robert George, University of Wyoming; J. Whitfield Gibbons, University of Georgia; J. Phil Gibson, University of Oklahoma; Frank Gilliam, Marshall University; Eric Gillock, Fort Hayes State University; Simon Gilroy, University of Wisconsin, Madison; Edwin Ginés-Candelaria, Miami Dade College; Alan D. Gishlick, Gustavus Adolphus College; Todd Gleeson, University of Colorado; Jessica Gleffe, University of California, Irvine; John Glendinning, Barnard College; David Glenn-Lewin, Wichita State University; William Glider, University of Nebraska; Tricia Glidewell, Marist School; Elizabeth A. Godrick, Boston University; Jim Goetze, Laredo Community College; Lynda Goff, University of California, Santa Cruz; Elliott Goldstein, Arizona State University; Paul Goldstein, University of Texas, El Paso; Sandra Gollnick, State University of New York, Buffalo; Roy Golsteyn, University of Lethbridge; Anne Good, University of California, Berkeley; Judith Goodenough, University of Massachusetts, Amherst; Wayne Goodey, University of British Columbia; Barbara E. Goodman, University of South Dakota; Robert Goodman, University of Wisconsin, Madison; Ester Goudsmit, Oakland University; Linda Graham, University of Wisconsin, Madison; Robert Grammer, Belmont University; Joseph Graves, Arizona State University; Eileen Gregory, Rollins College; Phyllis Griffard, University of Houston, Downtown; A. J. F. Griffiths, University of British Columbia; Bradley Griggs, Piedmont Technical College; William Grimes, University of Arizona; David Grise, Texas A&M University, Corpus Christi; Mark Gromko, Bowling Green State University; Serine Gropper, Auburn University; Katherine L. Gross, Ohio State University; Gary Gussin, University of Iowa; Edward Gruberg, Temple University; Carla Guthridge, Cameron University; Mark Guyer, National Human Genome Research Institute; Ruth Levy Guyer, Bethesda, Maryland; Carla Haas, Pennsylvania State University; R. Wayne Habermehl, Montgomery County Community College; Pryce Pete Haddix, Auburn University; Mac Hadley, University of Arizona; Joel Hagen, Radford University; Jack P. Hailman, University of Wisconsin; Leah Haimo, University of California, Riverside; Ken Halanych, Auburn University; Jody Hall, Brown University; Monica Hall-Woods, St. Charles Community College; Heather Hallen-Adams, University of Nebraska, Lincoln; Douglas Hallett, Northern Arizona University; Rebecca Halyard, Clayton State College; Devney Hamilton, Stanford University (student); E. William Hamilton, Washington and Lee University; Matthew B. Hamilton, Georgetown University; Sam Hammer, Boston University; Penny Hanchey-Bauer, Colorado State University; William F. Hanna, Massasoit Community College; Dennis Haney, Furman University; Laszlo Hanzely, Northern Illinois University; Jeff Hardin, University of Wisconsin, Madison; Jean Hardwick, Ithaca College; Luke Harmon, University of Idaho;

Lisa Harper, University of California, Berkeley; Jeanne M. Harris, University of Vermont; Richard Harrison, Cornell University; Stephanie Harvey, Georgia Southwestern State University; Carla Hass, Pennsylvania State University; Chris Haufler, University of Kansas; Bernard A. Hauser, University of Florida; Chris Haynes, Shelton State Community College; Evan B. Hazard, Bemidji State University (emeritus); H. D. Heath, California State University, East Bay; George Hechtel, State University of New York, Stony Brook; S. Blair Hedges, Pennsylvania State University; Brian Hedlund, University of Nevada, Las Vegas; David Heins, Tulane University; Jean Heitz, University of Wisconsin, Madison; Andreas Hejnal, Sars International Centre for Marine Molecular Biology; John D. Helmann, Cornell University; Colin Henderson, University of Montana; Susan Hengeveld, Indiana University; Michelle Henricks, University of California, Los Angeles; Carol Henry, Chicago State University; Frank Heppner, University of Rhode Island; Albert Herrera, University of Southern California; Scott Herrick, Missouri Western State College; Ira Herskowitz, University of California, San Francisco; Paul E. Hertz, Barnard College; Chris Hess, Butler University; David Hibbett, Clark University; R. James Hickey, Miami University; Kendra Hill, San Diego State University; William Hillenius, College of Charleston; Kenneth Hillers, California Polytechnic State University, San Luis Obispo; Ralph Hinegardner, University of California, Santa Cruz; William Hines, Foothill College; Robert Hinrichsen, Indiana University of Pennsylvania; Helmut Hirsch, State University of New York, Albany; Tuan-hua David Ho, Washington University; Carl Hoagstrom, Ohio Northern University; Jason Hodin, Stanford University; James Hoffman, University of Vermont; A. Scott Holaday, Texas Tech University; N. Michele Holbrook, Harvard University; James Holland, Indiana State University, Bloomington; Charles Holliday, Lafayette College; Lubbock Karl Holte, Idaho State University; Alan R. Holyoak, Brigham Young University, Idaho; Laura Hoopes, Occidental College; Nancy Hopkins, Massachusetts Institute of Technology; Sandra Horikami, Daytona Beach Community College; Kathy Hornberger, Widener University; Pius F. Horner, San Bernardino Valley College; Becky Houck, University of Portland; Margaret Houk, Ripon College; Laura Houston, Northeast Lakeview College; Daniel J. Howard, New Mexico State University; Ronald R. Hoy, Cornell University; Sandra Hsu, Skyline College; Sara Huang, Los Angeles Valley College; Cristin Hulslander, University of Oregon; Donald Humphrey, Emory University School of Medicine; Catherine Hurlbut, Florida State College, Jacksonville; Diane Husic, Moravian College; Robert J. Huskey, University of Virginia; Steven Hutcheson, University of Maryland, College Park; Linda L. Hyde, Gordon College; Bradley Hyman, University of California, Riverside; Jeffrey Ihara, Mira Costa College; Mark Iked, San Bernardino Valley College; Cheryl Ingram-Smith, Clemson University; Harry Itagaki, Kenyon College; Alice Jackett, State University of New York, Albany; John Jackson, North Hennepin Community College; Thomas Jacobs, University of Illinois; Kathy Jacobson, Grinnell College; Mark Jaffe, Nova Southeastern University; John C. Jahoda, Bridgewater State College; Douglas Jensen, Converse College; Dan Johnson, East Tennessee State University; Lance Johnson, Midland Lutheran College; Lee Johnson, The Ohio State University; Randall Johnson, University of California, San Diego; Roishene Johnson, Bossier Parish Community College; Stephen Johnson, William Penn University; Wayne Johnson, Ohio State University; Kenneth C. Jones, California State University, Northridge; Russell Jones, University of California, Berkeley; Cheryl Jorcyk, Boise State University; Chad Jordan, North Carolina State University; Alan Journet, Southeast Missouri State University; Walter Judd, University of Florida; Thomas W. Jurik, Iowa State University; Caroline M. Kane, University of California, Berkeley; Thomas C. Kane, University of Cincinnati; The-Hui Kao, Pennsylvania State University; Tamos Kapros, University of Missouri; E. L. Karlstrom, University of Puget Sound; Jennifer Katcher, Pima Community College; Laura A. Katz, Smith College; Judy Kaufman, Monroe Community College; Maureen Kearney, Field Museum of Natural History; Eric G. Keeling, Cary Institute of Ecosystem Studies; Patrick Keeling, University of British Columbia; Thomas Keller, Florida State University; Elizabeth A. Kellogg, University of Missouri, St. Louis; Norm Kenkel, University of Manitoba; Chris Kennedy, Simon Fraser University; George Khoury, National Cancer Institute; Rebecca T. Kimball, University of Florida; Mark Kirk, University of Missouri, Columbia; Robert Kitchin, University of Wyoming; Hillar Klandorf, West Virginia University; Attila O. Klein, Brandeis University; Daniel Klionsky, University of Michigan; Mark Knauss, Georgia Highlands College; Janice Knepper, Villanova University; Charles Knight, California Polytechnic State University; Jennifer Knight, University of Colorado; Ned Knight, Linfield College; Roger Koeppe, University of Arkansas; David Kohl, University of California, Santa Barbara; Greg Kopf, University of Pennsylvania School of Medicine; Thomas Koppenheffer, Trinity University; Peter Kourtev, Central Michigan University; Margareta Krabbe, Uppsala University; Jacob Krans, Western New England University; Anselm Kratochwil, Universität Osnabrück; Eliot Krause, Seton Hall University; Deborah M. Kristan, California State University, San Marcos; Steven Kristoff, Ivy Tech Community College; William Kroll, Loyola University, Chicago; Janis Kuby, San Francisco State University; Barb Kuemerle, Case Western Reserve University; Justin P. Kumar, Indiana University; Rukmani Kuppuswami, Laredo Community College; David Kuriyaka, Ohio University; Lee Kurtz, Georgia Gwinnett College; Michael P. Labare, United States Military Academy, West Point; Marc-André Lachance, University of Western Ontario; J. A. Lackey, State University of New York, Oswego; Elaine Lai, Brandeis University; Mohamed Lakrim, Kingsborough Community College; Ellen Lamb, University of North Carolina, Greensboro; William Lamberts, College of St Benedict and St John's University; William L'Amoreaux, College of Staten Island; Lynn Lamoreux, Texas A&M University; Carmine A. Lanciani, University of Florida; Kenneth Lang, Humboldt State University; Dominic Lannutti, El Paso Community College; Allan Larson, Washington University; John Latto, University of California, Santa Barbara; Diane K. Lavett, State University of New York, Cortland, and Emory University; Charles Leavell, Fullerton College; C. S. Lee, University of Texas; Daewoo Lee, Ohio University; Tali D. Lee, University of Wisconsin, Eau Claire; Hugh Lefcort, Gonzaga University; Robert Leonard, University of California, Riverside; Michael R. Leonardo, Coe College; John Lepri, University of North Carolina, Greensboro; Donald Levin, University of Texas, Austin; Joseph Levine, Boston College; Mike Levine, University of California,

Berkeley; Alcinda Lewis, University of Colorado, Boulder; Bill Lewis, Shoreline Community College; Jani Lewis, State University of New York; John Lewis, Loma Linda University; Lorraine Lica, California State University, East Bay; Harvey Liftin, Broward Community College; Harvey Lillywhite, University of Florida, Gainesville; Graeme Lindbeck, Valencia Community College; Clark Lindgren, Grinnell College; Diana Lipscomb, George Washington University; Christopher Little, The University of Texas, Pan American; Kevin D. Livingstone, Trinity University; Andrea Lloyd, Middlebury College; Sam Loker, University of New Mexico; Christopher A. Loretz, State University of New York, Buffalo; Jane Lubchenco, Oregon State University; Douglas B. Luckie, Michigan State University; Hannah Lui, University of California, Irvine; Margaret A. Lynch, Tufts University; Steven Lynch, Louisiana State University, Shreveport; Richard Machemer Jr., St. John Fisher College; Elizabeth Machunis-Masuoka, University of Virginia; James MacMahon, Utah State University; Nancy Magill, Indiana University; Christine R. Maher, University of Southern Maine; Linda Maier, University of Alabama, Huntsville; Jose Maldonado, El Paso Community College; Richard Malkin, University of California, Berkeley; Charles Mallery, University of Miami; Keith Malmos, Valencia Community College, East Campus; Cindy Malone, California State University, Northridge; Mark Maloney, University of South Mississippi; Carol Mapes, Kutztown University of Pennsylvania; William Margolin, University of Texas Medical School; Lynn Margulis, Boston University; Julia Marrs, Barnard College (student); Kathleen A. Marrs, Indiana University-Purdue University, Indianapolis; Edith Marsh, Angelo State University; Diane L. Marshall, University of New Mexico; Karl Mattox, Miami University of Ohio; Joyce Maxwell, California State University, Northridge; Jeffrey D. May, Marshall University; Mike Mayfield, Ball State University; Kamau Mbuthia, Bowling Green State University; Lee McClenaghan, San Diego State University; Richard McCracken, Purdue University; Andrew McCubbin, Washington State University; Kerry McDonald, University of Missouri, Columbia; Tanya McGhee, Craven Community College; Jacqueline McLaughlin, Pennsylvania State University, Lehigh Valley; Neal McReynolds, Texas A&M International; Darcy Medica, Pennsylvania State University; Lisa Marie Meffert, Rice University; Susan Meiers, Western Illinois University; Michael Meighan, University of California, Berkeley; Scott Meissner, Cornell University; Paul Melchior, North Hennepin Community College; Phillip Meneely, Haverford College; John Merrill, Michigan State University; Brian Metscher, University of California, Irvine; Ralph Meyer, University of Cincinnati; James Mickle, North Carolina State University; Jan Mikesell, Gettysburg College; Roger Milkman, University of Iowa; Helen Miller, Oklahoma State University; John Miller, University of California, Berkeley; Kenneth R. Miller, Brown University; Alex Mills, University of Windsor; Sarah Milton, Florida Atlantic University; Eli Minkoff, Bates College; John E. Minnich, University of Wisconsin, Milwaukee; Subhash Minocha, University of New Hampshire; Michael J. Misamore, Texas Christian University; Kenneth Mitchell, Tulane University School of Medicine; Ivona Mladenovic, Simon Fraser University; Alan Molumby, University of Illinois, Chicago; Nicholas Money, Miami University; Russell Monson, University of Colorado, Boulder; Joseph P. Montoya, Georgia Institute of Technology; Frank Moore, Oregon State University; Janice Moore, Colorado State University; Linda Moore, Georgia Military College; Randy Moore, Wright State University; William Moore, Wayne State University; Carl Moos, Veterans Administration Hospital, Albany, New York; Linda Martin Morris, University of Washington; Michael Mote, Temple University; Alex Motten, Duke University; Jeanette Mowery, Madison Area Technical College; Deborah Mowshowitz, Columbia University; Rita Moyes, Texas A&M, College Station; Darrel L. Murray, University of Illinois, Chicago; Courtney Murren, College of Charleston; John Mutchmor, Iowa State University; Elliot Myerowitz, California Institute of Technology; Gavin Naylor, Iowa State University; Karen Neal, Reynolds University; John Neess, University of Wisconsin, Madison; Ross Nehm, Ohio State University; Tom Neils, Grand Rapids Community College; Kimberlyn Nelson, Pennsylvania State University; Raymond Neubauer, University of Texas, Austin; Todd Newbury, University of California, Santa Cruz; James Newcomb, New England College; Jacalyn Newman, University of Pittsburgh; Harvey Nichols, University of Colorado, Boulder; Deborah Nickerson, University of South Florida; Bette Nicotri, University of Washington; Caroline Niederman, Tomball College; Eric Nielsen, University of Michigan; Maria Nieto, California State University, East Bay; Anders Nilsson, University of Umeå; Greg Nishiyama, College of the Canyons; Charles R. Noback, College of Physicians and Surgeons, Columbia University; Jane Noble-Harvey, Delaware University; Mary C. Nolan, Irvine Valley College; Kathleen Nolta, University of Michigan; Peter Nonacs, University of California, Los Angeles; Mohamed A. F. Noor, Duke University; Shawn Nordell, St. Louis University; Richard S. Norman, University of Michigan, Dearborn (emeritus); David O. Norris, University of Colorado, Boulder; Steven Norris, California State University, Channel Islands; Gretchen North, Occidental College; Cynthia Norton, University of Maine, Augusta; Steve Norton, East Carolina University; Steve Nowicki, Duke University; Bette H. Nybakken, Hartnell College; Brian O'Conner, University of Massachusetts, Amherst; Gerard O'Donovan, University of North Texas; Eugene Odum, University of Georgia; Mark P. Oemke, Alma College; Linda Ogren, University of California, Santa Cruz; Patricia O'Hern, Emory University; Nathan O. Okia, Auburn University; Montgomery; Jeanette Oliver, St. Louis Community College, Florissant Valley; Gary P. Olivetti, University of Vermont; Margaret Olney, St. Martin's College; John Olsen, Rhodes College; Laura J. Ols, University of Michigan; Sharman O'Neill, University of California, Davis; Wan Ooi, Houston Community College; Aharon Oren, The Hebrew University; John Oross, University of California, Riverside; Rebecca Orr, Collin College; Catherine Ortega, Fort Lewis College; Charissa Osborne, Butler University; Gay Ostareello, Diablo Valley College; Henry R. Owen, Eastern Illinois University; Thomas G. Owens, Cornell University; Penny Padgett, University of North Carolina, Chapel Hill; Kevin Padian, University of California, Berkeley; Dianna Padilla, State University of New York, Stony Brook; Anthony T. Paganini, Michigan State University; Barry Palevitz, University of Georgia; Michael A. Palladino, Monmouth University; Matt Palmtag, Florida Gulf Coast University; Stephanie Pandolfi, Michigan State University; Daniel Papaj, University of Arizona; Peter Pappas, County College of Morris; Nathalie Pardigon, Institut Pasteur;

Bulah Parker, North Carolina State University; Stanton Parmeter, Chemeketa Community College; Cindy Paszkowski, University of Alberta; Robert Patterson, San Francisco State University; Ronald Patterson, Michigan State University; Crellin Pauling, San Francisco State University; Kay Pauling, Foothill Community College; Daniel Pavuk, Bowling Green State University; Debra Pearce, Northern Kentucky University; Patricia Pearson, Western Kentucky University; Andrew Pease, Stevenson University; Nancy Pelaez, Purdue University; Shelley Penrod, North Harris College; Imara Y. Perera, North Carolina State University; Beverly Perry, Houston Community College; Irene Perry, University of Texas of the Permian Basin; Roger Persell, Hunter College; Eric Peters, Chicago State University; Larry Peterson, University of Guelph; David Pfennig, University of North Carolina, Chapel Hill; Mark Pilgrim, College of Coastal Georgia; David S. Pilliod, California Polytechnic State University, San Luis Obispo; Vera M. Piper, Shenandoah University; Deb Pires, University of California, Los Angeles; J. Chris Pires, University of Missouri, Columbia; Bob Pittman, Michigan State University; James Platt, University of Denver; Martin Poenie, University of Texas, Austin; Scott Poethig, University of Pennsylvania; Crima Pogge, San Francisco Community College; Michael Pollock, Mount Royal University; Roberta Pollock, Occidental College; Jeffrey Pommerville, Texas A&M University; Therese M. Poole, Georgia State University; Angela R. Porta, Kean University; Jason Porter, University of the Sciences, Philadelphia; Warren Porter, University of Wisconsin; Daniel Potter, University of California, Davis; Donald Potts, University of California, Santa Cruz; Robert Powell, Avila University; Andy Pratt, University of Canterbury; David Pratt, University of California, Davis; Elena Pravosudova, University of Nevada, Reno; Halina Presley, University of Illinois, Chicago; Eileen Preston, Tarrant Community College Northwest; Mary V. Price, University of California, Riverside; Mitch Price, Pennsylvania State University; Terrell Pritts, University of Arkansas, Little Rock; Rong Sun Pu, Kean University; Rebecca Pyles, East Tennessee State University; Scott Quackenbush, Florida International University; Ralph Quatrano, Oregon State University; Peter Quinby, University of Pittsburgh; Val Raghavan, Ohio State University; Deanna Raineri, University of Illinois, Champaign-Urbana; David Randall, City University Hong Kong; Talitha Rajah, Indiana University Southeast; Charles Ralph, Colorado State University; Pushpa Ramakrishna, Chandler-Gilbert Community College; Thomas Rand, Saint Mary's University; Monica Ranes-Goldberg, University of California, Berkeley; Robert S. Rawding, Gannon University; Robert H. Reavis, Glendale Community College; Kurt Redborg, Coe College; Ahnya Redman, Pennsylvania State University; Brian Reeder, Morehead State University; Bruce Reid, Kean University; David Reid, Blackburn College; C. Gary Reiness, Lewis & Clark College; Charles Remington, Yale University; Erin Rempala, San Diego Mesa College; David Reznick, University of California, Riverside; Fred Rhoades, Western Washington State University; Douglas Rhoads, University of Arkansas; Eric Ribbens, Western Illinois University; Christina Richards, New York University; Sarah Richart, Azusa Pacific University; Christopher Riegle, Irvine Valley College; Loren Rieseberg, University of British Columbia; Bruce B. Riley, Texas A&M University; Todd Rimkus, Marymount University; John Rinehart, Eastern Oregon University; Donna Ritch, Pennsylvania State University; Carol Rivin, Oregon State University East; Laurel Roberts, University of Pittsburgh; Diane Robins, University of Michigan; Kenneth Robinson, Purdue University; Thomas Rodella, Merced College; Deb Roess, Colorado State University; Heather Roffey, Marianapolis College; Rodney Rogers, Drake University; Suzanne Rogers, Seton Hill University; William Roosenburg, Ohio University; Mike Rosenzweig, Virginia Polytechnic Institute and State University; Wayne Rosing, Middle Tennessee State University; Thomas Rost, University of California, Davis; Stephen I. Rothstein, University of California, Santa Barbara; John Ruben, Oregon State University; Albert Ruesink, Indiana University; Patricia Rugaber, College of Coastal Georgia; Scott Russell, University of Oklahoma; Neil Sabine, Indiana University; Tyson Sacco, Cornell University; Glenn-Peter Saetne, University of Oslo; Rowan F. Sage, University of Toronto; Tammy Lynn Sage, University of Toronto; Sanga Saha, Harold Washington College; Don Sakaguchi, Iowa State University; Walter Sakai, Santa Monica College; Mark F. Sanders, University of California, Davis; Kathleen Sandman, Ohio State University; Louis Santiago, University of California, Riverside; Ted Sargent, University of Massachusetts, Amherst; K. Sathasivan, University of Texas, Austin; Gary Saunders, University of New Brunswick; Thomas R. Sawicki, Spartanburg Community College; Inder Saxena, University of Texas, Austin; Carl Schaefer, University of Connecticut; Andrew Schaffner, Cal Poly San Luis Obispo; Maynard H. Schaus, Virginia Wesleyan College; Renate Scheibe, University of Osnabrück; David Schimpf, University of Minnesota, Duluth; William H. Schlesinger, Duke University; Mark Schlissel, University of California, Berkeley; Christopher J. Schneider, Boston University; Thomas W. Schoener, University of California, Davis; Robert Schorr, Colorado State University; Patricia M. Schulte, University of British Columbia; Karen S. Schumaker, University of Arizona; Brenda Schumpert, Valencia Community College; David J. Schwartz, Houston Community College; Christa Schwintzer, University of Maine; Erik P. Scully, Towson State University; Robert W. Seagull, Hofstra University; Edna Seaman, Northeastern University; Duane Sears, University of California, Santa Barbara; Brent Selinger, University of Lethbridge; Orono Shukdeb Sen, Bethune-Cookman College; Wendy Sera, Seton Hill University; Alison M. Shakarian, Salve Regina University; Timothy E. Shannon, Francis Marion University; Joan Sharp, Simon Fraser University; Victoria C. Sharpe, Blinn College; Elaine Shea, Loyola College, Maryland; Stephen Sheckler, Virginia Polytechnic Institute and State University; Robin L. Sherman, Nova Southeastern University; Richard Sherwin, University of Pittsburgh; Lisa Shimeld, Crafton Hills College; James Shinkle, Trinity University; Barbara Shipes, Hampton University; Richard M. Showman, University of South Carolina; Eric Shows, Jones County Junior College; Peter Shugarman, University of Southern California; Alice Shuttey, DeKalb Community College; James Sidie, Ursinus College; Daniel Simberloff, Florida State University; Rebecca Simmons, University of North Dakota; Anne Simon, University of Maryland, College Park; Robert Simons, University of California, Los Angeles; Alastair Simpson, Dalhousie University; Susan Singer, Carleton College; Sedonia Sipes, Southern Illinois University, Carbondale; John Skillman, California State University, San Bernardino;

Roger Sloboda, Dartmouth University; John Smarrelli, Le Moyne College; Andrew T. Smith, Arizona State University; Kelly Smith, University of North Florida; Nancy Smith-Huerta, Miami Ohio University; John Smol, Queen's University; Andrew J. Snope, Essex Community College; Mitchell Sogin, Woods Hole Marine Biological Laboratory; Doug Soltis, University of Florida, Gainesville; Julio G. Soto, San Jose State University; Susan Sovonick-Dunford, University of Cincinnati; Frederick W. Spiegel, University of Arkansas; John Stachowicz, University of California, Davis; Joel Stafstrom, Northern Illinois University; Alam Stam, Capital University; Amanda Starnes, Emory University; Karen Steudel, University of Wisconsin; Barbara Stewart, Swarthmore College; Gail A. Stewart, Camden County College; Cecil Still, Rutgers University, New Brunswick; Margery Stinson, Southwestern College; James Stockand, University of Texas Health Science Center, San Antonio; John Stolz, California Institute of Technology; Judy Stone, Colby College; Richard D. Storey, Colorado College; Stephen Strand, University of California, Los Angeles; Eric Strauss, University of Massachusetts, Boston; Antony Stretton, University of Wisconsin, Madison; Russell Stullken, Augusta College; Mark Sturtevant, University of Michigan, Flint; John Sullivan, Southern Oregon State University; Gerald Summers, University of Missouri; Judith Sumner, Assumption College; Marshall D. Sundberg, Emporia State University; Cynthia Surmacz, Bloomsburg University; Lucinda Swatzell, Southeast Missouri State University; Daryl Sweeney, University of Illinois, Champaign-Urbana; Samuel S. Sweet, University of California, Santa Barbara; Janice Swenson, University of North Florida; Michael A. Sypes, Pennsylvania State University; Lincoln Taiz, University of California, Santa Cruz; David Tam, University of North Texas; Yves Tan, Cabrillo College; Samuel Tarsitano, Southwest Texas State University; David Tauck, Santa Clara University; Emily Taylor, California Polytechnic State University, San Luis Obispo; James Taylor, University of New Hampshire; John W. Taylor, University of California, Berkeley; Martha R. Taylor, Cornell University; Franklyn Tan Te, Miami Dade College; Thomas Terry, University of Connecticut; Roger Thibault, Bowling Green State University; Kent Thomas, Wichita State University; William Thomas, Colby-Sawyer College; Cyril Thong, Simon Fraser University; John Thornton, Oklahoma State University; Robert Thornton, University of California, Davis; William Thwaites, Tillamook Bay Community College; Stephen Timme, Pittsburg State University; Mike Toliver, Eureka College; Eric Toolson, University of New Mexico; Leslie Towill, Arizona State University; James Trianello, Boston University; Paul Q. Trombley, Florida State University; Nancy J. Trun, Duquesne University; Constantine Tsoukas, San Diego State University; Marsha Turell, Houston Community College; Victoria Turgeon, Furman University; Robert Tuveson, University of Illinois, Urbana; Maura G. Tyrrell, Stonehill College; Catherine Uekert, Northern Arizona University; Claudia Uhde-Stone, California State University, East Bay; Gordon Uno, University of Oklahoma; Lisa A. Urry, Mills College; Saba Valadkhan, Center for RNA Molecular Biology; James W. Valentine, University of California, Santa Barbara; Joseph Venable, Purdue University; Theodore Van Bruggen, University of South Dakota; Kathryn VandenBosch, Texas A&M University; Gerald Van Dyke, North Carolina State University; Brandi Van Roo, Framingham State College; Moira Van Staaden, Bowling Green State University; Sarah VanVickle-Chavez, Washington University, St. Louis; William Velhagen, New York University; Steven D. Verhey, Central Washington University; Kathleen Verville, Washington College; Sara Via, University of Maryland; Frank Visco, Orange Coast College; Laurie Vitt, University of California, Los Angeles; Neal Voelz, St. Cloud State University; Thomas J. Volk, University of Wisconsin, La Crosse; Leif Asbjørn Vøllestad, University of Oslo; Amy Volmer, Swarthmore College; Janice Voltzow, University of Scranton; Margaret Voss, Penn State Erie; Susan D. Waaland, University of Washington; Charles Wade, C.S. Mott Community College; William Wade, Dartmouth Medical College; John Waggoner, Loyola Marymount University; Jyoti Wagle, Houston Community College; Edward Wagner, University of California, Irvine; D. Alexander Wait, Southwest Missouri State University; Claire Walczak, Indiana University; Jerry Waldvogel, Clemson University; Dan Walker, San Jose State University; Robert Lee Wallace, Ripon College; Jeffrey Walters, North Carolina State University; Linda Walters, University of Central Florida; James Wandersee, Louisiana State University; Nickolas M. Waser, University of California, Riverside; Fred Wasserman, Boston University; Margaret Waterman, University of Pittsburgh; Charles Webber, Loyola University of Chicago; Peter Webster, University of Massachusetts, Amherst; Terry Webster, University of Connecticut, Storrs; Beth Wee, Tulane University; James Wee, Loyola University; Andrea Weeks, George Mason University; John Weishampel, University of Central Florida; Peter Wejksnora, University of Wisconsin, Milwaukee; Kentwood Wells, University of Connecticut; David J. Westenberg, University of Missouri, Rolla; Richard Wetts, University of California, Irvine; Matt White, Ohio University; Susan Whittlemore, Keene State College; Murray Wiegand, University of Winnipeg; Ernest H. Williams, Hamilton College; Kathy Williams, San Diego State University; Kimberly Williams, Kansas State University; Stephen Williams, Glendale Community College; Elizabeth Willott, University of Arizona; Christopher Wills, University of California, San Diego; Paul Wilson, California State University, Northridge; Fred Wilt, University of California, Berkeley; Peter Wimberger, University of Puget Sound; Robert Winning, Eastern Michigan University; E. William Wischusen, Louisiana State University; Clarence Wolfe, Northern Virginia Community College; Vickie L. Wolfe, Marshall University; Janet Wolkenstein, Hudson Valley Community College; Robert T. Woodland, University of Massachusetts Medical School; Joseph Woodring, Louisiana State University; Denise Woodward, Pennsylvania State University; Patrick Woolley, East Central College; Sarah E. Wyatt, Ohio University; Grace Wyngaard, James Madison University; Shuhai Xiao, Virginia Polytechnic Institute, Ramin Yadegari, University of Arizona; Paul Yancey, Whitman College; Philip Yant, University of Michigan; Linda Yasui, Northern Illinois University; Anne D. Yoder, Duke University; Hideo Yonenaka, San Francisco State University; Gina M. Zainelli, Loyola University, Chicago; Edward Zalisko, Blackburn College; Nina Zanetti, Siena College; Sam Zeveloff, Weber State University; Zai Ming Zhao, University of Texas, Austin; John Zimmerman, Kansas State University; Miriam Zolan, Indiana University; Theresa Zuchero, Methodist University; Uko Zylstra, Calvin College.

BÖLÜM

HÜCEYRƏ

2

Hüceyrə Səyahəti

▲ Şəkil 6.1 Hüceyrələriniz biologiyanı necə öyrənir?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 6.1** Mikroskopiya və biokimya biologiyanın əsas alətlərindəndir
- 6.2** Eukariot hüceyrə prosesləri bir-birindən ayıran daxili membrana sahibdir
- 6.3** Eukariot hüceyrənin genetik təlimatları nüvədə yerləşir və bu təlimatlar ribosom tərəfindən yerinə yetirilir
- 6.4** Endomembran sistem protein nəqliyyatını tənzimləyən və müxtəlif metabolik funksiyalar yerinə yetirən şəbəkədir
- 6.5** Mitoxondri və xloroplast enerjini bir formadan digərinə çevirir
- 6.6** Sitoskelet hüceyrənin struktur və fəaliyyətini təşkilatlandıran lif şəbəkəsidir
- 6.7** Hüceyrəxarici komponentlər və hüceyrəarası əlaqələr hüceyrədə gedən prosesləri koordinasiya edir
- 6.8** Hüceyrə onu əmələ gətirən hissələrin cəmindən böyükdür

Həyatın Təməl Vahidi

Atom anlayışının kimya üçün təməl təşkil etdiyi kimi, hüceyrə anlayışı da biologiyadakı canlı sistemlər üçün əsasdır. Hal-hazırda bir çox fərqli hüceyrə sizin üçün işləyir. Bu cümləni oxuduqca, əzələ hüceyrələriniz yığılaraq gözlərinizi hərəkətə gətirir. **Şəkil 6.1** sinir hüceyrəsi çıxıntısının (narıncı rəngdə) bir əzələ hüceyrəsi (qırmızı) ilə bağını göstərir. Bu səhifə üzərindəki sözlər sinir hüceyrələrinin beyinə daşdığı siqnallara tərcümə edilir; oradan isə öz növbəsində başqa sinir hüceyrələrinə ötürülür. Oxuma prosesi davam etdikcə, sinir hüceyrələri öz aralarında əlaqələr yaradır; bu yolla yaddaş möhkəmlənir və öyrənmə prosesi həyata keçirilir.

Bütün canlılar hüceyrələrdən ibarətdir. Hüceyrə bioloji quruluş iyerarxiyasında canlı varlıq sayılan maddə yığınının ən sadəsidir. Yandakı infuzor-tərlik (*Paramecium* cinsi) kimi gölməçə sularında yaşayan eukariot, canlı aləmin bir çox üzvü kimi həyatını tək hüceyrə olaraq davam etdirir. Heyvan ilə bitki kimi böyük və mürəkkəb canlılar isə çoxhüceyrəlidir. Bu canlıların bədənini ayır-ayrılıqda uzun müddət müstəqil yaşaya bilməyən müxtəlif ixtisaslaşmış hüceyrə növlərinin birliyindən ibarətdir. Hüceyrələr toxuma və orqan kimi yüksək səviyyədə təşkilatlandığı hallarda belə, hüceyrə struktur və funksiya baxımından orqanizmin ən təməl vahidi adını qoruyur.

Bütün hüceyrələr onları əmələ gətirən əcdad hüceyrələr vasitəsilə bir-birilə əlaqədirlər. Yer kürəsindəki həyatın uzun təkamül tarixi boyunca hüceyrələr müxtəlif dəyişikliklərə uğramışdır. Hüceyrələr çox fərqli görünmələrinə baxmayaraq, bir çox ortaq xassəyə malikdirlər. Bu fəsildə, ilk öncə hüceyrəni anlamağa imkan verən vasitə, avadanlıq və metodların üzərində dayanacaq, daha sonra isə hüceyrənin daxilində səyahət edərək tərkib hissələri ilə tanış olacağıq.



BAŞLIQ 6.1

Mikroskopiya və biokimya biologiyasının əsas alətlərindəndir

Hüceyrə bioqu əksəri çıpaq gözlə görülməyəcək qədər kiçik olan hüceyrənin daxili mexanizmlərini necə aşkar edə bilər? Hüceyrə səyahətimizə başlamadan öncə, tədqiqat metodlarını öyrənmək faydalı olacaqdır.

Mikroskopiya

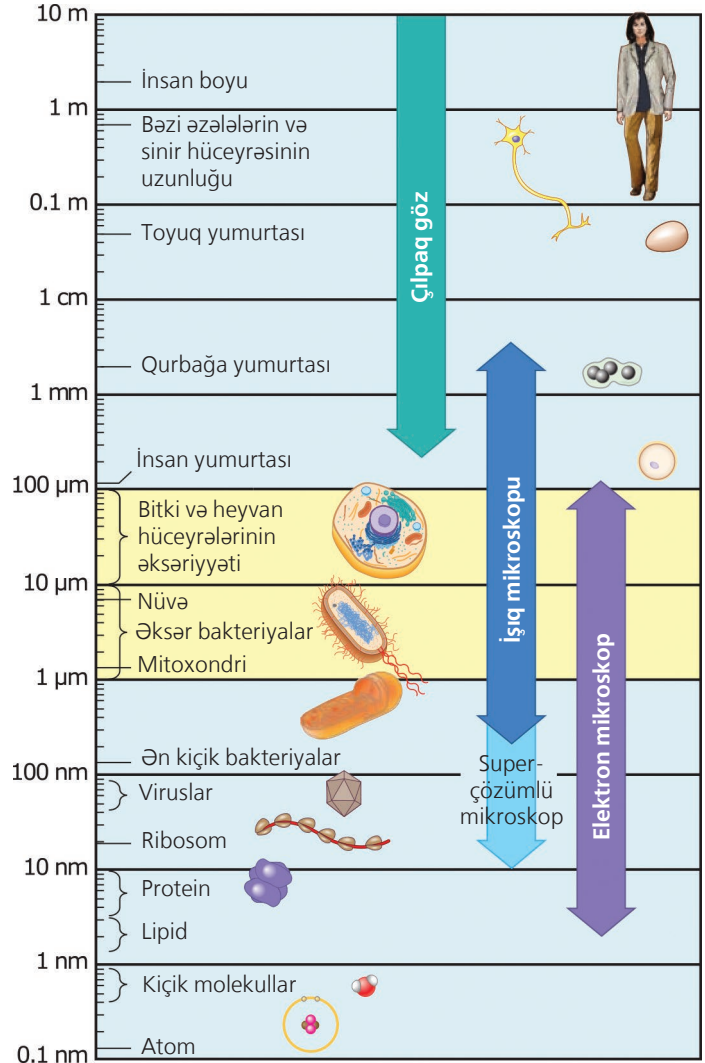
İnsanın duyğu qabiliyyətlərini genişlədən alətlərin icadı hüceyrənin kəşfinə və ilkin tədqiqinə imkan yaratdı. Mikroskop 1590-cı ildə icad edilmiş və 1600-cü illərdə təkmilləşdirilmişdir. Mikroskop altında ilk görünən şey 1665-ci ildə Robert Hook tərəfindən palıd ağacının qabığından götürülmüş ölü hüceyrələrin divarı olmuşdur. Canlı hüceyrələri ilk dəfə müşahidə etmək üçün isə Antonie van Leeuwenhoek tərəfindən ustaca hazırlanmış linzaları gözləmək lazım gəldi. Hook alimi 1674-cü ildə ziyarət edərkən mikroorqanizm (ev sahibi onlara çox kiçik heyvancıqlar mənasına gələn *animalcules* adını vermişdi) aləmini kəşf etməsi səbəbilə keçirdiyi həyəcanı təsvir edin.

İntibah dövrü alimlərinin keçmişdə istifadə etdikləri bütün mikroskoplar kimi, bu gün sizin laboratoriyada istifadə etdiyiniz də işıq mikroskopudur. **İşıq mikroskopiyasında** (LM) görünən işıq nümunənin içindən keçərək şüşə linzaya çatır. Linza işığı sındıraraq obyektin böyüdülməsinə səbəb olur və işıq buradan ya insan gözüne, ya da kameraya ötürülür (Əlavə D).

Mikroskopiya üç əhəmiyyətli parametrlə mövcuddur: böyütmə, həlledirlik və kontrast. **Böyütmə** nümunənin əldə olunan şəkildəki böyüklüyünün onun həqiqi böyüklüyünə nisbətidir. Işıq mikroskopu effektiv olaraq hədəfi ən çox min dəfə böyüdə bilər. Bundan yuxarı böyüdüldükdə əlavə detallar aydın görünür. **Həlledirlik** şəklın təmizlik dərəcəsidir, yəni iki nöqtəni bir-birindən ayırd edə bilmək üçün lazım olan minimum məsafədir. Məsələn, çıpaq gözlə tək bir ulduz kimi görünən səma obyektinə, həlledirlik gücü daha yüksək olan teleskop vasitəsilə baxdıqda, onun əslində əkil ulduz olduğunu görə bilərik. Müvafiq şəkildə, standart üsullar vasitəsilə böyütmə əmsalından asılı olmadan, işıq mikroskopu 0.2 mikrometr (μm), yaxud 200 nanometr (nm) ölçülü kiçik detalları bir-birindən ayırd etməyə qadir deyil (**Şəkil 6.2**). Üçüncü parametrlə, **kontrast** isə bir şəkildəki ən açıq sahə ilə ən tünd sahə arasındakı parlaqlıq fərqi. Preparatın kontrastını artırmaq məqsədilə onu boyamaq, yaxud hüceyrənin ayrı-ayrı komponentlərini qabartmaq üçün işarələmək mümkündür. **Şəkil 6.3**-də müxtəlif mikroskopiya növlərindən nümunələr verilmişdir; bu bölməni oxuduqca bu şəkillərə göz gəzdirin.

Həlledirlik baryeri son zamanlara qədər eukariotun membran əhatəli **orqanellərini** işıq mikroskopu vasitəsilə öyrənmək istəyən bioquqların qarşısında bir maneə olaraq qalırdı. Bu parçacıqların hər hansı detalını gör-

Şəkil 6.2 Hüceyrə ölçüləri. Əksər hüceyrələrin ölçüsü 1 ilə 100 μm diametr arasında dəyişir (cədvəldəki sarı bölgə). Hüceyrə komponentləri və viruslar daha kiçikdir. Təsvir olunan ölçüləri buraya yerləşdirə bilmək üçün şaquli şkalanın loqarifmik olduğuna diqqət edin. Yuxarıdan aşağıya doğru enərkən, ölçü (diametr və ya uzunluq) hər bölmədə 10 dəfə azalır. Metrik sistemin tam cədvəli üçün kitabın sonundakı C əlavəsinə baxın.



1 sentimetr (cm) = 10^{-2} metr (m) = 0.4 inch

1 millimetr (mm) = 10^{-3} m

1 mikrometr (μm) = 10^{-3} mm = 10^{-6} m

1 nanometr (nm) = 10^{-3} μm = 10^{-9} m

mək üçün yeni avadanlığa ehtiyac vardı. 1950-ci illərdə biologiya elminə elektron mikroskopiya texnologiyası qədəm qoydu. **Elektron mikroskop (EM)** işıq yerinə elektron şüalarını preparatın içindən keçirir, yaxud da səthində cəmləşdirir (Əlavə D). Həlledirlik şəklı əmələ gətirən mikroskopun istifadə etdiyi işıqla, yaxud elektronun dalğa uzunluğu ilə tərs mütənəsidir. Elektron şüaları görünən işıqdan dəfələrlə qısa dalğa uzunluğuna malikdir. Modern elektron mikroskop nəzəri olaraq təxminən 0.002 nm həlledirlik gücünə çatmağa qadirdir, ancaq praktikada bu rəqəm 2 nm civarındadır. Bu dəyər yenə də işıq mikroskopunun həlledirlik gücündən 100 dəfə çoxdur.

Skandecici elektron mikroskop (SEM) xüsusilə nümunə topoqrafiyasının öyrənilməsi üçün faydalıdır

İşıq Mikroskopiya (LM)

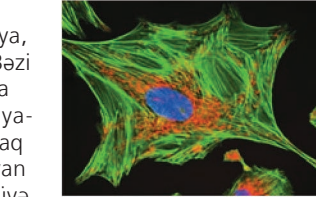
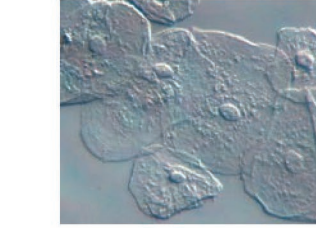
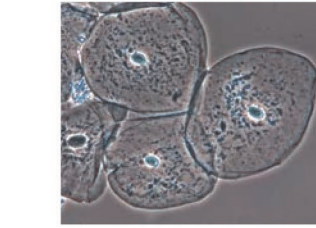
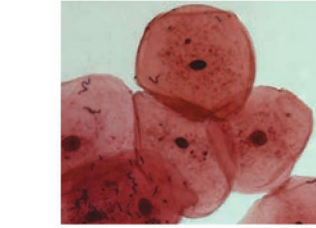
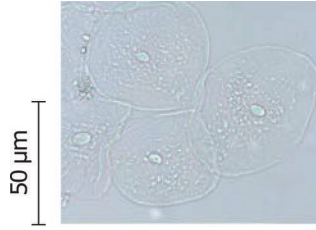
Aydın görüş dairəli mikroskop (boyanmamış nümunə). Işıq birbaşa preparatın içindən keçir. Hüceyrə təbiətən rəngli deyilsə, yaxud süni olaraq boyanmayıbsa, əldə olunan şəklın kontrastı aşağı olur. (İlk dörd şəkildə göstərilən insanın yanaq hüceyrələridir. İlk şəkildəki miqyas xətti bütün şəkillər üçün doğrudur).

Aydın görüş dairəli mikroskop (boyanmış preparat). Boyama kontrastı artırır. Boyama metodlarının çoxu üçün hüceyrənin sabitlənməsi (fiksasiya) tələb olunur. Bu prosesdə hüceyrə ölür.

Faza-kontrast. Sıxlıq fərqləri nümunənin kontrastını artırmaq üçün istifadə olunur. Bu metod, xüsusilə rəngsiz (piqmenti olmayan) hüceyrələri canlı olaraq tədqiq etmək üçün faydalıdır.

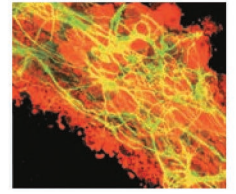
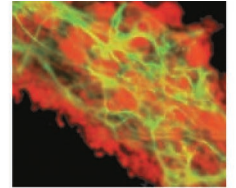
Diferensial interferans kontrast mikroskopiyası (Nomarski). Faza-kontrast mikroskopiyasında olduğu kimi, optik vasitələrlə sıxlıq fərqi qabardılır; şəkil üçölçülü görünür.

Fluoresensiya. Spesifik molekulların hüceyrə daxilindəki yerini tapmaq onları fluorescent boya, yaxud anticisimlə işarələməklə mümkündür. Bəzi hüceyrələr öz-özünə parıldayan (fluoresensiya yayan) molekullara malikdirlər. Fluoresensiya yayan maddələr ultrabənövşəyi radiasiyanı udaraq görünən işıq yayır. Buradakı fluoresensiya yayan maddə ilə işarələnmiş uşaq hüceyrəsində nüvə maddələri göy, mitoxondrilər narıncı, hüceyrənin "skeleti" isə yaşıl rəngdədir.



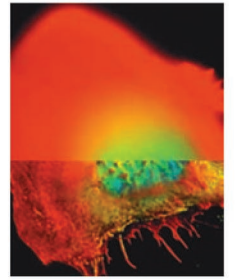
10 μm

Konfokal. Üstdəki görüntü sinir toxumasının fluorescent maddə ilə işarələnmiş hüceyrələrinin adi fluoresensiya mikroqrafıdır (sinir hüceyrələri yaşıl, dəstək hüceyrələri narıncı, sarı görünən isə onların üst-üstə düşən bölgələridir). Aşağıdakı isə eyni toxumanın konfokal görüntüsüdür. Lazer köməyi ilə qalın nümunədən gələn fokuslanmış işığı istisna edən bu "optik dilimləmə" metodu tək bir təbəqənin fluoresensiya şəklini əldə edir. Bir neçə laydan əldə olunan iti görüntülərdən yeni üçölçülü strukturun bərpası edilə bilər. Standart görüntü isə fokussuz işıq istisna edilmədiyi üçün bulanıq görünür.



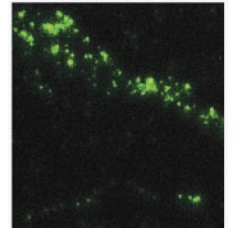
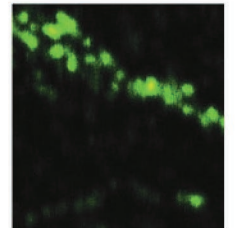
50 μm

Dekonvolysiya. Bu görüntünün üst tərəfində ağ qan hüceyrəsinin yuxarıdan aşağıya bütün laylarından alınmış adi fluoresensiya mikroqrafı görünür. Alt tərəfdə isə eyni hüceyrənin, görüntüsü hər bir laydan əldə edilmiş bulanıq dekonvolysiya kompüter proqramı vasitəsilə işlənmiş versiyası yerləşir. Kompüter bulanıq, fokuslanmış işığı ələyir və ilkin laya geri yerləşdirir; beləcə, çox daha iti, üçölçülü görüntü əldə olunur.



10 μm

Super-çözümlülük. Üstdəki şəkildə 40 nm diametrində kiçik qovuquqlarda toplanmış molekullara bağlanan fluorescent maddə ilə boyanmış sinir hüceyrəsinin bir hissəsinin konfokal görüntüsü verilmişdir. Yaşılmtıl-sarı ləkələrin bulanıq görünməyinin səbəbi bu 40 nanometrlilik şeylərin adi işıq mikroskopunun limiti olan 200 nanometrdən çox daha kiçik olmasıdır. Altdakı isə eyni nümunənin yeni super-çözümlülük metodu ilə görüntüsüdür. Mürəkkəb avadanlıqdan istifadə olunaraq, fərdi fluorescent molekulları işıqlandırılır və yerləri bir-bir qeyd edilir. Müxtəlif yerlərdəki molekullardan alınan informasiya birləşdirilərək çözümlülük limiti "qırılır"; nəticədə, gördüyünüz iti yaşılmtıl-sarı nöqtələr əldə olunur. Hər nöqtə bir ədəd 40 nanometrlilik qovuquqdur.



1 μm

Elektron Mikroskopiya (EM)

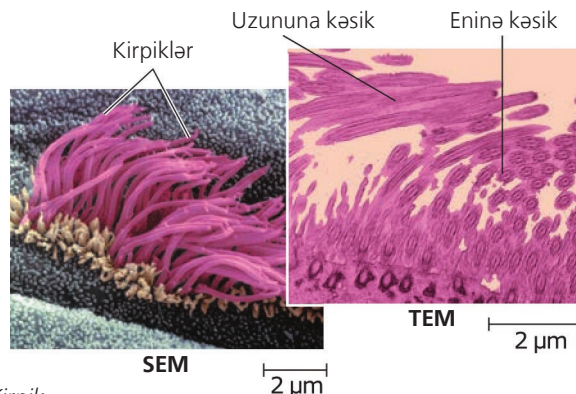
Skandecik elektron mikroskopiya (SEM). SEM ilə əldə olunan mikroqraflar nümunənin səthinin üçölçülü şəklını göstərir. Buradakı SEM şəklı traxeya (nəfəs borusu) hüceyrəsinin səthindəki kirpik adlanan çıxıntıları göstərir. Elektron mikroqraflar ağ-qara olur, lakin burada olduğu kimi, adətən süni olaraq bəlli strukturlara daha çox diqqət yetirmək üçün rəngləndirilir.

Qısaltmalar:

LM - işıq mikroqrafı

SEM - Skandecik elektron mikroqrafı

TEM - Transmissiya elektron mikroqrafı



SEM

2 μm

Transmissiya elektron mikroskopiya (TEM). TEM nümunədən alınan nazik dilimin təsvirini yaradır. Buradakı TEM traxeya hüceyrəsindən kəsik göstərir; onun daxili strukturunu görmək mümkündür. Nümunə hazırlanarkən bəzi kirpiklər uzununa kəsik yaratmış, digərləri isə ortadan kəsilərək eninə kəsik əmələ gətirmişdir.

VİZUAL BACARIQ ► Toxuma TEM üçün dilimlənərkən, sol yuxarıdakı kirpiklərin yönü hansı istiqamətə idi? Bəs sağda? Kirpik yönünün görünən kəsik növünü necə təyin etdiyini izah edin.

(Şəkil 6.3). Elektron şüaları adətən incə qızıl təbəqə ilə örtülmüş nümunənin səthini skan edir. Şüalar səthdəki elektronları həyəcanlandırır. İkincili elektronlar isə elektron naxışını video ekrana göndərən elektronik signala tərcümə edən cihaz vasitəsilə qəbul edir. Nəticədə, hüceyrə səthinin üçölçülü kimi görünən təsviri əldə olunur.

Transmissiya elektron mikroskop (TEM) hüceyrənin daxili strukturunu öyrənmək üçün istifadə olunur (Şəkil 6.3). Işıq mikroskopu şüşə üzərindəki nümunənin içindən işıq şüası keçirir. Buna müvafiq şəkildə, TEM də çox nazik nümunənin içindən elektron şüası keçirir. TEM üçün nümunə ağır metal ilə boyanır. Bu proses nəticəsində ağır metal hüceyrənin müəyyən strukturlarına çox bağlanaraq onların elektron sıxlığını digərlərinə nisbətən artırır. Elektronlar nümunənin içindən keçərkən sıx bölgələrdə seyrək olanlara nisbətən daha çox ətrafa saçılır. Nəticədə, sıx bölgələrdən nisbətən az elektron keçir, yəni transmissiya aşağı olur. Əldə olunan şəkil nümunə içindən keçən (transmissiya olan) elektron naxışdır. Hər iki növ elektron mikroskop şüşə linza yerinə elektromaqnit sahəsi vasitəsilə elektronların yolunu dəyişdirərək görüntünü monitora yönləndirir.

Elektron mikroskop işıq mikroskopu ilə görünməyən bir çox hüceyrəaltı strukturun kəşfinə imkan yaratmışdır. Buna baxmayaraq, xüsusilə canlı hüceyrənin öyrənilməsi baxımından, işıq mikroskopunun üstün cəhətləri var. Elektron mikroskopun nümunə hazırlama metodlarının hüceyrəni öldürməsi onun mənfi tərəfidir. İstənilən növ mikroskop üçün nümunə hazırlama prosesinin hüceyrədə olmayan, amma mikroqrafda görünən süni qalıqlar yaratma ehtimalı var.

Son onilliklərdə işıq mikroskopları bir sıra böyük texniki yenilik sayəsində yenidən aktuallaşmışdır (Şəkil 6.3). Hüceyrə içində spesifik molekul və strukturların fluoresent nişan ilə işarələnməsi detalları daha dəqiq görməyə imkan yaratmışdır. Bundan əlavə, konfokal və dekonvolusiyalı mikroskopları hüceyrə və toxumanın iti üçölçülü görüntülərini ortaya çıxarmışdır. Son illərdə inkişaf etdirilmiş bir neçə yeni metod və nişan molekulları sayəsində alimlər hədəfləmə sərhədini aşaraq 10-20 nm ölçülərə qədər kiçik hüceyrəaltı strukturları araşdırmağa nail olmuşlar. Bu *super-çözümlü mikroskoplar* yaygınlaşdıqca, qarşımıza çıxan şəkillərin yaratdığı təsir, 350 il öncə Leeuwenhoek-un şəkillərinin Hook-a verdiyi həyəcan qədər böyük olacaqdır.

Mikroskop *sitologiyasının*, yəni hüceyrə strukturunu öyrənən elmin ən önəmli alətidir. Bu strukturların funksiyasını anlamaq üçün sitologiya hüceyrənin kimyəvi proseslərini, yəni metabolizmasını öyrənən elm olan biokimya ilə əməkdaşlıq etməlidir.

Hüceyrə Fraksinasiyası

Hüceyrənin struktur və funksiyasını öyrənmək üçün istifadə olunan metodlardan biri, hüceyrəni parçaladıqdan sonra əsas orqanel və digər kiçik hüceyrə strukturlarını bir-birindən ayıran hüceyrə fraksinasiyasıdır.

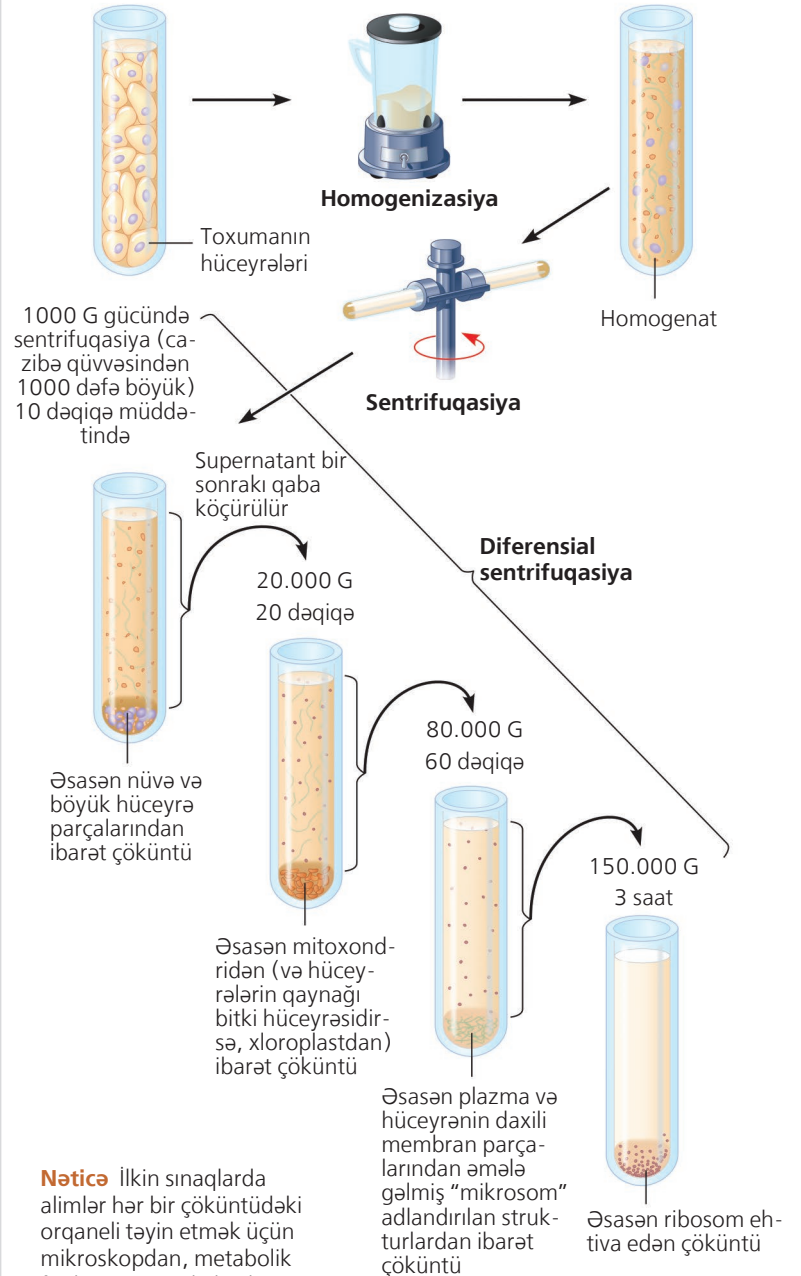
(Şəkil 6.4) Bu metod üçün istifadə olunan avadanlıq

Şəkil 6.4

Tədqiqat Metodu Hüceyrə Fraksinasiyası

Tətbiq Hüceyrə Fraksinasiyası hüceyrə komponentlərini bir-birindən böyüklük və sıxlıq baxımından ayırmaq (fraksinasiya) üçün istifadə olunur.

Metod Hüceyrələr parçalayıcı (blender) vasitəsilə içindəkiləri çıxarmaq üçün homogenizasiya olunur. Əldə olunan qarışıq (homogenat) sentrifüqadan keçirilir. Supernatant (çöküntünün üstündəki maye) başqa bir qaba köçürülür və daha yüksək sürətlə daha uzun müddətdə sentrifüqa edilir. Proses bir neçə dəfə təkrarlanır. Bu "diferensial sentrifüqasiya"nın nəticəsi hər biri fərqli hüceyrə komponenti ehtiva edən çöküntü nümunələri olur.



Nəticə İlk sınaqlarda alimlər hər bir çöküntüdəki orqaneli təyin etmək üçün mikroskopdan, metabolik funksiyasını aydınlaşdırmaq üçün isə biokimyəvi metodlardan istifadə etmişdirlər. Hazırda bu ilkin eyniləşdirmə prosesləri alimlərə hədəflərindəki orqanelin çöküntüdə olduğunu təyin edib yığmaq üçün yol göstərir.

ƏLAQƏ QUR mRNA-nın proteinə translyasiya prosesini araşdırmaq üçün hansı mərhələdəki çöküntünün və onun hansı hissəsini götürərdiniz? (Şəkil 5.22)

parçalanmış hüceyrə ehtiva edən qabları fərqli sürətlərdə fırlada bilən sentrifuqadır. Müəyyən sürət müəyyən qüvvə əmələ gətirərək hüceyrə komponentlərinin müəyyən hissəsinin dibə enib çöküntü əmələ gətirməsinə səbəb olur. Aşağı sürətdə çöküntü böyük parçalardan ibarət ikən, yüksək sürətlərdə çöküntünün içindəki hissəciklər kiçik olur.

Hüceyrə fraksinasıyası spesifik hüceyrə komponentlərini yüksək miqdarda və saf şəkildə əldə edərək, onların funksiyasını təyin etməyə imkan verir. Bütöv hüceyrə ilə bu işi görmək adətən mümkün deyil. Məsələn, əldə olunan bir hüceyrə fraksiyasında aparılmış biokimyəvi sınaq, burada hüceyrəvi tənəffüsdə iştirak edən enzimlərin, elektron mikroskopiya analizi isə mitoxondri adlanan orqanellərin olduğunu göstərmişdir. Bu nəticələr, bioloqlara mitoxondrinin hüceyrənin tənəffüs mərkəzi olduğunu təyin etməyə kömək etmişdir. Beləcə, biokimya və sitologiya hüceyrənin funksiyası ilə strukturunu əlaqələndirməkdə bir-birini tamamlayır.

YOXLAMA 6.1

1. Işıq mikroskopiyaşında istifadə olunan boya elektron mikroskopiyaşında nə ilə müqayisə oluna bilər?
2. **ƏGƏR** ➤ Aşağıdakıları araşdırmaq üçün hansı növ mikroskopdan istifadə edərdiniz?
(a) Canlı ağ qan hüceyrəsindəki dəyişikliklər
(b) Tük səthindəki struktural detallar

BAŞLIQ 6.2

Eukariot hüceyrə prosesləri bir-birindən ayıran daxili membrana sahibdir

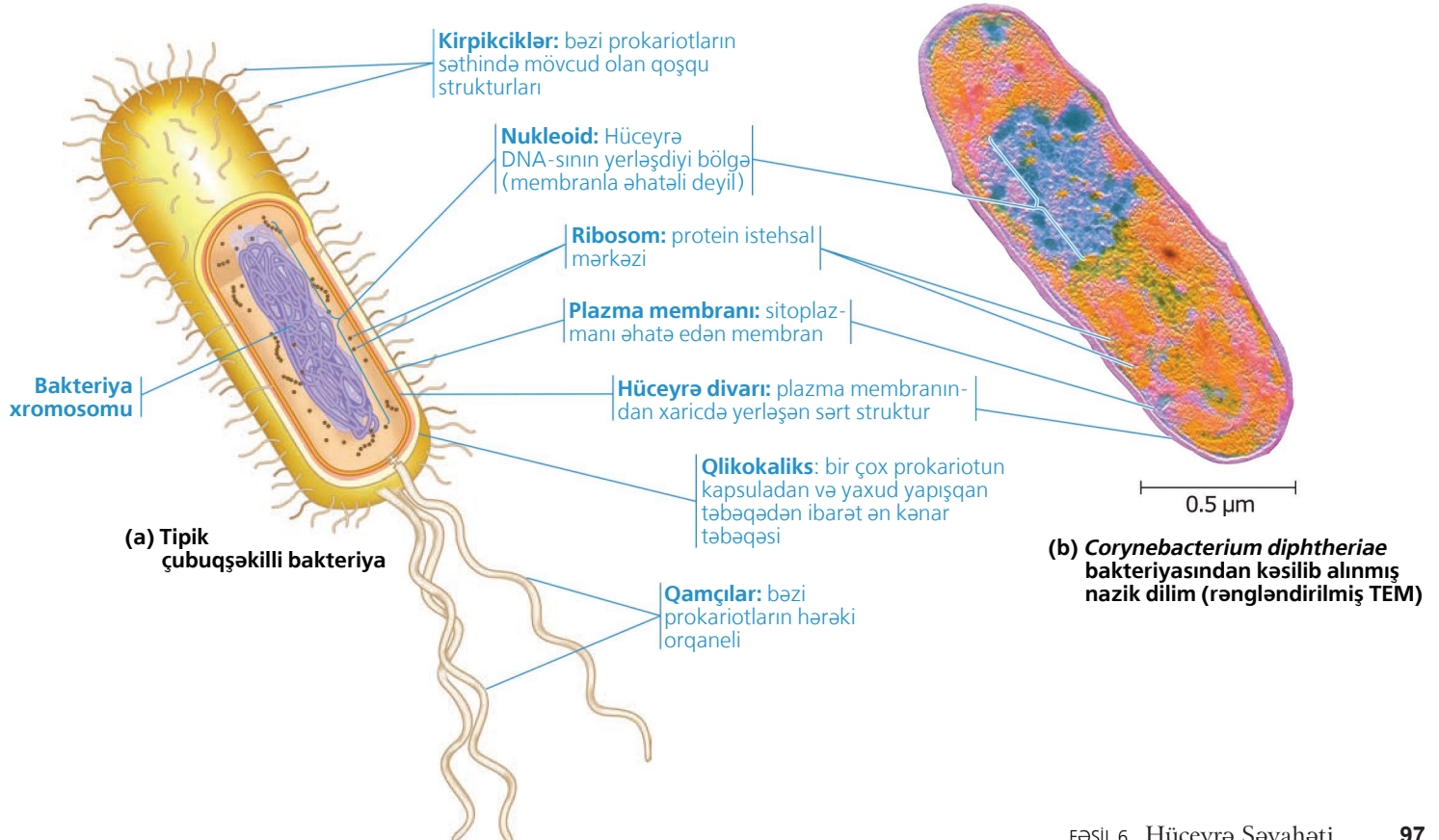
Bütün orqanizmlərin təməl struktural və funksional vahidi olan hüceyrənin bir-birindən açıq şəkildə ayrılan iki növü var: prokariot və eukariot hüceyrə. Bakteriya və Arxeya aləməstünə aid canlılar prokariot hüceyrədir. İbtidailər, göbələk, heyvan və bitkilərin hamısı eukariot hüceyrələrdən ibarətdir. (*Protista* qeyri-rəsmi bir termin olub, adətən birhüceyrəli eukariotlardan ibarət canlılara istinad edir).

Prokariot və Eukariot Hüceyrənin Müqayisəsi

Bütün hüceyrələr müəyyən ortağ xassələrə sahibdirlər: Hər hüceyrə *plazma membranı* (bəzən hüceyrə membranı da deyilir) adlanan yarımkəçirici sərhəd ilə əhatəlidir. Bütün hüceyrələrdə **sitozol** adlanan, hüceyrəaltı komponentlərin içində asılı kimi duran jeleyəbənzər, yarı-məye maddə var. Bütün hüceyrələr DNA-dan ibarət gen daşıyan *xromosomlara* və bu genlərin göstərsinə əsasən protein istehsal edən *ribosom* adlanan kiçik komplekslərə malikdir.

Prokariot və eukariot hüceyrə arasındakı ən önəmli fərqlərdən biri DNA-nın hüceyrə daxilindəki yeridir.

▼ **Şəkil 6.5 Prokariot hüceyrə.** Həqiqi nüvəsi və membran-əhatəli başqa orqanelləri olmayan prokariotların daxili strukturu eukariotlara nisbətən çox sadədir. Prokariotlar bakteriya və arxevalardır; bu iki aləmin ümumi hüceyrə strukturu olduqca bənzərdir.



Eukariot hüceyrədə DNA-nın çoxu *nüvə* adlanan qoşa membran ilə əhatələnmiş orqaneldə yerləşir (Şəkil 6.8). **Prokariot hüceyrədə** isə DNA membran ilə əhatə olunmayan, **nukleoid** adlanan bölgədə cəmləşir (Şəkil 6.5). *Eukariot* “həqiqi nüvə” mənasına gəlir (yun. *eu* həqiqi və *karyon*, *kernel* nüvə). *Prokariot* isə “nüvədən əvvəl” (yun. *pro* əvvəl) deməkdir və prokariot hüceyrənin təkamül tarixindəki yerinə işarədir.

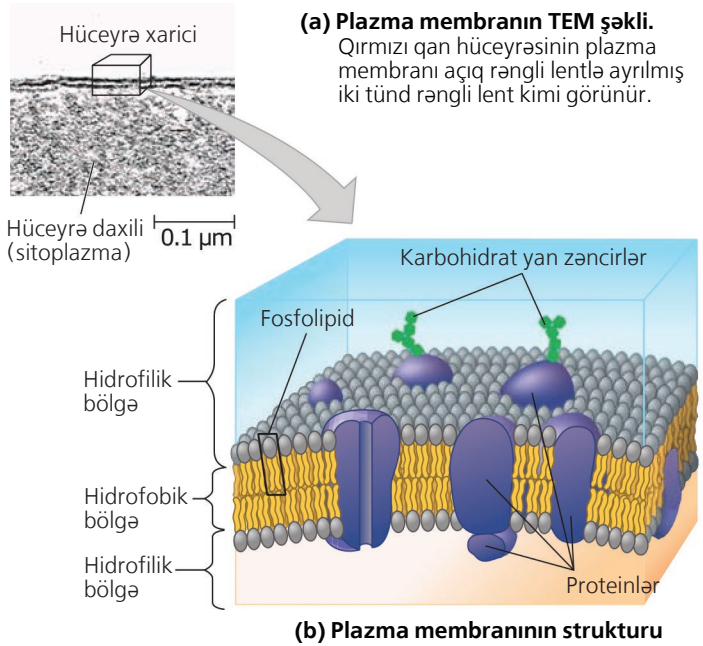
Hər iki növ hüceyrənin daxili hissəsi **sitoplazma** adlanır; eukariotlarda bu termin sadəcə plazma membranı ilə nüvə arasındakı bölgə üçün istifadə olunur. Eukariot hüceyrənin sitoplazmasında sitozolun içində asılmış kimi duran, xüsusi struktur və funksiyaya sahib çeşidli orqanellər mövcuddur. Membranla əhatəli bu strukturlar prokariot hüceyrələrin demək olar ki, heç birində yoxdur. Orqanel yoxluğuna baxmayaraq prokariot sitoplazması şorba kimi şəkilsiz bir şey deyil. Məsələn, bəzi prokariotlarda proteinlərlə (membranla yox) əhatələnmiş bölgələr mövcuddur ki, bu bölgələrdə müəyyən reaksiyalar baş verir.

Eukariot hüceyrənin ölçüsü prokariotla müqayisədə dəfələrlə böyük olur (Şəkil 6.2). Hüceyrənin ölçüsü funksiyası ilə yaxından əlaqədardır. Hüceyrədaxili maddə mübadiləsi hüceyrə böyüklüyünə müəyyən sədlər qoyur. Alt həddə bilinən ən kiçik hüceyrə olan, diametri 0.1 ilə 1.0 μm arasında dəyişən mikoplazma bakteriyaları yer alır. Bu, bütün metabolizmi proqramlaşdırmağa yetəcək qədər DNA-nın, hüceyrənin varlığını davam etdirib, çoxalması üçün lazım olan enzim və digər hüceyrəvi avadanlığın yerləşə bildiyi ən kiçik həcm ola bilər. Tipik bakteriya diametri 1-5 μm olan, mikoplazmadan təxminən 10 dəfə böyük hüceyrədir. Eukariot hüceyrələr isə adətən 10-100 μm diametrə malik olurlar.

Metabolik tələblər hüceyrə böyüklüyünün üst həddini də təyin edir. **Plazma membranı** kifayət qədər oksigen, qida və tullantı materiallarının keçməsi üçün hüceyrənin sərhədində seçici baryer rolunu oynayır (Şəkil 6.6). Membranın hər bir kvadrat mikrometr sahəsindən məhdud miqdarda maddə keçə bildiyi üçün səth sahəsinin həcmə nisbəti çox vacibdir. Hüceyrə və ya hər hansı başqa əşya böyüyərkən, onun səth sahəsi həcmə nisbətən daha yavaş artmaqdadır. (Sahə ölçülərin kvadratı, həcm isə kubu ilə mütənasibdir). Buna görə də kiçik əşyanın səth sahəsinin həcmə nisbəti yüksək olur (Şəkil 6.7). **Elmi Bacarıq Məşğələsində** iki həqiqi hüceyrənin – bir ədəd yetkin və ondan tumurcuqlanan bir ədəd bala maya hüceyrəsinin – həcm və səth sahəsinə hesablaya bilərsiniz. Orqanizmlərin hüceyrə səthini hansı yollarla genişləndirdiyini görmək üçün isə Şəkil 33.9-dakı *Əlaqə Qur* hissəsinə müraciət edin.

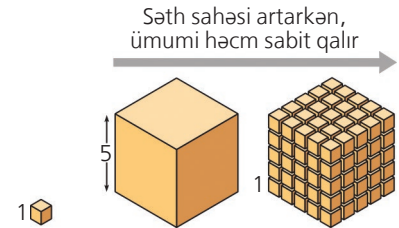
Hüceyrənin öz həcmi qoruyub saxlayacaq ölçüdə səth sahəsinə olan ehtiyacı əksər hüceyrələrin nəyə görə mikroskopik ölçüyə sahib olduğunu (Şəkil 6.7), sinir hüceyrələri kimi hüceyrələrin isə niyə uzun və nazik olduğunu izah edir. Ümumiyyətlə, böyük orqanizmlərin hüceyrələri kiçik orqanizmlərin hüceyrələrindən böyük olmur; sadəcə, hüceyrə sayı artır. Bağırsaq hüceyrəsi kimi, ətrafı ilə yüksək miqdarda maddə mübadiləsi aparan hüceyrə üçün səth sahəsinin həcmə nisbətinin

Şəkil 6.6 Plazma membranı. Plazma və orqanel membranları çeşidli proteinlərin üzərində, yaxud içində yerləşdiyi ikiqat fosfolipid layından (qoşalay) ibarətdir. Fosfolipid və membran proteinlərinin hidrofobik bölgələri membranın içində yerləşir, hidrofilik bölgələri isə membranın iki tərəfindəki sulu məhlul ilə əlaqədə olurlar. Plazma membranının hüceyrə xaricinə baxan tərəfində yerləşən lipid və proteinlərə karbohidrat zəncirləri qoşula bilər.



VİZUAL BACARIQ ➤ (a) bəndində göstərilən TEM şəklindəki tünd və açıq zolaqlar sözügedən bənddəki hansı hissələrə aiddir? Şəkil 5.11 sizə kömək edə bilər.

Şəkil 6.7 Səth sahəsi və həcm arasında həndəsi əlaqə. Burada hüceyrələr qutu ilə təmsil olunmuşdur. Şərti bir uzunluq vahidi götürərək hüceyrənin səth sahəsinə (kvadrat vahid, yaxud vahid²), həcmə (kub vahid, yaxud vahid³) və səth sahəsinin həcmə nisbətini hesablayaq. Yüksək səth-həcm nisbəti hüceyrə ilə ətrafı arasındakı maddə mübadiləsini asanlaşdırır.



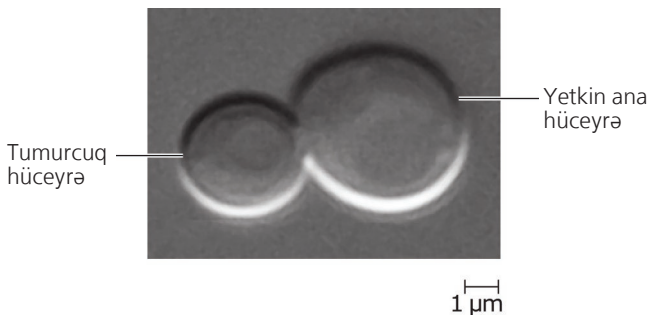
Ümumi səth sahəsi Bütün qutu səthlərinin (yüksəklik × genişlik) sahəsinin cəminin onların sayı ilə hasil	6	150	750
Ümumi həcm yüksəklik × genişlik × uzunluq × qutu sayı	1	125	125
Səth-həcm nisbəti səth sahəsi ÷ həcm	6	1.2	6

Miqyas xətti ilə hüceyrənin səth sahəsi və həcmnin hesablanması

Hüceyrə böyüyərkən nə qədər yeni sitoplazma və plazma membranı istehsal edir? Birhüceyrəli maya *Saccharomyces cerevisiae* tumurcuqlanıb ondan ayrılan kiçik yeni hüceyrə əmələ gətirirək çoxalır. Bu hüceyrə daha sonra ana hüceyrə böyüklüyünə çatır. (Şəkil 6.8-də aşağıda təsvir olunan maya hüceyrəsinə nəzər yetirin). Böyüdükcə yeni hüceyrə onun həcmi artıraraq yeni sitoplazma və səth sahəsini artıran yeni plazma membranı istehsal edir. Bu məşğələdə yetkin ana hüceyrənin və ondan yeni ayrılmış bala hüceyrənin ölçülərini təyin etmək üçün miqyas xəttindən istifadə edəcəksiniz. Daha sonra hər hüceyrə üçün səth sahəsi və həcm hesablamalısınız. Sonda yeni hüceyrənin yetkin hüceyrə ölçüsünə çatmaq üçün hansı miqdarda yeni sitoplazma və plazma membranı yaratmalı olduğunu hesablayacaqsınız.

Təcrübə necə aparılmışdır? Maya hüceyrələri tumurcuqlanaraq bölünməyə təkan verən şərtlər altında yetişdirilmiş və diferensial interferensiya kontrast mikroskopu ilə şəklilənmişdir.

Təcrübə Datası Buradakı işıq mikroqrafında yetkin ana hüceyrə və ondan tumurcuqlanaraq ayrılan yeni bala hüceyrə görünür.



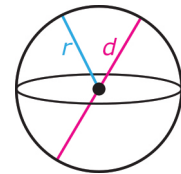
Mikroqraf mənbəyi: Kelly Tatchell, using yeast cells grown for experiments described in L. Kozubowski et al., Role of the septin ring in the asymmetric localization of proteins at the mother-bud neck in *Saccharomyces cerevisiae*, *Molecular Biology of the Cell* 16:3455–3466

(2005).

DATANI ŞƏRH ET

1. Maya hüceyrəsinin mikroqrafına baxın. Şəkil altındakı miqyas xətti 1 μm ölçüdədir. Miqyas xətti xəritələrdə olduğu kimidir. Məsələn, xəritədə 1 cm 1 km məsafəni göstərir. Buradakı miqyas xətti isə bir millimetrin mində birini təmsil edir. Miqyas xəttini təməl vahid qəbul edib ana və bala hüceyrənin diametrini hesablayın. İlk olaraq hər iki hüceyrənin diametrini ölçün. Ölçərkən istifadə edəcəyiniz ölçü vahidinin əhəmiyyəti yoxdur, lakin millimetr istifadə etmək işinizi asanlaşdıracaqdır. Ölçülən diametrləri miqyas xəttinin uzunluğuna bölüb, miqyas xəttinin həqiqi uzunluğuna vurun. Nəticə mikrometr cinsindən hüceyrənin həqiqi diametridir.
2. Maya hüceyrəsi formaca kürəyə çox yaxındır. (a) Aşağıdakı kürə həcmi üçün tənliyi istifadə edərək hüceyrələrin həcmi hesablayın:

$$V = \frac{4}{3} \pi r^3$$



Burada π (yunan əlifbasında pi hərfi) təxmini dəyər 3.14 olan bir sabit, d diametr, r isə diametrin yarısı olan radiusu təmsil edir. (b) Yeni bala hüceyrə yetkinləşdikcə nə qədər yeni sitoplazma istehsal etməlidir? Bunu təyin etmək üçün yetkinləşmiş böyük hüceyrənin həcmindən kiçik hüceyrənin həcmi çıxarın.

3. Hüceyrə böyüdükcə, onun plazma membranı böyüyən həcmi əhatə edə bilmək üçün genişləməlidir. (a) Kürənin səthi tənliyindən istifadə edərək hər iki hüceyrənin səth sahəsini hesablayın: $A = 4\pi r^2$. (b) Bala hüceyrə yetkinləşdikcə nə qədər sahə yeni sitoplazma istehsal etməlidir?
4. Bala hüceyrə yetkinliyə çatdıqda, ilkin sahə və həcmi sondakı sahə və həcmindən təxminən neçə dəfə böyük olacaqdır?

kifayət qədər yüksək olması önəmlidir. Bu hüceyrələr səthlərində *mikrosov* adlanan uzun, nazik çıxıntılar əmələ gətirərək həcmdə çox böyük dəyişikliyə getmədən səth sahələrini nəzərəcarpacaq dərəcədə böyüdə bilirlər.

Prokariot ilə eukariot hüceyrə arasındakı təkamül bağını bu fəslin sonrakı hissələrində öyrənəcəyik. Prokariot hüceyrələrin geniş təsviri Fəsil 27-də veriləcəkdir. Bu fəsildə hüceyrə strukturu haqqında aparacağımız müzakirələrin çoxu eukariot hüceyrələrə aiddir.

Eukariot Hüceyrəyə Ümumi Baxış

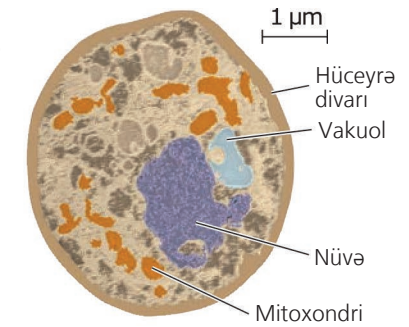
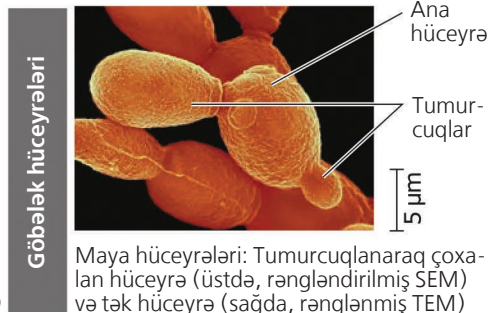
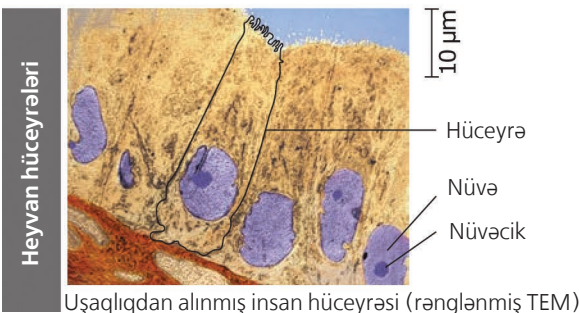
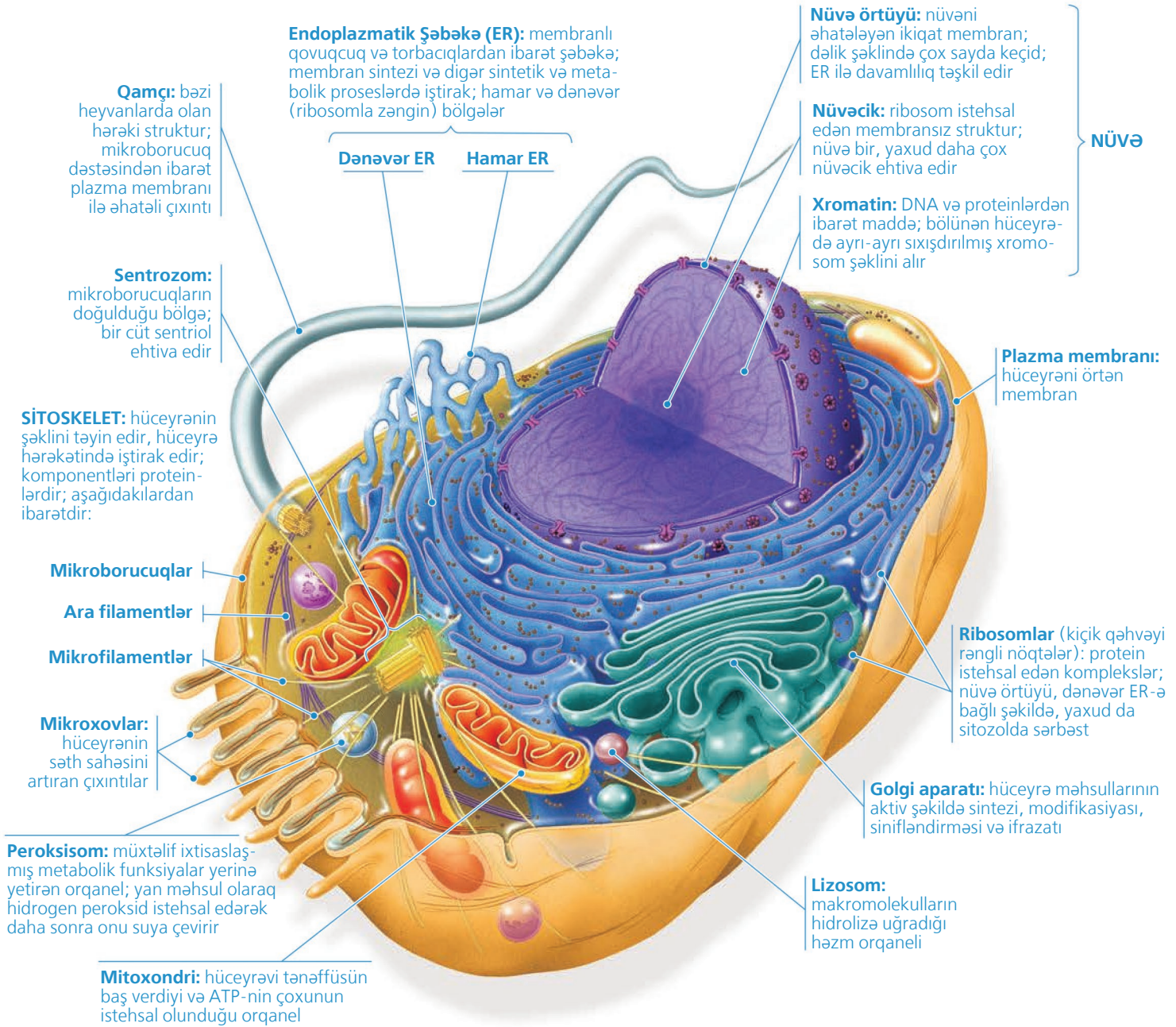
Eukariot hüceyrə səthindəki plazma membranı ilə yanaşı, daxildə geniş yayılmış, çoxşaxəli və onu orqanel adlanan kiçik bölmələrə ayıran daxili membranlara sahibdir. Hüceyrənin bu bölmələri fərqli metabolik funksiyalar üçün məhəlli şərtlər yaradır. Beləcə, bir-birilə uzlaşmayan proseslər eyni anda, tək bir hüceyrə daxilində baş verə bilər. Plazma və orqanel membranları

da metabolizmada birbaşa iştirak edir, çünki bir çox enzim elə bu membranda yerləşir.

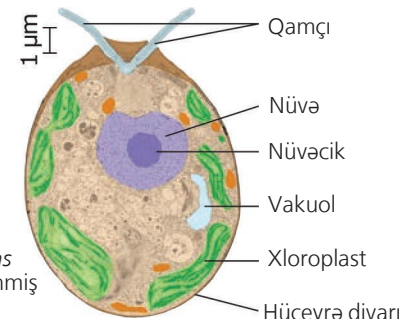
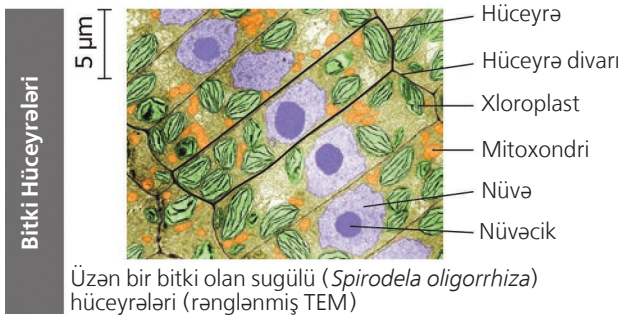
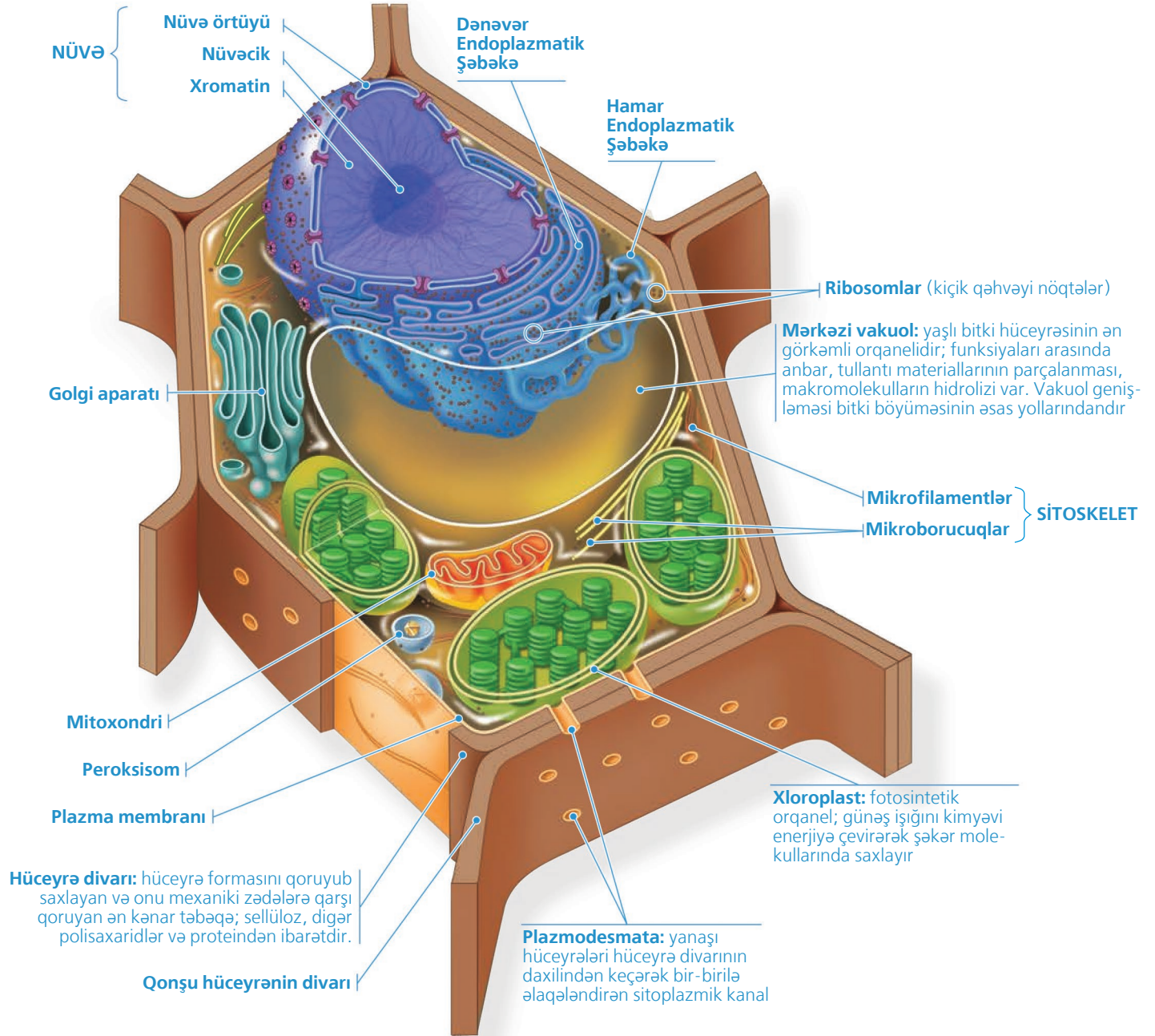
Əksər bioloji membranın əsası fosfolipid və digər növ lipidlərdən ibarət ikiqat təbəqədir. Müxtəlif növ proteinlər bu ikiqat təbəqənin qismən içində, yaxud da səthinə pərçimlənmiş vəziyyətdə yerləşir (Şəkil 6.6). Hər membranın yerinə yetirdiyi işlər üçün uyğunlaşmış özünəməxsus lipid və protein tərkibi olur. Məsələn, mitoxondri adlanan orqanelin membranlarında yerləşən enzimlər hüceyrə tənəffüsündə iştirak edir. Membran hüceyrə strukturunda fundamental yerə malik olduğundan, 7-ci fəsil tamamilə bu mövzuya həsr olunub.

Fəsilə davam etməzdən əvvəl, **Şəkil 6.8**-dəki eukariot hüceyrələri nəzərdən keçirin. Ümumiləşdirilmiş heyvan və bitki hüceyrə diaqramları müxtəlif orqanelləri göstərir. Bu iki növ hüceyrə arasındakı əsas fərqlər aydın görünür. Şəkil altındakı mikroqraflar isə sizə müxtəlif növ həqiqi eukariot hüceyrələr haqqında təsəvvür yaratmağa kömək edəcəkdir.

Heyvan Hüceyrəsi (ümumiləşdirilmiş hüceyrədən kəsik)



Bitki hüceyrəsi (ümumiləşdirilmiş hüceyrədən kəsik)



YOXLAMA 6.2

1. Nüvə, mitoxondri, xloroplast və endoplazmatik şəbəkənin struktur və funksiyasını qısaca təsvir edin.
2. **TƏSVİR ET** > İxtiyari bir vahiddə $125 \times 1 \times 1$ ölçülərinə sahib uzunsov sadə bir hüceyrə çəkin. Sinir hüceyrəsi təxminən bu formada olur. Bu hüceyrənin səth-həcm nisbətini Şəkil 6.7-də göstərilən ilə müqayisə edib təxmin edin. İndi nisbətini hesablayın və təxmininizi yoxlayın.

BAŞLIQ 6.3

Eukariot hüceyrənin genetik təlimatları nüvədə yerləşir və bu təlimatlar ribosom tərəfindən yerinə yetirilir

Gəlin eukariot hüceyrənin içində başladığımız böyük səyahətin ilk dayanacağında hüceyrənin genetik nəzarət sisteminin iki komponentinə nəzər yetirək: bunlardan biri hüceyrədəki əksər DNA-nın saxlanıldığı nüvə, digəri isə bu DNA-dakı informasiyanı istifadə edərək protein istehsal edən ribosomdur.

Nüvə: İnformasiya Mərkəzi

Eukariot genlərinin əksəriyyəti **nüvə** adlanan yerdə yerləşir. (Bəzi genlər mitoxondri və xloroplastda yerləşir). Nüvə orta hesabla təxminən $5 \mu\text{m}$ diametri olan və ilk gözə dəyən orqaneldir (fluoresensiya mikroskopundakı bənövşəyi struktura bax). Nüvəni əhatə edən **nüvə örtüyü** (Şəkil 6.9) onun möhtəviyyatını sitoplazmadan ayırır.

Nüvə örtüyü *ikiqat* membrandır. Hər biri lipid qoşalayı və proteinlərdən ibarət olan bu iki membran 20-40 nm boşluqla bir-birindən ayrılır. Örtük üzərində təxminən 100 nm diametrində dəliklər mövcuddur. Hər bir dəliyin kənarlarında nüvə örtüyünün xarici və daxili membranları bir-birilə birləşir. Bu keçidlərdə yerləşən *dəlik kompleksi* adlanan mürəkkəb protein strukturu böyük molekulların (protein, RNA və s.) giriş-çixışını tənzimləməklə əhəmiyyətli rol oynayır. Dəliklərin olduğu yerlər istisna olmaqla, nüvə örtüyünün iç tərəfi **nüvə laminası** adlanan protein lifindən ibarət şəbəkəyəbənzər struktur ilə örtülüdür (heyvan hüceyrəsində *ara filament* adlanır). Bu şəbəkə nüvə örtüyünü mexaniki olaraq dəstəkləyərək nüvəyə forma verir. Nüvənin bütün iç hissəsini əhatə edən protein liflərindən ibarət belə bir strukturun, yəni *nüvə matrisinin* varlığına dair bir çox dəlil mövcuddur. Alimlər düşünür ki, nüvə laminası və nüvə matrisi genetik maddənin quruluşuna (yerləşməsinə) də kömək edir.

Genetik informasiya daşıyıcısı olan DNA nüvədə

xromosom adlanan ayrı-ayrı vahidlər şəklində təşkilatlanır. Hər xromosom bir əsas uzun DNA və ona bağlı bir çox proteindən ibarətdir. Bu proteinlərdən bəziləri DNA-nın burularaq qısalmasına və beləcə, nüvənin içinə sığmasına kömək edir. Xromosomu əmələ gətirən DNA və protein kompleksi **xromatin** adlanır. Hüceyrə bölünmə prosesindən keçmədiyi zamanlarda, boyanmış xromatin mikroskoplarda nüvəyə səpələnmiş kütlə şəklində görünür və bu halda xromosomları bir-birindən ayırd etmək mümkün deyil. Hüceyrə bölünməyə hazırlaşarkən, xromosomlar burulub sıxlaşır və mikroskopda bir-birindən ayırd oluna bilən hala gəlirlər. Hər eukariotik bioloji növün özünəməxsus xromosom sayı var. Məsələn, tipik insan hüceyrəsinin nüvəsində 46 xromosom var. İnsanda sadəcə 23 xromosoma malik olan cinsiyyət hüceyrələri isə (yumurta və sperma) istisna təşkil edir. Meyvə milçəyinin əksər hüceyrəsində 8, cinsiyyət hüceyrəsində isə 4 xromosom var.

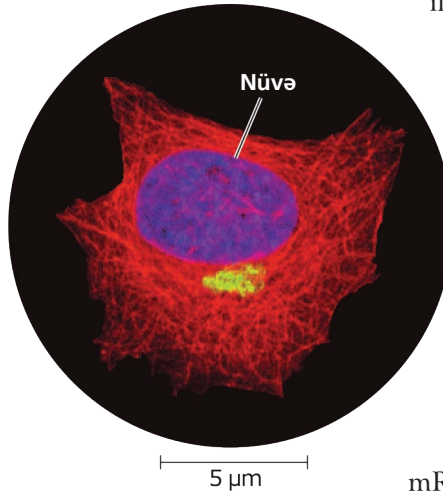
Bölünməkdə olmayan hüceyrənin nüvəsində böyük bir struktur gözə çarpır. Elektron mikroskopda tünd dənəcik və xromatin iplərini bir-birinə bağlayan liflərdən ibarət olduğu aydın görünən bu struktur **nüvəcik** adlanır. Burada, DNA təlimatları əsasında RNA-nın bir növü olan *ribosomal RNA* (rRNA) istehsal edilir.

Sitoplazmadan idxal olunan proteinlər rRNA ilə birləşərək, nüvəcikdə ribosomun kiçik və böyük vahidlərini əmələ gətirir. Daha sonra bu vahidlər nüvə dəliklərindən sitoplazmaya keçir; bir böyük və bir kiçik vahid birləşərək ribosom əmələ gətirir. Birdən çox nüvəcik də mümkündür. Bu say bioloji növ-dən və hüceyrənin çoxalma dövrəsi mərhələsindən asılıdır.

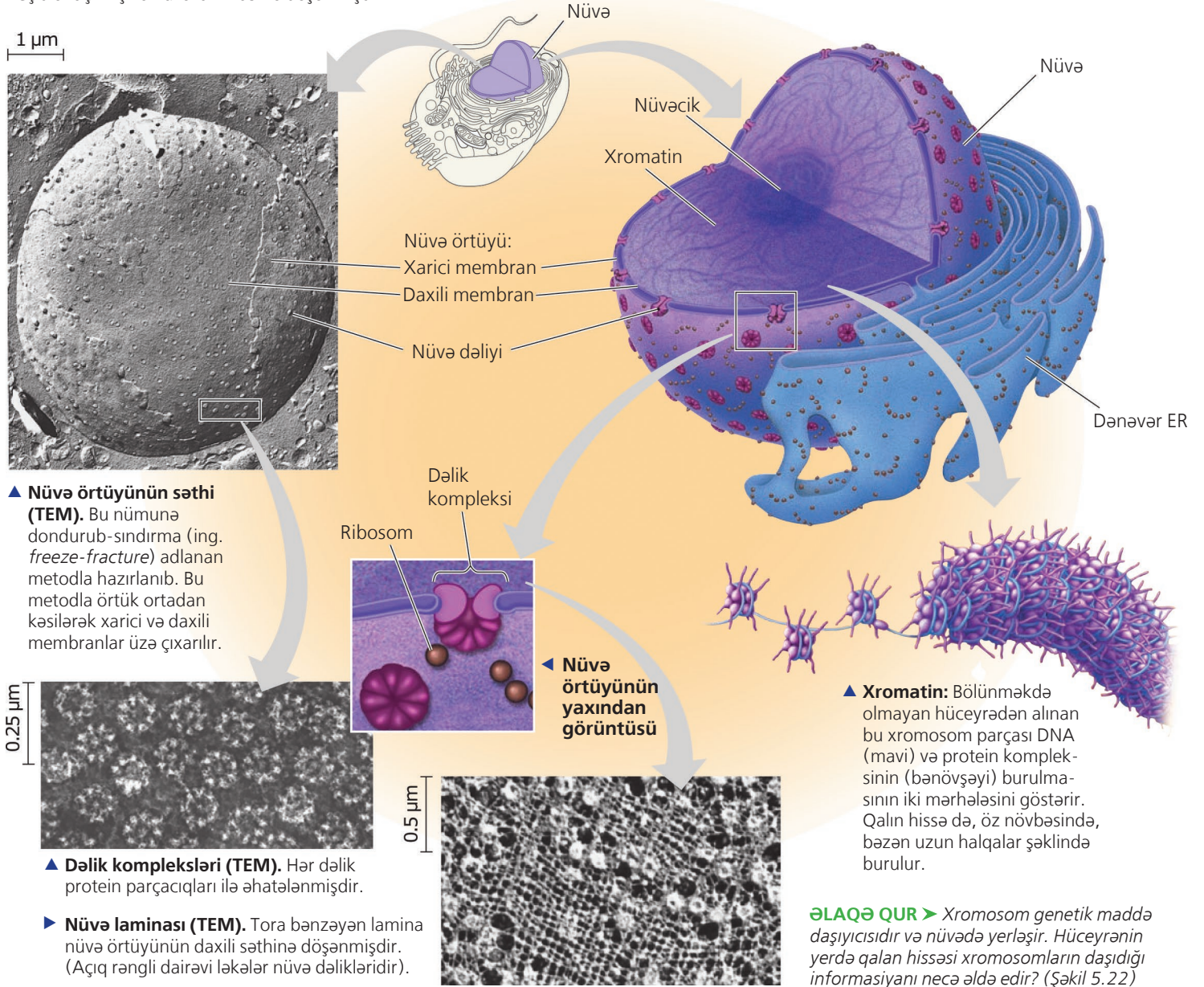
Şəkil 5.22-də gördüyünüz kimi, nüvə DNA-nın verdiyi təlimatlar əsasında məlumat RNA-sı (mRNA) sintez edərək, protein istehsalını idarə edir. mRNA daha sonra nüvə dəliyindən keçirilərək sitoplazmaya ötürülür. mRNA molekulları sitoplazmaya çatanda, ribosomlar mRNA-dakı genetik məlumatı müəyyən polipeptidin birincili strukturuna tərcümə edir. (Genetik informasiyanın transkripsiya və translyasiyası 17-ci fəsildə ətraflı şəkildə ələ alınacaq).

Ribosom: Protein Zavodları

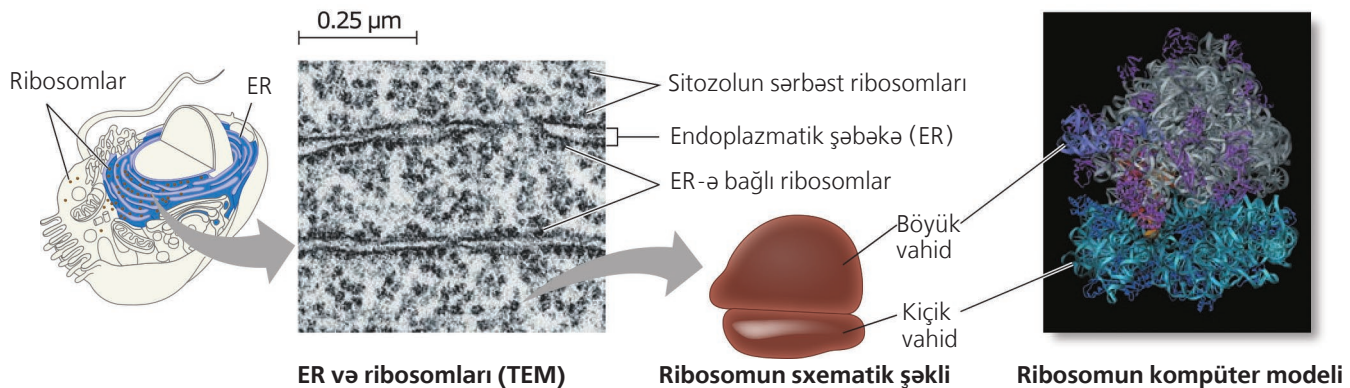
Ribosomal RNA və proteindən ibarət kompleks olan **ribosom**, protein istehsalını həyata keçirən hüceyrə komponentidir (Şəkil 6.10). (Qeyd edək ki, ribosom membran ilə əhatələnmədiyi üçün orqanel sayılmır). Protein sintezi sürəti yüksək olan hüceyrələrdə ribosomların yığılmasında vacib rol oynayan, yaxşı formalaşmış nüvəcikdən əlavə, çox sayda ribosoma rast gəlinir. Məsələn, insanın çox sayda həzm enzimi istehsal edən mədəaltı vəzi hüceyrəsində bir neçə milyon ribosom mövcuddur.



▼ **Şəkil 6.9 Nüvə və örtüyü.** Nüvənin içində xromatin (DNA və ona bağlı proteinlər) kütləsi şəklində görünən xromosomlar və ribosom sintezində yer alan bir, yaxud daha çox sayda nüvəcik olur. Dar bir aralıq ilə bir-birindən ayrılmış iki membrandan ibarət nüvə örtüyündə nüvə dəliyi vasitəsilə keçidlər açılmış və nüvə laminası ilə döşənməmişdir.



▼ **Şəkil 6.10 Ribosomlar.** Mədəaltı vəzi hüceyrəsini göstərən bu elektron mikroqrafda həm sərbəst, həm də bağlı ribosomlar görünür. Burada göstərilən ribosomun iki vahidinin sadələşdirilmiş diaqramı və kompüter modelidir.



TƏSVİR ET ► Ribosomlar haqqında bölümü oxuduqdan sonra, elektron mikroqrafında ifraz üçün nəzərdə tutulan protein istehsal edən bir ribosom göstərin.

Ribosom sitoplazmanın iki fərqli bölgəsində protein istehsal edir. Sitozolda üzənlər *sərbəst ribosom* adlanarkən, ER, yaxud nüvə örtüyünün xaricinə yapışanlara *bağlı ribosom* deyilir. (Şəkil 6.10). Bağlı və sərbəst ribosomlar struktur olaraq tamamilə eynidir və bir ribosom fərqli zamanlarda bu iki roldan birini oynaya bilir. Sərbəst ribosom üzərində istehsal olunan proteinlərin çoxu sitozolun içində işləyir; bunlara misal olaraq şəkər həzminin ilkin mərhələlərini kataliz edən enzimləri göstərmək olar. Bağlı ribosomlar isə adətən membran içinə yerləşdirilən, lizosom kimi müəyyən orqanellərdə paketlənən (Şəkil 6.8) və yaxud hüceyrədən xaricə ixrac olunan proteinləri istehsal edirlər (ifraz). Protein ifrazı prosesində ixtisaslaşmış hüceyrələr (məsələn, həzmedici enzimlər ifraz edən mədəaltı vəzi hüceyrələri) adətən yüksək miqdarda bağlı ribosomlara malikdirlər. (Ribosomun struktur və funksiyası haqqında daha ətraflı Başlıq 17.4-də öyrənəcəksiniz).

YOXLAMA 6.3

1. Genetik təlimatların icrasında ribosomların rolu nədir?
2. Nüvəciyin molekulyar tərkibini təsvir edib, funksiyasını izah edin.
3. **ƏGƏR** ➤ Hüceyrə bölünmə prosesinə başlayarkən xromosomlar qısalmır və işıq mikroskopunda ayrı-ayrılıqda görünəcək qədər qalınlaşırlar. Molekulyar səviyyədə hansı proseslərin baş verdiyini izah edin.

BAŞLIQ 6.4

Endomembran sistem protein nəqliyyatını tənzimləyən və müxtəlif metabolik funksiyalar yerinə yetirən şəbəkədir

Eukariot hüceyrənin endoplazmatik şəbəkə, nüvə örtüyü, Golgi aparatı, lizosom, çeşidli qovuqucuq, vakuol kimi membranla əhatəli orqanel və plazma membranı **endomembran sistemə** daxildir. Bu sistem hüceyrədə müxtəlif işlər görür; bunların arasında protein istehsalı, bu məhsulların membran, orqanel və hüceyrə xaricinə daşınması, lipid metabolizmi və daşınması, həmçinin, zəhərlərin zərərsizləşdirilməsi (detoksifikasiya) vardır. Sistemin membranları ya bir-birinin fiziki davamıdır, ya da membrandan ibarət kiçik **qovuqucuqlar** membran parçaları daşımaqla, sistemin komponentlərini bir-birinə bağlayır. Bu əlaqələrə baxmayaraq fərqli yerlərdəki membranların struktur və funksiyası eyni deyildir. Bundan əlavə, membranın qalınlığı, molekulyar tərkibi, içində gedən kimyəvi reaksiya növləri sabit deyil və membranın həyatı boyunca bir neçə dəfə dəyişikliyə uğraya bilər. Nüvə örtüyünü daha əvvəl müzakirə etdiyimizə görə, endoplazmatik şəbəkə və onun yaratdığı digər endomembranlara keçə bilərik.

Endoplazmatik Şəbəkə: Biosintetik Zavod

Endoplazmatik şəbəkə (ER, ing. *endoplasmic reticulum*) o qədər geniş membran torudur ki, bir çox eukariot hüceyrənin bütün membranlarının yarısından çoxunu təşkil edir. (*Endoplazmatik* sitoplazma daxilində yerləşən deməkdir). ER sistern (lat. *cisternae*, maye anbarı) adı verilən membranlı qovuqucuq və borulardan ibarət şəbəkədir. ER membranı ER lumeni (boşluq), yaxud sistern boşluğu adlanan daxili hissəni sitozoldan ayırır. ER membranı nüvə örtüyü ilə birləşdiyi üçün örtüyün iki membranı arasındakı hissə ilə ER lumeni davamlılıq təşkil edir (**Şəkil 6.11**).

ER vahid sistem olsa da, struktur və funksiya baxımından fərqlənən iki bölgəyə ayrılır. **Dənəvər ER**-nin xarici üzü ribosomlarla zəngindir və nəticədə, elektron mikroqraflarda dənəvər şəklində görünür. **Hamar ER** isə müvafiq olaraq hamar görünür və burada ribosomlar yoxdur. Daha öncə də qeyd etdiyimiz kimi, dənəvər ER ilə davamlılıq təşkil edən nüvə örtüyünün sitoplazma tərəfindəki xarici üzünə də ribosomlar bağlanır.

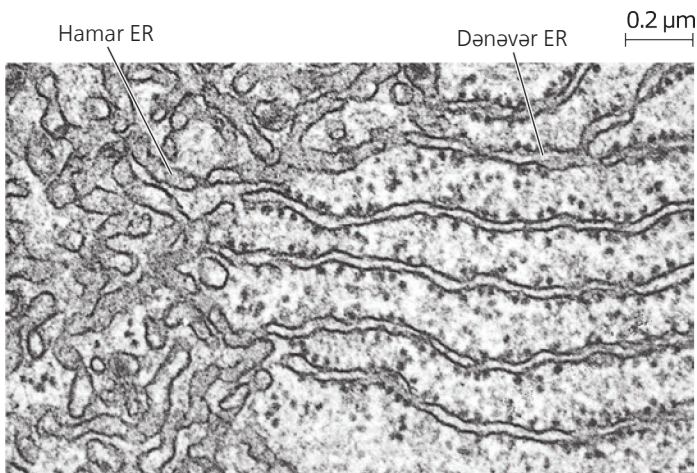
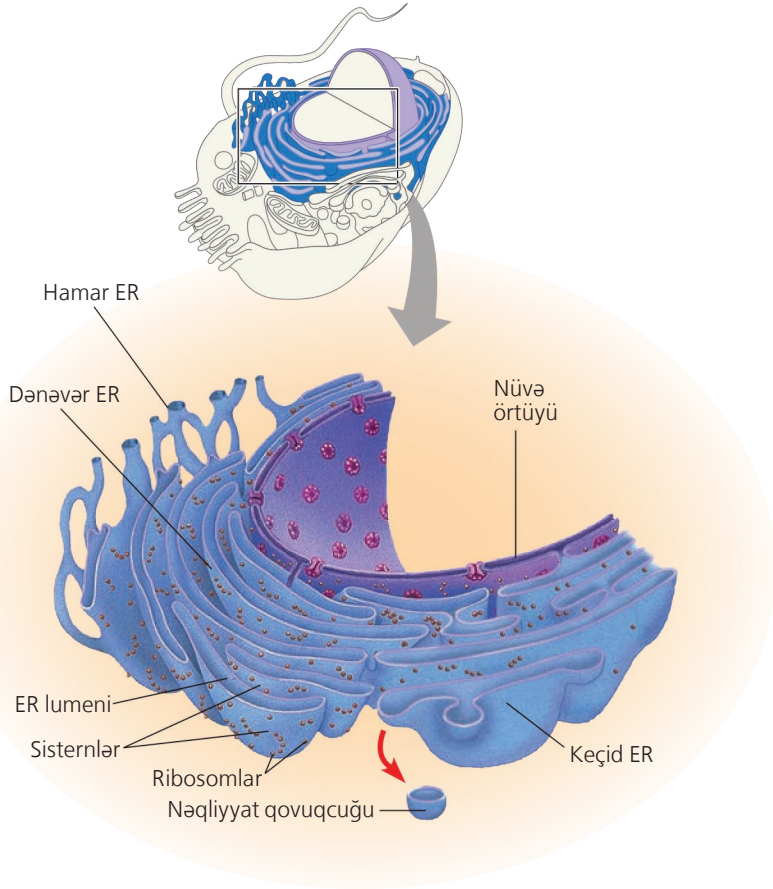
Hamar Endoplazmatik Şəbəkənin Funksiyası

Hamar ER hüceyrə növünə görə dəyişən müxtəlif metabolik proseslərdə iştirak edir. Bu proseslərə lipid istehsalı, karbohidrat metabolizmi, dərman və zəhərlərin detoksifikasiyası, həmçinin, kalsium ionu ehtiyatının saxlanması daxildir.

Hamar ER enzimləri yağ, steroid və yeni membran fosfolipidləri kimi lipidlərin istehsalında mühüm rol oynayır. Hamar ER tərəfindən istehsal olunan steroidlərə misal olaraq onurğalılarda cinsiyyət hormonlarını və böyrəküstü vəzilərin ifraz etdiyi müxtəlif steroid hormonları göstərmək olar. Bu hormonları istehsal və ifraz edən hüceyrələr hamar ER ilə zəngindir. Bu da struktural xassənin funksional olana uyğunlaşmasına yaxşı nümunədir.

Hamar ER-yə aid digər enzimlər isə, xüsusilə qaraciyər hüceyrələrində dərman və zəhərin detoksifikasiyasına kömək edir. Detoksifikasiya adətən dərman molekullarına hidroksil qrupu əlavə etməkdən ibarətdir. Hidroksil qrupu dərmanları daha həllolana edib, vücutdan xaric olunmalarını asanlaşdırır. Sakitləşdirici fenobarbital və digər barbiturat ailəsindən olan dərmanlar qaraciyərin hamar ER-sində bu cür dəyişikliyə məruz qalan maddələrə nümunədir. Barbiturat, alkoqol və bir çox başqa dərmanlar hamar ER-nin və onunla əlaqəli detoksifikasiya enzimlərinin artmasına təkan verərək, prosesin sürətini artırır. Nəticədə, bu dərmanlara qarşı tolerantlıq artır; yəni eyni təsiri (məsələn, sakitləşdirici təsir) əldə etmək üçün daha yüksək dozada dərmana ehtiyac olur. Digər tərəfdən, bəzi detoksifikasiyaedici enzimlər geniş təsirə sahib olduğundan, hamar ER-nin bir dərmana cavab olaraq artması, başqa dərmanlara qarşı da tolerantlıq yarada bilər. Məsələn, barbituratların yanlış istifadəsi müəyyən antibiotik və digər yararlı dərmanların effektivliyini azalda bilər.

▼ **Şəkil 6.11 Endoplazmatik Şəbəkə (ER).** Bir-birilə birləşmiş borucuq və sistern adlanan yastı qovuqcuqlardan ibarət membranlı vahid bir sistem olan ER, eyni zamanda nüvə örtüyü ilə də davamlılıq təşkil edir (üst diaqramdakı kəsik). ER membranı ER lumeni (yaxud sistern boşluğu) adlanan bir-birinə qoşulu vahid boşluqlar sistemini əhatə edir. Səthi ribosomlarla dolu dənəvər ER elektron mikroqrafda hamar ER-dən açıq şəkildə fərqlənir. Nəqliyyat qovuqcuqları keçid ER adlanan bölgədən tumurcuqlanaraq qopur və Golgi aparatı kimi bir sıra ünvana yollanır.



Hamar ER eyni zamanda kalsium ionu ehtiyatı saxlayır. Məsələn, əzələ hüceyrələrində hamar ER membranı, kalsium ionlarını sitozoldan ER lumeninə nasos vasitəsilə vurur. Sinir impulsu tərəfindən qıcıqlanan əzələ hüceyrəsində kalsium ionları geriye, sitozola ötürülür və əzələ hüceyrəsinin yığılmasına gətirib çıxarır. Başqa hüceyrə növlərində, kalsiumun ER lumenindən buraxılması başqa şeylərlə nəticələnir. Buna misal olaraq, yenidən istehsal olunmuş protein dolu qovuqcuqların ifrazını göstərmək olar.

Dənəvər Endoplazmatik Şəbəkənin Funksiyası

Bir çox hüceyrə dənəvər ER-yə bağlanmış ribosomların istehsal etdiyi proteinləri ifraz edir. Məsələn, bəzi mədəaltı vəzi hüceyrələri insulin proteinini ER-də istehsal edərək bu hormonu qan dövrəsinə buraxır. Polipeptid zənciri bağlı ribosomdan uzandıqca, zəncir ER membranındakı proteinlər tərəfindən əmələ gətirilmiş dəlik içindən ER lumeninə ötürülür. Yeni yaranmış polipeptid ER lumeninə daxil ola-ola, bükülərək öz təbii funksional formasını alır. İfraz olunan sekretor proteinlərin çoxu kovalent rabitə ilə bir-birinə bağlı protein və karbohidratdan ibarət **qlikoproteinlərdir**. Karbohidratlar ER lumenindəki proteinlərə ER membranında yerləşən enzimlər tərəfindən bərkidilir.

Sekretor proteinlər əmələ gəldikdən sonra, ER membranı onları sitozoldakı sərbəst ribosomlar tərəfindən istehsal olunan proteinlərdən ayrı tutur. Sekretor proteinlər membranla əhatəli qovuqcuqlara toplanmış şəkildə ER-dən ayrılır (Şəkil 6.11). Keçid ER-si adlanan xüsusi bölgədə baş verən bu proses, hava qabarcıqlarına bənzəyən qovuqcuqların əmələ gəlməsi ilə baş verir. Hüceyrənin bir hissəsindən digərinə daşınan qovuqcuqlara **nəqliyyat qovuqcuqları** deyilir.

Dənəvər ER sekretor proteinlər istehsal etməkdən əlavə, həm də hüceyrənin membran zavodudur; o, öz membranına fosfolipid və membran proteinləri əlavə edərək böyüyür. Membran proteini olaraq fəaliyyət göstərəcək polipeptidlər ribosomdan uzanarkən, ER membranına daxil olaraq, hidrofobik bölgələriylə oraya pərçimlənirlər. Hamar ER kimi, dənəvər ER də membran fosfolipidləri istehsal edir; ER membranında yerləşən enzimlər sitozoldakı fosfolipid ön-maddələrindən istifadə edərək fosfolipid istehsal edir. ER membranı genişlənir və bəzi hissələri nəqliyyat qovuqcuqları şəklində endomembran sisteminin digər hissələrinə ötürülür.

Golgi aparatı: Qəbul və Göndərmə Mərkəzi

ER-dən çıxdıqdan sonra bir çox nəqliyyat qovuqcuğu **Golgi aparatına** yönəlir. Golgi aparatının qəbul, seçmə və göndərmə funksiyaları var. Hətta onu emal sexi kimi də düşünmək olar. Burada, protein kimi ER məhsulları dəyişdirilir və saxlanılır, daha sonra isə başqa ünvana göndərilir. Təsadüfi deyil ki, Golgi aparatı ifrazat işində ixtisaslaşmış hüceyrələrdə xüsusilə çox olur.

Golgi aparatı təndir çörəyinə bənzəyən, bir-birilə əlaqəli, üst-üstə yığılmış yastı membranlı torbacıqlardan (*sistern*) ibarətdir (**Şəkil 6.12**). Bir hüceyrədə bu qalaqlardan bir neçə, hətta yüzlərlə mövcud ola bilər. Qalağın sistern membranı onun daxili boşluğunu sitozoldan ayırır. Golgi aparatı ətrafında toplanmış qovuqcular, Golgi ilə digər strukturlar arasındakı maddə mübadiləsində iştirak edir.

Golgi qalağının yönü var, yəni qalağın iki tərəfində yerləşən sisternlər fərqli qalınlıqdadırlar və fərqli molekulyar tərkibə sahibdirlər. Golgi yığınının bu iki tərəfi *cis* və *trans* üzləri adlanır. *Cis* sözü “eyni tərəfdə” deməkdir və *cis* üzü adətən ER-yə yaxın yerləşir. Nəqliyyat qovuqcuları yükü ER-dən Golgi aparatına doğru daşıyır. ER-dən tumurcuqlanıb ayrılan qovuqcuq, Golginin *cis* üzündəki membran ilə birləşərək öz membranını və lumenindəki maddələri Golgiyə əlavə edir. *Trans* (əks tərəfdə olan deməkdir) üzü isə qovuqcuların tumurcuqlanaraq qopub başqa bölgələrə səyahət edən üzüdür.

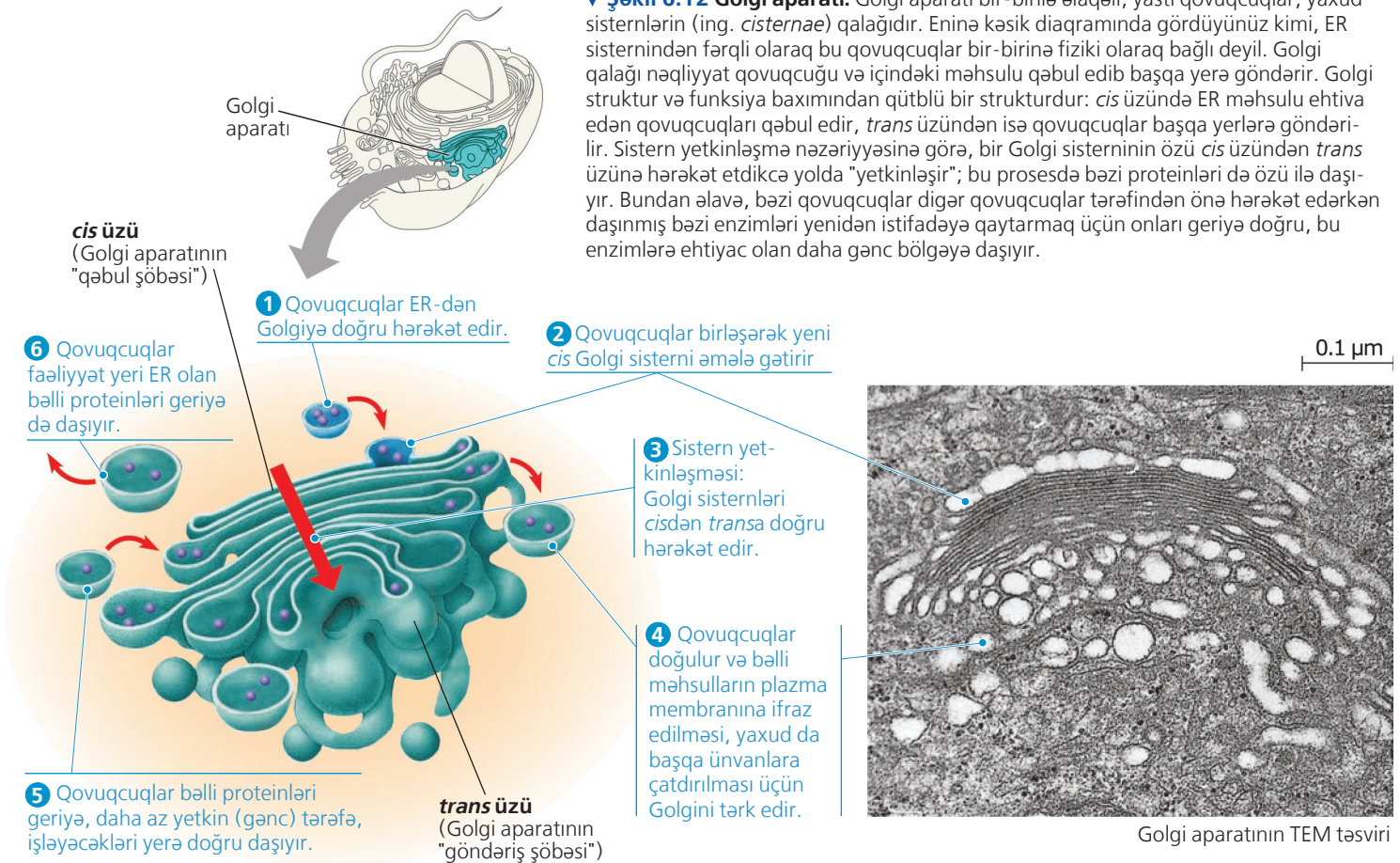
Adətən endoplazmatik şəbəkənin məhsulları Golgi aparatının *cis* bölgəsindən *trans* bölgəsinə daşınarkən yolda dəyişdirilir. Məsələn, ER-də əmələ gələn qlikoproteinin karbohidratları əvvəlcə ER-nin özündə, daha sonra isə Golgidən keçərkən dəyişikliyə uğrayır. Golgi bəzi şəkərləri çıxarıb atır, digərlərini isə əvəzləyir, beləcə, bir-birindən çox fərqli müxtəlif karbohidratlar əmələ gətirir. Golgidə membran fosfolipidləri də dəyi-

şikliyə uğraya bilər.

Cilalama işləri ilə yanaşı, Golgi bəzi yeni makromolekullar da istehsal edir. Hüceyrə tərəfindən ifraz edilən polisaxaridlərin bir çoxu Golgi məhsuludur. Məsələn, pektin və qeyri-sellüloz polisaxaridlər bitki hüceyrəsinin Golgi aparatında əmələ gəlir və daha sonra sellüloz ilə yanaşı hüceyrə divarına əlavə olunur. İfrazat üçün nəzərdə tutulan qeyri-protein məhsullar da, protein məhsulları kimi Golginin *trans* üzündən yola çıxaraq, nəqliyyat qovuqcuları içində plazma membranına qovuşur.

Golgi məhsullarını özünəməxsus enzim dəstləri ehtiva edən sisternlərdən keçirərək mərhələli şəkildə təkmilləşdirir. Bioloqlar Golgiyə son zamanlara qədər məhsulların qovuqcular vasitəsilə bir sisterndən digərinə daşındığı, hər sisterndə müəyyən dəyişikliklərə məruz qaldığı statik struktur kimi baxırdılar. Bu baxış müəyyən qədər doğru olsa da, bəzi tədqiqatlar göstərir ki, Golgi aparatı əslində çox dinamik sistemdir. Sistern yetkinləşmə nəzəriyyəsinə görə, sisternlər özləri *cis* üzündən *trans* üzə doğru hərəkət edir və hərəkət etdikcə, daşıdıqları yük də modifikasiyaya uğrayır. Şəkil 6.12-də bu nəzəriyyəyə əsasən çəkilmiş sxem təsvir olunub. Böyük ehtimalla, həqiqət bu iki modelin arasında bir yerdədir. Yeni tədqiqatlar göstərir ki, Golginin mərkəzi bölgəsindəki sisternlər nisbətən sabit, kənardakılar isə daha dinamikdir.

▼ Şəkil 6.12 Golgi aparatı. Golgi aparatı bir-birilə əlaqəli, yastı qovuqcular, yaxud sisternlərin (ing. *cisternae*) qalağıdır. Eninə kəsik diaqramında gördüyünüz kimi, ER sisternindən fərqli olaraq bu qovuqcular bir-birinə fiziki olaraq bağlı deyil. Golgi qalağı nəqliyyat qovuqcuğu və içindəki məhsulu qəbul edib başqa yerə göndərir. Golgi struktur və funksiya baxımından qütblü bir strukturdur: *cis* üzündə ER məhsulu ehtiva edən qovuqcuları qəbul edir, *trans* üzündən isə qovuqcular başqa yerlərə göndərilir. Sistern yetkinləşmə nəzəriyyəsinə görə, bir Golgi sisterninin özü *cis* üzündən *trans* üzünə hərəkət etdikcə yolda “yetkinləşir”; bu prosesdə bəzi proteinləri də özü ilə daşıyır. Bundan əlavə, bəzi qovuqcular digər qovuqcular tərəfindən önə hərəkət edərkən daşınmış bəzi enzimləri yenidən istifadəyə qaytarmaq üçün onları geriye doğru, bu enzimlərə ehtiyac olan daha gənc bölgəyə daşıyır.



Golgi qalağı məhsullarını *trans* üzündən tumurcuqlanıb qopan qovuqcular içində yola salmadan əvvəl, onları sinifləndirərək hüceyrənin müxtəlif bölgələrinə yönəldir. Fosfat qrupları kimi molekulyar nişanlar məktubun üzərinə yazılan poçt koduna bənzər şəkildə sinifləndirməyə kömək edir. Golgidən çıxan bəzi nəqliyyat qovuqcularının membranında müəyyən orqanelləri və plazma membranının üzərindəki “pərçim sahələri”ni tanıyan molekulalar olur. Bu molekulalar qovuqcuların düzgün ünvana göndərilməsinə imkan verir.

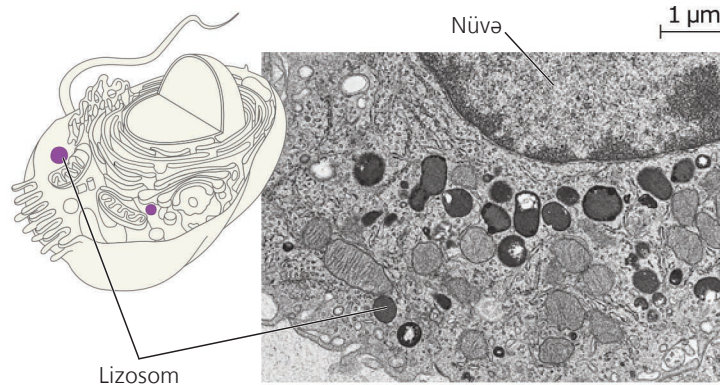
Lizosom: Həzm Bölməsi

Lizosom eukariot hüceyrədə makromolekul həzmi (hidroliz) üçün istifadə olunan, hidrolitik enzimlərlə zəngin, membranla əhatələnmiş qovuqcudur. Lizosom enzimlərinin ən optimal şəkildə işləyə bildiyi turş mühit bu orqanelin içində mövcuddur. Lizosom parçalanarsa, yaxud sızma nəticəsində içindəkilər sitozola keçərsə, buraxılan enzimlər çox aktiv olmur, çünki sitozolun pH dəyəri neytrala yaxındır. Lakin genişmiqyaslı sızma hüceyrəni tamamilə parçalayaraq məhv edə bilər.

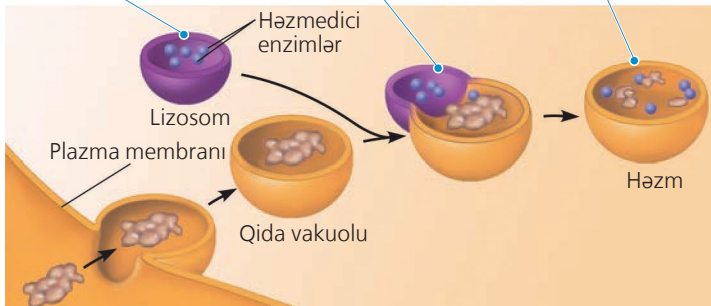
Hidrolitik enzimlər və lizosom membranı dənəvər ER-də istehsal olunduqdan sonra əlavə dəyişikliklər üçün Golgi aparatına ötürülür. Lizosomların ən azından bir qismi, ehtimal ki, Golgi aparatının *trans* üzündə əmələ gəlir (Şəkil 6.12). Bəs lizosom membranının iç üzündəki proteinlər, eləcə də həzmedici enzimlər özlərini həzmdən necə qoruyurlar? Çox güman ki, bu proteinlərin üçölçülü strukturu onların həssas rabitələrini həzm enzimlərinin hücumundan qoruyur.

Lizosom hüceyrədaxili həzmi müxtəlif şərtlər altında həyata keçirir. Amöb və digər bir çox birhüceyrəli eukariot **faqositoz** (yun. *phagein* yemək və *kytos* qab deməkdir, burada qab ilə nəzərdə tutulan hüceyrədir) ilə kiçik orqanizm və qida parçalarını əhatələyərək udur. Bu şəkildə yaranan *qida vakuolu* daha sonra bir lizosom ilə birləşir və içindəkilər həzm olunmağa başlayır (Şəkil 6.13a, alt). Həzm prosesinin məhsulu (sadə şəkər, amin-turşu və digər monomerlər) sitozola keçərək hüceyrənin qidasını təşkil edir. Bəzi insan hüceyrələri də faqositoz edə bilər. Onlardan biri bədənin keşiyində dayanan, virus və bakteriyaları udaraq məhv edən makrofaq adlı ağ qan hüceyrələridir (Şəkil 6.13a və Şəkil 6.31).

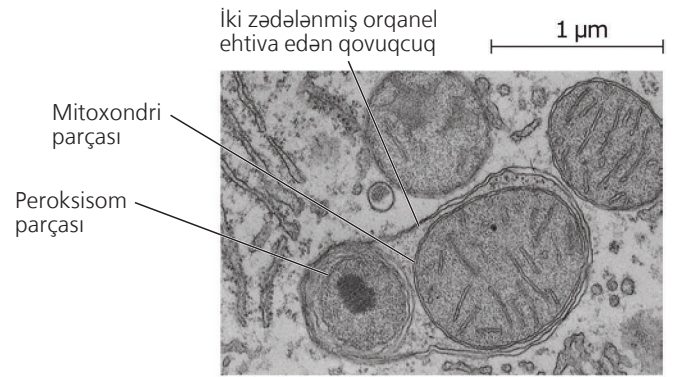
▼ Şəkil 6.13 Lizosom.



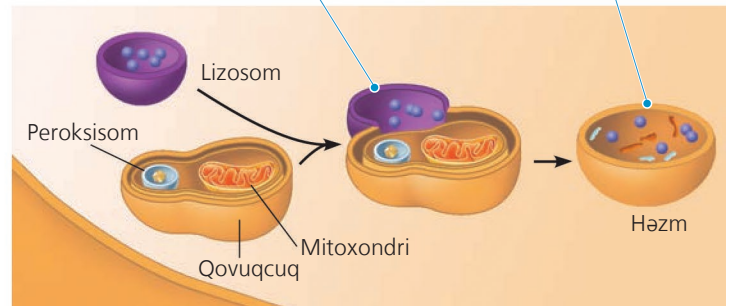
1. Lizosom aktiv hidrolitik enzimlər ehtiva edir.
2. Lizosom qida vakuolu ilə birləşir.
3. Hidrolitik enzimlər qida parçalarını həzm edir.



(a) Faqositoz. Faqositoz prosesində lizosomlar hüceyrə daxilə alınan maddələri həzm (hidroliz) edir. *Üst:* Burada göstərilən siçovuldan alınmış makrofaq hüceyrəsində (bir növ ağ qan hüceyrəsi) lizosomlar çox tünd görünür, çünki lizosom içindəki həzm prosesinin məhsullarından biri ilə boya maddəsi reaksiyaya girir (TEM). Makrofaqlar bakteriya və virusları udaraq onları lizosomlar vasitəsilə məhv edir. *Alt:* Diaqram birhüceyrəli eukariotda faqositoz prosesi əsnasında lizosom ilə qida vakuolunun birləşməsini göstərir.



1. Lizosom zədələnmiş orqanel ehtiva edən qovuqcucuq ilə birləşir.
2. Hidrolitik enzimlər orqanel parçalarını həzm edir.



(b) Avtofagiya. Avtofagiya prosesində, lizosomlar hüceyrədaxili materialları yenidən istifadəyə verir. *Üst:* İki ədəd fəaliyyətini itirmiş orqanel ehtiva edən siçovuldan alınan qaraciyər hüceyrəsinin sitoplazmasında bir qovuqcucuq (TEM). Bu qovuqcucuq hüceyrədaxili materialı yenidən istifadəyə verən avtofagiya prosesində lizosom ilə birləşəcək. *Alt:* Diaqram belə bir qovuqcucuğun lizosom ilə birləşmə prosesini göstərir. Bu qovuqcucuqların qoşa membranının haradan qaynaqlandığına dair məlumat yoxdur. Xarici membran lizosom ilə qaynaşır, daha sonra daxili membran zədələnmiş orqanellər ilə birlikdə həzm olunur.

Lizosomdakı hidrolitik enzimlər hüceyrənin öz üzvi maddələrini təkrar emaldan keçirmək üçün də istifadə olunur. *Autofaqiya* adlanan bu prosesdə zədələnmiş orqanel, yaxud sitozolun kiçik bir hissəsi qoşa membran ilə əhatə olunur (bu membranların mənbəyi təyin olunmayıb). Daha sonra lizosom bu qovucucuğun xarici membranı ilə birləşir (**Şəkil 6.13b**). Lizosom enzimləri udulan material ilə birlikdə daxili membranı da parçalara ayırır və əldə olunan kiçik üzvi birləşmələr yenidən istifadə üçün sitozola verilir. Lizosomların köməyi ilə hüceyrə özünü yeniləməyə davam edir. Məsələn, insanın qaraciyər hüceyrəsi hər həftə öz makromolekullarının yarısını təkrar emaldan keçirir.

Bəzi irsi xəstəliklər lizosomda normal hidrolitik enzimlərin çatışmazlığı səbəbilə meydana gəlir. Lizosom həzm oluna bilməyən maddə ilə dolub daşır və hüceyrənin digər proseslərinə əngəl törətməyə başlayır. Məsələn, Tay-Sachs xəstəliyində lipid həzm edən enzimlər əskikdir və yaxud işləmir. Nəticədə, beyin hüceyrələrində lipid yığılır və beynin funksiyasını korlayır. Lakin qeyd etmək lazımdır ki, lizosom xəstəlikləri ümumi populyasiyada nadirdir.

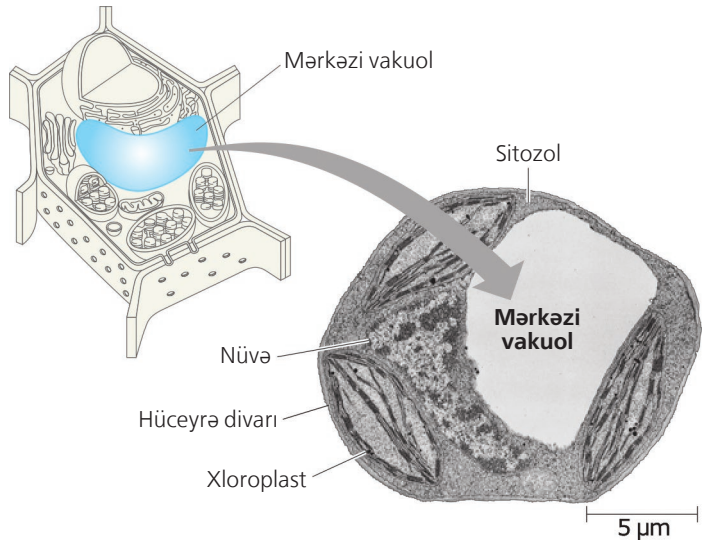
Vakuol: Müxtəlif Xidmət Bölmələri

Vakuollar endoplazmatik şəbəkə və Golgi aparatından doğulan böyük qovucuculardır. Buna görə də bu qovucucular endomembran sistemin tərkib hissəsi sayılır. Bütün hüceyrə membranlarında olduğu kimi, vakuol membranı da həllolan maddə nəqliyyatını seçici şəkildə həyata keçirir; beləcə, sitozol məhlulu ilə vakuol məhlulu bir-birindən fərqlənir.

Vakuol fərqli hüceyrələrdə fərqli funksiya yerinə yetirir. Faqositoz nəticəsində əmələ gələn **qida vakuolundan** bəhs etdik (**Şəkil 6.13a**). Şirin sularda yaşayan birhüceyrəli eukariotların çoxu hüceyrə içində əlverişli ion və molekulların qoruyub saxlaya bilmək, artıq suyu hüceyrədən xaric etmək üçün **kontraktil** (sıxılıb açılan) vakuollara malikdir (**Şəkil 7.13**). Heyvan hüceyrəsində lizosomun yerinə yetirdiyi enzim hidrolizini bitki və göbələkdə xüsusi vakuollar həyata keçirir. (Bəzi bioloqlar bu hidroliz vakuolları lizosomun bir növü hesab edir). Bitkilərdə vacib üzvi birləşmələr müəyyən kiçik vakuollarda saxlanılır. Buna misal olaraq, toxumların ehtiyat toplayıcı hüceyrələrində proteinlərin toplandığı vakuolları göstərmək olar. Vakuollar otuyən heyvanlar üçün zəhərli və ya həzmi asan olmayan birləşmələri toplayaraq bitkiləri qoruya bilər. Qırmızı və mavi kimi rəng pigmentləri ehtiva edən bəzi bitki vakuolları həşəratları çiçəklərə cəzb edərək tozlanmaya kömək edir.

Yetkin bitki hüceyrəsi adətən kiçik vakuolların birləşməsi ilə əmələ gələn böyük **mərkəzi vakuolu** ehtiva edir (**Şəkil 6.14**). Mərkəzi vakuolun içindəki hüceyrə şirəsi adlanan bu məhlul bitki hüceyrəsində kalium və xlorid ionları daxil olmaqla, bir çox qeyri-üzvi ionun əsas mənbəyidir. Mərkəzi vakuol bitki hüceyrəsinin böyüməsində mühüm rol oynayır – vakuol su udub böyü-

Şəkil 6.14 Bitki hüceyrəsinin vakuolu. Mərkəzi vakuol bitki hüceyrəsində adətən ən böyük bölmədir. Sitolazmanın yerdə qalan hissəsi çox vaxt bu vakuol membranı ilə plazma membranı arasındakı dar bir bölgəyə sıxışmış vəziyyətdə olur (TEM).



dükcə, hüceyrə yeni sitoplazma yaratmadan böyüyərək enerjiyə qənaət edir. Sitolazma çox vaxt mərkəzi vakuol ilə plazma membranı arasında nazik bir təbəqədən ibarət olduğundan, nəhəng bitki hüceyrəsi üçün belə, membran səthinin sitoplazma həcminə nisbəti lazımı həddə qalır.

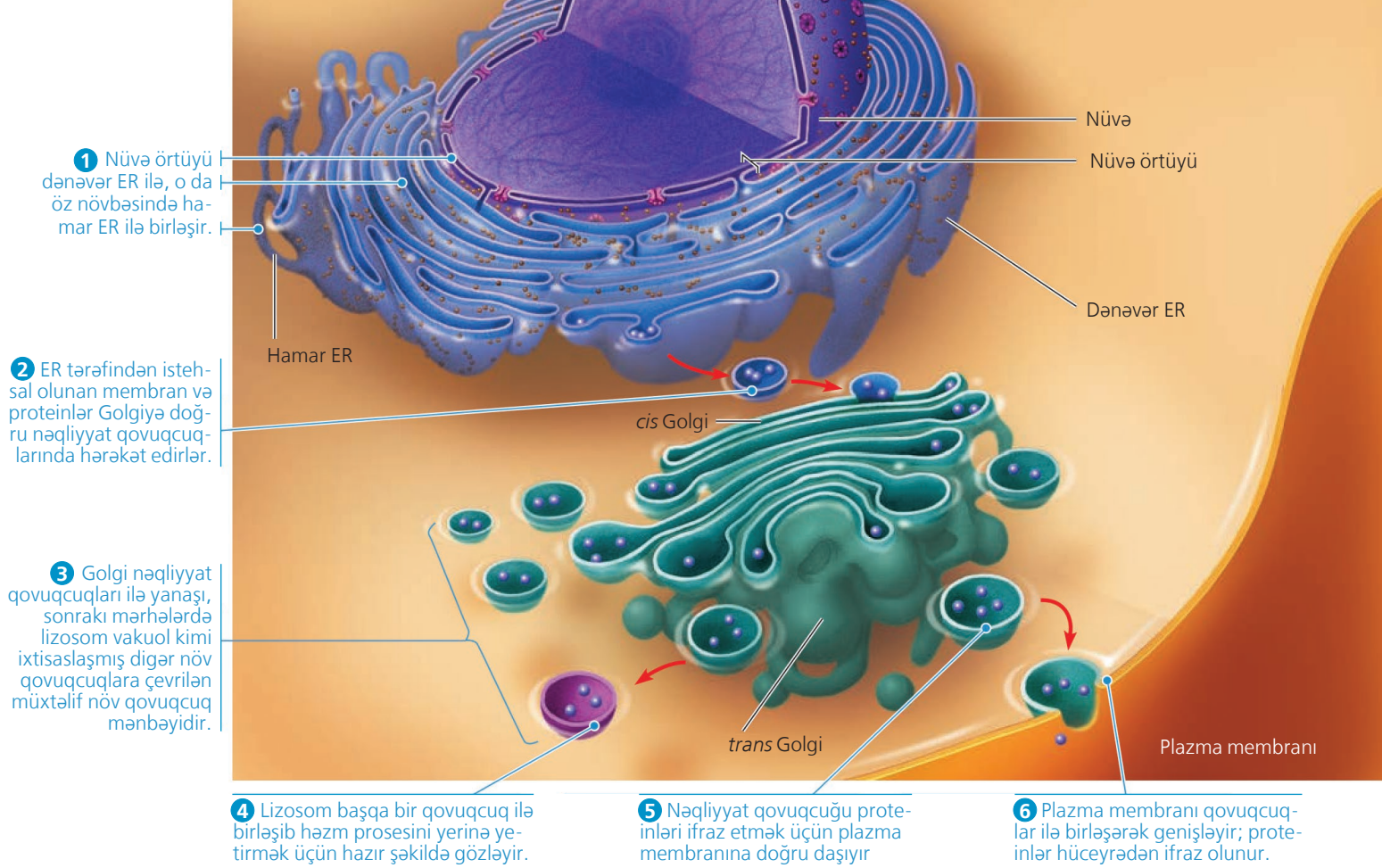
Endomembran Sistem: Xülasə

Şəkil 6.15 membrana aid lipid və proteinlərin çeşidli orqanellərdən keçərək endomembran sistem içindəki yolunu qısaca təsvir edir. Membran ER-dən Golgi aparatına, oradan isə digər yerlərə hərəkət etdikcə, içindəki maddələrin molekulyar tərkib və metabolik funksiyası dəyişikliyə uğrayır. Endomembran sistem hüceyrənin bölməli quruluşunun mürəkkəb və dinamik tərkib hissəsidir.

Hüceyrə səyahətimizə endomembran sistem ilə bir-başla əlaqəsi olmasa da hüceyrənin enerji transformasiyasında mühüm rol oynayan başqa orqanellər ilə davam edirik.

YOXLAMA 6.4

1. Dənəvər və hamar ER arasındakı struktural və funksional fərqlər nədir?
2. Qovucucuların endomembran sistemi bir-birinə necə birləşdirdiyini təsvir edin.
3. **ƏGƏR** ➤ ER-də fəaliyyət göstərən bir protein təsvir edin. Bu protein tam aktiv olmaq üçün Golgi aparatında dəyişdirilməlidir. Proteinin hüceyrə içindəki həyat yolunu, onu kodlaşdırən mRNA-dan başlayaraq təsvir edin.



▲ Şəkil 6.15 Xülasə: endomembran sistemin orqanelləri arasındakı əlaqə.
Qırmızı oxlar membran və onların örtüyü materialın bəzi daşınma yollarını göstərir.

BAŞLIQ 6.5

Mitoxondri və xloroplast enerjini bir formadan digərinə çevirir

Canlı orqanizmlər ətrafdan əldə etdikləri enerjini başqa formalara çevirirlər. Eukariotlarda enerjini hüceyrədə iş görmək üçün yararlı hala gətirən orqanellər mitoxondri və xloroplastdır. **Mitoxondri** hüceyrəvi tənəffüsün aparıldığı bölmədir; bu prosesdə oksigenin köməyi ilə şəkər, yağ və digər yanacaq maddələrindəki enerji ATP istehsal etmək üçün istifadə olunur. Bitki və yosunlarda mövcud olan **xloroplast** isə fotosintez məkanıdır. Fotosintez prosesi günəş enerjisini kimyəvi enerjiyə çevirir – günəş şüalarını udaraq əldə etdiyi enerjini su və karbon dioksiddən şəkər kimi üzvi birləşmələrin sintezi üçün istifadə edir.

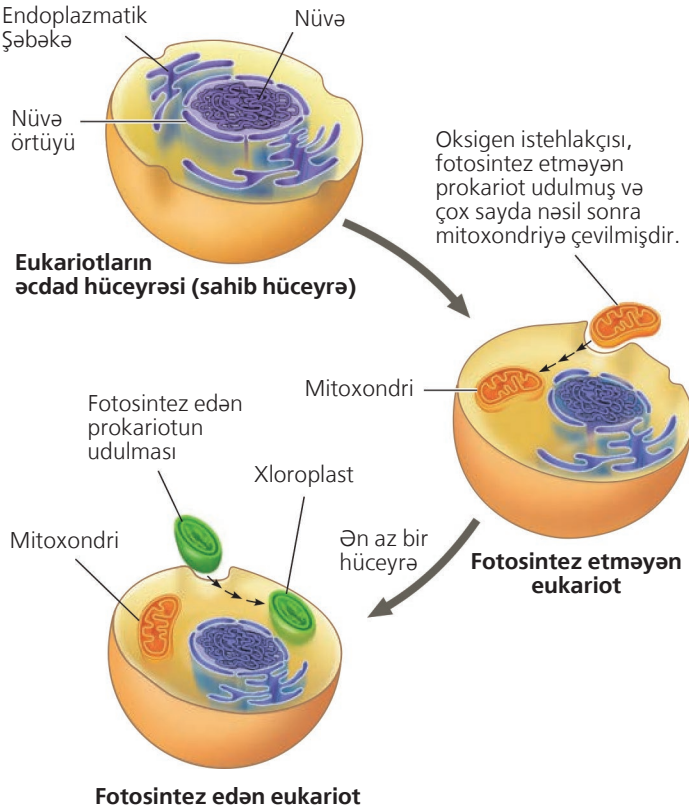
Bənzər funksiyalara malik olmaqla yanaşı, mitoxondri və xloroplastın tarixçəsi də oxşardır. Bu orqanellərin strukturunu təsvir etmədən öncə, onların təkamülü haqda danışacağıq. Burada oksidativ orqanel olan peroksisomdan da bəhs edəcəyik. Peroksisomun mənşəyi və onun digər orqanellər ilə əlaqəsi indiyədək mübahisə mövzudur.

Mitoxondri Və Xloroplastın Mənşəyi

TƏKAMÜL Mitoxondri və xloroplastın bakteriya ilə oxşarlığı **endosimbioz nəzəriyyəsinin** irəli sürülməsinə səbəb olmuşdur (**Şəkil 6.16**). Bu nəzəriyyəyə əsasən, eukariot hüceyrənin qədim əcdadı oksigen istifadə edən və fotosintez qabiliyyəti olmayan bir prokariot hüceyrə udmuşdur. Bir müddət sonra udulmuş hüceyrə ev sahibi (udan) hüceyrə ilə qarşılıqlı əlaqə yaradaraq *endosimbiont* (başqa hüceyrə daxilində yaşayan) hüceyrəyə çevrilmişdir. Beləcə, təkamül prosesində ev sahibi hüceyrə endosimbiontla birləşərək tək bir hüceyrəyə, mitoxondriyə sahib bir eukariota çevrilmişdir. Ehtimal ki, bu hüceyrələrdən bəziləri fotosintez qabiliyyəti olan bir prokariot udmuş və xloroplastlı eukariotların əcdadına çevrilmişdir.

Nəzəriyyə mitoxondri və xloroplastın bir çox struktural xassəsi ilə üst-üstə düşür. Birincisi, endomembran sistemin orqanelindən fərqli olaraq mitoxondri və xloroplast bir yox, iki membran ilə örtülmüşdür. (Xloroplastın da daxilində membran əhatəli torbacıq sistemi mövcuddur). Udulan əcdad prokariotun bir cüt xarici membrana sahib olduğuna dair dəlillər vardır. Bu qoşa membranlar daha sonra xloroplast və mitoxondrinin qoşa membranlarına çevrilmişdirlər. İkincisi, bakteriya

▼ **Şəkil 6.16 Endosimbioz nəzəriyyəsi – eukariot hüceyrənin mitoxondri və xloroplastının mənşəyi.** Nəzəriyyə mitoxondriinin əcdadının oksigen istifadə edən prokariot, xloroplastın əcdadının isə fotosintetik bir prokariot olduğunu irəli sürür. Böyük oxlar təkamül boyunca dəyişiklikləri, hüceyrə içindəki kiçik oxlar isə endosimbiontun zamanla orqanelə çevrilməsini (təkamül keçirməsini) göstərir.



kimi, mitoxondri və xloroplast da daxili membrana bağlı dairəvi DNA-ya malikdir və bütün prokariotlarda olduğu kimi ribosomlara sahibdir. Bu DNA orqanelin özündə istehsal olunan ribosomlarda bəzi proteinlərin sintezini kodlaşdırır. Mitoxondri və xloroplastların keçmişdə hüceyrə olması fikri ilə üst-üstə düşən üçüncü fakt isə, onların hüceyrə içində öz başına böyüyüb çoxala bilən, yəni nisbi olaraq müstəqil, avtonom orqanellər olmasıdır. Geniş qəbul olunan bu nəzəriyyə haqda daha geniş məlumat üçün Başlıq 25.3-a baxın.

Növbəti hissədə mitoxondri və xloroplastın strukturu- na nəzər salacaq, funksiyaları haqda ümumi məlumat verəcəyik. (Fəsil 9 və Fəsil 10-da onların enerji çevirici fəaliyyəti daha ətraflı ələ alınır).

Mitoxondri: Kimyəvi Enerjinin Çevrilməsi

Mitoxondri heyvan, bitki, göbələk və əksər birhüceyrəli eukariotlar da daxil olmaqla, demək olar ki,

bütün eukariot hüceyrələrdə mövcuddur. Eukariotların çoxunda yüzlərlə, hətta minlərlə, bəzilərinə isə sadəcə bir ədəd mitoxondri olur. Mitoxondri sayı hüceyrənin metabolik fəallığı ilə mütənəsiblik təşkil edir. Məsələn, hərəkət edən və ya yığılıb-açılan hüceyrələrdə müəyyən həcmə düşən mitoxondri sayı qeyri-fəal hüceyrələrdəkinə nəzərən daha çoxdur.

Mitoxondriini əhatə edən iki membranın hər biri özünəməxsus protein kolleksiyasına malik fosfolipid qoşalayıdır (**Şəkil 6.17**). Xarici membran düzdür, daxili membran isə **krist** adlandırılan bükülmələr əmələ gətirir. Daxili membran mitoxondriini iki daxili bölgəyə ayırır. Bunlardan biri, xarici və daxili membran arasındakı dar bölgə – membranarası boşluqdur. İkinci bölgə olan **mitoxondri matrisi** isə daxili membran ilə əhatə olunmuşdur. Matris mitoxondri DNA-sı və ribosomları ilə yanaşı, çeşidli enzimlər də ehtiva edir. Matrisdəki enzimlər hüceyrəvi tənəffüsün bəzi mərhələlərini katalizasiya edir. ATP istehsalındakı enzimlər də daxil olmaqla, tənəffüsdə iştirak edən digər proteinlər daxili membranda yerləşir. Yüksək dərəcədə bükülmələrə malik olan kristlər daxili membranda böyük bir səth sahəsi əmələ gətirir ki, bu da hüceyrə tənəffüsünün məhsuldarlığını artırır. Bu, canlılarda strukturun funksiyaya uyğunlaşmasına başqa bir nümunədir.

Mitoxondri adətən 1-10 μm uzunluğundadır. Elektron mikroqrafda görünən ölü hüceyrələrdəki hərəkətsiz strukturların əksinə, canlı hüceyrələrdən əldə olunmuş zaman aralıqlı *videoqarxlar*da mitoxondrilərin hərəkət etdiyini, forma dəyişdirdiyini və ikiye bölünüb birləşdiyini görmək mümkündür. Bu tədqiqatlar nəticəsində məlum olmuşdur ki, mitoxondri əslində davamlı olaraq hərəkətdə olan dinamik, budaqlı boruşəkilli şəbəkələr əmələ gətirən orqaneldir (**Şəkil 6.17b**).

Xloroplast: Işıq Enerjisinin Tutulması

Xloroplast şəkərin fotosintetik istehsalında iştirak edən yaşıl xlorofil pigmenti ilə yanaşı, enzim və bir sıra başqa molekulu ehtiva edir. 3-6 μm uzunluğundakı ərik dənəsinə bənzəyən bu orqanelə yosun və bitkinin yarpaq kimi yaşıl orqanlarında rast gəlinir (**Şəkil 6.18** və 6.26c).

Xloroplastın içindəkilər sitozoldan arasında çox dar membranarası boşluq olan bir cüt membran ilə ayrılır. Xloroplastın içində **tilakoid** adlanan bir-birinə bağlı yastı torbacıqlardan ibarət başqa bir membran sistemi mövcuddur. Tilakoidlər bəzi bölgələrdə üst-üstə yığılaraq **qranum** adlanan dəstələr əmələ gətirir. Qranumların aralarındakı maye isə xloroplast DNA-sı, enzim və ribosom ehtiva edən **stromadır**. Xloroplast membranları onu üç bölgəyə ayırır: *membranarası boşluq*, *stroma* və *tilakoid boşluq*. Bu bölmələşdirmə xloroplasta fotosintez prosesi vasitəsilə işıq enerjisini kimyəvi enerjiyə çevirmə qabiliyyəti verir. Fotosintezdən 10-cu fəsildə ətraflı şəkildə bəhs olunur.

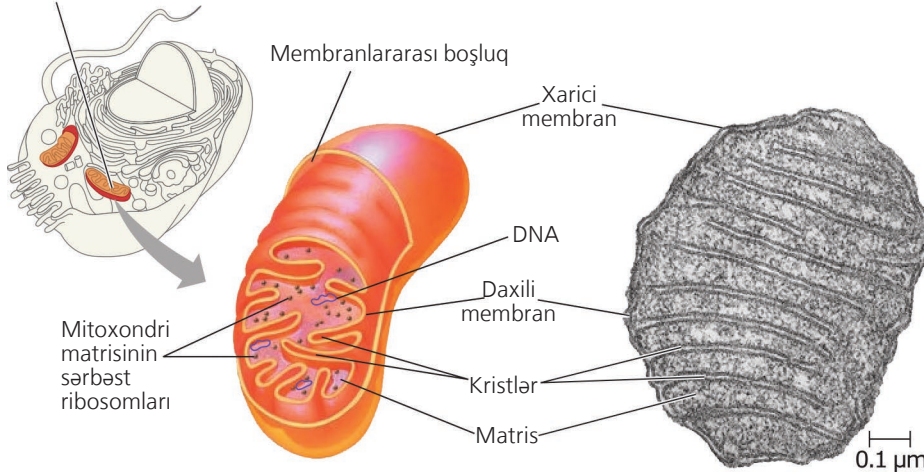
Mitoxondriinin olduğu kimi, xloroplastın da mikroqraf və diaqramlardakı sabit və durğun görünüşü aldadıcı-

▼ **Şəkil 6.17 Mitoxondri – hüceyrənin tənəffüs bölməsi.** (a) Mitoxondrinin daxili və xarici membranları sxem və elektron mikroqrafda (TEM) aydın şəkildə görünür. Kristlər daxili membranın səth sahəsini artıran içə doğru bükülmələrdən ibarətdir. Narıncı rəngdə olan yarı kəsilmiş sxemdə

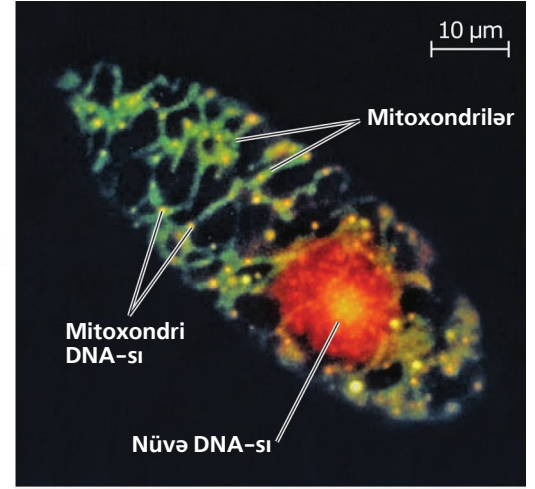
membranla əhatəli iki bölmə görünür: membranarası boşluq və mitoxondri matrisi. Daxili membran və matris içində bir çox tənəffüs enzimi mövcuddur. Matrisdə sərbəst ribosomlar da yerləşir. Həlqəvi DNA molekulaları mitoxondrinin daxili membranına bağlanır. (b) Işıq mikroqrafı birhüceyrəli

eukariotu göstərir (*Euglena gracilis*). Bu, TEM ilə müqayisədə dəfələrlə az böyüdülmənin nəticəsidir. Mitoxondri matrisi yaşıl boyanmışdır. Mitoxondrilər budaqlı boru şəbəkəsi əmələ gətirir. Nüvə DNA-sı qırmızı, mitoxondri DNA-sı parlaq sarı rəngdə görünür.

Mitoxondri



(a) Mitoxondri sxemi və TEM şəkli.

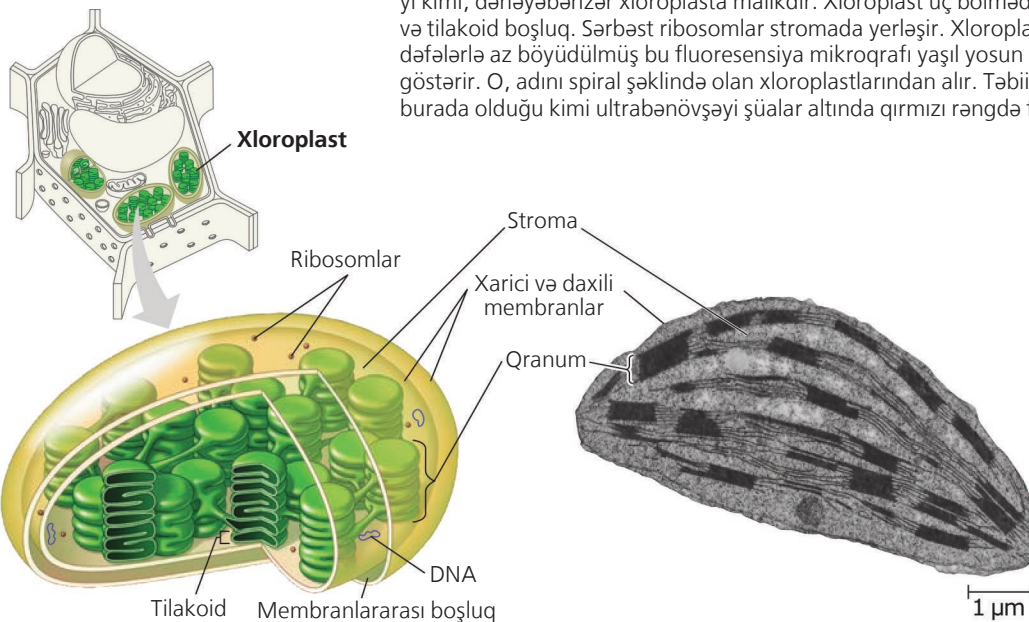


(b) Evqlena hüceyrəsinin mitoxondri şəbəkəsi (ışıq mikroqrafı).

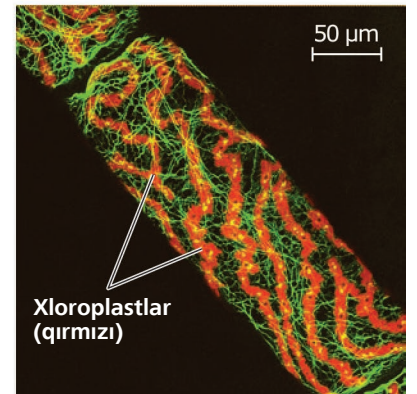
dır. Xloroplastlar dinamik və böyüyən orqanellər olub, bəzən ikiye bölünərək özlərini çoxaldırlar. Xloroplast hərəkətli orqaneldir: mitoxondri və digər orqanellər ilə birlikdə Başlıq 6.6-da bəhs edəcəyimiz, hüceyrənin struktural komponentləri olan sitoskelet boyunca hüceyrə içində hərəkət edirlər.

Xloroplast bitkilərin ixtisaslaşmış orqanelləri olan **plastidlər** qrupunun üzvüdür. Plastidlərdən biri bitki kök və yumrularında nişasta (amiloz) ehtiyatı saxlayan *amiloplast* adlı rəngsiz orqaneldir. Qrupun digər üzvü *xromoplast* isə pigmentlərə malikdir; meyvə ilə çiçəklərə narıncı və sarı rəng verir.

▼ **Şəkil 6.18 Xloroplast – fotosintez bölməsi.** (a) Bir çox bitki, buradakı sxem və TEM şəklinə göstərildiyi kimi, dənəyəbənzər xloroplasta malikdir. Xloroplast üç bölmədən ibarətdir: membranarası boşluq, stroma və tilakoid boşluq. Sərbəst ribosomlar stromada yerləşir. Xloroplast DNA-sı da buradadır. (b) TEM şəklinə dəfələrlə az böyüdülmüş bu fluoresensiya mikroqrafı yaşıl yosun olan bütöv *Spirogyra crassa* hüceyrəsini göstərir. O, adını spiral şəkildə olan xloroplastlarından alır. Təbii işıq altında xloroplast yaşıl görünür, lakin burada olduğu kimi ultrabənövşəyi şüalar altında qırmızı rəngdə fluoresensiya yayır.



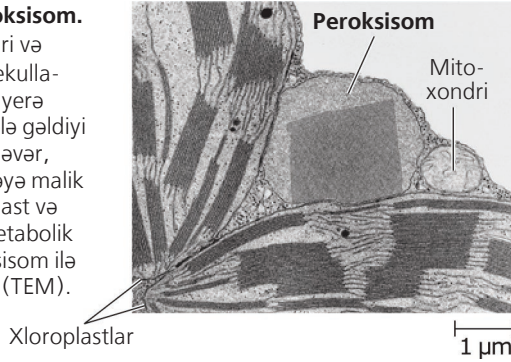
(a) Xloroplast diaqram və TEM şəkli.



(b) Yosun hüceyrəsinin xloroplastları

▼ Şəkil 6.19 Peroksisom.

Peroksisom kürəvari və adətən enzim molekullarının sıx şəkildə bir yerdə yığılmasından əmələ gəlirdi təxmin olunan dənəvər, yaxud kristallik özəyə malik orqaneldir. Xloroplast və mitoxondri bəlli metabolik proseslərdə peroksisom ilə əməkdaşlıq edirlər (TEM).



Peroksisom: Oksidləşmə

Peroksisom tək bir membranla örtülü ixtisaslaşmış metabolik bölmədir (Şəkil 6.19). Peroksisomlar müxtəlif maddələrdən hidrogen çıxararaq oksigenə (O_2) əlavə edir və nəticədə, yan məhsul olaraq hidrogen peroksid (H_2O_2) istehsal olunur. Peroksisom adını hidrogen peroksid maddəsindən götürüb. Bu reaksiyanın müxtəlif funksiyaları var. Bəzi peroksisomlar yağ turşularını oksigenlə daha kiçik molekullara parçalayaraq, hüceyrəvi tənəffüsdə yanacaq olaraq istifadə edilməsi üçün mitoxondriyə ötürür. Qaraciyərdəki peroksisom alkoqol və digər zərərli maddələri neytrallaşdırmaq məqsədilə hidrogenləri çıxarıb oksigenə daşıyır. Peroksisom tərəfindən yaradılan H_2O_2 zəhərli olsa da, peroksisom eyni zamanda H_2O_2 -i suya çevirən enzimlərə də malikdir. Bu, hüceyrənin bölməli strukturunun onun funksiyası üçün nə qədər vacib olduğuna dair gözəl nümunədir. Beləcə, H_2O_2 istehsal edən və bu zəhərli birləşməni kənarlaşdıran enzimlər hüceyrənin zədələnmə biləcək digər komponentlərindən ayrı saxlanılır.

Qlioksisom adlanan ixtisaslaşmış peroksisom bitki toxumunun yağ toplayan hüceyrələrində yerləşir. Bu orqanel toxum cücərməyə başlayıb fotosintez vasitəsilə enerji və karbon mənbəyi istehsal edəndə, yağ turşularını şəkərə çevirə bilən enzimlər ehtiva edir.

Peroksisomun digər orqanellər ilə əlaqəsi indiyədək tam aydın deyil. Peroksisom sitozol və ER-də istehsal olunan proteinləri, həmçinin ER və öz daxilində istehsal olunan lipidləri tərkibinə qatararaq böyüyür. Bəlli ölçüyə çatan peroksisom, ikiyə bölünərək çoxala bilər. Bu xassələr onların endosimbiotik təkamül yoluna işarə etsə də, bəzi alimlər bu fikirlə razı deyillər. Bu məsələ ətrafında mübahisə davam etməkdədir.

YOXLAMA 6.5

1. Mitoxondri ilə xloroplastın funksiya və membran strukturlarını nəzərə alaraq iki ortaq xassə təsvir edin.
2. Bitki mitoxondriyə malikdirmi? İzah edin.
3. **ƏGƏR** ► Sınıf yoldaşınız xloroplast və mitoxondrinin endomembran sistem daxilində sinifləndirilməli olduğunu iddia edir. Bu fikrə qarşı hansı arqumentləri irəli sürə bilərsiniz?

BAŞLIQ 6.6

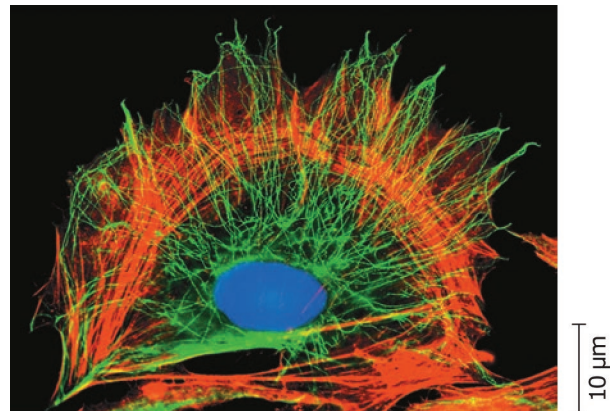
Sitoskelet hüceyrənin struktur və fəaliyyətini təşkilatlandıran lif şəbəkəsidir

Elektron mikroskopiya inkişafının erkən dövrlərində bioloqlar eukariotik hüceyrədəki orqanellərin sitozol içində sərbəst şəkildə üzdüklərini düşünürdülər. Lakin işıq və elektron mikroskopiyaşdakı inkişaf sitoplazmanı boydan-boya əhatə edən lif şəbəkəsinin, yəni **sitoskeletin** kəşfinə yol açdı (Şəkil 6.20). Bakteriyalarda da sitoskelet əmələ gətirən liflər mövcuddur və bu liflər eukariot sitoskeletindəki proteinlərə bənzər proteinlərdən qurulmuşdur. Lakin burada sadəcə eukariotlardakı sistemdən bəhs edəcəyik. Eukariot hüceyrənin struktur və fəaliyyətinin təşkilində mühüm rol oynayan sitoskelet üç növ molekulyar strukturdan ibarətdir: mikroborucuq, mikrofilament və ara filamentlər.

Sitoskeletin Rolu: Dəstək və Hərəkət

Sitoskeletin ən bariz funksiyası hüceyrəyə mexaniki dəstək vermək və onun formasını qoruyub saxlamaqdır. Bu, xüsusilə divarı olmayan heyvan hüceyrəsi üçün önəmlidir. Sitoskeletin bir bütün olaraq diqqətəlayiq gücü və davamlılığı onun strukturundan qaynaqlanır. Bırqübbəli çadır kimi, sitoskelet də onu əmələ gətirən parçaların bir-birinə tətbiq etdiyi əks-qüvvələrin tərzliyi ilə sabilləşdirilir. Necə ki, heyvan skeleti digər vücut orqanlarını sabitləməyə kömək edir, sitoskelet də hüceyrənin bir çox orqaneli, hətta bəzi sitozol enzimləri üçün dayaq nöqtəsi rolunu oynayır. Ancaq sitoskelet heyvan skeletindən daha dinamik strukturdur. Belə ki, o, hüceyrənin bir hissəsində sürətlə parçalanıb, digərində yenidən əmələ gələrək hüceyrənin formasını dəyişdirə bilər.

▼ Şəkil 6.20 Sitoskelet. Fluoresent mikroqrafda görüldüyü kimi, sitoskelet bütün hüceyrəni əhatə edir. Buradakı sitoskelet komponentləri fərqli fluoresent molekullar ilə işarələnmişdir: mikroborucuqlar yaşıl, mikrofilamentlər isə qırmızımtıl-narıncı ilə. Sitoskeletin üçüncü üzvü olan ara filamentlər burada görünür. (DNA mavi rəngli nişan molekulları ilə boyanmışdır).

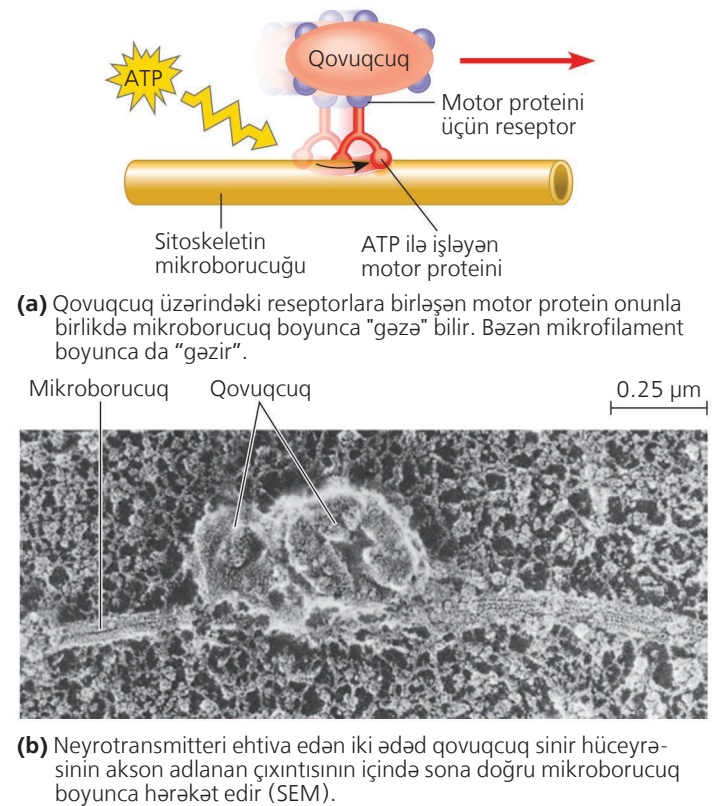


Hüceyrə hərəkətinin bəzi növləri sitoskelet sayəsində formalaşır. *Hüceyrə hərəkəti* termini həm hüceyrənin öz yerini dəyişməsinə, həm də hissələrinin hərəkətini ifadə edir. Hüceyrə hərəkəti adətən sitoskelet ilə **hərəkəti proteinlərin** qarşılıqlı əlaqəsini tələb edir. Bunun üçün bir çox nümunə mövcuddur: bütöv bir hüceyrə sitoskelet üzvləri və hərəkəti proteinlərin əməkdaşlığı nəticəsində hüceyrə xaricindəki lif üzərində hərəkət etmək qabiliyyətinə yiyələnir. Hüceyrə daxilində isə qovuqcucq və digər orqanellər sitoskeletin yaratdığı cığırlarla hüceyrədə hərəkəti proteinlərin “ayaqlarından” istifadə edərək “yeri-yirlər”. Məsələn, neyrottransmitter daşıyan qovuqcucqlar bu yolla akson uclarına gedib çatırlar. Qovuqcucqdakı maddələr sinir hüceyrəsinin uzun çıxıntısı olan aksonun ucundan növbəti sinir hüceyrəsinə ötürülür (**Şəkil 6.21**). Sitoskelet eyni zamanda plazma membranını da idarə edir – onu içəri bükərək qida vakuolları, yaxud digər faqositik qovuqcucqlar əmələ gətirir.

Sitoskelet Komponentləri

İndi isə gəlin sitoskeleti təşkil edən üç əsas lif növünə daha yaxından baxaq. Sitoskelet komponentləri arasında ən qalın *mikroborucuq*dur. Həmçinin, aktin filamentı adlanan *mikrofilament* komponentlərin ən incəsidir; üçüncü komponent olan *ara filamentin* diametri isə orta qalınlıqdadır (**Cədvəl 6.1**).

Şəkil 6.21 Motor protein və sitoskelet



▼ Cədvəl 6.1 Sitoskeletin struktur və funksiyası

Xassə	Mikroborucuq (Tubulin polimeri)	Mikrofilament (Aktin filament)	Ara filament
Struktur	İçiboş boru	Birbirinə sarılmış iki aktin lifi	Kəndir kimi burulmuş lifli proteinlər
Diametr	25 nm; iç hissə (lumen) isə 15 nm	7 nm	8-12 nm
Protein vahidləri	α -tubulin və β -tubulindən ibarət tubulin dimeri	Aktin	Bir sıra protein növündən biri (keratinlər kimi)
Əsas funksiyası	Hüceyrə formasını qoruyub saxlamaq (əzilməyə müqavimət göstərən "dirəklər"); hüceyrəvi hərəkət (kirpik və qamçıda olduğu kimi); hüceyrə bölünərkən xromosomların hərəkəti; orqanel hərəkəti	Hüceyrə formasının qorunub saxlanması (dartılmaya dayanıqlı elementlər); hüceyrə formasında dəyişikliklər; əzələ yığılması; bitki hüceyrələrində sitoplazma axını; hüceyrə hərəkəti (amöbvari); heyvan hüceyrəsində bölünmə	Hüceyrə formasının qorunub saxlanması (dartılmaya dayanıqlı elementlər); nüvə və başqa bir sıra orqanelin yerinin sabitlənməsi; nüvə laminasının əmələ gətirilməsi;
Fibroblastların flouresent mikroqrafları. Fibroblast hüceyrə biologiyası araşdırmalarında tez-tez istifadə olunan hüceyrə növüdür, çünki səthə yayılaraq yastı forma alır və beləcə, daxili quruluşu aydın şəkildə görünür. Bu şəkillərdə maraq dairəsindəki strukturlar flouresent molekul ilə işarələnmişdir. Nüvənin DNA-sı da birinci (mavi) və üçüncü (narıncı) mikroqraflarda boyanmışdır.	 Tubulin dimerindən ibarət sütun α β Tubulin dimeri	 Aktin vahidi 7 nm	 Keratin proteinləri Liflər (bir-birinə dolanmış keratin) 8-12 nm

Mikroborucuq

Bütün eukariot hüceyrələr tubulin adlanan, kürəvi proteinlərdən ibarət, içiboş çubuğa bənzəyən **mikroborucuqlara** malikdir. Hər bir tubulin molekulu bir *dimer* olub iki vahiddən ibarətdir. Tubulin dimeri bir-birindən çox az fərqlənən α -tubulin və β -tubulin adlı iki növ polipeptiddən əmələ gəlir. Mikroborucuğun uzanması tubulin əlavəsi ilə baş verir. Tubulinlər bir mikroborucuqdan qopub hüceyrənin başqa yerində yenisinə birləşə bilər. Tubulin dimerlərinin qütblü olması səbəbiylə mikroborucuğun ucları bir-birindən fərqlidir. Mikroborucuqların bir ucunda tubulinlərin birləşmə və qopma sürəti digər ucla müqayisədə olduqca böyükdür. Sürətli uca "müsbət uc" deyilir, yavaş uc isə "mənfi uc" adlanır. Bu fərq sayəsində hüceyrə uzanıb qısala bilər.

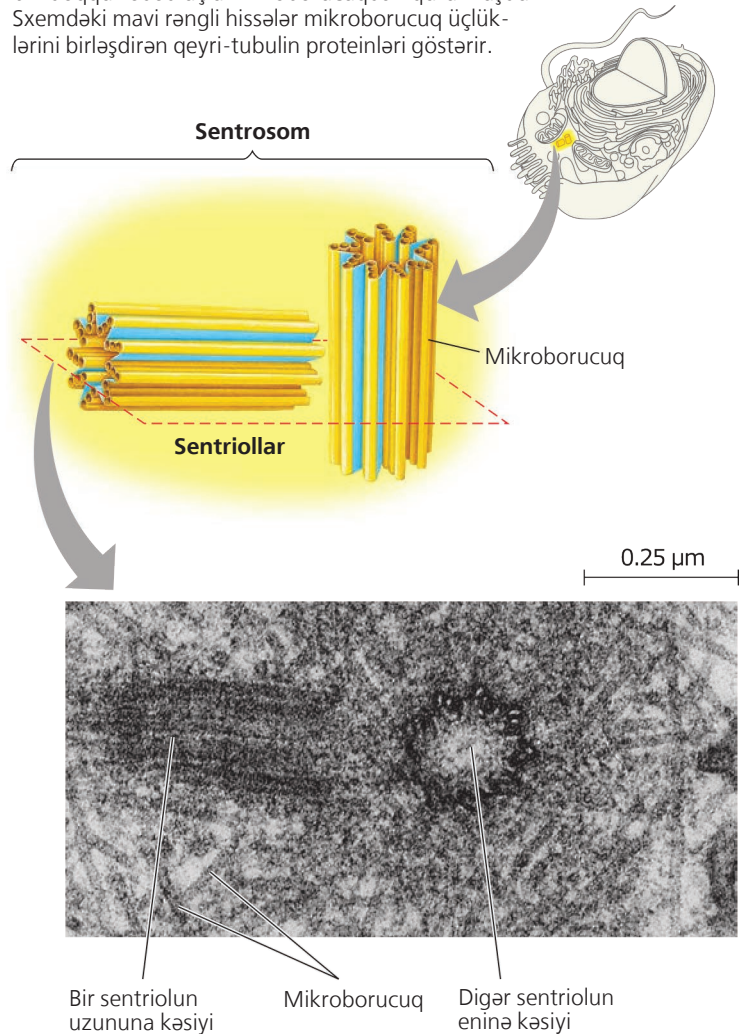
Mikroborucuqlar hüceyrənin mexaniki dəstəyidir və ona forma verir. Bundan əlavə, hərəkəti proteinlərə malik qovuquqlar mikroborucuqları yol kimi istifadə edərək onların üzərində hərəkət edir. Şəkil 6.21-də göstərilən neyron nümunəsiylə yanaşı, mikroborucuqlar qovuquqları ER-dən Golgi aparatına, oradan isə plazma membranına daşıyır. Mikroborucuqlar, həmçinin hüceyrə bölünməsi zamanı xromosomların bir-birindən ayrılması prosesində iştirak edir (Şəkil 12.7).

Sentrosom və Sentriol Mikroborucuqlar heyvan hüceyrəsində adətən nüvə yaxınlığında yerləşən **sentrosom** adlı bölgədən boy atırlar. Bu mikroborucuqlar sitoskelet şəbəkəsində sıxılmağa qarşı müqavimət rolu oynayan dirəklər kimidir. Sentrosom dairə ətrafına düzülmüş doqquz ədəd üçlü mikroborucuqdan ibarət bir cüt **sentrioldur** (Şəkil 6.22). Sentrosom mikroborucuğun yaranmasında rol oynasa da, bir çox eukariot hüceyrədə mövcud deyil və mikroborucuqların təşkili başqa yollarla həyata keçirilir.

Kirpik və Qamçı Bəzi eukariot hüceyrələrdə mikroborucuqların xüsusi düzülüşü **kirpik** və **qamçı** kimi çıxıntılara hərəkətmə qabiliyyəti qazandırır. (Şəkil 6.5-də göstərilən bakteriya qamçısı tamamilə fərqli struktura malikdir). Bir sıra birhüceyrəli eukariot hərəkəti çıxıntı kimi işləyən bu kirpik və qamçılar vasitəsilə suda hərəkət edir. Heyvan sperması, yosun və bəzi bitkilər də qamçıya sahibdir. Bir toxuma layının hissəsi olaraq bir yerə sabitlənmiş hüceyrələrdən uzanan kirpik, yaxud qamçılar hərəkət etdikdə toxuma səthindəki mayeni hərəkətə gətirə bilər. Məsələn, traxeyanın kirpikli üzü (tənəffüs borusu) selikə ilişib qalmış parçacıqları süpürərək ağciyərdən kənarlaşdırır (Şəkil 6.3-dəki mikroqraflar). Qadın çoxalma sisteminin uşaqlıq borusunda yerləşən kirpiklər yumurtanı uşaqlığa daşıyır.

Hüceyrə səthində çox sayda hərəkətli kirpik olduğu halda, daha uzun olan qamçıların sayı bir neçə dənə olur. Qamçı və kirpik hərəkət tərzinə görə bir-birindən fərqlənir. Qamçı balıq quyruğu kimi dalğavari hərəkət edir. Kirpik hərəkəti isə qayıq kürəkləri kimi, növbəli

Şəkil 6.22 Bir cüt sentrioldan ibarət sentrosom. Bir çox heyvan hüceyrəsi nüvənin yanında yerləşən və mikroborucuq qaynağı olan bölgəyə, sentrosoma sahibdir. Sentrosom hər birinin diametri təxminən 250 nm (0.25 μ m) olan bir cüt sentrioldan ibarətdir. Sentriollar bir-birinə nəzərən düz bucaq altında yerləşir və hər biri doqquz ədəd üçlü mikroborucuqdan qurulmuşdur. Sxemdəki mavi rəngli hissələr mikroborucuq üçlük-lərini birləşdirən qeyri-tubulin proteinləri göstərir.

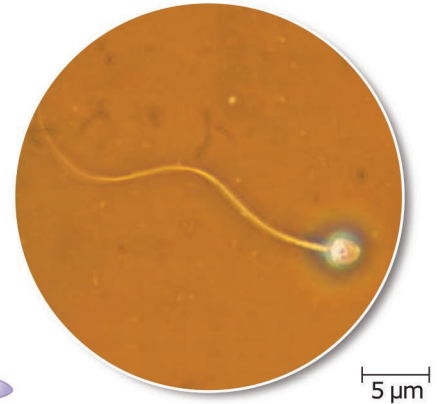
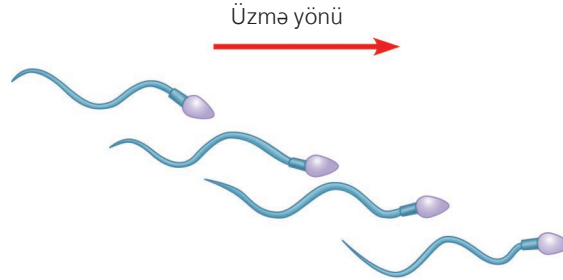


VİZUAL BACARIQ > Bir sentrozomda neçə mikroborucuq olur? Sxemdə bir mikroborucuğu qələmlə dairəyə alın, adını yazın və strukturunu təsvir edin. Bir üçlük tapıb ətrafına dairə cızın və adlandırın.

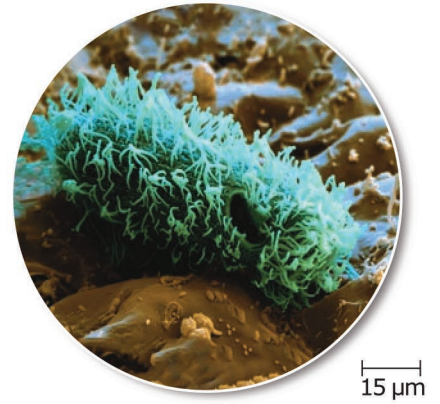
şəkildə güc verən və gücünü toplayan fazalardan ibarətdir (Şəkil 6.23).

Bəzi kirpiklər hüceyrədə siqnal qəbuledici antena rolunu oynayır. Çox vaxt hərəkətsiz olan bu cür kirpiklərdən hüceyrədə bir ədəd olur. Güman ki, onurğalı heyvanların bütün hüceyrələri *birincili kirpik* adlanan bu kirpiklərə malikdir. Onların üzərindəki proteinlər molekulyar siqnalları ətraf mühitdən alıb hüceyrənin daxilində ötürür. Bu siqnal isə, öz növbəsində, hüceyrədaxili fəallıyyətdə dəyişikliklərə səbəb ola bilər. Kirpik əsaslı siqnalötürmə prosesinin beynin fəallıyyəti və embrion inkişafı üçün həyati önəmə sahib olduğu bilinməkdədir.

(a) **Qamçı hərəkəti.** Qamçı adətən dalğalanaraq ilanvari hərəkət edir və nəticədə hüceyrə qamçının oxu boyunca yer dəyişdirir. İnsanın sperma hüceyrəsinin hərəkəti qamçıvari yerdəyişməyə nümunədir (ışığı mikroskopu).



(b) **Kirpik hərəkəti.** Kirpiklər önə-ərxaya hərəkət edirlər. Sürətli güc vuruşu ilə kirpik hüceyrənin onların oxuna perpendikulyar yöndə hərəkət etməsinə səbəb olur. Sonra daha yavaş olan bərpa vuruşunda isə kirpiklər hüceyrə səthinə doğru əyilib yaxınlaşaraq geri qayıdirlar. Tiftik kimi qamçı layı ilə örtülmüş bu *Colpidium* şirinsu ibtidaisinin kirpikləri saniyədə təxminən 40-60 vuruşla hərəkət edirlər (rənglənmiş SEM).



Ölçüsü, hüceyrədəki sayı və hərəkət tərzləri fərqli olsa da, kirpik və qamçı ortaq struktura malikdir. Hər ikisi membranla əhatələnmiş bir qrup mikroböyükdən ibarətdir (Şəkil 6.24a). Doqquz qoşa mikroböyükdən ibarət olan iki tək mikroböyükdən ibarət olan dairə əmələ gətirir (Şəkil 6.24b). Deməkdir ki, bütün eukariotların qamçı və kirpikləri bu “9+2” naxışlı struktura malikdir. (Hərəkətsiz birincili kirpiyin mərkəzi iki mikroböyükdən ibarətdir, yəni o, “9+0” naxışına sahibdir). Kirpik və ya qamçının bu mikroböyükdən ibarət dəstələri hüceyrə daxilində **bazal cisimcik** adlanan, strukturu sentriolə çox bənzəyən, “9+0” naxışlı struktura əsaslanır (Şəkil 6.24c). Bir çox heyvan (həmçinin insan) spermasının qamçısındakı bazal cisimcik yumurtaya daxil olur və həyatını orada sentriolə olaraq davam etdirir.

Bəs bu mikroböyükdən ibarət dəstələri qamçı və kirpiyi necə hərəkətə gətirir? Əyilmə kənar mikroböyükdən ibarət cütünü bir-birinə bağlayan **dinein** adlı böyük hərəkət proteininin iştirakıyla baş verir (Şəkil 6.24; qırmızı xətlər). Tipik dinein proteinini iki “ayağı” ilə mikroböyükdən ibarət cütü boyunca “yeriyir” və enerji mənbəyi olaraq ATP-dən istifadə edir. Bir ayaq mikroböyükdən ibarət əlaqəni saxlayarkən, digəri əlaqəni qoparıb bir addım aralıda yeni əlaqə

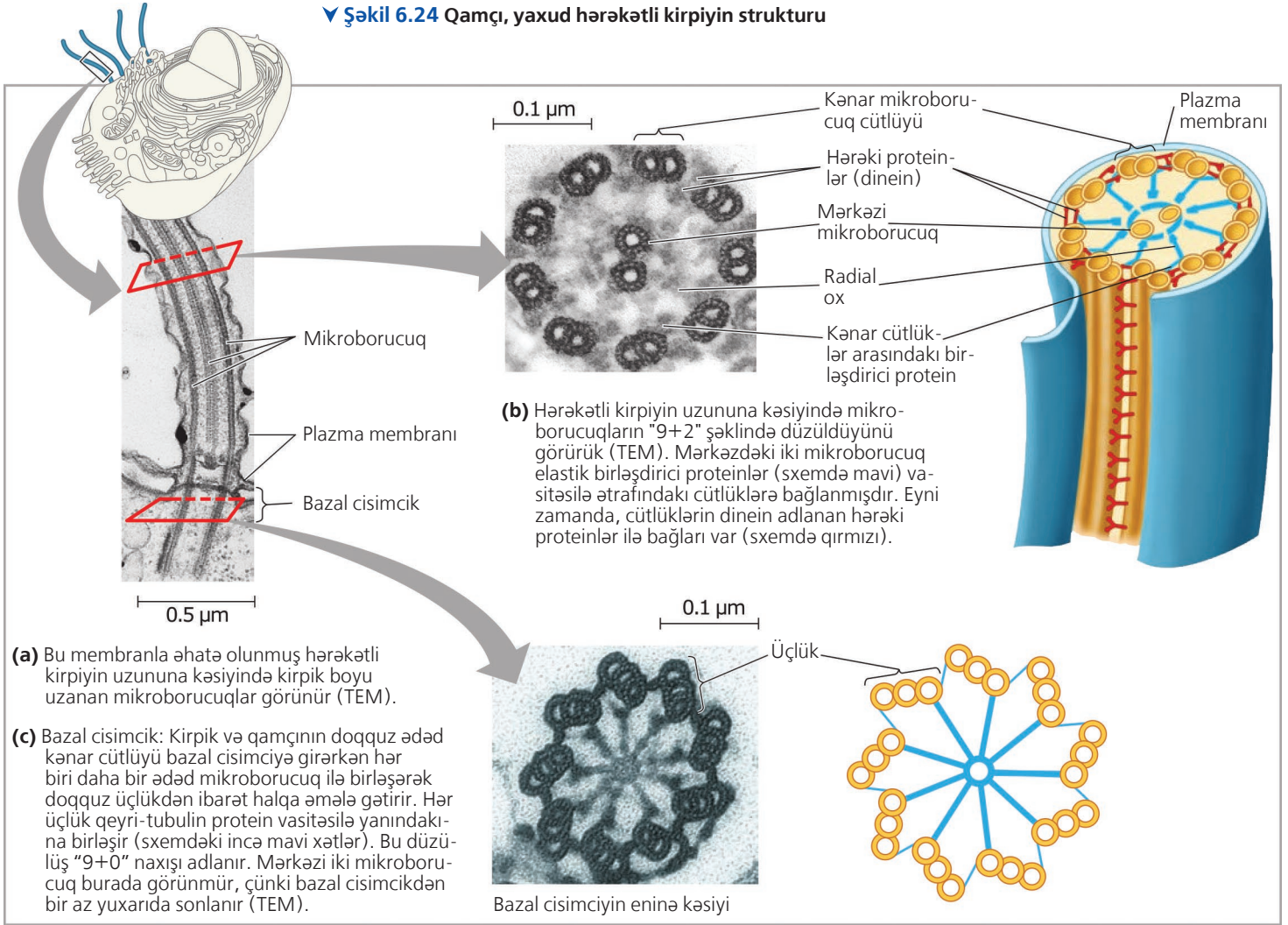
yaradır (Şəkil 6.21). Kənar cütü birləşdirici elastik proteinlər (Şəkil 6.24; göy xətlər) vasitəsilə mərkəzdəki iki mikroböyükdən ibarət cütü bağlayır. Dineinlər elə koordinasiya olunur ki, yerimə hərəkəti dairənin sadəcə bir tərəfində baş verir və nəticədə, mikroböyükdən ibarət cütü, sonda isə bütün orqanizmin əyilməsinə gətirib çıxarır. Mikroböyükdən ibarət cütü sabitləşmiş olmasaydı, dineinlərin yeriməsi mikroböyükdən ibarət cütü bir-biri üzərində sürüşməsi ilə nəticələnərdi.

Mikrofilament (Aktin filamenti)

Mikrofilamentlər nazik, içi dolu olan çubuqlardır. Onlara həmçinin aktin filamenti deyilir, çünki **aktin** adlı kürevi (qlobulyar) proteinlərdən təşkil olunmuşdurlar. Mikrofilament aktin vahidlərindən ibarət burulan qoşa zəncirdir (Cədvəl 6.1). Mikrofilamentlər xətti liflərdən əlavə, budaqlanıb şəbəkələr də yarada bilər; bunun üçün müəyyən proteinlər filamentin kənarına bağlanmalıdır. Mikrofilamentlər mikroböyükdən ibarət cütü kimi, bütün eukariot hüceyrələrdə mövcuddur.

Mikroböyükdən ibarət cütü yerinə yetirdiyi sıxılmaya davamlılıq rolundan fərqli olaraq, mikrofilamentin sitoskelet

▼ Şəkil 6.24 Qamçı, yaxud hərəkətli kirpiyin strukturu

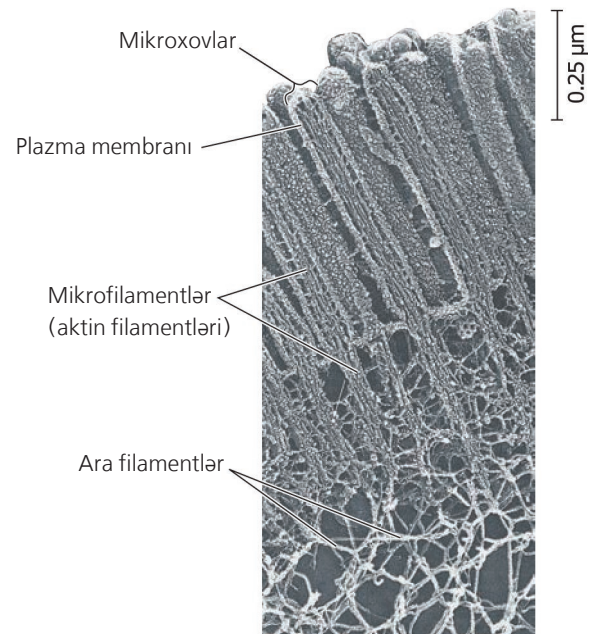


TƏSVİR ET ► (a) və (b) bəndlərindəki görüntülərdə mərkəzi mikrobörcüq cütüyünü təyin edib adını yazın. (a) bəndində onların harada sonlandığını və niyə bazal cisimciyin eninə kəşiyi olan (c) bəndində görünmədiyini izah edin.

icindəki struktural rolu dartılmaya davam gətirməkdir. Plazma membranının birbaşa altında yerləşən mikrofilament tərəfindən təşkil olunmuş üçölçülü şəbəkə (*qabıq mikrofilamentləri*) hüceyrənin formasını qoruyur (Şəkil 6.8). Bu şəbəkə sayəsində hüceyrə sitoplazmasının *qabıq* adlanan xarici təbəqəsi, axıcı daxili sitoplazmadan fərqli olaraq, yarıbərk jeleyəbənzər formada olur. Qida-sorucu bağırsaq hüceyrələri kimi bəzi növ heyvan hüceyrələrində mikrofilament dəstələri mikrovax adlanan, hüceyrənin səth sahəsini artıran zərif çıxıntıların da özəyini təşkil edir (Şəkil 6.25).

► Şəkil 6.25 Mikrofilamentlərin struktural rolu.

Qidasorucu bağırsaq hüceyrəsinin səth sahəsi mikrovax adlanan mikrofilament dəstələri ilə dəstəklənmiş hüceyrəvi çıxıntılarla genişlənir. Bu aktin filamentləri ara filament şəbəkəsinin daxilinə bərkidilmişdir (TEM).



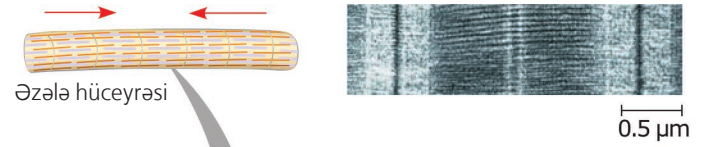
Mikrofilamentlərin hüceyrə hərəkətindəki rolu yaxşı öyrənilmişdir. Minlərlə aktin filamenti, **miozin** adlı proteindən ibarət daha qalın filamentlərlə qarşılıqlı əlaqəyə girərək əzələ hüceyrələrinin yığılmasına səbəb olur (**Şəkil 6.26a**); əzələnin yığılma mexanizmi Başlıq 50.5-də daha geniş təsvir olunmuşdur. Birlüceyrəli eukariot olan amöb və insanın ağ qan hüceyrəsində olan aktin və miozin proteinlərinin yaratdığı məhəlli yığılmalar nəticəsində hüceyrənin amöbvari hərəkəti (iməkləmə, sürünmə) yaranır. Hüceyrə **pseudopod** (yun. *pseudes* yalançı, *pod*, ayaq deməkdir) adlanan hüceyrə çıxıntılarını uzadaraq onlara doğru hərəkət edir və bu yolla səth üzərində sürünür (**Şəkil 6.26b**). Bitki hüceyrələrində aktin proteinləri **sitoplazma axını** adlanan hüceyrədaxili dairəvi sitoplazma axışına kömək edir (**Şəkil 6.26c**). Xüsusilə, böyük bitki hüceyrələrində geniş yayılmış bu proses hüceyrə daxilində orqanel yerdəyişməsinə və maddə paylanmasını sürətləndirir.

Ara Filament

Mikroborucuqdan kiçik, mikrofilamentdən isə böyük olan bu elementlər müvafiq olaraq **ara filament** adlanır (Cədvəl 6.1). Mikroborucuq və mikrofilamentlər bütün eukariotlarda mövcud olduğu halda, ara filamentə ancaq onurğalılar daxil olmaqla, bəzi heyvanların hüceyrələrində təsadüf olunur. Mikrofilamentlər kimi dartılmaya qarşı müqavimətdə ixtisaslaşmış ara filamentlər müxtəlif sitoskelet elementlərindən ibarət qrupdur. Hər qrup bəlli protein sinfinə aid keratin kimi spesifik vahidlərdən əmələ gəlir. Bunun əksinə, mikroborucuq və mikrofilament isə bütün eukariot hüceyrələrdə eyni diametrə və eyni tərkibə malikdir.

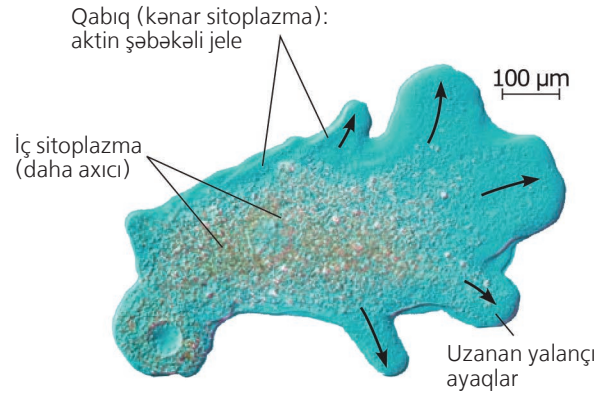
Hüceyrənin bir tərəfində parçalanıb digər tərəfində yenidən əmələ gələn mikroborucuq və mikrofilamentlə müqayisədə, ara filament hərəkətsiz və statik strukturdur. Hüceyrə öldükdən sonra belə, ara filament şəbəkəsi varlığını davam etdirir; məsələn, insan dərisinin xarici təbəqəsi keratin filamenti ilə zəngin ölü hüceyrələrdən ibarətdir. Mikroborucuq və mikrofilament şəbəkəsini əridən kimyəvi müdaxilələrdən sonra, canlı hüceyrə sitoplazmasından geriye öz formasını qoruyan ara filament şəbəkəsi qalır. Bu, ara filamentlərin qeyri-adi dayanıqlılığının göstəricisidir. Onlar hüceyrə formasının əmələ gəlməsində və bəlli orqanellərin yerini sabitləməkdə önəmli rol oynayır. Məsələn, nüvə adətən ara filamentdən yaradılmış qəfəsdə yerləşir və sitoplazmanın daxilinə uzanan filament budaqları ilə sabitlənir. Digər ara filamentlər isə nüvənin daxili səthini örtən nüvə laminasını təşkil edir (**Şəkil 6.9**). Ara filament hüceyrə formasının yaranmasına kömək edərək hüceyrənin bir sıra spesifik funksiyasının icrasına imkan yaradır. Məsələn, ara filament şəbəkəsi bağırsağın mikrokovunu əmələ gətirən mikrofilamentlər üçün bünövrə rolunu oynayır. (**Şəkil 6.25**). Beləliklə, müxtəlif ara filament növləri birlikdə hüceyrənin sabit gövdəsini formalaşdırırlar.

Şəkil 6.26 Mikrofilament və hərəkət. Üç nümunə ilə aktin filamentləri ilə hərəkət proteinləri arasındakı qarşılıqlı əlaqənin hüceyrəni necə hərəkətə gətirdiyi təsvir olunmuşdur.

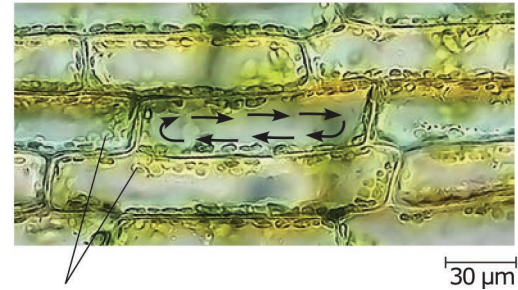


(a) Əzələ hüceyrəsinin yığılmasında miozin motorlarının rolu.

Miozin çıxıntılarının (başlıq) "yeriməsi" nəticəsində paralel yerləşən miozin və aktin filamentləri bir-birinə nəzərən hərəkət edir və aktin filamentləri arasındakı məsafə azalır (qırmızı oxlar). Bu proses əzələ hüceyrəsinin qısalması ilə nəticələnir. Əzələ yığılması bir çox əzələ hüceyrəsinin eyni anda qısalmasıdır (TEM).



(b) Amöbvari yerdəyişmə. Aktin filamentlərinin miozin ilə qarşılıqlı əlaqəsi nəticəsində hüceyrə yığılır və hüceyrənin arxa tərəfi (sol) irəliyə doğru (sağa) çəkilir. (LM)



(c) Bitki hüceyrəsində sitoplazma axını. Sitoplazma təbəqəsi aktin filamentlərinin əmələ gətirdiyi ciğir boyunca hüceyrə içində dövr edir. Bəzi orqanellərə bağlanan miozin motorları aktin ilə birlikdə sitoplazma axınıni əmələ gətirir. (LM).

YOXLAMA 6.6

1. Qamçı və kirpiyin necə əyildiyini təsvir edin.
2. **ƏGƏR** ➤ Kartagener sindromundan əziyyət çəkən kişilər sonsuz olur, çünki spermaları hərəkət edə bilmir. Bu insanlar ağciyər infeksiyasına da dayanıqlı olurlar. Xəstəliyin səbəbi genetikdir. Sizcə xəstəliyə yol açan nöqsan nədir?

BAŞLIQ 6.7

Hüceyrəxarici komponentlər və hüceyrəarası əlaqələr hüceyrədə gedən prosesləri koordinasiya edir

Hüceyrənin içində səyahət edib, onun daxili komponentlərini öyrəndikdən sonra mikroskopik dünyanın səthinə qayıdaraq, səyahətimizi buradakı əhəmiyyətli funksiyalara sahib strukturlarla bitirək. Plazma membranı adətən canlı hüceyrənin sərhədi qəbul edilir, lakin bir çox hüceyrə istehsal etdiklərini xaricə çıxarır. Hüceyrənin ifraz etdiyi bu maddə və strukturlar xaricdə yerləşsə də, hüceyrə fəaliyyətində bir çox təməl funksiya yerinə yetirdiyi üçün onların tədqiqi əhəmiyyətlidir.

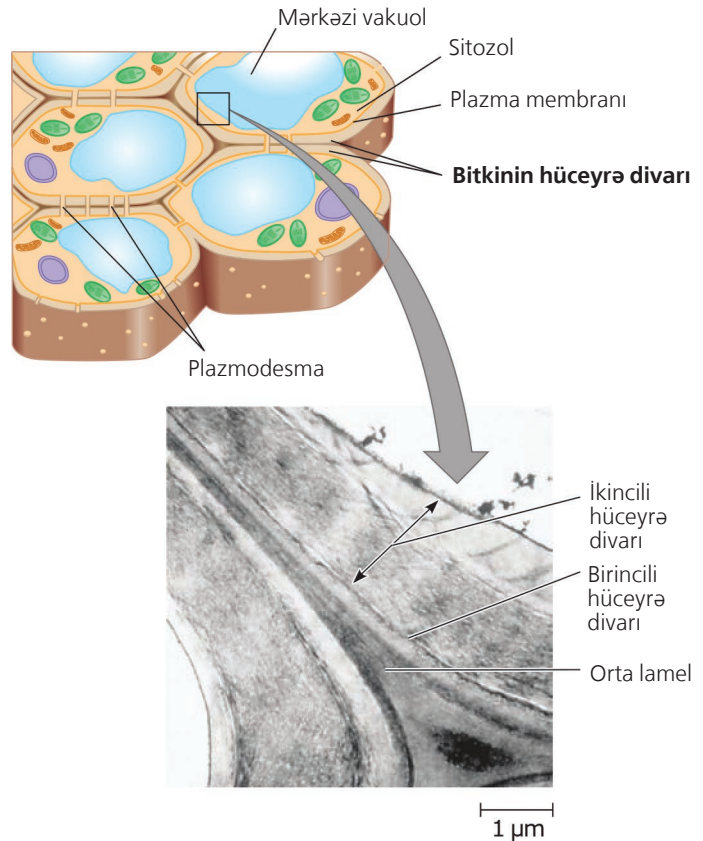
Bitkinin Hüceyrə Divarı

Hüceyrə divarı bitki hüceyrəsinin xarici strukturudur (**Şəkil 6.27**) və bitki hüceyrəsini heyvan hüceyrəsindən ayıran xassələrdən biridir. Divar bitki hüceyrəsini qoruyur, ona forma verir və həddən artıq suyun içəri daxil olmasının qarşısını alır. Bitkinin ixtisaslaşmış hüceyrələrindəki güclü divarları onu bütövlükdə Yer kürəsinin cazibə qüvvəsi qarşısında ayaqda tutur. Şəkil 6.5 və 6.8-dən görüldüyü kimi, prokariotlar, göbələklər və bəzi birhüceyrəli eukariotlar da hüceyrə divarına malikdir. Bunu Bölmə 5-də müzakirə edəcəyik.

Bitkinin hüceyrə divarı plazma membranından dəfələrlə qalındır: 0.1 μm ilə bir neçə mikrometr arasında dəyişir. Divarın kimyəvi tərkibi bir bioloji növdən digərinə, hətta eyni bitkinin hüceyrə tipləri arasında dəyişsə də, divarın təməl stukturu bənzərdir. Sellüloz sintaz adlı enzim tərəfindən istehsal olunan, sellüloz polisaxaridindən təşkil olunmuş mikroliflər (**Şəkil 5.6**) hüceyrəxarici boşluğa ifraz olunaraq xaricdəki digər polisaxarid və protein matrisinin daxilinə yerləşir. Bu güclü liflərin matrisin içinə yerləşməsi dəmirin betona batırılması ilə əldə olunan dəmir-beton konstruksiyaya bənzəyir.

Cavan bitki hüceyrəsi əvvəlcə **birincili hüceyrə divarı** adlanan nazik və elastik struktur əmələ gətirir (**Şəkil 6.27**-dəki mikroqraf). Yanaşı hüceyrələrin birincili hüceyrə divarları arasında **orta lamel** adlı, əsası yapışqan polisaxarid olan pektindən ibarət nazik təbəqə yaranır. Orta lamel qonşu hüceyrələri bir-birinə yapışdırır. (Pektin kulinariyada jele və cemi qatılaşıdırmaq üçün istifadə olunur). Hüceyrə yetkinləşib böyüməyə dayandıqdan sonra divar sərtləşməyə başlayır. Bəzi hüceyrələr

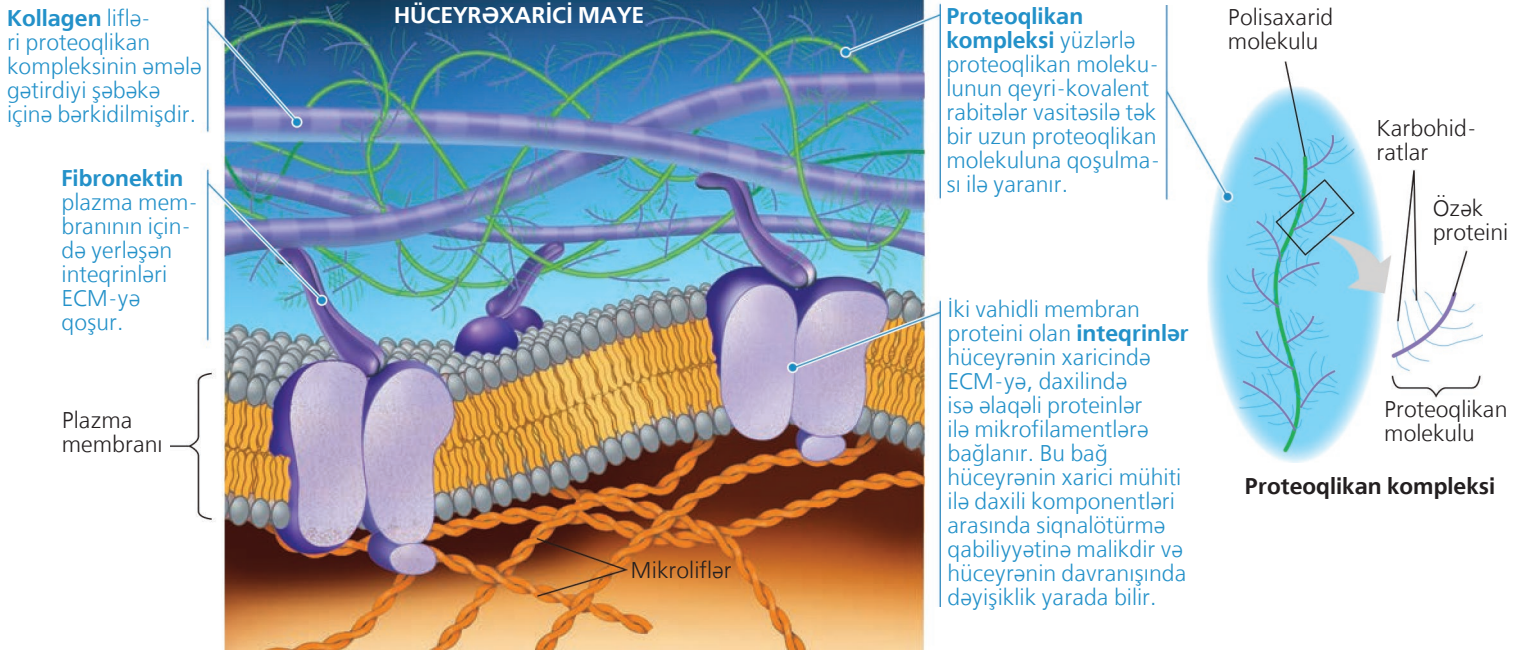
Şəkil 6.27 Bitkinin hüceyrə divarı. Sxemdə hüceyrə divarı, böyük vakuol, nüvə, bir neçə mitoxondri ilə xloroplasta malik hüceyrələr təsvir olunub. Elektron mikroqrafda yanaşı hüceyrələr arasındakı divar görünür.



bunu sadə yolla, birincili hüceyrə divarı içinə bərkidici maddə ifraz etməklə, digərləri isə birincili divarla plazma membranı arasına **ikincili hüceyrə divarı** hörməklə edir. Adətən üst-üstə yığılmış təbəqələrdən ibarət ikincili divar hüceyrəni qoruyub ona dəstək verəcək gücdə olan dayanıqlı maddədən əmələ gəlir. Məsələn, odun əsasən ikincili divarda yığılır. Hüceyrə divarında adətən növbəti mövzumuzlardan olan plazmodesma adlı kanallar da mövcuddur.

Heyvan Hüceyrəsinin Hüceyrəxarici Matrisi – ECM

Heyvan hüceyrəsi bitki kimi hüceyrə divarına sahib olmasa belə, mürəkkəb **hüceyrəxarici matrisə** (ing. *extracellular matrix*, **ECM**) malikdir. ECM-nin əsas tərkibi qlikoprotein və hüceyrə tərəfindən ifraz olunan digər karbohidratlı molekulardır. (Xatırladaq ki, qlikoprotein adətən qısa şəkər zəncirlərinin kovalent rabitəylə proteinlərə bağlanması ilə əldə olunur). Bir çox heyvan hüceyrəsində ECM-nin əsas tərkibi hüceyrələr ətrafında güclü liflər əmələ gətirən **kollagen** qlikoproteinidir (**Şəkil 5.18**). Maraqlıdır ki, insan vücudunun bütün proteinlərinin 40%-ni kollagen təşkil edir. Kollagen lifləri hüceyrənin ifraz etdiyi **proteoqlikan** molekulalarından hörülmüş şəbəkə içinə yerləşir (**Şəkil 6.28**). Proteoqlikan molekulu kiçik özək proteinindən çıxan və ona kovalent



▼ **Şəkil 6.28 Heyvan hüceyrəsinin hüceyrəxarici matrisi (ECM).** ECM-nin molekulyar tərkib və strukturu hüceyrə növünə görə dəyişir. Burada təsvir olunan ECM-də üç növ molekul mövcuddur: kollagen, fibronektin və proteoqlikanlar.

rabitə ilə bağlanan çoxsaylı karbohidrat zəncirindən ibarətdir. Bu karbohidrat zəncirlərinin miqdarı bütün maddənin 95%-ə qədərini təşkil edə bilər. Yüzrlə proteoqlikan molekulu bir uzun polisaxarid molekulu ətrafına toplaşaraq kovalent olmayan bağlar vasitəsilə nəhəng proteoqlikan kompleksləri əmələ gətirə bilər (Şəkil 6.28). Bəzi hüceyrələr ECM kompleksinə **fibronektin** kimi ECM qlikoproteinləri vasitəsilə qoşulur. Fibronektin və digər ECM proteinləri plazma membranında yerləşən **inteqrin** adlı səthi reseptor proteinlərinə bağlanır. İnteqrin proteini plazma membranı boyunca uzanaraq, sitoplazma tərəfində sitoskelet mikrofilamentinə qoşulmuş əlaqəli proteinə bağlanır. *İnteqrin* termini *inteqrasiya* (lat. *integrare*, birləşdirmək, bütünləşmək) sözündən gəlir: İnteqrin ECM ilə sitoskelet sistemi arasında siqnal ötürücü vəzifəsini yerinə yetirərək, xarici və daxili dəyişiklikləri bir-birilə əlaqələndirir, inteqrasiya edir.

İnteqrin, fibronektin və digər ECM proteinləri üzərində aparılan tədqiqatlar göstərir ki, ECM hüceyrənin həyatında önəmli rol oynayır. ECM inteqrin vasitəsilə hüceyrə ilə xəbərləşərək hüceyrənin davranışını dəyişdirə bilər. Məsələn, inkişaf edən embrionun bəzi hüceyrələri hüceyrəxarici matris liflərini yolgöstərici kimi istifadə edib, öz mikrofilamentlərini bu cığırlara uyğunlaşdıraraq bəlli yollarla köç edirlər. Alimlər hüceyrə ətrafındakı ECM-nin nüvə içindəki genlərin fəaliyyətinə də təsir edə bildiyini aşkar etmişlər. Ehtimal ki, informasiya ECM-dən nüvəyə mexaniki, kimyəvi siqnalötürmə, yaxud bunların birləşdiyi üçüncü bir yol ilə ötürülür. Mexaniki siqnalötürmə fibronektin, inteqrin və sitoskeletin mikrofilamentlərini istifadə edir. Sitoskeletdəki dəyişikliklər isə, öz növbəsində, hüceyrədaxili siqnalötürmə yollarını hərəkətə gətirə bilər. Onlar da hüceyrənin istehsal etməkdə olduğu protein profilində dəyişiklik

yaradaraq hüceyrənin ümumi fəaliyyətini dəyişdirir. Bu yolla müəyyən toxumanın hüceyrəxarici matrisi (ECM) o toxumaya aid bütün hüceyrələri koordinasiya etməyə kömək edir. İrəlidə də görəcəyimiz kimi, hüceyrələr arasındakı birbaşa əlaqələr də bu koordinasiyada iştirak edir.

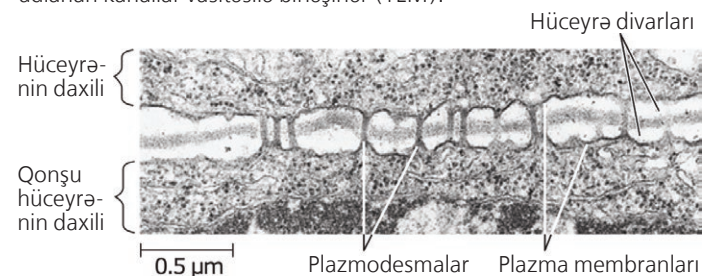
Hüceyrə qovşağı

Bitki və heyvanlarda hüceyrələr birləşərək toxuma, orqan və orqan sistemləri yaradırlar. Hüceyrələr adətən bir-birinə yapışırlar, qonşuları ilə birbaşa fiziki əlaqə qurduqları bölgələr vasitəsilə xəbərləşir, qarşılıqlı əlaqə qururlar.

Bitki Hüceyrəsinin Qovşağı: Plazmodesma

Bitkinin cansız hüceyrə divarı hüceyrələri bir-birindən tamamilə təcrid edirmiş kimi görünə bilər. Əslində isə, **Şəkil 6.29**-da görüldüyü kimi, hüceyrə divarı **plazmodesma** (yun. *desma* bağ deməkdir) adlanan və hüceyrələri birləşdirən çoxsaylı dəliklərə malikdir. Plazmodesmanın içindən keçən sitozol yanaşı hüceyrələrin kimyəvi mühitini bir-birilə

▼ **Şəkil 6.29 Bitki hüceyrələri arasındakı plazmodesma.** Qonşu hüceyrələrin sitoplazmaları aralarındakı divardan keçən plazmodesma adlanan kanallar vasitəsilə birləşirlər (TEM).

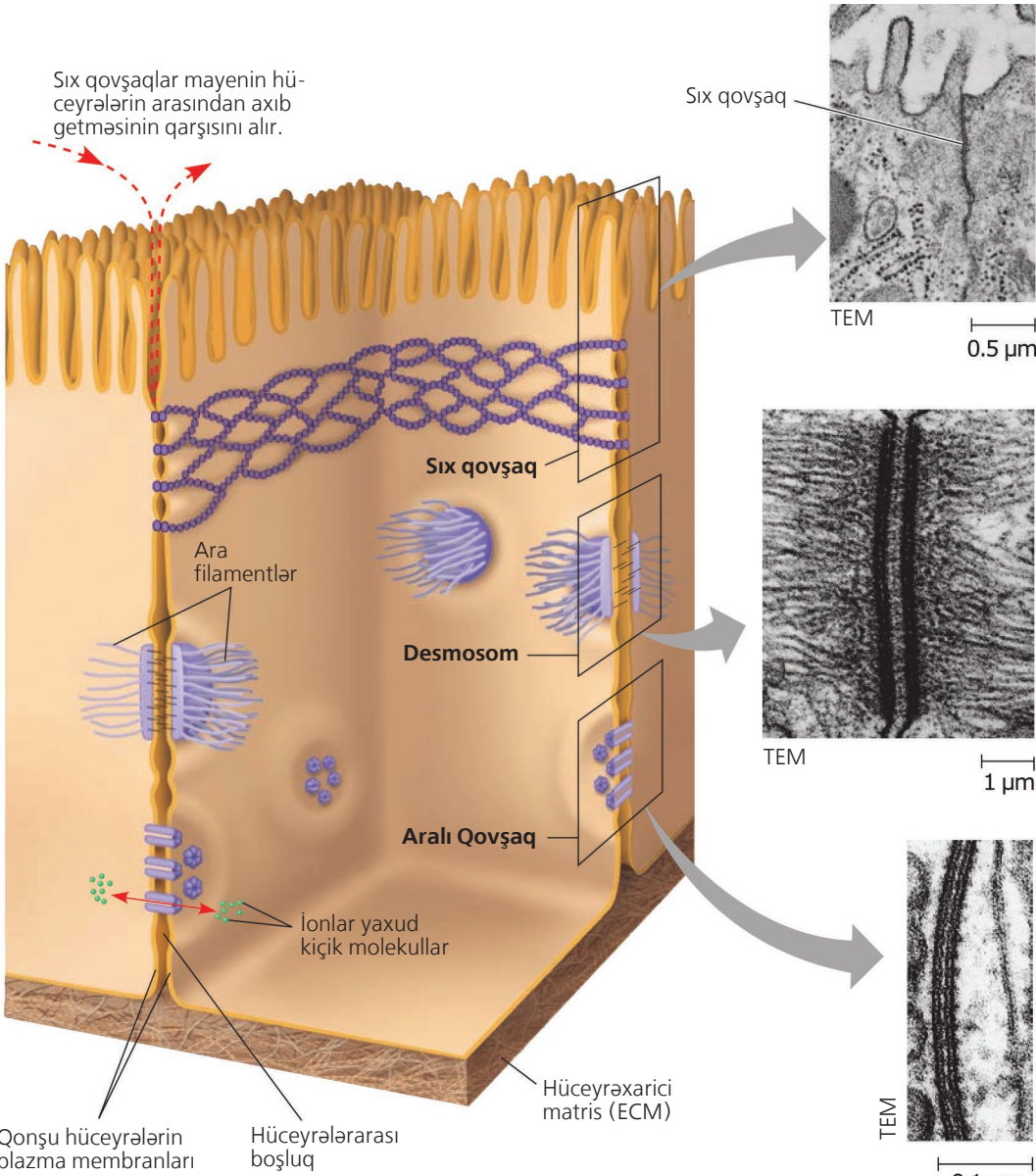


əlaqələndirir. Bu qovşaqlar bitkinin əksər hüceyrələrini birləşdirərək onu vahid canlı varlığa çevirir. Yanaşı hüceyrələrin plazma membranları plazmodesma kanalının iç üzünü örtərək bir-birilə birləşir. Beləcə, plazma membranları biri digərinin davamı kimidir. Su və kiçik həllolan maddələr hüceyrədən-hüceyrəyə sərbəst şəkildə keçə bilər. Bir sıra elmi təcrübələr də göstərir ki, bəzi hallarda müəyyən protein və RNA molekulaları da buradan keçməyə qadirdir (Başlıq 36.6). Hüceyrələr arasında daşınan makromolekulların sitoskelet lifləri vasitəsilə plazmodesmaya çatdığı təxmin olunur.

Heyvan Hüceyrəsinin Qovşaqları: desmosom, sıx və aralı qovşaqlar

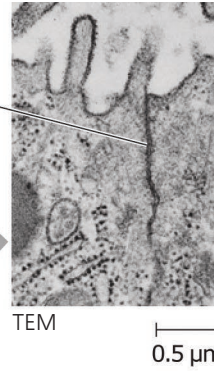
Heyvanlarda üç növ hüceyrə qovşağı mövcuddur: *sıx qovşaq*, *desmosom* və *aralı qovşaq*. Aralı qovşaq bitki plazmodesmasına bənzəsə də, onun dəlikləri membranlı deyil. Hər üç növ hüceyrə qovşağı, xüsusilə vücudun daxili və xarici səthlərini örtən epitel toxumasında zəngindir. **Şəkil 6.30**-da bağırsaq örtüyünün epitel hüceyrəsi üzərindəki sözügedən qovşaqları təsvir olunmuşdur.

▼ Şəkil 6.30 Heyvan Toxumasının Hüceyrə Qovşaqlarına Səyahət



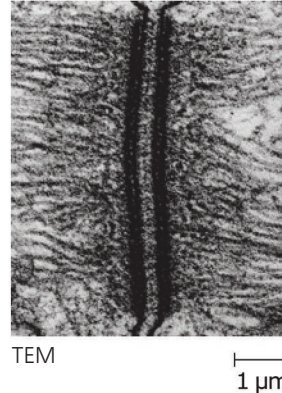
Sıx qovşaqlar

Qonşu hüceyrələrin plazma membranları **sıx qovşaqlarda** bir-birinə çox kip şəkildə spesifik proteinlər vasitəsilə bağlanır. Hüceyrə ətrafında fasiləsiz qeyri-keçirici zolaqlar əmələ gətirən sıx qovşaqlar hüceyrəxarici mayenin epitel hüceyrə təbəqəsindən sızıb keçməsinin qarşısını alır (qırıq qırmızı oxlar). Məsələn, dəri hüceyrələri arasındakı sıx qovşaqlar bizi sukeçirməz edir.



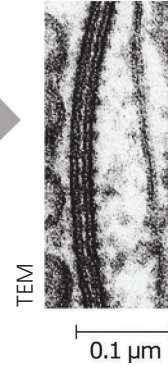
Desmosom

Desmosom (*lövbar qovşağının* bir növü) pərcim düyməsi kimi hüceyrələri möhkəm şəkildə bir müstəvidə birləşdirir. Keratin kimi güclü proteinlər desmosomu sitoplazma içinə bərkidir. Desmosom əzələ hüceyrələrini bir-birinə bağlayır. Bəzi "əzələ dartılması" növləri desmosom yırtılması səbəbilə baş verir.



Aralı Qovşaq

Eyni zamanda, *kommunikasiya qovşağı* adlandırılan **aralı qovşaq** hüceyrədən digər yanaşı hüceyrəyə sitoplazma kanalı əmələ gətirir və beləcə, funksional olaraq bitki plazmodesmasına bənzəyir. Aralı qovşaq içindən ion, şəkər, aminturşu və digər kiçik molekulaların keçə bildiyi membran proteinlərinin əmələ gətirdiyi bir dəlikdir. Aralı qovşaq ürək əzələsi kimi bir çox toxuma və heyvan embrionunda hüceyrəarası kommunikasiyanın zəruri elementlərindəndir.



YOXLAMA 6.7

1. Bitki və heyvan hüceyrəsi struktur cəhətdən birhüceyrəli eukariotlardan hansı cəhətləri ilə fərqlənir?
2. **ƏGƏR** ➤ Bitkinin hüceyrə divarı, yaxud heyvan hüceyrəxarici matrisi (ECM) keçirici olmasa, hüceyrənin funksiyası necə dəyişər?
2. **ƏLAQƏ QUR** ➤ Sıx qovşağı əmələ gətirən polipeptid zəncir parçanın iplə tikilməsinə bənzər şəkildə membranı dörd dəfə qət edir. Qovşaq iki hüceyrəxarici halqa, bir qısa sitoplazmik halqa, C- və N-sonluq quyruqlardan ibarətdir. Şəkil 5.14-ə baxaraq bu sıx qovşaq proteininin aminturşu ardıcılığı haqda hansı təxminləri etmək mümkündür?

BAŞLIQ 6.8

Hüceyrə onu əmələ gətirən hissələrin cəmindən böyükdür

Hüceyrənin ümumi bölməli quruluşundan başlayaraq, hər bir orqanenin memari quruluşuna uzanan geniş hüceyrə səyahətimiz boyunca strukturun funksiya ilə əlaqəsini göstərən bir çox nümunəyə rast gəldik. (Burada Şəkil 6.8-ə qayıdıb hüceyrə strukturunu yenidən gözdən keçirmək faydalı olacaqdır).

Hüceyrənin daha kiçik parçalarını öyrənərkən unutmayın ki, komponentlərin heç biri təkbaşına işləyə bilmir. Hüceyrə komponentlərinin bir-birinə necə inteqrasiya olunduğunu, necə pərçimləndiyini anlamaq üçün **Şəkil 6.31**-dəki mikroskopik mənzərəyə baxın. Buradakı böyük hüceyrə makrofaqdır (Şəkil 6.13a). O, bakteriyaları (balaca hüceyrələr) faqositik qovuqucuğa alıb həzm edərək məməli bədənini infeksiyaya qarşı qoruyur.

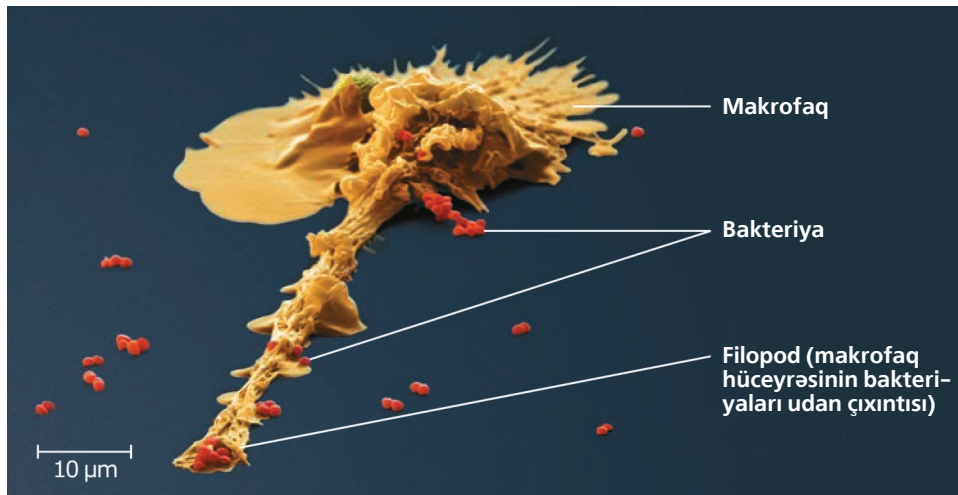
Makrofaq psevdopod (spesifik olaraq filopod) vasitəsilə səth boyunca sürünərək bakteriyaya çatır. Proses zamanı aktin filamentləri sitoskeletin digər elementləri ilə əməkdaşlıq edir. Bakteriya makrofaq tərəfindən udulduqdan sonra mürəkkəb endomembran sistemin əmələ gətirdiyi lizosom onu məhv edir. Lizosomun həzmedici enzimləri, həmçinin bütün sitoskelet proteinləri ribosomlar tərəfindən istehsal olunur. Bu proteinlərin sintezi isə nüvədəki DNA-dan göndərilən genetik informasiya əsasında proqramlaşdırılır. Bu proseslər isə, öz növbəsində, mitoxondri tərəfindən ATP şəklində təmin edilən enerjiyə ehtiyac duyur.

Hüceyrənin funksiyası onun nizamlı quruluşundan qaynaqlanır. Hüceyrə parçalarının cəmindən daha böyük olan canlı vahiddir. Xarici görünüşdən hüceyrəvi proseslərin bir-birinə necə yaxşı inteqrasiya olunduğunu görmək mümkündür (Şəkil 6.31). Bəs hüceyrənin daxilindəki təşkilatlanma necədir? Biologiya elminin müxtəlif hüceyrəvi proseslərini öyrənməyə davam etdikcə, hüceyrənin memari struktur və hissələrini beyində canlandırmağa çalışmaq sizə kömək edəcəkdir. **Şəkil 6.32** hüceyrədəki molekul və makromolekullar ilə yanaşı, hüceyrənin struktur və orqanellərinin nisbi ölçü və quruluşları haqqında təsəvvür yaradır. Şekli tədqiq edərkən, özünü bir protein qədər kiçik təsəvvür edib, hüceyrə dünyasına səyahət edin.

YOXLAMA 6.8

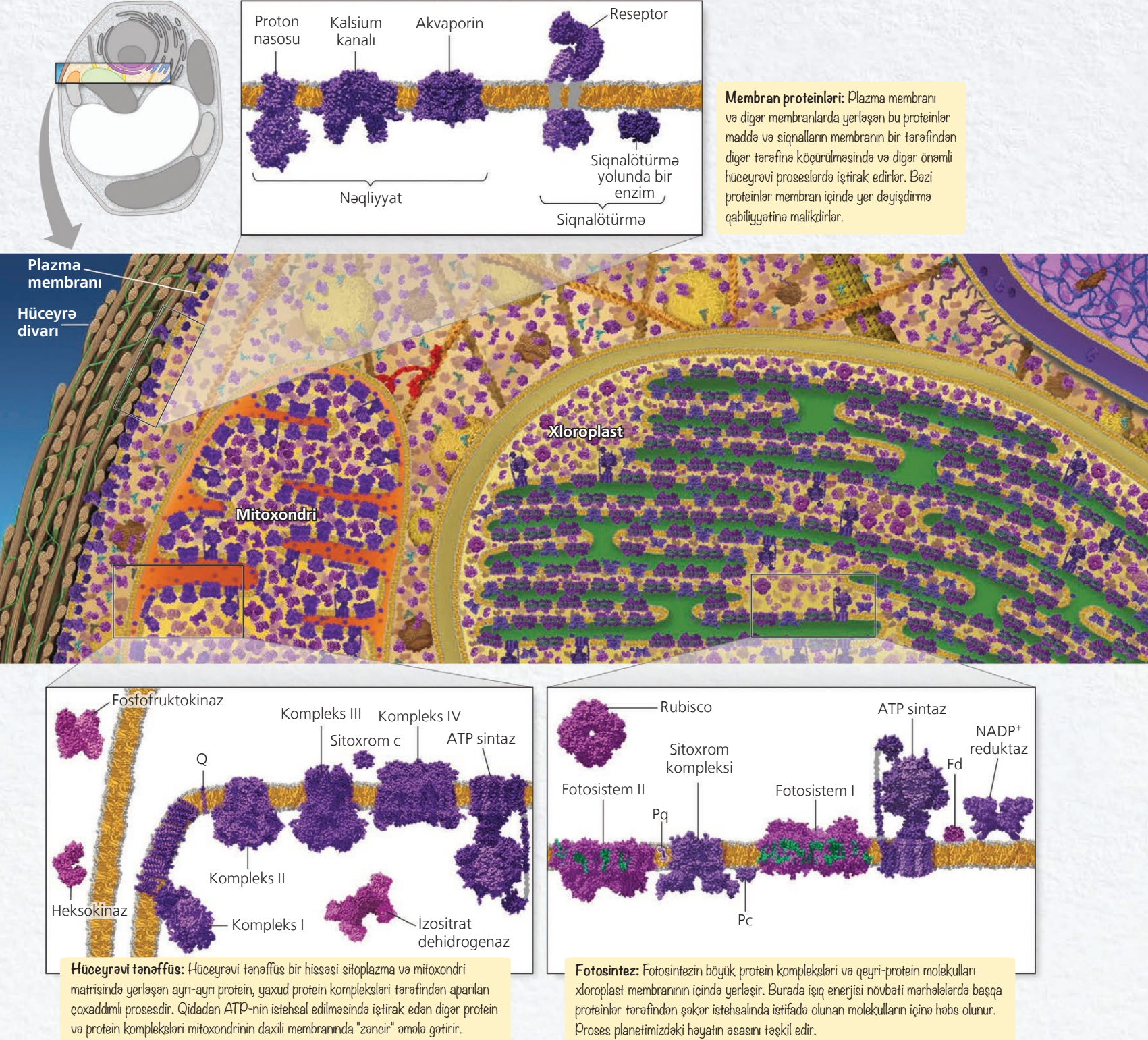
1. Şirin sulara yaşayan birhüceyrəli eukariot olan *Colpidium colpoda* bakteriya ilə bəslənir və kirpikləri ilə hərəkət edir (Şəkil 6.23b). Orqanel və digər hüceyrə strukturlarını mümkün qədər çox nəzərə alaraq, *C. colpoda* hüceyrəsində müxtəlif parçaların birlikdə necə çalışdığını təsvir edin.

▼ **Şəkil 6.31 Hüceyrəvi funksiyaların yaranması.** Buradakı makrofaq (qəhvəyi rəngli) hüceyrəsinin *Staphylococcus* bakteriyalarını (qırmızı-narıncı) tanımaq, tutmaq və daha sonra parçalamaq qabiliyyəti bütün hüceyrənin koordinasiyalı fəaliyyəti sayəsində mümkündür. Bu faqositoz prosesində iştirak edən komponentlərin arasında sitoskelet, lizosom və plazma membranı vardır (rənglənmiş SEM).

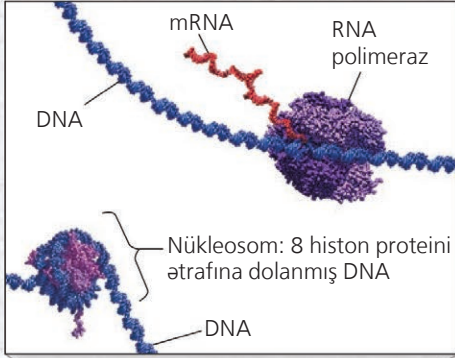


▼ Şəkil 6.32 Hüceyrənin Molekulyar Aparatlarını Təsvir Etmək

Bir bitki hüceyrəsindən kəşik göstərən orta paneldəki illüstrasiyada bütün struktur və molekullar bir-birinə həqiqi nisbətə təsvir olunub. Bəzi molekul və strukturlar daha yaxşı başa düşülməsi üçün üst və alt panellərdə eyni dərəcədə böyüdülmüşdür. Bütün protein və nuklein turşularının strukturları Protein Data Bank adlı databazadan götürülmüşdür. Strukturu təyin olunmamış bölgələr boz rəngdə göstərilmişdir.

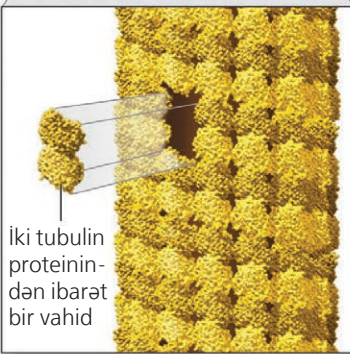
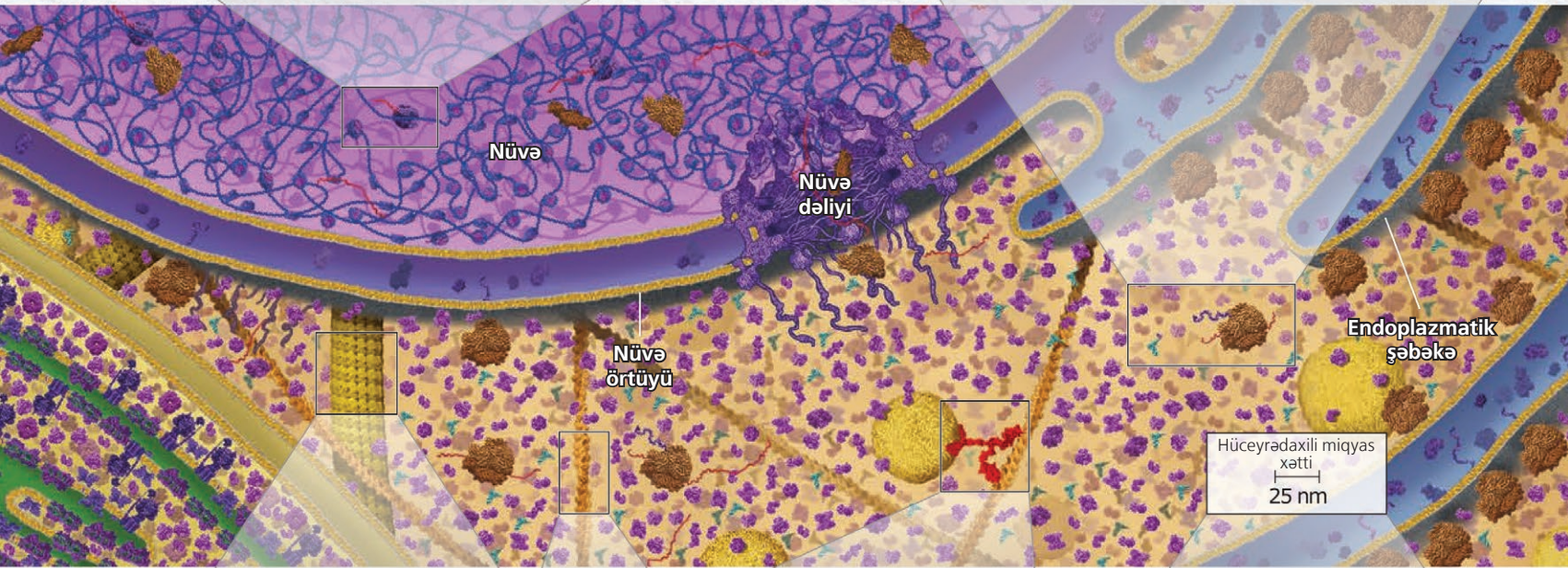
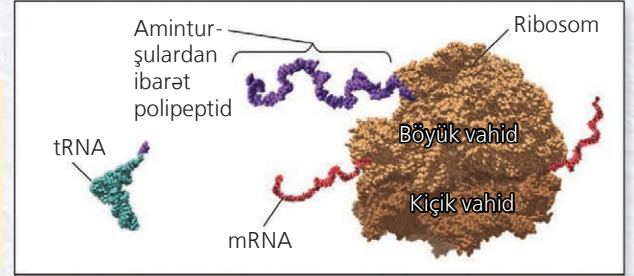


Transkripsiya: DNA ardıcılığında saxlanan informasiya nüvədə RNA polimeraz adı verilən enzim tərəfindən məlumat RNA-sına (mRNA) köçürülür. İstehsal olunduqdan sonra mRNA molekulu nüvəni nüvə dəlikləri vasitəsilə tərk edir.



Nüvə dəliyi: Bu kompleks ikiqat membranla əhatəli nüvənin ikitərəfli nəqliyyatını tənzimləyir. Nüvə dəliyindən keçən ən böyük cisimlərdən biri nüvənin içində quraşdırılan ribosom parçalarıdır.

Translyasiya: mRNA-dakı informasiya əsasında sitoplazmada spesifik ardıcılıqla düzülmüş amin turşularından ibarət bir polipeptid istehsal olunur. Burada həm transfer RNA-sı (tRNA), həm də ribosom iştirak edir. Bir böyük və bir kiçik parçadan ibarət olan eukariot ribosomu, dörd böyük ribosomal RNA (rRNA) və 80-dən çox proteindən əmələ gələn nəhəng kompleksdir. DNA-nın nükleotid ardıcılığı transkripsiya və translyasiya proseslərində vasitəçilik edən mRNA ilə polipeptid zəncirinin amin turşu ardıcılığını təyin edir.

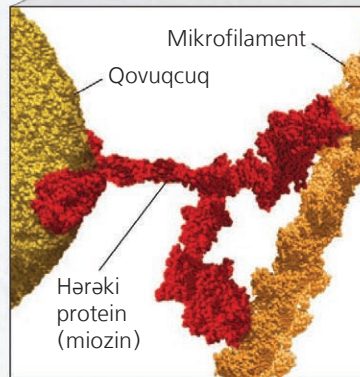


İki tubulin proteinindən ibarət bir vahid

Mikroborucuq



Mikrofilament



Mikrofilament

Qovuqcuc

Hərəkət protein (miozin)

Sitoskelet: Sitoskelet protein polimerlərindən ibarətdir. Mikroborucuqlar tubulin adlanan protein vahidindən ibarət içi boş boruşəkilli strukturlardır. Mikrofilamentlər isə aktin proteinlərindən qurulmuş iki zəncirin bir-birinə sarılması ilə əmələ gələn kəndirə bənzəyir.

Hərəkət proteinlər: Bunların vəzifəsi hüceyrə daxilindəki qovuqcucqların daşınması və orqanellərin hərəkət etdirilməsidir. Bu işlər adətən ATP hidrozilindən əldə olunan enerji tələb edir.

- 1 Bu cisimləri böyükdən-küçiyə doğru sıralayın: proton nasosu, nüvə dəliyi, sitoxrom C, ribosom.
- 2 Nükleosom və RNA polimerazin strukturuna diqqət yetirin. RNA polimerazin nükleosomdakı proteinlər tərəfindən əhatələnən DNA-da transkripsiya prosesinə başlaya bilməsi üçün ilk öncə hansı dəyişikliklər baş verməlidir?
- 3 Şəkildə mikrofilament üzərində hərəkət edən başqa bir miozin proteini tapın. Bu miozin hansı orqanelli daşıyır?

6 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 6.1

Mikroskopiya və biokimya biologiyasının əsas alətlərindəndir

- Mikroskopiya sahəsindəki inkişaf özü ilə birlikdə böyütmə, çözümlülük və kontrast parametrlərinə təsir edərək hüceyrə strukturunu öyrənmək üçün bir sıra yeniliklər gətirmişdir. Digər bir neçə mikroskopiya növü ilə yanaşı, **ışığı mikroskopiya** və **elektron mikroskopiya** bu gün də əhəmiyyətli vasitələr arasındadır.
- Hüceyrə bioloqları **hüceyrə fraksinasiyası** metodu ilə parçalanmış hüceyrələri ardıcıl sentrifüqasiya mərhələlərindən keçirərək, bəlli hüceyrə komponentlərini çöküntü halında əldə edə bilirlər.

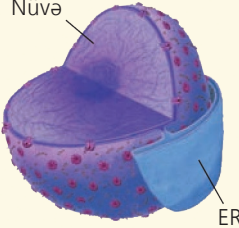
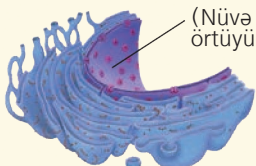
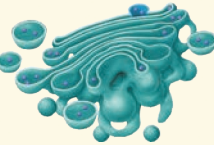
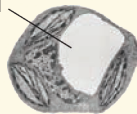
❓ *Mikroskopiya və biokimya elmləri hüceyrənin struktur və funksiyasının öyrənilməsində necə əməkdaşlıq edir?*

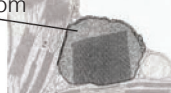
BAŞLIQ 6.2

Eukariot hüceyrə prosesləri bir-birindən ayıran daxili membrana sahibdir

- Bütün hüceyrələr **plazma membranı** ilə əhatələnmişdir.
- Prokariot hüceyrə** nüvə və digər membranla əhatəli **orqanellərə** malik deyil. **Eukariot hüceyrələr** isə prosesləri daxili membranların köməyi ilə ayrı-ayrı bölmələrdə həyata keçirirlər.
- Səth-həcm nisbəti hüceyrənin ölçü və formasına təsir edən mühüm parametrdir.
- Bitki və heyvan hüceyrəsinin orqanellərinin çoxu ortaqdır: bir nüvə, endoplazmatik şəbəkə, Golgi aparatı və mitoxondri. Xloroplast yalnız fotosintez qabiliyyəti olan eukariot hüceyrələrdə olur.

❓ *Eukariot hüceyrənin bölməli quruluşu onun biokimyəvi funksiyalarına necə təsir edir?*

	Hüceyrə komponenti	Strukturu	Funksiyası
BAŞLIQ 6.3 Eukariot hüceyrənin genetik təlimatları nüvədə yerləşir və bu təlimatlar ribosom tərəfindən yerinə yetirilir ❓ <i>Nüvə ilə ribosom arasındakı əlaqəni təsvir edin.</i>	Nüvə 	Nüvə dəliklərlə deşilmiş nüvə örtüyü (qoşa membranlı) ilə əhatələnmişdir; nüvə örtüyü və endoplazmatik şəbəkə (ER) bir-birinin davamıdır.	DNA və proteinlərdən ibarət xromatindən əmələ gələn xromosomlar vardır; ribosom parçacıqlarının yaradıldığı yer olan nüvəcik də buradadır; dəliklər maddə giriş-çixışını tənzimləyir.
	Ribosom 	Ribosom ribosomal RNA və proteindən təşkil olunan iki hissədən ibarətdir. Sitozolda sərbəst olur və ya ER-yə bağlı olur.	Protein istehsalı
BAŞLIQ 6.4 Endomembran sistem protein nəqliyyatını tənzimləyən və müxtəlif metabolik funksiyalar yerinə yetirən şəbəkədir ❓ <i>Nəqliyyat qovucuqlarının endomembran sistemdə gördüyü əsas işi təsvir edin.</i>	Endoplazmatik şəbəkə (ER) 	Membran əhatəli borucuq və qovucuqlardan ibarət geniş şəbəkə; membran lumenini sitozoldan ayırır; nüvə örtüyünə birləşir.	Hamar ER: lipid istehsalı, karbohidrat metabolizmi, Ca ²⁺ ehtiyatı, zəhər və dərmanların detoksifikasiyası Dənəvər ER: üstündəki bağlı ribosomları vasitəsilə ifrazat üçün nəzərdə tutulan (sekreter) və digər proteinlərin istehsalı; proteinə karbohidrat əlavəsilə qlikoprotein yaradılması; yeni membran istehsalı
	Golgi aparatı 	Membranlı yastı torbacıqlardan ibarət qalmaq; qütblüdür (<i>cis</i> və <i>trans</i> üzləri)	Proteinlərin, protein və fosfolipid üzərindəki karbohidratların modifikasiyası; bir çox polisaxaridin istehsalı; təyinatı qovucuqlar ilə daşınmaq olan məhsulların sinifləndirilməsi
	Lizosom 	Hidrolitik (su ilə həzm) enzimlərlə dolu membranlı torbacıq (heyvan hüceyrəsi)	Hüceyrə tərəfindən udulan materialın, habelə hüceyrənin öz makromolekul və zədələnmiş orqanellərinin yenidən istifadə məqsədilə həzmi
	Vakuol 	Böyük, membran əhatəli qovucuq	Həzm, ehtiyat saxlama, tullantıların atılması, su tarazlığı, hüceyrə böyüməsi və müdafiə

	Hüceyrə komponenti	Strukturu	Funksiyası
BAŞLIQ 6.5 Mitoxondri və xloroplast enerjini bir formadan digərinə çevirir ? Mitoxondri və xloroplastın mənşəyi haqqında endosimbiotik nəzəriyyəsi nə irəli sürür?	Mitoxondri		Qoşa membran ilə əhatəlidir; daxili membran içəriyə doğru bükülmüşdür
	Xloroplast		Adətən maye stroma ətrafında qoşa membran ilə örtülü, qranalar şəklində qalaqlanan tilakoidlərdən ibarətdir.
	Peroksisom		Təkmembranlı ixtisaslaşmış metabolik bölmə
			Hüceyrəvi tənəffüs
			Fotosintez (xloroplast bitki kimi fotosintez edən eukariot hüceyrələrdə olur)
			H atomlarını substratdan oksigenə daşıyaraq, H_2O_2 (hidrogen peroksid) istehsal edən, nəticədə suya (H_2O) çevrilən enzimlər ehtiva edir.

BAŞLIQ 6.6

Sitoskelet hüceyrənin struktur və fəaliyyətini təşkilatlandıran lif şəbəkəsidir

- Sitoskelet hüceyrədə fiziki dəstək rolunu oynayır, hərəkət və siqnalötürmədə iştirak edir.
- **Mikroborucuq** hüceyrənin formasını təyin edir, orqanellərinin hərəkətinə yön verir və bölünən hüceyrədə xromosomları bir-birindən ayırır. **Kirpik** və **qamçı** mikroborucuq vasitəsilə hərəkət edən çıxıntılardır. Birincili kirpik hissetmə və siqnalötürmədə iştirak edir. **Mikrofilament** əzələ yığılması, amöbvari hərəkət və **sitoplazma axını** proseslərində iştirak edir; mikroovların özəyini təşkil edir. **Ara filament** hüceyrə şəklinin formalaşdırılmasına kömək edir və orqanelləri sabitləyir.

? Hərəkət proteinlərinin eukariot hüceyrə daxilindəki yerləşmədə və bütün hüceyrə hərəkətindəki rolunu təsvir edin.

BAŞLIQ 6.7

Hüceyrəxarici komponentlər və hüceyrəarası əlaqələr hüceyrədə gedən prosesləri koordinasiya edir

- Bitki hüceyrə divarı sellüloz lifləri, başqa polisaxaridlər və proteinlərdən əmələ gələn strukturdur.
- Heyvan hüceyrəsi qlikoprotein və proteoqlikan ifraz edərək dəstək, yapışma (adheziya), hərəkət və tənzimləmə rol oynayan **hüceyrəxarici matris** (ECM) yaradır.
- Hüceyrə qovşağı yanaşı hüceyrələri bir-birinə bağlayır. Bitki qonşu hüceyrələrinin içindən keçən **plazmodesmaya** sahibdir. Heyvan hüceyrəsində isə **sıx qovşaq**, **desmosom** və **aralı qovşaq** var.

? Bitki hüceyrəsinin divarı ilə heyvan hüceyrəsinin hüceyrəxarici matrisini (ECM) struktur və funksiya baxımından müqayisə edin.

BAŞLIQ 6.8

Hüceyrə onu əmələ gətirən hissələrin cəmindən böyükdür

- Aktiv hüceyrədə bir çox komponent birlikdə fəaliyyət göstərir.
- ? Hüceyrə bakteriyayı udarkən nüvə bu prosesdə hansı rol oynayır?

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

- Aşağıdakılardan hansı endomembran sistemin bir hissəsi deyildir?
A) Nüvə örtüyü C) Xloroplast
B) Golgi aparatı D) Plazma membranı
- Aşağıdakı strukturlardan hansı bitki və heyvan hüceyrəsində mövcuddur?
A) Xloroplast C) Mərkəzi vakuol
B) Mitoxondri D) Sentirol

3. Aşağıdakılardan hansı prokariot hüceyrədə mövcuddur?

- A) Mitoxondri C) Ribosom
B) Nüvə örtüyü D) Xloroplast

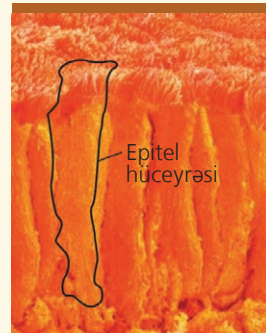
Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

- Sianidin ATP istehsalında iştirak edən ən az bir molekula birləşdiyi məlumdur. Sianid hüceyrənin ən çox hansı hissəsində toplanır?
A) Mitoxondri C) Peroksisom
B) Ribosom D) Lizosom
- Aşağıdakılardan hansı lizosomların öyrənilməsi üçün ən uyğun hüceyrə ola bilər?
A) Əzələ hüceyrəsi C) Bakteriya
B) Sinir hüceyrəsi D) Faqositozedici ağ qan hüceyrəsi
- TƏSVİR ET** Aşağıda sadalanan strukturlara sahib iki eukariot hüceyrə çəkin və adlarını yanına qeyd edin. Hüceyrələrin bu daxili strukturları arasında mümkün bütün bağları da göstərin. Strukturlar: nüvə, dənəvər ER, hamar ER, mitoxondri, sentrosom, xloroplast, vakuol, lizosom, mikroborucuq, hüceyrə divarı, ECM, mikrofilament, Golgi aparatı, ara filament, plazma membranı, peroksisom, ribosom, nüvəcik, nüvə dəliyi, qovuqucuq, qamçı, mikroov, plazmodesma.

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

- TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** (a) Təkamülün vahid bir proses olduğunu ən yaxşı əks etdirən hüceyrənin hansı strukturlarıdır? (b) Hüceyrənin ixtisaslaşmış struktur müxtəlifliyini əks etdirən bir misal verin.
- ELMI TƏDQIQAT** Təyinatı plazma membranı olan bir protein düşünün. Bu protein yerinə oturduğunda uzantıları membranın hər iki tərəfindən çıxmalıdır. Fərz edin ki, bu protein üçün genetik informasiyanı daşıyan mRNA hüceyrə kulturasındakı ribosomlar tərəfindən artıq translyasiya olunub. Fraksinasiya (Şəkil 6.4) prosesindən sonra bu proteini hansı hissədə axtarardınız? Cavabınızı proteinin keçdiyi yolları təsvir edərək izah edin.
- ESSE: TƏŞKİLAT** Canlı həyatın tərifinə daxil olan bəzi xassələri əsas götürərək və hüceyrənin struktur ilə funksiyası haqqında öyrəndiklərinizi nəzərə alaraq aşağıdakı arqumenti müzakirə edən 100-150 sözlük qısa bir mətn yazın: Canlı həyat hüceyrə səviyyəsində özünü göstərən *yaranan xassədir*. (Başlıq 1.1.)

10. SİNTEZ



Soldakı şəkil nazik bağırsaq hüceyrələrinin SEM görüntüsüdür. Bu hüceyrələr bağırsaq möhtəviyyatı ilə qan arasında epitel toxumasından sədd çəkmək və bağırsağın içindəki qidaları sormaqla işində ixtisaslaşmışdır. Hüceyrələrin bu ixtisaslaşmış funksiya ilə strukturu arasındakı əlaqəni təsvir edin.

Membranların Struktur və Funksiyası

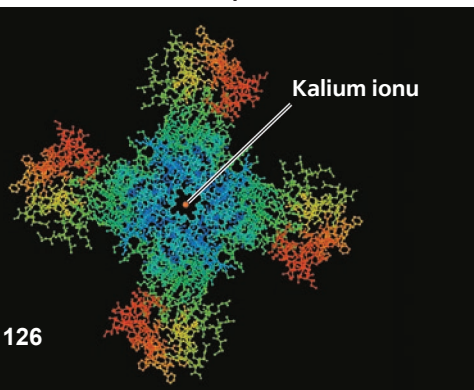
7

▲ Şəkil 7.1 Bu akvaporin (mavi lentlər) kimi membran proteinləri kimyəvi maddə daşınmasını necə tənzimləyir?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 7.1** Hüceyrə membranı lipid və proteinlərdən ibarət axıcı mozaikadır
- 7.2** Membranın strukturu onu seçici keçirici edir
- 7.3** Passiv nəqliyyat maddənin membrandan enerji tələb etməyən nəqlidir
- 7.4** Aktiv nəqliyyat enerji xərcləyərək maddələri qatılıq qradientlərinin əksinə hərəkət etdirir
- 7.5** Plazma membranı böyük həcmli nəqliyyatı ekzositoz və endositoz ilə həyata keçirir

▼ Kalium ionu kanal proteinləri



Hüduddakı Həyat

Hüceyrəni əhatə edən plazma membranını həyatın hüdudu, canlı hüceyrəni ətrafından ayıran və bütün maddə giriş-çıxışını tənzimləyən sərhəd hesab etmək olar. Bütün bioloji membranlar kimi, plazma membranı da **seçici keçiricilik** xassəsinə malikdir. Belə ki, o bəzi maddələri seçərək, onların bu sərhədi daha asan keçməsinə imkan verir. Hüceyrənin kimyəvi maddə alış-verişindəki bu ayrı-seçkiliyi həyatın fundamental xassəsidir və bu seçiciliyi mümkün edən plazma membranı, daha dəqiq desək, onun tərkib hissələridir.

Bu fəsildə hüceyrə membranında maddə mübadiləsinin necə həyata keçirildiyini öyrənəcəksiniz. Adətən, bu işi nəqliyyat proteinləri yerinə yetirir. Məsələn, **Şəkil 7.1** membrandakı fosfolipid qoşalayının qısa bir hissəsinin kompüter modelini əks etdirir (hidrofilik başlıqlar sarı, hidrofobik quyruqlar isə yaşıl rəngdədir). Lipid qoşalayının daxilindəki mavi rəngli lentlər akvaporin adlanan nəqliyyat kanalı proteininin spiral hissələrini göstərir. Bir protein bir saniyədə milyardlarla su molekulunun (qırmızı və boz) membrandan keçməsinə şərait yaradır. Su molekulunun membran laylarından özbaşına keçməsi bundan dəfələrlə yavaşıdır. Nəqliyyat proteinlərinin başqa bir növü yanda göstərilən kalium ionlarının membrandan keçməsinə imkan verən ion kanallarıdır. Plazma membranı və proteinləri hüceyrənin yaşamasına kömək edir və fəaliyyətini davam etdirməsini təmin edir. Bunu necə etdiyini başa düşmək üçün öncə membranın ümumi strukturunu nəzərdən keçirməli, daha sonra isə onun hüceyrə daxilində və xaricindəki nəqliyyatı necə tənzimlədiyini tədqiq etməliyik.

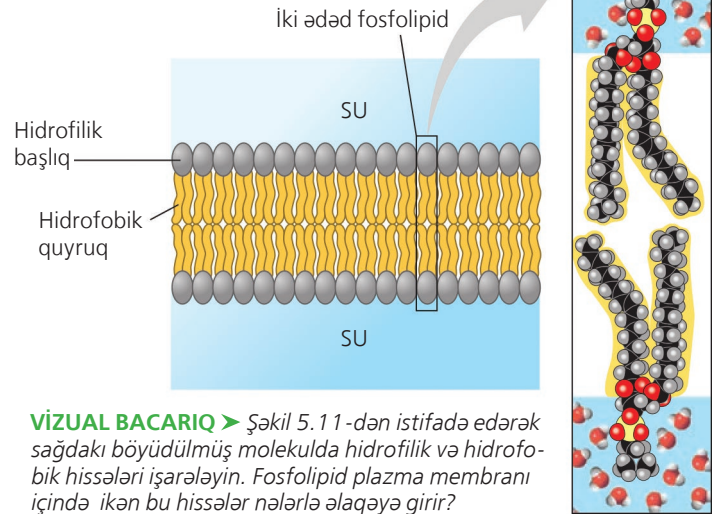
BAŞLIQ 7.1

Hüceyrə membranı lipid və proteinlərdən ibarət axıcı mozaikadır

Membranın əsas tərkib hissəsini yağ və proteinlər təşkil etsə də, karbohidratların da rolu əhəmiyyətlidir. Fosfolipidlər membranlarda ən çox təsadüf olunan lipid növüdür və onların membran əmələ gətirmə qabiliyyəti molekulyar strukturlarından qaynaqlanır. Fosfolipid **amfipatik** maddədir, yəni həm hidrofilik (su sevən), həm də hidrofobik (su sevməyən) xassəyə malikdir. Membranın digər lipidləri də amfipatiktir. Fosfolipid qoşalayının iki sulu mühit arasında dayanıqlı sədd əmələ gətirə bilməsinin səbəbi mozaikanın içində fosfolipid molekullarının hidrofilik başlıqlarının su ilə üzləşəcək şəkildə, hidrofobik quyruqların isə sudan uzaqda gizlənəcək şəkildə yerləşməsidir (**Şəkil 7.2**).

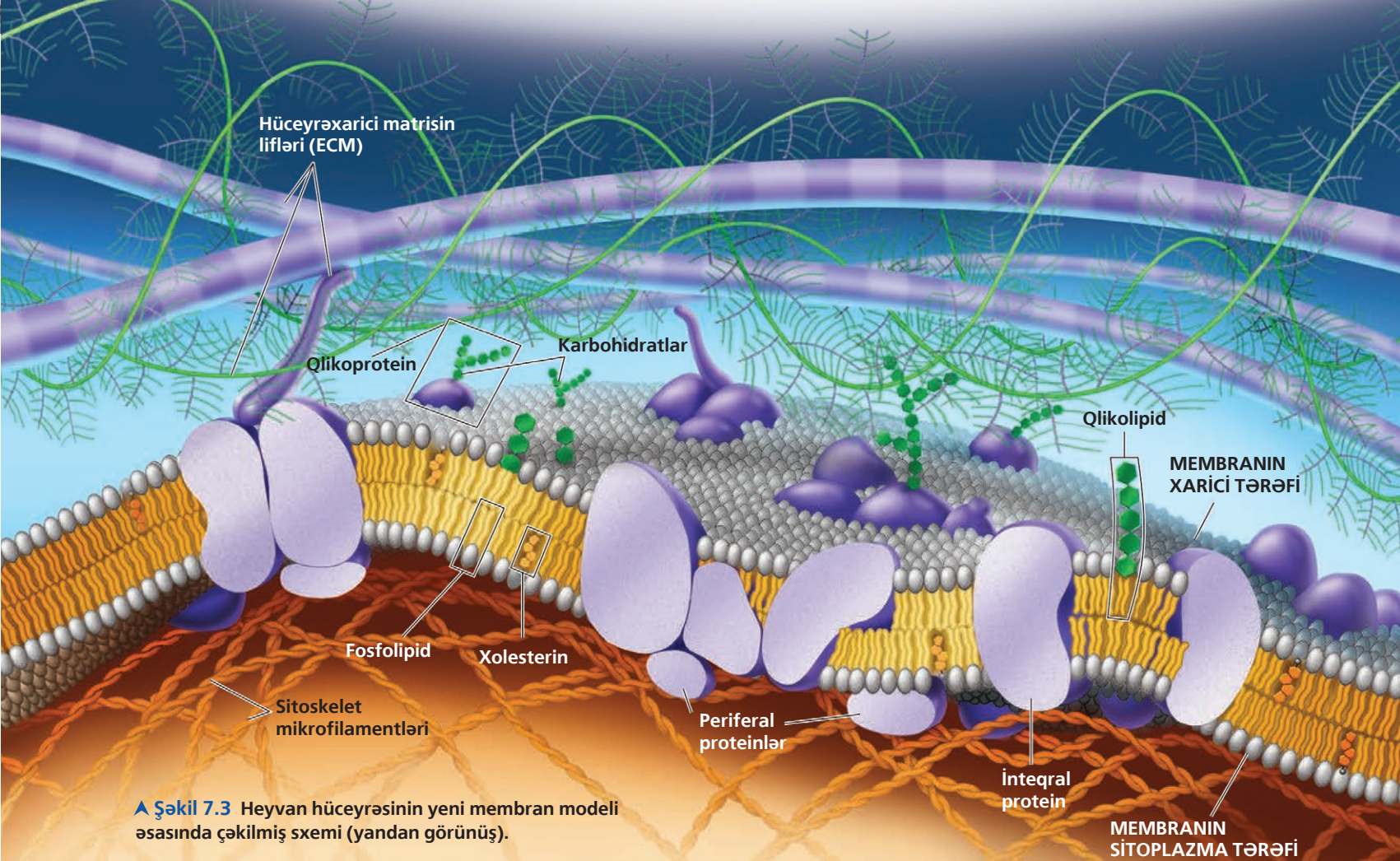
Membran lipidləri kimi, membran proteinləri də əksərən amfipatik olur. Bu cür proteinlər fosfolipid qoşalayının içində yerləşir, hidrofilik bölgələri isə membrandan kənara çıxır. Belə molekulyar düzlüş proteinlərin hidrofilik bölgələrinin

Şəkil 7.2 Fosfolipid qoşalay (eninə kəsik)



VİZUAL BACARIQ ➤ Şəkil 5.11-dən istifadə edərək sağdakı böyüdülmüş molekulda hidrofilik və hidrofobik hissələri işarələyin. Fosfolipid plazma membranı içində ikən bu hissələr nələrə əlaqəyə girir?

sitozolik və hüceyrəxarici maye ilə əlaqəsini maksimallaşdırır, hidrofobik bölgələr üçün isə susuz mühit yaradır. **Şəkil 7.3**-dəki plazma membranının molekulyar düzlüşü hazırda qəbul edilən modelə əsasən çəkilmişdir. Bu **maye mozaika modelinə** görə, membran fosfolipid dənizi içində üzən protein molekullarından ibarət bir mozaikadır.



Şəkil 7.3 Heyvan hüceyrəsinin yeni membran modeli əsasında çəkilmiş sxemi (yandan görünüş).

Lakin proteinlər membranda təsadüfi şəkildə paylanmırlar, adətən, ortaqlı funksiyası olan uzunmüddətli, ixtisaslaşmış bölgələrdə qruplaşırlar. Bəzi alimlər bu bölgələrə xas olan lipidlər də kəşf ediblər və onları *lipid salları* adlandırmağı təklif edirlər. Digərləri isə bunların, əslində, canlı hüceyrədə var olan şeylər olmadığını, sadəcə, biokimyəvi metodların qalığı olduğunu ehtimal edirlər. Bütün modellər kimi, maye mozaika modeli də, membran strukturu üzərində aparılan yeni tədqiqatların işığında durmadan inkişaf etdirilir.

Membranların Axıcılığı

Membran yerində dayanmış sabit molekulardan ibarət statik bir struktur deyil. Bu strukturun molekulları kovalent rabitədən dəfələrlə zəif olan hidrofobik əlaqələr vasitəsilə bir arada tutulur (Şəkil 5.18). Lipidlərin çoxu və bəzi proteinlər membran müstəvisində yanlara doğru hərəkət edə bilər. Bunu hərəkətli izdiham içində insanın özünə yol açaraq irəliləməyə çalışmasına bənzətmək olar. Nadir hallarda, bir lipid belə bir fosfolipid layından digərinə keçə bilər.

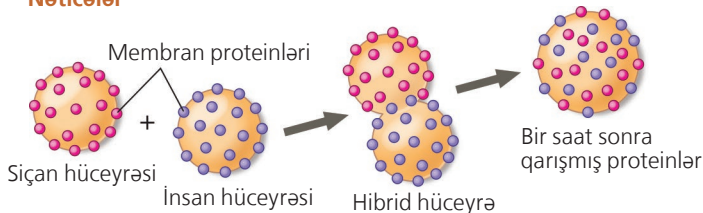
Fosfolipidlərin membran içindəki bu yanakı hərəkəti sürətlidir. Yanaşı yerləşən fosfolipidlər bir-birilə yerlərini saniyədə 10^7 dəfə dəyişə bilər. Bu, bir fosfolipidin bir çox bakteriyanın uzunluğuna bərabər olan $2 \mu\text{m}$ məsafəni bir saniyədə qət edə bilməsi deməkdir. Proteinlər lipidlərdən dəfələrlə böyük olduqları üçün daha yavaş hərəkət edirlər. Lakin Şəkil 7.4-də təsvir olunan klassik təcrübədən də gördüyünüz kimi, bəzi proteinlər də axına qapılaraq yer dəyişdirə bilirlər. Bəzi membran proteinlərinin hərəkəti təsadüfi deyil, onların müəyyən yönə istiqamətləndiyi müşahidə olunur. Güman ki, membran proteininin sitoplazma bölgələrinə birləşən hərəkəti

▼ Şəkil 7.4

Tədqiqat Membran proteinləri hərəkət edirmi?

Təcrübə Johns Hopkins Universitetindən Larry Frye və Michael Edidin siçan və insan hüceyrələrinə aid membran proteinlərini iki fərqli nişanla işarələdikdən sonra hüceyrələri bir-birinə qovuşdurublar. Daha sonra hibrid hüceyrədəki nişanlar mikroskop vasitəsilə müşahidə edilib.

Nəticələr



Yekun Nəticə İnsan və siçan membran proteinlərinin bir-birinə qarışması onu göstərir ki, ən azından bəzi membran proteinləri plazma membranı müstəvisi üzərində yana doğru hərəkət etməkdədirlər.

Qaynaq L. D. Frye və M. Edidin, L. D. Frye and M. Edidin, The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons, *Journal of Cell Science* 7:319 (1970).

ƏGƏR > Fərz edin ki, hüceyrələrin birləşməsindən saatlar keçsə də, proteinlər qarışmır. Buradan proteinlərin membran içində hərəkət etmədiyini nəticəsinə varmaq mümkündürmü? Bu müşahidənin başqa hansı izahları ola bilər?

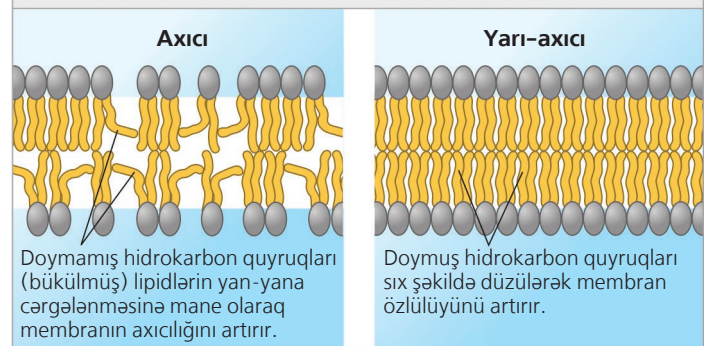
proteinlər sitoskelet lifləri boyunca hərəkət etməklə, bu yerdəyişmələrə yön verir. Lakin əksər membran proteinini sitoskeletə və ya hüceyrəxarici matrisə bağlandığı üçün sabitdir (Şəkil 7.3).

Temperatur azaldıqca membran fosfolipidləri bir-birinə yaxınlaşır və müəyyən nöqtənin altında sıx düzülərək membranı qatılaşdırır. Bu, soyuyan şorbanın üzündə yağın qatılaşması prosesinə bənzəyir. Membranın qatılaşma temperaturu onu əmələ gətirən lipidlərin növündən asılıdır. Doymamış hidrokarbon quyruqlarına sahib fosfolipidlərlə zəngin membran maye halını daha aşağı temperaturlardan qoruyub saxlaya bilər (Şəkil 5.10 və 5.11). Doymamış hidrokarbon quyruqlar doymuş quyruqlar qədər sıx şəkildə yan-yana yerləşə bilmir, çünki qoşa rabitə quyruqlarda bükülmələr əmələ gətirir. Beləcə, membran daha duru halda qalır (Şəkil 7.5a).

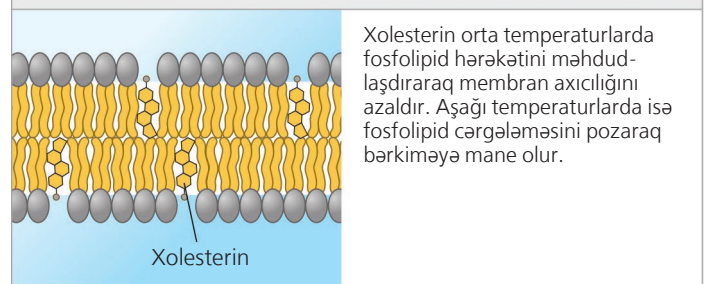
Heyvan hüceyrəsinin plazma membranındakı fosfolipidlər arasına səpələnmiş steroid xolesterinin membran axıcılığına təsiri temperaturdan asılı olaraq dəyişir (Şəkil 7.5b). Xolesterol nisbətən yüksək temperaturalarda (Məsələn, insan bədənini üçün adi olan 37°C -dən yuxarıda) fosfolipidlərin hərəkətini məhdudlaşdıraraq membranın axıcılığını azaldır. Eyni zamanda, bu molekul fosfolipidlərin sıxlaşmasını çətinləşdirdiyi üçün aşağı temperaturalarda membranın donmasının qarşısını alır. Bu baxımdan, xolesterini membranın "axıcılıq buferi" adlandırmaq olar, çünki temperatur dalğalanmalarına qarşı membranın axıcılığını nisbətən sabit saxlayır. Heyvan hüceyrələri ilə müqayisədə, bitki hüceyrələrində xolesterinin miqdarı azdır. Bu hüceyrələrdə bufer funksiyasını xolesterinə bənzər başqa steroid lipidlər yerinə yetirir.

▼ Şəkil 7.5 Membran axıcılığına təsir edən faktorlar

(a) Doymuş və doymamış hidrokarbon quyruqlarının müqayisəsi



(b) Heyvan hüceyrəsinin membranındakı xolesterol



Fəaliyyətini davam etdirə bilmək üçün membran axıcı olmalıdır. Membranın axıcılığı onun keçiriciliyinə təsir etdiyi kimi, üzərindəki proteinlərin lazımi yerlərə doğru hərəkət edə bilməsi üçün də vacibdir. Membran, adətən, duru yemək yağı axıcılığındadır və qatılaşdığı zaman keçiriciliyi dəyişir. Belədən, normal fəaliyyət üçün membran səthi boyunca hərəkət etməli olan enzimlərin funksiyası pozula bilər. Digər tərəfdən, həddən artıq axıcı olan membran da protein funksiyasına təsir edir. İfrat şərtlər canlı təbiətin qarşısına maneələr qoyur, bu isə öz növbəsində, təkamül prosesində qazanan adaptasiyalar sayəsində membranın lipid tərkibindəki fərqliliklərinə gətirib çıxarır.

Membran Lipidlərinin Tərkibindəki Fərqliliklərin Təkamülü

TƏKAMÜL Alimlər təxmin edir ki, bir çox növün membran lipidlərindəki çeşidliliyi fərqli mühit şərtləri altında membran axıcılığını lazımi həddə saxlamaq üçün qazanılmış adaptasiyaların nəticəsidir. Məsələn, ifrat soyuqda yaşayan balıqlar yüksək dərəcəli doymamış yağlara sahibdir və bu yağlar membranı maye halında saxlayaraq axıcılığını təmin edir. Digər tərəfdən, qeyzer və termal isti bulaqlarda 90°C temperaturda yaşaya bilən bakteriya və arxeyalar da var. Bu canlıların membranlarında yüksək temperaturlarda ifrat axıcılığın qarşısını ala bilən qeyri-adi lipidlər var.

Temperatur dəyişikliklərinə cavab olaraq membranın lipid tərkibini dəyişdirmək qabiliyyəti temperatur fərqliliklərinin müşahidə olunduğu yerlərdə yaşayan orqanizmlərdə təkamül etmişdir. Qış buğdası kimi ifrat soyuq şərtlərə davam gətirə bilən bir sıra bitkilərdə qış aylarında membranın qatılaşmasının qarşısını almaq üçün payızda doymamış fosfolipid nisbəti artır. Müəyyən bakteriya və arxeyalar da, yaşadıkları mühitdən asılı olaraq doymamış fosfolipid miqdarını artırır-azalda bilər. Aydın ki, təbii seçmə yaşadıkları mühitdə optimal membran axıcılığını qoruyub saxlaya bilən membran lipidlərinə malik orqanizmlərə üstünlük vermişdir.

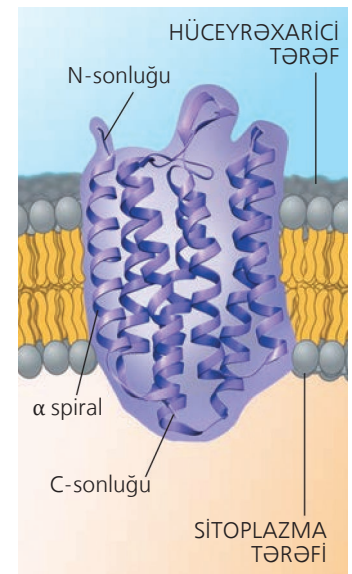
Membran Proteini və Funksiyası

İndi isə maye mozaik modelinin *mozaika* aspektinə nəzər salaq. Burada göstərilmiş mozaikadakı kimi, membran da lipid qoşalayının əmələ gətirdiyi matrisin içində, adətən, dəstələr halında qruplaşmış proteinlərdən ibarət kollajdır. (Şəkil 7.3). Məsələn,

yalnız qırmızı qan hüceyrələrinin plazma membranında 50-dən çox protein növü aşkar edilmişdir. Fosfolipidlər membranın əsasını formalaşırsa da, membran funksiyasını proteinlər təyin edir. Fərqli hüceyrə növləri fərqli membran protein qruplarından ibarətdir. Hüceyrə daxilindəki fərqli membranların isə hər birinin özünəməxsus protein kolleksiyası var.

► Şəkil 7.6 Transmembran proteininin strukturu.

Bakteriyal nəqliyyat proteini bakteriorodopsin membran içində N-sonluğu eşikdə, C-sonluğu isə daxilə olmaqla, müəyyən bir yöndə yerləşir. Proteinin hidrofobik hissələrinin əsasən yeddi α spiraldan ibarət ikincili strukturu lent modeli ilə qabardılmışdır. Spiralvari strukturlar əsasən membranın hidrofobik ortasında yerləşir. Spiralvari olmayan hidrofilik hissələri isə membranın hüceyrəxarici və sitoplazmik tərəfindəki sulu məhlul ilə təmasda olur.



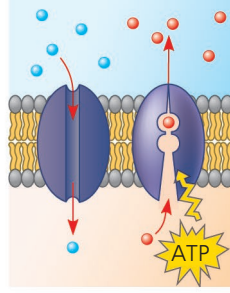
Şəkil 7.3-də membran proteinlərini əsas iki qrupda görürük: inteqral və periferall proteinlər. **İnteqral proteinlər** lipid qoşalayın hidrofobik hissəsindən keçir. Bu növ proteinlərin çoxu membranı bir üzündən o biri üzünə qət edən *transmembran proteinlərdir*. Digər inteqral proteinlər membranın hidrofobik iç hissəsinə yalnız qismən nüfuz edir. Bu proteinlərin hidrofobik bölgələri, adətən, 20-30 aminturşu uzunluğunda olur və çox vaxt spiral şəklini almış qeyri-polyar aminturşu (Şəkil 5.14) parçalarından ibarətdir (Şəkil 7.6). Molekulun hidrofilik hissələri membranın hər iki tərəfindəki sulu məhlula açılır. Bəzi proteinlər hidrofilik maddələrin (suyun özü də daxil olmaqla, Şəkil 7.1) membrandan keçidini təmin edən bir və ya daha çox hidrofilik kanallara sahibdir. **Periferall proteinlər** heç bir şəkildə lipid qoşalayına daxil olmur; əksər hallardamembran səthi ilə, inteqral proteinlərin açıqda qalan hissələri ilə zəif əlaqələr qurur (Şəkil 7.3).

Plazma membranının sitoplazmaya baxan tərəfində bəzi membran proteinləri sitoskeletə bağlanaraq sabitləşirlər. Hüceyrəxarici tərəfdə isə müəyyən proteinlər hüceyrənin xaricindəki materiallara bağlana bilər. Məsələn, heyvan hüceyrələrində membran proteinləri hüceyrəxarici matrisin liflərinə bağlana bilər (Şəkil 6.28; *integrinlər* inteqral, transmembran proteinlərin bir növüdür). Bütün bu bağlar birləşərək heyvan hüceyrəsi üçün plazma membranının təkbaşına yarada biləcəyindən daha güclü çərçivə yaradır.

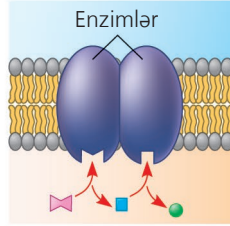
Bir hüceyrə membran üzərindən nəqliyyat, enzim fəaliyyətləri, qonşu hüceyrələr və hüceyrəxarici matris ilə əlaqə yaratmaq kimi müxtəlif funksiyaları yerinə yetirən səthi membran proteinlərinə sahib ola bilər. Bundan əlavə, bir membran proteini tək birdən çox funksiya yerinə yetirə bilər. Beləcə, membran təkcə müxtəlif proteinlərdən ibarət olan struktur mozaikası deyil, eyni zamanda, bir sıra funksiya icra edən funksional mozaikadır. **Şəkil 7.7** plazma membranı proteinləri tərəfindən yerinə yetirilən altı əsas funksiyayı göstərir.

▼ **Şəkil 7.7 Membran proteinlərinin bəzi funksiyaları.** Bir protein adətən birdən çox funksiya yerinə yetirir.

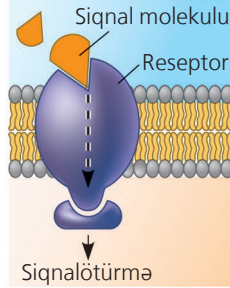
(a) **Nəqliyyat.** Sol: Membranın bir tərəfindən digərinə uzanan protein hidrofilik kanal əmələ gətirərək bəlli həllolmalar üçün seçici keçid yarada bilər. Sağ: Digər nəqliyyat proteinləri isə forma dəyişdirərək molekulları membrandan keçirirlər (Şəkil 7.14b). Bu proteinin bəzi növləri aktiv nəqliyyat üçün enerji mənbəyi olaraq ATP hidrolizini istifadə edirlər.



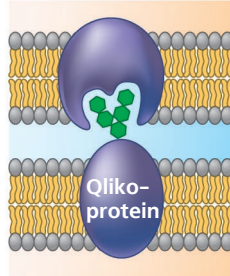
(b) **Enzim fəaliyyəti.** Membranda yerləşən protein aktiv mərkəzi (reaktivlərin bağlandığı bölgə) qonşuluqdakı məhlulun maddələri ilə təmasda olan enzim funksiyasına sahib ola bilər. Bəzi hallarda membrandakı bir neçə enzim komanda şəklində müəyyən metabolik yolun ardıcıl mərhələlərini katalizləyir.



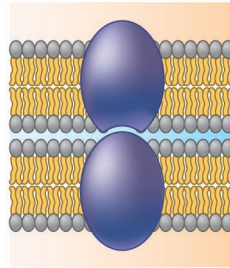
(c) **Siqnalötürmə.** Bəzi membran proteinləri (reseptor) hormon kimi kimyəvi xəbərci molekulun quruluşuna uyğun gələn spesifik bağlanma mərkəzinə malikdir. Bu xarici xəbərci (siqnal molekulu) membran proteininin formasını dəyişdirərək siqnalın hüceyrə daxilində ötürülməsinə səbəb ola bilər; bu adətən reseptora bağlanmış sitoplazmatik proteinlər vasitəsilə baş verir (Şəkil 11.6).



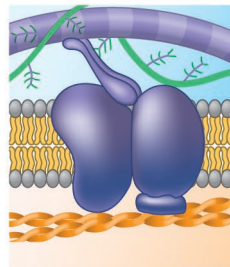
(d) **Hüceyrələrarası tanıma.** Bəzi qlikoproteinlər digər hüceyrələrin membran proteinləri tərəfindən xüsusi şəkildə tanınan bir tanınma nişanı olaraq işləyirlər. Bu tip əlaqələr adətən (e) bəndində göstərilənlərdən daha qısaömürlüdür.



(e) **Hüceyrəarası qoşmalar.** Qonşu hüceyrələrin membran proteinləri aralıq qovşaqlar və ya sıx qovşaq kimi müxtəlif növ qovşaqlar vasitəsilə bir-birinə bağlana bilirlər (Şəkil 6.30). Bu tip qovşaq (d) bəndində təsvir olunanlardan daha uzunömürlüdür.



(f) **Sitoskelet və hüceyrəxarici matris (ECM) şəbəkələrinə bağlanma.** Sitoskeletin mikrofilament və digər elementləri bəzən membran proteinləri ilə qeyri-kovalemt rabitələrə bağlanırlar. Bu rabitələr hüceyrəyə öz formasını və müəyyən membran proteinlərinin yerini təyin etməyə kömək edir. ECM şəbəkəsinə bağlanma qabiliyyətinə malik proteinlər hüceyrədaxili və hüceyrəxarici dəyişiklikləri əlaqələndirə bilirlər (Şəkil 6.28).



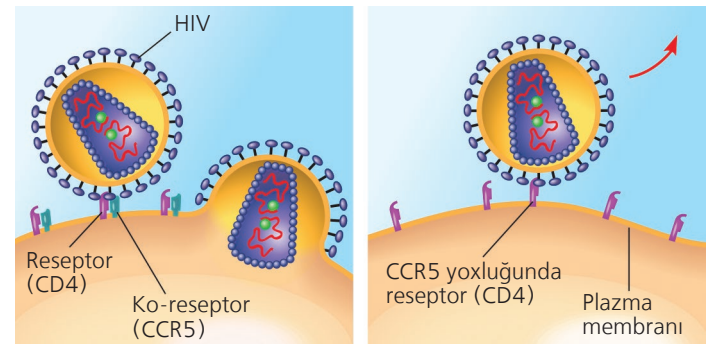
Hüceyrə səthindəki proteinlər tibbi baxımdan da önəmlidir. Məsələn, qazanılmış immuncəatışmazlığı sindromu (AIDS) xəstəliyini törədən insan immuncəatışmazlığı virusu (HIV) hüceyrə səthindəki CD4 adlanan protein vasitəsilə hüceyrəni işğal edir. Buna baxmayaraq, bir qrup az sayda insan bu virusa dəfələriylə məruz qalsa da, AIDS-ə tutulmur və bu insanlarda HIV-ə yoluxmuş hüceyrələrə rast gəlinmir. Bu şəxslərlə virusa yoluxan insanların genləri müqayisə olunduqda, alimlər müqavimət göstərən insanlarda CCR5 adlı immun hüceyrə səth proteinini kodlaşdırən genin qeyri-adi forma daşdığını aşkar etmişlər. Sonrakı tədqiqatlar göstərmişdir ki, CD4 proteinini HIV üçün əsas reseptor olsa da, HIV bir çox hüceyrəni yoluxdurmaq üçün “ko-reseptor” kimi CCR5 proteininə də ehtiyac duyur (Şəkil 7.8a). Müəyyən genetik dəyişikliklər səbəbilə AIDS xəstəliyinə müqaviməti olan insanlarda hüceyrə səthində CCR5 proteinini çatışmadığına görə, HIV virusu hüceyrəyə daxil ola bilmir (Şəkil 7.8b).

Bu məlumat HIV infeksiyasına qarşı müalicə üsulu yaradılmasında mühüm rol oynamışdır. CD4 proteinini önəmli funksiya yerinə yetirdiyi üçün onun fəaliyyətinə müdaxilə hüceyrədə təhlükəli yan təsirlərə səbəb olur. CCR5 ko-reseptorunun kəşfi daha etibarlı hədəf yaratmış və bu proteini pərdələyərək HIV girişinin qarşısını alan dərmanların istehsalına yardım etmişdir. Belə preparatlardan biri olan maravirok (bazara Selzentry adı ilə çıxarılmışdır), 2007-ci ildə AIDS müalicəsində istifadə üçün təsdiqlənmişdir. Hal-hazırda HIV-ə yoluxma riski altında olan sağlam şəxslərdə bu dərmanın yoluxmanın qarşısını alıb-almadığını öyrənmək üçün sınaqlar keçirilir.

Membran Karbohidratlarının Hüceyrələrarası Tanımadakı Rolu

Hüceyrələrarası tanıma, yəni bir hüceyrənin qonşularını bir-birindən ayırd edə bilmə qabiliyyəti orqanizmin fəaliyyəti üçün əhəmiyyətlidir. Məsələn, bu xəssə heyvan embrionunda hüceyrələrin müxtəlif toxuma və

▼ **Şəkil 7.8 HIV müqavimətinin genetik əsası**



(a) Əksər insanda olduğu kimi, səthində CCR5 olan hüceyrə HIV-ə yoluxur.

(b) Müqaviməti olan insan hüceyrəsinin səthində isə CCR5 olmadığı üçün HIV-ə yoluxmur.

ƏLAQƏ QUR ► Şəkil 2.16 və 5.17-yə diqqət yetirin; hər iki şəkildə bir-birinə bağlanmış molekul cütükləri göstərilmişdir. HIV ilə bağ qurmağa imkan verən CCR5 haqqında nə deyə bilərsiniz? Bu baği poza biləcək dərman necə işləməlidir?

TƏSVİR ET ► Ribosomlar haqqında bölümü oxuduqdan sonra, elektron mikroskopunda ifraz üçün nəzərdə tutulan protein istehsal edən bir ribosom göstərin.

qabiliyyəti üzərində cəmlənəcəkdir. Burada biz bir daha strukturun funksiyaya necə uyğunlaşdığının şahidi olacağıq: Maye mozaika modeli membranın hüceyrədəki molekulyar nəqliyyatı necə tənzimlədiyini başa düşməyə kömək edir.

Kiçik molekul və ionların membrandan ikitərəfli keçidi davamlı prosesdir. Əzələ hüceyrəsi və onun içində üzdüyü hüceyrəxarici maye arasında gedən kimyəvi maddələr mübadiləsinə götürək: Şəkər, aminturşu və digər qida maddələri hüceyrəyə daxil olarkən, metabolik tullantılar hüceyrədən kənarlaşdırılır. Hüceyrə tənəffüs prosesində istifadə etmək üçün O_2 alır və CO_2 buraxır. Hüceyrə, həmçinin Na^+ , K^+ , Ca^{2+} və Cl^- kimi qeyri-üzvi ionların qatılığını hüceyrənin daxilinə, yaxud xaricinə daşımaqla nəzarət altında saxlayır. Membrandan keçən maddələrin çoxluğu sizdə yanlış təəssürat yaratmasın— hüceyrə membranı seçicidir və hər maddəni hüceyrəyə buraxmır. Hüceyrə bəzi kiçik molekul və ionları qəbul edər, digərlərini isə kənarda saxlaya bilir.

Lipid Qoşalayının Keçiriciliyi

CO_2 , O_2 və hidrokarbon kimi qeyri-polyar molekullar da lipidlər kimi hidrofobik xassəyə malikdir. Buna görə bütün bu maddələr membran proteinlərinin köməyinə ehtiyac duymadan asanlıqla lipid qoşalayında həll olaraq keçirlər. Lakin membranın hidrofobik iç hissəsi hidrofilik ion və polyar molekulların birbaşa keçidinə maneələr törədir. Qlükoz və digər şəkərlər kimi polyar maddələr üçün lipid laylarından keçmək çətindir. Hətta su kimi balaca və polyar maddələrin belə keçidi asan deyil. Su təbəqəsi ilə əhatələnmiş yüklü atom və ya molekulun (Şəkil 3.8) membranın hidrofobik özəyindən keçməsi isə daha da çətindir. Bundan əlavə, qeyd etmək lazımdır ki, lipid layı hüceyrənin seçici keçiriciliyini təmin edən gözetçi sistem elementlərindən sadəcə biridir. Membran proteinləri nəqliyyatın nizamlanmasında açar rol oynayır.

Nəqliyyat Proteinləri

İonlar və digər müxtəlif polyar maddələr hüceyrə membranından sərbəst şəkildə keçə bilmir. Lakin bu hidrofilik maddələr membranı eninə qət edən **nəqliyyat proteinlərinin** içindən keçərək, lipid layları ilə birbaşa təmasdan qaçına bilir.

Kanal proteinləri adlanan nəqliyyat proteinləri müəyyən ion və molekulların membran içindən keçidi üçün tunel olaraq istifadə olunan hidrofilik keçid yaradır (Şəkil 7.7a, sol). Məsələn, müəyyən hüceyrələrdə **akvaporin** adlanan kanal proteinləri suyun membrandan keçidini əhəmiyyətli dərəcədə asanlaşdırır (Şəkil 7.1). Bir akvaporin proteini saniyədə 3 milyarda (3×10^9) qədər su molekulunun keçidinə imkan yarada bilir. Bir dəfədə içinə maksimum on su molekulunu yerləşən akvaporindən su tək bir sıra halında keçir. Akvaporinsiz membrandan isə bir saniyədə eyni sahədən dəfələrlə az su molekulunu keçər. Yəni kanal proteinləri nəqliyyatı həddən artıq sürətləndirir. *Daşıyıcı protein* adlı digər nəqliyyat proteini sənişinlərinə

bağlandığı zaman formasını elə dəyişdirir ki, nəticədə molekul membranın digər tərəfinə keçir (Şəkil 7.7a, sağ).

Nəqliyyat proteini daşıdığı, yəni yerini dəyişdirdiyi maddəyə spesifikdir; o, ancaq müəyyən maddələrin (yaxud bir-birinə yaxın kiçik bir qrup maddənin) membrandan keçidinə icazə verir. Məsələn, qırmızı qan hüceyrəsinin plazma membranında yerləşən spesifik daşıyıcı protein qlükozu membrandan özbaşına keçə biləcəyindən 50 000 dəfə daha sürətlə keçirir. Bu “qlükoz daşıyıcısı” o qədər seçicidir ki, qlükozun struktural izomeri olan fruktozu belə qəbul etmir. Beləcə, membranın seçici keçiriciliyi həm seçici lipid qoşalay səddi, həm də membranın içində yerləşən spesifik nəqliyyat proteinlərinin ayrı-seçkiliyindən asılıdır.

Bəs nəqliyyatın istiqamətini təyin edən nədir? Molekulları membrandan hansı qüvvə keçirir? Növbəti hissədə membran nəqliyyatının iki növü olan passiv və aktiv nəqliyyatı öyrəndikcə, bu suallara cavab tapacağıq.

YOXLAMA 7.2

1. O_2 və CO_2 -nin hansı xassəsi membran proteinlərinin köməyi olmadan, onların lipid qoşalayından keçməsinə imkan verir?
2. **VİZUAL BACARIQ** > Şəkil 7.2-yə nəzər salın. Nəyə görə membrandan çox sayda su molekulunu sürətlə keçirmək üçün nəqliyyat proteinləri lazımdır?
3. **ƏLAQƏ QUR** > Akvaporin hidronium (H_3O^+) ionlarının keçməsinə icazə vermir, lakin bəzi akvaporinlər H_2O ilə yanaşı üçkarbonlu alkoqol olan qliserinin də keçidinə imkan verir (Şəkil 5.9). H_3O^+ ölçü baxımından qliserinlə müqayisədə suya daha yaxın olsa da, membrandan keçə bilmirsə, akvaporinin seçiciliyinin əsasında nə dayanmış ola bilər?

BAŞLIQ 7.3

Passiv nəqliyyat maddənin membrandan enerji tələb etməyən nəqlidir

Molekullar daima hərəkətdə olduqları üçün termal enerji deyilən enerjiyə sahibdirlər (Başlıq 3.2). Bu hərəkətliliyin bir nəticəsi hissəciklərin fəza içində yayılması, başqa sözlə, **diffuziyasıdır**. Molekullar tək olanda təsadüfi hərəkət etsələr də, molekul *populyasiyası* birlikdə müəyyən yöndə hərəkət etmə qabiliyyətinə malikdir. Bu prosesi anlamaq üçün saf su və suda həll olan boya məhlulunu bir-birindən ayıran sintetik membran düşünün. Diffuziyanın bu iki bölgədə boya qatılığını necə bərabərləşdirdiyini anlamaq üçün **Şəkil 7.10a**-nı diqqətlə nəzərdən keçirin. Bərabərliyə çatdıqdan sonra vahid zamanda membranın bir tərəfindən digərinə, hər iki yöndə keçən boya molekul sayının eyni olduğu dinamik tarazlıq vəziyyəti yaranır.

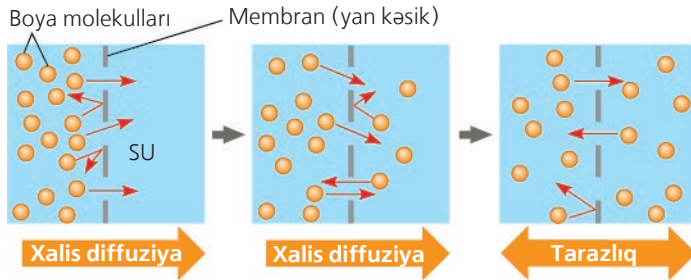
Diffuziyanın sadə qaydasını bu şəkildə ifadə edə bilərik: maddə başqa qüvvələrin yoxluğunda, qatılığı çox olan tərəfdən az olan yerə doğru yayılır, diffuziya

edir. Başqa sözlə, maddə qatılığının **qatılıq qradienti** boyunca aşağı istiqamətdə, yəni qatılığı çox olan yerdən az olan yerə doğru diffuziya edir. Bunun həyata keçirilməsi üçün işə ehtiyac yoxdur; diffuziya enerji sərmayəsinə ehtiyac olmadan, kortəbii baş verən prosesdir. Qeyd edək ki, hər maddə öz qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru axır; digər maddələrin qradienti onlara təsir göstərmir (**Şəkil 7.10b**).

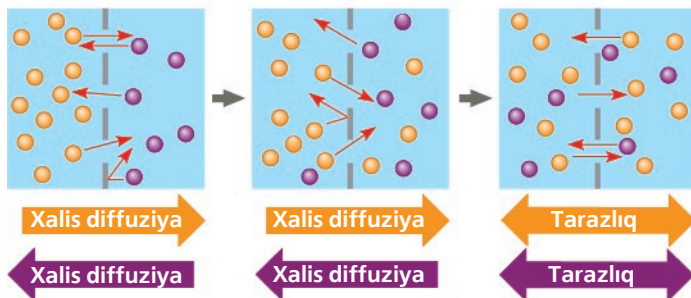
Membrandan keçən nəqliyyatın çoxu diffuziya ilə həyata keçir. Maddə membranın bir tərəfində digərinə nisbətən daha çox yığılıbsa, o, membrandan qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru axmağa meyilli olacaqdır (əgər membran bu maddəyə qarşı keçiricidir). Tənəffüs edən hüceyrənin oksigen qəbulu bu mexanizmin vacib nümunəsidir. Həll olmuş oksigen membrandan keçərək hüceyrəyə daxil olur. Daxil olan O_2 molekulları hüceyrə tənəffüsündə istifadə edildiyi müddətcə, hüceyrənin içinə doğru diffuziya davam edir, çünki qatılıq qradienti bu istiqamətdə hərəkətə üstünlük verir.

Bir maddənin bioloji membran üzərindən diffuziyası **passiv nəqliyyat** adlanır, ona görə ki, hüceyrə bu pro-

▼ **Şəkil 7.10** Həllolanların süni membrandan diffuziyası. Qalın oxlar müvafiq rəngdəki boya molekullarının əsl diffuziya yönünü göstərir.



(a) **Bir növ həllolanın diffuziyası.** Bu membranın dəlikləri boya molekullarının keçməsi üçün kifayət qədər genişdir. Təsadüfi hərəkət nəticəsində boya molekullarının bəziləri digər tərəfə keçir. Bu hadisə boyanın çox olduğu tərəfdə daha tez-tez baş verir. Boya öz qatılığı çox olan yerdən az olan yerə doğru diffuziya edir (qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru axır). Bu proses dinamik tarazlıqla nəticələnir: həllolan molekulları membrandan keçməyə davam edir, ancaq bu proses hər iki tərəf üçün təxminən eyni sürətlə baş verir.



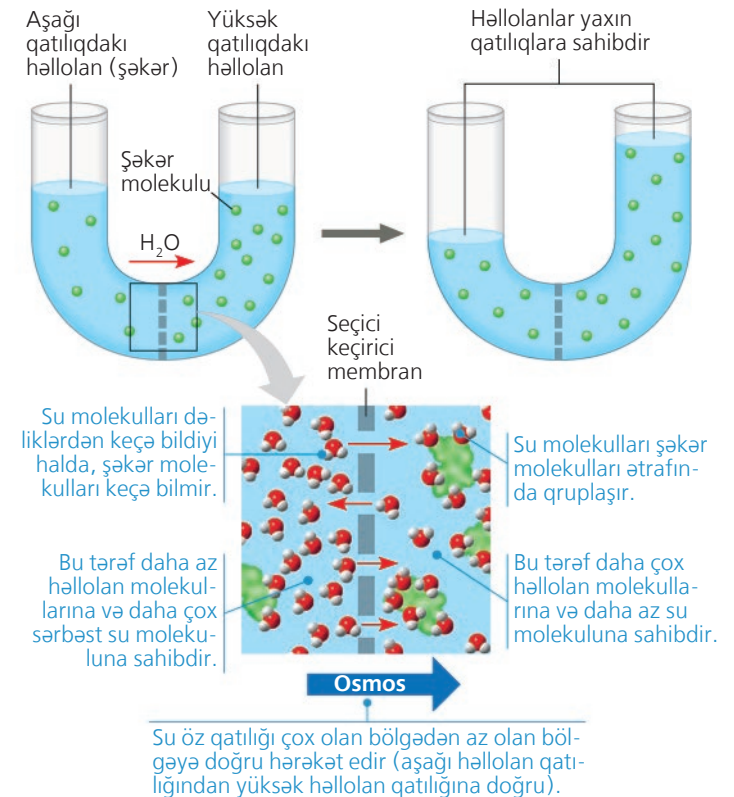
(b) **İki növ həllolanın diffuziyası.** İki fərqli boya məhlulu hər ikisi üçün də keçirici olan membranla ayrılmışdır. Hər boya öz qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru axır. Əvvəldə ümumi həllolan qatılığının solda daha yüksək olmasına baxmayaraq, bənövşəyi boyanın xalis diffuziyası sola doğru olur.

sesi həyata keçirmək üçün enerji sərf etmək məcburiyyətində deyil. Qatılıq qradienti potensial enerjinin bir növü olub (Başlıq 2.2 və Şəkil 8.5b), diffuziya prosesini hərəkətə gətirir. Lakin unutmayın ki, membran seçici keçiricidir və buna görə də onun fərqli molekulların diffuziya sürəti üzərindəki təsiri fərqlidir. Məsələn, akvaporin proteinlərinin iştirakı ilə suyun müəyyən hüceyrə membranlarından diffuziyası, bu proteinlərin yoxluğundakı diffuziya ilə müqayisədə çox sürətlidir. Növbəti mövzudan da görəcəyimiz kimi, suyun plazma membranından keçidi hüceyrə üçün əhəmiyyətlidir.

Osmosun Su Balansına Təsiri

Tərkibindəki həllolan qatılığı baxımından fərqlənən iki məhlulun qarşılıqlı təsir mexanizmini müşahidə etmək üçün içində iki şəkər məhlulunu bir-birindən ayıran, seçici keçiriciliyi olan süni membrana malik U-şəkilli bir şüşə boru təsəvvür edin (**Şəkil 7.11**). Bu sintetik

▼ **Şəkil 7.11** Osmos. Fərqli qatılığa malik iki şəkər məhlulu həlledicinin (su) keçə biləcəyi, həllolanın (şəkər) isə keçə bilməyəcəyi membran ilə bir-birindən ayrılmışdır. Su molekulları təsadüfi şəkildə hərəkət edir və hər iki yönə keçsə də, nəticədə su həllolanın aşağı qatılıqda olduğu tərəfdən qatılığı yüksək olan tərəfə doğru diffuziya edir. Suyun osmos adlandırdığımız bu passiv nəqliyyatı hər iki tərəfdə şəkər qatılığının təxmini olaraq bərabərləşməsinə gətirib çıxarır. (Əslində, su təzyiqinin bir tərəfdə yüksək olması qatılıqların tam olaraq eyni həddə çatmasının qarşısını alır, ancaq sadəlik üçün burada nəzərə alınmır).



membranın dəlikləri suyun keçməsi üçün böyük, şəkər molekulunun keçməsi üçün kiçikdir. Bununla belə, su molekulalarının həllolan hidrofilik maddə ətrafında sıx şəkildə cəmləşməsi bəzi su molekulalarının da membran-dan keçməsinin qarşısını alır. Nəticədə, yüksək həllolan qatılığa sahib məhlulda *sərbəst* su qatılığı aşağı olur. Belə olan halda, su molekulaları sərbəst su qatılığı çox olan bölgədən (həllolan qatılığı az olan bölgə) az olan bölgəyə (həllolan qatılığı çox olan bölgə) doğru axır. Bu proses həllolan qatılığı təxminən bərabər olanadək davam edir. İstər süni, istərsə də hüceyrəvi olsun, suyun seçici keçirici membran üzərindən diffuziyasına **osmos** deyilir. Suyun membranlar üzərindən hərəkəti, hüceyrə ilə mühiti arasındakı su balansını orqanizmlər üçün həyati önəm daşıyır. İndi isə gəlin bu sistemdə osmos haqqında öyrəndiklərimizi canlı hüceyrələrə tətbiq edək.

Divarsız Hüceyrələrdə Su Balansı

Bir hüceyrənin məhlul içindəki davranışını başa düşmək üçün həllolan qatılığı və hüceyrənin membran keçiriciliyi nəzərə alınmalıdır. **Tonusluq** hər iki faktor əsasında hesablanan, hüceyrəni əhatə edən məhlulun hüceyrədən su almaq, yaxud su qəbul etdirmək gücünün ölçüsüdür. Məhlulda olan, lakin membrandan keçə bilməyən (keçidsiz) həllolanların nisbi qatılığı məhlulun tonusluğunu qismən təyin edir. Yəni hüceyrənin ətrafındakı məhlulda keçidsiz həllolan qatılığı çoxdursa, su hüceyrə xaricinə çıxmağa, qatılıq azdırsa, hüceyrəyə daxil olmağa çalışacaq.

Heyvan hüceyrəsi kimi divarı olmayan bir hüceyrə ona **izotonik** (*iso*, bərabər) olan məhlulla əhatə olunarsa, plazma membranından xalis su hərəkəti sıfıra bərabər olur. Su membranın üzərindən axsa da, keçidin sürəti hər iki istiqamət üçün eyni olur. İzotonik mühitə qoyulan heyvan hüceyrəsinin həcmi stabil qalır (**Şəkil 7.12a**).

İndi isə hüceyrəni onun üçün **hipertonik** (*hiper*, “çox”, “yuxarı” deməkdir və burada keçidsiz həllolanlara işarə edir) olan məhlula yerləşdirək. Hüceyrə su itirərək büzüşəcək və güman ki, məhv olacaq. Məhz buna görə göllərdə yaşayan heyvanlar duzluluq artdığı zaman ölə bilirlər; göl suyu heyvan hüceyrələri üçün hipertonik olacaq dərəcədə artarsa, bu, hüceyrələrin büzüşüb ölməsi ilə nəticələnir. Digər tərəfdən, həddən artıq suyun hüceyrəyə daxil olması da zərərli ola bilər. Hüceyrəni onun üçün **hipotonik** (*hipo* “az”, “aşağı” mənasına gəlir) məhlula yerləşdirsək, suyun hüceyrə daxilində doğru hərəkəti, xaricinə doğru hərəkətindən daha sürətli olacaq və hüceyrə su şarı

kimi şişib partlayacaq (və ya *lizisə* məruz qalacaq).

Dayanıqlı divarı olmayan hüceyrənin həddən artıq su itirməsi, qəbul etməsi qədər zərərli deyil. Hüceyrə izotonik mühitdə yaşayarsa, su balansını problemi ortaya çıxmaz. Dəniz suyu bir çox dəniz onurğasızları üçün izotonik mühitdir. Quru heyvanlarının çoxunun hüceyrələri onlar üçün izotonik olan hüceyrəxarici maye ilə əhatələnib. Hipertonik, yaxud hipotonik mühitdə yaşayan və möhkəm hüceyrə divarına sahib olmayan canlılar isə həllolan və su balansını qoruya bilmək üçün başqa növ idarəetmə sistemləri, yəni **osmotənzmiləmə** yolları kəşf etmək məcburiyyətindədirlər. Məsələn, təkhüceyrəli eukariot *Paramecium*, onun üçün hipotonik olan gölməçə sularında yaşayır. *Parameciumun* plazma membranının su keçiriciliyi bir çox başqa hüceyrələrlə müqayisədə aşağı olsa da, bu, durmadan hüceyrəyə daxil olan suyun sadəcə sürətini azalda bilər. *Paramecium* hüceyrəsinin partlamamasının əsas səbəbi körüklü su nasosu kimi işləyən, yığılıb-boşalan (və ya *kontraktil*) vakuollara sahib olmasıdır. Bu sistem suyun osmosla içeri daxil olduğu sürətlə xaricə vurulmasına şərait yaradır (**Şəkil 7.13**). Hiperduzlu (ifrat duzlu) mühitdə yaşayan bakteriya və arxeyalarda isə (**Şəkil 27.1**), əksinə, suyun hüceyrə xaricinə çıxmasının qarşısını almaq üçün xarici və daxili həllolan qatılığını balanslaşdıran mexanizmlər mövcuddur. Başlıq 44.1-də heyvanlarda osmotənzmiləmə üçün ortaya çıxan digər adaptasiyalara nəzər salacağıq.

Divarlı Hüceyrələrdə Su Balansı

Bitki, prokariot, göbələk və bəzi təkhüceyrəli eukariotların hüceyrələri divarla əhatələnmişdir (**Şəkil 6.27**). Bu hüceyrələr hipotonik bir məhlula batırıldıqda, (məsələn, yağış suyu ilə yuyulduqda) hüceyrə divarı onların su balansını saxlamasına kömək edir. Bir bitki

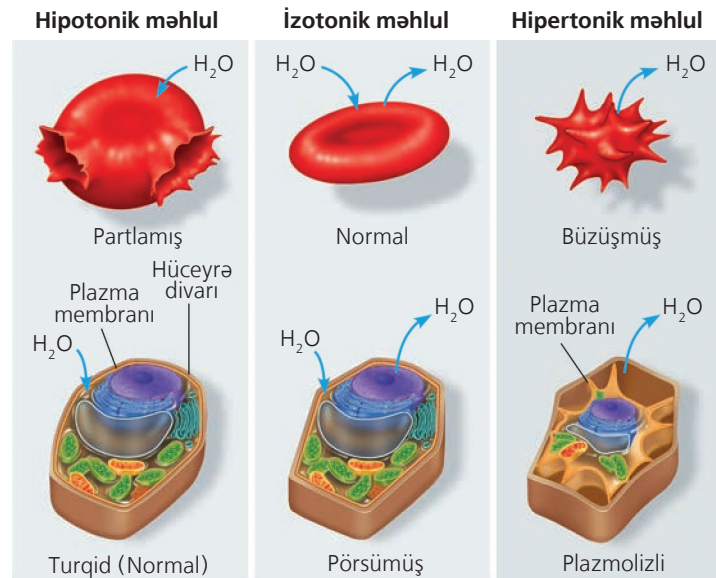
▼ **Şəkil 7.12 Canlı hüceyrədə su tarazlığı.** Canlı hüceyrənin ətraf mühitdəki həllolan qatılığına necə cavab verəcəyi onun hüceyrə divarına sahib olub-olmamağından asılıdır. (a) Qırmızı qan hüceyrəsi kimi heyvan hüceyrələrinin divarı yoxdur. (b) Bitki hüceyrələri isə divara sahibdirlər. (Oxlar hüceyrələrin məhlula qoyulduqdan sonrakı xalis su hərəkətinin yönünü göstərir).

(a) Heyvan hüceyrəsi.

Osmos təsiri ilə suyun hüceyrəyə giriş-çixışının qarşısını alacaq xüsusi adaptasiyalara malik olmadığı müddətcə, heyvan hüceyrəsi üçün ən yaxşı mühit izotonik mühitdir.

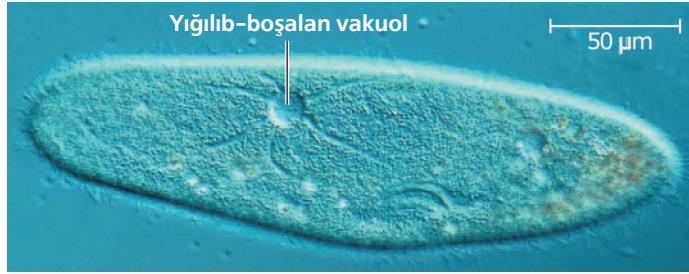
(b) Bitki hüceyrəsi.

Hipotonik mühitdə hüceyrəyə daxil olan suyun sonda divarın ona əks-təzyiq etməsiylə yaranan turqid (bark) vəziyyət bitki hüceyrəsi üçün adətən ən sağlam hal sayılır.



▼ **Şəkil 7.13** *Paramecium* hüceyrəsinin yığılıb-boşalan vakuolu.

Bu vakuol mayeni sitoplazmadakı kanallar vasitəsilə toplayır. Dolduğu zaman vakuol və kanalları daralır; maye hüceyrədən kənara atılır (ışıq mikroskopu).



hüceyrəsi təsəvvür edin. Heyvan hüceyrəsi kimi, bitki hüceyrəsi də içində su daxil olduqca şişir (**Şəkil 7.12b**). Lakin bitki hüceyrəsində bu şişmə prosesi nisbətən qeyri-elastik hüceyrə divarı tərəfindən *turqor təzyiqi*, yəni suyun girişinə müqavimət göstərən əks-təzyiq ilə dayandırılana qədər davam edir. Bu vəziyyətdə hüceyrə bir çox bitki hüceyrəsi üçün sağlam sayılan **turqid** (möhkəm) haldadır. Ev bitkiləri kimi oduncaqsız bitkilər mexaniki dəstək üçün ətrafdakı hipotonik məhlul tərəfindən turqid halda saxlanılan hüceyrələrdən asılıdır. Bitki hüceyrəsi və ətrafı izotonik olduqda, suyun içəriyə doğru xalis hərəkəti olmadığından, hüceyrələr **büzüşür** və bitki solur.

Hipertonik məhlula qoyulan hüceyrə üçün isə divar heç bir üstünlük təşkil etmir. Bu vəziyyətdəki bitki hüceyrəsi, eynilə heyvan hüceyrəsində olduğu kimi, su itirərək büzüşür. Büzüşən bitki hüceyrəsində plazma membranı bir neçə yerdə hüceyrə divarından qopur. **Plazmoliz** adlanan bu hadisə bitkinin solması və ölümü ilə də nəticələnə bilər. Hüceyrə divarına sahib bakteriya və göbələklərdə də hipertonik mühitdə plazmoliz baş verir.

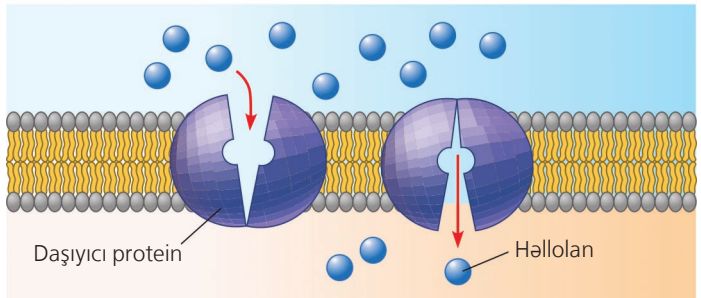
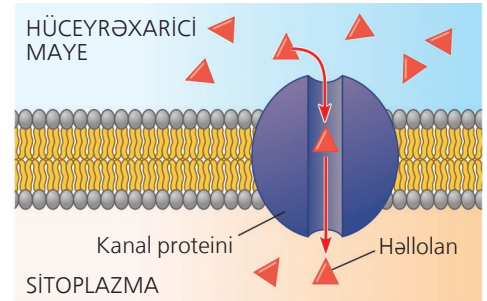
Asanlaşdırılmış Diffuziya: Protein Vasitəsilə Passiv Nəqliyyat

Su və bəzi hidrofilik maddələrin membrandan necə keçdiyinə daha yaxından nəzər salaq. Yuxarıda da qeyd etdiyimiz kimi, keçidləri lipid qoşalayı tərəfindən məhdudlaşdırılan ion və polyar molekullar nəqliyyat proteinləri vasitəsilə passiv şəkildə membrandan keçirlər. Bu məfhuma **asanlaşdırılmış diffuziya** deyilir. Hüceyrə bioloqları nəqliyyat proteinlərinin diffuziyanı tam olaraq necə asanlaşdırdığını araşdırmağa davam edirlər. Nəqliyyat proteinlərinin çoxu həddən artıq seçicidir, yəni bəzi maddələri daşıyırlar.

Yuxarıda da qeyd olunduğu kimi, nəqliyyat proteinlərinin iki növü var: kanal proteinləri və daşıyıcı proteinlər. Kanal proteinləri sadəcə spesifik molekul və ionların keçidi üçün dəhliz əmələ gətirirlər (**Şəkil 7.14a**). Bu proteinlərin təşkil etdiyi hidrofilik keçidlər su molekulunu və kiçik ionların membranın bir tərəfindən digərinə sürətlə daşınmasına şərait yaradır. Su kanalı proteinini olan akvaporin bitki və ya qırmızı qan hüceyrəsi kimi heyvan hüceyrəsində baş verən böyük həcmli

▼ **Şəkil 7.14** Asanlaşdırılmış diffuziyanı yerinə yetirən iki növ nəqliyyat proteinini. Hər iki növ protein maddəni istənilən istiqamətə daşıya bilər. Lakin xalis axın qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru.

(a) Kanal proteinini su və ya həllolmaların keçə bildiyi kanala sahibdir.



(b) Daşıyıcı protein bir formadan digərinə keçərək həllolanı membranın bir tərəfindən digərinə daşıyır.

su diffuziyasını (osmos) asanlaşdırır (**Şəkil 7.12**). Bəzi böyrək hüceyrələri sidikdəki suyu geri uda bilmək üçün çox sayda akvaporinə sahib olur. Böyrəklər bu işi yerinə yetirməsəydi, bir insan gündə 180 L sidik ifraz etməli və bir o qədər də su içməli olardı!

İon daşıyan kanal proteinləri **ion kanalları** adlanırlar. Bunların bəziləri müəyyən qıcığa qarşı açılıb-bağlanan **qapılı kanallardır**. Bəzi qapılı kanallar üçün qıcıq elektrik enerjisidir. Məsələn, sinir hüceyrəsində ion kanalı elektrik qıcığı ilə açılaraq kalium ionlarının hüceyrədən xaricə axmasına imkan verir. (Fəslin əvvəlindəki kalium ionu kanalına diqqət yetirin). Bu, hüceyrənin yenidən oyanmaq qabiliyyətini bərpa edir. Digər qapılı kanallar isə daşdığı maddədən fərqli bir molekulun ona bağlanması nəticəsində açılıb-bağlanırlar. Başlıq 48.2 və 48.3-də bəhs edəcəyimiz kimi, bu qapılı kanallar sinir sisteminin fəaliyyəti üçün də önəm daşıyır.

Daha əvvəl bəhs etdiyimiz qlükoza daşıyıcısı kimi daşıyıcı proteinlərdə, görünən odur ki, proteinin formasında əmələ gələn kiçik dəyişiklik nəticəsində həllolanın bağlandığı sahə membranın bir tərəfindən digərinə keçir (**Şəkil 7.14b**). Bu forma dəyişikliyinə səbəbi daşınan molekulun proteinə bağlanması və buraxılması ola bilər. İon kanalları kimi, asanlaşdırılmış diffuziya prosesində iştirak edən daşıyıcı proteinlər də maddələrin qatılıq qradienti boyunca üzəaşağı nəqliyyatını təmin edirlər. Passiv nəqliyyatda olduğu kimi, burada da enerjiyə ehtiyac yoxdur. **Elmi Bacarıq Məşğələsi** sizə bir qlükoza nəqliyyatı təcrübəsindən alınan data ilə işləmək üçün imkan yaradır.

ELMI BACARIQ MƏŞĞƏLƏSİ

İki Qrup Data Əsasında Çəkilmiş Səpmə Qrafikinin Analizi

Qlükozun Hüceyrəyə Alınması Yaşdan Asılıdır mı? Heyvanlar üçün önəmli enerji mənbəyi olan qlükozun hüceyrə daxilinə köçürülməsi daşıyıcı proteinlər tərəfindən asanlaşdırılmış diffuziya vasitəsilə həyata keçirilir. Bu məşğələdə fərqli yaşda hind donuzlarından alınmış qırmızı qan hüceyrələri üzərində aparılan təcrübəni analiz etməlisiniz. Təcrübədə qlükozun zamana bağlı olaraq hüceyrəyə daxil olması ölçülmüş və əldə olunan iki qrup data əsasında qrafik çəkilmişdir. Bu hüceyrələrin qlükozu içəri daşıma sürətinin hind donuzlarının yaşından asılılığını təyin etməlisiniz.

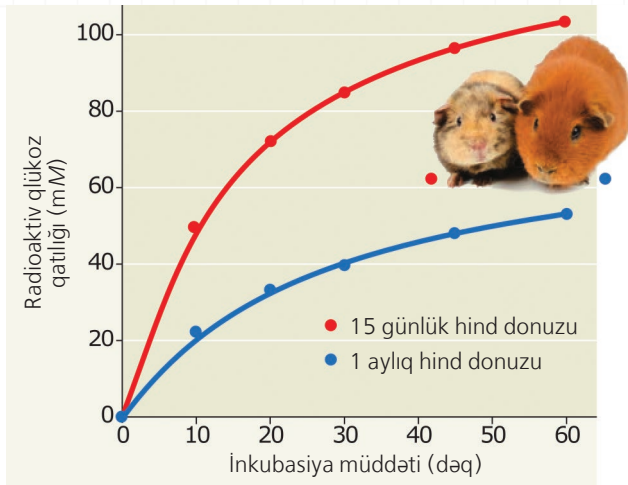
Təcrübə Necə Aparılmışdır? Hind donuzunun qırmızı qan hüceyrələri 25°C-də, pH-ı 7.4 olan 300 mM (millimolyar) radioaktiv qlükozu ehtiva edən məhlulda saxlanılmışdır. 10-15 dəqiqə fasilə ilə məhluldan hüceyrə nümunəsi alınaraq onların içindəki radioaktiv qlükozu qatılığı ölçülmüşdür. Hüceyrələr 15 günlük və 1 aylıq hind donuzlarından götürülmüşdür.

Təcrübə Datası Çoxsaylı data dəstlərini müqayisə etmək üçün onları eyni qrafikdə göstərmək əlverişlidir. Buradakı qrafikdə hər nöqtə dəsti (eyni rənglə göstərilmişdir) bir səpmə diaqramı əmələ gətirir. Hər bir nöqtə iki dəyişənin rəqəmlə dəyərini təmsil edir. Tendensiya təyini- ni asanlaşdırmaqdan ötrü hər data dəsti üçün qrafikdəki nöqtələri birləşdirən ən uyğun əyri xətt çəkilmişdir. (Qrafiklər haqqında ümumi məlumat üçün Əlavə F-dəki Elmi Bacarıqların İcmalına baxın).

DATANIN ŞƏRHİ

1. Əvvəlcə qrafikin bütün hissələrini başa düşdüyünüzdən əmin olun. (a) Müstəqil dəyişən, yəni tədqiqatçı tərəfindən təyin olunan dəyişən hansıdır? (b) Asılı dəyişən, yəni müdaxilədən asılı olan və tədqiqatçının ölçdüyü dəyişən hansıdır? (c) Qırmızı nöqtələr nəyi təmsil edir? (d) Bəz mavi nöqtələr nəyi təmsil edir?
2. Qrafik üzərində göstərilən dəyərlərdən cədvəl tərtib edin. "İnkubasiya müddəti (dəqiqə ilə)" dəyərlərini cədvəlin sol sütununa qeyd edin.

Hind donuzunun qırmızı qan hüceyrələrində zamandan asılı olaraq qlükozun hüceyrəyə girişi



Data mənbəyi: T. Kondo and E. Beutler, Developmental changes in glucose transport of guinea pig erythrocytes, *Journal of Clinical Investigation* 65:1-4 (1980).

3. Qrafik nəyi göstərir? 15 günlük və 1 aylıq hind donuzlarında qlükozun qırmızı qan hüceyrələrinə alınmasını müqayisə edin.
4. 15 günlük və 1 aylıq donuzların qırmızı qan hüceyrələrində qlükozun hüceyrəyə giriş fərqi nə ilə izah etmək olar? Bunun üçün bir hipotez qurun. Qlükozun hüceyrəyə necə daxil olduğunu nəzərə alın.
5. Hipotezinizi sınamaq üçün bir təcrübə təklif edin.

YOXLAMA 7.3

1. Sizcə hüceyrəvi tənəffüs nəticəsində əmələ gələn CO₂ qazını hüceyrə özündən necə kənarlaşdırır?
2. **ƏGƏR** > *Paramecium* hüceyrəsi hipotonik mühitdən izotonik olana doğru üzərsə, yığılıb-boşalan vakuolunun fəallığı artar, yoxsa azalar? Səbəbini açıqlayın.

BAŞLIQ 7.4

Aktiv nəqliyyat enerji xərcləyərək maddələri qatılıq qradientlərinin əksinə hərəkət etdirir

Nəqliyyat proteinlərinin köməyinə baxmayaraq, asanlaşdırılmış diffuziya passiv nəqliyyatdır, çünki bu zaman həllolan qatılıq qradienti boyunca aşağıya axır və bu proses enerji tələb etmir. Asanlaşdırılmış diffuziya maddənin membrandan axımı üçün effektiv keçidlər ya-

radaraq hərəkəti sürətləndirsə də, nəqliyyatın istiqamətini dəyişdirmir. Lakin bəzi nəqliyyat proteinləri qatılıq qradientlərinin əksinə, molekulları aşağı qatılıqdan (bu, hüceyrənin xarici də ola bilər, daxili də) yuxarı qatılığa doğru daşıya bilər.

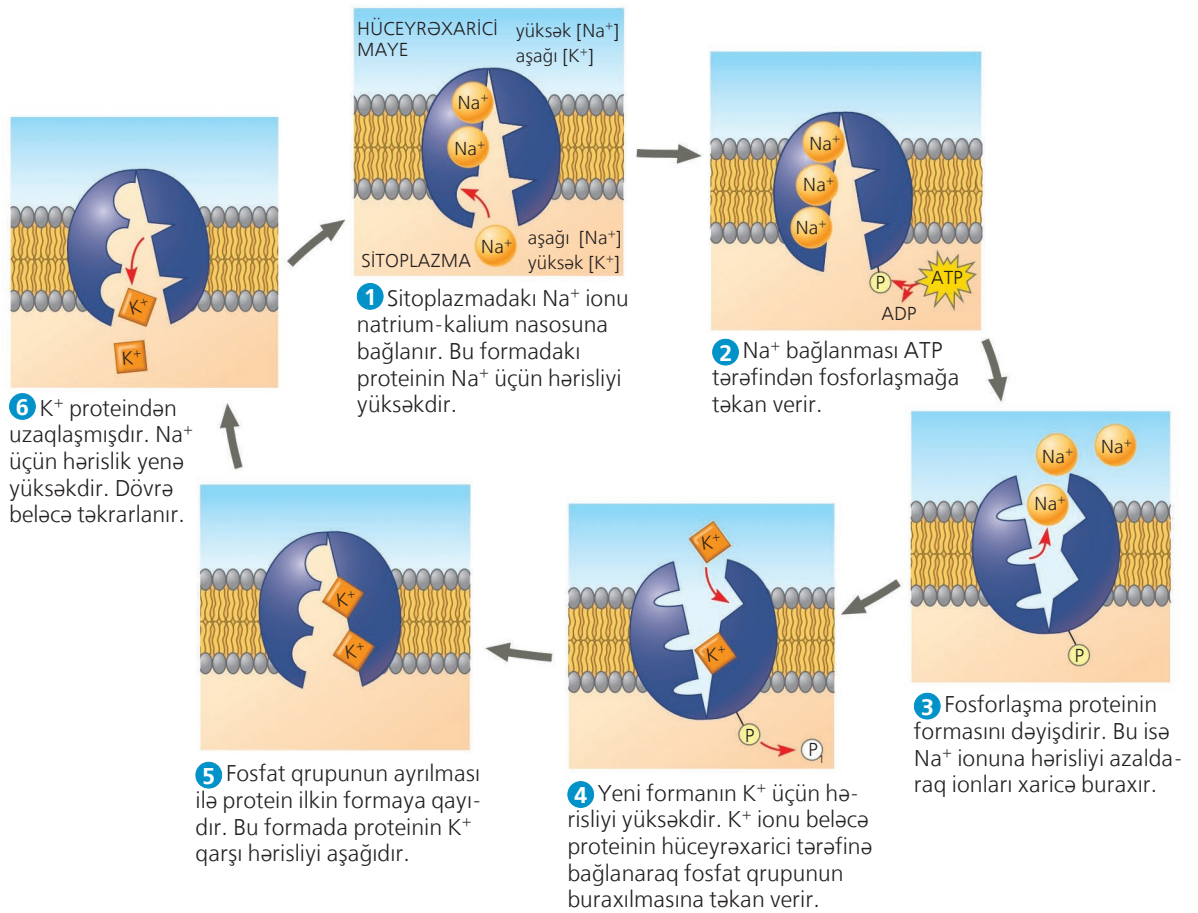
Aktiv Nəqliyyatın Enerji Ehtiyacı

Bir maddəni öz qatılıq qradientinin əksinə hərəkət etdirmək üçün iş lazımdır, yəni hüceyrə enerji sərf etməlidir. Buna görə də bu tip membran nəqliyyatı **aktiv nəqliyyat** adlanır. Maddələri qatılıq qradientlərinin əksinə hərəkət etdirən nəqliyyat proteinləri kanal proteinləri yox, daşıyıcı proteinlərdir. Çünki kanal proteinləri açıq halda olanda maddələri bir-bir götürərək qradientlərinin əksinə daşıyır, sadəcə, qradientləri boyunca axmalarına imkan verir.

Aktiv nəqliyyat hüceyrə daxilindəki kiçik həllolanların qatılığını xarici mühitdəki qatılıqdan fərqli saxlamağa şərait yaradır. Məsələn, xarici mühitlə müqayisədə, heyvan hüceyrəsinin daxilindəki kalium ionunun (K⁺)

➤ **Şəkil 7.15 Natrium-kalium nasosu: aktiv nəqliyyatın xüsusi nümunəsi.**

Bu nəqliyyat sistemi ionları kəskin qatılıq qradientlərinin əksinə köçürür: Natrium ion qatılığı ($[Na^+]$) hüceyrə xaricində çox, daxilə isə azdır. Digər tərəfdən, kalium ion qatılığı ($[K^+]$) hüceyrə xaricində az, daxilə isə çoxdur. Nasos hüceyrə xaricinə vurduğu üç Na^+ ion üçün (addım 1 - 3) iki K^+ ionu daxilə daşıyan (addım 4 - 6) iki forma arasında dövr edir. Bu formalar Na^+ və K^+ ionları üçün fərqli bağlama hərisliyinə malikdir. ATP hidrolizi nəqliyyat proteininə bir fosfat qrupu köçürərək (protein fosforlaşması), proteində forma dəyişikliyi yaradır.



qatılığı çoxdur, natrium ionunun (Na^+) qatılığı isə azdır. Plazma membranı Na^+ ionlarını xaricə, K^+ ionlarını isə daxilə daşıyaraq bu kəskin qradienti qorumağa kömək edir.

Digər hüceyrəvi iş növlərində olduğu kimi, əksər növ aktiv nəqliyyat üçün də enerji ATP hidrolizi ilə təmin olunur. ATP, həmçinin ən ucdakı fosfat qrupunu birbaşa nəqliyyat proteininə köçürməklə aktiv nəqliyyatı hərəkətə gətirir. Nəticədə, protein daşıdığı molekulu membranın digər tərəfinə keçirəcək şəkildə forma dəyişdirir. Bu prinsiplə işləyən nəqliyyat sistemlərindən biri olan **natrium-kalium nasosu** Na^+ ilə K^+ ionlarını heyvan hüceyrələrinin membranı üzərindən mübadilə edir (Şəkil 7.15). Passiv və aktiv nəqliyyat arasındakı fərqlərin icmalı Şəkil 7.16-da verilmişdir.

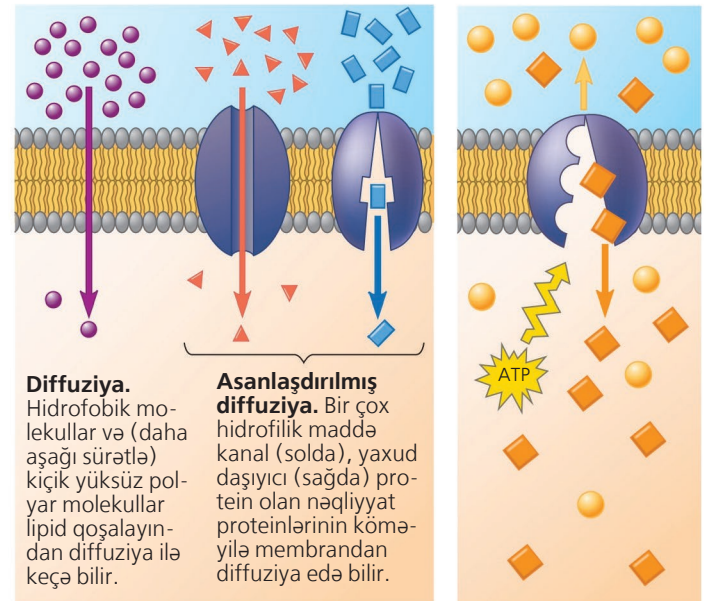
İon Nasoslari Membran Potensialini Necə Saxlayir

Bütün hüceyrələr plazma membranı ətrafında elektrik gərginliyinə sahibdir. Gərginlik əks yüklərin ayrılması ilə yaranan elektrik potensial enerjidir (Bəşlq 2.2). Membranın ətrafında anion və kationların qeyri-bərabər paylanması nəticəsində hüceyrənin sitoplazma tərəfi xarici tərəf ilə müqayisədə daha mənfi yüklü olur. **Membran potensialı** adlanan membranətrafı gərginlik -50 ilə -200 millivolt (mV) arasında dəyişir. (Mənfi dəyər hüceyrə daxilinin xaricinə nəzərən mənfi yüklü olduğunu göstərir).

▼ Şəkil 7.16 İcmal: Passiv və aktiv nəqliyyat.

Passiv nəqliyyat. Maddə membrandan qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru kortəbii keçir. Bu proses hüceyrədən heç bir enerji istehlakı tələb etmir. Membranın nəqliyyat proteinləri diffuziya sürətini böyük ölçüdə artırır.

Aktiv nəqliyyat. Bəzi nəqliyyat proteinləri daşıdıqları molekulları qatılıq qradientinin (yaxud elektrokimyəvi qradientin) əksinə vuran nasos kimi fəaliyyət göstərir. Enerji adətən ATP hidrolizindən əldə olunur.



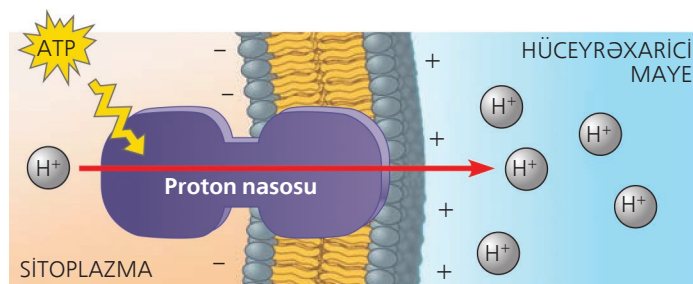
VİZUAL BACARIQ ➤ Sağ paneldəki iki həllolan molekul hansı yöndə axar? Bu hərəkət onların qatılıq qradientinin əksinədir, yoxsa eyni yöndədir?

Membran potensialı batareya kimi fəaliyyət göstərir. Bu enerji mənbəyi membrandan keçən bütün yüklü molekulların keçidinə təsir edir. Hüceyrənin daxili xarici ilə müqayisədə mənfi yüklü olduğu üçün membran potensialı kationların hüceyrə daxilinə, anionların isə hüceyrə xaricinə passiv şəkildə keçidi üçün meyillilik yaradır. Nəticədə, ionların membran üzərindən diffuziyası iki qüvvə tərəfindən idarə olunur: kimyəvi qüvvə (bu fəsilə indiyədək bəhs etdiyimiz yeganə amil olan ionun qatılıq qradienti) və elektrik qüvvəsi (membran potensialının ion hərəkəti üzərində olan təsiri). İonlara təsir göstərən bu qüvvələr birliyinə **elektrokimyəvi qradient** deyilir.

Buna görə də ionlar üçün passiv nəqliyyat anlayışını aydınlaşdırmaq lazımdır. Bir ion təkcə *qatılıq* qradienti boyunca yox, daha dəqiq desək, *öz elektrokimyəvi qradienti* boyunca aşağı axır. Məsələn, dinc haldakı sinir hüceyrəsinin daxilində olan Na^+ qatılığı xaricindəki qatılıqdan dəfələrlə aşağıdır. Hüceyrə qıcıq aldıqda qapılı kanallar açılaraq Na^+ diffuziyasını asanlaşdırır. Nəticədə, Na^+ -un qatılıq qradienti və membranın mənfi (daxili) tərəfindəki kationların cazibəsi ilə hərəkətə gələn natrium ionları elektrokimyəvi qradient boyunca aşağıya doğru axır. Bu nümunədə elektrik və kimyəvi güc elektrokimyəvi qradientlə eyni istiqamətdə işləyir, ancaq bu hər zaman belə olmur. Membran potensialından qaynaqlanan elektrik qüvvəsi ionun qatılıq qradienti boyunca sadə diffuziyasının qarşısını alanda aktiv nəqliyyata ehtiyac yaranır. Başlıq 48.2 və 48.3-də elektrokimyəvi qradientin və membran potensialının sinir impulslarının ötürülməsindəki vacib rolunu öyrənəcəksiniz.

Aktiv şəkildə ion daşıyan bəzi membran proteinləri membran potensialının yaranmasına kömək edir. Belə proteinlərdən biri natrium-kalium nasosudur. Şəkil 7.15-ə diqqət yetirin: nasos bir Na^+ əvəzinə bir K^+ çəkmir, hər hüceyrə xaricinə çıxardığı üç Na^+ əvəzinə iki K^+ -u hüceyrəyə çəkir. Nasosun hər bir "dövrəsi" ilə sitoplazmadan hüceyrəxarici mayeyə xalis bir ədəd müsbət yük köçürülür, beləliklə, enerji gərginlik şəklində yığılır. Membran üzərində gərginlik əmələ gətirən nəqliyyat proteinlərinə **elektrogen nasos** deyilir. Natrium-kalium nasoslari heyvanda əsas elektrogen nasos sa-

▼ **Şəkil 7.17 Proton nasosu.** Proton nasosu membran ətrafında gərginlik (yük ayrılması) yaradaraq enerji yığan nasosdur. Nasosun köçürdüyü müsbət yük hidrogen ionlarıdır. Gərginlik və H^+ -in qatılıq qradienti qida alınması kimi prosesləri dəstəkləyə bilən ikili enerji mənbəyidir. Əksər proton nasosu gücünü ATP hidrolizindən alır.

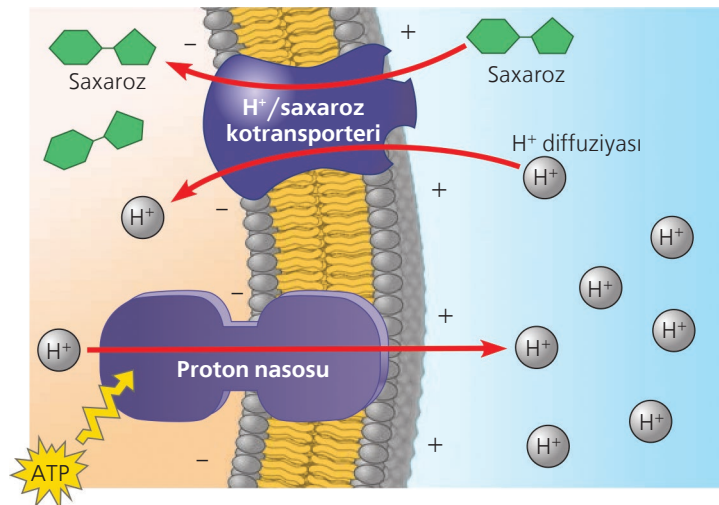


yılır. Bitki, göbələk və bakteriyalardakı əsas elektrogen nasos isə aktiv şəkildə hüceyrə xaricinə proton (hidrogen ionu, H^+) daşıyan **proton nasoslardır**. H^+ ionlarının sitoplazmadan hüceyrəxarici məhlula vurulması müsbət yükün daşınması ilə nəticələnir (Şəkil 7.17). Membran ətrafında gərginlik əmələ gətirməklə, elektrogen nasoslar hüceyrəvi iş üçün lazımi enerjini toplayır. Başlıq 9.4-də də görəcəyiniz kimi, proton qradientinin istifadə olunduğu vacib yerlərdən biri hüceyrə tənəffüsü zamanı ATP sintezidir. Digər bir istifadə yeri isə kotransport adlanan membran nəqliyyatı növüdür.

Kotransport: Membran Proteinlərinin Qoşa Nəqliyyatı

Membranın iki tərəfində qatılığı fərqli olan həllolan diffuziya vasitəsilə qatılıq qradienti boyunca aşağıya axarkən iş görə bilər. Bunu yüksək bir yerdə toplanmış suyun aşağıya doğru axdıqca iş görməsinə bənzətmək olar. **Kotransport** adlanan mexanizmdə nəqliyyat proteini (kotransporter) bir maddənin "üzüaşağı" diffuziyasını, ikinci maddəni onun öz qatılıq qradientinin əksinə, "üzüyuxarı" nəqliyyatı ilə qoşalaşdırır. Məsələn, bitki hüceyrəsi ATP ilə işləyən proton nasoslari tərəfindən yaradılmış H^+ qradientini, amin turşu, şəkər və digər qida maddələrini hüceyrə daxilinə daşımaq üçün istifadə edir. Şəkil 7.18-də göstərilən nümunədə isə kotransporter saxarozu hüceyrəyə daşımaq üçün onun keçidini geri qayıdan H^+ ionlarının keçidi ilə əlaqələndirir. Bu proteinin saxarozu qatılıq qradientinin əksinə, hüceyrə daxilinə daşıya bilməsi üçün saxarozla H^+ eyni vaxtda daşınmalıdırlar. H^+ proton

▼ **Şəkil 7.18 Kotransport: qatılıq qradienti tərəfindən hərəkətə gətirilən aktiv nəqliyyat.** Bu bitki hüceyrəsindəki H^+ /saxaroz kotransporterini kimi daşıyıcı proteinlər (yuxarıda) H^+ ionlarının elektrokimyəvi qradienti boyunca aşağıya, hüceyrənin içinə doğru diffuziyasından istifadə edərək, hüceyrə daxilinə saxarozun köçürülməsini təmin edir. (Hüceyrə divarı göstərilməmişdir.) Əslində, bu paralel köçürmə (kotransport) prosesinin bir parçası olmasa da, hüceyrə xaricinə H^+ yığan, ATP-dən güc alan proton nasosu (aşağıda) göstərilmişdir. Yaranan H^+ qradienti aktiv nəqliyyatda (belə olan halda saxaroz üçün) istifadə oluna biləcək potensial enerjiyə çevrilir. Beləliklə, ATP hidrolizi dolayı yolla kotransport üçün lazımi enerjini təmin edir.



nasosunun yığdığı elektrokimyəvi qradient vasitəsilə, bu nəqliyyat proteinlərindən istifadə edərək üzəaşağı diffuziya edir. Bitkilər H^+ /saxaroz kotransportunu fotosintezdə istehsal olunan saxarozu yarpaq damarlarında hüceyrələrə yükləmək üçün istifadə edirlər. Beləcə, bitkinin ötürücü toxuması şəkəri, kök kimi öz qidasını istehsal etməyən qeyri-fotosintetik orqanlara çatdırır.

Heyvan hüceyrəsinin kotransport proteinləri haqqında öyrəndiklərimiz inkişaf etməkdə olan ölkələrdə ciddi problem olan diareya kimi xəstəliklər üçün effektiv müalicə yolları tapmağa imkan vermişdir. Normal şərtlərdə vücut natriumu yoğun bağırsaqdan geri udur və vücutdakı sabit səviyyəsini qoruyub saxlayır. Lakin diareyada ifrazat o qədər sürətlə baş verir ki, geri sovrulma mümkün olmur və natrium səviyyəsi kəskin şəkildə aşağı düşür. Bu həyati təhlükəni aradan qaldırmaq üçün xəstələrə yüksək miqdarda duz ($NaCl$) və qlükoza ehtiva edən məhlul içirilir. Həllolanlar bağırsaq hüceyrələrinin səthində yerləşən natrium-qlükoza kotransporterləri tərəfindən alınaraq hüceyrələrdən keçirilir və qana ötürülür. Bu sadə müdaxilə ilə uşaq ölümlərinin dünya üzrə səviyyəsi ciddi dərəcədə azalmışdır.

YOXLAMA 7.4

1. Natrium-kalium nasosları sinir hüceyrələrində membrantrafi gərginlik yaratmağa kömək edir. Bu nasoslar ATP-ni istifadə, yoxsa istehsal edir? Cavabınızı izah edin.
2. **VİZUAL BACARIQ** ➤ Şəkil 7.15-dəki natrium-kalium nasosu ilə Şəkil 7.18-dəki kotransporter müqayisə edin. Nə üçün natrium-kalium nasosu kotransporter hesab olunmur? İzah edin.
3. **ƏLAQƏ QUR** ➤ Başlıq 6.4-də verilən lizosomun xassələrini gözədən keçirin. Lizosomun daxili mühitini nəzərə alsaq, onun membranında hansı nəqliyyat proteinlərinin olduğunu təxmin etmək olar?

BAŞLIQ 7.5

Plazma membranı böyük həcmli nəqliyyatı ekzositoz və endositoz ilə həyata keçirir

Su və kiçik molekullu həllolanlar hüceyrənin plazma membranının lipid qoşalayından, diffuziya, yaxud membran üzərindəki nəqliyyat proteinlərindən keçir. Digər tərəfdən, protein, polisaxarid kimi böyük molekullar və parçacıqlar membranı adətən qovuqcuqlarda paketlənmiş kütlələr halında keçir. Aktiv nəqliyyat olan bu proses enerji tələb edir.

Ekzositoz

Hüceyrə müəyyən molekulları **ekzositoz**, yəni maddəni daşıyan qovuqcuğu plazma membranıyla birləşdirərək ifraz edir (Şəkil 6.15). Golgi aparatından çıxan nəqliyyat qovuqcuğu sitoskeletin mikroböyüklər

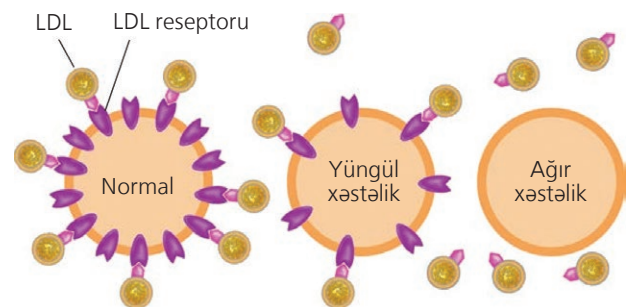
ları boyunca plazma membranına doğru hərəkət edir. Qovuqcuq membranı ilə plazma membranı təmas etdiyi zaman müəyyən proteinlər lipid molekullarının yerlərini dəyişdirərək membranları birləşdirir. Qovuqcuğun içindəkilər hüceyrə xaricinə tökülür, qovuqcuq membranı isə plazma membranının hissəsinə çevrilir (Şəkil 7.9, 4-cü mərhələ).

Bir çox ifrazat hüceyrəsi məhsulları ifraz etmək üçün ekzositozdan istifadə edir. Məsələn, mədəaltı vəzi hüceyrələri istehsal edilən insulini hüceyrəxarici mayeyə ekzositoz ilə ifraz edirlər. Sinir hüceyrəsinin başqa neyron və ya əzələ hüceyrəsinə signal kimi ötürdüyü neyrotransmitterlərin ifrazı üçün ekzositozdan istifadə etməsi buna başqa bir misaldır. Bitki hüceyrələri hüceyrə divarı istehsal edərkən bir sıra lazımi protein və karbohidratları Golgi qovuqcuqlarından hüceyrə xaricinə çıxarmaq üçün də eyni prosesdən yararlanırlar.

Endositoz

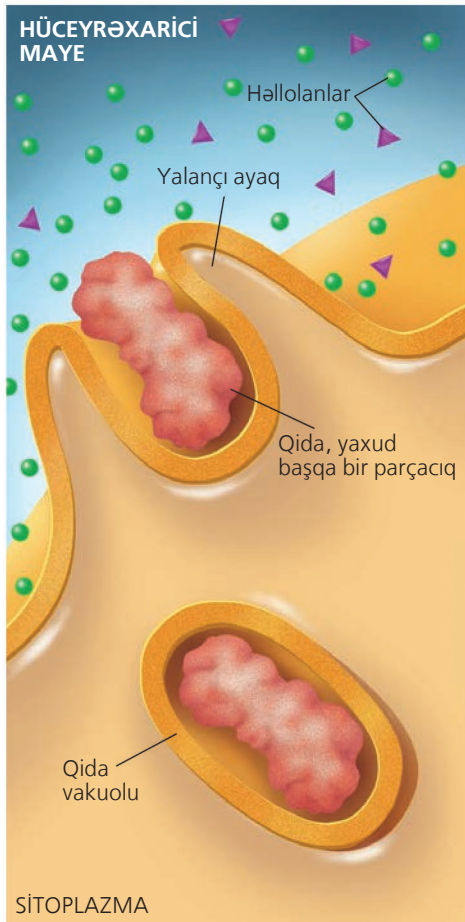
Hüceyrə **endositoz** prosesində molekullar və parçacıqlar halındakı maddəni plazma membranından yeni qovuqcuq əmələ gətirərək içəriyə alır. Prosesdə iştirak edən proteinlərin fərqlənməsinə baxmayaraq, endositoz ekzositozun əks-prosesi kimidir. İlkin olaraq plazma membranının kiçik bir parçası içəriyə doğru əyilərək cib əmələ gətirir. Daha sonra cib dərinləşdikcə membrandan qopur və nəticədə, hüceyrə xaricindəki material qovuqcuğa alınır. Endositozun üç növü var: faqositoz ("hüceyrəvi qidalanma"), pinositoz ("hüceyrəvi içmə") və reseptor-vasitəli endositoz (Şəkil 7.19).

İnsan hüceyrələri reseptor-vasitəli endositoz yolu ilə membran sintezi və digər steroidlərin istehsalı üçün xolesterin əldə edir. Xolesterin qanda aşağı sıxlıqlı lipoproteinlər (*low-density lipoprotein*, LDL) adlanan lipid-protein kompleksi olaraq, kiçik parçacıqlar halında səyahət edir. LDL parçacıqları plazma membranındakı LDL reseptorlarına bağlanır və endositoz ilə hüceyrəyə daxil olur. İrsi xəstəlik olan və qanda yüksək xolesterin səviyyəsi ilə xarakterizə edilən ailəvi hiperxolesterinemiyada, LDL reseptor proteinləri qeyri-ışlək və ya kifayət qədər olmadığı üçün LDL hüceyrəyə daxil ola bilmir:

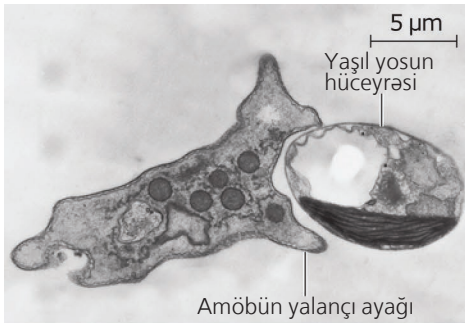


Nəticədə, xolesterin qanda yığılaraq damar divarlarında lipid çöküntülərinin əmələ gəlməsinə və erkən ateroskleroz xəstəliyinə şərait yaradır. Bu çöküntülər damarların daxili həcmi daraldır və qan axışına əngəl olaraq potensial ürək zədələnməsinə və infarkta gətirib çıxara bilər.

Faqositoz



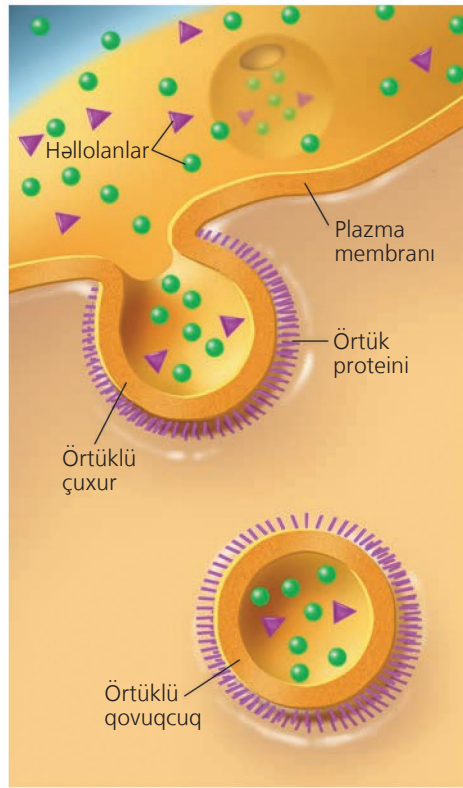
Faqositoz hüceyrənin yalançı ayaqlarıyla qida parçacığını əhatələyərək qida vakuolu adlanan membranlı torbacıq əmələ gətirmə prosesidir. Bundan sonra udulmuş parçacıq qida vakuolunun hidrolitik enzimli lizosomla birləşməsi ilə həzm olunur (Şəkil 6.13).



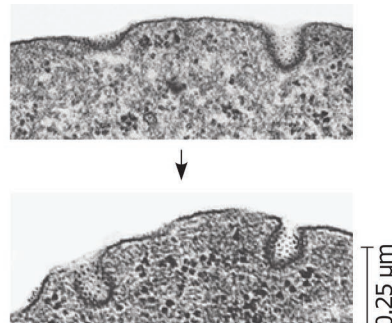
Amöb faqositoz ilə yaşıl yosun hüceyrəsini udur (TEM).

VİZUAL BACARIQ ➤ *Miqyas xəttindən istifadə edərək aşağıdakıların diametrini təxmin edin: (a) yosun hüceyrəsi ətrafında əmələ gələn qida vakuolu (soldakı mikroqraf) və (b) örtüklü qovuqcuq (sağ aşağıdakı mikroqraf). (c) Hansı və neçə dəfə böyükdür?*

Pinositoz

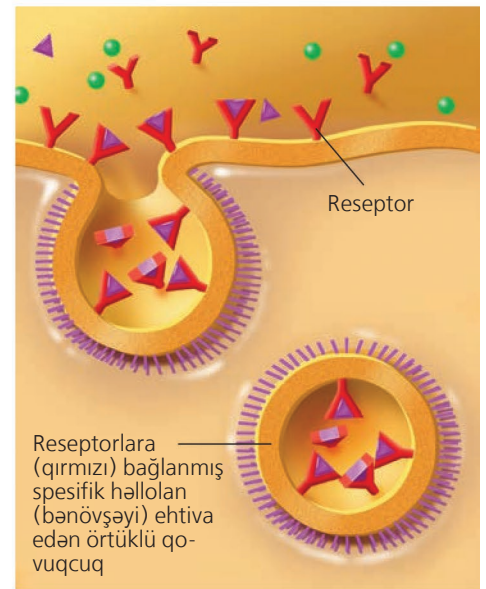


Pinositozda hüceyrə plazma membran parçalarının daxilə doğru bükülməsi ilə hüceyrəxarici maye damcılarını kiçik qovuqcuqlara alır. Beləcə, hüceyrə damcının içindəki həllolanı əldə edir. Şəkildən də gördüyünüz kimi, pinositoz fərq qoymadan bütün həllolanları hüceyrənin içinə aldığı üçün qeyri-spesifikdir. Bir çox halda, qovuqcuğu əmələ gətirən plazma membranı parçasının sitoplazma üzə dağınıq şəkildə örtük proteinləri tərəfindən örtülür. Buna görə də, bu "çuxurlar" və onlardan əmələ gələn qovuqcuqlar "örtüklü" adlanır.

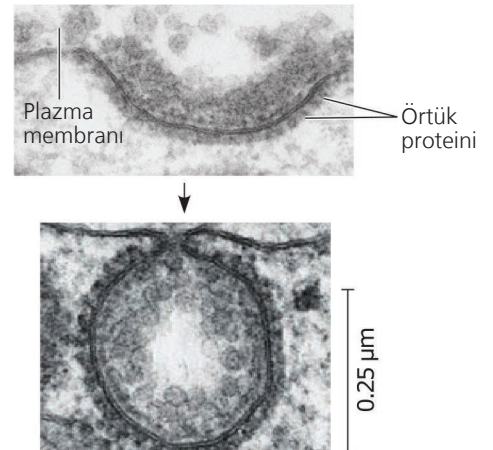


Pinositoz qovuqcuqlarının yaranması (TEM).

Reseptor-Vasitəli Endositoz



Pinositozun ixtisaslaşmış bir növü olan **reseptor-vasitəli endositoz** qatılığı hüceyrəxarici mayədə yuxarı olmayan spesifik maddələrin hüceyrəyə alınmasına imkan verir. Plazma membranında reseptor bölgələri ilə hüceyrəxarici mayədə doğru uzanan proteinlər mövcuddur. Bu reseptorlara spesifik həllolanlar bağlanır. Reseptor proteinlər örtüklü çuxurlara yığılır və bu çuxurlar qovuqcuqlar yaradaraq reseptora bağlanan molekulaları həbs edir. Diaqram, sadəcə, bağlı olan molekulaları (bənövşəyi üçbucaqlar) göstərməkdədir, lakin, əslində, burada hüceyrəxarici mayədə olan başqa maddələr də olur. Udulmuş maddə qovuqcuqdan azad olduqdan sonra boşalmış reseptorlar eyni qovuqcuq vasitəsilə plazma membranına qaytarılır (şəkildə göstərilməmişdir).



Yuxarı: Örtüklü çuxur. Aşağı: Reseptor-vasitəli endositozla əmələ gələn örtüklü qovuqcuq (TEM).

Endositoz və ekzositoz, eyni zamanda, plazma membranı üçün cavanlaşdırma və yenidənqurma mexanizmləridir. Bu proseslər eukariotik hüceyrələrin çoxunda fasiləsiz baş verir. Bununla yanaşı, böyüməkdə olmayan hüceyrədə plazma membranının ümumi miqdarı təxminən sabit qalır. Görünür, bir prosesin səbəb olduğu membran itkisi digər prosesin membran əlavəsi ilə tarazlanır.

Membranı ələ alarkən müzakirələrimizdə enerji və hüceyrəvi iş əhəmiyyətli yer tutdu. Növbəti üç fəsildə hüceyrənin həyatı işlərini görmək üçün lazım olan kimyəvi enerjini necə əldə etdiyini daha yaxından öyrənəcəksiniz.

YOXLAMA 7.5

1. Hüceyrə böyüdükə plazma membranı genişlənir. Bu prosesdə endositoz iştirak edir, yoxsa ekzositoz? Cavabınızı izah edin.
2. **TƏSVİR ET** ➤ Şəkil 7.9-a geri dönərək, ekzositoz qovuqçundan qaynaqlanan plazma membranı parçasını dairə ilə işarələyin.
3. **ƏLAQƏ QUR** ➤ Başlıq 6.7-də heyvan hüceyrəsinin hüceyrəxarici matris (ECM) əmələ gətirdiyini öyrəndiniz. Bir ECM qlikoprotein hüceyrədəki sintez və yerləşdirilmə prosesini təsvir edin.

7 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 7.1

Hüceyrə membranı lipid və proteinlərdən ibarət axıcı mozaikadır

- Maye mozaika modelinə əsasən, amfipatik proteinlər fosfolipid qoşalayın içində yerləşirlər.
- Fosfolipid və bəzi proteinlər membran içində yana doğru hərəkət edə bilirlər. Bəzi fosfolipidlərin doymamış hidrokarbon quyruqları membranı aşağı temperaturalarda maye halda saxlayır. Xolesterol isə ümumi olaraq membranın temperatur dəyişikliklərinə qarşı müqavimətini artırır.
- Membran proteinləri nəqliyyat, siqnalötürmə, hüceyrələrə tanınma, qovşaqlar, sitoskelet, hüceyrəxarici matrisə bağlanma, enzim kimi struktur və fəaliyyətlərdə iştirak edir. Plazma membranının xarici səthində yerləşən protein (qlikoproteinlərə) və lipidlərə (qlikolipidlərə) qoşulmuş qısa şəkər zəncirləri digər hüceyrələrin səthindəki molekullarla əlaqə qurur.
- Membranın protein və lipidləri EŞ-də istehsal olunur; EŞ ilə Golgi aparatında dəyişdirilir. Membranın daxili və xarici səthləri molekulların tərkibi baxımından fərqlənir.

❓ Membranın canlı təbiət üçün əhəmiyyəti nədir?

BAŞLIQ 7.2

Membranın strukturu onu seçici keçirici edir

- Hüceyrə ətraf mühit ilə maddələr mübadiləsi həyata keçirməlidir. Bu prosesi plazma membranının seçici keçiriciliyi idarə edir. Hidrofobik maddə lipiddə həll olaraq membrandan sürətlə keçə bilər. Polyar molekullar və ion isə adətən spesifik nəqliyyat proteininə ehtiyac duyur.
- ❓ Akvaporin membranın su keçiriciliyinə necə təsir edir?

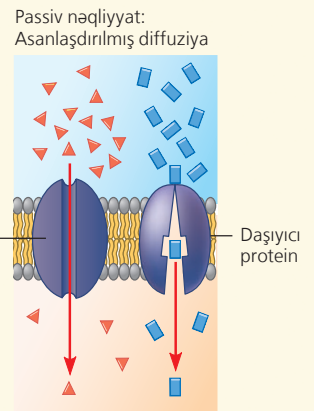
BAŞLIQ 7.3

Passiv nəqliyyat maddənin membrandan enerji tələb etməyən nəqliddir

- Diffuziya bir maddənin öz qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru kortəbii hərəkətidir. Əgər hüceyrənin xaricindəki məhlulda həllolan qatılığı sitozoldan yüksəkdirsə (hipertonik), su molekulları hüceyrənin

keçirici membranından xaricə diffuziya edir (osmos). Əksinə, məhlulun həllolan qatılığı aşağıdırsa (hipotonik), su molekulları hüceyrəyə doğru hərəkət edir. Əgər maddə qatılığı hər iki tərəfdə eynidirsə (izotonik), xalis osmos sürəti sıfırdır. Hüceyrənin həyat fəaliyyəti bu su mübadiləsinin tənzimindən asılıdır.

- **Asanlaşdırılmış diffuziyada** nəqliyyat proteinini su və ya həllolanların membrandan qatılıq qradienti boyunca aşağıya doğru keçməsinə sürətləndirir. **İon kanalı** ionların membrandan diffuziyasını asanlaşdırır. Daşıyıcı protein bağlanan maddələri membrandan keçirmək üçün öz formasını dəyişdirə bilər.

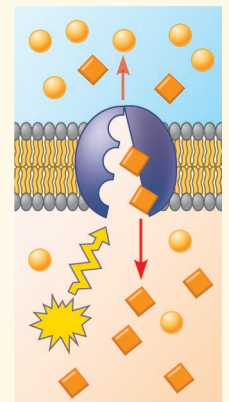


❓ Hipertonik məhlula batırılan hüceyrədə nə baş verir? Hüceyrənin xarici və daxili sərbəst su qatılığı necə dəyişir?

BAŞLIQ 7.4

Aktiv nəqliyyat enerji xərcləyərək maddələri qatılıq qradientlərinin əksinə hərəkət etdirir

- Spesifik membran proteinləri aktiv nəqliyyat üçün adətən ATP enerjisindən istifadə edir.
- İonlar həm qatılıq (kimyəvi) qradienti, həm də elektrik qradientinə (gərginlik) sahib ola bilər. Bunlar **elektrokimyəvi qradient** formasında birləşərək ion diffuziyasının yönünü təyin edir.
- Membran proteininin bir maddənin “üzüaşağı” diffuziyasını, digər maddənin “üzüyuxarı” nəqliyyatı üçün istifadə etməsinə **kotransport** deyilir.



❓ ATP kotransporter fəaliyyətində birbaşa iştirak etmir. Belə olan halda, nə üçün kotransport aktiv nəqliyyat hesab edilir?

BAŞLIQ 7.5

Plazma membranı böyük həcmli nəqliyyatı ekzositoz və endositoz ilə həyata keçirir

- Ekzositozda nəqliyyat qovucuqları plazma membranına doğru hərəkət edərək, onunla birləşib möhtəviyyatını ifraz edir. Endositoz prosesində isə molekullar plazma membranından qoparaq içəriyə doğru genişləyib əmələ gələn qovucuqlar vasitəsilə hüceyrəyə daxil olur. Endositozun üç növü vardır: faqositoz, pinositoz və reseptor-vasitəli endositoz.

? Endositozun hansı növündə hüceyrəxarici mayedəki spesifik maddə membran proteininə bağlanır? Bu cür daşınma hüceyrəyə nə qazandırır?

SİNAQ

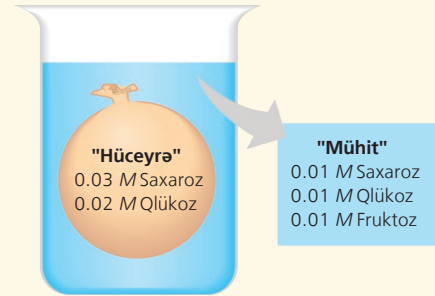
Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Eukariot hüceyrə membranları bir-birindən hansı yönərləri ilə fərqlənilir?
A) Fosfolipidlər yalnız müəyyən membranlarda olur
B) Hər membran növü müəyyən özünəməxsus proteinlərə sahibdir
C) Hüceyrənin yalnız bəzi membranları seçici keçiricidir
D) Sadəcə, bəzi membranlar amfipatik molekullardan ibarətdir
2. Membran strukturunun maye mozaika modelinə görə membran proteinləri adətən harada yerləşir?
A) fasiləsiz bir lay şəklində membran səthi boyunca xarici və daxili üzdə
B) membranın sadəcə hidrofobik hissəsində
C) lipid qoşalayının içində
D) təsadüfi orientasiyada, sabit daxili-xarici qütbləşmə olmadan membranın özündə
3. Aşağıdakı amillərdən hansı membran axıcılığını artırır?
A) doymamış fosfolipid miqdarındakı nisbi artım
B) doymuş fosfolipid miqdarındakı nisbi artım
C) azalan temperatur
D) membranın protein tərkibindəki artım

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

4. Aşağıdakı proseslərdən hansı digərlərini də özündə ehtiva edir?
A) osmos
B) həllolanın membrandan diffuziyası
C) passiv nəqliyyat
D) ionun öz elektrokimyəvi qradienti boyunca aşağıya doğru nəqliyyatı
5. Şəkil 7.18-ə əsasən aşağıdakı təcrübi dəyişikliklərdən hansı saxarozun bitki hüceyrəsinə giriş sürətini artırır?
A) hüceyrəxarici saxaroz qatılığının azaldılması
B) hüceyrəxarici pH dəyərinin azaldılması
C) sitoplazmik pH dəyərinin azaldılması
D) membranı hidrogen ionlarına qarşı daha keçirici hala gətirən maddə əlavəsi
6. **TƏSVİR ET** Yandakı diaqramda göstəriləni kimi, seçici keçiricilik xassəsinə malik membranla əhatələnmiş sulu məhluldan ibarət süni "hüceyrə" fərqli məhlul daşıyan "mühit"ə yerləşdirilmişdir. Membran su və sadə şəkərlərə qarşı keçirici olduğu halda, disaxarid saxaroza qarşı keçirici deyil.
A) Həllolanların xalis axın yönünü (hüceyrə daxilinə və ya xaricinə) düz oxlar ilə göstərin
B) Hüceyrəxarici məhlul izotonik, hipotonik, yoxsa hipertontikdir?

- C) Əgər varsa, kəsik oxlar ilə xalis osmosun yönünü göstərin
D) Nəticədə süni hüceyrə solur, möhkəmlənir (tutqıd), yoxsa eyni vəziyyətdə qalır?
E) Prosesin sonunda məhlullardakı həllolan qatılığı eyni qalır, yoxsa dəyişir?



Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

7. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** *Paramecium* kimi hipotonik mühitdə yaşayan təkhüceyrəli eukariotlar suyun hüceyrəyə girişini məhdudlaşdıran membrana sahibdirlər. İzotonik mühitdə yaşayanların isə membran su keçiriciliyi daha yüksək olur. Abşeron yarımadasındakı Masazır gölü kimi hipertontik və duz qatılığı dəyişən habitatlarda yaşayan təkhüceyrəli eukariotlarda hansı su tənzimləmə adaptasiyaları təkamül etmiş ola bilər?
8. **ELMI TƏDQIQAT** Bitkidə saxarozun hüceyrəyə daxil olma mexanizmini aydınlaşdırmaq üçün bir təcrübə tərtib olunur. Hüceyrələr saxaroz məhluluna qoyulur və məhlulun pH dəyəri vaxtaşırı ölçülür. Hüceyrə nümunələri müəyyən intervalla götürülür və onların daxili saxaroz qatılığı ölçülür. pH dəyərinin tədricən aşağı düşərək zəif turşuluq səviyyəsində sabitləndiyi, bundan sonra isə saxarozun hüceyrəyə girişi müşahidə olunur. (a) Bu nəticələri dəyərləndirib, onları izah edən hipotez təklif edin. (b) Qaba pH dəyərinin sabitləndiyi mərhələdə hüceyrənin ATP regenerasiyasının qarşısını alan inhibitor əlavə olunduğunu fərz edin. Bu halda nə baş verər?
9. **ELM, TEXNOLOGIYA VƏ CƏMİYYƏT** Quraq ərazilərdə genişmiqyaslı suvarma torpaqda duzun yığılmasına səbəb olur. (Su buxarlandıqca həllolan duzlar torpaqda qalır). Bitki hüceyrəsində su tarazlığı haqqında öyrəndiklərinizə əsaslanaraq, torpaqda artan duzluluğun bitkilər üçün niyə zərərli olduğunu izah edin.
10. **ESSE: ƏLAQƏLƏR** İnsanın mədəaltı vəzi hüceyrələri xaricdən qlükoz, aminturşu və xolesterin kimi zəruri maddələrlə yanaşı, O_2 əldə edərək, CO_2 kimi tullantı məhsullarını kənarlaşdırır; hormonal signala cavab olaraq həzm enzimləri ifraz edir və eyni zamanda, öz ion qatılığını ətrafı ilə mübadilə edərək tənzimləyir. Hüceyrə membranının struktur və funksiyası haqda bildikləriniz əsasında hüceyrənin mühiti ilə olan əlaqələrini təsvir edən 100-150 sözlük qısa esse yazın.

11. SİNTEZ



Supermarketlərdə kələm və digər tərəvəzlərin üzərinə adətən su səpilir. Bu tərəvəzləri nə üçün təzə saxlayır? İzah edin.

Metabolizmə Giriş



▲ Şəkil 8.1 Bu dalğaların işıq saçmasının səbəbi nədir?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 8.1 Canlı metabolizmi termodinamika qanunlarına tabe olan maddə və enerjini çevrilmələri həyata keçirir**
- 8.2 Reaksiyanın sərbəst enerji dəyişməsi, onun öz-özünə gedib-getməyəcəyini təyin edir**
- 8.3 ATP ekzerqonik reaksiyaları enderqonik reaksiyalarla qoşalaşdıraraq hüceyrədə iş üçün lazımı enerjini təmin edir**
- 8.4 Enzim enerji səddini aşağı salaraq metabolik reaksiyanı sürətləndirir**
- 8.5 Enzim fəaliyyətinin tənzimlənməsi metabolizmi idarə etməyə kömək edir**

▼ Işıldaböcək



Canlı Təbiətin Enerjisi

Mikroskopik bir yer olan canlı hüceyrə minlərlə reaksiyanın baş verdiyi miniatür kimyəvi zavoddur. Hüceyrələr ehtiyac halında şəkərlərdən aminturşular istehsal edib, onları bir-birinə bağlayaraq proteinlər əldə edir. Qida həzm olunduqda isə, əksinə proteinlər şəkərlərə çevrilə bilən aminturşulara parçalanır. Çoxhüceyrəli orqanizmlərdə bir çox hüceyrə bədənə başqa hissələrində istifadə olunan maddə ixrac edir. Şəkər və sairə yanacaqlardan enerji əldə edən hüceyrə tənəffüsü adlı proses bu kiçik zavodun iqtisadiyyatında aparıcı rol oynayır. Hüceyrə bu enerjidən istifadə edərək, 7-ci fəsildə bəhs olunan, həllolanların plazma membranından daşınması kimi işləri görür.

Daha qeyri-adi nümunə **Şəkil 8.1**-də göstərilən okean ləpələridir. Belə ki, onlar dinoflagellat adlı sərbəst hərəkət edən tək hüceyrəli dəniz orqanizmlər vasitəsilə daxildən işıqlandırılır. Dinoflagellatlar bioişildama adlanan proseslə müəyyən üzvi molekulardan tədarük olunmuş enerjini işığa çevirir. Bir çox bioişildayan orqanizmlər okeanlarda yaşasa da, bəziləri (məsələn, sol-aşağı küncdə göstərilən bioişildayan ışıldaböcək) quruda yaşayır. Bioişildama və hüceyrə tərəfindən yerinə yetirilən digər metabolik fəaliyyətlər dəqiqliklə uzlaşdırılıb idarə olunur. Mürəkkəblik, səmərəlilik və xırda dəyişikliklərə olan həssaslığına görə hüceyrənin kimyəvi zavod olaraq əvəzolunmazdır. Bu fəsildə öyrənəcəyiniz metabolizm anlayışı həyatı proseslər zamanı maddənin və enerjinin necə axdığını və bu axının necə idarə olunduğunu başa düşməkdə sizə kömək edəcəkdir.

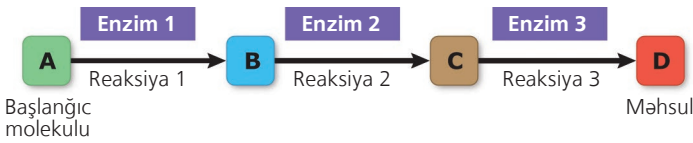
BAŞLIQ 8.1

Canlı metabolizmi termodinamika qanunlarına tabe olan maddə və enerjini çevrilmələri həyata keçirir

Orqanizmdəki kimyəvi reaksiyaların cəminə **metabolizm** (yun. *metabole*, dəyişmə) deyilir. Metabolizm molekul arası nizamlı əlaqə nəticəsində ortaya çıxan həyatın yaranan xassəsidir.

Canlı Təbiətin Kimyəvi Proseslərinin Metabolik Yollar Şəklində Təşkili

Hüceyrənin metabolizmini hüceyrədə baş verən minlərlə reaksiyanın təşkil etdiyi, bir-birilə kəşifən yollar-dan ibarət xəritə kimi təsəvvür edə bilərik. **Metabolik yol** spesifik molekul ilə başlayaraq, onu müəyyən ardıcıl mərhələlərlə dəyişikliyə uğratdıqdan sonra, müəyyən məhsula çevirir. Yoldakı hər bir mərhələ xüsusi enzim vasitəsilə katalizlənilir:



Necə ki, qırmızı, sarı və yaşıl işıqlar avtomobillərin hərəkətini idarə edir, eləcə də enzimləri idarə edən mexanizmlər metabolik tələb və təklifi tarazlayır. Bütövlükdə metabolizm hüceyrənin maddə və enerji resurslarını idarə edir. Bəzi metabolik yollar mürəkkəb molekulaları daha sadə birləşmələrə parçalayaraq enerji istehsal edirlər. Bu cür parçalayıcı proseslərə **katabolik yollar** və ya parçalama yolları deyilir. Əsas katabolik yollardan biri qlükoz şəkəri və digər üzvi yanacaq maddələrinin oksigen varlığında karbon dioksid və suya parçalayan hüceyrə tənəffüsüdür. (Yolların birdən artıq başlanğıc maddəsi və/və ya son məhsulu ola bilər). Üzvi molekulardan tədarük olunan enerji hüceyrədə kirpiklərin çırpılması və ya membran nəqliyyatı kimi işlərin görülməsi üçün yararlı formaya çevrilir. **Anabolik yollar** isə əksinə, enerjiden istifadə edərək sadə molekulardan daha mürəkkəb molekul istehsal edir; bunlara bəzən biosintetik yollar da deyilir. Anabolizmə misal olaraq, sadə molekulardan aminturşu, aminturşulardan da proteinlərin sintezini göstərmək olar. Katabolik və anabolik yollar metabolik landşaftın *üzüaşağı* və *üzüyuxarı* küçələridir. Enişdə katabolik reaksiyadan çıxan enerji, daha sonra yoxuşda anabolik reaksiyanı həyata keçirmək üçün istifadə oluna bilər.

Bu fəsilə diqqətimizi metabolik yolların ortaq mexanizmləri üzərində cəmləyəcəyik. Enerji bütün metabolik proseslər üçün fundamental olduğundan, hüceyrənin necə işlədiyini başa düşmək üçün enerji haqda təməl biliyə yiyələnmək vacibdir. Misalları cansız sistemlər

üzərində qursaq da, nümayiş olunan anlayışlar canlı sistemlərdəki enerji axımını öyrənən elm, **bioenergetika** sahəsində də keçərlidir.

Enerji Növləri

Enerji dəyişdirmə qabiliyyətidir. Gündəlik həyatda enerji mühüm əhəmiyyət kəsb edir, çünki onun bəzi növlərindən iş görmək, yəni maddəni cazibə qüvvəsi və sürtünmənin əksinə hərəkət etdirmək üçün istifadə etmək mümkündür. Başqa ifadəylə desək, enerji maddəni dəyişdirmək bacarığıdır. Məsələn, bu kitabın səhifələrini çevirmək üçün enerjiden istifadə edirsiniz və hüceyrələriniz müəyyən maddələri membrandan keçirmək üçün enerji xərcləyir. Enerjinin müxtəlif formaları var və canlı təbiətin iş görmə qabiliyyəti hüceyrələrin enerjini bir formadan digərinə keçirməsindən asılıdır.

Əşyaların nisbi hərəkəti də enerji tələb edir. Bu enerjiyə **kinetik enerji** deyilir. Hərəkət edən əşyalar hərəkəti başqa maddələrə ötürərək iş görə bilər: Bir bilyard oyunçusu çubuğun hərəkətini bilyard şarına ötürür ki, həmin şar da öz növbəsində digər şarları hərəkətə keçirir; bənddən tökülən su turbinləri fırladır; ayaq əzələlərinin yığılması velosiped pedallarını fırladır. **Termal enerji** isə atom və ya molekulaların təsadüfi hərəkəti ilə əlaqəli kinetik enerjidir; bir əşyadan digərinə ötürülən termal enerjiyə **istilik** deyilir. Işıq isə yaşıl bitkilərdə fotosintez kimi proseslərdə istifadə edilən enerji növüdür.

Hərəkət etməyən əşya da enerjiyə malik ola bilər. Kinetik olmayan enerjiyə **potensial enerji** deyilir; bu, maddənin yeri və ya strukturuna görə malik olduğu enerjidir. Məsələn, bəndin arxasındakı su dəniz səviyyəsindən yüksəkdə olduğu üçün enerjiyə malikdir. Molekul atomları arasındakı əlaqələrdə iştirak edən elektronların düzülüşünə görə enerjiyə malikdirlər. **Kimyəvi enerji** bioloqların istifadə etdiyi bir termindir və kimyəvi reaksiyalarda ortaya çıxan enerjini ifadə edir. Yərinizdədirsə, katabolik yollar mürəkkəb molekulaları parçalayaraq enerji buraxır. Bioloqların deyisi ilə, qlükoz kimi mürəkkəb molekulalarda yüksək kimyəvi enerji var. Katabolik reaksiyalarda bəzi rabitələr qırılır, digərləri isə yaranır və nəticədə, enerji buraxılır və aşağı enerjili molekular əmələ gəlir. Oxşar çevirmə, benzindəki hidrokarbonlar avtomobil mühərriklərində oksigenlə partlayıcı şəkildə reaksiyaya girib, pistonların hərəkəti və işlənmiş qazların istehsalı ilə nəticələnəndə də baş verir. Reaksiyanın sakit versiyasında qida molekulalarının oksigenlə reaksiyası bioloji sistemləri kimyəvi enerjilə təmin edir, tullantı maddələri olaraq isə, karbon dioksid və su istehsal edir. Hüceyrəvi strukturlarda gedən biokimyəvi reaksiyalar hüceyrələrə qida molekulalarından kimyəvi enerji almağa və bunu həyatı proseslərdə istifadə etməyə imkan yaradır.

Enerji bir formadan digərinə necə keçir? **Şəkil 8.2**-yə fikir verin. Pilləkənlə trampinə çıxan qadın günorta yeməyində qəbul etdiyi qidadakı kimyəvi enerjini istifadə edir. Beləliklə, əzələ hərəkətlərinin kinetik enerjisi, su səviyyəsindən yüksəkliyə görə potensial enerjiyə

▼ Şəkil 8.2 Kinetik və potensial enerji arası çevrilmələr.

Adamin potensial enerjisi platformada iken sudakından yüksəkdir.

Suya düşərkən potensial enerji kinetik enerjiyə çevrilir.



Yuxarı çıxarkən əzələ hərəkətinin kinetik enerjisi potensial enerjiyə çevrilir.

Adamin sudaki potensial enerjisi platformadakından azdır.

çevrilir. Suya tullanan kişi isə potensial enerjisini kinetik enerjiyə çevirir ki, bu enerji də o, suya girərkən suya ötürülərək su molekullarının hərəkətini artırır və suyu çalxalayaraq səs yaradır. Çox kiçik miqdarda enerji sür-tünməylə istilik formasında ətrafa yayılır.

İndi isə gəlin, qadına pilləkənlərlə qalxmaq üçün lazım olan kimyəvi enerjini təmin edən üzvi qida molekullarının mənbəyinə nəzər salaq. Bu kimyəvi enerji

bitkilər tərəfindən fotosintez zamanı işıq enerjisindən alınmışdır. Canlı orqanizmlər enerji çeviriciləridir.

Enerji Çevrilməsinin Qanunları

Termodinamika maddədə baş verən enerji çevrilmələrini öyrənir. Tədqiq olunan maddəyə istinad etmək üçün *sistem* sözündən istifadə olunur. Kainatın geri qalanına isə, yəni sistemin xaricindəki hər şeyə *ətraf* deyilir. Təcrid olunmuş sistem ətrafı ilə nə enerji, nə də maddə mübadiləsi apara bilər. Maye dolu termosu təcrid olunmuş sistem saymaq mümkündür. *Açıq sistemdə* isə həm enerji, həm də maddə sistem və ətrafı arasında ötürülə bilər. Orqanizmlər açıq sistemlərdir. Onlar enerji udurlar (məsələn, işıq enerjisi və ya üzvi molekullar şəklində kimyəvi enerji) və ətrafa istilik və karbon dioksid kimi metabolik tullantı molekulları buraxırlar. Canlı və digər bütün maddələrdə baş verən enerji çevrilmələrini termodinamikanın iki qanunu təsvir edir.

Termodinamikanın Birinci Qanunu

Termodinamikanın birinci qanununa əsasən, kainatın enerji miqdarı sabitdir: *Enerji ötürülə və çevrilə bilər, lakin yaradıla və ya məhv edilə bilməz*. Birinci qanun, həmçinin *enerjinin saxlanması prinsipi* olaraq da qəbul olunur. Elektrik şirkəti enerjini yaratmır, sadəcə istifadəyə yararlı formaya çevirir. Bitki günəş işığını kimyəvi enerjiyə çevirərək, enerji istehsalçısı kimi yox, enerji çeviricisi kimi fəaliyyət göstərir.

Şəkil 8.3a-dakı qonur ayı bioloji prosesləri həyata keçirdikcə, qidasını təşkil edən üzvi molekullardakı kimyəvi enerjini kinetik və digər enerji formalarına çevirir. Bəs bu enerji ilə iş gördükdən sonra nə baş verir? Bu suala isə termodinamikanın ikinci qanunu cavab verir.

▼ Şəkil 8.3 Termodinamikanın iki qanunu.



(a) Termodinamikanın birinci qanunu: Enerji ötürülə və ya çevrilə bilər, lakin yaradıla və ya məhv edilə bilməz. Məsələn, bu qonur ayıdakı vücutunda gedən kimyəvi reaksiyalar balıqdakı kimyəvi (potensial) enerjini qaçış zamanı kinetik enerjiyə çevirəcək.



(b) Termodinamikanın ikinci qanunu: Hər enerji ötürülməsi və çevrilməsi kainatdakı nizamsızlığı (entropiyani) artırır. Məsələn, ayı qaçdıqca metabolizminin yan məhsulları kimi istilik və xırda molekullar açıq çıxır və bədəni ətrafında nizamsızlıq artır. Qonur ayı yarış atı ilə eyni sürətdə (56 km/s) qaça bilər.

Termodinamikanın İkinci Qanunu

Enerjini məhv etmək mümkün deyilsə, orqanizmlər sahib olduqları enerjini niyə təkrar-təkrar istifadə edə bilmirlər? Məsələ burasındadır ki, hər enerji transferində və çevrilməsində, enerjinin bir hissəsi istifadəyə yarasız hala gəlir. Əksər enerji çevrilmələrində, enerjinin istifadəyə daha yararlı olan formaları termal enerjiyə çevrilərək, istilik şəklində itir. Şəkil 8.3a-da göstərilmiş qidadaki kimyəvi enerjinin yalnız kiçik bir qismi qonur ayının **Şəkil 8.3b**-dəki hərəkətinə sərf olunur; enerjinin çoxu istilik olaraq qısa zamanda ətrafa yayılaraq itir.

Kimyəvi reaksiya ilə iş görən hüceyrə qaçılmaz olaraq enerjinin digər formalarını istiliyə çevirir. Bir sistemdə istiliyin iş görməsi üçün termal enerjinin isti yerdən daha soyuq yerə axmasına imkan yaradan temperatur fərqi olmalıdır. Canlılarda olduğu kimi, temperaturun sabit olduğu sistemlərdə, kimyəvi reaksiyalarda yaranan istilik sadəcə reaksiyanın baş verdiyi yeri, məsələn, canlının bədənini qızdırır. (Eyni proses qələbəlik bir otağı da həddən artıq isidə bilir, çünki otaqdakı insanların hər biri öz növbəsində saysız-hesabsız kimyəvi reaksiya həyata keçirirlər!)

İstifadəyə yararlı enerjinin istilik olaraq itirilməsi nəticəsində hər bir enerji transferi və ya çevrilməsi kainatı daha da nizamsız edir. “Nizamsız” sözü ilə dağınıq otaq və ya baxımsız bina kimi kontekstlərdən tanışıq. Alimlərin istifadə etdiyi mənada isə bu sözün spesifik molekulyar tərfi var: Sistemdəki enerjinin yayılma dərəcəsi və fərqli enerji səviyyələrinin sayını ifadə edir. “Nizamsızlıq” sözünün gündəlik dildə mənası (dağınıq otaq) molekulyar nizamsızlıq üçün uğurlu bir bənzətmə olduğundan, sadəlik üçün, müzakirələrdə bu bənzətmədən istifadə edəcəyik.

Alimlər molekulyar nizamsızlıq və təsadüfiliyin səviyyəsini ölçmək üçün **entropiya** adlanan anlayışdan istifadə edirlər. Maddə yığınının düzlülüşi nə qədər təsadüfidirsə, entropiyası da bir o qədər yüksək olur. **Termodinamikanın ikinci qanununu** belədir: *Hər bir enerji transferi və ya çevrilməsi kainatın entropiyasını artırır.* Nizam məhəlli olaraq artsa da, kainatın bir bütün olaraq təsadüfiləşməsinə doğru qarşısıalınmaz bir tendensiya var.

Sistemin nizamlı strukturunun fiziki olaraq parçalanması entropiyanın artmasını təsvir etmək üçün yaxşı nümunədir. Məsələn, baxımsız binanın zamanla dağıldığını müşahidə etmək olar. Lakin kainatdakı entropiya artımının böyük hissəsi istiliyin artmasından və maddənin daha nizamsız forma almasından ibarət olub, daha mücərrəd şəkildə baş verir. Şəkil 8.3b-dəki ayı kimyəvi enerjini kinetik enerjiyə çevirərkən, qidanın parçalanması nəticəsində meydana gələn CO₂ kimi kiçik molekullar və istilik də istehsal edərək mühitin nizamsızlığını artırır.

Entropiya anlayışı bəzi proseslərin niyə enerji baxımından daha əlverişli olub, öz-özünə baş verdiyini başa düşməyə yardım edir. Əgər bir proses öz-özlüyündə entropiyanın artmasına gətirib çıxarırsa, həmin proses heç bir enerji sərmayəsinə ehtiyac olmadan baş tuta

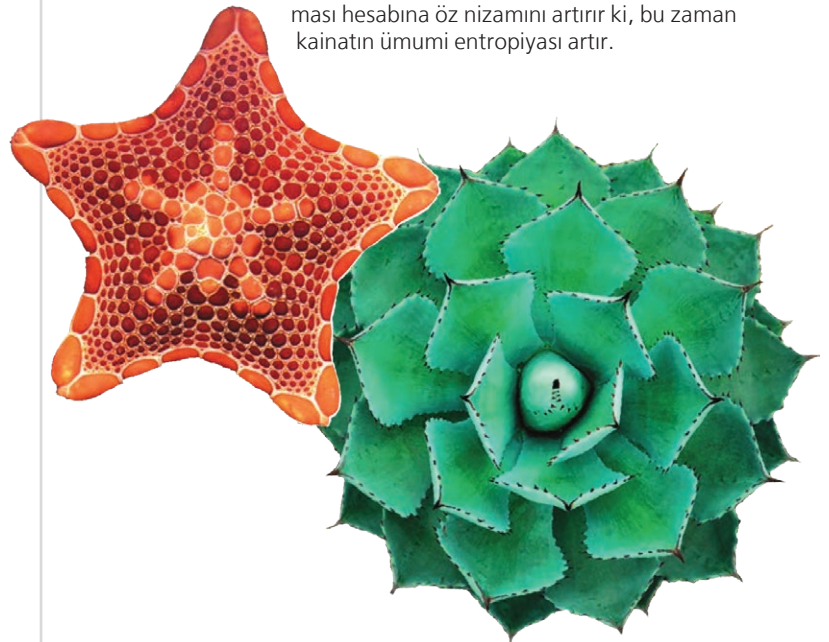
bilər və bu, **özbaşına proses** adlanır. Qeyd edək ki, “özbaşına” burada prosesin sürətlə baş verəcəyi mənasına gəlmir, sadəcə prosesin enerji baxımından əlverişli olduğunu ifadə edir. (Ümumiyyətlə, kimyaçıların çox istifadə etdikləri “özbaşına” sözünü “enerji baxımından əlverişli” şəklində anlamaq lazımdır). Partlayış kimi bəzi özbaşına proseslər çox sürətlə baş verir. Köhnə maşının paslanması kimi uzun müddət davam edən özbaşına proseslər də var.

Entropiyanın azalmasına gətirib çıxaran proseslər isə özbaşına deyil. Bu prosesləri yalnız müəyyən miqdar enerji ilə həyata keçirmək mümkündür. Gündəlik həyatdakı təcrübəmizdən bilirik ki, bəzi hadisələr özbaşına getsə də, digərləri bu şəkildə baş vermir. Məsələn, su üzəaşağı özbaşına axsa da, üzüyuxarı yalnız enerji sərfiyyatı ilə (suyu cazibə qüvvəsinin əksi istiqamətində nasosla vurularaq) gedə bilir. Bütün hallarda, müəyyən qədər enerji istilik şəklində itirilərək ətrafdakı entropiyanı artırır və enerji sərfiyyatının olması o deməkdir ki, özbaşına olmayan proseslər belə, bütövlükdə, kainatdakı entropiyanı artırır.

Bioloji Nizam və Nizamsızlıq

Termodinamika qanunlarının təxmin etdiyi kimi, canlı sistem ətrafının entropiyasını artırır. Hüceyrə dağınıq başlanğıc materiallarından nizamlı strukturlar yaradır. Məsələn, sadə molekullar mürəkkəb aminturşu şəklinə salınır, aminturşular da, öz növbəsində daha mürəkkəb struktura sahib olan peptid zəncirləri formasına gətirilir. Orqanizm səviyyəsində də sadə başlanğıc materiallarından mürəkkəb və ecazkar nizamlı strukturlar yaradılır (**Şəkil 8.4**). Lakin orqanizmin özü də bu proses zamanı

▼ **Şəkil 8.4** Canlılara xas bir xüsusiyyət olaraq nizam. Şəkiləki dəniz ulduzu və aqava bitkisinin strukturundakı nizam aydın görünür. Açıq sistem olaraq canlı ətrafındakı nizamın azalması hesabına öz nizamını artırır ki, bu zaman kainatın ümumi entropiyası artır.



ətrafındakı nizamlı struktura sahib maddə və enerjini əldə edib, onları daha nizamsız strukturlarla əvəzləyir. Məsələn, heyvanlar qidadan nişasta, protein və s. kimi mürəkkəb molekullar əldə edirlər. Bu molekullar katabolik yollarla parçalandıqca, heyvan mühitə karbon dioksid və su kimi sadə molekullar ifraz edir ki, bu molekullardakı kimyəvi enerji qidadakından azdır (Şəkil 8.3b). Metabolik prosesdə kimyəvi enerji sərfiyyatına mütənəsb olaraq istilik ortaya çıxır. Daha böyük miqyasda, enerji bir çox ekosistemə işıq formasında daxil olub, onu istilik şəklində tərk edir (Şəkil 1.11).

Canlı təbiət tarixinin ilkin dövrlərində mürəkkəb orqanizmlər sadə əcdadlarından yaranmışdılar. Məsələn, yaşıl yosun adlanan bitkilər aləminin sadə orqanizmləri mürəkkəb çiçəkli bitkilərə təkamül etmişdirlər. Struktural mürəkkəblikdə baş verən bu kimi artım ikinci qanunu heç bir şəkildə pozmur. Bütöv *kainatın*, yəni sistem (məsələn, canlı orqanizm) və onun ətraf mühitinin ümumi entropiyası artdığı müddətcə, sistemin entropiyası azala bilər. Buna görə, canlıları getdikcə təsadüfiləşən kainatda alçaq entropiya adacıqları saymaq mümkündür. Bioloji nizamın təkamülü tamamilə termodinamika qanunları çərçivəsində baş verir.

YOXLAMA 8.1

- ƏLAQƏ QUR** ➤ Termodinamikanın ikinci qanunu maddənin membran üzərindən diffuziyasını necə izah edir? (Şəkil 7.10)
- Ağacın başında yetişərkən, oradan yerə düşərkən və onu yeyən bir canlı tərəfindən həzm olunarkən bir almadakı enerji formaları necə dəyişir?
- ƏGƏR** ➤ Su ilə dolu stəkana bir çay qaşığı şəkər əlavə etsəniz, zamanla həll olacaqdır. Uzun müddət belə qalsa, su tamamilə buxarlanır və şəkər kristalları yenidən əmələ gəlir. Müşahidəni entropiya baxımından açıqlayın.

BAŞLIQ 8.2

Reaksiyanın sərbəst enerji dəyişməsi, onun öz-özünə gedib-getməyəcəyini təyin edir

Termodinamika qanunları kainata bir bütün olaraq şamil edilir. Bioloqlar isə canlı təbiətin kimyəvi reaksiyalarını başa düşməyə çalışırlar. Məsələn, bioloq üçün hansı reaksiyaların özbaşına, hansılarının isə xaricdən sistemə enerji idxalı ilə baş verdiyini anlamaq vacibdir. Bəs kainatda baş verən hər bir reaksiya üçün ayrıca enerji və entropiya dəyişikliklərini bilmədən, bunu necə etmək olar?

Sərbəst Enerji Dəyişməsi: ΔG

Xatırladaq ki, kainat dedikdə, müəyyən *sistem* ilə *ətrafı* nəzərdə tutulur. 1878-ci ildə Yale Universitetinin professoru J. Willard Gibbs faydalı bir funksiya təyin

etdi. Gibbs sərbəst enerjisi adlanan (ətrafı nəzər almadan) və G hərfi ilə işarə olunan bu funksiya qısaca sərbəst enerji deyəcəyik. Canlılarda olduğu kimi, sabit temperatur və təzyiq olan şəraitdə sistemdəki enerjinin iş görmək üçün yararlı olan hissəsinə **sərbəst enerji** deyilir. Sistemdə baş verən dəyişikliklər zamanı (məsələn, kimyəvi reaksiya əsnasında) sərbəst enerji dəyişməsinin necə təyin edildiyinə nəzər salaq.

Kimyəvi reaksiya zamanı, ΔG kimi işarə olunan sərbəst enerji dəyişməsinə aşağıdakı tənlikdən istifadə edərək hesablamaq mümkündür:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Tənlik ancaq sistemin (reaksiyanın) öz xüsusiyyətlərindən asılıdır: ΔH sistemin entalpiyasındakı (bioloji sistemlərdə, bu ümumi enerjiyə bərabərdir) dəyişikliyi, ΔS sistemin entropiyasındakı dəyişikliyi, T isə Kelvin (K) vahidi ilə ($K = ^\circ C + 273$; bax Əlavə C) mütləq temperaturu ifadə edir.

Kimyəvi metodlar ilə istənilən reaksiyanın ΔG dəyərini ölçmək mümkündür (Bu dəyər pH, temperatur, reaktiv və məhsulların qatılığı kimi şərtlərdən asılıdır). Prosesin ΔG dəyərini öyrəndikdən sonra, onun özbaşına, yəni xaricdən enerji idxalı olmadan gedib-getməyəcəyini təxmin etmək üçün, bu dəyərdən istifadə edə bilərik. Əsrlik təcrübələr göstərir ki, yalnız mənfi ΔG dəyərinə sahib olan proseslər özbaşına baş verir. ΔG dəyərinin mənfi olması üçün, ya ΔH mənfi olmalıdır (sistem entalpiyasını verməli, H aşağı düşməlidir), ya da $T\Delta S$ müsbət olmalıdır (sistem nizamını verməli və S artmalıdır), yaxud da bunların hər ikisi olmalıdır. ΔH və $T\Delta S$ -in toplamına baxsaq, bütün özbaşına proseslərin ΔG -si mənfidir. Başqa sözlə, bütün özbaşına proseslər sistemin sərbəst enerjisini azaldır. ΔG dəyəri müsbət və ya 0 olan proseslər isə heç vaxt özbaşına baş vermir.

Enerji əlavəsi olmadan sistemdə nə kimi dəyişikliklərin baş verə biləcəyini təxmin etməyə imkan verdiyindən, bu məlumat bioloqlar üçün böyük əhəmiyyət kəsb edir. Bu kimi özbaşına proseslər iş görmək üçün istifadə oluna bilər. Metabolizm araşdırmalarının əsas məqsədlərindən biri hansı reaksiyaların hüceyrədə iş üçün əlverişli olduğunu təyin etməkdir və buna görə də bu prinsip sözügedən sahədə mühüm yer tutur.

Sərbəst Enerji, Stabilitet və Tarazlıq

Əvvəlki bölmədə gördüyümüz kimi, sistem içində bir proses özbaşına baş verirsə, ΔG mənfi olmalıdır. Bu eyni zamanda, başlanğıc sərbəst enerji səviyyəsinin sondakı səviyyədən yüksək olduğu mənasına gəlir:

$$\Delta G = G_{\text{ilkin vəziyyət}} - G_{\text{yekun vəziyyət}}$$

Buna görə də, başlanğıc haldan son hala keçiddə sərbəst enerji itkisi olmadan ΔG mənfi ola bilməz. Son halında sərbəst enerjisi əvvəlkindən daha az olduğuna görə, sistem başlanğıcda olduğundan daha stabildir.

Sərbəst enerjini sistemin qeyri-stabilliyinin, başqa sözlə, daha stabil hala keçmə tendensiyasının ölçüsü kimi görmək mümkündür. Qeyri-stabil sistemlər (yüksək G) daha stabil (aşağı G) olacaq şəkildə dəyişirlər. Məsələn, dalğıc platformadaykən, suda olduğundan daha qeyri-stabildir (düşmə ehtimalı böyükdür); boya damlası suya yayılmış boyadan daha stabildir (yayılma ehtimalı böyükdür); qlükoza, parçalandığında əmələ gələn kiçik molekulardan daha qeyri-stabildir (**Şəkil 8.5**). Maneə yoxdursa, bu sistemlər daha stabil hala doğru gedir: dalğıc suya düşəcək, məhlul daha homogen rəng alacaq və qlükoza kiçik molekulalara parçalanacaqdır.

Maksimum sabillik halı üçün istifadə olunan digər bir termin, Başlıq 2.4-də kimyəvi reaksiyalar kontekstində öyrəndiyiniz *tarazlıq* terminidir. Sərbəst enerji və tarazlıq arasında (o cümlədən kimyəvi tarazlıq arasında) əhəmiyyətli əlaqə var. Bir çox kimyəvi reaksiya dönən olub, irəli və geri gedən reaksiyaların eyni sürətdə baş verdiyi nöqtəyədək davam edir. Bu nöqtədə, reaksiyanın kimyəvi tarazlıqda olduğunu və reaktiv və məhsulların nisbi qatılığında xalis dəyişikliyin olmadığını deyə bilərik.

Reaksiya tarazlığa doğru getdikcə, reaktiv-məhsul qarışığının sərbəst enerjisi aşağı düşür. Reaksiya hansısa yolla tarazlıq vəziyyətindən uzaqlaşdıqda (məsələn, məhsullardan birini məhluldan kənarlaşdırıb, reak-

tivlərə nisbətə məhsulların qatılığını dəyişdirdikdə) sərbəst enerji artır. Tarazlıq vəziyyətindəki bir sistemin G dəyəri, o sistem içərisində mümkün olan ən aşağı səviyyədədir. Tarazlığı sərbəst enerji səviyyəsi kimi də düşünmək mümkündür. Tarazlığı pozan hər hansı dəyişikliyin ΔG dəyəri müsbət olacağı üçün, özbaşına ola bilməz. Buna görə də, sistem heç vaxt tarazlıqdan özbaşına uzaqlaşmır. Taraz sistem özbaşına dəyişə bilməyəcəyi üçün, iş də görə bilməz. *Bir proses ancaq tarazlığa yönəldiyi zaman özbaşına baş verə və iş görə bilər.*

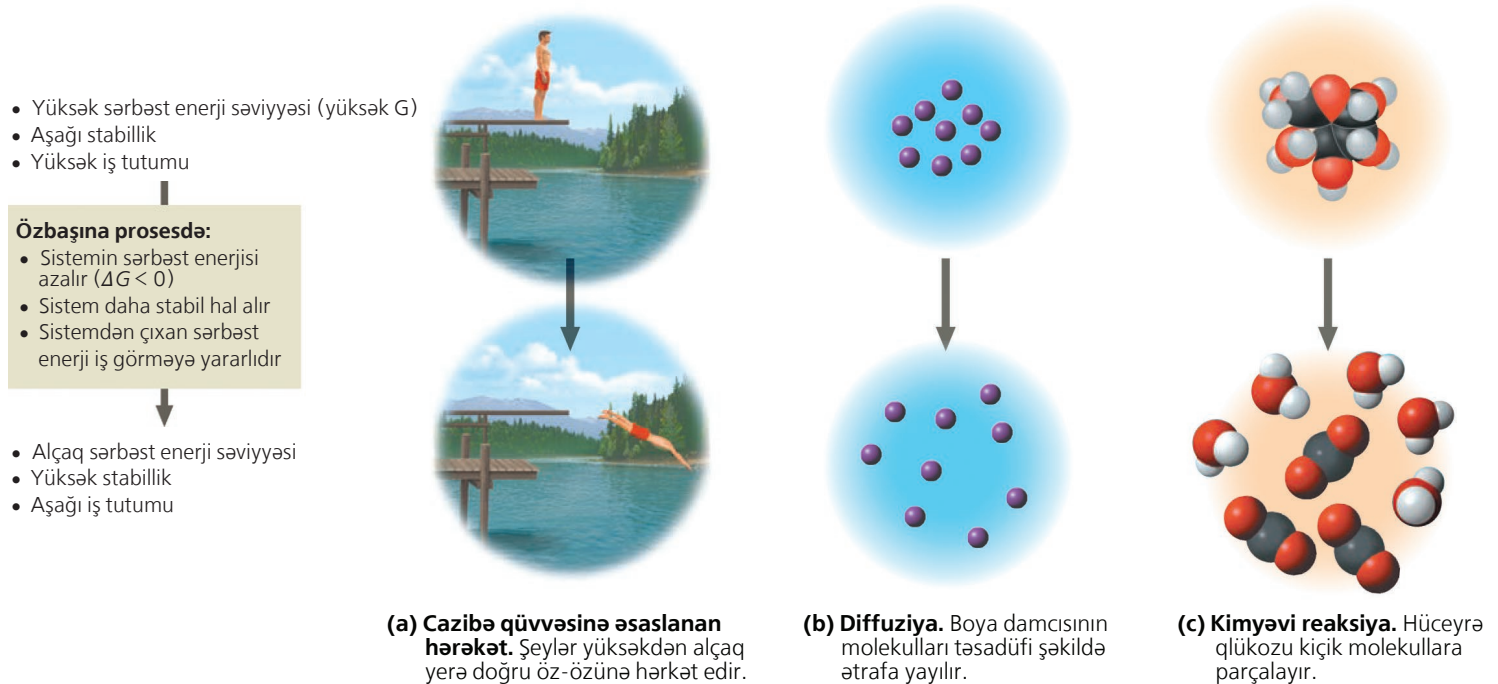
Sərbəst Enerji və Metabolizm

Artıq sərbəst enerji anlayışını canlı təbiətdəki proseslərə tətbiq edə bilərik.

Metabolizmdə Ekzerqonik və Enderqonik Reaksiyalar

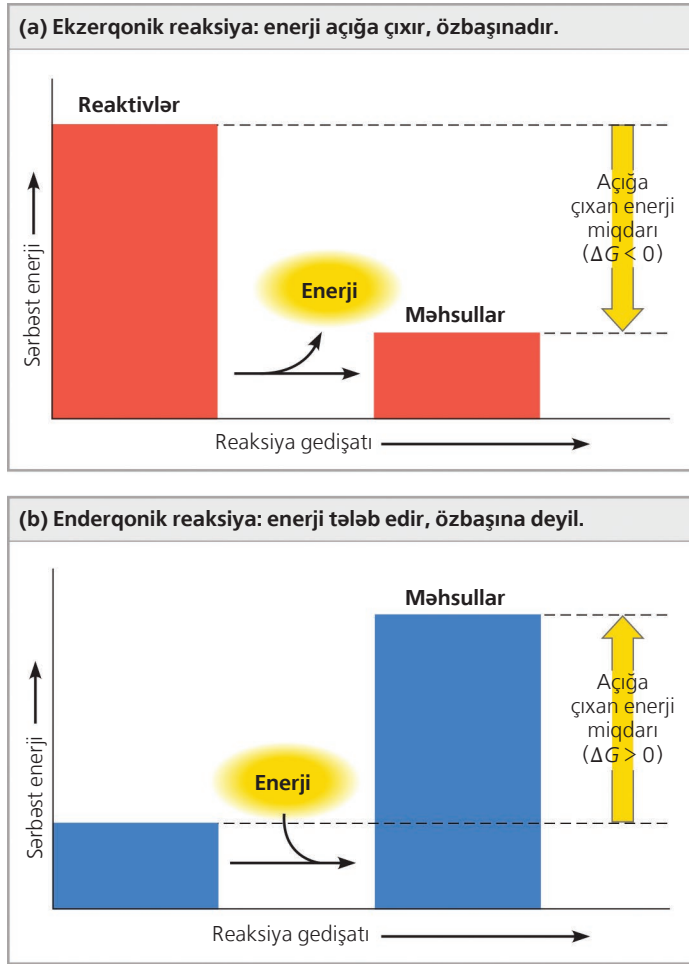
Sərbəst enerji dəyişmələrinə görə kimyəvi reaksiyaları ekzerqonik ("xaricə yönələn enerji") və enderqonik ("daxilə yönələn enerji") deyə ikiyə ayırmaq mümkündür. **Ekzerqonik reaksiya** net enerji çıxışı ilə baş verir (**Şəkil 8.6a**). Ekzerqonik reaksiyada kimyəvi qarışıq sərbəst enerji itirdiyinə görə (G azaldığına görə), ΔG mənfidir. ΔG dəyərini reaksiyanın özbaşınalığı üçün bir standart olaraq götürsək, ekzerqonik reaksiyaların

▼ **Şəkil 8.5 Sərbəst enerji ilə sabillik, iş tutumu və özbaşına proses arasında əlaqə.** Qeyri-stabil sistemlərin (üst) sərbəst enerjisi (G) yüksəkdir. Belə sistemlər özbaşına daha stabil vəziyyətə (alt) keçməyə meyillidirlər və bu "üzüaşağı" dəyişmədən istifadə edərək iş görmək mümkündür.



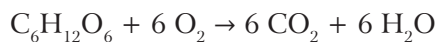
ƏLAQƏ QUR ► (b) bəndindəki molekulların yerdəyişməsinə Şəkil 7.17-dəki hidrogen ionlarının (H^+) proton nasosları ilə daşınaraq qatılıq qradientinin yaranması ilə nəticələn prosesi qarşılaşdırın. Hansı proses(lər) daha yüksək sərbəst enerjiyə gətirib çıxarır? Hansı sistem(lər) iş görə bilər?

▼ **Şəkil 8.6** Ekzerqonik və enderqonik reaksiyalarda sərbəst enerji dəyişməsi (ΔG).



özbaşına olduğunu deyə bilərik. Ekzerqonik reaksiyada ΔG görülə biləcək maksimum işin miqdarını göstərir.* Sərbəst enerjidəki düşüş nə qədər böyükdürsə, reaksiya bir o qədər çox iş görə bilər.

Hüceyrə tənəffüsünü göstərən ümumi reaksiyanı nümunə kimi istifadə edək:



$$\Delta G = -686 \text{ kcal/mol} (-2870 \text{ kJ/mol})$$

“Standart şəraitdə” (1 M reaktiv və məhsul, 25°C, pH 7) hüceyrə tənəffüsü ilə parçalanan hər mol (180 g) qlükoza üçün, 686 kcal (2 870 kJ) enerji iş görmək üçün əlverişli hala gəlir. Enerjinin saxlanma qanununa əsasən, tənəffüsün kimyəvi məhsullarında saxlanan enerji, reaktivlərdə olandan 686 kcal az olmalıdır. Reaksiyanın məhsulu, bir mənada, rabitələrindən enerji əldə olunan şəkərin tullantı materialıdır.

*Maksimum sözü burada əhəmiyyətlidir, çünki, sərbəst enerjinin bir hissəsi istilik olaraq itir və iş görə bilməz. Beləcə, ΔG ölçən enerjinin nəzəri üst limitini təşkil edir.

Qeyd etmək lazımdır ki, rabitələrin qırılması enerjini açığa çıxarmır; əksinə, irəlidə görəcəyimiz kimi, bunun üçün enerjiyə ehtiyac var. “Rabitələrdə saxlanan enerji” ifadəsi sadəcə olaraq, məhsulların reaktivlərdən aşağı sərbəst enerjiyə sahib olduğu hallarda, köhnə rabitələrin qırılıb, yenilərinin əmələ gəlməsi zamanı ortaya çıxan potensial enerji deməkdir.

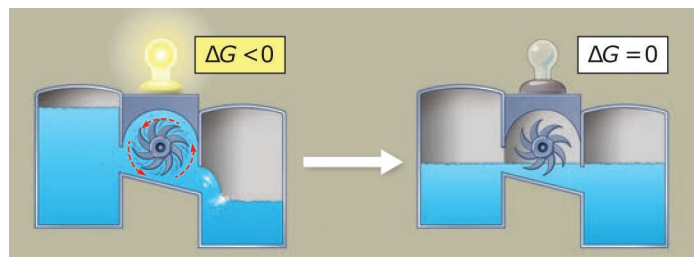
Ətrafından enerji udan reaksiyaya **enderqonik reaksiya** deyilir (Şəkil 8.6b). Bu reaksiyalar sərbəst enerjini molekularda topladığına görə (yəni, G artdığına görə), ΔG müsbətdir. Belə reaksiyalar özbaşına baş vermir və ΔG -nin dəyəri reaksiyanı həyata keçirmək üçün lazım olan enerjinin dəyərinə bərabərdir. Əgər bir kimyəvi reaksiya ekzerqonik (üzüaşağı) olub bir istiqamətdə enerji açığa çıxarırsa, həmin reaksiyanın əksi enerjini udan, enderqonik (üzüyuxarı) reaksiya olmalıdır. Bir dönmə proses hər iki istiqamətdə üzüaşağı ola bilməz. Qlükoza ilə oksigeni karbon dioksida və suya çevirən hüceyrə tənəffüsü üçün $\Delta G = -686 \text{ kcal/mol}$ idirsə, əks proses, yəni karbon dioksida ilə suyun qlükoza və oksigenə çevrilməsi yüksək dərəcədə enderqonik olmalıdır, yəni $\Delta G = +686 \text{ kcal/mol}$. Belə bir reaksiya öz-özünə baş verə bilməz.

O zaman, bitki canlılarının enerji üçün istifadə etdikləri qlükoza necə istehsal edir? Bitkilər lazımı enerjini (1 mol qlükoza üçün 686 kcal) ətrafdan işıq udub, onun enerjisini kimyəvi enerjiyə çevirərək əldə edirlər. Ardından uzun ekzerqonik mərhələlərdən ibarət reaksiya zənciri ilə bu kimyəvi enerjini qlükoza molekulu istehsal etmək üçün istifadə edirlər.

Tarazlıq və Metabolizm

Şəkil 8.7-dəki təcrid olunmuş hidroelektrik sistemdə olduğu kimi, təcrid olunmuş sistem əvvəl-axır tarazlıq vəziyyətinə gəlir və bundan sonra artıq iş görə bilmir. Metabolizmi təşkil edən kimyəvi reaksiyalar dönmə reaksiyalardır və onlar da laborator şəraitdə təcrid olunmuş şəkildə getsələr tarazlıq vəziyyətinə çatırlar. Tarazlıq vəziyyətindəki sistemlər minimum G -də olduğuna və iş görə bilmədiyinə görə, metabolik tarazlığa çatmış hüceyrə ölü hüceyrədir! *Metabolizmin bütövlükdə heç vaxt tarazlıqda olmaması həyatı səciyyəli tənzimləyən xüsusiyyətlərdən biridir.*

▼ **Şəkil 8.7** Təcrid olunmuş hidroelektrik sistemdə tarazlıq və iş. Üzüaşağı axan su lampayı yandıran generatoru enerji ilə təmin edən turbini hərəkətə keçirir və, proses yalnız sistem tarazlığı çatanaq davam edir.



Bir çox sistem kimi, canlı hüceyrə də tarazlıqda deyil. Ətraf mühitlə davamlı maddə alış-verişi hüceyrədəki metabolik reaksiyaların tarazlığa çatmasına imkan vermir və hüceyrə həyatı boyunca daim iş görür. Bu prinsip **Şəkil 8.8a**-dakı açıq (və daha realistik) hidroelektrik sistemin misalında təsvir olunub. Üzüaşağı axan suyun turbinləri hərəkətə gətirdiyi belə sadə sistemlərdən fərqli olaraq, hüceyrədəki katabolik yollar sərbəst enerjini bir sıra reaksiya vasitəsilə açığa çıxarır. Bunun bir misalı, **Şəkil 8.8b**-də bənzətmə yolu ilə təsvir olunmuş hüceyrə tənəffüsüdür. Tənəffüsün dönmə reaksiyalarından bəziləri davamlı olaraq bir istiqamətdə “itələ-nir” yəni, tarazlıqdan uzaqlaşır. Natarazlığı qoruyub saxlamağın açarı, məhsulun bir yerdə yığılıb qalmasının qarşısını almaq və növbəti reaksiya üçün reaktiv rolunu oynamasını təmin etməkdir; sonda əmələ gələn tullantılar isə hüceyrədən xaric olunur. Ümumi reaksiya zəncirinin davamlılığını təmin edən şey, enerji “təpəsinin” zirvəsində olan qlükoza və oksigenlə, enerji “təpəsinin” ətəyində olan karbon dioksida və su arasındakı nəhəng sərbəst enerji fərqi-dir. Davamlı olaraq qlükoza kimi yanacaq maddəsi və oksigen ilə təmin olunan, tullantıları xaric edə bilən hüceyrənin metabolik yolları heç vaxt tarazlığa çatmır. Hüceyrə bu vəziyyətdə dayanmadan həyatı işləri görməyə davam edə bilər.

Geriyyə bir addım atıb ümumi mənzərəyə baxsaq, hüceyrəni açıq sistem olaraq təsəvvür etməyin nə qədər əhəmiyyətli olduğunu görürük. Gün işığı ekosistemdəki

bitki və digər fotosintetik orqanizmlər üçün gündəlik sərbəst enerji mənbəyi rolunu oynayır. Ekosistemdəki heyvan və digər qeyri-fotosintetik canlılar isə sərbəst enerjini fotosintez məhsulları şəklində qəbul edirlər. Sərbəst enerji anlayışını metabolizmə tətbiq etdiyimizə görə, hüceyrənin həyat adlı işi tam olaraq necə reallaşdırdığına keçmək olar.

YOXLAMA 8.2

1. Hüceyrə tənəffüsü sərbəst enerjisi yüksək olan qlükoza və oksigeni istifadə edərək, sərbəst enerjisi aşağı olan karbon dioksida və su istehsal edir. Hüceyrə tənəffüsü özbaşına prosesdirmi? Ekzerqonikdirmi, yoxsa enderqonik? Qlükozdan ayrılan enerjiyə nə baş verir?
2. **VİZUAL BACARIQ** > Katabolizm və anabolizm proseslərini Şəkil 8.5c ilə necə əlaqələndirmək olar?
3. **ƏGƏR** > Bəzi bəzək əşyası və ayaqqabılarda təzyiq nəticəsində iki maddə reaksiyaya girərək kimyəvi işıqlandırma adlanan prosesə təkan verir. Sözügedən kimyəvi reaksiya ekzerqonikdirmi, yoxsa enderqonik? Cavabınızı açıqlayın.

BAŞLIQ 8.3

ATP ekzerqonik reaksiyaları enderqonik reaksiyalarla qoşalaşdıraraq hüceyrədə iş üçün lazımı enerjini təmin edir

Hüceyrə əsasən üç növ iş görür:

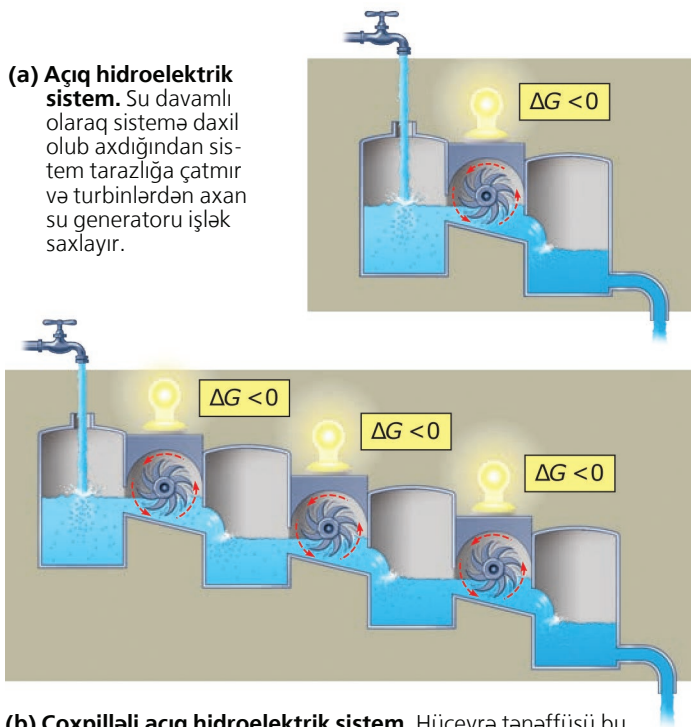
- **Kimyəvi iş** – məsələn, monomerlərdən polimerlərin istehsalı kimi, adi halda özbaşına baş verməyəcək enderqonik reaksiyalara təkan vermək (kimyəvi iş burada daha ətraflı müzakirə olunacaq; misallar üçün Fəsil 9 və 10-a bax)
- **Daşıma işi** – maddəni membran üzərindən özbaşına getdiyi istiqamətin əksinə daşımaq (Başlıq 7.4)
- **Mexaniki iş** – məsələn, kirpik hərəkəti (Başlıq 6.6), əzələ hüceyrələrinin yığılması və xromosomların hüceyrə bölünməsi zamanı hərəkəti

Bu işləri görmək üçün hüceyrənin enerji idarəçiliyində istifadə etdiyi **enerji qoşalaşdırması** adlı önəmli bir aləti var: enderqonik reaksiyanı həyata keçirmək üçün ekzerqonik reaksiyadan istifadə. Bu qoşalaşmanı mümkün edən əsas şey ATP-dir ki, bu molekul bir çox halda hüceyrədəki işi görmək üçün birbaşa enerji mənbəyi rolunu da oynayır.

ATP: Struktur və Hidrolizi

ATP (adenozin trifosfat) haqda fosfat qrupunu bir funksional qrup kimi müzakirə edərkən söz açmışdıq (Başlıq 4.3). ATP riboz şəkəri və ona bağlanmış adenin

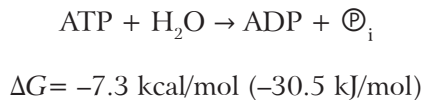
▼ **Şəkil 8.8** Açıq sistemlərdə tarazlıq və iş.



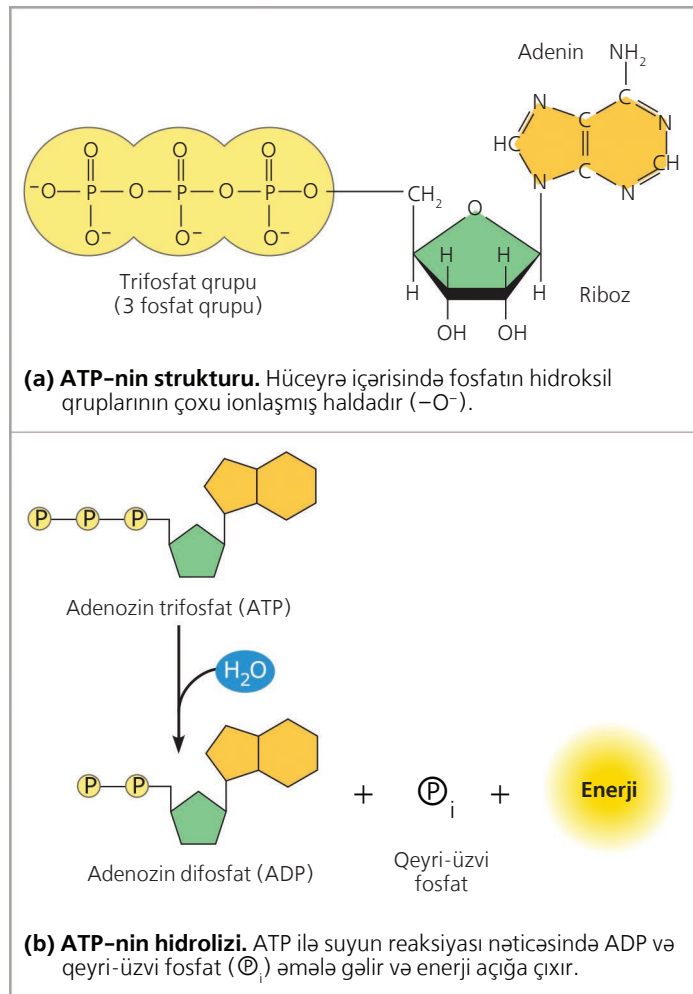
(b) **Çoxpilləli açıq hidroelektrik sistem.** Hüceyrə tənəffüsü bu sistemə oxşayır. Qlükoza bir sıra ekzerqonik mərhələdə parçalanır və hüceyrədə iş üçün lazım olan enerjini təmin edir. Hər bir reaksiyanın məhsulu bir digəri üçün reaktiv olaraq istifadə olunduğundan, heç bir reaksiya tarazlığa çatmır.

adlanan azotlu əsasdan və üç fosfat qruplu zəncirdən (trifosfat qrupundan) ibarətdir (**Şəkil 8.9a**). Enerji qoşalaşmasındakı rolundan əlavə, ATP həmçinin RNA-nı əmələ gətirmək üçün istifadə olunan üç nükleozid trifosfatdan biridir (**Şəkil 5.23**).

ATP-nin fosfat qrupları arasındakı rabitələrini hidroliz vasitəsilə qırmaq mümkündür. Ən kənardakı fosfat qrupu suyun əlavəsi ilə qırıldıqda, bir molekul qeyri-üzvi fosfat (HOPO_3^{2-} , bu kitabda P_i kimi göstərilir) ATP molekulundan ayrılır və adenosin difosfat (ADP) əmələ gəlir (**Şəkil 8.9b**). Reaksiya ekzerqonik olub, hidroliz olan hər mol ATP üçün 7.3 kcal enerji açığa çıxarır:



▼ Şəkil 8.9 Adenosin trifosfatın (ATP) struktur və hidrolizi. Bu kitabda, trifosfat qrupunun (a)-də təsvir olunmuş kimyəvi strukturu (b)-də göstərilmiş üç sarı daire şəklində göstəriləcək.



Bu standart şəraitdə hesablanan sərbəst enerji dəyişməsidir. Hüceyrənin daxilində, reaktiv və məhsulların qatılığı 1 M olmadığından, bu hesab hüceyrəyə uyğun gəlmir. ATP hidrolizinin hüceyrə şəraitindəki sərbəst enerji fərqi (ΔG) -13 kcal/mol səviyyəsindədir. Bu dəyər standart şəraitdə açığa çıxan enerjiden 78% çoxdur.

Hidroliz nəticəsində enerji açığa çıxardıqları üçün, ATP-nin fosfat rabitələrinə bəzən yüksək enerjili rabitələr adı verilir, lakin bu ifadə yanıltıcıdır. "Yüksək enerjili" sifəti rabitələrin qeyri-adi şəkildə güclü olduğu mənası verir, ancaq enerji rabitələrin özündən yox, sistemin kimyəvi olaraq daha aşağı sərbəst enerji səviyyəsinə keçməsindən qaynaqlanır. Sözügedən prosesdə reaktivlərin (ATP və su) sərbəst enerjisi məhsulların (ADP və P_i) sərbəst enerjisindən yüksəkdir.

ATP fosfatını itirərkən digər molekullarla müqayisədə nisbi olaraq daha çox enerji açığa çıxardığından hüceyrə üçün əhəmiyyətlidir. Bəs bu hidroliz niyə bu qədər çox enerji açığa çıxarır? Şəkil 8.9a-nı bir daha diqqət yetirsək görürük ki, hər üç fosfat qrupu mənfi yüklüdür. Oxşar yüklərin bir yerdə toplanmasından əmələ gələn qarşılıqlı itələmə, ATP molekulunun bu zonasının qeyri-stabil edir. ATP-nin trifosfat quyruğu sıxılmış yayın kimyəvi ekvivalentidir.

ATP Hidrolizi Necə İş Görür?

ATP sınaq şüşəsində hidroliz olduqda ortaya çıxan enerji sadəcə mühitdəki suyu qızdırır. Bu istiliyin orqanizm üçün müəyyən faydaları var. Məsələn, soyuqda vücudun titrəməsi əzələ yığılmaları üçün ATP hidrolizindən istifadə edərək bədəni qızdırır. Lakin, bir çox halda, hüceyrə daxilində sadəcə istiliyin yaranması dəyərli enerji resurslarının səmərəsiz (və potensial olaraq təhlükəli) istifadəsi olardı. Bunun əvəzinə, hüceyrənin proteinləri ATP hidrolizi zamanı ortaya çıxan enerjini fərqli yollarla istifadə edərək, üç növ hüceyrəvi iş görürlər: kimyəvi, mexaniki və daşıma.

Məsələn, hüceyrə ATP hidrolizindən çıxan enerjini spesifik enzimlər vasitəsilə birbaşa özlüyündə enderqonik olan reaksiyanı həyata keçirmək üçün istifadə edə bilər. Enderqonik reaksiyanın ΔG səviyyəsi ATP hidrolizindən çıxan enerjiden azdırsa, bu iki reaksiyanı qoşalaşdıraraq ümumilikdə ekzerqonik reaksiya əldə etmək mümkündür. Bu proses adətən fosforlaşma adlanan ATP-dən bir fosfat qrupunun digər molekullara (məsələn, reaktivə) köçürülməsi ilə baş verir. Kovalent rabitə fosfat qrupuna bağlanmış belə molekul **fosforlaşmış aralıq maddə** adlanır. Ekzerqonik ilə enderqonik reaksiyaları qoşalaşdırma prosesində açar mərhələ fosfatsız halından daha aktiv (aşağı stabillik, yüksək sərbəst enerji) olan bu fosforlu aralıq molekulunun yaradılmasıdır (**Şəkil 8.10**).

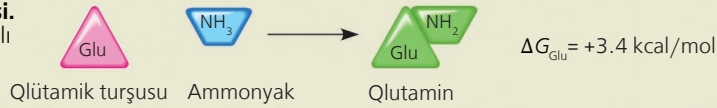
Hüceyrədəki daşıma və mexaniki işlər də demək olar ki, həmişə ATP hidrolizi ilə aparılır. Burada ATP-nin hidrolizi proteinin formasını və adətən başqa molekul-

▼ **Şəkil 8.10 ATP-nin kimyəvi işi aparma mexanizmi: ATP hidrolizi vasitəsilə enerji qoşalaşması.**

Bu misalda, ekzerqonik proses olan ATP hidrolizi, enderqonik proses olan, hüceyrədə qlütamin aminturşusunun qlütamik turşusu və ammonyakdan istehsalını aparmaq üçün istifadə edilir.

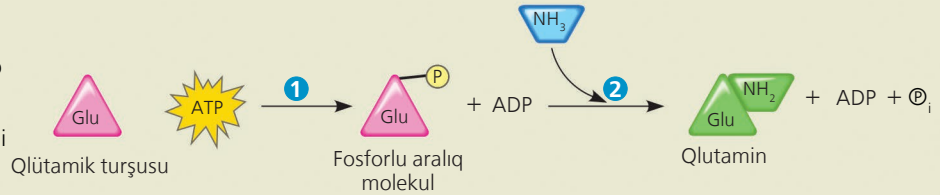
(a) Qlütamik turşusunun qlütaminə çevrilməsi.

Qlütamik turşusundan (Glu) qlütamin istehsalı özlüyündə enderqonik olub (müsbət ΔG), özbaşına baş vermir.



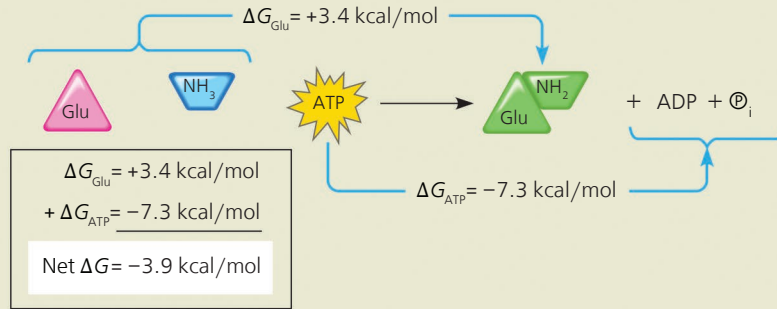
(b) ATP hidrolizi ilə qoşalaşdırılmış çevrilmə reaksiyası.

Hüceyrədə qlütamin sintezi fosforlaşmış aralıqla qoşalaşdırılmış iki mərhələdə aparılır. ① ATP qlütamik turşusunu fosforlaşdıraraq qeyri-stabil və yüksək sərbəst enerjili hala salır. ② Ammonyak fosfat qrupunun yerini alaraq qlütamin əmələ gətirir.



(c) Qoşalaşmış reaksiya üçün sərbəst enerji dəyişməsi.

Qlütamik turşusunun qlütaminə çevrilməsi üçün lazım olan ilə (+3.4 kcal/mol) ATP hidrolizindəki ΔG -nin (−7.3 kcal/mol) cəmi ümumi reaksiyanın sərbəst enerji dəyişməsinə bərabərdir (−3.9 kcal/mol). Ümumi proses ekzerqonik olduğundan (xalis ΔG mənfidir) reaksiya özbaşına baş verir.



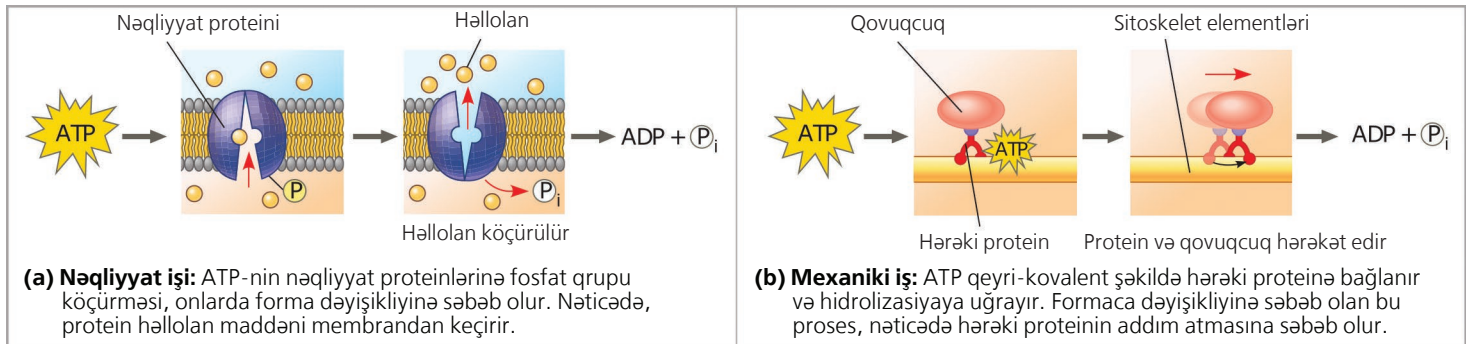
ƏLAQƏ QUR ► Nə üçün qlütamin (Gln) qlütamik turşusu (Glu) üstəgəl amino qrupu şəklində verilib (Şəkil 5.14).

lara bağlanma qabiliyyətini dəyişdirir. Şəkil 8.11a-dakı nəqliyyat proteini misalında olduğu kimi, bu bəzən fosforlaşmış aralıq maddə vasitəsilə həyata keçirilir. Sitoskelet üzərində “gəzən” hərəkət proteinlərin iştirak etdiyi mexaniki işlərdə (Şəkil 8.11b) proses dövrüdür. İlk mərhələdə ATP qeyri-kovalent şəkildə hərəkət proteinə bağlanır. Növbəti mərhələdə, ATP hidroliz ilə ADP və

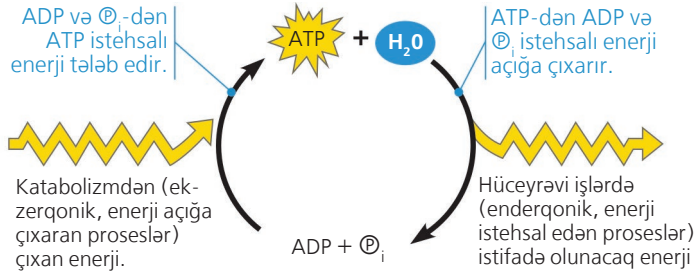
P_i çevrilir. Bundan sonra proteinə başqa bir ATP molekulu bağlana bilər. Hər mərhələdə, hərəkət proteinlərinin forma və sitoskeletə bağlanma qabiliyyəti dəyişir ki, bu da proteinin sitoskelet boyu hərəkəti ilə nəticələnir. Fosforlaşma və defosforlaşma başqa bir çox vacib hüceyrəvi prosesdə protein formasında kritik forma dəyişikliyinə təkan verir.

▼ **Şəkil 8.11 ATP nəqliyyat və mexaniki işi necə aparır?** ATP hidrolizi proteinin formasını və bağlanma hərəkətini dəyişdirir.

Bu, (a) aşağıda göstərilmiş aktiv nəqliyyatla həllolan maddəni daşıyan proteində olduğu kimi, birbaşa olaraq fosforlaşma yolu ilə (Şəkil 7.15), yaxud (b) qovucucu və digər orqanelləri sitoskelet üstündə daşıyan hərəkət proteinlərdə olduğu kimi, dolayı yolla ATP və onun parçalanmasından əmələ gələn məhsulların qeyri-kovalent bağlanması ilə (Şəkil 6.21) baş verir.



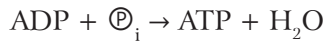
▼ **Şəkil 8.12 ATP dövrəsi.** Hüceyrədə parçalanma reaksiyaları (katabolizm) nəticəsində ortaya çıxan enerji ADP-ni fosforlaşdıraraq ATP-nin bərpası üçün istifadə olunur. ATP-dəki kimyəvi potensial enerji hüceyrədəki işlərin çoxunu aparır.



ATP-nin Bərpası

İşləyən orqanizmdə ATP davamlı olaraq istifadə olunsa da, ATP bərpa olunan resursdur və ADP-yə fosfatın əlavə olunması ilə yenidən yaranır (**Şəkil 8.12**). ADP-nin fosforlaşdırılması üçün lazım olan sərbəst enerji hüceyrədəki ekzerqonik parçalanma reaksiyalarından (katabolizm) əldə olunur. Qeyri-üzvi fosfatın və enerjinin bu yolla daşınmasına ATP dövrəni deyilir və bu dövrə, hüceyrənin enerji açığa çıxaran (ekzerqonik) proseslərini enerji istifadə edən prosesləri ilə qoşalaşdırır. ATP dövrəni çox yüksək sürətdə baş verir. Məsələn, aktiv əzələlərdə hüceyrə bütün ATP ehtiyatını bir dəqiqədən daha az bir müddətdə bərpa edir. Bu, saniyədə 10 milyon ATP molekulunun istehlak və istehsalı deməkdir. ATP ADP-nin fosforlaşması ilə bərpa olunmasaydı, insan bir gündə bədəninin çəkisi qədər ATP istifadə edərdi.

Dönən prosesdə hər iki reaksiyanın istiqaməti üzünə sağa bilməyəcəyindən, ATP-nin bərpası mütləq enderqonik olmalıdır:



$\Delta G = +7.3 \text{ kcal/mol} (+30.5 \text{ kJ/mol})$ (standart şəraitdə)

ADP və P_i ilə ATP istehsalı özbaşına baş vermədiyinə görə, reaksiyanın baş verməsi üçün sərbəst enerji istifadə olunmalıdır. Katabolik (ekzerqonik) yollar, xüsuslən də, hüceyrə tənəffüsü, enderqonik proses olan ATP istehsalı üçün lazımı enerjini təmin edir. Buna görə də, ATP dövrəni katabolik yollardan anabolik yollara enerji keçidi üçün bir növü fırlanan qapı rolunu oynayır.

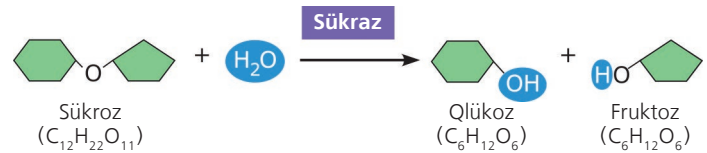
YOXLAMA 8.3

1. ATP hüceyrədə enerjini ekzerqonik reaksiyadan enderqonik reaksiyaya necə daşıyır?
2. Sadalananlardan hansının sərbəst enerjisi daha yüksəkdir: qlütamik turşusu + ammonyak + ATP, yoxsa qlütamin + ADP + P_i ? Cavabınızı açıqlayın.
3. **ƏLAQƏ QUR** ► Şəkil 8.11a-da göstərilən aktiv nəqliyyatdır, yoxsa passiv? Açıqlayın. (Başlıq 7.3 və 7.4)

BAŞLIQ 8.4

Enzim enerji səddini aşağı salaraq metabolik reaksiyanı sürətləndirir

Termodinamika qanunları verilən şərtlər altında nəyin baş verib-verməyəcəyini göstərsə də, bu proseslərin sürəti haqqında heç nə demir. Özbaşına kimyəvi reaksiya xaricdən enerji əlavəsi olmadan baş verir, ancaq sürəti hiss olunmayacaq dərəcədə yavaş ola bilər. Məsələn, saxarozun qlükoz və fruktoza parçalanması özbaşına baş verən ekzerqonik reaksiya olub, sərbəst enerji açığa çıxarsa da ($\Delta G = -7 \text{ kcal/mol}$), steril suda həll olunmuş saxaroz otaq temperaturunda illərlə demək olar ki, heç parçalanmadan qalacaqdır. Lakin, məhlulda çox az miqdarda sükrəz enzimi əlavəsi ilə, saxaroz saniyələr içində parçalanır:



Bəs, enzim bunu necə həyata keçirir?

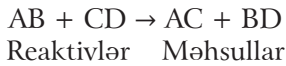
Enzim, reaksiyada sərf olunmadan onu sürətlərindən kimyəvi amil, başqa sözlə, **katalizator** kimi fəaliyyət göstərən makromolekuludur. Bu fəsilə, protein enzimlərini ələ alacağıq. (Ribozim adlanan bəzi RNA molekulaları da enzim kimi fəaliyyət göstərir; bunlar Başlıq 17.3 və 25.1-də müzakirə olunacaq.) Enzim tənzimi olmayan metabolik yolda kimyəvi reaksiyalar çox yavaş olacağından, ümumi proses tıxanacaqdır. Növbəti iki mövzu özbaşına reaksiyanın bəzən niyə yavaş olduğunu və enzimlərin bu sürəti necə dəyişdirdiyi haqqındadır.

Aktivləşmə Enerjisi Səddi

İstənilən kimyəvi reaksiyada rabitələrin qırılması və yaranması baş verir. Məsələn, yuxarıda göstəriləndiyi kimi, sükröz hidrolizi fruktoz-qlükoz rabitəsi və suyun bir rabitəsinin qırılması, daha sonra isə, iki yeni rabitənin əmələ gəlməsi reaksiyasıdır. Reaksiyanın gedib bir molekulun digərinə çevrilməsi üçün adətən reaktiv əyərək onu həddən artıq qeyri-stabil hala salmaq lazımdır. Bu əyməni breloka yeni açar əlavə edən zaman metal dairəni əyməyimizə bənzətmək olar. Əyilmiş vəziyyətdə brelok çox qeyri-stabil olsa da, açar dairəyə keçirildikdən sonra, yenidən stabil vəziyyətə qaydır. Rabitələrin dəyişə biləcəyi bu əyilmiş vəziyyətə çatmaq üçün reaktivlər ətrafdan enerji udmalıdır. Məhsulların yeni rabitələri əmələ gəldikdə istilik açığa çıxır və molekular əyilmiş haldakından daha aşağı enerjiyə sahib olduqları stabil vəziyyətlərinə geri qayıdır.

Reaksiyanı başlatmaq üçün qoyulan ilkin enerji sərmayəsinə, yəni reaktivləri rabitələrinin qırılma biləcəyi, əyilmiş vəziyyətə gətirmək üçün lazım olan enerjiyə *aktivləşmə sərbəst enerjisi* və yaxud **aktivləşmə enerjisi** deyilir (E_A). Aktivləşmə enerjisini reaktivləri enerji səddinin zirvəsinə, reaksiyanın “üzüaşağı” hissəsinin başlama biləcəyi nöqtəyə qaldırmaq üçün lazım olan enerji olaraq qəbul edə bilərik. Reaktivlər aktivləşmə enerjisini adətən termal enerji şəklində mühitdəki istilikdən əldə edir. Termal enerjinin udulması reaktivləri sürətləndirir və nəticədə, molekullar daha yüksək tezlik və qüvvə ilə toqquşurlar. Proses molekulların içindəki atomların titrəyişlərini artıraraq rabitələrin qırılma ehtimalını artırır. Rabitələrin qırılma biləcəyi qədər yüksək enerji səviyyəsindəki reaktiv *keçid vəziyyəti* adlanan hala çatır.

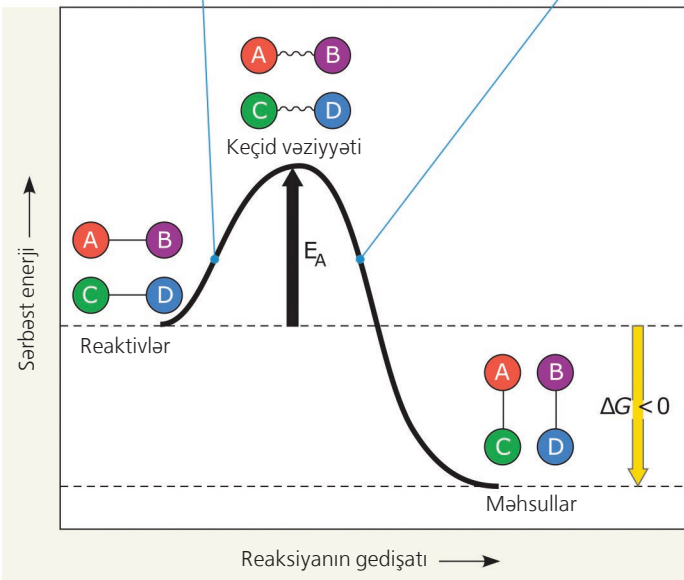
Şəkil 8.13 molekul hissələrinin mübadilə edildiyi ekzerqonik reaksiyada enerji dəyişməsinə təsvir edir:



▼ **Şəkil 8.13** Ekzerqonik reaksiyanın enerji profili. Şəkildəki molekullar şərtidir. A, B, C, D hərfləri molekulun bir hissəsini təmsil edir. Reaksiya termodinamik baxımdan ekzerqonik olub (mənfi ΔG), özbaşına olsa da, reaksiyanın baş verməsi üçün maneə olan aktivləşmə enerjisi (E_A) reaksiyanın sürətini təyin edir.

Rabitələrin qırılma bilməsi üçün AB və CD reaktivləri keçid vəziyyətinə çatmaq qədər ətrafdan enerji udaraq qeyri-stabil vəziyyətə keçməlidir.

Rabitələr qırıldıqdan sonra yeniləri əmələ gəlir ki, onlar da ətrafa enerji buraxırlar.



TƏSVİR ET ► EF və GH molekullarının reaksiyaya girərək, EG və FH yaratdığı enderqonik reaksiyanın qrafikini çəkin. Reaktivlər keçid vəziyyətinə çatmalıdır.

Qrafikin üzüyuxarı gedən hissəsi reaktivlərin sərbəst enerjisinin artdığı aktivasiya mərhələsidir. E_A -ya bərabər miqdarda enerji udulduqdan sonra, zirvədə, reaktivlər keçid vəziyyətindədirlər, yəni aktivləşmiş və rabitələri qırılma bilər. Ardından, atomlar yeni, daha stabil rabitə quruluşlarına keçdikcə, enerji açığa çıxaraq mühitə buraxılır. Bu, qrafikdə molekulların sərbəst enerji itkisini göstərən üzüaşağı hissədə əks olunmuşdur. Sərbəst enerjinin toplamda itirilməsi onu göstərir ki, yeni rabitələrin əmələ gəlməsində açığa çıxan enerji, əvvəlki rabitələrin qırılmasında istifadə olunan enerjiden daha çoxdur, başqa sözlə, E_A -nın əvəzi artıqlaması ilə verilir.

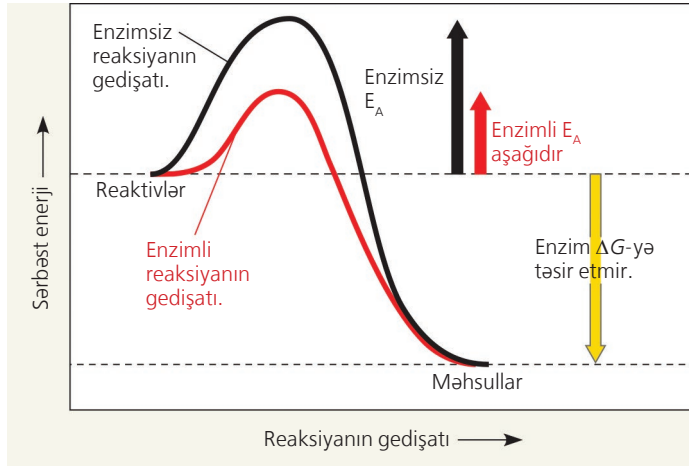
Şəkil 8.13-də göstərilən reaksiya ekzerqonik olub özbaşına baş verir ($\Delta G < 0$). Lakin, aktivləşmə enerjisi reaksiyanın sürətini təyin edən sədd rolunu oynayır. Reaksiyanın baş verməsi üçün reaktivlər aktivləşmə enerjisi səddinin zirvəsinə çıxacaq qədər enerji udmalıdırlar. Bəzi reaksiyaların E_A dəyəri o qədər aşağıdır ki, reaktivlərin keçid vəziyyətinə qısa müddətdə çatması üçün lazım olan termal enerji otaq temperaturunda belə mövcuddur. Lakin bir çox halda, E_A o qədər yüksək, keçid vəziyyəti o qədər əlçatmaz olur ki, reaksiya ümumiyyətlə baş vermir. Belə hallarda, reaksiyanın nəzərə-carpacaq sürətdə getməsi yalnız lazımı enerji (çox vaxt istilik şəklində) təmin olunmasından asılıdır. Avtomobil mühərrikində yalnız qığılcım alov yaratdıqda, porşinləri hərəkətə keçirəcək qədər güclü enerji açığa çıxır. E_A səddi çox yüksək olduğundan, qığılcım olmadan benzin hidrokarbonları və oksigendən ibarət qarışıq reaksiyaya girə bilmir.

Enzimlər Reaksiyaları Necə Sürətləndirir?

Protein, DNA və hüceyrədəki digər mürəkkəb molekullar sərbəst enerji baxımından zəngin olub, özbaşına parçalanmağa meyllidirlər; yəni, termodinamika qanunları onların parçalanmasını diktə edir. Bu molekulların parçalanmamasının əsas səbəbi, adi hüceyrə temperaturunda aktivləşmə enerjisi səddini aşma biləcək molekul sayının çox az olmasıdır. Hüceyrənin həyatına davam edə bilməsi üçün isə, bu reaksiyadakı səddlər arasına aşılmalıdır. İstilik reaktivlərin bu səddi keçmək üçün lazım olan enerjini verərək, reaksiya sürətini artırma bilsə də, bu yol bioloji sistemlər üçün əlverişli deyil. Birincisi, yüksək temperatur proteinləri denaturasiyaya uğradır və hüceyrəni öldürür. İkincisi, istilik təkcə lazım olanları yox, *bütün* reaksiyaları sürətləndir. Hüceyrə istilik əvəzinə, **kataliz** adlanan, enzim kimi katalizatorların sərf edilmədən lazımı reaksiyaların sürətləndirildiyi mexanizmləri istifadə edir (Bəşliq 5.4.)

Enzim katalizi E_A səddini aşağı salmaqdır (**Şəkil 8.14**). Növbəti səhifələrdə müzakirə olunacağı kimi, bu səddin aşağı salınması reaktivlərin mühitdən enerji udaraq orta temperaturalarda belə keçid vəziyyətinə gedib çatmasını təmin edir. Bir qaydanı təkrarlamaqda fayda var: *Enzim reaksiyanın ΔG dəyərini dəyişdirə bilməz, enderqonik reaksiyanın ekzerqonik hala sala bilməz*. Bu katalizatorlar

▼ **Şəkil 8.14** Enzimin aktivləşmə enerjisinə təsiri. Enzim sərbəst enerji dəyişməsinə (ΔG) təsir etmədən aktivləşmə enerjisini (E_A) azaldaraq reaksiyanı sürətləndirir.

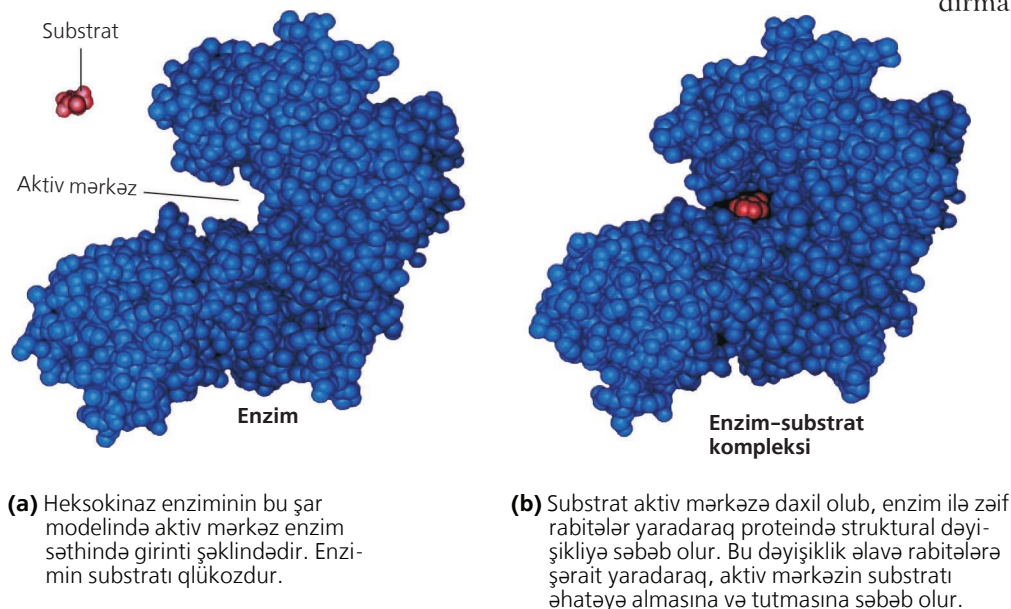


onsuz da baş verəcək reaksiyanı sadəcə sürətləndirirlər, ancaq beləcə, molekulaların metabolik yollarda axımını asanlaşdıraraq, hüceyrədə dinamik metabolizm yaradırlar. Bundan əlavə, enzimlər kataliz etdikləri reaksiyaya çox spesifik olduqları üçün, hansı kimyəvi prosesin nə vaxt həyata keçiriləcəyini təmin edirlər.

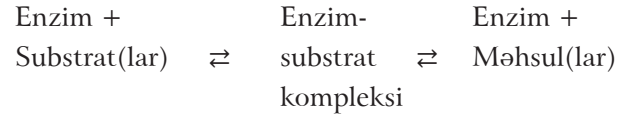
Enzimlərin Substrat Seçiciliyi

Enzimin üzərində işlədiyi reaktiv onun **substratı** adlanır. Enzim substrat, yaxud substratlarına bağlanaraq, **enzim-substrat kompleksi** əmələ gətirir. Enzim və substrat bitişik ikən, enzimin katalitik fəaliyyəti substratı reaksiya məhsuluna (və ya məhsullarına) çevirir.

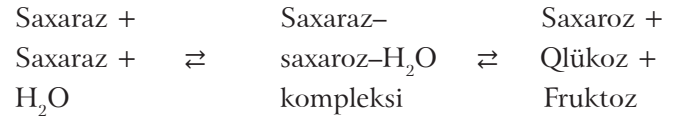
▼ **Şəkil 8.15** Enzim və substratı arasındakı induksion uyğunlaşma.



Proses qısaca aşağıdakı kimi göstərilə bilər:



Əksər enzimin adı -az şəkilçisi ilə bitir. Məsələn, saxaroz disaxaridini qlükoz və fruktoz monosaxaridlərinə hidrolizasiya edən enzimin adı *saxarazdır* (Başlıq 8.4-ün əvvəlindəki diaqramı bax):



Enzim tərəfindən katalizlənən reaksiya çox spesifikdir; enzim bir-birinə çox oxşayan maddələrin arasından belə substratını tanıya bilir. Məsələn, saxaraz enzimi maltoz və ya digər disaxaridlərə yox, ancaq saxarozla bağlanır. Bu molekulyar spesifiklik necə əmələ gəlir? Enzimlərin çoxunun protein olduğunu və proteinlərin özünəxas üçölçülü strukturları olan makromolekullar olduğunu yada salın. Enzimin spesifikliyi onun aminturşu ardıcılığının əsasında qurulan formasının nəticəsidir.

Enzimin yalnız xüsusi regionu substrata bağlanır. **Aktiv mərkəz** adlanan bu bölgə, adətən enzimin səthində katalizin baş verdiyi girinti yaxud cibə bənzəyir (**Şəkil 8.15a** və **Şəkil 5.16**). Adətən, aktiv mərkəz enzimi təşkil edən bir neçə aminturşudan ibarət olur və enzimin geri qalan hissəsi aktiv mərkəzin strukturunu təyin edən ümumi konstruksiyanı əmələ gətirir. Enzimin seçiciliyi aktiv mərkəz ilə substratın bir-birini tamamlayacaq şəkildə bağlana bilmə qabiliyyətindən asılıdır.

Enzim müəyyən sabit formaya sahib, dəyişməz bir struktur deyil. Əksinə, biokimyəçilərin yeni araşdırmaları göstərir ki, enzimlər (ümumiyyətlə, proteinlər) sərbəst enerji səviyyəsinə görə bir-birindən cüzi miqdarda fərqlənən "pozalar" (yəni, formalar) arasında "rəqs edirlər" (yəni, gedib-gəlirlər). Substrata ən yaxşı oturan forma, ən aşağı sərbəst enerjiyə sahib olan forma olmaya bilər, lakin buna baxmayaraq, enzimin bu forma aldığı qısa zaman kəsiyində, onun aktiv mərkəzi substrata bağlana bilər. Aktiv mərkəzin özü də substratı içinə alan möhkəm bir qab deyil. Substrat aktiv mərkəzə daxil olarkən, substrat və aktiv mərkəzdə yerləşən aminturşuların kimyəvi qrupları arasında ki qarşılıqlı əlaqə nəticəsində enzimin forması dəyişir. Bu cür

forma dəyişikliyi, substratın enzimə daha da uyğunlaşmış, bağlanması kömək edir (**Şəkil 8.15b**). **İnduksion uyğunlaşma** kimi bilinən, ilkin təmasın ardınca enzim-substrat bağının daha da möhkəmlənməsi bir növü əl sıxmağa bənzəyir. İnduksion uyğunlaşma aktiv mərkəzin kimyəvi qruplarını enzimin kataliz qabiliyyətini artıracaq vəziyyətə gətirir.

Enzim Aktiv Mərkəzində Kataliz

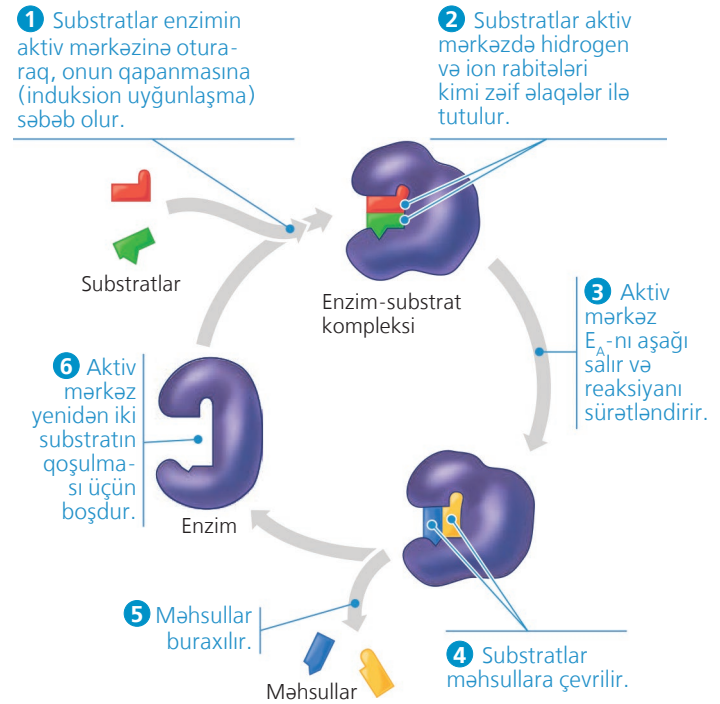
Enzim reaksiyalarının çoxunda substratı aktiv mərkəzdə saxlayan şey, hidrogen və ion rabitələri kimi zəif əlaqələrdir. Enzimin aktiv mərkəzini əmələ gətirən aminturşuların R qrupları substratın məhsula çevrilməsini katalizləyir və yaranan məhsul aktiv mərkəzi tərk edir. Bununla da, enzim növbəti substratı qəbul etməyə hazır olur. Bütün dövrə o qədər sürətlə baş verir ki, bir enzim molekulu adətən saniyədə 1 000 substrat molekulu ilə, bəzi enzimlər isə daha yüksək sürətlə işləyir. Digər katalizatorlar kimi, enzimlər də reaksiyadan dəyişmədən çıxırlar. Katalitik dövrdə təkrar-təkrar iştirak edə bildiklərinə görə də, enzimlər az miqdarda belə yüksək metabolik təsirə malik ola bilirlər. **Şəkil 8.16**-də iki substratın və iki məhsulun olduğu bir katalitik dövrə göstərilmişdir.

Metabolik reaksiyaların çoxu dönəndir və hansı istiqamətin daha mənfi ΔG -yə sahib olmasından asılı olaraq, enzim reaksiyanı hər iki istiqamətə katalizləyə bilər. Bu isə öz növbəsində, reaktiv və məhsulların nisbi qatılığından asılıdır. Net təsir həmişə tarazlığa doğru-
dur.

Enzim reaksiyanın aktivləşmə enerjisini aşağı salmaq və sürətləndirmək üçün müxtəlif mexanizmlər istifadə edir (**Şəkil 8.16**, mərhələ 3):

- Birdən çox reaktiv varsa, aktiv mərkəz enzim substratların bir-birinə nisbətdə düzgün yöndə yerləşərək reaksiyaya girə bilməsini təmin edən qəlib rolunu oynayır.
- Substrat aktiv mərkəzə yerləşib sıxıldıqca, enzim substratın reaksiyada qırılmalı olan kritik kimyəvi rabitələrini əyib bükərək onları aralıq vəziyyətinə yaxınlaşdırır. E_A rabitələri qırma çətinliyi ilə mütənasib olduğundan, substratı əymək onu aralıq vəziyyətinə yaxınlaşdırmağa kömək edir və bu mərhələ üçün lazım olan sərbəst enerji miqdarını azaldır.
- Bəzi aktiv mərkəzlər reaksiyanın baş verməsi üçün çılp, enzimsiz mühitdən daha əlverişli mikromühit yaradırlar. Məsələn, enzim aktiv mərkəzində yerləşən turş R qrupları vasitəsilə neytral sitoplazma dənizində alçaq pH "cibi" əmələ gətirə bilər. Beləcə, reaksiyanın katalizində kritik addım olan H^+ ionlarının substrata köçürülməsi asanlaşır.
- Aktiv mərkəzin aminturşuları reaksiyada birbaşa iştirak edir. Bəzən əməliyyat zamanı substrat və aminturşu kənar zəncirləri arasında kovalent ra-

▼ Şəkil 8.16 Aktiv mərkəz və enzimin katalitik dövrəsi. Enzim bir və ya daha artıq reaktiv bir və ya daha artıq məhsula çevirə bilər. Buradakı enzim iki substratı iki məhsulə çevirir.



TƏSVİR ET > Enzim-substrat kompleksi reaksiyanın baş verməsi üçün keçid vəziyyətinə çatmalıdır (**Şəkil 8.13**). Buradakı dövrənin hansı mərhələsi keçid vəziyyətini təmsil edir?

bitələr belə qurulur. Reaksiyanın sonrakı mərhələləri aminturşuları əvvəlki vəziyyətinə qaytarır və aktiv mərkəz reaksiyadan əvvəlki halına geri qaydır.

Enzimin müəyyən qatılığının substratı məhsula çevirmə sürəti, substratın ilkin qatılığından müəyyən dərəcədə asılıdır: substrat molekulu nə qədər çox olsa, aktiv mərkəz ilə əlaqə o qədər çox olar. Lakin, enzim sabit olduğu məhlulda substrat əlavə etməklə reaksiyanın sürətinin artırmağın da bir həddi var. Müəyyən bir nöqtədə, substrat qatılığı bütün enzimləri substratla məşğul edəcək qədər yüksəyə çıxır. Burada, məhsul aktiv mərkəzi tərk edən kimi, başqa bir substrat aktiv mərkəzə daxil olur. Substratın bu qatılığında enzim *doymuş* olur və reaksiyanın sürətini aktiv mərkəzdə substratdan məhsulun əmələ gəlmə sürəti təyin edir. Enzim populyasiyası doyduğunda, məhsulun istehsal sürətini artırmağın yeganə yolu məhlulda enzim əlavə etməkdir. Hüceyrə adətən reaksiyanın sürətini artırmaq üçün reaksiyaya enzim əlavə edir. Enzim reaksiyasının ümumi gedışat qrafikini **Elmi Bacarıq Məşğələsində** çəke bilərsiniz.

Xətti Qrafik Çəkib Bucaq Əmsalını Tapmaq

Qlükoza 6-Fosfatə Fəaliyyətinin Sürəti Təcrid Olunmuş Qaraciyər Hüceyrələrində Zamana Bağlı Olaraq Dəyişirmi?

Məməli qaraciyərində rastlanan qlükoza 6-fosfatə, qandakı qlükoza səviyyəsinin tənzimlənməsində rol oynayan açar enzimdir. Enzim qlükoza 6-fosfatın qlükoza və qeyri-üzvi fosfata (P_i) parçalanmasını katalizləyir. Yaranan məhsullar qaraciyər hüceyrələrindən qana buraxılaraq, qandakı qlükoza səviyyəsini artırır. Bu məşğələdə, təcrid olunmuş qaraciyər hüceyrələrinin xaricində yerləşən buferdəki P_i qatılığıının zamana dəyişməsinin və beləcə, dolayısı yolla, hüceyrədəki qlükoza 6-fosfatə fəaliyyətini ölçən təcrübədən alınan data qrafikini çəkməlisiniz.

Təcrübə Necə Aparılmışdır? Siçovuldan təcrid olunmuş qaraciyər hüceyrələri, fizioloji şərait (pH 7.4, 37°C) yaradan buferin içində yerləşdirilmişdir. Hüceyrəyə girib, qlükoza 6-fosfatə tərəfindən parçalanması üçün mühitə qlükoza 6-fosfat (substrat) əlavə olunmuşdur. Hər 5 dəqiqədən bir buferdən nümunələr alınaraq, hüceyrədən ifraz edilən P_i qatılığı ölçülmüşdür.

Təcrübə Datası

Zaman (dəq)	P_i qatılığı ($\mu\text{mol/mL}$)
0	0
5	10
10	90
15	180
20	270
25	330
30	355
35	355
40	355

Data mənbəyi: S.R. Commerford et al. Diets enriched in sucrose or fat increase gluconeogenesis and G-6-Pase but not basal glucose production in rats. *American Journal of Physiology - Endocrinology and Metabolism* 283:E545-E555 (2002).

DATANI ŞƏRH ET

1. Data əsasında qrafik çəkmək, bu misaldakı kimi zamana bağlı dəyişmələri araşdıran təcrübələrdə qanunauyğunluqları görmək üçün çox faydalıdır. İlkin olaraq, hansı qrup datanın hansı oxda göstəriləcəyinə qərar verin. (a) Alimlər təcrübədə nəyi bilərəkdən dəyişdirirlər? Buna sərbəst dəyişən deyilir və x oxunda göstərilir. (b) Sərbəst dəyişənin vahidi (qısaltılmış) nədir? Qısaltmanın nə mənaya gəldiyini sözlə açıqlayın. (c) Tədqiqatçı tərəfindən ölçülən şey nədir? Buna asılı dəyişən deyilir ki, bunu da y oxuna çəkirik. (d) Vahidin qısaltması nə mənaya gəlir? Hər iki oxun adını, müvafiq vahidlərlə birlikdə yazın.
2. Bu mərhələdə, bütün datanı qrafik oxlarında göstərmək üçün uyğun məsafədə yerləşən kiçik xətlər əlavə etmək lazımdır. Hər ox üçün data dəyərlərinin diapazonunu təyin edin (dəyərlərin neçə-dən-neçəyə getdiyini). (a) x oxunda göstəriləcək ən böyük dəyər nədir? Kiçik xətləri qoymaq üçün ən optimal aralıq nə qədərdir? (b) y oxunda göstəriləcək ən böyük dəyər nədir? Kiçik xətləri qoymaq üçün ən optimal aralıq nə qədərdir?
3. Datayı hazırladığınız qrafikə əlavə edin. Hər x dəyərini müvafiq y dəyəri ilə tutuşdurub, alınan koordinatda qrafikin üzərində nöqtə qoyun. Bütün data üçün nöqtələr əlavə etdikdən sonra, onları bir-birilə birləşdirən bir xətt çəkin. (Qrafiklərlə bağlı daha ətraflı məlumat üçün, Əlavə F-də yerləşən Elmi Bacarıqların icmalına nəzər salın.)
4. Qrafikə nəzər salın və datada qanunauyğunluqları tapmağa çalışın. (a) P_i qatılığı sabit şəkildə artıbmı? Bu suala cavab vermək üçün, qrafikdə gördüyünüz tendensiyanı təsvir edin. (b) Ən yüksək enzim fəaliyyəti qrafikin hansı hissəsindədir? Enzimin sürəti qrafikin bucaq əmsalı ilə, yəni $\Delta y/\Delta x$ -lə əlaqədardır; ən yüksək sürətli enzim fəaliyyəti bucaq əmsalının ən yüksək olduğu yerdədir. Qrafikin ən məli olduğu yerdə bucaq əmsalını hesablayın. (c) Qrafikdəki gedışı bioloji cəhətdən izah edə bilərsinizmi?
5. Günorta yeməyi yemədiyiniz üçün qanda şəkər səviyyəsi aşağıdırsa, qaraciyər hüceyrəsində (bu məşğələdə bəhs olunan) hansı reaksiya baş verər? Reaksiyanı yazın və reaksiya oxunun üstündə enzimin adını qeyd edin. Bu reaksiya, qanın şəkər səviyyəsinə necə təsir edir?

Məhəlli Şəraitin Enzim Fəaliyyətinə Təsiri

Enzimin aktivliyi, yəni enzim fəaliyyətinin effektivliyi temperatur və pH kimi ümumi ətraf mühit faktorlarından asılıdır. Spesifik olaraq müəyyən enzimə təsir edən molekullar da mövcuddur və bu alimlər bu molekulları istifadə edərək enzimlər haqqında bir çox şey kəşf etmişlər.

Temperatur və pH Təsiri

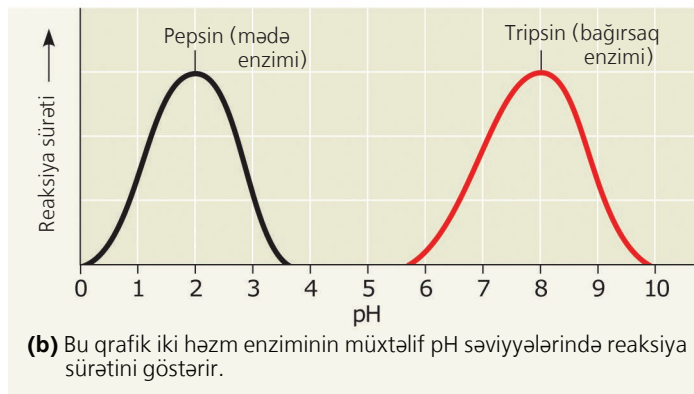
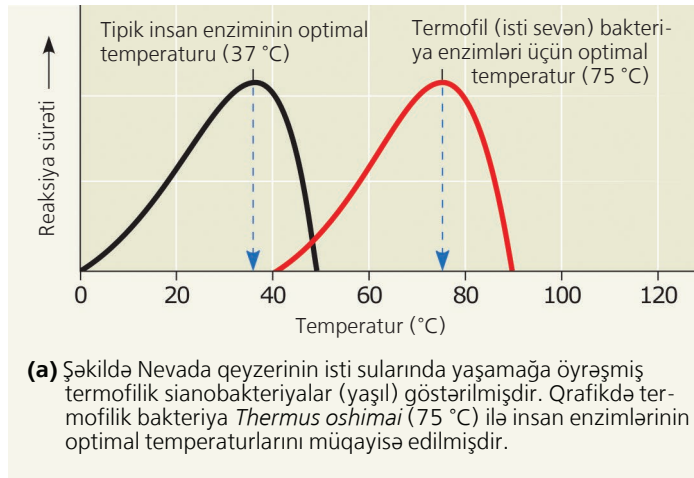
Proteinin üçölçülü strukturu ətraf mühitə qarşı çox həssasdır (Şəkil 5.20). Beləcə, bir enzim bir şəraitdə yaxşı işləyərkən, digərlərində daha səmərəsiz işləyir. *Optimal şərait* adlanan bu mühit enzimin ən aktiv formada olduğu şəraitdir.

Temperatur və pH enzimin fəaliyyətində əhəmiyyətli rol oynayan mühit amilləridir. Temperaturun artması molekulların hərəkətini artırır və beləcə, substrat molekulları aktiv mərkəzlərlə daha tez-tez toqquşur. Buna görə də, müəyyən bir həddədək, enzim reaksiyalarının sürəti temperaturla düz mütənasib şəkildə artır. Bu həddən yuxarıda, enzim molekullarının gətirildiyi tələtüm, enzimin aktiv formasını stabilləşdirən hidrogen, ion rabitələrini və başqa zəif əlaqələri qırır və protein molekulu bir müddət sonra denaturasiyaya uğrayır. Hər enzimin reaksiyasını ən yüksək sürətdə apardığı optimal temperaturu var. Bu temperatur, enzimi denaturasiya etmədən, ən yüksək sayda molekulyar substrat-enzim toqquşmasına və reaktivlərin ən yüksək sürətdə məhsula çevrilməsinə imkan verir. İnsandakı enzimlərin

bir çoxunun optimal temperaturu təxminən 35-40 °C aralığındadır (insanın bədən temperaturuna yaxın). İsti qeyzərlərdə yaşayan termofilik bakteriyalar isə optimal temperaturları 70 °C və daha yuxarı olan enzimlərə malikdirlər (**Şəkil 8.17a**).

Enzimin optimal temperaturu olduğu kimi, ən yaxşı

▼ **Şəkil 8.17** Enzim fəaliyyətinə təsir edən mühit amilləri. Hər bir enzimin ən aktiv forma almasına imkan verən optimal (a) temperaturu və (b) pH səviyyəsi vardır.



DATANI ŞƏRH ET ► B bəndindəki qrafikə əsasən pepsinin optimal pH-nı təyin edin. Təkamülün mədə enzimi olan pepsin üçün belə bir optimal pH seçməsinin səbəbi nə ola bilər? (Şəkil 3.11) Tripsinin optimal pH-ı neçədir?

fəaliyyət göstərdiyi pH dəyəri də var. pH 6-8 aralığı bir çox enzim üçün optimaldır. Məsələn, insan mədəsində fəaliyyət göstərən pepsin enzimi ən yüksək fəaliyyətini çox aşağı pH-da göstərir. Belə turş mühit bir çox enzimi denaturasiyaya uğradar, ancaq pepsin öz funksional üçölçülü strukturunu bu mühiddə qoruyub saxlamaq üçün uyğunlaşıb. Müqayisə üçün, insan bağırsağındakı daha qələvi mühitində fəaliyyət göstərən tripsin enzimi isə, mədədəki turş mühiddə denaturasiya olur (**Şəkil 8.17b**).

Kofaktorlar

Bəzi enzimlər katalizasiya üçün qeyri-protein köməkçiyə ehtiyac duyur. Aminturşu elektron köçürmə kimi əməliyyatları həyata keçirilməkdə çətinlik çəkir. **Kofaktor** adlanan bu köməkçilər enzimə həmişəlik, yaxud keçici və zəif şəkildə bağlana bilər. Bəzi enzimlərin sink, dəmir və mis kimi metal ionu, qeyri-üzvi kofaktorları vardır. Üzvi kofaktorlar da var ki, bunlara da xüsusi olaraq **koenzim** deyilir. Bir çox vitamin, koenzim istehsalı üçün xammal olaraq istifadə olunduqlarına görə qida əhəmiyyətlidir.

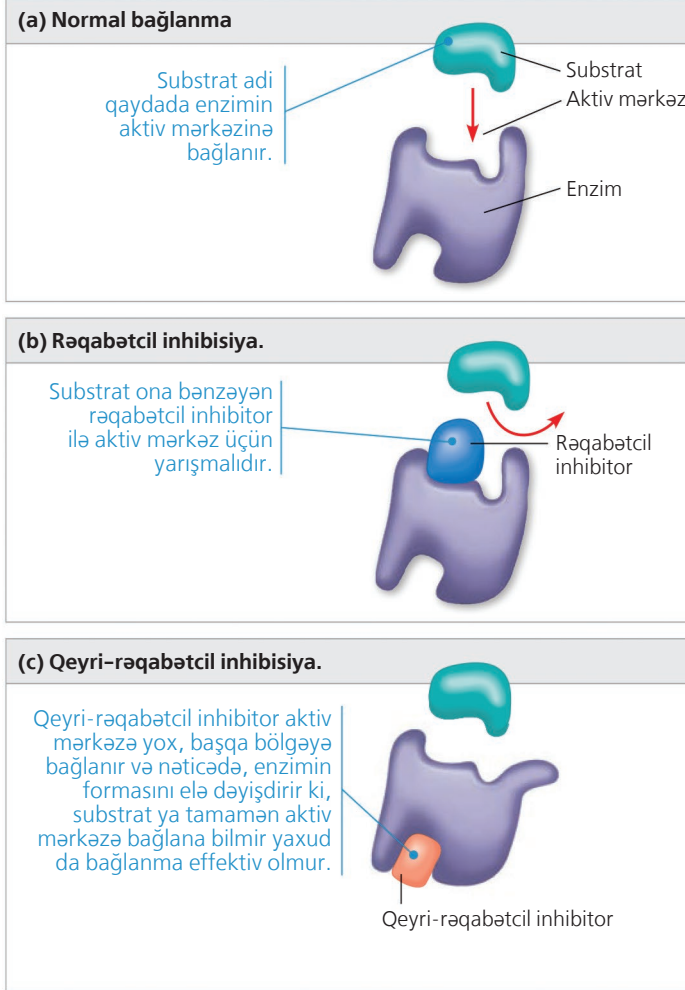
Enzim İnhibitorları

Müəyyən kimyəvi maddələr spesifik enzimlərin fəaliyyətinə seçici olaraq mane olurlar (yəni, enzimi inhibisiya edir, dayandırır). Bəzən inhibitorlar enzimə kovalent rabitələrlə bağlanır ki, belə hallarda inhibisiya adətən dönməz olur. Lakin bir çox enzim inhibitorları enzimə zəif əlaqələrlə bağlanır və belə inhibisiya adətən dönməz olur. Bəzi dönməz inhibitorlar enzimin substratına bənzəyir və aktiv mərkəzə girmək uğrunda substratla rəqabətə girir (**Şəkil 8.18a** və **b**). **Rəqabətci inhibitorlar** adlanan bu təqlidçi molekullar, substratın aktiv mərkəzlərə daxil olmasını əngəlləyərək, enzimin məhsuldarlığını aşağı salır. Bu növ inhibisiyanı üstələmək üçün substrat qatılığını artırmaq olar; çünki bu halda, aktiv mərkəzə daxil olmaq üçün ətrafda inhibitor molekullarından çox substrat molekulları olur.

Qeyri-rəqabətci inhibitorlar isə, enzimin aktiv mərkəzinə bağlanmaq üçün substratla yarışmırlar (**Şəkil 8.18c**), enzimin başqa hissələrinə bağlanaraq onun fəaliyyətinə mane olurlar. Bu əlaqələr nəticəsində enzimin forması elə dəyişir ki, aktiv mərkəzin substrat-məhsul katalizi zəifləyir.

Toksinlər və zəhərlər adətən dönməz inhibitorlardır. Bunlara bir misal, sarın adlı sinir qazıdır. 1990-ların ortalarında, terroristlər Tokyo metrosuna sarın buraxmış və bunun nəticəsində bir neçə insan vəfat etmiş, bir çoxu zərər çəkmişdir. Bu kiçik molekul, sinir sisteminə əhəmiyyətli rol oynayan asetilxolinesteraz enziminin aktiv mərkəzindəki serin aminturşusunun R qrupuna kovalent rabitə ilə bağlanır. Başqa misallar kimi, mərkəzi sinir sisteminin əsas enzimlərini bloklayan DDT və paration kimi pestisidləri (həşərat zəhəri) göstərə bilərik. Son olaraq, bir çox antibiotik bakteriyalardakı spesifik enzimlərin inhibitorlarıdır. Məsələn, penisilin bakteriyanın hüceyrə divarı istehsalında istifadə etdiyi enzimin aktiv mərkəzini bloklayır.

▼ Şəkil 8.18 Enzim fəaliyyətinin inhibisiyası.

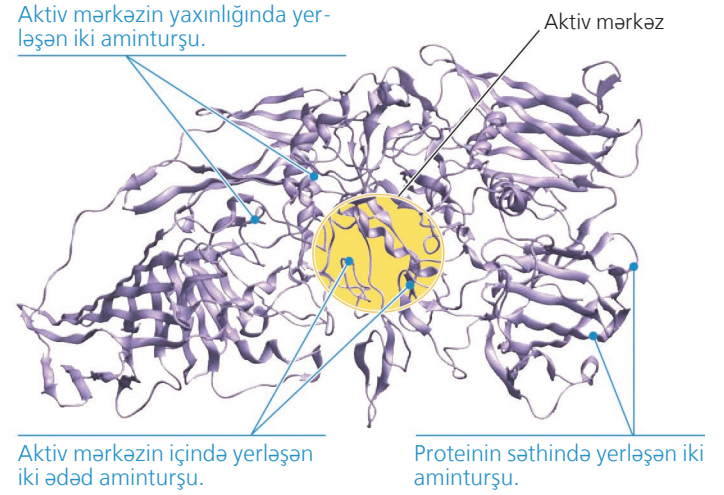


Nümunə kimi sadalanan zəhərli inhibitorlar, enzim inhibisiyasının ümumilikdə anormal və zərərli bir mexanizm olduğu fikrini yarada bilər. Hüceyrədə təbii olaraq rastlanan molekullar, inhibitor kimi işləyərək enzim fəaliyyətini tənzimləyirlər. Başlıq 8.5-də də görəcəyimiz kimi, bu cür tənzimlənmə (seçici inhibisiya) hüceyrə metabolizminin idarə edilməsi üçün vacibdir.

Enzim Təkamülü

TƏKAMÜL Bu günədək, biokimyəçilər müxtəlif növlərdə, yəqin ki, bütün enzimlərin çox kiçik hissəsi sayıla biləcək 4000-dən artıq fərqli enzim müəyyən ediblər. Bəs, bu qədər böyük enzim toplusu necə ortaya çıxıb? Enzimlərin çoxunun protein olduğunu və proteinlərin genlər tərəfindən kodlandığını yada salın. Gəndə baş verən və *mutasiya* adlanan qalıcı dəyişikliklər, həmin genin kodlaşdırdığı proteindəki bir və ya bir neçə aminturşunu dəyişə bilər. Enzimlərin misalında, dəyişiklik aktiv mərkəz kimi önəmli bölgədə baş verərsə, dəyişən enzim yeni fəaliyyət bacarığı əldə edə və ya fərqli substrata bağlana bilər. Yeni funksiyanın orqanizmə fayda verdiyi mühtdə, təbii seçmə genin mutasiyaya uğramış versiyasının seçilməsinə və populyasiyada qalmasına səbəb olur. Bu sadələşdirmiş model, canlı təbiətin son bir neçə milyard illik tarixi boyunca çox sayda fərqli enzimlərin ortaya çıxmasının

▼ Şəkil 8.19 Təkamülü təqlid edərək, yeni funksiya əldə olunması. Tədqiqatçılar laktoz şəkərinə parçalayan β -qalaktozidaz enzim funksiyasının *Escherichia coli* populyasiyasında zamanla dəyişdirilərək yeni funksiya əldə edib edə bilməyəcəyini yoxlayıblar. Laboratoriyada 7 dəfə mutasiya-seçmə əməliyyatından sonra, β -qalaktozidaz laktozdan fərqli bir şəkərin parçalanmasını katalizləyən enzimə çevrilmişdir. Aşağıdakı lent modeli dəyişmiş enzimin bir vahidini təsvir edir. Bir vahiddə 6 aminturşunun əsl enzimdən fərqli olduğu aşkar olunmuşdur.



ən əsas yolu olaraq qəbul olunur. Təbii populyasiyalarda baş verən təkamül prosesini laborator şəraitdə təqlid edən prosedurlar vasitəsilə bu modeli dəstəkləyən dəlil və data əldə olunmuşdur (Şəkil 8.19).

YOXLAMA 8.4

1. Özbaşına reaksiyaların əksəriyyəti çox yavaş baş verir. Niyə bütün özbaşına reaksiyalar bir göz qırpmında baş vermir?
2. Enzimlər nə üçün sadəcə müəyyən substratlar üzərində işləyir?
3. **ƏGƏR** ➤ Malonat molekulu süksinat dehidrogenaz enziminin inhibitorudur. Malonatın rəqabətci yoxsa qeyri-rəqabətci inhibitor olduğunu necə təyin edə bilərsiniz?
4. **TƏSVİR ET** ➤ Yetkin lizosomun daxili pH-ı 4.5 civarında olur. Şəkil 8.17b-dən bələdçi kimi istifadə edərək, lizosomda fəaliyyət göstərən bir enzim üçün reaksiya sürəti qrafikinin öz təxminlərinizə əsasən necə olacağını qrafik şəklində çəkin. Enzimin optimal pH-nın mühitinə uyğun olduğunu fərz edərək, qrafikdə optimal pH-ı göstərin.

BAŞLIQ 8.5

Enzim fəaliyyətinin tənzimlənməsi metabolizmi idarə etməyə kömək edir

Hüceyrənin bütün metabolik yollarının eyni vaxtda işləməsi kimyəvi kaos yaradardı. Həyat proseslərinə xas olan bir xüsusiyyət, hüceyrənin fərqli enzimlərin harada və nə vaxt aktiv olacağını qərar verərək, metabolizmini idarə etmək bacarığıdır. Hüceyrə buna müəyyən enzimləri kodlayan genləri yandırır-söndürərək (bu haqda Üçüncü Bölümdə) və yaxud enzimlər istehsal olunduqdan sonra onların fəaliyyətini burada göstərdiyimiz kimi tənzimləyərək nail olur.

Enzimlərin Allosterik Tənzimi

Hüceyrədə enzim fəaliyyətini təbii olaraq tənzimləyən molekullar bir çox halda döənən qeyri-rəqabətci inhibitorlar kimi işləyir (Şəkil 18.8c). Bu tənzimləyici molekullar enzimin aktiv mərkəzindən fərqli bölgəyə kovalent olmayan rabitələrlə bağlanaraq, onun formasını və aktiv mərkəzinin funksiyasını dəyişir. Tənzimləyici molekulların, proteinin bir regionunun funksiyasını başqa bir regiona bağlanmaqla dəyişdirməsi prosesi **allosterik tənzim** adlanır. Bunun nəticəsi, enzim fəaliyyətinin artması (aktivasiya) və ya azalması (inhibisiya) olur.

Allosterik Aktivasiya və İnhibisiya

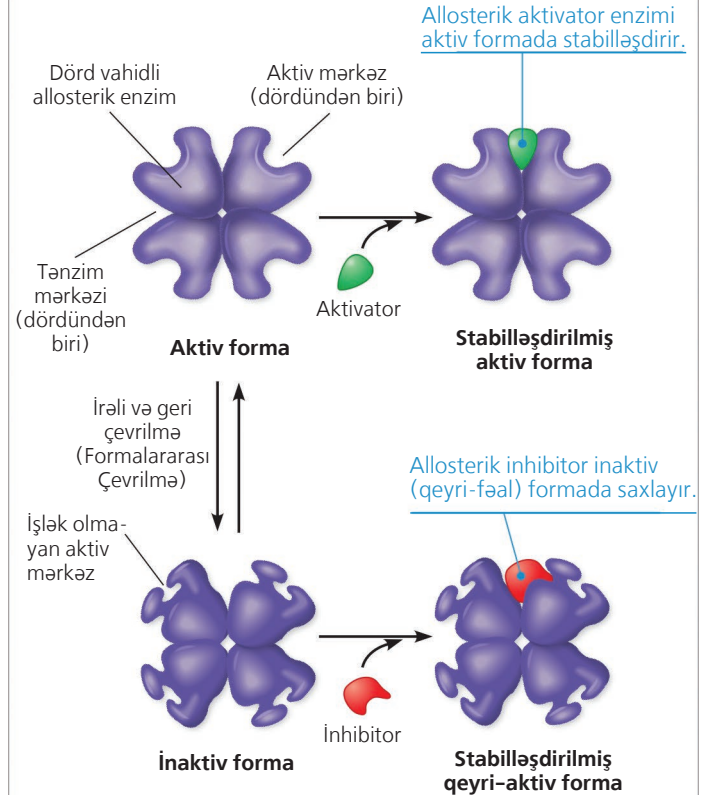
Allosterik tənzimlənən enzimlərin bir çoxu, hər biri öz aktiv mərkəzinə malik polipeptid zəncirindən ibarət olan iki və ya daha artıq vahiddən əmələ gəlir. Bü-töv kompleks katalitik olaraq aktiv və passiv formalar arasında gedib-gəlir (Şəkil 8.20a). Allosterik tənzimin ən sadə misallarında, tənzimləyici molekul adətən parçaların bir-birinə birləşdiyi yerdə yerləşən tənzimləyici sahəyə bağlanır (Bəzən *allosterik mərkəz* deyilir). *Aktivatorun* tənzim mərkəzinə bağlanması, funksional aktiv mərkəzləri olan formanı stabilləşdirir; *inhibitorun* bağlanması isə, enzimin qeyri-fəal formasını stabilləşdirir. Allosterik enzimin parçaları bir-birinə elə birləşir ki, birində baş verən forma dəyişikliyi digərlərinə də ötürülür. Parçalar arasında qarşılıqlı əlaqənin belə olması, bir tənzimləyici sahəyə bağlanan bir tənzimləyici molekulun bütün parçaların aktiv mərkəzlərinə təsir etməsinə imkan verir.

Tənzimləyici qatılığndakı dalğalanmalar enzim fəaliyyətində mürəkkəb dəyişikliklərə səbəb olur. Məsələn, ATP hidrolizinin məhsulları (ATP və P_i) anabolik və katabolik yolların kritik nöqtələrindəki enzimlərə təsir edərək, onların arasındakı maddə axışının tarazlanmasında mürəkkəb rol oynayır. ATP bəzi katabolik enzimlərə allosterik şəkildə bağlanaraq, onları substrat hərisliyini azalda və fəaliyyətini inhibisiya edə bilər. ADP isə, bu enzimlərin aktivatoru olaraq çıxış edə bilər. Katabolizm ATP ehtiyatını bərpa etdiyi üçün, ADP-nin onu aktivləşdirəcəyini təxmin etmək çətin deyil. ATP istehlakı istehsaldan daha sürətlidirsə, yığılan ADP katabolik enzimlərin fəaliyyətini artıraraq, ATP istehsalını sürətləndirir. ATP istehsalı tələbatdan artıq olduğunda isə, yığılan ATP bu katabolik enzimlərə bağlanaraq onların fəaliyyətini aşağı salır və nəticədə ATP istehsalı azalır. ATP, ADP və digər bəzi əlaqəli molekullar anabolik reaksiyalara da təsir edir. Qısaca, allosterik enzimlər hər iki növ metabolik yolun əhəmiyyətli reaksiyalarını nəzarət altında saxlayır.

Allosterik aktivasiyanın bir başqa növündə, *substrat* çoxparçalı enzimin bir aktiv mərkəzinə bağlanaraq, bütün parçaların formaca dəyişməsinə təkan verərək enzimin bütövlükdə katalitik fəaliyyətini artırır (Şəkil 8.20b). **Kooperativlik** adlanan bu mexanizm enzimlərin substrata cavabını gücləndirir: Bir substrat molekulı, enzimi əlavə substrat molekulları üzərində daha rahat

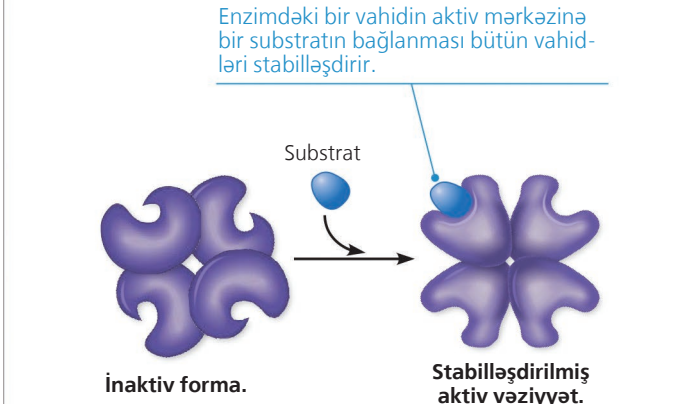
Şəkil 8.20 Enzim fəaliyyətinin allosterik tənzimi.

(a) Allosterik aktivator və inhibitorlar.



Aşağı qatılıqda aktivator və inhibitorlar enzimdən qopur və beləcə enzim iki forma arasında gedib-gələ bilər.

(b) Kooperativlik: allosterik aktivləşmənin digər bir növü.



Enzim substrat tərəfindən stabilləşdirilmədikdə, aktiv və inaktiv formalar arasında gedib-gəlir.

işləməyə həvəsləndirir. Substrat molekulları burada aktiv mərkəzə bağlansa da, bu bağlanma başqa aktiv mərkəzlərdəki katalizə təsir etdiyinə görə, kooperativlik allosterik tənzimin bir növü sayılır.

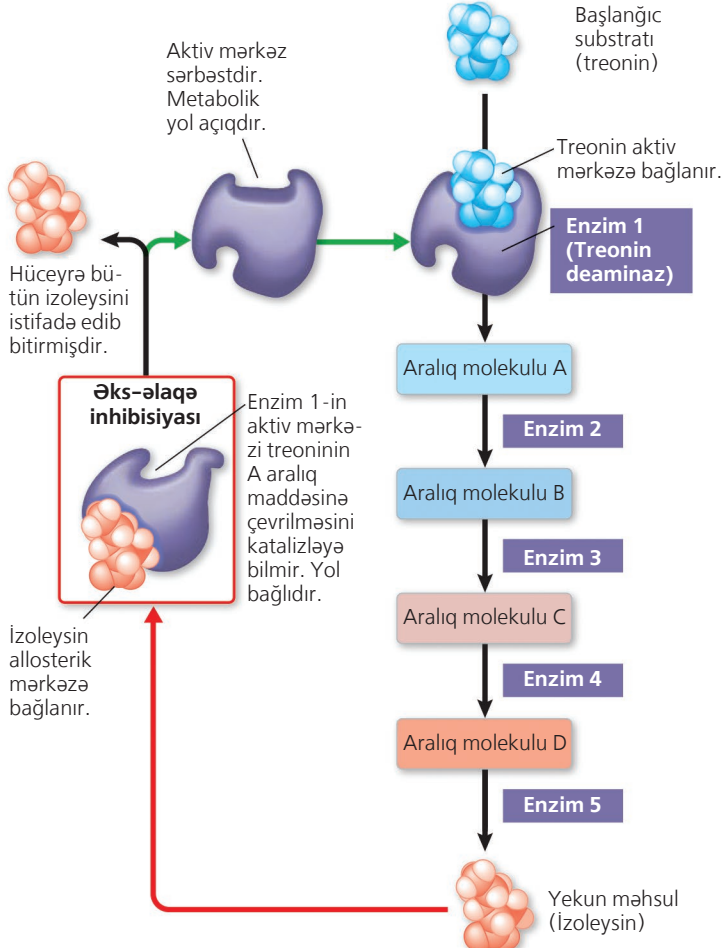
Hemoglobin enzim deyil və kataliz əməliyyatı həyata keçirmir, sadəcə O_2 daşıyır. Buna baxmayaraq, kooperativlik anlayışı hemoglobin üzərində aparılmış tədqiqatlar nəticəsində aydınlaşdırılmışdır. Hemoglobin hər biri bir oksigen molekulunu bağlama mərkəzinə malik dörd vahiddən ibarətdir (Şəkil 5.18). Oksigenin bu bölgəyə

bağlanması, geri qalan hissələrin oksigenə olan hərisliyini artırır. Buna görə də, məsələn, ağciyər və qəlsəmə kimi oksigen səviyyəsinin yüksək olduğu yerlərdə, oksigenə bağlandıqca hemoglobinin hərisliyi artır. Oksigenin az olduğu toxumalarda isə, bir oksigen molekulunun qopması, digər sahələrin də oksigenə hərisliyini azaldır və nəticədə, oksigen molekulaları oksigenə ehtiyacın ən çox olduğu yerlərdə buraxılır. Kooperativlik çoxvahidli enzimlərdə də eyni mexanizm ilə işləyir.

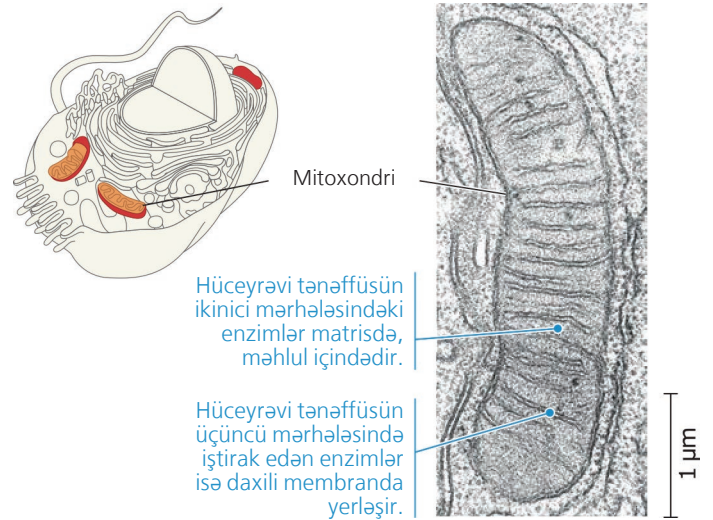
Əks-əlaqə inhibisiyası

ATP istehsal edən metabolik yol enziminin ATP-nin özü tərəfindən allosterik inhibisiyasından bəhs etdik. Metabolik tənzimin çox yayılmış yolu olan bu metod **əks-əlaqə inhibisiyası** adlanır. Burada yekun məhsul onu istehsal edən metabolik yolun ilkin addımlarında işləyən enzimərdən birinə inhibitor olaraq bağlanaraq o yolu dayandırır. **Şəkil 8.21**-də anabolik yolda istifadə olunan əks-əlaqə inhibisiyasının misalı göstərilmişdir. Bəzi hüceyrələr bu beş mərhələli yol ilə, treonin aminturşusundan izoleysin aminturşusu istehsal edir. İzoleysin yığıldıqca, birinci mərhələdəki enzimi allosterik şəkildə inhibisiya edərək öz sintezini dayandırır. Beləliklə, hüceyrə əks-əlaqə inhibisiyasından istifadə edərək, ehtiyacı olandan artıq izoleysin istehsal edilib, kimyəvi resursların israf edilməsinin qarşısını alır.

▼ **Şəkil 8.21** İzoleysin sintezində əks-əlaqə inhibisiyası.



▼ **Şəkil 8.22** Orqanellər və metabolizmin strukturundakı nizam. Mitoxondri (TEM) kimi orqanellərdə yerləşən enzimlər xüsusi funksiyalar yerinə yetirir. Bu misalda, hüceyrə tənəffüsünün ikinci və üçüncü mərhələlərində işləyən enzimlər göstərilmişdir.



Enzimlərin Hüceyrədaxili Yerləşməsi

Hüceyrə minlərlə enzim və substratın necə gəldi yerləşdirildiyi kimyəvi maddə torbası deyil. Hüceyrə müxtəlif bölmələrə ayrılıb və bunlar metabolik yolları nizama salır. Bəzi hallarda, metabolik yolun bir sıra mərhələsində iştirak edən enzimlər multienzim kompleksləri şəklində bir araya gəlir. Belə strukturlar bir enzimdən çıxan məhsulun digər enzimə substrat olaraq daxil olmasına və bu yolla reaksiyanın son məhsuladək ardıcılıqla getməsinə imkan verir. Bəzi enzim və ya enzim kompleksləri hüceyrədə sabitlənmişdir və müəyyən membranların struktural elementi rolunu oynayır. Digərləri isə, membranla əhatəli, özünəxas daxili mühiti olan orqanellərin içində işləyir. Məsələn, eukariotik hüceyrələrdə, tənəffüsün ikinci və üçüncü mərhələlərində fəaliyyət göstərən enzimlər mitoxondrinin xüsusi bölmələrində yerləşir (**Şəkil 8.22**).

Bu fəsildə, həyata xas kəşifən kimyəvi yollardan ibarət metabolizmin termodinamika qanunları tərəfindən necə idarə olunduğunu öyrəndiniz. Bioloji molekulların parçalanması və istehsalının bioenergetikasını araşdırdıq. Bioenergetika mövzusu ilə davam edərək, növbəti fəsildə, üzvi maddələri parçalayaraq, həyat prosesləri üçün lazım olan enerjini açıq çıxaran mərkəzi katabolik yol olan hüceyrə tənəffüsünə nəzər salacağıq.

YOXLAMA 8.5

1. Aktivator və inhibitorların allosterik tənzimlənən enzim üzərindəki təsiri nə üçün fərqlənir?
2. **ƏGƏR** ➤ İzoleysin sintezi tənzimi anabolik yollarda əks-əlaqə inhibisiyası vasitəsilə tənzim mexanizminə bir nümunədir. Bundan yola çıxaraq, ATP-nin katabolik yollarda əks-əlaqə inhibisiyasında necə iştirak edə biləcəyini təxmin edin.

8 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 8.1

Canlı metabolizmi termodinamika qanunlarına tabe olan maddə və enerjini çevrilmələri həyata keçirir

- Metabolizm orqanizmdə baş verən kimyəvi reaksiyaların cəmidir. Enzimlər bir-biriylə kəşişən **metabolik yolları** katalizləyir ki, bunlar **katabolik** (molekulları parçalayıb, enerji açığa çıxaran), yaxud **anabolik** (enerji istifadə edərək molekul düzəldən) yollardır. **Bioenergetika** canlı təbiətin enerji axışını öyrənir.
- Enerji** dəyişdirmək qabiliyyətidir. Enerjinin bəzi formaları maddəni yerini dəyişdirərək iş görür. **Kinetik enerji** hərəkət ilə əlaqəli olub, atom və molekulların təsadüfi hərəkətləri ilə əlaqəli olan **termal enerji**ni də əhatə edir. Bir obyektədən digərinə transfer olan termal enerji **istilik** adlanır. Maddənin struktur, yaxud yeri ilə əlaqəli enerjisində **potensial enerji** deyilir. Molekulun strukturuna əsaslanan **kimyəvi enerji**si potensial enerjinin bir növüdür.
- Termodinamikanın birinci qanunu**, enerjinin saxlanması, enerjinin yaradılmasının və məhv edilməsinin mümkün olmadığını, sadəcə başqa yerə transfer və ya başqa formaya çevrilə biləcəyini deyir. **Termodinamikanın ikinci qanunu** əsasən, **özbaşına proseslər** xaricdən enerji sərmayəsinə ehtiyac duymadan həyata keçir və **entropiyanı** artırır.

? Hüceyrənin mürəkkəb strukturu ilə termodinamikanın ikinci qanunu nə üçün ziddiyyət təşkil etmir?

BAŞLIQ 8.2

Reaksiyanın sərbəst enerji dəyişməsi, onun öz-özünə gedib-gətməyəcəyini təyin edir

- Canlı sistemin **sərbəst enerjisi**, hüceyrəvi şəraitdə iş görə bilən enerjidir. Bioloji prosesdə sərbəst enerji dəyişməsi, ΔG , birbaşa entalpiya (ΔH) və entropiyadakı (ΔS) dəyişmə ilə əlaqədardır: $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$. Orqanizmlər sərbəst enerji xərcləyərək yaşayırlar. Özbaşına proses enerji sərmayəsi olmadan baş tutur; belə proseslər zamanı, sərbəst enerji azalır və sistemin stabilliyi artır. Maksimum stabillikdəki sistem tarazlıq vəziyyətindədir və heç bir iş görə bilməz.
- Ekzerqonik** (özbaşına) kimyəvi reaksiyalarda, məhsulların sərbəst enerjisi reaktivlərin sərbəst enerjisindən azdır ($-\Delta G$). **Enderqonik** (özbaşına olmayan) reaksiyalar enerji sərmayəsi tələb edir ($+\Delta G$). Başlangıç molekulların əlavəsi və məhsulların mühitdən çıxarılması metabolizmin tarazlıq vəziyyətinə gəlməsinin qarşısını alır.

? Özbaşına reaksiyalar üçün sərbəst enerji dəyişməsi tənzimində hər bir dəyişənin mənasını açıqlayın. Özbaşına reaksiyalar hüceyrə metabolizmi üçün nəyə görə əhəmiyyətlidir?

BAŞLIQ 8.3

ATP ekzerqonik reaksiyaları enderqonik reaksiyalarla qoşalaşdıraraq hüceyrədə iş üçün lazımı enerjini təmin edir

- ATP hüceyrənin enerji daşıyıcısıdır. ATP-nin kənar fosfatlarının hidrolizi nəticəsində ADP və P_i , o cümlədən, enerji ortaya çıxır.
- Ekzerqonik reaksiya olan ATP hidrolizi, **enerji qoşalaşması** yolu ilə, fosfat qrupunu xüsusi reaktivlərə ötürür və daha reaktiv **fosforlaşmış aralıq maddələr** yaradaraq, enderqo-

nik reaksiyaları həyata keçirir. ATP hidrolizi (bəzən protein fosforlaşması ilə birgə) daşıma və hərəkət proteinlərinin forma və bağlanma hərisliyinə dəyişdirir.

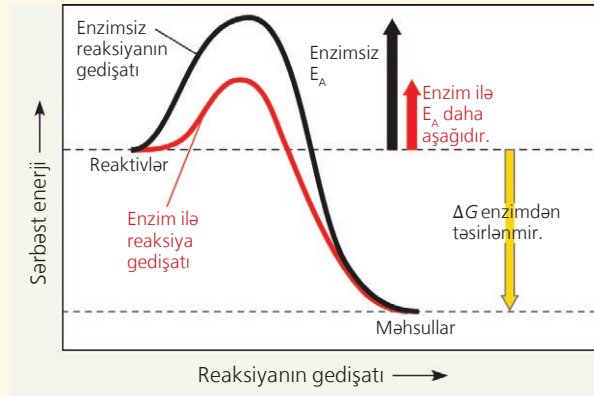
- Katabolik yollar ADP və P_i -dən ATP bərpa edir.

? ATP dövrəsini təsvir edin: ATP-nin hüceyrədəki istehlak və bərpası necə baş verir?

BAŞLIQ 8.4

Enzim enerji səddini aşağı salaraq metabolik reaksiyanı sürətləndirir

- Kimyəvi reaksiyada iştirak edən reaktivlərdəki rabitələri qırmaq üçün lazım olan **enerji aktivləşmə** enerjisi (E_A) adlanır.
- Enzimlər** E_A səddini aşağı salır:



- Hər bir enzimin üzərində işlədiyi reaktivlərə (**substrat**) bağlanmaq üçün xüsusi **aktiv mərkəzi** mövcuddur. Bağlandıqdan sonra enzim formasını dəyişir və substrata daha da möhkəm bağlanır (**induksion uyğunlaşma**).
- Aktiv mərkəz substratları düzgün yöndə saxlayaraq, rabitələri öyrək, əlverişli mikromühit təşkil edərək və hətta substrata kovalent rabitə ilə bağlanaraq E_A səddini aşağı salır.
- Hər enzimin optimal temperatur və pH səviyyəsi var. İnhibitorlar enzim fəaliyyətini aşağı salır. **Rəqabətci inhibitor** enzimin aktiv mərkəzinə bağlanarkən, **qeyri-rəqabətci inhibitor** başqa yerə bağlanır.
- Canlı təbiətdəki enzim müxtəlifliyinin səbəbi bir-birindən çox az fərqlənən enzim variantlarına malik orqanizmlər üstündə işləyən təbii seçmə prosesidir.

? Aktivləşmə enerjisi səddi və enzimlər həyatın struktural və metabolik nizamını necə qoruyub saxlayır?

BAŞLIQ 8.5

Enzim fəaliyyətinin tənzimlənməsi metabolizmi idarə etməyə kömək edir

- Bir çox enzim **allosterik tənzimlənir**, yəni tənzimləyici molekul, **aktivator**, yaxud **inhibitorlar** xüsusi tənzimləyici sahələrə bağlanır və enzimin forma və funksiyasına təsir edir. **Kooperativlik** bir substratın enzimə bağlanması ilə digər aktiv mərkəzlərin də fəaliyyətində artımın olmasıdır. **Əks-əlaqə inhibisiyasında**, metabolik yolun son məhsulu öz istehsalında iştirak edən enzimi allosterik inhibisiya edir.
- Enzimlər müxtəlif yer və şəkildə, kompleks əmələ gətirərək, membranda, yaxud orqanel içində işləyərək metabolik proseslərin səmərəliliyini artırır.

? Allosterik tənzim və əks-əlaqə inhibisiyası hüceyrə metabolizmində nə kimi rol oynayır?

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Bu cümləni düzgün tamamlayan termin cütlüyünü seçin: Katabolizmlə anabolizm arasındakı əlaqə, _____ ilə _____ arasındakı əlaqə kimidir.
A) ekzerqonik; özbaşına C) sərbəst enerji; entropiya
B) ekzerqonik; enderqonik D) iş; enerji
2. Hüceyrələrin çoxu istiliyi iş görmək üçün istifadə edə bilmir, çünki
A) istilikdə enerji transferi yoxdur.
B) hüceyrələrin termal enerjisi çox olmur; nisbi olaraq soyuq olurlar.
C) hüceyrənin hər yanında temperatur eynidir.
D) istilik heç vaxt iş görmək üçün istifadə oluna bilməz.
3. Aşağıdakı metabolik proseslərdən hansı digər proseslərdən enerji almadan gerçəkləşə bilər?
A) $ADP + P_i \rightarrow ATP + H_2O$
B) $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$
C) $6 CO_2 + 6 H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6 O_2$
D) Aminturşular $\rightarrow$ Protein
4. Məhluldakı enzim substrata doyubsa, məhsul istehsalını sürətləndirmənin ən effektiv yolu
A) enzim əlavə etməkdir.
B) məhlulu 90 °C-yədək qızdırmaqdır.
C) substrat əlavə etməkdir.
D) qeyri-rəqabətci inhibitor əlavə etməkdir.
5. Bəzi bakteriyalar qaynar qeyzerlərdə metabolik olaraq aktivdirlər çünki
A) daxili temperaturlarını aşağı saxlamaq qabiliyyətləri var.
B) yüksək temperatur katalizə olan ehtiyacı aradan qaldırır.
C) enzimləri yüksək optimal temperatura malikdir.
D) enzimlərinin temperatura qarşı heç bir həssaslığı yoxdur.

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

6. Substrat ilə məhsulun tarazlıqda olduğu bir məhlula enzim əlavə edilsə nə baş verər?
A) Əlavə substrat əmələ gələr.
B) Reaksiya enderqonikdən ekzerqonikə çevrilər.
C) Sistemin sərbəst enerjisi dəyişər.
D) Heç nə; reaksiya tarazlıqda qalar.

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

7. **TƏSVİR ET** Oxlardan istifadə edərək aşağıda təsvir olunmuş metabolik yolu çəkin və sondakı suala cavab verin. İnhibisiyanı göstərmək üçün qırmızı ox və mənfi işarələrdən istifadə edin.
L molekulu M, yaxud N molekuluna çevrilir.
M molekulu O molekuluna çevrilir.
O molekulu P yaxud R molekuluna çevrilir.
P molekulu Q molekuluna çevrilir.
R molekulu S molekuluna çevrilir.
O molekulu, L-dən M-nin əmələ gəldiyi reaksiyanı inhibisiya edir.
Q molekulu, O-dan P-nin əmələ gəldiyi reaksiyanı inhibisiya edir.
S molekulu, O-dan R-in əmələ gəldiyi reaksiyanı inhibisiya edir.
Q və S molekulalarının hər ikisinin qatılığı yüksək olarsa, hansı reaksiya üstünlük təşkil edər?
A) $L \rightarrow M$
B) $M \rightarrow O$
C) $L \rightarrow N$
D) $O \rightarrow P$

8. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Bir iddiaya görə, biokimyəvi yollar təkamül yolu ilə əmələ gələ bilməyəcək qədər mürəkkəbdir, çünki yekun məhsulun əldə olunması üçün bir yolun bütün ara mərhələləri mövcud olmalıdır. Bu iddianı necə çürüdərdiniz? Eyni, yaxud bənzər maddələr istehsal edən bir çox biokimyəvi yolun varlığı faktını öz arqumentizi dəstəkləmək üçün necə istifadə etmək olar?
9. **ELMİ TƏDQIQAT • TƏSVİR ET** Alim hüceyrə kulturasındakı maddəaltı vəzi hüceyrələrində rastlanan vacib bir enzimin fəaliyyətini ölçən sınaq metodu hazırlayır. İçində hüceyrələrin olduğu təcrübə şüşəsinə enzimin substratını əlavə edib, reaksiya məhsullarının əmələ gəlməsini ölçür. Nəticələr y oxunda məhsulun miqdarını, x oxunda zamanı göstərməklə qrafik çəkilir. Qısa bir zaman kəsiyində, heç bir məhsul əmələ gəlmir (Bölmə A). Daha sonra (Bölmə B) reaksiya sürəti yüksəlir (xəttin maililiyi yüksək olur). Ardından, reaksiya getdikcə yavaşlayır (Bölmə C). Sonda, qrafik tamamilə düzləşir (Bölmə D). Qrafiki çəkib, sadalanan bölmələri işarələyin və hər bir mərhələdə baş verən molekulyar hadisələri açıqlayın
10. **ESSE: ENERJİ VƏ MADDƏ** Canlı təbiətin enerjiyə ehtiyacı var. Qısa bir inşa ilə (100-150 sözlük) heyvan hüceyrəsinin bioenergetikasının təməl prinsiplərini təsvir edin. Fotosintetik hüceyrələrdə enerjinin axını və çevrilməsi bundan nə ilə fərqlənir? ATP və enzimlərin rollarından da bəhs edin.
11. **SİNTEZ**



Şəkildə kinetik və potensial enerji baxımından nə baş verdiyini açıqlayın. Pinqvinlər balıq yeyib buza geri dırmaşdıqları zaman baş verən enerji çevrilmələrini də ələ alın. ATP və enzimlərin gedən molekulyar proseslərdəki rolunu təsvir edin və izahınızda prosesdə iştirak edən bəzi molekulardakı sərbəst enerjiyə nə olduğunu da qeyd edin.

Hüceyrə Tənəffüsü və Fermentasiya

9



▲ Şəkil 9.1 Bu tupik quşu yemək üçün tutduğu qum ankvillərindən enerjini necə alır?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 9.1** Katabolik yollar üzvi yanacaqı oksidləşdirərək enerji açığa çıxarır
- 9.2** Qlikoliz qlükozu piruvata oksidləşdirərək kimyəvi enerjini toplayır
- 9.3** Piruvat oksidləşdikdən sonra sitrat turşusu dövrəsi üzvi molekulların enerji istehsal edən oksidləşməsini tamamlayır
- 9.4** Kemiosmoz oksidləşdirici fosforlaşma zamanı elektron daşınmasını ATP sintezi ilə qoşalaşdırır
- 9.5** Fermentasiya və anaerobik tənəffüs hüceyrəyə oksigen istifadə etmədən ATP istehsalına imkan yaradır
- 9.6** Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsi bir çox başqa metabolik yollarla əlaqəlidir

Həyat İşdir

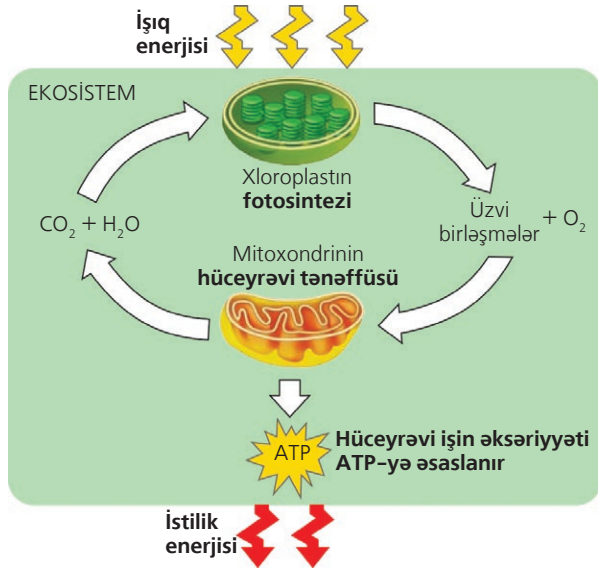
Canlı hüceyrə polimerləri istehsal etmək, mebran üzərindən maddə köçürmək, hərəkət etmək, çoxalmaq və s. kimi bir çox prosesi yerinə yetirmək üçün xaricdən enerji əldə etməlidir. Şəkil 9.1-dəki tupik qum ankvili kimi su heyvanlarını yeyərək enerji əldə edir; digər heyvanlar enerjini bitki və yosun kimi fotosintetik canlılardan alır.

Üzvi molekullarda toplanan enerjinin ilkin mənbəyi günəşdir. Enerji ekosistemə gün işığı şəklində daxil olur, istilik olaraq çıxır; həyat üçün lazım olan kimyəvi maddələr isə təkrar-təkrar istifadə olunur (Şəkil 9.2). Fotosintez oksigen və eukariotların mitoxondrilərində baş verən hüceyrə tənəffüsündə yanacaq kimi istifadə olunan üzvi maddələri istehsal edir. Tənəffüs prosesi oksigendən istifadə edərək bu yanacaqları parçalayır və ATP əmələ gətirir. Bu tənəffüsün tullantısı olaraq ortaya çıxan karbon dioksid və su fotosintezdə xammal kimi istifadə edilir.

Bu fəsilə hüceyrənin üzvi molekullarda toplanmış kimyəvi enerjini necə yığdığına və bu enerjini hüceyrədə işlərin çoxunu aparan ATP-nin istehsalı üçün necə istifadə etdiyinə nəzər salacağıq. Tənəffüs haqda təməl məlumatları təqdim etdikdən sonra onun üç əsas mərhələsini ələ alacağıq: qlikoliz, piruvat oksidləşməsi ilə sitrat turşusu dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşma. Bundan əlavə, qlikolizlə yaxından əlaqəsi olan və təkamüldə dərin köklərə sahib sadə proses olan fermentasiyanı (qıcqırma) da müzakirə edəcəyik.



▼ **Şəkil 9.2** Ekosistemlərdə enerji axımı və kimyəvi təkrar istifadə. Enerji ekosistemə günəş işığı olaraq daxil olur və onu istilik formasında tərk edir. Bu müddət ərzində həyat üçün vacib kimyəvi elementlər təkrar istifadə olunur.



BAŞLIQ 9.1

Katabolik yollar üzvi yanacaq oksidləşdirərək enerji açığa çıxarır

Mürəkkəb molekulları parçalayaraq onlarda toplanmış enerjini açığa çıxaran metabolik yollara katabolik yollar deyilir (Başlıq 8.1). Yanacaq molekullarından (məsələn, qlükoza) digər molekullara elektron ötürülməsi bu yollarda vacib rol oynayır. Bu hissədə hüceyrə tənəffüsündə açar rol oynayan proseslərə nəzər salacağıq.

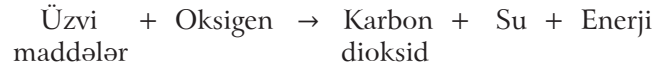
Katabolik Yollar və ATP İstehsalı

Üzvi birləşmə tərkibindəki atomlar arasındakı rabitələrdə iştirak edən elektronların düzülüşündən qaynaqlanan potensial enerjiyə malikdir. Ekzerqonik reaksiyada iştirak edə bilən birləşmə yanacaq kimi istifadə oluna bilər. Hüceyrə enzimlər sayəsində yüksək potensial enerjiyə sahib mürəkkəb üzvi maddələri sistemli şəkildə aşağı enerjili sadə üzvi maddələrə parçalayır. Kimyəvi rabitələrdən alınan enerjinin bir hissəsi iş görmək üçün istifadə oluna bilər; enerjinin geri qalanı isə istilik şəklində itir.

Fermentasiya katabolik prosesdir və şəkər kimi üzvi yanacağın oksigen istifadəsi olmadan qismən parçalanmasını həyata keçirir. Katabolik proseslərin ən səmərəlisi oksigeni üzvi yanacaq ilə birləşdirərək istifadə edilən **aerobik tənəffüs** prosesidir (aerobik, yun. *aer* hava və *bios* həyat). Eukariot və prokariot hüceyrələrin çoxu aerobik tənəffüs edə bilər. Bəzi prokariotlar anaerobik tənəffüs adı verilən (*tərc.* an- şəkilsiz) Azərbaycan dilindəki -siz şəkilsiz ilə eyni mənaya gəlir) oxşar prosesdə reaktiv olaraq oksigendən başqa maddələrdən istifadə edə bilər. Əslində, **hüceyrə tənəffüsü** termini həm aerobik, həm

də anaerobik prosesə aid edilir. Lakin hüceyrə içi bu proses heyvanlarda baş verən orqanizm səviyyəsindəki oksigenin nəfəslə alınmasına bənzədiyi üçün tarixi olaraq aerobik tənəffüs termininin sinonimi kimi istifadə olunmuşdur. Buna görə də *hüceyrə tənəffüsü* deyildikdə, adətən, aerobik tənəffüs nəzərdə tutulur və bu fəsilə biz də bu adlandırmadan istifadə edəcəyik.

Mexanizm kimi fərqli olsalar da, aerobik tənəffüs avtomobil mühərrikində oksigenlə yanacağın (hidrokarbon) qarışdırılaraq yandırılmasına bənzəyir. Qida tənəffüsü üçün yanacağı təmin edir, çıxan qaz isə karbon dioksit və sudan ibarət olur. Ümumi prosesi aşağıdakı kimi göstərmək olar:



İrəlidə görəcəyiniz kimi, qidadakı karbohidrat, yağ və protein molekullarının hamısı yanacaq kimi istifadə oluna bilər. Heyvan qidasındakı əsas karbohidrat qlükoza ($C_6H_{12}O_6$) parçalana bilən, ehtiyat polisaxaridi nişastadır. Hüceyrə tənəffüsünün mərhələləri qlükoza şəkərinin parçalanması üzərindən izah ediləcək:



Qlükozun bu şəkildə parçalanması ekzerqonik reaksiya olub, hər bir mol qlükoza üçün -686 kcal (2870 kJ) sərbəst enerji dəyişməsi baş verir ($\Delta G = -686 \text{ kcal/mol}$). Xatırladaq ki, mənfi ΔG ($\Delta G < 0$) reaksiyadan çıxan məhsulların reaksiyaya daxil olan reaktivlərdən daha az enerjiyə sahib olduğunu göstərir və belə reaksiyalar özbaşına (öz-özünə) baş verir, yəni kənardan enerji əlavəsinə ehtiyac olmur.

Katabolizm qamçıni hərəkət etdirmək, maddələri membrandan köçürmək, monomerləri polimerləşdirmək və s. hüceyrəvi işləri birbaşa görmür. Katabolizm ATP vasitəsilə hüceyrəvi iş ilə kimyəvi enerji arasında əlaqə qurur (Başlıq 8.3). İşləməyə davam etmək üçün hüceyrə ATP ehtiyatını ADP və P_i ilə yeniləməlidir (Şəkil 8.12). Hüceyrə tənəffüsünün bu vəzifəni necə yerinə yetirdiyini anlamaq üçün təməl kimyəvi proseslər olan oksidləşmə və reduksiya nəzər salmalıyıq.

Redoks Reaksiyaları: Oksidləşmə və Reduksiya

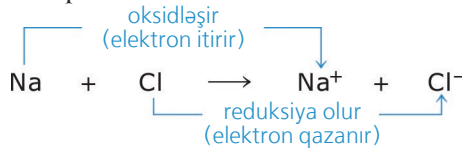
Qlükoza və digər növ üzvi yanacaqları parçalayan katabolik yollar enerjini necə ortaya çıxarır? Cavab kimyəvi reaksiyada elektronların ötürülməsi ilə əlaqədardır. Elektronların yerdəyişməsi üzvi maddələrdə toplanmış enerjini açığa çıxarır ki, bu enerji də öz növbəsində ATP sintezində istifadə olunur.

Redoks Prinsipi

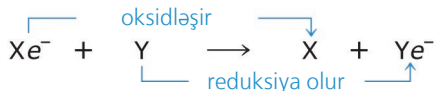
Bəzi kimyəvi reaksiyalarda bir və ya daha artıq elektron (e^-) bir reaktivdən digərinə ötürülür. Bu elektron köçürmə oksidləşmə-reduksiya reaksiyası, yaxud qısaca,

redoks reaksiyası adlanır. Redoks reaksiyasında bir maddənin elektronlarını itirməsi onun **oksidləşməsi**, digər maddənin elektron qəbul etməsi isə onun **reduksiya** olmasıdır. (Elektron əlavəsinə reduksiya (ing. *reduction* azaltma) deyildiyinə diqqət edin; bunun səbəbi mənfi yüklü elektronun atomdakı müsbət yükü azaltmasıdır.)

Sadə, qeyri-bioloji bir misal üçün natrium (Na) və xlorun (Cl) xörək duzu (NaCl) əmələ gətirən reaksiyasına nəzər salaq:



Redoks reaksiyasının ümumi formasını aşağıdakı kimi göstərmək olar:



Ümumi reaksiyada elektron donoru olan Xe^- maddəsi **reduksiyaedici** adlanır, çünki ötürülən elektronu qəbul edən Y-ni reduksiya edir. Elektronu alan Y maddəsi isə Xe^- -dən elektron alaraq onu oksidləşdirdiyi üçün **oksidləşdirici** adlanır. Elektron ötürülməsi, eyni zamanda, həm elektron donoru və qəbuledicisi tələb etdiyindən, oksidləşmə və reduksiya həmişə paralel baş verir.

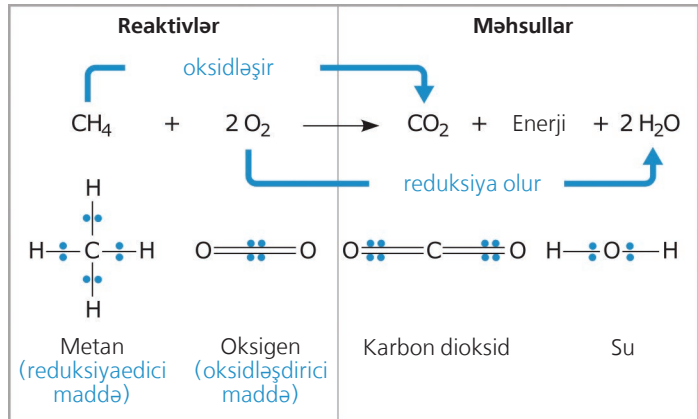
Elektronların bir maddədən tamamilə qopub digərinə keçməsi bütün redoks reaksiyalarında baş vermir. Bəzi reaksiyalarda kovalent rabitədəki bu elektron paylaşımı qismidir. Məsələn, metanın yanması reaksiyasına nəzər yetirək (**Şəkil 9.3**). Metanın kovalent elektronları rabitədə iştirak edən atomlar arasında bərabər paylanır, çünki karbon və hidrogenin elektrona hərisliyi bir-birinə demək olar ki, bərabərdir; yəni hər ikisi bərabər şəkildə elektromənfidir (Başlıq 2.3). Lakin metan oksigenlə reaksiyaya girib karbon dioksid yaradarkən, karbon atomu və birlikdə kimyəvi rabitə yaratdığı oksigen arasındakı kovalent elektronlar daha qeyri-bərabər paylanır, çünki oksigen atomu yüksək dərəcədə elektromənfidir. Nəticədə, karbon atomu paylaştığı elektronları qismən “itirir”; başqa sözlə, oksidləşir.

İndi isə, oksigenin taleyinə nəzər salaq. Oksigen molekulundakı (O_2) iki atom elektronlarını bərabər paylaşır. Lakin oksigen metandakı hidrogenlə rabitə qurub su əmələ gətirdikdə, yaranan kovalent rabitədəki elektronlar vaxtlarının çoxunu oksigenin yanında keçirir (**Şəkil 9.3**). Beləliklə, oksigen atomu qismən elektron “qazanmış” olur, yəni oksidləşir. Oksigenin elektromənfiliyi yüksək olduğundan ən güclü oksidləşdiricilərdən biridir.

Bir topu üzvü yuxarı təpəyə çıxarmaq üçün enerji tələb olduğu kimi, elektronu da atomdan uzaqlaşdırmaq üçün enerjiyə ehtiyac var. Atom nə qədər elektromənfi olarsa (elektrona hərisliyi nə qədər çox olarsa), elektronu ondan almaq bir o qədər çox enerji tələb edir. Yuxarıdan aşağı düşən top kimi, elektron da elektromənfiliyi az olan atomdan yüksək elektromənfiliyə malik atoma keçəndə potensial enerjisini itirir. Ona görə də meta-

▼ Şəkil 9.3 Enerji verən redoks reaksiyası olaraq metanın yandırılması.

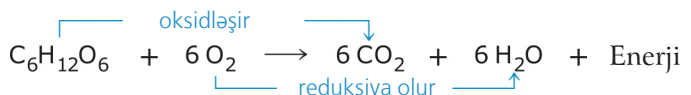
Elektronlar oksigen kimi elektromənfi atomlara keçib qeyri-bərabər paylaşılarda potensial enerji itirirlər və buna görə də bu reaksiya mühitə enerji buraxır. Reaksiya nəticəsində elektronlar oksigen kimi elektromənfi atomların yaxınlığına çəkilib, qeyri-bərabər paylanma baş verdikdə, potensial enerjilərini itirərək ətrafa enerji verir.



nın yanması (oksidləşməsi) kimi elektronları oksigenə yaxınlaşdıran redoks reaksiyalarından enerji açığa çıxır.

Hüceyrə Tənəffüsü Zamanı Üzvi Yanacaq Molekullarının Oksidləşməsi

Metanın oksigenlə oksidləşməsi qaz sobasında baş verən əsas yanma reaksiyasıdır. Avtomobil mühərrikinə benzinin yanması da redoks reaksiyasıdır. Burada ortaya çıxan enerji pistonları hərəkətə gətirir. Bioloqların marağına səbəb olan enerji açığa çıxaran redoks reaksiyası isə tənəffüsdür: qidadakı qlükoza və digər üzvi maddələrin oksidləşməsi. Hüceyrə tənəffüsünün ümumi tənliyində bir daha nəzər salın, lakin bu dəfə onu redoks reaksiyası kimi dəyərləndirin:



Metan və benzinin yanmasında olduğu kimi, burada da yanacaq (qlükoza) oksidləşmiş, oksigensə reduksiya olmuşdur. Proses zamanı elektronlar potensial enerjilərini itirmiş və enerji açığa çıxmışdır.

Ümumiyyətlə, hidrogen ilə zəngin üzvi maddələr əla yanacaq hesab olunurlar. Buna səbəb hidrogenin enerji baxımından “zirvədə” olan elektronlara sahib olması və bu elektronların oksigenə ötürülmə prosesi zamanı enerji landşaftı boyu “aşağı” düşdükcə enerji açığa çıxarmalarıdır. Tənəffüsün yuxarıdakı ümumiləşdirilmiş tənliyi hidrogenin qlükozdan oksigenə ötürüldüyünü göstərir. Lakin tənlikdə görünməyən vacib məqam odur ki, hidrogen (elektronu ilə birlikdə) oksigenə ötürüldüyü zaman elektronun enerji səviyyəsi dəyişir. Tənəffüs zamanı, qlükozun oksidləşməsi elektronları aşağı enerji səviyyəsinə keçirərək ATP sintezi üçün istifadə olunan enerjini açığa çıxarır. Beləliklə, ümumi baxıqda, çox sayda C—H rabitələri olan yanacaqların çox sayda C—O rabitələri olan maddələrə çevrildiyini görürük.

Əsas enerji mənbəyi olan qidalarda (karbohidratlar və yağlar) C—H rabitələrində iştirak edən hidrogenə bağlı elektronlar adətən çox olur. Bu elektronların daha aşağı enerji səviyyəsinə axmalarının qarşısını alan yeganə şey aktivləşmə enerjisidir (Şəkil 8.13). Bu sərhəd olmasa, qlükoza kimi qida maddələri dərhal O₂ ilə birləşər. Qlükoza alışdıraraq ona aktivləşmə enerjisi versək, qlükoza havada yanaraq hər moluna (təxminən 180 g) 686 kcal (2870 kJ) istilik açığa çıxarar. Aydındır ki, insanın bədən temperaturu yanmanı başladacaq qədər yüksək deyil. Bunun yerinə, qlükoza bədənə daxil olduqdan sonra enzimlər aktivləşmə enerjisini aşağı salaraq, şəkərin hüceyrə içində bir neçə mərhələdə oksidləşməsinə imkan yaradır.

NAD⁺ və Elektron Daşıma Zənciri Vasitəsilə Mərhələli Enerji Yığılı

Yanacaqda enerji hamısı bir anda açığa çıxarılsa, onu səmərəli şəkildə istifadə etmək mümkün olmur. Məsələn, avtomobilin benzini partlayarsa, maşını uzağa aparmayacaq. Hüceyrə tənəffüsü də eyni formada qlükoza, yaxud başqa növ üzvi yanacaq tək bir partlayıcı mərhələdə oksidləşdirmir. Əvəzində, qlükoza hər bir mərhələsi müəyyən enzim tərəfindən katalizlənən addım-addım proses vasitəsilə parçalanır. Prosesin əsas mərhələlərində elektronlar qlükodan qoparılır. Digər bir çox oksidləşmə reaksiyasında olduğu kimi, burada da elektron bir protonla, yəni hidrogen atomu şəklində hərəkət edir. Hidrogen atomları oksigenə birbaşa yox, niasin vitaminindən törədilən koenzim **nikotinamid adenin dinükleotid** adlı elektron daşıyıcısı üzərindən ötürülür. Bu koenzim oksidləşmiş, NAD⁺ və reduksiya edilmiş NADH forması arasında asanlıqla gedib-gəldiyinə görə elektron nəqliyyatı üçün çox əlverişlidir. NAD⁺ elektron qəbuledicisi olduğuna görə tənəffüdə oksidləşdirici rolunu oynayır.

NAD⁺ qidadakı qlükoza və digər üzvi molekulların

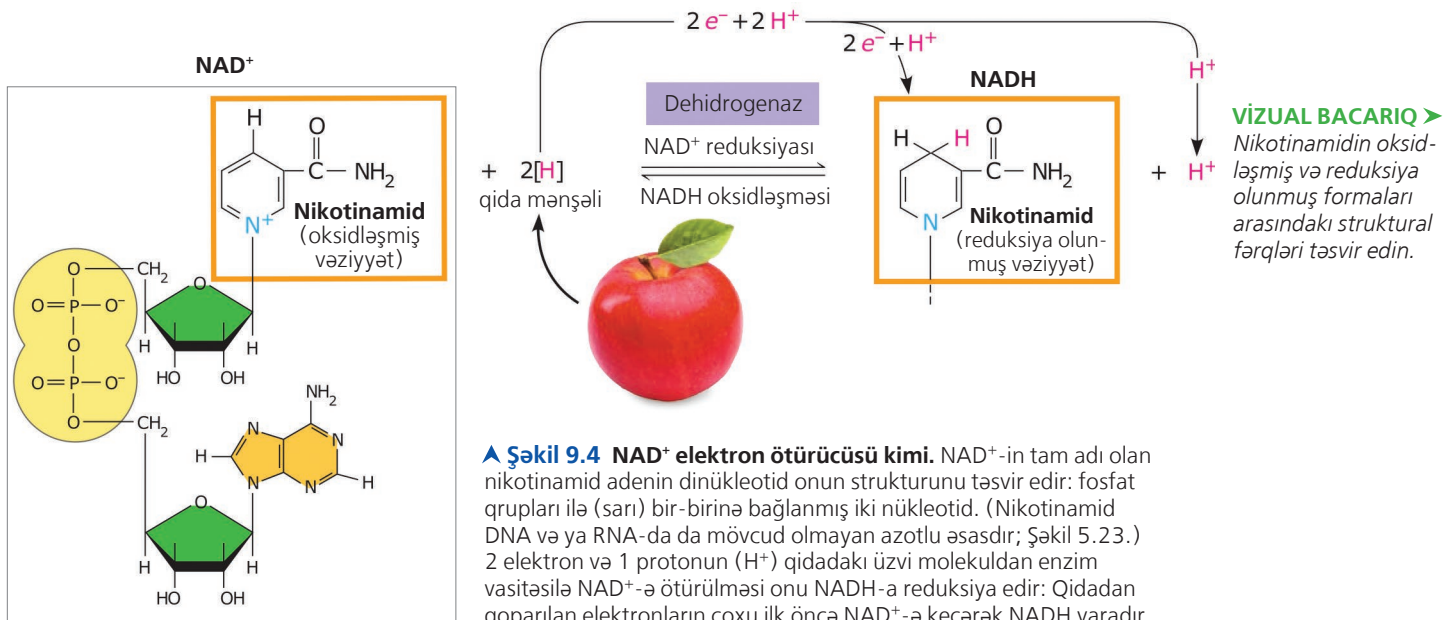
elektronlarını necə əldə edir? Dehidrogenaz adlanan enzimlər substratlarından (əvvəlki nümunədə qlükodan) bir cüt hidrogen atomu (2 elektron və 2 proton) qopararaq onları oksidləşdirir. Bunlardan 2 elektronu və 1 protonu enzim öz koenzimi olan NAD⁺-ə ötürərək NADH əmələ gətirir (Şəkil 9.4). Yerdə qalan proton isə mühitə hidrogen ionu (H⁺) şəklində buraxılır:



2 mənfəi yüklü elektron 1 müsbət yüklü proton qəbul edib NADH-a çevrilən zaman NAD⁺-in nikotinamid hissəsinin müsbət yükü neytrallaşır. NADH adı reaksiya zamanı hidrogen qəbul etdiyini göstərir. NAD⁺ hüceyrəvi tənəffüdə iştirak edən ən uyğun elektron qəbuledicisi olub, qlükoza parçalanmasının bir neçə redoks mərhələsində iştirak edir.

Elektronlar qlükodan NAD⁺-ə keçdikcə potensial enerjinin kiçik bir qismini itirirlər. Ona görə də tənəffüdə yaranan NADH proses zamanı yığılmış enerjini təmsil edir. Elektronlar NADH-dan oksigenə doğru enerji qradiyenti boyunca “düşdükcə”, bu enerjini ATP sintezi üçün istifadə etmək olur.

Qlükodan qoparılmış və NADH-da potensial enerji şəklində toplanmış enerji oksigenə necə gedib çatır? Bunu anlamaq üçün hüceyrə tənəffüsünün redoks kimyasını çox daha sadə bir reaksiya olan, hidrogen və oksigendən su əmələ gətirən reaksiya ilə qarşılaşdıraraq (Şəkil 9.5a). H₂ və O₂-ni qarışdırıb, aktivləşmə enerjisi sərhədini aşmaq üçün qılgıncı verin: qazlar partlama ilə birləşəcəklər. Kosmik peykləri orbitə göndərən və kosmik gəmiləri hərəkətə gətirən roket mühərriklərini çalışdırmaq üçün bu reaksiyadan istifadə edirlər. Hidrogen elektronları enerji itirərək elektromənfəi oksigen atomlarının səviyyəsinə “düşəndə” enerji açığa çıxdığına görə partlayış yaranır. Hüceyrə tənəffüsü də hidrogen və oksigen atomlarını bir araya gətirərək su istehsal etsə



də, bu proseslər arasında iki vacib fərq var. Birincisi, hüceyrə tənəffüsündə oksigenlə reaksiyaya girən hidrogen H_2 -dən yox, üzvi molekulardan əldə olunur. İkincisi, hüceyrə tənəffüsü elektronların düşüşünü bir neçə enerji buraxma mərhələsinə ayıran elektron daşıma zəncirindən istifadə edir, proses partlama ilə baş vermir (**Şəkil 9.5b**). Elektron daşıma zənciri bir çoxu eukariot hüceyrənin mitoxondriyasının daxili membranına bağlı olan, əsasən protein mənşəli molekulardan ibarətdir. Qlükozdən qoparılan elektronlar NADH tərəfindən zəncirin ən yüksək enerjili “zirvəsi”nə çıxarılır. O_2 zəncirin “dibində” bu elektronları hidrogen nüvəsi (H^+) ilə birlikdə tutaraq su əmələ gətirir. (Tənəffüsü anaerobik şəkildə həyata keçirən prokariotlarda zəncirin sonundakı elektron qəbuledicisi O_2 -dən fərqli bir molekul olur.)

NADH-dan oksigenə elektron ötürülməsinin sərbəst enerji dəyişməsi -53 kcal/mol (-222 kJ/mol) olan ekzerqonik reaksiyadır. Partlayış şəklində bir dəfəyə israf olunmaq yerinə, elektronlar pilləli şəkildə bir daşıyıcı molekuldan digərinə redoks reaksiyaları ilə ötürülür. Hər pillədə enerjisinin kiçik bir hissəsini itirən elektron zəncirin sonundakı çox yüksək elektron hərisliyinə malik oksigenə çatır. Sonunda oksigenin olduğu bu zəncir boyu hər “aşağı” pillədə olan daşıyıcı bir “yuxarı”dakı qonşusundan daha elektromənfi olub, onu oksidləşdirə bilər. Beləliklə, qlükozdən NAD^+ -ə ötürülüb, onu reduksiya edərək NADH əmələ gətirən elektronlar, elektron daşıma zəncirindəki enerji qradienti boyu aşağı düşərək, daha stabil yer olan elektromənfi oksigen atomuna birləşir. Başqa sözlə, cazibə qüvvəsinin əsərləri aşağı dartdığı kimi, oksigen də elektronları zəncir

boyu enerji açığa çıxaracaq şəkildə aşağı dartır.

Xülasə, hüceyrə tənəffüsü zamanı elektronlar bu yolla “aşağı” hərəkət edirlər: qlükoz $\rightarrow$ NADH $\rightarrow$ elektron daşıma zənciri $\rightarrow$ oksigen. Bu fəslin yerdə qalan hissəsində hüceyrənin bu ekzerqonik elektron düşüşü zamanı açığa çıxan enerjiden istifadə edərək ATP ehtiyatlarını necə bərpa etdiyini görəcəksiniz. Hələlik isə hüceyrə tənəffüsünün redoks mexanizmləri haqda öyrəndiklərimizdən yola çıxaraq, üzvi yanacaqlardan enerji yığılması prosesini ümumi şəkildə nəzərdən keçirək.

Hüceyrə Tənəffüsünün Mərhələləri: Ümumi Baxış

Qlükozdakı enerjinin hüceyrə tənəffüsü ilə toplanması üç metabolik mərhələnin birgə əməyi ilə baş verir. Mərhələləri və onları işarələmək üçün bu fəsildə istifadə etdiyimiz rəng kodları aşağıdakı kimidir (bu rəng kodları ümumi mənzərəni görməyinizə kömək edəcəkdir):

1. QLIKOLİZ (göy)
2. PİRUVAT OKSIDLƏŞMƏSİ və SİTRAT TURŞUSU DÖVRƏSİ (narıncı)
3. OKSIDLƏŞDİRİCİ FOSFORLAŞMA: Elektron daşınması və kemiosmoz (bənövşəyi)

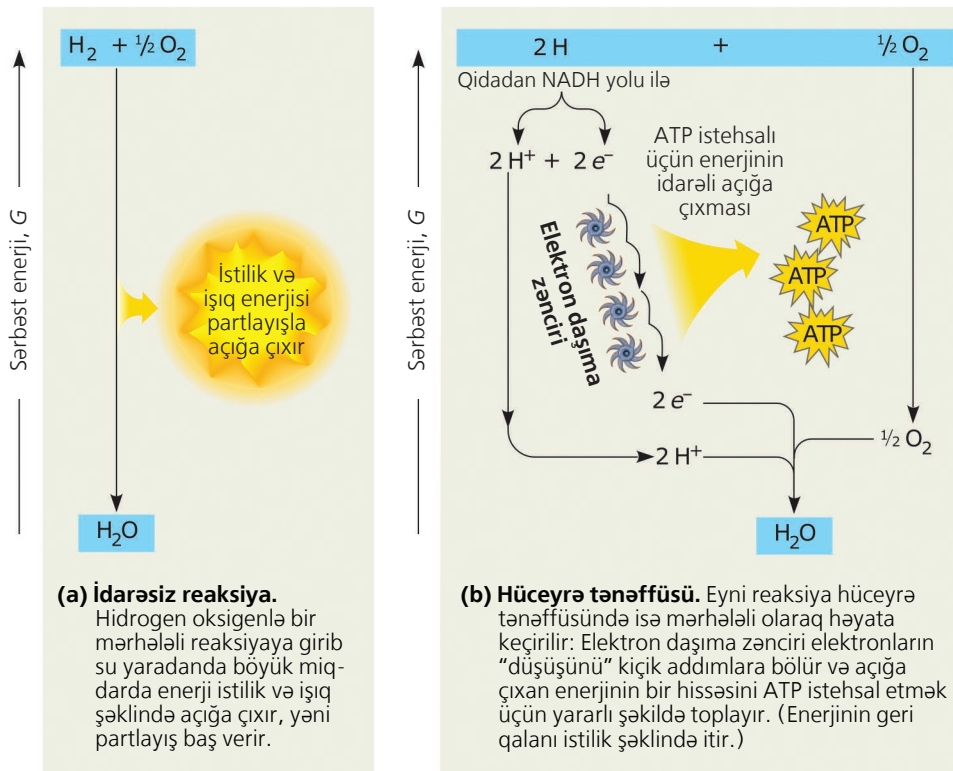
Biokimyəçilər *hüceyrə tənəffüsü* dedikdə adətən 2-ci və 3-cü mərhələni nəzərdə tuturlar. Lakin tənəffüslə qlükozdən enerji əldə edən hüceyrələrin çoxu sitrat turşusu dövrəsi üçün lazımı materialı qlikoliz üzərindən

istehsal etdiyinə görə, bu mətndə qlikolizi də hüceyrə tənəffüsünün bir hissəsi kimi ələ alacağıq.

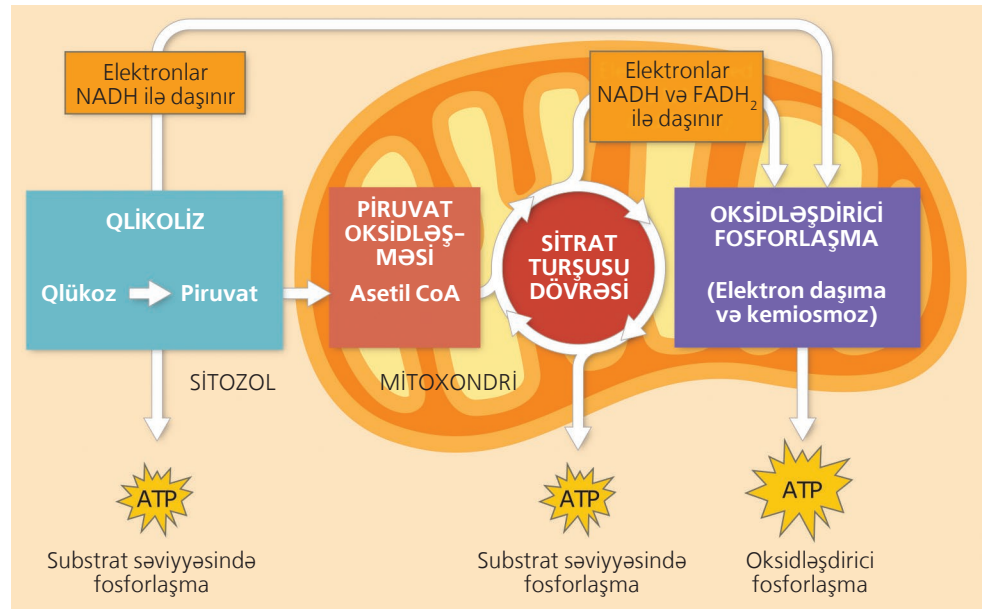
Qlikoliz və onun ardından gələn, piruvat oksidləşməsi ilə sitrat turşusu dövrəsi qlükozu kimi üzvi yanacaqları parçalayan katabolik yollardır (**Şəkil 9.6**). Qlikoliz qlükozu iki ədəd piruvat adlanan molekula bölərək parçalanmaya sitozolda start verən prosesdir. Eukariotlarda piruvat mitoxondriyə daxil olaraq burada oksidləşir və asetil CoA adlanan birləşməyə çevrilir; bu maddə isə **sitrat turşusu dövrəsinə** daxil olur. Burada qlükozun karbon dioksida parçalanması tamamlanır. (Prokariotlarda bu proses sitozolda baş verir.) Buna görə də tənəffüs zamanı xaric olunan karbon dioksid oksidləşmiş üzvi molekulardan geri qalan parçalardır.

Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsinin redoks reaksiyası olan bəzi mərhələlərində dehidrogenazlar elektronları

▼ **Şəkil 9.5** Elektron daşıma zəncirinə giriş.



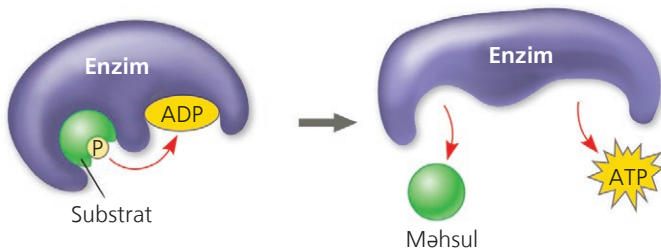
➤ **Şəkil 9.6 Hüceyrə tənəffüsü: Ümumi baxış** Qlikoliz prosesində bir qlükoza iki piruvat molekuluna parçalanır. Şəkilə göstəriləyi kimi, eukariot hüceyrədə piruvat mitoxondriyə daxil olur. Burada o, asetil CoA-ya oksidləşdirilir ki, bu molekul da öz növbəsində, sitrat turşusu dövrəsində daha da oksidləşərək CO₂-yə parçalanır. Elektron daşıyıcıları olan NADH və FADH₂ qlükoldan alınmış elektronları elektron daşıma zəncirinə ötürürlər. Oksidləşdirici fosforlaşmada elektron daşıma zənciri kimyəvi enerjini kemiosmoz prosesi vasitəsilə ATP istehsalı üçün yararlı formaya keçirir. (Tənəffüsün əvvəlki mərhələlərində bir neçə ATP substrat səviyyəsində fosforlaşmada əldə olunur.) Bu prosesləri hüceyrə kontekstində görmək üçün Şəkil 6.32-yə nəzər salın.



substratlarından NAD⁺ və ya oxşar elektron daşıyıcısı olan FAD⁺-ə ötürərək NADH və ya FADH₂ istehsal edirlər. (FAD və FADH₂ haqqında gələcəkdə bəhs olunacaq.) Tənəffüsün üçüncü mərhələsində elektron daşıma zənciri əvvəlki iki mərhələdə istehsal edilmiş NADH və ya FADH₂-dəki elektronları qəbul edərək onları zəncir boyu aşağı ötürür. Zəncirin sonunda elektronlar molekulyar oksigen və hidrogen ionları (H⁺) ilə birləşir və nəticədə su əmələ gəlir (Şəkil 9.5b). Zəncirin pillələrində açığa çıxan enerji mitoxondrinin (və ya prokariot hüceyrənin) ADP-dən ATP istehsal etmək üçün istifadə edə biləcəyi enerji formasında toplanır. Bu cür ATP sintezi elektron daşıma zəncirindəki redoks reaksiyalarından asılı olduğuna görə **oksidləşdirici fosforlaşma** adlanır.

Eukariot hüceyrələrdə mitoxondrinin daxili membranı oksidləşdirici fosforlaşmanı təşkil edən elektron köçürmə və *kemiosmoz* adlanan başqa bir prosesin baş verdiyi məkandır. (Prokariotlarda bu proseslər plazma membranında baş tutur). Tənəffüs zamanı yaradılan ATP-nin 90%-i oksidləşdirici fosforlaşma ilə əldə olunur. Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsinin bəzi reaksiyalarında

▼ **Şəkil 9.7 Substrat səviyyəsində fosforlaşma.** ATP-nin bir hissəsi fosfat qrupunun enzim tərəfindən üzvi substratdan birbaşa ADP-yə keçirilməsi ilə istehsal olunur. (Bunun qlükolizdəki nümunələri üçün Şəkil 9.9-da 7 və 10-cu mərhələlərə baxın.)



ƏLAQƏ QUR ➤ Yuxarıda göstərilən reaksiyada reaktivlərin, yoxsa məhsulların potensial enerjisi daha yüksəkdir? İzləyin. Şəkil 8.9 sizə kömək edəcəkdir.

yaranan az miqdarda ATP isə **substrat səviyyəsində fosforlaşma** adlanan mexanizmlə istehsal olunur (Şəkil 9.7). Burada ATP sintezi zamanı enzim substrat molekulundakı fosfat qrupunu ADP-ə ötürür; bu, oksidləşdirici fosforlaşma zamanı qeyri-üzvi fosfatın ADP-yə əlavə edilməsindən fərqlidir. Burada “substrat” sözü qlükoliz zamanı parçalanması zamanı ortaya çıxan üzvi aralıq maddələrə işarə edir. Fəslin davamında qlükoliz və sitrat turşusu dövrəsindən bəhs edərkən substrat səviyyəsində fosforlaşma nümunələrinə rast gələcəksiniz.

Bütün tənəffüs prosesini bu şəkildə düşünə bilərsiniz: bankomatdan böyük məbləğdə pul çəkərkən çıxan pul ümumi məbləğə uyğun bir ədəd əskinas şəklində verilmir. Pul adətən daha rahat istifadə edə biləcəyiniz çox sayda, amma dəyəri daha az olan əskinaslar şəklində çıxır. Hüceyrə tənəffüsü zamanı ATP istehsalı da belədir. Karbon dioksid və suya parçalanmış hər qlükoliz molekulundan hüceyrə hər biri 7.3 kcal/mol sərbəst enerjiyə malik 32 molekul ATP istehsal edir. Beləliklə, tənəffüs tək bir molekulda toplanmış böyük miqdarda enerjini (standart şəraitdə 686 kcal/mol) daha kiçik enerji dəyərinə sahib olub, istifadəsi daha asan olan çox sayda ATP “əskinasları” şəklində çıxarır.

Bu ilkin baxışda qlükoliz, sitrat turşusu dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşmanın hüceyrə tənəffüsü prosesindəki ümumi yerini gördük. Növbəti səhifələrdə tənəffüsün bu mərhələləri ilə yaxından tanış olacağıq.

YOXLAMA 9.1

1. Anaerobik ilə aerobik tənəffüsü və onları təşkil edən reaksiyaları müqayisə edin.
2. **ƏGƏR** ➤ Aşağıdakı redoks reaksiyası baş versəydi, hansı birləşmə oksidləşmiş olardı? Bəs reduksiya olunmuş hansı olardı?



BAŞLIQ 9.2

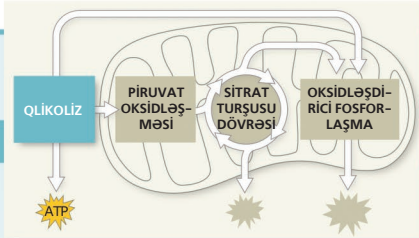
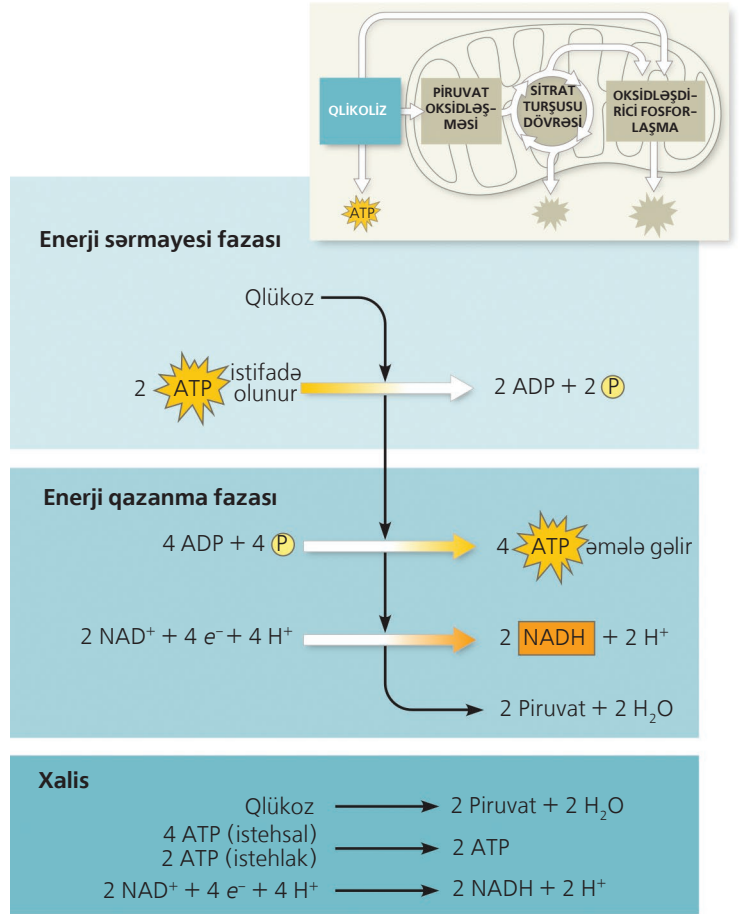
Qlikoliz qlükozu piruvata oksidləşdirərək kimyəvi enerjini toplayır

Qlikoliz sözünün mənası şəkər parçalanmasıdır və proses zamanı baş verən hadisə də məhz budur. Altı-karbonlu şəkər olan qlükoz iki ədəd üçkarbonlu şəkərə parçalanır. Bu kiçik şəkərlər isə oksidləşdirilir və geriye qalan atomlarının düzülüşləri dəyişdirilərək iki molekul piruvata çevrilir. (Piruvat turşusunun ionlaşmış formasına piruvat deyilir.)

Şəkil 9.8-də göstəriləyi kimi, qlikolizi iki fazaya ayırmaq olar: enerji sərmayəsi fazası və enerji qazanma fazası. Enerji sərmayəsi fazasında hüceyrə ATP xərcləyir. Bu sərmayə daha sonra faizi ilə birlikdə enerji götürmə fazasında, substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə ATP sintezi və qlükozun oksidləşməsində ortaya çıxan elektronlarla NAD^+ -in NADH -a reduksiya olunması yolu ilə geri qaydır. Hər qlükóz molekulu üçün qlikolizdən əldə olunan xalis enerji gəliri 2 ATP və 2 NADH -dır. Qlikolitik yolun on mərhələsi Şəkil 9.9-da göstərilmişdir.

Qlükózun karbonları iki molekul piruvatın tərkibində qalır; qlikolizdə karbonların heç biri CO_2 şəklində buraxılmır. Qlikoliz O_2 -nin olub-olmamağına baxmayaraq baş verir. Lakin O_2 olarsa, piruvat və NADH -da yığılmış enerji piruvat oksidləşməsi, sitrat turşusu dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşma yolu ilə əldə olunur.

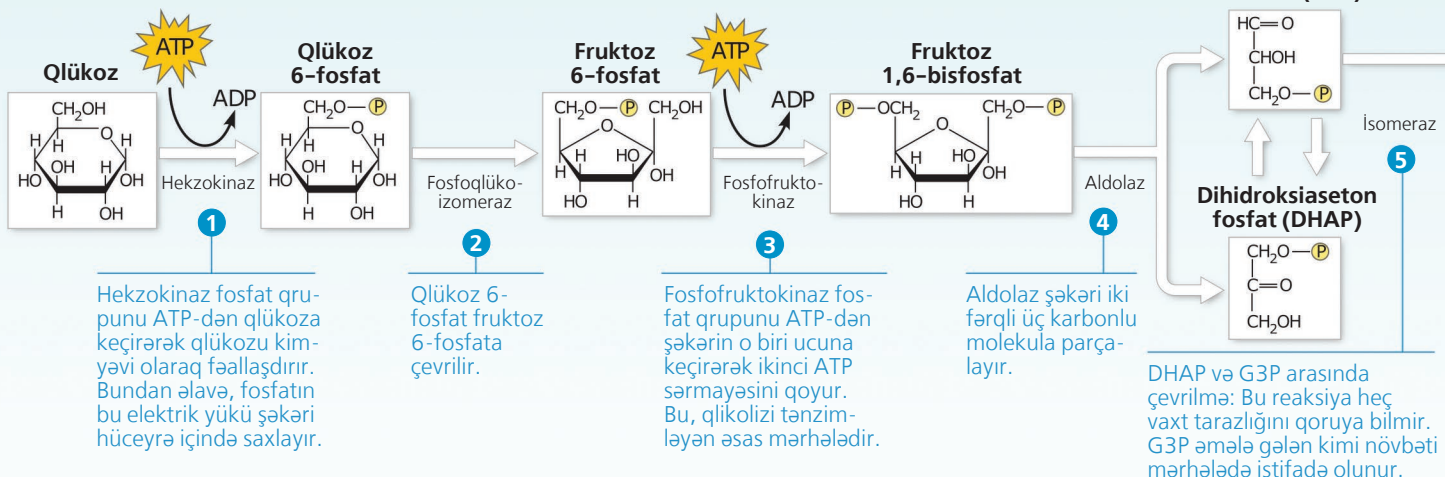
▼ Şəkil 9.8 Qlikoliz: alınan və verilən enerji



▼ Şəkil 9.9 Qlikolizə yaxından baxış. Qlikolizin ATP və NADH mənbəyi olduğuna diqqət yetirin.

QLİKOLİZ: Enerji Sərmayəsi Fazası

ƏGƏR > 4-cü mərhələdə əmələ gələn dihidroksiaseton fosfatı istehsal olunduqca uzaqlaşdırsaq nə baş verər?



YOXLAMA 9.2

1. **VİZUAL BACARIQ** ➤ Qlikolizdəki redoks reaksiyası zamanı (Şəkil 9.9, mərhələ 6.) hansı molekul oksidləşdirici olaraq fəaliyyət göstərir? Bəs reduksiyaedici olaraq fəaliyyət göstərən hansı maddədir?

BAŞLIQ 9.3

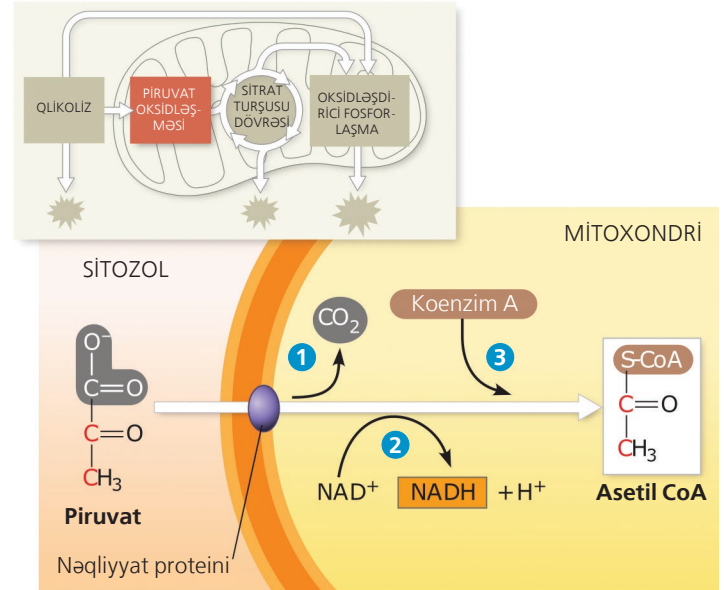
Piruvat oksidləşdikdən sonra sitrat turşusu dövrəsi üzvi molekulların enerji istehsal edən oksidləşməsini tamamlayır

Qlikoliz hüceyrənin qlükozdan ala biləcəyi enerjinin yalnız dördə birini açığa çıxarır; enerjinin çoxu piruvatda qalır. Piruvat O_2 -li mühitdə eukariot hüceyrələrdə qlükoz oksidləşməsinin tamamlandığı yer olan mitoxondriyə daxil olur. Aerobik tənəffüs edən prokariotlarda isə bu proses sitozolda həyata keçirilir. (Fəsilin davamında O_2 yoxluğunda və ya O_2 istifadə edə bilməyən prokariotlarda piruvatla nə baş verdiyini müzakirə edəcəyik).

Piruvatın Asetil CoA-ya Oksidləşməsi

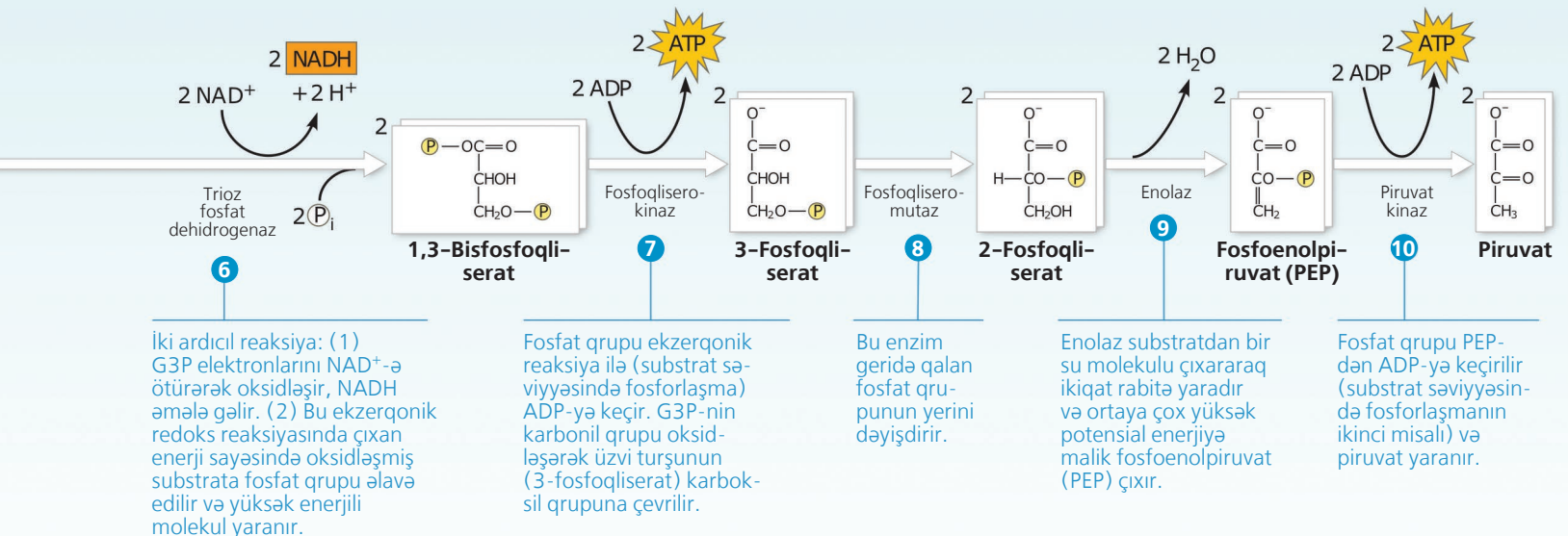
Aktiv daşıma yolu ilə mitoxondriyə daxil olan piruvat ilk öncə asetil koenzim A və ya **asetil CoA** adlanan birləşməyə çevrilir (Şəkil 9.10). Qlikolizi sitrat turşusu dövrəsinə bağlayan bu mərhələ üç reaksiyanı katalizləyən

▼ **Şəkil 9.10 Sitrat turşusu dövrəsindən əvvəlki mərhələ: piruvatın asetil CoA-ya oksidləşməsi.** Piruvat yüklü molekul olduğundan eukariot hüceyrələrdə mitoxondriyə içinə aktiv nəqliyyat ilə və bir protein vasitəsilə keçməlidir. Ardından, bir neçə enzimdən ibarət kompleks (piruvat dehidrogenaz kompleksi) məndə təsvir edilmiş və şəkildə nömrələnmiş üç mərhələni katalizləyir. Asetil CoA-nın asetil qrupu sitrat turşusu dövrəsinə daxil olur. CO_2 molekulunu hüceyrə xaricinə diffuziya edir. Koenzim A bir molekula bağlandığında kükürd atomunu (S) vurğulamaq üçün S-CoA olaraq qısaldılır. (Nəqliyyat proteinini kodlayan gen 40 illik tədqiqatdan sonra, bir neçə il bundan əvvəl nəhayət açığa çıxarılmışdır.)



Enerji qazanma fazası qlükoz iki ədəd üç karbonlu şəkərə parçalandıqdan sonra başlayır. Ona görə də bu fazadakı bütün molekulların qarşısındakı əmsal 2-dir.

QLİKOLİZ: Enerji Qazanma Fazası



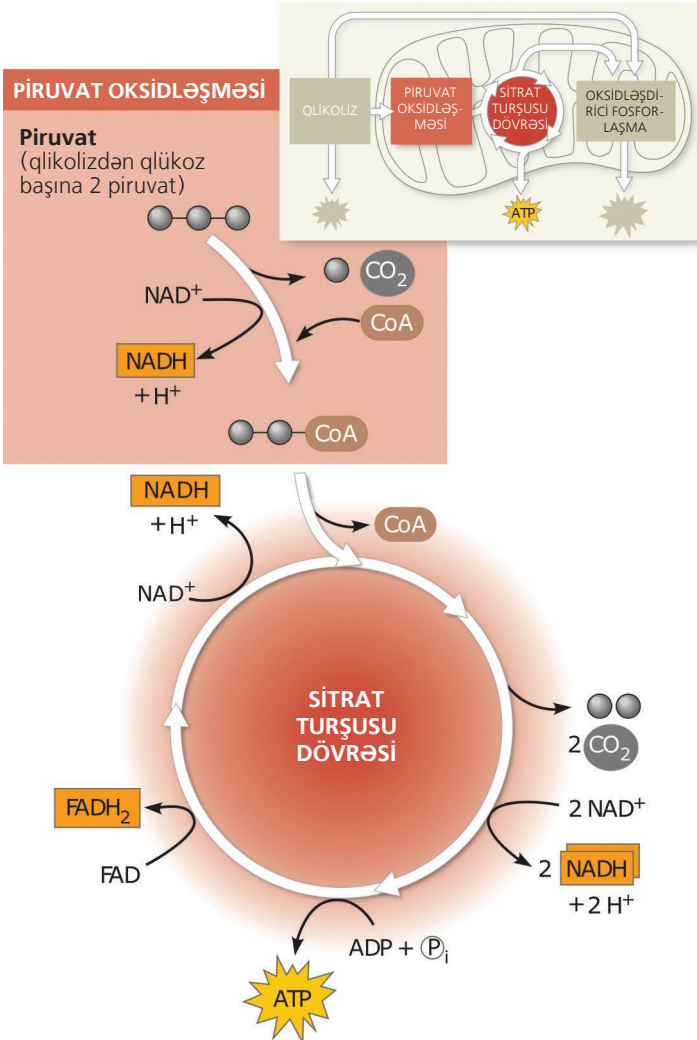
multienzim kompleksi tərəfindən aparılır: ❶ Piruvatın müəyyən qədər oksidləşmiş və nəticədə az miqdarda enerji daşıyan karboksil qrupu ($-\text{COO}^-$) tamamilə oksidləşdirilir və bir molekul CO_2 şəklində buraxılır. Bu tənəffüsdə CO_2 -nin açığa çıxarıldığı ilk reaksiyadır.

❷ Geri qalan iki karbonlu parça oksidləşdirilir və elektronları NAD^+ -ə köçürülərək NADH formasında saxlanılır. ❸ Sonda B vitaminindən yaranan kükürlü birləşmə olan koenzim A (CoA) tərkibindəki kükürd atomu üzərindən iki karbonlu aralıq maddəyə birləşdirilərək asetil CoA istehsal edilir. Asetil CoA-nın sahib olduğu yüksək potensial enerji asetil qrupunun ekzerqonik bir reaksiya ilə sitrat turşusu dövrəsindəki bir molekulə ötürülməsində istifadə olunur.

Sitrat Turşusu Dövrəsi

Sitrat turşusu dövrəsi piruvattan alınan üzvi yanacağın yandırıldığı soba kimi işləyir. Şəkil 9.11 piruvatın asetil CoA-ya çevrilmə mərhələsində açığa çıxan birinci

▼ **Şəkil 9.11 Piruvat oksidləşməsinin və sitrat turşusu dövrəsinin icmalı.** Bir piruvat molekulunu üçün giriş və çıxışlar göstərilmişdir. Bir qlükoza iki piruvata çevrildiyinə görə hər qlükoza başına düşən miqdarı ölçmək üçün bütün sayları 2-yə vurun.



CO_2 molekulunu da daxil olmaqla, onun üç CO_2 molekuluna parçalanması prosesində reaksiyalara girən və çıxan molekulları göstərir. Dövrənin hər dönüşü substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə 1 ATP istehsal etsə də, enerjinin əsas hissəsi redoks reaksiyaları ilə NAD^+ və FAD^+ -ə ötürülür. Reduksiya olunmuş koenzimlər (NADH və FADH_2) yüksək enerjili elektronları elektron daşıma zəncirində daşıyırlar. Sitrat turşusu dövrəsi trikarboksil turşusu dövrəsi və ya 1930-cu illərdə dövrənin öyrənilməsində əsas pay sahibi olan alman-britaniyalı alim Hans Krebsin şərəfinə Krebs dövrəsi olaraq da bilinir.

Gəlin sitrat turşusu dövrəsinə daha yaxından nəzər salaq. Dövrə hər biri xüsusi bir enzim tərəfindən katalizlənən səkkiz mərhələdən ibarətdir. Şəkil 9.12-də də gördüyünüz kimi, hər dönüşdə dövrəyə qismi reduksiya olunmuş asetil qrupu daxil olur ❶ və iki karbon tamamilə oksidləşmiş CO_2 şəklində xaric edilir (❸ və ❹). Asetil CoA-nın asetil qrupu oksaloasetat adlı maddə ilə birləşərək sitrat əmələ gətirir. Sitrat dövrəyə adını verən sitrat turşusunun ionlaşmış formasıdır. Növbəti yeddi mərhələ sitratı geriye oksaloasetata parçalayır. Prosesi *dövrə* edən şey məhz oksaloasetatın bu şəkildə yenidən istifadəsidir.

Şəkil 9.12 əsasında sitrat turşusu dövrəsində istehsal olunan bol enerjili molekulların sayını hesablaya bilərik. Dövrəyə girən hər asetil qrupunda 3 NAD^+ NADH -a reduksiya olunur (❸, ❹ və ❸).

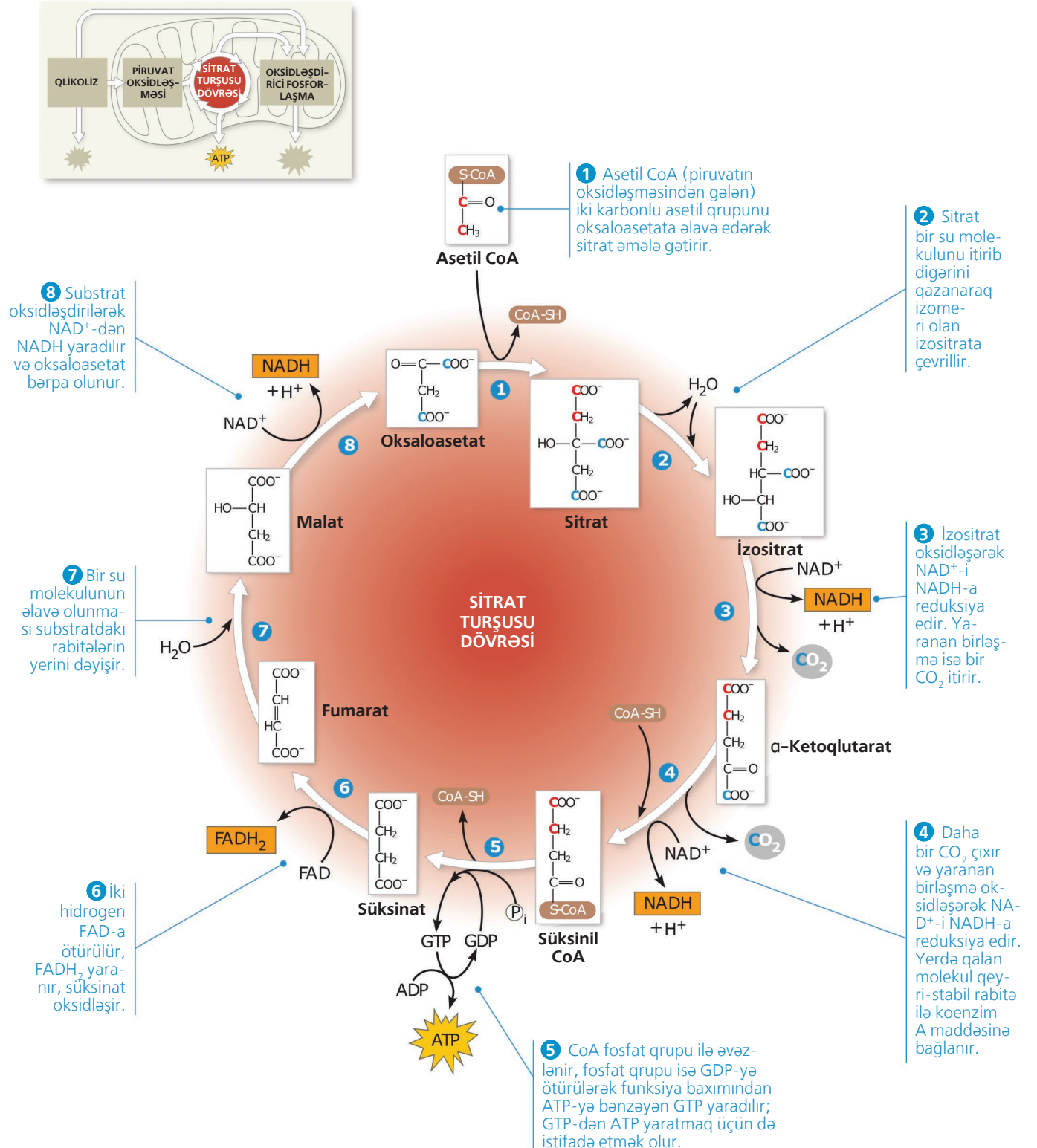
Növbəti mərhələdə elektronlar NAD^+ -ə deyil, 2 elektron və 2 proton qəbul edərək FADH_2 -yə çevrilən FAD -a ötürülür ❹. Bir çox heyvan hüceyrəsində ❺ reaksiyası zamanı substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə quanozin trifosfat (GTP) istehsal edilir. GTP struktur və hüceyrədəki funksiyası baxımından ATP -yə çox bənzəyir. GTP ATP istehsal etmək (şəkildə göstərilirdiyi kimi) və ya birbaşa hüceyrədə iş görmək üçün istifadə edilə bilər. Bitki, bakteriya və bəzi heyvanlarda mərhələ ❺ substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə ATP istehsal edir. Bu mərhələdə açığa çıxan ATP sitrat turşusu dövrəsində yaranan yeganə ATP -dir. Qeyd edək ki, qlükozun parçalanması dövrəyə girən iki asetil CoA ilə nəticələnir. Daha öncə sadaladığımız rəqəmlər sadəcə bir asetil qrupunun dövrəyə girməsi ilə ortaya çıxanlar olduğuna görə qlükoldan sitrat turşusu dövrəsi zamanı toplanan ümumi enerji miqdarı 6 NADH , 2 FADH_2 və 2 ATP dəyəridir.

Tənəffüs zamanı istehsal edilən ATP -nin çoxu sitrat turşusu dövrəsi və daha əvvəlki reaksiyalar zamanı istehsal olunan NADH və FADH_2 -nin qida molekullarından əldə olunan elektronları elektron daşıma zəncirinə ötürməsi və burada baş verən oksidləşdirici fosforlaşma yolu ilə istehsal olunur. Proses zamanı bu molekullar ADP -nin ATP -yə fosforlaşması üçün lazım olan enerjini təmin edirlər. Bu prosesi növbəti bölmədə daha yaxından tədqiq edəcəyik.

Şəkil 9.12 Sitrat turşusu dövrəsinə yaxından baxış. Kimyəvi strukturlarda qırmızı ilə yazılmış yerlər dövrəyə daxil olan asetil CoA-ya aid iki karbonu, göy rəngdə olan yerlər isə 3-cü və 4-cü mərhələlərdə dövrədən CO₂ şəklində çıxan iki karbonu izləmək üçündür. (Suksinat molekulu simmetrik olduğuna görə molekulun iki ucunu bir-birindən ayırd etmək olmur; bu

səbəblə qırmızı rənglə göstərilmiş karbonlar ancaq 5-ci mərhələyə qədər gedir.) Dövrəyə asetil CoA-dan daxil olan karbon atomlarının dövrəni eyni dönüşdə tərk etmədiyinə diqqət yetirin. Onlar dövrədə qalır və yeni asetil qrupunun əlavə olunması ilə molekulda fərqli yerlərə keçirlər. Buna görə də 8-ci mərhələdə bərpa olunan oksaloasetat hər dönüşdə yeni karbon atomla-

rından əmələ gəlmiş olur. Eukariot hüceyrələrdə 6-cı mərhələni katalizləyən və mitoxondrinin daxili membranında yerləşən enzim istisna olmaqla, sitrat turşusu dövrəsində fəaliyyət göstərən bütün enzimlər mitoxondri matrisindədir. Karbon turşuları ionlaşmış formada, -COO⁻ şəklində göstərilmişdir, çünki mitoxondridəki pH-da bu forma daha çox olur.



YOXLAMA 9.3

- VİZUAL BACARIQ** ➤ Sitrət turşusu dövrəsindəki redoks reaksiyalarının enerjisi əsasən hansı molekularda toplanır (Şəkil 9.12)? Bu enerji ATP istehsalı üçün necə əlverişli formaya çevrilir?
- Tənəffüs zamanı havaya buraxdığınız CO_2 -ni hüceyrədə hansı proseslər yaradır?
- VİZUAL BACARIQ** ➤ Şəkil 9.10-da və Şəkil 9.12-dəki 4-cü mərhələdə baş verən çevrilmələr nəhəng multienzim kompleksləri tərəfindən katalizlənilir. Bu iki reaksiya arasındakı oxşarlıqlar nələrdir?

BAŞLIQ 9.4

Kemiosmoz oksidləşdirici fosforlaşma zamanı elektron daşınmasını ATP sintezi ilə qoşalaşdırır

Bu fəsilə əsas məqsəd hüceyrənin qlükoza və digər qida maddələrindən ATP istehsalını öyrənməkdir. Lakin tənəffüsün indiyə qədər ələ aldığımız mərhələləri – qlükoliz və sitrat turşusu dövrəsi – bir qlükoza üçün substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə sadəcə 4 ATP istehsal edir: xalis 2 ATP qlükolizdən, 2 ATP isə sitrat turşusu dövrəsindən. Bu nöqtədə qlükozdan toplanmış enerjinin böyük hissəsi NADH-da (və FADH_2 -də) cəmlənmişdir. Bu elektron daşıyıcıları qlükoliz və sitrat turşusu dövrəsini oksidləşdirici fosforlaşma mexanizmi ilə əlaqələndirir: sözügedən mexanizm elektron daşıma zəncirində açığa çıxan enerjini ATP istehsalı üçün istifadə edir. İlk öncə elektron daşıma zəncirinin necə işlədiyini və daha sonra zəncir boyu elektron daşınmasının ATP sintezi ilə qoşalaşdırıldığını öyrənəcəksiniz.

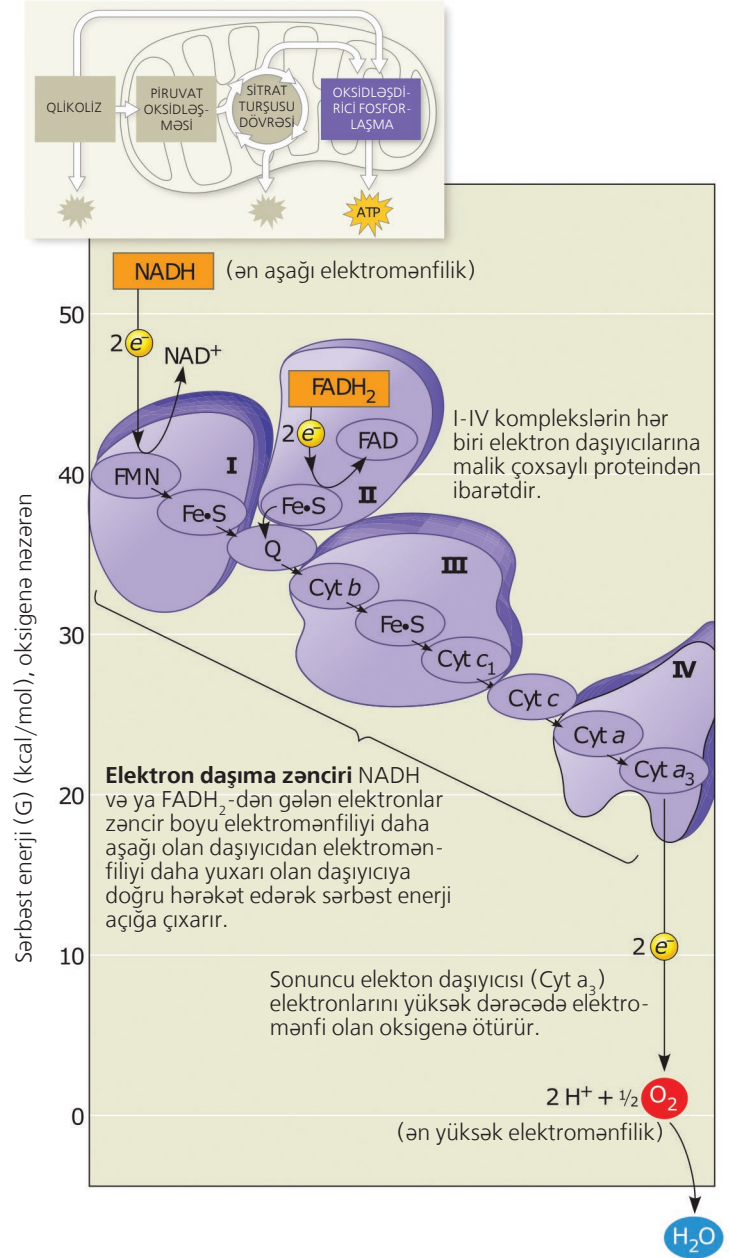
Elektron Daşıma Yolu

Elektron daşıma zənciri eukariot hüceyrələrdə mitoxondrinin daxili membranında yerləşmiş molekulardan ibarətdir. (Prokariotlarda bu molekulalar plazma membranında yerləşirlər.) Daxili membranın krista yaradacaq şəkildə daxilə doğru bükülməsi onun səth sahəsini artırır və minlərlə elektron daşıma zənciri komponenti üçün mitoxondridə yer açır. Yüksək miqdarda elektron daşıyıcı molekulalarına sahib, daxilə doğru bükülmüş membran elektron daşıma zənciri boyu ardıcıl redoks reaksiyalarının getməsi üçün əlverişlidir. Zəncir komponentlərinin əksəriyyəti I, II, III, IV ilə nömrələnmiş multiprotein komplekslərdir. Bəzi enzimlərin fəaliyyəti üçün zəruri olan kofaktor və koenzim kimi qeyri-protein komponentlərdən ibarət *prostetik qruplar* da zəncirdəki proteinlərə bağlı olurlar.

Şəkil 9.13 elektron daşıma zəncirindəki elektron daşıyıcı ardıcılığını və elektron bu zəncir boyu düşükcə baş verən sərbəst enerji dəyişməsinə göstərir. Elektron

▼ Şəkil 9.13 Elektron daşınmasında sərbəst enerji dəyişməsi.

NADH-dan oksigenə səyahət edən elektronlar üçün ümumi enerji düşüşü (ΔG) 53 kcal/mol olsa da, bu düşüş elektron daşıma zənciri ilə bir sıra kiçik mərhələlərə parçalanır. (Oksigen atomunu $\frac{1}{2} \text{O}_2$ olaraq göstərməkdə məqsəd elektron daşıma zəncirinin fərdi oksigen atomlarını yox, molekulyar oksigeni, O_2 -ni reduksiya etdiyini vurğulamaqdır.)



daşıyıcıları proses zamanı elektron alıb-verdikcə reduksiya olunmuş və oksidləşmiş hallar arasında gedib-gəlirlər. Zəncirin hər bir komponenti aşağı elektromənfiliyə sahib (yəni elektrona hərisliyi az olan) “yuxarı” qonşusundan elektronu aldıqda, reduksiya olunur. Ardından, elektronunu özündən daha elektromənfi “aşağı” qonşusuna ötürərək yenidən oksidləşmiş formaya qaydır.

İndi isə gəlin Şəkil 9.13-də göstərilən elektron daşıma zənciri boyu fərqli komponentlərdən keçdikcə enerji səviyyəsi düşən elektronlara nəzər salaq. İlk başda ümumi prinsiplərin təsviri kimi elektronların I kompleksdən keçişinə ətraflı nəzər salaq. Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsində qlükozdan NAD^+ yolu ilə alınan elektronlar NADH-dan elektron daşıma zəncirindəki I kompleksin birinci molekuluna ötürülür. Tərkibində flavin mononükleotiddən (FMN) ibarət prostetik qrup olan bu ilk molekul flavoproteindir. Növbəti redoks reaksiyasında flavoprotein elektronunu dəmir-kükürd proteininə (I kompleksdəki Fe-S) ötürərək oksidləşir; bu protein tərkibində bir-birinə möhkəm bağlanmış dəmir və kükürdlə səciyyələnən protein ailəsinin üzvüdür. Dəmir-kükürd proteini elektronu öz növbəsində ubikinon (Q) adlanan birləşməyə ötürür. Bu elektron daşıyıcı kiçik hidrofobik molekul olub, elektron daşıma zəncirinin yeganə qeyri-protein üzvüdür. Ubikinon molekulu membrandakı müəyyən kompleksə bağlı qalmır, membran boyu hərəkət edə bilər. (Ubikinonun başqa adı koenzim Q və ya CoQ-dir; qida əlavəsi olaraq satılan məhsullarda görmüş ola bilərsiniz.)

Ubikinon və oksigen arasındakı elektron daşıyıcılarının çoxu **sitoxrom** adlı proteinlərdir. Onların hem qrupu adlanan prostetik qrupları elektronu qəbul edib ötürə bilən dəmir atomuna malikdir. (Sitoxromun hem qrupu qırmızı qan hüceyrələrindəki hemoqlobinin hem qrupuna bənzəyir, lakin hemoqlobindəki dəmir elektron yox, oksigen daşıyır.) Elektron daşıma zəncirində bir neçə növ sitoxrom var. Sitoxromlara “sit” (ing. *cyt*) və fərqli hem qruplarına sahib olduqlarını göstərmək üçün hərflər və rəqəmlər ehtiva edən adlar verilir. Zəncirin sonuncu sitoxromu, $\text{Cyt } a_3$ elektronlarını həddən artıq elektromənfə olan oksigenə ötürür. Hər bir oksigen atomu sulu mühitdən bir cüt hidrogen ionu (proton) da götürərək elektronların əlavə etdiyi -2 yükü neytrallaşdırır və su əmələ gətirir.

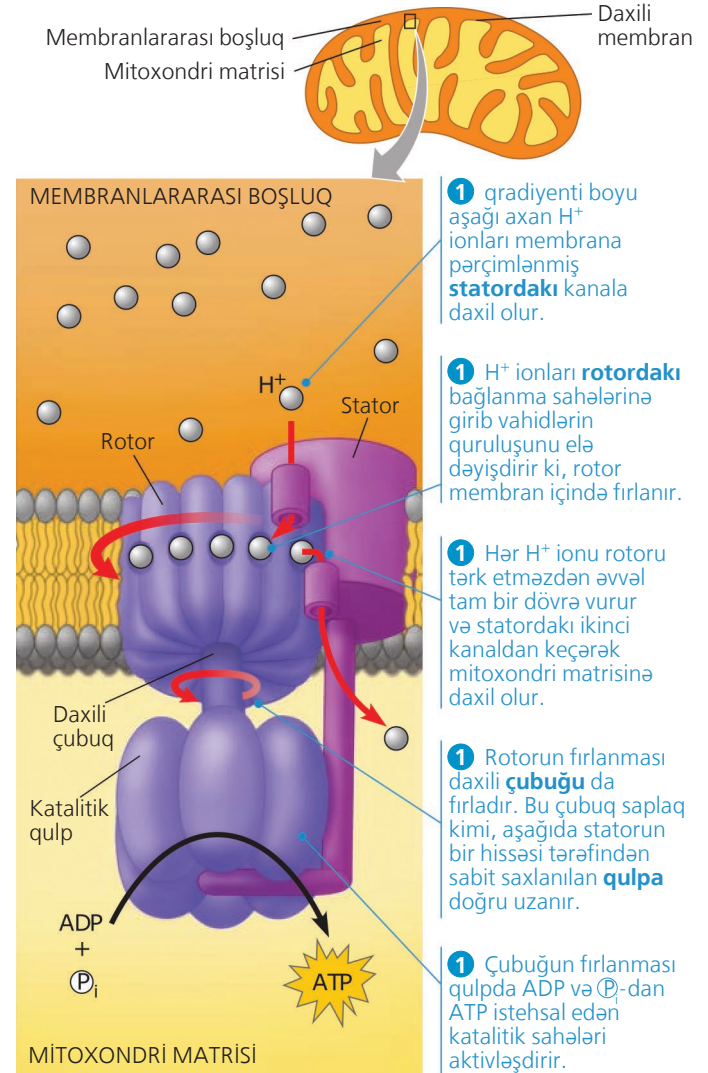
Elektron daşıma zəncirinin bir digər elektron mənbəyi sitrat turşusu dövrəsinin digər reduksiya məhsulu olan FADH_2 -dir. Şəkil 9.13-də FADH_2 -nin elektronlarını zəncirə NADH-dan fərqli olaraq daha aşağıdan, II kompleksdən daxil etdiyini görürük. Beləliklə, NADH və FADH_2 oksigenin reduksiyası üçün eyni sayda elektron (2) versələr də, elektron donoru NADH yox, FADH_2 olanda elektron daşıma zənciri ATP sintezi üçün otuz faiz az enerji təmin edir. Bunun səbəbini növbəti bölmədə öyrənəcəyik.

Elektron daşıma zənciri ATP-ni birbaşa istehsal etmir, qidadakı elektronların oksigenə düşüşünü asanlaşdırır və böyük sərbəst enerji istehsalını əlverişli, ardıcıl baş verən kiçik pillələrə bölür. Mitoxondri (prokariotlarda isə plazma membranı) bu elektron daşınmasını və enerjinin açığa çıxışını ATP sintezi ilə necə qoşalaşdırır? Bu sualın cavabı kemiosmoz adlanan mexanizmdir.

Kemiosmoz: Enerji Qoşalaşdırma Mexanizmi

Mitoxondri daxili membranı və prokariot plazma membranıda çoxsaylı **ATP sintaz** adlı enzim yerləşir.

Şəkil 9.14 ATP sintaz – molekulyar dəyirman. Eukariot mitoxondri və xloroplast membranlarında, eləcə də, prokariot plazma membranıda çox sayda ATP sintaz yerləşir.



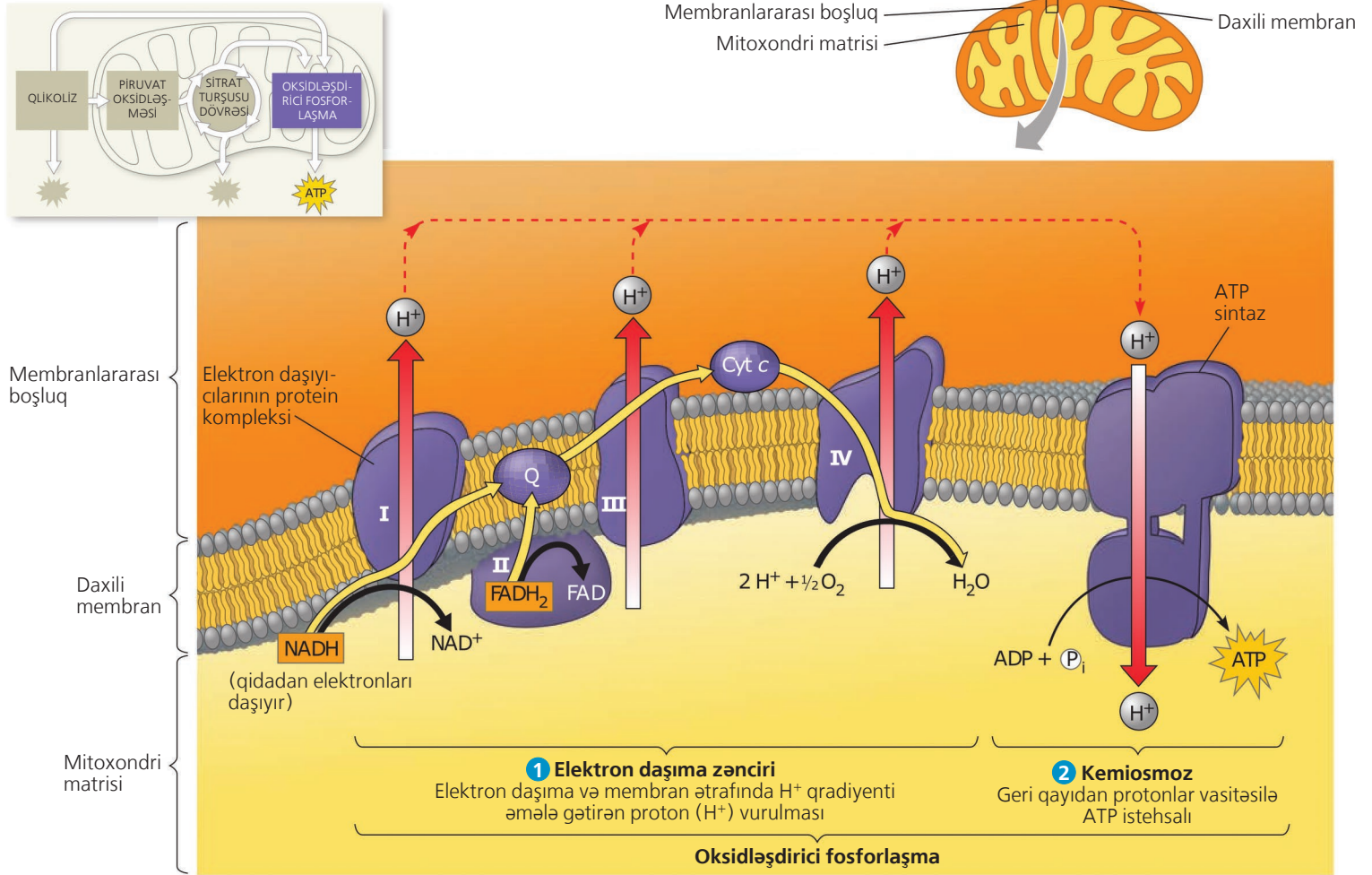
Bu proteinlərin funksiyası ADP və qeyri-üzvi fosfatdan ATP istehsal etməkdir (**Şəkil 9.14**). ATP sintaz tərsinə işləyən ion nasosu kimidir. İon nasosları adətən ATP-dən enerji mənbəyi kimi istifadə edərək, ionları qatılıq qradientlərinin əksinə vurur. Reaksiyanın ΔG -sindən asılı olaraq enzimlər reaksiyanı hər iki istiqamətdə katalizləyə bilər (ΔG öz növbəsində mühitdəki reaktiv və məhsulların qatılıqlarına bağlıdır). ATP-dən enerji mənbəyi kimi istifadə edərək protonları qradientin əksinə vurmaq yerinə, ATP sintaz hüceyrəvi tənəffüs şəraitində mövcud olan ion qradientinin enerjisindən istifadə edərək, ATP istehsal edir. ATP sintezinin enerji mənbəyi daxili membranın iki tərəfində H^+ qatılığındakı fərqdır. Membran ətrafındakı hidrogen ionu qradienti şəklində saxlanmış enerjiden istifadə edərək ATP sintezi kimi hüceyrəvi işlərin aparılmasına **kemiosmos** (yun. *osmos*, itələmək) deyilir. Osmos sözündən daha öncə su daşınmasının müzakirəsi zamanı istifadə

▼ **Şəkil 9.15** Kemiosmoz elektron daşıma zəncirini ATP sintezi ilə qoşalaşdırır.

1 NADH və FADH_2 qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsində qıdadan əldə olunmuş elektronları mitoxondri daxili membranında inşa edilmiş elektron daşıma zəncirinə ötürür. Sarı oxlar zəncirin ən "aşağı" ucunda yerləşən son elektron qəbuledicisinə (aerobik tənəffüsdə O_2 -yə) daşınaraq su yaranmasına səbəb olan elektronların nəqliyyatını

göstərir. Zəncirdəki elektron daşıyıcılarının çoxu dörd kompleksdə qruplaşır (I–IV). İki hərəkətli daşıyıcı, ubikinon (Q) və sitoxrom c (Cyt c) sürətlə elektronları iri komplekslər arasında daşıyır. Komplekslər elektronları ötürdükcə protonları mitoxondri matrisindən membranlararası boşluğa vurur. FADH_2 elektronlarını II kompleksdən daxil etdiyinə görə NADH-la müqayisədə, membranlararası boşluğa daha az proton köçürür.

lür. Qıdadan toplanan kimyəvi enerji bu şəkildə proton-hərəkətverici qüvvəyə, yəni membran ətrafında H^+ qradientinə çevrilir. 2 Kemiosmozda protonlar membranda yerləşən ATP sintaz üzərindən qradientlə aşağı axır. ATP sintaz proton-hərəkətverici qüvvəni ADP-ni fosforlaşdırıb ATP istehsalı üçün istifadə edir. Elektron daşınması və kemiosmoz birlikdə oksidləşdirici fosforlaşmanı əmələ gətirir.



ƏGƏR ► IV kompleks qeyri-ışlak olsaydı, kemiosmoz ATP istehsal edə bilərdimi? Bu, mümkün olsaydı, istehsal sürəti fərqli olardı mı?

etmişdik; burada isə osmos H^+ -nin membran üzərindən axını nəzərdə tutulur.

Alimlər ATP sintazın strukturunu araşdıraraq, bu böyük enzim üzərindən H^+ axınının ATP sintezinə necə güc verdiyini öyrəniblər. ATP sintaz hər biri bir neçə polipeptiddən ibarət dördhissəli, çoxvahidli kompleksdir (Şəkil 9.14). Protonlar bir-bir bu hissələrdən birinin (rotor) üzərindəki bağlanma sahəsinə daxil olaraq onun ADP və qeyri-üzvi fosfatdan ATP istehsal edəcək şəkildə fırlanmasına səbəb olurlar. Protonların bu axını axan suyun dəyirmanı fırlatmasına bənzəyir.

Bəs mitoxondri daxili membranı (və ya prokariot plazma membranı) ATP sintezinə güc verən H^+ qradientini necə əldə edir? H^+ qradientinin yaradılması elektron

daşıma zəncirinin əsas vəzifəsidir (Şəkil 9.15). Zəncir NADH və FADH_2 -dən alınan elektronların ekzerqonik axınından istifadə edərək mitoxondri matrisindəki H^+ ionlarını membranlararası boşluğa vurur. H^+ qatılıq qradienti boyu aşağı doğru, matrisə geri getmək istəyir. ATP sintaz isə H^+ axının baş verə biləcəyi tək keçiş yeridir. Bir az əvvəl də bəhs etdiyimiz kimi, belədə, H^+ -in ATP sintaz üzərindən ekzerqonik axını ADP-nin fosforlaşması üçün lazım olan gücü verir. Nəticə etibarilə, membran ətrafında H^+ qradienti elektron daşıma zəncirinin redoks reaksiyalarını ATP sintezi ilə qoşalaşdırır.

Bu nöqtədə sual edə bilərsiniz ki, elektron daşıma zənciri hidrogen ionlarını membrandan necə keçirir?

Araşdırmalar göstərib ki, elektron daşıma zəncirinin bəzi üzvləri elektronlarla birlikdə həm də protonlar qəbul edib buraxa bilər. (Hüceyrənin daxilində və xaricindəki sulu məhlul hazır H^+ mənbəyidir.) Zəncirin bəzi pillələrində elektron ötürülməsi H^+ -in qəbul olunub ətrafdakı mühitə buraxılmasına gətirib çıxarır. Eukariot hüceyrələrdə elektron daşıyıcıları mitoxondri daxili membranında elə yerləşiblər ki, matrisdən alınan H^+ membranlararası boşluğa ötürülür (Şəkil 9.15). Əmələ gələn H^+ qradiyentinə **proton-hərəkətverici qüvvə** deyilir. Ad qradiyentin hüceyrəvi iş görmə qabiliyyətinə işarə edir. Bu qüvvə H^+ ionlarını ATP sintazın təşkil etdiyi kanallardan geriyyə keçirir.

Ümumi götürdükdə, *kemiosmoz membran ətrafı H^+ qradiyenti şəklində toplanmış enerjini hüceyrəvi işlərdə istifadə etməyə imkan verən enerji qoşalaşdırma mexanizmidir.* Mitoxondridə qradiyent yaratmaq üçün lazım olan enerji elektron daşıma zənciri boyu ekzerqonik redoks reaksiyalarından gəlir və görülən iş ATP sintezidir. Kemiosmoz başqa yerlərdə və məqsədlərlə də baş verir. Xloroplastlar kemiosmoz fotosintez zamanı ATP istehsal etmək üçün istifadə edir. Bu orqanellərdə elektron daşıma zənciri boyu elektronların daşınmasını və H^+ qradiyenti formalaşmasını kimyəvi enerji yox, işıq aparır. Əvvəl də qeyd etdiyimiz kimi, prokariotlar H^+ qradiyentini plazma membranı ətrafında yaradır. Lakin onlar proton-hərəkətverici qüvvədən yalnız hüceyrə daxilində ATP istehsalı üçün yox, həm də qamçılarını

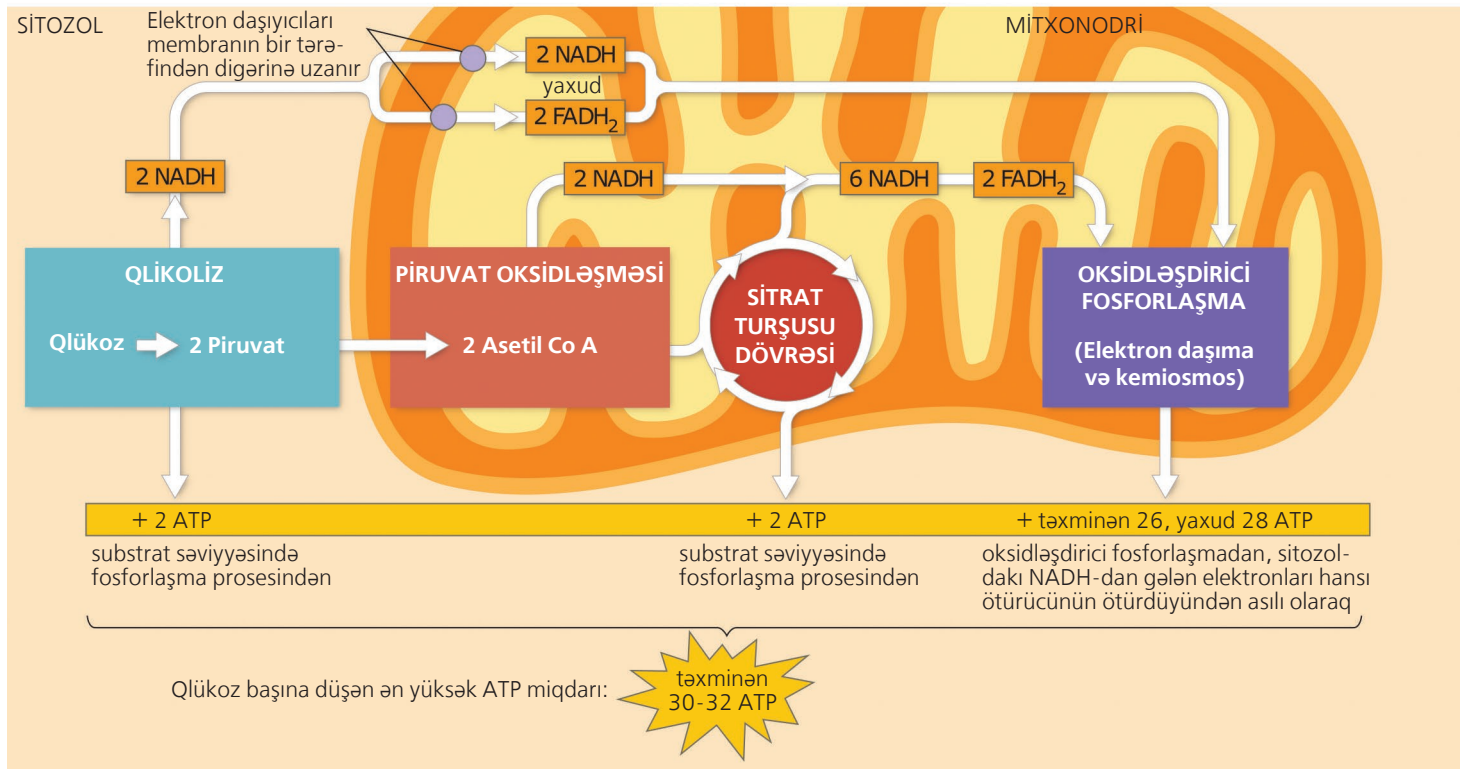
hərəkətə keçirmək, membrandan qida və ifrazat məhsullarını əldə etmək üçün də istifadə edir. Prokariot və eukariotlarda enerji çevrilmələrində oynadığı mərkəzi rola görə kemiosmoz bioenergetika sahəsindəki araşdırmaları birləşdirə bilmişdir. Kemiosmoz modelini ilk dəfə irəli sürdüyü üçün Peter Mitchell 1978-ci ildə Nobel mükafatına layiq görülmüşdür.

Hüceyrə Tənəffüsündə İstehsal Olunan ATP-nin Mühasibatı

Son bir neçə bölmədə hüceyrə tənəffüsünü təşkil edən əsas proseslərə yaxından nəzər saldıq. İndi isə gəlin, bir addım geriyyə gedərək tənəffüsün ümumi funksiyasını yada salaq: qlükozdakı enerjini ATP sintezi üçün toplamaq.

Tənəffüs zamanı enerjinin çoxu bu ardıcılıqla axır: qlükoza $\rightarrow$ NADH $\rightarrow$ elektron daşıma zənciri $\rightarrow$ proton-hərəkətverici qüvvə $\rightarrow$ ATP. Qlükozun altı molekullu karbon dioksiddə parçalandığı zaman əldə olunan ATP gəlirini kiçik bir hesablamayla bilmək olar. Bu metabolik alışı-verişin üç əsas şöbəsi qlükoliz, piruvatın oksidləşməsi və sitrat turşusu dövrəsi və oksidləşdirici fosforlaşmanı həyata keçirən elektron daşıma zənciridir. **Şəkil 9.16** oksidləşən hər qlükoza molekullardan alınan ATP miqdarının ətraflı hesabətını göstərir. Hesablamalarda qlükoliz və sitrat turşusu dövrəsi zamanı substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə istehsal olunan 4 ATP, oksid-

▼ **Şəkil 9.16** Mərhələyə görə hüceyrəvi tənəffüsdə qlükoza başına istehsal olunan ATP miqdarı.



VİZUAL BACARIQ ➤ Oksidləşdirici fosforlaşmadan gələn 26 və ya 28 ATP tam olaraq necə hesablanmışdır? İzah edin. (Şəkildəki sarı zolağa nəzər salın.)

ləşdirici fosforlaşma ilə istehsal olunan çoxsaylı ATP-yə əlavə olunur. Qlükozdakı elektron daşıma zəncirinə bir cüt elektron ötürən hər NADH proton-hərəkətverici qüvvəyə 3 ATP molekulunun istehsalına yetəcək qədər töhfə verir.

Şəkil 9.16-dakı rəqəmlər niyə dəqiq deyil? Bir molekul qlükozun parçalanmasından əmələ gələn ATP sayını dəqiq deyə bilməməyimizin üç səbəbi var. Birincisi, fosforlaşma və redoks reaksiyaları birbaşa olaraq qoşalaşmadıqlarından, NADH sayının istehsal olunan ATP sayına nisbəti tam ədəd deyil. 1 NADH 10 H⁺-in membrandan içəri vurulmasına imkan versə də, 1 ATP-nin istehsalı üçün ATP sintazdan mitoxondriy matrisinə geri qayıtmalı olan hidrogen sayı uzun müddətdir ki, mübahisə mövzudur. Buna baxmayaraq təcrübə nəticələrindən görünən budur ki, ən dəqiq rəqəm 4 H⁺-dir. Ona görə də bir NADH molekulunu 2.5 ATP istehsal edəcək qədər proton-hərəkətverici qüvvə yaradır. Sitrat turşusu dövrəsi elektron daşıma zəncirinə elektronları FADH₂ şəklində də daxil edir, lakin FADH₂ zəncirə daha aşağıdan daxil olduğundan, yalnız 1.5 ATP-nin istehsalına yetəcək miqdarda H⁺ daşınmasına yol açır. Bu rəqəmlər ATP-nin mitoxondridən sitozola keçirilməsi zamanı sərf olunan kiçik miqdarda enerjini də hesaba qatır.

ATP miqdarının dəyişkən olmasının digər bir səbəbi bu rəqəmin elektronların sitozoldan mitoxondriyə keçidi zamanı istifadə olunan elektron ötürücü sisteminin növündən asılı olmasıdır. Mitoxondrinin daxili membranı NADH keçirmədiyindən, sitozoldakı NADH oksidləşdirici fosforlaşdırma mexanizmindən təcrid olunmuşdur. Qlikolizdə istehsal olunmuş NADH-dakı 2 elektron bir neçə ötürücü sistemdən biri ilə mitoxondriyə ötürülməlidir. Hüceyrənin növündən asılı olaraq dəyişən ötürücü sistem elektronları mitoxondri matrisindəki NAD⁺ və ya FAD-a ötürür. Məsələn, elektronlar beyin hüceyrələrində olduğu kimi FAD-a ötürülsə, sitozolda istehsal olunan hər NADH üçün yalnız 1.5 ATP istehsal etmək mümkün olur. Elektronlar qaraciyər və ürək hüceyrələrindəki kimi NAD⁺-ə ötürülsə, əldə edilən ATP miqdarı 2.5 olur.

ATP gəlirini azaldan başqa bir faktor tənəffüsün redoks reaksiyaları ilə yaradılan proton-hərəkətverici qüvvənin başqa növ işləri görmək üçün də istifadə olunmasıdır. Məsələn, bu qüvvədən sitozoldakı piruvatı mitoxondriyə köçürmək üçün də istifadə olunur. Elektron daşıma zənciri tərəfindən yaradılan proton-hərəkətverici qüvvənin hamısı ATP istehsalı üçün istifadə olunsaydı, bir molekul qlükoz, oksidləşdirici fosforlaşma yolu ilə 28 ATP, substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə 4 ATP istehsal olunmasına yol açaraq maksimum 32 ATP (daha səmərəsiz ötürücü sistem istifadə olunursa, yalnız 30 ATP) dəyərinə enerji gəliri verərdi.

İndi tənəffüsün nə qədər səmərəli olduğunu, yəni qlükozdakı kimyəvi enerjinin neçə faizinin ATP-yə keçirildiyini hesablaya bilərik. Adi şəraitdə bir mol qlükozun tamamilə oksidləşməsi nəticəsində 686 kcal enerjinin açığa çıxdığını xatırlayaq ($\Delta G = -686$ kcal/

mol). ADP-nin ATP-yə fosforlaşması ATP-nin hər molunda 7.3 kcal enerji toplayır. Buna görə də tənəffüsün səmərəliliyini ölçmək üçün hər mol ATP-də yığılan enerjini istehsal olunan ATP sayına (32 ATP) vurub alınan rəqəmi parçalanan qlükozun hər molunda açığa çıxan 686 kcal enerji dəyərinə bölməliyik. Əldə olunan rəqəm 0.34-dür. Yəni qlükozda toplanmış kimyəvi enerjinin 34%-i ATP-yə ötürülür; əslində, hüceyrə şəraiti dəyişikliklərindən asılı olaraq bu rəqəm də dəyişir. Hüceyrə tənəffüsü enerji çevrilməsi baxımından həddən artıq səmərəlidir. Müqayisə üçün qeyd edək ki, ən səmərəli avtomobil belə benzindəki enerjinin yalnız 25%-ni maşının hərəkətinə güc verən enerjiyə çevirə bilər.

Qlükozdakı enerjinin geri qalanı isə istilik olaraq itir. Biz insanlar bu istiliyin bir hissəsini nisbətən yüksək olan bədən temperaturumuzu (37 °C) saxlamaq üçün istifadə edir, yerdə qalanını isə tərləmə və başqa soyutma mexanizmləri ilə itiririk.

Nə qədər qərribə olsa da, bəzən hüceyrə tənəffüsünün səmərəliliyini azaltmaq lazımdır. Buna bariz nüsxə qış yuxusunda qeyri-aktiv olub, minimal metabolizmlə keçinən məməlilərdir. Qış yuxusu vaxtı bədən temperaturu normadan aşağı olsa da, mühitdəki temperaturdan əhəmiyyətli dərəcədə yüksək saxlanmalıdır. Belə heyvanlarda qəhvəyi piy adlanan toxuma mitoxondri ilə dolu hüceyrələrdən ibarət olur. Mitoxondrilərin daxili membranında ayırıcı protein adlanan protein olur ki, bu molekul ATP istehsalı olmadan protonların qatılıq qradientləri boyu aşağı axmasına icazə verir. Qış yuxusunda olan heyvanlarda bu proteinin aktivləşməsi tədarük olunmuş yanacaq (yağ) oksidləşərək ATP istehsalı olmadan istilik açığa çıxarmasına imkan verir. Belə bir adaptasiya olmasaydı, ATP-nin yığılması irəlidə görəcəyimiz müxtəlif tənzim mexanizmlərini işə salaraq hüceyrə tənəffüsünü dayandırardı. **Elmi Bacarıq Məşğələsində** hüceyrədə metabolik səmərəliliyin istilik istehsalı üçün istifadə olunmasının fərqli, lakin əlaqəli nüsxələrindən əldə olunan data ilə işləyə bilərsiniz.

YOXLAMA 9.4

- 1. ƏGƏR** ➤ O₂-nin askikliyi Şəkil 9.15-də göstərilmiş prosese necə təsir edir?
- 2. ƏGƏR** ➤ Birinci sualda bəhs etdiyimiz O₂ askikliyi şəraitində mitoxondrinin membranlararası sahəsindəki pH-ı azaltsaq nə baş verər? Cavabınızı izah edin.
- 3. ƏLAQƏ QUR** ➤ Membranlar işlək olmaq üçün maye halında olmalıdırlar (Başlıq 7.1-də də öyrəndiyiniz kimi). Elektron daşıma zəncirinin işləyişi bu iddianı necə dəstəkləyir?

Sütunvari Diaqram Düzəltmək və Hipotez Dəyərləndirmək

Tiroid Hormonu Səviyyəsi Hüceyrədə Oksigen İstehlakına Təsir Edirmi?

Məməlilər və quşlar kimi bəzi heyvanlar istiliyi metabolizmin yan məhsulu kimi istehsal edərək bədən temperaturalarını mühit temperaturundan yüksəkdə sabit saxlaya bilirlər. Bu heyvanların bədən temperaturları müəyyən dərəcədən aşağı düşdükdə, cavab reaksiyası olaraq hüceyrələr mitoxondridə elektron daşıma zənciri vasitəsilə ATP istehsalının səmərəliliyini azaldırlar. Səmərəlilik aşağı endikdə əvvəlki səviyyədə ATP istehsal etmək üçün daha çox yanacaq qəbul olunur və əlavə olaraq istilik açığı çıxarılır. Bu cavab mexanizmi endokrin sistem tərəfindən nizamlanmış üçün alimlər prosesin tiroid hormonu tərəfindən tənzim olunduğunu irəli sürmüşlər. Bu məşğələdə fərqli tiroid hormonu səviyyəsinə malik heyvan mitoxondrilərindəki metabolik sürəti (oksigen istehlakı) qarşılaşdıraraq təcrübədən əldə edilmiş datanı sütun diaqramına çevirməlisiniz.

Təcrübə Necə Aparılmışdır? Tiroid hormonu səviyyəsi aşağı, normal və yuxarı olan qohum siçovulların qaraciyər hüceyrələrindən alınmışdır. Oksigenin mitoxondridəki elektron daşıma zəncirində istifadə sürəti kontrollu şəraitdə ölçülmüşdür.

Təcrübə Datası

Tiroid Hormonu Səviyyəsi	Oksigen İstehlakının Sürəti [nmol O ₂ / (dəq · mg hüceyrə)]
Aşağı	4.3
Normal	4.8
Yuxarı	8.7

Data mənbəyi: M. E. Harper və M. D. Brand, The quantitative contributions of mitochondrial proton leak and ATP turnover reactions to the changed respiration rates of hepatocytes from rats of different thyroid status, *Journal of Biological Chemistry* 268:14850–14860 (1993).

DATANI ŞƏRH ET

1. Hüceyrələr arasında oksigen istehlakındakı fərqi vizual olaraq



görmək üçün datanı sütun diaqramı şəklində təsvir etmək olar. İlk olaraq oxları təyin edin. (a) x oxunda çəkiləcək olan sərbəst (tədqiqatçı tərəfindən dəyişdirilə bilən) dəyişən hansıdır? Kategoriyaları x oxuna yazın. Kategoriyalar davamlı yox, kəsintili olduğundan onları istədiyiniz cərgə ilə yazı bilərsiniz. (b) y oxunda göstəriləcək asılı dəyişkən (tədqiqatçı tərəfindən ölçülən) hansıdır? (c) y oxunun vahidi nə olmalıdır? y oxuna ad verib, həmin adın tərkibində data cədvəlində göstərilən müvafiq vahidi də qeyd edin. y oxuna gedəcək dəyərlərin hansı aralıqda olacağını təyin edin. Ən yüksək dəyər hansıdır? Ən aşağıda 0-dan başlayaraq yuxarıya doğru eyni aralıqla bir-birindən ayrılmış xətlər çəkin və onları müvafiq dəyərlə işarələyin.

- Hər nümunə üçün data qrafikini çəkin. Hər x və y dəyərinə uyğun gələn nöqtəni tapıb həmin yerə bir işarə qoyun və x oxundan həmin işarəyə qədər bir sütun çəkin. Burada sütun diaqramı nöqtə diaqramından və ya xətti diaqramdan nəyə görə daha məqsəduyğundur? (Diaqramlarla bağlı daha geniş məlumat üçün Əlavə F-dəki Elmi Bacarıqların İcmalına baxın.)
- Diaqramı diqqətlə analiz edib datada qanunauyğunluqlar tapmağa çalışın. (a) Oksigen istehlak sürəti ən aşağı olan hüceyrə növü hansıdır? Bəs ən yüksək oksigen istehlak sürətinə malik hüceyrə hansıdır? (b) Bu nəticə tədqiqatçıların irəli sürdüyü hipotezi dəstəkləyirmi? Cavabınızı izah edin. (c) Mitoxondridəki elektron daşınması və istilik istehsalı barədə bildiklərinizdən yola çıxaraq ən yuxarı və ən aşağı bədən temperaturuna malik olan siçovulların hansılar olacağını təyin edin.

BAŞLIQ 9.5

Fermentasiya və anaerobik tənəffüs hüceyrəyə oksigen istifadə etmədən ATP istehsalına imkan yaradır

Hüceyrə tənəffüsündə istehsal olunan ATP-nin böyük hissəsi oksidləşdirici fosforlaşma yolu ilə əldə olunduğundan, aerobik tənəffüslə toplanan ATP-nin miqdarı hüceyrədəki oksigen qatılığına bağlıdır. Elektronları daşıma zənciri boyu aşağı dartan elektromənfi oksigen olmadıqda, oksidləşdirici fosforlaşma əvvəl-axır dayanır. Buna baxmayaraq hüceyrələr bu iki yolla oksigen istifadə etmədən üzvi yanacağı yandıraraq ATP istehsal edə bilirlər: anaerobik tənəffüs və fermentasiya. Bu iki

yol arasındakı fərq birincidə elektron daşıma zəncirinin istifadə olunması, ikincidə isə olunmamasıdır. (Elektron daşıma zənciri hər iki növ hüceyrəvi tənəffüsdə – aerobik və anaerobik – iştirak etdiyinə görə tənəffüs zənciri də adlanır).

Oksigensiz mühitlərdə yaşayan prokariotlarda baş verən anaerobik tənəffüsdən daha əvvəl də bəhs etmişdik. Bu orqanizmlər elektron daşıma zəncirindən istifadə etsə də, sonuncu elektron qəbuledicisi oksigen deyil. Oksigenin bu funksiyanı yaxşı yerinə yetirməsinin səbəbi həddən artıq elektromənfi olmasıdır, lakin eyni funksiyanı başqa, elektromənfiyi daha aşağı olan birləşmələr də yerinə yetirə bilər. Məsələn, "sulfat reduksiyaedən" dəniz bakteriyaları elektron daşıma zəncirlərinin sonunda sulfat ionundan (SO₄²⁻) istifadə edirlər. Zəncirin işləyişi ATP istehsalı üçün lazım olan proton-hərəkətverici qüvvəni yaradır, lakin sonda yan

məhsul kimi su yerinə H_2S (hidrogen sulfid) çıxır. Ehtimal ki, bataqlıqlardan gələn lax yumurta iyi bu növ sulfat reduksiyaedən bakteriyalardan qaynaqlanır.

Fermentasiya oksigen və elektron daşıma zənciri (başqa sözlə, hüceyrə tənəffüsü) olmadan kimyəvi enerji toplamağın bir yoludur. Oksidləşmə prosesi sadəcə elektronu müəyyən bir elektron qəbuledicisinə ötürməkdən ibarətdir və oksigensiz də baş verə bilər. Qlikolizdə oksidləşdirici rolunu NAD^+ oynayır və prosesdə oksigen və ya elektron daşıma zənciri iştirak etmir. Ümumilikdə qlikoliz ekzerqonik bir reaksiya olub, substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə xalis 2 ədəd ATP istehsal edəcək qədər enerji açığa çıxarır. Mühitdə oksigen olanda, NADH qlükozdan əldə olunan elektronları elektron daşıma zəncirinə ötürərək oksidləşdirici fosforlaşma ilə əlavə ATP-nin istehsalına imkan verir. Lakin oksigenin olub-olmamasından asılı olmayaraq, yəni həm aerobik, həm də anaerobik şəraitdə qlikoliz 2 ATP istehsal edir.

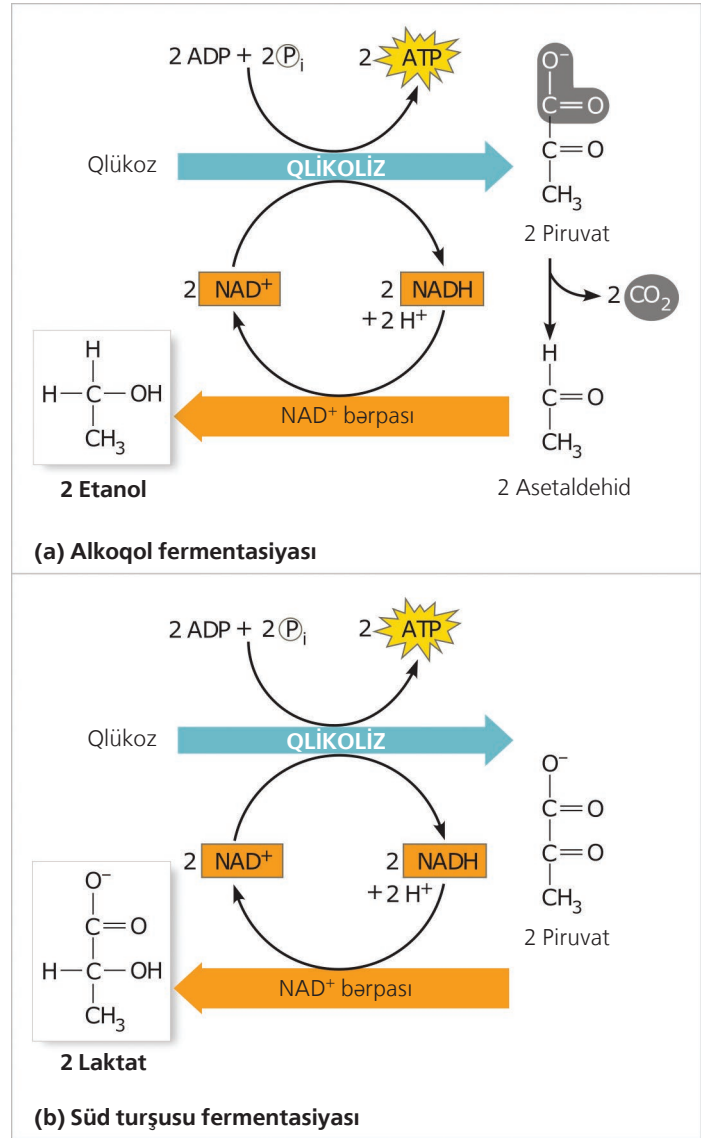
Üzvi qidaların tənəffüs yolu ilə oksidləşməsinə alternativ olan fermentasiya qlikolizin bir uzantısı olub, qlikolizlə davamlı olaraq substrat səviyyəsində fosforlaşma yolu ilə ATP istehsalına imkan verir. Qlikolizin davam etməsi üçün oksidləşmə mərhələlərində elektron qəbul edəcək kifayət qədər NAD^+ olmalıdır. NADH-ı geri NAD^+ -ə qaytaran mexanizm olmasaydı, qlikoliz qısa bir zamanda hüceyrədəki NAD^+ -in hamısını NADH-a çevirərək NAD^+ ehtiyatını bitirər və nəticədə, özü-özünü dayandırardı. Aerobik şəraitdə NADH-in elektronlarını elektron daşıma zəncirinə ötürməsi NAD^+ ehtiyatını bərpa edir. Anaerobik şəraitdə isə mövcud olan alternativ NADH elektronlarını qlikoliz nəticəsində istehsal olunan piruvata ötürməkdir.

Fermentasiyanın Növləri

Fermentasiya qlikoliz və NADH-dakı elektronları piruvat və ya ondan əmələ gələn maddələrə ötürərək NAD^+ ehtiyatını yeniləyən reaksiyalardan ibarətdir. Yaranan NAD^+ şəkərin qlikoliz yolu ilə oksidləşərək substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə 2 ədəd ATP istehsalında yenidən istifadə oluna bilər. Piruvattan yaradılan son məhsula görə bir-birindən fərqlənən bir neçə fermentasiya növü var. Bunlardan ikisi laktat fermentasiyası və alkoqol fermentasiyasıdır. Bu proseslər insanlar tərəfindən qida istehsalında və sənayedə istifadə olunur.

Alkoqol fermentasiyasında (Şəkil 9.17a) piruvat iki mərhələdə etanola (etil spirti) çevrilir. Birinci mərhələ piruvattan karbon dioksidi qopararaq onu iki karbonlu birləşmə olan asetaldehidə çevirir. İkinci mərhələdə asetaldehid NADH tərəfindən reduksiya edilərək etanola çevrilir. Bu, qlikolizin davam etməsi üçün lazım olan NAD^+ ehtiyatını yeniləyir. Bir çox bakteriya anaerobik şəraitdə alkoqol fermentasiyası həyata keçirir. Maya göbələyi aerobik tənəffüsdən savayı, həm də alkoqol fermentasiyası edə bilər. İnsanlar min illər boyu maya göbələyindən pivəbişirmədə, şərabçılıq və

Şəkil 9.17 Fermentasiya. Bir çox hüceyrə oksigen yoxluğunda fermentasiyadan istifadə edərək substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə ATP istehsal edirlər. Qlikolizin son məhsulu olan piruvat NADH-in oksidləşməsi üçün elektron qəbuledicisi rolunu oynayır qlikoliz üçün lazım olan NAD^+ -i bərpa edir. İki əsas növ fermentasiya mövcuddur: **(a)** etanol və **(b)** laktat, ionlaşmış süd turşusu.



çörəkçilikdə istifadə etmişlər. Xəmir maya göbələyinin alkoqol fermentasiyası ilə çıxan CO_2 qabarcıqlarına görə qabarıq.

Süd turşusu fermentasiyasında (Şəkil 9.17b) piruvat birbaşa NADH tərəfindən reduksiya edilərək NAD^+ ehtiyatını bərpa edir və CO_2 istehsalı olmadan son məhsul olaraq laktat açığa çıxır. (Laktat süd turşusunun ionlaşmış formasıdır.) Bəzi göbələk və bakteriyalar tərəfindən aparılan süd turşusu fermentasiyası yüngül sənayedə pendir və qatıq hazırlamaqda istifadə olunur.

Oksigen azlığında insanın əzələ hüceyrələri süd turşusu fermentasiyası ilə ATP istehsal edir. Bu, adətən

ağır fiziki fəaliyyət vaxtı, ATP istehsal edən şəkər katabolizminin sürəti əzələnin qandan oksigen alma sürətini keçəndə baş verir. Belə şəraitdə hüceyrə aerobik tənəffüsdən fermentasiyaya keçir. Əvvəllər bu proses nəticəsində yığılan laktatın bir gün sonra əzələ yorğunluğuna və ağrıya səbəb olduğu düşünülürdü. Lakin daha sonra əldə olunan dəlillər göstərdi ki, qan əmələ gələn əlavə laktatı bir saat içində əzələdən qaraciyərə daşıyır və burada sözügedən molekullar yenidən piruvata çevrilir. Buradakı oksigen bolluğu piruvatın yenidən mitoxondriyə daxil olub hüceyrə tənəffüsündə istifadə olunmasına imkan verir. (Ağır fiziki fəaliyyətdən bir gün sonra hiss edilən ağrılar güman ki, kiçik əzələ liflərinin zədələnilib iltihablanması nəticəsidir.)

Fermentasiyanın Anaerobik və Aerobik Tənəffüslə Müqayisəsi

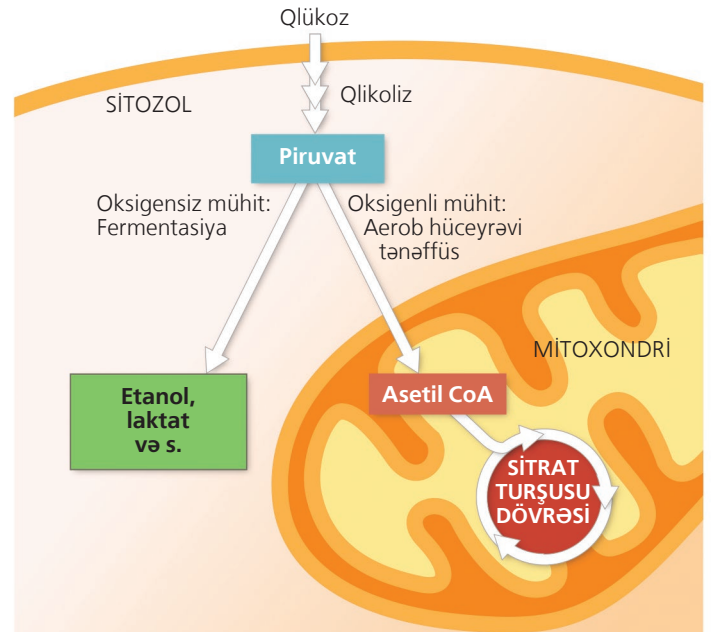
Fermentasiya, anaerobik tənəffüs və aerobik tənəffüs qidadakı kimyəvi enerjini istifadə edərək ATP istehsal etmənin alternativ yollarıdır. Qlikoliz hər üç metabolik yolda qlükozu və digər üzvi yanacaqları piruvata oksidləşdirib, substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə xalis 2 ATP istehsal edir. Hər üç prosesdə qlikolizdə qidadan elektronları qəbul edən oksidləşdirici NAD^+ molekulu-
dur.

Sözügedən yollar arasında əsas fərq qlikolizin davam edə bilməsi üçün NADH -in NAD^+ -ə geri çevrilmə formasıdır. Fermentasiyada sonuncu elektron qəbuledicisi piruvat (süd turşusu fermentasiyası) və ya asetaldehid (alkoqol fermentasiyası) kimi üzvi molekullardır. Hüceyrəvi tənəffüsdə isə NADH tərəfindən daşınan elektronlar elektron daşıma zəncirinə ötürülərək qlikoliz üçün lazım olan NAD^+ bərpa olunur.

Bir digər əhəmiyyətli fərq isə istehsal olunan ATP-nin miqdarıdır. Fermentasiya substrat səviyyəsində fosforlaşma vasitəsilə iki molekul ATP istehsal edir. Elektron daşıma zənciri olmadan piruvatdakı enerjini istifadə etmək mümkün deyil. Hüceyrəvi tənəffüsdə isə piruvat mitoxondridə tamamilə oksidləşir. Bu prosesdə açığa çıxan enerjinin böyük hissəsi NADH və FADH_2 -də elektronlar şəklində elektron daşıma zəncirinə ötürülür. Burada elektronlar bir sıra redoks reaksiyası yolu ilə pillə-pillə sonuncu elektron qəbuledicisinə doğru düşürlər. (Aerobik tənəffüsdə sonuncu elektron qəbuledicisi oksigen, anaerobik tənəffüsdə isə elektromənfiliyi oksigendən daha az olan başqa bir molekul olur.) Pilləli elektron daşınması oksidləşdirici fosforlaşmaya güc verərək ATP istehsalına yol açır. Buna görə də hüceyrə tənəffüsü hər şəkər molekuluna görə fermentasiya ilə müqayisədə daha çox enerji toplayır. Aerobik tənəffüs hər qlükozu molekuluna 32 molekul ATP istehsal edə bilər – fermentasiyadan 16 dəfə artıq.

Məcburi anaeroblar adlanan bəzi orqanizmlər ancaq fermentasiya və ya anaerobik tənəffüs edə bilirlər. Hətta mühitdə oksigenin olması onların yaşamalarına maneə ola bilər; hüceyrədə müvafiq qorunma sistemləri olmadıqda, oksigenin bəzi formaları zəhərli ola bilər. Onurğalıların beyin hüceyrələri kimi

Şəkil 9.18 Piruvat katabolizmin vacib kəsişmə nöqtələrinəndir. Qlikoliz həm fermentasiya, həm də hüceyrə tənəffüsü zamanı baş verir. Qlikolizin son məhsulu olan piruvat qlükozu oksidləşdirən katabolik yolların ayrıcında yerləşir. Həm aerobik hüceyrə tənəffüsü, həm də fermentasiya edə bilən fakultativ anaerob və əzələ hüceyrələrində oksigenin varlığından asılı olaraq, piruvat bu iki yoldan birinə ötürülür.



bəzi hüceyrə növləri piruvatı ancaq aerobik tənəffüs yolu ilə oksidləşdirir və fermentasiya edə bilmir. Maya göbələkləri və bir çox bakteriya da daxil olmaqla, digər orqanizmlər yaşamaq üçün lazımi ATP-ni fermentasiya və ya tənəffüs yolu ilə istehsal edə bilirlər. Belə növlərə **fakultativ anaerob** deyilir. Hüceyrə səviyyəsində əzələ hüceyrələrimiz fakultativ anaeroblar kimi davranırlar. Belə hüceyrələrdə piruvat iki fərqli katabolik yolun kəsişməsində yerləşir (**Şəkil 9.18**). Aerobik şəraitdə piruvat asetil CoA-ya çevrilir və oksidləşmə aerobik tənəffüs yolu ilə sitrat turşusu dövrəsində də davam edir. Anaerobik şəraitdə süd turşusu fermentasiyası baş verir: Piruvat sitrat turşusu dövrəsindən kənarlaşdırılır və NAD^+ -i yeniləmək üçün elektron qəbuledicisi olaraq istifadə edilir. Fermentasiya ilə tənəffüs vaxtı eyni miqdarda enerji istehsal etmək üçün fakultativ anaeroblar fermentasiya ərzində şəkəri çox daha yüksək sürətlə istifadə etməlidirlər.

Qlikolizin Təkamül Baxımından Əhəmiyyəti

TƏKAMÜL Qlikolizin fermentasiya və tənəffüsdə oynadığı rolun təkamüllə bağlı əsasları var. Yerin atmosferində oksigen əmələ gəlməzdən öncə qədim prokariotların qlikolizdən istifadəylə ATP istehsal etdikləri təxmin olunur. Bilinən ən qədim bakteriya fosili 3.5 milyard il bundan əvvələ aid olsa da, atmosferdə nəzərəcarpan miqdarda oksigenin yığılması yalnız 2.7 milyard il bundan əvvələ təsadüf edir. Bu O_2 -ni sianobakteriyalar fotosintezin yan məhsulu olaraq istehsal etməyə başlamışdılar. Buna görə də ilkin prokariotlar ATP-ni ola bilsin

daxil olur. Beta oksidləşmə zamanı NADH və FADH₂ də istehsal olunur; bu molekullar elektron daşıma zəncirinə daxil olub əlavə ATP istehsalına şərait yaradır. Karbohidratlarla müqayisədə daha yüksək enerji səviyyəli (C–H rabitələrində iştirak edən karbon və hidrogen arasında bərabər olaraq paylaşılan) elektronlara sahib olduqlarına və kimyəvi strukturuna görə yağ turşuları əla yanacaqdır. Tənəffüs vasitəsilə oksidləşdirilmiş yağın bir qramı hüceyrəyə eyni yolla parçalanmış karbohidratın bir qramından təxminən iki dəfə artıq ATP qazandırır. Məhz yağın hər qramında bu qədər çox enerji toplandığına üçün, təəssüf ki, çəki itirməyə çalışan adamlar çox əziyyət çəkməli olurlar.

Biosintez (Anabolik Yollar)

Hüceyrəyə enerjiden əlavə, maddələr də lazımdır. Qidadakı üzvi molekulların heç də hamısı ATP istehsal etmək üçün yanacaq olaraq oksidləşdirilmir. Qida kaloridən əlavə, hüceyrənin öz molekullarını istehsal etmək üçün ehtiyac duyduğu karbon gövdələrini də təmin etməlidir. Həzmlə əldə olunan monomerlərin bəziləri birbaşa istifadə olunur. Məsələn, qidadakı proteinin hidrolizindən əldə olunan amin turşular orqanizmin öz proteinlərinə əlavə oluna bilər. Lakin çox vaxt bədən qidada lazımi formada mövcud olmayan müəyyən molekullara ehtiyac duyur. Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsində ara maddələri kimi yaranan maddələr anabolik yollara çəkilərək, hüceyrənin ehtiyac duyduğu molekullar üçün istifadə edilir. Məsələn, insan sitrat turşusu dövrəsi maddələrini dəyişdirərək proteinlərindəki 20 növ amin turşusunun təxminən yarısını özü istehsal edə bilər; yerdə qalan amin turşu növləri isə qida ilə təmin edilməli olan “zəruri amin turşular”dır. Bundan əlavə, piruvatdan qlükoz, asetil CoA-dan yağ turşuları istehsal etmək olur. Əlbəttə, bu anabolik və biosintetik yollar ATP-ni istehsal yox, istehlak edir.

Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsi hüceyrədə ehtiyac yarandıqca bir növ molekulun digərinə çevrilməsinə imkan verən metabolik ötürücü rolunu da oynayır. Məsələn, qlikolizdə ara maddə olaraq yaranan dihidroksiaseton fosfat (Şəkil 9.9, 5-ci mərhələ) yağların ən əsas prekursorların birinə çevrilə bilər. Buna görə də qida qəbulu normadan yüksək olanda, qidanın özündə yağ çox olmasa belə bədəndə yağ yaranır. Metabolizm hərtərəfli və şəraitə uyğunlaşan prosesdir.

Hüceyrə Tənəffüsünün Əks-əlaqə Mexanizmləri ilə Tənzimi

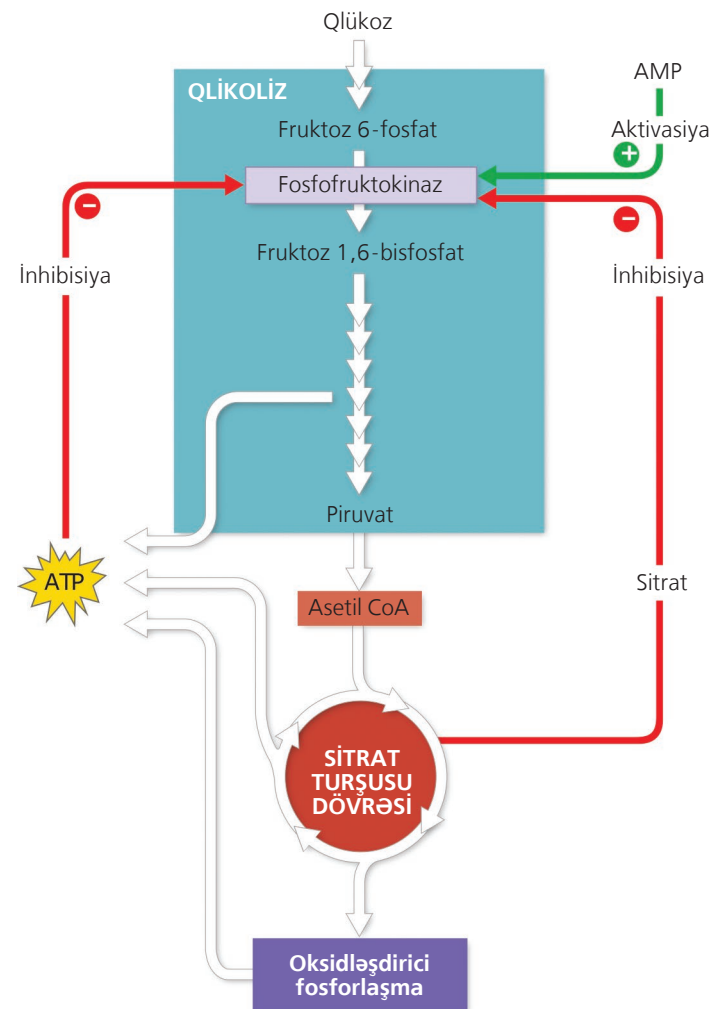
Təməl prinsiplərdən olan tələb və təklif prinsipi metabolik iqtisadiyyatı tənzimləyir. Hüceyrə müəyyən maddəni ehtiyacı olandan artıq istehsal edərək enerji israf etmir. Məsələn, müəyyən amin turşu qalığı yaranarsa, həmin amin turşunu sitrat turşusu dövrəsi ara maddələrindən istehsal edən anabolik yol bağlanır. Bu növ tənzimin əsas mexanizmi əks-əlaqə inhibisiyasıdır. Anabolik yolun son məhsulu, həmin yolun erkən mərhələlərini katalizləyən enzimi inhibisiya edir (Şəkil

8.21). Bununla da vacib metabolik ara maddələrin daha təcili lazım olduqları yollardan çıxarılmasının qarşısı alınır.

Hüceyrə öz katabolizmini də tənzimləyir. Həddən artıq fəal hüceyrədə ATP ehtiyacı azalır və tənəffüs sürətlənməyə başlayır. ATP ehtiyacı qəşləndiqdə, tənəffüs yavaşlayır və dəyərli üzvi molekullar başqa məqsədlər üçün istifadə olunur. Tənzimlənmə burada da katabolik yolun strateji nöqtələrindəki enzim fəaliyyətinin idarə olunmasından asılıdır. **Şəkil 9.20**-də göstəriləndiyi kimi, açar nöqtələrdən biri qlikolizin 3-cü mərhələsini katalizləyən fosfofruktokinazdır. Bu mərhələ substratı dönməz şəkildə qlikoliz yoluna salan birinci mərhələdir. Hüceyrə bu mərhələnin sürətini tənzimləyərək bütün katabolik prosesi idarə edə bilər. Ona görə də fosfofruktokinazı tənəffüsün dirijoru adlandırmaq olar.

Fosfofruktokinaz xüsusi inhibitor və aktivatorların

▼ Şəkil 9.20 Hüceyrə tənəffüsünün tənzimlənməsi. Allosterik enzimlər tənəffüs prosesinin müxtəlif nöqtələrində yerləşib, qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsinin sürətini tənzimləyən inhibitor və aktivatorlara reaksiya verirlər. Qlikolizin erkən mərhələsini tənzimləyən fosfofruktokinaz (Şəkil 9.9, 3-cü mərhələ) da belə bir enzimdir. ADP-dən yaranan AMP onu aktivləşdirir, ATP və sitrat isə, əksinə, inhibisiya edir. Bu əks-əlaqə mexanizmi tənəffüs sürətini hüceyrənin katabolik və anabolik ehtiyaclarına uyğun olaraq dəyişdirir.



birleşdiyi reseptor sahələrinə sahib olan allosterik enzimdir. Bu enzim ATP tərəfindən inhibisiya edilir, ADP-dən yaranan AMP (adenozin monofosfat) tərəfindən aktivləşdirilir. ATP-nin yığılması ilə enzim tormozlanır və qlikoliz yavaşlayır. Hüceyrədə ATP istifadəsi ilə ADP-nin (və AMP-nin) yaranma sürəti ATP-nin bərpa sürətini üstələdikcə enzim yenidən aktivləşir. Fosfofruktokinaz sitrat turşusu dövrəsinin ilk məhsulu olan sitrata qarşı da həssasdır. Sitrat mitoxondridə yığılmağa başladığında, bu molekullardan bəziləri sitozola keçərək fosfofruktokinazı inhibisiya edir. Bu mexanizm qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsi sürətini sinxronlaşdırmağa kömək olur. Sitrat yığıldıqca qlikoliz yavaşlayır, sitrat turşusu dövrəsinə piruvat və ondan yaranan asetil qrupu axını zəifləyir. ATP-yə ehtiyacının artması ilə və ya anabolik yollar sitrat turşusu dövrəsinin ara maddələrini istifadə etdikcə, sitrat istehlakı artır və buna cavab olaraq, qlikoliz sürətlənərək tələbatı ödəyir. Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsinin başqa mərhələlərini katalizləyən enzimlərin tənzimi də metabolik tarazlığı gücləndirir. Hüceyrələr qənaətcil olub, metabolik dəyişikliklərə dərhal cavab verə bilirlər.

Hüceyrə tənəffüsü kimi metabolik yollar orqanizmlər üçün mərkəzi rol oynayır. Şəkil 9.2-yə bir daha nəzər salaraq, hüceyrə tənəffüsünü ekosistemdə enerji axını və kimyəvi dövrənin geniş çərçivəsinə yerləşdirin. Bizi həyatda saxlayan enerji hüceyrə tənəffüsü tərəfindən *istehsal olunmur, açığa çıxarılır*. Biz fotosintez tərəfindən qidada toplanmış enerjini istifadə etməklə məşğuluq. Növbəti fəsildə fotosintezin işıq enerjisini necə tutub kimyəvi enerjiyə çevirdiyini öyrənəcəyik.

YOXLAMA 9.6

- ƏLAQƏ QUR** ➤ Yağla (Şəkil 5.9) karbohidratın (Şəkil 5.3) strukturunu qarşılaşdırın. Struktural olaraq yağ daha yaxşı yanacaq edən nədir?
- İnsan hansı şəraitdə yağ molekulları istehsal edər?
- VİZUAL BACARIQ** ➤ Oksigen və ATP ehtiyatını istifadə edib qurtarmış əzələ hüceyrəsində nə baş verər? (Şəkil 9.18 və 9.20-ni nəzərdən keçirin.)
- VİZUAL BACARIQ** ➤ Ağır məşq zamanı əzələ hüceyrəsi qatı kimyəvi enerji qaynağı olaraq yağdan istifadə edə bilərmə? Cavabınızı izah edin. (Şəkil 9.18 və 9.19-u nəzərdən keçirin.)

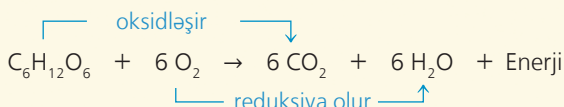
7 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 9.1

Katabolik yollar üzvi yanacağı oksidləşdirərək enerji açığa çıxarır

- Hüceyrələr qlükoza və digər üzvi yanacaqları parçalayaraq onlardan ATP formasında kimyəvi enerji əldə edir. **Fermentasiya** qlükozun qismən və oksigensiz parçalandığı prosesdir. **Hüceyrə tənəffüsü** isə qlükozun tamamilə parçalandığı prosesdir. **Aerobik tənəffüsdə** oksigen reaktiv olaraq istifadə olunur; **anaerobik tənəffüsdə** kimyəvi enerji başqa maddələrin köməkliyi ilə oxşar proseslə oksigensiz toplanır.
- Hüceyrə qida molekullarındakı enerjini əldə etmək üçün **redoks reaksiyalarından** faydalanır; bu reaksiyalarda bir maddə qismən və ya tam şəkildə elektronlarını digərinə ötürür. Elektronların qismən və ya tamamilə itirilməsi **oksidləşmə**, qismən və ya tam şəkildə əlavə olunması isə **reduksiya**dır. Aerobik tənəffüs zamanı qlükoza ($C_6H_{12}O_6$) CO_2 -yə oksidləşir, O_2 isə H_2O -ya reduksiya olunur.



- Elektronlar qlükoza və digər üzvi maddələrdən oksigenə keçdikdə potensial enerji itirilir. Elektronlar adətən əvvəl

NAD^+ -ə keçərək onu reduksiya edir və nəticədə, NADH əmələ gəlir. Daha sonra elektronlar NADH-dan **elektron daşıma zəncirinə** ötürülür ki, onlar burada enerji açığa çıxan mərhələlərdən keçərək O_2 -yə daşınır. Açığa çıxan enerji ATP istehsalı üçün istifadə olunur.

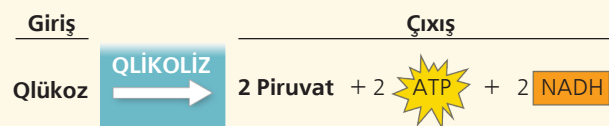
- Aerobik tənəffüs üç mərhələdə baş verir: (1) **qlikoliz**, (2) piruvatın oksidləşməsi və **sitrat turşusu dövrəsi** və (3) **oksidləşdirici fosforlaşma** (elektron daşınması və kemiosmoz).

Hüceyrə tənəffüsündə baş verən ATP istehsal edən oksidləşdirici fosforlaşma ilə substrat səviyyəsində fosforlaşma prosesləri arasındakı fərqi izah edin.

BAŞLIQ 9.2

Qlikoliz qlükodu piruvata oksidləşdirərək kimyəvi enerjini toplayır

- Qlikoliz** qlükodu sitrat turşusu dövrəsində istifadə oluna bilən iki molekul piruvata parçalayan və bir qlükoza başına xalis 2 ATP və 2 NADH istehsal edən reaksiya zənciridir.

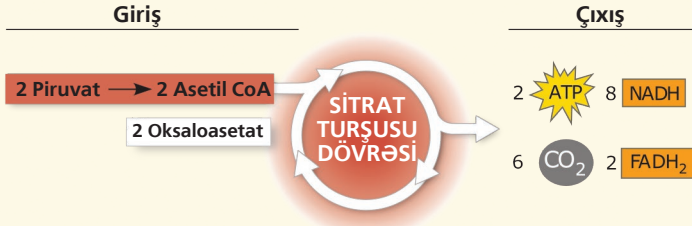


- Qlikolizin hansı reaksiyaları ATP və NADH istehsalı üçün enerji mənbəyidir?**

BAŞLIQ 9.3

Piruvat oksidləşdikdən sonra sitrat turşusu dövrəsi üzvi molekulların enerji istehsal edən oksidləşməsini tamamlayır

- Piruvat eukariotlarda mitoxondriyə daxil olaraq ilk öncə asetil CoA molekuluna oksidləşir. Daha sonra oksidləşmə sitrat turşusu dövrəsində davam edir.

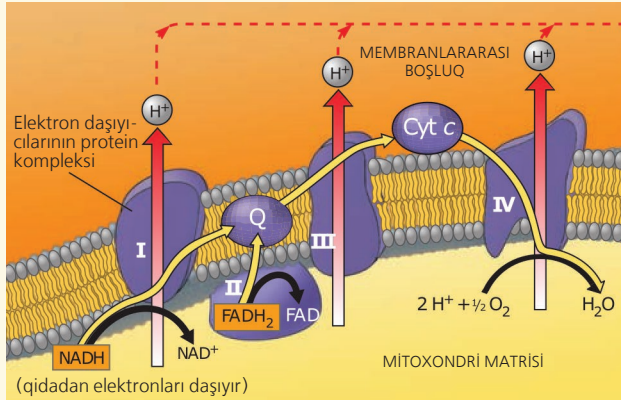


- ? Hansı məhsullar qlükozun hüceyrə tənəffüsü ilə tam şəkildə oksidləşdiyini göstərir?

BAŞLIQ 9.4

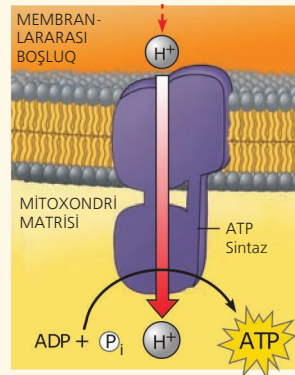
Kemiosmoz oksidləşdirici fosforlaşma zamanı elektron daşınmasını ATP sintezi ilə qoşalaşdırır

- NADH və FADH₂ elektronları elektron daşıma zəncirinə ötürür. Elektronlar enerji açığa çıxaran mərhələlərdən keçərək zəncir boyu aşağı düşür. Sonda elektronlar O₂ molekuluna çataraq, onu H₂O-ya reduksiya edir.



- Elektron daşıma zənciri boyu elektron daşınması protein komplekslərini mitoxondri matrisindən membranlararası boşluğa H⁺ vurmağa sövq edərək, enerjinin **proton-hərəkətverici qüvvə** olaraq yığılmasını təmin edir. H⁺ ATP sintaz üzərindən matrisə doğru **kemiosmoz** adlanan proseslə diffuziya etdikcə, ADP-nin ATP-yə fosforlaşması üçün lazım olan enerji əldə olunur.
- Qlükozdakı enerjinin 34%-i hüceyrəvi tənəffüs ilə ATP-yə ötürülür və nəticədə ən çox təxminən 32 ATP istehsal olunur.

- ? ATP sintazın ATP istehsal etmə mexanizmini izah edin. ATP sintaza təsadüf olunan üç məkan sadalayın.



BAŞLIQ 9.5

Fermentasiya və anaerobik tənəffüs hüceyrəyə oksigen istifadə etmədən ATP istehsalına imkan yaradır

- Qlikoliz oksigenin varlığından asılı olmayaraq substrat səviyyəsində fosforlaşma ilə 2 ATP istehsal edir. Anaerobik şəraitdə anaerobik tənəffüs və ya fermentasiya baş verir. Anaerobik tənəffüsdə elektron daşıma zənciri olsa da, sonuncu elektron qəbuledicisi oksigen deyil. Fermentasiyada NADH-dakı elektronlar piruvata və ya ondan əmələ gələn başqa bir maddəyə ötürülür və qlükozu oksidləşdirmək üçün lazım olan NAD⁺ ehtiyatı bərpa olunur. Fermentasiyanın ən çox rast gəlinən iki növü **alkoqol** və **süd turşusu fermentasiyasıdır**.
- Fermentasiya, aerobik və anaerobik tənəffüsün hər biri qlükozu oksidləşdirmək üçün qlikolizdən istifadə etsə də, sonuncu elektron qəbuledicilərinə və elektron daşıma zəncirinin istifadəsinə görə bir-birindən fərqlənir. Tənəffüs daha çox ATP toplayır; son elektron qəbuledicisi O₂ olan aerobik tənəffüs fermentasiyadan təxminən 16 dəfə çox ATP istehsal edir.
- Qlikoliz demək olar ki, bütün canlılarda təsadüf olunan prosesdir və güman edilir ki, atmosferdə O₂-nin əmələ gəlməsindən daha əvvəl, qədimi prokariotlarda yaranmışdır.

- ? Hansı proses daha çox ATP istehsal edir: fermentasiya, yoxsa anaerobik tənəffüs? İzah edin.

BAŞLIQ 9.6

Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsi bir çox başqa metabolik yollarla əlaqəlidir

- Katabolik yollar müxtəlif növ üzvi molekuldakı elektronları hüceyrə tənəffüsünə yönləndirir. Karbohidratların çoxu qlükoza çevrildəndən sonra qlikolizə daxil ola bilər. Proteinlərdəki amin turşular oksidləşməzdən əvvəl deaminləşməlidirlər. Yağlardakı yağ turşuları **beta oksidləşmə** ilə iki karbonlu hissəciklərə parçalandıqdan sonra sitrat turşusu dövrəsinə asetil CoA olaraq daxil olur. Anabolik yollar birbaşa qidadakı kiçik molekullardan, yaxud qlikoliz və ya sitrat turşusu dövrəsinin aralıq maddələrindən istifadə edərək müxtəlif maddələr inşa edə bilərlər.
 - Hüceyrə tənəffüsü qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsinin əsas nöqtələrindəki allosterik enzimlərlə tənzimlənir.
- ? Qlikoliz və sitrat turşusu dövrəsi kimi katabolik yolların hüceyrə metabolizmində anabolik yollarla necə kəsişdiyini təsvir edin.

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

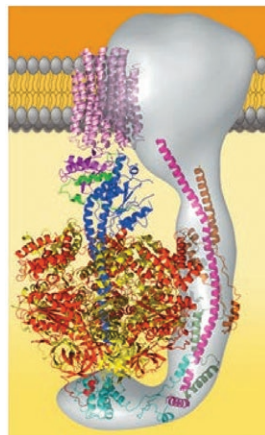
- Oksidləşdirici fosforlaşmada ATP sintazla ATP istehsalına birbaşa güc verən enerji mənbəyi hansıdır?
 - Qlükoz və başqa üzvi maddələrin oksidləşməsi
 - Elektronların elektron daşıma zənciri boyu axması
 - ATP sintazın yerləşdiyi membranın ətrafındakı H⁺-in qatılıq qradienti
 - Fosfatın ADP-yə ötürülməsi
- Qlükozun fermentasiya və hüceyrə tənəffüsü ilə parçalanmasında ortaq metabolik yol hansıdır?
 - Sitrat turşusu dövrəsi
 - Elektron daşıma zənciri
 - Qlikoliz
 - Piruvatın laktata reduksiyası

3. Aerobik oksidləşdirici fosforlaşmada elektron daşıma zəncirinin son elektron qəbuledicisi hansıdır?
 A) Oksigen B) Su
 C) NAD⁺ D) Piruvat
4. Mitoxondridə ekzerqonik redoks reaksiyaları ...
 A) prokariotlarda ATP sintezini aparmaq üçün enerji mənbəyidir.
 B) proton qradientini yaratmaq üçün lazım olan enerjini təmin edir.
 C) karbon atomlarını karbon dioksiddə reduksiya edir.
 D) fosforlaşmış aralıq maddələr yolu ilə enderqonik reaksiyalarla qoşalaşmışdır.

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

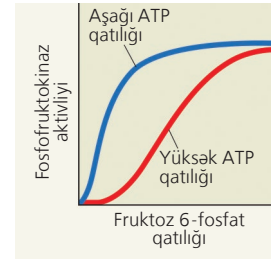
5. Aşağıdakı reaksiyada oksidləşdirici hansıdır?
 $\text{Piruvat} + \text{NADH} + \text{H}^+ \rightarrow \text{Laktat} + \text{NAD}^+$
 A) Oksigen B) NADH
 C) Laktat D) Piruvat
6. Elektronlar mitoxondrinin elektron daşıma zəncirləri boyu axdıqca aşağıdakı dəyişikliklərdən hansı baş verir?
 A) Matrisin pH-ı artır.
 B) ATP sintaz aktiv nəqliyyatla proton vurur.
 C) Elektronlar sərbəst enerji əldə edir.
 D) NAD⁺ oksidləşir.
7. Katabolizmdən çıxan karbon dioksidin çoxu hansı prosesdə əmələ gəlir?
 A) Qlikoliz
 B) Sitrat turşusu dövrəsi
 C) Süd turşusu fermentasiyası
 D) Elektron daşınması
8. **ƏLAQƏ QUR** Şəkil 9.9-dakı 3-cü mərhələ qlikolizin əsas tənzimlənmə nöqtələrindəndir. Fosfofruktokinaz ATP və əlaqəli molekullar tərəfindən allosterik olaraq tənzimlənir (Başlıq 8.5). Qlikolizin bütün məhsullarını nəzərə alaraq, ATP-nin fosfofruktokinaz üçün aktivator, yoxsa inhibitor olduğuna qərar verin. Cavabınızı izah edin. (Qeyd: ATP-ni enzim substratı olaraq deyil, allosterik tənzimləyici kimi diqqətə alın.)
9. **ƏLAQƏ QUR** Şəkil 7.17 və 7.18-də göstərilən proton nasosu bir növ ATP sintazdır (Şəkil 9.14). Bu iki şəkildə göstərilən prosesləri qarşılaşdıraraq aktiv və ya passiv nəqliyyatda iştirak edib-etmədiklərini təyin edin. (Başlıq 7.3 və 7.4)

10. **VİZUAL BACARIQ** Kompüter modeli ATP sintazın hər biri bir neçə polipeptiddən ibarət dörd hissəsini təsvir edir (Boz hissə tədqiqat mövzudur). Şəkil 9.14 əsasında, bu molekulyar mühərrikin rotor, stator, daxili çubuq və katalitik qulpunu göstərin.



Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

11. **DATANI ŞƏRH ET** Fosfofruktokinaz qlükoz parçalanmasının erkən mərhələsində fruktoz 6-fosfata təsir edən molekuludur. Bu enzimin tənzimi şəkərin qlikoliz yoluna davam edib-etməyəcəyini təyin edir. Qrafikə görə, fosfofruktokinaz hansı şəraitdə daha fəaldır? Qlikoliz və metabolizmin bu enzim tərəfindən tənzimlənməsi haqda bildiklərinizdən yola çıxaraq, fosfofruktokinaz fəaliyyətinin ATP qatılığından asılı olaraq necə dəyişdiyini izah edin. Enzimin tənzimlənmə mexanizminin məhz bu şəkildə təkamülünü necə izah etmək olar?



12. **TƏSVİR ET** Qrafik fəal şəkildə tənəffüs edən hüceyrəyə aid mitoxondrinin daxili membranı ətrafındakı pH fərqi zamanla necə dəyişməsinə göstərir. Şaquli oxla göstərilmiş nöqtədə mitoxondrinin ATP sintaz fəaliyyətini spesifik şəkildə və tamamilə inhibisiya edən metabolik zəhər əlavə edilir. Qrafik necə davam edər? Çəkdiyiniz xətti izah edin.
13. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** ATP sintaz prokariot plazma membranı, mitoxondri və xloroplastlarda vardır. (a) Bu eukariot orqanelləri və prokariotlar arasındakı təkamül əlaqəsini açıqlayacaq hipotez irəli sürün. (b) Bu mənbələrdən alınmış ATP sintazların aminturşu ardıcılıqları sözügedən hipotezi təsdiqləmək və ya rədd etmək üçün necə istifadə oluna bilər? İzah edin.
14. **ELMİ TƏDQIQAT** 1930-cu illərdə bəzi həkimlər çəkiddən qurtulmağa çalışan xəstələrə aşağı dozada dinitrofenol adlı dərman yazırdılar. Bəzi xəstələr vəfat etdikdən sonra bu təhlükəli metod istifadə olunmadı. Dinitrofenol mitoxondri daxili membranının lipid qoşalayını H⁺-ə keçirici hala gətirərək kemiosmoz mexanizmini dayandırır. Bu mexanizm arıqlamağa və ölümə necə gətirib çıxara bilər?
15. **ESSE: QURULUŞ** Qısa bir inşaa ilə (100-150 söz) oksidləşdirici fosforlaşmanın – membranda düzülmüş elektron daşıma zəncirindəki redoks reaksiyalarından alınan enerji ilə ATP istehsalının – bioloji iyerarxiyanın hər yeni səviyyəsində yaranan yeni xassələrə necə bir misal olduğunu izah edin.

16. SİNTEZ



Koenzim Q (CoQ) qida əlavəsi olaraq satılır. Bir şirkət CoQ üçün bu marketing devizindən istifadə etmişdir: “Qəlbinizə ən çox arzuladığı yanacaq verin.” Koenzim Q-nin hüceyrədəki rolunu nəzərə alaraq bu iddianı tənqid edin. Sizcə bu məhsul ürək fəaliyyətinə hansı yolla kömək edə bilər? CoQ hüceyrə tənəffüsündə “yanacaq” kimi istifadə olunurmu?

Fotosintez

10

▲ Şəkil 10.1 Günəş bu enliyarpaqlı ağacın gövdə, budaq və yarpaqlarının əmələ gəlməsində nə rol oynayır?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 10.1** Fotosintez işıq enerjisini qidadakı kimyəvi enerjiyə çevirir
- 10.2** Işıq reaksiyaları günəş enerjisini ATP və NADPH-dəki kimyəvi enerjiyə çevirir
- 10.3** Calvin dövrəsi ATP və NADPH-dəki kimyəvi enerjini istifadə edərək, CO_2 -ni şəkərə reduksiya edir
- 10.4** İsti və quru iqlimlərdə karbon tutulmasının alternativ yolları təkamül etmişdir
- 10.5** Həyat fotosintezdən asılıdır

▼ Digər orqanizmlər də fotosintezdən yararlanır.



Biosferi Bəsləyən Proses

Yer kürəsindəki həyat enerjisi günəşdən gəlir. Bitki və digər fotosintetik orqanizmlər **xloroplast** adlı hüceyrəvi orqanellərə sahibdirlər. Xloroplastdakı xüsusi molekulyar komplekslər günəşdən 150 milyon km məsafə qət etmiş işıq enerjisini tutub, şəkər və başqa üzvi molekulardakı kimyəvi enerjiyə çevirir. Bu çevirmə prosesinə **fotosintez** deyilir. Fotosintezi ekoloji kontekstdə öyrənməklə işə başlayaq.

Fotosintez birbaşa və dolaylı yollarla, demək olar ki, bütün canlılar aləmini bəsləyir. Canlı enerji və karbon gövdəsi üçün lazım olan üzvi maddələri iki əsas yolla əldə edir: avtotrof və heterotrof qidalanma. **Avtotroflar** “özünü qidalandıran”lardır (*auto* öz, *trophos* isə qidalandıran deməkdir); onlar qidalarını başqa canlılardan əldə etmir. Avtotroflar üzvi molekulaları xaricdən əldə etdikləri CO_2 və digər qeyri-üzvi xam maddədən istehsal edir. Bu canlılar digər qeyri-avtotrof orqanizmlər üçün üzvi maddə mənbəyi olduğundan, bioloqlar avtotroflara biosferin **istehsalçıları** deyirlər.

Bitkilərin demək olar ki, hamısı avtotrofdur; onlar qida kimi sadəcə torpaqdan su və minerallara, havadan isə karbon dioksida ehtiyac duyurlar. Daha dəqiq desək, bitkilər işığı enerji mənbəyi kimi istifadə edib üzvi maddə istehsal edə bilən fototroflardır (Şəkil 10.1). Yosunlar,

müəyyən təkhüceyrəli eukariotlar və bəzi prokariotlar da fotosintez edə bilir (**Şəkil 10.2**). Bu fəsildə sadaladığımız digər qruplara qısaca toxunsaq da, əsas diqqətimizi bitkilərə verəcəyik. Prokariot və yosunlarda müşahidə olunan avtotrof qidalanma növlərinə Başlıq 27.3-də nəzər salacağıq.

▼ Şəkil 10.2 Fotoavtotroflar. Bu orqanizmlər işıq enerjisindən üzvi molekulların istehsalı üçün karbon dioksid və çox vaxt su istifadə edirlər. Onlar həm özlərini, həm də bütün canlılar aləmini bəsləyir. Quruda **(a)** bitkilər əsas qida istehsalçılarıdır. Sudakı fotoavtotroflara təkhüceyrəli və **(b)** kelp kimi çoxhüceyrəli yosunlar; **(c)** *Euglena* kimi yosun olmayan təkhüceyrəli eukariotlar; **(d)** sianobakteriya adlı prokariotlar və **(e)** kükürd istehsal edən (hüceyrə içindəki sarı qabarcıqlar) çəhrayı kükürd bakteriyaları kimi başqa fotosintetik prokariotlar aiddir (c-e bəndləri işıq mikroskoplarıdır).



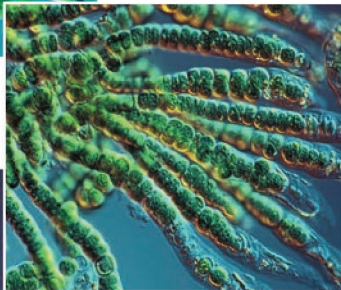
(a) Bitkilər



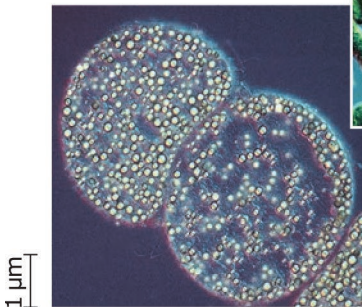
(b) Çoxhüceyrəli yosun



(c) Təkhüceyrəli eukariotlar



(d) Sianobakteriyalar



(e) Çəhrayı kükürd bakteriyaları

Heterotrof qidalanma üzvi maddə əldə etməyin ikinci əsas yoludur. Öz qidalarını istehsal edə bilməyən heterotroflar başqa canlılar tərəfindən istehsal olunan maddələrdən asılıdırlar (*hetero* başqa deməkdir). Heterotroflar biosferin *istehlakçı* canlıları adlanır. Başqası ilə qidalanmaya ən sadə nümunə olaraq heyvanın bitki və ya başqa orqanizmləri yeməsinə göstərə bilirik. Heterotrof qidalanmanın bu qədər bariz olmayan növləri də var. Bəzi heterotroflar ölü orqanizmlər, peyin və yerə düşmüş yarpaqlarla qidalanaraq və ya onları çürüdərək digər canlıların qalıqlarını istehlak edir; bu növ heterotroflara *çürüdücülər* deyilir. Göbələklərin çoxu və bir çox prokariot qidasını bu şəkildə təmin edir. İnsanlar da daxil olmaqla, heterotrofların, demək olar ki, hamısı bu və ya digər şəkildə qida və fotosintezin yan məhsulu olan oksigen üçün tamamilə fotoavtotroflardan asılıdırlar.

Yer kürəsinin fosil yanacağı yüz milyonlarla il bundan əvvəl ölmüş canlıların qalıqlarından əmələ gəlmişdir. Bu baxımdan, fosil yanacaqları qədim keçmişdə yığılmış günəş enerjisi ehtiyatıdır. Bu ehtiyatın hazırkı istifadə sürəti bərpa sürətini aşdığına görə alimlər alternativ yanacaq mənbəyi kimi fotosintezdən istifadə etməyin yollarını axtarırlar (**Şəkil 10.3**).

Bu fəsildə fotosintezin necə işlədiyini öyrənəcəksiniz. Fotosintezin ümumi prinsiplərini müzakirə etdikdən sonra onun iki mərhələsini ələ alacağıq: günəş enerjisini tutub kimyəvi enerjiyə çevirən işıq reaksiyaları və həmin kimyəvi enerjiden istifadə edərək üzvi qida

▼ Şəkil 10.3 Yosunlar alternativ yanacaq kimi. Gün işığının gücündən istifadə edərək fosil yanacaqlarına davamlı alternativ yaratmaq mümkündür. Məhsuldar bitki yağları istehsalçıları olan təkhüceyrəli yosun növləri fotobioreaktor adlanan uzun, şəffaf bəklərdə becərilir. Sadə bir kimyəvi proseslə "biodizel" əldə etmək və benzinlə qarışdıraraq və ya təklikdə işlədərək, nəqliyyat vasitələrində yanacaq kimi istifadə etmək olur.



ƏGƏR > Əsas məhsulu CO₂ olan fosil yanacaqlarının yandırılması atmosferdəki CO₂ qatılığına artmasının əsas səbəbidir. Alimlər yosunlarla dolu belə bəkləri stratejik olaraq zavodların yanında və maşınlarla dolu şəhərlərin küçələrində yerləşdirməyi təklif etmişdirlər. Fotosintezin necə bir proses olduğunu nəzərə alsaq, bu təklif nəyə görə məntiqi ola bilər?

molekulları istehsal edən Calvin dövrəsi. Sonda fotosintezin bəzi xüsusiyyətlərini təkamül nöqteyi-nəzərindən incələyəcəyik.

BAŞLIQ 10.1

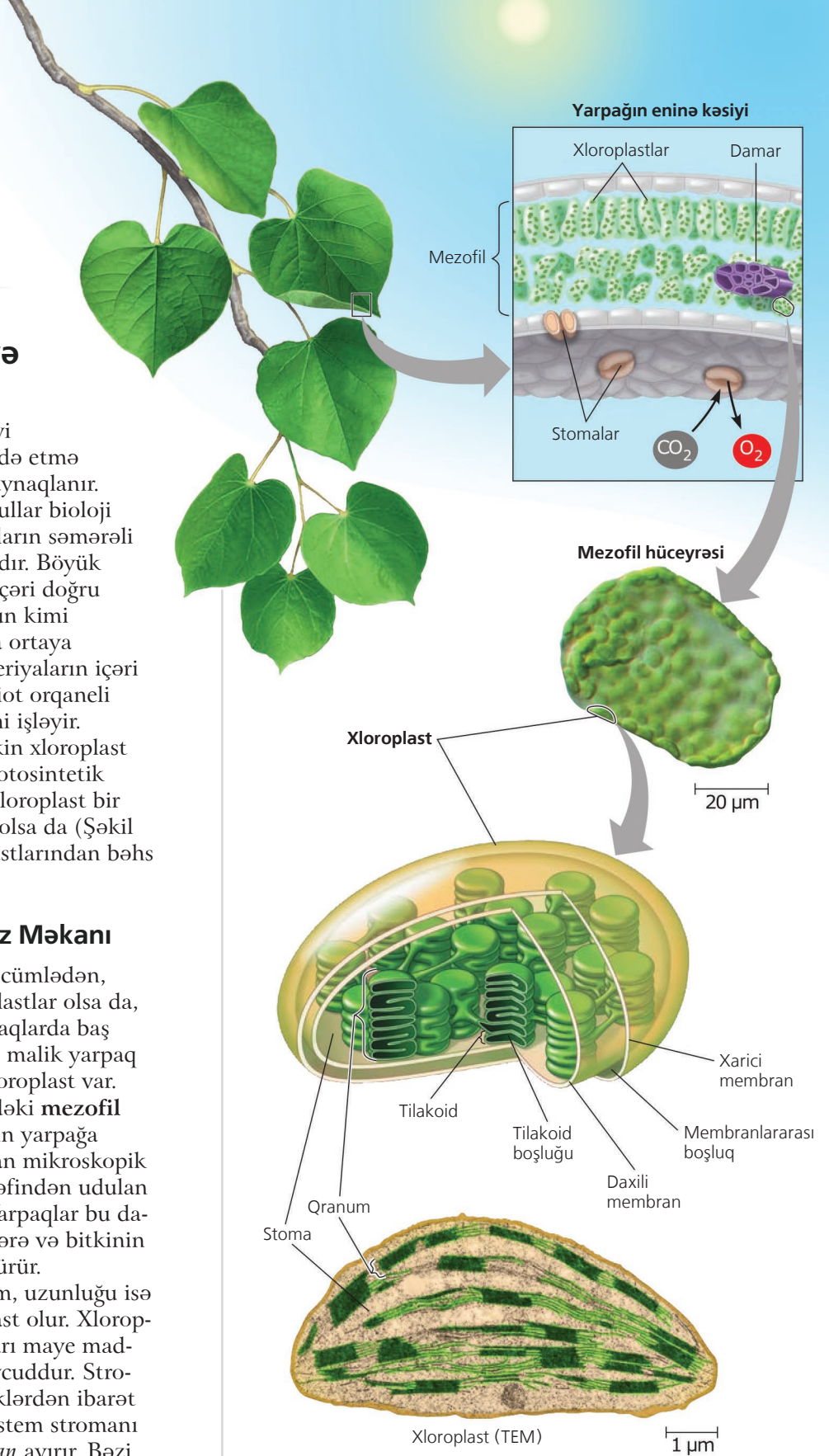
Fotosintez işıq enerjisini qidadakı kimyəvi enerjiyə çevirir

Orqanizmin işıq enerjisini tutub üzvi birləşmələr istehsal etmək üçün istifadə etmə bacarığı hüceyrənin strukturundan qaynaqlanır. Fotosintetik enzimlər və başqa molekullar bioloji membranda qruplaşıb lazımi reaksiyaların səmərəli şəkildə həyata keçməsinə imkan yaradır. Böyük ehtimalla, fotosintez prosesi ilk dəfə içəri doğru bükülmüş plazma membranında bunun kimi molekullara sahib bakteriya qrupunda ortaya çıxmışdır. Bu günkü fotosintetik bakteriyaların içəri bükülmüş plazma membranları eukariot orqanelli olan xloroplastın daxili membranı kimi işləyir. Endosimbiont nəzəriyyəyə əsasən, ilkin xloroplast əcdad eukariotun daxilində yaşayan fotosintetik prokariot olub. (Başlıq 6.5 və 25.3) Xloroplast bir sıra fotosintetik orqanizmdə mövcud olsa da (Şəkil 10.2), bu fəsildə əsasən bitki xloroplastlarından bəhs olunur.

Xloroplast: Bitkilərin Fotosintez Məkanı

Bitkinin bütün yaşıl hissələrində, o cümlədən, yaşıl gövdədə və kal meyvədə, xloroplastlar olsa da, bir çox bitkidə fotosintez əsasən yarpaqlarda baş verir (Şəkil 10.4). 1 mm² səth sahəsinə malik yarpaq parçasında təxminən yarım milyon xloroplast var. Xloroplastlar əsasən yarpağın daxilindəki **mezofil** toxumasında yerləşir. Karbon dioksidin yarpağa girişi və oksigenin çıxışı **stoma** adlanan mikroskopik dəliklərdə həyata keçirilir. Köklər tərəfindən udulan su damarlar ilə yarpaqlara çatdırılır. Yarpaqlar bu damarlardan istifadə edərək şəkəri köklərə və bitkinin digər qeyri-fotosintetik hissələrinə ötürür.

Adi mezofil hüceyrəsində eni 2-4 µm, uzunluğu isə 4-7 µm olan təxminən 30-40 xloroplast olur. Xloroplastlarda daxilindəki **stroma** adlanan yarı maye maddəni əhatələyən ikiqat membran mövcuddur. Stromanın içində **tilakoid** adlanan kisəciklərdən ibarət üçüncü membran sistemi var ki, bu sistem stromanı kisəciklərin içindəki **tilakoid boşluğundan** ayırır. Bəzi yerlərdə tilakoid kisəcikləri üst-üstə düzülərək **qranum** adlanan yığınlar əmələ gətirir. Yarpaqlara səciyyəvi rəngi verən yaşıl **xlorofil** pigmenti xloroplastın tilakoid membranlarında yerləşir. (Bəzi prokariotların fotosintetik membranları da tilakoid membran



▲ Şəkil 10.4 Bitki fotosintezinin baş verdiyi məkana baxış. Yarpaq bitkinin əsas fotosintez orqanıdır. Təsvir yarpaqdan başlayaraq, toxuma, hüceyrə, sonda isə fotosintezin baş verdiyi orqanel olan xloroplasta enir.

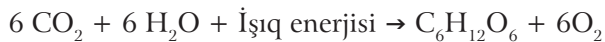
adlanır; Şəkil 27.8b.) Xloroplastda üzvi maddə istehsalı üçün lazımı enerjini verən xlorofil tərəfindən udulan işıq enerjisidir. Fotosintezin bitkilərdə baş verdiyi yeri gözdən keçirdiyimiz üçün, fotosintez prosesinin özünə yaxından baxa bilərik.

Fotosintezin Atomlarını İzləmək: Elmi Araşdırma

Alimlər əsrlər boyu bitkilərin qidanı necə istehsal etdiyini başa düşməyə çalışmışlar. Prosesin bəzi mərhələlərinin hələ də tam aydın deyil, lakin ümumi tənlik 1800-cü illərdən bəri bilinir: Işıqlı mühitdə bitkinin yaşıl hissələri karbon dioksit və sudan oksigen ilə üzvi birləşmə istehsal edir. Molekulyar formullardan istifadə edərək fotosintezi təşkil edən mürəkkəb kimyəvi reaksiya zəncirini qısaca bu kimyəvi tənliklə göstərə bilərik:

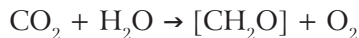


Burada fotosintezlə tənəffüsün əlaqəsini sadələşdirmək üçün qlükoza ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) göstərsə də, əslində fotosintezin məhsulu qlükoza istehsalında istifadə oluna bilən üçkarbonlu şəkərdir. Su tənliyinin hər iki tərəfində yazılır, çünki proses zamanı 12 molekul su sərf, 6 molekul su isə istehsal olunur. Suyun xalis istifadəsini göstərərək tənliyi daha da sadələşdirə bilərik:



Tənliyi bu şəkildə yazdıqda, fotosintezdə baş verən ümumi kimyəvi dəyişikliyin tənəffüs zamanı baş verən dəyişikliyin əksi olduğunu görürük (Başlıq 9.1). Hər iki metabolik proses bitkidə baş verir, ancaq irəlidə də görəcəyiniz kimi, xloroplast şəkər istehsal etmək üçün tənəffüsü sadəcə tərsinə çevirmir.

Fotosintez tənliyini 6-ya bölərək mümkün ən sadə formanı əldə edək:



Burada mötərizədə yazılmış CH_2O bu molekulun həqiqi şəkər yox, karbohidratların ümumi formulunu təmsil etdiyini göstərir (Başlıq 5.2). Başqa bir deyişlə, bir şəkər molekulunun istehsalı nəzəri olaraq, altı dəfə təkrarlanaraq, toplanıb bir qlükoza ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) əmələ gətirən bir karbon istehsalı kimi ələ alınır. İndi isə gəlin alimlərin fotosintez reaktivlərindəki və məhsullarındakı C, H və O elementlərini necə izlədiklərinə baxaq.

Suyun Parçalanması

Bitkinin buraxdığı O_2 -nin CO_2 -dən deyil, H_2O -dan gəldiyinin kəşfi fotosintezin işləmə mexanizmləri ilə bağlı ilk ipucularından biri idi. Xloroplast suyu hidrogen və oksigenə parçalayır. Bu kəşfdən əvvəl, əsas qəbul olunan hipotez fotosintezdə karbon dioksidin parçalanması ($\text{CO}_2 \rightarrow \text{C} + \text{O}_2$) və ardından suyun karbona əlavə olunması idi ($\text{C} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}]$). Bu hipotez fotosintezdə ortaya çıxan O_2 -nin mənbəyinin CO_2 olduğunu

təxmin edirdi. Lakin 1930-cu illərdə bu ideya Stanford Universitetində C. B. van Niel tərəfindən şübhə altına alındı. Van Niel karbohidratı CO_2 -dən istehsal edən, lakin O_2 buraxmayan bakteriyalarda fotosintezi araşdırırdı. Onun gəldiyi nəticə bu idi ki, ən azından bu bakteriyalarda CO_2 karbon və oksigenə parçalanmır. Bir qrup bakteriya fotosintezdə su əvəzinə hidrogen sulfid (H_2S) istifadə edir və tullantı məhsulu olaraq yaşıl kükdür qabarcıqları əmələ gətirirdi (bu qabarcıqları Şəkil 10.2e-də görə bilərsiniz). Bu kükdür bakteriyalarındakı fotosintezin kimyəvi tənliyi belədir:



Van Niel görə, bakteriya H_2S -i parçalayıb, yaranan hidrogeni şəkər istehsalında istifadə edirdi. Ardından bu ideyanı daha da ümumiləşdirib, bütün fotosintetik orqanizmlərin hidrogen mənbəyinə ehtiyacı olduğunu, lakin bu hidrogen mənbəyinin canlıdan-canlıya dəyişə bildiyini ortaya atdı:

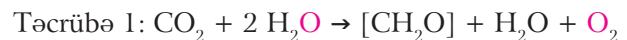
Kükürd bakteriyaları: $\text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{S} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{S}$

Bitkilər: $\text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$

Ümumi: $\text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{X} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{X}$

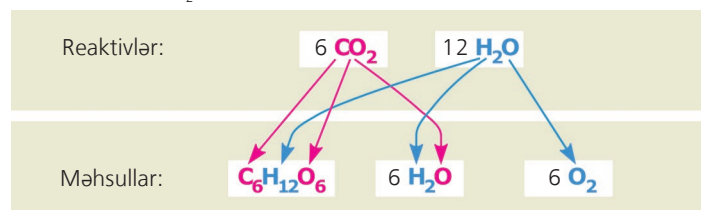
Van Niel buradan bitkilərin sudakı hidrogeni elektron mənbəyi olaraq istifadə etmək üçün suyu parçaladığını və yan məhsul olaraq O_2 açığa çıxardığını başa düşdü.

Təxminən 20 il sonra alimlər oksigen atomlarının fotosintezdə keçdiyi yolu izləmək üçün ağır izotop olan oksigen-18 (^{18}O) atomunu izləyici olaraq istifadə edib van Nielin hipotezini təsdiqlədilər. Eksperimentlər göstərdi ki, izləyicinin mənbəyi yalnız su olanda bitkidən çıxan O_2 molekulları ^{18}O ilə işarələnmiş olur (təcrübə 1). ^{18}O bitkiyə CO_2 içində verilsə, çıxan O_2 izotopla işarələnmiş olmur (təcrübə 2). Aşağıdakı reaksiyalarda çəhrayı rəng işarələnmiş oksigen atomlarını (^{18}O) göstərir:



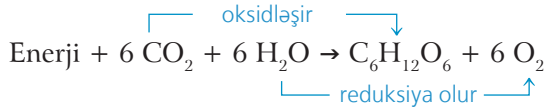
Fotosintezdə atom mübadiləsinin əsas nəticəsi hidrogen atomlarının sudan qoparılıb şəkərin tərkibinə keçməsidir. Fotosintezin tullantı məhsulu O_2 isə atmosferə buraxılır. **Şəkil 10.5** fotosintezdəki bütün atomların aqibətini göstərir.

Şəkil 10.5 Fotosintezin atomlarını izləmək. CO_2 atomları çəhrayı rəngdə, H_2O atomları isə göy rəngdə göstərilmişdir.



Fotosintez Redoks Prosesi kimi

Gəlin qısaca fotosintez və tənəffüsü müqayisə edək. Hər iki prosesdə redoks reaksiyaları baş verir. Hüceyrə tənəffüsündə hidrogendən çıxan elektronlar daşıyıcılar vasitəsilə oksigenə köçürülərkən şəkərdəki enerji açığa çıxır və sonda yan məhsul olaraq su istehsal edilir (Başlıq 9.1). Elektronlar elektron daşıma zənciri boyu “aşağı düşdükcə” potensial enerji itirir və mitoxondri bu enerjidən istifadə edərək ATP istehsal edir (Şəkil 9.15). Fotosintezdə elektronların axış istiqaməti tərsinədir. Su parçalanır və onun elektronları hidrogen ionları (H^+) ilə birlikdə sudan karbon dioksiddə ötürülərək onu şəkərə reduksiya layır.



Sudan şəkərə doğru hərəkət zamanı elektronların potensial enerjisi artdığına görə bu proses enerji tələb edir, yəni enderqonikdir. Fotosintez üçün lazım olan bu enerji işıqdan gəlir.

Fotosintezin İki Mərhələsi – Ümumi Baxış

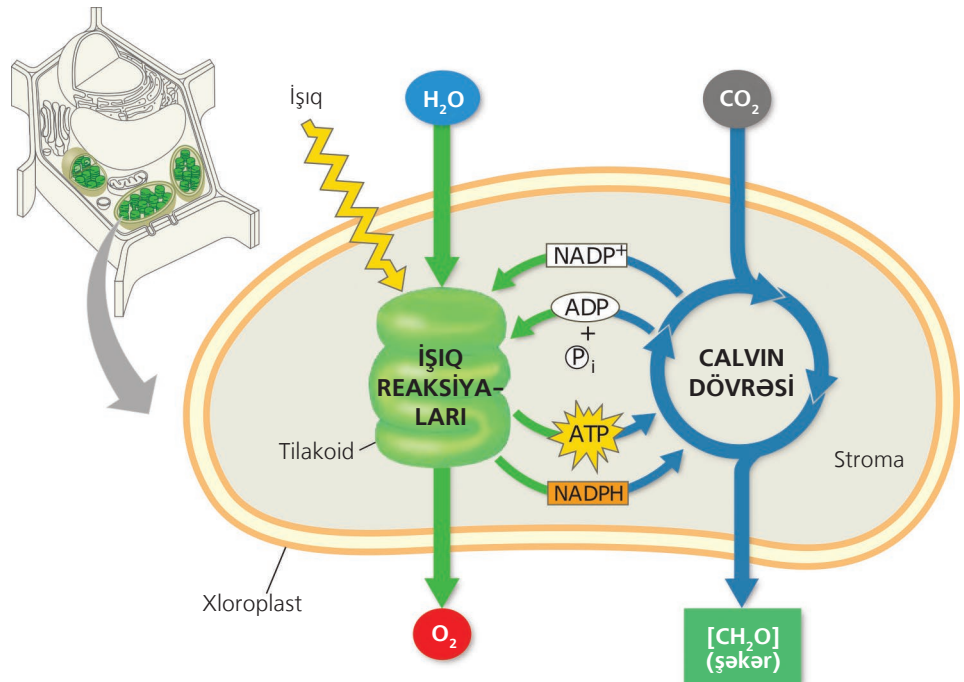
Buradakı fotosintez tənliyi belə bir mürəkkəb proses üçün aldadıcı dərəcədə sadədir. Əslində fotosintez hər biri bir sıra pillədən ibarət iki mərhələli prosesdir. Bu iki mərhələ **ışıq reaksiyaları** (fotosintezin foto hissəsi)

və **Calvin dövrəsi** (fotosintezin sintez hissəsi) olaraq bilinir (**Şəkil 10.6**).

İşıq reaksiyaları fotosintezdə günəş enerjisini kimyəvi enerjiyə çevirən mərhələdir. Burada su parçalanaraq elektron və proton təmin edir və yan məhsul olaraq O_2 meydana çıxır. Xlorofil tərəfindən udulan işığın enerjisi ilə elektron və hidrogen ionları sudan $NADP^+$ (nikotinamid adenin dinükleotid fosfat) adlanan qəbulediciyə keçir və burada bir müddət qalır. (Elektron qəbuledicisi olan $NADP^+$ hüceyrə tənəffüsündə fəaliyyət göstərən NAD^+ ilə yaxın qohumdur; iki molekul arasındakı yeganə fərq birincidəki əlavə fosfat qrupudur.) İşıq reaksiyaları günəş enerjisi ilə $NADP^+$ -ə bir cüt elektron və H^+ əlavə edərək onu **$NADPH$** -ə reduksiya layır. İşıq reaksiyaları bundan başqa **fotofosforlaşma** adlanan proses vasitəsilə, kemiosmozdan gələn enerji ilə ADP -yə fosfat qoşaraq ATP də istehsal edir. Nəticədə, işıq enerjisi ilk mərhələdə $NADPH$ və ATP birləşmələrində kimyəvi enerjiyə çevrilir. Elektron mənbəyi olan $NADPH$ “reduksiya layıcı güc” kimi elektron qəbuledicisinə ötürülə bilər, ATP isə hüceyrənin çoxşaxəli enerji vahididir. İşıq reaksiyaları mərhələsinin şəkər istehsal etmədiyinə diqqət edin. Bu proses fotosintezin ikinci mərhələsi olan Calvin dövrəsində baş verir.

Calvin dövrəsinin adı James Bassham və Andrew Bensonla birlikdə 1940-cı illərin sonlarında bu prosesin pillələrini aydınlaşdıran Melvin Calvin ilə bağlıdır. Dövrə havadan alınan CO_2 molekullarının xloroplastdakı üzvi maddələrə birləşdirilməsi ilə başlayır. Karbonun üzvi maddələrə birləşdirildiyi bu ilkin mərhələ **karbon tutulması** (və ya fiksasiyası) adlanır. Bunun

► **Şəkil 10.6 Fotosintezə ümumi baxış: işıq reaksiyaları ilə Calvin dövrəsinin əməkdaşlığı.** Xloroplastlarda işıq reaksiyaları tilakoid membranında (yaşıl), Calvin dövrəsi isə stromada (boz) baş tutur. İşıq reaksiyaları günəş enerjisindən istifadə edərək ATP və $NADPH$ əmələ gətirir ki, bu da öz növbəsində, Calvin dövrəsinə, müvafiq olaraq, enerji və reduksiya gücü verir. Calvin dövrəsi CO_2 -ni üzvi molekulların tərkibinə daxil edir və daha sonra onları şəkərə çevirir. (Bir çox sadə şəkərin formulu CH_2O fərqli qatlarıdır.) Bu prosesləri hüceyrə mühitində təsəvvür etmək üçün Şəkil 6.32-yə nəzər salın.



ardından, Calvin dövrəsi tutulmuş karbona elektron əlavə etməklə onu karbohidrata reduksiylayır. Reduksiylayıcı güc daşdığı elektronları işıq reaksiyalarından alan NADPH-dan gəlir. CO₂-ni karbohidrata reduksiylamaq üçün Calvin dövrəsinin yenə işıq reaksiyaları zamanı əmələ gələn ATP formasında kimyəvi enerjiyə ehtiyacı var. Şəkəri hazırlayan Calvin dövrəsi olsa da, bunu yalnız işıq reaksiyalarında əmələ gələn NADPH və ATP vasitəsilə edə bilər. Calvin dövrəsinin metabolik pillələrinə bəzən qaranlıq reaksiyaları və ya işıqdan asılı olmayan reaksiyalar deyilir, çünki bu pillələrin heç biri üçün işıq *birbaşa* lazım deyil. Buna baxmayaraq bir çox bitkidə Calvin dövrəsi gündüz vaxtı baş verir, çünki yalnız bu vaxtlar işıq reaksiyaları lazımi NADPH və ATP-ni təmin edə bilər. Qısaca, xloroplast fotosintezin iki mərhələsini uzlaşdıraraq işıq enerjisi ilə şəkər istehsal edir.

İşıq reaksiyaları xloroplastın tilakoidlərində, Calvin dövrəsi isə stromada baş tutur (Şəkil 10.6). NADP⁺ və ADP tilakoidlərin xaricində elektron və fosfat qazanır və əmələ gələn NADPH və ATP stromaya keçərək, Calvin dövrəsində vacib rol oynayır. Şəkildə fotosintezin iki mərhələsi bu şəkildə inqrediyentləri alıb məhsul istehsal edən metabolik modul kimi göstərilir. Növbəti bölmələrdə işıq reaksiyasından başlayaraq bu iki mərhələnin necə işlədiyinə daha yaxından nəzər salacağıq.

YOXLAMA 10.1

- ƏLAQƏ QUR** ➤ Fotosintezdə istifadə olunan CO₂ hansı yolla yarpaq hüceyrələrindəki xloroplastlara çatır? (Başlıq 7.2.)
- Oksigen izotopu fotosintezin kimyasını anlamağa necə kömək edib?
- ƏGƏR** ➤ Calvin dövrəsi işıq reaksiyalarından gələn NADPH və ATP-dən asılıdır. Əgər bir sinif yoldaşınız işıq reaksiyalarının Calvin dövrəsindən asılı olmadığını və davamlı işıq şəraitində durmadan ATP və NADPH istehsal edəcəyini iddia etsə, cavabınız nə olar?

BAŞLIQ 10.2

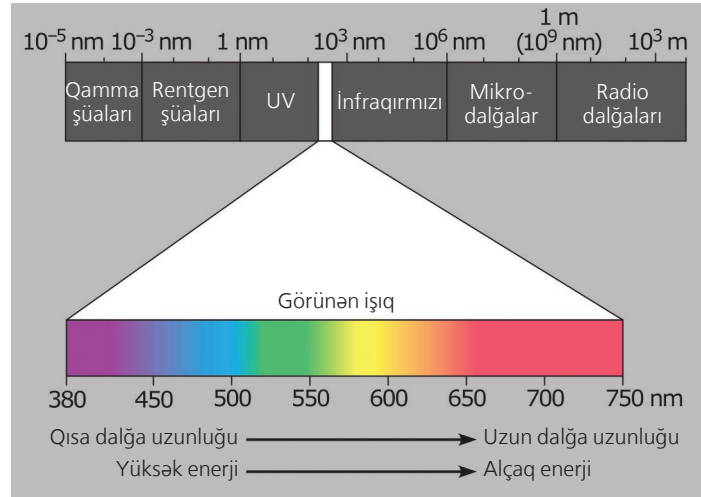
İşıq reaksiyaları günəş enerjisini ATP və NADPH-dəki kimyəvi enerjiyə çevirir

Xloroplast günəş enerjisi ilə işləyən kimyəvi zavodur. Tilakoidlər işıq enerjisini ATP və NADPH şəklində kimyəvi enerjiyə çevirir və bunlar daha sonra qlükoza və enerji mənbəyi olaraq istifadə oluna bilən başqa molekulların sintezlənməsində işlədilir. Işıq enerjisinin kimyəvi enerjiyə çevrilməsini daha yaxşı anlamaq üçün ilk öncə işığın bəzi vacib xüsusiyyətlərini bilməliyik.

Gün Işığının Xassələri

İşıq elektromaqnit enerji və ya elektromaqnit şüalanma (radiasiya) adlanan enerji növüdür. Elektromaq-

▼ Şəkil 10.7 Elektromaqnit spektr. Ağ işıq görünən işığın bütün dalğa uzunluqlarının qarışığıdır. Prizma fərqli dalğa uzunluqlarını fərqli bucaqlarda sındıraraq, ağ işığı tərkibindəki fərqli rənglərə ayırır. (Atmosferdəki su damlları da prizma kimi işığı sındıraraq, göy qurşağı əmələ gətirə bilər.) Fotosintez görünən işıqla baş verir.



nit enerji suya atılan daşın yaratdığına bənzər ritmik dalğalarla hərəkət edir. Lakin elektromaqnit dalğa su kimi maddi mühitdə yox, elektrik və maqnit sahəsində yaranan hərəkətdir.

Elektromaqnit dalğaların zirvələri arasındakı məsafəyə **dalğa uzunluğu** deyilir. Dalğa uzunluqları bir nanometrdən az (qamma şüaları) olduğu kimi, kilometr-dən çox (radio dalğaları) da olur. Radiasiya diapazonuna bütövlükdə **elektromaqnit spektr** deyilir (Şəkil 10.7). Bu spektrin canlılar üçün ən önəmli bölgəsi 380 nm ilə 750 nm dalğa uzunluqları arasındakı dar bir aralıqdır. Bu şüalar insan gözü ilə seçilir deyə **görünən işıq** adlanır.

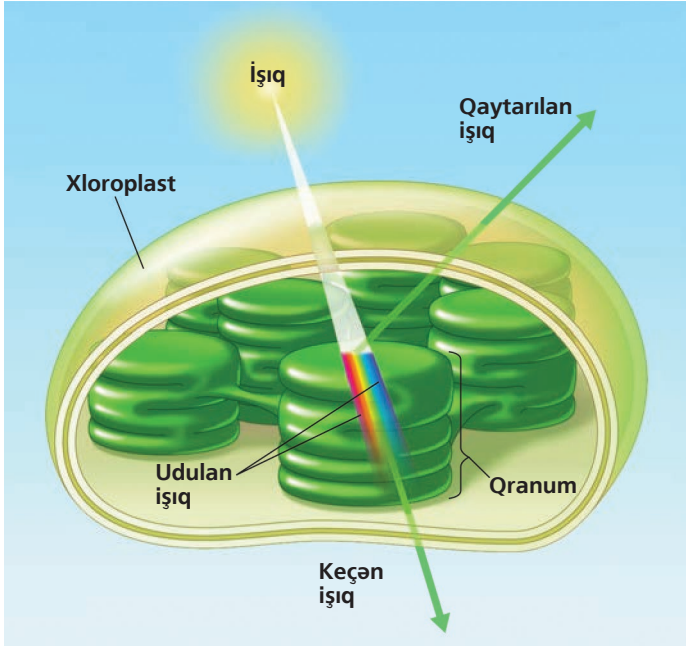
İşığın dalğa modeli onun bir çox xassəsini açıqlasa da, işıq ayrı-ayrı **foton** adlı zərrəciklərdən ibarətmiş kimi də davranır. Fotonlar toxunula bilən cisimlər olmasa da, hər biri müəyyən miqdarda enerjiyə sahib olduqlarından bu şəkildə davranır. Fotonun enerjisi müvafiq işığın dalğa uzunluğu ilə tərs mütənəsbidir: dalğa uzunluğu nə qədər qısadırsa, fotonun enerjisi bir o qədər çoxdur. Yəni bənövşəyi işığın fotonundakı enerji qırmızı işığın fotonundakından iki dəfə çoxdur (Şəkil 10.7).

Günəş elektromaqnit enerjini bütöv spektrdən saça da, atmosfer seçici pəncərə kimi davranaraq, görünən işığı keçirir. Geriyə qalan şüaları isə böyük ölçüdə əks etdirir. Spektrin görünə bilən bölgələri (görünən işıq) eyni zamanda fotosintezə enerji verən şüalardır.

Fotosintetik Piqmentlər: Işıq Reseptorları

Maddə ilə qarşılaşan işıq qayıda, sına, yaxud udula bilər. Görülən işığı udan maddəyə **piqment** deyilir. Piqmentlər udduqları işığın dalğa uzunluğuna görə bir-birindən fərqlənir və udulan işıq görünür. Məsələn,

▼ **Şəkil 10.8** Yarpaqlar niyə yaşıldır? Işığın xloroplastlarla qarşılıqlı əlaqəsi. Xloroplastlardakı xlorofil (fotosintez üçün ən əlverişli olan) göy-bənövşəyi və qırmızı işığı udur, yaşıl işığı isə qaytarır. Buna görə də yarpaqlar yaşıl görünür.



bir pigmentin üzərinə ağ işıq salsaq, gördüyümüz rəng həmin pigment tərəfindən ən çox qaytarılan və ya sındırılan rəng olar. (Bütün dalğa uzunluqlarını udan pigment qara olur.) Yarpağın yaşıl görünməsinin səbəbi xlorofilin göy-bənövşəyi və qırmızı işığı udub, yaşıl işığı qaytarması və sındırmasıdır (**Şəkil 10.8**). Pigmentin dalğa uzunluqlarını udma qabiliyyətini **spektrofotometr** adlanan cihazla ölçmək mümkündür. Cihaz fərqli dalğa uzunluqlarındakı işığı pigment məhlulundan keçirərək hər dalğa uzunluğundakı işığın hansı nisbətdə sındırıldığını ölçür. Pigmentin işıq udma qabiliyyətinin dalğa uzunluğundan asılılığını göstərən qrafikə **udma spektri** deyilir (**Şəkil 10.9**).

Xloroplast pigmentlərinin udma spektrləri hansı dalğa uzunluqlarının fotosintez üçün əlverişli olduğu ilə bağlı bizə ipucuları verir, çünki yalnız udulan işıq xloroplastlarda iş görə bilər. **Şəkil 10.10a** xloroplastdakı üç əsas pigment növünün udma spektrlərini göstərir: işıq reaksiyalarında işığı tutaraq birbaşa iştirak edən pigment, **xlorofil a**; köməkçi pigment olan **xlorofil b**; və digər qrup köməkçi pigmentləri təşkil edən karotenoidlər. Xlorofil a spektri göy-bənövşəyi və qırmızı işığın daha çox udulduğunu və buna görə də fotosintez üçün ən əlverişli rənglər olduğunu göstərir; yaşıl işıq isə fotosintez üçün ən əlverişsiz rəngdir. Bu təxminlər fərqli dalğa uzunluqlarının fotosintez sürətinə necə təsir etdiyini göstərən **fəaliyyət spektri** təsdiqləyir (**Şəkil 10.10b**). Fəaliyyət spektrini ölçmək üçün ilk öncə xloroplast fərqli dalğa uzunluqlarındakı işıqla şüalandırılır. Bu zaman fotosintez sürətinin müəyyən göstəricisi (CO_2 is-

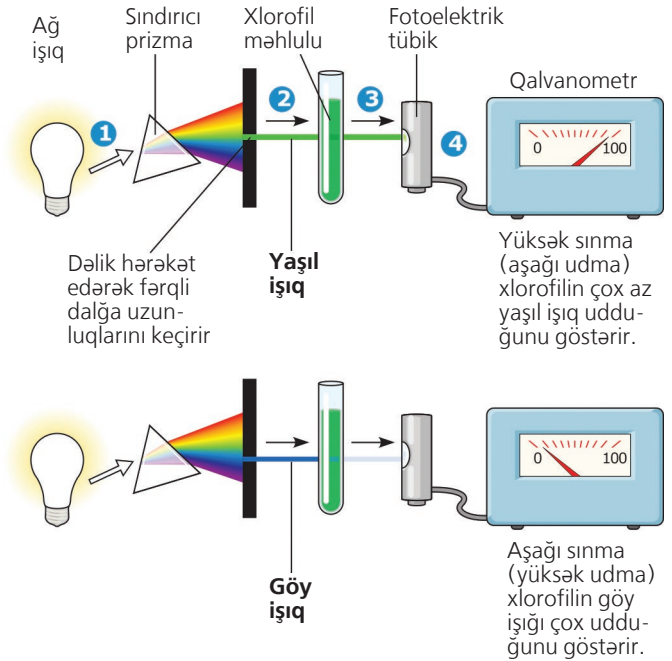
▼ **Şəkil 10.9**

Tədqiqat Metodu Udma Spektrinin Təyini

Tətbiq Udma spektri bir pigmentin görünən işığın fərqli dalğa uzunluqlarını nə qədər yaxşı udduğunun vizual təsviridir. Xloroplast pigmentlərinin udma spektrləri alimlərə pigmentin bitkidəki rolunu anlamağa kömək edir.

Metod Spektrofotometr bir pigment məhlulu tərəfindən udulan və sındırılan işığın nisbi miqdarını ölçür.

- 1 Ağ işıq prizma vasitəsilə fərqli rənglərə (dalğa uzunluqlarına) ayrılır.
- 2 Işığın fərqli rəngləri bir-bir nümunədən keçirilir (bu nümunədə xlorofil məhlulundan). Burada yaşıl və göy işıq göstərilmişdir.
- 3 Sındırılan işıq işıq enerjisini elektrikə çevirən fotoelektrik tübikə dəyir.
- 4 Elektrik cərəyanı qalvanometrlə ölçülür. Alət nümunədə sındırılan işığın nisbətini göstərir ki, bundan istifadə edərək, udulan işığın miqdarını təyin etmək olur.



Nəticə Üç xloroplast pigmentinin udma spektrləri üçün Şəkil 10.10a-ya nəzər salın.

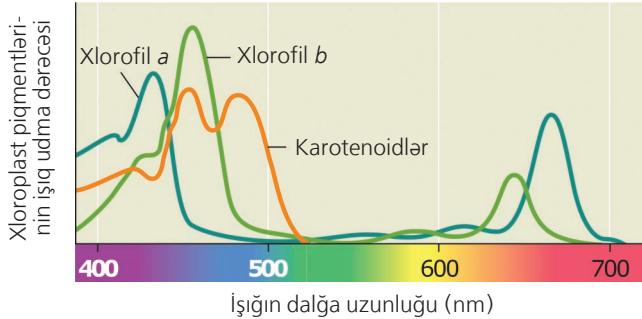
tifadəsi və ya buraxılan O_2 miqdarı) ölçülür. Daha sonra bu iki faktor arasındakı əlaqə qrafik vasitəsilə göstərilir. Fotosintezin fəaliyyət spektri ilk dəfə alman botanik Theodor W. Engelmann tərəfindən 1883-cü ildə verilmişdir. O_2 səviyyəsini ölçən cihazların icadından əvvəl, Engelmann parlaq bir təcrübə ilə lifli yosunlarda fotosintez sürətini ölçmək üçün bakteriyalardan istifadə etmişdir (**Şəkil 10.10c**). Onun əldə etdiyi nəticələr Şəkil 10.10b-də göstərilən müasir fəaliyyət spektrinə heyrətamiz dərəcədə bənzəyir.

Şəkil 10.10

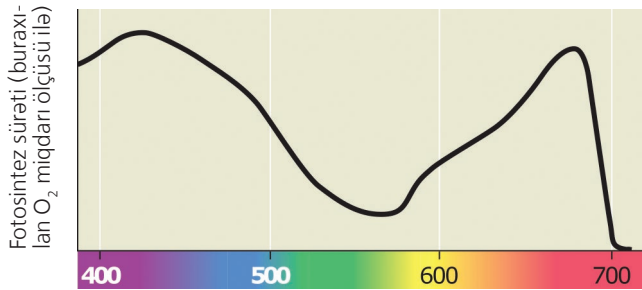
Araşdırma Fotosintez üçün ən əlverişli dalğa uzunluqları hansılardır?

Təcrübə Udma və fəaliyyət spektrləri, o cümlədən, Theodor W. Engelmanningin klassik təcrübəsi hansı dalğa uzunluqlarının fotosintez üçün əhəmiyyətli olduğunu göstərir.

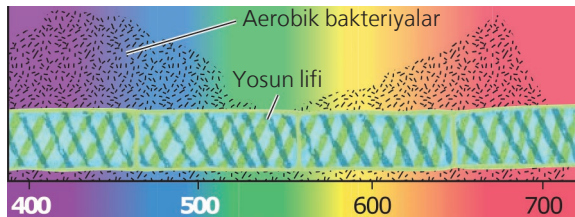
Nəticə



(a) **Udma spektri.** Üç ayrı üç fərqli növ xloroplast pigmentinin fərqli dalğa uzunluqlarını necə udduğunu göstərir.



(b) **Fəaliyyət spektri.** Bu qrafik fotosintez sürətinin dalğa uzunluğundan asılılığını göstərir. Nəticədə, yaranan fəaliyyət spektri xlorofil a-nın udma spektrinə bənzəsə də, ondan bir qədər fərqlənir (şəkilin a hissəsinə nəzər salın). Bunun bir səbəbi xlorofil b və karotenoidlər kimi köməkçi pigmentlər tərəfindən işığın udulmasıdır.



(c) **Engelmann təcrübəsi.** 1883-cü ildə Theodor W. Engelmann lifli yosunu prizmadan keçirilmiş işıqla əlaqələndirmişdir ki, yosunun fərqli hissələri fərqli dalğa uzunluğuna aid işığı qəbul etsin. O, yosunun hansı hissəsinin daha çox oksigen buraxdığını və beləliklə, daha aktiv fotosintez etdiyini təyin etmək üçün, oksigen mənbəyi ətrafında toplaşan aerobik bakteriyalardan istifadə etmişdir. Bakteriyaların çoxu yosunun bənövşəyi-göy və qırmızı işıq qəbul edən yerlərinə yığılmışdır.

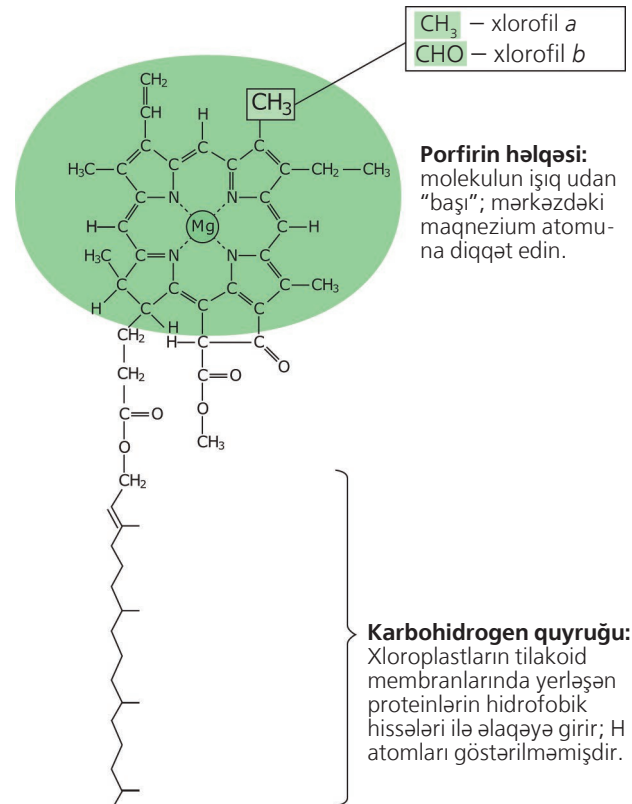
Mülahizə Engelmanningin təcrübəsi ilə təsdiqlənən fəaliyyət spektri fotosintezi aparmaqda hansı dalğa uzunluqlarının daha əlverişli olduğunu göstərir?

Data mənbəyi: T. W. Engelmann, *Bacterium photometricum*. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht-und Farbensinnes, *Archiv. für Physiologie* 30:95-124 (1883).

DATANI ŞƏRH EDİN > Qrafika əsasən işığın hansı dalğa uzunluqları daha yüksək fotosintez sürətinə yol açır?

Şəkil 10.10a və 10.10b-ni qarşılaşdırıb, fotosintezin fəaliyyət spektrinin xlorofil a-nın udma spektrindən daha geniş olduğuna diqqət yetirin. Xlorofil a molekulunun udma spektri təkbaşına müəyyən dalğa uzunluqlarının fotosintez üçün nə qədər əlverişli olduğunu kifayət qədər əks etdirmir. Bunun bir səbəbi xloroplastda fərqli udma spektrinə malik olan köməkçi pigmentlərin – xlorofil b və karotenoidlərin – fotosintez üçün əlverişli olan işığın spektrini genişlətmələridir. Şəkil 10.11 xlorofil a və b arasındakı struktur fərqlərini göstərir. İki molekul arasındakı bu kiçik fərq onların qırmızı və göy işığa həssaslığını dəyişdirməyə kifayət edir (Şəkil 10.10a). Nəticədə, görünən işıq altında xlorofil a göy-yaşıl, xlorofil b isə zeytun yaşılı olur.

Digər köməkçi pigmentlər olan **karotenoidlər** isə bənövşəyi və göy-yaşıl işığı udduqlarına görə sarı və narıncının müxtəlif tonlarında görünən karbohidrogenlərdir (Şəkil 10.10a). Karotenoidlər fotosintez üçün əlverişli işığın spektrini genişlədə bilər. Lakin ən azından bəzi karotenoidlərin əsas vəzifəsi *foto müdafiə*dir. Bu birləşmələr xlorofili zədələyə biləcək və ya oksigenlə əlaqəyə girib hüceyrə üçün zərərli fəal oksidləşdirici molekullar



Şəkil 10.11 Bitki xloroplastlarındakı xlorofil molekulunun strukturu. Xlorofil a və xlorofil b molekulaları bir-birindən porfirin həlqəsinə bağlanmış funksional qrupa görə fərqlənir. (Xlorofilin şar modeli üçün Şəkil 1.13-ə nəzər salın.)

yarada biləcək artıq işığı udub soğurur. Maraqlısı budur ki, xloroplastların bu fotomüdafəçi karotenoidlərindən insan gözündə də var. (Qaranlıqda görmə üçün faydalı olduqları bilinən kök tərəvəzi karotenoidlərlə zəngindir.) Bu və ya digər bənzər molekullar, şübhəsiz ki, bir çox meyvə və tərəvəzdə təbii olaraq mövcuddur. Bunlardan çox vaxt sağlam qida məhsulları reklamlarında antioksidant xassələrə malik “fitokimyəvi maddələr” adıyla (yun. *phyton*, bitki) bəhs olunur. Bitkilər lazımi antioksidantlarını özləri istehsal edə bilər, ancaq insan və digər heyvanlar onları qidadan əldə etmək məcburiyyətindədir.

Xlorofilin işıqla həyəcanlanması

Xlorofil və başqa pıqmentlər işıq udanda tam olaraq nə baş verir? Uduulan dalğa uzunluqları sındırılan və qaytarılan işıq spektrlərindən yoxa çıxsa da, enerjinin özü yoxa çıxa bilməz. Molekul bir foton udanda, həmin molekulun elektronlarından biri daha yüksək potensial enerjiyə sahib olacağı orbitala çıxır (Şəkil 2.6b). Elektron normal orbitalında olanda pıqment molekulunu əsas halında sayılır. Fotonun uduulması elektronu daha yüksək enerjili orbitala qaldırır və pıqment molekulunu həyəcanlanmış hala keçir. Yalnız bu iki hal arasındakı enerji fərqi bərabər miqdarda enerjisi olan fotonlar uduulur və bu fərq molekuldan molekula dəyişir. Buna görə də müəyyən bir birləşmə ancaq müəyyən dalğa uzunluqlarına aid fotonları udu bilər və nəticədə, hər pıqmentin özünəməxsus uduma spektri ortaya çıxır.

Foton elektronu həyəcanlandırdıqdan sonra elekt-

ron orada çox qalmır. Digər yüksək enerjili hallar kimi həyəcanlanmış hal da qeyri-stabildir. Adətən, təcrid olunmuş pıqment molekulları işıq udanda həyəcanlanmış elektronlar saniyənin milyardda biri qədər qısa müddətdə əsas hala qaydır və enerjisi istiliyə çevrilir. İsti yay günlərində avtomobil səthinin həddən artıq isti olmasının səbəbi işıq enerjisinin istilik enerjisinə bu şəkildə çevrilməsidir. (Açıq rəngli avtomobil daha sərin, çünki boya bütün dalğa uzunluqlarını geriyyə əks etdirir.) Saf xlorofil də daxil olmaqla, bir çox pıqment foton udduqdan sonra istiliklə bərabər işıq da saçır. Həyəcanlanmış elektronlar əsas hala düşəndə foton saçaraq flüoressensiya adlanan işartı yaradır. Xloroplastdan alınmış xlorofil məhlulu şüalandırıldıqda spektrin qırmızı hissəsində flüoressensiya edir və istilik açığa çıxarır (Şəkil 10.12). Bunu müşahidə etmək üçün ən yaxşısı ultrabənövşəyi şüa ilə şüalandırmaqdır, çünki xlorofil bu dalğa uzunluğunu da udu bilər (Şəkil 10.7 və 10.10a). Məhlulun özü yaşıl olduğundan, onu görünən işıqla şüalandırdıqda bu qırmızı flüoressensiyasını görmək çətindir.

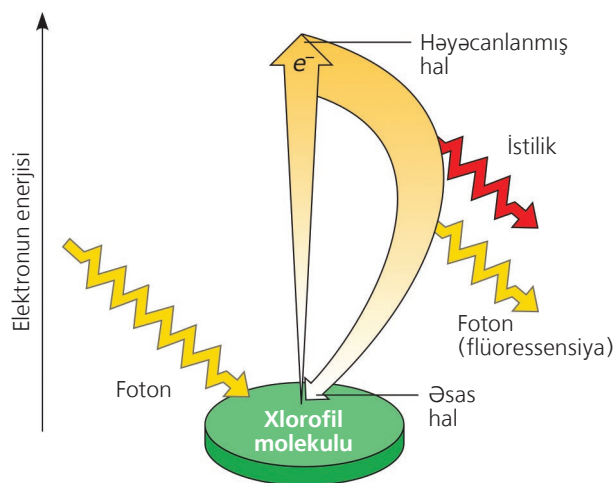
Fotosistem: işıq-toplayıcı komplekslərə bağlı reaksiya-mərkəzi kompleksləri

İşlək xloroplastda işıq enerjisi udub həyəcanlanmış xlorofil xloroplastdan kənarda, məhlul içindəki xlorofil ilə müqayisədə fərqli davranır (Şəkil 10.12). Xlorofil tilakoid membrandakı təbii mühitində digər kiçik üzvi molekul və proteinlərlə birlikdə fotosistem adlı kompleks əmələ gətirir.

► Şəkil 10.12 Təcrid olunmuş xlorofilin işıqla həyəcanlanması.

(a) Fotonun uduulması xlorofil molekulunu əsas halından həyəcanlanmış halına keçirir. Foton elektronu daha yüksək potensial enerjiyə malik olacaq orbitala qaldırır. Şüalanmış molekul təcrid olunmuşdursa, həyəcanlanmış elektron dərhal aşağı düşür və əlavə enerji istilik və flüoressensiya (ışıq) şəklində buraxılır. (b) Ultrabənövşəyi işıqla şüalanmış xlorofil məhlulu qırmızı-narıncı işıqla flüoressensiya saçır.

ƏGƏR ► Məhluldakı ilə eyni xlorofil qatılığına sahib yarpaq eyni ultrabənövşəyi işıqla şüalandırıldıqda heç bir flüoressensiya müşahidə olunmur. Məhlul və yarpağın şüalandırıldıqda nümayiş etdirdiyi davranışın niyə fərqli olduğunu izah edin.



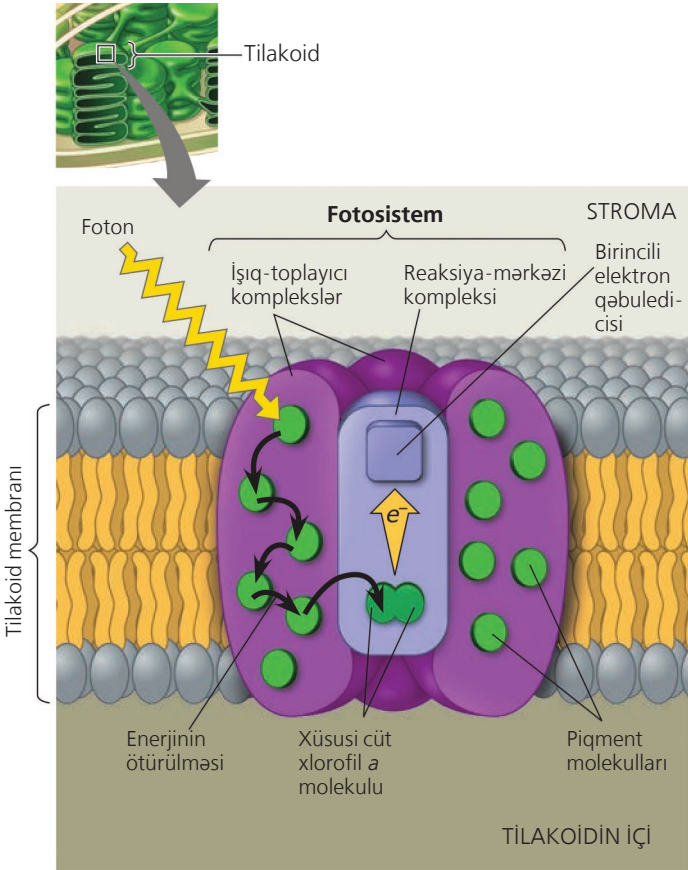
(a) Təcrid olunmuş xlorofil molekulunun həyəcanlanması



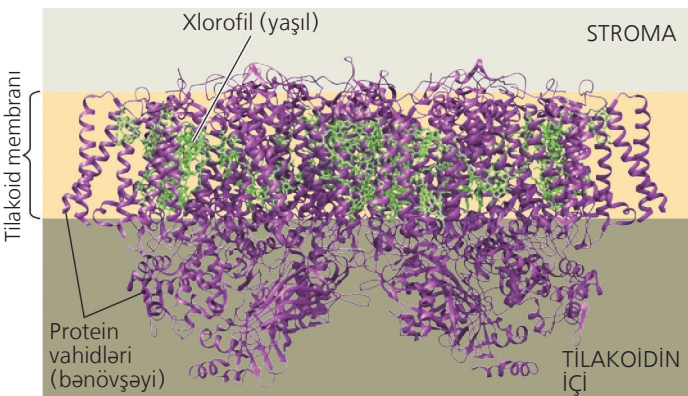
(b) Flüoressensiya

Fotosistem bir sıra işıq-toplayıcı kompleks ilə əhatəli reaksiya-mərkəzi kompleksindən ibarətdir (**Şəkil 10.13**).

▼ **Şəkil 10.13** Fotosistemin struktur və funksiyası.



(a) Fotosistem işığı necə toplayır? Foton işıq-toplayıcı kompleksdəki pigment molekuluna dəydikdə, enerji molekuldan molekulə ötürülür və sonda, reaksiya-mərkəzi kompleksinə çatır. Burada bir cüt xüsusi xlorofil *a* molekullarındakı həyəcanlanmış elektron birincili elektron qəbuledicisinə ötürülür.



(b) Fotosistemin strukturu. Rentgen kristalloqrafiyası əsasında hazırlanmış bu kompüter modeli iki fotosistemi yan-yanı göstərir. Xlorofil molekulaları (membran daxilindəki parlaq yaşıl rəngli top-çubuq modelləri; quyruqlar göstərilməmişdir) protein vahidləri (çəhrayı lentlər; membran boyu uzanan çoxsaylı α spirallara diqqət edin) arasında yerləşmişdir. Sadəlik məqsədilə fəslin geri qalan hissəsində fotosistem bir kompleks şəklində göstəriləcək.

Reaksiya-mərkəzi kompleksi içində bir cüt xüsusi xlorofil *a* molekulu və birincili elektron qəbuledicisi olan təşkilatlanmış protein birliyidir. **İşıq-toplayıcı kompleks** proteinə bağlı müxtəlif pigment molekullarından (xlorofil *a*, xlorofil *b* və bir sıra karotenoidlər) ibarətdir. Pigment molekulalarının sayı və çeşidliliyi təkcə bir pigmentlə edə biləcəyi ilə müqayisədə fotosistemə daha geniş səth sahəsindən və spektrin daha geniş hissəsindən işıq toplamağa imkan verir. Bu işıq-toplayıcı komplekslər toplu şəkildə reaksiya-mərkəzi kompleksi üçün anten rolunu oynayır. Pigment molekulu foton udanda əldə olunan enerji stadionda gördüyümüz Meksika dalğasına bənzər şəkildə işıq-toplayıcı kompleksdə bir pigment molekuldan digərinə ötürülür və sonda reaksiya-mərkəzi kompleksindəki iki xlorofil *a* molekuluna çatır. Buradakı xlorofil *a* pigmentlərinin xüsusi molekulyar mühiti, yəni olduqları məkan və onlarla bağlı başqa molekulalar onlara elektronlarını təkcə daha yüksək enerji səviyyəsinə qaldırmağa yox, həm də başqa bir molekulaya (**birincili elektron qəbuledicisinə**) ötürməyə imkan verir. Bu molekul elektron qəbul edib reduksiyalana bilər.

Elektronun günəş işığından gələn enerji ilə reaksiya-mərkəzindəki xlorofil *a*-dan birincili elektron qəbuledicisinə keçidi işıq reaksiyalarının birincisidir. Xlorofilin elektronu həyəcanlanıb yuxarı enerji səviyyəsinə qalxan kimi, birincili elektron qəbuledicisi onu tutur; bu, redoks reaksiyasıdır. Şəkil 10.12b-də göstərilən kolbadakı xlorofillərin heç bir elektron qəbulediciləri yoxdur; buna görə də həyəcanlanmış elektronlar birbaşa əsas hala qayıdıb flüoresensiya yayır. Lakin xloroplastda elektron qəbuledicilər yaxındadırlar və həyəcanlanmış elektronların potensial enerjisi işıq və istilik olaraq itmir. Buna görə də xloroplastlarda fotosistem – bir reaksiya-mərkəzi kompleksi və onu əhatələyən işıq-toplayıcı komplekslər – bir vahid olaraq fəaliyyət göstərir. Bu vahid işıq enerjisini şəkər sintezində istifadə olunacaq kimyəvi enerjiyə çevirir.

Tilakoid membranında fotosintezin işıq reaksiyalarında birgə işləyən iki növ fotosistem var: **fotosistem II** (PS II) və **fotosistem I** (PS I). (Adlandırma kəşf tarixinə görə edilmişdir; işıq reaksiyalarında ilk iştirak edən fotosistem II-dir.) Hər iki fotosistemin özünəməxsus reaksiya-mərkəzi kompleksi var. Fotosistemlər bir-birindən xüsusi proteinlərə bağlanmış xüsusi xlorofil *a* cütünün yanında yerləşən xüsusi növ birincili elektron qəbuledicilərinə görə fərqlənir. Fotosistem II-nin reaksiya-mərkəzindəki xlorofil *a* P680 adlanır, çünki bu pigment ən yaxşı 680 nm dalğa uzunluğundakı işığı udur (spektrin qırmızı hissəsi). Fotosistem I-in reaksiya-mərkəzində xlorofil *a* isə P700 adlanır, çünki onun ən yaxşı udduğu işıq 700 nm dalğa uzunluğundadır (spektrdə qırmızı işığında). P680 və P700 demək olar ki, eyni xlorofil *a* molekulalarıdır. Lakin tilakoid membranındakı digər proteinlərlə əlaqələri bu iki pigmentdəki elektronların paylanmasına təsir edir və işıq udma qabiliyyətlərindəki fərqliliyə gətirib çıxarır. İndi isə gəlin

bu iki fotosistemin müştərək olaraq ATP və NADPH yaratmaq üçün işıq enerjisindən necə istifadə etdiyinə nəzər salaq.

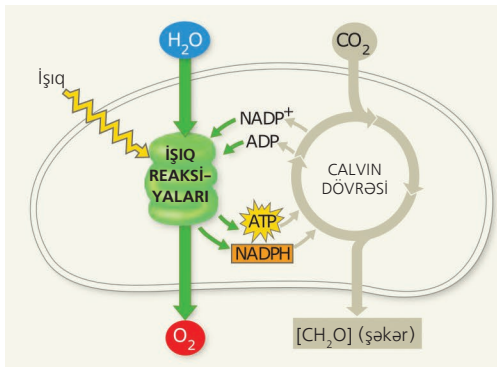
Xətti Elektron Axımı

İşıq xloroplastın tilakoid membranında yerləşən iki növ fotosistemə enerji verərək, ATP və NADPH sintez edir. Bu enerji çevrilməsindəki əsas kritik mərhələ elektronların fotosistemlərdən və tilakoid membranda yerləşən digər molekulyar hissələrdən keçəsidir. **Xətti elektron axımı** adlanan bu proses fotosintezin işıq reaksiyalarında baş verir (**Şəkil 10.14**).

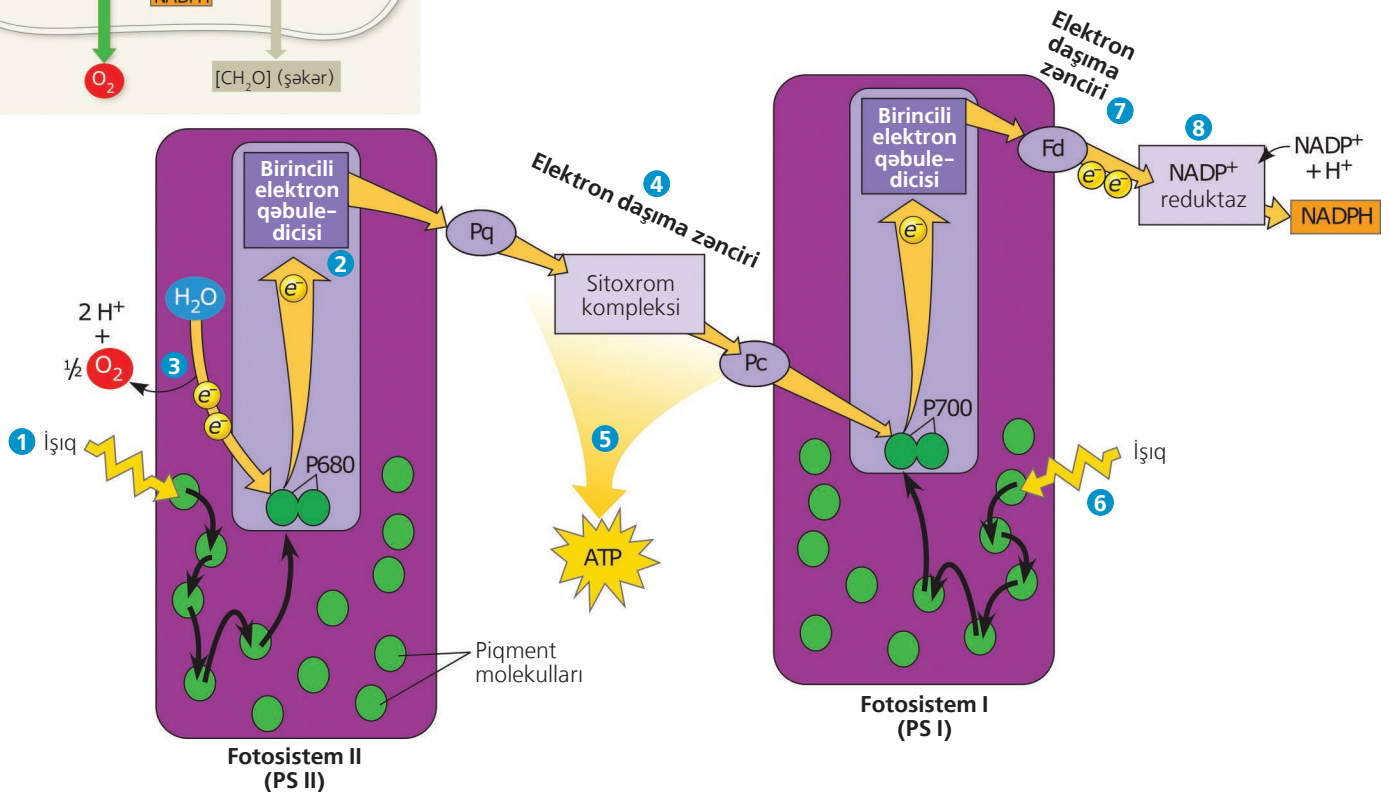
- 1 Bir foton PS II-nin işıq-toplayıcı kompleksindəki pigment molekullarından birinə dəyərək, onun elektronlarından birini daha yüksək enerji səviyyəsinə qaldırır. Elektron geri, əsas halına qayıdır və yaxınlıqdakı pigment molekulyar elektronu həyəcanlandır. Işıq qaynaqlı enerji bu şəkildə elektron P680 xlorofil *a* cütünə çatanaq PS II reaksiya-mərkəzi

kompleksində bir pigment molekulundan digərinə ötürülür. Burada isə elektron xlorofil cütündəki elektronu daha yüksək enerji səviyyəsinə qaldırır.

- 2 Elektron həyəcanlanmış P680-dən birincili elektron qəbuledicisinə ötürülür. Bir elektronu çatışmayan bu P680 $P680^+$ kimi yazılır.
- 3 Enzim bir su molekulunun iki elektron, iki hidrogen ionu (H^+) və bir oksigen atomuna parçalanmasını katalizləyir. İki elektron bir-bir $P680^+$ cütünə ötürülərək, birincili elektron qəbuledicisinə verilmiş çatışmayan elektronları əvəzləyir. ($P680^+$ bilinən ən güclü bioloji oksidləşdiricidir; onun elektron “dəşiyi” mütləq doldurulmalıdır. Bunun sayəsində su molekulundan yaranan elektronlar ona ötürülə bilər.) Oksigen atomu isə dərhal başqa bir su molekulunun parçalanmasından yaranan oksigen atomu ilə birləşərək O_2 əmələ gətirir.
- 4 Həyəcanlanmış elektron elektron daşıma zənciri



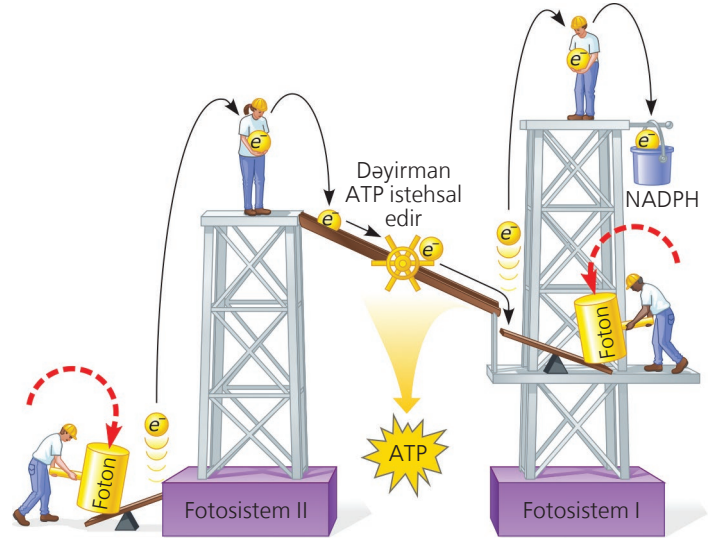
Şəkil 10.14 Işıq reaksiyaları zamanı xətti elektron axımı ATP və NADPH-ı necə əmələ gətirir? Sarı oxlar işıqla hərəkətə gətirilmiş elektronların sudan NADPH-a axımını göstərir. Qara oxlar bir pigment molekulundan digərinə enerji ötürülməsini göstərir.



üzərindən PS II-nin birincili elektron qəbuledicisindən PS I-ə keçir. Bu zəncirin hissələri hüceyrə tənəffüsündə iştirak edən elektron daşıma zəncirinin hissələrinə bənzəyir. PS II və PS I arasındakı elektron daşıma zənciri plastokinon (Pq) adlı elektron daşıyıcısı, sitoxrom kompleksi və plastosianin (Pc) adlı proteindən ibarətdir. Elektron zəncirindən keçərkən, hər hissə redoks reaksiyası yerinə yetirir və tilakoid membranı ətrafında proton qradientinin yaranmasına töhfə verir, protonları (H^+) tilakoid boşluğuna vurmaq üçün lazım olan sərbəst enerjini açığa çıxarır.

- 5 Proton qradienti şəklində toplanmış potensial enerji, bir azdan bəhs edəcəyimiz kemiosmoz adlanan proseslə ATP sintezində istifadə olunur.
- 6 Ona qədər isə, işıq enerjisi işıq-toplayıcı kompleksin pigmentləri tərəfindən PS I reaksiya-mərkəzi kompleksinə ötürülür və burada yerləşən P700 xlorofil *a* cütünün bir elektronunu həyəcanlandırır. Həyəcanlanmış elektron P700-ün birincili elektron qəbuledicisinə ötürüldüyündə P700-də elektron "deyişi" yaranır, yəni $P700^+$ halına keçir. Bunun sayəsində, $P700^+$ PS II-dən elektron daşıma zəncirinin aşağısına gələn elektronu qəbul edən elektron qəbuledicisi rolunu oynaya bilər.
- 7 Həyəcanlanmış elektronlar ferrodoksin (Fd) protein vasitəsilə PS I-in birincili elektron qəbuledicisindən ikinci elektron daşıma zəncirinə ötürülür. (Bu reaksiya zənciri proton qradienti yaratmadığından ATP də sintezləmir.)
- 8 $NADP^+$ reduktaz enzimi elektronların Fc-dən $NADP^+$ -ə keçişini katalizləyir. $NADPH$ -in əmələ gəlməsi üçün iki elektron tələb olunur. Başlanğıcda sudan gələn elektron $NADPH$ -da daha yüksək enerji səviyyəsindədir və buna görə də Calvin dövrəsi re-

▼ **Şəkil 10.15** Işıq reaksiyalarının xətti elektron axımına mexaniki analogiyası.

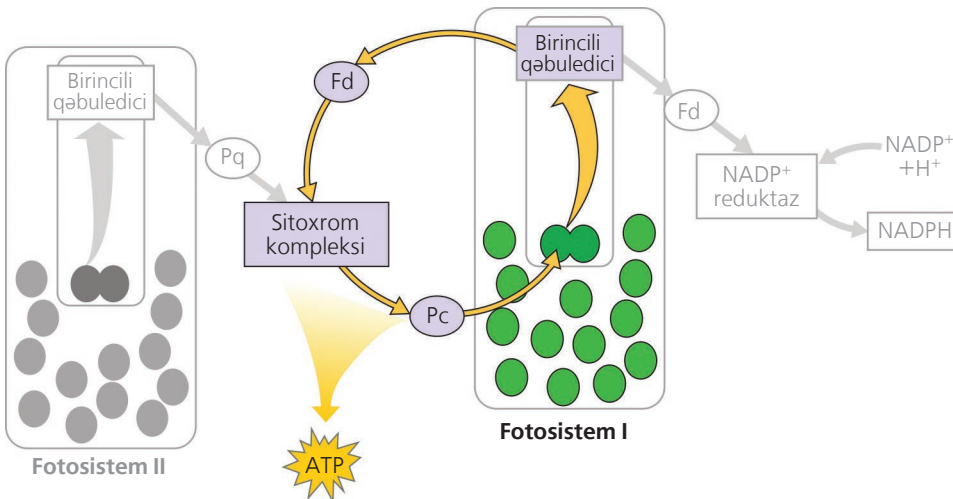


aksiyaları üçün daha əlverişlidir. $NADPH$ yaranması eyni zamanda stromadan H^+ götürür.

Işıq reaksiyalarında elektronların axımı zamanı baş verən enerji dəyişmələri mexaniki bənzətmə şəklində **Şəkil 10.15**-də göstərilmişdir. Şəkil 10.14 və 10.15-dəki sxemlər qəliz görünsə də, ümumi mənzərəni gözdən qaçırmayın: Işıq reaksiyaları işıq enerjisindən istifadə edərək, ATP və $NADPH$ istehsal edir ki, bu maddələr də öz növbəsində, Calvin dövrəsinin şəkər sintezləyən reaksiyalarında lazım olan kimyəvi enerji və reduksiyalama gücünü təmin edir.

Dairəvi Elektron Axımı

Bəzən elektronlar başqa bir yola girirlər. **Dairəvi elektron axımı** adlanan bu yolda fotosistem II



◀ **Şəkil 10.16** Dövrə elektron axımı. PS I-dən çıxan fotohəyəcanlanmış elektronlar bəzən ferrodoksin (Fd) sitoxrom kompleksi və plastosianin (Pc) yolu ilə geriye, xlorofilə qaydır. Bu ehtiyat yol (kemiosmoz vasitəsilə) ATP təmin etsə də, $NADPH$ istehsal etmir. Müqayisə üçün xətti elektron axımının "kölgəsi" də diaqramda saxlanmışdır. Diaqramdakı iki Fd molekulu əslində eyni molekuldur (PS I-in elektron daşıma zəncirinin son elektron daşıyıcısı), lakin prosesin iki hissəsindəki rolunu göstərmək üçün iki dəfə göstərilmişdir.

TƏSVİR ET ► Buradakı dövrə elektron axımının mexaniki analogiyasını Şəkil 10.15-dəki kimi necə qurmaq olar?

yox, sadəcə fotosistem I iştirak edir. **Şəkil 10.16**-dan dairəvi axımın qısa qapanma olduğunu görə bilərsiniz: Elektronlar ferrodoksidən (Fd) geriye sitoxrom kompleksinə, oradan isə plastosianin (Pc) vasitəsilə PS I reaksiya-mərkəzindəki P700 xlorofilinə qaydır. Burada NADPH istehsalı və O_2 -nin buraxılması baş verməyə də, dairəvi elektron axımı ATP istehsal edir.

Bəzi fotosintetik bakteriya növlərində sadəcə bir növ fotosistem (PS I, yaxud PS II) olduğu bilinir. Çəhrayı kükürd bakteriyaları (Şəkil 10.2e) və yaşıl kükürd bakteriyalarının da daxil olduğu bu qrupa aid növlər üçün dairəvi elektron axımı fotosintez zamanı ATP sintezinin yeganə yoludur. Təkamül bioloqlarının fikrincə, fotosintez ilk dəfə dairəvi elektron axımına bənzər bir formada bu bakteriyaların əcdadlarında ortaya çıxmışdır.

Hər iki fotosistemə malik növlərdə də dairəvi elektron axımı baş verə bilər; bu növlərə misal olaraq Şəkil 10.2d-də göstərilən sianobakteriyaları, o cümlədən, indiyədək araşdırılmış fotosintetik eukariotları göstərmək olar. Proses bir baxıma “təkamül qalığı” sayılsa da, elmi araşdırmalar bunun müvafiq orqanizmlər üçün bəzi faydaları olduğunu göstərir. Dairəvi elektron axımını qeyri-ışlök vəziyyətə gətirən mutasiyalara sahib bitkilər zəif işıqda yaxşı böyüyə də, gur işıqda o qədər də yaxşı böyümür. Bu, dairəvi elektron axımının fotoqoruyucu xassəsinin olduğuna dair bir dəlildir. Növbəti səhifələrdə dairəvi elektron axımının bir növ fotosintez adaptasiyası ilə olan əlaqəsini öyrənəcəksiniz (C_4 bitkiləri; Başlıq 10.4).

ATP sintez mexanizmi dairəvi və xətti elektron axımında eynidir. Calvin dövrəsinə keçməzdən əvvəl, membranlardan istifadə edərək redoks reaksiyalarını ATP istehsalına bağlayan kemiosmoz prosesinə bir daha nəzər salaq.

Xloroplast və Mitoxondridəki Kemiosmozun Müqayisəsi

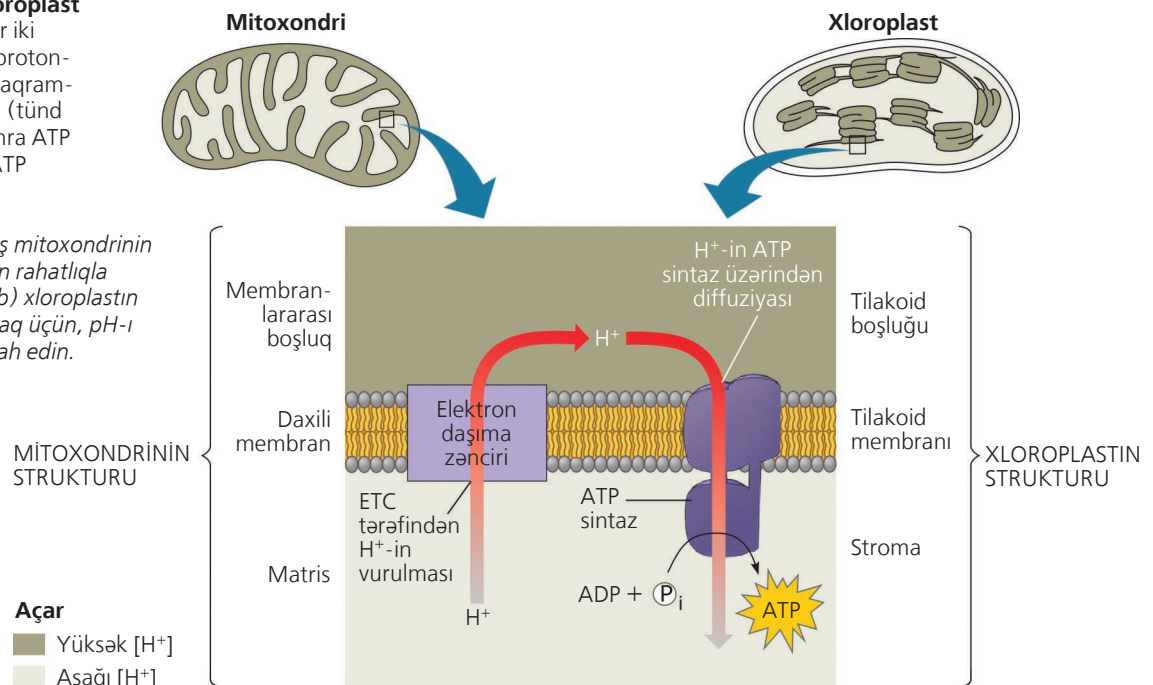
Xloroplast və mitoxondri ATP-ni eyni təməl mexanizm vasitəsilə istehsal edir: kemiosmoz (Şəkil 9.15). Elektronlar artan elektromənfiliyə sahib daşıyıcılardan keçə-keçə elektron daşıma zənciri protonları (H^+) membrandan keçirir. Bununla da, elektron daşıma zənciri redoks enerjisini, membran ətrafında yaranmış H^+ qradienti şəklində toplanan potensial enerjiyə, proton-hərəkətverici qüvvəyə çevirir. Eyni membranda yerləşən ATP sintaz hidrogen atomlarının qradientləri boyu aşağı axmasını ADP-nin fosforlaşması ilə qoşalaşdırır (ATP istehsalı).

Dəmirli protein olan sitoxromlar da daxil olmaqla, xloroplast və mitoxondridəki elektron daşıyıcılarının bəziləri bir-birinə bənzəyir. İki orqanelin ATP sintazları da çox oxşardır. Buna baxmayaraq, xloroplastlardakı fotofosforlaşma ilə mitoxondridəki oksidləşdirici fosforlaşma arasında diqqətə dəyər fərqlər var. Hər ikisi kemiosmoz yolu ilə baş verir, lakin xloroplastdakı daşıma zənciri ilə düşən elektronlar sudan, mitoxondridə isə (oksidləşdirilən) üzvi molekulardan gəlir. Xloroplast ATP sintezi üçün qida molekullarına ehtiyac duymur; xloroplastdakı fotosistemlər işıq enerjisini tutaraq sudakı elektronları daşıma zəncirinin zirvəsinə qaldırır. Başqa sözlə, mitoxondrilər kemiosmozun qida molekullarındakı kimyəvi enerjini ATP-yə çevirmək üçün, xloroplastlar isə işıq enerjisini ATP-dəki kimyəvi enerjiyə çevirmək üçün istifadə edir.

Kemiosmozun fəza strukturu xloroplast və mitoxondrilərdə bir qədər fərqlənsə də, ikisi arasında oxşarlıq tapmaq çətin deyil (**Şəkil 10.17**). Mitoxondri daxili membranında yerləşən elektron daşıma zənciri protein-

➤ Şəkil 10.17 Mitoxondri və xloroplast kemiosmozunun müqayisəsi. Hər iki orqaneldə elektron daşıma zənciri protonları H^+ qatılığı aşağı olan yerdən (diaqramda açıq boz), H^+ qatılığı yuxarı olan (tünd boz) yerə vurur. Protonlar daha sonra ATP sintaz üzərindən diffuziya edərək ATP sintezinə güc verir.

ƏLAQƏ QUR ➤ (a) Təcrid olunmuş mitoxondrinin xaricində (H^+ -in xarici membrandan rahatlıqla keçdiyini fərz edin; Şəkil 9.15) və (b) xloroplastın stromasında ATP sintezinə nail olmaq üçün, pH-ı süni olaraq necə dəyişdirərdiniz? İzah edin.



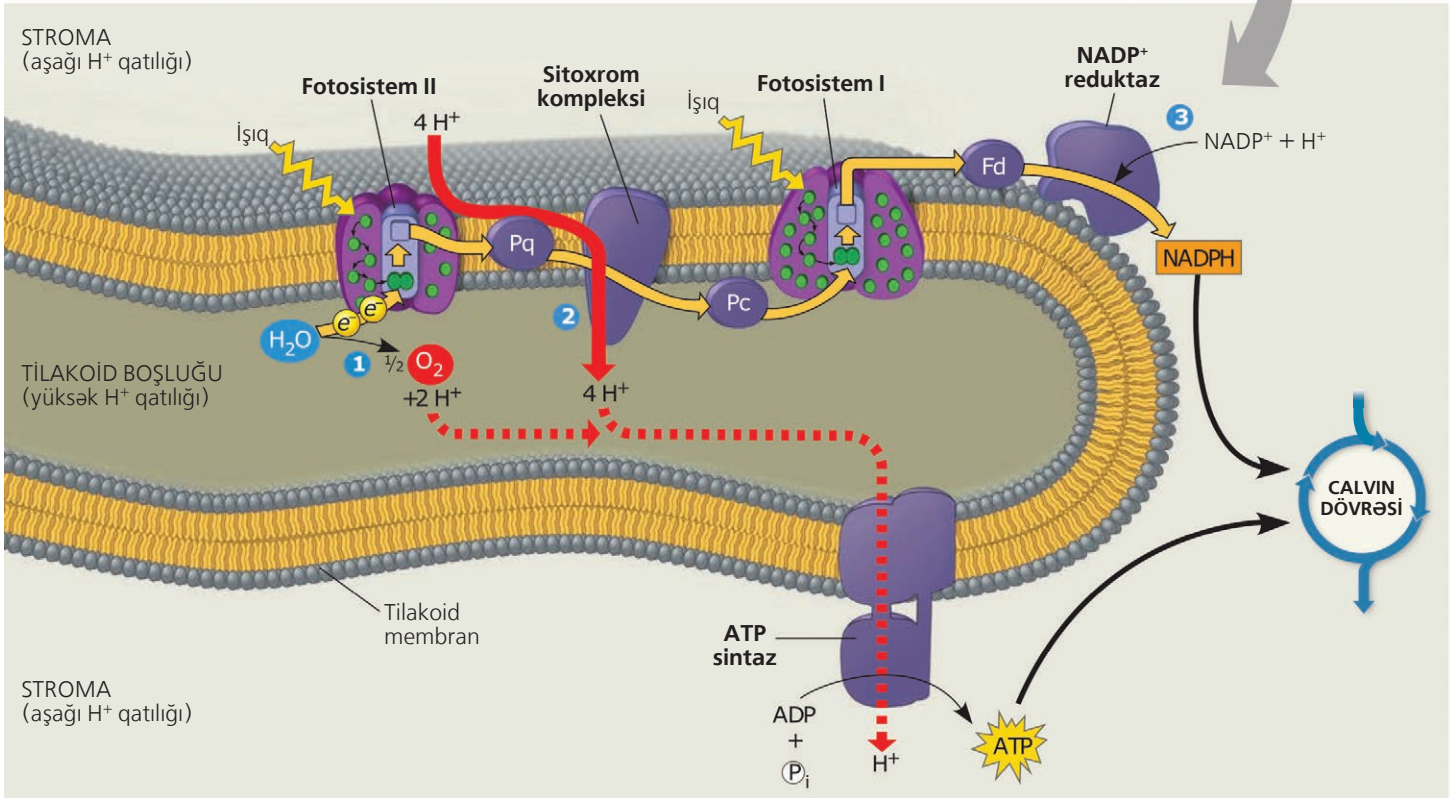
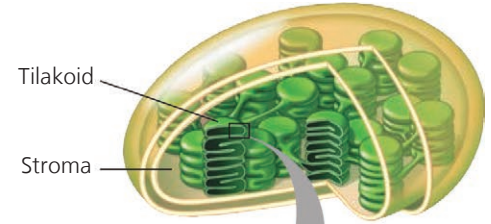
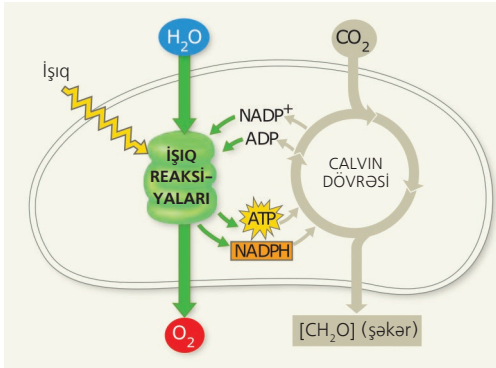
ləri protonları mitoxondri matrisindən hidrogen ionu anbarı rolunu oynayan membranlararası boşluğa vurur. Xloroplastların tilakoid membranlarındakı elektron daşıma zənciri proteinləri də eyni formada stromadakı protonları H^+ anbarı olan tilakoid boşluğuna vurur. Mitoxondri kristallarının daxili membrandan qopduğunu təsəvvür etsəniz, tilakoid boşluğu ilə membranlararası boşluğun bir-birinə bənzər boşluqlar olduğunu, mitoxondri matrisinin isə xloroplast stromasına oxşadığını görə bilərsiniz.

Mitoxondridə protonlar qatılıq qradienti boyu aşağıya, membranlararası boşluqdan ATP sintaz yolu ilə matrisə doğru keçərək, ATP sintezinə güc verir. Həmçinin, xloroplastda ATP sintezi hidrogen ionlarının tilakoid boşluqdan stromaya keçidi zamanı baş verir (**Şəkil 10.18**); bu keçid katalitik tənzim düymələri membranın stroma tərəfində olan ATP sintaz kompleksləri üzərindən olur. Beləliklə, ATP molekulaları Calvin dövrəsində şəkər istehsalı üçün istifadə olunacaqları yerdə sintezlənilir.

▼ Şəkil 10.18 Işıq reaksiyaları və kemosmoz: Tilakoid membran strukturunun hazırkı modeli. Sarı oxlar Şəkil 10.14-də göstərilən xətti elektron axımını göstərir. Işıq reaksiyaları zamanı ən azı üç mərhələ tilakoid membranı ətrafındakı H^+ qradientinə töhfə verir: **1** Fotosistem II suyu memb-

ranın tilakoid boşluğuna baxan tərəfində parçalayır; **2** plastokinon (Pq) elektronları sitoxrom kompleksinə ötürəndə dörd proton tilakoid boşluğuna keçir; **3** və bir hidrogen ionu stromadan alınaraq $NADP^+$ -ə keçir. Diqqət edin, 2-ci mərhələdə, Şəkil 10.17-dəki kimi, hidrogen ionları stromadan

tilakoid boşluğuna vurulur. H^+ -in tilakoid boşluğundan stromaya (H^+ qatılıq qradienti boyunca aşağı) diffuziyası ATP sintaza güc verir. Işıqla işləyən bu reaksiyalar kimyəvi enerjini NADPH və ATP formasında saxlayır ki, bunlar da enerjini karbohidrat istehsal edən Calvin dövrəsinə aparır.



Tilakoid membranı ətrafında proton (H^+) və ya pH qradienti çox yüksəkdir. Təcrübə şəraitində şüalandırılan xloroplastların tilakoid boşluğunda pH-ı 5-ə düşür (yəni H^+ qatılığı artır), stromanın pH-ı isə 8-ə qalxır (H^+ qatılığı azalır). Bu üç pH vahidlik fərq H^+ qatılığında min qat fərq deməkdir. İşıqlar söndürüldükdə fərq yoxa çıxsada, işığın təkrar yandırılması fərqi yenidən yaradır. Bu tipli təcrübələr kemiosmoz modeli üçün güclü dəlillər təşkil edir.

İşıq reaksiyası mexanizminin tilakoid membranında düzülüşü üçün hazırkı qəbul olunmuş model bir sıra tədqiqatların nəticəsidir. Şəkildə göstərilən molekul və molekulyar komplekslərin hər birindən tilakoiddə çox sayda var. ATP-də olduğu kimi, NADPH-in də Calvin dövrəsinin həyata keçirildiyi tərəf olan stroma tərəfində istehsal olunduğuna diqqət yetirin.

İşıq reaksiyalarının xülasəsi: Elektron axımı sudaki elektronları ilkin halda yerləşdikləri aşağı enerji səviyyəsindən, NADPH-dakı yüksək enerji səviyyəsinə qaldırır. Işıq gücü ilə baş verən elektron axımı eyni zamanda ATP də əmələ gətirir. Beləliklə, tilakoid membranındakı avadanlıq işıq enerjisini ATP və NADPH şəklində kimyəvi enerjiyə çevrilir. Prosesdə yan məhsul olaraq O_2 açığa çıxır. İndi isə, Calvin dövrəsinin bu məhsulları CO_2 -dən şəkər istehsal etmək üçün necə istifadə etdiyinə nəzər salaıq.

YOXLAMA 10.2

1. Fotosintez üçün ən əlverişsiz işıq rəngi hansıdır? Cavabınızı izah edin.
2. Işıq reaksiyalarında birinci elektron donoru nədir? Elektronlar sonda hara gəlir?
3. **ƏGƏR >** Təcrübə mühitində lazımi kimyəvi maddələrin olduğu, şüalandırılmış məhlula yerləşdirilmiş, təcrid olunmuş xloroplastlar ATP sintezləyə bilər. Xloroplast membranını hidrogen ionlarına sərbəst şəkildə keçirici edən kimyəvi maddəni məhlula əlavə etsək, ATP sintezinin sürəti necə dəyişər?

BAŞLIQ 10.3

Calvin dövrəsi ATP və NADPH-dakı kimyəvi enerjini istifadə edərək, CO_2 -ni şəkərə reduksiya edir

Calvin və sitrat turşusu dövrələri arasındakı əsas bənzərlik, bəzi molekulalar dövrəyə girib-çıxandan sonra başlanğıc materialın yenidən bərpa olunmasıdır. Lakin sitrat turşusu dövrəsi katabolikdir: asetil CoA-nı oksidləşdirir və çıxan enerji ilə ATP sintezləyir. Calvin dövrəsi isə anabolikdir: enerji istifadə edərək, kiçik molekulalardan karbohidratlar əmələ gətirir. Karbon Calvin dövrəsinə CO_2 olaraq girir, şəkər formasında

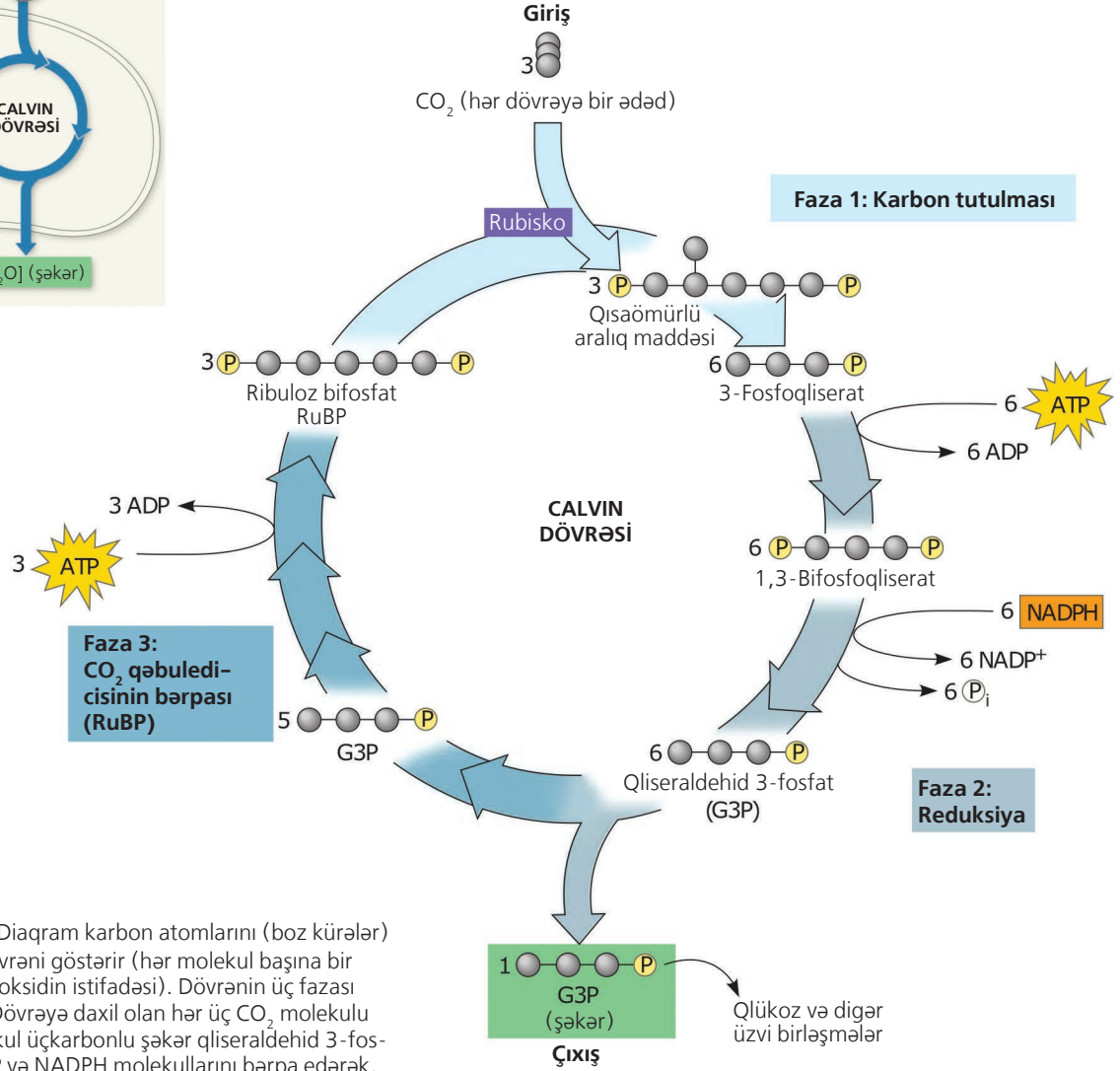
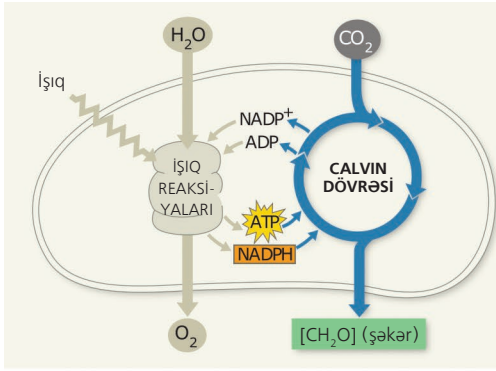
çıxır. Dövrə ATP-ni enerji mənbəyi, NADPH-ı isə şəkər istehsalında yüksək enerjili elektronları əlavə etmək üçün reduksiyaedici güc kimi istifadə edir.

Başlıq 10.1-də də qeyd etdiyimiz kimi, Calvin dövrəsindən birbaşa çıxan şəkər qlükoz deyil. Məhsul **qliseraldehid 3-fosfat (G3P)** adlı üçkarbonlu şəkərdir. Yekunda üç G3P istehsalı üçün dövrə üç dəfə təkrarlanmalı və hər dövrəsində bir molekul CO_2 tutmalıdır. (*Karbon tutulması* CO_2 -nin üzvi maddəyə əlavə edilməsidir.) Calvin dövrəsinin pillələrini nəzərdən keçirdiyiniz zaman unutmayın ki, burada üç molekul CO_2 -nin reaksiyalarda keçməsinə izləyirik. Calvin dövrəsi üç əsas fazaya ayrılır: karbon tutulması, reduksiya və CO_2 qəbul edicisinin bərpası (**Şəkil 10.19**).

Faza 1: Karbon tutulması. Calvin dövrəsi CO_2 molekullarını bir-bir, beşkarbonlu şəkər ribuloz bifosfat (RuBP) molekuluna bağlayaraq üzvi maddə tərkibinə qatır. Bu reaksiyanı katalizləyən RuBP karboksilaz-oksigenaz, digər adıyla **rubisko** enzimidir. (Xloroplastda ən çox rast gəlinən protein olan bu enzimin eyni zamanda planetdəki ən böyük protein olduğu təxmin olunur.) Bu reaksiyanın məhsulu altıkarbonlu molekul energetik olaraq, çox qeyri-stabil olduğu üçün yarandığı an ikiye parçalanır. Nəticədə, hər bir CO_2 molekulunu üçün iki ədəd üçkarbonlu 3-fosfoqliserat əmələ gəlir.

Faza 2: Reduksiya. Hər 3-fosfoqliserat ATP-dən əlavə bir fosfat qrupu əldə edərək, 1,3-bifosfoqliserata çevrilir. Ardından, 1,3-bifosfoqliserat NADPH-dan gələn bir cüt elektronla reduksiya edilir və proses zamanı bir fosfat qrupu itirərək, qliseraldehid 3-fosfat (G3P) olur. Daha dəqiq desək, NADPH qaynaqlı elektronlar 1,3-bifosfoqliseratın karboksil qrupunu G3P-nin aldehid qrupuna reduksiya edir. Bu qrup daha çox potensial enerjiyə malikdir. G3P qlikolizdə qlükozun parçalanması zamanı yaranan üçkarbonlu şəkərin eynisidir (Şəkil 9.9). Dövrəyə daxil olan hər üç CO_2 molekuluna altı molekul G3P əmələ gəlir (Şəkil 10.19). Buna baxmayaraq, bunlardan yalnız birini xalis karbohidrat gəliri saymaq olar, çünki yerdə qalanlar dövrənin tamamlanması üçün lazım olacaq. Dövrə üç ədəd beşkarbonlu şəkər RuBP ilə 15 karbon dəyərinə şəkərlə başlayır. İndi isə, altı ədəd G3P şəklində 18 karbon dəyərinə şəkər var. Bunlardan yalnız biri dövrədən çıxıb bitki hüceyrəsi tərəfindən istifadə olunur, digərləri isə üç molekul RuBP-ni bərpa etmək üçün istifadə olunmalıdır.

Faza 3: CO_2 qəbul edicisinin (RuBP) bərpası. Beş molekul G3P-nin karbon skeleti Calvin dövrəsinin son mərhələləri tərəfindən bir sıra mürəkkəb reaksiyalarla üç RuBP molekuluna çevrilir. Beləliklə CO_2 qəbul etmək üçün lazımi RuBP hazır və dövrə davam edir.



▲ Şəkil 10.19 Calvin dövrəsi. Diaqram karbon atomlarını (boz kürelər) izləyərək prosesin vurduğu üç dövrəni göstərir (hər molekul başına bir dövrə olmaq şərtilə, üç karbon dioksidin istifadəsi). Dövrənin üç fazası mətnə bəhs olunan fazalardır. Dövrəyə daxil olan hər üç CO₂ molekulunu üçün çıxan xalis məhsul bir molekul üçkarbonlu şəkər qliseraldehid 3-fosfatdır (G3P). Işıq reaksiyaları ATP və NADPH molekullarını bərpa edərək, Calvin dövrəsinin davam etməsini təmin edir.

Xalis bir molekul G3P sintezləmək üçün Calvin dövrəsi toplam 9 molekul ATP və 6 molekul NADPH istifadə edir. ATP və NADPH molekulları işıq reaksiyaları tərəfindən istehsal olunur. Calvin dövrəsindən çıxan G3P, qlükoz (iki molekul G3P-dən), disaxarid saxaroz və başqa karbohidratlar da daxil olmaqla, bir sıra üzvi molekulun sintezi üçün başlanğıc nöqtəsidir. Nə işıq reaksiyaları, nə də Calvin dövrəsi ayrı-ayrılıqda CO₂-dən şəkər yarada bilər. Fotosintez bu iki mərhələni birləşdirən bütöv xloroplastın yaranan xassəsidir.

YOXLAMA 10.3

1. Calvin dövrəsi bir ədəd qlükoz istehsal etmək üçün _____ ədəd CO₂, _____ ədəd ATP və _____ ədəd NADPH molekulları istifadə edir.

2. Calvin dövrəsində istifadə olunan çox sayda ATP və NADPH qlükozun enerji dəyəri baxımından yüksək dəyərə sahib olmasını necə açıqlayır?
3. **ƏGƏR >** Calvin dövrəsini dayandıran zəhər niyə eyni zamanda işıq reaksiyalarını da dayandırır?
4. **TƏSVİR ET >** Boz toplar əvəzinə, karbon saylarını göstərərək, (bütün karbonları nəzərə almaq üçün hər mərhələdə müvafiq rəqəmə vuraraq) Şəkil 10.19-dakı dövrəni bir daha çəkin. Karbon atomları dövrəyə hansı formada girib-çıxır?
5. **ƏLAQƏ QUR >** Şəkil 9.9 və 10.19-u bir daha nəzərdən keçirin. Qliseraldehid 3-fosfatın bu şəkildə göstərilən proseslərdə oynadığı aralıq maddə və məhsul rollarını müzakirə edin.

BAŞLIQ 10.4

İsti və quru iqlimlərdə karbon tutulmasının alternativ yolları təkamül etmişdir

TƏKAMÜL Bitkilər 475 milyon il əvvəl quruya çıxdıqdan bu yana daima qurudakı həyatın çətinliklərinə, xüsusilə də, susuzluğa qarşı mübarizə aparırlar. Başlıq 36.4-də bitkilərin su saxlamaq üçün qazandıqları anatomic adaptasiyaları ələ alacağıq. Bu fəsildə isə əsas mövzumuz metabolik adaptasiyalardır və bu həll yolları çox vaxt bəzi güzəştlər tələb edir. Vacib bir misal fotosintez və ifrat su itkisi arasındakı tarazlıqdır. Fotosintez üçün lazımı CO_2 yarpağın səthindəki dəliklər olan stomalardan içəri daxil olur (eyni yolla O_2 xaric olunur) (Şəkil 10.4). Lakin stomalar eyni zamanda transpirasiyanın (buxarlanma yolu ilə yarpaqlardan su itirilməsi) də əsas kanalıdır. Quru, isti günlərdə bir çox bitki stomalarını bağlayıb suya qənaət edir, lakin bu, CO_2 qəbulunu da azaldır. Stomalar yarı-açıq olsa belə, yarpaq daxilindəki havada CO_2 qatılığı azalmağa, O_2 qatılığı isə artmağa başlayır. Bu yarpaqda israfçı bir proses olan fototənəffüs şərait yaradır.

Fototənəffüs Təkamül Qalığıdır mı?

Bir çox bitkidə ilkin karbon tutulması Calvin dövrəsində ribuloz bifosfata CO_2 əlavə edən rubisko enzimi tərəfindən həyata keçirilir. Karbon tutulmasının ilk üzvi məhsulu üçkarbonlu birləşmə olan 3-fosfoqliserat olduğundan (Şəkil 10.19), belə bitkilərə **C_3 bitkiləri** deyilir. Düyü, buğda və soya kənd təsərrüfatı üçün əhəmiyyətli C_3 bitkiləridir. İsti, quru günlərdə stomalarını bağladıqda, yarpaqdakı CO_2 səviyyəsi aşağı düşdüynə görə, Calvin dövrəsi karbonsuz qalır və belə olan halda, C_3 bitkiləri daha az şəkər istehsal edir. Bundan əlavə, rubisko CO_2 yerinə O_2 də bağlaya bilər. Nəticədə, yarpaqda CO_2 səviyyəsi azalır və O_2 səviyyəsi artdıqca rubisko Calvin dövrəsinə CO_2 əvəzinə O_2 əlavə etməyə başlayır. Yaranan məhsul parçalanır və ikikarbonlu birləşmə xloroplastı tərk edir. Peroksisom və mitoxondri bu birləşməni dəyişdirib parçalayaraq CO_2 buraxırlar. Proses işıqda (foto) baş verdiyinə və O_2 istifadə edib CO_2 buraxdığına görə (*tənəffüs*) **fototənəffüs** adlanır. Lakin normal tənəffüsdən fərqli olaraq, fototənəffüs ATP istehsal etmək əvəzinə istifadə edir. Bundan əlavə, fotosintezdən fərqli olaraq, fototənəffüs şəkər istehsal etmir. Hətta əksinə, fototənəffüs Calvin dövrəsindən üzvi maddə alır və tutula biləcək CO_2 -ni buraxdığına görə fotosintezin məhsuldarlığını azaldır. Fototənəffüslə buraxılan bu CO_2 yarpaqda qala, qatılıq lazımı səviyyəyə çatarsa, yenidən tutula bilər. Lakin təkrar içində qaçan siçan kimi, bu proses enerji sərf edir.

Bəs yararsız kimi görünən bu proses nə üçün varlığını davam etdirir? Bir hipotezə görə, fototənəffüs atmosferin indikindən az O_2 və çox CO_2 qatılığına sahib olduğu vaxtlardan qalma metabolik təkamül qalığıdır. Rubisko-

nun yarandığı vaxtlardakı qədim atmosferdə, enzimin O_2 -yə bağlanması asan idi. Hipotezə görə, rubisko O_2 molekuluna qarşı olan hərisliyini bir miqdar da olsa saxlayır. Bu, hazırkı yüksək O_2 qatılığında müəyyən qədər fototənəffüsü qaçılmaz edir. Bundan əlavə, CO_2 azlığında Calvin dövrəsinin zəifləməsi və nəticədə, işıq reaksiyaları zamanı yaranan zərərli maddələrin yığılmasına qarşı fototənəffüsün müəyyən qoruyucu effektinin olduğunu göstərən dəlillər də var.

Fototənəffüs bir çox bitki növündə (o cümlədən, bir sıra təsərrüfat bitkilərində) Calvin dövrəsi vasitəsilə tutulan karbonun yarısını israf edir. Həqiqətən də, bəzi bitkilərdə fotosintez qabiliyyətinə təsir etmədən fototənəffüsü azaltmaq mümkün olsaydı, aqrar təsərrüfatın məhsuldarlığını və qida ehtiyatını artırmaq olardı.

Bəzi bitki növlərində, hətta isti və quru iqlimlərdə belə, Calvin dövrəsinə optimallaşdıran və fototənəffüsü azaldan karbon tutma metodları yaranıb. Belə fotosintetik adaptasiyalara ən bariz iki nümunə C_4 fotosintezi və krassulasea turşu metabolizmidir (CAM, ing. *crassulacean acid metabolism*).

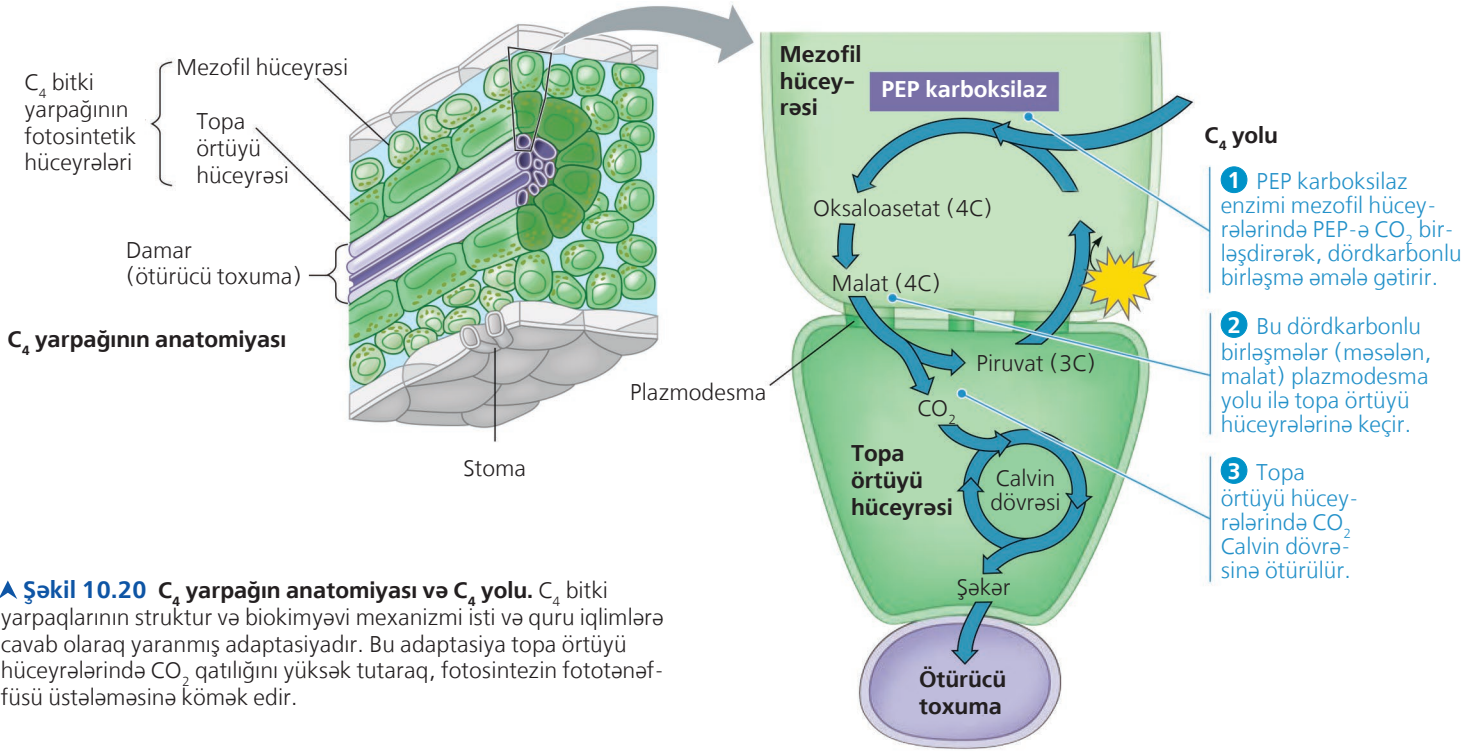
C_4 Bitkiləri

Calvin dövrəsinə alternativ karbon tutma yolu ilə birləşdirib ilk məhsul olaraq dördkarbonlu birləşmə istehsal edən bitkilərə **C_4 bitkiləri** deyilir. Ən azı 19 bitki fəsiləsində təsadüf olunan C_4 yolu 45 dəfədən çox bir-birindən müstəqil şəkildə fərqli növlərdə ortaya çıxmışdır. Təsərrüfat əhəmiyyətli C_4 bitkilərinə misal olaraq, taxıllar fəsiləsinə aid şəkər qamışı və qarğıdalını göstərmək olar.

C_4 yarpağının anatomiyası C_4 fotosintezi mexanizminə uyğundur. C_4 bitkilərində iki fərqli növ fotosintetik hüceyrə olur: topa örtüyü və mezofil hüceyrələri.

Topa örtüyü hüceyrələri yarpağın damarları ətrafında sıx örtük şəklində yerləşmiş hüceyrələrdir (**Şəkil 10.20**). Topa örtüyü hüceyrələri ilə yarpaq səthinin arasında daha sərbəst düzülmüş mezofil hüceyrələri olur ki, bu hüceyrələr topa örtüyü hüceyrələri ilə yaxından əlaqəli olub, heç vaxt onlardan iki və ya üç hüceyrədən artıq məsafədə yerləşmirlər. Calvin dövrəsi yalnız topa örtüyü hüceyrələrində baş verir. Lakin Calvin dövrəsindən əvvəl mezofil hüceyrələri CO_2 -ni üzvi birləşmələrin tərkibinə alır. Aşağıda izah olunmuş nömrələnmiş mərhələləri Şəkil 10.20-də gözdən keçirin:

- 1 Birinci pillə yalnız mezofil hüceyrələrində rast gəlinən **PEP karboksilaz** enzimi tərəfindən həyata keçirilir. Bu enzim CO_2 -ni fosfoenolpiruvata (PEP, ing. *phosphoenolpyruvate*) əlavə edərək dördkarbonlu oksaloasetatı əmələ gətirir. PEP karboksilazın CO_2 -yə olan hərisliyi rubiskodan daha yüksəkdir və O_2 hərisliyi yoxdur. Buna görə də rubiskonun bacarmadığı şəraitdə — yəni isti və quru şəraitdə, stomalar qismən qapanıb yarpaqda O_2 qatılığını artıranda və CO_2 qatılığını azaldanda — PEP karboksilaz karbonu səmərəli şəkildə tuta bilər.



▲ Şəkil 10.20 C₄ yarpağın anatomiyası və C₄ yolu. C₄ bitki yarpaqlarının struktur və biokimyəvi mexanizmi isti və quru iqlimlərə cavab olaraq yaranmış adaptasiyadır. Bu adaptasiya topa örtüyü hüceyrələrində CO₂ qatılığını yüksək tutaraq, fotosintezin fototənəffüsü üstələməsinə kömək edir.

- 2 CO₂ mezofil hüceyrələrində tutulandan sonra dördkarbonlu məhsul (Şəkil 10.20-dəki nümunədə malat) plazmodesmalar (Şəkil 6.29) üzərindən topa örtüyü hüceyrələrinə ötürülür.
- 3 Topa örtüyü hüceyrələrində dördkarbonlu birləşmədən CO₂ ayrılır və buradakı rubisko tərəfindən yenidən tutulub Calvin dövrəsinə daxil edilir. Eyni reaksiyada piruvat bərpa edilərək mezofil hüceyrəsinə geri dönür. Orada ATP ilə piruvat təkrarən PEP-ə çevirilir və yenidən CO₂ qəbul etməyə hazır olan PEP reaksiya dövrəsinin davam etməsinə imkan verir. İstifadə olunan ATP-ni topa örtüyü hüceyrələrində CO₂ qatılığını artırmağın “qiyməti” kimi görmək olar. Bu əlavə ATP-ni istehsal etmək üçün topa örtüyü hüceyrələri, daha əvvəl bəhs etdiyimiz dairəvi elektron axımı həyata keçirirlər (Şəkil 10.16). Bu hüceyrələr PS II-yə yox, yalnız PS I-ə sahib olduğundan, dairəvi elektron axımı onların fotosintezlə ATP istehsal etmək üçün yeganə yoludur.

Beləliklə, C₄ bitkilərinin mezofil hüceyrələri CO₂-ni topa örtüyü hüceyrələrinə vuraraq, buradakı CO₂ qatılığını rubiskonun O₂-yə deyil, CO₂-yə bağlanmağına imkan verəcək səviyyədə saxlayır. PEP karboksilaz və PEP-in bərpasından ibarət dairəvi reaksiya zəncirini ATP gücü ilə CO₂ qatılığını artırma mexanizmi olaraq görmək mümkündür. Bu yolla C₄ fotosintezi ATP-dən istifadə edərək fototənəffüsü azaldır, şəkər istehsalını artırır. Bu adaptasiya, xüsusilə gündüz vaxtı stomaların qismən qapalı olduğu, çox günəş işığı qəbul edən isti yerlərdə faydalıdır ki, C₄ bitkiləri də məhz belə yerlərdə

əmələ gəliblər.

Atmosferdəki CO₂ 1800-cü illərdə, Sənayə İnqilabından sonra ciddi dərəcədə artmışdır və fosil yanacaqların yandırılması kimi insan fəaliyyətləri nəticəsində daha da artmaqdadır. Nəticədə, yaranan iqlim dəyişikliyinə, o cümlədən, planet boyu orta temperaturdakı artımın, yəni qlobal istiləşmənin bitki növlərinə bir sıra əhəmiyyətli təsirləri ola bilər. Alimlər planet boyu dəyişən CO₂ qatılığı və temperaturun C₃ və C₄ bitkilərinə fərqli təsir edəcəyindən və nəticədə, bu bitkilərin bir-birinə nisbətində dəyişiklik yaranacağından narahatdırlar.

Bunlardan hansı artan CO₂ səviyyəsindən daha çox bəhrələnər? Yadımıza salaq ki, C₃ bitkilərində rubiskonun CO₂ yerinə O₂-yə bağlanması fototənəffüsə gətirib çıxarır ki, bu da fotosintezin məhsuldarlığını azaldır. C₄ bitkiləri əlavə ATP bahasına CO₂ qatılığını topa örtüyü hüceyrələrində artıraraq bu problemin qarşısını almışlar. Artan CO₂ səviyyəsi C₃ bitkilərində fototənəffüs sürətini azaldaraq onlara fayda verə bilər. Lakin eyni zamanda artan temperatur da fototənəffüs sürətini artırır. (Bu nöqtədə, su ehtiyatları kimi əlavə faktorlar da əhəmiyyətli ola bilər.) Artan CO₂ qatılığı və temperatura C₃ bitkilərindən fərqli olaraq C₄ bitkilərə o qədər də təsir etməyə bilər. Alimlər bu məsələnin fərqli tərəflərini bir sıra təcrübələrlə araşdırıblar; belə təcrübələrdən birindən alınan data ilə **Elmi Bacarıq Məşğələsində** işləyə bilərsiniz. Fərqli ərazilərdə CO₂ qatılığı və temperaturun xüsusi dəyərləri C₃ və C₄ bitkilərinin tarazlığını fərqli şəkildə dəyişdirə bilər. Bioloji icma quruluşundakı belə geniş və müxtəlif dəyişikliklərin nəticələrini əvvəldən təxmin etmək çətindir və buna görə də haqlı narahatlığa səbəb olur.

Regressiya Xətli Səpmə Diaqramı Qurmaq

Atmosferdəki CO₂ Qatılığı Təsərrüfat Bitkilərinin

Məhsuldarlığına Təsir Edirmi? Atmosferdəki CO₂-nin qatılığı bütün planetdə artmaqdadır və alimlər bu dəyişikliyin C₃ və C₄ bitkilərinə fərqli təsir edib-etmədiyini araşdırırlar. Bu məşğələdə səpmə diaqramı quraraq, CO₂ qatılığının həm C₄ təsərrüfat bitkisi qarğıdalının, həm də C₃ əlaq bitkisi kəndirotunun böyüməsinə necə təsir etdiyini araşdıracaqsınız.

Təcrübə Necə Aparılmışdır? Tədqiqatçılar bütün bitkilərin eyni miqdarda su və işıq aldığı kontrollu şəraitdə, 45 gün ərzində qarğıdalı və kəndirotu əkirlər. Bitkilər üç qrupa ayrılır və hər qrup fərqli CO₂ qatılığına sahib havaya məruz buraxılır: 350, 600 və ya 1000 ppm).

Təcrübədən Çıxan Data Aşağıdakı cədvəl fərqli CO₂ qatılıqlarında böyüdülmüş qarğıdalı və kəndirotunun quru çəkisini göstərir. Quru çəki dəyərləri səkkiz bitkinin yarpaq, gövdə və köklərinin ədədi ortasıdır.

	350 ppm CO ₂	600 ppm CO ₂	1000 ppm CO ₂
Bir qarğıdalının quru çəkisinin ədədi ortası	91	89	80
Bir kəndirotunun quru çəkisinin ədədi ortası	35	48	54

Data mənbəyi: D. T. Patterson and E. P. Flint, Potential effects of global atmospheric CO₂ enrichment on the growth and competitiveness of C₃ and C₄ weed and crop plants, *Weed Science* 28(1):71–75 (1980).

DATANI ŞƏRH ET

- İki dəyişən arasındakı əlaqəni anlamaq üçün ilk öncə datayla səpmə diaqramı qurub, ardınca regressiya xətti çəkmək lazımdır. (a) Müstəqil və asılı dəyişənlərin adlarını diaqram oxlarının altına yazın. Seçiminizi əsaslandırın. (b) Qarğıdalı və kəndirotu üçün fərqli işarələrdən istifadə edərək, müvafiq datanı diaqrama çəkin və işarələrin hansı bitkini göstərdiyini açıqlayan izahı da diaqramın kənarına əlavə edin. (Diaqramlarla bağlı əlavə məlumat üçün Əlavə F-də yerləşən Elmi Bacarıqların İcmalına nəzər salın.)
- Hər data qrupu üçün "ən uyğun" olan xətti çəkin. Ən uyğun xətt bütün nöqtələrdən, hətta nöqtələrin çoxundan keçmək məcburiyyəti

► Alaq kəndirotu ilə əhatələnmiş qarğıdalı bitkisi.

yatında deyil. Ən uyğun xətt verilən bütün data nöqtələrinin ən yaxından olan düz xətdir. Qrafikdə hər data qrupu üçün ən uyğun xətti çəkin. Xətin hardan çəkilməsi müəyyən qədər seçim məsələsi olduğundan, bir data qrupu üçün iki fərqli şəxs iki fərqli xətt çəkə bilər. Ən uyğun xətti, yəni regressiya xəttini hesablamaq üçün müxtəlif namizəd xətlərlə data nöqtələri arasındakı məsafənin kvadratı hesablanır və cəmlənir, daha sonra bu kvadratların cəmi ən kiçik dəyərə sahib olan xətt seçilir. (Xətti regressiya xəttinə nümunə olaraq Fəsil 3-dəki Elmi Bacarıq Məşğələsində verilmiş diaqrama nəzər salın.) Excel kimi proqramlar, o cümlədən, qrafikli kalkulyatorlar verilən data nöqtələrinə uyğun regressiya xətti çəkə bilər. Exceldən və ya qrafikli kalkulyator-dan istifadə edərək datanı daxil edib proqrama iki regressiya xətti çəkin. Çəkilən xətləri müqayisə edin.

- Səpmə diaqramınıza əlavə edilmiş regressiya xətlərinin göstərdiyi tendensiyaları izah edin. (a) Artan CO₂ qatılığı ilə qarğıdalı və kəndirotunun quru çəkili arasında əlaqəni qarşılaşdırın. (b) Kəndirotunun qarğıdalı sahələrində yetişən əlaq otu olduğunu nəzərə alsaq, CO₂ qatılığının artması bu iki növ arasındakı əlaqəyə necə təsir edər?
- Səpmə diaqramdakı datadan yola çıxaraq, atmosferdəki CO₂ qatılığı 390 ppm-dən (hazırkı dəyər) 800 ppm səviyyəsinə qalxdığı təqdirdə qarğıdalı və kəndirotunun quru çəkili arasında neçə faiz dəyişmə qeydə alınacağını təxmin edin. (a) Qarğıdalı və kəndirotunun 390 ppm-də təxmin olunan quru çəkisi nə qədərdir? Bəs 800 ppm-də? (b) Quru çəkiddəki dəyişmənin faizini hesablamaqdan ötrü hər bitki üçün 800 ppm-də təxmin olunan quru çəkiddən 390 ppm-də təxmin olunan dəyəri çıxın və fərqi 390 ppm səviyyəsindəki çəkiyə bölüb 100-ə vurun. Qarğıdalı üçün dəyişmə faizi neçədir? Bəs kəndirotu üçün? (c) Bu nəticə artan CO₂ qatılığı şəraitində C₃ bitkilərin C₄ bitkiləri ilə müqayisədə daha yaxşı böyüdüyünü göstərən başqa təcrübələrin nəticələri ilə uzlaşır mı? Cavabınızı əsaslandırın.



C₄ fotosintezi su və digər resurslardan daha az istifadə etdiyinə görə, C₃-dən səmərəli hesab olunur. Hazırda planetimizdə əhali və qida ehtiyacı getdikcə artmaqdadır. Eyni zamanda, iqlim dəyişikliyi, həmçinin, dəniz səviyyəsinin qalxması, bir çox yerdə daha isti və quru iqlimin yaranması əkin üçün yararlı torpaq sahəsini azaldır. Qida ehtiyatı problemini həll etmək üçün Filippindəki alimlər çox əhəmiyyətli qida mənbəyi və eyni zamanda C₃ bitkisi olan düyünü genetik olaraq elə dəyişdirməyə çalışırlar ki, əldə olunan bitki C₄ fotosintezi edə bilsin. İndiyədək alınan nəticələr nikbin olmağa səbəb verir; alimlərin təxminlərinə əsasən, C₄ düyüsü C₃ düyüsü ilə müqayisədə eyni su və resurs sərfiyyatı ilə 30-50% daha artıq məhsul verə bilər.

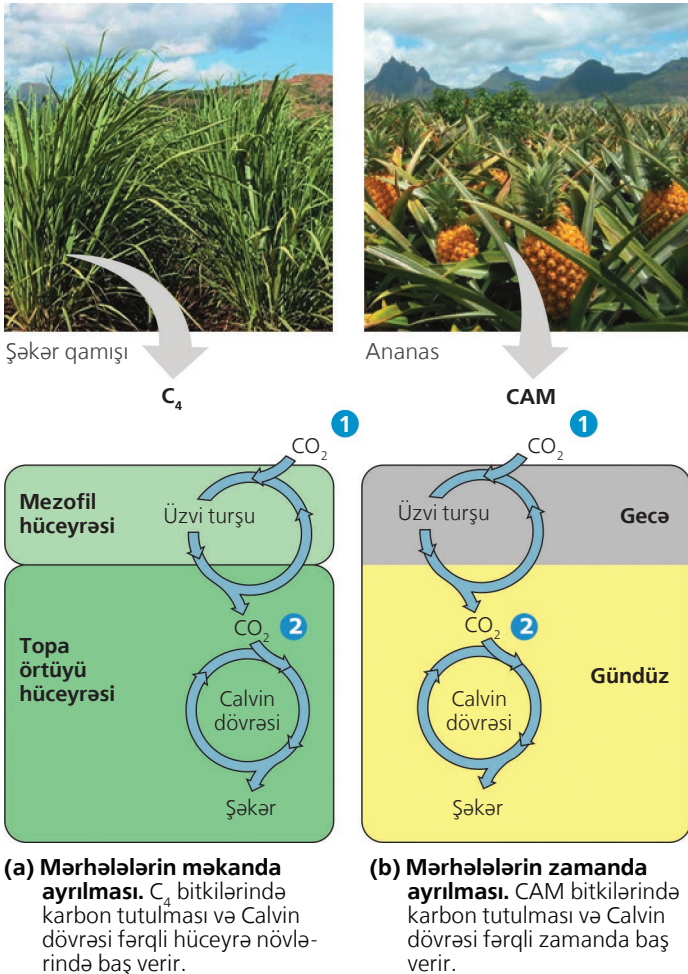
CAM Bitkiləri

Bir çox sukkulent (su toplayan) bitkilərdə, müxtəlif kaktuslarda, ananasda və digər bitki növlərində isti iqlimə cavab olaraq başqa növ fotosintez adaptasiyası əmələ gəlmişdir. Bu bitkilər, digərlərindən fərqli olaraq, stomalarını gecələr açır, gündüzlər isə yumur. Stomaların gündüz vaxtı yumulması bitkinin su itkisini azaltsa da, CO₂ qəbulunu da azaldır. Gecələr stomalar açılanda bu bitkilər CO₂ qəbul edərək onu müxtəlif üzvi turşular şəklində tutur. Karbon tutulmasının bu növünə **krassulasea turşu metabolizmi** (ing. *crassulacean acid metabolism*, CAM) deyilir. Mexanizm ilk dəfə Crassulaceae fəsiləsində kəşf olunduğu üçün tutulmanın adı buradan

götürülmüşdür. CAM bitkilərinin mezofil hüceyrələri gecə vaxtı əmələ gətirdikləri üzvi turşuları səhərlər stomalar bağlanana qədər saxlayır. Gündüz vaxtı işıq reaksiyaları Calvin dövrəsi üçün ATP və NADPH istehsal etdikcə, CO_2 bu üzvi turşulardan xaric olunaraq xloroplastlardakı şəkərlərin tərkibinə keçir.

Şəkil 10.21-də CAM yolunun C_4 yolu ilə bənzərlik təşkil etdiyinə diqqət edin: hər ikisində CO_2 Calvin dövrəsinə girməzdən əvvəl birinci üzvi aralıq maddələrin tərkibinə qatılır. Fərqli olan odur ki, C_4 bitkilərində karbonun tutulması mərhələsi Calvin dövrəsindən məkanda ayrılır (yəni fərqli hüceyrələrdə baş verir), CAM bitkilərində isə proses eyni hüceyrədə, amma fərqli vaxtlarda həyata keçirilir. (Unutmayın ki, C_3 , C_4 və CAM bitkilərinin hamısı əvvəl-axır karbon dioksiddən şəkər istehsal etmək üçün Calvin dövrəsindən istifadə edir.)

▲ Şəkil 10.21 C_4 və CAM fotosintezinin müqayisəsi. C_4 və CAM yolları fotosintezi isti və quru günlərdə, stomaların qismən və ya tamamilə qapalı olduğu vaxtlarda davam etdirmək üçün təkamüldə ortaya çıxmış həll yollarıdır. Hər iki adaptasiyanı ① CO_2 -nin ilk olaraq üzvi turşulara əlavə olunması və ② daha sonra Calvin dövrəsinə girməsi ilə səciyyələndirmək olar.



YOXLAMA 10.4

1. Fototənəffüs bitkinin fotosintetik məhsuldarlığını necə azaldır?
2. C_4 bitkilərinin topa örtüyü hüceyrələrində PS II deyil, yalnız PS I-in olması O_2 qatılığına təsir edir. Bu təsir nədən ibarətdir və bitkiyə necə fayda verə bilər?
3. **ƏLAQƏ QUR** ➤ Başlıq 3.3-də okean turşulaşması müzakirəsinə nəzər salın. Okean turşulaşması ilə C_3 və C_4 bitkilərinin paylanması baş verən dəyişmələr bir-birilə əlaqəsiz problemlər kimi görünə bilər, lakin ortaq cəhətlərə sahibdirlər. Bu cəhətlər nələrdir? Cavabınızı izah edin.
4. **ƏGƏR** ➤ İqlimi istiləşən və quruyan, lakin CO_2 qatılığı dəyişməyən coğrafi ərazidə C_3 , C_4 və CAM bitkilərinin nisbi bolluğunda nə kimi dəyişmələr baş verəcək?

BAŞLIQ 10.5

Həyat fotosintezdən asılıdır

Fotosintezin Əhəmiyyəti: *İcmal*

Bu fəsildə fotonlardan qidaya, fotosintezi izlədik. Işıq reaksiyaları günəş enerjisini tutur və ondan istifadə edərək ATP istehsal edir, sudan elektronları NADP^+ -ə ötürərək NADPH yaradır. Calvin dövrəsi ATP və NADPH-ı karbon dioksiddən şəkər hazırlamaq üçün istifadə edir. Beləliklə, xloroplasta günəş işığı şəklində daxil olan enerji üzvi birləşmələr şəklində qorunur. Proses **Şəkil 10.22**-də təbii şəraitində və tam şəkildə göstərilmişdir.

Fotosintez məhsullarının taleyinə gəldikdə isə, sitozoldakı enzimlər Calvin dövrəsində hazırlanan G3P-ni müxtəlif üzvi birləşmələrə çevirir. Xloroplastlarda istehsal olunan şəkər bitkini lazım olan kimyəvi enerji və bitki hüceyrələrində rast gəlinən digər bütün əsas üzvi molekulları istehsal etmək üçün lazım olan karbon skeleti ilə təmin edir. Fotosintezdə istehsal olunan üzvi materialın 50%-i bitki hüceyrəsinin mitoxondrisində hüceyrə tənəffüsü üçün yanacaq kimi istifadə olunur.

Əslində, bitkinin avtotrof hissələri yalnız onun yaşıl hüceyrələridir. Bitkinin yerdə qalan hissələri yarpaqlardan damarlar yolu ilə göndərilən üzvi molekullardan asılıdır (**Şəkil 10.22**, üst). Bitkilərin çoxunda yarpaqlardan bitkinin yerdə qalan hissələrinə göndərilən karbohidrat disaxarid olan saxaroz şəklində ötürülür. Saxaroz qeyri-fotosintetik hüceyrələrə çatdıqdan sonra, hüceyrə tənəffüsü və protein, yağ və başqa məhsullar istehsal edən çoxsaylı anabolik yollar üçün xammal rolunu oynayır. Xüsusilə, böyüyən və yetkinləşən bitki hüceyrələrində əhəmiyyətli ölçüdə qlükozun birləşdirilməsi ilə polisaxarid olan sellüloz istehsal olunur (**Şəkil 5.6c**). Bitkinin (və yaqın ki, dünyanın) ən bol üzvi molekulu hüceyrə divarının əsas tərkib hissəsi olan sellülozudur.

Bitkilərin çoxu və digər fotosintezçilər tənəffüs və biosintezdə istifadə olunan artıq üzvi material istehsal edirlər. Əlavə şəkərdən nişasta hazırlayıb bir hissəsini

xloroplastın özündə, bir hissəsini isə köklərdə, gövdə yumrularında, toxumlarda və meyvələrdə saxlayırlar. Fotosintez vasitəsilə istehsal olunan qida molekullarının istifadəsindən danışanda unutmayaq ki, bir çox bitki yarpaq, kök, gövdə, meyvələr və bəzən bütöv bitki heterotroflar tərəfindən yeyilir.

Qlobal miqyasda, atmosferdə oksigenin olmasının səbəbi məhz fotosintez prosesidir. Bundan əlavə, xloroplastlar ayrı-ayrılıqda kiçik olsa da, ümumi qida məhsuldarlıqları inanılmazdır. Fotosintezin ilə 150 milyard ton karbohidrat istehsal etdiyi təxmin olunur. Bu isə 60 trilyon biologiya dərslisi çəkisində üzvi maddə deməkdir: sözügedən kitabları üst-üstə qoysaq, Yərlə Günəş arasındakı məsafənin 17 qatı edər! Yərdə canlıların rifahı üçün fotosintezdən əhəmiyyətli kimyəvi proses

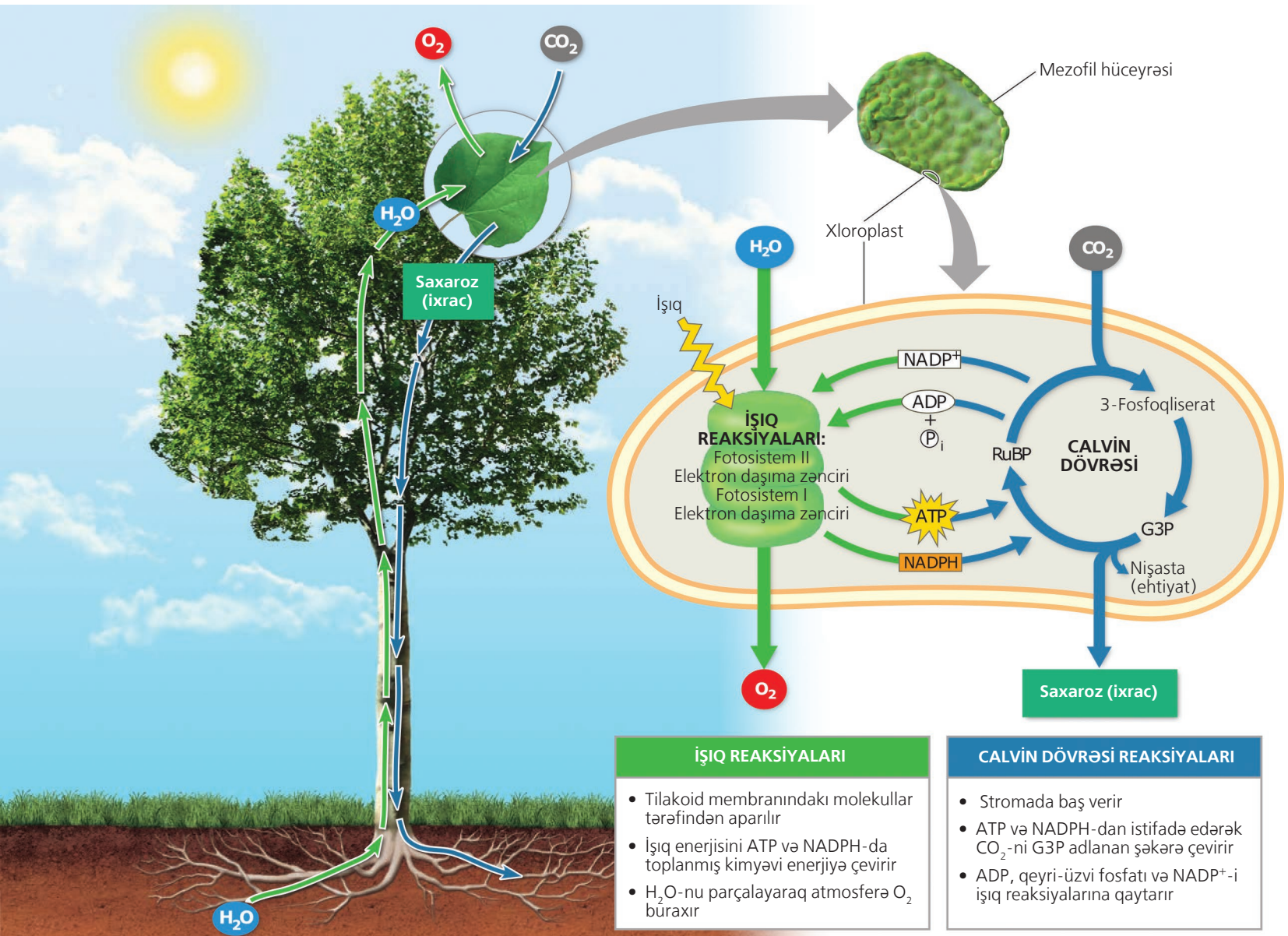
yoxdur.

Fəsil 5-dən Fəsil 10-a qədər hüceyrələrin müxtəlif fəaliyyətləri ilə bağlı öyrəndiniz. Şəkil 10.23 bu hüceyrəvi prosesləri işlək bitki hüceyrəsi çərçivəsində bir yerə toplayır. Şəkili nəzərdən keçirdikcə, hər prosesin ümumi mənzərəyə necə oturduğu haqda düşünün. Canlı orqanizmin təməl vahidi olaraq hüceyrə həyat üçün səciyyəvi olan bütün fəaliyyətləri icra edir.

YOXLAMA 10.5

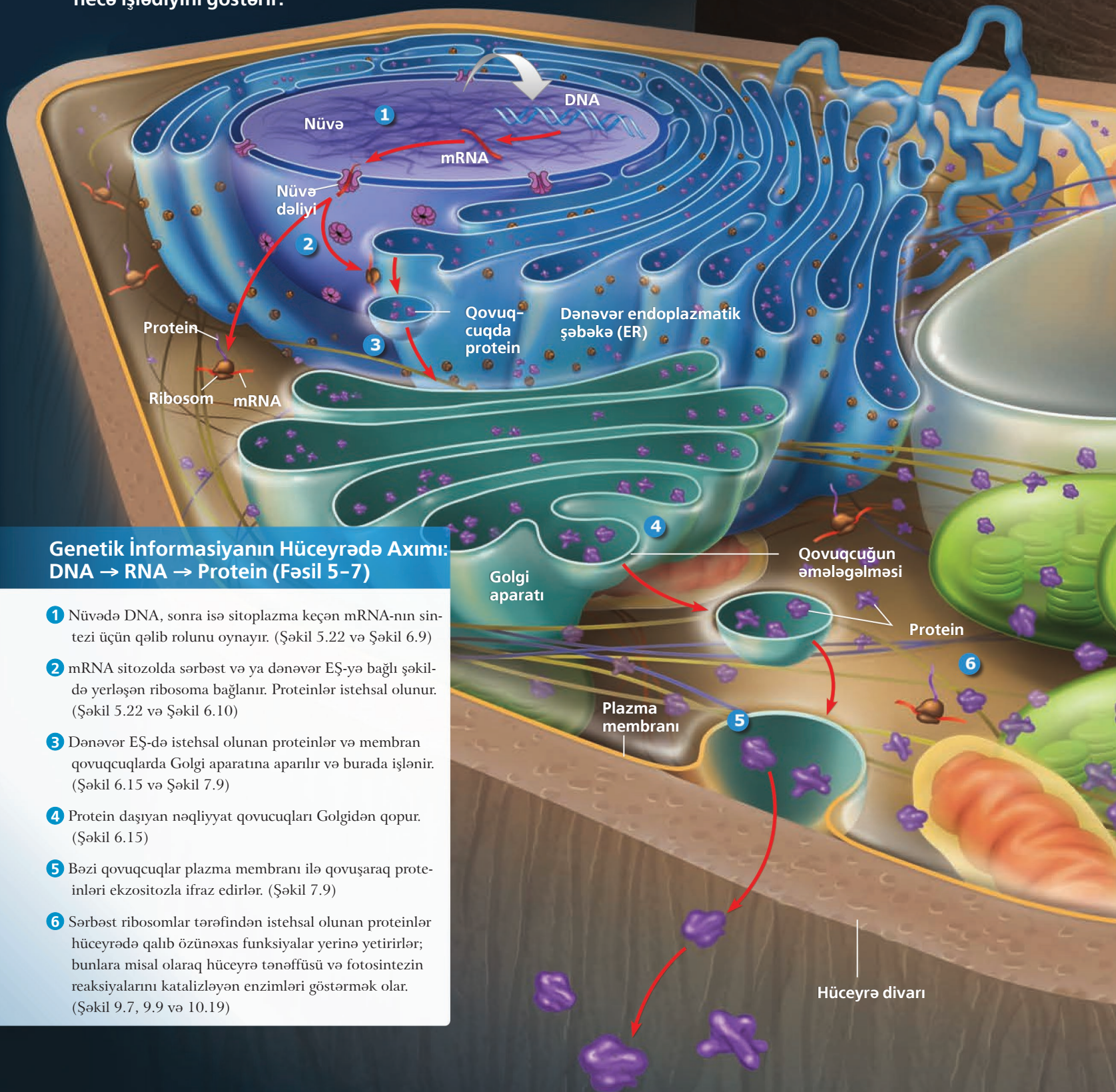
- 1. ƏLAQƏ QUR** ➤ Bitkilər fotosintezdə istehsal etdikləri şəkəri birbaşa hüceyrə fəaliyyətində yanacaq kimi istifadə edə bilirlərmə? Cavabınızı izah edin. (Şəkil 8.10, Şəkil 8.11 və Şəkil 9.6)

▼ **Şəkil 10.22 Fotosintezin icmalı.** Bu diaqram fotosintezin əsas reaktiv və məhsullarının ağacın toxumalarından və xloroplastdan keçdikləri yolu göstərir.



İşlək Hüceyrə

Şəkil Fəsil 5-dən Fəsil 10-a qədər öyrəndiklərinizi bir araya gətirərək, ümumiləşdirilmiş bitki hüceyrəsinin necə işlədiyini göstərir.



Hüceyrədəki Enerji Çevrilmələri: Fotosintez və Hüceyrə Tənəffüsü (Fəsil 8–10)

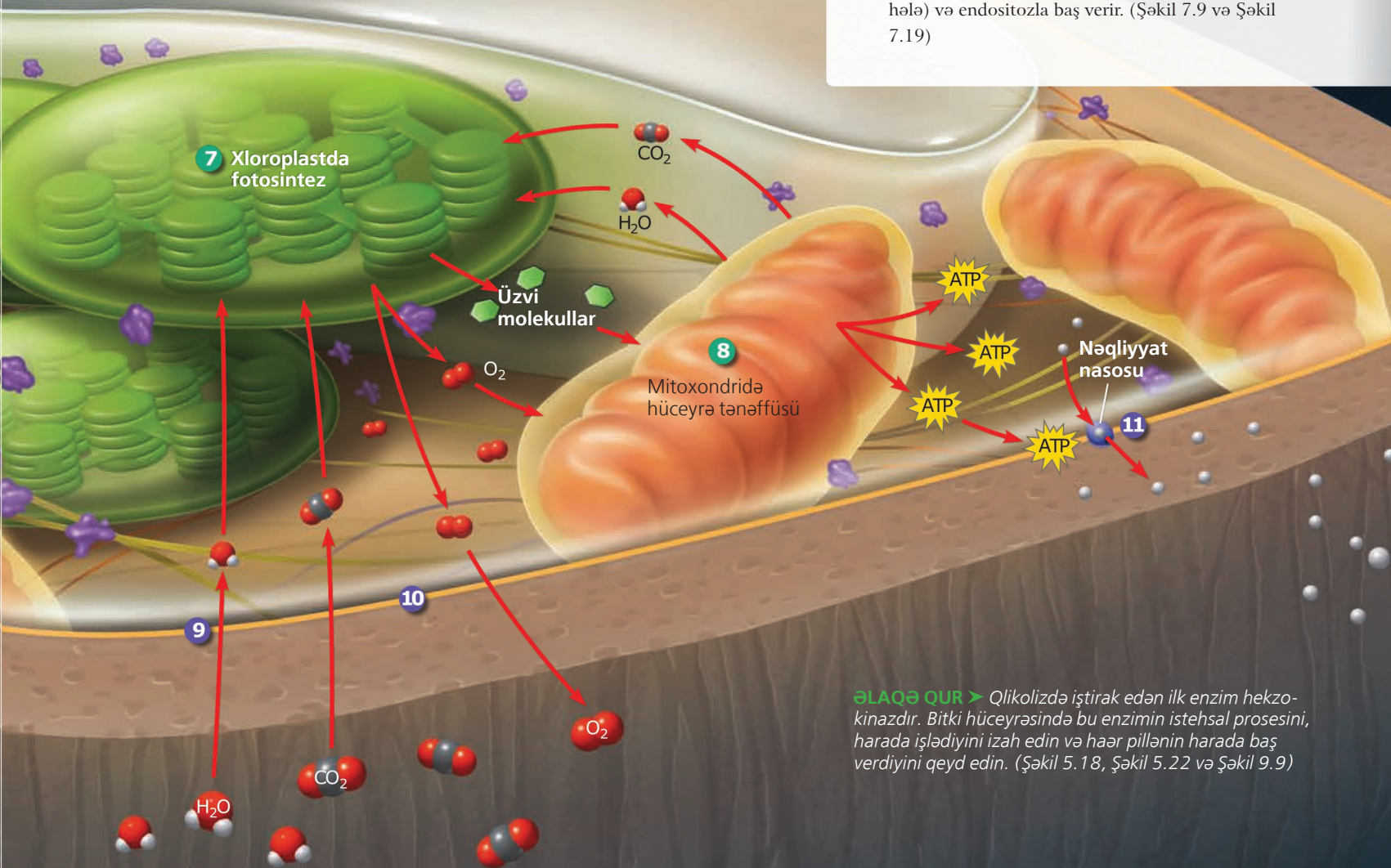
- 7 Fotosintez prosesi xloroplastlarda işıq enerjisindən istifadə edərək CO_2 və H_2O -nu üzvi molekulalara çevirir və yan məhsul olaraq O_2 ortaya çıxarır. (Şəkil 10.22)
- 8 Mitoxondridə üzvi molekulalar hüceyrə tənəffüsü ilə parçalanır və çıxan enerji hüceyrədə protein sintezi və aktiv nəqliyyat kimi işlərdə istifadə olunan ATP şəklində saxlanır. Yan məhsul olaraq CO_2 və H_2O ortaya çıxır. (Şəkil 8.9-8.11, Şəkil 9.2 və Şəkil 9.16)

Qovucucu

Hüceyrə Membranı Ətrafında Hərəkət (Fəsil 7)

- 9 Su hüceyrəyə plazma membranı üzərindən birbaşa və ya akvaporinlər yolu ilə köməkli diffuziya ilə girib-çıxır. (Şəkil 7.1)
- 10 Fotosintezdə istifadə olunan CO_2 passiv nəqliyyat yolu ilə hüceyrəyə daxil olur və fotosintez nəticəsində əmələ gələn yan məhsul O_2 eyni yolla hüceyrədən çıxır. Hər iki həllolan qatılıq qradientləri boyu aşağı hərəkət edir. (Şəkil 7.10 və 10.22)
- 11 Bir həllolanı qatılıq qradientinin əksinə hərəkət etdirmək üçün aktiv nəqliyyatda (adətən ATP formasında) enerji istifadə olunur. (Şəkil 7.16)

Böyük molekul mübadiləsi ekzositoz (5-ci mərhələ) və endositozla baş verir. (Şəkil 7.9 və Şəkil 7.19)



ƏLAQƏ QUR > Qlikolizdə iştirak edən ilk enzim heksokinazdır. Bitki hüceyrəsində bu enzimin istehsal prosesini, harada işlədiyini izah edin və hər pillənin harada baş verdiyini qeyd edin. (Şəkil 5.18, Şəkil 5.22 və Şəkil 9.9)

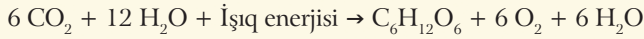
10 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 10.1

Fotosintez işıq enerjisini qıdadakı kimyəvi enerjiyə çevirir

- Fotosintez **avtotrof** eukariotlarda tilakoidlərə sahib orqanel-də, yəni xloroplastda baş verir. **Tilakoidlər** birləşərək qranumlar əmələ gətirir. **Fotosintez** prosesini ümumi reaksiya şəklində belə yazmaq olar:



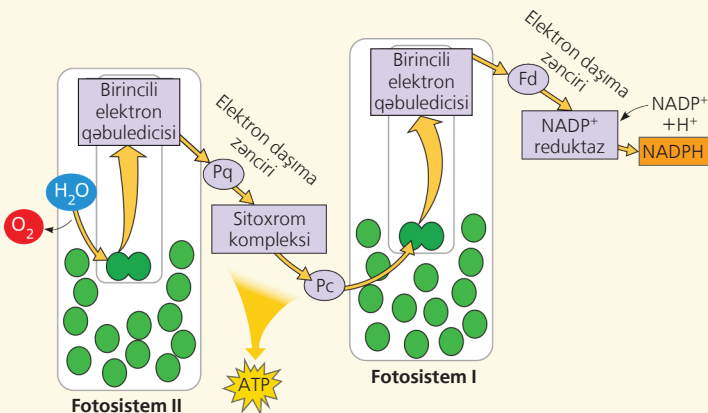
Xloroplast suyu hidrogen və oksigenə parçalayır, hidrogen elektronlarını şəkər molekullarına əlavə edir. Fotosintez redoks prosesidir: H_2O oksidləşir, CO_2 reduksiyanır. Tilakoid membranlardakı **ışığı reaksiyaları** suyu parçalayaraq, O_2 açığa çıxarır, ATP istehsal edir, NADPH əmələ gətirir. **Stromada** baş tutan **Calvin dövrəsi** ATP-dən enerji, NADPH-dən isə reduksiya gücü kimi istifadə edərək, CO_2 -dən şəkər əmələ gətirir.

- ?** CO_2 və H_2O -nin hüceyrə tənəffüsündə və fotosintezdə oynadığı rolları müqayisə edin.

BAŞLIQ 10.2

İşıq reaksiyaları günəş enerjisini ATP və NADPH-dəki kimyəvi enerjiyə çevirir

- İşıq elektromaqnit enerjinin bir növüdür. **Görünən işıq** olaraq gördüyümüz rənglərin bəzi **dalğa uzunluqları** fotosintez üçün əlverişlidir. Piqmentlər müəyyən dalğa uzunluqlarına aid işığı udur. Xlorofil a bitkilərdə əsas fotosintetik piqmentdir. Digər köməkçi piqmentlər işığın başqa dalğa uzunluqlarını udur və enerjini **xlorofil a**-ya ötürür.
- Bir **foton** piqmentin elektronlarından birini daha yüksək enerjili orbitala çıxaranda, piqment əsas halından həyəcanlanmış halına keçir. Həyəcanlanmış hal qeyri-stabildir. Təcrid olunmuş piqmentlərdə elektronlar əsas hala qayıdaraq işıq və ya istilik saçmağa meyillidir.
- Fotosistem bir reaksiya-mərkəzi kompleksi** və onu əhatələyərək, fotonların enerjisini reaksiya-mərkəzi kompleksinə yönləndirən **ışığı toplayıcı komplekslərdən** ibarətdir. Bir cüt xüsusi reaksiya-mərkəzi xlorofil a molekulları enerjini udduqda, elektronları daha yuxarı enerji səviyyəsinə yüksəlir və **birincili elektron qəbuledicisinə** ötürülür. **Fotosistem II**-nin reaksiya mərkəzində P680 xlorofil a molekulları yerləşir; **fotosistem I**-də isə eyni rol P700 molekulları oynayır.
- İşıq reaksiyalarında **xətti elektron axımı** hər iki fotosistemi istifadə edir və NADPH, ATP və oksigen istehsal edir:



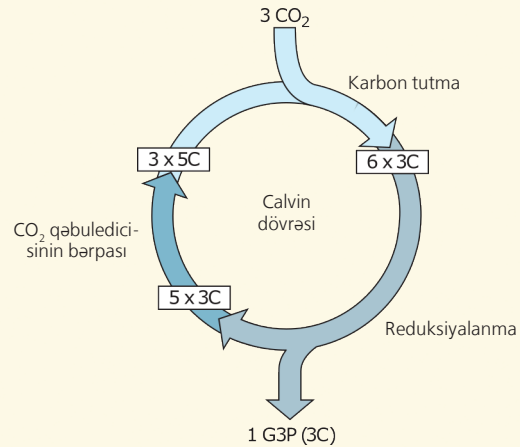
- Dairəvi elektron axımı** təkcə bir fotosistemdən istifadə edərək ATP istehsal edir, lakin NADPH və O_2 əmələ gətirmir.
- Həm mitoxondridəki, həm də xloroplastdakı kemiosmoz vaxtı elektron daşıma zəncirləri bir membran ətrafında H^+ qradienti əmələ gətirir. ATP sintaz bu proton-hərəkətverici qüvvədən istifadə edərək ATP əmələ gətirir.

- ?** Xlorofilin udma spektri fotosintezin fəaliyyət spektrindən fərqlənir. Bu müşahidəni izah edin.

BAŞLIQ 10.3

Calvin dövrəsi ATP və NADPH-dəki kimyəvi enerjini istifadə edərək, CO_2 -ni şəkərə reduksiyalayır

- NADPH-dan gələn elektronları və ATP-dən gələn enerjini istifadə edən Calvin dövrəsi stromada baş tutur. Üç CO_2 molekuluna bir molekul **G3P** dövrəni tərk edərək, qlükoza və digər üzvi molekullara çevrilir.



TƏSVİR ET ➤ Yuxarıdakı diaqramda ATP və NADPH-in harada istifadə olunduğunu və rubiskonun harada fəaliyyət göstərdiyini yazın. Bu pillələri təsvir edin.

BAŞLIQ 10.4

İsti və quru iqlimlərdə karbon tutulmasının alternativ yolları təkamül etmişdir

- Quru və isti günlərdə **C_3 bitkiləri** stomalarını bağlayaraq su itkisinin və eyni zamanda CO_2 qəbulunun qarşısını alır, O_2 -ni yarpağın içində saxlayır. Belə şəraitdə **fototənəffüs** baş verə bilər: **Rubisko** CO_2 əvəzinə, O_2 -yə bağlanaraq ATP istifadə edir və CO_2 buraxır; ATP və ya karbohidrat əmələ gəlmir. Fototənəffüsün təkamül qalığı olma ehtimalı olsa da, fotoqoruyucu təsiri də ola bilər.
- C_4 bitkiləri** fototənəffüsü azaltmaq üçün CO_2 -ni mezofil hüceyrələrində dördkarbonlu birləşmələrin tərkibinə qatır. Bu birləşmələr **topa örtüyü hüceyrələrinə** ötürülür və burada karbon dioksidi Calvin dövrəsinə daxil etmək üçün buraxır.
- CAM bitkiləri** gecələr stomalarını açıb, CO_2 -ni mezofil hüceyrələrində toplanan üzvi turşuların tərkibinə salır. Gündüz vaxtı stomalar bağlanır və üzvi turşuların tərkibindəki CO_2 Calvin dövrəsi üçün buraxılır.

- ?** Enerji baxımından C_4 və CAM fotosintezi C_3 fotosintezi ilə müqayisədə niyə daha bahalıdır? Hansı iqlim şəraiti C_4 və CAM bitkilərinə üstünlük verir?

BAŞLIQ 10.5

Həyat fotosintezdən asılıdır

- Fotosintezlə istehsal olunan üzvi birləşmələr Yer kürəsindəki ekosistemləri enerji və tikinti materialı ilə təmin edir.

❓ Bütün canlıların fotosintezdən necə asılı olduğunu izah edin?

SINAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

- Fotosintezin işıq reaksiyaları Calvin dövrəsini aşağıdakılardan hansı ilə təmin edir?
A) işıq enerjisi
B) CO_2 və ATP
C) H_2O və NADPH
D) ATP və NADPH
- Aşağıdakılardan hansı fotosintez zamanı elektronların axımını düzgün göstərir?
A) $\text{NADPH} \rightarrow \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2$
B) $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NADPH} \rightarrow \text{Calvin dövrəsi}$
C) $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{fotosistem I} \rightarrow \text{fotosistem II}$
D) $\text{NADPH} \rightarrow \text{elektron daşıma zənciri} \rightarrow \text{O}_2$
- C_4 və CAM bitkilərindəki fotosintezin oxşarlığı nədir?
A) Hər ikisində fotosistem I istifadə olunur
B) Hər iki növ bitki şəkəri Calvin dövrəsi olmadan istehsal edir
C) Hər ikisində karbonun ilkin tutulması rubisko ilə aparılır
D) Hər iki növ şəkərin böyük hissəsini qaranlıqda istehsal edir
- Aşağıdakı fikirlərdən hansı avtotrof ilə heterotrof arasındakı fərqi düzgün ifadə edir?
A) Heterotroflar deyil, sadəcə avtotroflar CO_2 və digər qeyri-üzvi maddələrlə başlayaraq özlərini bəsləyə bilirlər
B) Yalnız heterotroflar mühitdəki kimyəvi birləşmələrə ehtiyac duyur
C) Hüceyrə tənəffüsü heterotroflara xasdır
D) Yalnız heterotrofların mitoxondriləri var
- Aşağıdakılardan hansı Calvin dövrəsində baş vermir?
A) Karbon tutulması
B) NADPH-in oksidləşməsi
C) Oksigen buraxılması
D) CO_2 qəbuledicisinin bərpası

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

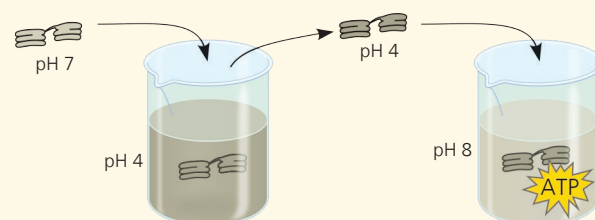
- Fotofosforlaşma mexanizmi aşağıdakılardan hansına bənzəyir?
A) Qlikolizdəki substrat səviyyəsində fosforlaşma
B) Hüceyrə tənəffüsündəki oksidləşdirici fosforlaşma
C) Karbon tutulması
D) NADP^+ -in reduksiyası
- Hansı proses daha birbaşa olaraq, işıq enerjisi ilə aparılır?
A) Tilakoid membranından protonların vurularaq, pH qradientinin yaradılması
B) NADP^+ molekullarının reduksiyası
C) Enerjinin bir pigment molekulundan digərinə ötürülməsi
D) ATP sintezi

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

- ELM, TEXNOLOGIYA VƏ CƏMİYYƏT** Dəlillər göstərir ki, fosil yanacaqları və odunun yandırılması ilə atmosfərə

əlavə olunan CO_2 global istiləşməyə səbəb olur. Rütubətli ekvatorial meşələr global fotosintezin təxminən 20%-ni təşkil edir, ancaq yaşayan ağac tərəfindən yüksək miqdarda CO_2 -nin istifadə olunması global istiləşmənin azalmasına ya çox az töhfə verir, ya da yekunda *heç* bir töhfə vermir. Bunun səbəbi nə ola bilər? (İpucu: Canlı və ölü ağaclardakı hansı proseslər CO_2 istehsal edir?)

- TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Fototənəffüs soyanın fotosintetik məhsuldarlığını yarıya qədər endirə bilər. Bu rəqəm soyanın yabanı əcdadlarında yüksək, yoxsa aşağı olar? Cavabınızı izah edin.
- ELMİ SUAL • ƏLAQƏ QUR** Aşağıdakı diaqram təcrid olunmuş tilakoidlərlə aparılan təcrübəni göstərir. Tilakoidlər əvvəl pH-ı 4 olan məhlulda turşulaşdırılmışdır. Tilakoid boşluğunun pH-ı 4-ə çatandan sonra, onlar pH-ı 8 olan məhlulda keçirilmişdir. Nəticədə, tilakoidlər qaranlıqda ATP istehsal etmişlər. (pH anlayışını xatırlamaq üçün Başlıq 3.3 baxın).



pH-ı 8 olan məhluldakı tilakoid membranının böyüdülmüş sxemini çəkin. Sxemə ATP sintazı da əlavə edin. Yüksək və alçaq H^+ qatılığı olan yerləri qeyd edin. Enzim üzərindən proton axımının istiqamətini və ATP-nin istehsal olunduğu reaksiyanı göstərin. ATP tilakoidin daxilində, yoxsa xaricindədir? Təcrübədəki tilakoidlərin qaranlıqda niyə ATP istehsal etdiklərini izah edin.

- ESSE: ENERJİ VƏ MADDƏ** Həyatın enerjisi günəşdən gəlir. Biosferdəki bütün istehsalçılar həyat üçün lazımi enerji və karbon skeletlərini təmin edən üzvi molekulları istehsal etmək üçün günəşdən gələn enerjidən asılıdır. Qısa bir inşə ilə (100-150 söz) bitki xloroplastlarında baş verən fotosintez prosesinin günəş enerjisini şəkər molekullarındakı kimyəvi enerjiyə necə çevirdiyini təsvir edin.

12. SİNTEZ



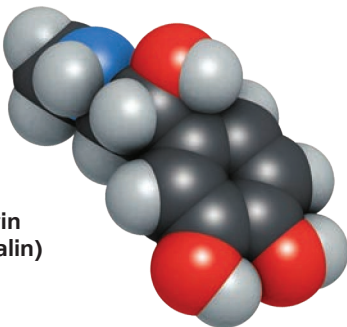
Antarktikada müşahidə olunan “qırmızı qar”ın səbəbi mənfi dərəcəli temperaturalarda böyüyən fotosintetik yaşıl yosunlardır (*Chlamydomonas nivalis*). Bu yosunlara yüksəkliklərdə yerləşən illik buzlaqlarda da rast gəlinir. Hər iki mühitdə ultrabənövşəyi işıq səviyyəsi yüksəkdir. Bu fəsilədə öyrəndiklərinizdən yola çıxaraq, sözügedən fotosintetik

yosunların niyə qırmızı-çəhrayı rəngdə olduqlarını izah edən bir fikir irəli sürün.

▲ Şəkil 11.1 Hüceyrənin siqnalötürmə mexanizmi impalanın bu qaçışına necə təkan verir?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 11.1** Xarici siqnallar hüceyrə içində cavaba çevrilir
- 11.2** Qəbul: Reseptor proteininə bağlanan siqnal onu formaca dəyişdirir
- 11.3** Ötürmə: Siqnal hüceyrə içində molekulyar qarşılıqlı əlaqələr silsiləsiylə reseptordan hədəfə çatdırılır
- 11.4** Cavab: Siqnalötürmə transkripsiya tənzimi və ya sitoplazma fəaliyyəti ilə nəticələnir
- 11.5** Apoptoz çox sayda siqnalötürmə yolunu integrasiya edir



► Epinefrin
(adrenalin)

Hüceyrəvi Xəbərləşmə

Bu impalanın şəkildəki qaçışı ölüm-dirim mübarizəsidir. Arxasındakı çitanın onu haqlaması an məsələsidir. İmpala sürətlə nəfəs alıb verir, ürəyi şiddətlə döyünür, o, var gücü ilə çapır. Bütün bu fizyoloji fəaliyyət impalanın çitanı gördüyü anda, gərginlik altında böyrəküstü vəzisindən ifraz olunan hormonlar tərəfindən hərəkətə gətirilən "ya döyüş, ya qaç" reaksiyasının tərkib hissəsidir. Bu cavabın burada olduğu kimi işləməsinin, yəni impalanın milyardlarla hüceyrəsinin bir-birilə "sövdələşərək" koordinasiyalı şəkildə belə bir fəaliyyəti həyata keçirə bilməsinin təməlinə yatan sistem necə işləyir?

Hüceyrələr bir-birinə xəbər ötürə, ətraf mühit və digər hüceyrələrdən aldıkları siqnalları başa düşə bilirlər. Bu siqnal işıq və ya toxunma da ola bilər, ancaq əksər hallarda kimyəvi maddələrdir. Yuxarıda təsvir olunan qaçış reaksiyasına epinefrin (adrenalin də adlanır) molekulu start verir. Hüceyrələrarası xəbərləşmə mexanizmləri üzərində aparılan araşdırmalar bütün canlı formaları arasında təkamül əlaqəsini aydın şəkildə göstərir. Eyni xəbərləşmə mexanizmi bakteriyalardakı xəbərləşmə mexanizmindən tutmuş embrion inkişaf və xərçəng xəstəliyinə qədər, müxtəlif növ canlılarda, müxtəlif növ proseslərdə təkrar-təkrar qarşımıza çıxır. Bu fəsilə bir hüceyrədən göndərilən kimyəvi siqnalın digəri tərəfindən necə qəbul edildiyi, necə emal olunduğunu və ona necə cavab verildiyini öyrənəcəyik. Bundan əlavə, *apoptoz* adlanan, birdən çox siqnalötürmə yolunu özündə cəmləşdirən proqramlı hüceyrə ölümü mövzusunə də toxunacağıq.

BAŞLIQ 11.1

Xarici siqnallar hüceyrə içində cavaba çevrilir

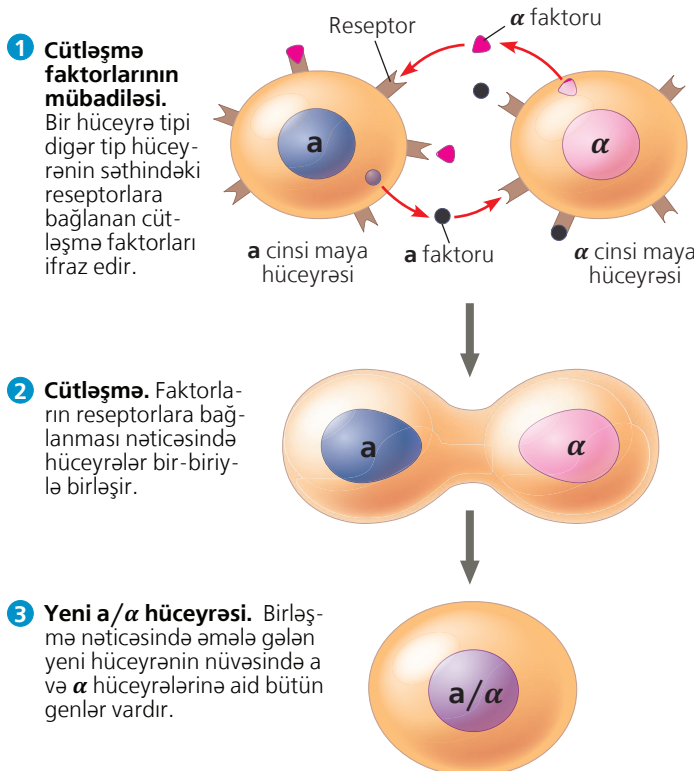
"Danışan" hüceyrə "dinləyən" hüceyrəyə nə deyir? Birincinin dediyinə ikinci nə cavab verir? Hüceyrələr beləmi xəbərləşirlər? Sualı cavablandırmağa mikroorqanizmlər arasındakı xəbərləşməyə nəzər salmaqla başlamaq lazımdır.

Siqnalötürmənin Təkamülü

TƏKAMÜL Hüceyrələrin öz aralarında danışdıqları mövzulardan biri cinsi münasibət, yəni seksdir. Çörək, şərab və pivə kimi qida məhsullarının istehsalında istifadə olunan təkhüceyrəli maya *Saccharomyces cerevisiae* hüceyrələri cinsi partnyorlarını kimyəvi xəbərləşmə vasitəsilə tapırlar. İki növ cinsiyyət və ya cütləşmə tipi mövcuddur – a və α (**Şəkil 11.2**). Hər tip yalnız digər tipin reseptorlarına bağlanan özünəməxsus faktor ifraz edir. Bir-birinin cütləşmə faktorları ilə qarşılaşdıqlarında, əks tiplər formalarını dəyişdirərək, bir-birinə doğru uzanır və birləşir, yəni cütləşirlər. Yaranan a/α hüceyrəsi iki hüceyrənin bütün genlərini ehtiva edir. Bir-birinə qarışmış bu gen dəstləri növbəti hüceyrə bölünməsiylə yeni yaranan hüceyrələrə müəyyən üstünlüklər qazandırır.

Cütləşmə faktoru ilə reseptorun açar-kilid kimi bir-birinə oturması cütləşmənin yalnız eyni növə aid maya hüceyrələri arasında həyata keçməsinə təmin edir. Alimlər bu reseptor və cütləşmə faktorlarını genetik mühəndislik

▼ Şəkil 11.2 Cütləşən maya hüceyrələri arasında xəbərləşmə. *Saccharomyces cerevisiae* hüceyrələri qarşı cinsi tapmaq və cütləşmə prosesini başlatmaq üçün kimyəvi siqnalötürmə yollarından istifadə edirlər. Bu əks cinsiyyətli hüceyrələr, eləcə də, onların kimyəvi siqnal molekulları və ya cütləşmə faktorları a və α adını alır.



metodları ilə dəyişdirərək, ancaq öz aralarında cütləşə bilən yeni reseptor və faktorlu maya hüceyrələri əldə edə bilmişlər. Bu yeni hüceyrələr dəyişdirilməmiş ilkin maya populyasiyası ilə cütləşə bilməmişlər. Bu nəticə göstərir ki, reseptor və cütləşmə faktorlarını dəyişdirməklə yeni bioloji növ yaratmaq mümkündür.

Maya hüceyrəsinin səthindəki reseptora bağlanan cütləşmə faktoru hüceyrənin cütləşmə prosesinə təkan verən siqnalı necə əmələ gətirir? Cavab *siqnalötürmə yolu* adlanan ardıcıl mərhələli çoxaddımlı reaksiyadır. Maya və digər heyvanlarda onlarla bu cür biokimyəvi yol vardır. Maya və heyvanların orta qəddadlarının bir milyard ildən də qədim tarixdə yaşamış olmalarına baxmayaraq, bu canlıların hüceyrələrindəki siqnalötürmə yollarının molekulyar detalları heyratəmiz dərəcədə bənzərdir. Buradan, siqnalötürmə yollarının ilkin versiyalarının Yer kürəsində ilk çoxhüceyrəli canlıların ortaya çıxmasından 100 milyonlarla il əvvəl törəməyə başladığı qənaətinə gəlmək mümkündür.

Güman edilir ki, siqnalötürmə mexanizmləri qədim prokariot və maya kimi təkhüceyrəli eukariotlarda yaranmağa başlamış və daha sonra onların çoxhüceyrəli törəmələri tərəfindən yeni məqsədlər üçün uyğunlaşdırılmışdır. Hüceyrə siqnalötürmə prosesi prokariotlar üçün də əhəmiyyət daşıyır. Məsələn, bakteriya hüceyrələri digər bakteriyalar tərəfindən tanınan molekullar ifraz edir (**Şəkil 11.3**). **Kvorum duyma** adlanan bu proses vasitəsilə bakteriyalar siqnal molekullarının qatılığını duyaraq məhəlli səviyyədə öz saylarını təyin edə bilirlər.

Kvorum duyma bakteriya populyasiyalarında bəlli sayda hüceyrənin sinxron şəkildə (eyni zamanda) hərəkət etmə-

▼ Şəkil 11.3 Bakteriyalarda xəbərləşmə. Mikrobakteriya (selikli bakteriyalar) adlı torpaq bakteriyaları qida informasiyasını kimyəvi siqnallar vasitəsilə bir-birinə ötürürlər. Qida qıtlığında ac hüceyrələr qonşuluqda olan hüceyrələr ilə bir yerdə yığılmağa təkan verən siqnal molekulları ifraz edir. Bu hüceyrələr meyvə cisimciyi adlanan spor istehsal edən strukturlar əmələ gətirir.

Sporlar uyğun şərait yetişənədək, həyatda qala bilən qalın divarlı hüceyrələrdir. Şəkilə göstərilən mikrobakteriya *Myxococcus xanthus* növünə aiddir (1–3: SEM; rəngli şəkil işıq mikroskopudur.)



Dəri yarası nə qədər təhlükəlidir?

"O gün futbol oynayanda dərim sıyrılmışdı. Səncə, həkimə getməliyəm?" Fiziki olaraq nə qədər hazırlıqlı olsanız da, futbol kimi gərgin idman növləri bədəndə yaralar əmələ gətirə bilər. Rəqib ilə mübarizədə, toxunma nəticəsində yoluxmaya açıq yaralar əmələ gələ bilər. Əgər yara antibiotikə davamlı bakteriya ilə yoluxubsa, bu yaralar, hətta, ölümlə belə nəticələyə bilər. Daha çox qızılı stafilokok adı ilə tanınan *Staphylococcus aureus* infeksiyalarının çoxu antibiotikə davamlı deyil və müalicə olunur. Ancaq, ABŞ-da bir şagird MRSA adlanan ştammla yoluxduğu üçün böyük təhlükə ilə üzləşmişdir. MRSA (ing. *methicillin-resistant Staphylococcus aureus*), yəni metisillinə davamlı *S. aureus* adına baxmayaraq, sadəcə metisillinə deyil, bir çox başqa növ antibiotikə qarşı da davamlıdır.



S. aureus sağlam insanın dəri səthində yaşayan adi bakteriya növüdür, ancaq dəridə yara və ya sıyrıq yaranarsa, bu açıqlıqdan içəri keçərək, təhlükəli patogenə çevrilə bilər. İçəri daxil olub bəlli say həddini keçən bakteriyalar toksin ifraz etməyə başlayır. Bu, ev hüceyrələrinin ölümünə, iltihab və ciddi zərərə yol açır. İnsanların 100-də 1-i adi antibiotiklərə qarşı davamlı olan *S. aureus* ştammları daşıdığı üçün ən kiçik infeksiyanın böyük fəsadları ola, hətta, ölümlə nəticələyə bilər.

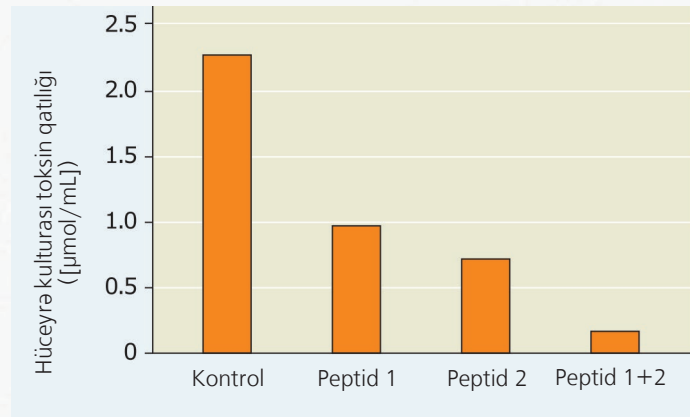
Bu məşğələdə *S. aureus* bakteriyalarının öz hüceyrə qatılıqlarını ölçə bildikləri mexanizmə, yəni kvorum duyma prosesinə müdaxilə edərək, toksin istehsalını dayandıranı mümkünlüyü araşdırılır.

Yanaşma

S. aureus bakteriyasında kvorum duyma prosesi toksin istehsalı ilə yekunlaşa bilən iki fərqli siqnalötürmə yolunu əhatə edir. Bakteriyanın kvorum duyma yollarına müdaxilə etdiyi təxmin olunan iki namizəd peptid (qısa protein) verilmişdir: peptid 1 və peptid 2. Məqsəd kvorum duyma inhibitoru olduğu düşünülmən bu peptidləri sınaqaraq, onların bu kvorum duyma yollarından hansı(larını) blokladığını öyrənməkdir.

Təcrübə üçün, *S. aureus* kulturası standart yüksək qatılığa qədər böyüdülmüş və kulturadakı toksin miqdarı ölçülmüşdür. Kontrol kulturasında peptid yoxdur. Digər kulturalara inhibitor peptidlərdən biri və ya hər ikisi kulturaya bakteriya əklmədən əvvəl əlavə olunmuşdur.

Data



Mənbə: N. Balaban et al., Treatment of *Staphylococcus aureus* biofilm infection by the quorum-sensing inhibitor RIP, *Antimicrobial Agents and Chemotherapy* 51(6):2226–2229 (2007).

Analiz

1. Kulturaları toksin istehsalına görə, çoxdan azaya sıralayın.
2. Əgər varsa, peptid(lər) ehtiva edən kulturalardan hansı biri kontrol kulturasındakı qədər toksin istehsal edə bilmişdir? Buna dəlili nədir?
3. Hər iki peptid növü kulturaya əlavə olunduqda, böyümə mühitindəki toksin istehsalı üzərinə additiv təsir müşahidə olunurmu? Dəlil nədir?
4. Bu nəticələrə görə, peptid 1 və peptid 2 molekulları eyni kvorum duyma yolunu, yoxsa fərqli iki yolu təsir edir? Cavabı əsaslandırın.
5. Data antibiotikə davamlı *S. aureus* infeksiyası üçün yeni müalicə metodu təklif edirmi? Bu araşdırmanı genişlətmək üçün başqa hansı biliklərə ehtiyac var?

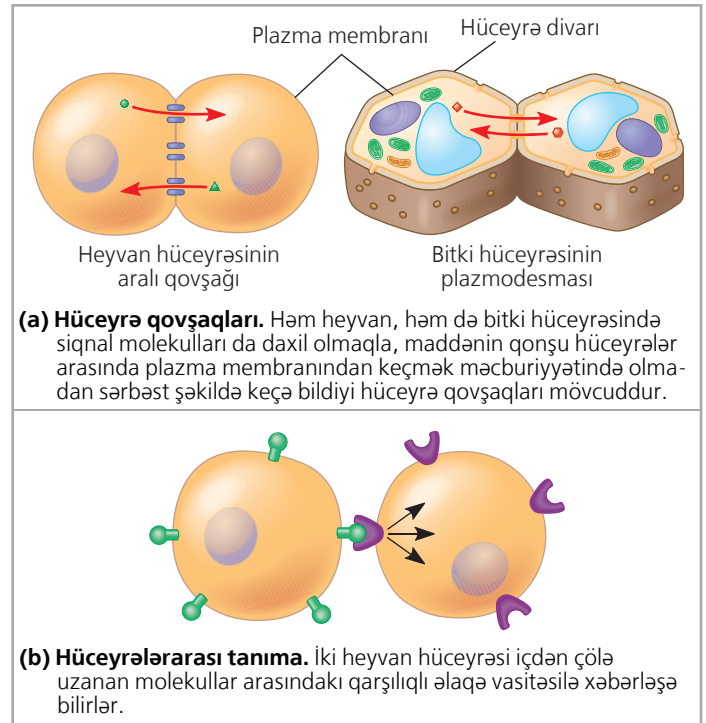
li olduğu hallarda koordinasiya imkan yaradır. Buna misal olaraq, səthə yapışan bakteriya yığınının biofilm əmələ gətirməsini göstərmək olar. Biofilm içərisindəki hüceyrələr qidanı, adətən, üzərinə yapışdıqları səthdən əldə edirlər. Biofilmi dəfələrlə görmüsünüz, sadəcə, bunu bilmirsiniz. Məsədə gəzərkən yarpaq səthində, çürüyən ağac parçaları üzərində müşahidə etdiyiniz parlaq, nəmli örtük, hətta, səhərlər dişlərinizin səthində əmələ gələn nazik örtük biofilmidir. Dişləri fırçalamaq və iplə təmizləmək oyuq və damaq xəstəlikləri əmələ gətirən biofilmləri dağıtmaq üçündür.

Bakteriyaların kvorum duyma ilə koordinasiya olunan davranışlarına digər bir nümunə ciddi kliniki nəticələri olan yoluxucu bakteriyaların toksin ifrazı prosesidir. Bəzi infeksiyalarda antibiotik müalicəsi bakteriyalara qarşı arzuolunan təsiri göstərmir, çünki bəzi bakteriya ştammları bu dərmanlara müqavimət qazanmışdır. Kvorum duyma prosesinin siqnalötürmə yollarına müdaxilə alternativ müalicə üsulu kimi gələcək vəd edir. **Elmi Bacarıq Məşğələsində** bu yeni yanaşma ilə aparılan bir tədqiqat ilə tanış ola bilərsiniz.

Məhəlli və Uzaqməsafəli Siqnalötürmə

Bakteriya və maya hüceyrəsində olduğu kimi, çoxhüceyrəli canlıların hüceyrələri də, adətən, siqnal molekulları vasitəsilə xəbərləşir. Siqnalın hədəfi olan hüceyrə yaxında ola biləcəyi kimi, uzaqda da yerləşə bilər. Başlıq 6.7 və 7.1-də bəhs etdiyimiz kimi, eukariot hüceyrələr məhəlli siqnalötürmənin bir növü olan birbaşa əlaqə vasitəsilə xəbərləşə bilirlər (**Şəkil 11.4**). Həm heyvan, həm də bitkidə yanaşı hüceyrələrin sitoplazmasını bir-birinə birbaşa birləşdirən hüceyrə qovşaqları mövcuddur (**Şəkil 11.4a**). Sitozolda həll olmuş siqnal molekulları hüceyrələr arasında sərbəstcə hərəkət edə bilər. Əlavə olaraq, heyvanların hüceyrə səthində yerləşən membra-

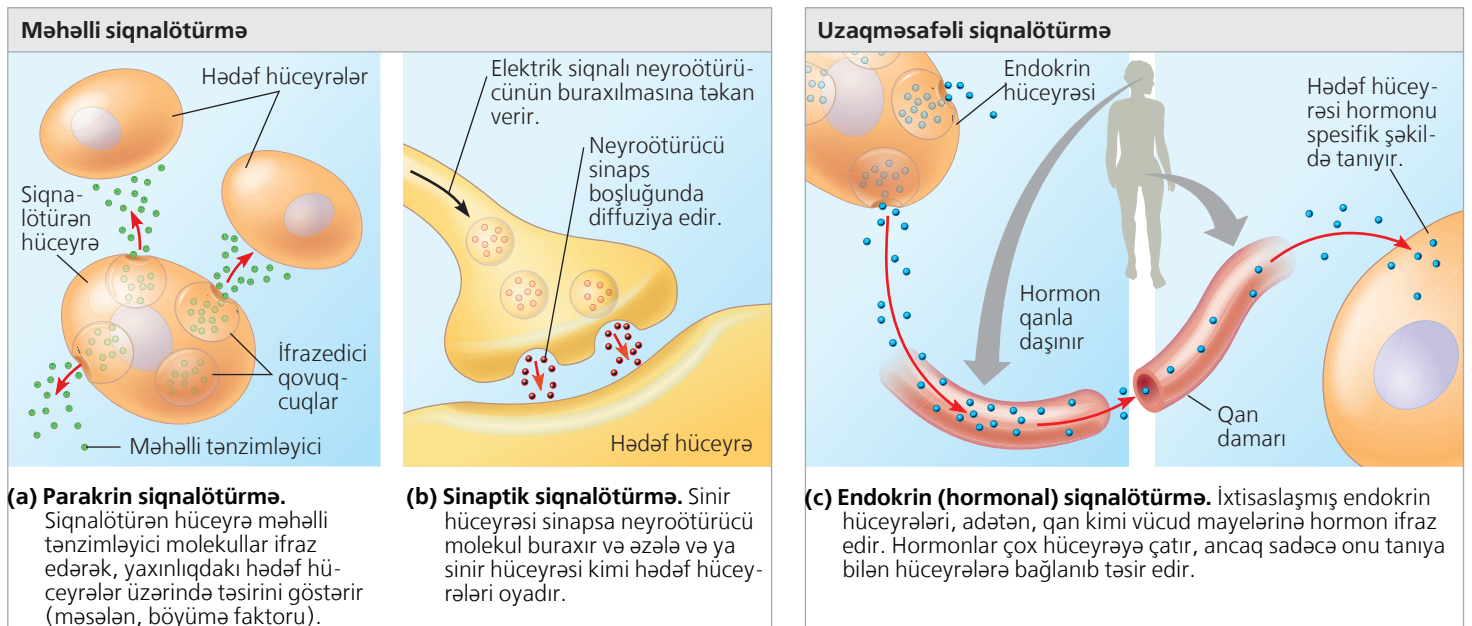
▼ Şəkil 11.4 Hüceyrələrin birbaşa əlaqə ilə xəbərləşməsi.



na bağlı molekullar hüceyrələrarası tanıma prosesində birbaşa xəbərləşmə həyata keçirə bilər (**Şəkil 11.4b**). Bu cür məhəlli siqnalötürmə mexanizmləri, xüsusilə embriyon inkişaf və immun cavab proseslərində əhəmiyyət daşıyır.

Məhəlli siqnalötürmənin digər bir çox tipində siqnal molekulları siqnalötürən hüceyrə tərəfindən ifraz olunur. Bəzi molekullar çox qısa məsafə qət edir; bu cür molekullar ancaq yaxınlıqdakı hüceyrələrə təsir göstərə bilər. Heyvan hüceyrələrində bu növ məhəlli siqnalötürmə *parakrin siqnalötürmə* (**Şəkil 11.5a**) adlanır.

▼ Şəkil 11.5 Heyvanlarda ifraz olunan molekullarla məhəlli və uzaqməsafəli hüceyrə siqnalötürməsi. Həm məhəlli, həm də uzaqməsafəli siqnalötürmə tiplərində, bəlli siqnal molekullarına yalnız onları tanıya bilən spesifik hüceyrələr tərəfindən cavab verilir.



Parakrin siqnalötürmədəki məhəlli tənzimləyicilərin bir növü olan böyümə faktorları yaxınlıqdakı hüceyrələrin böyüyüb bölünməsinə təkan verən birləşmələrdir. Tək bir hüceyrədən çıxan böyümə faktorları yaxınlıqdakı onlarla hüceyrəyə eyni anda təsir edə bilər.

Məhəlli siqnalötürmənin daha ixtisaslaşmış forması olan *sinaptik siqnalötürmə* heyvanın sinir sistemində fəaliyyət göstərir (**Şəkil 11.5b**). Sinir hüceyrəsi boyu hərəkət edən elektrik siqnalı neyroötürücü molekulaların ifrazına təkan verir. Kimyəvi siqnal vəzifəsi görən bu molekulalar sinir hüceyrəsi ilə hədəf hüceyrə arasında kiçik aralıq olan sinaps boşluğu içərisində diffuziya edərək, hədəf hüceyrədə cavab reaksiyası əmələ gətirir.

Həm heyvanlar, həm də bitkilər uzunməsafəli siqnalötürmə üçün **hormon** molekulalarından istifadə edirlər. Heyvanların endokrin siqnalötürmə adlanan hormonal siqnalötürmə prosesində ixtisaslaşmış hüceyrələr qan dövrənı (sirkulator sistem) sistemində vücudun digər hissələrinə gedib çıxan hormonlar ifraz edərək, bu siqnalları tanıya və müvafiq cavab verə bilən hədəf hüceyrələrlə əlaqə qururlar (**Şəkil 11.5c**). Bitki hormonları (*bitki böyümə tənzimləyicisi*) da bəzən, bitki damarları (borucuq) ilə ötürülür, lakin əksər halda hüceyrələrin içindən hərəkət edərək, yaxud qaz halında hava ilə diffuziya edərək hədəfə çatır (Başlıq 39.2). Məhəlli tənzimləyicilərdə olduğu kimi, hormonlar da ölçü və tip baxımından müxtəlifdirlər. Məsələn, meyvənin yetişməsinə və bitkinin böyüməsinə tənzimləyən hormon olan etilen qazı sadəcə altı atomdan ibarətdir (C_2H_4) və nəticədə, hüceyrə divarından asanlıqla keçə bilər. Digər tərəfdən, qanda şəkər miqdarını tənzimləyən heyvan hormonu insulin isə minlərlə atomdan ibarət proteindir.

İfraz edilmiş siqnal molekuluna məruz qalan hədəf hüceyrədə nə baş verir? Bir hüceyrənin siqnal molekuluna cavab verə bilməsi, onun bu siqnal molekuluna bağlana bilən spesifik reseptor molekuluna sahib olub-olmamasından asılıdır. Hüceyrənin bu bağlanma nəticəsində ortaya çıxan informasiyaya, yəni *siqnala* cavab verə bilməsi üçün siqnal çevrilməlidir. Bu fəslin geri qalan hissəsində bu proseslərin, əsasən, heyvan hüceyrələrində necə baş verdiyini müzakirə edəcəyik.

Siqnalötürmənin Üç Mərhələsi Vardır

Siqnal molekulalarının siqnalötürmə yolundakı mexanizmləri haqqındakı modern təsəvvürlərin əsasını bu

sahədə qabaqcıl işlər görmüş və buna görə 1971-ci ildə Nobel Mükafatına layiq görülmüş Earl W. Sutherland qoymuşdur. Sutherland və əməkdaşları Vanderbilt Universitetində epinefrin adlı heyvan hormonunun qaraciyər və əzələ hüceyrələrində qlikogen ehtiyat polisaxaridinin parçalanmasına təkan verərək, "ya döyüş, ya qaç" reaksiyasına necə səbəb olduğunu araşdırırdılar. Qlikogenin parçalanması nəticəsində daha sonra qlükoz 6-fosfata çevriləcək qlükoz 1-fosfat yaranır. Qlikoliz yolunun erkən ara maddələrindən biri olan bu birləşmələr qaraciyər və ya əzələ hüceyrələri tərəfindən enerji istehsalı üçün istifadə olunur (**Şəkil 9.9**). Alternativ olaraq, maddənin fosfatı çıxarıla və sadə qlükoz qana ötürülərək, vücudun digər hüceyrələrinə yanacaq olaraq verilmək üçün istifadə edilə bilər. Yəni epinefrinin təsirlərindən biri, heyvanın özünü müdafiə etmək (döyüşmək) və ya fəslin əvvəlindəki impalada gördüyünüz kimi, təhlükədən uzaqlaşmaq (qaçmaq) üçün yanacaq rezervlərini səfərbər etməkdir.

Sutherland-ın tədqiqat qrupu epinefrinin o zaman bilinməyən bir yolla sitozol enzimi olan qlikogen fosforilazı aktivləşdirərək, qlikogen parçalanmasına təkan verdiyini kəşf etmişdir. Lakin epinefrin sınaq şüşəsində, hüceyrəsiz enzim və onun substratı olan qlikogen qarışığına əlavə olunduğunda parçalanma baş vermirdi. Qlikogen fosforilazın epinefrin tərəfindən aktivləşdirilməsi yalnız bütöv hüceyrə varlığında baş verirdi. Bu nəticə Sutherland-a iki şey deyirdi: Birincisi, epinefrin qlikogen parçalanmasını həyata keçirən enzim ilə birbaşa əlaqə qurmur, yəni hüceyrə içində başqa ara addım(lar) olmalıdır. İkincisi, siqnalın ötürülməsi üçün bütöv (parçalanmamış), membran-əhatəli hüceyrə tələb olunur.

Sutherland-ın tədqiqatlarına əsasən, hüceyrəvi xəbərləşmənin qəbulu zamanı gedən prosesləri üç mərhələyə ayırmaq mümkündür: qəbul, ötürmə və cavab

(**Şəkil 11.6**):

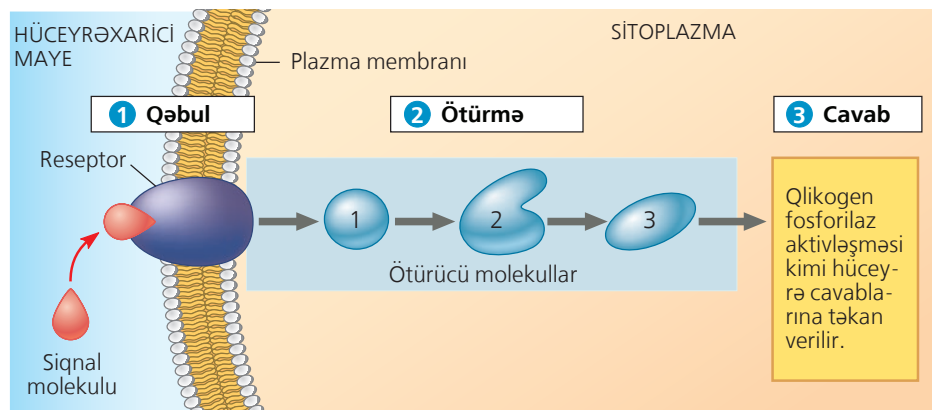
1 Qəbul. Qəbul hədəf hüceyrənin xaricdən gələn siqnal molekulunu tanıma əməliyyatıdır. Siqnal molekulunu hüceyrə səthində (bəzən hüceyrə içində) yerləşən reseptor proteininə bağlandığı zaman hüceyrə onu "tanıyır".

2 Ötürmə. Siqnalın reseptora bağlanması nəticəsində, reseptor molekulunu bu və ya digər formada özünü dəyişdirir və beləcə, ötürmə mərhələsinə təkan verir.

► Şəkil 11.6 Siqnalötürmə Prosesinə Ümumi Baxış.

Xəbəri alan hüceyrə perspektivindən siqnalötürmə prosesini üç mərhələyə bölmək mümkündür: siqnalın qəbulu, siqnalın ötürülməsi və hüceyrənin cavabı. Qəbul, burada göstərilirdi kimi, plazma membranında baş verdiyində ötürmə mərhələsi, adətən, çoxaddımlı olur. (Buradakı üç addım simvoldur.) Hər addımda ötürücü molekul bir sonrakı molekulda dəyişiklik yaradır. Yolun son molekulunu hüceyrə cavabına təkan verir.

VİZUAL BACARIQ ► Sutherland-ın təcrübələrindəki epinefrin bu sxemin hansı hissəsində olar?



Ötürmə mərhələsi signalı hüceyrənin spesifik reaksiya verə biləcəyi formaya salır. Sutherland-ə görə, epinefrinin qaraciyər hüceyrəsinin plazma membranında yerləşən reseptor proteininə bağlanması ilə sitozoldakı qlikogen fosforilaz aktivləşir. Bəzən ötürmə təkaddımlı olsa da, çox vaxt mürəkkəb, çoxaddımlı prosesdir. Sıgnalötürmə yolu signalın çoxsaylı ardıcıl dəyişikliklər ilə çevrilib ötürüldüyü biokimyəvi yoldur. Bu yolun komponentləri, adətən, ötürücü molekul adlandırılır. Şəkildə şərti olaraq üç ədəd ötürücü göstərilmişdir.

3 Cavab. Sıgnalötürmənin üçüncü mərhələsində, ötürülən sıgnal sonda spesifik hüceyrə cavabına təkan verir. Bu cavab, demək olar ki, istənilən hüceyrə fəaliyyəti ola bilər – enzim katalizi (məsələn, qlikogen fosforilaz katalizi), sitoskeletin dəyişdirilməsi, nüvədə spesifik genlərin aktivləşdirilməsi və s. Sıgnalötürmə prosesi bu kimi əhəmiyyətli proseslərin doğru hüceyrədə, doğru zamanda və orqanizmin digər hüceyrələrində gedən əməliyyatlar ilə düzgün koordinasiya ilə həyata keçirildiyini təmin etməyə kömək edir. İndi isə, bu prosesin tənzimi və dayanandırılması da daxil olmaqla sıgnalötürmə mexanizmlərinə daha dərinlərdən nəzər yetirək.

YOXLAMA 11.1

1. Sıgnalötürmə mexanizmi mayalarda qovuşmanın yalnız əks cütləşmə tipləri arasında baş verməsini necə təmin edir?
2. Epinefrinin əmələ gətirdiyi sıgnal qaraciyərdə spesifik sıgnalötürmə yoluna təkan verir. Qlikogen fosforilaz bu yolun üç mərhələsinin hansı birində rol oynayır?
3. **ƏGƏR** ➤ Qlikogen fosforilaz və qlikogen qarışığına hüceyrəsiz mühitdə, sınaq şüşəsində epinefrin əlavə olunarsa, qlükoza 1–fosfat əmələ gələrmə?

BAŞLIQ 11.2

Qəbul: Reseptor proteininə bağlanan sıgnal onu formaca dəyişdirir

Kabelsiz internet ötürücüsü sıgnallarını fasiləsiz şəkildə ətrafa yayır, lakin ona sadəcə parolu olan avadanlıqlar qoşula bilər, yəni sıgnalın əldə olunması qəbulədicidən asılıdır. Bənzər şəkildə, **a** cütləşmə tipinin ötürdüyü sıgnallar, ancaq ona uyğun partnyor tərəfindən, yəni **α** hüceyrələri tərəfindən “əşidilir”. Şəkil 11.1-dəki impalanın qanında dövr edən epinefrində olduğu kimi, hormonlar cütbəcür hüceyrə ilə qarşılaşır, ancaq bəlli hədəf hüceyrələri onları tanıya və cavab verə bilər. Sıgnal molekulı ilə reseptor üzərindəki bağlanma yeri arasındakı əlaqəni, açar ilə kilid arasındakı əlaqəyə bənzətmək mümkündür: tərəflərin forması bir-birini tamamlayır. Sıgnal molekulı **liqand**,

yəni böyük molekul ilə spesifik bağ quran molekul vəzifəsini icra edir. Liqand bağlanması nəticəsində reseptor formaca dəyişir. Bir çox reseptor üçün, bu forma dəyişikliyi reseptoru aktivləşdirir və onlara hüceyrənin başqa molekulaları ilə əlaqəyə girmə qabiliyyəti qazandırır. Digərlərində, liqand bağlanmasının ilk nəticəsi, həmin reseptor proteinlərindən iki və ya daha çoxunun bir yerə yığılması olur ki, bu da hüceyrə içində başqa molekulyar hadisələrin baş verməsinə səbəb olur. Əksər sıgnal reseptoru plazma membranında yerləşir, lakin bəziləri hüceyrə içərisindədir. Aşağıda bu iki tip reseptoru müzakirə edəcəyik.

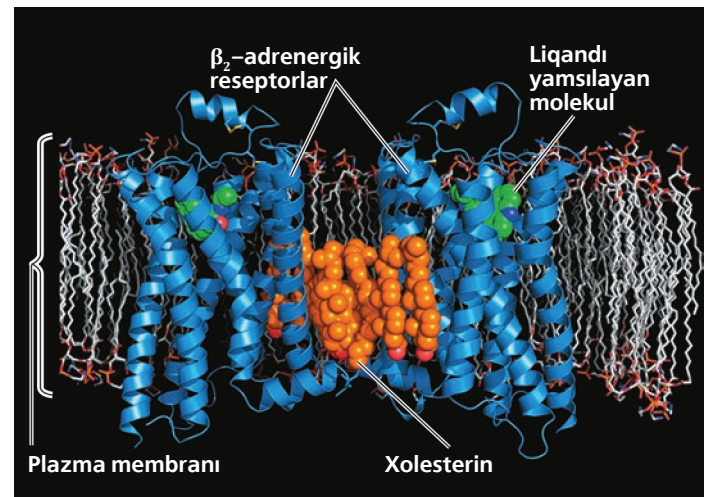
Plazma Membranında Yerləşən Reseptorlar

Hüceyrə səthində yerləşən transmembran reseptorlar heyvanlarda çox əhəmiyyətli rol oynayır. İnsan hüceyrəsi səthində yerləşən reseptorların ən böyük sinfi G proteininə qoşulu reseptorlardır (GPCR, ing. *G protein-coupled receptors*). 800 növdən çox GPCR var.

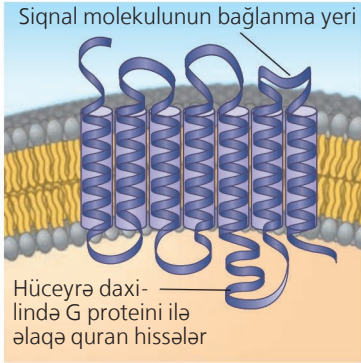
Şəkil 11.7-də bunlardan biri nümunə olaraq göstərilmişdir. Digər nümunə immunitet hüceyrələrinin içinə girmək üçün HIV virusu tərəfindən oğurlanan korreseptordur (Şəkil 7.8). Maraviroc adlı dərmanın hədəfi bu GPCR proteindir və bu metodla AIDS xəstəliyinin müalicəsində müəyyən qədər uğur əldə olunmuşdur.

Suda həll olunan sıgnal molekulalarının əksəriyyəti transmembran reseptor proteinlərinin üzərindəki spesifik yerlərə bağlanaraq, informasiyanı xarici mühitdən hüceyrənin daxilində göndərir. Bu proteinlərin üç əsas növünü – G proteininə bağlı reseptorlar (GPCR), reseptor tirozin kinazlar və ion kanalı reseptorları – nəzərdən keçirərək hüceyrə səthində yerləşən transmembran reseptorların ümumi işləmə mexanizmi ilə tanış ola bilərsiniz (**Şəkil 11.8**).

▼ Şəkil 11.7 G proteininə qoşulu reseptorun (GPCR) strukturu. Şəkildə adrenalinin (epinefrin) bağlandığı insan β_2 -adrenergik reseptorun modeli göstərilmişdir. Reseptor proteini adrenalin liqandını yamsılayan molekul (yaşıl) və xolesterin (narıncı) varlığında kristallizasiya olunmuşdur. Modelin bu yan görünüşündə iki reseptor molekulı (mavi) lent formasında təsvir olunmuşdur. Bu reseptora kafein də bağlana bilər. Bu mövzu ilə bağlı fəslin sonundakı 10-cu suala baxın.



G proteininə qoşulu reseptorlar (GPCR)



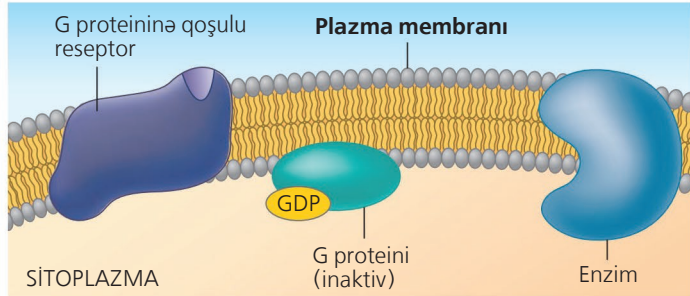
G proteininə qoşulu reseptor

G proteininə qoşulu reseptor (GPCR, ing. *G protein-coupled receptor*) yüksək enerjili molekul olan GTP-yə bağlanan G proteinini ilə işləyən hüceyrə səthi transmembran reseptordur. Müxtəlif siqnal molekulları – mayanın cütləşmə faktorları, neyroötürücülər, epinefrin (adrenalin) hormonu və s. – GPCR vasitəsilə fəaliyyət göstərir.

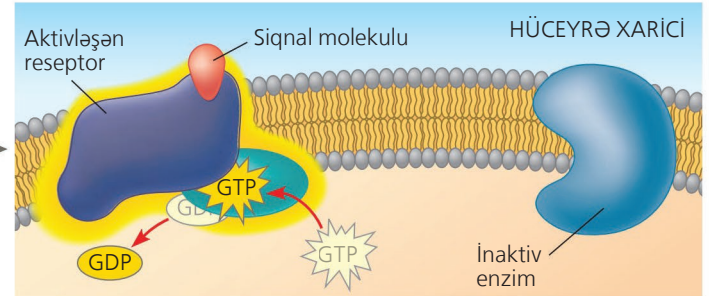
GPCR-lər xarici liqand bağlanma və daxili G proteininə bağlanma yerləri baxımından, bir-birindən fərqlənir. Buna baxmayaraq, GPCR proteinlərinin hamısı çox bənzər struktura malikdir. GPCR-lər eukariot reseptor proteinləri içində böyük bir sinfi təşkil edir. Təkcə bir polipeptiddən ibarət bu proteinlər yeddi ədəd transmembran α -spiral ikincili struktura malikdir. Burada transmembran hissələrin aydın görünməsi üçün boru içində lent modeli ilə

göstərilmişdir. Bu spirallar arasındakı müəyyən ilgəklər xaricdə siqnal molekulunu üçün, daxildə (sitoplazma tərəfində) isə G proteinləri üçün bağlanma yerləri əmələ gətirir. GPCR əsaslı siqnalötürmə sistemləri orqanizmlərdə olduqca geniş yayılmışdır və funksiyaları çox müxtəlifdir. Məsələn, insanın görmə, qoxu və dad alma prosesləri (Bəşliq 50.4). Müxtəlif canlılara aid G proteinini və GPCR-lərin struktur bənzərliyi bu sistemlərin eukariot təkamülünün erkən dövrlərində törədiyini göstərir.

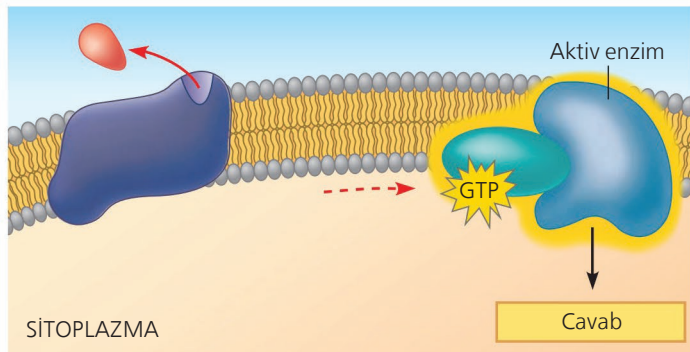
G proteinindəki nasazlıqlar bakteriya infeksiyası daxil olmaqla, bir sıra insan xəstəliklərin səbəbidir. Vəba, göy öskürək, botulizm və bir sıra başqa xəstəliyin törədici olan bakteriyaların hədəfi G proteinləridir. Bu gün istifadə olunan dərmanların 60%-i təsirini G proteinini yollarına müdaxilə edərək göstərir.



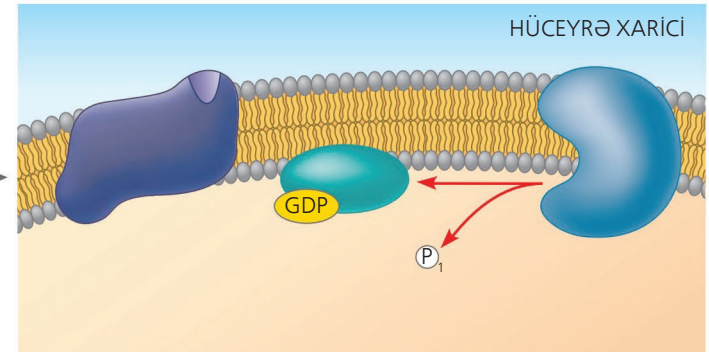
1 G proteinini elektrik açarı kimi açıq və qapalı halı olan molekulyar açara bənzətmək mümkündür. Membranın sitoplazma tərəfində ona bağlı iken hərəkət edə bilən bu proteinin açıq-qapalı vəziyyəti GDP və ya GTP qoşulmasından asılıdır. Protein də adını elə buradan götürür. (GTP, ing. *guanosine triphosphate*, qüanozin trifosfat ATP molekuluna bənzədir.) Yuxarıdakı sxemdə olduğu kimi, GDP G proteininə qoşulu olduğu zaman protein inaktiv vəziyyətdədir. Reseptor və G proteinini, adətən, enzim olan üçüncü protein ilə birlikdə işləyirlər.



2 Reseptorun xarici hissəsinə uyğun siqnal molekulunu bağlandığı zaman, reseptor aktivləşir və formasını dəyişir. Nəticədə, reseptorun sitoplazma tərəfi inaktiv G proteininə bağlanır və GTP-ni GDP əvəzləyir; beləcə, G proteinini aktiv vəziyyətə keçir.



3 Aktivləşən G proteinini reseptordan qopur və membran boyu diffuziya edərək enzimə bağlanır. Nəticədə, enzimin forma və aktivliyi dəyişir. Aktivləşən enzim növbəti addıma təkan verib hüceyrə cavabını əmələ gətirməyə hazırdır. Siqnal molekulunun bağlanması döndərir: Digər liqandlarda olduğu kimi, təkrar-təkrar bağlanıb qopma qabiliyyətinə malikdir. Liqandın hüceyrəxarici qatılığı onun reseptora bağlanma və siqnalı ötürmə tezliyini təyin edir.



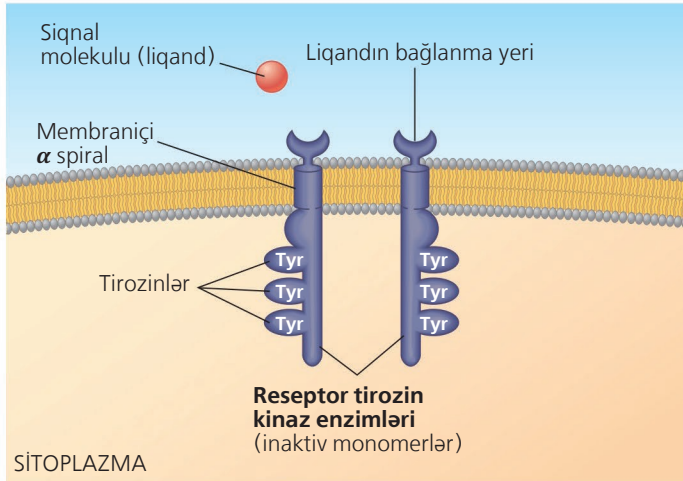
4 Enzim və G proteinindəki dəyişikliklər müvəqqəti xarakter daşıyır, çünki G proteinini, eyni zamanda GTPaz enzimi olaraq fəaliyyət göstərir, yəni ona bağlı olan GTP-ni GDP və P_i molekullarına parçalayır. Beləliklə, təkrar inaktiv vəziyyətə keçən G proteinini enzimi tərk edir və ilkin vəziyyətinə qaydır. Artıq G proteinini yenidən istifadəyə hazırdır. G proteininin GTPaz funksiyası siqnal molekulunu olmadığı zaman, yolu sürətlə bağlamağa imkan verir.

Reseptor Tirozin Kinazlar

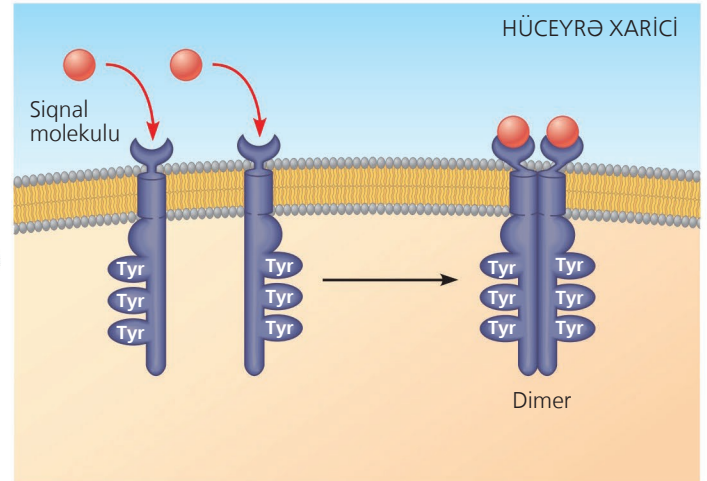
Reseptor Tirozin Kinazlar (RTK) enzim fəaliyyəti olan plazma membranı reseptorudur. RTK *protein kinazdır*, yəni fosfat qrupunu ATP-dən proteinə köçürür. Reseptor proteininin sitoplazma daxilinə uzanan hissəsi spesifik kinaz fəaliyyəti həyata keçirir – fosfat qrupunu ATP-dən qoparıb substrat proteininin tirozin aminturşusuna köçürərək tirozin kinaz fəaliyyəti göstərir. Qısaca, RTK tirozinə fosfat əlavə edən membran reseptorudur.

Böyümə faktoru kimi liqandlara bağlanan RTK-lar, on və ya daha çox sayda fərqli siqnalötürmə yolu, hüceyrə cavabı fəaliyyətə keçirə bilər. Adətən, birdən çox siqnalötürmə yolu eyni zamanda

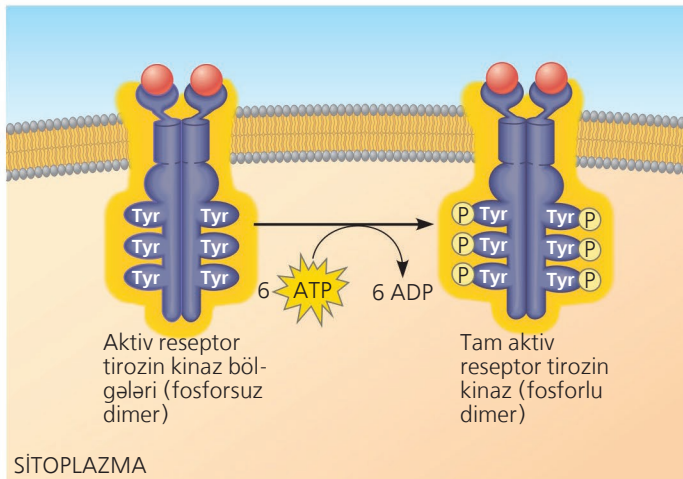
işə düşür. Bu, hüceyrənin böyümə və çoxalma kimi proseslərinin tənzimlənilib koordinasiya olunmasına kömək edir. Çox vaxt tək bir siqnalötürmə yolunu aktivləşdirən GPCR-lər ilə RTK-ların əsas fərqi, RTK-nın tək bir liqanda bağlanması nəticəsində onlarla fərqli yola təkan verə bilməsidir. Siqnal molekulunun yoxluğunda belə, aktivləşən anormal RTK-ların bir çox xərçəng xəstəliyi ilə əlaqəli olduğu düşünülür.



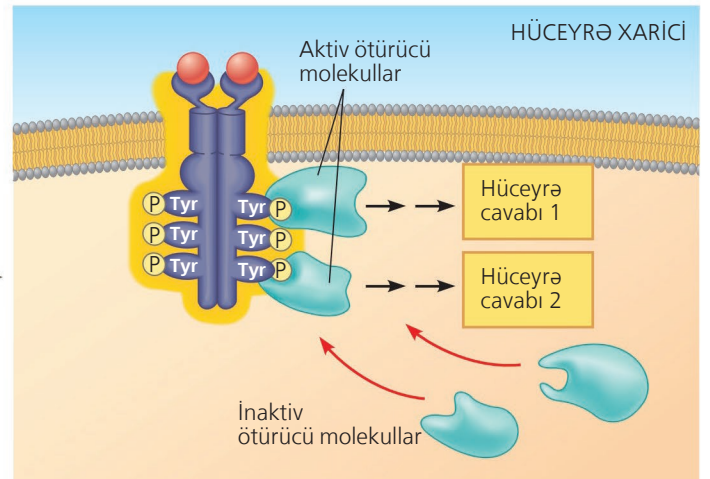
1 Bir çox reseptor tirozin kinaz sxemdə göstərilən struktura malikdir. Siqnal molekulu bağlanmadan əvvəl, reseptorlar monomer adlanan müstəqil vahidlər şəklində olur. Monomerin hüceyrəxarici liqand bağlanma yeri, membran daxilində yerləşən α spirali və tirozinli olan hüceyrədaxili quyruğu var.



2 Böyümə faktoru kimi bir siqnal molekulunun reseptorlara bağlanması nəticəsində, iki reseptor monomeri birləşib dimer kompleksi əmələ gətirir. Bu proses dimerizasiya adlanır. Bəzən daha böyük qruplar əmələ gəlir. Monomer yığılmasının dəqiq mexanizmi tam aydın deyil.



3 Dimerizasiya hər iki monomerin tirozin kinaz bölgəsini aktivləşdirir. Hər bir tirozin kinaz ATP-dən aldığı bir ədəd fosfatı monomerin quyruğundakı tirozinə əlavə edir.

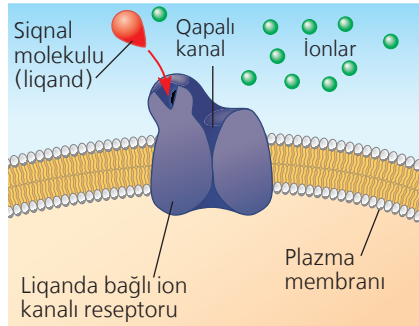


4 Tam aktiv reseptor hüceyrə daxilindəki spesifik ötürücü molekul tərəfindən tanınır. Bu proteinlər spesifik fosforilyasiya olmuş tirozinə bağlanır və formasını dəyişdirərək ona bağlı olan başqa bir ötürücü proteini hərəkətə keçirir. Aktivləşdirilən hər protein bir siqnalötürmə yoluna təkan verərək hüceyrədə cavab əmələ gətirir.

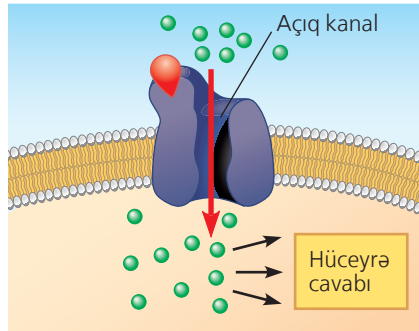
İon Kanalı Reseptorları

Liqanda bağlı ion kanalı formasını dəyişdirdiyi zaman açılıb bağlanaraq, qapı vəzifəsi görən membran kanalına malik reseptor növüdür. Sıqal molekulu reseptora bağlandığında, ion kanalı açıq və qapalı vəziyyətlər arasında dəyişərək, Na^+ və Ca^{2+} kimi spesifik ionların keçsinə icazə verə və ya əngəl törədə bilər. Nəzərdən keçirdiyimiz digər reseptorlarda olduğu kimi, liqand da bu proteinlərə hüceyrə xaricində yerləşən spesifik bölgələr vasitəsilə bağlanır.

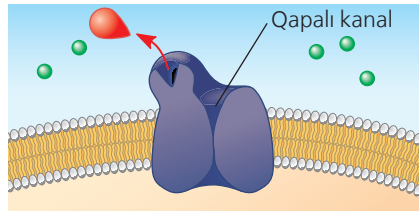
1 Burada liqanda bağlı ion kanalı reseptoru liqand bağlanadək qapalı vəziyyətdə qalan reseptordur.



2 Liqand reseptora bağlandığı və kanal açıldığı zaman spesifik ion kanalı içindən axıb keçərək, həmin ionun hüceyrədaxili qatılığı sürətlə dəyişir. Bu dəyişiklik birbaşa bu və ya digər şəkildə hüceyrənin fəaliyyətində dəyişiklik yarada bilər.



3 Liqand reseptordan qopduqda zaman kanal bağlanır və ionlar hüceyrəyə daxil ola bilmirlər.



Liqanda bağlı ion kanalları sinir sistemində böyük əhəmiyyət kəsb edir. Məsələn, iki sinir hüceyrəsi arasındakı sinapsa buraxılan neyroötürücü molekul (Şəkil 11.5b) liqand kimi qəbuledici hüceyrənin səthindəki ion kanallarına bağlanaraq, bu kanalların açılmasına təkan verir. İonlar içəri axır (bəzən yon hüceyrə xaricinədir) və qəbuledici hüceyrədə irəliləyən elektrik siqnalına təkan verir. Bəzi qapılı ion kanalları liqand yerinə elektrik siqnalı ilə işləyir; gərginliyə bağlı bu ion kanalları, həmçinin, sinir sisteminin fəaliyyətində böyük əhəmiyyətə malikdir (Fəsil 48). Bəzi ion kanalları ER kimi orqanel membranlarında yerləşir.

ƏLAQƏ QUR ► Liqanda bağlı kanallardan keçən ion axımını hansı üçün nümunə saymaq olar: aktiv, ya passiv nəqliyyat? (Başlıq 7.3 və 7.4)

Hüceyrənin səth reseptorlarının iştirak etdiyi proseslərin əhəmiyyəti nəzərə alındıqda, bu proteinlərdəki nasazlıqların xərcəng, ürək çatışmazlıqları və bronxial astma kimi xəstəliklərə səbəb olması təəccüb doğurmalıdır. Bu xəstəlikləri daha yaxşı başa düşüb, onları müalicə edə bilmək üçün universitetlərdə aparılan tədqiqatlar və farmaseptika sənayesi diqqətini bu reseptorların strukturuna cəmləşdirmişdir.

Hüceyrənin səth reseptorları bütün insan proteinlərinin 30%-ni təşkil etsə də, bu proteinlərin çox zəminin (sədcə 1%) strukturları Rentgen kristalloqrafiyası ilə təyin olunmuşdur. Bu reseptorların strukturunu öyrənmək çətinidir (Şəkil 5.21). Əvvəla, ona görə ki, bu reseptorlar çox vaxt elastikdir və davamlı maddə deyil, yəni onları kristallaşdırmaq çətinidir. Şəkil 11.7-də göstərilən GPCR kimi proteinlərin strukturunu çıxarmaq illər çəkən inadlı iş tələb etmişdir. β_2 -adrenergik reseptor yalnız membran molekulları və öz liqandına bənzər maddənin varlığında kristallizasiyaya imkan verəcək qədər sabillik qazana bilmişdir.

Reseptor tirozin kinazların (RTK) anormal funksiyası bir çox xərcəng xəstəliyi ilə əlaqəlidir. Məsələn, döş xərcəngi şiş hüceyrələrində HER2 adlı RTK həddindən çoxdursa, müalicənin uğuru azalır (Başlıq 12.3 və Şəkil 18.27). Molekulyar biologiya metodları vasitəsilə yaradılan Herceptin adlı süni protein HER2 reseptoruna bağlanaraq hüceyrənin bölünməsinə dayandırır, beləcə şişin böyüməsinin qarşısını alır. Bəzi kliniki tədqiqatlar Herceptin müalicəsi qəbul edən xəstələrin sağqalma ehtimalının 1/3 nisbətində artdığını göstərir. Bu səth reseptorları və digər siqnal proteinləri üzərində aparılan tədqiqatların məqsədlərindən biri əlavə müalicə yolları tapmaqdır.

Hüceyrədaxili reseptorlar

Hüceyrə daxilindəki reseptor proteinləri hədəf hüceyrənin sitoplazma, yaxud nüvəsində yerləşir. Belə reseptorlara çatmaq üçün siqnal molekulu hədəf hüceyrənin plazma membranından keçməlidir. Bir sıra əhəmiyyətli siqnal molekulu membranın hidrofob hissəsindən keçə biləcək qədər kiçik ölçüyə, yaxud hidrofob xassələrə malikdir (Başlıq 7.1). Hidrofob siqnal molekullarına heyvanların steroid və tiroid hormonları daxildir. Hüceyrədaxili reseptor ilə işləyən digər bir siqnal azot oksid (NO) molekuludur. Bu qaz çox kiçik olduğu üçün fosfolipid membranın içindən rahatlıqla keçib digər tərəfə çıxır. Hüceyrəyə daxil olan hormonun hüceyrədaxili reseptora bağlanması nəticəsində hormon-reseptor kompleksi əmələ gəlir. Bu kompleks hüceyrədə, adətən, bəlli genlərin işə salınması və ya dayandırılmasından ibarət hüceyrə cavablarına təkan vermə qabiliyyətinə malikdir.

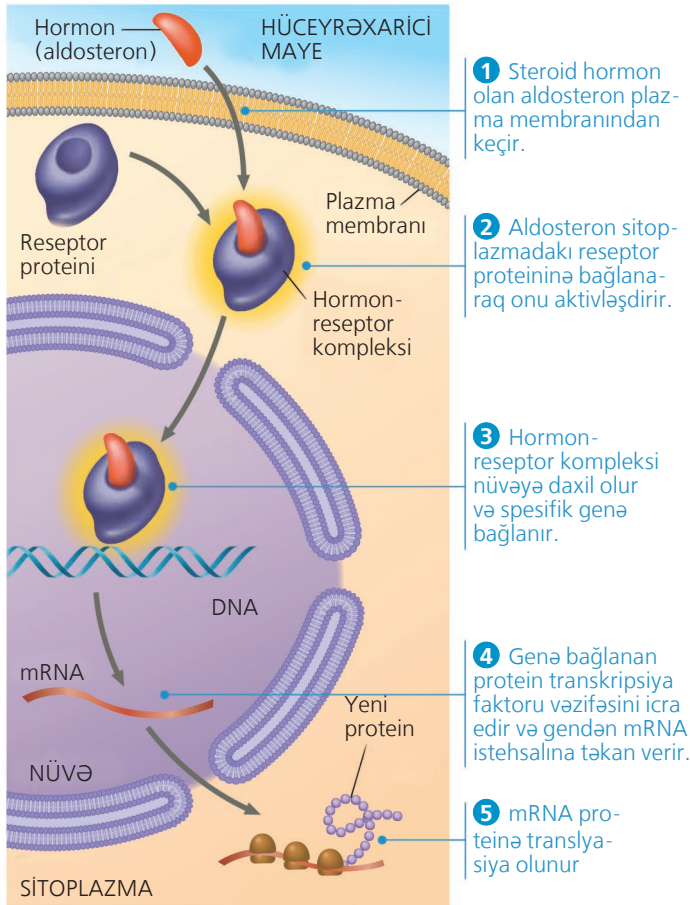
Aldosteron steroid hormonlarının ümumi mexanizmi üçün yaxşı nümunədir. Bu hormon böyrəküstü vəzindən ifraz olunur. Aldosteron buradan qan vasitəsilə vücudu başdan-başa qət edərək bütün hüceyrələrə gedib çatır. Lakin cavab sədcə aldosteron reseptoruna malik böyrək hüceyrələrindən gəlir. Hormon bu hüceyrələrdə

reseptor proteinlərinə bağlanaraq onları aktivləşdirir. Aldosterona bağlı olan aktiv reseptor proteini nüvəyə daxil olaraq, böyrək hüceyrələrində su və natrium axışını tənzimləyən spesifik genləri işə salır və qanın həcmi buna uyğun şəkildə dəyişir (**Şəkil 11.9**).

Aktiv hormon-reseptor kompleksi geni necə işə salır? Xatırladaq ki, hüceyrənin DNA-sındakı genlər transkripsiya ilə mRNA-ya çevrilir və nüvəni tərk etdikdən sonra sitoplazmadakı ribosomlar tərəfindən spesifik proteinə translyasiya olunur (**Şəkil 5.22**). *Transkripsiya faktoru* adlanan xüsusi proteinlər hansı hüceyrədə hansı genlərin nə vaxt işə salınacağını, yəni mRNA transkripsiyasını təyin edir. Aldosteron reseptoru aktiv hala keçdiyəndə, spesifik genləri aktivləşdirən transkripsiya faktoruna çevrilir. Transkripsiya faktorları haqqında Fəsil 17 və 18-də bəhs olunacaq.

Aldosteron reseptoru transkripsiya faktoru olaraq fəaliyyət göstərməklə, siqnalötürmə yolunda ötürülməni özü həyata keçirir. Hüceyrədaxili reseptorların çoxu

▼ **Şəkil 11.9** Steroid hormon hüceyrədaxili reseptorlara bağlanır.



ƏLAQƏ QUR ➤ Nə üçün sözügedən steroid hormonunun hüceyrə içinə daxil olması üçün hüceyrə səthində yerləşən reseptor proteini tələb olunmur? (**Başlıq 7.2**).

belə işləyir. Tiroid hormonu reseptoru kimi bəziləri siqnal olmadan da nüvədə yerləşir. Maraqlısı odur ki, bu hüceyrədaxili reseptor proteinlərinin bir çoxu bənzər struktura malikdir ki, bu da onların ortaq təkamül tarixinə dəlalət edir.

YOXLAMA 11.2

1. Sinir böyümə faktoru (NGF, ing. *nerve growth factor*) suda həllolan siqnal molekuludur. NGF reseptoru harada yerləşər: hüceyrə daxilində, yoxsa plazma membranında? Nə üçün?
2. Hüceyrədə dimerizasiya bacarığını itirmiş qüsurlu reseptor tirozin kinaz istehsalının təsiri nə olar?
3. **ƏLAQƏ QUR** ➤ Liqanda bağlanma ilə enzimlərin allosterik tənzimi proseslərinin bənzərliyi nədən ibarətdir? (**Şəkil 8.20**)

BAŞLIQ 11.3

Ötürmə: Siqnal hüceyrə içində molekulyar qarşılıqlı əlaqələr silsiləsiylə reseptordan hədəfə çatdırılır

Siqnal molekulunun reseptoru plazma membranında yerləşirsə, siqnalötürmə prosesinin ötürmə mərhələsi çox sayda molekulun iştirak etdiyi çoxaddımlı əməliyyatdır. Bu mərhələlər çox vaxt proteinlərə fosfat qrupunun əlavəsi, çıxarılması, ya da başqa kiçik siqnal molekul və ionlarının sərbəst buraxılması ilə bu proteinlərin aktiv hala gətirilməsindən təşkil olunmuşdur. Çoxmərhələli prosesin üstünlüklərdən biri siqnalı çox güclü şəkildə artırma potensialıdır. Hər molekul növbəti addımda siqnalı birdən çox molekulə ötürdüüyü üçün, nəticədə aktivləşdirilmiş molekulaların sayı həndəsi şəkildə artır (**Şəkil 11.16**). Bundan əlavə, çoxmərhələli yollar sadə sistemlərlə müqayisədə koordinasiya və idarəetmə üçün daha çox imkan yaradır və cavabın tənzimlənməsini təmin edir.

Siqnalötürmə Yolları

Plazma membranında yerləşən reseptora spesifik siqnal molekulunun bağlanması ilə siqnal ötürülmə yolunun ilk addımı, yəni hüceyrə daxilində spesifik cavab ilə nəticələnən molekulyar reaksiya zənciri işə düşür. Yıxılan domino daşları kimi, siqnal tərəfindən aktivləşdirilən reseptorlar ötürücüləri, bu molekulalar isə zəncirvari şəkildə digərlərini aktivləşdirir. Bu proses siqnal yekun hüceyrə cavabı prosesini aktivləşdirən proteinə çatanadək davam edir. Bu kitabda siqnalı reseptordan cavab alınan yerə köçürən molekulalara ötürücü molekul adını veririk və onlar, adətən, proteinlərdir. Proteinlərə-rası qarşılıqlı əlaqə siqnalötürmədə əsas yeri tutmaqla, əslində, hüceyrə fəaliyyətinin ana mövzularından birini təşkil edir.

Unutmayaq ki, ilkin siqnal molekulunun özü heç vaxt siqnalötürmə yolu içində səyahət etmir və hətta, çox vaxt hüceyrəyə belə daxil olmur. *Siqnal ötürülür* ifadəsi müəyyən informasiyanın ötürüldüyü mənasına gəlir. Ötürülən siqnal hər addımda başqa bir şəkllə bürünür; bu, adətən, növbəti proteinin məruz qaldığı forma dəyişikliyinə ibarətdir. Bu forma dəyişikliyi isə, çox vaxt, fosforilyasiya prosesi nəticəsində baş verir.

Proteinlərdə Fosforilyasiya və Defosforilyasiya

Əvvəlki fəsillərdə proteinə bir yaxud daha çox fosfat qrupunun əlavə olunması ilə aktivləşdirilməsi mexanizmi ilə tanış oldunuz (Şəkil 8.11a). Şəkil 11.8 reseptor tirozin kinazın fosforilyasiya ilə necə aktivləşdiyini təsvir edir. Fosforilyasiya və defosforilyasiya hüceyrədə protein fəaliyyətini tənzimləmək üçün geniş istifadə olunan mexanizmdir. ATP-dən proteinə fosfat qrupunu köçürən enzimə adətən **protein kinaz** deyilir. (Xatırlatma: Reseptor tirozin kinaz dimerin digər tirozin kinazı üzərindəki tirozinləri fosforilyasiya edən xüsusi protein kinaz tipidir.) Əksər sitoplazma protein kinazları isə, təsirini öz üzərində deyil, başqa proteinlər üzərində göstərir. Digər bir fərqlə isə, əksər sitoplazma protein

kinazlarının tirozin deyil serin, yaxud treonin aminturşularından birini fosforilyasiya etməsidir. Serin/treonin kinazlar heyvan, bitki və göbələklərdə siqnalötürmə yollarında geniş istifadə olunur.

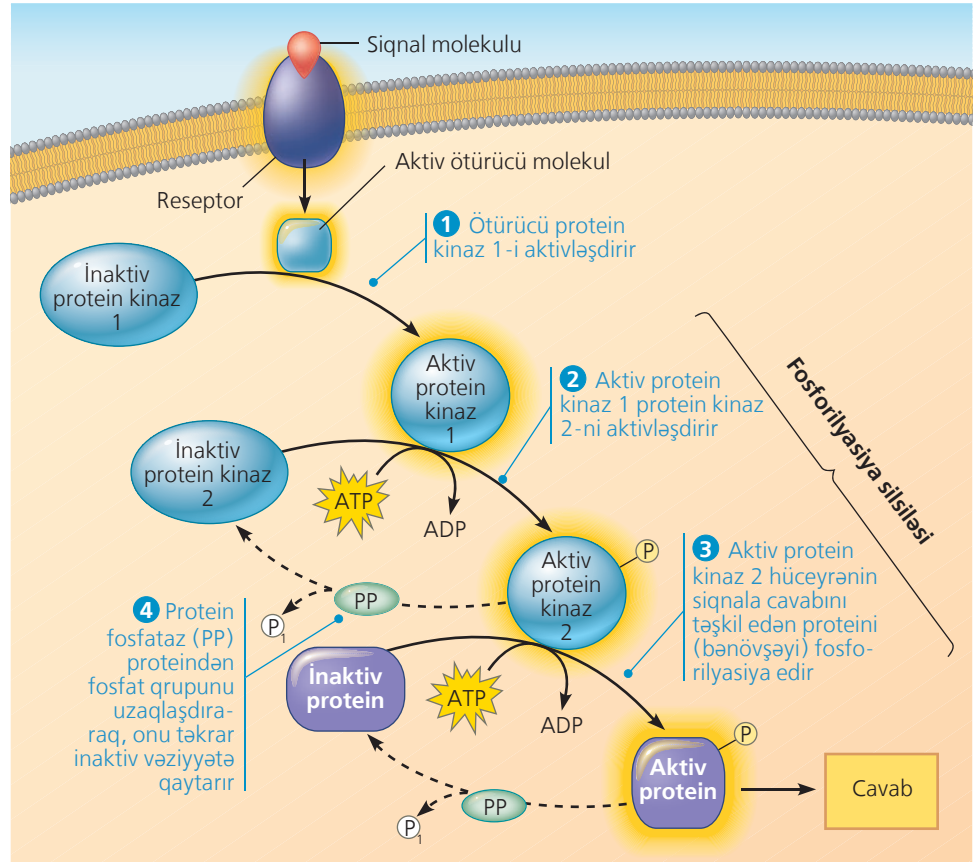
Siqnalötürmə yollarında iştirak edən ötürücülərin bir çoxu protein kinazdır və yolun digər protein kinazları üzərində fəaliyyət göstərir. **Şəkil 11.10 fosforilyasiya silsiləsi** yaradan iki fərqli protein kinazdan ibarət şərti yolu təsvir edir. Maya hüceyrəsinin cütləşmə faktoru, heyvanın böyümə faktoru və bir çox başqa molekulun təkan verdiyi siqnalötürmə yolları bu sxemə bənzər şəkildə işləyir. Siqnal protein fosforilyasiya silsiləsi vasitəsilə ötürülür. Fosfat qrupu əlavə olunmuş protein öz formasını dəyişir. Bu dəyişiklik yeni əlavə olunan fosfat qrupu ilə qəbuledici proteinin qütblü aminturşuları arasındakı qarşılıqlı əlaqə nəticəsində yaranır (Şəkil 5.14). Formanın dəyişməsi proteinin aktivliyini dəyişdirir. Adətən, fosfat əlavəsi proteini aktivləşdirir, ancaq protein aktivliyinin azalması halları da mövcuddur.

İnsanın bütün genlərinin əhəmiyyətli hissəsi, təxminən, 2% protein kinaz kodlaşdırır. Tək bir hüceyrə, hər biri spesifik substrat proteini olan bu proteinlərin yüzlərlə fərqli növünü ehtiva edə bilər. Ümumiyyətlə, protein kinazlar, yəqin ki, bir hüceyrənin minlərlə protein növünün böyük hissəsini tənzimləyir. Hüceyrə

► Şəkil 11.10 Fosforilyasiya silsiləsi

Fosforilyasiya silsiləsi bir sıra fərqli proteinin növbə ilə fosforilyasiyası, bir proteinin sonrakına fosfat qrupu əlavə etməsidir. Burada fosforilyasiya proteini aktiv hala gətirir, defosforilyasiya isə onu ilkin inaktiv vəziyyətə geri qaytarır. Aktivasiya prosesinin molekulu formaca dəyişdirdiyini vurğulamaq üçün proteinlərin aktiv və inaktiv vəziyyətləri fərqli formalarda təsvir olunub.

ƏGƏR ► Protein kinaz 2 mutasiya ilə fosforilyasiya qabiliyyətini itirərsə, nə baş verər?



bölünməsinə tənzimləyən proteinlərin çoxu buraya daxildir. Bu kinazların qüsurlu fəaliyyəti anormal hüceyrə bölünməsinə və nəticədə, xərçəng xəstəliyinin yaranmasına gətirib çıxara bilər.

Bəhs olunan silsilədə fosforilyasiya qədər əhəmiyyətli olan başqa bir proses, **protein fosfataz** enzimləri tərəfindən yerinə yetirilən, proteinlərdən fosfat qrupunun sürətli şəkildə uzaqlaşdırılması, yəni *defosforilyasiya* əməliyyatıdır. Fosfatazlar defosforilyasiya edərək, protein kinazların fəaliyyətini dayandırır və beləcə, siqnal yoxluğunda siqnalötürmə yolunun dayandırılmasını bilməsi üçün mexanizm yaradır. Fosfatazlar, eyni zamanda, protein kinaz enzimlərin təkrar istifadəsi üçün imkan yaradır, beləcə, hüceyrəyə xarici siqnala cavab verə bilmə qabiliyyətini geri qazandırır. Fosforilyasiya–defosforilyasiya sistemi hüceyrədə lazım olduqca proseslərin işə salınıb-dayandırılması, sürətləndirilib-yavaşadılması üçün molekulyar düymə rolunu oynayır. Fosforilyasiya ilə tənzimlənən bir proteinin verilən zamandakı aktivliyi, hüceyrə içində həmin andakı aktiv kinaz–fosfataz nisbətindən asılıdır.

İkincili Xəbərcilər: Kiçik molekul və ionlar

Siqnalötürmə yollarının bütün komponentləri protein deyildir. Bir çox siqnalötürmə yolu **ikincili xəbərci** adlanan kiçik, protein olmayan, suda həll olan molekul və ya ionlar ehtiva edir. (Birincili xəbərci membran reseptoruna bağlanan hüceyrəxarici siqnal, yəni liqand sayılır.) İkincili xəbərcilər kiçik və suda həll olunan olduqları üçün, hüceyrəni boydan-boya diffuziya vasitəsilə asanlıqla qət edə bilirlər. Məsələn, cAMP adlanan ikincili xəbərci qaraciyər və əzələ hüceyrələrində epinefrin tərəfindən plazma membranından təkan verilən siqnallı hüceyrənin daxili hissələrinə daşıyır. Burada, siqnal qlikogen parçalanmasını işə salır. İkincili xəbərcilər G proteinini qoşulmuş reseptor və reseptor tirozin kinazlar tərəfindən işə salınan yollarda fəaliyyət göstərir. Hüceyrənin ən çox istifadə etdiyi bu ötürücülər cAMP və kal-

sium ionudur (Ca^{2+}). Hüceyrədə bu ikincili xəbərcilərin sitozoldakı qatılığına qarşı həssas olan ötürücü proteinlərin çox çeşidi mövcuddur.

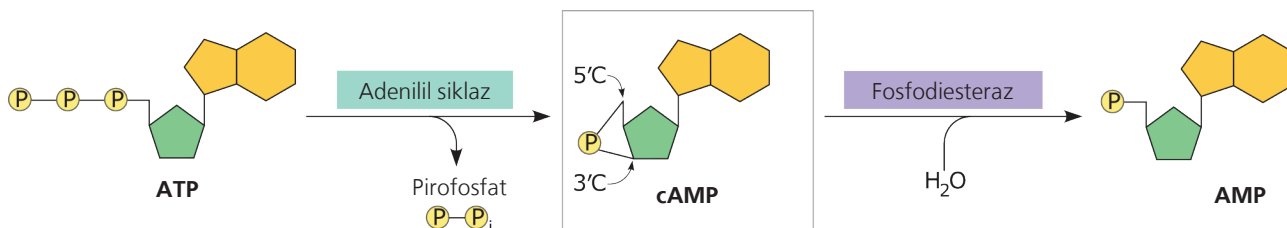
Dairəvi AMP (cAMP)

Yuxarıda qeyd etdiyimiz kimi, Earl Sutherland-in nəticələrinə görə, epinefrinin özü plazma membranından keçmədən hansısa yol ilə hüceyrə daxilində qlikogenin parçalanmasına təkan verir. Bu kəşf alimi siqnallı plazma membranından sitoplazmadakı metabolizma maşınına çatdıran ikincili xəbərci axtarışına yönəltdi.

Sutherland qaraciyər hüceyrələrində epinefrinin plazma membranına bağlanması ilə sitozoldakı **dairəvi AMP (cAMP)**, ing. *cyclic adenosine monophosphate*) qatılığının artdığını aşkar etmişdi. Plazma membranında yerləşən **adenilil siklaz** (bəzən *adenilat siklaz*) enzimi xarici siqnala (burada epinefrin) cavab olaraq ATP molekullarını cAMP-yə çevirir (**Şəkil 11.11**), ancaq epinefrin adenilil siklaza birbaşa təsir etmir. Hüceyrə xaricində olan epinefrin GPCR-yə bağlandıqda bu reseptor adenilil siklaz enzimini işə salır və o da öz növbəsində, çoxsaylı cAMP molekulunun yaranmasını kataliz edir. Bu yolla, hüceyrənin cAMP qatılığı saniyələr içərisində normaldan 20 dəfə çox arta bilər. cAMP siqnallı hüceyrə daxilində hər tərəfə yayır; buna "elan edir" də demək olar. Bu elan hormon yoxluğunda çox uzun çəkmir, çünki fosfodiesteraz adlanan başqa bir enzim cAMP-ni AMP-yə çevirir. cAMP qatılığını artırmaq üçün yeni epinefrin təkanı gərəklidir.

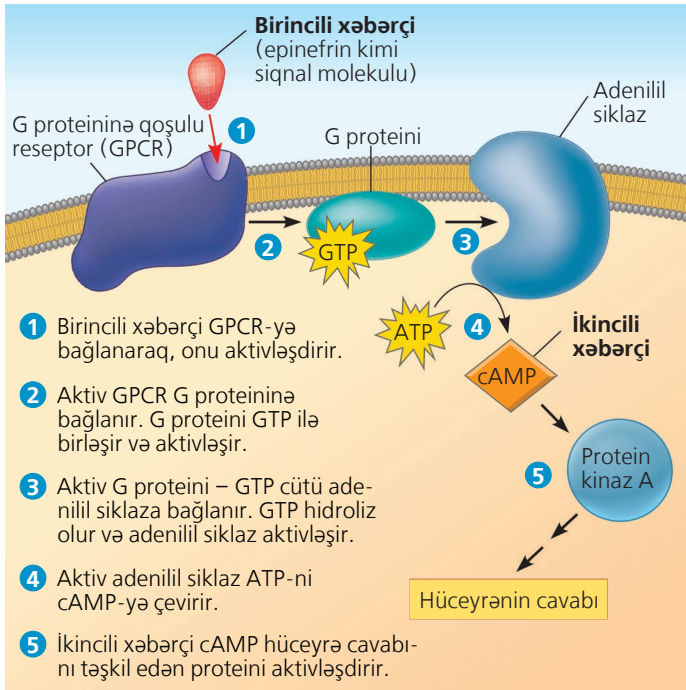
Sonrakı araşdırmalar göstərdi ki, epinefrin ilə yanaşı bir çox başqa siqnal molekulunu G proteinləri vasitəsilə adenilil siklaza aktivasiyasına və cAMP istehsalına təkan verir (**Şəkil 11.12**). cAMP qatılığındakı artışı ilk nəticəsi, adətən, protein kinaz adlı serin/treonin kinaz A enziminin aktivasiyasıdır. Aktiv **protein kinaz A**, öz növbəsində, hüceyrə tipindən asılı olaraq digər proteinləri fosforilyasiya edir. (Qlikogen parçalanma prosesinin epinefrin tərəfindən işə salınmasının tam mexanizmi Şəkil 11.16-da göstərilmişdir.)

▼ **Şəkil 11.11 Dairəvi AMP.** İkincili xəbərci molekul dairəvi AMP (cAMP) plazma membranında yerləşən adenilil siklaz tərəfindən ATP-dən istehsal olunur. cAMP-dəki fosfat qrupunun həm 5', həm də 3' karbonlarına bağlı olduğuna diqqət edin. Molekul adını bu dairəvi strukturundan götürür. cAMP onu AMP-yə çevirən fosfodiesteraz enzimi tərəfindən inaktiv hala gətirilir.



ƏGƏR > Hüceyrəyə fosfodiesteraz enzimini inaktiv edən maddə yeridilsə, nə baş verər?

▼ **Şəkil 11.12 cAMP G proteini siqnalötürmə yolunda ikincili xəbərci rolunu oynayır.**



TƏSVİR ET ► Vəba xəstəliyinə səbəb olan bakteriya G proteinini daim aktiv vəziyyətdə saxlayan toksin istehsal edir. Şəkil 11.8-dəki sxemi vəba toksininin təsirini də ehtiva edəcək şəkildə yenidən çəkin. (Toksın molekulunun özünü təsvir etməyə ehtiyac yoxdur.)

Hüceyrə metabolism tənziminə adenilil siklazı *dayandıran (inhibisiya)* başqa G proteini sistemləri də kömək göstərir. Bu sistemlərdə fərqli siqnal molekulu fərqli reseptoru aktivləşdirir, o isə, öz növbəsində, adenilil siklaz aktivasiyasının qarşısını alan *inhibitor G proteinini* aktivləşdirir.

cAMP-nin G proteini siqnal yollarında necə işlədiyini izah edildiyinə görə, bəzi bakteriyaların necə xəstəlik törətdiyinin molekulyar detallarını nəzərdən keçirə bilərik. Su mənbələrinin insan nəcisi ilə kirləndiyi ərazilərdə tez-tez epidemiyaya səbəb olan vəba xəstəliyini götürək. Vəba törədici *Vibrio cholera* bakteriyası insan bədənində içməli su vasitəsilə düşür. Bakteriya incə bağırsağın iç tərəfində biofilm əmələ gətirir və toksin istehsalına başlayır. Vəba toksini su və duz ifrazatının tənzimi prosesində iştirak edən G proteinini kimyəvi olaraq dəyişdirən enzimdir. Dəyişdirilmiş G proteini GTP-ni GDP-yə hidroliz edə bilmədiyi üçün, daim aktiv vəziyyətdə qalır və adenilil siklazı cAMP istehsalına sövq edir (Şəkil 11.12-dəki sual). Nəticədə yaranan yüksək cAMP qatılığı bağırsağ hüceyrələrindən bağırsağ boşluğuna çox miqdarda duzun keçməsinə səbəb olur. Duz isə osmosla suyu arxasınca çəkir. Yolumuş insan sürətlə ifrat diareya xəstəliyinə tutulur və müalicə olunmadığı təqdirdə, su və duz itirdiyi üçün qısa

zamanda ölür.

cAMP və ona yaxın digər ötürücülərin iştirak etdiyi siqnalötürmə yolları haqqında əldə edilən biliklər bəlli insan xəstəliklərinin müalicəsi üçün metodların inkişaf etdirilməsinə imkan yaratmışdır. Əzələ hüceyrəsinin belə yollarının birində qonşu hüceyrələr tərəfindən buraxılan azot oksidə (NO) cavab olaraq cAMP molekuluna çox bənzər olan **dairəvi GMP** (cGMP, ing. *cyclic GMP*) molekulu istehsal olunur. cGMP ikincili xəbərci rol oynayaraq, arterial qan damarının divarındakı əzələlərdə olduğu kimi, əzələlərin boşalmasına səbəb olur. cGMP-nin GMP-yə hidrolizini dayandıran, yəni siqnalın daha uzun zaman təsir etməsini təmin edən kimyəvi birləşmə damarları genişlətdiyinə və ürək əzələlərinə qan axışını artırdığına görə, sinə ağrıları üçün ağrıkəsici dərman olaraq istifadə olunurdu. Hal-hazırda, Viagra ticari adıyla geniş yayılmış bu maddə kişilərdə ereksiya probleminin müalicəsində istifadə olunur. Dərman damarların genişlənməsinə səbəb olduğu üçün, penis gedən qan axımını da artırır və beləcə, penis ereksiyası fiziologiya nasazlıqların aradan qaldırılmasına kömək edir.

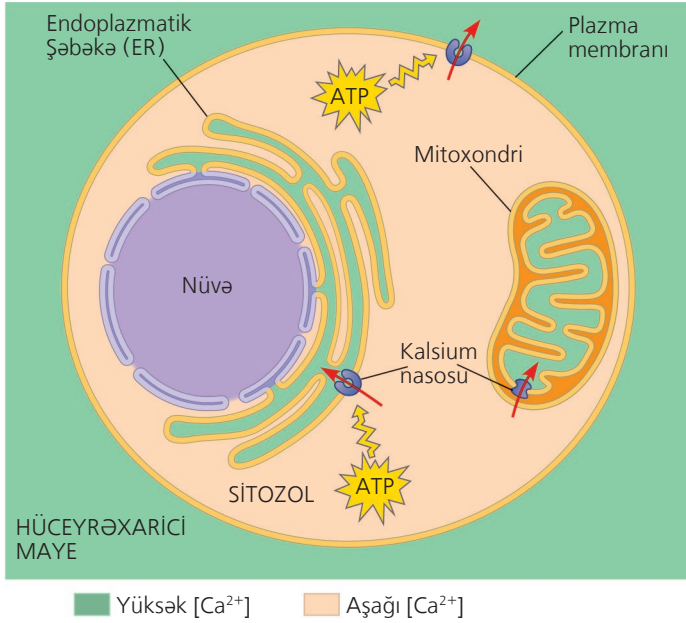
Kalsium ionu və İnositol Trisfosfat (IP₃)

Neyroötürücü böyümə faktoru və bəzi hormonlar kimi, heyvanlarda fəaliyyət göstərən bir çox siqnal molekulu təsirini sitozolik kalsium ionu (Ca²⁺) qatılığını artıran siqnalötürmə yolları vasitəsilə göstərir. Kalsium ikincili xəbərci kimi, cAMP-dən də geniş istifadə olunur. Sitozolik Ca²⁺ qatılığında artışı heyvan hüceyrəsində bir müxtəlif cavablara səbəb olur: əzələ hüceyrəsinin sıxılması, molekul ekzositozu (ifrazatı), hüceyrə bölünməsi və s. Bitki hüceyrələrində müxtəlif hormonal və ətraf mühitdən qaynaqlanan xarici qıcıqlar sitozoldakı Ca²⁺ qatılığını qısa müddətli artıraraq işığın təsiri ilə yaşıllaşmaya səbəb olan yollar və digər siqnalötürmə yollarını işə sala bilər (Şəkil 39.4). Ca²⁺ GPCR və reseptor tirozin kinaz tərəfindən idarə olunan yollarda ikincili xəbərci olaraq iştirak edə bilər.

Hüceyrə içində bir miqdar Ca²⁺ ionu hər zaman var, lakin xaricdəki qatılıq sitozoldakından dəfələrlə çox olduğu üçün, kalsium ionu ikincili xəbərci rolunu oynaya bilər (Şəkil 11.13). Heyvanın qan və hüceyrəxarici mayesində kalsium səviyyəsi sitozoldakından, adətən, 10 000 dəfə çoxdur. Kalsium ionu sitozoldan hüceyrə xaricinə və endoplazmatik şəbəkə daxilinə (bəlli şərtlərdə isə, mitoxondri və xloroplasta) aktiv şəkildə, çeşidli protein nasosları vasitəsilə daşınır. Nəticədə, ER daxilindəki kalsium qatılığı da sitozoldan dəfələrlə yüksək olur. Sitozolun kalsium qatılığı aşağı olduğu üçün, mütləq ion sayındakı çox kiçik dəyişiklik böyük fərq nisbəti mənasına gəlir.

Sitozolun kalsium səviyyəsi siqnalötürmə yollarının təkanı ilə arta bilər və bu kalsium artışı hüceyrənin ER-sindən buraxılan kalsium sayəsində mümkün olur. Kalsiumun buraxılmasına səbəb olan yollarda iştirak

▼ **Şəkil 11.13** Heyvan hüceyrəsində kalsium ionu qatılığının idarəsi. Sitozolun Ca^{2+} ionu qatılığı (açıq çəhrayı rəngdə), adətən, hüceyrəxarici və ER daxilindəki qatılıqdan (yaşıl bölgələr) dəfələrlə aşağı olur. Plazma membranı və ER membranında yerləşən protein nasosları ATP-dən güc alaraq kalsiumu sitozoldan hüceyrəxarici mayeyə və ER lumeninə daşıyır. Kimyəvi osmos (Başlıq 9.4) ilə hərəkətə gətirilən mitoxondri nasosları isə sitozolun kalsium səviyyəsi ciddi dərəcədə artdığında, ionları mitoxondriya daşıyır.



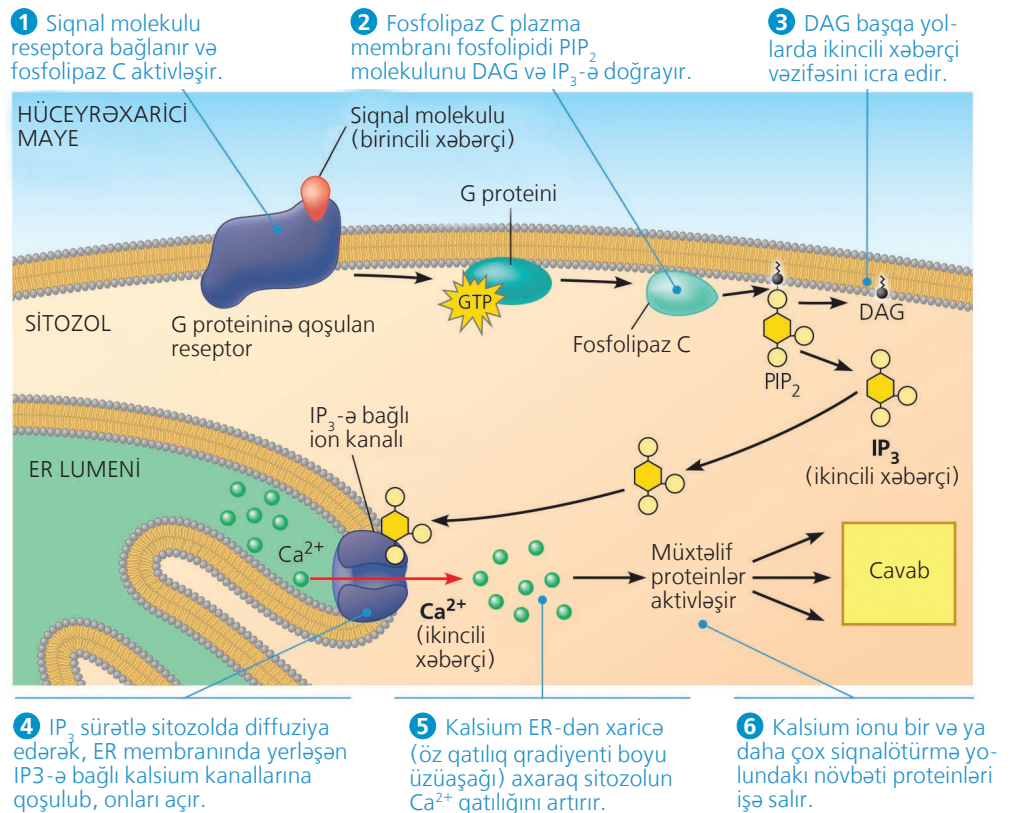
edən digər iki ikincili xəbərçi **inositol trifosfat (IP_3)** və **diasilqliserol (DAG)** molekulardır. Hər iki ötürücü plazma membranının bəlli fosfolipid növlərinin parçalanmasından əldə olunur. **Şəkil 11.14** siqnalın IP_3 molekulunun ER-dən kalsium buraxılmasına necə nail olduğunu ətraflı göstərir.

IP_3 kalsiumdan əvvəl rol aldığı üçün, kalsiumu "üçüncü xəbərçi" adlandırmaq olar, lakin alimlər, ümumi olaraq, siqnalötürmə sisteminin protein təbiətli olmayan, kiçik komponentlərinə ikincili xəbərçi adını verirlər.

YOXLAMA 11.3

1. Protein kinaz nədir və onun siqnalötürmə yollarındakı rolu nədən ibarətdir?
2. Fosforilyasiya silsiləsinə malik siqnalötürmə yolu ilə işə salınan hüceyrə cavabı necə dayandırılır?
3. Şəkil 11.6 və 11.10-da göstərilən hər hansı bir siqnalötürmə yolunda ötürülən əsl "siqnal" nədir? Informasiya hüceyrənin xaricindən daxilinə hansı yol ilə ötürülür?
4. **ƏGƏR** ➤ Hüceyrələri reseptora bağlanaraq fosfolipaz C proteinini aktivləşdirən liqanda məruz buraxsaq, IP_3 -ə bağlı kalsium kanalının sitozolik kalsium qatılığına təsiri nə olar?

➤ **Şəkil 11.14** Siqnalötürmə yollarında kalsium və IP_3 . Kalsium ionları (Ca^{2+}) və inositol trisfosfat (IP_3) bir çox siqnalötürmə yollarında ikincili xəbərçi olaraq işləyir. Bu şəkildə siqnalötürmə yolu siqnal molekulunun GPCR-yə bağlanması ilə işə düşür. Bu yola reseptor tirozin kinaz enzimi də fosfolipaz C molekulunu aktivləşdirərək təkan verə bilər.



BAŞLIQ 11.4

Cavab: Sıgnalötürmə transkripsiya tənziyi və ya sitoplazma fəaliyyəti ilə nəticələnir

İndi isə hüceyrə xaricindən gələn sıgnalın növbəti mərhələdəki reaksiyasına, bəzi alimlərin "yekun cavab" adlandırdığı addıma yaxından nəzər salaq.

Nüvə və Sitoplazma Cavabları

Sıgnalötürmə yolu, nəticədə, bir və ya bir neçə hüceyrə fəaliyyətini tənziyləyir. Yolu sonunda verilən cavab hüceyrənin sitoplazmasında, yaxud nüvəsində ola bilər.

Bir sıra sıgnalötürmə yolu nüvədəki bəzi genləri söndürmək, digərlərini isə yandırmaq yolu ilə protein sintezini tənziyləyir. Aktiv steroid reseptorda olduğu kimi (Şəkil 11.9), sıgnalötürmə yolunun son aktivləşdirilmiş molekulunun özü transkripsiya faktoru olaraq fəaliyyət göstərə bilər. Şəkil 11.15 sıgnalötürmə yolunun transkripsiya faktoru aktivləşdirərək bir geni necə işə saldığı təsvir edir. Hüceyrənin böyümə faktoruna cavabı bir yaxud bir neçə spesifik mRNA-nın transkripsiyasıdır; bu RNA-lar isə, öz növbəsində, sitoplazmada spesifik proteinlər istehsal edir. Digər hallarda, hüceyrə transkripsiya faktoru vasitəsilə geni söndürə bilər. Bir transkripsiya faktoru, adətən, bir neçə fərqli geni tənziyləyir.

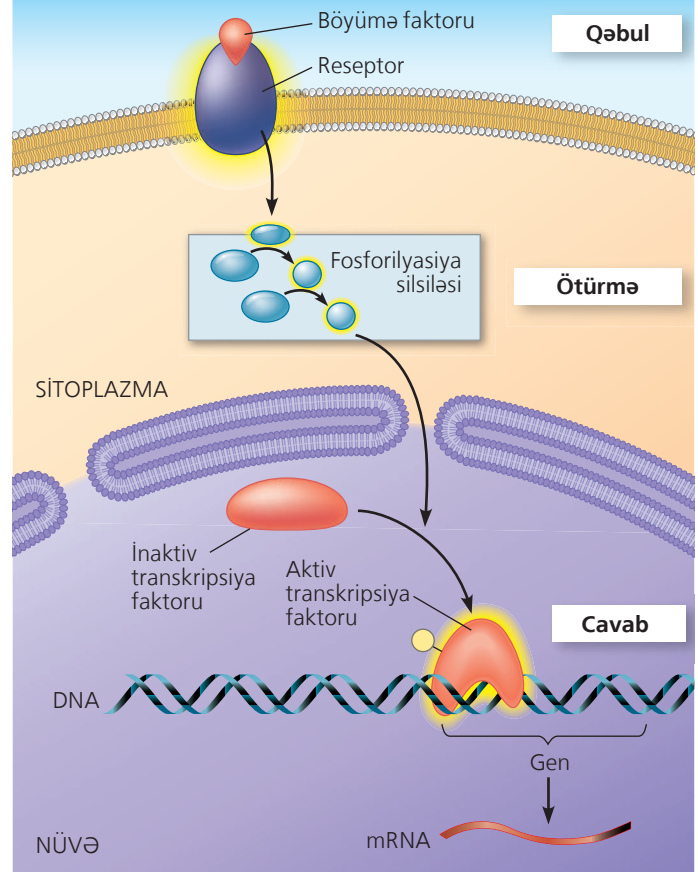
Sıgnalötürmə yolu, bəzən, gen ekspressiyası yolu ilə proteinin *sintezini* tənziyləmək yerinə, onun *aktivliyini* tənziyləyir. İkinci əməliyyat nüvə xaricində fəaliyyət göstərən proteinlərə birbaşa təsir edir. Məsələn, sıgnal plazma membranında yerləşən ion kanalının bağlanıb-açılmasına, yaxud metabolik enzimin aktivliyinin dəyişdirilməsinə səbəb ola bilər. Qaraciyər hüceyrəsinin epinefrin hormonuna cavabı bir enzimin aktivliyinə təsir edərək, hüceyrənin enerji metabolizmini tənziyləməkdir. Epinefrinin bağlanması ilə başlayan sıgnalötürmə yolunun son addımı qlükogen parçalayıcı enzimin aktivasiyasıdır. Şəkil 11.16 qlükogendən qlükoz 1-fosfatın qoparılması ilə nəticələnən yolu başdan sona təsvir edir. Aktivləşdirilən hər molekul ilə cavab şiddətinin gücləndiyinə diqqət edin. Bu haqda bir neçə səhifə sonra bəhs edəcəyik.

Sıgnal reseptorları, ötürücü molekullar və ikincili xəbərçilər hüceyrə bölünməsi daxil olmaqla, nüvə və sitoplazmada cavaba səbəb olan müxtəlif yollarda iştirak edirlər. Şəkil 11.15-də təsvir olunan yolda olduğu kimi, böyümə faktorlu yollarında yaranan nasazlıqlar anormal hüceyrə bölünməsinə və xərçəng inkişafına gətirib çıxara bilər. Bu haqda isə Başlıq 18.5-də daha ətraflı bəhs olunur.

Cavabın tənziylənməsi

İstər nüvədə, istərsə də sitoplazmada, cavab sadəcə işə yandırılıb söndürülmür. Cavabın şiddəti və spesi-

▼ Şəkil 11.15 Nüvənin sıgnala cavabı – böyümə faktorunun spesifik bir geni aktivləşdirməsi. Sxem hüceyrənin nüvəsində gen aktivliyini dəyişdirən tipik bir sıgnalötürmə yolunu təsvir edir. Burada böyümə faktoru olan ilkin sıgnal molekulu Şəkil 11.10-dakı kimi, fosforilyasiya silsiləsinə təkən verir. (ATP və fosfat qrupları göstərilməmişdir.) Fosforilyasiya olduqdan sonra, silsilədəki sonuncu kinaz enzimi nüvəyə daxil olur və spesifik gen və ya genlərin transkripsiyasına təkən verən transkripsiya faktorunu aktivləşdirir. Çıxan mRNA-lar, daha sonra, spesifik protein sintezini işə salır.

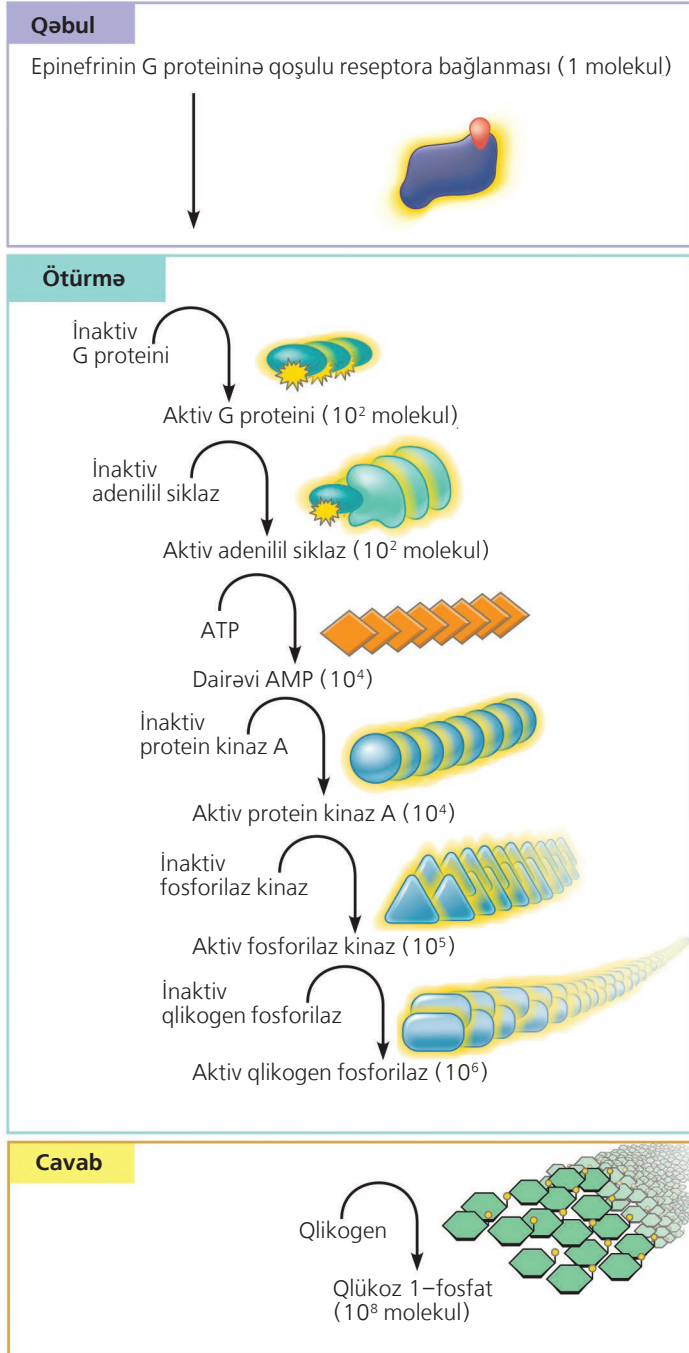


fikliyi müxtəlif yollarla tənziylənir. Burada bu tənziy mexanizmini dörd aspektdən müzakirə edəcəyik. Birincisi, əvvəl də bəhs etdiyimiz kimi, sıgnalötürmə yolu, adətən, hüceyrə cavabının şiddətini artırır. Gücləndirmə dərəcəsi yolda iştirak edən spesifik molekulların funksiyasından asılıdır. İkincisi, yolun çoxsaylı addımları ümumi prosesi nəzarət altında saxlaya bilmək üçün kontrol nöqtələri təmin edir. Beləcə, cavabın spesifikliyi təmin edilir və digər yollar ilə koordinasiya üçün imkan yaranır. Üçüncüsü, cavabın ümumi effektivliyi çərçivə proteini adlanan xüsusi proteinlər tərəfindən artırılır. Dördüncüsü, cavabın tənziyində çox önəmli nöqtə olan sıgnalın dayandırılmasıdır.

Sıgnalın Gücləndirilməsi

Hüceyrənin sıgnala verdiyi cavab mürəkkəb enzim silsiləsi ilə güclənir. Silsilənin hər növbəti addımında

▼ **Şəkil 11.16** Sitoplazmada siqnala cavab – epinefrinin (adrenalin) qlikogen parçalanmasına təkan verməsi. Göstərilən siqnalötürmə sisteminə, epinefrin hormonu G proteininə qoşulu reseptor vasitəsilə cAMP və iki protein kinazın da daxil olduğu ötürücü molekul silsiləsini aktivləşdirir (Şəkil 11.12). Silsilənin son proteini qeyri-üzvi fosfat istifadə edərək, qlükozu qlikogendən qlükoz 1–fosfat halında qoparan qlikogen fosforilaz enzimidir. Yol hormonun siqnalını gücləndirir: Bir ədəd reseptor təxminən 100 G proteinini fəaliyyətə keçirə bilər. Yoldakı hər aktiv enzim silsilənin növbəti molekulları olan çox sayda substratı məhsula çevirir. Verilən aktiv molekul sayları şərtidir.



VİZUAL BACARIQ ► Tək bir siqnal molekuluna qarşılıq olaraq neçə ədəd qlükoz 1–fosfat molekulunu ifraz olunmuşdur? Hər addım üçün cavabın neçə dəfə gücləndiyini hesablayın

aktiv məhsul sayı öncəki addım ilə müqayisədə dəfələrlə çox ola bilər. Məsələn, Şəkil 11.16-dakı epinefrin tərəfindən işə salınmış yolda, hər adenilil siklaz yüzə yaxın cAMP molekulunu əmələ gətirir, hər protein kinaz A enzimi növbədəki 10 kinaz enzimini fosforilyasiya edir və s. Gücləndirilmənin təsiri bu proteinlərin uzun müddət aktiv qalıb çox sayda molekulunu emal edə bilmə qabiliyyətlərindən irəli gəlir. Bu cür gücləndirilmə ilə qaraciyər və ya əzələ hüceyrələrinin səthində yerləşən reseptora bağlanan az sayda epinefrin molekulunu qlikogendən yüz milyonlarla qlükozun çıxarılmasına təkan verir.

Siqnalötürmə Spesifikliyi və Cavabın Koordinasiyası

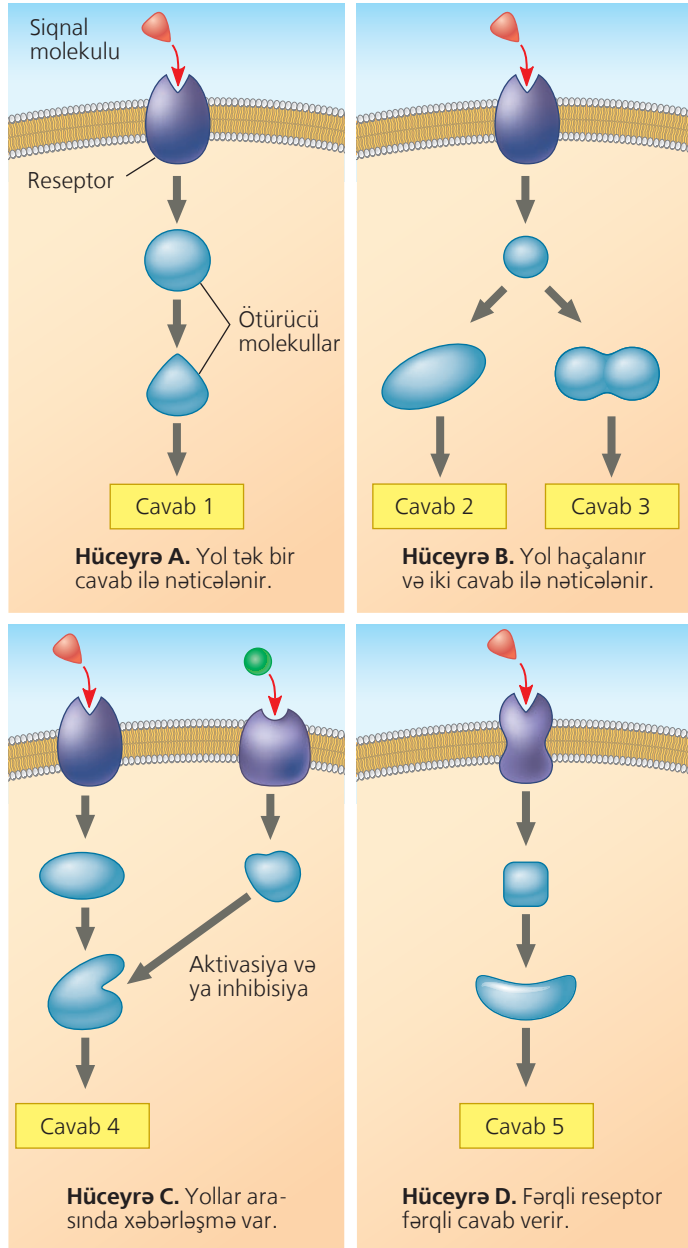
İnsan vücudundakı iki fərqli tip hüceyrəyə nəzər salaq: qaraciyər və ürək əzələsi hüceyrələri. Hər iki hüceyrə tipi qan dövrəni ilə birbaşa əlaqədədir və buna görə də, davamlı şəkildə bir çox fərqli hormon molekulunu və qonşu hüceyrələr tərəfindən ifraz olunan məhəlli tənzimləyicilərə məruz qalır. Lakin qaraciyər hüceyrələri sadəcə bəlli siqnallara cavab verib, digərlərini gözdən keçirir. Eyni şey ürək əzələsi hüceyrələri üçün də keçərlidir. Üçüncü tip siqnal hər iki hüceyrədə cavab əmələ gətirə bilər, ancaq cavablar fərqli olur. Məsələn, qaraciyər hüceyrəsinin epinefrinə cavabı qlikogen parçalanması ikən, ürək hüceyrəsinin cavabı sıxılaraq sürətlə döyünməkdir. Bu fərqi necə izah etmək olar?

Hüceyrələrin eyni siqnala verdikləri spesifik cavabların fərqli olmasının səbəbi, demək olar ki, hüceyrələr arasındakı bütün fərqlərin səbəbinin əsası ilə eynidir: Fərqli hüceyrələr fərqli gen dəstləri istifadə etdikləri üçün onların protein dəstləri də eyni şəkildə fərqlənir. Bir hüceyrənin siqnala verəcəyi cavab, onun malik olduğu spesifik reseptordan, ötürücü proteinlərdən və cavabın verilməsi üçün lazım olan spesifik protein dəstindən asılıdır. Məsələn, qaraciyər hüceyrəsi epinefrin siqnalına düzgün şəkildə reaksiya verə bilmək və qlikogen emal etmək üçün Şəkil 11.16-də sadalanan proteinlərə malik olmalıdır.

Deməli, eyni siqnala fərqli şəkildə cavab verən hüceyrələrin arasındakı fərq, cavabı əmələ gətirən proteinlərin bir və ya daha çoxunun fərqlənməsi ilə bağlıdır. Bu yolların bəzi proteinləri ortaq ola bilər. Məsələn, Şəkil 11.17-dəki A, B və C hüceyrələrinin hamısı qırmızı siqnal molekulunu üçün eyni reseptor istifadə edir. Verdikləri cavabların fərqli olmasının səbəbi başqa proteinlərinin fərqli olmasından qaynaqlanır. D hüceyrəsində isə, eyni qırmızı siqnal molekulunu başqa reseptor tərəfindən tanınır və tamamilə fərqli cavab verilir. B hüceyrəsində siqnalın işə saldığı yol ikiye bölünür (haçalanır) və iki fərqli cavab yaradır. Bunun kimi haçalı yollarda, adətən, reseptor tirozin kinazlar və ya ikincili xəbərcilər iştirak edir. RTK-lar birdən çox ötürücü molekul aktivləşdirir, ikincili xəbərci isə çoxsaylı protein tənzimləyə bilər. C hüceyrəsində iki ayrı siqnalın təkan verdiyi yollar birləşərək bir cavab əmələ gətirir. Yolum haçalanması və

yollar arasında "söhbətləşmə" (qarşılıqlı əlaqə) orqanizmin ayrı-ayrı nöqtələrindən gələn informasiyanın hüceyrədə tənzimi və koordinasiya cavab üçün önəmlidir (Başlıq 11.5). Bundan əlavə, birdən çox yolda eyni proteini istifadə etməklə hüceyrə istehsal etməli olduğu fərqli protein növünün sayına qənaət edir.

▼ **Şəkil 11.17 Sıqnal spəsifikliyi.** Hüceyrənin protein növləri onun hansı sıqnalları tanıyacağını və verilən cavabın təbiətini təyin edir. Sxemdə göstərilən 4 hüceyrə eyni sıqnala (qırmızı) fərqli cavablar verirlər, çünki malik olduqları protein dəstləri bir-birindən fərqlidir (göy rəngli proteinlər). Eyni tip molekulların fərqli yollarda iştirak etdiyinə diqqət edin.



VİZUAL BACARIQ ► Şəkil 11.14-də verilən sıqnalötürmə yoluna baxın və Şəkil 11.17-nin B hüceyrəsində təsvir olunan versiya nın oradakına necə tətbiq oluna biləcəyini izah edin.

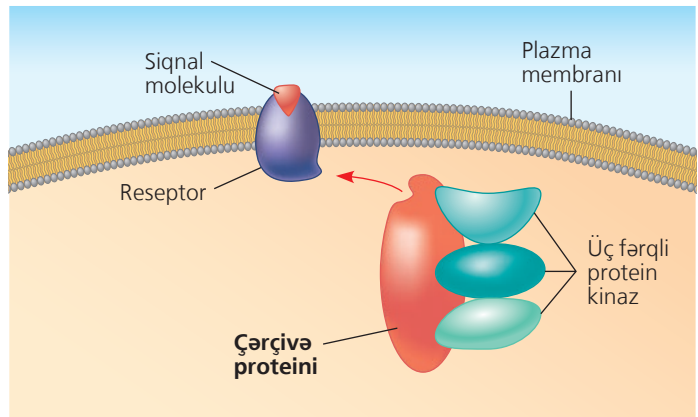
Sıqnalötürmə Effektivliyi: Çərçivə Proteinləri və Sıqnal Kompleksləri

Şəkil 11.17-də təsvir olunan sıqnalötürmə yolları, eləcə də, bu fəsildə təsvir olunan bir çox başqa sıqnalötürmə yolu ifrat dərəcədə sadələşdirilmişdir. Sxəmlər ancaq bir neçə ötürücü molekulu göstərir və sadəlik üçün bu molekullar sitozola yayılmış kimi təsvir olunur. Həqiqi hüceyrədə də vəziyyət belə olsa idi, sıqnalötürmə yollarının effektivliyi çox aşağı olardı, çünki əksər ötürücü molekullar proteindir və proteinlərin yarı-bərk sitozolun içində diffuziya etməsi çox uzun çəkir. Bəs onda, məsələn, bir protein kinaz öz substratını necə tapır?

Çərçivə proteini bir neçə ötürücü proteinin eyni anda birləşə bildiyi böyük ötürücü proteindir (Şəkil 11.18). Bu kompleks sıqnalötürmə yolunun effektivliyini artırır. Beyin hüceyrələrinin sinapslarında sıqnalötürmə protein şəbəkəsini müntəzəm olaraq bir arada saxlayan çərçivə proteinləri aşkar olunmuşdur. Bu cür fiziki yan-yanalığ hüceyrələrarası sıqnalötürmə sürətini və dəqiqliyini artırır, çünki bu mexanizmdə proteinlərarası qarşılıqlı əlaqə diffuziya sürətindən asılı deyil. Bundan əlavə, bəzi çərçivə proteinlərinin özləri birbaşa ötürücüləri aktivləşdirir.

Sıqnalötürmənin haçalanma və kəsişmə nöqtələrində xidmət göstərən ötürücü proteinlərin önəmini, bu proteinlərin defektiv yaxud ümumiyyətlə əskik olduğu hallarda ortaya çıxan problemlərdən başa düşmək mümkündür. Məsələn, Wiskott-Aldrich sindromu (WAS) adlanan irsi xəstəlikdə tək bir ötürücü proteinin yoxluğu anormal qanama, ekzema, infeksiya və leykoz kimi çox fərqli nasazlıqlarla əlaqəlidir. Bu simptomların, əsasən, immunitet sistemi hüceyrələrindəki bir proteinin yoxluğu nəticəsində əmələ gəldiyi təxmin olunur. Normal

▼ **Şəkil 11.18 Çərçivə proteini.** Burada göstərilən çərçivə proteini eyni anda həm aktivləşdirilmiş membran reseptoruna, həm də üç fərqli protein kinaza bağlanır. Bu cür bağlanma şəkli sıqnalötürmə prosesini xeyli asanlaşdırır.



hüceyrələr üzərində aparılan araşdırmalar göstərir ki, WAS proteini immunitet hüceyrə səthinin tam altında yerləşir. Bu protein sitoskelet mikrofilamenti ilə, eləcə də, immunitet hüceyrələrinin çoxalmasını tənzimləyən yol kimi, hüceyrə səthindən informasiya daşıyıcısı siqnalötürmə yollarının müxtəlif komponentləri ilə əlaqə qurur. Yəni bu çoxfunksiyalı ötürücü protein immunitet hüceyrələrini idarə edən mürəkkəb siqnalötürmə şəbəkəsində həm haçalanma nöqtəsini, həm də önəmli kəsişmə nöqtəsini təşkil edir. WAS proteinin yoxluğunda sitoskelet düzgün qurulmur və siqnalötürmə yolları qırılır; nəticədə, WAS simptomları özünü göstərir.

Siqnalın Dayandırılması

Şəkil 11.17-dəki siqnalötürmə yollarında önəmli addımlardan biri olan inaktivasiya mərhələsi sadəlik üçün göstərilməyib. Çoxhüceyrəli orqanizmə aid bir hüceyrənin yeni siqnala cavab verə bilməsi üçün, həmin hüceyrənin siqnalötürmə yolunda dəyişmiş molekulaların ömrü qısa olmalıdır. Vəba nümunəsində olduğu kimi, siqnalötürmə yolunun bir komponentinin daim aktiv və ya inaktiv olmasının orqanizm üçün çox ciddi nəticələri ola bilər.

Hüceyrənin yeni siqnal qəbul etmə qabiliyyəti əvvəlki siqnalın yaratdığı dəyişikliklərin geri qaytarıla bilməsindən asılıdır. Siqnal molekulunun hüceyrə xaricindəki qatılığı azaldıqca, vahid zamanda tutulmuş reseptor sayı da azalır və beləcə, reseptorlar ilkin, inaktiv formaya qaydırılır. Hüceyrə cavabı yalnız siqnal molekulu ilə birləşmiş reseptor qatılığı müəyyən həddin üstündə olduqda verilir. Aktiv reseptor sayı bu həddən aşağı düşdükdə hüceyrə cavabı dayandırır. Növbəti addımda müxtəlif yollar ilə ötürücü molekulalar ilkin inaktiv formalarına qaydırılır: G proteininin tərkib hissəsi olan GTPaz ona bağlı olan GTP-ni hidroliz edir; fosfodiesteraz cAMP-ni AMP-yə çevirir; protein fosfataz fosfat qoşulmuş kinaz və digər proteinləri inaktivləşdirir və s. Nəticədə, hüceyrə yeni siqnal üçün hazır vəziyyətə gəlir.

Bu altbaşlıqda, siqnalötürmə prosesində başlama və dayandırılma mərhələlərinin mürəkkəb mexanizmlərindən bəhs olundu. Bəzi yolların bir-biriylə necə kəsişdiyi də açıqlandı. Növbəti altbaşlıq kəsişən yolların xüsusi bir növü haqqındadır.

YOXLAMA 11.4

1. Hədəf hüceyrəsində tək bir hormon molekuluna qarşılıq milyonlarla başqa molekula təsir edən mexanizm necə işləyir?
2. **ƏGƏR** ➤ Bir-birindən fərqlənən çərçivə proteinlərinə sahib olan hüceyrələrin eyni siqnal molekuluna verdikləri fərqli cavabın necə formalaşdığını izah edin.
3. **ƏGƏR** ➤ Bəzi insan xəstəlikləri düzgün işləməyən protein fosfatazların nəticəsində yaranır. Bu proteinlər siqnalötürmə yollarına necə təsir edir? (Başlıq 11.3-də protein fosfataz hissəsini və Şəkil 11.10-u nəzərdən keçirin)

BAŞLIQ 11.5

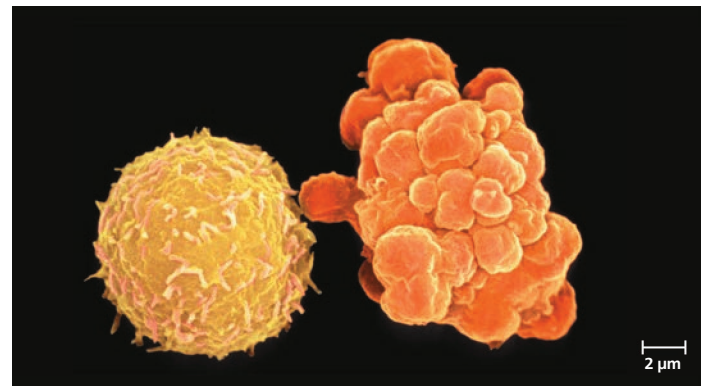
Apoptoz çox sayda siqnalötürmə yolunu integrasiya edir

Siqnalötürmə yolları yeni kəşf olunanda onların xətti, müstəqil yollar olduğu düşünülürdü. Siqnalötürmə yollarının öz aralarında müxtəlif şəkildə kəsişdiyi faktı öyrəniləndikdən sonra hüceyrələrarası kommunikasiya haqqında elmi anlayış çox dəyişmişdir. Bir hüceyrənin doğru cavab verə bilməsi üçün, adətən, bir neçə siqnal bir-birinə integrasiya olunmalıdır. Önəmli nümunələrdən biri hüceyrə intiharıdır.

Yoluxmuş, zədələnmiş və ya funksiya baxımından ömrünün sonuna çatmış hüceyrələr, adətən, *planlı hüceyrə ölümü* prosesindən keçirlər (**Şəkil 11.19**). Bu cür nizamlı ölüm hadisələrindən ən yaxşı başa düşüləni **apoptoz** prosesidir (*yun.* tökülmək, xəzan). Prosesdə DNA, orqanel və digər sitoplazma komponentləri parçalanır. Hüceyrə büzüşərək şişliklər əmələ gətirir və hüceyrənin möhtəviyyatı qovuquqlara yığılaraq, ixtisaslaşmış "zibilyğan" hüceyrələr tərəfindən tam həzm olunur. Apoptoz ölən hüceyrənin içindəki materialın (buraya həzmedici enzimlər də daxil ola bilər) ətrafa saçılaraq qonşu hüceyrələrə zərər vurmasının qarşısını alır.

Apoptoza təkan verən siqnal iki növdür: xarici və daxili. Başqa hüceyrələr tərəfindən ifraz olunan xarici siqnal molekulaları hüceyrə ölümünə səbəb olan gen və proteinləri aktivləşdirərək siqnalötürmə yollarını işlək hala gətirir. DNA-sı təmirolunmaz dərəcədə zədələnən hüceyrələrdə proteinlərarası qarşılıqlı əlaqə ilə hüceyrə ölümü əmri verən daxili siqnal yaranır. Bəzi apoptoz nümunələrinə nəzər yetirmək siqnalötürmə yollarının necə integrasiya olunduğunu başa düşməyə kömək edəcəkdir.

▼ **Şəkil 11.19 İnsan ağ qan hüceyrəsində apoptoz.** Soldakı normal ağ qan hüceyrəsidir, sağdakı isə apoptoz prosesindən keçən ağ qan hüceyrəsidir. Apoptoz hüceyrəsi büzüşərək şişliklər əmələ gətirir. Bu şişliklər daha sonra membran əhatəli qovuquq kimi hüceyrədən qopur (rənglənmiş SEM).



Caenorhabditis elegans torpaq soxulcanında apoptoz

Apoptoz prosesinin molekulyar mexanizmi nematod *Caenorhabditis elegans* kiçik torpaq soxulcanının embrion inkişaf tədqiqatlarında aşkar edilmişdir. Yetkin soxulcan, təxminən, 1000 hüceyrəyə sahib olduğu üçün hüceyrə-spesifik törəmə xəritəsi çıxarmaq mümkün olmuşdur. Bu soxulcanların normal inkişafında düz 131 dəfə, dəqiq şəkildə zamanlanan, hər hüceyrə xəttində eyni nöqtədə ortaya çıxan hüceyrə intiharı baş verir. Soxulcan və digər canlılarda "intihar" proteinləri silsiləsini aktivləşdirən signal ömrünü tamamlayan hüceyrəni ölümə göndərən apoptozla təkan verir.

C. elegans üzərində aparılan ilkin genetik tədqiqatlar apoptoz üçün vacib olan iki gen aşkar etmişdir: *ced-3* və *ced-4* (ing. *cell death*). Bu apoptoz genlərinin proteinləri müvafiq şəkildə Ced-3 və Ced-4 adlanır. Apoptozda iştirak edən bütün proteinlər hüceyrədəki varlıqlarını hər zaman qorusalar da, adətən, inaktivdirlər. Yəni burada tənzim gen aktivliyi və protein istehsalında deyil, proteinlərin aktivliyi səviyyəsində həyata keçirilir. *C. elegans* soxulcanında mitoxondrinin xarici membranında yerləşən Ced-9 proteinini apoptozla təkan verən signal yoxluğunda bütün prosesin əyləci kimi işləyir (Şəkil 11.20). Hüceyrəyə ölüm əmri gəldiyində signallötürmə yolu Ced-9 proteinini inaktiv hala gətirir və apoptoz yolları DNA və protein parçalayan nukleaz və proteazları aktivləşdirir. Apoptozun əsas proteazları kaspaz enzimləridir. *C. elegans* soxulcanında əsas kaspaz Ced-3 proteinidir.

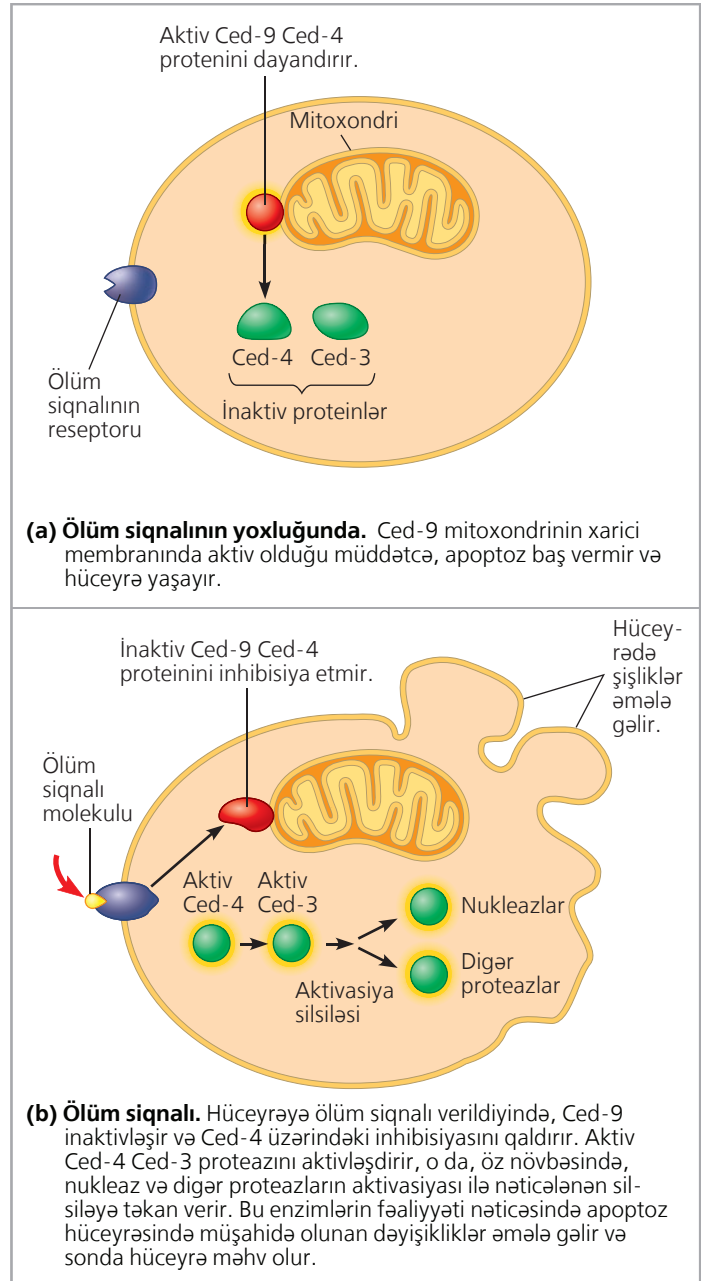
Apoptoz və təkanverici signalları

İnsan və digər məməlilərdə apoptoz həyata keçirə bilən 15 fərqli kaspazın iştirak etdiyi hüceyrə yolu aşkar olunmuşdur. İstifadə olunacaq yol hüceyrə tipindən və apoptozla təkan verən signaldan asılıdır. Əsas yollardan biri müəyyən mitoxondri proteinləri vasitəsilə, mitoxondrinin xarici membranında molekulyar dəliklər əmələ gətirib membrandan digər proteinlərin sızaraq apoptozu işə saldıqı yoldur. Çox maraqlıdır ki, sızan proteinlərdən biri sağlam hüceyrədə mitoxondrinin elektron nəqliyyat sistemində iştirak edən sitoxrom C proteinidir (Şəkil 9.15). Ancaq bu protein orqaneldən çıxdıqda ölüm faktoruna çevrilir. Məməlilərin mitoxondri apoptozu proteinləri sözügedən soxulcanın Ced-3, Ced-4 və Ced-9 proteinlərinə bənzərdir. Onları apoptoz signalını ötürə bilən ötürücü proteinlər hesab etmək olar.

Apoptoz proqramının kritik mərhələlərində, ötürücü proteinlər müxtəlif qaynaqlardan gələn signalları inteqrasiya edir və hüceyrəni apoptoz ölümünə göndərir. Ölüm signalı, adətən, hüceyrə xaricindən gəlir və güman ki, qonşu hüceyrələr tərəfindən ifraz olunur (Şəkil 11.20b). Ölüm signalı verən liqand hüceyrə səthində yerləşən reseptora oturduğu zaman, mitoxondri yollarının iştirakı olmadan kaspaz və digər enzimlərin iştirak etdiyi yollar fəaliyyətə keçir və apoptoz baş verir. Bu

Şəkil 11.20 *C. elegans* apoptozunun molekulyar əsası.

Ced-3, Ced-4 və Ced-9 proteinləri bu soxulcanın apoptoz prosesi və tənzimində kritik rol oynayır. Məməli apoptozunun daha mürəkkəb olmasına baxmayaraq, orada da bənzər proteinlər işləyir.



signal qəbulu prosesinin ötürmə və cavab mərhələləri yuxarıda bəhs olunan mexanizmlər ilə çox bənzərdir. Burada klassik mexanizmdən fərqli olaraq, hüceyrə səthi reseptorundan deyil, hüceyrə daxilindən qaynaqlanan iki növ həyəcan signalı mövcuddur. Signallardan biri təmirəgəlməz DNA-dan qaynaqlanarkən, digəri geniş-miqyaslı protein səhv-bükülməsi zamanı ER-dən ötürülən molekulardır. Məməli hüceyrəsi xaricdən və daxildən aldığı bu "ölüm" və "həyat" signallarını hələlik bilinməyən bir mexanizmlə inteqrasiya edərək, ölüm-dirim qərarı verir.

İntihar mexanizmi bütün heyvanlarda normal inkişaf və hüceyrələri saxlamaq üçün zəruridir. Soxulcan və məməlilərdəki apoptoz genlərinin bənzərliyi, eləcə də, çoxhüceyrəli göbələklərdən təkhüceyrəli mayaya qədər fərqli canlılarda apoptozun varlığı, eukariot hüceyrələrdə bu mexanizmin təkamülün çox erkən dövrlərində yarandığına dəlalat edir. Onurğalılarda apoptoz sinir sisteminin normal inkişafı, immunitet sisteminin düzgün işləməsi, habelə, insanda ayaq və əllərin, digər heyvanlarda isə pəncələrin əmələ gəlməsi (morfogenez) üçün fundamental əhəmiyyət daşıyır (**Şəkil 11.21**). Ördək və digər su quşları kimi pərdəli ayaqlara malik heyvanlarda barmaq əmələ gəlmə prosesində apoptoz səviyyəsi aşağı ikən, toyuq kimi barmaqları bitişik olmayan quru quşlarında bu səviyyə yüksəkdir. İnsanda anormal apoptoz barmaqlar arasında pərdə qalığına səbəb ola bilər.

Apoptozun Parkinson və Alzheimer xəstəliyi kimi, sinir sisteminin bir sıra degenerativ xəstəliklərində rol oynadığına dair önəmli dəlillər var. Alzheimer xəstəliyində neyronların içində protein yığılması nəticəsində apoptozla təkan verən enzimlər fəaliyyətə keçir və bu xəstəliyin daşıyıcılarında müşahidə olunan beyin funksiyasının itirilməsi özünü büruzə verir. Bundan əlavə, anormal intiharın nəticəsi xərçəng xəstəliyi də ola bilər. Məsələn, insan melanomasının *C. elegans* Ced-4 proteininin insandakı qüsurlu forması ilə əlaqəli olduğu düşünülür. Buna görə də, apoptozla təkan verən siqnalötürmə yollarının çox həssas və mürəkkəb olması təəccüb doğurmamalıdır. Nəticədə, bu hüceyrə üçün ölüm-dirim məsələsidir.

Bu fəsil liqand bağlanması, proteinlərarası qarşılıqlı əlaqə və forma dəyişikliyi, silsilə reaksiyalar, protein fosforilyasiyası, eləcə də, hüceyrələrarası xəbərləşməsinin ümumi mexanizmlərinə giriş verdi. Biologiyada siqnalötürmə tez-tez qarşılaşacağınız mövzudur.

YOXLAMA 11.5

1. Embriyon inkişafda apoptoz üçün bir nümunə verin və rolunu izah edin.
2. **ƏGƏR >** Apoptozun olmamalı olduğu yerdə baş verdiyini fərz edin. Hansı tip proteinin nasazlığı buna səbəb ola bilər? Bəs, proteinlərdəki hansı tip nasazlıqlar apoptozun lazım olduğu yerdə baş verməməsinə səbəb olar?

Şəkil 11.21 Siçanın pəncə inkişafında apoptozun rolu. Siçan, insan və digər məməlilərdə, eləcə də, quru quşlarında, embrionun əl və ayağa çevrilən bölgələri ilk dövrlərdə üzgəcəbənzərdir. Apoptoz barmaqarası bölgələri aradan qaldıraraq, barmaq əmələ gətirir. Aşağıdakı fluoresensiya mikroqraflarında görünən embrion siçan pəncələri apoptoz keçirən hüceyrələr parlaq sarı–yaşıl rəngə boyanmışdır. Hüceyrələrin apoptozu barmaqarası bölgələrin kənarında başlayıb (solda) artıqca bölgədəki toxuma azalır (ortada). Barmaqarası toxuma bitdiyində apoptoz işarələri də itir (sağda).



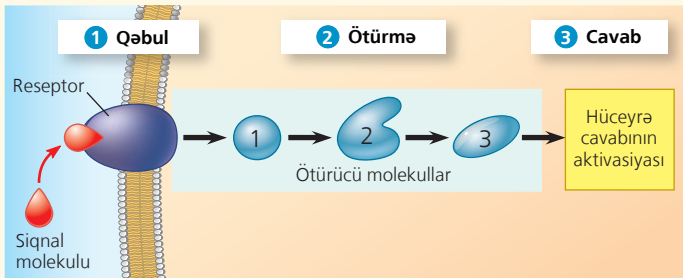
11 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

BAŞLIQ 11.1

Xarici siqnallar hüceyrə içində cavaba çevrilir

- **Siqnalötürmə yolları** canlılar üçün böyük əhəmiyyət daşıyır. Mayaların cütləşmədə istifadə etdiyi siqnalötürmə ilə çoxhüceyrəliyə analoji prosesləri çox bənzəyir. Bu, siqnalötürmənin təkamülün erkən dövründə ortaya çıxdığına işarədir. Bakteriya hüceyrələri məhəlli səviyyədə öz "yoldaşlarının" qatılığını duya bilir – *krorum duyma*.
- Heyvanlarda məhəlli siqnalötürmə prosesi birbaşa əlaqə və ya məhəlli tənzimləyici ifrazı ilə baş verir. Uzaqməsafəli siqnalötürmədə heyvan və bitkilər **hormon** istifadə edir. Heyvanlar siqnalı elektrik ilə də ötürürlər.
- Epinefrin kimi membran reseptoruna bağlanan hormonlar da üçmərhələli siqnalötürmə yoluna təkan verir:



- ❓ *Hüceyrənin epinefrin kimi bir hormona cavab verib verməyəcəyini nə təyin edir? Hüceyrənin hormona necə cavab verəcəyini təyin edən nədir?*

BAŞLIQ 11.2

Qəbul: Reseptor proteininə bağlanan siqnal onu formaca dəyişdirir

- Siqnal molekulu – **liqand** – ilə reseptorun qoşalaşması çox spesifik reaksiyadır. Siqnalötürmənin ilk mərhələsi reseptorda baş verən spesifik forma dəyişikliyi siqnal ötürülməsinin ilk addımı saymaq olar.
- Hüceyrə səthində yerləşən üç növ əsas transmembran reseptor mövcuddur: (1) **GRCR (G proteininə qoşulu reseptor)** sitoplazmadakı G proteinləri ilə əlaqə qurur. Liqand ilə bağlanan reseptor aktivləşir və reseptor, öz növbəsində, spesifik G proteinini aktivləşdirərək, siqnalı ötürür. (2) **RTK (reseptor tirozin kinaz)** siqnal molekulu-nun ona birləşməsinə reaksiya olaraq dimer əmələ gətirir və daha sonra digər monomerin sitoplazma tərəfində olan tirozinlərinə fosfat qrupları əlavə edərək bu dimeri tamamlayır. Fosforlaşmış tirozinlər ötürücü proteinlərə birləşərək onları aktivləşdirir və reseptorun eyni anda bir neçə yolu başlatmasına səbəb olur. (3) **Liqanda bağlı ion kanalı** spesifik siqnal molekullarına cavab olaraq açılıb bağlanır və spesifik ionların membrandan axımını tənzimləyir.
- Hər üç növ reseptor kritik əhəmiyyət daşıyır. İnsanda anormal GPCR və ya RTK ilə əlaqəli bir sıra xəstəliklər məlumdur.
- Hüceyrədaxili reseptorlar sitoplazma və ya nüvədə olur. Hidrofob və ya plazma membranından keçəcək qədər kiçik siqnal molekulları hüceyrə daxilindəki reseptorlara bağlanırlar.
- ❓ *GPCR ilə RTK proteinlərinin strukturu bir-birinə necə bənzəyir? Siqnalötürməyə təkan baxımından, bu iki növ reseptor bir-birindən nə ilə fərqlənir?*

BAŞLIQ 11.3

Ötürmə: Siqnal hüceyrə içində molekulyar qarşılıqlı əlaqələr silsiləsiylə reseptordan hədəfə çatdırılır

- Siqnalötürmə yolunun hər bir mərhələsində proteinlər formaca dəyişərək, siqnalı çevirir. Bir çox siqnalötürmə yolunda **protein kinazların** növbəti proteinə fosfat qrupu əlavə etdiyi **silsilə fosforilyasiya** reaksiyaları var. **Protein fosfataz** adlanan proteinlər isə fosfatları çıxarır. Fosforilyasiya ilə defosforilyasiya arasındakı tarazlıq siqnalötürmə yollarının silsilə reaksiyalarındakı proteinlərin aktivliyini tənzimləyir.
- **Dairəvi AMP (cAMP)** və Ca^{2+} ionu kimi, **ikincili xəbərçilər** asanlıqla sitozolda diffuziya edərək siqnalı hüceyrə içində sürətlə yayırlar. ATP-ni cAMP-yə çevirən **adenilil siklaz** bəzi G proteinləri tərəfindən aktivləşdirilir. Ca^{2+} həm GPCR, həm də RTK yollarında ikincili xəbərçidir. Tirozin kinaz yollarında, bundan əlavə, iki növ ikincili xəbərçi var: **DAG** və **IP₃**. IP_3 Ca^{2+} səviyyəsini yüksəldə bilər.
- ❓ *Protein kinaz ilə ikincili xəbərçi arasında fərq nədir? Onlar eyni siqnalötürmə yolunda iştirak edə bilirlərmə?*

BAŞLIQ 11.4

Cavab: Siqnalötürmə transkripsiya tənzimi və ya sitoplazma fəaliyyəti ilə nəticələnir

- Bəzi biokimyəvi yollar nüvə cavabına səbəb olur: Aktivləşən transkripsiya faktoru spesifik genləri yandırır və ya söndürür. Digər yollarda cavab sitoplazmik tənzimdir.
- Siqnalötürmədə cavab bəsitcə aktiv və ya inaktiv olmur; bir neçə addımda tənzimlənir. Siqnalötürmə proteinini birdən çox komponenti aktivləşdirərək, siqnalı gücləndirə bilər. Siqnal gücü uzun yolda milyon dəfə arta bilər. Hüceyrənin özünəməxsus protein dəsti tanınan siqnalın və veriləcək cavabın spesifikliyini təyin edir. **Çərçivə proteinləri** siqnalın effektivliyini artırır. Yol haçalanması hüceyrənin siqnal və cavabları koordinasiya etdiyi başqa bir vasitədir. Cavabı sürətlə dayandırmaq mümkündür, çünki liqand bağlanması dönmə reaksiyasıdır.
- ❓ *Hüceyrənin siqnala cavabını dayandırıb, yeni siqnallara hazır hala gətirən mexanizmlər hansıdır?*

BAŞLIQ 11.5

Apoptoz çox sayda siqnalötürmə yolunu inteqrasiya edir

- **Apoptoz** hüceyrə hissələrinin planlı şəkildə sıradan çıxardığı hüceyrə ölümünün bir növüdür. Əlaqəli siqnalötürmə yolları *Caenorhabditis elegans* torpaq soxulcanı üzərində aparılan molekulyar araşdırmalar ilə aşkarlanmışdır. Ölüm siqnalı apoptozun əsas enzimləri olan **kaspaz** və **nukleaz** proteinlərini aktivləşdirir.
- İnsan və digər məməlilərdə, fərqli tərzdə aktivləşən bir neçə apoptoz siqnalötürmə yolu var. Apoptoz təkan verən siqnal hüceyrənin xaricindən və ya daxilindən gəlir.
- ❓ *Apoptozu idarə edən genlərin maya, nematod və məməlilərdəki bənzərliyi nə ilə izah oluna bilər?*

SİNAQ

Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Sıqnal molekulunun hansı növ reseptora bağlanması membranin hər iki tərəfində maddələrin qatılığını birbaşa dəyişdirir?
A) Hüceyrədaxili reseptor
B) G proteininə qoşulu reseptor
C) Fosforilyasiya olmuş reseptor tirozin kinaz dimeri
D) Liqanda bağlı ion kanalı
2. Reseptor tirozin kinazın aktivasiyası aşağıdakılardan hansı ilə xarakterizə olunur?
A) dimerizasiya və fosforilyasiya
B) dimerizasiya və IP_3 bağlanması
C) fosforilyasiya silsiləsi
D) GTP hidrolizi
3. Aldosteron kimi yağda həll olunan sıqnal molekulaları bütün hüceyrələrin membranlarını keçə bildiyi halda, yalnız hədəf hüceyrələrə təsir edir, çünki
A) sadəcə hədəf hüceyrələr uyğun DNA-ya malikdir.
B) hüceyrədaxili reseptorlar yalnız hədəf hüceyrələrdə mövcuddur.
C) sadəcə hədəf hüceyrələr aldosteronu parçalaya bilən enzimlərə malikdir.
D) aldosteron sadəcə hədəf hüceyrələrdə genləri oyandıran fosforilyasiya silsiləsinə təkan verə bilər.
4. Epinefrin – GPRC – G proteini – adenilil siklaz – cAMP yolundakı ikincili xəbərçi hansıdır?
A) cAMP
B) GTP
C) G proteini
D) adenilil siklaz
5. Aşağıdakılardan hansı apoptozda yoxdur?
A) DNA-nın parçalara ayrılması
B) Sıqnalötürmə yolları
C) Hüceyrənin lizisi
D) Zibilyğan hüceyrələrin hüceyrə möhtəviyyatını həzmi

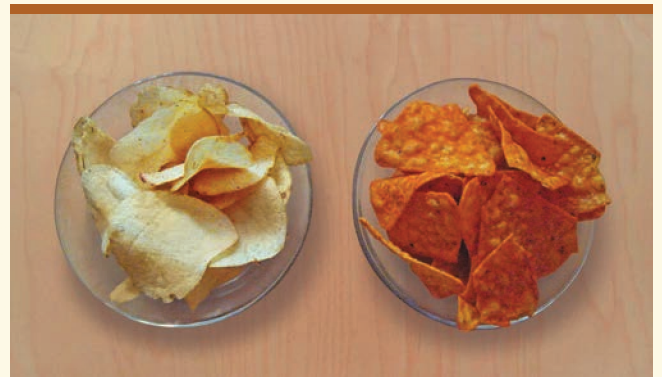
Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

6. Sutherland hansı müşahidəyə əsasında epinefrinin qaraciyər hüceyrələrinə təsir mexanizmində ikincili xəbərçilərin rol oynadığını təxmin etdi?
A) Hüceyrəsiz şəraitdə əlavə olunan kalsium miqdarı ilə enzim fəaliyyəti arasında düz mütənasiblik var.
B) Reseptor sınaqları epinefrinin liqand olduğunu göstərmişdir.
C) Qlikogen parçalanması yalnız bütöv hüceyrələrə əlavə olunduğunda müşahidə olunur
D) Qlikogen parçalanması yalnız epinefrin və qlikogen fosforilaz molekulaları qarışdırıldığında müşahidə olunur.
7. Protein fosforilyasiyası aşağıdakılardan hansında iştirak etmir?
A) RTK aktivasiyası
B) protein kinaz aktivasiyası
C) GPCR aktivasiyası
D) transkripsiyanın sıqnal molekulu tərəfindən tənzimi

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

8. **TƏSVİR ET** İnsanın immunitet hüceyrəsində fəaliyyət göstərən bu apoptoz yolunu çəkin: Hüceyrə səthində yerləşən reseptora Fas molekulunun bağlanması ölüm sıqnalı verir. Çoxsaylı Fas bağlanması ilə reseptorlar bir yerə qruplaşır. Reseptorların hüceyrədaxili hissələri də qruplaşdıqda çevirici adlı proteinlərə bağlanırlar. Bu proteinlər kaspaz-8-i aktivləşdirir. Aktiv kaspaz-8 kaspaz-3 enzimini aktivləşdirir. Aktiv kaspaz-3 apoptozu təkan verir.

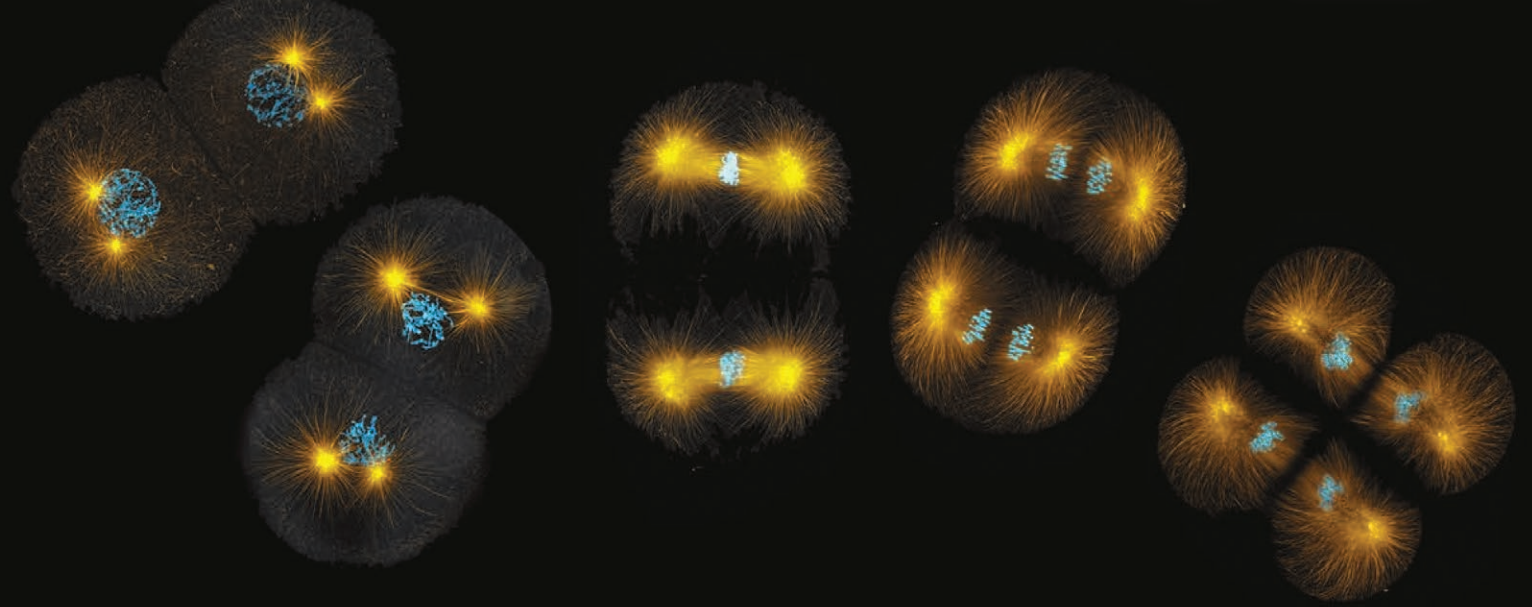
9. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Sizcə, prokariotlar arasında xəbərləşmə mexanizmləri necə təkamül etmişdir və zamanla yox olmasının səbəbi nədir?
10. **ELMİ ARAŞDIRMA** Epinefrin cAMP əmələ gətirən sıqnalötürmə yoluna təkan verir. Bu isə, öz növbəsində, hüceyrənin əsas yanacaq mənbəyi qlikogenin qlükoza parçalanmasına səbəb olur. Ancaq qlikogen parçalanması epinefrinin səbəb olduğu “*ya döyüş, ya qaç*” reaksiyasının sadəcə bir hissəsidir. Orqanizm üzərindəki ümumi təsirin içində ürək döyüntüsü və diqqətin artışı, eləcə də, yüksək enerji sərfiyyatı müşahidə olunur. Kafein cAMP fosfodies-teraz fəaliyyətini dayandırır. Bunların əsasında, kafeinin necə diqqəti artırıb, yuxunu qaçırdığına dair mexanizm irəli sürün.
11. **ELM, TEXNOLOGIYA VƏ CƏMİYYƏT** Alimlər yaşlanma prosesinə hüceyrə səviyyəsində təkan verildiyini düşünür-lər. Bəlli sayda bölünmədən sonra hüceyrədə baş verməsi mümkün olan dəyişikliklərdən biri hüceyrənin böyümə faktoru və digər sıqnallara cavab verə bilmə qabiliyyəti-ni itirməsidir. Yaşlanma üzərində aparılan tədqiqatların bir çoxu, bu cür dəyişiklikləri başa düşüb insan ömrünü uzatmaq məqsədi daşıyır. Hərçənd, bu məqsədin arzuolun-an olub-olmadığı müzakirə mövzudur. İnsan ömrünün həddindən artıq uzadılmasının sosial və ekoloji təsirlərini düşünün.
12. **ESSE: QURULUŞ** Canlı təbiətin xassələri hüceyrəvi quruluş səviyyəsində özünü göstərməyə başlayır. Yüksək dərəcədə tənzimlənən apoptoz prosesi, sadəcə hüceyrənin ölümü deyildir, eyni zamanda yaranan xassədir. 100–150 sözlük mətn ilə, qısaca apoptozun heyvanın inkişaf və həyat fəaliyyətlərində hansı rol oynadığını izah edin. Sıq-nalötürmə yollarının nizamlı inteqrasiya olunub bu planlı ölüm ilə necə yekunlaşdığını izah edin.
13. **SİNTEZ**



Beş təməl dad mövcuddur – turş, duzlu, şirin, acı və *umami*. Dad hüceyrəsi duz qatılığı hüceyrə xaricində daxildən yüksək olduğu zaman ion kanallarını açaraq Na^+ ionlarını hüceyrə içinə buraxır. Membran potensialında-kı bu dəyişiklik (Başlıq 7.4) nəticəsində beynə “duzlu” sıqnalı göndərilir. Umami qlutamatin verdiyi turşməzə daddır. Qlutamat tako dadlı tortilla çipslərində dadlandırıcı olaraq istifadə olunur. Qlutamat reseptoru GPCR-dir və liqand bağlandığı zaman beynin dad kimi duyduğu hüceyrəvi cavabı göndərən sıqnalötürmə yolunu işə salır. Adi kartof çipsi yedikdən sonra, ağız yaxalansa, duz dadı itir. Ancaq tortilla çipsindən sonra yaxalansa dad qalır. Bu fərqi necə izah edərdiniz?

Hüceyrə Dövrəsi

12

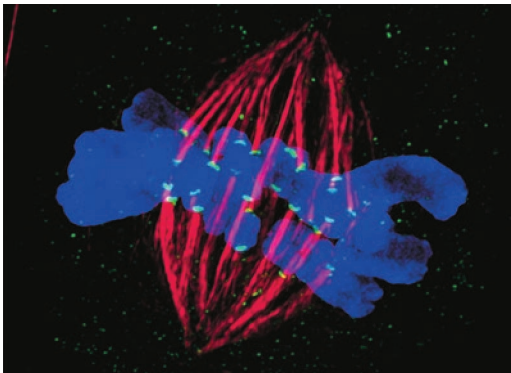


▲ Şəkil 12.1 Hüceyrə bölünərkən xromosomları bala hüceyrələrə necə paylayır?

ƏSAS ANLAYIŞLAR

- 12.1** Əksər hüceyrə bölünmələri eyni genetik tərkibli bala hüceyrələr əmələ gətirir
- 12.2** Hüceyrə dövrəsində mitoz ilə interfaza növbələşir
- 12.3** Molekulyar nəzarət sistemi eukariot hüceyrə dövrəsini tənzimləyir

▼ Hüceyrə bölünərkən xromosomlar (mavi) spesifik proteinlər (yaşıl və qırmızı) tərəfindən qütblərə çəkilir. Buradakı hüceyrə kenquru siçanına aiddir.

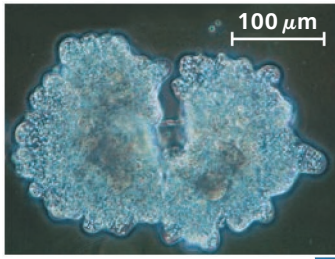


Hüceyrə Dövrəsi

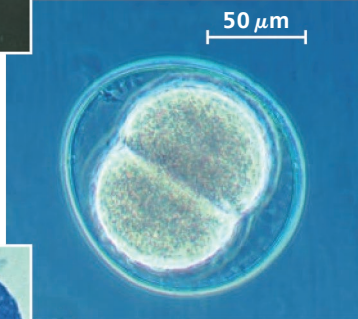
Canlı təbiəti cansızlardan ayıran əsas xüsusiyyətlərdən biri öz bənzərlərini yaratma bacarığıdır. Bütün bioloji funksiyalar kimi, bu unikal çoxalma qabiliyyətinin də hüceyrəvi əsası var. Alman həkim Rudolf Virchow 1855-ci ildə bu anlayışı aşağıdakı kimi ifadə edirdi: "Bir heyvan başqa heyvandan, bitki də başqa bitkidən əmələ gəlirdi kimi, tək bir hüceyrə üçün də ondan əvvəl başqa bir hüceyrə mövcud olmalıdır." Virchow bu iddianı latınca *Omnis cellula e cellula*, yəni "Hər hüceyrə başqa bir hüceyrədən" cümləsinə sığdırmışdı. Canlı təbiət davamlılığını hüceyrə çoxalmasına, başqa sözlə, **hüceyrə bölünməsinə** borcludur. Şəkil 12.1-də verilmiş bir neçə konfokal fluoresensiya mikroqrafında (üst soldan başlayaraq) embrionun iki hüceyrəsinin bölünərək dörd hüceyrə əmələ gətirmə prosesini izləyə bilərsiniz.

Hüceyrə bölünməsi canlının həyatında bir neçə mühim rol oynayır. Prokariot hüceyrə bölünərkən eyni zamanda çoxalır, çünki proses yeni orqanizm (başqa bir hüceyrə) yaradır. Bu, amöb kimi (Şəkil 12.2a) istənilən birhüceyrəli eukariot üçün də keçərlidir. Çoxhüceyrəli eukariotlar isə hüceyrə bölünməsi sayəsində tək (mayalanmış) hüceyrədən bütöv bir orqanizmə çevrilir. Bu prosesin ilk mərhələsi olan ikihüceyrəli embrion Şəkil 12.2b-də göstərilmişdir. Yetkin çoxhüceyrəli eukariotlarda isə hüceyrə bölünməsi yaralanma və ya aşınma nəticəsində ölən hüceyrələri əvəz etmək üçün yeniləmə və təmir işləri görür. Məsələn, sümük iliyinizdəki bölünən hüceyrələr davamlı olaraq yeni qan hüceyrələri yaradır (Şəkil 12.2c).

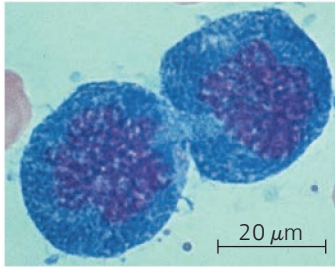
▼ **Şəkil 12.2 Hüceyrə bölünməsinin funksiyaları.** (Işıq mikroqrafları)



◀ **(a) Qeyri-cinsi çoxalma.** Birhüceyrəli eukariot amöb iki hüceyrəyə bölünərək iki yeni fərd yaradır.



▶ **(b) Böyümə və inkişaf.** Mayalanmış dəniz kirpisi yumurtası bölünərək iki hüceyrəli embrion əmələ gətirir.



◀ **(c) Toxuma bərpası.** Burada bölünən sümük iliyi hüceyrələri yeni qan hüceyrələri əmələ gətirəcək.

Hüceyrə dövrəsi valideyn hüceyrənin bölünməsi ilə doğulan hüceyrənin özü iki bala hüceyrəyə bölünənədək davam edən və hüceyrə bölünməsinə də ehtiva edən iki bölünmə aralığındakı proseslər bütünüdür. Eyni genetik materialı bala hüceyrələrə ötürmək hüceyrə bölünməsinin vacib funksiyasıdır. Bu fəsilə sözügədən prosesin necə baş verdiyini öyrənəcəksiniz. Eukariot və bakteriyalarda hüceyrə bölünməsi mexanizmi ilə tanış olduqdan sonra, eukariot hüceyrə dövrəsinin gedişatının molekulyar nəzarət sistemləri tərəfindən necə tənzimləndiyini və bu nəzarət sistemi sıradan çıxdıqda nələrin baş verdiyini öyrənəcəksiniz. Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi ilə bağlı nasazlıqlar xərcəngin yaranmasında vacib rol oynadığı üçün hüceyrə biologiyasında bununla bağlı geniş araşdırmalar aparılır.

BAŞLIQ 12.1

Əksər hüceyrə bölünmələri eyni genetik tərkibli bala hüceyrələr əmələ gətirir

Olduqca mürrəkkəb vahid olan hüceyrənin çoxalma prosesini bəsit ikiyə bölünmə kimi başa düşmək olmaz. Hüceyrə mayalı xəmir kimi şişən və hissələrə ayrıla bilən bir şey deyil. Həm prokariotların, həm də eukariotların əksər hüceyrə bölünmələri nəticəsində eyni genetik material, yəni DNA iki bala hüceyrəyə paylanır. (Meyoz adlanan, sperma və yumurta yaradan xüsusi tip eukariotik hüceyrə bölünməsi istisna

təşkil edir). Hüceyrə bölünməsinin ən nəzərəçarpan yanı DNA-nı bir hüceyrə nəslindən digərinə yüksək dəqiqliklə ötürə bilməsidir. Bölünən hüceyrə öz DNA-sını replikasiya edir, bu iki kopyanı hüceyrənin əks qütblərinə yerləşdirir və yalnız bundan sonra bala hüceyrələrə ayrılır.

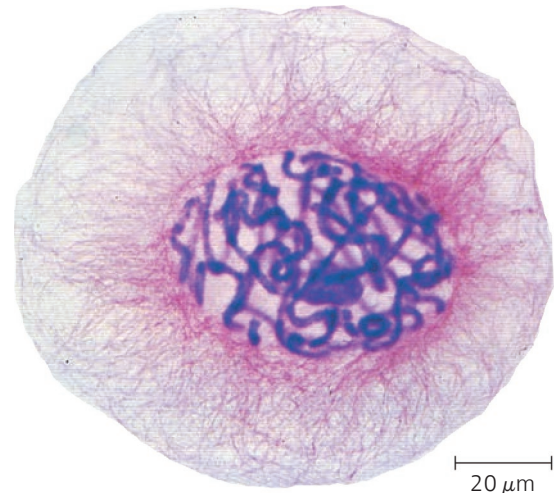
Genetik Materialın Quruluşu

Hüceyrənin DNA-sı, başqa sözlə, genetik informasiyası **genom** adlanır. Prokariot genomu, adətən, bir DNA molekulundan ibarət ikən, eukariot genomu, əksər hallarda, çox sayda DNA molekuluna ehtiva edir. Eukariot DNA-sının ümumi uzunluğu hüceyrənin öz ölçüsünə nisbətən çox uzundur: Məsələn, tipik insan hüceyrəsi təxminən 2 m, yəni öz diametrindən təxminən 250 000 dəfə uzun DNA-ya sahibdir. Hüceyrə bölünərkən DNA-sını replikasiya edir, onları hüceyrənin əks qütblərinə yığır və ikiyə bölünərək bala hüceyrələr əmələ gətirir.

Bu ölçüdə DNA-nın replikasiya və paylanması **xromosom** adlı strukturlar şəklində sıxışdırıldığı üçün mümkün hala gəlir. Xromosom (yun. *chroma* rəng; *soma* cisim) mikroskopiyada istifadə olunan boyalar ilə boyanır (**Şəkil 12.3**). Eukariotik xromosom uzun, xətti, tək bir DNA molekulunu və ona bağlanmış bir sıra proteindən ibarətdir (**Şəkil 6.9**). DNA sayı yüzlə bir neçə min arasında dəyişən, orqanizmin irsi əlamətlərini təyin edən məlumat vahidi, yəni gen daşıyır. DNA-ya bağlı proteinlər xromosomun quruluşunu qoruyub saxlayır və gen aktivliyinə nəzarət edir. Xromosom **xromatin** adlanan DNA və proteindən ibarət kompleksdən təşkil olunur. Aşağıda görəcəyiniz kimi, xromatinin sıxışdırılma dərəcəsi hüceyrə bölünməsi ərzində dəyişir.

Hər bir eukariotik növün özünəməxsus xromosom sayı vardır. Məsələn, insanın hər bir **somatik hüceyrəsinin**

▼ **Şəkil 12.3 Eukariot xromosom.** Bu işıq mikroqrafında bitki hüceyrəsinin nüvəsində bənövşəyi rənglə boyanmış xromosomlar görünür. Nazik ipşəkilli qırmızı strukturlar isə sitoskeletlərdir. Hüceyrə bölünməyə hazırlaşır. (Işıq mikroqrafı)



(çoşalma hüceyrələri istisna olmaqla, bütün hüceyrələr) nüvəsində hər dəsti bir valideyn hüceyrədən alınmış iki 23-lük dəstdən ibarət 46 xromosom var. Sperma və yumurta kimi **qametlər** (çoşalma hüceyrələri) isə bir dəst, yəni somatik hüceyrələrinin yarısı qədər xromosoma sahibdir. Somatik hüceyrələrin xromosom sayı canlı növünə görə dəyişir: kələm 18, şimpanze 48, fil 56, kirpi 90, bir yosun növü isə 148 xromosoma sahibdir. İndi isə bu xromosomların hüceyrə bölünməsi zamanı necə davrandığını nəzərdən keçirək.

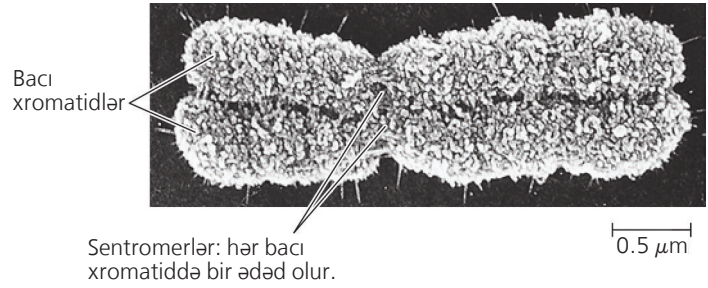
Eukariot Hüceyrə Bölünməsində Xromosomların Paylanması

Hüceyrə bölünmə prosesində deyilənlər, hətta, öz DNA-sını bölünmə üçün replikasiya etdiyi zaman belə bütün xromosomlar uzun, nazik xromatin lifləri şəklində olur. Lakin DNA replikasiya olunduqdan sonra, bölünmə prosesinin bir hissəsi kimi xromosomlar sıxışdırılır. Xromatin lifi sıxca qıvrılıb burularaq xromosomları işıq mikroskopunda görünəcək qədər qısaldıb qalınlaşdır.

Duplikasiya olmuş xromosomların **bacı xromatid** adlanan, eyni ardıcılıqlı DNA ehtiva edən iki bitişik kopyası vardır (**Şəkil 12.4**). Qeyd edək ki, biologiyada istifadə olunan bacı xromatid və bacı hüceyrə kimi ifadələr cinsisyyətlə əlaqəli deyil. Bacı xromatidlər *bacı xromatid koheziyası* adlanan struktur ilə, kohezinin protein kompleksləri vasitəsilə boydan-boya bir-birinə yapışır. Hər bacı xromatidin bir **sentromer** adlanan yeri vardır ki, məhz xromosomun bu hissəsində xromatidin bacı xromatidinə yapışma ehtimalı ən yüksəkdir. Yapışmaya sentromer DNA-sına bağlı olan proteinlər vasitəçilik edir; digər proteinlər DNA-nı sıxışdıraraq duplikasiya olmuş xromosomun “belini” incəldir. Sentromerin iki tərəfinə uzanan xromatid hissələrinə *qol* adı verilir. (Duplikasiya olmamış xromosomun tək bir sentromeri və iki qolu olur. Sentromer ona bağlanan proteinlərlə təyin olunur.)

Hüceyrə bölünməsinin sonrakı mərhələlərində duplikasiya olmuş xromosomlar iki bacı xromatidə ayrılır. Bu xromatidlər hər biri hüceyrənin bir tərəfində formalaşan iki yeni nüvəyə keçir. Bacı xromatidlər ayrıldıqdan sonra artıq bacı xromatid deyil, fərdi xromosom sayılır. Bu addım, mahiyyətcə, hüceyrədə xromosom sayını iki dəfə çoxaldır.

▼ **Şəkil 12.4** Yüksək dərəcədə sıxışdırılmış, duplikasiya keçirmiş insan xromosomu (SEM).

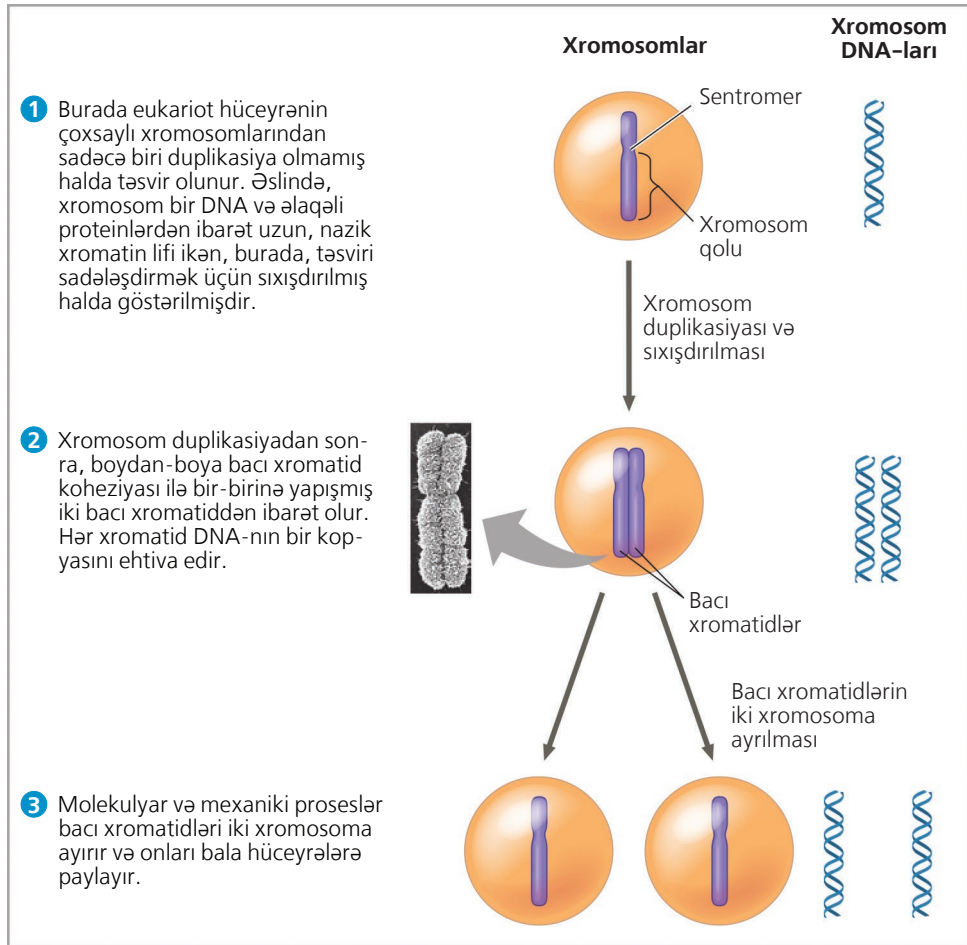


TƏSVİR ET ➤ Mikroqrafda bacı xromatidlərdən birini işarələyin.

Beləliklə, hər iki yeni nüvədə valideyn hüceyrənininki ilə eyni xromosom dəsti əmələ gəlir (**Şəkil 12.5**). Nüvədəki genetik materialın bölünməsi olan **mitoz** prosesini, adətən, dərhal **sitokinez**, yəni sitoplazmanın bölünməsi izləyir. Beləcə, bir hüceyrə eyni genetik tərkibli iki bala hüceyrəyə çevrilmişdir.

Mitoz ilə sitokinez bir ziqot hüceyrəsindən 200 trilyonluq somatik hüceyrəli yetkin insan bədənini yaradır.

▼ **Şəkil 12.5** Hüceyrə bölünməsində xromosomların duplikasiya və paylanması.



? **2**-dəki xromosomun neçə xromatid qolu var? Xromosom hansı mərhələdə duplikasiya olur?

Bu proseslər insanın həyatı boyu davam edərək, ölü və zədələnmiş hüceyrələri əvəzləmək üçün yeniləri- ni istehsal edir. Qametlər (yumurta və ya sperma) isə *mevöz* hüceyrə bölünməsi ilə əmələ gəlir. Mevözün yaratdığı bala hüceyrələr yalnız bir dəst, yəni valideyn hüceyrənin yarısı qədər xromosoma sahib olur. Mevöz bölünmə insanlarda yalnız qonadlarda (yumurtalıq və ya xaya) yerləşən xüsusi hüceyrələrdə baş verir. Mevöz bölünmə qamet yaradaraq xromosom sayını 46-dan (iki dəst) 23-ə (bir dəst) endirir. Mayalanma nəticəsində iki qamet birləşərək yenidən 46 xromosomlu (iki dəst) hü- ceyrə yaradır. Daha sonra, mitoz bu sayı yeni orqanizmin bütün somatik hüceyrələrində dəyişməz olaraq saxlayır. Fəsil 13-də, mevöz bölünmənin çoxalma və irsiyyətdəki rolunu daha dərinlən öyrənəcəyik. Bu fəslin dava- mında isə diqqətimizi eukariotlarda mitoz bölünmə və hüceyrə dövrəsinin digər mərhələləri üzərində cəmləş- dirəcəyik.

YOXLAMA 12.1

1. Şəkil 12.5-in hər bir addımında neçə xromosom var? (ikinci addımdakı mikroqrafı nəzərə almayın.)
2. Toyuqların somatik hüceyrələrində 78 xromosom var. Toyuq hər bir valideyndən neçə xromosom alır? Qametində neçə xromosom olar? Cücələrin somatik hüceyrələrində neçə xromosom olar?

BAŞLIQ 12.2

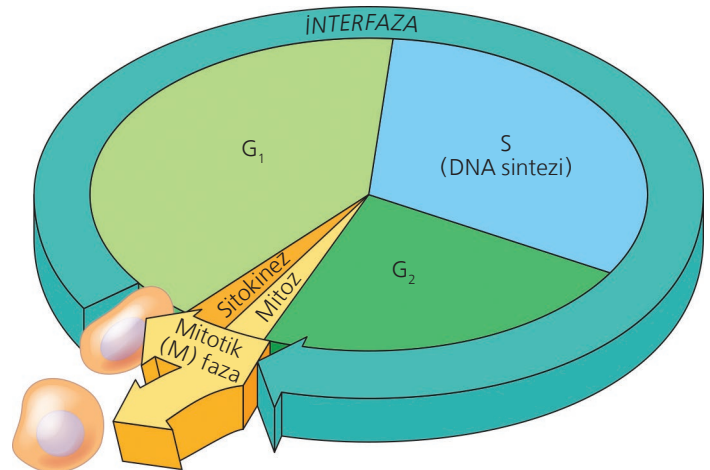
Hüceyrə dövrəsində mitoz ilə interfaza növbələşir

Mitoz və sitokinezdə xromosomların davranışını ilk dəfə 1882-ci ildə alman anatom Walther Flemming hazırladığı boya vasitəsilə izləyə bilmişdir. (Əslində, mitoz və xromatin terminlərini məhz Flemming tək- lif edib.) Flemming iki bölünmə arasında hüceyrənin sadəcə böyüdüynü düşünürdü, amma indi məlumdur ki, hüceyrə həyatının bu mərhələsində bir çox mühim hadisə baş verir.

Hüceyrə Dövrəsinin Mərhələləri

Mitoz hüceyrə dövrəsinin yalnız bir hissəsidir (**Şəkil 12.6**). Mitoz və sitokinez mərhələlərini ehtiva edən **mitoz fazası (M fazası)** hüceyrə dövrəsinin, adətən, ən qısa mərhələsidir. Mitoz fazası **interfaza** adlanan və hüceyrə dövrəsinin 90%-ni təşkil edən uzun bir faza ilə növbələşir. Interfaza altfazalara bölünür: **G₁ fazası** (ing. *first gap* birinci boşluq), **S fazası** (sintez fazası) və **G₂ fazası** (ing. *second gap* ikinci boşluq). G fazaları ilk dəfə müşahidə olunanda səhvən “boşluq” adlandırılmışdı, çünki hüceyrələrdə aktivlik müşahidə

▼ Şəkil 12.6 Hüceyrə dövrəsi. Bölünən hüceyrədə mitotik (M) faza böyümə mərhələsi olan interfaza ilə növbələşir. Interfazanın ilk hissəsindən (G₁) sonra xromosomların duplikasiya olunduğu S fazası gəlir. G₂ interfazanın son mərhələsidir. M fazasında mitoz bala xro- mosomları bala nüvələrə paylayır və sitokinez sitoplazmanı bölərək iki bala hüceyrə yaradır.

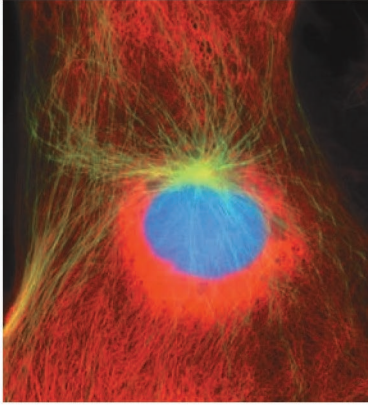


olunmurdu. Bu gün interfazanın qızgın metabolik fəaliyyət və inkişaf mərhələsi olduğunu bilirik. Hüceyrə interfazanın bu üç altfazasında müxtəlif növ protein, mitoxondri, ER kimi sitoplazma orqanelləri istehsal edərək böyüyür. Hüceyrə bölünməsi üçün zəruri olan xromosom duplikasiyası isə S fazasında baş verir. (DNA sintezini Fəsil 16-da müzakirə edəcəyik.) Beləcə, hüceyrə G₁ fazasında böyüyür, S fazasında xromosomlarını duplikasiya edərkən böyümə davam edir, G₂ fazasında bir az daha böyüyür və M fazasında bölünür. Bala hüceyrə, daha sonra, bu dövrəni təkrarlaya bilər.

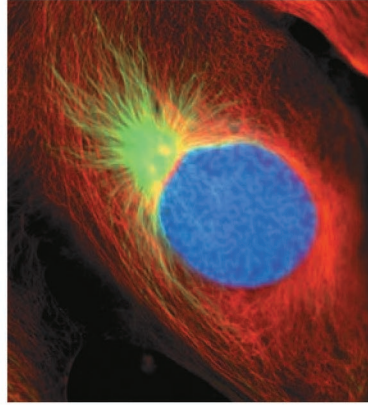
Bəlli insan hüceyrələri 24 saatda bir bölünmə keçirə bilər. Bu zaman dilimində, M fazası 1 saatdan az vaxt alır, S fazası 10–12 saat, yəni dövrənin yarısını işğal edir. Yerdə qalan vaxt G₁ ilə G₂ fazaları arasında bölünür. G₂ fazası, adətən, 4–6 saat çəkir və o halda, bizim nü- munəmiz üçün, G₁ 5–6 saat olur. G₁ hüceyrələr arasında zaman baxımdan ən dəyişkən fazadır. Çoxhüceyrəli canlıların bəzi hüceyrələri çox nadir bölünür, hətta heç bölünmür. Bu hüceyrələr G₁-də, yaxud bu fəsildə daha sonra müzakirə olunacaq G₀ fazında qalıb öz işlərini görürlər. Məsələn, mədəaltı vəzi hüceyrəsi həzm enzim- ləri istehsal edir.

Ənənəvi olaraq, mitoz fazası beş altfazaya ayrılır: **profaza**, **prometafaza**, **metafaza**, **anafaza** və **telofaza**. Mitozun son mərhələləri ilə kəsişən sitokinez ilə mitoz fazası tamamlanır. **Şəkil 12.7** bu mərhələləri bir heyvan hüceyrəsi nümunəsində təsvir edir. Mitoz və sitokinezi daha yaxından araşdıran növbəti iki bölməyə keçməz- dən əvvəl, bu şəkli diqqətlə öyrənin.

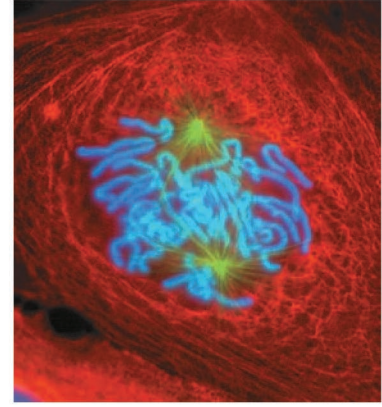
Şəkil 12.7 Heyvan Hüceyrəsində Mitoz Bölünmə



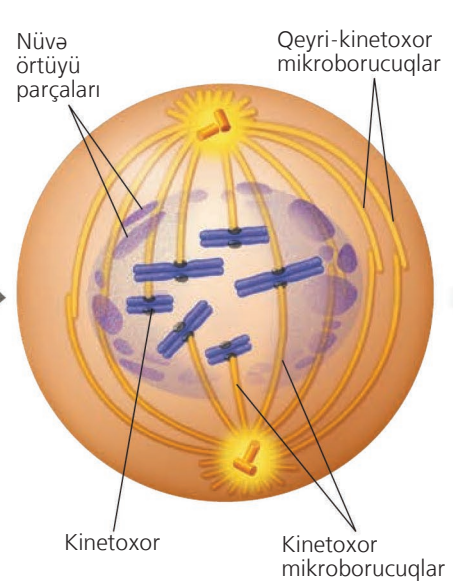
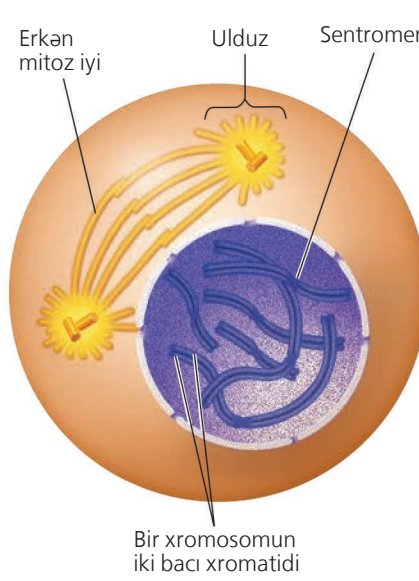
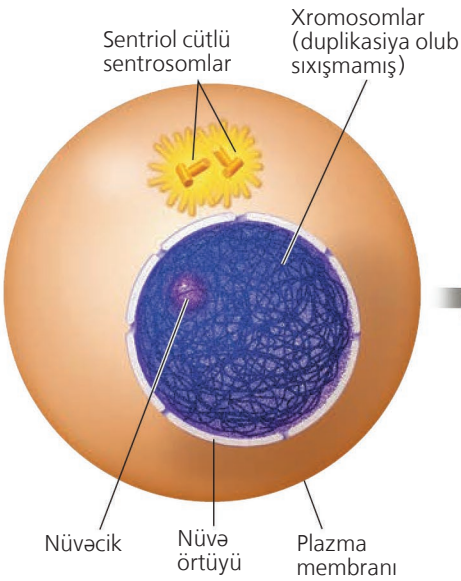
İnterfazada G₂



Profaza



Prometafaza



İnterfazada G₂

- Nüvə örtük ilə əhatəlidir.
- Nüvədə nüvəcik(lər) var.
- Bir sentrosomun duplikasiyası ilə iki sentrosom əmələ gəlir. Sentrosom heyvan hüceyrəsində iy mikroborucuqları quruluş mərkəzidir. Bir sentrosomda iki sentirol vardır.
- S fazasında duplikasiya olmuş xromosomlar, hələ sıxışmadığı üçün fərdi xromosomlar kimi görünmüşdür.

Fluoresensiya mikroqrafları bir triton növünün bölünən ağciyər hüceyrəsinə aiddir. Bu növün 22 xromosomu var. Xromosomlar mavi, mikroborucuqlar yaşıl, ara filamentlər isə qırmızı görünür. Sxemlərdə, sadəlik üçün yalnız 6 xromosom verilmişdir.

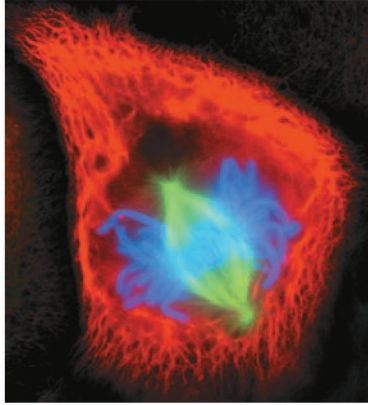
Profaza

- Xromatin lifləri daha çox qıvrılaraq işıq mikroskopunda görünən fərdi xromosomlara sığışır.
- Nüvəciklər itir.
- Duplikasiya olmuş xromosom sentromerindən birləşən iki bacı xromatiddən ibarətdir. Bəzi canlılarda birləşmə kohezin proteinləri vasitəsilə boydan boya baş verir – bacı xromatid koheziyası.
- Sentrosomlar və onlardan uzanan mikroborucuqlardan ibarət mitoz iyi formalaşmağa başlayır. Sentrosomdan çıxan qısa mikroborucuqlar ulduz adlanır.
- Sentromerlər, qismən, aralarındakı mikroborucuqların uzanması ilə bir-birindən uzaqlaşır.

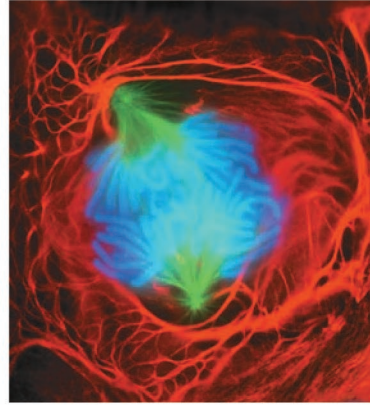
Prometafaza

- Nüvə örtüyü parçalanır.
- Sentrosomlardan uzanan mikroborucuqlar, artıq nüvə ərazisinə daxil ola bilər.
- Xromosomlar daha çox sıxlaşır.
- Xromatid sentromerində xüsusi protein strukturu olan bir (beləcə, xromosom başına iki) kinetoxor əmələ gəlmişdir..
- Kinetoxorlara qoşulan mikroborucuqlar xromosomu itələyib-çəkən maşına çevrilir.
- Kinetoxorsuz mikroborucuqlar əks qütbədən uzanan tayları ilə əlaqə quraraq hüceyrəni uzadır.

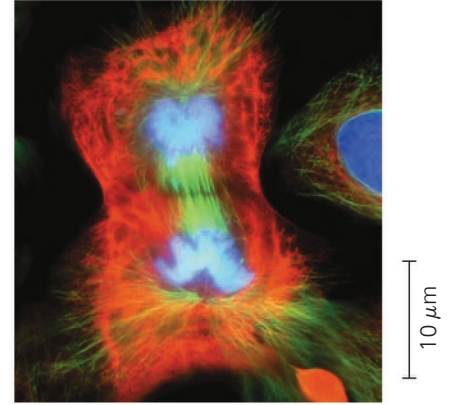
? Prometafaza sxemində neçə DNA molekulu var? Xromosom başına neçə molekul düşür? Xromosom başına neçə DNA düşür? Baş xromatid başına neçə molekul var?



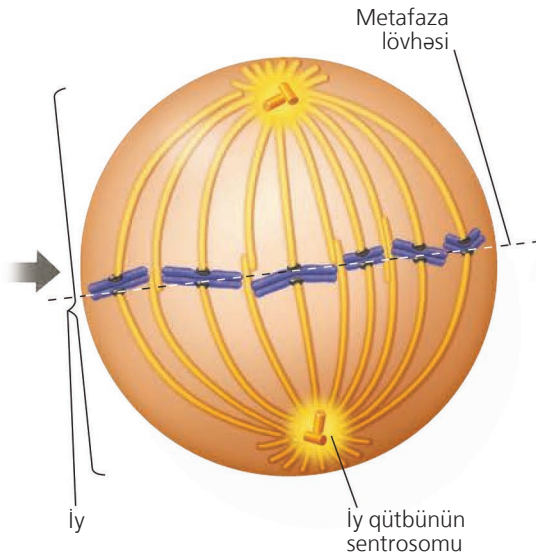
Metafaza



Anafaza

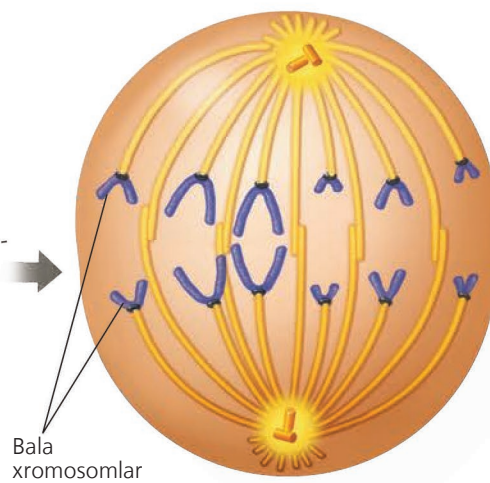


Telofaza və Sitokinez



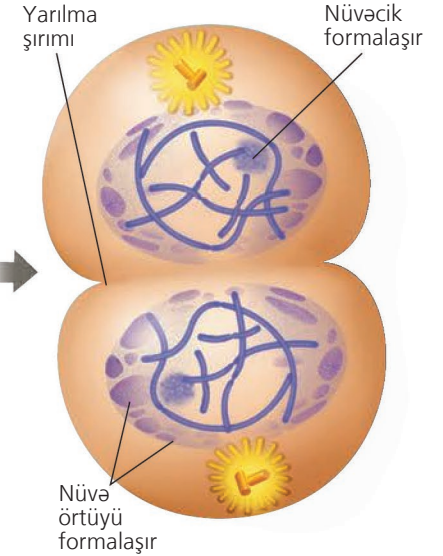
Metafaza

- Sentrosomlar hüceyrənin əks qütblərindədir.
- Bütün xromosomlar iyn qütblərindən eyni məsafədə olan metafaza lövhəsi ərazisindədir. Xromosomların sentromerləri metafaza lövhəsinin üzərindədir.
- Hər xromosomun bacı xromatidlərinin kinetoxorları əks qütblərdən gələn kinetoxor mikroborucuqları ilə birləşib.



Anafaza

- Anafaza mitozun ən qısa mərhələsidir; adətən, sadəcə bir neçə dəqiqə çəkir.
- Anafaza kohezini proteinləri ayrılması ilə başlayır. Bu hər cütün bir anda iki bacı xromatidə ayrılmasına imkan verir. Beləliklə, hər xromatid müstəqil bir xromosom halına gəlir.
- Kinetoxor mikroborucuqları qısaldıqca, yeni iki bala xromosom hüceyrənin qütblərinə doğru hərəkət etməyə başlayır. Bu mikroborucuqlar sentromer bölgəsinə bağlı olduğundan, sentromerlər qollardan öncə hərəkət edir (təxminən 1 μm/dəq sürətlə).
- Qeyri-kinetoxor mikroborucuqlar uzandıqca, hüceyrə də uzunsovlaşır.
- Anafazanın sonunda, hüceyrənin iki tərəfi bərabər və tam bir xromosom dəstinə sahib olur.



Telofaza

- Hüceyrədə iki bala nüvə formalaşır. Nüvə örtükləri valideyn hüceyrənin nüvə örtüyünün parçalarından və endomembran sistemin digər hissələrindən yığılır.
- Nüvəciklər ortaya çıxır.
- Xromosomlar açılmağa başlayır.
- Bütün iy mikroborucuqları depolimerizasiya olur.
- Bir nüvənin iki genetik olaraq eyni nüvəyə bölünməsi olan mitoz artıq tamamlanmışdır.

Sitokinez

- Sitoplazma bölünməsi, adətən, telofazanın sonlarına doğru artıq başlamış olur və beləliklə, mitoz bitdikdən az sonra iki bala hüceyrə ortaya çıxır.
- Heyvan hüceyrələrində sitokinez mərhələsi hüceyrəni sıxıb ikiye ayıran yarılma şırımının ortaya çıxmasını ehtiva edir.

Mitoz İyi

Profaza zamanı sitoplazmada yaranmağa başlayan **mitoz iyi** bir çox mitoz prosesində iştirak edir. Bu struktur mikroborucuq və əlaqəli proteinlərdən yığılır. Mitoz iynin xam maddə qaynağı sitoskeletin digər mikroborucuqlarının qismən parçalanması ilə ortaya çıxan vahidlərdir. İy mikroborucuqları tubulin (Cədvəl 6.1) protein vahidi əlavəsi ilə uzanır (polimerizasiya), itirilməsi ilə də qısılır (depolimerizasiya).

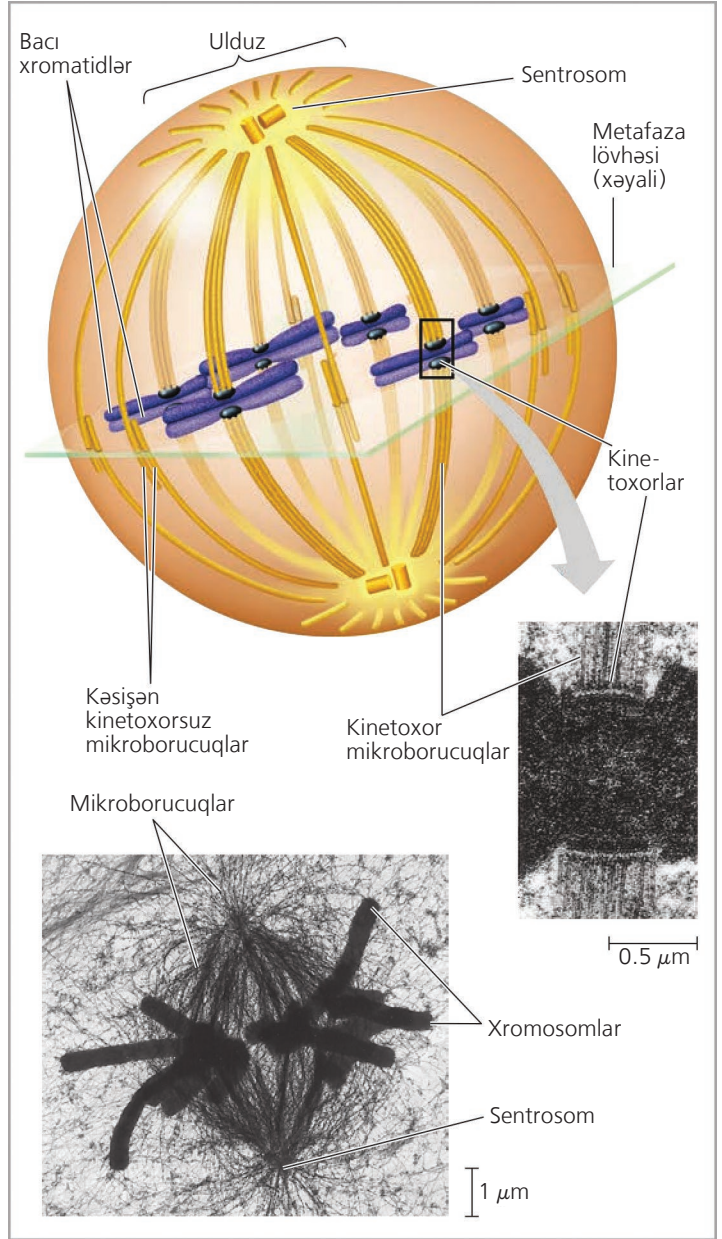
Sentrosom *mikroborucuq quruluş mərkəzinin* bir növü olub, bütün hüceyrə dövrəsi boyunca mikroborucuq quran hüceyrəaltı bir sahədir. Heyvanlarda iy mikroborucuqları sentrosomda əmələ gəlməyə başlayır. Bir cüt sentriolu olan bu bölgə hüceyrə bölünməsi üçün zəruri deyil. Belə ki, sentriol lazer ilə dağıldıqda mitozun iyi yenə də yaranır. Bitkilərdə sentriolun olmamasına baxmayaraq mitoz iyi formalaşır.

Heyvan hüceyrələrində interfaza zamanı sentrosom duplikasiya keçirərək, profazaya qədər nüvə yaxınlığında qalan iki sentromer əmələ gətirir. Mitozun profaza və prometafazası zamanı isə onlardan mikroborucuqlar uzandıqca, bir-birindən aralanırlar. Prometafazanın sonuna doğru, hər biri iynin bir qütbündə olan iki sentrosom hüceyrənin əks qütblərinə çatır. Bu sentrosomlardan ulduz – radial düzlüslü qısa mikroborucuqlar çıxır. İy sentrosomları iy mikroborucuqları və ulduzdan ibarətdir.

Duplikasiya olmuş xromosomdakı iki bacı xromatidin hər birində **kinetoxor** – sentromer DNA-sının xüsusi hissələrində qurulan, protein tərkibli struktur var. Bu kinetoxorlar xromatidin əks üzrlərində yerləşir. Prometafazada iy mikroborucuqlarının bəziləri kinetoxora birləşir və *kinetoxor mikroborucuqları* adını alır. (Kinetoxorlara birləşən mikroborucuq sayı canlı növünə görə dəyişir; məsələn, maya göbəlində 1, bəzi məməlilərdə isə 40 mikroborucuq var.) Mikroborucuq xromosomu kinetoxordan tutub həmin mikroborucuğun çıxdığı qütbə doğru çəkir. Mikroborucuq əks qütbədən uzanaraq digər xromatidin kinetoxoruna çatdığı anda hərəkət dayanır. Duplikasiya olmuş xromosomların sentromerləri metafazada iynin iki qütbü arasındakı xəyalı lövhəyə – **metafaza lövhəsinə** yığılır (**Şəkil 12.8**). Kinetoxorlara birləşməyən *kinetoxorsuz mikroborucuqlar* isə, artıq uzanıb digər kinetoxorsuz iy ilə örtülmüşdür. Metafazaya çatdıqda ulduz mikroborucuqları da böyümüş və plazma membranı ilə əlaqələnməmişdir. İy tamamlanmış sayılır.

İynin strukturu anafazadakı funksiyası ilə tam üst-üstə düşür. Anafazanın başlanğıc nöqtəsi xromosomların bacı xromatidlərini bir yerdə saxlayan kohezin proteinlərinin separaz adlanan enzim tərəfindən parçalandıqları an sayılır. Xromatidlər ayrıldıqdan sonra hüceyrənin əks uclarına doğru hərəkət edən həqiqi xromosom halına gəlir.

Şəkil 12.8 Metafazada mitoz iyi. Xromosomun iki bacı xromatidinin kinetoxorları əks istiqamətlərə baxır. Kinetoxorlar ən yaxın sentrosomdan uzanan kinetoxor mikroborucuqları dəstinə birləşib. Kinetoxorsuz mikroborucuqlar isə metafaza lövhəsində kəşişir (TEM).



TƏSVİR ET ➤ Ən altadakı mikroqrafda metafaza lövhəsinin yerini göstərən xətt çəkin. Ulduzu işarələyin. Anafazada xromosom hərəkət istiqamətlərini göstərən oxlar çəkin.

Bəs xromosomların qütblərə doğru bu hərəkətində kinetoxorlu mikroborucuqlar necə işləyir? Burada, görünür, hərəkəti proteinlərə əsaslanan iki mexanizm iş başındadır. (Hərəkəti proteinlərin obyektləri mikroborucuq boyu necə daşdığını təkrarlamaq üçün Şəkil 6.21-ə baxın.) Bir təcrübə göstərmişdir ki, kinetoxorun hərəkəti proteinləri xromosomu mikroborucuq üzərində yeridir. Mikroborucuq hərəkəti proteinini keçdikdən sonra kinetoxor ucundan depolimerizasiya keçirir (Şəkil 12.9). (Yolunun üzərindəki sünbülləri biçib arxa tərəfdən dəni boşaldan taxılbiçən kombaının iş prinsipinə bənzədiyi üçün buna “kombayn mexanizmi” deyilmişdir.) Lakin başqa tip hüceyrələr, eləcə də, başqa canlıların hüceyrələri ilə aparılmış sınaqlar xromosomların qütblərdəki hərəkəti proteinləri tərəfindən çəkildiyini və mikroborucuqların bu hərəkəti proteinləri keçdikdən sonra depolimerizasiya olduğunu göstərir. Hazırda, hər iki mexanizmin istifadə olunduğu və prosesdəki paylarının hüceyrə tipinə görə dəyişdiyi qəbul olunur.

Anafazada, bölünməkdə olan bütün heyvan hüceyrələrini uzadan kinetoxorsuz mikroborucuqlardır. Əks qütblərdən uzanan kinetoxorsuz mikroborucuqlar metafazada xeyli üst-üstə düşür (Şəkil 12.8). Anafazada hərəkəti proteinlər ATP enerjisi ilə, mikroborucuqları bir-biri üzərində sürüşdürdükcə, ortaq hissə kiçilir. Mikroborucuqlar bir-birini itələdikcə, qütblər də aralanaraq hüceyrəni uzadır. Eyni zamanda, tubulin vahidlərinin örtüşən ucları əlavə olunmasıyla mikroborucuqlar, az da olsa, uzanır və nəticədə, ortaq hissə itir.

Anafazanın sonunda xromosom dəstindən bir nüsxə uzunsovlaşmış valideyn hüceyrənin əks uclarına çatmışdır. Telofazada nüvə yenidən yaranır. Sitokinez, adətən, anafaza və ya telofaza zamanı başlayır və sonda, mikroborucuqların depolimerizasiyası ilə iyitir.

Sitokinez

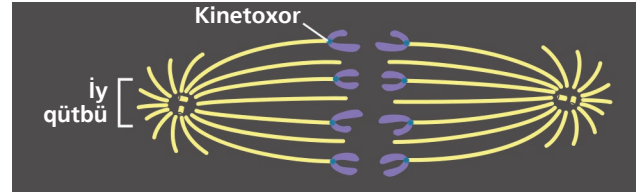
Sitokinez heyvan hüceyrələrində **yarılma** adlanan proseslə baş verir. Yarılmanın ilkin əlaməti **yarılma şırımı** – hüceyrə səthində, metafaza lövhəsinin olduğu yerin yaxınlığında dayaz bir çökmə – üzə çıxmasıdır (Şəkil 12.10a). Şırımın sitoplazma tərəfində miozinə bağlı büzücü aktin mikrolif halqası yerləşir. Aktin mikrolifləri miozin molekulları ilə qarşılıqlı əlaqə içində halqanı daraldır. Bölünən hüceyrənin mikrolif halqasının büzülməsi torba ağzını iplə büzməyə bənzəyir. Yarılma şırımı valideyn hüceyrə ikiye bölünüb iki tam sərbəst hüceyrə əmələ gətirənə qədər dərinləşir. Bu hüceyrələrin hər birinin öz nüvəsi, sitozolu, orqanelləri və digər hüceyrədaxili strukturları vardır.

Sitokinez divara malik bitki hüceyrələrində tamamilə fərqli şəkildə, yarılma şırımı olmadan baş verir. Əvəzində, telofazada Golgi aparatından çıxan qovuquqlar mikroborucuqlar vasitəsilə hüceyrənin

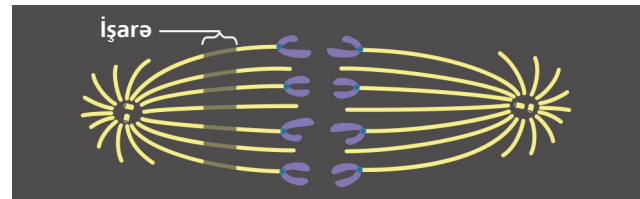
▼ Şəkil 12.9

Araşdırma Anafazada kinetoxor mikroborucuqları hansı ucdan qısalmır?

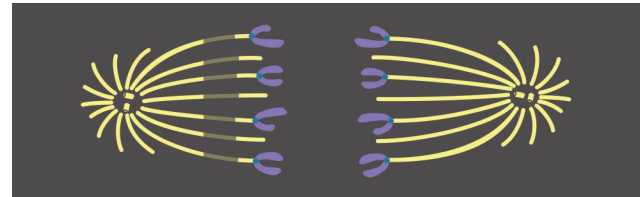
Təcrübə Xromosomlar mitoz zamanı qütblərə doğru hərəkət edərkən, kinetoxor mikroborucuqları kinetoxordan, yoxsa iy qütübü tərəfindən depolimerizasiya olur? Wisconsin Universitetindən Gary Borisy və əməkdaşları bunu öyrənmək istəyirdilər. Onlar, ilk öncə donuzun böyrək hüceyrəsinin anafazanın erkən mərhələsində olan mikroborucuqlarını sarı fluorescent boya ilə işarələdilər (kinetoxorsuz mikroborucuqlar göstərilməmişdir).



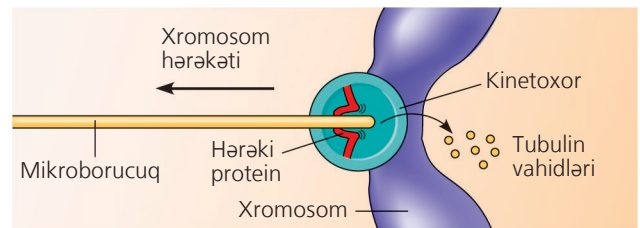
Sonra, lazer vasitəsilə kinetoxor mikroborucuqlarının bir iy qütübünü və xromosomlar arasında olan bir hissəsini fluorescent boyanı silərək, mikroborucuqları zədələmədən işarələdilər (aşağıda). Anafaza irəlilədikcə, işarənin hər iki tərəfində mikroborucuq uzunluğunun dəyişməsi müşahidə edildi.



Nəticə Xromosomlar qütblərə doğru hərəkət etdikcə, kinetoxor tərəfindəki mikroborucuq parçaları qısalmış, iy qütübündəkilər isə eyni uzunluqda qalmışdır.



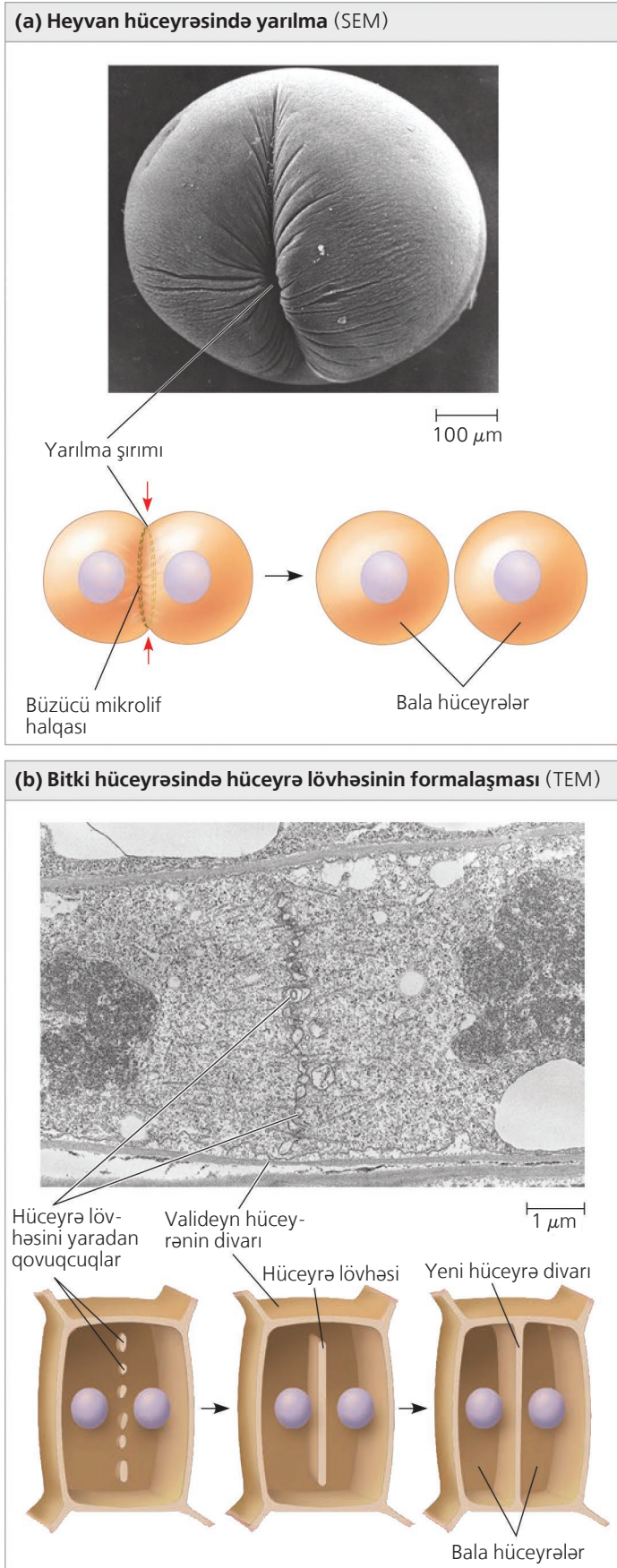
Yekun Nəticə Xromosom hərəkəti bu hüceyrə tipinin anafazası zamanı kinetoxor mikroborucuqlarının iy qütübü ucundan deyil, kinetoxor tərəfindən qısılması ilə əlaqəlidir. Hipotezə əsasən, anafazada xromosomlar mikroborucuq boyu mikroborucuqlar kinetoxor tərəfində depolimerizasiya keçirərək tubulin vahidlərini buraxdıqca hərəkət edir. Təcrübə bu hipotezi dəstəkləyir.



Mənbə: G. J. Gorbsky, P. J. Sammak, və G. G. Borisy, Chromosomes move poleward in anaphase along stationary microtubules that coordinately disassemble from their kinetochore ends, *Journal of Cell Biology* 104:9–18 (1987).

ƏGƏR > Təcrübə xromosomların qütblərdən çəkilərək hərəkət etdiyi hüceyrə tipində aparılmış olsaydı, nişan qütblərə nisbətən necə hərəkət edərdi? Mikroborucuq uzunluğu nişanın iki tərəfində necə dəyişərdi?

▼ **Şəkil 12.10** Heyvan və bitki hüceyrələrində sitokinez.



mərkəzinə doğru hərəkət edib birləşərək **hüceyrə lövhəsinə** yaradır (**Şəkil 12.10b**). Qovucucularda daşınan materiallar burada toplanıb lövhəni böyüdür. Hüceyrə lövhəsi, onu əhatə edən membran hüceyrənin plazma membranı ilə birləşənə qədər, böyüməyə davam edir. Nəticədə, hər birinin öz plazma membranı olan iki bala hüceyrə yaranır. Eyni zamanda, bala hüceyrələr arasındakı lövhədən yeni hüceyrə divarı əmələ gəlir.

Şəkil 12.11-də bölünən bitki hüceyrəsinin mikroskopları verilmişdir. Bu şəkli nəzərdən keçirmək mitoz və sitokinezi təkrarlamaya yardım edəcəkdir.

Bakteriyalarda İkiyə Ayrılma

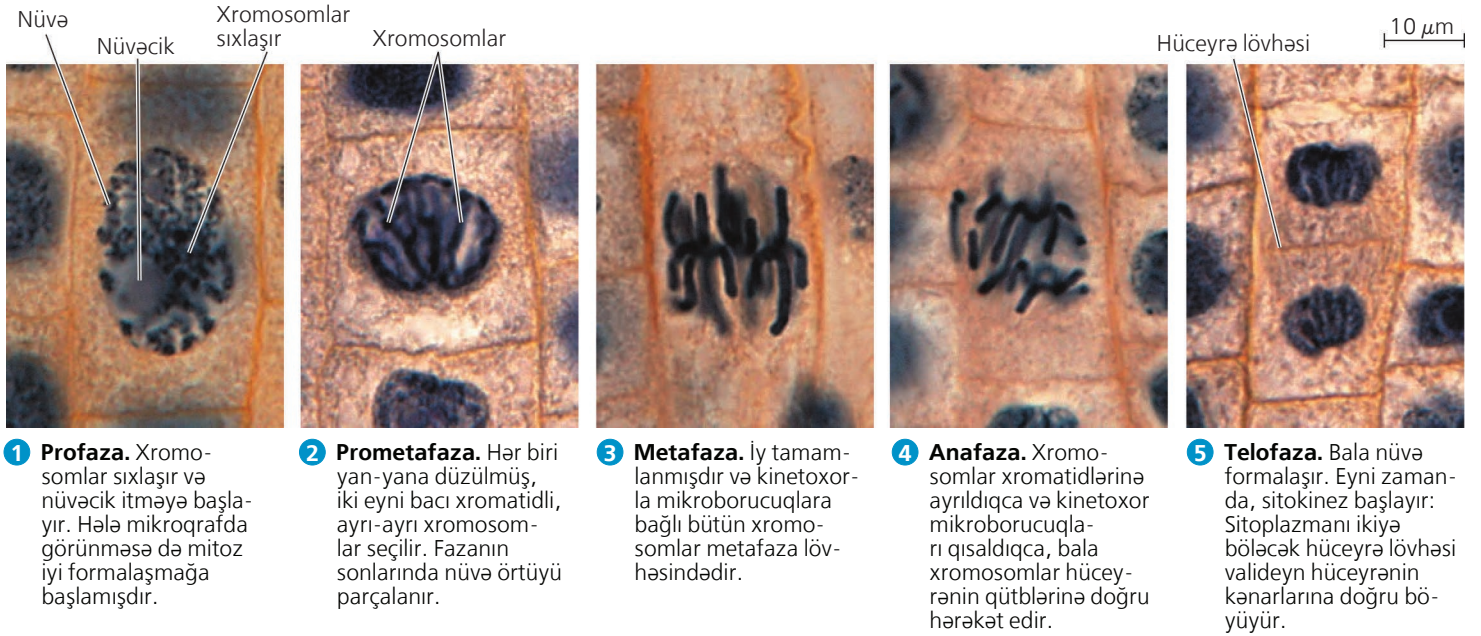
Prokariotlar (bakteriyalar və arxeyalar) hüceyrənin ikiqat böyüyüb sonra iki hüceyrəyə bölünməsi yolu ilə çoxalır. Bu tip bölünmə və birhüceyrəli eukariotların qeyri-cinsi çoxalması (**Şəkil 12.2a**) **ikiyə ayrılma** adlanır. Eukariotlarda mitoz bölünmə varkən, prokariotlarda bu proses mövcud deyil.

Bakteriyalarda genlərin çoxu tək xromosomda yerləşir. Bakteriya xromosomu dairəvi DNA və ona bağlı proteinlərdən ibarətdir. Bakteriyalar eukariot hüceyrələrdən daha kiçik və sadə olsa da, genomlarını səliqəli şəkildə replikasiya etmək və kopyalarını iki bala hüceyrə arasında bərabər paylamaq mürəkkəb iş olaraq qalır. Məsələn, *E. coli* bakteriyasının xromosomu tam açıldıqda hüceyrənin özündən 500 dəfə uzun olacaqdır. Bu qədər uzun bir xromosomu hüceyrənin içinə yerləşdirmək üçün xeyli qıvrıb bükmək lazımdır.

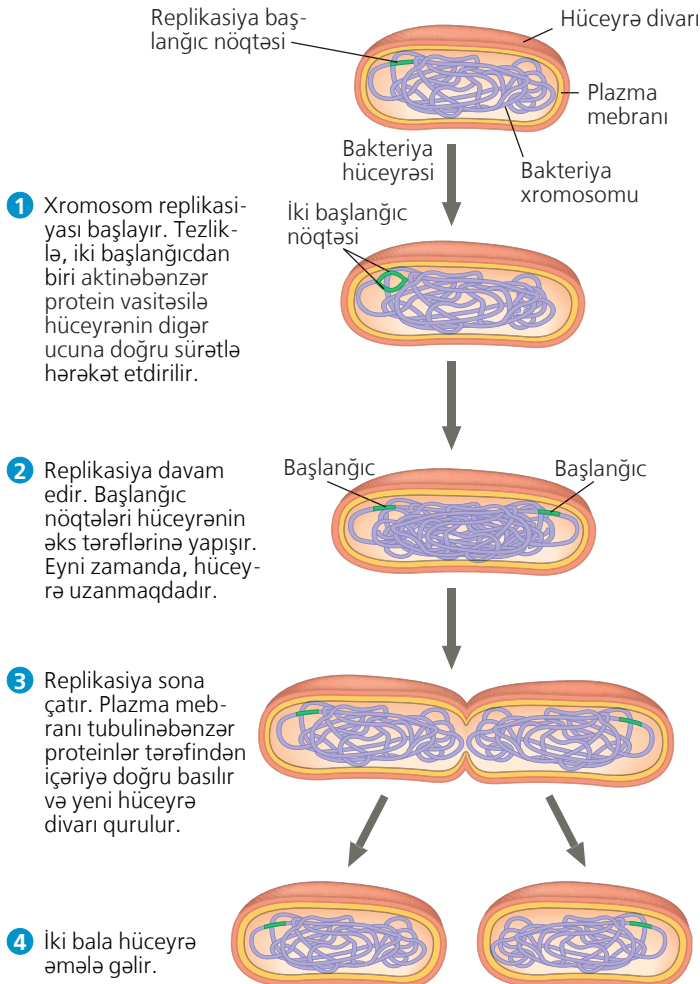
Bəzi bakteriyalarda hüceyrə bölünməsi xromosom DNA-sının replikasiyası ilə eyni anda başlayır. DNA ikiləşməsi xromosomda **replikasiya başlanğıcı** adlanan xüsusi nöqtədən etibarən iki başlanğıc nöqtəsi yaradır. Xromosomun replikasiyası davam etdikcə, başlanğıc nöqtələri sürətlə hüceyrənin əks qütblərinə doğru irəliləyir (**Şəkil 12.12**). Xromosom replikasiya olunduğu müddətdə, hüceyrə uzanır. Replikasiya tamamlandıqda və bakteriya ilkin uzunluğunun iki qatına çatdıqda, proteinlər plazma membranını içə doğru basaraq valideyn hüceyrəni iki bala hüceyrəyə ayırır. Bu üsulla hər bala hüceyrəyə bütöv bir genom miras qalır.

Modern DNA texnologiyaları vasitəsilə replikasiya başlanğıc nöqtələrini fluoresensiya mikroskopu altında yaşıl işıq saçan molekullarla işarələmək mümkündür (**Şəkil 6.3**). Alimlər bu metodla bakteriya xromosomlarının hərəkətini birbaşa müşahidə etmişlər. Bakteriya xromosomlarının hərəkəti eukariot xromosomların sentromer bölgələrinin mitoz anafazı zamanı qütblərə doğru hərəkətini xatırladır, lakin bakteriyalarda mitoz iyləri və ya mikroboreucular müşahidə olunmur. Araşdırılmış bakteriya növlərinin çoxunda iki replikasiya başlanğıcı hüceyrənin qütblərinə və ya başqa bir müəyyən olunmuş yerə gedib çatır və güman ki, protein(lər) vasitəsilə oraya ilişdirilir. Bakteriya xromosomlarının hərəkəti, yer təyini və saxlanması üzərində araşdırmalar aparılır. Burada bir neçə önəmli protein kəşf edilib. Eukariot aktinabənzər bir proteinin polimerizasiyası hüceyrə bölünməsi zamanı bakteriya xromosomunun

▼ **Şəkil 12.11 Bitki hüceyrəsində mitoz bölünmə.** Soğan kökünün mitoz bölünmə keçirən hüceyrələri (ışq mikroqrafı).



▼ **Şəkil 12.12 Bakteriya hüceyrəsinin ikiye ayrılma ilə bölünməsi.** Buradakı bakteriyaların tək bir dairəvi xromosomu var.



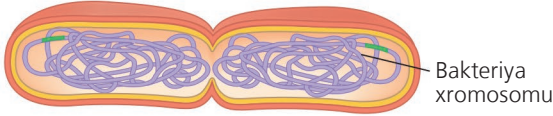
hərəkətinə kömək edir. Tubulinə bənzər başqa bir protein isə plazma membranının içəriyə basılaraq iki bala bakteriya hüceyrəsi yaratmasına kömək edir.

Mitoz Bölünmənin Təkamülü

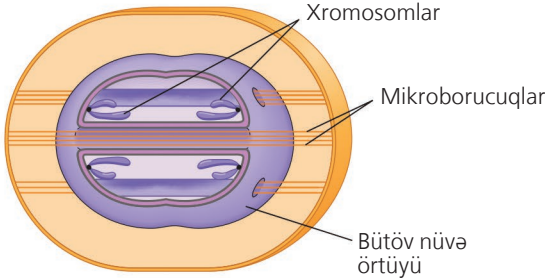
TƏKAMÜL Prokariotlar eukariotlardan milyard il əvvəl yarandığına görə, mitozun sadə prokariot çoxalma mexanizmlərindən törədiyini iddia etmək olar. Bakteriyaların ikiye ayrılmasında iştirak edən bəzi proteinlərin mitoz bölünmədə rol oynayan eukariot proteinlərlə qohumluğu bu hipotezi dəstəkləyir.

Nüvə örtüyü və böyük genomlu eukariotlar təkamül edərkən, bu günkü bakteriyaların qədim ikiye ayrılma prosesi hansısa bir yolla mitoz bölünməyə çevrilmiş olmalıdır. Canlılar arasında hüceyrə bölünməsinin müxtəlif formaları mövcuddur. Bu proseslər, yəqin ki, qədim növlərdəki mexanizmlər ilə bənzərlik daşıyır və qədim bakteriyaların ikiye ayrılma bənzəri mexanizmlərindən müasir eukariotların mitoz bölünməsinə qədər olan təkamül prosesinin ara addımlarına oxşayır. Hazırkı dinoflaqellat, diatom və maya kimi birhüceyrəli eukariotlardakı iki qeyri-adi nüvə bölünməsi əsasında bu ara mexanizmləri təxmin etmək mümkündür (**Şəkil 12.13**). Yəqin ki, bu tərz nüvə bölünmələri qədim mexanizmlərin çox az dəyişmiş hallarıdır. Hər ikisində, əksər eukariot hüceyrələrdə olanın əksinə, nüvə örtüyü dağılmır. Digər tərəfdən, nəslə kəsilməmiş canlıların bölünmə mexanizmlərini bilmirik. Hipotezlər yalnız hazırkı canlılar üzərindəki müşahidələrə əsaslanır və uzun müddət əvvəl nəslə kəsilməmiş canlılarda işləmiş ara mexanizmləri nəzərə ala bilmir.

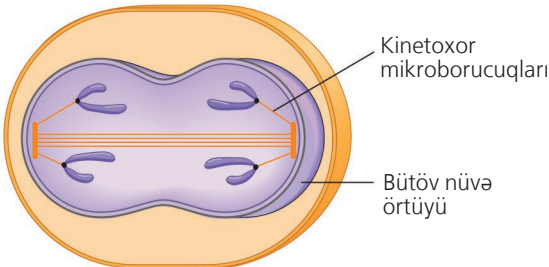
Şəkil 12.13 Müxtəlif hüceyrə bölünmə mexanizmləri. Bu gün yaşayan bəzi birhüceyrəli eukariotlar mitoz təkamülünün ara mərhələlərini xatırladan hüceyrə bölünməsi mexanizmləri sərgiləyir. **(a)** istisna olmaqla, hüceyrə divarları göstərilməyib.



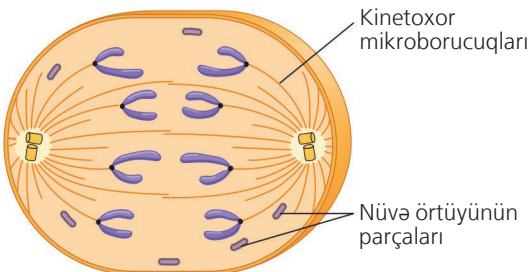
(a) Bakteriyalar. Bakteriyada ikiye ayrılma zamanı bala xromosomların başlanğıc nöqtələri hüceyrənin əks tərəflərinə doğru hərəkət edir. Burada aktinabənzər molekulalar və ehtimal ki, bala xromosomları plazma membranında xüsusi yerlərə bərkidən digər proteinlər də iştirak edir.



(b) Dinoflaqellatlar. Dinoflaqellatlar kimi birhüceyrəli protistlərdə xromosomlar hüceyrə bölünməsi zamanı parçalanmayan nüvə örtüyünə yapışır. Mikroborucuqlar sitoplazma tunellərində nüvənin içindən keçərək nüvənin mövqeyini möhkəmləndirir. Sonra isə nüvə bakteriyanın ikiye ayrılmasına bənzər bir proseslə bölünür.



(c) Diatom və bəzi maya göbələkləri. Birhüceyrəlilərin bu iki qrupunda da nüvə örtüyü hüceyrə bölünməsi zamanı bütöv qalır. Bu orqanizmlərdə mikroborucuqlar nüvənin içində işləməyə gətirir. Mikroborucuqlar xromosomları ayırır və nüvə iki bala nüvəyə bölünür.



(d) Əksər eukariotlar. Bitki və heyvanlar da daxil olmaqla, digər eukariotların əksəriyyətində isə nüvənin çölməsinə əmələ gəlir və nüvə örtüyü mitoz zamanı parçalanır. Mikroborucuqlar xromosomları ayırır və iki nüvə membranı əmələ gəlir.

YOXLAMA 12.2

- Şəkil 12.8-də neçə ədəd xromosom var? Onlar duplikasiya olubmu? Bəs xromatid sayı neçədir?
- Heyvan və bitki hüceyrələrinin sitokinezini müqayisə edin.
- Hüceyrə dövrəsinin hansı mərhələlərində xromosomlar iki eyni xromatiddən ibarətdir?
- Tubulin və aktinin eukariot hüceyrə bölünməsindəki rollarını tubulinəbənzər və aktinəbənzər proteinlərin bakteriya ikiye ayrılması zamanı icra etdikləri rollar ilə müqayisə edin.
- Kinetoxor avtomobili qoşquya bağlayan hissəyə bənzədilir. Bu bənzətməni izah edin.
- ƏLAQƏ QUR** ➤ Aktin və tubulinlərin başqa hansı rolları var? Bu mexanizmlər hansı proteinlərlə və necə işləyir? (Təkrar üçün Şəkil 6.21a və 6.26a-ya baxın.)

BAŞLIQ 12.3

Molekulyar nəzarət sistemi eukariot hüceyrə dövrəsini tənzimləyir

Bitki və heyvan fərqli hüceyrə tiplərində bölünmə sürəti və vaxtı normal böyümə, inkişaf və sağlamlıq üçün zəruridir. Bölünmə tezliyi hüceyrənin tipinə görə dəyişir. Məsələn, insanın dəri hüceyrələri həmişə sürətlə bölündüyü halda, qaraciyər hüceyrələri müvafiq bir ehtiyac (məsələn, yara sağaltma) yaranana qədər bu qabiliyyətini ehtiyatda saxlayır. Yetkin insanın ən çox ixtisaslaşmış hüceyrələrindən bəziləri (məsələn, tam formalaşmış sinir və əzələ hüceyrələri) ümumiyyətlə bölünmür. Hüceyrə dövrəsindəki bu fərqlər molekulyar mexanizmlərlə tənzimlənir. Nəzarət mexanizmləri təkcə hüceyrənin normal həyat dövrəsini anlamaq üçün deyil, xərçəng hüceyrələrinin nəzarətdən necə yayınmış olduğunu öyrənmək üçün də araşdırılır.

Hüceyrə Dövrəsinə Nəzarət Sistemi

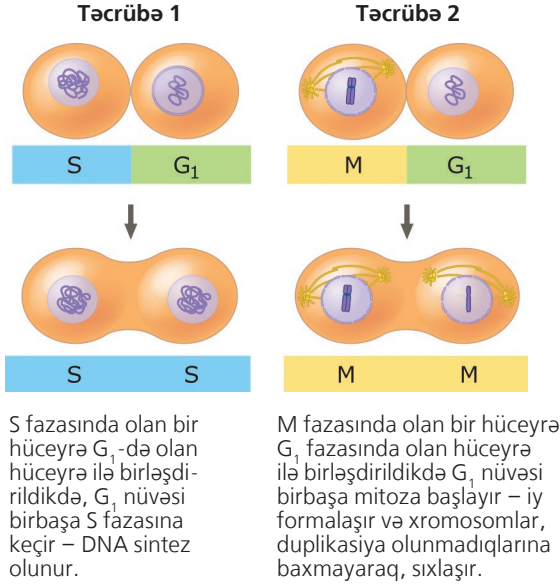
Hüceyrə dövrəsinə nə nəzarət edir? 1970-ci illərin əvvəllərində çeşidli təcrübələr belə bir hipotezə gətirib çıxardı: Hüceyrə dövrəsi sitoplazmadakı xüsusi siqnal molekulları tərəfindən idarə olunur. Bu hipotez üçün güclü dəlillər məməli kultura sınaqlarından əldə olunmuşdur. Bu təcrübələrdə fərqli fazalarda olan iki hüceyrə birləşdirilərək ikinüvəli hüceyrələr yaradılırdı (**Şəkil 12.14**). Əgər başdakı hüceyrələrdən biri S, digəri G_1 fazasında idisə, G_1 nüvəsi, sanki, sitoplazmadakı siqnal molekullarının verdiyi təkanla birbaşa S fazasına girirdi. Bənzər şəkildə, M fazasında olan hüceyrə dövrəsinin istənilən mərhələsində, hətta, G_1 hüceyrəsi ilə birləşdirildikdə, sonuncu nüvə xromatid sıxlaşması və mitoz iyninin formalaşması ilə birbaşa M fazasına girirdi.

Şəkil 12.14-də göstərilən təcrübə, eləcə də, heyvan və maya üzərində aparılan digər təcrübələr bəlli bir sistemin hüceyrə dövrəsinə nəzarət etdiyini göstərir.

▼ Şəkil 12.14

Araşdırma Sitoplazmadakı molekulyar siqnallar hüceyrə dövrəsini tənzimləyirmi?

Təcrübə Colorado Universitetindən alimlər hüceyrə dövrəsi gedişatının sitoplazmik molekullar tərəfindən idarə olunub-olunmadığı ilə maraqlanırdılar. Bu məqsədlə məməli hüceyrələrini hüceyrə fazasının fərqli mərhələlərində bir-biri ilə birləşdirdilər. Aşağıda iki təcrübə göstərilmişdir.



Yekun G_1 hüceyrəsini S və ya M fazasında olan bir hüceyrə ilə birləşdirmənin nəticələri göstərir ki, hüceyrənin S və ya M fazalarına irəliləməsi həmin fazalar zamanı sitoplazmada olan molekulardan asılıdır.

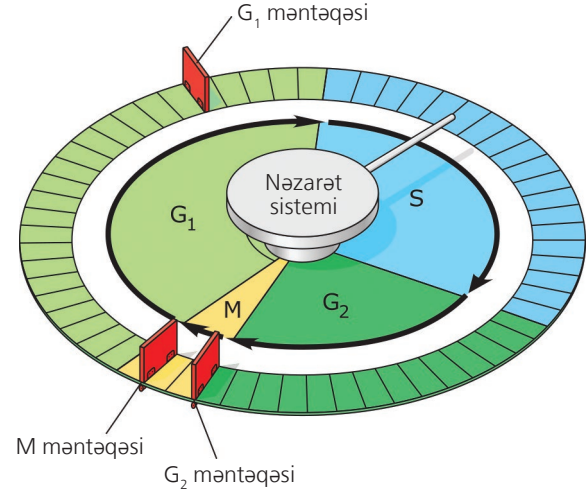
Data mənbəyi: R. T. Johnson and P. N. Rao, Mammalian cell fusion: Induction of premature chromosome condensation in interphase nuclei, *Nature* 226:717–722 (1970).

ƏGƏR > Hüceyrə dövrəsinin gedişatı sitoplazma molekullarından asılı olmaq yerinə, əvvəlki faza bitdikdə öz-özünə başlasaydı, nəticə necə olardı?

Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi hüceyrə dövrəsinin kritik proseslərini işə salıb onları koordinasiya edən, hüceyrə içində dövrə tərzdə artıb-azalan molekullar bütünüdür (**Şəkil 12.15**). Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemini paltaryuyan maşının nəzarət cihazına bənzətmək olar. Yuyucunun zamanlama cihazı kimi, hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi də öz-özünə, daxili saata əsasən irəliləyir. Yuyucunun dövrəsi daxili nəzarətə (çəlləyin nə vaxt dolduğunu duyan sensor kimi) və xarici müdaxiləyə (işə salmaq, dayandırmaq və sairə) təbə olduğu kimi, hüceyrə dövrəsi də müəyyən nəzarət-keçid məntəqələrində daxili və xarici siqnallara cavab verir. Dayan və irəlilə siqnalları **nəzarət-keçid məntəqələrində** hüceyrə dövrəsinə tənzimləyir. Qısaca müzakirə ediləcək üç vacib nəzarət-keçid məntəqəsi bu fazalarda yerləşir – G_1 , G_2 və M (**Şəkil 12.15**).

Hüceyrə dövrəsi məntəqələrinin necə işlədiyini başa düşmək üçün, ilk növbədə, hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemini formalaşdırən molekulların bə-

▼ Şəkil 12.15 Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi üçün mexaniki bənzətmə. Dairənin ətrafındakı döşəmə daşları ardıcıl prosesləri təmsil edir. Paltaryuyanın kontrol cihazı kimi, hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi də daxili saat ilə işləyir, lakin sistem bəzi məntəqələrdə (qırmızı qapılar) xarici və daxili tənzimə təbə olur. Üç əsas məntəqə burada göstərilmişdir.



ziləri ilə tanış olmalı və dövrənin necə irəlilədiyini anlamalıyıq. Daha sonra, bəlli məntəqədə dövrəni dayandıran və ya davam etdirən daxili və xarici siqnalları nəzərdən keçirəcəyik.

Hüceyrə Dövrəsinin Saati: Siklin və Siklindən-Asılı Kinazlar

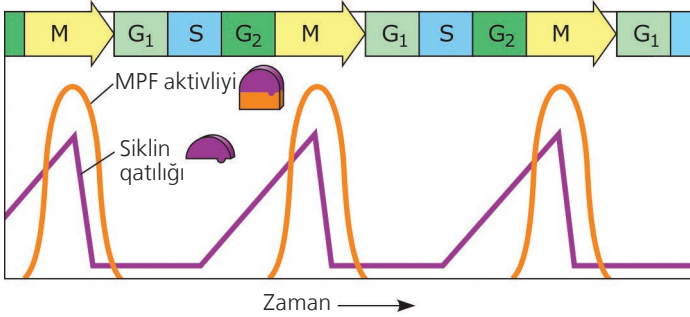
Hüceyrə dövrəsinə nəzarət molekullarının miqdar və aktivliyindəki ritmik dalğalanmalar dövrənin ardıcıl proseslərinə təsir edir. Bu tənzimləyici molekullar, əsasən, iki tip proteindən ibarətdir: protein kinazlar və siklinlər. Protein kinaz başqa bir proteini fosforlaşdıraraq aktivləşdirən və ya inaktivləşdirən enzimdir (**Başlıq 11.3**).

Hüceyrə dövrəsinə idarə edən kinazların bir çoxunun qatılığı dövrə boyu dəyişmir, ancaq onlar çox vaxt inaktivdir və aktivasiya üçün **siklin** (ing. *cycle* dövrə, tsikl) proteinlərinə bağlanmalıdır. Siklin adını hüceyrədə dövrə şəkildə dalğalanan qatılığından alır. Buna görə də, bu kinazlar **siklindən-asılı kinaz** (**Cdk**, ing. *cyclin-dependent kinase*) adlanırlar. Cdk enzimlərinin aktivliyi siklin tayının qatılığından asılı olaraq artıb-azalır. **Şəkil 12.16a** ilk dəfə qurbağada kəşf olunan siklin-Cdk kompleksi olan **MPF** proteininin dalğalanan aktivliyini göstərir. Göründüyü kimi, MPF aktivliyinin zirvə nöqtələri siklin qatılığının zirvə nöqtələri ilə üst-üstə düşür. Siklin səviyyəsi S və G_2 fazalarında qalxır, M fazasında isə anidən düşür.

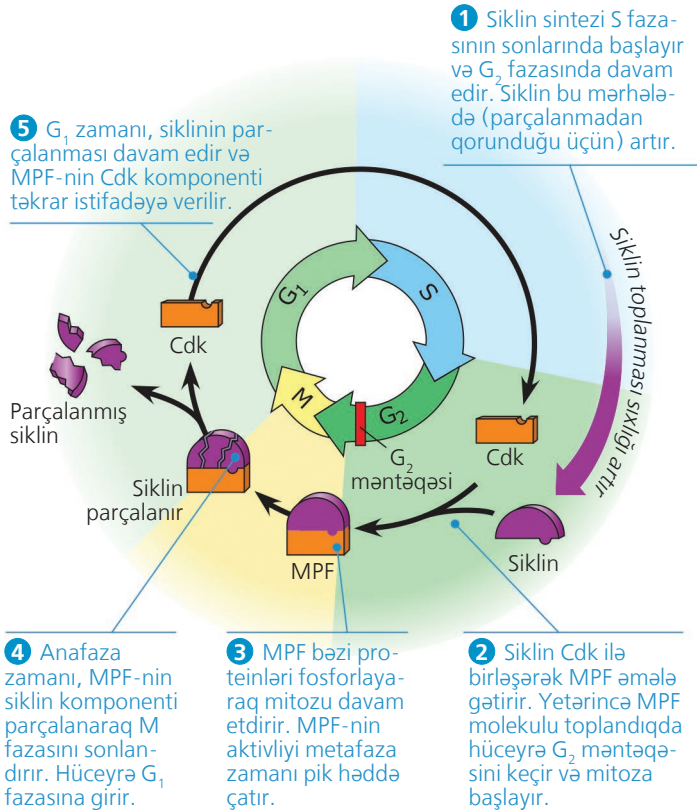
MPF (ing. *maturation-promoting factor*) yetişdirmə faktorudur, ancaq hüceyrənin G_2 məntəqəsindən M fazasına keçişə təkan verəndən, onu M fazasına təkanverici faktor kimi götürmək olar. G_2 fazasında toplanan siklinlərin Cdk-lar ilə əlaqə qurmasıyla aktiv MPF kompleksi ortaya çıxır. Bu kompleks müxtəlif pro-

teinləri fosforlaşdıraraq mitozu başladır (**Şəkil 12.16b**). MPF həm birbaşa kinaz kimi, həm də digər kinazları aktivləşdirən dolayı yolla işləyir. Məsələn, MPF nüvə laminasının çeşidli proteinlərinə fosfat əlavə edərək, nüvə örtüyünün mitoz prometafazasında parçalanmasına təkan verir. MPF-nin profazada xromosom sıxlaşması və iy formalaşmasına da təsir etdiyi bilinir.

▼ Şəkil 12.16 G_2 məntəqəsində nəzarətin molekulyar mexanizmi. Hüceyrə dövrəsinin gedışı siklindən-asılı kinazların (Cdk) dalğalanmaları ilə tənzimlənir. Burada, heyvan hüceyrəsinin G_2 nəzarət-keçid məntəqəsində “irəlilə” signalı ötürüb mitozu təkan verən MPF adlı siklin-Cdk kompleksi təsvir olunur.



(a) Hüceyrə dövrəsində MPF aktivliyi və siklin qatılığındakı dalğalanma.



(b) Hüceyrə dövrəsi tənziminə kömək edən molekulyar mexanizmlər

VİZUAL BACARIQ ➤ (b) bəndindəki proseslərin (a) bəndindəki qrafikin “zaman” oxu ilə əlaqəsi nədən ibarətdir?

Anafazada MPF öz siklini parçalayan prosesə təkan verərək, özünü söndürür. MPF-nin siklinsiz hissəsi olan Cdk isə növbəti dövrəyə qədər inaktiv qalır. Növbəti dövrədə S və G_2 fazalarında sintez olunan yeni siklinlərlə birləşib yenidən MPF-nin bir hissəsinə çevrilir.

Müxtəlif siklin-Cdk komplekslərinin dalğalanan aktivliyi hüceyrə dövrəsinin mərhələlərinə nəzarət etmək üçün böyük əhəmiyyətə malikdir. Onlar, bəzi nəzarət-keçid məntəqələrində “irəlilə” signalı da verirlər. Yuxarıda qeyd olunduğu kimi, MPF hüceyrənin G_2 məntəqəsindən keçişinə nəzarət edir. Hüceyrənin G_1 məntəqəsindəki davranışı da siklin-Cdk kompleksləri ilə tənzimlənir. Heyvan hüceyrələrində G_1 məntəqəsində fəaliyyət göstərən ən az üç Cdk və bir neçə fərqli siklin vardır.

Nəzarət-keçid məntəqələrinin Daxili və Xarici Sıqnalları – Dayan və İrəlilə Əmrləri

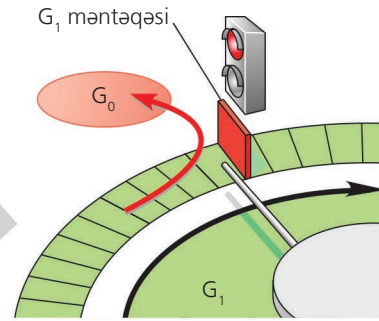
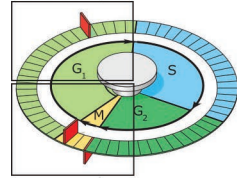
Heyvan hüceyrəsinin nəzarət-keçid məntəqəsində, adətən, “irəlilə” sıqnalları tərəfindən ləğv olunanadək, daxili “dayan” sıqnalları qüvvədədir. (Sıqnallar hüceyrə daxilində, Fəsil 11-də müzakirə etdiyimiz kimi, sıqnalötürmə yolları vasitəsilə ötürülür.) Məntəqələrdə qeydə alınan bir çox sıqnal hüceyrədaxili nəzarət sistemindən qaynaqlanır. Bu sıqnallar hüceyrə dövrəsinin davam etməsi üçün kritik olan hüceyrəvi əməliyyatların o ana qədər düzgün yerinə yetirilib-yetirilmədiyini bildirir. Məntəqələr hüceyrə xaricindən də sıqnal qeydə alır.

Üç əsas nəzarət-keçid məntəqəsi G_1 , G_2 və M fazalarında yerləşir (**Şəkil 12.15**). Bir çox hüceyrə üçün G_1 nöqtəsini ən vacib məntəqə saymaq olar. Əgər hüceyrə G_1 məntəqəsində “irəlilə” sıqnalı alıbsa, çox vaxt G_1 , S, G_2 və M fazalarını bitirib bölünür. Yox əgər “irəlilə” sıqnalı yoxdursa, dövrəni tərk edib G_0 fazasına adlanan durğun vəziyyətə keçir (**Şəkil 12.17a**). İnsanın əksər hüceyrələri, əslində, G_0 fazasındadır. Əvvəl də qeyd olunduğu kimi, yetkin sinir və əzələ hüceyrələri heç vaxt bölünmür. Digər hüceyrələr (məsələn, qaraciyər hüceyrələri) isə zədə zamanı buraxılan böyümə faktorları kimi xarici sıqnallarla G_0 fazasından G_1 fazasına “geri çağırılır”.

Daxili və xarici sıqnallara verilən cavablarla siklin-dən-asılı kinaz və digər proteinlər tərəfindən verilən cavabı əlaqələndirən biokimyəvi yollar fəal araşdırma sahələridir. Önemli daxili sıqnallardan biri üçüncü önemli məntəqə olan M məntəqəsində alınır (**Şəkil 12.17b**). Xromosomlar metafaza lövhəsində mitozu düzgün bağlanmadan anafaza (bacı xromatid ayrılması) başlamır. Kinetoxorlardan ən az biri iyə bağlı deyilsə, bacı xromatidlər hərəkət etmir və anafaza gözləyir. Yalnız bütün xromosomların kinetoxorları iy şəbəkəsinə tam qoşulduqda, müvafiq tənzim protein kompleksi aktivləşir. (Burada, sözügedən tənzim proteinini siklin-Cdk kompleksi deyil, bir neçə proteindən ibarət başqa bir kompleksdir.) Aktivləşdikdən sonra, kompleks separaz enzimini aktivləşdirən molekulyar hadisələr zəncirini başladır. Bu enzim kohezinləri kəsərək, bacı xromatid-

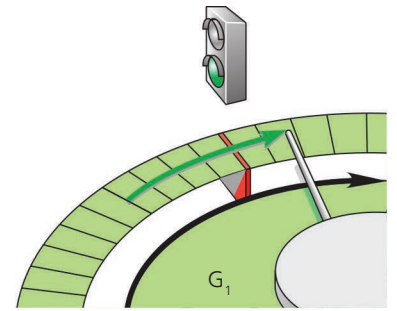
➤ **Şəkil 12.17** **Önemli iki nəzarət-keçid məntəqəsi.** Hüceyrə dövrəsinin bəlli məntəqələrində (qırmızı qapılar) hüceyrələr aldıkları siqnallara əsasən müxtəlif yollar seçir. (a) bəndində G_1 (b) bəndində isə M məntəqəsindəki prosesləri təsvir olunur. (b)-də hüceyrə artıq G_2 nəzarət-keçid məntəqəsini keçmişdir.

VİZUAL BACARIQ ➤ (b) bəndindəki proseslərin (a) bəndindəki qrafikin “zaman” oxu ilə əlaqəsi nədən ibarətdir?

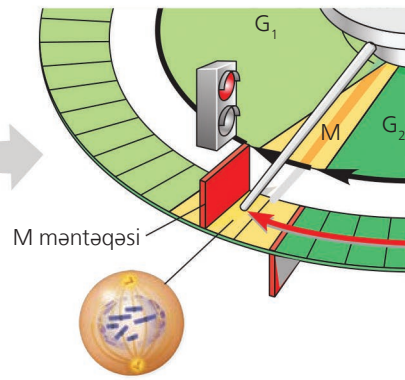


“İrəlilə” siqnalının yoxluğunda hüceyrə dövrədən çıxır və G_0 , yəni bölünməmə halına daxil olur.

(a) G_1 məntəqəsi



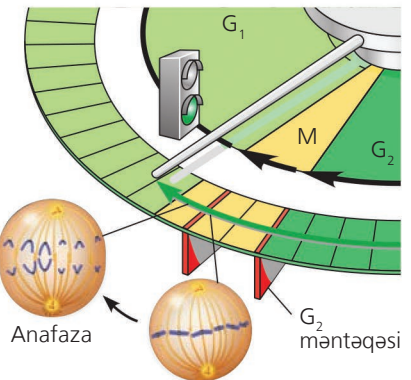
“İrəlilə” siqnalı alındıqda, hüceyrə dövrəni davam edir.



Prometafaza

11.8) Mitoz zamanı xromosomlarının hər hansı biri iy liflərinə bağlı olmadıqda, hüceyrə “dayan” siqnalı alır.

(b) M məntəqəsi



Metafaza

Bütün xromosomlar iy liflərinə bağlıdırsa, “irəlilə” siqnalı hüceyrənin anafazaya daxil olmasına icazə verir.

ləri ayırır. Bu mexanizm bala hüceyrələrin artıq və ya əskik xromosoma sahib olmalarının qarşısını alır.

G_1 , G_2 və M fazalarından başqa yerlərdə də məntəqələr var. Məsələn, bir S məntəqəsi zədəli DNA-sı olan hüceyrənin dövrəsinə dayandırır. 2014-cü ildə anafaza və telofaza arasında başqa bir məntəqə tapılıb. Bu məntəqə sitokinez başlamadan anafazanın tamamlandığını və xromosomların tamamilə bir-birindən ayrıldığını təmin edir. Beləcə, xromosomların zədələnmə ehtimalı azalır.

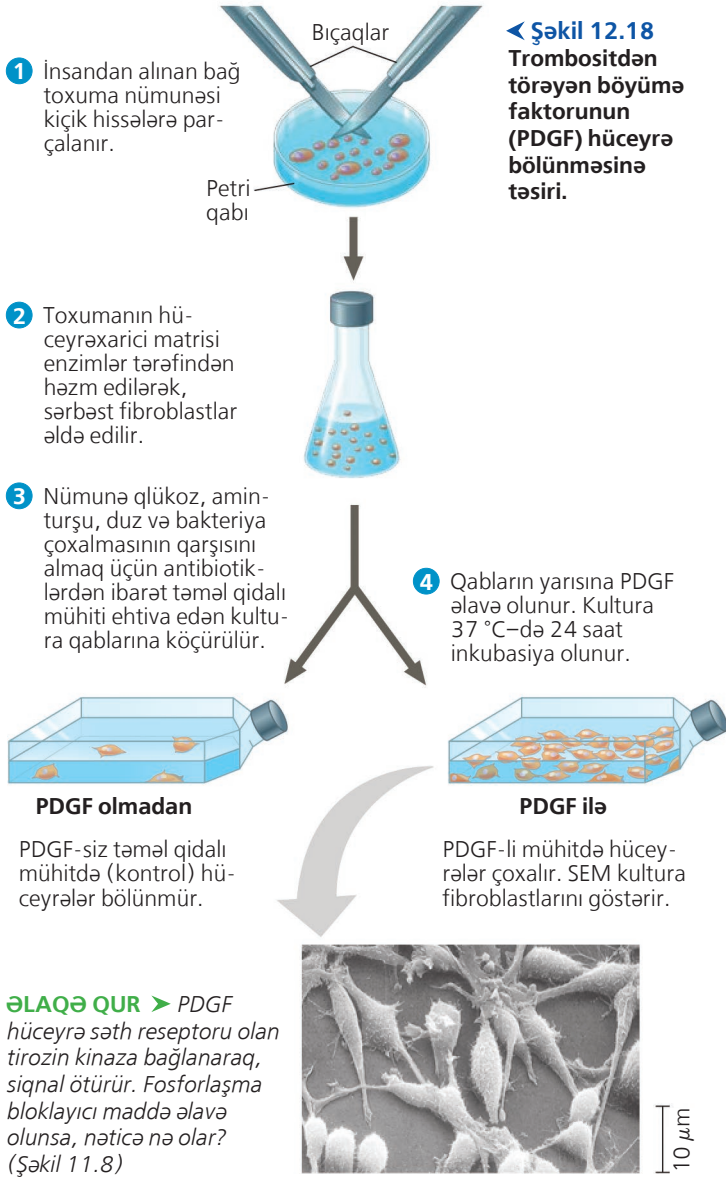
Bəs “dayan” və “irəlilə” siqnalları tam olaraq nədir? Kulturada heyvan hüceyrələri üzərində aparılan araşdırmalar hüceyrə bölünməsinə təsir edə bilən bir çox kimyəvi və fiziki xarici faktor üzə çıxarıb. Məsələn, kultura mühitində zəruri qida maddələri çatışmırsa, hüceyrələr bölünmür. (Bu, paltaryuyan maşını su olmadan işə salmağa çalışmaq kimidir; daxili sensor su tələb olunan nöqtəni keçməyə imkan vermir.) Hətta, digər şərtlər əlverişli olsa belə, əksər məməli hüceyrə tipləri yalnız böyümə mühitində xüsusi böyümə faktorları olduqda bölünür. Başlıq 11.1-də deyildiyi kimi, böyümə faktoru müəyyən hüceyrələr tərəfindən buraxılan, digər hüceyrələri bölünməyə sövq edən proteindir. Fərqli hüceyrə tipləri xüsusi olaraq fərqli böyümə faktorlarına və ya böyümə faktorlarının kombinasiyalarına reaksiya göstərir.

Məsələn, trombosit adlanan hüceyrə fraqmentlərinin istehsal etdiyi **trombositdən törəyən böyümə faktoru** (PDGF, ing. *platelet-derived growth factor*) nəzərdən keçirək. Şəkil 12.8-də təsvir olunan təcrübə göstərir ki, kulturada olan fibroblastların (bir növ bağ toxuması hüceyrəsi) bölünməsi üçün PDGF zəruridir. Fibroblastların membranlarında PDGF reseptorları olur. PDGF molekullarının bu reseptorlara (reseptor tirozin kinaz; Şəkil

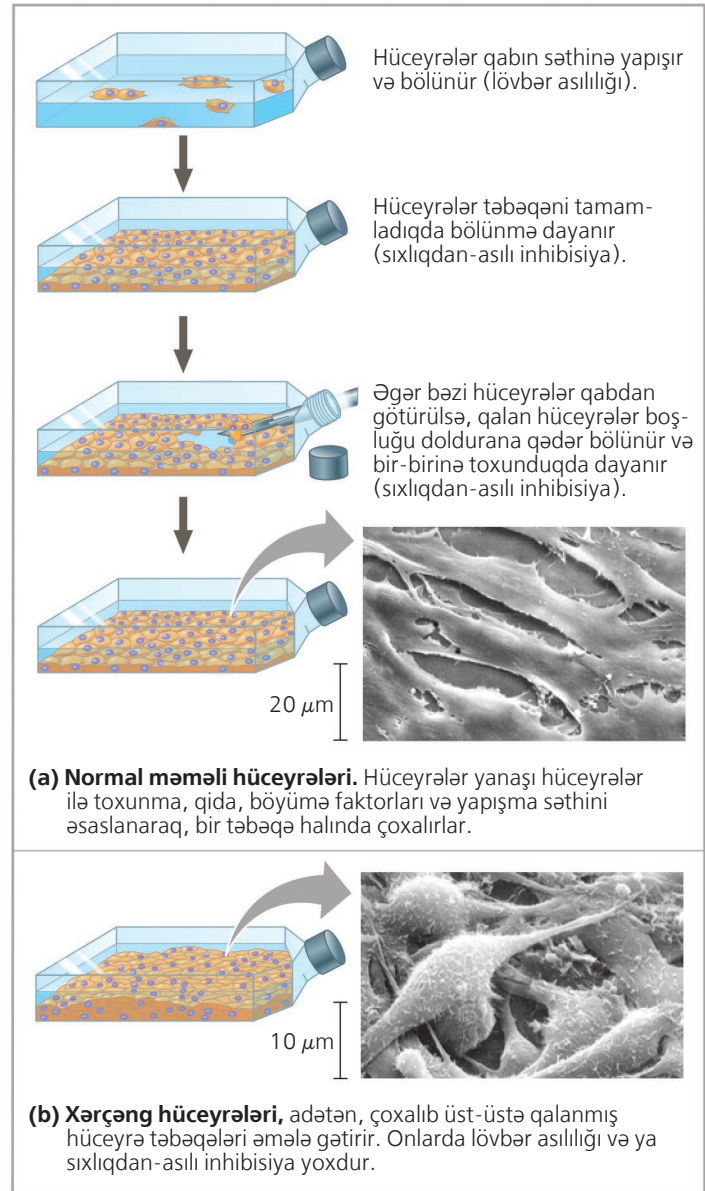
bağlanması hüceyrənin G_1 məntəqəsini keçib bölünməsinə şərait yaradan bir siqnalötürmə yolunu tətikləyir. PDGF fibroblast bölünməsinə yalnız süni şəraitdə yox, həmçinin, heyvan bədənində də tətikləyir. Heyvan yaralandıqda, trombositlər ətrafa PDGF buraxır. Nəticədə, fibroblastlar çoxalır və bu, yaranın sağlamlasına kömək edir.

Sıxlaşan hüceyrə yığınınnda bölünmənin dayandırılması mexanizmi olan **sıxlıqdan-asılı inhibisiya** (Şəkil 12.19a) prosesində xarici fiziki faktorların hüceyrə bölünməsinə necə təsir etdiyi açıqdır. Əvvəl müşahidə olunduğu kimi, hüceyrələr kultura qabının iç üzündə bir hüceyrə təbəqəsi formalaşdırana qədər normal bölünür, bundan sonra isə bölünmə dayanır. Hüceyrələrin bir qismi çıxarıldıqda, qonşu hüceyrələr yaranan boşluq dolana qədər bölünməyə başlayır. Yeni araşdırmalar göstərir ki, hüceyrə səth proteininin yanaşı hüceyrə ilə bağlanması hər iki hüceyrəyə bölünməni inhibisiya edən siqnal ötürərək, hüceyrə dövrələrinin irəliləməsinin qarşısını alır. Böyümə faktorları mövcud olsa belə, bölünmə dayandırılır.

Heyvan hüceyrələrinin çoxunda lövbər asılılığı mexanizmi də müşahidə olunur (Şəkil 12.19a). **Lövbər asılılığı** hüceyrənin bölünməsi üçün kultura qabı və



Şəkil 12.19 Hüceyrə bölünməsinin sıxlıqdan-asılı inhibisiyası və lövbər asılılığı. Hüceyrələr şəkillərdə əslində olduqlarından həvliik nöstərilib



ya toxumanın hüceyrəxarici matrisi kimi bir əsasə bağlı olması şərtidir. Hüceyrə sıxlığı kimi, lövbərin də siqnal-ları plazma membranı proteinləri və onlara bağlı sitos-kelet elementləri vasitəsilə hüceyrə dövrəsinin nəzarət sisteminə ötürdüüy təxmin olunur.

Görünür, sıxlıqdan-asılı inhibisiya və lövbər asılılığı yalnız hüceyrə kulturalarında deyil, təbii toxumalarda da işləyir və embrion inkişaf zamanı, eləcə də, orqa-nizmin bütün həyatı boyu hüceyrələrin inkişafını bəlli optimal sıxlıq və məkanda saxlayır. Növbəti mövzu olan xərçəng hüceyrələri nə sıxlıqdan-asılı inhibisiya, nə də lövbər asılılığı sərgiləyir (Şəkil 12.19b).

Xərçəng Hüceyrəsində Hüceyrə Dövrəsinə Nəzarətin İtirilməsi

Xərçəng hüceyrələri hüceyrə dövrəsini tənzimləyən normal siqnallara cavab vermir. Kulturada böyümə fak-torları tükəndikdə belə bölünmə dayanmır. Bir hipotezə

görə, xərçəng hüceyrələri böyümək və bölünmək üçün kultura mühitində böyümə faktorlarına ehtiyac duymur. Güman ki, tələb olunan böyümə faktorunu ya özləri istehsal edir ya da böyümə faktorunun yoxluğunda siqnalı hüceyrə dövrəsinə nəzarət sisteminə ötürən yol sıradan çıxıb. Digər bir ehtimal isə, hüceyrə dövrəsinə nəzarət sisteminin anormal olmasıdır. Bu anormallığın əsas səbəbi, demək olar ki, həmişə bir və ya bir neçə gendə baş verən (mutasiya kimi) dəyişiklikdir. Gen, yaxud onun proteinini dəyişdiyi üçün hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi də sıradan çıxır.

Normal və xərçəngli hüceyrə dövrəsi arasında başqa vacib fərqlər də var. Xərçəng hüceyrələri bölünməni dayandırdıqda, bunu dövrənin normal nəzarət-keçid məntəqələrində deyil, təsadüfi bir yerdə edir. Üstəlik, qida verildiyi müddətcə, xərçəng hüceyrələri kulturalda

sonsuzadək bölünməyə davam edə bilirlər, yəni mahiyyətə ölümsüzdürlər. Bu ölümsüzlüyün bir nümunəsi HeLa adlı hüceyrə xəttidir. *Henrietta Lacks* adlı bir qadıdan alınmış bədxassəli şiş hüceyrələri 1951-ci ildən bəri kultivasiya olunur. Bu hüceyrələrin kulturada sonsuzadək bölünmə qabiliyyətini onların xərçəng hüceyrəsi kimi davranmasına səbəb olan **transformasiya** nəticəsində qazandığı düşünülür. Müqayisə üçün, kulturada böyüyən, demək olar ki, bütün normal, transformasiya keçirməmiş məməli hüceyrələri yalnız 20–50 dəfə bölünür, daha sonra isə bölünməni dayandırır, yaşlanır və ölürlər. Son olaraq, xərçəng hüceyrələrində hansısa bir yanlışlıq olduqda – məsələn, mitozöncəsi DNA replikasiyası zamanı təmirolunmaz xəta baş verdikdə – onlar hüceyrənin apoptoz keçirməsinə təkan verən normal nəzarətdən yayına bilirlər.

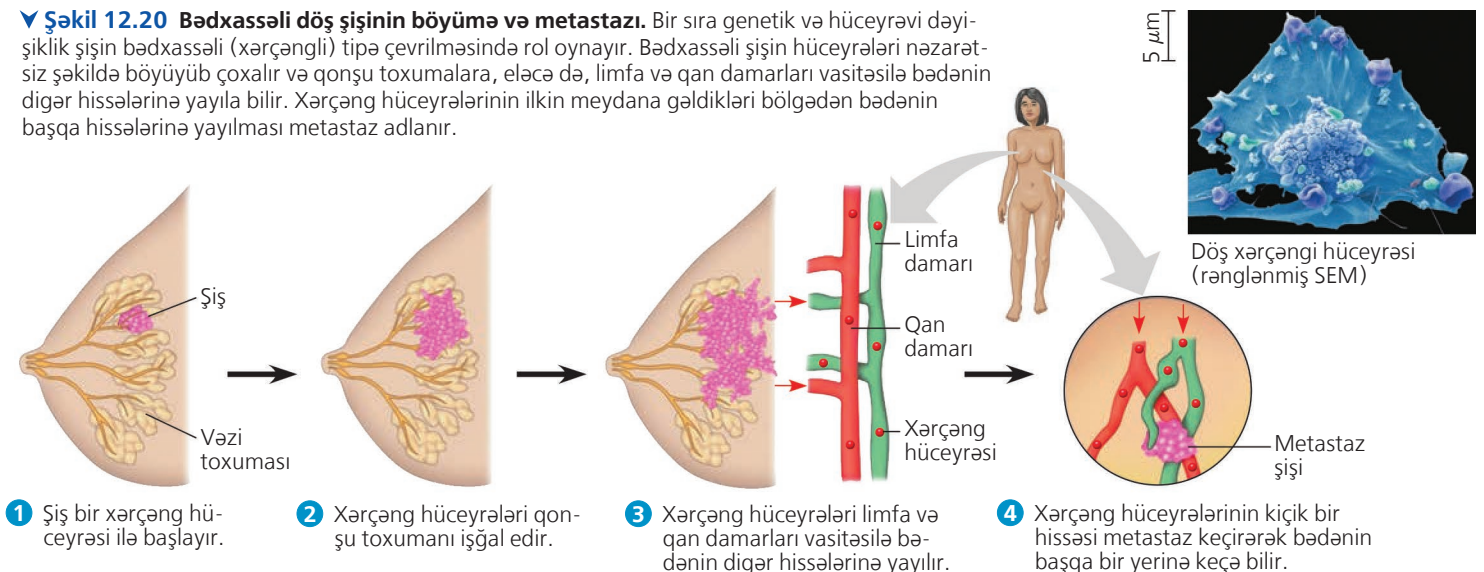
Hüceyrələrin bədəndəki anormal davranışının faciəvi nəticələri var. Problem tək bir hüceyrənin onu xərçəng hüceyrəsinə çevirə biləcək çoxsaylı addımdan ilkinini atması ilə başlayır. Bu cür ilkin hüceyrələrin səthində dəyişmiş proteinlər var və vücudun immunitet sistemi onları yad, işğalçı kimi işarələyib məhv edir. Lakin, bundan yayına bilən hüceyrə çoxala və normal toxuma içində anormal hüceyrə topası olan **şiş** əmələ gətirə bilər. Hüceyrələri vücudun başqa bölgələrində yaşaya biləcək qədər genetik və hüceyrəvi dəyişikliklərə malik olmayan şiş **xoşxassəli şiş** adlanır. Vücudun çox həssas bölgələrində olmadığı müddətcə, belə şişlər ciddi təhlükə törətmir və cərrahi əməliyyatla alınır. **Bədxassəli şişlər** isə, əksinə, yeni toxumalara yayılmaq və orqanların funksiyasını pozmaq üçün yetərli genetik və hüceyrəvi dəyişikliklər toplamış hüceyrələr ehtiva edir. Bu hüceyrələr, bəzən, **transformasiya** olmuş hüceyrə adlanır, ancaq termin yalnız hüceyrə kulturası kontekstində istifadə olunur. Bədxassəli şiş daşıyan insan xərçəng xəstəsi sayılır (**Şəkil 12.20**).

Bədxassəli şiş hüceyrələrində baş vermiş dəyişikliklər təkcə sürətli çoxalmaya səbəb olmur. Bu hüceyrələrdə qeyri-adi sayda xromosom ola bilər, lakin bunun şişlə əlaqəli dəyişikliklərin səbəbi və ya nəticəsi olması

müzakirə mövzusuudur. Xərçəng hüceyrələri, metabolizm dəyişikliklər nəticəsində, yararsız hala düşə bilər. Hüceyrə səthində anormal dəyişikliklər xərçəng hüceyrələrinin qonşu hüceyrələrlə və hüceyrəxarici matrislə bağlarının itməsinə səbəb olur. Bu, xərçəng hüceyrələrinin qonşu toxumalara yayılmalarına imkan verir. Xərçəng hüceyrələri, həmçinin, qan damarlarının şişə doğru uzanmasına səbəb olan siqnal molekulları da ifraz edir. Bir neçə hüceyrə ilkin şişdən ayrılıb qan və limfa damarlarına daxil olaraq bədənin digər hissələrinə səyahət edə və orada çoxalıb yeni şiş əmələ gətirə bilər. Xərçəng hüceyrələrinin ilkin olaraq meydana gəldikləri bölgələrdən uzağa yayılması **metastaz** adlanır (**Şəkil 12.20**).

Bəlli bir yerdə məhdudlaşan şiş yüksək enerjili radiasiya vasitəsilə müalicə oluna bilər. Əksər xərçəng hüceyrələri belə zədələri təmir etmə qabiliyyətini itirdiyindən, bu radiasiya xərçəng hüceyrələrinin DNA-sını normal hüceyrələrin DNA-sından daha çox zədələyir. Metastaz keçirdiyi bilinən (və ya metastaz keçirdiyindən şübhələnilən) şişlərin müalicəsi üçün kimyaterapiyadan istifadə olunur. Bu üsul sürətlə çoxalan hüceyrələr üçün zəhərli olan dərmanların qan-damar sistemi vasitəsilə çatdırılmasına əsaslanır. Təxmin edə biləcəyiniz kimi, kimyaterapiya dərmanları hüceyrə dövrəsinin xüsusi mərhələlərinə müdaxilə edir. Məsələn, Taxol dərmanı mikrobəzucuq depolimerizasiyasının qarşısını alaraq mitoz iyini dondurur ki, bu da sürətlə bölünən hüceyrələrin metafazadan sonra irəliləməsinin qarşısını alır və onların məhvini gətirib çıxarır. Kimyaterapiya təkcə xərçəng hüceyrələrinə yox, həm də sürətlə bölünən digər hüceyrələrə də təsir göstərir. Məsələn, bu müalicəni qəbul edən xəstələrdə ürəkbulanma kimyaterapiyanın bağırsaq hüceyrələrinə, saç tökülməsi follikul hüceyrələrinə, infeksiyalara qarşı müqavimətsizlik isə immun sistemi hüceyrələrinə təsirindən qaynaqlanır. Kimyaterapiyanın yan təsirləri dedikdə, əsasən, bunlar nəzərdə tutulur. **Elmi Bacarıq Məşğələsində** bir maddənin kimyaterapiya üçün istifadə olunma potensialını araşdıran təcrübədən alınmış data ilə işləyəcəksiniz.

▼ Şəkil 12.20 Bədxassəli döş şişinin böyümə və metastazı. Bir sıra genetik və hüceyrəvi dəyişiklik şişin bədxassəli (xərçəngli) tipə çevrilməsində rol oynayır. Bədxassəli şişin hüceyrələri nəzarətsiz şəkildə böyüyüb çoxalır və qonşu toxumalara, eləcə də, limfa və qan damarları vasitəsilə bədənin digər hissələrinə yayıla bilər. Xərçəng hüceyrələrinin ilkin meydana gəldikləri bölgədən bədənin başqa hissələrinə yayılması metastaz adlanır.

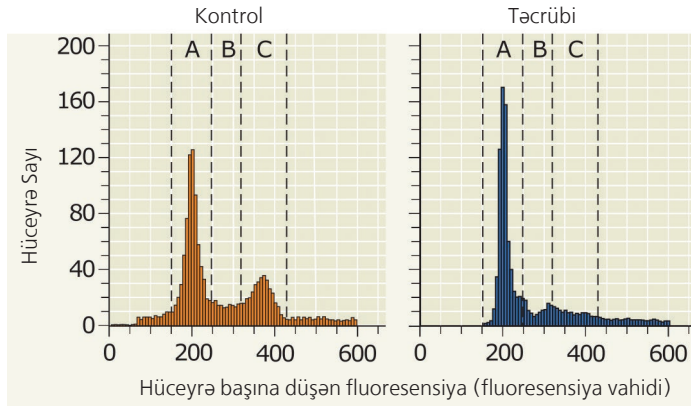


Histoqramları Anlamaq

Inhibitor Hüceyrə Dövrəsini Hansı Fazada Dayandırır? Tibbi müdaxilənin məqsədi, adətən, bədxassəli şişlərdə hüceyrə dövrəsini dayandıraraq xərçəng hüceyrələrinin çoxalmasının qarşısını almaqdır. Əlçatan metodlardan biri insan göbək ciyəsi kök hüceyrələrindən əldə edilən hüceyrə dövrəsi inhibitoru ehtiva edir. Bu məşğələdə iki histoqramı müqayisə edərək inhibitorun xərçəngli hüceyrə bölünməsinə dövrənin hansı mərhələsində dayandırıdığını müəyyən etməlisiniz.

Təcrübə Necə Aparılmışdır? İnsan qlioblastoma (beyin xərçəngi) hüceyrələri təcrübə qrupda inhibitor ilə, kontrol qrupu isə inhibitorsuz qidalı mühitdə kultivasiya edilmişdir. 72 saatlıq çoxalmadan sonra, hər iki qrupdan hüceyrə nümunəsi alınmış və hər bir hüceyrənin dövrədə olduğu yerdə "fotoşəklini" çəkmək üçün nümunələr DNA-ya bağlanan fluoresent maddə ilə qarışdırılmışdır. Axın sitometriyası adlanan avadanlıq tək bir hüceyrənin fluoresensiya səviyyəsini təyin edə bilər. Daha sonra, bəlli fluoresensiya səviyyəsindəki hüceyrə sayı komputer proqramı ilə aşağıda göstərilən kimi qrafikləşdirilir.

Təcrübə Datası



Data histoqram adlanan qrafik formasında verilmişdir. Histoqramda dəyişənin ədədi dəyərləri bəlli sabit aralqlara (interval) qruplaşdırılır. Bu tip qrafik bütün təcrübə subyektlərin (burada, hüceyrələrin) aram-

sız dəyişənə (burada, fluoresensiya) görə necə dəyişdiyini görmək imkanı yaradır. Buradakı histoqramda sütunlar çox nazik olduğu üçün data-nin əyri xətt üzrə gedishatını görmək, zirvə və dibi tapmaq mümkündür. Bir sütun həmin aralıqda müşahidə olunmuş fluoresensiya səviyyəsinə və dolaylı olaraq, DNA miqdarına malik hüceyrə sayını təmsil edir. Nəticədə, iki qrafikin müqayisəsi hüceyrə populyasiyası DNA tərkibinin təcrübə müdaxilə tərəfindən necə dəyişdirildiyini üzə çıxarır.

DATANI ŞƏRH ET

1. Qrafikləri analiz edin. (a) Hansı ox dolaylı şəkildə hüceyrə başına düşən nisbi DNA miqdarını göstərir? Cavabınızı izah edin. (b) Kontrol nümunəsi histoqramındakı birinci zirvə nöqtəsini (A bölgəsi) ikincisi (B bölgəsi) ilə müqayisə edin. Hansı sütun hüceyrə başına düşən DNA sayı baxımdan daha çox olan hüceyrə populyasiyasını təmsil edir? İzah edin. (Qrafiklərlə bağlı əlavə məlumat üçün, Əlavə F-də Elmi Bacariq Xülasəsinə baxın.)
2. (a) Kontrol nümunəsinin histoqramında şaquli xəttlərlə ayrılmış bölgələrdəki hüceyrə populyasiyalarının olduğu fazaları (G_1 , S və ya G_2) tapın. Histoqrama fazanın adını yazıb, bu seçimləri izah edin. (b) S fazasındakı populyasiya histoqramda ayrıca bir zirvə nöqtəsi təşkil edirmi? Niyə?
3. Digər histoqram təcrübə qrupu təmsil edir. Qrafik inhibitor istehsal etdiyi təxmin olunan göbək ciyəsi ilə xərçəng hüceyrələrinin yaşayış böyüdülməsinin nəticəsini göstərir. (a) Histoqramda hüceyrə dövrəsi fazalarını təyin edin. Təcrübə qrupda hüceyrə dövrəsinin hansı fazasında ən çox hüceyrə var? İzah edin. (b) Hüceyrələrin kontrol və təcrübə qruplarında G_1 , S və G_2 fazaları arasında paylanması müqayisə edin. Bu sizə təcrübə nümunə ilə bağlı nə deyir? (c) Başlıq 12.3-də öyrəndiklərinizə əsasən kök hüceyrə inhibitorunun xərçəng hüceyrə dövrəsini bu mərhələdə saxlaya biləcəyi bir mexanizm təklif edin. (Birdən çox cavab mümkündür.)

Data mənbəyi: K. K. Velpula et al., regulation of glioblastoma progression by cord blood stem cells is mediated by downregulation of cyclin D1, *PLoS ONE* 6(3):e18017 (2011).

Son onilliklər ərzində alimlər siqnalötürmə yolları və onlardakı nasazlıqların hüceyrə dövrəsi üzərindən xərçəngin inkişafına necə kömək etdikləri barədə dəyərli məlumatlar əldə etmişlər. Müəyyən bir şişdəki hüceyrə DNA-larını sürətlə ardıcılmaq kimi yeni molekulyar metodların da inkişafı sayəsində xərçəng xəstələrinin müalicəsində fərdi yanaşmaya imkan yaradır (Əlaqə Qur, Şəkil 18.27).

Məsələn, döş xərçəngi şişlərinin, təxminən, 20%-inin hüceyrələrində anormal dərəcədə yüksək miqdarda HER2 adlı səth reseptoru tirozin kinaz olur və bir çoxunda estrogen reseptoru (ER) molekullarının – hüceyrə bölünməsinə tətikləyən hüceyrədaxili reseptorların – miqdarı yüksək olur. Bunun görə, həkim laboratoriya nəticələrinə əsaslanaraq xüsusi bir proteinin

funksiyasının qarşısını alan molekulla kimyaterapiya təyin edir (HER2 üçün herceptin, ER-lər üçün tamoxifen). Bu vasitələrlə müalicə doğru aparıldıqda xilas olma nisbətinin artdığı və xərçəngin yenidən əmələ gəlmə ehtimalının azaldığı müşahidə olunur.

YOXLAMA 12.3

1. Şəkil 12.14-də, təcrübə 2-dən çıxan nüvələrin DNA miqdarları niyə fərqlidir?
2. MPF hüceyrələrin G_2 məntəqəsini keçib mitozda daxil olması necə nail olur? (Şəkil 12.16)
3. **ƏGƏR** ➤ Reseptor tirozin kinaz və hüceyrədaxili reseptorlar hüceyrənin bölünməsinə təkan verməyə hansı rolları oynaya bilər? (Təkrar üçün: Şəkil 11.8, 11.9 və Başlıq 11.2)

12 Fəslin İcmalı

ƏSAS ANLAYIŞLARIN XÜLASƏSİ

■ Birlüceyrəli orqanizmlər **hüceyrə bölünməsi** ilə çoxalır. Çoxhüceyrəli canlıların mayalanmış yumurtadan başlayan inkişaf, böyümə və toxuma bərpası prosesləri hüceyrə bölünməsinə əsaslanır. Hüceyrə bölünməsi hüceyrə həyatındakı proseslər ardıcılığı olan **hüceyrə dövrəsinin** tərkib hissəsidir.

BAŞLIQ 12.1

Əksər hüceyrə bölünmələri eyni genetik tərkibli bala hüceyrələr əmələ gətirir

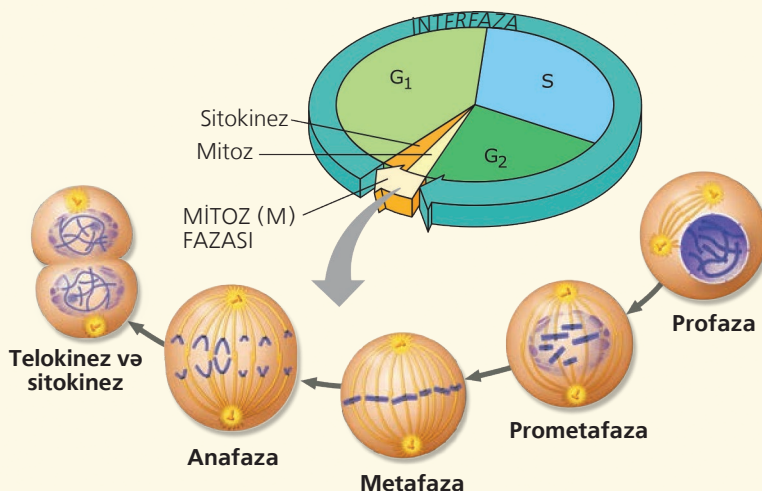
- Hüceyrənin əsas genetik materialı (DNA) **genom** adlanır. Genom **xromosom** adlanan bir və ya daha çox parçaya ayrılır. Eukariot xromosom bir ədəd DNA və ona bağlı proteinlərdən ibarətdir. Bu DNA-protein kompleksi birlikdə **xromatin** adlanır. Xromatinin sıxlığı zamana bağlı olaraq dəyişir. Heyvanların **qamet** hüceyrələrində bir dəst, **somatik** hüceyrələrində isə iki dəst xromosom olur.
- Hüceyrə bölünməzdən əvvəl genetik materialını replikasiya edir. Yaranan hər bala hüceyrəyə DNA-nın bir kopiyası düşür. Hüceyrə bölünməsindən əvvəl xromosomlar duplikasiya olur. Bu xromosomlar iki tamamilə eyni **bacı xromatiddən** ibarətdir. Xromatidlər bacı xromatid koheziası vasitəsilə boydan boya bir-birinə yapışır. Bu əlaqənin ən sıx olduğu incəlməmiş bölgə **sentromer** adlanır. Hüceyrə bölünərkən bu koheziası qırılır və bir-birindən ayrılan xromatidlər bala hüceyrələrin xromosomlarına çevrilir. Eukariot hüceyrə bölünməsi **mitoz** (nüvənin bölünməsi) və **sitokinez** (sitoplazmanın bölünməsi) mərhələlərindən ibarətdir.

❓ *Xromosom, xromatin və xromatid terminlərini müqayisəli şəkildə tərif edin.*

BAŞLIQ 12.2

Hüceyrə dövrəsində mitoz ilə interfaza növbələri

- İki bölünmə arasındakı hüceyrə G_1 , S və G_2 fazalarında ibarət **interfaza** mərhələsində yerləşir. Hüceyrə interfaza boyu böyüyür. DNA yalnız sintez (S) fazasında replikasiya olunur. Mitoz və sitokinez hüceyrə dövrəsinin mitoz (M) fazasını təşkil edir.



- Mikroborucuqlardan ibarət **mitoz iyi** mitozda xromosomları hərəkət etdirir. Mikroborucuq və ulduzdan ibarət heyvan iyi **sentrosom** bölgələrindən çıxır. Bəzi iy mikroborucuqları xromosomun **kinetoxor** strukturuna qoşularaq, onları **metafaza lövhəsinə** daşıyır. Bacı xromatidlər ayrıldıqdan sonra hərəkəti proteinlər tərəfindən kinetoxor mikroborucuqları üzərində hüceyrənin əks qütblərinə çəkilir. Hərəkəti proteinlər qütblərin kinetoxorsuz mikroborucuqlarını bir-birindən uzağa itələdikcə hüceyrə uzanır.
 - Adətən, mitozdan sonra **sitokinez** baş verir. Sitokinez heyvan hüceyrələrində **yarılma**, bitkilərdə isə **hüceyrə lövhəsi** ilə baş verir.
 - Bakteriyanın **ikiyə ayrılma** prosesində xromosom replikasiya keçirdikdən sonra bala xromosomlar aktiv şəkildə bir-birindən uzaqlaşdırılır. Burada iştirak edən bəzi proteinlər eukariot aktin və tubulin proteinlərinə bənzəyir.
 - Prokariotların yaşı eukariotlardan ən az milyard il çox olduğuna görə, böyük ehtimalla, mitoz sadəcə prokariot bölünmədən törəmişdir. Yaşan bəzi təkhüceyrəli eukariotların hüceyrə bölünməsi mexanizmlərinin qədim eukariotlarınkılar ilə çox bənzər olduğu düşünülür. Bu mexanizmlərin mitoz təkamülündə ara mərhələlər olduğu ehtimal olunur.
- ❓ *Interfazanın hansı üç fazasında və mitozun hansı mərhələlərində xromosom tək bir DNA-dan ibarətdir?*

BAŞLIQ 12.3

Molekulyar nəzarət sistemi eukariot hüceyrə dövrəsini tənzimləyir

- Sitoplazmadakı siqnalötürmə molekulaları hüceyrə dövrəsinin gedışatını tənzimləyir.
- **Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemi** molekulyar əsaslıdır. Tənzim proteinlərindəki dövrə dəyişiklikləri hüceyrə dövrəsində saat rolu oynayır. Kritik molekullar **siklin** və **siklindən-asılı kinaz (Cdk)** proteinləridir. Saatin dayanıb icazə siqnalı gözlədiyi **nəzarət-keçid məntəqələri** vardır.
- G_1 , G_2 və M fazalarında belə önəmli məntəqələr vardır. Hüceyrə kulturası bölünmənin molekulyar detallarını öyrənməyə imkan verir. Hüceyrə dövrəsinin nəzarət-keçid məntəqələri siqnalötürmə yolları vasitəsilə həm daxili, həm də xarici siqnallar tərəfindən idarə olunur. Əksər hüceyrələrdə **sıxlıqdan-asılı inhibisiya** və **löv bəz asılılığı** var.
- Xərçəng hüceyrələri normal hüceyrə dövrəsi tənzimlərdən yayınır və nəzarətsiz bölünərək şiş əmələ gətirir. **Bədxassəli şiş** qonşu toxumaları işğal edir və **metastaz** keçirərək xərçəng hüceyrələrini yeni şiş əmələ gətirə biləcəkləri digər hissələrə göndərir. Hüceyrə dövrəsi və siqnalötürmə sahəsindəki son araşdırmalar, eləcə də, DNA ardıcillama texnologiyasındakı yeniliklər xərçəng müalicəsində bəzi uğurlara gətirib çıxarmışdır.

❓ *Hüceyrə dövrəsinə nəzarət sistemində olan G_1 , G_2 və M məntəqələrinin, eləcə də, "irəlilə" siqnalının önəmini izah edin.*

SINAQ

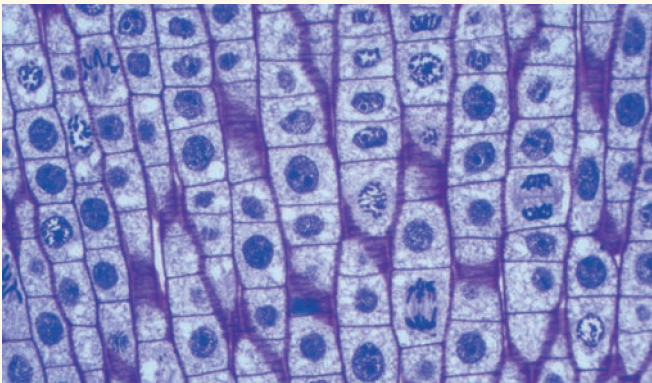
Səviyyə 1: Bilik və Anlama

1. Mikroskopda hüceyrənin ortasından böyüməyə başlayan hüceyrə lövhəsi və lövhənin iki tərəfində formalaşan nüvə görünür. Bu hüceyrə, çox güman ki,
 - A) sitokinezdə heyvan hüceyrəsidir.
 - B) sitokinezdə bitki hüceyrəsidir.
 - C) bölünən bakteriya hüceyrəsidir.
 - D) metafazada bitki hüceyrəsidir.

2. Vinblastine xərçəng müalicəsində istifadə olunan standard kimyaterapiya dərmanıdır. Mikroborucuqların yığılmasına mane olduğu üçün onun təsiri aşağıdakıların hansı ilə əlaqəli olmalıdır?
A) Mitoz iyunin formalaşmasının qarşısını almaq.
B) Siklin istehsalına mane olmaq.
C) Yarılma şırımı formalaşmasının qarşısının alınması və miozin denaturasiyası.
D) DNA sintezinin qarşısının alınması.
3. Xərçəng və normal hüceyrələr arasında bir fərq ondan ibarətdir ki, xərçəng hüceyrələri
A) DNA sintez edə bilmir.
B) hüceyrə dövrəsinin S fazasında ilişib qalır.
C) sıx şəkildə yerləşdikdə belə bölünməyə davam edir.
D) sıxlıqdan-asılı inhibisiyanın təsiri altında normal fəaliyyət göstərə bilmir.
4. Mitozun sonunda MPF aktivliyindəki düşüşünün səbəbi nədir?
A) Protein kinaz Cdk parçalanması
B) Cdk sintezində azalma
C) Siklin parçalanması
D) Siklin artışı
5. Bəzi canlıların hüceyrələrində mitoz bölünmə sitokinezsiz baş verir. Bu nə ilə nəticələnir?
A) Birdən çox nüvəsi olan hüceyrələr
B) Anormal dərəcədə kiçik hüceyrələr
C) Nüvəsiz hüceyrələr
D) S fazası olmayan hüceyrə dövrləri
6. Hansı mitoz zamanı baş *vermir*?
A) Xromosom sıxlaşması
B) DNA-nın replikasiyası
C) Bacı xromatidlərin ayrılması
D) İy formalaşması

Səviyyə 2: Tətbiq və Analiz

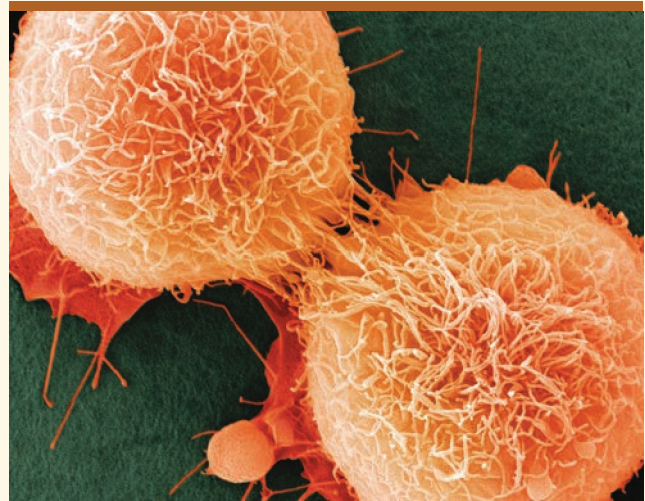
7. Mitoz keçirən toxumada A hüceyrəsi B, C və D hüceyrələrinin yarısı qədər DNA-ya malikdir. A hüceyrəsi hansı mərhələdə ola bilər?
A) G_1 C) Profaza
B) G_2 D) Metafaza
8. Cytchalasin B dərmanı aktinin fəaliyyətini dayandırır. Bu dərman heyvan hüceyrəsinin aşağıda sadalanan mexanizmlərindən ən çox hansına təsir edir?
A) İy yaranması
B) İyin kinetoxora bağlanması
C) Anafazada hüceyrənin uzanması
D) Yarılma şırımının əmələ gəlməsi və sitokinez
9. **VİZUAL BACARIQ** Işıq mikroskopu soğan kök ucunun bölünən hüceyrələrini göstərir. Profaza, prometafaza, metafaza, anafaza və telofaza mərhələlərinin hər biri üçün bir hüceyrə tapın. Bu mərhələlərdə baş verən əsas hadisələri təsvir edin.



10. **TƏSVİR ET** İnterfaza, mitozun bütün mərhələləri və sitokinezdə olduğu formalar ilə birlikdə bir eukariot xromosom çəkin. Əgər varsa, ətrafında nüvə örtüyü və mikroborucuqları da göstərin.

Səviyyə 3: Sintez və Dəyərləndirmə

11. **TƏKAMÜL ƏLAQƏSİ** Mitoz bölünmə valideyn hüceyrə ilə eyni sayda xromosoma sahib olan bala hüceyrələrin əmələ gəlməsi ilə nəticələnir. Xromosom sayını sabit saxlamağın başqa üsulu əvvəlcə hüceyrə bölünməsinə tamamlamaq, sonra isə bala hüceyrələrdə xromosomları duplikasiya etmək ola bilərdi. Hüceyrə dövrəsinin bu yolla təşkili eyni dərəcədə effektiv olardı? Təkamülün niyə bu alternativ seçmədiyini izah edin.
12. **ELMI TƏDQIQAT** Monomerlər mikroborucuğun hər iki ucuna birləşib qopa bilər, ancaq bir uc (müsbət uc) digər ucdan (mənfi uc) daha sürətlə polimerizasiya və depolimerizasiya keçirir. İy mikroborucuqlarının müsbət ucları iyun mərkəzində, mənfi ucları isə qütblərdə yerləşir. Mikroborucuq üzərində hərəkət edən hərəkətli proteinlər bu uclardan yalnız birində yerimək üçün ixtisaslaşmışdır. Bu iki tip, müvafiq olaraq, müsbət və mənfi uc istiqamətli hərəkətli proteinlər adlanır. Anafazada xromosom hərəkəti və iy dəyişiklikləri ilə bağlı bildiklərinizə əsaslanaraq, (a) kinetoxorlu və (b) kinetoxorsuz mikroborucuqlarda hansı tip hərəkətli proteinin işlədiyini təxmin edin.
13. **ESSE: İNFORMASIYA** Həyatın davam etməsi DNA şəkildə irsi informasiyadan asılıdır. Qısa bir esse (100–150 sözlük) ilə mitoz bölünmənin bu köçürülən informasiyanın dəqiq sürətlərini necə yaratdığını izah edin.
14. **SİNTEZ**



Burada sitokinezi yekunlaşdırmağa yaxın olan iki HeLa xərçəng hüceyrəsi göstərilmişdir. Bu cür xərçəng hüceyrələri dövrənin tənzimində hansı xətalara olduğunu izah edin. Bu hüceyrələrin normal hüceyrə dövrəsi nəzarətindən yayınma bilməsinə səbəb ola biləcək genetik və digər dəyişiklikləri sadalayın.

HABİTAT TƏRCÜMƏ LAYİHƏSİ

1 MAY 2021

Kitabla bağlı yeniliklər üçün aşağıdakı
ünvana müraciət edə bilərsiniz
elmi-spektr.com/habitat/campbell-biologiya